بسم الله الرحمن الرحيم

دانشکده علوم
(گروه زیست شناسی)

پایان نامه جهت اخذ درجه کارشناسی ارشد علوم گیاهی

(گرایش فیزیولوژی گیاهی)

با عنوان:

بررسی واکنش جوانه زنی و صفات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهچه های برنج رقم هاشمی (*Oryza Sativa* L., *cv. Hashemi*.) به تنش خشکی

اساتید راهنما:
دکتر مهرداد لاهوتی
دکتر علی گنجعلی

پژوهش و نگارش:
سید وجیه الله حسینی

آذر ماه ۱۳۹۰

بررسی واکنش جوانه زنی و صفات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهچه های برنج رقم هاشمی به تنش خشکی

چکیده

خشکی مهم ترین عامل محدود کننده تولید برنج در اغلب مناطق دنیا می باشد. به منظور بررسی تأثیر تنش خشکی بر صفات مربوط به جوانه زنی و نیز بررسی خصوصیات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی گیاهچه های برنج رقم هاشمی مازندران، پنج آزمایش مختلف تحت شرایط کنترل شده انجام شد. آزمایش اول با هدف بررسی اثر تنش خشکی بر خصوصیات جوانه زنی انجام شد. برای اعمال تنش از پلی اتیلن گلایکول ۶۰۰۰ با پتانسیل اسمزی صفر (شاهد)، ۲-، ۴-، ۶-، ۸- و ۱۰- بار استفاده شد. آزمایش دوم در محیط کشت هیدروپونیک و تنش خشکی توسط PEG ۶۰۰۰ با پتانسیل اسمزی صفر (شاهد)، ۱/۵-، ۳-، ۴/۵-، ۶- و ۷/۵- بار بر روی گیاهچه های دو هفته ای برنج اعمال شد. در آزمایش سوم، نمونه ها در گلدان های حاوی ماسه با ۱۰۰٪ (شاهد)، ۸۰٪، ۶۰٪، ۴۰٪ و ۲۰٪ ظرفیت زراعی قرار گرفته و سپس صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی گیاهچه های چهار هفته ای برنج مورد بررسی قرار گرفتند. آزمایش های چهارم و پنجم با هدف تأثیر هیدروپرایمینگ و هالوپرایمینگ بذر بر صفات مربوط به جوانه زنی و گیاهچه ای برنج تحت تنش خشکی انجام شد. آزما یش های اول، دوم و سوم به صورت طرح کامل تصادفی و آزمایش های چهارم و پنجم به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار اجرا شدند. نتایج آزمایش اول نشان داد که تنش خشکی، درصد جوانه زنی، سرعت جوانه زنی، طول ریشه چه و ساقه چه، وزن تر و خشک ریشه چه و ساقه چه را کاهش داد. نتایج آزمایش دوم نشان داد که ارتفاع گیاه، وزن خشک بخش هوایی، سطح برگ و قطر ریشه با افزایش تنش خشکی کاهش یافت اما طول ریشه و وزن خشک ریشه افزایش یافت ($p\leq ۰/۰۵$). نتایج آزمایش سوم نشان داد که با افزایش تنش خشکی، ارتفاع گیاه، وزن تر و خشک بخش هوایی، وزن و قطر ریشه، سطح برگ، شاخص پایداری غشاء، محتوی نسبی آب برگ، میزان کارایی فتوسیتم II (Fv/Fm)، کاهش یافت ($p\leq ۰/۰۵$) اما محتوی

پرولین بخش هوایی، میزان کلروفیل برگ (عدد SPAD) و مقاومت روزنه ای افزایش یافت. با افزایش تنش، میزان عناصر پتاسیم و کلسیم بخش هوایی و ریشه و سدیم بخش هوایی روند کاهشی را نشان داد ($p\leq ۰/۰۵$). نتایج آزمایش چهارم نشان داد که سرعت و درصد جوانه زنی، طول ریشه چه، وزن تر و خشک ریشه چه تحت تأثیر پرایمینگ بذر قرار گرفت و نسبت به شاهد افزایش یافت. همچنین نتایج آزمایش پنجم نشان داد که ارتفاع گیاه، وزن خشک ریشه، قطر ریشه و عدد کلروفیل متر تحت تأثیر پرایمینگ بذر قرار گرفت و افزایش یافت.

واژه های کلیدی: تنش خشکی، PEG، رقم هاشمی، جوانه زنی، هالوپرایمینگ، هیدروپرایمینگ، ظرفیت زراعی.

فهرست مطالب

عنوان صفحه

مقدمه ۱
فصل اول: کلیات ۵
۱-۱- تعریف خشکی ۶
۱-۲- خشکی و مکانیسم مقاومت به آن ۷
۱-۲-۱- تنش خشکی و تنظیم اسمزی ۸
۱-۲-۱-۱- تنش خشکی و پلی آمین ها ۸
۱-۲-۱-۲- تنش خشکی و پرولین ۹
۱-۲-۱-۳- تنش خشکی و قندها ۱۱
۱-۳- تأثیر تنش خشکی بر صفات مورفولوژیکی ۱۱
۱-۳-۱- ویژگی های ساختاری و مورفولوژیکی برگ ها در شرایط تنش خشکی ۱۳
۱-۳-۲- پیری و ریزش برگ ها ۱۴
۱-۳-۳- افزایش تراکم و عمق ریشه ها ۱۵
۱-۴- اثرات فیزیولوژیکی تنش خشکی ۱۶
۱-۴-۱- تأثیر تنش خشکی بر فتوسنتز ۱۶
۱-۴-۲- اثرات تنش خشکی بر میزان کلروفیل ۱۷
۱-۴-۳- اثرات تنش خشکی بر میزان کاروتنوئیدها ۱۸
۱-۴-۴- سازگان دفاعی آنتی اکسیدانی ۱۹
۱-۵- تنش خشکی و تغذیه گیاهی ۲۰
۱-۶- پرایمینگ ۲۲
۱-۶-۱- هیدروپرایمینگ ۲۳
۱-۶-۲- اسموپرایمینگ ۲۴
۱-۷- اثرات پرایمینگ بذر و بهبود تحمل به خشکی در مرحله جوانه زنی ۲۵
۱-۸- پرایمینگ بذر و اثرات آن در مراحل رشد رویشی و عملکرد گیاه ۲۸
فصل دوم: مواد و روش ها ۳۱
۲-۱- آزمایش اول، بررسی تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی بر مرحله جوانه زنی ۳۲
۲-۲- آزمایش دوم، بررسی صفات مورفولوژیکی گیاهچه های دو هفته ای برنج، تحت تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی ناشی از پلی اتیلن گلایکول در شرایط هیدروپونیک ۳۴

۲-۳- آزمایش سوم، بررسی تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی بر صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی گیاهچه های چهار هفته ای برنج..... ۳۵
۲-۳-۱- اندازه گیری میزان کارایی PSII (Fv/Fm)..... ۳۶
۲-۳-۲- سنجش محتوی نسبی آب..... ۳۶
۲-۳-۳- سنجش پایداری غشا..... ۳۷
۲-۳-۴- سنجش میزان پرولین..... ۳۷
۲-۳-۵- رسم منحنی استاندارد برای پرولین..... ۳۹
۲-۳-۶- اندازه گیری میزان عناصر سدیم، پتاسیم و کلسیم..... ۴۰
۲-۳-۷- رسم منحنی استاندارد برای کاتیون های سدیم، پتاسیم و کلسیم..... ۴۱
۲-۴- آزمایش چهارم، بررسی برهم کنش تنش خشکی و پرایمینگ بر صفات مربوط به جوانه زنی..... ۴۳
۲-۵- آزمایش پنجم، بررسی بر هم کنش تنش خشکی و پرایمینگ بر صفات مورفوفیزیولوژیکی در گیاهچه های چهار هفته ای برنج..... ۴۴
۲-۶- تجزیه و تحلیل آماری داده ها..... ۴۵
فصل سوم: نتایج..... ۴۶
۳-۱- آزمایش اول، نتایج مربوط به تأثیر تنش خشکی ناشی از پلی اتیلن گلایکول بر صفات مربوط به جوانه زنی..... ۴۷
۳-۱-۱- درصد جوانه زنی..... ۴۷
۳-۱-۲- سرعت جوانه زنی..... ۴۷
۳-۱-۳- طول ساقه چه..... ۴۸
۳-۱-۴- طول ریشه چه..... ۴۸
۳-۱-۵- وزن تر ساقه چه..... ۴۹
۳-۱-۶- وزن تر ریشه چه..... ۴۹
۳-۱-۷- وزن خشک ساقه چه..... ۴۹
۳-۱-۸- وزن خشک ریشه چه..... ۵۰
۳-۲- آزمایش دوم، نتایج بررسی صفات مورفولوژی گیاهچه های دو هفته ای در سطوح مختلف تنش خشکی ناشی از پلی اتیلن گلایکول..... ۵۱
۳-۲-۱- ارتفاع گیاه..... ۵۱
۳-۲-۲- مجموع طول ریشه ها..... ۵۱
۳-۲-۳- سطح ریشه..... ۵۱
۳-۲-۴- قطر ریشه..... ۵۲
۳-۲-۵- وزن خشک بخش هوایی..... ۵۲

۳-۲-۶- وزن خشک ریشه ۵۳
۳-۲-۷- سطح برگ ۵۳
۳-۳- آزمایش سوم، نتایج بررسی صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی گیاهچه های چهار هفته ای برنج تحت تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی ۵۳
۳-۳-۱- ارتفاع گیاه ۵۳
۳-۳-۲- مجموع طول ریشه ها ۵۴
۳-۳-۳- سطح ریشه ۵۴
۳-۳-۴- قطر ریشه ۵۵
۳-۳-۵- وزن تر بخش هوایی ۵۵
۳-۳-۶- وزن خشک بخش هوایی ۵۶
۳-۳-۷- وزن خشک ریشه ۵۶
۳-۳-۸- سطح برگ ۵۶
۳-۳-۹- شاخص پایداری غشا ۵۷
۳-۳-۱۰- محتوی نسبی آب برگ ۵۷
۳-۳-۱۱- میزان کارایی فتوسیستم II (F_v/F_m) ۵۸
۳-۳-۱۲- مقاومت روزنه ۵۸
۳-۳-۱۳- میزان کلروفیل (عدد SPAD) ۵۸
۳-۳-۱۴- پرولین ۵۹
۳-۳-۱۵- عنصرسدیم ۵۹
۳-۳-۱۶- عنصر پتاسیم ۶۰
۳-۳-۱۷- عنصر کلسیم ۶۱
۳-۴- آزمایش چهام، نتایج مربوط به تأثیر تنش خشکی، پیش تیمار بذر و بر هم کنش آنها بر صفات مرتبط با جوانه زنی ۶۲
۳-۴-۱- درصد جوانه زنی ۶۲
۳-۴-۲- سرعت جوانه زنی ۶۴
۳-۴-۳- طول ساقه چه ۶۶
۳-۴-۴- طول ریشه چه ۶۷
۳-۴-۵- وزن تر ساقه چه ۶۸
۳-۴-۶- وزن تر ریشه چه ۷۰
۳-۴-۷- وزن خشک ساقه چه ۷۲
۳-۴-۸- وزن خشک ریشه چه ۷۴

۳-۵- آزمایش پنجم، نتایج مربوط به تأثیر تنش خشکی، پیش تیمار بذر و بر هم کنش آنها بر صفات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهچه های برنج ۷۶
۳-۵-۱- ارتفاع گیاه ۷۶
۳-۵-۲- وزن تر بخش هوایی ۷۸
۳-۵-۳- وزن خشک بخش هوایی ۷۸
۳-۵-۴- سطح برگ ۸۰
۳-۵-۵- وزن خشک ریشه ۸۱
۳-۵-۶- سطح ریشه ۸۳
۳-۵-۷- قطر ریشه ۸۴
۳-۵-۸- مجموع طول ریشه ها ۸۶
۳-۵-۹- محتوی نسبی آب برگ ۸۷
۳-۵-۱۰- شاخص پایداری غشا ۸۹
۳-۴-۱۱- مقاومت روزنه ای ۹۱
۳-۵-۱۲- میزان کلروفیل ۹۳
فصل چهارم: بحث و تفسیر نتایج ۹۵
۴-۱- جوانه زنی ۹۶
۴-۲- رشد رویشی ۹۹
۴-۳- تأثیر پیش تیمار بذر بر صفات مرتبط با جوانه زنی ۱۱۲
۴-۴- تأثیر پیش تیمار بذر بر صفات مرتبط با مرحله رشد رویشی ۱۱۵
نتیجه گیری ۱۱۸
پیشنهادات ۱۱۹
فهرست منابع ۱۲۰
پیوست ۱۳۴

مقدمه

مقدمه

برنج، به عنوان یک گیاه زراعی مهم، غذای عمده دو سوم مردم دنیا را تأمین می نماید (۵۹). بیش از ۷۵ درصد برنج دنیا در ۷۹ میلیون هکتار از شالیزارهای آسیا تأمین می شود. بنابراین تأمین غذا در قاره ی آسیا به شدت به تولید برنج وابسته است (۱۲۲).

برنج در شرایط فاریاب (اراضی پست[1]) و یا شرایط دیم (اراضی مرتفع[2]) قابلیت رشد و نمو دارد. حدود ۷۵٪ برنج جهان در زمین های پست تحت شرایط فاریاب تولید می شود. نیاز آبی برنج برای تولید یک کیلوگرم دانه بیش از ۲ تا ۳ برابر سایر غلات است، لذا لازم است راهکارهایی جهت ذخیره آب و افزایش حاصلخیزی و بهره وری از آب[3] برای تولید برنج جستجو شود (۱۲۶). اهمیت برنج از آن جهت است که این گیاه به تنهایی ۳۵ تا ۶۰ درصد کالری روزانه تقریباً ۲/۷ میلیارد انسان را در دنیا تأمین می کند. با توجه به رشد روزافزون جمعیت جهان، تلاش برای افزایش بازدهی و تولید این محصول به عنوان یک اصل مطرح است. کشور ما نیز تا سال ۱۴۰۰ شاهد افزایش ۶۰ درصدی جمعیت خواهد بود که تولید بیشتر این محصول را می طلبد (۴۳). با توجه به محدودیت آب آبیاری و زمین های مناسب برای کشت برنج، تنها راه حل، افزایش عملکرد در واحد سطح می باشد (۱۰۹ و ۱۱۱).

برنج، نسبت به سایر گیاهان زراعی به تنش های غیرزیستی بسیار حساس است (۱۱۳). خشکی یک مشکل جدی تولید برنج در دنیا است. گیاه برنج در تمام مراحل فنولوژی حساس به خشکی است و تنش های شدید خشکی ممکن است به از دست دادن کل محصول منتهی شود (۸۹). واکنش گیاه به تنش، وابسته به شدت، سرعت و مدت قرارگیری گیاه در معرض تنش است (۷۲ و ۹۴). تنش خشکی در مرحله رشد رویشی باعث کاهش ارتفاع گیاه و تعداد پنجه ها در گیاه شده اما در مرحله رشد زایشی و پرشدن دانه ها، تعداد دانه در خوشه، وزن هزار دانه و عملکرد شلتوک بیشتر تحت تأثیر تنش خشکی قرار

[1]- Low land
[2]- Up land
[3]- Water productivity

می گیرد (۵). تنش خشکی یک پدیده ی طبیعی در گیاهان است و علت اصلی تنش آب در گیاه افزایش میزان تلفات آب، یا کافی نبودن میزان جذب آب یا ترکیبی از هر دو عامل است که بر اثر آن میزان تلفات آب ناشی از تعرق بر میزان جذب آن توسط ریشه ها پیشی گرفته و میزان تنش افزایش می یابد (۸). در چنین شرایطی گیاه به منظور ادامه جذب آب از طریق تجمع ترکیبات اسمزی از جمله پرولین و کربوهیدرات های محلول، پتانسیل اسمزی خود را کاهش می دهد (۷). گیاهان در مواجهه با تنش های محیطی از قبیل خشکی، شوری، گرما و غیره از طریق ذخیره مواد تنظیم کننده اسمزی با این تنش ها مقابله می کنند. مواد تنظیم کننده ی اسمزی شامل اسیدهای آمینه، قندها و برخی یون های معدنی، هورمون ها و پروتئین ها هستند. پرولین یکی از آمینواسیدهای فعال در پدیده ی تنظیم اسمزی می باشد که در ایجاد و حفظ فشار اسمزی درون گیاه نقش بسزایی دارد (۳۳). سازگان های دفاعی آنتی اکسیدانی در برنج، ترکیبات آنزیمی و غیرآنزیمی را شامل می شوند. ترکیبات غیرآنزیمی سلول گیاهی با برقراری اتصال کاتیون - آنیون، که منجر به روبندگی رادیکال های آزاد می شود، از سلول محافظت می کنند. پرایمینگ یکی از روش هایی است که باعث بهبود کمی و کیفی رشد بذر و گیاهچه می شود. در پرایمینگ شرایطی فراهم می شود که بذر مقداری آب جذب می کند اما جوانه زنی انجام نمی شود. به عبارت دیگر، بذرها تا مرحله دوم آبنوشی پیش می روند اما وارد مرحله سوم نمی شوند. بعد از تیمار پرایمینگ، بذرها خشک و مشابه بذرهای شاهد نگهداری و یا کشت می شوند (۲۰).

جوانه زنی اولین مرحله نمو در گیاه است و یکی از مراحل مهم و حساس در چرخه زندگی گیاهان و یک فرآیند کلیدی در سبز شدن گیاهچه می باشد. این مرحله از رشد به شدت تحت تأثیر عوامل محیطی به ویژه دما و رطوبت خاک قرار می گیرد. تنش خشکی یکی از مهم ترین عوامل محیطی است که بر جوانه زنی و استقرار گیاهچه ها اثر می گذارد. توانایی جوانه زنی بذرها در شرایط تنش رطوبتی، شانس استقرار بیشتر گیاه و تراکم بالاتر را به دنبال دارد که در نتیجه منجر به افزایش عملکرد می شود. تحت

این تنش ها یکی از راه های افزایش مؤلفه های جوانه زنی و سبز شدن بذر، استفاده از تکنیک پرایمینگ است (۲۰).

هیدروپرایمینگ بذر، از طریق کاهش مدت لازم برای جذب آب، موجب بهبود جوانه زنی، سبز شدن و استقرار سریع گیاهچه ها شده است (۲۷ و ۶۶). سودمندی اثرات هیدروپرایمینگ بر گندم، چغندر، سویا، جو، عدس و آفتابگردان نیز تأیید شده است (۲۷). هیدروپرایمینگ موجب همانند سازی سریع DNA، فراهم شدن ATP بیشتر، رشد سریع جنین، ترمیم و بازسازی قسمت های فرسوده بذور و کاهش نشت متابولیت ها می شود (۱۱۵ و ۱۲۰).

برنج از گیاهان زراعی مهم غالب کشورهای آسیایی و از جمله ایران است. در سال های اخیر، به دلیل کمبود نزولات و پراکنش نامناسب آنها و نیز کاهش منابع آب جاری، خشکی به عنوان مانع جدی برای تولید برنج مطرح است (۹۹). با توجه به موارد اشاره شده و اهمیت رقم برنج هاشمی در منطقه مازندران، آزمایشی با هدف بررسی تأثیر سطوح مختلف خشکی و پرایمینگ بذر بر رفتار جوانه زنی و نیز خصوصیات مورفوفیزیولوژی گیاه برنج انجام شد.

فصل اول

کلیات

۱- ۱- تعریف خشکی

خشکی یک واژه هواشناختی بوده و عمدتاً به دوره ای گفته می شود که بارندگی کافی رخ ندهد و در طی آن گیاهان از کمبود آب آسیب ببینند. معمولاً خشکی زمانی اتفاق می افتد که آب قابل دسترس در خاک کاهش یافته و شرایط جوی منجر به تداوم از دست رفتن آب از طریق تعرق و تبخیر شود (۷۶).

خشکی در یک واژه ی گسترده تر به سه حالت؛ دائم[۱]، فصلی[۲] و تصادفی[۳] وجود دارد (۵۸). خشکی دائم در نواحی بیابانی وجود دارد زیرا کمبود بارندگی در آنجا بسیار رایج است. خشکی فصلی در فصول تابستان و زمستان روی می دهد اما در مناطق مرطوب زمانی که مقدار بارندگی و پراکندگی آن به تناوب وجود دارد خشکی تصادفی روی می دهد. علاوه بر آن، نوع دیگری از خشکی به نام خشکی خاموش[۴] وقتی اتفاق می افتد که در روزهای گرم تابستان سرعت تبخیر بالا بوده و جذب آب توسط ریشه محدود می شود. در این شرایط، با وجود رطوبت کافی در خاک، علائم خشکی در گیاهان ظاهر می شود (۶۶).

گیاهان برای اجتناب از تأ ثیر زیان آور خشکی، راهبرد های مختلفی دارند که به دو صورت تقسیم می شوند:

۱ -فرار از خشکی[۵]؛ برای مثال گیاهان یک ساله ای که در طول سال و در حالی که آب در دسترس است چرخه زندگی خود را کامل می کنند.

۲ -تحمل به خشکی[۶]؛ برای گیاهانی اتفاق می افتد که قادر نیستند از تنش آب اجتناب کنند، از این رو این گیاهان دارای ساز و کار سازش می باشند که تحمل به تنش را در آنها افزایش می دهد (۵۸).

[1]- Permanent
[2]- Seasonal
[3]- Random
[4]- Non-apparent
[5]- Drought scapes
[6]- Drought tolerance

در مزارع برنج، خشکی مانع اصلی تولید محسوب می شود. خشکی به صورت های مختلفی در شالیزارهای برنج قابل مشاهده است. ویژگی های خشکی مرسوم برای هر ناحیه جهت شناخت صفات مقاوم به خشکی ضروری است (۶۶ و ۸۰).

۱-۲- تنش خشکی و مکانیسم های مقاومت

تنش خشکی یک تنش پیچیده است و معمولاً با گرما و تنش اکسیداتیو توأم است. گیاهان در سطوح مختلف به خشکی واکنش نشان می دهند. تغییرات تکاملی مورفولوژیکی گسترده، مانند داشتن کرک در برگ، کوتیکول ضخیم، روزنه های فرورفته و تغییرات مختلف دیگر در برگ، اتلاف آب را کاهش می دهند. حوادث فیزیولوژیکی از قبیل بسته شدن روزنه ها، لوله ای شدن برگ ها و کاهش فتوسنتز، واکنش های رایج کوتاه مدت در گیاه هستند. نکته مهمی که وجود دارد این است که بسیاری از واکنش های موجود در گیاهان تحت تنش خشکی، از قانونی پیروی می کند که نشان می دهد زمانی که اختلالی در یک سازگان به وجود آمد، منجر به پاسخی می گردد تا اثر اختلال را به حداقل برساند (۱۰۹ و ۱۳۹). از دست رفتن آب موجود در بافت های گیاهان در شرایط خشکی منجر به مهار رشد و مهار برخی از تغییرات متابولیکی و فیزیولوژیکی خواهد شد. این تغییرات شامل؛ انباشت اسید آبسیزیک، بسته شدن روزنه ها، تغییر پتانسیل آب برگ، کاهش فرآیند فتوسنتز و انباشت مواد محلول می باشد. انباشت متابولیت ها یکی از ساز و کارهای تحمل به تنش می باشد (۱۲۹). تنش خشکی علاوه بر این که رشد و نمو را در گیاهان کاهش می دهد، باعث تغییر در مسیر برخی از فرآیندهای متابولیسمی نیز می شود. این تغییرات می تواند گیاه را در مقابل استرس مقاوم سازد. سازش با خشکی به واکنش هایی وابسته است تا از طریق آن فرآیندهای متابولیسمی اولیه ادامه پیدا نموده و گیاه را برای مقابله با آن آماده سازد (۲۸). تنش خشکی سبب تغییرات متعددی در سلول ها و در کل گیاهان می شود. تغییر در متابولیسم اولیه یک پاسخ معمول به تنش خشکی در گیاهان می باشد (۱۷).

۱-۲-۱- تنش خشکی و تنظیم اسمزی

بر طبق گزارش ویوشینگ[1](۲۰۰۴) پاسخ های عمومی و رایج گیاهان به تنش، تجمع مواد محلول سازگار می باشد که اسمولیت ها از مهم ترین آنها می باشند (متابولیت هایی که غلظت سلولی آنها به طور قابل توجهی، پتانسیل اسمزی را افزایش می دهد) که منجر به تنظیم اسمزی می شوند (۱۲۷). خشکی و شوری، تنش اسمزی را در گیاه ایجاد می کنند و منجر به پاسخ های بیوشیمیایی مشابهی در گیاه می شوند. این پاسخ های مشابه شامل انباشت مواد اسمزی سازگار و افزایش گونه های واکنش گر اکسیژن (ROS)[2] می باشد. گیاهان به تنش خشکی و شوری واکنش نشان داده و دستخوش تغییرات سازش از قبیل تغییر ترابری یون ها و تجمع ترکیبات گوناگون به نام مواد محلول سازگار می شوند. این مواد محلول سازگار شامل کربوهیدرات ها، اسیدهای آلی، پلی آمین ها و آمینو اسیدها می باشند. این ترکیبات مولکول های کوچک با حلالیت بالا، در pH فیزیولوژیکی خنثی بوده و در غلظت های بالا اثر سمّی برای سلول ها ندارند و بدون اینکه خللی در متابولیسم سلولی ایجاد نمایند انباشته می شوند (۵۸، ۹۶ و ۱۱۲). مولکول های تنظیم کننده ی اسمز ی در واکنش به خشکی در سلول های گیاهان انباشته شده و پس از برطرف شدن تنش، تجزیه می شوند. تحقیقات نشان می دهد که تحت شرایط خشکی گروه هیدروکسیل ترکیبات پلی هیدروکسی مواد محافظت کننده اسمزی با سر قطبی فسفولیپیدهای غشا پیوند هیدروژنی تشکیل می دهد که برای پایداری غشا بسیار مهم است (۱۳۰)

۱-۲-۱-۱- تنش خشکی و پلی آمین ها

پلی آمین ها در رشد و نمو گیاه مؤثر هستند. در برنج، پلی آمین ها در مواجهه با تنش های محیطی مختلف انباشته می شوند (۵۱). برنج نسبت به سایر غلات، مقادیر بیشتری پلی آمین ها را در برگ های خود در پاسخ به تنش آب انباشته می کند اما در مراحل مختلف تنش، اشکال متفاوتی از پلی آمین ها

[1]- Wu-Sheng
[2]- Reaction oxygen species

انباشته می شوند. یانگ و همکاران[1](۲۰۰۷) پیشنهاد دادند که مقادیر بیشتری از اسپرمیدین[2] نسبت به اسپرمین[3] و پوترسین[4] در سازش گیاه برنج به خشکی انباشته می شود (۵۲). آنها مقاومت به خشکی را در شش رقم برنج بررسی کردند و نتیجه گرفتند که این ارقام از نظر مقاومت به خشکی در مرحله تولیدمثلی متفاوت هستند و در همه آنها افزایش فعالیت آرژنین دکربوکسیلاز و S - آدنوزیل - L - متیونین دکربوکسیلاز[5] و سنتز اسپرمیدین در برگ ها، تحت تنش خشکی مشاهده شد. بیش بیانی ژن آرژنین دکربوکسیلاز[6]، منجر به بهبود مقاومت به خشکی در جو دوسر شد. آنزیم آرژنین دکربوکسیلاز برای سنتز پوترسین و آنزیم S – آدنوزیل - L - متیونین دکربوکسیلاز برای سنتز اسپرمیدین و اسپرمین ضروری است (۶۶).

۱-۲-۱-۲- تنش خشکی و پرولین

نتایج بررسی ها مؤید این است که تولید مواد تنظیمی اسمزی، واکنش مشترک گیاهان در برابر تنش خشکی است. پرولین از طریق تنظیم اسمزی در شرایط تنش خشکی، عمل خود را انجام می دهد. پرولین باعث پایداری آماس سلول و تداوم رشد گیاه، در شرایط تنش خشکی می شود (۱۰۰ و ۱۱۳). پرولین علاوه بر تنظیم اسمز، به عنوان منبع انرژی در تنظیم پتانسیل اکسیداسیون و احیا، روبندگی رادیکال هیدروکسیل و ماده محافظ مولکول های آلی در برابر تخریب و تجزیه و نیز به عنوان کاهنده اسیدیته سلول عمل می کند. وندروسکولو و همکاران[7](۲۰۰۷) پیشنهاد کردند که پرولین از طریق افزایش سازگان آنتی اکسیدانی در بوته های گندم سبب تحمل به خشکی می شود. پژوهش ها نشان می دهد که مقدار پرولین و قندهای محلول به عنوان شاخصی برای تحمل به خشکی جهت انتخاب ژنوتیپ های

[1]- Yang et al.
[2]- Spermidine
[3]- Spermine
[4]- Sutresine
[5]- S-adenosyl-L-methionin decarboxylase
[6]- Arginine decarboxylase
[7]- Vendruscolo *et al*.

مقاوم به خشکی در نظر گرفته می شود و همبستگی معنی دار بین پرولین و قند و عملکرد دانه گزارش شده است (۱۰۰).

در برنج، معمولاً پهنک برگ بیش از غلاف، پرولین و قند را انباشته می سازد. غلاف برگ اندامی است که بیشتر در معرض تنش قرار دارد زیرا نسبت به بخش های دیگر به طور مداوم و به سرعت آب خود را از دست می دهد و آب موجود در غلاف به برگ می رود تا جایگزین آب از دست رفته شود (۱۰۰ و ۱۱۳). معمولاً پرولین آزاد در گیاهانی که در حد مطلوب آبیاری می شوند بسیار کم و در حدود ۰/۶-۰/۲ میلی گرم در گرم ماده خشک می باشد. مقدار این ماده پس از کاهش آب بافت ها تا ۵۰-۴۰ میلی گرم در هر گرم ماده خشک افزایش می یابد. در برخی از گیاهان در مراحل اولیه تنش، چندین اسید آمینه افزایش می یابد که با ادامه کم آبی، بیشتر تجمع اسید آمینه پرولین صورت می گیرد. اگرچه پرولین در همه اندام های گیاه کامل در طی تنش خشکی تجمع می یابد ولی سریع ترین انباشت را در برگ ها دارد (۱۲ و ۲۵).

مولکول پرولین شامل قسمت های آب دوست و آب گریز می باشد. پرولین محلول می تواند حلالیت پروتئین های مختلف را تحت تأثیر قرار داده و مانع از غیر طبیعی شدن آلبومین شود. این خصوصیت پرولین از آن جهت است که رابطه متقابل بین پرولین و سطح آب گریز پروتئین ها برقرار شده و به علت افزایش سطح کل مولکول های پروتئین آب دوست، پایداری آنها افزایش یافته و از تغییر ماهیت آنها جلوگیری می کند. آنزیم ها نیز به دلیل ساختمان پروتئینی خود تحت تأثیر این ساز وکار پرولین قرار گرفته و محافظت می شوند. احتمالاً گیاهان به دلایل فوق پرولین خود را افزایش می دهند (۲۵).

۱-۲-۱-۳- تنش خشکی و قندها

نقش و اهمیت تجمع قندها به این دلیل می باشد که تجمع این مواد سبب تنظیم فشار اسمزی و کاهش از دست دادن آب سلول و نگهداری آماس می شوند (۱۱). انباشته شدن قندهای محلول در گیاهان متحمل و حساس به خشکی دیده می شود. قندها علاوه بر تنظیم اسمز سلول، از پروتئین ها محافظت کرده و سبب پایداری غشاها و پروتئین ها می شوند (۷).

تعیین میزان قندهای محلول ممکن است روشی مفید در انتخاب گونه های مقاوم به شوری و خشکی باشد. افزایش سطوح تنش خشکی، باعث افزایش معنی دار در میزان قندهای محلول در ریشه و برگ نوروزک در مقایسه با گیاهان شاهد شده است (۷). از آن جایی که در گیاهان پتانسیل اسمزی بستگی به تعداد مولکول های ماده محلول نیز دارد، تنظیم اسمزی از مسیر تبدیل پلی ساکاریدهای نامحلول مانند نشاسته و فروکتان به قند های محلول مانند اولیگوساکاریدها، ساکارز و گلوکز تنظیم می شود. در مجموع، افزایش قندهای محلول در زمان تنش را می توان به علت توقف رشد یا سنتز این ترکیبات از مسیرهای غیر فتوسنتزی و هم چنین تجزیه قندهای نامحلول بیان کرد. نتایج تحقیقات برروی نخود و آئلوروپوس لاگوپوئیدز[1] نیز مشخص کرد که با افزایش اعمال تنش خشکی، بر میزان قندهای محلول افزوده شد (۲۸).

۱-۳- تأثیر تنش خشکی بر صفات مورفولوژیکی

تنش خشکی عامل مهم محدودکننده رشد آغازین گیاه و بقای آن می باشد. بنابراین رشد طولی و بزرگ شدن سلول را تحت تأثیر قرار می دهد. در میان گیاهان زراعی، برنج به تنش خشکی حساسیت بیشتری دارد (۱۴). در یک آزمایش در شرایط کمبود آب رشد طولی ساقه سویا کاهش یافت (۷۶). در مرحله گیاهچه ای در مرکبات، ارتفاع گیاه، حداکثر حدود ۲۵ درصد در شرایط تنش کاهش نشان داد

[1]- *Aeluropus lagopoides*

(۱۱۱). تنش آب با تأثیر روی فشار تورگر و کاهش آن، رشد و توسعه سلول را متوقف کرد. در همین رابطه در ارزن مرواریدی دیده شده است که در تنش های شدید خشکی، حفظ تورگر سلول به رشد گیاه کمک نموده است (۷۶ و ۱۱۱).

در شرایط عادی، نمو سطح برگ برای فرآیند فتوسنتز و عملکرد ماده خشک قابل اهمیت است. تنش خشکی غالباً رشد برگ را کاهش داده و در سویا و بسیاری از گونه های دیگر باعث پیچش برگ می شود. رشد برگ در گندم نسبت به ذرت و آفتابگردان تحت تنش خشکی حساس تر است (۷۶).

افزایش وزن تر و خشک در شرایط محدود آب از ویژگی های مطلوب یک گیاه به شمار می رود. یکی از اثرات مخرب و رایج تنش خشکی بر گیاهان زراعی، کاهش تولید زیست توده تر و خشک می باشد. تولید مثل گیاه در شرایط تنش خشکی به وضعیت تقسیم ماده خشک و توزیع موقت زیست توده بستگی کامل دارد. تقریباً در همه ژنوتیپ های آفتابگردان کاهش زیست توده[1]در شرایط تنش خشکی مشاهده شد (۶۸، ۷۸ و ۱۲۳). بعضی از ژنوتیپ ها تحت شرایط تنش خشکی نسبت به دیگر ژنوتیپ ها تحمل بهتری از خود نشان می دهند. کاهش زیست توده در شرایط تنش خشکی در گیاهچه های سویا، باقلا و نخود فرنگی مشاهده شد. خشکی عامل محدودکننده بسیار مهم در آغاز مرحله رشد گیاه و پایداری آن می باشد (۶۸ و ۱۱۲).

در مرحله رویشی بوته های برنج به کمبود آب حساس تر می باشند. وقوع تنش خشکی در مرحله رویشی باعث کاهش تدریجی عملکرد برنج می شود و چنانچه تنش تا مرحله میوز دانه گرده و گرده افشانی ادامه داشته باشد کاملاً به حذف عملکرد می انجامد (۶۶). تنش خشکی سه روز قبل از گلدهی تشکیل و رسوب نشاسته را در دانه های گرده در برنج کاهش داده و از شکوفایی پرچم جلوگیری می نماید (۸۸). بوته های برنج که در شرایط رطوبتی ۸۰ درصد ظرفیت زراعی به مدت ۲۰ روز قرار گرفتند، میزان سطح برگ، ارتفاع، زیست توده، وزن خشک ریشه، وزن تر و وزن خشک گیاهچه در

[1]- Biomass