مقدمه

مقدمه

گندم یکی از مهمترین گیاهان زراعی به شمار می‌آید و کشت آن در مناطقی با شرایط آب و هوایی متفاوت امکان پذیر است. این گیاه یکی از منابع غذایی مهم مردم جهان محسوب می‌شود که حدود ۲۰ درصد کالری و ۲۲ درصد پروتئین مورد نیاز انسان را تامین می‌کند (خدابنده، ۱۳۷۹). گیاهان پاییزی غالبا تولید و عملکرد بیشتری از گیاهان بهاری دارند و از ثبات بیشتری برخوردار هستند. دماهای پائین زمستان یکی از عوامل محدود کننده آب و هوایی در مناطق سردسیر ذکر می‌شود و بر در اثر وقوع سرمای شدید در برخی سال‌ها، بقا و رشد و نمو گیاهان زراعی در زمستان (از جمله گندم) تحت تاثیر قرار گرفته و عملکرد آن‌ها کاهش می‌یابد (کافی و همکاران، ۱۳۷۹). مقاومت به سرما در گندم یکی از مهم‌ترین عواملی است که سبب بقا در زمستان می‌شود و درجه مقاومت به سرما نیز به شرایط مورفو- فیزیولوژیکی گیاه در زمستان بستگی دارد (کافی و همکاران، ۱۳۷۹). گیاهچه‌های غلات زمستانی را می‌توان با فرایند عادت‌دهی به شرایط تنش دمای پایین سازگار کرد. عمل عادت‌دهی شامل تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی پیچیده‌ای است (زین و بروز، ۲۰۰۰) که به وسیله عوامل محیطی مانند دمای پایین (صفر تا پنج درجه سانتی‌گراد) و کاهش طول روز انجام می‌شود (راشد محصل و همکارن، ۱۳۷٦).

اصلاح گیاهان زراعی مقاوم به تنش‌های محیطی، بسیار مشکل بوده و از روند کندی برخوردار بوده است. علت این امر بیشتر ناشی از ماهیت کمی تحمل تنش و ناتوانی در ایجاد محیط‌های آزمایشی مناسب و قابل تکرار بوده است که امکان تشخیص لاین‌های متحمل را از لاین‌های حساس دشوار ساخته است. یکی از راه‌های رفع این مشکل شناسایی صفات مرتبط با تحمل تنش و اهمیت نسبی هر یک از آن‌ها است (یانگ و همکاران، ۲۰۰۳). اصولاً دو روش برای ارزیابی مقاومت به سرما در گندم زمستانی وجود دارد: یکی ارزیابی بقا در شرایط مزرعه و دیگری استفاده از صفاتی که با بقا در مزرعه همبستگی دارند (فاولر و

همکاران، ۱۹۸۱). در حقیقت ارزیابی بقای گیاهان در مزرعه به عنوان آزمایش نهایی مقاومت یک واریته تلقی می‌شود، آزمایش‌های مزرعه‌ای اغلب دارای نتایج قاطع و تعیین کننده‌ای نیستند. ریرا شرایط محیطی از سالی به سال دیگر تغییر می‌کند.

دمای کشندگی $LT50$[1] یا همان دمای زیر صفری که سبب مرگ و میر ۵۰ درصد بوته‌های تحت آزمایش می‌شود، به عنوان شاخصی برای ارزیابی مقاومت به سرما در گندم در آزمایشگاه مورد استفاده قرار می‌گیرد (فاولر و همکاران، ۱۹۸۱). فاولر و همکاران (۱۹۸۱) گزارش کردند که $LT50$ بیشترین میزان همبستگی را با بقای گیاهان در مزرعه دارد. در عین حال، $LT50$ نیز یک آزمایش مخرب بوده و قابل اندازه‌گیری روی تک گیاه نیست و نیاز به تعداد زیادی گیاه دارد (پراسیل و همکاران، ۲۰۰۷).

ارزیابی مقاومت به سرما با یک معیار ممکن است از موفقیت بالایی برخوردار نباشد، بنابراین، استفاده از چند شاخص برای شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل با توانایی تولید بالا در شرایط دمایی سرد لازم است (میرمحمدی میبدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹). از این رو گزینش ارقام برخودار از توان بالای زمستان گذرانی و مقاوم به سرما با استفاده از معیارهای مختلف می‌تواند راهکار مناسبی برای کاهش خسارت سرما به شمار رود.

1. Lethal Temperaure 50

بررسی منابع

۱-۱- تاریخچه گندم

غلات نقش ویژه و مهمی را در الگوی مصرف هر کشوری در دنیا دارنـد و بـه همـین دلیـل از دیربـاز حکومت‌ها، برخوردی فعال در جهت ازدیاد غلات به ویژه گندم مورد نیاز کشور خـود کـرده‌انـد. گنـدم از گیاهانی است که بیش از همه گیاهان دیگر در جهان کشت می‌شود. تعداد گونه‌ها و ارقام گندم که روی کره زمین می‌روید ممکن است از هر نوع گیاه مولد دانه دیگر، اعم از زراعی و یا وحشی، بیشـتر باشـد (بهنیـا، ۱۳۷۳). اسناد و پژوهش‌های باستان‌شناسی نشان داده‌اند که از قدیم الایام از غلات به ویژه گندم برشته، بـه عنوان غذا برای انسان، استفاده شده است. قدمت گندم را بـه ۱۵- ۱۰ هـزار سـال قبـل از مـیلاد مسـیح در خاورمیانه و به خصوص فلات ایران نسبت می‌دهند. حدس‌زده می‌شود که اولین محل استفاده از گندم باید در دره دجله و فرات باشد. اولین آثار برداشت گندم و جو حـدودا ۱۵۰۰۰ سـال قبـل در کبـارا و نهـالورن فلسطین پیدا شده است. اولین جوامع کشاورزی با اهلی کردن گندم‌های اینکورن و امر و جو دو ردیفـه بـه وجود آمده‌اند و در سرتا سر خاور نزدیک آثار آن‌ها یافت شده است که شامل مناطقی از فلات آنـاتولی در شمال ترکیه و جنوب عراق و خوزستان و ایلام بوده است (نور محمدی و همکاران، ۱۳۸۰).

۱-۲- گیاه‌شناسی

گندم گیاهی است یکساله، تک‌لپه، خانواده گندمیان ***(Gramineae)*** و از جنس تریتیکوم ***(Triticum)*** که دارای گونه‌های زیاد وحشی و زراعی است (بهنیا، ۱۳۷۳). سیسـتم ریشـه‌ای در گنـدم ماننـد سـایر غـلات سطحی و افشان است. ریشه‌های ثانوی در هنگام پنجه‌زدن از گره‌های مجاور سطح خاک به وجود می‌آینـد و برخی از آن‌ها مانند ریشه‌های اولیه به طور عمودی و به سطح پایین خاک نفوذ می‌کنند و برخی به اطراف پخش شده و قشر فوقانی خاک را از یک توده متراکم ریشه پر می‌کننـد (نورمحمـدی و همکـاران، ۱۳۸۰). ساقه گندم ماسوره‌ای و بدون انشعاب است. درون ساقه برخـی از نژادهـا پـر و در تعـدادی نیمـه پـر و در

بسیاری خالی است. روی ساقه گندم برجستگی‌های به نام گره وجود دارد. فاصله بین دو گره را میان گره می‌نامند. روی هر یک از برجستگی‌ها یک برگ به طور متناوب قرار دارد. هر برگ گندم از دو قسمت غلاف و پهنک تشکیل شده اشت. پهنک برگ معمولا در محل گره بالاتر به غلاف برگ متصل است. غلاف فاصله میان گره را پوشانده و در محل گره پایین‌تر به ساقه متصل است. در محل اتصال پهنک برگ به غلاف در هر قسمت آن یک زائده بیرنگ به نام گوشوارک[1] وجود دارد. در بین دو گوشواره یک پرده بیرنگ به نام لیگول[2] و به طول ۳-۲ میلیمتر وجود دارد که در امتداد ساقه و به سمت بالا کشیده شده است (خدابنده، ۱۳۷۱).

در انتهای ساقه گندم، سنبله تشکیل می‌شود. گره‌ها در سنبله بسیار به هم نزدیک هستند و محور سنبله را تشکیل می‌دهند. روی هر بند، یک سنبلچه وجود دارد که هر سنبلچه دارای ۳ تا ۵ گلچه است. هر سنبله گندم معمولا دارای ۵۰-۲۵ دانه است اما سنبله‌هایی با قدرت تولیدی بیشتر نیز وجود دارد (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰).

گندم گیاهی خودگشن و با دگرگرده افشانی کم، است. گل‌های گندم دوجنسه، دارای سه پرچم و یک مادگی است. مادگی دارای دو کلاله پر مانند است. اندام نر از سه پرچم با میله بلند و ظریف تشکیل شده است (یزدی صمدی و عبدمیشانی، ۱۳۷۵). ریشک، پهنک برگ تغییر شکل یافته‌ای است که فقط رگبرگ میانی آن‌ها باقی مانده است. احتمال دارد برخی از نژادهای گندم فاقد ریشک و یا دارای ریشک کوتاهی باشند. معمولا گندم‌های ریشک‌دار از گندم‌های بدون ریشک عملکرد بیشتری دارند (بهنیا، ۱۳۷۳).

---

1. Auricule
2. Ligule

۱-۳- طبقه‌بندی گندم از لحاظ ژنتیکی

گندم به خانواده گندمیان (گرامینه یا پواسه)، طایفه هوردیه وجنس تریتیکوم تعلق دارد. گونه‌های اهلی و وحشی آن از لحاظ تعداد کروموزوم به سه گروه دیپلوئید (*n=2x=14 ،AA ،BB ،DD*)، تتراپلوئید (۲*n=4x=28=AABB*) و هگزاپلوئید (۲*n=6x=42=AABBDD*) تقسیم می‌شوند. گونه‌های تتراپلوئید آمفی‌پلوئید حاصل از تلاقی دو دیپلوئید هستند و گونه‌های هگزاپلوئید آمفی‌پلوئید ناشی از تلاقی یک گونه دیپلوئید با یک گونه تتراپلوئید هستند. گونه‌های گندم نان، *T. aestivum*، گندم ماکارونی یا دوروم، *T. durum* و گندم کمپاکتوم، *T. compactum* نزدیک به ۹۰ درصد تولید گندم جهان را تشکیل می دهند. سایر گونه های گندم از لحاظ مطالعات گیاه‌شناسی و اصلاح نباتات مهم هستند (کاظمی اربط، ۱۳۷٤).

ارقام گندم را می‌توان، براساس عکس العمل آن‌ها به طول روز و دما به سه گروه گندم‌های زمستانه، بهاره و حدواسط تقسیم نمود. ارقام زمستانه را فقط در پاییز می‌توان کشت کرد. ارقام بهاره را می‌توان در بهار و یا در مناطقی که زمستان‌های ملایم دارند در پاییز یا زمستان نیز کشت کرد و ارقام حدواسط را می‌توان هم در پاییز و هم در اوایل بهار کشت کرد (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰).

۱-٤- اهمیت اقتصادی، سطح زیر کشت و تولید گندم

گندم نان (*Triticum aestivum L.*) یکی از مهمترین گیاهان زراعی دنیا به شمار می‌آید و تولید جهانی آن حدود ٦۰۰ میلیون تن در سال است (راجارام، ۲۰۰۱، ۲۰۰۵). گندم در بیش از ۲٤۰ میلیون هکتار از مزارع جهان کشت می‌شود و رتبه اول را از لحاظ سطح زیر کشت دارا است. گندم منبع اصلی کربوهیدرات جمعیت جهان را تشکیل می‌دهد و دانه آن حاوی درصد بالایی از مواد معدنی، ویتامین، چربی و پروتئین است. غالباً رژیم‌های غذایی بر پایه گندم مقادیر بیشتری فیبر، نسبت به رژیم‌های غذایی بر پایه گوشت دارند (کورتیس، ۲۰۰۲). این گیاه منبع مهمی برای تغذیه دام نیز به شمار می‌آید و دانه‌هایی با کیفیت پائین

برای مصارف غذائی، در صنایع تولید چسب، کاغذ و الکل استفاده می‌شوند. حدود ٦٥٪ دانه گندم به طور مستقیم به مصرف غذای انسان می‌رسد، ٢١٪ آن صرف تغذیه دام‌ها (علوفه)، ٨٪ برای مواد دانه‌ای و ٦٪ برای مصارف صنعتی استفاده می‌شود (کوباتا و همکاران، ١٩٩٢). تولید ارقام پاکوتاه و سازگار، که دارای ژن‌های کاهنده ارتفاع بوته، *rht1* و *rht2*، هستند که درگیاهان مقاوم به سرما به حالت مغلوب، باعث افزایش ٤٠ درصد در عملکرد دانه شد. علاوه بر افزایش عملکرد، کیفیت محصول نیز در این ارقام بهبود یافت (پنگ و همکاران، ١٩٩٩). به طوری که تولید جهانی گندم در فاصله سال‌های ١٩٩٠-١٩٥١ از رشد بالایی برخوردار شد و در سال ١٩٩٠ این مقدار به ٥٢٩ میلیون تن رسید و پس از آن از روند تقریباً ثابتی برخوردار بوده است. بیشترین افزایش در تولید گندم ناشی از افزایش عملکرد دانه در هکتار است. در سال ١٩٥٧ عملکرد گندم یک تن در هکتار بود که این میزان در سال ١٩٨٠ تا ٢ تن در هکتار افزایش یافت و در ١٩٩٥ به ٢/٥ تن در هکتار نیز رسید.

به طور کلی تلاش جهانی پژوهشگران، طی ٥٠ سال گذشته سبب شده است تا عملکرد و پایداری گندم به طور قابل ملاحظه‌ای افزایش یابد (ویلیام و همکاران، ٢٠٠٥). آمارهای موجود نشان می‌دهند که جمعیت جهان تا سال ٢٠٢٥ میلادی به ٧/٩ میلیارد نفر خواهد رسید ولی در بهترین شرایط سالانه ٨٠٠ میلیون تن گندم برای تامین غذای جمعیت جهان، نیاز خواهد بود. تامین این مقدار، اهمیت رشد سریع و مداوم در تولید گندم را آشکار می‌سازد (راجارام، ٢٠٠٥؛ فائو، ٢٠٠٩). بنابراین، تولید ارقام پرمحصول با مقاومت یا تحمل به تنش های زیستی و غیرزیستی همواره مدنظر اصلاح گران بوده است (ویلیام و همکاران، ٢٠٠٥).

در سال زراعی ٨٨-١٣٨٧ سطح زیر کشت گندم ٦٦٤٧٣٦٨ هکتار بود که از این مقدار ٢٤٤٣٠٣٦ هکتار مربوط به کشت آبی و ٤٢٠٤٣٣١ هکتار مربوط به کشت دیم بود. این مقادیر نشان می‌دهد که ٣٦/٧٥٪ سطح کشت گندم کشور مربوط به کشت آبی و ٦٣/٢٥٪ آن مربوط به کشت دیم است. در همین

سال میزان کل تولید گندم درکشور ۱۳٤۸٤٤٦٥ تن بوده است که ۸۹۷۱۹۵۸ تن از گندم آبی و ٤٥۱۲٥۰۷ تن از گندم دیم بدست آمد. به عبارت دیگر ٦٦/٥٤٪ تولید، مختص کشت آبی و ۳۳/٤٦٪ به کشت دیم تعلق داشت. بر این اساس متوسط عملکرد گندم آبی ۳٦۷۲/٤٦ و گندم دیم ۱۰۷۳/۳ کیلوگرم در هکتار برآورد شده است (بی نام، ۱۳۸۸).

۱-٥- سازگاری گندم

گندم به دلیل دارا بودن ویژگی‌های ژنتیکی متفاوت، تقریبا در تمام دنیا کشت می‌گردد. گندم گر چه یک گیاه مناطق معتدل است، ولی در مناطق مختلف آب و هوایی نیز کشت می‌شود. این گیاه همچنین در مقابل تغییرات ارتفاع از سطح دریا مقاومت زیادی دارد (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰). گندم دارای سازگاری وسیع به شرایط آب و هوائی متفاوت بوده و عرض‌های جغرافیائی ۳۰ الی ٦۰ درجه شمالی و ۲۷ الی ٤۰ درجه جنوبی مناسب‌ترین اقلیم‌های کشت گندم محسوب می‌شوند. دمای بهینه برای رشد گندم ۲٥ درجه سانتی‌گراد است و دماهای کمینه و بیشینه رشد به ترتیب ۳ و ۳۰ درجه سانتی‌گراد می‌باشند.

مقدار آب لازم برای گندم در طول فصل رشد ۸ -٤ هزار متر مکعب در هکتار است و برای تولید یک کیلوگرم ماده خشک نیاز به ٥۱۳ لیتر آب دارد (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰). گندم در خاک‌های متفاوتی می‌روید و بهترین خاک‌ها برای زراعت آن خاک‌های لومی، لومی رسی و لومی شنی است. این گیاه خاک‌های اسیدی را تحمل نمی‌کند و در زمین‌هایی با pH بین ۷/٥-٦ بهتر می‌روید (کاظمی اربط، ۱۳۷٤).

بذر گندم در دمای حدود سه یا چهار درجه سانتی‌گراد شروع به جوانه زدن می‌کند ولی در این دما سبز شدن آن کند است. دمای مطلوب برای جوانه زدن و سبز شدن، ۱۲ تا ۱٥ درجه سانتی‌گراد است. گر چه گیاهان جوان به سرما مقاوم هستند، ولی رشد رویشی مناسب آن‌ها معمولاً در دمای ۱٦-۱۷ درجه

سانتی‌گراد انجام می‌گیرد (کوچکی، ۱۳۷۳). ارقام گندم زمستانه از ارقام جو زمستانه به سرمازدگی زمستانی مقاوم‌تر هستند و به این سبب گندم زمستانی در مناطقی که زمستان‌های سردتری دارند، نسبت به جو زمستانی عملکرد بیشتری دارد. مجموع دما در طول زندگی برای گندم‌های زمستانی ۲۳۰۰ -۲۱۰۰ درجه سانتی‌گراد (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰) است. قابل ذکر است که زراعت گندم منحصر به مناطق سردسیر نمی‌شود و در مناطق گرمسیر و نیمه گرمسیر نیز کشت می‌شود (بهنیا، ۱۳۷۳).

۱-٦- تنش سرما

الگوی گسترش گیاهان در پهنه گیتی را می‌توان با مناطق دمایی کره زمین منطبق کرد و از این رو دما در زمره اصلی‌ترین عوامل تعیین کننده دامنه پراکندگی گیاهان به شمار می‌رود. تنش‌های محیطی، از جمله سرما، سبب کاهش قابل توجه در عملکرد گیاهان می‌شود. بویر (۱۹۸۲) معتقد است که پتانسیل ژنتیکی برای عملکرد بالا در ژنوتیپ‌های گندم وجود دارد ولی آن چه را که این ژنوتیپ‌ها فاقد هستند، سازگاری و تحمل کمتر آن‌ها در مقابل تنش‌های زنده و غیر زنده است. دمای پایین یکی از مهمترین تنش‌های غیرزنده است که رشد، تولید و گسترش زراعت گندم‌های بهاره و زمستانه را تحت تاثیر قرار می‌دهد، در عین حال تحمل گندم پاییزه به سرما بیشتر از گندم بهاره است. سازگاری به سرما و بهاره‌سازی دو سازکار مهم مرتبط به هم هستند که غلات برای تنش دماهای پایین به کار می‌گیرند (سوتکا، ۲۰۰۱).

۱-۷- سرمازدگی و انجماد در گیاهان

سرمازدگی مجموعه فرایندهای مربوط به تغییرات فیزیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی است که از رویارویی گیاه با دماهای پایین پدید می‌آید (گوردن و همکاران، ۱۹۹۷). با توجه به گزارش‌ها می‌توان گفت که دو مرحله بسیار حساس به تنش سرما در دوران رشد گیاه وجود دارد که یکی مربوط به اوایل پاییز (که گیاه هنوز روند سازگاری را به خوبی طی نکرده است) و دیگری اواخر زمستان یا اوایل بهار (که گیاه از

حالت سازگاری به سرما خارج شده است) می‌باشد (خواجه پور، ۱۳۷۳). بروز تنش سرما موجب تحریک مجموعه‌ای از سازوکارهای سازشی در گیاه می‌شود که در نهایت زمینه تحمل گیاه را به ارمغان می‌آورد. این مرحله سازش با فعال‌سازی گروهی از تنظیم کننده‌های پاسخ به سازش و تغییرات فیزیولوژیکی و متابولیکی حاصل از تنش همراه است. به طور کلی سرمازدگی حالتی است که گیاه در نتیجه بروز دماهای پایین‌تر از حد مطلوب برای رشد گیاه اما بالاتر از دمای انجماد، دچار خسارت می‌شود. محدوده دمای زیان بار برای گیاه بین صفر تا ۱۵ درجه سانتی‌گراد در نوسان است و معمولا در گیاهان سازگار به آب و هوای گرم به وقوع می‌پیوندد. از سوی دیگر خسارت‌های مربوط به نوع دیگر از تنش سرما که از آن به تنش انجماد یاد می‌شود، در نتیجه دماهای پایین صفر رخ می‌دهد (نیلسن و اورکات، ۱۹۹۶). خسارت اصلی تنش انجماد ناشی از تشکیل کریستال‌های یخی است که موجب تخریب ساختار سلولی می‌شود. فرایند تشکیل یخ ابتدا در دیواره‌های سلولی و فضاهای خالی بین سلولی رخ می‌دهد و سپس به تدریج با رشد کریستال‌های یخی زمینه گسترش به سیتوپلاسم سلولی فراهم می‌آید که موجب مرگ در گیاهان حساس می‌شود، اما در گیاهان مقاوم تشکیل کریستال‌ها فقط محدود به فضای بین سلولی می‌شود (توماشو، ۱۹۹۸). به طور کلی آثار تنش یخ‌زدگی درگیاه عبارتند از: تشکیل کریستال‌های یخ در فضای بین‌سلولی که منجر به خروج آب از سلول‌ها و از دست رفتن آب سلول می‌گردد، ایجاد اختلال در ساختمان‌های غشایی از جمله به هم چسبیدن غشاها، وارد آمدن آسیب مکانیکی به سلول‌ها و بافت‌ها بر اثر رشد کریستال‌های یخ، تغییر در ساختمان پروتئین‌ها و تخریب کمپلکس‌های ماکرومولکول‌ها، توقف واکنش‌های آنزیمی، تولید انواع اکسیژن فعال (ROS[1]) که منجر به تنش اکسیداتیو و صدمه دیدن ماکرومولکول‌های مختلف درون‌سلولی می‌گردد (پالوا، و همکاران، ۲۰۰۲). در غلات زمستانه سرما دو نقش متضاد را ایفاء می کند. سرما برای

1. *Reactive Oxygen Species*

بهاره شدن و در نتیجه گلدهی، امری ضروری است ولی در عین حال پس از بهاره شدن از جمله عواملی است که رشد را محدود می‌کند (فاولر و لیمین، ۲۰۰۲).

۱-۷-۱- یخ‌زدگی بین سلولی و درون سلولی

انجماد در گیاهان می‌تواند درون سلولی و یا برون سلولی باشد. یخ‌زدگی درون سلولی ساختار پروتوپلاسمی را تخریب و سلول را از بین می‌برد ولی یخبندان برون سلولی منجر پسابیدگی[1] به سلول می‌شود (دشتی و همکاران، ۱۳۸۰) .در یخ‌زدگی برون سلولی، تشکیل یخ ابتدا در بافت‌های شروع می‌شود که پتانسیل اسمزی ضعیف‌تری دارند (بورک و لیندو، ۱۹۹۰). در این حالت کریستال‌های یخی نمی‌توانند از غشاهای سالم عبور کنند و وارد سیتوپلاسم شوند، بنابراین کریستال‌ها با مصرف آب سیتوپلاسم از خلال غشای سلولی گسترش می‌یابند و لذا غلظت املاح در فضای بین سلولی بتدریج کاهش یافته ولی پتانسیل اسمزی این بخش بدلیل تشکیل و گسترش کریستال‌های یخ افزایش می‌یابد. این فرایند تا زمانی ادامه خواهد داشت که بین غلظت املاح و تغییرات پتانسیل اسمزی حاصل از یخ‌زدگی تعادل برقرار شود (مازور، ۱۹۷۰). با افزایش حجم کریستال‌های یخی به تدریج خسارت غشایی بیشتر و تراوش محلول از غشا و پسابیدگی بیشتر سلولی رقم می‌خورد (لویت، ۱۹۸۰). با استقرار گیاهان در دماهای پایین‌تر از صفر درجه سانتی‌گراد، زمینه انجماد برون سلولی بافت‌ها فراهم می‌آید. تشکیل یخ در بیرون سلول موجب کاهش پتانسیل آب در خارج سلول و در نتیجه خروج آب از سیمپلاست و پسابیدگی سلولی می‌شود. بنابراین در سطح سلول تنش انجماد با تنش پسابیدگی همراه بوده و لذا تحمل در برابر انجماد از همبستگی بالایی با تحمل به پسابیدگی همراه است (توماشو، ۱۹۹۸). پسابیدگی ناشی از انجماد می‌تواند منجر به اختلال در ساختار غشاء گردد که ظاهرا مهمترین خسارت انجماد محسوب می‌شود (استپانکوس و

---

1. Dehydration

همکاران، ۱۹۹۳). ثابت شده است که قرارگیری طولانی مدت در دماهای پایین صفر منجر به ایجاد خسارت حتی در گندم پاییزه می‌گردد (دشتی و همکاران، ۱۳۸۰؛ گری و همکاران، ۱۹۹۷؛ گوستا و همکاران، ۱۹۹۷؛ واگوجفالوی و همکاران، ۲۰۰۰). گزارش شده است که در دماهای انجماد پایین حدود C ^{o}۲- تا C ^{o}٤- غالب‌ترین خسارت به گیاهان عادت‌دهی نشده، خسارت ناشی از چرخه های انجماد و آب شدن یخ است. در دماهای زیر C ^{o}٤- تا C ^{o}۱۰- خسارت غالب در این گیاهان چسبیدن دو لایه غشاء سلولی به هم است. در دماهای زیر C ^{o}۱۰- آبگیری شدیدتر است و بیش از ۹۰ درصد آب فعال اسمزی به خارج از سلول انتقال می‌یابد. در نتیجه این امر ممکن است خسارتی از قبیل ایجاد شکاف ناشی از انبساط یخ و زخم‌های بافتی حاصل شود. در دماهای کم القای مکانیسم‌های آنتی‌اکسیداتیو و افزایش سطوح قند در فضای اپوپلاستیک صورت می‌گیرد (توماشو، ۱۹۹۸؛ پیرس، ۱۹۹۹). با وجود این می‌توان چنین گفت که مهمترین و برجسته‌ترین خسارت ناشی از یخبندان، آسیب به سطح غشاء است (توماشو، ۱۹۹۸). اگر سرعت سرد شدن به اندازه کافی آهسته باشد، اجازه می‌دهد تعادل اسمزی برقرار شده و تراوش آب به خارج از سلول با کاهش دما ادامه یابد. سرعت سرد شدن زیاد باعث تغییر در تعادل اسمزی شده و تشکیل یخ خارج سلولی سریع‌تر از انتشار آب اسمزی به خارج از سلول رخ می‌دهد. در نتیجه یخزدگی درون سلولی اتفاق می‌افتد (مازور، ۱۹٦۳). براساس گزارش لیبو (۱۹۹۷) یخزدگی درون سلولی اغلب منجر به مرگ سلول می‌شود.

۱-۸- مکانیسم‌های مقاومت به سرما در گیاهان

بطور کلی گیاهان دو مکانیسم عمده برای محافظت خود در برابر تنش یخ زدگی دارند: اجتناب از یخزدگی و تحمل به یخزدگی، گیاهان طی مکانیسم اجتناب ممکن است با کم کردن آب قابل یخ زدن و یا

بوسیله فراسرمایی[1] از تشکیل یخ جلوگیری به عمل آورند. با این حال اجتناب از یخزدگی ارزش محدودی دارد چرا که تنها در اندام‌های خاصی مانند بذر یا جوانه‌های زمستان گذران رخ می‌دهد. مکانیسم تحمل به یخزدگی مکانیسم اصلی مقاومت در برابر تنش یخزدگی محسوب می‌شود. تحمل به یخزدگی شامل تحمل به آبگیری ناشی از تشکیل بلورهای یخ برون سلولی و اجتناب از آبگیری از طریق پایین آوردن دمای انجماد شیره برون سلولی است که در اثر تجمع برخی مواد در طول فرایند سازگاری به سرما[2] ایجاد می‌شود (لویت، ۱۹۸۰).

۱-۸-۱- فراسرد شدن

ازجمله مهمترین عوامل تحمل به سرما پدیده فراسرد شدن است، فرایندی که طی آن با وجود کاهش دما به حد پایین‌تر از نقطه انجماد رویداد انجماد در آن رخ نمی‌دهد. معمولا مایعات در دماهای پایین‌تر از نقطه انجماد و در صورت وجود هسته یخ به صورت کریستال در می‌آیند به طوری که یک شبکه کریستال پیرامون هسته یخ شکل می‌گیرد اما در غیاب حضور هسته یخ، فاز مایع در دماهای زیر انجماد تا مرحله پیدایش هسته همگون کریستالی[3] ادامه می‌یابد. اگر بازهم شرایط تشکیل هسته‌های کریستالی فراهم نشود در مرحله بعد فاز انتقالی شیشه‌ای رخ می‌دهد که انجمادی بی‌شکل است و در دماهای بسیار پایین‌تر رخ می‌دهد (دی‌بندتی و استنلی، ۲۰۰۳). با توجه به این که مقابله گیاهان در کشت پاییزه با دمای پایین و همچنین تنش‌های انجماد معمول است، گیاهان با استفاده از این فرایندها از خسارت تنش انجماد جلوگیری می‌کنند (لیمین و فاولر، ۱۹۸۳).

1. Supercooling
2. Cold acclimation
3. Crystal homogeneous nucleation

۱-۸-۲- عادت‌دهی به سرما

از جمله سازوکارهای مقاومت گیاهان به تنش‌های محیطی به ویژه سرما، فرایند سازگاری است. فرایندی که طی آن گیاه با قرارگیری در معرض دماهای پایین اما بالای صفر، مقاومت تدریجی در جهت روریارویی با دماهای زیر صفر پیدا می‌کند (توماشو، ۱۹۹۸). گیاهانی که به سرما سازگار شده‌اند با کمک تغییراتی که در سازوکارهای سلولی ایجاد می‌کنند، بیان ژن‌ها را تحت تاثیر قرار می‌دهند، همچنین موجب تغییر ترکیبات غشایی و تجمع آنتی اکسیدان‌ها و ماکرومولکول‌های القا شده به وسیله‌ی تنش می‌شوند (زین و بروز، ۲۰۰۰). ایلیوت و همکاران (۲۰۰٦) اظهار داشتند که قرار دادن بوته‌های گندم در دمای ۳- درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۸-۱۲ ساعت قبل از آزمون انجماد، موجب افزایش درجه تحمل گیاه به سرما می‌شود. عادت‌دهی می‌تواند متوقف شود، معکوس شود و دوباره شروع گردد (رشیدی اصل و همکاران، ۲۰۰۹). در صورت ایجاد شرایط مناسب آب و هوایی گیاهان می‌توانند مجددا به رشد و نمو خود ادامه دهند که به این فرایند رفع عادت‌دهی[1] گویند. این فرایند از طریق مکانیسم‌هایی مانند تغییرات فیزیولوژیکی و بیان ژن‌های وابسته به سرما انجام می‌گیرد. اما اگر شرایط نامطلوب گردد گیاه رفع عادت‌دهی شده ممکن است که بیشتر مقاومت از دست رفته را باز سازی کنند که این پدیده را عادت‌دهی مجدد[2] می‌نامند (کالبرر و همکاران، ۲۰۰٦). مطالعات عادت‌دهی مجدد نشان داده‌اند که گندم زمستانی قادر به تجدید دوباره میزان بالای تحمل سرما در طی عادت‌دهی مجدد است، به شرطی که این وضعیت قبل از رفع نیاز بهاره‌سازی آن‌ها رخ دهد. قابل ذکر است که بعد از اشباع بهاره‌سازی توانایی گیاهان برای عادت‌دهی مجدد به تدریج از دست می‌رود (محفوظی و همکاران، ۲۰۰۱a).

1. De-acclimation
2. Re- acclimation

سازگاری به سرما یک صفت پلی‌ژنیک است و توسط تعداد زیادی ژن کنترل می‌شود. این ژن‌ها تولید پروتئین‌ها و متابولیت‌های نگه‌دارنده ساختمان‌های سلولی در مقابل آثار منفی یخبندان و کم‌آبی حاصل از آن را کنترل می‌کنند (پالوا و همکاران، ۲۰۰۲). برخی از این ژن‌ها کد کننده پروتئین‌هایی هستند که نقش بیولوژیکی آنها مشخص است. از بین این پروتئین‌ها می‌توان به پروتئین‌های ضد یخ[1]، دی هیدرین‌ها[2] و سایر پروتئین‌های خانواده *LEA*[3]، پروتئین‌های شوک حرارتی و چاپرون‌ها، پروتئین‌های مرتبط با پاتوژن‌ها، پروتئین‌های دخیل در مسیرهای پیام رسانی و نسخه برداری و آنزیم‌های دخیل در مسیرهای متابولیکی پاسخ به دمای پایین اشاره نمود (هوگز و دان، ۱۹۹٦).

۱-۸-۲-۱- پروتئین‌های ضد یخ

پروتئین‌های ضد یخ در بسیاری از موجودات زنده مقاوم به یخزدگی از جمله ماهی‌ها، حشرات، باکتری‌ها، قارچ‌ها و گیاهان شناسایی شده‌اند (گریفیت و همکاران، ۱۹۹۷). این پروتئین‌ها اولین بار در ماهی‌ها به عنوان عواملی که سبب کاهش نقطه انجماد سرم خون می‌شود شناسایی شدند (دووریس و همکاران، ۱۹۷۰). تجمع این پروتئین‌ها همراه با افزایش مقاومت به تنش سرما و یخزدگی است. ثابت شده این پروتئین‌ها در کاهش دمای انجماد در برگ‌های سازگار شده به سرما نقش دارند و مانع از تشکیل یخ بین سلولی می‌شوند. این پروتئین‌ها مستقیماً با سطح کریستال‌های یخ تماس برقرار کرده و مانع از اتصال بیشتر مولکول‌های آب به این کریستال‌ها شده و سبب کوچک ماندن آنها می‌شوند (بریتون و همکاران، ۲۰۰۰). بنابراین پروتئین‌های ضد یخ با ممانعت از تشکیل کریستال‌های بزرگ یخ، مانع از آسیب فیزیکی به سلول می‌شوند.

---

1. Antifreez protein
2. Dehydrin
3. Late Embryogenesis Abundant

۱-۸-۲-۲- دی‌هیدرین‌ها و سایر پروتئین‌های خانواده *LEA*

تغیر در تظاهر، تجمع و ساخت پروتئین‌ها در پاسخ به تنش‌های محیطی از مکانیسم‌های مهم گیاهان در جهت حفاظت از متابولیسم سلولی و یا سازگاری تلقی می‌شود (مالی امیری و همکاران، ۲۰۱۰). ساخت پروتئین‌های آب‌دوست و پروتئین‌های *LEA* بخشی از این نوع پاسخ هستند که در گیاهان، جلبک‌ها، قارچ‌ها و باکتری‌ها دیده شده و به عنوان یکی از مولفه‌های برجسته سازگاری گیاهان تحت شرایط تنش محسوب می‌شوند (ویس، ۲۰۰۳). دی‌هیدرین‌ها، گروه دوم پروتئین‌های *LEA* یا پروتئین‌های پاسخ دهنده به اسید آبسیزیک هستند که در سلول‌های گیاهی در پاسخ به محرک‌های محیطی موثر در پسابیدگی شامل خشکی، سرما، شوری تولید می‌شوند. دی‌هیدرین‌ها در قسمت‌های متنوع سلولی مانند سیتوسل، هسته، میتوکندری و واکوئل و در نزدیکی غشا سلولی تجمع می‌یابند (دنی‌لوک و همکاران، ۱۹۹۸). دی‌هیدرین‌ها چند کاره هستند و شناسایی فعالیت‌های آن‌ها ضروری است. مطالعات نشان داده‌اند که این پروتئین‌ها دارای ساختار نامشخص هستند و این وضعیت به طور پایدار در آن‌ها دیده شده است و به علت این ویژگی می‌توانند پیرامون سطح ماکرومولکول‌ها قرار گیرند و با اتصال به ماکرومولکول‌ها می‌توانند نقش حفاظت از آنزیم‌ها را داشته باشند به عنوان مثال در اتصال به ماکرومولکول‌ها، ساختار دوم دی‌هیدرین از وضعیت نامنظم به وضعیت منظم تغییر می‌کند (سکاردی و همکاران، ۱۹۹٤). این ویژگی نشان می‌دهد که آن‌ها در حفاظت از یخ‌زدگی غشای پلاسمایی در مقابل تنش‌های یخ‌زدگی و پسابیدگی، فعال هستند و بنابراین از ناپایداری غشا پلاسمایی در شرایط تنش جلوگیری می‌کنند (دنی‌لوک و همکاران، ۱۹۹۸). روش‌های بیولوژیکی نشان داده‌اند که تجمع پروتئین‌های دی‌هیدرین تحت تنش سرما در بافت‌های آوندی و اپیدرمی، که مناطق ترجیحی هسته‌های یخی هستند، دیده شده است (الاکونچا و براو، ۲۰۰۵). در طی دوره یخ‌زدگی شکل‌گیری کریستال‌های یخ بین سلولی در بافت‌های زیر اپیدرم و پیش‌آوندی همزمان آغاز می‌شود.

سلول‌های مجاور با این مناطق بیشتر احتمال دارد تحت تاثیر تنش پسابیدگی و تنش یونی قرار گیرند که نتیجه آن مهاجرت آب برای رشد بین سلولی کریستال‌های یخی است. بنابراین منطقی به نظر می‌رسد که تحمل گیاهان به تنش‌های غیرزنده عمدتا وابسته به توانایی آن‌ها در حفاظت نواحی آوندی در برابر پسابیدگی باشد (رورات، ۲۰۰۶). سه ژن القا شده به وسیله سرما به نام‌های *WCS120*[1]، *Wcor410*[2] و *Wcor14* در گندم مورد مطالعه قرار گرفتند که تجمع پروتئین *WCS* همبستگی مستقیم با افزایش تحمل به یخزدگی در گندم داشت و حداکثر انباشتگی این پروتئین با حداکثر تحمل به یخزدگی در گیاهان همراه بود (حیدروند و مالی امیری، ۲۰۱۰). این پروتئین‌ها بیشتر در مریستم‌های انتهایی و در بافت‌های متحمل به یخزدگی تجمع می‌یابند و این مشاهدات با این حقیقت که بقای گندم پاییزه در زمستان با ظرفیت بافت‌های مریستم انتهایی ارتباط دارد، سازگار است (رورات، ۲۰۰۶).

تحمل به سرما در گیاهان وابسته به، میزان تجمع نشاسته است. نشاسته منبع اصلی مونوساکاریدها و دی‌ساکاریدهایی است که سلول را در برابر تخریب ناشی از پسابیدگی حفاظت می‌کنند. بنابراین، حفظ فعالیت الفا آمیلاز عامل بسیار مهمی در تجزیه نشاسته به شمار می‌رود. آزمایش‌ها نشان داده‌اند که حضور این پروتئین فعالیت کاتالیتکی آلفا آمیلاز و میزان مناسبی از هیدرولیز نشاسته در طول دمای پایین را تحریک می‌کنند (رین و همکاران، ۱۹۹۹). دی‌هیدرین باعث تجمع آب در مجاورت آلفا آمیلاز می‌شود که یک پیش زمینه برای شکل گیری کمپلکس آنزیم سوبسترا و تجزیه نشاسته است (الاگلوا و همکاران، ۲۰۰۳).

1. Wheat Cold-Specific
2. Wheat Cold- resistance

۱-۹- بهاره‌سازی

گندم برای انتقال از مرحله رویشی به زایشی نیازمند یک دوره سرما است که از آن به نام نیاز بهاره‌سازی یاد می‌شود (گاردنر و بارنت، ۱۹۹۰). عوامل موثر بر فرایند بهاره سازی عبارت از شدت و مدت سرما، روش سرمادهی، ژنوتیپ، مرحله نمو و هورمون‌های رشد هستند (تریون و متزر، ۱۹۷۰؛ راوسون و همکاران، ۱۹۹۸). ارقام گندم از نظر نیاز به سرما برای رشد زایشی به تیپ‌های بهاره (بی‌نیاز به سرما برای ظهور سنبله) و زمستانه (نیازمند به سرما برای ظهور سنبله) و بهاره-زمستانه (بی تفاوت به سرما در ظهور سنبله) تقسیم می‌شوند (خواجه عطاری و همکاران، ۱۳۷۸). موثرترین دما برای تامین نیاز بهاره‌سازی گندم بسته به رقم متفاوت است (فاولر و همکاران، ۱۹۹٦). راوسون و همکاران (۱۹۹۸) دریافتند که موثرترین دما برای تامین نیاز بهاره‌سازی (برحسب حداقل واحدهای حرارتی لازم برای رسیدن سنبله دهی) ارقام مختلف گندم (با نیاز بهاره‌سازی مختلف)، ٦ درجه سانتی‌گراد است و پس از آن به ترتیب ۳، ۸، ۱۰ و ۱۲ درجه سانتی‌گراد قرار دارند. نیاز بهاره سازی بعد ازشش هفته سرمادهی برآورده می شود زیرا، زمان خوشه دهی ارقام گندم پس از ٦، ۸ و ۱۰ هفته تیمار بهاره‌سازی یکسان می‌باشد. اگر چه تاثیر بهاره‌سازی در رشد رویشی گیاه پیش از آغاز گلدهی است ولی ارتباط ژنهای بهاره‌سازی با تعداد و اندازه برگ‌ها و تعداد سنبلچه‌ها حاکی از ادامه اثر آنها پس از آغازگلدهی گیاه می‌باشد. لذا روزهای لازم تا ظهور سنبله را به عنوان شاخص مناسب درپاسخ گیاه به بهاره سازی می‌دانند (کینگ و همکاران، ۱۹۹۷).

۱-۱۰- دوره نور

گیاهان را براساس طول روز به دو دسته روز بلند و روز کوتاه تقسیم می‌کنند. در گیاهان روز بلند انتقال از مرحله رویشی به زایشی با افزایش طول روز تسریع می‌گردد و روزه‌های کوتاه منجر به تاخیر در گلدهی و تعویق انتقال از مرحله رویشی به زایشی می‌شوند. درگیاهان روز کوتاه انتقال از مرحله رویشی به زایشی

با کاهش طول روز تسریع می‌گردد و روزهای بلند منجر به تأخیر در گلدهی می‌گردند (خواجه پور، ۱۳۷۳). طولانی شدن رشد رویشی در غلات به وسیله روزهای کوتاه باعث می‌شود گیاهان دماهای پایین را برای دوره‌های طولانی‌تری تحمل کنند (محفوظی و همکاران، ۲۰۰۱*b*). " برجستگی دوگانه"[1] نشان دهنده حالت فیزیکی انتقال از مرحله رویشی به زایشی است.

۱- ۱۱- اثر متقابل دوره روشنایی و بهاره سازی و نقش آن در تحمل دمای پایین

در بهار با افزایش یک‌باره دما، گیاهان رشد و نمو خود را از سر می‌گیرند و تحمل یخزدگی را از دست می‌دهند.گندم پاییزه برای این که از مرحله رویشی عبور کند و وارد مرحله زایشی گردد، می‌بایست قبلا شرایط محیطی خاصی را طی نماید که آن را بهاره‌شدن می‌نامند. مدت زمان هریک از دو مرحله رویشی و زایشی در گندم پاییزه به وسیله خصوصیات ژنتیکی گیاه مشخص می‌گردد. افزایش مدت مرحله رویشی باعث افزایش بیان ژن‌های تحمل به دمای پایین می‌شود و با ایجاد تأخیر در شروع مرحله زایشی تحمل دمای پایین در گیاه ایجاد می‌شود. اثر متقابل بین دوره روشنایی و بهاره‌سازی تعداد برگ نهایی را روی ساقه اصلی تعیین می‌کند (محفوظی و همکاران، ۲۰۰۱*a*).

۱- ۱۲- تأثیر نور و دوره روشنایی بر عادت‌دهی به دماهای پایین

سازگاری و مقاومت گیاه به سرمای زمستان بستگی به میزان توسعه گیاه در پاییز دارد. زمانی که گیاه وارد مرحله زمستان‌گذرانی می‌گردد باید قبلا مقادیر زیادی مواد قندی و پروتئین و مقدار کمتری آب ذخیره کند، تا مقاومت آن نسبت به سرمای زمستان افزایش یابد. سازگاری به شرایط زمستان به عوامل متعددی بستگی دارد. که در میان آن درجه حرارت و نور اهمیت زیادی دارند (فاولر و همکاران، ۱۹۹۶). دماهای ۱۰ تا ۱۵ درجه سانتی‌گراد در روز که در تناوب با دماهای صفر تا ۵ درجه سانتی‌گراد در شب باشند، برای این

1. Double ridge