

برآوردهای پارامترهای ژنتیکی و توارث‌پذیری صفات دخیل در فرآیند فتوسنتز در توده‌های گندم وحشی *Aegilops tauschii* تحت شرایط تنش

کم آبی

Estimation of genetic parameters and heritability of photosynthetic-related traits in *Aegilops tauschii* accessions under water deficit stress

علیرضا پورابوقداره^{۱*}، منصور امید^۲، محمدرضا نقوی^۳، علیرضا اطمینان^۳، علی اشرف مهربانی^۴

۱- پژوهشگر پسادکتری، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج، ایران

۲- استاد، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج، ایران

۳- استادیار، دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی، واحد کرمانشاه، کرمانشاه، ایران

۴- دانشیار، دانشکده کشاورزی دانشگاه ایلام، ایلام، ایران

Pour-Aboughadareh A^{1*}, Omidi M², Naghavi MR², Etminan A³, Mehrabi AA⁴

1. Post Doc. Researcher, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

2. Professors, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

3. Assistant Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Kermanshah Branch, Islamic Azad University, Kermanshah, Iran

4. Associate Professor, College of Agriculture, Ilam University, Ilam, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: a.poraboghadareh@gmail.com

(تاریخ دریافت: ۹۸/۷/۷ - تاریخ پذیرش: ۹۸/۹/۲۷)

چکیده

خویشاوندان وحشی گندم یکی از مهم‌ترین ذخایر ژنتیکی برای استفاده در برنامه‌های به‌نژادی گندم می‌باشند. در این تحقیق یک مجموعه مشکل از ۴۹ توده گندم دیپلوئید وحشی واجد ژنوم D (*Aegilops tauschii* Coss.) در دو شرایط عدم تنش و تنش کم آبی از نظر برخی از صفات مرتبط با فرآیند فتوسنتز مورد ارزیابی قرار گرفت. نتایج حاصل از تجزیه واریانس در شرایط تنش کم آبی نشان داد بین توده‌های مختلف از نظر صفات میزان کلروفیل a، کلروفیل b، محتوای کل کلروفیل، ظرفیت فتوسنتزی، حداکثر کارایی فیتوشیمیایی فتوسیستم II و بیوماس‌های تر و خشک گیاهچه اختلاف معنی‌داری وجود داشت. تنش کم آبی موجب کاهش کلبه صفات شد و بیش‌ترین میزان کاهش مربوط به بیوماس تر و خشک و هم‌چنین میزان کلروفیل b بود. علاوه براین، پارامترهای ژنتیکی نیز متأثر از شرایط تنش بودند به‌طوری‌که در شرایط تنش کم آبی میزان وراثت‌پذیری صفات افزایش یافت. در شرایط تنش کم آبی میزان پیشرفت ژنتیکی صفات اندازه‌گیری شده نیز افزایش یافت و دامنه آن بین ۵۴/۰۴ - ۳/۴۶ متغیر بود. بیش‌ترین مقدار پیشرفت ژنتیکی مربوط به صفات بیوماس تر (۵۴/۰۴ درصد)، میزان کلروفیل b (۲۹/۹۳) و ظرفیت فتوسنتزی (۲۶/۴۴ درصد) بود. تحت هر دو شرایط محیطی، بیش‌ترین میزان ضرایب تغییرات محیطی (ECV)، فنوتیپی (PCV) و ژنوتیپی (GCV) نیز مربوط به صفات بیوماس تر گیاهچه، کلروفیل b و ظرفیت فتوسنتزی بود. به‌طورکلی با توجه به وجود سطح بالایی از تنوع ژنتیکی در گونه *Ae. tauschii* و بالا بودن میزان وراثت‌پذیری صفات اندازه‌گیری شده در این گونه، انجام مطالعات تکمیلی بر روی این منابع ژرم‌پلاسمی توصیه می‌شود.

واژه‌های کلیدی

پیشرفت ژنتیکی

حداکثر کارایی فیتوشیمیایی فتوسیستم II

ضرایب تنوع

ژنوم D

مقدمه

در سال‌های اخیر تغییرات اقلیمی به واسطه بروز تنش‌های غیر زیستی مانند خشکی، گرما و شوری بر تولید محصولات کشاورزی تأثیر چشمگیری داشته است. در بین تنش‌های غیرزنده، خشکی یا کم آبی از لحاظ وقوع، شدت و طول دوره آن غیرقابل پیش‌بینی بوده و این تنش به‌عنوان شایع‌ترین تنش غیرزیستی در گیاهان با محدود کردن بخش قابل توجهی از اراضی کشاورزی جهان، عامل اصلی کاهش عملکرد بعد از عوامل بیماری‌زا در گیاهان زراعی می‌باشد (Biglouie et al. 2010). در مناطق خشک و نیمه خشک، یکی از راه‌حل‌های مناسب جهت مقابله با اثرات سوء محدودیت منابع آب، تهیه ارقام گندم متحمل به شرایط کم آبی و افزایش راندمان و کارایی مصرف آب می‌باشد. لذا به‌نظر می‌رسد در این مناطق، به‌نژادگران نیاز به درک عمیق فرایندهای تعیین‌کننده عملکرد محصول دارند (Blum et al. 1989). از این‌رو، شناسایی عوامل و صفات مؤثر در عملکرد محصول در این محیط‌ها می‌تواند در برنامه‌های به‌نژادی و مدیریت بهتر منابع آبی فعلی ارزشمند باشد. علاوه بر این، غربالگری ژرم‌پلاس‌گندم از نظر خصوصیات مهم فیزیولوژیک و بیوشیمیایی و هم‌چنین بهره‌مندی از ژن‌های مقاومت جهت به‌کارگیری آن‌ها در اصلاح ارقام متحمل به تنش برای مناطق خشک و نیمه خشک کشور یکی از اهداف مهم در تولید پایدار می‌باشد.

با توجه به محدودیت تنوع ژنتیکی قابل استفاده در گونه‌های زراعی اصلاح شده برای سازگاری به تغییرات اقلیمی و بنابراین شانس ضعیف دستیابی به تنوع آلی جدید در این ذخایر، استفاده از خویشاوندان وحشی و گونه‌های بیگانه می‌تواند یک منبع ژنی غنی و متنوع از آل‌های جدید و ایده آل را برای به‌نژادگران فراهم آورد (Hajjar and Hodgkin 2007). ارقام بومی و خویشاوندان وحشی آن‌ها، به‌دلیل قدمت و سازگاری به شرایط زیستی و عوامل نامساعد محیطی، دارای مناسب‌ترین ژن‌ها بوده و تنوع ژنتیکی مورد نیاز به‌نژادگران را تأمین می‌نمایند. در واقع اهمیت گونه‌های وحشی برای بشر در حال و آینده اساساً به‌خاطر ژن‌های موجود در آن‌ها است، چه ژن‌هایی که مقاومت به بیماری، کیفیت مواد غذایی و سازگاری به شرایط نامساعد را کنترل می‌کنند و چه آن‌هایی که در حال حاضر ناشناخته هستند و در آینده می‌توانند

بسیار ارزشمند باشند. تاکنون مطالعات فراوانی در رابطه با قابلیت گونه‌های خویشاوند وحشی گندم در برابر تنش خشکی صورت گرفته است به‌طوری‌که نتایج حاصل از این تحقیقات زمینه را جهت بررسی دقیق‌تر برخی از گونه‌های موجود در ژرم‌پلاس‌گندم را فراهم کرده‌اند (Pour-Aboughadareh et al. 2018).

گونه *Aegilops tauschii* Coss. یکی از مهم‌ترین خویشاوندان وحشی گندم بوده که با ساختار ژنومی خود (DD) نقش بسزایی در تکامل گندم‌های هگزاپلوئید ایفا کرده است. گزارش شده است که نواحی شمالی ایران یکی از خواستگاه‌های اولیه و مرکز توزیع و پراکنش این گونه به سایر نواحی جغرافیایی می‌باشد (Kilian et al. 2007). بر اساس مطالعات انجام شده مشخص شده است که این گونه همانند سایر خویشاوندان وحشی دارای قابلیت بالایی در تطبیق خود با شرایط نامساعد محیطی مانند خشکی، شوری، گرما، سرما و غیره بوده و از این‌رو به‌عنوان یکی از غنی‌ترین ذخایر توارثی گندم محسوب می‌شود (Zamani Babgohari et al. 2013; Hairat and Khurana 2015; Masoomi-Aladizgeh et al. 2015). بنابراین، وجود چنین قابلیت‌هایی سبب شده است تا همراه به‌نژادگران در زمینه‌های مختلف به بررسی این گونه - ژرم‌پلاس‌می پردازند.

پیشرفت در به‌نژادی گندم غالباً با گزینش و خالص‌سازی مخلوط ژنتیکی واریته‌های بومی و یا جمعیت‌های حاصل از دورگ‌گیری لاین‌های مطلوب انجام می‌گیرد، این امر سبب کاهش تنوع ژنتیکی یا به اصطلاح فرسایش ژنتیکی شده است. از طرف دیگر، فعالیت‌های بشر یکی از عوامل کاهش تنوع ژنتیکی در بسیاری از گونه‌های گیاهی بوده است که این کاهش تنوع ژنتیکی ممکن است برنامه‌های اصلاحی برای صفات مهم را محدود سازد. تاکنون مطالعات گسترده‌ای در رابطه با ارزیابی تنوع ژنتیکی موجود در گونه *Ae. tauschii* با استفاده از انواع نشانگرهای مورفولوژیکی و مولکولی صورت گرفته و در اکثر آن‌ها سطح بالایی از میزان تنوع ژنتیکی گزارش شده است (Jafaraghaei et al. 2008; Tahernezhad et al., 2009; Chhuneja et al. 2010; Naghavi et al. 2010; Pour-Aboughadareh et al. 2017b).

اگرچه مطالعات متعددی نیز در خصوص ارزیابی صفات مورفولوژیکی و روابط بین صفات در گونه *Ae. tauschii* انجام

کاهش یافته که مهم‌ترین پیامد آن کاهش ساخت و ساز مواد غذایی و رشد گیاه خواهد بود (Behra et al. 2002). بررسی نحوه توارث، نوع عمل ژن‌ها و تعیین استراتژی مؤثر اصلاحی در جهت بهبود صفات مورفو-فیزیولوژیک از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (Kamalizadeh et al. 2013). در واقع وجود این اطلاعات به به‌نژادگر کمک می‌کند تا درک صحیحی از عمل ژن‌های کنترل‌کننده صفات مختلف را به‌دست آورد (Roff and Emerson 2006). با توجه به اینکه صفات کمی به شدت تحت تأثیر عوامل محیطی بوده و از میزان توارث پایینی برخوردار هستند، لذا اصلاح این صفات به صورت غیر مستقیم می‌تواند یک روش مؤثر در جهت بهبود آن‌ها به ویژه در شرایط خشکی باشد. نظر به این‌که گونه *Ae. tauschii* دارای ظرفیت قابل توجهی در برابر انواعی از تنش‌های محیطی است، هدف از این تحقیق بررسی تنوع ژنتیکی موجود در مجموعه‌ای از توده‌های این گونه از نظر صفات دخیل در فرآیند فتوسنتز و همچنین برآورد پارامترهای ژنتیکی و بررسی تأثیر تنش خشکی بر روی آن‌ها بود.

مواد و روش‌ها

نمونه‌های مورد ارزیابی شامل ۴۹ توده *Ae. tauschii* بود که بذور آن‌ها از بانک ژن غلات دانشگاه ایلام فراهم شد (جدول ۱).

شده، با این‌حال اطلاعات مختصری در مورد تنوع صفات فیزیولوژیکی و همچنین نحوه توارث آن‌ها موجود است. فرآیند فتوسنتز یکی از حیاتی‌ترین فرآیندهای زیستی است که بقای گیاهان سبز به آن وابسته است. فلورسانس کروفیل به‌عنوان یک شاخص مهم برای اندازه‌گیری تأثیر تنش‌های محیطی بر گیاه و تعیین مقاومت آن‌ها می‌باشد (Moffatt et al. 1990). در واقع، مقدار فلورسانس کلروفیل، سالم بودن غشای تیلاکوئید و کارایی نسبی انتقال الکترون را از فتوسیستم II به فتوسیستم I نشان می‌دهد که بالا بودن این مقدار می‌تواند بیانگر وضعیت فتوسنتزی مناسب گیاه در شرایط تنش باشد (Bhardway and Singhtl 1981). شاخص عملکرد کوانتوم (حداکثر کارایی فتوشیمیایی PSII) همبستگی بالایی با تحمل به خشکی و بیوماس گیاهچه در شرایط تنش خشکی دارد (Pour-Aboughadareh 2017a). علاوه بر این، در یک بررسی انجام شده بر روی برخی از ارقام جو مشخص شده‌است که ارقام متحمل به تنش شوری نسبت به ارقام حساس عملکرد کوانتوم بالاتری دارند. به‌عبارت دیگر، کارایی سیستم نوری II در ارقام متحمل بیش‌تر بوده است (Ramzi and Morales 1994). تنش خشکی همچنین اثرات نامطلوبی بر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a، b و کارتنوئیدها) دارد، به‌طوری‌که با تشدید تنش خشکی میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی

جدول ۱- لیست توده‌های *Ae. tauschii* ارزیابی شده در این پژوهش

شماره	کد بانک ژن	شماره	کد بانک ژن	شماره	کد بانک ژن
۱	NPGBI-01-	۱۸	IUGB-00366	۲۵	IUGB-00396
۲	IUGB-00020	۱۹	IUGB-00369	۳۶	IUGB-00400
۳	IUGB-00107	۲۰	IUGB-00402	۳۷	IUGB-00401
۴	IUGB-00164	۲۱	IUGB-00151	۳۸	IUGB-00404
۵	IUGB-00193	۲۲	IUGB-00291	۳۹	IUGB-00405
۶	IUGB-00196	۲۳	IUGB-00382	۴۰	NPGBI-01-1970
۷	IUGB-00198	۲۴	IUGB-00238	۴۱	NPGBI-01-2120
۸	IUGB-00039	۲۵	IUGB-00249	۴۲	IUGB-00297
۹	IUGB-00223	۲۶	IUGB-00367	۴۳	IUGB-01746
۱۰	IUGB-00224	۲۷	IUGB-00273	۴۴	NPGBI-50006
۱۱	IUGB-00245	۲۸	IUGB-00274	۴۵	NPGBI-50084
۱۲	IUGB-00247	۲۹	IUGB-00276	۴۶	NPGBI-01-0312
۱۳	IUGB-00260	۳۰	IUGB-00279	۴۷	NPGBI-01-0804
۱۴	IUGB-00261	۳۱	IUGB-00289	۴۸	NPGBI-01-1559
۱۵	IUGB-00143	۳۲	IUGB-00374	۴۹	IUGB-00141
۱۶	IUGB-00325	۳۳	IUGB-00383		
۱۷	IUGB-00365	۳۴	IUGB-00386		

$$\text{Chl T} = \text{Chl a} + \text{Chl b}$$

$$\text{CAR} = [(1000 \times A470) - (2.05 \times \text{Chl a}) - (114.8 \times \text{Chl b})] / 245$$

شاخص کلروفیل فلورسانس با استفاده از دستگاه فلورومتر مدل Opti-Science OS-30p اندازه‌گیری شد. با استفاده از این دستگاه دو پارامتر حداقل فلورسانس (F_0) و حداکثر فلورسانس (F_m) ارزیابی شد که به ترتیب نشان دهنده حداقل و حداکثر فلورسانس از برگ سازگار شده با تاریکی هستند در حالتی که اولین پذیرنده الکترون از کمپلکس فتوسیستم II (PSII) در حداکثر حالت اکسید و احیای خود قرار دارد. بر اساس مقادیر F_0 و F_m شاخص حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II (F_v/F_m) که بیانگر حداکثر کارایی در جذب نور توسط کمپلکس‌های جمع‌کننده نوری PSII و تبدیل آن به انرژی فتوشیمیایی می‌باشد از طریق رابط زیر محاسبه شد.

$$\text{II} = \text{حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II} = F_v / F_m$$

$$F_v = F_m - F_0$$

حداکثر عملکرد فتوشیمیایی که بیانگر حداکثر عملکرد فتوشیمیایی PSII می‌باشد که به‌عنوان تخمینی از ظرفیت فتوستتزی برگ در نظر گرفته می‌شود. این معیار نیز با استفاده از رابطه زیر محاسبه شد:

$$\text{ظرفیت فتوستتزی} = F_v / F_0$$

پس از ارزیابی صفات فوق وزن تر کلیه اندام‌های هوایی موجود در هر واحد آزمایشی با استفاده از ترازوی دقیق به‌عنوان بیوماس تر بخش‌های هوایی توزین شد. سپس اندام‌های هوایی با استفاده از پاکت کاغذی به درون آون با شرایط دمایی ۷۲ درجه سلسیوس به مدت ۴۸ ساعت منتقل شدند و وزن خشک آن‌ها به‌عنوان بیوماس خشک تک بوته در نظر گرفته شد. پس از جمع‌آوری داده‌های آزمایشی تجزیه واریانس در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار به‌صورت جداگانه برای هر یک از شرایط بدون تنش و تنش کم آبی انجام شد. بر اساس مقادیر امید ریاضی، واریانس‌های محیطی، ژنوتیپی و فنوتیپی محاسبه شدند. علاوه بر این، میزان ضرایب تغییرات محیطی (ECV)، فنوتیپی (PCV) و ژنوتیپی (GCV) هر یک از صفات بر اساس روابط زیر محاسبه شد:

آزمایش در گلخانه دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی واقع در پردیس کشاورزی دانشگاه تهران با شرایط بهینه (دوره نوری ۱۶:۸ (روشنایی: تاریکی) و شرایط دمایی ۲۵ - ۲۰ درجه سلسیوس) اجرا شد. بذور هر یک از توده‌های مورد مطالعه درون گلدان‌های پلاستیکی (۴۰ × ۲۰ سانتی‌متری) حاوی مخلوطی از خاک زراعی و ماسه با نسبت ۳:۱ (ماسه: خاک) کشت شد. پس از جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه‌ها، در هر گلدان تعداد ۵ بوته نگهداری و مابقی گیاهچه‌ها حذف شدند. مواد گیاهی به‌صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار مورد بررسی قرار گرفتند. در این آزمایش دو سطح فاقد تنش و واجد تنش کم آبی به‌عنوان فاکتور اول و توده‌های مورد بررسی (۴۹ توده) به‌عنوان فاکتور دوم در نظر گرفته شدند. آبیاری به‌صورت منظم و بر اساس نیاز گیاه هفته‌ای دو الی سه بار صورت گرفت. پس از رشد و استقرار گیاهچه‌ها شرایط اعمال تنش کم آبی در مرحله سه برگی و بر اساس ظرفیت زراعی مزرعه (FC) و در دو سطح فاقد تنش (FC = ۱۰۰٪) و تنش کم آبی (FC = ۳۰٪) و بر اساس دستورالعمل Souza et al. (2000) تعیین شد. تنش کم آبی به مدت سه هفته اعمال و پس از ظهور علائم آن برخی از صفات فیزیولوژیکی و بیوماس تر و خشک گیاهچه به شرح زیر اندازه‌گیری شدند.

اندازه‌گیری رنگیزه‌های فتوستتزی بر اساس دستورالعمل Lichtenthaler and Wellburn (1983) صورت گرفت. به‌طور خلاصه، ابتدا ۰/۱ گرم نمونه برگی از هر یک از توده‌های مورد ارزیابی با استفاده از ازت مایع پودر و سپس درون فالكون ۱۵ میلی‌لیتری ریخته شد و سپس ۵ میلی‌لیتر اتانول ۹۶ درصد به آن اضافه شد. پس از ورتکس فالكون‌ها به مدت ۲۴ ساعت در شرایط تاریکی و در محیط انکوباتور قرار داده شدند. سپس هر یک از نمونه به مدت ۴ دقیقه سانتریفیوژ (۵۰۰۰ rpm) و در نهایت ۳۰۰ مایکرولیتر از عصاره به دست آمده در طول موج‌های ۶۴۹، ۶۷۰ و ۶۶۵ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتوفتومتر (Biotech, EON) برای محاسبه فرمولی میزان کلروفیل a، کلروفیل b و محتوای کاراتنوئید برگ به شرح زیر قرائت شد:

$$\text{Chl a} = [(13.95 \times A665) - (6.88 \times A649)]$$

$$\text{Chl b} = [(24.96 \times A649) - (7.32 \times A665)]$$

۴۴/۱۸ و ۳۳/۳۲ درصد کاهش یافت. هم‌چنین تنش کم آبی منجر به کاهش صفات Fv/Fo و Fv/Fm شد (به ترتیب ۲۰/۵۲ و ۱۳/۹۲ درصد) شد. به منظور شناسایی توده‌های متحمل به تنش کم آبی از نظر بیوماس اندام‌های هوایی و هم‌چنین صفات فتوسنتزی از روش رتبه‌بندی (Ketata et al. 1989) استفاده شد. در این روش ابتدا رتبه هر توده از نظر صفات مختلف محاسبه و توده برخوردار از کمترین میانگین رتبه و انحراف معیار به‌عنوان توده برتر شناسایی می‌شود. با توجه به اینکه در این مطالعه مقادیر بالای صفات اندازه‌گیری شده مطلوب هستند از این‌رو رتبه یک برای بیشترین مقادیر در نظر گرفته شد. بر اساس نتایج مندرج در جدول ۳ توده‌های شماره ۹، ۱۳، ۱۵، ۲۱، ۳۰، ۳۸، ۴۱ و ۴۸ دارای کمترین مقادیر میانگین رتبه و هم‌چنین انحراف استاندارد پایین تا متوسط بودند، از این‌رو در مقایسه با سایر توده به‌عنوان متحمل‌ترین توده‌ها نسبت به شرایط تنش کم آبی شناسایی شدند. مقادیر هر یک پارامترهای ژنتیکی و میزان وراثت‌پذیری صفات به‌همراه ضرایب تنوع محیطی و ژنتیکی در جدول ۲ نشان داده شده‌است. در شرایط عدم تنش، تمامی صفات به‌جز میزان کلروفیل a و کاراتنوئید از مقادیر بالای وراثت‌پذیری برخوردار بودند (۳۰ درصد >) و بیشترین میزان آن مربوط به میزان کلروفیل b و Fv/Fm بود (به ترتیب ۶۴ و ۶۰ درصد). با مقایسه مقادیر پیشرفت ژنتیکی (GA) صفات مشخص شد بیوماس تر اندام‌های هوایی (۲۸/۶۰ درصد) و میزان کلروفیل b (۲۳/۲۲ درصد) نسبت به سایر صفات از بیشترین درصد GA برخوردارند. هم‌چنین بر اساس ضرایب تنوع مشخص شد که صفات میزان کلروفیل b، ظرفیت فتوسنتزی و بیوماس تر اندام‌های هوایی دارای بیشترین میزان ضرایب تنوع فنوتیپی (PCV)، تنوع ژنوتیپی (GCV) و محیطی (ECV) بودند.

$$ECV = \frac{\sqrt{V_E}}{\bar{X}} \times 100$$

$$PCV = \frac{\sqrt{V_P}}{\bar{X}} \times 100$$

$$GCV = \frac{\sqrt{V_G}}{\bar{X}} \times 100$$

VE، VP، VG و \bar{X} به ترتیب بیانگر واریانس محیطی، واریانس فنوتیپی، واریانس ژنوتیپی و میانگین صفت مورد نظر می‌باشد. پس از برآورد پارامترهای ژنتیکی میزان وراثت‌پذیری عمومی (H) و هم‌چنین درصد پیشرفت ژنتیکی بر حسب میانگین (GA) با در نظر گرفتن ۱۰ درصد شدت انتخاب با استفاده از معادلات زیر محاسبه شدند:

$$H = \frac{V_G}{V_P} \times 100$$

$$GA = \frac{[2.06 \times H \times \sqrt{V_P}]}{\bar{X}} \times 100$$

نتایج

نتایج تجزیه واریانس صفات در هر یک از شرایط محیطی به تفکیک در جدول ۲ ارائه شده است. همانطور که ملاحظه می‌شود در شرایط عدم تنش، از نظر کلیه صفات به‌جز میزان کاراتنوئید و شاخص Fv/Fm اختلاف معنی‌داری بین توده‌های مورد وجود داشت. در شرایط تنش کم آبی نیز از نظر کلیه صفات به‌جز محتوای کاراتنوئید برگ اختلاف معنی‌داری مشاهده شد. در واقع این نتایج بیانگر پاسخ متفاوت توده‌های ارزیابی شده به شرایط تنش بوده که امکان شناسایی توده‌های *Ae. tauschii* متحمل به تنش کم آبی را فراهم می‌کند.

به‌منظور بررسی اثر تنش کم آبی بر هر یک از صفات اندازه‌گیری شده میزان تغییرات نسبی هر یک از صفات در مقایسه با شرایط عدم تنش محاسبه شد. با توجه به نتایج مندرج در جدول ۲، صفات بیوماس خشک اندام‌های هوایی و به‌دنبال آن میزان کلروفیل b و بیوماس تر اندام‌های هوایی از بیشترین میزان تأثیرپذیری از شرایط تنش کم آبی برخوردار بودند و میانگین آن‌ها در شرایط تنش نسبت به شرایط عدم تنش به ترتیب ۵۹/۳۰،

جدول ۲- تجزیه واریانس، مقادیر پارامترهای ژنتیکی، وراثت پذیری، میزان پیشرفت ژنتیکی و ضرایب تغییرات محیطی، فنوتیپی و ژنوتیپی برای صفات اندازه گیری در دو شرایط عدم

تنش و تنش کم آبی

تنش کم آبی								عدم تنش								درجه	منابع
SDW	SFW	Fv/Fo	Fv/Fm	CAR	Chl T	Chl b	Chl a	SDW	SFW	Fv/Fo	Fv/Fm	CAR	Chl T	Chl b	Chl a	آزادی	تغییر
۰/۰۰۲	۰/۱۶	۱/۷۳	۰/۰۰۴	۰/۶۶	۱۵۰/۸۷	۴۸/۳۶	۲۸/۴۱	۰/۱۱	۰/۳۶	۸۳/۲۲	۰/۱۵	۱/۱۶	۲۳۳/۰۷	۸۲/۹۰	۳۸/۴۴	۲	بلوک
۰/۰۰۴**	۰/۱۹**	۱/۲۶**	۰/۰۰۳**	۰/۰۷ ^{ns}	۱۰/۰۲**	۳/۲۰**	۲/۳۲**	۰/۰۱*	۰/۲۵*	۱/۷۸*	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۱۴ ^{ns}	۱۵/۰۸**	۶/۱۷**	۳/۱۰**	۴۸	توده
۰/۰۰۱	۰/۰۶	۰/۳۶	۰/۰۰۲	۰/۰۶	۴/۰۱	۱/۴۵	۰/۸۸	۰/۰۰۳	۰/۱۱	۱/۲۱	۰/۰۰۴	۰/۱۳	۷/۵۴	۲/۲۱	۲/۵۸	۹۶	خطا
۰/۲۹	۰/۶۷	۳/۶۱	۰/۶۳	۱/۶۷	۱۳/۲۱	۳/۸۹	۹/۳۲	۰/۷۲	۱/۰۰	۴/۱۹	۰/۷۹	۱/۷۹	۱۸/۵۴	۶/۹۸	۱۱/۵۶		میانگین
۰/۲۳	۰/۲۳	۱/۳۹	۰/۵۳	۱/۳۷	۹/۶۳	۲/۱۶	۷/۳۷	۰/۶۴	۰/۴۶	۲/۸۳	۰/۶۱	۱/۱۸	۱۳/۴۹	۴/۶۶	۷/۷۸		حداقل
۰/۴۰	۱/۳۷	۵/۴۶	۰/۶۸	۲/۰۳	۱۷/۱۴	۶/۲۲	۱۱/۲۹	۰/۸۵	۱/۵۹	۷/۰۲	۰/۸۵	۲/۱۴	۲۲/۹۸	۹/۷۳	۱۳/۷۴		حداکثر
-	-	-	-	-	-	-	-	۵۹/۳۰	۳۳/۳۲	۱۳/۹۲	۲۰/۵۲	۶/۶۹	۲۸/۷۳	۴۴/۱۸	۱۹/۴۱		R (%)
۰/۰۰۰۱	۰/۰۲	۰/۱۲	۰/۰۰۱	۰/۰۲	۱/۳۴	۰/۴۸	۰/۲۹	۰/۰۰۱	۰/۰۴	۰/۴۰	۰/۰۰۱	۰/۰۴	۲/۵۱	۰/۷۴	۰/۸۶		VE
۰/۰۰۱	۰/۰۴	۰/۳۰	۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۴	۲/۰۰	۰/۵۸	۰/۴۹	۰/۰۰۱	۰/۰۵	۰/۱۹	۰/۰۰۲	۰/۰۰۳	۲/۵۱	۱/۳۲	۰/۱۷		VG
۰/۰۰۱	۰/۰۶	۰/۴۲	۰/۰۰۱	۰/۰۲	۳/۳۴	۱/۰۷	۰/۷۸	۰/۰۰۲	۰/۰۸	۰/۵۹	۰/۰۰۳	۰/۰۵	۵/۰۳	۲/۰۶	۱/۰۳		VP
۰/۷۵	۰/۷۰	۰/۷۱	۰/۳۳	۰/۱۸	۰/۶۰	۰/۵۵	۰/۶۲	۰/۵۰	۰/۵۶	۰/۳۲	۰/۶۰	۰/۰۷	۰/۵۰	۰/۶۴	۰/۱۷		H
۱۹/۳۶	۵۴/۰۴	۲۶/۴۴	۳/۴۶	۳/۲۷	۱۷/۰۹	۲۹/۹۳	۱۲/۱۸	۵/۵۰	۲۸/۶۰	۱۰/۳۴	۷/۷۳	۱/۵۲	۱۰/۶۴	۳۲/۲۲	۲/۶۰		GA
۶/۲۷	۲۰/۴۹	۹/۶۰	۴/۱۲	۸/۱۸	۸/۷۵	۱۷/۸۴	۵/۸۱	۴/۴۲	۱۹/۱۵	۱۵/۱۷	۴/۶۳	۱۱/۶۲	۸/۵۵	۱۲/۳۰	۸/۰۲		ECV
۱۰/۸۵	۳۱/۳۴	۱۵/۱۸	۲/۹۱	۳/۷۸	۱۰/۷۱	۱۹/۶۳	۷/۴۹	۴/۴۲	۲۱/۶۸	۱۰/۳۹	۵/۶۷	۳/۲۲	۸/۵۵	۱۶/۴۷	۳/۶۰		GCV
۱۲/۵۳	۳۷/۴۵	۱۷/۹۷	۵/۰۴	۹/۰۱	۱۳/۸۳	۲۶/۵۲	۹/۴۸	۶/۲۵	۲۸/۹۳	۱۸/۳۹	۷/۳۲	۱۲/۰۶	۱۲/۰۹	۲۰/۵۶	۸/۷۹		PCV

ns, * و ** به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطوح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱ درصد.

SDW و SFW، Fv/Fo، Fv/Fm، CAR، Chl T، Chl b، Chl a به ترتیب بیانگر کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، محتوای کاراتنوئید، حداکثر کارایی فیتوشیمیایی فتوسیستم II، ظرفیت فتوسنتزی، بیوماس تر گیاهچه و بیوماس خشک گیاهچه می باشند.

VE، VG، VP، H، GA، ECV، GCV و PCV به ترتیب بیانگر درصد تغییر ایجاد شده به واسطه تنش کم آبی در مقایسه با شرایط عدم تنش، واریانس محیطی، واریانس ژنوتیپی، واریانس فنوتیپی، درصد وراثت پذیری، درصد پیشرفت ژنتیکی، ضریب تغییرات محیطی، ضریب تغییرات ژنوتیپی و ضریب تغییرات فنوتیپی می باشند.

جدول ۳- میانگین صفات اندازه گیری شده ۴۹ توده *Ae. tauschii* به همراه رتبه آن‌ها در شرایط تنش کم آبی

SD	ASV	R	SDW	R	SFW	R	Fv/Fo	R	Fv/Fm	R	CAR	R	Chl T	R	Chl b	R	Chl a	کد
۱۶/۳۹	۲۹/۳۸	۱۱	۰/۳۲	۱۹	۰/۷۲	۱۶	۳/۸۵	۱۵	۰/۶۴	۴۶	۱/۴۸	۴۳	۱۱/۳۵	۴۰	۳/۰۸	۴۵	۸/۲۷	۱
۱۰/۷۸	۲۹	۲۷	۰/۲۸	۲۸	۰/۵۷	۲۴	۳/۶۴	۲۴	۰/۶۳	۴۱	۱/۵۲	۳۰	۱۲/۶۶	۲۲	۳/۹۰	۳۶	۸/۷۶	۲
۱۴/۸۵	۲۳/۶۳	۴	۰/۳۴	۱	۱/۳۷	۳۱	۳/۵۵	۲۸	۰/۶۳	۱۷	۱/۷۲	۳۷	۱۱/۹۹	۳۸	۳/۱۱	۳۳	۸/۸۷	۳
۱۷/۰۷	۳۰/۳۸	۹	۰/۳۳	۳	۱/۱۷	۳۵	۳/۴۷	۳۵	۰/۶۲	۴۸	۱/۴۰	۳۸	۱۱/۹۷	۳۱	۳/۶۲	۴۴	۸/۳۵	۴
۱۶/۴۰	۳۱/۸۸	۱۹	۰/۳۰	۹	۰/۹۱	۳۳	۳/۴۸	۳۳	۰/۶۳	۲۰	۱/۶۹	۴۷	۱۰/۵۰	۴۷	۲/۴۸	۴۷	۸/۰۲	۵
۱۴/۲۵	۳۴/۶۳	۱۷	۰/۳۰	۲۳	۰/۶۷	۳۷	۳/۴۰	۳۵	۰/۶۲	۵۰	۱/۳۷	۳۹	۱۱/۹۰	۳۴	۳/۴۲	۴۲	۸/۴۸	۶
۱۶/۹۰	۲۴/۷۵	۱۹	۰/۳۰	۴۰	۰/۴۶	۴۸	۲/۵۵	۴۶	۰/۵۷	۱۳	۱/۷۵	۱۲	۱۴/۵۷	۱۴	۴/۲۹	۶	۱۰/۲۸	۷
۱۱/۸۴	۲۹/۵۰	۲۲	۰/۲۹	۱۲	۰/۷۶	۳۴	۳/۴۷	۳۳	۰/۶۳	۳۶	۱/۵۹	۳۴	۱۲/۴۰	۳۰	۳/۶۳	۳۵	۸/۷۸	۸
۱۱/۷۳	۱۲/۵۰	۳۴	۰/۲۷	۳۰	۰/۵۷	۱	۵/۴۶	۱	۰/۶۸	۸	۱/۸۱	۸	۱۵/۳۰	۸	۵/۲۰	۱۰	۱۰/۱۰	۹
۱۶/۸۴	۲۲/۲۵	۳۴	۰/۲۷	۳۶	۰/۴۸	۴۱	۳/۲۸	۴۱	۰/۶۲	۲	۲/۰۰	۹	۱۵/۱۷	۱۳	۴/۳۲	۲	۱۰/۸۴	۱۰
۱۵/۴۲	۲۵	۷	۰/۳۳	۱۱	۰/۸۱	۴۲	۳/۱۵	۴۲	۰/۶۱	۶	۱/۸۳	۲۹	۱۲/۶۷	۳۵	۳/۳۹	۲۸	۹/۲۸	۱۱
۱۳/۰۳	۲۰/۲۵	۳۲	۰/۲۷	۳۱	۰/۵۴	۲۸	۳/۵۷	۲۴	۰/۶۳	۳۲	۱/۶۳	۵	۱۶/۰۵	۵	۵/۷۱	۵	۱۰/۳۴	۱۲
۱۱/۸۷	۱۵/۸۸	۲	۰/۳۸	۲	۱/۲۱	۱۳	۳/۸۹	۱۲	۰/۶۴	۴۰	۱/۵۴	۲۰	۱۳/۵۸	۱۶	۴/۰۷	۲۲	۹/۵۱	۱۳
۱۵/۱۵	۳۰/۵۰	۳۹	۰/۲۶	۳۷	۰/۴۸	۱۴	۳/۸۶	۱۵	۰/۶۴	۱۵	۱/۷۴	۴۲	۱۱/۴۲	۴۴	۲/۷۱	۳۸	۸/۷۱	۱۴
۹/۶۵	۱۶/۶۳	۲۲	۰/۲۹	۱۹	۰/۷۲	۱۷	۳/۸۴	۱۵	۰/۶۴	۳۵	۱/۶۱	۷	۱۵/۳۲	۷	۵/۲۴	۱۱	۱۰/۰۸	۱۵
۱۷/۵۹	۲۴/۲۵	۴۹	۰/۲۳	۴۷	۰/۳۸	۱۱	۴/۰۱	۷	۰/۶۵	۳	۱/۹۶	۲۵	۱۳/۱۷	۳۶	۳/۲۶	۱۶	۹/۹۱	۱۶
۱۴/۶۶	۲۵/۶۳	۳۹	۰/۲۶	۳۹	۰/۴۷	۷	۴/۱۱	۴	۰/۶۵	۱۹	۱/۷۰	۳۲	۱۲/۵۸	۳۳	۳/۵۲	۳۲	۹/۰۶	۱۷
۱۶/۲۸	۲۴/۷۵	۲۹	۰/۲۸	۲۲	۰/۶۸	۴۷	۲/۵۷	۴۷	۰/۵۶	۴	۱/۹۴	۱۶	۱۴/۰۸	۲۶	۳/۸۲	۷	۱۰/۲۶	۱۸
۱۵/۲۵	۲۰/۲۵	۶	۰/۳۴	۸	۰/۹۲	۴۳	۳/۱۱	۴۴	۰/۶۰	۲۷	۱/۶۷	۱۰	۱۴/۸۴	۱۰	۴/۸۶	۱۴	۹/۹۸	۱۹
۲۰/۵۱	۲۵/۰۰	۴۶	۰/۲۴	۴۶	۰/۳۹	۴۴	۳/۰۸	۴۲	۰/۶۱	۱۷	۱/۷۲	۱	۱۷/۱۴	۳	۵/۸۵	۱	۱۱/۲۹	۲۰
۷/۶۸	۱۳/۳۸	۱	۰/۴۰	۶	۱/۰۶	۲۰	۳/۷۴	۲۲	۰/۶۴	۲۰	۱/۶۹	۱۳	۱۴/۴۸	۱۲	۴/۴۹	۱۳	۹/۹۹	۲۱
۱۷/۵۴	۳۰/۳۸	۱۲	۰/۳۲	۱۶	۰/۷۴	۲۱	۳/۶۹	۱۵	۰/۶۴	۳۱	۱/۶۴	۴۹	۹/۶۶	۵۰	۲/۱۶	۴۹	۷/۵۰	۲۲
۱۴/۲۶	۲۶/۳۸	۱۵	۰/۳۱	۴	۱/۰۸	۳۶	۳/۴۴	۵۳	۰/۶۲	۴۵	۱/۴۹	۲۷	۱۳/۰۸	۱۹	۳/۹۷	۳۰	۹/۱۱	۲۳
۱۴/۲۲	۳۳/۷۵	۳۷	۰/۲۷	۳۴	۰/۴۹	۳۲	۳/۵۴	۲۸	۰/۶۳	۱۱	۱/۷۷	۴۴	۱۱/۳۱	۴۳	۲/۸۲	۴۱	۸/۴۹	۲۴
۹/۴۲	۲۱/۰۰	۱۹	۰/۳۰	۱۷	۰/۷۳	۲۷	۳/۵۸	۲۸	۰/۶۳	۹	۱/۸۱	۲۱	۱۳/۵۳	۳۲	۳/۵۶	۱۵	۹/۹۷	۲۵
۱۷/۹۱	۳۲/۸۸	۴۹	۰/۲۳	۵۰	۰/۲۳	۴۵	۲/۹۸	۴۵	۰/۵۹	۵	۱/۸۶	۲۳	۱۳/۴۱	۲۵	۳/۸۴	۲۱	۹/۵۷	۲۶
۱۹/۳۹	۲۸/۵۰	۳۸	۰/۲۶	۷	۰/۹۵	۲۳	۳/۶۹	۱۵	۰/۶۴	۱	۲/۰۳	۴۸	۱۰/۲۴	۴۸	۲/۴۰	۴۸	۷/۸۴	۲۷
۲۰/۴۸	۲۸/۲۵	۴۸	۰/۲۴	۴۹	۰/۳۶	۴۶	۲/۷۱	۴۸	۰/۵۶	۱۲	۱/۷۶	۶	۱۵/۳۲	۹	۵/۰۹	۸	۱۰/۲۴	۲۸
۱۲/۰۴	۳۶/۱۳	۴۲	۰/۲۵	۴۲	۰/۴۴	۳۸	۳/۳۹	۳۵	۰/۶۲	۳۳	۱/۶۲	۳۳	۱۲/۴۲	۳۷	۳/۱۵	۲۹	۹/۲۷	۲۹
۱۱/۸۳	۱۶/۸۸	۲۷	۰/۲۸	۲۱	۰/۷۰	۲۱	۳/۶۹	۲۲	۰/۶۴	۳۴	۱/۶۲	۳	۱۶/۴۱	۴	۵/۷۳	۳	۱۰/۶۹	۳۰
۱۵/۱۱	۲۸/۳۸	۲۹	۰/۲۸	۱۸	۰/۷۲	۵۰	۱/۳۹	۵۰	۰/۵۳	۲۳	۱/۶۸	۱۸	۱۳/۶۹	۲۰	۳/۹۷	۱۹	۹/۷۲	۳۱
۱۴/۰۷	۱۵/۶۳	۱۵	۰/۳۱	۱۴	۰/۷۶	۴	۴/۱۷	۴	۰/۶۵	۴۹	۱/۴۰	۱۰	۱۴/۸۴	۶	۵/۳۵	۲۳	۹/۴۹	۳۲
۲۰/۲۲	۳۲/۱۳	۴۴	۰/۲۵	۴۸	۰/۳۷	۲	۵/۲۸	۱	۰/۶۸	۲۸	۱/۶۶	۴۵	۱۱/۰۰	۴۶	۲/۶۲	۴۳	۸/۳۸	۳۳
۱۵/۳۰	۲۹/۲۵	۴۶	۰/۲۴	۴۴	۰/۴۳	۳۹	۳/۳۶	۳۹	۰/۶۲	۱۴	۱/۷۴	۱۷	۱۳/۸۱	۱۸	۴/۰۲	۱۷	۹/۷۹	۳۴
۲۰/۷۲	۲۷/۸۸	۱۳	۰/۳۲	۵	۱/۰۸	۸	۴/۱۰	۷	۰/۶۵	۴۱	۱/۵۲	۵۰	۹/۶۳	۴۹	۲/۲۶	۵۰	۷/۳۷	۳۵
۱۳/۳۲	۲۵/۵۰	۴۴	۰/۲۵	۳۴	۰/۴۹	۱۲	۳/۹۲	۱۲	۰/۶۴	۳۸	۱/۵۶	۲۲	۱۳/۴۳	۱۷	۴/۰۵	۲۵	۹/۳۸	۳۶
۱۵/۱۶	۳۰/۲۵	۴۲	۰/۲۵	۴۱	۰/۴۶	۴۰	۳/۳۵	۳۹	۰/۶۲	۳۷	۱/۵۷	۱۴	۱۴/۳۳	۱۱	۴/۵۹	۱۸	۹/۷۴	۳۷
۱۲/۸۵	۱۳/۲۵	۹	۰/۳۳	۱۲	۰/۷۶	۱۸	۳/۸۱	۱۵	۰/۶۴	۴۴	۱/۵۰	۲	۱۶/۴۵	۲	۶/۰۸	۴	۱۰/۳۷	۳۸
۹/۳۲	۲۷/۲۵	۲۶	۰/۲۹	۳۷	۰/۴۸	۲۸	۳/۵۷	۲۴	۰/۶۳	۲۴	۱/۶۸	۲۶	۱۳/۱۵	۲۷	۳/۷۹	۲۶	۹/۳۷	۳۹
۱۲/۲۶	۱۸/۱۳	۱۳	۰/۳۲	۱۴	۰/۷۶	۵	۴/۱۶	۴	۰/۶۵	۱۵	۱/۷۴	۳۱	۱۲/۵۸	۳۹	۳/۱۰	۲۴	۹/۴۹	۴۰

۴/۴۱	۱۰/۲۵	۷	۰/۳۳	۱۰	۰/۸۸	۹	۴/۰۹	۷	۰/۶۵	۷	۱/۸۲	۱۵	۱۴/۲۳	۱۵	۴/۲۲	۱۲	۱۰/۰۱	۴۱
۱۴/۵۸	۲۶/۵۰	۱۷	۰/۳۰	۳۳	۰/۵۰	۱۰	۴/۰۴	۷	۰/۶۵	۴۳	۱/۵۲	۳۵	۱۲/۳۳	۲۸	۳/۷۷	۳۹	۸/۵۶	۴۲
۱۵/۲۵	۳۳/۳۸	۳۹	۰/۲۶	۳۲	۰/۵۴	۱۹	۳/۷۷	۱۵	۰/۶۴	۲۵	۱/۶۸	۴۶	۱۰/۹۰	۴۵	۲/۶۹	۴۶	۸/۲۱	۴۳
۰/۰۹	۲۷/۶۳	۳۲	۰/۲۷	۲۹	۰/۵۷	۲۵	۳/۶۳	۲۴	۰/۶۳	۲۸	۱/۶۶	۲۸	۱۲/۹۴	۲۴	۳/۸۵	۳۱	۹/۱۰	۴۴
۱۵/۳۱	۲۲/۶۳	۴	۰/۳۴	۲۷	۰/۶۳	۶	۴/۱۲	۷	۰/۶۵	۲۲	۱/۶۹	۴۰	۱۱/۷۶	۴۱	۲/۹۶	۳۴	۸/۷۹	۴۵
۱۶/۰۸	۲۶/۶۳	۳۱	۰/۲۸	۲۶	۰/۶۵	۳	۴/۳۶	۳	۰/۶۶	۳۰	۱/۶۶	۴۱	۱۱/۶۵	۴۲	۲/۹۲	۳۷	۸/۷۳	۴۶
۱۴/۹۴	۳۱/۱۳	۳	۰/۳۴	۴۵	۰/۴۲	۳۰	۳/۵۶	۲۸	۰/۶۳	۳۸	۱/۵۶	۳۶	۱۲/۲۲	۲۹	۳/۷۲	۴۰	۸/۵۰	۴۷
۷/۲۷	۱۸/۰۰	۲۲	۰/۲۹	۲۵	۰/۶۶	۱۵	۳/۸۵	۱۲	۰/۶۴	۱۰	۱/۸۰	۱۹	۱۳/۶۲	۲۱	۳/۹۴	۲۰	۹/۶۸	۴۸
۲۰/۶۹	۲۹/۲۵	۳۴	۰/۲۷	۴۲	۰/۴۴	۴۹	۲/۴۴	۴۹	۰/۵۴	۴۶	۱/۴۸	۴	۱۶/۳۷	۱	۶/۲۲	۹	۱۰/۱۵	۴۹

Chl a, Chl b, Chl T, CAR, F_v/F_m , F_v/F_o , SFW, SDW, ASV و SD به ترتیب بیانگر کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، محتوای کاراتنوئید، حداکثر کارایی فیتوشیمیایی فتوسیستم II، ظرفیت فتوسنتزی، بیوماس تر گیاهچه و بیوماس خشک گیاهچه، میانگین رتبه‌ها و انحراف معیار مجموع رتبه‌ها می‌باشند.

رشدی گزارش شده است (Arabbeigi et al. 2014; Hairat and Khurana 2015; Pour-Aboughadareh et al. 2017a; Ahmadi et al. 2018a,b). تاکنون گزارشات متعددی در رابطه با اثر تنش کم آبی بر صفات مختلف رشدی در گندم و خویشاوندان وحشی در دسترس است، با این حال اطلاع از پاسخ‌های فیزیولوژیکی مرتبط با فرآیند فتوسنتزی محدود است. از این رو در تحقیق حاضر پاسخ به تنش کم آبی ۴۹ توده گندم وحشی *Ae. tauschii* در مرحله گیاهچه و تحت شرایط گلخانه‌ای از نظر رنگدانه‌های فتوسنتزی و شاخص‌های مرتبط با کارایی فتوسیستم II مورد بررسی قرار گرفت. بر اساس نتایج به دست آمده مشخص شد که تنش کم آبی اثر سوئی بر صفات اندازه‌گیری شده داشت. کاهش بیوماس اندام‌های هوایی یکی از بارزترین شاخص‌های رشدی گیاه در بروز علائم تنش خشکی می‌باشد (Rahbarian et al. 2011). در مطالعه‌ای که توسط Pour-Aboughadareh et al. (2017a) بر روی گونه‌های ژرمپلاسمی گندم ایران صورت گرفت، مشاهده شد که تنش خشکی تأثیر قابل توجهی بر بیوماس اندام‌های هوایی گیاه در توده‌های *Ae. tauschii* داشته است به طوری که روند کاهشی این صفات در مقایسه با شرایط عدم تنش خشکی بیش از ۵۰ درصد بود. در این بررسی نیز تنش کم آبی منجر به کاهش بیوماس تر (۳۳/۳۲ درصد) و خشک (۵۹/۳۰ درصد) اندام‌های هوایی شد که با نتایج دیگر محققان (Pour-Aboughadareh et al. 2017a; Ahmadi et al. 2018a,b) مطابقت نشان داد (جدول ۲).

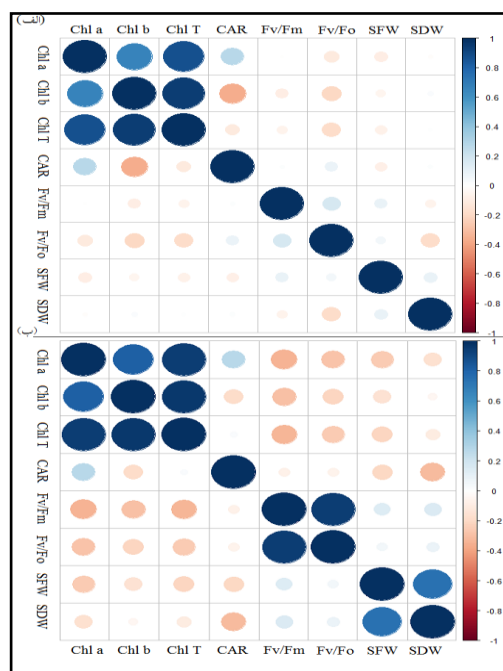
گزارش شده است که تنش خشکی منجر به کاهش میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی می‌شود (Burce 1991). در واقع تجزیه کلروفیل بر اثر فعالیت آنزیم‌های کلروفیلاز و پراکسیداز از مهم‌ترین عوامل مؤثر بر کاهش غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی در شرایط تنش کم آبی هستند (Sirousmehr et al. 2014). همچنین کاهش میزان کلروفیل در ژنوتیپ‌های حساس می‌تواند در نتیجه تخریب ساختار کلروپلاست و تغییر نسبت چربی-پروتئین رخ دهد (Mohammadi et al. 2015). (Sirousmehr et al. 2014). اظهار داشتند در سطوح تنش شدید کاهش کلروفیل b نسبت به کلروفیل a بیش تر است. بر این اساس، کاهش بیشتر میزان کلروفیل b موجب به کاهش جذب نور و محافظت زنجیره

در شرایط تنش کم آبی کلیه صفات دارای وراثت پذیری بالایی بودند (۳۰ درصد >) و بیش‌ترین مقدار آن به ترتیب مربوط به صفات بیوماس خشک اندام‌های هوایی (۷۵ درصد)، Fv/Fm (۷۱ درصد) و بیوماس تر اندام‌های هوایی (۷۰ درصد) بود. علاوه بر این، بیوماس تر اندام‌های هوایی (۵۴/۰۴ درصد)، میزان کلروفیل b (۲۹/۹۳ درصد) و Fv/Fo (۲۶/۴۴ درصد) دارای بیش‌ترین درصد پیشرفت ژنتیکی بودند. بیش‌ترین ضرایب ECV، PCV و GCV نیز مربوط به صفات میزان کلروفیل b و بیوماس تر اندام‌های هوایی بود. ضرایب همبستگی بین صفات نشان داد در شرایط عدم تنش بین رنگدانه‌های فتوسنتزی به جز میزان کاراتنوئید همبستگی بسیار بالایی وجود دارد، با این حال رابطه مثبت و معنی‌داری بین دیگر صفات مشاهده نشد (شکل ۱-الف). در مقابل نتایج همبستگی بین صفات در شرایط تنش کم آبی متفاوت بود و علاوه بر رنگدانه‌های فتوسنتزی، بین شاخص Fv/Fo و Fv/Fm همبستگی مثبت و شدیدی مشاهده شد. بیوماس تر و خشک و اندام‌های هوایی نیز به طور معنی‌داری با یکدیگر مرتبط بودند. اگرچه رابطه بین صفات Fv/Fo و Fv/Fm با بیوماس‌های اندام‌های هوایی رابطه معنی‌داری وجود نداشت با این حال برخلاف شرایط عدم تنش رابطه بین آن‌ها ضعیف ولی مثبت بود (شکل ۱-ب).

بحث

با گذشت چندین دهه از فعالیت‌های صورت گرفته در رابطه با اصلاح برای مقاومت به تنش‌های محیطی، تنش کم آبی هنوز به عنوان یکی از مهم‌ترین عوامل مهم و تأثیرگذار در کاهش عملکرد گیاهان زراعی به ویژه گندم شناخته می‌شود. بنابراین به نظر می‌رسد که ایجاد تحمل و یا مقاومت در ارقام کنونی نیازمند استفاده از یک خزانه ژنی ثانویه و بهره‌مندی از ژن‌های موجود در آن‌ها می‌باشد. خویشاوندان وحشی گندم به ویژه گونه‌های وحشی جنس *آزیلوپس* به عنوان یکی از کلیدی‌ترین منابع ژنی برای استفاده در برنامه‌های اصلاحی گندم شناخته شده‌اند. به طوری که در بسیاری از مطالعات انجام شده بر روی این گونه‌ها پتانسیل قابل توجهی از آن‌ها در برابر شرایط نامساعد

ارزیابی و نحوه اندازه‌گیری صفت مورد نظر بستگی دارد (Kearsey and Pooni 1998). در این بررسی نیز صفات مشخص شد که دامنه وراثت‌پذیری بین ۷۵-۱۸ درصد متغیر بوده و کلیه صفات به‌جز میزان کاراتنوئید از مقدار بالایی برخوردار بودند. از اینرو تمرکز بر روی این صفات در به‌کارگیری آن‌ها در جهت اصلاح فیزیولوژیکی گندم قابل تأمل می‌باشد. گزارش شده‌است که شاخص‌های فتوسنتزی همبستگی مثبت و معنی‌داری با بیوماس گیاهچه دارند (Pour-Aboughadareh 2017a). نتایج حاصل از تجزیه همبستگی بین صفات نشان داد که در شرایط عدم تنش و تنش کم آبی رابطه بین صفات تا حدودی متفاوت بود و تنها در شرایط تنش کم آبی بین دو شاخص Fv/Fm و Fv/Fo همبستگی مثبت و قابل توجهی وجود داشت. علاوه بر این در هیچ یک از شرایط رشدی رابطه معنی‌داری بین بیوماس گیاهچه و سایر صفات فتوسنتزی مشاهده نشد و تنها در شرایط تنش کم آبی همبستگی مثبت و غیر معنی‌داری بین شاخص‌های Fv/Fm و Fv/Fo با بیوماس‌های تر و خشک مشاهده شد (شکل ۱).



شکل ۱- نمایش گرافیکی ضرایب همبستگی پیرسون بین صفات اندازه‌گیری شده در ۴۹ توده *Ae. tauschii* در (الف) شرایط عدم تنش و (ب) تنش کم آبی

فتوسنتزی گیاه خواهد شد. در مطالعه (Ahmadi et al. 2018a) نیز تنش خشکی منجر به کاهش میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی برگ شد و کلروفیل b نسبت به کلروفیل a و کاراتنوئید بیش‌تر متأثر از شرایط تنش بود. در بررسی حاضر بیش‌ترین تأثیر تنش خشکی بر میزان کلروفیل b گذاشت که این نتیجه با نتایج این محققان مطابقت داشت. در سال‌های اخیر استفاده از فلورسانس کلروفیل به‌عنوان یک معیار سنجش برای اندازه‌گیری تأثیر تنش‌های محیطی به‌ویژه خشکی برای اکثر گونه‌های گیاهی و تعیین میزان مقاومت آن‌ها به شرایط تنش پیشنهاد شده‌است. خشکی با تأثیر سویی که بر ورود دی‌اکسید کربن می‌گذارد چرخه انتقال الکترون را مختل کرده و سیستم فتوشیمیایی PSII به‌سرعت به فلورسانس حداکثر می‌رسد که پیامد آن کاهش فلورسانس متغیر است (Meerajipour et al. 2013). همچنین (Ahmad et al. 2013) عنوان کردند که کاهش میزان این شاخص‌ها در شرایط تنش خشکی ممکن است به‌واسطه کمبود انرژی جابجا شده از گیرنده‌نوری کلروفیل به مرکز PSII باشد. در این مطالعه نیز تنش کم آبی منجر به کاهش شاخص‌های Fv/Fm و Fv/Fo شد (به‌ترتیب ۲۰/۵۲ و ۱۳/۹۲ درصد) که با نتایج سایر مطالعات مطابقت نشان داد (Dulai et al. 2006; Ahmad et al. 2013; Taghipour et al. 2014; Pour-Aboughadareh et al. 2017a).

بررسی مقادیر وراثت‌پذیری و ضرایب تنوع نشان داد تنش کم آبی منجر به تغییر پارامترهای ژنتیکی شده‌است (جدول ۲). با مقایسه نتایج به‌دست آمده در هر یک از شرایط محیطی مشاهده شد که تنش منجر به افزایش میزان وراثت‌پذیری و پشرفت ژنتیکی در کلیه صفات مورد بررسی شده‌است. از این‌رو این نتیجه می‌تواند بیانگر زیاده‌تر بودن تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی و همچنین ادغام اثر متقابل ژنوتیپ و محیط در جمعیت مورد نظر باشد (Kamalizadeh et al. 2013). با این وجود لازم به ذکر است اگرچه میزان وراثت‌پذیری عمومی به خوبی نمی‌تواند سهم ژنتیکی تنوع را مشخص نماید اما بالا بودن میزان آن می‌تواند منجر به افزایش پیشرفت ژنتیکی برای صفت مورد نظر باشد. همچنین باید توجه داشت که مقدار وراثت‌پذیری به نوع صفت، جمعیت مورد مطالعه و شرایط محیطی در برگ‌گیرنده افراد مورد

بررسی دقیق تر این مواد ژنتیکی و استفاده از آنها در برنامه‌های اصلاحی برای بهبود خصوصیات فیزیولوژیکی گندم فراهم آورد. با بررسی میانگین کلیه صفات اندازه‌گیری شده مشخص شد که برخی از توده‌های ارزیابی شده (شماره‌های ۹، ۱۳، ۱۵، ۲۱، ۳۰، ۳۸، ۴۱ و ۴۸) در شرایط تنش کم آبی نسبت به سایر توده از نمود بهتری برخوردار بودند. بنابراین بررسی دقیق‌تری این توده‌ها در سطوح مختلف تنش و انجام سایر ارزیابی‌ها هم در سطح فیزیولوژیکی و هم در سطح مولکولی توصیه می‌شود.

سپاسگزاری

این تحقیق با حمایت مالی صندوق حمایت از پژوهشگران و فناوران کشور (INSF) با شماره گرنت ۹۷۰۰۷۵۰۳ انجام شده است که بدین وسیله تشکر و قدردانی می‌شود.

منابع

Ahmad I, Dai H, Zheng W, Cao F, Zhang G, Sun D, Wu F (2013) Genotypic differences in physiological characteristics in the tolerance to drought and salinity combined stress between Tibetan wild and cultivated barley. *Plant Physiology and Biochemistry* 63:49–60.

Ahmadi J, Pour-Aboughadareh A, Fabtiki Ourang S, Mehrabi AA, Siddique KHM (2018a) Wild relatives of wheat: *Aegilops-Triticum* accessions disclose differential antioxidative and physiological responses to water stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 40:90.

Ahmadi J, Pour-Aboughadarh A, Fabriki-Ourang S, Mehrabi AA, Siddique KHM (2018b) Screening wheat germplasm for seedling root architectural traits under contrasting water regimes: potential sources of variability for drought adaptation. *Archives of Agronomy and Soil Science* 64:1351–1365.

Arabbeigi M, Arzani A, Majidi MM, Kiani R, Tabatabaei BES, Habibi F (2014) Salinity tolerance of *Aegilops cylindrica* genotypes collected from hyper-saline shores of Uremia Salt Lake using physiological traits and SSR markers. *Acta Physiologiae Plantarum* 36:2243–2251.

Behra RK, Mishra PC, Choudhury NK (2002) High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves. *Plant Physiology* 159:967–973.

Bhardway R, Singhal G (1981) Effect of water stress on photochemical activity of chloroplasts during greening etiolated barley seedlings. *Plant Cell Physiology* 22:155–162.

Biglouie MH, Assimi MH, Akbarzadeh A (2010) Effect of water stress at different stages on quantity and quality

به‌طورکلی اگر چه این نتیجه با نتایج Pour-Aboughadareh et al. (2017a, 2019) متفاوت بود با این حال وجود رابطه مثبت و معنی‌دار بین دو شاخص Fv/Fm و Fv/Fo بیانگر این است که این دو صفت بیوشیمیایی می‌توانند به‌عنوان ابزاری جهت غربال توده‌های متحمل به تنش و برخوردار از توان فتوسنتزی بالا در شرایط تنش کم آبی استفاده شوند.

یکی از گام‌های اولیه در اکثر برنامه‌های اصلاح نبات ارزیابی تنوع ژنتیکی موجود در مجموعه مواد ژنتیکی مورد استفاده است. در واقع تنوع ژنتیکی اطلاعات پایه‌ای در هر یک از سطوح مولکولی و زراعی را برای به‌نژادگران فراهم می‌کند. نتایج به‌دست آمده از این تحقیق نیز نشان داد که از نظر صفات فتوسنتزی تنوع ژنتیکی قابل توجهی بین توده‌های مختلف *Ae. tauschii* وجود دارد. علاوه براین، میزان بالای وراثت‌پذیری صفات در شرایط تنش کم آبی نیز بیانگر این سطح از تنوع ژنتیکی بود که زمینه را جهت

traits of virginia (flue cured) tobacco type. *Plant Soil Environment* 2:67–75.

Blum A, Shipiler L, Golan G, Mayer J (1989) Yield stability and canopy temperature of wheat genotypes under drought stress. *Field Crops Research* 22:289–296.

Burce JA (1991) Comparative responses of leaf conductance to humidity in single attached leaves. *Journal of Experimental Botany* 32:629–634.

Chhuneja P, Garg T, Kumar R, Kaur S, Sharma A, Bains AS, Ahuja M, Dhaliwal HS, Sing K (2010) Evaluation of *Aegilops tauschii* Coss. germplasm for agromorphological traits and genetic diversity using SSR loci. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding* 70:328–338.

Dulai S, Molnar I, Pronay J, Csernak A, Tarnai R, Molnar-Lang M (2006) Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in *Aegilops* species originating from dry habitats. *Acta Biologica Szegediensis* 50:11–17.

Hairat S, Khurana P (2015) Evaluation of *Aegilops tauschii* and *Aegilops speltoides* for acquired thermotolerance: implications in wheat breeding programmes. *Plant Physiology and Biochemistry* 95:65–74.

Hajjar R, Hodgkin T (2007) The use of wild relatives in crop improvement: a survey of developments over the last 20 years. *Euphytica* 156:1–13.

Jafaraghaei M, Mozafari J, Taleei AR, Naghavi MR, Omid M (2008) Distribution and diversity of *Aegilops tauschii* in Iran. *Genetic Resources and Crop Evolution* 55:341.

- Kamalizadeh M, Hoseinzadeh A, Zeinalikhanghah H (2013) Evaluation of inheritance for some quantitative traits in bread wheat using generation mean analysis under water deficit condition. *Iranian Journal of Field Crop Science* 44:317–326.
- Kearsey MJ, Pooni, HS (1998) *Genetic analysis of Quantitative Traits*. Stanley thornes (Publishers) Ltd., United Kingdom, 381p.
- Ketata HY, Yau SK, Nachit M (1989) Relative consistency performance across environments. *International Symposium on Physiology and Breeding of Winter Cereals for stressed Mediterranean Environments*, Montpellier, July 3–6, pp 391-400.
- Kilian B, Ozkan H, Deusch O et al. (2007) Independent wheat B and G genome origins in outcrossing *Aegilops* progenitor haplotypes. *Molecular Biology and Evolution* 24:217–227.
- Lichtenthaler HK, Wellburn AR (1983) Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 11:591–592.
- Masoomi-Aladizgeh F, Aalami A, Esfahani M, Aghaei MJ, Mozaffari K (2015) Identification of CBF14 and NAC2 genes in *Aegilops tauschii* associated with resistance to freezing stress. *Applied Biochemistry and Biotechnology* 176:1059–1070.
- Meerajipour M, Mahdavi-Dehnavi M, Dehdari A, Farajee H, MeerJIPOUR m (2013) Effect of drought stress on some physiological characteristics of four spring safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivars in Yasouj. *Environmental Stresses in Crop Sciences* 5:125–134.
- Moffatt J, Sears MRG, Paulsen G (1990) Wheat height temperature tolerance during reproductive growth. I: Evaluation by chlorophyll fluorescence. *Crop Science* 30:881–885.
- Mohammadi A, Ebrahimzadeh H, Hadian J, Mir-Maasoomi M (2015) Study of the effect of drought stress on some biochemical and physiological parameters of *Lippia citriodora* H.B.K. *Iranian Journal of Plant Research* 28:617–628.
- Naghavi MR, Hajikaram M, Taleei AR, Jafaraghaei (2010) Microsatellite analysis of genetic diversity and population genetic structure of *Aegilops tauschii* Coss. in Northern Iran. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57:423–430.
- Pour-Aboughadareh A, Ahmadi J, Mehrabi AA, Etminan A, Moghaddam M, Siddique KHM (2017a) Physiological responses to drought stress in wild relatives of wheat: implications for wheat improvement. *Acta Physiologiae Plantarum* 39:106.
- Pour-Aboughadareh A, Ahmadi J, Mehrabi AA, Moghaddam M, Etminan A (2017b) Evaluation of agromorphological diversity in wild relatives of wheat collected in Iran. *Journal of Agricultural Science and Technology* 19:943–956.
- Pour-Aboughadareh A, Omidi M, Etminan A, Mehrabi AA (2018) The importance of wild wheat germplasm in breeding for resistance to abiotic stresses. *Modern Genetics Journal* 51:489–504 (In Persian).
- Pour-Aboughadareh A, Omidi M, Naghavi MR, Etminan A, Mehrabi AA, Pocazi P, Bayat H (2019) Effect of Water deficit stress on seedling biomass and physio-chemical characteristics in different species of wheat possessing the D genome. *Agronomy* 9:522.
- Rahbarian R, Khavari-Nejad R, Ganjeali A, Bagheri A, Najafi F (2011) Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water relations in tolerant and susceptible chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 53:47–56.
- Ramzi B, Morales F (1994) Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley. *Plant Physiology* 104:667–673.
- Roff DA, Emerson K (2006) Epistasis and dominance: Evidence for differential effects in life history versus morphological traits. *Evolution* 60:1981–1990.
- Sirousmehr A, Baedel J, Mohammadi S (2014) Changes of germination properties, photosynthetic pigments and antioxidant enzymes activity of safflowers as affected by drought and salinity stresses. *Journal of Crop Ecophysiology* 32:517–534 (In Persian).
- Souza CC, Oliveira FA, Silva IF, Amorim Neto MS (2000) Evaluation of methods of available water determination and irrigation management in “terra roxa” under cotton crop. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 4:338–342.
- Taghipour Z, Asghari Zakaria R, Zare N, Zadeh S (2014) Evaluation of drought stress tolerance in several populations of *Aegilops triuncialis*. *Iran Journal of Rangel Forests Plant Breeding and Genetic Research* 22:55–66 (In Persian).
- Tahernezhad Z, Zamani MJ, Solouki M, Zahravi M, Imamjomeh AA, Jafaraghaei M, Bihamta MR (2009) Genetic diversity of Iranian *Aegilops tauschii* Coss. using microsatellite molecular markers and morphological traits. *Molecular Biology Reports* 37: 3413–3420.
- Zamani Bangohari M, Niazi A, Moghaddam AA, Deihimi T, Ebrahimie E (2013) Genome-wide analysis of key salinity-tolerance transporter (*HKT;5*) in wheat and wild wheat relatives (A and D genomes). *In Vitro Cellular & Developmental Biology Plant* 49:97–106.

