





دانشکده کشاورزی
رساله دکتری مهندسی زراعت

تأثیر هورمون براسینواستروئید بر صفات ژنتیکی و فیزیولوژیکی برخی ژنوتیپ‌های
گندم تحت تنش کم‌آبیاری

نگارنده : مهرنوش رافعی

اساتید راهنما
دکتر محمد رضا عامریان
دکتر بهزاد سرخی لله لو

اساتید مشاور
دکتر پرویز حیدری
آقای دکتر حمید رضا اصغری

شهریور ۱۳۹۹

تقدیم اثر:

این رساله را ضمن تشکر و سپاس بیکران و در کمال افتخار و امتنان تقدیم می نمایم به:

محضر ارزشمند پدر و مادر عزیز، دلسوز و مهربانم به خاطر همه ی تلاشهای محبت آمیزی که در دوران مختلف زندگی ام انجام داده اند و با مهربانی چگونه زیستن را به من آموختند و همواره اسباب آرامش روحی و آسایش فکری مرا فراهم آوردند و همیشه و همه جا هم گام من بوده اند و نفس خیرشان و دعای روح پرورشان بدرقه ی راهم بوده است.

آنان که ناتوان شدند تا من به توانایی برسم...

موهایشان سپید شد تا من روسفید شوم...

و عاشقانه سوختند تا گرمابخش وجود من و روشنگر راهم باشند...

به همسر مهربانم که در تمام طول تحصیل با حمایت های همه جانبه در محیطی مطلوب، سبب گردید تا مراتب تحصیلی و نیز رساله را به نحو احسن به اتمام برسانم.

به پرنیان و پارسا به پاس قلب های بزرگشان که صبورانه در راه کسب علم و معرفت مرا یاری نمودند، صادقانه مرا همراهی کردند تا بتوانم در کمال آرامش و آسایش به ادامه تحصیل بپردازم.

به همسفران زندگیم فرنوش و فرشاد که با هم آغاز کردیم، در کنار هم آموختیم و به امید هم به آینده چشم می دوزیم. همراهان همیشگی و پشتوانه های زندگیم. مهربانانی که زندگی بدون عطوفت شان رنگ می بازد. قلبم لبریز از عشق به شماست و خوشبختی تان منتهای آرزویم.

شکر خدا که هر چه طلب کردم از او، بر منتهای همت خود و کمک عزیزانم کامران شدم. الها به من کمک کن تا بتوانم ادای دین کنم و به خواسته ی عزیزانم جامه ی عمل بپوشانم. پروردگارا حسن عاقبت، سلامت و سعادت را برای آنان مقدر فرما و همچنین توفیق خدمتی همراه و همسو با علم و دانش و پژوهش، جهت رشد و شکوفایی ایران کهن سال به من عنایت بفرما.

مهرنوش رافعی

شهریور ۱۳۹۹

تشکر و قدردانی:

شکر شایان نثار ایزد منان که توفیق را رفیق راهم ساخت تا این رساله را به پایان برسانم. از استاد فاضل و اندیشمند جناب آقای دکتر محمدرضا عامریان به عنوان استاد راهنمای اول که همواره مرا مورد لطف و محبت خود قرار داده اند، کمال تشکر را دارم.

به مصداق «من لم یشکر المخلوق لم یشکر الخالق» بسی شایسته است از استاد فرهیخته و فرزانه جناب آقای دکتر بهزاد سرخی که با کرامتی چون خورشید، سرزمین دل را روشنی بخشیدند و گلشن سرای علم ودانش را با راهنمایی های کار ساز و سازنده بارور ساختند، تقدیر و تشکر نمایم.

معلمانا مقامت ز عرش برتر باد

همیشه توسن اندیشه ات مظفر باد

به نکته های دلاویز و گفته های بلند

صحیفه های سخن از تو علم پرور باد

همچنین شکر و سپاس از استاد دانشمند و پر مایه ام جناب آقای دکتر حیدری که از محضر پر فیض شان، بهره های بسیار برده ام. با امتنان بیکران از مساعدت های بی شائبه جناب آقایان دکتر اصغری، دکتر مکاریان و دکتر فروزش که پیوسته جرعه نوش جام فضیلت و انسانیت ایشان بوده ام و با سپاس بی دریغ از اساتید گرانقدرم جناب آقایان دکتر سلطانی، دکتر غلامی و دکتر برادران که با مزاحمت های گاه و بیگاه از ایشان بهره های بسیار جستم و در نهایت سپاس فراوان از همکاران گرانمایه ام در موسسه تحقیقات نهال و بذر (بانک ژن) که مرا صمیمانه و مشفقانه یاری داده اند و با تشکر خالصانه خدمت همه کسانی که به نوعی مرا در به انجام رساندن این مهم یاری نموده اند.

مهرنوش رافعی

شهریور ۱۳۹۹

تعهد نامه :

اینجانب مهنوش رافعی دانشجوی دوره دکتری رشته زراعت / فیزیولوژی گیاهان زراعی دانشگاه صنعتی شاهرود نویسنده رساله تاثیر هورمون براسینواستروئید بر صفات ژنتیکی و فیزیولوژیکی برخی ژنوتیپ‌های گندم تحت تنش کم‌آبیاری ، تحت راهنمایی جناب آقای دکتر محمد رضا عامریان و جناب آقای دکتر بهزاد سرخی لله لو متعهد می شوم:

- تحقیقات در این رساله توسط اینجانب انجام شده و از صحت و اصالت برخوردار است.
- در استفاده از نتایج پژوهش های محققان دیگر به مرجع مورد استفاده استناد شده است.
- مطالب مندرج در رساله تاکنون توسط خود یا فرد دیگری برای دریافت هیچ نوع مدرک یا امتیازی در هیچ جا ارائه نشده است .
- کلیه حقوق معنوی این اثر متعلق به دانشگاه صنعتی شاهرود می باشد ومقالات مستخرج با نام "دانشگاه صنعتی شاهرود" و یا "shahrood university of technology" به چاپ خواهد رسید.
- حقوق معنوی تمام افرادی که در به دست آمدن نتایج اصلی پایان نامه تاثیر گذار بوده اند در مقالات مستخرج از رساله رعایت می گردد.
- در کلیه مراحل انجام این پایان نامه ، در مواردی که از موجودزنده (یا بافت های آن ها) استفاده شده ضوابط و اصول اخلاقی رعایت شده است.
- در کلیه مراحل انجام این پایان نامه ، در مواردی که به حوزه اطلاعات شخصی افراد دسترسی یافته یا استفاده شده است اصل رازداری، ضوابط و اصول اخلاق انسانی رعایت شده است.

تاریخ

امضای دانشجو

مالکیت نتایج و حق نشر

- کلیه حقوق معنوی این اثر و محصولات آن (مقالات مستخرج، کتاب، برنامه های رایانه ای، نرم افزارها و تجهیزات ساخته شده) مترتب از نتایج مطالعات، آزمایشات و نوآوری ناشی از تحقیق موضوع این پایان نامه (رساله) متعلق به دانشگاه صنعتی شاهرود می باشد. این مطالب باید به نحو مقتضی در تولیدات علمی مربوطه ذکر شود.
- استفاده از اطلاعات و نتایج موجود در رساله بدون ذکر مرجع مجاز نمی باشد.

چکیده

گندم یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی در جهان به شمار می‌رود، اما عملکرد دانه گندم در اکثر مناطق ایران به علت بروز تنش کم آبی آخر فصل کاهش می‌یابد. استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد مانند براسینواستروئیدها توانایی حفاظت از گیاهان در قبال تنش‌های مختلف محیطی از جمله خشکی را دارند. هدف از انجام این تحقیق بررسی تأثیر محلول پاشی هورمون براسینواستروئید بر صفات مورفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، رنگیزه‌های فتوسنتزی، عملکرد و اجزای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط تنش کم آبی آخر فصل می‌باشد. همچنین استخراج دو ژن مرتبط با سیگنالینگ هورمون براسینواستروئید در گندم (BES1, BRI1) مورد بررسی قرار گرفت. بدین منظور آزمایشی در مزرعه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات نهال و بذر کرج در دو سال زراعی (۱۳۹۷-۹۸ و ۱۳۹۶-۹۷) به صورت اسپلیت اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار انجام شد. عامل اصلی، تنش کم آبی در دو سطح نرمال و تنش قطع کامل آبیاری در مرحله گل‌دهی، عامل فرعی شامل چهار غلظت هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی‌گرم بر لیتر) و عامل فرعی فرعی در سال اول هفده ژنوتیپ گندم (۱۳۵۴، ۱۳۹۲، ۱۳۹۹، ۱۹۹۸، ۲۸۵۳، ۳۵۰۶، ۳۷۲۹، ۳۷۳۷، ۴۰۵۶، ۴۲۲۸، مهرگان، نیک نژاد، پارسی، روشن، سیروان، سیوند، استار) و پس از گزینش ارقام متحمل براساس عملکرد و شاخص‌های تحمل به خشکی، در سال دوم هفت ژنوتیپ گندم (۳۷۳۷، ۴۲۲۸، ۳۵۰۶، ۴۰۵۶، ۲۸۵۳، مهرگان و پارسی) کشت گردید. نتایج نشان داد که از یک طرف تنش کم آبی آخر فصل موجب کاهش ارتفاع گیاه، تعداد پنجه بارور، طول برگ، پرچم و طول سنبله گردید و از طرف دیگر سطوح مختلف کاربرد هورمون براسینواستروئید موجب افزایش صفات مذکور گردید. همچنین تنش کم آبی آخر فصل، محتوای نسبی آب برگ و شاخص پایداری غشای سلول را کاهش و نشت یونی غشا را افزایش داد، اما کاربرد سطوح مختلف کاربرد هورمون براسینواستروئید موجب افزایش محتوای نسبی آب برگ و شاخص پایداری غشای سلول و کاهش نشت یونی غشا گردید. تنش کم آبی آخر فصل موجب افزایش پرولین و آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز و کاهش پروتئین گردید، اما کاربرد هورمون براسینواستروئید میزان پرولین را کاهش و میزان پروتئین و آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز را در دو سال آزمایش افزایش داد. تنش کم آبی آخر فصل موجب کاهش کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کارتنوئید گردید و کاربرد برخی سطوح هورمون براسینواستروئید موجب افزایش رنگیزه‌های مذکور گردید. همچنین تنش کم آبی آخر فصل موجب کاهش عملکرد و اجزای عملکرد دانه گردید و کاربرد سطوح مختلف کاربرد هورمون براسینواستروئید موجب افزایش صفات مذکور گردید. همچنین بررسی بیان ژن‌های مسیر سیگنالینگ نشان داد که کاربرد هورمون براسینواستروئید اگر چه موجب افزایش تحمل به تنش کم آبی می‌شود اما مسیر سیگنالینگ آن متفاوت از مسیر سیگنالینگ شناخته شده براسینواستروئیدها است. از بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، با توجه به شاخص‌های تحمل به خشکی، ژنوتیپ ۴۲۲۸ متحمل‌ترین ژنوتیپ به تنش کم آبی انتهایی شناخته شد و می‌توان از آن در برنامه‌های اصلاحی تحمل به تنش کم آبی استفاده کرد.

واژه‌های کلیدی: آنتی‌اکسیدانت، براسینواستروئید، پرولین، تنش کم آبی، گندم.

لیست مقالات مستخرج از رساله

- رافعی م.، عامریان م.، سرخی لله لو ب.، حیدری پ.، اصغری حر (۱۳۹۸) "اثر براسینواستروئید بر عملکرد دانه‌ای، برخی از صفات فیزیولوژیکی و ژن‌های مرتبط با مسیر سیگنالینگ این هورمون در گندم تحت تنش کم آبی"، مجله پژوهش‌های ژنتیک گیاهی، جلد ۶، شماره ۲، ص ۱۵۲-۱۷۵.
- رافعی م.، عامریان م.، سرخی لله لو ب.، حیدری پ.، اصغری ح ر (۱۳۹۹) "تأثیر کاربرد هورمون براسینواستروئید بر صفات عملکرد و اجزای عملکرد ژنوتیپ‌های گندم تحت تنش کم آبی" پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی، جلد ۱۲، شماره ۳۳، ص ۱۶۲-۱۷۳.
- رافعی م.، عامریان م.، سرخی لله لو ب.، حیدری پ.، اصغری حر.، (۱۳۹۸) "تأثیر هورمون براسینواستروئید بر واکنش‌های فیزیولوژیکی برخی ژنوتیپ‌های گندم تحت تنش کم آبی" سومین همایش ملی راهکارهای دستیابی به توسعه پایدار در علوم کشاورزی و منابع طبیعی ایران، مرکز همایش‌های توسعه پایدار ایران.
- رافعی م.، عامریان م.، سرخی لله لو ب.، حیدری پ.، اصغری حر (۱۳۹۸) "تأثیر محلول پاشی براسینواستروئید بر صفات عملکرد و اجزای عملکرد چهار ژنوتیپ گندم تحت تنش کم آبی"، سومین همایش ملی راهکارهای دستیابی به توسعه پایدار در علوم کشاورزی و منابع طبیعی ایران، مرکز همایش‌های توسعه پایدار ایران.
- رافعی م.، عامریان م.، سرخی لله لو ب.، حیدری پ.، اصغری حر.، (۱۳۹۸) "تأثیر هورمون براسینواستروئید بر واکنش‌های فیزیولوژیکی برخی ژنوتیپ‌های گندم تحت تنش کم آبی"، سومین همایش ملی راهکارهای دستیابی به توسعه پایدار در علوم کشاورزی و منابع طبیعی ایران، در پایگاه سیویلیکا.
- رافعی م.، عامریان م.، سرخی لله لو ب.، حیدری پ.، اصغری ح ر (۱۳۹۸) "تأثیر محلول پاشی براسینواستروئید بر صفات عملکرد و اجزای عملکرد چهار ژنوتیپ گندم تحت تنش کم آبی"، سومین همایش ملی راهکارهای دستیابی به توسعه پایدار در علوم کشاورزی و منابع طبیعی ایران، در پایگاه سیویلیکا.

فهرست مطالب

فصل اول: مقدمه و کلیات	۱
۱-۱ اهمیت جهانی گندم :	۲
۲-۱ اهمیت گندم در ایران	۳
۳-۱ توده های بومی	۳
۴-۱ سطح زیر کشت گندم	۴
۵-۱ گیاهشناسی گندم	۴
۱-۵-۱ ریشه های اولیه	۴
۲-۵-۱ ریشه های ثانویه	۴
۳-۵-۱ ساقه	۴
۴-۵-۱ برگ	۵
۵-۵-۱ گل و گل آذین گندم	۵
۶-۵-۱ گرده افشانی و لقاح	۶
۷-۵-۱ میوه و دانه	۶
۶-۱ تیپ های گندم	۶
۷-۱ طبقه بندی گندم بر اساس خصوصیات ژنتیکی	۷
۱-۷-۱ گندم های گروه دیپلوئید (کروموزوم $2n=2x=14$)	۷
۲-۷-۱ گروه تتراپلوئید (کروموزوم $2n=4x=28$)	۷
۳-۷-۱ گروه هگزاپلوئید (کروموزوم $2n=6x=42$)	۷
۸-۱ تنش کم آبی	۸
۹-۱ تنش اکسیداتیو	۹
۱-۹-۱ مکانیسم های دفاعی سلول در برابر تنش اکسیداتیو	۱۰
۲-۹-۱ سیگنال دهی و مسیرهای مولکولی تنظیمی گونه های فعال اکسیژن و آنزیم های آنتی اکسیدانی	۱۱
۱۰-۱ براسینواستروئیدها	۱۲
۱-۱۰-۱ عملکرد براسینواستروئید	۱۵
۱۱-۱ هدف های پژوهش	۱۸
فصل دوم: مروری بر منابع	۱۹
۱-۲ تنش خشکی در کشاورزی	۲۰
۱-۱-۲ اثرات آب و هوایی در مراحل رویشی گندم	۲۰
۲-۱-۲ واکنش گیاهان به تنش کم آبی	۲۰

۲۴	۳-۱-۲- اثرات تنش خشکی بر گندم
۲۵	۴-۱-۲- اثر تنش خشکی بر عملکرد و اجزای عملکرد
۲۵	۵-۱-۲- اثرات تنش کم آبی بر میزان تولید گونه های فعال اکسیژن
۲۶	۶-۱-۲- اثر تنش کم آبی بر فعالیت آنتی اکسیدانت ها
۲۷	۷-۱-۲- اثر تنش کم آبی بر صفات فیزیولوژیک
۲۸	۲-۲- اثرات محرک های رشد گیاهی بر تنش کم آبی در گیاهان
۲۹	۳-۲- تاریخچه مصرف هورمون براسینواستروئید
۳۱	۱-۳-۲- رابطه براسینواستروئیدها با تنش اکسیداتیو و سیستم آنتی اکسیدانی
۳۳	۲-۳-۲- استعمال خارجی هورمون براسینواستروئید
۳۶	۴-۲- مروری بر تحقیقات استعمال خارجی هورمون تحت تنشهای غیرزیستی
۴۰	۵-۲- اثر براسینواستروئید در بیان ژنها
۴۳	فصل سوم: مواد و روشها
۴۴	۱-۳- روش انجام تحقیق
۴۴	۱-۱-۳- مواد گیاهی
۴۵	۲-۱-۳- غلظتهای هورمون براسینواستروئید
۴۵	۳-۱-۳- تیمار کم آبیاری
۴۵	۴-۱-۳- مشخصات محل اجرای آزمایش
۴۵	۲-۳- روش اجرا
۴۸	۳-۳- روش اندازه گیری صفات مورفولوژیک
۴۸	۴-۳- روش های اندازه گیری صفات فیزیولوژیک
۴۸	۱-۴-۳- محتوای نسبی آب برگ (RWC)
۴۹	۲-۴-۳- روش اندازه گیری میزان نشت یونی (EL) و شاخص پایداری غشا (MSI)
۴۹	۵-۳- روش اندازه گیری صفات بیوشیمیایی
۴۹	۱-۵-۳- روش اندازه گیری پرولین
۵۰	۲-۵-۳- روش عصاره گیری برای اندازه گیری میزان پروتئین و آنزیمهای آنتیاکسیدان
۵۱	۳-۵-۳- روش اندازه گیری پروتئین کل
۵۲	۴-۵-۳- روش اندازه گیری میزان فعالیت آنزیم کاتالاز
۵۳	۵-۵-۳- روش اندازه گیری میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز
۵۳	۶-۵-۳- روش اندازه گیری میزان کلروفیل و کاروتنوئید
۵۴	۶-۳- صفات ملکولی
۵۴	۱-۷-۳- طراحی آغازگرهای اختصاصی و بررسی بیان نسبی ژن

۵۴	-----	۳-۶-۲- استخراج RNA
۵۵	-----	۳-۶-۳- تست کمیت و کیفیت RNA
۵۶	-----	۳-۶-۱- سنجش کمیت RNA
۵۶	-----	۳-۶-۲- سنجش کیفیت RNA
۵۷	-----	۳-۶-۴- RNA تیمار شده با آنزیم Dnase1
۵۷	-----	۳-۶-۵- واکنش PCR
۵۸	-----	۳-۶-۶- ساخت cDNA
۵۸	-----	۳-۶-۷- بررسی نسبی میزان بیان ژن ها با روش Real time PCR
۶۱	-----	۳-۷- صفات زراعی
۶۱	-----	۳-۸- روش محاسبه شاخص های مقاومت به خشکی
۶۱	-----	۳-۸-۱- شاخص حساسیت به تنش
۶۱	-----	۳-۹-۲- شاخص تحمل
۶۲	-----	۳-۹-۳- شاخص متوسط بهره وری
۶۳	-----	۳-۹-۴- شاخص تحمل تنش
۶۳	-----	۳-۹-۵- شاخص میانگین هندسی بهره وری
۶۴	-----	۳-۹-۶- شاخص میانگین هارمونیک
۶۴	-----	۳-۹-۷- سایر شاخص های تحمل به خشکی عبارتند از:
۶۴	-----	۳-۹-۷-۱- شاخص نسبی خشکی (فیشر و وود، ۱۹۷۹)
۶۴	-----	۳-۹-۷-۲- شاخص عملکرد (گاوزی و همکاران، ۱۹۹۷)
۶۴	-----	۳-۹-۷-۳- شاخص پایداری عملکرد (بوسلاما و اسچاپا ، ۱۹۸۴):
۶۵	-----	۳-۱۰- روش تجزیه و تحلیل داده ها
۶۷	-----	فصل چهارم: نتایج و بحث
۶۸	-----	۴-۱- صفات مورفولوژیک
۶۸	-----	۴-۱-۱- ارتفاع
۷۴	-----	۴-۱-۳- طول سنبله
۸۳	-----	۴-۲- صفات فیزیولوژیک
۸۳	-----	۴-۲-۱- محتوای نسبی آب برگ
۸۵	-----	۴-۲-۱- نشت یونی
۹۳	-----	۴-۳- صفات بیوشیمیایی
۹۳	-----	۴-۳-۱- پرولین
۹۶	-----	۴-۳-۲- پروتئین محلول

۹۹	۳-۳-۴- آنزیم‌های آنتی اکسیدانسی
۹۹	۱-۳-۳-۴- کاتالاز
۱۰۲	۲-۳-۳-۴- آسکوربات پراکسیداز
۱۱۴	۴-۳-۴- رنگیزه‌ها
۱۱۴	۱-۴-۳-۴- کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل
۱۱۴	۱-۱-۴-۳-۴- کلروفیل a
۱۱۷	۲-۱-۴-۳-۴- کلروفیل b
۱۱۹	۳-۱-۴-۳-۴- کلروفیل کل
۱۲۳	۲-۴-۳-۴- کارتنوئید
۱۳۶	۴-۴- صفات زراعی، عملکرد و اجزای عملکرد دانه
۱۳۶	۱-۴-۴- تعداد دانه در سنبله
۱۳۹	۲-۴-۴- تعداد پنجه بارور
۱۴۱	۲-۴-۴- وزن هزار دانه
۱۴۵	۳-۴-۴- عملکرد دانه
۱۴۸	۴-۴-۴- عملکرد بیولوژیک
۱۵۳	۵-۴-۴- شاخص برداشت
۱۷۱	۵-۴- شاخص‌های تحمل به خشکی
۱۷۶	۱-۵-۴- تجزیه خوشه ای بر اساس شاخصهای خشکی
۱۷۸	۲-۵-۴- تجزیه به مولفه های اصلی
۱۸۵	۶-۴- بررسی بیان ژن‌های سیگنالینگ هورمون براسینواستروئیدها
۱۹۰	۷-۴- نتیجه گیری کلی
۱۹۱	۸-۴- پیشنهادها
۱۹۲	منابع

فهرست اشکال

- شکل ۱-۱- نمونه‌ای از ساختار براسینواستروئیدهای طبیعی در گیاهان ----- ۱۴
- شکل ۱-۲- مدل سازی مسیر سیگنالینگ در حضور و عدم حضور براسینواستروئید در گیاه مدل آرابیدوپسیس ۱۷
- شکل ۱-۳- منحنی و معادله استاندارد پرولین ----- ۵۰
- شکل ۲-۳- منحنی و معادله استاندارد پروتئین ----- ۵۲
- شکل ۳-۳- الکتروفورز ژل آگاروز ۱٪ RNA کل برگ پرچم گندم در ژنوتیپ در ارقام مهرگان، پارسی و ژنوتیپ ۴۲۲۸ در شرایط آبیاری نرمال و تنش شدید خشکی و استعمال هورمون براسینواستروئید. ----- ۶۰
- شکل ۳-۴- نمودار تکثیر نمونه‌های cDNA مربوط به ژن‌های مربوطه در ژنوتیپ‌های گندم. ----- ۶۰
- شکل ۳-۵- نمودار منحنی دمای ذوب مربوط به ژن‌های مربوطه در ژنوتیپ‌های گندم. ----- ۶۰
- شکل ۴-۱- مقایسه میانگین ارتفاع ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۷۹
- شکل ۴-۲- مقایسه میانگین طول برگ پرچم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (الف)، مقایسه میانگین طول برگ پرچم ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) (ب)، مقایسه میانگین طول برگ پرچم ژنوتیپ‌های گندم و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (ج) در سال اول آزمایش. ----- ۸۰
- شکل ۴-۳- مقایسه میانگین طول برگ پرچم ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید ----- ۸۱
- (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. میانگین‌های دارای همپوشانی یکسان، براساس انحراف معیار (SD)، تفاوت معنی‌دار ندارند. ----- ۸۱
- شکل ۴-۴- مقایسه میانگین طول سنبله ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید ----- ۸۲
- (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش ----- ۸۲
- شکل ۴-۵- مقایسه میانگین محتوای نسبی آب برگ ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید ----- ۹۱
- (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش ----- ۹۱
- شکل ۴-۶- مقایسه میانگین نشت یونی ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید ----- ۹۲
- (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۹۲
- شکل ۴-۷- مقایسه میانگین اثرات کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) بر میزان پروتئین در تنش کم‌آبیاری (S) و کنترل (C) سال اول (الف) و دوم (ب) آزمایش. ۹۷
- شکل ۴-۸- مقایسه میانگین پرولین ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید ----- ۱۰۷
- (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۰۷

- شکل ۴-۹- مقایسه میانگین پروتئین ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید ----- ۱۰۹
- (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۰۹
- شکل ۴-۱۰- مقایسه میانگین کاتالاز در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (الف)، مقایسه میانگین کاتالاز ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) (ب)، مقایسه میانگین کاتالاز ژنوتیپ‌های گندم و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (ج) در سال دوم آزمایش ۱۱۲
- شکل ۴-۱۱- مقایسه میانگین آسکوربات پراکسیداز ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۱۳
- شکل ۴-۱۲- مقایسه میانگین کلروفیل a ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۳۲
- شکل ۴-۱۳- مقایسه میانگین کلروفیل b ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۳۳
- شکل ۴-۱۴- مقایسه میانگین کلروفیل کل در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (الف)، مقایسه میانگین کلروفیل کل ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) (ب)، مقایسه میانگین کلروفیل کل ژنوتیپ‌های گندم و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (ج) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۳۴
- شکل ۴-۱۵- مقایسه میانگین کارتنوئید ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۳۵
- شکل ۴-۱۶- مقایسه میانگین تعداد دانه در سنبله ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید ----- ۱۶۴
- (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۶۴
- شکل ۴-۱۷- مقایسه میانگین وزن هزار دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید ----- ۱۶۵
- (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۶۵
- شکل ۴-۱۸- مقایسه میانگین تعداد پنجه بارور ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. ----- ۱۶۶
- شکل ۴-۱۹- مقایسه میانگین عملکرد دانه در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (الف)، مقایسه میانگین عملکرد

دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) (ب)، مقایسه میانگین عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (ج) در سال اول آزمایش.-----۱۶۷

شکل ۴-۲۰- مقایسه میانگین عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. میانگین‌های دارای همپوشانی یکسان، براساس انحراف معیار (SD)، تفاوت معنی‌دار ندارند. ----۱۶۸

شکل ۴-۲۱- مقایسه میانگین عملکرد بیولوژیک ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.-----۱۶۹

شکل ۴-۲۲- مقایسه میانگین شاخص برداشت ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.-----۱۷۰

شکل ۴-۲۳- دندروگرام به‌دست‌آمده از روش UPGMA بر اساس شاخصهای تحمل به خشکی در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در این آزمایش.-----۱۸۳

شکل ۴-۲۴- نمودار بای پلات دو مولفه اول تجزیه به مولفه‌های اصلی در شاخص‌های تحمل به تنش خشکی حروف c تا o روی نمودار بای پلات به ترتیب مربوط به:-----۱۸۴

شکل ۴-۲۵- بررسی بیان نسبی ژن‌های سیگنالینگ هورمون براسینواستروئید (TaBES1 و TaBRI1) تحت تنش کم آبی و محلول پاشی هورمون براسینواستروئید در گندم. C: کنترل، C+H: کنترل به همراه محلول پاشی هورمون، S: تنش کم آبی، HS+: تنش کم آبی به همراه محلول پاشی هورمون. میانگین‌های دارای همپوشانی یکسان، براساس انحراف معیار (SD)، تفاوت معنی‌دار ندارند.-----۱۸۹

فهرست جداول

جدول ۳-۱- کد ژنوتیپ های گندم های مورد مطالعه	۴۴
جدول ۳-۲- ویژگی های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعه آزمایش	۴۶
جدول ۳-۳- مشخصات هواشناسی محل اجرای آزمایش	۴۷
جدول ۳-۴- ترکیب محلول واکنش PCR جهت اطمینان از حذف آلودگی DNA از RNA کل	۵۸
جدول ۳-۵- ترکیب محلول واکنشهای Real time PCR	۵۹
جدول ۴-۱- تجزیه واریانس صفات مورفولوژیک ژنوتیپ های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)	۷۶
جدول ۴-۲- تجزیه واریانس صفات مورفولوژیک ژنوتیپ های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)	۷۶
جدول ۴-۳- مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت ارتفاع گیاه در سال اول (۹۷-۹۶)	۷۷
جدول ۴-۴- مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت طول سنبله در سال اول (۹۷-۹۶)	۷۸
جدول ۴-۵- تجزیه واریانس صفات فیزیولوژیک ژنوتیپ های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)	۸۸
جدول ۴-۶- تجزیه واریانس صفات فیزیولوژیک ژنوتیپ های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)	۸۸
جدول ۴-۷- مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر محتوای نسبی آب در سال اول (۹۷-۹۶)	۸۹
جدول ۴-۸- مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر نشت یونی در سال اول (۹۷-۹۶)	۹۰
جدول ۴-۹- تجزیه واریانس صفات بیوشیمیایی ژنوتیپ های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)	۱۰۵
جدول ۴-۱۰- تجزیه واریانس صفات بیوشیمیایی ژنوتیپ های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)	۱۰۵
جدول ۴-۱۱- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت پرولین در سال اول (۹۷-۹۶)	۱۰۶
جدول ۴-۱۲- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت پروتئین در سال اول (۹۷-۹۶)	۱۰۸

- جدول ۴-۱۳- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت کاتالاز در سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۱۰
- جدول ۴-۱۴- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت آسکوربات پراکسیداز در سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۱۱
- جدول ۴-۱۵- تجزیه واریانس رنگیزه‌های فتوسنتزی ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و تنش کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)----- ۱۲۶
- جدول ۴-۱۶- تجزیه واریانس رنگیزه‌های فتوسنتزی ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و تنش کم آبیاری در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)----- ۱۲۷
- جدول ۴-۱۷- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت کلروفیل a در سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۲۸
- جدول ۴-۱۸- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت کلروفیل b در سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۲۹
- جدول ۴-۱۹- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر کلروفیل کل در سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۳۰
- جدول ۴-۲۰- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر کارتنوئید در سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۳۱
- جدول ۴-۲۱- تجزیه واریانس صفات زراعی، عملکرد و اجزای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)----- ۱۵۷
- جدول ۴-۲۲- تجزیه واریانس صفات زراعی، عملکرد و اجزای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)----- ۱۵۸
- جدول ۴-۲۳- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت تعداد پنجه بارور در سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۵۹
- جدول ۴-۲۴- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت وزن هزار دانه سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۶۰
- جدول ۴-۲۵- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر تعداد دانه در سنبله سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۶۱
- جدول ۴-۲۶- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر عملکرد بیولوژیک در سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۶۲
- جدول ۴-۲۷- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر شاخص برداشت در سال اول (۹۶-۹۷)----- ۱۶۳
- جدول ۴-۲۸- شاخص‌های تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های گندم در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)----- ۱۸۰

- جدول ۴-۲۹- شاخص‌های تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های گندم در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷) ----- ۱۸۱
- جدول ۴-۳۰- همبستگی شاخص‌های تحمل به خشکی و عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶) ----- ۱۸۲
- جدول ۴-۳۱- همبستگی شاخص‌های تحمل به خشکی و عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷) ----- ۱۸۲
- جدول ۴-۳۲- تجزیه واریانس بیان نسبی ژن‌های مورد مطالعه در ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری ----- ۱۸۸

فصل اول: مقدمه و کلیات

۱-۱ اهمیت جهانی گندم :

جمعیت جهان با رشدی معادل ۱/۶ تا ۱/۷ درصد در حال افزایش است و در نتیجه هر سال حدود ۹۰ میلیون نفر به مصرف‌کنندگان محصولات کشاورزی افزوده می‌شود (استیل و همکاران، ۱۹۹۷). گندم، محصول اصلی ۴۳ کشور است و غذای حداقل ۵۳ درصد جمعیت دنیا به آن وابسته می‌باشد (اسماعیل زاده و همکاران، ۱۳۹۱). در گزارش «چشم انداز غذا فائو» آمار و ارقام مربوط به بازار مواد غذایی ایران مشخص می‌کند که ایران به عنوان سیزدهمین تولیدکننده بزرگ گندم جهان به شمار می‌آید. بر این اساس در سال ۲۰۱۷ تولید گندم ایران بدون تغییر نسبت به سال ۲۰۱۶، در سطح ۱۳/۵ میلیون تن باقی ماند. در سال ۲۰۱۷، اتحادیه اروپا با تولید ۱۵۰ میلیون تن، چین با ۱۳۰/۲ میلیون تن و هند با ۹۸/۴ میلیون تن بزرگ‌ترین تولیدکنندگان گندم جهان معرفی شدند. براساس برآوردهای موجود، جمعیت جهان در سال ۲۰۱۷ به حدود ۷/۶ میلیارد نفر رسیده و انتظار می‌رود این جمعیت در سالهای ۲۰۲۵ و ۲۰۵۰ به ترتیب به ۸ و ۹ میلیارد نفر برسد (فائو^۱، ۲۰۱۶). به منظور دستیابی به نیاز این جمعیت، تولید جهانی گندم تا سال ۲۰۲۵ می‌بایست افزایشی بالغ بر ۱/۳ درصد به ازای هر سال داشته باشد. این افزایش در کشورهای در حال توسعه ۱/۸ درصد برآورد شده است (آروس و همکاران، ۲۰۰۴). غلات از مهمترین گیاهان غذایی کره زمین و تأمین‌کننده هفتاد درصد غذای مردم کره زمین می‌باشد. دو غله گندم و برنج روی هم تقریباً شصت درصد انرژی مورد نیاز بشر را تأمین می‌کنند (امام، ۲۰۱۳). گندم مهمترین گیاه زراعی روی کره خاکی است (ری نولد، ۲۰۰۰) و بیشترین سطح زیرکشت و تولید به گندم اختصاص دارد، به طوری که بنابر آمار سازمان خواربار جهانی، در سال ۲۰۱۶ میلادی میزان تولید جهانی گندم ۷۴۹/۴۶ میلیون تن بوده است (فائو، ۲۰۱۸).

¹ The Food and Agriculture Organization

۱-۲ اهمیت گندم در ایران

گندم یکی از محصولات استراتژیک ایران است و نقش مهمی را در امنیت غذایی ایفا می‌نماید. بر اساس آمارنامه رسمی وزارت جهاد کشاورزی، در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ سطح زیرکشت محصولات زراعی ۱۱/۷۷ میلیون هکتار و سطح زیرکشت غلات ۷۱/۷۵ درصد بوده است که بیشترین سطح زیرکشت به گندم با مساحت ۵۹۲۸۷۲۸ هکتار (۵۰/۳۹ درصد) اختصاص داشته است. (وزارت جهاد کشاورزی، ۱۳۹۶).

۱-۳ توده های بومی

نگرانی پیرامون فرسایش ژنتیکی ذخایر ژنتیکی گیاهی، برای اولین بار توسط دانشمندان در اواسط قرن بیستم عنوان شد و از آن زمان به عنوان موضوع مهمی در سیاست‌های ملی و معاهده‌های بین‌المللی قرار گرفته است. سه عامل عمده در زوال تنوع ژنتیکی نقش دارند که عبارتند از: نابودی رویشگاه‌های طبیعی، جایگزینی توده‌ها یا نژادهای محلی^۱ ایجاد شده توسط کشاورزان با ارقام اصلاح شده و یکنواختی ژنتیکی در ارقام اصلاح شده (زهرای، ۱۳۹۵). جایگزینی ارقام پر محصول منجر به فرسایش ژنتیکی و کاهش تنوع در بسیاری از محصولات زراعی شده است. بروز فرسایش ژنتیکی در ژرم پلاسما گندم‌های زراعی موجب افزایش ضرورت استفاده از تنوع ژنتیکی موجود در خویشاوندان وحشی گندم شده است. در اصلاح گیاهان برای تحمل به کم‌آبایی از صفاتی می‌توان سود برد که ویژگی‌هایی از جمله نقش مؤثر در تحمل به تنش و پایداری عملکرد، ارزیابی آسان و تظاهر در زمان مناسب در طول چرخه رشد گیاه، برخورداری از توارث‌پذیری بالا و بالاخره ارزیابی قابل قبول از جنبه زمانی و هزینه را داشته باشند. گزینش برای این گونه صفات مطمئن‌تر و راحت‌تر می‌باشد. پیشرفت ژنتیکی برای صفات با وراثت پذیری بالاتر نیز بیشتر می‌باشد (بیکر، ۱۹۸۹).

^۱Landraces

۴-۱ سطح زیر کشت گندم

گندم (*Triticum aestivum* L.) از جمله گیاهان زراعی است که سطح زیرکشت آن در ایران به ۵,۸ میلیون هکتار و تولید آن بالغ بر ۱۲,۴ میلیون تن می‌باشد (وزارت جهاد کشاورزی، ۱۳۹۶).

۵-۱ گیاه‌شناسی گندم

گندم گیاهی از خانواده *Poaceae* و جنس *Triticum* می‌باشد. ریشه گندم مشتمل بر دو نوع است که شامل ریشه‌های اولیه و ریشه‌های ثانویه می‌باشد (مجنون حسینی، ۱۳۹۰).

۱-۵-۱-۱ ریشه‌های اولیه^۱

به ریشه اولیه ریشه حقیقی و ریشه بذری نیز می‌گویند. این ریشه‌ها از گیاهک بذر منشا می‌گیرند. ریشه‌های اولیه پوشیده از کرک‌های نازک بنام تارهای کشنده می‌باشد که وظیفه جذب آب و املاح را دارند (مجنون حسینی، ۱۳۹۰).

۱-۵-۱-۲ ریشه‌های ثانویه^۲

به ریشه‌های ثانویه نابجا یا کاذب می‌گویند. نقش اصلی و اساسی ریشه به عهده این نوع ریشه‌ها می‌باشد. این ریشه‌ها از گره انشعاب یا طوقه^۳، محلی که اندام‌های هوایی یا پنجه نیز ایجاد می‌شود، منشا می‌گیرند (مجنون حسینی، ۱۳۹۰).

۱-۵-۱-۳ ساقه^۴

تمام گندم‌ها دارای ساقه استوانه‌ای، بند بند، بدون انشعاب و اغلب تو خالی می‌باشد که به آن سوفار یا سوفال گفته می‌شود. هر بند ساقه را یک گره node و فواصل آن‌ها را میان‌گره Inter node

^۱Seminal roots

^۲Secondary roots

^۳Crown

^۴Steam

می‌گویند. تعداد گره و فواصل آنها در واریته‌های مختلف گندم ۵-۸ و اغلب ۶ عدد است. ساقه در محل گره در تمامی انواع و ارقام گندم توپر بوده و طول میانگره از پایین به طرف بالا بیشتر می‌باشد (مجنون حسینی، ۱۳۹۰).

۱-۵-۴- برگ^۱

گندم دارای برگ‌های کشیده و باریک به طول متوسط ۲۰-۱۵ سانتی متر با رگبرگ‌های موازی می‌باشد. هر برگ از دو قسمت پهنک و غلاف تشکیل شده است. غلاف هر برگ که در جهت طولی شکاف دارد، تمام یک میان‌گره را پوشانده و در محل اتصال آن به پهنک یک زائده به نام لیگول^۲ و یک جفت زائده به نام استیپول^۳ با گوشوارک^۴ دیده می‌شود (مجنون حسینی، ۱۳۹۰).

۱-۵-۵- گل و گل آذین^۵ گندم

هرگندم شامل یک مادگی، یک برچه‌ای ساده با کلالة دو شاخه‌ای و سه پرچم می‌باشد. بساک پرچم‌ها شبیه X می‌باشد. کاسبرگ و گلبرگ در گندم وجود ندارد. اما برگ‌های تغییر شکل یافته‌ای به نام پوشینه^۶ مانند دو قاشقک اندام‌های زایای برگ را می‌پوشانند. به پوشینه داخلی پالئا و به پوشینه خارجی Awn می‌گویند، لذا پرچم و دانه گرده تولیدی آن، راه به بیرون ندارند و در قاعده پوشینه در درون دو جسم بالشتک مانند به نام Lodicule قرار گرفته‌اند. لودیکول‌ها با تورم خود باعث باز شدن لما و پالئا از هم و آزاد شدن اندام‌های زایا می‌شوند (مجنون حسینی، ۱۳۹۰).

¹leaf

²Ligule

³Stipule

⁴Auricle

⁵Flower and Inflorescence

⁶glumle

۱-۵-۶- گرده افشانی و لقاح^۱

گندم گیاهی دو جنسی^۲ و خود لقاح می‌باشد. درصد دگرلقاحی در این گیاه معمولاً یک درصد و حداکثر تا چهار درصد می‌باشد. خودگشتی گندم به این دلیل است که رسیدن پرچم‌ها، آزاد کردن دانه‌های گرده و تلقیح در حدود نود و نه درصد گل‌ها قبل از باز شدن پوشینه از یکدیگر می‌باشد. عمل لقاح از میان طول سنبله شروع شده و به دو طرف ادامه پیدا می‌کند (مجنون حسینی، ۱۳۹۰).

۱-۵-۷- میوه و دانه^۳

پس از ترکیب سلول زایشی دانه گرده با سلول تخم‌زای کیسه جنینی واقع در تخمدان مادگی، سلول تخم حاصل می‌شود. در اثر تکامل تخم، رویان^۴ دانه به وجود می‌آید و بارش و تکامل فرایند لقاح مضاعف، اندوخته غذایی دانه یا آندوسپرم حاصل می‌شود. طول میوه گندم ۳-۱۲ میلی‌متر، قطر آن ۵-۱/۵ میلی‌متر و وزن هزاردانه آن ۵۲-۱۵ گرم است (مجنون حسینی، ۱۳۹۰).

۱-۶- تیپ‌های گندم

گندم معمولی، دارای انواع بهاره، پاییزه و دو فصله می‌باشد. گندم‌های پاییزه ریشه عمیق‌تر، رشد بطئی‌تر، رنگ دانه اغلب تیره‌تر، درصد پروتئین بیشتر از انواع بهاره دارند و برای به گل رفتن نیاز به دوره‌های سرما دارند و خفتگی بذر نیز در این تیپ مطرح می‌باشد. گندم‌های دو فصله خصوصیات دو فصله دارند. گندم‌های معمولی نیز دارای انواع سخت و نرم می‌باشند. در این سختی و نرمی علاوه بر خصوصیات ژنتیکی عوامل محیطی نیز موثر هستند. گندم‌های معمولی از نظر برخی خصوصیات گیاه-شناسی مثل داشتن یا نداشتن ریشک، تراکم یا نیمه تراکم یا باز بودن محور سنبله، ارتفاع و ... دارای فرم‌های مختلفی هستند.

¹Pollination and fecundation

²hermaphrodite

³fruit and grain

⁴embryo

۷-۱- طبقه‌بندی گندم بر اساس خصوصیات ژنتیکی

گندم بر اساس تعداد دستجات کروموزوم‌ها در سه گروه : دیپلوئید، تتراپلوئید و هگزاپلوئید قرار می‌گیرد (معاونی و همکاران، ۱۳۸۹).

۱-۷-۱- گندم‌های گروه دیپلوئید (کروموزوم $2n=2x=14$)

دارای ۱۴ کروموزوم هستند و ژنوم آن‌ها AA می‌باشد. به این گندم‌ها، گندم‌های تک‌دانه یا Einkorn یا مونوکوکوم می‌گویند به لحاظ اینکه در هر سنبلچه واقع در محور سنبله همانند جو دو ردیفه فقط یک دانه تشکیل می‌شود. دانه‌ها نیز همانند جو پوشش‌دار هستند و پوشینه این گندم‌ها پس از خرم‌کوبی از دانه جدا نمی‌شوند. انواع زراعی در این گروه بسیار نادر می‌باشد (معاونی و همکاران، ۱۳۸۹).

۱-۷-۲- گروه تتراپلوئید (کروموزوم $2n=4x=28$)

دارای ۲۸ کروموزوم بوده و دارای سنبله کوتاه و متراکم هستند که ریشک‌های طویل‌تری را در خود جای می‌دهند. این گندم‌ها دارای ژنوم AABB می‌باشند. گندم‌های جفت دانه‌ای یا Emmer نامیده می‌شوند و دارای انواع وحشی وزراعی، لخت و پوشش‌دار هستند. از گونه‌های این گندم می‌توان به "*T.dicoccum*" و "*T.durum*" اشاره نمود که *T.dicoccum* به عنوان گندم نان در مصر به طور گسترده کشت می‌شود و از گندم دوروم برای تهیه ماکارونی استفاده می‌شود. گندم دوروم بعد از گندم نان از اهمیت به سزایی برخوردار است و در آمریکا، چین، کانادا، آرژانتین، ایران، عراق، سوریه و پاکستان کشت می‌گردد (معاونی و همکاران، ۱۳۸۹).

۱-۷-۳- گروه هگزاپلوئید (کروموزوم $2n=6x=42$)

دارای ۴۲ کروموزوم هستند و ژنوم آن‌ها AABBDD می‌باشد، به گندم‌های معمولی Dinkel معروف بوده و عموماً زراعی و دارای انواع لخت و با پوشش می‌باشد.

۸-۱- تنش کم آبی

خشکی یکی از مهمترین عوامل محدود کننده تولید محصولات کشاورزی در دنیا است (سیوامانی و همکاران، ۲۰۰۰) و به دلیل تغییرات آب و هوایی و گرم تر شدن کره زمین به اهمیت آن افزوده شده است و به یکی از مهمترین موضوعات در علوم زیستی تبدیل گردیده است (شائو و همکاران، ۲۰۰۵). ایران نیز کشوری خشک و نیمه خشک است و به جز دامنه های شمالی کوه های البرز و مناطق مرتفع زاگرس، سایر نقاط، جزء مناطق خشک طبقه بندی می شوند (نظری و همکاران، ۱۳۸۷). از مساحت ۱۶۵ میلیون هکتاری کشور تنها ۱۱/۸ میلیون هکتار آن قابلیت کشت محصولات زراعی را داراست و نزدیک به دو سوم از این مقدار تحت تنش کم آبی قرار دارد. به دلیل محدود بودن منابع آبی در ایران ۵/۵ میلیون هکتار از زمین های زراعی به صورت دیم کشت می شوند (صبغ زاده، ۱۳۸۵). خشکی یک اصطلاح هواشناسی است و معمولاً به صورت یک دوره طولانی بدون باران تعریف می شود. عموماً تنش خشکی هنگامی رخ می دهد که آب قابل دسترس در خاک کاهش یابد و اوضاع جوئی سبب از دست رفتن آب در اثر تفرق یا تبخیر می گردد. تحمل تنش خشکی تقریباً در همه گیاهان مشاهده می شود، اما میزان آن از گیاهی به گیاه دیگر متفاوت است و اثرات آن حتی در داخل گونه های گیاهی نیز تفاوت دارد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷). تنش کم آبی فرایند فیزیولوژیکی- بیوشیمیایی پیچیده ای است که شامل تغییراتی در پروتئین ها، کربوهیدرات ها، لیپیدها، هورمون ها، یون ها، رادیکال های آزاد و اسیدهای نوکلئیک می شود و همچنین با بسیاری از تنش ها از جمله تنش شوری، تنش سرما، تنش گرمایی، تنش اسیدی، تنش آلکالوئید و عکس العمل گیاه به عوامل بیماری زا در ارتباط است (احمدی و همکاران، ۱۳۸۵). تنش کم آبی به عنوان مهم ترین عامل کاهش پایداری عملکرد در بسیاری از مناطق دنیا از جمله مناطق خشک و نیمه خشک محسوب می شود (لئو و همکاران، ۲۰۱۵). نواحی خشک و نیمه خشک به نواحی گفته می شود که میزان بارندگی سالیانه آن ها کمتر از ۵۰۰ میلی متر باشد (گاربراجت و همکاران، ۲۰۱۵). کشور ایران با متوسط بارندگی سالیانه ۲۵۰ میلی متر، از مناطق خشک و نیمه خشک جهان محسوب می شود که نیمی از اراضی در آن قابل

کشت نیستند (هاشمی دزفولی و کوچکی، ۱۳۷۵). هنگامی که پتانسیل رطوبتی اتمسفر در قسمت بالای برگ‌ها از ظرفیت و توانایی ریشه‌ها برای جذب آب از خاک بیشتر شود تنش کم آبی در گیاه رخ می‌دهد (ماهاجان و توتجا، ۲۰۰۵). چون کمبود باران باعث تنش کمبود آب خواهد شد، لذا واژه تنش کم آبی برای مواردی که تنش در اثر عدم وقوع بارندگی کافی ایجاد شده باشد به کار برده می‌شود. به عبارت دیگر محدودیت رطوبتی، زمانی ایجاد می‌شود که میزان جذب آب کمتر از میزان تعرق باشد (گریگوری، ۲۰۰۸). با توجه به اینکه بخش وسیعی از زمین‌های زیرکشت دنیا در شرایط آب و هوایی نیمه خشک قرار دارند لزوم توجه به روش‌های نوین جهت کاهش خسارات ناشی از تنش خشکی، امری ضروری به حساب می‌آید. تنش خشکی باعث ایجاد مجموعه‌ای از واکنش‌های پیچیده می‌گردد، که به صورت تغییرات در سطح مولکولی، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ظاهر می‌شوند. البته این مجموعه واکنش‌ها به شدت تنش و دوام آن، ژنوتیپ گیاه و به مرحله رشد و نیز عوامل محیطی ایجادکننده تنش بستگی دارد (لیزار و همکاران، ۲۰۰۲)؛ (شینوزاکی و شینوزاکی، ۲۰۰۷).

۹-۱- تنش اکسیداتیو

مطالعات نشان داده‌اند که تنش خشکی می‌تواند به تنش اکسیداتیو منجر شود و ضمن افزایش میزان اکسیژن فعال، باعث آسیب اکسیداتیو، از بین رفتن غشاء، تجزیه و تخریب پروتئین، آسیب به اسیدهای نوکلئیک و مختل شدن فرآیندهای متابولیک شود (نوکتور و همکاران، ۲۰۱۴). در این شرایط روزنه‌ها بسته شده و کاهش میزان فتوسنتز و رشد گیاه صورت می‌گیرد. بسته شدن روزنه‌ها باعث کاهش غلظت دی اکسیدکربن نتیجه آن افزایش تجمع NADPH می‌شود. تحت چنین شرایطی مقدار محدودی NADP برای پذیرش الکترون وجود خواهد داشت. این در حالی است که واکنش نوری و انتقال الکترون در مقادیر طبیعی خود صورت می‌گیرد. این شرایط در روزهای آفتابی که حداکثر تشعشع وجود دارد شدت می‌یابد. بنابراین اکسیژن می‌تواند به عنوان یک گیرنده الکترون جایگزین NADP گردد (ولیکووا و همکاران، ۲۰۰۰)، که منجر به تجمع گونه‌های سمی اکسیژن (ROS)

مانند سوپراکسید (O_2^-)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و هیدروکسیل (OH) می‌شود. از میان گونه‌های فعال اکسیژن، پراکسید هیدروژن دارای طول عمر و خسارت‌زایی بیشتر می‌باشد (نوکتور و همکاران، ۲۰۱۴). تجمع گونه‌های فعال اکسیژن که در طی تنش تولید می‌شوند باعث خسارت به بسیاری از ترکیبات سلولی از جمله DNA، پروتئین، چربی، کلروفیل و از همه مهم‌تر غشای سلولی و در نهایت مرگ سلول می‌شوند. گیاهان دارای سیستم‌های آنزیمی و غیرآنزیمی برای جلوگیری از خسارت رادیکال‌های آزاد اکسیژن و در پی آن سازگاری با تنش کم آبی هستند. به دلیل این‌که در کلیه گونه‌های فعال اکسیژن، مولکول اکسیژن در شکل فعال و قابل واکنش خود وجود دارد، به کلیه آسیب‌هایی که بر اثر وجود این گونه‌های اکسیژن در بافت‌ها اتفاق می‌افتد تنش اکسیداتیو اطلاق می‌گردد (قزلنه و همکاران، ۲۰۱۴).

۱-۹-۱- مکانیسم‌های دفاعی سلول در برابر تنش اکسیداتیو

انواع اکسیژن فعال، از محصولات اجتناب ناپذیر متابولیسم سلولی بوده و به بیومولکول‌های حیاتی صدمه می‌زنند (توداکا و همکاران، ۲۰۱۵). در شرایط مطلوب محیطی، میزان تولید انواع اکسیژن فعال با فعالیت مکانیسم‌های دفاعی سلول در تعادل بوده و سلول می‌تواند با جمع‌آوری عوامل آسیب-رسان و یا ترمیم نقاط صدمه دیده از بروز تنش اکسیداتیو پیشگیری نماید. اما در شرایط وقوع تنش‌های محیطی، میزان تولید انواع اکسیژن فعال بر فعالیت مکانیسم‌های دفاعی سلول غلبه کرده و باعث وقوع تنش اکسیداتیو می‌شود. مکانیسم‌های دفاعی از طریق آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، گلوتاتیون ردوکتاز، گلوتاتیون پراکسیداز، دهیدروآسکوربات ردوکتاز و...) و آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی مانند (ویتامین E، آسکوربات، گلوتاتیون، ملاتونین، ترکیبات فلاونوئیدی، کاروتنوئیدها) عمل می‌کنند (ناکابایاشی و همکاران، ۲۰۱۴). گیاهان مکانیسم‌های سلولی مختلفی را برای ممانعت یا کم کردن خسارت ناشی از اکسیژن فعال در طی رشد و نمو طبیعی از خود نشان می‌دهند. درجه خسارت به تعادل بین تشکیل اکسیژن فعال و سم‌زدایی

آن توسط سیستم‌های آنتی‌اکسیدان وابسته است. سطح بالای آنزیم‌های محافظتی و آنتی‌اکسیدان‌ها جهت نگه داشتن غلظت اکسیژن فعال در سطح پایین و بقای گیاهان لازم است. تعادل بین اجزای مکانیسم‌های دفاعی الزامی بوده و کاهش در فعالیت هر یک از اجزا می‌تواند کارایی آنها را کاهش دهد (میتووا و همکاران، ۲۰۱۵).

۱-۹-۲- سیگنال‌دهی و مسیرهای مولکولی تنظیمی گونه‌های فعال اکسیژن و آنزیم‌های

آنتی‌اکسیدانی

از آنجا که گیاهان موجودات بی‌تحرک و فاقد جابه‌جایی می‌باشند لذا به شبکه سیگنال‌دهی منظم و قوی برای تنظیم فرایندهای مختلف در طول رشدونمو و پاسخ به محرک‌های محیطی نیازدارند. نقش پراکسید هیدروژن (H_2O_2) به دلیل دارا بودن نیمه عمر طولانی‌تر نسبت به سایر گونه‌های فعال اکسیژن و قابلیت تبدیل به آن‌ها، در سیگنال‌دهی پررنگ‌تر است. در شرایط القای تنش‌های محیطی پراکسید هیدروژن تنظیم‌کننده فعالیت‌های فیزیولوژیکی بسیاری است که از جمله می‌توان القای پاسخ‌های دفاعی، مقاومت اکتسابی، تقویت دیواره سلولی، پیری، فتوسنتز، بازشدن روزنه و تنظیم چرخه سلولی را نام برد (شائو و همکاران، ۲۰۰۵). سیگنال افزایش میزان H_2O_2 می‌تواند مستقیماً به وسیله عوامل رونویسی حساس به اکسایش/احیا دریافت شود (میشلت و همکاران، ۲۰۱۳). از این عوامل می‌توان به عوامل شوک حرارتی اشاره کرد که در تنش‌های اکسیداتیو نقش دارند. از طرفی پراکسید هیدروژن و سایر ROSها باعث تغییر پتانسیل اکسایش/احیاء در ترکیبات سلولی مانند گلوکوتاتیون (که در فعالیت آنزیم گلوکوتاتیون ردوکتاز نقش دارد)، سیستم آسکوربات (که در فعالیت آنزیم آسکوربیک پراکسیداز نقش دارد)، پلاستوکوئینین و تیرودوکسین می‌شوند (ولز و دی، ۲۰۱۱). از مکانیسم‌های دریافت سیگنال ROSها، اکسایش متیونین به متیونین سولفوکسید است که می‌تواند فسفریلاسیون پروتئین را تغییر دهد. این متیونین که به عنوان جایگاه هیدروفوبیک در شناسایی سرین جهت فسفریلاسیون دخالت دارد با ممانعت از فسفریلاسیون، عملکرد آنزیم را تحت تاثیر قرار دهد. این

یافته‌ها نشان می‌دهد که ROS ها نقش مستقیمی در فسفریلاسیون و در نتیجه تنظیم فعالیت پروتئین و آنزیم‌ها داشته و فرایندهای سلولی را در شرایط تنش مدیریت می‌کنند (هابل استرپ و مولر، ۲۰۱۵).

۱-۱۰- براسینواستروئیدها

براسینواستروئیدها ششمین گروه از هورمون‌های گیاهی هستند که بعد از اکسین، جیبرلین، سایتوکنین، اتیلن و آبسزیک اسید، در سال ۱۹۷۰ از دانه گرده گیاه شلغم روغنی (*Brassica napus*) استخراج شدند، محل سنتز براسینواستروئیدها دقیقاً مشخص نشده است. با این حال، در بسیاری از قسمت‌های گیاهان مانند گرده، برگ‌ها، گل‌ها، بذور، شاخه‌ها، بافت‌های متورم و ساقه‌ها یافت می‌شوند ولی در ریشه‌ها مشاهده نشده است. براسینواستروئیدها نقش مهمی را در رشد و نمو گیاهان ایفا می‌کنند که برخی از این نقش‌ها شامل: تقسیم سلول‌ها و طول شدن آنها، بیوسنتز ترکیبات دیواره سلول، سنتز RNA و DNA، سازمان‌دهی هسته، رشد لوله گرده، تمایز سیستم آوندی گیاهان، تشکیل ریشه ثانویه، گل‌دهی، تکثیر، جوانه‌زنی بذرها، پاسخ به تنش، پیری و غیره می‌باشند (کلوز و سیس ۱۹۹۸، کریپاچ ۱۹۹۸). براسینواستروئیدها توانایی حفاظت از گیاهان را در قبال تنش‌های مختلف محیطی از جمله خشکی، درجه حرارت‌های کم و زیاد، فلزات سنگین، خسارت علف‌کش‌ها و شوری دارند (ورما و همکاران، ۲۰۱۱؛ کلوز و سیس، ۱۹۹۸). این گروه جدید، محرک‌های رشد گیاهی لیپوئیدی براسین (Brassin) نامیده می‌شوند. جزء فعال براسین، براسینولید Brassinalid نام دارد، که اولین ماده محرک رشد گیاهی است که دارای ساختمان استروئیدی است و اولین استروئید طبیعی است که حلقه لاکتونی هفت عضوی به عنوان بخشی از سیستم حلقوی را دارد. براسینواستروئیدها در گیاهان فراوان بوده و فرایندهای رشد و نمو گیاه را کنترل می‌کنند. آن‌ها در بازدانگان، تک‌لپه‌ها و جلبک‌ها دیده می‌شوند. این هورمون‌ها در فرایند طول شدن سلول از طریق اثر بر بیان ژن‌ها و فعالیت آنزیم‌ها دخیل هستند. تاثیر آن‌ها روی تقسیم طولی نیز در کشت‌های پروتوپلاسم تایید شده است. برخی نتایج حاکی از آن است که براسینواستروئیدها برای محصول‌دهی مناسب و مقاومت گیاهان در

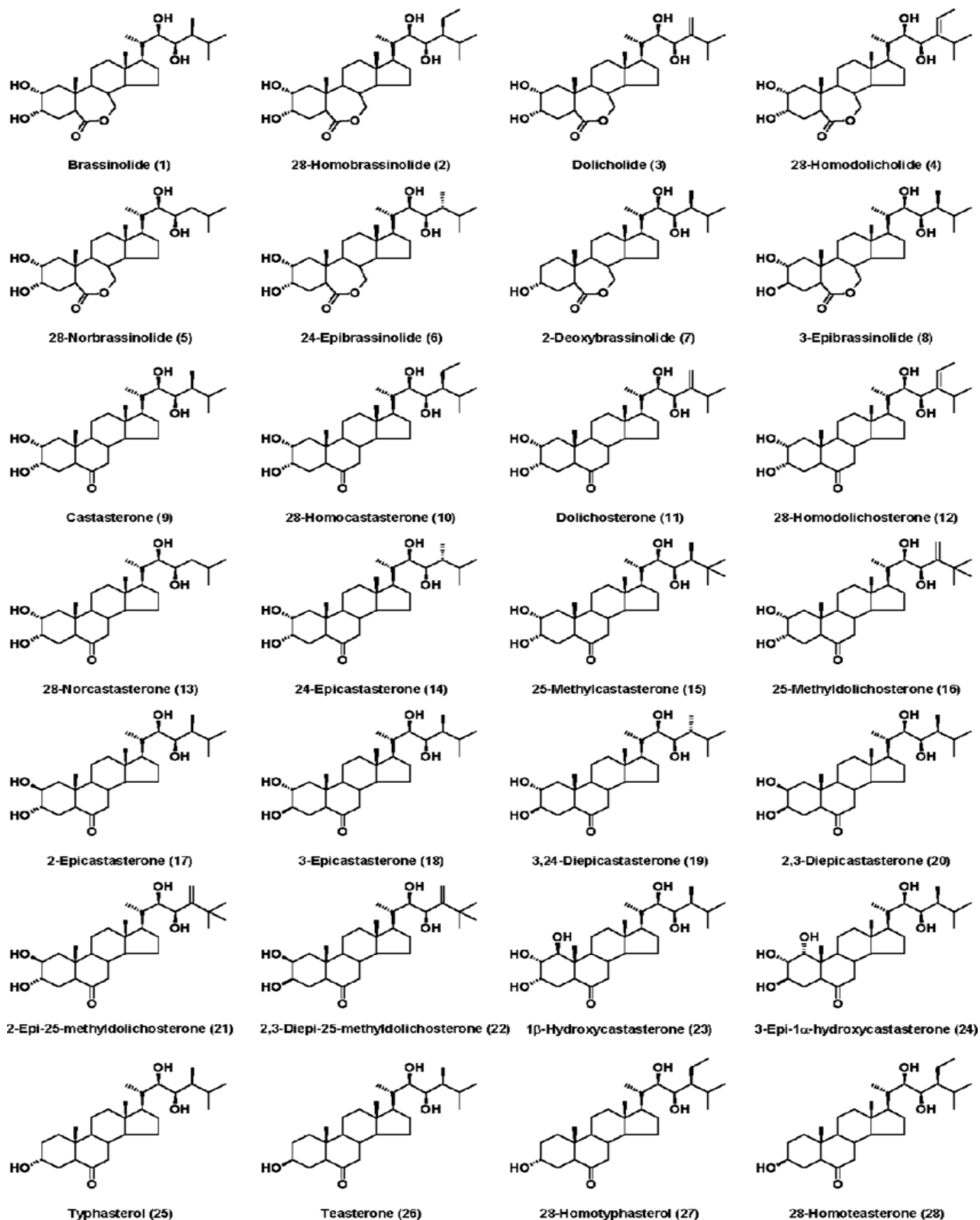
شرایط نامساعد محیطی و تنش‌ها موثر هستند (احمدی موسوی و همکاران، ۲۰۰۵).
براسینواستروئیدها در بسیاری از کارکردهای فیزیولوژیک گیاهان دخیل هستند، با این وجود اطلاعات زیادی در رابطه با بهترین میزان مصرف در ارقام گندم و نحوه اثر آن در شرایط تنش در دست نمی‌باشد (دهقان و همکاران، ۱۳۹۶). براسینواستروئیدها جزء مهمی از ساختار هورمون‌های گیاه هستند و در تعادل عمومی هورمونی و غلظت سایر هورمون‌های گیاهی اثر می‌گذارند. موتانت‌های بدون براسینواستروئید تغییرات زیادی در نمو گیاه را نشان می‌دهند که در اثر کاربرد براسینواستروئیدهای خارجی برطرف می‌شوند تاکنون، ۶۰ نوع براسینواستروئید از گیاهان مختلف استخراج و ساختمان و عملکرد آن‌ها شناسایی شده است (شکل ۱-۱) (هایوبریک و همکاران، ۲۰۰۶؛ پرس و همکاران، ۲۰۱۹).
براسینواستروئیدها بر اساس تعداد کربن موجود در ساختار آن‌ها به C₂₇، C₂₈ و C₂₉ طبقه‌بندی می‌شوند (وردهینی و همکاران، ۲۰۱۳). براسینولید^۱، ۲۸-هموبراسینولید^۲ و ۲۴-اپی‌براسینولید^۳ سه نوع فعال کننده زیستی^۴ محسوب می‌شوند که به طور گسترده در مطالعات زیستی مورد استفاده قرار می‌گیرند (وردهینی و همکاران، ۲۰۰۶).

¹Brassinolide(BL)

²28-homobrassinolide(28- HomoBL)

³24-epibrassinolide(24-EpiBL)

⁴bioactive



شکل ۱-۱- نمونه‌ای از ساختار براسینواستروئیدهای طبیعی در گیاهان

۱-۱۰-۱- عمکرد^۱ براسینواستروئید

تنظیم‌کننده‌های رشد^۲ که شامل هورمون‌های طبیعی و مصنوعی می‌شوند نه تنها در تنظیم و کنترل فرآیندهای رشدی و فیزیولوژی دخیل هستند، بلکه در افزایش تحمل به تنش‌های محیطی و بهبود عملکرد نیز ایفای نقش می‌کنند (پرینس و همکاران، ۲۰۱۰). تنظیم‌کننده‌های رشد شامل فیتوهورمون‌هایی نظیر اکسین‌ها، سیتوکینین‌ها، جیبرلین‌ها، اسیدآبسیک و همچنین ترکیباتی چون براسینواستروئیدها، سالیسیلیک اسید و جاسمونات‌ها می‌شوند (تیز و زیگر، ۲۰۱۷). براسینواستروئیدها در فرایندهایی نظیر جوانه زنی بذر، تقسیم و گسترده‌گی سلولی، تمایز آوندی، طویل شدن ساقه، رشد لوله کرده و اندام‌های زایشی، افزایش عملکرد، زمان پیری و تحمل به تنش‌های غیرزیستی نقش دارند (کلوز و ساس، ۱۹۹۸؛ خریچ و همکاران، ۲۰۰۰؛ باجگز، ۲۰۰۷؛ حیات و احمد، ۲۰۱۰).

۱-۱۰-۲- مسیر پیام‌رسانی براسینواستروئید

در سال‌های گذشته ترکیب روش‌های ژنتیکی، بیوشیمیایی و پروتئومیکس منجر به درک مکانسیم سیگنالینگ براسینواستروئید در آرابیدوپسیس شد (لی و جین، ۲۰۰۰؛ کیم و ونگ، ۲۰۱۰؛ یانگ و همکاران، ۲۰۱۱). مسیر سیگنالینگ براسینواستروئیدها بدین صورت است که ابتدا هورمون براسینواستروئید توسط یک گیرنده به نام BRI_1 (گیرنده شبه کیناز غشاء پلاسمایی غنی از تکرار لوسین^۴) در سطح سلول دریافت و با یک گیرنده همراه^۵ دیگر به نام BAK_1 مسیر آبشاری فسفریلاسیون را فعال می‌کنند (بلخادیر و چوری، ۲۰۰۶؛ لی و همکاران، ۲۰۰۲؛ لی و نام، ۲۰۰۲؛ روسینووا و همکاران، ۲۰۰۴). فعالیت گیرنده BRI_1 و گیرنده همراه BAK_1 موجب تحریک فسفریلاسیون BKI_1 (سرکوب‌کننده BRI_1) شده و در نهایت به جدا شدن آن از غشاء سلولی منجر گردیده و به پروتئین‌های-

¹functions

²Plant Growth Regulators

³Brassinosteroid Insensitive1 (BRI1)

⁴plasmatic membrane leucine-rich repeat (LRR)receptor-like kinase (RLK)

⁵coreceptor

⁶BAK1 (BRI1-ASSOCIATEDRECEPTOR KINASE 1)

۱۴-۳-۳ متصل می‌شود. پروتئین‌های ۱۴-۳-۳ در اثر متقابل^۲ و حفاظت سیتوپلاسمی از BES₁^۳ و^۴ BZR₁ دخیل هستند (جیالایس و همکاران، ۲۰۱۱؛ بای و همکاران، ۲۰۰۷؛ گمپالا و همکاران، ۲۰۰۷؛ ریو و همکاران، ۲۰۰۷). همزمان، BRI₁ فعال شده در فسفوریلاسیون BSK^۵ها و CDG^۶ شرکت می‌کند که هر دو موجب فعال شدن فسفاتاز BSU₁^۷ می‌شوند (تانگ و همکاران، ۲۰۰۸؛ کیم و همکاران، ۲۰۱۱؛ مورا-گارسیا و همکاران، ۲۰۰۴). BSU₁ مسئول دفسفوریلاسیون BIN₂^۸ است که یک شبه کیناز GSK₃^۹ بوده و سرکوب کننده اصلی مسیر سیگنالینگ براسینواستروئید است و خود توسط KIB₁^{۱۰} سرکوب می‌شود. KIB₁، یک لیگاز یوبیکوتین جعبه F^{۱۱} است که اجازه نمی‌دهد BIN₂ به BES₁/BZR₁ متصل شود و همچنین یوبیکویتین شدن^{۱۲} و تخریب را به حداکثر می‌رساند (ریو و همکاران، ۲۰۰۷؛ زو و همکاران، ۲۰۱۷). وقتی که BIN₂ غیرفعال است، BES₁ و BZR₁ توسط PP₂A^{۱۳} به سرعت دفسفریله می‌شود و سپس پروتئین‌های ۱۴-۳-۳ از آن‌ها جدا شده و تجمع این دو عامل رونویسی در هسته صورت می‌گیرد و رونویسی بسیاری از ژن‌های پاسخ‌دهنده به هورمون براسینواستروئید تنظیم می‌شود (ونگ و همکاران، ۲۰۰۲). (شکل ۱-۲)

¹14-3-3 proteins

²interaction

³BRI1-EMS SUPPRESSOR 1

⁴BRASSINAZOLE RESISTANT 1

⁵BSKs (BR-SIGNALING KINASE 1)

⁶CDG1 (CONSTITUTIVE DIFFERENTIAL GROWTH 1)

⁷BSU1 phosphatase (BRI1 SUPPRESSOR 1)

⁸BIN2 (BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE 2)

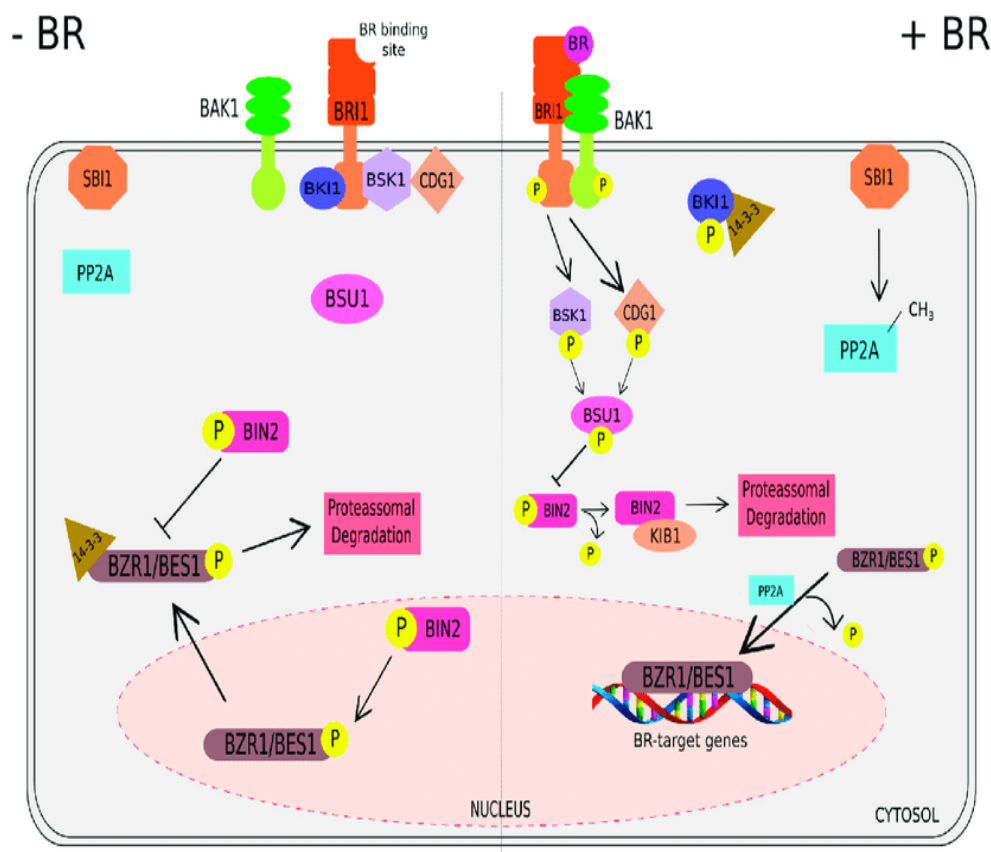
⁹GSK3-like kinase

¹⁰KIB1 (KINK SUPPRESSED IN BZR1-1D)

¹¹F-box ubiquitin ligase

¹²ubiquitination

¹³PP2A (PHOSPHATASE 2A)



شکل ۱-۲- مدل سازی مسیر سیگنالینگ در حضور و عدم حضور براسینواستروئید در گیاه مدل آرابیدوپسیس. در غیابهورمون براسینواستروئید (BR): گیرنده (BRI_1) با گیرنده همراه (BAK_1) هتروداایمر نمی شود و در نتیجه دو فاکتور رونویسی BZR_1 و BES_1 فسفریله شده در تعامل با پروتئین های ۱۴-۳-۳ باقی می ماند که منجر به حفاظت BZR_1 / BES_1 در سیتوپلاسم شده و فعالیت های اتصال شونده به DNA آن ها سرکوب می شود. در حضور $BR: BRI_1$ با BAK_1 هتروداایمر شده و BRI_1 موجب فعالیت های اتوفسفوریلاسیون است که منجر به جدا شدن مهار کننده آن (BKI_1) از آن می- شود. از سوی دیگر، BRI_1 فعال شده موجب فسفریلاسیون BSK و CDG_1 می شود که هر دو BSU_1 فسفریله می کنند و در نهایت BIN_2 دفسفریله می شود که متعاقباً توسط KIB_1 مهار شده و از اتصال BIN_2 با BZR_1 / BES_1 جلوگیری می کند و تخریب آن را تسهیل می کند. فرم غیرفعال شده BIN_2 به BZR_1 و BES_1 اجازه می دهد تا وارد هسته شوند و بیان ژن های هدف BR را تنظیم کنند. به- علاوه، PP_2A به صورت مثبت سیگنالینگ براسینواستروئید را از طریق دفسفریله کردن BZR_1 و BES_1 تنظیم می کند، در حالی که SBI_1 موجب غیر فعال شدن BRI_1 از طریق متیلاسیون PP_2A می- شود (پرس و همکاران، ۲۰۱۹).

۱-۱- هدف‌های پژوهش

با توجه به بالا بودن مصرف آب جهت تولید محصولات کشاورزی و با توجه به تنوع ژنتیکی ایجاد شده توسط محققان بین‌المللی و داخلی و ایجاد لاین‌های مختلف، بررسی توانایی تولید این لاین‌ها و همچنین میزان پایداری و مقاومت آن‌ها به شرایط محیطی از جمله راه‌کارهای مورد استفاده جهت انتخاب و معرفی ارقام جدید، پر محصول و مقاوم است. از طرفی مدیریت مزرعه یعنی اینکه بتوان بیشترین مقدار محصول را در همه شرایط بدست آورد که عملکرد بالا نتیجه استفاده به موقع و درست از نهاده‌ها و مواد مصرفی جدیدی مانند هورمون‌ها است. بنابراین هدف کلی از انجام تحقیق پیش‌رو در درجه اول انتخاب و معرفی لاین‌های گندم مناسب از میان لاین‌های بومی ایران با استفاده از ویژگی‌های فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی و در درجه دوم بررسی تاثیر و نحوه پاسخ ارقام به کاربرد هورمون براسینواستروئید در شرایط نرمال و تنش است. اهداف این پژوهش به اختصار به شرح ذیل می‌باشد:

- ۱) تعیین تاثیر هورمون اپی‌براسینولید بر برخی صفات فیزیولوژیکی ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط کم‌آبیاری.
- ۲) بررسی اثر کم‌آبیاری بر صفات فیزیولوژیک، عملکرد، اجزای عملکرد و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و تعیین ژنوتیپ‌های حساس و متحمل گندم به کم‌آبیاری.
- ۳) بررسی روابط بین صفات و یافتن مهمترین صفات مؤثر بر عملکرد در ارقام بومی ایران.
- ۴) بررسی بیان ژن‌های سیگنالیک هورمون اپی‌براسینولید و تعیین تاثیر هورمون اپی‌براسینولید بر الگوی بیان ژن‌های مرتبط با پیام‌رسانی این هورمون.

فصل دوم :مروری بر منابع

۲-۱- تنش خشکی در کشاورزی

تداوم کمبود بارندگی را از لحاظ هواشناسی خشکی جوی^۱ می‌گویند که اگر همراه با تبخیر و تعرق زیاد باشد تبدیل به خشکی کشاورزی^۲ می‌شود (میشرا و چرکاور، ۲۰۱۰). خشکی کشاورزی کمبود بیش از حد رطوبت مورد نیاز برای رشد و نمو گیاه در طول دوره رشد می‌باشد (مانیوانان و همکاران، ۲۰۰۸). گیاهان اکثراً در معرض تنش‌های محیطی از جمله تنش کم آبی، شوری، گرما، سرما و نور هستند. در بین این تنش‌ها، کمبود آب یک عامل غیرزیستی اساسی می‌باشد که تولید محصولات کشاورزی را محدود می‌کند. زمانی که آب کافی برای جذب توسط ریشه‌ها محدود باشد یا در دسترس نباشد گیاه با تنش کمبود آب مواجه می‌شود (ردی و همکاران، ۲۰۰۴). به طوری که این کاهش دسترسی به آب منجر به تغییرات نامطلوب در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیک و مورفولوژیک گیاه می‌شود (نژاد احمدی و همکاران، ۲۰۱۳).

۲-۱-۱- اثرات آب و هوایی در مراحل رویشی گندم

کاشت گندم در کشور به استثناء چند منطقه در پاییز انجام می‌شود. تحت چنین شرایطی دوره رویشی گیاه گندم مصادف با فصل‌های پاییز و زمستان بوده و معمولاً گیاه محدودیت رشدی ندارد. در مقابل دوره زایشی و پر شدن گیاهان در اواخر بهار هم‌زمان با افزایش دمای هوا و کمبود آب بوده و بنابراین رشد گیاه تحت تاثیر تنش‌های گرمایی و خشکی قرار گرفته و از پتانسیل تولید کاسته می‌شود (جودی و همکاران، ۲۰۱۴).

۲-۱-۲- واکنش گیاهان به تنش کم آبی

تنش‌های زیستی و غیرزیستی بر رشد و عملکرد گیاهان اثرات منفی دارند. گیاهان غالباً در معرض تنش‌هایی مانند دمای پایین، شوری، خشکی، سیل، گرما، تنش اکسیداتیو و مسمومیت با فلزات

¹ Meteorological drought

² Agricultural drought

سنگین قرار می‌گیرند (ماهاج و توت و همکاران، ۲۰۰۵). به طور کلی خشکی به کمبود آب در مقایسه با شرایط طبیعی اطلاق می‌شود (لیود-هوگز، ۲۰۱۴). از نقطه نظر کشاورزی، خشکی عبارت است از ناکافی بودن آب قابل دسترس شامل بارش نزولات، ظرفیت ذخیره، رطوبت خاک، مقدار و پراکندگی آن در طی دوره رشد گیاهان زراعی است که باعث کاهش عملکرد گیاه زراعی می‌شود (اوبر و همکاران، ۲۰۰۵).

خشکی معمولاً، فرایندهای متابولیکی و فیزیولوژیکی گیاهان را مورد هدف قرار می‌دهد و در عین حال گیاه نیز دارای ساز و کارهای مختلفی مانند فرار، اجتناب و تحمل برای رویارویی با تنش است (تور و همکاران، ۲۰۰۱). با این وجود گیاهان زراعی معمولاً بیش از یک مکانیسم را برای تحمل در برابر خشکی به کار می‌گیرند (دالال و همکاران، ۲۰۱۲). فرار از خشکی عبارت است از توانایی یک گیاه برای کامل کردن چرخه زندگی خود قبل از اینکه تنش کمبود آب در خاک و گیاه گسترش یابد. این مکانیسم شامل توسعه سریع فنولوژیکی (زودگلدهی و زودرسی)، انعطاف پذیری نمودی (تنوع در طول دوره رشد بسته به شدت تنش کمبود آب) و انتقال فراورده‌های فتوسنتزی قبل از گلدهی به دانه می‌باشد. اجتناب از خشکی به توانایی گیاه برای حفظ پتانسیل آب نسبتاً بالا در بافت‌ها، علی‌رغم وجود کمبود رطوبت در خاک گفته می‌شود. در اجتناب از خشکی، توسعه ریشه به منظور جذب آب بیشتر و برای کاهش هدررفت آب، کاهش تعرق، لوله شدن برگ، تا خوردن برگ، خشک شدن برگ و کاهش جذب نور از طریق انعکاس نور صورت می‌گیرد. تحمل به خشکی همان توانایی گیاه در حفظ عملکرد در شرایط کاهش پتانسیل آب می‌باشد. تحمل به تنش در گیاهان به تغییر متابولیسم، تولید محلول‌های سازگار (پرولین، قند، پلیول، بتائین و...) و بیان ژن‌های درگیر در حفاظت غشاء، هموستازی سلولی (یونی، اسمزی و متابولیسم هموستازی)، کنترل خسارت سلولی و ترمیم بستگی دارد (دالال و همکاران، ۲۰۱۲). تحمل، بهترین هدف در کشاورزی است زیرا اجازه می‌دهد گیاه عملکرد خود را حفظ کند. در تحمل، تجمع آن‌تی‌اکسیدان‌ها، اسمولیت‌ها، چاپرون‌ها برای حفظ ترکیبات سلول و تغییر در نسبت ریشه به ساقه برای به حداکثر رساندن جذب آب صورت می‌گیرد (ردی و همکاران، ۲۰۰۴).

طبق آمار موجود، حدود چهار پنجم مساحت زمین‌های جهان در محدوده مناطق خشک و نیمه خشک قرار دارد (بانایان و همکاران، ۲۰۱۰). بیش از ۷۰ درصد مساحت کشور ایران در فلات مرکزی قرار دارد که جزء مناطق خشک و نیمه خشک جهان محسوب می‌شود (بانایان و همکاران، ۲۰۱۰) که در حال حاضر مشکلات کمبود آب بی‌سابقه‌ای را تجربه می‌کند که بر اکوسیستم، اقتصاد و زندگی بسیاری از مردم کشور، تأثیر می‌گذارد (مدنی، ۲۰۱۴؛ مدنی و همکاران، ۲۰۱۶). در حدود ۷۰ درصد از مناطق کشور، میانگین بارش سالانه حدود ۲۵۰ میلی‌متر دارند و تنها در ۳ درصد از مساحت ایران (۴/۷ میلیون هکتار) میانگین بارش بیش از ۵۰۰ میلی‌متر در سال است (مسگران و همکاران، ۲۰۱۶). در سناریوی جهانی گرم شدن زمین، خشکی یکی از مهمترین تنش‌های غیر زیستی محسوب می‌شود که بر رشد و نمو گیاهان تأثیر گذاشته و امنیت غذایی را به مخاطره می‌اندازد (شائو و همکاران، ۲۰۰۹). پیش‌بینی شده که در آفریقای شمالی، بخشی از مصر، عربستان، ایران، سوریه و اردن، در فصول خشک سال (فروردین تا شهریور ماه) ۲۰ تا ۲۵ درصد از میانگین بارش کنونی در سال ۲۰۵۰ کاسته شود (فاروق و همکاران، ۲۰۰۶). از سوی دیگر، پیش‌بینی شده است که جمعیت جهان در سال ۲۰۵۰ از جمعیت کنونی ۶/۶ بیلیون نفر به ۱۱/۳ - ۸/۷ بیلیون نفر رسیده و از طرفی، تقاضای جهانی برای تولید غلات نیز ۶۰ درصد افزایش می‌یابد (رزگرت و کلین، ۲۰۰۳). این درحالی است که با کاهش سطح زمین‌های قابل کشت و آب آبیاری مواجه هستیم. این مشکلات، همراه با تغییرات اقلیمی جهان نظیر افزایش تنش‌های گرما، خشکی و سیل که روی رشد و عملکرد گیاهان تأثیرات منفی دارند، تشدید خواهد شد. توانایی گیاهان به سازگاری و تولید محصول تحت چنین شرایط محیطی سختی، در تعیین پایداری و امنیت غذایی در آینده بسیار حائز اهمیت خواهد بود (دالال و همکاران، ۲۰۱۲).

بررسی واکنش گیاهان به کمبود آب با تشخیص سیستماتیک صفاتی که با تحمل به خشکی ارتباط دارند و سپس تحلیل مبانی فیزیولوژیک، سلولی، بیوشیمیایی و مولکولی این صفات انجام می‌گیرد. به طور کلی واکنش سلول گیاهی به کمبود آب توسط مالت و ویت سیت در سال ۱۹۹۷ به سه دسته تقسیم گردید :

(الف) بازدارندگی فرآیندهای رشد بر اثر کمبود آب .

(ب) تغییرات سلولی ناشی از اثرات متابولیکی بسته شدن روزنه‌ها به صورت کاهش تعرق و فتوسنتز.

(ج) ایجاد تغییراتی در سلول که باعث ایجاد تحمل سلول به کمبود آب می‌شود.

مکانیسم واکنش گیاهان به تنش رطوبتی بسیار پیچیده و شامل تغییرات مولکولی و گسترش آن به کل فعالیت‌های متابولیسمی گیاه و اثرگذاری آن بر مرفولوژی و فنولوژی گیاهان می‌باشد (اسکنفلد و همکاران، ۱۹۸۸). تنش رطوبتی باعث تجزیه نشاسته و مصرف تدریجی آن می‌شود. این کاهش نتیجه‌ی فعالیت آنزیم‌هایی است که قندهای قابل حل سلول را افزایش داده و باعث کاهش رشد و عملکرد می‌شوند. از سوی دیگر پژوهش‌گران دستاوردهای مهمی را در زمینه‌ی واکنش‌های فیزیولوژیک و مولکولی گیاه در مواجهه با کمبود آب به دست آورده‌اند، با این وجود تفاوت بین عملکرد در شرایط بهینه و شرایط تنش رطوبتی هنوز بسیار زیاد است (کاتیولی و همکاران، ۲۰۰۸). برای موفقیت و دستیابی به ارقام مقاوم به خشکی بهتر است ارزیابی‌ها در شرایط مزرعه صورت گیرد تا ارقام بتوانند در شرایط واقعی از نظر عملکرد و پایداری آن ارزیابی شوند. شناخت و دستیابی به ترکیبی از صفات فیزیولوژیک، مورفولوژیک و بیوشیمیایی شاخص بهتری را برای مقاومت به خشکی فراهم می‌کند (احمدی و سی و سه مرده، ۱۳۸۲). اندازه‌گیری عملکرد دانه یکی از شاخص‌های مهم در برنامه‌های اصلاحی گندم می‌باشد. اما به دلیل کمی بودن این صفت، اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیک، مورفولوژیک و بیوشیمیایی مرتبط با تنش کم آبی در کنار آن ضروری به نظر می‌رسد (هاشمی دزفولی و کوچکی، ۱۳۷۵).

اثرات متقابل بین عوامل تنش‌زا و پدیده‌های مولکولی، زیست‌شیمیایی، فیزیولوژیکی تحت تأثیر رشد و نمو گیاه، بسیار پیچیده می‌باشد (رزم‌جو و همکاران، ۲۰۰۸). تنش خشکی با کاهش موازنه آب، که در آن روزنه‌ها بسته شده و مبادله گاز محدودیت می‌یابد، مورد بررسی قرار می‌گیرد. خشکی از دست دادن کامل آب است، به طوری که بتواند موجب ازهم گسیختگی سوخت‌وسازی و ساختاری

¹Desiccation

سلول و سرانجام توقف واکنش‌های آنزیمی گردد (اسمیرنوف، ۱۹۹۳). تنش خشکی به وسیله کاهش محتویات آب، تضعیف پتانسیل آب برگ و نزول فشار تورگر، انسداد روزنه و کاهش رشد و گسترش سلول بیان می‌گردد. تنش شدید آب می‌تواند توقف فتوسنتز، بی‌نظمی در سوخت‌وساز و سرانجام مرگ گیاه را به دنبال داشته باشد. تنش آب از بزرگ شدن سلول‌ها بیش‌تر از تقسیم سلولی جلوگیری می‌کند و با تأثیر بر فرآیندهای فیزیولوژیکی و زیست‌شیمیایی مثل فتوسنتز، تنفس، انتقال مجدد، جذب یونی، کربوهیدرات‌ها، سوخت‌وساز مواد اندوخته‌ای و سازمان‌یابی رشد، موجب کاهش رشد گیاه می‌شود (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸). در گیاهان، درک بهتر ریخت-تشریحی^۱ و اساس فیزیولوژیکی تغییرات مقاومت تنش آب، می‌تواند برای ایجاد ارقام جدید زراعی به منظور دستیابی به تولید بهتر، تحت شرایط تنش آبی مورد استفاده قرارگیرد (مارتینز و همکاران، ۲۰۰۷)؛ (نامت و همکاران، ۲۰۰۱). واکنش‌های گیاهان به تنش آبی در سطوح سازمانی گوناگون بستگی به شدت و دوره تنش دارد. چاوز و الیورا (۲۰۰۴) بیان کردند که درک پاسخ گیاهان به خشکی از اهمیت بسیاری برخوردار است و نیز یک قسمت اساسی ساختار گیاهان زراعی متحمل خشکی را تشکیل می‌دهد.

۲-۱-۳- اثرات تنش خشکی بر گندم

خشکی یکی از مهمترین عوامل محدود کننده تولید گندم در ایران می‌باشد (امام، ۱۳۸۶). بخش زیادی از اراضی زیر کشت گندم ایران در مناطق غربی و جنوبی قرار دارند که جزء مناطق خشک و نیم خشک به حساب می‌آیند. در این مناطق به دلیل کمبود منابع آب و در نتیجه خشکی محیط، عملکرد گندم به شدت کاهش می‌یابد (گلستانی و اسد، ۱۹۹۸). بیش از ۶۰ درصد گندم تولیدی کشور از مزارع آبی و کمتر از ۴۰ درصد آن از مزارع دیم به دست می‌آید (امام، ۱۳۸۶).

^۱Morpho-Anatomy

۲-۱-۴- اثر تنش خشکی بر عملکرد و اجزای عملکرد

کافی و همکاران (۱۳۹۱) در کتاب فیزیولوژی تنش‌های محیطی، تنش‌ها را مهمترین عوامل کاهش عملکرد در مناطق خشک و نیمه خشک دنیا معرفی کردند. مقاومت به خشکی در گونه‌های زراعی بر اساس میزان عملکرد آن‌ها ارزیابی می‌گردد. لذا شاخص‌های متعددی برای انتخاب ژنوتیپ‌ها بر مبنای عملکرد آن‌ها در محیط‌های تنش و عدم تنش پیشنهاد شده است (احمدی و سی و سه مرده، ۱۳۸۲). عملکرد به عنوان مهمترین صفت در برنامه‌های اصلاحی نتیجه فرآیندهایی است که در تمام مراحل رشد گیاه دخالت دارند و هر کدام از تنش‌ها می‌توانند آن را محدود نمایند (رزبیچی و همکاران، ۲۰۱۵). ارتباط بین عملکرد دانه و مؤلفه‌های آن پیچیده است و بدیهی است که برخی از صفات، تغییرات عملکرد دانه را بهتر از بقیه توجیه می‌کنند (شامخ و همکاران، ۲۰۱۵). محققان نشان دادند که کاهش آبیاری باعث کاهش اجزای عملکرد در گندم می‌گردد. برای بالا بردن بازده و کارایی برنامه‌های اصلاحی در محیط‌های تحت تنش باید گیاهان متحمل به تنش و با عملکرد بیشتر را بر اساس شاخص‌های مطمئن انتخاب کرد (ویلگاس و جردن، ۲۰۱۰). مطالعاتی که به منظور تأثیر تنش کم آبی بر مراحل رشد گندم انجام گردید، نشان داد که تنش کم آبی بر تمام مراحل رشد گندم تأثیرگذار بوده و پاسخ گیاه به تنش کم آبی بستگی به شدت تنش و مرحله رشد گندم دارد (برر و همکاران، ۱۹۹۰).

۲-۱-۵- اثرات تنش کم آبی بر میزان تولید گونه‌های فعال اکسیژن

تنش خشکی از طریق کاهش آب گیاه سبب تولید انواع گونه‌های اکسیژن فعال می‌شود. این گونه‌های فعال اکسیژن با انجام پراکسیداسیون لیپیدی، تخریب پروتئین‌ها، اسیدهای آمینه، کلروفیل و DNA به سلول آسیب می‌رسانند (نیل و همکاران، ۲۰۰۲). گونه‌های اکسیژن فعال^۱، شامل یون‌های

^۱Reactive oxygen species (ROS)

منفی سوپراکسید (O_2^-)، رادیکال هیدروکسیل ($OH^\cdot$)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و اکسیژن منفرد^۱ می باشد که به صورت نرمال محصول فرعی متابولیسم اکسیژن هستند و به عنوان پیام آوران ثانویه^۲ در سیگنالینگ دفاعی سلول و سیگنالینگ اکسیداسیون ایفای نقش می کنند. تولید ROS ها، احتمالاً یکی از اولین پاسخ های بیوشیمیایی گیاه به تنش های محیطی مانند خشکی است و میزان آن ها به سرعت پس از درک تنش افزایش می یابد (آنجم و همکاران، ۲۰۱۱؛ فویر و نوکتر، ۲۰۰۵). تحت تنش کم آبی، ROS ها با لیپیدها، پروتئین ها و اسیدهای نوکلئیک واکنش می دهند و منجر به آسیب اکسیداتیو می شوند. همچنین، مانع از فعالیت های نرمال سلولی و یا حتی مرگ سلولی می شوند (آنجم و همکاران، ۲۰۱۱). همچنین، ROS ها باعث واسرشت شدن پروتئین ها، موتاسیون در اسیدهای نوکلئیک، پراکسیداسیون چربی های غشاء می شوند (بولر و همکاران، ۱۹۹۲). حضور بیش از حد ROS ها در غشاء کلروپلاست منجر به افزایش حساسیت به تنش اکسیداتیو می شود (ماهاجان و توتجا، ۲۰۰۵). گیاهان دارای سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی (آنزیمی و غیر آنزیمی) موثر برای مقابله با تنش اکسیداتیو ناشی از ROS هستند و گیاهانی که دارای این سیستم دفاعی هستند از طریق کاهش آسیب اکسیداتیو موجب تحمل به تنش خشکی در گیاهان می شوند (آنجم و همکاران، ۲۰۱۱؛ اشرف و همکاران، ۲۰۱۵).

۲-۱-۶- اثر تنش کم آبی بر فعالیت آنتی اکسیدانت ها

تنش های زنده و غیر زنده باعث افزایش تمرکز رادیکال های آزاد اکسیژن (ROS) در گیاه و ایجاد صدمه به سلول های گیاهی می شوند. فویر و همکاران (۱۹۹۴) دلیل تولید این رادیکال های آزاد اکسیژن در تنش کم آبی را قطع سیستم انتقال الکترون دانسته اند. گیاهان برای مقابله با خسارت ناشی از رادیکال های آزاد اکسیژن به یک سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی مجهز شده اند که به گیاه کمک می کند در شرایط تنش به رشد خود ادامه دهد (کاسی و همکاران، ۱۹۹۶). آنزیم های آنتی اکسیدانتی کاتالاز، پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربیک پراکسیداز بیشترین سهم برای مقاومت به تنش کم

^۱Singlet oxygen

^۲Secondary messengers

آبی در اثر حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن در گیاهان را بر عهده دارند (برگمنت و همکاران، ۱۹۹۹). کاتالاز در تمام سلول‌های زنده وجود دارد و پراکسید هیدروژن را به سرعت به آب و گاز O_2 تجزیه می‌کند، در واقع کاتالاز از H_2O_2 به عنوان سوبسترا استفاده می‌کند (جاندا و همکاران، ۲۰۰۵). کاتالاز از نظر عملکرد مشابه پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز است اما ویژگی مهم این آنزیم فعالیت آن در پراکسیزم است (اسمیرنوف، ۲۰۰۵) کاتالاز دارای میل ترکیبی پایینی نسبت به H_2O_2 است، بنابراین قادر به حذف H_2O_2 در غلظت‌های بالا می‌باشد (وانگ و همکاران، ۲۰۰۹؛ هامل و همکاران، ۲۰۱۰). کاتالاز علاوه بر مقاومت به خشکی (باسیاک و همکاران، ۱۹۹۴) در به تعویق انداختن پیری (چانگ و کائو، ۱۹۹۸) نیز نقش دارد. در اکثر مطالعات انجام شده میزان آنتی‌اکسیدان‌های کاتالاز، پراکسیداز، سوپراکسیددیسموتاز و آسکوربیک پراکسیداز در ارقام گندم مقاوم به خشکی بیشتر از مقدار آن در ارقام حساس بوده است (شائو و همکاران، ۲۰۰۵). در آزمایشی مشاهده گردید که فعالیت آنزیم کاتالاز در شرایط تنش کم آبی در ارقام مختلف گندم یا ثابت بود و یا کاهش یافت و رابطه مشخصی بین فعالیت این آنزیم و مقاومت به خشکی مشاهده نشد (جباری و همکاران، ۱۳۸۵). در حالی که نتایج آزمایش خزایی و برزوئی (۲۰۰۶) بر روی گندم نشان داد که میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان سوپراکسیددیسموتاز (SOD) و کاتالاز (CAT) در شرایط تنش آبی به طور معنی‌داری افزایش یافتند. نتایج حاکی از آن بود که ارقام مقاوم چمران و الوند بیشترین فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز و کاتالاز را در مقایسه با رقم حساس نوید از خود نشان دادند.

۲-۱-۷- اثر تنش کم آبی بر صفات فیزیولوژیک

از آنجا که عملکرد، یک صفت کمی با وراثت‌پذیری پایین می‌باشد، انتخاب بر اساس آن به تنهایی نمی‌تواند قابل اطمینان باشد (آراس و کرنز، ۲۰۱۴). از طرف دیگر انتخاب بر اساس صفات مورفو- فیزیولوژیک آسان و دقیق بوده و توارث‌پذیری این صفات نسبتاً بالا است، بنابراین بازده ژنتیکی این صفات مطلوب بوده و انتخاب بر مبنای این صفات راه مطمئن و سریعی برای غربال جوامع

گیاهی و بهبود عملکرد می‌باشد (هسلوت و همکاران، ۲۰۱۴). عملکرد به عنوان پیچیده‌ترین خصوصیت گیاه تحت تأثیر تعداد زیادی از فرآیندهای فیزیولوژیک است و نمود قابل اندازه‌گیری این فرآیندها در صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیکی گیاه تجلی می‌یابد (پسرکلی، ۲۰۱۴). از این رو توجه به شاخص‌های فیزیولوژیک یکی از جنبه‌های مهم، در مطالعات مربوط به تحمل خشکی در گیاهان محسوب می‌گردد.

۲-۲- اثرات محرک‌های رشد گیاهی بر تنش کم آبی در گیاهان

یکی از روش‌های مقابله با تنش خشکی استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی است که سبب افزایش رشد و تقسیم سلولی می‌شوند. همچنین بر روی بیان ژن، تولید اسیدهای نوکلئیک و پروتئین‌ها اثر می‌گذارند (صفاری و همکاران، ۱۳۹۳). یکی از روش‌های مقابله با دوره‌های تنش کم آبی استفاده از هورمون‌های رشد گیاهی است (احمدی موسوی و همکاران، ۲۰۰۵). هورمون‌های گیاهی حاوی پیام‌های شیمیایی در پاسخ به عوامل محیطی هستند و شاید بتوان گفت در زمان تنش خشکی، تجمع متابولیت‌هایی از قبیل پرولین و تنظیم‌کننده‌های اسمزی تحت تأثیر هورمون‌های گیاهی می‌باشد (اسمیرنوف و کمبز، ۱۹۸۹؛ مکرز و لشم، ۱۹۹۴). تنظیم‌کننده‌های رشد گیاه (هورمون‌های گیاهی) در تعیین تعداد دانه در غلات نقش مهمی دارند. البته الگوهای متفاوتی از وضعیت هورمون‌های داخلی گیاهان در ارتباط با ضعیف یا قوی بودن دانه‌ها در طول پرشدن آن‌ها وجود دارد که بیشتر این مطالعات هورمونی مربوط به توسعه دانه‌ها در دوره بعد از گرده‌افشانی است. بررسی‌هایی در ارتباط با روابط هورمون‌ها و نقش آن‌ها در شکل‌گیری اجزای عملکرد گندم به ویژه نقش آن‌ها در مراحل اولیه نمو فیزیولوژیک سنبله در شرایط دیم (کمبود آب) می‌تواند از اهمیت ویژه‌ای برخوردار باشد (هنرمند و همکاران، ۱۳۹۵).

۲-۳- تاریخچه مصرف هورمون براسینواستروئید

در سال‌های اولیه قرن بیستم، تنها هورمون‌های گیاهی شناخته شده با نقش شناخته شده در رشد و نمو، ایندول استیک اسید^۱ و جیبرلیک اسید^۲ بودند (پرنس و همکاران، ۲۰۱۹). برخی از آزمایشات اولیه نشان داده‌اند که استفاده از گرده یا اسپور برخی از گونه‌های گیاهی بر روی کلالة^۳ گونه‌های دیگر باعث رشد میوه‌های پارتنوکاری^۴ آن‌ها می‌شود. حتی عصاره گرده و برخی از مواد شیمیایی تقویت‌کننده رشدی نیز موجب رشد پارتنوکاری می‌شود. تیمار نمودن اولین میانگه لوبیا با عصاره‌ی حاصل از گرده ذرت موجب کشیدگی بیشتر آن در مقایسه با شاهد و حتی تیمار شدن با اکسین طبیعی و مصنوعی شد (گوستافسون، ۱۹۳۶؛ میتشل و وایتهد، ۱۹۴۱). تحقیقات نشان داده است که گرده‌های کلزا^۵ و توسکا^۶ دارای برخی از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی به نام براسین-ها^۷ هستند که وقتی به گیاهان دیگر منتقل می‌شوند موجب القاء رشد می‌گردند و همچنین، عصاره گرده بسیاری از گونه‌های گیاهی دیگر نیز تأثیرات مشابهی را نشان داده‌اند (میتشل و همکاران، ۱۹۷۰؛ مانداوا و میتشل، ۱۹۷۱). اما در آن زمان به دلیل کمبود امکانات نمی‌دانستند که اثرات فیزیولوژیک مشاهده شده توسط براسین‌ها مربوط به کدام ترکیب شناخته شده یا ناشناخته است. پس از آن، تلاش وقت‌گیر و گران‌قیمت برای پردازش حداقل ۴۰۰ پوند گرده کلزا (معادل ۱۸۱/۴۳۶۹ کیلوگرم) با تکنولوژی جدید برای شناسایی براسین‌ها صورت گرفت و سرانجام ترکیبات مسئول اثرات مختلف فیزیولوژیکی توسط براسین‌ها را شناسایی کردند که در (شکل ۱-۲) به ساختار برخی از آن‌ها اشاره شده است (مانداوا و همکاران، ۱۹۷۳؛ گریو و همکاران، ۱۹۷۹). گیاهان به مقدار بسیار کم براسینواستروئیدها که در حدود مقادیر طبیعی آن‌ها در گیاه است پاسخ می‌دهند. براسینواستروئیدها در اکثر قسمت‌های گیاه یافت می‌شوند و بیشترین میزان آن‌ها در اندام‌های زایشی قرار دارد. این دسته

^۱indole-acetic acid

^۲gibberellic acid

^۳stigmas

^۴parthenocarpic fruits

^۵*Brassica napus*

^۶*Alnus glutinosa*

^۷brassins

از هورمون‌های گیاهی سبب افزایش رشد و تقسیم سلولی می‌شوند، همچنین بر بیان ژن، تولید اسیدهای نوکلئیک و پروتئین‌ها اثر می‌گذارند (احمدی موسوی و همکاران، ۲۰۰۵). براسینواستروئیدها هورمون‌های استروئیدی هستند که رشدونمو گیاه را تنظیم و باعث افزایش سازگاری گیاهان در برابر شرایط نامساعد محیطی می‌شوند (ازدمیر و همکاران، ۲۰۰۴؛ باجگاز و حیات، ۲۰۰۹؛ باجگاز، ۲۰۰۰؛ اشرف و همکاران، ۲۰۱۰).

پژوهش‌ها نشان می‌دهد که براسینواستروئیدها می‌توانند موجب تنظیم طیف گسترده‌ای از پاسخ‌های سلولی مثل طول شدن ساقه، رشد لوله دانه گرده، تشکیل ریشه، القاء بیوسنتز اتیلن، فعال کردن پمپ پروتون و تنظیم بیان ژن‌های درگیر در تنش گردد (کاگال و همکاران، ۲۰۰۷؛ کولیوا و همکاران ۱۹۹۱). سایر ام در تحقیقاتی در سال ۱۹۹۴ اعلام کرد که کاربرد براسینواستروئید موجب افزایش محتوای نسبی آب، فعالیت نیترات ردکتاز، محتوای کلروفیل و میزان فتوسنتز در گیاه گندم گردید. همچنین در گیاهان تیمار شده با براسینواستروئید اثرات مفید در قالب ویژگی‌هایی همچون سطح برگ بیشتر، تولید زیست توده زیاده‌تر، عملکرد دانه و اجزای عملکرد قابل مشاهده بود (سایرام، ۱۹۹۴). تیمار بوته‌های گندم با براسینواستروئید در تنش شوری نیز سبب بهبود رشد گندم در شرایط شور و غیر شور شد (شاهید و همکاران، ۲۰۱۱). سایر ام و همکاران (۱۹۹۶) تأثیر تیمار بذر گندم با هوموبراسینولید را بر میزان جوانه زنی، فعالیت آمیلوس و عملکرد گندم تحت شرایط تنش رطوبتی مورد بررسی قرار دادند. نتایج این تحقیق نشان داد کاربرد هوموبراسینولید به عنوان پیش تیمار بذر (۰، ۰/۰۵، ۰/۰۱ میلی گرم در لیتر) سبب افزایش جوانه زنی، فعالیت آمیلاز و پروتئین کل محلول در گیاهچه‌های دو روزه و طول ساقه در گیاهچه چهار روزه در هردو شرایط باتنش شوری و تنش کم آبی شد. در شرایط مزرعه، تیمار هوموبراسینولید تحت شرایط آبی و دیم باعث افزایش معنی‌داری در عملکرد دانه شد. افزایش عملکرد دانه با افزایش تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و شاخص برداشت همراه بود.

شهباز و همکاران (۲۰۰۷)، اثر کاربرد اسپری براسینواستروئید را بر رشد و جذب مواد مغذی معدنی گندم تحت تنش شوری مورد بررسی قرار دادند. در این تحقیق 24-epibrassinolide به صورت اسپری با غلظت‌های ۰/۰۱۲۵، ۰/۰۲۵ و ۰/۰۳۷۵ میلی گرم بر لیتر بر روی دو رقم گندم S-24 و MH-97 اعمال شد و زیست توده گیاهی تحت شرایط شور و غیر شور افزایش پیدا کرد، اما تاثیر آن بر روی Na^+ ، K^+ ، Ca^{2+} ، Cl^- و نسبت K^+/Na^+ برگ معنی دار نبود. به طور کلی استفاده از 24-epiBL به عنوان اسپری برگ باعث افزایش رشد گیاهان گندم در شرایط شوری شد، اما هیچ گونه تاثیر قابل توجهی روی انباشت مواد مغذی مختلف در دو رقم مورد بررسی نداشت.

ساگلام و همکاران (۲۰۰۷)، تاثیر اپی براسینواستروئید بر پیری برگ در گندم را مورد بررسی قرار دادند. در این تحقیق اپی براسینواستروئید قابل حل در اتانول به صورت اسپری بر روی برگ‌ها در مرحله ۶ برگی گیاهچه‌های گندم پرورش داده شده در شرایط اتاقک رشد ($25 \pm 2^\circ C$ و ۱۲ ساعت نور) استفاده شد. اپی براسینواستروئید در سه غلظت ۰/۰۰۱، ۰/۰۱ و ۱۰ میکرومولار استفاده گردید. این تحقیق نشان داد که اپی براسینواستروئید باعث تسریع رشد و تاخیر در پیری بخش‌های مختلف برگ گندم در غلظت‌های پایین می شود. افزایش فعالیت پراکسیداز و کاهش فعالیت پروتئاز و محتوای کلروفیل (در ۱۰ و ۱۰۰ میکرومولار) تشخیص داده شد. با این حال، محتوای پروتئین فقط در ۱۰ میکرومولار کاهش یافت.

۲-۳-۱- رابطه براسینواستروئیدها با تنش اکسیداتیو و سیستم آنتی اکسیدانی

گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) در رشد و نمو گیاه و برهمکنش با تنش‌های زیستی و غیر زیستی نقش حیاتی دارند. همچنین ROSها به عنوان عناصر مهم تنظیمی و سیگنالینگ در بسیاری از فرآیندهای سلولی نقش دارند. ROSها، به طور مداوم در طول فرایند فتوسنتز و تنفس تولید می-شود در حالی که هموستازی ردوکس^۱ در سلول توسط مکانیسم‌های محافظتی کنترل می‌شود. اختلال در این مکانیسم‌های محافظتی می‌تواند منجر به تنش اکسیداتیو شود که در نهایت مرگ سلولی را به

^۱redox homeostasis

همراه خواهد داشت. اگرچه در شرایط رشد طبیعی، تولید ROS در سلول‌ها بسیار اندک است، اما بسیاری از تنش‌ها سبب اختلال در هموستازی سلولی و بالا بردن میزان ROSها می‌شود. این تنش‌ها شامل تنش‌های خشکی، شوری، سرمازدگی، شوک دمای بالا، فلزات سنگین، اشعه ماوراء بنفش، مکانیکی، کمبود مواد غذایی، نور زیاد و حمله پاتوژن می‌شوند (باجگاز و حیات، ۲۰۰۰؛ گاپرو دلان، ۲۰۰۶). وقتی گیاه با تنش‌ها مواجه می‌شود، ROSها مانند رادیکال‌های سوپراکسید، هیدروکسید و پراکسید هیدروژن تولید می‌شود و گیاهان برای دفاع از خود علیه آن‌ها دارای آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند سوپراکسیددسموتاز^۱، کاتالاز^۲، گیاکول پراکسیداز^۳، اسکوربات پراکسیداز^۴، گلوتاتیون ردوکتاز^۵، گلوتاتیون پراکسیداز^۶ و همچنین آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی مانند آسکوربات^۷، گلوتاتیون^۸ و کارتنوئیدها می‌باشند (رولی و همکاران، ۲۰۰۴؛ اوزدمیر و همکاران، ۲۰۰۴؛ سیمونوویکووا و همکاران، ۲۰۰۴). اگرچه براسینواستروئیدها نقش مهمی را در رشد و نمو گیاه بازی می‌کنند و در پاسخ‌های فیزیولوژی درگیر هستند با این حال اطلاعات کمی از نقش براسینواستروئیدها در تنش‌های اکسیداتیو در گیاهان وجود دارد. مطالعات نشان داده است که استعمال خارجی^۹ براسینواستروئیدها موجب تغییر آنزیمی و غیرآنزیمی آنتی‌اکسیدان‌ها تحت تنش‌های غیرزیستی می‌شود (ین و همکاران، ۲۰۰۸؛ فریدالدین و همکاران، ۲۰۱۴). به طور مثال، وقتی گیاهچه‌های تیمار شده با براسینواستروئیدها تحت تنش آبی قرار می‌گیرند فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز و همچنین اسید آسکوربیک و محتویات کارتنوئیدها افزایش می‌یابد (لی و همکاران، ۱۹۹۸). از سوی دیگر، براسینواستروئیدها موجب افزایش فعالیت کاتالاز و کاهش فعالیت گیاکول پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز تحت تنش اسمزی در سورگوم گردیدند (وردهینی و راوو، ۲۰۰۳). کاربرد

^۱superoxide dismutase(SOD)

^۲catalase (CAT)

^۳guaicol peroxidase (POX)

^۴ascorbate peroxidase (APX)

^۵glutathione reductase (GR)

^۶glutathione peroxidase (GPX)

^۷ascorbate

^۸glutathione

^۹exogenous application

براسینواستروئید در گیاهچه‌های برنج تحت تنش شوری موجب افزایش فعالیت کاتالاز، گلوتاتیون ردوکتاز و سوپراکسید دیسموتاز شده است (نونز و همکاران، ۲۰۰۳). استعمال ۲۴-پی‌براسینولید موجب افزایش فعالیت برخی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در سویا تحت تنش کم آبی شده است (زنگ و همکاران، ۲۰۰۸). تیمار براسینواستروئید موجب تشکیل بهتر میوه و افزایش عملکرد می‌گردد (فریدالدین و همکاران، ۲۰۰۹). به طوری‌که در خیار (اگونو و همکاران، ۲۰۰۸)، انگور (پریا-نتو و همکاران، ۲۰۰۶)، برنج و گندم (الیووا و همکاران، ۲۰۱۱) و گیلان (احمدی پور و پاکیش، ۲۰۱۴) تیمار با هورمون براسینواستروئید باعث بهبود عملکرد و کیفیت میوه شده است.

۲-۳-۲- استعمال خارجی هورمون براسینواستروئید

استعمال خارجی هورمون براسینواستروئید، فرایندهای متنوعی از رشد و نمو گیاه را تحت تاثیر قرار می‌دهد (کایو و همکاران، ۲۰۰۵). به‌طور مثال تیمار گیاهان با براسینواستروئید موجب افزایش رشد گندم، لوبیای فرانسوی و گوجه فرنگی شده است (شهباز و همکاران، ۲۰۰۸؛ یوپریتی و مورتی، ۲۰۰۴؛ اوگونو و همکاران، ۲۰۰۸). همچنین کاربرد این هورمون موجب حفاظت گیاه در مقابل تنش‌های غیرزیستی نیز می‌شود (وردهینی و همکاران، ۲۰۰۳). تنش کم آبی منجر به کاهش محتوای آب و پتانسیل آبی برگ، بسته شدن روزنه‌ها و کاهش رشد گیاه می‌شود. تنش کم آبی شدید ممکن است منجر به آسیب سیستم فتوسنتز و اختلال در متابولیسم‌ها که در نهایت مرگ گیاه می‌شود (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸). گزارش شده است که براسینواستروئیدها باعث تغییر در میزان فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها و محتویات آنتی‌اکسیدان‌ها می‌شود که منجر به بهبود رشد گیاه تحت تنش کم آبی می‌شود. پژمردگی برگ، کاهش رشد و خشک شدن کامل گیاهچه‌ها در گیاهان تیمار نشده با این هورمون تحت تنش کم آبی دیده شده است اما موارد مذکور در گیاهان تیمار شده کمتر شده است - (لی و همکاران، ۲۰۱۲). گیاهچه‌های آرابیدوپسیس و کلزا^۱ در محیط رشد حاوی براسینواستروئید رشد

^۱*Brassica napus*

یافتند و سپس تحت تنش کم آبی قرار گرفتند، در هر دو گونه‌ی تیمار شده با این هورمون، افزایش تحمل به تنش کم آبی مشاهده شد (کاگال و همکاران، ۲۰۰۷). در برگ سویا تحت تنش کم آبی، تیمار نمودن گیاهان با براسینواستروئید موجب افزایش عملکرد سیستم فتوسنتز II، فعالیت اکسیژناز، پتانسیل آب، محتوای قندهای محلول، پرولین، فعالیت آنزیم‌های گایاکول پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز در مقایسه با گیاهان تیمار نشده با این هورمون شده است (زنگ و همکاران، ۲۰۰۸). تنش شوری یکی از تنش‌های غیرزیستی مهم است که روی رشد، نمو و تولیدات گیاهان تاثیر می‌گذارد و مسبب تنش اسمزی، مسومیت یونی و اخلاص در جذب و انتقال مواد غذایی معدنی نیز می‌باشد (تورکان و دمیرال، ۲۰۰۹؛ اشرف و فولاد، ۲۰۰۷). تجمع پرولین در گیاهان تحت تنش شوری به عنوان اسمولیت (محلول سازگار) مشاهده شده است (اشرف و فولاد، ۲۰۰۷). بهبود رشد گیاهچه، کاهش صدمات چربی و کاهش تجمع پرولین در ژنوتیپ حساس به تنش شوری برنج (IR-28) تیمار شده با براسینواستروئید در مقایسه با شوری به تنهایی گزارش شده است (اوزدمیر و همکاران، ۲۰۰۴). هورمون براسینواستروئید موجب افزایش جوانه زنی بذور آرابیدوپسیس و کلزا تحت شرایط شوری می‌شود (کاگال و همکاران، ۲۰۰۷). استفاده از براسینواستروئیدها موجب افزایش تجمع پرولین و فعالیت آنتی-اکسیدان‌ها در گیاهان *Vigna radiata* و *Cicerarietinum* تحت تنش شوری می‌شود (علی و همکاران، ۲۰۰۷؛ حیات و همکاران، ۲۰۱۰). علاوه بر آن، کاربرد براسینواستروئید موجب جلوگیری از ممانعت رشد بادمجان و عملکرد گندم تحت تنش شوری شده است (دینگ و همکاران، ۲۰۱۲؛ علی و همکاران، ۲۰۰۸). تنش دمای بالای شدید موجب آسیب به سلول‌های مزوفیل، افزایش نفوذپذیری غشاء پلاسمایی و کاهش دسترسی به آب در گیاهان می‌شود که نتیجه آن، تحت تاثیر قرار گرفتن پتانسیل آب برگ و فتوسنتز به عنوان حساس‌ترین فرایندهای حساس به دما در گیاه می‌باشد (زنگ و همکاران، ۲۰۰۵؛ سیموس-آرانجو و همکاران، ۲۰۰۳). گیاهان گوجه فرنگی تیمار شده با هورمون براسینواستروئید در مقایسه با گیاهان تیمار نشده تحمل بیشتری نسبت به تنش دمایی بالا نشان می‌دهند که می‌تواند به خاطر تجمع بیشتر پروتئین‌های شوک حرارتی میتوکندریایی و بهبود راندمان فتوسنتز باشد

(سینگ و شونو، ۲۰۰۵). از سوی دیگر گزارش شده است که دمای بالا موجب تخریب آنزیم روبیسکو^۱ می‌شود که تیمار نمودن گوجه فرنگی قبل از قرار گرفتن در معرض دمای بالا موجب حفاظت از آنزیم روبیسکو و سایر آنزیم‌های دخیل در چرخه کلوین می‌شود (آگونو و همکاران، ۲۰۰۸).

درجه حرارت پایین (سرمازدگی^۲ و تنش یخبندان^۳) یک عامل اصلی محدود کننده برای گیاهان بومی مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری محسوب می‌شود (سالتویت، ۲۰۰۱). سرمازدگی روی دستگاه فتوسنتزی از طریق اختلال در انتقال الکترونی تیلاکوئیدی، چرخه احیاء کربن و کنترل روزنه تأمین کننده CO₂ تاثیر می‌گذارد و همچنین موجب افزایش تجمع قندها، پراکسیداسیون لیپیدها و اختلال در تعادل آبی می‌شود (آلن و اورت، ۲۰۰۱). استعمال هورمون براسینواستروئید منجر به بهبودی رشد لوبیا تحت سرمازدگی شده و همچنین منجر به افزایش بیان ژن‌هایی شد که با سرمازدگی کاهش بیان می‌یافتند (هوآنگ و همکاران، ۲۰۰۶). تزریق براسینواستروئید به کوتیلدون برگ‌های گیاهچه‌های کلزا، افزایش نفوذپذیری غشاء ناشی از سرما را کاهش می‌دهد. همچنین در گیاهچه‌های تزریق شده با براسینواستروئید در دمای ۲ درجه سانتی‌گراد، میزان رنگ‌دانه بیشتری در مقایسه با شاهد مشاهده گردید درحالی‌که تفاوت معنی‌داری در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد مشاهده نشد (جانکز و همکاران، ۲۰۰۷). تجزیه و تحلیل پروفایل بیانی ژن‌ها در آرابیدوپسیس و کلزا رشد یافته در محلول غذایی حاوی براسینواستروئید تحت تنش دمای ۲ درجه سانتی‌گراد ۳ روزه نشان داد که ژن‌های مرتبط با سرما^۴ در این گیاهان در مقایسه با شاهد افزایش بیان بیشتری داشتند (کاگاله و همکاران، ۲۰۰۷).

¹Rubisco

²chilling stress

³frost stress

⁴cold-related genes

۲-۴- مروری بر تحقیقات استعمال خارجی هورمون تحت تنش‌های غیرزیستی

زارعی و همکاران (۱۳۹۸) نشان دادند که تنش کم آبی باعث کاهش معنی‌دار وزن خشک برگ، ریشه و ساقه، ارتفاع گیاه، محتوای آب نسبی برگ، کلروفیل a، b و کاروتنوئید در گل‌ابی وحشی^۱ می‌گردد ولی استعمال هورمون براسینواستروئید سبب افزایش معنی‌دار این صفات و تقلیل اثرات منفی تنش خشکی روی گل‌ابی وحشی می‌شود. همچنین، محلول‌پاشی براسینواستروئید با افزایش غلظت اسمولیت‌هایی مانند قندهای محلول و پرولین همراه بود که با حفظ فشاراسمزی درسلول‌ها موجب افزایش تحمل به تنش کم آبی گل‌ابی وحشی می‌گردد. زاهدی و همکاران (۱۳۹۸) نشان دادند که تنش شوری موجب افزایش نشت یونی، برگ‌های نکروزه و پرولین در رقم کاماروزا توت فرنگی می‌شود. استفاده از ۲۴-اپی‌براسینولید موجب افزایش عملکرد، تعداد گل و میوه، وزن تر و خشک ریشه، محتوای آب نسبی برگ، سفتی بافت میوه و همچنین کاهش نشت یونی تحت تنش شوری می‌شود. بهنام نیا و همکاران (۲۰۰۹) نشان دادند که محلول‌پاشی اپی‌براسینولید روی گوجه‌فرنگی در مرحله چهار برگی گیاه موجب کاهش اثرات سوء تنش کم آبی از طریق کاهش پراکسیداسیون چربی و آب‌اکسیژنه، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نظیر کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز در گیاهان تیمار شده با این هورمون در مقایسه با شاهد شده است.

فریدالدین و همکاران (۲۰۰۹) گیاهچه‌های ۱۴ و ۲۱ روزه خردل هندی را به مدت یک هفته تحت تنش کم آبی (قطع آبیاری) قرار دادند و سپس این گیاهچه‌ها را به محیط رشدی معمولی بازگرداندند. سپس گیاهچه‌های سی روزه خردل هندی^۲ را با ۲۸-هموبراسینولید^۳ تیمار نمودند و تغییرات رشدی، فتوسنتز و میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را در ۶۰ روزگی ارزیابی نمودند. نتایج حاصل از این تحقیق نشان داد که تنش کم آبی منجر به کاهش رشد می‌شود اما این کاهش رشد در گیاهچه‌های ۱۴ روزه که تحت تنش کم آبی بودند نسبت به ۲۱ روزه‌ها بیشتر است. با این حال،

¹*Pyrusbiossieriana*Buhse

²*Brassica juncea* L.

³28-homobrassinolide (HBL)

محلول پاشی ۲۸- هموبراسینولید منجر به افزایش میزان رشد، کلروفیل و آنتی اکسیدان‌هایی نظیر کاتالاز و سوپراکسیددسموتاز شده و اثر محدودکنندگی تنش کم آبی بر این صفات را کاهش می‌دهد. شاهد و همکاران (۲۰۱۱) نشان دادند که استعمال خارجی هورمون براسینواستروئید منجر به افزایش جوانه زنی بذور نخود^۱، رشد ساقه و ریشه در محیط شور می‌شود. همچنین نشان دادند که استعمال خارجی این هورمون در مرحله گیاهچه‌ای منجر به افزایش بیوماس تر و خشک، ارتفاع گیاهچه، نرخ فتوسنتز، محتوای کلروفیل، پرولین، کاتالاز، سوپراکسیددسموتاز، پراکسیداز در مقایسه به شاهد تحت تنش شوری شده است. چوبان و بایدار (۲۰۱۶) اثر کاربرد براسینواستروئید بر رشد و نمو، خصوصیات بیوشیمیایی و تجمع متابولیت‌های ثانویه در گیاهان نعنای^۲ تحت شرایط مختلف نمک را بررسی کردند. نتایج تحقیق آنان نشان داد که وزن تر و خشک اندام‌های هوایی و وزن خشک برگ با افزایش سطح شوری کاهش می‌یابد. افزایش شوری منجر به کاهش میزان اسانس می‌شود در حالی که پراکسیداسیون لیپیدها، پرولین، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و محتوای فنلی کل با افزایش غلظت نمک افزایش می‌یابد. کاربرد براسینواستروئید از مرگ گیاه حتی در شوری بالا جلوگیری نموده و با افزایش فعالیت‌های آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و کاهش نفوذپذیری غشاء و پراکسیداسیون لیپید، اثرات سوء ناشی از نمک را نیز تعدیل می‌کنند. همچنین کاربرد براسینواستروئید میزان اسانس را در شرایط نمک به‌طور معنی‌داری افزایش داد.

دهقان و همکاران (۲۰۱۷) اثر محلول‌پاشی غلظت‌های براسینولید بر عملکرد دانه، اجزای عملکرد و بهره‌وری مصرف درگندم رقم سیروان در شرایط تنش خشکی انتهای فصل در مزرعه را بررسی نمودند. نتایج آن‌ها نشان داد که افزایش غلظت براسینولید در شرایط تنش موجب افزایش میزان عملکرد دانه و شاخص بهره‌وری آب شد. همچنین نشان دادند که تنش خشکی در مرحله گلدهی بیشترین اثر منفی را بر عملکرد دانه دارد و محلول‌پاشی براسینولید تا حدودی این اثر منفی را تعدیل

^۱*Pisum sativum* L.

^۲*Mentha piperita* L.

نموده است. خامسوک و همکاران (۲۰۱۸) در مطالعه‌ای اثر محلول پاشی براسینواسستروئید را روی صفات فیزیولوژیکی و عملکرد فلفل قرمز تحت تنش کم آبی بررسی نمودند و نشان دادند که کاربرد این هورمون قبل از شروع تنش کم آبی می‌تواند وضعیت آب برگ را بهبود بخشد. همچنین، نشت الکترولیتی، سطح پراکسیداسیون لیپید و تولید H_2O_2 به طور قابل توجهی کاهش، در حالی که تجمع پرولین و قند محلول کل، عملکرد میوه، بیوماس ساقه در گیاهان تیمار شده افزایش یافت.

محمدی و همکاران (۲۰۱۹) اثر کاربرد براسینواسستروئید را بر عملکرد دانه و پروتئین دو ژنوتیپ لوبیا معمولی^۱ تحت دو رژیم آبیاری (نرمال و خشکی در مرحله گلدهی) بررسی نمودند. نتایج این تحقیق نشان داد که تنش کم آبی در مرحله گلدهی باعث کاهش سطح برگ، اجزای عملکرد، عملکرد دانه و محتوای پروتئین می‌شود. همچنین، افزایش قابل توجهی غلظت CO_2 بین سلولی، کاهش در میزان تعرق، هدایت روزنه و میزان فتوسنتز خالص نیز ثبت شد. با این حال، استفاده از محلول پاشی براسینواسستروئید به طور قابل توجهی میزان تبادلات گازی، سطح برگ، اجزای عملکرد، عملکرد دانه و محتوای پروتئین را در هر دو شرایط تحت شرایط آبیاری (آبیاری نرمال و تنش کم آبی) بهبود بخشید. خان و همکاران (۲۰۱۹)، میزان رشد، فعالیت آنتی اکسیدانی و پارامترهای فیزیولوژیکی دو ژنوتیپ (حساس و مقاوم) گوجه فرنگی^۲ را تحت تنش دمای پایین و کاربرد براسینواسستروئید را بررسی کردند. گیاهان رشد یافته تحت دمای پایین، کاهش رشد و کلروفیل نشان دادند. استعمال براسینواسستروئید تحت تنش دمای پایین میزان رشد و کلروفیل را بالا برد و همچنین فعالیت آنزیم-های آنتی اکسیدانی مانند کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان تیمار شده با این هورمون افزایش یافت. توفیقی و همکاران (۱۳۹۵) مطالعه‌ای را به منظور بررسی اثر برهم کنش قارچ میکوریز آربوسکولار و تنظیم کننده رشد گیاهی براسینولید بر کاهش احتمالی اثر مخرب شوری در گندم رقم پیشتاز انجام دادند. در این تحقیق گیاهان میکوریزه با قارچ گلوموس موسه^۳ (پس از اطمینان از

^۱*Phaseolus vulgaris* L.

^۲*Lycopersicon esculentum*

میکوریزه شدن ریشه ها) و غیر میکوریزه ۱۴ روزه توسط (۲۴-آپی براسینولید) با غلظت صفر و پنج میکرومولار سه بار (یک روز در میان) اسپری برگی شدند. سپس به مدت ۱۰ روز با آب شور با منشأ دریاچه ارومیه و با هدایت الکتریکی صفر و ۱۵ دسی زیمنس بر متر هر سه روز یکبار آبیاری شدند. در نهایت، گیاهان بیست و شش روزه برداشت و به منظور انجام برخی سنجش‌های فیزیولوژیکی به آزمایشگاه منتقل شدند. یافته‌های به دست آمده نشان‌دهنده بهبود سطح برگ گیاه و کاهش نشت غشاء در تیمارهای جداگانه قارچی و براسینولیدی بود. در حالی که اثر برهمکنش این دو تیمار تنها در سطح برگ معنی دار بود. همچنین این اثر هم‌افزایی معنی‌دار برهمکنش دو تیمار با بالاتر رفتن فعالیت آن‌تی‌اکسیدانی شامل آن‌تی‌اکسیدان‌های سوپراکسید دیسموتاز و مقدار آنتوسیانین برگی و نیز درصد مهار رادیکال‌های آزاد (DPPH) مشاهده شد. جهانی دوقزلو و امام (۱۳۹۶) مطالعه‌ای را به منظور بررسی تأثیر دو تنظیم‌کننده‌ی رشد براسینواستروئید و سالیسیلیک‌اسید بر جوانه‌زنی و رشد دو رقم گندم در شرایط تنش کم‌آبی آزمایشی در گلخانه پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار طراحی و اجرا نمودند. تیمارها شامل دو رقم گندم (شیراز و سیروان)، آبیاری (۱۰۰٪ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه) و تنظیم‌کننده‌های رشد (براسینواستروئید و سالیسیلیک‌اسید) بود. در این آزمایش خشکی باعث افزایش معنی‌دار شاخص سبزیگی (۵۰/۵۸ درصد)، کاهش معنی‌دار محتوی نسبی آب برگ (۱۰/۲۴ درصد)، وزن خشک سنبله (۱۷/۲۲ درصد)، وزن صد دانه (۱۴/۱۴ درصد)، وزن خشک بوته (۸/۷۴ درصد) و وزن دانه‌ی هر بوته (۱۹/۲۱ درصد) گردید، لیکن کاربرد تنظیم‌کننده‌ی رشد براسینواستروئید به صورت محلول‌پاشی بوته‌ها با غلظت ۲۵ و ۵۰ میکروگرم در لیتر براسینواستروئید و یک میلی‌مولار سالیسیلیک‌اسید موجب جبران بخشی از این خسارت شد. بعلاوه، پیش‌تیمار بذر ارقام گندم توسط براسینواستروئید باعث افزایش درصد و سرعت سبز شدن آن‌ها گردید.

۲-۵- اثر براسینواستروئید در بیان ژن‌ها

راوش و همکاران (۱۳۹۱) کارکرد ژن‌های کاندید مقاومت به خشکی در گندم نان و برخی خویشاوندان وحشی آن را مورد بررسی قرار دادند. در این تحقیق پس از بررسی بیوانفورماتیک روی ژن‌های القای مقاومت به خشکی، چهار ژن ATP6، متالوتیونین، بازدارنده پروتئاز و S-LikeRNase عنوان ژن‌های کاندید مرتبط با تنش خشکی، انتخاب شدند. در مرحله بعد به منظور تایید نقش آنها، بررسی روی داده‌های آزمایش‌های مختلف ریزآرایه^۱ مرتبط با تنش کم آبی صورت گرفت. الگوی بیان این ژن‌ها در سه بافت برگ، ریشه و بساک، تحت تنش کم آبی با استفاده از روش Quantitative RT-PCR اندازه‌گیری شد. ارقام کشت شده در این بررسی شامل ارقام حساس به خشکی (گاسپارد، MV17 و کرنبروک) و ارقام مقاوم به خشکی (پیشگام، سرداری و هالبرد)، همچنین خویشاوندان وحشی شامل *Triticum monococcum* (دارنده ژنوم AA)، *Triticum turgidum* (دارنده ژنوم AABB) *Aegilops tauschii* (دارنده ژنوم DD) می‌باشند. نمونه‌گیری از برگ و ریشه گیاهان تحت تنش در ۲۴ ساعت و ۴۸ ساعت پس از قطع آبیاری (RWC کمتر از ۶۶٪) و هم‌زمان با گیاهان شاهد انجام گرفت. برای مرحله زایشی، نمونه‌برداری از بساک‌ها در مرحله میکروسپور جوان و تتراد صورت گرفت. بررسی بیان ژن ATP6 به وسیله PCR کمی در بافت‌های ریشه و برگ نشان داد که این ژن در ریشه رقم MV17 دارای بیان نسبی بالایی بوده است. همچنین این ژن در برگ خویشاوندان وحشی گندم (*Ae. tauschii*، *T. monococcum*) در اثر تنش کم آبی، افزایش بیان نشان داده است. ژن متالوتیونین در اثر تنش کم آبی در ریشه اکثر ارقام افزایش بیان نشان داد. بیان ژن بازدارنده پروتئاز در برگ ارقام مقاوم، افزایش چشم‌گیری نشان داد. بالاترین میزان بیان ژن S-Like RNase تحت شرایط تنش، در بساک خویشاوندان وحشی گندم، به خصوص در *Ae. tauschii* مشاهده شد. بررسی پروموتور ژن S-Like RNase با روش رنگ‌آمیزی GUS صورت گرفت و بررسی‌ها فعالیت بافت اختصاصی این پروموتور در بافت بساک را نشان داد. سافاری و همکاران (۲۰۱۴) گزارش نمودند که کاربرد

^۱- Micro array

براسینواسترئوئید در گیاه کلزا از راه افزایش بیان ژن‌های مربوط به آنزیم کاتالاز و کلروفیل موجب

افزایش تحمل گیاه کلزا به خشکی می‌گردد.

فصل سوم: مواد و روش‌ها

۳-۱- روش انجام تحقیق

۳-۱-۱- مواد گیاهی

در این تحقیق در سال اول ۱۷ ژنوتیپ و در سال دوم ۷ ژنوتیپ گندم بر اساس شناسایی مقاومترین ژنوتیپ در زمان تنش کم آبیاری با عملکرد بالا طبق آنالیز شاخص‌های تحمل به خشکی انتخاب و در مزرعه کشت و مورد بررسی قرار گرفت. کلیه بذور مورد نیاز از بخش بانک ژن و ذخائر توارثی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر تهیه شد. مشخصات ژنوتیپ‌ها طبق جدول ۳-۱ می باشد.

جدول ۳-۱- کد ژنوتیپ‌های گندم‌های مورد مطالعه

ردیف Number	گونه Species	کد ژنوتیپ (KC)
۱	<i>Triticum aestivum</i>	۱۳۵۴
۲	<i>Triticum aestivum</i>	۱۳۹۲
۳	<i>Triticum aestivum</i>	۱۳۹۹
۴	<i>Triticum aestivum</i>	۱۹۹۸
۵	<i>Triticum aestivum</i>	۲۸۵۳
۶	<i>Triticum aestivum</i>	۳۵۰۶
۷	<i>Triticum aestivum</i>	۴۰۵۶
۸	<i>Triticum.sp</i>	۳۷۳۷
۹	<i>Triticum.sp</i>	۳۷۲۹
۱۰	<i>Triticum.sp</i>	۴۲۲۸
۱۱	<i>Triticum vulgare</i>	Mehregan
۱۲	<i>Triticum vulgare</i>	Parsi
۱۳	<i>Triticum vulgare</i>	Niknejad
۱۴	<i>Triticum vulgare</i>	Roshan
۱۵	<i>Triticum vulgare</i>	Sirvan
۱۶	<i>Triticum vulgare</i>	Star
۱۷	<i>Triticum vulgare</i>	Sivand

۳-۱-۲- غلظت‌های هورمون براسینواسستروئید

در این تحقیق تیمار هورمون با غلظت‌های صفر، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم بر لیتر به صورت اسپری به همراه محلول توئین ۲۰ (۰/۰۱ درصد) جهت افزایش سورفاکتانت دو هفته قبل از اعمال تنش مورد استفاده قرار گرفت (شهباز و اشرف، ۲۰۰۷).

۳-۱-۳- تیمار کم آبیاری

تیمار کم آبیاری در دو سطح تنش کم آبیاری و بدون تنش اعمال گردید. تنش در آخر فصل در مرحله گلدهی (مرحله ۶۰ زادوکس) به صورت قطع آبیاری انجام شد.

۳-۱-۴- مشخصات محل اجرای آزمایش

این آزمایش در دو سال زراعی ۱۳۹۶-۱۳۹۷ و ۱۳۹۷-۱۳۹۸ در مزرعه تحقیقاتی موسسه تحقیقات اصلاح بذر و نهال کرج با مشخصات جغرافیایی (طول جغرافیائی "۵۶°۵۰ و عرض جغرافیائی "۴۹°۴۶'۳۵) انجام شد. خاک محل آزمایش دارای بافت رسی- شنی، هدایت الکتریکی ۱/۵۳ دسی‌زیمنس بر متر و PH برابر ۷/۵ بود (جدول ۲-۳). براساس آزمون خاک، کود پتاس، اوره و فسفر به ترتیب ۴۵، ۱۰۰ و ۲۰ کیلوگرم در هکتار قبل از کشت مصرف شد. مشخصات هواشناسی بر اساس اعلام ایستگاه موسسه تحقیقات اصلاح بذر و نهال طبق (جدول ۳-۳) دریافت گردید.

۳-۲- روش اجرا

آزمایش مزرعه ای در دو مرحله اجرا شد :

مرحله اول : پس از تهیه بذور ژنوتیپ‌های آزمایشی گندم از بخش بانک ژن و ذخائر توارثی

کرج، کلیه بذور جهت ضدعفونی سطحی در هیپوکلرید سدیم ۵٪ به مدت سه دقیقه غوطه‌ور گردیدند و پس از آزمون خاک و کوددهی مزرعه، کشت انجام شد. در این طرح سه عامل آزمایشی شامل تنش آبی (شرایط آبیاری نرمال و تنش کم آبیاری)، عامل دوم سطوح مختلف هورمون براسینواسستروئید (

غلظت‌های هورمون شامل ۰، ۰/۲۵، ۱۰/۶۲۵ میلی گرم بر لیتر) و عامل سوم هفده ژنوتیپ گندم (۱۳۵۴، ۱۳۹۹، ۱۳۹۲، ۲۸۵۳، ۳۵۰۶، ۳۷۲۹، ۳۷۳۷، ۴۰۵۶، ۴۲۲۸، مهرگان، نیک نژاد، پارسی، روشن، سیروان، سیوند، استار) وجود داشت. عامل اصلی (شرایط آبیاری نرمال و تنش کم آبی)، تیمار سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید عامل فرعی و هفده ژنوتیپ به عنوان عامل فرعی فرعی در نظر گرفته شدند و با فاصله بین ردیف ۲۰ سانتی متر برای سال اول کشت گردید. با در نظر گرفتن ۳ تکرار، ۴ سطح غلظت هورمونی، ۲ سطح آبیاری و ۱۷ ژنوتیپ گندم در سال اول، به طور کلی در ۴۰۸ کرت آزمایشی بررسی انجام گرفت. طرح مزرعه‌ای در قالب اسپلیت اسپلیت پلات (کرت‌های دو بار خرد شده) بر پایه RCBD با سه تکرار اجرا شد. کشت عمود بر شیب زمین انجام شد. دو هفته قبل از تنش، تیمار غلظت‌های مختلف هورمون اپی‌براسینولید اعمال شد. اسپری هورمون بر روی بوته‌ها به صورت یک روز درمیان، سه بار تکرار شد (توفیقی و همکاران، ۱۳۹۵). پس از اعمال کم آبیاری، نمونه گیری از برگ‌ها صورت گرفت و در داخل ازت مایع جهت ارزیابی فیزیولوژیکی و مولکولی به آزمایشگاه منتقل شد. همچنین اندازه‌گیری شاخص‌های حساسیت و مقاومت به تنش در مزرعه انجام شد و در نهایت برخی ژنوتیپ‌های مورد آزمایش از نظر میزان مقاومت به کم آبیاری انتخاب گردیدند. جهت بررسی ارقام مورد مطالعه از نظر حساسیت و مقاومت به کم آبیاری از شاخص‌های مقاومت به تنش شامل شاخص حساسیت به تنش (SSI)، تحمل تنش (TOL)، میانگین بهره‌وری (MP)، شاخص عملکرد (YI)، شاخص پایداری عملکرد (YSI)، شاخص تحمل تنش (STI)، میانگین هندسی بهره‌وری (GMP)، میانگین هارمونیک (HMP)، شاخص تحمل تنش تغییر یافته (MSTI) استفاده شد.

جدول ۳-۲- ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعه آزمایش

Available K (mgK-1)	Available p (mg kg-1)	Total N (%)	Organic carbon (%)	pH	EC (dSm ⁻¹)	Texture
۱۵۹	۹،۴	۰،۲۵	۰،۶۹	۷،۵	۱،۵۳	Loamy clay

جدول ۳-۳ - مشخصات هواشناسی محل اجرای آزمایش

کرج- ایستگاه موسسه تحقیقات اصلاح بذر و نهال			
متوسط دمای هوا در زمستان	میزان بارش در زمستان	متوسط دمای هوا در بهار	میزان بارش در بهار ۹۷
۹۶	۹۶	۹۷	
(درجه سلسیوس)	(میلی متر)	(درجه سلسیوس)	(میلی متر)
۷/۵	۶۷/۱	۱۸/۴	۱۱۷/۲
متوسط دمای هوا در زمستان	میزان بارش در زمستان	متوسط دمای هوا در بهار	میزان بارش در بهار ۹۸
۹۷	۹۷	۹۸	
(درجه سلسیوس)	(میلی متر)	(درجه سلسیوس)	(میلی متر)
۱۸/۳۶	۱۱۶/۰۹	۱۴/۱۸	۱۰۶/۶۶

مرحله دوم: این مرحله نیز در مزرعه انجام شد و ۷ ژنوتیپ مقاوم‌تر بر اساس نتایج آماری سال اول (شاخص های حساسیت و مقاومت به تنش خشکی بر حسب عملکرد در شرایط تنش کم آبی و کنترل) شامل ژنوتیپ‌های (۲۸۵۳،۴۰۵۶،۳۵۰۶،۴۲۲۸،۳۷۳۷، مهرگان و پارس) جهت کشت در مزرعه انتخاب شدند. طرح مزرعه‌ای همانند سال گذشته در قالب اسپلیت اسپلیت پلات (کرت‌های دو بار خرد شده) بر پایه بلوک های کامل تصادفی (RCBD) با سه تکرار اجرا شد. عامل اصلی (تنش کم آبیاری و آبیاری نرمال) و تیمار سطوح مختلف هورمون براسینوسترئوئید عامل فرعی و هفت ژنوتیپ به عنوان عامل فرعی فرعی در نظر گرفته شدند. فاصله بین ردیف ۲۰ سانتی متر مانند سال اول در نظر گرفته شد. نمونه گیری از وسط هر کرت انجام شد و بوته های کناری به عنوان اثر حاشیه حذف شد. کوددهی بر اساس آزمون خاک و آبیاری تا قبل از اعمال تنش، طبق معمول انجام شد. اعمال تیمارهای آزمایشی همانند اندازه‌گیری صفات مرحله اول بود. جهت بررسی بیان ژن‌های درگیر در کم آبیاری، ابتدا ژن‌های مرتبط با سیگنالینگ براسینوسترئوئید به عنوان ژن‌های کاندید انتخاب شدند و سپس با استفاده از پایگاه‌های ژنومی، شبکه ژن‌های هم بیان جهت بررسی بیان ژن انتخاب گردید و پس از استخراج RNA از نمونه‌ها با استفاده از پرایمرهای تخصصی تغییرات بیانی ژن‌ها بررسی شدند.

۳-۳- روش اندازه‌گیری صفات مورفولوژیک

صفات مورفولوژیک اندازه‌گیری شده شامل ارتفاع گیاه، طول برگ پرچم و طول سنبله می‌باشد. در مرحله رسیدگی، ارتفاع ۱۰ گیاه در هر کرت از سطح زمین تا نوک بوته از نقاط مختلف هر کرت به صورت تصادفی اندازه‌گیری شد و میانگین اعداد بر حسب سانتی‌متر برای هر کرت محاسبه و ثبت گردید. به منظور اندازه‌گیری طول برگ پرچم و طول سنبله، ۱۰ بوته از هر کرت به صورت تصادفی انتخاب و طول برگ پرچم و طول سنبله توسط خط‌کش اندازه‌گیری و میانگین اعداد بر حسب سانتی‌متر برای هر کرت یادداشت گردید.

۳-۴- روش‌های اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیک

۳-۴-۱- محتوای نسبی آب برگ^۱ (RWC)

برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ، از هر کرت ۶ برگ پرچم به صورت تصادفی از بوته جدا و بلافاصله وزن تازه^۲ (FW) برگ توزین گردید. به منظور اندازه‌گیری وزن آماسیده^۳ (TW) نمونه‌ها در فالكون‌های حاوی آب مقطر در دمای ۴ درجه سانتیگراد به مدت ۲۴ ساعت نگهداری شدند و سپس وزن آماس اندازه‌گیری شد. به منظور اندازه‌گیری وزن خشک^۴ (DW)، نمونه‌ها به ۷۰ درجه سانتی‌گراد منتقل و پس از ۴۸ ساعت دوباره وزن شدند. درصد محتوای نسبی آب با استفاده از معادله زیر محاسبه گردید (پسک و همکاران، ۲۰۱۲):

$$\%RWC = (FW - DW / TW - DW) \times 100 \quad \text{رابطه (۳-۱):}$$

¹ Relative Water Content

² Fresh Weight

³ Turgid Weight

⁴ Dry weight

۳-۴-۲- روش اندازه گیری میزان نشت یونی^۱ (EL) و شاخص پایداری غشا^۲ (MSI)

برای اندازه گیری میزان کمی این شاخص ها از روش سایرام (۱۹۹۴) استفاده شد. بر اساس این روش ۰/۱ گرم برگ را داخل ۱۰ میلی لیتر آب دو بار تقطیر شده قرار داده ، سپس نمونه ها را به مدت ۳۰ دقیقه داخل آب °C ۴۰ دستگاه بن ماری قرار داده و میزان هدایت الکتریک (EC) آن ها، با کمک دستگاه EC متر قرائت گردید (C1). سپس نمونه ها به مدت ۱۵ دقیقه داخل حمام بن ماری با دمای °C ۱۰۰ قرار گرفت و برای بار دوم هدایت الکتریکی آن ها قرائت گردید (C2). بر اساس روابط زیر شاخص های مورد نظر محاسبه شد:

رابطه (۲-۳)

$$MSI = (1 - \frac{C1}{C2}) \times 100$$
$$EL = \frac{C1}{C2}$$

۳-۵-۲- روش اندازه گیری صفات بیوشیمیایی

۳-۵-۱- روش اندازه گیری پرولین

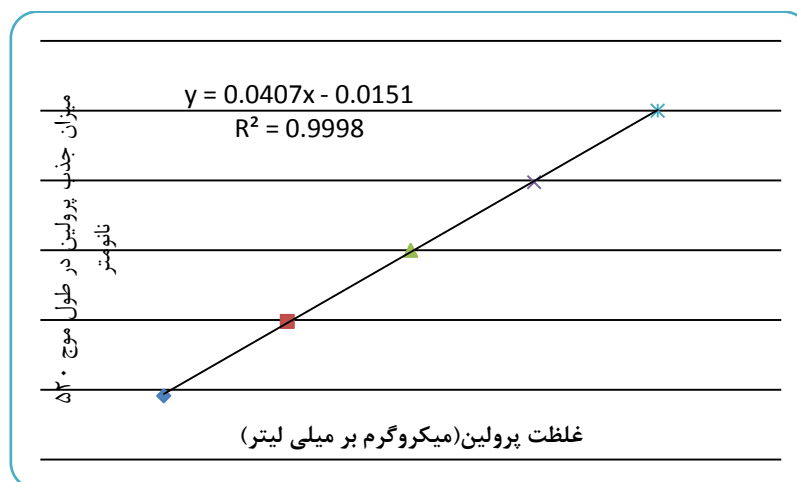
برای اندازه گیری غلظت پرولین از روش بیتز و همکاران (۱۹۷۳) استفاده شد. بر اساس این روش، ۰/۵ گرم برگ، از هر نمونه در ۱۰ میلی لیتر محلول آبی اسید سولفوسالسیلیک ۳ درصد قرار گرفت و مخلوط حاصل در هاون چینی کاملاً هموژنیزه گردید. سپس مخلوط هموژنیزه شده توسط کاغذ صافی واتمن شماره ۲ صاف گردید. در مرحله بعد ۲ میلی لیتر از این محلول با ۲ میلی لیتر معرف نین هیدرین (برای تهیه این معرف ۱/۲۵ گرم نین هیدرین را در ۳۰ میلی لیتر اسید استیک و ۲۰ میلی لیتر اسید فسفریک ۶ مولار حل گردید) مخلوط نموده و ۲ میلی لیتر اسید استیک به هر لوله اضافه شد. سپس نمونه ها به مدت یک ساعت در حمام بن ماری در دمای °C ۱۰۰ قرار داده، و بلافاصله پس از خارج کردن از حمام به مدت چند دقیقه در حمام یخ قرار داده شد. بعد از این مرحله به هر لوله

¹Electrolyte leakage

²Membrane stability index

آزمایش ۴ میلی لیتر تولوئن اضافه نموده و نمونه‌ها با هم‌زن به مدت ۲۰-۱۵ ثانیه به هم زده شده تا کاملاً یکنواخت شوند. سپس لوله‌ها برای مدتی در محیط آزمایشگاه قرار داده شدند. در این مدت در داخل لوله آزمایش، ۲ فاز رویی و زیرین کاملاً از هم قابل تشخیص شده و از فاز رویی که حاوی تولوئن و پرولین می باشد برای تعیین غلظت پرولین با توجه به منحنی استاندارد پرولین در دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۲۰ نانومتر استفاده گردید. (برای شاهد از تولوئن خالص استفاده شد).

برای رسم منحنی استاندارد پرولین، از غلظت‌های ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰ و ۲۵ میکرو گرم در میلی لیتر پرولین استفاده شد. جذب های خوانده شده در معادله خط به دست آمده جایگزین شده و بر اساس آن مقدار پرولین در نمونه های مجهول بر حسب میکروگرم بر میلی لیتر به دست آمد و نهایتاً مقدار پرولین از رابطه $M = \frac{C \cdot V}{W}$ بر حسب میکروگرم بر گرم وزن تر تعیین شد. در این رابطه W وزن نمونه (g)، C غلظت ($\mu\text{g ml}^{-1}$) و V حجم عصاره نهایی (ml) را نشان می دهد.



شکل ۳-۱ - منحنی و معادله استاندارد پرولین

۳-۵-۲- روش عصاره‌گیری برای اندازه‌گیری میزان پروتئین و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

برای تهیه ۵۰ میلی لیتر بافر استخراج، ۰/۶۰۷ گرم تریس را با ۰/۰۵ گرم PVP در ۴۰ میلی لیتر آب مقطر به خوبی حل کرده و سپس با اسید کلریدریک ۰/۱ نرمال pH محلول را به ۸ رسانده و بعد از آن محلول به حجم نهایی ۵۰ میلی لیتر رسانده شد و از این بافر برای عصاره‌گیری پروتئین و آنزیم‌های

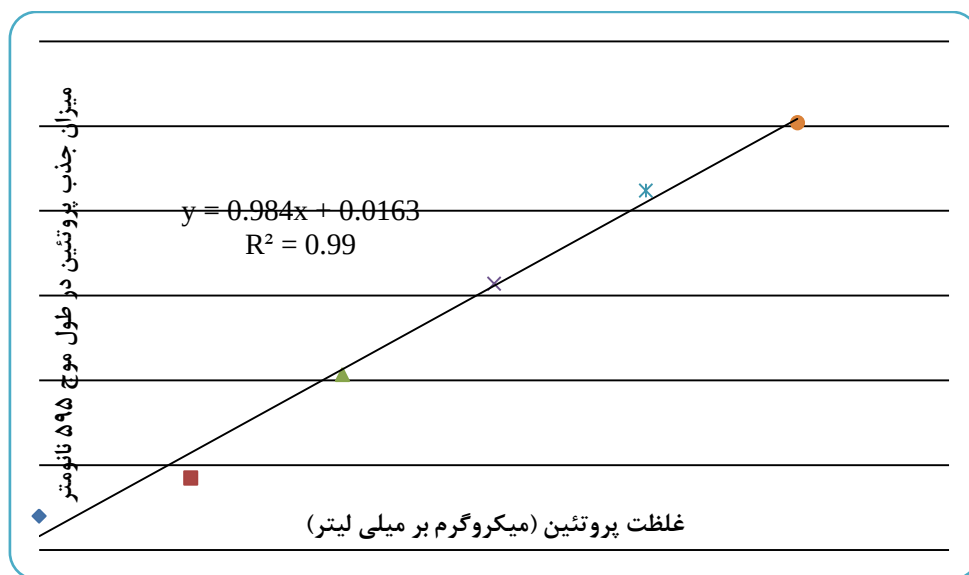
آنتی اکسیدانی استفاده گردید (این محلول باید در یخچال نگهداری می شد). جهت عصاره گیری، ابتدا ۰/۵ گرم نمونه برگ را در ازت مایع کاملاً خرد نموده، سپس ۲ میلی لیتر بافر فوق را به آن اضافه نموده و در داخل هاون چینی کاملاً هموژنیزه شد. مخلوط حاصل در لوله اپیندورف و به مدت ۱۵ دقیقه با دور ۱۳۰۰۰ سانتریفیوژ و سپس از فاز بالایی آن جهت قرائت میزان پروتئین و فعالیت آنزیم ها استفاده گردید (برادفورد، ۱۹۷۶).

۳-۵-۳- روش اندازه گیری پروتئین کل

برای تعیین غلظت پروتئین از روش برادفورد (۱۹۷۶) استفاده شد. مبنای این روش بر اساس اتصال رنگ کوماکسی بریانت بلو G۲۵۰ موجود در معرف اسیدی به مولکول پروتئین است. جهت تهیه معرف، مقدار ۰/۰۱ گرم کوماکسی بریانت بلو G۲۵۰ را در ۵ میلی لیتر اتانول ۹۶ درصد با کمک همزن مغناطیسی در تاریکی به خوبی حل می کنیم، سپس ۱۰ میلی لیتر اسید فسفریک ۸۵ درصد را قطره قطره به مخلوط فوق اضافه کرده و پس از هم زدن، حجم نهایی محلول با آب مقطر به ۱۰۰ میلی لیتر رسانده می شود. برای اندازه گیری غلظت پروتئین، ۲۰ میکرولیتر عصاره استخراج شده را در ۸۰ میکرو لیتر بافر استخراج رقیق کرده و ۵ میلی لیتر معرف کوماکسی بلو تازه به آن افزوده و ۲ دقیقه به هم زده و پس از ۵ دقیقه، میزان جذب نوری آن در طول موج ۵۹۵ نانومتر قرائت گردید. از بافر استخراج به عنوان شاهد استفاده شد. غلظت پروتئین در نمونه با توجه به جذب نمونه و با استفاده از منحنی استاندارد به دست آمد.

جهت رسم منحنی استاندارد از سرم آلبومین گاوی (BSA) استفاده شد و برای رسم آن ابتدا ۱۰ میلی گرم سرم آلبومین گاوی را داخل ۱۰ میلی لیتر از بافر استخراج حل نموده (این محلول به عنوان محلول ۱۰۰ درصد در نظر گرفته شد) و برای ساختن محلول ۵۰ درصد، ۵ میلی لیتر از محلول ۱۰۰ درصد با ۵ میلی لیتر بافر استخراج مخلوط گردید. در مرحله بعد ۵ میلی لیتر از محلول ۵۰ درصد با ۵ میلی لیتر بافر استخراج مخلوط شد (محلول ۲۵ درصد) برای ساختن محلول ۱۲/۵ درصد، ۵ میلی

لیتر از محلول ۲۵ درصد با ۵ میلی لیتر بافر استخراج مخلوط گردیده و از بافر استخراج برای محلول صفر استفاده شد. در مرحله بعد، از هر لوله آزمایش ۲۰ میکرو لیتر محلول برداشته شده و در ۸۰ میکرو لیتر بافر استخراج رقیق نموده و در داخل هر یک از لوله ها ۵ میلی لیتر معرف رنگی ریخته و به مدت ۲ دقیقه با ورتکس به هم زده و بعد از ۵ دقیقه در داخل دستگاه اسپکتروفتومتر قرار داده و میزان جذب نوری آن در طول موج ۵۹۵ نانومتر قرائت گردید. سپس با توجه به مقادیر جذب نوری و غلظت‌های محلول ذخیره پروتئین منحنی استاندارد رسم شد.



شکل ۳-۲- منحنی و معادله استاندارد پروتئین

۳-۵-۴- روش اندازه گیری میزان فعالیت آنزیم کاتالاز

برای اندازه‌گیری میزان غلظت آنزیم کاتالاز از روش دهیندزا و همکاران (۱۹۸۱) استفاده شد. بر اساس این روش ۵۰ میکرو لیتر از عصاره استخراج شده را با یک میلی لیتر محلول اندازه‌گیری کاتالاز که شامل ۵۰ میلی مول بافر فسفات پتاسیم (PH = ۷) و ۱۵ میلی مول پراکسید هیدروژن است مخلوط نموده سپس جذب آن در طول موج ۲۴۰ nm به مدت یک دقیقه با دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت گردید. یک واحد آنزیمی کاتالاز برابر با تجزیه یک میلی مولار پراکسید هیدروژن در یک دقیقه است.

۳-۵-۵- روش اندازه‌گیری میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز

برای اندازه‌گیری میزان غلظت کمی این آنزیم از روش ناکانو و آسادا (۱۹۸۱) استفاده شد. براساس این روش ۵۰ میکرولیتر از عصاره استخراج را با یک میلی‌لیتر محلول اندازه‌گیری آسکوربات پراکسیداز که شامل ۵۰ میلی‌مول بافر فسفات پتاسیم (۷) PH، ۰/۱ میلی‌مول EDTA، ۰/۵ میلی‌مولار اسید آسکوربیک (ASA) و ۰/۱۵ میلی‌مولار پراکسید هیدروژن بود مخلوط نموده سپس جذب آن در طول موج ۲۹۰nm بعد از مدت یک دقیقه با دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت گردید. یک واحد آنزیمی آسکوربات پراکسیداز برابر با تجزیه یک میلی‌مولار اسید اسکوربیک در یک دقیقه است.

۳-۵-۶- روش اندازه‌گیری میزان کلروفیل و کاروتنوئید

برای اندازه‌گیری میزان کلروفیل و کاروتنوئید از روش لیچتن تالر و ولبورن (۱۹۸۳) استفاده شد. طبق این روش ۰/۲۵ گرم برگ پرچم ژنوتیپ‌های مورد مطالعه تحت تیمارهای آبی و هورمونی در سه تکرار در هاون چینی حاوی ۵ میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد کاملاً هموژنیزه گردید سپس محلول حاصل را داخل کووت ریخته و در مقابل شاهد که یک میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد بود جذب نمونه‌ها را در طول موج‌های ۶۶۳، ۶۴۶ و ۴۷۰ با دستگاه اسپکتروفتومتر مدل SuperAquarius سری ۹۰۰۰ ساخت کمپانی CECIL انگلستان قرائت نموده و با استفاده از روابط زیر میزان کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و میزان کارتنوئید محاسبه شد و غلظت کلروفیل و کارتنوئید بر حسب میلی‌گرم بر گرم وزن تازه برگ به دست آمد:

$\text{Chl a} = (12.25 A_{663} - 2.79 A_{646})$	رابطه (۳-۳)
$\text{Chl b} = (21.21 A_{646} - 5.1 A_{663})$	رابطه (۴-۳)
$\text{Ch l} = \text{Chl a} + \text{Chl b}$	رابطه (۵-۳)
$\text{Car} = (1000 A_{470} - 1.8 \text{ Chl a} - 85.02 \text{ Chl b}) / 198$	رابطه (۶-۳)

در روابط فوق A طول موج اسپکتروفتومتر می‌باشد.

۳-۶- صفات ملکولی

۳-۷-۱- طراحی آغازگرهای اختصاصی و بررسی بیان نسبی ژن

ابتدا، آغازگر اختصاصی روبه جلو^۱ و برگشتی^۲ برای ژنهای Actin، BRI₁ و BES₁ جهت بررسی بیان ژن ها با استفاده از نسخه هفتم نرم افزار Oligo (ریچلیک، ۲۰۰۷) طراحی شد (جدول ۳-۳). ضمن در نظر گرفتن خصوصیات استاندارد آغازگرها برای طراحی، از جمله طول آغازگر، دمای اتصال، درصد G و C، ایجاد دایمرهای احتمالی و لوپ یا حلقه در درون هریک از آغازگرها و نیز ΔG مناسب، آغازگرها با نرم افزارهای On-Line، مجدد مورد بررسی قرار گرفت.

جدول ۳-۳- مشخصات آغازگرهای اختصاصی طراحی شده با استفاده از نرم افزار Oligo

نام آغازگر	شماره دستیابی	توالی	دمای ذوب	درصد GC
Actin	XM-020303314	Forward	CACGAAGCGACATACAATTCCATC	61
		Reverse	GCTCATGCGATCAGCAATTCCAG	61
BRI ₁	DQ655711	Forward	CTGCATTCCACACATCATCC	57
		Reverse	CCATGCCAAAATCTGAGACC	57
BES ₁	JN400739	Forward	ACAACAACGAGGTGCTCAAG	57
		Reverse	TGTATCCCTTGCGGTAGGTG	57

۳-۶-۲- استخراج RNA

از جایی که سطح بیان RNA نشانگر خوبی از وضعیت فیزیولوژیک سلول است، صحت اندازه گیری میزان بیان ژن به شدت متأثر از کمیت و کیفیت RNA ی آغازی می باشد. خلوص و تمامیت RNA، عناصر مهم برای موفقیت آنالیزهای پایین دستی هستند که بر پایه RNA می باشند (ایمبیاد و همکاران، ۲۰۰۵). به منظور بررسی بیان نسبی ژن ها، از برگ پرچم ارقام پارس (به عنوان ژنوتیپ حساس به تنش کم آبی)، مهرگان و ژنوتیپ ۴۲۲۸ (به عنوان ژنوتیپ های متحمل به تنش کم آبی) در غلظت های صفر و یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید پس از سپری شدن چهار

¹Forward

²Reverse

هفته از قطع آبیاری کامل از کرت‌های تحت تنش و آبیاری معمولی انجام گرفت. استخراج RNA با استفاده از محلول RNX-Plus (شرکت SINACLON) طبق دستورالعمل انجام شد. ابتدا تمام ظروف شیشه‌ای و پلاستیکی قبل از استفاده، دو بار اتوکلاو شدند. همه محلول‌های مورد نیاز جهت استخراج RNA به وسیله آب تیمار شده با Diethyl Pyrocarbonate (DEPC) تهیه شدند. به طور کلی ۱ میلی‌لیتر از محلول RNX-Plus به ۱۰۰ میلی‌گرم بافت گیاهی اضافه شد و پس از مخلوط کردن، به مدت ۵ دقیقه در دمای اتاق قرار گرفت. سپس به ازاء هر ۱ میلی‌لیتر از محلول فوق ۲۰۰ μ l کلروفرم افزوده شد و به مدت ۱۵ ثانیه به شدت تکان داده شد. ۵ دقیقه روی یخ قرار داده شد و سپس ۱۵ دقیقه در دور ۱۲۰۰۰ در دقیقه در دمای ۴ درجه سانتیگراد گردید. فاز رویی به دقت به میکروتیوب جدید انتقال یافت و هم حجم آن ایزوپروپانل افزوده شد و ۱۵ دقیقه در ۴ درجه قرار داده شد. سپس ۱۵ دقیقه در دور ۱۲۰۰۰ در ۴ درجه سانتیگراد گردید. مایع رویی خارج شد و رسوب حاصله با ۲۰۰ الی ۳۰۰ میکرولیتر از اتانول ۷۵٪ شستشو داده شد. سپس الکل را با کمک سمپلر تاحد امکان خارج نموده و رسوب حاوی RNA خشک گردید. سپس RNA استخراج شده مورد بررسی قرار گرفت (سام بروک و همکاران، ۲۰۰۰). کمیت و کیفیت RNA کل توسط دستگاه نانودراپ (شرکت Thermo مدل ND-1000) و همچنین الکتروفورز ژلی بررسی شد. جهت حذف آلودگی DNA در محلول استخراج RNA کل، از آنزیم Dnase (شرکت Geneall) استفاده گردید.

۳-۶-۳- تست کمیت و کیفیت RNA

استخراج RNA از برگ ژنوتیپ‌های متحمل (مهرگان) و حساس (پارسی) و همچنین ژنوتیپ ۴۲۲۸ صورت گرفت و بعد از غلظت سنجی نمونه های RNA با دستگاه نانودراپ، کیفیت نمونه ها با ژل آگارز یک درصد مورد بررسی قرار گرفت.

برای اطمینان از کیفیت مطلوب RNA استخراج شده و تعیین غلظت آن، با استفاده از دستگاه نانودراپ^۱ (Implen) جذب نمونه در ۲۶۰، ۲۸۰ و نانومتر اندازه‌گیری شد و نسبت جذب در ۲۶۰ به ۲۸۰ و ۲۶۰ به ۲۳۰ نانومتر محاسبه شد. با توجه به این که RNA با کیفیت دارای نسبت جذبی ۲۶۰/۲۸۰ و نسبت جذبی ۲۶۰/۲۳۰ به ترتیب بالاتر از ۱/۸ و ۲ می‌باشند.

به منظور سنجش کیفیت RNA، الکتروفورز انجام شد. بدین منظور محلولی شامل بافر TAE 1X و آگارز یک درصد، حرارت داده شد تا آگارز کاملاً حل شود. مقدار لازم از محلول Gel-Red به محلول اضافه شد. پس از تکان دادن ارلن حاوی محلول و حل شدن Gel-Red، ژل در کاستی که به طورافقی روی پایه ثابت شده بود و شانه مورد نظر به طور عمودی روی آن قرار گرفته بود ریخته شد و به مدت ۲۰ دقیقه باقی ماند تا کاملاً ببندد. سپس در تانک الکتروفورز حاوی بافر تانک TAE 1X گذاشته شد و شانه برداشته شد. سپس پنج میکرولیتر از RNA کل استخراج شده از نمونه‌ها و دو میکرولیتر رنگ بارگذاری^۲ (حاوی بروموفنل بلو و گلیسرول) باهم مخلوط گردید و در چاهک‌ها تزریق شد. دستگاه الکتروفورز به منبع تغذیه متصل گردید و با توجه به ابعاد تانک از ولتاژ ۶۰ تا ۱۲۰ ولت استفاده شد. ارزیابی و مشاهده باند DNA توسط دستگاه Gel-Doc (شرکت Syngene مدل G-BoxEF) در طول موج ماوراء بنفش^۳ انجام گرفت.

^۱ Nano drop

^۲ Loading dye

^۳ Ultra violet

مشاهده گردید که RNAهای استخراج شده از کیفیت خوبی برخوردار هستند و دارای هر سه زیر واحد ۱۸S، ۵S و ۲۸S می باشند و هیچ گونه آلودگی پروتئینی و ژنومی در این باندها مشاهده نشد.

۳-۶-۴- RNA تیمار شده با آنزیم Dnase1

وجود آلودگی DNA ژنومی در نمونه های RNA استخراج شده، در انجام Real-time PCR ایجاد مشکل می کند، زیرا آنزیم DNA پلی مراز می تواند DNA ژنومی را نیز علاوه بر محصول رونویسی معکوس، الگو قرار داده و تکثیر نماید. حذف آلودگی DNA ژنومی به وسیله تیمار نمونه ها با آنزیم Dnase1 انجام گرفت. بدین منظور نمونه RNA با آنزیم Dnase1 (شرکت Geneall کشور کره) تیمار شد. واکنش ها با غلظت ۱ میکروگرم از RNA در حجم ده میکرولیتر برای هر یک از نمونه ها تهیه و به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۳۷ درجه سانتی گراد در دستگاه ترموسایکلر گذاشته شد و به منظور غیر فعال شدن آنزیم Dnase مجدداً به مدت ۱۰ دقیقه در دمای ۶۵ درجه سانتی گراد در دستگاه قرار داده شد.

۳-۶-۵- واکنش PCR

انجام واکنش PCR جهت اطمینان از حذف آلودگی DNA الزامی است، بدین منظور RNA تیمار شده با آنزیم Dnase1 در واکنش PCR به عنوان الگو قرار می گیرد و در صورت حذف کامل DNA هیچ تکثیری در واکنش PCR اتفاق نمی افتد. واکنش PCR با آغازگر ژن شامل مواد زیر در تیوب ۰/۲ میلی لیتری ریخته شد، مواد ذکر شده به خوبی مخلوط شد، و پس از تکان دادن، در دستگاه ترموسایکلر قرار گرفت. واسرشت سازی اولیه برای مدت ۵ دقیقه در ۹۵ °C صورت گرفت. واسرشت سازی، جفت شدن آغازگرها و طویل شدن رشته در ۴۵ چرخه و هر چرخه به مدت ۴۰ ثانیه به ترتیب در ۹۵ °C، ۵۸ °C و ۷۲ °C انجام شد و طویل شدن نهایی رشته به مدت ۵ دقیقه در ۷۲ °C صورت گرفت.

محصول PCR روی ژل آگارز ۱٪ و 1X TAE برده شد و توسط دستگاه Gel-Doc عکسبرداری شد (جدول ۳-۴).

جدول ۳-۴- ترکیب محلول واکنش PCR جهت اطمینان از حذف آلودگی DNA از RNA کل

ترکیبات	مقدار بر حسب میکرولیتر
آب تزریقی اتوکلاو شده	۱۹,۷
بافر (۱۰x) PCR	۲,۵
مخلوط dNTP (۱۰ میلی مولار)	۰,۶
آغازگر اکتین رو به جلو (۱۰ میکرو مولار)	۰,۵
آغازگر اکتین برگشتی (۱۰ میکرو مولار)	۰,۵
RNA کل تیمار شده با DNase (۲۰۰ نانوگرم در میکرو لیتر)	۱
آنزیم تک پلیمرز (۵ واحد در میکرو لیتر)	۰,۲
حجم نهایی	۲۵

۳-۶-۶- ساخت cDNA

ساخت cDNA با استفاده از کیت WizScriptTM RT Master (شرکت Wizbios) مطابق با دستورالعمل به شرح زیر انجام شد. ۱ میکروگرم RNA کل استخراجی که با DNase تیمار شده، ۱ میکرو لیتر (۱۸) Oligo dT، ۱۰ میکرو لیتر از مخلوط واکنش RT Master Mix و نهایت حجم آن با آب بدون RNase به ۲۰ میکرو لیتر رسیده و به مدت ۱۰ دقیقه در دمای ۲۵ درجه سانتی گراد قرار داده شد. سپس، مخلوط فوق به مدت ۳۰ دقیقه در ۴۲ درجه سانتی گراد قرار گرفت (برای فعالیت آنزیم RT). واکنش‌ها به منظور، غیر فعال سازی آنزیم به مدت ۵ دقیقه در دمای ۸۵ درجه سانتی گراد متوقف و نمونه روی یخ سرد شد.

۳-۶-۷- بررسی نسبی میزان بیان ژن ها با روش Real time PCR

واکنش‌های Real time PCR با استفاده از کیت SYBR Green استفاده از کیت q- TM WizPure PCR Master (شرکت wizbios) مطابق جدول ۳-۵ تهیه و در دستگاه MiniOpticon Real-Time PCR انجام گرفت. واسرشت سازی اولیه به مدت ۵ دقیقه در دمای ۹۵°C صورت گرفت. تکثیر الگو در ۴۰ چرخه و در هر چرخه واسرشت سازی، جفت شدن آغازگرها و طویل شدن رشته به

ترتیب به مدت ۳۰ ثانیه، ۳۰ ثانیه و ۳۰ ثانیه در ۹۵°C، ۵۷°C الی ۶۱ (بر حسب دمای بهینه برای هر جفت آغازگر اختصاصی) و ۷۲°C انجام گرفت و طویل شدن نهایی رشته به مدت ۵ دقیقه در ۷۲°C انجام شد. در نهایت به منظور رسم منحنی ذوب دما از ۵۰°C طی ۹۰ چرخه‌ی ۱۰ ثانیه‌ای به ۹۵°C رسید. ژن Actin به عنوان کنترل داخلی در نظر گرفته شد و میزان بیان ژن با روش $2^{-\Delta\Delta C_t}$ (لیواک و اسچمیتگن، ۲۰۰۱). در نهایت، میزان تغییرات بیان این ژن‌ها تحت تنش کم آبی نسبت به شاهد (آبیاری معمولی) ژنوتیپ حساس (رقم پاریسی) سنجیده شدند.

رابطه (۷-۳)

$$\Delta\Delta C = (C_{T,Target} - C_{T,house\ keeping})_{Time\ x} - (C_{T,Target} - C_{T,house\ keeping})_{Time\ 0}$$

حد آستانه ژن هدف : $C_{T,Target}$

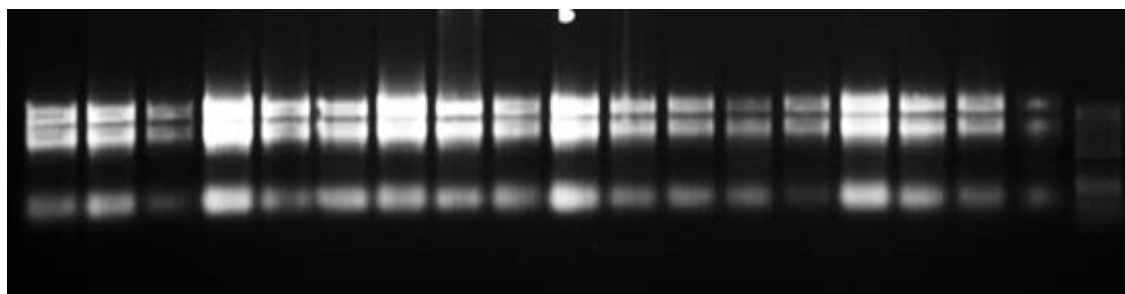
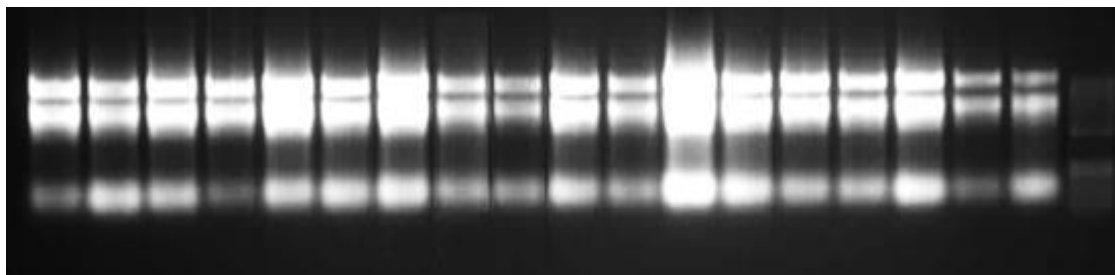
حد آستانه ژن خانه دار : $C_{T,house\ keeping}$

نقطه زمان مورد نظر : $Time\ x$

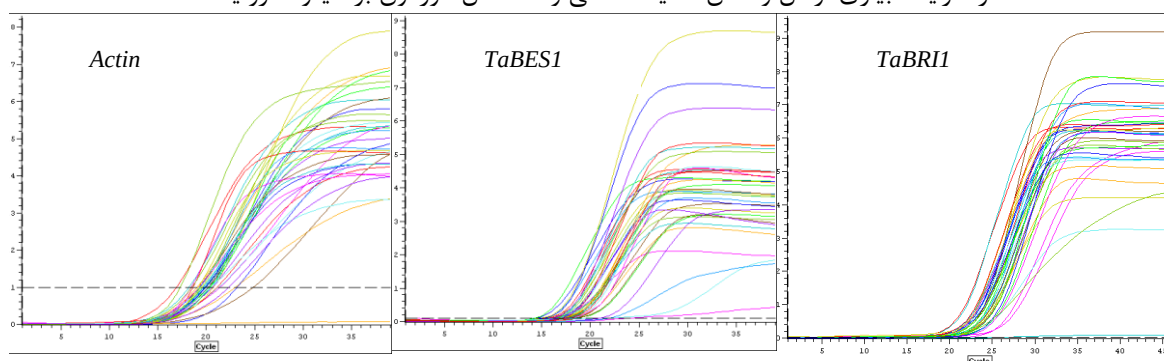
زمان یک : $Time\ 0$

جدول ۳-۵ ترکیب محلول واکنش‌های Real time PCR

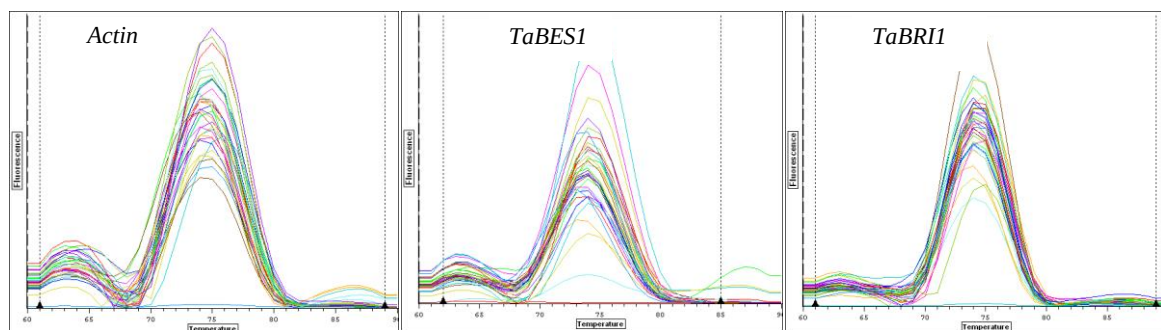
ترکیبات	مقدار بر حسب میکرولیتر
آب اولترا پیور (شرکت Sigma)	۵/۳
مخلوط واکنش سایبرگرین	۷/۵
آغازگر اختصاصی رو به جلو (۱۰ میکرومولار)	۰/۶
آغازگر اختصاصی برگشتی (۱۰ میکرومولار)	۰/۶
Cdna	۱
حجم نهایی	۱۵



شکل ۳-۳- الکتروفورز ژل آگاروز ۱٪ RNA کل برگ پرچم گندم در ژنوتیپ در ارقام مهرگان، پارسى و ژنوتیپ ۴۲۲۸ در شرایط آبیاری نرمال و تنش شدید خشکی و استعمال هورمون براسینواستروئید.



شکل ۳-۴- نمودار تکثیر نمونه‌های cDNA مربوط به ژن‌های مربوطه در ژنوتیپ‌های گندم.



شکل ۳-۵- نمودار منحنی دمای ذوب مربوط به ژن‌های مربوطه در ژنوتیپ‌های گندم.

۳-۷- صفات زراعی

پس از رسیدگی فیزیولوژیک، گیاهان هر کرت با حذف اثر حاشیه برداشت و سپس صفات تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت محاسبه شد.

۳-۸- روش محاسبه شاخص‌های مقاومت به خشکی

لازم به ذکر است که در این شاخص‌ها، $\bar{Y}_p$ میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در محیط نرمال یا آبی، $\bar{Y}_s$ میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در محیط تنش، Y_p عملکرد بالقوه هر ژنوتیپ در محیط نرمال یا آبی و Y_s عملکرد بالقوه هر ژنوتیپ در محیط تنش است.

۳-۸-۱- شاخص حساسیت به تنش

شاخص حساسیت به تنش SSI^1 را فیشر و موور به صورت زیر پیشنهاد کردند:

$$SSI = \frac{1 - \frac{Y_s}{Y_p}}{1 - \frac{\bar{Y}_s}{\bar{Y}_p}} \quad \text{رابطه (۳-۸)}$$

به طور معمول هرچه میزان SSI کوچک‌تر باشد، میزان مقاومت به خشکی بالاتر است. اگر انتخاب بر اساس SSI انجام گیرد، ژنوتیپ‌هایی گزینش می‌شوند که در شرایط عادی و نرمال عملکرد پایین ولی در شرایط تحت کم‌آبیاری، عملکرد بالایی دارند. (فیشر و موور، ۱۹۷۹).

۳-۹-۲- شاخص تحمل

این شاخص به صورت اختلاف عملکرد محیط تنش و محیط فاقد تنش بیان شده است و به صورت زیر محاسبه می‌شود:

$$TOL = Y_p - Y_s \quad \text{رابطه (۳-۹)}$$

¹Stress Susceptibility Index

مقدار بالای این پارامتر بیانگر حساسیت زیاد ژنوتیپ مورد نظر به تنش خشکی است و مقدار پایین این پارامتر برای اصلاح گر مطلوب تر است. انتخاب بر اساس این شاخص به نفع ژنوتیپ‌هایی است که در شرایط آبی عملکرد پایینی دارند و در شرایط تنش دارای عملکرد بالایی هستند. در بیشتر آزمایش‌ها مقایسه عملکرد همبستگی بین TOL و Yp باید منفی و همبستگی بین TOL و Ys باید مثبت باشد. انتخاب بر اساس شاخص TOL در اصلاح عملکرد تحت شرایط تنش مفید بوده درحالی که ژنوتیپ‌های برگزیده تظاهر خوبی تحت شرایط بدون تنش ندارند. این شاخص قادر به تفکیک گروه ۱ از گروه ۳ نمی‌باشد (روسیل و هامبلین، ۱۹۸۱).

۳-۹-۳- شاخص متوسط بهره‌وری

این شاخص به صورت میانگین عملکرد در دو محیط تنش و عدم تنش بیان می‌شود. همچنین این شاخص تمایل به گزینش ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالقوه آبی بالا و تحمل به تنش پایین دارد.

$$MP^2 = \frac{Ys + Yp}{2} \quad \text{رابطه (۳-۱۰)}$$

روسیل و هامبلین (یزدی صمدی، ۱۳۸۳) عنوان نمودند که در اکثر آزمایش‌ها زراعی همبستگی بین MP و Yp و نیز MP و Ys مثبت است. لذا انتخاب براساس MP عموماً باعث افزایش تولید ژنوتیپ مورد نظر هم در شرایط تنش و هم در شرایط آبی می‌شود. این شاخص قادر به تفکیک گروه ۱ از گروه ۲ نمی‌باشد (روسیل و هامبلین، ۱۹۸۱).

¹Tolerance (TOL)

²Mean Productivity (MP)

۳-۹-۴- شاخص تحمل تنش

این شاخص را فرناندز (۱۹۹۲) برای شناسایی ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا در هر دو شرایط دیم و آبی پیشنهاد نمود.

$$STI_1 = \frac{Y_p \times Y_s}{\bar{Y}_p^2} \quad \text{رابطه (۳-۱۱)}$$

مقدار بالای این شاخص برای ژنوتیپ‌های مورد نظر بیانگر تحمل به خشکی بالاتر و عملکرد بالای آن ژنوتیپ می‌باشد. شدت استرس یا SI نیز در محاسبه‌ی شاخص STI منظور می‌شود. شاخص STI بر اساس میانگین هندسی تخمین زده می‌شود لذا همبستگی رتبه بین STI و GMP مساوی یک می‌باشد. با توجه به اینکه شاخص تحمل به خشکی در این گونه آزمایش‌ها برای هر دو واحد آزمایش قابل محاسبه نیست، لذا نمی‌توان برای این شاخص جدول تجزیه واریانس ارائه نمود و ارقام را بر اساس آزمون مقایسه میانگین‌ها از نظر این شاخص‌ها مقایسه می‌نمایند. لذا به منظور محاسبه‌ی شاخص تحمل به تنش خشکی برای هر رقم از فرمول فرناندر با استفاده از میانگین عملکرد کل آزمایش آبی و میانگین عملکرد هر رقم در آزمایش آبی و دیم استفاده می‌شود (فرناندز، ۱۹۹۲).

۳-۹-۵- شاخص میانگین هندسی بهره‌وری

$$GMP_r = \sqrt{(Y_s \times Y_p)} \quad \text{رابطه (۳-۱۲)}$$

این شاخص به مقادیر بسیار متغیر Y_s و Y_p حساسیت کمتری دارد درحالی‌که شاخص MP به علت تفاوت نسبی زیادی بین Y_p و Y_s مقدار عددی آن دارای اریب به‌طرف مقدار بالاتر یعنی Y_p خواهد بود (فرناندز، ۱۹۹۲).

¹Stress Tolerance Index

²Geometric Mean Productivity

۳-۹-۶- شاخص میانگین هارمونیک

این شاخص بر اساس میانگین هارمونیک بوده که به صورت زیر محاسبه می‌شود (فرناندز،

۱۹۹۲)

$$HARM_1 = \frac{2 Y_p \times Y_s}{Y_p + Y_s} \quad \text{رابطه (۳-۱۳)}$$

۳-۹-۷- سایر شاخص‌های تحمل به خشکی عبارتند از:

۳-۹-۷-۱- شاخص نسبی خشکی (فیشر و وود، ۱۹۷۹)

$$RDI^2 = (Y_s / Y_p) / (\bar{Y}_s / \bar{Y}_p) \quad \text{رابطه (۳-۱۴)}$$

۳-۹-۷-۲- شاخص عملکرد (گاوزی و همکاران، ۱۹۹۷)

$$YI^3 = \frac{Y_s}{\bar{Y}_s} \quad \text{رابطه (۳-۱۵)}$$

۳-۹-۷-۳- شاخص پایداری عملکرد (بوسلاما و اسپایا، ۱۹۸۴):

$$YSI^4 = \frac{Y_s}{Y_p} \quad \text{رابطه (۳-۱۶)}$$

فرشادفر و سوتکا (۲۰۰۲) شاخص STI را به شاخص تحمل به تنش تغییر یافته ($MSTI^5$)

اصلاح کردند. بر این اساس آنها شاخص $KiSTI$ را محاسبه کردند. که در آن Ki ضریب تصحیح STI

در شرایط رطوبتی می‌باشد. بنابراین $K1STI$ و $K2STI$ به ترتیب شاخص‌های انتخاب بهینه در شرایط

بدون تنش و تنش می‌باشند.

رابطه (۳-۱۷)

$$MpSTI = K1 STI$$

$$K1 = \frac{Y_p^2}{\bar{Y}_p^2}$$

¹Harmonic Mean Productivity

²Relative Drought index

³Yield Index

⁴Yield Stability Index

⁵Modified Stress Tolerance Index

$$M sSTI = K \times STI$$

$$K = \frac{Y_s^2}{\bar{Y}_s^2}$$

موسوی و همکاران (۲۰۰۸) شاخص تحمل غیر زیستی (ATI^1) و شاخص درصد حساسیت به تنش ($SSPI^2$) را برای تفکیک ژنوتیپ‌های نسبتاً متحمل و غیر متحمل به تنش رطوبتی معرفی کردند:

رابطه (۳-۱۸)

$$ATI = [(Y_p - Y_s) / \bar{Y}_p / \bar{Y}_s] \times [\sqrt{\bar{Y}_p \times Y_s}]$$

$$SSPI = [Y_p - Y_s / (2\bar{Y}_p)] \times 100$$

لن (۱۹۹۸) شاخص خشکی (DI^3) را معرفی کرد، شاخص‌های DI و STI نه تنها توان ژنوتیپ‌ها برای تولید عملکرد بالا در شرایط تنش را در نظر می‌گیرند، بلکه عملکرد مناسب در شرایط تنش مطلوب را نیز ملاک قرار می‌دهند.

$$DI = \frac{Y_s \times (\frac{Y_s}{Y_p})}{\bar{Y}_s}$$

رابطه (۳-۱۹)

۳-۱۰- روش تجزیه و تحلیل داده‌ها

در این بررسی، تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS^۴ (Ver 9.1) صورت گرفت و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون LSD انجام شد. جهت رسم نمودارها و جداول نیز از نرم‌افزار Excel استفاده گردید. لازم به ذکر است که ابتدا برای کلیه داده‌ها آزمون نرمال بودن انجام شد و بعد از حصول اطمینان از نرمال بودن داده‌ها، تجزیه واریانس برای صفات اندازه گیری شده انجام گرفت.

¹ Abiotic Tolerance Index

² Stress Susceptibility Percentage Index

³ Drought Index

⁴ Statistical Analysis System

فصل چہارم: نتایج و بحث

۴-۱- صفات مورفولوژیک

۴-۱-۱- ارتفاع

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که در سال اول آزمایش، اثرات ساده تیمار کم آبیاری و ژنوتیپ بر ارتفاع گیاه در سطح احتمال یک درصد ($p < 0/01$) و اثر ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح پنج درصد معنی دار بود و در سال دوم آزمایش اثرات ساده تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر ارتفاع گیاه در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود ($p < 0/01$) (جدول ۴-۱ و ۴-۲). در سال اول زراعی اثرات متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر ارتفاع گیاه در سطح یک درصد ($p < 0/01$) و اثر تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ در سطح پنج درصد ($p < 0/05$) معنی دار بود و اثر تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال اول زراعی معنی دار نگردید. در سال دوم زراعی اثرات متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ و تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ در سطح یک درصد معنی دار بود ($p < 0/01$) (جدول ۴-۲). ولی اثر تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال دوم زراعی نیز مانند سال اول معنی دار نگردید (جدول ۴-۲). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر صفت ارتفاع گیاه در سال اول در سطح یک درصد ($p < 0/01$) و در سال دوم زراعی در سطح پنج درصد معنی دار گردید ($p < 0/05$). (جدول ۴-۱ و ۴-۲)

مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سال اول نشان داد که ارتفاع گیاه در کلیه ژنوتیپ ها تحت شرایط عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در زمان تنش کم آبیاری نسبت به شرایط کنترل کاهش داشت بجز دو ژنوتیپ ۳۷۳۷ و ۴۲۲۸ و با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید سطح ارتفاع در مقایسه سطح یک هورمون (عدم مصرف هورمون براسینواستروئید) و سطح سه هورمون ($0/625$ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) در زمان تنش کم آبیاری افزایش پیدا کرد بجز در ژنوتیپ های ۳۷۲۹، ۱۳۹۲ و استار،

ولی در زمان کنترل تنها افزایش ارتفاع در شرایط مصرف ۰/۶۲۵ در ژنوتیپ ۴۲۲۸ دیده شد (جدول ۴-۳). همچنین در سال دوم آزمایش نیز، صفت ارتفاع گیاه در شرایط تنش کم آبیاری کاهش معنی داری نسبت به شرایط کنترل بر ژنوتیپ‌ها نشان داد و با افزایش سطح هورمون براسینواستروئید ارتفاع گیاه افزایش پیدا کرد و در اکثر ژنوتیپ‌ها اختلاف آماری در میزان ارتفاع همانند سال اول آزمایش، در سطح یک هورمون (عدم مصرف هورمون براسینواستروئید) و سطح سه هورمون (۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) دیده شد بجز ژنوتیپ‌های ۳۷۳۷، ۳۵۰۶، ۲۸۵۳، مهرگان و پارسی که افزایش ارتفاع در بین سه غلظت (۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در یک گروه آماری قرار گرفت (شکل ۴-۱). نکته قابل توجه در بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ این بود که در هر دو سال آزمایش، کم آبیاری موجب کاهش ارتفاع نسبت به شرایط کنترل در اکثر ژنوتیپ‌ها تحت شرایط مصرف تیمار هورمون براسینواستروئید شد به جز ژنوتیپ مهرگان که در کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید دارای ارتفاع بالاتری در شرایط تنش نسبت به کنترل بود (شکل ۴-۱ و جدول ۴-۳). مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ برای صفت ارتفاع در سال اول آزمایش نشان داد هر چند که کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید موجب بیشترین ارتفاع در شرایط تنش کم آبیاری و کنترل در ژنوتیپ‌های مورد آزمایش شد ولی با سطوح ۰/۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر در یک گروه آماری قرار گرفت بجز در ژنوتیپ مهرگان و نیک نژاد که سطح ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید با سایر سطوح هورمون در زمان تنش کم آبیاری اختلاف آماری داشت (جدول ۴-۳). بیشترین ارتفاع در سال اول آزمایش در میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ از ژنوتیپ ۴۲۲۸ به میزان $125/67 \pm 7.69$ سانتی متر از مصرف ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در زمان کنترل و کمترین ارتفاع ± 0.67 ۶۹/۶۷ سانتی متر از ژنوتیپ سیروان در زمان عدم کاربرد هورمون در تنش کم آبیاری مشاهده شد (جدول ۴-۳) مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید

× ژنوتیپ برای صفت ارتفاع در سال دوم نیز همانند شرایط سال اول آزمایش نشان داد که کاربرد ۰/۶۲۵ و صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به ترتیب موجب بیشترین و کمترین ارتفاع در شرایط تنش کم آبیاری و کنترل در ژنوتیپ‌های مورد آزمایش گردید (شکل ۴-۱). بررسی دو ساله نتایج این آزمایش نشان می‌دهد از بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، ژنوتیپ ۴۲۲۸ دارای بیشترین ارتفاع نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها بود (جدول ۴-۳ و شکل ۴-۱). مشخص شده است که کاهش ارتفاع گیاه یکی از بارزترین علائم تنش کم آبی است و تنش کم آبی از طریق کاهش سرعت رشد گیاه موجب کاهش ارتفاع می‌گردد (رستمی، ۱۳۸۳). در شرایط تنش کم آبی گیاهان به منظور محدود کردن میزان تعرق، رشد اندام هوایی را کاهش می‌دهند (سانسبرو و همکاران، ۲۰۰۴؛ تامپسون و همکاران، ۲۰۰۷). هر چند ارتفاع بوته در گندم بیشتر تحت تأثیر تراکم و وجود نور در درون جامعه گیاهی قرار می‌گیرد، ولی تنش نیز می‌تواند بر ارتفاع گیاه تأثیرگذار باشد. ویژگی‌های مورفولوژیکی مانند ارتفاع بوته در گندم تحت تأثیر کمبود رطوبت خاک قرار می‌گیرد (خیاط نژاد و همکاران، ۲۰۱۰؛ دادبخش و همکاران، ۲۰۱۱). پژوهشگران گزارش کردند که تیمار براسینواستروئید می‌تواند کاهش ارتفاع گیاه ناشی از تنش کم آبی را در گیاه گندم جبران کند (جهانی دوقزلو، ۱۳۹۴؛ اسکندری، ۱۳۹۲). صداقت و امام (۱۳۹۵) نیز طی آزمایشی به منظور بررسی تأثیر سه تنظیم کننده رشد بر ارقام گندم در شرایط آبیاری مطلوب و تنش کم آبی (قطع آبیاری پس از گلدهی) گزارش کردند براسینواستروئید موجب افزایش ارتفاع ساقه در هر دو شرایط آبیاری در مقایسه با شاهد شد. اسپیندولا و همکاران (۲۰۰۹) نیز تأثیرپذیری ارتفاع بوته‌ها از تنظیم کننده‌های رشد را گزارش کردند. شهباز و اشرف (۲۰۰۷) دلیل افزایش رشد ساقه گندم در شرایط تنش در اثر کاربرد براسینواستروئید را تحریک فرآیندهای مربوط به تقسیم سلولی و بزرگ شدن سلول می‌دانند. افزایش شاخص سطح برگ در اثر تیمار براسینولید ممکن است به فعالیت بافت‌های مریستمی گیاه و افزایش تعداد و اندازه سلول‌ها نسبت داده شود که در نهایت سطح فتوسنتزکننده را افزایش می‌دهد (پراکاش و همکاران، ۲۰۰۸). تیمار براسینواستروئید موجب تحریک تقسیم سلولی و - بزرگ شدن سلول‌ها و در نهایت بهبود و افزایش رشد گیاه می‌شود (کانگ و گو، ۲۰۱۱). گزارش شده

است که براسینواستروئید علاوه بر اثر بر فعالیت‌های متابولیک متفاوت، جذب آب و مواد معدنی از جمله نیتروژن را در اثر سنتز نوعی پروتئین افزایش می‌دهد و از این طریق موجب افزایش رشد و در نهایت عملکرد می‌گردد (سایرام، ۱۹۹۴).

۴-۱-۲- طول برگ پرچم

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در سال اول آزمایش، اثر ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر طول برگ پرچم در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) و اثر ساده تیمار کم‌آبیاری در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود ($p < 0.05$) (جدول ۴-۱). در سال دوم آزمایش، اثرات ساده تیمار کم‌آبیاری و کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شدند ($p < 0.01$) ولی اثر ساده ژنوتیپ بر صفت طول برگ پرچم معنی‌دار نبود (جدول ۴-۲). در سال اول زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید، کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ و تیمار کم‌آبیاری $\times$ ژنوتیپ بر صفت طول برگ پرچم در سطح یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۱). ولی در سال دوم زراعی اثر متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سطح یک درصد ($p < 0.01$) و اثر تیمار کم‌آبیاری و کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح احتمال پنج درصد ($p < 0.05$) معنی‌دار شدند و اثر دوگانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ ژنوتیپ در سال دوم معنی‌دار نبود (جدول ۴-۲). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سال دوم بر خلاف سال اول که بر صفت طول برگ پرچم معنی‌دار نشد در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد ($p < 0.01$) (جدول ۴-۱ و ۴-۲).

مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم‌آبیاری و کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال اول آزمایش نشان داد که با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید در هر دو شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل، طول برگ پرچم افزایش یافت که این افزایش در شرایط کنترل بیشتر از شرایط تنش کم‌آبیاری بود زیرا در شرایط تنش کم‌آبیاری طول برگ پرچم در سطوح هورمونی ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و

۱ در یک گروه آماری قرار داشت (شکل ۴-۲-الف). همچنین مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم-آبیاری و ژنوتیپ در سال اول آزمایش نشان داد که واکنش کلیه ژنوتیپ‌ها به کم‌آبیاری یکسان بود به طوری که کاهش طول برگ پرچم در کلیه ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش کم‌آبیاری نسبت به شرایط کنترل مشاهده گردید بجز ژنوتیپ‌های ۱۳۹۹، ۴۰۵۶ و مهرگان که در آن طول برگ پرچم در زمان تنش کم‌آبیاری با زمان کنترل در یک گروه آماری قرار داشت (شکل ۴-۲-ب). مقایسه میانگین اثر متقابل کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ در سال اول آزمایش نشان داد که در بیشتر ژنوتیپ‌ها با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید طول برگ پرچم افزایش یافت به طوری که در کلیه ژنوتیپ‌ها بیشترین طول برگ پرچم از تیمار کاربرد ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد بجز ژنوتیپ نیک نژاد که در آن، مصرف هورمون براسینواستروئید در کلیه سطوح با عدم مصرف در یک گروه آماری قرار گرفت. (شکل ۴-۲-ج).

مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ نشان داد که در سال دوم آزمایش نیز در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید، تنش کم‌آبیاری موجب کاهش طول برگ پرچم در کلیه ژنوتیپ‌ها نسبت به شرایط کنترل گردید ولی واکنش ژنوتیپ‌ها به افزایش سطح هورمون براسینواستروئید متفاوت بود بطوری که در دو ژنوتیپ ۴۲۲۸ و ۳۵۰۶ به ترتیب کاربرد سطوح ۰/۶۲۵ و ۰ میلی‌گرم در لیتر هورمون بیشترین و کمترین طول برگ پرچم را به خود اختصاص داد ولی طول برگ پرچم در سطوح مختلف (۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی‌گرم در لیتر) هورمون براسینواستروئید در ژنوتیپ‌های ۳۷۳۷، ۳۵۰۶، ۴۰۵۶، ۲۸۵۳ و مهرگان و پاریسی تحت شرایط کنترل در یک گروه آماری قرار گرفتند که در زمان تنش کم‌آبیاری نیز مشابه شرایط کنترل بود (شکل ۴-۳).

مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم‌آبیاری و ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، بیشترین طول برگ پرچم در زمان کنترل از ژنوتیپ ۲۸۵۳ که با ژنوتیپ‌های ۳۵۰۶، ۳۷۳۷، روشن، سیروان، سیوند و استار در یک گروه آماری قرار گرفت و کمترین طول برگ پرچم در زمان تنش کم‌آبیاری از ژنوتیپ ۱۳۹۲ به دست آمد که البته با ژنوتیپ‌های ۱۳۵۴، ۳۷۳۷، روشن و سیوند در یک گروه

آماری قرار داشت (شکل ۴-۲-ب). اثر متقابل سه گانه مقایسه میانگین تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سال دوم نشان داد که بیشترین طول برگ پرچم در کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در زمان کنترل در ژنوتیپ ۴۲۲۸ مشاهده شد (شکل ۴-۳). سطح برگ عامل تعیین کننده فتوسنتز، تجمع ماده خشک و انتقال انرژی توسط پوشش گیاهی است (بخشنده و همکاران، ۱۳۹۰). کاهش سطح برگ در اثر تنش کم آبی را می توان پاسخ گیاه برای سازگاری با محیط در نظر گرفت چرا که با کاهش رشد و توسعه سطح برگ، تبخیر و تعرق گیاه پایین آمده و بقای گیاه در شرایط خشک طولانی تر می گردد (بلوم، ۱۹۸۸). از طرف دیگر، تنش کم آبی از طریق کاهش سطح برگ و به تبع آن کم شدن فعالیت های فتوسنتزی منجر به کاهش عملکرد می شود (چن و همکاران، ۱۹۹۳). برگ پرچم به عنوان آخرین برگ خارج شده از گیاه، مهم ترین اندام فتوسنتزی از زمان اواسط مرحله آبستنی^۱ تا پایان دوره پر شدن دانه می باشد. سطح برگ پرچم ممکن است تا ۷۵٪ سطح جذب نور گیاه را تشکیل دهد و از آنجایی بیشترین نقش را در طول دوره پر شدن دانه دارد بنابراین می تواند با وزن دانه و عملکرد کل مرتبط باشد (پسک و همکاران، ۲۰۱۲). اگر چه مساحت برگ پرچم در بسیاری از غلات همبستگی مثبتی با عملکرد دانه دارد ولی سطح برگ بیشتر ممکن است موجب تلفات بیشتر آب به علت تبخیر و تعرق بیشتر گردد. بنابراین سطح برگ بهینه برای انجام فتوسنتز به میزان کافی و فرآیندهای حیاتی در گیاه مورد نیاز است (خلیق و همکاران، ۲۰۰۸). از آنجایی که اولین تأثیر کمبود رطوبت بر رشد گیاه، کاهش سطح برگ و در نهایت کاهش رشد می باشد. کاهش رشد برگ در اثر کمبود آب می تواند به عنوان یک پاسخ سازشی در نظر گرفته شود. بنابراین، تنش کم آبی تولید سطح برگ را محدود می کند و در نهایت میزان تعرق به ازای هر گیاه را کاهش می دهد. کاهش تعرق ممکن است بقای گیاه را از طریق افزایش مدت دسترسی به آب در منطقه ریشه طولانی تر کند (پاسیورا و همکاران، ۱۹۹۳). آنجوم و همکاران (۲۰۱۱) مشاهده کردند تنش کم آبی موجب کاهش سطح برگ بوته های ذرت شد ولی کاربرد براسینولید باعث بهبود سطح

برگ در هر دو شرایط تنش و عدم تنش گردید. سایر ام (۱۹۹۴) بیان نمود که سطح برگ گیاه گندم در شرایط خشکی در اثر کاربرد براسینوآستروئید افزایش یافته است.

۴-۱-۳- طول سنبله

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در سال اول آزمایش، اثر ساده ژنوتیپ بر طول سنبله در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) و اثرات ساده تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینوآستروئید در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بودند ($p < 0.05$). در سال دوم آزمایش، تنها اثر ساده تیمار کم‌آبیاری در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود و اثرات ساده کاربرد هورمون براسینوآستروئید و ژنوتیپ بر طول سنبله معنی‌دار نبود. در سال اول زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینوآستروئید، کاربرد هورمون براسینوآستروئید $\times$ ژنوتیپ و تیمار کم-آبیاری $\times$ ژنوتیپ بر صفت طول سنبله در سطح یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$) و در سال دوم زراعی بجز اثر متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینوآستروئید که معنی‌دار نبود سایر اثرات تیمار کم‌آبیاری $\times$ ژنوتیپ و کاربرد هورمون براسینوآستروئید $\times$ ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شدند ($p < 0.01$). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینوآستروئید $\times$ ژنوتیپ در هر دو سال زراعی بر صفت طول سنبله در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد ($p < 0.01$) (جدول ۴-۲۴).

اثر متقابل مقایسه میانگین سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینوآستروئید $\times$ ژنوتیپ در سال اول نشان داد که تنش کم‌آبیاری سبب کاهش طول سنبله در شرایط عدم مصرف هورمون در ژنوتیپ‌های ۱۹۹۸، ۳۷۲۹، ۴۲۲۸، مهرگان، پارسی، نیک نژاد، روشن، سیروان، سیوند و استار گردید. کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینوآستروئید در شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل موجب افزایش طول سنبله در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید و با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینوآستروئید طول سنبله در تفاوت سطح یک هورمون (عدم مصرف هورمون براسینوآستروئید) نسبت به سطح سوم و

چهارم هورمون (۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) در هر دو شرایط تنش کم-آبیاری و کنترل افزایش پیدا کرد (جدول ۴-۴)، در سال دوم آزمایش نیز، کم-آبیاری موجب کاهش طول سنبله تحت مصرف تیمار هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید و با افزایش سطح کاربرد هورمون در هر دو شرایط کم آبیاری و کنترل، طول سنبله در کلیه ژنوتیپ‌ها افزایش یافت. اما این افزایش در حدی نبود که طول سنبله نسبت به شرایط کنترل افزایش یابد (به استثنای کاربرد ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در ژنوتیپ مهرگان و ۳۵۰۶ و کاربرد ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در ژنوتیپ ۴۰۵۶ که طول سنبله در شرایط تنش کم-آبیاری با طول سنبله در شرایط کنترل در یک گروه آماری قرار داشت) (شکل ۴-۴).

اثر متقابل مقایسه میانگین سه گانه تیمار کم-آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سال اول نشان داد بیشترین طول سنبله در شرایط کنترل در زمان کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید از ژنوتیپ‌های روشن، مهرگان و نیک نژاد و تحت شرایط تنش کم آبیاری در زمان کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید از ژنوتیپ سیروان و کمترین طول سنبله از ژنوتیپ پارسی به مقدار ۶.۷ ± ۱.۱ سانتی متر (در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید تحت شرایط تنش کم آبیاری) به دست آمد (جدول ۴-۴). در سال دوم آزمایش بیشترین طول سنبله در شرایط کنترل در زمان کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید از ژنوتیپ ۴۲۲۸ و کمترین طول سنبله از ژنوتیپ پارسی در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید تحت شرایط تنش کم آبیاری به دست آمد (شکل ۴-۴). بنابراین در هر دو سال آزمایش این گونه به نظر می رسید که ژنوتیپ پارسی دارای کمترین طول سنبله نسبت به سایر ژنوتیپ ها باشد، زیرا کمترین طول سنبله در هر دو سال آزمایش از تیمار کاربرد صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم-آبیاری از ژنوتیپ پارسی به میزان ۶.۷ ± ۱.۱ و ۱،۹۱ ± ۶.۷ سانتی متر به دست آمد (جدول ۴-۴ و شکل ۴-۴).

جدول ۴-۱- تجزیه واریانس صفات مورفولوژیک ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)

میانگین مربعات (MS)				منابع تغییرات
طول سنبله	طول برگ پرچم	ارتفاع گیاه	درجه آزادی	
۶/۷۹	۳/۱۴	۱۰۳/۴۱	۲	بلوک
۷۶/۱۸*	۰/۱۹۱۱*	۶۳۴۰/۵۶**	۱	تیمار کم آبیاری (A)
۰/۰۷	۳۵/۲۵	۲۷/۲۳	۲	اشتباه a
۱۳/۵۲*	۷۶۹/۶۰**	۵۹۷/۸۹*	۳	هورمون (B)
۲۲/۸۰**	۱۴۴/۹۹**	۸۶/۴۷ ^{ns}	۳	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B)
۲/۶۳	۴/۷۸	۱۳۳/۴۸	۱۲	اشتباه b
۸/۵۲**	۵۱/۴۷**	۱۹۱۵/۷۱**	۱۶	ژنوتیپ (C)
۵/۰۳**	۱۹/۰**	۱۲۴/۴۷*	۱۶	تیمار کم آبیاری (A) × ژنوتیپ (C)
۳/۹۳**	۱۲/۹۳**	۱۲۱/۱۴**	۴۸	هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۷/۲۸**	۵/۸۱ ^{ns}	۱۲۰/۷۸**	۴۸	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۲/۱۲	۵/۱۸	۷۲/۰۴	۲۵۶	اشتباه c
۱۳/۹۳	۱۰/۳۱	۸/۳۵		ضریب تغییرات (%C.V.)

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۴-۲- تجزیه واریانس صفات مورفولوژیک ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)

میانگین مربعات (MS)				منابع تغییرات
طول سنبله	طول برگ پرچم	ارتفاع گیاه	درجه آزادی	
۲/۹۰	۰/۴۵	۳۱۰/۵۳	۲	بلوک
۲۲۲/۸۷**	۱۸۱۵/۶۹**	۴۲۴۰/۰۹**	۱	تیمار کم آبیاری (A)
۰/۰۲	۱۷/۲۲	۳/۴۵	۲	اشتباه a
۱۱/۴۸ ^{ns}	۱۶۹/۴۳**	۱۱۰۵/۴۶**	۳	هورمون (B)
۱۰/۱۶ ^{ns}	۶۳/۸۳*	۱۹۵/۷۴ ^{ns}	۳	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B)
۳/۶۰	۱۳/۷۶	۱۳۸/۹۶	۱۲	اشتباه b
۱/۲۵ ^{ns}	۱۱/۹۰ ^{ns}	۸۱۱/۰۸**	۶	ژنوتیپ (C)
۹/۴۹**	۹/۱۵ ^{ns}	۴۳۷/۳۲**	۶	تیمار کم آبیاری (A) × ژنوتیپ (C)
۷/۸۰**	۳۶/۳۴**	۱۸۱/۱۱**	۱۸	هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۸/۸۱**	۴۶/۸۷**	۱۱۹/۱۴*	۱۸	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۱/۷۷	۱۰/۹۲	۶۶/۳۲	۹۶	اشتباه c
۱۲/۵۰	۱۸/۵۹	۸/۱۶		ضریب تغییرات (%C.V.)

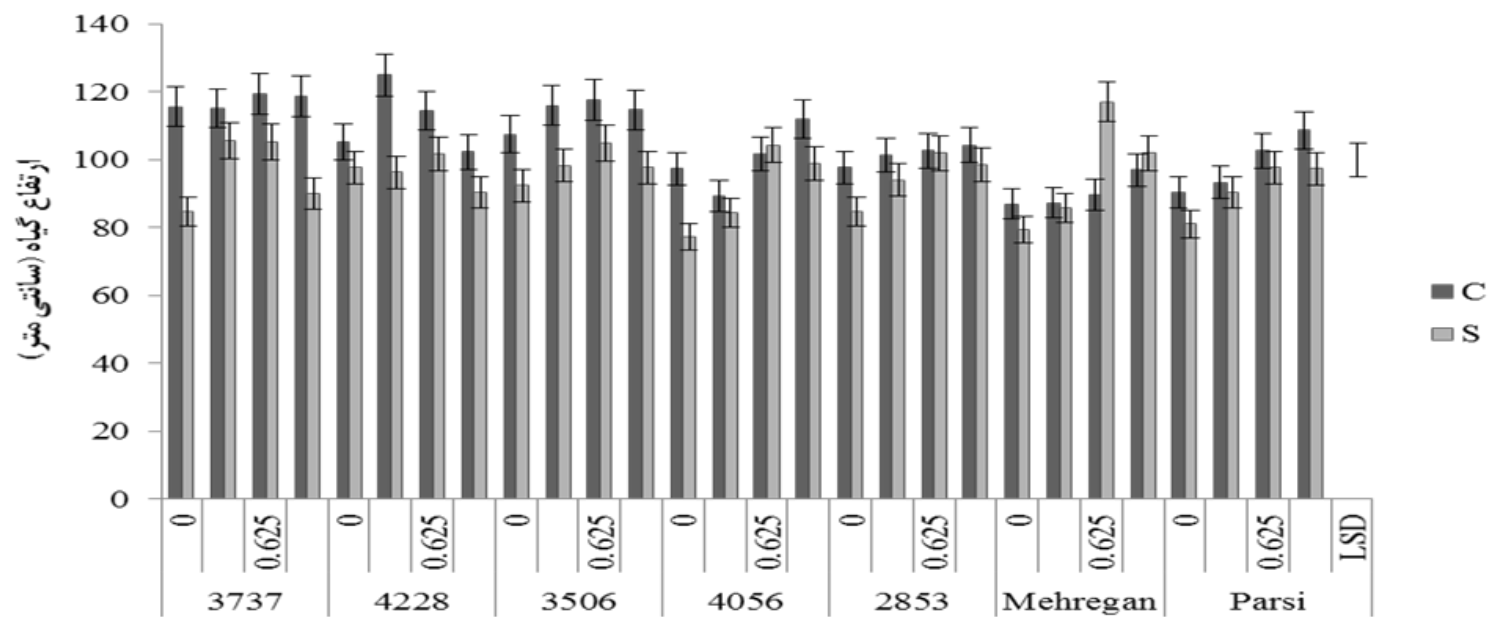
^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۴-۳- مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت ارتفاع گیاه در سال اول (۹۶-۹۷)

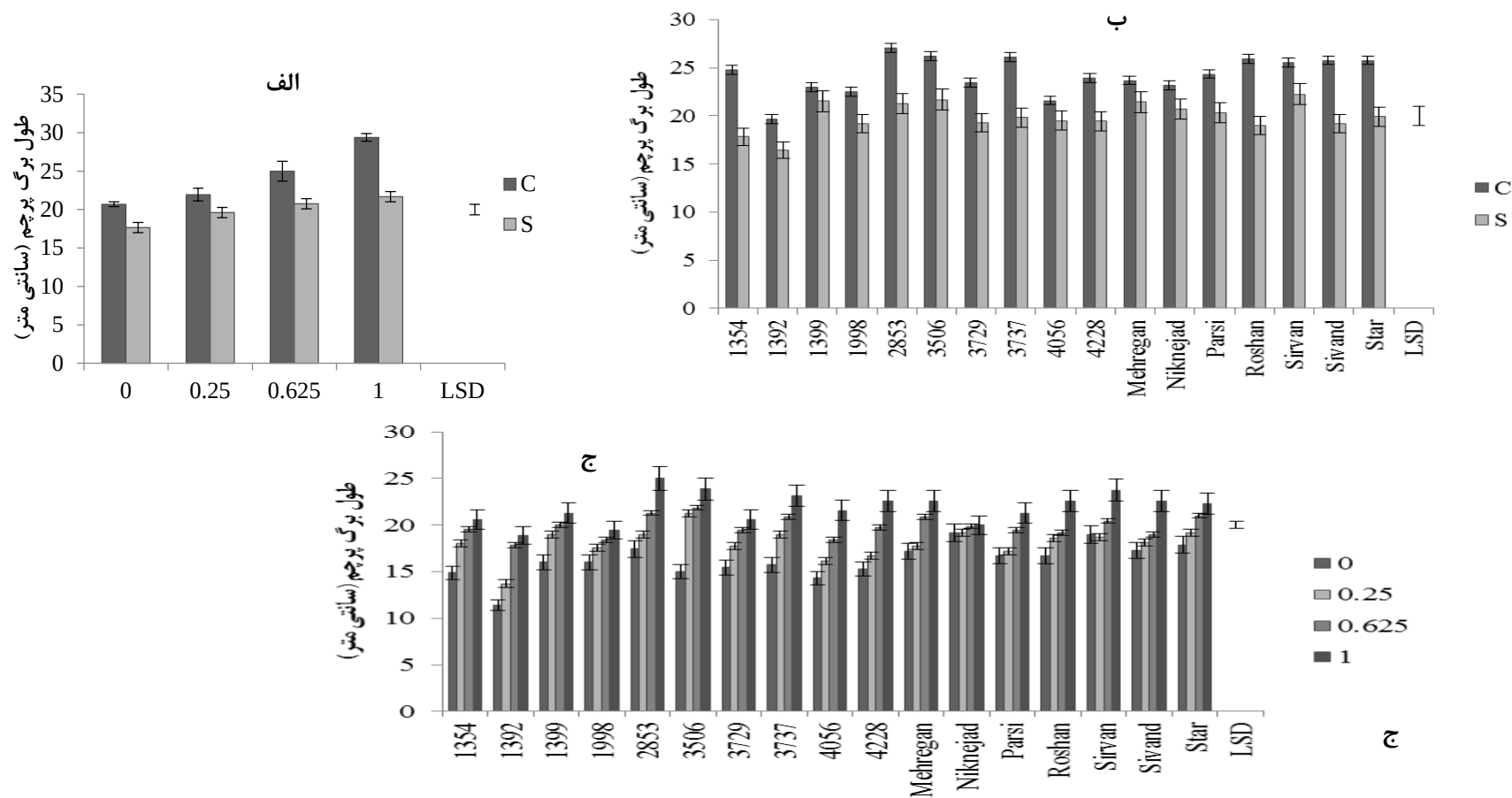
صفت ارتفاع گیاه (سانتی متر)								
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش			
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)			
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۱۱۵/۳۳±۱۰	۱۱۰/۶۷±۲/۴	۱۱۲/۳۳±۱/۷	۱۱۷/۱۷±۱/۰۱	۹۰/۱۷±۰/۴۴	۹۹±۲/۵۲	۱۰۳±۳/۶۱	۱۰۰/۳۳±۲/۷
۱۳۹۲	۱۱۰/۳۳±۴/۷	۱۱۸/۳۳±۲/۲	۱۰۹±۵/۵۷	۱۱۳/۸۳±۳/۱۹	۹۵/۸۳±۵/۷	۹۹±۱۰/۶	۱۰۰±۲/۳۱	۹۷/۶۷±۱/۴۵
۱۳۹۹	۱۱۱±۶/۲۴	۱۱۵.۵±۴.۵۴	۱۱۷.۶۷±۲/۱	۱۱۱±۶/۵۱	۹۷±۲/۵۲	۹۸/۳۳±۴/۲۶	۱۱۶/۶۷±۵/۵	۱۰۶±۴/۱۶
۱۹۹۸	۱۱۵/۶۷±۹/۰۱	۱۰۹/۱۷±۰/۷۳	۱۱۹/۳۳±۶/۳۶	۱۱۸/۶۷±۱۱/۹۸	۹۷/۶۷±۷/۸۴	۱۰۵/۶۷±۴/۷	۱۰۵/۳۳±۶/۳۶	۱۰۳±۹/۱۷
۲۸۵۳	۱۰۸/۶۷±۵/۷	۱۱۷/۳۳±۱/۶۷	۱۱۹±۲/۶۵	۱۱۸/۳۳±۶/۰۱	۹۴/۶۷±۳/۲۸	۱۱۱/۶۷±۱۰/۲	۱۱۴/۶۷±۷/۸	۹۹/۳۳±۸/۴۱
۳۵۰۶	۱۱۴/۵±۹/۵۳	۱۱۹/۳۳±۳/۱۸	۱۱۷/۶۷±۹/۲۴	۱۱۴/۶۷±۸/۷۴	۸۹/۸۳±۳/۰۹	۱۰۱±۳/۶۱	۱۱۱/۶۷±۹/۷۴	۱۰۶/۳۳±۲/۰۳
۳۷۲۹	۱۰۷/۶۷±۷/۵۱	۱۱۱/۳۳±۴/۰۶	۱۱۷/۳۳±۴/۹۸	۱۰۸/۳۳±۱/۸۶	۹۲±۵/۵۱	۱۰۴/۱۷±۲/۹۵	۱۰۳/۳۳±۴/۳۷	۱۰۶/۶۷±۲/۱۹
۳۷۳۷	۱۰۴/۶۷±۱/۷۶	۱۱۲/۳۳±۵/۶۱	۱۱۱/۳۳±۸/۳۵	۱۰۹/۵±۳/۱۸	۹۶/۵±۳/۶۹	۱۰۰±۱/۱۵	۱۱۲/۳۳±۷/۳۳	۱۰۲±۵/۵۷
۴۰۵۶	۱۰۸/۶۷±۴/۶۴	۱۰۹±۵/۲	۱۰۷/۳۳±۴/۰۶	۱۰۱/۳۳±۳/۱۸	۹۴/۶۷±۶/۳۳	۱۰۲±۲/۵۲	۱۰۹/۶۷±۲/۴	۱۰۶/۶۷±۴/۶۳
۴۲۲۸	۱۰۶±۳/۰۶	۱۰۸/۶۷±۳/۲۸	۱۲۵/۶۷±۷/۶۹	۱۰۵/۶۷±۳/۲۸	۹۶/۳۳±۳/۵۳	۹۸/۳۳±۴/۷	۱۱۱/۶۷±۱/۶۷	۱۰۲/۳۳±۸/۶۹
مهرگان	۸۷±۵/۲۹	۸۷/۳۳±۴/۴۱	۸۹/۶۷±۵/۲۱	۹۷±۳/۲۱	۷۲/۳۳±۳/۱۸	۸۵/۶۷±۶/۹۴	۱۱۷±۴/۰۴	۱۰۲±۶/۶۶
نیک نژاد	۸۸/۳۳±۴/۰۶	۹۱/۶۷±۲/۶	۹۸/۳۳±۱/۴۵	۱۱۰/۳۳±۵/۳۶	۷۱/۶۷±۴/۹۸	۸۲/۳۳±۴/۹۱	۱۰۳/۶۷±۴/۹۱	۷۹±۷/۶۴
پارسی	۹۰/۳۳±۶/۶۹	۹۳/۳۳±۵/۷	۱۰۲/۶۷±۰/۸۸	۱۰۸/۶۷±۴/۳۷	۷۱±۳/۵۱	۹۳/۳۳±۲/۱۹	۸۷/۶۷±۵/۲۴	۹۷/۳۳±۱/۷۶
روشن	۹۷/۳۳±۰/۸۸	۸۹/۳۳±۳/۷۶	۱۰۱/۶۷±۶/۱۷	۱۱۲±۶/۵۶	۸۲/۰۳±۳/۳	۹۲±۵/۲۹	۹۸/۶۷±۴/۱	۹۹±۵/۲۹
سیروان	۸۵/۳۳±۱/۷۶	۷۶/۶۷±۲/۳۳	۹۳/۶۷±۲/۶	۸۹/۶۷±۴/۴۸	۶۹/۶۷±۰/۶۷	۷۷/۶۷±۱/۸۶	۸۱/۳۳±۳/۷۱	۷۴/۶۷±۲/۳۳
سیوند	۹۱/۶۷±۰/۸۸	۹۰/۳۳±۰/۸۸	۱۰۲±۱/۷۳	۹۴/۳۳±۱/۷۶	۷۳/۶۷±۲/۷۳	۹۰/۳۳±۰/۸۸	۸۷/۶۷±۶/۳۶	۷۹/۳۳±۵/۲۴
استار	۹۷/۶۷±۱/۴۵	۱۰۶±۲/۶۵	۱۰۲/۶۷±۳/۱۸	۱۰۲±۱/۱۵	۸۱±۳/۵۱	۱۰۲±۲/۵۲	۹۴±۳	۹۸/۶۷±۴/۸۱
LSD (٪) ۱۲/۷۶۶								

جدول ۴-۴- مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینوآستروئید و ژنوتیپ بر صفت طول سنبله در سال اول (۹۶-۹۷)

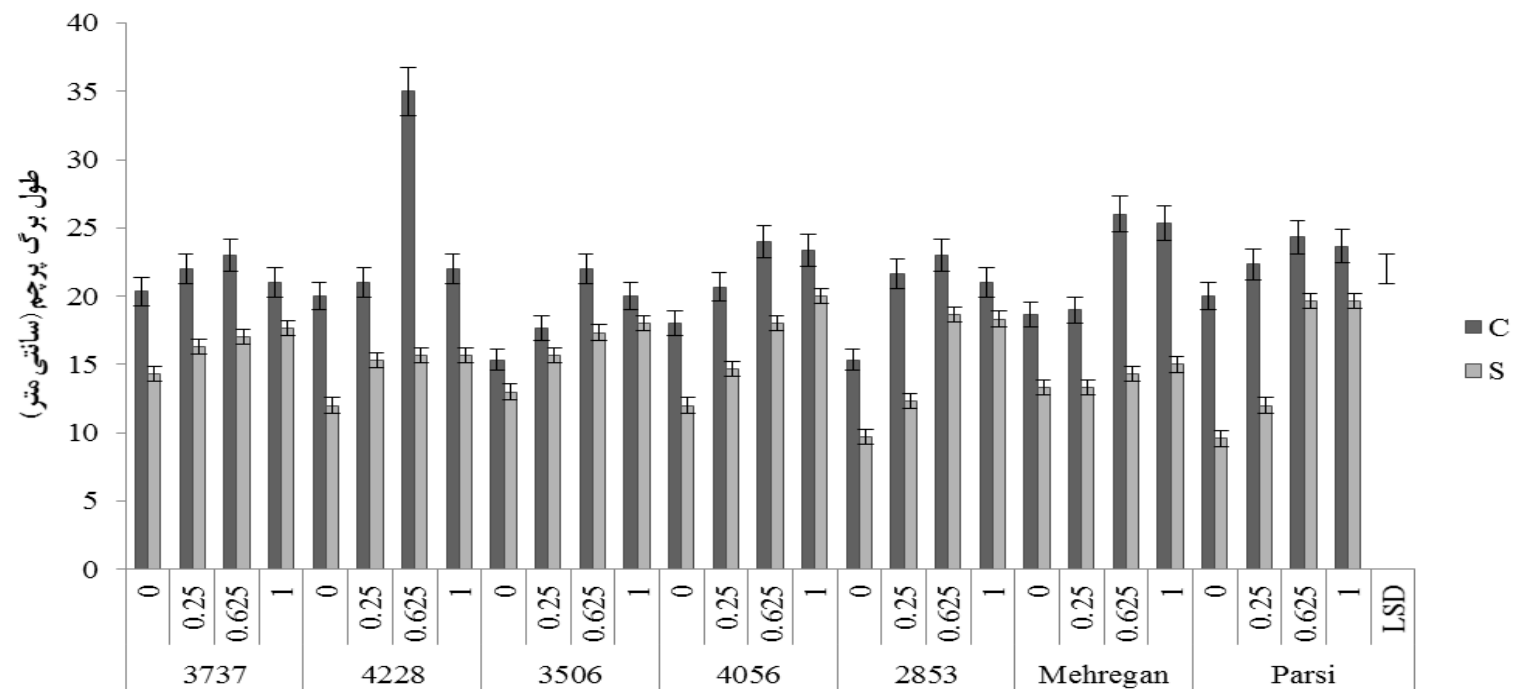
صفت طول سنبله (سانتی متر)								
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش			
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)			
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۸/۳±۰/۳۵	۱۰/۷±۰/۶۵	۱۲/۳۷±۰/۲۷	۱۰/۳۷±۰/۳۲	۸/۲±۰/۷	۱۰/۱۷±۰/۳۷	۱۰/۱۷±۰/۴۴	۱۱/۷۷±۱/۱۳
۱۳۹۲	۸±۱	۹/۹۷±۱/۵۶	۱۱/۸۳±۰/۱۲	۹/۸۷±۰/۷۸	۸/۶۷±۰/۴۸	۹/۰۳±۰/۷	۱۰/۳۳±۰/۳۳	۱۰/۳۷±۰/۷۲
۱۳۹۹	۸±۰/۲۹	۱۰/۲۳±۰/۵۴	۱۱/۳۳±۰/۴۳	۱۰/۹±۰/۲۵	۹/۳۳±۲/۵۸	۱۰/۵۷±۰/۰۳	۱۱/۰۳±۰/۷۳	۱۲/۹۷±۰/۶۱
۱۹۹۸	۱۰/۱۷±۰/۴۴	۱۰/۹±۰/۴۶	۱۳/۵±۰/۸۹	۱۲/۴۷±۰/۱۸	۸/۷۷±۰/۰۳	۹/۱۷±۰/۰۹	۱۰/۸۳±۰/۱۷	۱۰/۴±۰/۸
۲۸۵۳	۹/۳۳±۰/۶۷	۱۱/۲±۱/۴	۱۱/۱±۰/۲۱	۱۰/۳۳±۱/۷۴	۹/۵۷±۰/۰۳	۱۰/۲۳±۰/۵۴	۱۰/۶±۰/۳۵	۱۲/۵۳±۱/۷۴
۳۵۰۶	۹/۳±۰/۳۵	۱۰/۹۷±۰/۶۱	۱۳/۲۷±۰/۵۴	۱۲/۴±۰/۶۲	۹/۵۳±۰/۱۵	۱۰/۱۷±۰/۴۳	۱۱/۳۳±۰/۳۳	۱۱/۳۷±۰/۴۱
۳۷۲۹	۱۰/۲۳±۰/۱۵	۱۱/۷۳±۰/۴۸	۱۲/۷±۰/۴	۱۱/۲۳±۰/۴۴	۷/۶۳±۰/۹۸	۱۰/۱±۰/۶۱	۱۱/۳۳±۰/۸۸	۱۱/۹۷±۰/۷۳
۳۷۳۷	۸/۵±۰/۲۹	۹/۳۷±۰/۳۲	۱۲/۰۳±۰/۵۸	۱۰/۸۳±۱/۳۸	۸/۶۷±۰/۳۹	۸/۲۳±۰/۳۷	۹/۳۳±۰/۳۳	۹/۰۷±۰/۶
۴۰۵۶	۸±۱	۸/۶۷±۰/۶۳	۱۲/۷۷±۱/۲۸	۱۱/۴۳±۰/۲	۷/۸۷±۰/۸۵	۸/۶±۱/۸	۱۱/۷۷±۰/۴۱	۱۳/۳۳±۰/۳۳
۴۲۲۸	۹/۶۷±۱/۲	۹/۸±۰/۴	۱۱/۲۷±۰/۲۸	۱۰/۶۳±۰/۸۷	۷/۹۳±۰/۴۳	۸/۹±۰/۳۲	۹/۱۷±۰/۵۹	۱۰/۸۳±۱/۶۴
مهرگان	۱۰/۶۷±۰/۱۷	۱۱/۰۷±۱/۱۶	۱۳/۱۳±۰/۶۹	۱۲/۸±۱/۲۳	۹/۹±۰/۶۶	۱۰±۰/۸۷	۱۰/۳±۰/۲۵	۱۱/۶۳±۰/۴۷
نیک نژاد	۹/۳۳±۱/۷۶	۱۱/۳۷±۰/۱۹	۱۳/۰۳±۱/۰۹	۱۲/۳۳±۱/۵۹	۷/۴۷±۱/۵	۸/۹±۰/۸	۱۰/۴۷±۰/۳۲	۱۱/۱۷±۰/۴۴
پارسی	۸/۸±۰/۶۲	۹/۵±۰/۱۵	۱۱/۱۷±۰/۴۳	۱۰/۰۷±۰/۵۲	۶/۷±۱/۱	۸/۷۳±۰/۹	۹/۶±۰/۲۱	۱۰/۵۳±۰/۲۹
روشن	۱۰/۵۷±۰/۲۳	۱۱/۱۳±۰/۶۴	۱۳/۸۷±۰/۲۴	۱۱/۴±۱/۳۱	۸/۷۳±۰/۳۸	۹/۷±۰/۴۴	۱۱/۳۳±۰/۳۳	۱۲/۴۷±۱/۴۳
سیروان	۱۰/۳±۰/۸۹	۱۲/۰۷±۰/۴۶	۱۴/۷۳±۰/۶۴	۱۲/۴±۳/۴۱	۸/۰۷±۰/۴۷	۱۱/۰۷±۰/۵۸	۱۳/۹۷±۰/۵۵	۱۲±۱/۱۵
سیوند	۹±۱	۹/۲۳±۱/۴۲	۱۱/۸۷±۱/۰۷	۱۰/۸۷±۰/۷۲	۷/۷۷±۰/۲۶	۸/۸۳±۰/۶	۱۰/۸۷±۰/۷۹	۱۱±۰/۵۸
استار	۱۰/۲۷±۱/۳۹	۱۱/۲±۰/۳۵	۱۲/۴۳±۰/۳۵	۱۰/۶±۱/۰۴	۹/۱۷±۰/۳۸	۹/۳۳±۰/۳۳	۹/۳۳±۰/۵۷	۹/۳۳±۱/۳۳
LSD (٪.۵) ۱/۳۳								



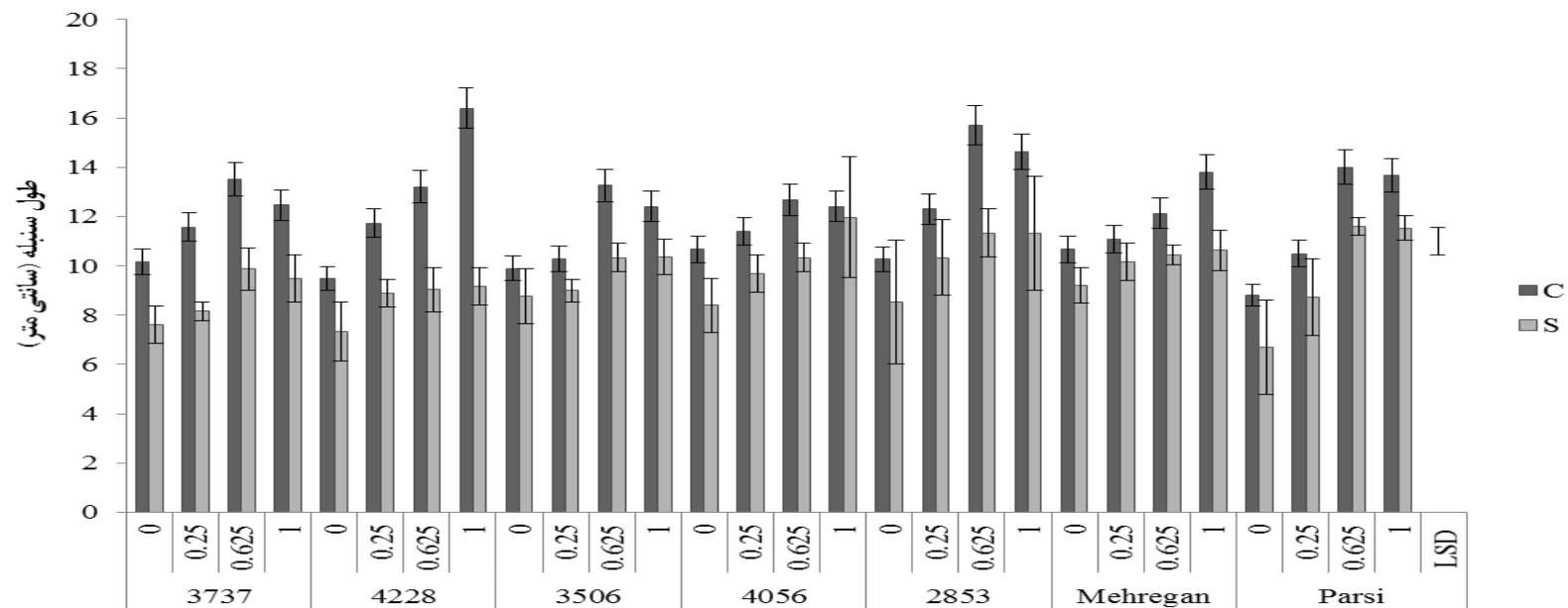
شکل ۴-۱- مقایسه میانگین ارتفاع ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.



شکل ۴-۲- مقایسه میانگین طول برگ پرچم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینوآستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (الف)، مقایسه میانگین طول برگ پرچم ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) (ب)، مقایسه میانگین طول برگ پرچم ژنوتیپ‌های گندم و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینوآستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (ج) در سال اول آزمایش.



شکل ۳-۴- مقایسه میانگین طول برگ پرچم ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. میانگین‌های دارای همپوشانی یکسان، براساس انحراف معیار (SD)، تفاوت معنی‌دار ندارند.



شکل ۴-۴- مقایسه میانگین طول سنبله ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواسستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش

۴-۲-صفات فیزیولوژیک

۴-۲-۱-محتوای نسبی آب برگ

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثر ساده تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت محتوای نسبی آب در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0/01$) (جدول ۴-۵ و ۴-۶). در سال اول زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید، کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سطح یک درصد ($p < 0/01$) و تیمار کم‌آبیاری $\times$ ژنوتیپ در سطح احتمال پنج درصد ($p < 0/05$) معنی‌دار شدند (جدول ۴-۵). ولی در سال دوم زراعی اثر متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ و اثر تیمار کم‌آبیاری $\times$ ژنوتیپ در سطح یک درصد ($p < 0/01$) و اثر دوگانه تیمار کم‌آبیاری و کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال دوم معنی‌دار نبود (جدول ۴-۶). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در هر دو سال بر صفت محتوای نسبی آب برگ در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید ($p < 0/01$) (جدول ۴-۵ و ۴-۶).

بررسی مقایسه میانگین اثرات متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش تنش کم‌آبیاری موجب کاهش درصد محتوای نسبی آب برگ در زمان عدم مصرف هورمون نسبت به شرایط کنترل در کلیه ژنوتیپ‌های مورد بررسی گردید و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید به ویژه کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپ‌ها موجب افزایش محتوای نسبی آب برگ در شرایط تنش کم‌آبیاری گردید ولی این افزایش در حدی نبود که بتواند کاهش محتوای نسبی آب برگ در اثر تنش کم‌آبیاری را جبران کند به طوری که حتی در بالاترین سطوح کاربرد هورمون براسینواستروئید (۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر)، محتوای نسبی آب برگ در شرایط تنش کم‌آبیاری کمتر از شرایط کنترل بود (جدول ۴-۷). در سال دوم آزمایش نیز تنش کم‌آبیاری موجب کاهش درصد محتوای نسبی

آب برگ در کلیه ژنوتیپ‌های مورد بررسی گردید با این حال، کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید نتوانست کاهش محتوای نسبی آب برگ را در شرایط تنش کم آبیاری نسبت به شرایط کنترل بهبود بخشد (شکل ۴-۵). نکته قابل توجه در سال دوم این بود که درصد محتوای نسبی آب برگ در تمام سطوح هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و تنش کم آبیاری در هر ژنوتیپ در یک گروه آماری قرار گرفت و اختلاف آماری در سطوح مختلف هورمون مشاهده نگردید (شکل ۴-۵).

در واقع محتوای نسبی آب برگ معیاری از وضعیت آبی گیاه و مرتبط با تحمل گیاه به تنش کم آبی می‌باشد (توماسینی و همکاران، ۲۰۰۸). احمدی موسوی و همکاران (۱۳۸۹) اظهار داشتند تنش کم آبی به علت کاهش مقدار آب بافت گیاهی روی پتانسیل آب برگ، رشد و فتوسنتز، سنتز پروتئین و خصوصیات غشا اثر دارد. حفظ محتوای نسبی آب برگ در گیاهان تیمار شده با هورمون براسینواستروئید می‌تواند به دلیل تنظیم اسمزی و کاهش خسارت غشاها و ماکرمولکول‌های ساختاری باشد که موجب حفظ آب و افزایش مقاومت در شرایط کم آبی می‌گردد (پوستوویتوا و همکاران، ۲۰۰۰). در پژوهش‌هایی که روی گیاه گندم (سایرام، ۱۹۹۴؛ جهانی دوقزلو، ۱۳۹۴)، کلزا (احمدی موسوی و همکاران، ۱۳۸۹؛ صفاری، ۱۳۹۱)، گوجه‌فرنگی (یوان و همکاران، ۲۰۱۰) و گلرنگ (ظفری و همکاران، ۱۳۹۶) در شرایط تنش کم آبی انجام شده است نیز افزایش محتوای نسبی آب برگ در تیمار براسینواستروئید نسبت به عدم مصرف براسینواستروئید مصرف گزارش شده است. پژوهشگران افزایش محتوای آب نسبی در شرایط اعمال براسینواستروئید را در نتیجه تنظیم اسمزی و افزایش جذب آب از خاک نسبت دادند (ظفری و همکاران، ۱۳۹۶). در زمان تنش، میزان تعرق بیش از جذب آب توسط گیاه بوده و در نتیجه با به هم خوردن تعادل آبی گیاه، محتوای نسبی آب برگ‌ها کاهش می‌یابد (لالور و کرنیک، ۲۰۰۲). شونفلد و همکاران (۱۹۸۸) بیان کردند که با افزایش تنش رطوبتی، محتوای نسبی آب برگ‌های گندم کاهش پیدا می‌کند که علت آن، کاهش پتانسیل آب برگ و کاهش جذب آب از ریشه‌ها در شرایط خشک می‌باشد (صدیق و همکاران، ۲۰۰۰). مشخص شده که کاهش محتوای آب

نسبی در اثر تنش کم آبی، بسته شدن روزنه‌ها را تحریک می‌کند تا از خروج بیشتر آب از گیاه از طریق تعرق جلوگیری کنند (رضایی نژاد و همکاران، ۱۳۸۹؛ کورنیک، ۲۰۰۰). اپل و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند تنش کم آبی آخر فصل، محتوای نسبی آب برگ در ارقام جو را به طور معنی‌دار کاهش داده است. محتوای نسبی آب برگ به ویژه در مرحله پر شدن دانه اهمیت ویژه‌ای پیدا می‌کند، زیرا در زمان پر شدن دانه به دلیل افزایش تشعشع و درجه حرارت و کاهش رطوبت نسبی محیط، افزایش میزان محتوای نسبی آب برگ شرایط را برای پر شدن دانه فراهم می‌کند و فتوسنتز جاری که نقش قابل توجهی در پرکردن دانه دارد، افزایش پیدا می‌کند (بلوم و همکاران، ۱۹۸۲). کاهش محتوای آب نسبی برگ در اثر تنش خشکی، دارای رابطه مستقیمی با محتوای رطوبتی خاک می‌باشد (ناتیال و همکاران، ۲۰۰۲). کاهش رشد و فعالیت ریشه و افزایش میزان تبخیر و تعرق از جامعه گیاهی از عوامل مؤثر در کاهش محتوای نسبی آب شناخته شده است (ونکاتسوارلو و رامش، ۱۹۹۳). براسینواستروئیدها با کمک به تجمع اسید آبسازیک در گیاه و کم کردن هدایت روزنه‌ای و افزایش بازدهی و نگهداری آب نقش مهمی در افزایش تحمل گیاه به خشکی دارند (زیا و همکاران، ۲۰۰۹).

۴-۲-۱- نشت یونی

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثر ساده تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت نشت یونی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۵ و ۴-۶). در سال اول زراعی اثر متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) و اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید و تیمار کم‌آبیاری × ژنوتیپ در سطح احتمال پنج درصد ($p < 0.05$) معنی‌دار شدند (جدول ۴-۵). ولی در سال دوم زراعی هر سه اثر متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ، اثر تیمار کم‌آبیاری × ژنوتیپ و اثر دوگانه تیمار کم‌آبیاری و کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح یک درصد ($p < 0.01$) معنی‌دار بودند (جدول ۴-۶). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر

متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در هر دو سال بر صفت محتوای نسبی آب برگ در سطح احتمال پنج درصد معنی دار گردید ($p < 0.05$) (جدول ۴-۵ و ۴-۶).

بررسی مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سال اول نشان داد که درصد نشت یونی تحت شرایط تنش کم آبیاری نسبت به شرایط کنترل در زمان عدم کاربرد هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپ ها افزایش یافت بجز ژنوتیپ ۱۹۹۸ که میزان نشت یونی در زمان کنترل در آن با درصد نشت یونی در زمان تنش کم آبیاری تحت شرایط عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری بود (جدول ۴-۸).

بررسی مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سال اول نشان داد که کمترین میزان نشت یونی در کلیه ژنوتیپ ها از تیمار کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد (که البته با سایر سطوح هورمونی در یک گروه آماری قرار داشت) (جدول ۴-۸) و در سال دوم آزمایش کمترین میزان نشت یونی از تیمار کاربرد ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد که البته در این سال زراعی نیز در برخی ژنوتیپ ها از جمله ۳۷۳۷، ۴۰۵۶ و پاریسی درصد کاهش میزان نشت یونی در سطوح هورمونی (۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ در یک گروه آماری قرار داشت) ولی در ژنوتیپ های ۴۲۲۸، ۳۵۰۶، ۲۸۵۳ و مهرگان درصد کاهش نشت یونی در سطوح هورمونی ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید نسبت به عدم مصرف هورمون در هر دو حالت تنش کم آبیاری و کنترل دیده شد. البته باید خاطر نشان کرد که کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید موجب کاهش میزان نشت یونی در شرایط تنش کم آبیاری نسبت به شرایط کنترل در هیچ یک از ژنوتیپ ها نگردید و نتوانست شرایط را مانند حالت کنترل بهبود بخشد (شکل ۴-۶)

در بررسی مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نکته جالب توجه این بود که در سال اول آزمایش در هر دو شرایط تنش کم آبیاری و کنترل بالاترین سطح هورمون (۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) موجب افزایش میزان نشت

یونی در همه ژنوتیپ‌ها گردید، لذا به نظر می‌رسد کاربرد ۰/۶۲۵ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید میزان مناسب‌تری برای بهبود این صفت باشد (جدول ۴-۸).

در سال دوم آزمایش نیز اثرات تنش کم‌آبیاری تحت تیمار هورمون براسینواستروئید موجب افزایش نشت یونی در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید، با افزایش سطح هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل و تنش کم‌آبیاری در اکثر ژنوتیپ‌ها نشت یونی کاهش یافت (بجز ژنوتیپ ۳۷۳۷) به طوری که کمترین میزان نشت یونی از کاربرد ۱ و ۰/۶۲۵ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل به دست آمد اما این کاهش میزان نشت یونی همانند سال اول در حدی نبود که بتواند اثر تنش کم‌آبیاری را خنثی کند، به طوری که حتی در بالاترین سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید باز هم میزان نشت یونی در شرایط تنش کم‌آبیاری به مراتب بیشتر از شرایط کنترل در همه ژنوتیپ‌ها بود. همچنین کاهش میزان نشت یونی در زمان کاربرد ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش و کنترل در هیچ یک ژنوتیپ‌ها اختلاف معنی‌داری با کاربرد ۰/۶۲۵ میلی‌گرم هورمون براسینواستروئید نشان نداد بجز در ژنوتیپ ۳۵۰۶ در زمان تنش کم‌آبیاری و کنترل و ژنوتیپ ۴۲۲۸ در زمان کنترل که کاربرد ۱ میلی‌گرم هورمون براسینواستروئید در زمان تنش کم-آبیاری سبب کاهش معنی‌دار نشت یونی نسبت به مصرف ۰/۶۲۵ میلی‌گرم هورمون براسینواستروئید شد (شکل ۴-۶).

غشای سلولی از اولین اندامک‌هایی است که در تنش کم‌آبی آسیب می‌بیند و تراوایی آن از بین می‌رود و به دنبال نشت الکترولیت‌ها، سلول می‌میرد (کاگال و همکاران، ۲۰۰۷؛ فاروق و همکاران، ۲۰۰۹). مقادیر بالای نشت یونی نشان دهنده عدم توانایی غشا در حفظ ترکیبات درون سلولی، خروج بیشتر الکترولیت‌ها از غشا و خسارت به غشا سلولی می‌باشد. بنابراین می‌توان بیان نمود که با افزایش سطح تنش پایداری غشا کاهش پیدا می‌کند. از اثرات براسینواستروئیدها فعال کردن ژن‌های پروتئین‌های شوک حرارتی است که با تولید آنزیم‌های محافظتی، مولکول‌های زیستی و سلول‌ها را در مقابل شرایط نامساعد محافظت می‌کنند (باجگاز و حیات، ۲۰۰۹).

جدول ۴-۵- تجزیه واریانس صفات فیزیولوژیک ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون
براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)

میانگین مربعات (MS)			منابع تغییرات
نشت یونی	محتوای نسبی آب برگ	درجه آزادی	
۱۲۹۰/۰۲	۷۰/۶۲	۲	بلوک
۲۰۷۶۷/۷۰**	۱۲۵۹۴۶/۳۳**	۱	تیمار کم آبیاری (A)
۱/۰۹	۸۱/۸۳	۲	اشتباه a
۱۱۹۴/۳۹**	۴۷۲۶/۱۵**	۳	هورمون (B)
۹/۱۶*	۲۳۴۹/۹۳**	۳	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B)
۱/۸۷	۱۰/۸۸	۱۲	اشتباه b
۷۰۳/۶۰**	۲۰۳/۴۶**	۱۶	ژنوتیپ (C)
۱/۹۸*	۱۱/۸۹*	۱۶	تیمار کم آبیاری (A) × ژنوتیپ (C)
۱۱/۱۰**	۱۶/۸۴**	۴۸	هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۱/۶۶*	۱۱/۴۷**	۴۸	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۱/۰۴	۶/۲۱	۲۵۶	اشتباه c
۲/۶۵	۳/۹۲		ضریب تغییرات (%C.V.)

ns غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۴-۶- تجزیه واریانس صفات فیزیولوژیک ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون
براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)

میانگین مربعات (MS)			منابع تغییرات
نشت یونی	محتوای نسبی آب برگ	درجه آزادی	
۴۹/۶۵	۰/۰۲	۲	بلوک
۷۵۵۵/۰۱**	۲۰۶۶۴/۶۶**	۱	تیمار کم آبیاری (A)
۲/۷۶	۰/۰۱۲	۲	اشتباه a
۲۹۴۳/۹۸**	۷/۵۵**	۳	هورمون (B)
۱۰۹/۶۳**	۰/۰۹ ^{ns}	۳	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B)
۱۶/۳۹	۰/۰۲۸	۱۲	اشتباه b
۱۷۰۹/۹۱**	۲۶۸/۴۴**	۶	ژنوتیپ (C)
۲۳۳/۴۶**	۱۰۹/۲۷**	۶	تیمار کم آبیاری (A) × ژنوتیپ (C)
۱۵۷/۹۴**	۰/۱۴**	۱۸	هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۷۵/۱۲*	۰/۱۳**	۱۸	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۳۹/۲۰	۰/۰۲	۹۶	اشتباه c
۱۴/۳۴	۳/۲		ضریب تغییرات (%C.V.)

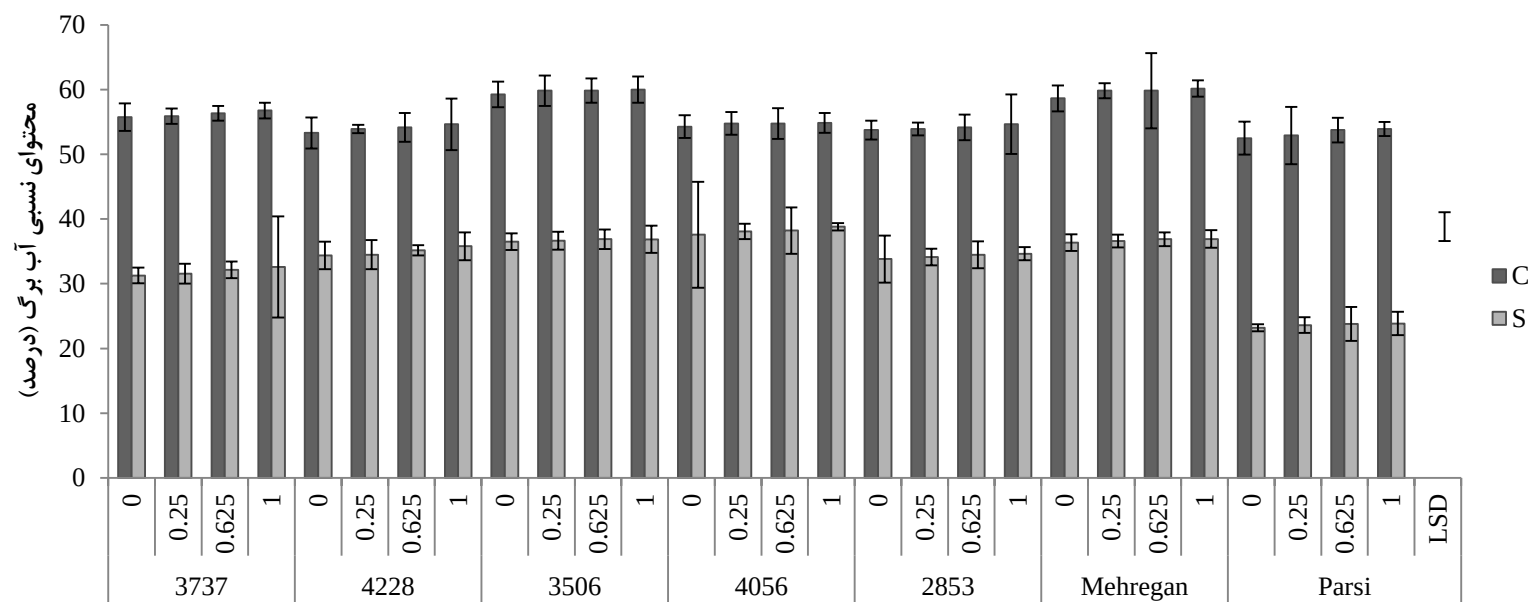
ns غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۴-۷- مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواسستروئید و ژنوتیپ بر محتوای نسبی آب در سال اول (۹۶-۹۷)

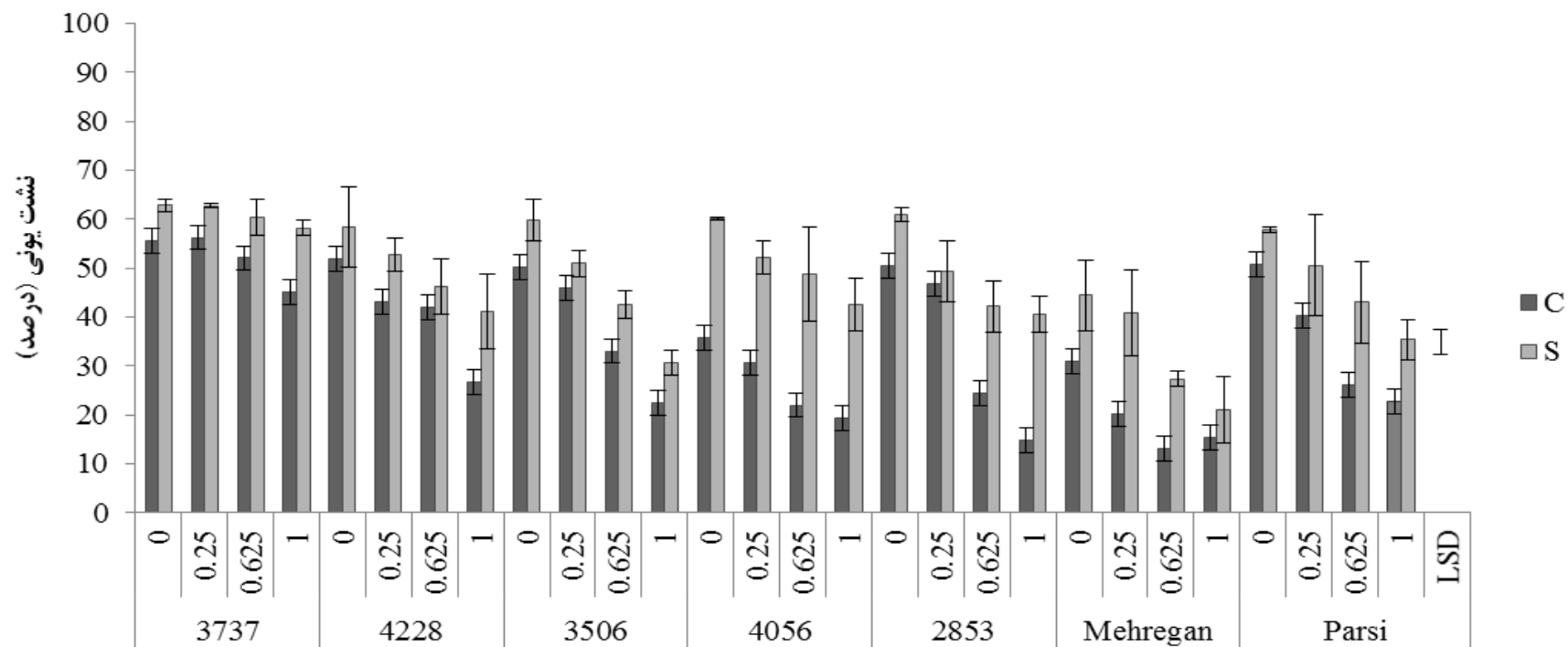
محتوای نسبی آب برگ (درصد)									
ژنوتیپ	بدون تنش			تنش					
	هورمون (میلی گرم در لیتر)			هورمون (میلی گرم در لیتر)					
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۷۷/۰۲±۲/۱	۸۰/۵۷±۲	۸۷/۴۸±۱	۸۱±۱/۳	۳۲/۰۷±۰/۷	۴۴/۸±۲/۵۲	۵۸/۵۵±۰/۵۳	۵۰/۸۳±۱/۴	
۱۳۹۲	۸۶/۲۲±۱/۸	۸۷/۳۴±۰/۵	۹۲/۴۶±۱/۲	۸۸/۹۹±۱/۶	۳۸/۰۹±۰/۵۳	۵۳/۲±۱/۲۸	۶۳/۰۳±۱/۴۸	۵۶±۰/۵۵	
۱۳۹۹	۷۶/۳۸±۰/۹	۸۱/۵۳±۱	۸۱/۹۷±۲/۹	۷۸/۱±۱/۲	۳۱/۳۷±۱/۷۵	۴۴/۹۳±۰/۵۴	۵۸/۶۶±۰/۳۹	۴۶/۹۶±۱/۹۶	
۱۹۹۸	۷۶/۱۸±۱/۸	۸۵/۶۳±۲/۲	۸۹/۶۳±۱/۳	۸۳/۶۴±۱	۳۵±۰/۰۷	۴۷/۰۵±۲/۶۹	۶۲/۱±۱/۷۸	۵۳/۰۷±۱/۸۸	
۲۸۵۳	۷۹/۳۳±۱/۶	۸۳/۲۲±۲/۶	۸۹/۷۲±۲/۴	۸۶±۱/۲	۳۶/۱۸±۱/۰۷	۴۷/۹۹±۰/۴۲	۶۳/۴۷±۲/۲۹	۵۲/۷۱±۲/۴۸	
۳۵۰۶	۷۱/۲۹±۱/۱	۸۱/۵۹±۰/۹	۸۵/۳۹±۱/۴	۷۵/۶۲±۰/۶	۳۰/۲۸±۰/۹۵	۳۷/۹۵±۱/۴۳	۵۷/۷۶±۱/۱۳	۴۴/۳±۲/۵۴	
۳۷۲۹	۷۰/۴۱±۱/۵	۸۰/۹۳±۱/۵	۸۲/۸۶±۱	۷۵/۵۵±۱	۲۷/۸۷±۲/۵۷	۴۱/۹۹±۱/۱۸	۵۵/۳۷±۱/۹۴	۴۲/۷±۰/۶۹	
۳۷۳۷	۷۳/۰۱±۱	۷۹/۸۵±۰/۸	۸۴/۹۹±۰/۸	۷۶/۵۳±۱/۷	۲۸/۶۱±۱/۱	۴۲/۰۴±۰/۶۷	۵۷/۹۱±۱/۵۴	۴۳/۰۵±۱/۴۷	
۴۰۵۶	۷۵/۷۸±۱/۸	۸۲/۶۲±۱/۶	۹۴/۸۶±۳/۹	۷۸/۷۳±۱/۸	۳۱/۴۱±۰/۴	۴۴/۴۷±۰/۴۴	۵۹/۳۱±۱/۲۱	۴۹/۱۸±۱/۹۶	
۴۲۲۸	۷۷/۶۲±۲	۸۱/۲۹±۰/۴	۸۷/۸۱±۰/۹	۷۷/۶۷±۱/۶	۳۱/۳۹±۱/۶۹	۴۳/۷۱±۰/۳۶	۵۸/۵±۱/۷۴	۴۷/۳۹±۱/۲۸	
مهرگان	۷۳/۶±۲/۲	۷۷/۵۷±۰/۴	۸۳/۵۱±۲/۷	۷۸/۰۷±۲/۲	۲۹/۰۶±۲/۲۴	۴۲/۸۷±۱/۰۲	۵۶/۵۴±۱/۵۴	۴۲/۶±۲/۲۹	
نیک نژاد	۷۱/۳۵±۱/۶	۸۰/۳۸±۱/۷	۸۴/۱۹±۰/۶	۷۶/۶۴±۰/۴	۲۶/۹۹±۱/۷	۴۰/۴۹±۰/۳۵	۵۴/۵۹±۰/۳۵	۴۳/۸۱±۲/۵	
پارسی	۷۷±۱	۸۵/۰۲±۲/۱	۸۹/۷۱±۱/۴	۸۰/۵۶±۰/۶	۳۴/۳۷±۲/۸۸	۴۷/۶۷±۰/۴۱	۵۸/۶±۱/۲	۴۷/۸۳±۱/۴۸	
روشن	۷۸/۴۶±۱/۳	۸۵/۳۸±۱/۸	۸۷/۰۹±۰/۹	۸۰/۸۵±۱/۶	۳۱/۶۷±۱/۰۹	۴۵/۰۱±۱/۷۵	۶۱/۴۲±۱/۵۳	۴۸/۸۹±۲/۳۹	
سیروان	۷۹/۴۳±۱/۶	۸۵/۸۹±۱/۸	۸۱/۰۷±۱	۸۳/۵۴±۰/۶	۳۶/۰۹±۱/۱۱	۴۸/۷۱±۰/۹۱	۶۰/۸۲±۲/۰۳	۵۰/۹۴±۰/۶۵	
سیوند	۷۶/۴۹±۰/۲	۷۸/۰۱±۰/۶	۸۴/۴۳±۰/۹	۷۸/۳۹±۲/۴	۳۲/۷۹±۱/۹۶	۴۵/۳±۰/۹۷	۵۵/۲۹±۱/۴۳	۵۱/۰۷±۲/۳۸	
استار	۷۸/۰۶±۱/۶	۸۵/۱۸±۲/۲	۸۹/۲۷±۱/۸	۸۵/۸۳±۲	۳۳/۸±۰/۵	۴۵/۳۲±۱/۴۷	۶۲/۶۲±۱/۱۹	۴۶/۸۹±۲/۱	
LSD (٪) ۱۴/۳۸									

جدول ۴-۸- مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینوآستروئید و ژنوتیپ بر نشت یونی در سال اول (۹۶-۹۷)

نشت یونی (درصد)								
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش			
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)			
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۳۰/۸±۱/۳	۲۷/۵۹±۱/۸	۲۵/۱±۲	۲۸/۳±۲/۱	۴۶/۴۳±۱/۷	۴۱/۵۸±۱/۵۷	۳۸/۵۹±۱/۲	۴۳/۳۵±۲/۱۷
۱۳۹۲	۲۷/۰۱±۱/۶	۲۳/۲۹±۱/۸	۱۴/۶۹±۲/۱	۱۶/۸±۱/۴	۴۱/۳۷±۱/۵۶	۳۶/۴۳±۱/۵	۲۵/۸۶±۱/۵	۳۲/۱۳±۱/۸
۱۳۹۹	۳۱/۶۵±۱/۳	۲۹/۲۹±۱/۹	۲۴/۱۴±۱/۹	۲۸/۲۵±۲/۳	۴۷/۷۱±۲/۰۵	۴۲/۹۲±۱/۴۷	۳۷/۷۷±۱/۲۸	۴۳/۱۱±۲/۰۶
۱۹۹۸	۳۲/۱۲±۳/۲	۲۸/۰۷±۱/۵	۲۰/۱۱±۱/۶	۲۳/۳۶±۱/۶	۴۲/۳۱±۱/۱۲	۴۲/۱۱±۱/۲۳	۳۳/۴۴±۱/۶۸	۳۸/۶۴±۱/۷۵
۲۸۵۳	۲۹/۳۲±۴/۵	۲۴/۵۹±۱/۷	۱۷/۴۸±۱/۷	۲۰/۵۱±۱/۳	۴۰/۵۷±۱/۱۸	۳۹/۱۶±۱/۶	۳۱/۲۶±۱/۳۴	۳۵/۳۴±۱/۷۲
۳۵۰۶	۳۵/۱۳±۱	۳۳/۶۲±۱/۷	۲۸/۳۵±۱/۷	۳۲/۴±۲	۵۲/۵۶±۲/۴۷	۴۷/۵۴±۱/۵۵	۴۲/۸۶±۱/۷۲	۴۸/۷۵±۲/۸۵
۳۷۲۹	۴۳/۱۱±۲/۳	۴۰/۴۵±۲	۳۵/۴۴±۱/۸	۳۸/۰۳±۱/۹	۵۵/۹۷±۱/۷۳	۵۳/۷۳±۱/۶۲	۴۹/۳۲±۱/۳۴	۵۳/۰۵±۱/۹۴
۳۷۳۷	۳۸/۴۶±۱/۹	۳۲/۳±۱/۷	۲۸/۳±۱/۷	۳۲/۳±۱/۷	۵۲/۵۲±۱/۷۲	۴۶/۵۳±۱/۷۲	۴۲/۵۳±۱/۷۲	۴۷/۵۳±۱/۹۳
۴۰۵۶	۳۸/۲۹±۱/۷	۳۶/۰۳±۱/۷	۳۲/۰۳±۱/۷	۳۳/۴۳±۱/۷	۵۲/۹۶±۱/۷۲	۵۰/۲۶±۱/۷۲	۴۶/۲۶±۱/۷۲	۴۷/۶۶±۱/۷۲
۴۲۲۸	۳۵/۹۶±۱/۵	۳۵/۵۶±۲/۱	۲۷/۲۳±۱/۷	۳۱/۸۳±۱/۷	۵۱/۷۶±۲/۱۹	۴۸/۴۶±۱/۷۲	۴۱/۴۶±۱/۷۲	۴۶/۹۲±۱/۸۷
مهرگان	۴۰/۱۶±۱/۷	۳۵/۹۶±۱/۷	۳۰/۳۷±۱/۷	۳۳/۹۶±۱/۷	۵۳/۷۴±۱/۷۲	۵۰/۱۹±۱/۷۲	۴۴/۷۹±۱/۷۸	۴۹/۵۹±۳/۰۳
نیک نژاد	۳۹/۵۹±۱/۷	۴۰/۸۴±۱/۶	۳۶/۰۶±۲	۳۸/۶۱±۱/۷	۵۴/۸۶±۱/۷۲	۵۴/۲۳±۱/۷۲	۵۰/۵۸±۲/۲۹	۵۳/۶۳±۱/۸۴
پارسی	۳۷/۶۳±۱/۷	۳۵/۳۹±۱/۷	۳۱/۳۹±۱/۷	۳۵/۳۹±۱/۷	۵۱/۸۶±۱/۷۲	۴۹/۶۲±۱/۷۲	۴۵/۶۲±۱/۷۲	۵۰/۱۶±۲/۲۱
روشن	۳۳/۰۴±۲/۳	۲۷/۶۹±۱/۸	۲۶/۵۵±۲/۳	۲۷/۹۵±۱/۷	۴۵/۸۴±۱/۷۲	۴۲/۱۶±۱/۷۲	۳۹/۱۶±۱/۷۲	۴۲/۶۷±۱/۷۶
سیروان	۳۳/۱۹±۱/۷	۲۹/۱۶±۱/۸	۲۶/۰۵±۱/۷	۳۱/۰۸±۱/۷	۴۷/۹۷±۱/۷۷	۴۳/۲۸±۱/۷۲	۴۰/۲۸±۱/۷۲	۴۶/۵۹±۲/۹۲
سیوند	۳۶/۳±۱/۷	۳۳/۰۸±۱/۲	۲۷/۳±۱/۷	۳۱/۹۵±۱/۷	۵۰/۵۳±۱/۷۲	۴۷/۳۹±۱/۸۷	۴۱/۵۳±۱/۷۲	۴۸/۴۷±۳/۶۱
استار	۴۱/۷۵±۲/۴	۳۶/۷۵±۱/۷	۳۳/۸±۲	۳۷/۵۱±۱/۷	۵۴/۳۸±۱/۷۲	۵۰/۹۸±۱/۷۲	۴۸/۹۶±۳/۱۵	۵۱/۷۴±۱/۷۲
LSD (% ۵) ۱۱/۶۷								



شکل ۴-۵- مقایسه میانگین محتوای نسبی آب برگ ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش



شکل ۴-۶- مقایسه میانگین نشت یونی ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.

۴-۳- صفات بیوشیمیایی

۴-۳-۱- پرولین

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثر ساده تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت پرولین در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۹). در سال اول زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ ژنوتیپ و کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) و تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح احتمال پنج درصد ($p < 0.05$) معنی‌دار شدند (جدول ۴-۹). ولی در سال دوم زراعی هر سه اثر متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ، اثر تیمار کم‌آبیاری $\times$ ژنوتیپ و اثر دوگانه تیمار کم‌آبیاری و کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) معنی‌دار گردید (جدول ۴-۱۰). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در هر دو سال بر صفت پرولین در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید ($p < 0.01$). (جدول ۴-۹ و ۴-۱۰)

مقایسه میانگین اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ نشان داد که در هر دو سال آزمایش تنش کم‌آبیاری در شرایط عدم مصرف هورمون براسینواستروئید موجب افزایش پرولین در کلیه ژنوتیپ‌های مورد بررسی گردید و با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل، میزان پرولین در کلیه ژنوتیپ‌ها کاهش یافت و میزان پرولین در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در گروه آماری بالاتری نسبت به زمان مصرف ۰/۶۲۵ و ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید قرار داشت (جدول ۴-۱۱ و شکل ۴-۸). گزارش‌ها در مورد اثر هورمون براسینواستروئید بر میزان پرولین متناقض است به طوری که ظفری و همکاران (۱۳۹۶) افزایش میزان پرولین در شرایط کاربرد براسینواستروئید را در گیاه گلرنگ گزارش کردند. سایر پژوهشگران نیز به افزایش پرولین با اعمال براسینواستروئید در شرایط

تنش کم آبی (احمدی موسوی و همکاران، ۱۳۸۴؛ بهنام نیا و همکاران، ۲۰۰۹b) و تنش شوری (شهید و همکاران، ۲۰۱۱) اشاره کردند. با این حال، تهمتن و همکاران (۱۳۹۴) در آزمایشی بر گیاه جو بدون پوشینه گزارش کردند که تفاوت معنی‌داری میان میزان پرولین در شرایط محلول‌پاشی هورمون براسینواستروئید با تیمار شاهد مشاهده نگردید. نیر (۲۰۰۳) گزارش کرد که ژنوتیپ‌های گندم متحمل به تنش آبی مقدار بیشتری پرولین دارند، با این حال، احمدی و سی و سه مرده (۱۳۸۳) بیان کردند رقم حساس گندم بیشترین و رقم متحمل کمترین افزایش را در غلظت پرولین تحت تنش کم‌آبی نشان دادند.

نتایج مقایسه میانگین اثرات سه گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سال اول نشان داد که بیشترین میزان پرولین از ژنوتیپ ۳۷۳۷ به مقدار $0.09 \pm 7/82$ میکرو مول بر گرم وزن تازه در شرایط تنش کم‌آبیاری و عدم مصرف هورمون براسینواستروئید (که البته با ژنوتیپ نیک نژاد در شرایط تنش کم‌آبیاری در تیمار سطوح صفر و 0.25 میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به میزان پرولین $0.16 \pm 7/69$ و $0.06 \pm 7/19$ میکرومول بر گرم وزن تازه در یک گروه آماری قرار داشت) و کمترین میزان پرولین، از ژنوتیپ ۱۳۹۹ به مقدار $0.1 \pm 1/7$ میکرو مول بر گرم در شرایط کنترل و مصرف ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید (که البته با ژنوتیپ‌های ۳۵۰۶، ۲۸۵۳، ۳۷۲۹، ۳۷۳۷، روشن و سیوند در یک گروه آماری قرار داشت) به دست آمد (جدول ۴-۱۱). در سال دوم آزمایش بیشترین میزان پرولین، مجدداً از رقم ۳۷۳۷ به مقدار $0.1 \pm 7/71$ میکرو مول بر گرم وزن تازه در شرایط تنش و عدم مصرف هورمون براسینواستروئید و کمترین میزان پرولین از همان ژنوتیپ (۳۷۳۷) در شرایط کنترل و مصرف ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به مقدار $0.06 \pm 1/15$ میکرومول بر گرم وزن تازه (که با ژنوتیپ‌های ۴۲۲۸، ۲۸۵۳ و مهرگان در یک گروه آماری قرار گرفت) به دست آمد (شکل ۴-۸). گیاهان از راه تجمع مواد محلول سازگار داخل سلول از کاهش آب سلول و آسیب به پروتئین‌ها و غشای پلاسمایی جلوگیری می‌کنند (ماهاجان و ساموئلز، ۲۰۰۵). اسمولیت‌هایی مانند پرولین به ایجاد تعادل اسمزی در سلول کمک می‌کند. تجمع اسمولیت‌ها داخل

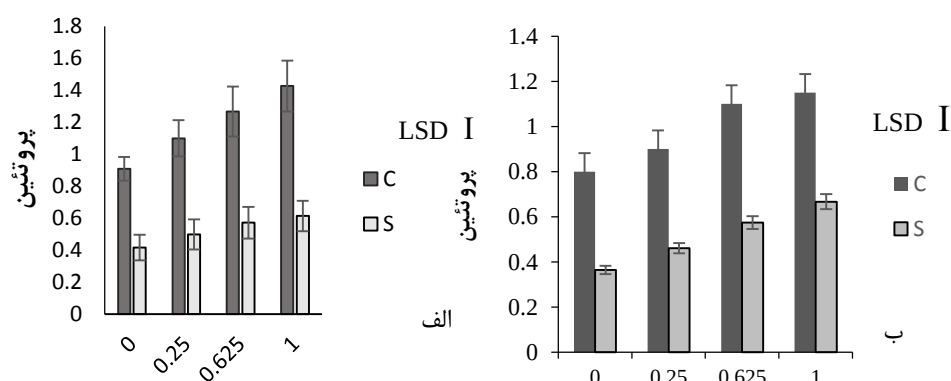
سلول باعث کاهش پتانسیل آب سلول شده در نتیجه از کاهش آب داخل سلول جلوگیری می‌کنند (ماهاجان و ساموئلز، ۲۰۰۵). این مواد می‌توانند جایگزین آب در واکنش‌های بیوشیمیایی شوند، همچنین با اتصال به پروتئین‌ها باعث حفظ ساختار آنها در برابر آنزیم‌های اکسید کننده می‌شوند (پریدا و داس، ۲۰۰۵؛ هسو و همکاران، ۲۰۰۳؛ کاوی کیشور و همکاران، ۲۰۰۵؛ اشرف و فولاد، ۲۰۰۷؛ سبادوز و ساووره، ۲۰۱۰؛ احمد و همکاران، ۲۰۱۳). پرولین سبب تنظیم فشار اسمزی، کاهش از دست دادن آب از سلول و نگهداری آماس می‌شود. تجمع پرولین در شرایط تنش کم آبی به تنظیم دوباره پتانسیل اسمزی کمک می‌کند که ممکن است با مقادیر بالاتر محتوای نسبی آب برگ همراه باشد (مورگان، ۱۹۸۴؛ ژو و همکاران، ۲۰۰۵؛ لنگریچ و همکاران، ۲۰۰۶).

علی‌رغم اینکه پرولین در زمان اعمال تنش کم‌آبیاری افزایش پیدا کرد و این افزایش پرولین در زمان تنش کم‌آبیاری با نتایج بسیاری از پژوهشگران از جمله (لنگریچ و همکاران، ۲۰۰۶؛ شارما و دیتز، ۲۰۰۶؛ وربروگن و هرمانز، ۲۰۰۸؛ سبادوز و ساووره، ۲۰۱۰؛ بابائی و همکاران، ۱۳۸۹؛ سارادهی و سارادهی، ۱۹۹۱) منطبق بود ولی موضوع کاهش پرولین با افزایش مصرف هورمون براسینواستروئید که در این آزمایش مشاهده شد می‌تواند به این‌گونه توجیه پذیر باشد که چون گلوتامین پیش ماده سنتز پرولین و کلروفیل است و در زمان تنش، گیاه ترجیح می‌دهد که به بقا اهمیت بیشتری بدهد تا به افزایش رشد، پس به میزان کاهش کلروفیل ممکن است افزایش پرولین داشته باشیم. این نظریه-ای است که بارها توسط پژوهشگران مطرح شده است و زمانی که محلول پاشی براسینواستروئید را انجام می‌دهیم در کلیه آزمایشات نشان داده شده است که کلروفیل افزایش یافته است پس ممکن است بتوانیم بگوییم با افزایش کلروفیل در زمان مصرف براسینواستروئید منطقی به نظر می‌رسد که میزان پرولین کاهش یابد. رقابت گلوتامین کیناز (آنزیم کاتالیز کننده پرولین) در زمان تنش با آنزیم گلوتامات لیگاز (اولین آنزیم مسیر بیوسنتز کلروفیل) باعث می‌شود تا پیش ساز گلوتامات (پیش ساز مسیر بیوسنتز کلروفیل و پرولین) بیشتر به مصرف پرولین برسد بنابراین کلروفیل با محدودیت مواجه می‌شود (متوس و اندرسون، ۱۹۸۸؛ ماهاجان و توتجا، ۲۰۰۵؛ عباس و همکاران، ۲۰۱۳)

۴-۳-۲- پروتئین محلول

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثر ساده تیمار کم‌آبیاری و ژنوتیپ بر صفت پروتئین محلول در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) معنی‌دار شد (جدول ۹-۴ و ۱۰-۴) و اثر ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال اول در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۹-۴) و اثر ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال دوم در سطح احتمال پنج درصد ($p < 0.05$) معنی‌دار بود (جدول ۱۰-۴). در هر دو سال زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری × ژنوتیپ، کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ و کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) معنی‌دار شدند (جدول ۹-۴ و ۱۰-۴). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در هر دو سال بر صفت پروتئین محلول در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید ($p < 0.01$). (جدول ۹-۴ و ۱۰-۴).

مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید نشان داد که در هر دو سال آزمایش پروتئین محلول تحت شرایط افزایش سطح هورمون براسینواستروئید در زمان کنترل افزایش یافت و پروتئین محلول در سطوح ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید بالاترین میزان را در زمان کنترل داشت (شکل ۴-۷). تحت شرایط تنش کم‌آبیاری در سال اول آزمایش بالاترین میزان پروتئین از سطح یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید بدست آمد اما در سال دوم آزمایش میزان پروتئین در سطح یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید با سطح ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری قرار گرفت و هر دو سطح سوم و چهارم هورمون (۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) در گروه آماری بالاتری نسبت به سطح یک هورمون (صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) قرار داشت (شکل ۴-۷).



شکل ۴-۷- مقایسه میانگین اثرات کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) بر میزان پروتئین در تنش کم‌آبیاری (S) و کنترل (C) سال اول (الف) و دوم (ب) آزمایش.

مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سال اول آزمایش نشان داد که در اکثر ژنوتیپ‌ها در سطح یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در هر دو شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل نسبت به عدم مصرف هورمون براسینواستروئید میزان پروتئین افزایش یافت ولی میزان پروتئین در سطح ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید با سایر غلظت‌های ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در هر دو شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل در یک گروه آماری قرار داشت (جدول ۴-۱۲)، همچنین در سال دوم آزمایش، در کلیه ژنوتیپ‌ها با افزایش سطح هورمون میزان پروتئین افزایش یافت و سطح ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید بالاترین میزان پروتئین را به خود اختصاص داد به استثنای ژنوتیپ‌های ۲۸۵۳ و مهرگان که میزان پروتئین در دو سطح ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید که هم در شرایط کنترل و هم در شرایط تنش کم‌آبیاری در یک گروه آماری قرار گرفت (شکل ۴-۹).

با این حال در هر دو سال آزمایش، کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید نتوانست میزان پروتئین در شرایط تنش کم‌آبیاری را به میزان پروتئین در شرایط کنترل برساند (جدول ۴-۱۲ و شکل

۹-۴). در خصوص غلظت پروتئین این آزمایش نشان داد که تنش کم آبیاری، حدود ۵۵ درصد کاهش پروتئین در سال اول و ۵۰ درصد کاهش در سال دوم ایجاد کرد (جدول ۴-۱۲ و شکل ۴-۹).

ظفری و همکاران (۱۳۹۶) اعلام کردند که غلظت پروتئین در شرایط تنش، در ارقام متحمل گندم بیشتر از ارقام حساس می باشد. سی و سه مرده (۱۳۸۲) با بررسی ارقام مختلف گندم در شرایط تنش کم آبی به کاهش ۲۹ درصدی پروتئین محلول برگ در شرایط تنش اشاره کرد، ظفری و همکاران (۱۳۹۶) نیز به کاهش پروتئین در شرایط تنش کم آبی در گیاه گلرنگ اشاره کردند. در شرایط تنش کم آبی پروتئین محلول کل برگ کاهش می یابد و یا این که خسارت برگشتناپذیری به رابیسکو که مهمترین و فراوان ترین پروتئین برگ است، وارد می شود؛ کاهش غلظت رابیسکو کاهش میزان فتوسنتز را در پی خواهد داشت (پری و همکاران، ۲۰۰۲). جباری و همکاران (۱۳۸۸) نشان دادند که تنش کم آبی مقدار پروتئین محلول برگ را ۵۹ درصد کاهش داد البته آنها ارتباطی بین میزان پروتئین محلول برگ با مقاومت به خشکی در گندم نان مشاهده نکردند.

مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سال اول آزمایش نشان داد که بیشترین میزان پروتئین از ژنوتیپ ۳۷۲۹ به مقدار $0.1 \pm$ میلی گرم بر گرم وزن تازه برگ در غلظت ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل و کمترین میزان پروتئین به مقدار 0.1 ± 0.25 میلی گرم بر گرم وزن تازه برگ، از ژنوتیپ استار در غلظت صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید تحت شرایط تنش کم آبیاری به دست آمد (جدول ۴-۱۲) و همچنین در سال دوم بیشترین میزان پروتئین از ژنوتیپ ۴۰۵۶ به مقدار 0.31 ± 1.35 میلی گرم بر گرم وزن تازه برگ (که البته با ژنوتیپ های ۳۵۰۶ و ۴۲۲۸ در یک گروه آماری قرار داشت) و کمترین از ژنوتیپ ۲۸۵۳ تحت غلظت ۰ و 0.25 میلی گرم بر لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم آبیاری بدست آمد (شکل ۴-۹) رابیسکو آنزیم مؤثر در فتوسنتز است که ۵۰ درصد پروتئین محلول برگ را تشکیل می دهد (سوگیهارتو و همکاران، ۱۹۹۰؛ وان اوستن و همکاران، ۱۹۹۵). بنابراین کاهش غلظت پروتئین با کاهش آنزیم رابیسکو و نقصان فتوسنتز همراه است (سی و سه مرده و

همکاران، ۱۳۸۳؛ کاستریلو و توروجیلو، ۱۹۹۴). به نظر می‌رسد که کاهش محتوای پروتئین تحت تنش خشکی با افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه کننده پروتئین و نیز تجمع اسیدهای آمینه آزاد از جمله پرولین مرتبط می‌باشد (کاستریلو و توروجیلو، ۱۹۹۴).

۳-۳-۴- آنزیم‌های آنتی اکسیدانسی

۳-۳-۴-۱- کاتالاز

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثر ساده تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت کاتالاز در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) معنی‌دار بود (جدول ۹-۴ و ۱۰-۴). در هر دو سال زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری × ژنوتیپ، کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ و کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) معنی‌دار شدند (جدول ۹-۴ و ۱۰-۴). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سال اول بر صفت کاتالاز در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید ($p < 0.01$) ولی در سال دوم آزمایش اثر معنی‌داری نداشت (جدول ۹-۴ و ۱۰-۴).

مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم‌آبیاری و کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال دوم آزمایش نشان داد که با افزایش سطح هورمون در هر دو شرایط کنترل و تنش کم‌آبیاری، کاتالاز افزایش یافت و این افزایش در شرایط تنش کم‌آبیاری بیشتر از شرایط کنترل بود (شکل ۱۰-۴-الف). مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم‌آبیاری و ژنوتیپ در سال دوم نشان داد که در کلیه ژنوتیپ‌ها میزان کاتالاز در شرایط تنش بیشتر از شرایط کنترل بود اما باید خاطر نشان کرد که بیشترین میزان کاتالاز از ژنوتیپ ۴۰۵۶ و کمترین میزان کاتالاز از ژنوتیپ ۳۵۰۶ به دست آمد (شکل ۱۰-۴-ب). در بررسی ارقام مختلف گندم دوروم مشخص شد که در شرایط تنش کم‌آبی، میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام حساس کاهش یافت و در ارقام مقاوم بدون تغییر ماند و فقط در برخی موارد میزان فعالیت

آنزیم کاتالاز در ارقام مقاوم افزایش نشان داد (احمدی زاده و همکاران، ۲۰۱۱). در سایر مطالعات نیز به ارتباط بین افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز و افزایش به مقاومت به تنش‌های محیطی در جو اشاره شده است (آکار و همکاران، ۲۰۰۱). شاو و همکاران (۲۰۰۷) گزارش کردند که در سطوح مختلف تنش کم آبی، میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برخی ژنوتیپ‌های گندم کاهش و در برخی دیگر افزایش یافت اما ژنوتیپ متحمل به تنش کم آبی، بیشترین میزان فعالیت آنزیم کاتالاز را از خود نشان داد. با این حال، برخی پژوهشگران رابطه مشخصی بین فعالیت آنزیم کاتالاز و مقاومت به خشکی در ارقام گندم مقاوم و حساس به تنش کم آبی مشاهده نکردند (جبّاری و همکاران، ۱۳۸۵).

مقایسه میانگین اثر متقابل هورمون $\times$ ژنوتیپ در سال دوم نشان داد که با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید، میزان کاتالاز در کلیه ژنوتیپ‌ها افزایش یافت و در کلیه سطوح کاربرد هورمون براسینواستروئید، ژنوتیپ ۳۵۰۶ کمترین و ژنوتیپ ۴۰۵۶ بالاترین میزان کاتالاز را به خوداختصاص داد (که البته در سطوح تیمار ۱ و ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید با ژنوتیپ ۴۲۲۸ در یک گروه آماری قرار داشت). همچنین میزان کاتالاز در سطوح ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید برای هر یک از ژنوتیپ‌ها در یک گروه آماری قرار داشت (شکل ۴-۱۰-ج).

مقایسه میانگین سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، تنش کم آبیاری در سطوح مختلف تیمار هورمون براسینواستروئید موجب افزایش کاتالاز در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید و با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید میزان کاتالاز در کلیه ژنوتیپ‌ها در هر دو شرایط کنترل و تنش کم آبیاری افزایش نشان داد و میزان کاتالاز در شرایط استعمال بالاترین سطح هورمون (۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) نسبت به شرایط عدم مصرف هورمون در کلیه ژنوتیپ‌ها افزایش داشت. همچنین میزان کاتالاز در شرایط تنش کم آبیاری در کلیه ژنوتیپ‌ها بالاتر از شرایط کنترل بود. هر چند که در استعمال دو سطح بالایی

هورمون یعنی ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم بر لیتر، افزایش کاتالاز در ژنوتیپ‌ها در هر دو شرایط تنش کم-آبیاری و کنترل در یک گروه آماری بود. (جدول ۴-۱۳).

نکته‌ای که در مورد آنزیم کاتالاز در سال دوم آزمایش وجود داشت این بود که این آزمایش در شرایط تنش کم‌آبیاری تحت شرایط تیمار هورمون براسینواستروئید سبب افزایش کاتالاز در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید بجز ژنوتیپ مهرگان (شکل ۴-۱۰-ج)، طبق نظریه شاو در سال ۲۰۰۷ ژنوتیپ‌های متحمل گندم به تنش خشکی، باید بیشترین میزان فعالیت کاتالاز را از خود نشان دهند ولی این آزمایش خلاف این موضوع را نشان داد چون مهرگان یک رقم اصلاح شده متحمل به خشکی است ولی تغییری در میزان کاتالاز نداشت. البته برخی دیگر از پژوهشگران در بررسی ارقام مختلف گندم به این نتیجه رسیدند که در شرایط تنش خشکی، میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام حساس کاهش پیدا می کند ولی در ارقام مقاوم بی تغییر می ماند (جباری و همکاران، ۱۳۸۵؛ احمدی زاده و همکاران، ۲۰۱۱)

لی و همکاران (۱۹۹۸) گزارش کردند تنش کم آبی در ذرت موجب افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز شد، و میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در گیاهان تیمار شده با براسینواستروئید بیشتر از گیاهان شاهد بود. در گیاه گوجه فرنگی تنش کم آبی باعث افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز شد و تیمار براسینواستروئید توانست میزان فعالیت این آنزیم را افزایش دهد (بهنام نیا و همکاران، ۲۰۰۹a). ژانگ و همکاران (۲۰۰۸) نشان دادند که تیمار با براسینواستروئید فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان را در سویا تحت تنش کم آبی افزایش می‌دهد. مازورا و همکاران (۲۰۰۲) نیز گزارش دادند که براسینواستروئید فعالیت آنزیم‌های موثر در تحمل به خشکی را افزایش می‌دهد. براسینواستروئید می‌تواند بیان ژن‌های آنتی اکسیدان را القا کند و فعالیت آنها از جمله سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز را افزایش دهد (بهنام نیا و همکاران، ۲۰۰۹b؛ زیا و همکاران، ۲۰۰۹؛ ژو و همکاران، ۲۰۱۰؛ باجگاز و حیات، ۲۰۰۹).

۴-۳-۲- آسکوربات پراکسیداز

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثر ساده تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر آسکوربات پراکسیداز در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0/01$) (جدول ۹-۴ و ۱۰-۴). در هر دو سال زراعی (بجز اثر تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال دوم که معنی‌دار نبود) اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری × ژنوتیپ، کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ و کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شدند ($p < 0/01$) (جدول ۹-۴ و ۱۰-۴). نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثرات متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در هر دو سال آزمایش بر صفت کاتالاز در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردیدند. ($p < 0/01$) (جدول ۹-۴ و ۱۰-۴).

مقایسه میانگین تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، تنش کم‌آبیاری در شرایط عدم مصرف هورمون براسینواستروئید موجب افزایش میزان آسکوربات پراکسیداز در کلیه ژنوتیپ‌ها نسبت به شرایط کنترل شد (به جز ژنوتیپ ۴۰۵۶) (جدول ۹-۴ و ۱۴). مقایسه میانگین تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال اول بیشترین افزایش آنزیم آسکوربات پراکسیداز از ژنوتیپ ۳۷۳۷ تحت تاثیر ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم‌آبیاری و کمترین میزان آنزیم آسکوربات پراکسیداز از ژنوتیپ ۴۲۲۸ تحت تاثیر سطح صفر میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل به دست آمد، همچنین با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید روند صعودی آسکوربات پراکسیداز در اکثر ژنوتیپ‌ها تحت شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل مشاهده گردید (جدول ۴-۱۴). در سال دوم آزمایش نیز تنش کم‌آبیاری موجب افزایش آنزیم آسکوربات پراکسیداز در اکثر ژنوتیپ‌ها گردید (بجز ژنوتیپ‌های ۳۷۳۷، ۴۲۲۸ تحت شرایط ۰ و ۰/۲۵ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ ۴۰۵۶ تحت شرایط کلیه سطوح هورمون براسینواستروئید). کاربرد هورمون براسینواستروئید

در هر دو شرایط کنترل و تنش کم آبیاری تحت مصرف ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید موجب افزایش میزان آسکوربات پراکسیداز نسبت به شرایط عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید، علاوه بر این بیشترین میزان افزایش آنزیم آسکوربات پراکسیداز در شرایط تنش کم آبیاری نسبت به شرایط کنترل در سال دوم آزمایش، از ژنوتیپ ۳۷۳۷ تحت شرایط سطح یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم آبیاری به دست آمد (که با ژنوتیپ ۳۵۰۶ در زمان مصرف ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم آبیاری در یک گروه آماری قرار داشت) و کمترین میزان آسکوربات پراکسیداز از ژنوتیپ ۴۲۲۸ تحت تاثیر تیمار صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل به دست آمد که البته با ژنوتیپ ۴۰۵۶ تحت تاثیر تیمار صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل در یک گروه آماری قرار داشت (شکل ۴-۱۱). نظرات مختلفی در خصوص افزایش یا عدم تغییر در میزان آنزیم آسکوربات پراکسیداز در زمان تنش خشکی وجود دارد برخی پژوهشگران معتقدند میزان این آنزیم در زمان تنش افزایش می یابد. شارما و دویی (۲۰۰۵) گزارش کردند که فعالیت این آنزیم با افزایش شدت تنش خشکی در برنج افزایش پیدا می کند. ولی احمد و همکاران در سال ۲۰۱۳ بیان کردند میزان آنزیم آسکوربات پراکسیداز در برخی ارقام جو تحت تنش خشکی بدون تغییر مانده است. بطور کلی، برخی از پژوهشگران عقیده دارند که این آنزیم نقش کمرنگی در محافظت از غلات در شرایط تنش خشکی ایفا می کند (حداد و سالک جلالی، ۱۳۸۸؛ سیمیرنوف و کلمب، ۲۰۰۰). ولی در این آزمایش تنش خشکی موجب افزایش معنی دار میزان آسکوربات پراکسیداز در هر دو سال آزمایش شد

با توجه به اینکه در شرایط غیرتنش بین میزان تولید گونه های فعال اکسیژن و ظرفیت جاروب کردن این ترکیبات توسط سیستم دفاع آنتی اکسیدانی تعادل وجود دارد. اما در شرایط تنش میزان تولید گونه های فعال اکسیژن از ظرفیت جاروب کردن آنها توسط سیستم دفاع آنتی اکسیدانی بیشتر شده و در نتیجه تنش اکسیداتیو رخ می دهد (هامل و همکاران، ۲۰۱۰؛ فاضلی و همکاران، ۲۰۰۷). وظیفه اصلی آنزیم آسکوربات پراکسیداز تجزیه پراکسید هیدروژن است. از آنجایی که کاتالاز

در کلروپلاست وجود ندارد، پراکسید هیدروژن تولید شده در کلروپلاست توسط آسکوربات پراکسیداز تجزیه می‌شود (پریدا و داس، ۲۰۰۵). آسکوربات پراکسیداز یکی از مهمترین آنزیم‌های سامانه دفاعی آنتی‌اکسیدانتی در سلول گیاهی است که در کلروپلاست، سیتوسول، واکوئل و همچنین فضاهای آپوپلاستی سلول‌های برگ در غلظت‌های بالا یافت می‌شود (چو و سو، ۲۰۰۵) و معمولاً سطوح گونه‌های فعال اکسیژن را در سلول در حد متعادل نگه می‌دارد (مون-بوش و پنولاس، ۲۰۰۳؛ آل-آقاباری و همکاران، ۲۰۰۴؛ جلیل و همکاران، ۲۰۰۸؛ آرورا و همکاران، ۲۰۰۲؛ کوکزی و همکاران، ۲۰۰۵). اثر مفید مشاهده شده در اثر کاربرد براسینواستروئید بر فعالیت‌های متابولیک و عملکرد دانه و تحمل در برابر انواع تنش می‌تواند به دلیل بیان بیشتر ژن‌های پاسخ دهنده در برابر تنش (دابهادل و همکاران، ۱۹۹۹؛ کاگال و همکاران، ۲۰۰۷)، تحریک تولید هورمون‌های دیگر (ورت و همکاران، ۲۰۰۵؛ دیوی و همکاران، ۲۰۱۰)، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و تنظیمات اسمزی (آزدامیر و همکاران، ۲۰۰۴؛ دیوی و کریشنا، ۲۰۱۰)، کارایی فتوسنتزی بالاتر (کریشنا، ۲۰۰۳؛ اوگونو و همکاران، ۲۰۰۸)، افزایش پایداری غشا (شن و همکاران، ۱۹۹۰؛ کولاوا و همکاران، ۱۹۹۱) و یا سنتز پروتئین‌های ویژه (کولاوا و همکاران، ۱۹۹۱؛ دیوی و کریشنا، ۲۰۱۰) باشد.

جدول ۴-۹- تجزیه واریانس صفات بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)

میانگین مربعات (MS)					منابع تغییرات
درجه آزادی	پرولین	پروتئین	کاتالاز	آسکوربات پراکسیداز	
۲	۰/۰۴	۰/۰۰۸	۰/۰۴	۰/۰۶	بلوک
۱	۳۶۱/۷۰**	۴۳/۱۲**	۳۶۸/۹۰**	۵۱۶/۳۷**	تیمار کم آبیاری (A)
۲	۰/۰۰۶	۰/۰۱	۰/۰۲	۰/۰۰۶	اشتباه a
۳	۴۶/۶۵**	۲/۴۴**	۱۹/۰۹**	۱۷/۲۵**	هورمون (B)
۳	۰/۰۹*	۰/۴۸**	۲/۳۸**	۰/۴۳**	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B)
۱۲	۰/۰۲	۰/۰۰۶	۰/۰۳	۰/۰۱	اشتباه b
۱۶	۱۱/۰۱**	۰/۳۶**	۱۱/۲۹**	۲۲۶/۸۶**	ژنوتیپ (C)
۱۶	۳/۵۲**	۰/۲۴**	۷/۰۳**	۱۶/۰۲**	تیمار کم آبیاری (A) × ژنوتیپ (C)
۴۸	۰/۱۸**	۰/۰۳**	۰/۲۲**	۰/۱۱**	هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۴۸	۰/۱۳**	۰/۰۴**	۰/۱۲**	۰/۰۸**	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۲۵۶	۰/۰۳	۰/۰۰۸	۰/۰۲	۰/۰۱	اشتباه c
۴/۳۳	۱۰/۶۴	۳/۴۹	۱/۳۳		ضرب تغییرات (C.V.%)

ns غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

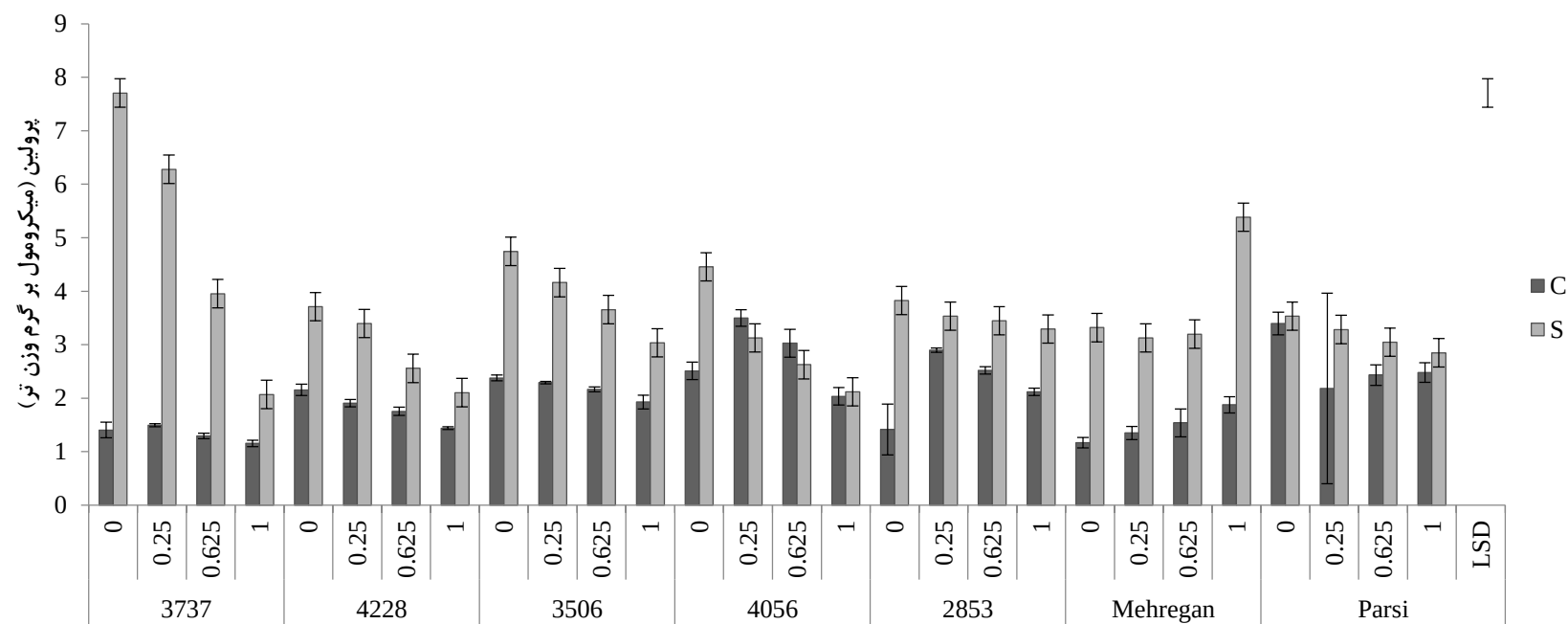
جدول ۴-۱۰- تجزیه واریانس صفات بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)

میانگین مربعات (MS)					منابع تغییرات
درجه آزادی	پرولین	پروتئین	کاتالاز	آسکوربات پراکسیداز	
۲	۰/۱۱	۰/۰۰۴	۰/۱۷	۰/۰۲	بلوک
۱	۱۰۲/۵۲**	۶/۳۴**	۱۰۵/۱۴**	۳۷۳/۷۲**	تیمار کم آبیاری (A)
۲	۰/۰۷	۰/۰۰۱	۰/۰۰۰۵	۰/۱۸	اشتباه a
۳	۶/۰۲**	۰/۰۹*	۱۴/۴۷**	۳۴/۴۸**	هورمون (B)
۳	۳/۹۴**	۰/۱۸**	۲/۵۰**	۰/۲۶ ^{ns}	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B)
۱۲	۰/۱۰	۰/۰۲	۰/۰۴	۰/۱۲	اشتباه b
۶	۱/۷۰**	۰/۵۲**	۲۷/۶۴**	۴۰۱/۹۰**	ژنوتیپ (C)
۶	۷/۷۸**	۰/۰۸**	۱۵/۹۸**	۴۷/۲۹**	تیمار کم آبیاری (A) × ژنوتیپ (C)
۱۸	۲/۲۷**	۰/۰۶**	۰/۵۷**	۱/۴۷**	هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۱۸	۱/۵۵**	۰/۰۷**	۰/۱۵ ^{ns}	۲/۱۱**	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۹۶	۰/۰۹	۰/۰۰۷	۰/۱۰	۰/۱۰	اشتباه c
۱۰/۷۶	۱۳/۶۹	۷/۰۲	۴/۸۲		ضرب تغییرات (C.V.%)

ns غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

جدول ۴-۱۱- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت پرولین در سال اول (۹۶-۹۷)

پرولین (میکرو مول بر گرم وزن تر)									
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش				
	هورمون(میلی گرم در لیتر)				هورمون(میلی گرم در لیتر)				
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	
۱۳۵۴	۴/۵۳±۰/۰۶	۴/۱۲±۰/۱۹	۳/۴۸±۰/۱۵	۲/۸۳±۰/۰۸	۶/۸۲±۰/۱۳	۶/۳۴±۰/۱۳	۵/۸۶±۰/۰۹	۴/۷۲±۰/۰۷	
۱۳۹۲	۳/۸±۰/۴۷	۳/۲۸±۰/۰۳	۳/۰۴±۰/۰۲	۲/۹±۰/۰۵	۵/۷۸±۰/۰۳	۵/۰۷±۰/۰۴	۴/۸۳±۰/۰۳	۴/۱۷±۰/۰۵	
۱۳۹۹	۳/۵۲±۰/۰۴	۲/۱۶±۰/۰۲	۲/۰۱±۰/۰۳	۱/۷±۰/۰۱	۴/۸۵±۰/۰۸	۴/۰۵±۰/۰۳	۳/۸۸±۰/۰۶	۳/۴۲±۰/۰۹	
۱۹۹۸	۳/۴±۰/۰۴	۳/۱±۰/۰۴	۲/۹±۰/۰۴	۲/۳۲±۰/۰۹	۴/۷۸±۰/۰۶	۴/۰۸±۰/۰۳	۳/۸۴±۰/۰۹	۳/۱۸±۰/۰۱	
۲۸۵۳	۳/۱۲±۰/۲۱	۲/۴۴±۰/۰۱	۲/۱۴±۰/۰۵	۱/۹۲±۰/۰۲	۵/۶۸±۰/۱۸	۵/۰۷±۰/۰۶	۴/۷۳±۰/۱۱	۴/۲۹±۰/۰۳	
۳۵۰۶	۳/۳۵±۰/۰۳	۳/۱۱±۰/۰۵	۲/۹۸±۰/۰۶	۲/۵۷±۰/۱۷	۶/۶۸±۰/۰۵	۶/۲۳±۰/۱۵	۵/۷۳±۰/۰۱	۵/۱۶±۰/۰۷	
۳۷۲۹	۳/۵۳±۰/۰۳	۲/۸۶±۰/۱۱	۲/۵±۰/۰۲	۲/۱۲±۰/۱۲	۵/۵۲±۰/۰۶	۵/۱۴±۰/۰۴	۴/۷±۰/۱۴	۴/۱۱±۰/۰۳	
۳۷۳۷	۳/۷۱±۰/۰۳	۲/۸۵±۰/۰۸	۲/۲۳±۰/۰۱	۱/۹۲±۰/۰۲	۷/۸۲±۰/۰۹	۶/۵±۰/۱۴	۶/۰۸±۰/۰۶	۵/۲۷±۰/۰۴	
۴۰۵۶	۴/۴۹±۰/۱۹	۳/۸۳±۰/۰۹	۳/۱۴±۰/۰۴	۲/۷۶±۰/۰۶	۵/۷۷±۰/۰۹	۵/۱۴±۰/۰۳	۴/۹±۰/۰۲	۴/۱۶±۰/۰۵	
۴۲۲۸	۴/۴۷±۰/۰۴	۴/۲۴±۰/۰۸	۳/۴۱±۰/۰۸	۳/۱۴±۰/۰۴	۵/۸۶±۰/۰۶	۵/۱۸±۰/۰۶	۴/۷۶±۰/۰۸	۴/۲۳±۰/۰۶	
مهرگان	۵/۰۵±۰/۰۴	۴/۵۸±۰/۱۵	۳/۶۸±۰/۰۶	۲/۷۴±۰/۰۵	۶/۴۶±۰/۰۹	۶/۱۵±۰/۰۴	۵/۸۵±۰/۰۵	۵/۲۳±۰/۱۲	
نیک نژاد	۵/۲۶±۰/۰۴	۴/۹۱±۰/۰۴	۳/۵±۰/۰۶	۳/۱۵±۰/۰۴	۷/۶۹±۰/۱۶	۷/۱۹±۰/۰۶	۶/۶۷±۰/۱۱	۶/۱۳±۰/۰۵	
پارسی	۵/۴۸±۰/۰۴	۴/۲۸±۰/۵۲	۳/۴۷±۰/۰۳	۳/۱±۰/۰۵	۶/۶۷±۰/۱۵	۶/۱۳±۰/۰۳	۵/۶۹±۰/۱۳	۵/۲۵±۰/۰۵	
روشن	۴/۹±۰/۳۳	۴/۲۴±۰/۰۷	۳/۷۱±۰/۰۲	۲/۵۸±۰/۰۲	۶/۴۶±۰/۰۷	۵/۸۲±۰/۰۷	۵/۰۸±۰/۰۳	۴/۸۲±۰/۰۷	
سیروان	۴/۵۲±۰/۰۳	۳/۷۹±۰/۱۱	۳/۱۱±۰/۰۳	۲/۸۴±۰/۰۴	۵/۶±۰/۰۵	۵/۱۳±۰/۰۴	۴/۶۸±۰/۱۵	۴/۲۲±۰/۰۲	
سیوند	۳/۳۳±۰/۰۵	۳/۱۳±۰/۰۴	۲/۹±۰/۰۳	۲/۲۳±۰/۰۶	۴/۳۵±۰/۱۶	۳/۹۳±۰/۰۳	۳/۴۲±۰/۰۸	۳/۱۴±۰/۰۴	
استار	۳/۵۶±۰/۰۸	۳/۱۸±۰/۰۳	۲/۸±۰/۰۶	۲/۱۴±۰/۰۹	۴/۷۸±۰/۰۹	۴/۲۷±۰/۰۵	۳/۸۵±۰/۰۳	۳/۱۴±۰/۰۵	
LSD (% ۵) ۰/۹۲									

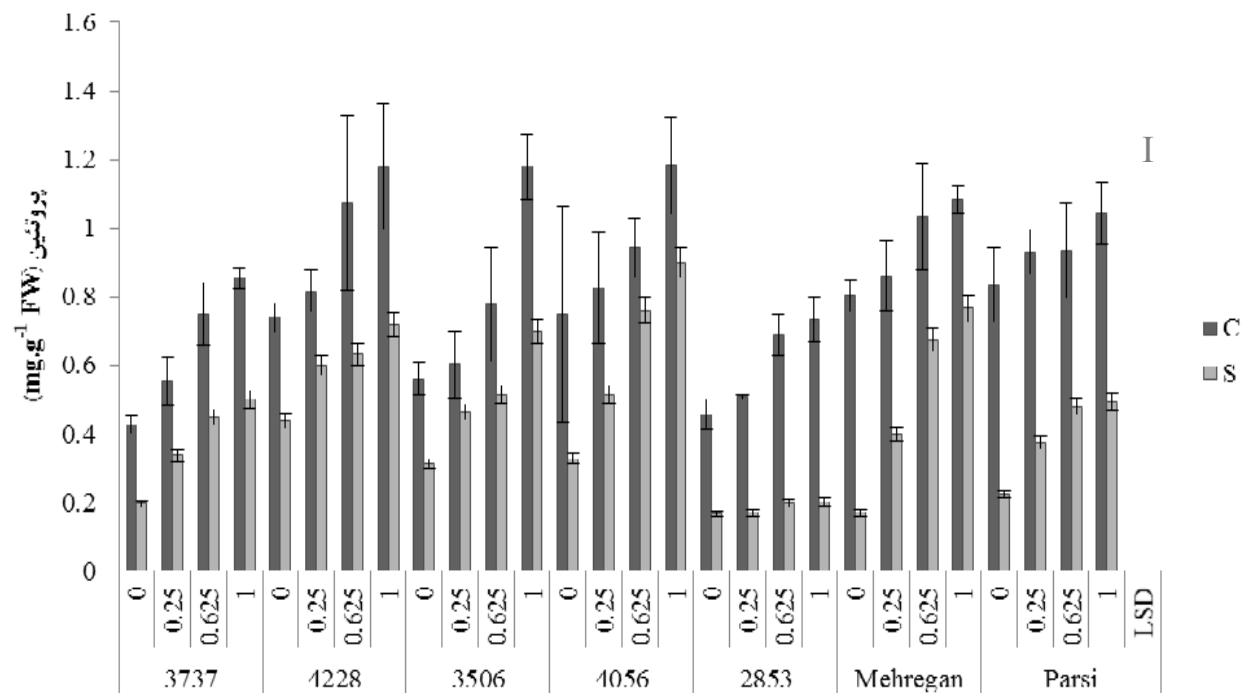


شکل ۴-۸- مقایسه میانگین پرولین ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.

جدول ۴-۱۲- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت پروتئین در سال اول (۹۶-۹۷)

پروتئین (میلی گرم بر گرم وزن تر)							
بدون تنش				تنش			
هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)			
۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۰/۵۱±۰/۰۲	۰/۷۳±۰/۰۳	۱/۰۱±۰/۰۱	۱/۲۴±۰/۰۲	۰/۳۷±۰/۰۱	۰/۴۳±۰	۰/۶۱±۰/۰۱
۱۳۹۲	۰/۹۲±۰	۱/۱۵±۰/۰۶	۱/۴۵±۰/۲۲	۱/۸۵±۰/۰۲	۰/۵۱±۰/۰۲	۰/۵۴±۰/۰۳	۰/۷۱±۰
۱۳۹۹	۱/۰۸±۰/۰۱	۱/۱۸±۰/۰۵	۱/۲۵±۰/۰۲	۱/۶۶±۰/۰۱	۰/۶۸±۰/۰۱	۰/۹۴±۰	۰/۹۹±۰
۱۹۹۸	۰/۹۷±۰/۰۱	۰/۹۹±۰	۱/۱۳±۰/۰۴	۱/۲۴±۰/۰۲	۰/۵۹±۰/۰۶	۰/۶±۰/۰۳	۰/۷۶±۰/۰۲
۲۸۵۳	۰/۷۳±۰/۰۱	۱/۰۱±۰/۰۱	۰/۷۷±۰/۳۳	۱/۱۶±۰/۰۳	۰/۳۲±۰/۰۶	۰/۴۱±۰	۰/۶۷±۰/۰۱
۳۵۰۶	۰/۹۶±۰/۰۲	۱/۰۷±۰/۰۴	۱/۲۴±۰/۰۱	۱/۳۸±۰/۰۴	۰/۳۳±۰/۰۴	۰/۴۲±۰	۰/۵۵±۰/۰۱
۳۷۲۹	۱/۰۲±۰/۰۱	۱/۱۶±۰/۰۶	۱/۳۲±۰/۰۴	۱/۹±۰/۰۴	۰/۶۳±۰/۰۴	۰/۷۷±۰	۰/۸۵±۰/۰۱
۳۷۳۷	۰/۹±۰/۰۳	۰/۹۸±۰/۰۱	۱/۰۹±۰/۰۴	۱/۲۵±۰/۰۲	۰/۷۶±۰/۰۲	۰/۴۷±۰	۰/۵۱±۰/۰۱
۴۰۵۶	۰/۸۷±۰/۰۱	۰/۹۵±۰/۰۲	۱/۱±۰/۰۳	۱/۲۶±۰/۰۱	۰/۳۱±۰/۰۳	۰/۴۱±۰/۰۲	۰/۵±۰
۴۲۲۸	۰/۸۹±۰	۰/۹۹±۰	۱/۴۸±۰/۰۲	۱/۷۳±۰/۰۱	۰/۳۸±۰/۰۱	۰/۴۴±۰	۰/۵۱±۰
مهرگان	۰/۸۸±۰/۰۳	۱/۳۳±۰/۰۲	۱/۴۹±۰/۰۵	۱/۵۵±۰/۰۲	۰/۵۷±۰/۰۱	۰/۶۸±۰/۰۴	۰/۷۷±۰/۰۱
نیک نژاد	۰/۸۷±۰/۰۱	۰/۹۵±۰/۰۲	۱/۰۶±۰/۰۳	۰/۹۸±۰/۰۲	۰/۴±۰/۰۳	۰/۴۵±۰	۰/۵۳±۰/۰۱
پارسی	۰/۹۷±۰/۰۱	۱/۱۲±۰/۰۵	۱/۵۵±۰/۰۵	۱/۷۲±۰/۰۵	۰/۴۳±۰/۰۳	۰/۳۶±۰	۰/۴۲±۰
روشن	۰/۹۸±۰/۰۱	۱/۱۱±۰/۰۱	۱/۲۲±۰/۱۱	۱/۴۲±۰/۰۴	۰/۲۷±۰/۰۲	۰/۳۷±۰	۰/۴±۰
سیروان	۰/۹۷±۰/۰۱	۱/۲۱±۰/۰۵	۱/۳۱±۰/۰۴	۱/۴۵±۰/۰۲	۰/۳۶±۰/۰۱	۰/۴۱±۰/۰۱	۰/۵۶±۰/۰۱
سیوند	۰/۹۵±۰/۰۲	۱/۱۵±۰/۰۷	۱/۳۷±۰/۰۱	۱/۴۳±۰/۰۱	۰/۴۲±۰/۰۴	۰/۵۶±۰/۰۱	۰/۶۷±۰/۰۱
استار	۰/۹۶±۰/۰۱	۱/۶۲±۰/۰۸	۱/۷±۰/۰۹	۱/۲۵±۰/۳۴	۰/۲۵±۰/۰۱	۰/۳۲±۰	۰/۳۹±۰

LSD (۰/۵) ۰/۲۵



شکل ۴-۹- مقایسه میانگین پروتئین ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.

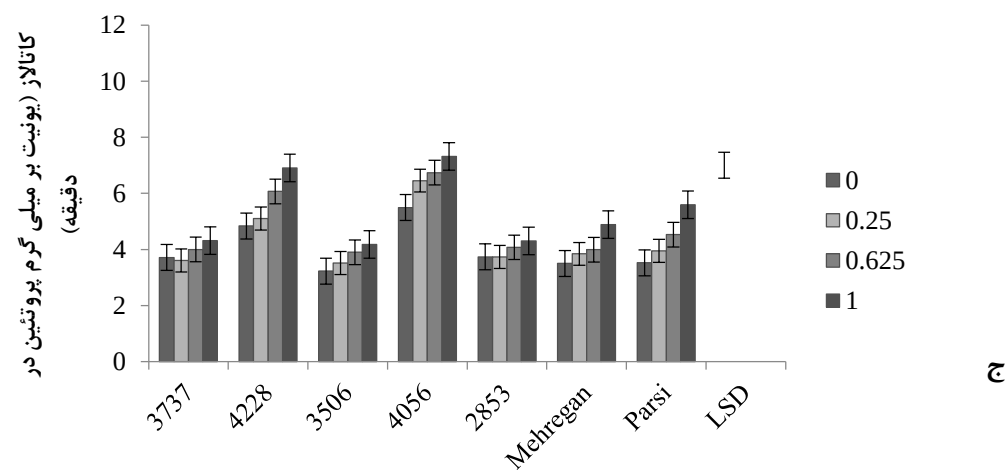
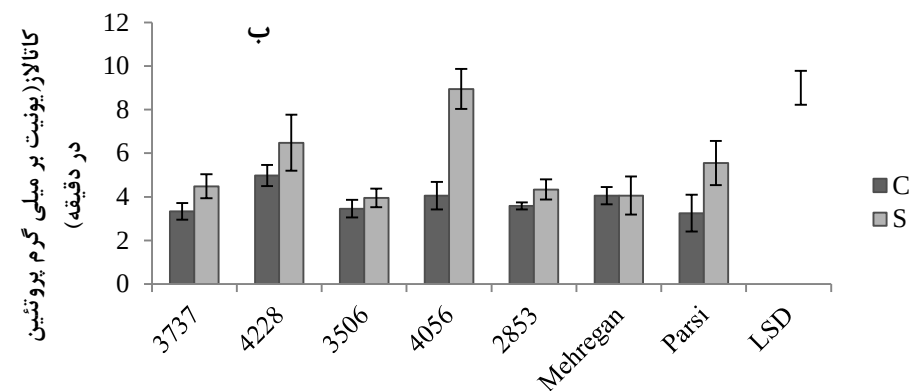
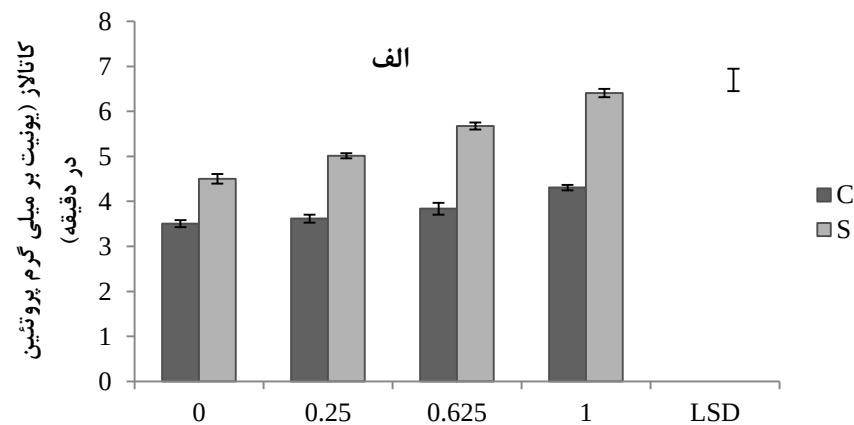
جدول ۴-۱۳- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت کاتالاز در سال اول (۹۶-۹۷)

کاتالاز (یونیت بر میلی گرم پروتئین در دقیقه)								
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش			
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)			
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۳/۱۹±۰/۰۴	۳/۳۸±۰/۰۳	۳/۸۱±۰/۰۴	۳/۹۷±۰/۱۶	۳/۹۱±۰/۰۶	۴/۰۴±۰/۰۳	۴/۱۶±۰/۰۲	۴/۸۳±۰/۰۹
۱۳۹۲	۲/۸۲±۰/۰۳	۲/۹±۰/۰۵	۳/۱۸±۰/۰۳	۳/۲۴±۰/۰۱	۴/۱۵±۰/۰۳	۴/۵۸±۰/۰۳	۴/۹۴±۰/۰۴	۵/۴۵±۰/۰۴
۱۳۹۹	۲/۸۳±۰/۱۱	۳/۱۸±۰/۰۴	۳/۵۴±۰/۰۵	۳/۷۸±۰/۰۹	۴/۱۹±۰/۰۲	۴/۴۸±۰/۰۴	۴/۸۷±۰/۰۷	۵/۵۷±۰/۱
۱۹۹۸	۲/۷۲±۰/۱۶	۲/۹۹±۰/۰۴	۳/۲±۰/۰۴	۳/۵۱±۰/۰۹	۴/۸۸±۰/۰۳	۵/۰۶±۰/۰۳	۵/۱۷±۰/۰۳	۵/۶۲±۰/۰۳
۲۸۵۳	۲/۸۵±۰/۰۶	۲/۹۸±۰/۰۱	۳/۰۵±۰/۰۳	۳/۲±۰/۰۴	۴/۱۸±۰/۰۶	۴/۸۳±۰/۱	۵/۱۳±۰/۰۶	۵/۷۵±۰/۱۲
۳۵۰۶	۲/۵۷±۰/۰۷	۲/۹۷±۰	۳/۰۱±۰/۰۱	۳/۱۶±۰/۰۳	۴/۲±۰/۰۳	۴/۵۱±۰/۰۹	۴/۸۶±۰/۰۶	۵/۳±۰/۱۲
۳۷۲۹	۳/۸±۰/۱۳	۴/۰۵±۰/۰۴	۴/۲۶±۰/۰۳	۴/۴±۰/۱۵	۴/۶۶±۰/۰۶	۴/۹۶±۰/۰۷	۵/۲۲±۰/۰۳	۴/۸۷±۰/۵۶
۳۷۳۷	۲/۸±۰/۰۵	۲/۸۹±۰/۰۳	۲/۹۹±۰/۰۱	۳/۱۸±۰/۱۹	۴/۵۸±۰/۰۳	۴/۹±۰/۰۴	۵/۱۳±۰/۰۶	۵/۵۳±۰/۱۷
۴۰۵۶	۳/۰۵±۰/۰۲	۳/۱۸±۰/۰۴	۳/۵±۰/۱	۴/۰۱±۰/۰۹	۷/۱±۰/۰۸	۷/۶۸±۰/۱۱	۸/۷۸±۰/۲۲	۱۰/۲۲±۰/۰۵
۴۲۲۸	۳/۵۹±۰/۰۳	۳/۹۴±۰/۰۲	۴/۶۹±۰/۰۹	۵/۳۳±۰/۲۱	۶/۵۲±۰/۰۴	۷/۱۲±۰/۰۲	۷/۴۵±۰/۰۹	۸/۶۳±۰/۱۱
مهرگان	۳/۵۹±۰/۰۳	۳/۹۱±۰/۰۳	۴/۰۵±۰/۰۳	۴/۱۷±۰/۰۸	۳/۶۲±۰/۲	۴/۳۳±۰/۰۲	۴/۷۷±۰/۰۵	۵/۴۸±۰/۱۳
نیک نژاد	۳/۸۷±۰/۰۷	۴/۰۴±۰/۰۲	۴/۱۵±۰/۰۱	۴/۲۹±۰/۰۶	۴/۶۷±۰/۰۷	۵/۰۹±۰/۰۳	۵/۲۸±۰/۰۸	۵/۵±۰/۱۱
پارسی	۳/۶۵±۰/۰۲	۳/۹۱±۰/۰۳	۴/۰۲±۰/۰۲	۴/۲۹±۰/۰۵	۶/۱۸±۰/۰۳	۶/۷±۰/۱۲	۶/۹۸±۰/۰۹	۷/۵۹±۰/۱۴
روشن	۲/۸۵±۰/۰۶	۲/۹۴±۰/۰۵	۳/۰۳±۰/۰۵	۳/۱۱±۰/۰۶	۵/۱±۰/۰۲	۵/۲۶±۰/۰۲	۵/۷۸±۰/۱۵	۶/۷۴±۰/۱۴
سیروان	۲/۹۱±۰/۰۳	۳/۰۴±۰/۰۴	۳/۱۳±۰/۰۱	۳/۳۵±۰/۰۷	۴/۰۶±۰/۰۳	۴/۴۵±۰/۱۹	۵/۰۸±۰/۱	۵/۵۴±۰/۱۱
سیوند	۳/۹۳±۰/۰۴	۴/۱۵±۰/۰۳	۴/۲۹±۰/۰۴	۴/۴۴±۰/۰۹	۵/۱۶±۰/۰۶	۵/۴۳±۰/۰۸	۵/۸۶±۰/۰۶	۶/۵±۰/۰۶
استار	۳/۳۸±۰/۰۵	۳/۴۶±۰/۰۵	۳/۹۵±۰/۰۳	۴/۰۷±۰/۰۳	۴/۲۷±۰/۰۲	۴/۸۱±۰/۰۶	۵/۰۷±۰/۰۲	۵/۶۷±۰/۰۶

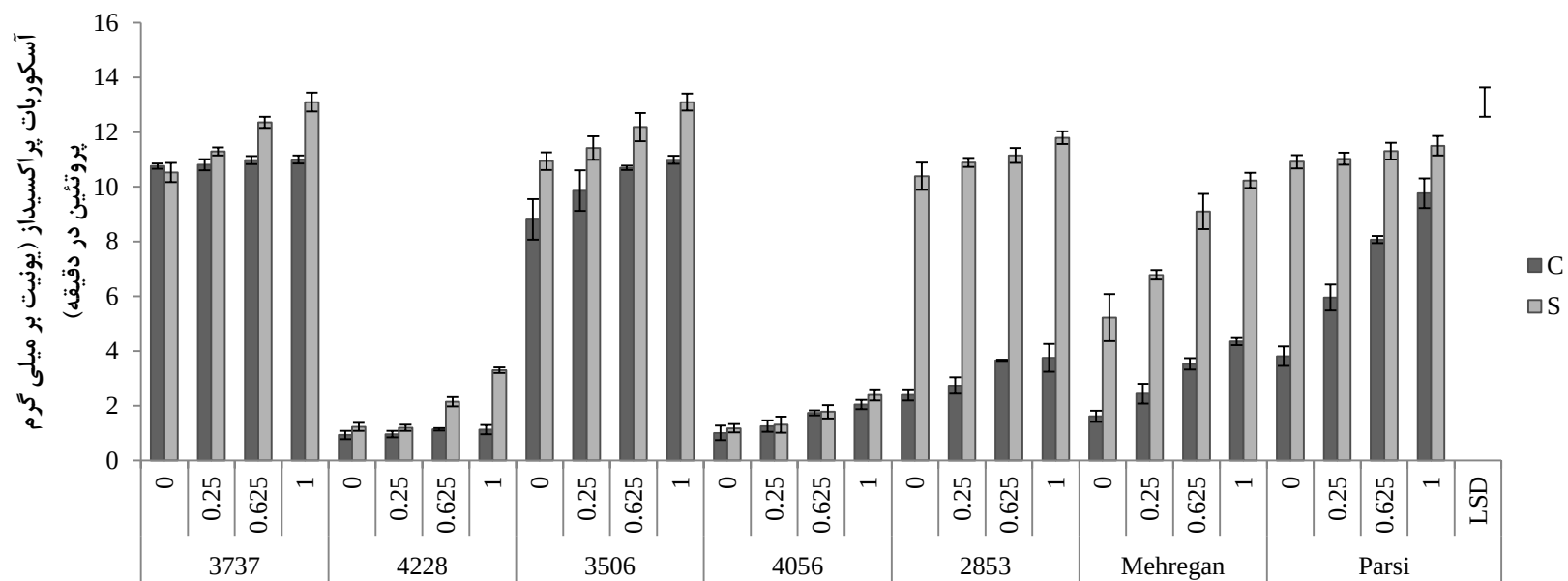
LSD (۰/۷۳) (۰/۵)

جدول ۴-۱۴- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت آسکوربات پراکسیداز در سال اول (۹۶-۹۷)

آسکوربات پراکسیداز (یونیت بر میلی گرم پروتئین در دقیقه)									
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش				
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)				
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	
۱۳۵۴	۷/۷±۰/۰۶	۷/۹۹±۰/۰۸	۸/۲۹±۰/۰۳	۸/۶۳±۰/۰۹	۹/۰۴±۰/۰۳	۹/۳۳±۰/۰۱	۹/۶۱±۰/۰۳	۹/۹۱±۰/۰۴	
۱۳۹۲	۹/۳۷±۰/۰۶	۹/۷۸±۰/۰۱۱	۱۰/۲۳±۰/۰۷	۱۰/۵۴±۰/۰۲۱	۱۱/۹۱±۰/۰۲	۱۲/۰۹±۰/۰۲	۱۲/۲۸±۰/۰۵	۱۲/۴۳±۰/۰۸	
۱۳۹۹	۸/۶۷±۰/۰۶	۸/۹۱±۰/۰۷	۹/۱۸±۰/۰۷	۹/۴۴±۰/۰۹	۱۰/۱±۰/۰۳	۱۰/۲۹±۰/۰۶	۱۰/۴۹±۰/۰۱۳	۱۰/۶۱±۰/۰۹	
۱۹۹۸	۷/۹±۰/۰۳	۸/۱۴±۰/۰۲	۸/۲۹±۰/۰۴	۸/۵۳±۰/۰۱۳	۸/۷۷±۰/۰۱۵	۹/۲۲±۰/۰۷	۹/۴±۰/۰۱۴	۹/۸۵±۰/۰۴	
۲۸۵۳	۳/۲۸±۰/۰۴	۳/۸۹±۰/۰۵	۴/۳۴±۰/۰۶	۴/۷۶±۰/۰۱۱	۸/۸۴±۰/۰۶	۹/۲۳±۰/۰۶	۱۰/۲۲±۰/۰۶	۱۰/۵۲±۰/۰۶	
۳۵۰۶	۱۰/۱۸±۰/۰۵	۱۰/۷۳±۰/۰۱۲	۱۱/۲۷±۰/۰۴	۱۱/۵۹±۰/۰۷	۱۲/۹۳±۰/۰۲	۱۳/۰۶±۰/۰۳	۱۳/۱۷±۰/۰۱	۱۳/۲۸±۰/۰۴	
۳۷۲۹	۹/۲۹±۰/۰۶	۹/۸۸±۰/۰۴	۱۰/۲±۰/۰۳	۱۰/۸۳±۰/۰۴	۱۱/۹۸±۰/۰۲	۱۲/۱۵±۰/۰۲	۱۲/۲۷±۰/۰۳	۱۲/۵۴±۰/۰۴	
۳۷۳۷	۱۰/۳۴±۰/۰۱	۱۰/۸۹±۰/۰۴	۱۱/۵±۰/۰۱۵	۱۲/۰۶±۰/۰۵	۱۴/۱۲±۰/۰۳	۱۴/۲۹±۰/۰۱	۱۴/۵۷±۰/۰۳	۱۴/۹±۰/۰۳	
۴۰۵۶	۲/۲۵±۰/۰۱	۲/۶۷±۰/۰۴	۲/۹۱±۰/۰۳	۳/۳۶±۰/۰۷	۲/۲±۰/۰۳	۲/۷۲±۰/۰۶	۲/۸۵±۰/۰۵	۳/۱۲±۰/۰۱	
۴۲۲۸	۱/۱۱±۰/۰۳	۱/۱۳±۰/۰۱	۱/۲۸±۰/۰۱	۱/۳۸±۰/۰۳	۳/۸۶±۰/۰۶	۴/۲۱±۰/۰۶	۴/۳۳±۰/۰۶	۴/۶۲±۰/۰۹	
مهرگان	۲/۸۵±۰/۰۵	۳/۱±۰/۰۲	۳/۳۲±۰/۰۴	۳/۶۱±۰/۰۹	۹/۱۶±۰/۰۳	۹/۱۶±۰/۰۴	۹/۳۶±۰/۰۶	۱۰/۲±۰/۰۶	
نیک نژاد	۳/۸±۰/۰۱۱	۴/۱۲±۰/۰۳	۴/۲۹±۰/۰۳	۴/۶۵±۰/۰۵	۶/۰۱±۰/۰۸	۶/۲۱±۰/۰۵	۶/۴۳±۰/۰۳	۶/۶۲±۰/۰۱۲	
پارسی	۸/۸±۰/۰۸	۹/۱۴±۰/۰۲	۹/۳۷±۰/۰۷	۹/۸۷±۰/۰۵	۱۰/۹۹±۰/۰۶	۱۱/۱۷±۰/۰۳	۱۱/۲۵±۰/۰۴	۱۱/۴۵±۰/۰۵	
روشن	۹/۲۴±۰/۰۵	۹/۷۴±۰/۰۳	۱۰/۲۴±۰/۰۵	۱۰/۵۳±۰/۰۴	۱۱/۱۶±۰/۰۵	۱۱/۹۱±۰/۰۳	۱۲/۳۱±۰/۰۸	۱۲/۵۸±۰/۰۸	
سیروان	۹/۱۹±۰/۰۶	۹/۸۶±۰/۰۶	۱۰/۲۶±۰/۰۵	۱۰/۷۹±۰/۰۳	۱۲/۱۱±۰/۰۱	۱۲/۲۴±۰/۰۵	۱۲/۴۲±۰/۰۳	۱۲/۸۹±۰/۰۴	
سیوند	۱۰/۰۸±۰/۰۲	۱۰/۲±۰/۰۲	۱۰/۹۲±۰/۰۸	۱۱/۲±۰/۰۵	۱۱/۱۱±۰/۰۱	۱۱/۲۸±۰/۰۳	۱۱/۶±۰/۰۴	۱۱/۸۸±۰/۰۴	
استار	۸/۲۴±۰/۰۵	۸/۹۱±۰/۰۳	۹/۱۳±۰/۰۱	۹/۴۳±۰/۰۹	۹/۱±۰/۰۴	۹/۳±۰/۰۳	۹/۴۹±۰/۰۳	۹/۸۲±۰/۰۱	
LSD (%Δ)	۰/۴۴								



شکل ۴-۱۰- مقایسه میانگین کاتالاز در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (الف)، مقایسه میانگین کاتالاز ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) (ب)، مقایسه میانگین کاتالاز ژنوتیپ‌های گندم و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (ج) در سال دوم آزمایش.



شکل ۴-۱۱- مقایسه میانگین آسکوربات پراکسیداز ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.

۴-۳-۴- رنگیزه‌ها

۴-۳-۴-۱- کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل

۴-۳-۴-۱-۱- کلروفیل a

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثر ساده تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر کلروفیل a در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۱۵ و ۴-۱۶). در هر دو سال زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری × ژنوتیپ، کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ و کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شدند ($p < 0.01$) (جدول ۴-۱۵ و ۴-۱۶). نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثرات متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در هر دو سال آزمایش بر صفت کلروفیل a در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردیدند. ($p < 0.01$) (جدول ۴-۱۵ و ۴-۱۶)

مقایسه میانگین اثرات متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، تنش کم‌آبیاری موجب کاهش کلروفیل a در کلیه ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش کم‌آبیاری نسبت به شرایط کنترل تحت تاثیر تیمار صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید شد، ولی با افزایش سطح تیمار براسینواستروئید میزان کلروفیل a افزایش یافت بجز ژنوتیپ‌های سیروان، سیوند و استار (که در شرایط کنترل میزان کلروفیل a بالاتری در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید نسبت به زمان مصرف تیمار هورمون براسینواستروئید داشتند). کاربرد هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم‌آبیاری موجب افزایش میزان کلروفیل a در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید ولی در شرایط کنترل علی‌رغم اینکه میزان کلروفیل بالاتری در سطوح هورمونی ۱ و ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر در ژنوتیپ‌های ۱۳۵۴، ۲۸۵۳، ۱۹۹۸، ۱۳۹۹، ۱۳۹۲، ۳۵۰۶، ۳۷۲۹، ۳۷۳۷، ۴۰۵۶، ۴۲۲۸، مهرگان، نیک نژاد، پارسی و روشن نسبت به عدم مصرف هورمون براسینواستروئید دیده شد

ولی سطح سوم تیمار هورمونی (۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) با میزان کلروفیل در سطح دوم تیمار هورمون براسینواستروئید (یعنی ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) از لحاظ غلظت کلروفیل a در یک گروه آماری قرار داشتند (جدول ۴-۱۷). اما در سال دوم آزمایش، بیشترین و کمترین میزان کلروفیل a به ترتیب از کاربرد ۱ و ۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپها مشاهده شد بجز ژنوتیپ های پارسی، مهرگان، ۳۵۰۶ و ۳۷۳۷ در هر دو شرایط تنش کم آبیاری و کنترل که میزان افزایش کلروفیل در سطح سوم هورمون (یعنی ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) با میزان افزایش کلروفیل در سطح ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری قرار داشتند (شکل ۴-۱۲).

مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، بیشترین میزان کلروفیل a از ژنوتیپ ۳۷۲۹ در زمان مصرف ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم هورمون براسینواستروئید در زمان کنترل به دست آمد و کمترین میزان کلروفیل a از ژنوتیپهای ۱۹۹۸ و ۳۷۲۹ در زمان تنش کم آبیاری تحت تاثیر عدم مصرف هورمون به دست آمد (جدول ۴-۱۷). در سال دوم آزمایش بیشترین و کمترین میزان کلروفیل a در ژنوتیپ ۴۲۲۸ دیده شد که البته با ژنوتیپهای ۴۰۵۶، مهرگان و پارسی در یک گروه آماری قرار داشت (شکل ۴-۱۲). میزان کلروفیل a با افزایش شدت تنش رابطه معکوس دارد و کاهش می یابد که این میزان کاهش برای ارقام مختلف و در سطوح تنش مختلف متفاوت بود و این نشان دهنده وجود تنوع رفتار به تنش کم آبی در ارقام گلرنگ است (ظفری و همکاران، ۱۳۹۶). پژوهشگران بیان داشتند که محتوای کلروفیل ارقام متحمل و حساس در شرایط تنش کم آبی کاهش می یابد، اما ارقام متحمل به خشکی در شرایط تنش محتوای کلروفیل بالاتری دارند (شمسی، ۲۰۱۰).

از مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ این گونه می توان نتیجه گیری کرد که در سال اول در کلیه ژنوتیپها تنش کم آبیاری موجب کاهش کلروفیل a نسبت به شرایط کنترل شد بجز ژنوتیپ های ۳۷۳۷ و نیک نژاد که میزان کلروفیل در زمان

تنش کم‌آبیاری با شرایط کنترل در یک گروه آماری قرار داشت و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینوآستروئید در شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل موجب افزایش کلروفیل a در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید بجز ژنوتیپ‌های سیروان، سیوند و استار در زمان کنترل آبیاری (جدول ۴-۱۷). در سال دوم آزمایش نیز تنش کم‌آبیاری موجب کاهش میزان کلروفیل a در اکثر ژنوتیپ‌ها شد بجز ژنوتیپ‌های ۲۸۵۳ (در کلیه سطوح تیمار هورمونی) و ۴۰۶۵ (در زمان مصرف ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینوآستروئید، همچنین در شرایط تنش کم‌آبیاری افزایش سطح کاربرد هورمون براسینوآستروئید روند افزایشی میزان کلروفیل a را در کلیه ژنوتیپ‌ها موجب شد و میزان کلروفیل بدست آمده در زمان کاربرد سطح ۰/۶۲۵ و ۱ هورمون از نظر آماری در گروه بالاتری نسبت به میزان کلروفیل در زمان عدم مصرف هورمون قرار داشت بجز ژنوتیپ ۴۰۵۶ در سطح هورمونی ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر در زمان تنش کم‌آبیاری که بالاتر از سطوح تیماری ۰/۶۲۵ و ۱ قرار گرفت (شکل ۴-۱۲).

کاهش غلظت کلروفیل در شرایط تنش خشکی علاوه بر کاهش در میزان سنتز، به افزایش فعالیت آنزیم کلروفیل‌از نسبت داده شده است (می‌هالویک و لازاریک، ۱۹۷۷). هر چند برخی از پژوهشگران علاوه بر تأثیر کلروفیل‌از در تجزیه کلروفیل، پراکسیداز و ترکیبات فنلی را نیز در این رابطه دخیل دانسته‌اند (اشرف و همکاران، ۱۹۹۴؛ آنتولین و همکاران، ۱۹۹۵). شوتز و فانگمیر (۲۰۰۱) نیز کاهش میزان کلروفیل‌ها در شرایط تنش را مربوط به افزایش تولید رادیکال‌های اکسیژن در سلول دانستند. این رادیکال‌های آزاد سبب پراکسیداسیون و در نتیجه تجزیه این رنگیزه می‌گردند. از دلایل دیگر کاهش غلظت کلروفیل برخی ارقام تحت تنش کم‌آبی می‌توان به علت مشترک بودن مسیر بیوسنتزی کلروفیل و آلفاتوکوفرول اشاره کرد، که گیاه در شرایط تنش می‌تواند با توقف بیوسنتز کلروفیل، مسیر بیوسنتزی آنتی‌اکسیدان آلفا توکوفرول را فعال نماید و همچنین به دلیل تغییر مسیر متابولیسم نیتروژن در ساخت ترکیب‌هایی مانند پرولین باشد که برای تنظیم اسمزی به کار می‌رود (کایا و همکاران، ۲۰۰۱).

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که در سال اول آزمایش، اثرات ساده تیمار کم آبیاری و ژنوتیپ بر ارتفاع گیاه در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) و اثر ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح پنج درصد معنی دار شد ($p < 0.05$) (جدول ۴-۱۵). در سال دوم آزمایش اثر ساده تیمار کم آبیاری، بر ارتفاع گیاه در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) و اثر ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح پنج درصد ($p < 0.05$) معنی دار بود ولی اثر ساده ژنوتیپ در سال دوم زراعی معنی دار نگردید (جدول ۴-۱۶). در سال اول زراعی اثرات متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر ارتفاع گیاه در سطح یک درصد ($p < 0.01$) و اثر تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح پنج درصد ($p < 0.05$) معنی دار بود و اثر تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ در سال اول زراعی معنی دار نگردید (جدول ۴-۱۵). در سال دوم زراعی اثرات متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ و تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ در سطح یک درصد معنی دار بود ($p < 0.01$) ولی اثر تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال دوم زراعی معنی دار نگردید (جدول ۴-۱۶). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر صفت ارتفاع گیاه در سال اول در سطح یک درصد ($p < 0.01$) و در سال دوم زراعی معنی دار نگردید. (جدول ۴-۱۵ و ۴-۱۶)

مقایسه میانگین اثرات سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، میزان کلروفیل b در زمان تنش کم آبیاری نسبت به زمان کنترل تحت شرایط عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپها کاهش یافت و با افزایش سطح مصرف هورمون براسینواستروئید میزان کلروفیل b افزایش پیدا کرد و در همه ژنوتیپها میزان کلروفیل در زمان مصرف ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید با میزان کلروفیل در زمان عدم مصرف هورمون تحت شرایط تنش کم آبیاری اختلاف آماری نشان دادند. بیشترین میزان کلروفیل b در شرایط تنش کم آبیاری و کنترل از کاربرد ۱ و ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در

کلیه ژنوتیپ‌ها به دست آمد و کاربرد صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید کمترین میزان کلروفیل b را به خود اختصاص داد (جدول ۴-۱۸). البته در برخی ژنوتیپ‌ها از جمله ۱۳۵۴، ۱۳۹۲، ۱۳۹۹، ۱۹۹۸، ۳۷۲۹ در زمان کنترل، سطوح دو و سه هورمون یعنی ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید با ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری قرار داشتند و همچنین در ژنوتیپ‌های ۱۳۹۹، ۲۸۵۳، ۳۷۲۹، ۴۰۵۶، ۴۲۲۸، روشن، سیوند و استار میزان کلروفیل b در زمان عدم مصرف هورمون با سطح دو هورمون (۰/۲۵ میلی گرم در لیتر) در زمان کنترل و در ژنوتیپ‌های ۱۳۹۲، ۲۸۵۳، ۳۷۲۹، ۳۷۳۷ در زمان تنش کم‌آبیاری تفاوتی نشان نداد (جدول ۴-۱۸).

مقایسه میانگین اثرات سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، بیشترین میزان کلروفیل b از ژنوتیپ‌های سیوند و استار در سطح تیمار یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل به دست آمد ولی در خصوص کمترین میزان کلروفیل b اکثر ژنوتیپ‌ها در زمان تنش کم‌آبیاری تحت شرایط عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری قرار داشتند (جدول ۴-۱۸). ولی در سال دوم آزمایش نکته قابل توجه این بود که ژنوتیپ مهرگان در سطح هورمونی ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر بالاترین میزان کلروفیل b را به خود اختصاص داد و پس از آن بیشترین میزان کلروفیل b در ژنوتیپ‌های پارس، ۴۰۵۶، ۳۵۰۶ به ترتیب از کاربرد ۱ و ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد. همچنین ژنوتیپ مهرگان کمترین میزان کلروفیل b را در زمان کنترل و تحت شرایط عدم مصرف هورمون براسینواستروئید به خود اختصاص داد بطور کلی کاربرد صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید کمترین میزان کلروفیل b را در ژنوتیپ‌های ۳۷۳۷، ۳۵۰۶، ۴۰۵۶، مهرگان و پارس به خود اختصاص داد (شکل ۴-۱۳).

پژوهش‌های گذشته نشان داده‌اند که براسینواستروئیدها سبب جلوگیری از تخریب کلروفیل‌ها و افزایش کلروفیل a، b و کلروفیل کل در کلزا (احمدی موسوی و همکاران، ۱۳۸۴)، نخود (علی و همکاران، ۲۰۰۷)، خردل (فریدالدین و همکاران، ۲۰۰۹) و گلرنگ (ظفری و همکاران، ۱۳۹۶) شده‌اند.

هر چند که برخی دیگر از پژوهشگران گزارش کردند در گیاه جو بدون پوشینه میزان کلروفیل a و b در شرایط محلول پاشی هورمون براسینوآستروئید با تیمار شاهد تفاوت معنی داری نداشت (تهمت و همکاران، ۱۳۹۴). ظفری و همکاران (۱۳۹۶) نیز به کاهش کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل در شرایط تنش کم آبی در گیاه گلرنگ اشاره کردند. آنتولین و همکاران (۱۹۹۵) گزارش کردند با افزایش تنش خشکی، میزان کلروفیل برگ کاهش ولی نسبت کلروفیل a به کلروفیل b افزایش می یابد زیرا تنش خشکی غلظت کلروفیل b را بیشتر از کلروفیل a کاهش می دهد. کاهش کلروفیل در شرایط تنش خشکی در بسیاری مطالعات گزارش شده است (احمدی و بیکر، ۱۳۷۹؛ سی و سه مرده و همکاران، ۱۳۸۳؛ حداد و سالک جلالی، ۱۳۸۸؛ کاستریلو و توروجیلو، ۱۹۹۴؛ سایرام و همکاران، ۱۹۹۷؛ جیانگ و هوانگ، ۲۰۰۱؛ بهرا و همکاران، ۲۰۰۲؛ گنگ و همکاران، ۲۰۰۵). با این حال در تحقیقات دیگر افزایش در میزان کلروفیل در شرایط تنش کم آبی مشاهده شده است (صالحی و همکاران، ۱۳۸۲؛ محمودیان و همکاران، ۱۳۹۰؛ باراکلوق و کیت، ۲۰۰۱). در مطالعه اومن و دانیلی (اومن و دونلی، ۱۹۹۹) نیز مشخص شد که تنش در مرحله گلدهی باعث افزایش مقدار کلروفیل برگ پرچم در مقایسه با شرایط بدون تنش در گندم می شود. تهمت و همکاران (۱۳۹۴) بیان کردند که با اعمال تنش خشکی در گیاه جو بدون پوشینه، میزان کلروفیل a و b افزایش معنی داری نسبت به تیمار شاهد پیدا کرد.

۴-۳-۱-۳-۴- کلروفیل کل

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثرات ساده تیمار کم آبیاری، هورمون و ژنوتیپ بر کلروفیل کل در سطح احتمال یک درصد معنی دار شد ($p < 0.01$) (جدول ۴-۱۵ و ۴-۱۶). در هر دو سال آزمایش اثرات متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینوآستروئید $\times$ ژنوتیپ و اثر تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ بر کلروفیل کل در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) و اثر تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینوآستروئید در سطح پنج درصد ($p < 0.05$) معنی دار بود (جدول ۴-۱۵ و ۴-۱۶). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینوآستروئید $\times$ ژنوتیپ بر صفت کلروفیل کل در سال اول در سطح یک درصد معنی دار شد

($p < 0.01$) (جدول ۴-۱۵). ولی اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$

ژنوتیپ بر صفت کلروفیل کل در سال دوم زراعی معنی دار نگردید (جدول ۴-۱۶).

مقایسه میانگین سه گانه اثرات تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سال اول آزمایش نشان داد که تنش کم آبیاری سبب کاهش میزان کلروفیل کل نسبت به شرایط کنترل در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید گردید و با افزایش سطح هورمون براسینواستروئید میزان کلروفیل کل در کلیه ژنوتیپها تحت شرایط هر دو حالت کنترل و تنش کم آبیاری افزایش پیدا کرد (جدول ۴-۱۹). بیشترین میزان کلروفیل کل در شرایط تنش و کنترل تحت تاثیر تیمار سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپها از کاربرد ۱ و ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد و کاربرد صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید کمترین میزان کلروفیل کل را در هر دو شرایط کنترل و تنش کم آبیاری در کلیه ژنوتیپها به خود اختصاص داد بجز ژنوتیپهای سیروان و سیوند و استار در زمان کنترل (جدول ۴-۱۹). این افزایش غلظت کلروفیل کل تحت تاثیر تیمار سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید به حدی بود که حتی توانست میزان کلروفیل را در ژنوتیپ استار از 0.001 ± 0.18 میلی گرم بر گرم وزن تر در زمان مصرف یک میلی گرم هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل به 0.007 ± 0.24 میلی گرم بر گرم وزن تر در زمان مصرف یک میلی گرم هورمون براسینواستروئید در زمان تنش کم آبیاری برساند و اثر مخرب تنش کم آبیاری بر روی کلروفیل را بهبود بخشید (جدول ۴-۱۹) و شاید بتوان این را دلیلی بر بهبود شرایط در زمان تنش خشکی در زمان مصرف براسینواستروئید دانست که به تقویت بیان ژنهای کد کننده آنزیمهای سنتز کلروفیل در زمان تنش نسبت داده شده است (یو و همکاران، ۲۰۰۴). لذا از نتایج مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ این طور به نظر می رسد که در سال اول تنش کم آبیاری موجب کاهش میزان کلروفیل کل در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در همه ژنوتیپها نسبت به شرایط کنترل گردید، هر چند که واکنش ژنوتیپها در زمان تنش کم آبیاری به افزایش سطح هورمون براسینواستروئید متفاوت بود،

به طوری که با افزایش سطح هورمون براسینواستروئید در زمان تنش کم آبیاری میزان کلروفیل کل در برخی ژنوتیپ‌ها مانند ژنوتیپ استار و سیروان در حدی افزایش یافت که توانست میزان کلروفیل کل را به بیشتر از شرایط کنترل برساند و در برخی دیگر بصورت متعادل با افزایش سطح هورمون افزایش یافت ولی این افزایش در دیگر ژنوتیپ‌ها در حدی نبود که بتواند اثرات تخریبی تنش کم آبیاری را بطور کامل از بین ببرد و در ژنوتیپ سیوند نیز میزان کلروفیل کل در زمان تنش کم آبیاری با شرایط کنترل تحت تاثیر تیمار یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید با هم برابری می کرد (جدول ۴-۱۹). در سال دوم آزمایش تجزیه واریانس اثرات تیمار کم آبیاری و کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر میزان کلروفیل کل اختلاف معنی داری نشان نداد (جدول ۴-۱۹). ولی مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم آبیاری و هورمون براسینواستروئید نشان داد که با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید در هر دو شرایط تنش کم آبیاری و کنترل میزان کلروفیل کل روند افزایشی نشان داد و میزان افزایش کلروفیل کل در سطوح سه و چهار هورمون (۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) نسبت به سطوح یک و دو هورمون (۰/۲۵ و ۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) در گروه آماری بالاتری قرار داشت (شکل ۴-۱۴ الف) همچنین مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم آبیاری و ژنوتیپ نشان داد که میزان کلروفیل کل در کلیه ژنوتیپ‌ها (به جز ژنوتیپ‌های ۴۲۲۸، ۴۰۵۶ و ۳۵۰۶) کاهش یافت (شکل ۴-۱۴ ب). مقایسه میانگین اثر متقابل هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ نشان داد که به موازات افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید، روند افزایشی کلروفیل کل در ژنوتیپ‌های مهرگان، ۳۵۰۶ مشاهده گردید و میزان کلروفیل کل در ژنوتیپ های ۳۷۳۷، ۴۲۲۸ و پاریسی در سطح یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در سطح آماری بالاتری نسبت به عدم مصرف هورمون قرار گرفت (شکل ۴-۱۴ ج).

در سال اول آزمایش، بیشترین میزان کلروفیل کل از ژنوتیپ ۳۷۲۹ و روشن در زمان مصرف یک و ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کمترین میزان از ژنوتیپ‌های ۱۹۹۸ و ۳۷۲۹ در زمان مصرف عدم مصرف هورمون براسینواستروئید تحت شرایط تنش

کم آبیاری به دست آمد (جدول ۴-۱۹) و در سال دوم آزمایش بیشترین میزان کلروفیل کل از ژنوتیپ‌های پارسی و ۳۵۰۶، ۴۲۲۸ و ۳۷۳۷ در زمان مصرف ۱ و ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینوآستروئید و کمترین میزان کلروفیل کل از ژنوتیپ‌های ۴۲۲۸، ۴۰۵۶، ۳۵۰۶ در زمان عدم مصرف هورمون براسینوآستروئید به دست آمد (شکل ۴-۱۴-ج). بررسی‌ها نشان داده است که اپی براسینولید با تنظیم متابولیسم قند و تقویت بیان ژن‌های کد کننده آنزیم‌های مربوطه، موجب افزایش فتوسنتز می‌شود. همچنین گزارش شده است که اپی براسینولید با افزایش فعالیت آنزیم رابیسکو موجب افزایش کارایی تثبیت کربن و با افزایش فعالیت سایر آنزیم‌های چرخه کلوین باعث افزایش سرعت بازسازی ریبولوز بیس فسفات و با افزایش محتوای کلروفیل نیز بر فعالیت فتوسنتز می‌افزاید (یو و همکاران، ۲۰۰۴؛ ژانگ و همکاران، ۲۰۰۸). در آزمایشی که بر روی گیاه کلزا در تنش شوری انجام شد، تیمار براسینوآستروئید و سالیسیلیک به تنهایی و همچنین کاربرد توأم این دو ماده موجب بهبود آثار ناشی از تنش بر شاخص سبزی‌نگی شد. دلیل احتمالی می‌تواند این باشد که براسینوآستروئید در بیان ژن‌های ویژه سنتز آنزیم‌های مؤثر بر تولید کلروفیل نقش داشته باشد (حیات و همکاران، ۲۰۱۲). حفظ کلروفیل برگ و دوام فتوسنتز تحت شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیکی مقاومت به تنش است (پسرکلی، ۱۹۹۹). غلظت کلروفیل به عنوان یک شاخص برای ارزیابی قدرت منبع شناخته می‌شود، زیرا غلظت کلروفیل برگ‌ها یکی از عوامل کلیدی در تعیین سرعت فتوسنتز و تولید ماده خشک می‌باشد (کوچوا و جورجیوف، ۲۰۰۳)، لذا کاهش آن در شرایط تنش خشکی می‌تواند به عنوان یک عامل محدود کننده غیرروشنه‌ای در فتوسنتز به حساب آید (هاشم و همکاران، ۱۹۹۸). در اثر کاهش غلظت کلروفیل از شدت و میزان رنگ سبز برگ‌ها نیز کاسته می‌شود و پیری زودرس در گیاه روی می‌دهد (لارسن و همکاران، ۱۹۹۸).

۴-۳-۲- کارتنوئید

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثرات ساده تیمار کم آبیاری، هورمون و ژنوتیپ بر صفت کارتنوئید در سطح احتمال یک درصد معنی دار شد ($p < 0.01$) بجز اثر ساده تیمار کم آبیاری که در سال اول معنی دار نگردید (جدول ۴-۱۵ و ۴-۱۶). در سال اول آزمایش اثرات متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ و اثر تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ و تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید بر کارتنوئید در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) معنی دار شد (جدول ۴-۱۵) و در سال دوم آزمایش اثرات متقابل دوگانه کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ و اثر تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ بر کارتنوئید در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) معنی دار شد ولی اثر تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید معنی دار نشد (جدول ۴-۱۵). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر صفت کارتنوئید در هر دو سال آزمایش در سطح احتمال یک درصد معنی دار شد ($p < 0.01$) (جدول ۴-۱۵ و ۴-۱۶).

مقایسه میانگین سه گانه اثرات تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، تنش کم آبیاری موجب کاهش میزان کارتنوئید در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در همه ژنوتیپها نسبت به شرایط کنترل گردید (جدول ۴-۲۰). مقایسه میانگین سه گانه اثرات تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ نشان داد که ژنوتیپها در شرایط کنترل و تنش کم آبیاری در سال اول آزمایش، در تیمارهای کاربرد ۱ و ۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به ترتیب بیشترین و کمترین میزان کارتنوئید را به خود اختصاص دادند (جدول ۴-۲۰) و در سال دوم آزمایش، بیشترین میزان کارتنوئید از تیمارهای کاربرد ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد و اختلاف آماری بین کاربرد ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در هر دو حالت تنش کم آبیاری و کنترل دیده

نشد بجز در برخی ژنوتیپ‌ها از جمله ۳۷۳۷، ۴۲۲۸ و پارسی که میزان کارتنوئید در سطوح هورمونی ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در هر دو شرایط تنش کم آبیاری و کنترل در یک گروه آماری قرار داشت ولی میزان کارتنوئید در کلیه ژنوتیپ‌ها در بالاترین سطح هورمون (۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) در گروه آماری بالاتری نسبت به پایین ترین سطح هورمون (۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) قرار داشت (شکل ۴-۱۵). پژوهشگران بیان کردند که براسینواستروئیدها سبب افزایش میزان کارتنوئیدها و به دنبال آن جلوگیری از تخریب کلروفیل‌ها در خردل (فریدالدین و همکاران، ۲۰۰۹) و نخود (علی و همکاران، ۲۰۰۷) شده‌اند. یکی از دلایل اثر تیمار براسینواستروئید در افزایش رنگیزه‌های فتوسنتزی و کارتنوئیدها به احتمال زیاد مربوط به فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی است که تحت تأثیر این تیمارها فعال شده و این آنزیم‌ها از تخریب و یا تجزیه رنگدانه‌ها جلوگیری کرده‌اند (اصغری و همکاران، ۱۳۹۴). هر چند تهمتن و همکاران (۱۳۹۴) در آزمایشی بر گیاه جو بدون پوشینه گزارش کردند که تفاوت معنی‌داری میان میزان کارتنوئید در شرایط محلول پاشی هورمون براسینواستروئید با تیمار شاهد مشاهده نگردید.

مقایسه میانگین سه‌گانه اثرات تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، بیشترین میزان کارتنوئید از ژنوتیپ ۳۷۳۷ (در زمان مصرف ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل) و کمترین میزان کارتنوئید از ژنوتیپ ۱۳۹۹ تحت شرایط تنش کم آبیاری و در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید به دست آمد و در سال دوم آزمایش ژنوتیپ مهرگان در زمان مصرف ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل بیشترین و ژنوتیپ‌های پارسی، مهرگان و ۴۰۵۶ در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید تحت شرایط تنش کم آبیاری کمترین میزان کارتنوئید را به خود اختصاص دادند که البته با ژنوتیپ‌های ۴۲۲۸ و ۴۰۵۶ در زمان کنترل تحت تیمار صفر میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری قرار داشتند. (جداول ۴-۲۰ و شکل ۴-۱۵). اما نکته قابل توجهی که در سال دوم آزمایش به وضوح به چشم می‌خورد این بود که در ژنوتیپ‌های ۲۸۵۳ و ۴۲۲۸ میزان

کارتنوئید در کلیه سطوح هورمون براسینواستروئید تحت شرایط تنش کم آبیاری بالاتر از شرایط کنترل بود (شکل ۴-۱۵). که شاید منطبق با فرضیه پژوهشگرانی باشد که معتقدند در تنش‌های شدید، میزان کارتنوئید به عنوان حفاظت کننده کلروفیل‌ها در برابر اکسیداسیون نوری افزوده می‌شود تا مانع تخریب کلروفیل‌ها گردد در نتیجه با افزایش تنش کم آبی از مقدار کلروفیل‌ها کاسته و در مقابل میزان کارتنوئیدها افزوده می‌شود (عبدالا و ال - خوشیابان، ۲۰۰۷؛ محمدخانی و حیدری، ۲۰۰۷). ولی چون این افزایش در کلیه ژنوتیپ‌ها دیده نشد که شاید به دلیل تفاوت رفتاری ژنوتیپ‌ها به تنش کم آبیاری باشد. برخی پژوهشگران مانند حاج باقری و همکاران (۱۳۹۷) نیز به افزایش کارتنوئیدها در تیمار اپی براسینولید در گیاه آنیسون (*Pimpinella anisum* L.) تحت شرایط تنش کادمیوم اشاره کرده‌اند. آنها افزایش کارتنوئیدها در تیمار اپی براسینولید را به نقش این هورمون در تحریک بیوسنتز کارتنوئید در برابر تنش‌ها نسبت دادند. همچنین یکی دیگر از دلایل این امر را مربوط به فعالیت آنزیم‌های آنتی کسیدانی که تحت تأثیر براسینوئید فعال شده‌اند می‌دانند و این آنزیم‌ها از تخریب و یا تجزیه کارتنوئیدها و سایر رنگدانه‌های فتوسنتزی جلوگیری کرده‌اند (حاج باقری و همکاران، ۱۳۹۷).

کلروفیل‌ها از جمله ماکرومولکول‌هایی هستند که در شرایط تنش آسیب می‌بینند. مهمترین رنگدانه جذب کننده نور در غشاهای تیلاکوئیدی کلروفیل‌ها می‌باشند. علاوه بر کلروفیل‌ها غشاهای تیلاکوئیدی دارای رنگدانه‌های جذب نور ثانویه (رنگدانه‌های فرعی) یعنی کارتنوئیدها هستند (هاپکینز، ۱۹۹۹). تنش کم آبی موجب آسیب به غشاهای سلولی و به ویژه غشای کلروپلاست می‌شود (ژو و همکاران، ۲۰۰۵؛ وانگ و همکاران، ۲۰۰۳). هر چند که تهمتن و همکاران (۱۳۹۴) بیان کردند که با اعمال تنش خشکی در گیاه جو بدون پوشینه، میزان کارتنوئید تفاوت معنی‌داری نسبت به تیمار شاهد پیدا نکرد. کارتنوئیدها و به ویژه زانتوفیل‌ها، از آنتی اکسیدان‌های مهم متصل به غشا می‌باشند و توان جاروب‌گری اکسیژن آزاد، رادیکال‌های پراکسیل لیپیدها، خاموش سازی کلروفیل تریپلت و

جلوگیری از پراکسیداسیون چربی‌ها را داشته و در پایداری غشاها مؤثر می‌باشد (مونه - بوش و آلگره، ۲۰۰۰).

جدول ۴-۱۵- تجزیه واریانس رنگیزه‌های فتوسنتزی ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواسترنویید تحت شرایط کنترل و تنش کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)

میانگین مربعات (MS)					منابع تغییرات
کارتونوئید	کلروفیل کل	کلروفیل b	کلروفیل a	درجه آزادی	
۱/۷۹۷	۰/۰۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۹	۰/۰۰۰۰۰۲	۲	بلوک
۱۱/۱۴۳ ^{ns}	۰/۰۰۰۲۹ ^{**}	۰/۰۰۰۰۲۹ ^{**}	۰/۰۰۰۰۹ ^{**}	۱	تیمار کم آبیاری (A)
۱/۲۰۴	۰/۰۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۰۶	۰/۰۰۰۰۰۳	۲	اشتباه a
۶۵/۲۲۴ ^{**}	۰/۰۰۰۰۴ ^{**}	۰/۰۰۰۰۳۹ [*]	۰/۰۰۰۰۵ ^{**}	۳	هورمون (B)
۱۱۲/۱۸۲ ^{**}	۰/۰۰۰۰۳ [*]	۰/۰۰۰۰۰۷ [*]	۰/۰۰۰۰۴ ^{**}	۳	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B)
۱/۴۱۵	۰/۰۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۰۰۲	۱۲	اشتباه b
۹/۲۵۲ ^{**}	۰/۰۰۰۰۳ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۷ ^{**}	۰/۰۰۰۰۲ ^{**}	۱۶	ژنوتیپ (C)
۱۱/۶۲۴ ^{**}	۰/۰۰۰۰۱ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۸ ^{**}	۱۶	تیمار کم آبیاری (A) × ژنوتیپ (C)
۴/۴۳۱ ^{**}	۰/۰۰۰۰۴ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۸ ^{**}	۰/۰۰۰۰۲ ^{**}	۴۸	هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۵/۷۴۶ ^{**}	۰/۰۰۰۰۱ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۱ [*]	۰/۰۰۰۰۱ ^{**}	۴۸	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۰/۴۳۲	۰/۰۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۰۰۱	۲۵۶	اشتباه c
۱۲/۶۴	۹/۵۸	۲۰/۹۲	۹/۶۶		ضریب تغییرات (C.V.%)

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۴-۱۶- تجزیه واریانس رنگیزه‌های فتوسنتزی ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواسترئوئید تحت شرایط کنترل و تنش کم آبیاری در سال آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)

میانگین مربعات (MS)					منابع تغییرات
کارتنویید	کلروفیل کل	کلروفیل b	کلروفیل a	درجه آزادی	
۰/۳۴۶	۰/۰۰۰۰۰۰۳	۰/۰۰۰۰۰۰۹	۰/۰۰۰۰۰۰۰۵	۲	بلوک
۱۹/۹۱۸ ^{**}	۰/۰۰۰۰۶۶ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۴ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۴ ^{**}	۱	تیمار کم آبیاری (A)
۰/۰۵۱۰	۰/۰۰۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۰۰۹	۰/۰۰۰۰۰۰۰۴	۲	اشتباه a
۱۵/۴۲۰ ^{**}	۰/۰۰۰۰۱۱ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۲ [*]	۰/۰۰۰۰۰۹۸ ^{**}	۳	هورمون (B)
۰/۴۸۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۰۸ [*]	۰/۰۰۰۰۰۰۳ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۱۱ ^{**}	۳	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B)
۰/۱۵۸	۰/۰۰۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۰۳	۰/۰۰۰۰۰۰۱	۱۲	اشتباه b
۷/۳۴۱ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۳ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۲۸ ^{**}	۶	ژنوتیپ (C)
۱۰/۳۱۹ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۵ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۱ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۵۴ ^{**}	۶	تیمار کم آبیاری (A) × ژنوتیپ (C)
۱/۶۰۱ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۷ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۱ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۴ ^{**}	۱۸	هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۱/۱۳۳ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۰۱ ^{**}	۰/۰۰۰۰۰۰۶ ^{**}	۱۸	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۰/۱۱۱	۰/۰۰۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۰۰۲	۹۶	اشتباه c
۸/۰۷	۱۴/۲۵	۶۸/۱۱	۲۰/۷۴		ضریب تغییرات (C.V.%)

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۴-۱۷- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت کلروفیل a در سال اول (۹۶-۹۷)

کلروفیل a (میلی گرم بر گرم وزن تر)									
تنش				بدون تنش				ژنوتیپ	
هورمون(میلی گرم در لیتر)				هورمون(میلی گرم در لیتر)					
۱	۰/۶۲۵	۰/۲۵	۰	۱	۰/۶۲۵	۰/۲۵	۰		
۰/۰۱۲±۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۹±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۸±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۲	۰/۰۱۳±۰/۰۰۰۳	۰/۰۱۲±۰/۰۰۰۴	۰/۰۱۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۹±۰/۰۰۰۱	۱۳۵۴	
۰/۰۱۳±۰	۰/۰۰۹±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۹±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۲	۰/۰۱۸±۰/۰۰۰۵	۰/۰۱۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۱۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۱۳۹۲	
۰/۰۱۳±۰	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۲	۰/۰۱۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۱۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۱۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۱۳۹۹	
۰/۰۱۴±۰/۰۰۰۹	۰/۰۱۱±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۲	۰/۰۱۶±۰/۰۰۰۲۱	۰/۰۱۵±۰/۰۰۰۶	۰/۰۱۶±۰/۰۰۰۸	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۳	۱۹۹۸	
۰/۰۱۸±۰	۰/۰۱۸±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۲	۰/۰۱۹±۰/۰۰۰۲	۰/۰۱۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱۴±۰/۰۰۰۷	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۲۸۵۳	
۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۸±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱۲±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۱۶±۰/۰۰۰۱۴	۰/۰۰۱۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۲±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱۲±۰/۰۰۰۱	۳۵۰۶	
۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۱۲	۰/۰۰۱۴±۰	۰/۰۰۱۲±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۲۲±۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۲۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۲۱±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱۳±۰/۰۰۰۱	۳۷۲۹	
۰/۰۰۱۶±۰/۰۰۰۱۶	۰/۰۰۱۲±۰	۰/۰۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۲±۰/۰۰۰۱۶	۰/۰۰۰۷±۰/۰۰۰۰۱	۳۷۳۷	
۰/۰۰۱۵±۰/۰۰۰۰۳	۰/۰۰۰۱±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۳±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۵±۰/۰۰۰۰۵	۰/۰۰۱۸±۰/۰۰۰۱۴	۰/۰۰۱۸±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۳±۰/۰۰۰۰۵	۴۰۵۶	
۰/۰۰۱۱±۰/۰۰۰۰۱۶	۰/۰۰۱۲±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۳±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۶±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۳	۰/۰۰۱۸±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۳±۰/۰۰۰۰۱	۴۲۲۸	
۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۱۴±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۳±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۹±۰/۰۰۰۰۸	۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۱۸±۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۱۶±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۳±۰/۰۰۰۰۱	مهرگان	
۰/۰۰۱۵±۰/۰۰۰۰۳	۰/۰۰۱۴±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۱±۰	۰/۰۰۰۸±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۸±۰/۰۰۰۱۴	۰/۰۰۱۸±۰/۰۰۰۱۲	۰/۰۰۱۴±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۹±۰/۰۰۰۰۱	نیک نژاد	
۰/۰۰۱۶±۰/۰۰۰۰۱۶	۰/۰۰۱۴±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۱±۰	۰/۰۰۰۶±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۳	۰/۰۰۱۳±۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۱۲±۰/۰۰۰۰۶	۰/۰۰۰۱±۰/۰۰۰۰۱	پارسی	
۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۱۴±۰/۰۰۰۰۶	۰/۰۰۰۱±۰	۰/۰۰۰۷±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۸±۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۱۵±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۹±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۹±۰/۰۰۰۰۱	روشن	
۰/۰۰۱۵±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۲±۰/۰۰۰۰۹	۰/۰۰۰۱±۰	۰/۰۰۰۴±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۱±۰/۰۰۰۱۵	۰/۰۰۱۲±۰/۰۰۰۰۹	۰/۰۰۰۱±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۶±۰/۰۰۰۰۱	سیروان	
۰/۰۰۱۲±۰/۰۰۰۱۸	۰/۰۰۰۱±۰	۰/۰۰۰۷±۰/۰۰۰۲۳	۰/۰۰۰۶±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۷±۰/۰۰۰۰۳	۰/۰۰۱۲±۰	۰/۰۰۰۱±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۶±۰/۰۰۰۰۱	سیوند	
۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۱۸	۰/۰۰۱۵±۰/۰۰۰۰۹	۰/۰۰۰۱±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۶±۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۸±۰/۰۰۰۰۵	۰/۰۰۱۲±۰	۰/۰۰۱۱±۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۱۷±۰/۰۰۰۰۱	استار	
LSD (%۵)				۰/۰۰۰۱۷					

جدول ۴-۱۸- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت کلروفیل b در سال اول (۹۷-۹۶)

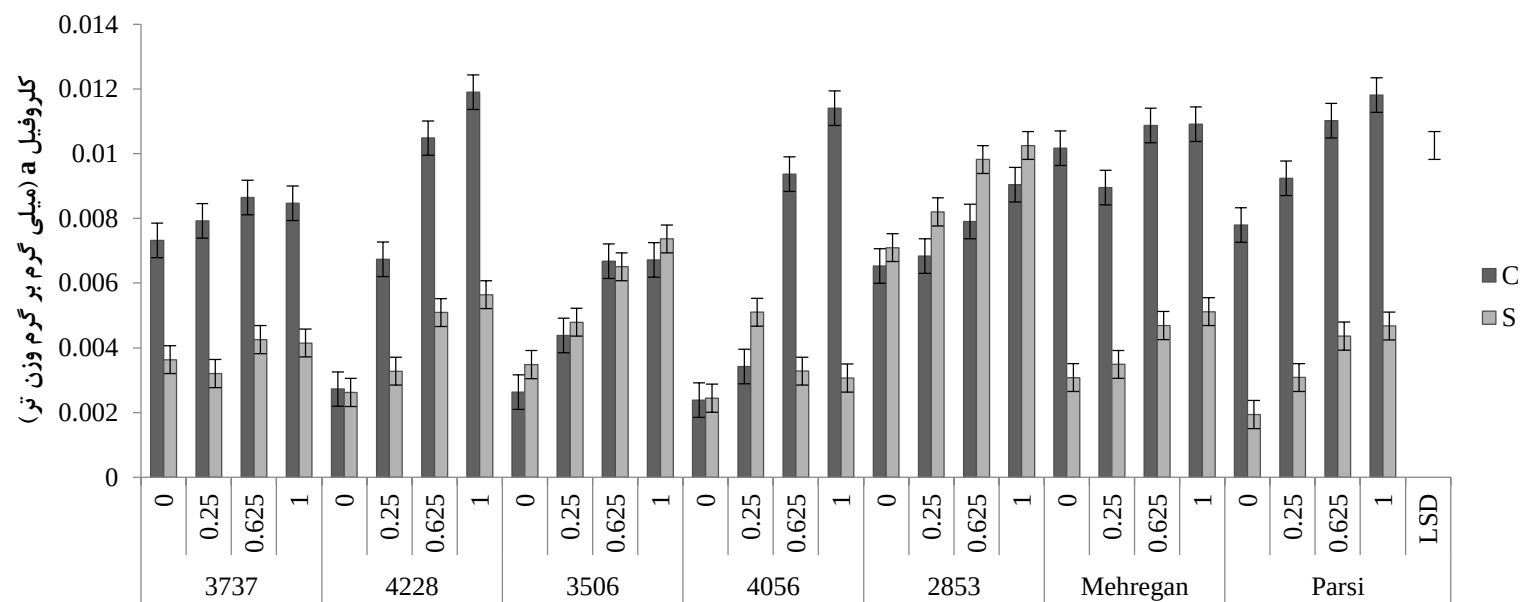
صفت کلروفیل b (میلی گرم بر گرم وزن تر)								
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش			
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)			
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۸±۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۲
۱۳۹۲	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۱۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۷	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۴	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۴	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۴
۱۳۹۹	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱
۱۹۹۸	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۲
۲۸۵۳	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۵±۰/۰۰۱۳	۰/۰۰۶±۰/۰۰۱۳	۰/۰۰۶±۰/۰۰۱۳	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۲
۳۵۰۶	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱
۳۷۲۹	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱
۳۷۳۷	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱
۴۰۵۶	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۲
۴۲۲۸	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱
مهرگان	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۸±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱
نیک نژاد	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۸±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱
پارسی	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۹±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱
روشن	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۹±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱
سیروان	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۹±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۸±۰/۰۰۰۱
سیوند	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۸±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱
استار	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۵±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۹±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۳±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۴±۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۷±۰/۰۰۰۱
LSD (%Δ)	۰/۰۰۰۹							

جدول ۴-۱۹- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر کلروفیل کل در سال اول (۹۶-۹۷)

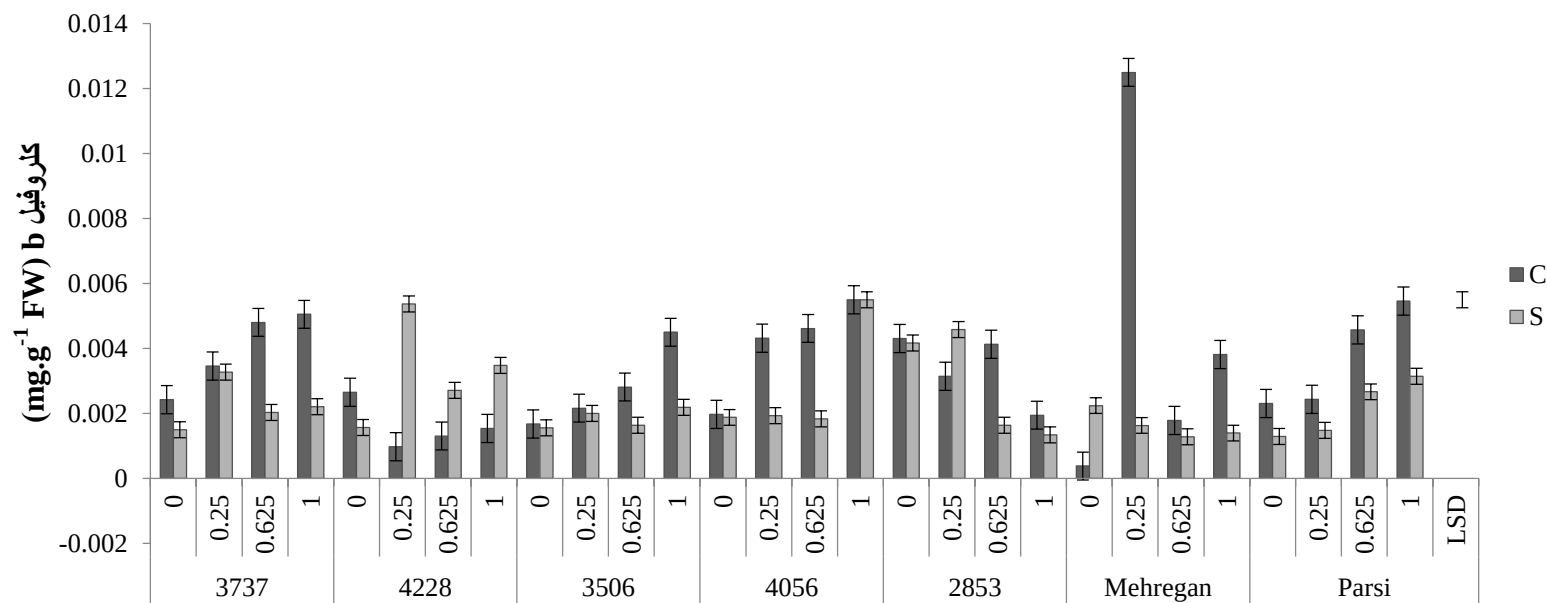
کلروفیل کل (میلی گرم بر گرم وزن تر)							
بدون تنش				تنش			
هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)			
۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۰/۱۳±/۰۰۰۲	۰/۱۹±/۰۰۰۱	۰/۱۷±/۰۰۰۶	۰/۲۱±	۰/۱۷±/۰۰۰۶	۰/۱۳±/۰۰۰۱	۰/۱۷±/۰۰۰۷
۱۳۹۲	۰/۱۵±/۰۰۰۲	۰/۲±/۰۰۱۱	۰/۲۴±/۰۰۰۷	۰/۰۶±/۰۰۰۴	۰/۱۴±/۰۰۰۶	۰/۱۴±/۰۰۰۱	۰/۱۷±
۱۳۹۹	۰/۱۵±/۰۰۰۲	۰/۱۸±/۰۰۰۱	۰/۲۱±/۰۰۰۲	۰/۰۹±/۰۰۰۵	۰/۱۵±/۰۰۰۱	۰/۱۴±/۰۰۰۱	۰/۱۷±/۰۰۰۱
۱۹۹۸	۰/۱۵±/۰۰۰۲	۰/۲۲±/۰۰۰۱	۰/۲۱±/۰۰۰۸	۰/۰۴±/۰۰۰۱	۰/۱۵±/۰۰۰۷	۰/۱۵±/۰۰۰۱	۰/۱۸±/۰۰۰۲
۲۸۵۳	۰/۱۶±/۰۰۰۲	۰/۱۹±/۰۰۰۱	۰/۲۲±/۰۰۰۱	۰/۱±/۰۰۰۶	۰/۱۹±/۰۰۰۱	۰/۲۲±/۰۰۰۸	۰/۲۲±/۰۰۱۳
۳۵۰۶	۰/۱۷±/۰۰۰۲	۰/۲۶±/۰۰۰۱	۰/۲۳±/۰۰۰۱	۰/۰۸±/۰۰۰۱	۰/۱۷±/۰۰۰۱	۰/۱۱±/۰۰۰۱	۰/۱۴±/۰۰۰۱
۳۷۲۹	۰/۱۸±/۰۰۰۲	۰/۲۱±/۰۰۰۱	۰/۲۸±/۰۰۰۱	۰/۰۴±/۰۰۰۱	۰/۱۷±/۰۰۰۱	۰/۱۷±/۰۰۰۱	۰/۲۱±/۰۰۰۲
۳۷۳۷	۰/۱۲±/۰۰۰۲	۰/۲۵±/۰۰۰۱	۰/۲۳±/۰۰۰۱	۰/۰۹±/۰۰۰۱	۰/۱۵±/۰۰۰۱	۰/۱۶±/۰۰۰۱	۰/۲±/۰۰۱۹
۴۰۵۶	۰/۱۸±/۰۰۰۸	۰/۲۲±/۰۰۰۱	۰/۲۴±/۰۰۰۱	۰/۰۹±/۰۰۰۶	۰/۱۸±/۰۰۱۲	۰/۱۴±/۰۰۰۱	۰/۲±/۰۰۱۸
۴۲۲۸	۰/۱۸±/۰۰۰۲	۰/۲۲±/۰۰۰۱	۰/۲۴±/۰۰۰۱	۰/۰۹±/۰۰۰۱	۰/۱۸±/۰۰۰۱	۰/۱۶±/۰۰۰۱	۰/۱۸±/۰۰۲۶
مهرگان	۰/۱۸±/۰۰۰۲	۰/۲۱±/۰۰۰۱	۰/۲۴±/۰۰۰۲	۰/۱۲±/۰۰۰۸	۰/۱۸±/۰۰۰۱	۰/۱۸±/۰۰۰۱	۰/۲۳±/۰۰۱۹
نیک نژاد	۰/۱۳±/۰۰۰۲	۰/۱۹±/۰۰۰۱	۰/۲۴±/۰۰۱۶	۰/۱۱±/۰۰۰۱	۰/۱۴±/۰۰۰۱	۰/۱۹±/۰۰۰۱	۰/۲۴±/۰۰۱۸
پارسی	۰/۱۴±/۰۰۰۲	۰/۱۷±/۰۰۲۴	۰/۲±/۰۰۰۲	۰/۰۹±/۰۰۰۱	۰/۱۵±/۰۰۰۶	۰/۱۹±/۰۰۰۱	۰/۲۳±/۰۰۲۶
روشن	۰/۱۴±/۰۰۰۲	۰/۱۴±/۰۰۰۲	۰/۲۱±/۰۰۰۱	۰/۱±/۰۰۰۱	۰/۱۶±/۰۰۰۱	۰/۲±/۰۰۰۸	۰/۲۴±/۰۰۱۹
سیروان	۰/۲±/۰۰۰۲	۰/۱۵±/۰۰۰۱	۰/۱۸±/۰۰۱۲	۰/۰۷±/۰۰۰۱	۰/۱۵±/۰۰۰۱	۰/۱۶±/۰۰۱۲	۰/۲۳±/۰۰۱۲
سیوند	۰/۲±/۰۰۰۲	۰/۱۴±/۰۰۰۱	۰/۲±/۰۰۰۵	۰/۰۹±/۰۰۰۱	۰/۱۱±/۰۰۲۴	۰/۱۴±/۰۰۰۱	۰/۱۷±/۰۰۳۴
استار	۰/۲۲±/۰۰۰۲	۰/۱۶±/۰۰۰۴	۰/۲۱±/۰۰۰۱	۰/۰۹±/۰۰۰۶	۰/۱۵±/۰۰۰۱	۰/۱۹±/۰۰۰۹	۰/۲۴±/۰۰۱۷
LSD (%Δ)				۰/۰۰۱۹			

جدول ۴-۲۰- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر کارتنوئید در سال اول (۹۶-۹۷)

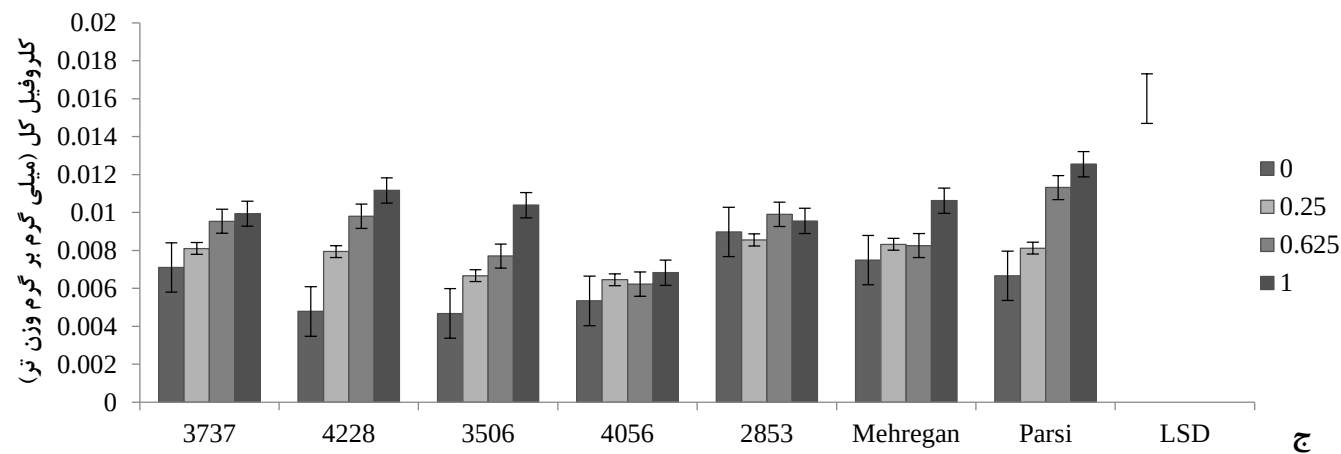
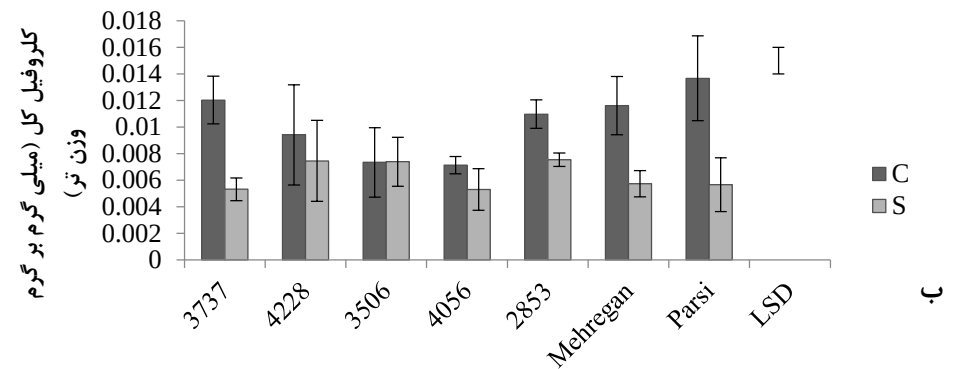
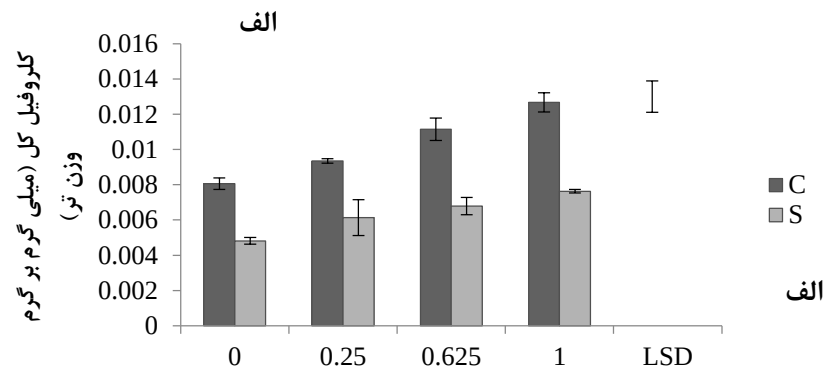
کارتنوئید(میلی گرم بر گرم وزن تر)									
بدون تنش					تنش				
ژنوتیپ	هورمون(میلی گرم در لیتر)				هورمون(میلی گرم در لیتر)				
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	
۱۳۵۴	۴/۷۲±۰/۰۷	۵/۸۶±۰/۰۹	۶/۳۴±۰/۱۳	۶/۸۲±۰/۱۳	۲/۸۳±۰/۰۸	۳/۴۸±۰/۱۵	۴/۱۲±۰/۱۹	۴/۵۳±۰/۰۶	
۱۳۹۲	۴/۱۷±۰/۰۵	۴/۸۳±۰/۰۳	۵/۰۷±۰/۰۴	۵/۷۸±۰/۰۳	۲/۹±۰/۰۵	۳/۰۴±۰/۰۲	۳/۲۸±۰/۰۳	۳/۸±۰/۰۴۷	
۱۳۹۹	۳/۴۲±۰/۰۹	۳/۸۸±۰/۰۶	۴/۰۵±۰/۰۳	۴/۸۵±۰/۰۸	۱/۷±۰/۱	۲/۰۱±۰/۰۳	۲/۱۶±۰/۰۲	۳/۵۲±۰/۰۴	
۱۹۹۸	۳/۱۸±۰/۰۱	۳/۸۴±۰/۰۹	۴/۰۸±۰/۰۳	۴/۷۸±۰/۰۶	۲/۳۲±۰/۰۹	۲/۹±۰/۰۴	۳/۱±۰/۰۴	۳/۴±۰/۰۴	
۲۸۵۳	۴/۲۹±۰/۰۳	۴/۷۳±۰/۱۱	۵/۰۷±۰/۰۶	۵/۶۸±۰/۱۸	۱/۹۲±۰/۰۲	۲/۱۴±۰/۰۵	۲/۴۴±۰/۰۱	۳/۱۲±۰/۲۱	
۳۵۰۶	۵/۱۶±۰/۰۷	۵/۷۳±۰/۱	۶/۲۳±۰/۱۵	۶/۶۸±۰/۰۵	۲/۵۷±۰/۱۷	۲/۹۸±۰/۰۶	۳/۱۱±۰/۰۵	۳/۳۵±۰/۰۳	
۳۷۲۹	۴/۱۱±۰/۰۳	۴/۷±۰/۱۴	۵/۱۴±۰/۰۴	۵/۵۲±۰/۰۶	۲/۱۲±۰/۱۲	۲/۵±۰/۰۲	۲/۸۶±۰/۱۱	۳/۵۳±۰/۰۳	
۳۷۳۷	۵/۲۷±۰/۰۴	۶/۰۸±۰/۰۶	۶/۵±۰/۱۴	۷/۸۲±۰/۰۹	۱/۹۲±۰/۰۲	۲/۲۳±۰/۱	۲/۸۵±۰/۰۸	۳/۷۱±۰/۰۳	
۴۰۵۶	۴/۱۶±۰/۰۵	۴/۹±۰/۰۲	۵/۱۴±۰/۰۳	۵/۷۷±۰/۰۹	۲/۷۶±۰/۰۶	۳/۱۴±۰/۰۴	۳/۸۳±۰/۰۹	۴/۴۹±۰/۱۹	
۴۲۲۸	۴/۲۳±۰/۰۶	۴/۷۶±۰/۰۸	۵/۱۸±۰/۰۶	۵/۸۶±۰/۰۶	۳/۱۴±۰/۰۴	۳/۴۱±۰/۰۸	۴/۲۴±۰/۰۸	۴/۴۷±۰/۰۴	
مهرگان	۵/۲۳±۰/۱۲	۵/۸۵±۰/۰۵	۶/۱۵±۰/۰۴	۶/۴۶±۰/۰۹	۲/۷۴±۰/۰۵	۳/۶۸±۰/۰۶	۴/۵۸±۰/۱۵	۵/۰۵±۰/۰۴	
نیک نژاد	۶/۱۳±۰/۰۵	۶/۶۷±۰/۱۱	۷/۱۹±۰/۰۶	۷/۶۹±۰/۱۶	۳/۱۵±۰/۰۴	۳/۵±۰/۰۶	۴/۹۱±۰/۰۴	۵/۲۶±۰/۰۴	
پارسی	۵/۲۵±۰/۰۵	۵/۶۹±۰/۱۳	۶/۱۳±۰/۰۳	۶/۶۷±۰/۱۵	۳/۱±۰/۰۵	۳/۴۷±۰/۰۳	۴/۲۸±۰/۵۲	۵/۴۸±۰/۰۴	
روشن	۴/۸۲±۰/۰۷	۵/۰۸±۰/۰۳	۵/۸۲±۰/۰۷	۶/۴۶±۰/۰۷	۲/۵۸±۰/۲	۳/۷۱±۰/۰۲	۴/۲۴±۰/۰۷	۴/۹±۰/۳۳	
سیروان	۴/۲۲±۰/۰۲	۴/۶۸±۰/۱۵	۵/۱۳±۰/۰۴	۵/۶±۰/۰۵	۲/۸۴±۰/۰۴	۳/۱۱±۰/۰۳	۳/۷۹±۰/۱۱	۴/۵۲±۰/۰۳	
سیوند	۳/۱۴±۰/۰۴	۳/۴۲±۰/۰۸	۳/۹۳±۰/۰۳	۴/۳۵±۰/۱۶	۲/۲۳±۰/۰۶	۲/۹±۰/۰۳	۳/۱۳±۰/۰۴	۳/۳۳±۰/۰۵	
استار	۳/۱۴±۰/۰۵	۳/۸۵±۰/۰۳	۴/۲۷±۰/۰۵	۴/۷۸±۰/۰۹	۲/۱۴±۰/۰۹	۲/۸±۰/۰۶	۳/۱۸±۰/۰۳	۳/۵۶±۰/۰۸	
LSD (%۵)		۰/۰۰۱۳							



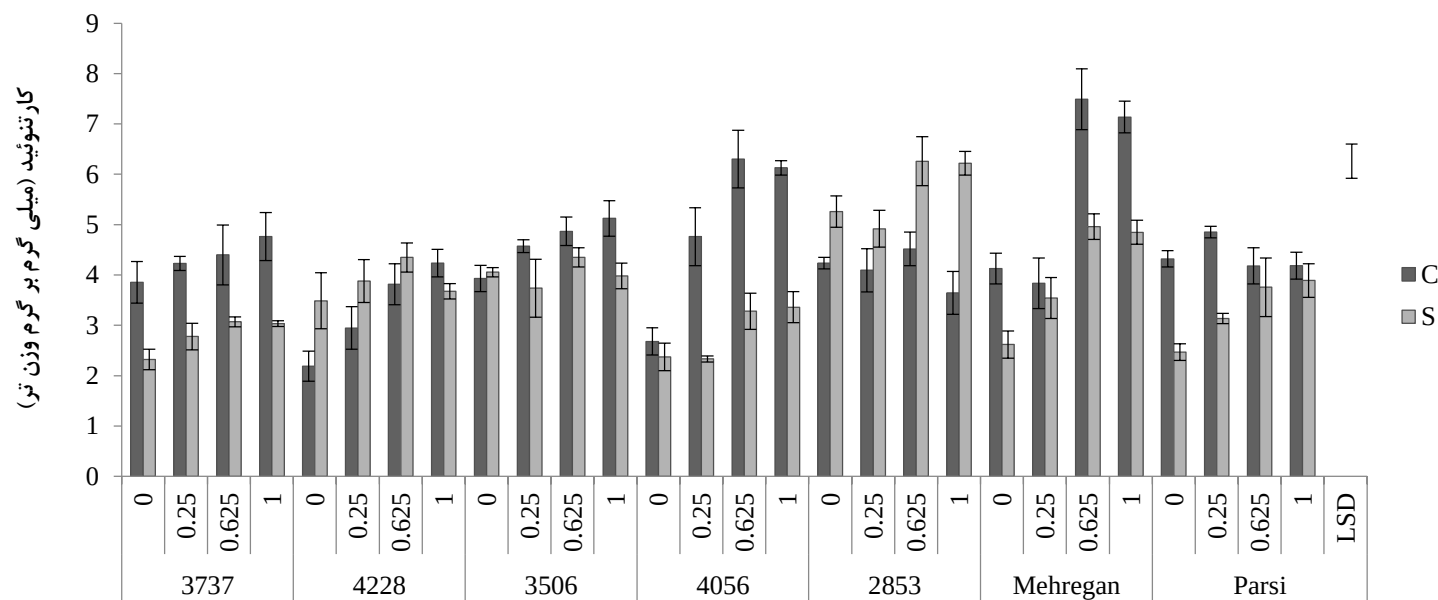
شکل ۴-۱۲- مقایسه میانگین کلروفیل a ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.



شکل ۴-۱۳- مقایسه میانگین کلروفیل b ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.



شکل ۴-۱۴- مقایسه میانگین کلروفیل کل در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواسستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (الف)، مقایسه میانگین کلروفیل کل ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) (ب)، مقایسه میانگین کلروفیل کل ژنوتیپ‌های گندم و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواسستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (ج) در سال دوم آزمایش.



شکل ۴-۱۵- مقایسه میانگین کارتنوئید ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.

۴-۴- صفات زراعی، عملکرد و اجزای عملکرد دانه

۴-۴-۱- تعداد دانه در سنبله

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که در سال اول آزمایش، اثرات ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر تعداد دانه در سنبله در سطح احتمال یک درصد ($p < 0/01$) و اثر ساده تیمار کم آبیاری در سطح احتمال پنج درصد ($p < 0/05$) معنی دار بود (جدول ۴-۲۱). در سال دوم آزمایش، اثرات ساده تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر تعداد دانه در سنبله در سطح احتمال یک درصد معنی دار بودند ($p < 0/01$) (جدول ۴-۲۲). در سال اول آزمایش، اثرات متقابل دوگانه تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ و کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ و تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید بر روی صفت تعداد دانه در سنبله در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود ($p < 0/01$) (جدول ۴-۲۱). در سال دوم زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ و کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد ($p < 0/01$)، اثر تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح پنج درصد ($p < 0/05$) بر روی صفت تعداد دانه در سنبله معنی دار بود (جدول ۴-۲۲). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر صفت تعداد دانه در سال دوم در سطح یک درصد معنی دار بود ($p < 0/01$) و در سال اول در سطح پنج درصد ($p < 0/05$) معنی دار گردید (جدول ۴-۲۱ و ۴-۲۲).

مقایسه میانگین اثرات سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، تیمارهای کاربرد ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید موجب بیشترین تعداد دانه در سنبله و تیمار کاربرد ۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید موجب کمترین تعداد دانه در سنبله گردید (جدول ۴-۲۵)، در سال دوم آزمایش نیز،

بیشترین تعداد دانه در سنبله از تیمار کاربرد ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد که با سایر سطوح کاربرد این هورمون در یک گروه آماری قرار گرفت (که در ژنوتیپ‌های مهرگان، ۲۸۵۳، ۴۰۵۶، ۴۲۲۸ و ۳۷۳۷ با سطح ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید تحت شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل در یک گروه آماری قرار گرفت) و کمترین تعداد دانه در سنبله از تیمار کاربرد ۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد (شکل ۴-۱۶). صداقت و امام (۱۳۹۵) نیز به افزایش تعداد دانه در هر سنبله در ارقام گندم در اثر استفاده از هورمون براسینواستروئید در مقایسه با تیمار شاهد اشاره کردند. در پژوهشی دیگر تعداد دانه گندم در شرایط تنش شوری کاهش یافت و در نتیجه این کاهش، عملکرد دانه گیاه کم شد، اما کاربرد خارجی براسینواستروئید با اثر بر تعداد و وزن دانه موجب افزایش عملکرد دانه گندم نسبت به شاهد گردید (طلعت و شاوکی، ۲۰۱۲).

مقایسه میانگین اثرات سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، بیشترین تعداد دانه در سنبله از ژنوتیپ ۴۲۲۸ به میزان $4/33 \pm$ ۴۰/۶۷ تحت شرایط تیمار ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در زمان کنترل به دست آمد (که البته با ژنوتیپ‌های مهرگان و استار تحت شرایط تیمار ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در زمان کنترل در یک گروه آماری قرار داشت) و کمترین از ۱۳۹۲ و نیک نژاد تحت شرایط تیمار ۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در زمان تنش کم‌آبیاری به دست آمد (که با ژنوتیپ‌های ۱۳۹۹، ۴۰۵۶ و سیروان تحت شرایط تیمار ۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در زمان تنش کم‌آبیاری در یک گروه آماری قرار داشت) (جدول ۴-۲۵) و در سال دوم آزمایش، بیشترین تعداد دانه در سنبله از ژنوتیپ ۴۲۲۸، ۳۵۰۶، ۴۰۵۶، ۲۸۵۳، مهرگان و پارسى تحت شرایط تیمارهای ۱، ۰/۶۲۵، ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در زمان کنترل و کمترین تعداد دانه در سنبله از ژنوتیپ‌های ۳۷۳۷ و ۴۲۲۸ تحت شرایط تیمار ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در زمان تنش کم‌آبیاری به دست آمد (شکل ۴-۱۶). از بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ می‌توان این گونه نتیجه-

گیری نمود که در سال اول آزمایش، تنش کم آبیاری موجب کاهش تعداد دانه در سنبله در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید بجز ژنوتیپ‌های نیک نژاد و ۱۳۵۴ که در زمان کنترل تعداد دانه در سنبله در تمام سطوح تیمار هورمونی در یک گروه آماری قرار گرفت (جدول ۴-۲۵). در سال دوم آزمایش نیز تنش کم آبیاری موجب کاهش تعداد دانه در سنبله در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید ولی کاربرد هورمون براسینواسستروئید هم در شرایط تنش کم آبیاری و هم در شرایط کنترل فقط در تعدادی از ژنوتیپ‌ها از جمله ۴۲۲۸، ۳۵۰۶، مهرگان و پارسی موجب افزایش تعداد دانه در سنبله شد (شکل ۴-۱۶).

کریم زاده سورشجانی و همکاران (۱۳۹۱) نیز به کاهش ۳۱/۴ درصدی تعداد دانه در واحد سطح در ارقام گندم نان در شرایط تنش کم آبی آخر فصل اشاره کردند. کاهش تعداد دانه در اثر تنش کم آبی به دلیل کاهش تعداد سنبلک در سنبله و تعداد دانه در سنبلک صورت می‌گیرد (امام و نیک نژاد، ۱۳۹۰). بنا به عقیده پژوهشگران این مسأله ممکن است از عدم باروری دانه‌های گرده ناشی شود (امام، ۱۳۹۰). ناباروری دانه‌های گرده نیز به افزایش آبسزیک اسید نسبت داده شده است (سیانی و اسپینال، ۱۹۸۱). به علاوه نتایج برخی پژوهش‌ها حاکی از آن است که تنش کم آبی در دوره گرده افشانی نمو آندوسپرم و رویان را متوقف می‌کند (وستگیت و بویر، ۱۹۸۶). در پژوهش دیگری تنش کم آبی تعداد دانه در سنبله گندم را به میزان ۲۵٪ کاهش داد (امام و همکاران، ۱۳۹۲). صداقت و امام (۱۳۹۵) نیز کاهش ۱۲/۹۲ درصدی تعداد دانه در سنبله ارقام گندم در شرایط تنش کم آبی در مقایسه با آبیاری مطلوب را گزارش کردند. کمبود آب پس از گلدهی از طریق آسیب رساندن به فرآیند باروری دانه می‌تواند تعداد دانه در هر سنبله را کاهش دهد (ایوانز و دان استون، ۱۹۷۰). تنش کم آبی در مرحله سنبله دهی تا پر شدن دانه به دلیل کاهش تعداد دانه در هر سنبله و وزن هزار دانه موجب کاهش محصول می‌گردد (استرلینگ و ناس، ۱۹۸۱). دهقان و همکاران (۱۳۹۶) نیز به کاهش تعداد دانه در سنبله گندم در شرایط تنش کم آبی در مرحله گلدهی اشاره کرده‌اند، آنها دلیل این امر را حاکی از کاهش باروری دانه‌ها به دلیل اختلال در تلقیح و رقابت بین دانه‌ها برای جذب مواد غذایی دانسته‌اند. در غلات، هورمون براسینواسستروئید موجب افزایش تعداد خوشه‌ها و در بعضی موارد طول و

وزن آنها می‌شود. همچنین در برخی محصولات زراعی، تعداد دانه غلاف‌ها و عملکرد کل بذر پس از استفاده از کاربرد براسینواستروئیدها افزایش می‌یابد (علی و همکاران، ۲۰۰۷). بر طبق یافته‌های راجالا و ساینیو (۲۰۰۱) تغییر زاویه سنبلك‌ها در زمان گرده افشانی و تأثیر مثبت آن بر افزایش لقاح و باروری به دنبال کاربرد تنظیم‌کننده‌های رشد می‌تواند به ازدیاد تعداد دانه در هر سنبله منجر شود. در آزمایشی روی گندم مشخص شده است که تیمار ۰/۱ میلی گرم بر لیتر براسینولید بیشترین تعداد دانه در سنبله را تولید کرده است و کمترین مقدار آن در شرایط عدم استفاده از براسینولید مشاهده شده است (دهقان و همکاران، ۱۳۹۶). دلیل این امر می‌تواند تلقیح مناسب‌تر و یا افزایش در شدت انتقال مواد فتوسنتزی به سنبله در حال تشکیل و یا دانه‌ها باشد که هم باعث افزایش وزن هزار دانه و هم تعداد دانه در سنبله می‌شود. محلول‌پاشی براسینولید در زمان‌های پنجه دهی و گرده افشانی می‌تواند باعث افزایش توسعه سلول و طول شدن سلول‌ها و همچنین افزایش جریان مواد فتوسنتزی از منبع به مخزن از طریق افزایش تعداد پنجه‌ها، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه شود (فوجی و همکاران، ۱۹۹۱). نتایج تحقیق دایال و همکاران (۲۰۱۲) نشان داد که محلول‌پاشی گندم با غلظت ۰/۵ میلی گرم بر لیتر براسینولید باعث افزایش تعداد دانه در سنبله به میزان ۹/۳۶ درصد نسبت به شاهد در شرایط تنش کم آبی گردید و با افزایش غلظت براسینولید به یک میلی گرم در لیتر، تعداد دانه در سنبله ۱۳/۸۴ درصد نسبت به شاهد افزایش یافت. نتایج آزمایش سایرام (۱۹۹۴) روی دو رقم گندم در شرایط تنش کم آبی (قطع آبیاری) و آبیاری کامل نشان داد که استفاده از غلظت ۰/۰۵ میلی گرم بر لیتر هوموبراسینولید هم به صورت محلول‌پاشی در مرحله گلدهی و هم به صورت تیمار بذر، باعث افزایش تعداد دانه در سنبله در هر دو شرایط آبیاری کامل و تنش کم آبی گردید.

۴-۲- تعداد پنجه بارور

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که در سال اول آزمایش، اثر ساده ژنوتیپ بر تعداد پنجه بارور در سطح احتمال پنج درصد ($p < 0.05$) معنی‌دار گردید ولی اثر ساده کاربرد هورمون

براسینواستروئید و تیمار کم آبیاری در سال اول آزمایش معنی دار نشد (جدول ۴-۲۱). در سال دوم آزمایش، اثرات ساده تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر تعداد پنجه بارور در سطح احتمال یک درصد معنی دار بودند ($p < 0.01$) (جدول ۴-۲۲). در سال اول آزمایش، اثرات متقابل دوگانه تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ و کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ و تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید بر روی صفت تعداد پنجه بارور در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۲۱). در سال دوم زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ و تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) و اثر کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سطح پنج درصد ($p < 0.05$) بر روی صفت تعداد پنجه بارور معنی دار شد (جدول ۴-۲۲). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر صفت تعداد پنجه بارور در هر دو سال آزمایش در سطح یک درصد معنی دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۲۱ و ۴-۲۲).

مقایسه میانگین اثرات متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سال اول آزمایش نشان داد که تنش کم آبیاری تنها در برخی ژنوتیپ‌ها از جمله ۱۳۵۴، ۳۷۲۹، ۴۲۲۸، نیک‌نژاد، پارسی، روشن و استار سبب کاهش تعداد پنجه بارور نسبت به شرایط کنترل در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید شد ولی تعداد پنجه بارور در زمان تنش کم آبیاری در ژنوتیپ‌های ۱۳۹۲، ۱۳۹۹، ۱۹۹۸، ۲۸۵۳، ۳۵۰۶، ۳۷۳۷، ۴۰۵۶، مهرگان، سیروان و سیوند نسبت به شرایط کنترل در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری قرار داشت. در کلیه ژنوتیپ‌ها کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید موجب افزایش تعداد پنجه بارور در هر دو شرایط کم آبیاری و کنترل گردید و تعداد پنجه بارور در بالاترین سطح هورمون (یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید) در گروه آماری بالاتری نسبت به عدم مصرف هورمون براسینواستروئید قرار گرفت بجز ژنوتیپ‌های ۱۳۹۹، ۳۵۰۶ و مهرگان در زمان تنش کم آبیاری و ژنوتیپ پارسی در زمان کنترل که اختلاف آماری میان مصرف تیمارهای ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون

براسینواستروئید با عدم مصرف هورمون دیده نشد، اما در سال دوم آزمایش در کلیه ژنوتیپ‌ها کم آبیاری موجب کاهش تعداد پنجه بارور نسبت به شرایط کنترل در زمان عدم مصرف هورمون گردید بجز ژنوتیپ مهرگان. ولی سطوح مختلف کاربرد هورمون براسینواستروئید موجب افزایش پنجه بارور در شرایط کنترل نگردید بجز کاربرد یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در ژنوتیپ‌های پارسی، مهرگان، ۴۰۵۶ و ۴۲۲۸. مقایسه میانگین اثرات متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سال اول آزمایش نشان داد که بیشترین تعداد پنجه بارور از ژنوتیپ ۱۳۵۴ در زمان مصرف یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کمترین تعداد پنجه بارور مجدداً از ژنوتیپ ۱۳۵۴ در زمان عدم مصرف هورمون تحت شرایط تنش کم‌آبیاری به دست آمد و در سال دوم آزمایش، بیشترین تعداد پنجه بارور از ژنوتیپ‌های ۴۰۵۶، ۴۲۲۸ و ۳۷۳۷ در زمان مصرف یک میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کمترین تعداد پنجه بارور از ژنوتیپ پارسی و ۳۷۳۷ در زمان عدم مصرف هورمون تحت شرایط تنش کم‌آبیاری به دست آمد (جدول ۴-۲۳ و شکل ۴-۱۸). نکته قابل توجه اینکه در هر دو سال آزمایش و در شرایط کنترل، کاربرد برخی سطوح هورمون براسینواستروئید موجب کاهش تعداد پنجه بارور نسبت به شرایط عدم مصرف هورمون براسینواستروئید گردید مانند ژنوتیپ ۳۷۳۷ در سطح تیمار ۰/۶۲۵ و ژنوتیپ ۲۸۵۳ در سطح تیمار ۰/۲۵ در سال دوم و ژنوتیپ ۱۳۹۹ در سطح تیمار ۰/۶۲۵ در سال اول آزمایش (جدول ۴-۲۳ و شکل ۴-۱۸).

۴-۴-۲- وزن هزار دانه

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که در سال اول آزمایش، اثر ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر وزن هزار دانه در سطح احتمال یک درصد ($p < 0.01$) و اثر ساده تیمار کم‌آبیاری در سطح احتمال پنج درصد ($p < 0.05$) معنی‌دار گردید (جدول ۴-۲۱). در سال دوم آزمایش، اثرات ساده تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر وزن هزار دانه در سطح

احتمال یک درصد معنی دار بودند ($p < 0/01$) (جدول ۴-۲۲). در سال اول آزمایش، اثرات متقابل دوگانه تیمار کم آبیاری × ژنوتیپ و کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ و تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید بر روی صفت وزن هزار دانه در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود ($p < 0/01$) (جدول ۴-۲۱). در سال دوم زراعی نیز اثرات متقابل دوگانه تیمار کم آبیاری × ژنوتیپ و تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید و اثر کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد ($p < 0/01$) بر صفت وزن هزار دانه معنی دار شدند (جدول ۴-۲۲). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ بر صفت وزن هزار دانه در هر دو سال آزمایش در سطح یک درصد معنی دار بود ($p < 0/01$). (جدول ۴-۲۱ و ۴-۲۲).

مقایسه میانگین اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که تنش کم آبیاری در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید موجب کاهش وزن هزار دانه در هر دو سال آزمایش نسبت به شرایط کنترل گردید (جدول ۴-۲۴ و شکل ۴-۱۷).
مقایسه میانگین اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در هر دو سال آزمایش، تیمارهای کاربرد ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید موجب بیشترین وزن هزار دانه و تیمار کاربرد ۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید موجب کمترین وزن هزار دانه شد (جدول ۴-۲۴ و شکل ۴-۱۷)، ولی در برخی ژنوتیپ ها از جمله ۱۳۵۴، ۱۳۹۲، ۱۳۹۹، ۱۹۹۸، ۳۵۰۶، نیک نژاد، پارسی، سیروان و سیوند در سال اول آزمایش و ژنوتیپ ۴۲۲۸ در سال دوم آزمایش، تیمار کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید با تیمار ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در زمان کنترل در یک گروه آماری قرار داشت (جدول ۴-۲۴ و شکل ۴-۱۷). در سال دوم آزمایش نیز تنش کم آبیاری موجب کاهش وزن هزار دانه در شرایط تنش کم آبیاری در زمان عدم مصرف هورمون در کلیه ژنوتیپ ها گردید و با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپ ها در شرایط تنش کم

آبیاری و کنترل وزن هزار دانه افزایش یافت (شکل ۴-۱۷). اما آنچه مسلم است در سال دوم آزمایش نیز بالاترین سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید (۱ میلی گرم در لیتر) با کاربرد ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید اختلاف آماری نشان نداد بجز در ژنوتیپ ۳۷۳۷ (شکل ۴-۱۷). نکته قابل توجه در سال اول این بود که وزن هزار دانه در کاربرد هورمون براسینواستروئید در بالاترین سطح (۱ میلی گرم در لیتر) تحت شرایط تنش کم آبیاری در برخی ژنوتیپ ها از جمله (۲۸۵۳، ۴۲۲۸، مهرگان، روشن، سیروان، ۳۵۰۶ و ۴۰۵۶) با وزن هزاردانه در شرایط کنترل در زمان مصرف ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری قرار گرفت (جدول ۴-۲۴).

مقایسه میانگین اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، ژنوتیپ ۱۳۵۴ بیشترین وزن هزار دانه را تحت شرایط کنترل و مصرف ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به خود اختصاص داد (که با ژنوتیپ روشن در یک گروه آماری قرار داشت) و ژنوتیپ های ۱۳۹۹، ۳۷۲۹ کمترین وزن هزار دانه را تحت شرایط تنش کم آبیاری و عدم مصرف هورمون براسینواستروئید به خود اختصاص دادند که با تعداد زیادی از ژنوتیپ ها از جمله ۱۳۵۴، ۱۳۹۲، ۲۸۵۳، ۳۵۰۶، ۳۷۳۷، نیک نژاد، روشن، سیروان، سیوند و استار در یک گروه آماری قرار داشتند (جدول ۴-۲۴). همچنین در سال دوم آزمایش ژنوتیپ ۴۲۲۸ بیشترین و ژنوتیپ ۲۸۵۳ کمترین وزن هزار دانه را به خود اختصاص دادند (شکل ۴-۱۷). در سال دوم آزمایش بیشترین وزن هزار دانه تحت شرایط کنترل و مصرف ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید از ژنوتیپ ۳۷۳۷ و کمترین وزن هزار دانه تحت شرایط تنش کم آبیاری و عدم مصرف هورمون براسینواستروئید از ژنوتیپ ۲۸۵۳ به دست آمد (شکل ۴-۱۷).

سایر پژوهشگران نیز به کاهش وزن هزار دانه در گندم در شرایط تنش کم آبی اشاره کردند (پیرسته انوشه و امام، ۱۳۹۱؛ کریم زاده سورشجانی و همکاران، ۱۳۹۱؛ امام و همکاران، ۱۳۹۲؛ جهانی دو قزلو، ۱۳۹۴؛ صداقت و امام، ۱۳۹۵؛ فولکز و همکاران، ۲۰۰۱؛ پسرکلی، ۲۰۰۱؛ سی و سه مرده و همکاران، ۲۰۰۶). کائور و بهل (۲۰۱۰) نشان دادند که حداکثر کاهش در وزن هزار دانه در گندم در

تیمار اعمال تنش کم آبی در مرحله بعد از گرده افشانی مشاهده گردید. این کاهش ناشی از کاهش فتوسنتز و در نهایت کاهش تولید مواد پروده در اثر خشکی می‌باشد (پسرکلی، ۲۰۰۱). همچنین باید به این نکته نیز توجه نمود که خشکی باعث تسریع در رسیدن دانه شده و در نتیجه در کاهش میانگین وزن هزار دانه مؤثر می‌باشد (امام، ۱۳۹۰). دهقان زاده و همکاران (۱۳۹۶) نیز به کاهش وزن هزار دانه گندم در شرایط قطع آبیاری در مرحله گلدهی اشاره کرده‌اند. این موضوع می‌تواند به دلیل کاهش طول دوره پر شدن دانه و تعداد سلول‌های آندوسپرم و یا کاهش ظرفیت مخزن جهت تجمع ماده خشک در دانه‌ها به دلیل تنش رطوبتی در مراحل گلدهی و پر شدن دانه‌ها باشد. بهداد و همکاران (۱۳۹۱) گزارش نمودند که تیمار بدون تنش دارای بیشترین طول دوره مؤثر پر شدن دانه و در نتیجه بیشترین وزن هزار دانه و عملکرد ارقام گندم بوده و قطع آبیاری در مرحله گلدهی، طول دوره پر شدن دانه را کاهش داد. گوتیری و همکاران (۲۰۰۱) دلیل اصلی کاهش عملکرد ارقام گندم را در درجه اول کاهش وزن هزار دانه و در درجه دوم کاهش تعداد دانه در واحد سطح گزارش کردند. مارک و همکاران (۱۹۸۵) گزارش کردند که تنش کم آبی بعد از گلدهی باعث کاهش تعداد سلول‌های آندوسپرم دانه در قاعده و رأس سنبله شده و در نهایت وزن دانه را کاهش می‌دهد. تنش کم آبی پس از گلدهی موجب کوتاه‌تر شدن طول دوره پر شدن دانه و تشدید تنش کم آبی به علت گرم‌تر شدن دمای هوا باعث ریزتر شدن دانه‌ها و کاهش وزن دانه‌ها می‌گردد (امام و نیک نژاد، ۱۳۹۰). به علاوه در شرایط تنش کم آبی، برای جلوگیری از هدر روی بیش از حد آب، روزه‌ها بسته می‌شود که این موضوع در نهایت باعث کاهش فتوسنتز جاری و کاهش مواد پرورده برای پر شدن دانه‌ها شده و در نهایت وزن دانه‌ها کاهش می‌یابد (امام، ۱۳۹۰). گزارش شده است که کاربرد براسینواسترئوئید باعث افزایش نقل و انتقال در گیاه می‌شود (فوجی و همکاران، ۱۹۹۱؛ پترزولد، ۱۹۹۲) که این در نهایت منجر به افزایش تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و در نهایت عملکرد دانه می‌شود (سایرام، ۱۹۹۴). وو و همکاران (۲۰۰۸) در مطالعه خود بیان نمودند که براسینولید از طریق تحریک جریان شیره پرورده، باعث افزایش وزن دانه و عملکرد دانه در برنج گردید.

۴-۳- عملکرد دانه

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که در هر دو سال آزمایش، اثرات ساده تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر عملکرد دانه در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۲۱ و ۴-۲۲). در سال اول زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ و کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر روی عملکرد دانه در سطح یک درصد معنی دار بود ($p < 0.01$) و اثر تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح پنج درصد معنی دار گردید ($p < 0.05$) (جدول ۴-۲۱). در سال دوم زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم آبیاری $\times$ ژنوتیپ در سطح یک درصد ($p < 0.01$)، اثر تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید در سطح پنج درصد ($p < 0.05$) و کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر روی عملکرد دانه معنی دار نبود (جدول ۴-۲۲). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه گانه تیمار کم آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر صفت عملکرد دانه در سال اول معنی دار نشد و در سال دوم در سطح یک درصد معنی دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۲۱ و ۴-۲۲).

در سال اول آزمایش، مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم آبیاری و ژنوتیپ نشان داد که تنش کم آبیاری موجب کاهش عملکرد دانه کلیه ژنوتیپها گردید به طوری که تنش کم آبیاری سبب شد تا در سال دوم ۵۸ درصد افت عملکرد ایجاد شود (شکل ۴-۱۹-الف). همچنین مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم آبیاری و کاربرد هورمون براسینواستروئید نشان داد که با افزایش سطح کاربرد هورمون، عملکرد دانه در هر دو شرایط تنش و کنترل افزایش یافت (شکل ۴-۱۹-ب). ولی در مقایسه میانگین اثر متقابل هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ با اینکه با افزایش سطح هورمون براسینواستروئید در بیشتر ژنوتیپها روند افزایش عملکرد دانه دیده شد ولی در برخی ژنوتیپها بین سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید تفاوت آماری دیده نشد و عملکرد دانه در سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید در ژنوتیپهای سیروان، مهرگان و نیک نژاد در یک گروه آماری واقع شد (شکل ۴-۱۹-ج). مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار کم آبیاری و ژنوتیپ در سال اول آزمایش نشان داد

که بیشترین عملکرد دانه از ژنوتیپ ۴۲۲۸ تحت شرایط کنترل به دست آمد و ژنوتیپ سیروان تحت شرایط تنش کم آبیاری کمترین عملکرد دانه را به خود اختصاص داد که البته با ژنوتیپ‌های ۱۳۵۴، ۱۳۹۲ و ۱۳۹۹ در یک گروه آماری قرار داشت (شکل ۴-۱۹). صداقت و امام (۱۳۹۵) گزارش کردند تنش کم آبی موجب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در مقایسه با آبیاری مطلوب در ارقام گندم گشت. کریم زاده سورشجانی و همکاران (۱۳۹۱) در مطالعه‌ای که بر ارقام گندم نان در شرایط تنش کم آبی آخر فصل انجام دادند، بیان کردند که عملکرد دانه در بین صفات مورد بررسی بیشترین کاهش (۵۲/۸ درصد) را از تنش کم آبی پذیرفت. کاهش عملکرد دانه در اثر تنش کم آبی آخر فصل توسط سایر پژوهشگران نیز قرار گرفته است (کریگوی و همکاران، ۲۰۰۴؛ راجالا و همکاران، ۲۰۰۹). گونزالز و همکاران (۲۰۱۰) گزارش کردند که تنش کم آبی باعث کاهش هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز خالص شده و در نهایت عملکرد دانه را کاهش می‌دهد. با توجه به تسریع پیری برگ‌ها، کاهش فتوسنتز گیاه و کوتاه شدن مدت پر شدن دانه (بروکس و همکاران، ۱۹۸۲) و یا کاهش سرعت پر شدن دانه (بروکلهارست، ۱۹۷۷) در نهایت کاهش عملکرد دانه را در پی خواهد داشت (امام، ۱۳۹۰؛ کلاول و همکاران، ۲۰۰۵).

مقایسه میانگین اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال دوم آزمایش، بیشترین عملکرد دانه به ترتیب از تیمارهای کاربرد ۱ و ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل و کمترین عملکرد دانه از تیمار کاربرد ۰ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم آبیاری در کلیه ژنوتیپ‌ها به دست آمد (شکل ۴-۲۰). در سال دوم آزمایش مقایسه میانگین اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ نشان داد که تنش کم آبیاری موجب کاهش عملکرد دانه در کلیه ژنوتیپ‌های مورد بررسی گردید ولی با افزایش سطح هورمون براسینواستروئید روند افزایشی در عملکرد دانه در هر دو شرایط تنش کم آبیاری و کنترل در کلیه ژنوتیپ‌ها مشاهده نگردید زیرا کلیه

سطوح تیمار هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپ ها در یک گروه آماری قرار داشتند (شکل ۴-۲۰).

در مطالعه‌ای که پژوهشگران روی گیاه نخود انجام دادند دریافتند که براسینواستروئید به طور معنی‌دار قادر است اثرات ناشی از تنش شوری را از طریق افزایش تعداد دانه، وزن دانه و درنهایت عملکرد هر گیاه کاهش دهد (شهید و همکاران، ۲۰۱۱). زولو و آدام (۲۰۰۲) در گزارشی اعلام نمودند که مصرف براسینواستروئید در گلخانه و مزرعه، عملکرد گندم، سیب زمینی، برنج و کلزا را به میزان زیادی افزایش داد و همچنین کیفیت دانه حاصل از گیاه بادام زمینی که با این هورمون تیمار شده بود نیز، افزایش یافت. براسینواستروئیدها می‌توانند در تعدیل انواع تنش‌ها بسیار مفید باشند در صورتیکه در غلظت مناسب و مرحله رشدی مناسب گیاه مورد استفاده قرارگیرند (باجگاز و حیات، ۲۰۰۹). نتایج یک آزمایش دو ساله آزمایش نشان داد که تنش کم آبی در مرحله گلدهی بیشترین اثر منفی را بر عملکرد دانه گندم رقم سیروان داشت و محلول‌پاشی ۰/۱ میلی‌گرم بر لیتر براسینولید تا حدودی این اثر منفی را تعدیل نمود بطوریکه بیشترین عملکرد دانه در غلظت ۰/۱ میلی‌گرم بر لیتر براسینولید به دست آمد و بین عدم مصرف و غلظت ۰/۰۵ میلی‌گرم بر لیتر براسینولید تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (دهقان و همکاران، ۱۳۹۶). در آزمایش سایرام (۱۹۹۴) روی دو رقم گندم در شرایط تنش رطوبتی در مرحله گلدهی مشخص گردید که از میان دو غلظت استفاده شده هموبراسینولید، غلظت ۰/۰۵ میلی‌گرم بر لیتر باعث افزایش عملکرد دانه در هر دو شرایط آبیاری کامل و تنش و در هر دو حالت محلول پاشی و تیمار بذر گردید. دایال و همکاران (۲۰۱۲) در آزمایشی روی گندم در شرایط تنش کم آبی اعلام کردند که تیمار با براسینولید با غلظت ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر، اثر معنی‌داری بر عملکرد دانه داشته و عملکرد را نسبت به شاهد ۳۲ درصد افزایش داد. وریث و همکاران (۲۰۱۲) اثر مثبت براسینوئیدها بر عملکرد دانه گیاهان برنج و ذرت را به صورت افزایش شکل فعال براسینواستروئید از طریق اصلاح، تغییر در اجزای سازنده، متابولیسم و یا مصرف خارجی آن گزارش کردند. پژوهشگران اعلام داشته‌اند که به طور کلی رشد و عملکرد گیاه تحت تأثیر تنش کم آبی کاهش پیدا می‌کند اما

براسینواستروئید به طور ویژه موجب افزایش عملکرد می‌شود (بهنام نیا و همکاران، ۲۰۰۹b). ژانگ و همکاران (۲۰۰۸) به این نتیجه رسیدند که کاربرد براسینواستروئید می‌تواند به طور ویژه اثرات زیان بخش تنش کم آبی را تا حدودی جبران کند و موجب رشد بهتر و بهبود سیستم آنتی اکسیدانی گردد (جانگ و همکاران، ۲۰۰۸). به نظر می‌رسد که استفاده از براسینولید از زمان گرده افشانی تا رسیدگی دانه از طریق بهبود در پر شدن دانه‌ها، باعث افزایش عملکرد دانه می‌گردد، بعلاوه براسینولید فرایندهای مرتبط با پیری را در قبل و بعد از گرده افشانی کنترل می‌کند (آنانتی و همکاران، ۲۰۱۳).

مصرف براسینواستروئیدها باعث القای اثرات مثبتی در کارکرد گیاهان از جمله حفظ فعالیت فتوسنتزی، فعال کردن آنتی اکسیدانت‌ها، تجمع مواد حفاظت کننده اسمزی و القای فعالیت سایر هورمون‌ها می‌شود (احمدی‌موسوی و همکاران، ۱۳۸۹). گزارش شده است که برخی از انواع براسینواستروئیدها، به ویژه براسینولید و هوموبراسینولید، باعث افزایش عملکرد محصول از طریق افزایش وزن دانه، به خصوص در شرایط تنش در گندم می‌شوند (سایرام، ۱۹۹۴). براسینولید رشد گیاهان را از طریق افزایش برخی از فعالیت‌های متابولیکی مانند فتوسنتز، بیوسنتز اسیدهای نوکلئیک، پروتئین‌ها و کربوهیدرات‌ها، افزایش می‌دهند، بنابراین افزایش عملکرد و شاخص‌های کیفی محصولات غذایی با مصرف مناسب و به موقع تنظیم کننده‌های رشد گیاهی قابل حصول است (سنگوپتا و همکاران، ۲۰۱۱). آنانتی و همکاران (۲۰۱۳) اعلام نمودند که محلول پاشی براسینولید باعث افزایش عملکرد دانه و تعداد گل در گیاه ماش می‌شود که این موضوع می‌تواند به علت جلوگیری از ریزش گل‌ها به دلیل وجود ترکیبات فنلی در آنها باشد.

۴-۴-۴- عملکرد بیولوژیک

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که در سال اول آزمایش، اثرات ساده تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر عملکرد بیولوژیک در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۲۱). با این حال در سال دوم آزمایش، اثر ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید

بر روی عملکرد بیولوژیک معنی‌دار نبود و تنها اثرات ساده تیمار کم‌آبیاری و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۴-۲۲). در هر دو سال زراعی اثرات متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری × ژنوتیپ، تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید و کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ بر روی عملکرد بیولوژیک در سطح یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ بر روی عملکرد بیولوژیک در سطح احتمال یک درصد در هر دو سال زراعی معنی‌دار بود ($p < 0.01$). (جدول ۴-۲۱ و ۴-۲۲).

نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ در سال اول زراعی نشان داد که در شرایط کنترل با کاربرد ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید، ژنوتیپ ۴۲۲۸ بیشترین میزان عملکرد بیولوژیک را نسبت به سایر تیمارهای ترکیبی دارد که البته با ژنوتیپ ۳۷۳۷ در شرایط کنترل با کاربرد ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری قرار داشت. همچنین کمترین عملکرد بیولوژیک در سال زراعی اول تحت شرایط تنش کم‌آبیاری و عدم مصرف هورمون براسینواستروئید در رقم سیوند در شرایط تنش کم‌آبیاری در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید حاصل شد که با ژنوتیپ‌های ۱۳۵۴، ۱۳۹۲، ۱۳۹۹، ۱۹۹۸، ۳۷۲۹، ۴۰۵۶، ۴۲۲۸، نیک‌نژاد، پارسی، سیروان و استار در شرایط تنش کم‌آبیاری در یک گروه آماری قرار گرفت (جدول ۴-۲۶). در سال دوم آزمایش، بیشترین عملکرد بیولوژیک در ژنوتیپ ۳۷۳۷ تحت شرایط کنترل و مصرف ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید حاصل شد. با این حال ژنوتیپ ۳۷۳۷ در شرایط تنش کم‌آبیاری و مصرف ۰/۲۵ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید، کمترین عملکرد بیولوژیک را داشت (شکل ۴-۲۱). سایر پژوهشگران نیز کاهش عملکرد بیولوژیک را در اثر تنش کم‌آبی گزارش داده‌اند (امام، ۱۳۹۰؛ محمدی و همکاران، ۱۳۸۵؛ پیرواتلو و همکاران، ۲۰۱۰؛ وفا و همکاران، ۲۰۱۴؛ دهقان زاده و همکاران، ۱۳۹۶؛ صداقت و امام، ۱۳۹۵؛ کریم زاده سورشجانی و همکاران، ۱۳۹۱). در شرایط تنش کم‌آبی پیری زودرس اندام‌های فتوسنتز

کننده و همچنین کاهش فتوسنتز جاری گیاه باعث کاهش کل زیست توده تولیدی می‌گردد (کریم زاده سورشجانی و همکاران، ۱۳۹۱).

مقایسه میانگین اثرات سه گانه صفات نشان داد که در سال اول آزمایش، تیمارهای کاربرد ۱ و ۰/۶۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید موجب بیشترین و تیمارهای کاربرد ۰ و ۰/۲۵ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید موجب کمترین عملکرد بیولوژیک تحت شرایط کم آبیاری و کنترل گردیدند (جدول ۴-۲۶). پژوهشگران به تأثیر مثبت هورمون براسینواستروئید بر عملکرد بیولوژیک ارقام گندم اشاره کردند (صداقت و امام، ۱۳۹۵). آنها تأثیر مثبت تنظیم کننده‌های رشد بر عملکرد بیولوژیک را به توسعه اندام‌های زیرزمینی (ریشه‌ها) و ادامه فرایند فتوسنتز تحت تنش کم آبی و در نهایت تولید ماده خشک بیشتر در این شرایط نسبت داده‌اند (امام و ثقه الاسلامی، ۱۳۸۴؛ پیرسته انوشه و امام، ۱۳۹۱). دهقان‌زاده و همکاران (۱۳۹۶) نیز در یک آزمایش دو ساله روی گندم اعلام نمودند که بیشترین عملکرد بیولوژیک در غلظت‌های براسینولید متعلق به غلظت ۰/۱ میلی گرم بر لیتر بوده و عدم مصرف آن و غلظت ۰/۰۵ میلی گرم بر لیتر، تفاوت معنی‌داری از نظر عملکرد بیولوژیک نداشتند. افزایش عملکرد زیستی در گونه‌ای از چاودار وحشی نیز که با براسینولید تیمار شده بود گزارش شده است (جان‌هو و همکاران، ۲۰۱۳). سایرام (۱۹۹۴) نیز اعلام نمود که محلول پاشی و تیمار بذر با دو غلظت ۰/۰۵ و ۰/۰۱ میلی گرم در لیتر هوموبراسینولید در دو رقم گندم، باعث افزایش بیوماس در هر دو رقم و در هر دو حالت آبیاری کامل و تنش کم آبی گردید که البته میزان این افزایش در غلظت ۰/۰۵ میلی گرم در لیتر، بیشتر بود.

بطور کلی نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ نشان داد که در سال اول تنش کم آبیاری موجب افت محسوس عملکرد بیولوژیک ژنوتیپ‌های ۲۸۵۳، ۳۵۰۶، ۳۷۳۷، ۴۰۵۶، ۴۲۲۸، پارس، سیروان و سیوند در زمان عدم مصرف هورمون براسینواستروئید گردید، همچنین با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل، عملکرد بیولوژیک در ژنوتیپ‌های ۱۳۵۴، ۱۳۹۲، ۱۳۹۹، ۲۸۵۳، ۴۰۵۶، ۴۲۲۸ در سطح یک میلی

گرم هورمون براسینواستروئید در گروه آماری بالاتری نسبت به عدم مصرف هورمون قرار گرفت ولی بین غلظت‌های ۰/۲۵ و ۰/۶۲۵ تفاوت آماری وجود نداشت و در شرایط تنش کم‌آبیاری نیز در زمان مصرف غلظت‌های مختلف هورمون براسینواستروئید روند افزایشی عملکرد بیولوژیک در کلیه ژنوتیپ‌ها مشاهده گردید ولی از نظر آماری در یک گروه واقع شدند و مزیتی در سطوح مختلف هورمون و عدم مصرف هورمون در زمان تنش کم‌آبیاری رویت نگردید. نکته قابل توجه در سال اول آزمایش در خصوص ژنوتیپ مهرگان وجود داشت که نشان داد این ژنوتیپ کمتر از سایر ژنوتیپ‌ها از محلول پاشی هورمون براسینواستروئید تاثیر پذیرفت. در شرایط کنترل، با محلول پاشی بالاترین سطح هورمون براسینواستروئید عملکرد بیولوژیک در ژنوتیپ مهرگان کاهش یافت که شاید به جهت نرمال بودن شرایط در زمان آبیاری کامل و عدم وجود تنش کم‌آبیاری و همچنین مقاوم بودن ژنوتیپ مهرگان، عملکرد بیولوژیک در زمان مصرف یک میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید بجای افزایش، کاهش یافت ولی این آزمایش نشان داد که مصرف هورمون براسینواستروئید در سطح یک میلی‌گرم در لیتر بر میزان عملکرد بیولوژیک در زمان تنش کم‌آبیاری بر این ژنوتیپ بسیار موثر بود و افزایش آن در ژنوتیپ مهرگان در حدی بود که موجب شد عملکرد بیولوژیک در شرایط تنش و کاربرد ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید حتی بیشتر از شرایط کنترل گردد (جدول ۴-۲۶). در سال دوم تنش کم‌آبیاری موجب کاهش عملکرد بیولوژیک کلیه ژنوتیپ‌ها گردید و با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل روند افزایشی عملکرد بیولوژیک در کلیه ژنوتیپ‌ها مشاهده گردید، اما در شرایط تنش کم‌آبی و در برخی سطوح هورمون براسینواستروئید و فقط در تعدادی از ژنوتیپ‌ها افزایش عملکرد بیولوژیک مشاهده شد (شکل ۴-۲۱).

بر خلاف محیط کم‌آب، افزایش در عملکرد زیستی گیاهان در شرایط آبیاری مطلوب می‌تواند به علت پایداری و دوام بیشتر سطح برگ باشد که باعث افزایش عملکرد زیستی از طریق تولید منابع فیزیولوژیک کافی برای جذب نور بیشتر می‌شود (جاکوبس و پیرسن، ۱۹۹۱). در شرایط تنش کم‌آبی پیری زودرس اندام‌های فتوسنتز کننده و همچنین کاهش فتوسنتز جاری گیاه باعث کاهش کل

زیست توده تولیدی می‌گردد (کریم‌زاده سورشجانی و همکاران، ۱۳۹۱). از سویی دیگر کاهش در میزان زیست توده در شرایط تنش رطوبتی در مرحله گلدهی می‌تواند مربوط به عدم توانایی گیاه در جذب، انتقال و ساخت ترکیبات ذخیره‌ای در مدت کاهش رطوبت خاک باشد که باعث کاهش تجمع ماده خشک در گیاه می‌شود (کیسمن، ۲۰۰۳). کریم‌زاده سورشجانی و همکاران (۱۳۹۱) نیز به کاهش ۳۴/۹ درصدی عملکرد بیولوژیک در ارقام گندم نان در شرایط تنش کم آبی آخر فصل اشاره کردند. صداقت و امام (۱۳۹۵) گزارش دادند تنش کم آبی موجب کاهش معنی‌دار عملکرد بیولوژیک در مقایسه با آبیاری مطلوب در ارقام گندم می‌شود. دهقان زاده و همکاران (۱۳۹۶) نیز به کاهش عملکرد بیولوژیک گندم در شرایط قطع آبیاری در مرحله گلدهی اشاره کرده‌اند. وفا و همکاران (۲۰۱۴) در ارزیابی اثر تنش کم آبی بر گندم دوروم اعلام نمودند که بیشترین میزان عملکرد زیستی در آبیاری کامل و کمترین مقدار آن در تنش کم آبی در مرحله پر شدن دانه به دست می‌آید. سایر پژوهشگران نیز کاهش عملکرد بیولوژیک در اثر تنش کم آبی را گزارش داده‌اند (امام، ۱۳۹۰؛ محمدی و همکاران، ۱۳۸۵؛ پیروی‌اتلو و همکاران، ۲۰۱۰). نشان داده شده است که کاربرد براسینواستروئید قادر است تحمل به انواع تنش را در گیاهان مختلف افزایش دهد به عنوان نمونه کاربرد خارجی براسینواستروئید تحمل به تنش شوری را در گیاه برنج (آنوردها و رائو، ۲۰۰۱)، گوجه فرنگی (پراکاش و همکاران، ۱۹۹۹) و نخودفرنگی (علی و همکاران، ۲۰۰۷) افزایش داد. کاربرد خارجی براسینواستروئید موجب افزایش وزن خشک و تر گیاه گندم در تنش شوری شد (شهباز و اشرف، ۲۰۰۷). همچنین تیمار براسینواستروئید با اثر بر وضعیت آبی برگ و کارایی استفاده از آب، اثر خشکی را کاهش دهد (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹؛ بهنام نیا و همکاران، ۲۰۰۹a). مصرف براسینواستروئید در پژوهش حاضر منجر به افزایش عملکرد زیستی شد که می‌تواند ناشی از افزایش ارتفاع گیاه و اجزای عملکرد دانه باشد. افزایش عملکرد زیستی توسط مصرف براسینواستروئید به واسطه افزایش ارتفاع گیاه، تعداد شاخه فرعی و عملکرد دانه، قطر گیاه و وزن خشک اندام هوایی و ریشه در شوید و مرزه گزارش شده است (حق شناس و اسکندری، ۲۰۱۱؛ اسکندری، ۲۰۱۱). همچنین پژوهشگران تأثیر مثبت تنظیم کننده‌های رشد بر

عملکرد بیولوژیک را به توسعه اندام‌های زیرزمینی (ریشه‌ها) و ادامه فرایند فتوسنتز تحت تنش کم آبی و در نهایت تولید ماده خشک بیشتر در این شرایط نسبت داده‌اند (امام و ثقه الاسلامی، ۱۳۸۴؛ پیرسته انوشه و امام، ۱۳۹۱). از سویی دیگر بالا بودن ماده خشک تولیدی با کاربرد براسینواستروئید می‌تواند به دلیل گسترش بیشتر سطح برگ باشد، که با ایجاد منبع فیزیولوژیک کارآمد برای استفاده هرچه بیشتر از نور دریافتی باعث افزایش تولید ماده خشک بیشتر شده است. گزارش شده است که کاربرد براسینواستروئید در سویا از طریق افزایش پتانسیل آب برگ، محتوای کلروفیل و فتوسنتز باعث افزایش سطح برگ، اجزای وابسته به عملکرد، ماده خشک و در نتیجه افزایش عملکرد زیست توده میگردد (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۴).

۴-۴-۵- شاخص برداشت

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در سال اول آزمایش، اثرات ساده تیمار کم‌آبیاری و ژنوتیپ بر شاخص برداشت در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$) ولی اثر ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید در سال اول معنی‌دار نبود (جدول ۴-۲۱). در سال دوم آزمایش، اثر ساده تیمار کم‌آبیاری بر شاخص برداشت در سطح پنج درصد معنی‌دار گردید ($p < 0.05$) و اثرات ساده کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بودند ($p < 0.01$) (جدول ۴-۲۲). در سال زراعی اول، بجز اثر متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید که معنی‌دار نگردید اثر متقابل تیمار کم‌آبیاری $\times$ ژنوتیپ و کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ بر روی شاخص برداشت در سطح یک درصد معنی‌دار بود ($p < 0.01$) (جدول ۴-۲۱) و در سال دوم زراعی اثر متقابل دوگانه تیمار کم‌آبیاری $\times$ کاربرد هورمون براسینواستروئید و تیمار کم‌آبیاری $\times$ ژنوتیپ در سطح یک درصد و اثر متقابل کاربرد هورمون براسینواستروئید $\times$ ژنوتیپ در سطح پنج درصد معنی‌دار شد ($p < 0.05$) (جدول ۴-۲۲). همچنین نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر متقابل سه‌گانه تیمار

کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ بر روی شاخص برداشت در سطح احتمال یک درصد در هر دو سال زراعی معنی‌دار بود ($p < 0.01$). (جدول ۴-۲۱ و ۴-۲۲).

مقایسه میانگین اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در هر دو سال آزمایش، تیمارهای کاربرد ۰/۶۲۵ و ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل بیشترین شاخص برداشت و تیمار کاربرد ۰ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید کمترین شاخص برداشت را در شرایط تنش کم‌آبیاری در کلیه ژنوتیپ‌ها به خود اختصاص دادند (جدول ۴-۲۷ و شکل ۴-۲۲). مقایسه میانگین اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری × کاربرد هورمون براسینواستروئید × ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش، بیشترین شاخص برداشت از ژنوتیپ ۴۲۲۸ در شرایط کنترل تحت تیمار ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد که با ژنوتیپ‌های ۱۹۹۸، ۴۰۵۶، سیوند و نیک نژاد در یک گروه آماری قرار گرفت و کمترین شاخص برداشت از ژنوتیپ‌های ۱۳۹۹، ۱۳۹۲، روشن و سیروان در شرایط تنش کم‌آبیاری تحت تیمار ۰ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به دست آمد (جدول ۴-۲۷) و در سال دوم آزمایش ژنوتیپ مهرگان و ۴۲۲۸ بیشترین شاخص برداشت را در شرایط کنترل تحت تیمار ۱ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید به خود اختصاص دادند و ژنوتیپ‌های ۴۰۵۶، ۲۸۵۳، ۳۵۰۶ و پاریس کمترین شاخص برداشت را داشتند (شکل ۴-۲۲). بنابراین نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل سه‌گانه تیمار کم‌آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ نشان داد که در سال اول آزمایش تنش کم‌آبیاری موجب کاهش شاخص برداشت در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید و واکنش ژنوتیپ‌ها به کاربرد سطوح ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید یکسان بود به طوری که با افزایش سطح هورمون براسینواستروئید در شرایط تنش کم‌آبیاری شاخص برداشت در برخی ژنوتیپ‌ها (۱۳۵۴، ۱۳۹۲، ۳۵۰۶، ۳۷۲۹، ۳۷۳۷، ۴۰۵۶، نیک نژاد، روشن، سیروان و استار) در دو سطح تیمار ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ میلی‌گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در یک گروه آماری قرار داشت (جدول ۴-۲۷). در سال دوم آزمایش نیز تنش کم‌آبیاری موجب کاهش شاخص برداشت در کلیه ژنوتیپ‌های مورد بررسی گردید و با افزایش

کاربرد هورمون براسینواستروئید در کلیه ژنوتیپ‌ها شاخص برداشت در دو شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل افزایش یافت و میزان شاخص برداشت تحت تاثیر تیمار ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید نسبت به عدم مصرف هورمون در گروه آماری بالاتری قرار داشت و این افزایش در ژنوتیپ‌های مهرگان و ۴۲۲۸ به حدی بود که میزان شاخص برداشت در شرایط تنش کم‌آبیاری و ۱ میلی گرم در لیتر هورمون براسینواستروئید در هر دو سال آزمایش با شرایط کنترل در یک گروه آماری قرار گرفت (شکل ۴-۲۲).

پژوهشگران بیان کردند که استفاده از تنظیم کننده‌های رشد، حتی با حفظ ماده خشک تولید شده، از راه ازدیاد شاخص برداشت می‌تواند به افزایش عملکرد منجر شود (امام، ۱۳۹۰). پژوهشگران این موضوع را به افزایش مقاومت به تنش‌های محیطی با حفظ محتوای آب برگ و کاهش نشت یونی (جیریایی و همکاران، ۱۳۸۸؛ اشرف و همکاران، ۲۰۱۰) در این شرایط نسبت داده‌اند. افت عملکرد دانه در شرایط تنش کم‌آبی به همراه کاهش عملکرد بیولوژیک، شاخص برداشت و کاهش وزن دانه می‌تواند برآیند کاهشی فرایندهای فیزیولوژیک تشکیل دهنده عملکرد از قبیل فتوسنتز، انتقال ماده خشک در گیاه و تخصیص بیشتر به ریشه‌ها نسبت داده که توسط پژوهشگران متعددی از قبیل گودینگ و همکاران (۲۰۰۳) و پی‌یری و همکاران (۲۰۰۸) مورد توجه قرار گرفته است. کاهش شاخص برداشت در شرایط تنش کم‌آبی بعد از گلدهی را می‌توان به کاهش دسترسی به مواد پرورده تولید شده و انتقال یافته به دانه، طی دوره پر شدن دانه نسبت داد (پریوند و همکاران، ۱۳۹۰). در یک آزمایش نشان داده شد که تنش رطوبتی بعد از گرده افشانی، شاخص برداشت را در اغلب ارقام گندم به طور معنی‌داری کاهش داد (عبدلی و همکاران، ۱۳۹۴). صداقت و امام (۱۳۹۵) گزارش کردند تنش کم‌آبیاری موجب کاهش معنی‌دار (۹/۰۹ درصد) شاخص برداشت در مقایسه با آبیاری مطلوب در ارقام گندم گردید. که این کاهش را می‌توان به کاهش وزن دانه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و میانگین وزن هر سنبله نسبت داد. دهقان زاده و همکاران (۱۳۹۶) نیز در یک آزمایش دو ساله روی گندم نشان دادند که تنش کم‌آبی در مرحله گلدهی موجب کاهش معنی‌دار شاخص برداشت گردید به طوری که در هر دو سال

آزمایش بیشترین شاخص برداشت از تیمار آبیاری کامل به دست آمد. کریم زاده سورشجانی و همکاران (۱۳۹۱) به کاهش ۲۶/۳ درصدی شاخص برداشت ارقام گندم در شرایط قطع آبیاری پس از گلدهی اشاره کردند. کاهش شاخص برداشت در اثر تنش کم آبی آخر فصل توسط سایر پژوهشگران نیز گزارش شده است (فولکز و همکاران، ۲۰۰۱؛ سی و سه مرده و همکاران، ۲۰۰۶؛ فولکز و همکاران، ۲۰۰۷). با توجه به این که شاخص برداشت از تقسیم عملکرد دانه بر عملکرد بیولوژیک به دست می‌آید و از آنجا که قطع آبیاری پس از گلدهی عملکرد دانه را به شدت کاهش می‌دهد، لذا کاهش شاخص برداشت دور از انتظار نیست (امام و نیک نژاد، ۱۳۹۰).

جدول ۴-۲۱- تجزیه واریانس صفات زراعی، عملکرد و اجزای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینوآستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)

میانگین مربعات (MS)							منابع تغییرات
شاخص برداشت	عملکرد بیولوژیک	عملکرد دانه	وزن هزار دانه	تعداد دانه در سنبله	تعداد پنجه بارور	درجه آزادی	
۴۹/۹۴	۰/۳۵	۰/۰۳	۱۶۳/۵۱	۵/۵۱	۰/۷۴	۲	بلوک
۸۵۹۶/۸۰ ^{**}	۱۳۶/۷۷ ^{**}	۲۸/۲۱ ^{**}	۳۲۸۷/۸۷ [*]	۳۸۸۳/۷۷ [*]	۰/۲۰ ^{ns}	۱	(A)
۶۵/۸۰	۰/۳۹	۰/۰۰۴	۸۱/۰۹	۴۱/۸۸	۰/۸۲	۲	اشتباه a
۹۱/۰ ^{ns}	۷/۸۷ ^{**}	۰/۵۵ ^{**}	۵۸۹/۱۳ ^{**}	۴۵۸/۹۸ ^{**}	۱/۰۴ ^{ns}	۳	(B)
۵۱/۰۷ ^{ns}	۱/۴۱ [*]	۰/۰۳ [*]	۵۹/۳۸ ^{ns}	۶۹۴/۳۵ ^{**}	۱۲/۲۴ ^{**}	۳	(B) × (A)
۳۶/۸۹	۰/۳۴	۰/۰۰۳	۲۶/۷۶	۲۷/۶۹	۰/۶۸	۱۲	اشتباه b
۵۵۲/۱۹ ^{**}	۴/۸۷ ^{**}	۱/۰۳ ^{**}	۱۴۹/۹۱ ^{**}	۱۰۴/۹۰ ^{**}	۰/۷۷ [*]	۱۶	(C)
۷۶/۸۸ ^{**}	۱/۲۱ ^{**}	۰/۱۰ ^{**}	۱۰۹/۹۴ ^{**}	۸۴/۱۸ ^{**}	۱/۳۰ ^{**}	۱۶	(C) × (A)
۵۸/۶۱ ^{**}	۰/۲۲ ^{**}	۰/۰۲ ^{**}	۶۳/۳۶ ^{**}	۴۸/۴۱ [*]	۱/۱۳ ^{**}	۴۸	(C) × (B)
۳۷/۶۴ ^{**}	۰/۱۹ ^{**}	۰/۰۰۶ ^{ns}	۷۹/۹۱ ^{**}	۲۲/۵۲ [*]	۱/۱۴ ^{**}	۴۸	× (B) × (A) (C)
۱۶/۴۹	۰/۰۸	۰/۰۰۴	۲۱/۱۷	۱۵/۵۱	۰/۳۸	۲۵۶	اشتباه c
۱۷/۳۲	۹/۸۱	۹/۳۸	۱۴/۱۸	۱۳/۷۸	۱۴/۲۱		(C.V.٪)

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۴-۲۲- تجزیه واریانس صفات زراعی، عملکرد و اجزای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواسستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)

منابع تغییرات	درجه آزادی	تعداد پنجه بارور	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه	میانگین مربعات (MS)		
					عملکرد دانه	عملکرد بیولوژیک	شاخص برداشت
بلوک	۲	۰/۰۴	۲/۵۷	۵/۶۴	۰/۰۰۱	۰/۰۶	۳۷/۹۷
(A)	۱	۴۸/۲۱**	۱۲۷۰/۲۸**	۲۱۳۵۹/۸۱**	۲۲/۵۹**	۱۳۴/۳۲**	۱۶۴۳/۲۸*
اشتباه a	۲	۰/۰۲	۰/۶۸	۰/۶۸	۰/۰۱۳	۰/۰۳	۵۲/۰۹
(B)	۳	۰/۹۱**	۲۴/۳۹**	۱۲۹/۳۹**	۰/۱۹**	۰/۱۵ ^{ns}	۳۰۰/۷۵**
(B) × (A)	۳	۱/۳۱**	۱۸/۳۹*	۲۵۶/۷۹**	۰/۰۵*	۱/۷۰**	۳۸۹/۵۴**
اشتباه b	۱۲	۰/۱۵	۳/۸۸	۸/۷۸	۰/۰۱۰	۰/۰۶	۲۰/۷۵
(C)	۶	۴/۴۷**	۹۴/۵۲**	۲۰۸/۳۱**	۰/۳۳**	۱/۷۹**	۱۸۵/۹۴**
(C) × (A)	۶	۲/۲۹**	۷۰/۳۷**	۱۹۹/۲۲**	۰/۱۵**	۱/۰۹**	۱۵۹/۳۵**
(C) × (B)	۱۸	۰/۲۷*	۱۷/۲۳**	۴۵/۷۳**	۰/۰۰۹ ^{ns}	۰/۱۳**	۲۶/۰۶*
(B) × (A)	۱۸	۰/۴۷**	۱۶/۵۰**	۸۰/۲۸**	۰/۰۲**	۰/۱۷**	۳۵/۷۳**
(C) ×							
اشتباه c	۹۶	۰/۱۴	۴/۳۲	۸/۷۷	۰/۰۰۶	۰/۰۵	۱۲/۸۵
(/C.V.)		۸/۶۳	۷/۶۶	۸/۱۲	۸/۴۰	۷/۲۹	۱۲/۴۱

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۴-۲۳- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواسترینوئید و ژنوتیپ بر صفت تعداد پنجه بارور در سال اول (۹۶-۹۷)

صفت تعداد پنجه بارور								
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش			
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)			
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۳±۰	۴/۳۳±۰/۳۳	۵/۳۳±۰/۳۳	۶±۰	۲±۰	۳/۳۳±۰/۳۳	۳/۶۷±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۳۳
۱۳۹۲	۳/۶۷±۰/۳۳	۳/۶۷±۰/۶۷	۴±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۳±۰	۴±۰	۴±۰	۵/۳۳±۰/۳۳
۱۳۹۹	۴/۶۷±۰/۳۳	۵±۰/۵۸	۴/۳۳±۰/۳۳	۵±۰	۴±۰	۴±۰	۴±۰	۴/۳۳±۰/۳۳
۱۹۹۸	۴±۰/۵۸	۴/۳۳±۰/۳۳	۴±۰	۵/۳۳±۰/۳۳	۴±۰	۴±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۵±۰
۲۸۵۳	۴±۰	۴/۳۳±۰/۳۳	۵/۳۳±۰/۳۳	۵±۰	۳/۶۷±۰/۳۳	۴±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۴±۰
۳۵۰۶	۳±۰/۵۸	۴/۳۳±۰/۳۳	۴±۰	۵/۶۷±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۳۳
۳۷۲۹	۴/۳۳±۰/۶۷	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۳۳	۵/۳۳±۰/۳۳	۲/۶۷±۰/۳۳	۴±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۵/۳۳±۰/۳۳
۳۷۳۷	۳/۶۷±۰/۳۳	۴±۰	۵±۱	۵/۳۳±۰/۳۳	۳/۶۷±۰/۳۳	۳/۶۷±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۳۳	۴±۰/۵۸
۴۰۵۶	۴±۰	۴±۰/۵۸	۵±۱	۵±۰/۵۸	۴/۶۷±۰/۳۳	۴±۰	۵±۰	۴/۶۷±۰/۳۳
۴۲۲۸	۴±۰/۵۸	۴±۱	۵/۶۷±۰/۸۸	۵/۳۳±۰/۳۳	۳±۰	۴±۰	۵/۶۷±۰/۳۳	۵±۰
مهرگان	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۳۳	۵/۶۷±۰/۳۳	۵±۰	۴±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۳۳
نیک نژاد	۴/۶۷±۰/۳۳	۴±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۵/۳۳±۰/۳۳	۲/۳۳±۰/۳۳	۵±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۵/۳۳±۰/۳۳
پارسی	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۳۳	۳±۰	۴±۰	۵/۳۳±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۸۸
روشن	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۳۳	۵±۰/۵۸	۳±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۳۳	۵±۰/۵۸
سیروان	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۳۳±۰/۶۷	۵±۰	۴/۳۳±۰/۶۷	۴±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۵±۰/۵۸
سیوند	۴/۳۳±۰/۳۳	۴/۶۷±۰/۳۳	۵/۳۳±۰/۳۳	۵±۰/۵۸	۴±۰	۵±۰	۴±۰	۴/۳۳±۰/۳۳
استار	۴/۳۳±۰/۳۳	۴±۰	۴/۶۷±۰/۳۳	۵/۶۷±۰/۳۳	۳/۳۳±۰/۳۳	۴±۰	۵±۰	۴/۳۳±۰/۳۳

LSD (۰/۵) ۰/۷۸

جدول ۴-۲۴- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر صفت وزن هزار دانه سال اول (۹۶-۹۷)

وزن هزار دانه (گرم)											
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش						
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)						
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۲۸/۶۷±۰/۶۷	۳۲/۷۳±۳/۱۴	۳۴/۶۳±۳/۱۵	۴۸/۵۷±۱/۷۳	۲۳/۹۷±۴/۷۸	۲۴/۷۳±۱/۶۲	۲۹/۷۷±۲/۲۳	۳۲/۶۸±۳/۰۵			
۱۳۹۲	۲۷/۵۷±۳/۸۷	۳۰/۰۳±۰/۵۲	۳۴/۴±۱/۵۱	۳۹/۵±۲/۶۹	۲۲/۴۷±۴/۵۹	۲۵/۳۷±۰/۸۹	۳۴/۶۳±۲/۷۵	۳۴/۸۷±۱/۶۱			
۱۳۹۹	۲۹/۱±۲/۶۲	۳۶/۳±۱/۳۷	۳۶±۱/۹۷	۳۶/۴۷±۲/۰۵	۲۰/۴±۰/۴۶	۲۲/۵۹±۰/۳	۲۹/۴۷±۳/۶۵	۳۰/۱۷±۱/۹۴			
۱۹۹۸	۳۳/۸۷±۱/۲	۳۶/۴±۱/۲۳	۳۸/۱±۱/۷۶	۴۰/۷۷±۳/۶۳	۲۸/۴۳±۱/۰۷	۲۵/۱۷±۱/۸	۳۰/۱۳±۴/۸۳	۳۲/۴۷±۵/۴			
۲۸۵۳	۲۶/۲±۲/۶۴	۳۲/۳±۱/۳۹	۳۷/۱۷±۲/۵۹	۳۵/۹۳±۳/۳۲	۲۲/۰۷±۳/۰۳	۲۷/۰۳±۰/۹۸	۳۴/۲۳±۱/۲۷	۳۲/۳۳±۳/۴۳			
۳۵۰۶	۲۸/۵۷±۰/۸۱	۳۵/۵±۲/۸۶	۳۹/۷۳±۱/۱۶	۳۷/۰۷±۳/۹۹	۲۳/۷۷±۳/۸۴	۲۴/۷۲±۳/۴۴	۳۰/۶۳±۲/۰۱	۳۷/۰۷±۱/۶۱			
۳۷۲۹	۲۵/۵±۰/۹۹	۲۷/۵۳±۲/۰۹	۳۵/۱۷±۰/۶۴	۴۱/۸±۱۰/۱۵	۲۰/۷۳±۱/۳۴	۲۴±۲/۶	۳۷/۳۷±۲/۴	۲۷/۸۳±۰/۹۳			
۳۷۳۷	۲۹/۸۳±۱/۱۹	۳۳/۷۳±۳/۱۸	۴۲/۱۷±۲/۸۷	۴۰/۹۳±۵/۱۷	۲۳/۹۳±۱/۴۷	۲۹/۳۳±۲/۹۵	۳۴/۷۳±۰/۴۸	۳۴/۰۸±۰/۶۶			
۴۰۵۶	۳۰/۹۳±۲/۲۲	۳۰/۲۷±۵/۱۲	۳۵/۳±۲/۱	۳۵/۰۷±۴/۷۹	۲۵/۳۳±۰/۵۸	۳۰/۲±۱/۷۱	۳۵±۲/۵۵	۳۶/۵۲±۲/۱			
۴۲۲۸	۳۲/۱۷±۱/۹۴	۳۱/۸۳±۳/۳۳	۳۹/۹۷±۰/۱۹	۳۹/۶۷±۳/۲۸	۲۵/۰۷±۲/۲۶	۲۸/۵۷±۳/۱۴	۳۷/۱±۲/۵۷	۳۶/۶۸±۳/۰۶			
مهرگان	۳۵/۷۳±۲/۷۴	۳۵/۴۳±۱/۸۲	۴۲/۸۷±۰/۹۷	۳۹±۱/۵۹	۳۰/۴±۲	۳۱/۰۷±۲/۴۳	۳۶/۵۳±۲/۵۱	۳۷/۳۳±۳/۱۸			
نیک نژاد	۲۸/۴۷±۱/۸۴	۳۶/۵±۲/۶۶	۳۹/۳۷±۰/۴۷	۴۲/۱۷±۱/۵۴	۲۲±۰/۲۶	۲۷/۸۳±۶/۲۸	۳۰/۲±۲/۸۱	۳۰/۷±۲/۵			
پارسی	۳۹/۴±۱/۶۳	۴۰/۹۳±۲/۸۷	۴۰/۲۳±۱/۰۱	۴۲/۵۳±۱/۶۸	۳۱/۳±۰/۸۱	۳۲±۲/۴	۳۸/۸۳±۳/۳۹	۳۶/۸۷±۱/۸۸			
روشن	۳۳/۸±۱/۰۸	۴۰/۴۳±۲/۳۵	۴۵/۵±۰/۷۲	۴۵/۷±۰/۹۲	۲۴/۵۳±۱/۳	۲۵/۴±۱/۳۹	۳۴/۸۷±۲/۴۸	۳۶/۱۳±۳/۹۴			
سیروان	۲۹/۳۳±۰/۴۵	۳۴/۸±۴/۶۶	۳۸/۵۷±۱/۳۹	۳۸/۳۷±۴/۴۱	۲۱/۵۷±۰/۴۸	۲۵/۹۳±۱/۶۹	۳۳/۳۷±۲/۱۷	۳۴/۶±۰/۶۷			
سیوند	۴۱±۰/۸۷	۴۱/۷۷±۰/۶۱	۴۲/۹۳±۳/۳۲	۴۱/۲۳±۳/۱۸	۲۴/۰۷±۱/۹۴	۲۵/۲±۳/۲۱	۳۰/۰۷±۱/۰۳	۳۰/۷۷±۶/۰۴			
استار	۳۳/۲۳±۱/۱۹	۳۳/۳۷±۱/۷۳	۳۸/۱۳±۱/۶۵	۳۸/۳±۷/۰۷	۲۲/۶۷±۲/۲۹	۲۸/۵±۴/۶۱	۳۳/۲±۰/۸۹	۳۰/۹±۰/۸۵			

LSD (٪۵) ۴/۶۷

جدول ۴-۲۵- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر تعداد دانه در سنبله سال اول (۹۷-۹۶)

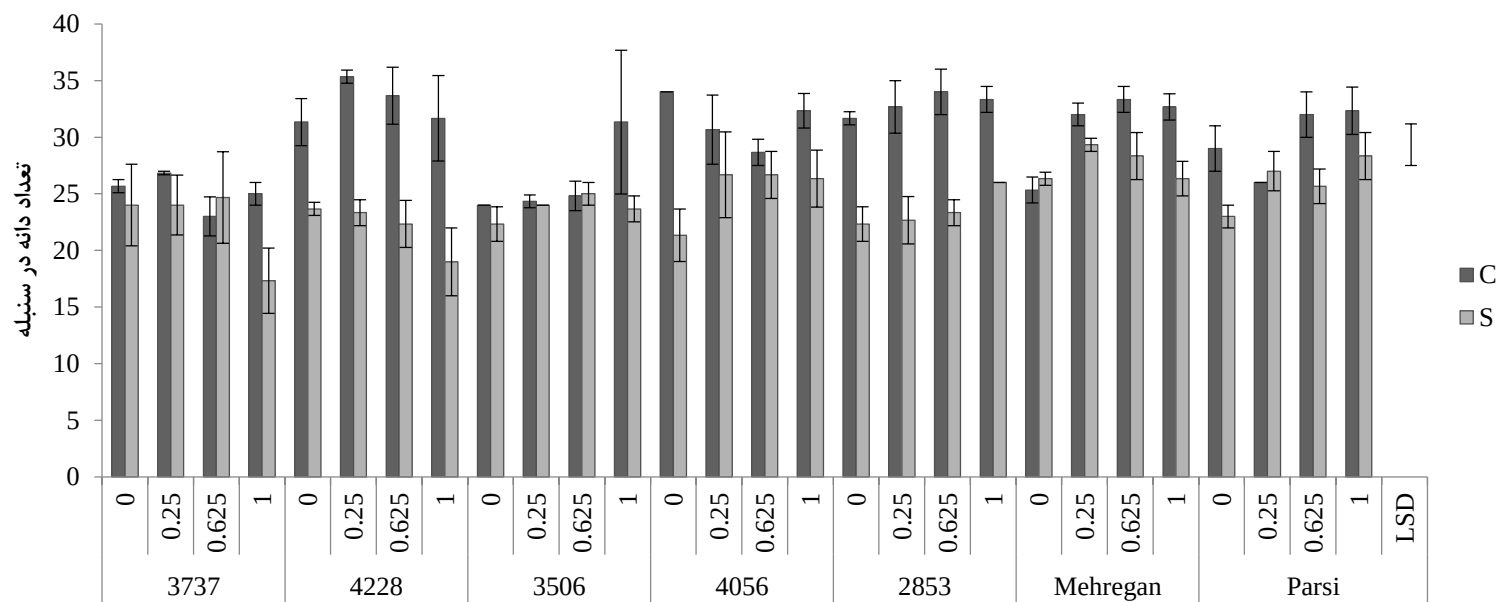
تعداد دانه در سنبله											
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش						
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)						
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۳۲±۱/۵۳	۳۱/۳۳±۱/۸۶	۳۲/۶۷±۰/۳۳	۳۲/۶۷±۱/۷۶	۲۵±۲/۶۵	۲۷±۲/۶۵	۳۰/۳۳±۴/۴۸	۳۳/۶۷±۴/۱۸	۲۵±۲/۶۵	۲۷±۲/۶۵	۳۰/۳۳±۴/۴۸
۱۳۹۲	۲۵±۱/۱۵	۲۸±۲/۰۸	۳۳/۶۷±۰/۸۸	۳۱±۱/۵۳	۱۶/۶۷±۰/۳۳	۲۷±۰/۵۸	۳۰±۳/۰۶	۲۱/۳۳±۱/۴۵	۱۶/۶۷±۰/۳۳	۲۷±۰/۵۸	۳۰±۳/۰۶
۱۳۹۹	۲۸±۰/۵۸	۲۹/۶۷±۰/۸۸	۳۳/۶۷±۱/۲	۳۵/۳۳±۱/۲	۱۸/۶۷±۲/۶	۱۸/۶۷±۱/۳۳	۲۵/۳۳±۲/۶	۲۷/۶۷±۱/۴۵	۱۸/۶۷±۲/۶	۱۸/۶۷±۱/۳۳	۲۵/۳۳±۲/۶
۱۹۹۸	۲۴/۳۳±۰/۸۸	۳۱/۴۷±۱/۰۷	۳۴±۰	۳۴±۲/۵۲	۲۰/۶۷±۰/۶۷	۲۱±۳	۲۸±۲/۰۸	۲۷±۴/۳۶	۲۰/۶۷±۰/۶۷	۲۱±۳	۲۸±۲/۰۸
۲۸۵۳	۲۶±۲/۰۸	۲۶±۱/۵۳	۳۲/۳۳±۱/۸۶	۳۳/۶۷±۴/۹۸	۲۱±۰/۵۸	۲۷/۳۳±۰/۸۸	۲۹±۴/۱۶	۲۸/۳۳±۲/۶۷	۲۱±۰/۵۸	۲۷/۳۳±۰/۸۸	۲۹±۴/۱۶
۳۵۰۶	۲۵/۳۳±۰/۶۷	۳۴/۳۳±۱/۲	۳۴/۶۷±۱/۳۳	۳۵/۶۷±۱/۸۶	۲۰±۲/۰۸	۲۷/۶۷±۱/۲	۳۲/۶۷±۱/۷۶	۳۲/۶۷±۲/۴	۲۰±۲/۰۸	۲۷/۶۷±۱/۲	۳۲/۶۷±۱/۷۶
۳۷۲۹	۲۶/۱۳±۲/۴۴	۲۹/۶۷±۴/۳۷	۳۶/۳۳±۳/۱۸	۳۶±۴/۰۴	۲۲/۳۳±۱/۳۳	۲۴/۳۳±۱/۲	۲۹±۴/۹۳	۳۴/۳۳±۲/۴	۲۲/۳۳±۱/۳۳	۲۴/۳۳±۱/۲	۲۹±۴/۹۳
۳۷۳۷	۲۴/۶۷±۰/۸۸	۳۰/۶۷±۱/۷۶	۳۴/۳۳±۰/۶۷	۳۳/۶۷±۲/۰۳	۲۰/۳۳±۱/۷۶	۲۵/۳۳±۱/۶۷	۲۷/۳۳±۳/۱۸	۲۸±۲/۵۲	۲۰/۳۳±۱/۷۶	۲۵/۳۳±۱/۶۷	۲۷/۳۳±۳/۱۸
۴۰۵۶	۲۴/۳۳±۲/۰۳	۲۸/۳۳±۰/۳۳	۳۱±۰/۵۸	۳۳±۱/۷۳	۱۹/۶۷±۲/۰۳	۲۰/۳۳±۱/۲	۲۳/۶۷±۰/۳۳	۲۳/۳۳±۰/۸۸	۱۹/۶۷±۲/۰۳	۲۰/۳۳±۱/۲	۲۳/۶۷±۰/۳۳
۴۲۲۸	۲۸±۲/۳۱	۳۱/۳۳±۲/۶	۳۷/۶۷±۲/۱۹	۴۰/۶۷±۴/۳۳	۲۱/۶۷±۰/۸۸	۲۳/۳۳±۱/۴۵	۲۵/۳۳±۵/۳۶	۲۷/۳۳±۱/۸۶	۲۱/۶۷±۰/۸۸	۲۳/۳۳±۱/۴۵	۲۵/۳۳±۵/۳۶
مهرگان	۲۷±۱/۵۳	۳۱/۶۷±۱/۲	۳۱/۶۷±۲/۶	۳۹/۳۳±۰/۶۷	۲۶/۳۳±۰/۳۳	۲۷/۳۳±۲/۶	۲۸/۳۳±۱/۲	۲۹±۲/۵۲	۲۶/۳۳±۰/۳۳	۲۷/۳۳±۲/۶	۲۸/۳۳±۱/۲
نیک نژاد	۳۲±۰/۵۸	۳۴/۳۳±۱/۲	۳۴/۳۳±۱/۲	۳۶/۶۷±۳/۲۸	۱۶±۰	۲۲/۶۷±۲/۴	۲۵/۳۳±۴/۹۱	۲۸/۶۷±۴/۲۶	۱۶±۰	۲۲/۶۷±۲/۴	۲۵/۳۳±۴/۹۱
پارسی	۲۷/۳۳±۰/۸۸	۳۳/۶۷±۱/۸۶	۳۶/۶۷±۱/۴۵	۳۶±۰/۵۸	۲۲/۶۷±۱/۳۳	۲۶/۳۳±۲/۰۳	۲۶/۳۳±۴/۸۴	۲۷/۳۳±۲/۹۶	۲۲/۶۷±۱/۳۳	۲۶/۳۳±۲/۰۳	۲۶/۳۳±۴/۸۴
روشن	۳۴/۶۷±۰/۳۳	۳۵±۳/۷۹	۳۵±۰/۵۸	۳۶±۳/۴۶	۲۶/۶۷±۱/۸۶	۲۶/۶۷±۲/۹۶	۲۹/۶۷±۱/۲	۲۸/۳۳±۱/۴۵	۲۶/۶۷±۱/۸۶	۲۶/۶۷±۲/۹۶	۲۹/۶۷±۱/۲
سیروان	۲۵±۰/۵۸	۳۰±۲	۳۲/۶۷±۲/۱۹	۳۲/۳۳±۰/۸۸	۱۹/۳۳±۱/۶۷	۳۰±۰/۵۸	۳۳/۶۷±۰/۸۸	۳۱/۳۳±۱/۴۵	۱۹/۳۳±۱/۶۷	۳۰±۰/۵۸	۳۳/۶۷±۰/۸۸
سیوند	۲۶/۳۳±۱/۲	۳۲±۲	۳۴±۲	۳۳/۳۳±۳/۸۴	۲۱±۳/۲۱	۲۶±۴/۱۶	۲۹/۳۳±۱/۷۶	۲۹/۳۳±۱/۳۳	۲۱±۳/۲۱	۲۶±۴/۱۶	۲۹/۳۳±۱/۷۶
استار	۳۶/۳۳±۱/۲	۳۸±۴/۱۶	۴۱/۳۳±۲/۹۱	۳۹/۶۷±۲/۷۳	۲۳/۶۷±۰/۸۸	۲۷±۲/۶۵	۳۰/۳۳±۴/۴۸	۲۹/۶۷±۴/۱۸	۲۳/۶۷±۰/۸۸	۲۷±۲/۶۵	۳۰/۳۳±۴/۴۸
LSD (٪۵) ۴/۶۷											

جدول ۴-۲۶- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر عملکرد بیولوژیک در سال اول (۹۶-۹۷)

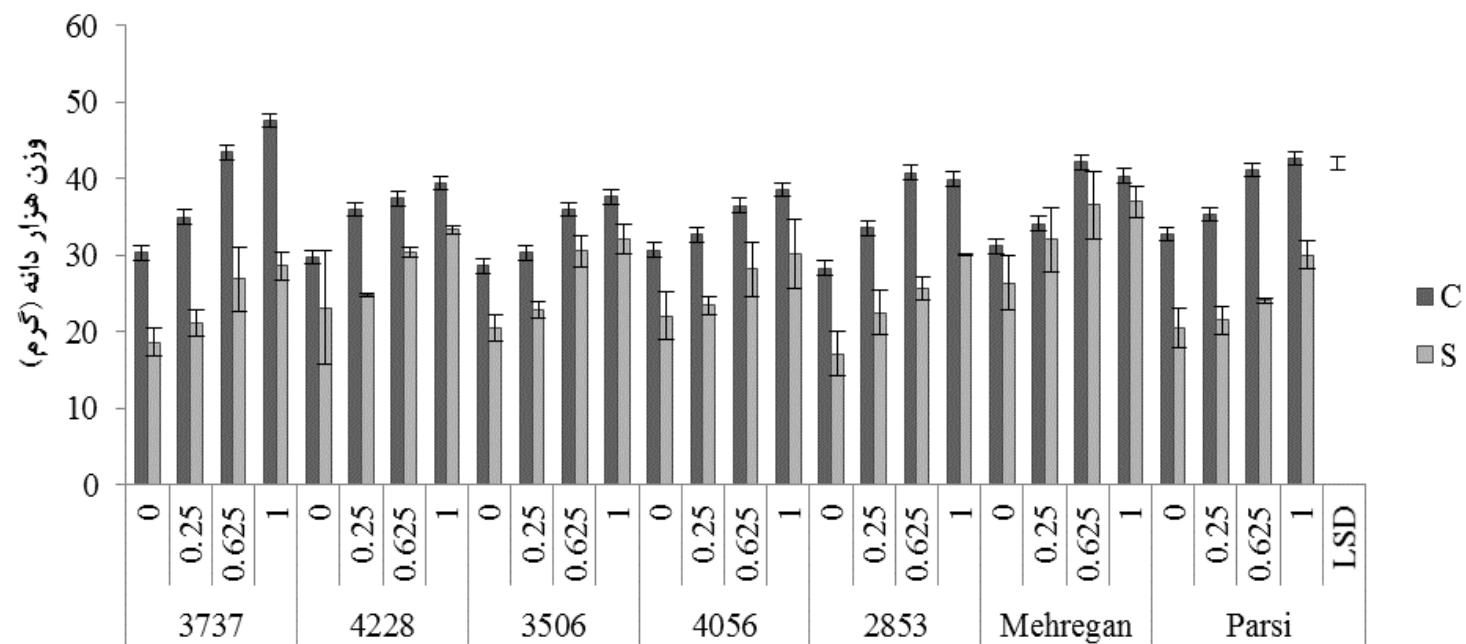
عملکرد بیولوژیک (کیلوگرم بر مترمربع)								
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش			
	هورمون (میلی گرم در لیتر)				هورمون (میلی گرم در لیتر)			
	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	۰	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۲/۰۱±۰/۳	۲/۴±۰/۱۸	۳±۰/۰۷	۳/۱۶±۰/۰۴	۱/۷۷±۰/۱۵	۱/۹۴±۰/۰۶	۱/۹۷±۰/۰۳	۲/۰۹±۰/۰۳
۱۳۹۲	۲/۷۳±۰/۱۲	۲/۹۹±۰/۰۱	۳/۳۹±۰/۱۷	۴/۲±۰/۴۹	۲/۳۳±۰/۱۱	۲/۵۴±۰/۰۹	۲/۵۶±۰/۰۱	۲/۷۶±۰/۰۲
۱۳۹۹	۳/۰۳±۰/۲۱	۳/۱۸±۰/۲۵	۳/۷±۰/۱۲	۴/۰۸±۰/۰۵	۲/۲۸±۰/۲۸	۲/۵۵±۰/۰۳	۲/۷۵±۰/۰۳	۲/۸۴±۰/۰۴
۱۹۹۸	۲/۵۸±۰/۲۵	۲/۹۳±۰/۰۶	۳/۳۲±۰/۳۲	۳/۲۶±۰/۰۴	۱/۷۴±۰/۱۷	۱/۸۲±۰/۰۶	۱/۹۴±۰/۰۲	۲/۰۹±۰/۰۳
۲۸۵۳	۳/۷۹±۰/۳۷	۳/۹±۰/۲۹	۴/۵۵±۰/۰۶	۴/۹۴±۰/۲	۲/۶۹±۰/۰۵	۲/۷۶±۰/۰۳	۲/۷۶±۰/۱۵	۲/۸۸±۰/۰۶
۳۵۰۶	۳/۶۹±۰/۲۱	۳/۷۵±۰/۱۹	۴/۶۵±۰/۳۴	۴/۵۸±۰/۱۳	۲/۴۷±۰/۲	۲/۷۲±۰/۱۲	۲/۸۲±۰/۰۸	۲/۹۳±۰/۰۶
۳۷۲۹	۲/۵۴±۰/۴۶	۳/۰۵±۰/۱۲	۲/۹۹±۰/۰۳	۳/۲±۰/۱۶	۱/۸۷±۰/۲۳	۲/۱۴±۰/۰۶	۲/۲۸±۰/۰۴	۲/۳۹±۰/۰۲
۳۷۳۷	۴/۰۴±۰/۱۵	۴/۱۴±۰/۱۶	۴/۴۵±۰/۰۵	۴/۹±۰/۱۸	۲/۶±۰/۲۷	۲/۸۶±۰/۱۱	۲/۷۹±۰/۰۱	۲/۹۲±۰/۰۲
۴۰۵۶	۳/۶۳±۰/۳	۴/۰۸±۰/۱۱	۴/۳۱±۰/۱۶	۴/۷±۰/۲۳	۲/۳۲±۰/۱۱	۲/۵۵±۰/۰۵	۲/۸۲±۰/۰۹	۲/۹۳±۰/۰۳
۴۲۲۸	۳/۷۹±۰/۵۷	۴/۱۶±۰/۳۹	۵/۲۹±۰/۱۵	۵/۸۲±۰/۲۶	۲/۳±۰/۱۵	۲/۵۵±۰/۰۳	۲/۶۹±۰/۰۴	۲/۸۵±۰/۰۶
مهرگان	۳/۳۱±۰/۱۴	۳/۴±۰/۱۳	۳/۷۴±۰/۰۱	۲/۰۱±۰/۳۳	۲/۷۱±۰/۱۸	۲/۸۳±۰/۰۴	۲/۹۴±۰/۰۳	۲/۹۷±۰/۰۸
نیک نژاد	۲/۶۹±۰/۰۷	۲/۸۶±۰/۰۷	۳/۲±۰/۱۵	۲/۸۲±۰/۰۸	۱/۹۳±۰/۱۲	۲/۰۳±۰/۰۸	۲/۱۴±۰/۱۱	۲/۲۳±۰/۱
پارسی	۳/۰۶±۰/۱	۳/۲۲±۰/۰۸	۳/۷۲±۰/۱۶	۳/۸۹±۰/۱۵	۲/۰۱±۰/۱۲	۱/۸۷±۰/۰۵	۱/۹۳±۰/۰۴	۱/۹۷±۰/۰۵
روشن	۳/۱۳±۰/۲۵	۳/۵±۰/۱	۳/۸۶±۰/۰۷	۳/۸۷±۰/۱	۲/۴۳±۰/۲۳	۲/۵۲±۰/۰۷	۲/۵۹±۰/۰۲	۲/۷۱±۰/۰۵
سیروان	۲/۷۳±۰/۲۲	۳/۱۸±۰/۰۴	۳/۴۲±۰/۱۳	۳/۴۲±۰/۲۷	۱/۷±۰/۱۷	۲/۰۱±۰/۰۴	۲/۱±۰/۰۴	۲/۲±۰/۰۸
سیوند	۲/۵۶±۰/۴۸	۳/۱۲±۰/۳	۴/۱۶±۰/۱۱	۲/۹۸±۰/۶۶	۱/۴۴±۰/۳۴	۲/۰۵±۰/۱۵	۲/۰۸±۰/۱	۲/۴±۰/۰۶
استار	۲/۶۳±۰/۲۶	۳/۰۵±۰/۰۸	۳/۶۱±۰/۱۷	۳/۴۵±۰/۱۱	۱/۸۴±۰/۱	۱/۸۶±۰/۰۶	۲/۰۱±۰/۰۱	۲/۳۷±۰/۰۳
LSD (%) ۰/۹۷								

جدول ۴-۲۷- مقایسه میانگین اثرات متقابل تیمار کم آبیاری، کاربرد هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ بر شاخص برداشت در سال اول (۹۶-۹۷)

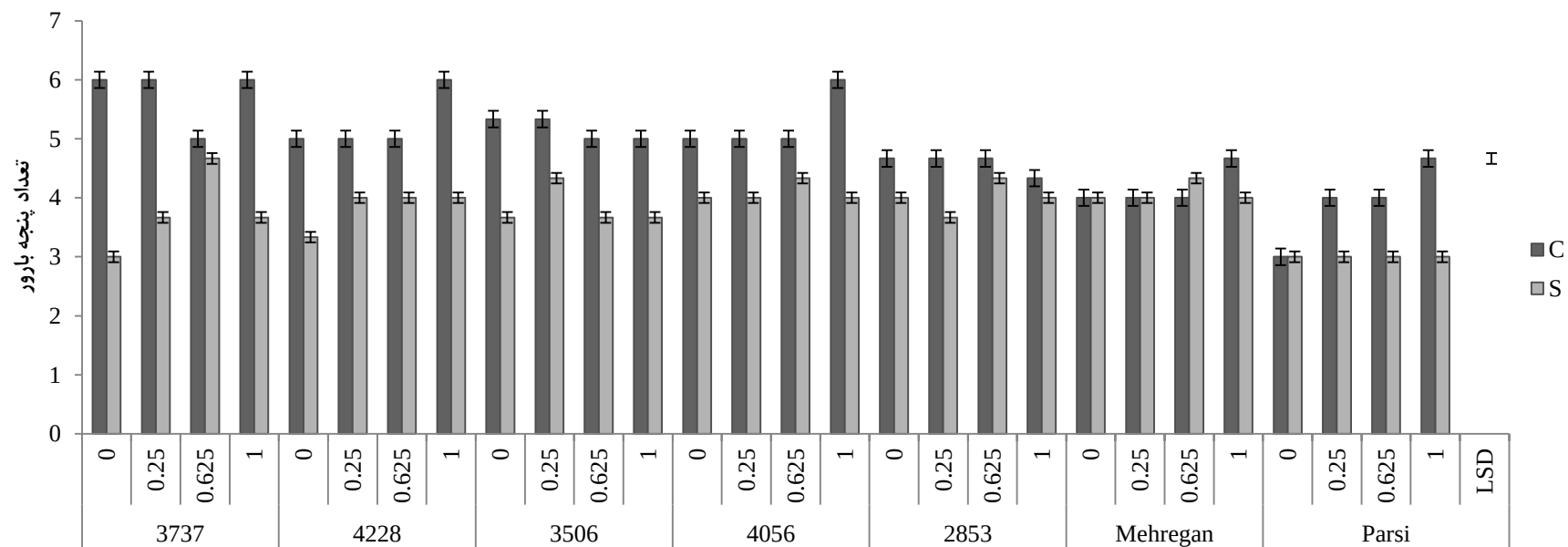
شاخص برداشت (درصد)								
ژنوتیپ	بدون تنش				تنش			
	هورمون (میلی گرم در لیتر)	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱	هورمون (میلی گرم در لیتر)	۰/۲۵	۰/۶۲۵	۱
۱۳۵۴	۲۳/۱۸±۵/۴۸	۲۵/۹±۰/۲۳	۲۷/۶۴±۱/۵۳	۳۰/۰۸±۲/۷۱	۱۲/۲۴±۱/۸۶	۱۳/۲۱±۲/۵۱	۱۵/۰۷±۱/۱	۱۹/۴۴±۱/۰۵
۱۳۹۲	۲۰/۳۶±۱/۵۵	۲۲/۶۳±۰/۷۲	۲۴/۹۷±۰/۶	۲۳/۷۶±۲/۸	۸/۴±۱/۸۸	۱۰/۲۶±۰/۳۳	۱۲/۴۲±۰/۸۵	۱۷/۹۷±۰/۳۷
۱۳۹۹	۲۰/۷۹±۰/۷۲	۲۰/۵۷±۱/۲۸	۲۵/۶۵±۱/۶	۲۴/۹۲±۰/۸	۷/۷۴±۱/۶۷	۱۰/۹۸±۰/۴۹	۱۵/۷۷±۰/۳۱	۱۷/۱۲±۱
۱۹۹۸	۳۰/۲۴±۳/۶۴	۲۸/۰۳±۲/۹۸	۳۳/۰۶±۴/۶۶	۳۶/۵۶±۰/۹۸	۱۹/۵۴±۳	۲۱/۹۹±۱/۹۵	۲۶/۱۹±۱/۳۳	۲۹/۶۵±۰/۸۱
۲۸۵۳	۲۶/۴۸±۳/۵۴	۲۷/۶±۳/۱۶	۳۱/۵۱±۰/۶۴	۳۲/۳۳±۰/۹۹	۱۷/۹۶±۱/۴۴	۱۶/۵۵±۰/۸۲	۲۲/۰۹±۱/۷۷	۲۳/۴۶±۰/۴۱
۳۵۰۶	۲۵/۱۲±۲/۴۹	۲۶/۴۲±۱	۳۰/۸۱±۱/۸۱	۳۰/۷±۱/۰۱	۱۹/۳۶±۲/۹۲	۲۰/۴۵±۱/۵۹	۲۲/۹±۰/۹۱	۲۳/۸۷±۰/۹۱
۳۷۲۹	۲۶/۹۷±۷/۰۶	۲۶/۳۷±۲/۳۸	۳۱/۸۷±۱/۰۶	۳۲/۵۲±۱/۵۵	۱۶/۹۱±۳/۶۷	۱۹/۹۴±۱/۴۲	۱۹/۲۸±۰/۶۲	۱۹/۸۴±۰/۳۲
۳۷۳۷	۲۵/۷۵±۲/۶۸	۲۶/۳۶±۱/۴۶	۳۰/۰۱±۰/۱۵	۲۸/۳۱±۱/۷۹	۱۶/۴۱±۴/۳۴	۲۰/۶۲±۱/۴۶	۲۲/۵۲±۱/۳۲	۲۰/۷۴±۱/۲۱
۴۰۵۶	۳۲/۸۵±۱/۹	۳۲/۲۲±۳/۹۶	۳۶/۱۵±۲/۳۸	۳۶/۴۴±۱	۲۳/۱۸±۲/۲۶	۲۸/۲۲±۰/۵۹	۲۶/۴۶±۲/۸۹	۲۸/۶۶±۱/۱۶
۴۲۲۸	۳۲/۷۸±۷/۱۸	۳۲/۵۲±۴/۰۶	۳۶/۴۹±۱/۲۹	۳۷/۷۶±۰/۶۷	۲۵/۷۱±۱/۶۹	۳۰/۱۲±۰/۹۵	۳۸/۶۸±۰/۷۳	۳۹/۲۱±۰/۵۱
مهرگان	۲۶/۸۳±۲/۱۱	۲۷/۵۵±۱/۷۳	۳۰/۸۵±۰/۶۷	۳۴/۳۲±۸/۵۵	۱۶/۲±۰/۸۷	۱۷/۴۹±۰/۱۳	۳۶/۶۶±۰/۶۷	۳۴/۵۹±۱/۵
نیک نژاد	۳۰/۹۷±۱/۳۹	۳۰/۵۹±۰/۴۴	۳۳/۰۶±۳/۰۲	۳۴/۸۴±۱/۲۲	۱۹/۷۳±۰/۸۲	۲۱/۳±۱/۱۲	۲۱/۷۷±۳/۲۸	۲۴/۲۹±۲/۷۴
پارسی	۲۱/۸۳±۱/۹۱	۲۱/۵۲±۰/۱۴	۲۴/۳۸±۱/۱	۲۴/۲۳±۱/۲	۱۵/۸۵±۰/۹۳	۱۵/۵۷±۰/۵۷	۲۱/۰۵±۰/۵۷	۲۱/۳±۰/۵
روشن	۲۳/۳۵±۳/۰۲	۲۰/۷۹±۱/۴۲	۲۴±۱/۶	۲۵/۴±۰/۹۳	۱۲/۴۶±۲/۰۶	۱۴/۲±۰/۸۲	۱۷/۲۱±۰/۷۸	۱۷/۴۹±۱/۳۹
سیروان	۱۵/۵±۰/۵۵	۱۵/۸۱±۱/۸۵	۱۹/۳۶±۱/۵۸	۱۹/۴۳±۲/۳۴	۹/۶۴±۱/۵۸	۱۱/۹۸±۱/۴۸	۱۵/۳±۰/۵۴	۱۱/۲۹±۲/۳۶
سیوند	۲۷/۰۴±۱۰/۰۳	۲۷/۲±۲/۷۴	۳۲/۸۹±۰/۵۶	۳۵/۹۱±۸/۶۷	۱۴/۸۵±۴/۳۸	۱۴/۱۴±۰/۵۷	۱۹/۵۷±۰/۶۴	۲۹/۴۴±۱/۶۴
استار	۲۱/۲۲±۱/۰۵	۲۰/۲۹±۰/۵۷	۲۵/۹۱±۱/۶۵	۲۶/۲۱±۰/۴۶	۱۶/۲۹±۲/۰۱	۱۵/۴±۳/۲	۱۸/۵۵±۱/۶	۱۸/۸۷±۰/۶۴
LSD (۵٪) ۴/۶۹								



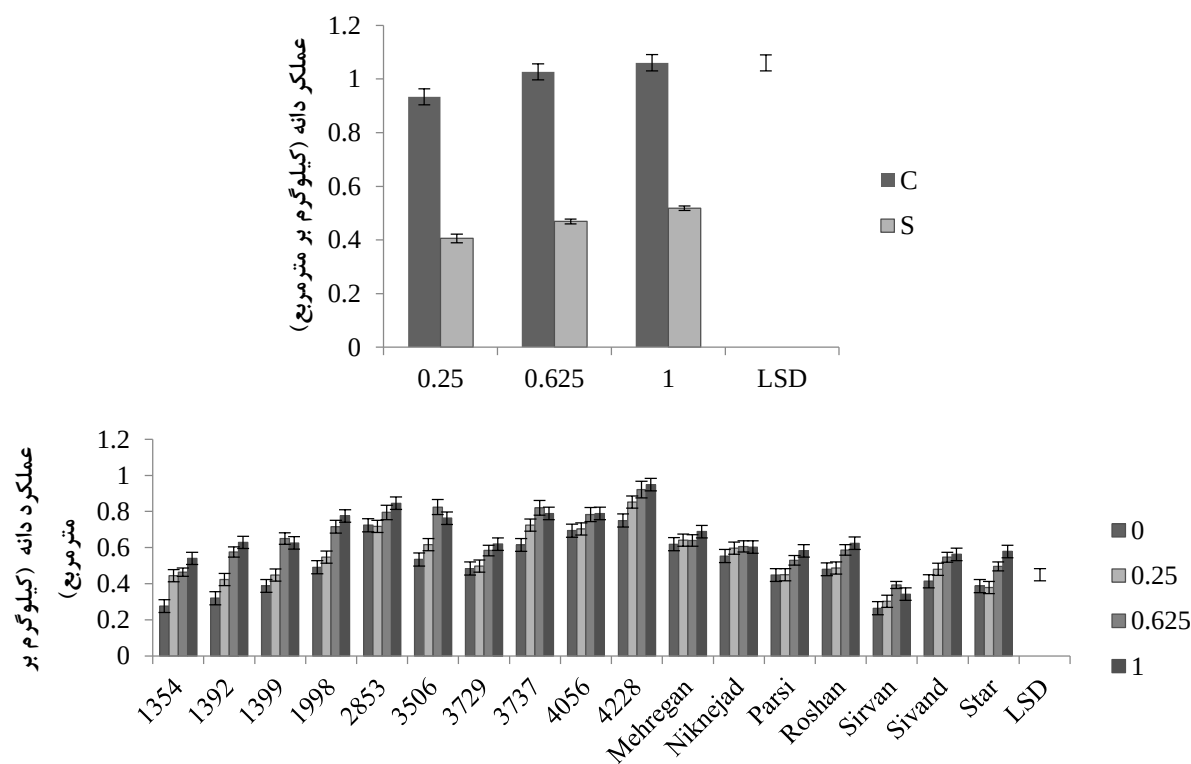
شکل ۴-۱۶- مقایسه میانگین تعداد دانه در سنبله ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.



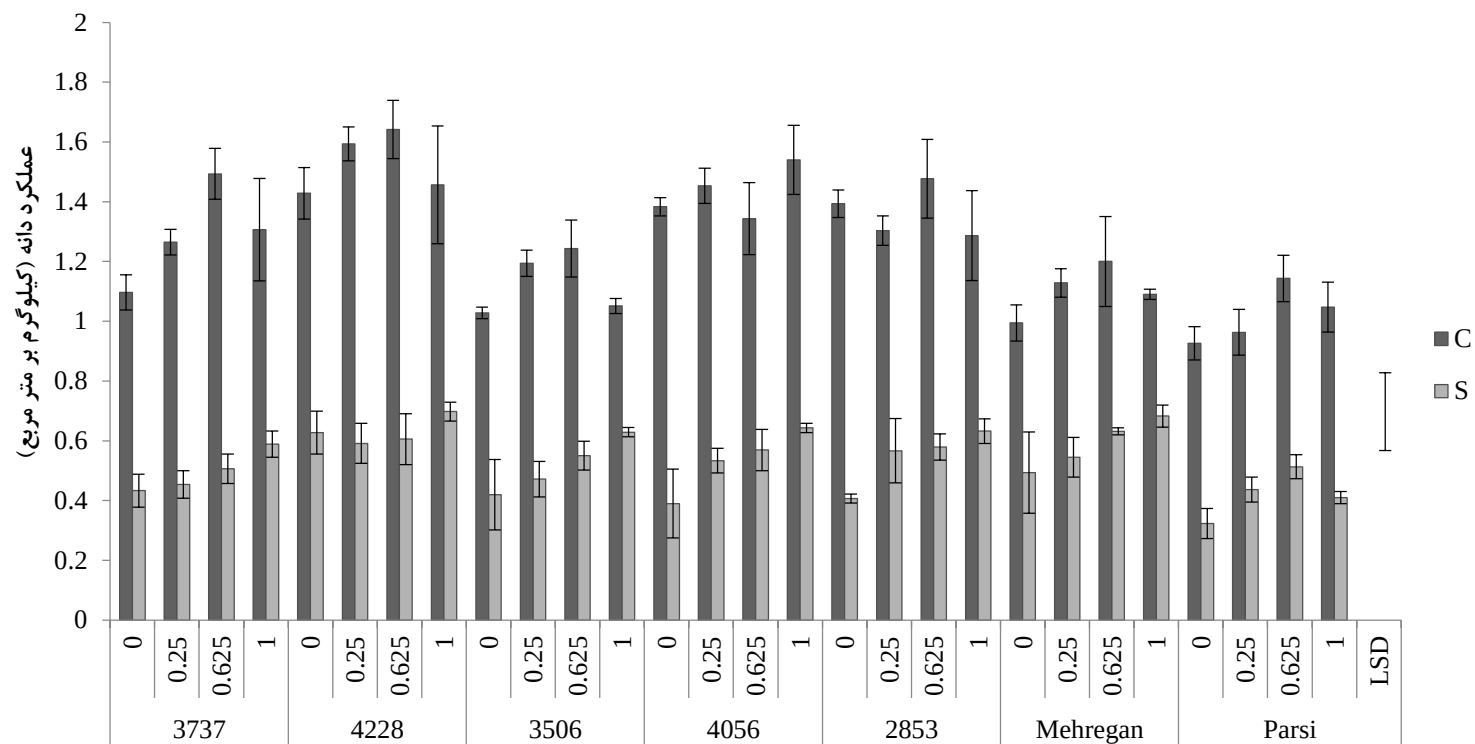
شکل ۴-۱۷- مقایسه میانگین وزن هزار دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.



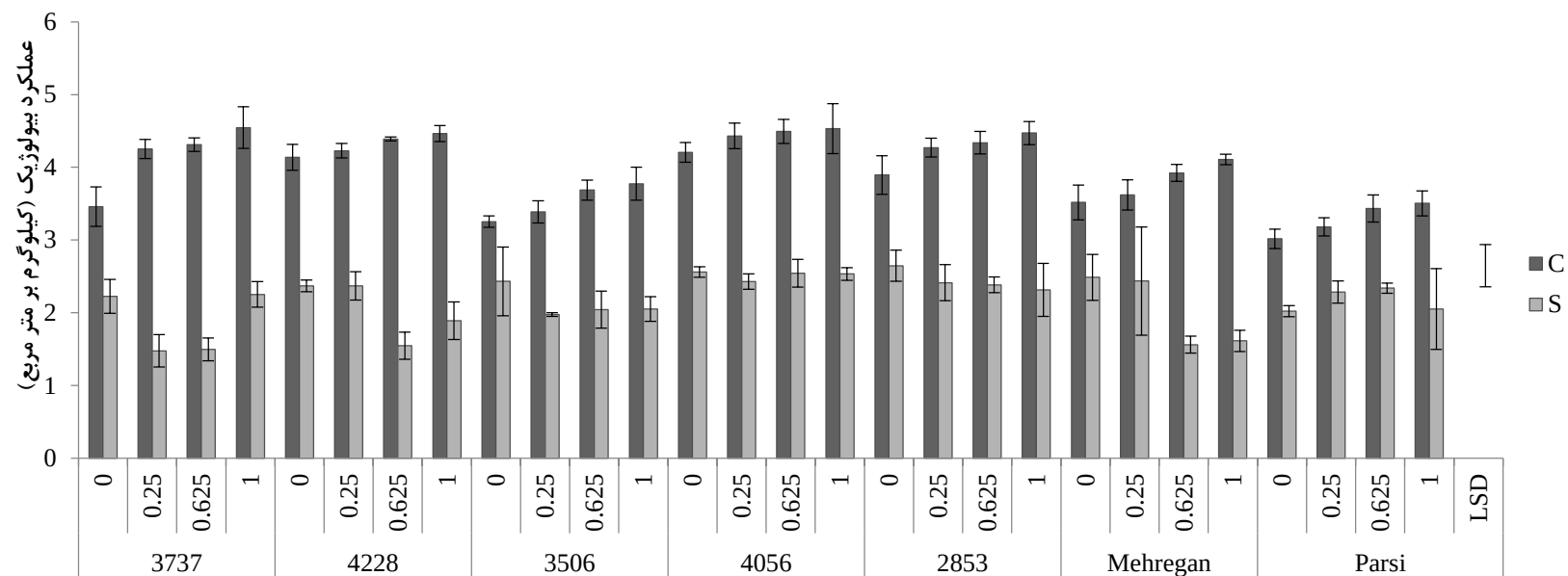
شکل ۴-۱۸- مقایسه میانگین تعداد پنجه بارور ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون دربراسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.



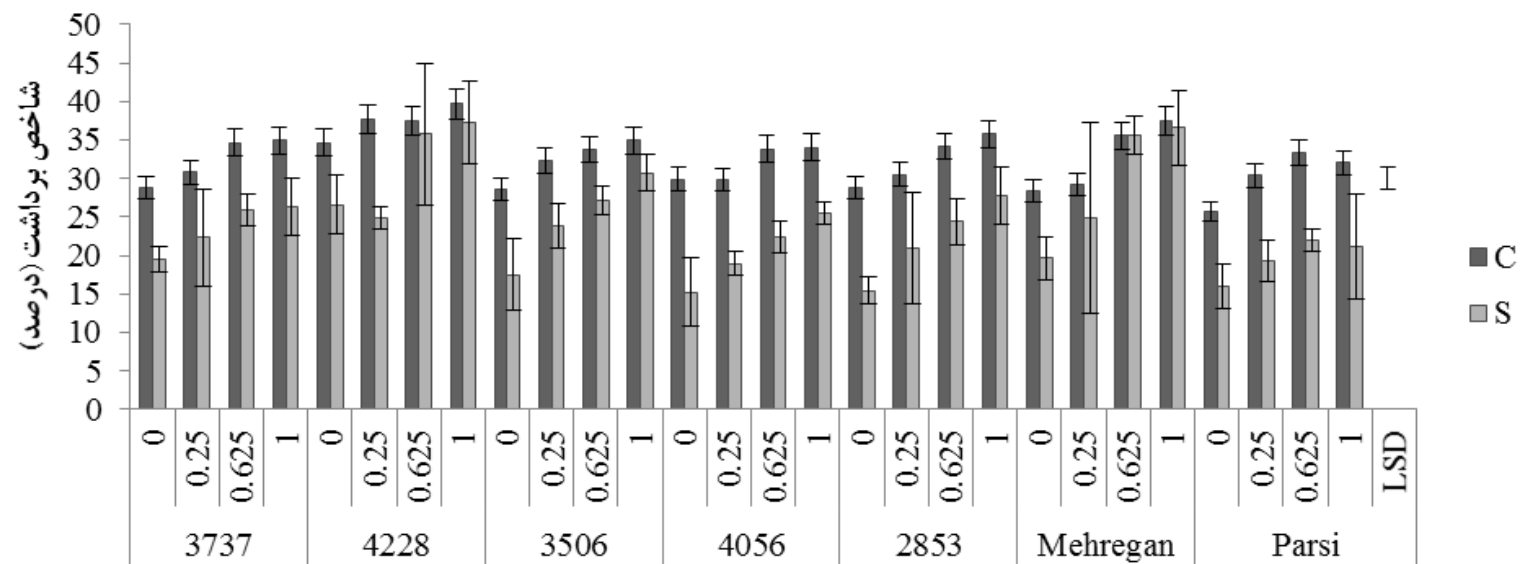
شکل ۴-۱۹- مقایسه میانگین عملکرد دانه در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (الف)، مقایسه میانگین عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) (ب)، مقایسه میانگین عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) (ج) در سال اول آزمایش.



شکل ۴-۲۰- مقایسه میانگین عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواسستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش. میانگین‌های دارای همپوشانی یکسان، براساس انحراف معیار (SD)، تفاوت معنی‌دار ندارند.



شکل ۴-۲۱- مقایسه میانگین عملکرد بیولوژیک ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینواستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش



شکل ۴-۲۲- مقایسه میانگین شاخص برداشت ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش کم آبی (S) و بدون تنش (C) و کاربرد سطوح مختلف هورمون براسینوآستروئید (۰، ۰/۲۵، ۰/۶۲۵ و ۱ میلی گرم در لیتر) در سال دوم آزمایش.

۴-۵- شاخص‌های تحمل به خشکی

به منظور شناسایی ارقام متحمل به خشکی، مقادیر عملکرد دانه در شرایط بدون تنش (Y_p)، عملکرد دانه در شرایط تنش کم آبیاری (Y_s)، درصد کاهش عملکرد دانه و شاخص‌های ارزیابی تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در جداول ۴-۲۱ و ۴-۲۲ ارائه شده است. در سال اول آزمایش ژنوتیپ‌های ۴۲۲۸، ۴۰۵۶ و ۲۸۵۳ بالاترین عملکرد دانه را در شرایط بدون تنش به خود اختصاص دادند. در سال دوم آزمایش نیز بالاترین عملکرد دانه در شرایط بدون تنش از ژنوتیپ‌های ۴۲۲۸، ۲۸۵۳ و ۴۰۵۶ به دست آمد. در شرایط تنش کم آبی در هر دو سال آزمایش، بالاترین عملکرد دانه از ژنوتیپ ۴۲۲۸ به دست آمد. با این حال در سال اول آزمایش، بیشترین درصد کاهش عملکرد دانه از ژنوتیپ‌های ۱۳۹۲، ۱۳۹۹ و ۲۸۵۳ به دست آمد و در سال دوم آزمایش بیشترین درصد کاهش عملکرد دانه از ژنوتیپ‌های ۴۰۵۶ و ۲۸۵۳ به دست آمد. کمترین درصد کاهش عملکرد دانه نیز در سال اول از ژنوتیپ ۴۲۲۸ و در سال دوم آزمایش از ژنوتیپ‌های مهرگان و ۴۲۲۸ به دست آمد (جداول ۴-۲۱ و ۴-۲۲). حفظ پتانسیل عملکرد دانه در شرایط تنش را می‌توان به عنوان یک معیار فیزیولوژیک تحمل به تنش کم آبی در نظر گرفت (احمدی و همکاران، ۱۳۸۴) به نظر می‌رسد که ارقام با درصد زیاد کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش کم آبی به عنوان ارقام حساس به تنش مطرح شوند (احمدی و همکاران، ۱۳۸۷). از طرف دیگر استفاده از عملکرد اقتصادی و شاخص‌های تحمل که براساس عملکرد ارقام در هر دو محیط تنش و بدون تنش تنظیم شده‌اند، مهم‌ترین استراتژی به منظور بهبود پتانسیل عملکرد تحمل ارقام نسبت به تنش کم آبی می‌باشند. با توجه به عملکرد دانه در شرایط بدون تنش و تنش کم آبی می‌توان ژنوتیپ‌ها را به چهار گروه A (عملکرد بالاتر از میانگین در هر دو شرایط تنش و بدون تنش)، B (عملکرد بالاتر از میانگین در شرایط بدون تنش)، C (عملکرد بالاتر از میانگین در شرایط تنش)، D (عملکرد پایین‌تر از میانگین در هر دو شرایط تنش و بدون تنش) تفکیک نمود. از نظر فرناندز (۱۹۹۲) بهترین معیار آن است که بتواند گروه A را از سایر گروه‌ها تشخیص دهد.

شاخص SSI^۱ که نشان دهنده حساسیت به تنش و تحمل نسبی به تنش رطوبتی ژنوتیپ‌ها است، هر چه کوچکتر باشد به همان اندازه نیز حساسیت آن ژنوتیپ به خشکی کمتر خواهد بود. در این آزمایش استفاده از شاخص SSI نشان داد که در سال اول آزمایش ژنوتیپ ۴۲۲۸ و در سال دوم آزمایش ژنوتیپ مهرگان کمترین میزان شاخص SSI را به خود اختصاص دادند و متحمل‌ترین ژنوتیپ‌ها نسبت به تنش کم‌آبیاری بودند (جداول ۴-۲۱ و ۴-۲۲). در سال اول آزمایش ژنوتیپ ۴۲۲۸ دارای عملکرد بالاتر از عملکرد دانه میانگین در شرایط تنش و بدون تنش بود و براساس مدل فرناندز (۱۹۹۲) در گروه A قرار می‌گیرد، درحالی که ژنوتیپ مهرگان در سال دوم آزمایش دارای عملکرد بالاتر از عملکرد دانه میانگین در شرایط تنش و پایین‌تر از عملکرد دانه میانگین در شرایط بدون تنش بود و براساس مدل فرناندز (۱۹۹۲) در گروه C قرار می‌گیرد. شیرین زاده و همکاران (۱۳۸۷) در رابطه با شاخص SSI بیان کردند که بهتر است از این شاخص در حذف ارقام حساس و نه گزینش ارقام متحمل به تنش استفاده کرد، که در این صورت در سال اول آزمایش ژنوتیپ‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۹ با بالاترین میزان SSI و عملکرد پایین‌تر از عملکرد دانه میانگین در شرایط تنش و بدون تنش براساس مدل فرناندز (۱۹۹۲) در گروه D قرار می‌گیرند و لذا به عنوان حساس‌ترین ژنوتیپ‌ها شناسایی شدند (جداول ۴-۲۱ و ۴-۲۲). اما در سال دوم آزمایش که ژنوتیپ‌های ۴۰۵۶ و ۲۸۵۳ بالاترین میزان SSI را به خود اختصاص دادند هر دو ژنوتیپ دارای عملکرد بالاتر از عملکرد دانه میانگین در شرایط بدون تنش و پایین‌تر از عملکرد دانه میانگین در شرایط تنش بودند و لذا براساس مدل فرناندز (۱۹۹۲) در گروه B قرار می‌گیرند (جداول ۴-۲۱ و ۴-۲۲). استفاده از شاخص TOL^۲ در ارزیابی ژنوتیپ‌ها در واقع حساسیت ژنوتیپ‌ها را به شرایط تنش کم آبی نشان می‌دهد. براساس شاخص TOL، تحمل نسبی بیشتر متعلق به ژنوتیپی است که TOL کوچکتری داشته باشد. در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، ژنوتیپ‌های ۱۳۵۴ و سیروان در سال اول آزمایش و ژنوتیپ مهرگان در سال دوم آزمایش متحمل‌ترین

¹ Stress Susceptibility Index

² Tolerance

ژنوتیپ‌ها بودند. در سال اول آزمایش هر دو ژنوتیپ و براساس مدل فرناندز (۱۹۹۲) در گروه D قرار می‌گیرند. با این حال در سال دوم آزمایش، ژنوتیپ مهرگان براساس مدل فرناندز (۱۹۹۲) در گروه B قرار می‌گیرد. بنابراین مشخص می‌شود که شاخص TOL در تشخیص ژنوتیپ‌های گروه A چندان دقیق نبوده است. همچنین هرچه مقدار شاخص $SSPI^1$ بزرگتر باشد نشان دهنده حساسیت بیشتر ژنوتیپ به خشکی می‌باشد (فرشادفر و همکاران، ۲۰۱۳). در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، در سال اول آزمایش ژنوتیپ ۱۳۵۴ و در سال دوم آزمایش ژنوتیپ مهرگان کمترین میزان شاخص $SSPI$ را به خود اختصاص دادند (جداول ۴-۲۱ و ۴-۲۲).

به اعتقاد برخی از محققان (محمدی و همکاران، ۲۰۱۰؛ فرشادفر و همکاران، ۲۰۱۳) یک ژنوتیپ با عملکرد مناسب تحت شرایط مطلوب، باید در شرایط کمتر مساعد نیز عملکرد خوبی تولید کند تا بتواند به عنوان یک ژنوتیپ مناسب برای شرایط تنش خشکی در نظر گرفته شود. در واقع پایین بودن این شاخص‌ها لزوماً بر بالا بودن عملکرد در شرایط مناسب یا تنش دلالت ندارد (فرشادفر و همکاران، ۲۰۱۳). با نگاهی به مقادیر شاخص‌ها مشخص می‌شود که ژنوتیپ ۱۳۵۴ که توسط شاخص‌های TOL و $SSPI$ متحمل شناخته شد، نه به دلیل تولید عملکرد مناسب در شرایط تنش، بلکه صرفاً به علت پایین بودن درصد تغییرات عملکرد، توسط این شاخص‌ها به عنوان ژنوتیپ متحمل به تنش انتخاب شد و از آنجایی که پایین بودن درصد تغییرات به عنوان یک فاکتور مقاومت به تنش، بیشتر ارزش فیزیولوژی دارد تا زراعی، می‌توان نتیجه گرفت که انتخاب براساس شاخص درصد حساسیت به تنش ($SSPI$) و تحمل به تنش (TOL) باعث گزینش ژنوتیپ‌هایی با عملکرد به نسبت پایین در محیط دارای تنش می‌گردد، که چنین ژنوتیپ‌هایی مطابق با گزارش مقدم و هادی‌زاده (مقدم و هادی‌زاده، ۱۳۸۱) به علت عملکرد پایین، از نظر زراعی نامطلوب می‌باشند. براساس شاخص MP^2 از میان ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، ژنوتیپ ۴۲۲۸ بالاترین بهره‌وری میانگین را در هر دو سال آزمایش به

¹Stress Susceptibility Percentage Index

² Mean Productivity

خود اختصاص داد و ژنوتیپ‌های سیروان و پارسی به ترتیب در سال اول و دوم آزمایش کمترین بهره‌وری میانگین را به خود اختصاص دادند (جداول ۴-۲۱ و ۴-۲۲). ژنوتیپ ۴۲۲۸ براساس مدل فرناندز (۱۹۹۲) در گروه A و ژنوتیپ‌های سیروان و پارسی در گروه D قرار می‌گیرند. برخی پژوهشگران اعلام نمودند که شاخص MP در گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به تنش نسبت به شاخص‌های SSI و TOL بهتر عمل می‌کند (مقدم و هادی زاده، ۱۳۸۱). شاخص ^۱STI در انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به تنش کارایی زیادی دارد و مقدار بالای شاخص STI حاکی از تحمل بیشتر ژنوتیپ نسبت به تنش کم آبی است (شیرین زاده و همکاران، ۱۳۸۷). با توجه به عملکرد دانه ژنوتیپ‌های مورد بررسی در دو شرایط بدون تنش و تنش کم آبی، در هر دو سال آزمایش ژنوتیپ ۴۲۲۸ بالاترین میزان STI را به خود اختصاص داد و ژنوتیپ‌های سیروان و پارسی به ترتیب در سال اول و دوم آزمایش کمترین میزان STI را به خود اختصاص دادند (جداول ۴-۲۱ و ۴-۲۲).

شاخص‌های ^۲GMP و ^۳HARM نیز مانند شاخص‌های STI و MP هر چه بالاتر باشند، تحمل در برابر تنش کم آبی بیشتر است (فرناندز و همکاران، ۱۹۹۶؛ بلوم، ۲۰۰۱). از نظر شاخص‌های GMP و HARM در هر دو سال آزمایش ژنوتیپ ۴۲۲۸ بالاترین مقدار را کسب کرد. کمترین میزان شاخص‌های GMP و HARM، در سال اول آزمایش از ژنوتیپ سیروان و در سال دوم آزمایش از ژنوتیپ ۳۵۰۶ به دست آمد (جداول ۴-۲۱ و ۴-۲۲). مجیدی و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند که شاخص‌های GMP، STI و HARM توانایی مشابهی در تفکیک ژنوتیپ‌های حساس و مقاوم به خشکی گلرنگ در هر دو محیط دارند. براساس شاخص‌های پایداری عملکرد (YSI^۴) و تحمل نسبی به خشکی (RDI^۵)، ژنوتیپ‌های ۴۲۲۸ و مهرگان با مقادیر بالاتر برای این شاخص‌ها متحمل‌ترین و ژنوتیپ‌های ۱۳۹۲ و ۴۰۵۶ حساس‌ترین ژنوتیپ‌ها به تنش کم آبی به ترتیب در سال اول و دوم

¹ Stress Tolerance Index

² Geometric Mean Productivity

³ Harmonic Mean

⁴ Yield Stability Index

⁵ Relative Drought index

آزمایش شناخته شدند (جداول ۲۱-۴ و ۲۲-۴). مقادیر بالاتر برای شاخص‌های YI^1 و DI^2 حاکی از تحمل بیشتر ژنوتیپ به تنش کم آبی می‌باشد (محسنی و همکاران، ۱۳۹۴). براساس این دو شاخص ژنوتیپ ۴۲۲۸ در هر دو سال آزمایش متحمل‌ترین ژنوتیپ بود (جداول ۲۱-۴ و ۲۲-۴). براساس شاخص YI ژنوتیپ‌های ۱۳۹۲ و پرسی به ترتیب در سال اول و دوم آزمایش کمترین تحمل به تنش کم آبی را از خود نشان دادند و براساس شاخص DI ژنوتیپ‌های سیروان و پرسی به ترتیب در سال اول و دوم آزمایش حساس‌ترین ژنوتیپ‌ها به تنش کم آبی بودند (جداول ۲۱-۴ و ۲۲-۴). براساس شاخص ATI^3 ، ژنوتیپ‌های ۴۰۵۶، ۴۲۲۸ و ۲۸۵۳ متحمل‌ترین ژنوتیپ‌ها در هر دو سال آزمایش شناخته شدند (جداول ۲۱-۴ و ۲۲-۴). همچنین در سال اول آزمایش ژنوتیپ‌های ۱۳۵۴ و سیروان و در سال دوم آزمایش ژنوتیپ‌های پرسی و مهرگان با کمترین مقدار شاخص ATI ، حساس‌ترین ژنوتیپ‌ها بودند (جداول ۲۱-۴ و ۲۲-۴). براساس شاخص‌های M_sSTI^4 و M_pSTI^5 در سال اول آزمایش ژنوتیپ‌های ۴۲۲۸ و ۴۰۵۶ با بالاترین مقادیر این شاخص‌ها، به عنوان متحمل‌ترین ژنوتیپ‌ها و در سال دوم آزمایش، ژنوتیپ ۴۲۲۸ در هر دو شاخص بالاترین مقدار را به خود اختصاص داد (جداول ۲۱-۴ و ۲۲-۴). ژنوتیپ‌های سیروان و ۱۳۵۴ در سال اول آزمایش و ژنوتیپ ۳۵۰۶ در سال دوم آزمایش کمترین مقدار شاخص M_pSTI را به خود اختصاص دادند (جداول ۲۱-۴ و ۲۲-۴). همچنین کمترین مقدار شاخص M_sSTI در سال اول آزمایش از ژنوتیپ‌های سیروان، ۱۳۹۲ و ۱۳۵۴ و در سال دوم آزمایش از ژنوتیپ پرسی به دست آمد (جداول ۲۱-۴ و ۲۲-۴). فرشادفر و همکاران (۲۰۱۳) عنوان کردند شاخص‌های M_pSTI و M_sSTI از جمله شاخص‌های مناسب برای غربال ژنوتیپ‌های متحمل به تنش کم آبی در گندم می‌باشند. با توجه به این موضوع که شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی با در نظر گرفتن انفرادی شاخص‌های کمی تحمل به خشکی و یا عملکرد دانه در شرایط بدون تنش و تنش

¹ Yield Index

² Drought Index

³ Abiotic Tolerance Index

⁴ Modified Stress Tolerance Index in Moderate and Severe Stress

⁵ Modified Stress Tolerance Index in Optimum Irrigation

کم آبی مشکل است و ممکن است با نتایج متناقضی مواجه شود، لذا به منظور تعیین بهترین و مناسب‌ترین شاخص، همبستگی بین عملکرد دانه ژنوتیپ‌ها در شرایط بدون تنش و تنش محاسبه گردید (جداول ۴-۲۳ و ۴-۲۴). همبستگی بین شاخص‌های تحمل به خشکی و عملکرد می‌تواند به عنوان معیاری مناسب برای انتخاب بهترین ژنوتیپ‌ها و شاخص‌ها به کار رود. به طور کلی شاخص‌هایی که در هر دو شرایط تنش و غیرتنش دارای همبستگی بالایی با عملکرد باشند به عنوان بهترین شاخص‌ها معرفی می‌شوند (نعیمی و همکاران، ۱۳۸۷). با توجه به همبستگی مثبت و معنی‌دار عملکرد دانه در شرایط کنترل در هر دو سال آزمایش با شاخص‌های TOL ، MP ، GMP ، STI ، $MpSTI$ و $MsSTI$ ، ATI و $SSPI$ ، این شاخص‌ها به عنوان بهترین شاخص‌های تحمل به خشکی در شرایط بدون تنش انتخاب شدند (جداول ۴-۲۳ و ۴-۲۴). همچنین در شرایط تنش کم آبی و در هر دو سال آزمایش، همبستگی مثبت و معنی‌دار عملکرد دانه با شاخص‌های GMP ، STI ، $HARM$ ، YI ، $MsSTI$ و DI به دست آمد (جداول ۴-۲۳ و ۴-۲۴). محسنی و همکاران (۱۳۹۴) بیان کردند که شاخص‌های MP ، GMP ، STI ، $HARM$ ، YI و DI و $MSTI$ و $MsSTI$ برای انتخاب ژنوتیپ‌های گندم با پتانسیل و پایداری عملکرد بالا در شرایط تنش رطوبتی جزو مناسب‌ترین شاخص‌ها هستند. سایر پژوهشگران نیز شاخص‌های کمی تحمل به خشکی MP ، GMP ، STI و $HARM$ را به عنوان بهترین شاخص‌ها برای انتخاب ژنوتیپ‌های جو متحمل به خشکی شناسایی و مورد استفاده قرار دادند (حصادی، ۱۳۸۵؛ واعظی و احمدی خواه، ۱۳۸۹).

۴-۵-۱- تجزیه خوشه‌ای بر اساس شاخص‌های خشکی

برای گروه‌بندی ژنوتیپ‌ها بر مبنای شاخص‌های خشکی از تجزیه خوشه‌ای و روش Ward استفاده شد. تحلیل خوشه‌ای فرآیند رده‌بندی، ژنوتیپ‌ها را از نظر شاخص‌های تحمل به خشکی به زیر مجموعه‌هایی تقسیم کرد. درخت سلسله مراتبی (دندروگرام) الگوریتم‌های خوشه‌بندی سلسله مراتبی هستند که ژنوتیپ‌ها را به صورت درخت سلسله مراتبی (دندروگرام) نمایش دادند. این دندوگرام با

رویگرد پایین به بالا یا رویکرد ترکیبی انجام گرفت و در هر مرحله خوشه‌هایی که شباهت بیشتری با یکدیگر دارند ترکیب شدند تا در نهایت یک خوشه حاصل شد. تجزیه خوشه‌ای بر اساس شاخص‌های تحمل به خشکی، ژنوتیپ‌ها را در سه گروه قرار داد (شکل ۴). نه ژنوتیپ در گروه اول قرار گرفتند که شامل چهار ژنوتیپ ناشناخته (۱۳۵۴، ۳۷۲۹، ۱۹۹۸، ۱۳۹۹) و پنج ژنوتیپ شناخته شده (سیروان، پارسی، استار، سیوند و روشن) که ژنوتیپ پارسی به عنوان رقم شاهد حساس به تنش خشکی و ژنوتیپ‌های سیروان و سیوند به عنوان ارقام نیمه حساس به تنش خشکی در این گروه قرار داشتند و گروه دوم شامل هشت ژنوتیپ، که شش ژنوتیپ ناشناخته (۴۰۵۶، ۱۳۹۲، ۳۷۳۷، ۳۵۰۶، ۴۲۲۸، ۲۸۵۳) و ژنوتیپ‌های مهرگان و نیک نژاد به عنوان ارقام شاهد مقاوم به تنش خشکی در گروه دوم قرار گرفتند. در بین شش ژنوتیپ ناشناخته گروه دوم ژنوتیپ ۴۲۲۸ بالاترین عملکرد را در مجموع دو سال و تحت شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل دارا بود و با دو ژنوتیپ شاهد مقاوم به تنش خشکی نیز هم‌شاخه بود. (شکل ۴-۲۳). به نظر می‌رسد با توجه به این نتایج، ژنوتیپ ۴۲۲۸ می‌تواند در برنامه‌های اصلاحی جهت عملکرد بالا در شرایط تنش کم‌آبیاری مورد استفاده قرار گیرد و از روش تجزیه به مولفه‌های اصلی برای درک روابط داخلی و تعیین گروهی متغیرها با بیش‌ترین همبستگی استفاده شود. در این تجزیه گروه اول شامل ژنوتیپ‌هایی بودند که عملکرد خوبی در شرایط تنش کم‌آبیاری و کنترل داشتند ولی گروه دوم به تنش کم‌آبیاری حساس بودند و عملکرد پایینی در زمان تنش کم‌آبیاری داشتند. با توجه به حداکثر فاصله ژنتیکی بین این دو گروه ژنوتیپ از نظر عملکرد و مقاومت به تنش، می‌توان به منظور مطالعات بیشتر در مورد ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی، از طریق ایجاد جمعیت در حال تفرق، از دو رگ‌گیری بین این ژنوتیپ‌ها استفاده نمود (شکل ۴-۲۳).

نتایج این تحقیق نشان داد که ژنوتیپ‌های موجود در گروه‌های مختلف از نظر عملکرد در دو شرایط تنش و عدم تنش و نیز شاخص‌های تحمل به خشکی دارای تنوع بودند بنابراین ارزیابی آنها بر اساس این شاخص‌ها، به ویژه شاخص‌های MP، GMP و STI که همبستگی مثبت و معنی‌داری با یکدیگر و با عملکرد در شرایط تنش و عدم تنش داشتند، می‌تواند منجر به یافتن ژنوتیپ‌هایی با

عملکرد مناسب در هر دو شرایط شود و راه را برای تولید وارسته ساختگی سازگار برای مناطق با آبیاری محدود هموارتر نماید. نتایج حاصل از ترسیم نمودار سه بعدی و گروه‌بندی ژنوتیپ‌ها نشان داد که امکان شناسایی ژنوتیپ‌های دور در مواد ژنتیکی مورد مطالعه و ایجاد جوامع در حال تفرق به منظور نقشه‌یابی و پیشبرد مطالعات اصلاحی تکمیلی وجود دارد (شکل ۴-۲۳).

۴-۵-۲- تجزیه به مولفه‌های اصلی

به منظور بررسی روابط بین شاخص‌ها و عملکرد در شرایط شاهد و تنش، تجزیه به مولفه‌های اصلی صورت گرفت و نمودارهای بای‌پلات به تفکیک گروه‌ها بر اساس این مولفه‌ها ترسیم گردید. بر اساس تجزیه به مولفه‌های اصلی، دو مولفه اول و دوم ۹۸ درصد از تنوع موجود در داده‌ها را به خود اختصاص داده‌اند. در مولفه اول تمام شاخص‌ها به جز شاخص SSI تاثیر مثبت داشتند ولی در مورد مولفه دوم، شاخص‌های K2STI, YR, HM, YI, GMP, YSII تاثیر منفی داشتند. همچنین در مولفه دوم شاخص‌های STI, TOL, MP, DI, K1STI, ATI تاثیر مثبت داشتند. در مورد مولفه اول، شاخص‌های STI بیشترین تاثیر مثبت را به خود اختصاص دادند. در مورد مولفه دوم شاخص SSI بیشترین تاثیر مثبت را داشت به طور کلی که می‌توان مولفه دوم را مولفه حساسیت به تنش خشکی معرفی کرد. در مولفه اول همه شاخص‌ها دارای تاثیر مثبت بیشتری بودند. بر این اساس، مولفه اول را می‌توان مولفه پتانسیل عملکرد نامید بطوریکه انتخاب بر اساس این مولفه، ژنوتیپ‌هایی را گزینش می‌کند که عملکرد بالایی در هر دو محیط تنش و عدم تنش دارند (شکل ۴-۲۴).

در مولفه دوم شاخص SSI بار بیشتری داشت، بنابراین این مولفه را می‌توان مولفه حساسیت نامید. انتخاب براساس این مولفه موجب گزینش ژنوتیپ‌هایی با تحمل پایین و حساسیت به خشکی بالا می‌گردد (توماس و همکاران، ۱۹۹۸). با این حال تنها پایین بودن مقادیر شاخص‌های SSI برای یک ژنوتیپ به منزله مناسب بودن آن جهت کشت در شرایط تنش نیست، زیرا ممکن است ژنوتیپ‌هایی یافت شوند که دارای حساسیت پایین به خشکی باشند ولی دارای عملکرد پایین در هر دو شرایط نیز

باشند (رامیرز و همکاران، ۱۹۹۸). استفاده از تجزیه به مولفه‌های اصلی و نمودار بای‌پلات برای انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی با مطالعات فرشادفر در نخود (فرشادفر و همکاران، ۱۳۸۲) و گل‌آبادی درگندم (گل‌آبادی و همکاران، ۲۰۰۶) تطابق داشت. کایا و همکاران گزارش کردند که ژنوتیپ‌هایی که مولفه اول بیشتر و مولفه دوم کمتری دارند از نمره عملکرد بالا و ژنوتیپ‌هایی که مولفه اول کمتر و مولفه دوم بیشتری دارند از نمره عملکرد پایینی برخوردار می‌باشند (کایا و همکاران، ۲۰۰۲).

با توجه به (شکل ۴-۲۴) ژنوتیپ ۴۰۵۶ مولفه اول بالا و مولفه دوم پایینی داشت که می‌توان این ژنوتیپ را به عنوان ژنوتیپ دارای پتانسیل عملکرد بالا و مقاوم به تنش خشکی معرفی کرد. با توجه به نمودار، ژنوتیپ مهرگان دارای عملکرد نسبتاً بالایی بوده اما به تنش خشکی نیز بسیار حساس می‌باشد و مولفه دوم بالایی دارد که این ژنوتیپ را برای مناطقی که با کم‌آبی روبرو نیستند می‌توان معرفی نمود. ژنوتیپ ۴۲۲۸ دارای مولفه اول نسبتاً بالا بوده و به تنش خشکی نیز تا حدودی مقاوم هستند که می‌توان از آنها در مطالعات اصلاحی بعدی استفاده کرد (شکل ۴-۲۴).

جدول ۴-۲۸- شاخص‌های تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های گندم در سال اول آزمایش (۹۷-۱۳۹۶)

ژنوتیپ	Yp (Kg. m ⁻²)	Ys (Kg. m ⁻²)	Yield Reduction(%)	SSI	TOL	MP	GMP	STI	HARM	RDI	YI	YSI	MpSTI	MsSTI	ATI	SSPI	DI
۱۳۵۴	۰/۴۳۳	۰/۲۱۲	۵۱/۰۴	۰/۹۲۶	۰/۲۲۱	۰/۳۲۲	۰/۳۰۳	۰/۱۲۲	۰/۲۸۴	۱/۰۹۰	۰/۵۴۵	۰/۴۹۰	۰/۰۳۰	۰/۰۳۶	۰/۰۳۰	۱۲/۷۴۷	۰/۲۶۷
۱۳۹۲	۰/۵۵۳	۰/۱۹۳	۶۵/۰۶	۱/۱۸۱	۰/۳۶۰	۰/۳۷۳	۰/۳۲۷	۰/۱۴۲	۰/۲۸۶	۰/۷۷۸	۰/۴۹۷	۰/۳۴۹	۰/۰۵۸	۰/۰۳۵	۰/۰۵۳	۲۰/۷۶۶	۰/۲۷۴
۱۳۹۹	۰/۶۵۸	۰/۲۴۷	۶۲/۴۴	۱/۱۳۳	۰/۴۱۱	۰/۴۵۲	۰/۴۰۳	۰/۲۱۷	۰/۳۵۹	۰/۸۳۶	۰/۶۳۵	۰/۳۷۶	۰/۱۲۵	۰/۰۸۷	۰/۰۷۴	۲۳/۷۰۸	۰/۲۳۹
۱۹۹۸	۰/۸۱۶	۰/۳۳۰	۵۹/۵۱	۱/۰۸۰	۰/۴۸۶	۰/۵۷۳	۰/۵۱۹	۰/۳۶۰	۰/۴۷۰	۰/۹۰۲	۰/۸۵۰	۰/۴۰۵	۰/۳۱۹	۰/۲۶۰	۰/۱۱۳	۲۸/۰۳۹	۰/۳۴۴
۲۸۵۳	۱/۲۰۷	۰/۴۸۳	۶۰/۰۲	۱/۰۹۰	۰/۷۲۵	۰/۸۴۵	۰/۷۶۳	۰/۷۷۷	۰/۶۸۹	۰/۸۹۰	۱/۲۴۱	۰/۴۰۰	۱/۵۰۹	۱/۱۹۶	۰/۲۴۸	۴۱/۸۳۳	۰/۴۹۶
۳۵۰۶	۰/۹۹۰	۰/۴۹۱	۵۰/۳۴	۰/۹۱۴	۰/۴۹۸	۰/۷۴۰	۰/۶۹۷	۰/۶۴۸	۰/۶۵۷	۱/۱۰۶	۱/۲۶۴	۰/۴۹۷	۰/۸۴۷	۱/۰۳۵	۰/۱۵۶	۲۸/۷۶۴	۰/۶۲۷
۳۷۲۹	۰/۷۷۳	۰/۳۵۶	۵۳/۹۱	۰/۹۷۹	۰/۴۱۷	۰/۵۶۵	۰/۵۲۵	۰/۳۶۸	۰/۴۸۸	۱/۰۲۶	۰/۹۱۷	۰/۴۶۱	۰/۲۹۳	۰/۳۰۹	۰/۰۹۸	۲۴/۰۷۶	۰/۴۲۲
۳۷۳۷	۱/۱۶۱	۰/۵۰۷	۵۶/۳۴	۱/۰۲۳	۰/۶۵۴	۰/۸۳۴	۰/۷۶۷	۰/۷۸۵	۰/۷۰۶	۰/۹۷۲	۱/۳۰۳	۰/۴۳۷	۱/۴۱۰	۱/۳۳۳	۰/۲۲۵	۳۷/۷۶۹	۰/۵۶۹
۴۰۵۶	۱/۴۳۶	۰/۶۵۰	۵۴/۷۲	۰/۹۹۳	۰/۷۸۶	۱/۰۴۳	۰/۹۶۶	۱/۲۴۵	۰/۸۹۵	۱/۰۰۸	۱/۶۷۲	۰/۴۵۳	۳/۴۲۲	۳/۴۷۹	۰/۳۴۱	۴۵/۳۶۴	۰/۷۵۷
۴۲۲۸	۱/۴۶۸	۰/۷۴۸	۴۹/۰۴	۰/۸۹۰	۰/۷۲۰	۱/۱۰۸	۱/۰۴۸	۱/۴۶۵	۰/۹۹۱	۱/۱۳۵	۱/۹۲۴	۰/۵۱۰	۴/۲۱۴	۵/۴۲۶	۰/۳۳۹	۴۱/۵۷۶	۰/۹۸۱
مهرگان	۰/۹۸۰	۰/۴۶۴	۵۲/۷۲	۰/۹۵۷	۰/۵۱۷	۰/۷۲۲	۰/۶۷۴	۰/۶۰۶	۰/۶۳۰	۱/۰۵۳	۱/۱۹۲	۰/۴۷۳	۰/۷۷۷	۰/۸۶۱	۰/۱۵۶	۲۹/۸۴۲	۰/۵۶۴
نیک‌نژاد	۰/۹۱۲	۰/۳۸۰	۵۸/۳۴	۱/۰۵۹	۰/۵۳۲	۰/۶۴۶	۰/۵۸۸	۰/۴۶۲	۰/۵۳۶	۰/۹۲۸	۰/۹۷۷	۰/۴۱۷	۰/۵۱۲	۰/۴۴۰	۰/۱۴۰	۳۰/۷۰۳	۰/۴۰۷
پارسی	۰/۷۲۷	۰/۳۱۹	۵۶/۱۵	۱/۰۱۹	۰/۴۰۸	۰/۵۲۳	۰/۴۸۱	۰/۳۰۹	۰/۴۴۳	۰/۹۷۷	۰/۸۱۹	۰/۴۳۹	۰/۲۱۷	۰/۲۰۷	۰/۰۸۸	۲۳/۵۵۸	۰/۳۵۹
روشن	۰/۷۷۸	۰/۳۴۲	۵۶/۰	۱/۰۱۶	۰/۴۳۶	۰/۵۶۰	۰/۵۱۶	۰/۳۵۵	۰/۴۷۵	۰/۹۸۰	۰/۸۸۰	۰/۴۴۰	۰/۲۸۶	۰/۲۷۵	۰/۱۰۱	۲۵/۱۴۶	۰/۳۸۷
سیروان	۰/۴۲۳	۰/۱۹۳	۵۴/۳۳	۰/۹۸۶	۰/۲۳۰	۰/۳۰۸	۰/۲۸۶	۰/۱۰۹	۰/۲۶۵	۱/۰۱۷	۰/۴۹۷	۰/۴۵۷	۰/۰۲۶	۰/۰۲۷	۰/۰۳۰	۱۳/۲۷۸	۰/۲۲۷
سیوند	۰/۸۰۱	۰/۳۹۸	۵۰/۲۴	۰/۹۱۲	۰/۴۰۲	۰/۶۰۰	۰/۵۶۵	۰/۴۲۵	۰/۵۳۲	۱/۱۰۸	۱/۰۲۴	۰/۴۹۸	۰/۳۶۴	۰/۴۴۶	۰/۱۰۲	۲۳/۲۲۹	۰/۵۱۰
استار	۰/۶۰۷	۰/۲۹۷	۵۱/۰۳	۰/۹۲۶	۰/۳۱۰	۰/۴۵۲	۰/۴۲۵	۰/۲۴۰	۰/۳۹۹	۱/۰۹۰	۰/۷۶۴	۰/۴۹۰	۰/۱۱۸	۰/۱۴۰	۰/۰۵۹	۱۷/۸۷۵	۰/۳۷۴

$$\overline{Yp} = ۰/۸۸۶ \text{ و } \overline{Ys} = ۰/۳۸۹ \text{ و } SI = ۰/۵۵۱$$

Ys و Yp به ترتیب عملکرد در شرایط بدون تنش و تنش، $\overline{Yp}$ و $\overline{Ys}$ به ترتیب میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در شرایط بدون تنش و تنش، SI: شدت تنش

جدول ۴-۲۹- شاخص‌های تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های گندم در سال دوم آزمایش (۹۸-۱۳۹۷)

ژنوتیپ	Yp (Kg. m ⁻²)	Ys (Kg. m ⁻²)	Yield Reduction (%)	SSI	TOL	MP	GMP	STI	HARM	RDI	YI	YSI	MpSTI	MsSTI	ATI	SSPI	DI
۳۷۳۷	۱/۰۹۶	۰/۴۳۳	۶۰/۴۷	۰/۹۶۸	۰/۶۶۳	۰/۷۶۵	۰/۶۸۹	۰/۳۴۲	۰/۶۲۱	۱/۰۵۴	۰/۹۸۰	۰/۳۹۵	۰/۲۹۶	۰/۳۲۹	۰/۱۷۱	۲۸/۱۲۷	۰/۳۸۸
۴۲۲۸	۱/۴۲۸	۰/۶۲۷	۵۶/۰۸	۰/۸۹۷	۰/۸۰۱	۱/۰۲۸	۰/۹۴۷	۰/۶۴۵	۰/۸۷۲	۱/۱۷۱	۱/۴۱۹	۰/۴۳۹	۰/۹۴۷	۱/۲۹۹	۰/۲۸۴	۳۳/۹۸۱	۰/۶۲۳
۳۵۰۶	۱/۰۲۸	۰/۴۲۰	۵۹/۱۴	۰/۹۴۶	۰/۶۰۸	۰/۷۲۴	۰/۶۵۷	۰/۳۱۱	۰/۵۹۶	۱/۰۹۰	۰/۹۵۰	۰/۴۰۹	۰/۲۳۶	۰/۲۸۱	۰/۱۵۰	۲۵/۷۸۵	۰/۳۸۸
۴۰۵۶	۱/۳۸۳	۰/۳۹۰	۷۱/۸۱	۱/۱۴۹	۰/۹۹۳	۰/۸۸۷	۰/۷۳۵	۰/۳۸۸	۰/۶۰۸	۰/۷۵۲	۰/۸۸۲	۰/۲۸۲	۰/۵۳۵	۰/۳۰۲	۰/۲۷۴	۴۲/۱۴۱	۰/۲۴۹
۲۸۵۳	۱/۳۹۳	۰/۴۰۷	۷۰/۸۱	۱/۱۳۳	۰/۹۸۷	۰/۹۰۰	۰/۷۵۳	۰/۴۰۸	۰/۶۳۰	۰/۷۷۸	۰/۹۲۰	۰/۲۹۲	۰/۵۷۰	۰/۳۴۵	۰/۲۷۹	۴۱/۸۵۸	۰/۲۶۹
مهرگان	۰/۹۹۵	۰/۴۹۳	۵۰/۴۰	۰/۸۰۶	۰/۵۰۱	۰/۷۴۴	۰/۷۰۱	۰/۳۵۳	۰/۶۶۰	۱/۳۲۳	۱/۱۱۶	۰/۴۹۶	۰/۲۵۲	۰/۴۴۰	۰/۱۳۲	۲۱/۲۶۸	۰/۵۵۴
پارسی	۰/۹۲۶	۰/۳۲۳	۶۵/۱۰	۱/۰۴۲	۰/۶۰۳	۰/۶۲۵	۰/۵۴۷	۰/۲۱۶	۰/۴۷۹	۰/۹۳۱	۰/۷۳۲	۰/۳۴۹	۰/۱۳۳	۰/۱۱۵	۰/۱۲۴	۲۵/۵۸۱	۰/۲۵۵

$$\overline{Yp} = ۱/۱۷۹ \text{ و } \overline{Ys} = ۰/۴۴۲ \text{ و } SI = ۰/۶۲۵$$

Yp و Ys به ترتیب عملکرد در شرایط بدون تنش و تنش، $\overline{Yp}$ و $\overline{Ys}$ به ترتیب میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در شرایط بدون تنش و تنش، SI: شدت تنش

SSI (Stress Susceptibility Index): شاخص حساسیت به تنش

TOL (Tolerance): شاخص تحمل

MP (Mean Productivity): شاخص متوسط بهره‌وری

GMP (Geometric Mean Productivity): میانگین هندسی بهره‌وری

STI (Stress Tolerance Index): شاخص تحمل تنش

HARM (Harmonic Mean): میانگین هارمونیک

RDI (Relative Drought index): شاخص نسبی خشکی

YI (Yield Index): شاخص عملکرد

YSI (Yield Stability Index): شاخص پایداری عملکرد

MpSTI (Modified Stress Tolerance Index): شاخص تحمل به تنش تغییر یافته در شرایط بدون تنش

MsSTI (Modified Stress Tolerance Index): شاخص تحمل به تنش تغییر یافته در شرایط تنش

ATI (Abiotic Tolerance Index): شاخص تحمل غیر زیستی

SSPI (Stress Susceptibility Percentage Index): شاخص درصد حساسیت به تنش

شاخص خشکی: DI (Drought Index)

جدول ۴-۳۰- همبستگی شاخص‌های تحمل به خشکی و عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در سال اول آزمایش (۱۳۹۶-۹۷)

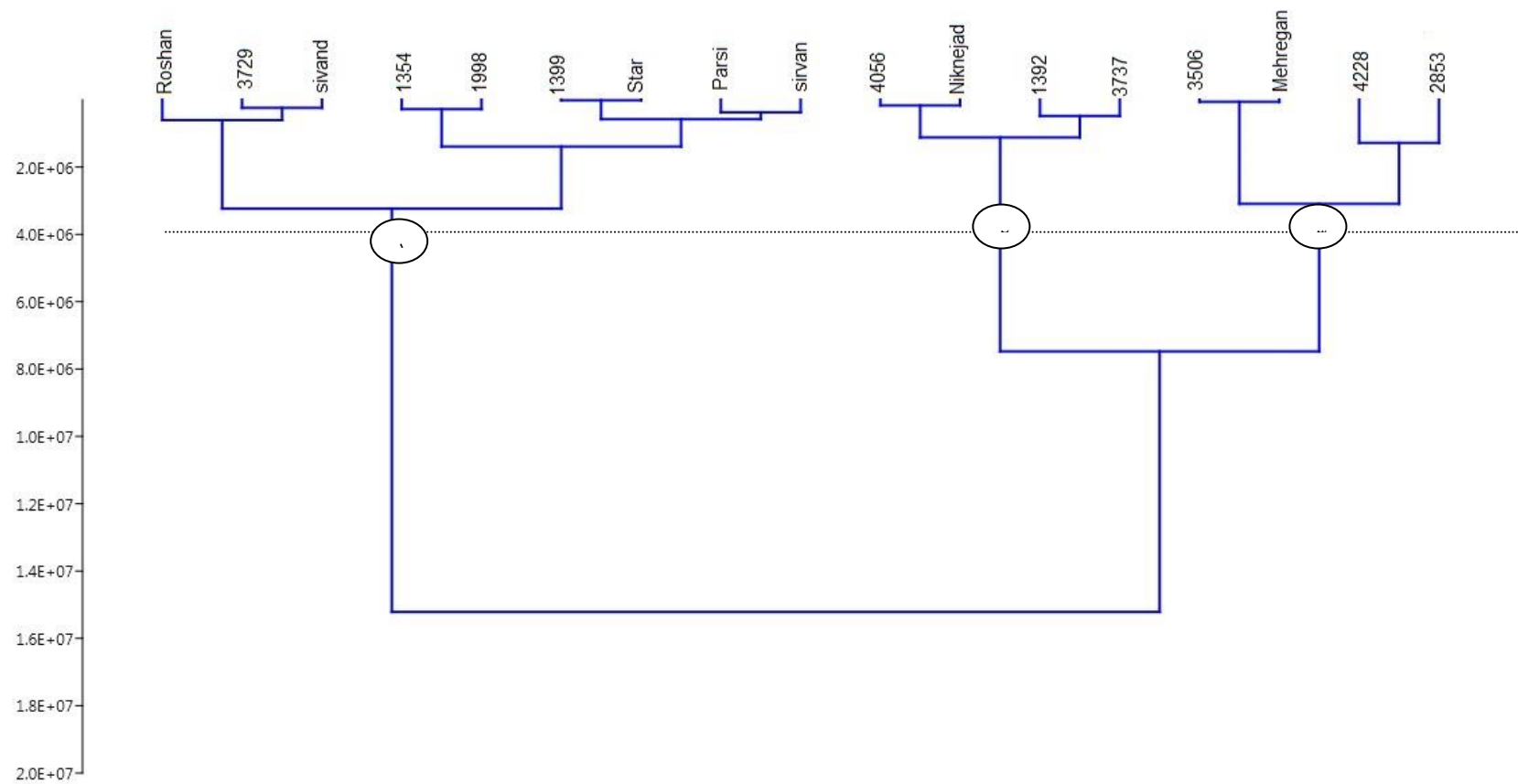
DI	SSPI	ATI	MsSTI	MpSTI	YSI	YI	RDI	HARM	STI	GMP	MP	TOL	SSI	Ys	
۰/۹۱**	۰/۹۷**	۰/۹۹**	۰/۸۵**	۰/۹۰**	۰/۱۸ns	۰/۹۷**	۰/۱۸ns	۰/۹۸**	۰/۹۷**	۰/۹۹**	۰/۹۹**	-۰/۹۷**	-۰/۱۸ns	۰/۹۷**	Yp
۰/۹۸**	۰/۸۹**	۰/۹۶**	۰/۹۰**	۰/۹۲**	۰/۴۰ns	۱**	۰/۴۰ns	۰/۹۹**	۰/۹۸**	۰/۹۹**	۰/۹۹**	-۰/۸۹**	-۰/۳۹ns	۱	Ys

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

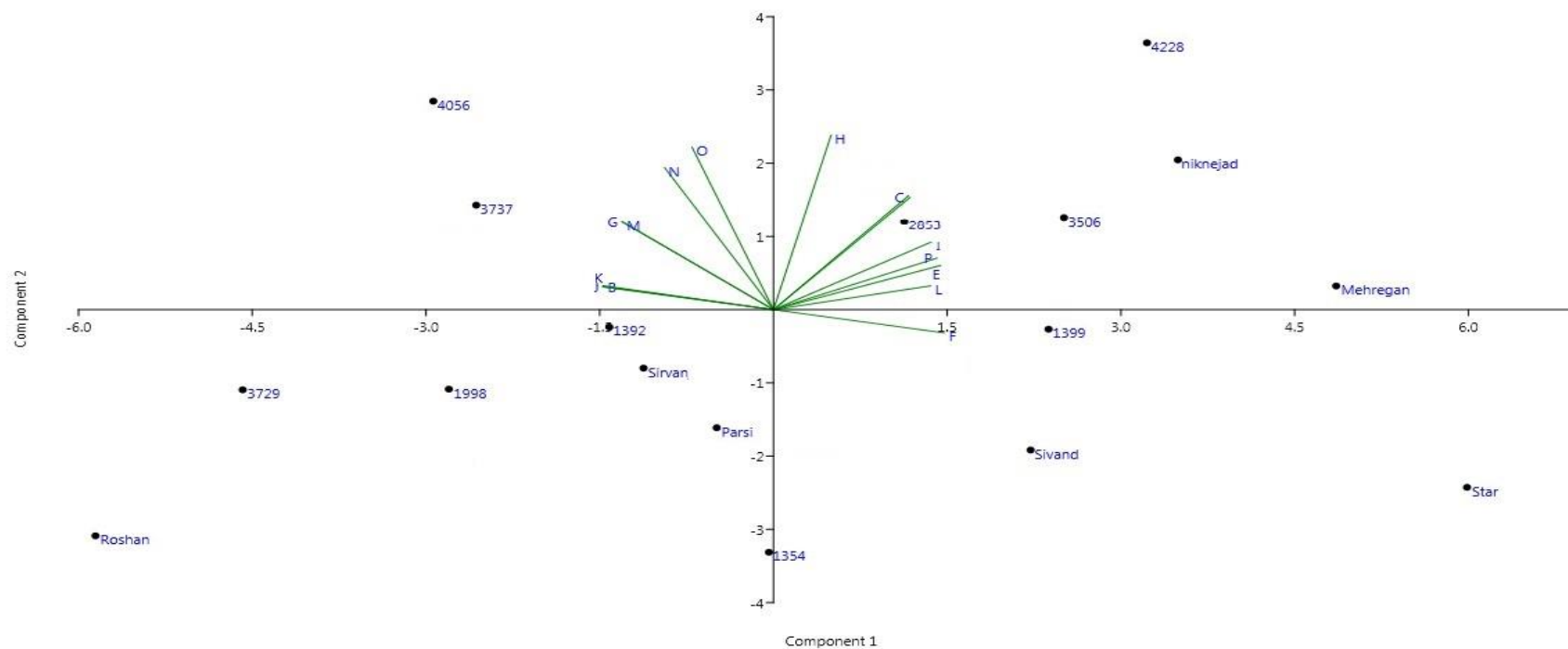
جدول ۴-۳۱- همبستگی شاخص‌های تحمل به خشکی و عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در سال دوم آزمایش (۱۳۹۷-۹۸)

DI	SSPI	ATI	MsSTI	MpSTI	YSI	YI	RDI	HARM	STI	GMP	MP	TOL	SSI	Ys	
۰/۰۴ ^{ns}	۰/۸۹**	۰/۹۹**	۰/۵۶ ^{ns}	۰/۹۱**	-۰/۴۳ ^{ns}	۰/۴۲ ^{ns}	-۰/۴۳ ^{ns}	۰/۶۲ ^{ns}	۰/۷۸*	۰/۸۱*	۰/۹۵**	۰/۸۹**	۰/۴۳ ^{ns}	۰/۴۲ ^{ns}	Yp
۰/۹۲**	-۰/۰۲ ^{ns}	۰/۳۷ ^{ns}	۰/۹۵**	۰/۷۲ ^{ns}	۰/۶۲ ^{ns}	۱**	۰/۶۲ ^{ns}	۰/۹۷**	۰/۸۹**	۰/۸۸**	۰/۶۹ ^{ns}	-۰/۰۲ ^{ns}	-۰/۶۲ ^{ns}	۱	Ys

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.



شکل ۴-۲۳- دندروگرام به دست آمده از روش UPGMA بر اساس شاخص های تحمل به خشکی در ژنوتیپ های مورد مطالعه در این آزمایش



شکل ۴-۲۴- نمودار بای پلات دو مولفه اول تجزیه به مولفه‌های اصلی در شاخص‌های تحمل به تنش خشکی حروف c تا o روی نمودار بای پلات به ترتیب مربوط به :

C = TOL H = STI I = ATI P = DI E = K₁STI L = MP F = SSI K = GMP G = HM M = YI N = YR O = K₂STI B = YSI

۴-۶- بررسی بیان ژن‌های سیگنالینگ هورمون براسینواستروئیدها

بررسی بیان ژن‌های *TaBRI1* و *TaBES1* در ارقام متحمل (مهرگان) و حساس (پارسی) و همچنین ژنوتیپ ۴۲۲۸ به عنوان متحمل ترین ژنوتیپ تحت تنش کم آبی در بین ژنوتیپ‌های ناشناخته صورت گرفت. از این رو، این سه ژنوتیپ برای بررسی ژن‌های کاندید پیشنهاد شده پس از گلدهی در شرایط آبیاری نرمال و تنش شدید خشکی و همچنین کاربرد خارجی و عدم استفاده از هورمون براسینولید انتخاب شدند و از نمونه برگ پرچم آن‌ها، RNA استخراج شد و کیفیت RNA آن‌ها تایید شد (شکل ۴-۲۵). سپس برای هریک از جفت آغازگرهای اختصاصی منحنی استاندارد ترسیم و نمودارهای تکثیر و دمای ذوب آن‌ها به دست آمده از دستگاه ترموسایکر در شکل ۴-۲۶ و ۴-۲۷ نشان داده شد.

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر هورمون براسینواستروئید، ژنوتیپ، همه اثرات متقابل دوگانه روی *TaBRI1* و *TaBES1* در سطح یک و یا پنج درصد و همچنین، اثر متقابل سه گانه تیمار آبی، هورمون براسینواستروئید و ژنوتیپ در سطح یک درصد معنی‌دار شدند (جدول ۴-۲۵).

تنش کم آبی موجب افزایش بیان ژن *TaBRI1* در ژنوتیپ‌های پارسی و ۴۲۲۸ شد در حالی که کاهش بیان این ژن در مهرگان مشاهده شد. هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل موجب افزایش معنی‌دار سطح بیان *TaBRI1* نسبت به شرایط کنترل در ژنوتیپ‌های متحمل شد اما مقایسه استفاده و عدم استفاده هورمون براسینواستروئید در تنش کم آبی، موجب افزایش معنی‌دار بیان این ژن فقط در ژنوتیپ مهرگان شد. همچنین، مقایسه اثر هورمون براسینواستروئید در شرایط کنترل و تنش کم آبی نیز فقط در مهرگان افزایش معنی‌داری داشت (شکل ۴-۲۸). تنش کم آبی منجر به کاهش بیان ژن *TaBES1* در هر سه ژنوتیپ شد. الگوی بیان این ژن در کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل در ژنوتیپ‌های پارسی و مهرگان کاهشی و در ژنوتیپ ۴۲۲۸ بدون تغییر بود. مقایسه میان استفاده و عدم استفاده از هورمون براسینواستروئید تحت تنش کم آبی نشان داد که میزان بیان این ژن در رقم پارسی و ۴۲۲۸ بدون تغییر و در مهرگان افزایشی است (شکل ۴-۲۸).

براسینواستروئیدها به عنوان هورمون گیاهی در رشد و نمو، پاسخ به تنش‌های زیستی و غیر زیستی نقش دارند (کلوز، ۱۹۹۶؛ کرشنا، ۲۰۰۳) و مکانسیم سیگنالینگ آنها به خوبی در گیاه آرابیدوپسیس شناخته شده است. به طور خلاصه، مسیر سیگنالینگ براسینواستروئیدها به این صورت است که ابتدا هورمون براسینواستروئید توسط یک گیرنده به نام BRI_1 ^۱ که در سطح سلول است دریافت می‌شود. سپس BAK_1 ^۲ و BKI_1 ^۳ به ترتیب، به BRI_1 پیوسته و جدا می‌شوند. فسفریله شدن متوالی BRI_1 و BAK_1 رخ می‌دهد تا BRI_1 فعال و سپس BSK_1 ^۴ فسفریله شود تا فعالیت BSU_1 ^۵ افزایش یابد. BSU_1 فعال باعث دفسفریله شدن BIN_2 ^۶ می‌شود که نتیجه آن تجمع عوامل رونویسی BZR_1 ^۷ و BES_1 ^۸ دفسفریله شده را فراهم می‌سازد تا آنها وارد هسته شوند و روی ژن‌های مورد هدف براسینواستروئید تاثیر بگذارند و بیان آنها را دچار تغییر نمایند (تاکئوچی و همکاران، ۱۹۹۶؛ لی و همکاران، ۲۰۰۹؛ واردهینی و انجام، ۲۰۱۵؛ انور و همکاران، ۲۰۱۸). موتانت bri_1-301 و bes_1-D به ترتیب با کاهش و افزایش بیان ژن‌های مسیر سیگنالینگ براسینواستروئید موجب افزایش و کاهش تحمل به تنش کم آبی در آرابیدوپسیس شده‌اند (چن و همکاران، ۲۰۱۷؛ یی و همکاران، ۲۰۱۷) بیان ژن‌های مسیر سیگنالینگ براسینواستروئید مانند $BES1$ در موتانت loss-of-function BRI_1 برای پودיום کاهش یافته در حالی که بیان ژن‌های بیوسنتز این هورمون، ژن‌های پاسخ دهنده به تنش و ژن RD26 افزایش داشت که موجب تحمل به تنش کم آبی شده است (فنگ و همکاران، ۲۰۱۵). براسینواستروئیدها توسط خانواده‌های ژنی $BES1$ و $BZR1$ به تنش‌های محیطی نظیر خشکی پاسخ می‌دهند و بیان ژن‌های زیر دست خود را تنظیم می‌کنند. فاکتور رونویسی RD26 بیان ژن‌های پاسخ دهنده به خشکی را تنظیم می‌کند و افزایش بیان آن موجب تحمل به تنش کم آبی می‌شود.

^۱BRASSINOSTEROID INSENSITIVE1

^۲BRI1-ASSOCIATED RECEPTOR KINASE 1

^۳BRI1 KINASE INHIBITOR 1

^۴BR-SIGNALING KINASE 1

^۵BRI1 SUPPRESSOR 1

^۶BRASSINOSTEROID INSENSITIVE2

^۷BRASSINAZOLE RESISTANT 1

^۸BRI1-EMS SUPPRESSOR 1

این فاکتور، تداخل^۱ بین مسیر سیگنالینگ تنش کم آبی و براسینواستروئیدها محسوب می‌شود و تنظیم بیان ژن‌ها تحت تنش کم آبی با فعالیت آنتاگونیستی BES1 و RD26 تنظیم می‌شوند (بی و همکاران، ۲۰۱۷).

بسیاری از مطالعات نشان داده است که کاربرد براسینواستروئید موجب افزایش تحمل به تنش کم آبی در گیاهان می‌شود (سایرام، ۱۹۹۴؛ کلوز، ۱۹۹۶؛ کریشنا، ۲۰۰۳). استعمال خارجی هورمون براسینواستروئید موجب افزایش تحمل به تنش کم آبی در حالی که بیان مضاعف^۲ BRI1 موجب کاهش تحمل به تنش کم آبی در گوجه‌فرنگی شد. اگرچه سطح بیان BRI1 در اثر کاربرد هورمون افزایش چندانی پیدا نکرد اما افزایش بیان ژن‌های بیوسنتز این هورمون و ژن‌های پاسخ دهنده به تنش کم آبی در گیاه تیمار شده بالا رفت در حالی که در بیان مضاعف این ژن موجب کاهش بیان ژن‌های بیوسنتز هورمون، ژن‌های پاسخ دهنده به تنش و افزایش شدت سیگنالینگ شده که منجر به افزایش حساسیت به تنش کم آبی گردید. افزایش میزان محتوای براسینواستروئید، RWC و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و همچنین کاهش نشت یونی و سطح ABA تحت تنش کم آبی در گیاهان تیمار شده با هورمون در مقایسه با شاهد مشاهده شد در حالی که در بیان مضاعف این ژن، میزان این صفات کاهش داشت. در نتیجه محتوای براسینواستروئید و شدت سیگنالینگ به ترتیب به صورت مثبت و منفی تحمل به تنش کم آبی را تنظیم می‌کنند. این مطالعه نشان داد که افزایش تحمل به تنش کم آبی در پاسخ به استفاده از هورمون براسینواستروئید در پایین دست BR قرار دارد اما مسیر سیگنالینگ متفاوتی از سیگنالینگ BRI1 دارد (نی و همکاران، ۲۰۱۹). کاربرد هورمون براسینواستروئید موجب افزایش بیان BRI1 تحت تیمار هورمون در شرایط آبی و تنش در برنج شده و با افزایش بیان ژن‌های بیوسنتز کننده آنتی اکسیدان‌ها، موجب افزایش تحمل به شوری در ژنوتیپ حساس برنج شده است (شارما و همکاران، ۲۰۱۳). مقایسه کاربرد اپی براسینولید در تنش کم آبی با تنش کم آبی به تنهایی نشان داد که الگوی بیان ژن‌های TaBRI1 و TaBES1 در ارقام پارسی و ۴۲۲۸

¹Crosstalk

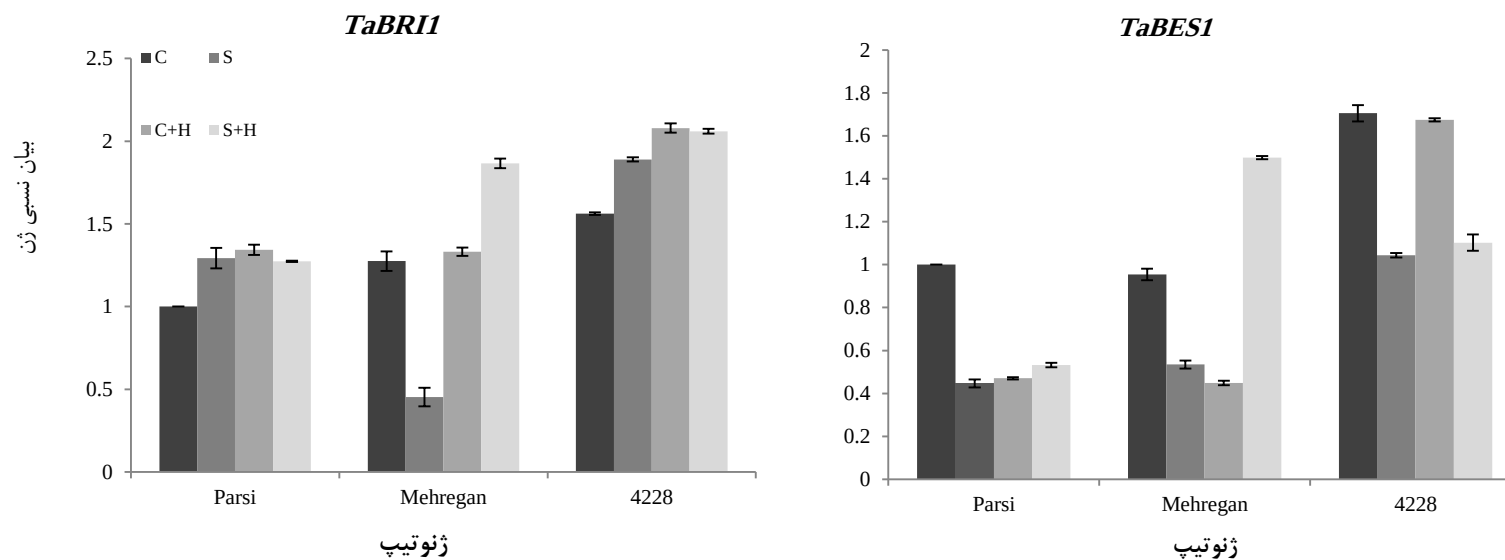
²Overexpression

بدون تغییر است و فقط در مهرگان بیان افزایشی این دو ژن مشاهده شد. با توجه به افزایش عملکرد، محتوای کلروفیل، پایداری غشاء سلولی و فعالیت آنتی اکسیدان‌ها در هر سه ژنوتیپ با استفاده از اپی براسینولید و همچنین عدم پیروی یک الگوی مشخص در بیان این ژن‌ها در ارقام، به نظر می‌رسد کاربرد هورمون تحت تنش در گندم نیز مانند گوجه فرنگی موجب افزایش تحمل به تنش کم آبی می‌شود اما سیگنالینگ آن متفاوتی از مسیر سیگنالینگ *BRI1* است.

جدول ۴-۳۲- تجزیه واریانس بیان نسبی ژن‌های مورد مطالعه در ژنوتیپ‌های گندم در شرایط کاربرد هورمون براسینواستروئید تحت شرایط کنترل و کم آبیاری

میانگین مربعات (MS)			منابع تغییرات
<i>TaBES1</i>	<i>TaBRI1</i>	درجه آزادی	
۰/۰۰۰۳۹ ^{ns}	۰/۰۱۳۵ ^{ns}	۲	بلوک
۰/۰۰۰۴۴ ^{ns}	۰/۰۱۴۹ ^{ns}	۱	تیمار کم آبیاری (A)
۰/۰۰۶۲۱	۰/۰۰۵۴	۲	اشتباه a
۰/۲۹۹۲۰ *	۱/۵۴۱ **	۱	هورمون (B)
۱/۱۸۰۸۴ **	۰/۱۰۴۶ *	۱	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B)
۰/۰۱۶۵۱	۰/۰۰۸۴	۴	اشتباه b
۱/۸۵۰۵۰ **	۱/۷۸۶۸ **	۲	ژنوتیپ (C)
۰/۱۵۲۶۵ **	۰/۰۷۷۸ *	۲	تیمار کم آبیاری (A) × ژنوتیپ (C)
۰/۶۶۰۷۷ **	۰/۲۵۶۹ **	۲	هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۰/۳۶۳۶۴ **	۰/۷۳۱۵ **	۲	تیمار کم آبیاری (A) × هورمون (B) × ژنوتیپ (C)
۰/۰۰۳۱۱	۰/۰۱۹۲	۱۶	اشتباه c

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.



شکل ۴-۲۵- بررسی بیان نسبی ژن‌های سیگنالینگ هورمون براسینواستروئید (*TaBES1* و *TaBRI1*) تحت تنش کم آبی و محلول پاشی هورمون براسینواستروئید در گندم. C: کنترل، C+H: کنترل به همراه محلول پاشی هورمون، S: تنش کم آبی، HS⁺: تنش کم آبی به همراه محلول پاشی هورمون. میانگین‌های دارای همپوشانی یکسان، براساس انحراف معیار (SD)، تفاوت معنی‌دار ندارند

۴-۷- نتیجه گیری کلی

در مطالعه حاضر اثر تنش کم آبی آخر فصل و سطوح مختلف کاربرد هورمون براسینواستروئید بر صفات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های گندم در دو سال زراعی مورد بررسی قرار گرفت. به طور کلی نتایج این آزمایش دو ساله نشان داد که از یک طرف تنش کم آبی آخر فصل موجب کاهش ارتفاع گیاه، تعداد پنجه بارور، طول برگ پرچم و طول سنبله گردید و از طرف دیگر سطوح مختلف کاربرد هورمون براسینواستروئید موجب افزایش صفات مذکور گردید. همچنین تنش کم آبی آخر فصل، محتوای نسبی آب برگ و شاخص پایداری غشای سلول را کاهش و نشت یونی غشا را افزایش داد و کاربرد سطوح مختلف کاربرد هورمون براسینواستروئید موجب افزایش محتوای نسبی آب برگ و شاخص پایداری غشای سلول و کاهش نشت یونی غشا گردید. تنش کم آبی آخر فصل موجب افزایش پرولین و آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز و کاهش پروتئین گردید و کاربرد هورمون براسینواستروئید میزان پرولین را کاهش و میزان پروتئین، آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز را افزایش داد. تنش کم آبی آخر فصل موجب کاهش کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کارتنوئید گردید و کاربرد برخی سطوح هورمون براسینواستروئید موجب افزایش رنگیزه‌های مذکور گردید. همچنین تنش کم آبی آخر فصل موجب کاهش عملکرد و اجزای عملکرد دانه گردید و کاربرد سطوح مختلف کاربرد هورمون براسینواستروئید موجب افزایش صفات مذکور گردید. باید توجه داشت که با افزایش سطح کاربرد هورمون براسینواستروئید تا حدودی اثرات تنش کم آبی تعدیل گردید. از بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، با توجه به شاخص‌های تحمل به خشکی، ژنوتیپ ۴۲۲۸ متحمل‌ترین ژنوتیپ به تنش کم آبی انتهایی شناخته شد و می‌توان از آن در برنامه‌های اصلاحی تحمل به تنش کم آبی استفاده کرد. همچنین بررسی بیان ژن‌های مسیر سیگنالینگ نشان داد که کاربرد هورمون براسینواستروئید اگر چه موجب افزایش تحمل به تنش کم آبی می‌شود اما مسیر سیگنالینگ آن متفاوت از مسیر سیگنالینگ شناخته شده براسینواستروئیدها است.

۴-۸- پیشنهادها

با توجه به نتایج به دست آمده از این تحقیق به نظر می‌رسد پیشنهادهای زیر در تحقیقات آینده مفید خواهد بود:

- ۱- اجرای آزمایش‌های مشابه با تیمارهای متنوع و دامنه گسترده‌تری از غلظت‌های هورمون براسینواستروئید در هر دو شرایط گلخانه و مزرعه.
- ۲- بررسی اثر هورمون براسینواستروئید بر صفات ریشه به ویژه سطح و تعداد تارهای کشنده ارقام مختلف گندم در شرایط تنش کم آبی.
- ۳- بررسی اثر هورمون براسینواستروئید بر سایر متابولیت‌های سازگار در تنظیم اسمزی مانند اسیدهای آمینه، قندهای محلول، کاتیون‌ها و آنیون‌ها در شرایط تنش کم آبی.
- ۴- بررسی اثر برهمکنش هورمون براسینواستروئید با سایر هورمون‌ها و تنظیم کننده‌های رشد گیاهی در شرایط تنش کم آبی.
- ۵- اندازه‌گیری میزان آنتی اکسیدان‌های غیر آنزیمی در شرایط تنش کم آبی و کاربرد هورمون براسینواستروئید.

منابع

- احمدی ع.، احسان زاده پ. و جباری ف.، (۱۳۸۵) "مقدمه ای بر فیزیولوژی گیاهی" چاپ سوم، انتشارات موسسه دانشگاه تهران، ص ۳۹۱-۴۴۹.
- احمدی ع.، جودی م.، توکلی ا.، رنجبر م.، (۱۳۸۷) "بررسی عملکرد و برخی واکنش‌های مورفولوژیکی مرتبط با آن در ژنوتیپ‌های مختلف گندم در شرایط تنش و عدم تنش کم آبی" *مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی*، دوره ۱۲، شماره (۴۶-الف)، ص ۱۵۵-۱۶۵.
- احمدی ع.، سعیدی م.، جهانسوز م.، ر.، (۱۳۸۴) "الگوی توزیع مواد فتوسنتزی و پر شدن دانه در ارقام اصلاح شده گندم نان در شرایط تنش و عدم تنش کم آبی" *مجله علوم کشاورزی ایران*، دوره ۳۶، شماره- ۶، ص ۱۳۳۳-۱۳۴۳.
- احمدی ع. و بیکر د.آ.، (۱۳۷۹) "عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای محدود کننده فتوسنتز در گندم در شرایط تنش کم آبی" *مجله علوم کشاورزی ایران*، دوره ۳۱، شماره ۴، ص ۸۱۳-۸۲۵.
- احمدی ع.، سی و سه مرده ع.، (۱۳۸۳) "اثر تنش کم آبی بر کربوهیدرات‌های محلول، کلروفیل و پروتئین در چهار رقم گندم سازگار با شرایط متفاوت اقلیمی ایران" *مجله علوم کشاورزی ایران*، دوره ۳۵، شماره ۳، ص ۷۶۳-۷۵۳.
- احمدی موسوی ع.، منوچهری کلانتری خ.، ترکزاده م.، (۱۳۸۴) "اثر نوعی براسینواستروئید بر مقدار تجمع مالون دآلدئید، پروتئین، قند و رنگیزه‌های فتوسنتزی در گیاه کلزا تحت تنش کم آبی" *مجله زیست شناسی ایران*، دوره ۱۸، شماره ۴، ص ۲۹۵-۳۰۶.
- احمدی موسوی ع.، منوچهری کلانتری خ.، جعفری س ر.، حسینی ن.، مهدویان ک.، (۱۳۸۹) "بررسی اثرات ۲۴- اپی براسینولید و تنش کم آبی بر برخی از پارامترهای فیزیولوژیکی گیاه کلزا (*Brassica napus* L.). *مجله زیست شناسی ایران*، دوره ۲۳، شماره ۲، ص ۲۷۵-۲۸۶.
- اسکندری م.، (۱۳۹۲) "بررسی پارامترهای رشد و تغییرات درصد اسانس گیاه دارویی مرزه بختیاری (*Satureja bachtiarica* Bunge) تحت تأثیر هموبراسینولید و تنش کم آبی" *فصلنامه علمی پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطرایران*، دوره ۲۹، شماره ۱، ص ۱۷۶-۱۸۶.
- اسماعیل‌زاده مقدم م.، ارزانی ا.، رضایی ا.، میرلوحی آ.، (۱۳۹۱) "تجزیه ژنتیکی برای برخی از صفات مرتبط با تحمل خشکی در ارقام گندم نان" *تولید گیاهان زراعی*، شماره ۱، دوره ۵، ص ۱۰۵.
- اصغری م.ر.، زاهدی‌پور شش‌گلانی پ.، (۱۳۹۴) "رشد، عملکرد و خصوصیات کیفی میوه توت فرنگی رقم سابروسا تحت تأثیر محلول پاشی ۲۴- اپی براسینولید" *نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار*، دوره ۲۵، شماره ۴، ص ۱۴۹-۱۶۰.
- افضل‌فر ا.، زهروی م.، بی همتا م.، ر.، (۱۳۹۰) "ارزیابی ژنوتیپ‌های متحمل خشکی جو اسپانتانوم ایران در منطقه کرج" *مجله زراعت و اصلاح نباتات*، دوره ۷، شماره ۱، ص ۴۴-۲۵.

- امام ی.، کریم زاده سورشجانی ه. ا. موری س. و مقصودی ک، (۱۳۹۲) "واکنش عملکردی گندم نانودوروم به غلظت‌های مختلف اکسین و سیتوکینین در شرایط تنش کم آبی آخر فصل" *مجله تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی*، دوره ۳، شماره ۸، ص ۹۳-۱۰۴.
- امام ی. نیک نژاد م، (۱۳۹۰) "مقدمه‌ای بر فیزیولوژی عملکرد گیاهان زراعی" انتشارات دانشگاه شیراز، شیراز.
- امام ی. وثقه الاسلامی م. ج، (۱۳۸۴) "عملکرد گیاهان زراعی، فیزیولوژی و فرآورده‌ها" انتشارات دانشگاه شیراز، شیراز.
- امام ی، (۱۳۹۰) "زراعت غلات" چاپ چهارم، انتشارات دانشگاه شیراز، شیراز.
- بابایی ک. امینی م. مدرس ع.م. و جباری ر، (۱۳۸۹) "اثر تنش خشکی بر صفات مورفولوژیک، میزان پرولین و درصد تیمول در آویشن" *فصلنامه تحقیقات گیاهان دارویی و معطریان*، دوره ۲۶، شماره ۳، ص ۲۵۱-۲۳۹.
- بخشنده ا. سلطانی ا. زینلی ا. کلاته عربی م. و غدیریان ر، (۱۳۹۰) "ارزیابی روابط آلومتریک سطح برگ و صفات رویشی در ارقام گندم نان و دوروم" *مجله علوم زراعی ایران*، دوره ۱۳، شماره ۴، ص ۶۴۲-۶۵۷.
- بهداد م. پاک نژاد ف. وزان س. اردکانی م. ر. صادقی شعاع م، (۱۳۹۱) "اثر تنش کم آبی بر صفات مؤثر بر انباشت مواد در دانه ارقام مختلف گندم" *مجله زراعت و اصلاح نباتات*، دوره ۸، شماره ۳، ص ۷۹-۸۶.
- بی‌نام. (۱۳۹۶) "آمارنامه کشاورزی سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴" انتشارات وزارت جهادکشاورزی، معاونت برنامه‌ریزی و اقتصادی، مرکز فناوری اطلاعات و ارتباطات. جلد ۱ محصولات زراعی و باغی.
- بی‌نام. (۱۳۹۷) "آمارنامه کشاورزی سال زراعی ۹۶-۱۳۹۵" انتشارات وزارت جهادکشاورزی، معاونت برنامه‌ریزی و اقتصادی، مرکز فناوری اطلاعات و ارتباطات. جلد ۱ محصولات زراعی و باغی.
- پریوند ع. قوشچی ف. ممیزی م. ر. توحیدی مقدم ح. ر، (۱۳۹۰) "اثر محلول‌پاشی عنصر روی و کود نیتروژن بر عملکرد و برخی شاخص‌های کیفی دانه گندم در شرایط تنش کم آبی" *مجله پژوهش‌های به‌زراعی*، دوره ۳، شماره ۱، ص ۵۵-۶۹.
- پورموسوی س م. گلوی م. و دانشیان ج، (۱۳۸۵) "ارزیابی کود دامی بر میزان پایداری غشا و محتوای کلروفیل برگ سویا در شرایط تنش خشکی" *نهمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران*، پردیس /بوريجان، دانشگاه تهران.
- پیراسته انوشه ه. و امام ی، (۱۳۹۱) "واکنش عملکرد و اجزای عملکرد دانه گندم نان و ماکارونی به تنظیم‌کننده‌های رشد در شرایط تنش کم آبی در مزرعه و گلخانه" *مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی*، دوره ۵، شماره ۱، ص ۱-۱۷.
- تهمتن خ. ا. علیزاده ا. جعفری حقیقی ب، (۱۳۹۴) "اثر آب‌سازیک اسید و براسینوآستروئید بر میزان پرولین و رنگیزه‌های فتوسنتزی و دوام سطح برگ جو بدون پوشینه در رژیم‌های مختلف آبیاری" *مجله علمی پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهی*، دوره ۷، شماره ۲۰، ص ۴۱-۵۸.

- توفیقی ک.، خاوری نژاد ر.، نجفی ف.، رضوی خ.، رجالی ف.، (۱۳۹۵) " بررسی اثر برهمکنش قارچ میکوریزا آربوسکولار و تنظیم کننده رشد گیاهی براسینولید بر افزایش تحمل گندم به تنش شوری" *مجله علمی فیزیولوژی گیاهان زراعی*، شماره ۸، دوره ۳۰، ص ۵-۱۹
- جباری ف. احمدی ع. پوستینی ک. عزیزاده ه. عزیزاده ف. رنجبر م.، (۱۳۸۸) "بررسی ارتباط بین محتوی آب نسبی و پارامترهای تبادلات گازی با مقاومت به خشکی در هفت رقم گندم نان" *مجله علوم گیاهان زراعی ایران*، دوره ۴۰، شماره ۲، ص ۱۹۷-۲۰۸.
- جباری ف. احمدی ع. پوستینی ک. عزیزاده ه.، (۱۳۸۵) "بررسی ارتباط فعالیت برخی آنزیمهای آنتی اکسیدانت با پایداری غشای سلولی و کلروفیل در ارقام گندم نان مقاوم و حساس به تنش کم آبی" *مجله علوم کشاورزی ایران*، دوره ۳۷، شماره ۲، ص ۳۰۷-۳۱۶.
- جهانی دوقزلو م.، (۱۳۹۴)، پایان نامه کارشناسی ارشد: "تأثیر سالیسیلیک اسید و براسینواستروئید در تعدیل اثرات تنش آبی در دو رقم گندم"، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز.
- جهانی دوقزلو م.، امام ی. (۱۳۹۶) تأثیر سالیسیلیک اسید و براسینواستروئید در تعدیل اثرات تنش آبی در دو رقم گندم. *مجله تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی*. ۱۰، ۷، ص ۱۲۷-۱۳۹.
- جیریایی م. ساجدی ن. مدنی ح. شیخی م.، (۱۳۸۸) "اثر تنظیم کننده های رشد و تنش کم آبی بر خصوصیات زراعی گندم رقم شهریار" *یافته های نوین کشاورزی*، دوره ۳، شماره ۴، ص ۳۳۴-۳۴۳.
- حاج باقری س.، عباسپور ح.، انتشاری ش.، ایرانبخش ع.ر.، (۱۳۹۷) "بررسی اثر میکوریز *Glomus mosseae* و براسینواستروئید بر مکانیسم فتوسنتز آنیسون (*L. Pimpinella anisum*) تحت شرایط تنش کادمیوم" *فصلنامه علمی-پژوهشی زیست شناسی تکوینی*، دوره ۱۰، شماره ۳، ص ۵۵-۷۱.
- حداد ر. و سالک جلالی م.، (۱۳۸۸) "بررسی میزان پروتئین و فعالیت آنزیمهای آنتی اکسیدانت تحت تنش کمبود آب در لاین های جو" *مجله فن آوری تولیدات کشاورزی*، دوره ۹، شماره ۲، ص ۱-۱۰.
- حصادی پ.، (۱۳۸۵) "انتخاب برای تحمل به خشکی در لاین های جو در شرایط اقلیمی کرمانشاه" *مجله علوم کشاورزی*، دوره ۱۲، شماره ۱، ص ۱۴۳-۱۵۳.
- دهقان م. بلوچی ح. ر. یدوی ع. ر. صفی خانی ف.، (۱۳۹۶) "اثر محلولپاشی براسینولید بر عملکرد و اجزای عملکرد گندم نان (*Triticum aestivum* L.) رقم سیروان در شرایط تنش کم آبی انتهای فصل" *مجله علوم زراعی ایران*، ۱۹ (۱): ۴۰-۵۶.
- راوش ر.، شیران ب.، ابراهیمی ا.، رازقی جهرمی، (۱۳۹۰). *بررسی بیان ژن S-like Rnase در گندم و خویشاوندان وحشی آن تحت تاثیر تنش کم آبی*، هفتمین همایش بیوتکنولوژی جمهوری اسلامی ایران، تهران، انجمن بیوتکنولوژی جمهوری اسلامی ایران.
- ربانی ج. و امام ی.، (۱۳۹۰) "پاسخ عملکرد دانه هیبریدهای ذرت به تنش کم آبی در مراحل مختلف رشد" *مجله تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی*، دوره ۱، شماره ۲، ص ۶۵-۷۸.

- رستمی م، (۱۳۸۳)، پایان نامه کارشناسی ارشد: "اثر تنش کم آبی آخر فصل بر عملکرد و خصوصیات فیزیولوژیک ارقام گندم و تعیین بهترین شاخص مقاومت به خشکی"، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد.
- رضایی نژاد ع.ح، هرینسن ج، ون میترن ا، (۱۳۸۹) "استفاده از فلورسانس کلروفیلی برای مطالعه رفتار روزنه‌های هوایی در گیاهان تحت تنش کم آبی" *رستنیها*، دوره ۱۱، شماره ۱، ص ۳۵-۴۱.
- زارع فیض آبادی ا. و قدسی م، (۱۳۸۱) "بررسی میزان تحمل به خشکی لاین ها و ارقام گندم مناطق سرد کشور" *مجله علوم و صنایع کشاورزی*، دوره ۱۶، شماره ۲، ص ۱۸۹-۱۸۱.
- زاهدی س.م، عسگریان ز. س، غلامی را، کرمی ف، (۱۳۹۸) "تأثیر محلول پاشی ۲۴-پی براسینولید بر رشد و عملکرد توت فرنگی رقم کاماروزا تحت شرایط تنش شوری درکشت بدون خاک" *نشریه پژوهش‌های تولید گیاهی*، دوره ۲۶، شماره ۱، ص ۱۶۹-۱۸۳.
- زهراوی م، (۱۳۹۵) "مهندسی ژنتیکی به مثابه ابزار توسعه تنوع زیستی" *مجله ایمنی زیستی*، شماره ۴، دوره ۹، ص ۳.
- دهقان. م، ح. ر. بلوچی، ع. ر. یدوی و ف. صفی خانی. ۱۳۹۱. اثر محلولپاشی براسینولید بر عملکرد و اجزای عملکرد گندم نان *Triticum aestivum* L رقم سیروان در شرایط تنش کم آبی انتهای فصل. *مجله علوم زراعی ایران*، دوره ۱۳، شماره ۱، ص ۱۳-۴.
- سی و سه مرده ع. احمدی ع. پوستینی ک. ابراهیم زاده ح، (۱۳۸۳) "عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای کنترل کننده فتوسنتز و ارتباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم" *مجله علوم کشاورزی ایران*، دوره ۳۵، شماره ۱، ص ۹۳-۱۰۶.
- سی و سه مرده ع، (۱۳۸۲)، رساله دکتری: "جنبه های فیزیولوژیکی رشد و عملکرد ارقام گندم در ارتباط با مقاومت به خشکی"، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران .
- شیرین زاده ع. ضرغامی ر. شیری م، (۱۳۸۷) "ارزیابی تحمل به خشکی در هیبریدهای دیررس و متوسط‌رس ذرت با استفاده از شاخص‌های تحمل به خشکی" *مجله علوم زراعی ایران*، دوره ۴، شماره ۱۰، ص ۴۱۶-۴۲۷.
- صالحی م. کوچکی ع. نصیری محلاتی م، (۱۳۸۲) "میزان نیتروژن و کلروفیل برگ به عنوان شاخصی از تنش کم آبی در گندم" *مجله پژوهش‌های زراعی ایران*، دوره ۱، شماره ۲، ص ۱۹۹-۲۰۵.
- صباغ زاده س.ح، (۱۳۸۵) "شاخص ها و مکانیزم های مقاومت به خشکی در گیاهان". *انتشارات کمیته ملی خشکی و خشکسالی معاونت زراعت وزارت جهاد کشاورزی*. ص ۱۵۴.
- صداقت م ا. و امام ی، (۱۳۹۵) "تأثیر سه تنظیم کننده رشد بر عملکرد دانه ارقام گندم در رژیم‌های متفاوت رطوبتی" *نشریه تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی*، دوره ۶، شماره ۲۱، ص ۱۵-۳۳.
- صفاری م، (۱۳۹۱)، پایان نامه کارشناسی ارشد: "ارزیابی تأثیر محلول پاشی هورمون‌های براسینوئید و سایتوکینین بر الگوی بیان ژن‌های مؤثر در تحمل به خشکی در ارقام متحمل و حساس کلزا"، دانشکده فنی و مهندسی، دانشگاه بین المللی امام خمینی.

- ظفری م.، عبادی ع. جهانبخش گده کهریز س. صدقی م. (۱۳۹۶) "اثر براسینواستروئید بر تحمل ارقام گلرنگ به تنش خشکی در اردبیل" *نشریه تولید گیاهان زراعی*، دوره ۱۰، شماره ۲، ص ۱۰-۳۱.
- عبدلی م.، سعیدی م.، جلالی هنرمند س.، منصوری فر س.، اقبال قبادی م.، (۱۳۹۴) "تأثیر محدودیت منابع فتوسنتزی و تنش کم آبی پس از گرده افشانی بر سرعت پر شدن دانه، فتوستز و تبادلات گازی ارقام گندم نان" *مجله تنش های محیطی در علوم زراعی*، دوره ۸، شماره ۲، ص ۱۳۱-۱۴۷.
- کافی م.، نباتی ج.، کمندی ع.، صالحی م.، برزویی ا.، معصومی ع.، (۱۳۹۱) "فیزیولوژی تنش های محیطی در گیاهان"، انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد، ص ۵۰۴.
- کریم زاده سورجانی ه. ا. امام ی. موری س.، (۱۳۹۱) "تأثیر تنش کم آبی آخر فصل بر عملکرد، اجزای عملکرد و دمای سایه انداز گیاهی ارقام گندم نان" *فرآیند و کارکرد گیاهی*، دوره ۱، شماره ۱، ص ۳۸-۵۶.
- مجنون حسینی ن.، (۱۳۹۰) "زراعت غلات" موسسه چاپ و انتشارات دانشگاه تهران، ص ۱۹۰-۲۲۰.
- محسنی م.، مرتضویان م.، رامشینی ح. فوقی ب.، (۱۳۹۴) "ارزیابی تحمل به تنش رطوبتی در برخی از ژنوتیپ های گندم (*Triticum aestivum* L.) با استفاده از شاخص های انتخاب" *نشریه پژوهش های زراعی ایران*، دوره ۱۳، شماره ۳، ص ۵۲۴-۵۴۲.
- محمدی ع.، مجیدی ا.، بی همتا م. ر.، حیدری شریف آباد ح.، (۱۳۸۵) "ارزیابی تنش کم آبی بر روی خصوصیات زراعی مورفولوژیکی در تعدادی از ارقام گندم" *پژوهش و سازندگی*، دوره ۷۳، ص ۱۸۴-۱۹۲.
- محمودیان م.، اسماعیل زاده مقدم م.، نصری م.، (۱۳۹۰) "پاسخ تاج پوشش، کلروفیل برگ، هدایت روزنه ای و عملکرد ارقام گندم نان به تنش کم آبی" *مجله اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی*، دوره ۳، شماره ۲، ص ۱۴۴-۱۵۸.
- معاونی پ.، ولد آبادی ع.، ابراهیمی ا.، (۱۳۸۹) "گندم" انتشارات دانشگاه آزاد اسلامی واحد شهر قدس، جلد ۱.
- مقدم ع.، هادی زاده م. ح.، (۱۳۸۱) "عکس العمل هیبریدهای ذرت (*Zea mays* L.) و لاین های والدی آن ها به خشکی با استفاده از شاخص های مختلف تحمل به تنش" *مجله نهال و بذر*، دوره ۱۸، شماره ۳، ص ۲۵۵-۲۷۲.
- موسوی فر ب. ا.، بهدانی م. ع.، جامی الاحمدی م.، حسینی بجد م ح.، (۱۳۹۰) "تغییرات شاخص کلروفیل - (SPAD)، محتوای نسبی آب، نشت الکترولیت و عملکرد دانه در سه ژنوتیپ گلرنگ بهاره تحت تأثیر قطع آبیاری" *نشریه پژوهش های زراعی ایران*، دوره ۹، شماره ۳، ص ۵۲۵-۵۳۴.
- نعیمی م.، اکبری غ. ع.، شیرانی راد ا. ح.، مدرس ثانوی س. ع. م.، سادات نوری س. ا.، جباری ح.، (۱۳۸۷)، "ارزیابی تحمل به خشکی در ارقام مختلف کلزا براساس شاخص های ارزیابی تنش در انتهای فصل رشد" *مجله الکترونیک تولید گیاهان زراعی*، دوره ۱، شماره ۳، ص ۸۳-۹۸.
- نظری ب.، لیاقت ع.، پارسی نژاد م.، (۱۳۸۷) "بهینه سازی عمق و نصب زهکش های زیرزمینی با ملاحظات اقتصادی و زیست محیطی (شوری زه آب)"، پایان نامه کارشناسی ارشد. دانشگاه تهران.

- واعظی ب.، احمدی خواه ا. (۱۳۸۹) "ارزیابی تحمل دوازده ژنوتیپ اصلاح شده جو در برابر تنش کم آبی در شرایط خشک و گرم" *مجله پژوهش های تولید گیاهی*، دوره ۱۷، شماره ۱، ص ۲۳-۴۴.

- هاشمی دزفولی ا.، کوچکی ع.، بنائیان اول م. (۱۳۷۵) "افزایش عملکرد در گیاهان زراعی"، انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد

- هنرمند س.، رسایی ع.، سعیدی م.، قبادی م. ا.، خانی زاده ش. (۱۳۹۵) "اثر محلول پاشی هورمونهای رشد در مراحل شکل گیری اجزای عملکرد دو رقم گندم تحت شرایط دیم" *فصل نامه علمی پژوهشی فیزیولوژی گیاهان زراعی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد اهواز*، شماره ۲۹، دوره ۸، ص ۵۷-۴۳.

- Ahmadipoor R.A., Pakkish, Z., (2014) "Role of Brassinosteroid on Yield, Fruit Quality and Post harvest Storage of Tak Danehe Mashhad Sweet Cherry (*Prunus avium L.*)" *Agricultural communications*, **2**, **4**, pp 49-56.
- Abbas S. Latif H. H. and Elsherbiny E. A. (2013) "Effect of 24-epibrassinolide on the physiological and genetic changes on two varieties of pepper under salt stress conditions" *Pak. J. Bot.*, **45**, **4**, pp 1273-1284.
- Abdalla M. M. El-Khoshiban N. H. (2007) "The influence of water stress on growth, relative water content, photosynthetic pigments, some metabolic and hormonal contents of two *Triticum aestivum* cultivars" *J. Appl. Sci. Res.*, **3**, **12**, pp 2062-2074.
- Acar O. Turkan I. Zdemir F. O. (2001) "Superoxide dismutase and peroxidase activities in drought sensitive and resistant barley (*Hordeum vulgare L.*) varieties" *Acta Physiologiae Plantarum.*, **3**, pp 351-356.
- Ahmadi K., Nabipoor S.M., Kimiaee S.A., Afzali M.H. (2010) "Effect of family problem solving on marital satisfaction", *Journal Applied Sci.*, **10**, **8**, pp 682-687.
- Ahmadi Mosavi E., Kalantari KH., Torkzade M., (2005) "Effects of 24- epibrassinolide on lipid peroxidation, prolin, sugar and photosynthesis pigments content of canola (*Brassica napus L.*) under water stress", *Physiology*, **18**, pp 295-306.
- Ahmadizadeh M. Valizadeh M. Zaefizadeh M. Shahbazi H. (2011) "Antioxidative protection and electrolyte leakage in durum wheat under drought stress condition" *J. Appl. Sci. Res.*, **7**, **3**, pp 236-246.
- Ahmed I. M. 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**, pp 49-60.
- AL-Aghabary K. Zhujun Z. Qinhua S. (2004) "Influence of silicon supply on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence, and antioxidative enzyme activities in tomato plants under salt stress" *Plant Nutrition.*, **27**, pp 2101-2115.
- Ali B. Hayat S. and Ahmad A. (2007) "28-Homobrassinolide ameliorates the saline stress in chickpea (*Cicer arietinum L.*)" *Environmental and Experimental Botany*, **59**, **2**, pp 217-223.
- Ali B., Hasan S. A., Hayat S., Hayat Q., Yadav S., Fariduddin Q., Ahmad A., (2008) "A role for brassinosteroids in the amelioration of aluminium stress through antioxidant system in mung bean (*Vignaradiata L.* Wilczek)" *Environmental and Experimental Botany*, **62**, **2**, pp 153-159.
- Ali MA, Abbas A, Niaz SH, Zulkiffal M, Ali Sh (2009), "Morpho-physiological Criteria for drought Tolerance in Sorghum (*Sorghum bicolor*) at Seedling and Post-anthesis Stages" *Int J Agri Biol*, **11**, pp 674-680.

- Allen D. J., Ort D. R., (2001) "Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants". ***Trends in plant science***, **6,1**, pp **36-42**.
- Altinkut A.,Kazan K.,Ipekci Z.,Gozukirmizi N.,(2001),"Tolerance to paraquat is correlated with the traits associated with water stress tolerance in segregating F2 populations of barley and wheat", ***Euphytica***, **121**, pp **81–86**.
- Ananthi M. Sasthri G. and Srimathi P. (2013)“Integrated seed and crop management techniques for increasing productivity of greengram cv. CO6” ***Int. J. Sci. Res.***,**2, 11**,pp **37-38**.
- AnjumS.A.XieX.Y.Wang L.C.Saleem M.F.Man C. and Lei W. (2011) “Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress” ***Afr. J. Agric. Res.***, **6, 9**,pp **2026-2032**.
- Antolin M. C. Yoller J., and Sanchez-Diaz M. (1995) “Effect of temporary drought on nitrate-fed and nitrogen fixing alfalfa plants”***Plant Science.***, **107**, pp **159-165**.
- Anuradha S. and Rao S. S. R. (2001) “Effect of brassinosteroids on salinity stress induced inhibition of seed germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.)” ***Plant Growth Regul.***,**33**, pp **151-153**.
- Anwar A. Liu Y. Dong R. Bai L. Yu X. and Li Y. (2018) “The physiological and molecular mechanism of brassinosteroid in response to stress: a review” ***Biological research.***, **51, 1**,pp**46**.
- Araus J., Slafer L.G.A., Reynolds M.P.,Royo,C. (2004) “Physiology of yield and adaptation in wheat and barley”***Physiology and Biotechnology Integration for Plant Breeding***, Marcel Dekker. New York, pp **1-49**.
- Araus J.L., Cairns J.E.,(2014)"Field high-throughput phenotyping,the new crop breeding frontier"***Trends Plant Sci*** ,**19**,pp **52-61**.
- Arora A. Sairam R. K. Srivastava G. C.(2002) “Oxidative stress and antioxidant system in plants” ***Annual Review of Current Science.***, **82**, pp **1227- 1238**.
- Arvin M J. and Donnelly D. J.(2008) “Screening potato cultivars and wild species to abiotic stresses using an electrolyte leakage bioassay”***J. Agric. Sci. Technol.***, **10**, pp **33-42**.
- Ashraf M. Akram N. A. Arteca R. N. and Foolad M. R. (2010) “The physiological, biochemical and molecular roles of brassinosteroids and salicylic acid in plant process and salt tolerance” ***Critical Reviews in Plant Science.***, **29**,pp**162- 190**.
- Ashraf M. F. M. R., Foolad,M.R.,(2007)"Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance"***Environmental and experimental botany***, **59, 2**, pp **206-216**.
- Ashraf M. Foolad M. R.(2007)“Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance”***Environ. Exp. Bot.***, **59**, pp **206–216**.
- Ashraf M. Y. Azmi A. R. Khan A. H. and Ala S. A. (1994) “Effect of water stress on total phenols, peroxide activity and chlorophyll content in wheat”***Acta Physiologiae Plantarum.***, **16, 3**, pp **185-197**.
- Ashraf U., Kanu A. S., Mo Z., Hussain S., Anjum S. A., Khan I., Tang X.,(2015) "Lead toxicity in rice: effects, mechanisms, and mitigation strategies-a mini review" ***Environmental Science and Pollution Research***, **22,23**, pp**18318-18332**.
- Ashraf, M., N.Akram, R.Arteca and M. Foolad.(2010)" The physiological, biochemical and molecular roles of brassinosteroids and salicylic acid in plant processes and salt tolerance" ***Critical Reviews in Plant Sciences***, **29, 3**, pp **162-190**.
- Bai M. Y., Zhang L.Y., Gampala S. S., Zhu S. W., Song W. Y., Chong K., Wang Z. Y., (2007) "Functions of OsBZR1 and 14-3-3 proteins in brassinosteroid signaling in rice"***Proceedings of the National Academy of Sciences***, **104,34**, pp**13839-13844**.

- Bailly C. (2004) "Active oxygen species and antioxidants in seed biology" *Seed Sci. Res.*, **14**, 2, pp 93-107.
- Bajguz A., (2007) "Metabolism of brassinosteroids in plants" *Plant Physiology and Biochemistry*, **45**, 2, pp 95-107.
- Bajguz A., Hayat S., (2009) "Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses" *Plant physiology and biochemistry*, **47**, 1, pp 1-8.
- Bajguz, A. (2000) "Effect of brassinosteroids on nucleic acids and protein content in cultured cells of *Chlorellavulgaris*" *Plant Physiology and Biochemistry*, **38**, pp 209-215.
- Bajji M., Lutts S., Kinet J.M., (2001) "Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions". *Plant Science*, **160**, pp 669-681.
- Baker F.W.C. (1989) "Drought Resistance in Cereals". *Hardcover C.A.B. International*. Wallingford, UK.
- Bannayan M., Sanjani S., Alizadeh A., Lotfabadi S. S., Mohamadian A (2010) "Association between climate indices, aridity index, and rainfed crop yield in northeast of Iran" *Field crops research*, **118**, 2, pp 105-114.
- Barraclough P. B. and Kate J. (2001) "Effect of water stress on chlorophyll meter reading in wheat" *Plant Nutrition.*, pp 722-723.
- Basiak R. Rana D. Acharya P. B. B. Kar M. (1994) "Alternations in the activities of active oxygen scavenging enzymes of wheat leaves subjected to water stress" *Plant Cell Physiol.*, **35**, pp 489- 495.
- Bayoumi T.Y., Eid M.H., Metwali E.M. (2008) "Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes", *Afr J Biotech*, **7**, pp 2341-2352.
- Behera R. K. Mishra P. C. Choudhury N. K. (2002) High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves" *J. of Plant Physiol.*, **159**, pp 967-973.
- Behnamnia M. Kalantari K. M. and Ziaie J. (2009a) "The effects of brassinosteroid on the induction of biochemical changes in *Lycopersicon esculentum* under drought stress" *Turkish Journal of Botany.*, **33**, 6, pp 417-428.
- Behnamnia M. Kalantari M. K. and Rezanejad F. (2009b) "Exogenous application of brassinosteroid alleviates drought - induced oxidative stress in *Lycopersicon esculentum* L." *General and Applied Plant Physiology*, **35**, pp 22-34.
- Belkhadir Y., Chory J., (2006) "Brassinosteroid signaling: a paradigm for steroid hormone signaling from the cell surface" *Science*, **314**(5804), pp 1410-1411.
- Bergmann H., Lippmann B., Leinhos V., Tiroke S., Machelett B., (1999) "Activation of stress resistance in plants and consequences for product quality" *Journal of Applied Botany and Food Quality*, **73**, pp 153-161.
- Bishopp A., Mähönen A. P., Helariutta Y., (2006) "Signs of change: hormone receptors that regulate plant development" *Development*, **133**, 10, pp 1857-1869.
- Blum A. (1988), "*Plant breeding for stress environments*", Boca Raton, Florida, CRC Press, Inc. pp. 223.
- Blum A. (2001) "Wheat cellular thermo tolerance is related to yield under heat stress" *Emph.*, **117**, pp 117-123.
- Blum A. Mayer J. and Gozland G. (1982) "Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat" *Field Crops Research.*, **5**, pp 137- 146.

- Blum A. Shub M. and Smale S. (1988) "On a theory of computation over the real numbers; NP completeness, recursive functions and universal machines", In: **IEEE**, pp 387- 397.
- Bousslama M. and Schapaugh W. T. (1984) "Stress tolerance in soybean. Part 1. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance"**Crop Science**., **24**, pp 933-937.
- Bowler C., Montagu M. V., Inze D., (1992) "Superoxide dismutase and stress tolerance"**Annual review of plant biology**, **43**,1, pp 83-116.
- Brar G. S., Kar S., Singh N. T. (1990) "Photosynthetic Response of Wheat to Soil Water Deficits in the Tropics", **Journal of Agronomy and crop science**, **165**, 5, pp 343-348.
- Brocklehurst P. A. (1977) Factors controlling grain weight in wheat" **Nature**., **266**, pp 348-9.
- Brooks A. Jenner C. F. and Aspinall D. (1982) "Effect of water deficit on endosperm starch granules and grain physiology of wheat and barley" **Australian Journal of Plant Physiology**., **9**, pp 423-436.
- Cao S., Xu Q., Cao Y., Qian K., An K., Zhu Y., Kuai B., (2005) "Loss-of-function mutations in DET2 gene lead to an enhanced resistance to oxidative stress in Arabidopsis" **Physiologia Plantarum**, **123**,1, pp 57-66.
- Caverzan A., Casassola A., Brammer S. P., (2016) "Antioxidant responses of wheat plants under stress" **Genetics and Molecular Biology**, **39**, pp 1-6.
- Castrillo M. Turujillo I. (1994) "Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity and chlorophyll and protein contents in two cultivars of french bean plants under water stress and rewatering" **Photosynthetica**., **30**, pp 175-181.
- Cattivelli L., Rizza F., Badeck F. W., Mazzucotelli E., Mastrangelo A. M., Francia E., Marè C., Tondelli A., Stanca M., (2008) "Drought tolerance improvement in crop plants, An integrated view from breeding to genomics". **Field Crops Res.**, **105**, pp 1-14.
- Chamekh Z., Karmous C., Ayadi S., Sahli A., Hammami Z., BelhajFraj M., Benaissa N., Trifaa Y., Slim Amara H., (2015) "Stability analysis of yield component traits in 25 durum wheat (*Triticum durum* Desf.) genotypes under contrasting irrigation water salinity" **Elsivier: Agricultural Water Management**, **152**, pp 1-6.
- Chang C. J. and Kao C. H. (1998) "H₂O₂ metabolism during senescence of rice leaves: Changes in enzyme activities in light and darkness" **Plant Growth Regul.**, **25**, pp 11- 15.
- Chaves M. M. and Oliveira M. M. (2004) "Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture" **J. Exp. Bot.**, **55**, pp 2365-2384.
- Chaves M. M., Oliveira M. M., (2004) "Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture", **Journal of Experimental Botany**, **55**, 407, PP 2365-2384.
- Chen J. Nolan T. M. Ye H. Zhang M. Tong H. Xin P. ... and Yin Y. (2017) "Arabidopsis WRKY46, WRKY54, and WRKY70 transcription factors are involved in brassinosteroid-regulated plant growth and drought responses" **The Plant Cell**., **29**, 6, pp 1425-1439.
- Chen Z. Silva H. and Klessing D. F. (1993) "Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid" **Science**, **262**, pp 1883- 1886.
- Cho U. and Seo N. (2005) "Oxidative stress in *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium is due to hydrogen peroxide accumulation" **Plant Science**., **168**, pp 113- 120.
- Clavel D. Drame N. K. Roy-Macauley H. Braconnier S. and Laffray D. (2005) "Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in

- four Sahelian groundnut (*Arachis hypogaea* L.) Cultivars” ***Environ. and Experim. Botany.***, **54**, pp 219-230.
- Clous S.D., Sasse M., (1998) “Brassinosteroids: essential regulators of plant growth and development. Annual Physiology Reviews”, ***Plant Physiol Plant Mol .Biol.***, **49**, pp 427- 451.
- Clouse S. D. (1996) “Molecular genetic studies confirm the role of brassinosteroids in plant growth and development” ***The Plant Journal.***, **10**, **1**, pp1-8.
- Clouse S. D., Sasse J. M., (1998) “Brassinosteroids: essential regulators of plant growth and development” ***Annual review of plant biology***, **49**, **1**, pp 427-451.
- Çoban Ö., Baydar N. G. (2016) “Brassinosteroid effects on some physical and biochemical properties and secondary metabolite accumulation in peppermint (*Menthapiperita* L.) under salt stress” ***Industrial Crops and Products***, **86**, pp 251-258.
- Collado, M B. Arturi M. J. Aulicino M. B. and Molina M. C. (2010) “Identification of salt tolerance in seedling of maize (*Zea mays* L.) with the cell membrane stability trait” ***International Research J. Plant Sci.***, **1**, **5**, pp 126-132.
- Colom MR., Vazzana C., (2003) “Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought sensitiveweeping lovegrass plants”, ***Environ Exp Bot***, **49**, pp 135-144.
- Cornic G., (2000) “Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture by affecting ATP synthesis” ***Trends Plant Scienace***, **5**, pp 187-188.
- Dadbakhsh A. Yazdansepar A. and Ahmadizadeh M. (2011) “Study drought stress on yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes by drought tolerance indices” ***Advances in Environ. Biol.***, **5**, **7**, pp 1804-1810.
- Dalal M., Mayandi K., Chinnusamy V., (2012) “Sorghum: improvement of abiotic stress tolerance” ***Improving crop resistance to abiotic stress***, pp 923-950.
- Dehghan M., Balouchi H. R., Yadavi A. R., Safikhani F., (2017) “Effect of foliar application of brassinolide on grain yield and yield components of bread wheat (*Triticumaestivum* L.) cv. Sirvan under terminal drought stress conditions” ***Iranian Journal of Crop Sciences***, **19**, **1**.
- Dhaubhadel S. Chaudhary S. Dobinson K. F. and Krishna P. (1999) “Treatment with 24-epibrassinolide, a brassinosteroid, increases the basic thermotolerance of *Brassica napus* and tomato seedlings” ***Plant Molecular Biology.***, **40**, **2**, pp 333-342.
- Dhayal S. D. L. Bbagdi B. L. and Saharawat S. (2012) “Brassinolide induced modulation of physiology, growth and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under water stress condition” ***J. Crop Res.***, **44**, pp 14-19.
- Ding H. D., Zhu X. H., Zhu Z. W., Yang S. J., Zha D. S., Wu X. X., (2012) “Amelioration of salt-induced oxidative stress in eggplant by application of 24-epibrassinolide” ***Biologiaplantarum***, **56**, **4**, pp 767-770.
- Divi U. K. and Krishna P. (2010). Brassinosteroids confer stress tolerance, , In: “***Plant Stress Biology: From Genomics to Systems Biology***”, Hirt H. Germany. pp 119-135
- Divi U.K., Rahman T., Krishna P., (2010) “Brassinosteroid-mediated stress tolerance in Arabidopsis shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways” ***BioMed Central Plant Biology.***, **10**, **1**, pp151.
- Eleiwa M., Bafeel S., Ibrahim S. A., (2011) “Influence of brassinosteroids on wheat plant (*Triticum aestivum* L.) production under salinity stress condition” ***Australian Journal of Basic and Applied Sciences***, **5**, **5**, PP 58- 65.
- Eppel A. Keren N. Salomon E. Volis S. Rachmilevitch S. (2013) “The response of *Hordeum spontaneum* desert ecotype to drought and excessive light intensity is

characterized by induction of O₂ dependent photochemical activity and anthocyanin accumulation” **Plant Science.**, **201, 202**, pp **74–80**.

-Espindula, M. C. Rocha V. S. Grossi J. A. S. Souza M. A. Souza L. T. and Favaroto L. F. (2009) “Use of growth retardants in wheat” **Planta Daninha.**, **27, 2**, pp **379-387**.

-Evans L. T. and Dunstone R. L. (1970) “Some physiological aspects of evolution in wheat” **Australian Journal of Biology and Science.**, **23**, pp **725-741**.

-FAO, (2018), “**The State Of the WORLD**” online at: [http:// www. FAO.org](http://www.FAO.org).

-FAO,(2016),“**A perspective on the distinction of goods**”,Food outlook,2.online at : [http://www. FAO.org](http://www.FAO.org).

-Fariduddin Q. Khanam S. Hasan S. A. Ali B. Hayat S. and Ahmad A. (2009) “Effect of 28-homobrassinolide on drought stress induced changes in photosynthesis and antioxidant system of *Brassica juncea* L.” **Acta Physiology Plant.**, **31**, pp **889-897**.

-Fariduddin Q., Yusuf M., Ahmad I., Ahmad A., (2014) “Brassinosteroids and their role in response of plants to abiotic stresses”**BiologiaPlantarum**, **58,1**, pp **9-17**.

-Fariduddin Q.,Yusuf M., Hayat S., Ahmad A.,(2013) “Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant capacity and photosynthesis in Brassica Juncea plants exposed to different levels of copper”,**Environmental Experimental Botany**, **66**, PP **418-424**.

-Farooq M. Wahid A. Basra S. M. A and Din I. U. (2009) “Improving water relations and gas Exchange with brassinosteroids in rice under drought stress” **Journal of Agronomy and Crop Science.**, **195**, pp **262–269**.

-Farooq M., Barsa S. M., Wahid, A., (2006) “Priming of field-sown rice seed enhances germination, seedling establishment, allometry and yield” **Plant growth regulation**, **49,2-3**, pp **285-294**.

-Farshadfar E. and Sutka J. (2002) “Screening drought tolerance criteria in maize” **Acta Agronomica Hungarica.**, **50, 4**, pp **411-416**.

-Farshadfar E. Poursiahbidi M. M. Safavi S. M. (2013) “Assessment of drought tolerance in land races of breadwheat based on resistance/ tolerance indices.” **International journal of Advanced Biological and Biomedical Research.**, **2**, pp **143-158**.

-Fazeli F. Ghorbanli M. and Niknam V.(2007) “Effect of drought on biomass, protein content, lipid peroxidation and antioxidant enzymes in two sesame cultivars” **Biologia Plantarum.**, **51**, pp **98-103**.

-Feng Y.,Yin Y.,and Fei S.,(2015)“Down-regulation of Bd BRI1, a putative brassinosteroid receptor gene produces a dwarf phenotype with enhanced drought tolerance in *Brachypodium distachyon*” **Plant Sci.**, **234** , pp **163-173**.

-Fernandez C.J.,McInnes K.J.,Cothren T.J.(1996) “Water status and leaf area production in water and nitrogen stress cotton” **Crop Sci.**, **36**, pp **1224-1233**.

-Fernandez G.C,(1992) “**Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance**”, In proceeding of the sympo AVRDC, pp **13-16**, Taiwan.

-Fischer R.A. and Wood J.T.(1979) “Drought resistance in spring wheat cultivars III Yield association with morpho-physiological traits”**Australian Journal of Agriculture Research.**, **30**, pp **1001-1020**.

-Foulkes M.J., Scott R.K., and Bradley S.,(2007)“The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions: formation of grain yield” **Journal of Agricultural Science.**, **138**, pp **153–169**.

-Foulkes M.J. Scott R.K. and Syvester- Bradley R.(2001) “The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions: resource capture”**Journal of Agricultural Science.**, **137**, pp **1–16**.

- Foyer CH., Leadis M., and Kunert K.J., (1994) "Photo oxidative stress in plants" *Plant Physiology*, **92**, pp 696-717.
- Foyer C.H., Leiadais M., Kunert K.J., (1994) "Photooxidative stress in plants" *Physiol Plant*, **92**, pp 696-717.
- Fujii S., Hirai K., and Saka H., (1991) "Growth-regulating action of brassinolide in rice plants" *American Chemical Society*, pp306-311 Symposium series-American Chemical Society, Washington DC, USA.
- Gampala S.S., Kim T.W., He J.X., Tang W., Deng Z., Bai M.Y.,...Chen H., (2007) "An essential role for 14-3-3 proteins in brassinosteroid signal transduction in Arabidopsis" *Developmental cell*, **13**, 2, pp 177-189.
- Gapper C., Dolan L., (2006) "Control of plant development by reactive oxygen species" *Plant physiology*, **141**, 2, pp 341-345.
- Garbrecht T., Lüpkes C., Augstein, E., Wamser C., (1999) "The influence of a sea ice ridge on the low level air flow", *J. Geophys. Res.*, **104** (D20), PP 24499-24507.
- Gavuzzi P., Rizza F., Palumbo M., Campalino R.G., Ricciardi G.L., and Borghi B., (1997) "Evaluation of field and laboratory predictors of drought and heat tolerance in winter cereals" *Canadian Journal of Plant Science*, **77**, pp 523-531.
- Ghozlene I., Mohammed- Reda D., Rachid R., Berrebbah H., (2014) "ROS and Antioxidant System of Triticum durum after Water Stress" Annual Research & Review in Biology, *SCIENCEDOMAIN international*, **8**, 4, pp 1241-1249.
- Golestani S.A., Assad M.T., (1998) "Evaluation of our screening techniques for drought resistance and their relationship to yield reduction ratio in wheat" *Euphytica*, **103**, pp 293-299.
- Gong H., Zhu X., Chen K., Wang S., (2005) "Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pot under drought" *Plant Science*, **169**, pp 313- 321.
- Gonzalez A. Bermejo V. and Gimeno B. S. (2010) "Effect of different physiological traits on grain yield in barley grown under irrigated and terminal water deficit conditions" *Journal of Agricultural Science*, **148**, pp 319-328.
- Gooding M. J. Ellis R. H. Shewry P. R. and Schofield J.D. (2003) "Effects of restricted water availability and increased temperature on grain filling, drying and quality of wheat" *Journal of Cereal Science*, **37**, pp 295-309.
- Gregory TR., (2008) "Evolution as fact, theory, and path" *Evo Edu Outreach*, **1**, pp 46 - 52.
- Grove M.D., Spencer G.F., Rohwedder W.K., Mandava N., Worley J. F., Warthen J.D., Cook J.C., (1979) "Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from Brassica napus pollen" *Nature*, **281**, 5728, pp 216-217.
- Gustafson F.G., (1936) "Inducement of fruit development by growth-promoting chemicals" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **22**, 11, pp 628.
- Guttieri M.J., Stark J.C. O'Brien K., and Souza E., (2001) "Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit" *Crop Science*, **41**, pp 327-335.
- Hashem A., Amin Mujadar M.N., Hamid A., and Hossain M.M., (1998) "Drought stress effects on seed yield, yield attributes, growth, cell membrane stability of synthesized Brassica napus L." *Journal of Agronomy and Crop Science*, **180**, pp 129-136.
- Haubrick L. L., Torsethaugen G., Assmann S. M., (2006) "Effect of brassinolide, alone and in concert with abscisic acid, on control of stomatal aperture and potassium currents of Vicia faba guard cell protoplasts" *Physiologia Plantarum*, **128**, 1, pp 134-143.

- Hayat S., Maheshwari P., Wani A.S., Irfan M., Alyemeni M.N., and Ahmad A.,(2012). "Comparative effect of 28 homobrassinolide and salicylic acid in the amelioration of NaCl stress in *Brassica juncea* L." **Plant Physiology and Biochemistry**, *53*, pp 61-68.
- Hayat S., Ahmad A.,(2010) "**Brassinosteroids: a class of plant hormone**" Springer Science & Business Media.
- Hayat S.,Hasan S.A.,Yusuf M.,Hayat Q.,Ahmad A.,(2010)"Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, fluorescence and antioxidant system in the presence or absence of salinity and temperature in *Vignaradiata*"**Environmental and Experimental Botany**, *69*, 2, pp 105-112.
- Hebelstrup KH.,Moller I.,(2015) "**Mitochondrial signaling in plants under hypoxia**", springer international publishing, Switzerland, pp 63-77.
- Heslot N.,Akdemir D.,Sorrells M.E.,Jannink J.L.,(2014),"Integrating environmental covariates and crop modeling into the genomic selection framework to predict genotype by environment interactions",**Theoretical and Applied Genetics**,*127*, 2, pp 463-480.
- Hopkins W.G. (1999), "**Introduction to plant physiology**", New York, John Wiley.
- Hsu S. Y.Hsu Y. T.Kao C. H. (2003) "The effect of polyethylene glycol on proline accumulation in rice leaves" **Biol. Plant.**, *46*, pp73-78.
- Huang L.F., Zheng J.H., Zhang Y.Y., Hu W.H., Mao W.H., Zhou Y.H., Yu J.Q., (2006) "Diurnal variations in gas exchange, chlorophyll fluorescence quenching and light allocation in soybean leaves: the cause for midday depression in CO₂ assimilation". **Scientia horticulturae**, *110*, 2, pp 214-218.
- Hummel I., Pantin F., Sulpice R., Piques M., Rolland G., Dauzat M., Christophe A., Pervent M., Bouteille M., Stitt M., Gibon Y., and Muller B., (2010) "Arabidopsis plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: An integrated perspective using growth, metabolite, enzyme, and gene expression analysis"**American Society of Plant Biologists.**, *154*, pp 357-372.
- Imbeaud S, Graudens E, Boulanger V, Barlet X, Zaborski P, Eveno E, et al.(2005)"Towards standardization of RNA quality assessment using user-independent classifiers of microcapillary electrophoresis traces". **Nucleic Acids Res**, *33*, 6, pp 56.
- Ivancic V. Hackett C. A. Zhang Z. J. Staub J. E. Nevo E. Thomas W. T. B. and Forster B. P. (2000) "Phenotypic responses of wild barley to experimentally imposed water stress" **J. Exp. Bot.**, *51*, pp 2021-2029.
- Jacobs B.C. and Pearson C.J.(1991) "Potential yield of maize determined by rate of growth and development of ears" **Field Crops Res.**, *27*, pp 281-298.
- Jaillais Y., Hothorn M., Belkhadir Y., Dabi T., Nimchuk Z.L.,Meyerowitz E.M., Chory J., (2011) "Tyrosine phosphorylation controls brassinosteroid receptor activation by triggering membrane release of its kinase inhibitor"**Genes & development**, *25*, 3, pp 232-237.
- Jaleel A.C., Sankar B., Murali P.V., Gomathinayagam M., Lakshmanan G.M.A., Panneerselvam R., (2008) "Water deficit stress effects on reactive oxygen metabolism in *Catharanthus roseus*; impacts on ajmalicine accumulation" **Colloids Surf. B.**, *62*, pp 105-111.
- Jaleel C.A.,Manivannan P.,Lakshmanan G.M.A., Gomathinayagam M., Panneerselvam R.,(2008)"Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits" **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, *61*,2, pp 298-303.

- Jaleel C.A., Gopi R.Panneerselvam R.,(2008) "Growth and photosynthetic pigments responses of two varieties of *Catharanthus roseus* to triadimefon treatment". **Comp. Rend. Biol.**,**331**, pp 272–277.
- Jaleel, C.A., Manivannan P., Sankar B., Kishorekumar A., Gopi R., Somasundaram R. Panneerselvam R.,(2007) "Induction of drought stress tolerance by ketoconazole in *Catharanthus roseus* is mediated by enhanced antioxidant potentials and secondary metabolite accumulation. Colloids Surf ". B: **Bio interfaces**, **60**, pp 201–206.
- Janda T. Kosa E. L. Szalai G. Paldi E. (2005) "Investigatin of antioxidant activity of maize during low temperature stress" **J. Plant Physiol.**, **49**, pp 53-54.
- Janeczko A.,Gullner G.,Skoczowski A.,Dubert F.,Barna B.,(2007)"Effects of brassinosteroid infiltration prior to cold treatment on ion leakage and pigment contents in rape leaves"**Biologia Plantarum**, **51**, 2, pp 355-358.
- Jangid K. K., Dwivedi P., (2017) "Physiological and biochemical changes by nitric oxide and brassinosteroid in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.)under drought stress"**Acta Physiologiae Plantarum**, 39(3), pp73.
- Jiang M. and Zhang J. (2001) "Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings" **Plant Cell Physiol.**, **42**, **11**, pp 1265-1273.
- Jiang Y.,Huang N.,(2001)"Drought and Heat sress injury to two cool-season turfgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation"**Crop Sci.**,**41**, pp 436 - 442.
- Joudi M.,Ahmadi A.,Mohammadi V.,Abbasi A.,Mohammadi H.,(2014) "Genetic changes in agronomic and phenologic traits of Iranian wheat cultivars grown in different environmental conditions", **Euphytica**, **196** ,pp 237-249.
- Jun Hu O.Xuan Shi L. and Sun W. (2013) "Effect of drought stress during grain filling on yield and its components, gas exchange variables and some physiological traits of wheat cultivars" **Bot. Studies.**, pp 42-54.
- Jung C. Seo J. S. Han S. W. Koo Y. J. Kim C. H. Song S. K. Nahm B. H. Choi Y. D. and Cheong J. J. (2008) "Overexpression of AtMYB44 Enhances Stomatal Closure to Confer Abiotic Stress Tolerance in Transgenic Arabidopsis". **Plant Physiology.**,**146**, pp 623-635.
- Kagale S., Divi U.K., Krochko J.E., Keller W.A., Krishna P.,(2007) "Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses"**Planta**, **225** , 2, pp 353-364.
- Kagale S.Divi U. K. Krochko J. E. Keller W. A.and Krishna P. (2007) "Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses" **Planta.**, **225**, 2, pp 53–364.
- Kang Y.Y. and Guo S.R. (2011). Role of brassinosteroids on horticultural crops, pp 269-288, In: "**Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone**", Springer, Netherlands.
- Kaur V.and Behl R. K. (2010) "Grain yield in wheat as affected by short periods of high temperature, drought and their interaction during pre- and post-anthesis stages" **Cereal Res. Commun.**, **38**, 4, pp 514-520.
- Kavi Kishor P. B. Sangam S. Amrutha R. N. Sri Laxm P. Naidu K. R. Rao K. R. S. S. Rao S., Reddy K.J., Theriappan P., Sreenivasulu N.,(2005) "Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance" **Curr. Sci.**, **88**, pp 424-428.
- Kaya C. Higgs D. and Kernak H. (2001) "The effects of high salinity (NACL) and supplementary phosphorus and potassium on physiology and nutrition development of Spanish" **Plant Physiol J.**, **27**, pp 47-59.

- Khaliq I., Irshad A., and Ahsan M., (2008) "Awns and flag leaf contribution towards grain yield in spring wheat (*Triticum aestivum* L.)" ***Cer. Res. Commun.***, **36**, pp 65-76.
- Khamsuk O., Sonjaroon W., Suwanwong S., Jutamanee K., Suksamrarn A., (2018) "Effects of 24-epibrassinolide and the synthetic brassinosteroid mimic on chili pepper under drought" ***Acta Physiologiae Plantarum***, **40**, 6, pp 106.
- Khan T.A., Yusuf M., Ahmad A., Bashir Z., Saeed T., Fariduddin Q., Wu T., (2019) "Proteomic and physiological assessment of stress sensitive and tolerant variety of tomato treated with brassinosteroids and hydrogen peroxide under low-temperature stress" ***Food chemistry***, **289**, pp 500-511.
- Khazaie H. R. Borzooei A. (2006). "Effects of water stress on antioxidant activity and physiological characteristics of wheat". The first international conference on the theory and practices in Biological Water Saving (ICTPB), 21-25 May, 2006. Beijing China
- Khayatnezhad M. Zaefizadeh M. Gholamin R. jamaati-e- Somarin S. and Zabihi-e- Mahmoodabad R. (2010) Study of morphological traits of wheat cultivars through factor analysis" ***American-Eurasian J. Agric. and Environ. Sci.***, **9**, 5, pp 460-464.
- Khripach V., Zhabinskii V., de Groot A., (2000) "Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century" ***Annals of Botany***, **86**, 3, pp 441-447.
- Khripach V., Zhabinskii V., Groot A., (1998) "Brassinosteroids: a new class of plant hormones", ***academic press***, United States of American, pp 460.
- Krishna P., (2003) "Brassinosteroid-mediated stress responses" ***Plant Growth Regul.***, **22**, 4, pp 289-297.
- Kim T.W., Guan S., Burlingame A.L., Wang Z.Y., (2011) "The CDG1 kinase mediates brassinosteroid signal transduction from BRI1 receptor kinase to BSU1 phosphatase and GSK3-like kinase BIN2" ***Molecular cell***, **43**, 4, pp 561-571.
- Kim T.W., Wang Z.Y., (2010) "Brassinosteroid signal transduction from receptor kinases to transcription factors" ***Annual review of plant biology***, **61**, pp 681-704.
- Kirigwi F.M., Ginkel van M. Trethowan R., Sears R.G., Rajaram S. and Paulsen G.M., (2004) "Evaluation of selection strategies for wheat adaptation across water regimes" ***Euphytica Netherlands Journal of Plant Breeding.***, **135**, pp 361-371.
- Kisman A., (2003), Sci Phil. Term paper, "Effects of drought stress on growth and yield of soybean" Borgor Agricultural University. Institute Pertanian Borgor.
- Kocsy G., Brunner M., Rueggsegger A., Stamp P., Brunold C., (1996) "Glutathione - synthesis in maize genotypes with different sensitivities to chilling". ***Planta*** **198**, pp 365-370.
- Kocheva K. and Georgiev G. (2003) "Evaluation of the reaction of two contrasting Barley (*Hordeum vulgare* L.) Cultivars in response to osmotic stress with PEG6000" ***Bulg. J. Plant Physiol.***, pp 290-294.
- Kocsy G., Laurie R., Szalai G., Szilagyi V., Simon-Sarkadi L., Galiba G., Deronde J.A., (2005) "Genetic manipulation of proline levels affects antioxidants in soybean subjected to simultaneous drought and heat stresses" ***Physiologia Plantarum.***, **124**, pp 227- 235.
- Kramer P.J., Boyer J.S., (1995) "Water relations of plants and soils" Academic press.
- Krishna P. (2003) "Brassinosteroid-mediated stress responses" ***Journal of Plant Growth Regul.***, **22**, 4, pp 289-297.
- Kulaeva O.N., Burkhanova E.A., Fedina A.B., Khokhlova V.A., Bokebayeva G.A., Vorbrodt H.M., and Adam G., (1991) "Effect of brassinosteroids on protein synthesis and plant-cell ultrastructure under stress conditions", In ACS Symposium series- American Chemical Society, USA.

- Kulaeva O.N.,Burkhanova E.A.,Fedina A.B.,KhokhlovaV.A.,Bokebayeva G.A.,-Vorbodt H.M.,Adam G(1991)“Effect of brassinosteroids on protein synthesis and plant-cell ultrastructure under stress conditions”.In: **Proceeding of the ACS Symposium Series-American Chemical Society,USA**, pp **141-155**.
- Lan J. (1998) “Comparison of evaluating methods for agronomic drought resistance in crops”**Acta Agriculturae Bor-occid Sinica.**, 7, pp **85-87**.
- Langridge P. Paltridge N. Fincher G. (2006) “Functional genomics of abiotic stress tolerance in cereals” **Brief Funct Genomic Proteomic.**, 4, 4, pp **343-354**.
- Larsson E. H. Bornman J. F. and Asp H. (1998) “Influence of UV-B radiation and CO₂⁺ on chlorophyll fluorescence, growth and nutrient content in *Brassica napus*” **J. Exp. Bot.**,**149**, pp **1031-1039**.
- Lawlor D.W.,and Cornic G.,(2002) “Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants” **Plant Cell Environ.**, 25, 2, **275-294**.
- Li J., Jin H., (2007), “Regulation of brassinosteroid signaling”**Trends in plant science**, 12,1, pp **37-41**.
- Li J.,Nam K.H.,(2002) “Regulation of brassinosteroid signaling by a GSK3/SHAGGY-like kinase” **Science**, 295, 5558, pp **1299-1301**.
- Li J., Wen J., Lease K. A., Doke J. T., Tax F. E., Walker J. C., (2002) “BAK1, an Arabidopsis LRR receptor-like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling” **Cell**, 110, 2, pp **213-222**.
- Li L., Staden J. V., Jäger A. K., (1998) “Effects of plant growth regulators on the antioxidant system in seedlings of two maize cultivars subjected to water stress”**Plant Growth Regulation**, 25, 2, pp **81-87**.
- Li L.,Staden J.V.,and Jager A.,(1998) “Effects of plant growth regulators on the antioxidant system in seedlings of two maize cultivars subjected to water stress” **Plant Growth Regul.**, 25, 2, **81-87**.
- Li L.Yu X. Thompson A. Guo M. Yoshida S. Asami T. ... and Yin Y.,(2009) “Arabidopsis MYB30 is a direct target of BES1 and cooperates with BES1 to regulate brassinosteroid induced gene expression” **The Plant Journal.**, 58, 2, **275-286**.
- Li Y.H., Liu Y.J., Xu X.L., Jin M., An L.Z., Zhang H.,(2012) “Effect of 24-epibrassinolide on drought stress-induced changes in *Chorispora bungeana*” **Biologia plantarum**, 56 ,1, pp **192-196**.
- Liang Y.,Chen Q., Liu N., Zhang W., and Ding R., (2003) “Exogenous silicone (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid per oxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum Vulgare L.*)” **Journal of Plant Physiology.**, 99, **872-878**.
- Lisar SYS, Motafakkerazad R, Hossain MM, Rahman IMM (2012) “Water Stress in Plants”: **Causes, Effects and Responses.**,In: Ismail MR (ed) Water stress . In tech publishers , PP **1-15**.
- Lloyd-Hughes B.,(2014) “The impracticality of a universal drought definition” **Theoretical and Applied Climatology**, 117, 3-4, pp **607-611**.
- Lu J., Lin X., Dhruv Batra D., Parikh D., (2015),“Deeper lstm and normalized cnn visual question answering model”.
- Madani K., (2014) “Water management in Iran: what is causing the looming crisis?” **Journal of environmental studies and sciences**, 4, 4, pp **315-328**.
- Madani K.,Agha Kouchak A.,Mirchi A.,(2016) “Iran’s socio-economic drought: challenges of a water-bankrupt nation” **Iranian studies**, 49, 6, pp **997-1016**.

- Mahajan M.A. and Samuels H.H. (2005) "Nuclear hormone receptor coregulator: role in hormone action, metabolism, growth, and development" **Endocrine reviews.**, **26**, 583-597.
- Mahajan S. and Tuteja N. (2005) "Cold, salinity and drought stresses: an overview" **Arch. Biochem. Biophys.**, **444**, 2, 139-158.
- Mahajan S.,Tuteja N.,(2005)"Cold, salinity and drought stresses:an overview"**Archives of biochemistry and biophysics**, **444**, 2, pp 139-158.
- Mahajan, S. and Tuteja, N. (2005) "Cold, Salinity and Drought Stresses" An Overview, **Biochem Biophys**, **444**,pp 139-158.
- Majidi M. Tavakoli V. Mirlohi A. and Sabzalian M. R. (2011) "Wild safflower species (*Carthamus oxyacanthus* Bieb.):A possible source of drought tolerance for arid environments" **Australian Journal of Crop Science.**, **5**, 8, 1055-1063.
- Mandava N.,Mitchell J.W.,(1971)"New plant hormones: chemical and biological investigations" **Indian Agr.**,**15**,pp 19-31.
- Mandava N., Sidwell B.A., Mitchell J.W., Worley J. F., (1973) "Production of Brassins from Rape Pollen. A Convenient Preparatory Method" **Industrial & Engineering Chemistry Product Research and Development**, **12**, 2, pp 138-139.
- Manivannan P.,Jaleel C.A.,Somasundaram R.,and Panneerselvam R.(2008)"Osmo regulation and antioxidant metabolism in drought-stressed *Helianthus annuus* under triadimefon drenching" **C R Biologies**, **331**, pp 418.
- Marc E.N. Roslyn M.G. and Dalling M.J. (1985) "Effect of post-anthesis drought on wheat in a warm, irrigated environment I: Genetic diversity and crop productivity" **Field Crops Res.**, **66**, 37-50.
- Martinez J.P., Silva H., Ledent J.F. Pinto M.,(2007). "Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) ". **European J. Agron.**, **26**, pp 30-38.
- Matthews M.A. and Anderson M.M.(1988)"Fruit ripening in *Vitisvinifera* L.: Responses to seasonal water deficits" **Am. J. Enol. Viticult.**, **39**, 4, 313-320.
- Mazorra L.M., Nunez M., Hechavarria M., Coll F., and Sanchez-Blanco M.J.,(2002) "Influence of brassinosteroids on antioxidant enzymes activity in tomato under different temperatures"**Biol. Plant.**, **45**, 593-596.
- Mesgaran M.,Madani K., Hashemi H., Azadi P., (2016)"Evaluation of Land and Precipitation for Agriculture in Iran" **Stanford Iran 2040 Project**,(2).
- Michelet L., Roach TH., Fischer B., Bedhomme M.,(2013) "Downregulation of catalase activity allows transient accumulation of a hydrogen peroxide signal in *Chlamydomonas reinhardtii*", **Plant,cell & Environment**, **36**, pp 1204-1213.
- Mihalovic N., and Lazarevic M.,(1977)"Chlorophyllaz activity in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves during drought and its dependence on the nitrogen on applied" **Field Crops Res.**, **9**, 46-58.
- Mishra V.,Cherkauer K.A.,(2010) "Retrospective droughtin the crop growing season :implications to corn and soybean yield in the Midwestern United States"**Agric Forest Met** ,**150**, pp 10-30 .
- Mitchell J.W., Mandava N.,Worley J.F., Plimmer J.R., Smith M.V.,(1970) "Brassinsa new family of plant hormones from rape pollen" **Nature**, **225**,5237, pp 1065-1066.
- Mitchell J.W., Whitehead M.R.,(1941) "Responses of vegetative parts of plants following application of extract of pollen from *Zea mays*" **Botanical gazette**, **102**, 4, pp 770-791.

- Mittova V., Volokita M., Guy M., (2015) “**Antioxidative systems and stress tolerance: insights from wild and cultivated tomato species**”. Springer International Publishing, Switzerland, pp 89–131.
- Mohammadi M., Pouryousef M., Tavakoli A., Fard E.M., (2019) “Improvement in photosynthesis, seed yield and protein content of common bean (*Phaseolus vulgaris*) by foliar application of 24-epibrassinolide under drought stress” **Crop and Pasture Science**, 70, 6, pp 535-545.
- Mohammadi R. Armion M. Kahrizi D. and Amri A. (2010) “Efficiency of screening techniques for evaluating durum wheat genotypes under mild drought conditions” **International Journal of Plant Production**., 4, 1, 1735-8043.
- Mohammadkhani N. Heidari R., (2007) “Effects of water stress on respiration, photosynthetic pigments and water content in tow Maize cultivar” **Pakistan J. Biol. Sci**, 10, 22, pp 4022- 4028.
- Moinuddin, R., Fischer A., Sayre K.D., Reynolds M.P., (2005) “Osmotic adjustment in wheat in relation to grain yield under water deficit environments” **Agronomy Journal**., 97, pp 1062-1071.
- Moosavi S. S. Yazdi Samadi B. Naghavi M. R. Zali A. A. Dashti H. and Pourshahbazi A. (2008) “Introduction of new indices to identify relative drought tolerance and resistance in wheat genotypes” **Desert**, 12, pp 165-178.
- Mora-García S., Vert G., Yin Y., Caño-Delgado A., Cheong H., Chory J., (2004) “Nuclear protein phosphatases with Kelch-repeat domains modulate the response to brassinosteroids in *Arabidopsis*” **Genes & development**, 18, 4, pp 448-460.
- Morgan J. M. (1984) “Osmoregulation and water stress in higher plants” **Annu. Rev. Plant Physiol.**, 35, pp 299- 319.
- Mullett M., Whitsitts., (1997) “**Plant cellular responses to water deficit**” In: Belhassen E., (ed), Drought tolerance in higher plants, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, pp 41-46.
- Munne-Bosch S. and Alegre L., (2000) “Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants” **Planta**., 210, pp 925–931.
- Munne-Bosch S. Penuelas J. (2003) “Photo and antioxidative protection, and a role for salicylic acid during drought and recovery in field-grown *Phillyrea angustifolia* plants” **Planta**., 217, pp 758–766.
- Nakabayashi R., Yonekura Sakakibara K., Urano K, Suzuki M., Yamada Y.N., Shizawa T., Matsuda F., Kojima M., Sakakibara H., Shinozaki K., (2014) “Enhancement to oxidative and drought tolerance in *Arabidopsis* by over accumulation of antioxidant flavonoids”, **Plant J** , 77, pp 367 - 379.
- Nam N.H., Chauhan Y.S., Johansen C., (2001) “Effect of timing of drought stress on growth and grain yield of extra-short-duration pigeonpea lines” **J. Agric. Sci.**, 136, pp 179-189.
- Nautiyal P.C. Rachaputi N.R. and Joshi Y.C. (2002) “Moisture-deficit-induced changes in leaf-water content, leaf carbon exchange rate and biomass production in groundnut cultivars differing in specific leaf area” **Field Crops Res.**, 74, pp 67-79.
- Nayyar H. (2003) “Variation in osmoregulation in differentially drought-sensitive wheat genotypes involves calcium” **Biol. Plant**., 47, pp 541-547.
- Nezhadhamadi A., Prodhon Z.H. Faruq G., (2013) Drought Tolerance in wheat. **The Scientific World Journal**. pp 1-12.
- Nie S. Huang S. Wang S. Mao Y. Liu J. Ma R. and Wang X. (2019) “Enhanced brassinosteroid signaling intensity via *SlBRI1* overexpression negatively regulates

drought resistance in a manner opposite of that via exogenous BR application in tomato” ***Plant Physiology and Biochemistry.***, **138**, pp 36-47.

-Noctor G., Mhamdi A., Foyer C.H. (2014) “Roles of reactive oxygen metabolism in drought: not so cut and dried” ***Plant Physiol.***, **10**, **164**, pp 1636–1648.

-Nori A. Ahmadizadeh M. Shahbazi H. and Aharizad S. (2011) Evaluation of physiological traits of Durum wheat to terminal drought stress. ***Advances in Environ. Biol.***, **5**, **7**, pp 1947-1954.

-Nouri A., Etminan A., Silva J.A.T.D., Mohammadi R., (2011) “Assessment of yield, yield-related traits and drought tolerance of durum wheat varieties (*Triticum turgidum* var. durum Desf.)” ***Australian Journal of Crop Science***, **5**, pp 8-16.

-Nunez M., Mazzafera P., Mazorra L.M., Siqueira W.J., Zullo M.A.T., (2003) “Influence of a brassinosteroid analogue on antioxidant enzymes in rice grown in culture medium with NaCl” ***Biologia Plantarum***, **47**, **1**, pp 67-70.

-Ober E. S., Le Bloa M., Clark C. J., Royal A., Jaggard K. W., Pidgeon J. D., (2005) “Evaluation of physiological traits as indirect selection criteria for drought tolerance in sugar beet” ***Field Crops Research***, **91**, 2-3, pp 231-249.

-Ogweno J.O., Song X.S., Shi K., Hu W.H., Mao W.H., Zhou Y.H., Yu J.Q., Nogue S., (2008) “Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*” ***Journal of Plant Growth Regul.***, **27**, **1**, pp 49-57.

-Ogweno J.O., Song X.S., Shi K., Hu W.H., Mao W.H., Zhou Y.H., Nogués S., (2008) “Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*”. ***Journal of Plant Growth Regulation***, **27**, **1**, pp 49-57.

-Ommen O.E. Donnelly A., (1999) “Chlorophyll content of spring wheat flag leaves grown under elevated CO₂ concentrations and other environmental stresses within the ESPACE- wheat project” ***European Journal of Agronomy.***, **10**, pp 197-203.

-Ozdemir F. Bor M. Demiral T. and Turkan İ. (2004) “Effects of 24-epibrassinolide on seed germination, seedling growth, lipid peroxidation, proline content and antioxidative system of rice (*Oryza sativa* L.) under salinity stress” ***Plant Growth Regul.***, **42**, **3**, pp 203-211.

-Özdemir F., Bor M., Demiral T., Türkan İ., (2004) “Effects of 24-epibrassinolide on seed germination, seedling growth, lipid peroxidation, proline content and antioxidative system of rice (*Oryza sativa* L.) under salinity stress” ***Plant growth regulation***, **42**, **3**, pp 203-211.

-Parakash M., Kannan K., Kumar J.S., Veeramani B.B., Ganeshan J., (1999) “Effect of brassinosteroids on germination and seedling behaviour of tomato” ***Annual Review of Plant Physiology.***, **13**, **2**, pp 178-180.

-Parida A.K., Das A.B., (2005) “Salt tolerance and salinity effects on plants” ***Ecotoxicology and Environmental Safety.***, **60**, pp 324-349.

-Parry M. A. J. Andralojic P. J. Khan S. Lea P. J. J. Keys A. J. (2002) “Rubisco Activity: effects of drought stress” ***Annals of Botany***, **89**, pp 833 - 839.

-Pask A.J.D., Pietragalla J., Mullan D.M., Reynolds M.P., (2012) “***Physiological Breeding II: A Field Guide to Wheat Phenotyping***”, Mexico, D.F. : CIMMYT. pp133.

-Passioura J. B., Condon A G., Richards R A., (1993) Water deficits, the development of leaf area and crop productivity, In: “***Water deficits, plant responses from cell to community***”, Smith J. A. C. and Griffiths H. UK: Bios Scientific Publishers, pp 253-264.

- Patakas A., Nikolaou N., Zioziou E., Radoglou K., Noitsakis B., (2002) "The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines" *Plant Science*, **367**, **163**, pp **361**.
- Patrizia R., Pataleo S., Gerardi C., Mita G., Perrotta C., (2006) "Drought stress response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes" *Plant, Cell and Environment*, **29**, pp **2143-2152**.
- Pereira-Netto A., Cruz-Silva C., Schaefer S., Ramirez J., Galagovsky L., (2006) "Brassinosteroid stimulated branch elongation in the Marubakaido apple rootstock" *Trees*, **20**, pp **286-291**.
- Peres A.L.G., Soares J.S., Tavares R.G., Righetto G., Zullo M.A., Mandava N.B., Menossi, M., (2019) "Brassinosteroids, the sixth class of phytohormones: a molecular view from the discovery to hormonal interactions in plant development and stress adaptation" *International journal of molecular sciences*, **20**, **2**, pp **331**.
- Pessarakli M., (1999) "*Hand book of plant and crop stress*" Marcel Dekker Inc. pp. **697**.
- Pessarakli M., (2001), "*Handbook of Plant and Crop Physiology*" 2nd Ed, Marcel Dekker, Inc. New York. pp **997**.
- Pessarakli M., (2014) "*Handbook of Plant and Crop Physiology*" 3rd Edition, CRC Press, Boca Raton, pp **1031**.
- Petzold U., Peschel S., Dahse I., and Adam G., (1992) "Stimulation of source-applied ¹⁴C-sucrose export in *Vicia faba* plants by brassinosteroids, GA3 and IAA" *Acta botanica neerlandica*, **41**, **4**, pp **469-479**.
- Pierre C. S., Peterson J., Rossa A., Ohma J., Verhoerena M., Larson M., Hoefer B., (2008) "White wheat grain quality changes with genotype, nitrogen fertilization and water stress" *Agronomy Journal*, **100**, pp **414-420**.
- Pireivatlou A.S., Dehdar Masjedlou B., Ramiz T.A., (2010) "Evaluation of yield potential and stress adaptive trait in wheat genotypes under post anthesis drought stress conditions" *African Journal of Agricultural Research*, **5**, pp **2829-2836**.
- Prakash M., Suganthi S., Gokulakrishnan J., Sabesan T., (2008) "Effect of homo brassinolide on growth, physiology and biochemical aspects of sesame" *Karnataka J. Agric. Sci.*, **20**, **1**, pp **110-112**.
- Prins C.L., Vieira I.J., Freitas S.P., (2010) "Growth regulators and essential oil production" *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **22**, **2**, pp **91-102**.
- Pustovoitova T.N., Zhdonova N.E., Zholkevich V.N., (2000) "Epibrassinolide increase plant drought resistance". *Doklady Biochemistry and Biophysics*, **376**, pp **36-38**.
- Raison J.K. Berry G.A. Armond R.A. and Pike C.K. (1980). Membrane properties in relation to the adaptation of plants to temperature stress, In: "*Adaptation of Plants to water and high temperature stress*", Turner N.C. and Kramer P.J. John Wiley and Sons. pp **261-273**
- Rajala A., Sainio P.P., (2001) "Plant growth regulator effects on spring cereal root and shoot growth" *Agronomy Journal*, **93**, pp **936-943**.
- Rajjala A., Hakala K., Makela P., Muurinen S., Peltonen-Sainio P., (2009) "Spring wheat response to timing of water deficit through sink and grain filling capacity" *Field Crops Res.*, **114**, pp **263-271**.
- Razmjoo KH., Heydarizadeh P., Sabzalian M.R., (2008) "Effect of Salinity and Drought Stresses on Growth Parameters and Essential Oil Content of *Matricaria chamomile*". *Int. J. Agri. Biol.*, **10**, **4**, pp **23-28**.

- Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandan M., (2004) "Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants" ***Journal of plant physiology***, **161**, **11**, pp **1189-1202**.
- Reynolds, M., Gutierrez-Rodriguez M., Larque-Saavedra A., (2000) "Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment, Genetic diversity and crop productivity" ***Field Crops Research***, **1**, **66**, pp **37-50**.
- Rosegrant M.W., Cline, S.A., (2003) "Global food security: challenges and policies" ***Science***, **302**, **5652**, pp **1917-1919**.
- Rozbicki J., Ceglinska A., Gozdowski D., Jakubczak M., Cacak-Pietrzak G., Madry W., Golba J., Piechociński M., Sobczyński Influence G., (2015) "the cultivar, environment and management on the grain yield and bread-making quality in winter wheat", ***Cereal Science***, **61**, pp **126-132**.
- Ruley A.T., Sharma N.C., Sahi S.V., (2004) "Antioxidant defense in a lead accumulating plant, *Sesbaniadrummondii*" ***Plant Physiology and Biochemistry***, **42**, **11**, pp **899-906**.
- Rusina E., Borst J. W., Kwaaitaal M., Caño-Delgado A., Yin Y., Chory J., de Vries S.C., (2004) "Heterodimerization and endocytosis of Arabidopsis brassinosteroid receptors BRI1 and AtSERK3 (BAK1)" ***The Plant Cell***, **16**, **12**, pp **3216-3229**.
- Ryu H., Kim K., Cho H., Park J., Choe S., Hwang I., (2007) "Nucleocytoplasmic shuttling of BZR1 mediated by phosphorylation is essential in Arabidopsis brassinosteroid signaling" ***The Plant Cell***, **19**, **9**, pp **2749-2762**.
- Saffari M., Ahmad J., Khoshkholgh Sima N.A., Shobbar Z., (2014) "Influence of brassinosteroid and cytokinin hormones spray on activity and gene expression of catalase and proline in two cultivars of canola under drought stress" ***Modern Genetics Journal***, **9**, **3**, pp **329-342**.
- Sağlam-Çağ S., (2007) "The effect of epibrassinolide on senescence in wheat leaves" ***Biotechnol. & Biotechnol. EQ***, **21**, **2007**, **1**.
- Sairam R.K., Deshmuk P.S., Shukla D.S., (1997) "Tolerance of drought and temperature stress in relation to increased antioxidant enzyme activity in wheat" ***J. Agronomy & Crop Science***, **178**, pp **171-178**.
- Sairam R.K., (1994) "Effects of homobrassinolide application on plant metabolism and grain yield under irrigated and moisture-stress conditions of two wheat varieties" ***Plant Growth Regul.***, **14**, **2**, pp **173-181**.
- Sairam R.K. Deshmuk P.S. Shukla D. S. (1997) "Tolerance of drought and temperature stress in relation to increased antioxidant enzyme activity in wheat" ***J. Agronomy & Crop Science***, **178**, pp **171- 178**.
- Sairam R., Srivastava G.C., (2002) "Changes in antioxidant activity in sub cellular fraction of tolerant and susceptible wheat genotypes to long term salt stress" ***Plant Science***, **162**, pp **897- 904**.
- Sairam R., (1994) "Effects of homobrassinolide application on plant metabolism and grain yield under irrigated and moisture-stress conditions of two wheat varieties" ***Plant Growth Regulation***, **14**, pp **173-181**.
- Sairam R., Shukla K., Deshmukh D.S., (1996) "Effect of homobrassinolide seed treatment on germination, amylase activity and yield of wheat under moisture stress condition" ***Indian J. Plant Physiol.***, **1**, **3**, pp **141-144**.
- Sairam R.K., (1994) "Effect of moisture stress on physiological activities of two contrasting wheat genotypes" ***Indian. J. Exp. Biol.***, **32**, pp **584-593**.

- Saltveit M.E., (2001) "Chilling injury is reduced in cucumber and rice seedlings and in tomato pericarp discs by heat-shocks applied after chilling" **Postharvest Biology and Technology**, **21**, 2, pp 169-177.
- Sambrooke J., Fritsch E.F., Manitis T., (2000) "Molecular cloning: a laboratory manual, 3rd ed. Cold Spring Harbor laboratory press" **Cold spring Harbor, N.Y.**, 7, pp 1-77.
- Sansberro P.A., Mroginski L.A., Bottini R.N., (2004) "Foliar sprays with ABA promote growth of *Ilex paraguariensis* by alleviating diurnal water stress" **Plant Growth Regul.**, **42**, pp 105–111.
- Saradhi A., Saradhi P.P., (1991) "Proline accumulation under heavy metal stress" **J. Plant Physiol.**, **138**, pp 554–558.
- Schonfeld M.A., Johnson R.C., Carver B., Morhinweg D.W., (1988) "Water relation in winter wheat as drought resistance indicator" **Crop Sci.**, **28**, pp 526-531.
- Schonfeld M.A., Johnson R.C., Carver B.F., Morhinweg D.W., (1988) "Water relations in winter wheat as drought resistance indicators" **Crop. Sci.**, **28**, pp 526-531.
- Schutz H. and Fangmier E. (2001) "Growth and yield responses of spring Wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) to elevated CO₂ and water limitation" **Environmental Pollution**, **114**, pp 187-194.
- Sengupta K., Banik N. C., Bhui S. and Mitra S. (2011) "Effect of brassinolide on growth and yield of summer green gram crop" **J. Crop Weed.**, **7**, 2, pp 152-154.
- Shahbaz M., Ashraf M., (2007) "Influence of exogenous application of brassinosteroid on growth and mineral nutrients of wheat (*Triticum aestivum* L.) under saline conditions" **Pakistan Journal of Botany.**, **39**, 2, pp 513-522.
- Shahbaz M., Ashraf M. (2007) "Influence of exogenous application of brassinosteroid on growth and mineral nutrients of wheat (*Triticum aestivum* L.) under saline conditions", **Pak. J. Bot.**, **39**, 2, pp 513-522.
- Shahid M.A., Pervaz M.A., Balal R.M., Mattson N. S., Rashid A., Ahmad R., Ayyub C.M., and Abbas T., (2011) "Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisumsativum* L.)" **Australian Journal of Crop Science.**, **5**, 5, pp 500-510.
- Shahid M.A., Pervez M.A., Balal R.M., Mattson N.S., Rashid A., Ahmad R., Abbas T., (2011) "Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisumsativum* L.)" **Australian Journal of Crop Science**, **5**, 5, pp 500.
- Shahid M., Pervez M., Balal R., Mattson N., Rashid A., Ahmad R., Ayyub C., Abbas T. (2011) "Brassinosteroid (24-Epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in Pea (*Pisum sativum* L.)" **Australian Journal of Crop Science**, **5**, 5, pp 500-510.
- Shamsi K., (2010) "The effects of drought stress on yield, relative water content, proline, soluble carbohydrates and chlorophyll of bread wheat cultivars" **J. Animal and Plant Sci.**, **8**, 3, pp 1051-1060.
- Shao H.B., Chu L.Y., Wu G., Zhang J. H., Lu Z. H., Hu Y.C., (2007) "Changes of some anti-oxidative physiological indices under soil water deficits among 10 wheat (*Triticumaestivum* L.) genotypes at tillering stage" **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces.**, **54**, pp 143–149.
- Shao H.B., Chu L.Y., Jaleel C.A., Manivannan P., Panneerselvam R., Shao M.A., (2009) "Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants—bio technologically and sustainably improving agriculture and the ecoenvironment in arid regions of the globe" **Critical reviews in biotechnology**, **29**, 2, pp 131-151.

- Shao H.B.,Liang Z.S.,Shao M.A.,(2005) "Changes of some anti-oxidative enzymes under soil water deficits among 10 wheat genotypes at maturation stage"**Colloids Surf,Bio.**,**45**, pp 7-13.
- Shao HB.,Liang ZS.,Shao MA.,(2005) "Dynamic change of antioxidative enzymes for 10 wheat genotypes at soil water deficits through their life circle" **Biointerfaces**,**195**, pp 42-187.
- Sharma I.Ching E.Saini S. Bhardwaj R. and Pati P. K. (2013) "Exogenous application of brassinosteroid offers tolerance to salinity by altering stress responses in rice variety Pusa Basmati-1" **Plant Physiology and Biochemistry.**, **69**, pp 17-26.
- Sharma P., Dubey R.S., (2005) "Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings" **Plant Growth Regul.**, **46**, pp 209-221.
- Sharma S.S.Dietz K.J.(2006) "The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress"**J. Exp. Bot.**, **57**, pp 711-726.
- Shen X.Y., Dai J.Y., Hu A.C., Gu W.L., He R.Y., Zheng B., (1990) "Studies on physiological effects of brassinolide on drought resistance in maize" **Journal of Shenyang Agricultural University.**, **21**, **3**, pp 191-195.
- Shinozaki K.,Shinozaki KY., (2007) "Gene networks involved in drought stress and Tolerance" **Experimental Botany**, **58**, pp 221-227.
- Siani H.S., Aspinall D.,(1981) "Effects of water deficit on sporogenesis in wheat" **Annals of Botany.**, **43**, pp 623-633.
- Siddique M.R.B., Hamid A., Islam M.S., (2000) "Drought stress effects on water relations of wheat" **Bot. Bull. Acad. Sin.**, **41**, pp 35-39.
- Simirnov N., Colombe S.V., (2000) "Drought influences the activity of enzymes of the chloroplast hydrogen peroxidase scavenging system" **J. Exp. Bot.**, **39**, pp 1079- 1108.
- Simões-Araújo J.L., Rumjanek N.G., Margis-Pinheiro M., (2003) "Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean"**Brazilian Journal of Plant Physiology**, **15**, **1**, pp 33-41.
- Šimonovičová M., Tamás L., Huttová J., Mistrik I., (2004) "Effect of aluminium on oxidative stress related enzymes activities in barley roots" **Biologia Plantarum**, **48**, **2**, pp 261-266.
- Sing M., Srivastava J.P., Kumar A.,(1992) "Cell membrane stability in relation to drought tolerance in wheat genotypes" **J. Agronomy & Crop Science**, **168**, pp 186-190.
- Singh B.R., Singh B.P., (1995) "Agronomic and physiological responses of sorghum, maize and pearl millet to irrigation" **Field Crops Research**, **42**, pp 57-67.
- Singh I., Shono M., (2005) "Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid on thermotolerance of tomato"**Plant Growth Regulation**, **47**, 2-3, pp 111.
- Sio-Se Mardeh A., Ahmadi A., Poustini K., Mohammadi V., (2006) "Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions" **Field Crops Res.**, **98**, pp 222-229.
- Sivamani E., Bahieldin A., Wraith J.M., Al Niemi T., Dyer W.E., Ho T.H.D., Qu R.(2000) "Improved biomass productivity and water use efficiency under drought conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene" **Plant Science**,**155**, pp 1-12.
- Smirnoff N.(2005),**"Antioxidants and reactive oxygen species in plants"**,Vol 17. Wiley- Blackwell.

- Smirnoff N.,(1993).“The role of activeoxygen in the response of plants to water deficit and desiccation” *New Phytol.*, **125**, pp 27–58.
- Smirnoof N., CumbesGJ.,(1989) “Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes” *Phyto cheemistry*, **28**, pp 1057-1060.
- Spaeth S.C.,Randau H.C.,Sinclair T. R., Vendeland J.S.,(1984) “Stability of soybean harvest index” *Agronomy Journal.*, **76**, pp 482-486.
- Steel, R. G. D., J. H. Torrie and D. A. Dickey (1997). “*Principles and procedures of statistics*”,Abiometrical approach. 3rded. McGraw Hill Book Co. Inc. New York, pp 400-428.
- Sterling J.D.E., Nass H.G. (1981) “Comparison of tests characterizing varieties of barley and wheat for moisture resistance” *Canadian Journal of Plant Science.*, **61**, pp 283-292.
- Sugiharto B., Miyata K., Nakamoto H., Sasakawa H., Sugiyama T., (1990) “Regulation of expression of carbon-assimilation enzymes by nitrong in maiz leaf”*Plant Physiology.*, **92**, pp 963-969.
- Supronova T., Krugman T., Fahima T., Chien G., Shams I., Korel A.I, Nevo E.,(2004) “Differential expression of dehydrin genes in wild barley, *Hordeum spontaneum*, associated with resistance to water deficit” *Plant Cell Environ* , **27**, pp 1297–1308.
- Szabados L.Savoure A.(2010)“Proline: a multifunctional amino acid” *Trends in Plant Science.*, **15** ,pp 89–97.
- Taiz L., Zeiger E., Møller I.M., Murphy A., (2017) “*Fisiologia e desenvolvimento vegetal*”, ArtmedEditora.
- Takeuchi Y.,Ogasawara M., Konnai M., Takematsu T., Kamuro Y., (1996) “Promotive effectiveness of brassinosteroid (TS303) and jasmonoid (PDJ) on emergence and establishment of rice seedlings” *Proc Jpn Soc Chem Regul Plants.*, **31**, pp 1-100.
- Talaat N.B., andShawky B.T., (2012) “24-Epibrassinolide ameliorates the saline stress and improves the productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.)” *Environmental and Experimental Botany.*, **82**, pp 80-88.
- Tang W., Kim T.W., Osés-Prieto J.A., Sun Y.,Deng Z., Zhu S., Wang Z.Y., (2008) “BSKs mediate signal transduction from the receptor kinase BRI1 in Arabidopsis” *Science*, **321**, 5888, pp 557-560.
- Thameur A.,Ferchichi A.,Lopez-Carbonell M., (2011),“Quantification of free and conjugated abscisic acid in five genotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.) under water stress conditions” *South African Journal of Botany.*, **77**, pp 222–228.
- Thompson A.J., Andrews J., Mulholland B.J., McKee J.M.T., Hilton H.W., Horridge J. S., Farquhar G.D., Smeeton R.C., Smillie I.R.A., Black C.R., Taylor I.B., (2007) “Overproduction of abscisic acid in tomato increases transpiration efficiency and root hydraulic conductivity and influences leaf expansion” *Plant Physiology*, **143**, pp 1905-1917.
- Todaka D., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., (2015) “Recent advances in the dissection of drought-stress regulatory networks and strategies for development of drought-tolerant transgenic rice plants” *Plant Sci.* in **Error! Hyperlink reference not valid.**
- Tommasini L., Svensson J.T., Rodriguez E.M., Wahid A., Malatrasi M., Kato K., Wanamaker S., Resnik J., Close T.J., (2008) “Dehydrin gene expression provides an indicator of low temperature and drought stress: Transcriptome-based analysis of barley (*Hordeum vulgare* L.) ” *Functional & integrative genomics.*, **8**, pp 387-405.
- Türkan I., Demiral T.,(2009)“Recent developments in understanding salinity tolerance” *Environmental and Experimental Botany*, **67**,1, pp 2-9.

- Turner N. C., Wright G. C., Siddique K. H. M., (2001) "Adaptation of grain legumes (pulses) to water-limited environments" *Advances in agronomy*, **71**, pp 194-233.
- Upreti K. K., Murti G. S. R., (2004) "Effects of brassinosteroids on growth, nodulation, phytohormone content and nitrogenase activity in French bean under water stress" *Biologia Plantarum*, **48**,3, pp 407-411.
- Vafa P., Naseri R., Moradi M., (2014) "The Effect of drought stress on grain yield, yield components and protein content of durum wheat cultivars in Ilam province, Iran" *Int. J. Biol. Biomol. Agric. Food Biotechnol. Engin.*, **8**, 6, pp 631-636.
- Van Oosten J.J., Wilkins D., Besford R.T., (1995) "Acclimation of tomato to different carbon dioxide concentrations. Relationships between biochemistry and gas exchange during leaf development" *New Phytol.*, **130**, pp 357-367.
- Vardhini B.V., (2013) "Comparative study of Sorghum vulgare Pers. Grown in two experimental sites by brassinolide application at vegetative, flowering and grain filling stage" *Proc. Andhra Pradesh Akad. Sci*, **15**, pp 75-79.
- Vardhini B.V., Anuradha S., Rao S.S.R., (2006) "Brassinosteroids-New class of plant hormone with potential to improve crop productivity" *Indian Journal of Plant Physiology*, **11**, 1, 1.
- Vardhini B.V., Rao S.S.R., (2003) "Amelioration of osmotic stress by brassinosteroids on seed germination and seedling growth of three varieties of sorghum" *Plant Growth Regulation*, **41**, 1, pp 25-31.
- Vardhini B.V. and Anjum N.A. (2015) "Brassinosteroids make plant life easier under abiotic stresses mainly by modulating major components of antioxidant defense system" *Frontiers in Environmental Science.*, **2**, pp 67.
- Veal E., Day A., (2011) "Hydrogen Peroxide as a Signaling Molecule", *Antioxidants & Redox Signaling (ARS)*, **15**, 1, pp 147-151.
- Vendruscolo E.C.G., Schuster I., Pileggi M., Scapim C.A., Molinari H.B.C., Marur C. J., Vieira L.G.E., (2007) "Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat" *Plant Physiology*, **164**, pp 1367-1376.
- Venkateswarlu B., Ramesh K., (1993) "Cell membrane stability and biochemical response of cultured cells of groundnut under polyethylene glycol-induced water stress" *Plant Science.*, **90**, pp 179-185.
- Verbruggen N., Hermans C., (2008) "Proline accumulation in plants: a review" *Amino Acids*, **35**, pp 753-759.
- Vert G., Nemhauser J.L., Geldner N., Hong F. and Chory J. (2005) "Molecular mechanisms of steroid hormone signaling in plants" *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, **21**, pp 177-201.
- Villegas A., Jordan Irvine J., (2010) "Diversifying the Teaching Force: An Examination of Major Arguments" *The Urban Review: Springer*, **42**,3, pp 175-192.
- Vriet C., Russinova E. and Reuzeau C. (2012) "Boosting crop yields with plant steroids" *Am. Soc. Plant Biol.*, **24**, 3, pp 842-857.
- Wang W., Vincor B., Altman A., (2003) "Plant responses to drought salinity and extreme temperatures" *Plant Sci.*, **248**, pp 1-14.
- Wang X., Chory J., (2006) "Brassinosteroids regulate dissociation of BKI1, a negative regulator of BRI1 signaling, from the plasma membrane" *Science*, **313**, 5790, pp 1118-1122.
- Wang Y., Yang Z.M., Zhang Q.F., Li J.L., (2009) "Enhanced chilling tolerance in *Zoysia matrella* by pre-treatment with salicylic acid, calcium chloride, hydrogen peroxide or 6-benzylaminopurine" *Biologia Plantarum.*, **53**, pp 179-182.

- Wang Z.Y., Nakano T., Gendron J., He J., Chen M., Vafeados D., Chory J., (2002) "Nuclear-localized BZR1 mediates brassinosteroid-induced growth and feedback suppression of brassinosteroid biosynthesis" *Developmental cell*, **2,4**, pp 505-513.
- Westgate M.E., Boyer J.S.,(1986) "Reproduction at low silk and pollen water potential in maize" *Crop Sci.*, **61**, pp 433-449.
- Wu C. Y., Trieu A., Radhakrishnan P., Kwok S., Harris S., Zhang K., Wang J., Wan J., Zhai H. and Takatsuto S. (2008) "Brassinosteroids regulate grain filling in rice" *Plant Cell.*, **20**, pp 2130-2145.
- Xia X.J., Wang Y.J., Zhou Y.H., Tao Y., Mao W.H., Shi K., Asami T., Chen Z.X., Yu J.Q., (2009) "Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber" *Plant Physiol.*, **150**, pp 801-814.
- Yang C., Zhang C., Lu Y.N., Jin J.Q., Wang X.L., (2011) "The mechanisms of brassinosteroids' action: from signal transduction to plant development" *Molecular plant*, **4, 4**, pp 588-600.
- Ye H., Liu S., Tang B., Chen J., Xie Z., Nolan T.M., Wang Y., (2017) "RD26 mediates crosstalk between drought and brassinosteroid signalling pathways" *Nature communications.*, **8**, pp 14573.
- Yin H., Chen Q., Yi M., (2008) "Effects of short-term heat stress on oxidative damage and responses of antioxidant system in *Lilium longiflorum*" *Plant Growth Regulation*, **54,1**, pp 45-54.
- Yu J.L., Huang Y.H., Zhou S.F., Nogues S., (2004) "A role of brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus*" *J. Exp. Bot.*, **55**, pp 1134-1135.
- Yuan G.F., Jia C.G., Li Z., Sun B., Zhang L.P., Liu N., Wang Q. M., (2010) "Effect of brassinosteroids on drought resistance and abscisic acid concentration in tomato under water stress" *Scientia Horticulturae.*, **126, 2**, pp 103-108.
- Zhang J.H., Huang W.D., Liu Y.P., Pan Q.H., (2005) "Effects of temperature acclimation pretreatment on the ultrastructure of mesophyll cells in young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. *Jingxiu*) under cross-temperature stresses" *Journal of Integrative Plant Biology*, **47, 8**, pp 959-970.
- Zhang M., Zhai Z., Tian X., Duan L., Li Z., (2008) "Brassinolide alleviated the adverse effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.)" *Plant Growth Regul.*, **56**, pp 257-264.
- Zhang M., Zhai Z., Tian X., Duan L., Li Z., (2008) "Brassinolide alleviated the adverse effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.)" *Plant growth regulation*, **56, 3**, pp 257-264.
- Zhu J.Y., Li Y., Cao D.M., Yang H., Oh E., Bi Y., Wang Z.Y., (2017) "The F-box protein KIB1 mediates brassinosteroid-induced inactivation and degradation of GSK3-like kinases in Arabidopsis" *Molecular cell*, **66, 5**, pp 648-657.
- Zhu X., Gong H., Chen G., Wang S., Zhang C., (2005) "Different solute levels in two spring wheat cultivars induced by progressive field water stress at different developmental stages" *J Arid Environ.*, **62**, pp 1-14.
- Zhu Z., Zhang Z., Qin G., Tian S., (2010) "Effects of brassinosteroids on postharvest disease and senescence of jujube fruit in storage" *Postharvest Biol. Technol.*, **56, 1**, pp 50-55.
- Zullo M. and Adam A.T. (2002) "Brassinosteroid phytohormones, structure, bioactivity and applications" *J. Plant Physiol.*, **14**, pp 83-121.

Abstract

Effects of brassinosteroid hormone on genetic and physiological trait of wheat genotypes under water deficit stress

Wheat is one of the most important crops in the world, but wheat grain yield is reduced by terminal Dehydration stress occurs in the most wheat growing farmlands of Iran. The use of plant growth regulators such as brassinosteroids can protect plants against different environmental stresses such as drought. The aim of this study is evaluate the effect of foliar application of brassinolide on morphological, physiological, biochemical traits, antioxidantenzymes, photosynthetic pigments, grain yield and yield components of wheat genotypes under terminal Dehydration stress conditions. Also, extracting the related genes to brassinolide signaling in wheat (BES1,BRI1) was investigated. A field experiment was conducted as split split plot in a completely randomized block design with three replications at experimental farm of Seed and Plant Improvement Institute, Karaj during 2017-2018 and 2018-2019 growing seasons. Irrigation regimes (normal and cut off after flowering) and four levels of foliar spray of brassinosteroid (0, 0.25, 0.65 and 1 mg⁻¹.L) were assigned in main plots and subplots, respectively. And sub subplots in the first year was 17 wheat genotypes (1354, 1998, 1399, 1392, 2853, 3506, 3729, 3737, 4056, 4228, Mehragan, Niknejad, Parsi, Roshan, Sirvan, Sivand, Star), and after selection according to yield and drought tolerance indices, in the second year 7 wheat cultivars (3737, 4228, 3506, 4056, Mehragan, Parsi) were cultivated. The results indicated that on one hand, terminal Dehydration stress decreased plant height, number of fertile tiller, flag leaf length and spike length and on the other hand, foliar spray of brassinosteroid increased mentioned traits. Also, terminal Dehydration stress decreased leaf relative water content and cell membrane stability index and increased cell membrane leakage, while application different levels of brassinosteroid increased leaf relative water content and cell membrane stability index and decreased cell membrane leakage. Terminal Dehydration stress increased proline, catalase and ascorbat peroxidase enzymes and decreased protein, but application brassinosteroid decreased proline and increased protein and catalase and ascorbat peroxidase enzymes in two years. Terminal Dehydration stress decreased chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll and carotenoid and application some levels of brassinosteroid increased mentioned pigments. Also, terminal Dehydration stress reduced grain yield and yield components and application brassinosteroid increased mentioned traits. Also, evaluating genes expression of signalling pathway demonstrated that although foliar application of brassinolide increased the Dehydration stress tolerance but its signalling pathway is different from known brassinolide signalling pathway. Among studied genotypes, according to drought tolerance indices, genotype 4228 were known as the most drought tolerant genotype and it can be used in further breeding program for drought tolerance.

Keywords: Anti Oxidant, Brassinosteroid, Proline, Dehydration stress, Wheat .



Shahrood University of Technology
Faculty of Agriculture
PhD. Thesis in Agronomy

Effects of brassinosteroid hormone on genetic and physiological trait of wheat genotypes under water deficit stress

By: Mehrnoosh Rafeie

Supervisors:

Dr.Mohammad Reza Amerian
Dr.Behzad Sorkhi laleloo

Advisors:

Dr.Parviz Heidari
Dr.Hamid Reza Asghari

September 2020