

مطالعه برخی پاسخ‌های فیزیولوژیک به تنش خشکی در سه رقم برنج ایرانی

مریم اکبرپور^۱، رمضانعلی خاوری نژاد^۱، علی مومنی^{۲*}، فرزانه نجفی^۳

۱. گروه زیست‌شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات، تهران، ایران.

۲. موسسه تحقیقات برنج کشور- معاونت مازندران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، آمل، ایران.

۳. گروه علوم گیاهی، دانشکده علوم زیستی، دانشگاه خوارزمی، تهران، ایران.

تاریخ دریافت: ۹۵/۰۸/۰۹؛ تاریخ پذیرش: ۹۵/۰۹/۰۷

چکیده

نظر به محدودیت منابع آبی و لزوم استفاده از گونه‌های متحمل، واکنش سه رقم برنج ایرانی به نام‌های ندا، آمل ۳ و سنگ‌طارم نسبت به تنش خشکی در پایان مرحله رویشی مورد بررسی قرار گرفت. ژنوتیپ‌ها در سه رژیم آبیاری شامل تیمار شاهد با سطح آبیاری نرمال $FTSW = 1$ (جزء آب قابل تعرق خاک)، تنش خشکی ملایم ($FTSW = 0.5$) و تنش خشکی شدید ($FTSW = 0.2$) در ۴ تکرار در یک آزمایش فاکتوریل با طرح پایه کاملاً تصادفی در سال ۹۳-۱۳۹۲ در دانشگاه آزاد اسلامی واحد چالوس و پژوهشگاه زیست‌فناوری طبرستان در شرایط گلخانه مورد بررسی قرار گرفتند و طول ریشه، اندازه منفذ روزنه، محتوای هورمون آبسزیک اسید و وزن خوشه در این ارقام اندازه‌گیری شدند. رقم ندا در هر دو سطح تنش خشکی کاهش حدود ۵۰ درصد و رقم آمل ۳ تحت تنش خشکی شدید کاهش ۳۰ درصد در مقدار ABA در برگ‌ها نسبت به شاهد نشان دادند. پاسخ رقم ندا از نظر افزایش طول ریشه و کاهش محتوای ABA در برگ تحت تنش خشکی به رقم آمل ۳ شباهت بیشتری داشت. همچنین در رقم ندا بدون اینکه کاهش در اندازه منافذ روزنه‌ها مشاهده شود کاهش ۲۶ درصدی عملکرد دانه تحت تنش خشکی ملایم نشان داد که می‌تواند معیار مهمی در تحمل به تنش خشکی طولانی‌مدت باشد اما این کاهش در رقم آمل ۳، ۵۴ درصد همراه با کاهش معنی‌دار اندازه منفذ روزنه بود. رقم سنگ‌طارم، به‌عنوان والد حساس، کاهش چشمگیر و معنی‌داری در عملکرد دانه، طول ریشه و میزان ABA در مقابل تیمارهای تنش خشکی نشان داد. در حالی که رقم ندا در مقایسه با دو رقم دیگر تحت تیمارهای تنش خشکی دارای ریشه‌های طولانی‌تری بود که با میزان ABA در ریشه همبستگی منفی و معنی‌داری داشت.

واژه‌های کلیدی: آبسزیک اسید، برنج، تنش خشکی، طول ریشه، منفذ روزنه، وزن خوشه

مقدمه

برنج متحمل به خشکی در همه کشورهای تولیدکننده برنج مورد توجه جدی است. ارقام متحمل HD277 و HD297 در چین، UPLR15 و PSBRC80 در فیلیپین و Pusa834 در هند در شرایط تنش خشکی عملکردی معادل ۴-۶ تن در هکتار داشته‌اند (Parthasarathi et al., 2012; Prasad et al., 2013).

برنج معمولاً در شرایط تنش خشکی با افزایش رشد ریشه‌ها رفتارهای اجتناب از خشکی نشان می‌دهد و با انتقال پیام از ریشه به بخش هوایی، نرخ رشد جهت سازگاری گیاه

تنش خشکی و محدودیت آب به‌شدت تولید محصول برنج را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Priya and Jane, 2013) و یکی از چالش‌های اساسی در حوزه تولید محصولات کشاورزی در ایران است. گزارش‌ها نشان می‌دهد که کمبود آب می‌تواند عملکرد برنج را در اراضی تحت تنش خشکی تا بیش از ۳۵ درصد کاهش دهد (Savvides et al., 2012). در ایران برنامه‌هایی جهت بهبود مدیریت آبیاری و همچنین افزایش کارایی استفاده از آب و تلاش‌هایی به‌منظور ایجاد ارقام ایرانی برنج متحمل به کمبود آب انجام گرفته است. استفاده از ارقام

شد. بذر ارقام سنگ طارم، آمل ۳ و ندا از موسسه تحقیقات برنج در آمل، مازندران تهیه شد. رقم ندا از تلاقی بین دو رقم سنگ طارم و آمل ۳ حاصل شده است و رقمی اصلاح شده بر محصول است که در آزمایش مزرعه‌ای تحمل بالایی در مقابل تنش خشکی از خود نشان داد و رقم سنگ طارم رقم بومی معطر ایرانی و حساس به تنش خشکی است که به صورت نشایی غرقابی کشت می‌شود (Moumeni, 2012). رقم آمل ۳ نیز از ارقام اصلاح شده بر محصول است (Nematzadeh et al., 2002). جهت اجرای آزمایش، بذرها ابتدا با محلول ضدعفونی کننده (هیپوکلریت سدیم) ۲/۵ درصد به مدت ۱۰ دقیقه ضدعفونی و پس از آن دو بار با آب مقطر شستشو داده شدند. به منظور جذب آب، بذرها به مدت ۲۴ ساعت در آب خیس‌انده شدند و سپس در ظروف پتری جداگانه روی کاغذ صافی‌های مرطوب با آب مقطر قرار گرفته، با پارافیلیم بسته و در ژرminatور در دمای 30°C در تاریکی نگهداری شدند. بذره‌های جوانه‌زده به لوله‌های پی‌وی‌سی به بلندی یک متر و قطر ۱۰ سانتیمتر منتقل شدند. لوله‌ها از خاک با ترکیب خاک کشاورزی و ماسه به نسبت (۱:۲) و به وزن تقریبی 1 ± 12 کیلوگرم پر شدند و خاک لوله‌ها در حد اشباع آبیاری شد و پس از خارج شدن آب اضافی از انتهای لوله‌ها، همه لوله‌ها با ترازوی دیجیتال وزن شدند و پس از آن در هر لوله پنج بذر جوانه‌زده کاشته شد. دمای گلخانه در طی روز $28 \pm 2^{\circ}\text{C}$ و در شب $25 \pm 2^{\circ}\text{C}$ و شرایط نور و تاریکی گلخانه ۱۴ ساعت نور و ۱۰ ساعت تاریکی تنظیم شد. در مرحله سه برگی گیاهچه‌ها برای حذف رقابت بین گیاهان، از پنج گیاه در هر لوله، چهار گیاه خارج و تنها یک گیاه در هر لوله نگه داشته شد.

آزمایش در نه تیمار و سه سطح تنش شامل شاهد (فراهمی مطلوب آب با $\text{FTSW} = 1/0$)، تنش خشکی ملایم با $\text{FTSW} = 0/5$ (دارای ۵۰ درصد آب قابل تعرق نسبت شاهد) و تنش خشکی شدید با $\text{FTSW} = 0/2$ (دارای ۲۰ درصد آب قابل تعرق نسبت به شاهد) هر یک با چهار تکرار برای سه رقم برنج سنگ طارم، آمل ۳ و ندا به صورت آزمایش فاکتوریل با طرح پایه کاملاً تصادفی طراحی شد. پس از ۳۵ روز از ابتدای بذرکاری یعنی تقریباً زمانی که گیاه رشد رویشی را تکمیل و آماده ورود به مرحله زایشی بود، تنش خشکی روی تیمارها اعمال شد. در این مدت شاهد دو بار در روز آبیاری و در حد اشباع نگه داشته شد. در مدت زمان اعمال تنش خشکی، تنها تیمار شاهد مانند قبل و در حد اشباع

با شرایط موجود تنظیم می‌گردد (Yoo et al., 2010; Hadiarto and Tran, 2011). هورمون آبسزیک اسید (ABA) در تنظیم عملکرد گیاهان و نیز سازگاری در شرایط تنش خشکی دارای نقش محوری است (Lipiec et al., 2013). اثر هورمون ABA در دو گروه اصلی پاسخ‌های فیزیولوژیک و مورفولوژیک مانند القای بسته شدن روزنه‌ها و نیز فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و تغییرات بیان ژن‌ها طبقه‌بندی می‌شود (Cominelli and Tonelli, 2010). ABA تحت شرایط تنش خشکی ملایم خاک و با تغییرات جزئی در پتانسیل آب برگ در بافت ریشه تجمع و از طریق زایلیم و با نیروی شیب pH به بخش هوایی و سلول‌های نگهدارنده روزنه انتقال می‌یابد و موجب القای بسته شدن روزنه‌ها می‌شود. برخی از محققان هم ABA برگ‌ها که تنها پس از چند ساعت از آغاز خشکی سنتز می‌شود و هم ABA با منشأ ریشه را برای پاسخ در شرایط تنش خشکی ضروری می‌دانند (Christmann et al., 2004) و برخی دیگر ABA مشتق از بخش‌های هوایی گیاه را برای عملکرد روزنه‌ها در پاسخ به کمبود آب ضروری و کافی دانسته‌اند (Li et al., 2010).

در ایران محققان مختلفی عملکرد نسبتاً مناسب برخی ارقام برنج از جمله گرده، درفک و محمدی در شرایط تنش خشکی را گزارش کرده‌اند (Kohansal et al., 2010; Ghiasi et al., 2012). ولی در اغلب این مطالعات کمتر به تشریح ساختار فیزیولوژیک و سازوکارهای مرتبط توجه شده است. از این رو این مطالعه به منظور بررسی و تشریح تفاوت در پاسخ‌های چند رقم مهم و رایج برنج شامل سنگ طارم، آمل ۳ و ندا، که سطح زیادی از زیر کشت برنج در استان‌های مختلف را به خود اختصاص داده‌اند، نسبت به تنش خشکی انتخاب شدند تا جنبه‌های مختلفی از ویژگی‌های فیزیولوژیک این ارقام در مقابل تنش خشکی و به دست آوردن اطلاعاتی در مورد برخی سازوکارهای پاسخ به خشکی در این ارقام و به کارگیری آن‌ها در برنامه‌های اصلاح ارقام برای تحمل به تنش خشکی، مورد ارزیابی قرار گیرند.

مواد و روش‌ها

این پژوهش که شامل بررسی‌های اولیه ارقام، ارزیابی در شرایط گلخانه‌ای و سنجش محتوای هورمون آبسزیک اسید (ABA) بود، به صورت برنامه مشترک در دانشگاه آزاد اسلامی واحد چالوس، موسسه تحقیقات برنج کشور، معاونت مازندران - آمل و پژوهشگاه ژنتیک و زیست‌فناوری طبهرستان انجام

برای برداشت نمونه‌های ریشه، لوله‌ها به صورت طولی برش زده شدند و شستشوی سریع ریشه‌ها با فشار زیاد آب انجام و منطقه یقه گیاه تا نوک ریشه در هر ۴ تکرار هر تیمار با خط کش اندازه‌گیری و به عنوان طول ریشه ثبت شد.

اندازه‌گیری مقدار هورمون آبسیزیک اسید ABA در برگ‌ها در مرحله رویشی

مقدار ABA در بافت برگ و از ۳ نمونه برگگی از انتهای ساقه برای هر تیمار با روش گوپتا و همکاران (Gupta et al., 2010) اندازه‌گیری شد.

اندازه‌گیری عملکرد دانه

دانه‌های هر بوته از تیمارهای مختلف پس از ۲۴ ساعت قرار دادن در آون ۷۰ درجه سانتی‌گراد با ترازوی دیجیتال توزین شدند.

از نرم‌افزار SPSS نسخه ۲۰ و روش PROC GLM در محیط SAS9.1 برای تحلیل آماری داده‌ها بر پایه مدل آزمایش فاکتوریل که در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی بود استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل واریانس صفات مورد مطالعه برای اثرات اصلی سطوح مختلف رژیم آبیاری، ارقام و نیز اثرات متقابل آن‌ها با استفاده از میانگین داده‌های صفات نشان داد که تیمارهای تنش خشکی بر روی صفات مختلف به جز طول ریشه اثر معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد ($P < 0.05$) داشت در حالی که تفاوت بین ارقام تنها برای محتوای آبسیزیک اسید معنی‌دار شد (جدول ۱).

محتوای هورمون ABA در برگ‌ها

نتایج آزمون‌های آماری نشان داد که تأثیر سطوح مختلف خشکی و نوع ارقام و نیز اثر متقابل آن‌ها بر محتوای ABA در برگ معنی‌دار بود و این به معنی آن است که میزان ABA در نتیجه اعمال تیمارهای تنش خشکی بود با روند مختلفی در بین ارقام مشاهده شد که می‌تواند به تفاوت در واکنش این ارقام در میزان و نوع پاسخ به تنش خشکی باشد. ضمن آنکه میزان ABA در برگ ارقام در شرایط کنترل دارای تفاوت‌هایی بود که به تفاوت‌های ذاتی و ژنتیکی این ارقام

آبیاری شد اما در مورد هر دو تیمار تحت خشکی آبیاری قطع و سطح خاک لوله‌ها به منظور جلوگیری از تبخیر خاک با استفاده از پوشش‌های پلاستیکی پوشانده شد. همه تیمارها یکبار در انتهای روز تا زمان رسیدن به میزان مورد نظر تنش شامل $FTSW = 0.5$ و به $FTSW = 0.2$ توزین شدند. سپس نمونه‌برداری‌های گیاهی و ارزیابی پس از رسیدن رطوبت در خاک لوله‌ها به سطح ۵۰ و ۲۰ درصد (حسب تیمار مورد نظر) مومنی و همکاران (Moumeni et al. 2011; Most-Sharoni et al., 2012). نحوه محاسبه FTSW به شرح زیر است:

$$FTSW = \frac{WT_n - WT_{n+1}}{TTSW} \quad [1]$$

که در آن $WT_n - WT_{n+1}$ وزن واقعی ظرف (مقدار آب قابل تعرق خاک) در شرایط تنش آبی، n تعداد عملیات توزین و TTSW مقدار آب خاک در شاهد است. عملیات توزین تا رسیدن تیمارها به ۵۰ درصد و ۲۰ درصد آب نسبت به شاهد ادامه یافت. در FTSW مورد نظر نمونه‌های ریشه و برگ برداشت شدند. شرایط خشکی ملایم تقریباً ۵۶ روز پس از اعمال خشکی حاصل شد و حدود ده روز پس از آن، مرحله برداشت نمونه‌ها برای تنش خشکی شدید فرا رسید. سپس صفات میزان گشودگی منافذ روزنه، طول ریشه‌ها، محتوای هورمون ABA در برگ و عملکرد دانه بوته‌های رشد یافته در مرحله زایشی در این ارقام در دو شرایط فراهمی مطلوب آب و همچنین در تنش خشکی در هر لوله آزمایشی مطالعه شد.

اندازه‌گیری منافذ روزنه در پایان مرحله رویشی رشد

پس از رسیدن گیاهان به سطح تنش خشکی ملایم و شدید، ابتدا از هر گیاه در هر تیمار دو برگ توسعه یافته انتهایی در طی اعمال تیمارها برداشت شد و یک لایه نازک از لاک روی اپیدرم پشتی برگ‌ها کشیده شد که پس از خشک شدن لایه نازک لاک از پشت برگ جدا و روی لام تثبیت شد و با میکروسکوپ نوری Canon مدل U2ipad با بزرگنمایی $10\times$ تعداد ۱۵ روزنه از هر برگ و ۴ برگ از هر تیمار مشاهده، تصویربرداری و قطر منافذ روزنه‌ها با استفاده از نرم افزار گرافیکی میکروسکوپ اندازه‌گیری شدند (Savvides et al., 2012).

اندازه‌گیری طول ریشه در پایان مرحله رویشی رشد

مرتبط است، بدین جهت و با توجه به معنی‌داری اثرات متقابل در این رابطه، رفتار ارقام در رابطه با میزان ABA تحت تیمارهای آبی به‌طور معنی‌داری متفاوت از هم بود. مقایسه میانگین صفات نشان داد که در رقم ندا کاهش مقدار ABA (حدود ۵۰ درصد) در تنش خشکی ملایم و شدید نسبت به شاهد بود. این در حالی بود که در رقم آمل ۳ کاهش مقدار

در تنش خشکی شدید حدود ۳۰ درصد مشاهده شد و در تنش خشکی ملایم کاهش معنی‌داری در محتوای ABA در این رقم مشاهده نشد. در رقم سنگ‌طارم نیز روند افزایشی غیر معنی‌داری در مقدار ABA با افزایش تنش خشکی مشاهده شد (شکل ۱).

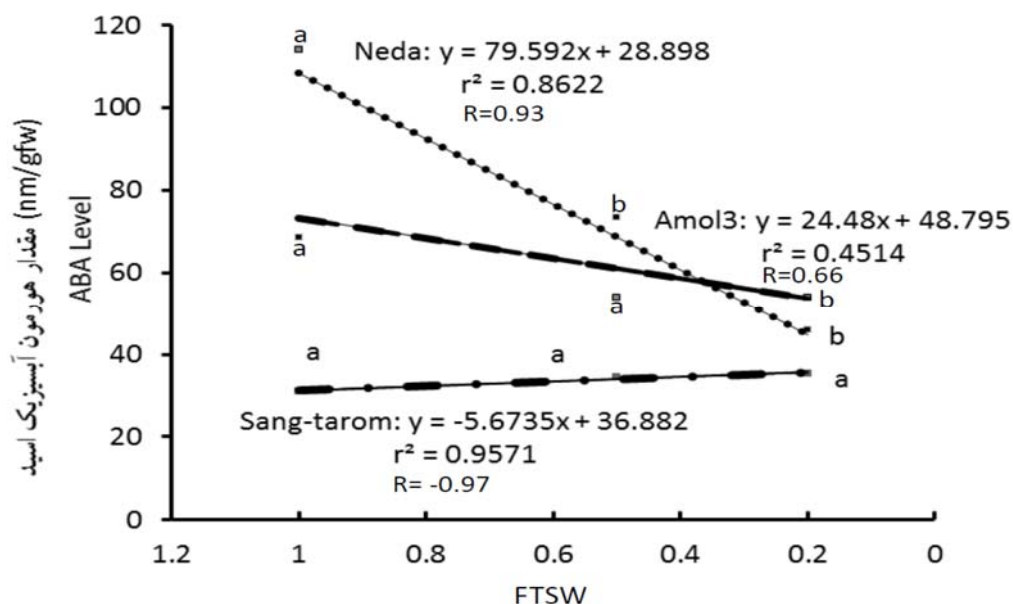
جدول ۱. تجزیه واریانس صفات مورد بررسی در مطالعه ارزیابی ارقام برنج در شرایط تنش آبی.

Table 1. Analysis of variance for several traits of different rice cultivars under water stress conditions

S.O.V.	منابع تغییرات	درجه آزادی df	میزان آبسبزی یک اسید ABA	طول ریشه Root length	اندازه منفذ روزنه Stomatal aperture size	عملکرد دانه Grain yield
FTSW	سطح تنش	2	1583.3*	423.2	0.54*	4.8
cultivar	رقم	2	4057.9*	184.1	0.07	17.5 *
FTSW × cultivar	رقم × سطح تنش	4	1322.9*	120.3*	0.03	1.4
Error	خطای آزمایش	16	102.3	111	0.02	1.2
C.V (%)	ضریب تغییرات		16	18	14	16

* و ** نشانه معنی‌دار بودن در سطح ۵ و ۱ درصد است.

* and ** indicates level of significant at 5 and 1 percent.



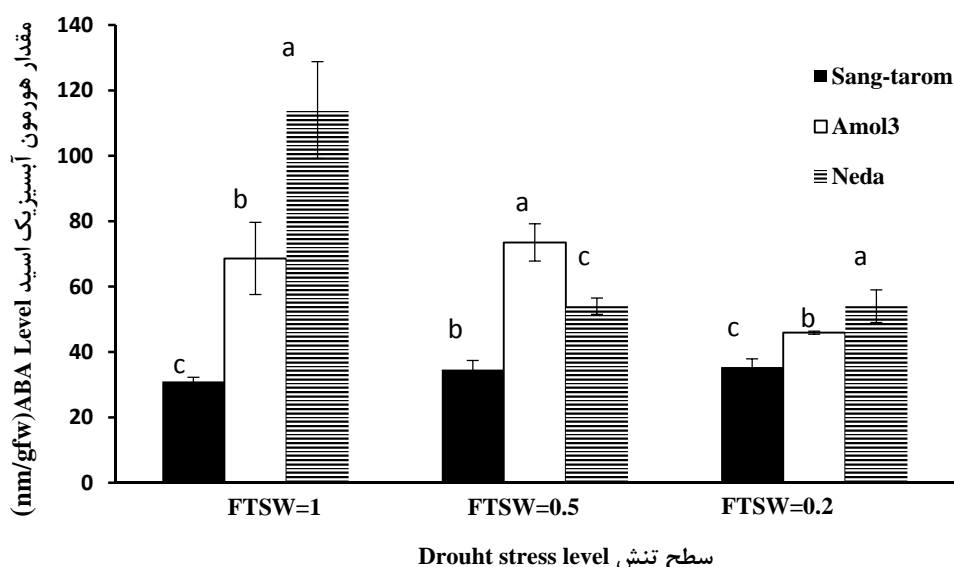
شکل ۱. اثر سطوح مختلف تنش خشکی و ارقام برنج بر محتوای ABA برگ. مقادیر میانگین \pm SE از ۳ نمونه برگ (۳ تکرار) در هر تیمار است و FTSW: مقدار آب قابل تعرق خاک می باشد. تفاوت حروف، معنی‌دار بودن تفاوت‌ها ($P < 0.05$) را نشان می‌دهد.

Fig. 1. The effect of different drought stress level and rice cultivars on ABA content of leaf. The values are mean \pm SE of 3 leaf sample in each treatment. FTSW: is Fraction of transpirable soil water. Different letters show significant differences ($P < 0.05$).

می‌پیوندند و در نتیجه آن تغییراتی در سطوح سلولی و کل گیاه مانند بسته شدن روزنه‌ها و کاهش اثرات حاصل از آسیب‌های القاشده از تنش با فعال‌سازی ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش خشکی ایجاد می‌شود اما تولید ABA در طولانی‌مدت مناسب برای رشد گیاه نیست و اثرات منفی روی رشد و باروری گیاهان دارد و از این رو سطح هورمون با تنظیم بیوسنتز، کاتابولیسم، انتقال و حتی تراوش از ریشه به خارج از گیاه کاهش می‌یابد (Shi et al., 2015). همچنین ABA را نمی‌توان به‌طور مطلق به‌عنوان یک هورمون مقاومت به خشکی تعریف نمود و گیاهانی که شرایط تنش خشکی در آن‌ها تجمع ABA و القای بسته‌شدن روزنه‌ها را به دنبال دارد می‌توانند در طول زمان محتوای این هورمون را کاهش دهند. بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تعرق در زمان خشکی با ضرر تنش گرمایی شدید در برگ همراه است و اثرات مثبت ABA در مقاومت به گرما و نیز کاهش عقیمی القاشده در اثر گرما در واریته‌های برنج با محتوای کمتر ABA گزارش شده است (Blum, 2015).

رفتار ارقام نسبت به هم در پاسخ به تنش خشکی از نظر محتوای هورمون ABA متفاوت بود. با وجود کاهش مقدار هورمون ABA در رقم ندا در هر دو سطح تنش و در آمل ۳ در تنش خشکی شدید نسبت به شاهد، محتوای ABA در رقم ندا در فراهمی مطلوب آب و در تنش شدید به‌طور معنی داری از دو رقم دیگر بیشتر بود اما در شرایط تنش ملایم آمل ۳ مقدار ABA بیشتری نسبت به دو رقم دیگر نشان داد (شکل ۲). در برخی از گیاهان از جمله در برنج (Ye et al., 2011) مقادیر بالاتر ABA در تنش خشکی و در گیاهان دیگری مقادیر کمتر ABA در این شرایط مشاهده شده است (Kudoyarova et al., 2013). همچنین افزایش بیان ژن OsABA8OX1 که ژن کلیدی در کاتابولیسم و کاهش مقدار ABA است در شرایط تنش خشکی در برنج تأیید شده است (Ye et al., 2012).

مطالعات مختلفی که توسط محققان متعدد انجام شد نشان داد که در شرایط تنش خشکی در ارقام متحمل برنج افزایشی در مقدار ABA در ساعات اولیه اعمال تنش به وقوع



شکل ۲. اثر متقابل سطوح تنش خشکی × رقم بر محتوای ABA برگ در سه رقم برنج. مقادیر میانگین \pm SE ۴ تکرار در هر تیمار است. تفاوت حروف، معنی‌دار بودن تفاوت‌ها ($P < 0.05$) را نشان می‌دهد.

Fig. 2. Drought stress × cultivar on ABA content in leaves of three rice cultivars. Each value is the mean \pm SE of 4 plants for each treatment. Different letters show significant differences ($P < 0.05$).

جدول ۱ ارائه شد. این نتایج نشان داد که تنها اثرات متقابل سطح تنش خشکی و ارقام بر طول ریشه معنی‌دار شد و این به مفهوم تفاوت واکنش ارقام مختلف در مقابل تیمارهای آبی

طول ریشه

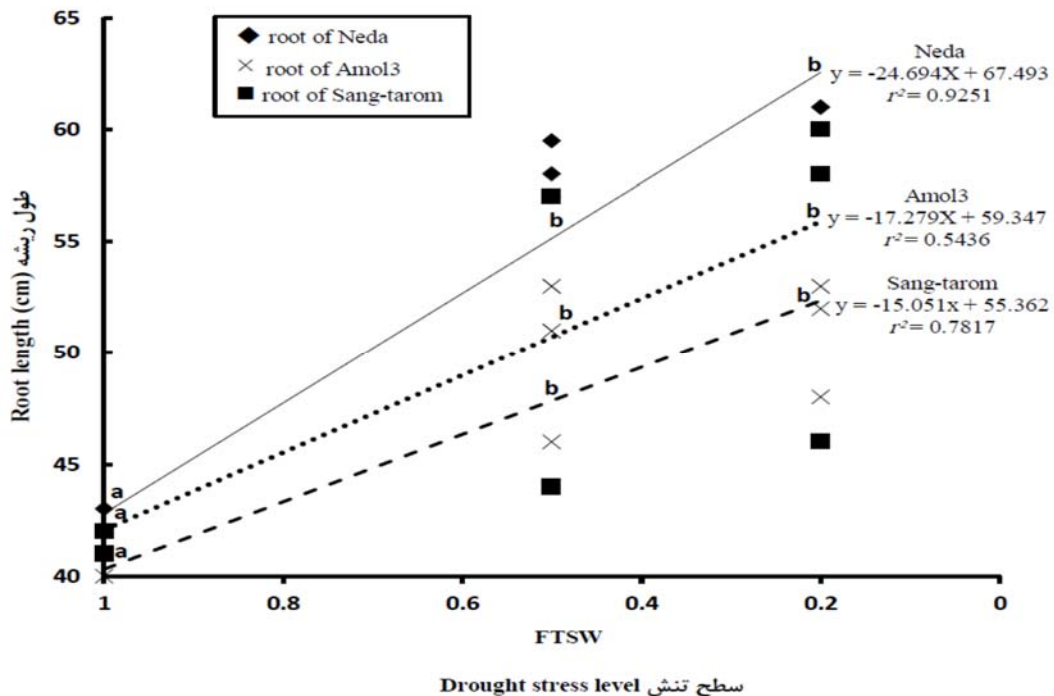
نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل داده‌های حاصل از اعمال سطوح مختلف تنش خشکی بر ارقام در رابطه با صفت طول ریشه در

ABA در برگ با طول ریشه به‌ویژه در رقم ندا به‌طور غیرمستقیم در همین راستا می‌تواند تفسیر شود (شکل ۴). ولی این همبستگی در ارقام آمل ۳ و سنگ‌طارم معنی‌دار نبود.

اندازه منافذ روزنه

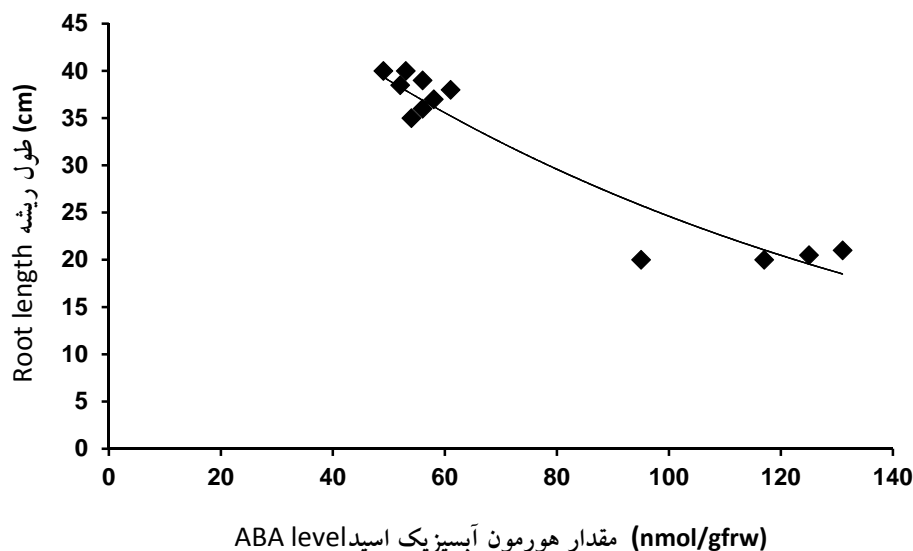
در این مطالعه مشخص شد که سطوح تنش خشکی اثر معنی‌داری بر اندازه منافذ روزنه نشان داد، اما اثرات متقابل رقم و سطح تنش بر اندازه منفذ روزنه معنی‌دار نبود. این بدان معنی است که در حالت معمول و بدون تنش بین اندازه منافذ ارقام تفاوتی معنی‌دار وجود نداشت درحالی‌که در نتیجه اعمال تیمار تنش خشکی اندازه منافذ روزنه‌ها که نقش مهمی در تعرق آب از گیاه به محیط دارد، متفاوت بود. نتایج تفاوت های معنی‌داری ($P < 0.05$) در اندازه منفذ روزنه در تیمارهای مختلف تنش خشکی در رقم آمل ۳ و ندا نشان دادند که در شکل ۵ آمده است.

اعمال‌شده در آزمایش است. تنش خشکی اثر تحریک‌کننده‌ای بر رشد ریشه در ارقام با روند متفاوت داشت و در هر سه رقم افزایش معنی‌دار طول ریشه نسبت به شاهد در تنش خشکی ملایم و شدید مشاهده شد و البته افزایش طول ریشه در تنش خشکی شدید نسبت به تنش خشکی ملایم معنی‌دار نبود و همبستگی افزایش طول ریشه در رقم ندا با افزایش سطح تنش بیشتر بود (شکل ۳). گزارش شد که ریشه‌های بلندتر تحمل گیاه به تنش خشکی را افزایش می‌دهد (Zhang et al., 2006). همچنین مشخص شد که حفظ رشد ریشه در شرایط پتانسیل آب کم در خاک نتیجه افزایش آبسزیک اسید در ریشه برای ممانعت از تولید اتیلن است که در واقع بازدارنده رشد در شرایط تنش است (Lovelli et al., 2012). در شرایط تنش، پیش‌سازهای بیوسنتز ABA در ریشه از طریق کاتابولیسم ABA در بخش هوایی یا توزیع مجدد ABA به‌منظور حفظ رشد ریشه و افزایش هدایت هیدرولیک آن فراهم می‌گردد (Ye et al., 2012; Kudoyarova et al., 2011). از این رو وجود همبستگی منفی بالای سطح



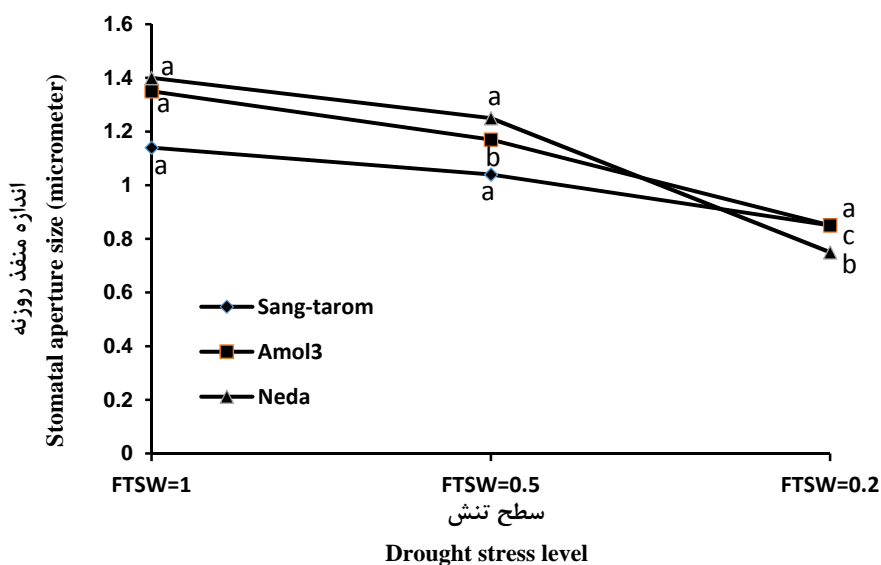
شکل ۳. تأثیر تیمارهای مختلف تنش خشکی در ارقام برنج بر طول ریشه. مقادیر (میانگین \pm SE) مربوط به ۴ تکرار در هر تیمار است. تفاوت در حروف، معنی‌دار بودن تفاوت‌ها ($P < 0.05$) را نشان می‌دهد.

Fig. 3. The effect of different drought stress treatments and rice cultivars on root length. The values of (mean \pm SE) is related to 4 replications in each treatment. Different letters show significant differences ($P < 0.05$).



شکل ۴. رابطه بین طول ریشه و مقدار ABA در برگ رقم برنج ندا.

Fig 4. The relationship between root length and ABA content in leaf in Neda rice cultivar.



شکل ۵. اثر سطوح تنش خشکی بر اندازه منفذ روزنه در ارقام برنج. مقادیر میانگین \pm SE از ۱۵ روزنه در هر برگ در ۴ تکرار هر تیمار است. تفاوت حروف، معنی‌دار بودن تفاوت‌ها ($P < 0.05$) را نشان می‌دهد.

Fig. 5. The effect of drought stress levels on stomatal aperture size in rice cultivars. Each value is the mean \pm SE for 15 stomata per a leaf, each leaf coming from one of 4 independent replicates. Different letters show significant differences ($P < 0.05$).

تیمار تنش خشکی نسبت به شاهد و در سطح تنش خشکی شدید نسبت به تنش ملایم وجود داشت؛ اما تفاوت‌ها در اندازه منافذ روزنه در سنگ طارم معنی‌دار نبود.

با توجه به این‌که هورمون ABA از عوامل اصلی بسته شدن روزنه‌ها در تنش خشکی است اما برخی مطالعات نشان

در رقم ندا کاهش معنی‌داری در منفذ روزنه در تنش خشکی شدید نسبت به شاهد و نیز نسبت به تنش خشکی ملایم مشاهده شد؛ اما کاهش قابل‌توجهی در اندازه منفذ روزنه در تنش خشکی ملایم نسبت به شاهد مشخص نشد. در آمل ۳، کاهش معنی‌داری در اندازه منفذ روزنه در هر دو

مختلف تنش خشکی در مقایسه با شاهد مشاهده نشد (جدول ۲).

با توجه به کاهش کمتر عملکرد در تنش خشکی ملایم نسبت به شاهد در رقم ندا در شرایطی که منافذ روزه‌ها کاهش چندانی نسبت به شاهد در این سطح تنش در این رقم نشان نداد به نظر می‌رسد رقم ندا دارای صفات و عملکرد دانه بهتری نسبت به دو رقم دیگر در شرایط تنش ملایم است. نتایج تعدادی از مطالعات کاهش مشخصی را در هدایت روزه ای در شرایط تنش خشکی نشان داد که می‌تواند باعث کاهش تعرق در چنین وضعیتی شود اما تغییری در شدت فتوسنتز ایجاد نکند (Dong et al., 2014; Yoo et al., 2010). با توجه به نتایج حاصل از این مطالعه و یافته‌های سایر محققان در زمینه پاسخ گیاهان به تنش خشکی به نظر می‌رسد که ABA به‌عنوان هورمون اصلی عمل‌کننده در تنش خشکی با ایجاد یک تعادل پویا از بیوسنتز و کاتابولیسم در حفظ بقای گیاهان عمل می‌کند و عملکرد این هورمون در ارقام حساس و متحمل در شرایط فراهمی مطلوب آب و نیز در سطوح مختلف اعمال تنش متفاوت است.

می‌دهد که برهمکنش پیام‌های هیدرولیک-ABA همیشه باهدف بسته شدن روزه‌ها یا کاهش رشد عمل نمی‌کنند؛ بلکه ABA ممکن است فعالیت آکوپورین‌ها و هدایت هیدرولیک را در بافت‌های ریشه و بخش‌های هوایی افزایش داده و موجب بهبود وضعیت آب (Tardieu et al., 2011) و حفظ گشودگی روزه‌ها و رشد برگ شود (Tardieu et al., 2010). این نشان می‌دهد که افزایش در مقدار ABA مطلقاً موجب بسته شدن روزه‌ها نمی‌شود؛ به‌عبارت‌دیگر مقدار ABA گیاهان باید به‌وسیله یک رابطه پویا و دینامیک بین میزان بیوسنتز و کاتابولیسم مولکول تعیین گردد.

عملکرد دانه

عملکرد دانه تحت تأثیر سطح تنش خشکی و رقم قرار گرفت و اثرات متقابل رقم و سطح تنش خشکی بر وزن تر و خشک خوشه معنی‌دار نبود. نتایج نشان داد که در رقم ندا در تنش خشکی ملایم کاهش عملکرد نسبت به شاهد معنی‌دار نبود اما در رقم آمل ۳ میزان کاهش عملکرد بیشتر و معنی‌دار بود. در رقم سنگ طارم تفاوت معنی‌داری در عملکرد در سطوح

جدول ۲. مقایسه عملکرد دانه در سه رقم برنج مورد مطالعه تحت تیمار آبی شامل کنترل و سطوح مختلف تنش خشکی.
Table 2. Mean comparison of grain yield in three rice cultivars under different water regimes including control and different water stress treatments.

Rice cultivars	ارقام برنج	عملکرد دانه (گرم در بوته) Grain yield (g.plant ⁻¹)		
		FTSW=1.0	FTSW=0.5	FTSW=0.2
Sang tarom	سنگ طارم	3.9±1.3 ^a	2.27±0.6 ^a	2±0.8 ^a
Amol3	آمل ۳	6±1.2 ^a	2.8±0.7 ^b	2.1±0.8 ^c
Neda	ندا	5.4±1. ^a	4±07 ^a	2.7±0.5 ^b

مقادیر میانگین ± SE از ۴ تکرار در هر تیمار است. تفاوت در حروف به معنی تفاوت معنی‌دار ($p < 0.05$) بین تیمارها در هر رقم است.

Each value is the mean ± SE of 4 plant from 4 replicates. In each rice cultivar, different letters means significance ($P \leq 0.05$) between different stress treatments horizontally.

بین ارقام سنگ طارم و آمل ۳ است در مواجهه با تنش خشکی از نظر پاسخ طول ریشه و مقدار ABA رفتاری شبیه به رقم آمل ۳ نشان داد. احتمال تأثیر مکانیسم تحمل تنش غیر وابسته به ABA (ABA-independent) نیز در رقم ندا وجود دارد. عملکرد دانه سنگ‌طارم در تنش خشکی ملایم کاهش معنی‌داری نسبت به دو رقم دیگر نشان داد. طول بلندتر ریشه‌ها و عملکرد دانه بالاتر، تنها با ۲۶ درصد کاهش عملکرد در مقایسه با ۵۴ درصد کاهش در آمل ۳، با وجود عدم

در مجموع با توجه به تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی و پاسخ‌های سه رقم برنج در این شرایط، تنظیم محتوای ABA برگ‌ها، تحریک رشد ریشه‌ها و تنظیم اندازه منافذ روزه در شرایط تنش خشکی برخی از رفتارهای اتخاذ شده توسط ارقام برنج در چنین شرایطی است. بدیهی است که چگونگی این پاسخ‌ها به سطح تنش و رقم بستگی دارد. رقم سنگ‌طارم محتوای ABA کمتر و نیز طول ریشه کمتری در هر دو سطح تنش نسبت به دو رقم دیگر نشان داد رقم ندا که حاصل تلاقی

سپاسگزاری

از دانشگاه آزاد اسلامی، واحد علوم و تحقیقات، موسسه تحقیقات برنج کشور معاونت مازندران-آمل و پژوهشگاه ژنتیک و زیست‌فناوری طبرستان سپاسگزاری می‌شود.

تفاوت در اندازه منافذ روزنه‌ها در تنش خشکی ملایم ویژگی‌های برجسته‌ای در این رقم است و با تشدید سطح تنش عملکرد کاهش قابل‌ملاحظه‌ای نشان داد.

منابع

- Blum, A., 2015. Toward a conceptual ABA ideotype in plant breeding for water limited environments. *Functional Plant Biology*. 42(6), 502-513.
- Cominelli, E., Tonelli, C., 2010. Transgenic crops coping with water scarcity. *New Biotechnology*. 27, 473-477.
- Dong, Y., Wang, C., Han, X., Tang, S., Liu, S., Xia, X., Yin, W., 2014. A novel bHLH transcription factor *PebHLH35* from *Populus euphratica* confers drought tolerance through regulating stomatal development photosynthesis and growth in *Arabidopsis*. *Biochemistry and Biophysical Research Communications*. 450, 453-458.
- Ghiasi O.M., Farahbakhsh, H., Sabouri, H. Mohammadnejad, G., 2012. Effect of drought stress on yield and yield components in rice landraces and improved cultivars under Gonbad Kavous environmental condition. *Cereal Research*. 2(3), 167-179. [In Persian with English Summary].
- Gupta, V., Kumar, M., Brahmabhatt, H., Reddy, C.R., Seth A., Jha, B., 2011. Simultaneous determination of different endogenous plant growth regulators in common green seaweeds using dispersive liquid-liquid microextraction method. *Plant Physiology Biotechnology*. 49(11), 1259-1263.
- Hadiarto, T., Tran L.S., 2011. Progress studies of drought-responsive genes in rice. *Plant Cell Reports*. 30, 297-310.
- Kohansal-Vajargah, F., Amiri, E., Paknejad, F., Vazan, S., Kohansal-Vajargah, S., Motamedi, M., 2010. Determination of appropriate indices to drought stress in rice cultivars. *Agricultural Crop Management*. 2(4), 229-311. [In Persian with English Summary].
- Kudoyarova, G., Veselova, S., Itartung, W., Farhutdinov, R., Veselov, D., Sharipova, G., 2011. Involvement of root ABA and hydraulic conductivity in the control of water relations in wheat plants exposed to increased evaporative demand. *Planta*. 233(1), 87-94.
- Kudoyarova, G.R., Kholodova, V.P., Veselov, D.S., 2013. Current state of the problem of water relations in plant under water deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*. 60, 165-175.
- Lee, H.J., Abdula, S.E., Cho, Y.G., 2012. Overexpression of *OsMLD* encoding MYB-like DNA Binding domain increases tolerance to salt stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Korean Journal of Breeding Science*. 44(2), 100-109.
- Li, X.J., Yand, M.F., Chen, H., Qu, L.Q., Chen, F., Shen, S.H., 2010. Abscisic acid pretreatment enhances salt tolerance of rice seedlings: proteomic evidence. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1804, 929-940.
- Lipiec, J., Doussan, C., Nosalewicz, A., Kondracka, K., 2013. Effect of drought and heat stress on plant growth and yield: a review. *International Agrophysics*. 27, 463-477.
- Lovelli, S., Scopa, A., Perniola, M., Tommaso, T.D., Sofò, A., 2012. Abscisic acid root and leaf concentration in relation to biomass partitioning in salinized tomato plants. *Journal of Plant Physiology*, 169, 226-233.
- Moumeni, A., 2012. Study on possibility of changing rice cultivation system from irrigation to aerobic condition in Mazandaran province. *Electronic Journal of Crop Production*. 6(4), 215-228. [In Persian with English Summary].
- Moumeni, A., Satoh, K., Kondoh, H., Asano, T., Hosaka, A., Venuprasad, R., Serraj, R., Kumar, A., Leung, H., Kikuchi, S., 2011. Comparative analysis of root transcriptome profiles of two pairs of drought-tolerant and susceptible rice near-isogenic lines under different drought stress. *BMC Plant Biology*, 11, 1-17.
- Nematzadeh, G.H., Arefi, H., Khonakdar, Y., Faghilnasisi, Z., Fathi, V., Valizadeh, A.,

- Oskou, T., Bahrami, M., Hoseinali-Mani, R., 2002. "Neda" a high yielding rice cultivar with suitable physicochemical characteristics (ary). Seed and Plant Improvement. 1(17), 107-115 [In Persian with English Summary].
- Parthasarathi, T., Vanitha, K., Lakshamamakumar, P., Kalaiyarasi, D., 2012. Aerobic rice-mitigating water stress for the future climate change. International Journal of Agriculture and Plant Production. 3(7), 241-252.
- Prasad, R., 2013. Fertilizer, nitrogen, food security, health and the environment. Proceeding of Indian National Science Academy. 79, 997-1010.
- Priya, P., Jain, M., 2013. Rice SRTFDB: A database of rice transcription factors containing comprehensive expression, cis-regulatory element and mutant information to facilitate gene function analysis. Database. 1, 1-7.
- Sharoni, A.M., Nuruzzaman, M., Satoh, K., Moumeni, A., Attia, K., Venuprasad, R., Serraj, R., Kumar, A., Leung, H., Islam A.K., Kikuchi, S., 2012. Comparative transcriptome analysis of AP2/EREBP gene family under normal and hormone treatments, and under two drought stresses in NILs setup by Aday Selection and IR64. Molecular Genetics and Genomics. 287, 1-19.
- Shi, L., Gui, M., Ye, N., Liu, R., Xia, R., Gui, S., Zhang, J., 2015. Reduced ABA accumulation in the root system is caused by ABA exudation in upland rice (*Oryza sativa* L. var. Gaoshan1) and this enhanced drought adaptation. Plant and Cell Physiology. 56(5), 951-964.
- Savvides, A., Fanoarakis, D., Van Leperen, W., 2012. Co-ordination of hydraulic and stomatal conductances across light qualities in cucumber leaves. Journal of Experimental Botany. 63(3), 1135-1143.
- Tardieu, F., Parent, B., Simmonneau, T., 2010. Control of leaf growth by abscisic acid: hydraulic or non-hydraulic processes. Plant, Cell and Environment. 33(4), 636-647.
- Tardieu, F., Granier, C., Muller, B., 2011. Water deficit and growth co-ordinating processes without an orchestrator? Current Opinion in Plant Biology. 14, 283-289.
- 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. Frontiers in Plant Science. 6, 1-20.
- Ye, N., Zhu, G., Liu, Y., Li, X., Zhang, J., 2011. ABA controls H₂O₂ accumulation through the induction of OsCTAB in rice leaves under water stress. Plant Cell Physiology. 52, 689-698.
- Ye, N., Jia, L., Zhang, J., 2012. ABA signal in rice under stress condition. Rice. 5(1), 1-9.
- Yoo, C.Y., Pence, H.E., Jin, J.B., Miura, K., Gosney, M.J., Hasegawa, P.M., Mickelbart, M.V., 2010. The Arabidopsis GTL1 transcription factor regulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1. The Plant Cell. 22, 4128-4141.
- Zhang, J., Jia, W., Yang, J., Ismail, A.M., 2006. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stress. Field Crops Research. 97, 111-119.