

تغییرات ساختاری بافت‌های ریشه، ساقه و برگ در گندم رقم میهن تحت تنش خشکی

کلثوم عزیزی^۱، عبدالکریم چهرگانی راد^{۱*} و جلال سلطانی^۲

^۱ ایران، همدان، دانشگاه بوعلی سینا، دانشکده علوم، گروه زیست‌شناسی

^۲ ایران، همدان، دانشگاه بوعلی سینا، دانشکده کشاورزی، گروه گیاهپزشکی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۲/۲۴ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۴/۲۹



چکیده

خشکی مهمترین تنش غیرزیستی در سراسر جهان محسوب می‌شود که اثرات جبران‌ناپذیری بر رشد و نمو گیاه باقی می‌گذارد و سبب کاهش تولید محصولات زراعی می‌شود. در این پژوهش تاثیرات خشکی در چهار سطح شامل کنترل (آبیاری مطلوب یا نگهداری رطوبت خاک در حد ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی خاک)، ملایم (نگهداری رطوبت خاک در حد ۷۵٪ ظرفیت زراعی خاک)، متوسط (نگهداری رطوبت خاک در حد ۵۰٪ ظرفیت زراعی خاک) و شدید (نگهداری رطوبت خاک در حد ۲۵٪ ظرفیت زراعی خاک)، بر روی ویژگی‌های آناتومیکی برگ، ریشه و ساقه گیاه گندم رقم میهن مورد مطالعه قرار گرفت. بدین منظور، مقاطعی میکروسکوپی تهیه گردید و با رنگ‌های کارمن زاجی و متیلن بلو رنگ آمیزی شد. سپس با دو میکروسکوپ نوری و فلورسانس مورد مطالعه قرار گرفتند. نتایج نشان داد که استرس خشکی سبب کاهش قطر ریشه، کاهش ضخامت بافت اسکلرانشیمی و ضخامت دیواره‌های سلول‌ها، افزایش مقدار لیگنین اپیدرم، کاهش ضخامت نوار کاسپاری در اندودرم، کاهش قطر و تعداد متاگزیم‌ها در ریشه می‌شود. همچنین در ساقه سبب تحلیل بافت کلرانسیم، کاهش ضخامت کوتیکول، کاهش ضخامت دیواره بافت اسکلرانسیم، کاهش قطر گزیم و فلوم و کاهش اندازه سلول‌های بافت پارانشیم زمینه می‌شود. در برگ، افزایش سایز اپیدرم، افزایش آنتوسیانین، افزایش سایز سلول‌های اسکلرانسیم و کاهش قطر گزیم را شاهد بودیم. به نظر می‌رسد این تغییرات می‌تواند نشانه‌های واکنش و تلاش گیاه برای سازگار شدن به تنش خشکی، احتمالاً از طریق فرایندهای متابولیسمی باشد.

واژه‌های کلیدی: گندم، تنش خشکی، ریشه، ساقه، برگ

* نویسنده مسئول، تلفن: ۰۸۱۳۸۲۷۱۵۴۱، پست الکترونیکی: Chehregani@basu.ac.ir

مقدمه

می‌افتد که میزان آب تعرق شده بیش از آب جذب شده توسط ریشه‌ها باشد که در این حالت نیاز آبی گیاه نمی‌تواند به طور کامل برآورده شود. این وضعیت به دلیل بارندگی ناکافی، کاهش سطح آب زمین یا حبس شدن آب توسط ذرات خاک ایجاد می‌شود (۲۶، ۴۲). گیاهان در پی تنش آبی، در جهت حفظ وضعیت آب خود، با پاسخهای مورفو-آناتومیکی، فیزیولوژیک و تنظیمات بیوشیمیایی مانع از هدر رفت آب می‌شوند (۹، ۲۲).

خشکی و کم آبی یکی از مهمترین معطلات کشاورزی محسوب می‌شود. بیشتر بخش‌های جهان، حتی مناطق مرطوب و پر آب نیز گاهی از خشکی رنج می‌برند، هر چند شرایط مناطق خشک به دلیل اینکه رطوبت خاک آنها تنها به چند بارندگی سالیانه وابسته است، حساس‌تر می‌باشد (۲۳). از دیدگاه کشاورزی، خشکسالی مربوط به کمبود رطوبت در منطقه یک متری بالایی سطح خاک، یعنی منطقه‌ای که در آن ریشه قرار گرفته است می‌باشد، چرا که خشکی در این منطقه بر میزان محصولات تأثیر می‌گذارد (۴۴). کم آبی یا خشکی در گیاه، زمانی اتفاق

مواد و روشها

کاشت بذر: بذرهای گندم رقم میهن از مرکز تحقیقات کشاورزی همدان تهیه گردید. کشت در پاییز ۹۷، در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه بوعلی سینا همدان، انجام گرفت. برای این منظور گلدانهای پلاستیکی با ابعاد ۲۳:۲۰ استفاده شدند. خاک گلدان از مخلوط کردن دو حجم خاک زراعی، یک حجم ماسه و یک حجم کود حیوانی تهیه شد. وزن خاک در هر گلدان ۴۳۰۰ گرم بود. ظرفیت زراعی خاک در آزمایشگاه فیزیک خاک، گروه خاک‌شناسی دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا تعیین شد. جهت کاشت بذر، در سه گوشه از گلدان، سه تا پنج عدد بذر با اندازه های یکسان قرار داده شد. چهار روز پس از جوانه زدن بذر، در هر گوشه از گلدان یک گیاهچه با اندازه های یکسان انتخاب شد و سایر گیاهچه ها از گلدان حذف شدند.

اعمال تیمار تنش: آب تمام گلدان ها تا دو هفته قبل از گلدھی (حدود ۶۰ روزگی) در حد ظرفیت زراعی خاک نگه داشته شد. پس از این مدت، گلدانها به چهار گروه، هر کدام شامل هفت گلدان تقسیم گردید. گروه اول در شرایط آبیاری مطلوب (شاهد)، گروه دوم ۷۵ درصد ظرفیت زراعی خاک (تنش ملایم)، گروه سوم ۵۰ درصد ظرفیت زراعی خاک (تنش متوسط) و گروه چهارم ۲۵ درصد ظرفیت زراعی خاک (تنش شدید) قرار گرفتند. شرایط تیمار تا پایان کرده افشانی حفظ شد و سپس نمونه برداری انجام شد. میزان رطوبت خاک با استفاده از هیگرومتر و محاسبات لازم به ترتیب گفته شده در گروههای تیماری حفظ گردید.

مطالعات آتشریحی: جهت مطالعات تشریحی برگ، آخرین برگ حقیقی گیاه گندم انتخاب و یک قطعه یک سانتی متری از آن با فاصله یک سانتی متر از قاعده بخش آزاد برگ برای تهیه سطح مقطع استفاده شد. مطالعات ساقه گیاه، با استفاده از قطعه یک سانتیمتری از پایین آخرین گره

گندم بیشترین گستره کشت در سراسر جهان را دارد که ۲۰٪ از کالری کل جمعیت جهان و نزدیک به نیمی از پروتئین یک سوم از مردمان جمعیت جهان را فراهم می‌کند (۳۶، ۴۳). کیفیت رشد و نمو گندم وابسته به میزان آب است (۲۱). تنش خشکی با تاثیرات مضر مهمی که در رشد این گیاه می‌گذارد سبب کاهش بهره‌وری آن می‌شود (۴، ۱۷، ۲۷، ۳۱). در کشاورزی، هنگامی که منابع زمین محدود است، به منظور بهره‌وری مناسب، ضروری است که از محصولاتی استفاده کنیم که در شرایط محیطی نامطلوب عملکرد بالاتری داشته باشند. بدین منظور، درک پاسخ‌های گیاه به محیط خارجی از اهمیت زیادی برخوردار است و همچنین یک مبحث مهم برای ایجاد محصولات مقاوم به تنش است (۳۷).

مطالعات مرجع شناختی ما نشان می‌دهد که تا کنون پژوهش‌های چندی بر روی مقایسه آناتومی گندم در حالت آبیاری مطلوب و حالت تحت تنش خشکی انجام گرفته است. نتایج جعفریان و همکاران (۱) بر روی برخی ارقام گندم نشان داد که بسته به نوع رقم و مکان برش، ممکن است شاهد افزایش، کاهش و یا گاه عدم تاثیر خشکی بر روی قطر آوندهای چوبی و اندازه سلولهای اپیدرم بالایی برگ باشیم. همچنین نتایج ایشان نشان داد خشکی سبب کاهش حجم سلول‌های مزوفیل می‌شود ولی به طور کلی تاثیر معنی داری بر روی قطر آبکش ندارد (۱). نتایج El-Afry و همکاران (۱۲) نشان داد که در ساقه کاهش قطر آوند چوبی و آبکش و ضخامت اپیدرم تحت تنش خشکی صورت می‌گیرد. تنش خشکی همچنین در بعضی ارقام گندم با افزایش و در بعضی دیگر با کاهش قطر استل همراه است (۲۰). با وجود پژوهشهای فوق، هر یک از آنها تنها به مطالعه بخشی از ساختار گیاه پرداخته اند و به دلیل اهمیت پاسخ‌های تشریحی گیاه، در پژوهش حاضر، ما بر آن شدیم تا تغییرات تشریحی ریشه، ساقه و برگ گندم را با جزئیات دقیق و کامل در شرایط بدون تنش و تحت تنش خشکی، مورد بررسی قرار دهیم.

اندازه های درشت تری نسبت به سلول های اپیدرم روی بافت اسکلرانسیم، دارند و همچنین کوتیکول آنها ضخیم تر است. دستجات آوندی ساقه شامل دو نوع می باشد. دستجات درونی تر که درون پارانشیم اسکلریفیه شده قرار دارند و دستجات بزرگتری هستند و دستجات بیرونی تر که درون بافت کلرانسیم قرار می گیرند و معمولا بافت کلرانسیم آن قسمت را به دو نیم تقسیم می کنند. این دستجات اندازه کوچکتری دارند (شکل ۱a).

تاثیرات تنش خشکی بر ساختار ساقه: بررسی تصاویر نشان داد که هنگامی که گیاه گندم تحت تنش خشکی قرار گرفت، سطح ساقه حالت مواج به خود گرفت (شکل ۱c، همانطوری که تصاویر میکروسکوپ فلورسانس نشان می دهد، با افزایش درجه خشکی، اپیدرم ساقه نیز تحت یکسری از تغییرات قرار می گیرد. از ضخامت لایه کوتیکول روی هر دو نوع سلول های اپیدرم (سلول های درشت و ریز) کاسته می شود. دیواره سلول های اپیدرم نازکتر شده و حفره درون سلول ها بزرگتر به نظر می رسد. همچنین سلول های اپیدرم از نظر اندازه به یکدیگر نزدیکتر می شوند (شکل ۱c، d).

بافت اسکلرانسیم هیپودرمی نیز به شدت تحت تاثیر خشکی قرار می گیرد. همانطور که در شکل های ۱a و ۲a مشاهده می شود دیواره سلول های اسکلرانسیم در حالت آبیاری مطلوب بسیار ضخیم بوده و حفره سلولی تقریبا مشاهده نمی شود. ولی بسته به مقدار تنش وارد شده، تنش ملایم (۷۵٪ ظرفیت زراعی)، متوسط (۵۰٪ ظرفیت زراعی) و یا شدید (۲۵٪ ظرفیت زراعی)، از میزان ضخامت دیواره کاسته شده و در عوض بر میزان قطر حفره سلولی افزوده می گردد (شکل های ۱b-d، ۲b-d). همچنین با افزایش خشکی، از تعداد ردیف سلول های اسکلرانسیم نیز کاسته می شود (شکل ۲d).

بافت کلرانسیم نیز به نوبه خود با افزایش استرس خشکی، تغییر می کند. حجم بافت کلرانسیم ساقه بسته به میزان

ساقه انجام گرفت و جهت مطالعات ریشه، قطعه یک سانتیمتری از درشت ترین ریشه گیاه، یک سانتی متر پایین تر از محل اتصال ساقه و ریشه انتخاب گردید. نمونه ها خیلی سریع پس از برداشت در ۷۰٪ FAA تثبیت شدند. سپس با برش گیری دستی مقاطع عرضی از آنها تهیه و با رنگ های کارمن زاجی و متیلن بلو رنگ آمیزی شدند. تصاویر مقاطع میکروسکوپی با میکروسکوپ نوری مدل LABOMED LX50 متصل به دوربین دیجیتال LABOMED iVu 3100، همچنین میکروسکوپ فلورسانس Bell, Monza, Italy با دوربین مدل PS-2 (BLACKL. 3000 (3 Mpixel, Italy)، با منبع برق Qimaging for mercury lamp, 100W/DC و نرم افزار Corporation, Austin, TX, USA، ثبت و آنالیز شد.

نتایج

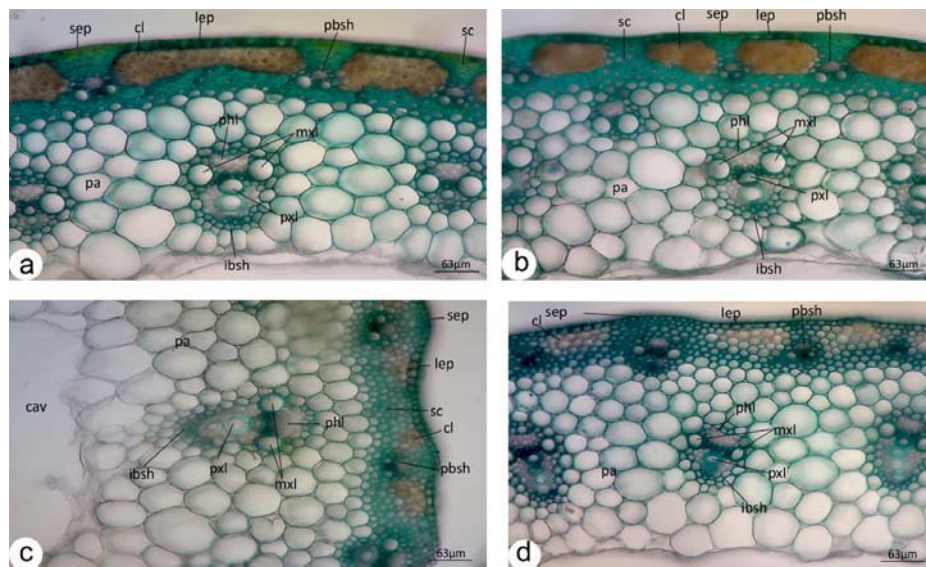
ساختار ساقه: بررسی برشهای عرضی تهیه شده از ساقه نشان می دهد که ساقه در گندم تو خالی است (شکل ۱c). عمده بافت ساقه از چند ردیف (حدود ۶ تا ۸ ردیف) سلول های درشت پارانشیم اسکلریفیه شده تشکیل شده که اطراف حفره وسط ساقه را احاطه نموده اند (شکل ۱a). یک لایه سلول های اپیدرمی، بیرونی ترین بخش ساقه را تشکیل می دهند که این لایه از سلول هایی با دو اندازه کاملا متفاوت تشکیل شده است. اندازه سلول های اپیدرم با سلول های هیپودرمی هماهنگ است. سلول های هیپودرمی شامل دو گروه می باشند، سلول های اسکلرانسیم و سلول های کلرانسیم (شکل ۱a). سلول های اسکلرانسیم در ردیفهای ۷-۸ تایی از سلول های با دیواره بسیار ضخیم را در زیر اپیدرم تشکیل می دهند. عمده سلول های هیپودرمی شامل سلول های اسکلرانسیم می باشد. سلول های کلرانسیم، به صورت نوارهایی در زیر اپیدرم بافت اسکلرانسیم را قطع می کنند (شکل ۱a). در ناحیه بافت کلرانسیم بر روی اپیدرم روزنه ها قرار گرفته اند. سلول های اپیدرمی که روی بافت کلرانسیم قرار دارند

سیستم آوندی شامل فلوئم، پروتوگزیم و متاگزیم نیز تحت تاثیر قرار می‌گیرد. همانطور که شکل‌های ۱ و ۲ نشان می‌دهند، در اثر تنش خشکی، متناسب با میزان تنش، از حجم فلوئم کاسته می‌شود و اندازه قطر سلول‌های گزیم نیز کم می‌شود. دیواره آوندهای چوبی، ضخیم‌تر و لیگنینی‌تر می‌شود. به نظر می‌رسد که سایر سلول‌های موجود در دستجات آوندی تنها سلول‌هایی در ساقه هستند که تحت تاثیر خشکی قرار نمی‌گیرند و یا حداقل مقدار ممکن نوسانات را نشان می‌دهند.

کاهش اندازه‌ی فلوئم و گزیم و عدم تغییر در سایر سلول‌های حاضر در دستجات آوندی سبب می‌شود که دستجات آوندی ساقه در گیاهان تحت تنش حالت کشیده‌تری به خود بگیرند (شکل d، ۱c).

تنش کاسته می‌شود. دیواره سلول‌های کلرانسیم که بسیار نازک می‌باشند با افزایش خشکی شروع به لیگنینی شدن می‌کنند و بافت کلرانسیم، اسکلرانشیمی می‌شود، به طوری که میزان سلول‌های کلرانسیم در نوارهای این بافت، تحت تنش شدید، به حداقل میزان ممکن و گاه به صفر می‌رسد (شکل d، ۱c). مواد ذخیره‌ای درون سلول‌های بافت کلرانشیمی (بافت فتوستزی)، همانطور که تصاویر فلورسانس نشان می‌دهند، به خاطر کمبود آب و کاهش فتوستز شروع به ناپدید شدن می‌کنند (شکل d، ۱c).

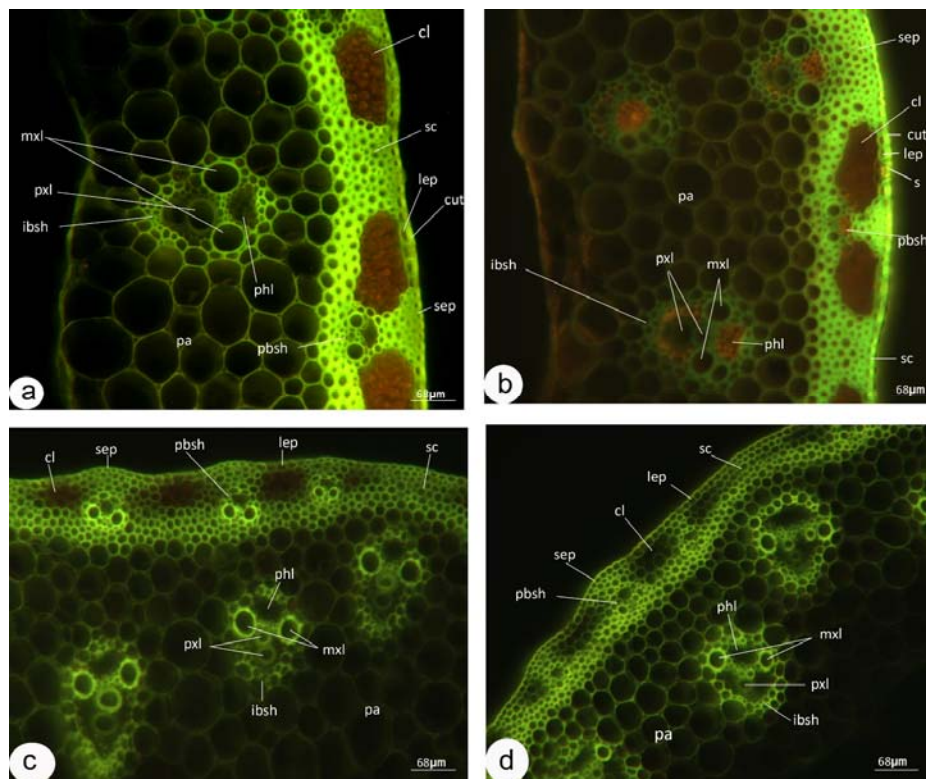
سلول‌های پارانشیم زمینه‌ای (پوست) در گیاهان شاهد (شکل‌های ۱a، ۲a)، از نظر اندازه، نسبت به سلول‌های پارانشیمی زمینه‌ای ساقه گیاهان تحت تنش درشت‌تر می‌باشند (شکل‌های d-۱b، d-۲b).



شکل ۱- برش از مقطع عرضی ساقه گیاه گندم تحت تیمار در چهار سطح مختلف آبدهی: آبیاری مطلوب (نگهداری رطوبت خاک در حد ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی)، تنش ملایم (نگهداری رطوبت خاک در حد ۷۵٪ ظرفیت زراعی)، تنش متوسط (نگهداری رطوبت خاک در حد ۵۰٪ ظرفیت زراعی) و تنش شدید (نگهداری رطوبت خاک در حد ۲۵٪ ظرفیت زراعی) تصویر برداری شده با میکروسکوپ نوری. a، گیاه در شرایط آبیاری مطلوب، اپیدرم و بافت هیپودرمی اسکلرانشیمی، دیواره‌های به شدت ضخیمی نشان می‌دهند به طور که حفره سلول‌ها تقریباً به طور کامل پر شده است، ضخامت دیواره مماسی-خارجی سلول‌های اپیدرم + کوتیکول بسیار زیاد است، سلول‌های اپیدرم دو اندازه‌ی متفاوت دارند، بافت کلرانشیمی وسیع بوده و مواد ذخیره‌ای در خود نگه داشته است، قطر گزیم و فلوئم در بالاترین اندازه خود می‌باشد. b، گیاه تحت تنش ملایم، کاهش ضخامت دیواره سلول‌ها و ضخامت عرض بافت اسکلرانشیمی، کاهش قطر آوندها نسبت به گیاه کنترل c، گیاه تحت تنش متوسط، کاهش قابل ملاحظه‌ی ضخامت دیواره سلول‌های اسکلرانشیمی و کاهش حجم بافت کلرانسیم و همچنین قطر آوندها نسبت به گیاه کنترل و گیاه تحت تنش ملایم (۷۵٪). d، گیاه تحت تنش شدید، کاهش شدید قطر آوندها، افزایش اندازه حفره سلول‌های اسکلرانشیمی و کاهش شدید ضخامت دیواره سلولی در آنها، کاهش اندازه

سلول های پارانشیم زمینه کاهش شدید حجم کلرانسیم و کاهش ضخامت بافت اسکلرانسیم نسبت به گیاه شاهد و تنش های ملایم (۷۵٪) و متوسط (۵۰٪).

مخففها: سلول های اپیدرم با اندازه بزرگ (lep)، سلول های اپیدرم با اندازه کوچک (sep)، بافت اسکلرانسیم (sc)، بافت کلرانسیم (cl)، بافت پارانشیم (pa)، فلوئم (phl)، متاکزیلم (mxl)، پروتوگزیلم (pxl)، دستجات آوندی حاشیه ای (pbsh)، دستجات آوندی داخلی (ibsh)، حفره (cav)



شکل ۲- برش از مقطع عرضی ساقه گیاه گندم تیمار شده با چهار سطح مختلف آبدهی با میکروسکوپ فلورسانس، تیمارها شامل آبیاری مطلوب (نگهداری رطوبت خاک در حد ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی)، تنش ملایم (نگهداری رطوبت خاک در حد ۷۵٪ ظرفیت زراعی)، تنش متوسط (نگهداری رطوبت خاک در حد ۵۰٪ ظرفیت زراعی) و تنش شدید (نگهداری رطوبت خاک در حد ۲۵٪ ظرفیت زراعی) است. **a**، گیاه در شرایط مطلوب آبیاری، سلول های اپیدرم بر روی بافت کلرانشیمی اندازه بسیار بزرگتری نسبت به اندازه سلول های اپیدرم روی سلول های بافت اسکلرانسیم دارند، ضخامت کوتیکول روی سلول های اپیدرم و ضخامت دیواره سلول های اسکلرانشیمی زیاد می باشد. **b**، گیاه تحت تنش ملایم، قطر آوندها و ضخامت بافت اسکلرانشیمی، اندازه سلول های بافت پارانشیمی زمینه، نسبت به سلول های کنترل کاهش نشان می دهد. **c**، گیاه تحت تنش متوسط، کاهش قطر دیواره سلول های اپیدرم و افزایش ضخامت دیواره آوندهای چوبی، تورفتگی ساقه در ناحیه ی بافت کلرانشیمی، کاهش کوتیکول، کاهش ضخامت دیواره سلول های اسکلرانشیمی و اپیدرم، کاهش ضخامت بافت اسکلرانشیمی، کاهش حجم بافت کلرانشیمی و لیگنینی شدن دیواره سلولی بافت کلرانشیمی نسبت به گیاه کنترل و گیاه تحت تنش ۷۵٪ مشاهده می شود. **d**، گیاه تحت تنش شدید، کاهش قطر آوندها، کاهش بیشتر حجم بافت کلرانسیم و افزایش لیگنینی شدن دیواره های سلول های کلرانشیمی، کاهش اندازه سلول های پارانشیم زمینه، کاهش کوتیکول، کاهش ضخامت بافت اسکلرانشیمی و کاهش ضخامت دیواره سلول های بافت اسکلرانشیمی، نسبت به گیاهان کنترل، تنش ۷۵٪ و تنش ۵۰٪ مشاهده می شود.

مخففها: سلول های اپیدرم با اندازه بزرگ (lep)، سلول های اپیدرم با اندازه کوچک (sep)، بافت اسکلرانسیم (sc)، بافت کلرانسیم (cl)، بافت پارانشیم (pa)، فلوئم (phl)، متاکزیلم (mxl)، پروتوگزیلم (pxl)، دستجات آوندی حاشیه ای (pbsh)، دستجات آوندی داخلی (ibsh)، کوتیکول (cut)

سلول‌های اسکلرانشیمی پوست ریشه نیز مانند ساقه، کاسته می‌شود و قطر حفرات سلول‌های اسکلرانشیمی افزایش می‌یابد (شکل ۳b-d). میزان نشر فلورسانس بافت اسکلرانشیمی در ریشه تحت تنش شدید، بیشتر از حالت آبیاری مطلوب است (شکل ۴d).

علاوه بر سلول‌های اسکلرانشیمی، سلول‌های پارانشیمی پوست نیز تحت تغییراتی قرار می‌گیرند. به طور کلی سلول‌های پارانشیمی پوست در گیاهان شاهد درشت‌تر از گیاهان تحت تنش می‌باشند، به خصوص در چند ردیف سلول پارانشیمی مجاور اندودرم این حالت مشهودتر می‌باشد (شکل ۳b-d). علاوه بر تغییر در سایز، دیواره پارانشیم‌های گیاه کنترل ضخیم‌تر از گیاهان تحت تنش می‌باشد. نوع ترکیبات دیواره در سلول‌ها نیز تغییر می‌یابد که همین امر موجب شکنندگی بسیار زیاد ریشه در شدت‌های بالای تنش و له‌شدگی بافت‌ها مخصوصاً در ناحیه پارانشیمی پوست، هنگام تهیه برش می‌شود (شکل ۴d).

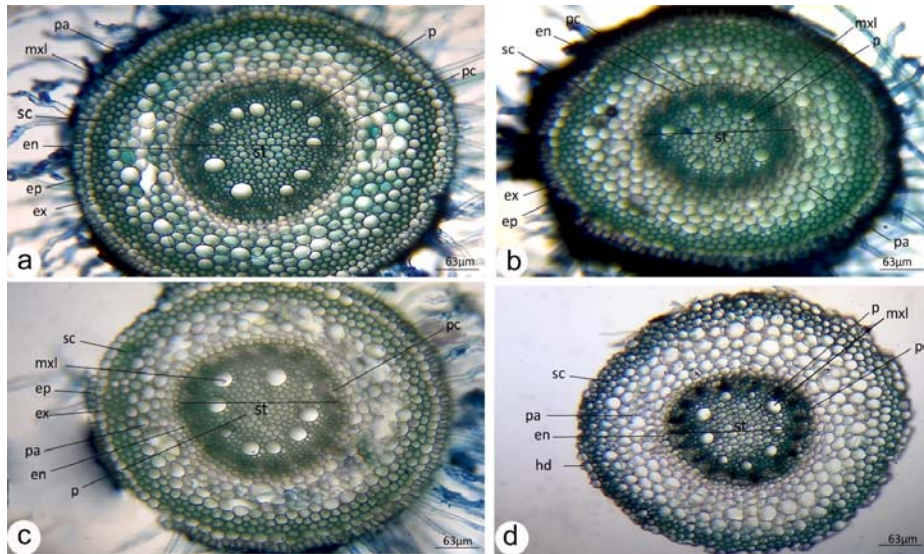
تصاویر میکروسکوپ فلورسانس از برش‌های ریشه نشان می‌دهد که با افزایش میزان شدت خشکی، از ضخامت ضخیم‌شدگی‌های دیواره سلول‌های اندودرم (نوار کاسپاری) کم می‌شود و یا حتی در بعضی از سلول‌ها ضخیم‌شدگی دیواره مشاهده نمی‌شود (شکل 4b-d). کاهش ضخامت دیواره باعث افزایش قطر حفره سلول‌های اندودرم در گیاهان تحت تنش خشکی می‌شود (شکل b-3d). همچنین با افزایش تنش شاهد کاهش تعداد آوند‌های چوبی، کاهش قطر آنها و کاهش ماکزیمم قطر و مینیمم قطر آوندها در مقطع عرضی ریشه می‌باشیم (شکل‌های ۴b-d، ۳b-d).

تصاویر نشان می‌دهند که، افزایش روند تنش، تاثیر منفی بر قطر سلول‌های پارانشیم مغزی نیز دارد (شکل‌های b-4b-d، ۳d).

ساختار ریشه: شکل‌های شماره ۳ و ۴، مقطع عرضی ریشه را با میکروسکوپ‌های نوری و فلورسانس نشان می‌دهد. مقطع عرضی ریشه نشان می‌دهد که در بیرونی‌ترین بخش ریشه یک ردیف سلول‌های اپیدرمی قرار گرفته است که تارهای کشنده از این سلول‌ها منشاء می‌گیرند. این لایه تا حدی لیگنینی شده است (شکل ۴a). در زیر اپیدرم یک لایه سلول‌های هیپودرمی پارانشیمی قرار دارند که اگرودرم نامیده می‌شود، و سپس دو تا سه لایه سلول‌های اسکلرانشیمی با دیواره نسبتاً ضخیم قرار می‌گیرد. زیر سلول‌های اسکلرانشیمی چندین لایه سلول‌های پارانشیمی قرار گرفته که این سلول‌ها به آندودرم ختم می‌شوند (شکل‌های ۴a، ۴a). مجموعه سلول‌های ذکر شده و اندودرم، پوست (کورتکس) ریشه را تشکیل می‌دهند. در دیواره شعاعی و دیواره مماسی داخلی سلول‌های لایه اندودرم، ضخیم‌شدگی‌هایی مشاهده می‌شود که اصطلاحاً نوار کاسپاری نامیده می‌شود (شکل ۴a). پس از پوست و در قسمت میانی ریشه استل قرار گرفته است. که بیرونی‌ترین بخش آن دایره محیطیه است و در مرکز آن سلول‌های پارانشیمی مغزی قرار گرفته‌اند. بین این دو، گزیم و فلوئم قرار گرفته‌اند (شکل‌های ۴a، ۳a).

تاثیرات تنش خشکی بر ساختار ریشه: هنگامی که ریشه در معرض خشکی قرار می‌گیرد از قطر آن کاسته می‌شود. که این کم‌شدن قطر در استل به نسبت پوست بیشتر اتفاق می‌افتد. به عبارت دیگر، با افزایش شدت خشکی قطر استل، قطر ریشه و نسبت قطر استل به قطر ریشه کاهش می‌یابد (شکل‌های ۴b، d، ۳b، d). سلول‌های بخش‌های مختلف ریشه نیز به استرس خشکی واکنش نشان می‌دهند ولی به طور کلی تغییرات سلول‌های ریشه به نسبت ساقه کمتر می‌باشد.

در اثر تنش، بر میزان لیگنین دیواره سلول‌های اپیدرمی افزوده می‌شود (شکل ۴b-d). همچنین از ضخامت دیواره



شکل ۳- برش از مقطع عرضی ریشه گیاه گندم در چهار سطح مختلف آبدهی: آبیاری مطلوب (نگهداری رطوبت خاک در حد ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی)، تنش ملایم (نگهداری رطوبت خاک در حد ۷۵٪ ظرفیت زراعی)، تنش متوسط (نگهداری رطوبت خاک در حد ۵۰٪ ظرفیت زراعی) و تنش شدید (نگهداری رطوبت خاک در حد ۲۵٪ ظرفیت زراعی)، تصویر برداری شده با میکروسکوپ نوری. a، گیاه با آبیاری مطلوب، دیواره سلول‌های بافت اسکلرانسیم نسبتاً ضخیم و حفره سلول‌ها نسبتاً کوچک دیده می‌شود. سلول‌های پارانشیم پوست دیواره نسبتاً ضخیمی دارند. b، گیاه تحت تنش ملایم، ضخامت دیواره سلول‌های بافت اسکلرانشیمی و پارانشیمی و تعداد و قطر سلول‌های متاگزپلم نسبت به حالت آبیاری مطلوب، کاهش یافته است. c، گیاه تحت تنش متوسط، ضخامت دیواره سلول‌های بافت اسکلرانشیمی کاهش یافته و سلول‌های این بافت و همچنین، سلول‌های لایه آگزودرم نسبت به گیاه کنترل درشت‌تر دیده می‌شوند، اندازه قطر ریشه، تعداد و قطر آوندهای چوبی نیز کاهش نشان می‌دهد. d، گیاه تحت تنش شدید، کاهش شدید قطر ریشه، کاهش شدید تعداد و قطر سلول‌های آوند چوبی و همچنین کاهش ضخامت دیواره سلول‌های پارانشیمی پوست نسبت به سه سطح آبیاری قبل مشاهده می‌شود.

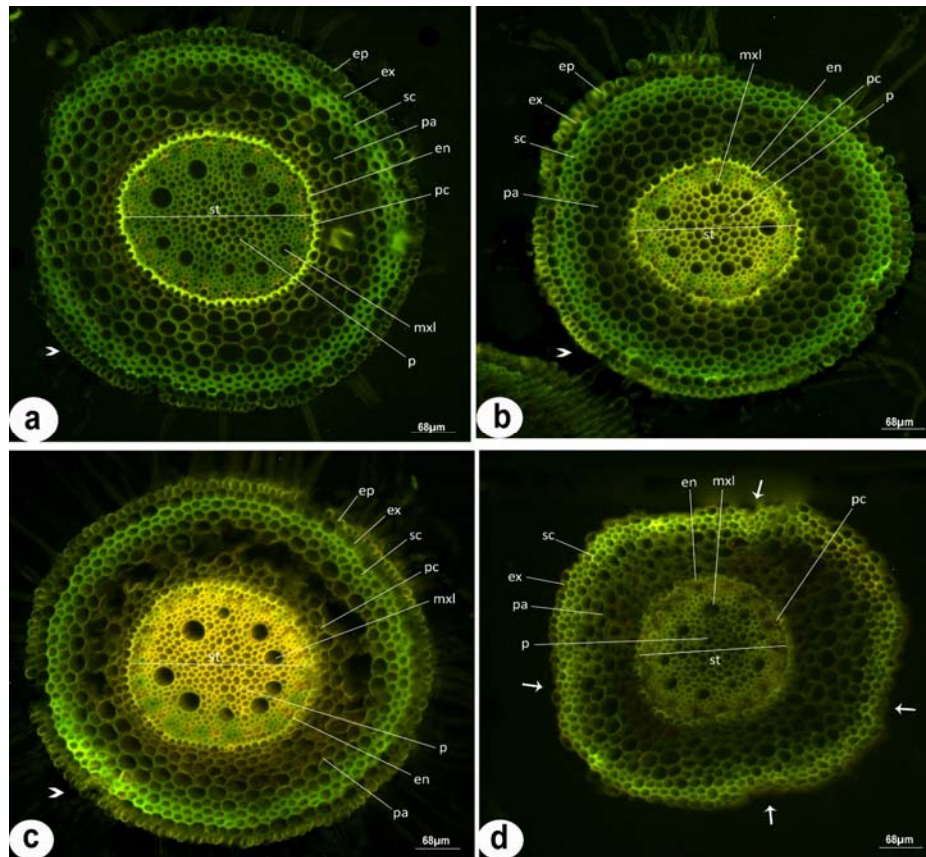
مخففها: سلول‌های اپیدرم (ep)، بافت اسکلرانسیم (sc)، بافت پارانشیم (pa)، آندودرم (en)، متاگزپلم (mxl)، استل (st)، دایره محیطه (pc)، آگزودرم (ex)، پارانشیم مغز (p)

نمی‌باشد. اپیدرم رویی نشر نور قهوه‌ای و اپیدرم زیرین نشر نور زرد را از خود نشان می‌دهند. از آنجایی که نشر نور کوتیکول زرد می‌باشد، به نظر می‌رسد که کوتیکول اپیدرم رویی بسیار ناچیز باشد (شکل ۶a). در سطح شکمی برگ، در بین سلول‌های اپیدرم رویی، سلول‌های بسیار درشت در دسته‌های چند تایی مشاهده می‌شود که سلول‌های بولبی فرم نامیده می‌شوند و روزنه‌ها در اطراف آنها قرار گرفته‌اند (شکل ۴a). در بین دو اپیدرم سلول‌های مزوفیل قرار گرفته‌اند که وظیفه فتوسنتز را به عهده دارند. در گندم رقم میهن محتویات سلول‌های مزوفیل نسبت به تخریب‌کننده‌های محتویات سلولی (آب ژاول) بسیار مقاوم هستند و در مراحل آماده‌سازی بافت، سلول‌های محتویات سلولی خود را از دست نمی‌دهد و رمز سلول

ساختار برگ: برگ در گندم حالت خطی و کشیده دارد که رگبرگ‌های آن به صورت موازی قرار گرفته‌اند. شکلهای ۵ و ۶ نشان می‌دهد که رگبرگی که در وسط برگ قرار گرفته یا همان رگبرگ میانی، از نظر اندازه از سایر رگبرگ‌ها درشت‌تر می‌باشد و برگ از این قسمت در هنگام لوله شدن از دو طرف شروع به جمع شدن می‌کند، به عبارت دیگر این رگبرگ شبیه لولا عمل می‌کند (شکل ۵a). دو طرف سطح برگ از سلول‌های اپیدرم پوشیده شده است که سلول‌های روزنه در هر دو طرف اپیدرم سطح آداکسیال (نزدیک، رویی یا شکمی) و سطح آباکسیال (دور، زیرین یا پشتی) مشاهده می‌شود (شکل ۶a). نشر فلورسانس دیواره سلول‌های اپیدرم رویی و زیرین مشابه

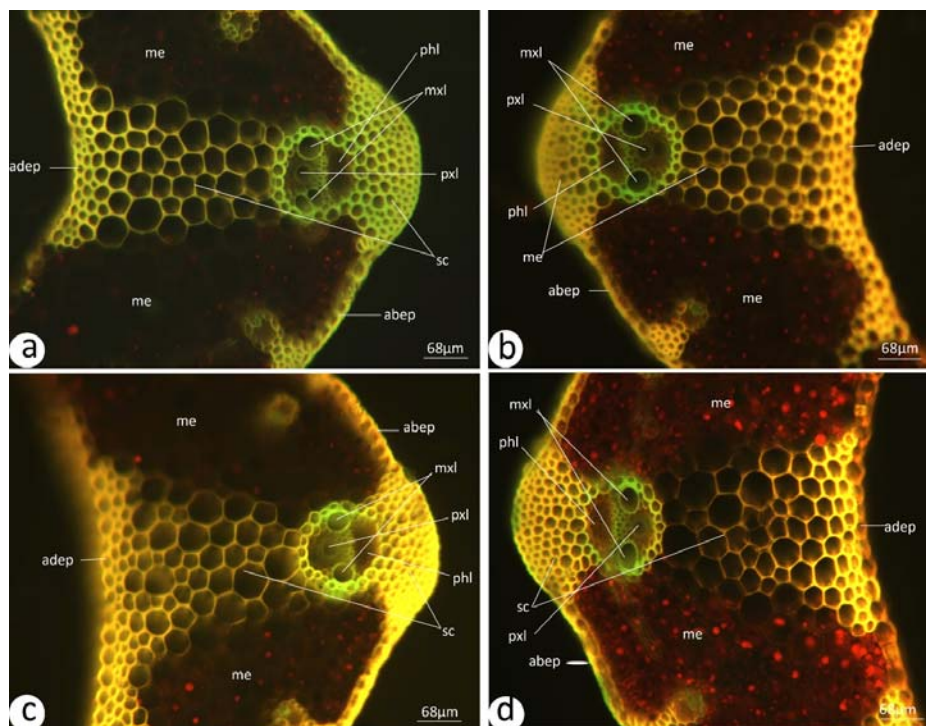
روی برگ متصل می‌کنند، نسبت به سلول‌های اسکلرانشیمی که دستجات آوندی را به اپیدرم زیرین متصل می‌کنند، اندازه درشت‌تری دارند (شکل‌های ۵a، ۶a). دستجات آوندی در تیغه‌ها تقریباً در وسط تیغه قرار گرفته‌اند (شکل ۶a)، ولی رگبرگ مرکزی به سمت سطح آباکسیال (اپیدرم پشتی) متمایل می‌باشد (شکل ۵a).

های مزوفیل، به دلیل دیواره نازک و مواد ذخیره‌ای فراوان، قابل مشاهده نمی‌باشد (شکل‌های ۵a، ۶a). دستجات آوندی توسط غلافی از سلول‌های اسکلرانشیمی احاطه شده است. آنها همچنین توسط بافتی از جنس اسکلرانشیم به اپیدرم رویی و زیرین متصل هستند. سلول‌های بافت اسکلرانشیمی، آنهایی که دستجات آوندی را به اپیدرم



شکل ۴- برش از مقطع عرضی ریشه گیاه گندم در چهار سطح مختلف آبدهی: آبیاری مطلوب (نگهداری رطوبت خاک در حد ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی)، تنش ملایم (نگهداری رطوبت خاک در حد ۷۵٪ ظرفیت زراعی)، تنش متوسط (نگهداری رطوبت خاک در حد ۵۰٪ ظرفیت زراعی) و تنش شدید (نگهداری رطوبت خاک در حد ۲۵٪ ظرفیت زراعی)، تصویر برداری شده با میکروسکوپ فلورسانس. a، گیاه تحت آبیاری مطلوب، اپیدرم لیگنینی است، نوار کاسپاری نسبتاً ضخیم می‌باشد، به دلیل ضخیم بودن دیواره سلول‌های بافت اسکلرانشیمی، حفره سلولی آنها بسیار کوچک دیده می‌شود. b، گیاه تحت تنش ملایم، کاهش قطر ریشه، افزایش میزان لیگنین دیواره سلول‌های اپیدرم (فلش)، کاهش ضخامت دیواره سلول‌های اسکلرانشیمی و کاهش اندازه سلول‌های پارانثیم، نازک شدن نوار کاسپاری، کاهش قطر و تعداد سلول‌های آوند چوبی، نسبت به گیاه کنترل مشاهده می‌شود. c، گیاه تحت تنش متوسط، کاهش تعداد سلول‌های آوند چوبی، افزایش میزان لیگنینی شدن دیواره سلول‌های اپیدرم (فلش)، کاهش قطر سلول‌های مغزی و افزایش حفره داخلی سلول‌های بافت اسکلرانشیم نسبت به گیاه کنترل مشاهده می‌شود. d، گیاه تحت تنش شدید، کاهش شدید قطر ریشه، کاهش ضخامت دیواره سلول‌های بافت اسکلرانشیم، کاهش شدید در ضخامت نوار کاسپاری، کاهش در قطر و تعداد سلول‌های آوند چوبی، له شدگی بافت‌های ریشه (فلش) طی برش، بخاطر افزایش لیگنین و عدم انعطاف دیواره‌ها مشاهده می‌شود.

مخففها: سلول‌های اپیدرم (ep)، بافت اسکلرانشیم (sc)، بافت پارانثیم (pa)، آندودرم (en)، متاگزیم (mxl)، استل (st)، دایره محیطه (pc)، آگزودرم (ex)، پارانثیم مغز (p)



شکل ۵- برش از مقطع عرضی برگ گیاه گندم، از قسمت رگبرگ میانی در چهار سطح مختلف آبدهی: آبیاری مطلوب (نگهداری رطوبت خاک در حد ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی)، تنش ملایم (نگهداری رطوبت خاک در حد ۷۵٪ ظرفیت زراعی)، تنش متوسط (نگهداری رطوبت خاک در حد ۵۰٪ ظرفیت زراعی) و تنش شدید (نگهداری رطوبت خاک در حد ۲۵٪ ظرفیت زراعی)، تصویر برداری شده با میکروسکوپ فلورسانس. a، گیاه تحت آبیاری مطلوب، دستجات آوندی توسط بافت اسکلرانشیمی به دو اپیدرم رویی و زیرین اتصال یافته اند. b، گیاه تحت تنش ملایم، محتویات سلول‌های مزوفیل اتوفلورسانس (دانه‌های قرمز) بیشتری از خود نشان می‌دهند. c، گیاه تحت تنش متوسط، قطر آوندهای چوبی کاهش یافته، اتوفلورسانس محتویات سلول‌های مزوفیل افزایش نشان می‌دهد، ضخامت دیواره سلول‌های اپیدرم رویی کاهش یافته و سلول‌های اپیدرم بزرگتر به نظر می‌رسند. d، گیاه تحت تنش شدید، سلول‌های اپیدرم رویی درشت‌تر و دیواره آنها نازکتر می‌شود، دیواره سلول‌های اسکلرانشیمی مخصوصاً لایه‌های هیپودرمی اپیدرم رویی نازکتر شده و سلول‌ها درشت‌تر می‌شوند، دانه‌های قرمز در سلول‌های مزوفیل به شدت افزایش می‌یابد. مخففها: اپیدرم رویی یا آداکسیال (adep)، اپیدرم زیرین یا آباکسیال (abep)، متاگزیم (mxl)، پرتوگزیم (pxl)، فلوئم (phl)، مزوفیل (me)، بافت اسکلرانسیم (sc)

دستجات آوندی را به اپیدرم رویی و زیرین متصل می‌کنند، در هر دوی رگبرگ‌های میانی و تیغه‌ای، با افزایش تنش، افزایش می‌یابد. این تغییر اندازه مخصوصاً در چند ردیف سلول هیپودرمی اپیدرم رویی در رگبرگ مرکزی مشهود می‌باشد (شکل ۵b-d). در این بخش، سلول‌های بافت اسکلرانشیمی در گیاهان با آبیاری مطلوب، دیواره سلولی ضخیم‌تری نسبت به گیاهان تحت تنش دارند. همچنین زاویه‌ی بین دو تیغه‌برگی که در قسمت رگبرگ میانی به یک دیگر می‌رسند در گیاهان کنترل کمتر از

تأثیرات تنش خشکی بر ساختار برگ: تصاویر میکروسکوپ فلورسانس برگ نشان می‌دهد که با افزایش میزان خشکی، محتویات داخل سلولی در سلول‌های مزوفیل برگ، نشر فلورسانس بیشتری از خود نشان می‌دهند که این افزایش نشر به صورت افزایش رنگ قرمز در مزوفیل مشاهده می‌شود (شکل‌های ۵b-d، ۶b-d). افزایش تنش سبب کاهش در اندازه قطر پرتوگزیم و متاگزیم در هر دو رگ برگ تیغه‌ای و مرکزی می‌شود ولی تغییر اندازه فلوئم مشهود نمی‌باشد (شکل‌های ۵b-d، ۶b-d). ساین سلول‌های بافت اسکلرانسیم که

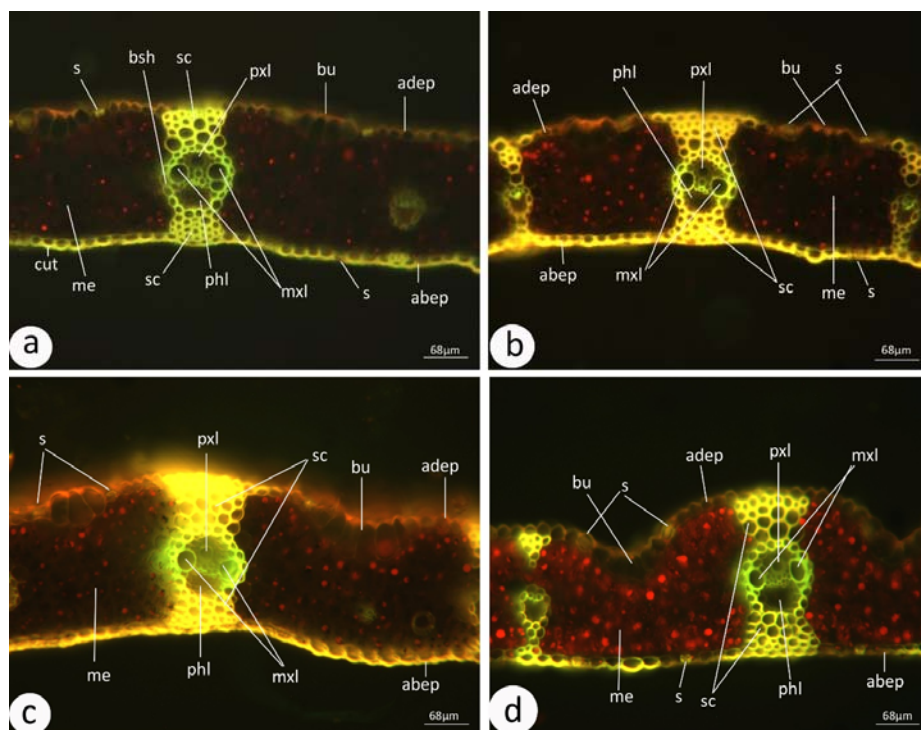
یابد (شکل ۵b، ۶b) ولی با بیشتر شدن تنش خشکی در حالت ۵۰٪ ظرفیت زراعی رو به کاهش می‌گذارد (شکل ۵c، ۶c) و در ۲۵٪ ظرفیت زراعی در خیلی از سلول‌ها ممکن است بسیار ناچیز باشد. ولی سلول‌های اپیدرمی که در راستای سلول‌های بولبی فرم قرار گرفته‌اند، با وجود تنش شدید نیز نشر خود را حفظ می‌کنند (شکل ۶d).

سلول‌های بولبی فرم که در حالت آبیاری مطلوب تورژسانس حاصل می‌کنند و باعث گسترده شدن سطح برگ به بالاترین میزان ممکن می‌شوند، با افزایش تنش، پلاسمولیز در آنها صورت می‌گیرد و باعث ایجاد چاهک‌هایی بر روی اپیدرم رویی (سطح شکمی) برگ می‌شوند که عمق این چاهک‌ها با افزایش روند خشکی رابطه مستقیم دارد (شکل ۶b-d).

گیاهان تحت تنش بوده و با افزایش شدت تنش این زاویه به سمت ۱۸۰ درجه میل پیدا می‌کند (شکل ۵b-d).

میزان کوتیکول روی اپیدرم سطح شکمی یا اپیدرم رویی، بسیار ناچیز می‌باشد به طوری که قابل تشخیص از طریق نشر فلورسانس نمی‌باشد. در لایه اپیدرم رویی، تنها سلول‌های اپیدرمی که روی سلول‌های بافت اسکلرانشیمی قرار دارند، نشر فلورسانس در محدوده لیگنین، کوتین و سوبرین نشان می‌دهند (شکل ۶a) که این سلول‌ها نیز تحت تنش شدید نشر خود را از دست می‌دهند و در تنش ۲۵ درصد همانند سایر سلول‌های اپیدرم، فاقد نشر فلورسانس می‌شوند (شکل ۵d، ۶d).

نشر فلورسانس در محدوده کوتین، سوبرین، لیگنین در سلول‌های اپیدرم سطح پشتی یا اپیدرم زیرین با کاهش آب از حالت مطلوب به ۷۵٪ ظرفیت زراعی افزایش می‌



شکل ۶- برش از مقطع عرضی برگ گیاه گندم در چهار سطح مختلف آبدهی: آبیاری مطلوب (نگهداری رطوبت خاک در حد ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی)، تنش ملایم (نگهداری رطوبت خاک در حد ۷۵٪ ظرفیت زراعی)، تنش متوسط (نگهداری رطوبت خاک در حد ۵۰٪ ظرفیت زراعی) و تنش شدید (نگهداری رطوبت خاک در حد ۲۵٪ ظرفیت زراعی)، تصویر برداری شده با میکروسکوپ فلورسانس. a، گیاه با آبیاری مطلوب، سلول‌های بولبی فرم به حالت تورژسانس قرار دارند و سطح اپیدرم رویی هموار می‌باشد، تنها سلول‌های اپیدرمی که بافت اسکلرانشیمی را پوشش داده‌اند فلورسانس زرد از خود نشان می‌دهند. b، گیاه تحت تنش ملایم، محتویات سلولی سلول‌های مزوفیل نشر فلورسانس بیشتری از خود نشان می‌دهند (دانه‌های قرمز)،

آوندهای چوب کوچکتر شده اند. c. گیاه تحت تنش متوسط، نشر فلورسانس سلول‌های مزوفیل نسبت به سلول‌های شاهد و تیمار ملایم افزایش یافته، سلول‌های بولی فرم تا حدی پلاسمولیز شده و سبب ایجاد فرو رفتگی‌هایی بر روی اپیدرم رویی شده است. d. گیاه تحت تیمار شدید، نشر فلورسانس سلول‌های مزوفیل نسبت به حالت‌های قبل‌تر افزایش شدید داشته، سلول‌های بولی فرم به شدت پلاسمولیز شده و چاهک‌هایی را در سطح اپیدرم رویی ایجاد کرده اند، قطر سلول‌های آوند چوبی کاهش یافته، سلول‌های اپیدرم رویی روی بافت اسکلرانشیمی دیگر نشر نور زرد ندارند، سلول‌های اپیدرم زیرین که در راستای سلول‌های بولی فرم قرار گرفته اند نسبت به سایر سلول‌های اپیدرم اندازه درشت‌تر و دیواره ضخیم‌تری پیدا کرده اند.

مخففها: اپیدرم رویی یا آداکسیال (adep)، اپیدرم زیرین یا آباکسیال (abep)، متاگزیم (mxl)، پروتوگزیم (pxl)، فلوم (phl)، مزوفیل (me)، بافت اسکلرانسیم (sc)، کوتیکول (cut)

بحث

ایفا می‌کند و تجمع لیگنین در دیواره سلولی، پاسخ دفاعی در مقابل تنش‌های زیستی و غیر زیستی را بهبود می‌دهد (۷، ۳۰). همچنین با تحلیل بافت کلرانشیمی، از تعداد روزنه‌های روی ساقه کاسته می‌شود که این خود سبب تعرق کمتر گیاه می‌شود. دلیل مقاومت جو در مقابل خشکی نسبت به گندم، ممکن است به خاطر تعرق کمتر آن باشد (۴۱).

مطالعات پیشین نشان می‌دهد که با افزایش تنش بر روی رقم‌های مختلف گندم به طور معمول از ضخامت اپیدرم ساقه کاسته می‌شود. هر چند مواردی از خروج بعضی از رقم‌ها در سطوح خاصی از خشکی از این روند مشاهده شده است (۱۲، ۲۵). نتایج نشان می‌دهد که با افزایش تنش، قطر سلول‌های اپیدرم ساقه افزایش می‌یابد به طوری که با اینکه روزن سلول‌های اپیدرم گیاهان با آبیاری مطلوب تا حد زیادی ناپیدا می‌باشد که با نتایج پژوهشگران پیشین همسو نیست (۱۲، ۲۵). ولی در تنش شدید روزن کاملاً واضح و مشخص می‌باشد. البته افزایش تنش در گیاه مورد مطالعه ما با کاهش ضخامت دیواره مماسی-خارجی سلول‌های اپیدرم همراه می‌باشد (شکل c، d).

نتایج نشان داد سلول‌های اپیدرم ساقه از نظر اندازه یکسان نیستند و سلول‌هایی که بافت کلرانسیم را پوشش می‌دهند اندازه‌ای دو تا چند برابر سایر سلول‌های اپیدرم دارند. همچنین دیواره مماسی-خارجی آنها بسیار ضخیم‌تر می‌

تنش خشکی یکی از محدودکننده‌ترین عوامل تولید گندم در سراسر جهان است (۱۰). قابلیت گیاه در پاسخ به تنش غیرزیستی وابسته به انعطاف‌پذیری آنها و همچنین سازگاری ویژگی‌های گیاه با نوسان میزان آب در دسترس است (۹). مطالعات تشریحی در ریشه، ساقه و برگ نشان می‌دهد که خشکی تأثیرات مهمی بر روی آناتومی گندم دارد و ژنوتیپ‌های مختلف گندم تحت تنش خشکی پاسخ‌های متفاوتی نشان می‌دهند (۶، ۱۹).

در ساقه گندم ستون‌ها یا نوارهایی از بافت کلرانسیم مشاهده می‌شود که نقش فتوسنتزی در ساقه ایفا می‌کنند و حجم آن‌ها در رقم‌های مختلفی که مورد پژوهش قرار گرفته است متغیر می‌باشد (۲، ۱۲، ۲۸). حجم این بافت در ساقه رقم مورد مطالعه، نسبتاً بالا می‌باشد. بر اساس مطالعات مطالعات مرجع شناختی انجام شده، تا کنون هیچ گزارش و یا توجه‌ای در مورد تأثیر خشکی و یا سایر تنش‌ها بر این بخش ذکر نشده است، ولی نتایج نشان می‌دهد که بافت کلرانسیم ساقه از جمله بافت‌هایی است که به شدت تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد. دیواره‌های این بافت تحت تنش خشکی لیگنینی می‌شوند و بیشتر ذخایر سلولی خود را از دست می‌دهند و تحت تنش‌های شدید تقریباً به طور کامل تبدیل به بافت اسکلرانسیم می‌شوند. مطالعات نشان می‌دهد که دیواره‌های سلول گیاهی نقش مهمی در رشد و نمو و پاسخ به فاکتورهای محیطی

تا حدی شدت بیشتری پیدا کرده است که نشان می‌دهد شاید به دلیل دیواره نازکتر مقدار لیگنین به ازای سلول کاهش پیدا کرده باشد ولی غلظت آن در واحد سطح افزایش داشته است. و از طرفی سطح محتویات سلولز تحت تنش خشکی در ریشه گندم کاهش می‌یابد (۳۵)، که می‌تواند کاهش ضخامت سلول‌های اسکلرانشیم را توجیه کند. در ذرت و سورگوم نیز با افزایش خشکی میزان لیگنین در آگزودرم افزایش می‌یابد (۱۳). پیشنهاد شده است که، بافت اسکلرانشیم در خاک‌هایی که در معرض خشکی قرار گرفته‌اند می‌تواند برای ریشه نقش استحکامی در برابر سختی خاک ایفا کند (۲۴)، لیگنین شدن بیشتر اپیدرم و اسکلرانشیم در ریشه گندم نیز ممکن است در همین جهت باشد.

مطالعات ما نشان داد که با افزایش میزان خشکی، از ضخامت نوار کاسپاری در سلول‌های اندودرم کاسته می‌شود. به نظر می‌رسد که شاید به دلیل ترکیبات سوبرینی که در نوار کاسپاری به کار رفته است و از آنجایی که ماهیت لیپیدی بودن آنها مانع از جریان آب می‌شوند، کاهش ضخامت در اندودرم سبب می‌شود که جریان آب به داخل استل راحتتر انجام گیرد. بر طبق مطالعات Ouyang و همکاران (۳۳)، ضخامت اندودرم در برنج با افزایش خشکی افزایش می‌یابد ولی طبق نتایج گزارش آنها، خشکی بر روی ضخامت اندودرم در گندم تاثیر خاصی ندارد.

مطالعات ما نشان داد که با افزایش خشکی، از مجموعه قطر متاگزپلم‌ها و تعداد آنها کاسته می‌شود. کاهش قطر دستجات آوندی، شاخصی از کاهش قابلیت هدایت آب و مواد معدنی است (۸). گزپلم‌های با وسل باریک به طور فیزیولوژیکی در مقابل ایجاد حباب بهتر عمل می‌کنند (۱۵، ۱۸). بر طبق نتایج گزارش شده، شوری نیز سبب کاهش قطر فلوئم، کاهش تعداد دستجات آوندی کوچک و

باشد (شکل ۲a-d). روزنه‌های ساقه نیز در این قسمت از ساقه قرار گرفته‌اند. به نظر می‌رسد که تفاوت اندازه‌ی آنها به دلیل بافت آبدار هیپودرمی کلرانشیمی آنها نسبت به بافت هیپودرمی اسکلرانشیم در سایر سلول‌های اپیدرم باشد. قطر روزن این نوع سلول‌های اپیدرم نیز با افزایش تنش خشکی، افزایش می‌یابد و همچنین از ضخامت دیواره آنها کاسته می‌شود (شکل ۲c, d).

بر طبق نتایج گزارشات قبلی خشکی سبب کاهش اندازه بافت فلوئم (۱۲) و بافت گزپلم در ساقه می‌شود (۱۲)، (۲۵). نتایج ما در این مورد با گزارشات فوق همسویی دارد و اندازه بافت فلوئم و سایز قطر متاگزپلم و پروتوگزپلم هر دو کاهش یافت. سایر سلول‌های واقع در دستجات آوندی تغییر اندازه خاصی نشان ندادند، به همین دلیل با افزایش تنش، دستجات آوندی حالت کشیده تری به خود گرفتند.

نتایج نشان داد که با افزایش تنش خشکی از قطر سلول، تعداد ردیف‌های سلولی و ضخامت بافت اسکلرانشیمی هیپودرمی ساقه کاسته می‌شود.

نتایج نشان داد که به طور کلی با افزایش میزان خشکی قطر ریشه کاهش می‌یابد. تغییر قطر ریشه در گندم بیشتر به دلیل تغییر اندازه استل می‌باشد ولی در برنج بیشتر به دلیل تغییر اندازه در کورتکس می‌باشد (۲۰). در گندم ماکارونی کاهش قطر ریشه تحت تنش خشکی به خاطر کاهش اندازه سلول‌های کورتکس و در نتیجه کاهش ضخامت کورتکس گزارش شده است (۲۵).

پژوهش‌ها نشان داده استرس خشکی سبب کاهش لیگنین شدن در اپیدرم، آگزودرم و اسکلرانشیم برنج می‌شود (۱۵). اما نتایج ما در گیاه گندم با نتایج فوق همسو نیست و اپیدرم در گندم در هنگام تنش خشکی با افزایش لیگنین شدن همراه است. همچنین با وجود اینکه ضخامت لایه‌های اسکلرانشیمی کاهش پیدا کرده است ولی نشر فلورسانس اسکلرانشیم در تنش شدید کاهش نیافته و حتی

ولی در تنش شدید بعضی از سلول‌های اپیدرم فاقد نشر فلورسانس می‌شوند.

نتایج نشان داد که مزوفیل برگ یک نشر فلورسانس قرمز از خود نشان می‌دهد که در اثر تنش، نشر آن بیشتر می‌شود. مطالعات نشان داده که فلورسانس قرمز در سلول‌های گیاهی ممکن است بخاطر ترکیبات آنتوسیانین‌ها یا آزلون‌ها باشد (۱۴، ۳۹). افزایش آنتوسیانین در اثر تنش خشکی، قبلا در گیاه گندم گزارش شده است (۲۹).

مشاهدات ما حاکی از افزایش ضخامت اپیدرم در اثر تنش می‌باشد و همچنین سلول‌های اسکلرانسیم دستجات آوندی با افزایش تنش قطرشان بزرگتر می‌شود. نتایج ما با گزارشات Jafarian و همکاران (۱۹) در مورد افزایش مساحت سلول‌های اپیدرم پستی و شکمی در برخی ارقام زمستانه و بهاره مطابقت دارد ولی با نتایج El-Afry و همکاران (۱۲) مطابقت ندارد. ضخامت اپیدرم بالایی و پایینی همچنین تحت تیمارهای غیرزیستی مثل مس کاهش نشان می‌دهد (۵).

مشاهدات ما نشان می‌دهد که خشکی سبب کاهش قطر پروتوگزیم و متاگزیم در برگ می‌شود ولی تاثیر خاصی بر روی فلوئم ندارد. در گزارش El-Afry و همکاران (۱۲) نیز تنش خشکی سبب کاهش قطر گزیم می‌شود ولی در گزارش Jafarian و همکارانشان (۱۹)، قطر گزیم در رقم زمستانه افزایش می‌یابد ولی در رقم بهاره کاهش می‌یابد. نتایج ما نشان می‌دهد که خشکی تاثیری بر فلوئم ندارد که این نتایج با نتایج Jafarian و همکاران (۱۹) همخوانی دارد ولی با نتایج El-Afry و همکاران (۱۲) همسو نیست. تنش‌های غیرزیستی دیگر نیز سبب کاهش قطر گزیم و ضخامت اپیدرم می‌شوند (۵، ۱۶).

نتیجه‌گیری کلی

نتایج نشان داد که تنش خشکی سبب تغییرات آناتومیکی

بزرگ، کاهش طول و عرض دستجات آوندی می‌شود ولی قطر متاگزیم را تغییر نمی‌دهد (۳۲).

هنگامی که ریشه گندم در حالت غرقابی یا در حالت شوری زیاد با سدیم کلرید قرار می‌گیرد، تغییرات ریشه نسبت به ساقه بیشتر است (۳، ۱۶)، اما نتایج نشان داد که تنش خشکی تاثیرات بیشتری بر ساقه نسبت به ریشه اعمال می‌کند چرا که ساقه در معرض مستقیم نور خورشید قرار دارد و نه تنها باید با کاهش میزان آب دریافتی مقابله کند بلکه می‌بایست تمهیدات لازم برای مقابله با از دست دادن آب را نیز فراهم آورد. گزارشات بر روی گیاه پنبه نیز مشخص کرد که تحت شرایط خشکی، رشد بخش هوایی خیلی بیشتر از ریشه تحت تاثیر قرار می‌گیرد (۳۴).

برگ از جمله اندام‌هایی است که به شدت تحت تاثیر خشکی قرار می‌گیرد و تحقیقات زیادی روی ویژگی‌های برگ انجام شده است. خاصیت اتوفلورسانس و نشر طبیعی اجزای سلولی بخاطر وجود ترکیبات فلورسانس در بخش‌های مختلف سلول است (۴۰). اسپکتروم فلورسانس لیگنین، کوتین و سوبرین نزدیک به همدیگر می‌باشد (۱۱). اپیدرم رویی گندم مورد مطالعه ما نشر اتوفلورسانس مشهودی از نظر حضور کوتین، لیگنین و سوبرین نشان نمی‌دهد و تحت تنش خشکی نیز تغییر خاصی در آن مشاهده نشد. تنها سلول‌هایی که در اپیدرم بالایی نشر فلورسانس مربوط به کوتین، لیگنین و سوبرین را نشان می‌دهند آن دسته از سلول‌های اپیدرمی هستند که بر روی بافت اسکلرانسیم مربوط به دستجات آوندی قرار گرفته‌اند که این سلول‌های اپیدرم نیز پس از اعمال تنش شدید فاقد نشر فلورسانس در این محدوده می‌باشند.

اپیدرم زیرین در دیواره‌های شعاعی و مماسی بیرونی دارای نشر فلورسانس در محدوده کوتین، لیگنین و سوبرین می‌باشد و این نشر در اثر تنش بیشتر می‌شود.

کاهش می‌یابد که این خود می‌تواند از عوامل کاهش ضخامت دیواره‌ها محسوب شود. کاهش ضخامت دیواره‌ها خود سبب کاهش استحکام گیاه و البته امکان تبخیر بیشتر آب از سلول‌ها می‌گردد. گیاه با افزایش لیگنین در ساختار دیواره‌ها سبب می‌شود که تا حدی در مقابل اثرات منفی کاهش ضخامت دیواره مقاومت نشان داده و از تبخیر آب جلوگیری نموده و استحکام گیاه را نیز تا حدی بالا ببرد. البته افزایش لیگنین در دیواره تا حد زیادی انعطاف سلول‌ها در برابر فشار را نیز کاهش می‌دهد و سبب شکننده شدن آنها می‌شود که نمود آن را می‌توان هنگام تهیه برش از نمونه‌های تحت تیمار شدید مشاهده نمود.

تقدیر و تشکر

پژوهش حاضر با حمایت مالی دانشگاه بوعلی سینا انجام شده است. نویسندگان مراتب تشکر خود را ابراز می‌دارند.

در سه اندام اصلی گیاه شامل ریشه، برگ و ساقه شد. تغییرات ساختاری باعث تغییر در سلول‌ها و بافت‌ها می‌شود، که این تغییرات می‌تواند فرایند رشد در سطوح مختلف سازماندهی را تغییر دهد. این تغییرات شامل ریشه‌ها، ساقه‌ها و برگ‌های گیاهان تحت استرس در مقایسه با گیاهان شاهد می‌شود (۳۸).

تغییرات نمونه مورد مطالعه‌ی ما به طور کلی شامل تغییر در سایز سلول‌ها (عمدتاً کاهش سایز سلول)، کاهش ضخامت دیواره (استثناء در مورد آوندهای چوبی که سبب افزایش ضخامت دیواره آنها می‌شود) و تغییر در مواد تشکیل دهنده دیواره (مثل افزایش لیگنین) می‌باشد. این تغییرات را شاید بتوان اینگونه تفسیر کرد که: کاهش سایز سلول‌ها راهبرد گیاه برای کاهش حجم واکوئل‌ها و استفاده از آب ذخیره شده در واکوئل‌ها در بخش‌های حیاتی تر گیاه می‌باشد. از طرفی دیگر توان بیوسنتزی گیاه بخاطر بسته شدن روزنه‌ها و کاهش فتوسنتز در اثر تنش،

منابع

- گندم، نشریه تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی، سال چهارم، شماره ۱۳، صفحه ۷۵-۸۵
- 1- جعفریان، ط.، مقصدی، م.، ع. ا.، صفاری، و. ر.، ۱۳۹۱، آثار تنش خشکی بر ویژگی‌های آناتومیک و فیزیولوژیک برگ دو رقم wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties under copper stress. *Pak J Bot*, 48(4), 1399-1405.
 - 2- Abou-Taleb, S. M., & Gomaa, E. F. (2012). Morphological and anatomical study on some wheat cultivars and their response to seasonal variations. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 6(5), 13-22.
 - 3- Akram, M., Akhtar, S., Javed, I. H., Wahid, A., & Rasul, E. (2002). Anatomical attributes of different wheat (*Triticum aestivum*) accessions/varieties to NaCl salinity. *International Journal of Agriculture and Biology*, 4, 166-168.
 - 4- Anjum, S. A., Ashraf, U., Zohaib, A., Tanveer, M., Naeem, M., Ali, I., ... & Nazir, U. (2017). Growth and development responses of crop plants under drought stress: a review. *Zemdirbyste*, 104(3), 267-276.
 - 5- Atabayeva, S., Nurmahanova, A., Akhmetova, A., Narmuratova, M., Asrandina, S., Beisenova, A., ... & Lee, T. (2016). Anatomical peculiarities in
 - 6- Becker, S. R., Byrne, P. F., Reid, S. D., Bauerle, W. L., McKay, J. K., & Haley, S. D. (2016). Root traits contributing to drought tolerance of synthetic hexaploid wheat in a greenhouse study. *Euphytica*, 207(1), 213-224.
 - 7- Chen, K. M., Wang, F., Wang, Y. H., Chen, T., Hu, Y. X., & Lin, J. X. (2006). Anatomical and chemical characteristics of foliar vascular bundles in four reed ecotypes adapted to different habitats. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201(7), 555-569.
 - 8- Cécicoli, G., Ramos, J. C., Ortega, L. I., Acosta, J. M., & Perreta, M. G. (2011). Salinity induced anatomical and morphological changes in *Chloris gayana* Kunth roots. *Biocell*, 35(1): 9-17.

- 9- Chaves, M. M., Costa, J. M., & Saibo, N. J. M. (2011). Recent advances in photosynthesis under drought and salinity. *Advances in botanical research*, 57, 49-104.
- 10- Cseuz, L. (2002). Wheat breeding for tolerance to drought stress at the Cereal Research Non-Profit Company. *Acta Biologica Szegediensis*, 46(3-4), 25-26.
- 11- Donaldson, L. (2020). Autofluorescence in plants. *Molecules*, 25(10), 2393.
- 12- El-Afry, M. M., El-Nady, M.F., Abdelmonteleb, E. B., Metwaly, M. M. S., (2012). Anatomical studies on drought-stressed wheat plants (*Triticum aestivum* L.) treated with some bacterial strains. *Acta Biologica Szegediensis*, 56(2), 165-174.
- 13- Enstone, D. E., Peterson, C. A., & Ma, F. (2002). Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21(4), 335-351.
- 14- García-Plazaola, J. I., Fernández-Marín, B., Duke, S. O., Hernández, A., López-Arbeloa, F., & Becerril, J. M. (2015). Autofluorescence: biological functions and technical applications. *Plant Science*, 236, 136-145.
- 15- Hazman, M., & Brown, K. M. (2018). Progressive drought alters architectural and anatomical traits of rice roots. *Rice*, 11(1), 1-16.
- 16- Huang, B., Johnson, J. W., Nesmith, S., & Bridges, D. C. (1994). Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *Journal of experimental botany*, 45(2), 193-202.
- 17- Hussain, M., Farooq, S., Hasan, W., Ul-Allah, S., Tanveer, M., Farooq, M., & Nawaz, A. (2018). Drought stress in sunflower: Physiological effects and its management through breeding and agronomic alternatives. *Agricultural water management*, 201, 152-166.
- 18- Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., Pratt, R. B., Paddock, W. A., & Davis, S. D. (2005). Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance?. *Plant physiology*, 139(1), 546-556.
- 19- Jafarian, T., Maghsoudi Moud, A., & Saffari, V. R. (2012). Water stress effects on winter and spring leaves anatomy of different wheat (*Triticumaestivum* L.) Genotypes. *Journal of Plant Physiology and Breeding*, 2(2), 23-34.
- 20- Kadam, N. N., Yin, X., Bindraban, P. S., Struik, P. C., & Jagadish, K. S. (2015). Does morphological and anatomical plasticity during the vegetative stage make wheat more tolerant of water deficit stress than rice?. *Plant physiology*, 167(4), 1389-1401.
- 21- Kameli, A., & Lösel, D. M. (1995). Contribution of carbohydrates and other solutes to osmotic adjustment in wheat leaves under water stress. *Journal of plant physiology*, 145(3), 363-366.
- 22- Kapoor, D., Bhardwaj, S., Landi, M., Sharma, A., Ramakrishnan, M., & Sharma, A. (2020). The impact of drought in plant metabolism: how to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. *Applied Sciences*, 10(16), 5692.
- 23- Kim, T. W., & Jehanzaib, M. (2020). Drought Risk Analysis, Forecasting and Assessment under Climate Change. *Water*, 12, 1862.
- 24- Kondo, M., Aguilar, A., Abe, J., & Morita, S. (2000). Anatomy of nodal roots in tropical upland and lowland rice varieties. *Plant Production Science*, 3(4), 437-445.
- 25- Labdelli, A., Adda, A., Halis, Y., & Soualem, S. (2014). Effects of Water Regime on the Structure of Roots and Stems of Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.). *Journal of Botany*.
- 26- Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, T. L. (2008). *Plant physiological ecology*. Springer Science & Business Media.
- 27- Lawlor, D. W. (2002). Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of botany*, 89(7), 871-885.
- 28- Lersten, N. R. (1987). Morphology and anatomy of the wheat plant. *Wheat and wheat improvement*, 13, 33-75.
- 29- Li, X., Lv, X., Wang, X., Wang, L., Zhang, M., & Ren, M. (2019). Effects of abiotic stress on anthocyanin accumulation and grain weight in purple wheat. *Crop and Pasture Science*, 69(12), 1208-1214.
- 30- Moura, J. C. M. S., Bonine, C. A. V., de Oliveira Fernandes Viana, J., Dornelas, M. C., & Mazzafera, P. (2010). Abiotic and biotic stresses

- and changes in the lignin content and composition in plants. *Journal of integrative plant biology*, 52(4), 360-376.
- 31- Nagy, É., Lehoczki-Krsjak, S., Lantos, C., & Pauk, J. (2018). Phenotyping for testing drought tolerance on wheat varieties of different origins. *South African Journal of Botany*, 116, 216-221.
- 32- Nassar, R., Kamel, H. A., Ghoniem, A. E., Alarcón, J. J., Sekara, A., Ulrichs, C., & Abdelhamid, M. T. (2020). Physiological and anatomical mechanisms in wheat to cope with salt Stress induced by seawater. *Plants*, 9(2), 237.
- 33- Ouyang, W., Yin, X., Yang, J., & Struik, P. C. (2020). Comparisons with wheat reveal root anatomical and histochemical constraints of rice under water-deficit stress. *Plant and Soil*, 452(1), 547-568.
- 34- Pace, P. F., Cralle, H. T., El-Halawany, S. H., Cothren, J. T., & Senseman, S. A. (1999). Drought-induced changes in shoot and root growth of young cotton plants. *J. Cotton Sci*, 3(4), 183-187.
- 35- Piro, G., Leucci, M. R., Waldron, K., & Dalessandro, G. (2003). Exposure to water stress causes changes in the biosynthesis of cell wall polysaccharides in roots of wheat cultivars varying in drought tolerance. *Plant Science*, 165(3), 559-569.
- 36- Rajaram, S. (2001). Prospects and promise of wheat breeding in the 21 st century. In *Wheat in a global environment* (pp. 37-52). Springer, Dordrecht.
- 37- 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), 1189-1202.
- 38- Reinoso, H., Sosa, L., Reginato, M., & Luna, V. (2005). Histological alterations induced by sodium sulfate in the vegetative anatomy of. *World Journal of Agricultural Sciences*.
- 39- Roshchina, V. V. (2008). *Fluorescing world of plant secreting cells*. CRC Press.
- 40- Roshchina, V. V. (2012). Vital autofluorescence: application to the study of plant living cells. *International Journal of Spectroscopy*, 2012.
- 41- Salim, M. H., & Todd, G. W. (1965). Transpiration Patterns of Wheat, Barley and Oat Seedlings Under Varying Conditions of Soil Moisture 1. *Agronomy Journal*, 57(6), 593-596.
- 42- Salehi-Lisar, S. Y., & Bakhshayeshan-Agdam, H. (2016). Drought stress in plants: causes, consequences, and tolerance. In *Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1* (pp. 1-16). Springer, Cham.
- 43- Shahinnia, F., Le Roy, J., Laborde, B., Sznajder, B., Kalambettu, P., Mahjourimajd, S., ... & Fleury, D. (2016). Genetic association of stomatal traits and yield in wheat grown in low rainfall environments. *BMC plant biology*, 16(1), 1-14.
- 44- Trenberth, K. E., Dai, A., Van Der Schrier, G., Jones, P. D., Barichivich, J., Briffa, K. R., & Sheffield, J. (2014). Global warming and changes in drought. *Nature Climate Change*, 4(1), 17-22.

Structural changes of root, stem and leaf tissues in *Triticum aestivum* cv. Mihan, under drought stress

Azizi K.¹, Chehregani Rad A.K.^{1*} and Soltani J.²

¹ Dept. of Biology, Faculty of Science, Bu-Ali Sina University, Hamedan, I.R. of Iran

² Dept. of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, I.R. of Iran

Abstract

Drought is the most challenging abiotic stress, which has irreversible effects on plant growth and development and reduces crop production worldwide. Here, the effects of drought stress on the structure of leaves, roots and stems of *Triticum aestivum* cv. Mihan, was investigated under four different irrigation levels i.e. optimal irrigation or 100% of field capacity (FC), low stress (75% FC), mild stress (50% FC), and severe stress (25% FC). Microscopic sections from plant tissues were prepared, stained with Carmum Zaji and Methylene Blue, and studied using fluorescens and light microscopy. As results showed, in the roots drought stress reduced the thickness of sclerenchyma tissue, cell walls and casparian strip in endodermis, as well as the diameter of the root and metaxylems and the number of metaxylems. However, the lignin of root's epidermal cell walls was increased. In stems, drought stress reduced the thickness of the cuticle layer and cell walls of sclerenchyma tissue, xylem and phloem diameters, sclerenchyma tissue area and ground parenchyma tissue cell size. In leaves, an increase in epidermal cell size, anthocyanin content, sclerenchyma cell size, and a decrease in xylem diameter were observed. Taking all together, structural changes indicates plant's effort to adapt drought stress, possibly through metabolic processes.

Key words: