

وزارت جهاد کشاورزی  
سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی  
موسسه تحقیقات برنج کشور

# تنش خشکی و تاثیر آن بر رشد و عملکرد برنج

نگارندگان:

دکتر علی اکبر عبادی

عضو هیات علمی موسسه تحقیقات برنج کشور

مهندس فاطمه فرح دهر

دانشجوی دکتری اکولوژی گیاهان زراعی

زمستان ۱۳۹۷

نشریه‌ی شماره‌ی ۳۵

حق چاپ برای موسسه تحقیقات برنج کشور محفوظ است.

## انتشارات موسسه تحقیقات برنج کشور

---

**عنوان نشریه:** تنش خشکی و تاثیر آن بر رشد و عملکرد برنج

**نگارندگان:** علی اکبر عبادی و فاطمه فرح دهر

**ناشر:** انتشارات موسسه تحقیقات برنج کشور

**ویراستاران علمی:** الهیار فلاح، مجتبی رضایی، مجید ستاری

**ویراستار ادبی:** مهدی جلائیان

**صفحه آرای:** شهربانو حمیدزاده و فاطمه فرح دهر

**طراحی جلد:** محمدرضا عابدینی

**چاپ اول:** ۱۳۹۷

**تیراژ:** ۱۰۰۰ نسخه

**قیمت:** ۵۰۰۰ تومان

**شماره ثبت:** ثبت در مرکز فناوری اطلاعات و اطلاع رسانی کشاورزی به شماره ی ۵۵۰۶۲ و تاریخ ۹۷/۱۱/۲۷ می باشد.

---

**نشانی:** رشت، کیلومتر ۵ جاده تهران، موسسه تحقیقات برنج کشور، صندوق پستی: ۱۶۵۸، کد پستی: ۴۱۹۹۶-۱۳۴۷۵

تلفن: ۰۱۳۳۳۶۹۰۰۵۲، دورنگار: ۰۱۳۳۳۶۹۰۰۵۱، وبسایت: <http://berenj.areeo.ac.ir>

**مسئولیت صحت مطالب با نویسندگان است.**

## فهرست مندرجات

### عنوان

### صفحه

۱- مقدمه .....	۴
۲- تنش خشکی و انواع آن در برنج .....	۵
۳- استراتژی‌های مختلف برای گزینش ارقام برنج متحمل به تنش خشکی .....	۶
۱-۳- انتخاب مستقیم (انتخاب بر اساس عملکرد) .....	۶
۲-۳- انتخاب غیرمستقیم (انتخاب بر اساس صفات ثانویه) .....	۷
۳-۳- انتخاب به کمک نشانگرهای مولکولی پیوسته با صفات تحمل به تنش خشکی .....	۸
۴- سازوکارهای مقاومت به تنش خشکی در برنج .....	۱۰
۵- شاخص‌های تحمل .....	۱۲
۶- اثر تنش خشکی بر فرآیندهای فیزیولوژیک برنج .....	۱۴
۱-۶- محتوای نسبی آب برگ .....	۱۴
۲-۶- هدایت روزنه‌ای .....	۱۵
۳-۶- پایداری غشاء سلولی .....	۱۶
۴-۶- فلورسانس کلروفیل .....	۱۷
۵-۶- پاسخ رنگیزه‌های فتوسنتزی کلروفیل به تنش خشکی .....	۱۷
۷- اثر تنش خشکی بر مورفولوژی برنج .....	۱۷
۱-۷- ارتفاع بوته .....	۱۷
۲-۷- تعداد پنجه .....	۱۸
۳-۷- عدد SPAD و رنگ برگ .....	۱۸
۴-۷- سطح برگ پرچم .....	۱۸
۵-۷- تعداد روز تا رسیدگی کامل (از نشاء‌کاری تا برداشت) .....	۱۹
۸- اثر تنش خشکی بر عملکرد و اجزای عملکرد دانه برنج .....	۱۹
۱-۸- عملکرد .....	۱۹
۲-۸- اجزای عملکرد .....	۲۰
۱-۲-۸- تعداد کل دانه، دانه‌ی پوک و پر در خوشه .....	۲۰
۲-۲-۸- شاخص برداشت .....	۲۰
۳-۲-۸- وزن خوشه .....	۲۱
۴-۲-۸- تعداد خوشه .....	۲۱
۹- اثر تنش خشکی بر راندمان مصرف آب .....	۲۱

- ۱۰- اثر تنش خشکی بر خصوصیات فیزیکوشیمیایی و پخت دانه ..... ۲۱
- ۱۱- اثر تنش خشکی بر محتوای عناصر گیاه برنج ..... ۲۲
- ۱۲- بهبودی پس از تنش خشکی ..... ۲۲
- ۱۳- نتیجه گیری و چشم اندازهای آینده ..... ۲۳
- ۱۴- راهکارهای آینده ..... ۲۴
- منابع ..... ۲۵

## ۱- مقدمه

محصول استراتژیک برنج با توجه به جایگاه آن در تأمین غذا و کالری مورد نیاز مردم نقش مهمی در سبد غذایی مردم ایران دارد. تولید برنج در دنیا از سال ۲۰۰۰ میلادی با چالش‌های جدی مواجه شده به طوری که جامعه‌ی جهانی را نگران فرایند بروز بحران در تأمین غذا نموده است. خشکی از عمده خطرات جدی برای تولید موفق محصولات زراعی بویژه برنج در جهان است که می‌تواند در هر زمان طی فصل رشد رخ دهد. از این رو یکی از چالش‌های اصلی در کشاورزی تولید غذای بیش‌تر با آب کم‌تر می‌باشد (توین و پراساد، ۲۰۰۸). خشکی برحسب زمان، طول و شدت دوره‌ی تنش سبب کاهش عملکرد از طریق تأثیر بر هر یک از اجزای آن می‌شود (نحوی و همکاران، ۱۳۸۳).

خشکی مهم‌ترین عامل محدود کننده‌ی تولید برنج در ۴۰ میلیون هکتار از اراضی زیر کشت برنج در آسیا می‌باشد (ونوپراساد و همکاران، ۲۰۰۷) که می‌تواند در هر زمانی از ابتدای فصل رشد یا هر زمانی از گلدهی تا پرشدن دانه روی دهد. اما با توجه به این‌که احتمال وقوع تنش خشکی در مرحله‌ی زایشی در مقایسه با مرحله‌ی رویشی بیش‌تر است و تنش خشکی به‌ویژه در مرحله‌ی زایشی تأثیر بیش‌تری بر عملکرد دانه و اجزای عملکرد دارد، به‌طور معمول در ارزیابی ژنوتیپ‌های برنج، تنش خشکی در انتهای فصل اعمال می‌شود (کومار و همکاران، ۲۰۰۶). تنش آب می‌تواند آناتومی، مورفولوژی، فیزیولوژی و بیوشیمی گیاهان را تحت تأثیر قرار دهد و تقریباً بر کلیه‌ی جنبه‌های رشد و نمو آن‌ها اثر بگذارد (کوچکی و سلطانی، ۱۹۹۷).

استان گیلان و مازندران با اختصاص ۸۰ تا ۸۵ درصد تولید برنج کشور به خود، از نواحی اصلی کشت برنج در ایران محسوب می‌شوند و هر ساله با مشکل تنش خشکی به‌ویژه در اواخر مرحله‌ی گلدهی مواجه هستند. براساس گزارش مرکز پایش و هشدار خشکسالی کشور، در سال ۱۳۹۴ در دو استان گیلان و مازندران به‌ترتیب ۳۷/۹ و ۴۴/۹ درصد از اراضی تحت تأثیر خشکی خفیف، ۱۹/۲ و ۴۴/۵ درصد خشکی متوسط و ۴/۸ و ۹/۳ درصد تحت تنش خشکی شدید قرار داشتند. همچنین این مرکز گزارش کرده است که حدود ۹۴ درصد از جمعیت استان گیلان و ۹۹/۷ درصد از جمعیت استان مازندران تحت تأثیر خشکسالی بودند (مرکز ملی پایش و هشدار خشکسالی، ۱۳۹۵).

یکی از مشکلات اصلی کشت و تولید برنج، فقدان ذخایر آبی به‌ویژه در خلال دوره‌های کم‌بارش می‌باشد. به‌طور عمده گیاه برنج از کاشت تا برداشت تحت شرایط غرقابی بوده و به‌دلیل این شرایط غرقابی، گفته می‌شود که برنج گیاهی است که بیش‌ترین نیاز آبی را در بین غلات دارد و مقدار زیادی آب مصرف می‌کند.

مطالعات زیادی به منظور بهینه کردن مصرف آب و افزایش بهره‌وری در شالیزارهای استان مازندران و گیلان انجام شده است. یکی از راه‌های غلبه بر مشکل کم‌آبی استفاده از روش آبیاری تناوبی یا تر و خشک کردن است (اسدی و همکاران، ۱۳۹۲ و ۱۳۹۵). تغییر روش کشت از روش غرقابی به روش کشت هوازی، یکی دیگر از گزینه‌ها، برای کاهش مصرف آب و افزایش بهره‌وری آب می‌باشد. در سیستم کشت هوازی، عملیات پادلینگ در بستر کشت انجام نمی‌شود و آب مورد نیاز جهت آماده‌سازی زمین در این سیستم صرفه‌جویی می‌شود (اسدی، ۱۳۹۵). به منظور دستیابی به عملکرد بالا تحت آبیاری با شرایط هوازی نیاز به واریته‌های جدید مانند برنج‌های هوازی می‌باشد که ترکیبی از ویژگی واریته‌های آپلند مقاوم به خشکی و واریته‌هایی با آبیاری مداوم و با عملکرد بالا می‌باشند (لافیت و همکاران، ۲۰۰۲).

با توجه به اهمیت تولید برنج در امنیت غذایی و تامین انرژی مورد نیاز جامعه، هر تکنولوژی و مدیریتی که باعث ذخیره و افزایش بهره‌وری مصرف آب شود از اهمیت زیادی در تولید پایدار برنج برخوردار است. از راهکارهای عملی دستیابی به پایداری تولید در شرایط تنش خشکی، اصلاح و معرفی ارقام متحمل به تنش خشکی و توسعه‌ی روش‌های به‌زراعی در مدیریت مصرف بهینه‌ی آب است.

## ۲- تنش خشکی و انواع آن در برنج

خشکی شامل سه نوع زودهنگام، اواسط فصل و دیرهنگام است که تولید برنج را تحت تأثیر قرار می‌دهد. خشکی زودهنگام (ابتدای فصل)، در مرحله‌ی رشد رویشی و پس از استقرار و قبل از حداکثر پنجه‌دهی اتفاق می‌افتد که اغلب سبب تأخیر در بذریاشی یا نشاکاری شده و کاهش عملکرد ناشی از آن نیز حداقل است. خشکی میان فصل، بین مراحل پنجه‌زنی و گلدهی رخ می‌دهد و کاهش عملکرد در این مرحله، از کاهش گسترش برگ و فتوسنتز ناشی شده، بدون این‌که آثار خشکی مانند لوله‌ای شدن برگ ظاهر شود. در خشکی دیرهنگام که در زمان ظهور خوشه و بویژه طی مرحله‌ی گلدهی روی می‌دهد کاهش باروری خوشه‌چه و وزن هزاردانه، کاهش عملکرد بیش‌تری از دو مرحله‌ی دیگر به دنبال دارد (برنیر و همکاران، ۲۰۰۷؛ ربیعی و صفائی چائی‌کار، ۱۳۸۸).

بالا بودن مقدار تبخیر و تعرق، محدودیت منابع آبی و سایر عوامل که سبب کاهش عملکرد گیاهان زراعی در ایران می‌شوند، ضرورت حفظ و استفاده‌ی بهینه از منابع آبی را از طریق روش‌های به‌زراعی و به‌نژادی، یادآور می‌شوند. از روش‌های به‌زراعی می‌توان به تاریخ کاشت مناسب و تراکم مناسب اشاره کرد. از روش‌های به‌نژادی نیز می‌توان به انتخاب و معرفی ارقام متحمل به خشکی، با توجه به شناخت و تقویت مکانیسم‌های تحمل به خشکی، اشاره کرد.

### ۳- استراتژی‌های مختلف برای گزینش ارقام برنج متحمل به تنش خشکی

بر اساس آمار منتشر شده در مورد کاهش میزان بارندگی‌ها، کم شدن آب قابل دسترس برای کشت برنج و تغییرات اقلیمی به وجود آمده در سال‌های اخیر، عملکرد اغلب محصولات زراعی از جمله برنج به‌طور معنی‌داری تحت تاثیر تنش خشکی کاهش یافته است. در اکثر مناطق، تنش خشکی در مراحل انتهایی رشد گیاه اتفاق می‌افتد که وقوع تنش خشکی در این مرحله بیش‌ترین تاثیر در کاهش عملکرد را دارد. بنابراین مشخص است که انتخاب گیاهان و ارقام زراعی و همچنین روش‌های تولید باید در دو جهت کاملاً متضاد باشند:

- گیاهانی کشت شوند که در شرایط نزدیک به خشکی و در سال‌های کم‌آب، سود ده هستند.

- گیاهانی کشت شوند که قادر به حداکثر استفاده از عوامل محیطی مناسب در سال‌ها و مناطق پر آب باشند.

بر این اساس شناسایی ژنوتیپ‌های دارای پتانسیل عملکرد<sup>۱</sup> بالا و در عین حال دارای عملکرد قابل قبول در سال‌های کم‌آب، لازم به نظر می‌رسد. به عبارت دیگر، نیاز به ترکیب پتانسیل عملکرد و پایداری عملکرد<sup>۲</sup> در ژنوتیپ‌های مورد نظر وجود دارد. اما با توجه به این‌که هر نوع استرس، از جمله خشکی، تمایل به کاهش عملکرد دارد، ترکیب این دو با هم مشکل است. بر این اساس روش‌های اصلاحی مختلفی برای دستیابی به ارقام و لاین‌های دارای پتانسیل و پایداری عملکرد در هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی پیشنهاد می‌شود.

### ۳-۱- انتخاب مستقیم (انتخاب بر اساس عملکرد)

این استراتژی بر این فرض استوار است که رقمی که عملکرد بالایی در شرایط بهینه<sup>۳</sup> دارد (پتانسیل عملکرد بالایی دارد)، در شرایط غیر بهینه (استرس) هم دارای عملکرد نسبتاً خوبی خواهد بود. حسن این روش، وجود توارث‌پذیری بالا برای عملکرد و اجزای عملکرد تحت شرایط بهینه می‌باشد. قدسی و همکاران (۱۳۸۳)، معتقدند ارقامی که در شرایط معمولی از عملکرد زیادی برخوردار هستند، شرایط تنش را نیز بهتر تحمل نموده و عملکرد قابل قبولی دارند.

اولین صفت جهت انتخاب ارقام متحمل به تنش خشکی، عملکرد دانه در شرایط تنش است. بر اساس یک تعریف ساده، رقم متحمل به خشکی بر مبنای عملکرد، عملکرد دانه‌ی نسبتاً بالایی را نسبت به سایر وارپته‌ها در شرایط تنش خشکی تولید می‌کند. البته ارقام تولید شده به‌وسیله‌ی برنامه‌های به‌نژادی تحمل به خشکی، باید عملکرد بالایی در غیاب تنش نیز برای سال‌هایی که

1. Yield potential  
2. Yield stability  
3. Optimum

خشکی اتفاق نمی‌افتد داشته باشند، زیرا ژنوتیپی که عملکرد بالایی را در محیط‌های آزمایشی در معرض تنش خشکی تولید می‌کند الزاماً دارای عملکرد بالایی در غیاب شرایط تنش نیست (ربیعی و صفائی چائی کار، ۱۳۸۸).

انتخاب مستقیم بر اساس عملکرد دانه تحت شرایط خشکی در برنج روش موثری بوده (ونوپراساد و همکاران، ۲۰۰۷) و تلاقی بین والدین متحمل به تنش و لاین‌های با پتانسیل عملکرد بالا و نیز انتخاب مستقیم برای عملکرد در هر دو شرایط بدون تنش و شرایط تنش کنترل شده، از جمله راهکارهای مؤثر جهت اصلاح ارقام برای محیط‌های مستعد خشکی است (کومار و همکاران، ۲۰۰۸).

ریچاردز (۱۹۹۶) بیان کرد که انتخاب بر اساس عملکرد ژنوتیپ‌ها در هر دو محیط تنش و بدون تنش باعث انتخاب ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا در شرایط تنش می‌شود، زیرا آل‌های مطلوب تحت شرایط تنش خشکی انتخاب شده و همزمان، پاسخ به انتخاب در شرایط بدون تنش به دلیل وراثت پذیری بالاتر، عملکرد حداکثر است.

### ۳-۲- انتخاب غیر مستقیم (انتخاب بر اساس صفات ثانویه<sup>۱</sup>)

این استراتژی بر این فرض استوار است که چون در شرایط تنش خشکی، شرایط رشد بهینه هرگز وجود ندارد، لذا بی‌معنی است که تحت تنش خشکی به دنبال عملکرد بالقوه بود. در اینجا یک رقم برتر برای خشکی در یک فرآیند طولانی انتخاب طبیعی تحت شرایط خشکی تولید شده است. عموماً عملکرد دانه در شرایط تنش به‌عنوان اولین صفت جهت انتخاب ارقام متحمل مدنظر قرار می‌گیرد، اما در برخی موارد غربال بر اساس صفات ثانویه مانند زمان گلدهی و رسیدگی، تأخیر در گلدهی، درصد باروری خوشه‌چه، دمای سایه‌انداز و میزان مرگ برگ نیز مفید می‌باشد، صفاتی که واجد خصوصیتی از قبیل همبستگی ژنتیکی بالا با عملکرد دانه در شرایط تنش، وراثت پذیری بالا، تنوع ژنتیکی بالا در جمعیت مورد مطالعه، عدم ارتباط با عملکرد پایین در شرایط بدون تنش و از همه مهم‌تر امکان اندازه‌گیری صفت به‌صورت سریع و اقتصادی هستند (ربیعی و صفائی چائی کار، ۱۳۸۸).

تأخیر در گلدهی و باروری خوشه‌چه، وراثت‌پذیری مناسب و نیز همبستگی بالایی با عملکرد دانه در شرایط تنش در مرحله‌ی گلدهی دارد. برنج در مرحله‌ی گلدهی بسیار حساس به تنش خشکی است و این بدان معنی است که پس از خارج نمودن آب مزرعه، ژنوتیپ با دوره‌ی گلدهی کوتاه‌تر نسبت به ژنوتیپی که گلدهی آن به تأخیر افتاده، کم‌تر تحت تاثیر تنش قرار می‌گیرد (لافیت و همکاران، ۲۰۰۳).



در سال‌های اخیر روش تمایز ایزوتوپ کربن<sup>۱</sup>، محتوای خاکستر برگ و دانه، پتانسیل آب برگ و خصوصیات ریشه نیز به‌عنوان صفات ثانویه مطرح شده‌اند که می‌توان از آن‌ها در انتخاب ارقام در شرایط تنش خشکی استفاده کرد (برنیر و همکاران، ۲۰۰۷).

این روش بیش‌تر مناسب محیط‌هایی است که گیاه دوره‌ی زندگی‌اش را با استفاده از ذخایر رطوبتی خاک از فصل قبل تکمیل می‌کند. هارد (۱۹۷۱) اظهار نمود واریته‌هایی که برای عملکرد بالا تحت شرایط عادی (بهینه) انتخاب شده‌اند، لزوماً در شرایط تنش دارای عملکرد بالایی نخواهند بود. او اعتقاد دارد که واریته‌ی مقاوم به تنش را بایستی در شرایط تنش ارزیابی و سپس انتخاب کرد. این استراتژی بر دو شرط استوار است:

۱. تنوع ژنتیکی برای مقاومت به خشکی باید در داخل جمعیت باشد.

۲. پتانسیل عملکرد بالا به‌طور منفی با معیارهای انتخاب همبستگی منفی نداشته باشد.

مزیت اصلی در این بخش پایداری عملکرد است. چون تغییرات از یک فصل به فصل دیگر، همچنین اثرات متقابل محیط و ژنوتیپ که در نسل‌های متوالی انجام می‌گیرد، به پایداری بسیار کمک می‌کند. اما عیب اصلی این روش این است که به علت پایین بودن توارث‌پذیری عملکرد و اجزای آن تحت شرایط استرس، انتخاب برای عملکرد پتانسیل کم‌تر موثر است. این امر سبب می‌شود که در سال‌هایی که نزولات آسمانی فزونی می‌یابد، واریته‌ی انتخابی پاسخ مناسبی به شرایط رطوبتی ندهد. تغییرات در میزان نزولات آسمانی، شاخص انتخاب محیطی اصلاح‌گران را از سالی به سال دیگر تغییر می‌دهد و اصلاح‌گر برای جبران این مساله باید تعداد مناطق آزمایشی را بیش‌تر و اندازه‌ی جمعیت را بزرگ‌تر در نظر بگیرد (هارد، ۱۹۷۱).

اثرات مثبت و مستقیم صفات درصد باروری دانه، عرض دانه و تعداد پنجه بر عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی نشان می‌دهد که این صفات می‌توانند به‌عنوان شاخص‌های قابل اعتماد برای ارزیابی ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا در شرایط تنش خشکی در نظر گرفته شوند (شریفی و همکاران، ۱۳۹۷).

### ۳-۳- انتخاب به کمک نشانگرهای مولکولی پیوسته با صفات تحمل به تنش خشکی

با توجه به دشوار بودن ارزیابی صفات تحمل به تنش خشکی و توسعه‌ی ابزارهای مولکولی، از نشانگرهای مولکولی پیوسته با صفات تحمل به تنش خشکی، در انتخاب لاین‌ها در نسل‌های اولیه‌ی برنامه‌های اصلاحی استفاده می‌شود. برای این منظور ارقام تجاری هر منطقه را با ارقام شناخته شده‌ی متحمل به تنش خشکی که ژن یا ژن‌های آن‌ها شناسایی شده و نشانگرهای همبسته با آن‌ها

نیز تعیین شده است، تلاقی داده و در طی نسل‌های در حال تفکیک از نشانگرهای همبسته برای غربال ژنوتیپ‌های متحمل استفاده می‌شود. همچنین با استفاده از این نشانگرهای همبسته با ژن‌های تحمل به تنش خشکی می‌توان این ژن یا ژن‌ها را با تلاقی برگشتی، به ارقام تجاری و مطلوب هر منطقه منتقل کرد. با توجه به کمی بودن صفات تحمل به تنش خشکی در گیاهان، مطالعات زیادی در خصوص شناسایی QTL‌های کنترل‌کننده‌ی این صفات شناسایی شده است که از نشانگرهای همبسته‌ی معرفی شده برای این QTL‌ها می‌توان در برنامه‌های اصلاحی انتخاب به کمک نشانگرهای مولکولی استفاده کرد. یو و همکاران (۲۰۰۵) با بررسی صفات مختلف مقاومت به خشکی از قبیل عملکرد نسبی، باروری نسبی سنبلیچه‌ها، صفات مرتبط با وضعیت آب در گیاه و شاخص مقاومت به خشکی<sup>۲</sup> (DRI)، در یک جمعیت لاین‌های خویش آمیخته‌ی نو ترکیب (RILs) به دست آمده از تلاقی یک رقم ایندیکا با یک رقم برنج آپلند، تعداد ۳۹ عدد QTL برای صفات مورد بررسی به دست آوردند که این QTL‌ها از ۵/۱ تا ۳۲/۱ درصد تنوع فنوتیپی را در صفات مورد بررسی توجیه می‌کردند.

دو QTL بزرگ‌اثر روی کروموزوم ۲ برنج برای عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی با استفاده از یک جمعیت لاین‌های نو ترکیب شناسایی شد (زو و همکاران، ۲۰۰۵). بزرگ‌اثرترین و احتمالاً قابل اطمینان‌ترین QTL شناسایی شده برای عملکرد دانه در برنج در شرایط تنش خشکی را برنیر و همکاران (۲۰۰۷) در یک جمعیت F3 حاصل از تلاقی دو رقم واندانا (Vandana) و رارم (Rarem) شناسایی کردند. این مکان ژنی بزرگ‌اثر به نام *QTL12.1*، روی کروموزوم ۱۲ قرار دارد و ۵۰ درصد از واریانس ژنتیکی برای این صفت را توجیه می‌کند.

صفات مرتبط با تحمل به خشکی توسط کومار و همکاران (۲۰۰۷) نیز مورد تجزیه‌ی ژنتیکی قرار گرفت. این تجزیه با استفاده از جمعیت حاصل از تلاقی CT9993-5-10-1 و IR62266-42-6-2 با اعمال خشکی در زمان گلدهی انجام شد. در این مطالعه یک QTL روی کروموزوم ۱ ردیابی شد که ۳۲ درصد از تغییرات عملکرد را در شرایط تنش کنترل نمود.

در تحقیقی روی یک جمعیت لاین‌های نو ترکیب حاصل از تلاقی یک رقم مناسب شرایط غرقابی و یک رقم هوازی، دو QTL بزرگ‌اثر برای عملکرد دانه تحت شرایط تنش خشکی روی کروموزوم‌های ۳ و ۲ به نام‌های DTY3.1 و DTY2.1 شناسایی شد (ونوپراساد و همکاران، ۲۰۰۹).

امینی‌نسب و همکاران (۱۳۹۱) در تحقیقی که به منظور بررسی تنوع ژنتیکی مجموعه‌ای از ۲۰ رقم برنج ایرانی، با استفاده از نشانگرهای ریزماهوره‌ی پیوسته با ژن‌های کنترل‌کننده‌ی تحمل به خشکی انجام دادند، شاخص مقاومت به خشکی را به‌عنوان یک صفت تکمیلی مهم در مرحله‌ی

رسیدگی دانه در ۲۰ رقم و در دو محیط (تحت تنش و بدون تنش آبی)، مورد ارزیابی قرار دادند. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها از لحاظ صفت عملکرد دانه و اجزای آن و به تبع آن شاخص مقاومت به خشکی، اختلاف معنی‌داری (در سطح احتمال یک درصد) وجود داشته و اثر محیط نیز بر عملکرد دانه در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. آن‌ها دریافتند ۱۹ نشانگر ریزماهوره‌ی پیوسته با صفات مرتبط به خشکی برای تفکیک واریته‌های برنج مناسب می‌باشند. با توجه به این‌که در رابطه با مطالعات ژنتیکی تحمل به خشکی، یکی از مهم‌ترین اقدامات، ایجاد جمعیت در حال تفرق و به‌دست آوردن نشانگرهای مورفولوژیکی و مولکولی است و جمعیتی می‌تواند حداکثر تفرق را نشان دهد که والدین آن از نظر تحمل خشکی کاملاً متفاوت از هم باشند (تلاقی متحمل‌ترین و حساس‌ترین ژنوتیپ‌ها) (محمدی و همکاران، ۲۰۰۶)، گروه‌بندی ژنوتیپ‌ها در گروه‌های مختلف باعث افزایش کارایی انتخاب والدین تلاقی‌ها می‌شود. بنابراین بیشترین هتروزیس مورد انتظار می‌تواند از تلاقی بین ژنوتیپ‌های گروه سوم با ژنوتیپ‌های گروه اول و یا پنجم حاصل شود (شریفی و همکاران، ۱۳۹۶).

عبادی و حلاجیان (۱۳۹۳)، با ایجاد موتاسیون در ارقام فجر، خزر، طارم محلی و هاشمی به منظور تولید لاین‌های موتانت مقاوم به خشکی، بیان کردند که احتمالاً جفت آغازگرهای RM470، RM201 و RM205، نشانگرهای مرتبط با تحمل به تنش خشکی باشند و می‌توان این نشانگرها را برای ارزیابی تحمل به تنش خشکی لاین‌های موتانت و سایر ارقام تجاری پیشنهاد نمود. نتایج تحقیقات مانگو در سال ۲۰۰۱، نگوین و همکاران در سال ۲۰۰۸، نتایج چندشکلی آغازگرهای اختصاصی مورد استفاده و داده‌های مولکولی این تحقیق را تأیید می‌کنند.

#### ۴- سازوکارهای مقاومت به تنش خشکی در برنج

گیاهان برای مقابله با صدمات ناشی از تنش خشکی از سه مکانیسم بهره می‌گیرند: فرار از خشکی، اجتناب از خشکی و تحمل خشکی. هر کدام از این مکانیسم‌ها به روش‌های مختلفی ممکن است تظاهر داشته باشند. لویت (۱۹۸۰) معتقد است که مقاومت به خشکی در نتیجه‌ی مجموعه‌ای از مکانیسم‌ها و عکس‌المعمل‌های پیچیده به‌وجود می‌آید. به‌نظر وی تنها دو مکانیسم اساسی، یعنی اجتناب و تحمل، در مقاومت به خشکی مهم تلقی می‌شوند.

فرار از خشکی زمان‌بندی مناسب چرخه‌ی زندگی گیاه است که منجر به تکمیل حساس‌ترین مراحل نموی آن در زمان فراوانی آب می‌شود. اجتناب از خشکی که استخراج آب از لایه‌های عمیق خاک به کمک سیستم ریشه‌ای و یا کاهش تبخیر و تعرق بدون اثرگذاری بر عملکرد را در بر

می‌گیرد. در نهایت سازوکارهایی مانند تنظیم اسمزی که سبب حفظ فشار آماس در شرایط کاهش پتانسیل آب خاک می‌شود را سازوکار تحمل خشکی گویند (برنیر و همکاران، ۲۰۰۷).

عملکرد دانه در محیط‌های مستعد خشکی تحت تأثیر سه جزء عملکرد بالقوه، فنولوژی (فرار از خشکی) و تحمل به خشکی قرار می‌گیرد. زمانی که خشکی وجود ندارد عملکرد بالقوه تعیین کننده‌ی میزان تولید دانه است. در خشکی شدیدتر، سازوکارهای فرار از خشکی و تحمل به خشکی مهم‌تر هستند. اگر وقوع خشکی قابل پیش‌بینی باشد، فرار از خشکی از طریق تغییر در فنولوژی یا تاریخ کاشت و استفاده از واریته‌های زودرس راه‌حلی مناسب محسوب شده و هر قدر خشکی غیرقابل پیش‌بینی باشد صفات مرتبط با تحمل به خشکی و اجتناب از خشکی ضروری‌تر خواهند بود (اوک و همکاران، ۲۰۰۶).

با توجه به تنوع کم صفت تحمل به تنش خشکی در ارقام برنج به‌ویژه ارقام برنج محلی ایرانی و فقیر بودن بانک‌های ژن برای تحمل به تنش خشکی، استفاده از تکنیک موتاسیون (پروتوتابی گاما) جهت ایجاد تنوع بیشتر برای این صفت در برنج ضروری به‌نظر می‌رسد. به‌همین منظور عبادی و حلاجیان (۱۳۹۳)، از ایجاد موتاسیون در ارقام فجر، خزر، طارم محلی و هاشمی به‌منظور تولید لاین‌های موتانت مقاوم به خشکی و برتر از والدین استفاده کردند. آن‌ها بعد از تعیین دز بهینه اشعه گاما، بذور ارقام مختلف را با دز بهینه پروتوتابی کردند. سپس جمعیت‌های گیاهی نسل M2 تا M5 را تحت تنش خشکی غربال کردند. آنالیز فنوتیپی گیاهان برنج تحت تنش خشکی براساس سیستم‌های ارزیابی استاندارد IRRI انجام شد. صفاتی نظیر تعداد پنجه‌ها، تعداد پنجه‌های بارور، تعداد کل دانه، تعداد دانه‌ی پر، درصد باروری و وزن هزاردانه در جمعیت‌های نسل M2 ژنوتیپ‌های طارم محلی، فجر، هاشمی و خزر مطالعه شدند. صفات کیفیت پخت و خوراک (میزان آمیلوز (AC)، استحکام و قوام ژل (GC) و مقیاس درجه حرارت ژلاتینه شدن (GT) نیز در لاین‌های موتانت نسل‌های بعدی مورد بررسی قرار گرفت. همچنین ۶۰ ژنوتیپ موتانت متحمل و حساس نسل M2 (براساس مقیاس لوله‌ای شدن برگ) به‌همراه ارقام شاهد طارم محلی، هاشمی، خزر و فجر با استفاده از ۱۱ جفت آغازگر SSR مورد بررسی و آنالیز مولکولی قرار گرفتند. استخراج پروتئین از نمونه‌های برگ گیاهان انتخابی نیز انجام شد. در انتها تعدادی لاین از هر جمعیت به‌عنوان لاین‌های متحمل به تنش خشکی که عملکرد مطلوبی هم در شرایط نرمال و هم در شرایط تنش خشکی داشتند را انتخاب کردند. در این تحقیق با توجه به اهمیت تنش خشکی انتهای فصل، تعدادی لاین موتانت حاصل از موتاسیون ارقام محلی (هاشمی و طارم محلی) و اصلاح شده (خزر و فجر) برنج با استفاده از اشعه‌ی گاما، تحت تاثیر تنش خشکی انتهای فصل قرار گرفتند تا لاین‌های متحمل بر اساس عملکرد و شاخص‌های

مقاومت به خشکی انتخاب شوند. نتایج نشان داد که موتاسیون بریدینگ می‌تواند به‌عنوان ابزاری کارا در القاء تغییرات‌پذیری ژنتیکی و در ایجاد گیاهان با صفات مطلوب در برنج استفاده شود.



شکل ۱- تنش خشکی در مزرعه برنج (اصلی)

## ۵- شاخص‌های تحمل

شاخص‌های تحمل و حساسیت در تنش‌های زنده و غیر زنده از عوامل بسیار مهم کاهش تولید در گیاهان زراعی محسوب می‌شوند. در حال حاضر میزان آب قابل دسترس و درجه حرارت، از مهم‌ترین عوامل موثر در عملکرد به‌شمار می‌آیند. با توجه به واکنش متفاوت ژنوتیپ‌ها و ارقام برنج به تنش خشکی، پایداری عملکرد یک ژنوتیپ از طریق عدم تغییرات قابل ملاحظه و اثر متقابل آن با خشکی وقتی که شرایط آبیاری ثابت نباشد ارزیابی می‌شود. بنابراین استفاده از شاخص‌هایی برای ارزیابی عکس‌العمل آن‌ها در رژیم‌های آبیاری مختلف و تعیین مقاومت و حساسیت آن‌ها امری ضروری است (گیلانی، ۱۳۸۸).

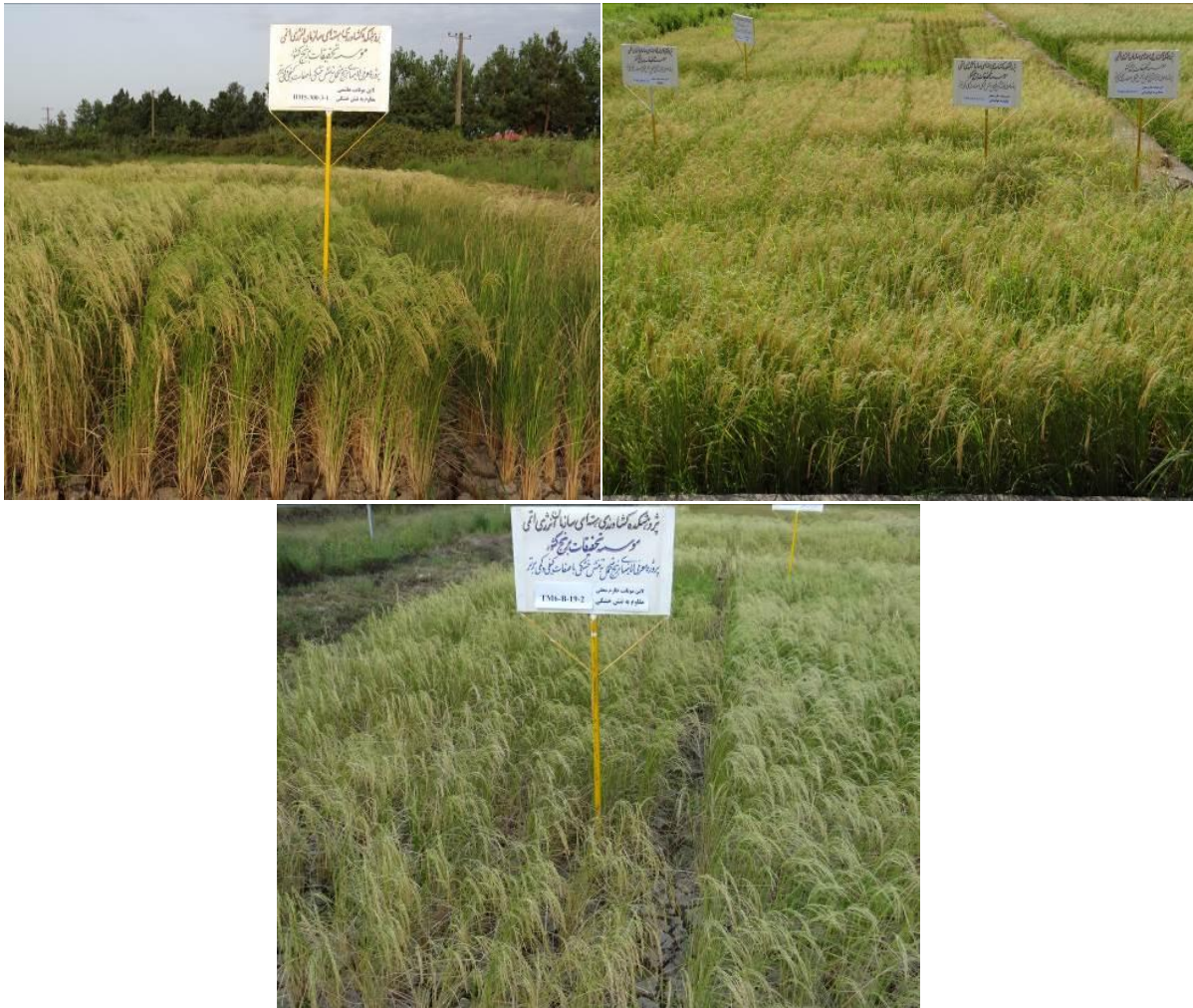
ژنوتیپ‌های گیاهی بر اساس واکنش آن‌ها به شرایط محیطی تنش و بدون تنش به چهار گروه تقسیم می‌شوند:

- گروه (A) ژنوتیپ‌هایی که در هر دو محیط تنش و بدون تنش عملکرد خوبی دارند.
- گروه (B) ژنوتیپ‌هایی که فقط در محیط بدون تنش عملکرد خوبی دارند.
- گروه (C) ژنوتیپ‌هایی که فقط در محیط تنش عملکرد خوبی دارند.
- گروه (D) ژنوتیپ‌هایی که در هر دو محیط عملکرد پایینی دارند (فرناندز، ۱۹۹۲).

استفاده از شاخص‌های تحمل در برنامه‌های تولید ارقام متحمل به خشکی، امکان بهره‌برداری از صفات مرتبط با عملکرد را فراهم خواهد کرد. شاخص‌های متفاوتی برای ارزیابی واکنش گیاهان در شرایط محیطی مختلف و تعیین تحمل و حساسیت آن‌ها ارائه شده است. برای ارزیابی تحمل به تنش شاخص‌های میانگین هندسی (GMP)، میانگین حسابی (MP)، میانگین هارمونیک (HM)، شاخص حساسیت به تنش (SSI)، تحمل (TOL)، تحمل به تنش (STI)، پایداری عملکرد (YSI) و شاخص عملکرد (YI) ارائه شده‌اند (فرناندز، ۱۹۹۲).

عبادی و همکاران (۱۳۹۵) شاخص متوسط بهره‌وری (MP)، شاخص تحمل به تنش (STI) و شاخص میانگین هندسی بهره‌وری (GMP) را به‌عنوان بهترین شاخص‌ها برای انتخاب لاین‌های موتانت متحمل به تنش خشکی معرفی کردند، چرا که این سه شاخص دارای عملکرد بالا در دو شرایط بودند. با بررسی شاخص‌های مقاومت و تحمل به خشکی مشخص شد که شاخص STI به‌عنوان بهترین شاخص به‌طور موثرتری توانست ژنوتیپ‌های گروه ۱ (ژنوتیپ‌هایی که عملکرد بالایی در دو شرایط دارند) را از سایر ژنوتیپ‌ها جدا کند. بعد از شاخص STI، به‌ترتیب شاخص‌های GMP و MP در تفکیک ژنوتیپ‌های گروه ۱ از سایر ژنوتیپ‌ها مؤثرتر از سایر شاخص‌ها بودند. آن‌ها با ارزیابی شاخص‌های مقاومت و تحمل به خشکی در ارقام محلی و اصلاح شده، بیان کردند که شاخص YSI به‌دلیل همبستگی پایین با عملکرد در شرایط نرمال، شاخص مناسبی برای انتخاب و تعیین لاین‌های متحمل به تنش خشکی نیست. با بررسی لاین‌های انتخابی بر اساس این شاخص، می‌توان این را به وضوح مشاهده کرد چرا که اغلب لاین‌های انتخابی بر اساس این شاخص، عملکرد بالایی در شرایط تنش دارند ولی عملکرد آن‌ها در شرایط نرمال معمولاً پایین است. شاخص TOL نیز مانند شاخص قبلی شاخص مناسبی برای انتخاب لاین‌های متحمل به تنش که در هر دو شرایط عملکرد بالایی دارند (ژنوتیپ‌های گروه A) مناسب نیست. نتایج نوری و همکاران، (۲۰۱۱) نیز موید این مطلب است.

صفایی چایی‌کار و همکاران (۱۳۸۶) با ارزیابی ژنوتیپ‌های برنج به تنش خشکی انتهای فصل، شاخص STI را به‌عنوان بهترین شاخص برای گزینش ارقام با عملکرد بالا در دو شرایط معرفی کردند.



شکل ۲- لاین‌های مقاوم به تنش خشکی (اصلی)

پاسخ گیاه به تنش خشکی با توجه به زمان خشکی، طول دوره‌ی خشکی و گونه‌های گیاهی متفاوت می‌باشد و از طریق شناسایی خصوصياتی که نقش مهمی در تحمل به تنش خشکی در سطوح مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، سلولی، بیوشیمیایی و مولکولی دارند مورد ارزیابی قرار می‌گیرند (پراساد و همکاران، ۲۰۱۲).

## ۶- اثر تنش خشکی بر فرآیندهای فیزیولوژیک برنج

### ۶-۱- محتوای نسبی آب برگ

گیاهان در شرایط تنش آبی محدود، از طریق حفظ محتوای نسبی آب برگ، میزان جذب و از دست دادن آب را تنظیم می‌کنند، به طوری که ظرفیت فتوسنتزی و عملکرد کوانتوم با تغییر کم یا عدم تغییر همراه شود. معمولاً در اثر تنش خشکی محتوای نسبی آب برگ در برنج کاهش می‌یابد (یوردانو و همکاران، ۲۰۰۳).

با قطع آب به مدت ۱۰-۷ روز، از ۴۵ روز پس از کاشت در چهار رقم برنج، ارتباط منفی بین محتوای نسبی آب برگ با محتوای کلروفیل کل، شاخص پایداری کلروفیل، میزان پروتئین و پرولین ثبت شد. این نتایج نشان می‌دهد که خصوصیات زیادی از جمله تنظیم اسمزی، پایداری غشای سلول و تجمع موادی مانند پرولین عامل تعیین کننده در بروز این صفت هستند. با توجه به این روابط، کاهش محتوای نسبی آب برگ طی دوره‌ی تنش بر فتوسنتز، پایداری غشای سلول و سنتز پرولین نیز اثرگذار است (دیوانای و همکاران، ۲۰۱۰).

پیچیدگی برگ با از دست رفتن تورم سلول‌ها و پژمردگی برگ اتفاق می‌افتد که نشانه‌ی روشن و آشکاری از کمبود آب گیاه است و علی‌رغم وراثت‌پذیری بالا، با عملکرد ارتباطی نداشته و یا ارتباط کمی دارد. در برگ‌های پیرتر که توانایی خود را جهت پیچیدگی از دست داده‌اند، بافت برگ ممکن است به دلیل از دست دادن مقدار زیادی آب و یا تنش گرمایی ناشی از افزایش دمای برگ در اثر خنک‌کنندگی ناکافی تعرق از بین برود و خشک شدن شدید برگ و سوختگی آن تحت تنش را سبب شود. برخلاف پیچش برگ، خشک شدن برگ برگشت‌پذیر نیست (ربیعی و صفائی چائی‌کار، ۱۳۸۸). نتایج تحقیقات پیردستی و همکاران در سال ۲۰۰۹ نشان داد که وقوع تنش خشکی در مرحله‌ی گلدهی در مقایسه با وقوع آن در مرحله‌ی پر شدن دانه و مرحله‌ی رویشی، تاثیر سوء بیش‌تری در کاهش عملکرد دانه، مقدار آب نسبی برگ و محتوای کلروفیل برگ داشت.

## ۶-۲- هدایت روزه‌ای

در شرایط کمبود رطوبت خاک، سلول نگهبان روزه با از دست دادن آماس، سبب بسته شدن دهانه‌ی روزه و در نتیجه کاهش انتشار دی‌اکسیدکربن به درون برگ و کاهش تعرق شده و به دنبال آن کاهش فتوسنتز خالص اتفاق خواهد افتاد. گیاهان برای به حداقل رساندن اثرات منفی تنش، مبادرت به تغییر در الگوی رشد، تولید پروتئین‌های تنش، افزایش بیان آنتی‌اکسیدان‌ها، افزایش میزان ناقل‌های درگیر در جذب و انتقال آب و یون و نیز بستن روزه می‌کنند. اگر گیاهان قادر به پاسخگویی سریع به تنش از طریق بستن روزه و ذخیره‌ی آب نباشند سریع‌تر پژمرده شده و می‌میرند (سیکوکو و همکاران، ۲۰۱۰).

تولید آبسزیک اسید طی دوره‌ی کاهش محتوای آب خاک در ریشه و انتقال آن به برگ نوعی سازوکار پیام‌رسانی شیمیایی برای گزارش دادن میزان آب خاک و تنظیم هدایت روزه‌ای برگ و حفظ رشد ریشه در شرایط تنش کمبود آب است. افزایش آبسزیک اسید در برگ‌ها، سبب القای بسته شدن روزه و افزایش آن در ریشه‌ها سبب افزایش هدایت هیدرولیکی در ریشه‌ها شده و گیاهان را برای انتقال بیش‌تر آب و بهبود و ترمیم سریع‌تر پس از تنش توانا می‌سازد. آبسزیک اسید در



سلول‌های مزوفیلی و روزنه نیز ساخته می‌شود (لی و همکاران، ۲۰۱۱). از دیگر عوامل درگیر در پیام‌رسانی از ریشه به ساقه می‌توان سیتوکنین و اسیدپتیک‌های شیره‌ی آوندچوبی را نام برد. اسیدپتیک‌های شیره‌ی آوندی تحت شرایط تنش خشکی، قلیایی‌تر می‌شود. نتایج برخی تحقیقات نیز نشان‌دهنده‌ی نقش افزایش ملات و پپتیدهای موجود در شیره‌ی آوند چوبی در فرایند گشودگی روزنه هستند (شاچمان و گودگر، ۲۰۰۸).

افزایش بیشتر مقاومت روزنه‌ای در سطح زیرین برگ برنج نسبت به سطح بالایی آن به‌دلیل تغییر شکل برگ طی تنش گزارش شده است. زمانی که سطح بالایی برگ در اثر کاهش آماس سلول‌ها به داخل لوله‌ای می‌شود، روزنه‌های سطح بالایی برگ به میکروکلیمای تغییر یافته (با تابش خورشیدی کمتر، نیاز تعرقی کمتر و شاید تجمع کم‌تر دی‌اکسیدکربن) پاسخ داده و مقاومت کم‌تری را دارند (آتول و کروز، ۱۹۸۰).

واریت‌هایی که توانایی حفظ بالای پتانسیل آب برگ را دارند، درجه‌ی لوله‌ای شدن برگ کم‌تر می‌باشد و لوله‌ای شدن برگ عموماً ناشی از اثر سایر سازوکارهای اجتناب است که منجر به افزایش پتانسیل آب برگ می‌شود (فوکای و کوپر، ۱۹۹۶). از آن‌جا که مرگ برگ در اثر خشکی شدید اتفاق می‌افتد و یک صفت آسان و قابل تشخیص در مزرعه می‌باشد، حفظ برگ سبز اغلب به‌عنوان یک معیار انتخاب برای مقاومت به تنش خشکی در برنج استفاده می‌شود (ددتا و همکاران، ۱۹۸۸). پتانسیل آب برگ ممکن است به‌طور مستقیم بر باروری و به‌طور غیرمستقیم از طریق خروج ناقص خوشه بر میزان عملکرد اثر بگذارد (کومار و همکاران، ۲۰۰۶).

### ۶-۳- پایداری غشاء سلولی

به‌نظر می‌رسد پایداری غشاء سلولی در تنش‌ها با سنتز پروتئین‌های شوک گرمایی و ویژگی‌های سیستم فتوسنتزی از جمله آنزیم‌های کلیدی و غشاهای تیلاکوئیدی مرتبط است و غشای سلولی که پایداری خود را در طی تنش حفظ می‌کند نقش مهمی در تحمل به خشکی دارد (بیلی، ۱۹۷۹). سیرم و همکاران (۲۰۰۲) بیان نمودند که غشای سلولی گیاهان تحت تنش خشکی و گرما، پایداری خود را از دست داده و در صورت قرار گرفتن برگ گیاه تحت تنش در یک محیط آبی، مواد محلول از سلول‌های آن تراوش می‌کند و با ارزیابی تراوش یون‌ها، پایداری غشاء و تحمل گیاه به خشکی تعیین می‌شود.

تخریب غشاءهای سلول در ژنوتیپ‌های حساس به خشکی همانند ژنوتیپ‌های حساس به شوری بیش‌تر از ژنوتیپ‌های مقاوم در برنج است و ژنوتیپ‌هایی که در شرایط تنش، نشت الکترولیتی کم‌تری داشته باشند دارای پایداری غشاء زیادتری هستند (باندی اوگلو و همکاران، ۲۰۰۴).

## ۶-۴- فلورسانس کلروفیل

از فاکتورهای مهم و اثرگذار قابل تغییر در واکنش به تنش خشکی، صفات مربوط به فلورسانس کلروفیل می‌باشند. مدرانو و همکاران (۲۰۰۲) گزارش نمودند که فلورسانس کلروفیل همبستگی زیادی با هدایت روزنه‌ای نشان داده است. فلورسانس کلروفیل به محققین اجازه می‌دهد تا سطوح عملکردی مختلف فتوسنتزی را به‌طور مستقیم در سطح پیگمان، واکنش‌های اولیه نوری، واکنش‌های انتقال الکترون تیلاکوئید، واکنش‌های آنزیمی تاریکی استروما و مراحل تنظیمی آهسته را بررسی نمایند و برای مطالعه‌ی اثرات تنش‌های محیطی بر فتوسنتز گیاهان که اغلب در شرایط سخت مانند کمبود آب، درجه حرارت بالا و پایین، کمبود مواد غذایی، عوامل آلوده کننده، هجوم پاتوژن‌ها مورد نیاز گیاه می‌باشد مفید خواهد بود (آرائوس و همکاران، ۱۹۹۸).

مطالعه‌ی هاگام و همکاران (۲۰۰۱) همبستگی زیادی بین تغییر در مولفه‌های فلورسانس کلروفیل در پاسخ به تنش‌های محیطی مانند گرما، سرما، یخ‌زدگی و شوری را نشان دادند.

## ۶-۵- پاسخ رنگی‌های فتوسنتزی کلروفیل به تنش خشکی

کلروفیل a، b و کارتنوئیدها رنگی‌های اصلی فتوسنتز در کلروپلاست بوده و وظیفه‌ی مهمی را در جذب و بهره‌وری انرژی نورانی به عهده داشته و راندمان فتوسنتز را تحت تاثیر قرار می‌دهد (جانگ و همکاران، ۲۰۰۹). به‌طور کلی تنش خشکی پیگمان‌های فتوسنتزی (کلروفیل a، b و کارتنوئیدها) را کاهش داده و مراحل فتوسنتزی را تحت تاثیر قرار می‌دهند (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹). برخی مطالعات ثابت نموده که مقدار کلروفیل به‌طور مثبت با مقدار فتوسنتز مرتبط و افزایش محتوی کلروفیل در گیاهان ممکن است یک روش مفید در افزایش تولید بیوماس و عملکرد دانه باشد (ونگ و همکاران، ۲۰۰۲).

## ۷- اثر تنش خشکی بر مورفولوژی برنج

### ۷-۱- ارتفاع بوته

تنش خشکی عامل محدود کننده‌ی بسیار مهمی در مرحله‌ی اولیه‌ی رشد و استقرار گیاه است که با تاثیر بر فرایندهای بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی مختلفی رشد گیاه را کاهش داده و گسترش و رشد سلول را نیز به علت تقلیل فشار آماس متوقف می‌کند. کاهش محتوای آب، تقلیل پتانسیل آب برگ و کاهش آماس طی تنش، کاهش رشد سلولی را به دنبال خواهد داشت که این موضوع همراه با پیری برگ منجر به کاهش ارتفاع بوته می‌شود (جلیل و همکاران، ۲۰۰۹).

ارتفاع بوته یکی از صفات ژنتیکی گیاه است که تحت تاثیر تنش‌های غیرزیستی به‌ویژه خشکی قرار می‌گیرد. به گزارش عبادی (۱۳۹۵) در آزمایشی که در موسسه تحقیقات برنج کشور انجام شد، شرایط تنش خشکی باعث کاهش ارتفاع بوته در کلیه ژنوتیپ‌ها شد که این کاهش ارتفاع در ارقام و لاین‌های پابلند بیشتر و محسوس‌تر بود. نتایج تحقیقات پیردشتی و همکاران (۲۰۰۴) نیز حاکی از کاهش ارتفاع بوته تحت تنش کمبود آب می‌باشد.

### **۷-۲- تعداد پنجه**

تعداد پنجه یکی از صفات گیاهی است که به طور عمده رابطه‌ی مستقیمی با فعالیت‌های ژنتیکی داشته ولی تحت تأثیر عوامل مختلف محیطی به‌ویژه تنش‌های غیرزنده مانند خشکی و یا کم‌آبی قرار می‌گیرد. زمانی که تنش خشکی در مرحله‌ی رشد رویشی اتفاق بیافتد باعث کاهش تعداد پنجه در گیاه برنج می‌شود.

بومن و همکاران (۲۰۰۷) در ارتباط با اثر تنش خشکی بر تعداد پنجه‌ی برنج بیان داشتند که اگر خشکی در زمان مناسب برطرف شود و اندازه‌ی مخزن (برگ‌ها و ساقه‌های فتوسنتزکننده) به طور کامل بزرگ باشند، کاهش تعداد پنجه و پانیکول ممکن است از طریق افزایش تعداد دانه در خوشه و یا افزایش وزن دانه جبران شود.

پیردشتی و همکاران (۲۰۰۴) اثر تنش کمبود آب را در مراحل مختلف رشد برنج مورد بررسی قرار دادند و اظهار نمودند که تنش کمبود آب در مرحله‌ی رشد رویشی تعداد پنجه‌ها را کاهش داد.

### **۷-۳- عدد SPAD و رنگ برگ**

از آن‌جا که مرگ برگ در اثر خشکی شدید ایجاد می‌شود و یک صفت آسان در تشخیص مزرعه می‌باشد، حفظ برگ سبز اغلب به‌عنوان یک معیار مناسب برای انتخاب واریته‌های متحمل به خشکی مورد استفاده قرار می‌گیرد (ددا و همکاران، ۱۹۸۸).

مالابویوک و همکاران (۱۹۸۵) گزارش نمودند، لاین‌هایی که برگ سبز (عدد SPAD) بالاتری را در شرایط تنش خشکی حفظ می‌کنند، بعد از رفع تنش آب بهتر و سریع‌تر بهبود می‌یابند.

### **۷-۴- سطح برگ پرچم**

یکی از مهم‌ترین تفاوت‌های ارقام برنج، در طول و عرض برگ‌ها به‌ویژه برگ پرچم می‌باشد که به‌صورت سطح برگ قابل ارزیابی است. بر اساس نتایج عبادی و حلاجیان (۱۳۹۳)، با اعمال تنش خشکی حتی در انتهای فصل رشد (بعد از گلدهی)، سطح برگ کاهش یافته و به دنبال آن کاهش دریافت نور و کاهش فتوسنتز در بوته‌های برنج تحت تنش خشکی مشاهده می‌شود.

به گزارش شریفی و همکاران (۱۳۹۶)، به نظر می‌رسد که در گیاه در پاسخ به تنش خشکی، تغییرات مورفولوژیکی مانند کاهش ارتفاع بوته و کاهش سطح برگ اتفاق افتاده باشد که هر دو از راهکارهای مقابله گیاه با تنش خشکی محسوب می‌شود.

## ۷-۵- تعداد روز تا رسیدگی کامل (از نشاکاری تا برداشت)

طول دوره‌ی رشد تحت تاثیر ساختار ژنتیکی است، اما در شرایط اقلیمی متفاوت به‌ویژه با افزایش دمای محیط و یا خشکی در دوره‌ی رویشی و یا زایشی، مدت این دوره کاهش می‌یابد. بر اساس تعداد روز از بذریابی تا گلدهی، واریته‌ها به سه تیپ زودرس (تا ۷۰ روز)، متوسط‌رس (۹۰-۷۱ روز) و دیررس (بیش از ۹۱ روز) تقسیم می‌شوند و بر اساس کل دوره‌ی رشد از بذر پاشی تا بلوغ (رسیدگی ۸۵ درصد دانه‌ها) نیز واریته‌های برنج به سه گروه زودرس (تا ۱۰۰ روز)، متوسط‌رس (۱۲۰-۱۰۱ روز) و دیررس (بیش از ۱۲۱ روز) تقسیم می‌شوند (ماری و همکاران، ۲۰۱۰).

بر اساس نتایج فوکای و کوپر (۱۹۹۶) زمان تکامل پانیکول تا گرده افشانی، بحرانی‌ترین مرحله‌ی کمبود آب در برنج می‌باشد و خشکی در مرحله‌ی رویشی، گلدهی را ۳-۴ هفته در واریته‌های حساس به فتوپریود به تاخیر می‌اندازد (بومن و همکاران، ۲۰۰۷). این نتایج حاکی از این است که اعمال تنش در مرحله‌ی گیاهچه باعث افزایش طول دوره‌ی رشد ارقام مختلف برنج می‌شود و نشان می‌دهد که اثر خوگیری یا سازگاری به‌عنوان یک عمل تأثیرگذار در مراحل بعدی رشد گیاه برنج قابل توجه می‌باشد. ولی اعمال تنش خشکی در بعد از مرحله‌ی گلدهی نه تنها طول دوره‌ی رشد گیاه برنج را زیاده‌تر نکرده بلکه تا حدودی نیز باعث کاهش دوره‌ی رشد گیاه می‌شود (عبادی و حلاجیان، ۱۳۹۳).

## ۸- اثر تنش خشکی بر عملکرد و اجزای عملکرد دانه برنج

### ۸-۱- عملکرد

تنش خشکی مهم‌ترین عامل غیرزیستی کاهش‌دهنده‌ی عملکرد برنج است. زمانی که کمبود آب در انتهای مراحل رشد اتفاق می‌افتد کاهش باروری خوشه‌چه عامل اصلی کاهش عملکرد است (برنیر و همکاران، ۲۰۰۷). عبادی (۱۳۹۵) بیان کرد که صفت درصد باروری یکی دیگر از اجزای موثر بر عملکرد می‌باشد که به شدت تحت تاثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد.

عبادی و حلاجیان (۱۳۹۳) و عبادی (۱۳۹۵)، با بررسی میزان تحمل به تنش خشکی انتهای فصل در لاین‌های موتانت برنج اعلام کردند که عملکرد در تمامی لاین‌های حساس و متحمل به شدت تحت تاثیر تنش خشکی قرار گرفت هرچند میزان کاهش در لاین‌های مورد بررسی متفاوت

بود. در اثر تنش کمبود آب در مرحله‌ی زایشی و پر شدن دانه‌ها، تعداد دانه در خوشه، وزن هزار دانه و عملکرد شلتوک به‌طور معنی‌داری کاهش یافتند (پیردشتی و همکاران، ۲۰۰۴).  
طهماسبی سروسستانی و همکاران (۲۰۰۸) آزمایش مزرعه‌ای در خلال ۲۰۰۱-۲۰۰۳ برای ارزیابی اثر تنش آب بر روی عملکرد و اجزای عملکرد با استفاده از چهار رقم برنج (طارم، خزر، فجر و نعمت) تنظیم کردند که معمولاً در استان مازندران کشت می‌شوند. کمبود آب در خلال مراحل رویشی، گلدهی و پر شدن دانه، عملکرد دانه را به ترتیب ۲۱، ۵۰ و ۲۱ درصد به‌طور میانگین در قیاس با شاهد کاهش داد.

## ۸-۲-۱- اجزای عملکرد

### ۸-۲-۱-۱- تعداد کل دانه، دانه‌ی پر و پوک در خوشه

تعداد کل دانه و دانه‌ی پر یکی دیگر از عوامل تعیین‌کننده‌ی عملکرد در برنج می‌باشند. به‌طوری که با افزایش تعداد کل دانه و درصد بالای دانه‌های پر شده میزان عملکرد افزایش می‌یابد. صفات فوق اگرچه تحت شرایط ژنتیکی هستند اما شدیداً تحت تأثیر عوامل محیطی به‌ویژه تنش آب و دما در مرحله‌ی تشکیل سنبلیچه‌ها و پر شدن آن قرار می‌گیرند.

اختلاف بین تعداد کل دانه مربوط به اختلاف ژنتیکی موجود در بین ارقام مختلف برنج است، ولی وقتی که تنش خشکی به‌ویژه در مرحله‌ی رشد زایشی اتفاق می‌افتد تعداد دانه‌ی پوک در ارقام حساس به‌شدت افزایش می‌یابد که به تبع آن تعداد دانه‌ی پر در این ارقام کاهش می‌یابد. هر چند که این افزایش دانه‌ی پوک و کاهش دانه‌ی پر در اثر تنش خشکی در ارقام و لاین‌های متحمل به تنش خشکی کم‌تر است (عبادی و حلاجیان، ۱۳۹۳؛ عبادی، ۱۳۹۵).

در زمان پر شدن دانه تنش خشکی از طریق تقلیل فتوسنتز باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود، بنابراین نیاز مقصد برای پر شدن دانه از طریق انتقال مجدد مواد فتوسنتزی ذخیره شده تامین می‌شود (توکلی، ۲۰۰۴).

رنگ و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند که در برنج ارتباط نزدیکی بین باروری خوشه‌چه و تعداد دانه‌ی گرده‌ی جوانه‌زده روی کلاله‌ی آن وجود داشت. باز شدن غیرعادی بساک طی تنش کمبود آب باعث کاهش تعداد دانه‌ی گرده‌ی جوانه‌زده روی کلاله و متعاقباً منجر به کاهش باروری و در نتیجه عقیمی خوشه‌چه می‌شود.

### ۸-۲-۲- شاخص برداشت

وزن هزار دانه، تعداد دانه‌ی پر و پوک، وزن کاه و کلش و شاخص برداشت از اجزای مهم عملکرد هستند که تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرند. تمامی این صفات در اثر تنش خشکی

کاهش می‌یابند. اغلب گزارش‌ها بر تاثیر کاهش تنش خشکی بر اجزای عملکرد اشاره کرده‌اند (عبادی، ۱۳۹۵). بررسی اثر تنش کمبود آب در ارقام بومی و اصلاح شده‌ی برنج نشان داد که تنش کمبود آب موجب کاهش شاخص برداشت خوشه می‌شود (فلاح شمسی و همکاران، ۱۳۹۱).

### ۸-۲-۳- وزن خوشه

عبادی (۱۳۹۵) در ارزیابی شاخص‌های مقاومت و تحمل به خشکی در ارقام محلی و اصلاح شده گزارش کرد که صفت وزن خوشه به‌عنوان یکی از اجزای عملکرد در شرایط تنش خشکی کاهش یافت.

### ۸-۲-۴- تعداد خوشه

کاهش عملکرد در مرحله‌ی پنجه‌زنی از طریق کاهش پنجه‌ها و تعداد خوشه‌ها در واحد سطح و در مرحله‌ی ظهور خوشه به‌دلیل کاهش تعداد دانه‌ی پر و درصد بالای ناباروری دانه‌ها رخ می‌دهد (ثابت‌فر و همکاران، ۲۰۱۳).

## ۹- اثر تنش خشکی بر راندمان مصرف آب

یکی از چالش‌های اساسی در ایران و دیگر کشورها کمبود آب برای محصولات کشاورزی به‌ویژه گیاه برنج می‌باشد. برای کاهش مصرف آب در برنج، ارقامی که توانایی مصرف آب کم‌تری در طول دوره‌ی رشد داشته باشند از اهمیت زیادی برخوردارند. بر اساس نتایج بومن و همکاران (۲۰۰۷) خشکی باعث بسته شدن روزنه و منجر به کاهش میزان تعرق و کاهش فتوسنتز می‌شود. بنابراین اعمال تنش خشکی، کاهش عملکرد را در وارپته‌های برنج به‌ویژه در مناطق گرمسیری به دنبال دارد. یکی از معیارهای مهم ارزیابی در ارقام به‌ویژه در خصوص مصرف بهینه‌ی آب، کارایی یا راندمان مصرف آب می‌باشد. این صفت بیانگر مقدار آب مصرفی به‌ازای تولید دانه در واحد سطح است. راندمان مصرف آب<sup>۱</sup> (WUE) به صورت تولید ماده‌ی خشک در واحد آب مصرف شده تعریف می‌شود و به طور تقریبی با راندمان تعرق و رشد ماده‌ی خشک در واحد آب بخار شده ارتباط دارد (فوکای و کوپر، ۱۹۹۶).

## ۱۰- اثر تنش خشکی بر خصوصیات فیزیکی و پخت دانه

کیفیت دانه در برنج مانند سایر غلات دارای اهمیت فوق العاده‌ای است و به‌صورت کیفیت تبدیل، کیفیت ظاهری دانه، کیفیت پخت، کیفیت غذایی و کیفیت خوراک ارزیابی می‌شود. اما از نظر

مصرف کننده، کیفیت برنج تا حدودی وابسته به خواص پخت، شکل ظاهری و طعم آن است. تنش خشکی در مراحل زایشی و پر شدن دانه با تأثیر منفی بر بیان ژن  $Wx$  (ژن کد کننده‌ی آنزیم  $GBSS$  که برای سنتز آمیلوز در دانه ضروری است)، باعث کاهش تجمع آمیلوز در آندوسپرم و در نهایت پایین بودن محتوای آمیلوز دانه‌ی برنج می‌شود و از این طریق بر کیفیت دانه‌ی برنج اثرگذار خواهد بود (لیو و همکاران، ۲۰۱۰).

اعمال تنش خشکی در مرحله‌ی رشد زایشی باعث کاهش کیفیت دانه، به‌ویژه خصوصیات ظاهری آن می‌شود. یکی از دلایل اصلی این کاهش کیفیت ظاهری عدم رشد کامل دانه‌ها و ضعیف و در برخی موارد چروکیده بودن دانه‌هاست که این موضوع گچی شدن دانه‌ها را بعد از تبدیل به‌دنبال خواهد داشت. هر چند که میزان آمیلوز، درجه حرارت ژلاتینی شدن نیز تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد (عبادی و حلاجیان، ۱۳۹۳).

## ۱۱- اثر تنش خشکی بر محتوای عناصر گیاه برنج

برهم زدن تعادل عناصر معدنی گیاهان از اثرات نقش تنش خشکی است. خشکی سبب کاهش انتقال مواد معدنی از ریشه به اندام هوایی از طریق کاهش سرعت انتقال و تغییر کارکرد حاملان غشایی می‌شود. تنش خشکی سبب کاهش انتقال فسفر از خاک به ریشه و متعاقباً کاهش انتقال به ساقه می‌شود (عباس و همکاران، ۲۰۱۶). در خاک خشک تحرک فسفر کاهش می‌یابد، زیرا حرکت آن در خاک از طریق انتشار صورت می‌گیرد و برای این امر وجود آب کافی جهت تحرک و جذب توسط گیاه ضروری است. تحت شرایط خشکی در دسترس بودن پتاسیم خاک برای گیاهان کم می‌شود و این امر جذب پتاسیم به‌وسیله‌ی ریشه و به دنبال آن انتقال به ساقه را محدود می‌کند. سیلیس به‌عنوان عنصر ضروری برای گیاهان شناخته شده نیست، اما برای بسیاری از گیاهان اثر مفیدی در مقابله با تنش‌های زیستی و غیر زیستی دارد که کاربرد آن سبب کاهش اثرات منفی تنش می‌شود (عباس و همکاران، ۲۰۱۶).

## ۱۲- بهبودی پس از تنش خشکی

بهبود گیاه پس از تنش خشکی به از سرگیری رشد گیاه پس از تنش خشکی و تولید محصول رضایت‌بخش گفته می‌شود. ممکن است تنش خشکی از نظر مدت زمان متفاوت باشد. زمانی که بارندگی شروع می‌شود صفت بازیافت سریع و بازگشت به روند رشد و نمو فعال، بسیار مهم و حائز اهمیت است. توانایی خوبی برای جبران خشکی در برنج وجود دارد که با بنیه‌ی رشد

رویشی، قدرت پنجه‌دهی بالا، سیستم ریشه‌ی سطحی و کم‌عمق و دوره‌ی رشد طولانی همبستگی دارد (لورستو، ۱۹۷۶). طبق گزارش چانگ و همکاران (۱۹۸۶) بخشی از جبران یا بازیافت گیاه پس از تنش خشکی به بنیه‌ی رشد رویشی گیاه بستگی دارد. در تحقیقات انجام گرفته در موسسه بین‌المللی تحقیقات برنج (IRRI) در توانایی بازیافت در وارسته‌ها تفاوت مشاهده شده است (ایری، ۱۹۷۶). بین یادداشت برداری‌های مشاهده‌ای جهت غربال کردن در مزرعه و صفت حفظ پتانسیل آب بالا در برگ که در بین وارسته‌ها متفاوت می‌باشد، همبستگی بالایی مشاهده شد.

### ۱۳- نتیجه‌گیری و چشم اندازهای آینده

ساده‌ترین راه به‌نژادی برای تحمل به تنش که در عین حال موثرترین روش نیز است، گزینش بر اساس عملکرد و شاخص‌های تحمل و حساسیت است. به‌نژادی برای تحمل به تنش، می‌تواند با غربال ارقام و لاین‌های مختلف در شرایط تنش شروع شده و بعد از انتخاب ارقام متحمل به تنش، با هرمی کردن ژن‌های دخیل در این تحمل در ارقام هدف (که معمولا ارقام تجاری هر منطقه هستند)، ارقام و لاین‌های اصلاحی با تحمل بیش‌تر به تنش تهیه و معرفی می‌شوند. برای هرمی کردن ژن‌های تحمل به تنش که اغلب کمی نیز هستند، استفاده از نشانگرهای مولکولی پیوسته با این ژن‌های کمی می‌تواند علاوه بر افزایش راندمان دستیابی به ارقام جدید متحمل به تنش خشکی که از نظر کیفیت پخت نیز مشابه ارقام محلی هستند را امکان‌پذیر سازد. چرا که در روش‌های اصلاحی کلاسیک انتقال یک صفت مطلوب تحت کنترل ژن‌های کمی منجر به انتقال صفات ناخواسته به‌همراه این ژن‌ها می‌شود، در حالی که با انتقال این ژن‌ها با روش انتخاب به کمک نشانگر (MAS) اگر به‌طور دقیق و با نشانگرهای دارای پیوستگی بالا انجام شود باعث انتقال این ژن‌ها با حداقل آلل‌های ناخواسته می‌شود. البته نقشه‌برداری دقیق QTL‌های مرتبط با تنش خشکی و کلونینگ آن‌ها بر پایه‌ی نقشه‌ی ژنی نیز می‌تواند به‌عنوان روشی موثر و مطمئن برای انتقال ژن‌های کمی تحمل به تنش خشکی با حداقل اثرات ناشی از انتقال آلل‌های غیرمطلوب باشد. برنامه‌های اصلاحی آینده که روش "بیولوژی سیستم‌ها" را برای ادغام مجموعه اطلاعات پروتئین‌ها و ژنوم‌های (حاصله از پروتئومیکس و ژنومیکس) با نتایج آزمایشگاهی حاصله از مطالعات کنترل شده و مزرعه‌ای دنبال خواهند کرد، بسیار آگاهی بخش خواهند بود. تا آن هنگام، هیبریداسیون گسترده (با بک‌کراس با والد دارای بیش‌ترین سازگاری) و همراه انتخاب در محیط هدف، بهترین فرصت را برای گسترش پایه‌ی ژنتیکی مقاومت به تنش برای کشاورزی پایدار فراهم می‌کند. بنابراین برای مقابله با کم‌آبی لازم است سه عامل تحمل به تنش خشکی، طول دوره‌ی رشد کوتاه‌تر و عملکرد بالا را برای انتخاب یک رقم مورد توجه قرار داد.



استفاده از گونه‌های وحشی برنج که دارای ژن‌های مقاومت به خشکی هستند نیز می‌تواند راهکاری مفید به منظور تهیهی لاین‌های مقاوم به خشکی باشد. انتقال این ژن‌ها در برخی موارد از طریق هیبریداسیون نیز امکان‌پذیر است. یکی دیگر از راهکارهای ایجاد ارقام مقاوم به تنش خشکی می‌تواند انتقال ژن‌های دخیل در مقاومت به تنش خشکی از سایر گونه‌های زراعی به برنج باشد.

## ۱۴- راهکارهای آینده

برنامه‌های تحقیقاتی آینده برای مقاومت به خشکی باید راهکارهای زیر را مدنظر قرار دهند:

(۱) هرچه سریع‌تر لازم است ذخایر ژنتیکی گیاهان برای صفات مرتبط با مقاومت به خشکی مورد جستجو قرار گیرد و خصوصیات آن‌ها شناسایی شود تا امکان انتقال صفات مطلوب از طریق روش‌های سنتی اصلاح نباتات یا بیوتکنولوژی فراهم شود.

(۲) یک صفت تنها نمی‌تواند مقاومت به خشکی را در حد رضایت‌بخشی به گیاه اعطا نماید. بنابراین، هدف برنامه‌ی اصلاحی برای مقاومت به خشکی باید جمع‌آوری تعدادی صفت مرتبط با مقاومت به خشکی در یک گیاه باشد.

(۳) دست‌ورزی ژنتیکی فقط توانسته گیاهانی را ایجاد نماید که در تمام موارد تنها با یک ژن تراریخت شده‌اند. بنابراین، لازم است تعداد زیادی ژن مختلف را که مسئول بیوسنتز مواد محلول سازگار و اسمولیت‌های مختلف مرتبط با مقاومت به خشکی هستند به‌طور هم‌زمان به یک گیاه زراعی منتقل کرد (میترا، ۲۰۰۱).

(۴) درک بهتر اساس ژنتیکی مقاومت به خشکی از طریق تکنیک RNA ناهمسو باید مورد توجه قرار گیرد. تکنیکی که در آن اثر میزان بیان آنزیم‌ها یا پروتئین‌های مختلف در مسیرهای بیوشیمیایی مختلف روی مقاومت به خشکی مورد مشاهده قرار می‌گیرد (میترا، ۲۰۰۱).

(۵) می‌توان با مقایسه‌ی ژنوتیپ‌های حساس و متحمل به خشکی از نظر پلی‌پپتیدهای مختلفی که در پاسخ به تنش خشکی تولید می‌شوند یک نشانگر پروتئینی را شناسایی کرد که می‌تواند به تولید گیاهان تراریخت مقاوم به خشکی کمک نماید (میترا، ۲۰۰۱).

(۶) یک رهیافت چند بخشی که شامل ژنتیک، بیوشیمی، بیوتکنولوژی، فیزیولوژی، اصلاح نباتات و زراعت می‌باشد برای ارزیابی واکنش پیچیده و تلفیقی گیاهان به تنش خشکی و تهیهی ژنوتیپ‌های برتر مقاوم به خشکی مناسب خواهد بود.

(۷) شناسایی ژن‌های مقاومت به خشکی در گونه‌های وحشی برنج و انتقال آن‌ها به گونه‌های زراعی راهکاری مناسب برای ایجاد ارقام مقاوم به خشکی می‌باشد.

## منابع

- اسدی، رضا، علیزاده، امین، انصاری، حسین، کاوسی، مسعود، امیری، ابراهیم. ۱۳۹۵. تاثیر مقادیر آب و نیتروژن مصرفی بر عملکرد، اجزای عملکرد و بهره‌وری آب در دو روش کشت برنج. نشریه پژوهش آب در کشاورزی، ۳۰ (۲): ۱۴۵-۱۵۷.
- اسدی، رضا. ۱۳۹۲. مقایسه تأثیر آبیاری دوره‌ای و آبیاری غرقابی بر عملکرد دو رقم برنج شیروودی و طارم. گزارش نهایی پروژه. موسسه تحقیقات برنج کشور - معاونت مازندران.
- امینی‌نسب، رضا، ابراهیمی، محمدعلی، عبادی، علی‌اکبر، قدسی، محسن. ۱۳۹۱. بررسی تنوع ژنتیکی ارقام برنج ایرانی با استفاده از نشانگرهای ریزماهوره پیوسته با ژن‌های مقاومت به خشکی. مجله زیست‌فناوری گیاهان زراعی. ۲ (۲): ۱۵-۲۵.
- ربیعی، بابک، صفائی چائی کار، صنم. ۱۳۸۸. اصلاح برنج برای محیط‌های مستعد خشکی. (ترجمه) انتشارات دانشگاه گیلان. ۱۸۷ صفحه.
- شریفی، پیمان، امین‌پناه، هاشم، عبادی، علی‌اکبر. ۱۳۹۶. گروه‌بندی ژنوتیپ‌های موتانت برنج (*Oryza sativa* L.) در شرایط تنش خشکی. مجله علوم زراعی ایران. ۱۹ (۲): ۱۶۴-۱۴۸.
- شریفی، پیمان، عبادی، علی‌اکبر، امین‌پناه، هاشم. ۱۳۹۷. ارزیابی برخی صفات زراعی و ارتباط آن‌ها با عملکرد دانه در لاین‌های موتانت برنج در شرایط آبیاری نرمال و تنش خشکی انتهایی. پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی. ۱۰ (۲۷): ۱۹۵-۱۸۰.
- صفائی چائی کار، صنم، ربیعی، بابک، سمیع زاده، حبیب، اصفهانی، مسعود. ۱۳۸۶. ارزیابی تحمل ژنوتیپ‌های برنج (*Oryza sativa* L.) به تنش خشکی انتهایی فصل. ۹ (۴): ۳۳۱-۳۱۵.
- عبادی، علی‌اکبر، حلاجیان محمد طاهر. ۱۳۹۳. ایجاد گیاهان برنج متحمل به تنش خشکی با استفاده از تکنیک‌های موتاسیون بریدینگ و پروتئومیکس. گزارش نهایی پروژه. موسسه تحقیقات برنج کشور-رشت.
- عبادی، علی‌اکبر. ۱۳۹۵. ارزیابی مقدماتی لاین‌های موتانت انتخابی حاصل از موتاسیون ارقام محلی و اصلاح شده برنج. گزارش نهایی پروژه. موسسه تحقیقات برنج کشور-رشت.
- عبادی، علی‌اکبر، حلاجیان، محمد طاهر، قدسی، محسن. ۱۳۹۵. غربال لاین‌های موتانت حاصل از موتاسیون ارقام محلی و اصلاح شده برنج برای مقاومت به تنش خشکی. دومین کنگره بین‌المللی و چهاردهمین کنگره ملی علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران. ۹ تا ۱۱ شهریور- دانشگاه گیلان.
- فلاح شمسی، سیده ارحامه، اصفهانی، مسعود، ح. سمیع زاده حبیب. ۱۳۹۱. اثر تنش کمبود آب بر باروری خوشه‌چه و شاخص برداشت خوشه ژنوتیپ‌های بومی و اصلاح شده برنج (*Oryza sativa* L.). دوازدهمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران. ۱۶-۱۴ شهریور. دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج
- قدسی، محسن، چائی‌چی، محمدرضا، جلال کمالی، محمدرضا، مظاهری، داریوش. ۱۳۸۳. تعیین حساسیت مراحل نمو گندم نان به تنش رطوبتی و تاثیر آن بر عملکرد و اجزای عملکرد. مجله نهال و بذر. ۲۰ (۴): ۴۸۹-۵۰۹.
- کوچکی، عوض، سلطانی، افشین. ۱۳۷۷. اصول و عملیات کشاورزی در مناطق خشک. ترجمه. نشر آموزش کشاورزی، کرج. ۹۴۲ صفحه.

- گیلانی، عبدالعلی. ۱۳۸۸. تعیین مکانیزم‌های تحمل و اثرات فیزیولوژیک تنش گرما در ارقام برنج خوزستان. پایان نامه دکتری زراعت (PH.D). دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین (اهواز). ۲۵۰ صفحه.
- محمدی، عبدالله، مجیدی هروان، اسلام، بی همتا، محمدرضا، حیدری شریف آبادی، حسین. ۱۳۸۵. ارزیابی تنش خشکی بر روی خصوصیات زراعی مورفولوژیکی در تعدادی از ارقام گندم. نشریه پژوهش و سازندگی. ۱۹ (۳۷): ۱۹۲-۱۸۴.
- نحوی، مجید، یزدانی، محمدرضا، اله‌قلی‌پور، مهرزاد، حسینی، مریم. ۱۳۸۳. بررسی تاثیر نوبت‌های مختلف آبیاری بر کارایی مصرف آب و عملکرد برنج رقم خزر. مجله علوم کشاورزی ایران، ۶ (۲): ۶۰-۵۳.
- Abbas, M., N. Moradtalab, E. Fathi Abd-Allah, P. Ahmad and R. Hajiboland. 2016. Plant growth under drought stress: Significance of mineral nutrients. In: Water Stress and Crop plants: a Sustainable approach, Volume 2, First Edition. John Wiley & Sons. pp.649-668.
- Araus, J. L, Amaro, T., Voltas, J., Nakkoul, H and Nachit, M. M. 1998. Chlorophyll fluorescence as a selection criteria for grain yield in durum wheat under Mediterranean production. Field Crop Research. 55: 209-223.
- Bandoğlu, E., Eyidogan, F., Yucel, M., and Oktem, H.A. 2004. Antioxidant response of shoots and roots of lentil to NaCl salinity stress. Plant Growth Regulation. 42: 69-77.
- Bernier, J., Altin, G. N., Serraj, R., Kumar, A. and Spaner, D. 2007. Review: Breeding upland rice for drought resistance. IRRI. 33pp.
- Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. Annual Review of Plant Physiology. 30: 195-238.
- Bouman, B.A.M., Lampayan, R.M and Tuong, T.P. 2007. Water Management in Irrigated Rice: Coping with Water Scarcity. IRRI. Los Banos. Philippines. P: 55.
- Chang, T.T., J.L. Armenta-Soto, C.X. Mao, R. Peiris and G.C. Loresto. 1986. Genetic studies on the components of drought resistance in rice (*Oryza sativa* L.). pp. 387-398. In: Rice Genetics. International Rice Research Institute, Manila, Philippines.
- De Datta, S. K., Malabuyoc, J. A and Aragon, E. L. 1988. A field screening technique for evaluating rice germplasm for drought tolerance during the vegetative stage. Field Crop Research. 19: 123-134.
- Deivanai, S., S. Sheela Devi and R. P. Sharmila. 2010. Physiochemical traits as potential indicators for determining drought tolerance during active tillering stage in rice (*Oryza sativa* L.). Pertanika J. Trop. Agric. Sci., 33 (1): 61-70.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. and Basra, S.M.A. 2009. Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. Agronomy for Sustainable Development, 29, 185-212.
- Fernandez, G. C. 1992. Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In: Kuo, C. G. (ed.). Proceedings of the international symposium on adaptation of vegetables and other food crop to temperature and water stress, Taiwan, 13-18 August, pp. 257-270.
- Fukai, S., and Cooper, M. 1996. Stress physiology in relation to breeding for drought resistance: a case study of rice. Proceedings of the International Conference on Stress Physiology of Rice. 28 Fe -5 March 1994. Lucknow. U.P. India. P: 252. P: 123-145.

- Hakam, P., Khanizadeh, S., DeEll, J.R and Richer, C. 2001. Assessing chilling tolerance in roses using chlorophyll fluorescence. *Journal of Science*. 35 (2), 184–186.
- Hurd, E.A. 1971. Can we breed for drought resistance? In: *Drought injury and resistance in crops*. CSSA special publ. No.2, Madison. Wisconsin. pp: 77-88
- IRRI. 1976. International Rice Research Institute, Manila, Philippines. Annual Report for 1975: 113-129.
- Jaleel, J.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Jasim al-juburi, H., Somasundaram, R. and Panneerselvam, R. 2009. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Journal Agricultural Biology*. 11: 100–105.
- Kumar, R., Sarawgi, A.K., Ramos, C., Amarante, S.T., Ismail, A.M and Wade, L.J. 2006. Partitioning of dry matter during drought stress in rainfed lowland rice. *Field Crop Research*. 98: 1–11.
- Kumar, R., Venuprasad and G.N. Atlin. 2007. Genetic analysis of rainfed lowland rice drought tolerance under naturally-occurring stress in eastern India: Heritability and QTL effects. *Field Crops Research*, 103: 42-52.
- Kumar, A., J. Bernier, S. Verulkar, H.R. Lafitte and G.N. Atlin. 2008. Breeding for drought tolerance: Direct selection for Yield, response to selection and use of drought-tolerance donors in upland and lowland-adapted populations. *Field Crops Res.*, 107: 221-231.
- Lafitte, R.H., Courtois, B and Arraudeau, M. 2002. Genetic improvement of rice in aerobic systems: progress from yield to genes. *Field Crops Research*. 75: 171–190.
- Lafitte, R., A. Blum, and G. Atlin. 2003. Using secondary traits to help identify drought tolerant genotypes. In: K. S. Fischer, R. Lafitte, S. Fukai, G. Atlin, and B. Hardy (Eds.), *Breeding rice for drought-prone environments*. Los Banos, Philippines: IRRI. pp. 37–48.
- Le A., T. S., O. JE and T. KK. 2011. Stomatal responses to drought stress and air humidity. In: Shanker, A. and B. VenKateswarlu (eds.), *Abiotic Stress in Plant-Mechanisms and Adaptations*. InTech Publisher, pp 267-280.
- Levit, j. 1980. Responses of Plant Environmental Stresses. Vol: 2. Water, Radiation, Salt and other Stresses. Academic Press. 324pp
- Liu, D. H., J. L. Zhang, J. H. Cao, Z. H. Wang, C. Yu and D. M. Jin. 2010. The reduction of amylose content in rice grain and decrease of Wx gene expression during endosperm development in response to drought stress. *J. Food, Agric. Environ.*, 8 (3&4): 873-878.
- Loresto, G.C., T.T. Chang and T. Tagumpay. 1976. Field evaluation and breeding for drought resistance. *Philippines J. Crop Sci*. 1:36-39.
- Malabuyoc, J.A., Aragon, E.L., and De Datta, S.K. 1985. Recovery from drought-induced desiccation at the vegetative growth stage in direct-seeded rainfed rice. *Field Crops Research*. 10: 105-112.
- Mango, S. E. 2001. Stop making nonSense: The C. elegans smg genes. *Trends Genet*. 17: 646–653.
- Marie, N., Mannehb, B., Cissokoc, M., Dramea, N., Kakaid, R.G., Boccoa, R., Baimeya, H., and Wopereisa, M. 2010. Drought resistance in an interspecific backcross population of rice (*Oryza spp*) derived from the cross WAB56-104 (*O.sativa*)× CG14 (*O. glaberrima*). *Plant Science*. 179: 364–373.

- Medrano, H., Escalona, J.M., Bota, J., Gulias, J and Flexas, J. 2002. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals Botany*.91: 890–900.
- Mitra J. 2001. Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Current Science* 80: 758-763.
- Nguyen TT, Cho SO, Ban JY, Kim JY, Ju HS, Koh SB, Song KS and Seong YH. 2008. Neuroprotective effect of *Sanguisorbae radix* against oxidative stress-induced brain damage: in vitro and in vivo, *Biol Pharm Bull*, 31: 2028-2035.
- Nouri, A., A.R.Etminan, J.A.Teixeira da silva, R.Mohammadi. 2011. Assessment of yield, yield-related traits and drought tolerance of durum wheat genotypes (*Triticum turjdm* var. durum Desf.).*Australian Journal of Crop Science*. 5(1):8-16.
- O'Toole, J. C. and R. T. Cruz. 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. *Plant Physiol.*, 65: 428-432.
- Ouk, M., J. Basnayake, M. Tsubo, S. Fukai, K.S. Fischer, M. Cooper and H. Nesbitts. 2006. Use of drought response index for identification of drought tolerant genotypes in rainfed lowland rice. *Field Crops Res*. 99: 48-58.
- Pirdashti, H., Z. T. Sarvestani, G. Nematzadeh and A. Ismail. 2004. Study of water stress effects in different growth stage on yield components of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *New directions for a diverse planet: Proceeding of 4<sup>th</sup> International Crop Science Congress*. 26 Sep. – 1 Oct. 2004, Brisbane, Australia.
- Pirdashti, H., Z. Tahmasebi Sarvestani, and M. A. Bahmanyar. 2009. Comparison of physiological responses among four contrast rice cultivars under drought stress conditions. *World academy of science, engineering and technology*, 49:52-53.
- Prasad, S., Singh, M.Pand Yadav, R.K. 2012. Physio-chemical changes in rice varieties under drought stress condition. *Plant Archives*. 12: 63-66.
- Rang, Z.W., S.V.K. Jagadish, Q.M. Zhou, P.Q. Craufurd and S. Heuer. 2011. Effect of high temperature and water stress on pollen germination and spikelet fertility in rice. *Environ. Exp. Bot.*, 70: 58–65.
- Richards, R. A. 1996. Definding selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Reg*. 20: 157-166.
- Sabetfar, S., M. Ashouri, E. Amiri and Sh. Babazadeh. 2013. Effect of Drought Stress at Different Growth Stages on Yield and Yield Component of Rice Plant. *Persian Gulf Crop Protection*, 2(2):14-18.
- Sairam, R.K., Rao, K.V., and Srivastava, G.C. 2002. Differential response of wheat genotypes to longterm salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Science*. 163: 1037- 1046.
- Schachtman, D. P. and J. Q. D. Goodger. 2008. Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Sci.*, 13 (6): 281-287.
- Sikuku, P. A., G. W. Netondo, J. C. Onyango and D. M. Musyimi. 2010. Effects of water deficit on physiology and morphology of three varieties of nerica rainfed rice (*Oryza sativa* L.). *ARPEN J. Agric. Biol. Sci*. 5: 23-28.
- Tahmasebi Sarvestani, Z., H. Pirdashti, S. A. M. Modarres Sanavy and H. Balouchi. 2008. Study of water stress effects in different growth stages on yield and yield components of different rice cultivars. *Pak. J. Biol. Sci.*, 11: 1303-1309.
- Tavakoli, A. R. 2004. The effect of different doses of supplemental irrigation and nitrogen fertilizer on wheat yield components and sabalan, *Seed Magazine*, 19 (3): 367-380.

- Tuyen, D. D. and Prasad, D. T. 2008. Evaluating difference of yield trait among rice genotypes (*Oryza sativa* L.) under low moisture condition using candidate gene markers, *Omonrice*, 16: 24-33
- Venuprasad, R., H. R. Lafitte and G. N. Atlin. 2007. Response to direct selection for grain yield under drought stress in rice. *Crop Sci.*, 47:285-293
- Venuprasad, R., Dalid, C., Del Valle, M., Bool, M.E., Zhao, D., Espiritu, M., Sta. Cruz, T., Amante, M., Atlin, G., and Kumar, A. 2009. Identification and characterization of large-effect quantitative trait loci (QTL) for grain yield under lowland drought stress in rice using bulk-segregant analysis (BSA). *Theor. Appl. Genet.* 120: 177-190.
- Wang, H., Bouman, B.A.M., Dule, Z., Wang, C., and Moya, P.F. 2002. Aerobic rice in northern China opportunities and challenges. *Proceedings of the International Workshop on Water-wise Rice Production*, Los Banos, Philippines. 8–11 April 2002. IRRI. Los Banos. Philippines. pp: 143–154.
- Yordanov, I., V. Velikova and T. Tsonev. 2003. Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulg. J. Plant Physiol.*, 187–206.
- Yue, B., Xiong, L.Z., Xue, W.Y., Xing, Y.Z., Luo, L.J and Xu, C.G. 2005. Genetic analysis for drought resistance of rice at reproductive stage in field with different types of soil. *Theoretical of Applying Genetic*. 111: 1127–1136.
- Zhang, K., Fang, Z., Liang, Y and Tian, J. 2009. Genetic dissection of chlorophyll content at different growth stages in common wheat. *Journal of Genetic*. 88 (2): 183-190.
- Zou, G. H., Mei, H. W., Liu, H. Y., Liu, G. L., Hu, S. P., Yu, X. Q., Li, M. S., Wu, J. H. & Luo, L. J. 2005. Grain yield responses to moisture regimes in a rice population: association among traits and genetic markers. *Theor. Appl. Genet.*, 112, 106–113.

**لیست نشریه‌های موسسه تحقیقات برنج کشور**

شماره نشریه	عنوان	نویسنده (گان)	سال	قیمت (تومان)
۱	روش‌های آزمایشگاهی اندازه‌گیری ویژگی‌های کیفی دانه‌ی برنج	فاطمه حبیبی	۱۳۹۲	۵۰۰۰
۲	کرم ساقه‌خوار نواری برنج (شناسایی، زیست‌شناسی، خسارت و کنترل)	فرزاد مجیدی	۱۳۹۲	۵۰۰۰
۳	بیماری سوختگی باکتریایی برگ برنج	مریم خشکدامن	۱۳۹۲	۵۰۰۰
۴	مراحل فنولوژی برنج	مجید نحوی و مهرزاد اله‌قلی‌پور	۱۳۹۳	۵۰۰۰
۵	خصوصیات برخی از ارقام محلی برنج در شرایط استان گیلان	مهرزاد اله‌قلی‌پور و محمد صالح محمد صالحی	۱۳۹۳	۵۰۰۰
۶	اصلاح روش اندازه‌گیری میزان آمیلوز در دانه‌ی برنج بر اساس روش ایزو ۶۶۴۷	فاطمه حبیبی و همکاران	۱۳۹۳	۵۰۰۰
۷	بیماری سیاهک دروغی برنج	فریدون پاداشت و سمیه داریوش	۱۳۹۳	۵۰۰۰
۸	معرفی‌نامه‌ی موسسه تحقیقات برنج کشور	فرامرزی علی‌نیا، مهدی جلالین، آتوسا فرحپور	۱۳۹۳	---
۹	پروانه‌ی تک‌نقطه‌ای برنج و روش‌های کنترل آن	فرزاد مجیدی	۱۳۹۳	۵۰۰۰
۱۰	راهنمای استفاده از تراکتور دو چرخ و خاک همزن	علیرضا علامه	۱۳۹۳	۵۰۰۰
۱۱	راهنمای ارزیابی مزارع برنج خسارت دیده	ناصر دوات‌گر و شهریار بابازاده	۱۳۹۴	۵۰۰۰
۱۲	زهرابه‌های قارچی در برنج	فریدون پاداشت و همکاران	۱۳۹۴	۵۰۰۰
۱۳	اهمیت تغذیه برگی عناصر کم مصرف در کشت برنج	حسن شکری‌واحد	۱۳۹۴	۵۰۰۰
۱۴	بومی‌سازی توسعه سریع نسل (RGA) در گیاه برنج	محسن قدسی و همکاران	۱۳۹۵	۵۰۰۰
۱۵	تبدیل کاه و کلش برنج به کمپوست و موارد استفاده از آن	تیمور رضوی‌پور و شهریار بابازاده	۱۳۹۵	۵۰۰۰
۱۶	کلکسیون قارچ‌های برنج ایران	فریدون پاداشت و سمیه داریوش	۱۳۹۵	۵۰۰۰
۱۷	پتاسیم در خاک و روش‌های عصاره‌گیری آن در خاک‌های شالیزاری	مسعود کاوسی	۱۳۹۵	۵۰۰۰
۱۸	ضرورت مصرف کود سیلیکاته در اراضی شالیزاری	الهیار فلاح و محمد محمدیان	۱۳۹۵	۵۰۰۰
۱۹	گیلانه، رقم جدید برنج	مهرزاد اله‌قلی‌پور	۱۳۹۵	۵۰۰۰
۲۰	دستورالعمل زراعی رقم جدید برنج، گیلانه	مهرزاد اله‌قلی‌پور و همکاران	۱۳۹۶	۵۰۰۰
۲۱	توده‌های محلی و ارقام برنج لنجان	احمد رضانی	۱۳۹۶	۵۰۰۰
۲۲	کمبود روی، غل، علائم و راه‌کارهای مقابله با آن	شهرام محمودسلطانی	۱۳۹۶	۵۰۰۰

شماره نشریه	عنوان	نویسنده (گان)	سال	قیمت (تومان)
۲۳	کوتولگی برنج و مدیریت آن	بیژن یعقوبی	۱۳۹۶	۵۰۰۰
۲۴	دستورالعمل ملی کدگذاری لاین‌های اصلاحی برنج	مجید ستاری و همکاران	۱۳۹۶	۵۰۰۰
۲۵	معرفی شب‌پره برگ‌خوار قهوه‌ای برنج <i>Rivula sericealis</i> (اولین گزارش خسارت در مزارع برنج شمال ایران)	مهرداد عموقلی طبری و همکاران	۱۳۹۶	۵۰۰۰
۲۶	سابقه کشت برنج در اصفهان	احمد رضانی	۱۳۹۶	۵۰۰۰
۲۷	حلزون گیاهچه‌خوار برنج <i>Succinea putris</i> (زیست‌شناسی و کنترل)	مهرداد عموقلی طبری و همکاران	۱۳۹۶	۵۰۰۰
۲۸	اکولوژی برنج	الهیار فلاح	۱۳۹۷	۵۰۰۰
۲۹	استفاده از روش میلگارد در ارزیابی خواص حسی برنج	فاطمه حبیبی و کبری تجددی طلب	۱۳۹۷	۵۰۰۰
۳۰	کرم سبز برگ‌خوار برنج و کنترل آن	فرزاد مجیدی شیل‌سر	۱۳۹۷	۵۰۰۰
۳۱	تغذیه روی در سیستم‌های کشت برنج	شهرام محمودسلطانی	۱۳۹۷	۵۰۰۰
۳۲	کاربرد جهش القایی در اصلاح برنج	علیرضا نبی‌پور و همکاران	۱۳۹۷	۵۰۰۰
۳۳	کشت برنج در اراضی شالیزاری بدون انجام عملیات گل‌خرابی	رضا اسدی	۱۳۹۷	۵۰۰۰
۳۴	تاثیر پاربویل بر خصوصیات تبدیل و کیفیت برنج	عاصفه لطیفی	۱۳۹۷	۵۰۰۰
۳۵	تنش خشکی و تاثیر آن بر رشد و عملکرد برنج	علی‌اکبر عبادی و فاطمه فرح‌دهر	۱۳۹۷	۵۰۰۰

علاقه‌مندان به خرید نشریه می‌توانند به آدرس موسسه‌ی تحقیقات برنج کشور مکاتبه نموده یا با مسئول کتابخانه‌ی موسسه تماس حاصل فرمایند. شماره‌ی تماس: تلفن: ۰۱۳-۳۳۶۹۰۰۵۲ داخلی ۲۲۳؛ دورنگار: ۰۱۳-۳۳۶۹۰۰۵۱