



ارزیابی کسب تحمل به پسابدگی در بذرهای در حال نمو بادام زمینی

*زهرا رستگار^۱، فرشید قادری فر^۲، حمیدرضا صادقی پور^۳ و ابراهیم زینلی^۲

^۱دانشجوی دکتری علوم و تکنولوژی بذر دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، ^۲دانشیار گروه زراعت دانشگاه

علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، ^۳دانشیار گروه زیست‌شناسی دانشگاه گلستان

تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۴/۳؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۹/۸

چکیده

سابقه و هدف: کسب تحمل به پسابدگی یکی از مهمترین رویدادهای نمو و رسیدگی بذر است. در این تحقیق ایجاد مقاومت به پسابدگی در بذر بادام‌زمینی (رقم NC2) در مراحل مختلف نمو از طریق اندازه‌گیری نشت الکتروولت‌ها و قابلیت جوانه‌زنی در ۴ تاریخ کاشت مختلف مورد بررسی قرار گرفت.

مواد و روش‌ها: آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در چهار تکرار در مزرعه پژوهشی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان به اجرا درآمد. نمونه‌برداری از بذرهای تولید شده در غلاف به‌صورت هفتگی و با برداشت ۱۰ بوته از هر تاریخ کاشت تا رسیدن به مرحله رسیدگی برداشت انجام شد. گروهی از بذرها بلافاصله پس از برداشت به آزمایشگاه منتقل شده و گروه دیگر به آرامی در معرض هوای آزاد خشک شدند تا به رطوبت ۱۶-۱۴ درصد رسیدند و پس از آن، آزمون رطوبت، جوانه‌زنی و هدایت الکتریکی روی بذرها انجام شد.

یافته‌ها: براساس نتایج به‌دست آمده، با تجمع ذخایر در بذر رطوبت بذرها به‌طور متوسط از ۷۰ درصد در فاز اولیه نمو به حدود ۳۰ درصد در انتهای فاز تجمع ذخایر کاهش یافت. جوانه‌زنی در بذرهای بادام‌زمینی در مزرعه و به‌صورت تازه برداشت شده زمانی آغاز می‌شود که بیش از نیمی از کل مواد ذخیره‌ای در بذر تجمع یابد، که در این زمان رطوبت بذر حدود ۴۶-۴۰ درصد تخمین زده شد اما در بذرهایی که به آرامی خشک

*مسئول مکاتبه: z_rastegar@ymail.com

زهرا رستگار و همکاران

شدند به ترتیب پس از تجمع ۱۷، ۲۷، ۵۰ و ۲۴ درصد از کل مواد ذخیره‌ای و با رسیدن به رطوبت ۶۸-۶۰ درصد جوانه‌زنی آغاز شد.

نتیجه‌گیری: بر این اساس نتایج تحمل به پسابدگی در بادام زمینی طی یک دوره ۷ تا ۱۰ روزه و قبل از تجمع کمتر از ۵۰ درصد از کل مواد ذخیره‌ای در بادام زمینی آغاز می‌شود که براساس تاریخ کاشت و شرایط آب و هوایی طی دوره رشد این دوره تغییر قابل توجهی می‌یابد. به نظر می‌رسد گیاهان خانواده لگوم برای کسب تحمل به پسابدگی نیازمند طی دوره‌ای روی گیاه مادری هستند و کسب تحمل به پسابدگی نه تنها باعث ایجاد وقفه در کسب قابلیت جوانه‌زنی می‌شود بلکه با کاهش محتوای آبی بذر نیز همراه است.

واژه‌های کلیدی: بادام‌زمینی، بذر ارتودکس، تاریخ کشت، جوانه‌زنی، رسیدگی فیزیولوژیک

مقدمه

بذرهای طی نمو مراحل مختلفی را پشت سر می‌گذارند که به سه مرحله قابل تقسیم است: تقسیم سلولی سریع؛ ساخت مواد ذخیره‌ای که منجر به افزایش سریع وزن تر و وزن خشک بذر می‌شود و در نهایت فاز رسیدگی که در این مرحله افزایش وزن بذر متوقف می‌شود و وزن تر کاهش قابل توجهی می‌یابد (۱۱ و ۳۲). طی این سه فاز تغییرات مشهودی در وزن تر، وزن خشک و محتوای رطوبتی بذر دیده می‌شود، به طوری که آدامز و رین (۱۹۸۰) اشاره کردند که روند تجمع ماده خشک طی نمو بذر به طور قابل توجهی تحت تاثیر وضعیت آبی بذر قرار می‌گیرد (۱). بر اساس تعریف الیس و همکاران (۱۹۸۷) رسیدگی فیزیولوژیکی زمانی رخ می‌دهد که بذرهای به حداکثر وزن خشک خود طی نمو برسند که در این زمان رطوبت بذر از ۶۰ درصد کاهش یابد (۱۱). کسب تحمل به پسابدگی از نظر الیس و همکاران (۱۹۸۷) یعنی توانایی جوانه‌زنی بذرهای پس از برداشت و خشک شدن مصنوعی که در بذرهای باقلا، عدس و سویا قبل از رسیدن بذر به رطوبت ۷۰ درصد مشاهده شده است. در بسیاری از بذرهای ارتودکس حداکثر وزن خشک پس از عبور از مرحله میانی نمو آغاز می‌شود و سپس تجمع مواد ذخیره‌ای باعث کاهش محتوای رطوبتی از حدود ۸۰ درصد تا ۶۰-۴۰ درصد (بر مبنای وزن تر) می‌شود که همزمان با رسیدن به حداکثر وزن خشک در بذر است (۱۱). مطالعه ایگلی (۱۹۹۰) نیز نشان داد که در بذرهای سویا سطح رطوبتی خاصی وجود دارد که پس از آن دیگر تجمع مواد ذخیره‌ای در بذر انجام نمی‌شود. ایشان همچنین یادآور شد، افزایش وزن خشک بذر تا رطوبت بالای ۶۰ درصد ادامه می‌یابد اما وقتی محتوای رطوبتی بذر به پایین تر از ۵۵ درصد می‌رسد، روند افزایش تجمع مواد ذخیره‌ای متوقف می‌شود (۱۰). نمو و رسیدگی بذر با کاهش کلی رطوبت بذر همراه است، به طوری که در بذرهای بسیار جوان رطوبت بذر در بالاترین میزان خود است. مطالعات هوکسترا و همکاران (۲۰۰۱) نشان داد که مهمترین ویژگی فاز انتهایی نمو بذر (پسابدگی) کاهش متابولیسم ناشی از فقدان آب در بذر است (۲۰). طی این فاز بذرهای ارتودکس قابلیت تحمل به پسابدگی را کسب می‌کنند که همراه با بدست آوردن توانایی جوانه‌زنی است که از گونه‌ای به گونه دیگر متفاوت بوده و به عواملی نظیر رطوبت، میزان روغن و نشاسته، ساختارهای پوششی بذر و دما بستگی دارد (۱۲).

طی نمو بذر، روند جوانه‌زنی عکس میزان رطوبت تغییر می‌کند. به طور کلی در بذرهای ارتودکس توانایی جوانه‌زنی قبل از رسیدن به حداکثر وزن خشک در بذر ایجاد می‌شود (۱۱). همچنین کرمود و بیولی (۱۹۸۹) با مطالعه بذر کرچک نشان دادند که بذرهای نارس پسابیده شده، جوانه‌زنی بهتری

نسبت به بذره‌های نارس تازه برداشت شده دارند (۲۲). محققان خاطر نشان کردند که برخی از رویدادهای بیوشیمیایی و سلولی مانند تشکیل واکوئل‌های ذخیره کننده پروتئین، تجمع دی و لیگوساکاریدها، سنتز LEA پروتئین‌ها و فعالسازی سیستم آنتی‌اکسیدانی با کسب تحمل به پسابیدگی در بذره‌های ارتودکس در ارتباط است (۶ و ۱۲). کسب تحمل به پسابیدگی رویدادی با مشارکت چندین ژن است که ارتباط تنگاتنگی با فرآیندهای ژنتیکی طی نمو جنین دارد (۳۱) و معمولاً باعث القای فرایندهای اکسیداتیو و تولید رادیکال‌های آزاد می‌شود (۲۴). در اندام‌های غیرفوتوستنز کننده بذرها، گونه‌های اکسیژن واکنشی (ROS) معمولاً از طریق فعالیت میتوکندریایی و خروج الکترون‌ها تولید می‌شود (۳). گزارش شده است که تولید ROS طی فاز عدم تحمل به پسابیدگی نمو افزایش می‌یابد، در این زمان محتوای رطوبتی و فعالیت متابولیک بذر نسبتاً بالا بوده و پسابیدگی غشای سلولی را از بین می‌برد (۹). و در نتیجه باعث افزایش نشت الکترون‌ها می‌شود. به عقیده بیولی و همکاران (۲۰۱۲)، کسب تحمل به پسابیدگی همزمان با افزایش تجمع ذخایر و کسب کمون در بذر است که درست قبل از رسیدن به حداکثر وزن (رسیدگی وزنی) ایجاد می‌شود (۶). انگلوویسی و همکاران (۲۰۱۰) مرحله پسابیدگی را الگویی برنامه‌ریزی شده برای پایان دادن به مراحل نمو بذر می‌دانند که به عنوان مرزی بین رسیدگی و جوانه‌زنی عمل می‌کند (۲) و طی آن فعالیت متابولیک بذر در سطح پایینی حفظ می‌شود (۱۳). بر همین اساس بلک و همکاران (۱۹۹۹) توانایی بذر برای جوانه‌زنی را به مرحله نموی (زمان از گلدهی)، درجه پسابیدگی و میزان خشک شدن بذر مرتبط می‌دانند. آن‌ها همچنین نشان دادند بذرهایی که پس از رسیدن به حداکثر ماده خشک بلافاصله از گیاه مادری جدا می‌شوند، قابلیت جوانه‌زنی داشته که با خشک کردن طبیعی یا مصنوعی بذر این قابلیت افزایش می‌یابد (۷). برجک (۲۰۰۶) اظهار داشت که در بذره‌های ارتودکس که به‌طور نارس برداشت می‌شوند، جوانه‌زنی کامل زمانی بدست می‌آید که بذرها نزدیک به فاز پسابیدگی طبیعی باشند و از نظر نموی بذر به مرحله خاصی برسند که همراه با کسب قابلیت جوانه‌زنی است (۵). سانتهو و ایس (۱۹۹۶) بیان کردند که بذره‌های نارس بسیاری از لگوم‌ها و گیاهان دولپه هنگام جدا شدن از گیاه مادری و قرار گرفتن در معرض آب قابلیت جوانه‌زنی ندارند اما پس از خشک شدن جوانه‌زنی آن‌ها آغاز می‌شود (۲۹). خشک شدن آهسته بذرها به مدت چند روز، شرایط خشک شدن رسیدگی را طی نمو بذر شبیه سازی می‌کند. این کار باعث افزایش رسیدگی بذر می‌شود و مقاومت به پسابیدگی را در بذره‌های نارس القا می‌کند (۸). برخی از محققان از بررسی پسابیدگی بذره‌های نارس برای توصیف نقش پسابیدگی در پایان دادن

به فاز نموی و آغاز فاز جوانه‌زنی استفاده کردند. به ویژه خشک شدن آرام بذرها در داخل یا خارج از غلاف باعث بهبود قابلیت جوانه‌زنی بذرهای نارس گیاهان زراعی مختلف می‌شود (۶). کرمود و بیولی (۱۹۸۹) گزارش کردند که زمان جدا شدن بذر از گیاه مادری و میزان از دست دادن آب برای آغاز انتقال از فاز نموی به جوانه‌زنی در بذر اهمیت بسزایی دارد (۲۲). اما در مقابل این فرضیه، فیشر و همکاران (۱۹۸۸) با مطالعه بذرهای نارس خردل نتیجه گرفتند که پسابیدگی کامل به‌عنوان یک سیگنال محیطی برای تغییر از حالت نموی به جوانه‌زنی عمل نمی‌کند. در حقیقت آن‌ها روابط آبی بذر (پتانسیل آب و فشار تورگر) را عامل بحرانی در کنترل رسیدگی و جوانه‌زنی می‌دانند (۱۴). بنابراین با توجه به اهمیت شناسایی مراحل مختلف نموی بذرهای ارتودکس از دیدگاه زمان کسب تحمل به پسابیدگی و تجمع پروتئین‌های مرتبط با آن، مطالعه حاضر به منظور تعیین شاخص دقیقی در پیش‌بینی این مرحله با استفاده از شاخص‌های فیزیولوژیک در آزمایشگاه و مقایسه آن با علائم ظاهری بذر در مزرعه انجام شده است.

مواد و روش‌ها

به‌منظور ارزیابی رابطه بین نمو بذر، پسابیدگی و زمان ایجاد قابلیت جوانه‌زنی در گیاه بادام‌زمینی، آزمایشی در مزرعه تحقیقات زراعی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان (جاده گرگان-کردکوی) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در چهار تکرار انجام شد. شهرستان گرگان با عرض جغرافیایی ۳۷ درجه و ۴۵ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۵۴ درجه و ۳۰ دقیقه شرقی در ارتفاع ۱۳ متری از سطح دریا قرار دارد. متوسط بارندگی سالانه در این منطقه ۵۲۳ میلی‌متر، دامنه نوسان دمای سالیانه ۱۰ درجه سانتی‌گراد و میانگین دمای سالانه ۱۲/۷ درجه سانتی‌گراد است. بذرهای بادام‌زمینی (رقم NC2) از مرکز تحقیقات بادام‌زمینی در استان گیلان تهیه شد و در سال ۱۳۹۲ در چهار تاریخ کاشت (۲۸ فروردین، ۱۱ اردیبهشت، ۲۷ اردیبهشت، ۱۷ خرداد) در کرت‌های آزمایشی کشت شدند. فاصله هر ردیف ۵۰ سانتی‌متر، فاصله روی ردیف ۲۰ سانتی‌متر و ۶ خط کاشت به طول ۶ متر در نظر گرفته شد. وقوع اولین گلدهی در ۵۰ درصد بوته‌ها در تاریخ کشت‌های مختلف به ترتیب در ۳۵، ۳۶، ۲۸ و ۲۹ روز پس از کشت حاصل شد که پس از غلاف‌دهی و تشکیل بذر در غلاف، نمونه‌گیری به طور هفتگی با برداشت ۲۰-۱۶ بوته از هر کرت انجام شد. بعد از هر نمونه برداری بذرها به سرعت از غلاف خارج شدند. مقداری از بذرها برای تعیین محتوای رطوبت بذر (درصد) و قابلیت جوانه‌زنی

بذر تر به آزمایشگاه منتقل شدند و مقداری دیگر در فضای آزمایشگاه تا رطوبت ۱۶-۱۴ درصد خشک شده و آزمون جوانه‌زنی و نشت الکترولیت‌ها روی آن‌ها انجام شد. تعیین محتوای رطوبت بذر با استفاده از روش آون بود. در این روش ابتدا بذرها وزن شده و پس از گذشت ۱۷ ساعت در آون ۰/۵ ± ۱۰۳ مجدداً توزین شدند تا رطوبت بذر با استفاده از رابطه ۱ قابل محاسبه باشد (۱۶). در این رابطه SMC درصد رطوبت بذر بر مبنای وزن تر، W_۱ وزن بذر قبل از خشک کردن و W_۲ وزن بذر بعد از خشک کردن است.

$$SMC = \frac{W_1 - W_2}{W_1} \times 100 \quad \text{رابطه ۱}$$

در آزمون جوانه‌زنی، بذره‌های تازه برداشت شده و بذره‌های خشک بین حوله کاغذی (سه تکرار ۵۰ بذر) و در انکوباتور با دمای ۲۵ درجه به مدت ۱۰ روز قرار گرفت و پس از آن گیاهچه‌های طبیعی مورد ارزیابی قرار گرفتند. آزمون هدایت‌الکتریکی با شمارش و توزین ۳ تکرار ۵۰ بذری و قراردادن در ظرف ۵۰۰ میلی‌لیتری حاوی ۲۵۰ میلی‌لیتر آب مقطر در دمای ۲۰ درجه بود. میزان نشت الکترولیت‌های بذر با استفاده از دستگاه EC سنج اندازه‌گیری و براساس رابطه ۲ محاسبه شد (۱۹).

$$\text{رابطه ۲} \quad \frac{\text{هدایت الکتریکی (میکروزیمنس بر سانتی متر)}}{\text{وزن نمونه بذر (گرم)}} = \text{هدایت الکتریکی (میکروزیمنس بر سانتی متر بر گرم)}$$

برای تعیین رابطه بین وزن خشک، جوانه‌زنی و محتوای رطوبت بذر با زمان برداشت بعد از گلدهی از یک مدل رگرسیون دو تکه‌ای استفاده شد (۱۷). این مدل تغییرات وزن خشک، درصد جوانه‌زنی و محتوای رطوبت بذر را به دو مرحله تفکیک می‌کند. در مرحله اول، روند افزایش (درصد جوانه‌زنی و وزن بذر) یا کاهش (رطوبت بذر) به‌طور خطی و در مرحله دوم روند به‌طور ثابت مشخص شده است. مدل مورد استفاده را می‌توان به‌صورت زیر نوشت (۱۶):

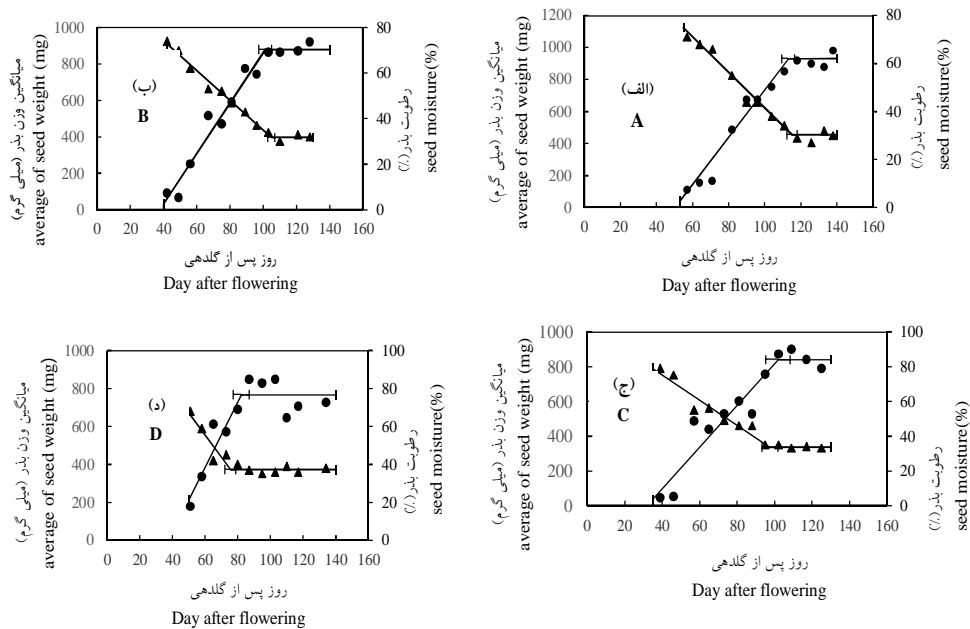
$$\begin{aligned} y &= a + bt & t < t_0 \\ y &= a + bt_0 & t > t_0 \end{aligned} \quad \text{رابطه ۳}$$

در این رابطه براساس نوع مدل برازش داده شده، y وزن بذر، درصد جوانه‌زنی و رطوبت بذر، t زمان برداشت بعد از گلدهی، b شیب خط، t₀ پایان دوره و a عرض از مبدا است. تخمین پارامترهای هر مدل نیز با روش مطلوب سازی تکراری به کمک رویه proc nlin در نرم‌افزار SAS صورت گرفت (۳۰). در روش مطلوب‌سازی تکراری با هر بار وارد کردن مقادیر اولیه پارامترها، مقادیر نهایی آن با روش کمترین توان‌های دوم تخمین زده می‌شود (۱۶).

نتایج و بحث

بررسی نتایج حاصل از کشت بادام زمینی در چهار تاریخ کاشت مختلف نشان داد که میانگین وزن تک بذر با افزایش روز پس از گلدهی روند صعودی دارد که تا رسیدن به نقطه حداکثر وزن ادامه می‌یابد. پس از رسیدن به حداکثر وزن بذر (رسیدگی وزنی)، تغییر در وزن بذر چندان قابل توجه نیست. همان‌گونه که مشاهده می‌شود در هر چهار تاریخ کشت رطوبت بذر طی پیشرفت مراحل نمو و افزایش تجمع ذخایر در بذر کاهش می‌یابد (شکل ۱) و زمان رسیدن به حداقل رطوبت تقریباً همزمان با رسیدن به حداکثر تجمع ماده خشک است که با مشاهدات ندوا و نیکلوا (۱۹۹۹) در بذر گندم مطابقت دارد (۲۶). بر اساس نتایج بدست آمده در این مطالعه زمان رسیدن به رسیدگی وزنی در بذر بادام زمینی به ترتیب پس از گذشت ۱۱۳، ۱۰۱، ۱۰۲ و ۸۲ روز از پس گلدهی (معادل دریافت ۱۲۴۸، ۱۰۹۰، ۱۰۸۴ و ۹۱۶ درجه روز رشد) برآورد شد که رطوبت بذر در این زمان ۳۲، ۳۲، ۳۳ و ۳۷ درصد بود (شکل ۱). پس از این نقطه تجمع مواد ذخیره‌ای در بذر به آرامی صورت گرفته و روند ثابتی داشت. همان‌گونه که در شکل ۱ نشان داده شده است، رطوبت بذر در چهار تاریخ کشت مذکور به ترتیب از ۷۰، ۷۴، ۸۰ و ۶۸ درصد در ابتدای دوره پر شدن دانه به ۳۰، ۳۱، ۳۳ و ۳۷ درصد در زمان رسیدگی وزنی می‌رسد. براساس نتایج بدست آمده و برآوردهای مدل دو تکه‌ای در دو تاریخ کشت اول و دوم که در فروردین و اردیبهشت ماه کشت شدند زمان رسیدن به حداکثر وزن بذر کمی قبل از رسیدن به حداقل رطوبت بوده اما در دو تاریخ کشت سوم و چهارم که در اواخر اردیبهشت و نیمه خرداد کشت شدند، بذرها تا چند روز پس از رسیدن به حداقل رطوبت به تجمع ذخایر ادامه داده‌اند (شکل ۱).

با وجودی که اختلاف زمان رسیدن به حداکثر وزن خشک بذر و حداقل رطوبت در چهار تاریخ کشت بررسی شده ناچیز است، اما می‌توان دلیل تداوم تجمع ذخایر پس از رسیدن به حداقل رطوبت را به شرایط اقلیمی انتهای فصل و وجود رطوبت کافی برای انتقال مواد غذایی به بذر در حال نمو مرتبط دانست. همچنین انگلویسی و همکاران (۲۰۱۰) نیز بیان کردند که طی تمایز و اوایل مرحله توسعه سلول افزایش سریع وزن تر و محتوای رطوبتی بذر رخ می‌دهد و به‌طور کلی دوره‌ای که در آن وزن خشک بذر به سرعت اتفاق می‌افتد همزمان با اواخر مرحله توسعه (یا رسیدگی) بذر است که در این مرحله وزن تر بذر در یک شرایط ثابت قرار می‌گیرد (۲). طی این مرحله اکثر بذرها آب خود را از دست می‌دهند زیرا مواد ذخیره‌ای جایگزین آب در بذر شده و تجمع می‌یابد. در این مطالعه نیز همان‌طور که پیشتر اشاره شد، رطوبت بذر به‌طور متوسط از حدود ۸۰-۶۸ درصد به ۴۰-۳۰ درصد افت می‌کند و در مراحل اولیه نمو، بذرها محتوای رطوبتی بالاتری نسبت به بذره‌ای بالغ دارند (شکل ۱).



شکل ۱- دایره‌ها نشان‌دهنده روند افزایش وزن بذر بادام‌زمینی طی نمو و مثلث‌ها نشان‌دهنده کاهش رطوبت به ترتیب در چهار تاریخ کشت اول (الف)، دوم (ب)، سوم (ج) و چهارم (د) است.

Figure 1. Circles showed increase in peanut seed weight during development and triangles showed seed moisture content decrease in four planting date first (A), second (B), third (C) and fourth (D), respectively.

طی نمو بذر بادام‌زمینی تغییرات قابل توجهی در وزن تر و وزن خشک بذرها مشاهده شد. بر اساس نتایج به دست آمده طی ۵۰ تا ۸۰ روز پس از گلدهی، وزن تر و وزن خشک بذر افزایش بسیار سریعی دارد (شکل ۲). افزایش وزن تر در مراحل اولیه تشکیل دو برابر افزایش وزن خشک است که به تدریج با رشد بذر کاهش می‌یابد و دلیل آن نیز تجمع همزمان مواد ذخیره‌ای و آب است (۲۶).

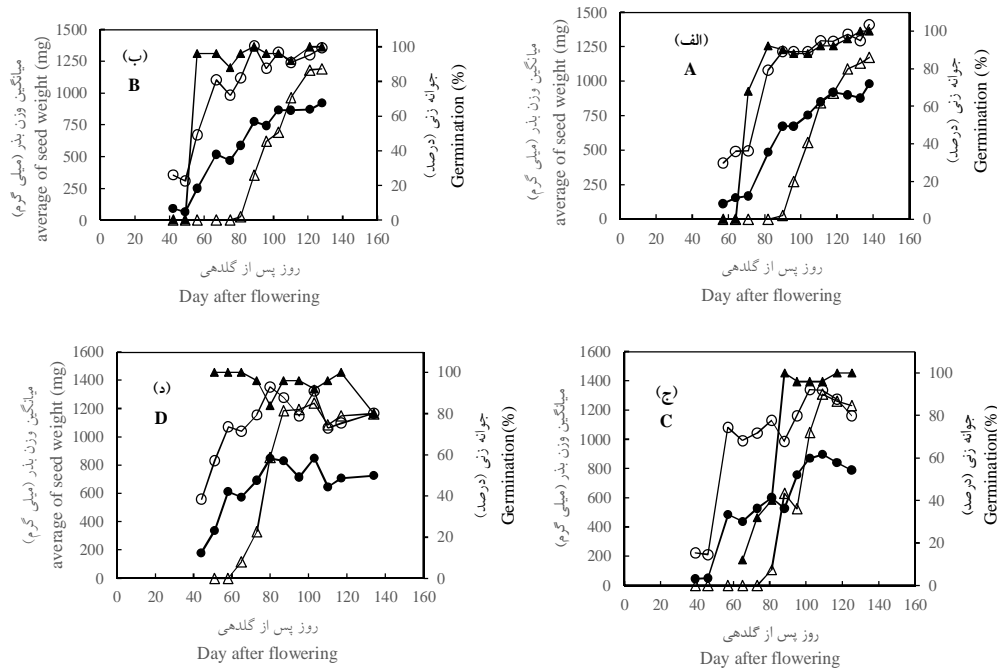
همان‌گونه که در نتایج نیز مشخص شد که در چهار تاریخ کاشت مورد بررسی، به ترتیب پس از گذشت ۱۱۳، ۱۰۳، ۱۰۲ و ۸۲ روز پس از گلدهی مواد ذخیره شده در بذر به یک مقدار ثابتی می‌رسد در حالی که به طور متوسط پس از گذشت ۸۰ روز از گلدهی روند افزایش وزن تر بذر به شدت افت می‌کند که ناشی از افزایش تجمع مواد ذخیره‌ای در بذر است. طی دوره تجمع ذخایر، وزن خشک بذر به دلیل گسترش سلول و تجمع مواد ذخیره‌ای که عمدتاً در لپه‌ها صورت می‌گیرد، افزایش می‌یابد (شکل ۱). نتایج به دست آمده در این مطالعه با نتایج کرمود و بیولی (۱۹۸۶) در بذر کرچک مطابقت

دارد (۲۲). آن‌ها بیان کردند که طی فازهای اولیه گسترش سلولی و تمایز، وزن‌تر و محتوای آبی بذر افزایش می‌یابد. همچنین بیان کردند که به‌طور کلی دوره افزایش سریع وزن خشک طی اواخر فاز گسترش سلولی (فاز رسیدگی) نمو بذر رخ می‌دهد که در این زمان وزن تر بذر نسبتاً ثابت است (۲۲). در همین زمینه، هوانگ و سانگ (۲۰۱۳) با مطالعه مراحل نمو بذر ذرت دریافتند که طی مراحل مختلف نمو محتوای رطوبت جنین در مدت ۲۴ روز پس از گلدهی کاهش می‌یابد (۲۱). براساس یافته‌های ندوا و نیکلوا (۱۹۹۹)، درصد رطوبت بذر در مراحل مختلف نمو بیشترین ارتباط را با مراحل نمو فیزیولوژیک بذر دارد (۲۶). در ادامه میلز و همکاران (۱۹۸۸) نیز بیان کردند که محتوای رطوبت بذر می‌تواند برای استاندارد کردن زمان برداشت در مطالعات نمو و رسیدگی بذر مورد استفاده قرار بگیرد (۲۳). در بادام زمینی به‌دلیل رشد نامحدود بودن، گلدهی و تولید بذر طی مراحل مختلف نمو و رسیدگی بذر ادامه می‌یابد، با این وجود نسبت بذره‌های نارس با قطع آبیاری و رسیدن به مراحل پایانی رشد و نمو کاهش چشمگیری خواهد داشت. در تاریخ کشت چهارم به‌دلیل برخورد دوره پرشدن بذر با دمای بالا، بذره‌های در حال نمو طی مدت کوتاه‌تری به حداقل رطوبت و حداکثر تجمع ماده خشک رسیدند و پس آن روند ثابتی را طی کردند (شکل ۱).

طی نمو بذر، تعیین زمانی که در آن بذر از فاز نمو به فاز جوانه‌زنی منتقل می‌شود از اهمیت بسزایی برخوردار است. شکل ۲ روند افزایش وزن خشک و وزن‌تر بذر بادام‌زمینی را طی نمو نشان می‌دهد. براساس شکل‌های ارائه شده می‌توان تغییرات جوانه‌زنی بذر را بر اساس وزن‌تر و وزن خشک بر حسب روز پس از گلدهی با هم مقایسه کرد. همچنین می‌توان دریافت که بذره‌های تازه برداشت شده بادام زمینی به ترتیب پس از گذشت ۹۰، ۸۱، ۸۱ و ۶۵ روز پس از گلدهی (معادل دریافت ۱۰۰۵، ۸۸۱، ۸۵۱ و ۶۶۷ درجه روز رشد) قابلیت جوانه‌زنی را به‌دست می‌آورند اما درصد جوانه‌زنی بذرها بسیار پایین (۲ تا ۸ درصد) است. به‌نظر می‌رسد جنین بذر پس از مدت زمان ذکر شده از نظر مورفولوژیکی رسیده و بذرها قابلیت حیات و تولید گیاهچه را به‌دست می‌آورند. بر این اساس مشاهده می‌شود که با پیشرفت مراحل نمو بذر، قابلیت حیات در بذرها افزایش می‌شود که با مشاهدات گوتیرز و همکاران (۲۰۰۷) مطابقت دارد (۱۸). با مقایسه شکل ۱ و ۲ مشاهده می‌شود که در تاریخ کشت چهارم بذرها، پس از تجمع ۲۴ درصد از کل ذخایر تجمع یافته و رطوبت ۶۸ درصد پس از خشک شدن، حدود ۱۰۰ درصد جوانه‌زنی داشتند، این در حالی است که در بذره‌های تازه برداشت شده هنوز قابلیت حیات وجود ندارد. جوانه‌زنی در بذره‌های پسابیده پس از گذشت ۵۰ تا ۶۰ روز پس از گلدهی آغاز می‌شود که به ترتیب در تاریخ کشت‌های مختلف معادل دریافت ۷۹۲، ۶۰۰، ۶۸۹ و ۵۳۷ درجه روز رشد است. وقتی

رطوبت بذر به حدود ۳۰ تا ۴۰ درصد می‌رسد (به ترتیب ۱۲۸، ۱۱۸، ۱۰۹ و ۸۸ روز پس از گلدهی در چهار تاریخ کشت) می‌توان بذر را در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک در نظر گرفت که مصادف با حداکثر جوانه‌زنی در بذره‌های تازه برداشت شده است (شکل ۲).

قادری‌فر و همکاران (۱۳۸۸) زمان رسیدن به رسیدگی فیزیولوژیک (حداکثر جوانه‌زنی) در کدو تخم کاغذی را طی دو سال ۶۱ و ۵۸ روز پس از گلدهی تخمین زد که در این زمان رطوبت بذر بر مبنای وزن تر ۴۳-۴۱ درصد بود (۱۶). هوانگ و سانگ (۲۰۱۳) درصد جوانه‌زنی را به‌عنوان معیاری برای تعیین زمان آغاز مرحله کسب تحمل به پسابیدگی در بذره‌های ارتودکس در نظر گرفتند و بیان کردند که آغاز جوانه‌زنی بذره‌های خشک هم‌زمان با کسب تحمل به پسابیدگی و زمان تکمیل این مرحله، هم‌زمان با رسیدن به حداکثر جوانه‌زنی بذره‌های خشک است (۲۱).



شکل ۲- دایره تو خالی و تو پر به ترتیب وزن تر و وزن خشک بذر، مثلث تو خالی درصد جوانه‌زنی بذره‌های تر و مثلث تو پر درصد جوانه‌زنی بذره‌های خشک شده بادام زمینی به ترتیب در چهار تاریخ کشت اول (الف)، دوم (ب)، سوم (ج) و چهارم (د).

Figure 2. Opened and closed circles showed fresh and dry seed weigh respectively, open triangles are fresh seed germination percentage and close triangles are desiccated peanut seed germination percent respectively in four planting date first (A), second (B), third (C) and fourth (D).

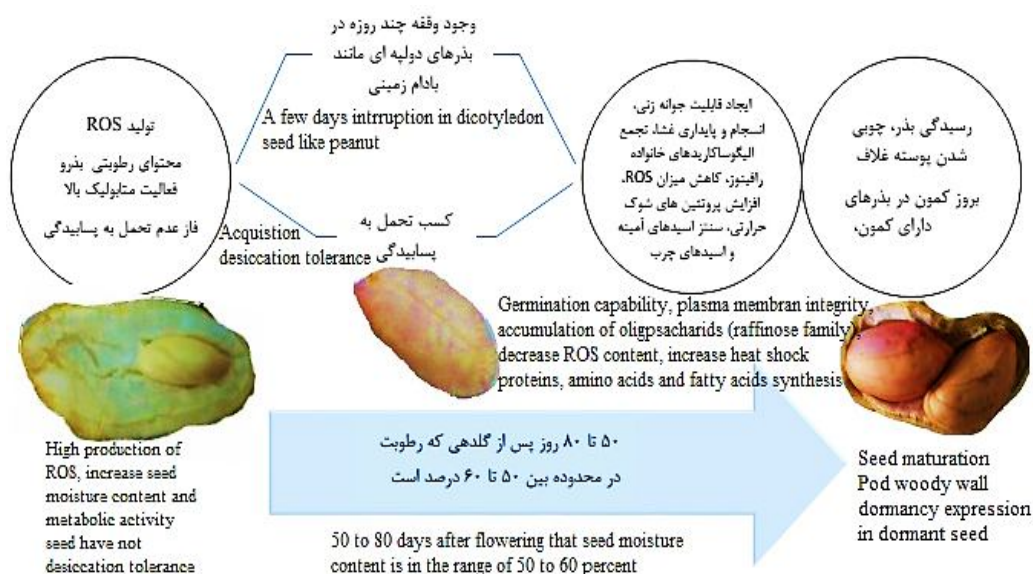
کسب تحمل به پسابیدگی یکی از مراحل مهم طی رسیدگی بذرهای ارتودکس است که به صورت توانایی بذر در جوانه‌زنی پس از خشک شدن تعریف می‌شود و برای تغییر از حالت نموی به جوانه‌زنی در بذر حیاتی است (۲۵). براساس نتایج فو و همکاران (۱۹۹۷) طی فاز جنین‌زایی بذر بادام زمینی و کسب تحمل به پسابیدگی میزان استاکایوز و ساکارز افزایش و میزان مالتوز کاهش می‌یابد. همچنین آن‌ها بیان کردند که پلی‌پپتیدهای پایدار حرارتی و با وزن مولکولی پایین با قندهای محلول در کسب تحمل به پسابیدگی همکاری می‌کنند (۱۵). همچنین بیلی و همکاران (۲۰۰۱) با مطالعه بذرهای درحال نمو لویا دریافتند که کسب مقاومت به پسابیدگی پس از ۳۲ تا ۳۶ روز پس از گلدهی آغاز شده و در ۵۲ روز پس از گلدهی تکمیل می‌شود (۴). بر اساس مشاهدات این مطالعه، کسب تحمل به پسابیدگی در بذرهای بادام زمینی کشت شده در تاریخ کشت‌های مختلف به ترتیب پس از تجمع ۱۷، ۲۷، ۵۵ و ۲۴ درصد از کل ماده خشک ذخیره شده آغاز شد (شکل ۱). این زمان که به ترتیب مصادف با ۷۶، ۵۶، ۶۵ و ۵۸ روز پس از گلدهی است (معادل دریافت ۸۲۰، ۶۰۰، ۶۰۰ و ۵۳۰ درجه روز رشد) که رطوبت بذرها بر مبنای وزن‌تر به ترتیب ۶۰، ۶۳، ۵۶ و ۵۷ درصد بود. بنابراین از این میزان رطوبت می‌توان به عنوان آستانه رطوبتی در کسب تحمل به پسابیدگی در بذر بادام‌زمینی در حال نمو نام برد. در مطالعات بلک و همکاران (۱۹۹۹) نیز رطوبت ۶۸-۵۵ درصد بر مبنای وزن‌تر را زمان القای تحمل به پسابیدگی در بذر گندم عنوان شده است (۷).

براساس نتایج بدست آمده، در بذرهای تازه برداشت شده باید بیش از نیمی از کل مواد ذخیره‌ای در بذر تجمع یابد تا بذرها قادر به جوانه‌زنی باشند. در نتایج سانتهو و الیس (۱۹۹۶) نیز مشخص شد که بذرهای درحال نمو بسیاری از گیاهان دولپه دارای یک فاز تاخیری برای کسب توانایی جوانه‌زنی و ایجاد تحمل به پسابیدگی هستند در حالی که نتایج آن‌ها حاکی از آن است که در لویا قرار گرفتن در معرض رطوبت (شرایط جوانه‌زنی) باعث جوانه‌زنی بذرهای تازه برداشت شده می‌شود که کمتر از نیمی از کل مواد ذخیره‌ای در آن‌ها تجمع یافته است (۲۹). بنابراین سانتهو و الیس (۱۹۹۶) نتیجه گرفتند که بذرهای ارتودکس گیاهان دولپه برای کسب تحمل به پسابیدگی نیازمند طی دوره‌ای روی گیاه مادری هستند. این دوره کسب تحمل به پسابیدگی در بذرهای برخی از دولپه‌ای‌ها نه تنها باعث ایجاد وقفه در کسب قابلیت جوانه‌زنی می‌شود بلکه با کاهش محتوای آبی بذر نیز همراه است. از آنجاکه خارج کردن بذرها از غلاف بوته مادری و قرار دادن در معرض رطوبت (شرایط جوانه‌زنی) برای انتقال از فاز نموی به فاز جوانه‌زنی کافی نیست، لذا مشخص می‌شود که بذرها برای جوانه‌زنی

نیازمند دوره‌ای جهت کسب مقاومت به پسابدگی هستند (۲۹). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که به‌دست آوردن قابلیت جوانه‌زنی به کاهش رطوبت بذر بستگی ندارد و کسب مقاومت به پسابدگی و رشد جنین دو عامل مهم در انتقال از فاز نموی به فاز جوانه‌زنی هستند. براساس مطالعه حاضر، جوانه‌زنی بذرهای تازه برداشت شده کمتر از بذرهای پسابیده بود که سامارا و همکاران (۲۰۰۳) چنین نتیجه‌ای را بر روی گیاه ماش مشاهده کردند. آن‌ها دلیل عدم جوانه‌زنی در بذرهای تازه برداشت شده را به وجود کمون در بذرهای ارتباط دادند که براساس مشاهدات آن‌ها در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی کمون بذر به حداکثر می‌رسد (۲۸). خشک شدن بذرهای باعث تغییر بیان ژن‌ها، سنتز پروتئین‌های مشارکت کننده در جوانه‌زنی و تغییر تعادل بازدارنده تحریک کننده می‌شود (۶) و به‌این ترتیب جوانه‌زنی بذرهای خشک افزایش می‌یابد. همان‌گونه که در شکل ۲ مشاهده می‌شود، جوانه‌زنی بذرهای خشک شده به ۱۰۰ درصد می‌رسد.

با توجه به نتایج مشاهده می‌شود که در هر چهار تاریخ کشت مذکور توانایی تحمل به پسابدگی قبل از رسیدگی وزنی (فاز انتهایی تجمع ذخایر که همزمان با کاهش سریع محتوای رطوبتی است) و رسیدگی فیزیولوژیکی ایجاد شده است. میانگین درصد جوانه‌زنی در بذرهای تازه برداشت چهار تاریخ کاشت ۸۵ درصد بود که این میزان در بذرهای پسابیده به ۹۷ درصد رسید. این مطلب می‌تواند بیانگر وقوع فرآیندهای بیوشیمیایی خاص در جهت کسب تحمل به پسابدگی و افزایش درصد جوانه‌زنی باشد.

به عقیده انگلویسی و همکاران (۲۰۱۰) مرحله پسابدگی در بذر مانند پلی بین فاز رسیدگی و جوانه‌زنی است (۲). طی این مرحله فعالیت متابولیک بذر در سطح پایینی حفظ شده که باعث حفظ قابلیت حیات در بذر خواهد شد. علاوه بر این طی این دوره کاهش بازدارنده‌های جوانه‌زنی و تغییر خصوصیات غشاها و تجزیه پروتئین‌ها نیز موجب بهبود جوانه‌زنی بذر می‌شود. شکل ۳ مراحل رشد بادام‌زمینی را در مراحل مختلف نمو نشان می‌دهد که بر این اساس می‌توان براساس علائم ظاهری مانند اندازه بذر و رنگ پوسته بذر بادام‌زمینی زمان کسب تحمل به پسابدگی را تخمین زد. مشاهدات ظاهری نشان می‌دهد که در مرحله کسب تحمل به پسابدگی پوسته بذر همچنان آبدار است و از سفید به صورتی تغییر رنگ داده است. در این مرحله افزایش وزن بذر همچنان ادامه دارد و بذر هنوز به مرحله رسیدگی وزنی خود نرسیده است. لازم به ذکر است که ویژگی‌های مشاهده شده بسته به رقم مورد کشت و شرایط آب و هوایی می‌تواند متفاوت باشد (شکل ۳).



شکل ۳- رویدادهای مهم طی نمو بذر بادام زمینی

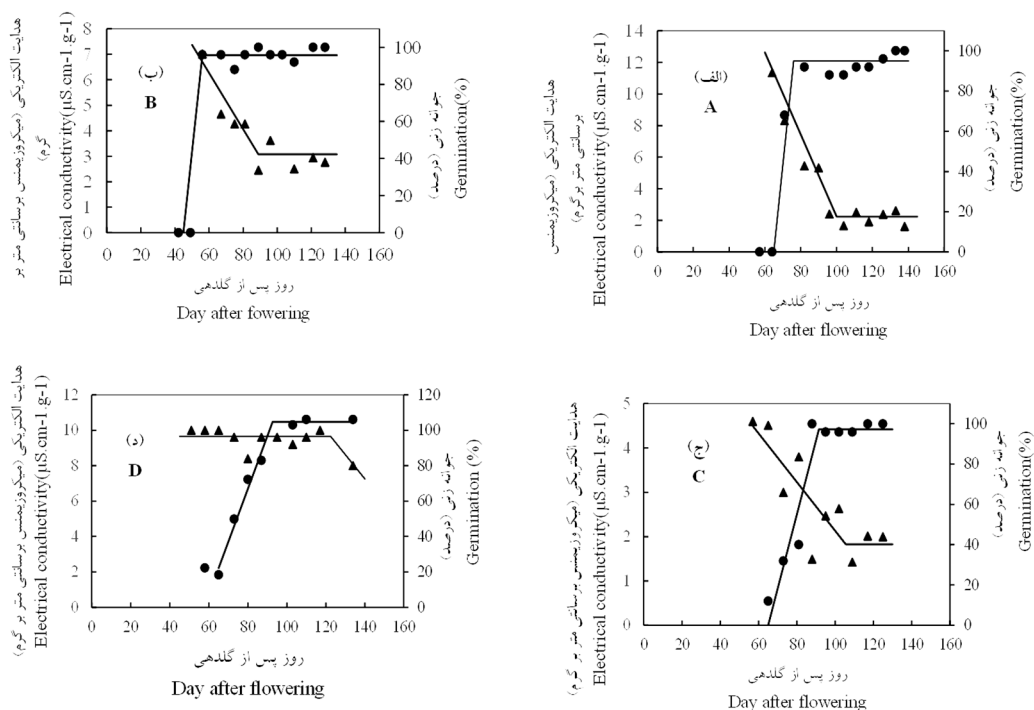
Figure 3. Important events during peanut seed development

براساس نتایج بدست آمده از آزمایشات فو و همکاران (۱۹۹۷) مشخص شد که تحمل به پساایدگی در بذرهای بادام زمینی حدود ۵۰-۴۰ روز پس از کشت حاصل می شود و در زمان رسیدگی فیزیولوژیک به حداکثر مقدار خود می رسد (۱۵). آن ها همچنین اظهار داشتند که خشک کردن آرام بذرها باعث افزایش درصد جوانه زنی و شاخص قدرت بذر می شود که دلیل آن ادامه نمو بذر در غلاف است. بنابراین آن ها بر این عقیده اند که مرحله نموی بذرهای خشک شده در غلاف لزوماً با بذرهایی که بلافاصله از غلاف خارج شده و مورد آزمایش قرار می گیرند یکسان نیست. بر اساس گزارشات سامارا و همکاران (۲۰۰۳) که بررسی خود را بر روی مراحل نموی گیاه ماش و زمان آغاز جوانه زنی آن انجام دادند مشخص شد که حداکثر جوانه زنی و حداقل کمون در بذرهایی مشاهده می شود که در معرض جریان هوا خشک شده اند و زمان برداشت آن ها در مرحله ای است که غلاف ها از رنگ زرد به قهوه ای تغییر رنگ داده اند (۲۸).

نتایج حاصل از هدایت الکتریکی در بذرهای در حال نمو بادام زمینی و زمان کسب تحمل به پساایدگی در تاریخ کشت های مختلف در شکل (۴) ارائه شده است. بر این اساس در تاریخ کشت اول در زمان آغاز جوانه زنی در بذر (کسب تحمل به پساایدگی) نشت الکترولیت ها معادل ۱۱/۳

میکروزیمنس بر سانتی‌متر بر گرم (۶۵ روز پس از گلدهی) بود که در زمان تکمیل فاز تحمل به پسایدگی به میزان ۸/۷ میکروزیمنس بر سانتی‌متر بر گرم (۷۶ روز پس از گلدهی) می‌رسد. در ابتدای این فاز جوانه‌زنی بذرهای خشک ۶۸ درصد به ثبت رسید که پس از مدت حدوداً یک هفته به حداکثر (۹۵ درصد) می‌رسد. همان‌طور که مشاهده می‌شود، آغاز فرایند جوانه‌زنی و کسب تحمل به پسایدگی در بادام زمینی کشت شده در تاریخ کشت اول قبل از رسیدن به حداقل نشت الکترولیت‌ها آغاز می‌شود. این موضوع نشان می‌دهد بذرهای پس از تجمع پروتئین‌های مرتبط با کسب تحمل به پسایدگی به تکمیل ساختارهای مرتبط با پایداری غشا می‌پردازند (۱۵). بر اساس نتایج بدست آمده در زمان کسب تحمل به پسایدگی، نشت الکترولیت‌ها در محدوده ۸-۱۱ میکروزیمنس بر سانتی‌متر بر گرم قرار دارد که رطوبت بذر در این زمان بین ۷۰-۶۵ درصد است. در تاریخ کشت دوم نیز نشت الکترولیت در زمان کسب تحمل به پسایدگی ۷/۰۱ میکروزیمنس بر سانتی‌متر بر گرم است که در انتهای این فاز و پس از گذشت حدود یک هفته به ۴/۵ میکروزیمنس بر سانتی‌متر بر گرم می‌رسد. به نظر می‌رسد مواجه شدن دوره پر شدن دانه با گرمای بیشتر نسبت به تاریخ کشت اول موجب شده بذرهای ساختارهای مرتبط با پایداری غشا را سریع‌تر تکمیل کنند. مشاهدات مربوط به تاریخ کشت سوم نیز نشان می‌دهد که نشت الکترولیت بذر در زمان آغاز تحمل به پسایدگی ۴/۵۱ میکروزیمنس بر سانتی‌متر بر گرم بوده (۵۷ روز پس از گلدهی) که در زمان تکمیل این مرحله از نمو به نشتی معادل ۲/۷۳ میکروزیمنس بر سانتی‌متر بر گرم می‌رسد. بر این اساس در این تاریخ کشت طول دوره کسب تحمل به پسایدگی ۱۰ روز است که با مواجه شدن دوره نمو بذر به گرما، پایداری ساختارهای غشاء سریع‌تر حاصل شده است ولی با مواجه شدن دوره انتهای رشدی بذر با بارندگی ابتدای فصل و در نتیجه کوتاه شدن دوره رشد، انتظار می‌رود دوره کسب تحمل به پسایدگی کوتاه‌تر شود. بسیاری از بذرهای بادام زمینی به دلیل وجود شرایط مرطوب در خاک آماده جوانه‌زنی شده یا به تدریج پوسیده شده و رو به زوال می‌روند که در داده‌های هدایت‌الکتریکی بذرهای حاصل از تاریخ کشت چهارم که دیرتر کشت شده بودند به‌خوبی قابل مشاهده است. بر این اساس، روند تغییرات میزان هدایت الکتریکی و قابلیت حیات با سایر تاریخ کشت‌های مورد مطالعه متفاوت بود. بر اساس مشاهده و داده‌های یادداشت برداری شده، هدایت الکتریکی بذرهای خشک شده در ابتدای نمو پایین بود که بالا بودن درصد جوانه‌زنی تا ۷۰ روز پس از گلدهی آنرا تایید می‌کند ولی پس از مرحله کسب تحمل به پسایدگی (حداکثر جوانه‌زنی) وزن خشک بذر روند ثابتی داشته اما به نظر می‌رسد به دلیل برخورد مراحل پایانی رشد بذر به زمان افزایش رطوبت خاک ناشی از بارندگی، بذرهای داخل پوسته یا

دستخوش زوال می‌شوند و یا این‌که فرآیندهای مربوط به جوانه‌زنی را آغاز می‌کنند. از آنجا که تغییرات پوسته بذر نقش مهمی در کسب تحمل به پساایدگی در بذرهای در حال نمو دارد، بنابراین با افزایش نشت الکترولیت بذر، جوانه‌زنی بذرهای خشک کاهش می‌یابد. نتایج مطالعات فو و همکاران (۱۹۹۷) نیز نشان داد که در بذرهای در حال نمو، تغییر در غشای سلولی نقش مهمی در کسب تحمل به پساایدگی ایفا می‌کند، بنابراین توانایی بذر در حفظ تمامیت غشا و پایداری محور بذر در برابر خشک شدن برای تحمل به پساایدگی ضروری است (۱۵).



شکل ۴- رابطه بین هدایت الکتریکی و زمان کسب قابلیت حیات و تحمل به پساایدگی در بذرهای پساایدگی تاریخ کشت اول (الف)، تاریخ کشت دوم (ب)، تاریخ کشت سوم (ج) و تاریخ کشت چهارم (د). مثلث تو پر نشان‌دهنده نشت الکترولیت‌ها طی نمو بذر و دایره توپر نشان‌دهنده افزایش قابلیت حیات و کسب تحمل به پساایدگی در بذرهای بادام زمینی کشت شده در چهار تاریخ کشت مختلف است.

Figure 4. the relationship between electrical conductivity and acquisition desiccation tolerance in dry seed of first (a), second (b), third (c) and fourth (d) planting date. Closed triangles showed electrical conductivity during seed development, closed circles showed increase viability and acquisition desiccation tolerance in peanut seeds planted in different four date.

به عقیده انگلویسی و همکاران (۲۰۱۰) علاوه بر تغییر در سطح رونوشت برداری تجمع متابولیت‌های آزاد مانند قندها (ساکارز، رافینوز، گالاکتینول و تره هالوز)، متابولیت‌های ثانویه (توکوفرول و فلاوونوئیدها) آلفا آمینو بوتریک اسید (GABA) و فراورده‌های چرخه TCA (فومارات و سوکسینات)، برخی از اسیدهای آمینه و اسیدهای چرب با کسب تحمل به پسابیدگی در ارتباط است (۲). در این میان قندهای الیگوساکاریدی خانواده رافینوز با کسب تحمل به پسابیدگی و دوام بذر ارتباط بیشتری دارند (۲۷). این قندها از طریق حفظ پایداری غشا طی فاز از دست دادن آب بر بقای سلول طی پسابیدگی تاثیر می‌گذارند. همچنین داسگوپتا و همکاران (۱۹۸۲) بیان کردند که طی مراحل اولیه نمو بذر که بذر متحمل به پسابیدگی نیست و خشک شدن بذر موجب اختلال در غشای سلولی شده و حجم عظیمی از یون‌ها، فسفات، قندها و پروتئین‌های محلول طی آبیگری مجدد به بیرون نشت می‌کند (۹). بخوبی روشن است که این نتیجه‌گیری تنها براساس جوانه‌زنی بذرها ارائه شده و لازم است تا با آزمایشات بیوشیمیایی و بررسی پروتئین‌های مرتبط با کسب تحمل به پسابیدگی مورد تایید قرار گیرد.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج به‌دست آمده از این آزمایش حاکی از آن است که کسب تحمل به پسابیدگی در بذره‌های بادام زمینی کشت شده در تاریخ‌های مختلف طی ۷۰-۵۰ روز پس از گلدهی آغاز می‌شود که در این دوره رطوبت بذر بین ۶۸-۵۶ درصد می‌باشد. از این رو به‌نظر می‌رسد زمان رسیدن رطوبت بذر به این محدوده همزمان با رویدادهای بیوشیمیایی ویژه و تجمع پروتئین‌های مخصوص کسب تحمل به پسابیدگی باشد که لزوم توجه به بررسی بیوشیمیایی و زمان ساخت و ارتباط این پروتئین‌ها با وقوع جوانه‌زنی را نشان می‌دهد. همچنین با توجه به نتایج به‌دست آمده کسب تحمل به پسابیدگی قبل از رسیدگی فیزیولوژیک آغاز می‌شود که می‌توان نتیجه گرفت کسب مقاومت به پسابیدگی در بادام‌زمینی یک رویدادی تدریجی است و انتقال ناگهانی از فاز نموی به فاز جوانه‌زنی مشاهده نمی‌شود. در بذره‌های ارتودکس انتقال از فاز غیر متحمل به پسابیدگی به فاز تحمل به پسابیدگی در دوره نسبتاً کوتاهی انجام می‌شود که در این مطالعه با بررسی بادام‌زمینی کشت شده در تاریخ‌های مختلف، طی یک دوره ۱۰-۷ روزه و پس از گذشت ۵۰ تا ۸۰ روز پس از گلدهی رخ می‌دهد که در این زمان رطوبت بذر بر مبنای وزن تر حدود ۶۰ تا ۵۰ درصد است که در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک به حدود ۳۰ درصد می‌رسد.

منابع

1. Adams, C., and Rinne, R. 1980. Moisture content as a controlling factor in seed development and germination. *Int. Rev. Cytol.*, 68:1-8.
2. Angelovici, R., Galili, G., Fernie, A.R., and Fait, A. 2010. Seed desiccation: a bridge between maturation and germination. *Trend. Plant. Sci.*, 15: 211-218.
3. Bailly, C. 2004. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. *J. Seed. Sci. Res.*, 14: 93-108.
4. Bailly, C., Audigier, C., Ladonne, F., Wagner, M.H., Coste, F., Corbineau, F., and Côme, D. 2001. Changes in oligosaccharide content and antioxidant enzyme activities in developing bean seeds as related to acquisition of drying tolerance and seed quality. *J. Exp. Bot.*, 52: 701-708.
5. Berjak, P. 2006. Unifying perspectives of some mechanisms basic to desiccation tolerance across life forms. *J. Seed. Sci. Res.*, 16:1-15.
6. Bewley, J.D., Bradford, K., and Hilhorst, H. 2012. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy*. Springer New York Heidelberg Dordrecht, London, 407p.
7. Black, M., Corbineau, F. Gee, H., and Come, D. 1999. Water content, raffinose, and dehydrins in the induction of desiccation tolerance in immature wheat embryos. *J. Plant. Physiol.*, 120(2): 471-463.
8. Blackman, S.A., Wettlaufer, S.H., Obendorf, R.L., and Leopold, A.C. 1991. Desiccation tolerance in developing soybean seeds: The role of stress proteins. *J. Plant Physiol.*, 96: 874-868.
9. Dasgupta, J., Bewley, J.D., and Yeung, E.C. 1982. Desiccation-tolerant and desiccation-intolerant stages during the development and germination of *Phaseolus vulgaris* seeds. *J. Exp. Bot.*, 33:1045-1057.
10. Egli, D.B. 1990. Seed water relations and the regulation of the duration of seed growth in soybean. *J. Exp. Bot.*, 41: 243-248.
11. Ellis, R., Hong, T., and Roberts, E. 1987. Development of desiccation-tolerance and maximum seed quality during seed maturation in six grain legumes. *J. Ann. Bot.*, 59: 23-29.
12. Farrant, J.M., and Moore, J.P. 2011. Programming desiccation-tolerance: from plants to seeds to resurrection plants. *Curr. Opin. Plant. Biol.*, 14: 340-345.
13. Finch-Savage, W.E., and Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *J. New Phytol.*, 171: 501-523.
14. Fischer, W., Bergfeld, R.P., and Plachy, C.C., Schäfer, R., and Schopfer, P. 1988. Accumulation of storage materials, precocious germination and development of desiccation tolerance during seed maturation in mustard (*Sinapis alba* L.). *J. Bot. Acta.*, 101: 344-354.
15. Fu, J., Yang, X., Jiang, X., He, J., and Song, S. 1997. Heat stable proteins and desiccation tolerance in recalcitrant and orthodox seeds. *Springer*, Pp: 705-713.

16. Ghaderi Far, F., Soltani, A., and Sadeghi pur, H.R. 2009. Evaluation of non-linear regression models to quantitative germination of *Cucurbita pepo* L. subsp. *Pepo*. *Convar. Pepo* var. *styriaca* Greb, *Borago officinalis* L. and *Nigella sativa* L. to temperature. Gorgan, J. Plant. Prod. Res., 16(4): 1-19. (In Persian)
17. Ghasemi Golezani, K., tabatabaeian, H., and Solatani, A. 2008. Changes in pea seed quality during seed development in different density. Gorgan, J. Agri. Sci. Nat. Res., 4(3): 32-37. (In Persian)
18. Gutierrez, L., Van Wuytswinkel, O., Castelain, M., and Bellini, C. 2007. Combined networks regulating seed maturation. *Trend. Plant. Sci.* 12:294-300.
19. Hampton, J.G., and Teckrony, D.M. 1995. Handbook of vigor test methods. The International Seed Testing Association, Zurich. 365 Pp.
20. Hoekstra, F.A., Golovina, E.A., and Buitink, J. 2001 Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trend. Plant. Sci.*, 6: 431-438.
21. Huang, H., and Song, S. 2013. Change in desiccation tolerance of maize embryos during development and germination at different water potential PEG-6000 in relation to oxidative process. *Plant Physiol. Biochem.*, 68: 61-70.
22. Kermode, A.R., and Bewley, J.D. 1989. Developing seeds of *Ricinus communis* L., when detached and maintained in an atmosphere of high relative humidity, switch to a germinative mode without the requirement for complete desiccation. *J. Plant. Physiol.*, 90: 702-707.
23. Miles, D., TeKrony, D., and Egli, D. 1988. Changes in viability, germination, and respiration of freshly harvested soybean seed during development. *J. Crop. Sci.*, 28: 700-704.
24. Moller, I. M. 2001. Plant mitochondria and oxidative stress: electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species. *Ann. Rev. Plant. Biol.*, 52: 561-591.
25. Moore, J.P., Le, N.T., Brandt, W.F., Driouich, A., and Farrant, J.M. 2009. Towards a systems-based understanding of plant desiccation tolerance. *J. Trend. Plant. Sci.*, 14: 110-117.
26. Nedeva, D., and Nikolova, A. 1999. Fresh and dry weight changes and germination capacity of natural or premature desiccated developing wheat seeds. *J. Plant. Physiol.*, 25: 3-15.
27. Peterbauer, T. and Richter, A. 2001. Biochemistry and physiology of raffinose family oligosaccharides and galactosyl cyclitols in seeds. *J. Seed. Sci. Res.*, 11: 185-197.
28. Samarah, N.H., Allataifeh, N., Turk, M., and Tawaha, A.R. 2003. Effect of maturity stage on germination and dormancy of fresh and air-dried seeds of bitter vetch (*Vicia ervilia* L.). *New Zealand. J. Agri. Res.*, 46: 347-354.
29. Sanhewe, A., and Ellis, R. 1996. Seed development and maturation in *Phaseolus vulgaris* L. Ability to germinate and to tolerate desiccation. *J. Exp. Bot.* 47: 949-958.

30. Soltani, A. 2008. SAS Application in Statistical Analysis. Second edition. Jahad Daneshgahi Press. 182 Pp. (In Persian).
31. Verdier, J., Lalanne, D., Pelletier, S., Torres-Jerez, I., Righetti, K., Bandyopadhyay, K., Leprince, O., Chatelain, E., Vu, B.L., and Gouzy, J. 2013. A regulatory network-based approach dissects late maturation processes related to the acquisition of desiccation tolerance and longevity of *Medicago truncatula* seeds. J. Plant. Physiol. 163: 757-774.

