



بررسی توان ذخیره‌سازی و میزان مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه گندم نان متأثر از تنش خشکی انتهای فصل

ماندانا آژند^۱، سعید جلالی هنرمند^۱، محسن سعیدی^۱، مختار قبادی^۱، کیانوش چقامیرزا^۱، مجید عبدلی^۲

تاریخ دریافت: ۹۳/۸/۲۳ تاریخ پذیرش: ۹۳/۱۰/۹

چکیده

به منظور مطالعه تجمع ماده خشک و قندهای محلول و انتقال مجدد آنها به دانه‌های گندم تحت شرایط تنش خشکی آخر فصل، آزمایش مزرعه‌ای به صورت طرح کرت‌های خرد شده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار طی سال زراعی ۱۳۸۸-۸۹ در دانشگاه رازی کرمانشاه اجرا شد. تیمارهای رطوبتی شامل: آبیاری کامل (شاهد) و قطع آبیاری در شروع مرحله پرشدن دانه تا زمان رسیدگی در کرت‌های اصلی و چهار ژنوتیپ گندم شامل: ارقام مرودشت و پیشتاز و لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. در شرایط شاهد و تنش خشکی، لاین DN-11 بیشترین و رقم مرودشت کمترین عملکرد دانه را داشتند. تنش خشکی موجب افزایش مقدار و کارایی انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول میانگرمه دم گل آذین در همه ژنوتیپ‌ها و میانگرمه ماقبل آخر در لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 شد. ظرفیت لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 برای استفاده از ذخایر ساقه و انتقال مجدد آنها در مقایسه با رقم حساس مرودشت به طور معنی‌داری بیشتر بود. در بین میانگرمه‌های مورد بررسی، میانگرمه‌های زیرین علاوه بر داشتن پتانسیل بالاتر برای تجمع مواد فتوسنتزی، میزان انتقال مجدد بالاتری نیز داشتند و میانگرمه‌های ماقبل آخر و دم گل آذین به ترتیب از این نظر در رتبه-های بعدی قرار گرفتند. با توجه به نتایج به دست آمده، لاین DN-11 با افت کمتر عملکرد دانه تحت شرایط تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه‌ها نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها مقاومت بیشتری داشت.

واژه‌های کلیدی: گندم، تنش خشکی، انتقال مجدد، دم گل آذین، قندهای محلول

آژند، م. س.، جلالی هنرمند، م. سعیدی، م. قبادی، ک. چقامیرزا و م. عبدلی. ۱۳۹۴. بررسی توان ذخیره سازی و میزان مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه گندم نان متأثر از تنش خشکی انتهای فصل. مجله اکوفیزیولوژی گیاهی. ۲۳: ۱۶-۱.

۱- گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران

۲- گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران- مسئول مکاتبات. پست الکترونیک: majid.abdoli64@yahoo.com

۳- باشگاه پژوهشگران و نخبگان، واحد زنجان، دانشگاه آزاد اسلامی، زنجان، ایران

مقدمه

قسمت وسیعی از مساحت کشور ایران در محدوده‌ی آب و هوای خشک و نیمه خشک قرار گرفته است (حیدری شریف آباد، ۱۳۸۷). از طرفی هم بیشترین سطح زیرکشت گندم مربوط به این مناطق می‌باشد. در مناطق نیمه خشک معمولاً شرایط از زمان کاشت تا گرده‌افشانی مناسب است و بیوماس به مقدار زیادی در مرحله گرده‌افشانی تولید می‌شود (طوسی‌مجرد و قنادها، ۱۳۸۵). اما سرعت فتوسنتز جاری در مراحل بعد از گرده‌افشانی تحت تأثیر تنش خشکی انتهایی فصل به شدت کاهش می‌یابد و سهم مشارکت کربوهیدرات‌های حاصل از فتوسنتز جاری را به دانه‌های در حال رشد محدود می‌سازد. تنفس پوشش گیاهی گندم در طول مرحله پرشدن دانه به سرعت افزایش می‌یابد و فتوسنتز برگ‌ها به تنهایی قادر به تأمین کربوهیدرات‌های مورد نیاز تنفس و رشد دانه در شرایط تنش خشکی انتهایی فصل رشد نیستند (جنت، ۱۹۹۴). نتیجه نهایی و عمومی این تنش‌ها، چروکیدگی دانه، کاهش وزن هزار دانه و در نتیجه کاهش عملکرد دانه می‌باشد. بنابراین تنش خشکی در این مناطق به طور روز افزون بر عملکرد و پایداری عملکرد گندم تأثیر گذار است.

در غلات، از جمله گندم در طی دوره‌ای از رشد، تجمع ماده خشک در گیاه بیشتر از میزان مصرف آن جهت رشد است، در این حالت مواد فتوسنتزی مازاد به صورت کربوهیدرات‌های محلول در آب^۱ در ساقه‌ها ذخیره می‌شوند و در مراحل بعدی رشد که معمولاً از دو تا سه هفته پس از گلدهی شروع می‌شود، به دانه‌ها انتقال می‌یابند (کلیجن و همکاران، ۲۰۰۵). مشاهده شده حتی در شرایط مناسب آب و هوایی مواد پرورده‌ی جاری ممکن است برای پرشدن طبیعی دانه کافی نباشند. در همین ارتباط جنت (۱۹۹۴) نشان داد که در مرحله‌ی پرشدن دانه‌ی گندم در شرایط عدم تنش خشکی، تنفس کانوبی و تجمع ماده خشک در دانه‌ها مهمترین مسیرها برای مصرف مواد فتوسنتزی بود و مجموع نیاز آنها از سرعت فتوسنتز جاری تولید شده بیشتر بود. در این شرایط ذخایر ساقه جهت تکمیل کردن نیاز این مسیر مورد استفاده قرار می‌گیرند. انتقال مجدد ترکیبات ذخیره شده در ساقه به دانه‌های در حال رشد یکی از مکانیسم‌های مسئول در شکل‌گیری عملکرد اقتصادی و پایداری آن مخصوصاً در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی می‌باشد و می‌تواند به عنوان یک فرآیند مهم و پشتیبانی کننده تا حدود زیادی کاهش عملکرد

دانه را جبران کند (بلوم، ۱۹۹۶؛ عبدلی و همکاران، ۲۰۱۳). توان بالقوه ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در ساقه و کارایی انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال رشد دو صفت مؤثر در ثبات عملکرد در اقلیم‌هایی است که در آنها شرایط تنش خشکی در دوره پر شدن دانه غالب می‌باشد (احمدی و همکاران، ۱۳۸۳). بنابراین آگاهی از تنوع ژنتیکی برای ذخیره‌سازی و تنوع انتقال مجدد کربن در برنامه‌های اصلاحی می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد (جودی و همکاران، ۱۳۸۹). تفاوت‌های ژنتیکی اساسی برای ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها در میان ژنوتیپ‌های گندم وجود دارد (طوسی‌مجرد و قنادها، ۱۳۸۵). قدسی و همکاران (۱۳۸۲)، روند تولید و تجمع ماده خشک و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانه‌های ارقام گندم را تحت تنش خشکی در مراحل مختلف نموی بررسی نمودند و بیان کردند که اعمال تنش خشکی قبل از مرحله گرده‌افشانی گندم موجب کاهش شدید ماده خشک تولیدی، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه گردید درحالی که با اعمال تنش خشکی از مرحله گرده‌افشانی تا خمیری نرم مقدار انتقال مجدد ماده خشک و بازده انتقال مجدد را به ترتیب حدود ۲۶۱ میلی‌گرم و ۳۳/۹ درصد نسبت به تیمار آبیاری کامل کاهش داد، ولی درصد انتقال مجدد ماده خشک افزایش یافت. در صورتی که با اعمال تیمارهای تنش خشکی در گل‌انگیزی تا ابتدای ساقه رفتن و ظهور برگ پرچم درصد انتقال مجدد ماده خشک نسبت به آبیاری کامل افزایش یافت. احمدی و همکاران (۱۳۸۳) با بررسی چهار رقم گندم اصلاح شده برای چهار اقلیم اصلی ایران در شرایط شاهد و تنش خشکی، گزارش کردند که سهم ذخایر ساقه در شکل‌گیری عملکرد در شرایط شاهد و تنش به ترتیب ۱۹/۳ و ۲۴/۴ درصد بود. در شرایط تنش خشکی افزایش نسبی سهم ذخایر ساقه با کاهش سهم فتوسنتز جاری در عملکرد همراه بود. در این تحقیق مشاهده شد که تنش خشکی فتوسنتز جاری را ۲۰ درصد کاهش داد در حالی که عملکرد فقط ۱۵ درصد کاهش یافت. کاهش کمتر عملکرد به دلیل انتقال مجدد مواد ذخیره ای از ساقه به دانه بود که نشان دهنده نقش بافری ساقه در ثبات عملکرد است.

مقدار تجمع و انتقال ذخایر ساقه هم به صورت غیر مستقیم با بررسی تغییرات در وزن خشک ساقه یا مستقیماً به وسیله اندازه‌گیری محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه در طول دوره پرشدن دانه‌ها اندازه‌گیری می‌شوند. روش وزنی ارزیابی ذخایر ساقه در کارهای اصلاحی با توجه به تعداد زیاد ژنوتیپ‌ها به عنوان روشی ساده، سریع و ارزان به عنوان شاخص مناسبی جهت بررسی ژنوتیپ‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرد (اهدایی و

1. Water soluble carbohydrates

همکاران ۲۰۰۶). اما از نظر فیزیولوژیکی غلظت دقیق و نوع قندهای محلول ساقه و تغییرات آنها در شرایط مختلف محیطی بیشتر مورد توجه قرار می‌گیرد. بنابراین این پژوهش به منظور بررسی ارتباط کمی بین روش اندازه‌گیری مستقیم و غیر مستقیم ذخایر ساقه و همچنین تعیین نقش ذخایر دم گل آذین، ماقبل آخر و میانگروه‌های زیرین در پرشدن دانه‌های در حال رشد ارقام مختلف گندم در شرایط تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه اجرا شد.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال زراعی ۸۹-۱۳۸۸ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه رازی کرمانشاه به اجرا در آمد. این منطقه در عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۷ درجه و ۹ دقیقه شرقی واقع شده و ارتفاع آن از سطح دریا ۱۳۱۹ متر است. این پژوهش در قالب طرح کرت‌های خرد شده بر پایه‌ی بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار اجرا گردید. تیمارهای رطوبتی، در کرت‌های اصلی و در دو سطح شامل: آبیاری کامل (شاهد) و قطع آبیاری از مرحله‌ی پرشدن دانه تا زمان رسیدگی (تنش خشکی) در کرت‌های فرعی و چهار ژنوتیپ گندم شامل: رقم مرودشت (حساس به تنش خشکی آخر فصل) و رقم پیشناز و دو لاین گندم (۳۳۶ و DN-11) که در اواخر مرحله‌ی معرفی هستند (به عنوان ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش خشکی) قرار گرفتند. هر کرت شامل ۵ ردیف به طول ۵ متر با فواصل ۲۵ سانتی‌متر بود. به منظور اطمینان از عدم تداخل آبیاری بین دو کرت اصلی ۳ متر فاصله اعمال گردید. میزان بارندگی و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی مورد نظر در شکل ۱ ارائه گردیده است.

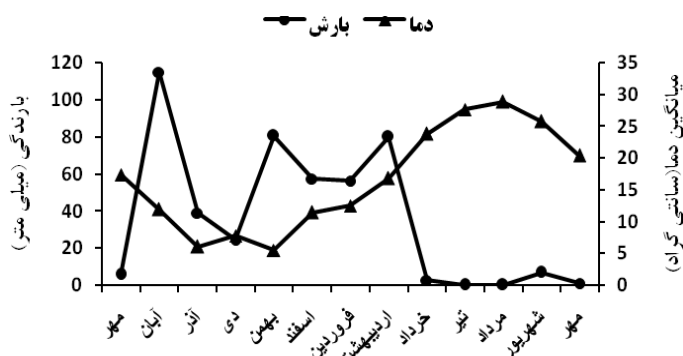
به منظور تخمین قدرت ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در میانگروه‌های ساقه و قدرت انتقال مجدد آنها، از مرحله‌ی گرده‌افشانی نمونه‌برداری‌ها جهت ارزیابی صفات مورد نظر آغاز شد، سپس با فواصل ۷ روزه (۷، ۱۴، ۲۱، ۲۸، ۳۵ و ۴۲) تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک ادامه یافت. در هر کرت دو خط میانی برای ارزیابی عملکرد دانه دست نخورده باقی ماندند و نمونه‌برداری‌ها با رعایت اثر حاشیه از بقیه خطوط صورت گرفت. در زمان‌های نمونه‌برداری از هر کرت آزمایشی تعداد ۲۰ ساقه اصلی به طور تصادفی انتخاب و کف بر شدند. بعد از خشک شدن نمونه‌ها (به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد)، گیاهان به دو قسمت سنبله و ساقه تقسیم شدند. هر ساقه نیز به سه قسمت دم گل آذین (میانگروه اول از بالای ساقه)، ماقبل آخر (میانگروه دوم از بالای ساقه) و میانگروه‌های زیرین (میانگروه‌های پایین‌تر از دم گل آذین و ماقبل آخر) تقسیم و وزن خشک هر میانگروه به تفکیک یادداشت شد. میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از تفاضل وزن هر میانگروه در زمان حداکثر وزن آن و رسیدگی فیزیولوژیک بدست آمد (پاپاکوستا و گاگیانس، ۱۹۹۱). کارایی انتقال مجدد نیز از طریق محاسبه نسبت مواد انتقال یافته به حداکثر وزن میانگروه محاسبه گردید (اهدایی و همکاران، ۲۰۰۶). سهم انتقال مجدد در عملکرد دانه نیز از طریق محاسبه نسبت مواد انتقال یافته از هر میانگروه به عملکرد دانه محاسبه گردید (پاپاکوستا و گاگیانس، ۱۹۹۱؛ نیو و همکاران، ۱۹۹۸؛ اهدایی و همکاران، ۲۰۰۶). در روابط فوق کاهش تنفسی در نظر گرفته نشده است و فرض شده است که تنفس برای ارقام و شرایط محیطی مورد استفاده در این مطالعه یکسان است. اهدایی و وینز (۱۹۹۶) نیز در مطالعات خود در رابطه با تنوع ژنتیکی انتقال مجدد در گندم چنین فرضی را صحیح دانسته‌اند. نمونه‌های برداشت شده پس از خرد و آسیاب کردن برای اندازه‌گیری غلظت قندهای محلول مورد استفاده قرار گرفتند. سنجش غلظت قندهای محلول با استفاده از روش فنل اسید سولفوریک صورت گرفت (هاسید و نیوفیلد، ۱۹۶۴). جهت تهیه محلول‌های استاندارد از غلظت‌های ۰ تا ۱۵۰ میلی‌گرم گلوکز استفاده شد و نتایج بر حسب میلی‌گرم گلوکز بر گرم وزن خشک (mg Glu/g dw) بیان شد. آنالیز داده با استفاده از نرم افزارهای MSTATC و SAS انجام شد. برای مقایسه میانگین، از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد استفاده شد.

این تحقیق در سال زراعی ۸۹-۱۳۸۸ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه رازی کرمانشاه به اجرا در آمد. این منطقه در عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۷ درجه و ۹ دقیقه شرقی واقع شده و ارتفاع آن از سطح دریا ۱۳۱۹ متر است. این پژوهش در قالب طرح کرت‌های خرد شده بر پایه‌ی بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار اجرا گردید. تیمارهای رطوبتی، در کرت‌های اصلی و در دو سطح شامل: آبیاری کامل (شاهد) و قطع آبیاری از مرحله‌ی پرشدن دانه تا زمان رسیدگی (تنش خشکی) در کرت‌های فرعی و چهار ژنوتیپ گندم شامل: رقم مرودشت (حساس به تنش خشکی آخر فصل) و رقم پیشناز و دو لاین گندم (۳۳۶ و DN-11) که در اواخر مرحله‌ی معرفی هستند (به عنوان ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش خشکی) قرار گرفتند. هر کرت شامل ۵ ردیف به طول ۵ متر با فواصل ۲۵ سانتی‌متر بود. به منظور اطمینان از عدم تداخل آبیاری بین دو کرت اصلی ۳ متر فاصله اعمال گردید. میزان بارندگی و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی مورد نظر در شکل ۱ ارائه گردیده است.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال زراعی ۸۹-۱۳۸۸ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه رازی کرمانشاه به اجرا در آمد. این منطقه در عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۷ درجه و ۹ دقیقه شرقی واقع شده و ارتفاع آن از سطح دریا ۱۳۱۹ متر است. این پژوهش در قالب طرح کرت‌های خرد شده بر پایه‌ی بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار اجرا گردید. تیمارهای رطوبتی، در کرت‌های اصلی و در دو سطح شامل: آبیاری کامل (شاهد) و قطع آبیاری از مرحله‌ی پرشدن دانه تا زمان رسیدگی (تنش خشکی) در کرت‌های فرعی و چهار ژنوتیپ گندم شامل: رقم مرودشت (حساس به تنش خشکی آخر فصل) و رقم پیشناز و دو لاین گندم (۳۳۶ و DN-11) که در اواخر مرحله‌ی معرفی هستند (به عنوان ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش خشکی) قرار گرفتند. هر کرت شامل ۵ ردیف به طول ۵ متر با فواصل ۲۵ سانتی‌متر بود. به منظور اطمینان از عدم تداخل آبیاری بین دو کرت اصلی ۳ متر فاصله اعمال گردید. میزان بارندگی و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی مورد نظر در شکل ۱ ارائه گردیده است.

به منظور تخمین قدرت ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در میانگروه‌های ساقه و قدرت انتقال مجدد آنها، از مرحله‌ی گرده‌افشانی نمونه‌برداری‌ها جهت ارزیابی صفات مورد نظر آغاز شد، سپس با فواصل ۷ روزه (۷، ۱۴، ۲۱، ۲۸، ۳۵ و ۴۲) تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک ادامه یافت. در هر کرت دو خط میانی برای ارزیابی



شکل ۱- منحنی آمبروترمیک تغییرات دما و توزیع بارندگی در منطقه کرمانشاه طی سال زراعی ۸۹-۱۳۸۸.

نتایج و بحث

عملکرد دانه

نتایج حاصل از مقایسه میانگین‌های برهمکنش ژنوتیپ در تنش خشکی نشان داد که بین عملکرد دانه‌ی ژنوتیپ‌ها در شرایط شاهد و تنش خشکی تفاوت معنی‌داری دیده می‌شود (جدول ۱). در شرایط شاهد رطوبتی لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 در مقایسه با ارقام پیشتاز و مرودشت میزان عملکرد دانه بالاتری داشتند. بالاتر بودن عملکرد دانه لاین‌ها در این شرایط بیانگر پتانسیل عملکرد و توان بالاتر آنها در بهره‌برداری از شرایط محیطی به ویژه رطوبت خاک می‌باشد. تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در همه ژنوتیپ‌های مورد بررسی گردید. محققین مختلف کاهش عملکرد دانه ارقام گندم را مخصوصاً زمانی که تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه اعمال شده بود، گزارش کرده‌اند (امام، ۱۳۸۳؛ شمسی و همکاران، ۲۰۱۱). یانگ و ژانگ (۲۰۰۶) در همین ارتباط گزارش نمودند که احتمالاً دلیل چنین واکنشی کاهش سرعت فتوسنتزی و پیر شدن سریع برگ‌ها (کاهش قدرت منبع) و کاهش دوره پرشدن دانه باشد. در شرایط تنش خشکی نیز عملکرد دانه‌ی ژنوتیپ‌های مورد بررسی تفاوت معنی‌داری با یکدیگر داشتند. در این شرایط نیز همانند شرایط شاهد، عملکرد دانه‌ی لاین‌ها بیشتر از ارقام مرودشت و پیشتاز بود و لاین DN-11 بیشترین و رقم مرودشت کمترین عملکرد دانه را داشتند. بیشترین درصد کاهش عملکرد مربوط به رقم مرودشت (۴۳ درصد) و کمترین درصد کاهش مربوط به لاین DN-11 (۲۵ درصد) بود (جدول ۱).

با توجه به این که حفظ پتانسیل عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی را می‌توان به عنوان یک معیار فیزیولوژیک مقاومت به تنش خشکی در نظر گرفت (احمدی و همکاران، ۲۰۰۹) لذا به نظر می‌رسد که احتمالاً با توجه به نتایج به دست آمده،

ژنوتیپ‌ها با درصد کاهش بالا و پایین عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه‌ها را می‌توان به ترتیب به عنوان ژنوتیپ‌های حساس و مقاوم به تنش مطرح نمود. بنابراین می‌توان انتظار داشت که احتمالاً در صورت معرفی لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 به کشاورزان و کشت آنها در مناطقی که احتمال بروز تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه‌ها وجود دارد، با ریسک کمتری همراه خواهد بود.

تغییرات وزن خشک ساقه و سنبله

نتایج مقایسات میانگین‌ها (جدول ۱) نشان دادند که تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار وزن خشک سنبله و ساقه در همه ژنوتیپ‌ها گردید. در شرایط شاهد بیشترین و کمترین وزن خشک سنبله و ساقه به ترتیب مربوط به لاین ۳۳۶ و رقم پیشتاز بود و در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 مقادیر بالاتری نسبت به ارقام مرودشت و پیشتاز داشتند.

وزن خشک ساقه در شرایط شاهد و تنش خشکی در ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی به حداکثر مقدار خود رسید (شکل ۲). به جز رقم مرودشت که وزن خشک ساقه در ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی حداکثر بود و از آن پس کاهش یافت. روند کاهش وزن ساقه بیانگر این است که مواد ذخیره شده در مراحل بعدی رشد دانه مورد استفاده گیاه قرار گرفته‌اند. این نتایج با گزارشات محققین دیگر نیز در این زمینه مطابقت دارد (احمدی و همکاران، ۱۳۸۳؛ کروز-آگودا و همکاران، ۲۰۰۰؛ عبدلی و همکاران، ۲۰۱۳). همان‌طور که در شکل ۲ مشاهده می‌شود در هر دو شرایط رطوبتی وزن خشک سنبله از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز پس از آن (دوره تقسیم و توسعه سلول‌های آندوسپرمی دانه) با شیب کم و از آن به بعد با شیب بیشتری افزایش یافت.

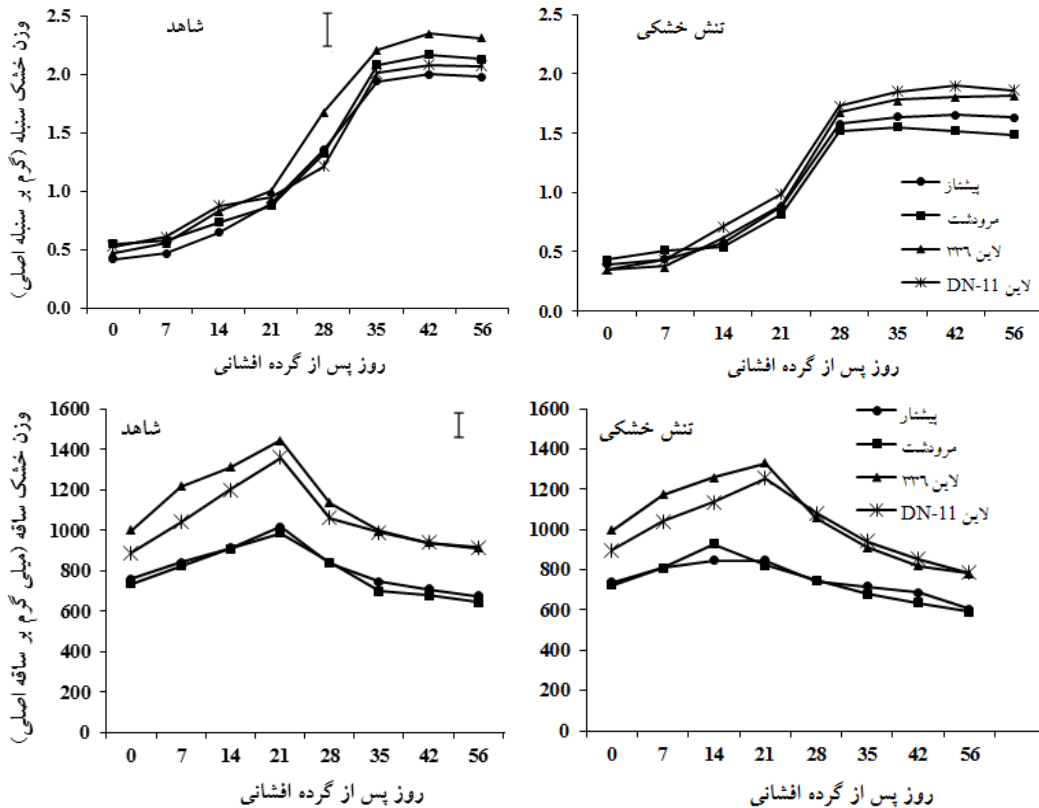
رشد دانه (پرشدن دانه) که با افزایش دمای هوا، تشدید تنش خشکی، پیر شدن تدریجی برگ‌ها و کاهش فتوسنتز جاری برگ-ها همراه است، دوره بحرانی رشد دانه می‌باشد و تعیین کننده وزن نهایی دانه خواهد بود.

در این دوره تجمع مواد فتوسنتزی در دانه حداکثر است (همزمان با کاهش وزن ماده خشک ساقه) و در شرایط شاهد تا ۳۵ روز و در تنش تا ۲۸ روز پس از گرده‌افشانی ادامه یافت. همان‌طور که مشاهده می‌شود در مراحل انتهایی رشد اثر تنش خشکی بر وزن سنبله قابل توجه است. بنابراین به نظر می‌رسد که دوره پایانی

جدول ۱- مقایسه میانگین برهمکنش ژنوتیپ و رژیم رطوبتی بر عملکرد دانه، وزن خشک سنبله و ساقه

ژنوتیپ‌ها	رژیم رطوبتی	عملکرد دانه (گرم بر مترمربع)	وزن خشک سنبله (گرم بر سنبله اصلی)	وزن خشک ساقه (میلی‌گرم بر ساقه اصلی)
پیشناز	شاهد	۶۳۲bc	۱/۲۰c	۸۱۲d
مرودهشت	تنش خشکی	۳۹۵f	۱/۰۳de	۷۵۰e
لاین ۳۳۶	شاهد	۶۰۸c	۱/۳۰b	۷۹۰d
لاین DN-11	تنش خشکی	۳۴۴g	۰/۹۹e	۷۴۳e
	شاهد	۶۹۳a	۱/۴۰a	۱۱۲۰a
	تنش خشکی	۴۴۵e	۱/۱۱d	۱۰۴۲b
	شاهد	۶۶۰ab	۱/۳۱b	۱۰۵۰b
	تنش خشکی	۴۹۵d	۱/۱۱d	۹۹۹c

مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD ($\alpha=0.05$) انجام شده و در هر ستون، اعداد با حروف یکسان با هم تفاوت معنی‌دار ندارند.



شکل ۲- روند تغییرات وزن خشک سنبله و ساقه چهار ژنوتیپ گندم مورد بررسی پس از گرده‌افشانی در شرایط شاهد و تنش خشکی. I: شاخص LSD ($\alpha=0.05$) نشان دهنده تفاوت‌های معنی‌دار می‌باشد

تغییرات وزن خشک و قندهای محلول میانگروه‌های ساقه

میانگروه دم گل آذین: همان‌طور که در شکل ۳ مشاهده می‌شود روند تغییرات وزن خشک با غلظت قندهای محلول دم گل آذین پس از گرده‌افشانی مشابه می‌باشد. در همه‌ی ژنوتیپ‌های مورد بررسی افزایش وزن خشک و غلظت قندهای محلول دم گل آذین پس از گرده‌افشانی در شرایط مطلوب و تنش خشکی تا ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی ادامه یافت به غیر از رقم مرودشت که در شرایط تنش در ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی این صفات به حداکثر رسیدند و از آن پس تا رسیدگی فیزیولوژیک روندی کاهشی داشتند. اعمال تنش خشکی در ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی موجب کاهش حداکثر این مقادیر گردید. شیب کاهش این صفات در شرایط تنش بیشتر از شاهد بود. بنابراین، احتمالاً میزان انتقال مجدد در شرایط تنش بیشتر از شرایط شاهد باشد.

میانگروه ماقبل آخر: وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگروه ماقبل آخر (شکل ۴) همه ژنوتیپ‌ها در شرایط شاهد ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی به حداکثر رسیدند به جز رقم مرودشت که در ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی بود و در شرایط تنش خشکی افزایش غلظت قندهای محلول ارقام مرودشت و پیش‌تاز تا ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی ادامه یافت. در حالی که وزن خشک و غلظت قندهای محلول لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 مشابه با شرایط شاهد روندی افزایشی تا ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی داشتند و از آن پس تا رسیدگی فیزیولوژیک کاهش یافتند. بنابراین در شرایط تنش خشکی مدت زمان ذخیره آسیمیلات‌ها در میانگروه ماقبل آخر لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 بیشتر از ارقام مرودشت و پیش‌تاز بود. این می‌تواند به دلیل بالاتر بودن سرعت فتوسنتز و محتوای آب نسبی لاین‌ها نسبت به این ارقام در

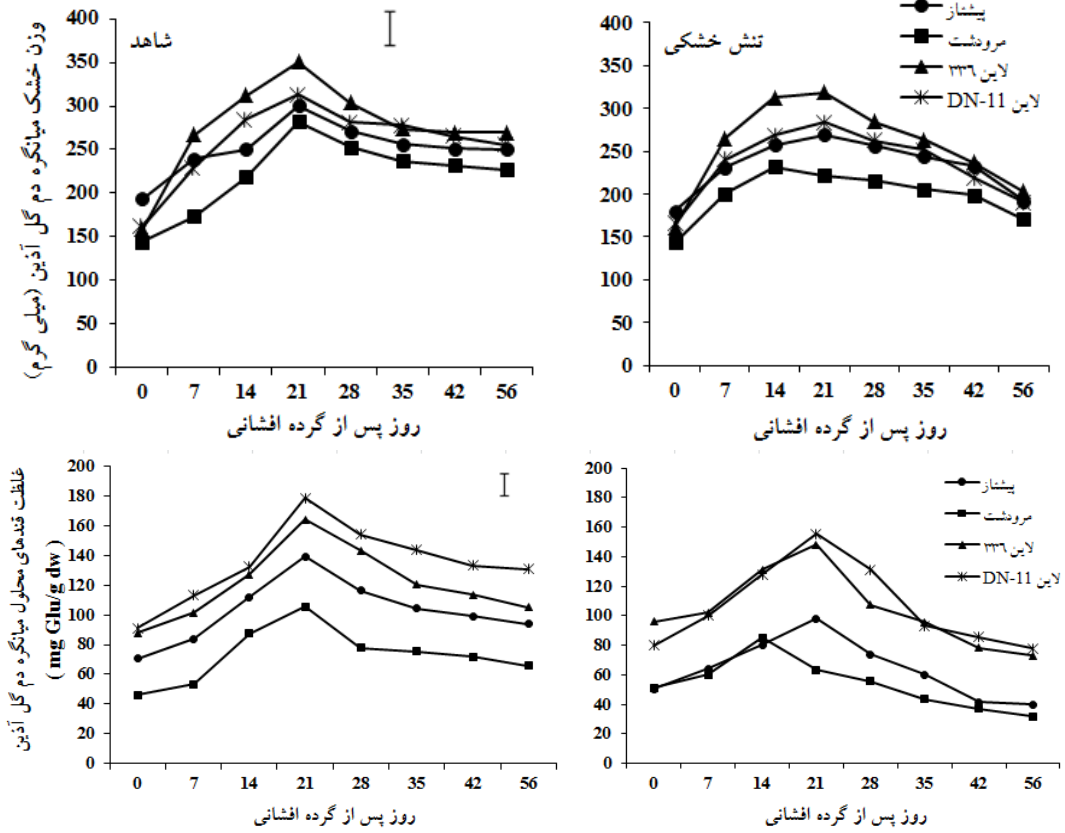
شرایط تنش خشکی باشد. شیب کاهش وزن خشک و غلظت قندهای محلول در شرایط تنش خشکی برای لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 بیشتر از شرایط شاهد بود، شکیبا و همکاران (۱۹۹۶) این کاهش را احتمالاً به دلیل سرعت فتوسنتز پایین‌تر، تنفس بالاتر و یا نیاز مخازن برای آسیمیلات‌ها در تنش خشکی نسبت به شرایط شاهد دانسته‌اند. کاهش وزن خشک و غلظت قندهای محلول ساقه پس از گرده‌افشانی نشان دهنده‌ی انتقال مجدد این ترکیبات به دانه‌هاست و معمولاً زمانی شروع می‌شود که فتوسنتز برگ‌ها قادر به تأمین نیاز مخازن جاری گیاه نباشد (کروز-آگودا و همکاران، ۲۰۰۰). که در این آزمایش نیز انتقال مجدد دم گل آذین و ماقبل آخر رقم مرودشت از سایر ژنوتیپ‌ها زودتر شروع شد، که احتمالاً این مسئله به دلیل حساسیت بیشتر سیستم فتوسنتزی این رقم به تنش خشکی می‌باشد.

میانگروه‌های زیرین: روند تغییرات وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگروه‌های زیرین مشابه با میانگروه‌های دم گل آذین و ماقبل آخر بود (شکل ۵). در شرایط شاهد همه‌ی ژنوتیپ‌ها در ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی به حداکثر وزن خشک و غلظت قندهای محلول در میانگروه‌های زیرین رسیدند اما زمان رسیدن به این حداکثر برای ارقام مرودشت و پیش‌تاز در شرایط تنش خشکی ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی بود. راوسون و ایوانز (۱۹۷۱) در بررسی ارقام مختلف گندم عنوان کردند که میانگروه‌های مختلف حداکثر وزن خود را در زمان‌های متفاوت به دست آوردند. همبستگی عملکرد دانه با حداکثر وزن خشک و غلظت قندهای محلول در میانگروه‌های زیرین مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۶).

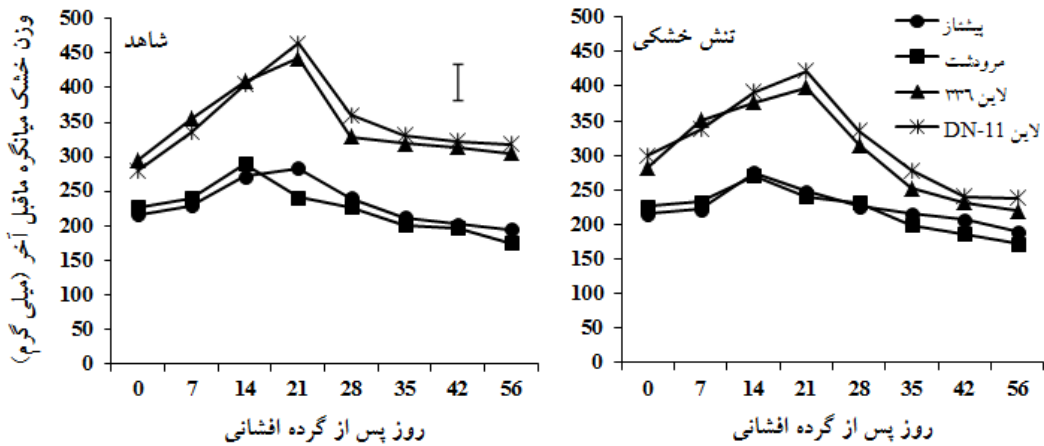
جدول ۲- مقایسه میانگین برهمکنش ژنوتیپ و رژیم رطوبتی بر وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگروه‌های مختلف ساقه

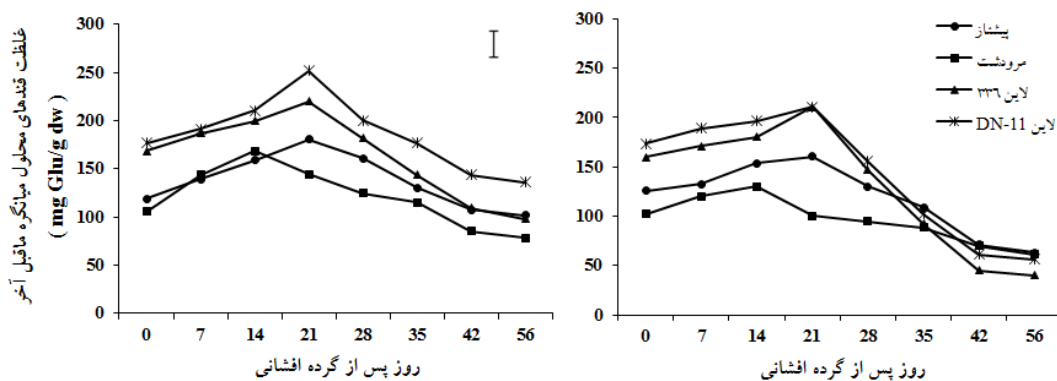
ژنوتیپ‌ها	رژیم رطوبتی	وزن خشک میانگروه‌ها			غلظت قندهای محلول میانگروه‌ها		
		دم گل آذین	ماقبل آخر	میانگروه‌های زیرین	دم گل آذین	ماقبل آخر	میانگروه‌های زیرین
		(میلی‌گرم بر ساقه اصلی)			(میلی‌گرم گلوکز بر گرم وزن خشک)		
پیش‌تاز	شاهد	۲۵۱b	۲۳۱d	۳۲۹de	۱۰۱c	۱۳۷c	۱۳۹d
	تنش خشکی	۲۳۲c	۲۲۲d	۲۹۰f	۶۳/۵e	۱۱۸d	۱۱۴e
مرودشت	شاهد	۲۲۰d	۲۲۴d	۳۴۴d	۷۲/۳d	۱۲۰d	۱۳۹d
	تنش خشکی	۱۹۸e	۲۱۹d	۳۲۰e	۳۳۶/۳f	۹۵/۸e	۱۲۵e
لاین ۳۳۶	شاهد	۲۷۵a	۳۴۶a	۴۹۸a	۱۲۰b	۱۶۳b	۲۸۰a
	تنش خشکی	۲۵۵b	۳۰۳c	۴۷۹b	۱۰۳c	۱۲۲d	۲۶۰b
لاین DN-11	شاهد	۲۵۸b	۳۵۲a	۴۳۹c	۱۳۴a	۱۸۵a	۲۴۸b
	تنش خشکی	۲۳۵c	۳۲۰b	۴۴۰c	۱۰۶c	۱۴۱c	۲۲۲c

مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD ($\alpha=0.05$) انجام شده و در هر ستون، اعداد با حروف یکسان با هم تفاوت معنی‌دار ندارند.

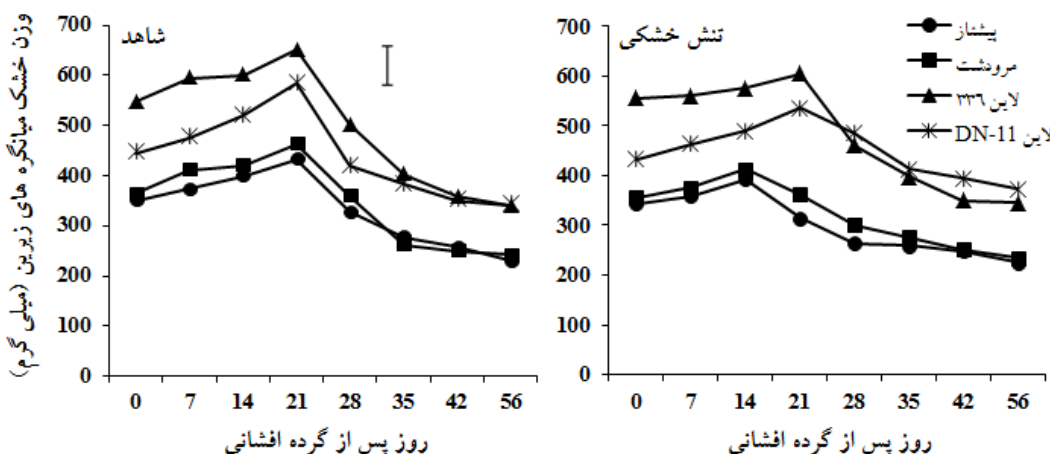


شکل ۳- روند تغییرات وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگه دم گل آذین چهار ژنوتیپ گندم مورد بررسی پس از گرده افشانی در شرایط شاهد و تنش خشکی. I: شاخص LSD ($\alpha=0.05$) نشان دهنده تفاوت‌های معنی‌دار می‌باشد





شکل ۴- روند تغییرات وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگه ماقبل آخر چهار ژنوتیپ گندم مورد بررسی پس از گرده افشانی در شرایط شاهد و تنش خشکی. I: شاخص LSD ($\alpha=0.05$) نشان دهنده تفاوت‌های معنی‌دار می‌باشد



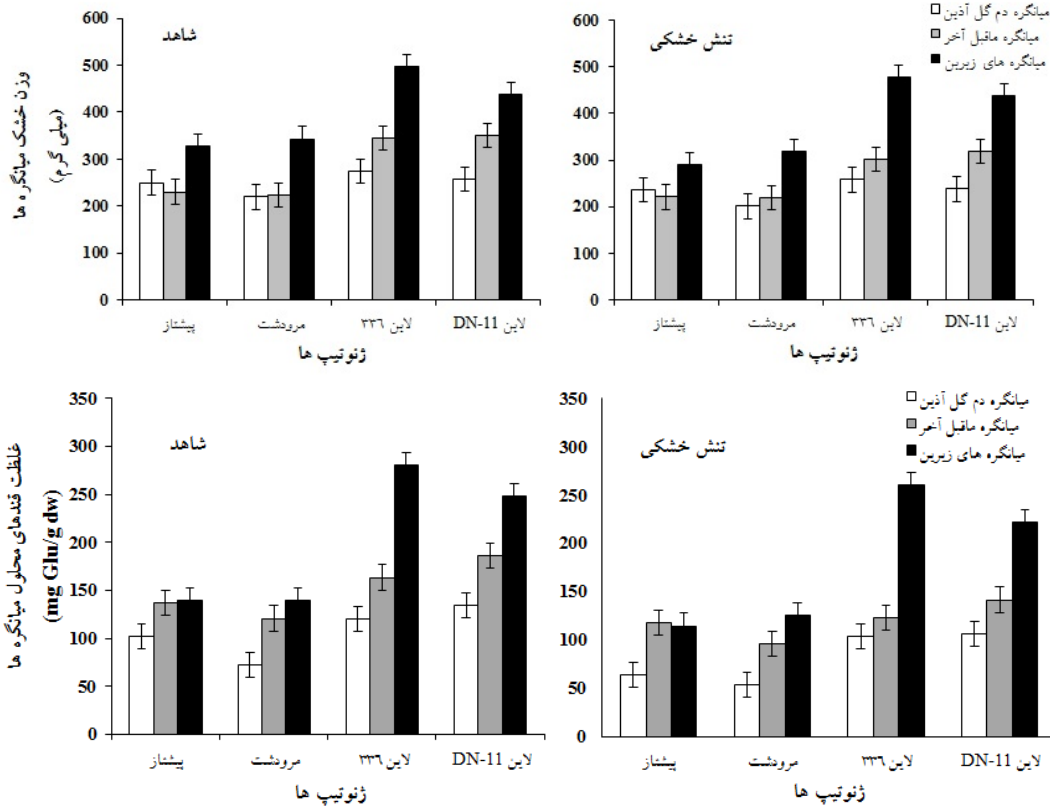
شکل ۵- روند تغییرات وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگه‌های زیرین چهار ژنوتیپ گندم مورد بررسی پس از گرده افشانی در شرایط شاهد و تنش خشکی. I: شاخص LSD ($\alpha=0.05$) نشان دهنده تفاوت‌های معنی‌دار می‌باشد

لاین ۳۳۶ و رقم مرودشت به ترتیب بیشتر و کمتر از دیگر ژنوتیپ‌ها بود. در حالی که بر اساس روش آزمایشگاهی اندازه-گیری غلظت قندهای محلول جهت بررسی انتقال مجدد، بیشترین مقدار غلظت قندهای محلول این میانگه‌ها مربوط به

مقایسه وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگه‌های ساقه طبق نتایج مقایسه میانگین (جدول ۲) در شرایط شاهد و تنش خشکی بر اساس نتایج حاصل از روش اندازه‌گیری وزنی انتقال مجدد، وزن خشک میانگه‌های دم گل آذین و ماقبل آخر

دیگر بودند. احتمالاً ژنوتیپ‌هایی با مقادیر بالاتر این صفات از پتانسیل انتقال مجدد بالاتری هم برخوردارند.

لاین DN-11 بود. همچنین در هر دو شرایط رطوبتی وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگروه‌های زیرین در لاین ۳۳۶ به طور معنی‌داری بیشتر و در رقم پیشتاز کمتر از دو ژنوتیپ



شکل ۶- مقایسه وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگروه‌های ساقه در شرایط شاهد و تنش خشکی. I: میزان اشتباه معیار (SE)

میانگروه‌ها به طور معنی‌داری از دم گل آذین بیشتر بود. گزارشات مختلفی نیز به بالاتر بودن وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگروه‌های زیرین و ماقبل آخر نسبت به دم گل آذین اشاره کرده‌اند (مقصودی و اسلامی، ۲۰۱۱؛ عبدلی و همکاران، ۲۰۱۳). تفاوت‌های موجود بین میانگروه‌ها از نظر وزن خشک و غلظت قندهای محلول می‌تواند به دلیل تفاوت در دوره‌ی رشد و در نتیجه تجمع مواد فتوسنتزی در میانگروه‌ها باشد. به عنوان مثال میانگروه دم گل آذین تا بعد از گلدهی و زمانی که رشد آن کامل نشده است کربوهیدرات‌ها در آن ذخیره نمی‌شود، بنابراین مقادیر ذخایر آن از سایر میانگروه‌ها پایین‌تر است.

مقایسه میانگین‌های وزن خشک و غلظت قندهای محلول میانگروه‌ها پس از گرده‌افشانی در شکل ۶ نشان داده شده است. همان‌طور که ملاحظه می‌شود در شرایط شاهد و تنش خشکی وزن خشک میانگروه‌های زیرین همه ژنوتیپ‌ها به طور معنی‌داری از میانگروه‌های ماقبل آخر و دم گل آذین بالاتر بود. در میان ژنوتیپ‌های مورد بررسی غلظت قندهای محلول میانگروه‌های زیرین لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 در شرایط شاهد و تنش خشکی به طور معنی‌داری از سایر میانگروه‌ها بالاتر بود و پس از آن میانگروه ماقبل آخر قرار داشت، اما در ارقام مرودشت و پیشتاز بین غلظت قندهای محلول میانگروه‌های زیرین و ماقبل آخر تفاوت معنی‌داری وجود نداشت. ولی غلظت قندهای محلول این

جدول ۳- مقایسه میانگین اثر ساده ژنوتیپ بر طول میانگره‌های ساقه و نسبت طول آنها به ارتفاع گیاه

ژنوتیپ‌ها	طول میانگره‌ها			نسبت طول میانگره‌ها به ارتفاع گیاه		
	دم گل آذین	ماقبل آخر زیرین	میانگره‌های زیرین	ارتفاع گیاه	دم گل آذین	ماقبل آخر زیرین
	(سانتی‌متر)				(درصد)	
پیشناز	۳۸/۳a	۱۹/۷b	۲۲/۵b	۸۹/۸a	۴۳a	۲۲a
مرودرشت	۳۴/۳b	۲۲/۶a	۲۲/۴b	۸۸/۲a	۳۹b	۲۵a
لاین ۳۳۶	۳۴/۶b	۲۱/۵ab	۲۲/۴b	۸۸/۲a	۳۹b	۲۴a
لاین DN-11	۳۲/۳c	۲۳/۳a	۲۶/۷a	۹۱/۴a	۳۵c	۲۶a

مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD ($\alpha=0.05$) انجام شده و در هر ستون، اعداد با حروف یکسان با هم تفاوت معنی‌دار ندارند. ارتفاع گیاه: فاصله بین سطح زمین تا سنبلچه انتهایی (به عبارت دیگر مجموع طول میانگره‌های ساقه به‌همراه سنبله).

طول میانگره‌های ساقه

توانایی ساقه در ذخیره مواد فتوسنتزی بستگی به ارتفاع ساقه و وزن مخصوص آن دارد (اهدایی و همکاران، ۲۰۰۶؛ عبدلی و همکاران، ۲۰۱۳). تنش خشکی اثر معنی‌داری بر طول میانگره‌ها و ارتفاع گیاه نداشت، علت عدم اثر معنی‌دار تنش خشکی بر طول ساقه احتمالاً به دلیل تکمیل شدن رشد میانگره‌ها در زمان شروع تنش خشکی است. تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها از نظر ارتفاع گیاه وجود نداشت، اما از نظر طول میانگره‌ها متفاوت بودند (جدول ۳) به طوری که طول دم گل آذین رقم پیشناز و لاین DN-11 به ترتیب بیشتر و کمتر از بقیه ژنوتیپ‌ها بود. کمترین طول میانگره ماقبل آخر در رقم پیشناز مشاهده شد و بین دیگر ژنوتیپ‌ها از این نظر تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. طول میانگره‌های زیرین لاین DN-11 به طور معنی‌داری از دیگر ژنوتیپ‌ها بیشتر بود. از نظر تسهیم طول ساقه به میانگره‌های مختلف (جدول ۳) در همه‌ی ژنوتیپ‌های مورد بررسی میانگره دم گل آذین بیشترین سهم را در تشکیل ارتفاع گیاه داشت. همچنین مشارکت میانگره‌های زیرین بیشتر از میانگره ماقبل آخر بود. این نتایج موافق با نتایج جودی و همکاران (۱۳۸۹) است. همبستگی طول میانگره با عملکرد دانه و همچنین با حداکثر وزن و قندهای محلول آن مثبت ولی غیر معنی‌دار بود (جدول ۶). اما همبستگی منفی و معنی‌داری بین طول دم گل آذین با حداکثر وزن ماقبل آخر و میانگره‌های زیرین وجود داشت. این نتیجه بیانگر این است که احتمالاً افزایش طول دم گل آذین سهم ذخایر در سایر میانگره‌ها را کاهش خواهد داد.

مقدار و کارایی انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول

میانگره‌های ساقه

میانگره دم گل آذین: اثر تنش خشکی و ژنوتیپ بر انتقال مجدد و کارایی ماده خشک و قندهای محلول دم گل آذین معنی‌دار بود. انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول دم گل آذین همه ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش بیشتر از شاهد بود ولی این تفاوت‌ها برای رقم مرودرشت و لاین ۳۳۶ معنی‌دار نبود (جدول ۴). بیشترین میزان انتقال مجدد مربوط به لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 در شرایط تنش خشکی و کمترین مقدار نیز مربوط به ارقام مرودرشت و پیشناز در شرایط شاهد بود. تنش خشکی کارایی انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول را در همه ژنوتیپ‌ها به طور معنی‌داری افزایش داد (جدول ۵). بیشترین و کمترین کارایی انتقال مجدد ماده خشک به ترتیب مربوط به لاین ۳۳۶ (۳۳٪) در شرایط تنش خشکی و رقم پیشناز (۱۶٪) در شرایط شاهد بود. به طور کلی رقم پیشناز (۶۳٪) در شرایط تنش خشکی بیشترین و لاین DN-11 (۲۶٪) در شرایط شاهد رطوبتی کمترین کارایی انتقال مجدد قندهای محلول را داشتند. اهدایی و همکاران (۲۰۰۶) در همین ارتباط اظهار داشتند که تنش خشکی کارایی انتقال مجدد ماده خشک در دم گل آذین را به میزان ۶۵٪ و قندهای محلول را به میزان ۳۲٪ افزایش داد. همبستگی مثبت و معنی‌داری بین انتقال مجدد ماده خشک دم گل آذین با حداکثر وزن آن وجود داشت، همچنین رابطه بسیار نزدیکی بین میزان انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول دم گل آذین با کارایی آنها مشاهده شد (جدول ۶). جودی و همکاران (۱۳۸۹) نیز نتایج مشابهی را گزارش کردند. ضریب همبستگی بین کارایی انتقال مجدد قندهای محلول از دم گل آذین با عملکرد و حداکثر غلظت قندهای محلول این میانگره منفی و معنی‌دار بود. این

قندهای محلول میانگروه‌های زیرین در روش اندازه‌گیری قندهای محلول داشت و بین ژنوتیپ‌ها از نظر انتقال مجدد قندهای محلول تفاوت معنی‌داری وجود داشت (جدول ۴ و ۵). انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول میانگروه‌های زیرین همه ژنوتیپ‌ها به جز رقم پیشناز در شرایط شاهد به طور معنی‌داری بیشتر از تنش بود (جدول ۴). این نتایج موافق با نتایج اهدایی و همکاران (۲۰۰۶) و مغایر با گزارش طوسی‌مجرد و قنادها (۱۳۸۵) است. بیشترین میزان انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول مربوط به لاین ۳۳۶ در شرایط شاهد بود و ارقام مرودشت و پیشناز در شرایط تنش کمترین مقدار را داشتند. ژنوتیپ‌ها از نظر کارایی انتقال مجدد ماده خشک در هر دو شرایط رطوبتی تقریباً مشابه بودند، اما بین ژنوتیپ‌ها از نظر کارایی انتقال مجدد قندهای محلول تفاوت معنی‌داری مشاهده شد (جدول ۵). کارایی انتقال مجدد قندهای محلول در شرایط شاهد بیشتر از تنش خشکی بود و این تفاوت در مورد رقم مرودشت و لاین ۳۳۶ معنی‌دار بود. رقم مرودشت در شرایط شاهد رطوبتی بیشترین و لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 در شرایط تنش خشکی کمترین میزان کارایی انتقال مجدد قندهای محلول از میانگروه‌های زیرین را داشتند. علیرغم این که میزان انتقال مجدد قندهای محلول میانگروه‌های زیرین رقم مرودشت در شرایط شاهد رطوبتی با لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 در تنش خشکی تفاوت معنی‌داری نداشت اما میزان کارایی انتقال مجدد قندهای محلول میانگروه‌های زیرین رقم مرودشت به طور معنی‌داری بالاتر از لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 در شرایط تنش خشکی بود، زیرا به طور کلی میزان قندهای محلول ذخیره شده در میانگروه‌های زیرین رقم مرودشت کمتر از لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 بود اما این رقم با کارایی بالاتری همین مقدار کم را به دانه‌های در حال رشد منتقل می‌نماید. انتقال مجدد ماده خشک میانگروه‌های زیرین با حداکثر وزن آنها، همچنین با عملکرد دانه و کارایی انتقال مجدد ماده خشک همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت (جدول ۶). پاپاکوستا و گایاناس (۱۹۹۱) نیز اظهار داشته‌اند که کارایی انتقال مجدد ماده خشک، به وزن خشک ساقه در مرحله گرده‌افشانی (حداکثر وزن ساقه) بستگی دارد، به طوری که وزن خشک بیشتر ساقه در گرده‌افشانی به سهم بیشتر ماده خشک انتقال یافته از آن به دانه‌ها منتهی می‌شود.

همبستگی نشان می‌دهد که با کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی کارایی میانگروه دم گل آذین در انتقال ذخایر افزایش یافته است، به عبارت دیگر افزایش کارایی میانگروه دم گل آذین در آن جهتی بوده که کاهش عملکرد دانه را در شرایط تنش خشکی تا حدی جبران نماید ولی به طور کامل نتوانسته جلوی کاهش عملکرد دانه را در این شرایط بگیرد. این نتایج با گزارش احمدی و همکاران (۱۳۸۳) مطابقت داشت.

میانگروه ماقبل آخر: برهمکنش تنش و ژنوتیپ بر انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول میانگروه ماقبل آخر معنی‌دار بود (جدول ۴ و ۵). انتقال مجدد قندهای محلول در میانگروه ماقبل آخر همه ژنوتیپ‌ها به جز رقم مرودشت در شرایط تنش به طور معنی‌داری از شاهد بیشتر بود (جدول ۴). بیشترین انتقال مجدد ماده خشک از میانگروه ماقبل آخر در لاین ۳۳۶ و در شرایط تنش خشکی دیده شد و دیگر ژنوتیپ‌ها از این نظر در هر دو شرایط رطوبتی تفاوت معنی‌داری نداشتند. بیشترین میزان انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول مربوط به لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 و کمترین نیز متعلق به رقم مرودشت در شرایط تنش بود. تنش خشکی کارایی انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول ماقبل آخر را در لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 افزایش داد ولی در مورد ارقام مرودشت و پیشناز چنین نبود. بیشترین کارایی انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول مربوط به لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 در شرایط تنش و کمترین نیز مربوط به لاین DN-11 در شرایط شاهد و رقم مرودشت در تنش بود. افزایش کارایی انتقال مجدد در میانگروه ماقبل آخر توسط مقصودی و اسلامی (۲۰۱۱) نیز در شرایط تنش خشکی گزارش شده است. انتقال مجدد ماده خشک ماقبل آخر با حداکثر وزن آن همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت اما با طول میانگروه دم گل آذین همبستگی آن منفی بود (جدول ۶). چنین نتیجه‌ای نشان‌دهنده این است که احتمالاً با افزایش طول دم گل آذین نقش میانگروه ماقبل آخر برای انتقال مجدد ذخایر کاهش می‌یابد. کارایی انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول ماقبل آخر نیز با انتقال مجدد آنها همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت.

میانگروه‌های زیرین: اثر تنش خشکی بر میزان و کارایی انتقال مجدد ماده خشک در روش اندازه‌گیری وزنی میانگروه‌های زیرین معنی‌دار نبود، اما اثر معنی‌داری بر انتقال مجدد و کارایی

جدول ۴- مقایسه میانگین برهمکنش ژنوتیپ و رژیم رطوبتی بر انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول میانگروه‌های ساقه

انتقال مجدد						رژیم رطوبتی	ژنوتیپ‌ها
قندهای محلول			ماده خشک				
میانگروه‌های زیرین	ماقبل آخر	دم گل آذین	میانگروه‌های زیرین	ماقبل آخر	دم گل آذین		
(میلی‌گرم گلوکز بر گرم وزن خشک)			(میلی‌گرم)				
۱۵۰de	۷۸۳ef	۴۰۷d	۲۰۳bc	۹۸/۱۷de	۴۸/۱d	شاهد	پیشناز
۱۳۵e	۹۷/۵cd	۶۰/۶bc	۱۶۸c	۸۷/۳۳e	۷۵/۸bc	تنش خشکی	
۲۰۸bc	۹۰/۰de	۳۶/۶d	۲۲۱bc	۱۱۲/۱d	۵۲/۷d	شاهد	مروودشت
۱۴۵de	۶۸/۷f	۵۱/۳cd	۱۷۸c	۷۷/۷۷e	۵۹/۸cd	تنش خشکی	
۲۸۸a	۱۲۲b	۵۹/۰bc	۳۱۱a	۱۳۶/۰c	۷۸/۹b	شاهد	لاین ۳۳۶
۱۸۰cd	۱۷۱a	۷۵/۳ab	۲۶۰ab	۱۷۵/۸a	۱۰۷a	تنش خشکی	
۲۳۰b	۶۱۱bc	۴۶/۵cd	۲۴۲b	۱۴۴/۰bc	۵۵/۴d	شاهد	لاین DN-11
۱۹۰c	۱۶۵a	۸۰/۲a	۲۱۱bc	۱۶۲/۸ab	۹۱/۷ab	تنش خشکی	

مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD ($\alpha=0.05$) انجام شده و در هر ستون، اعداد با حروف یکسان با هم تفاوت معنی‌دار ندارند.

جدول ۵- مقایسه میانگین برهمکنش ژنوتیپ و رژیم رطوبتی بر کارایی انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول میانگروه‌های ساقه

کارایی انتقال مجدد						رژیم رطوبتی	ژنوتیپ‌ها
قندهای محلول			ماده خشک				
میانگروه‌های زیرین	ماقبل آخر	دم گل آذین	میانگروه‌های زیرین	ماقبل آخر	دم گل آذین		
(درصد)			(درصد)				
۶۷/۵bc	۴۱/۱c	۳۶/۳c	۴۶/۹a	۳۳/۶bc	۱۵/۹d	شاهد	پیشناز
۷۴/۹b	۶۰/۹bc	۶۳/۱a	۴۲/۷a	۳۴/۳bc	۲۶/۱b	تنش خشکی	
۸۷/۱a	۵۱/۷c	۳۸/۱c	۴۷/۹a	۳۸/۹ab	۱۸/۷cd	شاهد	مروودشت
۷۳/۳b	۳۳/۷c	۵۸/۳ab	۴۳/۱a	۳۱/۰c	۲۴/۵b	تنش خشکی	
۷۰/۷b	۵۶/۰c	۳۵/۹c	۴۷/۷a	۳۰/۸c	۲۲/۶bc	شاهد	لاین ۳۳۶
۵۱/۲d	۹۰/۲a	۳۳/۱b	۴۳/۱a	۴۴/۵a	۳۲/۹a	تنش خشکی	
۶۷/۵bc	۴۶/۲c	۲۶/۱d	۴۱/۲a	۳۱/۳c	۱۷/۹d	شاهد	لاین DN-11
۵۹/۵cd	۷۸/۷ab	۵۰/۸b	۳۹/۶a	۳۹/۱ab	۳۰/۸a	تنش خشکی	

مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD ($\alpha=0.05$) انجام شده و در هر ستون، اعداد با حروف یکسان با هم تفاوت معنی‌دار ندارند.

مقایسه انتقال مجدد ماده خشک و غلظت قندهای محلول میانگروه‌ها

میزان انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول میانگروه‌ها در هر دو شرایط رطوبتی به طور معنی‌داری از سایر میانگروه‌ها بالاتر بود و میانگروه‌های ماقبل آخر و دم گل آذین در رده‌های بعدی از این نظر قرار داشتند (شکل ۷). البته تفاوت بین انتقال مجدد قندهای محلول از میانگروه ماقبل آخر و دم گل آذین ارقام پیشناز و مروودشت در شرایط تنش خشکی معنی‌دار نبود. این مساله احتمالاً به دلیل افزایش بیشتر انتقال مجدد قندهای

محلول دم گل آذین در شرایط تنش خشکی می‌باشد. این نتایج موافق با گزارش‌های تاکاهاشی و همکاران (۲۰۰۱) و واردلاو و ویلنبریک (۱۹۹۴) است. اهدافی و همکاران (۲۰۰۶) دلیل بالا بودن مقدار آزادسازی مواد از میانگروه‌های زیرین را پتانسیل بالای این میانگروه‌ها برای تجمع مواد فتوسنتزی به خصوص قبل از گرده‌افشانی بیان کرده‌اند. بنابراین بالا بودن پتانسیل ذخیره‌سازی در میانگروه‌های زیرین منجر به ذخیره بیشتر قندهای محلول در شرایط مطلوب آب و هوایی شده و در مراحل انتهایی رشد از طریق انتقال مجدد به دانه‌های در حال رشد به تشکیل عملکرد

ماده خشک و قندهای محلول این میانگه‌ها نسبت به میانگه‌های دم گل آذین و ماقبل آخر بیشتر بود. در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 با مقدار بیشتر تجمع ماده خشک و حجم بیشتر انتقال مجدد قندهای محلول به دانه‌های در حال رشد، کمتر از ارقام مرودشت و پیشتاز در معرض اثرات نامطلوب تنش خشکی انتهایی فصل رشد قرار گرفتند و عملکرد دانه آنها در این شرایط بالاتر بود. در نهایت با توجه به مجموع نتایج به دست آمده، لاین DN-11 با انتقال مجدد بیشتر ذخایر ساقه در شرایط تنش خشکی، کاهش عملکرد کمتری در شرایط اعمال تنش خشکی نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها نشان داد. بنابراین کشت این ژنوتیپ در مناطقی که احتمال وقوع تنش خشکی در انتهایی فصل رشد وجود دارد با ریسک کمتری همراه خواهد بود.

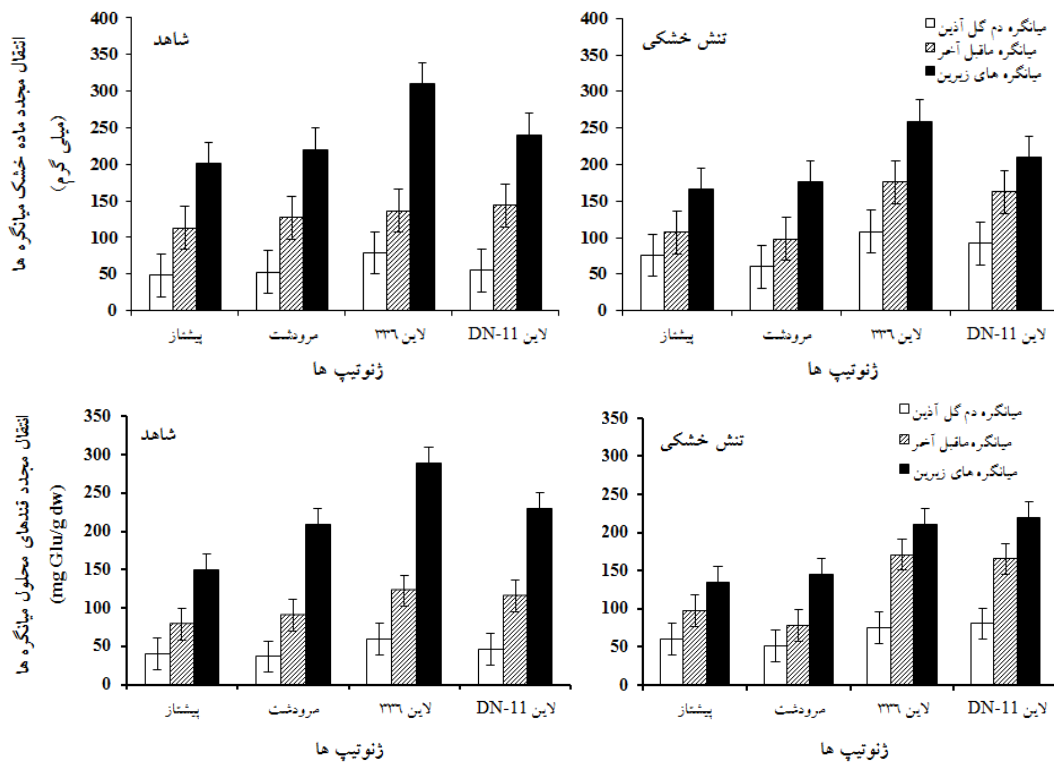
سپاسگزاری

از دانشگاه رازی کرمانشاه بدلیل حمایت مالی و فراهم نمودن امکانات سپاسگزاری می‌شود.

کمک می‌کند. در این آزمایش وجود ارتباط مثبت و معنی‌دار بین انتقال مجدد از میانگه‌های زیرین با عملکرد دانه، نشان‌دهنده مشارکت فعالانه این میانگه‌ها در پر کردن دانه‌ها به خصوص در شرایط تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه‌ها می‌باشد. با توجه به نتایج به دست آمده مشخص شد ظرفیت لاین‌های ۳۳۶ و DN-11 برای استفاده از ذخایر ساقه و انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال رشد در مقایسه با رقم حساس مرودشت بیشتر بود، در مجموع کاهش عملکرد دانه در شرایط اعمال تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه‌ها در ژنوتیپ‌های مورد بررسی نشان داد که این مقدار افزایش میزان انتقال مجدد قندهای محلول در این ژنوتیپ‌ها جهت جبران افت عملکرد دانه ناشی از کاهش سرعت فتوسنتز جاری در مرحله پرشدن دانه‌ها کافی نیست.

نتیجه‌گیری

در مجموع بررسی خصوصیات مربوط به ذخایر ساقه و انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال رشد نیز نشان داد که میانگه‌های زیرین از پتانسیل بالاتری برای ذخیره مواد فتوسنتزی قبل و بعد از گرده‌افشانی برخوردار بودند، و مقادیر انتقال مجدد



شکل ۷- مقایسه انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول میانگه‌های ساقه در شرایط شاهد و تنش خشکی. I. میزان اشتباه معیار (SE)

جدول ۶- بررسی ضرایب همبستگی بین صفات مرتبط با انتقال مجدد ماده خشک و قندهای محلول از میانگروه‌های مختلف ساقه به دانه در ژنوتیپ‌های مختلف گندم نان

متغیر	-	(۱)	(۲)	(۳)	(۴)	(۵)	(۶)	(۷)	(۸)	(۹)	(۱۰)	(۱۱)	(۱۲)	(۱۳)	(۱۴)
(۱) عملکرد دانه	ماده خشک (وزن)	۱													
	غلظت قندهای محلول	۱													
(۲) حداکثر میانگروه دم گل آذین	ماده خشک (وزن)	۰/۶۰**	۱												
	غلظت قندهای محلول	۰/۶۹**	۱												
(۳) حداکثر میانگروه ماقبل آخر	ماده خشک (وزن)	۰/۴۴*	۰/۶۸**	۱											
	غلظت قندهای محلول	۰/۶۲**	۰/۷۹**	۱											
(۴) حداکثر میانگروه‌های زیرین	ماده خشک (وزن)	۰/۵۷**	۰/۷۶**	۰/۸۲**	۱										
	غلظت قندهای محلول	۰/۴۳*	۰/۸۱**	۰/۷۰**	۱										
(۵) انتقال مجدد میانگروه دم گل آذین	ماده خشک (وزن)	۰/۳۲	۰/۴۲*	۰/۳۵	۰/۳۸	۱									
	غلظت قندهای محلول	۰/۳۸	۰/۱۵	-۰/۰۳	۰/۴۳*	۱									
(۶) انتقال مجدد میانگروه ماقبل آخر	ماده خشک (وزن)	۰/۲۴	۰/۶۲**	۰/۷۹**	۰/۷۹**	۰/۵۷**	۱								
	غلظت قندهای محلول	۰/۲۰	۰/۵۰*	۰/۳۲	۰/۶۸**	۰/۶۱**	۱								
(۷) انتقال مجدد میانگروه‌های زیرین	ماده خشک (وزن)	۰/۵۱*	۰/۶۳**	۰/۵۴**	۰/۸۲**	۰/۳۵	۰/۵۲**	۱							
	غلظت قندهای محلول	۰/۶۲**	۰/۶۰**	۰/۶۸**	۰/۷۴**	-۰/۰۱	۰/۳۰	۱							
(۸) کارایی انتقال مجدد میانگروه دم گل آذین	ماده خشک (وزن)	-۰/۵۳**	۰/۱۵	۰/۱۸	۰/۱۷	۰/۹۵**	۰/۴۳*	۰/۱۸	۱						
	غلظت قندهای محلول	-۰/۸۷**	-۰/۶۸**	-۰/۶۳**	-۰/۳۹	۰/۵۶**	۰/۰۱	-۰/۵۸**	۱						
(۹) کارایی انتقال مجدد میانگروه ماقبل آخر	ماده خشک (وزن)	-۰/۱۶	۰/۲۴	۰/۰۶	۰/۲۶	۰/۵۴**	۰/۶۴**	۰/۱۳	۰/۵۱*	۱					
	غلظت قندهای محلول	-۰/۳۸	۰/۰۵	-۰/۲۰	۰/۳۳	۰/۶۷**	۰/۸۳**	-۰/۰۶	۰/۴۲*	۱					
(۱۰) کارایی انتقال مجدد میانگروه‌های زیرین	ماده خشک (وزن)	۰/۲۵	۰/۰۹	-۰/۱۴	۰/۱۵	۰/۰۳	-۰/۱۰	۰/۶۵**	۰/۰۱	-۰/۰۵	۱				
	غلظت قندهای محلول	۰/۱۳	-۰/۴۸*	-۰/۲۶	-۰/۵۷	-۰/۶۳**	-۰/۶۷**	۰/۰۵	-۰/۱۲	-۰/۵۷**	۱				
(۱۱) طول میانگروه دم گل آذین	ماده خشک (وزن)	۰/۰۱	۰/۰۱	-۰/۴۶*	-۰/۴۸*	-۰/۲۵	-۰/۵۷**	-۰/۲۵	-۰/۲۹	-۰/۲۹	۰/۱۷	۱			
	غلظت قندهای محلول	۰/۰۱	-۰/۲۶	-۰/۰۷	-۰/۳۶	-۰/۳۶	-۰/۴۱*	-۰/۱۸	-۰/۳۲	-۰/۳۲	۰/۳۰	۱			
(۱۲) طول میانگروه ماقبل آخر	ماده خشک (وزن)	۰/۱۳	-۰/۰۵	۰/۳۳	۰/۳۲	-۰/۰۲	۰/۲۷	۰/۱۹	۰/۰۵	-۰/۰۳	-۰/۴۴*	۱			
	غلظت قندهای محلول	۰/۱۳	۰/۱۷	۰/۱۱	۰/۲۵	۰/۰۲	۰/۳۷	۰/۰۱	۰/۲۲	-۰/۰۴	-۰/۴۴*	۱			
(۱۳) طول میانگروه‌های زیرین	ماده خشک (وزن)	۰/۰۷	۰/۰۶	۰/۴۱*	۰/۱۸	۰/۰۶	۰/۳۵	-۰/۱۰	۰/۰۷	۰/۰۸	-۰/۳۹	۰/۲۲	۱		
	غلظت قندهای محلول	۰/۰۷	۰/۳۸	۰/۳۵	۰/۲۵	۰/۱۴	۰/۳۷	۰/۱۲	۰/۱۲	-۰/۲۴	-۰/۳۵	۰/۲۲	۱		
(۱۴) ارتفاع گیاه	ماده خشک (وزن)	۰/۰۶	۰/۰۹	۰/۲۰	-۰/۰۵	-۰/۰۳	-۰/۰۱	۰/۲۰	-۰/۰۵	-۰/۲۰	۰/۲۷	۰/۳۴	۰/۵۲**	۱	
	غلظت قندهای محلول	۰/۰۶	۰/۲۰	۰/۲۸	۰/۱۰	-۰/۰۷	۰/۰۷	۰/۰۵	-۰/۰۱	-۰/۰۳	۰/۲۶	۰/۳۴	۰/۵۲**	۱	

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

منابع

- احمدی، ع.، ع. سی و سه مرده و ع. زالی. ۱۳۸۳. مقایسه توان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی و سهم آنها در عملکرد در چهار رقم گندم در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی. مجله علوم کشاورزی ایران. ۳۵(۴): ۹۲۱-۹۳۱.
- امام، ی. ۱۳۸۳. زراعت غلات. انتشارات دانشگاه شیراز. ۱۶۰ صفحه.
- جودی، م.، ع. احمدی، و. محمدی، ع. عباسی، ح. محمدی، م. اسماعیل پور، ز. بیات و ب. ترکاشوند. ۱۳۸۹. بررسی تجمع و آزاد سازی مواد فتوسنتزی ساقه در ارقام زراعی گندم های ایران تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی طی فاز رشد زایشی. مجله علوم گیاهان زراعی ایران. ۴۰(۱): ۳۱۵-۳۲۸.
- حیدری شریف‌آباد، ح. ۱۳۸۷. استراتژی‌های کاهش خسارت خشکسالی در بخش کشاورزی. مقالات کلیدی دهمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران. ۶۰-۴۷.
- طوسی‌مجرد، م. و م. ر. قنادها. ۱۳۸۵. ارزیابی پتانسیل عملکرد دانه و حرکت مجدد ماده خشک به دانه در ارقام تجاری گندم نان در دو شرایط نرمال و تنش خشکی. علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی. ۱۰(۴): ۳۲۳-۳۳۸.
- قدسی، م.، م. ر. جلال‌کمالی، م. ر. چایی‌چی و د. مظاهری. ۱۳۸۲. تجمع و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در ارقام گندم تحت تنش رطوبت در مراحل قبل و بعد گرده‌افشانی در شرایط مزرعه‌ای. مجله پژوهش‌های زراعی ایران. ۲۱(۲): ۲۰۵-۲۱۶.
- Abdoli, M., M. Saeidi, S. Jalali-Honarmand, S. Mansourifar and M. E. Ghobadi. 2013. Effect of post-anthesis water deficiency on storage capacity and contribution of stem reserves to the growing grains of wheat cultivars. *Plant Knowl J.* 2(3): 99-107.
- Ahmadi, A., M. Joudi and M. Janmohammadi. 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Res.* 113: 90-93.
- Blum, A. 1996. Crop response to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regul.* 20: 135-148.
- Cruz-Aguadoa, J. A., R. RodeÂsb, I. P. PeÂreza and D. MaydelôÂn. 2000. Morphological characteristics and yield components associated with accumulation and loss of dry mass in the internodes of wheat. *Field Crop Res.* 66: 129-139.
- Ehdaie, B., G. A. Alloush, M. A. Madore and J. G. Waines. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Post anthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Sci.* 46: 2093-2103.
- Gent, M. P. N. 1994. Photosynthetic reserves during grain filling in winter wheat. *Agron. J.* 86:159-167.
- Hassid, W. Z. and F. Neufeld. 1964. Quantitative determination of starch in plant tissues. p. 33. In: Whistler, R. and E. Paschall (Eds.). *Methods in Carbohydrate Chemistry*. Academic Press, New York.
- Kleijn, D., U. A. Treier, H. Muller-Scharer. 2005. The importance of nitrogen and carbohydrate accumulation for plant growth of the alpine herb *Veratrum album*. *New Phytol.* 166: 565-575.
- Maghsoudi Moud, A. and M. Islami. 2011. The Effect of water stress on remobilization of pre-anthesis stored assimilates to grains in wheat. *J. Plant Physiol. Breeding.* 1(1): 25-38.
- Niu, J. Y., Y. T. Gan, J. W. Zhang and Q. F. Yang. 1998. Post anthesis dry matter accumulation and redistribution in spring wheat mulched with plastic film. *Crop Sci.* 38: 1562-1568.
- Papakosta, D. K. and A. A. Gagians. 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization, and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agron. J.* 83: 864-870.
- Rawson, H. M. and L. T. Evans. 1971. The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivar of different height. *Aust. J. Agric. Res.* 22: 851-863.
- Shakiba, M. R., B. Ehdaie, M. A. Modare and J. G. Waines. 1996. Contribution of internode reserves to serves to grain yield in a tall and semi dwarf spring wheat. *Crop Sci.* 50: 91-100.
- Shamsi, K., M. Petrosyan, G. Noor-mohammadi, A. Haghparast, S. Kobraee and B. Rasekhi. 2011. Differential agronomic responses of bread wheat cultivars to drought stress in the west of Iran. *Afri. J. Biotech.* 10(14): 2708-2715.
- Takahashi, T., P. M. Chevalier and R. A. Rupp. 2001. Storage and remobilization of soluble carbohydrates after heading in different plant parts of a winter wheat cultivar. *Plant Prod. Sci.* 4: 160-165.
- Wardlaw, I. F. and J. Willenbrink. 1994. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: The relation to source synthase and sucrosephosphate synthase. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 255-271.
- Yang, J. and J. Zhang. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol.* 169: 223-236.

Evaluation of storage capacity and stem reserves contribution to grain yield of bread wheat affected by terminal drought stress

M. Azhand¹, S. Jalali-Honarmand¹, M. Saeidi¹, M. Ghobadi¹, K. Chaghamirza¹, M. Abdoli²

Received: 2014-11-14 Accepted: 2014-12-30

Abstract

In order to evaluate the accumulation of dry matter and soluble sugars and their remobilization to wheat grains under terminal drought stress, a field experiment was carried out in a split-plot arrangement based on randomized complete block design with three replications during 2009-2010 in Razi University, Kermanshah, Iran. Water regime includes: complete irrigation (control) and withholding irrigation from starting grain-filling stage to maturity and wheat genotype includes: Marvdasht and Pishtaz cultivars and DN-11 and 336 lines were placed in main and sub-plots, respectively. Under control and drought stress treatments, DN-11 line and Marvdasht cultivar had the highest and the lowest grain yield. Drought stress significantly increased dry matter and soluble sugars remobilization of peduncle and penultimate internode in both genotypes and lines, respectively. DN-11 and 336 lines had significantly higher capacity of stem reserves for remobilization from stem to the grains than Marvdasht cultivar. Among studied internodes, lower internodes in addition to having higher potential for accumulation of photosynthetic material also had higher remobilization rate than penultimate and the peduncle internodes. The evidence from this study suggests that DN-11 line with lower grain loss under terminal drought stress had the highest drought stress resistance.

Key words: Wheat, drought stress, remobilization, peduncle, soluble sugars

1- Department of Agronomy and Crop Breeding, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran

2- Young Researchers and Elite Club, Zanjan Branch, Islamic Azad University, Zanjan, Iran