



دانشگاه آزاد اسلامی واحد ارسنجان

مجله علمی پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهی
سال دوازدهم، شماره چهلیم، ۱۳۹۹

صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک مرتبط با افزایش عملکرد دانه در گندم در طی سال‌های پس از انقلاب سبز و جهت گیری آینده

حمید رضا میری^۱، فرحناز ممتازی^۲

دریافت: ۹۷/۳/۵ پذیرش: ۹۷/۱۲/۱۶

چکیده

در سال‌های گذشته (بویژه پس از دهه ۱۹۶۰ میلادی) عملکرد دانه گندم بطور قابل توجهی افزایش یافته است. در بیشتر شرایط این افزایش یک درصد در سال گزارش شده است. برای مثال می‌توان به نتایج حاصل از مطالعات در کشورهای مانند، مکزیک، انگلیس، فرانسه، آرژانتین، چین و ایران اشاره کرد. با توجه به اهمیت مسأله بهبود عملکرد دانه گندم، آگاهی از صفاتی که در این زمینه نقش داشته‌اند مورد توجه بسیاری از متخصصان بوده است. در میان صفاتی که بیشترین نقش را در افزایش عملکرد دانه در گندم داشته‌اند می‌توان به افزایش شاخص برداشت، کاهش ارتفاع بوته، افزایش تعداد دانه در سنبله، افزایش تعداد سنبله در واحد سطح و در برخی موارد عملکرد بیولوژیک، اشاره کرد. نقش عملکرد بیولوژیک بویژه در سال‌های اخیر که شاخص برداشت به حداکثر مقدار خود نزدیک شده، اهمیت یافته است. به نظر می‌رسد تعدادی از صفات مورفوفیزیولوژیک کمتر در برنامه‌های اصلاح عملکرد گندم مورد توجه بوده‌اند و بایستی در آینده تلاش‌های بیشتری در جهت بهبود این صفات صورت گیرد. از جمله این صفات می‌توان به افزایش کل بیوماس، بهبود صفات ریشه‌ای، افزایش طول دوره ساقه رفتن، بهبود راندمان استفاده از تابش (افزایش سرعت فتوسنتز)، بهبود راندمان استفاده از کربوهیدرات‌های ذخیره شده در ساقه و بهبود مورفولوژی سنبله، اشاره کرد. توجه به چنین صفاتی می‌تواند نقش قابل توجهی در بهبود بیشتر عملکرد دانه گندم در آینده داشته باشد.

واژه‌های کلیدی: گندم، پتانسیل عملکرد، بهبود عملکرد، شاخص برداشت، بیوماس، صفات فیزیولوژیک

میری، ح.ر. و ف. ممتازی. ۱۳۹۹. صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک مرتبط با افزایش عملکرد دانه در گندم در طی سال‌های پس از انقلاب سبز و جهت گیری آینده. مجله اکوفیزیولوژی گیاهی. ۴۰: ۲۷۷-۲۶۳.

۱- دانشیار گروه زراعت، دانشکده کشاورزی، واحد ارسنجان، دانشگاه آزاد اسلامی، ارسنجان، ایران- مسئول مکاتبات. پست الکترونیک:

hmiri6@gmail.com

۲- دبیر آموزش و پرورش ناحیه دو شیراز، شیراز، ایران

۱- مقدمه

پتانسیل عملکرد گندم معمولاً بصورت عملکرد دانه تولید شده در شرایط بدون محدودیت عملکرد تعریف می شود (فیشر، ۲۰۰۱). طبق تعریف پتانسیل عملکرد بوسیله ژنوتیپی که با محیط برهمکنش می کند تعیین می شود. در این شرایط محیط بوسیله تابش خورشیدی، دما و فتوپریود تعریف می شود. سایر عوامل محیطی مانند باد، کمبود فشار بخار اتمسفر، آلودگی هوا و خصوصیات محلول خاک، خارج از کنترل کشاورزی است.

تنوع ژنتیکی برای پتانسیل عملکرد در یک محیط خاص نشان دهنده تنوع گیاهان از نظر کارایی آنها برای برهنکنش با عوامل خارجی کنترل کننده عملکرد است. در حال حاضر صفات ژنتیکی مرتبط با پتانسیل عملکرد بالا ناشناخته است (فیشر، ۲۰۰۱). دانشمندان گیاهان زراعی برای آگاهی از بهبود عملکرد از طریق صفات، صفات تغییر یافته در طی یک دوره از معرفی ارقام را بررسی کرده و رابطه آنها را با عملکرد مشخص می کنند. روش دیگر برای شناسایی صفات مرتبط با عملکرد دانه، پیش بینی فرم ایده آل^۱ گیاهی برای حداکثر عملکرد و سپس ایجاد این گیاه برای بررسی چنین فرضیه فیزیولوژیکی می باشد (دونالد، ۱۹۶۸).

بهبود ژنتیکی پتانسیل عملکرد دانه در سیستم های پرمحصول جهان از دهه ۱۹۶۰ تقریباً یک درصد در سال بوده است. برای مثال می توان به نتایج مطالعات در مکزیک (وادینگتون و همکاران، ۱۹۸۶؛ سائری و همکاران، ۱۹۹۷)، آرژانتین (آیبت و همکاران، ۱۹۹۸)، ایتالیا (کانیوارا و همکاران، ۱۹۹۴)، فرانسه (برانکورت-هاملل و همکاران، ۲۰۰۳) و انگلیس (آستین و همکاران، ۱۹۸۹؛ شیرمن و همکاران، ۲۰۰۵) اشاره کرد.

با وجود مشاهده این روند افزایش عملکرد، طبق آمار موسسه تحقیقات بین المللی سیاست غذا، انتظار می رود تقاضای برای گندم در ۲۰ سال آینده تقریباً با سرعت ۱/۳ درصد در سال برای جهان و با سرعت ۱/۸ درصد در سال برای کشورهای در حال توسعه افزایش یابد (روزنگرانت و همکاران، ۱۹۹۵). بنابراین روند فعلی پیشرفت ژنتیکی عملکرد بسیار کمتر از حدی است که تأمین کننده نیاز آینده باشد. دورنمای تأمین نیاز غذایی با افزایش تولید گندم از طریق افزایش سطح زیر کشت یا کم کردن فاصله عملکرد پتانسیل و عملکرد در شرایط زراعی ظاهراً خیلی مطلوب نیست. انتظار می رود که عملکرد مناطق کشت

گندم در کشورهای در حال توسعه تنها با سرعت ۰/۱۴ درصد در سال تا سال ۲۰۲۰ افزایش یابد (رینولد و همکاران، ۱۹۹۹). بینگالی و هسی (۱۹۹۹) بیان کردند که در مناطقی از جمله بخش های از مکزیک و آسیا فاصله بین عملکرد پتانسیل و عملکرد واقعی گندم از نظر اقتصادی خیلی پایین است (کمتر از ۲۰ درصد). آن ها نتیجه گرفتند که برآوردن نیاز به غلات در بلند مدت نیاز خواهد داشت به گذشتن از مرزهای عملکرد ژنتیکی. افزایش کاربری زمین، کاهش بیشتر فاصله نسبتاً کم بین عملکرد واقعی و پتانسیل عملکرد و بهبود عملکرد ژنتیک گندم به نظر می رسد که مناسبترین راه حل برای برآورده ساختن نیاز آینده باشد.

۲- افزایش پتانسیل عملکرد دانه گندم

تحقیقات فیزیولوژیک برای تجزیه و تحلیل عملکرد با کارهای اولیه در نیمه نخست قرن بیستم توسط پژوهشگرانی از جمله بلس، ماسون و ماسکیل روی پنبه و واتسون روی گندم آغاز شد (واتسون، ۱۹۵۰؛ ایوانز، ۱۹۹۳). پس از این مطالعات اولیه دانش و آگاهی در مورد فیزیولوژی افزایش زیادی یافته است و برخی از شناختها کمک زیادی به اصلاح نباتات و مدیریت تولید کرده اند. دانش فیزیولوژی و نقش آن در گذشته در اصلاح (برای مثال نقش آن در انقلاب سبز در مکزیک) مانند امروزه (استفاده از ژنومیک) نبود. اما با وجود این پیشرفت ها هنوز به نیاز به افزایش دانش فیزیولوژی احساس می شود. حتی می توان گفت که آگاهی از مبنای فیزیولوژیک عملکرد، حتی پیش از گذشته اهمیت دارد. زیرا، اولاً بهبود عملکرد از طریق روش های رایج اصلاحی ممکن است به آهستگی پیش رود و کارایی کمی نیز داشته باشد (پیشرفت کمتر به ازای هر واحد اصلاح). ثانیاً دانش، وسایل و ابزارهای جدید کاربرد معیار انتخاب فیزیولوژیک را تسهیل کرده است.

مطالعات مربوط به بهبود ژنتیکی عملکرد دانه گندم از زمانی مورد توجه قرار گرفت که در مطالعه ای در آمریکا اعلام شد که عملکرد دانه گندم به حد ثابت رسیده است (جنسن، ۱۹۷۸). از آن زمان بهبود ژنتیکی عملکرد دانه در کشورهای بسیاری مورد مطالعه قرار گرفته است. همه این مطالعات حاکی از افزایش عملکرد دانه در طول چند دهه اخیر بوده است.

سائری و همکاران (۱۹۹۷) نشان دادند که در ارقام گندم اصلاح شده بین سال های ۱۹۶۲ تا ۱۹۸۸ در مکزیک، عملکرد دانه از ۶۶۸۰ به ۸۴۷۵ کیلوگرم در هکتار افزایش یافته است. بطوریکه میزان افزایش عملکرد در این دوره ۶۷ کیلوگرم در

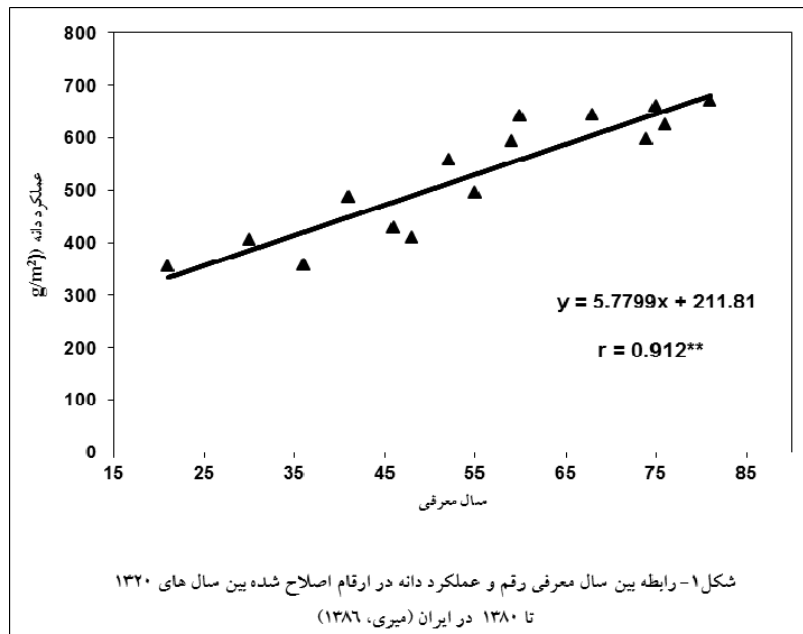
در هکتار در سال) در ارقام معرفی شده بین سال‌های ۱۹۴۹ تا ۲۰۰۰ متغییر است. در مناطق دیگری از چین روند افزایش سالانه عملکرد دانه برای ارقامی که بین سال‌های ۱۹۶۰ تا ۲۰۰۰ معرفی شده بودند بین ۰/۴۸ تا ۱/۲۳ درصد در سال بود (زو و همکاران، ۲۰۰۷). در مطالعه‌ای در اسپانیا به منظور بررسی افزایش عملکرد ارقام اسپانیایی و ایتالیایی معرفی شده بین سال‌های ۱۹۴۵ تا ۲۰۰۰ مشاهده شد که روند افزایش عملکرد برای ارقام اسپانیایی و ایتالیایی به ترتیب ۰/۳۶ درصد و ۰/۴۴ درصد در سال بود (رویو و همکاران، ۲۰۰۷).

در کشور ما نیز پتانسیل عملکرد دانه گندم در طی دوره ۶۰ ساله (۱۳۲۰ تا ۱۳۸۰) از ۳/۵ تن در هکتار به حدود ۶/۸ تن در هکتار رسیده است. سرعت افزایش در طی این ۶۰ سال ۵۷/۸ گیلوگرم در هکتار در سال یا در ۰/۸۶ درصد در سال بوده است ($r=0.912$, $p<0.01$) (شکل ۱). که در مقایسه با سایر کشور قابل توجه است.

هکتار در سال یا ۰/۸۸ درصد در سال بوده است. همچنین در مطالعه‌ای دیگر در مکزیک مشاهده شد که بین سال‌های ۱۹۵۰ تا ۱۹۸۲ عملکرد دانه ۵۹ کیلوگرم در هکتار در سال یا ۱/۱ درصد در سال افزایش یافته است (وادینگتون و همکاران، ۱۹۸۶).

در آرژانتین مشاهده شد که عملکرد دانه از ۴۵۳ گرم به ۶۸۹ گرم در مترمربع در ارقام مدرن افزایش یافته است که این بدلیل تعداد دانه بیشتر در واحد سطح است. آستین و همکاران (۱۹۸۹) در بررسی ارقام مربوط به سال‌های ۱۸۳۰ تا ۱۹۸۶ مشاهده کردند که عملکرد دانه از حدود ۵ تن در ارقام قدیمی به ۹/۴ تن در هکتار در ارقام مدرن افزایش یافته است. زو و همکاران (۲۰۰۷a) در مطالعه ارقام مختلف مشاهده کردند که افزایش عملکرد دانه در چین بین سال‌های ۱۹۷۰ تا ۲۰۰۰ حدود ۰/۵۴ درصد در سال بوده است.

در مطالعه‌ای دیگر در چین زو و همکاران (۲۰۰۷b) مشاهده کردند که روند سالانه افزایش عملکرد در مناطق مختلف آزمایش بین ۰/۳۷ درصد تا ۰/۷۴ درصد در سال (۱۳/۹ تا ۴۰/۸ کیلوگرم



رابطه مثبتی با عملکرد دانه دارند، از آن‌ها به عنوان یک معیار انتخاب در برنامه‌های اصلاحی استفاده شود. جنبه‌های فیزیولوژیک و مورفولوژیک عملکرد در گندم و دیگر گیاهان زراعی تا حدودی مورد مطالعه قرار گرفته است. در این گونه مطالعات متخصصین فیزیولوژی گیاهان زراعی ارقام مدرن و پر محصول را با ارقام کم محصول و اجداد وحشی آن‌ها جهت

۳- صفات مرتبط با افزایش عملکرد دانه

افزایش عملکرد در سال‌های اخیر بطور عمده حاصل انتخاب مستقیم عملکرد بوده است، اما در اثر این انتخاب تعدادی از صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیک نیز تغییر یافته‌اند. بطوریکه در سال‌های اخیر شناخت این صفات و رابطه آن‌ها با عملکرد دانه مورد توجه قرار گرفته است تا با شناخت صفاتی که

آبیت و همکاران (۱۹۹۸) نشان دادند که افزایش عملکرد دانه در ارقام جدید گندم در آرژانتین بدلیل توانایی آنها در تسهیم مواد پرورده به سنبله می باشد. آنها همچنین نتیجه گرفتند که امکان افزایش بیشتر این صفت در گندم به منظور افزایش عملکرد وجود دارد. زو و همکاران (۲۰۰۷c) نشان دادند که افزایش عملکرد دانه در ارقام جدید به دلیل افزایش شاخص برداشت بوده است. همچنین زو و همکاران (۲۰۰۷b) افزایش سالانه ۰/۳۱ تا ۰/۷۴ درصدی در عملکرد دانه گندم را به افزایش شاخص برداشت نسبت دادند. همچنین رویو و همکاران (۲۰۰۶) نیز مشاهده کردند که افزایش عملکرد دانه بدلیل افزایش شاخص برداشت بوده است.

در ارقام اصلاح شده در کشور ما شاخص برداشت نقش زیادی در افزایش عملکرد دانه داشته است (شکل ۲). بطوریکه شاخص برداشت در ارقام قدیمی مانند طوسی و شاه پسند از حدود ۲۵ درصد به حدود ۵۰ درصد در ارقام جدید و پر محصول (از جمله رقم شیراز)، و با نسبت ۰/۴۴ درصد در سال افزایش یافته است ($F=0.931$, $p<0.01$) (میری، ۱۳۸۶).

در حال حاضر هنوز شاخص برداشت یکی از روش‌های افزایش عملکرد دانه در گندم است. زیرا هنوز شاخص برداشت در ارقام پر محصول به سقف پیش بینی شده آن یعنی ۶۲ درصد (آستین و همکاران، ۱۹۸۰) نرسیده است. به عقیده رینولدز و همکاران (۱۹۹۹) اگر شاخص برداشت از حداکثر مقدار کنونی آن (یعنی حدود ۵۰) درصد به مقدار پیش بینی شده (۶۲ درصد) برسد عملکرد دانه تا ۲۰ درصد افزایش خواهد یافت. در عین حال برخی از محققین از جمله فالکس و همکاران (۲۰۰۷) معتقدند که ارقام جدید گندم در حال حاضر به سقف شاخص برداشت پیش بینی شده رسیده‌اند. بنابراین در آینده بایستی به دنبال بهبود تولید بیوماس با حفظ وضعیت کنونی تسهیم مواد پرورده در ارقام بود (فولکرز و همکاران، ۲۰۰۷). از طرفی مشاهده شده است که شاخص برداشت در بهترین ارقام گندم زمستانه در انگلستان حدود ۴۸ تا ۵۶ درصد (شیرمن و همکاران، ۲۰۰۵) و در ارقام بهاره به ندرت بیش از ۴۵ درصد (سایری و همکاران، ۱۹۹۷) می‌باشد. از اینرو فیشر (۲۰۰۷) معتقد است که هنوز فرصت‌های زیادی برای بهبود شاخص برداشت در گندم وجود دارد.

در کشور ما نیز بیشترین مقدار شاخص برداشت بین ۵۰ تا ۵۳ درصد مشاهده شد (میری، ۱۳۸۶) که این مقدار هنوز با حداکثر مقدار پیش بینی شده آن فاصله دارد و با افزایش آن تا ۶۰ درصد هنوز امکان افزایش عملکرد دانه در گندم وجود دارد.

شناخت ویژگی‌هایی که در این مسیر تغییر کرده‌اند، مقایسه می‌کنند (میری، ۱۳۸۵). مقایسه‌های فیزیولوژیک بین ارقام قدیمی و جدید، ارقام پر محصول یا کاملاً سازگار اغلب برای تشخیص ویژگی‌های مؤثر در اصلاح گیاهان زراعی مورد استفاده قرار گرفته است. البته ارقام معمولاً در خصوصیات زیادی با هم اختلاف دارند و در مقایسه ارقام به ندرت صفت فیزیولوژیک خاصی موجب افزایش عملکرد شده است، بلکه اغلب صفتی با عملکرد همبستگی بیشتری نشان می‌دهد (میری، ۱۳۸۵). بطور کلی مهمترین ویژگی‌ها و صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیک که در اختلاف عملکرد گندم در مطالعات مختلف به آن‌ها اشاره شده است، در ادامه مورد بحث قرار می‌گیرند.

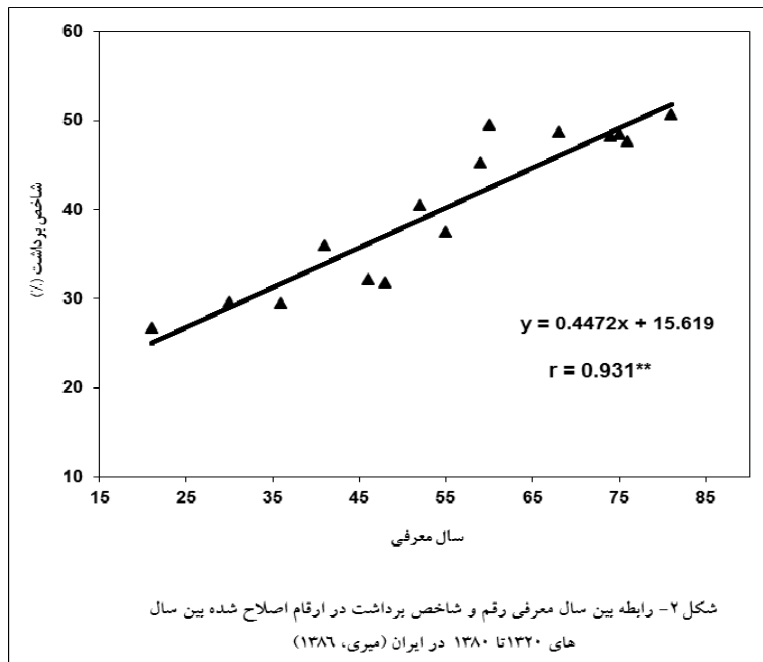
۳-۱- شاخص برداشت

واژه شاخص برداشت^۱ برای اولین بار بوسیله دونالد (۱۹۶۲) مورد استفاده قرار گرفت، هرچند پیش از آن نیز در سال ۱۹۲۰ از آن به عنوان ضریب مهاجرت^۲ و در سال ۱۹۵۶ به عنوان ضریب تأثیر^۳ یاد شده بود (ایوانز، ۱۹۹۳). شاخص برداشت به معنی نسب وزن خشک اندام‌های قابل برداشت به کل ماده خشک تولیدی گیاه است. افزایش شاخص برداشت در گندم یکی از دلایل مهم افزایش عملکرد در سال‌های گذشته بوده است.

استفاده از شاخص برداشت به عنوان یک معیار انتخاب برای افزایش عملکرد بوسیله دونالد و هامبلن (۱۹۷۶) پیشنهاد شد. آستین و همکاران (۱۹۸۰) در مقایسه ارقام قدیمی و جدید مشاهده کردند که افزایش عملکرد بیشتر بدلیل افزایش شاخص برداشت است. همچنین آستین و همکاران (۱۹۸۹) گزارش کردند که شاخص برداشت گندم از حدود ۳۰ درصد در ارقام قدیمی به بیش از ۵۰ درصد در ارقام جدید افزایش یافته است.

سایری و همکاران (۱۹۹۷) همبستگی معنی دار عملکرد دانه ارقام مدرن با شاخص برداشت را گزارش کردند. سایری و همکاران (۱۹۹۷) در بررسی ارقام مختلف گندم مشاهده کردند که تمام صفات مورد بررسی بین ارقام تفاوت معنی داری داشتند اما در بین صفات تنها برخی مانند شاخص برداشت با عملکرد دانه همبستگی معنی داری داشتند. بطوریکه در ارقام جدید افزایش شاخص برداشت یکی از دلایل اصلی افزایش عملکرد دانه بوده است.

1- Harvest index
2- Migration coefficient
3- Coefficient of effectiveness



۳-۳- ماده خشک تولیدی (عملکرد بیولوژیک)

نقش ماده خشک تولیدی در بهبود عملکرد دانه در گیاهان مختلف، متفاوت بوده است. در گندم تصور بر این است که در روند افزایش عملکرد دانه، ماده خشک تولیدی تغییر معنی داری نیافته است. این ایده بویژه در مطالعات قدیمی تر مورد تأکید قرار گرفته است. بطوریکه در برخی مطالعات مشاهده شده است که همراه با افزایش عملکرد دانه بیوماس تولیدی ثابت مانده است (آستین و همکاران، ۱۹۸۰؛ ساری و همکاران، ۱۹۹۷؛ رویو و همکاران، ۲۰۰۶) و حتی در برخی موارد با افزایش عملکرد دانه، بدلیل کاهش ارتفاع بوته در ارقام جدید، بیوماس تولیدی تا حدودی کاهش یافته است (سینها و همکاران، ۱۹۸۱).

با این حال برخی مطالعات نشان داده است که با افزایش عملکرد دانه در گندم، بیوماس تولیدی نیز افزایش یافته است (وادینگتون و همکاران، ۱۹۸۶؛ ۱۹۸۷). برای مثال وادینگتون و همکاران (۱۹۸۶) مشاهده کردند که در ارقام پر محصول و مدرن تولید بیوماس ۱۶٪ درصد بیشتر از ارقام اصلاح شده در سال ۱۹۷۰ است. همچنین مشاهده کردند که ۴۳ درصد از تغییرات عملکرد در ارقام گندم را می توان به بیوماس نسبت داد. اطلاعات جدیدتری حاصل از یک بررسی روی هفت رقم انتخابی از ارقامی که در یک برنامه اصلاحی از سال ۱۹۶۲ در مرکز CIMMYT اصلاح شده بودند، نشان داد که در جدیدترین رقم (باکانورا ۸۸) تولید بیوماس ۹ درصد بیشتر از میانگین بیوماس تولیدی ارقامی بود که قبلاً اصلاح

شده بودند (رینولدز و همکاران، ۱۹۹۹). همچنین ساین و همکاران (۱۹۹۸) روند مشابهی را برای افزایش بیوماس تولیدی در لاین های جدید پرمحصول گندم گزارش کردند. شیرمن و همکاران (۲۰۰۵) نیز نشان دادند که همراه با افزایش عملکرد دانه، کل ماده خشک تولیدی نیز بصورت خطی افزایش یافته است. به عقیده آنها روند افزایش بیوماس تولیدی در سال های پس از ۱۹۸۳ بیشتر بوده است، در حالیکه بیشترین افزایش شاخص برداشت مربوط به قبل از سال ۱۹۸۰ بوده است (شیرمن و همکاران، ۲۰۰۵). زو و همکاران (۲۰۰۷a) نیز گزارش کردند که افزایش عملکرد دانه در ارقام مدرن گندم همبستگی مثبت و معنی داری با بیوماس داشته است.

بطورکلی نتایج در رابطه با افزایش بیوماس تا حدودی متفاوت است. اما به هر حال این نکته مشخص است که با در نظر گیری نقش مثبت شاخص برداشت در افزایش عملکرد و نزدیک شدن آن به حداکثر مقدار خود، بایستی در آینده توجه بیشتری به افزایش بیوماس معطوف گردد.

۳-۳- ارتفاع بوته

بدون شک یکی از دلایل افزایش عملکرد دانه گندم در سال های گذشته، اصلاح و معرفی ارقام با ارتفاع ساقه کمتر بوده است. زو و همکاران (۲۰۰۷c) نشان دادند که در طی سال های ۱۹۴۰ تا ۲۰۰۰ ارتفاع ساقه در گندم های اصلاح شده در چین بطور معنی داری یافته است و این کاهش همبستگی منفی معنی داری با عملکرد دانه دارد. بطوریکه در این دوره ارتفاع ساقه از حدود ۱۱۰

همکاران، ۲۰۰۷؛ رینولدز و همکاران، ۲۰۰۷؛ فولکرز و همکاران، ۲۰۰۷).

سینها و همکاران (۱۹۸۱) نشان دادند که در ارقام جدید و پاکوتاه در مقایسه با ارقام قدیمی تعداد سنبله (تعداد پنجه) در مترمربع افزایش یافته است. این افزایش بویژه در شرایط با نیتروژن پایین خاک بیشتر مشهود بود، در حالیکه با افزایش میزان نیتروژن این برتری مشاهده نشد و ارقام پاکوتاه و پابلند تعداد سنبله تقریباً مشابهی تولید کردند. همچنین ارقام پاکوتاه تعداد دانه بیشتری در مقایسه با ارقام پابلند تولید کردند (سینها و همکاران، ۱۹۸۱). آبیست و همکاران (۱۹۹۸) نشان دادند که تعداد دانه در مترمربع در ارقام جدید در نتیجه بهبود تسهیم مواد پرورده به نفع دانه افزایش یافته است. آنها همچنین نتیجه گرفتند که تسهیم مواد پرورده به سنبله در ارقام گندم آرژانتین همچنان می‌تواند افزایش یابد.

آستین و همکاران (۱۹۸۹) نشان دادند که با افزایش عملکرد دانه در ارقام مدرن گندم تعداد سنبله در مترمربع ۱۴ درصد و تعداد دانه در سنبله ۳۰ درصد افزایش یافته است. زو و همکاران (۲۰۰۷a) مشاهده کردند که افزایش عملکرد دانه در ارقام جدید همبستگی مثبت و معنی داری با وزن دانه در سنبله دارد. همچنین رویو و همکاران (۲۰۰۶) مشاهده کردند که به همراه افزایش عملکرد دانه تعداد دانه در مترمربع با نسبت ۰/۵۵ درصد در سال افزایش یافته است. آنها نتیجه گرفتند که تعداد گیاه در مترمربع، تعداد سنبله در گیاه و تعداد دانه در سنبله به ترتیب مسئول ۲۰، ۲۹ و ۵۱ درصد این افزایش تعداد دانه در مترمربع می‌باشند (رویو و همکاران، ۲۰۰۶).

وادینگتون و همکاران (۱۹۸۶) مشاهده کردند که در ارقام گندم اصلاح شده در مکزیک تعداد دانه در مترمربع همبستگی مثبت و معنی داری با عملکرد دانه دارد و این صفت در ارقام جدید در مقایسه با ارقام مربوط به قبل از دهه ۱۹۷۰، حدود ۳۴ درصد افزایش یافته است. همچنین تعداد دانه در سنبله در ارقام جدید افزایش یافته است در حالیکه وزن هزار دانه بطور جزئی کاهش یافته است (وادینگتون و همکاران، ۱۹۸۶). سایر و همکاران (۱۹۹۷) نشان دادند که تعداد دانه در مترمربع در ارقام جدید همبستگی معنی داری با افزایش عملکرد دانه دارد، بطوریکه تعداد دانه در طی یک دوره ۲۵ ساله از حدود ۱۵۰۰۰ به بیش از ۲۱۰۰۰ دانه در مترمربع افزایش یافته است در حالیکه وزن دانه تغییر معنی داری نیافته است.

آنچه از نتایج آزمایشات مشخص است در میان اجزای عملکرد دانه، تعداد سنبله در مترمربع و تعداد دانه در سنبله بیشترین نقش را در افزایش عملکرد داشته‌اند، در حالیکه وزن هزار دانه کمترین تأثیر را داشته است. در پاره‌ای موارد حتی کاهش وزن دانه‌ها نیز گزارش شده است (وادینگتون و همکاران، ۱۹۸۶). به همین دلیل فیشر (۲۰۰۷) معتقد است که در آینده بیشترین تلاش و تأکید برای

سانتیمتر در ارقام قدیمی به حدود ۷۰ سانتیمتر در ارقام جدید رسیده است (زو و همکاران، ۲۰۰۷c). سایر و همکاران (۱۹۹۷) مشاهده کردند که ارتفاع ساقه در ارقام مختلف تا ابتدای دهه ۱۹۷۰ تا حدودی ثابت بوده است اما پس از آن ارتفاع ساقه کاهش معنی داری یافته است. همچنین این کاهش با شاخص برداشت همبستگی منفی و معنی داری دارد.

به عقیده آستین و همکاران (۱۹۸۹) با کاهش ارتفاع ساقه وزن ساقه به نسبت کمتری کاهش یافته است. بطوریکه بین سال‌های ۱۹۰۰ تا ۱۹۸۰، با کاهش ارتفاع ساقه به نصف، وزن ساقه به ازای هر واحد طول حدود یک سوم کاهش یافته است. به عبارت دیگر با وجود کاهش ارتفاع ساقه تراکم طولی ساقه افزایش یافته است (آستین و همکاران، ۱۹۸۰؛ ۱۹۸۹). به عقیده رویو و همکاران (۲۰۰۶) در طی اصلاح گندم ارتفاع ساقه بیشترین تغییرات را در بین صفات مورد بررسی نشان داده است. بطوریکه ارتفاع ساقه در طی یک دوره ۵۵ ساله با نسبت ۰/۸۱ درصد در سال افزایش یافته است. کاهش معنی دار ارتفاع ساقه در طی دوره افزایش عملکرد دانه در گندم در سایر مطالعات نیز مورد تأکید قرار گرفته است (آبیست و همکاران، ۱۹۹۸؛ زو و همکاران، ۲۰۰۷a؛ ۲۰۰۷b).

با کاهش ارتفاع ساقه از یک طرف تسهیم مواد پرورده به نفع اجزای عملکرد بهبود یافته است (وادینگتون و همکاران، ۱۹۸۶؛ آستین و همکاران، ۱۹۸۹؛ رینولدز و همکاران، ۱۹۹۹؛ رویو و همکاران، ۲۰۰۶) و از طرف دیگر خوابیدگی^۱ کاهش یافته (آبیست و همکاران، ۱۹۹۸) و در نتیجه کود پذیری بیشتر شده و عملکرد دانه افزایش یافته است. برای مثال آبیست و همکاران (۱۹۹۸) نشان دادند که در ارقام جدید اصلاح شده در آرژانتین خوابیدگی از ۴۳ درصد به ۱ درصد کاهش یافته است.

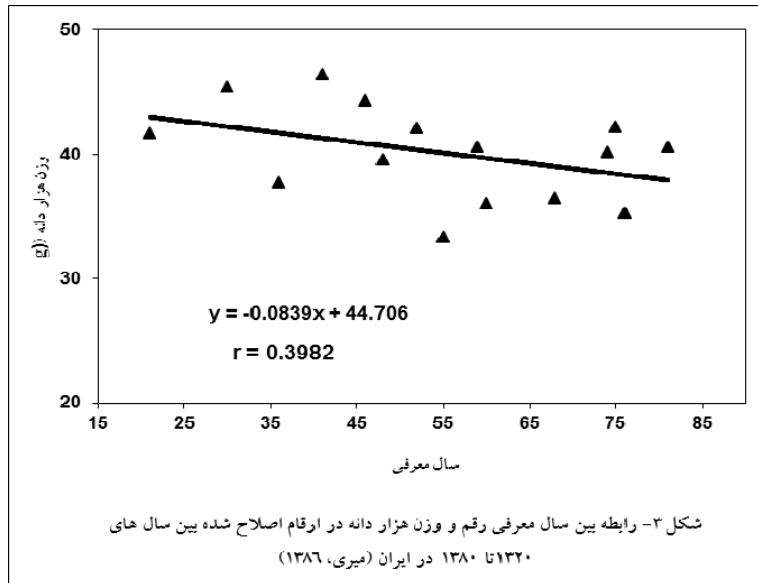
۳-۴- اجزای عملکرد دانه

اجزای عملکرد بدلیل قابل مشاهده بودن و سهولت اندازه گیری، در تجزیه و تحلیل‌های مربوط به عملکرد اهمیت ویژه‌ای دارند. البته تأکید زیاد روی تنها یک جز از اجزای عملکرد، بی حاصل است. چراکه بین اجزای عملکرد حالت جبران کنندگی وجود دارد (ایوانز، ۱۹۹۳). برای مثال با افزایش تعداد دانه، وزن دانه کاهش می‌یابد و یا با افزایش تعداد خوشه، تعداد دانه در خوشه کاهش می‌یابد.

استفاده از ژن‌های پاکوتاهی در گندم منجر به افزایش قابل توجه عملکرد در دهه ۱۹۶۰ گردید. نقش اصلی این ژن‌های کاهش ارتفاع ساقه و در نتیجه افزایش سهم دانه از مواد پرورده و افزایش اجزای عملکرد بوده است (رینولدز و همکاران، ۱۹۹۹؛ فیش و

آزمایش بررسی افزایش عملکرد دانه در ارقام گندم در چهار منطقه، مشاهده کردند که در سه منطقه تعداد سنبله در مترمربع کاهش یافته، در حالیکه در یک منطقه افزایش یافته است. به عقیده آنها این امر به استراتژی‌های اصلاحی مورد استفاده متفاوت در مناطق مختلف مربوط می‌شود (زو و همکاران، ۲۰۰۷).

افزایش اجزای عملکرد بایستی به افزایش وزن دانه معطوف گردد (فیشر، ۲۰۰۷). در گندم های اصلاح شده در ایران نیز روند کاهشی برای وزن دانه مشاهده شد (شکل ۳، میری، ۱۳۸۶). اینکه تعداد سنبله تأثیر بیشتری در افزایش عملکرد داشته یا تعداد دانه در سنبله در آزمایشات مختلف و در مناطق مختلف متفاوت بوده است. برای مثال زو و همکاران (۲۰۰۷)، با انجام



بخاطر ۲۳ درصد افزایش فتوستتوز، افزایش ۶۳ درصد در هدایت روزنه ای و کاهش ۰/۶ درجه سانتی گراد در CTD بوده است (فیشر و همکاران، ۱۹۹۸). از طرفی سینها و همکاران (۱۹۸۱) اختلاف معنی داری از نظر سرعت فتوستتوز برگ، فعالیت آنزیم روویسکو، میزان کلروفیل برگ و هدایت روزنه‌ای در ارقام قدیمی و جدی گندم نیافتند.

با وجود گزارشات مبنی بر همبستگی بین فتوستتوز و عملکرد دانه، مقایسه فتوستتوز گونه‌های دیپلوئید و تتراپلوئید اجداد وحشی گندم های امروزی موجب ارائه این نظریه شد که حداکثر سرعت فتوستتوز برگ پرچم در اجداد وحشی گندم بیشتر از ارقام پیشرفته امروزی است (ایوانز و دانستون، ۱۹۷۰؛ آستین و همکاران، ۱۹۸۲). سرعت فتوستتوز بالا در اجداد وحشی گندم بویژه در ارقام دیپلوئید با برگ پرچم کوچکتر و پیری زودرس و غلظت بیشتر نیتروژن در واحد سطح برگ همراه است (ایوانز و دانستون، ۱۹۷۰). میزان نیتروژن در واحد سطح برگ، فتوستتوز و وزن مخصوص برگ کاملاً با یکدیگر ارتباط دارند (ایوانز، ۱۹۹۳). از اینرو به نظر می‌رسد در طی فرآیند اهلی شدن گندم به موازات بزرگتر شدن برگ‌ها، سرعت

۵-۳- فتوستتوز و صفات وابسته به آن

طبق تعریف، در شرایطی که کل بیوماس افزایش نیافته است، بهبود عملکرد را نمی‌توان به راندمان استفاده از تشعشع^۱ (RUE) بیشتر نسبت داد (راندمان استفاده از تشعشع در یک گیاه زراعی نشان دهنده نسبت کل انرژی موجود در بیوماس گیاه زراعی به میزان انرژی که در طول رشد گیاه به آن رسیده است) (رینولدز و همکاران، ۱۹۹۹). در مطالعه کاملی با ارقام گندم آرژانتینی معرفی شده بین سال های ۱۹۶۴ تا ۱۹۹۰ با اندازه گیری در دوره پیش و پس از گلدهی، مشاهده شده که RUE در طی این دوره بصورت ژنتیکی افزایش نیافته است (کالدیرینی و اسلافر، ۱۹۹۸). در تمام تحقیقات در زمینه شناخت اساس افزایش پتانسیل عملکرد همبستگی ثابتی بین افزایش پتانسیل عملکرد ارقام نیمه پاکوتاه سیمیت از زمان معرفی آنها در دهه ۱۹۶۰ با فتوستتوز برگ پرچم، هدایت روزنه ای و افت دمای کنوپی^۲ (CTD) مشاهده شده است. افزایش ۲۹ درصدی عملکرد (در فاصله سال‌های ۱۹۶۲-۱۹۸۸)

1- Radiation Use Efficiency

2 - canopy Temperature Depression

بررسی فیشر و همکاران با افزایش عملکرد دانه از سال ۱۹۶۲ تا ۱۹۸۸ هدایت روزنه ای ۶۳ درصد افزایش یافته است. در سویا نیز موریسون و همکاران (۱۹۹۹) گزارش کردند که هدایت روزنه‌ای همبستگی معنی داری با عملکرد دانه دارد. بطوریکه به موازات افزایش عملکرد دانه در طی یک دوره ۵۸ ساله، هدایت روزنه‌ای به میزان ۰/۴۸ درصد در سال افزایش یافته بود.

با توجه به اینکه اندازه گیری فتوستتزر برگ وکنویی همواره با مشکلاتی از جمله وقت گیر بودن، نیاز به مهارت و مراقبت زیاد و وابستگی زیاد آن به شرایط محیطی زمان اندازه گیری، از جمله تابش فعال فتوستتزی^۱ (PAR)، مواجهه است، تلاش‌هایی در جهت شناخت ویژگی‌های دیگری از برگ که به عنوان شاخصی از فتوستتزر قابل استفاده باشد صورت گرفته است. در این رابطه استفاده از سطح برگ، وزن مخصوص برگ یا ضخامت برگ و میزان کلروفیل و پروتئین های محلول برگ پیشنهاد شده است (ویبولد و همکاران، ۱۹۸۱؛ ما و همکاران، ۱۹۹۵). بنابراین در برخی مطالعات کلروفیل برگ برای مقایسه ارقام قدیمی و جدید اندازه گیری شده است. در گندم نیز سینها و همکاران (۱۹۸۱) مشاهده کردند که بین ارقام قدیمی و ارقام جدید گندم اختلاف خیلی جزئی از نظر میزان کلروفیل وجود دارد. فیشر و همکاران (۱۹۹۸) نیز گزارش کردند سبزی برگ یا غلظت کلروفیل در ارقام جدیدگندم تا حدودی افزایش یافته است اما رابطه معنی داری با عملکرد دانه ندارد.

۶-۳- سرعت رشد گیاه^۲ (CGR)

سرعت افزایش وزن خشک گیاه به ازای واحد سطح زمین در واحد زمان، حاصل میزان تولید شده از طریق فتوستتزر، تلفات ناشی از تنفس، اثرات جبرانی سطح برگ و سرعت فتوستتزر است (ایوانز، ۱۹۹۳). بین گونه های سه کربنه و چهارکربنه اختلاف قابل توجهی از نظر سرعت رشد گیاه وجود دارد (هی و واکر، ۱۳۷۳؛ ایوانز، ۱۹۹۳)، اما گاهی تفاوت‌های درون گونه‌ای نیز مشاهده می‌گردد. آبیست و همکاران (۱۹۹۸) مشاهده کردند که در شش رقم مورد مقایسه گندم اختلافی از نظر سرعت رشد گیاه وجود ندارد. در مطالعات صورت گرفته همواره ارتباط بین سرعت رشد گیاه و سطح برگ مثبت و ارتباط آن با سرعت فتوستتزر منفی بوده است (ایوانز، ۱۹۹۳). اگرچه بیشتر نتایج بدست آمده نشان می‌دهد که سرعت رشد کل یا سرعت رشد قبل از کرده افشانی بین ارقام پر محصول و کم محصول اختلاف محسوسی نداشته است، اما شواهدی وجود دارد که سرعت رشد گیاه پس از گلدهی با عملکرد دانه همبستگی دارد (گاردنر و همکاران، ۱۹۹۰؛ کریمی و سدیک، ۱۹۹۱). برای مثال کریمی و سدیک (۱۹۹۱) مشاهده کردند که در گندم سرعت رشد

فتوستتزر کاهش یافته است و بسیاری از نتایج بدست آمده حاکی از آن است که پشرفت‌هایی که در پتانسل عملکرد گندم حاصل شده است هیچ ارتباطی با افزایش فتوستتزر ندارد.

همبستگی بین سرعت فتوستتزر و عملکرد دانه در دیگر گیاهان از جمله سویا (ولز و همکاران، ۱۹۸۲؛ اشلی و بوئرما، ۱۹۸۹؛ موریسون و همکاران، ۱۹۹۹)، نخود (هوبس و ماهون، ۱۹۸۲) و کلزا (مکوتی و همکاران، ۱۹۸۹؛ میری، ۲۰۰۷) نیز گزارش شده است. این حقیقت که سرعت فتوستتزر در خلال دوره پرشدن دانه با عملکرد همبستگی دارد، در حالیکه با بیوماس نهایی چنین رابطه ای ندارد، را شاید بتوان با سرعت رشد رویشی پیش از گلدهی پایین تر مشاهده شده برای ارقام مدرن تر در این مطالعات توضیح داد. دیگر صفات برگ پرچم که در طی دوره پر شدن دانه اندازه گیری شده شامل سطح برگ، وزن مخصوص برگ، میزان نیتروژن و شاخص سبزی هیچ کدام با عملکرد همبستگی نداشته است. همچنین مشاهده شده که بین افزایش عملکرد و شاخص سطح برگ و ضریب استهلاک نوری^۱ نیز همبستگی وجود ندارد (رینولدز و همکاران، ۱۹۹۹).

اساس فیزیولوژیک همبستگی عملکرد با سرعت فتوستتزر و صفاتی مانند هدایت روزنه‌ای و CTD ناشناخته مانده است. وجود سرعت فتوستتزر بیشتر در غیاب تغییر معنی دار در بیوماس در بردارنده این مفهوم است که بهبود تسهیم مواد پرورده بوسیله تقاضای بالا برای مواد پرورده در طی دوره پر شدن دانه بوجود آمده است. افت دمای کنویی بطور مستقیم تابعی است از سرعت تبخیر و تعرق که خود این نیز بوسیله هدایت روزنه ای تعیین می شود. این صفات همچنین می تواند حاصل اثرات پلیوتروپیک تنوع ژنتیک بین لاین ها برای تعدادی از فرایندهای فیزیولوژیک و متابولیک از جمله قدرت مقصد، سرعت فتوستتزر، موینگی آوندی و سیگنال های هورمونی باشد (رینولدز و همکاران، ۱۹۹۹).

هدایت روزنه‌ای از صفاتی است که در کنار مطالعات فتوستتزی بررسی می‌شود. هدایت روزنه‌ای بطور غیرمستقیم (از طریق تأثیر بر فتوستتزر و راندمان مصرف آب) بر عملکرد تأثیر دارد (میری و همکاران، ۱۳۸۵). هدایت روزنه‌ای به فراوانی روزنه و درجه باز بودن آن بستگی دارد (هی و واکر، ۱۳۷۳). این ویژگی‌ها در بین برگ‌های با سابقه محیطی و سن متفاوت، همچنین ژنوتیپ‌ها، بسیار متغیر می‌باشد. همچنین درجه باز بودن روزنه به عوامل محیطی و گیاهی مانند پتانسیل آب برگ، تغذیه، مواد معدنی، بیماری‌ها، نور، غلظت CO₂، درجه حرارت و رطوبت بستگی دارد (هی و واکر، ۱۳۷۳).

در گندم مشاهده شده است که هدایت روزنه‌ای در ارقام پر محصول افزایش یافته است (فیشر و همکاران، ۱۹۹۸) بطوریکه طبق

2- Photosynthetically active radiation

3- Crop growth rate

1-Extinction coefficient

دارد. بنابراین لازم است که در آینده بیشتر در مورد محدودیت‌های شاخص برداشت، بویژه در ارقام بهاره گندم، مطالعات صورت گیرد و آگاهی در این زمینه افزایش یابد. در عین حال تمرکز بیشتری نیز بایستی روی افزایش بیوماس صورت گیرد. باید توجه داشت که شاخص برداشت و بیوماس هر دو نتیجه و حاصل فرآیندهای متعددی پیش و پس از گرده افشانی هستند.

۲-۴- صفات ریشه‌ای

اگر در نظر بگیریم بهبود ژنتیکی بیوماس اندام‌های هوایی در سال‌های اخیر، تقریباً بدون هیچ تغییری در نسبت ریشه به اندام‌های هوایی (R/S) یا راندمان مصرف آب بدست آمده است، این می‌تواند باعث محدود کردن توانایی استحصال آب و یا نیتروژن در آینده شود. بویژه در مناطقی که کشت گندم با مقدار آب ناکافی صورت می‌گیرد، بایستی تلاش‌های در جهت بهبود سیستم‌های ریشه‌ای، برای جذب کارای آب و عناصر غذایی، صورت گیرد. گسترش جانبی و عمق بیشتر ریشه‌ها می‌تواند جزء مهمی در افزایش پتانسیل عملکرد گندم در آینده (بویژه در مناطق با آبیاری کمتر و دیم) باشد و صفاتی که برای رسیدن به چنین الگوی ریشه‌ای مناسب باشند. بایستی بیشتر مورد توجه قرار گیرند. علاوه بر این وزن مخصوص ریشه مشاهده شده که یک صفت مؤثر در عملکرد است، بطوریکه وزن مخصوص ریشه کمتر (ریشه‌های نازک‌تر) منجر به افزایش عملکرد دانه شده است (فولکز و همکاران، ۲۰۰۷). این موضوع بویژه با توجه مسئله کاهش آب قابل دسترس در آینده بسیار اهمیت دارد.

۳-۴- طول دوره ساقه رفتن

افزایش تابش دریافتی در دوره پیش از گرده افشانی به منظور افزایش تعداد دانه در مترمربع بایستی عمدتاً از طریق افزایش طول دوره دریافت تابش صورت گیرد، زیرا دریافت تابش در فاز رشد سریع سنبله در ارقام مدرن به حداکثر مقدار رسیده است (فولکز و همکاران، ۲۰۰۱). در مطالعات متعدد گزارش شده است که افزایش طول دوره رشد طولی ساقه باعث افزایش بیوماس در زمان گرده افشانی^۲ شده و بهبود تسهیم مواد پرورده به نفع سنبله و از اینرو افزایش تعداد دانه در مترمربع می‌شود (رینولدز و همکاران، ۲۰۰۵؛ اسلافر و همکاران، ۲۰۰۵). از این رو افزایش دوره رشد ساقه به عنوان رهیافتی برای افزایش پتانسیل عملکرد در گندم پیشنهاد شده است. افزایش طول دوره رشد ساقه همزمان باعث افزایش بیوماس سنبله، افزایش کربوهیدرات‌های محلول ساقه و بیوماس بیشتر ریشه در زمان گلدهی می‌شود. بین طول دوره رشد ساقه با ذخایر ساقه و

گیاه از مرحله ظهور سنبله تا برداشت همبستگی معنی داری با عملکرد دانه دارد. در ذرت نیز گاردنر و همکاران (۱۹۹۰) مشاهده کردند که سرعت رشد سنبله و سرعت رشد زایشی در مقایسه با سرعت رشد رویشی گیاه، همبستگی بیشتری با عملکرد دانه دارد. به عقیده ایوانز (۱۹۹۳) هرچند اختلافات بین گونه‌ای از نظر سرعت رشد گیاه در تعیین اختلافات عملکرد بسیار مؤثر است، اما لزوماً شواهدی مبنی بر بهبود پتانسیل عملکرد هر گیاه زراعی با سرعت رشد بیشتر در زمان قبل از گرده افشانی، در دست نیست. همچنین باوجودیکه سرعت رشد گیاه در گیاهان زراعی تا کنون از طریق اصلاح نباتات افزایش نیافته است، اما سرعت رشد در شرایط نامساعد محیطی، دوام سطح و سرعت فتوسنتزی و رشد پس از گرده افشانی بهبود یافته است. بنابراین با وجودیکه پاکوتاهی ارقام جدید بسیاری از گیاهان منجر به کم شدن سرعت رشد گیاه شده است، ولی افزایش رشد در اواخر دوره زندگی می‌تواند بیشتر از حد لازم برای جبران این کاهش بوده و باعث افزایش وزن اندام‌های هوایی ارقام پر محصول در زمان رسیدگی نسبت به ارقام با بلند قدیمی گردد. چنین افزایشی در گندم (آستین و همکاران، ۱۹۸۰؛ وادینگتون و همکاران، ۱۹۸۶) و ذرت (تولنار، ۱۹۹۱) و گونه‌های دیگری از گیاهان زراعی مشاهده شده است.

۵- نقش صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیک در بهبود آینده عملکرد گندم

برای افزایش پتانسیل عملکرد گندم در آینده بایستی هدف متخصصین اصلاح نباتات افزایش تعداد دانه در مترمربع باشد، در عین حال بایستی فراهمی مواد پرورده^۱ (مبدأ) برای پر شدن دانه نیز افزایش یابد. از این دیدگاه مؤثرترین صفات برای بهبود آینده عملکرد، صفاتی خواهند بود که باعث افزایش بیوماس گردند. برخی از صفاتی که پژوهشگران به عنوان صفاتی کلیدی برای افزایش عملکرد دانه در آینده پیشنهاد کرده‌اند عبارتند از: افزایش بیوماس یا شاخص برداشت، تعداد دانه در واحد سطح، طول دوره ساقه رفتن، راندمان استفاده از تابش، سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای، بهبود صفات ریشه دهی و ذخایر ساقه بویژه در هنگام گرده افشانی.

۱-۴- بیوماس یا شاخص برداشت؟

اهمیت شاخص برداشت از آنجا است که اغلب گفته می‌شود که بهبود شاخص برداشت بدلیل رسیدن آن به حداکثر مقدار پیش بینی شده امکان پذیر نیست. اما در حال حاضر مقدار شاخص برداشت در بهترین ارقام گندم زمستانه حدود ۵۰ درصد و در ارقام بهاره به ندرت بیش از ۴۵ درصد است و این با مقدار حداکثر فاصله

عملکرد دانه همبستگی معنی داری گزارش شده است (شکل ۴). بطور خلاصه افزایش طول این دوره می تواند باعث افزایش همزمان اندازه مبدأ و مقصد در دوره پس از گلدهی و در نتیجه پتانسیل عملکرد دانه گردد. طول دوره مراحل نموی به فتوپریود (طول روز) و ورنالیزاسیون (در معرض درجه حرارت های پایین قرار گرفتن) و زودرسی ذاتی گیاه بستگی دارد. ژن های لازم برای دستکاری طول دوره رشد ساقه مستقل از کل دوره تا گرده افشانی هنوز شناسایی نشده اند. اخیراً تحقیقات نشان داده است که دوره حرارتی رشد ساقه به تغییرات فتوپریود بعد از آغاز رشد ساقه حساس است (وایتچورچ و اسلافر، ۲۰۰۱؛ ۲۰۰۲).

۴-۴- راندمان استفاده از تابش (RUE)

بطور بالقوه RUE را می توان از طریق دستکاری صفات در سطح بوشیمایی، سلولی، برگ و کنوپی بهبود بخشید. دوبرابر شدن اختصاصی بودن روبیسکو برای CO_2 بطور تئوری می تواند منجر به افزایش سرعت فتوسنتز در شدت های نور اشباع (A_{max}) تا ۲۰ درصد شود (فولکز و همکاران، ۲۰۰۷). در عین تلاش های صورت گرفته برای انتخاب در جهت کاهش تنفس نوری با موفقیت اندکی همراه بوده است (ایوانز، ۱۹۸۳). در رابطه با صفات برگ، همبستگی مثبتی بین میزان نیتروژن در واحد سطح برگ و A_{max} در غلات مشاهده شده است. در عین با افزایش A_{max} بالاتر از مقادیر $1 \text{ mgCO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ راندمان استفاده از تابش با میزان کمتری افزایش می یابد، نه تنها بدلیل اینکه برگ هایی در کنوپی معمولاً در حالت اشباع نوری قرار ندارند، بلکه به این دلیل که برای افزایش متوسط RUE افزایش قابل توجه A_{max} نیاز است. در سطح کنوپی، برگ های مستقیم تر باعث کاهش میزان اشباع نوری برگ های بالای کنوپی شده و این با افزایش بیوماس تولیدی و هدایت روزنه ای همراه بوده است (اینز و بلکویل، ۱۹۸۳؛ آروس و همکاران، ۱۹۹۳).

شیرمن و همکاران (۲۰۰۵) در بررسی صفات فیزیولوژیک مرتبط با عملکرد دانه در ارقام گندم اصلاح شده در انگلستان، نشان دادند که اصلاح گندم باعث انتخاب در جهت افزایش RUE قبل از گلدهی در ارقام شده است. مکانیسم های عامل بهبود RUE را نمی توان بطور دقیق مشخص کرد. مشاهده شده است که برگ پرچم در ارقام جدید گندم مستقیم تر است، اما روند مشخصی از نظر ضریب اصطحلاک نوری (K) وجود ندارد. علاوه بر این، افزایش RUE در برخی ارقام جدید بدون تغییر وضعیت برگ پرچم، بدین مفهوم است که زاویه برگ پرچم عامل اصلی برای بهبود RUE نیست. جالب اینکه ارقام جدید هم برگ پرچم کوچکتر و هم وزن

۵-۴- کربوهیدرات های ذخیره ای ساقه

تا زمان گلدهی کربوهیدرات های محلول در ساقه و غلاف برگ گیاه زراعی تجمع می یابند. بیشترین میزان حدود نه روز پس از گلدهی تجمع می یابد (آستین و همکاران، ۱۹۷۷؛ فولکز و همکاران، ۲۰۰۲). میزان شرکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه بسته به شرایط محیطی و رقم بسیار متفاوت است. بطور معمول، کاهش فتوسنتز جاری در شرایط تنش رطوبتی پس از گلدهی باعث افزایش انتقال کربوهیدرات های ساقه و استفاده از آنها در دانه می شود. بنابراین بخش زیادی از ذخایر ساقه تحت شرایط خشکی مجدداً به دانه انتقال می یابد تا اثرات تسریع پیری بر عملکرد دانه را خنثی کند. در عین حال شواهدی وجود دارد مبنی بر اینکه حتی در شرایط عدم وجود تنش در دوره پس از گلدهی نیز بخش زیادی از دانه بوسیله ذخایر ساقه پر می شود (گبینگ و همکاران، ۱۹۹۹). شیرمن و همکاران (۲۰۰۵) نشان دادند که ذخایر ساقه حتی در شرایط مساعد اهمیت زیادی دارد و همبستگی مثبتی بین ذخایر ساقه و عملکرد دانه یافتند (شکل ۶). روسکا و همکاران (۲۰۰۶) اختلاف معنی داری از نظر تجمع کربوهیدرات های ذخیره ای ساقه در ۲۲ رقم گندم در استرالیا گزارش کردند. آنها همچنین نشان دادند که اصلاح در جهت افزایش ذخایر ساقه امکان پذیر است.

برخی مطالعات نشان داده اند که افزایش ذخایر ساقه می تواند با افزایش پتانسیل عملکرد دانه در تضاد باشد، چراکه رشد سنبله و ذخیره در ساقه مقصدهای رقیبی در دوره پیش از گلدهی هستند (برای مثال فلونگ و سدیک، ۱۹۹۱). اگر افزایش ذخایر ساقه نتیجه تسهیم بیشتر مواد پرورده به ساقه باشد، این حالت امکان پذیر است. در عین حال نتایج اخیر آزمایشات نشان می دهد که بیوماس بیشتر در مرحله گلدهی و بیشتر بودن سهم بیوماس ساقه که به کربوهیدرات های ذخیره ای اختصاص می یابد، دلیل اصلی افزایش ذخایر ساقه است نه تسهیم بیشتر مواد پرورده به ساقه. بطور خلاصه

خواهد حاصل از برخی آزمایشات نشان می دهد که کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای ساقه صفتی است که توارث پذیری بالایی داشته و انتخاب برای افزایش ذخایر ساقه امکان پذیر است.

۶-۴- مورفولوژی سنبله

برای افزایش قدرت مقصد دانه از طریق افزایش بیوماس در مرحله گلدهی، صفات فنوتیپ جدید با سنبله بزرگ^۱ (LEP) (محور سنبله بلند و تعداد سنبلک زیاد) امکانی را برای افزایش تسهیم مواد پرورده به سنبله و یا نسبت دانه به وزن خشک سنبله فراهم آورده است. انواعی از ساختارهای گیاهی با استفاده از هتروسیس در دهه ۱۹۸۰ در مرکز CIMMYT توسط ریکاردو رودریگز توسعه یافت که بر اساس آن ترکیبی جدید از ژرم پلاسماهایی از کانادا، لهستان، موراگو و ارقام نیمه پاکوتاه مکزیکی شکل گرفت (راجرام و رینولدز، ۲۰۰۱). این گندم‌ها ظرفیت پنجه زنی متوسط (بیش از ۱۰ پنجه)، سنبله بلند (۳۰ سانتیمتر) و باروری سنبله بالایی (بیش از ۲۰۰ دانه) داشتند. این ویژگی‌ها در حال حاضر به لاین‌های پیشرفته اصلاح شده گندم در CIMMYT انتقال یافته است. اخیراً تحقیقاتی در جهت آگاهی از مبنای فیزیولوژیک تعداد دانه بیشتر در سنبله در لاین‌های پیشرفته LEP آغاز شده است.

نتایج حاصل از شرایط کنترل شده روی تک گیاهان نشان داد که در نتیجه طولانی‌تر بودن دوره تولید آغازه سنبلک، ۳ تا ۴ سنبلک بیشتر در این لاین‌ها تولید می شود (گاجا و همکاران، ۲۰۰۶). نتایج مزرعه‌ای در مکزیکی شاخص سنبله (نسبت سنبله به بیوماس اندام‌های هوایی) بیشتر در مرحله گلدهی و پتانسیل وزن تک دانه در لاین‌های جدید را نشان داد. در عین حال تعداد سنبله در مترمربع تاحدودی کاهش یافته بود. این نتایج نشان می دهد که افزایش تعداد سنبلک و پتانسیل وزن دانه ممکن است تا حدی مستقل از کاهش پنجه زنی در لاین‌های جدید باشد. بنابراین این امکان وجود دارد که بین سنبله‌های بارور بیشتر و بهبود ذخایر ساقه و یک رابطه سینرجیستی وجود داشته باشد. استفاده از LEP در بلند مدت به حفظ مقاومت به خوابیدگی بستگی خواهد داشت. پیشنهاد شده که اصلاح گران بایستی ریشه‌های ضخیم، عمیق و گسترده و ساقه‌های ضخیم را انتخاب کنند.

۵- نتیجه گیری

از آنجا که عملکرد نهایی گیاه زراعی محصول نهایی فرآیندهای متعددی است، تأکید بر یکی از این فرآیندها، هرچند که از اهمیت زیادی برخوردار باشد، صحیح نیست. تأکید بر تعدادی از

منابع

- زند، ا.ع. کوچکی، ح. رحیمیان مشهدی و م. نصیری محلاتی. ۱۳۷۹. بررسی روند تغییرات ۵۰ ساله خصوصیات مورفولوژیک و فیزیولوژیک در برخی گندم های ایرانی. مجله علوم و صنایع کشاورزی. جلد ۱۶ شماره ۱. صفحات: ۱۷۱-۱۶۱.
- میری، ح. ر. ۱۳۸۵. مقایسه ویژگی ها و تعیین مبنای مورفوفیزیولوژیک اختلاف عملکرد دانه در ارقام کلزا. رساله دکتری. دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات. ۱۹۵ صفحه.
- میری، ح. ر. ۱۳۸۶. بررسی روند تغییرات صفات مهم مورفو لوژیک و فیزیولوژیک ژنوتیپ های گندم اصلاح شده در ایران. گزارش نهایی طرح پژوهشی شماره ۵۱۶۰۵۸۵۰۳۲۵۰۰۱. دانشگاه آزاد اسلامی واحد ارسنجان. ۵۸ صفحه
- میری، ح. ر. ی. امام و ق. نورمحمدی. ۱۳۸۵. رابطه برخی ویژگی های فیزیولوژیک با عملکرد دانه در ۱۶ رقم کلزا. مجله علوم و صنایع کشاورزی. جلد چهارم شماره ۴. صفحات ۱۳۵-۱۲۱
- میری، ح. ر. ی. امام و ق. نورمحمدی. ۱۳۸۶. ارزیابی برخی صفات مورفوفیزیولوژیک موثر بر افزایش عملکرد دانه کلزا در استان فارس. مجله دانش کشاورزی دانشگاه تبریز. جلد ۱۷ شماره ۳. صفحات ۱۱۷-۱۰۱.
- هی، ا.ر. ام. و ا.ج. واکر. ۱۳۷۳. مقدمه ای بر فیزیولوژی عملکرد گیاهان زراعی. ترجمه ی. امام و م. نیک نژاد. ۵۷۱ صفحه.
- Abbate, P. E., F. H. Andrate, L. Lazaro, J. H. Briffi, and H. G. Berardocco. 1998. Grain yield increase in recent Argentine wheat cultivars. *Crop. Sci.* 38: 1203-1209.
- Arus, J. L. M. P., Reynolds and E. Acevedo. 1993. Leaf posture, grain yield, growth, leaf structure and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Sci.* 33: 1273-1279.
- Ashley, D. A. and H. R. Boerma. 1989. Canopy photosynthesis and its association with seed yield in advanced generation of soybean cross. *Crop Sci.* 29: 1042-1045.
- Austin, R. B. 1982. Crop characteristics and the potential yield of wheat. *J. Agric. Sci.* 98: 447-453.
- Austin, R. B. J. Bigham, R. D. Blackwell, L. T. Evans, M. A. Ford, C. L. Morgan and M. Taylor. 1980. Genetic improvement in winter wheat yield during 1900 and associated physiological changes. *J. Agric. Sci. Camb.* 94: 675-689.
- Austin, R. B., C. L. Morgan, M. A. Ford and S. G. Bhagwat. 1982. Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species. *Ann. Bot.* 49: 177-189.
- Austin, R. B., M. A. Ford and C. L. Morgan. 1989. Genetic improvement in the yield of winter wheat: a further evaluation. *J. Agric. Sci. Camb.* 112: 295-301.
- Austin, R. B., J. A. Edrich, M. A. Ford and R. D. Blackwell. 1977. The fate of dry matter, carbohydrate and ¹⁴C lost from leaves and stems of wheat during grain filling. *Ann. Bot.* 41: 1309-1321.
- Brandcourt-Hulmlle, M., G. Doussinaluts, C. Lecomte, P. Brard, B. LeBuanec and M. Trotter. 2003. Genetic improvement of agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1946 to 1992. *Crop Sci.* 43: 37-45.
- Donald, C. M. 1962. In research of yield. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.* 28: 171-178.
- Donald, C. M. 1968. The breeding of crop ideotype. *Euphytica.* 17: 385-403.
- Donald, C. M. and J. Hamblin. 1976. The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.* 28: 361-405.
- Evans, L. T. 1993. Crop evolution, adaptation and yield. *Camb. Uni. Press. Cambridge.*
- Evans, L. T. 1983. Raising the yield potential: by selection or design? In *Genetic Engineering of plants: An Agronomic Perspective* (eds T. Kosuge, C. P. Meredith and A. Hollaender), pp. 371-389. New York Plenum press.
- Evans, L. T. and R. L. Dunstone. 1970. Some physiological aspects of evolution in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* 23: 725-741.
- Fischer, R. A. 2007. Understanding the physiological basis for yield potential in wheat. *J. Agric. Sci.* 145: 99-113.
- Fischer, R. A. 2001. Selection traits for improving yield potential. In: *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Raynolds, M. P., J. I. Ortize-Monasterio and a. McNoab (eds). Mexico, D. F. CIMMYT.
- Fischer, R. A., D. R. Ress, K. D. Sayre, Z. M. Lu, A. G. Condon and A. Larque-aavedra. 1998. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance, photosynthetic rate and cooler canopies. *Crop Sci.* 38: 1467-1475.
- Fischer, R. A., I. Auilar and D. R. Laing. 1977. Post-anthesis sink size in a high-yielding dwarf wheat: yield responses to grain number. *Aust. J. Agric. Res.* 28: 165-175.

- Foulkes, M. J., J. W. Snape, V. J. Shearman, M. P. Reynolds, O. Gaju and R. Sylvester-bradley. 2007. Genetic progress in yield potential in wheat: recent advances and future prospects. *J. Agric. Sci.* 145: 17-29.
- Foulkes, M. J. R. K. Scott and R. Sylvester-Bradley. 2002. The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions: grain yield formation. *J. Agric. Sci.* 138: 153-169.
- Gaju, O., M. J. Foulkes, M. P. Reynolds and D. L. Sparkes. 2006. Identifying physiological processes limiting genetic improvement of ear fertility in wheat. paper in *Proceeding of International Wheat conference Mar del Plata, Argentina 28 Nov. 3Dec. 2005*.
- Gardner, F. P., R. Valle and D. E. Mcloud. 1990. Yield characteristics of ancient races of maize compared to a modern hybrid. *Agron. J.* 82: 864-868.
- Gebbing, T., H. Schnyder and W. Kuhbauch. 1999. The utilization of preanthesis reserves in grain filling in wheat. Assesmnt by steady state $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ labelling. *Plant Cell Environ.* 22: 851-858.
- Hobbs, S. L. A. and J. D. Mahon. 1982. Variation, heritability and relation to yield of physiological characters in peas. *Crop Sci.* 32: 773-779.
- Innes, P. and R. D. Blackwell. 1983. Some effects of leaf posture on the yield and water economy of winter wheat. *J. Agric. Sci.* 101: 367-376.
- Jensen, N. F. 1978. Limits to growth in word food production. *Science* 201: 317-320
- Karimi, M. M. and K. H. M. Siddique. 1991. Crop growth and relative growth rates in old and modern wheat cultivars. *Aus. J. Agric. Res.* 42: 13-20.
- Ma, B. L., M. J. Morrison and H. D. Voldeng. 1995. Leaf greenness and photosynthesis rates in soybean . *Crop Sci.* 35: 1411-1414.
- McVetty, P. B. E., R. B. Austin and C. L. Morgan. 1989. A comparison of the growth, photosynthesis, stomatal conductance and water use efficiency of *Moricanadia* and *Brassica* species. *Annals of Botany* 64: 87-94.
- Miflin, B. 2000. Crop improvement in the 21st century. *J. Exp. Botany.* 51:1-8.
- Miri, H. R. 2007. Morphophysiological basis of variation in rapeseed yield. *J. Agric. Sci. Biol.* 9: 701-706
- Mock, J. J. and R. B. Pearce. 1975. An ideotype of maize. *Euphytica* 24: 613-623.
- Morrison, J. M., H. D. Voldeng and E. R. Cober. 1999. Physiological changes from 58 years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada. *Agron. J.* 91: 685-689.
- Pheloung, P. C. and K. H. M. Seddiqqe. 1991. Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Aust J. Plant Physiol.* 18: 53-64.
- Pingaly, P. L. and P. W. Heisey. 1999. Cereal crop productivity in developing countries. CYMMIT Economics Paper 99-03. CIMMYT Mexico D, F.
- Rajram, S. and M. P. Reynolds. 2001. *International wheat breeding*. Abstracts of XVth EUCARPIA Congress, Edinburgh, Scotlant, "Plant breeding: Sustaining the Future". 10-14 September 2001. Edinburgh: EUCAPRIA.
- Rasmusson, D. C. 1987. An evaluation of ideotype breeding. *Crop Sci.* 27: 1140-1146.
- Reynolds, M. P., P. R. Hobbs and H. J. Broun. 2007. Challenges to international wheat improvement. *J. Agric. Sci.* 145: 223-227.
- Reynolds, M. P., A. Pellegrineschi and B. Skovamand. 2005. Sink limitation to yield and biomass: a summary of some investigation in spring wheat. *Ann. App. Biol.* 146: 39-49.
- Raynolds, M. P., S. Rajaram and K. D. Sayre. 1999. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post green revolution period. *Crop Sci.* 39: 1611-1621.
- Rosengrant, M. W., M. Agcaoili-Sombilla and N. D. Perez. 1995. Global food projects to 2020: Implications for investment. IFPRRI, Washington. DC.
- Royo, C., F. Alvaro, V. Martos, A. Ramdani, J. Isidro, D. Villegas and L. F. García del Moral. 2006. Genetic changes in durum wheat yield components and associated traits in Italian and Spanish varieties during the 20th century. *Euphytica.* 155: 259-270.
- Ruuska, S. A., G. J. rebetzke, A. F. vanHerwaarden, R. A. Richards, N. A. Fettell, L. Tabe and C. L. Jenkins. 2006. Genotypic variation in water soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Func. Plant. Biol.* 33: 799-809.
- Sayre, K. D., S. Rajram and R. A. Fischer. 1997. Yield potential progress in short bread wheats in northwest Mexico. *Crop Sci.* 37: 36-42.
- Shearman, V. J., R. Sylvester-Bradley, R. K. Scott and M. J. Foulkes. 2005. Physiological Processes Associated with Wheat Yield Progress in the UK. *Crop Sci.* 45: 175-185.
- Singh, R. P., J. Huerta-Spino, S. Rajaram and J. Crossa. 1998. Agronomic effects from chromosome translocations 7DL.7AG and 1BL.1RS in spring wheat. *Crop Sci.* 38: 27-33.

- Sinha, S. K., P. K. Aggarwal, S. S. Chaturverdi, K. R. Koundal and R. Khanna-chopra. 1981. A comparison of physiological and yield characters in old and new wheat varieties. *J. Agric. Sci.* 97: 233-236.
- Slafer, G. A., J. L. Araus, C. Royo and L. F. Garcia del moral. 2005. Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yield in Mediterranean environment. *Annals App. Biol.* 146: 61-70.
- Tollenaar, M. 1991. Physiological basis of genetic improvement of maize hybrids in ontario from 1959-1988. *Crop Sci.* 31: 119-124.
- Waddington, S. R., J. K. Ranson, M. Osanza and D. A. Saunders. 1986. Improvement in the yield potential of bread wheat adapted to northwest Mexico. *Crop Sci.* 26: 698-703.
- Waddington, S. R., M. Osanza, M. Yosida and J. K. Ranson. 1987. The yield of durum wheats released in Mexico between 1960 and 1984. *J. Agric. Sci.* 108: 469-477.
- Wallace, D. H., J. L. Ozbun and H. M. Munger. 1972. Physiological genetics of crop yield. *Adv. Agron.* 24: 97-146.
- Watson, D. J. 1952. The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.* 4: 101-145.
- Wells, R., L. L. Schulze, D. A. Ashley H. R. Boerma and R. H. Brown. 1982. Cultivar differences in canopy apparent photosynthesis and their relationship to yield in soybeans. *Crop Sci.* 22: 886-890.
- Wiebold, W. J., R. Shibles and D. E. Green. 1981. Selection for apparent photosynthesis and related leaf traits in early generation of soybeans. *Crop Sci.* 21: 969-973.
- Whitechurch, E. M. and G. A. Slafer. 2001. Response to photoperiod before and after jointing in wheat substitution lines. *Euphytica* 118: 47-51.
- Whitechurch, E. M. and G. A. Slafer. 2002. Contrasting Ppd alleles in wheat: effects on sensitivity to photoperiod in different phases. *Field Crop. Res.* 73: 905-105.
- Zhou, Y., Z. H. He, X. M. Chen, D. S. Wang, J. Yan, X. C. Xia and Y. Zhang. 2007b. Genetic Improvement of Wheat Yield Potential in North China. *Development in Plant Breeding*. Springer Netherlands. Pp 583-589.
- Zhou, Y., H. Z. Zhu, S. B. Cai, Z. H. He, X. K. Zhang, X. C. Xia and G. S. Zhang. 2007a. Genetic improvement of grain yield and associated traits in the southern China winter wheat region: 1949 to 2000. *Euphytica*. Online publications.
- Zhou, Y., Z. H. He, X. X. Sui, X. C. Xia, X. K. Zhang and G. S. Zhang. 2007c. Genetic improvement of grain yield and associated traits in the northern china winter wheat region from 1960 to 2000. *Crop Sci.* 47: 245-253.

Physiological and morphological traits associated with grain yield improvement in post green revolution period in wheat and the future prospects

H.R. Miri¹, F. Momtazi²

Received: 2018-5-26 Accepted: 2019-3-7

Abstract

Wheat grain yield had increased considerably during past year. The reports showed that this increase was about 1% per year in most of the cases. For example, the results of experiments conducted in Mexico, England, France, Argentina, China and Iran showed such trends. There is considerable interest for scientist to understanding the role of traits that involved in yield increasing, since grain improvement in wheat is an important problem. Increasing harvest index, reduced plant height, increasing grain number per ear, increasing ear number and to some extent increasing biomass, specially in the recent year that harvest index reached to maximum predict value, had the highest role in wheat yield improvement in past year. It seems that some traits had little changes during yield improvement in breeding programs and more efforts must be done to improving these traits. Some of these traits that in future breeding programs must be considered are, improving biomass production, improving rooting traits, increasing stem elongation period, improving RUE, improving efficiency of use of stem reserves to grain filling and improving ear morphology.

Key words: wheat, yield potential, yield improvement, harvest index, biomass, physiological traits

1- Associated Professor, Department of Agronomy, College of Agriculture, Arsanjan Branch, Islamic Azad University, Arsanjan, Iran

2- Shiraz Department of Education Distinct 2, Shiraz, Iran