

اثر تنش گرما در دوره پر شدن دانه بر فتوسنتز و عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم نان (*Triticum aestivum* L.)

Effect of heat stress during grain filling on photosynthesis and grain yield of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes

مهرو مجتبابی زمانی^۱، مجید نبی‌پور^۲ و موسی مسکرباشی^۳

چکیده

مجتبابی زمانی، م.، م. نبی‌پور و م. مسکرباشی. ۱۳۹۴. اثر تنش گرما در دوره پر شدن دانه بر فتوسنتز و عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم نان (*Triticum aestivum* L.). مجله علوم زراعی ایران. ۱۷(۱): ۱-۱۷.

به منظور بررسی اثر تنش گرما طی دوره پر شدن دانه بر فتوسنتز، تبادلات گازی و مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل ژنوتیپ‌های گندم نان، دو آزمایش در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه و فیتوترون دانشگاه شهید چمران اهواز اجرا شد. در آزمایش اول، ده ژنوتیپ گندم نان بهاره میان‌رس در دو تاریخ کاشت؛ مناسب (۲۲ آبان ماه) و تاخیری (اول دی ماه) در مزرعه بصورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار کشت شدند. در آزمایش دوم، همان ژنوتیپ‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در گلدان کشت شدند. ده روز بعد از گرده‌افشانی هر ژنوتیپ، گلدان‌ها به دو فیتوترون مجزای بدون تنش [۲۵/۱۶ درجه سانتی‌گراد (حداقل/حداکثر)] و تنش گرما (۳۷/۲۵ درجه سانتی‌گراد (حداقل/حداکثر)) منتقل شدند و تا زمان رسیدگی در همین شرایط نگه داشته شدند. نتایج نشان داد که در تاریخ کاشت تاخیری، سرعت فتوسنتز خالص برگ پرچم در ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی از ۱۱ تا ۲۹/۵ درصد کاهش یافت. کاهش در فتوسنتز همراه با کاهش در هدایت مزوفیلی و افزایش هدایت روزنه‌ای بود و فقط در دو ژنوتیپ فلات و S-78-11 که تاخیر در کاشت منجر به کاهش هدایت روزنه‌ای آنها شد، بسته شدن روزنه‌ها عامل تعیین‌کننده‌ای در کاهش فتوسنتز بود. در سایر ژنوتیپ‌ها عوامل غیر روزنه‌ای در کاهش فتوسنتز نقش داشتند. در شرایط تنش گرمای ملایم در مزرعه در اثر تاخیر در کاشت، کاهش در عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو و حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به روشنایی ($\Phi PSII$ و $F'v/F'm$) همراه با افزایش در خاموشی غیر فتوشیمیایی الکترون برانگیخته (NPQ) بود و بدلیل افزایش حفاظت نوری، حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به تاریکی (Fv/Fm) با وجود کاهش معنی‌دار، در محدوده طبیعی باقی ماند. در شرایط تنش گرمای شدید اعمال شده در فیتوترون در مؤلفه‌های Fv/Fm و $F'v/F'm$ ، $\Phi PSII$ کاهش قابل توجهی مشاهده شد و NPQ نیز به طور غیر معنی‌داری کاهش یافت. در واقع، در شرایط تنش گرمای شدید، حساسیت زنجیره انتقال الکترون و مؤلفه Fv/Fm در ژنوتیپ‌های حساس افزایش یافت. با توجه به عدم وجود همبستگی بین عملکرد دانه و مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل در هر دو آزمایش و رتبه‌بندی متفاوت ژنوتیپ‌ها در محیط‌های مختلف آزمایشی، به نظر می‌رسد که این شاخص‌ها به تنهایی معیار مناسبی برای گزینش ارقام متحمل به گرما نباشند.

واژه‌های کلیدی: تنش گرمای انتهای فصل، فتوسنتز، فلورسانس کلروفیل و گندم.

مقدمه

تنش گرمای انتهای فصل یکی از مهم ترین عوامل غیرزیستی محدود کننده عملکرد گندم در جهان است. با توجه به پدیده گرمایش جهانی و پیش بینی افزایش دمای محیط از ۱/۸ تا ۵/۸ درجه سانتیگراد تا پایان قرن جاری (Farooq et al., 2011)، اهمیت این تنش روز به روز فراگیرتر نیز می شود. تنش گرما بسیاری از فرآیندهای سلولی را متاثر می سازد. فتوسنتز یکی از حساس ترین فرآیندهای فیزیولوژیکی به افزایش دما است و کاهش در فتوسنتز در اثر افزایش دما منجر به محدودیت در رشد گندم و در نهایت کاهش عملکرد آن می شود (Al-Khatib and Paulsen, 1990). مشخص نیست که کدام یک از اجزای دستگاه فتوسنتزی به دمای بالا حساسیت بیشتری داشته و محدود کننده فتوسنتز است. واکنش های فتوشیمیایی در غشای تیلاکوئیدی و متابولیسم کربن در استرومای کلروپلاست، اولین مکان های صدمه دیده از دمای بالا هستند (Allakhverdieva et al., 2008). در بعضی آزمایش ها، فتوسیستم دو حساس ترین جزء دستگاه فتوسنتزی به تنش گرما شناخته شده و برای تایید این موضوع دلایل مختلفی ارائه شده است.

در بعضی آزمایش ها کاهش فتوسنتز در شرایط تنش گرما به افزایش تنفس نوری نسبت داده شده است. در دمای زیاد به دلیل توانایی فعالیت رابیسکو بصورت اکسیژناز و حلالیت کمتر دی اکسید کربن در مقایسه با اکسیژن، تنفس نوری افزایش و فتوسنتز کاهش می یابد (Farooq et al., 2011). به هر حال کاهش تثبیت کربن در دمای زیاد در هر دو شرایط وجود و عدم وجود تنفس نوری دیده شده است. این موضوع حاکی از آن است که فقط جزئی از کاهش فتوسنتز توسط تنفس نوری قابل توجه است و کاهش در فعالیت آنزیم رابیسکو در کاهش فتوسنتز در شرایط تنش گرمای ملایم نقش موثرتری دارد (Pushpalatha et al., 2008). در گندم کاهش فعالیت رابیسکو در شرایط تنش گرمای ملایم با

کاهش فتوسنتز خالص همبستگی داشته و با افزایش ریپولوز ۱ و ۵ بی فسفات و کاهش ۳ فسفو گلیسرات همراه است (Law and Crafts-Brander, 1999). دمای زیاد به طور غیر مستقیم از طریق کاهش فتوسنتز و افزایش تنفس و در نتیجه افزایش غلظت دی اکسید کربن زیر روزنه ای باعث بسته شدن روزنه ها می شود. ممکن است در صورت وجود محدودیت آبی بسته شدن روزنه ها به دو صورت غیر فعال و فعال وابسته به آب نیز انجام شود (Ahmadi et al., 2004). به هر حال، در شرایط تنش گرما کاهش در هدایت روزنه ای نسبت به سایر فرآیندهای فتوسنتزی کندتر است (Xu et al., 2001). نتایج تحقیقات نشان داده است که در شرایط تنش گرمای ملایم (۳۷-۳۰ درجه سانتی گراد) ممانعت از فعالیت رابیسکو، به طور مستقیم منجر به ممانعت از تثبیت دی اکسید کربن می شود و در شرایط تنش گرمای شدید (بالا تر از ۳۷ درجه سانتی گراد)، کاهش فعالیت کمپلکس آزاد کننده اکسیژن، ممانعت از انتقال الکترون از کوئینون A به کوئینون B و به طور کلی خسارت به مراکز واکنشی فتوسیستم دو عامل اصلی در توقف فتوسنتز است (Allakhverdieva et al., 2008).

میزان فلورسانس کلروفیل، سالم بودن غشای تیلاکوئید و کارایی نسبی انتقال الکترون را از فتوسیستم دو به فتوسیستم یک نشان می دهد. این روش سریع، حساس و غیرتخریبی بوده و در سال های اخیر در مطالعات اکوفیزیولوژی گیاهی مورد توجه بسیار قرار گرفته است (Baker and Rosenqvist, 2004). لیو و ژانگ (Lu and Zhang, 2000) در آزمایشی با اعمال تنش گرمای ملایم (۳۷-۳۰ درجه سانتیگراد) بر گندم، تغییری در حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به تاریکی (F_v/F_m : حداکثر کارایی در جذب نور توسط کمپلکس جمع کننده نوری فتوسیستم دو که به انرژی فتوشیمیایی تبدیل می شود) مشاهده نکردند، ولی عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو

آزمایش مزرعه‌ای

این آزمایش در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز واقع در جنوب غربی شهر اهواز اجرا شد. خاک محل انجام آزمایش دارای بافت شنی لومی با اسیدیته ۸/۲ و ماده آلی ۰/۴ درصد بود. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام گردید. ده ژنوتیپ گندم نان بهاره میان‌رس (ارقام چمران، اترک، افلاک، دز، فلات، داراب ۲، کویر، پیش‌تاز و لاین‌های S-78-11 و S-83-3) در دو تاریخ کاشت مناسب (۲۲ آبان ماه) و تاخیری (اول دی ماه، به منظور مصادف شدن مرحله پر شدن دانه با دمای بالای هوا) کشت شدند. هر ژنوتیپ در هشت خط چهار متری به فاصله خطوط ۲۰ سانتیمتر با تراکم ۴۵۰ بوته در متر مربع کشت شد. مقدار کود مصرفی بر اساس نتایج آزمون خاک قبل از کاشت، ۶۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار بصورت اوره، ۱۱۰ کیلوگرم در هکتار فسفر بصورت سوپرفسفات تریپل و ۷۵ کیلوگرم در هکتار پتاسیم بصورت سولفات پتاسیم بود. در هریک از مراحل انتهایی پنجه‌زنی و آبستنی نیز ۶۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار بصورت اوره مصرف شد. در طول دوره رشد، آبیاری کرت‌ها به طور منظم و به نحوی انجام شد که گیاه به تنش کم آبی دچار نشود. در مرحله ظهور سنبله در هر کرت هفت ساقه اصلی مشابه و یکنواخت در ردیف‌های دوم و هفتم علامت‌گذاری شدند و برای اندازه‌گیری فتوسنتز، تبادلات گازی و مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل از برگ پرچم این هفت بوته استفاده شد. سرعت فتوسنتز خالص در واحد سطح برگ پرچم (میکرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه)، هدایت روزنه‌ای (میلی‌مول بر متر مربع بر ثانیه) و تعرق (میلی‌مول H_2O بر متر مربع بر ثانیه) با استفاده از دستگاه گاز آنالایزر (LCA-4, ADS, UK) اندازه‌گیری شدند. اندازه‌گیری‌ها در هر تاریخ کاشت در ۱۷ روز پس از گرده‌افشانی هر ژنوتیپ

در شرایط سازگار شده به روشنایی (ΦPSII ، کارایی زنجیره انتقال الکترون خطی از طریق فتوسیستم دو) و حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به روشنایی (F'_v/F'_m : کارایی فتوسیستم دو چنانچه همه مراکز واکنشی فتوسیستم دو باز باشند) کاهش و خاموشی غیر فتوشیمیایی الکترون برانگیخته (NPQ)، مقدار ظاهری اتلاف حرارتی از فتوسیستم دو و آنتن‌های آن) افزایش یافت. ایشان با اعمال تنش گرمای شدید (بالا تر از ۳۷ درجه سانتیگراد) علاوه بر کاهش در F'_v/F'_m و ΦPSII ، در F_v/F_m نیز کاهش معنی‌داری مشاهده کردند. از آنجایی که در شرایط تنش گرما تثبیت دی‌اکسید کربن و انتقال الکترون بازداشته می‌شود، اندازه‌گیری مؤلفه‌های F_v/F_m ، ΦPSII و F'_v/F'_m توانایی لازم برای شناسایی رقم متحمل به دمای بالا را دارند (Baker and Rosenqvist, 2004).

در ایران ۳۲ درصد تولید گندم به استان‌های خوزستان، فارس، خراسان و گلستان اختصاص دارد (Anonymous, 2010) که احتمال وقوع تنش انتهایی فصل در بخش‌هایی از این مناطق بدلیل شرایط نامساعد اقلیمی یا تاخیر در کاشت وجود دارد. در مناطق جنوبی از جمله خوزستان تنش گرمای انتهایی فصل منجر به کاهش ۵ تا ۴۰ درصدی عملکرد دانه گندم می‌شود (Moshattatiet al., 2010)، از این‌رو سازوکارهای تحمل به تنش گرما به منظور غربالگری ژنوتیپ‌های متحمل که دارای همبستگی مناسبی با عملکرد دانه باشند، دارای اهمیت است. این تحقیق به منظور بررسی تاثیر تنش گرمای انتهایی فصل بر فتوسنتز، تبادلات گازی و فلورسانس کلروفیل ژنوتیپ‌های مختلف گندم و مقایسه این ژنوتیپ‌ها در محیط مزرعه و ارزیابی مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل به منظور غربال ژنوتیپ‌های متحمل در شرایط مزرعه و محیط کنترل شده به اجرا درآمد.

مواد و روش‌ها

$$F'v/F'm = (F'm - F'o)/F'm, F'o = \frac{F_o}{\left(\frac{F_v}{F_m}\right) + \left(\frac{F_o}{F'm}\right)} \quad (3)$$

$$NPQ = (F_m/F'm) - 1 \quad (4)$$

در زمان رسیدگی محصول هر یک از تاریخ‌های کاشت، با حذف نیم متر از ابتدا و انتهای دو ردیف وسطی هر کرت (ردیف‌های چهارم و پنجم)، سطحی معادل ۱/۲ متر مربع برداشت و به منظور محاسبه عملکرد دانه استفاده شد.

آزمایش در محیط کنترل شده

ده ژنوتیپ گندم ذکر شده در آزمایش مزرعه‌ای در تاریخ ۲۸ آبان ماه ۱۳۸۹ در گلدان‌هایی با قطر ۱۰ سانتی‌متر و ارتفاع ۵۰ سانتی‌متر حاوی چهار کیلوگرم خاک کشت شدند. گلدان‌ها از زمان کاشت تا ده روز بعد از گرده‌افشانی در مزرعه آزمایشی مستقر بودند. نحوه استقرار گلدان‌های متعلق به هر ژنوتیپ در مزرعه در سه تکرار و بصورت بلوک‌های کامل تصادفی بود. پیش از کاشت، هر گلدان از مخلوطی از خاک سیلتی لومی با میزان ماده آلی ۱/۵ درصد و ماسه بادی به نسبت سه به یک پر شد. سپس به هر گلدان ۱۸/۴ میلی گرم نیتروژن به صورت اوره و ۵۹/۸ میلی گرم فسفر به صورت سوپرفسفات تریپل اضافه شد. در هر گلدان پنج بذر کاشته شد که پس از استقرار گیاهچه‌ها، تعداد آن به سه گیاهچه کاهش یافت. در انتهای مرحله پنجه‌زنی و ابتدای غلاف‌رفتن نیز ۲۷/۶ میلی گرم نیتروژن به صورت اوره در هر بار به هر گلدان اضافه شد. در طول دوره رشد، آبیاری گلدان‌ها به طور منظم و به نحوی انجام شد که گیاه با تنش کم آبی مواجه نشود. ده روز بعد از گرده‌افشانی هر یک از ژنوتیپ‌ها، گلدان‌های مربوط به هر ژنوتیپ به طور تصادفی به دو گروه تقسیم شده و به دو فیتوترون مجزا با شرایط دمایی متفاوت منتقل شدند و تا زمان رسیدگی در فیتوترون باقی نگه داشته شدند. در فیتوترون با دمای بدون تنش (شاهد) درجه حرارت در طی ۱۰ ساعت تاریکی ۱۶ درجه سانتی‌گراد و در طی ساعات روشنایی

(مصادف با اواسط مرحله خطی رشد دانه؛ که هنوز برگ پرچم سبز و بدلیل رشد سریع دانه تقاضا برای مواد پرورده در حداکثر است)، بین ساعات ده صبح تا یک بعد از ظهر روزهای صاف و آفتابی انجام شد. قسمت میانی برگ پرچم در اتاقک شیشه‌ای انبرک دستگاه قراردادده شد و پس از ۴۵ ثانیه که شرایط درون اتاقک به حالت ثبات رسید، قرائت انجام شد. هدایت مزوفیلی ظاهری (مول بر مترمربع بر ثانیه) نیز با تقسیم فتوسنتز خالص بر غلظت دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای بدست آمد (Fischer et al., 1998). اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل در هر دو تاریخ کاشت نیز در ۱۷ روز بعد از گرده‌افشانی هر ژنوتیپ، از ساعت ده تا یک بعد از ظهر انجام شد. برای اندازه‌گیری مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل روی هفت برگ پرچم علامت گذاری شده، گیره مخصوص دستگاه نصب شد. پس از ۴۵ دقیقه ایجاد تاریکی به وسیله این گیره‌ها شاخص‌های F_o و F_m (به ترتیب حداقل و حداکثر فلورسانس از برگ سازگار شده به تاریکی) و سپس با کنار کشیدن فلز روی گیره‌ها و ایجاد شرایط روشنایی شاخص‌های F_t (فلورسانس ساطع شده از برگ سازگار شده به روشنایی) و $F'm$ (حداکثر فلورسانس از برگ سازگار شده به روشنایی) با دستگاه فلورسانس متر (Walz, Germany) اندازه‌گیری شد. سپس با استفاده از روابط یک، ۲، ۳ و ۴ مؤلفه‌های F_v/F_m (حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به روشنایی)، $\Phi PSII$ (عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به روشنایی)، $F'v/F'm$ (حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به روشنایی) و NPQ (خاموشی غیر فتوشیمیایی الکترون برانگیخته) محاسبه شدند. (Baker and Rosenqvist, 2004).

$$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m \quad (1)$$

$$\Phi PSII = (F'm - F_t)/F'm \quad (2)$$

اعمال تنش (۱۷ روز بعد از گرده‌افشانی) در هر یک از شرایط دمایی، از برگ پرچم این پنج ساقه استفاده شد. در زمان رسیدگی از پنج سنبله اصلی برای محاسبه وزن دانه‌ها در سنبله استفاده شد. پس از برداشت سنبله‌ها و جدا کردن دانه‌ها از کاه سنبله، دانه‌ها بمدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد خشکانده شود و پس از توزین، عملکرد دانه در سنبله اصلی تعیین شد. داده‌های حاصل از اندازه‌گیری صفات مذکور در هر یک از فیتوترون‌ها به صورت مرکب تجزیه شدند.

تجزیه و تحلیل داده‌ها در هر دو آزمایش اجرا شده در محیط مزرعه و محیط کنترل شده فیتوترون با استفاده از نرم افزار SAS انجام شد. در صورت معنی‌دار بودن مقادیر F، میانگین‌ها با آزمون LSD مورد مقایسه قرار گرفتند و برای اثر متقابل ژنوتیپ در تاریخ کاشت و ژنوتیپ در تیمار دمایی از روش برش‌دهی با دستور LSmeans استفاده شد (Soltani, 2006).

بمدت چهار ساعت ۲۵ درجه سانتی‌گراد و به مدت پنج ساعت قبل و بعد از آن ۲۱ درجه سانتی‌گراد تنظیم شد. در فیتوترون تنش گرمایی، درجه حرارت در طی ساعات تاریکی ۲۵ درجه سانتی‌گراد و در طی ساعات روشنایی به مدت چهار ساعت ۳۷ درجه سانتی‌گراد و قبل و بعد از آن ۳۱ درجه سانتی‌گراد تنظیم شد. در هر دو فیتوترون، رطوبت نسبی در محدوده ۵۰ تا ۷۰ درصد متغیر و میزان تابش فعال فتوسنتزی در ۱۰ سانتیمتری بالای سنبله‌ها ۶۵۰ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه بود. در هر دو فیتوترون آزمایش بصورت طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. نحوه استقرار گلدان‌ها در هر دو فیتوترون همانند الگوی استقرار گلدان‌ها در مزرعه بود. از بین ساقه‌های اصلی همسن علامت‌گذاری شده در زمان گرده‌افشانی هر ژنوتیپ، پنج ساقه اصلی انتخاب شد و برای اندازه‌گیری مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل در هفت روز بعد از

جدول ۱- میانگین درجه حرارت حداکثر، حداقل و رطوبت نسبی ماهیانه در دوره رشد ژنوتیپ‌های گندم

در اهواز (۹۰-۱۳۸۹)

Table 1. Monthly maximum and minimum temperatures and relative humidity for wheat growth duration in Ahwaz, Iran(2010-2011)

Month	ماه	میانگین درجه حرارت Mean of air temperature (°C)		میانگین رطوبت نسبی RH (%)
		Maximum	Minimum	
Nov.	آبان	31.7	16.1	36.4
Dec.	آذر	24.3	8.8	37.2
Jan.	دی	18.4	7.2	47.8
Feb.	بهمن	17.5	8.1	49.4
Mar.	اسفند	23.6	11.5	41.1
Apr.	فروردین	31.0	16.0	37.0
May	اردیبهشت	37.6	24.1	40.8

نتایج و بحث

آزمایش مزرعه‌ای

ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در تاریخ کاشت مناسب ۲۰/۷ درجه سانتی‌گراد و میانگین حداکثر دما ۲۷/۶ درجه سانتی‌گراد بود. در تاریخ کاشت تاخیری، متوسط دما از زمان گرده‌افشانی تا رسیدگی دانه ۲۵/۶ درجه سانتی‌گراد و میانگین حداکثر دما ۳۲/۷ درجه سانتی‌گراد بود (جدول ۱).

زمان گرده‌افشانی در ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه در تاریخ کاشت مناسب از چهارم تا نهم اسفند و در تاریخ کاشت تاخیری از دوم تا پنجم فروردین بود. متوسط دما هوا طی دوره گرده‌افشانی تا رسیدگی در

ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه از نظر عملکرد دانه در واحد سطح اختلاف معنی‌داری داشته و تاخیر در کاشت منجر به کاهش معنی‌داری در عملکرد همه ژنوتیپ‌ها شد (جدول ۲). در تاریخ کاشت مناسب، لاین S-78-11 بیشترین ورقم اترک کمترین عملکرد دانه را داشتند. در تاریخ کاشت تاخیری ارقام کویر و چمران از عملکرد بالاتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها برخوردار بودند و رقم پیش‌تاز کمترین عملکرد دانه را داشت (جدول ۳). میانگین درصد کاهش عملکرد دانه در واحد سطح ناشی از تاخیر در کاشت در ژنوتیپ‌های مورد بررسی ۱۹/۹ درصد بود. رقم اترک (۹/۹ درصد) کمترین و رقم پیش‌تاز (۳۱/۱ درصد) بیشترین کاهش عملکرد در واحد سطح را به خود اختصاص دادند. کاهش طول دوره بحرانی تعیین تعداد دانه (از برجستگی دوگانه تا گرده‌افشانی)، افزایش دما در دوره پس از گرده‌افشانی و در نتیجه افت سریع کلروفیل، کاهش فتوسنتز جاری و کوتاه شدن دوره موثر پر شدن دانه در تاریخ کاشت تاخیری، از عوامل موثر در کاهش عملکرد محسوب می‌شوند. کاهش عملکرد دانه گندم در اثر تاخیر در کاشت، توسط رادمهر و همکاران (Radmehret *et al.*, 2004) و مشتقی و همکاران (Moshattatiet *et al.*, 2010) گزارش شده است.

تاخیر در کاشت تاثیر معنی‌داری بر سرعت فتوسنتز خالص در واحد سطح برگ داشت و به طور میانگین منجر به کاهش ۲۰ درصدی در سرعت فتوسنتز شد (جدول ۲). ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی نیز در هر دو تاریخ کاشت تنوع معنی‌داری از لحاظ این صفت داشتند. در هر دو تاریخ کاشت رقم کویر بیشترین و رقم پیش‌تاز کمترین سرعت فتوسنتز خالص در واحد سطح برگ پرچم را داشتند. در آزمایش‌های انجام شده در محیط کنترل شده (Dias *et al.*, 2011) و مزرعه (Reynolds *et al.*, 2000) وجود تنوع ژنتیکی در سرعت فتوسنتز در ارقام گندم تحت تنش گرما گزارش شده است. در تحقیق حاضر با افزایش دما در دوره پر شدن

دانه به دلیل تاخیر در کاشت، سرعت فتوسنتز خالص برگ پرچم ژنوتیپ‌های گندم از ۱۱ تا ۲۹/۵ درصد کاهش یافت (جدول ۲). الخطیب و پائولسن (Al-Khatib and Paulsen, 1990) گزارش کردند که سرعت فتوسنتز در دمای ۲۲-۲۰ درجه سانتی‌گراد در حداکثر است و در دمای ۳۲-۳۰ درجه سانتی‌گراد به طور ناگهانی کاهش می‌یابد. ایشان طی آزمایشی با افزایش دما از ۲۲ به ۳۲ درجه سانتی‌گراد مشاهده کردند که سرعت فتوسنتز در بین ارقام گندم از ۱۱ تا ۳۲ درصد کاهش یافت. رادمهر و همکاران (Radmehret *et al.*, 2004) با تغییر تاریخ کاشت در شرایط آب و هوایی اهواز اظهار داشتند که تنش گرمای انتهای فصل محدودیت منبع در ۲۰ ژنوتیپ گندم نان و دوروم را بطور متوسط در حدود ۶ درصد تشدید کرد.

بر اساس نتایج تجزیه واریانس، تاریخ کاشت تاثیر معنی‌داری بر هدایت روزنه‌ای و تعرق داشت و واکنش ژنوتیپ‌های مورد بررسی در هر دو تاریخ کاشت در رابطه با این دو صفت متفاوت بود. در تاریخ کاشت مناسب رقم کویر و لاین S-78-11 بیشترین و ارقام افلاک و داراب ۲ کمترین هدایت روزنه‌ای را داشتند. ارقام کویر، فلات و لاین S-83-3 از بیشترین و ارقام چمران، اترک و دز از کمترین میزان تعرق برخوردار بودند. در تاریخ کاشت تاخیری، رقم کویر از بیشترین هدایت روزنه‌ای و تعرق برخوردار بود. لاین S-78-11 و رقم فلات کمترین هدایت روزنه‌ای را داشتند و کمترین تعرق به لاین S-78-11 اختصاص داشت (جدول ۲). تاخیر در کاشت در کلیه ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی به استثنای S-78-11 و فلات منجر به افزایش هدایت روزنه‌ای شد. هدایت روزنه‌ای در لاین S-78-11 در حدود ۵۰ درصد و در رقم فلات ۴۶ درصد کاهش یافت. در تاریخ کاشت تاخیری میزان تعرق به طور میانگین ۴۲/۵ درصد افزایش یافت. در دو ژنوتیپ S-78-11 و فلات تفاوت معنی‌داری بین دو تاریخ کاشت از لحاظ میزان تعرق مشاهده نشد. از نظر

جدول ۲- سرعت فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای، تعرق و هدایت مزوفیلی ظاهری در ۱۷ روز بعد از گرده‌افشانی و عملکرد دانه در واحد سطح ده ژنوتیپ گندم نان در دو

تاریخ کاشت مناسب و تاخیری

Table 2. Net photosynthesis rate, stomatal conductance, transpiration and apparent mesophyll conductance at 17 days after anthesis and grain yield for 10 spring bread wheat genotypes in optimum and late sowing dates

ژنوتیپ‌های گندم Wheat genotypes	سرعت فتوسنتز خالص $P_n(\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1})$			هدایت روزنه‌ای $g_s(\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1})$		تعرق $E(\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1})$		هدایت مزوفیلی $g_m(\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$		عملکرد دانه Grain yield (kg.ha^{-1})	
	Sowing date			Sowing date		Sowing date		Sowing date		Sowing date	
	مناسب	تاخیری	میانگین	مناسب	تاخیری	مناسب	تاخیری	مناسب	تاخیری	مناسب	تاخیری
	Optimum	Late	mean	Optimum	Late	Optimum	Late	Optimum	Late	Optimum	Late
Chamran	21.50	16.73	18.94ab	0.44cde	0.56de	3.57c	6.62abc	0.093abc	0.067a	6797.7abc	5798.7a
Falat	18.82	14.92	16.87cd	0.83ab	0.45e	6.22a	6.30bc	0.067d	0.063a	6886.3ab	5534.3ab
Aflak	20.26	15.22	17.74bcd	0.23e	0.86b	2.82c	6.42bc	0.110ab	0.060a	6252.7cde	5084.0bc
Atrak	19.51	13.75	16.63de	0.55cd	0.57cde	2.97c	6.17bc	0.090bc	0.060a	5742.3e	5167.0bc
Dez	20.02	16.74	18.38bc	0.36de	0.80bc	3.40c	6.95ab	0.113a	0.063a	6185.3de	5135.3bc
Kavir	21.58	19.19	20.38a	0.99a	1.21a	6.25a	7.44a	0.093abc	0.073a	6660.0abcd	5843.0a
S-78-11	19.24	15.96	17.60bcd	0.97a	0.48e	5.87ab	5.98c	0.083cd	0.067a	7169.7a	5436.7ab
Darab2	18.38	14.99	16.68de	0.26e	0.73bcd	2.83c	6.18bc	0.110ab	0.060a	6442.0bcd	4745.7cd
Pishtaz	17.34	13.08	15.21e	0.64bc	0.79bcd	5.20b	6.17bc	0.067d	0.053a	6506.0bcd	4663.0d
S-83-3	18.73	15.99	17.36bcd	0.55cd	0.72bcd	6.20a	6.46bc	0.073cd	0.067a	6845.3abc	5116.0bc
Mean	19.54	15.62		0.58	0.72	4.54	6.47	0.090	0.063	6548.7	5232.4
SE†	1.138		0.805	0.120		0.445		0.011		313.3	

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند، بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند

Means in each column, followed by similar letter(s) are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

†: Standard error of means

تنش گرما بر فتوستنز، لاو و کرافتس براندر (Law and Crafts-Brander, 1999)، سالووچی و کرافتس براندر (Salvucci and Crafts-Brander, 2004) و پوشپالاثا (Pushpalatha et al., 2008) و همکاران اظهار داشتند که در شرایط تنش گرمای ملایم، کاهش فعالیت کاتالیزوری رایسکو به دلیل کاهش فعالیت رایسکو اکتیواز اولین دلیل محدودیت ایجاد شده در فتوستنز است و خسارت به فتوسیستم دو اغلب در شرایط تنش گرمای شدید و دمای بالاتر از ۴۰ درجه سانتی گراد رخ می دهد.

در آزمایش حاضر تاخیر در کاشت منجر به افزایش تعرق و هدایت روزنه ای در همه ژنوتیپ های گندم به استثنای فلات و لاین S-78-11 شد. تعرق یکی از سازوکارهای مهم دفع حرارت و خنک شدن گیاه است و در شرایط محیطی گرم در صورت وجود آب کافی، سازوکار مناسبی برای تعدیل دمای سایه انداز گیاهی محسوب می شود. تنش خشکی همراه با دمای بالا منجر به بسته شدن روزنه ها می گردد، ولی تنش گرما به تنهایی در شرایطی که آب کافی وجود داشته باشد، تاثیری بر روزنه ها ندارد (Al-Khatib and Paulsen, 1990). اثر تنش گرما بر هدایت روزنه ای در آزمایش های مختلف بسته به شدت تنش گرما، شرایط محیطی و ژنوتیپ های مورد بررسی متفاوت بوده است. در برخی آزمایش ها، افزایش دمای محیط منجر به افزایش هدایت روزنه ای (Dias et al., 2011) و در برخی منجر به کاهش هدایت روزنه ای (Roshanfekret et al., 2011) شده است. بر اساس نتایج ضرایب همبستگی، ارتباط مثبت معنی داری بین عملکرد دانه و هدایت روزنه ای ($n=30$, $r=0.45$, $p<0.01$) و عملکرد دانه و تعرق ($n=30$, $r=0.61$, $p<0.001$) در تاریخ کاشت مناسب بدست آمد، ولی چنین همبستگی معنی داری در تاریخ کاشت تاخیری مشاهده نشد (جدول ۳). در مقابل در تاریخ کاشت تاخیری، ارتباط مثبت معنی داری بین عملکرد دانه و هدایت مزوفیلی ($r=0.64$) و عملکرد دانه و فتوستنز ($r=0.50$) بدست

صفت هدایت مزوفیلی نیز، بین دو تاریخ کاشت و ژنوتیپ های مورد بررسی تفاوت معنی داری وجود داشت و اثر متقابل ژنوتیپ در تاریخ کاشت نیز برای این صفت معنی دار بود. تاخیر در کاشت به طور میانگین منجر به کاهش ۳۰ درصدی در هدایت مزوفیلی برگ پرچم شد. تفاوت معنی دار مشاهده شده بین ژنوتیپ های مورد بررسی در دو تاریخ کاشت ناشی از تفاوت موجود بین ژنوتیپ ها در تاریخ کاشت مناسب بود (جدول ۲)، به طوریکه در تاریخ کاشت مناسب، رقم دز بیشترین و ارقام فلات و پشتاز کمترین هدایت مزوفیلی را داشتند. بین ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در تاریخ کاشت تاخیری تفاوت معنی داری دیده نشد. با توجه به نتایج بدست آمده در تاریخ کاشت تاخیری کاهش در فتوستنز همراه با کاهش در هدایت مزوفیلی و افزایش هدایت روزنه ای بود. افزایش هدایت روزنه ای در ژنوتیپ های مورد بررسی در اثر تاخیر در کاشت حاکی از آن است که عوامل روزنه ای محدود کننده فتوستنز نبودند و فقط در رقم فلات و لاین S-78-11 که تاخیر در کاشت منجر به کاهش هدایت روزنه ای شد، بسته شدن روزنه ها عامل تعیین کننده ای در کاهش فتوستنز بود. از عوامل غیر روزنه ای که منجر به کاهش فتوستنز می شود می توان به مواردی نظیر اختلال در انتقال الکترون در فتوسیستم دو، کاهش فعالیت آنزیم رایسکو و کاهش تولید ATP و NADPH اشاره کرد (Allakhverdive et al., 2008). هدایت مزوفیلی ظرفیت برگ برای فتوستنز در سطح سلول را منعکس کرده و عکس مقاومت مزوفیلی است. کاهش هدایت مزوفیلی در تاریخ کاشت تاخیری احتمالاً بدلیل افزایش مقاومت مزوفیلی در اثر کاهش فعالیت آنزیم های کربوکسیله کننده و رایسکو اکتیواز و یا کاهش کارایی انتقال الکترون است. کاهش هدایت مزوفیلی و وجود همبستگی بالا بین هدایت مزوفیلی و فتوستنز در تاریخ کاشت تاخیری (جدول ۳) نشان دهنده خسارت به توان فتوستنزی است. بر اساس تحقیقات انجام شده در زمینه اثر

عملکرد ناشی از تاخیر در کاشت برخوردار بودند و لاین S-78-11 نیز با کمترین تعرق و هدایت روزنه‌ای از میزان کاهش عملکرد بالایی در تاریخ کاشت تاخیری برخوردار بود. وجود ارتباط معنی‌دار بین تعرق و عملکرد دانه پیش از این بوسیله امانی و همکاران (Amaniet *et al.*, 1996) گزارش شده است. به نظر می‌رسد که خنک شدن ناشی از تعرق برگ‌ها در شرایط محیطی گرم با آبیاری کافی، راهکاری برای کاهش اثرات منفی تنش گرما است و با تحمل به گرما از طریق فرار از گرما مرتبط است (Amaniet *et al.*, 1996). در مقابل، در مناطقی با رطوبت نسبی پایین و آب و هوای گرم و خشک، هدایت روزنه‌ای با افزایش درجه حرارت کاهش می‌یابد (Reynolds *et al.*, 2000) و عاملی محدود کننده برای فتوسنتز به حساب می‌آید.

آمد (جدول ۳). به نظر می‌رسد که در تاریخ کاشت تاخیری بدلیل شرایط دمایی نامناسب، هدایت مزوفیلی و در نتیجه فتوسنتز محدود شده و در مقایسه با سایر مؤلفه‌های تبادلات گازی، عامل تعیین‌کننده‌تری برای عملکرد دانه بشمار می‌روند. با این وجود در تاریخ کاشت تاخیری سرعت فتوسنتز خالص با هدایت روزنه‌ای ($r=0.54$) و تعرق ($r=0.61$) همبستگی معنی‌داری داشت (جدول ۳). رقم کویر با بیشترین سرعت فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای در تاریخ کاشت مناسب و تاخیری از عملکرد دانه بالایی نیز در هر دو تاریخ کاشت برخوردار بود و بعد از رقم اترک، کمترین میزان کاهش عملکرد ناشی از تاخیر در کاشت را داشت (جدول ۲). در مقابل ارقام پیش‌تاز و داراب ۲ با سرعت فتوسنتز، تعرق، هدایت مزوفیلی و روزنه‌ای نسبتاً پایین در تاریخ کاشت تاخیری از بیشترین میزان کاهش

جدول ۳- همبستگی بین سرعت فتوسنتز خالص، تعرق، هدایت روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی و عملکرد دانه ده ژنوتیپ

گندم نان در تاریخ کاشت تاخیری

Table 3. Correlation between net photosynthesis rate, transpiration, stomatal conductance, mesophyll conductance and grain yield for 10 spring bread wheat genotypes in late sowing dates (n=30)

صفات گیاهی Plant characteristics	سرعت فتوسنتز خالص P _n	تعرق E	هدایت روزنه‌ای g _s	هدایت مزوفیلی g _m
E	0.61***	1		
g _s	0.54**	0.56**	1	
g _m	0.77***	0.25 ^{ns}	0.13 ^{ns}	1
عملکرد دانه GY	0.50**	0.22 ^{ns}	-0.02 ^{ns}	0.64***

ns, ** و ***: به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال یک و یک دهم درصد

ns, ** and ***: Not significant and significant at 1% and 0.1% probability levels, respectively

برگ‌ها در سایه‌انداز گیاهی است که فقط تعداد اندکی از این برگ‌ها در وضعیت اشباع نوری قرار دارند. علاوه بر این، زمانی افزایش در سرعت فتوسنتز خالص منجر به افزایش در عملکرد می‌شود که گیاه تحت محدودیت منبع باشد و در واقع تولید مواد پرورده مورد نیاز برای رشد در محدودیت قرار داشته باشد. عموماً، وجود همبستگی معنی‌دار بین عملکرد و سرعت فتوسنتز در شرایط محیطی گرم که برگ‌ها مدت طولانی‌تری در وضعیت اشباع نوری قرار دارند و عملکرد دانه منبع محدود است رخ می‌دهد و در شرایط

وجود همبستگی معنی‌دار بین سرعت فتوسنتز خالص و عملکرد دانه در تاریخ کاشت تاخیری ($r=0.50$) و عدم وجود همبستگی معنی‌دار بین این دو صفت در تاریخ کاشت مناسب در تحقیق حاضر قابل توجه است. رینولدز و همکاران (Reynolds *et al.*, 2000) وجود همبستگی بین سرعت فتوسنتز خالص و عملکرد را الزامی ندانستند، زیرا سرعت فتوسنتز خالص به فتوسنتز یک برگ که در وضعیت اشباع نوری قرار دارد مربوط است، در حالیکه سرعت کربوکسیلاسیون در گیاه تابعی از فتوسنتز کلیه

دمایی مناسب چنین همبستگی کمتر مشاهده می‌شود (Reynolds *et al.*, 1994, 2000). به هر حال همبستگی موجود بین فتوسنتز و عملکرد دانه در تاریخ کاشت تاخیری آزمایش حاضر، نشان دهنده اهمیت بالای فتوسنتز به عنوان یکی از منابع تامین مواد فتوسنتزی برای رشد دانه است.

حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به تاریکی (F_v/F_m)، عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به روشنایی ($\Phi PSII$) و حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده به روشنایی (F_v'/F_m) بین دو تاریخ کاشت از لحاظ آماری اختلاف معنی داری داشته و در تاریخ کاشت تاخیری کاهش یافتند، ولی میزان این کاهش به ویژه در مؤلفه F_v/F_m ناچیز بود (جدول ۴). بیشترین میزان کاهش مقادیر F_v/F_m ، $\Phi PSII$ و F_v'/F_m بدلیل تاخیر در کاشت مربوط به لاین S-78-11 (به ترتیب ۳/۳، ۷/۷ و ۶/۶ درصد) و رقم دز (۳/۶، ۵/۹ و ۶/۱ درصد) بود و این دو

ژنوتیپ در تاریخ کاشت تاخیری از کمترین مقادیر F_v/F_m و $\Phi PSII$ و نیز F_v'/F_m برخوردار بودند. در رقم کویر تاخیر در کاشت بر مقادیر فلورسانس کلروفیل اثر معنی داری نداشت و این رقم در تاریخ کاشت تاخیری از بیشترین مقادیر F_v/F_m و $\Phi PSII$ و F_v'/F_m برخوردار بود (جدول ۴). تنوع بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه از نظر مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل معنی دار بود، ولی به خصوص در دو مؤلفه F_v/F_m و F_v'/F_m ، تنوع بین ژنوتیپ‌های گندم ناشی از وجود اختلاف بین ژنوتیپ‌ها در تاریخ کاشت تاخیری بود (جدول ۴).

ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی در هر دو تاریخ کاشت از لحاظ خاموشی غیر فتوشیمیایی الکترون برانگیخته (NPQ) که نشان دهنده مقدار ظاهری اتلاف حرارتی از فتوسیستم دو و آنتن‌های آن است، تفاوت معنی داری نداشتند، ولی بین دو تاریخ کاشت از نظر این مؤلفه تفاوت معنی داری وجود داشت. اتلاف غیر تشعشعی انرژی برانگیخته به صورت حرارت (NPQ) در تاریخ کاشت تاخیری (۰/۲۲۱) نسبت به تاریخ

جدول ۴- مقادیر مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل در ۱۷ روز بعد از گرده افشانی ده ژنوتیپ گندم نان در دو تاریخ

کاشت مناسب و تاخیری

Table 4. Chlorophyll fluorescence parameters at 17 days after anthesis for 10 bread wheat genotypes in optimum and late sowing dates

ژنوتیپ‌های گندم Wheat genotypes	F_v/F_m			$\Phi PSII$		F_v'/F_m	
	مناسب Optimum	تاخیری Late	میانگین mean	مناسب Optimum	تاخیری Late	مناسب Optimum	تاخیری Late
Chamran	0.837	0.823	0.830ab	0.785abc	0.753bc	0.824a	0.796abc
Falat	0.833	0.823	0.828ab	0.777bc	0.742cd	0.808a	0.789bc
Aflak	0.843	0.827	0.835a	0.793a	0.762ab	0.827a	0.805ab
Atrak	0.830	0.817	0.823bcd	0.784abc	0.753bc	0.819a	0.792bc
Dez	0.830	0.800	0.815d	0.777bc	0.731de	0.812a	0.763d
Kavir	0.837	0.833	0.835a	0.784abc	0.770a	0.815a	0.814a
S-78-11	0.830	0.803	0.817cd	0.784abc	0.724e	0.813a	0.759d
Darab2	0.837	0.813	0.825bc	0.773c	0.748bc	0.818a	0.778cd
Pishtaz	0.833	0.813	0.823bcd	0.778bc	0.747c	0.814a	0.786bc
S-83-3	0.837	0.827	0.832ab	0.789ab	0.748bc	0.820a	0.787bc
Mean	0.835	0.818		0.782	0.748	0.817	0.787
SE†		0.00611	0.00432		0.00748		0.01065

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند، بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی داری ندارند

Means in each column, followed by similar letter(s) are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

†: Standard error of means

کوئینون A نیز می‌شود. افزایش معنی‌دار در NPQ در طی تنش گرما در محیط مزرعه بدلیل همراه بودن تنش گرمای ملایم با تابش خورشیدی بالا دور از انتظار نیست (Lu and Zhang, 2000).

در آزمایش حاضر، میزان کاهش عملکرد ناشی از تاخیر در کاشت با مقادیر مؤلفه‌های $\Phi PSII$ ($n=30$, $r = -0.38$) و $F'v/F'm$ ($n=30$, $r = -0.42$) در سطح احتمال پنج درصد همبستگی داشت. رقم کویر با بیشترین $\Phi PSII$ ، در اثر تاخیر در کاشت از میزان کاهش عملکرد پائینی برخوردار بود (جدول ۲ و ۴). در مقابل در لاین S-78-11 و رقم پیش‌تاز مقادیر مؤلفه مذکور پایین و میزان کاهش عملکرد ناشی از تاخیر در کاشت بالا بود. به هر حال وجود ارقامی نظیر دز و اترک که از مقادیر نسبتاً پایین $\Phi PSII$ برخوردار بودند، ولی بدلیل استفاده از ذخایر ساقه برای پر شدن دانه (MojtabaieZamaniet al., 2013)، میزان کاهش عملکرد ناشی از تاخیر در کاشت نیز در آنها نسبتاً کم بود، باعث پایین بودن ضریب همبستگی بدست آمده شد. با توجه به عدم همبستگی عملکرد دانه با مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل در این آزمایش و همبستگی ضعیف میزان کاهش عملکرد دانه با این مؤلفه‌ها و همچنین معنی‌دار بودن اثر متقابل ژنوتیپ در تاریخ کاشت برای مؤلفه‌های مذکور، به نظر می‌رسد که در شرایط آزمایش حاضر، مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل معیار مناسبی برای غربال ژنوتیپ‌های متحمل به گرما محسوب نمی‌شوند.

آزمایش در محیط کنترل شده

اعمال تنش گرما از ده روز بعد از گرده‌افشانی بر ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه منجر به کاهش معنی‌داری در عملکرد دانه سنبه اصلی شد و میزان این کاهش بطور میانگین در حدود ۳۱/۶ درصد بود. بین ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه در هر دو تیمار دمایی تفاوت بسیار معنی‌داری از لحاظ عملکرد دانه در سنبه اصلی مشاهده شد و اثر متقابل ژنوتیپ در تیمار

کاشت مناسب (۰/۱۳۶) به طور متوسط در حدود ۶۲/۵ درصد افزایش یافت.

مقادیر Fv/Fm بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی در محیط مزرعه در تاریخ کاشت مناسب از ۰/۸۴۳ تا ۰/۸۳۰ و در تاریخ کاشت تاخیری از ۰/۸۳۳ تا ۰/۸۰۰ متغیر بود. ماکسول و جانسون (Maxwell and Johnson, 2000) مقدار بهینه Fv/Fm را برای اکثر گیاهان ۰/۸۳ اعلام کرده و مقادیر پایین‌تر از این مقدار را نشان دهنده مواجهه گیاه با شرایط تنش دانستند. در حالی که آراوس و همکاران (Arauset al., 1998) نسبت Fv/Fm در وضعیت بدون تنش در گیاهان را ۰/۷۵ تا ۰/۸۵ دانستند. از آنجایی که مقدار Fv/Fm در تاریخ کاشت تاخیری با وجود کاهش معنی‌دار در حد معمول قرار داشت، می‌توان نتیجه گرفت که بدلیل افزایش NPQ و حفاظت نوری، مراکز فتوسیستم دو در این ژنوتیپ‌ها سالم بوده و کارایی آنها تحت تاثیر قرار نگرفته است. در واقع در تاریخ کاشت تاخیری، افزایش در NPQ به کاهش $\Phi PSII$ (کاهش انتقال خطی الکترون در فتوسیستم دو) و $F'v/F'm$ (کاهش کارایی فتوسیستم دو با وجود باز بودن همه مراکز واکنشی) منجر می‌شود. افزایش در NPQ ناشی از فرآیندهایی است که برگ را از خسارت نوری حفاظت می‌کند. از جمله این فرآیندها حفاظت توسط کاروتنوئیدهای چرخه زانتوفیل است. در شدت‌های زیاد نور و تجمع پروتون‌ها در لومن تیلاکوئید، اسیدی شدن لومن منجر به تبدیل آنزیمی کاروتنوئید ویولازانتین به زئازانتین می‌شود. انرژی مفرط به زئازانتین منتقل و آن را بصورت گرما پراکنده می‌کند (Maxwell and Johnson, 2000). با افزایش اتلاف حرارتی یعنی خاموشی غیر فتوشیمیایی از طریق حرارت، انتقال الکترون فتوستزی تنظیم کاهشی شده و ATP و NADPH کمتری تولید که در تعادل با نیاز چرخه کالوین می‌شود و از طرفی تنظیم کاهشی انتقال الکترون منجر به جلوگیری از احیاء بیش از حد

جدول ۵- مقادیر مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل در ۱۷ روز بعد از گرده‌افشانی و عملکرد سنبله اصلی ده ژنوتیپ گندم نان در دو تیمار دمایی بدون تنش و تنش گرما در محیط کنترل شده

Table 5. Chlorophyll fluorescence parameters at 17 days after anthesis and main spike grain yield for 10 bread wheat genotypes under normal and heat stress temperature treatments in control condition

ژنوتیپ‌های گندم Wheat genotypes	F _v /F _m		ΦPSII		F' _v /F' _m		عملکرد دانه سنبله اصلی Grain yield (g.main spike ⁻¹)	
	بدون تنش (N)	تنش گرما (H)	بدون تنش (N)	تنش گرما (H)	بدون تنش (N)	تنش گرما (H)	بدون تنش (N)	تنش گرما (H)
Chamran	0.821a	0.795abc	0.766a	0.736b	0.811a	0.777abcd	1.52d	1.06de
Falat	0.828a	0.802ab	0.769a	0.749ab	0.809a	0.794ab	1.65bc	1.12bcd
Aflak	0.823a	0.801ab	0.767a	0.746ab	0.811a	0.784abc	1.52.d	1.12bcd
Atrak	0.824a	0.771bcd	0.745a	0.726bc	0.803a	0.760cde	1.54d	1.15abc
Dez	0.816a	0.759de	0.757a	0.694cd	0.796a	0.749de	1.60cd	1.18ab
Kavir	0.829a	0.817a	0.778a	0.772a	0.813a	0.800a	1.69ab	1.07de
S-78-11	0.823a	0.676f	0.765a	0.589f	0.811a	0.636g	1.76a	1.09cd
Darab2	0.824a	0.774bcd	0.766a	0.730b	0.809a	0.764bcde	1.53d	1.00e
Pishtaz	0.831a	0.763cd	0.769a	0.675de	0.811a	0.736ef	1.69ab	1.07de
S-83-3	0.823a	0.727e	0.767a	0.653e	0.808a	0.713f	1.74a	1.22a
Mean	0.824	0.769	0.765	0.707	0.808	0.751	1.62	1.11
SE†		0.0166		0.0178		0.0171		0.039

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند، بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند

Means in each column, followed by similar letter(s) are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

N: Normal, H: Heat stress

S-78-11 و F_v/F_m و $\Phi PSII$ مربوط به لاین 78-11 (به ترتیب ۱۸، ۲۳ و ۲۲ درصد) بود و این لاین از کمترین مقادیر F_v/F_m و $\Phi PSII$ برخوردار بود. مؤلفه NPQ در هفت روز پس از اعمال تنش گرما به طور میانگین در تیمار تنش گرما (۰/۱۰۸) کمتر از تیمار دمای بدون تنش (۰/۱۱۶) بود، ولی این تفاوت معنی‌دار نبود. ژنوتیپ‌های مورد بررسی نیز از نظر این مؤلفه تفاوت معنی‌داری نداشتند. کاهش NPQ در شرایط تنش گرمای شدید پیش از این توسط دیاس و همکاران (Dias *et al.*, 2011) نیز گزارش شده‌است. ایشان اظهار داشتند که با کاهش اتلاف حرارتی انرژی برانگیخته در آنتن‌های فتوسیستم دو، حفاظت از دستگاه فتوسنتزی به حداقل رسیده و از این رو مراکز واکنشی فتوسیستم دو بیش از حد برانگیخته خواهند شد. در آزمایش حاضر، هفت روز بعد از اعمال تنش گرما در تیمار تنش، مقادیر F_v/F_m از ۰/۸۱۷ (در رقم کویر) تا ۰/۶۷۶ (در لاین S-78-11) متغیر بود. ژو و همکاران (Xu *et al.*, 2001) با اعمال تنش گرما (محدوده دمایی ۳۴-۳۰ درجه سانتی‌گراد از ۶ صبح تا ۹ شب) در محیط مزرعه به کمک پوشش پلاستیکی، مشاهده کردند که در چهار روز بعد از اعمال تنش در بعضی ژنوتیپ‌ها مقدار F_v/F_m کاهش یافت ولی در ۱۲ روز بعد از اعمال تنش در همه ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی F_v/F_m کاهش معنی‌داری یافت و مقدار F_v/F_m در ۱۲ روز بعد از اعمال تنش در دامنه ۰/۷۴۱-۰/۷۹۶ متغیر بود.

ثبات در مقادیر F_v/F_m و سایر مؤلفه‌های فلورسانس در رقم کویر و کاهش اندک این مؤلفه‌ها در ارقام افلاک، چمران و فلات در شرایط تنش گرمای اعمال شده در فیتوترون نشان می‌دهد که انتقال انرژی برانگیخته از آنتن‌ها به مراکز واکنشی فتوسیستم دو و خاموشی فتوشیمیایی در این ارقام از تنش گرما متاثر نشده است و حاکی از سرعت احیای پایا در مراکز واکنشی فتوسیستم دو در این ارقام است

دمایی نیز معنی‌دار بود (جدول ۵). لاین S-78-11 و پس از آن ارقام پیشتاز و کویر بیشترین (به ترتیب ۳۸/۴، ۳۷ و ۳۷ درصد) و ارقام اترک، افلاک و دز (به ترتیب ۲۵/۶، ۲۵/۹ و ۲۵/۹۵ درصد) کمترین میزان کاهش عملکرد در سنبله اصلی را در شرایط تنش گرما داشتند (جدول ۵). میانگین دمای روزانه ۳۰ درجه سانتیگراد و حداکثر دمای روزانه ۳۷ درجه سانتیگراد از ده روز بعد از گرده‌افشانی تا زمان رسیدگی در تیمار تنش گرما با تاثیر منفی بر موجودی و انتقال مواد فتوسنتزی به دانه‌های در حال تکامل و کاهش تولید و تداوم تولید نشاسته در دانه منجر به کاهش شدید عملکرد دانه می‌شود (Farooq *et al.*, 2011، Alikhaniet *al.*, 2007).

مؤلفه‌های F_v/F_m و $\Phi PSII$ بین دو تیمار دمایی بدون تنش و تنش گرما تفاوت معنی‌داری داشتند و تنش گرما منجر به کاهش مقدار این مؤلفه‌ها شد، به طوریکه در ۷ روز پس از اعمال تنش گرما در فیتوترون (۱۷ روز بعد از گرده‌افشانی)، مؤلفه‌های F_v/F_m و $\Phi PSII$ به طور میانگین ۶/۶۷، ۷/۵۸ و ۷/۰۵ درصد در مقایسه با تیمار دمایی بدون تنش کاهش یافتند (جدول ۵). براساس نتایج تجزیه مرکب دو تیمار دمایی از لحاظ مؤلفه‌های مذکور، بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی نیز تفاوت معنی‌داری مشاهده شد و اثر متقابل ژنوتیپ در تیمار دمایی نیز معنی‌دار بود. با توجه به نتایج بدست آمده، تفاوت بین ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش گرما مشهودتر بود و بین ژنوتیپ‌ها در شرایط دمایی بدون تنش تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. رقم کویر بیشترین مقادیر F_v/F_m و $\Phi PSII$ را داشت و در هفت روز بعد از اعمال تنش گرما، کاهش قابل توجهی در این مقادیر مشاهده نشد. پس از رقم کویر، ارقام چمران، فلات و افلاک نیز از میزان کاهش نسبتاً کمی در مؤلفه‌های مذکور برخوردار بودند (جدول ۵). در شرایط تنش گرما، بین ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی بیشترین کاهش مشاهده شده در مقادیر

ناگهانی تجمع ماده خشک در دانه در شرایط تنش گرمای شدید و عدم افزایش سرعت پر شدن دانه از دلایل کاهش شدید عملکرد در این رقم شناخته شده است (MojtabaieZamani et al., 2014). این رقم در شرایط تنش گرمای ملایم در محیط مزرعه با توجه به ظرفیت فتوسنتزی بالا، با تداوم تجمع ماده خشک در دانه بدلیل عدم محدودیت جدی در دوره پر شدن دانه، از میزان کاهش عملکرد پایینی برخوردار بود.

نتیجه گیری

بر اساس نتایج بدست آمده از این تحقیق، تاثیر پذیری مؤلفه های فلورسانس کلروفیل بسته به شدت تنش متفاوت است. در شرایط تنش گرمای ملایم اعمال شده در محیط مزرعه در اثر تاخیر در کاشت، کاهش مشاهده شده در فتوسنتز بیشتر بدلیل محدودیت های متابولیکی بوده و حساسیت مؤلفه Fv/Fm در این شرایط دمایی بسیار اندک بود، ولی در شرایط تنش گرمای شدید اعمال شده در فیتوترون، حساسیت زنجیره انتقال الکترون و مؤلفه Fv/Fm در ژنوتیپ های حساس افزایش یافت. با توجه به عدم وجود همبستگی بین عملکرد دانه و مؤلفه های فلورسانس کلروفیل در هر دو آزمایش، رتبه بندی متفاوت ژنوتیپ ها در محیط های مختلف آزمایشی و اثر متقابل معنی دار ژنوتیپ در تیمار دمایی (در محیط کنترل شده) و اثر متقابل معنی دار ژنوتیپ در تاریخ کاشت (در محیط مزرعه) برای این مؤلفه ها، می توان چنین نتیجه گرفت که مؤلفه های فلورسانس کلروفیل به تنهایی معیار مناسبی برای گزینش ارقام متحمل به گرما محسوب نمی شوند.

(Dias et al., 2011). در مقابل، کاهش زیاد مقادیر Fv/Fm و $\Phi PSII$ در لاین S-78-11 حاکی از حساسیت بالای این ژنوتیپ به تنش گرما، کاهش فعالیت کمپلکس آزاد کننده اکسیژن و اختلال در انتقال الکترون در قسمت پذیرنده الکترون فتوسیستم دو است که منجر به بازدارندگی نوری می شود (Lu and Zhang, 2000). با توجه به نتایج هر دو آزمایش اجرا شده در مزرعه و فیتوترون، به نظر می رسد که در لاین S-78-11، کاهش شدید در هدایت روزنه ای، منجر به ایجاد عدم تعادل بین فعالیت فتوشیمیایی فتوسیستم دو و نیاز ATP و NADPH برای فتوسنتز شده و بدلیل توانایی کمتر این ژنوتیپ در استفاده از راهکارهای محافظتی، بازدارندگی نوری و خسارت به مراکز واکنشی فتوسیستم دو رخ داده است. در آزمایش اجرا شده در فیتوترون، ارتباط معنی داری بین مؤلفه های فلورسانس کلروفیل با عملکرد و میزان کاهش عملکرد ناشی از تنش گرما بدست نیامد. در ارقام دز، اترک و لاین S-83-3 با وجود مقادیر نسبتاً پایین مؤلفه های فلورسانس کلروفیل، میزان کاهش عملکرد ناشی از تنش گرمای شدید پایین بود که دلیل آن توانایی بالایی این ارقام در استفاده از ذخایر ساقه برای پر شدن دانه است (MojtabaieZamani et al., 2013). رقم کویر با بیشترین مقادیر مؤلفه های فلورسانس کلروفیل، با وجود سیستم فتوسنتزی کارآمد در شرایط تنش گرمای شدید از میزان کاهش عملکرد بالایی برخوردار بود. فرصت ناکافی در استفاده از منابع فتوسنتزی موجود به دلیل کاهش شدید طول دوره پر شدن دانه (دوره موثر پر شدن دانه در رقم کویر در شرایط دمایی مناسب ۲۲ روز و در شرایط تنش گرما ۱۴ روز بود) و توقف

References

- Ahmadi, A., A. Si-O-Semardah and A. A. Zali. 2004. A comparison between the capacity of photoassimilate storage and remobilization and their contribution to yield in four wheat cultivars under different moisture

منابع مورد استفاده

- regimes. Iran. J. Agric. Sci. 35 (4): 921-931. (In Persian with English abstract).
- Alikhani, M., I. Mozaffari, F. Darvish and Y. Arshad. 2007.** Responses of wheat genotypes to heat stress at different developmental stages. Iran. J. Crop Sci. 9(1): 45-59. (In Persian with English abstract).
- Al-Khatib, K. and G. M. Paulsen. 1990.** Photosynthesis and productivity during high-temperature stress of wheat genotypes from major world regions. Crop Sci. 30: 1127-1132.
- Allakhverdive, S. I., V. D. Kreslavski, V. V. Klimov, D. A. Los, R. Carpentier and P. Mohanty. 2008.** Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. Photosynthesis Res. 98: 541-550.
- Amani, I., R. A. Fischer and M. P. Reynolds. 1996.** Canopy temperature depression association with yield of irrigated spring wheat cultivars in hot climate. J. Agron. Crop Sci. 176:119-129.
- Anonymous, 2010.** Tear book Crops. Ministry of Agriculture Jihad. Planning and Economic Department. Office of Statistics and Information Technology. (In Persian).
- Araus, J. L., T. Amaro, J. Voltas, H. Nakkoul and M. M. Nachit. 1998.** Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. Field Crops Res. 55: 209-223.
- Baker, N.R. and E. Rosenqvist. 2004.** Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. J. Exp. Bot. 55 (403): 1607-1621.
- Dias, A. S., J. Semedo, J. C. Ramalho and F. C. Lidon. 2011.** Bread and durum wheat under heat stress: A comparative study on the photosynthetic performance. J. Agron. Crop Sci. 197: 50-56.
- Farooq, M., H. Bramley, J. A. Palta and H. M. Siddique. 2011.** Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. Crit. Rev. Plant Sci. 30:1-17.
- Fischer, R.A., D. Rees, K. D. Sayer, Z. M. Lu, A. G. Candon and A. L. Saavedra. 1998.** Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthesis rate and cooler canopies. Crop Sci. 38: 1467-1475.
- Law, R.D. and S. J. Crafts-Brandner. 1999.** Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. Plant Physiol. 120:173-181.
- Lu, C.M. and J. H. Zhang. 2000.** Heat-induced multiple effects on PSII in wheat plants. J. Plant Physiol. 156: 259-265.
- Maxwell, K. and G. N. Johnson. 2000.** Chlorophyll fluorescence- a practical guide. J. Exp. Bot. 51 (345): 659-668.
- MojtabaieZamani, M., M., Nabipour and M., Meskarbasheh. 2013.** Evaluation of stem soluble carbohydrate accumulation and remobilization in spring bread wheat genotypes under terminal heat stress conditions in Ahwaz in Iran. Iran. J. Crop Sci. 15(3): 277-294. (In Persian with English abstract)
- MojtabaieZamani, M., M., Nabipour and M., Meskarbasheh. 2014.** Evaluation of changes in the rate and duration of grain filling in ten bread wheat genotypes under heat stress during grain filling. 3th Iranian Conference of Plant physiol. 7-9 May, Isfahan University of Technology. 256p. (In Persian).

- Moshattati, A., Kh. Alami-Saied, S. A. Siadat, A. M. Bakhshandeh and M. R. Jalal-Kamali. 2010.** Evaluation of terminal heat stress tolerance in spring bread wheat cultivars in Ahwaz conditions. *Iran. J. Crop Sci.* 12 (2): 85-99. (In Persian with English abstract)
- Pushpalatha, P., P. Sharma-Natu and M. C. Ghildiyal. 2008.** Photosynthetic response of wheat cultivar to long-term exposure to elevated temperature. *Photosynthetica.* 46 (4): 552-556.
- Radmehr, M., G. A. Ayneh and A. Naderi. 2004.** A study on source-sink relationship of wheat genotypes under favourable and terminal heat stress conditions in Khuzestan. *Iran. J. Crop Sci.* 6 (2):101-113.(In Persianwith English abstract)
- Reynolds, M. P., M. Balota, M. I. B. Delgado, I. Amani and R. A. Fischer. 1994.** Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions, *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 717-730.
- Reynolds, M. P., M. I. B. Delgado, M. Gutierrez-Rodriguez and A. Larque-Saavedra. 2000.** Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment. I: Genetic diversity and crop productivity. *Field Crops Res.* 66: 37-50.
- Ristic, Z., L. Momcilovic, U. Bukovnik, P. V. V. Prasad, J. Fu, B. P. Deridder, T. E.Elthon and N. Mladenov. 2009.**Rubiscoactivase and wheat productivity under heat-stress conditions. *J. Exp. Bot.* 60 (14): 4003-4014.
- RoshanfekarDezfoli, H., M. Nabipour, F. Moradi and M. Meskarbashee. 2011.** The effect of temperature change on stomatal conductance and chlorophyll concentration in wheat. *Plant Prod. Scientific J. Agric.* 34 (2): 39-52.(In Persian with English abstract)
- Salvucci, M. E. and S. J. Crafts-Brandner. 2004.** Relationship between the heat tolerance of photosynthesis and the thermal stability of Rubiscoactivase in plants from contrasting thermal environments. *Plant Physiol.* 134:1460-1470.
- Soltani, A. 2006.**Mathematical Modeling in Field Crops.JahadDaneshgahiMashaad Press. 175pp. (In Persian).
- Xu, X.L., Z. M. Wang and J. P. Zhang. 2001.** Effect of heat stress on photosynthetic characteristics of different green organs of winter wheat during grain filling stage. *Acta Bot. Sin.* 43 (6): 571-577.

Effect of heat stress during grain filling on photosynthesis and grain yield of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes

MojtabaieZamani, M.¹, M. Nabipour² and M. Meskarbashee³

ABSTRACT

MojtabaieZamani, M., M. Nabipour and M. Meskarbashee. 2015. Effect of heat stress during grain filling on photosynthesis and grain yield of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 17(1): 1-17. (In Persian).

To investigate the effect of heat stress during grain filling period on photosynthesis, gas exchanges and chlorophyll fluorescence parameters of bread wheat genotypes, two different experiments in the field and phytotron of Chamran University in Ahwaz, Iran, was implemented during 2010-2011 growing season. In the first experiment, 10 medium maturity spring bread wheat genotypes in two; optimum (12 Nov.) and late (21 Dec.) sowing dates as a factorial arrangements in randomized complete block design with three replications were planted. In the second experiment the same genotypes were planted in the pots in randomized complete block design with three replications. Ten days after anthesis, all pots of each genotype were divided in two groups randomly, and then were moved to two separate phytotrons with different temperature treatments i.e.; normal (25/16 °C (max/min)) and heat stress (37/25 °C (max/min)). Pots remained in this condition until maturity. Results showed that under heat stress condition, due to late sowing, flag leaf net photosynthetic rate decreased by at least 11% and at the most 29.5% depending on wheat genotypes. Mesophyll conductance reduction and increasing stomatal conductance were associated with photosynthetic rate reduction. But in cv. Falat and line S-78-11, stomatal conductance was reduced under heat stress conditions due to late sowing, and stomatal closure was a determining factor in photosynthetic loss. Non-stomatal factors contributed to photosynthetic loss in other genotypes. In late sowing date (mild heat stress conditions in the field) the quantum yield of PSII (Φ_{PSII}) and maximum quantum efficiency of PSII under given light conditions (F'_v/F'_m) decreased, however, non-photochemical quenching (NPQ) increased and despite a significant decrease in maximum quantum yield of PSII under given dark conditions (F_v/F_m), it remained in normal range, due to increase in photoprotective. In severe heat stress conditions (in phytotron) Φ_{PSII} , F'_v/F'_m and F_v/F_m parameters significantly reduced, and NPQ values decreased. In fact, under severe heat stress conditions, sensitivity electron transport chain and F_v/F_m parameter increased in sensitive genotypes. Considering the lack of correlation between grain yield and chlorophyll fluorescence parameters in both experiments and also the different rankings of genotypes in different environments, chlorophyll fluorescence parameters solely can not be used as a criterion for the selection of heat tolerant wheat cultivars.

Key word: Chlorophyll fluorescence, Photosynthesis, Terminal heat stress and Wheat.

Received: August, 2014

Accepted: November, 2014

1- Former PhD Student, Shahid Chamran University, Ahwaz, Iran. At present Faculty members, Islamic Azad University of Ramhormoz, Iran (Corresponding author)(Email: mahroo.mojtabaei@gmail.com)

2- Professor, Shahid Chamran University of Shahid Chamran, Ahwaz, Iran

3- Associate Prof., Shahid Chamran University of Shahid Chamran, Ahwaz, Iran