

ارزیابی تجمع و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه در ژنوتیپ‌های گندم نان بهاره در شرایط تنش گرمای انتهایی فصل در اهواز

Evaluation of stem soluble carbohydrate accumulation and remobilization in spring bread wheat genotypes under terminal heat stress conditions in Ahwaz in Iran

مهر و مجتبیای زمانی^۱، مجید نبی‌پور^۲ و موسی مسکرباشی^۳

چکیده

مجتبیای زمانی، م.، م. نبی‌پور و م. مسکرباشی. ۱۳۹۲. ارزیابی تجمع و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه در ژنوتیپ‌های گندم نان بهاره در شرایط تنش گرمای انتهایی فصل در اهواز. مجله علوم زراعی ایران. ۱۵(۳): ۲۹۴-۲۷۷.

به منظور ارزیابی توانایی ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌های محلول در ساقه و انتقال مجدد این ذخایر به دانه در ژنوتیپ‌های گندم نان و ارزیابی آنها در شرایط تنش گرما طی دوره پر شدن دانه، آزمایشی مزرعه‌ای در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در شرایط محیطی اهواز اجرا گردید. تیمارهای آزمایشی شامل ده ژنوتیپ گندم نان بهاره میان‌رس (چمران، اترک، افلاک، دز، فلات، داراب ۲، کویر، پیشناز، S-78-11 و S-83-3) و دو تاریخ کاشت مناسب (۲۲ آبان ماه) و تاخیری (اول دی ماه) بودند. نتایج نشان داد که ژنوتیپ‌های گندم از نظر وزن مخصوص ساقه، غلظت و محتوی کربوهیدرات محلول ساقه، انتقال مجدد و کارایی ساقه در انتقال مجدد کربوهیدرات تفاوت معنی‌داری داشتند. در شرایط تنش گرمای ناشی از تاخیر در کاشت، میزان انتقال مجدد کربوهیدرات از ساقه به دانه ۲۹ درصد و کارایی انتقال ۳۳ درصد افزایش یافتند. در هر دو تاریخ کاشت، حداکثر وزن مخصوص ساقه با حداکثر غلظت کربوهیدرات در ساقه و مقدار انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقه به دانه ارتباط معنی‌داری داشت و صفت مناسبی برای گزینش ژنوتیپ‌هایی با بیشترین تجمع و انتقال ذخایر ساقه به دانه شناخته شد. تعداد دانه در سنبله اصلی در تاریخ کاشت تاخیری با انتقال مجدد کربوهیدرات همبستگی داشت که نشان دهنده تاثیر قدرت مقصد بر افزایش انتقال مجدد از ساقه بود. بر اساس نتایج این آزمایش ارتباط مشخصی بین عملکرد دانه و میزان انتقال ذخایر ساقه در شرایط تنش گرما طی دوره پر شدن دانه در ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی وجود نداشت. برخی از ژنوتیپ‌ها با حفظ سطح سبز و تداوم فتوسنتز و برخی با انتقال بیشتر ذخایر ساقه به دانه، رشد دانه در شرایط تنش گرما را پشتیبانی کردند.

واژه‌های کلیدی: پر شدن دانه، تنش گرما، کارایی انتقال مجدد، تعداد دانه در سنبله و گندم نان بهاره.

این مقاله مستخرج از پایان نامه دکتری نگارنده اول می‌باشد

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۲/۱۸

تاریخ دریافت: ۱۳۹۱/۱۱/۲۹

۱- دانشجوی دکتری دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز (عضو انجمن علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران) (مکاتبه کننده)

(پست الکترونیک: m_mahroo@yahoo.com)

۲- استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز

۳- دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز

مقدمه

تنش گرما طی دوره پر شدن دانه یکی از محدودیت‌های اصلی در تولید گندم در اکثر نواحی رشد گندم در جهان به حساب می‌آید. در اقلیم‌های مدیترانه‌ای از جمله خوزستان، وقوع تنش گرما بعد از گرده‌افشانی بدلیل وقوع دوره‌های کوتاه با دمای زیاد (بیش از ۳۵ درجه سانتی‌گراد) در طی دوره پر شدن دانه و یا تاخیر در کاشت و مصادف شدن دوره پر شدن دانه با دمای بالای پایان فصل رشد، منجر به کاهش عملکرد گندم می‌شود. مواد پرورده مورد نیاز برای رشد دانه گندم از فتوسنتز جاری و انتقال کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای در بخش‌های رویشی گیاه (عمدتاً در ساقه) به دانه‌های در حال رشد تامین می‌شود (Schnyder, 1993 and Blum, 1998). وقوع تنش گرما در دوره پر شدن دانه به دلیل تسریع در پیری برگ، آسیب به دستگاه فتوسنتزی و کاهش تولید مواد پرورده (Alkhatib and Paulsen, 1990) منجر به تغییر سهم نسبی این منابع شده و پر شدن دانه به ذخایر ساقه وابسته‌تر می‌شود (Schnyder, 1993; Blum, 1998; Yang *et al.*, 2002).

کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای در ساقه بعنوان مجموع کربوهیدرات‌های غیرساختاری یا کربوهیدرات‌های محلول ساقه شناخته شده و از کربوهیدرات‌های ساختاری موجود در دیواره سلولی متمایز هستند (Ruuska *et al.*, 2006). توانایی ذخیره کربوهیدرات در ساقه، انتقال و کارایی انتقال این ذخایر به دانه دو جزء تاثیرگذار بر مقدار تخمینی سهم ذخایر ساقه در عملکرد دانه هستند (Ehdaie *et al.*, 2006 a, b). توانایی ذخیره‌سازی کربوهیدرات در ساقه بستگی به وزن مخصوص ساقه و طول ساقه داشته و شرایط محیطی قبل و بعد از گرده‌افشانی تا مرحله خطی رشد دانه بر مقدار تجمع کربوهیدرات در ساقه تاثیر گذار است (Blum, 1998 and Takahashi *et al.*, 2001). کارایی

انتقال ذخایر ساقه به دانه نیز بوسیله قدرت مقصد (وزن دانه و تعداد دانه در سنبله) و شرایط محیطی متاثر می‌شود (Blum, 1998 and Ehdaie *et al.*, 2006 a). به منظور محاسبه میزان انتقال ذخایر ساقه به دانه، روش‌های متعددی نظیر استفاده از کربن نشاندار (Schnyder, 1992) و جلوگیری از فتوسنتز جاری در طی دوره پر شدن دانه بوسیله حذف برگ (Fokar *et al.*, 1998)، پساییدگی شیمیایی (Blum *et al.*, 1994) یا اعمال تاریکی (Yang *et al.*, 2002) مورد استفاده قرار گرفته است. اختلاف بین وزن خشک یا محتوی کربوهیدرات محلول ساقه در مرحله گرده‌افشانی و رسیدگی فیزیولوژیکی نیز از روش‌های تخمین میزان انتقال ذخایر ساقه به دانه است (Cruz-Aguado *et al.*, 2000 and Ehdaie *et al.*, 2006 a, b).

در گزارشات مختلف سهم نسبی ذخایر کربوهیدرات‌های محلول ساقه در عملکرد دانه بسته به ژنوتیپ، محیط و روش ارزیابی ذخایر ساقه متفاوت بوده و از ۶ تا ۱۰۰ درصد تخمین زده شده است (Blum, 1998). در شرایط محیطی مساعد، فتوسنتز جاری مهم‌ترین منبع برای تامین مواد فتوسنتزی مورد نیاز رشد دانه بشمار می‌رود، ولی سهم توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه در حال رشد گندم در شرایط تنش خشکی (Naderi *et al.*, 2000 and Ahmadi *et al.*, 2004) و گرمای (Modhej *et al.*, 2011) انتهای فصل افزایش می‌یابد. کروز آگوادو و همکاران (Cruz-Aguado *et al.*, 2000) با بررسی تنش گرمایی ناشی از تاخیر در کاشت بر میزان انتقال ذخایر ساقه در سه ژنوتیپ گندم نان، گزارش کردند که تاخیر در کاشت منجر به افزایش معنی‌دار انتقال ذخایر ساقه به دانه شد ولی بین ارقام تفاوتی مشاهده نشد. رادمهر (Radmehr, 1997) در بررسی سهم مواد فتوسنتزی برگ و ساقه در سنبله گندم رقم فلات در چهار تاریخ کاشت

بوده و بر غلظت قندهای محلول ساقه و انتقال آنها تمرکز نشده است. از اینرو آزمایش حاضر به منظور بررسی توانایی ده ژنوتیپ گندم نان بهاره میان‌رس در تجمع و انتقال کربوهیدرات‌های محلول ساقه در دو تاریخ کاشت مناسب و تاخیری (مصادف شدن دوره پر شدن دانه با تنش گرمایی) اجرا شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز واقع در جنوب غربی شهر اهواز (با عرض جغرافیایی ۳۱ درجه و ۲۰ دقیقه شمالی، طول جغرافیایی ۴۸ درجه و ۴۱ دقیقه شرقی، ارتفاع ۱۸ متر از سطح دریا، متوسط بارندگی سالانه ۲۰۰ میلی‌متر و با آب و هوای مدیترانه‌ای) اجرا شد. خاک محل آزمایش دارای بافت شنی لومی با $pH = 8/2$ و ماده آلی ۰/۴ درصد بود. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار انجام گردید. ده ژنوتیپ گندم نان بهاره میان‌رس (چمران، اترک، افلاک، دز، فلات، داراب ۲، کویر، پیشتاز، 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 بالا) (Radmehr, 1997) کشت شدند. ارقام چمران و اترک شاهدی بین المللی تحمل به گرما شناخته می‌شوند (Moshatati et al., 2010). بذرها هر ژنوتیپ در هشت خط چهار متری به فاصله خطوط ۲۰ سانتیمتر با تراکم ۴۵۰ بوته در متر مربع کشت شدند. آبیاری، کوددهی، مبارزه با علف‌هرز و آفات بر اساس توصیه مراکز تحقیقاتی طوری انجام شد که گیاه با تنش دیگری مواجه نشود. پارامترهای هواشناسی، از ایستگاه هواشناسی دانشگاه در فاصله ۲۰۰ متری از محل انجام آزمایش تهیه شد. در مرحله ظهور سنبله در هر کرت ۴۰ تا ۵۰ ساقه اصلی مشابه و یکنواخت در ردیف‌های

۱۵ آبان، ۱۵ آذر، ۱۵ دی و ۱۵ بهمن در اهواز گزارش کرد که در تاریخ‌های کاشت اول و دوم نیاز مقصد از مواد فتوسنتزی برگ تامین می‌شود، ولی در تاریخ‌های کاشت سوم و چهارم به علت پیری نسبتاً زودرس و کاهش فتوسنتز، سهم انتقال مجدد در پر شدن دانه افزایش می‌یابد. مدحج و همکاران (Modhej et al., 2011) با بررسی شش ژنوتیپ گندم در دو تاریخ کاشت مناسب و تاخیری، افزایش ۲۴ درصدی کارایی توزیع مجدد ماده خشک را در شرایط گرمای انتهای فصل نسبت به شرایط بهینه گزارش کردند. سهم ذخایر ساقه در رشد دانه نیز در شرایط گرمای انتهای فصل در همه ژنوتیپ‌ها افزایش یافت، ولی این افزایش در ژنوتیپ‌های دیررس بیشتر بود. قدسی و همکاران (Ghodsi et al., 2003) وجود تفاوت‌های ژنتیکی از نظر توان ذخیره‌سازی و انتقال این ذخایر به دانه‌های در حال رشد را بین ژنوتیپ‌های مختلف گندم گزارش کردند. تاهیر و ناکاتا (Tahir and Nakata, 2005) میزان انتقال قندهای محلول ساقه به دانه و کارایی این انتقال در شرایط تنش گرما طی دوره پر شدن دانه را وابسته به ژنوتیپ اعلام کردند. گزارش شده است که بسته به شدت تنش، سهم کربوهیدرات‌های محلول ساقه در عملکرد دانه افزایش می‌یابد. (Ehdaie et al., 2006 a, b). بهمین دلیل توانایی بیشتر در ذخیره و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه ویژگی مطلوبی در شرایط تنش در دوره پر شدن دانه محسوب می‌شود و ارزیابی ژنوتیپ‌های مختلف از لحاظ میزان تجمع، انتقال و کارایی انتقال ذخایر ساقه و چگونگی پاسخ آنها به شرایط تنش گرمایی الزامی به نظر می‌رسد. مطالعات گسترده‌ای در زمینه پتانسیل ذخیره‌سازی قندهای محلول و انتقال آن به دانه در حال رشد در شرایط تنش خشکی انتهای فصل در سطح کشور و منطقه خوزستان انجام شده است، ولی مطالعات انجام شده در رابطه با تنش گرمای انتهای فصل بر اساس ذخیره و توزیع مجدد ماده خشک از ساقه به دانه

استفاده شد (Ehdaie *et al.*, 2006 b). تفاوت بین غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه در زمان حداکثر غلظت و زمان رسیدگی به عنوان انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول از ساقه به دانه در نظر گرفته شد. کارایی ساقه در انتقال مجدد از تقسیم میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه بر حداکثر غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه بدست آمد. میزان کلروفیل برگ پرچم نیز به فواصل پنج روزه از زمان گرده‌افشانی به بعد با استفاده از کلروفیل متر دستی (SPAD 502, Minolta, Japan) اندازه‌گیری شد. به منظور تعیین عملکرد دانه سنبه اصلی تعداد ۱۰ سنبه مربوط به ساقه‌های اصلی ۱۰ بوته به طور تصادفی از دو ردیف وسط هر کرت در زمان رسیدگی برداشت شد و پس از ۴۸ ساعت خشکاندن در آون ۷۵ درجه سانتی‌گراد، تعداد دانه و وزن دانه‌های آن اندازه‌گیری شدند.

تجزیه و تحلیل داده‌ها 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 از آزمون LSmeans استفاده شد (Soltani, 2006).

دوم و هفتم علامت‌گذاری شدند. از زمان گرده‌افشانی (کد زادوکسی ۶۵) تا رسیدگی فیزیولوژیکی (کد زادوکسی ۸۹) (Ehdaie *et al.*, 2006 a)، به فواصل زمانی پنج روز، به طور تصادفی سه ساقه علامت‌گذاری شده از سطح خاک برداشت شدند. پس از حذف سنبه و پهنک برگ‌ها، طول ساقه‌ها اندازه‌گیری شد و به مدت ۴۸ ساعت در آون ۷۵ درجه سانتی‌گراد خشکانده شدند. سپس غلاف برگ‌ها حذف و ساقه‌ها توزین شدند. وزن مخصوص ساقه از نسبت وزن خشک ساقه به طول ساقه بدست آمد. زمانی که وزن خشک ساقه‌های برداشت شده در هر یک از ژنوتیپ‌ها به حداکثر رسید، غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه‌ها اندازه‌گیری و به عنوان حداکثر غلظت کربوهیدرات‌های محلول در نظر گرفته شد (Ehdaie *et al.*, 2006 a, b and Ruuska *et al.*, 2006). کربوهیدرات‌های محلول نمونه ساقه‌های برداشت شده مربوط به زمان حداکثر وزن خشک ساقه و زمان رسیدگی با استفاده از اتانول داغ ۸۰ درصد استخراج شده و با روش فنل اسید سولفوریک اندازه‌گیری شدند (Dubois *et al.*, 1956). حاصلضرب حداکثر غلظت کربوهیدرات‌ها در حداکثر وزن خشک ساقه، برای محاسبه حداکثر محتوی کربوهیدرات‌های محلول ساقه

جدول ۱- میانگین درجه حرارت حداکثر، حداقل و رطوبت نسبی ماهیانه در دوره رشد گندم در اهواز (سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹)

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

Month	ماه	میانگین درجه حرارت هوا Mean of air temperature (°C)		میانگین رطوبت نسبی Mean of Relative humidity (%)
		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

زمان گرده‌افشانی در ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه در تاریخ کاشت مناسب از چهارم تا نهم اسفند به طول انجامید. متوسط درجه حرارت طی دوره گرده‌افشانی تا رسیدگی ۲۰/۷ درجه سانتی‌گراد و میانگین حداکثر درجه حرارت ۲۷/۶ درجه سانتی‌گراد بود. در تاریخ کاشت تاخیری زمان گرده‌افشانی از دوم تا پنجم فروردین، متوسط درجه حرارت از گرده‌افشانی تا رسیدگی ۲۵/۶ درجه سانتی‌گراد و میانگین حداکثر دما ۳۲/۷ درجه سانتی‌گراد بود. در این تاریخ کاشت دوره خطی رشد دانه با درجه حرارت‌های ۳۵ درجه سانتی‌گراد و بالاتر نیز مواجه شد.

حداکثر طول، وزن خشک و وزن مخصوص ساقه اصلی

زمان رسیدن به حداکثر طول ساقه در تاریخ کاشت مناسب ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی و در تاریخ کاشت تاخیری ۵ روز بعد از گرده‌افشانی بود. بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی تفاوت بسیار معنی‌داری از لحاظ طول ساقه مشاهده شد و تاخیر در کاشت منجر به کاهش معنی‌داری در طول ساقه شد. این کاهش در بین ژنوتیپ‌ها به طور میانگین ۹ درصد بود. لاین S-78-11 در هر دو تاریخ کاشت بیشترین طول ساقه و رقم اترک کمترین طول ساقه را داشتند (جدول ۲). ساقه اصلی در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه به طور متوسط ۱۵ روز بعد از گرده‌افشانی در تاریخ کاشت مناسب و ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی در تاریخ کاشت تاخیری به حداکثر وزن رسیده و سپس تا زمان رسیدگی، روند نزولی داشت. از نظر حداکثر وزن خشک ساقه تفاوت بسیار معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها وجود داشت و تاخیر در کاشت منجر به کاهش معنی‌داری در حداکثر وزن خشک ساقه شد (میانگین ۱۸ درصد). در تاریخ کاشت مناسب، لاین S-78-11 بیشترین و رقم افلاک کمترین حداکثر وزن خشک ساقه را داشتند. در تاریخ کاشت تاخیری لاین S-83-3 و رقم کویر بیشترین و ارقام افلاک و چمران کمترین حداکثر وزن خشک را دارا بودند

(جدول ۳). تاخیر در کاشت منجر به کاهش معنی‌داری در حداکثر وزن مخصوص ساقه اصلی شد و در تاریخ کاشت تاخیری به طور میانگین ۹/۶ درصد کاهش یافت. بین ژنوتیپ‌ها نیز از نظر این صفت تفاوت معنی‌داری دیده شد. در هر دو تاریخ کاشت، ارقام اترک و دز بیشترین و ارقام افلاک و چمران کمترین حداکثر وزن مخصوص ساقه را داشتند (جدول ۲).

کاهش در حداکثر طول، وزن خشک و وزن مخصوص ساقه بدلیل کوتاه شدن طول دوره رویشی در تاریخ کاشت تاخیری دور از انتظار نیست. با تاخیر در کاشت و افزایش درجه حرارت، نمو فنولوژیک در زمان تقویمی تسریع می‌یابد. انتقال سریع از یک مرحله نمو به مرحله نموی دیگر، باعث کاهش حجم و اندازه گیاه می‌شود (Radmehr, 1997). آینه بند و همکاران (Aynehband *et al.*, 2011) با ارزیابی اثر سه تاریخ کاشت (زود هنگام، مناسب و تاخیری) در شرایط آب و هوایی اهواز، گزارش کردند که با تاخیر در کاشت طول، وزن خشک و وزن مخصوص ساقه اصلی به طور معنی‌داری کاهش یافت. در آزمایش حاضر، کاهش طول دوره رویشی و تسریع در مراحل فنولوژیکی در تاریخ کاشت تاخیری منجر به کاهش طول و وزن خشک ساقه شد. از آنجاییکه حداکثر وزن خشک ساقه با طول ساقه ($n=60$, $r=0.65$, $p<0.001$) ارتباط معنی‌داری داشت، به نظر می‌رسد که کاهش در طول ساقه از عوامل موثر در کاهش وزن خشک ساقه در تاریخ کاشت تاخیری است. از طرفی محدودیت در رشد و دوره تجمع مواد فتوسنتزی در ساقه بدلیل تسریع مراحل فنولوژیکی نیز منجر به کاهش وزن خشک ساقه شد. کاهش وزن خشک اندام‌های رویشی در تاریخ کاشت تاخیری بهمن ماه در اهواز توسط مدحج و همکاران (Modhej *et al.*, 2011) نیز گزارش شده است. ایشان کاهش میزان توزیع مجدد در شرایط تنش گرمای انتهای فصل را به دلیل کاهش معنی‌دار وزن خشک ژنوتیپ‌های گندم در مرحله گرده‌افشانی

جدول ۲- مقایسه میانگین صفات مرتبط با ذخیره کربوهیدرات محلول در ساقه اصلی ده ژنوتیپ گندم نان بهاره و دو تاریخ کاشت

Table 2. Mean comparisons of related traits with water soluble carbohydrate (WSC) storage in main stem for 10 spring bread wheat genotypes and two sowing dates

ژنوتیپ‌های گندم و تاریخ کاشت Wheat genotypes and sowing dates	طول ساقه Stem length (cm)	حداکثر وزن مخصوص ساقه Max. Stem specific weight (mg.cm ⁻¹)	حداکثر غلظت کربوهیدرات محلول ساقه Max. WSC concentration (mg.g ⁻¹)	حداکثر محتوی کربوهیدرات محلول ساقه Max. WSC content (mg)	تعداد سنبله در واحد سطح No. Spike.m ⁻²
Genotype					
Chamran	88.7 d	14.66 c	196 ef	257 f	599 a
Falat	87.5 de	17.73 ab	277 ab	432 ab	475 e
Aflak	89.6 cd	13.67 c	182 f	222 f	599 a
Atrak	83.9 f	18.25 a	289 a	444 a	508 cde
Dez	84.7 ef	17.75 a	257 c	386 cd	527 cd
Kavir	93.2 b	17.21 ab	263 bc	423 abc	480 e
S-78-11	99.5 a	17.11 ab	213 e	365 ed	497 de
Darab2	85.1 ef	17.06 ab	271 abc	393 bcd	503 de
Pishtaz	87.4 de	16.39 b	233 d	336 e	542 bc
S-83-3	92.2 bc	17.35 ab	253 c	405 abc	575 ab
Sowing date					
Optimum	93.6 a	17.56 a	246 a	407 a	543 a
Late	84.7 b	15.87 b	240 a	326 b	518 b

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 letters are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

جدول ۳- حداکثر وزن خشک و وزن مخصوص ساقه اصلی ده ژنوتیپ گندم نان بهاره در دو تاریخ کاشت

Table 3. Maximum main stem weight and specific weight for 10 spring bread wheat genotypes and two

ژنوتیپ‌های گندم Wheat genotypes	sowing dates			
	حداکثر وزن خشک ساقه Max. Stem weight (g)		حداکثر وزن مخصوص ساقه Max. Stem specific weight (mg.cm ⁻¹)	
	Sowing date تاریخ کاشت		Sowing date تاریخ کاشت	
	مناسب Optimum	تاخیری Late	مناسب Optimum	تاخیری Late
Chamran	1.52 d	1.10 d	16.12	13.20
Falat	1.74 b	1.37 bc	18.80	16.66
Aflak	1.37 e	1.08 d	14.66	12.69
Atrak	1.66 bcd	1.41 ab	18.68	17.82
Dez	1.66 bcd	1.35 bc	18.51	16.98
Kavir	1.68 bc	1.52 a	17.57	16.85
S-78-11	1.96 a	1.46 ab	18.64	15.58
Darab2	1.55 cd	1.35 bc	17.83	16.28
Pishtaz	1.61 bcd	1.26 c	17.63	15.15
S-83-3	1.67 bc	1.53 a	17.19	17.25
Mean	1.64	1.34	17.56	15.87
SE	0.07		0.94	

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 letters are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

بین ژنوتیپ‌ها از لحاظ هر دو صفت تفاوت معنی‌داری وجود داشت، ولی اثر متقابل ژنوتیپ در تاریخ کاشت برای هر دو صفت غیر معنی‌دار بود. در هر دو تاریخ کاشت رقم اترک بیشترین و ارقام افلاک و چمران کمترین غلظت و محتوی کربوهیدرات‌های محلول در ساقه را داشتند (جدول ۲). نتایج بدست آمده وجود تنوع قابل ملاحظه در ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر غلظت و محتوی کربوهیدرات در ساقه اصلی را آشکار می‌سازد. تفاوت در دسترسی به کربن برای ذخیره در ساقه از عواملی است که باعث تنوع در ژنوتیپ‌ها از نظر تجمع کربوهیدرات در ساقه می‌شود. تفاوت در دسترسی به کربن ناشی از تفاوت در سرعت تولید مواد فتوسنتزی و همچنین تسهیم آن بین نیاز جاری بخش رویشی و بخش ذخیره‌ای است. ژنوتیپ‌هایی که نیاز جاری بخش رویشی آنها زیاد است (به طور مثال ژنوتیپ‌هایی با پنجه بیشتر)، کربوهیدرات کمتری در ساقه ذخیره می‌کنند (Ruuska *et al.*, 2006). در این تحقیق، همبستگی منفی معنی‌داری بین تعداد پنجه بارور در واحد سطح با

دانستند. در آزمایش حاضر ارتباط بین وزن مخصوص ساقه با طول ساقه معنی‌دار نبود ولی همبستگی مثبت بسیار معنی‌داری بین وزن مخصوص ساقه با وزن خشک ساقه ($n=60$, $r=0.86$, $p<0.001$) وجود داشت، از این رو به نظر می‌رسد که کاهش وزن مخصوص ساقه در تاریخ کاشت تاخیری ناشی از کاهش وزن خشک ساقه باشد. اهدایی و همکاران (Ehdaie *et al.*, 2006, a) کاهش وزن مخصوص ساقه در شرایط خشکی را بیشتر ناشی از کاهش وزن خشک ساقه دانستند. ایشان اظهار داشتند که برای دستیابی به وزن مخصوص بالاتر، گزینش ژنوتیپ‌هایی با وزن ساقه بیشتر در مقایسه با ژنوتیپ‌هایی با ساقه کوتاه‌تر، کارآمدتر است.

حداکثر غلظت و محتوی کربوهیدرات‌های ساقه اصلی

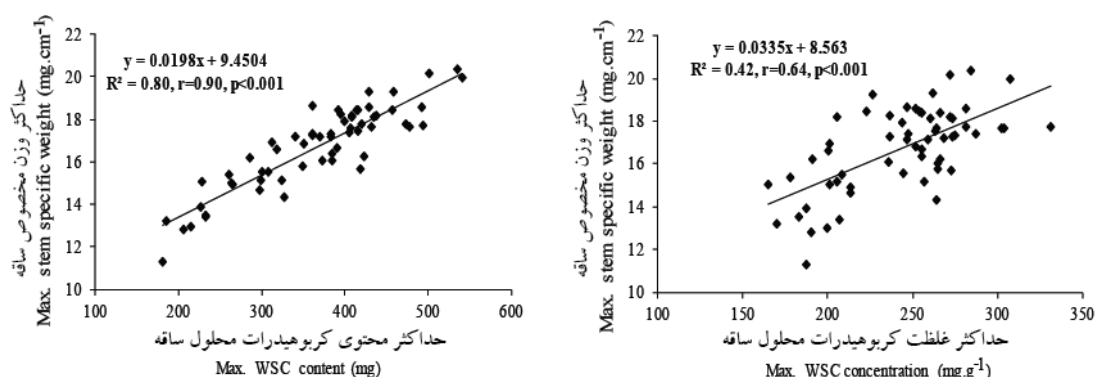
حداکثر محتوی کربوهیدرات‌های محلول در ساقه در تاریخ کاشت مناسب به طور میانگین ۲۰ درصد بیشتر از تاریخ کاشت تاخیری بود، ولی بین دو تاریخ کاشت از نظر حداکثر غلظت کربوهیدرات‌های محلول در ساقه تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد و فقط ۲/۵ درصد کاهش در تاریخ کاشت تاخیری مشاهده شد.

حداکثر غلظت ($n=60$, $r = -0.56$, $p<0.001$) و محتوی کربوهیدرات محلول در ساقه در هر دو تاریخ کاشت وجود داشت. ارقام چمران و افلاک که از بیشترین تعداد پنجه بارور در واحد سطح برخوردار بودند، دارای کمترین غلظت و محتوی کربوهیدرات در ساقه بودند. در مقابل ارقام فلات و کویر با حداقل تعداد پنجه بارور در واحد سطح، دارای غلظت و محتوی کربوهیدرات نسبتاً بالایی در ساقه بودند (جدول ۲). در آزمایش درسر و همکاران (Dreccer *et al.*, 2009) نیز بین حداکثر میزان کربوهیدرات محلول در ساقه و تعداد پنجه بارور در متر مربع همبستگی منفی وجود داشت و تعداد ساقه کمتر در لاین‌های با محتوی کربوهیدرات بالا در ساقه، راهکار محافظه کارانه‌ای که منجر به افزایش ذخایر در ساقه و تعداد دانه بیشتر در سنبله می‌شود، شناخته شد. از دیگر عوامل موثر در ایجاد تنوع بین ژنوتیپ‌ها از نظر تجمع کربوهیدرات در ساقه، تفاوت در ذخیره کربن در ساقه است که متأثر از دو عامل طول و وزن مخصوص ساقه می‌باشد (Blume, 1998). سعیدی و همکاران (Saeidi *et al.*, 2011) یکی از عوامل تعیین کننده پتانسیل تجمع کربوهیدرات در میانگه‌های مختلف ساقه گندم و انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال رشد را وزن مخصوص این میانگه‌ها دانستند. با افزایش وزن مخصوص بخش‌های مختلف ساقه، میزان ذخایر آنها برای انتقال مجدد افزایش می‌یابد. در این تحقیق، ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه از لحاظ وزن مخصوص ساقه تفاوت معنی‌داری داشتند و ارتباط معنی‌داری بین حداکثر وزن مخصوص ساقه با حداکثر غلظت و محتوی کربوهیدرات‌های محلول در ساقه اصلی در هر دو تاریخ کاشت وجود داشت (شکل ۱). ارقام چمران و افلاک که کمترین وزن مخصوص ساقه را داشتند، از کمترین غلظت و محتوی کربوهیدرات در ساقه برخوردار بودند. در مقابل رقم اترک با بیشترین وزن مخصوص ساقه، از بالاترین غلظت و محتوی

کربوهیدرات در ساقه برخوردار بود (جدول ۲). طول ساقه بعنوان عاملی تأثیرگذار بر ظرفیت ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در ساقه شناخته می‌شود (Blum, 1998)، ولی در این آزمایش بین طول ساقه با حداکثر غلظت و محتوی کربوهیدرات‌های محلول ساقه ارتباط معنی‌داری مشاهده نشد. مجدی و همکاران (Majdi *et al.*, 2011) نیز طی ارزیابی ۱۹۶ ژنوتیپ گندم دریافتی از مرکز بین‌المللی گندم و ذرت (CIMMYT) در شرایط تنش خشکی انتهای فصل در منطقه داراب ارتباطی بین کربوهیدرات‌های محلول ساقه در مرحله گلدهی و ارتفاع بوته مشاهده نکردند. در آزمایش اهدایی و همکاران (Ehdaie *et al.*, 2006 b) نیز ژنوتیپ‌های پابلند، نیمه‌پاکوتاه و پاکوتاه از لحاظ غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه در میانگه‌های مختلف نسبتاً مشابه گزارش شد. ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی در آزمایش حاضر، همگی میان‌رس بوده و مراحل فنولوژیک تقریباً مشابهی داشتند. از این رو مدت زمان تجمع ذخایر و شرایط رشدی پیش از گرده‌افشانی برای این ژنوتیپ‌ها تقریباً یکسان بوده و توجیه کننده وجود تنوع در غلظت و محتوی کربوهیدرات‌های ساقه در ژنوتیپ‌های مختلف نیست. تفاوت غیرمعنی‌دار در غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه بین دو تاریخ کاشت (جدول ۲) حاکی از آن است که شرایط رشدی پیش از گرده‌افشانی عامل محدودکننده‌ای بر فتوسنتز جاری نبوده‌است و اختلاف بین دو تاریخ کاشت از لحاظ محتوی کربوهیدرات در ساقه توسط کاهش مدت زمان تجمع ذخایر در ساقه و کاهش گنجایش ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در ساقه (کاهش در طول و وزن مخصوص ساقه) در تاریخ کاشت تاخیری توجیه می‌شود.

میزان انتقال و کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه به دانه

میزان انتقال مجدد کربوهیدرات از ساقه به دانه و کارایی ساقه در انتقال مجدد در بین دو تاریخ کاشت و



شکل ۱- رابطه بین حداکثر وزن مخصوص ساقه با حداکثر غلظت و محتوی کربوهیدرات محلول (WSC) در ساقه اصلی ده ژنوتیپ گندم نان بهاره در دو تاریخ کاشت (n=60)

Fig. 1. Relationship between maximum main stem specific weight with maximum WSC concentration and content in 10 spring bread wheat genotypes in two sowing dates (n=60)

جدول ۴- میزان انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه ده ژنوتیپ گندم نان بهاره در دو تاریخ کاشت مناسب و تاخیری

Table 4. Soluble carbohydrate (WSC) remobilization and its efficiency for 10 spring bread wheat genotypes in optimum and late sowing dates

ژنوتیپ‌های گندم Wheat genotypes	انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول WSC remobilization (mg.g ⁻¹)			کارایی انتقال مجدد Remobilization efficiency (%)		
	Sowing date تاریخ کاشت			Sowing date تاریخ کاشت		
	مناسب Optimum	تاخیری Late	میانگین Mean	مناسب Optimum	تاخیری Late	میانگین Mean
Chamran	60.9	101.6	81.3e	30.0	52.8	41.4d
Falat	153.6	178.1	165.9ab	53.7	66.5	60.1ab
Aflak	77.4	99.1	88.3e	44.3	52.6	48.5c
Atrak	160.5	196.4	178.5a	55.7	67.4	61.5a
Dez	137.8	159.8	148.8bc	53.1	62.9	58.0ab
Kavir	110.9	140.4	125.7d	42.1	53.1	47.6c
S-78-11	83.3	98.7	91.0e	37.9	47.7	42.8cd
Darab2	120.4	174.1	147.3bc	44.3	64.7	54.5b
Pishtaz	74.0	113.8	93.9e	30.2	51.3	40.8d
S-83-3	124.9	162.9	143.9cd	48.3	65.6	56.9ab
Mean	110.4	142.5		44.0	58.5	
SE	13.95		9.86	2.32		1.64

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 letters are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

محلول ساقه (۲۹ درصد) و کارایی انتقال (۳۳ درصد) افزایش یافت (جدول ۴). این موضوع حاکی از آن است که بدلیل کاهش منابع پرورده حاصل از فتوسنتز

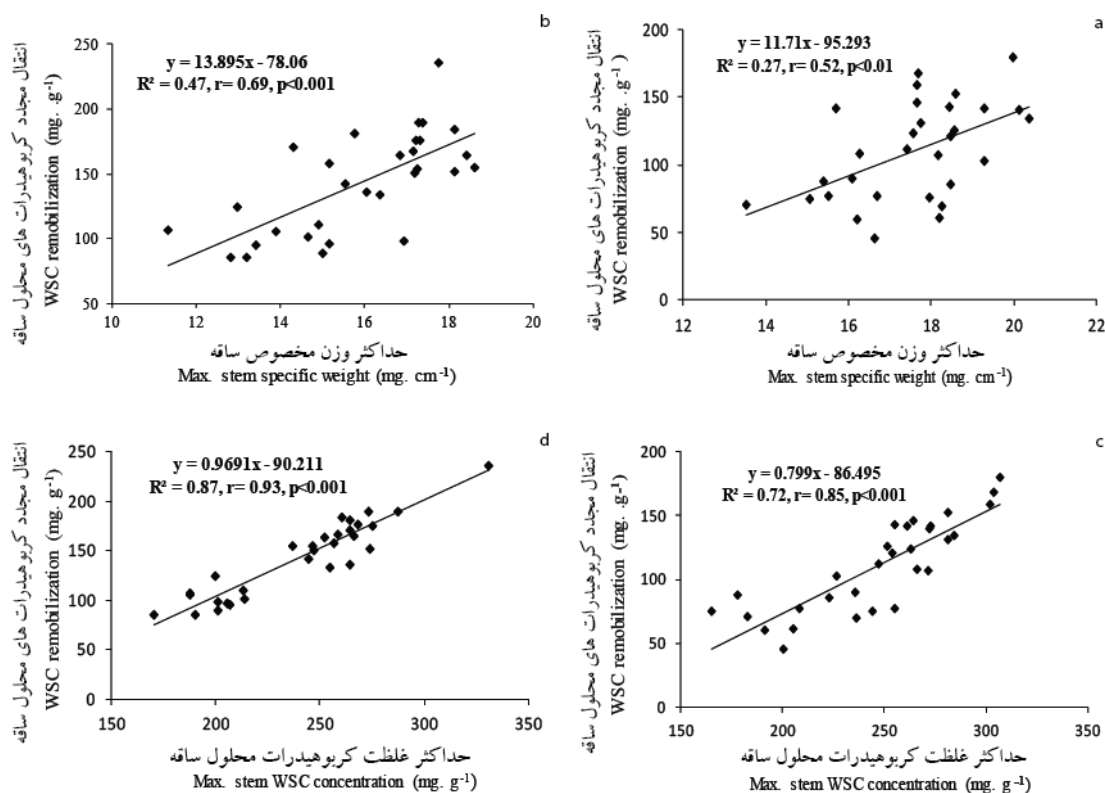
بین ژنوتیپ‌های مختلف به طور معنی داری متفاوت بود. نتایج نشان داد که در شرایط تنش گرمای ناشی از تاخیر در کاشت، میانگین انتقال مجدد کربوهیدرات‌های

جاری، گیاه شروع به استفاده از ذخایر ساقه نموده است. انتقال مجدد قندهای محلول ساقه معمولاً زمانی آغاز می شود که فتوسنتز جاری برگ ها قادر به تامین نیاز مخازن فعال گیاه نباشد، بنابراین افزایش انتقال مجدد قندهای محلول ساقه در تیمار تنش می تواند نشان دهنده حساسیت مجموعه فتوسنتزی به تنش باشد (Saeidi and Moradi, 2011). در گزارش های مختلف مقادیر انتقال مجدد و سهم نسبی ذخایر کربوهیدرات محلول ساقه در عملکرد دانه بسته به ژنوتیپ و شدت تنش متفاوت است (Blum, 1998). در آزمایش انجام شده توسط عزت احمدی و همکاران (Ezat Ahmadi et al., 2012) به منظور بررسی انتقال مجدد در هشت ژنوتیپ گندم در شرایط تنش رطوبتی پس از گرده افشانی، کارایی انتقال مجدد ماده خشک به دانه در حال رشد در تیمار تنش رطوبتی ۳۷/۸ درصد و در شرایط رطوبتی مناسب ۲۸/۵ درصد بود. ایشان افزایش ۳۲ درصدی در کارایی انتقال مجدد ذخایر ساقه را فرایندی مهم و پشتیبانی کننده عملکرد در شرایط تنش های محیطی اعلام کردند. مدحج و همکاران (Modhej et al., 2011) با بررسی شش ژنوتیپ گندم در دو تاریخ کاشت مناسب و تاخیری، گزارش کردند که کارایی توزیع مجدد ماده خشک در شرایط تنش گرمای انتهای فصل نسبت به شرایط بهینه ۲۴ درصد افزایش یافت ولی میزان توزیع مجدد ماده خشک به طور متوسط ۱۳/۲ درصد کاهش یافت. ایشان اظهار داشتند که اگرچه در شرایط نامساعد محیطی انتهای فصل احتمال کاهش میزان انتقال مجدد به دلیل کاهش وزن خشک اندام های رویشی وجود دارد، اما جبران اثر منفی تنش گرما بر میزان فتوسنتز جاری از طریق افزایش سهم انتقال مجدد مواد ذخیره شده در مراحل قبل از گرده افشانی تا حدودی امکان پذیر است.

در آزمایش حاضر، اثر متقابل ژنوتیپ در تاریخ کاشت برای دو صفت انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد غیر معنی دار بود. در هر دو تاریخ کاشت ارقام

اترک و فلات بیشترین و ارقام چمران، افلاک، پیشتاز و لاین S-78-11 کمترین میزان انتقال کربوهیدرات از واحد وزن خشک ساقه به دانه را داشتند. کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات محلول ساقه نیز در هر دو تاریخ کاشت در رقم اترک و پس از آن ارقام فلات، دز و لاین S-83-3 بیشترین مقدار بود (جدول ۴). بلوم و همکاران (Blum et al., 1994) و فوکار و همکاران (Fokar et al., 1998) انتقال ذخایر ساقه را صفتی ساختاری گزارش کردند. در آزمایش حاضر نیز ارقامی نظیر اترک و فلات در هر دو تاریخ کاشت به طور ساختاری دارای توانایی بیشتری در تجمع و انتقال ذخایر ساقه بودند، در حالی که رقم افلاک و لاین S-78-11 توانایی پایینی در تجمع و انتقال ذخایر ساقه داشتند. با وجودی که ارقام چمران و پیشتاز در هر دو تاریخ کاشت از انتقال و کارایی انتقال کربوهیدرات پایینی برخوردار بودند، ولی در مواجهه با شرایط تنش گرمایی طی دوره پر شدن دانه، انتقال مجدد کربوهیدرات و کارایی آن در این ژنوتیپ ها نسبت به سایر ژنوتیپ ها به طور چشمگیری افزایش یافت. در آزمایش تاهیر و ناکاتا (Tahir and Nakata, 2005) عکس العمل ژنوتیپ های گندم در شرایط مختلف دمایی از نظر انتقال مجدد ذخایر ساقه متفاوت بوده است.

در این تحقیق، حداکثر غلظت کربوهیدرات های محلول ساقه با انتقال مجدد کربوهیدرات های محلول ساقه به دانه در هر دو تاریخ کاشت همبستگی مثبت معنی داری داشت (شکل ۲). همبستگی بین میزان انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات محلول نیز معنی دار ($n=60$, $r=0.9$, $p<0.001$) بود. ارتباط مثبت معنی دار بین حداکثر غلظت کربوهیدرات های محلول ساقه با انتقال و کارایی انتقال آنها توسط کروزر آگواو و همکاران (Cruz-Aguado et al., 2000)، احمدی و همکاران (Ahmadi et al., 2004) و روسکا و همکاران (Ruuska et al., 2006) نیز گزارش شده است. وجود



شکل ۲- رابطه بین میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه با حداکثر وزن مخصوص و غلظت کربوهیدرات ساقه در تاریخ کاشت مناسب (a, c) و تاخیری (b, d) در ده ژنوتیپ گندم نان بهاره (n=30)

Fig. 2. Relationship between WSC remobilization with maximum main stem specific weight and WSC concentration in optimum (a, c) and late (b, d) sowing dates in 10 spring bread wheat genotypes (n=30)

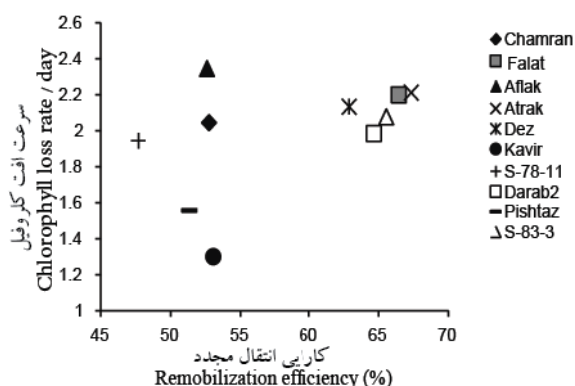
بیشترین میزان انتقال و کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات از حداکثر وزن مخصوص بالاتری نیز برخوردار بودند، در حالی که نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها حداکثر وزن خشک ساقه متوسطی داشتند (جدول ۳ و ۴). در مقابل لاین S-78-11 با بالاترین وزن خشک ساقه از میزان انتقال و کارایی انتقال پایین‌تری برخوردار بود. اگرچه ارتباط طول ساقه با انتقال کربوهیدرات محلول در واحد وزن خشک ساقه در هر دو تاریخ کاشت مناسب ($r = -0.41$, $p < 0.05$) و تاخیری ($r = -0.49$, $p < 0.01$) منفی و معنی‌دار بود، ولی این ارتباط در مقایسه با ارتباط وزن مخصوص ساقه و میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها ضعیف‌تر بود. با توجه به این نتایج و وجود تفاوت معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها از

این روابط قوی و معنی‌دار حاکی از آن است که ژنوتیپ‌هایی که مقادیر زیادی کربوهیدرات‌های محلول در ساقه خود انباشته‌اند، توانایی بالاتری نیز در انتقال این ذخایر به دانه در حال رشد دارند.

حداکثر وزن مخصوص ساقه با حداکثر غلظت کربوهیدرات‌های ساقه و مقدار کربوهیدرات انتقال یافته در واحد وزن خشک در تاریخ کاشت مناسب و تاخیری ارتباط معنی‌داری داشت (شکل ۱ و ۲)، در حالی که حداکثر وزن خشک ساقه فقط در تاریخ کاشت تاخیری با غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه ($n=30$, $r=0.56$, $p<0.01$) و مقدار انتقال مجدد ($n=30$, $r=0.43$, $p<0.05$) همبستگی داشت. در هر دو تاریخ کاشت، ارقامی نظیر اترک، دز و فلات با

کارایی انتقال مجدد (شکل ۳) نشان داد که ارقام اترک، فلات، دز و لاین S-83-3 که در تاریخ کاشت تاخیری از انتقال و کارایی انتقال مجدد بالایی برخوردار بودند، سرعت افت کلروفیل بالایی نیز داشتند. در مقابل ارقام پیشتاز و کویر با کمترین سرعت افت کلروفیل از کارایی انتقال مجدد پایینی برخوردار بودند. به نظر می‌رسد که انتقال ذخایر ساقه به منظور مصرف برای رشد دانه با پیر شدن سریع‌تر برگ مرتبط است، در حالی که در ژنوتیپ‌های وابسته به فتوسنتز جاری، حفظ سطح برگ سبز در طی پیر شدن دانه اهمیت دارد. این نتایج با یافته‌های تاهیر و ناکاتا (Tahir and Nakata, 2005) مطابقت داشت. سعیدی و مرادی (Saeidi and Moradi, 2011) اظهار داشتند که کاهش سرعت فتوسنتز گیاه و کاهش مواد پرورده صادر شده از اندام‌های فتوسنتز کننده به دانه‌های در حال پیر شدن، احتمالاً مانند یک پیام برای انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه به دانه‌های در حال رشد عمل کرده است.

لحاظ وزن مخصوص ساقه و غیر معنی‌دار بودن اثر متقابل تاریخ کاشت در ژنوتیپ برای این صفت، حداکثر وزن مخصوص ساقه می‌تواند صفت مناسبی برای گزینش ژنوتیپ‌هایی با بیشترین تجمع و انتقال ذخایر ساقه باشد. به نظر می‌رسد که در مناطقی که امکان وقوع تنش گرمای انتهایی فصل وجود دارد و پیش از گرده‌افشانی شرایط محیطی برای رشد و در نتیجه ذخیره کربوهیدرات‌ها در ساقه مناسب است، گزینش بر اساس حداکثر وزن مخصوص ساقه در مقایسه با حداکثر وزن ساقه مناسب‌تر است. اهدایی و همکاران (Ehdaie *et al.*, 2006 a)، ارتفاع مناسب بوته (ارقام پاییزه ۹۰-۸۰ سانتی‌متر و ارقام بهاره ۱۰۰-۷۰ سانتی‌متر)، توازن طول ساقه در بخش‌های میانگره‌ای بالایی و پایینی و وزن مخصوص ساقه بیشتر را از معیارهای گزینش برای ارقامی با حداکثر ذخایر ساقه و حداکثر انتقال مجدد به دانه در شرایط محیطی با تنش‌های پایان فصل گزارش کردند. نتایج حاصل از ارتباط سرعت افت کلروفیل و



شکل ۳- ارتباط بین کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات محلول با سرعت افت کلروفیل (از ۱۰ تا ۳۰ روز بعد از گرده‌افشانی) در ده ژنوتیپ گندم نان در تاریخ کاشت تاخیری

Figure 3. Relationship between main stem WSC remobilization efficiency and chlorophyll loss rate per day (from 10 to 30 days after anthesis) of 10 bread wheat genotypes in late sowing date.

جدول ۵- عملکرد دانه و تعداد دانه در سنبه اصلی ده ژنوتیپ گندم نان بهاره در تاریخ کاشت مناسب و تاخیری و درصد کاهش عملکرد ناشی از تاخیر در کاشت

Table 5. Grain yield and grain number per main spike of 10 spring bread wheat genotypes in optimum and late sowing dates and reduction (R%) yield at the late sowing date

ژنوتیپ‌های گندم Wheat genotypes	عملکرد دانه سنبه اصلی Grain yield (g.main spike ⁻¹)			تعداد دانه در سنبه اصلی No. of Grain.main spike ⁻¹	
	تاریخ کاشت Sowing date			تاریخ کاشت Sowing date	
	مناسب Optimum	تاخیری Late	درصد کاهش (R%)	مناسب Optimum	تاخیری Late
Chamran	2.03d	1.73de	14.7bcd	52.7de	48.3d
Falat	2.36b	1.91bc	19.2ab	58.0b	55.6bc
Aflak	1.87e	1.52f	18.5abc	49.6e	40.8e
Atrak	2.06cd	1.81cd	12.4d	57.4bc	57.1ab
Dez	2.21c	1.85cd	16.0bcd	63.0a	59.1a
Kavir	2.56a	2.24a	12.5cd	58.9b	55.7abc
S-78-11	2.54a	2.03b	19.9ab	60.3ab	57.3ab
Darab 2	1.94de	1.61e	17.2abcd	52.7de	45.7d
Pishtaz	2.38b	1.84cd	22.6a	54.0cd	46.0d
S-83-3	2.48ab	2.04b	17.8abcd	63.3a	53.0c
Mean	2.24	1.86	17.1	56.99	51.86
SE		0.08	2.25		1.80

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 letters are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

وزن و تعداد دانه‌های سنبه اصلی

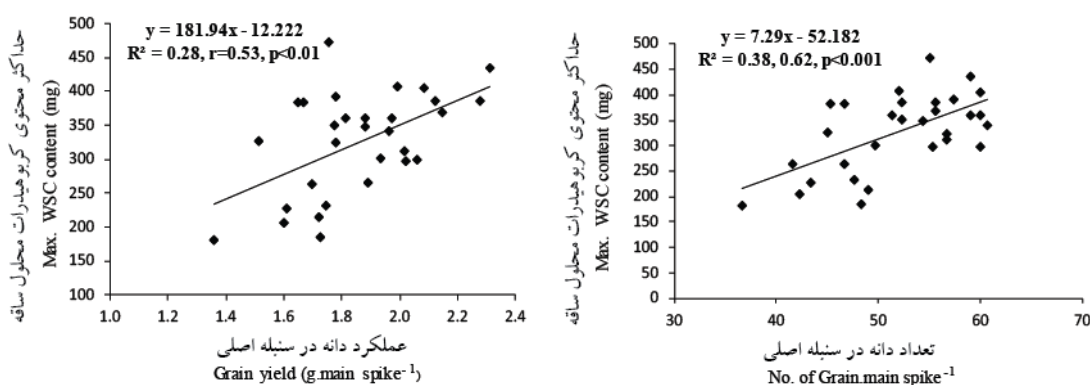
ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه از نظر عملکرد و تعداد دانه در سنبه اصلی متنوع بوده و تاخیر در کاشت منجر به کاهش معنی‌داری در صفات مذکور شد. میانگین کاهش عملکرد دانه در سنبه اصلی ناشی از تاخیر در کاشت در ژنوتیپ‌های مورد بررسی ۱۷ درصد بود. ارقام اترک و کویر کمترین و رقم پیشتاز بیشترین کاهش عملکرد را داشتند (جدول ۵). به نظر می‌رسد که افزایش دمای هوا به بیش از ۳۰ درجه سانتی‌گراد در طی دوره پر شدن دانه در تاریخ کاشت تاخیری، منجر به افت سریع کلروفیل، کاهش فتوسنتز جاری و کوتاه شدن طول دوره موثر پر شدن دانه شده و کاهش عملکرد را در پی داشته است.

در آزمایش حاضر تعداد دانه در سنبه اصلی در هر دو تاریخ کاشت با حداکثر غلظت ($n=60, r=0.46, p<0.01$) و محتوی ($n=60, r=0.67, p<0.001$) کربوهیدرات‌های محلول ذخیره شده در ساقه همبستگی

داشت. همبستگی معنی‌داری نیز بین تعداد دانه در سنبه با وزن مخصوص ساقه ($n=60, r=0.67, P<0.001$) مشاهده شد. ارقام فلات و اترک با حداکثر کربوهیدرات‌های محلول ساقه، از تعداد دانه بیشتری نیز در سنبه برخوردار بودند. این موضوع حاکی از آن است که تجمع بالای کربوهیدرات در ساقه به قیمت کاهش اندازه مقصد نبوده است. از طرفی تعداد دانه در سنبه اصلی در تاریخ کاشت تاخیری با انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها همبستگی داشت ($n=30, r=0.41, p<0.05$) که نشان دهنده تاثیر قدرت مقصد بر افزایش انتقال مجدد از ساقه است. این نتایج با یافته‌های بلوم و همکاران (Blum *et al.*, 1994) و درسر و همکاران (Dreccer *et al.*, 2009) مطابقت داشت. در آزمایش حاضر، عملکرد سنبه اصلی با انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول و کارایی این انتقال همبستگی نداشت. کروز آگوادو و همکاران (Cruz-Aguado *et al.*, 2000) نیز همبستگی معنی‌داری

حداکثر محتوی کربوهیدرات‌های محلول ساقه با عملکرد و تعداد دانه در سنبله اصلی در تاریخ کاشت تاخیری همبستگی مثبت معنی‌داری داشت (شکل ۴). این موضوع حاکی از آن است که تجمع مقادیر زیاد کربوهیدرات‌های محلول در ساقه شرط لازم و نه کافی برای دستیابی به عملکرد دانه بالا در شرایط تنش انتهایی فصل است (Majdi *et al.*, 2011).

بین انتقال مجدد ماده خشک از کل ساقه با اجزای عملکرد مشاهده نکردند، ولی انتقال ذخایر از میانگرمه دوم با اجزای عملکرد همبستگی داشت. این موضوع حاکی از آن است که بررسی اختلاف بین میانگرمه‌ها در انتقال ذخایر و سهم آنها در پر شدن دانه در شرایط تنش گرمایی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. با وجود معنی‌دار نبودن عملکرد دانه با میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها در آزمایش حاضر،



شکل ۴- رابطه بین حداکثر محتوی کربوهیدرات محلول ساقه اصلی با عملکرد دانه و تعداد دانه در سنبله اصلی ده ژنوتیپ گندم نان بهاره در تاریخ کاشت تاخیری (n=30)

Fig. 4. Relationship between maximum WSC content with main spike grain yield and number of grains per main spike in 10 spring bread wheat genotypes in late sowing dates (n=30)

و کارایی انتقال مجدد کمتری برخوردار بود ولی حفظ سطح برگ سبز و فتوستنتز جاری آن باعث جلوگیری از کاهش شدید عملکرد گردید. در مقابل، لاین S-78-11 با بیشترین میزان کاهش عملکرد در تاریخ کاشت تاخیری، از کمترین میزان انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات برخوردار بود و سرعت افت کلروفیل بالایی نیز داشت که نشان‌دهنده حساسیت بالای این ژنوتیپ است. به نظر می‌رسد که در ژنوتیپ‌های گندم مورد ارزیابی، حساسیت کم به دمای بالا یا از طریق تداوم فتوستنتز و یا افزایش سهم ذخایر ساقه در رشد دانه بدست می‌آید. به هر حال، از آنجایی که در شرایط تنش گرما، دوره موثر پر شدن

عدم وجود ارتباط معنی‌دار بین عملکرد و میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه در شرایط تنش گرما ناشی از تاخیر در کاشت احتمالاً به دلیل عکس‌العمل متفاوت ژنوتیپ‌ها است. برخی از ژنوتیپ‌ها با حفظ سطح سبز و تداوم فتوستنتز و برخی با انتقال بیشتر ذخایر ساقه به دانه، رشد دانه در شرایط تنش گرما را پشتیبانی کردند. ارقام کویر و اترک کمترین میزان کاهش عملکرد را داشتند. رقم اترک با بیشترین توانایی در تجمع ذخایر در ساقه و بیشترین کارایی در انتقال مجدد این ذخایر به دانه، با وجود سرعت زیاد افت کلروفیل، حداقل میزان کاهش عملکرد را داشت، در حالی که رقم کویر از میزان انتقال

دانه کوتاه و در دماهای بالای ۳۴ درجه سانتی‌گراد فعالیت آنزیم‌های تنظیم‌کننده بیوسنتز نشاسته بازداشته می‌شود (Keeling *et al.*, 1993)، حتی در صورت وجود مواد پرورده برای رشد دانه، تجمع نشاسته در دانه کاهش می‌یابد، از این رو حفظ منابع تولید مواد پرورده برای رشد دانه (فتوسنتز جاری یا سطوح بالای ذخایر ساقه و توانایی بالا در انتقال این ذخایر) و حفظ و تداوم فعالیت آنزیم‌های موثر در بیوسنتز نشاسته در دانه، روشی موثر در بهبود عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش گرمای انتهای فصل است.

References

منابع مورد استفاده

- Ahmadi, A., A. Si-O-Semardeh 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 regimes. Iran. J. Agric. Sci. 35 (4): 921-931. (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.
- Ayneband, A., M. Valipoor and E. Fateh. 2011. Stem reserve accumulation and mobilization in wheat (*Triticum aestivum*. L.) as affected by sowing date and N.P.K levels under Mediterranean conditions. Turk. J. Agric. For. 35: 319-331.
- Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. Euphytica, 100: 77-83.
- Blum, A., B. Sinmena., J. Mayer., G. Golan and L. Shpiller. 1994. Stem reserve mobilization supports wheat-grain filling under heat stress. Aust. J. Plant Physiol. 21:771-781.
- Cruz-Aguado, J. A., R. Rode's., I. P. Pe'rez and M. Dorado. 2000. Morphological characteristics and yield components associated with accumulation and loss of dry matter in internodes of wheat. Field Crops Res. 66:129-139.
- Dreccer, M. F., A. F. van Herwaarden and S. C. Chapman. 2009. Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. Field Crops Res. 112: 43-54.
- Dubois, M., K. A. Gilles., J. K. Hamilton, P. A. Rebers and F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analyt. Chem. 28: 350-356.
- Ehdaie, B., G. A. Alloush., M. A. Madore and J. G. Waines. 2006a. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. I. Postanthesis changes in internode dry matter. Crop Sci. 46: 735-746.
- Ehdaie, B., G. A. Alloush., M. A. Madore and J. G. Waines. 2006b. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. II Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. Crop Sci. 46: 2093-2103.
- Ezzat Ahmadi, M., Gh. Noormohammadi, M. Ghodsi and M. Kafi. 2012. Evaluation of drought tolerance and utilization of stem reserves promising genotypes of bread wheat under different water stress and photosynthetic. Iran. J. Field Crops Res. 9 (4): 758-769. (In Persian with English abstract).
- Fokar, M., A. Blum and H. T. Nguyen. 1998. Heat tolerance in spring wheat. II. Grain filling. Euphytica, 104: 9-15.

- Ghodsi, M., M. R. Jalal Kamali, M. R. Chaichi and D. Mazaheri. 2003.** Dry matter accumulation and remobilization in bread wheat cultivars under water stress during pre- and post- anthesis stages in field conditions. *Iran. J. Field Crops Res.* 1 (2): 205-216. (In Persian with English abstract).
- Keeling, P. L., P. J. Bacon and D. C. Holt. 1993.** Elevated temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. *Planta.* 191: 342–348.
- Majdi, M., M. R. Jalal Kamali, M. Esmailzadeh Moghaddam, D. Eradatmand Asli, F. Moradi and S. Tahmasbi. 2011.** Variation some agronomic characteristics and soluble stem carbohydrates content at anthesis in spring wheat genotypes under terminal drought stress conditions. *Iran. J. Crop Sci.* 13(2): 299-309. (In Persian with English abstract).
- Modhej, A., Y. Emam and A. Ayeneband. 2011.** Effect of nitrogen levels on source restriction and the pattern of assimilate redistribution to grains in wheat genotypes under post- anthesis heat stress conditions. *Iran. J. Field Crops Res.* 9 (3): 474-485. (In Persian with English abstract).
- 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).
- Naderi, A., A. Hashemi-Dezfoli, E. Majidi, A. Rezaie and Gh. Noormohammadi. 2000.** Study on correlation of traits and components affecting grain weight and determination of effects of some physiological parameters on grain yield in spring wheat genotypes under optimum and drought stress conditions. *J. Plant Seed.* 16 (3): 374-386. (In Persian with English abstract).
- Radmehr, M. 1997.** Effect of heat stress on physiology of growth and development of wheat. Ferdowsi University Press. pp. 201. (In Persian).
- Ruuska, S. A., G. J. Rebetzke, A. F. van Herwaarden, R. A. Richards, N. A. Fettell, L. Tabe and C. L. D. Jenkins. 2006.** Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Func. Plant Biol.* 33: 799–809.
- Saeidi, M. and F. Moradi. 2011.** Effect of post-anthesis water stress on remobilization of soluble carbohydrates from peduncle and penultimate internodes to the developing grains of two bread wheat cultivars. *Iran. J. Crop Sci.* 13 (3): 548-564. (In Persian with English abstract).
- Saeidi, M., F. Moradi and S. Jalali Honarmand. 2011.** Contribution of spike and leaves photosynthesis and soluble stem carbohydrates remobilization in grain yield formation in two bread wheat cultivars under post-anthesis stress conditions. *Seed Plant Prod. J.* 27 (1): 1-19. (In Persian with English abstract).
- Schnyder, H. 1992.** Long-term steady-state labelling of wheat plants by use of natural $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ mixtures in an open, rapidly turned-over system. *Planta,* 187: 128–135.
- Schnyder, H. 1993.** The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling. A review. *New Phytol.* 123: 233–245.

- Soltani, A. 2006.** Mathematical Modeling in Field Crops. Jahad Daneshgahi Mashaad Press. pp.175. (In Persian).
- Tahir, I. S. A. and N. Nakata. 2005.** Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling. J. Agron. Crop Sci. 191: 106–115.
- Takahashi, T., P. M. Chevalier and R. A. Rupp. 2001.** Storage and remobilization of soluble carbohydrates after heading in different plant parts of a winter wheat cultivar. Plant Prod. Sci. 4:160–165.
- Yang, J., R. G. Sears., B. S. Gill and G. M. Paulsen. 2002.** Genetic differences in utilization of assimilate sources during maturation of wheat under chronic heat and heat shock stresses. Euphytica, 125: 179–188.

Evaluation of stem soluble carbohydrate accumulation and remobilization in spring bread wheat genotypes under terminal heat stress conditions in Ahwaz in Iran

Mojtabaie Zamani, M.¹, M. Nabipour² and M. Meskarbashee³

ABSTRACT

Mojtabaie Zamani, M., M. Nabipour and M. Meskarbashee. 2013. Evaluation of stem soluble carbohydrate accumulation and remobilization in spring bread wheat genotypes under terminal heat stress conditions in Ahwaz in Iran. **Iranian Journal of Crop Sciences. 15(3): 277-294. (In Persian).**

To evaluate the capability of different spring bread wheat genotypes for storage and remobilization of stem water soluble carbohydrates (WSC) and their response to heat stress conditions during grain filling period, a field experiment was carried out as factorial arrangement in randomized complete block design with three replications in 2010-2011 growing season under Ahwaz conditions in Iran. The experimental factors consisted of 10 medium maturity spring bread wheat genotypes (Chamran, Atrak, Aflak, Dez, Falat, Darab-2, Kavir, Pishtaz, S-78-11, S-83-3) and two sowing dates; optimum (12 November) and the late sowing date (21 December). Results showed that spring bread wheat genotypes were significantly different in stem specific weight, WSC concentration and content, stem WSC remobilization and its efficiency. In heat stress conditions in the late sowing date, the amount of WSC remobilization from stem to grain and its efficiency increased by 29% and 33%, respectively. In both sowing dates, maximum stem specific weight had significant association with maximum WSC concentration and the amount of remobilized WSC, and it was considered as a suitable criteria for selecting genotypes with maximum storage and remobilization capability of stem reserves. In the late sowing date, grains.pike⁻¹ was positively correlated with WSC remobilization. This implies the effect of sink strength on increasing water soluble remobilization. However, there was no simple relationship between grain yield and stem reserves remobilization under heat stress conditions during grain filling period. Some genotypes supported grain growth either by maintaining green leaf area and current photosynthesis or by increasing remobilization of more stem reserves, under heat stress conditions.

Key word: Grain filling, Grain.spike⁻¹, High temperature stress, Remobilization efficiency and Spring bread wheat.

Received: February 2013 Accepted: May 2013

1-PhD Student, University of Shahid Chamran, Ahvaz, Iran (Corresponding author) (Email: m_mahroo@yahoo.com)

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

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