

اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول از میانگره آخر و ماقبل آخر به دانه‌های در حال رشد دو رقم گندم نان

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

محسن سعیدی^۱ و فواد مرادی^۲

چکیده

سعیدی، م. و ف. مرادی. ۱۳۹۰. اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول از میانگره آخر و ماقبل آخر به دانه‌های در حال رشد دو رقم گندم نان. علوم زراعی ایران. ۱۳(۳): ۵۶۴-۵۴۸.

این تحقیق به منظور مطالعه اثر تنش خشکی بر توان انتقال مجدد قندهای محلول، و نوع آنها از میانگره‌های آخر و ماقبل آخر به دانه‌های در حال رشد در مرحله تقسیم سلولی (مرحله یک، قطع آب از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد) و پرشدن دانه‌ها (مرحله دو، قطع آب از روز ۱۴ بعد از گرده‌افشانی تا رسیدگی) به همراه تیمار شاهد (رطوبت خاک در حد ظرفیت مزرعه) در سال ۱۳۸۶ در پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی، انجام شد. در این آزمایش دو رقم گندم مروداشت و زاگرس (به ترتیب حساس و متحمل به تنش خشکی) انتخاب و در گلخانه و به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار کشت شدند. تمامی صفات در پنج مرحله (۷، ۱۴، ۲۱، ۲۸ و ۳۵ روز پس از گرده‌افشانی) اندازه‌گیری شدند. نتایج نشان داد که میزان و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول از میانگره ماقبل آخر در هر دو رقم بیشتر از میانگره آخر بود و از این نظر رقم زاگرس کارایی بیشتری داشت. تنش خشکی میزان انتقال مجدد از میانگره آخر و ماقبل آخر را به ویژه در رقم متحمل زاگرس افزایش داد. در میانگره آخر و ماقبل آخر، بیشترین غلظت گلوکز، فروکتوز و ساکارز در هفت روز بعد از گرده‌افشانی و فروکتان‌ها ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی اندازه‌گیری شدند. غلظت این قندها در میانگره ماقبل آخر به طور معنی‌داری بیشتر از میانگره آخر بود. تنش رطوبتی بویژه در مرحله اول، غلظت این قندها را در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر به طور معنی‌داری کاهش داد. فروکتان مهم‌ترین قند محلول اندازه‌گیری شده در میانگره‌های میانگره آخر و ماقبل آخر هر دو رقم بود. احتمالاً گلوکز، فروکتوز و ساکارز موجود در ساقه در اوایل رشد دانه بیشتر صرف تولید فروکتان‌ها می‌شوند. با توجه به نتایج به دست آمده، به نظر می‌رسد که نشاسته نقش معنی‌داری در انتقال مجدد به دانه‌های در حال رشد نداشته و نقش میانگره ماقبل آخر در انتقال مجدد قندهای محلول به دانه‌های در حال رشد هر دو رقم به طور معنی‌داری بیشتر از میانگره آخر است. احتمالاً یکی از دلایل اصلی در تحمل رقم زاگرس نسبت به تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، بالاتر بودن مقدار ذخیره‌سازی قندهای محلول در ساقه و کارایی بیشتر انتقال این ترکیبات به دانه‌های در حال رشد می‌باشد.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد، تنش خشکی، فروکتان‌ها، فروکتوز، قندهای محلول، گلوکز و گندم نان.

تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۸/۲۳ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۱۰/۱

۱- استادیار دانشکده کشاورزی، دانشگاه رازی

۲- استادیار پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی. عضو انجمن علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: foadmoradi@yahoo.com)

مقدمه

در اکثر مناطق کشت گندم مخصوصاً در مناطق مدیترانه‌ای، مرحله پرشدن دانه، عموماً با چندین نوع تنش زنده و غیرزنده مواجه می‌شود. پرشدن دانه معمولاً در این مناطق زمانی صورت می‌گیرد که دمای هوا و تنش خشکی در حال افزایش است (Blum *et al.*, 1994). حتی در شرایط آب و هوایی مناسب نیز، مواد پرورده جاری ممکن است برای پرشدن طبیعی دانه‌ها کافی نباشند. گنت (Gent, 1994) طی یک آزمایش سه ساله نشان داد که در مرحله پرشدن دانه گندم در شرایط عادی، تنفس پوشش گیاهی و تجمع مواد خشک در دانه‌ها، از مهم‌ترین مسیرهای مصرف مواد پرورده توسط برگ‌ها می‌باشند. محققان مختلف در شرایط عادی سهم ذخایر ساقه را در پرشدن دانه در حدود ۲۰ تا ۳۰ درصد برآورد کرده‌اند (Gebbing and Schnyder, 1999; Wardlaw and Willenbrink, 2000). بلوم و همکاران (Blum *et al.*, 1994) در آزمایش روی ارقام مختلف جو و گندم مشاهده کردند هنگامی که ظرفیت فتوسنتزی گیاه به وسیله تنش خشکی یا گرمای بعد از گلدهی کاهش یافت، پرشدن دانه شدیداً وابسته به انتقال مجدد ذخایر ساقه گردید، آنها میزان مشارکت این ذخایر در شکل‌گیری عملکرد دانه را در این شرایط ۲۲ تا ۶۶ درصد وزن خشک دانه گزارش کردند. دو ویژگی در میزان مشارکت کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای جهت شکل‌گیری عملکرد دانه در گندم اهمیت دارند: (۱) - پتانسیل تجمع کربوهیدرات‌ها در ساقه‌ها و (۲) - کارایی انتقال مجدد مواد ذخیره شده از اجزای مختلف ساقه به دانه‌های در حال رشد (Ehdaie *et al.*, 2006). میزان و کارایی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای به دانه، بویژه زمانی که گیاه در معرض تنش خشکی قرار گرفته باشد، تعیین‌کننده عملکرد نهایی دانه

خواهد بود (Ehdaie and Waines, 1996).

بر اساس گزارش‌های یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2000) و ژانگ و همکاران (Zhang *et al.*, 1998) به ترتیب در گیاهان برنج و گندم در شرایط تنش خشکی، به تاخیر افتادن نامناسب پیری که اغلب به وسیله مصرف زیاد یا نابهنگام کود نیتروژن رخ داد، انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای از ساقه به تاخیر افتاده و میزان و کارایی آن کاهش یافت و به تبع آن روند پرشدن دانه نیز کند گردید. گزارش شده است که در گندم میزان قندهای تجمع یافته در میانگه ماقبل آخر بیشتر از میانگه آخر است (Ehdaie *et al.*, 2006). واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 2000) در بررسی اثر تنش خشکی روی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه گندم گزارش دادند که علاوه بر بیشتر بودن میزان قندهای تجمع یافته در میانگه ماقبل آخر نسبت به میانگه آخر، مقدار کربوهیدرات‌های منتقل شده به دانه نیز از این میانگه بیشتر بود. تفاوت موجود بین این میانگه‌ها تا حدی قابل پیش‌بینی است، چون کربوهیدرات در میانگه آخر تا بعد از گلدهی و زمانی که رشد آن کامل نشده است، ذخیره نمی‌شود. یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2001) نیز بین میزان قندهای محلول ذخیره شده در قسمت‌های مختلف ساقه و میزان محلول منتقل شده از این میانگه‌ها، همبستگی معنی‌داری گزارش کردند. این خصوصیت می‌تواند به عنوان یک شاخص مناسب برای انتخاب ژنوتیپ‌ها با عملکرد باثبات بالاتر در شرایط تنش محسوب شود. اهدایی و همکاران (Ehdaie *et al.*, 2006) نشان دادند که تنش خشکی به طور متوسط ۲۳ درصد وزن خشک کل ساقه را کاهش داد، در میان اجزای مختلف ساقه، میانگه آخر ۲۸ درصد، میانگه ماقبل آخر ۲۷ درصد و سایر میانگه‌ها مجموعاً ۱۹ درصد کاهش وزن نشان دادند. اعمال تنش خشکی در

مرحله رشد دانه، کارایی انتقال مجدد را در میانگروه آخر ۶۵ درصد، میانگروه ماقبل آخر ۱۱ درصد و میانگروه های پایینی ۵ درصد افزایش داد. دابیوس و همکاران (Dubois et al., 1990) با بررسی نحوه تجمع قندهای محلول ساقه ارقام گندم مشاهده کردند که افزایش تجمع قندهای محلول در ساقه گندم تا هفت روز بعد از گرده افشانی، به علت افزایش غلظت هگروزها و ساکارز بود و سنتز فروکتان ها از هفت روز بعد از گرده افشانی شروع شده و ۱۸ روز بعد از گرده افشانی، فراوان ترین نوع قند موجود در ساقه بود. بین سرعت فعالیت آنزیم ساکارز فروکتوزیل ترانسفراز و غلظت ساکارز همبستگی مثبت و معنی داری دیده شده است. بنظر می رسد که این همبستگی، تنها به این دلیل نیست که ساکارز به عنوان پیش ماده برای سنتز فروکتان ها عمل می کند، بلکه ممکن است به علت اثر تنظیم کنندگی ساکارز بر فعالیت این آنزیم باشد (Dubois et al., 1990). شدت تنش خشکی پس از گرده افشانی بر میزان و زمان انتقال مجدد کربوهیدرات های غیر ساختاری از ساقه به دانه تاثیر می گذارد. واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 2000) مشاهده کردند که در ژنوتیپ های گندم با شروع تنش خشکی پس از گرده افشانی و قبل از تحریک انتقال مجدد، فروکتان های موجود در ساقه به واحدهای فروکتوز تبدیل شده و غلظت فروکتوز در ساقه ها افزایش می یابد. ویرگنا و بارلو (Virgona and Barlow, 1991) نیز گزارش دادند که در مراحل اولیه القای تنش خشکی پس از گرده افشانی، غلظت قندهای هگروز ساقه گندم افزایش یافت. واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 2000) نیز گزارش کردند که کاهش غلظت فروکتان های میانگروه آخر و میانگروه ماقبل آخر در ساقه گندم در مراحل اولیه تنش خشکی، همراه با افزایش فعالیت

آنزیم های فروکتان اگزوهیدرولاز و اینورتاز بود. نتایج آزمایش اشنایدر (Schnyder, 1993) نیز نشان که در شرایط تنش خشکی برای شروع تجزیه فروکتان ها و نهایتاً انتقال آنها به دانه های در حال رشد گندم، به افزایش فعالیت آنزیم فروکتان اگزوهیدرولاز نیاز است. سیمپسون و بانن (Simpson and Bonnett, 1993) نیز چنین نتیجه ای را در مورد آنزیم اینورتاز گزارش کردند. در برگ های لوبیا نیز دیده شد که در مراحل اولیه اعمال تنش خشکی، فعالیت آنزیم اینورتاز افزایش یافته و با ادامه روند تنش خشکی، فعالیت آن کاهش یافت (Castrillo, 1992). ویلنبریک و همکاران (Willenbrink et al., 1998) نیز مشاهده کردند که فروکتوز تجمع یافته در ساقه ابتدا به وسیله آنزیم ساکارز فسفات سنتاز به ساکارز تبدیل شده و در ادامه به دانه های گندم منتقل می شود.

علی رغم مطالعات فراوانی که روی ارقام مختلف گندم نان رایج در کشور صورت گرفته است، اما تا به حال در مورد راه کارهای تحمل یا حساسیت آنها به تنش خشکی مطالعات کاملی صورت نگرفته است. در همین راستا این در این پژوهش سهم و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول و روند تغییرات غلظت قندهای محلول (گلوکز، فروکتوز، ساکارز، فروکتان ها) میانگروه های آخر و ماقبل آخر دو رقم گندم نان در شرایط مختلف تنش خشکی در دو مرحله تقسیم سلولی و پرشدن دانه مورد بررسی قرار گرفته است.

مواد و روش ها

این تحقیق در سال ۱۳۸۶ در پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی انجام گرفت. به این منظور آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی در سه تکرار طرح ریزی شد. دو رقم گندم شامل زاگرس (متحمل به تنش

خشکی انتهایی فصل با پتانسیل عملکرد پایین) و مرودشت (حساس به تنش خشکی انتهایی فصل با پتانسیل عملکرد بالا) و رژیم‌های خشکی: (۱) تنش خشکی از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی و سپس آبیاری مجدد و حفظ رطوبت خاک در حد ظرفیت مزرعه تا پایان رشد (مرحله اول)، (۲) تنش خشکی از روز ۱۴ بعد از گرده‌افشانی تا مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی (مرحله دوم) و (۳) تیمار شاهد (بدون تنش) بودند. بذور ارقام مورد بررسی در گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۱۶/۵ سانتیمتر و ارتفاع ۱۵ سانتیمتر و حاوی ۲/۱۰۰ کیلوگرم خاک ضد عفونی شده که شامل ترکیبی از خاک مزرعه و ماسه بادی با نسبت ۱:۲ بودند، کشت شدند. بعد از سبز شدن گیاهچه‌ها تعداد آنها به پنج بوته در هر گلدان تقلیل داده شد. رطوبت گلدان‌ها در تیمار شاهد از طریق آبیاری منظم در محدوده ظرفیت زراعی نگهداری شده و هر دو تیمار تنش خشکی، رطوبت گلدان‌ها بوسیله توزین مداوم در حد ۵۰ درصد ظرفیت مزرعه نگهداری گردید. هفت روز بعد از گرده‌افشانی با فواصل هفت روز یک بار تا ۴۲ روز بعد از گرده‌افشانی در هر کرت آزمایشی سه گلدان به طور تصادفی انتخاب شد. میانگرنه آخر و میانگرنه ماقبل آخر در زمان‌های ذکر شده تفکیک شده و بعد از قرار دادن آنها در پاکت‌های کاغذی مجزا به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه‌سانتی‌گراد در آون کاملاً خشک شده و سپس (در حد قابل عبور از غربال با مش هشت) آسیاب شدند. یافته‌ها و تا زمان اندازه‌گیری قندهای محلول و نشاسته در ظروف در بسته در محیط کاملاً خشک نگهداری شدند. برای اندازه‌گیری قندهای محلول کل با کمی تغییر از روش فنل - اسید سولفوریک (AOAC, 1995) و برای اسیدی نشاسته استفاده شد (AOAC, 1995). برای

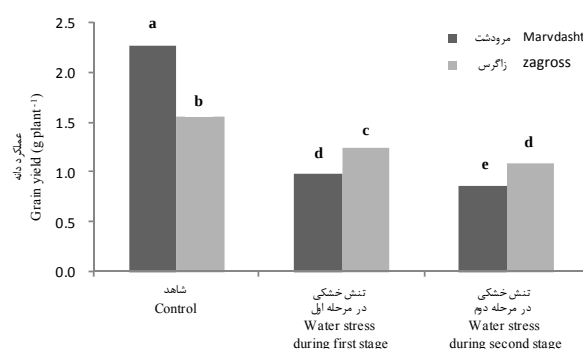
اندازه‌گیری قندهای محلول گلوکز، فروکتوز و ساکارز از محلول باقیمانده از اندازه‌گیری قندهای محلول کل پس از تغلیظ و کاهش حجم محلول با استفاده از آون در دمای ۵۰ درجه سانتی‌گراد تا دو میلی‌لیتر، استفاده شد. محلول به دست آمده از فیلترهای پلی‌تترافلوئورو اتیلن ۰/۴۵ عبور داده شد. در ادامه با تزریق ۲۰ میکرولیتر از محلول بدست آمده به دستگاه HPLC (Knauer, Germany) با ستون Erok-H (دمای ستون: ۲۵ درجه سانتیگراد)، حلال اسید سولفوریک ۰/۰۲ نرمال با جریان یک میلی‌لیتر بر دقیقه، قندهای مورد نظر تفکیک و اندازه‌گیری شدند. برای اندازه‌گیری فروکتان‌ها مطابق روش دایوس و همکاران (Dubois et al., 1990)، از اضافه محلولی که میزان قندهای گلوکز، فروکتوز و ساکارز آن اندازه‌گیری شده بود، استفاده شد. برای این کار از دستگاه HPLC (Knauer, Germany) با ستون Erok-H (دمای ستون: ۲۵ درجه سانتیگراد)، حلال اسید سولفوریک ۰/۰۲ نرمال با جریان یک میلی‌لیتر بر دقیقه استفاده شد.

کلیه محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزارهای SAS، MSTATC و SPSS انجام و برای رسم نمودارها و جداول آماری نیز از نرم‌افزار Excel و Word استفاده شد.

نتایج و بحث

اثر تنش خشکی بر عملکرد دانه و اجزای عملکرد هر دو رقم گندم معنی‌دار بود. در شرایط شاهد بدون تنش، عملکرد دانه و ماده خشک، وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله رقم مرودشت به طور معنی‌داری بیشتر از رقم زاگرس بود، اما در شرایط تنش رطوبتی به غیر از تعداد دانه در سنبله، درصد کاهش سایر صفات در رقم مرودشت بیشتر از رقم زاگرس بود، بنوعی که در شرایط تنش رطوبتی

" اثر تنش خشکی پس از گرده افشانی "

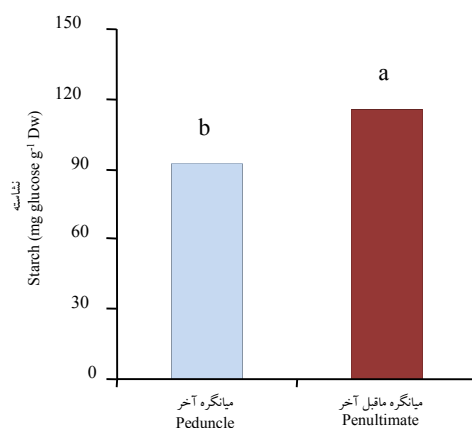


شکل ۱- عملکرد دانه ارقام گندم زاگرس و مروداشت در مرحله اول تنش خشکی (از شروع گرده افشانی تا ۱۴ روز بعد) و مرحله دوم تنش خشکی (از ۱۴ بعد از گرده افشانی تا زمان برداشت) و شاهد بدون تنش. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون دانکن ($\alpha=0.05$) انجام شده است

Fig. 1. Grain yield of Zagros and Marvdasht wheat cultivars in non-stress (control), drought stress during first stage (anthesis to 14 days later), and second stage (14 days after anthesis till maturity). Mean comparison performed using Duncan test ($\alpha=0.05$)

تفاوت معنی‌داری نداشتند، هرچند بطور کلی میزان نشاسته موجود در میانگرمه ماقبل آخر در هر دو رقم به طور معنی‌داری از میزان نشاسته موجود در میانگرمه آخر بیشتر بود (شکل ۲).
باتوجه به اینکه رشد میانگرمه آخر دیرتر از

عملکرد دانه رقم زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر از رقم مروداشت بود (شکل ۱).
نتایج این آزمایش نشان داد که در کلیه تیمارها، میزان نشاسته میانگرمه آخر و ماقبل آخر در ارقام زاگرس و مروداشت در مراحل مختلف نمونه برداری



شکل ۲- مقایسه میزان نشاسته میانگرمه آخر و میانگرمه ماقبل آخر دو رقم گندم زاگرس و مروداشت. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون دانکن ($\alpha=0.05$) انجام شده است

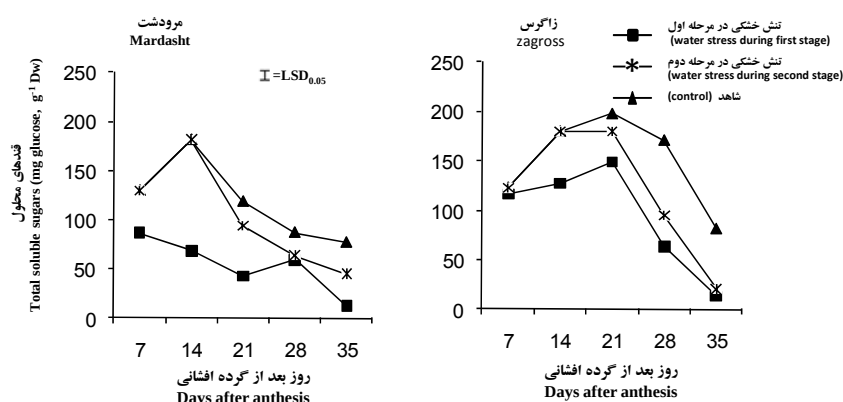
Fig. 2. Starch content in the peduncle and penultimate in Zagros and Marvdasht wheat cultivars. Mean comparison performed using Duncan test ($\alpha=0.05$)

میانگرمه ماقبل آخر صورت می گیرد، بطوری که حتی تا چند روز بعد از گلدهی نیز رشد آن ادامه دارد و معمولاً تا قبل از تکمیل رشد، ذخیره کربوهیدرات در این میانگرمه صورت نمی گیرد (Wardlaw and Willenbrink, 2000)، بنابراین کمتر بودن میزان نشاسته در میانگرمه آخر نسبت به میانگرمه ماقبل آخر دور از انتظار نبود. بنظر می رسد که با توجه به معنی دار نبودن اثر تیمارها بر میزان نشاسته میانگرمه ها در مراحل مختلف پس از گرده افشانی در هر دو رقم، نقش احتمالی این نوع کربوهیدرات ذخیره ای در زمان انتقال مجدد به دانه های در حال رشد چندان مهم نباشد. کینیری (Kiniry, 1993) نیز در ارزیابی انتقال مجدد قندها از ساقه ارقام مختلف گندم به دانه های در حال رشد، نشان داد که نشاسته در انتقال مجدد به دانه های در حال رشد نقش معنی داری نداشت.

بررسی روند تغییرات غلظت قندهای محلول ساقه ارقام مروودشت و زاگرس نشان داد که در تیمار شاهد غلظت قندهای محلول ساقه در رقم در متحمل زاگرس به طور معنی داری بیشتر از رقم حساس مروودشت بود (شکل ۳). بالاتر بودن غلظت قندهای

محلول ساقه در رقم در زاگرس، نشان دهنده پتانسیل بالاتر انتقال مجدد این رقم می باشد. اعمال تنش خشکی در مراحل تقسیم سلولی (مرحله اول) و پرشدن دانه ها (مرحله دوم)، باعث کاهش معنی دار غلظت قندهای محلول ساقه هر دو رقم، نسبت به تیمار شاهد بدون تنش شد. کاهش غلظت قندهای محلول ساقه در تیمار خشکی در مرحله اول رشد دانه، نشان دهنده کاهش سرعت فتوسنتز یا مصرف شدید مواد پرورده در فرایندهای داخلی گیاه، خصوصاً تنفس است، اما کاهش غلظت قندهای ساقه در تیمار تنش خشکی در مرحله دوم، با توجه به اینکه قسمت اعظم انتقال مجدد از ساقه ها به دانه های در حال رشد در این مرحله صورت می گیرد (Blum, 1998)، نشان دهنده انتقال مجدد این قندها از ساقه ها به دانه های در حال رشد می باشد. به نظر می رسد که یکی از دلایل کاهش شدید عملکرد دانه رقم مروودشت در تیمار تنش خشکی، کمبود ذخایر ساقه بوده است.

با توجه به اینکه شروع کاهش غلظت قندهای محلول ساقه بعد از گرده افشانی معمولاً نشان دهنده آغاز انتقال مجدد این ترکیبات به دانه ها است،

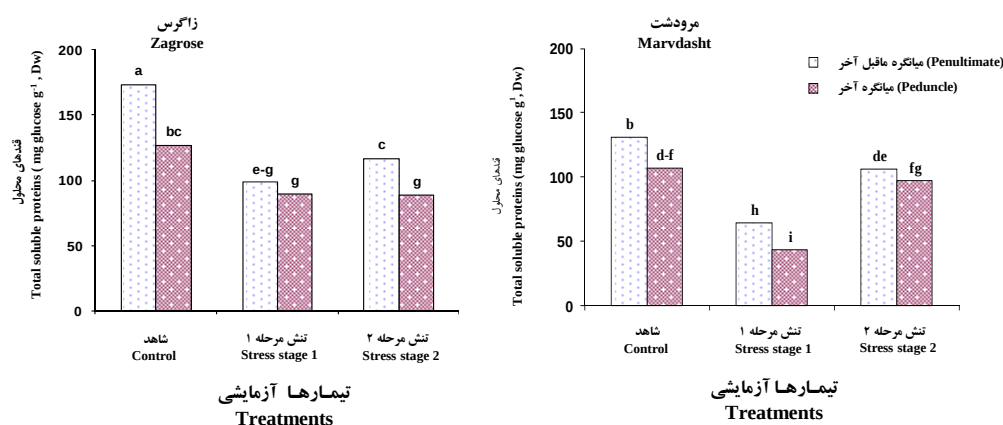


شکل ۳- غلظت قندهای محلول ساقه ارقام گندم زاگرس و مروودشت در مرحله اول تنش خشکی (از شروع گرده افشانی تا ۱۴ روز بعد) و مرحله دوم تنش خشکی (از ۱۴ بعد از گرده افشانی تا زمان برداشت) و شاهد بدون تنش

Fig. 3. Total soluble sugars concentration in the stem of Zagross and Marvdasht wheat cultivars in non-stress (control), drought stress during first stage (anthesis to 14 days later) and second stage (14 days after anthesis till maturity)

دهنده حساسیت بیشتر مجموعه فتوسنتزی این رقم به تنش خشکی باشد. احتمالاً این موضوع موجب شده که مواد پرورده جاری گیاه برای تامین نیاز دانه‌ها کافی نبوده و به همین علت انتقال مجدد قندهای محلول از ساقه زودتر شروع شده باشد (شکل ۳). از طرف دیگر به علت تحمل بیشتر مجموعه فتوسنتزی رقم زاگرس نسبت به تنش خشکی (Saeidi, 2008)، تا ۲۱ روز بعد از گرده افشانی، مواد پرورده مازاد بر نیاز دانه‌ها تولید شده و باعث افزایش غلظت قندهای محلول ساقه تا این زمان شد. مقدار و کارایی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای به دانه بویژه وقتی که گیاه در شرایط تنش خشکی قرار گرفته باشد، تعیین کننده عملکرد نهایی دانه خواهد بود (Ehdaie *et al.*, 2006).

اعمال تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه، باعث تحریک انتقال مجدد قندهای محلول ساقه رقم حساس مرودشت از هفت روز بعد از گرده افشانی گردید، درحالیکه تاثیری بر رقم متحمل زاگرس نداشت (شکل ۳). نتایج این پژوهش نشان داد که در مرحله دوم رشد دانه، انتقال مجدد قندهای محلول ارقام مرودشت و زاگرس از ساقه به دانه‌ها، به ترتیب از ۱۴ و ۲۱ روز بعد از گرده افشانی شروع شد (شکل ۳). انتقال مجدد قندهای محلول ساقه معمولاً زمانی آغاز می‌شود که فتوسنتز جاری برگ‌ها، قادر به تامین نیاز مخازن فعال گیاه نباشد (Gent, 1994)، بنابراین آغاز سریع تر انتقال مجدد قندهای محلول ساقه رقم حساس مرودشت به ویژه در تیمار تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه، می‌تواند نشان



شکل ۴- روند تغییرات غلظت قندهای محلول میانگرمه آخر و میانگرمه ماقبل آخر ارقام گندم زاگرس و مرودشت در تیمار شاهد بدون تنش، تنش خشکی مرحله ۱ (از شروع گرده افشانی تا ۱۴ روز بعد) و تنش خشکی مرحله ۲ (از ۱۴ روز بعد از گرده افشانی تا پایان دوره رشد گیاه). مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون دانکن ($\alpha=0.05$) انجام شده است

Fig. 4. Total soluble sugars concentration variations in the peduncle and penultimate of Zagros and Marvdasht wheat cultivars in non-stress (control), drought stress during drought stage 1 (flowering to 14 days after) , and drought stage 2 (14 days after flowering till maturity). Mean comparison performed using Duncan test ($\alpha=0.05$)

میانگرمه آخر بود (شکل ۴) این موضوع با یافته‌های اهدایی و همکاران (Ehdaie *et al.*, 2006) و واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 1994)

میزان قندهای محلول میانگرمه ماقبل آخر در تیمار شاهد و تیمارهای مختلف تنش خشکی، به طور معنی داری بیشتر از میزان قندهای محلول

مطابقت داشت. بیشتر بودن غلظت قند میانگرمه ماقبل آخر نسبت به میانگرمه آخر، نشان دهنده پتانسیل بالاتر این میانگرمه در انتقال مجدد قندهای محلول به دانه‌ها پس از گرده‌افشانی است. در تیمار شاهد، مقدار قندهای محلول موجود در میانگرمه آخر و ماقبل آخر رقم زاگرس از رقم مروداشت بیشتر بود (شکل ۴). اعمال تنش خشکی موجب کاهش غلظت قندهای محلول کل میانگرمه آخر و ماقبل آخر در هر دو رقم شد. در هر دو سطح تیمار تنش خشکی، مقدار قندهای محلول موجود در میانگرمه ماقبل آخر رقم متحمل زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر از رقم مروداشت بود (شکل ۴). کمترین غلظت قندهای محلول میانگرمه آخر و ماقبل آخر در هر دو رقم گندم مورد بررسی در تیمار تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه دیده شد. در این شرایط کم‌تر بودن غلظت قندهای محلول میانگرمه آخر و میانگرمه ماقبل آخر احتمالاً بخاطر کاهش فتوسنتز جاری (Bonnett and Incoll, 1992; Blum *et al.*, 1994) و نیز تسریع انتقال مجدد این قندها به دانه‌ها بوده است (Yang *et al.*, 2007).

در تیمارهای رطوبتی مقدار و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول ساقه رقم متحمل زاگرس از رقم حساس مروداشت به طور معنی‌داری بیشتر بود (جدول ۱). علی‌رغم بالاتر بودن مقدار انتقال مجدد قندهای محلول ساقه رقم زاگرس در تیمار شاهد، عملکرد دانه رقم حساس مروداشت به طور معنی‌داری از رقم متحمل زاگرس بیشتر بود (شکل ۱). در هر دو تیمار تنش خشکی، پایداری بیشتر عملکرد دانه رقم زاگرس نسبت به رقم مروداشت (شکل ۱) با بالاتر بودن مقدار و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول از ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد همبستگی داشت. این موضوع نشان دهنده اهمیت نقش انتقال مجدد در جلوگیری از کاهش شدید عملکرد دانه بویژه در رقم زاگرس در شرایط

تنش خشکی پس از گرده‌افشانی می‌باشد. در شرایط عادی، تنفس پوشش گیاهی و تجمع مواد خشک در دانه‌ها، از مهم‌ترین مسیرهای مصرف مواد پرورده تولید شده به وسیله برگ‌ها می‌باشند و مجموع نیاز آنها از میزان مواد فتوسنتزی جاری تولید شده بیشتر است (Ehdaie *et al.*, 2006). پژوهشگران مختلف در شرایط عادی سهم ذخایر ساقه در پرشدن دانه را در حدود ۲۰ تا ۳۰ درصد برآورد کرده‌اند (Ravindar *et al.*, 1982; Gebbing and Schnyder, 1999; Wardlaw and Willenbrink, 2000). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که در تیمار شاهد نقش فتوسنتز جاری در پر شدن دانه‌ها مهم‌تر از انتقال مجدد بود. به نظر می‌رسد هنگامی که ظرفیت فتوسنتزی گیاه به وسیله تنش خشکی بعد از گلدهی کاهش پیدا می‌کند، پرشدن دانه شدیداً وابسته به انتقال مجدد ذخایر ساقه می‌شود. سایر پژوهشگران نیز (Bai *et al.*, 1989; Bonnett and Incoll, 1992; Van Herwaarden *et al.*, 1998; Yang *et al.*, 2000) میزان مشارکت این ذخایر در شکل‌گیری عملکرد دانه گندم در تنش خشکی را تا ۸۱ درصد وزن خشک دانه گزارش کرده‌اند. نتایج اغلب آزمایش‌ها نشان داده‌اند که کاهش وزن خشک اندام رویشی در زمان رسیدگی نسبت به زمان گرده‌افشانی مبنای انتقال مجدد قرار گرفته است، در حالیکه مقداری از کاهش وزن در این شرایط به علت تنفس می‌باشد. همچنین از نقش ریشه‌ها که ممکن است به عنوان منابع ثانویه مواد فتوسنتزی برای دانه‌ها عمل کنند، چشم‌پوشی شده و برگ‌هایی نیز که ممکن است در اثر پیری از گیاه جدا شده باشند، اغلب در اندازه‌گیری‌ها لحاظ نمی‌شوند.

نتایج به دست آمده از مقایسه میانگین‌های مربوط به میزان انتقال مجدد قندهای محلول ذخیره شده در میانگرمه آخر و ماقبل آخر هر دو رقم گندم مورد بررسی نشان داد که، مقدار انتقال مجدد از

میانگرمه ماقبل آخر بیشتر از میانگرمه آخر بود (جدول ۲). همچنین میزان قند های محلول انتقال یافته و کارایی انتقال مجدد آن از میانگرمه ماقبل آخر در رقم متحمل به خشکی زاگرس از رقم مروداشت بیشتر بود. با توجه به این نتایج، بنظر می رسد که در هنگام بروز تنش خشکی پس از گردهافشانی، میانگرمه ماقبل آخر از طریق انتقال مقدار بیشتر قند محلول به دانه های در حال رشد، سهم مهم تری در پر شدن دانه ها دارد. این نتایج موافق با یافته های اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2006) و واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 1994) است. به نظر می رسد که دلیل این برتری بالاتر بودن فعالیت آنزیم های موثر در انتقال مجدد یا پیام های القاء کننده انتقال مجدد نیست بلکه مرتبط با مقدار ذخیره سازی اولیه در میانگرمه آخر و میانگرمه ماقبل آخر (Wardlaw and Willenbrink, 2000) می باشد. روند تغییرات غلظت ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان موجود در میانگرمه آخر و ماقبل آخر ارقام مورد بررسی در مراحل مختلف رشد دانه در تیمارهای تنش خشکی (شکل ۵) نشان داد که ساکارز، گلوکز و فروکتوز بالاترین غلظت را در هفت روز اول بعد از گردهافشانی داشتند و از آن به بعد غلظت این قندها در میانگرمه آخر و ماقبل آخر کاهش یافت. بررسی نحوه تجمع قندهای محلول ساقه ارقام مختلف گندم توسط دایوس و همکاران (Dubois et al., 1990) نشان داد که افزایش تجمع قندهای محلول در ساقه گندم تا هفت روز بعد از گردهافشانی بیشتر به علت افزایش قندهای هگزوز و ساکارز است. کاهش غلظت این قندها می تواند به سه علت باشد؛ (۱) این قندها به قندهای دیگری از جمله فروکتان ها یا نشاسته تبدیل شده باشند، (۲) صرف واکنش های گیاهی، مانند تنفس شده باشند (۳) به منظور تامین بخشی از نیاز ذخیره سازی به دانه های در حال رشد منتقل شده باشند. تا قبل از اینکه دانه ها به

مخازن قوی برای جذب مواد پرورده مازاد بر نیاز گیاه تبدیل شوند و بتوانند تمامی مواد فتوسنتزی مازاد بر نیاز را جذب نمایند، قسمتی از مواد فتوسنتزی به طور موقت در ساقه ها ذخیره می شود. مواد فتوسنتزی به صورت ساکارز وارد ساقه ها می شود و به صورت ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان در ساقه ها ذخیره می گردد (Blum, 1998). پس از آغاز پر شدن دانه ها، با توجه به کاهش ظرفیت فتوسنتزی برگ ها و افزایش نیاز مخازن (Willenbrink et al., 1998)، نیاز دانه ها بیشتر از توان فتوسنتزی برگ ها شده و باعث شروع انتقال مجدد اینگونه قندهای محلول به صورت ساکارز به دانه های در حال رشد می گردد که این موضوع خود باعث کاهش غلظت قندهای محلول ساقه می شود. نتایج این پژوهش نشان داد که یکی از فراوان ترین شکل های قند ذخیره ای در ساقه گندم، فروکتان ها بودند. غلظت فروکتان ها از هفت تا ۱۴ روز بعد از گردهافشانی در میانگرمه آخر و میانگرمه ماقبل آخر به سرعت افزایش یافت و سپس به طور معنی داری تا پایان دوره رشد دانه کاهش یافت (شکل ۵). با توجه به ساختار و نقش فروکتان ها، این موضوع نشان دهنده انتقال مجدد آنها به دانه های در حال رشد می باشد.

دایوس و همکاران (Dubois et al., 1990) و اشنایدر (Schnyder, 1993) نیز تغییرات میزان فروکتان ها را در همین دوره گزارش کرده اند. در این تحقیق افزایش غلظت فروکتان ها با کاهش میزان گلوکز، فروکتوز و ساکارز در میانگرمه آخر و ماقبل آخر همراه بود. فروکتوز و ساکارز به عنوان پیش ماده اصلی تولید فروکتان ها محسوب می شوند (Wagner et al., 1986; Dubois et al., 1990)، بنابراین احتمالاً یکی از دلایل اصلی کاهش غلظت فروکتوز و ساکارز در مرحله اول، تبدیل آنها به فروکتان ها می باشد. از روز ۱۴ بعد از گردهافشانی غلظت فروکتان های میانگرمه آخر و ماقبل آخر به طور معنی داری کاهش یافت که احتمالاً علت اصلی کاهش

جدول ۱- بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول ساقه (به ترتیب در مرحله گرده افشانی و رسیدگی دانه)، مقدار انتقال مجدد و میزان کارایی انتقال مجدد در تیمارهای تنش خشکی و شاهد بدون تنش در دو رقم گندم زاگرس و مروداشت

Table 1. Maximum and minimum of total soluble sugar content of peduncle and penultimate (at anthesis and maturity stages, respectively), remobilization rate and remobilization efficiency in Zagross and Marvdasht wheat cultivars in water stress and non-stress (control) treatments

Treatments	تیمارهای آزمایشی	حداکثر میزان قندهای محلول		حداقل میزان قندهای محلول		مقدار انتقال مجدد		کارایی انتقال مجدد (درصد)	
		Maximum concentration of soluble sugars		Minimum concentration of soluble sugars		Remobilization rate		Remobilization efficiency (%)	
		زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت
		Zagross	Marvdasht	Zagross	Marvdasht	Zagross	Marvdasht	Zagross	Marvdasht
		mg Glucose .g ⁻¹ DM		میلی گرم گلوکز بر گرم وزن خشک					
Control	شاهد	198±4.5	182±3.7	81±4.4	77±2.4	117±6.3	105±4.4	59.0	57.8
Water stress at stage 1	تنش خشکی مرحله ۱	249±3.5	87±3.9	13±2.3	12±3.7	136±4.3	75±5.5	91.0	86.2
Water stress at stage 2	تنش خشکی مرحله ۲	174±4.3	180±3.9	20±0.8	45±3.0	154±4.4	136±4.9	88.3	74.8

Mean±SE

Remobilization efficiency = (Mobilized WSC/maximum WSC content)*100

میانگین ± اشتباه معیار

کارایی انتقال مجدد = ۱۰۰ × (حداکثر میزان قندهای محلول/مقدار انتقال مجدد)

جدول ۲- بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول (به ترتیب در مرحله گرده افشانی و رسیدن دانه)، مقدار انتقال مجدد و میزان کارایی انتقال مجدد از میانگرمه آخر و میانگرمه ماقبل آخر دو رقم زاگرس و مروداشت در تیمارهای تنش خشکی و شاهد بدون تنش

Table 2. Maximum and minimum of total soluble sugar content of peduncle and penultimate (at anthesis and maturity stages, respectively), remobilization amount and remobilization efficiency in Zagross and Marvdasht wheat cultivars in the water stress and non-stress (control) treatments

Remobilization efficiency of glucose and sucrose during water stress at the water stress and heat stress (summer) treatments										
			حداکثر میزان قندهای محلول		حداقل میزان قندهای محلول		مقدار انتقال مجدد		کارایی انتقال مجدد(درصد)	
			Maximum concentration of soluble sugars		Minimum concentration of soluble sugars		Remobilization rate		Remobilization efficiency (%)†	
ارقام گندم			میانگرمه آخر	میانگرمه ماقبل آخر	میانگرمه آخر	میانگرمه ماقبل آخر	میانگرمه آخر	میانگرمه ماقبل آخر	میانگرمه آخر	میانگرمه ماقبل آخر
Wheat cultivars	Treatments	تیمار های آزمایشی	Peduncle	Penultimate	Peduncle	Penultimate	Peduncle	Penultimate	Peduncle	Penultimate
			mg Glucose.g ⁻¹ DW		میلی گرم گلوکز بر گرم وزن خشک					
زاگرس	Control	شاهد	2.2±172†	1.8±222	0.9±75	2.6±87	2.4±98	3.2±135	78.7	60.9
	Water stress at stage 1	تنش خشکی مرحله ۱	2.1±140	5.4±158	4.6±18	0.4±9	5.1±122	5.4±150	56.7	94.3
	Water stress at stage 2	تنش خشکی مرحله ۲	3.1±148	7.0±208	3.7±42	4.3±16	4.8±106	8.3±193	87.4	92.5
مرودشت	Control	شاهد	4.5±170	4.3±193	0.92±68	0.98±85	4.5±102	4.4±108	60.1	55.7
	Water stress at stage 1	تنش خشکی مرحله ۱	3.4±73	2.9±95	1.0±12	4.7±11	3.5±62	5.5±84	83.3	87.9
	Water stress at stage 2	تنش خشکی مرحله ۲	2.5±167	3.9±191	3.2±38	1.7±51	4.0±133	4.3±141	79.4	73.2

Mean±SE

† Remobilization efficiency = (Mobilized WSC/maximum WSC content)* 100

میانگین ± اشتباه معیار

†، کارایی انتقال مجدد = ۱۰۰ × (حداکثر میزان قندهای محلول/مقدار انتقال مجدد)

آنها، شروع انتقال مجدد این ترکیبات به دانه‌های در حال رشد بوده است.

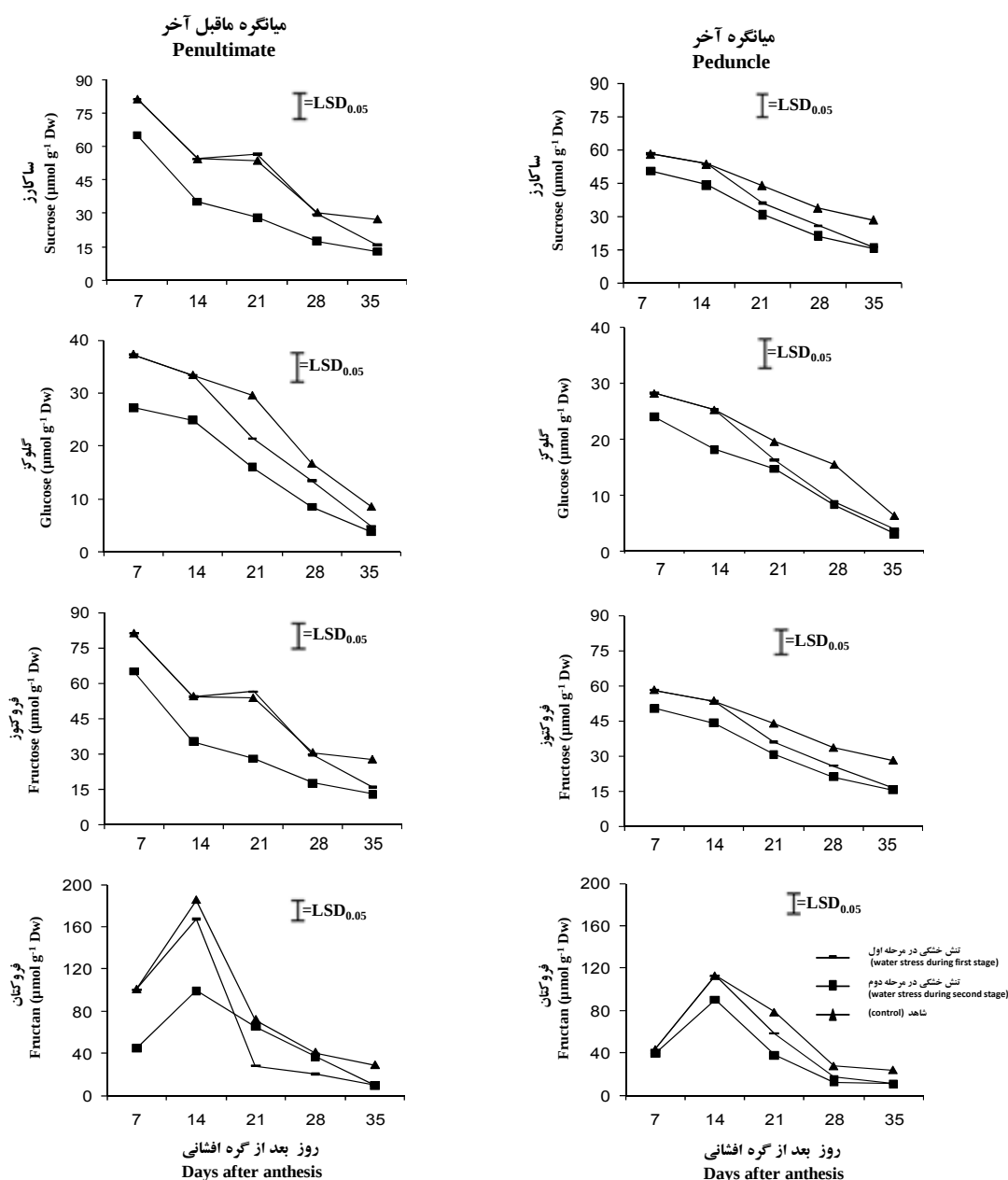
غلظت فروکتان‌ها در میانگرمه ماقبل آخر، در روز ۱۴ بعد از گرده افشانی به طور معنی‌داری بیشتر از فروکتان‌های موجود در میانگرمه آخر بود، بنابراین می‌توان اظهار داشت که این میانگرمه نقش مهم‌تری در انتقال مجدد قندهای محلول به ویژه فروکتان‌ها به دانه‌های در حال رشد دارا می‌باشد. از روز چهاردهم به بعد غلظت فروکتان‌ها در میانگرمه آخر و ماقبل آخر به سرعت شروع به کاهش نمود. واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 2000)، و سیمپسون و بنت (Simpson and Bonnett, 1993) مشاهده کردند که کاهش میزان فروکتان‌ها با افزایش فعالیت آنزیم فروکتان اگزوهیدرولاز همراه بود. با آغاز روند کاهشی میزان فروکتان‌ها، شیب کاهشی غلظت فروکتوز در میانگرمه ماقبل آخر کند شد (شکل ۵). علت کم شدن شیب کاهشی غلظت فروکتوز، تبدیل فروکتان‌ها به واحدهای فروکتوزی است (Virgona and Barlow, 1991) که تاثیر آن در کاهش روند نزولی میزان فروکتوز میانگرمه ماقبل آخر ظاهر می‌شود.

فروکتوز و گلوکز موجود در ساقه در نهایت بوسیله آنزیم ساکارز فسفات سنتاز، به ساکارز تبدیل شده و به دانه‌های در حال رشد منتقل می‌شوند (Willenbrink *et al.*, 1998). تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه، باعث کاهش معنی‌دار غلظت تمامی قندهای محلول میانگرمه آخر و ماقبل آخر در مقایسه با تیمار شاهد در مرحله دوم رشد دانه شد (شکل ۵). میزان کاهش غلظت این قندها تحت تاثیر تنش خشکی در میانگرمه ماقبل آخر بیشتر از میانگرمه آخر بود. کاهش شدیدتر غلظت این قندها در تیمار تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه نشان داد که قسمت اصلی مواد ذخیره‌ای میانگرمه آخر و میانگرمه ماقبل آخر، در مرحله اول رشد دانه تولید می‌شوند، درحالی‌که احتمالاً در

مرحله دوم مواد فتوسنتزی تولید شده به صورت مستقیم به دانه‌های در حال رشد منتقل می‌شوند. کاهش غلظت قندهای محلول در تیمار تنش خشکی در مرحله دوم رشد دانه بیشتر به علت تحریک انتقال مجدد قندهای محلول به دانه‌های در حال رشد است (Blum, 1998)، بنابراین در صورتی که تنش خشکی در مراحل اولیه رشد دانه رخ دهد، می‌تواند از طریق کاهش ظرفیت ذخیره‌سازی ساقه، باعث کاهش پتانسیل انتقال مجدد قندها و در نهایت کاهش عملکرد دانه شود.

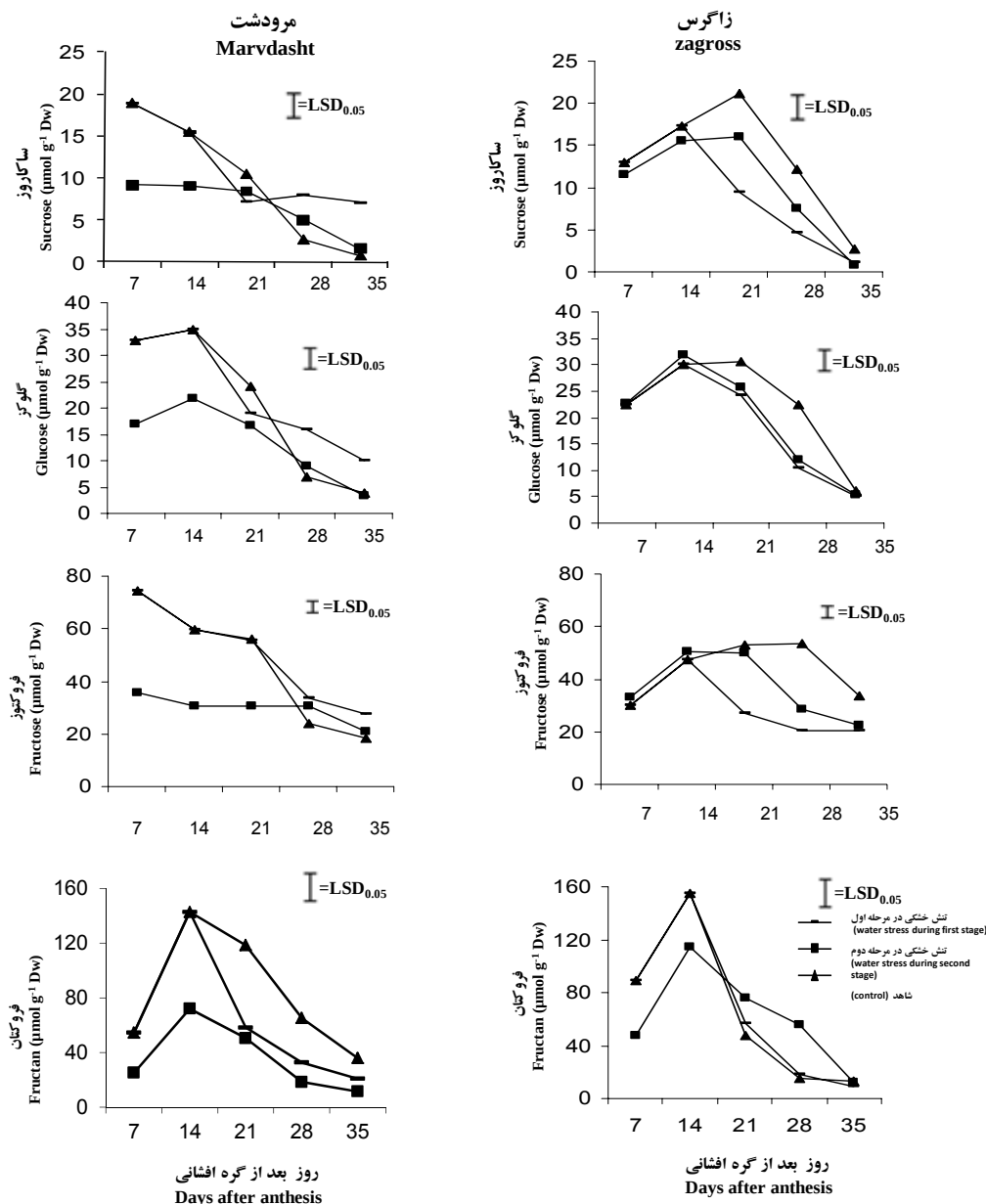
در میانگرمه‌های رقم حساس مرودشت در تیمار شاهد، حداکثر غلظت فروکتوز و گلوکز به طور معنی‌داری بیشتر از رقم متحمل زاگرس بود، اما در همین شرایط غلظت فروکتان‌ها و ساکارز میانگرمه‌های رقم زاگرس از مرودشت بیشتر بود (شکل ۶). در رقم حساس مرودشت، برخلاف کاهش غلظت ساکارز و فروکتوز در هفت روز اول رشد دانه، غلظت فروکتان ساقه تا ۱۴ روز بعد از گرده افشانی افزایش یافت، اما در مورد رقم متحمل زاگرس، روند تغییر غلظت ساکارز و فروکتوز ساقه در ۱۴ روز اول نمونه‌برداری همسو با تغییر غلظت فروکتان‌های میانگرمه‌ها، همواره افزایشی بود. با توجه به اینکه ساکارز و فروکتوز پیش ماده‌های اصلی فروکتان‌ها هستند، کاهش غلظت ساکارز و فروکتوز در رقم مرودشت با افزایش غلظت فروکتان‌ها قابل توجیه است، اما در رقم زاگرس همسو بودن روند تغییرات غلظت ساکارز، فروکتوز و فروکتان‌ها نشان می‌دهد که احتمالاً در این رقم مقدار ساکارز وارد شده به ساقه و مقدار تجزیه شده آن توسط آنزیم‌های مربوطه برای تولید فروکتان‌ها در مرحله اول و دوم نمونه‌برداری بیشتر از نیاز موجود برای تولید فروکتان‌ها بود و در نتیجه غلظت این قندها نیز همانند فروکتان‌ها در هر دو مرحله اول نمونه‌برداری روند افزایشی داشتند (شکل ۶).

با اعمال تنش خشکی در مرحله دوم دوره رشد دانه، روند کاهش غلظت فروکتان‌ها نسبت به تیمار



شکل ۵- روند تغییرات غلظت ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان‌های موجود در میانگوه آخر و میانگوه ماقبل آخر در دو رقم گندم زاگرس و مروودشت در تیمار شاهد بدون تنش، تنش خشکی مرحله ۱ (از شروع گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد) و تنش خشکی مرحله ۲ (از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد گیاه). ا: شاخص تفاوت معنی‌داری LSD در سطح پنج درصد

Fig. 5. Sucrose, glucose, fructose, and fructan concentration variations in the peduncle and penultimate of Zagross and Marvdasht wheat cultivars in the non-stress (control), drought stress during drought stage 1 (anthesis to 14 days later) and drought stage 2 (14 days after anthesis till maturity). I: Indicating LSD value at $\alpha=0.05$



شکل ۶- روند تغییرات غلظت ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان‌های موجود در ساقه دو رقم گندم زاگرس و مرودشت در تیمار شاهد، تنش خشکی مرحله ۱ (از شروع گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد) و تنش خشکی مرحله ۲ (از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد گیاه). I: شاخص تفاوت معنی‌داری LSD در سطح پنج درصد

Fig. 6. Sucrose, glucose, fructose, and fructan concentration variations in the stem of Zagross and Marvdasht wheat cultivars in non-stress control, drought stress during drought stage 1 (flowering to 14 days after) and drought stage 2 (14 days after flowering till maturity). I: Indicating LSD value at $\alpha=0.05$

زاگرس، با تحمل این رقم به خشکی و پایداری عملکرد دانه آن در این شرایط همبستگی داشته باشد. افزایش انتقال مجدد ترکیبات ساقه (مانند فروکتان‌ها)

شاهد مشابه بود، اما در رقم حساس مرودشت به طور معنی‌داری کاهش یافت (شکل ۶). به نظر می‌رسد که عدم افزایش معنی‌دار روند کاهشی فروکتان‌ها در رقم

مهم‌ترین شکل ذخیره‌ای و قابل انتقال کربوهیدرات‌های محلول فروکتان‌ها می‌باشند (شکل ۶)، این عامل می‌تواند یکی از دلایل اصلی پایداری عملکرد دانه رقم متحمل زاگرس در زمان بروز تنش خشکی باشد. یافته‌های تحقیق حاضر با نتایج دایوس و همکاران (Dubois et al., 1990)، مطابقت داشت.

با توجه به بالاتر بودن عملکرد دانه رقم مرودشت در شرایط شاهد بدون تنش، این رقم دارای پتانسیل بالاتری در استفاده از شرایط محیطی و اقلیمی جهت تولید محصول است و با توجه به پایین‌تر بودن مقدار ذخایر ساقه آن نسبت به رقم زاگرس، در شرایط مطلوب محیطی، احتمالاً فتوسنتز جاری و دوام آن پس از گرده‌افشانی عامل کلیدی‌تری در شکل‌گیری عملکرد دانه در این رقم می‌باشد، اما در شرایط تنش رطوبتی، مطابق با نظر یانگ و ژانگ (Yang and Zhang 2005)، در مناطق خشک و نیمه‌خشک (مثل ایران) که با محدودیت آب در مراحل انتهایی رشد گندم مواجه هستند، ارقامی مناسب‌ترند که قبل از گرده‌افشانی رشد رویشی مطلوبی داشته و مقدار بیشتری قند در ساقه‌های خود ذخیره کنند و پس از گرده‌افشانی انتقال مجدد زودتر آنها شروع شود تا همانند آنچه که در مورد رقم زاگرس دیده شد، عملکرد دانه باثبات‌تری در این شرایط تولید نمایند.

در شرایط تنش خشکی، به علت کاهش سرعت فتوسنتز گیاه و کاهش مواد پرورده صادر شده از اندام‌های فتوسنتزکننده به دانه‌های در حال رشد بود و احتمالاً این تغییر خود مانند یک پیام برای انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد عمل کرده است. هرچند این تحریک انتقال مجدد، صد درصد جبران کاهش سرعت فتوسنتز را نکرده و در نتیجه کاهش عملکرد دانه به ویژه در رقم حساس مرودشت بخوبی دیده شد. در رقم حساس مرودشت در مقایسه با رقم متحمل زاگرس، اعمال تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه موجب کاهش شدیدتر غلظت ساکاروز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان موجود در میانگه آخر و میانگه ماقبل آخر شد (شکل ۶). با توجه به اینکه اینگونه قندهای محلول بویژه فروکتان‌ها در پرشدن دانه در شرایط تنش خشکی و جلوگیری از افت شدید عملکرد دانه نقش کلیدی دارند (Wardlaw and Willenbrink, 2000)، به نظر می‌رسد که کاهش شدید عملکرد دانه رقم حساس مرودشت، زمانی که تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه اعمال شد، به علت کاهش شدید انتقال قندهای محلول ذخیره‌ای ساقه به دانه‌ها بوده است. نتایج این آزمایش مشخص نمود که میزان کربوهیدرات‌های محلول موجود در میانگه‌های رقم متحمل به خشکی زاگرس همواره بیشتر از رقم حساس مرودشت می‌باشد و

References

- AOAC. 1995. Official method of analysis. 16th ed. VA., USA: AOAC, Arlington. pp: 452-452.
- Bai, X. F., Y. P. Cai and F. Nie. 1989. Relationship between abscisic acid and grain filling of rice and wheat. *Physiol Commun.* 3: 40-41.
- Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica* 100: 77-83.
- Blum, A., J. Sinmena, G. Mayer and L. Shpiller. 1994. Stem reserve mobilization supports wheat grain filling under heat stress. *Aust J. Plant Physiol.* 21: 771-781.
- Bonnett, G. D. and L. D. Incoll. 1992. Effects on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain-filling 1. Changes in accumulation and loss of mass from internodes. *J. Exp. Bot.* 44: 75-82.

- Castrillo, M. 1992.** Sucrose metabolism in bean plants under water deficit. J. Exp. Bot. 43: 1557-1561.
- Dubois, D., M. Winzeler and J. Nosberger. 1990.** Fructan accumulation and sucrose: sucrose fructosyltransferase activity in stems of spring wheat genotypes. Crop Sci. 30: 315-319.
- Ehdaie, B., G. A. Alloush, M. A. Madore and J. G. Waines. 2006.** Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. postanthesis changes in internode dry matter. Crop Sci. 46: 735-746.
- Ehdaie, B. and J. G. Waines. 1996.** Genetic variation for contribution of preanthesis assimilates to grain yield in spring wheat. J. Genet. Breed. 50: 47-55.
- Gebbing, T. and H. Schnyder. 1999.** Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat. Plant Physiol. 121: 871-878.
- Gent, M. P. N. 1994.** Photosynthate reserves during grain filling in winter wheat. Agron. J. 86: 159-167.
- Kiniry, J. R. 1993.** Nonstructural carbohydrate utilization by wheat shaded during grain growth. Agron. J. 85: 844-849.
- Ravindar, K. S., L. M. Shin, H. E. Flores and A. W. Galston. 1982.** Relation of polyamine synthesis and titer to aging and senescence in oat leaves. Plant Physiol. 69: 405-410.
- Saeidi, M. 2008.** Study of the some physiological and biochemical traits related to source and sink strength in two wheat varieties differing in drought-resistance. Agricultural and Natural Resources Campus, University of Tehran. Karaj, Ph.D Dissertation. (In Persian).
- 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.
- Simpson, R. J. and G. D. Bonnett. 1993.** Fructan exohydrolases from grasses. New Phytol. 123: 453-469.
- Van Herwaarden, A. D., J. F. Angus, R. A. Richards and G. D. Farquhar 1998.** Haying-off the negative grain yield response of dry-land wheat to nitrogen fertilizer. II. Carbohydrate and protein dynamics. Aust. J. Agric. Res. 49: 1083-1093.
- Virgona, J. M. and E. W. R. Barlow. 1991.** Drought stress induces changes in the non-structural carbohydrate composition of wheat stems. Aust. J. Plant Physiol. 18: 239-247.
- Wagner, W. A., A. Wiemken and P. Matile. 1986.** Regulation of fructan metabolism in leaves of barley (*Hordeum vulgare* L.). Plant Physiol. 81: 444-447.
- Wardlaw, I. F. and J. Willenbrink. 1994.** Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. Aust. J. Plant Physiol. 21: 255-271.
- Wardlaw, I. F. and J. Willenbrink. 2000.** Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. New Phytol. 148: 413-422.
- Willenbrink, J., G. D. Bonnett, S. Willenbrink and I. F. Wardlaw. 1998.** Changes of enzyme activities associated with the mobilization of carbohydrate reserves (fructans) from the stem of wheat during kernel

filling. *New Phytol.* 139: 471-478.

Yang, J., J. Zhang, Z. Huang, Q. Zhu and L. Wang. 2000. Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. *Crop Sci.* 40: 1645-1655.

Yang, J., J. Zhang, K. Liu, Z. Wang and L. Liu. 2007. Involvement of polyamines in the drought resistance of rice. *J. Exp. Bot.* 50: 25-32.

Yang, J., J. Zhang, Z. Wang, Q. Zhu and L. Liu. 2001. Water deficit induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. *Agron. J.* 93: 196-206.

Zhang, J., X. Sui, B. Li, B. Su, J. Li and D. Zhou. 1998. An improved water-use efficiency for winter wheat grown under reduced irrigation. *Field Crops Res.* 59: 91-98.

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

Saeidi, M.¹ and F. Moradi²

ABSTRACT

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. **Iranian Journal of Crop Sciences. 13 (3): 548-564. (In Persian).**

This research was conducted to investigate the effect of water stress during cell division (stage 1, water limitation from anthesis until 14 days after anthesis), grain filling stage (stage 2, water limitation from 14 days after anthesis until physiological maturity) and control (soil water at field capacity), on soluble carbohydrates remobilization from peduncle and penultimate. The experiment was carried out in greenhouse using two wheat cultivars; Marvdasht and Zagross (sensitive and tolerant to post-anthesis water stress, respectively). A factorial experiment arrangement in randomized complete block design with three replications was used. All traits were estimated in five stages (7, 14, 21, 28 and 35 days after anthesis). Results showed that the amount and efficiency of soluble carbohydrates remobilization from penultimate was higher than peduncle, and greater in cv. Zagross. Water deficit significantly increased soluble carbohydrates remobilization from peduncle and penultimate to the developing grains. This increase in cv. Zagross was higher than cv. Marvdasht. The highest concentration of glucose, fructose and sucrose and fructans in peduncle and penultimate were observed at 7 and 14 days after anthesis, respectively. Concentration of these sugars in penultimate was higher than peduncle. When water stress was imposed in stage 1, the concentration of sugars decreased more significantly in peduncle and penultimate as compared to the other stages. Fructan was the most important sugar in the two internodes of the two cultivars. Glucose, fructose and sucrose are used for biosynthesis of fructans in early stages of grain filling. Considering the results of this experiment, starch had no significant role in remobilization to the growing grains. The contribution of penultimate in remobilization of sugars to the growing grains was higher than peduncle. Tolerance of cv. Zagross to water stress after anthesis could be attributed to its higher storage of sugars in stem and efficiency in remobilization of these sugars to the developing grains.

Key words: Bread wheat, Fructans, Fructose, Glucose, Remobilization, Soluble carbohydrates and Water stress.

Received: November, 2009 Accepted: December, 2010

1- Assistant Prof., University of Razi, Kermanshah, Iran

2- Assistant Prof., Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Karaj, Iran

(Corresponding author) (Email: foadmoradi@yahoo.com)