



## ارزیابی مزرعه‌ای تنش کوتاه‌مدت گرما در قبل و بعد از گل‌دهی بر کربوهیدرات‌های محلول گندم نان بهاره (*Triticum aestivum* L.) در شرایط آب‌وهوایی اهواز

علیرضا برجیان<sup>۱\*</sup>، عبدالمهدی بخشنده<sup>۲</sup>، سیدعاطاله سیادت<sup>۲</sup>، خلیل عالمی سعید<sup>۲</sup>، محمدرضا جلال کمالی<sup>۲</sup>

۱. دانشجوی سابق دکتری زراعت دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان

۲. گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان

۳. مرکز بین‌المللی اصلاح ذرت و گندم (CIMMYT)، کرج

تاریخ دریافت: ۹۷/۰۶/۰۹؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۰۷/۲۱

### چکیده

به منظور بررسی دوره‌های کوتاه‌مدت تنش گرما بر محتوای کربوهیدرات محلول دمگل آذین و اندازه دانه گیاه گندم در مزرعه آزمایش حاضر در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان به صورت بلوک-های نواری در سه تکرار اجرا گردید. تیمارهای آزمایشی شامل چهار ژنوتیپ گندم بهاره بود. تنش گرما (حداکثر ۳۵ سانتی‌گراد) با نصب اتاقک‌های تولید تنش حرارتی بر روی کرت‌ها اعمال گردید. بوته‌های گندم به مدت سه روز متوالی در مرحله ظهور سنبله (H1) و یا در ابتدای تشکیل دانه (H2)، در معرض تنش گرما قرار گرفتند. نتایج تجزیه واریانس نشان داد اختلافات معنی‌داری در سطوح تنش گرما و صفات ژنوتیپ‌ها وجود دارد. تنش گرما (H1 یا H2) باعث کاهش معنی‌دار وزن تک‌دانه و تعداد دانه در سنبله گردید. وزن تک‌دانه در بین ژنوتیپ‌های تحت تنش دو هفته پس از گرده‌افشانی بین ۴/۵ تا ۱۷ درصد کاهش یافت. بر اساس تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه ژنوتیپ‌های اترک، چمران و اروند متحمل به گرما شناخته شدند. تنش گرما (میانگین H1 و H2) حداکثر محتوای کربوهیدرات محلول دمگل آذین را ۲۶ درصد و میزان انتقال آن را ۱۵ درصد کاهش داد. کاهش معنی‌دار کربوهیدرات محلول دمگل آذین از ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی شروع شد. کاهش در وزن تک‌دانه و در بین ژنوتیپ‌ها به‌طور منفی با حداکثر محتوای کربوهیدرات محلول دمگل آذین ارتباط داشت. در همه ژنوتیپ‌ها انتقال بیشتر کربوهیدرات در شرایط تنش با افزایش اندازه دانه همراه بود. در این آزمایش همبستگی معنی‌داری بین تعداد دانه در سنبله با وزن تک‌دانه و میزان کربوهیدرات انتقال یافته به دست نیامد. نتایج حاکی از آن بود که ژنوتیپ‌های چمران و اترک با ذخایر کربوهیدرات ساقه بالاتر و انتقال بیشتر آن در رشد و نمو دانه تحت شرایط تنش گرما برتری دارند.

واژه‌های کلیدی: دمگل آذین، قندهای محلول، گرما، وزن دانه.

### مقدمه

در نواحی با اقلیم مدیترانه‌ای و نیمه گرمسیری (مانند مناطق وسیعی از جنوب ایران) وقوع درجه حرارت‌های بالای روزانه (۲۵-۳۲ درجه سانتی‌گراد) در بلندمدت و درجه حرارت‌های بالاتر (۳۳-۴۰ درجه سانتی‌گراد) در کوتاه‌مدت در زمان گل‌دهی و پر شدن دانه گندم امری متداول است (Dhadhwal, 1989; Stone and Nicolas, 1994). توانایی گیاه گندم در غلبه بر تنش گرما بین ژنوتیپ‌های آن متفاوت است. ژنوتیپ‌های متحمل به دماهای زیاد از طریق حفظ فتوسنتز، حفظ محتوای کلروفیل برگ‌ها، دارا بودن ذخایر بالای کربوهیدرات موجود در ساقه، دانه‌بندی بیشتر، کارایی بالا در سنتز نشاسته در دانه، وزن دانه بیشتر و حفظ دوره پر شدن دانه حتی در دمای بالا عملکردهای بالاتری دارند (Hays et al., 2007).

تعداد زیادی مطالعه در مورد اثرات تنش گرمایی بر عملکرد دانه گندم و اجزاء آن انجام شده که عمدتاً بر اساس تغییر تاریخ کاشت استوار بوده است و داده‌هایی حاصل از تأثیر موج گرمایی کوتاه‌مدت بر عملکرد و رشد دانه و نقش کربوهیدرات‌های محلول در تکوین دانه در شرایط مزرعه وجود ندارد. هدف از این پژوهش تعیین میزان اثرات تنش کوتاه‌مدت گرما پیش از گل‌دهی و ابتدای پر شدن دانه بر محتوای کربوهیدرات محلول دمگل‌آذین و الگوی پر شدن دانه و همچنین تعیین میزان مشارکت کربوهیدرات محلول دمگل‌آذین در ژنوتیپ‌های با مقادیر مختلف کربوهیدرات در رشد دانه تحت شرایط تنش کوتاه‌مدت گرما است.

### مواد و روش‌ها

این آزمایش در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان واقع در ۳۵ کیلومتری شمال شرقی اهواز در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳ اجرا شد. خاک محل آزمایش دارای بافت احتمالاً رس سیلتی با  $\text{pH} = 7/4$  و ماده آلی خاک یک درصد بود. بر اساس آمار هواشناسی میانگین بلندمدت (۱۳۷۰-۱۳۹۴) حداکثر روزانه دمای هوای محل آزمایش در طول دوره رشد گندم ۲۳/۴ و در سال اجرای آزمایش، ۲۴/۶ سانتی‌گراد بود. آزمایش مزرعه‌ای در یک طرح بلوک‌های نواری (کرت‌های خردشده نواری) با سه تکرار اجرا شد. ژنوتیپ‌های گندم در عرض و تیمارهای تنش گرما در کرت‌های طولی قرار گرفتند. چهار ژنوتیپ گندم نان بهاره انتخاب و کشت شدند. ارقام گندم انتخابی عبارت است از اترک (زودرس و دارای تحمل بالای گرما)، چمران (زودرس و نیمه متحمل به گرما)، ارون (نیمه‌زود-رس و نیمه متحمل به گرما)، مارون (زودرس و دارای تحمل کم به گرما) (Moshattati et al., 2010). عملیات تهیه زمین شامل آبیاری قبل از کاشت، تهیه زمین، شخم، دیسک و کودپاشی بود. مقدار ۷۵ کیلوگرم در هکتار فسفات ( $\text{P}_2\text{O}_5$ ) از منبع سوپر فسفات تریپل قبل از کاشت و مقدار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن (N) از منبع اوره با سه بار تقسیم در زمان اندکی پس از کاشت، ابتدای ساقه رفتن و ابتدای ظهور سنبله به زمین داده شد.

تنش گرما (حداکثر ۳۵ درجه سانتی‌گراد) با نصب اتاقک-های تولید تنش حرارتی<sup>۳</sup> اعمال گردید. بوته‌های گندم واقع در

به‌طور کلی پایداری منابع مواد پرورده (مبدأ قوی) و سیستم پایدار در مصرف این منابع (مقصد قوی) مؤثرترین روش در بهبود عملکرد گندم در شرایط تنش گرما است (Yang et al., 2002). به‌رحال وقتی فتوسنتز جاری در اثر تنش گرما مختل می‌شود، تنها جایگزین اصلی منبع کربن برای پر شدن دانه، انتقال ذخایر ساقه است (Blum et al., 1994; Foulkes et al., 2007; Xu et al., 1995; Saint Pierre et al., 2010; Dreccer et al., 2014). وجود ذخایر بالای ساقه و پایین بودن انتقال این ذخایر به دانه در شرایط تنش گرما می‌تواند از دلایل کاهش تجمع نشاسته در دانه به حساب آید (Fokar et al., 1998). دمگل‌آذین<sup>۱</sup> اندامی برای ذخیره و انتقال کربوهیدرات‌های محلول<sup>۲</sup> در ساقه است. به‌طور میانگین میزان مشارکت کربوهیدرات‌های محلول در دمگل‌آذین برای پر کردن دانه در شرایط بلندمدت تنش گرما (کاشت تأخیری) بین ۵۰ تا ۶۰ درصد برآورد شده است (Shakiba et al., 2013; Mojtabaie Zamani et al., 1996). همچنین همبستگی مثبت بین شکل ظاهری دمگل‌آذین (طول و ضخامت) و عملکرد دانه گزارش شده است (Willenbrink et al., 1998). در هر حال مطالعات متعددی در اتاقک‌های با دمای کنترل‌شده نشان داد که اگر تنش‌های کوتاه‌مدت گرما در شرایط حساس نمودی اعمال شود، خساراتی مشابه تنش بلندمدت بروز می‌کند. در گیاه گندم که به مدت ۳ روز متوالی در درجه حرارت ۳۰ درجه سانتی‌گراد در زمان تقسیم سلول‌های مادر دانه گرده قرار گرفتند اساساً تکوین دانه و درنهایت عملکرد دانه کاهش یافت (Saini and Aspinall, 1982). عملکرد دانه گندم زمانی که گیاه به مدت سه روز در ابتدای پر شدن دانه در معرض دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفت به میزان ۲۹ درصد کاهش یافت (Stone and Nicolas, 1994). کاهش در وزن تک‌دانه در زمان گرده‌افشانی یا ابتدای پر شدن دانه همچنین زمانی که گیاه به مدت یک روز در معرض دمای حداکثر ۳۵ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند نیز گزارش شده است (Talukder et al., 2013).

روش‌های انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم به گرما می‌تواند از طریق توسعه روش‌های شبیه‌سازی تنش حرارتی در مزرعه توسعه یابد. این روش‌ها به گیاه فرصت خواهد داد تا سازوکارهای سازگاری یا تطبیقی خود را به‌صورت واقعی در پاسخ به تنش نشان دهد (Talukder et al., 2010). در ایران

<sup>3</sup> Open -Top Chambers

<sup>1</sup> Peduncle

<sup>2</sup> Water Soluble Carbohydrates (WSC)

پلی‌کربنات شفاف استاندارد پوشیده شده است. این ورق‌ها اشعه UV را منعکس نموده و اجازه ورود نور را (طول‌موج‌های بین ۴۰۰ تا ۱۶۰۰ نانومتر) تا ۹۰ درصد می‌دهد. دمای داخل و خارج اتاقک توسط دو حس‌گر که در وسط بالای اتاقک و جداره خارجی آن نصب‌شده‌اند، به‌طور خودکار با حساسیت ۰/۵ درجه سانتی‌گراد به‌طور الکتریکی کنترل می‌شود. سیستم گرم‌کننده مجهز به یک دمنده هوای گرم با توان حرارتی ۱۵۰۰ وات است. ورود ملایم هوای گرم توسط دمنده به داخل اتاقک و خروج آن از میان منافذ جانبی تعبیه‌شده در بالای اتاقک از افزایش رطوبت نسبی و سکون هوای داخل اتاقک جلوگیری می‌کند به‌طوری‌که به‌غیراز دما هیچ اختلافی با اتمسفر بیرون ندارد.

نمونه‌برداری از برگ پرچم بوته‌های انتخابی در روز سوم اعمال تنش حرارتی، بلافاصله پس از قطع تنش انجام گرفت. برای بررسی روند تغییرات وزن تک‌دانه در طی زمان نموی دانه همچنین روند تغییرات کربوهیدرات کل محلول در میانگرمه دمگل‌آذین ساقه اصلی پس از مواجهه با تنش گرمای کوتاه-مدت در طی زمان نموی دانه، سه بوته علامت‌گذاری شده از روز صفر بعد از گرده‌افشانی به‌طور تصادفی به فواصل زمانی هفت روز تا زمان رسیدگی دانه برداشت و میانگرمه دمگل‌آذین (ساقه واقعی بدون غلاف برگ) و سنبله آن‌ها از بقیه ساقه جدا شد و به مدت ۵۲ ساعت برای اطمینان از رسیدن به وزن ثابت در آون ۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک‌شده و سپس توزین شدند. دانه‌های حاصل از دو گلچه تحتانی واقع بر سه سنبلک مرکزی سنبله ساقه اصلی جدا و وزن شد. کربوهیدرات محلول کل دمگل‌آذین با روش آنترون (Yemm and Willis, 1954) اندازه‌گیری و از روابط زیر استفاده شد (Ehdaie, 2006a and 2006b; Ruuska et al., 2006).

$$\text{MaxWSC} = \text{MaxWSC}_C \times \text{MaxDM} \quad [1]$$

$$\text{MWSC} = \text{MaxWSC}_C - \text{MinWSC}_C \quad [2]$$

$$\text{ME} = (\text{MWSC} / \text{MaxWSC}_C) \times 100 \quad [3]$$

در روابط فوق MaxWSC حداکثر محتوی کربوهیدرات محلول دمگل‌آذین، MaxWSC\_C حداکثر غلظت کربوهیدرات محلول دمگل‌آذین، MaxDM حداکثر وزن خشک دمگل‌آذین، MWSC میزان انتقال کربوهیدرات‌های محلول از دمگل‌آذین به دانه، MinWSC\_C غلظت

وسط (خطوط هفتم، هشتم و نهم) به مدت سه روز متوالی در مرحله ظهور سنبله (ZGS<sup>4</sup>-H1 ۵۷-۵۹) یا ۷ تا ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی در ابتدای تشکیل دانه (ZGS - H2) ۷۱-۷۳)) در معرض تنش گرما قرار گرفتند. از ساعت ۱۰ صبح دمای داخل اتاقک‌ها سه تا چهار درجه سانتی-گراد در ساعت نسبت به دمای محیط بیرون اتاقک افزایش داده و وقتی به یک حداکثر ۳۵ درجه سانتی‌گراد رسید، به مدت ۳ ساعت در ظهر ثابت باقی گذاشته شد. سپس به همین منوال دمای داخل اتاقک کاهش داده شد. در ساعت ۵ بعدازظهر اتاقک‌ها از روی کرت‌ها برداشته شدند. اتاقک تولید تنش حرارتی گیاه (شکل ۱، الف وب) دارای گواهی‌نامه ثبت اختراع به شماره و تاریخ ۱۳۹۴/۰۸/۲۴-۸۷۲۲۱ و دارای سه جزء اصلی است: (۱) چهارچوب اتاقک که از جنس آلومینیوم است، (۲) سیستم گرم‌کننده، و (۳) سیستم کنترل دما.



الف.



ب.

شکل ۱، الف و ب. اتاقک تولید تنش حرارتی نصب شده در کرت‌های آزمایش.

Fig. 1(a, b). Heat chamber installed in experimental plots.

این اتاقک ۱/۵ متر طول ۵/۰ متر پهنا و ۱/۲ متر ارتفاع دارد. جداره جانبی و سقف اتاقک با ورق‌های پلیمری موج‌دار

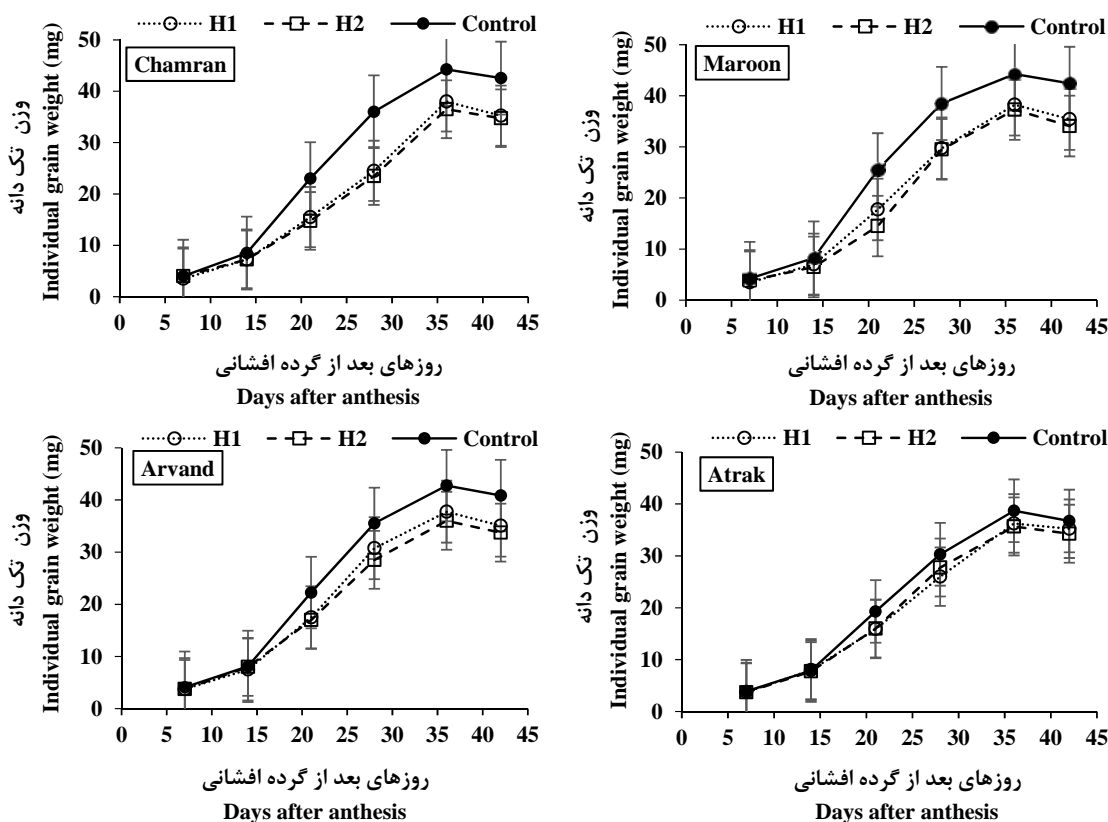
<sup>4</sup> Zadoks Growth Stages (ZGS)

تنش H1 یا H2 تا ۴۲ روز پس از گرده‌افشانی کاهش یافت و در نتیجه وزن نهایی تک‌دانه به‌طور معنی‌داری کمتر از وزن تک‌دانه شاهد بدون تنش گردید (شکل ۲). تنش گرما دارای تأثیرات متفاوتی بر روی ژنوتیپ‌ها بود. به‌طور مثال در معرض قرار دادن ژنوتیپ مارون با تنش کوتاه‌مدت گرما (میانگین H1 و H2) منجر به کاهش ۱۴/۳ درصد تعداد دانه در سنبله شد. در مقابل ژنوتیپ چمران کاهش معادل ۱۰/۸ درصد دانه در سنبله نشان داد. تنش کوتاه‌مدت گرما وزن هزار دانه را در مقایسه با شاهد بدون تنش، در ژنوتیپ چمران ۸/۵ درصد، در ژنوتیپ مارون ۱۶/۹ درصد، در ژنوتیپ اروند ۱۴/۶ درصد و در ژنوتیپ اترک ۴/۵ درصد کاهش داد (شکل ۳).

کربوهیدرات محلول دمگل آذین در زمان رسیدگی دانه و ME کارایی دمگل آذین در انتقال کربوهیدرات هستند. تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS\_9.4 و مقایسات میانگین به روش دانکن انجام شد. شکل‌ها با استفاده از نرم‌افزار Excel ترسیم شدند.

### نتایج و بحث

رشد تک‌دانه ژنوتیپ‌ها در ساقه اصلی اختلاف معنی‌داری در بین تیمارهای H1 و H2 و شاهد بدون تنش تا ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی نداشت. پس از آن وزن تک‌دانه در ژنوتیپ‌های تحت



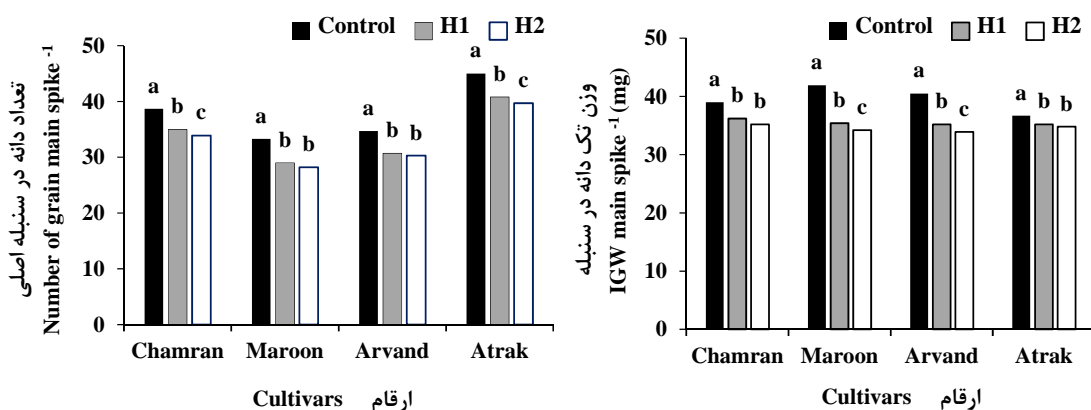
شکل ۲. تغییرات وزن تک‌دانه در سنبله اصلی ژنوتیپ‌های گندم تحت تنش گرما، نزدیک گل‌دهی: H1- [Zadoks growth stage (ZGS: 57-59)] ابتدای تشکیل دانه H2- (ZGS:71-73) و بدون تنش گرما (شاهد). میله‌های عمودی نشان‌دهنده اشتباه استاندارد میانگین. Fig. 2. Changes in individual grain weight in main spike of wheat genotypes under high temperature stress, near flowering H1- [Zadoks growth stage (ZGS: 57-59)], early grain set H2- (ZGS:71-73) and non-heat stress (control). Vertical bars represent mean  $\pm$  S.E. of all replicates.

دمگل آذین به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای تحت تنش گرمای H1 قرار گرفت. در شرایط مزرعه تیمار کوتاه‌مدت تنش H1 مقدار کربوهیدرات دمگل آذین را از روز صفر بعد از گرده‌افشانی

تجمع کربوهیدرات دمگل آذین و تغییرات آن در طول زمان به‌طور معنی‌داری در بین ژنوتیپ‌های موردبررسی اختلاف داشت (شکل ۴). در اوایل گرده‌افشانی کربوهیدرات

شروع نمی‌شود یا محسوس و قابل اندازه‌گیری نیست. در طی این مدت تقسیم سلولی آندوسپرم صورت می‌گیرد. در مقایسه با شاهد بدون تنش مواجهه با تنش کوتاه‌مدت گرما (میانگین H1 و H2) کربوهیدرات دمگل‌آذین را ۳۰ درصد در چمران، ۵۵ درصد در مارون، ۳۶ درصد در اروند و ۱۶ درصد در اترک کاهش داد. کاهش محتوای کربوهیدرات دمگل‌آذین از نقطه اوج تا ۳۵ بعد از گرده‌افشانی در اترک حداکثر بود (۱۱/۱ میلی‌گرم در روز)، پس‌از آن چمران (۱۰/۹ میلی‌گرم در روز)، اروند (۷/۹ میلی‌گرم در روز) و کمترین آن در مارون (۶/۸ میلی‌گرم در روز) بود (شکل ۴).

کاهش داد که تا ۳۵ روز پس از گرده‌افشانی ادامه یافت. ژنوتیپ‌های اترک و چمران در این خصوص استثنا بودند و کاهش مقدار کربوهیدرات دمگل‌آذین آن‌ها از ۷ روز پس از گرده‌افشانی آغاز شد. به عبارت دیگر تنش کوتاه‌مدت H2 کربوهیدرات دمگل‌آذین را از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی کاهش داد که تا ۳۵ پس از گرده‌افشانی ادامه یافت. در شرایط بدون تنش ژنوتیپ‌های چمران و مارون بیشترین مقدار کربوهیدرات را در ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی داشتند. کمترین مقدار کربوهیدرات در دمگل‌آذین در اروند و اترک ثبت شد که به یک نقطه اوج در ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی رسید. دلیل این امر این است که تا ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی رشد دانه



شکل ۳. تعداد دانه (راست) و وزن تک‌دانه (چپ) در سنبله اصلی ژنوتیپ‌های گندم رشد یافته تحت تنش گرمای نزدیک گل‌دهی H1- [Zadoks growth stage (ZGS: 57-59)], ابتدای تشکیل دانه H2- (ZGS:71-73) و بدون تنش گرما (شاهد) در مزرعه. میانگین‌های با حروف یکسان برای هر ژنوتیپ در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌دار ندارند.

Fig. 3. Number of grain (right) and individual grain weight (IGW)(left) in main spike of wheat genotypes grown under high temperature stress near flowering H1- [Zadoks growth stage (ZGS: 57-59)], early grain set H2- (ZGS:71-73) and non-heat stress (control) in the field. Means with similar letters in each genotype are not significantly different at 5 percent of probability.

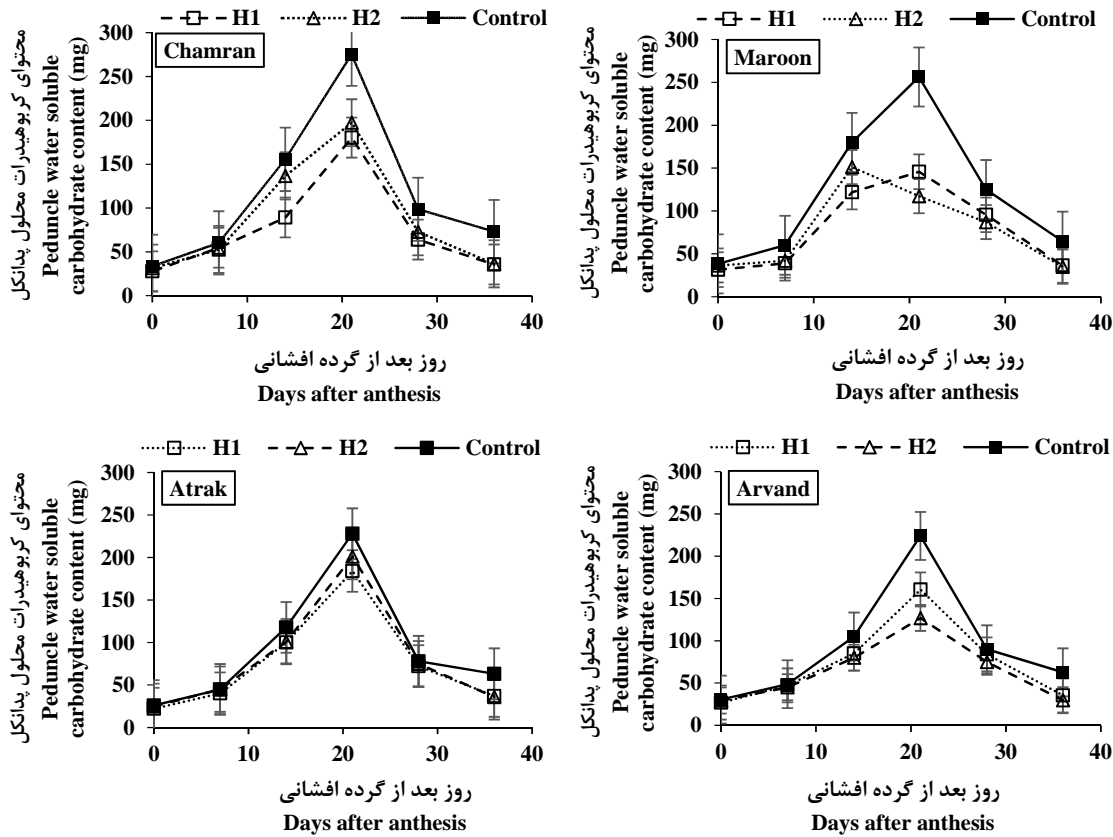
و پس‌از آن چمران (۱۵۲/۸ میلی‌گرم) و کمترین مقدار انتقال کربوهیدرات از دمگل‌آذین در مارون (۹۵/۸ میلی‌گرم) حاصل شد.

مقدار کربوهیدرات دمگل‌آذین به‌طور قوی ( $r = 0.86$ ) با وزن خشک دمگل‌آذین همبستگی داشت. این رابطه حاکی از تأثیر قدرت مبدأ بر محتوای کربوهیدرات دمگل‌آذین است. رابطه بین وزن تک‌دانه نسبی (وزن تک‌دانه در تنش گرما نسبت به شاهد بدون تنش) و انتقال کربوهیدرات‌های دمگل‌آذین در ۳۵ روز پس از گرده‌افشانی برای همه ژنوتیپ‌ها

مقدار انتقال کربوهیدرات دمگل‌آذین بعد از گرده‌افشانی توسط تیمارهای تنش کوتاه‌مدت H1 و H2 کاهش یافت. در شرایط شاهد بدون تنش ژنوتیپ چمران و پس‌از آن مارون بیشترین مقدار کربوهیدرات دمگل‌آذین را انتقال داد. در مقایسه با شاهد بدون تنش، تنش کوتاه‌مدت گرما (میانگین H1 و H2)، انتقال کربوهیدرات دمگل‌آذین را در ژنوتیپ چمران ۱۷/۸ درصد، در مارون ۴۳/۶ درصد، در اروند ۲۵/۸ درصد و در اترک ۰/۵ درصد کاهش داد. بیشترین مقدار انتقال کربوهیدرات از دمگل‌آذین در ژنوتیپ اترک (۱۵۶ میلی‌گرم)

تغییرات ژنوتیپی معنی‌داری در محتوا و غلظت کربوهیدرات دمگل‌آذین وجود داشت (جدول ۱). ژنوتیپ‌های اترک و چمران به‌طور پایداری بالاترین غلظت کربوهیدرات دمگل‌آذین را تحت شرایط شاهد بدون تنش داشتند. پایداری و ثبات در اختلافات بین ژنوتیپ‌های گندم در مقدار کربوهیدرات نشان داد که این صفات تحت کنترل ژنتیکی می‌باشند (Ehdaie et al., 2006a). تغییرات ژنوتیپی در تجمع و تخلیه کربوهیدرات دمگل‌آذین (شکل ۴) وجود داشت که با نتایج سایر پژوهشگران در توافق است (Dreccer et al., 2009 and 2014). میزان کربوهیدرات بیشتر می‌تواند بر شدن دانه را که به دلیل تنش گرم با محدودیت مواد فتوسنتزی مواجه می‌شود، محافظت نماید (Wang et al., 2012; Dreccer et al., 2014). تخلیه موجودی کربوهیدرات دمگل‌آذین از میزان اوج آن در ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی تا ۳۵ روز بعد از گرده‌افشانی در همه ژنوتیپ‌ها مشاهده شد ولی سرعت آن در چمران و اترک (۱۱ میلی‌گرم در روز) تا سایر ژنوتیپ‌ها (۶/۸ میلی‌گرم در روز) در شرایط شاهد بدون تنش بیشتر بود. این سرعت تخلیه حاکی از آن است که کربوهیدرات دمگل‌آذین به سمت دانه‌های در حال رشد انتقال یافته است (شکل ۴). این نتایج با نتایج اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2006a) در توافق است. ایشان دریافتند که اختلافات بزرگی بین ژنوتیپ‌های گندم در سرعت انتقال کربوهیدرات ساقه وجود دارد. در مطالعه حاضر تنش گرمای کوتاه‌مدت به‌طور میانگین ۲۶ درصد موجودی کربوهیدرات دمگل‌آذین و ۱۵ درصد میزان انتقال آن را کاهش داد (جدول ۱). این امر به دلیل آسیب وارده به سرعت فتوسنتز از ناحیه تنش گرم است که به دنبال آن انتظار می‌رود محتوای کربوهیدرات ساقه کاهش یابد. تنش گرم به‌طور معنی‌داری کارایی انتقال کربوهیدرات را افزایش داد. همه ژنوتیپ‌ها کارایی انتقال بالاتری در شرایط تنش کوتاه‌مدت (۷۴ درصد در بوته‌های تحت تنش H1 و H2 نسبت به ۶۵ درصد شاهد بدون تنش) داشتند. در شرایط میانگین تنش کوتاه‌مدت H1 و H2 در مزرعه ژنوتیپ‌های چمران و اترک بیشترین کارایی انتقال (۸۱ درصد) و ژنوتیپ مارون در میانگین H1 و H2 کمترین میزان کارایی را (۷۲/۵ درصد) در انتقال کربوهیدرات داشت.

( $p < 0.001$  و  $T = 0.95$ ) نشان داد که ژنوتیپ‌هایی مانند مارون که به‌طور پایداری کربوهیدرات کمتری انتقال دادند، در مواجهه با تنش گرم وزن دانه نسبی کمتری بیان داشتند و ارقام چمران، اترک و اروند که کربوهیدرات بیشتری نسبت به مارون انتقال دادند، مقادیر وزن دانه نسبی بین ۰/۸۴ تا ۰/۸۷ داشتند. ژنوتیپ‌های اترک و چمران بیشترین مقدار انتقال کربوهیدرات را نشان دادند و بالاترین وزن دانه نسبی را تولید کردند. این یافته‌ها با تحقیقات قبلی مطابقت دارد که نشان داد ذخایر انتقال‌یافته ساقه به دانه در حال رشد یک بانک کربن مهم برای حمایت از پر شدن دانه در زمانی که فتوسنتز به‌وسیله تنش گرم با‌زداشته می‌شود است (Blum et al., 1994; Wang et al., 2012; Dreccer et al., 2014). این نتایج پیشنهاد می‌کند که وزن تک‌دانه نسبی به میزان انتقال کربوهیدرات از دمگل‌آذین بستگی دارد و نشان‌دهنده تأثیر قدرت مبدأ و مقصد بر افزایش انتقال کربوهیدرات از دمگل‌آذین است. از طرف دیگر رابطه پایداری بین میزان کربوهیدرات انتقال‌یافته و تعداد دانه در سنبله وجود نداشت ( $P < 0.005$  و  $r = 0.38$ ). همچنین رابطه منفی بین وزن تک‌دانه و تعداد دانه در سنبله نیز وجود نداشت. مطالعه ما نشان داد که سه روز تنش گرم قبل از گرده‌افشانی و اوایل پر شدن دانه می‌تواند اثر معنی‌داری بر روی وزن تک‌دانه داشته باشد. حساسیت وزن تک‌دانه گندم در تنش بلندمدت گرم با‌وسیله سایر پژوهشگران (Wardlaw, 1994; Ugarte et al., 2007) گزارش شده است. یک موج گرمای کوتاه‌مدت پیش از گل‌دهی ممکن است رشد تخمدان‌ها را کاهش دهد (Calderini et al., 1999). تنش گرم بعد از گرده‌افشانی همچنین می‌تواند بر تشکیل و توسعه بافت آندوسپرم اثر بگذارد. در شرایط تنش گرم سلول‌های آندوسپرمی ممکن است به علت کاهش در تجمع نشاسته در آن‌ها یا کوچک‌تر شوند یا پر نشوند (Wardlaw and Wrigley, 1994). وزن تک‌دانه مارون به حساسیت بیشتری به تنش گرم نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها داشت (شکل ۲). ممکن است اختلافات ژنوتیپی در تحمل گرمای بر پر شدن دانه گندم در این مطالعه اثر داشته است. در مطالعه ما همبستگی بین وزن تک‌دانه و تعداد دانه وجود نداشت؛ بنابراین بعید به نظر می‌رسد که کاهش در وزن تک‌دانه مشاهده‌شده در این مطالعه به‌وسیله تغییرات در تعداد دانه باشد.



شکل ۴. تغییرات محتوای کربوهیدرات محلول در آب دمگل آذین ژنوتیپ‌های گندم تحت تنش گرما، نزدیک گل‌دهی H1- [Zadoks growth stage (ZGS: 57-59)]، ابتدای تشکیل دانه H2- (ZGS:71-73) و بدون تنش گرما (شاهد). میله‌های عمودی نشان‌دهنده اشتباه استاندارد میانگین تمام تکرارها است.

Fig. 4. Changes in peduncle water soluble-carbohydrates (WSC) wheat genotypes under high temperature stress near flowering H1- [Zadoks growth stage (ZGS: 57-59)], early grain set H2- (ZGS:71-73) and non-heat stress (control). Vertical bars represent mean  $\pm$  S.E. of all replicates.

جدول ۱. مقایسه میانگین صفات مورد مطالعه ژنوتیپ‌های گندم رشد یافته تحت تنش گرمای نزدیک گل‌دهی H1- [Zadoks growth stage (ZGS: 57-59)] و H2 (ZGS:71-73) و بدون تنش گرما (شاهد) در مزرعه.

Table 1. Mean comparison of the studied traits of wheat genotypes grown under heat stress near flowering H1- [Zadoks growth stage (ZGS: 57-59)], early grain set H2- (ZGS:71-73) and non-heat stress (control) in the field

Genotype	حداکثر وزن خشک دمگل آذین maximum peduncle dry matter weight (mg)			حداکثر غلظت کربوهیدرات محلول دمگل آذین maximum peduncle WSC concentration (mg /g)			حداکثر محتوای کربوهیدرات محلول دمگل آذین maximum peduncle WSC content (mg)		
	Control	H1	H2	Control	H1	H2	Control	H1	H2
Chamran	1013 a	962 a	779 a	282 b	240 ab	254 ab	286 a	231 a	172 a
Maroon	948 b	745 b	780 b	310 a	196 c	150 c	293 a	146 c	117 b
Arvand	760 c	722 b	645 b	295 ab	223 b	197 c	224 b	161 b	127 b
Atrak	791 c	752 b	765 b	288 b	245 a	263 a	228 b	184 b	201 a
Mean	878	795	716	294	226	216	258	180	154

در هر ستون میانگین‌های دارای حروف مشترک تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد به روش دانکن ندارند.

Means with similar letters in each column are not significantly different Duncan  $\leq$  0.05)

Table 1. Continued

جدول ۱. ادامه

Genotype	انتقال کربوهیدرات محلول دمگل آذین Mobilized WSC (mg)			کارایی انتقال کربوهیدرات محلول دمگل آذین WSC mobilization efficiency (%)			عملکرد دانه Grain yield (gm <sup>-2</sup> )		
	Control	H1	H2	Control	H1	H2	Control	H1	H2
Chamran	186 <sup>a</sup>	145 <sup>a</sup>	161 <sup>a</sup>	67.7 <sup>a</sup>	79.7 <sup>a</sup>	81.6 <sup>a</sup>	604 <sup>a</sup>	492 <sup>a</sup>	478 <sup>a</sup>
Maroon	170 <sup>a</sup>	109 <sup>b</sup>	82.3 <sup>b</sup>	66.4 <sup>a</sup>	75.0 <sup>b</sup>	70.1 <sup>c</sup>	508 <sup>c</sup>	412 <sup>d</sup>	414 <sup>c</sup>
Arvand	150 <sup>b</sup>	125 <sup>ab</sup>	97.3 <sup>b</sup>	67.0 <sup>a</sup>	78.0 <sup>a</sup>	76.3 <sup>b</sup>	539 <sup>b</sup>	439 <sup>c</sup>	447 <sup>b</sup>
Atrak	157 <sup>b</sup>	147 <sup>a</sup>	165 <sup>a</sup>	68.7 <sup>a</sup>	79.9 <sup>a</sup>	82.1 <sup>a</sup>	526 <sup>bc</sup>	467 <sup>b</sup>	466 <sup>ab</sup>
Mean	166	132	126	67.4	78.2	77.5	544	453	451

در هر ستون میانگین‌های دارای حروف مشترک تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد به روش دانکن ندارند.

Means with similar letters in each column are not significantly different (Duncan  $\leq$  0.05)

وزن دانه نسبی و ژنوتیپ‌های گندم وجود داشت. ژنوتیپ‌های اترک، چمران و اروند با مقدار بیشتر انتقال کربوهیدرات نسبت به ژنوتیپ مارون با مقدار کمتر کربوهیدرات انتقال داده، وزن تک‌دانه نزدیک به شرایط شاهد بدون تنش داشتند. می‌توان نتیجه‌گیری کرد که ژنوتیپ‌های اترک و چمران با ذخایر کربوهیدرات ساقه بالاتر و انتقال بیشتر آن با کارایی بالاتر در رشد و نمو دانه تحت شرایط تنش گرما برتری دارند؛ بنابراین گزینش برای ذخایر کربوهیدرات بالاتر تلاش بالقوه‌ای برای بهبود سازگاری به تنش گرما است.

### نتیجه‌گیری نهایی

یک تنش سه‌روزه نزدیک گل‌دهی و ابتدای پر شدن دانه منجر به کاهش معنی‌دار ذخایر کربوهیدرات ساقه، وزن تک‌دانه و تعداد دانه در سنبله گردید. الگوی رشد تک‌دانه نشان داد که ژنوتیپ اترک متحمل‌ترین ژنوتیپ به تنش کوتاه‌مدت گرما بود. بر اساس تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه ژنوتیپ‌های اترک، چمران و اروند متحمل به تنش کوتاه‌مدت شناخته شدند. همبستگی مثبت و پایداری بین انتقال کربوهیدرات و

### منابع

- Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G., Shpiler, L., 1994. Stem reserve mobilization supports wheat-grain filling under heat-stress. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21, 771–781.
- Calderini, D.F., Abeledo, L.G., Savin, R., Slafer, G.A., 1999. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *Journal of Agricultural Science*. 132, 453–459.
- Dhadhwal, V.K., 1989. Effect of Temperature on Wheat in India. *Climate Food, Security*. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines. 137–144.
- Dreccer, M. F., Kimberley, B., Wockner, Palta, J.A., McIntyre, C.L., Gabriela, M.G., Bourgault, C., Reynolds, M., Miralles, D.J., 2014. More fertile florets and grains per spike can be achieved at higher temperature in wheat lines with high spike biomass and sugar content at booting. *Functional Plant Biology*. 41, 482–495.
- Dreccer, M.F., van Herwaarden, A.F., Chapman, S.C., 2009. Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Research*. 112, 43–54.
- Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A., Waines, J.G., 2006a. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Post-anthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Science*, 46, 2093–2103.
- Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A., Waines, J.G., 2006b. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Post-anthesis changes in internode dry matter. *Crop Science*, 46, 735–746.
- Fokar, M., Blum, A., Nguyen, H.T., 1998. Heat tolerance in spring wheat. II. Grain filling. *Euphytica*. 104, 9–15.
- Foulkes, M.J., Snape, J.W., Shearman, V.J., Reynolds, M.P., Gaju, O., Sylvester-Bradley, R., 2007. Genetic progress in yield potential in wheat: recent advances and future prospects. *Journal of Agricultural Science*. 145, 17–29.
- Hays, D.B., Do, J.H., Mason, R.E., Morgan, G., Finlayson, S.A., 2007. Heat stress induced ethylene production in developing wheat grains



- induces kernel abortion and increased maturation in a susceptible cultivar. *Plant Science*. 172, 1113–1123.
- Mojtabaie Zamani, M., Nabipour, M., Meskarbashee, M., 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 with English Summary].
- Moshattati, A., Alami-Saied, Kh., Siadat, S.A., Bakhshandeh, A.M., Jalal-Kamali, M.R., 2010. Evaluation of terminal heat stress tolerance in spring bread wheat cultivars in Ahwaz conditions. *Iran Journal Crop Science*. 12(2), 85-99. [In Persian with English Summary].
- Ruuska, S.A., Rebetzke, G.J., van Herwaarden, A.F., Richards, R.A., Fettell, N.A., Tabe, L., Jenkins, C.L.D., 2006. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biology*. 33, 799–809
- Saini, H.S., Aspinall, D., 1982. Abnormal sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) induced by short periods of high-temperature. *Annual Botany*. 49, 835–846.
- Saint Pierre, C., Trethowan, R., Reynolds, M., 2010. Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: association with wheat yield under water deficit. *Functional Plant Biology*. 37, 166–174.
- Shakiba, M.R., Ehdaie, B., Madore, M.A., Waines, J.G., 1996. Contribution of internode reserves to grain yield in a tall and semidwarf spring wheat. *Journal of Genetics and Breeding*. 50: 91–100.
- Stone, P.J., Nicolas, M.E., 1994. Wheat cultivars vary widely in their responses of grain yield and quality to short periods of post-anthesis heat stress. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21, 887–900.
- Talukder, A.S.M.H.M., Gill, G.S., McDonald, G.K., Hayman, P.T., Alexander, B.M., 2010. Field evaluation of sensitivity of wheat to high temperature stress near flowering and early grain set. In: Dove, H., Culvenor, R.A. (Eds.), *Food Security from Sustainable Agriculture*. Proceedings of the 15th Australian Agronomy Conference. Lincoln, New Zealand.
- Talukder, A.S.M.H.M., McDonald, G.K., Gill, G.S., 2013. Effect of short-term heat stress prior to flowering and at early grain set on the utilization of water-soluble carbohydrate by wheat genotypes. *Field Crop Research*. 147, 1-11
- Ugarte, C., Calderini, D. F., Slafer, G.A., 2007. Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Research*. 100, 240–248.
- Wang, X., Cai, J., Liu, F., Jin, M., Yu, H., Jiang, D., Wollenweber, B., Dai, T., Cao, W., 2012. Pre-anthesis high temperature acclimation alleviates the negative effects of post-anthesis heat stress on stem stored carbohydrates remobilization and grain starch accumulation in wheat. *Journal of Plant Physiology*. 55, 331–336.
- Wardlaw, I.F., 1994. The effect of high-temperature on kernel development in wheat variability related to pre-heading and post-anthesis conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21, 731–739.
- Wardlaw, I.F., Wrigley, C.W., 1994. Heat tolerance in temperate cereals – an overview. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21, 695–703.
- Willenbrink, J., Bonnett, G.D., Willenbrink, S., Wardlaw, I.F., 1998. Changes of enzyme activities associated with the mobilization of carbohydrate reserves (fructans) from the stem of wheat during kernel filling. *New Phytologist*. 139, 471–478.
- Xu, Q., Paulsen, A.Q., Guikema, J.A., Paulsen, G.M., 1995. Functional and ultrastructural injury to photosynthesis in wheat by high temperature during maturation. *Environmental and Experimental Botany*. 35, 43–54.
- Yang, J., Sears, R.G., Gill, B.S., Paulsen, G.M., 2002. Genotypic differences in utilization of assimilate sources during maturation of wheat under chronic heat and heat shock stresses. *Euphytica*. 125, 179–188.
- Yemm, E.W., Willis, A.J., 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemistry Journal*. 57, 508–514.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weeds Research*. 14, 415-421.