

تأثیر محدودیت منابع فتوسنتزی و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی بر سرعت پر شدن دانه، فتوسنتز و تبادلات گازی ارقام گندم نان

مجید عبدلی^۱، محسن سعیدی^{۲*}، سعید جلالی-هنرمند^۲، سیروس منصوری فر^۳، محمد اقبال قبادی^۲

۱. دانشجوی سابق کارشناسی ارشد زراعت پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه و دانشجوی دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی دانشکده کشاورزی دانشگاه مراغه؛

۲. استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه؛

۳. استادیار دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه پیام نور کرج.

تاریخ دریافت: ۹۲/۰۷/۰۸؛ تاریخ پذیرش: ۹۴/۰۳/۲۶

چکیده

وقوع تنش خشکی در مرحله پر شدن دانه از ویژگی‌های بارز و غیرقابل اجتناب مناطق خشک و نیمه‌خشک است. این تحقیق به منظور بررسی اثر تنش کم‌آبی و نقش منابع جاری بر پر شدن دانه، فتوسنتز و تبادلات گازی انجام شد. آزمایش در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه رازی کرمانشاه با استفاده از طرح کرت‌های خردشده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام شد. تیمار آبیاری در دو سطح شامل تیمار عدم تنش (آبیاری در تمام مراحل رشدی) و تنش کم‌آبی (قطع آبیاری پس از مرحله گرده‌افشانی) در کرت‌های اصلی و ترکیب هشت رقم گندم بهار، پارس، پیش‌تاز، پیشگام، چمران، زرین، سیوند، مرودشت و لاین DN-11 همراه با تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بوته در پنج سطح شامل شاهد (بدون محدودیت منابع فتوسنتزی)، حذف برگ پرچم، حذف بقیه برگ‌ها به‌غیراز برگ پرچم، حذف ریشک‌ها و سایه‌اندازی بر سنبله به‌صورت فاکتوریل در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی عملکرد دانه را ۲۲/۲ درصد نسبت به شرایط کنترل کاهش داد و حذف منابع فتوسنتزی سبب کاهش عملکرد از طریق افت وزن دانه شد. در این شرایط سهم فتوسنتز سنبله در پر کردن دانه با ۳۵/۴ درصد بیشتر از نقش برگ پرچم و برگ‌های زیری (به ترتیب ۱۸/۶ و ۱۸/۵ درصد) بود و ریشک‌ها کمترین سهم را با ۳/۳ درصد در عملکرد دانه داشتند. طی تنش کم‌آبی، طول دوره پر شدن دانه کاهش یافت به طوری که از ۳۵ روز در شرایط کنترل رطوبتی به ۲۸ روز رسید ولی سبب افزایش سرعت پر شدن دانه شد. همچنین نتایج بیانگر افزایش سرعت فتوسنتز و تبادلات گازی در شرایط محدودیت منابع فتوسنتزی بود، این افزایش بیانگر نقش جبرانی سرعت فتوسنتز برگ‌های باقی‌مانده در جلوگیری از افت عملکرد است.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی انتهای فصل، دوره پر شدن دانه، گندم، محدودیت منبع.

مقدمه

محیطی و ژنتیکی قرار می‌گیرند و از نظر فیزیولوژیکی کاملاً مستقل از یکدیگر هستند. سرعت پر شدن دانه بیانگر سرعت واکنش‌های بیوشیمیایی مؤثر در سنتر نشاسته و پروتئین است. درحالی‌که طول این دوره نشان‌دهنده مدت‌زمان عرضه مواد فتوسنتزی است. ظرفیت تجمع ماده خشک در دانه به تعداد سلول‌های آندوسپرم تشکیل‌شده بستگی دارد که از گلدهی تا ۱۵ الی ۲۰ روز پس‌از آن تعیین

مطالعه روند رشد دانه و ارزیابی اثر عوامل فیزیولوژیک بر وزن دانه از تحقیقات پایه‌ای در برنامه‌های اصلاحی گندم به شمار می‌رود (Darroch and Baker, 1990). وزن نهایی دانه یکی از اجزای اصلی تعیین‌کننده عملکرد دانه است که به‌وسیله دو فاکتور سرعت پر شدن دانه و طول دوره پر شدن دانه تعیین می‌شود (Blum, 1998; Li, 2001; Yang and Zhang, 2006). این دو جزء تحت تأثیر عوامل

شده است که بین سرعت و مدت رشد دانه همبستگی معنی‌داری وجود نداشت (Bruckner and Froberg, 1987; Dofing, 1995) و یا این رابطه ضعیف بود (Gebeyehou et al., 1982).

در ارتباط با فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای برخی محققان اشاره کردند که حذف تعدادی از برگ‌ها در غلات باعث افزایش مقدار صفات فوق در برگ‌های باقیمانده می‌شود (Zhu et al., 2004; Joudi et al., 2006). کاهش سطح برگ گندم می‌تواند از طریق کاهش هدر رفت آب و افزایش ذخیره آب در خاک برای مراحل حساس انتهایی رشد، عملکرد را بهبود بخشد (Richards, 1983). به طوری که حذف نصف پهنک برگ‌های گندم در مرحله‌ای که اندازه هر برگ به حداکثر می‌رسید، در سه رقم گندم که از نظر پتانسیل عملکرد مشابه ولی از نظر سطح برگ متفاوت بودند، عملکرد دانه و شاخص برداشت را در هر دو شرایط رطوبتی مطلوب و تنش خشکی بهبود بخشید که احتمالاً به خاطر افزایش انتقال مجدد ماده خشک است. از طرفی یونگ-ژان و همکاران (Yong-Zhan et al., 1999) گزارش کردند که دستکاری منابع فتوسنتزی در بعضی از ارقام گندم بهاره تأثیری روی کارایی فتوسنتزی و هدایت روزنه‌ای برگ‌های باقیمانده نداشت. همچنین جودی و همکاران (Joudi et al., 2006) بیان کردند که عموماً حذف برگ در مراحل مختلف نموی (متورم شدن سنبله، گرده‌افشانی و ۲۰ روز بعد از گرده‌افشانی) اثر معنی‌داری بر فتوسنتز، تعرق و در نتیجه کارایی مصرف آب فتوسنتزی و نیز کلروفیل برگ پرچم نداشت. باینکه کاهش سطح برگ به منزله کاهش سطح فتوسنتزی و تحلیل در جذب دی‌اکسید کربن می‌باشد ولی لزوماً ممکن است در همه موارد کاهش سطح برگ عامل محدودکننده در این زمینه نباشد. در برخی مطالعات دیگر با کاهش قدرت منبع از طریق حذف برگ سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و پایداری کلروفیل برگ پرچم نسبت به شاهد افزایش یافت (Mohammadtaheri et al., 2010). رادمهر و همکاران (Radmehr et al., 2003) با مطالعه محدودیت منبع و مخزن در گندم، گزارش نمود که کلیه ژنوتیپ‌ها فاقد محدودیت مخزن و دارای محدودیت منبع می‌باشند. همان‌طور که کاهش منبع از حد طبیعی موجب کاهش عملکرد می‌شود، کاهش مخزن از طریق حذف تعدادی از گل‌ها یا دانه‌ها نیز موجب کاهش عملکرد می‌شود.

می‌شود (Papakosta and Gayianas, 1991). پر شدن دانه نیز از ۱۰ تا ۱۵ روز پس از گلدهی شروع و تا رسیدگی فیزیولوژیک ادامه می‌یابد.

بین مدت رشد دانه و سرعت رشد آن در مرحله خطی رابطه عکس برقرار است، به این ترتیب اگر افزایش سرعت رشد دانه پس از گلدهی با میزان مواد ذخیره‌ای جبران نشود، موجب کوتاه شدن مدت رشد دانه می‌گردد (Paknejad et al., 2006). جنر و همکاران (Jenner et al., 1991) معتقد هستند که واکنش دانه به تنش خشکی شبیه واکنش به افزایش دماست. با این حال، افزایش سرعت پر شدن دانه تحت تنش خشکی کاهش طول دوره پر شدن دانه را جبران نمی‌کند و در این وضعیت انتقال مجدد مواد از بخش‌های مختلف بوته از جمله ساقه به دانه عامل مهمی است که ممکن است کاهش فوق را تا حدی جبران نماید (Ehdaie, 1998; Blum, 1998). تحت چنین شرایطی اگر دوره پر شدن دانه به‌طور ژنتیکی طولانی‌تر باشد بهتر است، زیرا امکان استفاده از ذخایر را فراهم می‌کند، اگرچه دوره کوتاه‌تر آن موجب فرار از تنش‌های انتهایی می‌شود (Ehdaie, 1998). احمدی و بیکر (Ahmadi and Baker, 2001a) اعلام کردند که تنش رطوبتی اعمال شده در مرحله پر شدن دانه، سرعت رشد دانه را تا ۲۵ روز بعد از گلدهی تحت تأثیر قرار نداد اما پس از آن سرعت رشد دانه به شدت کاهش یافت.

اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2008) و میری (Miri, 2009) مشاهده کردند که در گندم میانگین وزن هزار دانه تحت تأثیر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی کاهش یافت. چنانچه کاهش وزن دانه از طریق افزایش سرعت پر شدن دانه جبران نگردد، در این صورت کاهش وزن نهایی دانه به کاهش مدت پر شدن دانه نسبت داده می‌شود. نتایج تحقیقات بارما و همکاران (Barma et al., 1992) نشان داد که طول دوره رویشی تأثیر زیادی روی عملکرد داشته است، در حالی که دوره پر شدن دانه و تعداد روز تا رسیدن اثر مستقیم منفی روی عملکرد داشت.

در تیمارهای حذف تعدادی از برگ‌ها یا دانه‌های گندم نیز در هر رقم، سرعت رشد خطی دانه، واکنش مشخص‌تر و همبستگی بالایی با وزن دانه نشان داد (Simmons et al., 1982). با این حال محققین با دست‌کاری سطح برگ پرچم و تراکم بوته گندم رقم چناب، مدت مؤثر پر شدن دانه را در تعیین وزن دانه مؤثرتر دانستند. در بین ژنوتیپ‌ها، گزارش

گرفت. از هر رقم در هر کرت، پنج خط به طول چهار متر با فواصل بین ردیف ۲۳ سانتیمتر کشت شد و بلافاصله آبیاری گردید. کود موردنیاز بر اساس آزمون خاک و توصیه متداول کودی برای مزرعه آزمایشی استفاده شد به این ترتیب که کود نیتروژنه به صورت اوره به میزان ۲۲۰ کیلوگرم در هکتار طی سه مرحله (یک سوم در هنگام کاشت، یک سوم در مرحله پنجه زنی و یک سوم باقیمانده در مرحله قبل از گلدهی) به مصرف رسید و نیازی به مصرف کودهای فسفره و پتاسه نبود. عملیات داشت و مبارزه با علفهای هرز (وجین)، به طور یکسان در کلیه کرتها انجام گردید. میزان رطوبت و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی موردنظر در جدول ۱ ارائه گردیده است.

برای اندازه گیری عملکرد دانه زمانی که بوته های هر رقم در رسیدگی کامل بودند پس از احتساب اثر حاشیه، اقدام به برداشت بیست بوته از هر کرت و تیمارهای اعمال شده گردید و عملکرد دانه اندازه گیری شد. فاصله زمانی بین ۵۰ درصد گردهافشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک به عنوان دوره پر شدن دانه در نظر گرفته شد (Yang et al., 2001). متوسط سرعت پر شدن دانه از طریق تقسیم کردن وزن نهایی دانه به دوره پر شدن دانه به دست آمد (Egli, 1999).

به منظور اندازه گیری میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ، هدایت روزنه ای، سرعت تعرق، غلظت دی اکسید کربن درون اتاقک روزنه ای و دمای سطح برگ از دستگاه فتوسنتز متر (Portable LCI, Bio Scientific Ltd., UK) استفاده شد. تمامی اندازه گیری ها پس از مشاهده علائم تنش خشکی در گیاه (مصادف با ۲۱ روز پس از گرده-افشانی) در ساعت ۱۰ الی ۱۲ صبح و در شدت نور ۱۴۰۰-۱۲۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه انجام شد. در هر کرت آبیاری شده و تحت تنش کم آبی صفات موردنظر با قرار دادن قسمت میانی برگ پرچم ساقه اصلی (در دو بوته)، برگ پرچم تیمار حذف برگ های زیری (در دو بوته) و همچنین برگ زیری تیمار حذف برگ پرچم (در دو بوته) در داخل محفظه شیشه ای دستگاه به مدت ۴۵ ثانیه ثبت شد (Clark and Mc Ciag, 1982; Fischer et al., 1998).

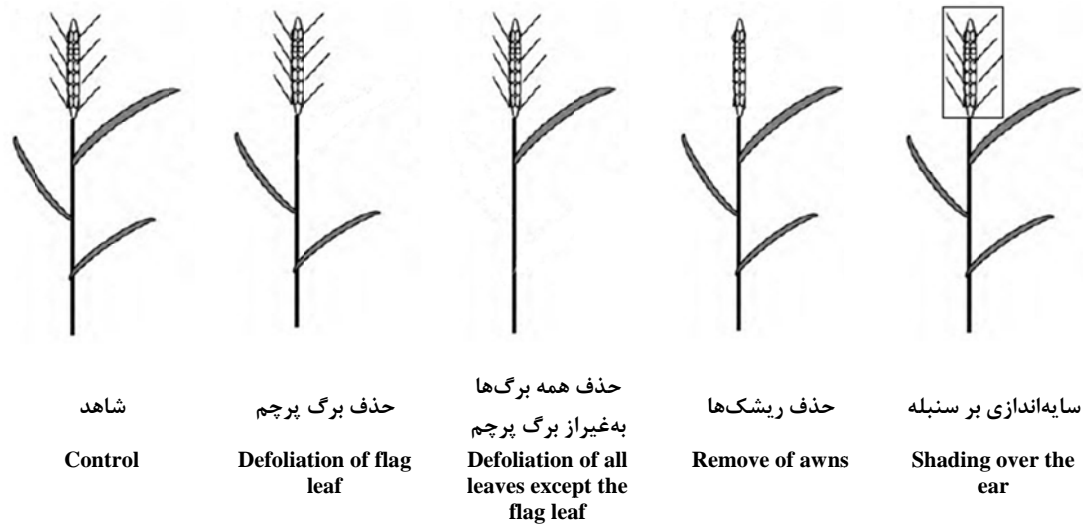
داده های جمع آوری شده برای صفات موردبررسی در نرم افزار Excel وارد شده و برای انجام تجزیه داده ها از نرم افزارهای MSTATC و SAS استفاده شد. برای مقایسات میانگین از آزمون چند دامنه ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد استفاده شد.

در سال های اخیر بررسی روابط منبع و مخزن جهت تعیین عامل محدودکننده عملکرد در بسیاری از گیاهان زراعی مورد توجه فیزیولوژیست ها و متخصصین اصلاح نباتات قرار گرفته است، هدف از انجام این آزمایش ارزیابی اثر اعمال محدودیت های منبع و اثرات متقابل آن با تنش کم آبی انتهای فصل بر عملکرد دانه، مدت و سرعت پر شدن دانه، فتوسنتز و تبادلات گازی ارقام گندم نان رایج در استان کرمانشاه بود.

مواد و روش ها

این آزمایش در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه با استفاده از طرح کرت های خرد شده بر پایه ی بلوک های کامل تصادفی با ۳ تکرار اجرا شد. آبیاری در دو سطح شامل تیمار کنترل یا عدم تنش (آبیاری در تمام مراحل رشدی بر اساس نیاز آبی گیاه و شرایط آب و هوایی به طور میانگین از هر ۷ الی ۱۰ روز یکبار) و تنش کم آبی (قطع آبیاری پس از مرحله گردهافشانی = حذف ۳ مرحله آبیاری) در کرت های اصلی قرار گرفت. بدین ترتیب کرت های تنش رطوبتی و کنترل تا مرحله گردهافشانی به طور همزمان آبیاری شدند ولی پس از این مرحله آبیاری کرت های تحت تنش رطوبتی قطع شد ولی آبیاری کرت های کنترل (عدم تنش) تا پایان مرحله رشد ادامه یافت. ترکیب هشت رقم گندم شامل بهار، پارس، پیشتاز، پیشگام، چمران، زرین، سیوند، مرو دشت و لاین DN-11 همراه با تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بوته در پنج سطح شامل شاهد (بدون محدودیت منابع فتوسنتزی) (C)، حذف برگ پرچم (T1)، حذف همه برگ ها به غیر از برگ پرچم (T2)، حذف ریشک ها (T3) و سایه اندازی بر سنبله (T4) به صورت فاکتوریل در کرت های فرعی قرار گرفتند. همه تیمارها ۳ الی ۵ روز پس از گرده-افشانی اعمال شدند. به منظور پوشاندن سنبله (برای حذف فتوسنتز سنبله) از فویل آلومینیومی استفاده شد و برای جلوگیری از انباشت اتیلن و تبادل هوا تعدادی سوراخ بر روی فویل آلومینیومی ایجاد شد. شمایی از تیمارهای اعمال شده در شکل ۱ نشان داده شده است.

در اوایل پاییز، زمین موردنظر شخم و دیسک زده شد. قبل از کاشت، بذور با قارچ کش کاپتان ضد عفونی شدند و کشت به صورت دستی و بر اساس وزن هزار دانه و قوه نامیه در نیمه دوم آبان ماه با تراکم ۴۰۰ بوته در مترمربع صورت



شکل ۱. شمایی از تیمارهای برگ‌زدایی، حذف ریشک‌ها و پوشاندن سنبله، همه تیمارها ۳ الی ۵ روز پس از گرده‌افشانی اعمال شدند. به‌منظور پوشاندن سنبله (برای حذف فتوسنتز سنبله) از فویل آلومینیومی استفاده شد. برای جلوگیری از انباشت اتیلن و تبادل هوا تعدادی سوراخ بر روی فویل آلومینیومی ایجاد شد.

Fig. 1. Diagrams showing the experimental set-up for the defoliation, awns removal and ear shading, all the treatments were imposed at three-five days after anthesis. Shading of the ear (upper diagram) was made with a perforated aluminum foil. In order to prevent the accumulation of ethylene and to allow for convective heat flux, several holes were made in the aluminum foil covers.

جدول ۱. حداقل و حداکثر دما، میزان رطوبت نسبی و میانگین ماهانه مقدار بارندگی در منطقه کرمانشاه واقع در غرب ایران طی سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ (منبع: سایت هواشناسی، کرمانشاه، ایران).

Table 1. Minimum and maximum temperature, relative humidity (RH) and monthly precipitation in the Kermanshah region in the west of Iran during 2010-2011.

| Month | ماه | متوسط حداقل دما (سانتی‌گراد) Minimum temperature (C°) | متوسط حداکثر دما (سانتی‌گراد) Maximum temperature (C°) | میزان بارش (میلی‌متر) Precipitation (mm) | حداقل رطوبت نسبی (درصد) Minimum RH (%) | حداکثر رطوبت نسبی (درصد) Maximum RH (%) |
|-------|----------|--|---|---|---|--|
| Oct. | مهر | 10.6 | 30.3 | 1 | 13.2 | 46.4 |
| Nov. | آبان | 4.5 | 21.9 | 31 | 22.8 | 66.8 |
| Dec. | آذر | -1.5 | 16.8 | 24 | 26.5 | 62.4 |
| Jan. | دی | -2.2 | 9.6 | 50 | 47.1 | 91.0 |
| Feb. | بهمن | -2.7 | 8.0 | 65 | 52.1 | 94.2 |
| Mar. | اسفند | 0.6 | 15.4 | 21 | 28.1 | 82.0 |
| Apr. | فروردین | 4.5 | 20.1 | 47 | 24.6 | 78.8 |
| May. | اردیبهشت | 9.5 | 23.6 | 128 | 33.6 | 87.4 |
| Jun. | خرداد | 12.8 | 33.8 | 0 | 11.3 | 51.1 |
| Jul. | تیر | 17.1 | 38.5 | 0 | 6.6 | 32.1 |
| Aug. | مرداد | 18.1 | 39.5 | 0 | 6 | 27.7 |
| Sep. | شهریور | 13.8 | 24.6 | 0 | 7.8 | 32 |

نتایج و بحث

عملکرد دانه

نتایج حاصل از تجزیه واریانس عملکرد دانه، بیانگر اختلاف معنی‌دار بین رژیم‌های رطوبتی، ارقام و تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بود (جدول ۲). همچنین اثرات متقابل رژیم رطوبتی در رقم و رژیم رطوبتی در تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی در مورد عملکرد دانه معنی‌دار شد. مقایسه میانگین‌های عملکرد دانه در ارقام گندم موردبررسی (جدول ۳) نشان داد که، تنش کم‌آبی پس از گردهافشانی به‌طور متوسط موجب کاهش ۱۸/۶ درصدی در عملکرد دانه ارقام موردبررسی شد. کاهش شدید عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی را شاه و پالسن (Shah and Paulsen, 2003) و سعیدی و همکاران (Saeidi et al., 2010) نیز گزارش کرده‌اند. در شرایط بدون تنش رقم چمران کمترین عملکرد دانه (۱/۴۷ گرم در سنبله) و رقم پیشگام بیشترین عملکرد دانه (۲/۱۷ گرم در سنبله) را دارا بودند. اعمال تنش کم‌آبی به ترتیب کمترین و بیشترین کاهش معنی‌دار را در عملکرد دانه ارقام چمران (۵/۹ درصد) و مرودشت و زرین (۲۹/۱ و ۲۵ درصد) ایجاد نمود (شکل ۳).

در این مطالعه، اثر تیمارهای مختلف محدودیت منبع مورد آزمایش بر میزان عملکرد دانه معنی‌دار بود (جدول ۲). بیشترین میزان عملکرد دانه در سنبله در شاهد با ۱/۸۴ گرم در سنبله و تیمار حذف ریشک در رتبه بعدی قرار داشت و کمترین آن مربوط به تیمار سایه‌اندازی بر سنبله (حذف فتوسنتز سنبله) به میزان ۱/۱۸ گرم در سنبله به دست آمد (جدول ۳). احتمالاً در تیمارهای اعمال‌شده به دلیل حذف منابع تولید مواد فتوسنتزی، پر شدن دانه‌ها دچار اختلال شده و دانه‌های ضعیف‌تری تولید شده است که باعث کاهش عملکرد دانه از طریق افت وزن هزار دانه شده است و یا شاید این تیمارها از طریق کاهش جذب تشعشعات خورشیدی باعث کاهش تولید مواد فتوسنتزی در خلال دوره پر شدن دانه‌ها شده‌اند. در مطالعه‌ای که پیپلر و همکاران (Pepler et al., 2006) بر روی تأثیر نیتروژن و تشعشعات خورشیدی بر میزان ماده خشک سنبله در گندم نان انجام دادند چنین نتیجه‌گیری کردند که سایه‌اندازی بر سنبله‌ها باعث کاهش ماده خشک آن‌ها می‌شود، البته این اثر در زمان پر شدن دانه‌ها مشهودتر است، هر چند که این سایه‌اندازی از زمان ظهور سنبله‌ها انجام‌شده باشد. در

مطالعه دیگری به کاهش ۱۰/۷، ۱۵/۹ و ۲۱/۲ درصدی عملکرد دانه به ترتیب در اثر حذف برگ پرچم، حذف ریشک‌ها و حذف برگ پرچم به همراه ریشک‌ها اشاره شده است (Duwayri, 1983). گزارش‌های متعددی در مورد اثر تنش رطوبتی (Praba et al., 2009) و محدودیت منبع (Alam et al., 2008; Abdoli et al., 2013; Nouri et al., 2013) در مراحل مختلف نمو دانه گندم (به‌ویژه پس از گردهافشانی) بر کاهش عملکرد و وزن دانه وجود دارد که مؤید نتایج حاصل از این آزمایش هستند.

نتایج حاصل از این آزمایش نشان داد که محدودیت منابع فتوسنتزی در شرایط کنترل و تنش رطوبتی پس از گردهافشانی تأثیر معنی‌دار بر عملکرد دانه داشت (شکل ۲). حذف برگ پرچم در شرایط کنترل و تنش رطوبتی پس از گردهافشانی سبب کاهش عملکرد سنبله به ترتیب به میزان ۱۷/۹ و ۱۹/۳ درصد و حذف همه برگ‌ها به‌غیر از برگ پرچم نیز در شرایط کنترل و تنش رطوبتی سبب کاهش به ترتیب به میزان ۲۲/۷ و ۱۴/۳ درصد شد. حذف ریشک نیز باعث کاهش عملکرد دانه در شرایط کنترل و تنش به ترتیب به میزان ۵/۳ و ۱/۲ درصد گردید. در شرایط کنترل رطوبتی، تیمار سایه‌اندازی بر سنبله عملکرد دانه را به میزان ۳۹/۱ درصد و در شرایط تنش رطوبتی پس از گردهافشانی ۳۱/۷ درصد کاهش داد (شکل ۲). این نتایج با یافته‌های مایدوپا و همکاران (Maydupa et al., 2010)، سعیدی و همکاران (Saeidi et al., 2011) و عبدلی و همکاران (Abdoli et al., 2013) مطابقت دارد. آن‌ها نیز نقش فتوسنتز سنبله را (همانند نتایج این تحقیق) در شکل‌گیری عملکرد دانه بیشتر از فتوسنتز برگ‌ها بیان کردند.

طول دوره پر شدن دانه

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که بین شرایط کنترل و تنش کم‌آبی و ارقام موردبررسی از نظر طول دوره پر شدن دانه اختلاف معنی‌داری وجود داشت (جدول ۲). تنش کم-آبی به‌طور متوسط سبب کوتاه شدن دوره پر شدن دانه از ۳۸ روز به ۲۸ روز شد (جدول ۳). احمدی و همکاران (Ahmadi et al., 2009) نیز مشاهده کردند که در شرایط شاهد و تنش کم‌آبی رشد دانه به ترتیب در ۴۲ و ۲۸ روز پس از گردهافشانی متوقف شد. احمدی و بیکر (Ahmadi and Baker, 2001a) نیز در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی طول این دوره را به ترتیب ۴۲ و ۳۱ روز در ارقام مختلف

Gooding et al.,) و همکاران (۲۰۰۳) و پاک‌نژاد و همکاران (Paknejad et al., 2006) گزارش شده است. ارقام پیش‌تاز و پیش‌گام طولانی‌ترین (حدوداً ۳۵ روز) و ارقام چمران، زرین و لاین DN-11 کوتاه‌ترین (۳۱ روز) دوره رشد دانه را داشتند (جدول ۳). تیمارهای مختلف محدودیت منبع اثر معنی‌داری بر طول دوره رشد دانه نداشتند؛ بنابراین این تیمارها (محدودیت منبع) بیشتر از طریق کاهش مقدار تجمع مواد فتوسنتزی در دانه‌های در حال رشد موجب کاهش عملکرد دانه می‌شوند.

گندم اعلام کردند و بیان کردند که توقف رشد دانه به دلیل کاهش ساکارز در دسترس دانه‌هاست. همچنین کاهش دوره رشد دانه به دلیل توقف عرضه مواد فتوسنتزی (Barlow et al., 1983) کاهش محتوای آب دانه (Ahmadi and Baker, 2001 a) و یا توقف فعالیت‌های متابولیکی مخزن (Ahmadi and Baker, 2001 b) نیز گزارش شده است. احتمالاً یکی از دلایل اصلی کاهش وزن و عملکرد دانه همان‌طور که نتایج این تحقیق نشان داد، می‌تواند کاهش طول دوره رشد دانه باشد. کاهش دوره رشد دانه و در نتیجه آن کاهش وزن دانه و عملکرد آن تحت تأثیر تنش کم‌آبی

جدول ۲. تجزیه واریانس (میانگین مربعات) اثر رژیم رطوبتی، رقم و محدودیت منبع و اثرات متقابل آن‌ها بر عملکرد دانه، مدت و سرعت پر شدن دانه در ارقام مختلف گندم.

Table 2. Analysis of variance (mean square) of the effect of irrigation regime, cultivar and source limitation and their interactions on grain yield, grain filling period and grain filling rate in different wheat cultivars.

| S.O.V | منابع تغییرات | درجه آزادی df | میانگین مربعات (MS) | | |
|------------------------|----------------------------------|------------------|----------------------------|--|--|
| | | | عملکرد دانه Grain yield | دوره پر شدن دانه Grain filling period | سرعت پر شدن دانه Grain filling rate |
| Replication (R) | تکرار | 2 | 0.57 ^{ns} | 8.61 ^{ns} | 722 ^{ns} |
| Irrigation regime (I) | رژیم رطوبتی | 1 | 7.01* | 6116** | 1191 ^{ns} |
| Error a | خطای اصلی (a) | 2 | 0.34 | 8.98 | 669 |
| Cultivars (C) | رقم | 8 | 0.98** | 59.2** | 866** |
| Source limitation (SL) | محدودیت منبع | 4 | 3.76** | 0.0 ^{ns} | 3457** |
| I×C | رژیم رطوبتی × رقم | 8 | 0.16** | 5.23** | 185** |
| I×SL | رژیم رطوبتی × محدودیت منبع | 4 | 0.21** | 0.0 ^{ns} | 65.1 ^{ns} |
| C×SL | رقم × محدودیت منبع | 32 | 0.05* | 0.0 ^{ns} | 44.6 ^{ns} |
| I×C×SL | رژیم رطوبتی × رقم × محدودیت منبع | 32 | 0.01 ^{ns} | 0.0 ^{ns} | 10.9 ^{ns} |
| Error b | خطای فرعی (b) | 176 | 0.03 | 0.44 | 34 |
| CV (%) | ضریب تغییرات (%) | | 11.70 | 2.04 | 12.2 |

ns و * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

ns, * and **: Non-significant and significant at the 5% and 1% levels of probability respectively.

جدول ۳. اثر ساده رژیم رطوبتی، رقم و محدودیت منبع بر عملکرد دانه، مدت و سرعت پر شدن دانه در ارقام مختلف گندم.

Table 3. The effect of irrigation regime, cultivar and source limitation on grain yield, grain filling period and grain filling rate in different wheat cultivars.

| Treatments | تیمارهای آزمایشی | عملکرد دانه (گرم بر سنبله) Grain yield (g/spike) | دوره پر شدن دانه (روز) Grain filling period (days) | سرعت پر شدن دانه (میلی گرم بر سنبله در روز) Grain filling rate (mg/spike.day) |
|--------------------------|---------------------|---|---|--|
| Irrigation regime | رژیم رطوبتی | | | |
| Well water | کنترل رطوبتی | 1.72 a | 37.5 a | 45.8 a |
| Water deficiency | تنش کم آبی | 1.40 b | 28.0 b | 50.0 a |
| Change (%) | تغییرات (%) | -18.6 | -25.3 | 9.2 |
| Cultivars | ارقام | | | |
| Bahar | بهار | 1.57 c | 32.7 d | 48.4 bc |
| Parsi | پارسی | 1.40 d | 31.8 e | 44.5 de |
| Pishtaz | پیشناز | 1.45 d | 34.8 a | 42.0 e |
| Pishgam | پیشگام | 1.95 a | 34.5 a | 57.0 a |
| Chamran | چمران | 1.42 d | 31.2 f | 46.5 cd |
| Zarin | زرین | 1.74 b | 31.3 f | 55.4 a |
| Sivand | سیوند | 1.45 d | 33.2 c | 43.8 de |
| Marvdasht | مرودشت | 1.47 cd | 33.7 b | 43.3 de |
| DN-11 | DN-11 | 1.55 c | 31.3 f | 50.4 b |
| Source limitation | محدودیت منبع | | | |
| Control | شاهد | 1.84 a | 32.7 a | 56.4 a |
| T1 [§] | حذف برگ پرچم | 1.51 b | 32.6 a | 46.1 b |
| T2 | حذف بقیه برگ‌ها | 1.49 b | 32.7 a | 46.0 b |
| T3 | حذف ریشک‌ها | 1.77 a | 32.7 a | 54.7 a |
| T4 | حذف فتوسنتز سنبله | 1.18 c | 32.5 a | 36.4 c |

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Means followed by the same letters in each column are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

[§] T1: Defoliation of flag leaf, T2: Defoliation of all leaves except the flag leaf, T3: Remove of awns, T4: Shading over the ear.

کننده نشاسته^۱، آنزیم سازنده نشاسته محلول^۲ و ساکارز سینتاز^۳ می‌باشد که فعالیت این آنزیم‌ها همبستگی مثبتی با افزایش غلظت هورمون آبسیزیک اسید در دانه‌ها دارد. یانگ و ژانگ (Yang and Zhang, 2006) در تحقیق دیگر اظهار کردند که آبسیزیک اسید نقش اساسی در تنظیم آنزیم‌های درگیر در انتقال مجدد مواد فتوسنتزی و متابولیسم کربوهیدرات‌ها در دانه ایفا می‌کند. در بین ارقام گندم از نظر سرعت پر شدن دانه اختلاف معنی‌داری وجود داشت. این نتیجه بیانگر وجود تنوع ژنتیکی در بین آن‌هاست (جدول

سرعت پر شدن دانه

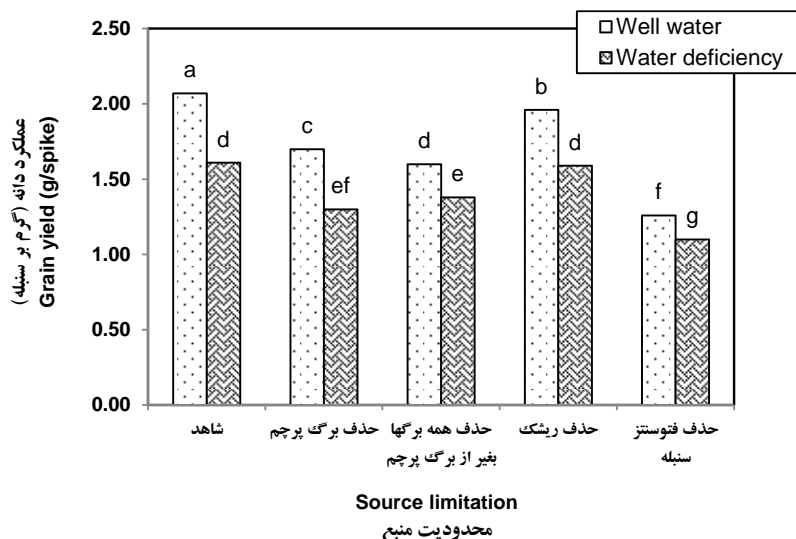
با اعمال تنش رطوبتی، سرعت پر شدن دانه سریع‌تر صورت گرفت ولی از لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری با شرایط کنترل نداشت (جدول ۲). افزایش سرعت پر شدن دانه در شرایط تنش کم آبی به افزایش فعالیت آنزیم‌های کلیدی درگیر در هیدرولیز فروکتان و سنتز ساکارز توسط هورمون-ها نسبت داده شده است (Blum, 1998; Yang et al., 2001; Yang and Zhang, 2006). در این راستا یانگ و همکاران (Yang et al., 2004) گزارش کردند که افزایش سرعت پر شدن دانه‌ها در شرایط تنش خشکی عمدتاً ناشی از افزایش قدرت مخزن به‌واسطه تنظیم فعالیت آنزیم‌های درگیر در تبدیل ساکارز به نشاسته به‌ویژه آنزیم منشعب

¹. Starch Branching Enzyme (SBE)

². Soluble Starch Synthase (SSS)

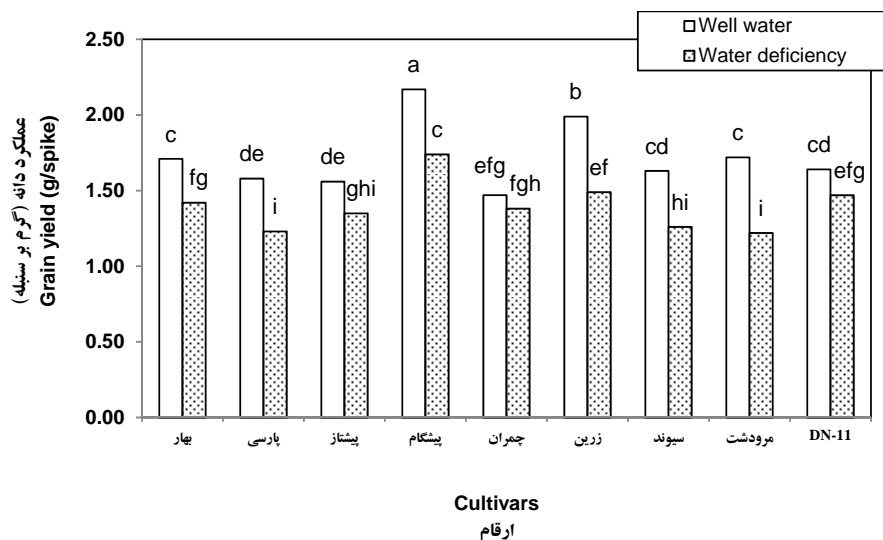
³. Sucrose Synthase (SS)

۲. از نظر سرعت پر شدن دانه، ارقام پیشگام و زرین بیشترین (۵۷ و ۵۵/۴ میلی‌گرم بر سنبله در روز) و رقم خود اختصاص دادند. پیشتاز با ۴۲ میلی‌گرم بر سنبله در روز کمترین میزان را به



شکل ۲. اثر متقابل رژیم رطوبتی و محدودیت منبع بر عملکرد دانه ارقام مختلف گندم در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده-افشانی. میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Fig. 2. The effect of interactions between irrigation regime and source limitation on grain yield in different wheat cultivars under post anthesis water deficiency. Means followed by the same letters in each column are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.



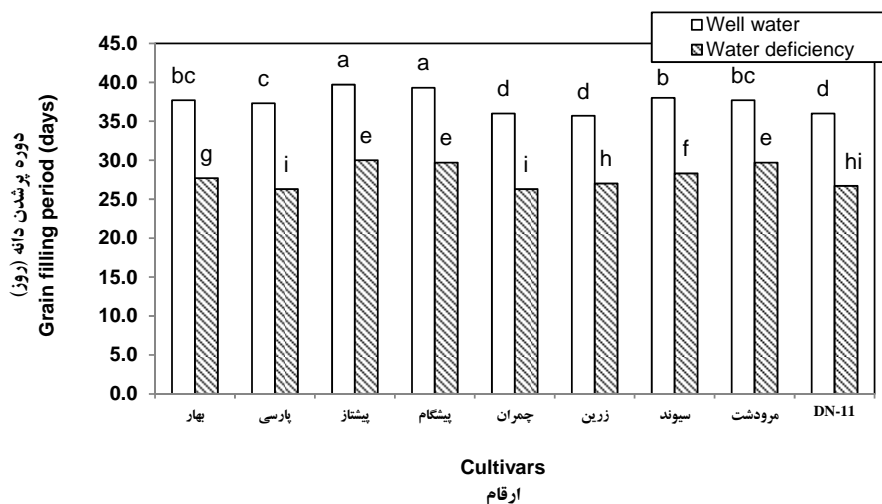
شکل ۳. اثر متقابل رژیم رطوبتی و رقم بر عملکرد دانه ارقام مختلف گندم در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی. میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Fig. 3. The effect of interactions between irrigation regime and cultivar on grain yield in different wheat cultivars under post anthesis water deficiency. Means followed by the same letters in each column are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

بالاترین سرعت پر شدن دانه و طول دوره پر شدن دانه را دارا بود (جدول ۳). دوریچ و بیکر (Darroch and Baker, 1990) نیز به همبستگی مثبت بین سرعت رشد دانه و وزن نهایی دانه اشاره کردند. اگلی (Egli, 1999) کاهش دوره پر شدن دانه همراه با افزایش سرعت پر شدن دانه در شرایط تنش رطوبتی را به‌عنوان یک پدیده جبرانی در گیاهان زراعی نام برده و نقش آن را در ثابت نگه‌داشتن عملکرد دانه در شرایط تنش نسبت به کنترل مورد تأکید قرار داد. در بین تیمارهای مختلف محدودیت منبع در این بررسی، بیشترین سرعت پر شدن دانه در تیمار شاهد و حذف ریشک (به ترتیب ۵۶/۴ و ۵۴/۷ میلی‌گرم بر سنبله در روز) و کمترین سرعت پر شدن دانه در تیمار سایه‌اندازی سنبله (۳۶/۴ میلی‌گرم بر سنبله در روز) دیده شدند (جدول ۳).

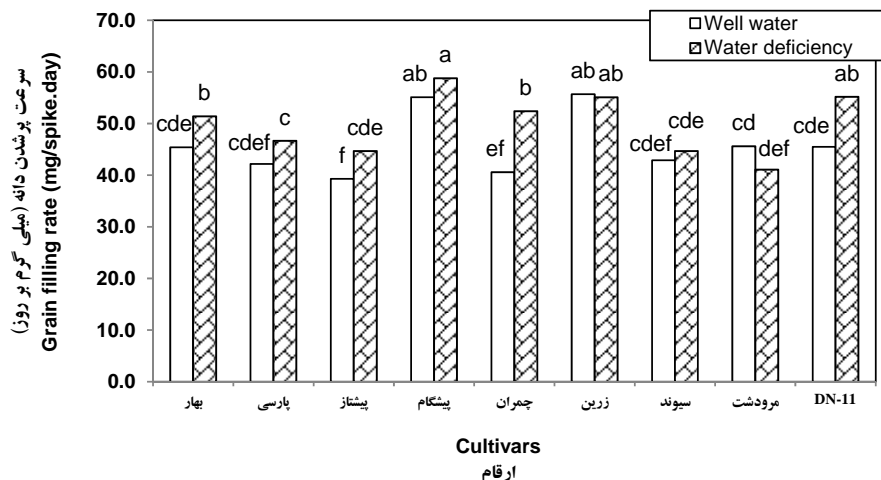
اثر متقابل رژیم رطوبتی و رقم بر صفات دوره و سرعت پر شدن دانه معنی‌دار شد. نتایج حاصل از اثرات متقابل نشان داد (شکل‌های ۴ و ۵) که در شرایط کنترل ارقام پیشتاز و پیشگام بیشترین و در شرایط تنش کم‌آبی ارقام پاریسی و چمران کمترین دوره پر شدن دانه را داشتند (شکل ۴). در مورد سرعت پر شدن دانه ارقام پیشگام و زرین و لاین DN-11 در شرایط تنش کم‌آبی بیشترین سرعت را دارا بودند. همین سه ژنوتیپ در شرایط کنترل رطوبتی نیز بیشترین سرعت پر شدن دانه را دارا بودند. در شرایط تنش کم‌آبی رقم مرودشت و در شرایط کنترل رطوبتی ارقام پیشتاز و چمران کمترین سرعت رشد دانه را دارا بودند (شکل ۵).

همبستگی معنی‌داری بین عملکرد دانه و سرعت پر شدن دانه در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی مشاهده شد (جدول ۶). رقم پیشگام با بیشترین عملکرد دانه در سنبله



شکل ۴. اثر متقابل رژیم رطوبتی و رقم بر دوره پر شدن دانه ارقام مختلف گندم در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی. میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Fig 4. The effect of interactions between irrigation regime and cultivar on grain filling period in different wheat cultivars under post anthesis water deficiency. Means followed by the same letters in each column are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.



شکل ۵. اثر متقابل رژیم رطوبتی و رقم بر سرعت پر شدن دانه ارقام مختلف گندم در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی. میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Fig. 5. The effect of interactions between irrigation regime and cultivar on grain filling rate in different wheat cultivars under post anthesis water deficiency. Means followed by the same letters in each column are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای به ترتیب ۱۵/۹ و ۶/۵ درصد افزایش و سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز نسبت به شرایط کنترل رطوبتی به ترتیب ۴۸/۸، ۷۵ و ۴۳/۸ درصد کاهش داشتند. بنابراین احتمالاً طی تنش کم-آبی به علت بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای، میزان تبادلات گازی کاهش یافته و سبب کاهش سرعت تعرق و افزایش دمای سطح برگ‌ها می‌شود. در این مورد ریتچی و همکاران (Ritchie et al., 1990) بیان کردند که اگرچه بسته شدن روزنه‌ها از طریق کاهش اتلاف آب گیاه می‌تواند در مقاومت به خشکی مؤثر باشد، اما بسته شدن روزنه‌ها در شرایط تنش خشکی باعث افزایش دمای سطح برگ‌ها می‌شود. اجتناب از تنش که به واسطه بسته شدن روزنه‌ها می‌باشد به دلیل توقف فتوسنتز نامطلوب است (Blum et al., 1981).

در بین ارقام گندم از نظر صفات فوق اختلاف معنی‌داری وجود داشت (جدول ۴). نتایج حاصل از مقایسات میانگین شرایط کنترل و تنش کم‌آبی نشان داد که در ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی، رقم پیشگام بیشترین (۳۳/۱ سانتی‌گراد) و رقم بهار کمترین (۳۱/۹ سانتی‌گراد) میزان دمای سطح برگ را دارا بودند. از نظر غلظت دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای، رقم بهار بیشترین (۳۶۳ میکرومول بر مترمربع) و رقم مرودهشت (۲۵۶ میکرومول بر مترمربع) کمترین مقدار را دارا بودند.

روند پر شدن دانه

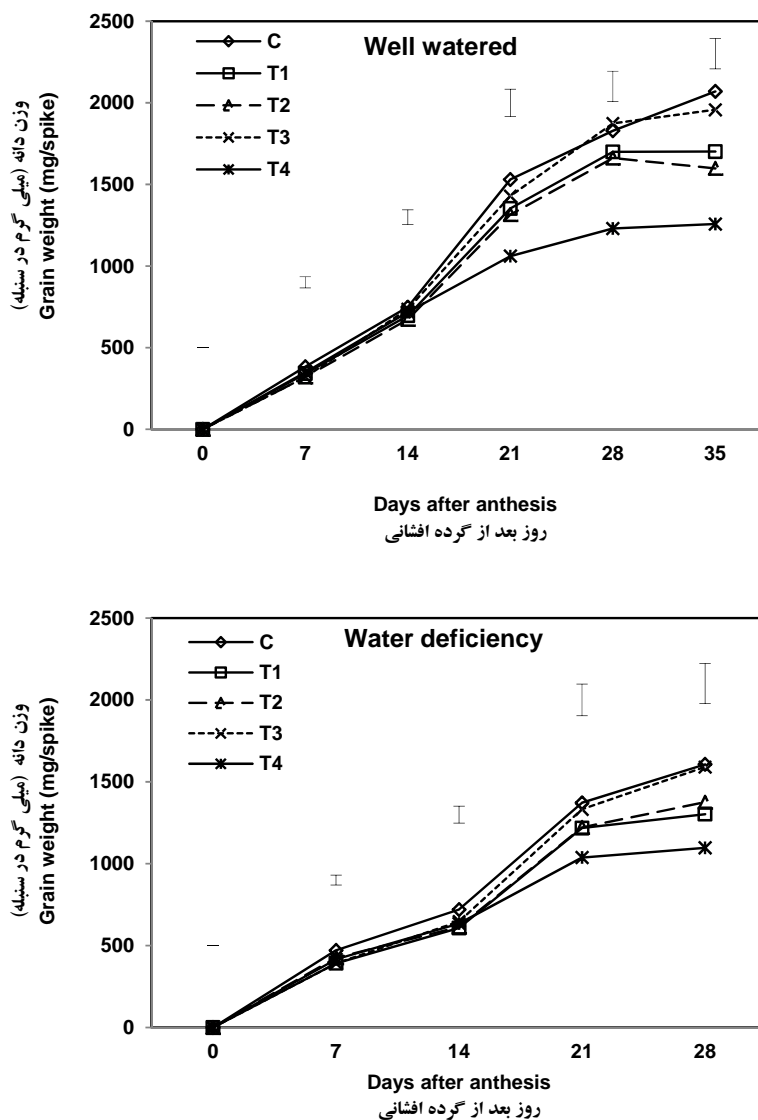
روند پر شدن دانه در شرایط محیطی کنترل و تنش کم‌آبی در ارقام و همچنین تیمارهای اعمال‌شده اگرچه اختلافاتی داشت ولی به‌طور کلی روند آن صعودی بود و از منحنی کلی سیگموئیدی رشد دانه پیروی کرد. به‌طور کلی در هر دو شرایط محیطی (بدون تنش و تنش خشکی) تا ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی بین تیمارهای اعمال‌شده اختلافی نبود و پس‌از آن اثرات تیمارهای محدودیت منبع بر وزن دانه نمایان شد. احتمالاً با توجه به اینکه قبل از اعمال تنش خشکی، بارندگی اردیبهشت‌ماه (حدود ۱۲۸ میلی‌متر) بسیار مناسب بوده (جدول ۱) سبب شده است که مراحل اولیه پر شدن دانه خیلی تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگیرد. نتایج حاکی از عدم اختلاف روند پر شدن دانه در شاهد و تیمار حذف ریشک بود که این دو تیمار بیشترین میزان را به خود اختصاص دادند و تیمار حذف فتوسنتز سنبله کمترین میزان را داشت (شکل ۶). در بین تیمارهای محدودیت فتوسنتزی، ارقام پیشگام و زرین روند بهتری را از نظر پر کردن دانه داشتند (نشان داده نشده).

فتوسنتز و تبادلات گازی

نتایج به‌دست‌آمده از مقایسات میانگین (جدول ۵) مشخص نمود که با اعمال تنش کم‌آبی، دمای سطح برگ و غلظت

اختصاص دادند. در نهایت از نظر سرعت فتوسنتز لاین DN- 11 بیشترین (۲۱/۵) میکرومول دی اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه) و ارقام چمران و سیوند کمترین (به ترتیب ۱۲/۷ و ۱۱/۸ میکرومول دی اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه) میزان را داشتند (جدول ۵).

ارقام پیشگام و بهار به ترتیب با ۵/۹۳ و ۵/۸۳ میکرومول بر مترمربع در ثانیه بیشترین و ارقام سیوند و پارسا با ۴/۴۲ و ۴/۲۳ میکرومول بر مترمربع در ثانیه کمترین میزان تعرق را داشتند. از نظر هدایت روزنه‌ای ارقام پیشگام و بهار بیشترین (هر دو ۰/۲۷ مول بر مترمربع در ثانیه) و رقم پارسا کمترین (۰/۱۷ مول بر مترمربع در ثانیه) میزان را به خود



شکل ۶. روند افزایش وزن دانه در تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بعد از گردهافشانی تحت شرایط کنترل و تنش کم آبی پس از گردهافشانی. I: میزان اشتباه معیار (SE). C: شاهد (بدون محدودیت منابع فتوسنتزی)، T1: حذف برگ پرچم، T2: حذف برگ‌های زیری به‌غیر از برگ پرچم، T3: حذف ریشک‌ها، T4: حذف فتوسنتز سنبله.

Fig. 6. The weight concentration changes in the grains of source limitation treatments under well water and post anthesis water deficiency. I: Indicating standard error (SE). C: Control; T1: Defoliation of flag leaf; T2: Defoliation of all leaves except the flag leaf; T3: Remove of awns; T4: Shading over the ear.

جدول ۴. تجزیه واریانس (میانگین مربعات) اثر رژیم رطوبتی، رقم و محدودیت منبع و اثرات متقابل آن‌ها بر تبادلات گازی و صفات مرتبط با آن در ارقام مختلف گندم.

Table 4. Analysis of variance (mean square) of the effect of irrigation regime, cultivar and source limitation and their interactions on gas exchange and its traits in different wheat cultivars.

| S.O.V | منابع تغییرات | درجه آزادی | میانگین مربعات (MS) | | | | |
|------------------------|----------------------------------|------------|---------------------|--|--------------------|----------------------|-------------------------|
| | | | دمای سطح برگ | دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای | سرعت تعرق | هدایت روزنه‌ای | سرعت فتوسنتز |
| | | df | Leaf temperature | Sub-stomatal CO ₂ concentration | Transpiration rate | Stomatal conductance | Net photosynthesis rate |
| Replication (R) | تکرار | 2 | 584** | 6116 ^{ns} | 161 ^{ns} | 0.10 ^{ns} | 788 ^{ns} |
| Irrigation regime (I) | رژیم رطوبتی | 1 | 925** | 15343 ^{ns} | 444 ^{ns} | 2.77* | 2940* |
| Error a | خطای اصلی (a) | 2 | 1.66 | 27992 | 61.9 | 0.12 | 366.8 |
| Cultivars (C) | رقم | 8 | 3.65 ^{ns} | 24056 ^{ns} | 6.26** | 0.02** | 174* |
| Source limitation (SL) | محدودیت منبع | 2 | 18.1** | 8320 ^{ns} | 71.5** | 0.23** | 137* |
| I×C | رژیم رطوبتی × رقم | 8 | 2.93 ^{ns} | 30295 ^{ns} | 1.59 ^{ns} | 0.01 ^{ns} | 155 ^{ns} |
| I×SL | رژیم رطوبتی × محدودیت منبع | 2 | 4.06 ^{ns} | 15326 ^{ns} | 3.61 ^{ns} | 0.02 ^{ns} | 60.1 ^{ns} |
| C×SL | رقم × محدودیت منبع | 16 | 0.82 ^{ns} | 22230 ^{ns} | 1.34 ^{ns} | 0.007 ^{ns} | 134 ^{ns} |
| I×C×SL | رژیم رطوبتی × رقم × محدودیت منبع | 16 | 0.92 ^{ns} | 37211 ^{ns} | 1.14 ^{ns} | 0.005 ^{ns} | 51.8 ^{ns} |
| Error b | خطای فرعی (b) | 104 | 2.86 | 24054 | 1.24 | 0.007 | 78.1 |
| CV (%) | ضریب تغییرات (%) | | 5.21 | 51.1 | 21.7 | 37.6 | 58.2 |

ns و * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

ns, * and **: Non-significant and significant at the 5% and 1% levels of probability respectively.

(al., 2006) بیان کردند که حذف برگ در مراحل مختلف نموی (غلاف برگ، گرده‌افشانی و ۲۰ روز بعد از گرده-افشانی) اثر معنی‌داری بر سرعت فتوسنتز، تعرق و در نتیجه کارایی مصرف آب فتوسنتزی و نیز کلروفیل برگ پرچم نداشت. با اینکه کاهش سطح برگ به‌منزله کاهش سطح فتوسنتزی و تحلیل در جذب دی‌اکسید کربن می‌باشد ولی ممکن است در همه موارد کاهش سطح برگ عامل محدودکننده در این زمینه نباشد. از طرفی در ارتباط با فتوسنتز برخی محققان اشاره کردند که حذف تعدادی از برگ‌ها در غلات باعث افزایش مقدار فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در برگ‌های باقیمانده می‌شود (Zhu et al., 2004). محمدطاهری و همکاران (Mohammadtaheri et

نتایج به‌دست‌آمده نشان داد که با حذف برگ‌های زیری میزان دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای، سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و دمای سطح برگ در برگ پرچم نسبت به تیمار شاهد (بدون محدودیت منابع فتوسنتزی) تغییر چندانی نکرد، اما سبب افزایش میزان سرعت فتوسنتز در برگ پرچم شد (جدول ۵). پس می‌توان نتیجه گرفت که احتمالاً محدودیت منابع فتوسنتزی سبب افزایش فتوسنتز بخش‌های باقیمانده می‌شود. در همین ارتباط، یونگ-ژان و همکاران (Yong-Zhan et al., 1999) گزارش کردند که دست‌کاری منابع فتوسنتزی در بعضی از ارقام گندم بهاره تأثیری روی کارایی فتوسنتزی و هدایت روزنه‌ای برگ‌های باقیمانده نداشت. همچنین جودی و همکاران (Joudi et

کمتر است. به طوری که در مقایسه بین برگ پرچم و برگ زیری در گیاه شاهد به علت بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای، میزان تبدلات گازی کاهش می‌یابد و سبب کاهش سرعت تعرق و افزایش دمای سطح برگ می‌شود که این امر در شرایط تنش کم آبی تشدید می‌شود (جدول ۵).

جدول ۵. اثر ساده رژیم رطوبتی، رقم و محدودیت منبع بر تبدلات گازی و صفات مرتبط با آن در ارقام گندم.

Table 5. The effect of irrigation regime, cultivar and source limitation on gas exchange and its traits in different wheat cultivars.

| Treatments | تیماهای آزمایشی | دمای سطح برگ Temperature leaf, Tl (°C) | دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای Sub-stomatal CO ₂ concentration, Ci (μmol(CO ₂) m ⁻²) | سرعت تعرق Transpiration rate, Tr (mmol(H ₂ O) m ⁻² s ⁻¹) | هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance, gs (mol(H ₂ O) m ⁻² s ⁻¹) | سرعت فتوسنتز Net photosynthesis rate, Pn (μmol(CO ₂) m ⁻² s ⁻¹) |
|--------------------------|-----------------|--|---|--|--|--|
| Irrigation regime | رژیم رطوبتی | | | | | |
| Well water | کنترل رطوبتی | 30.1 b | 294 a | 6.78 a | 0.36 a | 19.4 a |
| Water deficiency | تنش کم آبی | 34.9 a | 313 a | 3.47 a | 0.09 b | 10.9 b |
| Change (%) | تغییرات (%) | 15.9 | 6.5 | -48.8 | -75 | -43.8 |
| Cultivars | ارقام | | | | | |
| Bahar | بهار | 31.9 b | 363 a | 5.83 a | 0.27 a | 13.7 bc |
| Parsi | پارسی | 32.7 ab | 318 ab | 4.23 c | 0.17 c | 19.1 ab |
| Pishtaz | پیشناز | 32.9 ab | 330 ab | 5.41 ab | 0.24 ab | 14.6 bc |
| Pishgam | پیشگام | 33.1 a | 263 ab | 5.93 a | 0.27 a | 14.0 bc |
| Chamran | چمران | 33.0 ab | 286 ab | 4.81 bc | 0.19 bc | 12.7 c |
| Zarin | زرین | 32.4 ab | 333 ab | 5.23 ab | 0.25 ab | 14.5 bc |
| Sivand | سیوند | 32.2 ab | 313 ab | 4.42 c | 0.20 bc | 11.8 c |
| Marvdasht | مرودشت | 32.0 ab | 256 b | 5.41 ab | 0.24 ab | 14.5 bc |
| DN-11 | DN-11 | 32.1 ab | 270 ab | 4.86 bc | 0.22 abc | 21.5 a |
| Source limitation | محدودیت منبع | | | | | |
| Control | شاهد | 32.0 b | 289 a | 5.62 a | 0.25 a | 14.0 b |
| T1 [§] | حذف برگ پرچم | 33.1 a | 312 a | 3.81 b | 0.15 b | 14.5 b |
| T2 | حذف بقیه برگ‌ها | 32.2 b | 309 a | 5.95 a | 0.27 a | 17.0 a |

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Means followed by the same letters in each column are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

[§]T1: Defoliation of flag leaf, T2: Defoliation of all leaves except the flag leaf.

تحمل به خشکی بیشتری دارند. محمد طاهری و همکاران (Mohammadtaheri et al., 2010) بیان کردند که کنترل مستقیم روزنه، روی فرآیند فتوسنتز و نیز نیاز مخزن بر روی میزان باز شدن روزنه‌ها جهت ورود دی‌اکسید کربن تأثیر می‌گذارد. از طرفی کاهش سطح برگ به‌منزله افزایش نیاز مخزن برای برگ‌های باقیمانده و معادل

بین سرعت تعرق و عملکرد همبستگی مثبت و بین سرعت تعرق با دمای سطح برگ همبستگی منفی وجود داشت (جدول ۷)؛ بنابراین وجود برگ‌های خنک در شرایط تنش رطوبتی نشان‌دهنده این است که فتوسنتز از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای کمتر تحت تأثیر قرار گرفته و احتمالاً این چنین ارقامی در مناطق خشک و نیمه‌خشک

(Reynolds et al., 2005). به‌طور کلی می‌توان بیان کرد که مخزن با تأثیر روی هدایت روزنه‌ای، صفات روزنه‌ای را کنترل می‌کند و با تأثیر روی میزان دی‌اکسید کربن می‌توان گفت که مخزن بر هدایت مزوفیلی نیز مؤثر است و آن را کنترل می‌کند.

افزایش قدرت مخزن است. قدرت مخزن، یکی از عوامل تأثیرگذار بر سرعت فتوسنتز منبع می‌باشد. هر چه قدرت مخزن بیشتر باشد، ساکارز بیشتری را جذب کرده و شیب غلظت ساکارز بین منبع و مخزن افزایش خواهد یافت و نهایتاً به علت افزایش فعالیت آنزیم کلیدی ساکارز فسفات سینتتاز سرعت فتوسنتز منبع افزایش پیدا می‌کند

جدول ۶. ضرایب همبستگی ساده بین عملکرد دانه، مدت و سرعت پر شدن دانه ارقام مختلف گندم در شرایط کنترل (Well-watered) و تنش کم‌آبی (Water deficiency) پس از گرده‌افشانی.

Table 6. Correlation coefficients between grain yield and grain filling period and grain filling rate in different wheat cultivars under well water and post anthesis water deficiency.

| پارامترها Parameters | شرایط رطوبتی Condition | عملکرد دانه Grain yield | دوره پر شدن دانه Grain filling period | سرعت پر شدن دانه Grain filling rate |
|-------------------------|---------------------------|----------------------------|--|--|
| Grain yield | Well-watered | 1 | | |
| | Water deficiency | 1 | | |
| Grain filling period | Well-watered | 0.1 | 1 | |
| | Water deficiency | 0.08 | 1 | |
| Grain filling rate | Well-watered | 0.98** | -0.07 | 1 |
| | Water deficiency | 0.96** | -0.19 | 1 |

*, **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

*, **: Significant at the 5 and 1 percent levels, respectively.

جدول ۷. ضرایب همبستگی ساده بین عملکرد دانه، تبادلات گازی و صفات مرتبط با آن در ارقام مختلف گندم در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی.

Table 7. Correlation coefficients between grain yield and gas exchange and its traits in different wheat cultivars under well water and post anthesis water deficiency.

| پارامترها Parameters | شرایط رطوبتی Condition | عملکرد دانه Grain yield (GY) | دمای سطح برگ Temperature leaf (Tl) | دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای Sub-stomatal CO ₂ concentration (Ci) | سرعت تعرق Transpiration rate (Tr) | هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance (gs) | سرعت فتوسنتز Net photosynthesis rate (Pn) |
|-------------------------|---------------------------|---------------------------------|---------------------------------------|---|--------------------------------------|---|--|
| GY | Well-watered | 1 | | | | | |
| | Water deficiency | 1 | | | | | |
| Tl | Well-watered | -0.26 | 1 | | | | |
| | Water deficiency | -0.10 | 1 | | | | |
| Ci | Well-watered | 0.02 | -0.05 | 1 | | | |
| | Water deficiency | -0.19 | 0.18 | 1 | | | |
| Tr | Well-watered | 0.37 | -0.32 | 0.08 | 1 | | |
| | Water deficiency | 0.46* | -0.53** | 0.02 | 1 | | |
| gs | Well-watered | 0.38 | -0.55** | 0.07 | 0.93** | 1 | |
| | Water deficiency | 0.36 | -0.59** | -0.04 | 0.97** | 1 | |
| Pn | Well-watered | -0.07 | -0.09 | -0.72** | 0.07 | 0.11 | 1 |
| | Water deficiency | -0.01 | 0.13 | 0.24 | 0.05 | 0.06 | 1 |

*, **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

*, **: Significant at the 5 and 1 percent levels, respectively.

زیری بود و ریشک‌ها کمترین سهم را در عملکرد دانه داشتند. محدودیت منابع فتوسنتزی سبب افزایش فتوسنتز بخش‌های باقیمانده شد، که بیانگر نقش جبرانی آن در جلوگیری از افت عملکرد است.

سپاسگزاری

این مقاله بخشی از تحقیق پایان‌نامه کارشناسی ارشد نگارنده اول در گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه است. بدین‌وسیله از آن دانشگاه به دلیل حمایت مالی و فراهم نمودن امکانات سپاسگزاری می‌شود.

نتیجه‌گیری

نتایج حاصل از این پژوهش نشان‌دهنده وجود تنوع برای اکثر صفات مورد مطالعه و امکان انتخاب ژنوتیپ‌ها بر اساس صفات مورد نظر می‌باشد. اعمال تنش کم‌آبی سبب کاهش عملکرد دانه شد به طوری که کمترین کاهش مربوط به رقم چمران و بیشترین کاهش به ارقام مرودشت و زرین تعلق داشت. تنش کم‌آبی به‌طور متوسط سبب کوتاه شدن دوره رشد دانه گردید و همبستگی معنی‌داری بین عملکرد دانه و سرعت پر شدن دانه در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی مشاهده شد. حذف منابع فتوسنتزی سبب کاهش عملکرد از طریق افت وزن دانه شد که در این میان سهم فتوسنتز سنبله در پر کردن دانه بیشتر از برگ پرچم و برگ‌های

منابع

- Abdoli, M., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Mansourifar, S., Ghobadi, M.E., 2013. Effect of source restriction and drought stress during grain growth on grain yield and its components of winter bread wheat cultivars. *International Journal of Agronomy and Plant Production*. 4(5), 1048-1059.
- Ahmadi, A., Baker, D.A., 2001. The effect of water stress on grain filling processes in wheat. *Journal of Agricultural Science*. 136, 257-269.
- Ahmadi, A., Baker, D.A., 2001. The effect of water stress on the activity of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth Regulation*. 28(3), 187-197.
- Ahmadi, A., Joodi, M., Janmohammdi, M., 2009. Late defoliation and wheat yield: little evidence of post anthesis source limitation. *Field Crops Research*. 113, 90-93.
- Alam, M.S., Rahman, A.H.M.M., Nesa, M.N., Khan, S.K., Siddique, N.A., 2008. Effect of source and/or sink restriction on the grain yield in wheat. *Journal of Applied Sciences Research*. 4(3), 258-261.
- Barlow, E.W.R., Donovan, G.R., Lee, J.W., 1983. Water relations and composition of wheat ears grown in liquid culture effect of carbon and nitrogen. *Australian Journal of Plant Physiology*. 10, 99-108.
- Barma, N.C.D., Amin, M.R., Sarkar, Z.T., 1992. Variability and association of grain yield with vegetative and grain filling period in spring wheat. *Annals of Bangladesh Agriculture*. 2, 1063-66.
- Blum, A., 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserves mobilization. *Euphytica*. 100, 77-83.
- Blum, A., Gozlan, G., Mayer, J., 1981. The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. *Crop Science*. 21, 495-499.
- Bruckner, P.L., Froberg, R.C., 1987. Stress tolerance and adaptation in spring wheat. *Crop Science*. 27, 6-31.
- Clark, J.M., Mc Ciag, T.N., 1982. Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. *Crop Science*. 22, 503-505.
- Darroch, B.A., Baker, R.J., 1990. Grain filling in three spring wheat genotypes: statistical analysis. *Crop Science*. 30, 525-529.
- Dofing, S.M., 1995. Phenological development-yield relationships in spring barley in subarctic environment. *Canadian Journal of Plant Science*. 75, 93-97.
- Duwayri, M., 1983. Effect of flag leaf and awn removal on grain yield and yield components

- of wheat grown under dry land conditions. *Field Crops Research*. 8, 307-313.
- Egli, D.B., 1999. *Seed Biology and the Yield of Grain Crops*, CAB International. UK. 149 pp.
- Ehdaie, B., 1998. Genetical manipulation of stem reserve and its remobilization to spring wheat seed under terminal drought condition. In: *Proceeding of 5th Iranian congress of crop production and plant breeding*, Karaj. Seed and Plant Improvement Institute. 656 pp.
- Ehdaie, B., Alloush, G.A., Waines, J.G., 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research*. 106, 34-43.
- Fischer, R. A., Rees, D., Sayer, K.D., Lu, Z.M., Candon, A.G., Saavedra, A.L., 1998. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthesis rate, and cooler canopies. *Crop Science*. 38, 1467-1475.
- Gebeyehou, G.D., Knott, R., Baker, R.J., 1982. Rate and duration of grain filling in durum wheat varieties. *Crop Science*. 22, 337-340.
- Gooding, M.J., Ellis, R.H., Shewry, P.R., Schofield, J.D., 2003. Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, drying and quality of winter wheat. *Journal of Cereal Science*. 37, 295-309.
- Jenner, C.F., Ugalde, T.D., Aspinall, D., 1991. The physiology of starch and protein deposition in endosperm of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*. 18, 211-226.
- Joudi, M., Ahmadi, A., Poustini, K., Sharifzadeh, F., 2006. Effect of leaf removal on photosynthetic activity of flag leaf and grain growth in bread wheat. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*. 37, 203-211. [In Persian with English Summary].
- Li, A., Hou, Y., Trent, A., 2001. Effects of elevated atmospheric CO₂ and drought stress on individual grain filling rates and durations of the main stem in spring wheat. *Agricultural and Forest Meteorology*. 106, 281-301.
- Maydupa, M.L., Antonietta, M., Guiameta, J.J., Graciano, C., López, J.R., Tambussia E.A., 2010. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Field Crops Research*. 119, 48-58.
- Miri, H.R., 2009. Grain yield and morpho-physiological changes from 60 years of genetic improvement of wheat in Iran. *Experimental Agriculture*. 45, 149-163.
- Mohammadtaheri, M., Ahmadi, A., Pustini, K., 2010. Old and new varieties of wheat response temperate, warm and cold cuts power supply to Iran. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 41(2), 271-280. [In Persian with English Summary].
- Nouri, H., Ahmadi, A., Poustini, K., 2013. Effect of source restriction on the grain yield and yield components in Iranian wheat cultivars. *Technical Journal of Engineering and Applied Sciences*. 3(13), 1223-1228.
- Paknejad, F., Majidi, E., Noormohammadi, G., Seadat, S., Vazan, S., 2006. Evaluation of drought stress on effective traits at accumulative assimilate of grain in different cultivars of wheat. *Journal of Agricultural Sciences*. 13(1), 137-149. [In Persian with English Summary].
- Papakosta, D.K., Gayianas, A.A., 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization and losses for mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal*. 83, 804-807.
- Pepler, S., Gooding, M.J., Ellis, R.H., 2006. Modelling simultaneously water content and dry matter dynamics of wheat grains. *Field Crops Research*. 95(1), 49-63.
- Praba, M.L., Cairns, J.E., Babu, R.C., Lafitte, H.R., 2009. Identification of physiological traits underlying cultivar differences in drought tolerance in rice and wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 195, 30-46.
- Radmehr, M., Lotf-Ali Aeyneh G.A., Naderi, A., 2003. A study on source-sink relationship of wheat genotypes under favorable and terminal heat stress conditions in Khuzestan. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 6(2), 101-114. [In Persian with English Summary].
- Reynolds, M.P., Mujeeb-kazi, A., Sawkins, M., 2005. Prospects for utilising plant- adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought and salinity prone environments. *Annals of Applied Biology*. 146, 239-259.
- Richards, R.A., 1983. Manipulation of leaf area and its effect on grain yield in droughted wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 34, 23-31.

- Ritchie, S.W., Nguyen, H.T., Haloday, A.S., 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotype differing in drought resistance. *Crop Science*. 30, 105-111.
- Saeidi, M., Moradi, F., Ahmadi, A., Spehri, R., Najafian, G., Shabani, A., 2010. The effects of terminal water stress on physiological characteristics and sink-source relations in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 12(4), 392-408. [In Persian with English Summary].
- Saeidi, M., Moradi, F., Jalali-Honarmand, S., 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 and Plant*. 27(1), 1-19. [In Persian with English Summary].
- Shah, N.H., Paulsenl, G.M., 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant and Soil*. 257, 219-226.
- Simmons, S.R., Crookston, R.C., Kurle, J., 1982. Growth of spring wheat kernels as influenced by reduced kernel number per spike and defoliation. *Crop Science*. 22, 983-988.
- Yang, J., Zhang, J., 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*. 169, 223-236.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Xu, G., Zhu, Q., 2004. Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling. *Plant Physiology*. 135, 1621-1629.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q., Wang, W., 2001. Remobilization of carbon reserves in response to water deficit during grain filling of rice. *Field Crops Research*. 71, 47-55.
- Yong-Zhan, M., Mackown, C.T., Van Sonford, D.A., 1999. Differential effects of partial spikelet removal and defoliation on kernel growth and assimilate partitioning among wheat cultivars. *Field Crops Research*. 47, 201-209.
- Zhu, G.X., Midmore, D.J., Radford, B.J., Yule, D.F., 2004. Effect of timing of defoliation on wheat (*Triticum aestivum*) in central Queensland. *Field Crops Research*. 88, 211-226.