



اثر سطوح پاکلوبوترازول بر روند رشد دانه و عملکرد سه رقم گندم (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش گرمای پس از گرده‌افشانی

حسن نوریانی*

استادیار گروه کشاورزی، دانشگاه پیام نور.

تاریخ دریافت: ۹۳/۱۰/۱۴؛ تاریخ پذیرش: ۹۵/۵/۲۹

چکیده

هورمون‌ها از مهم‌ترین عوامل تنظیم‌کننده رشد گیاهان زراعی در پاسخ به اثرات محیطی و ژنتیکی محسوب می‌شوند. بر این اساس، مطالعه‌ای جهت بررسی ویژگی‌های فیزیولوژیکی رشد دانه گندم و عملکرد آن نسبت به کاربرد غلظت‌های مختلف محلول پاشی پاکلوبوترازول در شرایط مطلوب و تنش گرما در سال زراعی ۹۳-۱۳۹۲ در منطقه دزفول به اجرا درآمد. این تحقیق در دو آزمایش مستقل، هر یک به صورت کرت‌های یک‌بار خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و در چهار تکرار انجام گردید. آزمایش اول شامل کاشت ارقام در تاریخ کشت توصیه‌شده (اول آذرماه) بود و به منظور مصادف شدن مراحل فنولوژیکی رشد گیاه پس از گرده‌افشانی با تنش گرمای پایان فصل، تاریخ کشت در آزمایش دیگر، اول بهمن‌ماه در نظر گرفته شد. در هر آزمایش، چهار سطح مصرف پاکلوبوترازول (صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌گرم در لیتر) که در ابتدای مرحله ساقه رفتن به صورت محلول‌پاشی بر روی اندام‌های هوایی گیاه اعمال گردید، به عنوان کرت‌های اصلی و سه رقم گندم نان (استار، ویریناک و چمران) به عنوان کرت‌های فرعی در نظر گرفته شد. نتایج آزمایش نشان داد در هر دو شرایط مطلوب و تنش گرمای پایان فصل، مصرف تنظیم‌کننده رشد پاکلوبوترازول باعث افزایش معنی‌دار دوره مؤثر پر شدن دانه، وزن هزار دانه و عملکرد دانه گردید، اما اثر این تیمار بر سرعت رشد دانه معنی‌دار نگردید. نتایج رگرسیون گام‌به‌گام نشان داد طول دوره مؤثر پر شدن دانه عمده‌ترین صفت در توجیه تغییرات وزن نهایی دانه ($R^2=0.59$) بود و پس از آن سرعت پر شدن دانه بخش عمده‌ای از مابقی تغییرات آن را تعیین نمود. عملکرد رقم دیررس استار به دلیل گرده‌افشانی دیرتر و مواجه شدن مراحل پایانی رشد آن با تنش گرما نسبت به رقم زودرس ویریناک و میان‌رس چمران، از شیب تغییرات دوره مؤثر پر شدن دانه، وزن دانه و عملکرد دانه بیشتری در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط مطلوب برخوردار بود. به‌طور کلی نتایج آزمایش نشان داد که اثر تنظیم‌کننده رشد پاکلوبوترازول بر خصوصیات رشد دانه و عملکرد مثبت بوده، بنابراین می‌توان با کاربرد مناسب آن از بروز خسارت بالای ناشی از تنش گرما به‌ویژه در مراحل حساس رشد گیاه جلوگیری نمود.

واژه‌های کلیدی: تنظیم‌کننده رشد گیاهی، گندم، فیزیولوژی رشد دانه، عملکرد دانه.

مقدمه

ایجاد کرده، مانع تشکیل آن می‌شود (Fahimi, 2009). برگ‌هایی که پس از به‌کارگیری تنظیم‌کننده‌های رشد گسترش می‌یابند، اغلب ضخیم‌تر از برگ‌های پیشین بوده و میزان کلروفیل، تراکم روزنه‌ها و فتوسنتز آن‌ها نیز در واحد سطح افزایش می‌یابد (Armitage et al., 1984). طبق نتایج برخی از پژوهشگران، پاکلوبوترازول باعث کاهش ارتفاع ساقه، افزایش تعداد پنجه در هر بوته، افزایش تعداد دانه در

پاکلوبوترازول (PBZ) یک تنظیم‌کننده رشد گیاهی از دسته تریازول‌ها بوده و در اوایل دهه ۱۹۸۰ توسط شرکت ICI انگلیس ساخته و مورد استفاده قرار گرفت. اثرهای بیولوژیکی کاربرد پاکلوبوترازول در واقع ناشی از کاهش جیبرلین داخلی در گیاه است. بر اساس گزارش برخی از محققان، پاکلوبوترازول با ممانعت از اکسیداسیون کائورن به کائورنوئیک اسید، در مسیر بیوسنتز جیبرلینک اسید اختلال

سنبله، افزایش تحمل تنش‌های محیطی و غیر محیطی می‌شود (Bayat et al., 2010; Berova et al., 2002). همچنین نقش حفاظتی پاکلوبوترازول از طریق افزایش مقدار کارتنوئیدها در گیاهان تحت تنش (Amina and Hanan, 2011) و تجمع قندهای محلول در شرایط تنش (Oraki et al., 2012) نیز گزارش شده است. اگرچه گندم (*Triticum aestivum* L.) دارای دامنه سازگاری گسترده‌ای به شرایط متفاوت آب و هوایی است، ولی بسیاری از عوامل زیستی و غیر زیستی، عملکرد آن را محدود می‌سازد (Arshad et al., 2012). تنش گرما یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده محیطی در تولید گندم بوده و مرحله زایشی در گندم حساس‌ترین دوره نسبت به دمای بالا است (Pradhan et al., 2012). مطالعه روند رشد دانه و ارزیابی اثر پارامترهای فیزیولوژیکی بر وزن آن و تنوع ژنتیکی این صفات، در رقم‌های مختلف گندم از تحقیقات پایه‌ای در برنامه مطالعات به‌زادگی و فیزیولوژیکی به شمار می‌آید. رشد دانه به‌عنوان یک مخزن مهم اقتصادی شامل مجموعه‌ای از راحل رشدی از جمله تقسیم و تمایز سلولی و ذخیره‌سازی واد فتوسنتزی است. عبور از یک مرحله رشدی در دانه بعد از گرده‌افشانی، یک‌باره صورت نمی‌گیرد، بلکه به‌صورت تدریجی رخ می‌دهد (Koch, 2004). سرعت و مدت انتقال مواد پرورده در راستای پر شدن دانه، به‌طور طبیعی به تشکیل مواد فتوسنتزی بستگی دارد. وزن نهایی دانه یکی از اجزای عملکرد در گندم است که به‌سرعت و طول دوره پر شدن دانه وابسته است. درک فرآیند پر شدن دانه ممکن است در برنامه‌های اصلاحی برای افزایش عملکرد و تولید ارقام موردنظر سودمند باشد. فرایند پر شدن دانه به‌وسیله عوامل ژنتیکی و محیطی تنظیم می‌شود. سرعت پر شدن دانه به تعداد سلول‌های آندوسپرم که طی دو هفته اول بعد از گرده‌افشانی تشکیل می‌شوند، بستگی دارد و با افزایش دما تنها اندکی افزایش می‌یابد (Yang et al., 2001). از آنجایی که هدف نهایی به‌نژادگران افزایش عملکرد گیاهان زراعی است و بین سرعت و طول دوره پر شدن دانه با عملکرد و اجزای عملکرد، همبستگی بالایی وجود دارد، محققان می‌توانند از این رابطه به‌عنوان راهگشایی در جهت انتخاب ارقام پربازده و رسیدن به حداکثر عملکرد، بهره‌برداری نمایند (Darroch and Baker, 2006). در میان شاخص‌های فیزیولوژیکی رشد دانه، سرعت و طول پر شدن دانه به‌عنوان دو صفت فیزیولوژیکی مهم، نقش بسزایی در

تعیین عملکرد دانه دارند (Banyai et al., 2014). در آغاز مرحله پر شدن دانه در یک سنبله، ابتدا سنبلچه‌های میانی، سپس سنبلچه‌های پایین و در پایان سنبلچه‌های بالایی پر می‌گردند. بنابراین، سنبلچه‌های میانی و پایین یک سنبله، دارای ظرفیت پذیرش مواد فتوسنتزی بیشتری نسبت به سنبلچه‌های بالایی دارند. این تفاوت ظرفیت پذیرش بین سنبلچه‌های یک سنبله، به‌سرعت و طول مدت تمایز پریموردیای گل و یا به تفاوت بین فاز رشد کند آن‌ها مربوط می‌شود (Satorre and Slafer, 2000). مهم‌ترین فاکتورهای محیطی مؤثر در مرحله پر شدن دانه، شامل درجه حرارت، تابش خورشید، غلظت CO_2 و آب خاک است. افزایش درجه حرارت باعث افزایش سرعت جذب و تحلیل و افزایش سرعت حرکت اسیمیلات‌ها از برگ پرچم به سنبله و کاهش طول دوره پر شدن دانه می‌گردد. افزایش تابش همراه با افزایش فتوسنتز گیاه، باعث افزایش سرعت پر شدن دانه می‌گردد، اما دارای اثر کمی بر طول دوره سریع پر شدن دانه است. با کاهش آب خاک و کاهش پتانسیل آب گیاه، هدایت روزنه‌ای و میزان کلروفیل برگ کاهش یافته، ولی سرعت پر شدن دانه در دوره خطی رشد دانه، در اثر افزایش انتقال مجدد مواد فتوسنتزی، افزایش پیدا می‌کند (Tewolde et al., 2007). سوبدی و همکاران (Subedi et al., 2007) نیز تأکید نمودند از آنجایی که در شرایط مدیترانه‌ای دوره پر شدن دانه معمولاً مواجه با تنش‌های خشکی و درجه حرارت بالا است، لذا انتخاب ارقام دارای سرعت پر شدن بالا، می‌تواند در موفقیت نسبی عملکرد مؤثر باشد.

از آنجاکه به‌کارگیری تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی (پاکلوبوترازول) به‌عنوان یک روش مناسب در تغییر مراحل رشد و نمو و خصوصیات فیزیولوژیکی عملکرد دانه در شرایط آب و هوایی خوزستان همراه سایر روش‌ها ضروری به نظر می‌رسد، این تحقیق با هدف بررسی اثر سطوح مختلف پاکلوبوترازول بر روند رشد دانه و عملکرد سه رقم گندم در شرایط مطلوب و تنش گرمای پایان فصل انجام گردید.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال زراعی ۹۳-۱۳۹۲ در دو آزمایش مستقل هر یک به‌صورت کرت‌های یک‌بار خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در چهار تکرار در منطقه دزفول (طول جغرافیایی ۴۸ درجه و ۲۴ دقیقه شرقی و عرض

رسیدگی نهایی با رطوبت ۱۴ درصد و پس از رعایت نیم متر حاشیه از ابتدا و انتهای خطوط سوم و چهارم هر کرت، در سطحی معادل ۱/۲ مترمربع انجام گرفت. وزن هزار دانه نیز از طریق شمارش چهار نمونه بذر ۲۵۰ عددی و توزین آنها مشخص گردید (Lack and Modhej, 2011). تجزیه و تحلیل داده‌ها و ارزیابی نتایج، با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS تجزیه واریانس ساده برای داده‌های دو آزمایش و پس از آزمون بارتلت و اطمینان از متجانس بودن واریانس‌ها، تجزیه واریانس مرکب نیز بر روی داده‌ها انجام گرفت. مقایسه میانگین‌های صفات مورد ارزیابی، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد صورت پذیرفت. جهت رسم نمودارها، از پردازشگر Microsoft Excel استفاده گردید.

نتایج و بحث

سرعت پر شدن دانه
نتایج تجزیه واریانس مرکب دو محیط برای سرعت پر شدن دانه نشان داد تفاوت محیط بر روی این صفت معنی‌دار نبود (جدول ۱). تغییرات سرعت پر شدن دانه در اثر تنش گرما نشان داد که میانگین این صفت در تاریخ کاشت دیر هنگام (تحت تنش گرما) نسبت به شرایط مطلوب، اندکی افزایش یافت (جدول ۲). ویسواناتان و چوپرا (Viswanathan and Chopra, 2001) نتیجه گرفتند تنش گرمای پایان فصل باعث افزایش سرعت پر شدن دانه ژنوتیپ‌های گندم می‌شود. این محققان، کاهش وزن دانه را در ژنوتیپ گندم سونالیکا با افزایش سرعت پر شدن دانه و در ژنوتیپ هیندی با کاهش مدت پر شدن دانه مرتبط دانستند. همچنین، تفاوت صفت سرعت پر شدن دانه برای تیمار تنظیم‌کننده رشد پاکلوبوترازول معنی‌دار نشد، در حالی که برای ارقام مورد مطالعه در سطح احتمال خطای یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). اگرچه تنش گرما و کاربرد پاکلوبوترازول باعث افزایش صفت سرعت پر شدن دانه گردید، ولی همان‌گونه که مشاهده شد، این افزایش به لحاظ آماری معنی‌دار نبود (جدول ۱ و ۲). در این تحقیق، با افزایش میزان پاکلوبوترازول از ۵۰ به ۱۵۰ میلی‌گرم در لیتر، سرعت پر شدن دانه در شرایط تنش گرما از ۱/۹۵ به ۱/۹۹ میلی‌گرم در دانه در روز افزایش یافت (جدول ۲). به نظر می‌رسد افزایش سرعت پر شدن دانه در اثر مصرف پاکلوبوترازول، ناشی از افزایش میزان فتوسنتز برگ و تعداد دانه در واحد سطح بوده و این امر خود تا

جغرافیایی ۳۲ درجه و ۲۴ دقیقه شمالی) به اجرا درآمد. آزمایش اول شامل کاشت ارقام در تاریخ کشت توصیه‌شده (اول آذرماه) بود و به‌منظور مصادف شدن مراحل فنولوژیکی رشد گیاه بعد از گرده‌افشانی با تنش گرمای پایان فصل، تاریخ کشت در آزمایش دیگر، اول بهمن‌ماه در نظر گرفته شد. در هر آزمایش، چهار سطح تنظیم‌کننده رشد گیاهی پاکلوبوترازول (صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌گرم در لیتر) که در ابتدای مرحله ساقه رفتن به‌صورت محلول‌پاشی بر روی اندام‌های هوایی گیاه اعمال گردید، به‌عنوان کرت‌های اصلی و سه رقم گندم نان (استار، ویریناک و چمران) به‌عنوان کرت‌های فرعی در نظر گرفته شد. در این پژوهش، هر کرت شامل شش خط کشت به طول هفت متر، فاصله خطوط ۲۰ سانتی‌متر و تراکم ۴۰۰ بذر در مترمربع اعمال گردید. بر اساس نتایج آزمون خاک محل آزمایش و توصیه کودی، مقادیر کودهای نیتروژن، فسفر و پتاس موردنیاز بر اساس مساحت آزمایش، به میزان ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن خالص (N)، ۷۰ کیلوگرم فسفر (P_2O_5) و ۱۵۰ کیلوگرم پتاس (K_2O) در هکتار به ترتیب از منبع اوره، سوپرفسفات تریپل و سولفات پتاسیم محاسبه و در مزرعه توزیع گردید. به‌منظور بررسی روند رشد دانه و تعیین هر یک از اجزای آن (سرعت رشد دانه و طول دوره پر شدن دانه) به فاصله زمانی یک هفته پس از گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیکی، هر پنج روز یک‌بار نمونه‌برداری به عمل آمد. در هر بار نمونه‌برداری، تعداد پنج سنبله اصلی که از قبل نشان‌دار شده بودند، به‌طور تصادفی انتخاب و برداشت گردید. در هر مرحله، جمعاً ۵۰ دانه از سنبله‌های شماره پنج تا نه (شمارش از قاعده سنبله) سنبله‌های خشک‌شده در آن با دمای ۶۵ درجه سانتی‌گراد و به مدت ۴۸ ساعت، جدا و با ترازوی حساس توزین گردید. پس از برازش منحنی رشد دانه (وزن دانه بر روی روزهای پس از گرده‌افشانی)، از هر منحنی چهار نقطه که در مرحله رشد خطی دانه قرار داشتند، انتخاب و تجزیه رگرسیونی برای دو متغیر روزهای پس از گرده‌افشانی و وزن خشک دانه انجام گردید. شیب‌خط معادله رگرسیونی در مرحله رشد خطی دانه، به‌عنوان سرعت رشد دانه (GGR) در نظر گرفته شد. دوره مؤثر پر شدن دانه (EFP) از نسبت وزن نهایی دانه در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی، به سرعت رشد دانه محاسبه گردید (Hashemi-Dezfoli and Marashi, 1995). به‌منظور برآورد عملکرد و اجزای آن، برداشت در مرحله

حدودی باعث افزایش سرعت انتقال مواد فتوسنتزی به دانه شده است. ساتوره و اسلافر (Satorre and Slafer, 2000) همبستگی مثبت بین فتوسنتز برگ در طی مرحله زایشی و عملکرد دانه را بیان کردند. مقایسه میانگین‌های این تحقیق نشان داد که بیشترین و کمترین میزان سرعت پر شدن دانه در هر دو شرایط مطلوب و تنش گرمای پس از گرده‌افشانی، به ترتیب به رقم استار و ویریناک اختصاص داشت (جدول ۲).

جدول ۱. نتایج تجزیه واریانس مرکب سرعت پر شدن دانه، دوره مؤثر پر شدن دانه، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در ارقام گندم.

Table 1. Results of combined analysis of variance for grain filling rate, effective grain filling period, 1000-grain weight and grain yield in wheat genotypes.

(S.O.V)	منابع تغییرات	درجه آزادی (d.f)	میانگین مربعات (MS)			
			سرعت پر شدن دانه Grain filling rate	دوره مؤثر پر شدن دانه Effective grain filling period	وزن هزار دانه 1000-grain weight	عملکرد دانه Grain yield
Location	محیط	1	0.472 ^{ns}	1511.459 ^{**}	1262.443 ^{**}	196113.760 ^{**}
Rep (L)	تکرار (محیط)	6	0.015	0.028	0.019	12497.207
Paclobutrazol	پاکلوبوترازول	3	1.653 ^{ns}	18.286 [*]	102.858 [*]	44765.816 ^{**}
L×P	محیط × پاکلوبوترازول	3	0.048 ^{ns}	0.301 [*]	2.516 ^{ns}	153.872 ^{**}
Error (a)	خطای (a)	18	0.097	0.800	5.030	104.797
Genotype	رقم	2	1.773 ^{**}	139.267 ^{**}	5.264 ^{**}	11513.168 ^{**}
G×L	محیط × رقم	2	0.007 [*]	12.117 ^{**}	181.721 ^{**}	8285.196 ^{**}
G×P	رقم × پاکلوبوترازول	6	0.026 ^{ns}	0.086 ^{**}	1.774 [*]	178.139 ^{ns}
L×P×G	محیط × پاکلوبوترازول × رقم	6	0.031 ^{ns}	0.484 [*]	0.827 ^{ns}	23.028 ^{ns}
Error (b)	خطای (b)	48	0.002	0.039	0.205	106.201
(CV) %	ضریب تغییرات		8.3	10.5	7.2	14.8

ns, * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد
ns, * and ** are non-significant, significant at 5 and 1% probability level, respectively

جدول ۲. مقایسه میانگین‌های سطوح مختلف تیمارها برای سرعت رشد دانه، دوره مؤثر پر شدن دانه، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در شرایط مطلوب و تنش گرما.

Table 2. Means comparison of different levels of treatments for grain filling rate, effective grain filling period, 1000-grain weight and grain yield in paclobutrazol levels and wheat genotypes under optimum and heat stress conditions.

تیمارها Treatments	سرعت رشد دانه Grain filling rate (day)		دوره مؤثر پر شدن دانه Effective grain filling period (mg.day ⁻¹)		وزن هزار دانه 1000-grain weight (g)		عملکرد دانه Grain yield (g.m ⁻²)	
	مطلوب Optimum	تنش Stress	مطلوب Optimum	تنش Stress	مطلوب Optimum	تنش Stress	مطلوب Optimum	تنش Stress
Paclobutrazol								
0	1.75 a	1.89 a	21.39 b	14.12 b	34.95 b	26.57 b	328 b	243 c
50	1.81 a	1.95 a	23.52 ab	15.85 b	36.57 ab	28.81 b	351 b	265 b
100	1.85 a	1.97 a	24.62 a	17.51 a	38.71 a	31.67 a	383 ab	286 b
150	1.84 a	1.99 a	26.70 a	19.01 a	38.68 a	32.87 a	431 a	340 a
Genotypes								
Star	2.06 a	2.23 a	22.17 b	13.43 c	39.12 a	27.15 c	380 a	267 b
Vee/Nac	1.64 c	1.75 c	26.45 a	20.36 a	35.05 c	32.61 a	338 b	295 a
Chamran	1.73 b	1.87 b	23.56 b	16.08 b	37.52 b	30.17 b	402 a	288 a

در هر ستون میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشترک بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.
Means in each column followed by at least one letter in common are not significantly different at 5% probability level, using Duncan's multiple range test.

انجام می‌گیرد، بیشتر است. لک و مدحج (Lack and Modhej, 2011) نیز نتیجه گرفتند ژنوتیپ‌هایی که از طول دوره رشد طولانی‌تری (سبز شدن تا گرده‌افشانی) برخوردار بودند، در شرایط تنش گرمای پایان فصل، مدت مؤثر پر شدن دانه کمتری نسبت به ژنوتیپ‌های زودرس داشتند.

وزن هزار دانه نتایج این تحقیق نشان داد، تفاوت صفت وزن هزار دانه برای محیط در سطح احتمال خطای یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۱)، به‌طوری‌که وزن هزار دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط مطلوب کاهش یافت (جدول ۲). مدحج و بهداروندی (Modhej and Behdarvandi, 2006) گزارش دادند، میانگین وزن دانه ژنوتیپ‌های گندم نان بهاره در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط مطلوب، ۱۸ درصد کاهش یافت. کاسترو و همکاران (Castro et al., 2007) نیز بیان نمودند، افزایش دما از ۱۲ تا ۲۶ درجه سانتی‌گراد در مرحله پر شدن دانه، ۴ تا ۸ درصد کاهش در وزن نهایی دانه را در پی داشت. همچنین برخی از پژوهش‌ها نشان می‌دهد کاهش در مدت پر شدن دانه در اثر دماهای بالا، از طریق افزایش سرعت پر شدن دانه قابل جبران نیست (Lack and Modhej, 2011). اثر تنظیم‌کننده رشد پاکلوبوترازول بر صفت وزن هزار دانه در سطح احتمال خطای پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۱)، به‌طوری‌که مقایسه میانگین‌ها نشان داد با افزایش میزان مصرف پاکلوبوترازول، وزن هزار دانه به‌صورت معنی‌داری افزایش یافت (جدول ۲). به نظر می‌رسد که مصرف تنظیم‌کننده رشد پاکلوبوترازول از طریق افزایش طول عمر برگ‌ها و متعاقب آن دوام سطح فتوسنتز کننده در مرحله پس از گرده‌افشانی و همچنین افزایش طول دوره پر شدن دانه، ساخت مواد لازم جهت عملکرد اقتصادی را افزایش داده و از این طریق وزن دانه‌ها نیز افزایش یافت. این نتیجه با گزارش براوا و همکاران (Berova et al., 2002) مطابقت داشت. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که وزن هزار دانه به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر اثر تیمار رقم و همچنین برهمکنش آن‌ها قرار گرفت (جدول ۱). مقایسه میانگین‌های این نتایج مشخص نمود که میانگین کاهش وزن هزار دانه ارقام مورد مطالعه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط مطلوب، حدود ۱۹ درصد بود (جدول ۲). در این

مدحج و همکاران (Modhej et al., 2008) نیز نتیجه گرفتند، ژنوتیپ‌های دیررسی مانند استار به دلیل تلاقی رشد دانه با تنش گرمای پایان فصل نسبت به ژنوتیپ‌های زودرس همانند ویریناک، از صفت سرعت پر شدن دانه بیشتری برخوردار بودند.

دوره مؤثر پر شدن دانه خلاصه نتایج تجزیه واریانس صفت طول دوره پر شدن مؤثر دانه در جدول ۱ ارائه شده است. همان‌طور که ملاحظه می‌گردد، تفاوت محیط بر روی این صفت در سطح احتمال خطای یک درصد معنی‌دار بود، به‌طوری‌که تنش گرمای پس از گرده‌افشانی باعث کاهش معنی‌دار طول دوره مؤثر پر شدن دانه در ارقام گندم مورد مطالعه گردید (جدول ۲). کاسترو و همکاران (Castro et al., 2007) گزارش دادند، تنش گرمای پس از گرده‌افشانی از طریق کاهش طول دوره پر شدن دانه باعث کاهش وزن دانه می‌گردد. در برخی از پژوهش‌ها، چهار درصد کاهش در وزن دانه به ازای هر یک درجه افزایش دمای بالاتر از حد مطلوب مرحله پر شدن دانه برآورد شده است (Radmehr, 1997). اثر تیمار پاکلوبوترازول بر روی دوره مؤثر پر شدن دانه در سطح احتمال خطای پنج درصد معنی‌دار گردید (جدول ۱)، به‌طوری‌که کاربرد بیشتر سطوح پاکلوبوترازول طول دوره پر شدن مؤثر دانه را به‌صورت معنی‌داری افزایش داد (جدول ۲). به نظر می‌رسد افزایش سطوح مختلف پاکلوبوترازول از طریق تداوم سطح فتوسنتز کننده و رشد مطلوب دانه، دوره پر شدن دانه را طولانی نموده است. پژوهشگران دیگر نیز نتایج مشابهی را گزارش کرده‌اند (Baylis and Hutley, 1991; Kraus et al., 2004). اثر تیمار رقم بر صفت دوره مؤثر پر شدن دانه در سطح احتمال خطای یک درصد معنی‌دار بود، به‌طوری‌که بیشترین و کمترین طول دوره مؤثر پر شدن دانه در شرایط تنش گرمای پس از گرده‌افشانی به ترتیب به رقم ویریناک و استار اختصاص داشت (جدول ۲). به نظر می‌رسد، دیررسی و گرده‌افشانی دیر هنگام در رقم استار باعث برخورد بیشتر مراحل پس از گرده‌افشانی با تنش گرما و کاهش بیشتر طول دوره پر شدن دانه گردیده است. در این راستا، رادمهر و همکاران (Radmehr et al., 2005) و تولد و همکاران (Tewolde et al., 2007) گزارش نمودند، تأثیر عوامل نامساعد محیطی بر مدت پر شدن دانه ارقامی که دیر به گلدهی می‌رسند، نسبت به ارقامی که گلدهی آن‌ها زودتر

برخوردار بوده و عملکرد دانه بالاتری داشت و در مقابل، گرده‌افشانی دیرهنگام در رقم استار باعث برخورد بیشتر مرحله پر شدن دانه این رقم با تنش گرمای پایان فصل و کاهش وزن دانه و در نتیجه باعث کاهش بیشتر عملکرد دانه شد. مدحج و بنی سعیدی (Modhej and Banisaidi, 2007) با مقایسه ارقام گندم نان نتیجه گرفتند، رقم استار به دلیل دیررسی و برخورد بیشتر مراحل پس از گرده‌افشانی با گرمای پایان فصل، از عملکرد پایین‌تری نسبت به سایر ارقام برخوردار بود. واردلاو و مونکور (Wardlaw and Moncur, 1995) نیز بیان نمودند ارقام گندم متحمل به گرمای پایان فصل از شیب تغییرات عملکرد دانه کمتری نسبت به شرایط مطلوب برخوردار بودند. به اعتقاد این پژوهشگران، دلیل تحمل بیشتر عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های مذکور، سرعت پر شدن دانه بالا در شرایط تنش گرما بود. ماشیرنیگوانی و شوپنهاوسر (Mashiringwani and Schweppenhauser, 1992) گزارش دادند، ارقام گندمی که از سرعت مؤثر پر شدن دانه و وزن دانه بالایی در شرایط تنش گرما برخوردار هستند، از ارقام تحمل‌کننده به تنش به شمار آمده و دارای عملکرد بالاتری می‌باشند. با توجه به نتایج پژوهش‌های مذکور، می‌توان گفت رقم زودرس ویریناک که از تغییرات دوره مؤثر پر شدن دانه و وزن دانه کمتری برخوردار بود، در شرایط تنش گرمای پایان فصل از نظر صفت عملکرد دانه، تحمل بیشتری داشت.

افزایش میزان مصرف پاکلوبوترازول باعث افزایش معنی‌دار عملکرد دانه گردید (جدول ۲). در این تحقیق، تأثیر مثبت مصرف پاکلوبوترازول بر شیب تغییرات میزان عملکرد دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط مطلوب بیشتر بود، به طوری که میانگین افزایش عملکرد دانه تیمارهای کاربرد پاکلوبوترازول در ارقام گندم مورد مطالعه نسبت به تیمار شاهد در شرایط مطلوب حدود ۱۷ درصد و در شرایط تنش گرمای پایان فصل، حدود ۲۳ درصد بود (جدول ۲)؛ بنابراین می‌توان گفت که تیمار نمودن ارقام گندم با پاکلوبوترازول، همگام با افزایش شاخص سطح برگ و دوام سطح برگ، توان دریافت نور و انجام عمل فتوسنتز در گیاه را تقویت نموده و در این شرایط، باعث بهبود عملکرد دانه می‌گردد.

ضرایب همبستگی بین سرعت و طول دوره مؤثر پر شدن دانه، وزن دانه و عملکرد در جدول ۳ ارائه گردیده است. دوره مؤثر پر شدن دانه بیشترین همبستگی را با

تحقیق کمترین وزن هزار دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط مطلوب، به رقم دیررس استار (۲۷/۱۵ گرم) و بیشترین میزان آن به رقم زودرس ویریناک (۳۲/۶۱ گرم) اختصاص داشت و رقم میان‌رس چمران نیز با میانگین ۳۰/۱۷ گرم بین دو رقم یاد شده بود (جدول ۲). از آنجاکه ارقامی مانند ویریناک از زمان گلدهی و گرده‌افشانی زودهنگام‌تری در شرایط تنش گرمای پایان فصل برخوردار بود، شیب تغییرات وزن دانه کمتری داشت و در مقابل، گرده‌افشانی دیرهنگام در رقم استار باعث برخورد بیشتر مرحله پر شدن دانه این رقم با تنش گرمای پایان فصل و کاهش وزن دانه شد؛ بنابراین می‌توان گفت ارقام زودرس مرحله پر شدن دانه را پیش از فرارسیدن گرما به پایان رسانیده، لذا وزن دانه این ارقام کمتر تحت تأثیر تنش مذکور قرار می‌گیرد. دماهای بالا در طی دوره پر شدن دانه گندم، کاهش عمده‌ای را در وزن دانه و عملکرد آن از طریق کاهش طول دوره پر شدن دانه فراهم می‌کند. یکی از راه‌های آتی افزایش عملکرد، افزایش وزن دانه است که این مهم نیز از طریق افزایش مدت و یا سرعت رشد دانه میسر می‌گردد. تغییرات ژنتیکی در وزن دانه به اختلافات در طول دوره پر شدن دانه یا به تغییرات در سرعت پر شدن دانه و یا به هر دو عامل نسبت داده شده است (Banyai et al., 2014).

عملکرد دانه

نتایج تجزیه واریانس صفت عملکرد دانه در جدول ۱ ارائه شده است. همان‌طور که مشاهده می‌گردد، عملکرد دانه به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر تیمارهای مورد آزمایش و همچنین برهمکنش آن‌ها قرار گرفت. مقایسه میانگین‌ها مشخص نمود، میانگین کاهش عملکرد دانه ارقام مورد مطالعه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط مطلوب، حدود ۲۴ درصد بود (جدول ۲). در این تحقیق کمترین عملکرد دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط مطلوب، به رقم دیررس استار (۲۶۷ گرم در مترمربع) و بیشترین میزان آن به رقم زودرس ویریناک (۲۹۵ گرم در مترمربع) اختصاص داشت و رقم میان‌رس چمران نیز با میانگین ۲۸۸ گرم در مترمربع، عملکردی بین دو رقم یاد شده داشت (جدول ۲). به نظر می‌رسد، رقم ویریناک که از زمان گلدهی و گرده‌افشانی زودهنگام‌تری در شرایط تنش گرمای پایان فصل برخوردار بود، از شیب تغییرات وزن دانه کمتری

و طول دوره پر شدن دانه معمولاً منفی است. عوامل اقلیمی بیشتر دوره پر شدن دانه را تحت تأثیر قرار می‌دهند، این در حالی است که سرعت پر شدن دانه به وسیله ساختار ژنتیکی گیاه و از طریق خصوصیات فیزیولوژیکی و تشریحی آن از جمله پتانسیل فتوسنتزی، توانایی بالقوه گیاه در تحرک مکانیسم جبران‌کننده (توزیع مجدد مواد ذخیره‌ای) و همچنین کارایی سیستم آوندی، کنترل می‌گردد.

عملکرد دانه ایجاد نمود ($r=0/85^{**}$). همان‌گونه که ملاحظه می‌گردد، همبستگی بین سرعت پر شدن دانه و مدت مؤثر پر شدن دانه، منفی و معنی‌دار بود ($r=-0/46^{**}$). همبستگی منفی میان سرعت و مدت مؤثر پر شدن دانه، به دلیل روش محاسبه دوره مؤثر پر شدن دانه (نسبت وزن نهایی دانه در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی به سرعت پر شدن دانه) دور از انتظار نبود. بهداد و همکاران (Behdad et al., 2012) نیز بیان داشتند همبستگی دو مؤلفه سرعت

جدول ۳. ضرایب همبستگی بین عملکرد دانه، سرعت پر شدن دانه، مدت مؤثر پر شدن دانه و وزن هزار دانه در ارقام گندم.

Table 3. Correlation coefficient among grain yield, grain filling rate, effective grain filling period and 1000-grain weight in wheat genotypes.

Characteristics	صفات	عملکرد دانه Grain yield	سرعت پر شدن دانه Grain filling rate	دوره مؤثر پر شدن دانه Effective grain filling period
Grain filling rate	سرعت پر شدن دانه	0.42 *		
Effective grain filling period	دوره مؤثر پر شدن دانه	0.85 **	-0.46 *	
1000-grain weight	وزن هزار دانه	0.54 *	0.62 **	0.94 **

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد.

* and ** Significant at 5 and 1% Probability levels, respectively

برآیند تأثیر این دو صفت ۸۷ درصد ($R^2=0/87$) از تغییرات وزن دانه را شامل گردید (جدول ۴)؛ بنابراین، با توجه به نتایج به‌دست‌آمده در این تحقیق و تأثیر مثبت وزن دانه بر عملکرد دانه به‌خصوص در شرایط تنش گرمای پایان فصل و همبستگی بین دوره مؤثر پر شدن دانه و وزن دانه، از طریق گزینش ارقامی که سرعت و مدت مؤثر پر شدن دانه بالاتری داشته باشند، در چنین شرایطی می‌تواند موفقیت بیشتری در بهبود عملکرد داشته باشد.

نتایج تجزیه همبستگی به روش گام‌به‌گام جهت ارزیابی سهم اثرات صفات و پارامترهای مؤثر در وزن نهایی دانه در جدول ۴ آمده است. تجزیه رگرسیون گام‌به‌گام بر اساس کلیه داده‌ها در این آزمایش نشان داد دوره مؤثر پر شدن دانه مهم‌ترین جزء تأثیرگذار در وزن نهایی دانه بود، به‌طوری‌که به‌تنهایی ۵۹ درصد ($R^2=0/59$) از تغییرات وزن دانه را به خود اختصاص داد. پس‌از آن سرعت پر شدن دانه بخش عمده‌ای از مابقی تغییرات وزن دانه را تعیین نمود و هنگامی که سرعت پر شدن دانه وارد مدل رگرسیون گردید،

جدول ۴. نتایج تجزیه رگرسیون روش گام‌به‌گام وزن نهایی دانه به‌عنوان تابعی از صفات مؤثر.

Table 4. Results of stepwise regression analysis for grain weight as a function of the characteristics of effective.

مدل رگرسیون (Regression model)	ضریب تبیین (R^2)
TGW = 30.76 + 0.14 (EFP)	0.59
TGW = -48.76 + 1.18 (EFP) + 31.04 (GGR)	0.87

TGW: وزن هزار دانه، EFP: دوره مؤثر پر شدن دانه، GGR: سرعت رشد دانه

TGW: 1000-grain weight, EFP: Effective grain filling period, GGR: Grain growth rate.

رشد گیاهی مانند پاکلوبوترازول، سرعت تخصیص مواد پرورده را تا حدودی افزایش و دوره پر شدن دانه را تا حد امکان طولانی‌تر نمود، به طوری که در این شرایط از طریق تداوم دوره مؤثر پر شدن دانه، راهبرد امیدبخشی جهت بهبود عملکرد دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل پیش-بینی نمود.

تشکر و قدردانی

این طرح پژوهشی با همکاری و حمایت‌های مالی معاونت محترم پژوهش و فناوری دانشگاه پیام نور استان خوزستان انجام گردیده که بدین‌وسیله تشکر و قدردانی به عمل می‌آید.

به‌طور کلی، نتایج نشان داد که با افزایش مصرف پاکلوبوترازول سرعت پر شدن دانه به دلیل ژنتیکی بودن آن تغییر چندانی نکرد، اما طول دوره پر شدن دانه پاسخ مثبتی به مصرف تنظیم‌کننده رشد پاکلوبوترازول نشان داد. همچنین مشخص گردید، ظرفیت فتوسنتزی بالا و زمان طولانی پر شدن دانه با عملکرد بالای دانه مرتبط است. اکنون به‌درستی می‌دانیم که بخش اعظم مواد پرورده برای پر شدن دانه از مواد فتوسنتزی واقع در قسمت فوقانی تاج پوشش (کانوپی) فراهم می‌شود، بنابراین نباید آن را کاهش داد، بلکه باید در راستای افزایش سرعت و مدت پر شدن دانه تلاش نمود، زیرا فتوسنتز کانوپی و طول دوره پر شدن دانه در گندم رابطه مستقیمی با عملکرد دانه دارد. لذا، برای رسیدن به این هدف می‌توان با کاربرد مواد تنظیم‌کننده

منابع

- Amina, A.A., Hanan, H.L., 2011. Differential effects of paclobutrazol on water stress alleviation through electrolyte leakage, phytohormones, reduced glutathione and lipid peroxidation in some wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) grown in vitro. *Romanian Biotechnological Letters*. 6, 6710-6721.
- Armitage, A.M., Tu, Z.P., Vines, H.M., 1984. The influence of chlormequat and daminozide on net photosynthesis, transpiration and photorespiration of hybrid geranium. *Horticulture Science*. 19, 705-707.
- Arshad, Y., Zahravi, M., Abaduz, Gh., 2012. Identify sources of heat stress tolerant wheat relatives. *Journal of Agricultural Research*. 4(2), 97-108. [In Persian with English Summary].
- Banyai, J., Karsai, I., Balla, K., Kiss, T., Bedo, Z., Lang, L., 2014. Heat stress response of wheat cultivars with different ecological adaptation. *Cereal Research Communications*. 42(3), 413-425
- Bayat, S., Sepehri, A., Zareaabyane, H., Abdolahi, M.R., 2010. Effects of salicylic acid and paclobutrazol on maize yield under salt stress. 11th Congress of Agronomy and Plant Breeding, Shahid Beheshti University, Tehran. 3715-3718. [In Persian]
- Baylis, A.D., Hutley, B., 1991. The effect of a paclobutrazol based growth regulator on the yield quality and ease of management of oilseed rape. *Annals of Applied Biology*. 118, 445-452.
- Behdad, M., Paknejad, F., Vazan, S., Ardakani, H.R., Sadeghishoa, M., 2012. The effects of drought stress on effective traits at accumulative cumulative assimilate of grain in different cultivars of wheat. *Journal of Agronomy and Plant Breeding*. 8(3), 79-86. [In Persian with English Summary].
- Berova, M., Zlatev, Z., Stoeva, N., 2002. Effect of paclobutrazol on wheat seedling under low temperature stress. *Journal of Plant Physiology*. 28(1), 75-84..
- Castro, M., Peterson, C.J., Dalla Rizza, M., Diaz Dellavalle, P.D., Vázquez, D., Ibanez, Ross, A., 2007. Influence of heat stress on wheat grain characteristics and protein molecular weight distribution. *Developments in Plant Breeding*. 12, 365-371.
- Darroch, B.A., Baker, R.J., 2006. Grain filling in three spring wheat genotype: statistical analysis. *Crop Science*. 40, 625-629.
- Fahimi, H., 2009. *Plant Growth Regulators*. Tehran University Press. 214 p. [In Persian]
- Hashemi-Dezfoli, A., Marashi, A., 1995. Assimilate changes in flowering time and its impact on growth, grain yield and yield components. *Journal of Agricultural Science and Technology*. 9(1), 16-32. [In Persian with English Summary].

- Jafari, S.R., Kalantari Kh.M., Mosavee, A.A., 2008. The role of paclobutrazol on accumulation of antioxidant in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* L.) under cold stress. *Journal of Biology*. 20(3), 206-217. [In Persian with English Summary].
- Koch, K., 2004. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biology*. 7, 235-246.
- Kraus, T.E., Murr, D.P., Fletcher, R.A., 2004. Uniconazole inhibits stress-induced ethylene in wheat and soybean seedlings. *Journal of Plant Growth Regulator*. 23, 229-234.
- Lack, Sh., Modhej, A., 2011. Effect of nitrogen fertilizer levels on grain yield and grain growth related traits of wheat genotypes under post-anthesis heat stress conditions. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 13(2), 219-233. [In Persian with English Summary].
- Mashiringwani, N.A., Schweppenhauser, M.A., 1992. Phenotypic characters associated with yield adaptation of wheat to a range of temperature conditions. *Field Crops Research*. 29(1), 69-77.
- Modhej, A., Naderi, A., Emam, Y., Normohamadi, Gh., Ayenehband, A., 2008. Effects of post-anthesis heat stress and nitrogen levels on grain yield and grain growth of wheat (*T. durum* and *T. aestivum*) genotypes. 11th International Wheat Genetic Symposium. 24-29 Aug., Queensland, Australia.
- Modhej, A., Banisaidi, A., 2007. Evaluation of source restriction intensifying of wheat spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under post-anthesis heat stress. *International Journal of Applied Agricultural Research*. 2(1), 1-11.
- Modhej, A., Behdarvandi, B., 2006. Study of the effect of terminal heat stress on source limitation and grain yield in bread wheat genotypes. Conference of German Genetics society and the German Society for Plant Breeding. 1-17 Aug., Gatersleben, Germany.
- Oraki, H., Parhizkar Khajani, F., Aghaalikhana, M., 2012. Effect of water deficit stress on proline contents, soluble sugars, chlorophyll and grain yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids. *African Journal of Biotechnology*. 25, 164-168.
- Pradhan, G.P., Prasad, P.V., Fritz, A.K., Kirkham, M.B., Gill, B.S., 2012. High temperature tolerance in *Aegilops* species and its potential transfer to wheat. *Crop Science*. 52, 292-304.
- Radmehr, M., Lotfaliyeneh, A., Mamaghni, R., 2005. A study of the reaction of middle, long and short season wheat genotypes to different sowing dates. I: Effects of sowing date on morphological, phenological and grain yield of four bread wheat genotypes. *Seed and Plant Improvement Journal*. 21(2), 175-189. [In Persian with English Summary].
- Radmehr, M., 1997. Effect of Heat Stress on Physiology of Growth and Development of Wheat. Ferdowsi University Press. 201p. [In Persian]
- Satorre, H.E., Slafer, G.A., 2000. Wheat, Ecology and Physiology of Yield Determination. Published by Food Product Press. 503 p.
- Subedi, K.D., Ma, B.L., Xue, A.G., 2007. Planting date and nitrogen effects on grain yield and protein content of spring wheat. *Crop Science*. 47, 36-44.
- Tewelde, H., Fernandez, C.J., Erickson, C.A., 2007. Wheat cultivars adapted to post-heading high temperature stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 192, 111-120.
- Viswanathan, C., Chopra, R.K., 2001. Effect of heat stress on grain growth, starch synthesis and protein synthesis in grains of wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties differing in grain weight stability. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 186, 1-7.
- Wardlaw, I.F., Moncur, L., 1995. The response of wheat to high temperature following anthesis. I: The rate and duration of kernel filling. *Functional Plant Biology*. 22(3), 391-397.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q., Wang, W., 2001. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiology*. 127, 315-323.