

الگوی توزیع مواد فتوستتزی و پرشدن دانه در ارقام اصلاح شده گندم نان در شرایط تنش و عدم تنش خشکی

علی احمدی^۱، محسن سعیدی^۲ و محمدرضا جهانسوز^۳

۱، ۳، استادیاران، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

۲، دانشجوی سابق کارشناسی ارشد پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران و عضو باشگاه پژوهشگران جوان

تاریخ پذیرش مقاله ۸۳/۱۱/۲۱

خلاصه

هدف از تحقیق حاضر بررسی الگوی توزیع مواد فتوستتزی و پرشدن دانه در تعدادی از ارقام اصلاح شده گندم نان با سابقه اصلاحی متفاوت و رابطه احتمالی آنها با عملکرد و مقاومت به خشکی بود. تعداد شش رقم گندم متعلق به دو گروه اصلاح شده داخلی (سرداری، روشن، امید) و اصلاح شده داخلی خارجی (آزادی، فلات، قدس) در یک آزمایش مزرعه‌ای مورد مطالعه قرار گرفتند. آزمایش به صورت طرح کرت‌های خرد شده در قالب بلوک‌های کامل تصادفی (رژیم رطوبتی به عنوان کرت اصلی، ارقام به عنوان کرت فرعی) با چهار تکرار اجرا شد. تنش خشکی از مرحله اواخر ساقه رفتن (مرحله ۴۰ طبق شاخص زادوکس) شروع و تا مرحله رسیدگی ادامه داشت. در طول این مدت، تیمار تنش سه مرتبه آبیاری شد و پتانسیل آبی قبل از آبیاری در هر سه مرحله به ترتیب: ۱/۰۰-، ۲/۵۱- و ۳/۱۶- مگاپاسکال بود. اندازه‌گیری صفات در سه مرحله گرده افشانی، ۲۰ روز اول پس از گرده‌افشانی و از ۲۰ روز اول پس از گرده‌افشانی تا رسیدن دانه انجام شد. از مرحله گلدهی تا رسیدن سهم مواد فتوستتزی تخصیص یافته به برگ روند رو به کاهش نشان داد. تنش خشکی اگر چه باعث کاهش وزن خشک برگ‌ها در ۲۰ روز اول بعد از گلدهی شد ولی بر درصد تخصیص مواد به برگ بی‌تاثیر بود. وزن خشک ساقه از گلدهی تا ۲۰ روز اول بعد از آن افزایش و سپس کاهش یافت. تنش خشکی باعث کاهش وزن خشک ساقه و درصد تخصیص مواد فتوستتزی به آن شد. سنبله‌ها که در مرحله گلدهی حدود ۲۰٪ وزن خشک کل را تشکیل داده بودند، در مرحله رسیدگی ۶۰٪ وزن خشک کل را به خود اختصاص دادند و تا ۲۰ روز اول بعد از گلدهی تحت تاثیر خشکی قرار نگرفتند. ارقام اگرچه از نظر وزن خشک اندام‌ها و درصد اختصاص مواد خشک به آنها تفاوت‌های معنی‌داری در هر سه مرحله نمونه‌برداری نشان دادند ولی رابطه مشخصی بین میزان تخصیص مواد به اندام‌های خاص و عملکرد در شرایط شاهد یا تنش و یا مقاومت به خشکی ملاحظه نشد. روند پرشدن دانه در سه رقم از شش رقم مورد بررسی در هر دو محیط تنش و بدون تنش تعیین و سپس سرعت و شدت پرشدن دانه محاسبه شد. تنش خشکی سرعت پرشدن دانه را کاهش داد ولی بر مدت پرشدن آن بی‌تاثیر بود. تجزیه روند رشد دانه ارقام فوق نشان داد که وزن خشک اولیه قبل از شروع پرشدن و سرعت پرشدن در مرحله آخر رشد دانه دو عامل مهم در افزایش رشد نهائی دانه بودند. رقم قدیمی‌تر امید پایین‌ترین منحنی رشد دانه و رقم اصلاح شده فلات بالاترین منحنی رشد دانه را در هر دو محیط نشان دادند.

واژه‌های کلیدی: تنش رطوبتی، توزیع مواد فتوستتزی، دوره و سرعت پرشدن دانه، گندم.

مقدمه

یکی از موضوعات مورد اهمیت در شکل‌گیری عملکرد دانه چگونگی توزیع مواد فتوسنتزی در گیاهان می‌باشد. این موضوع خصوصاً زمانی که گیاه با تنش خشکی مواجه می‌شود ممکن است از اهمیت بیشتری برخوردار گردد. گیونتا و همکاران (۱۹۹۵) با بررسی اثر تنش خشکی بر روی چگونگی توزیع مواد فتوسنتزی در ارقام مختلف گندم گزارش نمودند که علی‌رغم کاهش معنی‌دار عملکرد بیولوژیک در شرایط تنش خشکی در مرحله گلدهی، تنش رطوبتی اثر قابل توجهی روی توزیع مواد فتوسنتزی بین برگ‌ها، سنبله‌ها، خوشه‌ها و ساقه‌ها نداشت. در بررسی‌های گلخانه‌ای و آزمایشگاهی انجام شده توسط احمدی (۱۳۷۹) مشاهده شد که تنش کوتاه مدت خشکی که باعث کاهش شدید فتوسنتز گردید، توزیع مواد فتوسنتزی بین اندام‌ها و نیز ورود آنها به دانه را تحت تاثیر قرار نداد، ولی شدت‌های شدیدتر خشکی ورود کربن نشاندار به دانه را کاهش داد. بهرحال، گزارشات دیگر دلالت بر واکنش‌های متفاوت ارقام مختلف به تنش رطوبتی دارند. به عنوان مثال در مطالعه نجارجان و همکاران (۱۹۹۹) واریته‌های حساس و مقاوم به خشکی گندم واکنش‌های متفاوتی از نظر تجمع ماده خشک و توزیع نیتروژن و کربن بین اندام‌ها به تنش خشکی بعد از گلدهی نشان دادند. در گروه ارقام حساس مقدار نیتروژن و کربن موجود در دانه‌های سنبله در ساقه اصلی در ارقام پابلند و پاکوتاه هر دو کاهش پیدا کرد اما در ارقام مقاوم فقط ارقام پابلند از این نظر تحت تاثیر قرار گرفتند.

وزن نهایی دانه در سنبله که از اجزاء مهم عملکرد است متأثر از دو مولفه سرعت و مدت پرشدن دانه می‌باشد. از این دو عامل برای تجزیه و تحلیل رشد دانه و نحوه تاثیر عوامل گیاهی و محیطی بر آن استفاده شده است (۱۲، ۴). تنش رطوبتی در طول دوره پرشدن دانه ممکن است از طریق کاهش دوره پرشدن دانه (۱۱) و یا سرعت پرشدن دانه (۱۰) عملکرد را کاهش دهد. تنش رطوبتی اعمال شده در مرحله پرشدن دانه سرعت رشد دانه را تا ۲۵ روز بعد از گلدهی تحت تاثیر قرار نداد اما پس از آن رشد دانه را بشدت کاهش داد (۴). سرعت و دوره تقسیم سلول‌های آندوسپرمی یک عامل مهم دیگر تعیین کننده

ظرفیت نهایی دانه برای پذیرش مواد فتوسنتزی می‌باشد. دوره تقسیم سلولی در دانه گندم از حدود ۱۲ تا ۱۹ روز پس از گرده افشانی بسته به نوع رقم و شرایط محیطی فرق می‌کند (۱۳). در بررسی انجام شده توسط احمدی و بیکر (۲۰۰۱) مشاهده گردید که مقدار رطوبت و مقدار ساکارز موجود در دانه که دو فاکتور مهم و تاثیرگذار بر تقسیم سلولی هستند، تحت تاثیر تنش رطوبتی اعمال شده در زمان پرشدن دانه قرار نگرفت لذا کاهش مشاهده شده در وزن دانه در آن شرایط به فرایند پرشدن دانه، نه تقسیم سلولی، نسبت داده شد. از طرفی دیگر، تنش رطوبتی در مراحل اولیه پرشدن دانه ممکن است از طریق کاهش تعداد سلول‌های آندوسپرم بر روی پرشدن دانه و در نتیجه عملکرد تاثیر بگذارد (۲۲).

هدف از تحقیق حاضر مقایسه نحوه توزیع مواد فتوسنتزی بین اندام‌های مختلف هوایی (در شش رقم) و نیز الگوی پرشدن دانه در (سه رقم) در ارقام اصلاح شده گندم نان با سابقه اصلاحی متفاوت، نحوه تاثیرپذیری این خصوصیات از تنش خشکی آخر فصل و احیاناً ارتباط آنها با عملکرد و مقاومت به خشکی در ارقام فوق بود.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در بهار سال ۱۳۸۰ بصورت آزمایش مزرعه‌ای در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج اجرا شد. آزمایش به صورت طرح کرت‌های خرد شده در قالب بلوک‌های کامل تصادفی و در چهار تکرار اجرا گردید. بافت خاک محل اجرای آزمایش لومی‌رسی بوده و زمین محل اجرای آزمایش سال قبل به صورت آیش رها شده بود. به منظور آماده‌سازی زمین جهت کاشت، در اوایل فصل پاییز زمین مورد آزمایش شخم و سپس دیسک زده شد. مقدار بذر مورد استفاده بر مبنای ۱۲۰ کیلوگرم در هکتار در نظر گرفته شد. هر ژنوتیپ در چهار خط ۵ متری با فواصل ردیف ۲۵ سانتی متر در فصل پاییز (آذر ماه) کشت گردید. فاصله کرت‌های اصلی (رژیم رطوبتی) و نیز فواصل بلوک‌ها ۳ متر منظور شد. بر اساس نتیجه آزمایش انجام شده بر روی خاک مقدار ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار کود نیتروژن در دو مرحله (زمان کاشت و گلدهی) به زمین داده

سنبله (شماره مربوط به مرحله نمونه برداری) برداشت گردید و به این ترتیب در هر مرحله از هر کرت ده سنبله انتخاب و پس از انتقال به آزمایشگاه و تعیین وزن خشک آنها، میانگین وزن دانه در سنبله محاسبه شد. متوسط دوره پرشدن دانه از ۱۴ روز پس از گرده افشانی (تقریباً مصادف با شروع پرشدن دانه) تا زمان توقف رشد، زمانی که افزایشی در وزن خشک دانه در دو مرحله نمونه برداری متوالی مشاهده نشد، در نظر گرفته شد. متوسط سرعت پرشدن دانه از طریق تقسیم کردن وزن نهایی دانه به دوره پرشدن بدست آمد (۱۲).

برای تعیین عملکرد نهایی دانه باقیمانده خطوط کاشت در هر کرت با لحاظ نمودن اثر حاشیه در پایان آزمایش و پس از رسیدگی فیزیولوژیکی برداشت شد و با استفاده از عملکرد ژنوتیپها در شرایط کنترل و تنش رطوبتی شاخصهای تحمل تنش (TOL)^۱، حساسیت به تنش (SSI)^۲، بهره‌وری متوسط (MP)^۳، میانگین بهره‌وری متوسط (GMP)^۴ و شاخص تحمل تنش (STI)^۵ به شرح ذیل محاسبه شدند (نقل از سی و سه مرده ۱۳۸۳):

$$TOL = Y_p - Y_s \quad MP = \frac{Y_s + Y_p}{2}$$

$$STI = \frac{(Y_p * Y_s)}{(\bar{Y}_p)^2} \quad GMP = \sqrt{(Y_s * Y_p)}$$

$$SSI = \frac{1 - \left[\frac{Y_s}{Y_p} \right]}{SI} \quad SI = 1 - \left[\frac{\bar{Y}_s}{\bar{Y}_p} \right]$$

که Y_s و Y_p به ترتیب عملکرد هر کدام از ژنوتیپها تحت

شرایط کنترل و تنش رطوبتی و \bar{Y}_p و \bar{Y}_s نیز به ترتیب میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپها در محیط کنترل و تنش رطوبتی می‌باشند.

شد و با توجه به بالا بودن مقدار فسفر و پتاسیم قابل جذب از دادن این عناصر به خاک چشم پوشی شد.

دو رژیم رطوبتی شامل آبیاری معمولی و تنش آبی بعنوان فاکتور اصلی و تعداد ۶ رقم از تیپهای مختلف گندم با روند اصلاحی متفاوت شامل: اصلاح شده داخلی (سرداری، روشن، امید) و اصلاح شده داخلی خارجی (آزادی، فلات، قدس) بعنوان فاکتور فرعی در نظر گرفته شدند. قبل از شروع تیمار تنش نمونه‌های خاک از عمق ۳۰ تا ۵۰ سانتیمتری کرت‌های آزمایشی تهیه و منحنی رطوبتی خاک تهیه گردید. تنش خشکی بر اساس پتانسیل آبی خاک و از انتهای مرحله ساقه‌رفتن (مرحله ۴۰ شاخص زادوکس) شروع شد. از این مرحله رشد به بعد آبیاری تیمار شاهد در ۵ مرحله صورت گرفت و تیمار تنش بر اساس پتانسیل آبی خاک در ۳ مرحله آبیاری شد. پتانسیل آبی خاک قبل از آبیاری اول، دوم و سوم در تیمار تنش بترتیب ۱/۰۰-، ۲/۵۱- و ۳/۱۶- مگاپاسکال بود. توزیع مواد فتوسنتزی از زمان گلدهی به بعد، طی سه مرحله نمونه‌گیری از مزرعه بررسی شد. این مراحل بترتیب شامل: زمان گلدهی، ۲۰ روز اول بعد از گلدهی و زمان رسیدن فیزیولوژیک بودند. در هر مرحله نمونه برداری، با رعایت حذف اثرات حاشیه‌ای یک قسمت ۰/۵ متری از خطوط کاشت برداشت گردید و پس از شمارش تعداد ساقه، نمونه‌ها در پاکت‌های مجزا قرار داده شدند. هر نمونه به قسمت‌های مجزای برگ، ساقه و سنبله تفکیک گردید و پس از خشک کردن نمونه‌ها در آون در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد بمدت ۴۸ ساعت وزن خشک هر یک از اجزاء به تفکیک توسط ترازوی حساس اندازه‌گیری شد.

به منظور بررسی روند رشد دانه، سه رقم از ارقام مورد بررسی شامل: سرداری و امید (ارقام اصلاح شده داخلی در اثر عمل انتخاب) و فلات (اصلاح شده داخلی خارجی در اثر عمل هیبریداسیون) مورد مطالعه قرار گرفتند. بدین منظور در هر کرت تعداد ۷۰ بوته نسبتاً مشابه گندم تعیین و سپس به صورت ده گروه هفتایی به گونه‌ای علامت‌گذاری شدند که هر هفت بوته داخل هر گروه حتی الامکان کاملاً مشابه هم باشند. بوته‌های داخل هر گروه از یک تا هفت (برای هفت مرحله نمونه برداری) شماره‌گذاری شدند. در هر مرحله نمونه برداری، از هر گروه یک

1. Tolerance Index
2. Geometric Mean Productivity
3. Stress Susceptibility Index
4. Stress Tolerance Index
5. Mean Productivity

بطور جداگانه (جدول-۱) نشان داد که ارقام با عملکرد بالا در شرایط عدم تنش (بترتیب آزادی، قدس، روشن و سرداری) عملکرد بالاتری در شرایط تنش رطوبتی نیز داشتند همچنین تفاوت ارقام در شرایط تنش خشکی بهتر از شرایط بدون تنش قابل مشاهده است. بنا براین به نظر می‌رسد که ژنوتیپ‌ها از نظر واکنش عملکرد به تنش خشکی از حساسیت (یا مقاومت) متفاوتی برخوردار هستند. از نقطه نظر فیزیولوژیکی در شرایط تنش عملکرد بالا و/یا کاهش کمتر در عملکرد را می‌توان معیاری از مقاومت دانست. بدین ترتیب براساس معیار اول، ترتیب نزولی مقاومت به خشکی به طور نسبی عبارت خواهد بود: آزادی (مقاوم‌تر) قدس، روشن، سرداری، فلات و امید. بر اساس معیار دوم ترتیب نزولی مقاومت عبارت خواهد بود از: ارقام سرداری، آزادی، قدس، فلات، روشن و امید. بهر حال، از نقطه نظر زراعی یک معیار پذیرفته شده برای انتخاب رقم مناسب برای مناطق خشک، عملکرد بالا در هر دو شرایط تنش رطوبتی و عدم تنش می‌باشد و شاخصی که بتواند با توجه به این دو مولفه رقم برتر را برگزیند، بعنوان شاخص مناسب توصیه شده است (۱۵). از شاخص‌های مورد مطالعه در این بررسی، شاخص‌های STI، GMP و MP دارای این ویژگی بودند و براساس آنها ارقام قدس، آزادی و سپس روشن بعنوان ژنوتیپ‌های مقاومتر و ارقام فلات، امید و سرداری (با ترتیب نزولی) به عنوان ارقام حساس در شرایط آزمایشی موجود در نظر گرفته شدند.

پس از آزمون نرمال بودن داده‌ها با استفاده از نرم افزار Minitab، از نرم افزارهای SPSS و MSTATC، برای تجزیه‌های آماری لازم استفاده شد.

نتایج و بحث

نمونه برداری برای بررسی توزیع ماده خشک بین اندام‌های مختلف گیاه در سه مرحله: گلدهی، بیست روز اول پس از گلدهی و رسیدن فیزیولوژیک انجام شد. این سه مرحله بترتیب بعنوان مرحله پایان رشد رویشی و زمان بروز حداکثر رشد رویشی گیاه، مرحله پایانی تقسیم سلولی و شروع پرشدن دانه (۱۳) و توقف پرشدن دانه در نظر گرفته شده‌اند، همچنین دو مرحله اول و دوم را می‌توان به ترتیب بعنوان زمان‌های تعیین پتانسیل حداکثر اندازه منبع و اندازه مخزن (۴) در شرایط آزمایشی در نظر گرفت و توزیع مواد فتوسنتزی را در این مراحل بحرانی بررسی نمود. همانگونه که از جدول ۲ پیداست وزن خشک هر اندام در هر مرحله از رشد به تفکیک تجزیه واریانس گردید و سپس مقایسه میانگین‌ها انجام شد ولی برای نشان دادن توزیع مواد بین اندام‌ها در هر مرحله وزن هر اندام بصورت درصد وزن کل نشان داده شده است.

تنش رطوبتی باعث کاهش معنی‌دار (۱۶ درصد) در عملکرد دانه شد. ارقام (میانگین دو رژیم رطوبتی) از لحاظ عملکرد دانه با هم تفاوت معنی‌داری نشان دادند (نتایج نشان داده نشده است). مقایسه میانگین ارقام در دو محیط تنش و عدم تنش

جدول ۱- مقایسه میانگین عملکرد ارقام مختلف گندم تحت تیمارهای تنش رطوبتی و شاهد، شاخص‌های مقاومت و حساسیت به خشکی و درصد کاهش عملکرد در تیمار تنش رطوبتی نسبت به شرایط شاهد.

ارقام	Yp	Ys	درصد کاهش	TL	SSI	MP	GMP	STI
آزادی	۶۴۹۵a	۵۶۹۳a	۱۲	۸۰۲a	۰/۴a	۶۰۹۴a	۵۹۸۳a	۱/۲۸a
قدس	۶۳۶۲a	ab۵۶۱۱	۱۲	۷۵۰a	۰/۶۸a	۵۹۸۶a	۵۹۳۶a	۱/۲۸a
روشن	۶۰۹۱ab	۴۸۹۵abc	۲۰	۱۱۹۶a	۱/۱۸a	۵۴۹۳a	۵۴۱۶ab	۱/۰۵a
سرداری	۵۰۷۵ab	۴۶۲۶abc	۹	۴۴۸a	۰/۰۸a	۴۸۵۱bc	۴۷۷۴bc	۰/۸bc
فلات	۵۰۰۷ab	۴۱۴۲abc	۱۷	۸۶۶a	۱/۰a	۴۵۷۴bc	۴۵۰۴bc	۰/۷۵bc
امید	۵۲۳۲ab	۳۹۴۸c	۲۴	۱۲۸۴a	۱/۳۴a	۴۵۹۰bc	۴۴۸۳bc	۰/۷۲bc

مقایسه میانگین‌ها به روش دانکن ($\alpha=0/05$) صورت گرفته و اعداد با حروف مشترک در هر ستون با هم تفاوت معنی‌دار ندارند. Yp و Ys به ترتیب عملکرد در شرایط شاهد و تنش و TL، SSI، MP، GMP و STI به ترتیب شاخص‌های تحمل تنش، حساسیت به تنش، بهره‌وری متوسط، میانگین بهره‌وری متوسط و شاخص تحمل تنش می‌باشند.

طی این دوره به سایر بخش‌های گیاه می‌باشد (جدول-۳). کاهش در وزن برگ و درصد مواد خشک اختصاص یافته به آن در مراحل آخر رشد با توجه به فرآیند پیری و ریزش برگ‌ها امری دور از انتظار نیست.

تنش خشکی وزن خشک ساقه را در مرحله دوم و سوم نمونه‌برداری بطور معنی‌دار کاهش داد (جدول-۳) این کاهش وزن را به دو عامل کاهش فتوسنتز جاری (۱) و نیز افزایش میزان انتقال مجدد از ساقه به سنبله (۲۵) در شرایط تنش خشکی و در نتیجه تخلیه ذخائر ساقه مرتبط دانست. برخلاف روند نزولی وزن خشک برگ، وزن ساقه‌ها از گلدهی تا ۲۰ روز اول پس از آن روند صعودی و سپس نزولی نشان دادند. این روند هماهنگ با این اصل پذیرفته شده است که در غلات حداکثر تجمع مواد ذخیره‌ای ساقه در مرحله قبل از شروع پرشدن دانه می‌باشد (۲۵). از مرحله شروع پرشدن دانه به بعد، شکل‌گیری مقصدهای قوی (دانه‌های درحال رشد) و در نتیجه نیاز بالا به مواد فتوسنتزی، از یک سو و کاهش اندازه مبدا فتوسنتزی، بدلیل وجود محدودیت‌های بیرونی و درونی (محدودیت عوامل محیطی، پیری و...) و در نتیجه عرضه پایین مواد فتوسنتزی از سوی دیگر، شرایط محدودیت مبدا را در گیاه ایجاد می‌کند. در این حالت انتقال مجدد مواد ذخیره ساقه جهت جبران محدودیت مبدا رخ می‌دهد. تنش رطوبتی در این مرحله سهم مواد حاصل از انتقال مجدد را افزایش می‌دهد (۲۵).

جدول ۲ تجزیه واریانس مربوط به توزیع ماده خشک بین اندام‌های مختلف گیاه را در سه مرحله نمونه‌گیری نشان می‌دهد. تنش خشکی وزن خشک برگ را فقط در مرحله دوم نمونه‌برداری (۲۰ روز اول بعد از گلدهی) تحت تاثیر قرار داد و باعث کاهش معنی‌دار آن شد (جدول ۲ و ۳). اگر چه حتی در این مرحله نیز درصد ماده خشک تخصیص یافته به برگ تحت تاثیر قرار نگرفت. دلیل احتمالی معنی‌دار نبودن اثر تنش خشکی بر روی وزن خشک برگ در مراحل اول و آخر به احتمال زیاد عدم ایجاد تنش شدید در گیاه در مرحله اول و نیز پیری و ریزش اغلب برگ‌ها و عدم دخالت آنها در برآورد وزن خشک در هر دو تیمار تنش و شاهد در مرحله آخر می‌باشد. با توجه به اینکه بخش عمده‌ای از رشد و توسعه برگ در ساقه‌های اصلی تا مرحله ۲۰ روز اول پس از گلدهی انجام شده است، کاهش مشاهده شده در این مرحله را می‌توان به کاهش ذخیره مواد فتوسنتزی در برگ و یا تسریع پیری و ریزش برگ‌های پائینی و تا حدودی نیز توقف رشد برگ‌های زیرین پوشش گیاهی مربوط به پنجه‌های ثانویه که اغلب تاخیر فاز رشدی با پنجه‌های اصلی دارند دانست. تجمع بخشی از مواد فتوسنتزی مازاد بر نیاز خوشه‌ها در پهنک برگ توسط محققین دیگر نیز گزارش شده است (۸، ۱۴). وزن خشک برگ‌ها که در مرحله گلدهی ۲۳٪ وزن خشک کل را تشکیل می‌داد تا ۲۰ روز اول پس از آن افزایش نشان نداد و از نظر درصد مواد تخصیص یافته به این اندام‌ها حتی کاهش چشمگیری نیز نشان داد (۱۴ درصد وزن خشک کل) که بیانگر صدور مواد فتوسنتزی ساخته شده در

جدول ۲- تجزیه واریانس میانگین مربعات توزیع مواد خشک در بین اندام‌های مختلف در ارقام مختلف گندم تحت شرایط تنش و کنترل رطوبتی.

منابع تغییرات	درجه آزادی	وزن برگ (۱) (g/m ²)	وزن برگ (۲) (g/m ²)	وزن برگ (۳) (g/m ²)	وزن ساقه (۱) (g/m ²)	وزن ساقه (۲) (g/m ²)	وزن ساقه (۳) (g/m ²)	وزن سنبله (۱) (g/m ²)	وزن سنبله (۲) (g/m ²)	وزن سنبله (۳) (g/m ²)
بلوک	۳	۲۹۳/۹ ^{NS}	۳۵۰۴/۲*	۴۶۲۳/۷*	۴۵۰۷ ^{NS}	۵۸۴۷ ^{NS}	۲۰۸۷۹ ^{NS}	۴۸۳ ^{NS}	۳۲۷۲ ^{NS}	۱۸۳۴۳ ^{NS}
رژیم رطوبتی	۱	۴۳۸/۲ ^{NS}	۸۹۰۸/۵**	۳۳۲/۴ ^{NS}	۸۷۹ ^{NS}	۱۴۵۸۱۶**	۱۱۵۸۶۸**	۶۷۹ ^{NS}	۱۳۴۴۸۸ ^{NS}	۱۶۷۷۶۸**
بلوک* رژیم رطوبتی	۳	۱۷۸۶/۶	۲۳۶/۹	۱۳۷۰/۹	۲۲۷۴	۴۲۰۱۱	۹۱۲۱	۱۲۸۸	۹۹۵۱	۱۰۳۵۸
رقم	۵	۵۱۲۷/۶ ^{NS}	۳۰۹۸/۲*	۳۲۲۳/۹*	۴۶۰۷۸**	۳۴۰۱۹**	۳۵۰۴۳**	۷۸۰۷**	۲۷۷۶۳**	۱۳۸۰۲۷**
رقم* رژیم رطوبتی	۵	۲۳۱۳/۸ ^{NS}	۲۰۴۵/۱ ^{NS}	۴۶۶/۶ ^{NS}	۱۷۵۱۶ ^{NS}	۱۲۳۸۱ ^{NS}	۳۷۱۰ ^{NS}	۳۱۰۱ ^{NS}	۱۴۳۴۷ ^{NS}	۳۶۷۱ ^{NS}
خطا	۳۰	۱۷۶۹/۳	۸۷۹/۹	۱۱۴۸/۴	۸۴۶۴	۷۱۳۱	۸۵۳۵	۱۳۴۸	۴۸۲۴	۱۴۴۰۶
ضریب تغییرات		۶۸/۲	۱۷/۸	۳۲/۲	۲۳	۱۶	۲۱	۲۴	۱۳	۱۴/۶۶
T-test		-۰/۵۰ ^{NS}	-	-۰/۶۰ ^{NS}	ns	-	-	ns	ns	-

(۱)، (۲) و (۳) در این جدول به ترتیب نشان‌دهنده زمان گلدهی، ۲۰ روز اول بعد از گلدهی و زمان رسیدگی فیزیولوژیکی می‌باشند. ^{NS} - نشان‌دهنده

معنی‌دار نبودن. ** - نشان دهنده معنی‌دار بودن در سطح ۰/۰۱. * - نشان دهنده معنی‌دار بودن در سطح ۰/۰۵.

جدول ۳- مقایسه میانگین و درصد توزیع مواد خشک بین برگ، ساقه و سنبله در ارقام مختلف گندم تحت شرایط تنش و کنترل رطوبتی در مراحل گلدهی (الف)، ۲۰ روز اول بعد از گلدهی (ب) و مرحله رسیدگی دانه (ج).

الف

رژیم رطوبتی	برگ		ساقه		سنبله		بیوماس کل
	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	
شاهد	۲۳/۷۷	۱۶۷/۴۴a	۵۵/۵۹	۳۹۱/۶۲a	۲۱/۰۵	۱۵۲/۹۸a	۷۰۴/۵۲a
تنش	۲۳/۸۷	۱۷۳/۴۹a	۵۵/۰۷	۴۰۰/۱۹a	۲۰/۶۴	۱۴۵/۴۶b	۷۲۶/۶۶a

ب

رژیم رطوبتی	برگ		ساقه		سنبله		بیوماس کل
	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	
شاهد	۱۴/۳۱	۱۷۹/۵۳a	۴۴/۸۰	۵۶۲/۲۱a	۴۰/۸۹	۵۱۳/۱۹a	۱۲۵۴/۹۳a
تنش	۱۴/۰۵	۱۵۲/۲۸b	۴۱/۷۰	۴۵۱/۹۸b	۴۴/۲۵	۴۷۹/۷۱a	۱۰۸۳/۹۷a

ج

رژیم رطوبتی	برگ		ساقه		سنبله		بیوماس کل
	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	
شاهد	۶/۹۷	۱۰۲/۳۳a	۳۳/۲۵	۴۸۷/۹۸a	۵۹/۷۸	۸۷۷/۴۰a	۱۴۶۷/۰۰a
تنش	۸/۵۶	۱۰۷/۵۹a	۳۱/۰۲	۳۸۹/۷۲b	۶۰/۴۲	۷۵۹/۱۶b	۱۲۵۶/۴۷b

مقایسه میانگین‌ها به روش دانکن ($\alpha=0/05$) صورت گرفته و اعداد با حروف مشترک در هر ستون با هم تفاوت معنی‌دار ندارند.

این مرحله به بعد افزایش قابل ملاحظه در وزن خشک و درصد تخصیص مواد فتوسنتزی به سنبله مشاهده شد بنحویکه در مرحله دوم نمونه‌برداری حدود ۴۲٪ و مرحله رسیدگی حدود ۶۰٪ ماده خشک اندام هوایی به سنبله اختصاص یافت. این افزایش سهم با کاهش در درصد مواد فتوسنتزی اختصاص یافته به برگ و ساقه همراه بود و بیانگر تغییر مسیر مواد فتوسنتزی از سایر اندام‌ها به دانه می‌باشد.

اثر متقابل معنی‌داری بین رقم و تنش رطوبتی مشاهده نشد (جدول ۲) لذا با توجه به واکنش یکسان ارقام به تنش خشکی، اثر اصلی رقم مورد توجه قرار گرفت. در مرحله گلدهی رقم روشن بالاترین و فلات و قدس کمترین مقدار وزن خشک برگ را نشان دادند، ولی درصد تخصیص ماده خشک به برگ در همه ارقام تقریباً یکسان بود. در مرحله دوم نمونه‌برداری ارقام آزادی فلات و روشن وزن خشک برگ بیشتری داشتند ولی درصد ماده خشک اختصاص یافته به برگ فقط در آزادی و فلات بیشتر بود. در مرحله آخر رقم قدس و به دنبال آن امید و

وزن خشک خوشه تا مرحله دوم نمونه‌برداری تحت تاثیر تنش خشکی قرار نگرفت افزایش قابل توجهی در وزن سنبله در مرحله دوم نمونه‌برداری مشاهده شد. با توجه به اینکه رسوب مواد ذخیره‌ای در دانه از ۱۵ تا ۲۰ روز اول پس از گلدهی شروع می‌شود (۱۳)، لذا افزایش در وزن سنبله تا این مرحله از رشد را عمدتاً می‌توان به توسعه ساختار خوشه ربط داد.

بنظر می‌رسد شکل‌گیری این اندام خیلی متأثر از تنش خشکی نباشد اگرچه رخدادهاییکه در داخل آن اتفاق می‌افتد، از تقسیم سلول‌های مادرگرده بعنوان حساسترین فرآیند تا کرده‌افشانی و تقسیم سلول‌های آندوسپرم ممکن است تحت تاثیر خشکی قرار بگیرند (۶). بهرحال در مرحله سوم نمونه‌برداری که بخش عمده‌ای از وزن سنبله را دانه‌های پر شده تشکیل می‌دهند کاهش معنی‌دار در وزن سنبله مشاهده شد (جدول ۳-ج) که ناشی از کاهش وزن دانه در سنبله می‌باشد.

در زمان گلدهی بخش عمده وزن گیاه را ساقه (حدود ۵۵٪) و کمترین ماده خشک را سنبله (۲۱٪) تشکیل می‌داد ولی از

تفاوت در اختصاص مواد فتوسنتزی به سنبله در ارقام مورد بررسی در هر سه مرحله مورد مطالعه معنی‌دار بود (جدول ۲ و ۴). بنظر رسید که ارقام اصلاح شده داخلی خارجی سهم بیشتری از مواد فتوسنتزی را به سنبله اختصاص می‌دهند. در گیاهی مانند گندم، ساختار سنبله (ریشک و پوشش دانه) در پرشدن دانه نقش دارند (۱۷) و این نقش مخصوصاً در شرایط تنش‌های محیطی از جمله خشکی بارزتر است (۱۹). سرمایه‌گذاری بیشتر در جهت توسعه ساختار سنبله به مفهوم افزایش سهم این بخش از گیاه در فتوسنتز جاری در طی پرشدن دانه است. مضافاً سنبله بزرگتر به مفهوم مخازن بزرگتر و قویتر جهت دریافت مواد فتوسنتزی می‌باشد. بیشاب و باگی (۱۹۹۸) با بررسی توزیع ماده خشک بین مخازن مختلف ارقام پاکوتاه و پابند مشاهده نمودند که ارقام پاکوتاه ماده خشک بیشتری را به خوشه‌ها منتقل نمودند. در این خصوص نیز درصد تخصیص مواد به خوشه در ارقام مورد استفاده در این بررسی با ترتیب مقاومت به خشکی هماهنگی نداشت.

مدت و سرعت پرشدن دانه بعنوان دو مولفه مهم رشد دانه در سه رقم از ارقام ذکر شده بالا بررسی گردید (جدول ۵ و ۶). تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار سرعت پرشدن دانه شد. چنین نتیجه‌ای توسط محققین دیگر نیز گزارش شده است (۲۳، ۴). کاهش در میزان عرضه مواد فتوسنتز (۴)، افزایش آب‌سیریک اسید (۳) و یا کاهش در فعالیت آنزیم‌های درگیر در سنتز نشاسته (۵) می‌تواند در کاهش سرعت رشد دخیل باشد. دوره پرشدن دانه تحت تاثیر تنش خشکی قرار نگرفت. انجام آزمون t نیز عدم تاثیر معنی‌دار تیمار تنش را در این خصوص تأیید نمود. این نتیجه با برخی گزارش‌های دیگر (۲۴، ۳) تفاوت دارد. اگرچه در گزارش‌های دیگر (۱۰) عدم کاهش در طول دوره پرشدن دانه در اثر تنش خشکی گزارش شده است. کاهش دوره رشد بدلیل توقف عرضه مواد فتوسنتزی (۴، ۷)، کاهش محتوی آب دانه (۴) و یا توقف فعالیت متابولیکی مخزن (۵) می‌تواند باشد که دو حالت دوم احتمالاً بیشتر در تنش‌های شدیدتر خشکی رخ می‌دهند. در این بررسی باتوجه به اینکه گیاهان تحت تیمار تنش از زمان ساقه رفتن به بعد سه مرحله آبیاری شدند و لذا تنش خشکی شدیدی که منجر به قطع کامل عرضه

روشن به ترتیب بالاترین وزن خشک برگ را داشتند در حالیکه رقم قدس کمترین مقدار برگ را در مراحل قبلی رشد نشان داد. از این مشاهده چنین می‌توان نتیجه گرفت که رقم قدس توان حفظ برگ سبز بیشتر و در نتیجه حفظ فتوسنتز جاری بیشتر در مراحل انتهایی رشد را دارد که شاید بخشی از دلایل عملکرد بالای این رقم در هر دو محیط رطوبتی را توضیح دهد. ارائه این فرض که در یک شرایط با محدودیت رطوبتی، رقمی با میزان رشد رویشی کمتر در مقایسه با رقم مشابه ولی رشد رویشی بیشتر، در حفظ اندام‌های فتوسنتزی خود در مراحل بعدی رشد موفق‌تر باشد دور از منطبق نیست. ارقام آزادی و روشن نیز که بعد از قدس از ارقام برتر بودند در مرحله آخر رشد وزن خشک برگ بیشتری از سایر ارقام (بجز امید) داشتند. بهر حال این ارقام از نظر وزن خشک برگ در مرحله اول و دوم نمونه‌برداری نیز جزء ارقام گروه برتر بودند. ارتباط مشخصی از نظر درصد ماده خشک انتقال یافته به برگ با مقاومت به خشکی یا عملکرد بالاتر در همه ارقام و در همه مراحل دیده نشد و لذا بنظر میرسد رابطه بین تخصیص ماده خشک به برگ با عملکرد و یا مقاومت بر اساس نوع رقم یا مرحله رشد متفاوت باشد.

ساقه محل اصلی ذخیره قبل از گرده افشانی بوده و معمولاً بوته‌های گندم تا قبل از گلدهی کمتر با عوامل نامساعد محیطی و درونی محدود کننده فتوسنتز مواجه هستند (۱۸). لذا وزن خشک بیشتر ساقه در این مرحله را از این دیدگاه، می‌توان یک صفت مطلوب و مرتبط با مقاومت به خشکی دانست. اگرچه تفاوت معنی‌دار بین ارقام از لحاظ وزن خشک ساقه و درصد تخصیص مواد فتوسنتزی به آن در هر سه مرحله اندازه‌گیری مشاهده شد ولی این الگوی تخصیص با الگوی عملکرد و مقاومت به خشکی در شش رقم مورد مطالعه هماهنگی کامل نداشت و حتی بین ارقام اصلاح شده داخلی و داخلی خارجی تفاوت گروهی مشهودی مشاهده نشد. در این بررسی فقط تعداد شش رقم اصلاح شده (تنوع محدود) مورد مطالعه قرار گرفت. بهر حال چنانچه طیف وسیع‌تری از ارقام با تفاوت‌های بیشتر از لحاظ عملکرد و مقاومت به خشکی مورد بررسی قرار می‌گرفت وجود همبستگی بین تخصیص مواد به ساقه با عملکرد و مقاومت به خشکی دور از انتظار نبود.

مواد فتوسنتزی باشد رخ نداد. مضافاً آنکه انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه احتمالاً تا حدودی کاهش فتوسنتز جاری را جبران نموده و لذا عرضه مواد فتوسنتزی همانند تیمار شاهد تا اواخر پرشدن دانه ادامه داشته است. ارقام مورد بررسی از لحاظ سرعت و طول دوره پرشدن دانه تفاوت معنی‌داری نشان دادند

(جداول ۵ و ۶). رقم فلات بالاترین سرعت و مدت پرشدن دانه را داشت اگرچه این رقم جزء ارقام برتر از لحاظ عملکرد نبود. گیپهو و همکاران (۱۹۸۸) نیز با مطالعه ۷ رقم گندم در شرایط تنش و عدم تنش خشکی اختلاف معنی‌داری بین ارقام از نظر سرعت و مدت پرشدن دانه گزارش کردند.

جدول ۴- مقایسه میانگین و درصد توزیع مواد خشک بین برگ، ساقه و خوشه در ارقام مورد مطالعه به ترتیب در مراحل: گلدهی (الف)، ۲۰ روز اول بعد از گلدهی (ب) و مرحله رسیدگی دانه (ج).

ارقام	برگ		ساقه		خوشه		زیست توده
	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	
سرداری	۲۷/۱۷	۱۵۸/۷۷ab	۵۵/۰۳	۳۲/۶۰b	۱۷/۸۱	۱۰۴/۰۷c	۵۸۴/۴۴c
روشن	۲۳/۲۸	۳۰۴/۷۲a	۵۶/۴۶	۴۹۶/۳۸a	۲۰/۲۶	۱۷۸/۱۴a	۸۷۹/۲۴a
امید	۲۳/۶۶	۱۷۸/۴۰ab	۵۹/۱۶	۴۶۸/۶۱a	۱۷/۱۸	۱۳۶/۱۰bc	۷۹۲/۱۱ab
آزادی	۲۳/۲۲	۱۸۳/۹۰ab	۵۲/۸۱	۴۱۸/۲۸ab	۲۳/۲۹	۱۸۹/۹۱a	۷۹۲/۰۹ab
فلات	۲۳/۱۲	۱۴۷/۶۴b	۵۳/۲۴	۳۴۰/۰۲b	۲۳/۱۵	۱۵۱/۰۵ab	۶۳۸/۷۱bc
قدس	۲۳/۱۳	۱۴۰/۳۶b	۵۴/۴۶	۳۳۰/۵۴b	۲۲/۴۲	۱۳۶/۰۵bc	۶۰۶/۹۵c
ب							
ارقام	برگ		ساقه		خوشه		زیست توده
	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	
سرداری	۱۳/۴۴	۱۵۰/۷۶b	۵۰/۶۰	۵۶۷/۷۱a	۳۵/۹	۴۰۳/۵۳c	۱۱۲۲/۰۰b
روشن	۱۳/۶	۱۶۹/۲۹ab	۴۵/۹	۵۷۶/۸۹a	۴۰/۴	۵۰۰/۰۳b	۱۲۴۶/۲۱ab
امید	۱۳/۶	۱۵۷/۰۴b	۴۴/۶	۵۱۳/۸۰ab	۴۱/۶	۴۷۹/۲۶b	۱۱۵۰/۱۰b
آزادی	۱۵/۲	۲۰۰/۰۰a	۴۰/۰	۵۲۶/۵۳a	۴۴/۶	۵۸۶/۸۷a	۱۳۱۳/۴۰a
فلات	۱۵/۶	۱۷۲/۵۶ab	۳۹/۲	۴۳۳/۳۸b	۴۵/۰	۴۷۹/۲۸b	۱۱۰۳/۲۲b
قدس	۱۳/۴	۱۴۵/۷۹b	۳۹/۳	۴۲۷/۲۷b	۴۷/۱	۵۱۱/۷۲b	۱۰۸۱/۷۸b
ج							
ارقام	برگ		ساقه		خوشه		زیست توده
	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	(%)	(gm ⁻²)	
سرداری	۶/۹۴	۸۳/۲۸b	۳۲/۳۸	۳۳۸/۷۴bc	۶۰/۶۸	۷۲۸/۴۶c	۱۲۰۰/۴۸c
روشن	۷/۷۰	۱۰۱/۸۱ab	۳۶/۰۴	۴۷۶/۶۹ab	۵۶/۲۷	۷۴۴/۲۶c	۱۳۲۲/۷۶bc
امید	۸/۸۷	۱۲۱/۴۳ab	۳۷/۸۸	۵۱۸/۷۴a	۵۱/۲۵	۷۲۹/۱۵c	۱۳۶۹/۳۲bc
آزادی	۶/۸۲	۹۷/۴۰b	۲۹/۶۵	۴۲۳/۴۴abc	۶۳/۵۳	۹۰۷/۲۷b	۱۴۲۸/۱۱b
فلات	۷/۵۷	۸۹/۶۹b	۲۸/۸۸	۳۴۲/۱۲c	۶۳/۵۵	۷۵۲/۹۴c	۱۱۸۴/۷۵c
قدس	۸/۱۷	۱۳۶/۱۶a	۲۸/۹۹	۴۸۳/۳۸ab	۶۲/۸۴	۱۰۴۷/۶۰a	۱۶۶۷/۱۴a

مقایسه میانگین‌ها به روش دانکن ($\alpha=0/05$) صورت گرفته و اعداد با حروف مشترک در هر ستون با هم تفاوت معنی‌دار ندارند.

شکل ۱ روند پرشدن دانه را در ارقام مختلف در محیط تنش و عدم تنش خشکی بطور جداگانه نشان می‌دهد وزن خشک دانه در ۱۴ روز بعد از گلدهی یعنی زمان تقریبی شروع پرشدن دانه در رقم امید بطور معنی‌داری کمتر از دو رقم دیگر بود و همین امر باعث شد که علیرغم آهنگ رشد موازی آن با دو رقم دیگر منحنی رشد این رقم بطور قابل توجهی پایین‌تر از دو رقم دیگر قرار گیرد. با توجه به اینکه تاریخ گلدهی براساس میانگین تاریخ گلدهی شش رقم ثبت گردید، وزن اولیه کمتر این رقم ممکن است ناشی از گلدهی دیرتر آن بوده و یا ناشی از اندازه کوچکتر دانه و در نتیجه ظرفیت ژنتیکی کمتر مخزن برای دریافت مواد فتوسنتزی در زمان شروع پرشدن دانه باشد. در شرایط کنترل ۲ رقم امید و فلات در اولین مرحله نمونه‌برداری وزن خشک یکسان داشتند ولی توقف رشد دانه در رقم امید ۳۰ روز بعد از گلدهی و در رقم فلات ۳۶ روز بعد از گلدهی رخ داد، که این امر باعث افزایش معنی‌دار وزن دانه در رقم فلات گردید. در شرایط تنش خشکی سرعت رشد بالاتر رقم فلات در فاصله ۳۰ تا ۳۳ روز بعد از گلدهی نسبت به امید، علیرغم دوره پرشدن مساوی باعث افزایش معنی‌دار وزن دانه این رقم نسبت به دیگری شد بنابراین سرعت بیشتر پرشدن دانه در انتهای رشد همراه با وزن خشک اولیه دانه قبل از شروع پرشدن به نظری‌رسد از عوامل اصلی تفاوت وزن دانه در خوشه در ارقام باشد.

جدول ۵- جدول تجزیه واریانس سرعت و دوره پرشدن دانه تحت شرایط تنش و کنترل رطوبتی ارقام مختلف گندم.

منابع تغییرات	درجه آزادی	سرعت پرشدن دانه	دوره پرشدن دانه
بلوک	۲	۰/۰۰۰۰۴ ^{ns}	۶/۰۰ ^{ns}
رژیم رطوبتی	۱	۰/۰۰۰۰۷*	۲/۰۰ ^{ns}
بلوک*رژیم رطوبتی	۲	۰/۰۰۰۰۹**	۲/۰۰ ^{ns}
رقم	۲	۰/۰۰۰۰۴**	۳۱/۵*
رقم*رژیم رطوبتی	۲	۰/۰۰۰۰۰۸ ^{ns}	۶/۵ ^{ns}
خطا	۸	۰/۰۰۰۰۱	۴/۰۰
ضریب تغییرات	۸/۵۸		۵/۷۱

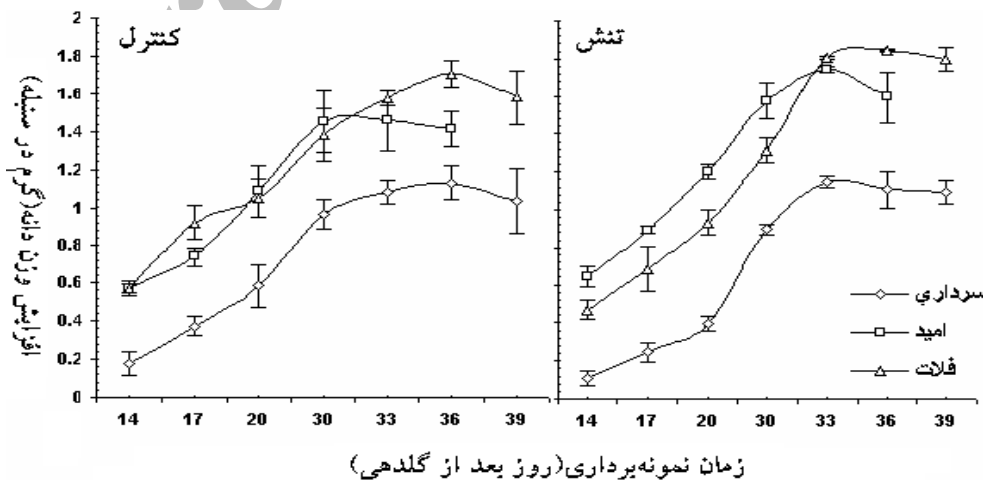
^{ns} - نشان‌دهنده معنی‌دار نبودن. ** - نشان دهنده معنی‌دار بودن در سطح ۰/۰۱. * - نشان دهنده معنی‌دار بودن در سطح ۰/۰۵.

جدول ۶- مقایسه میانگین ارقام مختلف گندم از لحاظ سرعت و دوره پرشدن دانه تحت شرایط تنش و کنترل رطوبتی.

ارقام مختلف	سرعت پرشدن دانه (g/ear.day)	دوره پرشدن دانه (day)
سرداری	۰/۰۲۷c	۳۵/۵ab
امید	۰/۰۴۱b	۳۲/۵b
فلات	۰/۰۴۳a	۳۷/۰۰a

ارقام مختلف	سرعت پرشدن دانه (g/ear.day)	دوره پرشدن دانه (day)
شاهد	۰/۰۳۹a	۳۵/۳۳a
تنش	b/۰/۰۳۵	۳۴/۶۷a

مقایسه میانگین‌ها به روش دانکن ($\alpha=0/05$) صورت گرفته و اعداد با حروف مشترک با هم در هر ستون تفاوت معنی‌دار ندارند.



شکل ۱- روند افزایش وزن دانه در ارقام سرداری، امید و فلات بعد از گلدهی تحت شرایط تنش و کنترل رطوبت. هر یک از نقاط میانگین ۴ تکرار و میله‌های عمودی ± اشتباه معیار میانگین می‌باشند.

نتایج حاصله از بررسی‌های گیاهی و همکاران (۱۹۸۲) و ناس و ریزر (۱۹۷۵) نیز نشان‌دهنده این مطلب بوده که در ارقام مختلف گندم همبستگی پایینی بین سرعت و دوره پرشدن دانه وجود دارد. بهر حال، همبستگی منفی و معنی‌داری بین سرعت و دوره پرشدن دانه نیز گزارش شده است (۲۶). اگلی (۱۹۹۹) کاهش دوره پرشدن دانه همراه با افزایش سرعت پرشدن دانه در شرایط تنش رطوبتی را به عنوان یک پدیده جبرانی در گیاهان زراعی نام برده و نقش آنرا در ثابت نگه داشتن عملکرد دانه در شرایط تنش نسبت به کنترل مورد تاکید قرار داده است. نتایج ضرایب همبستگی بین عملکرد دانه و سرعت و دوره پرشدن دانه نیز رابطه معنی‌داری نشان نداد. نتیجه بدست آمده احتمالاً بیان‌کننده این مطلب است که یکی از دو عامل ذکر شده به تنهایی در شکل‌گیری عملکرد اقتصادی نقش اصلی را نداشته ولی مجموع دو عامل ذکر شده در این امر دخیل هستند (۱۲).

REFERENCES

- احمدی، ع. ۱۳۷۹. اثر خشکی کوتاه مدت بر توزیع مواد پرورده و تقسیم شیمیایی آنها در گندم در مرحله پر شدن دانه. مجله علوم کشاورزی ایران، ۳۱ (۳): ۶۶۵ - ۶۵۵
- سی و سه مرده، ع. ۱۳۸۲. جنبه‌های فیزیولوژیک رشد و عملکرد ارقام گندم در ارتباط با مقاومت به خشکی. پایان نامه دکتری، دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران، ۲۷۸ صفحه.
- Ahmadi, A. & D.A. Baker. 1999. Effects of abscisic acid (ABA) on grain filling processes in wheat. *Plant Growth.Reg.*28:3,187-197.
- Ahmadi, A. & D.A. Baker. 2001a. The effect of water stress on grain filling processes in wheat. *J.Agric.Sci.*136:257-269.
- Ahmadi, A. & D.A. Baker. 2001b. The effect of water stress on the activity of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth.Reg.* 28:(3), 187-197.
- Aspinal, D. 1984. Water deficit in wheat. In: Pearson, C.J.(ed.), *Control of Productivity*. pp 91-125, London, Academic press
- Barlow, E.W.R., G. R. Donovan, & J.W. Lee. 1983. Water relations and composition of wheat ears grown in liquid culture Effect of carbon and nitrogen. *Aust. J. of Plant Physiol.*, 10: 99-108
- Bennett, G.D. & L.D. Incoll. 1992. The potential pre-anthesis and post-anthesis contributions of winter barley. *Ann.Bot.*69:219-225.
- Bishop D.L. & B.G. Bugbee. 1998. Photosynthetic capacity and dry mass partitioning in dwarf and semi-dwarf wheat (*Triticum aestivum L.*). *J. plant. physiol.* 153:5-6.
- Brocklehurst, P.A., J.P. Moss & W. Williams. 1978. Effect of irradiance and water supply on grain development in wheat. *Ann. Applied. Biology.* 90:265-276.
- Brooks, A., C.F. Jenner & D. Aspinal. 1982. Effect of water deficit on endosperm starch granules and on grain physiology of wheat and barley. *Aus.J.Plant.Physiol.*4:423-436.
- Egli, D.B. 1999. *Seed Biology and the Yield of Grain Crops*, CAB International.UK. 149pp.

جدول ۷- روابط همبستگی بین سرعت پرشدن دانه، دوره پرشدن دانه، عملکرد دانه در ارقام مورد مطالعه.

عملکرد دانه (g/m ²)	دوره پرشدن دانه (day)	سرعت پرشدن دانه (g/ear.day)
۱	۱	۱
۰/۱۷	۰/۱۹	۰/۱۹
۰/۰۷	۰/۱۷	۰/۱۷

^{ns} - نشان‌دهنده بی‌معنی بودن ** - نشان‌دهنده معنی‌دار بودن در سطح ۰/۰۱ * - نشان‌دهنده معنی‌دار بودن در سطح ۰/۰۵

نتایج ضرایب همبستگی بین سرعت و دوره پرشدن دانه و عملکرد در جدول ۷- نشان داده شده است. ناس و ریزر (۱۹۷۵) نیز رابطه معنی‌دار بین سرعت و دوره پرشدن دانه مشاهده نکردند و اینگونه نتیجه گرفته‌اند که کاهش یکی از دو عامل ذکر شده می‌تواند بدون افزایش عامل دیگر صورت گیرد.

منابع مورد استفاده

13. Evers , A.D. 1970. Development of endosperm of wheat. *Ann. Bot.* 41:241-248.
14. Fageria, N.K. 1989. Tropical soils and physiological aspects of field crops. EMBRA – PA – CNPAF , Brasilia , Brazil .
15. Fernandez, G. C. 1992. Effective selection criteria for assesing plant stress tolerance. In proceeding of an symposium, Taiwan, 13-16 Aug.by C.G. Kuo, AVRDC.
16. Gebeyehou, G., D. R. Knott & R.J. Baker. 1982. Rate and duration of grain filling in durum wheat cultivars , *Crop Sci.* 22 : 337 – 340.
17. Gent, M.P.N., & R. K. Kiyomoto. 1989. Assimilation and distribution of photoassimilates in winter wheat cultivars differing in harvest index. *Crop Sci.*29: 120-125.
18. Giunta, F., R. Motzo & M. Deidda. 1995. Effect of drought on leaf area development, biomass production and nitrogen uptake of durum wheat grown in a mediterranean environment. *Aust.J.Agric. Res.* 96:99– 111.
19. Johnson.R.R., & D.N. Moss. 1976. Effect of water stress on ¹⁴CO₂ fixation and translocation in wheat during grain filling. *Crop Sci.* 16:697-710.
20. Nagarajan, S., Rane, M. Mahes-wari & P.N. Gembhir. 1999. Effect of post – anthesis water stress on accumulation of dry matter, carbon, nitrogen and their partitioning in wheat varieties differing in drought tolerance. *Crop Sci.* 183: 129 – 136.
21. Nass, H. G. & B. Reiser. 1975. Grain filling period and grain yield relationships in spring wheat. *Canadian.J. Plant Sci.* 55: 675 – 678.
22. Nicolase , M.E. , R.M. Gleadow & M.J. Dalling. 1985. Effect of post-anthesis drought on cell division and starch accumulation in developing wheat grains. *Ann. Bot.* 66:665-672.
23. Panozzo , J.F. & H.A. Eagles. 1999. Rate and duration of grain filling and grain nitrogen accomulation of wheat cultivars grown in different environments. *Aust. J. Agric. Res.* 50: 1007 – 1015.
24. Savin , R. & M.E. Nicolas. 1996. Effect of short periods of drought and high temprature on grain growth and starch accumulation of two malting barley cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* 23:201-210.
25. Schnyder,H. 1993. The role of carbohydrate storage and distribution in the source-sink relation of wheat and barley during grain filling. A review. *New Phytol.*: 123-233
26. Sufield , I. , L.T. Evans , M.G. Cook & I.F. Wardlaw. 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant physiol.* 4:785 – 787.