"مجله علوم زراعي ايران"
جلد نهم، شماره ۱، بهار ۱۳۸۶

واكنش ژنوتيپ‌هاي گندم نان به تنش گرما در مراحل مختلف نمو

Responses of bread wheat genotypes to heat stress at different developmental stages

مهدی علیخانی[۱]، جواد مظفری[۲]، فرخ درویش[۳] و یوسف ارشد۴

چکیده

علیخانی، م.، ج. مظفری، ف. درویش و ی. ارشد. ۱۳۸۵. واكنش ژنوتيپ‌هاي گندم نان به تنش گرما در مراحل مختلف نمو. مجله علوم زراعی ایران. ۹ (۱): ۵۹-۴۵.

تنش گرما در طول مراحل مختلف رشد و نمو، به ویژه مراحل نمو زایشی یکی از مهمترین عوامل محدودکننده عملکرد گندم (*Triticum aestivum L.*) در مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری می‌باشد. در این تحقیق اثرات شوک گرمای ۳۵°C و ۴۰°C در مراحل برجستگی دوگانه مریستم انتهایی ساقه، گرده‌افشانی و پر شدن دانه بر اجزای عملکرد پنج ژنوتیپ انتخاب شده از جرم‌پلاسم گندم بانک ژن گیاهی ملی ایران در شرایط کنترل شده گلخانه و اتاقک رشد (جهت اعمال تنش) بررسی گردید. واکنش ژنوتیپ‌های مورد بررسی نسبت به تنش گرما در مراحل مختلف رشد و نمو متفاوت بود، به طوریکه همه ژنوتیپ‌ها به جز ژنوتیپ KC-4511 نسبت به دمای ۳۵ ±۱ °C به مدت هفت ساعت در روز برای یک دوره پنج روزه در مرحله برجستگی دوگانه تحمل نشان دادند، در حالیکه شوک دمای ۴۰°C در این مرحله باعث از بین رفتن تمامی ژنوتیپ‌ها شد. شوک گرمای ۴۰°C در مرحله گرده‌افشانی باعث کاهش بسیار شدید تعداد دانه در ژنوتیپ‌های اترک، KC-4511 و KC-4512 و موجب عدم تشکیل دانه در ژنوتیپ‌های KC-7732 و KC-7168 گردید. شوک گرمای ۴۰°C در مرحله پر شدن دانه موجب کاهش شدید وزن هر دانه و وزن سنبله در ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی شد، در حالیکه تأثیر معنی‌داری بر تعداد دانه در سنبله نداشت. وزن هر دانه در ژنوتیپ‌های KC-7732 و KC-7168، به ترتیب ۳۸% و ۶۱ % کاهش پیدا کرد. کاهش وزن سنبله نیز از ۳۹% در ژنوتیپ KC-4511 تا ۶۴% در ژنوتیپ KC-7168 متغیر بود. براساس نتایج این تحقیق دوره‌های کوتاه شوک گرما، که احتمال وقوع این نوع تنش نیز در مزارع گندم ایران نیز محتمل است، به طرز آشکاری باعث کاهش پتانسیل عملکرد گندم می شود. نتایج این تحقیق نشان داد که برای اصلاح تحمل به گرما در گندم لازم است علاوه بر ارزیابی و انتخاب در برابر تنش در مرحله پر شدن دانه، به تنوع ژنتیکی گندم‌های ایرانی در واکنش به تنش گرما در مرحله گرده‌افشانی نیز توجه شود، زیرا معمولاً تنش گرما در ایران از این مرحله حساس آغاز می‌گردد.

کلمات کلیدی: تنش گرما، رشد و نمو گندم، اجزاي عملکرد ، تحمل به گرما، تنوع ژنتیکی.

تاریخ دریافت: ۸۶/۲/۲۹
۱ـ دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، واحد علوم و تحقیقات تهران، دانشگاه آزاد اسلامی
۲ـ عضو هیأت علمی، مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر (مکاتبه کننده
۳ـ استاد، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد علوم و تحقیقات تهران
۴ـ عضو هیأت علمی، مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر

مقدمه

تنش گرما در طول مراحل اولیه نمو گیاه و به ویژه در مراحل گرده‌افشانی و پر شدن دانه منجر به کاهش عملکرد و کیفیت گندم (*Triticum aestivum* L.) می‌شود (Hunt *et al.*, 1991; Stone and Nicolas, 1995; Gibson and Paulsen, 1999). تنش گرمای تدریجی[1] تقریباً در هفت میلیون هکتار از مزارع گندم در کشورهای در حال توسعه وجود دارد که بیش از ۵۰ کشور این نوع تنش را در طول دوره‌های رشد و نمو گندم تجربه می‌کنند. ضمن اینکه تنش گرمای انتهای فصل[2] نیز مشکل ۴۰ درصد از مناطق معتدل جهان است که ۳۶ میلیون هکتار را شامل می‌شود (Reynolds *et al.*, 2001). علاوه بر این، سامانه‌های تحقیقات ملی کشاورزی (NARSs[3]) در کشورهای در حال توسعه، تنش گرما در مناطق تولید گندم را به عنوان یکی از مهمترین اهداف تحقیقاتی آن کشورها شناسایی کرده است (Anon, 1995).

مرحله ظهور برجستگی دوگانه[4] مریستم انتهایی ساقه[5] و نمو جنین سنبله، که مصادف با مرحله پنجه‌دهی است، به عنوان اولین فرآیند نمو زایشی غلات شناخته می‌شود و پتانسیل تولید دانه در این مرحله شکل می‌گیرد (Kirby and Appleyard, 1984). تنش در این مرحله تأثیری مستقیم و منفی بر دوره‌های نموی و ویژگی‌های ایجاد شده بعد از این مرحله، به ویژه پتانسیل تولید دانه، دارد (Garcia Del Moral *et al.*, 1991).

دما، طول روز و ژنوتیپ عامل‌های اصلی تأثیرگذار روی رشد و نمو مریستم انتهایی ساقه در گندم بهاره به شمار می‌آیند. دما یکی از مهمترین عواملی است که فرایندهای رشد و نمو را در گندم تحت تأثیر قرار می‌دهد (Kirby and Appleyard, 1984) . در بسیاری از مناطق،تاریخ کاشت نامناسب گندم یکی از علل مواجه شدن زراعت گندم با تنش گرمایی می‌باشد (Rawson, 1993). تعداد گلچه‌های نهایی در گندم‌های دیرکاشت به طور معنی‌داری کمتر از تعداد گلچه‌های گندم‌های کاشته شده در تاریخ کاشت مناسب گزارش شده است که این به دلیل دوره رشد رویشی طولانی‌تر در تاریخ کاشت مناسب بود (Li *et al.*, 2002). از طرفی وقوع دوره‌های کوتاه با دمای زیاد (بیشتر از۳۵°C) در طول دوره پر شدن دانه گندم نیز در مناطقی مانند ایران و استرالیا و آمریکا عادی است (Stone and Nicolas, 1994). این امر در مناطق مهم کشت گندم کشور مانند استان‌های خوزستان، فارس، گلستان، خراسان و بسیاری از استان‌های دیگر کشور موجب ضرر و زیان قابل توجهی می‌شود (رادمهر، ۱۳۷۶).

تنش گرما با کوتاه کردن دوره‌های نموی سبب کاهش در اندازه گیاه و میزان زیست توده می‌گردد (Midmore *et al.*, 1984) . علاوه بر این محققین زیادی افزایش در تنفس گیاه (Berry and Bjorkam, 1980) و کاهش فتوسنتز (Alkhatib and Paulsen, 1984) را به دلیل تنش گرما گزارش نموده‌اند. جلوگیری از تجمع نشاسته در دانه‌های درحال رشد (Jenner, 1991)، کاهش تعداد سنبله در گیاه و تعداد دانه در سنبله و کاهش وزن دانه (Warrington *et al.*, 1977) و تسریع پیری عمومی گیاه (Alkhatib and Paulsen, 1984) نیز در نتیجه تنش گرما اتفاق مي‌افتد که در نهايت منجر به کاهش عملکرد گندم می‌گردد، به طوریکه ۳ تا ۵ درصد کاهش عملکرد گندم به ازای هر درجه افزایش دما به بالای ۱۵°C در گیاهان رشد یافته تحت شرایط کنترل شده گزارش شده که این میزان کاهش در شرایط مزرعه‌ای حتی بیشتر بوده است (Gibson and Paulsen, 1999).

در بررسی‌های متعددی جهت غربال ژنوتیپ‌های متحمل به گرما با استفاده از صفات فیزیولوژیکی مرتبط شامل پایداری غشا در برابر گرما (Fokar *et al.*, 1998)،

1- Continual heat stress
2- Terminal heat stress
3- National Research Agricultural Sytems
4- Double ridge
5- Apical meristem

میزان افت‌دمای پوشش گیاهی(Reynolds *et al.*, 1994)، میزان هدایت روزنه‌ای بـرگ (Reynolds *et al.*, 2001) و سرعت فتوسنتز (Alkhatib and Paulsen, 1984) گزارش گردیـده اسـت. همچنـین مطالعـات زیـادی در زمینـه ارزیـابی تحمـل بـه گرمـا براساس تـأثیر تـنش گرمـا بـر اجـزای عملکـرد در مزرعـه (Ferris *et al.*, 1998)، گلخانـه (Wardlaw *et al.*, 2002) و اتاقـک رشـد (Stone and Nicolas, 1995; Stone and stone, 1998a; Stone and stone, 1998b; Corbellini *et al.*, 1997; Gibson and Paulsen, 1999) صورت گرفته است.

برای ارزیابی اثرات تـنش گرمـا بـر اجـزای عملکـرد گندم و نیز کیفیت آرد گندم از دو روش در محیط‌هـای کنتـرل شـده اسـتفاده شـده اسـت: مطالعـاتی کـه در آن اثـرات تـنش تـدریجی دمـا تـا ۳۰ درجـه سـانتیگراد (Tashiro and Wardlaw, 1990; Wardlaw *et al.*, 1995) مـورد بررسـی قـرار گرفتـه و مطالعـاتی کـه در آن‌هـا از شوک گرما در دامنه ۴۰-۳۵ درجه سانتیگراد (که مـشابه شوک‌های گرمـا در مزرعـه اسـت) استفاده شـده اسـت (Blumenthal *et al.*, 1995; Stone and Nicolas, 1994; Stone and Nicolas, 1995; Stone and stone, 1998a; Stone and stone, 1998b). به طور کلی شـوک گرمـا بـا افـــزایش تـــدریجی دمـــا، افـــزایش ۴ تـــا ۶ درجـــه سـانتیگراد در سـاعت، (Stone and Nicolas, 1994; Stone and Nicolas 1995; Stone and stone, 1998a) و یا بـا افـزایش سـریع از ۱۶ بـه ۴۰°C در طـول ۳۰ دقیقـه، (Stone and Nicolas, 1995; Stone and stone, 1998a) اعمال شده است. لازم به ذکـر اسـت کـه خـسارت‌هـای گزارش شده ناشی از گرما در مزرعه به مراتـب بـالاتر از تنش گرمای مشابه در محیط‌های کنترل شده بـوده اسـت (مرور شده به وسیله Gibson and Paulsen, 1999).

با وجود اینکه ایـران از جملـه کـشورهایی اسـت کـه بسیاری از مناطق مهم کـشت گنـدم آن بـا تـنش گرمـای انتهـای فـصل (بـه ویـژه دوره‌هـای کوتـاه دمـای بـالا) مواجـه مـی‌شـود (Dupont and Altenbach, 2003 و رادمهر، ۱۳۷۶)، مطالعات جهت ارزیابی تنش گرما و نیز تلاش‌های اصـلاحی بـرای انتخـاب در جهـت تحمـل بـه گرما، به میـزان بـسیار کمـی انجـام شـده اسـت. افـزایش تدریجی دمـای کـره زمـین در سـال‌هـای اخیـر بـه دلیـل افـزایش CO_2 موجـود در جـو، افـزایش جمعیـت و نیـز طـرح‌هـای ملـی جهـت خودکفـایی محـصول گنـدم در کشور بر اهمیت مطالعات بیشتر در زمینه تحمل بـه تـنش گرما می‌افزایـد. در ایـن تحقیـق اثـرات شـوک گرمـا در مراحل مختلف نمو مورد بررسی قرار گرفته است.

مواد و روش‌ها

چهار ژنوتیپ گندم بهاره از کلکـسیون گنـدم بانـک ژن گیاهی ملی ایران که قبلاً در آزمایش‌های مـشاهده‌ای مزرعـه‌ای ارزیـابی تحمـل بـه تـنش گرمـا انتخـاب شـده بودنـد، شـامل ژنوتیـپ‌هـایKC-4511، KC-4512 و KC-7168 (متحمـل بـه گرمـا) و ژنوتیـپ KC-773 (نیمه حساس به گرما) (ارشد و عبادوز، ۱۳۸۱)، به همراه رقم تجارتی اترک، که به عنوان رقم متحمل به گرمـا در مرکز بین‌المللی تحقیقـات ذرت و گنـدم (CIMMYT[1]) آزاد شده است، برای این آزمایش انتخاب شـدند. بـرای این منظور تعداد ده بـذر از هـر ژنوتیـپ در مخلـوط ۱:۱ خـاک بـرگ غنـی شـده و ماسـه بـادی در گلـدان‌هـای پلاستیکی به حجم ۳/۵ لیتر در گلخانه بانـک ژن گیـاهی ملی ایران در تاریخ ۲۶ بهمن سال ۱۳۸۳ در کرج کاشـته شد. از آنجایی که خـاک بـرگ مـورد استفاده بـا مـواد معدنی مورد نیاز گیاه غنی شده بود تنها در مراحـل سـاقه رفتن و آبستنی به گیاهان کود ازت به میزان یک گرم در هر گلدان داده شد.یک هفته پس از ظهور گیاهچه‌ها پنج گیاهچه یکنواخت انتخاب و بقیه حذف شدند. در هر دو شرایط محیطی تنش و نرمال، آبیاری به طور مرتب انجام شد تا از وقوع تنش خشکی جلوگیری شود. ژنوتیپ‌های مورد بررسی برای هر محیط در قالب یـک طـرح کـاملاً

1- International Maize and Wheat Improvement Center = CIMMYT

تصادفی با سه تکرار اجرا شد که هر تکرار شامل یک گلدان با پنج گیاه بود.

برای شرایط بدون تنش، گیاهان از ابتدا تا انتهای دوره نمو در شرایط مطلوب گلخانه (۲۵/۱۶°C) (شب/ روز) و حدود ۶۰ درصد رطوبت رشد یافتند. برای اعمال شوک گرمای ۳۵°C در مرحله برجستگی دوگانه، نمو جوانه رشد در هر ژنوتیپ به طور مرتب و یک روز در میان با تشریح جوانه (Kirby and Appleyard, 1984) انجام شد. بدین منظور تکرارهای اضافی برای هر تکرار در نظر گرفته شد. بدین طریق گیاهان با ظهور اولین برجستگی دوگانه (شکل ۱) انتخاب شده و به اتاقک های رشد با دمای ۳۰°C انتقال یافتند. پس از یک ساعت دمای این اتاقک ها به ۳۵°C و رطوبت نسبی در حدود ۸۰ درصد می‌رسید. گیاهان به مدت هفت ساعت در روز و در مجموع پنج روز در این دما نگهداری شدند. گیاهان پس از دریافت تنش روزانه به شرایط بدون تنش گلخانه باز گردانده می‌شدند. برای بررسی اثرات تنش گرمایی در مرحله گرده‌افشانی با مشاهده اولین بساک روی سنبله، گیاهان به اتاقک رشد با دمای ۳۰°C که پس از یک ساعت به‌۴۰°C می‌رسید انتقال یافتند. این تیمار چهار ساعت در روز و در یک دوره پنج روزه اعمال شد. همانند مرحله اول گیاهان پس از اعمال تنش در هر روز به شرایط بدون تنش گلخانه باز گردانده شدند. برای بررسی اثرات تنش گرما در مرحله پر شدن دانه، تیمار تنش گرمای ۴۰ درجه سانتیگراد، ۱۰ روز پس از پایان گرده‌افشانی همانند مرحله گرده‌افشانی اعمال شد. پس از رسیدگی کامل صفات مربوط به مراحل نموی و صفات مربوط به عملکرد شامل تعداد سنبلچه (میانگین تعداد سنبلچه موجود در هر سنبله)، تعداد دانه (میانگین تعداد دانه در هرسنبله)، وزن هر دانه (میانگین وزن دانه هر سنبله تقسیم بر تعداد دانه در هر سنبله)، وزن دانه در هر سنبله (میانگین وزن دانه‌های هر سنبله)، دوره رشد رویشی (تعداد روز از کاشت تا تشکیل برجستگی دوگانه)،

0.2 mm scale bar شاخص ۰/۲ میلی متر می باشد

شکل ۱- مریستم ساقه گندم در انتهای مرحله برجستگی ساده و آغاز مرحله برجستگی دوگانه، گیاهان در این مرحله به اتاقک رشد ۳۵°C انتقال داده شدند

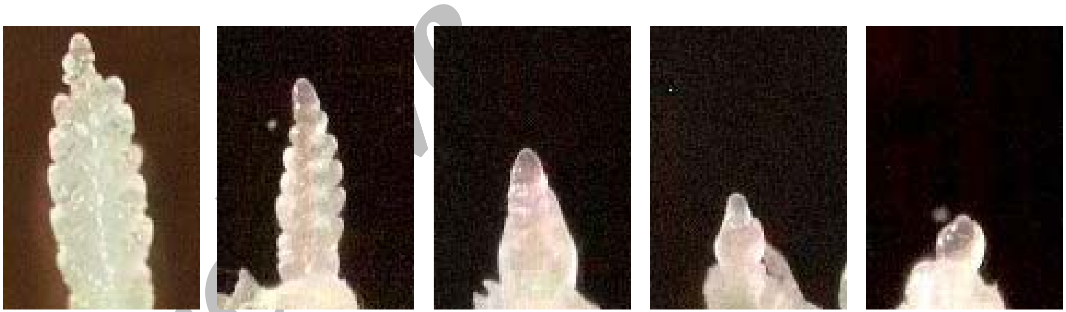
Fig. 1. Wheat shoot apex at late single ridge and early double ridge stages, when the plants were transferred to the growth chamber with 35ºC temperature

دوره رشـد زایـشی (تعـداد روز از شـروع مرحلـه برجستگی دوگانه تا رسیدگی کامل)، دوره پر شدن دانـه (تعداد روز از پایان گرده‌افشانی تـا زمانیکـه گیـاه کـاملاً خشک شـده و رنـگ سـبزی در آن بـاقی نمانـده باشـد) ارتفاع گیاه (فاصله از سطح خـاک تـا انتهـای سـنبله) در گیاهان تنش دیده و تنش ندیده یادداشت‌بـرداری شـد و واکنش ژنوتیپ‌هـا در دو شـرایط محیطـی رشـد مقایـسه شده و با تجزیه واریانس مرکب برای هر صفت، تجزیه و تحلیل آماری صورت گرفت.

تجزیـه واریـانس سـاده و مرکـب اثـرات تیمارهـا و محیط‌ها بر صفات مورد بررسـی بـا اسـتفاده از نـرم‌افـزار SAS در سطوح ۰/۰۱ و ۰/۰۵، تجزیه رگرسیون گـام بـه گـام در سه مرحلـه بـا اسـتفاده از نـرم‌افـزار SPSS 12 و مقایـسه میـانگین در مرحلـه برجـستگی دوگانـه بـا روش دانکن در سطح ۵ درصد با استفاده از نرم‌افـزار SPSS 12 انجام شد.

نتایج و بحث

مقایسه ژنوتیپ‌های مورد بررسی گنـدم از نظـر ورود به مراحل نمو زایشی (مرحله گذر از فاز رویـشی بـه فـاز زایشی که با مـشاهده اولـین برجـستگی دوگانـه مریـستم انتهـایی سـاقه مـشخص مـی‌شـود)، نـشانگر وجـود تنـوع ژنتیکی قابل ملاحظه‌ای بود (شکل ۲). تـشریح و مقایـسه آغــازه ســاقه ۳۰ روز پــس از ســبز شــدن نــشان داد در حالیکـه ژنوتیـپ KC-7732 هنـوز در مرحلـه رویـشی بـود در ژنوتیـپ KC-4511 آغـازه‌هـای سـنبلچه و گلـوم نیـز تـشکیل شـده بودنـد. اثـر تـنش‌هـای اعمـال شـده در مراحـل برجـستگی دوگانـه، آغـاز طویـل شـدن، گـرده‌افـشانی و پـر شـدن دانـه بـر روی صـفات ارزیـابی شـده، پـس از انجـام تجزیـه واریـانس مرکـب داده‌هـا در دو محـــیط تـــنش و بـــدون تـــنش (مطلـــوب) و مقایسه میانگین صفات مرتبط بـا عملکـرد مـورد بررسـی قرار گرفت.



KC-4512 KC-4511 Atrak KC-7168 KC-7732

0.2 mm scale bar شاخص ۰/۲ میلی‌متر می‌باشد

شکل ۲- تنوع ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر رشد و نمو ۳۰ روز پس از سبز شدن

Fig. 2. Variation of wheat genotypes for the rate of development in 30 days after emergence

الف: تنش گرمـای C° ۳۵ و C° ۴۰ در مرحلـه برجـستگی دوگانه

معنـی‌دار شـدن اثـر ژنوتیـپ بـرای تمـام صـفات اندازه‌گیری شده مرتبط با عملکرد و برهمکنش ژنوتیـپ و محیط برای صفات طول ساقه، دوره نمو زایشی، تعداد سنبلچه در سنبله و تعداد دانه در سنبله در تجزیه واریانس مرکـب اثـر تـنش گرمـای C°۳۵ در مرحلـه برجـستگی دوگانه (جدول ۱) نشان داد که گندم‌های مـورد بررسـی از نظر این صفات تفاوت معنی‌دار داشتند، عـلاوه بـر آن واکنش آن‌ها در محیط‌های تنش و بدون تـنش متفـاوت است. ضمن اینکه این تنش بر صفات وزن هر دانـه، وزن دانه در هـر سـنبله و ارتفـاع بوتـه تـأثیر معنـی‌دار داشـت.

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب برای صفات در دو محیط تنش و بدون تنش در مرحله برجستگی دوگانه در دمای° C ۳۵

Table 1. Combined analysis of variance for yield related traits under normal and heat stress of 35ºC at double ridge stage

صفت Trait	Source of variation	منابع تغییر	درجه آزادی Degree of freedom	میانگین مربعات Mean square	F	ضریب تغییرات Coefficient of variation
طول دوره رشد رویشی	Environment (E)	محیط	1	0.13	0.12	2
Vegetative duration	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	1.03		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	561.2	502**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	1.63	1.46	
	E	خطای آزمایشی	16	1.12		
طول دوره رشد زایشی	Environment (E)	محیط	1	5.63	3.25	2.43
Reproductive duration	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	1.73		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	398.8	105.6**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	20.2	536**	
	E	خطای آزمایشی	16	3.78		
تعداد روز تا ظهور سنبله	Environment (E)	محیط	1	2.13	2	1.84
Days to flowering	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	1.06		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	528.4	304.9**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	16.21	6.39**	
	E	خطای آزمایشی	16	1.73		
تعداد سنبلچه در سنبله	Environment (E)	محیط	1	0. 3	0.13	6
Spikelets per spike	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	2.27		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	26.2	32.41**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	4.47	5.53**	
	E	خطای آزمایشی	16	0.81		
تعداد دانه در سنبله	Environment (E)	محیط	1	4.03	0.19	9.6
Grains per spike	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	20.87		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	141.7	25.9**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	27.5	6.6**	
	E	خطای آزمایشی	16	4.2		
وزن هر دانه	Environment (E)	محیط	1	0.09	30**	13
Single grain weight	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	0.003		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	0.309	18.15**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	0.042	2.5	
	E	خطای آزمایشی	16	0.017		
وزن دانه در هر سنبله	Environment (E)	محیط	1	65.3	6.66**	11
Grain weight per spike	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	9.81		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	63.4	7**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	7.3	0.81	
	E	خطای آزمایشی	16	9.06		
ارتفاع بوته	Environment (E)	محیط	1	85	4.27*	7.4
Plant height	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	19.9		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	1445.1	57.6**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	63.2	2.52	
	E	خطای آزمایشی	16	25.08		

* and **: Significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

* و ** : به ترتیب معنی دار در سطوح ۰/۰۵ و ۰/۰۱ .

مقایسه میانگین صفات (جدول ۲) نشان داد در اثر این تنش تعداد سنبلچه در هیچ کدام از ژنوتیپ‌های مورد بررسی کاهش معنی‌دار نداشت ولی تعداد دانه در ژنوتیپ اترک کاهش معنی‌دار نشان داد. وزن هر دانه و وزن دانه هر سنبله نیز جز در ژنوتیپ KC-4511 در دیگر ژنوتیپ‌ها با کاهش معنی‌دار همراه نبود. اعمال تنش در مرحله برجستگی دوگانه باعث پژمردگی برگ‌ها و ضعیف شدن گیاه در ژنوتیپ KC-4511 شد. به نظر می‌رسد صدمه وارده در این مرحله باعث کاهش پتانسیل عملکرد در این گیاه و در نتیجه کاهش وزن هر دانه و وزن دانه در هر سنبله شد. تنش ابتدایی به عنوان کاهش دهنده پتانسیل عملکرد گزارش شده است (Stone and Nicolas, 1995). به طور کلی طول دوره رشد زایشی در اثر تنش گرما تغییر معنی‌داری در داخل ژنوتیپ‌ها نشان نداد، ولی با این وجود صفت تعداد روز تا سنبله رفتن در رقم اترک کاهش معنی‌دار و در ژنوتیپ‌های KC-7732 و KC-7168 افزایش معنی‌دار نشان داد. تنش گرما در این مرحله باعث توقف نسبی در رشد و نمو ژنوتیپ KC-7732 شد که پس از اتمام دوره تنش گیاه به رشد طبیعی خود ادامه داد. احتمالاً این توقف در رشد باعث افزایش تعداد روز تا سنبله رفتن شد. ضمن اینکه کاهش ارتفاع ساقه در این ژنوتیپ نیز احتمالاً از این توقف ناشی شده است. در این مرحله تنش گرمای ۴۰°C باعث خشک شدن کلیه گیاهان شد.

مطالعات انجام شده قبلی در رابطه با تنش در این مرحله به سه گروه کلی طبقه‌بندی می‌شود: مطالعاتی که در آن‌ها تأثیری از تنش گرما در این مرحله بر رشد و نمو گیاهان مشاهده نشد (Owen, 1971)، تحقیقاتی که

جدول ۲- میانگین صفات مختلف در دو شرایط تنش ۳۵°C و بدون تنش در مرحله برجستگي دوگانه

Table 2- Mean of yield related traits under normal and heat stress of 35ºC conditions at double ridge stage

صفت Trait		شرایط رشد Growth condition		ژنوتیپ Genotype KC-7732	KC-7168	KC-4512	KC-4511	Atrak	میانگین Mean
Vegetative duration	طول دوره رويشي (روز)	Normal	عادي	45.3	41	25	25.3	32	33.72
		Stress	تنش	47.3	40.7	24.7	24	30	33.34
Reproductive duration	طول دوره زايشي (روز)	Normal	عادي	75	77	61	57	64.5	66.9
		Stress	تنش	77	80	59	57	64	67.4
Spikelets per spike	تعداد سنبلچه در سنبله	Normal	عادي	13	16	14	13	18	14.8
		Stress	تنش	11	15	15	15	17	14.6
Grains per spike	تعداد دانه در سنبله	Normal	عادي	20	20	21	20	35	23.2
		Stress	تنش	18	19	24	23	27*	22.2
Grain weight per spike (mg)	وزن دانه هرسنبله	Normal	عادي	800.8	540	610	630	750	666.16
		Stress	تنش	730.2	510	570	440*	610	572.04
Days to spiking (day)	روز تا سنبله رفتن (روز)	Normal	عادي	85	71	66	64	68	70.8
		Stress	تنش	88*	76*	66	64	64*	71.6
Plant height (cm)	ارتفاع بوته (سانتي متر)	Normal	عادي	85	85	56	63	55	68.8
		Stress	تنش	76*	87	57	62	50	66.4

* : تفاوت معني دار بر اساس آزمون دانكن در سطح ۵% بين دو محيط

*: Significant at 0.05 probability level, based on Duncan Multiple Range Test, between two environments

در آن‌ها تنش گرما باعث تغيير در مدت زمان پيدايش گل‌آذين شد ولی تأثيری بر تعداد سنبلچه نداشت (Lucas, 1971) و آزمايش‌هايی که در آن‌ها تنش گرما در اين مرحله باعث کاهش تعداد سنبلچه گرديد (Rahman and Wilson, 1978). اين تفاوت و اختلاف درنتايج گزارش شده به ميزان واکنش‌پذيری ژنوتيپ‌های انتخابی نسبت داده شده است (Rahman and Wilson, 1978).با وجوداينکه ژنوتيپ‌های KC-4511 و KC-7732 پاسخ نسبی به اين تنش دادند ولی عدم تأثير قابل توجه تنش گرمای ۳۵ °C در اين آزمايش ممکن است به ژنوتيپ‌های مورد بررسی و واکنش‌پذيری نسبتاً پايين آن‌ها نسبت به تنش گرما در اين مرحله مربوط باشد. از طرفی رطوبت بالای ايجاد شده در اتاقک رشد نيز ممکن است از اثرات تنش گرما کاسته باشد.

ب: شوک گرمای ۴۰°C در مرحله گرده‌افشانی

تجزيه واريانس مرکب اثرات شوک گرمای ۴۰°C در مرحله گرده‌افشانی نشان‌دهنده تأثير کاملاً معنی‌دار اين تنش بر صفات مختلف مرتبط با عملکرد دانه بود (جدول ۳). در اثر شوک گرما در اين مرحله تعداد دانه با کاهش بسيار شديدی روبرو شد (جدول ۴) بطوريکه ژنوتيپ‌های KC-7732 و KC-7168 دانه‌ای تشکيل ندادند و ديگر ژنوتيپ‌ها نيز به ميزان بسيار کمی توليد دانه کردند. بالاترين تعداد دانه تشکيل شده در ژنوتيپ

جدول ۳- تجزيه واريانس مرکب اثرات تنش گرماي ۴۰°C در مرحله گرده‌افشانی

Table 3. Combined analysis of variance for yield related traits under heat stress at anthesis stage

صفت Trait	Source of variation	منابع تغيير	درجه آزادی DF	ميانگين مربعات Mean square	F	ضريب تغييرات CV
تعداد دانه در سنبله Grains per spike	Environment (E)	محيط	1	3307	67.9**	13
	Rep./ E	تکرار داخل محيط	4	48.7		
	Genotype (G)	ژنوتيپ	4	90.6	4.81**	
	G * E	ژنوتيپ× محيط	4	167	8.91**	
	E	خطای آزمايشی	16	18.8		
وزن هر دانه Single grain weight	Environment (E)	محيط	1	4	13.3**	16
	Rep./ E	تکرار داخل محيط	4	0.3		
	Genotype (G)	ژنوتيپ	4	0.03	0.47	
	G * E	ژنوتيپ× محيط	4	0.2	2.38	
	E	خطای آزمايشی	16	0.08		
وزن دانه در هر سنبله Grain weight per spike	Environment (E)	محيط	1	2780	146.3**	11
	Rep./ E	تکرار داخل محيط	4	19		
	Genotype (G)	ژنوتيپ	4	43	6.26**	
	G * E	ژنوتيپ× محيط	4	76	11.09**	
	E	خطای آزمايشی	16	7		
دوره پر شدن دانه Grain filling duration	Environment (E)	محيط	1	2066	386.8**	3.5
	Rep./ E	تکرار داخل محيط	4	5.3		
	Genotype (G)	ژنوتيپ	4	103	3.5*	
	G * E	ژنوتيپ× محيط	4	304	10**	
	E	خطای آزمايشی	16	29.5		

* and **: Significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively

* و ** : به ترتيب معنی دار در سطح ۰/۰۵ و ۰/۰۱ .

KC-4511 مشاهده شد که میانگین این صفت در این ژنوتیپ به طور متوسط ۶/۷ دانه در هر سنبله بود. وزن هر دانه و وزن دانه هر سنبله نیز همانند تعداد دانه با کاهش بسیار شدید همراه بودند. کاهش شدید تعداد دانه و عملکرد سنبله در اثر شوک گرما در مرحله گرده‌افشانی قابل انتظار بود، زیرا وقوع دمای زیاد در طول دوره گرده‌افشانی موجب کاهش شدید تلقیح گل‌ها می‌گردد که احتمالاً این پدیده به دلیل مرگ گرده‌ها و یا صدمه دیدن فعالیت آن‌ها است که به دنبال آن عملکرد دانه در بوته گندم به طور اساسی کاهش می‌یابد (Ferris *et al.*, 1998). دوره پر شدن دانه (تعداد روز از پایان گرده‌افشانی تا زمانیکه گیاه به طور کامل خشک شود) نیز با کاهش قابل توجهی همراه بود. نکته قابل توجه اینکه بالاترین درصد کاهش در طول این دوره در ژنوتیپ‌های KC-7732 (۴۶ درصد) و KC-7168 (۶۵ درصد) که دانه‌ای تشکیل نداده بودند مشاهده شد. کمترین درصد کاهش نیز در ژنوتیپ KC-4512 (۱۸ درصد) دیده شد.

جدول۴- میانگین صفات مربوط به عملکرد در شرایط بدون تنش و تنش ۴۰°C در مرحله گرده‌افشانی

Table 4. Mean of yield related traits under normal and heat stress of 40°C conditions at anthesis stage

صفت Trait	شرایط رشد Growth condition		KC-7732	KC-7168	KC-4512	KC-4511	Atrak	میانگین Mean
			Genotype ژنوتیپ					
تعداد دانه در سنبله Grains per spike	Normal	عادی	20	21.7	20.7	16.3	39	23.5
	Stress	تنش	0	0	5	6.7	1	2.5
	Reduction percent	درصد کاهش	100	100	76	59	98	87
وزن هر دانه Single grain weight (mg)	Normal	عادی	36.9	28.2	26.2	28.1	24.5	28.8
	Stress	تنش	0	0	26.4	11.8	39.5	15.5
	Reduction percent	درصد کاهش	100	100	0	58	0	52
وزن دانه هر سنبله Grain weight per spike (mg)	Normal	عادی	740	610	550	560	950	682
	Stress	تنش	0	0	130	80	10	44
	Reduction percent	درصد کاهش	100	100	76	83	99	92
دوره پر شدن دانه Grain filling duration (days)	Normal	عادی	55	57	39	42	44	47
	Stress	تنش	19	31	32	26	34	28
	Reduction percent	درصد کاهش	65	46	12	48	23	39

ج: شوک گرمای ۴۰°C در مرحله پر شدن دانه

براساس نتایج تجزیه مرکب واریانس، اثرات شوک گرمای ۴۰°C در مرحله پر شدن دانه که ۱۰ روز پس از پایان گرده‌افشانی اعمال شد (جدول ۵) تأثیر معنی‌داری بر تعداد دانه در سنبله نداشت. تحقیقات قبلی نشان داد که تنش گرمای تدریجی حدود ۳۰°C تا حدود هشت روز بعد از گرده‌افشانی باعث از بین رفتن دانه نیز می‌شود، ولی بعد از این دوره که دانه شکل گرفته دمای بالا موجب کاهش در تعداد دانه نمی‌شود (Tashiro and Wardlaw, 1990). شوک گرما در این مرحله همانند مرحله گرده‌افشانی اثرات کاملاً معنی‌دار بر روی صفات وزن هر دانه، وزن دانه در هر سنبله و طول دوره پر شدن دانه داشت (جدول ۵). ضمن اینکه اثر ژنوتیپ در تمامی صفات و اثر متقابل ژنوتیپ × محیط در صفت طول دوره پر شدن دانه معنی‌دار شد. شوک گرما در این مرحله به میزان بسیار زیادی وزن هر

دانه و وزن دانه در هر سنبله را کاهش داد و موجب چروکیدگی و بدشکلی دانه‌ها شد (جدول ۶). درصد کاهش وزن هر دانه از ۳۸ درصد (در ژنوتیپ KC-7732) تا ۶۱ درصد (در ژنوتیپ KC-7168) و درصد کاهش وزن دانه در هر سنبله از ۳۹ درصد (در ژنوتیپ KC-4511) تا ۶۴ درصد (در ژنوتیپ KC-7168) متفاوت بود. در مراحل اولیه پرشدن دانه، وزن هر دانه بیشترین حساسیت رابه تنش گرمادارد(Stone and Nicolas,1995; Gibson and Paulson, 1999).

از طرف دیگر در محیط‌های مشابه با محیط‌های مزرعه‌ای و همراه با دمای بسیار بالا (حدود ۳۵ تا ۴۰ درجه سانتیگراد) در طول مرحله پرشدن دانه، ماده خشک به طور اساسی در قسمت‌های مختلف گیاه تحت تأثیر قرار می‌گیرد (Corbelini *et al.*, 1997). در تحقیق دیگری تنش گرما در مراحل اولیه وزن هر دانه را در ژنوتیپ حساس ۲۱ درصد و در ژنوتیپ متحمل ۱۴ درصد کاهش داد (Stone and Nicolas, 1995). همچنین درصد کاهش وزن هر دانه پس از پنج روز تیمار گرما، که مشابه این آزمایش بود، برای ژنوتیپ حساس ۲۳ درصد و برای ژنوتیپ متحمل ۱۱ درصد بود (Stone and Stone, 1998b). در تحقیق دیگری عملکرد دانه ۷۸ درصد و وزن هر دانه ۲۹ درصد در دمای ۳۵/۲۰°C (شب/ روز)، از ۱۰ روز پس از گرده‌افشانی، کاهش یافت (Gibson and Paulsen,1999). زمانیکه دما در طول مراحل حیاتی پرشدن دانه به طور ناگهانی به مدت چهار روز افزایش یافت (۳۳ تا ۴۰°C)، عملکرد دانه ۲۳ درصدکاهش یافت (Stone and Nicolas, 1994). بنابراین کاهش شدید حدود ۵۰ درصد وزن هر دانه قابل انتظار بود. درصد کاهش وزن دانه هر سنبله در این آزمایش بین ۶۴ درصد (در ژنوتیپ KC-7168) تا ۴۹ درصد (در ژنوتیپ KC-4511) متغیر بود. این میزان بالای درصد کاهش، بیشتر مشابه با درصد کاهش عملکرد دانه در آزمایش گیبسون و پالسن (Gibson and Paulsen, 1999) بود که محیط تنش را مشابه با شرایط مزرعه‌ای ساخته بودند. ضمن اینکه کاهش وزن دانه هر سنبله بیشتر ناشی از کاهش وزن هر دانه بود. بعضی از محققین کاهش عملکرد دانه تحت شرایط شوک گرما را با عدم توانایی گیاه برای جابجایی و تبدیل محصولات فتوسنتزی به نشاسته تحت این شرایط مربوط دانسته‌اند (*Jenner*, 1991). تأثیرپذیری متفاوت ژنوتیپ‌ها از تنش گرما در رابطه با صفات وزن هر دانه و وزن سنبله نشانگر ضرورت توجه به این صفات در غربالگری برای تحمل تنش گرما می‌باشد و از طرف دیگر نشانگر امکان‌پذیر بودن انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به تنش گرما است.

همانند مرحله گرده‌افشانی، طول دوره پر شدن دانه کاهش زیادی داشت. در این مرحله کمترین کاهش طول دوره پر شدن دانه در ژنوتیپ KC-4511 (۲۶ درصد) و بالاترین درصد کاهش در ژنوتیپ KC-7168 (۶۵ درصد) مشاهده شد. به طور کلی دوره پرشدن دانه در همه ژنوتیپ‌ها در اثر تنش گرما در مراحل گرده‌افشانی و پرشدن دانه کاهش پیدا کرد، که این نتیجه قبلاً هم در تنش‌های گرمایی تدریجی (Tashiro and Wardlaw, 1990) و هم در شوک گرما (Stone and Nicolas, 1995) به دست آمده بود. ضمن اینکه تغییرات حاصل از تنش گرما در دوره پرشدن دانه، عامل اصلی در کاهش وزن هر دانه شناخته می‌شود و تفاوت‌های ژنوتیپی در زمینه تحمل گرما در رابطه با عملکرد دانه، ناشی از تفاوت‌های ژنوتیپی در سرعت و دوره پرشدن دانه تشخیص داده شده است (Stone and Nicolas, 1995). در تحقیق حاضر نیز ژنوتیپ‌هایی که کاهش وزن دانه کمتری داشتند کاهش در دوره پرشدن دانه کمتری نیز نشان دادند. به عنوان مثال ژنوتیپ KC-7168 حساس‌ترین ژنوتیپ در هر دو صفت طول دوره پرشدن دانه و وزن دانه در هر سنبله بود و ژنوتیپ KC-4511 در هر دو صفت مذکور بالاترین تحمل را نشان داد.

جدول ۵- تجزیه واریانس مرکب اثرات تنش ۴۰°C بر اجزاي عملکرد در مرحله پر شدن دانه

Table 5. Combined analysis of variance for yield related traits under heat stress of 40°C at grain filling stage

صفت Trait	منابع تغییر Source of variation		درجه آزادی DF	میانگین مربعات Mean square	F	ضریب تغییرات CV
تعداد دانه در سنبله Grains per spike	Environment (E)	محیط	1	12.03	0.94	12
	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	12.77		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	565.2	23.78**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	32.6	1.37	
	E	خطای آزمایشی	16	23.8		
وزن هر دانه Single grain weight	Environment (E)	محیط	1	1.48	246.6**	9
	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	0.006		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	0.135	9.94**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	0.005	0.814	
	E	خطای آزمایشی	16	0.014		
وزن دانه در هر سنبله Grain weight per spike	Environment (E)	محیط	1	0.744	186**	14
	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	0.004		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	0.104	6.56**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	0.036	0.109	
	E	خطای آزمایشی	16	0.016		
دوره پر شدن دانه Grain filling duration	Environment (E)	محیط	1	2358	649.6**	6
	Rep./ E	تکرار داخل محیط	4	3.63		
	Genotype (G)	ژنوتیپ	4	136.7	10.51**	
	G * E	ژنوتیپ× محیط	4	224.2	17.24**	
	E	خطای آزمایشی	16	13		

* and **: Significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively

* و ** : به ترتیب معنی دار در سطح ۰/۰۵ و ۰/۰۱ .

جدول۶- میانگین صفات مربوط به عملکرد در شرایط بدون تنش و تنش ۴۰°C در مرحله پر شدن دانه

Table 6. Mean of yield related traits under normal and heat stress of 40°C at grain filling stage

صفت Trait	شرایط رشد Growth condition		ژنوتیپ Genotype					میانگین Mean
			KC-7732	KC-7168	KC-4512	KC-4511	Atrak	
تعداد دانه در سنبله Grains per spike	Normal	عادی	20	21.7	20.7	16.3	39	23.5
	Stress	تنش	15	19.7	22	19	43	23.7
	Reduction percent	درصد کاهش	25	0	0	9	0	6.8
وزن هر دانه Single grain weight (mg)	Normal	عادی	36.9	28.2	26.2	28.1	24.5	28.8
	Stress	تنش	22.7	11.1	14.2	14.8	10.7	14.7
	Reduction percent	درصد کاهش	38	61	46	47	56	49.6
وزن دانه در هر سنبله Grain weight per spike (mg)	Normal	عادی	740	610	550	560	950	682
	Stress	تنش	340	220	310	340	470	336
	Reduction percent	درصد کاهش	54	64	44	39	51	50.4
دوره پر شدن دانه Grain filling duration (days)	Normal	عادی	55	57	39	42	44	47
	Stress	تنش	31	20	27	31	27	27
	Reduction percent	درصد کاهش	44	65	31	26	39	41

جهت تعیین سهم صفات مورد بررسی بر صفت وزن دانه در هر سنبله در شرایط تنش، تجزیه رگرسیون گام به گام در شرایط تنش در مراحل برجستگی دوگانه، گرده‌افشانی و پر شدن دانه انجام شد (جدول ۷). بدین منظور از داده‌های به دست آمده در زمان رسیدگی کامل ژنوتیپ‌ها استفاده شد. در شرایط تنش در مرحله برجستگی دوگانه وزن هر دانه اولین صفتی بود که وارد مدل شد و به تنهایی ۶۵ درصد از تغییرات وزن سنبله را توجیه کرد. صفت بعدی وارد شده به مدل، تعداد دانه هر سنبله بود که در مجموع ۹۷ درصد از تغییرات وزن سنبله را توجیه کردند. در شرایط تنش در مرحله گرده‌افشانی تعداد دانه به عنوان اولین صفت وارد مدل شد و توجیه کننده ۸۲ درصد از تغییرات وزن دانه در هر سنبله بود. با توجه به اینکه تنش گرما باعث کاهش شدید تعداد دانه در سنبله در مرحله گرده‌افشانی (به طور میانگین ۸۷ درصد) شد، این نتیجه قابل توجیه است. در مرحله پر شدن دانه، تعداد دانه در سنبله و وزن هر دانه به ترتیب ۵۷ و ۳۹ درصد (در مجموع ۹۶ درصد) از تغییرات وزن دانه در هر سنبله را توجیه کردند که نشان‌دهنده اهمیت هر دو صفت مذکور جهت حفظ عملکرد تحت شرایط تنش گرما در مرحله پر شدن دانه می‌باشد. قبلاً همبستگی بسیار بالا (۰/۹۶) بین وزن سنبله با تعداد دانه گزارش شده است (Warrington *et al.*, 1977).

جدول ۷- تجزیه رگرسیون گام به گام مربوط به عملکرد سنبله تحت شرایط تنش ۳۵°C در مراحل برجستگي دوگانه، گرده‌افشاني و دوره پر شدن دانه

Table 7. Stepwise regression analysis for spike yield under treatment of heat stress of 35°C at double ridge, anthesis and grain filling stages

شرایط رشد growth condition	شماره گام		معادله رگرسیونی	R^2
تنش گرما در مرحله برجستگی دوگانه	Fierst step	اول	Y = 0.156 + 16.99 (SGW)	0.647
Heat stress at double ridge stage	Second step	دوم	Y = - 0.566 + 21.76 (SGW) + 0.025 (GNS)	0.971
تنش گرما در مرحله گرده افشانی	Fierst step	اول	Y = 0.007 + 0.017 (GNS)	0.817
Heat stress at anthesis stage	Second step	دوم	Y = - 0.001 + 0.015 (GNS) + 2.28 (SGW)	0.880
تنش گرما در مرحله پر شدن دانه	Fierst step	اول	Y = 129 + 0.008 (GNS)	0.571
Heat stress at grain filling stage	Second step	دوم	Y = -0.19 + 0.12 (GNS) + 16.19 (SGW)	0.960

وزن سنبله = Y ، تعداد دانه در سنبله = GNS ، وزن هر دانه = SGW

Y = Spike dry weight, GNS= No. of grain spike^{-1}, SGW = Single grain weight

مزارع گندم در بسیاری از مناطق جهان از جمله قسمت‌هایی از ایالات متحده امریکا، استرالیا، مکزیک، هند و ایران در معرض دوره‌های کوتاه دمای بسیار بالا قرار گرفته و خسارت می‌بینند (Dupont and Altenbach, 2003). نتایج این آزمایش نشان‌دهنده وجود تنوع ژنتیکی خوبی در واکنش گندم‌های مورد بررسی در برابر این تنش بوده، بنابراین، با توجه به غنای زیاد منابع ژنتیکی گندم در کلکسیون بانک ژن گیاهی ملی ایران یافتن ژنوتیپ‌های سازگار با محیط‌های همراه با تنش گرما امکان‌پذیر می‌باشد و غربال پیشرفته ژنوتیپ‌های متحمل به گرما با به کارگیری روش‌های ترکیبی ارزیابی تحمل به گرما در مراحل مختلف نمو که در این تحقیق و تحقیقات قبلی ارائه شده است، می‌تواند با نتایج امیدبخشی همراه باشد.

سپاسگزاری

این تحقیق به صورت بخشی از طرح تحقیقاتی شماره ۷۸۳۹۳-۱۲-۱۰۰ بخش تحقیقات ژنتیک و ذخایر توارثی گیاهی و بانک ژن گیاهی ملی ایران، مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر اجرا گردید.

منابع مورد استفاده

References

ارشد، ی. و غ. عبادوز.۱۳۸۲. بررسی اثرات تنش گرما بر روی توده‌های گندم موجود در بانک ژن. گزارش نهایی طرح تحقیقاتی، مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج.

رادمهر، م. ۱۳۷٦. تأثیر تنش گرما بر فیزیولوژی رشد و نمو گندم. انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد. ۲۰۱ صفحه.

Al-Khatib, K. and G. M. Paulsen. 1984. Mode of high temperature injury to wheat during grain development Plant Physiol., 61: 363-368.

Anon. 1995. CIMMYT/NARS Consultancy on ME1 Bread Wheat Breeding. Wheat Special Report No. 38. CIMMYT Int. Mexico, D. F.

Berry, J. and O. Bjorkam. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. Plant Physiol., 3: 491-532.

Blumenthal, C., F. Bekes, P. W. Gras, E. W. R. Barlow and C. W. Wrigley. 1995. Identification of wheat genotypes tolerant to effects of heat stress on grain quality. American Association of Cereal Chemists. 72: 539-544.

Corbellini, M., M. G. Canevar, L. Mazza, M. Ciaffi, D. Lafiandra and B. Borghi. 1997. Effect of duration and intensity of heat shock during grain filling on dry matter and protein accumulation, technological quality and protein composition in bread and durum wheat. Aust. J. Plant Physiol., 24: 245-260.

Dupont, F. M. and S. B. Altenbach. 2003. Molecular and biochemical impacts of environmental factors on wheat grain development and protein synthesis. Cereal Sci., 38: 133-146.

Ferris, R., R. H. Ellis, T. R. Wheeler and P. Hadley. 1988. Effect of high temperature stress at anthesis on grain yield and biomass of field-grown crops of wheat. Annals of Botany, 82 : 631-639.

Fokar, M., H. T. Nguyen and A. Blum. 1998. Heat tolerance in spring wheat. I. Genetic variability and heritability of cellular thermotolerance. Euphytica, 104: 1-8.

Garcıa del Moral, L. F., J. M. Ramos, M. B. Garcıa Del Moral and P. Jimenez-Tejada. 1991. Ontogenetic approach to grain production in spring barley based on path-coefficient analysis Crop Sci., 31: 1179-1185.

Gibson, L. R. and G. M. Paulsen. 1999. Yield components of wheat grown under temperature stress during reproductive growth. Crop Sci. 39: 1841-1846.

Hunt, L. A., G. van der Poorten and S. Pararajasingham. 1991. Post anthesis temperature effects on duration and rate of grain filling in some winter and spring wheats. Can. J. Plant Sci., 71: 609-617.

Jenner, C. F. 1991a. Effects of exposure of wheat ears to high temperature on dry matter accumulation and carbohydrate metabolism in the grain of two cultivars. II. Carry-over effects. Aust. J. Plant Physiol., 18: 179-190.

Kirby, E. J. and M. Appleyard, 1984. Cereal development guide. Arable Unit., National Agriculture Centre, Stone Leigh, Kenilworth, England.

Li, C., W. Cao and T. Dai. 2001. Dynamic characteristics of floret primordium development in wheat. Field Crops Res. 71: 71-76.

Lucas, D. 1971. Effects of the environment on morphogenesis of the shoot apex in wheat. Ph.D. Thesis, Univ. of Adelaide. Australia.

Midmore, D. J., P. M. Cartwright and R. A. Fischer. 1984. Wheat in tropical environments. II. Crop growth and grain yield. Field Crops Res., 8: 207-227.

Owen, P. C. 1971. Responses of semi-dwarf wheat to temperatures representing a tropical dry season. 11. Extreme temperatures. *Exp. Agric.,* 7: 43-7.

Rahman, M. S. and J. H. Wilson. 1978. Determination of spikelet number in wheat. III. Effect of varying temperature on ear development. *A*ust. J. Agric. Res., 29: 459-67.

Rawson, H. M. 1993. Radiation effects on rate of development in wheat growth under different photoperiods and high and low temperature. Aust. J. Plant Physiol., 20: 719-727.

Reynolds, M. P., M. Balota, M. I. B. Delgado, I. Amani and R. A. Fischer. 1994. Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. Aust. J. Plant Physiol., 21: 717-30.

Reynolds, M. P., J. I. Ortiz-Montasterio and A. McNab. 2001. Application of physiology in Wheat Breeding. CIMMYT, Mexico, D. F., Mexico.

Stone, P. J. and M. E. Nicolas. 1994. Wheat cultivars vary widely in their responses of grain yield and quality to short periods of post-anthesis heat stress. Aust. J. Plant Physiol., 21: 887-900.

Stone, P. J. and M. E. Nicolas. 1995. Comparison of sudden heat stress with gradual exposure to high temperature during grain filling in two wheat varieties differing in heat tolerance. I. Grain growth. Aust. J. Plant Physiol., 22: 935-944.

Stone, P. J. and M. E. Stone. 1998a. Comparison of sudden heat stress with gradual exposure to high temperature during grain filling in two wheat varieties differing in heat tolerance. II. Fractional protein accumulation. Aust. J. Plant Physiol., 25: 1-11.

Stone, P. J. and M. E. Stone. 1998b. The effect of duration of heat stress during grain filling on two wheat varieties in heat tolerance: grain growth and fractional protein accumulation. Aust. J. Plant Physiol. 25: 13-20.

Tashiro, T. and I. F. Wardlaw. 1990. The effect of high temperature at different stages of ripening on grain set, grain weight and grain dimensions in the semi-dwarf wheat 'Banks'. Ann. Bot. (London), 65: 51-61.

Wardlaw, I. F., L. Moncur and J. W. Patrick. 1995. The response of wheat to high temperature following anthesis. II. Sources accumulation and metabolism by isolated kernels. Aust. J. Plant Physiol., 22: 399-407.

Wardlaw, L. F., C. Blumenthal, O. Larroque and C. Wrigely. 2002. Contrasting effects of heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. Funct. Plant Biol., 29: 25-34.

Warrington, I. J., R. L. Dunstone and L. M. Green. 1977. Temperature effects at three developmental stages on yield of the wheat ear. Aust. J. Agric. Res., 28: 11-27.

Responses of wheat genotypes to heat stress at different developmental stages

Alikhani[1], M., J. Mozaffari[2], F. Darvish[3] and Y. Arshad[4]

ABSTRACT

Alikhani, M., J. Mozaffari, F. Darvish and Y. Arshad. 2007. Responses of wheat genotypes to heat stress at different developmental stages. Iranian Journal of Crop Sciences. 9(1): 45-59.

Heat stress during crop developmental stages, particularly in reproductive phase, is considered a major factor reducing wheat yield in tropical and subtropical regions of the world. The effect of heat shock on yield components of five selected spring wheat genotypes was studied. The heat shock of 35°C and 40°C were imposed during double ridge, anthesis and grain filling stages under controlled environments (greenhouse and growth chamber). Genotypes responded differently to heat stress during all three stages. All genotypes except genotype KC-4511 were tolerant to heat stress of 35°C at double ridge stage of the shoot apex, while all genotypes examined were killed by the heat shock of 40°C at this stage. Heat shock of 40°C at anthesis dramatically reduced the number of grains per spike in genotypes Atrak, KC-4511 and KC-4512, while no kernel was produced in genotypes KC-7168 and KC-7732. Heat shock of 40°C at grain filling stage caused serious loss of grain weight and spike weight; however, it didn't have any significant effect on the number of grains per spike. Grain weight was reduced by 38% in genotype KC-7732 and 61% in genotype KC-7168. Spike weight reduction ranged from 39% in genotype KC-4511 to 64% in genotype KC-7168. According to the results of this research short periods of heat shock which may occur in wheat growing areas of Iran, could substantially reduce the wheat yield. Results reported here implies that in a wheat breeding program for heat tolerance, necessary attention should also be paid to genotypic variation for heat tolerance at anthesis stage, in addition to the grain filling stage, because heat stress, usually, takes place from anthesis stage in Iran.

Key words: Heat stress, Wheat development, Yield components, Heat tolerance, Genotypic variation.

Received: May, 2007

1- Former MSc. Student, Science and Research Unit, Islamic Azad University, Tehran, Iran.
2- Faculty member, Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran (Corresponding author)
E-mail address: jmozafar @ yahoo.com)
3- Professor, Science and Research unit, Islamic Azad University, Tehran, Iran.
4- Faculty member, Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran.