"مجله علوم زراعی ایران"
جلد دوازدهم، شماره ۴ زمستان ۱۳۸۹

اثر تنش خشکی انتهای فصل بر خصوصیات فیزیولوژیک و روابط منبع و مخزن در دو رقم گندم نان (*Triticum aestivum* L.)

The effect of terminal water stress on physiological cahracteristics and sink-source relations in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars

محسن سعیدی[۱]، فواد مرادی[۲]، علی احمدی[۳]، روشنک سپهری[۴]، گودرز نجفیان[۵] و اکبر شعبانی[۶]

چکیده

سعیدی، م. ف. مرادی، ع. احمدی، ر. سپهری، گ. نجفیان و ا. شعبانی. ۱۳۸۹. اثر تنش خشکی انتهای فصل بر خصوصیات فیزیولوژیک و روابط منبع و مخزن در دو رقم گندم نان (*Triticum aestivum* L.). **مجله علوم زراعی ایران. ۱۲ (۴) ۴۰۸-۳۹۲.**

در مناطق خشک و نیمه خشک مانند ایران وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف رشد دانه و کاهش شدید عملکرد دانه ارقام مختلف گندم از مسائل شناخته شده تولید این محصول می‌باشد. این تحقیق در راستای مطالعه اثر تنش خشکی در مرحله تقسیم سلولی و پرشدن دانه‌ها بر خصوصیات فیزیولوژیک مرتبط با قدرت منبع و مخزن در مراحل مختلف رشد دانه دو رقم گندم نان مرودشت و زاگرس (به ترتیب حساس و متحمل به تنش خشکی انتهای فصل) اجرا شده است. این تحقیق در سال ۱۳۸۶ شرایط گلخانه در پژوهشکده بیوتکنولوژی (کرج) و پردیس کشاورزی دانشگاه تهران و به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا شد. تیمارهای آزمایشی شامل تنش خشکی (۵۰ درصد ظرفیت مزرعه) در ۱۴ روز اول پس از گرده افشانی و آبیاری مجدد (مرحله اول)، آبیاری عادی در ۱۴ روز اول و سپس قطع آب تا پایان آزمایش (مرحله دوم) و تیمار شاهد بودند. نتایج نشان داد که در تیمار شاهد عملکرد دانه، زیست‌توده، وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله رقم مرودشت به طور معنی‌داری بیشتر از رقم زاگرس بود. هر دو سطح تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار این صفات در هر دو رقم شدند، ولی مقدار کاهش در رقم مرودشت شدیدتر بود و بیشترین کاهش درتنش خشکی از زمان ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک مشاهده شد. علی‌رغم کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، محتوای کلروفیل a وb و پروتئین محلول برگ پرچم تحت هر دو سطح تنش خشکی مورد بررسی، درتیمار شاهد و تنش خشکی میزان این صفات در برگ پرچم رقم زاگرس بطور معنی‌داری بیشتر بود. اکسین و آبسزیک بیشترین غلظت را در دانه‌های در حال رشد، به ترتیب ۷ و ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی داشتند. تیمار تنش خشکی در مرحله تقسیم سلولی به ترتیب موجب کاهش میزان اکسین و افزایش معنی‌دار میزان اسید آبسزیک دانه‌های هر دو رقم شد. تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه موجب افزایش معنی‌دار غلظت اسید آبسزیک در دانه هر دو رقم شد. با توجه به نتایج به دست آمده به نظر می رسد که مرحله پرشدن دانه نسبت به مرحله تقسیم سلولی، مرحله مهم‌تری در شکل‌گیری عملکرد دانه باشد و اعمال تنش خشکی در این مرحله نسبت به مرحله تقسیم سلولی، عملکرد دانه را به طور معنی‌دارتری کاهش می‌دهد. به نظر می‌رسد که تنش خشکی در مرحله تقسیم سلولی از طریق کاهش میزان اکسین و افزایش میزان اسید آبسزیک باعث کاهش تقسیم سلولی، و در مرحله پرشدن دانه، از طریق میزان اسید آبسزیک و کاهش فعالیت‌های آنزیمی و کاهش دوره پرشدن دانه، موجب کاهش عملکرد دانه می‌شود.

واژه‌های کلیدی: ایندول استیک اسید، آبسزیک اسید، تقسیم سلولی، تنش خشکی، فتوسنتز و گندم.

تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۷/۲۸ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۸/۱۱/۷

۱- استادیار دانشکده کشاورزی، دانشگاه رازی
۲- استادیار پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: foadmoradi@yahoo.com)
۳- دانشیار پردیس دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران
۴- پژوهشگر پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی
۵- استادیار موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر
۶- عضو هیات علمی موسسه دیم سرارود

Archive of SID
www.SID.ir

مقدمه

در مناطق با آب و هوای مدیترانه‌ای (مانند قسمت اعظم مناطق ایران)، تنش خشکی عمدتاً در طول دوره رشد دانه گندم حادث شده و موجب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه می‌شود. کاهش عملکرد دانه گندم، اساساً به دلیل کاهش رشد (Gan and Amasino, 1997)، مقدار کلروفیل (Brevedan and Egli, 2003)، پروتئین محلول (Rodríguez *et al.*, 2002)، هدایت روزنه‌ای (Liang *et al.*, 2002) و فتوسنتز (Brenner and Cheikh, 1995) برگ‌ها گزارش شده است. تنش خشکی از مرحله گرده‌افشانی تا رسیدگی از طریق تشدید پیری برگ‌ها، کاهش دوره رشد و کاهش سرعت پرشدن دانه سبب کاهش میانگین وزن دانه و کاهش عملکرد دانه می‌شود (Royo *et al.*, 2000).

در هنگام بروز تنش خشکی، سهم نسبی محدودیت روزنه‌ای در کاهش فتوسنتز، وابسته به میزان تنش خشکی است. لیانگ و همکاران (Liang *et al.*, 1997) نشان دادند که کاهش فعالیت‌های بیوشیمیایی فتوسنتزی در تنش خشکی، بیشتر به علت کاهش هدایت روزنه‌ای و در نتیجه کاهش غلظت گازکربنیک در محیط کلروپلاست می‌باشد. برابر بودن میزان فتوسنتز در گیاهان تحت تنش خشکی و شاهد، هنگامی که برگ‌ها در معرض مقدار بالای گازکربنیک قرار داده شدند، از شواهد قابل توجه اهمیت محدودیت روزنه‌ای در زمان بروز تنش خشکی است (Ahmadi and Baker, 1998). اگرچه اکثر پژوهشگران، بسته شدن روزنه گیاهانی که در معرض تنش خشکی قرار گرفته‌اند را عامل اصلی کاهش ظرفیت فتوسنتزی می‌دانند، اما آرتمیوس و کوفیدیس (Artemios and Kofidis, 2002) گزارش کردند که هنگام تنش خشکی عوامل روزنه‌ای، عوامل اصلی کاهنده فتوسنتز نیستند. همچنین گزارش شده است که کاهش سرعت فتوسنتز در طول دوره تنش خشکی ممکن است صرف‌نظر از تاثیر عوامل روزنه‌ای به علت کاهش فعالیت رابیسکو (Lal and Edwards, 1996)، جلوگیری از واکنش‌های فتوشیمیایی (Valladares and Pearcy, 1997) و یا کاهش محتوی کلروفیل برگ (Reddy *et al.*, 2004) باشد.

یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2002) نشان دادند که تنش خشکی باعث افزایش غلظت اسید آبسزیک و کاهش سیتوکینین در برگ‌ها، ساقه‌ها و ریشه‌ها می‌شود. ژای و همکاران (Xie *et al.*, 2004) مشاهده کردند که سرعت فتوسنتز خالص و پروتئین محلول برگ پرچم گندم، بعد از گلدهی و با شروع پدیده پیری کاهش می‌یابد، و محلول‌پاشی اسید آبسزیک پس از گلدهی این شیب کاهشی را تسریع می‌کند.

یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2003) مشاهده کردند که در برنج شکل‌گیری دانه‌های کوچک و در نتیجه کاهش عملکرد دانه، ارتباط مستقیمی با پایین بودن غلظت هورمون‌های اکسین و اسید آبسزیک در این دانه‌ها دارد. دیویس (Davies, 1995) گزارش داد که اکسین قادر است تقسیم سلولی را همانند سیتوکینین و یا در مشارکت با آن تحریک کند و غلظت بالای اکسین در دانه‌ها، می‌تواند منجر به تولید بیشتر سیتوکینین در دانه‌های در حال رشد گردد. برنر و چیک (Brenner and Cheikh, 1995) گزارش کردند که در مرحله پرشدن دانه‌ها، غلظت اکسین در دانه‌های درحال رشد به حداکثر رسیده و در تنظیم پرشدن دانه نقش اساسی دارد. در گندم، ژای و همکاران (Xie *et al.*, 2003) نشان دادند که افزایش میزان داخلی اسید آبسزیک در مرحله تقسیم سلولی، همبستگی منفی با تقسیم سلولی و در نتیجه اندازه مخزن دارد. علی‌رغم اثرات منفی غلظت‌های بالای اسید آبسزیک در مرحله تقسیم سلولی بر روی میزان نهایی نشاسته موجود در دانه‌های گندم، در

Archive of SID

www.SID.ir

گزارش‌های متعدد بین افزایش غلظت اسید آبسزیک در ابتدای مرحله پرشدن دانه (مرحله رشد خطی دانه) و افزایش میزان نشاسته همبستگی مثبت و معنی‌دار دیده شده است (Yang *et al.*, 2003). علی‌رغم مطالعات صورت گرفته هنوز هم در مورد نقش اسید آبسزیک در تنظیم رشد دانه و مشخص شدن نحوه تغییرات غلظت این تنظیم کننده رشد، نیاز به تحقیقات بیشتر است.

این پژوهش به منظور بررسی اثر خشکی بر عملکرد و اجزای آن، غلظت هورمون های اکسین و اسید آبسزیک در دانه‌ها (مخزن) و تغییرات برخی از مؤلفه‌های فیزیولوژیک مرتبط با قدرت منبع (برگ پرچم) به تفکیک در مرحله تقسیم سلولی [۱۴ روز اول پس از گرده افشانی، مرحله اول)] و پرشدن دانه‌ها [۱۴ روز دوم پس از گرده افشانی، (مرحله دوم)] در دو رقم متحمل و حساس به تنش خشکی گندم به اجرا گذاشته شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در آذرماه سال ۱۳۸۶در گلخانه گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی دانشگاه تهران کشت و کلیه اندازه‌گیری‌ها در پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی صورت گرفت. میزان نور گلخانه ۷۵۰ تا ۹۰۰ میکرومول فوتون بر متر مربع، رطوبت نسبی ۴۵ تا ۶۵ درصد و دمای گلخانه ۱۸/۲۴ (روز/ شب، ۳ ±) درجه بود. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار اجرا شد. دو رقم گندم شامل زاگرس (متحمل به تنش خشکی انتهای فصل، پتانسیل عملکرد پایین) و مرودشت (حساس به تنش خشکی انتهای فصل، با پتانسیل عملکرد بالا) و رژیم‌های رطوبتی عبارت بودند از تنش خشکی از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی و سپس آبیاری مجدد و حفظ رطوبت در ظرفیت مزرعه تا پایان رشد (مرحله اول)، تنش خشکی از روز ۱۴ بعد از گرده‌افشانی تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک (مرحله دوم) و تیمار شاهد (بدون تنش). بذور ارقام مورد بررسی در گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۱۶/۵ سانتیمتر و ارتفاع ۱۵ سانتیمتر و حاوی ۲/۱ کیلوگرم خاک ضدعفونی شده که شامل ترکیبی از خاک مزرعه و ماسه با نسبت ۲:۱ بودند، کشت شدند. از مرحله سه برگی به بعد کلیه گلدان‌ها به مدت ۴۰ روز به منظور بهاره‌سازی به بیرون از گلخانه منتقل شدند. بعد از گذشت ۴۰ روز گلدان‌ها به گلخانه منتقل شدند و با تنک کردن بوته‌ها، تعداد پنج بوته در هر گلدان باقی گذاشته شد. درحالیکه گلدان‌ها در تیمار شاهد از طریق آبیاری منظم در محدوده ظرفیت زراعی نگهداری می‌شدند، در تیمارهای تنش خشکی، رطوبت گلدان‌های بوسیله توزین مداوم (دو بار در روز) در حد ۵۰ درصد ظرفیت مزرعه نگهداری شدند. به منظور تصحیح میزان رطوبت گلدان‌ها، پس از شروع تیمارهای تنش خشکی، هر پنج روز یک بار، در تعدادی از گلدان‌های اضافی، بوته‌ها از خاک خارج و پس بدست آوردن میانگین وزنی آنها از وزن گلدان‌ها کم گردید. برای اندازه‌گیری عملکرد بیولوژیک و اقتصادی و اجزای آن (تعداد دانه در هر سنبله و وزن هزار دانه) در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی در سطح هر تیمار، از دو گلدان (۱۰ بوته) جداگانه استفاده شد. از طریق تقسیم عملکرد اقتصادی بر عملکرد بیولوژیک، شاخص برداشت نیز محاسبه شد.

پس از یک هفته ازشروع گرده‌افشانی، هر هفت روز یک بار (به مدت ۴۲ روز) از هر کرت آزمایشی سه گلدان به طور تصادفی انتخاب شد. در این گلدان‌ها، دانه‌ها به وسیله پنس از سنبله جدا شده و بلافاصله در فویل‌های آلومینیومی در نیتروژن مایع منجمد شدند. برگ پرچم نیز همزمان در فویل‌های آلومینیومی جداگانه‌ای گذاشته و در نیتروژن مایع قرار داده شدند.سپس، نمونه‌ها از نیتروژن مایع خارج

www.SID.ir

و در فریزر ۷۰- درجه سانتی‌گراد تا زمان اندازه‌گیری، نگهداری شدند. برای تعیین محتوای کلرفیل a، b و نسبت کلروفیل a/b برگ پرچم ارقام مورد مطالعه طبق روش آرنون (Arnon, 1975) و اشرف و همکاران (Ashraf *et al.*, 1994) کلروفیل با استفاده از استون ۸۰ درصد در دمای ۴ درجه سانتیگراد استخراج و میزان جذب نور عصاره با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر (Varian 300 Scan, USA) در طول موج‌های ۶۶۳ و ۶۴۵ اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری پروتئین‌های محلول به روش بردفورد (Bradford, 1976) انجام گردید. برای استخراج پروتئین‌های محلول برگ پرچم، از بافر تریس اسید کلریدریک و برای رنگ آمیزی از کوماسی برلیانت بلو جی استفاده شد. تمامی مراحل استخراج و رنگ‌آمیزی در دمای۴ درجه سانتیگراد و میزان جذب نور محلول بدست آمده با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر، در طول موج ۴۹۵ نانومتر، تعیین گردید. اندازه‌گیری همزمان سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای با استفاده از دستگاه LCA-4, UK انجام گرفت. به این منظور قسمت میانی برگ‌های پرچم مورد استفاده قرار گرفت و عدد دستگاه بعد از گذشت ۴۵ ثانیه ثبت گردید. اندازه‌گیری‌ها در فاصله ساعت ۱۲-۱۰ صبح انجام شد. برای استخراج، خالص سازی و اندازه‌گیری اکسین و اسید آبسزیک در دانه‌های در حال رشد در مراحل مختلف بعد از گلدهی از روش کلن و همکاران (Kelen *et al.*, 2004) با اصلاحات استفاده شد. محلول حاصل از عصاره گیری با استفاده از دستگاه HPLC (Knauer, Gremany) با استفاده از ستونC18 و شدت جریان ۰/۸ میلی‌لیتر در ثانیه و حلال استیک اسید ۰/۱ نرمال و متانول ۸۰ درصد با درجه HPLC به نسبت ۵۰:۵۰ تجزیه و غلظت اکسین و اسید آبسزیک با استفاده از غلظت‌های مختلف استانداردهای این دو ماده اندازه گیری شد. محاسبات آماری با استفاده از نرم افزارهای SAS، MSTATC و Minitab و مقایسات میانگین بوسیله روش LSD انجام شدند.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از مقایسه میانگین‌های عملکرد دانه نشان داد که عملکرد دانه رقم مرودشت در تیمار شاهد به طور معنی‌داری بیشتر از رقم زاگرس بود (جدول ۱). اعمال تیمارهای مختلف تنش خشکی در مرحله اول و دوم پر شدن دانه، به طور معنی‌داری موجب کاهش عملکرد دانه رقم مرودشت (به ترتیب ۵۷/۴ و ۶۱/۹ درصد) در مقایسه با رقم زاگرس (به ترتیب ۱۴/۱ و ۳۰/۱ درصد) گردید، و برخلاف تیمار شاهد، در هر دو سطح تنش خشکی عملکرد دانه رقم زاگرس بیشتر از رقم مرودشت بود (جدول ۱). بنابراین اگرچه رقم مرودشت دارای پتانسیل عملکرد بالاتری در تیمار شاهد بود و از رطوبت خاک در این شرایط استفاده بهتری نمود، اما در مقایسه با رقم زاگرس پایداری عملکرد پایین‌تری داشته و کاشت آن خصوصاً در مناطقی که احتمال بروز تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه وجود دارد، نیاز به بررسی دقیق تری دارد.

ظرفیت ذخیره‌سازی دانه‌ها در غلات در مراحل اولیه رشد دانه (یک تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی) مشخص می‌گردد (Zhang and John, 2005). در این دوره زمانی تقسیم سلولی و رشد سلول‌های آندوسپر می انجام می‌شود و نهایتاً پتانسیل اندازه دانه شکل می‌گیرد (Brevedan and Egli, 2003). بروز تنش خشکی در این دوره از طریق کاهش تقسیم سلولی و در نتیجه کاهش ظرفیت ذخیره‌ای دانه‌ها، موجب کاهش عملکرد می‌شود (Wang *et al.*, 1999)، اما تنش خشکی در مرحله دوم رشد دانه (۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی به بعد) عملکرد دانه را از طریق کاهش ذخیره‌سازی مواد پرورده در دانه‌ها کاهش می‌دهد(Blum and Ebercon, 1976). در این

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۱- مقایسه میانگین اثر متقابل رقم× تنش خشکی بر عملکرد دانه، زیست توده، شاخص برداشت، تعداد و وزن هزار دانه ارقام گندم مرودشت و زاگرس در تیمارهای تنش خشکی

Table 1. Mean comparison of effect of Genotype × Drought stress on grain yield, biomass, harvest index, 1000 grain weight in Marvdasht and Zagros wheat cultivars in drought stress treatments

		عملکرد دانه Grain yield (g.plant^{-1})		عملکرد زیست توده Biomass (g.plant^{-1})		شاخص برداشت (درصد) Harvest Index		وزن هزار دانه 1000 grainl weight (g)		تعداد دانه در سنبله Grain.spike^{-1}	
Treatments	تیمارهای آزمایشی	مرودشت Marvdasht	زاگرس Zagros	مرودشت Marvdasht	زاگرس Zagros	مرودشت Marvdasht	زاگرس Zagros	مرودشت Marvdasht	زاگرس Zagros	مرودشت Marvdasht	زاگرس Zagros
Control	شاهد	2.26 a	1.56 b	3.58 a	2.85 b	63.0 a	55.6 a	42.3 a	40.0 a	56.4 a	36.9 d
Drought stress at cell division	تنش در مرحله تقسیم سلولی	0.99 d	1.24 c	2.38 de	2.65 c	41.7 cd	50.6 b	21.1 c	39.0 a	47.1 c	31.9 e
Drought stress at grain filling	تنش در مرحله پرشدن دانه	0.86 e	1.09 d	2.23 e	2.43 d	38.8 d	44.6 c	16.1 d	31.9 b	53.5 b	34.0 e
Percent reduction compare to control	درصد کاهش نسبت به شاهد										
At cell division stage	در مرحله تقسیم سلولی	57.4	14.1	33.5	7.02	33.8	15.1	50.1	2.5	16.5	13.6
At grain filling stage	در مرحله پر شدن دانه	61.9	30.1	37.7	14.7	38.4	25.2	61.9	20.3	5.14	7.8

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند، براساس آزمون LSD تفاوت معنی‌داری ندارند

Means in each column followed by similar letter(s) are not significantly different using LSD test

Archive of SID

www.SID.ir

پژوهش کاهش شدیدتر عملکرد هر دو رقم گندم در تیمارتنش خشکی در مرحله دوم نشان داد که مرحله پر شدن دانه در ارقام مورد بررسی نقش مهم‌تری در شکل‌گیری دانه ها داشته و بروز تنش در این دوره، عملکرد دانه را با شدت بیشتری کاهش داده است.

دلیل کاهش کمتر عملکرد دانه در مرحله اول (تقسیم سلولی) نسبت به مرحله دوم (پرشدن دانه)، احتمالاً بخاطرکاهش همزمان فتوسنتز جاری و انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای موجود در ساقه به دانه‌های در حال رشد بوده که تاحدی جبران کاهش عملکرد ناشی از کاهش دوره رشد دانه را نموده است. درحالیکه در مرحله پرشدن دانه، تنش خشکی تاثیر منفی بیشتری بر دوره رشد دانه‌ها داشته، بطوری‌که تحریک انتقال مجدد مواد پرورده به دانه‌های در حال رشد هم نتوانست کاهش وزن دانه را جبران کند. روشن شدن نقش مواد پرورده ذخیره شده در ساقه و تاثیر آن بر عملکرد دانه نیاز به بررسی بیشتری دارد.

عملکرد زیست‌توده رقم مرودشت در تیمار شاهد به طور معنی‌داری بیشتر از رقم زاگرس بود (جدول ۱). اعمال هر دو سطح تیمارتنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار زیست‌توده در ارقام گندم مورد بررسی شد. درصد کاهش عملکرد زیست توده در مرحله اول و دوم اعمال تنش خشکی نسبت به شاهد، همواره در مورد رقم حساس مرودشت (به ترتیب ۳۳/۵ و ۳۷/۷ درصد) بسیار بیشتر از رقم متحمل زاگرس (۷/۰۲ و ۱۴/۷ درصد) بود (جدول ۲).

شاخص برداشت هر دو رقم مرودشت و زاگرس در تیمار شاهد تفاوت معنی‌داری نداشتند (جدول ۱). اعمال تنش خشکی در هر دو مرحله، موجب کاهش معنی‌دار شاخص برداشت هر دو رقم شد. درصد کاهش شاخص برداشت در تیمارهای تنشی مراحل اول و دوم نسبت به شاهد در رقم مرودشت (به ترتیب ۳۳/۸ و ۳۸/۴ درصد) بطور معنی داری بیشتر از رقم زاگرس (به ترتیب ۱۵/۱ و ۲۵/۲ درصد) بود (جدول ۱). در هر دو رقم، اعمال تیمارتنش خشکی در مرحله پرشدن دانه بیشترین تاثیر منفی را شاخص برداشت گذاشت. ممکن است کاهش شاخص برداشت در این آزمایش، به علت شدت تنش خشکی بوده و گیاهان حتی در طول شب نیز قادر به جبران رطوبت از دست رفته خود شده و فرآیند فتوسنتز در طول روز نتوانسته به حالت عادی برگردد که با یافته های یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2004) مطابقت دارد. بیشترین کاهش شاخص برداشت (۲۵/۲ درصد در رقم زاگرس و ۳۸/۴ درصد در رقم مرودشت)، زمانی دیده شد که تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه اعمال گردید. به نظر می‌رسد وقتی که تنش خشکی در مرحله اول اعمال گردید، تحریک انتقال مجدد مواد، باعث کاهش کمتر شاخص برداشت نسبت در مرحله دوم شده است.

از آنجایی که زمان اعمال تنش خشکی بعد از گلدهی بود، تعداد سنبله و تعداد پنجه‌های غیر بارور تغییر معنی‌داری نداشتند. در غلات تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه دو جزء مهم عملکرد دانه می‌باشند. در تیمار شاهد، وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله رقم حساس مرودشت به طور معنی‌داری بیشتر از رقم متحمل زاگرس بود (جدول ۱). وزن هزار دانه و تعداد دانه بیشتر در سنبله رقم مرودشت از عوامل اصلی بالاتر بودن عملکرد این رقم نسبت به رقم زاگرس در تیمار شاهد بودند. اعمال تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار وزن هزار دانه هر دو رقم شد، اما میزان کاهش آن در رقم حساس مرودشت به مراتب بیشتر از رقم متحمل زاگرس بود. بیشترین درصد کاهش وزن هزار دانه نسبت به شاهد در رقم متحمل زاگرس (۲۰/۳ درصد) که به مراتب کمتر از کاهش ۶۱/۹ درصدی رقم حساس مرودشت بود و زمانی این کاهش شدیدتر دیده شد که خشکی در مرحله دوم (پرشدن دانه) اعمال گردید. کمترین درصد کاهش وزن هزار دانه در تیمار تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه اتفاق افتاد. اعمال تنش خشکی در این مرحله از طریق تاثیر منفی بر سرعت تقسیم سلولی

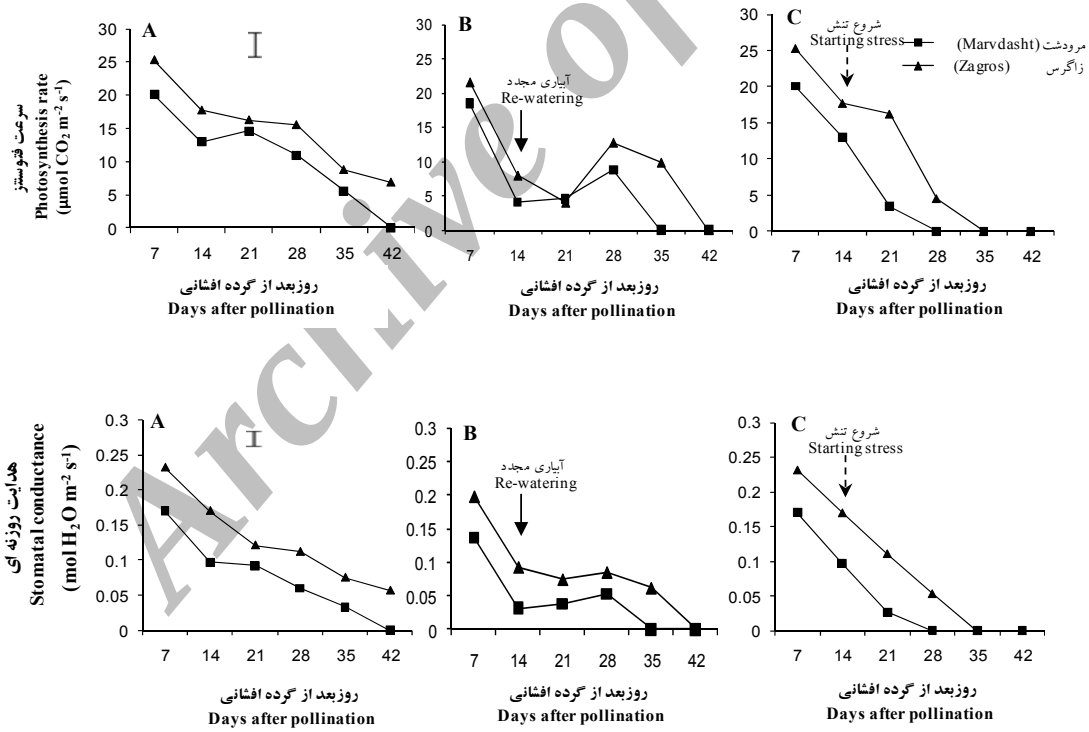
Archive of SID

www.SID.ir

دانه‌های در حال رشد، موجب کاهش اندازه مخزن، و کم شدن وزن هزار دانه هر دو رقم شد.

در تیمار شاهد تعداد دانه در سنبله رقم حساس مرودشت به طور معنی‌داری بیشتر از رقم متحمل زاگرس بود (جدول ۱). در هر دو مرحله تنش خشکی، همانند تیمار شاهد، تعداد دانه در سنبله رقم حساس مرودشت بیشتر از رقم متحمل زاگرس بود. در تنش خشکی کمترین درصد کاهش تعداد دانه در سنبله، طی مرحله پر شدن دانه دیده شد (جدول ۱). کاهش تعداد دانه در سنبله در ۱۴ روز اول، ممکن است به علت زمان شروع تیمار تنش خشکی (در زمان ۵۰ درصد گرده‌افشانی) باشد. در این مرحله تعدادی از گلچه‌ها هنوز تلقیح نشده و اعمال تنش خشکی معمولاً سبب از بین رفتن تعدادی از گلچه‌ها می‌شود (Ehdaie *et al.*, 2006). کاهش تعداد دانه در سنبله پس از اعمال تنش در مرحله پر شدن دانه‌ها، ممکن است به علت پر نشدن کامل تعدادی از دانه‌ها باشد که باعث حذف آنها در بوجاری شده و به همین علت در شمارش دانه‌ها لحاظ نشده‌اند.

تنش خشکی در هر دو مرحله باعث کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز برگ پرچم هر دو رقم گندم گردید (جدول ۲). در تیمار شاهد سرعت فتوسنتز برگ پرچم رقم متحمل زاگرس به مراتب بیشتر از حساس مرودشت بود، ولی این برتری سبب نشد که عملکرد دانه آن نیز بیشتر باشد. با این حال در تیمار تنش خشکی نیز سرعت فتوسنتز برگ پرچم رقم زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر از مرودشت بود، که نشان دهنده پایداری فتوسنتز این رقم در شرایط نامناسب است. تیمارهای



شکل ۱- سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای برگ پرچم ارقام گندم زاگرس و مرودشت، الف: شاهد ، ب: اعمال تنش خشکی از زمان گلدهی تا ۱۴ روز بعد و ج: اعمال تنش خشکی از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد. **I**: شاخص LSD(α=0.05) می‌باشد.

Fig. 1. Flag leaf photosynthesis rate and stomatal conductance of Zagros and Mardasht wheat cultivars, A: control, B: drought stress since flowering to 14 days after, and C: since 14 days after flowering till maturity. **I**: Indicating LSD value at α=0.05

www.SID.ir

تنش خشکی نسبت به شاهد، سرعت فتوسنتز هر دو رقم را کاهش داد (شکل ۱).

هدایت روزنه‌ای برگ پرچم رقم زاگرس در تیمار شاهد به طور معنی‌داری بیشتر از رقم مرودشت بود (جدول ۲). این موضوع نشان دهنده درجه بیشتر باز بودن روزنه‌های برگ پرچم این رقم و یکی از دلایل اصلی بیشتر بودن سرعت فتوسنتز آن باشد، هرچند در بسیار از گیاهان کارایی فتوسنتز به عوامل غیر روزنه ای نیز مرتبط است و تا حدودی این موضوع در رقم مرودشت دیده می شود (جدول ۲). اعمال تنش خشکی در هر دو مرحله موجب کاهش شدید هدایت روزنه‌ای در هر دو رقم گندم مورد بررسی شد. با این وجود در شرایط تنش خشکی نیز میزان هدایت روزنه‌ای رقم زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر از رقم مرودشت بود. با توجه به اینکه این پژوهش بصورت گلدانی انجام شده و حجم خاک در دسترس ریشه هر دو رقم یکسان بود،زیادتر بودن میزان هدایت روزنه‌ای و به تبع آن تبخیر و تعرق بیشتر رقم زاگرس، می‌تواند بطور غیر مستقیم دلالت بر وجود سازوکار تنظیم اسمزی بسیار کارآمد در ریشه این رقم داشته باشد. اعمال تنش خشکی در مرحله دوم موجب به صفر رسیدن هدایت روزنه‌ای برگ پرچم رقم زاگرس و مرودشت (به ترتیب۲۸ و ۳۵ روز بعد از گرده‌افشانی) شد (شکل ۱). لیو و همکاران (Liu *et al.*, 2004) نیز افزایش هدایت روزنه‌ای در ارقام مختلف گندم بعد از رفع تنش خشکی را گزارش کردند. تنظیم روزنه‌ای (کاهش هدایت روزنه‌ای در پاسخ به تنش خشکی) برای حفظ بافت از خسارت پسابیدگی از اهمیت بالایی برخوردار است، بویژه اینکه این نوع پاسخ در مقایسه با سایر پاسخ‌های بلند مدت (از جمله کاهش سطح برگ) سریع‌تر بوده ودر ضمن قابل برگشت است (Ahmadi and Baker, 1998).

در تیمار شاهد، غلظت پروتئین‌های محلول برگ پرچم رقم زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر از رقم مرودشت بود (جدول ۲). تیمارهای تنش خشکی، پروتئین‌های محلول برگ پرچم هر دو رقم را به طور معنی‌داری کاهش داد. مقدار پروتئین‌های محلول برگ پرچم رقم متحمل زاگرس در تیمارهای مختلف تنش خشکی همانند تیمار شاهد از رقم مرودشت به طور معنی‌داری بیشتر بود (جدول ۲). اعمال هر دو تیمار تنش خشکی، شیب کاهش غلظت پروتئین‌های محلول برگ پرچم در مراحل مختلف رشد دانه را افزایش داد (شکل ۲).

بیشترین اثر کاهشی بر غلظت پروتئین‌های محلول، در مراحل مختلف رشد دانه زمانی دیده شد که تنش خشکی در مرحله دوم اعمال گردید. این تیمار موجب صفر شدن غلظت پروتئین‌های محلول برگ پرچم (در اثرخشک شدن کامل برگ‌ها) در ارقام مرودشت و زاگرس (به ترتیب ۲۸ و ۳۵ روز بعد از گرده‌افشانی) شد. آبیاری مجدد ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تغییری در روند کاهشی غلظت پروتئین‌های محلول ایجاد نکرد که احتمالاً به علت تسریع پیری بوده است (شکل ۲). کاهش غلظت پروتئین‌های محلول برگ در تنش خشکی قبلاً نیز بوسیله یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2002) و ژای و همکاران (Xie *et al.*, 2004) گزارش شده است. با توجه به اینکه رابیسکو مهم‌ترین و فراوان‌ترین پروتئین برگ پرچم است، هر گونه کاهشی در غلظت پروتئین‌های محلول نشانه کاهش غلظت رابیسکو بوده و این امر می‌تواند کاهش میزان فتوسنتز جاری را در پی داشته باشد.

غلظت کلروفیل a و b برگ پرچم رقم زاگرس در تیمار شاهد بیشتر از رقم مرودشت بود (جدول ۲). اعمال هر دو نوع تیمار تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار غلظت کلروفیل a و b برگ پرچم هر دو رقم شد (شکل ۲). در تیمارهای مختلف تنش خشکی، همانند تیمار شاهد، غلظت کلروفیل a و b برگ پرچم رقم متحمل زاگرس بیشتر از رقم حساس مرودشت بود. چاوز و همکاران (Chaves *et al.*, 2002) نیز بین سرعت فتوسنتز برگ‌ها و غلظت کلروفیل برگ‌ها رابطه مثبت و معنی‌دار گزارش کردند.

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۲- مقایسه میانگین اثر متقابل رقم×تنش خشکی بر غلظت کلروفیل a، b، پروتئین‌های محلول، سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و مقدار آب نسبی برگ پرچم ارقام گندم زاگرس و مرودشت. تنش خشکی در دو مرحله شامل: از ۵۰ درصد گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد (دوره تقسیم سلولی دانه‌ها) و از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد گیاه (مرحله پرشدن دانه‌ها) اعمال شد.

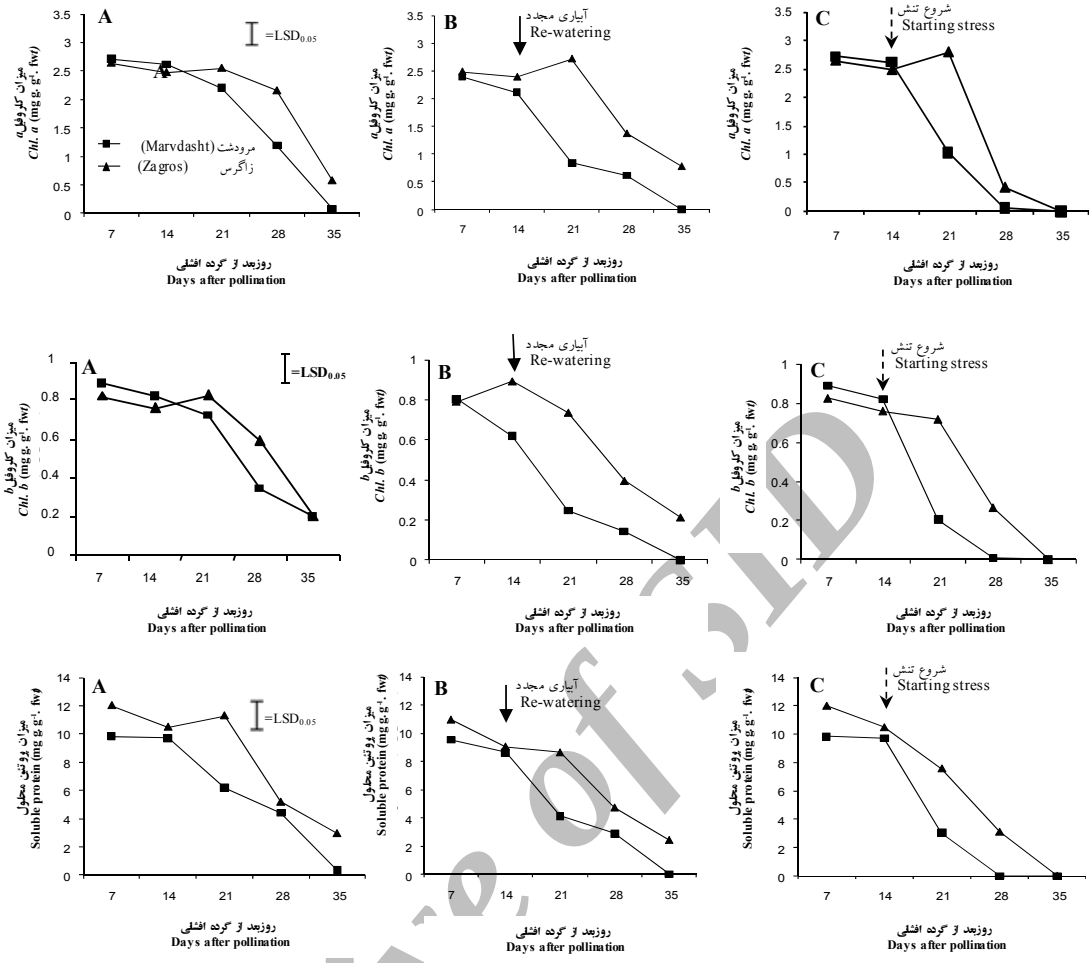
Table 2. Mean comparison of effect of Genotype × Drought stress Chlorophyll a and b, soluble proteins, photosynthesis, stomatal conductance and relative water content (RWC) in Marvdasht and Zagros wheat cultivars in drought stress treatments

ژنوتیپ گندم Wheat Genotype	Treatment	تیمار های آزمایشی	کلروفیل a *Chl a* (mg.g^{-1} fwt)	کلروفیل b *Chl b* (mg.g^{-1} fwt)	پروتئین محلول Soluble proteins (mg.g^{-1} fwt)	فتوسنتز Photosynthesis (µm CO_2 m^{-2}.s^{-1})	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance (mol H_2O.m^{-2}.s^{-1})	محتوای رطوبت نسبی RWC (%)
Zagros زاگرس	Control	شاهد	2.08 a	0.64 a	8.40 a	15.0 a	0.13 a	84.5 a
	Drought stress at cell division	تنش در مرحله تقسیم سلولی	1.95 a	0.61 a	7.10 b	9.37 c	0.09 b	74.0 b
	Drought stress at grain filling	تنش در مرحله پرشدن دانه	1.67 b	0.51 b	6.65 bc	10.6 b	0.09 b	55.6 c
Marvdasht مرودشت	Control	شاهد	1.74 b	0.55 ab	6.10 c	10.7 b	0.08 c	82.8 a
	Drought stress at cell division	تنش در مرحله تقسیم سلولی	1.19 c	0.36 c	5.26 d	6.36 d	0.05 d	52.5 c
	Drought stress at grain filling	تنش در مرحله پرشدن دانه	1.31 c	0.40 c	5.03 d	6.08 d	0.05 d	39.9 d

Means in each column followed by similar letter(s) are not significantly different using LSD test. در هر ستون میانگین هایی که دارای حروف مشترک هستند، براساس آزمون LSD تفاوت معنی‌داری ندارند.

Archive of SID

www.SID.ir



شکل ۲- میزان کلروفیل a، b و پروتئین محلول برگ پرچم ارقام گندم زاگرس و مرودشت، الف: شاهد رطوبتی، ب: اعمال تنش خشکی از زمان ۵۰ درصد گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد و ج: اعمال تنش خشکی از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد. I: شاخص LSD(α=0.05) که نشاندهنده تفاوت‌های معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 2. Chlorophyll *a* and *b*, and soluble proteins of Zagros and Marvdasht wheat cultivars, A: control, B: drought stress since flowering to 14 days after, and C: since 14 days after flowering till maturity. I: Indicating LSD value at α=0.05.

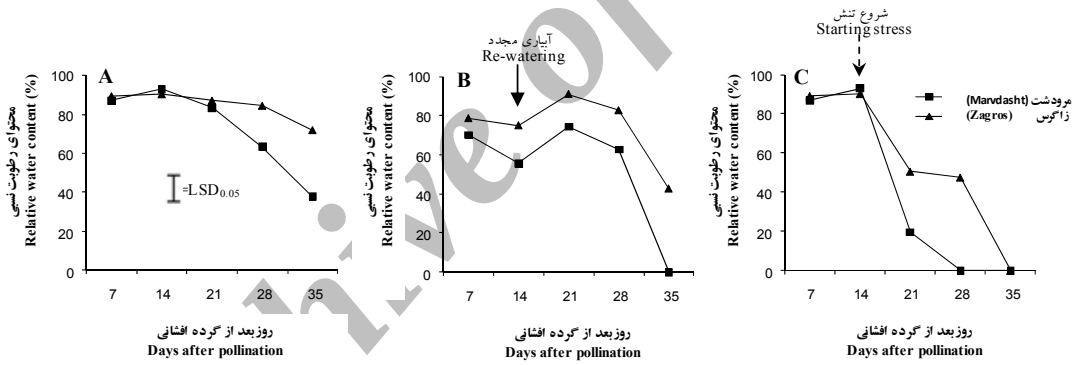
غلظت کلروفیل a و b در تیمارهای شاهد و تنش خشکی کاهش یافت، ولی در تیمار های تنش خشکی، غلظت کلروفیل a و b برگ پرچم با شدت بیشتری کاهش یافت (شکل ۲). پس از آبیاری مجدد (۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی)، فقط بطور موقت در میزان کلروفیل a برگ پرچم رقم زاگرس افزایش معنی‌داری (۲۱ روز پس از گرده‌افشانی) دیده شد، اما پس از آن در این رقم نیز غلظت کلروفیل a کاهش یافت.

در رقم مرودشت چنین واکنشی دیده نشد و بعد از رفع تنش نیز غلظت کلروفیل a آن افزایش نیافت که احتمالاً به علت تجزیه آنها در زمان بروز تنش بوده است. افزایش غلظت کلروفیل a بعد از رفع تنش در رقم زاگرس با روند تغییرات سرعت فتوسنتز در همین شرایط هماهنگ بود. اعمال تنش خشکی در مرحله دوم موجب شد که

www.SID.ir

غلظت کلروفیل a و b برگ پرچم رقم مرودشت و زاگرس به ترتیب در ۲۸ و ۳۵ روز پس از گرده‌افشانی به صفر برسند. احمدی و بیکر (Ahmadi and Baker, 1998) در همین ارتباط نشان دادند که یک حداقل شدت یا طول دوره تنش خشکی لازم است تا غلظت کلروفیل برگ بالغ تحت تاثیر قرار گیرد. کاهش غلظت پروتئین‌های غشائی در شرایط تنش خشکی (Alberte and Throner, 1977)، افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز (Majumdar *et al.*, 1991) و پراکسیداز (Ashraf *et al.*, 1994) از عوامل موثر در کاهش غلظت کلروفیل در تنش خشکی ذکر شده‌اند.

محتوای رطوبت نسبی (RWC) یکی از مهم‌ترین شاخصه‌های بیلان آبی گیاه است. محتوای رطوبت نسبی نقش مهمی در تنظیم هدایت روزنه‌ای و در نتیجه سرعت فتوسنتزی گیاه دارد (Mitchell *et al.*, 2001). محتوای رطوبت نسبی برگ پرچم رقم زاگرس در تیمار شاهد تفاوت معنی داری با رقم مرودشت نداشت (جدول ۲). اعمال تیمارهای مختلف تنش خشکی محتوای رطوبت نسبی برگ پرچم هر دو رقم را کاهش داد، ولی میزان کاهش محتوای رطوبت نسبی برگ پرچم رقم حساس مرودشت به مراتب بیشتر از رقم متحمل زاگرس بود. در تیمار شاهد، روند کاهش محتوای رطوبت نسبی در هر دو رقم از ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی به بعد به طور معنی‌داری تسریع یافت که ناشی از پیری برگ بوده است. تنش خشکی در مرحله اول، محتوای رطوبت نسبی برگ پرچم هر دو رقم را کاهش داد (شکل ۳).



شکل ۳- محتوای رطوبت نسبی برگ پرچم ارقام گندم زاگرس و مرودشت در تیمارهای تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، الف: شاهد، ب: اعمال تنش خشکی از زمان ۵۰ درصد گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد، ج: اعمال تنش خشکی از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد. I: شاخص LSD(α=0.05) که نشان دهنده تفاوت‌های معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 3. Relative water content of Zagros and Marvdasht wheat cultivars, A: control, B: drought stress scince flowering to 14 days after, and C: since 14 days after flowering till maturity. I: Indicating LSD value at α=0.05.

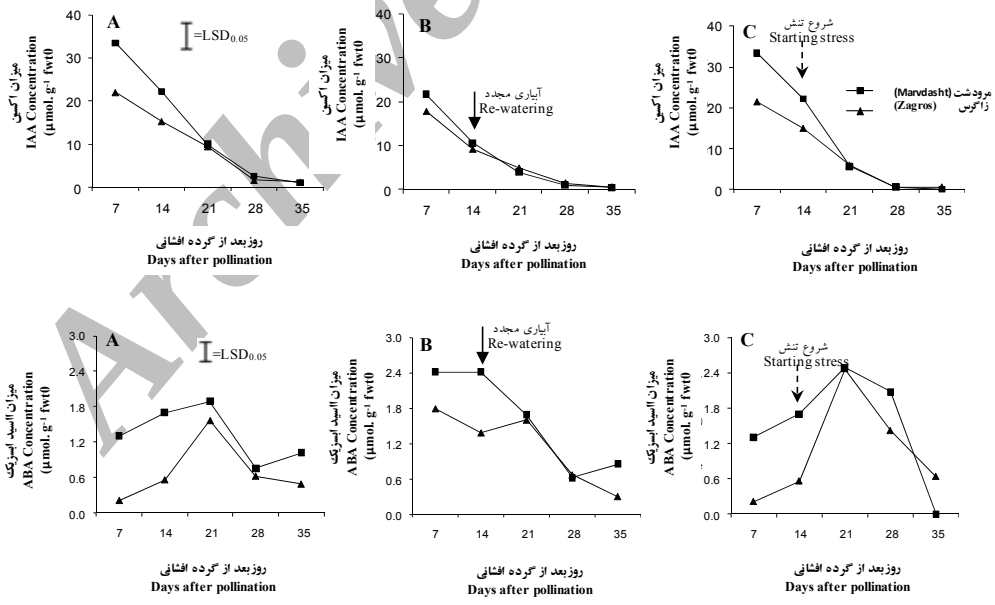
آبیاری مجدد بوته‌ها در ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد، موجب افزایش محتوای رطوبت نسبی برگ پرچم هر دو رقم شد، با این تفاوت که سرعت افزایش محتوای رطوبت نسبی برگ پرچم رقم متحمل زاگرس از رقم حساس مرودشت بیشتر بود که به نقطه بحرانی، یعنی محتوای رطوبت نسبی بیش از ۷۵ درصد(Wang *et al.*, 1999) رسید (شکل ۳). با توجه به اینکه این آزمایش به صورت گلدانی اجراء شد، بالاتر بودن محتوای رطوبت نسبی برگ پرچم در رقم متحمل زاگرس بار دیگر تایید می‌کندکه تنظیم اسمزی در ریشه و برگ این رقم قوی‌تر از رقم حساس مرودشت بوده است.

Archive of SID
www.SID.ir

نگارندگان اعتقاد دارند که چنین سازوکاری، هنگامی که احتمال آبیاری مجدد وجود دارد، بسیار مفید خواهدبود، ولی کارایی آن در شرایط دیم قطعیت ندارد.

بیشترین میزان شکل آزاد اکسین در مرحله اول نمونه‌گیری که مصادف با مرحله تقسیم سلولی دانه-ها بود، دیده شد. از این مرحله به بعد غلظت اکسین دانه‌های هر دو رقم با شدت زیادی کاهش یافت (شکل ۴). تا ۱۷ روز بعد از گرده‌افشانی همواره غلظت اکسین دانه‌های رقم حساس مرودشت از رقم متحمل زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر بود، ولی از این زمان به بعد تفاوت معنی‌داری بین این دو رقم دیده نشد. این یافته ها با توجه به روند تغییرات میزان اکسین (شکل ۴)، که بیشترین میزان را در ۷ روز اول رشد دانه در گندم بوده و این زمان نیز مصادف با مرحله تقسیم و رشد سلول‌ها است، با نظر یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2003) که بیان داشتند این تنظیم کننده رشد، بیشترین نقش را در تقسیم سلولی و به عبارتی در شکل‌گیری ظرفیت مخزن دارد، مطابقت دارند.

نتایج نشان داد که اعمال تنش خشکی در مرحله اول، موجب کاهش معنی‌دار میزان اکسین در دانه‌های در حال رشد نسبت به شاهد شده است (شکل ۴). اعمال تنش در مرحله دوم، اثر معنی‌داری بر میزان اکسین دانه‌ها نداشت که عمدتاً به علت رفتار طبیعی گیاه و کاهش تولید آن حتی در شرایط عادی است. با توجه به اینکه اعمال تنش خشکی در مرحله دوم نتوانست کاهش معنی‌داری در میزان اکسین دانه‌های در حال رشد ایجاد کند، احتمالاً کاهش عملکرد دانه در این تیمار به علت اثرات مولفه‌های دیگری غیر از اکسین بوده است (جدول ۱). به تدریج از هفت روز بعد از گرده‌افشانی میزان شکل آزاد اسید آبسزیک دانه‌ها افزایش یافت و در اوایل مرحله پرشدن دانه (شروع مرحله دوم) غلظت آن به حداکثر مقدار رسید و مجدداً کاهش یافت.



شکل ۴- میزان اکسین و اسید آبسزیک در دانه‌های در حال رشد ارقام گندم زاگرس و مرودشت، الف: شاهد، ب: اعمال تنش خشکی از زمان ۵۰ درصد گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد و ج: اعمال تنش خشکی از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد. I: شاخص LSD(α=0.05) که نشان دهنده تفاوت‌های معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 4. IAA and ABA concentration of Zagros and Marvdasht wheat cultivars, A: control, B: drought stress since flowering to 14 days after, and C: since 14 days after flowering till maturity. I: Indicating LSD value at α=0.05.

Archive of SID
www.SID.ir

علی‌رغم اثرات منفی غلظت بالای اسید آبسزیک در مراحل اولیه رشد دانه که موجب کاهش سرعت تقسیم سلولی دانه‌های در حال رشد (مرحله اول) می‌شود (Liang *et al.*, 1996)، گزارش‌های متعددی وجود دارند که نشان می‌دهند افزایش میزان این هورمون در ابتدای مرحله پرشدن دانه (مرحله دوم) نقش کلیدی در تنظیم پر شدن دانه گندم دارد (Bai *et al.*, 1989). محلول‌پاشی اسید آبسزیک در ابتدای مرحله پر شدن دانه (مرحله دوم) بر روی بوته‌ها گندم باعث افزایش وزن معنی دار دانه در مقایسه با تیمار شاهد شد (Saeidi *et al.*, 2006). اعمال تنش خشکی در مرحله اول، موجب افزایش میزان اسید آبسزیک دانه‌های در حال رشد هر دو رقم شد و بعد از رفع تنش میزان اسید آبسزیک دانه‌های هر دو رقم به طور معنی‌داری کاهش یافت. میزان افزایش اسید آبسزیک دانه‌های رقم حساس مرودشت در این تیمار به طور معنی‌داری از رقم زاگرس بیشتر بود، ولی بعد از رفع تنش به تدریج میزان اسید آبسزیک دانه‌های آنها کاهش یافت به گونه‌ای که ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی تفاوت معنی‌داری بین آنها دیده نشد. این موضوع احتمالاً به علت کاهش ساخت آن در ریشه‌ها و انتقال آنها به دانه‌ها بوده است، هرچند روشن شدن جزئیات آن نیاز به تحقیق بیشتری دارد. اعمال تنش خشکی در مرحله دوم، موجب افزایش معنی‌دار میزان اسید آبسزیک دانه‌های در حال رشد هر دو رقم در ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی گردید، اما تفاوت معنی‌داری بین ارقام از نظر میزان اسید آبسزیک در این مرحله دیده نشد.

به نظر می‌رسد که افزایش میزان اسید آبسزیک در مراحل اولیه رشد دانه باعث کاهش سرعت تقسیم سلول های آندوسپرمی و کاهش اندازه مخزن شده است. لیانگ و همکاران (Liang *et al.*, 1996) نیز در تایید این موضوع نشان دادند، زمانی که تنش خشکی در مرحله تقسیم سلولی آندوسپرمی رخ می‌دهد، میزان اسید آبسزیک در دانه‌ها به طور معنی‌داری افزایش یافته و از طریق کاهش سرعت تقسیم سلولی، موجب کاهش رشد نهایی دانه می‌شود. بهرحال باید توجه داشت که افزایش اسید آبسزیک در مرحله دوم باعث تحریک فرآیند انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول از ساقه ها به دانه ها خواهد شد و اینکه آیا در این ارقام چنین تغییراتی صورت گرفته یا خیر نیاز به بررسی بیشتری دارد. بروز تنش خشکی باعث افزایش مقداراسید آبسزیک در گیاه شد، ولی دو تاثیر متفاوت بر رشد گیاه گذاشته است. تنش خشکی و افزایش اسید آبسزیک در مرحله اول سبب افزایش سرعت پیری گیاه گردید که تاثیر آن در کاهش میزان کلروفیل و پروتئین ها مشهود بود. اثر بعدی تنش خشکی، کاهش دوره پر شدن دانه ها، وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله بوده است. تنش خشکی در مرحله دوم نیز سبب افزایش میزان اسید آبسزیک در گیاه شد، هرچند تنش خشکی در این مرحله نیز تاثیر منفی بر رشد داشت، ولی افزایش اسید آبسزیک باعث افزایش میزان انتقال مجدد در هر دو رقم، خصوصاً رقم متحمل زاگرس شد و از اثرات منفی تنش کاسته شد. همچنین مشخص شد که اگر محتوای رطوبت نسبی برگ‌های گیاه در حد مطلوب حفظ شود، تا حدود زیادی از تاثیر تنش کاسته خواهد شد، ولی اگر شدت تنش بحدی باشد که تاثیر منفی آن (بویژه در ارقام حساس) بخوبی آشکار شود، امکان بازگشت به حالت عادی مقدور نخواهد بود. این آزمایش به سوالاتی پاسخ داد و در عین حال سوالات زیادی مطرح شده و یا بدون پاسخ باقی گذاشته شد، که می‌تواند زمینه‌ای مناسب برای ادامه تحقیقات پژوهشگران کشور باشد.

www.SID.ir

References منابع مورد استفاده

Ahmadi, A. and D. A. Baker. **1998**. Stomatal and non stomatal photosynthesis limitation factors on wheat under drought condition. J. Iran. Agric. Sci. 31: 813-825. (In Persian with English abstract).

Alberte, R. S. and J. P. Throner. **1977.** Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. Plant Physiol. 59: 351-353.

Arnon, D. I.1975. Physiological Principles of Dryland Crop Production. *In,* Physiological aspects of dryland farming. U. S. Gupta (Eds), Oxford Press.

Artemios, M. B. and G. Kofidis. 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. Plant Sci. 163: 375-379.

Ashraf, M. Y., A. R. Azim, A. H. Khan and S. A. Ala. 1994. Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat (*Triticim aestivum* L.). Acta Physiol. Plant. 16: 185-191.

Bai, X. F., Y. P. Cai and F. Nie. 1989. Relationship between abscisic acid and grain filling of rice and wheat. Physiol Commun. 3: 40-41.

Blum, A. and A. Ebercon. **1976.** Genotypic responses in sorghum to drought stress. III. Free proline accumulation and drought resistance. Crop Sci. 16: 428-431.

Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Bioch. 72: 248-254.

Brenner, M. L. and N. Cheikh. 1995. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling. *In,* Plant Hormones. P. J. Davies (Eds), Kluwer Academic Publishers, The Netherlands. pp. 649-670.

Brevedan, R. E. and D. B. Egli. **2003.** Short periods of water stress during seed filling, leaf senescence, and yield of soybean. Crop Sci. 43: 2083-2088.

Chaves, M. M., J. S. Pereira, J. Maroco, M. L. Rodrigues, C. P. Ricardo, M. L. Osorio, I. Carvalho, T. Faria and C. Pinheiro. **2002.** How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. Ann Bot. 89: 907-916.

Davies, P. J. 1995. Plant hormone. Physiology, biochemistry and molecular biology. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.

Ehdaie, B., G. A. Alloush, M. A. Madore and J. G. Waines. **2006.** Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. postanthesis changes in internode dry matter. Crop Sci. 46: 735-746.

Gan, S. and R. M. Amasino. **1997**. Making sense of senescence: molecular genetics regulation and manipulation of leaf senescence. Plant Physiol. 113: 313-319.

Kelen, M., E. Cubukdem-Iralay, S. Sen and G. Ozkan. **2004.** Separation of abscisic acid, indole-3-acetic acid, gibberellic acid in 99R (*Vitis berlandieri* x *Vitis rupestris*) and rose Oil (*Rosa damascena* Mill.) by reversed phase liquid chromatography. Turk. J. Chem. 28: 603-610.

Lal, A. and G. E. Edwards. 1996. Analysis of inhibition of photosynthesis under water stress in the C_4 species *Amaranthus cruentus* and *Zea mays*: electron transport, CO_2 fixation and carboxylation capacity. Aust. J. Plant Physiol. 23:403-412.

Liang, J., J. Zhang and M. H. Wong. 1997. Can stomatal closure caused by xylem ABA explain the inhibition of leaf photosynthesis under soil drying? Photosynthesis Res. 51: 149-159.

Archive of SID

www.SID.ir

Liang, J. S., X. Z. Cao and Q. S. Zhu. 1996. Abscisic acid may involve in the regulation of grain filling in water stressed rice. Chinese J. Rice Sci. 10: 29-36.

Liang, Z., F. Zhang, M. Shao and J. Zhang. 2002. The relations of stomatal conuctance, water consumption, growth rate to leaf water potential during soil drying and rewatering cycle of wheat (*Triticum aestivum* L.). Botanical Bulletin of Academia Sinica. 43: 187-192.

Liu, H. P., B. H. Dong, Y. Y. Zhang, Z. P. Liu and Y. L. Liu. 2004. Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings. Plant Sci. 166: 1261-1267.

Liu, L. and H. Stutzel. **2002.** Biomass partitioning, specific leaf area and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus spp.*) in response to drought stress. Sci. Hortic. 102: 15-27.

Majumdar, S., S. Ghosh, B. R. Glick and E. B. Dumbroff. **1991**. Activities of chlorophylase, phosphoenolpyrovate carboxylase and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in the primary leaves of soybean during senescence and drought. Physiol. Plant. 81: 473-480.

Mitchell, R. A., V. J. Mitchell and D. W. Lawlor. 2001. Response of wheat canopy CO_2 and water gas-exchange to soil water content under ambient and elevated CO_2. Glob. Change Biol. 7: 599-611.

Reddy, A. R., K. V. Chaitany and M. Vivekanandan. **2004**. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. J. Plant Physiol. 161: 1189-1202.

Rodríguez, D. J., J. Romero-García , R. Rodríguez-García and J. A. L. Sánchez. 2002. Characterization of proteins from sunflower leaves and seeds: Relationship of biomass and seed yield. Trends New Crops New Use. 1:143-149.

Royo, C., M. Abaza, R. Blanco and L. F. García del Moral. 2000. Triticale grain growth and morphometry as affected by drought stress, late sowing and simulated drought stress. Aust. J. Plant Physiol. 27: 1051-1059.

Saeidi, M., F. Moradi, A. Ahmadi, K. Poostini and G. Najafian. **2006.** Effect of exogenous application of ABA and CK at different stage of grain development on some physiological aspects of source and sink relationship in two bread wheat cultivars. Iran. J. Crop Sci. 8: 268-282. (In Persian with English abstract).

Valladares, F. and R. W. Pearcy.1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the *Sclerophyll heteromeles arbutifolia*. Plant Cell Environ. 20: 25-36.

Wang, R. Y., Z. W. Yu and Q. M. Pan. 1999. Changes of endogenous plant hormone contents during grain development in wheat. Acta Agron. Sinica. 25: 227-231.

Xie, Z., D. Jiang, W. Cao, T. Dai and Q. Jing. 2003. Relationships of endogenous plant hormones to accumulation of grain protein and starch in winter wheat under different postanthesis soil water stress. Plant Growth Regul. 41: 117-127.

Xie, Z., D. Jiang, T. Dai and W. Cao. **2004.** Effect of exogenous ABA and cytokinin on leaf photosynthesis and grain protein accumulation in wheat ears cultured in vitro. Plant Growth Regul. 44: 25-32.

Yang, J., J. Zhang, Z. Huang, Z. Wang, Q. Zhu and L. Liu. **2002.** Correlation of cytokinin levels in the endosperms and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. Ann. Bot. 90: 369-377.

Yang, J., J. Zhang, Z. Huang, Q. Zhu and L. Wang. **2000**. Remobilization of carbon reserves is improved by

Archive of SID

www.SID.ir

controlled soil-drying during grain filling of wheat. Crop Sci. 40: 1645-1655.

Yang, J., J. Zhang, Z. Wang and Q. Zhu. 2003. Hormones in the grains in relation to sink strength and postanthesis development of spikelets in rice. Plant Growth Regul. 41: 185-195.

Yang, J., J. Zhang, Z. Wang, Q. Zhu and L. Liu. **2004.** Activities of fructan- and sucrouse-metabolizing enzymes in wheat stems subjected to water stress during grain filling. Planta. 220: 331-343.

Zhang, K. and P. C. L. John. 2005. Raised level of cyclin dependent kinase A after prolonged suspension culture of *Nicotiana plumbaginifolia* is associated with more rapid growth and division, diminished cytoskeleton and lost capacity for regeneration: implications for instability of cultured plant cells. Plant Cell Tissue and Organ Culture. 82: 295-308.

Archive of SID

www.SID.ir

The effects of terminal water stress on physiological cahractersitics and sink-source relations in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars

M. Saeidi[1], F. Moradi[2], A. Ahmadi[3], R. Spehri[4], G. Najafian[5] and A. Shabani[6]

ABSTRACT

M. Saeidi, F. Moradi, A. Ahmadi, R. Spehri, G. Najafian and A. Shabani. 2010. The effects of terminal water stress on physiological characteristics and sink- source relations in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars**. Iranian Journal of Crop Sciences. 12 (4) 392-408. (In Persian)**

In arid and semi arid areas as Iran water stress at different grain growth stages is one of the major concerns for wheat production. This research was conducted to evaluate the effects of two levels of water stress (at cell division and grain filling stages) on some physiological and biochemical characteristicss related to the sink-source relationship of two bread wheat cultivars (Marvdasht and Zagrose; sensitive and resistant to post-anthesis water stress, respectively). A factorial experiment based on randomized complete block design with three replications was used in greenhouse conditions. The treatments were two levels of water stress including (1) water stress (50% of FC) during fist 14 days following anthesis and re-watering (stage 1) and (2) water stress from 14 days after anthesis to physiological maturity (stage 2) and (3) control (the water status maintained at FC). In control treatment grain yield, biomass, 1000 grains weight and number of grains.spike^{-1} in Marvdasht was significantly greater than Zagrose. Water stress levels significantly reduced all traits in both cultivars, with greater effect on Marvdasht. Effect of wtare stress in stage 2 was more severe than in stage 1. Water stress significantly reduced photosynthesis rate, stomatal conductance, chlorophyll *a* and *b* and soluble protein content in flag leaves of both cultivars. However, concentrations were higher in the flag leaf of Zagrose. The highest concentrations of IAA and ABA were observed in stage 1 and early stage 2, respectively. Water stress in grain filling stage significantly increased ABA in the grains of either cultivars. Based on these results, water stress during stage 2 had more effect on grain yield. Water stress during cell division (stage 1) with increased ABA and reduction IAA content might reduced cell division, while during grain filling (stage 2) increasing ABA content reduced enzyme activity and duration of grain filling, hence grain yield decreased.

Keywords: Abscisic Acid (ABA), Cell division, Grain filling, Indole Acetic Acid (IAA), Photosynthesis, Water stress and Wheat

Received: October, 2009 Accepted: January, 2010

1- Assistant Prof., The Razi University, Kermanshah, Iran
2- Assistant Prof., Agricultural Biotechnology Research Institute, Karaj, Iran (Corresponding author)
(Email: foadmoradi@yahoo.com)
3- Associate Prof., The University of Tehran, Karaj, Iran
4- Researcher, Agricultural Biotechnology Research Institute, Karaj, Iran
5- Assistant Prof., Seed and Plant Improvement Institute of Iran. Karaj, Iran
6- Faculty member, Dryland Agricultural Research Institute of Iran, Kermanshah, Iran

Archive of SID
www.SID.ir