Archive of SID

تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد سیزدهم، شماره دوم، تابستان ۱۳۹۹
۶۳۷-۶۵۱
http://dx.doi.org/ 10.22077/escs.2019.2153.1539

مقاله پژوهشی

ارزیابی مزرعه‌ای تنش کوتاه‌مدت گرما در قبل و بعد از گل‌دهی بر خصوصیات فیزیولوژیک گندم نان بهاره (*Triticum aestivum* L.) در شرایط آب و هوایی اهواز

علیرضا برجیان بروجنی[1*]، سیدعطاالله سیادت[2]، عبدالمهدی بخشنده[2]، خلیل عالمی‌سعید[2]، محمدرضا جلال‌کمالی[3]

۱. سازمان جهاد کشاورزی استان اصفهان
۲. گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان
۳. مرکز بین‌المللی اصلاح ذرت و گندم (CIMMYT)، کرج، ایران

تاریخ دریافت: ۹۷/۱۰/۰۵؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۱۱/۲۳

چکیده

به‌منظور بررسی دوره‌های کوتاه‌مدت تنش گرما بر عملکرد دانه و خصوصیات فیزیولوژیک گیاه گندم، آزمایشی در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان به‌صورت بلوک‌های نواری در سه تکرار اجرا گردید. عامل‌های آزمایشی شامل چهار رقم گندم بهاره بودند. تنش گرما (حداکثر ۳۵ درجه سانتی‌گراد) با نصب اتاقک‌های تولید تنش حرارتی روی کرت‌ها اعمال گردید. بوته‌های گندم به مدت سه روز متوالی در مرحله ظهور سنبله و یا در ابتدای تشکیل دانه در معرض تنش گرما قرار گرفتند. نتایج نشان داد که بین سطوح تنش و ارقام در صفات مورد بررسی اختلاف معنی‌داری وجود داشت. تنش گرمای کوتاه‌مدت عملکرد دانه ارقام چمران، مارون، اروند و اترک را به‌طور میانگین به ترتیب ۱۹/۶، ۱۸/۶، ۱۷/۸ و ۱۱/۲ درصد نسبت به شاهد (بدون تنش) کاهش داد. تنش گرما فلورسانس کلروفیل، محتوای آب نسبی برگ و پایداری غشای سلولی را به‌طور معنی‌داری کاهش داد ولی هدایت روزنه‌ای، سرعت افت کلروفیل و غلظت پرولین افزایش یافت. همبستگی منفی و معنی‌داری بین افت عملکرد دانه با غلظت کلروفیل کل ($r = -0.67$ در تنش مرحله ظهور سنبله و $r = -0.77$ در تنش ابتدای تشکیل دانه) به دست آمد. فعالیت آنزیمی کاتالاز پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز در واکنش به تنش مرحله ظهور سنبله یا ابتدای تشکیل دانه به‌طور معنی‌دار افزایش یافتند. نتایج تجزیه به عامل‌ها نشان داد، چهار عامل درمجموع ۸۶/۷ و سه عامل ۸۶/۴ درصد واریانس بین ارقام را به ترتیب در تنش مرحله ظهور سنبله و تنش ابتدای تشکیل دانه توجیه کردند. ارقام اترک، چمران و اروند با تداوم فتوسنتز بیشتر، محتوای متابولیت بیشتر و سازوکار دفاع آنزیمی بهتر نسبت به رقم مارون تنش گرما را تحمل کردند. می‌توان گفت که ارقام با سرعت کمتر پیر شدن برگ بعد از مواجهه با گرما و حفاظت آنزیمی بیشتر می‌توانند در برابر گرما متحمل‌تر باشند.

واژه‌های کلیدی: **آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، تجزیه عاملی، فتوسنتز، گرما.**

مقدمه

تنش گرما در طی مرحله نمو زایشی گندم عامل اصلی محدودکننده تولید این محصول در اکثر نواحی کشت گندم در جهان است (Gibson and Paulsen, 1999). در مناطق جنوبی ایران ازجمله خوزستان تنش گرمای انتهای فصل منجر به کاهش ۵ تا ۴۰ درصد عملکرد دانه گندم می‌شود (Jalal-Kamali and Duveiller, 2008). راهبردهای کاربردی برای بهبود تحمل تنش گرما در گندم، به‌کارگیری ابزارهای اصلاحی، مولکولی و برنامه‌های مدیریت زراعی است. رعایت تاریخ کاشت، کاربرد کودهای حاوی نیتروژن، فسفر و پتاس در شرایط تنش ملایم و مدیریت آب از جمله راهکارهای بهزراعی برای برطرف کردن یا کاهش دادن اثرات تنش دمایی طی دوره پر شدن دانه به شمار می‌روند

* نگارنده پاسخگو: علیرضا برجیان. پست الکترونیک: alireza.borjian@gmail.com

www.SID.ir

Archive of SID

(Farooq et al., 2011). در ارقام متحمل به دمای زیاد، فتوسنتز، حفظ محتوای کلروفیل، ذخایر بالای کربوهیدرات ساقه و عملکرد بالا از طریق دانه‌بندی بیشتر، کارایی بالا در سنتز نشاسته در دانه، وزن دانه بیشتر و طولانی شدن دوره پر شدن دانه حتی در دمای بالا انجام می‌شود (Hays et al., 2007).

شناخت سازوکارهای فیزیولوژیک و مولکولی مرتبط باتحمل گرما و تشخیص روش‌های غربال‌گری در بهبود تحمل گیاهان به گرما حائز اهمیت است. تاکنون چندین مؤلفه فیزیولوژیک مرتبط با تحمل گرما ازجمله حفظ غلظت کلروفیل (Renolds et al., 1994)، محتوای نسبی آب برگ و هدایت روزنه‌ای (Schonfeld et al., 1988)، افت دمای کانوپی و پایداری غشای سلولی در برابر گرما (Renolds et al., 1998) مورد توجه قرارگرفته است. سازوکار دفاعی آنتی-اکسیدانی به‌عنوان بخشی از سازگاری به تنش گرما مطرح است (Sairam et al., 2000). اندازه‌گیری میزان پراکسید هیدروژن بعد از اعمال تنش گرما همراه با یک نشانگر آنتی-اکسیدان (به‌عنوان‌مثال آسکوربات) و یک نشانگر خسارت اکسیداسیون (به‌عنوان‌مثال پراکسیداسیون چربی) می‌تواند به درک سازوکارهای فیزیولوژیک گیاه حین تنش کمک کند (Jubany-Mari et al., 2010). اسیدآمینه پرولین به‌عنوان منبع انرژی، کربن و نیتروژن در نظر گرفته شده است و در پاسخ به تنش‌های محیطی به مقدار زیاد تجمع می‌یابد (Showler and Castro, 2010).

روش‌های انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به گرما می‌تواند از طریق روش‌های شبیه‌سازی تنش حرارتی در مزرعه انجام شود. مطالعات مستقیم اثر درجه حرارت بالا بر رشد و عملکرد گندم در مزرعه یا حاصل کاشت در مناطق مختلف (Lopez et al., 2012) یا به‌صورت تغییر در تاریخ کاشت (Renolds et al., 1994) و یا با استفاده محفظه‌های روباز یا تونل‌های دارای شیب دمایی بوده است (Talukder et al., 2010). به‌هرحال اکثر این مطالعات اثر تنش متوسط گرمایی بلند-مدت (< 32 ºC) یا اثر تنش شدید گرمایی کوتاه‌مدت (35 <ºC) را گزارش نموده‌اند (Modarresi et al., 2010). در ایران مطالعات زیادی در مورد اثر تنش گرما بر عملکرد دانه گندم و سازوکارهای فیزیولوژیک دخیل در آن انجام‌شده که عمدتاً بر اساس تغییر در تاریخ کاشت استوار بوده و داده‌هایی حاصل از تأثیر تنش گرمای کوتاه‌مدت بر عملکرد گندم و سازوکارهای فیزیولوژیک مرتبط با آن در شرایط مزرعه وجود ندارد. پژوهش حاضر به‌منظور درک بهتر اثر کوتاه‌مدت تنش گرما در شرایط مزرعه بر برخی خصوصیات فیزیولوژیک رقم‌های گندم مورد کشت در اقلیم‌های گرم مناطق جنوبی ایران انجام گردید. ارزیابی مزرعه‌ای اثر کوتاه‌مدت تنش گرما پیش از گل‌دهی و ابتدای پر شدن دانه و همچنین مقایسه اثرات کوتاه‌مدت تنش گرما از لحاظ میزان اثرگذاری آن‌ها بر عملکرد دانه و خصوصیات فیزیولوژیک گندم نان از اهداف این آزمایش بودند.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان واقع در ۳۵ کیلومتری شمال شرق اهواز با اقلیم گرم و خشک در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳ اجرا شد. خاک محل آزمایش دارای بافت رس‌سیلتی با pH=۷/۴ و ماده آلی خاک ۱ درصد بود (جدول ۱). بر اساس آمار هواشناسی میانگین بلندمدت (۱۳۷۰-۱۳۹۵) حداکثر روزانه دمای هوا در طول دوره رشد گندم ۲۳/۴ و در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳، ۲۵/۷ درجه سانتی‌گراد بود (جدول ۲). آزمایش مزرعه‌ای در یک طرح بلوک‌های نواری (کرت‌های خردشده نواری) با سه تکرار اجرا گردید. ارقام گندم در عرض و تیمارهای تنش گرما در کرت‌های طولی قرار گرفتند. چهار رقم گندم نان بهاره که در سطح وسیعی در استان خوزستان و استان‌های هم‌جوار کشت می‌شوند و یا در از تلاقی‌های موفق اعم از حساس یا متحمل به گرما شرکت داشته‌اند، انتخاب و کشت شدند. رقم‌های گندم انتخابی عبارت‌اند از اترک (زودرس و دارای تحمل بالای گرما)، چمران (زودرس و نیمه متحمل به گرما)، اروند (نیمه زودرس و نیمه متحمل به گرما)، مارون (زودرس و دارای تحمل کم به گرما) (Moshattati et al., 2010).

عملیات تهیه زمین شامل آبیاری قبل از کاشت (ماخار)، شخم، دیسک و کودپاشی بود. مقدار ۷۵ کیلوگرم در هکتار فسفات (P_2O_5) از منبع سوپر فسفات تریپل قبل از کاشت و مقدار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن (N) از منبع اوره با سه بار تقسیط در زمان اندکی پس از کاشت، ابتدای ساقه رفتن و ابتدای ظهور سنبله به زمین داده شد. کرت بندی به ابعاد ۲× ۲ متر انجام‌گرفته و بذور در ۱۴ ردیف به طول دو متر و با فاصله ۱۵ سانتی‌متر از هم در تاریخ ۱۲ آذرماه ۱۳۹۳ کاشته شدند.

www.SID.ir

Archive of SID

جدول ۱. مشخصات خاک محل اجرای آزمایش.

Table 1. Soil characteristics of the location of experiment.

بافت texture	رس Clay	سیلت Silt	شن Sand	چگالی Density	K_{ava}	$P_{ava.}$	N	کربن آلی Organic Carbon	pH	هدایت الکتریکی EC	عمق نمونه‌برداری Depth
	----------(%)----------			(gcm^{-3})	---mg/Kg---		---------%-------			ds/m	cm
Silty clay	40.0	46.0	14.0	1.33	145	5.38	0.07	1.34	7.44	2.71	0-30

جدول ۲. وضعیت آب و هوایی فصل زراعی ۹۴-۱۳۹۳ محل اجرای آزمایش (اداره کل هواشناسی استان خوزستان).

Table 2. Climatic conditions of the growing season of location of experiment in 2014 (Khuzestan province meteorological department).

ماه Month	میانگین ماهیانه دمای حداکثر Monthly maximum mean temperature	میانگین ماهیانه دمای حداقل Monthly minimum mean temperature	میانگین ماهیانه دما Monthly mean temperature	میانگین ماهیانه رطوبت نسبی Monthly mean RH	بارندگی ماهیانه Monthly Precipitation	میانگین ماهیانه ساعات آفتابی Monthly mean sunny hours
	----------(°C)----------			(%)	(mm)	(hours)
December	21.6	9.2	15.4	70.4	40.9	6.0
January	19.8	6.3	13	63.9	4.9	6.9
February	22.1	9.2	15.7	58.9	27.7	5.3
March	23.4	9.2	16.4	61.2	30.0	8.2
April	29.3	14.6	22	55.2	45.7	7.2
May	38.1	20.1	29.1	43.6	3.6	8.3
Total	-	-	-	-	152.8	-

تراکم کاشت ۳۵۰ بوته در مترمربع در نظر گرفته شد. آبیاری طوری انجام شد که گیاهان در طول دوره رشد با تنش خشکی و غرقابی مواجه نشوند. تنش گرما (حداکثر ۳۵ درجه سانتی‌گراد) با نصب اتاقک‌های تولید تنش حرارتی واقع در وسط (خطوط کاشت هفتم، هشتم و نهم) کرت‌ها اعمال گردید. بوته‌های گندم درون اتاقک به مدت سه روز متوالی در مرحله ظهور سنبله (ZGS - H1 ۵۷-۵۹) یا ۷ تا ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی در ابتدای تشکیل دانه (ZGS - H2 ۷۱-۷۳ (Zadoks et al., 1974)) در معرض تنش گرما قرار گرفتند. از ساعت ۱۰ صبح دمای داخل اتاقک‌ها سه تا چهار درجه سانتی‌گراد در ساعت نسبت به دمای محیط بیرون اتاقک افزایش داده و وقتی به حداکثر ۳۵ درجه سانتی‌گراد رسید، به مدت ۳ ساعت در ظهر ثابت باقی گذاشته شد. سپس به همین منوال دمای داخل اتاقک کاهش داده شد. در ساعت ۵ بعدازظهر اتاقک‌ها از روی کرت‌ها برداشته شدند.

اتاقک تولید تنش حرارتی گیاه دارای گواهی‌نامه ثبت اختراع به شماره و تاریخ ۸۷۲۲۱-۱۳۹۴/۰۸/۲۴ دارای سه جزء اصلی است: (۱) چهارچوب اتاقک که از جنس آلومینیوم است؛ (۲) سیستم گرم‌کننده؛ (۳) سیستم کنترل دما. این اتاقک ۱/۵ متر طول ۵/۰ متر پهنا و ۱/۲ متر ارتفاع دارد. جداره جانبی و سقف اتاقک با ورق‌های پلیمری موج‌دار پلی-کربنات شفاف استاندارد پوشیده شده است. این ورق‌ها اشعه UV را منعکس نموده و اجازه ورود نور را (طول‌موج‌های بین ۴۰۰ تا ۱۶۰۰ نانومتر) تا ۹۰ درصد می‌دهد. دمای داخل و خارج اتاقک توسط دو حس‌گر که در وسط بالای اتاقک و جداره خارجی آن نصب‌شده‌اند، به‌طور خودکار با حساسیت ۰/۵ درجه سانتی‌گراد به‌طور الکتریکی کنترل می‌شود. سیستم گرم‌کننده مجهز به یک دمنده هوای گرم با توان حرارتی ۱۵۰۰ وات است. ورود ملایم هوای گرم توسط دمنده به داخل اتاقک و خروج آن از میان منافذ جانبی تعبیه شده در بالای اتاقک از افزایش رطوبت نسبی و سکون هوای داخل اتاقک جلوگیری می‌کند به‌طوری‌که به غیر از دما هیچ اختلافی با اتمسفر بیرون ندارد (شکل ۱).

www.SID.ir

Archive of SID

شکل ۱. دستگاه اتاقک تولید تنش حرارتی گیاه مستقر در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان.

Fig .1. Plant heat chamber apparatus located at Research Farm of Khuzestan Agricultural and Natural Resources University.

نمونه‌برداری از برگ پرچم بوته‌های انتخابی در روز سوم اعمال تنش حرارتی، بلافاصله پس از قطع تنش در مرحله ظهور سنبله و ۷ تا ۱۰ روز پس از گرده‌افشانی انجام گرفت. محتوای کلروفیل برگ پرچم سه بوته انتخابی بعد از اعمال تنش حرارتی، در هفته دوم و ششم بعد از گرده‌افشانی با استفاده از کلروفیل‌متر دستی (SPAD 502, Minolta, Japan) اندازه‌گیری شد. سرعت افت محتوای کلروفیل برگ پرچم از تقسیم محتوای کلروفیل هفته دوم بر هفته ششم بعد از گرده‌افشانی محاسبه شد. هدایت روزنه‌ای با استفاده از دستگاه پرومتر AP3، مدل Delta، MK، UK از سه برگ بالای بوته‌های انتخابی در هر تکرار انجام شد. غلظت کلروفیل و کاروتنوئید برگ پرچم ساقه اصلی با استفاده از استن ۸۰ درصد استخراج و طبق روش آرنون (Arnon, 1949) اندازه-گیری شد. میزان جذب نوری محلول به‌دست‌آمده با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر در طول‌موج‌های ۴۷۰، ۶۴۵ و ۶۶۳ خوانده شد. غلظت کلروفیل a (Chla)، کلروفیل b (Chlb)، کلروفیل کل (Chlt) و کاروتنوئیدها (Car.) بر اساس روابط زیر تعیین گردید. در روابط زیر V حجم نمونه استخراج‌شده و W وزن نمونه است.

$$\text{Chla (mg/g FW)} = [(12.7\ A663\text{-}2.69A645) \times V]/1000 \times W \quad [۱]$$

$$\text{Chlb (mg/g FW)} = [(22.9\ A645\text{-}4.68A663) \times V]/1000 \times W \quad [۲]$$

$$\text{Chlt (mg/g FW)} = [(20.2\ A645+8.02A663) \times V]/1000 \times W \quad [۳]$$

$$\text{Car. (mg/g FW)} = [(1000 \cdot A470 - 1.82 \cdot Ca - 85.02 \cdot Cb) \times V] / 198 \times 1000 \times W \quad [۴]$$

در اوایل دوره پر شدن دانه میزان فلورسانس کلروفیل هر رقم بین ساعات ۱۰ تا ۱۳ روزهای آفتابی توسط دستگاه فلورسانس‌متر مدل OS1-FL (Opti-Sciences, NH, USA) اندازه‌گیری شد. گیره‌های دستگاه روی شش برگ پرچم هر بوته انتخابی زده شد و بعد از ۴۵ دقیقه ایجاد تاریکی حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در شرایط سازگار شده به تاریکی (Fv/Fm) که در آن Fv فلورسانس متغیر برگ سازگار شده به تاریکی و Fm حداکثر فلورسانس برگ سازگار شده به تاریکی است، به دست آمد. حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در شرایط سازگار شده به روشنایی (ΦPSII) محاسبه شد (Baker and Rosenquist, 2004). در اوایل دوره پر شدن دانه شاخص پایداری غشای سلول (Cell Membrane Thermal Stability) (CMTS) نمونه‌های برگ پرچم با استفاده از رابطه زیر محاسبه گردید (Reynolds et al., 2001).

$$\text{CMTSI (\%)} = [1\text{-}(EC1/EC2)] \times 100 \quad [۵]$$

در رابطه فوق EC1 و EC2 به ترتیب هدایت الکتریکی اولیه (قبل از اتوکلاو) و ثانویه (بعد از اتوکلاو) نمونه‌ها است. در مرحله شیری شدن دانه‌ها، محتوی نسبی آب برگ (Relative Water Content) برگ پرچم به روش مورانت مانسیو و همکاران (Morant-Manceau, et al., 2004) اندازه‌گیری و بر اساس رابطه زیر محاسبه شد:

www.SID.ir

Archive of SID

RWC =
[(وزن خشک برگ− وزن‌تر برگ) / (وزن خشک برگ− وزن تورمی برگ)] × ۱۰۰ [۶]

اندازه‌گیری اسیدآمینه پرولین به روش بیتس (Bates et al., 1973) در مرحله ظهور سنبله و ۷ تا ۱۰ روز پس از گرده‌افشانی انجام شد. فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) به روش ناکانو و آسادا (Nakano and Asada, 1987) و جذب نوری محلول به‌دست‌آمده در طول‌موج ۲۹۰ نانومتر خوانده شد. میزان فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) به روش ایبی (Aebi, 1983) و جذب نوری محلول به‌دست‌آمده در طول‌موج ۲۴۰ نانومتر، فعالیت آنزیم پراکسیداز (POX) به روش چانس و مهلی (Chance and Maehly, 1955) و جذب نوری محلول به‌دست‌آمده در طول‌موج ۴۷۰ نانومتر، فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز (SOD) به روش بیوشامپ و فریدوویچ (Beachamp and Fridovich, 1971) و جذب نوری محلول به‌دست‌آمده در طول‌موج ۵۶۰ نانومتر خوانده شد. نشانگر مولکولی مالون دی آلدئید (MDA) طبق روش هس و پکر (Heath, and Packer, 1969) و جذب نوری محلول به‌دست‌آمده در طول‌موج ۵۳۲ نانومتر خوانده شد ولی برای حذف اثر ترکیبات مزاحم، جذب نمونه‌ها در طول‌موج ۶۰۰ نانومتر از جذب نمونه در طول‌موج ۵۳۲ نانومتر کسر و غلظت کمپلکس محاسبه شد. پس از رسیدگی محصول، بوته‌های گندم از سطح ۰/۵ مترمربع سه ردیف وسط هر کرت برداشت شدند و عملکرد دانه در واحد سطح بر اساس ۱۲ درصد رطوبت دانه محاسبه گردید. کلیه محاسبات با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS-9.4 انجام شد. تجزیه به عامل‌ها با استفاده از روش تجزیه به مؤلفه‌های اصلی و چرخش وریماکس روی عامل موقت انجام گرفت. مقایسات میانگین به روش دانکن انجام گرفت و شکل‌ها با استفاده از نرم‌افزار Excel ترسیم شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس صفات مورد بررسی در جدول ۳ آورده شده است. چهار رقم انتخابی در کلیه صفات مورد مطالعه تفاوت معنی‌دار داشتند که این امر نشان‌دهنده تنوع ژنتیکی بالا است. افزون بر این، تفاوت معنی‌داری در سطوح تنش گرما برای کلیه صفات به‌غیراز صفات غلظت کلروفیل a و غلظت کاروتنوئیدها مشاهده شد. اثر متقابل رقم × تنش گرما برای همه صفات به غیر از صفات پتانسیل آب برگ، غلظت کلروفیل b، غلظت کلروفیل کل و غلظت کاروتنوئیدهای برگ معنی‌دار بود (جدول ۳). این بدین معنی است که ارقام واکنش‌های متفاوتی تحت تنش گرما نشان دادند.

مقایسه میانگین صفات مورد مطالعه در هر سطح تنش در جدول ۴ نشان داده شده است. میانگین کاهش عملکرد دانه چهار رقم مورد آزمایش در شرایط تنش‌های H1 و H2 نسبت به شرایط بدون تنش (شاهد) به ترتیب ۱۶/۷ و ۱۶/۹ درصد بود. تنش گرمای کوتاه‌مدت (H1 یا H2) به‌طور میانگین عملکرد دانه ارقام چمران، مارون، اروند و اترک را به ترتیب ۱۹/۶، ۱۸/۶، ۱۷/۸ و ۱۱/۲ درصد کاهش داد (جدول ۴). مقایسه میانگین پتانسیل آب برگ نشان داد که تنش کوتاه‌مدت گرما منجر به کاهش معنی‌دار پتانسیل آب برگ نسبت به شرایط بدون تنش (شاهد) گردید. این نتایج مطابق با یافته‌های سایر محققین (Pessarakli, 1999; Wardlaw et al., 2002) بود. این محققین نشان دادند که پتانسیل آب برگ پرچم حین افزایش دما به آهستگی رو به کاهش می‌گذارد. مقایسه میانگین محتوای نسبی آب در بین سطوح تنش گرما نشان داد که تنش کوتاه‌مدت H1 و H2 منجر به کاهش معنی‌دار محتوای نسبی آب گردید. در بین ارقام مورد بررسی رقم چمران هماهنگ با پتانسیل کل آب برگ خود بیشترین و رقم مارون کمترین مقدار محتوای نسبی آب را داشت. از طرف دیگر همبستگی مثبت و معنی‌داری بین پتانسیل کل آب برگ و محتوای نسبی آب برگ در هر دو شرایط تنش H1 و H2 ($r=0.70$ و $p<0.01$) به دست آمد. تفاوت‌ها در محتوای نسبی آب برگ در تنش گرمای H2 بیشتر مشخص بود. روشنفکر-دزفولی و همکاران (Roshanfekr-Dezfuli et al., 2011) در آزمایش خود به این نتیجه رسیدند که محتوای رطوبت نسبی نسبت به پتانسیل آب برگ پرچم، شاخص مناسب‌تری برای غربال‌گری و گزینش رقم متحمل به تنش گرما به شمار می‌آید. محتوای نسبی آب بالاتر به معنی توانایی برگ در حفظ مقادیر بیشتر آب در شرایط تنش است و قدرت تنظیم اسمزی در برخی ارقام، ممکن است توانایی آن‌ها را در حفظ محتوای آب نسبی بالاتر میسر سازد (Farooq et al., 2011).

در این تحقیق همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد دانه با پتانسیل آب برگ در تنش H1 ($r=0.68$ و $p<0.014$) و در تنش H2 ($r=0.58$ و $p<0.048$) به دست آمد. همچنین همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد دانه و محتوای نسبی

www.SID.ir

Archive of SID

آب برگ در تنش H1 (r =0.58 و p<0.048) و در تنش H2 (r =0.72 و p<0.008) بود. این نتایج نشان دادند علی‌رغم اینکه در این آزمایش هیچ تنش رطوبتی بر گیاه اعمال نشد، با این وجود تنش گرمای حاکم بر گیاه در کوتاه‌مدت، گرادیان آبی به سمت گل‌ها و دانه‌ها را که در تعیین عملکرد دانه نقش به سزایی دارند، تحت تأثیر قرار می‌دهد.

جدول ۳. تجزیه واریانس اثر تنش گرما بر خصوصیات فیزیولوژیک ارقام گندم بهاره.

Table 3. Analysis of variance the effect of heat stress on physiological traits of spring wheat cultivars.

منابع تغییرات S.O.V	df	حداکثر عملکرد کوانتوم Maximum quantum yield (Fv/Fm)	عملکرد کوانتوم مؤثر Effective quantum yield (ΦPSII)	سرعت افت کلروفیل Chlorophyll loss rate	پتانسیل آب برگ Leaf water potential	محتوای نسبی آب برگ Leaf Relative water content	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance
بلوک Block	2	0.0001 ns	0.00005 ns	0.029 ns	0.0007 **	3.255 ns	0.0003 ns
تنش گرما Heat (H)	2	0.032 **	0.029 **	0.669 **	0.0002 *	215 **	0.006 **
خطای a Error a	4	0.00008	0.00009	0.026	0.000001	2.09	0.000002
رقم Cultivar (C)	3	0.011 **	0.004 **	0.84 **	0.009 **	12.07 **	0.111 **
خطای b Error b	6	0.0009	0.0004	0.015	0.0013	1.92	0.0005
تنش گرما×رقم H × C	6	0.0022 **	0.0012 **	0.13 **	0.0001 ns	3.44 *	0.0007 **
خطای c Error a	12	0.00015	0.0001	0.0112	0.0005	1.148	۰,00001
ضریب تغییرات (٪) C. V. (%)		*1.61*	*1.75*	*4.96*	*0.56*	*1.32*	*0.15*

Table 3. Continued **جدول ۳. ادامه**

منابع تغییرات S.O.V	df	پایداری غشا Membrane thermostability	عملکرد دانه Grain yield	کلروفیل a Chlorophyll a	کلروفیلb Chlorophyll b	کلروفیل کل Chlorophyll Total	کاروتنوئیدها Carotenoids
بلوک Block	2	14.09 *	222.7 ns	0.028 *	0.023 **	0.102 **	0.006 *
تنش گرما Heat (H)	2	245.6 **	34015 **	0.0004 ns	0.014 *	0.016 *	0.0003 ns
خطای a Error a	4	3.23	229.4	0.0003	0.009	0.007	0.0016
رقم Cultivar (C)	3	61.6 **	9805.2 **	0.461 **	0.014*	0.462**	0.017 **
خطای b Error b	6	3.09	103.99	0.0162	0.01	0.045	0.0004
تنش گرما×رقم H × C	6	15.24**	672.4 **	0.0009 *	0.004 ns	0.004 ns	0.002 ns
خطای c Error a	12	2.36	125.6	0.0024	0.003	0.004	0.001
ضریب تغییرات (٪) C. V. (%)		*3.79*	*2.32*	*3.44*	*5.09*	*2.30*	*9.09*

www.SID.ir

Archive of SID

Table 3. Continued **جدول ۳. ادامه**

منابع تغییرات S.O.V	df	پرولین Proline	پراکسیداز Peroxidase	کاتالاز Catalase	سوپراکسید دیسموتاز Superoxide dismutase	آسکوربات پراکسیداز Ascorbate peroxidase	پراکسید هیدروژن Hidrogen peroxide	مالون دآلدهید Malon de aldehyde
بلوک Block	2	9.72 ns	0.20 ns	0.027 **	28783 **	0.129 *	99.19 ns	0.187 ns
تنش گرما Heat (H)	2	1366 **	17.82 **	0.037 **	84380 **	1.559 **	1896 **	1782 **
خطای a Error a	4	14.51	0.67	0.0019	132.3	0.0005	128.9	39.25
رقم Cultivar (C)	3	1624**	9.06 **	0.04**	362321 **	3.10 **	8785 **	4866.7 **
خطای b Error b	6	5.71	0.17	0.014	28421	0.095	159.3	10.13
تنش‌گرما×رقم H × C	6	99.65**	17.54 **	0.004 **	17176 **	0.339 **	1085 **	279.9 **
خطای c Error a	12	12.92	0.28	0.001	861	0.026	153.3	9.86
ضریب تغییرات (٪) C. V. (%)		*10.08*	*12.23*	*12.71*	*3.02*	*19.63*	*10.83*	*3.05*

** و * ، به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال خطای یک و پنج درصد، ns غیر معنی‌دار.

** and * significant at one and five percent error of probability respectively, ns, none significant.

مقایسه میانگین هدایت روزنه‌ای در شرایط دو سطح تنش گرمای H1 و H2 چهار رقم مورد بررسی نشان داد که هدایت روزنه‌ای در تنش کوتاه‌مدت افزایش یافت. به‌طور میانگین بیشترین هدایت روزنه‌ای را ارقام مارون و اروند با ۲/۵۴ سانتی‌متر بر ثانیه داشتند و رقم چمران با ۲/۳۱ سانتی‌متر بر ثانیه کمترین هدایت روزنه را داشت (جدول ۴). افزایش هدایت روزنه‌ای در رقم‌های مورد بررسی حاکی از این است که عوامل روزنه‌ای مانعی برای انجام فتوسنتز نبودند و در نتیجه عوامل غیر روزنه‌ای در محدود نمودن فتوسنتز در اثر تنش گرما قوت می‌یابند (Mojtabaei-Zamani, 2012). مجتبایی زمانی (Mojtabaei-Zamani, 2012) گزارش کرد که تاریخ کاشت تأخیری موجب افزایش مقاومت مزوفیلی برای انتشار CO_2 درون برگ شده درنتیجه از سرعت فتوسنتز کاسته می‌شود. ایشان پیشنهاد کرد کاهش هدایت مزوفیلی احتمالاً به دلیل کاهش فعالیت آنزیم‌های کربوکسیله کننده و رابیسکو اکتیواز و یا کاهش کارایی انتقال الکترون باشد. تنش گرما بر دستگاه فتوسنتزی در سطح سلولی منجر به بروز تغییرات فراساختاری از قبیل متورم شدن ناحیه ماتریکس کلروپلاست و شل شدن ورقه‌های لاملا در کلروپلاست می‌شود (Zhang et al., 2014). اضافه بر این فعالیت اکسیژناز آنزیم روبیسکو در مقایسه با فعالیت کربوکسیلاز آن افزایش پیدا می‌کند و به این ترتیب میزان تنفس نوری گیاه بیشتر می‌شود (Wahid et al., 2007; Teskey et al., 2015). رقم چمران کمترین هدایت روزنه‌ای را داشت ولی دارای عملکرد بالایی در شرایط تنش بود. در توجیه این امر نتایج برخی پژوهش‌ها نشان داد که کاهش هدایت روزنه‌ای و تعرق کمتر، منجر به مصرف آب پایین‌تر در گیاه و نیز موجب افزایش پتانسیل آب برگ پرچم گردید (Atteya, 2003; Blum, 1988). این نتیجه می‌تواند در بهبود روابط آبی گیاه کمک‌کننده باشد.

علی‌رغم عدم تأثیر معنی‌دار تنش کوتاه‌مدت گرما بر غلظت کلروفیل a در آزمایش حاضر، همبستگی منفی و معنی‌داری بین افت عملکرد دانه با صفات غلظت کلروفیل a ($r = -0.76$ و $p<0.004$ در هر دو تنش H1 و تنش H2)، غلظت کلروفیل کل ($r = -0.67$ و $p<0.02$ در تنش H1 و $r = -0.77$ و $p<0.003$ در تنش H2) و غلظت کاروتنوئیدها ($r = -0.64$ و $p<0.02$ در تنش H1 و عدم همبستگی معنی‌دار در تنش H2) به دست آمد. با افزایش شدت تنش گرما (بالای ۴۰ درجه سانتی‌گراد)، غلظت کلروفیل برگ و جذب نور توسط گیاه کاهش یافته و با کاهش هدایت روزنه‌ای، خسارت گرمای ناشی از تابش زیاد، کاهش می‌یابد و به‌صورت یک سازوکار تحمل به تنش دمای بالا عمل می‌نماید

www.SID.ir

Archive of SID

(Havaux and Tardy, 1999). افت عملکرد ناشی از تنش ممکن است به دلیل کاهش در غلظت متابولیت‌هایی مانند کلروفیل باشد (Kolchevskii, 1990).

تنش گرما منجر به کاهش معنی‌داری در دو مؤلفه فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm و ΦPSII) و افزایش سرعت افت کلروفیل بعد از اعمال تنش گرما شد (جدول ۳). بیشترین کاهش مشاهده‌شده در مؤلفه‌های Fv/Fm و ΦPSII در ارقام مارون و اروند بود درحالی‌که چمران و اترک کمترین کاهش را داشتند. سرعت افت کلروفیل در رقم مارون بیشترین و در رقم اترک کمترین افت عدد کلروفیل‌متر بر روز را داشت. کاهش مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل در شرایط تنش گرما ناشی از خسارت وارده به بخش مهمی از مراکز واکنش فتوسیستم II است که به آشفتگی در کلروپلاست و پیری زودرس برگ منجر می‌شود (Baker and Rosenquist, 2004) (جدول ۴).

رقم‌های موردبررسی دارای تنوع معنی‌داری ازنظر پایداری غشا در برابر گرما بودند. درصد مقادیر پایداری غشا در برابر گرما در رقم اترک و چمران بیشترین و مارون و اروند کمترین بود. نتایج مقایسه میانگین نشان داد که درصد پایداری غشای رقم‌ها روند نزولی داشت به‌طوری‌که مقدار آن در تنش H2 کمتر از تنش H1 بود. اختلال در سازوکارهای اساسی غشا سلولی می‌تواند فعالیت‌های فتوسنتزی را متأثر کرده و حتی توانایی غشا پلاسمایی را در حفظ شیره سلولی کاهش دهد. وجود ارتباط نزدیک بین پایداری غشا و مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل در این آزمایش تائید کننده نقش حفظ یکپارچگی غشای سلولی در تداوم فعالیت سیستم فتوسنتزی است. مقادیر پایداری غشای سلول نشان داد که تنوعی در پاسخ ژنوتیپ‌ها به دمای بالا وجود دارد که منعکس‌کننده سازوکارهای متمایز درونی گیاه و احتمالاً تنوع در میزان فعالیت ژن‌ها است.

تنش کوتاه‌مدت گرما محتوای پرولین برگ همه رقم‌ها را افزایش داد. رقم اترک بیشترین محتوای پرولین را در هر تیمار تنش داشت (جدول ۴). نتایج نشان داد سطوح اولیه پراکسید هیدروژن ارقام چمران و مارون بیشتر از اروند و اترک بود (جدول ۴). با توجه به اینکه سطوح اولیه پراکسید هیدروژن در گونه‌های گیاهی و در ارقام مختلف متفاوت است، این میزان از پراکسید هیدروژن پایه، به‌عنوان خسارت محسوب نمی‌شود و دارای نقش پیام‌رسانی برای فعال‌سازی ژن‌ها و اندامک‌ها است (Turkan et al., 2005). تنش گرمای کوتاه‌مدت H1 و H2 موجب تغییر در سطوح اولیه پراکسید هیدروژن هر چهار رقم گندم گردید. این تغییرات با افزایش پراکسید هیدروژن در رقم مارون در تنش H2 همراه بود، درحالی‌که ارقام چمران، اروند و اترک توانستند میزان پراکسید هیدروژن خود را تقریباً با شاهد بدون تنش برابر نگه‌دارند.

نتایج اثر متقابل سطوح تنش گرما و رقم بر مقدار بیومارکر مالون‌دی‌آلدهید (MDA) نشان داد بیشترین مقدار MDA از تیمار تنش گرمای کوتاه‌مدت H2 در ارقام مارون و چمران و کمترین آن در ارقام اروند و اترک در ترکیب با شرایط بدون تنش (شاهد) به دست آمد (جدول ۴). نتایج سطوح مختلف پراکسید هیدروژن، میزان پایداری غشای سلولی و مقادیر MDA نشان داد که ارقام اترک، اروند و چمران قادرند اثرات مخرب تنش گرما را تحمل کنند. تنش گرما باعث افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) گردید و این افزایش در شرایط تنش‌های کوتاه‌مدت H1 و H2 در مقایسه با شرایط بدون تنش ۶۵ درصد بود (جدول ۴). بیشترین میزان فعالیت این آنزیم در شرایط تنش‌های کوتاه‌مدت H1 و H2 در ارقام اترک و مارون مشاهده شد (جدول ۴). میانگین فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD) در شرایط میانگین تنش‌های کوتاه‌مدت گرما H1 و H2 در مقایسه با شرایط بدون تنش ۱۲/۵ درصد افزایش یافت (جدول ۴). نتایج میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز (POX) نشان داد که در شرایط تنش کوتاه-مدت H1 و H2 فعالیت POX به‌طور میانگین ۱/۷۲ برابر نسبت به شرایط بدون تنش افزایش یافت (جدول ۴). مقایسه میانگین میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) در شرایط تنش کوتاه‌مدت H1 و H2 نشان داد که میزان فعالیت این آنزیم در مقایسه با شرایط بدون تنش افزایش یافت (جدول ۴). بیشترین فعالیت آنزیم APX در رقم اترک مشاهده شد (جدول ۴). در این آزمایش کاهش فعالیت APX در تنش H2 مشاهده شد که می‌تواند به دلیل کفایت میزان CAT در مقابله با تنش اکسیداتیو باشد. همچنین می‌توان از این تحقیق نتیجه گرفت که عدم تعادل در بین فعالیت آنزیم-های آنتی‌اکسیدان باعث کاهش کارایی جمع‌آوری‌کننده فرم-های فعال اکسیژن می‌گردد. عدم تعادل حاصله موجب تجمع رادیکال‌های اکسیژن در سلول شده و تجمع انواع اکسیژن فعال نیز نقاط کلیدی سوخت‌وساز و کارهای دفاعی سلول را موردحمله قرار می‌دهند. درنتیجه این امر تنش اکسیداتیو در سلول شدت بیشتری می‌یابد.

www.SID.ir

Archive of SID

جدول ۴. مقایسه میانگین اثرات ساده صفات موردمطالعه ارقام گندم رشد یافته تحت تنش گرمای نزدیک گل‌دهی (H1)، ابتدای تشکیل دانه (H2) و بدون تنش گرما (شاهد) در مزرعه.

Table 4. Mean comparison simple effect of the studied traits of wheat cultivars grown under heat stress near flowering (H1), early grain set (H2) and non-heat stress (control) in the field.

	حداکثر عملکرد کوانتوم Maximum PSII quantum yield (Fv/Fm)			عملکرد کوانتوم مؤثر Effective PSII quantum yield (ΦPSII)			سرعت افت کلروفیل Chlorophyll loss rate (SPAD/day)			پتانسیل آب برگ Leaf water potential (MPa)		
Cultivar	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**
Chamran	0.81^{a}	0.79^{a}	0.78^{a}	0.74^{a}	0.69^{a}	0.69^{a}	1.91^{ab}	2.18^{b}	2.2^{b}	-1.1^{a}	-1.1^{a}	-1.13^{a}
Maroon	0.81^{a}	0.68^{c}	0.68^{c}	0.74^{a}	0.62^{c}	0.62^{c}	1.95^{a}	2.81^{a}	2.9^{a}	$-12.^{b}$	-1.2^{b}	-1.21^{c}
Arvand	0.80^{a}	0.69^{c}	0.68^{c}	0.75^{a}	0.65^{b}	0.64^{b}	1.85^{a}	1.93^{c}	2.1^{bc}	-1.1^{a}	-1.1^{a}	-1.13^{a}
Atrak	0.82^{a}	0.75^{b}	0.74^{b}	0.73^{a}	0.68^{a}	0.68^{a}	1.76^{b}	1.89^{c}	1.9^{c}	-1.2^{b}	$-12.^{b}$	-1.16^{b}
Mean	0.81	0.73	0.72	0.74	0.66	0.66	1.87	2.20	2.32	-1.15	-1.15	-1.16

Table 4. Continued **جدول ۴. ادامه**

	محتوای نسبی آب برگ Leaf relative water content(			هدایت روزنه Stomatal conductance (cm/Sec)			پایداری غشای سلولی Cell membrane thermostability (%)		
Cultivar	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**
Chamran	85.8^{ab}	82.3^{a}	78.5a	2.28^{c}	2.33^{c}	2.31^{c}	48.7^{a}	40.9^{b}	36.0^{b}
Maroon	85.0^{ab}	78.7^{c}	74.7b	2.50^{a}	2.56^{a}	2.55^{a}	41.0^{b}	38.4^{b}	35.7^{b}
Arvand	86.3^{a}	80.7^{ab}	76.7a	2.50^{a}	2.55^{a}	2.54^{a}	42.0^{b}	38.5^{b}	36.8^{ab}
Atrak	84.3^{b}	79.3^{bc}	78.0a	2.40^{b}	2.40^{b}	2.40^{b}	50.3^{a}	43.7^{a}	39.1^{a}
Mean	85.4	80.3	77.0	2.42	2.46	2.45	45.5	40.4	36.9

Table 4. Continued. **جدول. ادامه.**

	عملکرد دانه Grain yield (gm^{-2})			کلروفیل a Chlorophyll a (mg/g FW)			کلروفیل b Chlorophyll b (mg/g FW)		
Cultivar	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**
Chamran	604^{a}	492^{a}	478^{a}	1.64^{b}	1.66^{b}	1.64^{b}	1.04^{b}	0.96^{b}	0.99^{a}
Maroon	508^{c}	412^{d}	414^{c}	1.50^{c}	1.50^{c}	1.50^{c}	1.04^{b}	0.94^{b}	1.00^{a}
Arvand	539^{b}	439^{c}	447^{b}	1.67^{b}	1.67^{b}	1.68^{b}	1.14^{a}	1.08^{a}	1.00^{a}
Atrak	526^{bc}	467^{b}	466^{ab}	2.05^{a}	2.00^{a}	2.06^{a}	1.00^{b}	0.99^{a}	1.01^{a}
Mean	544	453	451	1.72	1.71	1.72	1.06	0.99	1.00

Table 4. Continued. **جدول ۴: ادامه.**

	کلروفیل کل Total Chlorophyll			کاروتنوئید Carotenoids (mg/g FW)			آسکوربات پراکسیداز Ascorbate (unit/mg protein)		
Cultivar	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**
Chamran	2.69^{c}	2.62^{c}	2.63^{b}	0.35^{a}	0.37^{ab}	0.37^{a}	0.32^{b}	0.43^{c}	0.49^{b}
Maroon	2.54^{d}	2.44^{d}	2.50^{c}	0.33^{a}	0.26^{c}	0.29^{b}	0.32^{b}	0.65^{c}	0.54^{b}
Arvand	2.81^{b}	2.75^{b}	2.68^{b}	0.37^{a}	0.35^{b}	0.37^{a}	0.32^{b}	1.20^{b}	0.60^{b}
Atrak	3.05^{a}	2.99^{a}	3.06^{a}	0.38^{a}	0.42^{a}	0.39^{a}	0.92^{a}	2.50^{a}	1.65^{a}
Mean	2.77	2.70	2.72	0.36	0.35	0.35	0.47	1.19	0.82

Table 4. Continued. **جدول ۴. ادامه.**

	کاتالاز Catalase (unit/mg protein)			پراکسیداز Peroxidase (m mol/g leaf FW)			سوپراکسید دیسموتاز Superoxide dismutase (unit/mg protein)		
Cultivar	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**
Chamran	0.09^{c}	0.19^{c}	0.19^{c}	4.85^{a}	8.94^{a}	2.26^{c}	773^{b}	831^{c}	890^{c}
Maroon	0.18^{b}	0.33^{a}	0.38^{a}	1.61^{c}	4.03^{b}	4.91^{b}	786^{b}	979^{b}	853^{c}
Arvand	0.18^{b}	0.24^{b}	0.26^{b}	2.64^{b}	4.09^{b}	8.32^{a}	1209^{a}	1403^{a}	1189^{a}
Atrak	0.27^{a}	0.32^{a}	0.30^{b}	2.60^{b}	3.60^{b}	4.03^{b}	754^{b}	974^{b}	1001^{b}
Mean	0.18	0.27	0.28	2.92	5.16	4.88	880	1047	983

www.SID.ir

Archive of SID

Table 4. Continued. **جدول ۴. ادامه.**

	پراکسید هیدروژن Hidrogen peroxide (mg/g FW)			مالون د آلدهید Malon de aldehyde (mmol/g FW)			پرولین Proline (mg/g FW)		
Cultivar	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**	**Control**	**H1**	**H2**
Chamran	146[a]	130[a]	132[b]	99[b]	100[b]	134[b]	21.9[b]	31.5[b]	36.0[b]
Maroon	136[a]	121[a]	180[a]	113[a]	116[a]	150[a]	19.0[b]	31.5[b]	31.5[c]
Arvand	91.0[b]	55.3[c]	105[c]	71[c]	67.5[c]	75[d]	19.4[b]	31.5[b]	38.5[b]
Atrak	90.5[b]	97.7[b]	86.5[c]	96[b]	105[b]	110[c]	34.2[a]	63.5[a]	69.5[a]
Mean	116	101	126	94.6	97.1	117	23.6	39.5	43.9

در هر ستون میانگین‌های دارای حروف مشترک تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد به روش دانکن ندارند.
Means with similar letters in each column are not significantly different (Duncan ≤ 0.05)

همبستگی بین کلروفیل کل با آنزیم APX مثبت و معنی‌دار بود ($r=0.68$ و $p<0.015$ در تنش H1 و $r=0.91$ و $p<0.0001$ در تنش H2). این امر می‌تواند ناشی از افزایش بیان ژن‌های کد کننده آنزیم پراکسیداز و یا پایداری مولکول‌های پروتئینی این آنزیم در مقابل تخریب اکسیداسیون ناشی از شرایط پیری سلول و مرگ برنامه‌ریزی‌شده باشد (Swidzinski et al., 2004). همبستگی بین آنزیم CAT با سایر صفات معنی‌دار نبود. به‌بیان‌دیگر نحوه فعالیت این آنزیم متفاوت از سایر صفات بود.

روش تجزیه به عامل‌ها برای درک روابط داخلی صفات موردمطالعه و تعیین گروهی متغیرهای با بیشترین همبستگی استفاده شد. در این تجزیه چهار عامل درمجموع ۸۶/۷ درصد واریانس بین رقم‌ها را در تنش H1 و سه عامل درمجموع ۸۶/۴ درصد واریانس بین رقم‌ها را در تنش H2 توجیه کردند (جدول ۵). در تنش H1 عامل اول ۴۲/۵ درصد، عامل دوم ۲۶/۸ درصد، عامل سوم ۱۱/۴ درصد و عامل چهارم ۵/۹۸ درصد از واریانس بین رقم‌ها را توجیه کردند.

ضرایب عاملی عامل اول برای تنش H1 در صفات پایداری غشای سلولی، پتانسیل آب برگ، حداکثر عملکرد کوانتوم، عملکرد کوانتوم مؤثر، سرعت کاهش کلروفیل، هدایت روزنه‌ای، محتوای نسبی آب برگ و عملکرد دانه زیاد بود (جدول ۶). ازآنجایی‌که عامل اول ثبات ظرفیت فتوسنتزی را به‌عنوان معیاری از تحمل به گرما تداعی می‌کند، پایداری فتوسنتزی نام‌گذاری شد. تداوم فتوسنتز و حفظ کلروفیل برگ تحت شرایط تنش ازجمله شاخص‌های فیزیولوژیکی تحمل تنش است.

ضرایب عاملی عامل دوم برای تنش H1 در صفات میزان فعالیت آنزیم APX، غلظت کلروفیل a، غلظت کلروفیل کل، میزان پرولین و میزان پراکسید هیدروژن زیاد بود. عامل دوم نقش حفاظتی در برابر تنش ایفا نمود و از این نظر به‌عنوان عامل سبزمانی نامیده شد. تنش گرما می‌تواند تعادل بین تولید و پالایش گونه‌های اکسیژن فعال را مختل کرده و پراکسیداسیون چربی را تقویت کند. ازاین‌رو محافظت در برابر تنش اکسیداتیو جزء مهم در بقاء گیاه در شرایط تنش گرماست (Liu and Zhang, 2000; Allakhverdive et al., 2008). اگرچه سه جزء محتوای کلروفیل در زمان گرده‌افشانی، طول دوره پیری و سرعت پیر شدن تعیین‌کننده سبز ماندن در طی تنش گرما هستند، سرعت پیر شدن و نه شروع پیری جزء مهم سبز ماندن به‌حساب می‌آید (Harris et al., 2007). ضرایب عاملی عامل سوم در تنش H1 برای صفات مقدار MDA، مقدار پراکسید هیدروژن، میزان فعالیت POX و CAT زیاد بود. عامل سوم عامل حفاظت آنزیمی نام‌گذاری شد. رادیکال‌های آزاد اکسیژن با سرعت بخشیدن بر اکسیداسیون چربی غیراشباع فسفولیپیدهای غشاء، مسئول خسارت به غشای سلولی هستند. افزایش غلظت MDA حاکی از خسارت غشاء سلولی ناشی از فعالیت رادیکال‌های آزاد اکسیژن است و به‌عنوان شاخص اکسیداتیو در نظر گرفته می‌شود. ضرایب عاملی عامل چهارم فقط در تنش H1 و در صفت غلظت کلروفیل b زیاد بود.

www.SID.ir

Archive of SID

جدول ۵. سهم عامل‌های اول، دوم، سوم و چهارم در تجزیهٔ عاملی صفات موردمطالعه

Table 5. The contribution of factors 1, 2, 3, and 4 to the factor analysis of studied traits

عامل Factor	مقادیر ویژه Eigen values		واریانس نسبی توجیه شده Relative variance explained (%)		واریانس تجمعی توجیه شده Cumulative variance explained (%)	
	تنش H1	تنش H2	تنش H1	تنش H2	تنش H1	تنش H2
1	8.08	9.26	42.5	48.8	42.5	48.8
2	5.09	4.24	26.8	22.3	69.4	71.1
3	2.16	2.92	11.4	15.4	80.7	86.4
4	1.13	-	5.98	-	86.7	-

جدول ۶. تجزیه عاملی برای صفات موردمطالعه ارقام گندم بهاره. تنش گرما به مدت سه روز متوالی نزدیک گل‌دهی (H1)، یا سه روز متوالی در ابتدای تشکیل دانه (H2) در مزرعه اعمال‌شده است.

Table 6. Factor analysis for studied traits of spring wheat cultivars. Heat stress has been applied to the field for three consecutive days near flowering (H1), or three consecutive days at the early seed formation (H2).

تنش H1					تنش H2			
صفات (مرتب‌شده) Traits	عامل اول Factor1	عامل دوم Factor2	عامل سوم Factor3	عامل چهارم Factor4	صفات (مرتب‌شده) Traits Reordered	عامل اول Factor1	عامل دوم Factor2	عامل سوم Factor3
stab	0.97	0.00	-0.07	0.04	CovanY	0.96	0.26	0.06
CovanY	0.95	0.09	0.00	0.01	CovanEff	0.94	0.17	-0.27
RWC	0.91	0.03	-0.10	0.03	Y	0.89	0.25	-0.09
CovanEff	0.91	0.06	0.26	-0.09	RWC	0.80	0.10	0.06
Y	0.89	0.27	0.02	0.02	WP	0.77	-0.20	0.56
WP	0.78	-0.37	-0.34	-0.01	Cart	0.69	0.32	0.43
SOD	-0.68	0.10	-0.46	-0.18	H2O2	-0.62	-0.54	-0.45
ChDestR	-0.88	-0.34	0.29	-0.02	ChDestR	-0.77	-0.39	-0.45
StomCond	-0.94	-0.18	-0.23	-0.06	CAT	-0.80	0.21	-0.29
Pro	-0.30	0.90	0.11	-0.05	StomCond	-0.90	-0.11	0.41
Cha	0.29	0.87	-0.29	0.02	APX	0.06	0.95	0.03
APX	0.07	0.84	-0.22	-0.20	Pro	0.27	0.92	0.03
ChT	0.30	0.83	-0.27	0.29	ChT	0.38	0.90	0.09
Cart	0.50	0.61	-0.31	-0.25	Cha	0.39	0.89	0.09
H2O2	-0.09	-0.71	0.66	0.06	Mstab	0.03	0.76	0.33
MdAld	-0.08	-0.26	0.94	0.07	Chb	-0.30	0.71	0.10
CAT	0.12	-0.23	0.55	-0.05	POX	-0.50	-0.03	0.84
POX	-0.01	0.04	-0.95	-0.05	SOD	0.09	0.27	0.79
Chb	0.06	-0.08	0.06	0.96	MdAld	-0.21	-0.24	-0.92

Mstab: Membrane Thermostability, CovanY: Quantum Yield, RWC: Relative Water Content, CovanEff: Quantum Effective, Y: Grain Yield, WP: Water Potential, SOD: Superoxide dismutase, ChDistR: Chlorophyll Destruction Rate, Stomatal Conductance, Pro: Proline, Cha: Chlorophyll a, APX: Ascorbate peroxidase, ChT: Chlorophyll Total, Cart: Carotenoids, H2O2: Hydrogen Peroxide, MdAld: Malon de aldehyde, CAT: Catalase, POX: Peroxidase, Chb: Chlorophyll b

نتیجه‌گیری نهایی

محیط کنترل‌شده می‌تواند روش مناسب و مؤثری برای غربال‌گری ژرم پلاسم‌های گندم برای تحمل به تنش گرما باشد. در آزمایش حاضر یک دوره کوتاه‌مدت سه‌روزه تنش گرما منجر به کاهش عملکرد گردید. کاهش عملکرد گندم به‌طور میانگین در رقم مارون ۲۳ درصد، چمران ۱۷ درصد، اروند ۱۹ درصد و اترک ۱۱ درصد بود. نتایج نشان داد که ارقام اترک، چمران و اروند با فلورسانس کلروفیل بهتر، سرعت افت کلروفیل کمتر، محتوای نسبی آب برگ بیشتر و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان متعادل‌تر نسبت به رقم مارون که

www.SID.ir

Archive of SID

حساس‌ترین رقم در این مطالعه بود، به تنش گرما از خود تحمل نشان دادند. اگر اقلیم آینده گرم‌تر و متغیرتر گردد، بروز موج گرما اساساً می‌تواند باعث کاهش عملکرد شود. ترکیب صفات فیزیولوژیک برتر که بتواند در تعدیل تنش کمک نموده و باعث کم شدن سرعت پیر شدن برگ ناشی از تنش گردد، ارقامی را با تحمل بیشتر به تنش گرما فراهم می‌نماید.

.

منابع

Aebi, H.E. 1983. Catalase. In: Bergmeyer H.U., Bergmeyer J., Grabi M. (eds.), Methods of Enzymatic Analysis. Third ed. Vol. 3. pp. 273-282, VCH Verlagsgesellschaft mbH, Germany.

Allakhverdive, S.I., Kreslavski, V.D., Klimov, V.V., Los, D.A., Carpentier, R., Mohanty, P., 2008. Heat Stress: An overview of molecular responses in photosynthesis. Photosynthesis Research. 98, 541-550.

Arnon, D.I., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in Beta vulgaris. Plant Physiology. 24, 1-15.

Atteya, A.M., 2003. Alteration of water relations and yield of corn genotypes in response to drought stress. Journal of Plant Physiology. 29, 63-76.

Baker, N.R., Rosenquist, E., 2004. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. Journal of Experimental Botany. 55, 1607-1627.

Bates, L.S., Waldren, R.P., Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil. 39, 205-207.

Beachamp, C., Fridovich, F., 1971. Superoxide dismutase: cadmium assay and an assay applicable to acrylamide gels. Annual Biochemistry. 44, 276-27.

Blum, A., Mayer, J., Golan, G., 1988. The effect of grain number per ear (sink size) on source activity and its water relations in wheat. Journals Experiment of Botany. 39, 106 – 114.

Chance, B., Maehly, A.C., 1955. Assay of catalase and peroxidase. Methods in enzymology. 2, 764-775.

Farooq, M., Bramley, H., Palta, J.A., Siddique, H.M., 2011. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. Critical Reviews in Plant Sciences. 30, 1–17.

Gibson, L.R., Paulsen, G.M., 1999. Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth. Crop Science. 39, 1841–1846.

Harris, K., Subudhi, P.K., Borrell, A., Jordan, D., Rosenow, D., Nguyen, H.T., Klein, P., Klein, R., Mullet, J., 2007. Sorghum stay-green QTL individually reduce post-flowering drought-induced leaf senescence. Journal of Experimental Botany. 58, 327–338.

Havaux, M., Tardy, F., 1999. Loss of chlorophyll with limited reduction of photosynthesis as an adaptive response of Syrian barley landraces to high drought and heat stress. Australian Journal of Physiology. 26, 569-578.

Hays, D.B., Do, J.H., Mason, R.E., Morgan, G., and Finlayson, S.A., 2007. Heat stress induced ethylene production in developing wheat grains induces kernel abortion and increased maturation in a susceptible cultivar. Plant Science. 172, 1113–1123.

Heath, R.L., Packer, L., 1969. Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. Archives of Biochemistry and Biophysics. 125, 189-198.

Jalal-Kamali, M.R., Duveiller, E., 2008.Wheat Production and Research in Iran: A Success Story. In: Raynolds, M.P., Pietragalla, J., Braun, H.J. (eds.). Proceeding of the international symposium on wheat yield potential: Challenges to international wheat breeding. pp. 54-58. CIMMYT, D.F. Mexico. 2008.

Jubany-Mari, T., Munne-Bosch, S., Alegre, L., 2010. Redox regulation of water stress responses in field-grown plants. Role of hydrogen peroxide and ascorbate. Plant Physiology and Biochemistry. 48, 351-358.

Kolchevskii, K.G., Kocharyan, N.I., Koroleva, Q.Y., 1990. Effect of salinity on photosynthetic characteristic and ion accumulation in C3 and C4 plant of Ararat plain. Photosynthetica. 31, 277-282.

www.SID.ir

Archive of SID

Liu, C.M., Zhang, J.H., 2000. Heat–induced multiple effects on PSII in wheat plants. Journal of Plant Physiology. 156, 259-265.

Lopes, M.S., Reynolds, M.P., Jalal-Kamali, M.R., Moussa, M., Feltaous, Y., Tahir, I.S.A., Barma, N., Vargas, M., Mannes, Y., Baum, M., 2012. The yield correlations of selectable physiological traits in a population of advanced spring wheat lines grown in warm and drought environments. Field Crops Research. 128, 129–136.

Modarresi, M., Mohammadi, V., Zali, A., Mardi, M. 2010. Response of wheat yield and yield related traits to high temperature. Cereal Research Communications. 38, 23-31.

Mojtabaei-Zamani, M. 2012. Investigation of some physiological mechanisms of heat tolerance during grain filling period in wheat. PhD dissertation, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Iran. [In Persian with English Summary].

Morant-Manceau, A., Pradier, E., Tremblin, G. 2004. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species salt stress. Journal of Plant Physiology. 169, 25-33.

Moshattati, A., Alami-Saied, K., Siadat, S.A., Bakhshandeh, A.M., Jalal-Kamali, M.R., 2010. Evaluation of terminal heat stress tolerance in spring bread wheat cultivars in Ahwaz conditions. Iran Journal Crop Science. 12, 85-99. [In Persian with English Summary].

Nakano, Y., Asada, K., 1987. Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts; its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. Plant and Cell Physiology. 28, 131-140.

Pessarakli, M., 1999. Hand book of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker Incorporation, 697P.

Reynolds, M.P., Balota, M., Delgado, M.I.B., Amani, I., Fischer, R.A., 1994. Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. Australian Journal of Plant Physiology. 21, 717–730.

Reynolds, M.P., Nagarajan, S., Razzaque, M.A., Ageeb, O.A.A., 2001. Heat tolerance. In: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (eds.), Application of Physiology in Wheat Breeding. Mexico, D. F. CIMMYT.

Reynolds, M.P., Singh, R.P., Ibrahim, A., Ageeb, O.A.A., Larque-Saavedra, A., Quick, J.S., 1998. Evaluating physiological traits to complement empirical selection for wheat in warm environments. Euphytica. 100, 85–94.

Roshanfekr-Dezfuli, H., Nabipour, M., Moradi, F., Mesgarbashi, M., 2011. Effect of temperature change on stomatal conductance and chlorophyll concentration in wheat. Crop Production (Scientific Journal of Agriculture), 34, 39-52. [In Persian with English Summary].

Sairam, R.K., Srivastava, G.C., Saxena, D.C. 2000. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. Biologyca Plantarum. 43, 245–251.

Schonfeld, M.A., Johnson, R.C., Carver, B.F., Mornhinwag, D.W. 1988.Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. Crop Science: 28, 526-531.

Showler, A.T., Castro, B.A., 2010. Influence of drought stress on Mexican rice borer (*Lepidoptera: Crambidae*) oviposition preference in sugarcane. Crop Protection. 28, 722-727.

Swidzinski, J.A., Leaver, C.J., Sweetlove, L.J., 2004. A proteomic analysis of plant programmed cell death. Photochemistry, 65, 1829-1838

Talukder, A.S.M.H.M., Gill, G.S., McDonald, G.K., Hayman, P.T., Alexander, B.M., 2010. Field evaluation of sensitivity of wheat to high temperature stress near flowering and early grain set. In: Dove, H., Culvenor, R.A. (eds.), Food Security from Sustainable Agriculture. Proceedings of the 15th Australian Agronomy Conference. Lincoln, New Zealand.

Teskey, R., Wertin, T., Bauweraerts, I., Ameye, M., Mcguire, M.A., Steppe, K. 2015. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. Plant, Cell and Environment. 38, 1699–1712.

Turkan, I., Bor, M., Ozdemir, F., Koca, H. 2005. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the lea stress conditions. Plant Science. 163, 769-779.

Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M.R., 2007. Heat tolerance in plants: an overview. Environmental Experiments Botany. 61, 199–223.

www.SID.ir

Archive of SID

Wardlaw, I.F., Blumenthal, C., Larroque, O., Wrigley, C.W., 2002. Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. Functional. Plant Biology. 29, 25–34.

Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. Weeds Research. 14, 415-421.

Zhang, J., Jiang, X.D., Li, T.L., Cao, X.J., 2014. Photosynthesis and ultrastructure of photosynthetic apparatus in tomato leaves under elevated temperature. Photosynthetica 52, 430–436.

www.SID.ir

Archive of SID

University of Birjand

تنشهای محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses In Crop Sciences
Vol. 13, No. 2, pp. 637-651
Summer 2020
http://dx.doi.org/ 10.22077/escs.2019.2153.1539

Original article

Field evaluation of short-term heat stress pre and post flowering on physiological parameters in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under warm climate of Ahvaz

A.R. Borjian[1*], S.A. Siadat[2], A. Bakhshandeh[2], Kh. Alamisaeid[2], M.R. Jalal-Kamali[3]

1. Organization of Agriculture-Jahad of Isfahan, the Ministry of Agriculture-Jahad, Isfahan, Iran
2. Department of Plant Production and Genetics, Khuzestan Agricultural Sciences and Natural Resources University, Mollasani, Khuzestan, Iran
3. Professor, International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), Karaj, Iran

Received 26 December 2018; Accepted 12 February 2019

Abstract

In order to study the short duration of heat stress on grain yield and physiological characteristics of wheat, a field study were laid out in a strip block design with three replicates at Khuzestan Agricultural Sciences and Natural Resources University in 2014. Four wheat varieties were exposed to heat stress (maximum 35 °C) during three days in the field with a portable purpose-built heat chamber in two different stages, near heading (H1) and early grain set (H2). The results showed that there were significant differences between heat stress levels and the traits of varieties. Short-term heat stress (H1 or H2) reduced grain yield of Chamran, Maroon, Arvand and Atrak varieties by 19.6%, 18.6%, 17.8% and 11.2%, respectively compared to unheated control. Heat stress significantly caused to reduce chlorophyll fluorescence, leaf relative water content and cell membrane thermostability whereas stomatal conductance, chlorophyll destruction rate and proline content increased. There was a negative correlation between grain yield and total chlorophyll concentration (r = -0.67 in H1 and r = -0.77 in H2). The activity of catalase, peroxidase and superoxide dismutase increased significantly in response to H1 or H2. The results of the factor analysis showed that four factors explained 86.7% and three factors explained 86.4% the variance among varieties in H1 and H2, respectively. Atrek, Chamran and Arvand varieties tolerated heat stress than Maroon variety by more photosynthesis persistency, higher metabolite content and more enzyme defense mechanism. It could be argued that cultivars with slower rate of leaf senescence after heat exposure and more enzymatic protection could be more tolerant to heat stress.

***Keywords*:** Antioxidant enzymes, Factor analysis, Heat, Photosynthesis.

[*]Correspondent author: Ali Reza Borjian; E-Mail: alireza.borjian@gmail.com.

www.SID.ir