انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه گندم نان (*Triticum aestivum* L.) تحت تنش خشکی انتهایی

سعید باقری‌کیا[۱]، محمدهادی پهلوانی[۱*]، احد یامچی[۱]، خلیل زینلی نژاد[۱] و علی مصطفایی[۲]

[۱] گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی دانشکده تولید گیاهی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، [۲] مرکز تحقیقات بیولوژی پزشکی دانشگاه علوم پزشکی کرمانشاه.

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۰۵/۲۵، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۵/۰۹/۱۳)

چکیده

مواد ژنتیکی موتانت ابزاری بسیار ارزشمند در درک فیزیولوژیک انتقال مجدد هستند و می‌توانند در ایجاد رقم متحمل به تنش خشکی مفید باشند. دو لاین موتانت پیشرفته گندم نان (T-67-60 و T-65-7-1) به همراه رقم تیپ وحشی آن‌ها (رقم طبسی) در دو شرایط رطوبتی (مطلوب و ۴۰-۳۰ درصد ظرفیت مزرعه) به منظور بررسی انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه به صورت یک آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در سه تکرار کشت شدند. آغاز اعمال تنش در مرحله ظهور کامل سنبله (زادوکس ٦٠) بود و کربوهیدرات‌های محلول در ۵ مرحله (۰، ۷، ١٤، ۲۱ و ۲۸ روز پس از گرده‌افشانی) به تفکیک میانگره‌های ساقه اندازه‌گیری شد. بر اساس نتایج مشخص شد که لاین موتانت T-65-7-1 از نظر انتقال مجدد و کارایی آن در تنش خشکی نسبت به رقم تیپ وحشی با دریافت سریع‌تر سیگنال‌های پیری (به عنوان عامل محرک انتقال مجدد)، قدرت مقصد بالاتر (عملکرد دانه بیشتر) و ظرفیت ذخیره بالاتر (حداکثر غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات بیشتر) به طور معنی‌داری بهتر عمل می‌کند. همچنین لاین موتانت T-65-7-1 از پتانسیل همه بخش‌های ساقه در انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه به دانه در طی پر شدن دانه استفاده کرده است. بنابراین تغییرات در دریافت سیگنال‌های پدیده پیری در اثر تنش خشکی، قدرت مقصد، مقدار ذخایر کربوهیدرات ساقه پیش از گرده‌افشانی و استفاده از ظرفیت ذخایر طول ساقه از عوامل تأثیرگذار در بروز تنوع ژنوتیپ‌ها در انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه در طی پر شدن دانه‌ها تحت تنش خشکی هستند.

کلمات کلیدی: پرولین، پیری، عملکرد، موتاسیون، نشت الکترولیت.

مقدمه

خشکی از مهم‌ترین عوامل محیطی محدودکننده تولید گندم و سایر محصولات کشاورزی در دنیا است. کاهش منابع آب سبب شده که توسعه ارقام زراعی با سازگاری بالاتر به خشکی هدف مهمی در بسیاری برنامه‌های اصلاحی گیاهان شود (Sivamani *et al*., 2000). وراثت‌پذیری پایین عملکرد و توجه کمتر به روش‌های مؤثر انتخاب، مانع توسعه ارقام متحمل به خشکی می‌شود. توجه به جنبه‌های دیگر تحمل به خشکی از قبیل شاخص‌های فیزیولوژیکی به دلیل کم‌هزینه بودن و قابلیت آن‌ها در گزینش مواد ژنتیکی دارای اهمیت است (Sio-Mardeh *et al*., 2006).

پتانسیل ذخیره کربوهیدرات در ساقه و انتقال مجدد آن به دانه نیز می‌تواند یک شاخص مناسب برای انتخاب ژنوتیپ‌های برتر گندم نان تحت تنش خشکی باشد زیرا در مناطقی با شرایط آب و هوایی مدیترانه‌ای (مانند ایران) زراعت گندم نان در دوره پر شدن دانه با تنش خشکی و گرما مواجه است. در

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: hpahlavani@yahoo.com

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

شرایط تنش انتهای فصل انتقال کربوهیدرات‌ها یکی از مهم‌ترین فرایندهای مؤثر در تحمل به خشکی به شمار می‌آید (Blum, 1998). اطلاعات فراوانی در غلات نشان می‌دهند که رشد و نمو دانه تا اندازه‌ای توسط انتقال مواد ذخیره‌ای گیاه حمایت می‌شود که این مواد ذخیره‌ای عمدتاً در ساقه قبل از مرحله گلدهی ذخیره می‌شوند که تحت عنوان انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای ساقه نامیده می‌شود. تحت شرایط تنش خشکی که فتوسنتز جاری کاهش می‌یابد، نقش انتقال مجدد ساقه به عنوان یک منبع کربوهیدرات برای پر شدن دانه افزایش می‌یابد. لذا ذخایر ساقه یکی از منابع با ارزش برای پرشدن دانه در گیاهان تحت تنش خشکی در طی دوره پر شدن دانه است (Ehdaie *et al*., 2008). در انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای ساقه در شرایط تنش خشکی، ذخیره آسیمیلات در ساقه پیش از گلدهی و کارایی انتقال مواد ذخیره شده در طی پر شدن دانه تأثیرگذار است (Bidinger *et al*., 1977).

توانایی ژنوتیپ‌ها از نظر انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه به دانه، در طی پر شدن دانه با استفاده از پایش تغییرات وزن خشک و وزن مخصوص در زمان گلدهی و رسیدگی فیزیولوژیک (Borrell *et al*., 1993; Ehdaie *et al*., 2006a) و یا به طور مستقیم با اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول در آب (Blum *et al*., 1994; Ehdaie *et al*., 2006b) برای ارزیابی دقیق‌تر سهم کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای ساقه در طی پر شدن دانه‌ها برآورد می‌شود. تغییرات محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب و میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی آسیمیلات‌ها در طی پر شدن دانه تابع ژنوتیپ، شرایط انجام آزمایش و روش‌های اندازه‌گیری انتقال مجدد ساقه است (Ehdaie *et al*., 2008). توانایی ذخیره‌سازی کربوهیدرات در ساقه بستگی به چگالی وزنی ساقه (وزن خشک به ازای هر واحد طول) دارد همچنین ظرفیت ذخیره و انتقال مجدد ممکن است در طول ساقه متفاوت باشد (Yang *et al*., 2006). در برخی گزارش‌ها میانگره آخر گندم (پدانکل) دارای حداکثر کارایی انتقال مجدد در تنش خشکی است (Bazargani *et al*. 2012) و در برخی دیگر از گزارش‌ها هم حاکی از آن است حداکثر مقدار کربوهیدرات منتقل شده مربوط به میانگره ما قبل آخر (پنالتیمیت) است (Khoshro *et al*., 2014). در جو گزارش‌شده که میانگره‌های پایینی بیشترین تخصیص آسیمیلات‌ها در طول پر شدن دانه را دارند (Bonnett and Incoll, 1993). سهم انتقال مجدد کربوهیدرات در عملکرد نهایی دانه گندم در شرایط مطلوب رطوبتی ۱۰-٦ درصد گزارش شده است این مقدار در شرایط نامساعد محیطی به بیش ٤۰ درصد نیز می‌رسد (Gent, 1994; Yang *et al*. 2000; Ehdaie *et al*., 2008). بر اساس گزارش اهدایی و همکاران (۲۰۰٦b) در میزان کربوهیدرات‌های محلول در میانگره‌های مختلف ساقه، بین ژنوتیپ‌های مختلف گندم نان تنوع وجود دارد. به طور کلی خشکی باعث کاهش محتوا، چگالی محتوا و غلظت کربوهیدرات‌های محلول در آب، در میانگره‌های مختلف می‌شود و البته کارایی انتقال مجدد را افزایش می‌دهد.

اصلاح موتاسیونی به القا آگاهانه و توسعه لاین‌های موتانت، به‌منظور بهبود گیاهان زراعی اشاره دارد. اصلاح موتاسیونی همچنین در مفهوم گسترده‌تری برای بهره‌برداری از موتانت‌های طبیعی و همچنین خودبخودی و توسعه هر واریته حامل یک جهش شناخته‌شده با هر منبعی، کاربرد دارد (نوری و همکاران، ۱۳۹۳). پرتوتابی هسته‌ای با ایجاد ژرم‌پلاسم غنی از تنوع ژنتیکی می‌تواند نقش مهمی در اصلاح گیاهان ایفا کند زیرا اصلاح گیاهان زمانی می‌تواند صورت گیرد که تنوع کافی برای صفت مورد نظر در دسترس اصلاحگر باشد. صفات زراعی مهمی از قبیل مانند کوتاه کردن طول دوره رشدی و افزایش تحمل و مقاومت به تنش‌های زنده و غیرزنده در گیاهانی همچون گندم، برنج، جو، پنبه، بادام زمینی و لوبیا از طریق اصلاح موتاسیونی بهبود یافته‌اند (Singh and Balyan, 2009).

مطالعات فیزیولوژیکی گیاهی در واکنش به خشکی پیچیده است. یکی از مشکلات در معرفی رقم متحمل به تنش این است که معمولاً با مطالعه ژنوتیپ‌های آستانه انجام می‌گیرند که فاصله ژنتیکی زیادی از هم دارند. استفاده از موتانت‌ها یا لاین‌های ایزوژنیک نزدیک ابزار بسیاری مناسب برای مطالعه ژنتیک گیاهی هستند و مطالعه آن‌ها می‌تواند جهت توسعه

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

گیاهان متحمل به کم‌آبی امیدبخش باشد (Tuberosa and Salvi, 2006; Xu *et al*; 2010). برای مثال فرایند پیری در گندم دوروم (Thomas *et al*. 2002; Spano *et al*., 2003)، تنفس نوری در جو تحت تنش خشکی (Wingler *et al*., 1999)، تحمل به شوری در جو (Wei *et al*., 2003) و برنج (Lin *et al*., 2016) با استفاده از مواد ژنتیکی حاصل از موتاسیون مورد مطالعه قرار گرفته‌اند؛ بنابراین اگرچه مطالعاتی در رابطه با انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه گندم در دوره پر شدن دانه‌ها تحت تنش خشکی (سعیدی و مرادی، ۱۳۹۰؛ Yang *et al*., 2000; Ehdaie *et al*., 2006b; Joudi *et al*., 2012)، شوری (شربتخواری و همکاران، ۱۳۹۲) و گرما (مجتبایی زمانی و همکاران، ۱۳۹۲) انجام شده است اما در رابطه با مطالعه میزان و کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه به تفکیک میانگره‌های ساقه در مواد گیاهی گندم موتانت در مقایسه با تیپ وحشی خود سابقه‌ای وجود ندارد. هدف از انجام این پژوهش آگاهی از عوامل تأثیرگذار در تنوع بین ژنوتیپ‌ها در فرآیند انتقال مجدد و الگوی انتقال مجدد ذخایر کربوهیدرات‌های محلول ساقه از میانگره‌های مختلف، در شرایط تنش خشکی بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در سال ۱۳۹۳-۱۳۹۲ اجرا گردید. آزمایش با دو لاین موتانت نسل هفتم به نام‌های T-67-60 و T-65-7-1 حاصل از برنامه اصلاح موتاسیونی سازمان انرژی اتمی ایران با هدف اولیه مقاومت به ورس (با استفاده از پرتوتابی گاما با منشأ کبالت ۶۰) به همراه رقم گندم طبسی به عنوان تیپ وحشی (رقم والدی) لاین‌های مذکور انجام شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی (شرایط رطوبتی در دو سطح و ژنوتیپ در سه سطح) با سه تکرار در گلدان‌هایی حاوی ۱۰ کیلوگرم خاک با ترکیب رس، ماسه بادی و کود حیوانی به نسبت ۱: ۲: ۱ کشت شدند. در هر واحد آزمایشی (گلدان) ۱۰ بذر کشت گردید. گیاهان در محیط کنترل شده گلخانه با ۱۶ ساعت روز (دما ۲۶ درجه سانتی‌گراد) و ۸ ساعت در تاریکی (دما ۱۶ درجه سانتی‌گراد) رشد کردند و تا زمان اعمال تنش به طور منظم آبیاری می‌شدند.

اعمال تنش و قطع آبیاری در مرحله زادوکس ۶۰ (ظهور کامل سنبله) انجام شد (Zadoks *et al*., 1974). ساقه اصلی بوته‌های موجود در هر گلدان با در نظر گرفتن نمایان شدن اولین سنبله از میان غلاف برگ پرچم در هر بوته با استفاده از برچسب‌های خاصی نشان‌دار گردید. رطوبت گلدان‌ها در شرایط شاهد از طریق آبیاری منظم در محدوده ظرفیت زراعی نگهداری می‌شدند، در شرایط تنش خشکی نیز رطوبت گلدان‌ها به‌وسیله توزین منظم روزانه در حدود ۴۰-۳۰ درصد ظرفیت زراعی نگهداری گردیدند. نمونه‌برداری به‌صورت تصادفی از بین ساقه‌های اصلی نشان‌دار شده با طول تقریباً یکسان در ۵ مرحله (هر واحد آزمایشی شامل ۲ بوته)، از شروع گرده‌افشانی (زمان صفر گرده‌افشانی) در فاصله‌های زمانی ۷ روزه (در زمان‌های ۰، ۷، ۱۴، ۲۱ و ۲۸ روز پس از گرده‌افشانی) به تفکیک میانگره‌های ساقه (میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر و میانگره‌های پایینی) صورت گرفت. برای اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیک نیز از برگ در ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی نمونه‌برداری صورت گرفت.

با استفاده از ۱۰۰ میلی‌گرم بافت ساقه استخراج قندهای کل توسط اتانول گرم ۸۰ درصد صورت گرفت سپس غلظت قندهای محلول با روش فنل سولفوریک اسید در طول موج ۴۸۵ نانومتر و پس از رسم منحنی (برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) استاندارد اندازه‌گیری شد (Dubois *et al*., 1956). برای محاسبه محتوای کربوهیدرات محلول در آب از حاصلضرب غلظت کربوهیدرات محلول در وزن خشک استفاده شد. چگالی محتوای کربوهیدرات محلول نیز از تقسیم محتوای کربوهیدرات محلول بر طول ساقه بدست آمد (Ehdaie *et al*., 2006b). انتقال مجدد از تفاضل بین حداکثر و حداقل کربوهیدرات محلول در آب بر اساس غلظت و چگالی محتوا به تفکیک میانگره‌ها پس از گلدهی بدست آمد. کارایی انتقال مجدد از نسبت انتقال مجدد به حداکثر مقدار آن پارامتر

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

بدست آمد (Ehdaie *et al.*, 2006b).

محتوای پرولین از ۱۰۰ میلی‌گرم بافت برگ پرچم با استفاده از روش اسپکتروفوتومتری در طول موج ۵۲۰ نانومتر پس از تهیه منحنی استاندارد اندازه‌گیری شد و برحسب میلی‌گرم در گرم وزن تر گزارش شد (Bates et al., 1973.) محتوای نسبی آب برگ (RWC) دومین برگ کاملاً رشد یافته از بالا با استفاده از رابطه زیر اندازه‌گیری شد (Dhanda and Sethi, 1998).

محتوای آب نسبی (٪) =

۱۰۰ × (وزن خشک– وزن آماسیده/ وزن خشک–وزن تازه)

وزن تازه بلافاصله بعد از برداشت، وزن آماسیده پس از قرارگیری در آب مقعطر به مدت ٤ ساعت و وزن خشک پس از نگه‌داری برگ‌ها در آون به مدت ٢٤ ساعت (در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد) اندازه‌گیری شد.

نشت الکترولیتی با استفاده از اندازه‌گیری هدایت الکتریکی به روش Lutts و همکاران (١٩٩٦) اندازه‌گیری شد. برای این منظور۱۰۰ میلی‌گرم نمونه برگ پرچم درون ۲۰ میلی لیتر آب مقطر منتقل و به مدت ٢٤ ساعت در دمای اتاق روی دستگاه شیکر قرار داده شد. میزان هدایت الکتریکی آب مقطر همراه نمونه به عنوان نشت اولیه اندازه‌گیری شد. نشت ثانویه نیز از طریق اندازه‌گیری میزان هدایت الکتریکی نمونه‌ها پس از ٤٥ دقیقه حرارت در دمای ۹۰ درجه سانتی‌گراد اندازه‌گیری شد. درصد نشت الکترولیتی براساس رابطه زیر محاسبه شد.

نشت الکترولیتی =(نشت ثانویه/ نشت اولیه) ×۱۰۰

عملکرد دانه با محتوای رطوبتی ۱۳ درصد برحسب گرم در سنبله اصلی در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی اندازه‌گیری شد.

تجزیه‌وتحلیل آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS 9.1.3 از طریق رویه GLM انجام شد. مقایسه میانگین‌ها نیز با روش LSD در سطح احتمال ۵ درصد صورت گرفت.

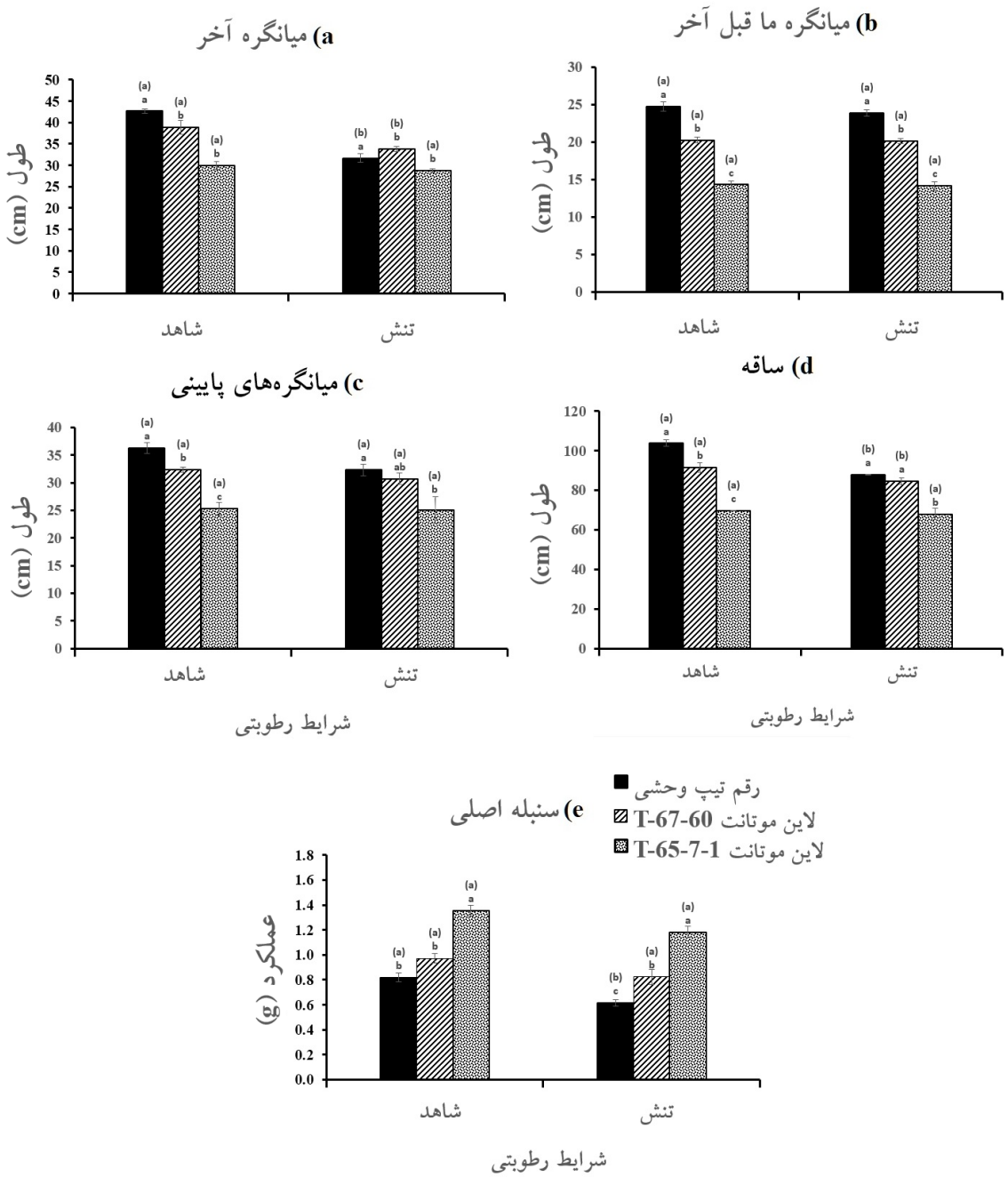
نتایج و بحث

طول ساقه به تفکیک میانگره‌ها و عملکرد: در شرایط تنش، رقم تیپ وحشی بیشترین طول میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه را دارا بود و اختلاف معنی‌داری با لاین موتانت T-65-7-1 داشت. علاوه بر این از نظر صفات مذکور، بیشترین کاهش را در اثر تنش خشکی داشت. این در حالی است در شرایط تنش، موتانت T-65-7-1 نسبت به شاهد کمترین تغییر را در صفات مذکور داشت. به همین دلیل اختلاف این صفات در شرایط تنش بین رقم تیپ وحشی و لاین موتانت T-65-7-1 نسبت به شاهد کمتر شد اما بازهم این اختلاف معنی‌دار بود (شکل ۱). ازآنجایی‌که طول میانگره‌های پایینی و ما قبل آخر پیش از گرده‌افشانی به حداکثر مقدار خود می‌رسد در همه ژنوتیپ‌ها اختلافی بسیار ناچیزی از نظر طول این بخش‌ها بین شرایط شاهد و تنش دیده شد (شکل ۱، b و c). از طرف دیگر رشد طولی ساقه گندم از شروع پر شدن دانه محدود به میانگره آخر و یا کاملاً متوقف می‌شود (Ehdaie *et al.*, 2006a) واکنش ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در شرایط تنش هم متفاوت بود به طوری که میانگره آخر رقم تیپ وحشی طبسی کاهش معنی‌داری (۲۵/۷۸ درصد) و لاین موتانت T-65-7-1 کاهش ناچیزی (٤/١٦ درصد) را از خود نشان دادند (شکل ۱، a). این نتایج با سایر مطالعات گندم در همین رابطه مطابقت دارد (Borrell *et al.*, 1989 and 1993; Ehdaie *et al.*, 2006a). در شرایط شاهد، عملکرد سنبله اصلی لاین موتانت T-65-7-1 به طور معنی‌داری بیشتر از لاین موتانت T-67-60 و رقم تیپ وحشی بود. تنش به طور معنی‌داری باعث کاهش عملکرد رقم تیپ وحشی شد (٢٤/٧٣ درصد). لاین موتانتT-65-7-1 کمترین کاهش را نشان داد بنابراین اختلاف عملکرد در شرایط تنش، بین رقم تیپ وحشی و لاین موتانت T-65-7-1 نسبت به شاهد بیشتر بود (شکل ۱، e). به طور کلی تقاضای مقصد عاملی تعیین‌کننده در انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ساقه است (Ehdaie *et al.*, 2006b). لاین‌های موتانت نسبت به رقم تیپ وحشی در اثر تنش عملکرد خود را بهتر حفظ کردند.

غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه: در هر دو شرایط شاهد و تنش، غلظت کربوهیدرات‌های محلول در میانگره آخرِ ژنوتیپ‌های مورد مطالعه باهم اختلاف معنی‌دار آماری نداشتند.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

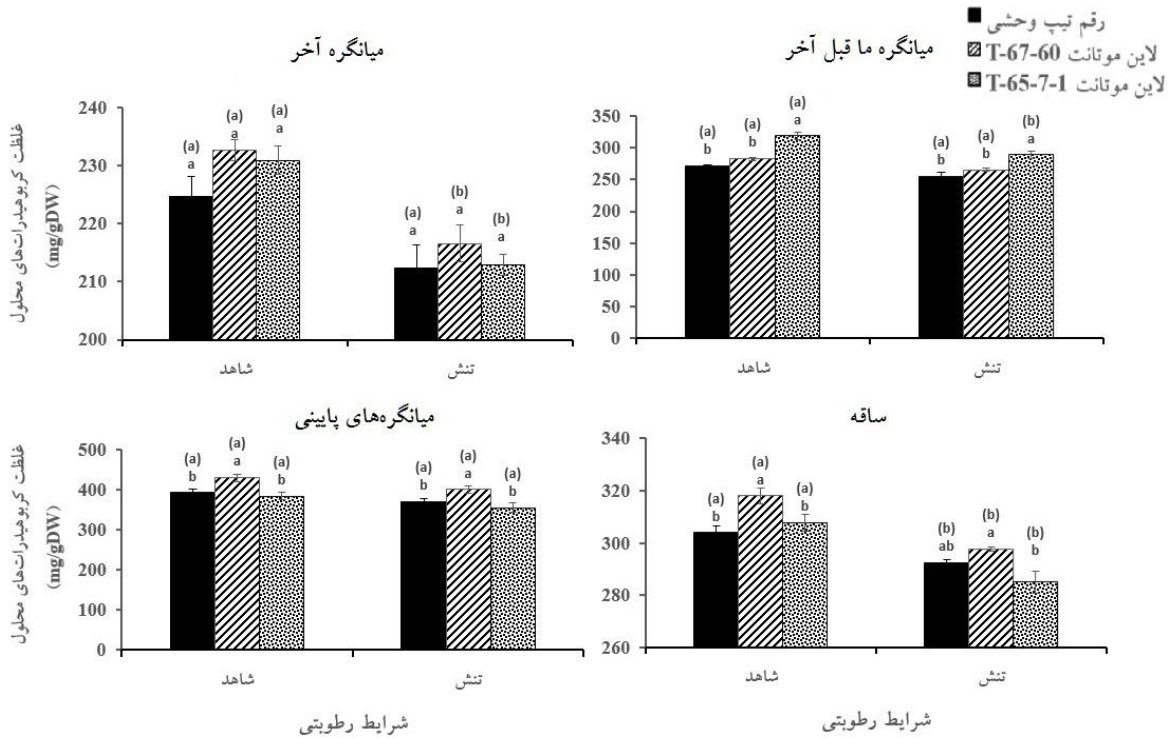


شکل ۱- میانگین طول میانگره آخر (a) میانگره ما قبل آخر (b)، میانگره‌های پایینی (c)، ساقه اصلی (d) و عملکرد (e) در ژنوتیپ‌های گندم نان مورد مطالعه. در هر شرایط رطوبتی میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (LSD ٪۵). حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش می‌باشد (LSD ٪۵).

بیشترین غلظت کربوهیدرات در میانگره ما قبل آخر در شرایط شاهد و تنش، مربوط به لاین موتانت T-65-7-1 (به ترتیب ۳۱۸/۹۶ و ۲۸۸/۸۸ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) بود. بیشترین غلظت کربوهیدرات در شرایط شاهد و تنش در میانگره‌های پایینی (به ترتیب ۴۲۹/۴۷ و ۴۰۰/۳۳ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) و در کل ساقه (به ترتیب ۳۱۸/۰۵ و ۲۹۷/۶۹ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) نیز مربوط به لاین موتانت T-67-60 بود (شکل ۲). اینکه هیچ یک از ژنوتیپ‌ها در تمام

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

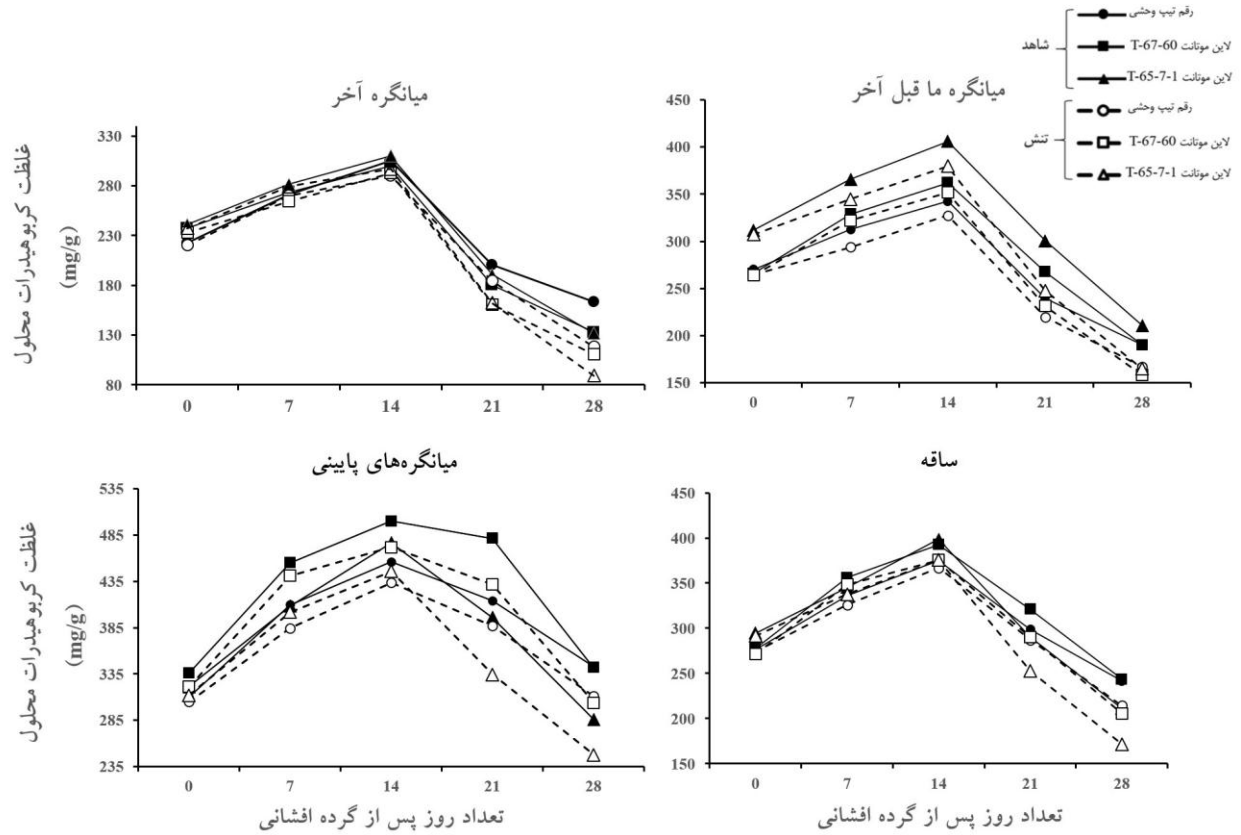


شکل ۲- میانگین غلظت کربوهیدرات‌های محلول در میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه اصلی در ژنوتیپ‌های گندم نان مورد مطالعه. در هر شرایط رطوبتی میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (۵٪ LSD). حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش می‌باشد (۵٪ LSD).

قسمت‌های ساقه بیشترین مقدار را ندارند توسط اهدایی و همکاران (۲۰۰۶b) گزارش شده است. به طور کلی تنوعی ژنتیکی برای غلظت کربوهیدرات‌های محلول در ژنوتیپ‌هایی با ارتفاع مشابه کمتر است. در ژنوتیپ‌های مورد بررسی نیز این اختلاف را می‌توان به اختلاف معنی‌دار ژنوتیپ‌ها در طول قسمت‌های مختلف ساقه مربوط دانست (شکل ۱). به طور کلی تنش خشکی باعث کاهش غلظت کربوهیدرات‌های محلول در همه قسمت‌های ساقه شده است (شکل ۲). با توجه به روند تغییرات غلظت کربوهیدرات‌های محلول در قسمت مختلف ساقه به نظر می‌رسد در ژنوتیپ‌های مورد بررسی، بیشترین کاهش در لاین موتانت T-65-7-1 مشاهده شد (شکل ۳).

محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه: در شرایط شاهد رطوبتی، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در میانگره آخر، ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه در رقم تیپ وحشی و موتانت T-67-60 باهم اختلاف معنی‌دار آماری نداشت و هر دو به طور معنی‌داری از لاین موتانت T-65-7-1 بیشتر بود. در شرایط تنش رطوبتی، محتوای کربوهیدرات‌های محلول میانگره آخر در رقم تیپ وحشی به طور معنی‌داری کمتر از لاین‌های موتانت بود زیرا نسبت به حالت شاهد بیشترین کاهش (۳۳/۹۱ درصد) را نشان داد. رقم تیپ وحشی با وجود اینکه بیشترین کاهش را در محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه در شرایط تنش رطوبتی نسبت به حالت شاهد در میانگره‌های پایینی و ساقه (به ترتیب ۲۹/۷۶ و ۱۹/۵۲ درصد) داشت اما همچنان دارای بیشترین مقدار محتوای کربوهیدرات‌های محلول بود (شکل ٤). از آنجایی تنش خشکی به طور معنی‌داری بر طول ساقه (عمدتاً به دلیل کاهش طول میانگره آخر) تأثیر می‌گذارد (شکل ۱، a و d)، کاهش محتوای کربوهیدرات را تنها نمی‌توان با انتقال مجدد کربوهیدرات به دانه در اثر تنش مرتبط دانست به طوری که در شرایط تنش همبستگی بالا و معنی‌داری بین

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]



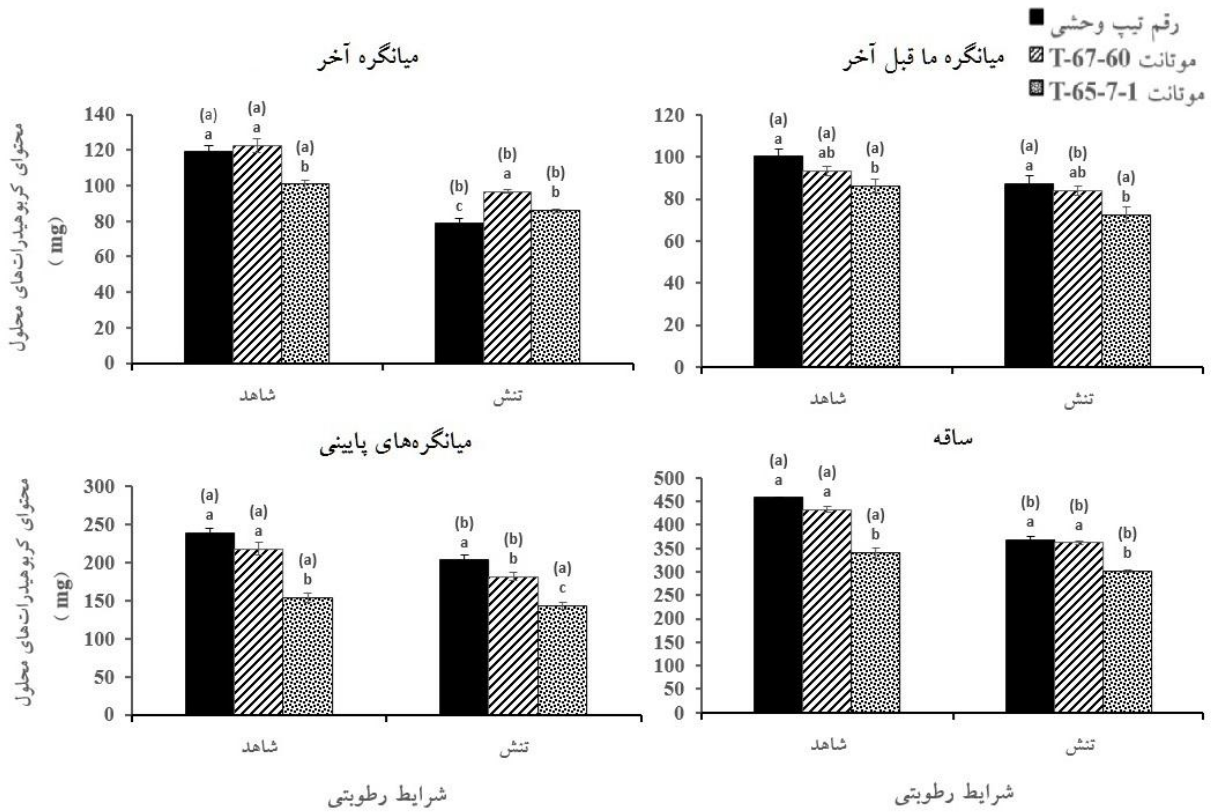
شکل ۳- روند تغییرات غلظت کربوهیدرات‌های محلول در میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه اصلی در ژنوتیپ‌های گندم نان مورد مطالعه.

طول و محتوای کربوهیدرات ساقه (**۰/۹۲) مشاهده شد (جدول ۸). به دلیل نمود کاهش طول ساقه، کاهش محتوای کربوهیدرات‌های محلول از همان مراحل اولیه پر شدن دانه ملاحظه شد و در تمام مراحل نمونه‌برداری نسبت به شرایط شاهد خود در سطح پایین‌تری قرار داشت؛ این حالت در رقم تیپ وحشی که بیشترین کاهش طول ساقه را در شرایط تنش داشته است بیشتر مشخص می‌باشد (شکل ٤). آنچه در انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول بیشتر تأثیرگذار است کاهش ذخایر فتوسنتزی در مراحل انتهایی در جهت پر کردن دانه است (Ehdaie *et al.*, 2006b). در مطالعه اهدایی و همکاران (۲۰۰٦a) نیز گیاهان پابلند محتوای کربوهیدرات بالاتری نسبت به گیاهان پاکوتاه و نیمه پاکوتاه داشتند که برخی از آن‌ها انتقال مجدد بالایی نداشتند.

از آنجایی که صفات غلظت، محتوا و چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب در ۵ مرحله طی پر شدن دانه‌ها صورت پذیرفت برای گزارش از میانگین آنها استفاده شد.

چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه: چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول در هر دو شرایط رطوبتی شاهد و تنش در میانگره آخر و ما قبل آخر در لاین موتانت T-65-7-1 (به ترتیب ۳/۳٦ و ۲/۹۸ میلی‌گرم بر سانتی‌متر) به طور معنی‌داری بیشتر از رقم تیپ وحشی و لاین موتانت T-67-60 بود (شکل ۵). ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول میانگره‌های پایینی باهم اختلاف معنی‌داری نداشتند و در ساقه، لاین موتانت T-65-7-1 به صورت معنی‌داری بیشتر از رقم تیپ وحشی بود (شکل ۵). بیشترین کاهش در چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول در اثر تنش، در تمام قسمت‌های ساقه در لاین‌های موتانت

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]



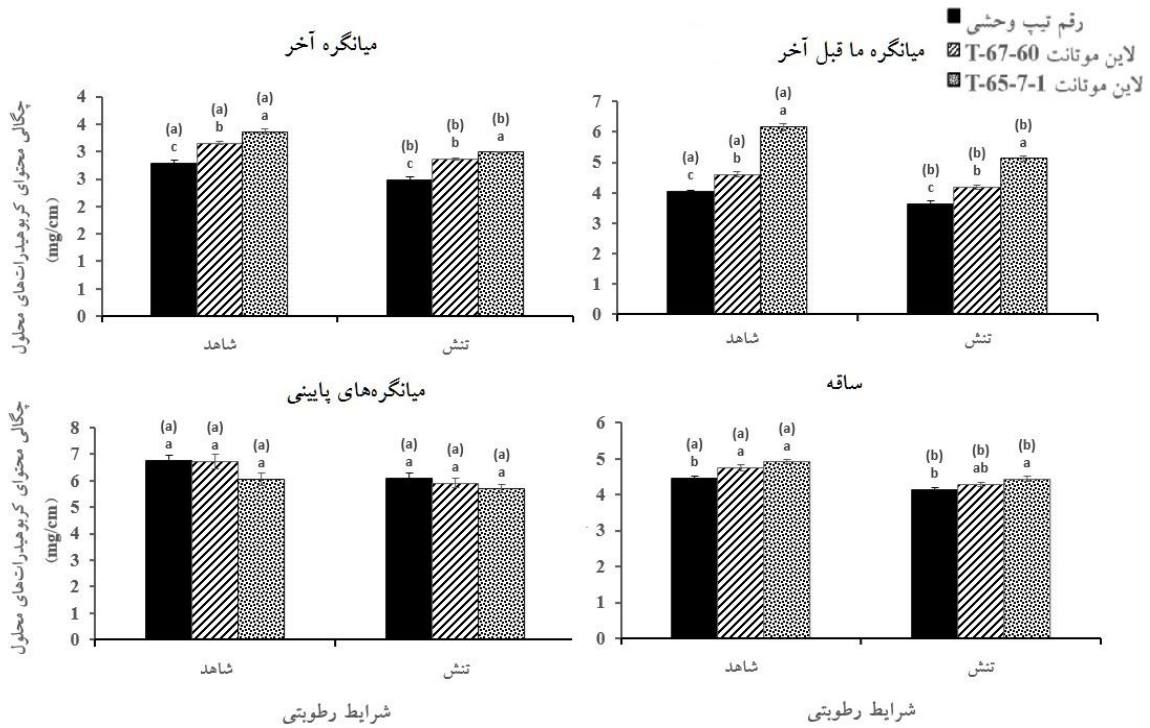
شکل ٤- میانگین محتوای کربوهیدرات‌های محلول در میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه اصلی در ژنوتیپ‌های گندم نان مورد مطالعه. در هر شرایط رطوبتی میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (۵٪ LSD). حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش می‌باشد (۵٪ LSD).

مشاهده شد (شکل ۵). این نتایج در تقابل با نتایج مربوط به محتوای کربوهیدرات‌های محلول بود زیرا تغییر محتوای کربوهیدرات‌های محلول در اثر تغییر طول ساقه در اثر تنش لحاظ گردیده است. در این حالت گیاهانی که در واحد سطح مقدار بیشتر کربوهیدرات را انتقال دهند به عنوان ژنوتیپی با انتقال مجدد بالا معرفی می‌گردد؛ و دیگر پابلندی عاملی تأثیرگذار نخواهد بود و ازآنجایی‌که کاهش کربوهیدرات‌های محلول دیگر از همان مراحل اولیه پر شدن دانه نیست می‌تواند تأثیر واقعی این صفت را در انتقال مجدد نشان دهد.

با مقایسه قسمت‌های مختلف ساقه در هر ژنوتیپ در سه حالت برآورد کربوهیدرات‌های محلول (غلظت، محتوا و چگالی محتوا) نکته قابل توجه این بود که در میان قسمت‌های مختلف ساقه اصلی بیشترین مقدار کربوهیدرات مربوط به میانگره‌های پایینی بود (شکل‌های ۲، ۳ و ٤) زیرا تجمع آسیمیلات‌ها در این قسمت پیش از گرده‌افشانی انجام گرفته و زمان بیشتری برای تجمع کربن در اختیار داشته‌اند. این نتایج با سایر گزارشات در این رابطه مطابقت داشت (Wardlaw and Willenbrink, 1994; Takahashi *et al*., 2001; Ehdaie *et al*., 2006b). از نظر غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات پس از میانگره‌های پایینی میانگره ما قبل آخر بیشترین مقادیر را داشتند و میانگره آخر کمترین سهم را داشت (شکل‌های ۲ و ٤)، اما از لحاظ محتوای کربوهیدرات پس از میانگره‌های پایینی، میانگره آخر بیشترین محتوای کربوهیدرات را داشت و کمترین سهم در میانگره ما قبل آخر مشاهده شد (شکل ٤).

با توجه به اینکه در برنامه‌های اصلاحی گندم بر اساس صفات وابسته به کربوهیدرات‌های محلول ساقه گزینش مستقیمی انجام نمی‌شود بنابراین افزایش غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه در ارقام اصلاح شده در نتیجه گزینش غیرمستقیم برای عملکرد بوده است. بهبود در

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]



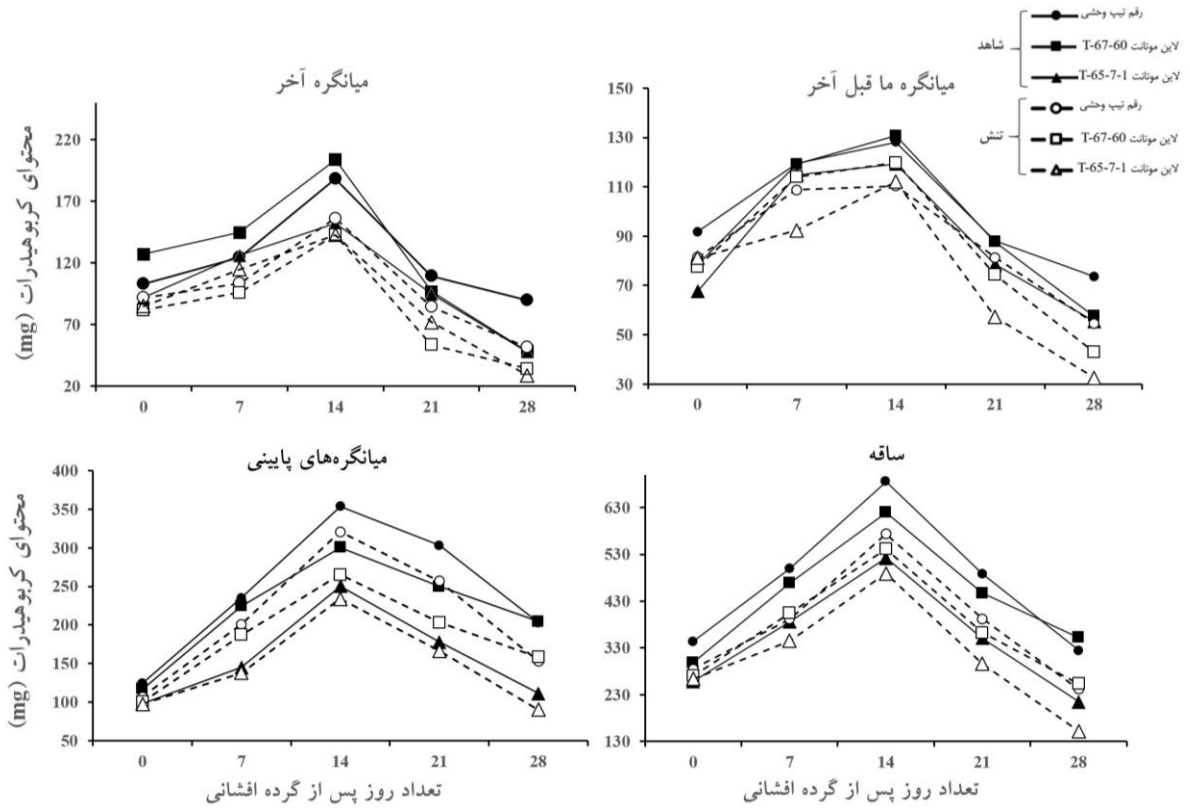
شکل ۵- میانگین چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول در میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه اصلی در ژنوتیپ‌های گندم نان مورد مطالعه. در هر شرایط رطوبتی میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (۵٪ LSD). حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش می‌باشد (۵٪ LSD).

عملکرد گندم با تعداد دانه در واحد سطح مرتبط است و ازآنجایی‌که که تعداد دانه در واحد سطح در گیاهانی با عملکرد زیادتر و ارتفاع کمتر بیشتر است، ژنوتیپ‌هایی از گندم با غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات بیشتر، به طور غیرمستقیم گزینش شده‌اند. این گزینش غیرمستقیم در شرایط تنش محیطی به دلیل اختلال در فتوسنتز جاری بیشتر رخ داده است.

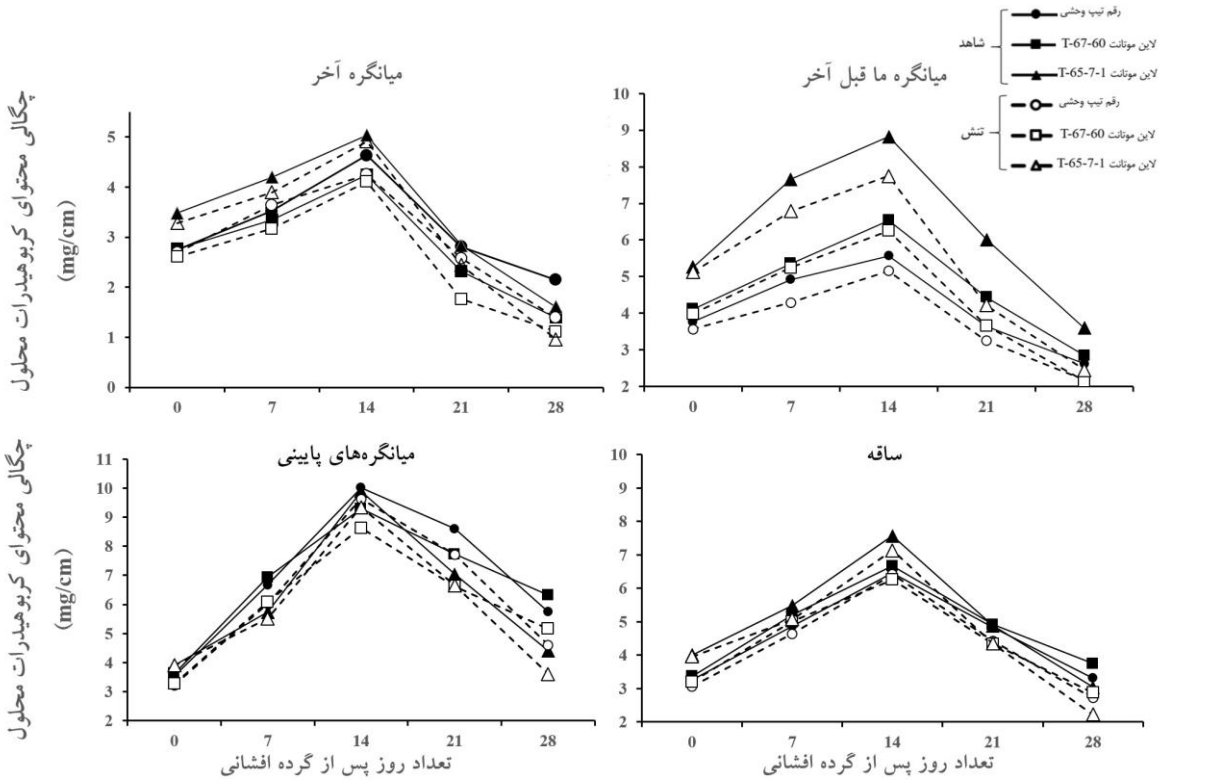
روند تغییرات غلظت، محتوا و چگالی محتوای کربوهیدرات ساقه به تفکیک میانگره‌ها در طی پر شدن دانه‌ها: به طور کلی در طی پر شدن دانه‌ها، هر سه ژنوتیپ دارای روند تقریباً یکسانی بودند به نحوی که پس از گرده‌افشانی با گذشت زمان کربوهیدرات‌های محلول میانگره‌ها و ساقه شروع به افزایش نموده و در ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی، پس از رسیدن به حداکثر، مجدد شروع به کاهش نموده و در ۲۸ روز پس از گرده‌افشانی به مقدار حداقل رسید (شکل‌های ۵، ۶ و ۷).

از نظر غلظت کربوهیدرات محلول، میانگره آخر و ما قبل آخرِ لاین موتانت T-65-7-1 و میانگره‌های پایینی لاین موتانت T-67-60 از همان شروع گرده‌افشانی بیشترین مقدار را داشتند و این روند را تا ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی حفظ کردند. به طور کلی با مقایسه واکنش هر یک از ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش رطوبتی نسبت به حالت شاهد خود مشخص شد در شرایط تنش، غلظت کربوهیدرات محلول پس از رسیدن به مقدار حداکثر، با شدت بیشتری کاهش می‌یابد (شکل ۳). از نظر محتوای کربوهیدرات محلول با توجه به اینکه ژنوتیپ‌ها از نظر طول ساقه اختلاف معنی‌داری داشتند و رقم تیپ وحشی و لاین موتانت T-67-60 بلندتر از لاین موتانت T-65-7-1 بودند (شکل ۱، d)، در شرایط مطلوب رطوبتی در تمام قسمت‌های ساقه، رقم تیپ وحشی و لاین موتانت T-67-60 به ترتیب بیشترین محتوای کربوهیدرات محلول را داشتند. در شرایط تنش رطوبتی، بخاطر اینکه طول قسمت‌های مختلف ساقه در رقم تیپ وحشی و لاین موتانت T-67-60 به صورت مشهودی تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفت کاهش محتوای

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]



شکل ٦- روند تغییرات محتوای کربوهیدرات‌های محلول در میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه اصلی در ژنوتیپ‌های گندم نان مورد مطالعه.



شکل ۷- روند تغییرات چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول (c) در میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه اصلی در ژنوتیپ‌های گندم نان مورد مطالعه.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

کربوهیدرات از همان مراحل شروع گرده‌افشانی در آنها اتفاق افتاد به طوری که میانگره آخر و ساقه رقم تیپ وحشی در شرایط تنش نسبت به حالت شاهد به ترتیب ۴۲/۹۰ درصد (۱۵۵/۳۳ و ۱۰۸/۷۰ میلی‌گرم) و ۸/۷۶ درصد (۳۶۰/۹۶ و ۳۳۱/۹۰ میلی‌گرم) کربوهیدرات کمتری به دانه منتقل نمودند درحالی که انتظار این است در شرایط تنش کربوهیدرات بیشتری در طی فرایند انتقال مجدد به دانه منتقل شود. لاین موتانت T-65-7-1 نیز به دلیل کمتر تحت تأثیر قرار گرفتن طول ساقه آن در شرایط تنش، کمترین انحراف نسبت به شرایط شاهد را از خود نشان داد (شکل ۶). ازاین‌رو به نظر می‌رسد با توجه به تأثیر طول ساقه در محتوای کربوهیدرات و تحت تأثیر قرار گرفتن طول ساقه برخی ژنوتیپ‌ها در اثر تنش خشکی استفاده از محتوای کربوهیدرات‌های محلول برای برآورد پارامترهای انتقال مجدد کربوهیدرات مبهم و گیج‌کننده است.

از نظر چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول در شروع گرده‌افشانی (زمان صفر)، میانگره آخر، ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه در رقم تیپ وحشی و لاین موتانت T-65-7-1 به ترتیب کمترین و بیشترین میزان را داشتند. در زمان ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی که چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول به حداکثر می‌رسد همین روند مشاهده می‌شود (به‌جز در میانگره‌های پایینی که در رقم تیپ وحشی حداکثر چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول بیشتر بود). به طور کلی با مقایسه واکنش هریک از ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش رطوبتی نسبت به حالت شاهد خود مشخص شد در شرایط تنش، چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول پس از رسیدن به مقدار حداکثر، با شدت بیشتری کاهش می‌یابد (شکل ۷). بازرگانی و همکاران (۲۰۱۲) با اعمال تنش در مرحله گلدهی و نمونه‌برداری در ۴ مرحله، از شروع گرده‌افشانی در فاصله‌های زمانی ۱۰ روزه (در زمان‌های صفر، ۲۰، ۱۰ و ۳۰ روز پس از گرده‌افشانی) در دو ژنوتیپ گندم بومی، حداکثر مقدار وزن خشک میانگره آخر را در ۱۰ و ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی اعلام کردند. اهدایی و همکاران (۲۰۰۶b) نیز با اعمال تنش خشکی در مراحل انتهایی خارج شدن خوشه از غلاف در ۶ زمان (۰، ۱۰، ۲۰، ۳۰، ۴۰ و ۵۰ روز پس از گرده‌افشانی) اقدام به نمونه‌برداری کرده‌اند، حداکثر مقدار کربوهیدرات‌های محلول میانگره آخر و ما قبل آخر را در اکثر ژنوتیپ‌ها در ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی گزارش دادند. در مورد میانگره‌های پایینی واکنش ژنوتیپ‌ها متفاوت بود به طوری که برخی ژنوتیپ‌ها در ۱۰ روز پس از گرده‌افشانی و برخی دیگر در ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی حداکثر مقدار به ثبت رسیده بود.

حداکثر غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات محلول ساقه به تفکیک میانگره‌ها: از لحاظ حداکثر غلظت کربوهیدرات محلول، میانگره آخر در هر دو شرایط تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۱)، در میانگره ما قبل آخر و ساقه نیز لاین موتانت T-65-7-1 بیشترین غلظت کربوهیدرات را داشت و کمترین مقدار مربوط به رقم تیپ وحشی بود که البته این اختلاف در غلظت کربوهیدرات محلول ساقه در شرایط تنش معنی‌دار نبود. همچنین در میانگره‌های پایینی غلظت کربوهیدرات محلول ساقه در لاین موتانت T-67-60 به طور معنی‌داری بیشتر از رقم تیپ وحشی بود (جدول ۱).

حداکثر چگالی محتوای کربوهیدرات در لاین موتانت T-65-7-1، در هر دو شرایط رطوبتی در میانگره آخر، ما قبل آخر و ساقه به طور معنی‌داری بیشتر از رقم تیپ وحشی بود. تنها در میانگره‌های پایینی بود که بین ژنوتیپ‌ها در شرایط شاهد اختلاف معنی‌داری دیده نشد اما با توجه به کاهش بیشتر حداکثر چگالی محتوای کربوهیدرات در لاین موتانت T-67-60 (۷/۱۰ درصد) در شرایط تنش، اختلاف معنی‌داری بین چگالی محتوای کربوهیدرات رقم تیپ وحشی و لاین موتانت T-65-7-1 با لاین موتانتT-67-60 مشاهده شد (جدول ۲).

به طور کلی تنش خشکی تأثیر معنی‌داری بر مقدار حداکثر غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات محلول ساقه نداشت (جدول‌های ۱ و ۲). با مقایسه قسمت‌های مختلف ساقه ژنوتیپ‌ها از نظر حداکثر غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات محلول، می‌توان گفت که در همه ژنوتیپ‌ها،

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

جدول ۱- مقایسه میانگین حداکثر غلظت کربوهیدرات‌های محلول (میلی‌گرم بر گرم) در ساقه و میانگره‌های ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی

ژنوتیپ	میانگره آخر			میانگره ما قبل آخر		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	۲۹۹/۸٤$^{a\,(a)}$	۲۹۲/۷۵$^{a\,(a)}$	۲/۳۷	۳٤۲/۵۹$^{c\,(a)}$	۳۲۷/۵۱$^{c\,(a)}$	٤/٤۰
موتانت T-67-60	۳۰۵/۲٦$^{a\,(a)}$	۲۹۰/۲۹$^{a\,(b)}$	٤/۹۰	۳٦۱/۹۹$^{b\,(a)}$	۳۵۱/٦۵$^{b\,(a)}$	۲/۸٦
موتانت T-65-7-1	۳۱۰/۰۸$^{a\,(a)}$	۲۹٦/۷۸$^{a\,(b)}$	٤/۲۹	٤۰۵/۸۷$^{a\,(a)}$	۳۷۹/۷٦$^{a\,(b)}$	٦/٤۳
ژنوتیپ	میانگره‌های پایینی			ساقه		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	٤۵۵/۸۷$^{b\,(a)}$	٤۳۳/۷۱$^{b\,(a)}$	٤/۸٦	۳۷٤/۹۳$^{b\,(a)}$	۳٦٦/۸۵$^{a\,(a)}$	۲/۱٦
موتانت T-67-60	٤۹۹/۹٦$^{a\,(a)}$	٤۷۱/۷۹$^{a\,(a)}$	۵/٦۳	۳۹۲/٤۹$^{a\,(a)}$	۳۷۵/۵۲$^{a\,(a)}$	٤/۳۲
موتانت T-65-7-1	٤۷٦/٦۱$^{ab\,(a)}$	٤۵۵/۸۱$^{ab\,(a)}$	٤/۳٦	۳۹۸/۳۹$^{a\,(a)}$	۳۷۵/٦۸$^{a\,(b)}$	۵/۷۰

در هر ستون میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (۵٪ LSD).حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش مورد نظر می‌باشد (۵٪ LSD).* درصد کاهش در اثر تنش رطوبتی نسبت به شاهد می‌باشد.

جدول ۲- مقایسه میانگین حداکثر چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول (میلی‌گرم بر سانتی‌متر) در ساقه و میانگره‌های ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی

ژنوتیپ	میانگره آخر			میانگره ما قبل آخر		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	٤/۲٤$^{b\,(a)}$	٤/۱۱$^{b\,(a)}$	۳/۰۷	۵/۵٦$^{c\,(a)}$	۵/۱۵$^{a\,(b)}$	۷/۳۷
موتانت T-67-60	٤/٦۳$^{ab\,(a)}$	٤/۲٤$^{b\,(b)}$	۸/٤۲	٦/۵٤٤$^{b\,(a)}$	٦/۲۵$^{b\,(a)}$	٤/٤۳
موتانت T-65-7-1	۵/۰٤$^{a\,(a)}$	٤/۹۱$^{a\,(a)}$	۲/۵۰	۸/۸۲۲$^{a\,(a)}$	۷/۷٤$^{a\,(b)}$	۱۲/۲٤
ژنوتیپ	میانگره‌های پایینی			ساقه		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	۱۰/۰۱$^{a\,(a)}$	۹/٦۲$^{a\,(a)}$	۳/۹۰	٦/٤۵$^{b\,(a)}$	٦/٤۱$^{b\,(a)}$	۰/٦۲
موتانت T-67-60	۹/۲۹$^{a\,(a)}$	۸/٦۳$^{b\,(b)}$	۷/۱۰	٦/٦٦$^{b\,(a)}$	٦/۲۵$^{b\,(a)}$	٦/۱٦
موتانت T-65-7-1	۹/۸۹$^{a\,(a)}$	۹/۳۵$^{a\,(a)}$	۵/٤٦	۷/۵٦$^{a\,(a)}$	۷/۱۳$^{a\,(a)}$	۵/٦۹

در هر ستون میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (۵٪ LSD).حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش مورد نظر می‌باشد (۵٪ LSD).* درصد کاهش در اثر تنش رطوبتی نسبت به شاهد می‌باشد.

میانگره آخر کمترین مقدار و میانگره‌های پایینی و ما قبل آخر بیشترین مقدار را دارند. علت این مشاهده، تجمع آسیمیلات‌ها در این قسمت‌ها پیش از گرده‌افشانی است زیرا زمان بیشتری برای تجمع کربن در اختیار داشته‌اند (Ehdaie *et al.*, 2006b).

در این مطالعه در شرایط تنش خشکی همبستگی مثبت و معنی‌داری بین عملکرد دانه با حداکثر چگالی محتوای کربوهیدرات محلول ساقه (**۰/۷۳) مشاهده شد (جدول ۸)؛ که نشان‌دهنده نقش تأثیرگذار حداکثر چگالی محتوای

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

کربوهیدرات محلول ساقه در عملکرد نهایی است. بر اساس گزارش اهدایی و همکاران (۲۰۰۶b) با برآورد وراثت‌پذیری عمومی حداکثر محتوای کربوهیدرات مشخص‌شده است که این صفت تحت تأثیر کنترل ژنتیکی است بنابراین از این صفت می‌توان در گزینش ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش خشکی بهره برد.

انتقال مجدد بر مبنای غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات محلول ساقه به تفکیک میانگره‌ها: در هر دو شرایط رطوبتی شاهد و تنش، انتقال مجدد بر مبنای غلظت کربوهیدرات محلول همه قسمت‌ها در لاین موتانت T-65-7-1 به طور معنی‌داری بیشتر بود. کمترین انتقال مجدد ذخایر در میانگره آخر مربوط به لاین موتانت T-67-60 و در میانگره ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و کل ساقه مربوط به رقم تیپ وحشی بود (جدول ۳).

در همه ژنوتیپ‌ها تنش رطوبتی باعث افزایش معنی‌دار انتقال مجدد برمبنای غلظت کربوهیدرات‌ها در میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر (به‌جز میانگره ما قبل آخر رقم تیپ وحشی که افزایش آن معنی‌دار نبود) و کل ساقه اصلی شد (جدول ۳). انتقال مجدد بر مبنای چگالی محتوای کربوهیدرات محلول نیز مشابه با غلظت کربوهیدرات محلول در لاین موتانت T-65-7-1 در همه قسمت‌ها به طور معنی‌داری بیشتر بود. کمترین مقدار انتقال مجدد ذخایر در میانگره آخر و ما قبل آخر مربوط به رقم تیپ وحشی و در میانگره‌های پایینی و کل ساقه مربوط به لاین موتانت T-67-60 بود (جدول ٤). در همه ژنوتیپ‌ها تنش رطوبتی باعث افزایش انتقال مجدد برمبنای چگالیمحتوای کربوهیدرات شد به طوری که در میانگره آخر لاین موتانت T-65-7-1 (۱۵/۵۰ درصد)، در میانگره ما قبل آخر لاین موتانت T-67-60 (۱۱/۲۰ درصد) و در میانگره‌های پایینی و کل ساقه اصلی رقم تیپ وحشی (به ترتیب ۱۵/۱۱ و ۱۷/۵۲ درصد) افزایش معنی‌داری نشان دادند (جدول ٤).

به گزارش Plaut و همکاران (۲۰۰٤) میزان انتقال مجدد کربوهیدرات از اندام‌های رویشی به دانه‌ها تحت تنش خشکی در بین ارقام تفاوت معنی‌داری داشت. در مطالعاتی دیگر در مرحله گرده‌افشانی گندم گزارش شده است که انتقال مجدد بر مبنای غلظت کربوهیدرات، تحت تنش‌های گرما و شوری انتهای فصل افزایش می‌یابد (مجتبایی زمانی و همکاران ۱۳۹۲؛ شربتخواری و همکاران، ۱۳۹۲). در شرایط تنش خشکی ازآنجایی‌که فتوسنتز جاری برای پر شدن دانه کافی نیست گیاه با القای بیشتر مکانیسم انتقال مجدد درصدد پرکردن دانه برمی‌آید به نظر می‌رسد این مکانسیم در لاین‌های موتانت بیش از رقم تیپ وحشی تأثیرگذار بوده است. دلیل برتری لاین‌های موتانت تنها فعالیت آنزیم‌های مؤثر در انتقال مجدد و یا پیام‌های القاکننده انتقال مجدد نیست بلکه دو عامل تقاضای مقصد بیشتر (عملکرد بالاتر) و مقدار ذخیره بیشتر کربوهیدرات در لاین‌های موتانت در این امر بسیار تأثیرگذارند (Bazargani *et al*. 2011). در این مطالعه نیز همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد با انتقال مجدد ساقه برمبنای غلظت کربوهیدرات (**۰/۹٦) و انتقال مجدد ساقه برمبنای چگالی محتوای کربوهیدرات (**۰/۸۰) در شرایط تنش، نشان‌دهنده تأثیر تقاضای مقصد در انتقال مجدد ذخایر ساقه است (جدول ۸). اگرچه همبستگی مثبت و معنی‌داری بین حداکثر چگالی محتوای کربوهیدرات محلول ساقه با انتقال مجدد ساقه بر مبنای چگالی محتوای کربوهیدرات (**۰/۹٦) در شرایط تنش خشکی مشاهده شد اما همبستگی حداکثر غلظت کربوهیدرات محلول ساقه با انتقال مجدد ساقه بر مبنای غلظت کربوهیدرات (۰/٤۸) مثبت اما معنی‌دار نبود (جدول ۸). نکته قابل توجه در مورد انتقال مجدد کربوهیدرات محلول در لاین موتانت T-65-7-1 استفاده از تمام ظرفیت طول ساقه در انتقال ذخایر است به طوری که در شرایط تنش میزان انتقال مجدد بر اساس غلظت و چگالی محتوای در تمام بخش‌های ساقه بالاتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود (جدول‌های ۳ و ٤).

کارایی انتقال مجدد بر مبنای غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات محلول ساقه به تفکیک میانگره‌ها: بیشتر بودن مقدار انتقال مجدد، به‌تنهایی ملاک کارایی گیاه در انتقال ذخایر آن نیست، به همین علت از کارایی انتقال مجدد نیز برای مقایسه ژنوتیپ‌ها استفاده شد. نکته قابل توجه در مقایسه کارایی انتقال مجدد در هر سطح شرایط رطوبتی این بود که در

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

جدول ۳- مقایسه میانگین انتقال مجدد مبتنی بر غلظت کربوهیدرات‌های محلول (میلی‌گرم بر گرم) در ساقه و میانگره‌های ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی

ژنوتیپ	میانگره آخر			میانگره ما قبل آخر		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	۱٦۷/۲۲$^{b\,(b)}$	۱۸۲/۲۰$^{b\,(a)}$	۸/۹٦	۱۵۲/۰۸$^{c\,(a)}$	۱٦۰/۷۱$^{a\,(a)}$	۵/٦۷
موتانت T-67-60	۱٤۱/۵۹$^{c\,(b)}$	۱۷۲/۲۰$^{b\,(a)}$	۲۱/٦۲	۱۷۱/۸٦$^{b\,(b)}$	۱۹۳/۵۳$^{b\,(a)}$	۱۲/٦۱
موتانت T-65-7-1	۱۷۸/۳۷$^{a\,(b)}$	۲۰۷/۵۹$^{a\,(a)}$	۱٦/۳۸	۱۹۵/۲۳$^{a\,(b)}$	۲۱٤/۹٦$^{a\,(a)}$	۱۰/۱۱
ژنوتیپ	**میانگره‌های پایینی**			**ساقه**		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	۱۱۲/٦۸$^{c\,(a)}$	۱۲۲/۷۸$^{c\,(a)}$	۸/۹٦	۱۳۳/۳۷$^{c\,(b)}$	۱۵۲/۵۷$^{c\,(a)}$	۱٤/٤۰
موتانت T-67-60	۱۵۸/۲۱$^{b\,(a)}$	۱٦۷/۷۳$^{b\,(a)}$	٦/۰۲	۱٤۹/۱٤$^{b\,(b)}$	۱٦۹/۸۰$^{b\,(a)}$	۱۳/۸۵
موتانت T-65-7-1	۱۹۰/٦٦$^{a\,(a)}$	۱۹۸/۰٤$^{a\,(a)}$	۳/۸۷	۱۸۷/۱۲$^{a\,(b)}$	۲۰۳/۹٤$^{a\,(a)}$	۸/۹۹

در هر ستون میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (۵٪ LSD).حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش مورد نظر می‌باشد (۵٪ LSD).* درصد کاهش در اثر تنش رطوبتی نسبت به شاهد می‌باشد.

جدول ٤- مقایسه میانگین انتقال مجدد مبتنی بر چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول (میلی‌گرم بر سانتی‌متر) در ساقه و میانگره‌های ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی

ژنوتیپ	میانگره آخر			میانگره ما قبل آخر		
	شاهد	تنش	*کاهش ٪	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	۲/۸۵$^{b\,(a)}$	۲/۹۹$^{b\,(a)}$	٤/۹۱	۲/۹٤$^{c\,(a)}$	۲/۹۸$^{c\,(a)}$	۱/۳٦
T-67-60موتانت	۲/٤۹$^{c\,(a)}$	۲/۸۵$^{b\,(a)}$	۱٤/٤٦	۳/٦۹$^{b\,(b)}$	٤/۱۱$^{b\,(a)}$	۱۱/۳۸
T-65-7-1موتانت	۳/٤۲$^{a\,(b)}$	۳/۹۵$^{a\,(a)}$	۱۵/۵۰	۵/۲۲$^{a\,(a)}$	۵/۲۹$^{a\,(a)}$	۱/۳٤
ژنوتیپ	میانگره‌های پایینی			ساقه		
	شاهد	تنش	*کاهش ٪	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	٤/۲۷$^{ab\,(b)}$	۵/۰۳$^{b\,(a)}$	۱۵/۱۱	۳/۱٤$^{b\,(b)}$	۳/٦۹$^{b\,(a)}$	۱۷/۵۲
T-67-60موتانت	۲/۹۷$^{b\,(a)}$	۳/٤۷$^{c\,(a)}$	۱٤/٤۱	۲/۹۱$^{b\,(a)}$	۳/۳۷$^{c\,(a)}$	۱۵/۸۱
T-65-7-1موتانت	۵/٤۸$^{a\,(a)}$	۵/۷٤$^{a\,(a)}$	٤/۵۳	٤/۵۲$^{a\,(a)}$	٤/۹۱$^{a\,(a)}$	۸/٦۳

در هر ستون میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (۵٪ LSD).حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش مورد نظر می‌باشد (۵٪ LSD).* درصد کاهش در اثر تنش رطوبتی نسبت به شاهد می‌باشد.

شرایط شاهد رقم تیپ وحشی و لاین موتانت T-65-7-1 از نظر کارایی انتقال مجدد میانگره آخر تفاوت معنی‌دار آماری نداشتند اما در شرایط تنش، لاین موتانت T-65-7-1، مقدار کارایی انتقال خود را نسبت به رقم تیپ وحشی بیشتر افزایش داد و به همین علت اختلاف این دو در شرایط تنش رطوبتی معنی‌دار بود. در هر دو شرایط تنش رطوبتی، لاین موتانت

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

جدول ٥- مقایسه میانگین کارایی انتقال مجدد مبتنی بر غلظت کربوهیدرات‌های محلول (درصد) در ساقه و میانگره‌های ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی

ژنوتیپ	میانگره آخر			میانگره ما قبل آخر		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	٥٥/٧٩$^{a\,(b)}$	٦٢/٢٧$^{b\,(a)}$	١١/٦١	٤٤/٣٨$^{b\,(b)}$	٤٩/١١$^{b\,(a)}$	١٠/٦٦
موتانت T-67-60	٤٦/٣٩$^{b\,(b)}$	٥٩/٣٨$^{b\,(a)}$	٢٨/٠٠	٤٧/٤٩$^{ab\,(b)}$	٥٥/٠٦$^{a\,(a)}$	١٥/٩٤
موتانت T-65-7-1	٥٧/٥١$^{a\,(b)}$	٦٦/٩٤$^{a\,(a)}$	١٦/٤٠	٤٨/١٢$^{a\,(b)}$	٥٦/٦١$^{a\,(a)}$	١٧/٦٤
ژنوتیپ	میانگره‌های پایینی			ساقه		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	٢٤/٧٣$^{c\,(b)}$	٢٨/٣١$^{c\,(a)}$	١٤/٤٨	٣٥/٥٧$^{b\,(b)}$	٤١/٥٩$^{c\,(a)}$	١٦/٩٢
موتانت T-67-60	٣١/٦٥$^{b\,(b)}$	٣٥/٥٣$^{b\,(a)}$	١٢/٢٦	٣٨/٠٤$^{b\,(b)}$	٤٥/٢٢$^{b\,(a)}$	١٨/٨٧
موتانت T-65-7-1	٤٠/٠٣$^{a\,(b)}$	٤٤/٤٧$^{a\,(a)}$	١١/٠٩	٤٦/٩٦$^{a\,(b)}$	٥٤/٢٩$^{a\,(a)}$	١٥/٦١

در هر ستون میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (٥٪ LSD).حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش مورد نظر می‌باشد (٥٪ LSD).* درصد کاهش در اثر تنش رطوبتی نسبت به شاهد می‌باشد.

جدول ٦- مقایسه میانگین کارایی انتقال مجدد مبتنی بر چگالی محتوای کربوهیدرات‌های محلول (درصد) در ساقه و میانگره‌های ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی

ژنوتیپ	میانگره آخر			میانگره ما قبل آخر		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	٦٧/٠٧$^{a\,(b)}$	٧٢/٩٠$^{b\,(a)}$	٨/٦٩	٥٢/٨٦$^{b\,(a)}$	٥٧/٨٠$^{b\,(a)}$	٩/٣٥
موتانت T-67-60	٥٣/٦٦^{b} (^{b})	٦٧/٢٠$^{c\,(a)}$	٢٥/٢٣	٥٦/٥٣$^{a\,(b)}$	٦٥/٧١$^{a\,(a)}$	١٦/٢٤
موتانت T-65-7-1	٦٨/٠٤^{a} (^{b})	٨٠/٤١$^{a\,(a)}$	١٨/١٨	٥٩/٢٧$^{a\,(b)}$	٦٨/٣٨$^{a\,(a)}$	١٥/٣٧
ژنوتیپ	میانگره‌های پایینی			ساقه		
	شاهد	تنش	کاهش ٪*	شاهد	تنش	کاهش ٪
تیپ وحشی	٤٢/٦٧$^{ab\,(b)}$	٥٢/٢٦$^{b\,(a)}$	٢٢/٤٧	٤٨/٦٧$^{b\,(b)}$	٥٧/٦١$^{b\,(a)}$	١٨/٣٧
موتانت T-67-60	٣٢/٠٣$^{b\,(a)}$	٤٠/٢٢$^{c\,(a)}$	٢٥/٥٧	٤٣/٨٥$^{b\,(b)}$	٥٣/٨٩$^{c\,(a)}$	٢٢/٩٠
موتانت T-65-7-1	٥٥/٣٥$^{a\,(a)}$	٦١/٤٠$^{a\,(a)}$	١٠/٩٣	٥٩/٧٥$^{a\,(b)}$	٦٨/٨١$^{a\,(a)}$	١٥/١٦

در هر ستون میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (٥٪ LSD).حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش مورد نظر می‌باشد (٥٪ LSD).* درصد کاهش در اثر تنش رطوبتی نسبت به شاهد می‌باشد.

T-65-7-1 بیشترین کارایی انتقال مجدد را در میانگره آخر، ما قبل آخر، میانگره‌های پایینی و ساقه به خود اختصاص داد و رقم تیپ وحشی کمترین مقدار کارایی را داشت (جدول‌های ٥ و ٦). بیشترین افزایش کارایی انتقال مجدد بر مبنای غلظت و کارایی انتقال مجدد بر مبنای چگالی محتوا در شرایط تنش نسبت به شاهد در ساقه مربوط به لاین موتانت T-67-60 (به ترتیب ١٨/٨٧ و ٢٣/٣٢ درصد) بود (جدول‌های ٥ و ٦). در این مطالعه همبستگی مثبت و معنی‌داری بین عملکرد با کارایی

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

انتقال مجدد ساقه برمبنای غلظت کربوهیدرات (**۰/۹٦) و کارایی انتقال مجدد ساقه برمبنای چگالی محتوای کربوهیدرات (**۰/۷۹) مشاهده شد (جدول ۸). همچنین با وجود اینکه همبستگی مثبت و معنی‌داری بین حداکثر چگالی محتوای کربوهیدرات محلول ساقه با کارایی انتقال مجدد ساقه بر مبنای چگالی محتوای کربوهیدرات (**۰/۹۱) در شرایط تنش خشکی مشاهده شد اما همبستگی حداکثر غلظت کربوهیدرات محلول ساقه با انتقال مجدد ساقه بر مبنای غلظت کربوهیدرات (۰/۳۷) مثبت اما معنی‌دار نبود (جدول ۸). توانایی ذخیره آسیمیلات در ساقه و قدرت مقصد دو عامل مهم در سهم مواد ذخیره‌ای در فرایند انتقال مجدد به دانه گندم است (Gupta *et al.*, 2011)، برتری موتانت T-65-7-1 در این دو عامل باعث شده است کارایی انتقال مجدد بالاتری داشته باشد (جدول‌های ۵ و ٦).

محتوای پرولین، نشت الکترولیتی و محتوای نسبی آب: در شرایط شاهد بیشترین محتوای پرولین برگ مربوط به رقم تیپ وحشی بود اگرچه این اختلاف از لحاظ آماری معنی‌دار نبود (جدول ۷). تنش خشکی باعث افزایش محتوای پرولین شد، این افزایش در لاین‌های موتانت به شکل چشمگیری قابل‌ملاحظه بود و رقم تیپ وحشی کمترین افزایش را نشان داد به همین خاطر در شرایط تنش خشکی اختلاف محتوای پرولین رقم تیپ وحشی و لاین موتانتT-65-7-1 معنی‌دار بود (جدول ۷). استفاده آسیمیلات‌های ذخیره شده در بافت‌های رویشی برای پرشدن دانه گیاهان تک لپه مانند گندم نیازمند آغاز یا به عبارتی تحریک پدیده پیری در کل گیاه می‌باشد (Yang and Zhang, 2006). از نشانه‌های بارز پیری برگ روند تغییرات بسیار منظم و کنترل‌شده فعل‌وانفعالات فیزیولوژیک است. ازجمله مهم‌ترین این تغییرات افزایش میزان پرولین به دلیل تجزیه پروتئین به اجزای سازنده خود می‌باشد (Hörtensteiner and Feller, 2002). طی پیری طبیعی برگ تولید پرولین از طریق افزایش در بیان ژن‌های *PRODH2* و *P5CDH* افزایش می‌یابد شرایط محیطی ازجمله تنش‌ها قادر هستند که سیگنال‌های پیری را سریع‌تر القا کنند (Zhang and Becker, 2015). در طول پدیده پیری، محافظت و حفظ سلول‌های گیاهی در برابر تنش اکسیداتیو به منظور محافظت سلول گیاهی از مرگ سلولی نابهنگام، بسیار مهم و ضروری است (Bazargani *et al.*, 2011). پرولین به عنوان یک آنتی‌اکسیدان غیر آنزیمی باعث پاک‌سازی رادیکال‌های آزاد و مانع مرگ سلولی نابهنگام در اثر تنش می‌شود (Ashraf *et al.*, 2012). مهم‌ترین و قابل‌توجه‌ترین فعالیت پرولین، عکس‌العمل آن با پروتئین‌های غشایی است که در حفظ ساختار غشا سلولی درگیرند (Kocheva and Georgiev, 2003).

از نظر صفت نشت الکترولیتی غشا سلولی، بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در شرایط شاهد اختلاف معنی‌دار آماری مشاهده نشد اما در شرایط تنش رطوبتی در رقم تیپ وحشی به طور معنی‌داری بیشتر از لاین‌های موتانت بود (جدول ۷). غشا سلول‌های گیاهی در مقابل حرکت آب و محلول‌های مختلف به صورت مانعی با نفوذپذیری متفاوت عمل می‌کند و موجب تنظیم غلظت محلول‌ها در سلول و ایجاد آماسیدگی مثبت می‌شود. غشا سلولی یکی از اولین بخش‌ها در گیاه است که در شرایط تنش آسیب می‌بیند (Bohnert *et al*, 1995). پایداری غشا ازجمله عواملی است که تحت تأثیر تنش‌های مختلف مانند خشکی قرار می‌گیرد و با افزایش شدت تنش از میزان آن کاسته می‌شود (Nezhadahmadi *et al*, 2013). از آنجایی شرایط تنش خشکی ارقامی که تحمل بیشتری به تنش خشکی دارند غشا آن‌ها دچار تخریب کمتری می‌شود به نظر می‌رسد لاین‌های موتانت دارای پایداری بیشتر و معنی‌داری در مقایسه با رقم تیپ وحشی خود هستند (Kocheva and Georgiev, 2003). از نظر محتوای نسبی آب ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در شرایط شاهد باهم اختلاف معنی‌دار آماری نداشتند اما در شرایط تنش لاین‌های موتانت درصد محتوای نسبی آب خود را با شدت بیشتری کاهش دادند به نحوی که محتوای نسبی آب برگ رقم تیپ وحشی (٦۹ درصد) به صورت معنی‌داری بیشتر از لاین موتانت T-65-7-1 (٥٦/۹۰ درصد) بود (جدول ۷). رقم تیپ وحشی با حفظ محتوای نسبی آب (سبزمانی بیشتر) قادر به تداوم فتوسنتز در طی پر شدن دانه است اما در لاین‌های موتانت، بروز پیری در اثر تنش خشکی باعث کاهش بیشتر

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

جدول ۷- مقایسه میانگین محتوای پرولین، نشت الکترولیتی و محتوای نسبی آب در ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی

ژنوتیپ	محتوای پرولین (میلی‌گرم بر گرم)			نشت الکترولیتی (درصد)			محتوای نسبی آب (درصد)		
	شاهد	تنش	افزایش٪*	شاهد	تنش	افزایش٪	شاهد	تنش	کاهش٪
تیپ وحشی	٤/٧٠^{a} (b)	١٠/٣٦^{b} (a)	١٢٠/٤٣	٢٧/٧٣^{a} (b)	٥٨/٣٠^{a} (a)	١١٠/٢٤	٨٠/٩١^{a} (a)	٦٩/٣١^{a} (b)	١٤/٣٤
موتانت T-67-60	٤/٢٤^{a} (b)	١٣/٧٩^{a} b (a)	٢٢٥/٢٤	٢٦/٤٤^{a} (b)	٤٤/٩٥^{b} (a)	٧٠/٠١	٧٧/٢٥^{b} (a)	٥٩/٨٩^{ab} (b)	٢٢/٤٧
موتانت T-65-7-1	٤/٠٨^{a} (b)	١٦/٢٣^{a} (a)	٢٩٧/٧٩	٣١/٤٢^{a} (a)	٤٢/٧٣^{b} (a)	٣٦/٠٠	٨٢/٧٨^{b} (a)	٥٦/٩٠^{b} (b)	٣١/٢٦

در هر ستون میانگین‌هایی که حروف مشترک دارند باهم تفاوت معنی‌دار آماری ندارند (٥٪ LSD).

حروف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش مورد نظر می‌باشد (٥٪ LSD).

***درصد افزایش در اثر تنش رطوبتی نسبت به شاهد می‌باشد.**

جدول ۸- ضرایب همبستگی برخی صفات مرتبط با انتقال مجدد ساقه تحت شرایط تنش رطوبتی

	١	٢	٣	٤	٥	٦	٧	٨	٩
١	١								
٢	-٠/٨٧ **	١							
٣	-٠/٩٢ **	٠/٩٢ **	١						
٤	٠/٣٧ ^{ns}	-٠/٣٩ ^{ns}	-٠/٣٥ ^{ns}	١					
٥	٠/٧٣ *	-٠/٨٢ **	-٠/٨٨ **	٠/٤٥ ^{ns}	١				
٦	٠/٩٦ **	-٠/٩٢ **	-٠/٩٠ **	٠/٤٨ ^{ns}	٠/٨٠ **	١			
٧	٠/٨٠ **	-٠/٨٧ **	-٠/٩٢ **	٠/٢٨ ^{ns}	٠/٩٦ **	٠/٨٤ **	١		
٨	٠/٩٦ **	-٠/٩٢ **	-٠/٩٠ **	٠/٣٧ ^{ns}	٠/٧٨ *	٠/٩٨ **	٠/٨٥ **	١	
٩	٠/٧٩ **	-٠/٨٨ **	-٠/٩١ **	٠/١٦ ^{ns}	٠/٩١ **	٠/٨٣ **	٠/٩٨ **	٠/٨٦ **	١

***، ** و ns به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ٥٪، ١٪ و عدم تفاوت معنی‌دار آماری است.**

عملکرد (١)، طول ساقه (٢)، محتوای کربوهیدرات ساقه (٣)، حداکثر غلظت کربوهیدرات‌های ساقه (٤)، حداکثر چگالی محتوای کربوهیدرات‌های ساقه (٥)، انتقال مجدد ساقه بر مبنای غلظت کربوهیدرات‌ها (٦)، انتقال مجدد ساقه بر مبنای چگالی محتوای کربوهیدرات‌ها (٧)، کارایی انتقال مجدد ساقه بر مبنای غلظت کربوهیدرات‌ها (٨) و کارایی انتقال مجدد ساقه بر مبنای چگالی محتوای کربوهیدرات‌ها (٩).

محتوای نسبی آب شده است و سهم بیشتری از آسیمیلات‌ها را طریق انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ساقه برای دانه تأمین کرده است (جدول ٧).

نتیجه‌گیری کلی

با توجه به نتایج این پژوهش می‌توان گفت عوامل مؤثر در وجود تنوع ژنوتیپ‌ها در فرآیند انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه در اثر تنش خشکی حداقل شامل ١) تفاوت در دریافت سیگنال‌های پدیده پیری در اثر تنش خشکی ٢) تفاوت در قدرت مقصد ٣) تفاوت در مقدار ذخایر ساقه پیش از بروز تنش خشکی و ٤) تفاوت در استفاده از ظرفیت ذخایر طول ساقه (میانگره‌های مختلف ساقه) می‌باشد. تنش خشکی در مرحله پر شدن دانه منجر به تسریع بیشتر پدیده پیری و در پی

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

آن تحریک انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه به دانه در لاین‌های موتانت شده است. از سوی دیگر قدرت مقصد بالاتر (عملکرد بیشتر) و ظرفیت ذخیره بالاتر (حداکثر غلظت و چگالی محتوای کربوهیدرات بیشتر) در لاین موتانت T-65-7-1، نسبت به رقم تیپ وحشی خود باعث شده است انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد در این لاین موتانت به طور معنی‌داری بیشتر باشد. علاوه بر این استفاده از تمام ظرفیت طول ساقه می‌تواند نقش کلیدی در انتقال ذخایر ساقه داشته باشد؛ در صورتی که الگوی انتقال مجدد ژنوتیپی به شکلی باشد که از ذخایر همه بخش‌های ساقه (میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر و میانگره‌های پایینی) استفاده نماید در شرایط تنش بهتر عمل خواهد؛ این همان برتری است که در لاین موتانت T-65-7-1 مشخصاً ملاحظه گردید. الگوی انتقال مجدد لاین موتانت T-65-7-1 از میانگره‌های مختلف به شکلی بود که از ذخایر همه بخش‌های ساقه (میانگره آخر، میانگره ما قبل آخر و میانگره‌های پایینی) حداکثر استفاده را نموده بود به همین دلیل انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد آن به صورت معنی‌داری بیشتر بود.

منابع

سعیدی، م. و مرادی، ف (۱۳۹۰) اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول از میانگره‌های آخر و ماقبل آخر به دانه‌های در حال رشد دو رقم گندم نان. مجله علوم زراعی ایران ۱۳ (۳) ٥٤٨-٥٦٤.

شربتخواری، م.، گالشی، س. شبر، ز. سلطانی، ا و ناخدا، ن. (۱۳۹۲) بررسی صفات فیزیولوژیکی مرتبط با انتقال مجدد ذخایر ساقه تحت تنش شوری انتهای فصل در گندم. نشریه تولید گیاهان زراعی ۷ (۱) ۲۵-٤٤.

مجتبایی زمانی، م.، نبی پور، م. و مسکرباشی، م. (۱۳۹۲) ارزیابی تجمع و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه در ژنوتیپ‌های گندم نان بهاره در شرایط تنش گرمای انتهای فصل اهواز. مجله علوم زراعی ایران. ۱۵ (۳) ۲۷۷-۲۹٤.

شو، کیو. وای. فورستر، بی. پی. و ناکاگاوا، اچ. (۱۳۹۳) اصلاح موتاسیونی گیاهی و بیوتکنولوژی. ترجمه نوری، ح. باقری کیا، س. و مهدوی ماشکی، ک. انتشارات تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی. تهران.

Ashraf, M. A., Ashraf, M. and Shahbaz, M. (2012) Growth stage-based modulation in antioxidant defense system and proline accumulation in two hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salinity tolerance. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 207:388-397.

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

Bazargani, M. M., Hajirezaei, M. R., Salekdeh, G. H., Bushehri, A. AS., Falahati-Anbaran, M., Moradi, F., Naghavi, M R. and Ehdaie, B. (2012) A view on the role of metabolites in enhanced stem reserves remobilization in wheat under drought during grain filling. Australian Journal of Crop Science 6(12):1613-1623.

Bazargani, M. M., Sarhadi, E., Bushehri, A. AS., Matros, A., Mock, H. P., Naghavi, M. R., Hajihoseini, V., Mardi, M., Hajirezaei, M. R. and Moradi, F. (2011) A proteomics view on the role of drought-induced senescence and oxidative stress defense in enhanced stem reserves remobilization in wheat. Journal of Proteomics 74(10):1959-1973.

Bidinger, F., Musgrave, R. and Fischer, R. (1977) Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. Nature 270: 431-433.

Blum, A. (1998) Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. Euphytica 100(1-3):77-83.

Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G. and Shpiler, L. (1994) Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. Functional Plant Biology 21(6):771-781.

Bohnert, H. J., Nelson, D. E. and Jensen, R.G. (1995) Adaptations to environmental stresses. The Plant Cell 7: 1099-1111.

Bonnett, G. and Incoll, L. (1993) Effects on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain-filling II. Changes in the composition of water-soluble carbohydrates of internodes. Journal of Experimental Botany 44(1):83-91.

Borrell, A. K., Incoll, L. and Dalling, M. J. (1993) The influence of the Rht1 and Rht2 alleles on the deposition and use of stem reserves in wheat. Annals of Botany 71(4):317-326.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

Borrell, A. K., Incoll, L., Simpson, R. J. and Dalling, M. J. (1989) Partitioning of dry matter and the deposition and use of stem reserves in a semi-dwarf wheat crop. Annals of Botany 63(5):527-539.

Dhanda, S. and Sethi, G. (1998) Inheritance of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (Triticum aestivum). Euphytica 104(1):39-47.

Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. and Smith, F. (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chemistry 28(3):350-356.

Ehdaie, B., Alloush, G., Madore, M. and Waines, J. (2006a) Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. postanthesis changes in internode dry matter. Crop Science 46(2): 735-746.

Ehdaie, B., Alloush, G., Madore, M. and Waines, J. (2006b) Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. Crop Science 46(5): 2093-2103.

Ehdaie, B., Alloush, G. and Waines, J. (2008) Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. Field Crops Research 106(1):34-43.

Gent, M. P. (1994) Photosynthate reserves during grain filling in winter wheat. Agronomy Journal 86(1):159-167.

Gupta, A. K., Kaur, K. and Kaur, N. (2011) Stem reserve mobilization and sink activity in wheat under drought conditions. American Journal of Plant Sciences 2(01):70.

Hörtensteiner, S. and Feller, U. (2002) Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. Journal of Experimental Botany 53(370):927-937.

Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A., Vergauwen, R., Mohammadi, H. and Van den Ende, W. (2012) Comparison of fructan dynamics in two wheat cultivars with different capacities of accumulation and remobilization under drought stress. Physiologia Plantarum 144(1):1-12.

Khoshro, H. H., Taleei, A., Bihamta, M. R., Shahbazi, M., Abbasi, A. and Ramezanpour S. S. (2014) Expression analysis of the genes involved in accumulation and remobilization of assimilates in wheat stem under terminal drought stress. Plant Growth Regulation 74:165-176.

Kocheva, K. and Georgiev, G. (2003) Evaluation of the reaction of two contrasting barley (Hordeum vulgare L.) cultivars in response to osmotic stress with PEG 6000. Bulgarian Journal of Plant Physiology 49:290-294.

Lin, K. C., Jwo, W. S., Chandrika, N., Wu T. M., Lai, M. H., Wang, C. S. and Hong, C. Y. (2016) A rice mutant defective in antioxidant-defense system and sodium homeostasis possesses increased sensitivity to salt stress. Biologia Plantarum 60(1):86-94.

Lutts, S., Kinet, J. and Bouharmont, J. (1996) NaCl-induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. Annals of Botany 78 (3):389-398.

Sio-Mardeh, A., Ahmadi, A., Poustini, K. and Mohammadi, V. (2006) Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. Field Crops Research 98 (2):222-229.

Nezhadahmadi, A., Prodhan Z. H. and Faruq G. (2013) Drought tolerance in wheat. The Scientific World Journal. doi: 10.1155/2013/610721.

Plaut, Z., Butow, B., Blumenthal, C. and Wrigley, C. (2004) Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. Field Crops Research 86(2):185-198.

Singh, N. and Balyan, H. (2009) Induced mutations in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) CV." Kharchia 65" for reduced plant height and improve grain quality traits. Advances in Biological Research 3(5-6):215-221.

Sivamani, E., Bahieldin, A., Wraith, J. M., Al-Niemi, T., Dyer, WE., Ho T-HD. and Qu, R. (2000) Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene. Plant Science 155(1):1-9.

Spano, G., Di Fonzo, N., Perrotta, C., Platani, C., Ronga, G., Lawlor, D., Napier, J. and Shewry P. (2003) Physiological characterization of 'stay green'mutants in durum wheat. Journal of Experimental Botany 54(386):1415-1420.

Takahashi, T., Chevalier, P. and Rupp, R. (2001) Storage and remobilization of soluble carbohydrates after heading in different plant parts of a winter wheat cultivar. Plant Production Science 4(3):160-165.

Thomas, H., Ougham, H., Canter, P. and Donnison, I. (2002) What stay-green mutants tell us about nitrogen remobilization in leaf senescence. Journal of Experimental Botany 53 (370):801-808.

Tuberosa, R. and Salvi, S. (2006) Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops. Trends in Plant Science 11(8):405-412.

Wardlaw, I. and Willenbrink, J. (2000) Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. New Phytologist 148 (3):413-422.

Wardlaw, I. F. and Willenbrink, J. (1994) Carbohydrate storage and mobilisation by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. Functional Plant Biology 21(3):255-271.

Wei, W., Bilsborrow, P. E., Hooley, P., Fincham, D. A., Lombi, E. and Forster, B. P. (2003) Salinity induced differences in growth, ion distribution and partitioning in barley between the cultivar Maythorpe and its derived mutant Golden Promise. Plant and Soil 250 (2):183-191.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]

Wingler, A., Quick, W., Bungard, R., Bailey, K., Lea, P. and Leegood, R. (1999) The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. Plant, Cell & Environment 22(4):361-373.

Xu, S., Chu, C., Harris, M. and Williams, C. (2010) Comparative analysis of genetic background in eight near-isogenic wheat lines with different H genes conferring resistance to Hessian fly. Genome 54(1):81-89.

Yang, J. and Zhang, J. (2006) Grain filling of cereals under soil drying. New Phytologist 169(2):223-236.

Yang, J., Zhang, J., Huang, Z., Zhu, Q. and Wang, L. (2000) Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. Crop Science 40(6):1645-1655.

Zadoks, J. C., Chang, T. T. and Konzak, C. F. (1974) A decimal code for the growth stages of cereals. Weed Research 14(6):415-421.

Zhang, L. and Becker, D. F. (2015) Connecting proline metabolism and signaling pathways in plant senescence. Frontiers in Plant Science 6:1-8.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1397.7.24.9.4]