"مجله علوم زراعی ایران"
جلد سیزدهم، شماره ۳ پاییز ۱۳۹۰

اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول از میانگره آخر و ماقبل آخر به دانه‌های در حال رشد دو رقم گندم نان

Effect of post-anthesis water stress on remobilization of soluble carbohydrates from peduncle and penultimate internodes to the developing grains of two bread wheat cultivars

محسن سعیدی[۱] و فواد مرادی[۲]

چکیده

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

این تحقیق به منظور مطالعه اثر تنش خشکی بر توان انتقال مجدد قندهای محلول، و نوع آنها از میانگره‌های آخر و ماقبل آخر به دانه‌های در حال رشد در مرحله تقسیم سلولی (مرحله یک، قطع آب از زمان گرده‌افشانی تا ١٤ روز بعد) و پرشدن دانه‌ها (مرحله دو، قطع آب از روز ١٤ بعد از گرده‌افشانی تا رسیدگی) به همراه تیمار شاهد (رطوبت خاک در حد ظرفیت مزرعه) در سال ١٣٨٦ در پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی، انجام شد. در این آزمایش دو رقم گندم مرودشت و زاگرس (به ترتیب حساس و متحمل به تنش خشکی) انتخاب و در گلخانه و به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار کشت شدند. تمامی صفات در پنج مرحله (۷، ١٤، ٢١، ٢٨ و ٣٥ روز پس از گرده‌افشانی) اندازه‌گیری شدند. نتایج نشان داد که میزان و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول از میانگره ماقبل آخر در هر دو رقم بیشتر از میانگره آخر بود و از این نظر رقم زاگرس کارایی بیشتری داشت. تنش خشکی میزان انتقال مجدد از میانگره آخر و ماقبل آخر را به ویژه در رقم متحمل زاگرس افزایش داد. در میانگره آخر و ماقبل آخر، بیشترین غلظت گلوکز، فروکتوز و ساکارز در هفت روز بعد از گرده‌افشانی و فروکتان‌ها ١٤ روز بعد از گرده‌افشانی اندازه‌گیری شدند. غلظت این قندها در میانگره ماقبل آخر به طور معنی‌داری بیشتر از میانگره آخر بود. تنش رطوبتی بویژه در مرحله اول، غلظت این قندها را در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر به طور معنی‌داری کاهش داد. فروکتان مهم‌ترین قند محلول اندازه‌گیری شده در میانگره‌های میانگره آخر و ماقبل آخر هر دو رقم بود. احتمالاً گلوکز، فروکتوز و ساکارز موجود در ساقه در اوایل رشد دانه بیشتر صرف تولید فروکتان‌ها می‌شوند. با توجه به نتایج به دست آمده، به نظر می‌رسد که نشاسته نقش معنی‌داری در انتقال مجدد به دانه‌های در حال رشد نداشته و نقش میانگره ماقبل آخر در انتقال مجدد قندهای محلول به دانه‌های در حال رشد هر دو رقم به طور معنی‌داری بیشتر از میانگره آخر است. احتمالاً یکی از دلایل اصلی در تحمل رقم زاگرس نسبت به تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، بالاتر بودن مقدار ذخیره‌سازی قندهای محلول در ساقه و کارایی بیشتر انتقال این ترکیبات به دانه‌های در حال رشد می باشد.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد، تنش خشکی، فروکتان‌ها، فروکتوز، قندهای محلول، گلوکز و گندم نان.

تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۸/۲۳ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۱۰/۱

۱- استادیار دانشکده کشاورزی، دانشگاه رازی
۲- استادیار پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی. عضو انجمن علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: foadmoradi@yahoo.com)

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

مقدمه

در اکثر مناطق کشت گندم مخصوصاً در مناطق مدیترانه‌ای، مرحله پرشدن دانه، عموماً با چندین نوع تنش زنده و غیرزنده مواجه می‌شود. پرشدن دانه معمولاً در این مناطق زمانی صورت می‌گیرد که دمای هوا و تنش خشکی درحال افزایش است (Blum *et al.*, 1994). حتی در شرایط آب و هوایی مناسب نیز، مواد پرورده جاری ممکن است برای پرشدن طبیعی دانه‌ها کافی نباشند. گنت (Gent, 1994) طی یک آزمایش سه ساله نشان داد که در مرحله پرشدن دانه گندم در شرایط عادی، تنفس پوشش گیاهی و تجمع مواد خشک در دانه‌ها، از مهم‌ترین مسیرهای مصرف مواد پرورده توسط برگ‌ها می‌باشند. محققان مختلف در شرایط عادی سهم ذخایر ساقه را در پرشدن دانه در حدود ۲۰ تا ۳۰ درصد برآورد کرده‌اند (Gebbing and Schnyder, 1999; Wardlaw and Willenbrink, 2000). بلوم و همکاران (Blum *et al.*, 1994) در آزمایش روی ارقام مختلف جو و گندم مشاهده کردند هنگامی که ظرفیت فتوسنتزی گیاه به وسیله تنش خشکی یا گرمای بعد از گلدهی کاهش یافت، پرشدن دانه شدیداً وابسته به انتقال مجدد ذخایر ساقه گردید، آنها میزان مشارکت این ذخایر در شکل‌گیری عملکرد دانه را در این شرایط ۲۲ تا ۶۶ درصد وزن خشک دانه گزارش کردند. دو ویژگی در میزان مشارکت کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای جهت شکل‌گیری عملکرد دانه در گندم اهمیت دارند: (۱)- پتانسیل تجمع کربوهیدرات‌ها در ساقه‌ها و (۲)- کارایی انتقال مجدد مواد ذخیره شده از اجزای مختلف ساقه به دانه‌های در حال رشد (Ehdaie *et al.*, 2006). میزان و کارایی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای به دانه، بویژه زمانی که گیاه در معرض تنش خشکی قرار گرفته باشد، تعیین‌کننده عملکرد نهایی دانه خواهد بود (Ehdaie and Waines, 1996).

بر اساس گزارش‌های یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2000) و ژانگ و همکاران (Zhang *et al.*, 1998) به ترتیب در گیاهان برنج و گندم در شرایط تنش خشکی، به تاخیر افتادن نامناسب پیری که اغلب به وسیله مصرف زیاد یا نابهنگام کود نیتروژن رخ داد، انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای از ساقه به تاخیر افتاده و میزان و کارایی آن کاهش یافت و به تبع آن روند پر شدن دانه نیزکندگردید. گزارش شده است که در گندم میزان قندهای تجمع یافته در میانگره ماقبل آخر بیشتر از میانگره آخر است (Ehdaie *et al.*, 2006). واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 2000) در بررسی اثر تنش خشکی روی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه گندم گزارش دادند که علاوه بر بیشتر بودن میزان قندهای تجمع یافته در میانگره ماقبل آخر نسبت به میانگره آخر، مقدار کربوهیدرات‌های منتقل شده به دانه نیز از این میانگره بیشتر بود. تفاوت موجود بین این میانگره‌ها تا حدی قابل پیش‌بینی است، چون کربوهیدرات در میانگره آخر تا بعد از گلدهی و زمانی که رشد آن کامل نشده است، ذخیره نمی‌شود. یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2001) نیز بین میزان قندهای محلول ذخیره شده در قسمت‌های مختلف ساقه و میزان قند محلول منتقل شده از این میانگره‌ها، همبستگی معنی‌داری گزارش کردند. این خصوصیت می‌تواند به عنوان یک شاخص مناسب برای انتخاب ژنوتیپ‌ها با عملکرد باثبات بالاتر در شرایط تنش محسوب شود. اهدایی و همکاران (Ehdaie *et al.*, 2006) نشان دادند که تنش خشکی به طور متوسط ۲۳ درصد وزن خشک کل ساقه را کاهش داد، در میان اجزای مختلف ساقه، میانگره آخر ۲۸ درصد، میانگره ماقبل آخر ۲۷ درصد و سایر میانگره‌ها مجموعاً ۱۹ درصد کاهش وزن نشان دادند. اعمال تنش خشکی در

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

مرحله رشد دانه، کارایی انتقال مجدد را در میانگره آخر ۶۵ درصد، میانگره ماقبل آخر ۱۱ درصد و میانگره‌های پایینی ۵ درصد افزایش داد. دابیوس و همکاران (Dubois *et al.*, 1990) با بررسی نحوه تجمع قندهای محلول ساقه ارقام گندم مشاهده کردند که افزایش تجمع قندهای محلول در ساقه گندم تا هفت روز بعد از گرده‌افشانی، به علت افزایش غلظت هگزوزها و ساکارز بود و سنتز فروکتان‌ها از هفت روز بعد از گرده‌افشانی شروع شده و ۱۸ روز بعد از گرده‌افشانی، فراوان ترین نوع قند موجود در ساقه بود. بین سرعت فعالیت آنزیم ساکارز فروکتوزیل ترانسفراز و غلظت ساکارز همبستگی مثبت و معنی‌داری دیده شده است. بنظر می‌رسد که این همبستگی، تنها به این دلیل نیست که ساکارز به عنوان پیش‌ماده برای سنتز فروکتان‌ها عمل می‌کند، بلکه ممکن است به علت اثر تنظیم‌کنندگی ساکارز بر فعالیت این آنزیم باشد (Dubois *et al.*, 1990). شدت تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر میزان و زمان انتقال مجدد کربوهیدرات‌های غیرساختاری از ساقه به دانه تاثیرمی‌گذارد. واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 2000) مشاهده کردند که در ژنوتیپ‌های گندم با شروع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی و قبل از تحریک انتقال مجدد، فروکتان‌های موجود در ساقه به واحدهای فروکتوز تبدیل شده و غلظت فروکتوز در ساقه‌ها افزایش می‌یابد. ویرگنا و بارلو (Virgona and Barlow, 1991) نیز گزارش دادند که در مراحل اولیه القای تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، غلظت قندهای هگزوز ساقه گندم افزایش یافت. واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 2000) نیز گزارش کردند که کاهش غلظت فروکتان‌های میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر در ساقه گندم در مراحل اولیه تنش خشکی، همراه با افزایش فعالیت آنزیم‌های فروکتان اگزوهیدرولاز و اینورتاز بود. نتایج آزمایش اشنایدر (Schnyder, 1993) نیز نشان که در شرایط تنش خشکی برای شروع تجزیه فروکتان‌ها و نهایتاً انتقال آنها به دانه‌های در حال رشد گندم، به افزایش فعالیت آنزیم فروکتان اگزوهیدرولاز نیاز است. سیمپسون و بانت (Simpson and Bonnett, 1993) نیز چنین نتیجه ای را در مورد آنزیم اینورتاز گزارش کردند. در برگ‌های لوبیا نیز دیده شد که در مراحل اولیه اعمال تنش خشکی، فعالیت آنزیم اینورتاز افزایش یافته و با ادامه روند تنش خشکی، فعالیت آن کاهش یافت (Castrillo, 1992). ویلنبریک و همکاران (Willenbrink *et al.*, 1998) نیز مشاهده کردند که فروکتوز تجمع یافته در ساقه ابتدا به وسیله آنزیم ساکارز فسفات سنتاز به ساکارز تبدیل شده و در ادامه به دانه‌های گندم منتقل می‌شود.

علی‌رغم مطالعات فراوانی که روی ارقام مختلف گندم نان رایج در کشور صورت گرفته است، اما تا به حال در مورد راه‌کارهای تحمل یا حساسیت آنها به تنش خشکی مطالعات کاملی صورت نگرفته است. در همین راستا این در این پژوهش سهم و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول و روند تغییرات غلظت قندهای محلول (گلوکز، فروکتوز، ساکارز، فروکتان‌ها) میانگره‌های آخر و ماقبل آخردو رقم گندم نان در شرایط مختلف تنش خشکی در دو مرحله تقسیم سلولی و پرشدن دانه مورد بررسی قرار گرفته است.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال ۱۳۸۶ در پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی انجام گرفت. به این منظور آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار طرح‌ریزی شد. دو رقم گندم شامل زاگرس (متحمل به تنش

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

خشکی انتهای فصل با پتانسیل عملکرد پایین) و مرودشت (حساس به تنش خشکی انتهای فصل با پتانسیل عملکرد بالا) و رژیم‌های خشکی: (۱) تنش خشکی از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی و سپس آبیاری مجدد و حفظ رطوبت خاک در حد ظرفیت مزرعه تا پایان رشد (مرحله اول)، (۲) تنش خشکی از روز ۱۴ بعد از گرده‌افشانی تا مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی (مرحله دوم) و (۳) تیمار شاهد (بدون تنش) بودند. بذور ارقام مورد بررسی در گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۱۶/۵ سانتیمتر و ارتفاع ۱۵ سانتیمتر و حاوی ۲/۱۰۰ کیلوگرم خاک ضدعفونی شده که شامل ترکیبی از خاک مزرعه و ماسه بادی با نسبت ۱:۲ بودند، کشت شدند. بعد از سبز شدن گیاهچه ها تعداد آنها به پنج بوته در هر گلدان تقلیل داده شد. رطوبت گلدان‌ها در تیمار شاهد از طریق آبیاری منظم در محدوده ظرفیت زراعی نگهداری شده و هر دو تیمار تنش خشکی، رطوبت گلدان‌ها بوسیله توزین مداوم در حد ۵۰ درصد ظرفیت مزرعه نگهداری گردید. هفت روز بعد از گرده‌افشانی با فواصل هفت روز یک بار تا ۴۲ روز بعد از گرده‌افشانی در هر کرت آزمایشی سه گلدان به طور تصادفی انتخاب شد. میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر در زمان‌های ذکر شده تفکیک شده و بعد از قرار دادن آنها در پاکت‌های کاغذی مجزا به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه‌سانتی‌گراد در آون کاملاً خشک شده و سپس (در حد قابل عبور از غربال با مش هشت) آسیاب شدند. یافته ها و تا زمان اندازه‌گیری قندهای محلول و نشاسته در ظروف در بسته در محیط کاملاً خشک نگهداری شدند. برای اندازه‌گیری قندهای محلول کل با کمی تغییر از روش فنل – اسید سولفوریک (AOAC, 1995) و برای اندازه‌گیری میزان نشاسته از روش هیدرولیز اسیدی نشاسته استفاده شد (AOAC, 1995). برای اندازه‌گیری قندهای محلول گلوکز، فروکتوز و ساکارز از محلول باقیمانده از اندازه‌گیری قندهای محلول کل پس از تغلیظ و کاهش حجم محلول با استفاده از آون در دمای ۵۰ درجه سانتی‌گراد تا دو میلی‌لیتر، استفاده شد. محلول به دست آمده از فیلترهای پلی‌تترافلوئوروواتیلن ۰/۴۵ عبور داده شد. در ادامه با تزریق ۲۰ میکرولیتر از محلول بدست آمده به دستگاه HPLC (Knauer, Germany) با ستون Erokat-H (دمای ستون : ۲۵ درجه سانتیگراد)، حلال اسید سولفوریک ۰/۰۲ نرمال با جریان یک میلی‌لیتر بر دقیقه، قندهای مورد نظر تفکیک و اندازه‌گیری شدند. برای اندازه‌گیری فروکتان‌ها مطابق روش دابیوس و همکاران (Dubois *et al.*, 1990)، از اضافه محلولی که میزان قندهای گلوکز، فروکتوز و ساکارز آن اندازه‌گیری شده بود، استفاده شد. برای این کار از دستگاه HPLC (Knauer, Germany) با ستون Erokat-H (دمای ستون : ۲۵ درجه سانتیگراد)، حلال اسید سولفوریک ۰/۰۲ نرمال با جریان یک میلی‌لیتر بر دقیقه استفاده شد.

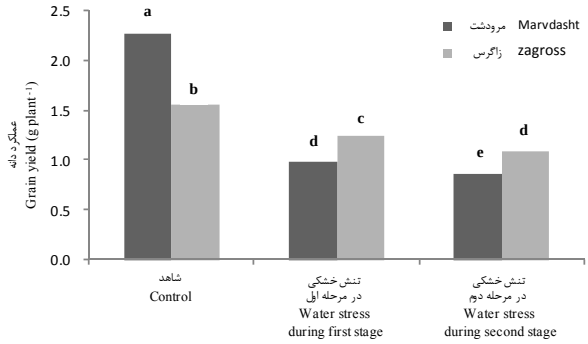
کلیه محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزارهای SAS، MSTATC و SPSS انجام و برای رسم نمودارها و جداول آماری نیز از نرم‌افزار Excel و Word استفاده شد.

نتایج و بحث

اثر تنش خشکی بر عملکرد دانه و اجزای عملکرد هر دو رقم گندم معنی‌دار بود. در شرایط شاهد بدون تنش، عملکرد دانه وماده خشک، وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله رقم مرودشت به طور معنی‌داری بیشتر از رقم زاگرس بود، اما در شرایط تنش رطوبتی به غیر از تعداد دانه در سنبله، درصد کاهش سایر صفات در رقم مرودشت بیشتر از رقم زاگرس بود، بنوعی که در شرایط تنش رطوبتی

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]



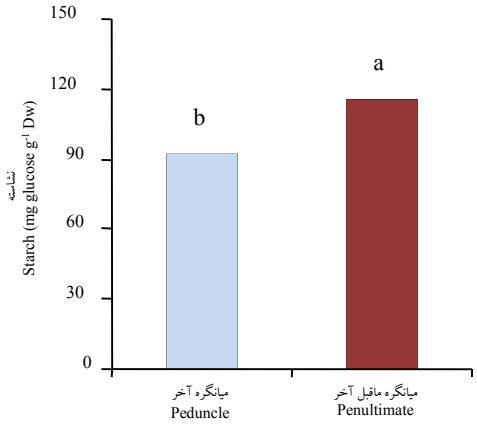
شکل ۱- عملکرد دانه ارقام گندم زاگرس و مرودشت در مرحله اول تنش خشکی (از شروع گرده افشانی تا ۱۴ روز بعد) و مرحله دوم تنش خشکی (از ۱۴ بعد از گرده افشانی تا زمان برداشت) و شاهد بدون تنش. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون دانکن (α=0.05) انجام شده است

Fig. 1. Grain yield of Zagros and Marvdasht wheat cultivars in non-stress (control), drought stress during first stage (anthesis to 14 days later), and second stage (14 days after anthesis till maturity). Mean comparison performed using Duncan test (α=0.05)

عملکرد دانه رقم زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر از رقم مرودشت بود (شکل ۱).

نتایج این آزمایش نشان داد که در کلیه تیمارها، میزان نشاسته میانگره آخر و ماقبل آخر در ارقام زاگرس و مرودشت در مراحل مختلف نمونه برداری تفاوت معنی‌داری نداشتند، هرچند بطور کلی میزان نشاسته موجود در میانگره ماقبل آخر در هر دو رقم به طور معنی‌داری از میزان نشاسته موجود در میانگره آخر بیشتر بود (شکل ۲).

باتوجه به اینکه رشد میانگره آخر دیرتر از



شکل ۲- مقایسه میزان نشاسته میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر دو رقم گندم زاگرس و مرودشت. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون دانکن (α=0.05) انجام شده است

Fig. 2. Starch content in the peduncle and penultimate in Zagross and Marvdasht wheat cultivars. Mean comparison performed using Duncan test (α=0.05)

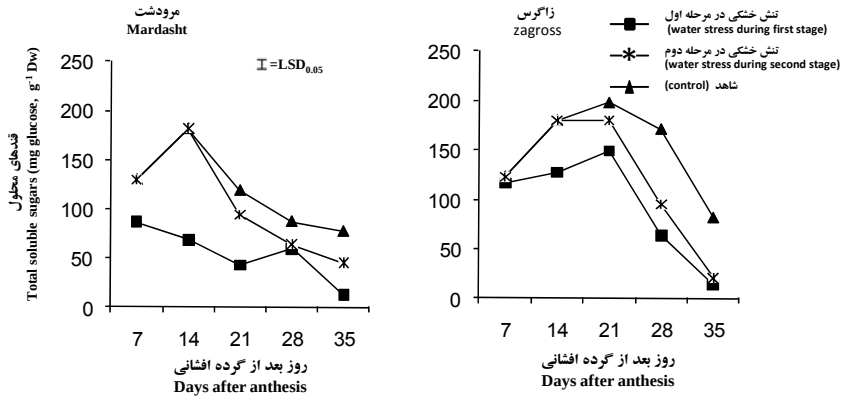
[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

میانگره ماقبل آخر صورت می گیرد، بطوری‌که حتی تا چند روز بعد از گلدهی نیز رشد آن ادامه دارد و معمولاً تا قبل از تکمیل رشد، ذخیره کربوهیدرات در این میانگره صورت نمی‌گیرد (Wardlaw and Willenbrink, 2000)، بنابراین کمتر بودن میزان نشاسته در میانگره آخر نسبت به میانگره ماقبل آخر دور از انتظار نبود. بنظر می‌رسد که با توجه به معنی‌دار نبودن اثر تیمارها بر میزان نشاسته میانگره ها در مراحل مختلف پس ازگرده‌افشانی در هر دو رقم، نقش احتمالی این نوع کربوهیدرات ذخیره‌ای در زمان انتقال مجدد به دانه‌های در حال رشد چندان مهم نباشد. کینیری(Kiniry, 1993) نیز در ارزیابی انتقال مجدد قندها از ساقه ارقام مختلف گندم به دانه‌های در حال رشد، نشان داد که نشاسته در انتقال مجدد به دانه‌های در حال رشد نقش معنی‌داری نداشت.

بررسی روند تغییرات غلظت قندهای محلول ساقه ارقام مرودشت و زاگرس نشان داد که در تیمار شاهد غلظت قندهای محلول ساقه در رقم در متحمل زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر از رقم حساس مرودشت بود (شکل ۳). بالاتر بودن غلظت قندهای محلول ساقه در رقم در زاگرس، نشان دهنده پتانسیل بالاتر انتقال مجدد این رقم می‌باشد. اعمال تنش خشکی در مراحل تقسیم سلولی (مرحله اول) و پرشدن دانه‌ها (مرحله دوم)، باعث کاهش معنی‌دار غلظت قندهای محلول ساقه هر دو رقم، نسبت به تیمار شاهد بدون تنش شد. کاهش غلظت قندهای محلول ساقه در تیمار خشکی در مرحله اول رشد دانه، نشان‌دهنده کاهش سرعت فتوسنتز یا مصرف شدید مواد پرورده در فرایندهای داخلی گیاه، خصوصاً تنفس است، اما کاهش غلظت قندهای ساقه در تیمار تنش خشکی در مرحله دوم، با توجه به اینکه قسمت اعظم انتقال مجدد از ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد در این مرحله صورت می‌گیرد (Blum, 1998)، نشان‌دهنده انتقال مجدد این قندها از ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد می‌باشد. به نظر می‌رسد که یکی از دلایل کاهش شدید عملکرد دانه رقم مرودشت در تیمارتنش خشکی، کمبود ذخایر ساقه بوده است.

با توجه به اینکه شروع کاهش غلظت قندهای محلول ساقه بعد از گرده‌افشانی معمولاً نشان دهنده آغاز انتقال مجدد این ترکیبات به دانه‌ها است،



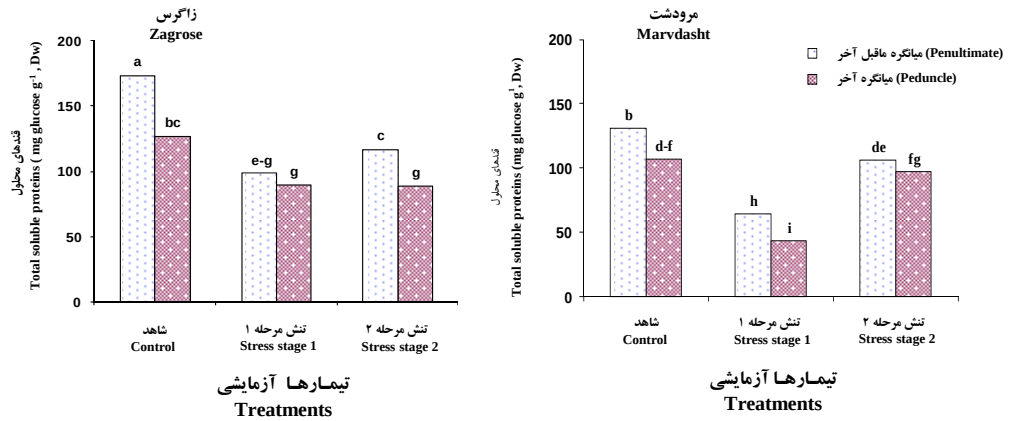
شکل ۳- غلظت قندهای محلول ساقه ارقام گندم زاگرس و مرودشت در مرحله اول تنش خشکی (از شروع گرده افشانی تا ۱۴ روز بعد) و مرحله دوم تنش خشکی (از ۱۴ بعد از گرده افشانی تا زمان برداشت) و شاهد بدون تنش

Fig. 3. Total soluble sugars concentration in the stem of Zagross and Marvdasht wheat cultivars in non-stress (control), drought stress during first stage (anthesis to 14 days later) and second stage (14 days after anthesis till maturity)

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

اعمال تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه، باعث تحریک انتقال مجدد قندهای محلول ساقه رقم حساس مرودشت از هفت روز بعد از گرده‌افشانی گردید، درحالیکه تاثیری بر رقم متحمل زاگرس نداشت (شکل ۳). نتایج این پژوهش نشان داد که در مرحله دوم رشد دانه، انتقال مجدد قندهای محلول ارقام مرودشت و زاگرس از ساقه به دانه‌ها، به ترتیب از ۱۴ و ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی شروع شد (شکل ۳). انتقال مجدد قندهای محلول ساقه معمولاً زمانی آغاز می‌شود که فتوسنتز جاری برگ‌ها، قادر به تامین نیاز مخازن فعال گیاه نباشد (Gent, 1994)، بنابراین آغاز سریع‌تر انتقال مجدد قندهای محلول ساقه رقم حساس مرودشت به ویژه در تیمار تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه، می‌تواند نشان دهنده حساسیت بیشتر مجموعه فتوسنتزی این رقم به تنش خشکی باشد. احتمالاً این موضوع موجب شده که مواد پرورده جاری گیاه برای تامین نیاز دانه‌ها کافی نبوده و به همین علت انتقال مجدد قندهای محلول از ساقه زودتر شروع شده باشد (شکل ۳). از طرف دیگر به علت تحمل بیشتر مجموعه فتوسنتزی رقم زاگرس نسبت به تنش خشکی (Saeidi, 2008)، تا ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی، مواد پرورده مازاد بر نیاز دانه‌ها تولید شده و باعث افزایش غلظت قندهای محلول ساقه تا این زمان شد. مقدار و کارایی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای به دانه بویژه وقتی که گیاه در شرایط تنش خشکی قرار گرفته باشد، تعیین‌کننده عملکرد نهایی دانه خواهد بود (Ehdaie *et al.*, 2006).



شکل ۴- روند تغییرات غلظت قندهای محلول میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر ارقام گندم زاگرس و مرودشت در تیمار شاهد بدون تنش، تنش خشکی مرحله ۱ (از شروع گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد) و تنش خشکی مرحله ۲ (از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد گیاه). مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون دانکن (α=0.05) انجام شده است

Fig. 4. Total soluble sugars concentration variations in the peduncle and penultimate of Zagros and Marvdasht wheat cultivars in non-stress (control), drought stress during drought stage 1 (flowering to 14 days after) , and drought stage 2 (14 days after flowering till maturity). Mean comparison performed using Duncan test (α=0.05)

میزان قندهای محلول میانگره ماقبل آخر در تیمار شاهد و تیمارهای مختلف تنش خشکی، به طور معنی‌داری بیشتر از میزان قندهای محلول میانگره آخر بود (شکل ۴) این موضوع با یافته‌های اهدایی و همکاران (Ehdaie *et al.*, 2006) و واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 1994)

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

مطابقت داشت. بیشتر بودن غلظت قند میانگره ماقبل آخر نسبت به میانگره آخر، نشان دهنده پتانسیل بالاتر این میانگره در انتقال مجدد قندهای محلول به دانه‌ها پس از گرده‌افشانی است. در تیمار شاهد، مقدار قندهای محلول موجود در میانگره آخر و ماقبل آخر رقم زاگرس از رقم مرودشت بیشتر بود (شکل ۴). اعمال تنش خشکی موجب کاهش غلظت قندهای محلول کل میانگره آخر و ماقبل آخردر هر دو رقم شد. در هر دو سطح تیمار تنش خشکی، مقدار قندهای محلول موجود در میانگره ماقبل آخر رقم متحمل زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر از رقم مرودشت بود (شکل ۴). کمترین غلظت قندهای محلول میانگره آخر و ماقبل آخر در هر دو رقم گندم مورد بررسی در تیمار تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه دیده شد. در این شرایط کم‌تر بودن غلظت قندهای محلول میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر احتمالاً بخاطر کاهش فتوسنتز جاری (Bonnett and Incoll, 1992; Blum *et al.*, 1994) و نیز تسریع انتقال مجدد این قندها به دانه‌ها بوده است (Yang *et al.*, 2007).

در تیمارهای رطوبتی مقدار و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول ساقه رقم متحمل زاگرس از رقم حساس مرودشت به طور معنی‌داری بیشتر بود (جدول ۱). علی‌رغم بالاتر بودن مقدار انتقال مجدد قندهای محلول ساقه رقم زاگرس در تیمار شاهد، عملکرد دانه رقم حساس مرودشت به طور معنی‌داری از رقم متحمل زاگرس بیشتر بود (شکل ۱). در هر دو تیمار تنش خشکی، پایداری بیشتر عملکرد دانه رقم زاگرس نسبت به رقم مرودشت (شکل ۱) با بالاتر بودن مقدار و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول از ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد همبستگی داشت. این موضوع نشان دهنده اهمیت نقش انتقال مجدد در جلوگیری از کاهش شدید عملکرد دانه بویژه در رقم زاگرس در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی می‌باشد. در شرایط عادی، تنفس پوشش گیاهی و تجمع مواد خشک در دانه‌ها، از مهم‌ترین مسیرهای مصرف مواد پرورده تولید شده به وسیله برگ‌ها می‌باشند و مجموع نیاز آنها از میزان مواد فتوسنتزی جاری تولید شده بیشتر است (Ehdaie *et al.*, 2006). پژوهشگران مختلف در شرایط عادی سهم ذخایر ساقه در پرشدن دانه را درحدود ۲۰ تا ۳۰ درصد برآورد کرده‌اند (Ravindar *et al.*, 1982; Gebbing and Schnyder, 1999; Wardlaw and Willenbrink, 2000). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که در تیمار شاهد نقش فتوسنتز جاری در پر شدن دانه‌ها مهم‌تراز انتقال مجدد بود. به نظر می‌رسد هنگامی که ظرفیت فتوسنتزی گیاه به وسیله تنش خشکی بعد از گلدهی کاهش پیدا می‌کند، پرشدن دانه شدیداً وابسته به انتقال مجدد ذخایر ساقه می‌شود. سایر پژوهشگران نیز (Bai *et al.*, 1989; Bonnett and Incoll, 1992; Van Herwaarden *et al.*, 1998; Yang *et al.*, 2000) میزان مشارکت این ذخایر در شکل‌گیری عملکرد دانه گندم در تنش خشکی را تا ۸۱ درصد وزن خشک دانه گزارش کرده‌اند. نتایج اغلب آزمایش‌ها نشان داده‌اند که کاهش وزن خشک اندام رویشی در زمان رسیدگی نسبت به زمان گرده‌افشانی مبنای انتقال مجدد قرار گرفته است، در حالیکه مقداری از کاهش وزن در این شرایط به علت تنفس می‌باشد. همچنین از نقش ریشه‌ها که ممکن است به عنوان منابع ثانویه مواد فتوسنتزی برای دانه‌ها عمل کنند، چشم‌پوشی شده و برگ‌هایی نیز که ممکن است در اثر پیری از گیاه جدا شده باشند، اغلب در اندازه‌گیری‌ها لحاظ نمی‌شوند.

نتایج به دست آمده از مقایسه میانگین‌های مربوط به میزان انتقال مجدد قندهای محلول ذخیره شده در میانگره آخر و ماقبل آخر هر دو رقم گندم مورد بررسی نشان داد که، مقدار انتقال مجدد از

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

میانگره ماقبل آخر بیشتر از میانگره آخر بود (جدول ۲). همچنین میزان قند های محلول انتقال یافته و کارایی انتقال مجدد آن از میانگره ماقبل آخر در رقم متحمل به خشکی زاگرس از رقم مرودشت بیشتر بود. با توجه به این نتایج، بنظر می‌رسد که در هنگام بروز تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، میانگره ماقبل آخر از طریق انتقال مقدار بیشتر قند محلول به دانه‌های در حال رشد، سهم مهم‌تری در پر شدن دانه‌ها دارد. این نتایج موافق با یافته‌های اهدایی و همکاران (Ehdaie *et al.*, 2006) و واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 1994) است. به نظر می‌رسد که دلیل این برتری بالاتر بودن فعالیت آنزیم‌های موثر در انتقال مجدد و یا پیام‌های القاء کننده انتقال مجدد نیست بلکه مرتبط با مقدار ذخیره‌سازی اولیه در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر (Wardlaw and Willenbrink, 2000) می‌باشد. روند تغییرات غلظت ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان موجود در میانگره آخر و ماقبل‌آخر ارقام مورد بررسی در مراحل مختلف رشد دانه در تیمارهای تنش خشکی (شکل ۵) نشان داد که ساکارز، گلوکز و فروکتوز بالاترین غلظت را در هفت روز اول بعد از گرده‌افشانی داشتند و از آن به بعد غلظت این قندها در میانگره آخر و ماقبل آخر کاهش یافت. بررسی نحوه تجمع قندهای محلول ساقه ارقام مختلف گندم توسط دابیوس و همکاران (Dubois *et al.*, 1990) نشان داد که افزایش تجمع قندهای محلول در ساقه گندم تا هفت روز بعد از گرده‌افشانی بیشتر به علت افزایش قندهای هگزوز و ساکارز است. کاهش غلظت این قندها می‌تواند به سه علت باشد؛ (۱) این قندها به قندهای دیگری از جمله فروکتان‌ها یا نشاسته تبدیل شده باشند، (۲) صرف واکنش‌های گیاهی، مانند تنفس شده باشند (۳) به منظور تامین بخشی از نیاز ذخیره سازی به دانه‌های در حال رشد منتقل شده باشند. تا قبل از اینکه دانه‌ها به مخازن قوی برای جذب مواد پرورده مازاد بر نیاز گیاه تبدیل شوند و بتوانند تمامی مواد فتوسنتزی مازاد بر نیاز را جذب نمایند، قسمتی از مواد فتوسنتزی به طور موقت در ساقه‌ها ذخیره می‌شود. مواد فتوسنتزی به صورت ساکارز وارد ساقه‌ها می‌شود و به صورت ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان در ساقه‌ها ذخیره می‌گردد (Blum, 1998). پس از آغاز پر شدن دانه‌ها، با توجه به کاهش ظرفیت فتوسنتزی برگ‌ها و افزایش نیاز مخازن (Willenbrink *et al.*, 1998)، نیاز دانه‌ها بیشتر از توان فتوسنتزی برگ‌ها شده و باعث شروع انتقال مجدد اینگونه قندهای محلول به صورت ساکارز به دانه‌های در حال رشد می‌گردد که این موضوع خود باعث کاهش غلظت قندهای محلول ساقه می‌شود. نتایج این پژوهش نشان داد که یکی از فراوان‌ترین شکل‌های قند ذخیره‌ای در ساقه گندم، فروکتان‌ها بودند. غلظت فروکتان‌ها از هفت تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر به سرعت افزایش یافت و سپس به طورمعنی‌داری تا پایان دوره رشد دانه کاهش یافت (شکل ۵). با توجه به ساختار و نقش فروکتان‌ها، این موضوع نشان دهنده انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال رشد می باشد.

دابیوس و همکاران (Dubois *et al.*, 1990) و اشنایدر (Schnyder, 1993) نیز تغییرات میزان فروکتان‌ها را در همین دوره گزارش کرده‌اند. در این تحقیق افزایش غلظت فروکتان‌ها با کاهش میزان گلوکز، فروکتوز و ساکارز در میانگره آخر و ماقبل آخر همراه بود. فروکتوز و ساکارز به عنوان پیش‌ماده اصلی تولید فروکتان‌ها محسوب می‌شوند (Wagner et al., 1986; Dubois et al., 1990)، بنابراین احتمالاً یکی از دلایل اصلی کاهش غلظت فروکتوز و ساکارز در مرحله اول، تبدیل آنها به فروکتان‌ها می‌باشد. از روز ۱۴ بعد از گرده‌افشانی غلظت فروکتان‌های میانگره آخر و ماقبل آخر به طور معنی‌داری کاهش یافت که احتمالاً علت اصلی کاهش

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

جدول ۱- بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول ساقه (به ترتیب در مرحله گرده‌افشانی و رسیدگی دانه)، مقدار انتقال مجدد و میزان کارایی انتقال مجدد درتیمارهای تنش خشکی و شاهد بدون تنش در دو رقم گندم زاگرس و مرودشت

Table 1. Maximum and minimum of total soluble sugar content of peduncle and penultimate (at anthesis and maturity stages, respectively), remobilization rate and remobilization efficiency in Zagross and Marvdasht wheat cultivars in water stress and non-stress (control) treatments

		حداکثر میزان قندهای محلول Maximum concentration of soluble sugars		حداقل میزان قندهای محلول Minimum concentration of soluble sugars		مقدار انتقال مجدد Remobilization rate		کارایی انتقال مجدد (درصد) Remobilization efficiency (%)	
		زاگرس Zagross	مرودشت Marvdasht	زاگرس Zagross	مرودشت Marvdasht	زاگرس Zagross	مرودشت Marvdasht	زاگرس Zagross	مرودشت Marvdasht
Treatments	تیمارهای آزمایشی	mg Glucose .g^{-1} DM		میلی گرم گلوکز بر گرم وزن خشک					
Control	شاهد	198±4.5	182±3.7	81±4.4	77±2.4	117±6.3	105±4.4	59.0	57.8
Water stress at stage 1	تنش خشکی مرحله۱	249±3.5	87±3.9	13±2.3	12±3.7	136±4.3	75±5.5	91.0	86.2
Water stress at stage 2	تنش خشکی مرحله۲	174±4.3	180±3.9	20±0.8	45±3.0	154±4.4	136±4.9	88.3	74.8

Mean±SE

میانگین ± اشتباه معیار

Remobilization efficiency = (Mobilized WSC/maximum WSC content)*100

کارایی انتقال مجدد = ۱۰۰×(حداکثر میزان قندهای محلول/مقدار انتقال مجدد)

جدول ۲- بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول (به ترتیب در مرحله گرده‌افشانی و رسیدن دانه)، مقدار انتقال مجدد و میزان کارایی انتقال مجدد از میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر دو رقم زاگرس و مرودشت درتیمارهای تنش خشکی و شاهد بدون تنش

Table 2. Maximum and minimum of total soluble sugar content of peduncle and penultimate (at anthesis and maturity stages, respectively), remobilization amount and remobilization efficiency in Zagross and Marvdasht wheat cultivars in the water stress and non-stress (control) treatments

			حداکثر میزان قندهای محلول Maximum concentration of soluble sugars		حداقل میزان قندهای محلول Minimum concentration of soluble sugars		مقدار انتقال مجدد Remobilization rate		† کارایی انتقال مجدد(درصد) Remobilization efficiency (%)†	
ارقام گندم Wheat cultivars	Treatments	تیمار های آزمایشی	میانگره آخر Peduncle	میانگره ماقبل آخر Penultimate	میانگره آخر Peduncle	میانگره ماقبل آخر Penultimate	میانگره آخر Peduncle	میانگره ماقبل آخر Penultimate	میانگره آخر Peduncle	میانگره ماقبل آخر Penultimate
			mg Glucose.g^{-1} DW		میلی گرم گلوکز بر گرم وزن خشک					
زاگرس Zagross	Control	شاهد	2.2±172†	1.8±222	0.9±75	2.6±87	2.4±98	3.2±135	78.7	60.9
	Water stress at stage 1	تنش خشکی مرحله۱	2.1±140	5.4±158	4.6±18	0.4±9	5.1±122	5.4±150	56.7	94.3
	Water stress at stage 2	تنش خشکی مرحله۲	3.1±148	7.0±208	3.7±42	4.3±16	4.8±106	8.3±193	87.4	92.5
مرودشت Marvdasht	Control	شاهد	4.5±170	4.3±193	0.92±68	0.98±85	4.5±102	4.4±108	60.1	55.7
	Water stress at stage 1	تنش خشکی مرحله۱	3.4±73	2.9±95	1.0±12	4.7±11	3.5±62	5.5±84	83.3	87.9
	Water stress at stage 2	تنش خشکی مرحله۲	2.5±167	3.9±191	3.2±38	1.7±51	4.0±133	4.3±141	79.4	73.2

Mean±SE

میانگین ± اشتباه معیار

† Remobilization efficiency = (Mobilized WSC/maximum WSC content)* 100

†، کارایی انتقال مجدد = ۱۰۰×(حداکثر میزان قندهای محلول/مقدار انتقال مجدد)

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

آنها، شروع انتقال مجدد این ترکیبات به دانه‌های در حال رشد بوده است.

غلظت فروکتان‌ها در میانگره ماقبل آخر، در روز ۱۴ بعد از گرده‌افشانی به طور معنی‌داری بیشتر از فروکتان‌های موجود در میانگره آخر بود، بنابراین می‌توان اظهار داشت که این میانگره نقش مهم‌تری در انتقال مجدد قندهای محلول به ویژه فروکتان‌ها به دانه‌های در حال رشد دارا می باشد. از روز چهاردهم به بعد غلظت فروکتان‌ها در میانگره آخر و ماقبل آخر به سرعت شروع به کاهش نمود. واردلاو و ویلنبریک (Wardlaw and Willenbrink, 2000)، و سیمپسون و بنت (Simpson and Bonnett, 1993) مشاهده کردند که کاهش میزان فروکتان‌ها با افزایش فعالیت آنزیم فروکتان اگزوهیدرولاز همراه بود. با آغاز روند کاهشی میزان فروکتان‌ها، شیب کاهشی غلظت فروکتوز در میانگره ماقبل آخر کند شد (شکل ۵). علت کم شدن شیب کاهشی غلظت فروکتوز، تبدیل فروکتان‌ها به واحدهای فروکتوزی است (Virgona and Barlow, 1991) که تاثیر آن در کاهش روند نزولی میزان فروکتوز میانگره ماقبل آخر ظاهر می‌شود.

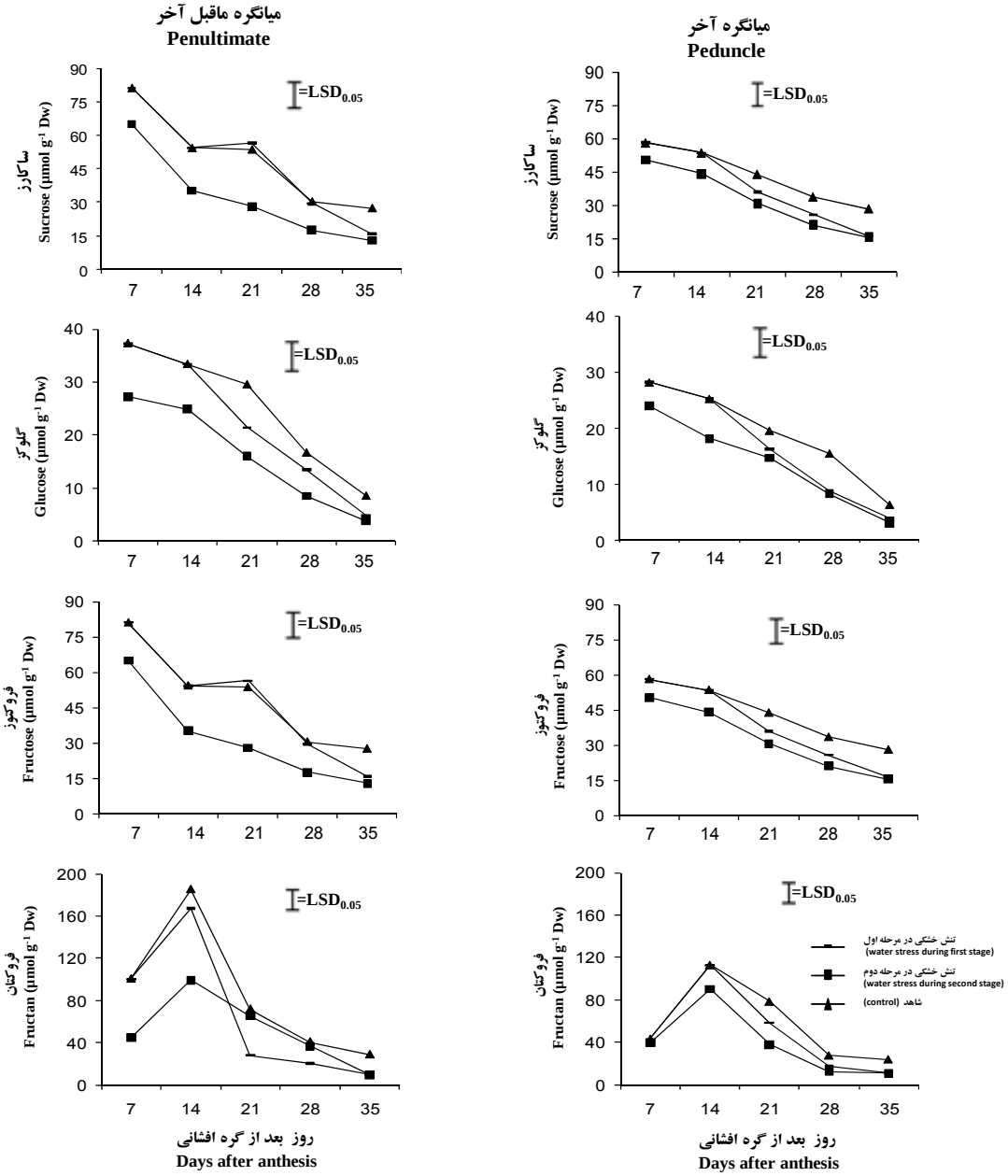
فروکتوز و گلوکز موجود در ساقه در نهایت بوسیله آنزیم ساکارز فسفات سنتاز، به ساکارز تبدیل شده و به دانه‌های در حال رشد منتقل می‌شوند (Willenbrink *et al.*, 1998). تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه، باعث کاهش معنی‌دار غلظت تمامی قندهای محلول میانگره آخر و ماقبل آخر در مقایسه با تیمار شاهد در مرحله دوم رشد دانه شد (شکل ۵). میزان کاهش غلظت این قندها تحت تاثیر تنش خشکی در میانگره ماقبل آخر بیشتر از میانگره آخر بود. کاهش شدیدتر غلظت این قندها در تیمار تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه نشان داد که قسمت اصلی مواد ذخیره‌ای میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر، در مرحله اول رشد دانه تولید می‌شوند، درحالی‌که احتمالاً در مرحله دوم مواد فتوسنتزی تولید شده به صورت مستقیم به دانه‌های در حال رشد منتقل می‌شوند. کاهش غلظت قندهای محلول در تیمار تنش خشکی در مرحله دوم رشد دانه بیشتر به علت تحریک انتقال مجدد قندهای محلول به دانه‌های در حال رشد است (Blum, 1998)، بنابراین در صورتی که تنش خشکی در مراحل اولیه رشد دانه رخ دهد، می‌تواند از طریق کاهش ظرفیت ذخیره‌سازی ساقه، باعث کاهش پتانسیل انتقال مجدد قندها و در نهایت کاهش عملکرد دانه شود.

در میانگره‌های رقم حساس مرودشت در تیمار شاهد، حداکثر غلظت فروکتوز و گلوکز به طور معنی‌داری بیشتر از رقم متحمل زاگرس بود، اما در همین شرایط غلظت فروکتان‌ها و ساکارز میانگره‌های رقم زاگرس از مرودشت بیشتر بود (شکل ۶). در رقم حساس مرودشت، برخلاف کاهش غلظت ساکارز و فروکتوز درهفت روز اول رشد دانه، غلظت فروکتان ساقه تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی افزایش یافت، اما در مورد رقم متحمل زاگرس، روند تغییر غلظت ساکارز و فروکتوز ساقه در ۱۴ روز اول نمونه‌برداری همسو با تغییر غلظت فروکتان‌های میانگره‌ها، همواره افزایشی بود. با توجه به اینکه ساکارز و فروکتوز پیش ماده‌های اصلی فروکتان‌ها هستند، کاهش غلظت ساکارز و فروکتوز در رقم مرودشت با افزایش غلظت فروکتان‌ها قابل توجیه است، اما در رقم زاگرس همسو بودن روند تغییرات غلظت ساکارز، فروکتوز و فروکتان‌ها نشان می‌دهد که احتمالاً در این رقم مقدار ساکارز وارد شده به ساقه و مقدار تجزیه شده آن توسط آنزیم‌های مربوطه برای تولید فروکتان‌ها در مرحله اول و دوم نمونه‌برداری بیشتر از نیاز موجود برای تولید فروکتان‌ها بود و در نتیجه غلظت این قندها نیز همانند فروکتان‌ها در هر دو مرحله اول نمونه‌برداری روند افزایشی داشتند (شکل ۶).

با اعمال تنش خشکی در مرحله دوم دوره رشد دانه، روند کاهش غلظت فروکتان‌ها نسبت به تیمار

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

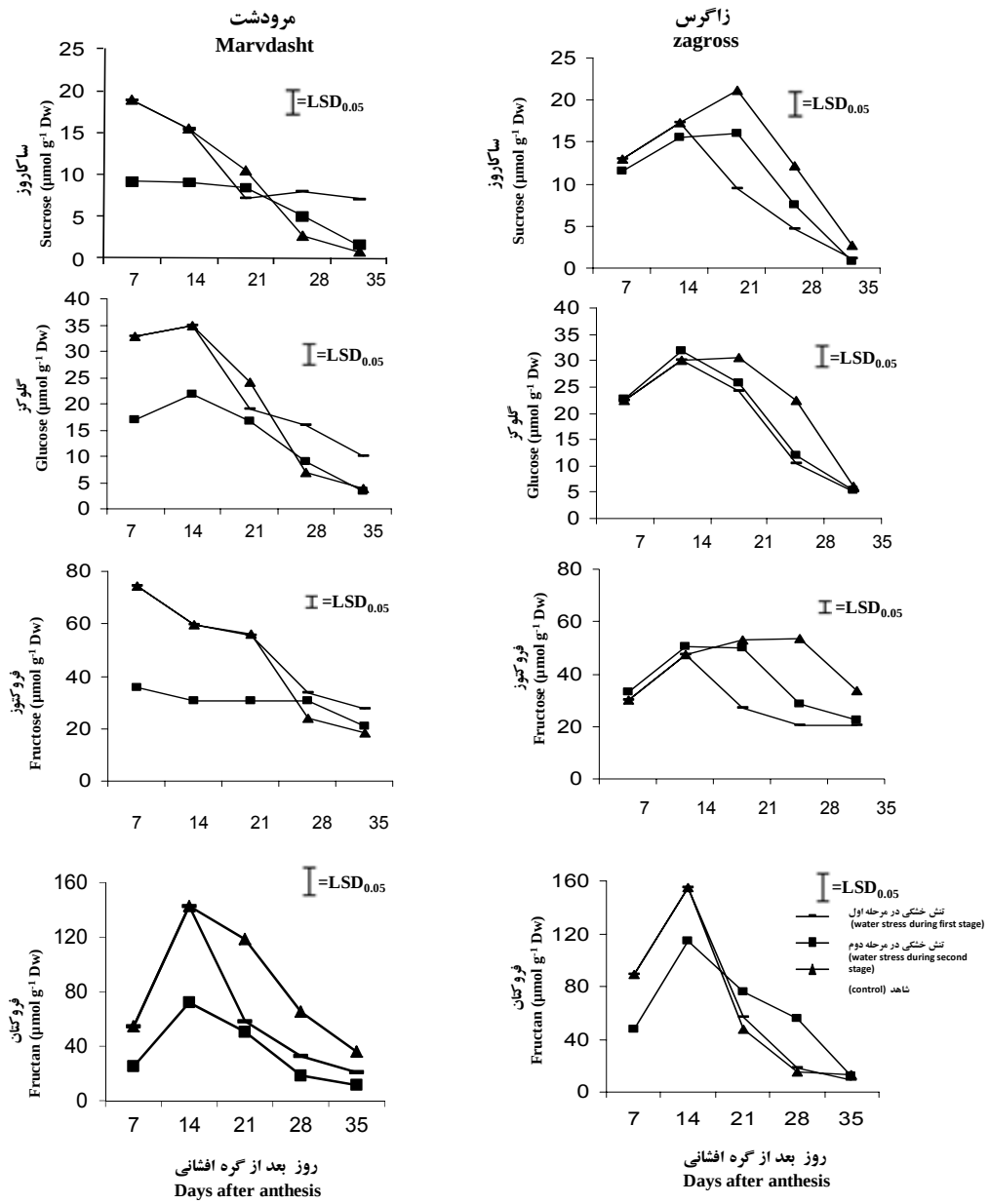


شکل۵- روند تغییرات غلظت ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان‌های موجود در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر در دو رقم گندم زاگرس و مرودشت در تیمار شاهد بدون تنش، تنش خشکی مرحله ۱ (از شروع گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد) و تنش خشکی مرحله ۲ (از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد گیاه). I: شاخص تفاوت معنی‌داری LSD در سطح پنج درصد

Fig. 5. Sucrose, glucose, fructose, and fructan concentration variations in the peduncle and penultimate of Zagross and Marvdasht wheat cultivars in the non-stress (control), drought stress during drought stage 1 (anthesis to 14 days later) and drought stage 2 (14 days after anthesis till maturity). I: Indicating LSD value at α=0.05

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]



شکل ۶- روند تغییرات غلظت ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان‌های موجود در ساقه دو رقم گندم زاگرس و مرودشت در تیمار شاهد، تنش خشکی مرحله ۱ (از شروع گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد) و تنش خشکی مرحله ۲ (از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد گیاه). I: شاخص تفاوت معنی‌داری LSD در سطح پنج درصد

Fig. 6. Sucrose, glucose, fructose, and fructan concentration variations in the stem of Zagross and Marvdasht wheat cultivars in non-stress control, drought stress during drought stage 1 (flowering to 14 days after) and drought stage 2 (14 days after flowering till maturity). I: Indicating LSD value at α=0.05

شاهد مشابه بود، اما در رقم حساس مرودشت به طور معنی‌داری کاهش یافت (شکل ۶). به نظر می‌رسد که عدم افزایش معنی‌دار روند کاهشی فروکتان‌ها در رقم زاگرس، با تحمل این رقم به خشکی و پایداری عملکرد دانه آن در این شرایط همبستگی داشته باشد. افزایش انتقال مجدد ترکیبات ساقه (مانند فروکتان‌ها)

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

در شرایط تنش خشکی، به علت کاهش سرعت فتوسنتز گیاه و کاهش مواد پرورده صادر شده از اندام‌های فتوسنتزکننده به دانه‌های در حال رشد بود و احتمالاً این تغییر خود مانند یک پیام برای انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد عمل کرده است. هرچند این تحریک انتقال مجدد، صد درصد جبران کاهش سرعت فتوسنتز را نکرده و در نتیجه کاهش عملکرد دانه به ویژه در رقم حساس مرودشت بخوبی دیده شد. در رقم حساس مرودشت در مقایسه با رقم متحمل زاگرس، اعمال تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه موجب کاهش شدیدتر غلظت ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان موجود در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر شد (شکل ۶). با توجه به اینکه اینگونه قندهای محلول بویژه فروکتان‌ها در پرشدن دانه در شرایط تنش خشکی و جلوگیری از افت شدید عملکرد دانه نقش کلیدی دارند (Wardlaw and Willenbrink, 2000)، به نظر می‌رسد که کاهش شدید عملکرد دانه رقم حساس مرودشت، زمانی که تنش خشکی در مرحله اول رشد دانه اعمال شد، به علت کاهش شدید انتقال قندهای محلول ذخیره‌ای ساقه به دانه ها بوده است. نتایج این آزمایش مشخص نمود که میزان کربوهیدرات‌های محلول موجود در میانگره‌های رقم متحمل به خشکی زاگرس همواره بیشتر از رقم حساس مرودشت می باشد و مهم‌ترین شکل ذخیره‌ای و قابل انتقال کربوهیدرات‌های محلول فروکتان‌ها می‌باشند (شکل ۶)، این عامل می‌تواند یکی از دلایل اصلی پایداری عملکرد دانه رقم متحمل زاگرس در زمان بروز تنش خشکی باشد. یافته‌های تحقیق حاضر با نتایج دابیوس و همکاران (Dubois *et al*., 1990)، مطابقت داشت.

با توجه به بالاتر بودن عملکرد دانه رقم مرودشت در شرایط شاهد بدون تنش، این رقم دارای پتانسیل بالاتری در استفاده از شرایط محیطی و اقلیمی جهت تولید محصول است و با توجه به پایین‌تر بودن مقدار ذخایر ساقه آن نسبت به رقم زاگرس، در شرایط مطلوب محیطی، احتمالاً فتوسنتز جاری و دوام آن پس از گرده‌افشانی عامل کلیدی‌تری در شکل‌گیری عملکرد دانه در این رقم می‌باشد، اما در شرایط تنش رطوبتی، مطابق با نظر یانگ و ژانگ (Yang and Zhang 2005)، در مناطق خشک و نیمه‌خشک (مثل ایران) که با محدودیت آب در مراحل انتهایی رشد گندم مواجه هستند، ارقامی مناسب ترند که قبل از گرده‌افشانی رشد رویشی مطلوبی داشته و مقدار بیشتری قند در ساقه‌های خود ذخیره کنند و پس از گرده‌افشانی انتقال مجدد زودتر آنها شروع شود تا همانند آنچه که در مورد رقم زاگرس دیده شد، عملکرد دانه باثبات‌تری در این شرایط تولید نمایند.

منابع مورد استفاده

References

AOAC. 1995. Official method of analysis.16th ed. VA., USA: AOAC, Arlington. pp: 452-452.

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

Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. Euphytica 100: 77-83.

Blum, A., J. Sinmena, G. Mayer and L. Shpiler. 1994. Stem reserve mobilization supports wheat grain filling under heat stress. Aust J. Plant Physiol. 21: 771-781.

Bonnett, G. D. and L. D. Incoll. 1992. Effects on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain-filling 1. Changes in accumulation and loss of mass from internodes. J. Exp. Bot. 44: 75-82.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

Castrillo, M. 1992. Sucrose metabolism in bean plants under water deficit. J. Exp. Bot. 43: 1557-1561.

Dubois, D., M. Winzeler and J. Nosberger. 1990. Fructan accumulation and sucrose: sucrose fructosy ltransferase activity in stems of spring wheat genotypes. Crop Sci. 30: 315-319.

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

Ehdaie, B. and J. G. Waines. 1996. Genetic variation for contribution of preanthesis assimilates to grain yield in spring wheat. J. Genet. Breed. 50: 47-55.

Gebbing, T. and H. Schnyder. 1999. Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat. Plant Physiol. 121: 871-878.

Gent, M. P. N. 1994. Photosynthate reserves during grain filling in winter wheat. Agron. J. 86: 159-167.

Kiniry, J. R. 1993. Nonstructural carbohydrate utilization by wheat shaded during grain growth. Agron. J. 85: 844-849.

Ravindar, K. S., L. M. Shin, H. E. Flores and A. W. Galston. 1982. Rlation of polyamine synthesis and titer to aging and senescence in oat leaves. Plant Physiol. 69: 405-410.

Saeidi, M. 2008. Study of the some physiological and biochemical traits related to source and sink strength in two wheat varieties differing in drought-resistance. Agricultural and Natural Resources Campus, University of Tehran. Karaj, Ph.D Dissertation. (In Persian).

Schnyder, H. 1993. The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling - a review. New Phytol. 123: 233-245.

Simpson, R. J. and G. D. Bonnett. 1993. Fructan exohydrolases from grasses. New Phytol. 123: 453-469.

Van Herwaarden, A. D., J. F. Angus, R. A. Richards and G. D. Farquhar 1998. Haying-off the negative grain yield response of dry-land wheat to nitrogen fertilizer. II. Carbohydrate and protein dynamics. Aust. J. Agric. Res. 49: 1083-1093.

Virgona, J. M. and E. W. R. Barlow. 1991. Drought stress induces changes in the non-structural carbohydrate composition of wheat stems. Aust. J. Plant Physiol. 18: 239-247.

Wagner, W. A., A. Wiemken and P. Matile. 1986. Regulation of fructan metabolism in leaves of barley (*Hordeum vulgare* L.). Plant Physiol. 81: 444-447.

Wardlaw, I. F. and J. Willenbrink. 1994. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. Aust. J Plant Physiol. 21: 255-271.

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

Willenbrink, J., G. D. Bonnett, S. Willenbrink and I. F. Wardlaw. 1998. Changes of enzyme activities associated with the mobilization of carbohydrate reserves (fructans) from the stem of wheat during kernel

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

filling. New Phytol. 139: 471-478.

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

Yang, J., J. Zhang, K. Liu, Z. Wang and L. Liu. 2007. Involvement of polyamines in the drought resistance of rice. J. Exp. Bot. 50: 25-32.

Yang, J., J. Zhang, Z. Wang, Q. Zhu and L. Liu. 2001. Water deficit induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. Agron. J. 93: 196-206.

Zhang, J., X. Sui, B. Li, B. Su, J. Li and D. Zhou. 1998. An improved water-use efficiency for winter wheat grown under reduced irrigation. Field Crops Res. 59: 91-98.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]

Effect of post-anthesis water stress on remobilization of soluble carbohydrates from peduncle and penultimate internodes to the developing grains of two bread wheat cultivars

Saeidi, M.[1] and F. Moradi[2]

ABSTRACT

Saeidi, M. and F. Moradi. 2011. Effect of post-anthesis water stress on remobilization of soluble carbohydrates from peduncle and penultimate internodes to the developing grains of two bread wheat cultivars**. Iranian Journal of Crop Sciences. 13 (3): 548-564. (In Persian).**

This research was conducted to investigate the effect of water stress during cell division (stage 1, water limitation from anthesis untill 14 days after anthesis), grain filling stage (stage 2, water limitation from 14 days after anthesis untill physiological maturity) and control (soil water at field capacity), on soluble carbohydrates remobilization from peduncle and penultimate. The experiment was carried out in greenhouse using two wheat cultivars; Marvdasht and Zagross (sensitive and tolerant to post-anthesis water stress, respectively). A factorial experiment arrangement in randomized complete block design with three replications was used. All traits were estimated in five stages (7, 14, 21, 28 and 35 days after anthesis). Results showed that the amount and efficiency of soluble carbohydrates remobilization from penultimate was higher than peduncle, and greater in *cv*. Zagross. Water deficit significantly increased soluble carbohydrates remobilization from peduncle and penultimate to the developing grains. This increase in *cv*. Zagross was higher than *cv*. Marvdasht. The highest concentration of glucose, fructose and sucrose and fructans in peduncle and penultimate were observed at 7 and 14 days after anthesis, respectively. Concentration of these sugars in penultimate was higher than peduncle. When water stress was imposed in stage 1, the concentration of sugars decreased more significantly in peduncle and penultimate as compared to the other stages. Fructan was the most important sugar in the two internodes of the two cultivars. Glucose, fructose and sucrose are used for biosynthesis of fructans in early stages of grain filling. Considering the results of this experiment, starch had no significant role in remobilization to the growing grains. The contribution of penultimate in remobilization of sugars to the growing grains was higher than peduncle. Tolerance of *cv*. Zagross to water stress after anthesis could be attributed to its higher storage of sugars in stem and efficiency in remobilization of these sugars to the developing grains.

Key words: Bread wheat, Fructans, Fructose, Glucose, Remobilization, Soluble carbohydrates and Water stress.

Received: November, 2009 Accepted: December, 2010
1- Assistant Prof., University of Razi, Kermanshah, Iran
2- Assistant Prof., Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Karaj, Iran
(Corresponding author) (Email: foadmoradi@yahoo.com)

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.3.8.6]