نشریه تولید گیاهان زراعی
جلد دهم، شماره سوم، پاییز ۹۶
۷۷-۱۰۱
http://ejcp.gau.ac.ir

اصلاح موتاسیونی با پرتوتابی گاما برای بهبود انتقال مجدد مواد فتوسنتزی و تولید در گندم

سعید باقری‌کیا[۱]، محمدهادی پهلوانی[۲]، *احد یامچی[۳]، خلیل زینلی‌نژاد[۳] و علی مصطفایی[۴]

[۱، ۲ و ۳]به‌ترتیب دانشجوی دکتری، دانشیار و استادیار گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان،
[۴]استاد مرکز تحقیقات بیولوژی پزشکی دانشگاه علوم پزشکی کرمانشاه

تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۵/۲؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۸/۱۹

چکیده

سابقه و هدف: در شرایط تنش خشکی که از جمله مهم‌ترین عوامل محدودکننده عملکرد گندم در مناطق خشک و نیمه‌خشک محسوب می‌شود انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به‌منظور پر کردن دانه‌ها اهمیت بیشتری می‌یابد. جهت درک فیزیولوژیکی انتقال مجدد و کمک به معرفی رقم متحمل به تنش خشکی مواد ژنتیکی موتانت ابزاری بسیار ارزشمند به شمار می‌روند. هدف این تحقیق مشخص کردن دلایل تنوع ژنوتیپ‌های مختلف گندم نان در فرآیند انتقال مجدد و ارتباط آن با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی و نقش اصلاح موتاسیونی در برنامه‌های اصلاحی گندم نان برای تنش خشکی بود.

مواد و روش‌ها: دو لاین موتانت پیشرفته گندم نان (T-67-60 و T-65-7-1) که از نظر انتقال مجدد بهبود یافته‌اند به‌همراه تیپ وحشی آن‌ها (رقم طبسی) در دو شرایط رطوبتی (مطلوب و ۴۰-۳۰ درصد ظرفیت مزرعه) به‌صورت یک آزمایش فاکتوریل دو عاملی در قالب طرح کاملا تصادفی در سه تکرار کشت شدند. اعمال تنش در مرحله ظهور کامل سنبله (زادوکس ۶۰) آغاز شد و جهت اندازه‌گیری انتقال مجدد و پارامترهای مرتبط با آن نمونه‌برداری‌ها در ۵ مرحله و در فاصله‌های زمانی ۷ روزه (در زمان‌های صفر، ۷، ۱۴، ۲۱ و ۲۸ روز پس از گرده‌افشانی) به تفکیک میانگره‌های ساقه اصلی صورت گرفت.

یافته‌ها: با توجه به نتایج می‌توان گفت ظرفیت ژنوتیپ‌ها در ذخیره مواد فتوسنتزی پیش از وقوع تنش انتهایی و قدرت بیشتر مخزن (عملکرد) از عوامل تعیین‌کننده میزان انتقال مجدد ساقه می‌باشند. نظر به بروز پیری احتمالی در لاین‌های موتانت در اثر تنش خشکی (به‌عنوان عامل محرک انتقال مجدد)، عملکرد و حداکثر چگالی وزنی بیشتر، این لاین‌ها از نظر انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد نسبت به تیپ وحشی خود در شرایط بهتری قرار داشتند. استفاده از تمام ظرفیت طول ساقه نقش کلیدی در انتقال ذخایر ساقه دارد. لاین موتانت T-65-7-1 در جهت پاسخ مناسب‌تر به شرایط تنش خشکی، از پتانسیل قسمت‌های مختلف ساقه (میانگره پدانکل، میانگره پنالتیمت و میانگره‌های پایینی) در انتقال مجدد مواد فتوسنتزی استفاده کرد.

نتیجه‌گیری: با توجه به نتایج این تحقیق می‌توان گفت دلایل تنوع ژنوتیپ‌های گندم نان در فرآیند انتقال مجدد ناشی از تفاوت در دریافت سیگنال‌های پدیده پیری در اثر تنش خشکی، در قدرت مخزن، در مقدار ذخایر مواد فتوسنتزی پیش از گرده‌افشانی و در استفاده از ظرفیت ذخایر طول ساقه (میانگره‌های مختلف ساقه) می‌باشد.

واژه‌های کلیدی: پیری، تنش خشکی، عملکرد، گندم نان، موتاسیون

*مسئول مکاتبه: yamchi@gau.ac.ir

مقدمه

تنش‌های محیطی مختلف از جمله خشکی مهم‌ترین عامل محدودکننده باروری گندم در مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان از جمله ایران محسوب می‌شود که تولید موفق گندم در این مناطق را به مخاطره می‌اندازد. کمبود آب تنها محدود به اقلیم‌های خشک نیست به‌طوری‌که حتی در اقلیم‌های مرطوب نیز توزیع نامناسب بارندگی ممکن است منتهی به دوره‌هایی شود که محدودیت آب موجب کاهش رشد گردد (۹). بر اساس گزارش سازمان خواربار جهانی خشکی در سال ۲۰۰۱-۲۰۰۰ میلادی باعث کاهش ۱۲ درصدی محصولات و خسارت بیش از ٤/۲ میلیون دلاری به کشاورزی در ایران شد (١٤). در مناطق خشک و نیمه‌خشک، گندم در مراحل زایشی به‌علت کاهش بارندگی و افزایش تبخیر از خاک در معرض تنش‌هایی نظیر خشکی و گرما قرار می‌گیرد. بر اساس گزارش‌های متعدد پر شدن دانه‌ها و پیش از گل‌دهی بحرانی‌ترین مراحل رشد و نمو گندم به تنش خشکی است و این مراحل دوره‌هایی هستند که کمبود آب بیش‌ترین تأثیر را در کاهش باروری گندم دارند (۲۸ و ۲۹). گیاهان نسبت به تنش کمبود آب به اشکال مختلفی پاسخ می‌دهند که این پاسخ‌ها شامل تغییرات در تمام جنبه‌های رشدی گیاه از جمله مورفولوژی، فیزیولوژی و بیوشیمیایی می‌باشد. سه منبع فتوسنتز جاری برگ، فتوسنتز جاری قسمت‌های غیر از برگ و انتقال مواد ذخیره‌شده در ساقه تأمین‌کننده کربن در فرایند پر شدن دانه هستند (۱۰ و ٤١). انتقال مواد از ساقه که قبلا ذخیره شده است به منطقه‌ای دیگر (دانه) جهت استفاده مجدد، انتقال مجدد مواد فتوسنتزی نامیده می‌شود در نتیجه تنش خشکی در زمان پر شدن دانه‌ها باعث کاهش عملکرد دانه از طریق تقلیل فتوسنتز می‌شود؛ بنابراین نیاز مقصد برای پر کردن دانه از طریق انتقال مجدد مواد فتوسنتزی ذخیره‌شده تأمین می‌گردد (۱۳). به همین دلیل است که در شرایط تنش خشکی انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به‌منظور پر کردن دانه‌ها اهمیت بیشتری می‌یابد (٣٤ و ٤٧). در شرایط مطلوب رطوبتی حدود ۹۰-۷۰ درصد عملکرد دانه نهایی توسط فتوسنتز جاری تأمین می‌شود و این در حالی است که سهم انتقال مجدد تنها ۱۰-٦ درصد است. گزارش‌های متعددی حاکی از آن است که در شرایط تنش خشکی سهم انتقال مجدد حتی به بیشتر از ٤٠ درصد نیز می‌رسد (۱۳، ۱۵ و ٤٧).

به‌طور کلی عوامل مؤثر در میزان ذخایر اندام‌های رویشی و کارایی انتقال مجدد آن‌ها به دانه را می‌توان به دو دسته محیطی و ژنتیکی تقسیم نمود (٦). عوامل محیطی شامل رطوبت، دما و عناصر غذایی است. عوامل مهم ژنتیکی نیز شامل نوع گیاه، رقم، سرعت پیر شدن برگ‌ها و میزان ذخیره مواد در ساقه و درنهایت اندازه مخزن (دانه) می‌باشند؛ به‌عبارت دیگر سهم انتقال مجدد ساقه در وزن کل دانه تابع محیط و رقم است (٦) 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 (٤). در برخی گزارش‌ها پدانکل گندم دارای حداکثر کارایی انتقال مجدد در تنش خشکی است (۲) و در برخی دیگر از گزارش‌ها هم حاکی از آن است که حداکثر مقدار کربوهیدرات منتقل شده مربوط به میانگره پنالتیمت می‌باشد (٤١). در جو گزارش شده که میانگره‌های پایینی بیشترین تخصیص آسیمیلات‌ها در طول پر شـدن دانـه را دارند (٦).

بهبود در اصلاح گیاهان زمانی می‌تواند ایجاد شود که تنوع کافی برای صفت موردنظر در دسترس اصلاح‌گر باشد، لذا پرتوتابی هسته‌ای با پرتو گاما

می‌تواند با ایجاد ژرم‌پلاسم غنی از تنوع ژنتیکی نقش مهمی در اصلاح گیاهان ایفا کند (۳۵). اصلاح موتاسیونی در بهبود بسیاری از صفات مهم زراعی مانند کوتاه کردن طول دوره رشدی و افزایش تحمل و مقاومت به تنش‌های زنده و غیرزنده در گیاهانی همچون گندم، برنج، جو، پنبه، بادام‌زمینی و لوبیا گزارش شده است (۳۵).

مطالعات فیزیولوژیکی گیاهی در واکنش به خشکی پیچیده است. یکی از مشکلات در معرفی رقم متحمل به تنش این است که معمولا 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 گیاهان متحمل به کم‌آبی امیدبخش باشد (٤٠ و ٤٥). برای مثال فرایند پیری و بازگشت مجدد نیتروژن در گندم دوروم با استفاده از لاین‌های موتانت با قدرت زنده‌مانی بیشتر بررسی شده است (۳٦ و ۳۸). مطالعه نقش تنفس نوری در جو تحت تنش خشکی با استفاده از موتانت‌ها انجام گرفته است که در آن افزایش تنفس نوری در اثر تنش خشکی تأیید شد (٤٤). تحمل به شوری با استفاده از آنالیز موتانت‌ها در جو مورد مطالعه قرار گرفته است که در آن به اهمیت توزیع و تبادلی یونی مناسب در ژنوتیپ‌های متحمل به شوری اشاره شده است (٤۳). با استفاده از موتانت برنج نیز نقس مکانسیم آنتی‌اکسیدانی و هموئستازی یون سدیم سلول‌ها در تحمل به شوری مورد تأیید قرار گرفت (۲۲). اگرچه مطالعاتی در رابطه با انتقال مجدد ساقه گندم در دوره پر شدن دانه‌ها تحت تنش خشکی (۱۲، ۲۰، ۲۳، ۳۱، ٤۷)، شوری (۳۳) و گرما (٢٤ و ۳۷) انجام شده است اما در رابطه با میزان و کارایی انتقال مجدد به تفکیک میانگره‌های ساقه در گیاه گندم موتانت در مقایسه با تیپ وحشی خود سابقه‌ای وجود ندارد. این تحقیق با هدف مشخص کردن علت تنوع ژنوتیپ‌های مختلف گندم نان در فرآیند انتقال مجدد و ارتباط آن با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی صورت گرفته است.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی: این آزمایش در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در سال ۹۳-۱۳۹۲ اجرا گردید. آزمایش با دو لاین موتانت از 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 ٦۰) به همراه رقم گندم طبسی به‌عنوان تیپ وحشی (رقم والدی) لاین‌های مذکور انجام شد.

کاشت نمونه گیاهی و طرح آزمایش: این آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملا 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.

اعمال تنش و نمونه‌برداری: اعمال تنش و قطع آبیاری در مرحله ظهور کامل سنبله (زادوکس ٦۰) انجام شد (٤۹). ساقه اصلی بوته‌های موجود در هر گلدان با در نظر گرفتن نمایان شدن اولین سنبله از میان غلاف برگ پرچم در هر بوته نشان‌دار گردید. رطوبت گلدان‌ها در شرایط شاهد از طریق آبیاری منظم در محدوده ظرفیت زراعی (با استفاده از حدود ۲ لیتر آب) نگهداری می‌شدند، در شرایط تنش خشکی نیز رطوبت گلدان‌ها به‌وسیله توزین منظم

روزانـه در حـدود ۴۰-۳۰ درصـد ظرفیت زراعی نگهداری گردیدند. نمونه‌برداری به‌صورت تصادفی از بین ساقه‌های اصلی نشان‌دار شده با طول تقریبا یکـسان در ۵ مرحله (هر واحد آزمایشی شامل ۳ 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 (پدانکل[1]، پنالتیمیـت[2] و میانگره‌های پایینی) و نیز از برگ پرچم صورت گرفت. جهت تعیین وزن خشک نمونه‌های مربوطه در آون با دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۴۸ ساعت خشک و سپس توزین شدند.

انتقال مجدد مبتنی‌بر چگالی وزنی: از تفاضل بین حداکثر و حداقل چگالی وزنی ساقه به تفکیک میانگره‌ها پس از گلدهی محاسبه شد (۱۲). چگالی وزنی از تقسیم وزن ساقه به طول آن محاسبه شد. کارایی انتقال مجدد از نسبت انتقال مجدد به حداکثر چگالی وزنی به‌دست آمد (۱۲).

عملکرد: وزن و تعداد دانه در سنبله در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی اندازه‌گیری شد. عملکرد دانه با محتوای رطوبتی ۱۳ درصد برحسب گرم در سنبله اصلی محاسبه گردید. شاخص برداشت بر اساس نسبت عملکرد اقتصادی (وزن دانه) به عملکرد بیولوژیک (وزن کل گیاه) محاسبه شد.

رنگیزه‌های گیاهی: ابتدا مقـدار ۵۰ میلـی‌گـرم بافـت برگ پرچم در ۵ میلی‌لیتـر اسـتون خـالص بـه‌خـوبی سائیده شده و سپس مخلوط به‌دست آمده به‌مدت ۱۵ دقیقه در ۱۳۰۰۰ g سانتریفیوژ گردید و در نهایت فاز فوقانی به لوله آزمایش جدید منتقل و بـرای سـنجش کلروفیـل و کارتنوئیـد از آن اسـتفاده شـد. جـذب عصاره‌ها با استفاده از دستگاه اسـپکتروفتومتر در سـه طول موج ۴۷۰، ۶۴۴/۸، ۶۶۱/۶ قرائـت گریـد. بـرای تعیین کلروفیل‌های a، b، کـل و کارتنوئیـد برحسـب میکروگرم بر میلی‌لیتر از فرمول‌های زیر اسـتفاده شـد (۲۱).

$$C_a\ (\mu g/ml) = 11.24\ A_{661.6} - 2.04\ A_{644.8}$$
$$C_b\ (\mu g/ml) = 20.13\ A_{644.8} - 4.19\ A_{661.6}$$
$$C_{x+c}(\mu g/ml) = (1000\ A_{470} - 1.90\ C_a - 63.14\ C_b)$$

تجزیه و تحلیل آماری: 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. به‌منظور نمایش کلی داده‌ها و تجزیه خوشه‌ای با استفاده از نقشه هیت مپ[3]، از نرم‌افزار GenEx ver 6 استفاده شد؛ در این نرم‌افزار تجزیه خوشه‌ای با استفاده روش UPGMA و بر مبنای فاصله اقلیدسی (پس از استاندارد کردن داده‌ها) انجام گرفت.

نتایج و بحث

طول ساقه به تفکیک میانگره‌ها، ارتفاع بوته و وزن خشک اندام هوایی: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر طول پدانکل، پنالتیمیت، میانگره‌های پایینی، سنبله، ساقه، ارتفاع بوته و وزن خشک اندام هوایی معنی‌دار بودند. اثر شرایط رطوبتی نیز در صفات طول پدانکل، طول ساقه، ارتفاع بوته و وزن خشک اندام هوایی معنی‌دار بود. معنی‌دار بودن اثرات متقابل در سطح احتمال ۱ درصد در صفات طول پدانکل، طول میانگره‌های پایینی، طول ساقه و ارتفاع بوته مشاهده شد (جدول ۱).

۱- میانگره آخر

۲- میانگره ما قبل آخر

3- Heat Map

جدول ۱- تجزیه واریانس طول ساقه (به تفکیک میانگره‌ها)، ارتفاع بوته و وزن خشک اندام هوایی در شرایط رطوبتی و ژنوتیپ‌های گندم نان.

Table 1. Analysis of variance for stem length (separated by internodes), plant height and shoot dry weight under moisture conditions and bread wheat genotypes.

		مجموع مربعات Sum of Squares						
منبع تغییر S.O.V	درجه آزادی DF	طول پدانکل Peduncle length	طول پنالتیمیت Penultimate length	طول میانگره‌های پایینی Lower internodes length	طول سنبله Spike length	طول ساقه Stem length	ارتفاع بوته Plant height	وزن خشک اندام هوایی Shoot dry weight
ژنوتیپ Genotype	2	220.76**	309. 93**	263.05**	92.63**	2326.26**	1501.43**	15.27**
شرایط رطوبتی moisture conditions	1	150.39**	0.66^{ns}	17.326^{ns}	0.50^{ns}	297.27**	322.15**	10.93**
ژنوتیپ×شرایط رطوبتی Genotype× moisture conditions	2	72.39**	0.49^{ns}	10.575**	0.002^{ns}	153.48**	152.435**	14.51^{ns}
خطا Error	12	30.92	8.42	63.07	20.69	117.33	83.38	9.50
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		4.68	4.27	7.55	10.467	3.71	2.72	7.90

*، ** و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌داری است.

*, **, ns: Significant at 5% and 1% probability level and non-significant respectively.

مقایسه میانگین صفات در هر سطح شرایط رطوبتی نشان داد که تیپ وحشی در شرایط تنش در اکثر صفات بیشترین کاهش را نشان داد این در حالی است در شرایط تنش موتانت T-65-7-1 نسبت به شاهد کمترین تغییر را داشت (جدول ۲). به همین دلیل اختلاف این صفات در شرایط تنش بین تیپ وحشی و لاین موتانت T-65-7-1 نسبت به شاهد کمتر شد. از میان قسمت‌های مختلف ساقه، پدانکل در اثر تنش بیشترین کاهش را به خود اختصاص داد به‌طور کلی اختلاف طول پدانکل ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش کاهش یافت (جدول ۲). از آنجایی که طول میانگره‌های پایینی و پنالتیمیت پیش از گرده‌افشانی به حداکثر مقدار خود می‌رسد در همه ژنوتیپ‌ها اختلافی معنی‌داری از نظر طول این صفت بین شرایط شاهد و تنش دیده نشد (جدول ۲). از طرف دیگر رشد طولی ساقه گندم از شروع پر شدن دانه محدود به پدانکل و یا کاملا متوقف می‌شود (۱۲).

جدول ۲- مقایسه میانگین طول ساقه (به تفکیک میانگره‌ها)، ارتفاع بوته و وزن خشک اندام هوایی در ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی.

Table 2. Mean comparison of stem length (separated by internodes), plant height and shoot dry weight in bread wheat genotypes in each level of moisture condition.

ژنوتیپ Genotype	طول پدانکل (سانتی‌متر) Peduncle length (cm)			طول پنالتیمیت (سانتی‌متر) Penultimate length (cm)			طول میانگره‌های پایینی (سانتی‌متر) Lower internodes length (cm)			طول سنبله (سانتی‌متر) Spike length (cm)			طول ساقه (سانتی‌متر) Stem length (cm)			ارتفاع بوته (سانتی‌متر) Plant height (cm)			وزن خشک اندام هوایی (گرم) Shoot dry weight (g)		
	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %
تیپ وحشی Wild Type	42.66a (a)	31.66a (b)	25.78	24.76a (a)	23.90a (a)	3.45	36.28a (a)	32.30a (a)	10.97	10.76b (a)	10.45c (a)	2.91	103.71a (a)	87.88a (b)	15.27	114.48a (a)	98.33a (b)	14.10	13.58a (a)	11.30a (b)	16.83
موتانت T-67-60 T-67-60 Mutant	38.88a (a)	33.78a (b)	13.11	20.25b (a)	20.14b (a)	0.56	32.35b (a)	30.71ab (a)	5.07	11.46b (a)	11.14b (a)	2.79	91.49b (a)	84.64a (b)	7.49	102.95b (a)	95.78a (b)	6.96	11.84ab (a)	10.41a (a)	12.10
موتانت T-65-7-1 T-65-7-1 Mutant	29.98b (a)	28.73b (a)	4.16	14.33c (a)	14.14c (a)	1.3	25.30c (a)	25.03b (a)	1.06	15.91a (a)	15.54a (a)	2.3	69.61c (a)	67.91b (a)	2.44	85.52c (a)	83.46b (a)	2.42	10.67b (a)	9.72a (a)	8.95

در هر ستون میانگین‌هایی که حرف (حروف) مشترک دارند با هم تفاوت معنی‌دار ندارند (LSD= ۰/۰۵).

حرف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش موردنظر می‌باشد (LSD= ۰/۰۵).

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

Means in each column followed by same letter(s) are not significantly different (LSD = 0.05).
Same letter in parentheses indicate non-significant difference between each genotype under control and stress conditions in that part (LSD = 0.05).
*Reduction (%) due to water stress in comparison with the control condition.

تیپ وحشی طبسی کاهش معنی‌داری (۲۵/۷۸ درصد) و لاین موتانت T-65-7-1 کاهش ناچیزی (٤/١٦ درصد) را در پدانکل در اثر تنش خشکی نشان دادند (جدول ۲). این نتایج با سایر نتایج مطالعات روی گندم مطابقت دارد (۷، ۸ و ۱۲). به‌نظر می‌رسد طول سنبله نیز پیش از شروع تنش در مرحله گرده‌افشانی به مقدار حداکثر خود رسیده است به همین دلیل واکنش هر سه ژنوتیپ تحت تأثیر تنش یکسان و معنی‌دار نبود (کمتر از ۳ درصد). طول سنبله در لاین موتانت T-65-7-1 در شرایط شاهد و تنش (به‌ترتیب ۱۵/۹۱ و ۱۵/٥٤ سانتی‌متر) به‌طور معنی‌داری بلندتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود (جدول ۲). در هر دو شرایط رطوبتی تیپ وحشی بیشترین وزن خشک اندام هوایی را دارا بود اما به‌دلیل کاهش بیشتر وزن خشک اندام هوایی تیپ وحشی در شرایط تنش، اختلاف آن‌ها در شرایط تنش کمتر مشاهده شد؛ بنابراین تیپ وحشی نسبت به لاین‌های موتانت در شرایط تنش، طول ساقه و ارتفاع بوته و وزن خشک اندام هوایی بیشترین کاهش را از خود نشان داد (به‌ترتیب ۱۵/۲۷، ۱٤/۱۰ و ۱٦/۸۳ درصد) که عمدتا به‌علت کاهش فاحش در طول پدانکل بود (جدول ۲).

عملکرد و اجزای عملکرد: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که ژنوتیپ‌ها از نظر عملکرد دانه در سنبله، وزن دانه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و شاخص برداشت اختلاف معنی‌دار داشتند، در شرایط رطوبتی نیز عملکرد دانه در سنبله، وزن دانه در سنبله و شاخص برداشت معنی‌دار بود و تعداد دانه در سنبله در دو شرایط رطوبتی اختلاف معنی‌دار آماری نداشت (جدول ۳).

جدول ۳- تجزیه واریانس عملکرد و اجزای آن در شرایط رطوبتی و ژنوتیپ‌های گندم نان.

Table 3. Analysis of variance for yield and its component under moisture conditions and bread wheat genotypes.

منبع تغییر S.O.V	درجه آزادی DF	مجموع مربعات Sum of Squares			
		عملکرد در سنبله Yield per spike	وزن دانه در سنبله Grain weight per spike	تعداد دانه در سنبله Grain No. per spike	شاخص برداشت Harvest index
ژنوتیپ Genotype	2	0.94**	740229.80 **	1087.00 **	524.20**
شرایط رطوبتی Moisture conditions	1	0.13**	10600.90 **	53.38 ns	216.27**
ژنوتیپ×شرایط رطوبتی Genotype× moisture conditions	2	0.002 ns	1826.57 ns	3.44 ns	5.92 ns
خطا Error	12	0.15	117814.23	162.66	205.15
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		11.64	11.64	12.48	11.53

*، ** و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌داری است.

*, **, ns: Significant at 5% and 1% probability level and non-significant respectively.

مقایسه میانگین صفات عملکرد و اجزای آن در هر سطح شرایط رطوبتی نشان داد که تیپ وحشی و لاین موتانت T-65-7-1 به‌ترتیب دارای کمترین و بیشترین عملکرد دانه در سنبله، وزن دانه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و شاخص برداشت می‌باشند که اختلاف‌ها از نظر آماری نیز معنی‌دار می‌باشند (جدول

٤). بیشترین کاهش در اثر تنش در این صفات مربوط به تیپ وحشی بود، لاین موتانت T-65-7-1 نیز کمترین کاهش را نشان داد (جدول ٤). به همین دلیل اختلاف عملکرد دانه در شرایط تنش بین تیپ وحشی و لاین موتانت T-65-7-1 نسبت به شاهد بیشتر شد. عملکرد دانه بالاتر لاین‌های موتانت نسبت به تیپ وحشی را نمی‌توان صرفا به‌دلیل واکنش بهتر آن‌ها نسبت به شرایط تنش مرتبط دانست بلکه پتانسیل اولیه بالاتر لاین‌های موتانت نیز در بروز این مشاهده مؤثر هستند. از میان صفات وابسته به عملکرد، تعداد دانه در سنبله کمترین تأثیر را از تنش پذیرفت (جدول ٤)؛ زیرا تنش خشکی از شروع مرحله گرده‌افشانی آغاز شده است و تعداد دانه یا به‌عبارتی دانه‌بندی قبل از مرحله گرده‌افشانی انجام می‌گیرد زمانی که ژنوتیپ‌ها از نظر تعداد دانه در سنبله تحت تأثیر تنش قرار نمی‌گیرند، ژنوتیپ‌هایی که وزن دانه خود را حفظ می‌کنند برتری خواهند داشت (۳۹). گزارش‌های قبلی نیز نشان داده‌اند که تنش خشکی در طول دوره گرده‌افشانی تأثیر چندانی روی تعداد دانه ندارد در حالی‌که تقاضای مخزن (وزن دانه) عاملی تعیین‌کننده در انتقال مجدد ساقه است (۱۲ و ٤۸). لاین‌های موتانت نسبت به تیپ وحشی در اثر تنش وزن دانه خود را بهتر حفظ کردند و این تأثیر خود را در کاهش کمتر عملکرد نهایی گذاشته است (جدول ٤). به‌طور کلی در تنش‌های خشکی شدید شاخص برداشت در گندم کاهش می‌یابد (۱۸، ۲۰ و ۳۰). از نظر شاخص برداشت لاین موتانت T-65-7-1 کمترین کاهش را از خود نشان داد زیرا در شرایط تنش عملکرد دانه در سنبله خود را از تبدیل عملکرد بیولوژیک به عملکرد اقتصادی بهتر انجام داده است (جدول ٤). از آنجایی که بیشترین کاهش در وزن اندام هوایی در شرایط تنش مربوط به تیپ وحشی طبسی بود (۱٦/۸۳ درصد) ممکن است این سوال پیش آید که آیا تیپ وحشی در تبدیل عملکرد بیولوژیک به عملکرد اقتصادی بهتر عمل کرده است. پاسخ را می‌توان در تغییر طول ساقه در شرایط تنش دریافت زیرا کاهش وزن خشک عمدتا به دلیل کاهش طول ساقه (عمدتا به‌علت کاهش طول میانگره پدانکل) بوده است. نظر به اینکه کاهش عملکرد نسبت به کاهش وزن خشک شدیدتر بود (جدول ۲) باعث شده شاخص برداشت کاهش بیشتری نشان دهد (جدول ٤). لاین موتانت T-65-7-1 هرچند کمترین کاهش را در وزن خشک اندام هوایی (۸/۹۵ درصد) داشت (جدول ۲) اما با توجه به این‌که در شرایط تنش از نظر طول ساقه کمترین کاهش (۲/٤٤ درصد) را متحمل گردید همان کاهش وزن خشک را در جهت حفظ نسبت عملکرد اقتصادی به عملکرد بیولوژیک در شرایط تنش به کار گرفته است (جدول ۲). در خصوص رابطه شاخص برداشت با پاکوتاهی گندم، مقدار شاخص برداشت در شرایط کشت معمول از ۲۲ درصد در ارقام قدیمی پابلند تا ٤۰ درصد در ارقام پاکوتاه مدرن گزارش شده است (۱۱).

حداکثر چگالی وزنی ساقه به تفکیک میانگره‌ها: نظر به این‌که ژنوتیپ‌ها از نظر طول ساقه اختلاف معنی‌داری داشتند صرف داشتن میزان ماده خشک بالاتر نمی‌تواند اثری مثبت در واکنش گیاهان به تنش خشکی به‌حساب آید بنابراین جهت نیل به تحلیل منطقی‌تر، چگالی وزنی محاسبه گردید و مبنای گزارش پارامترها قرار گرفت. تجزیه واریانس حداکثر چگالی وزنی نشان داد به ژنوتیپ‌ها از نظر پدانکل، پنالتیمیت، میانگره‌های پایینی و ساقه تفاوت معنی‌دار آماری دارند (جدول ۵). از طرفی به‌استثنای میانگره پدانکل در سایر قسمت‌های ساقه، اثر شرایط رطوبتی معنی‌دار بود (جدول ۵).

جدول ٤- مقایسه میانگین عملکرد و اجزای آن در ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی.

Table 4. Mean comparison of yield and its component in bread wheat genotypes in each level of moisture condition.

شاخص برداشت (درصد) Harvest index (%)			تعداد دانه در سنبله Grain No. per spike			وزن دانه در سنبله (میلی‌گرم) Grain weight per spike (mg)			عملکرد در سنبله (گرم) Yield per spike (g)			ژنوتیپ Genotype
کاهش درصد Reduction %	تنش Stress	شاهد Control	کاهش درصد Reduction %	تنش Stress	شاهد Control	کاهش درصد Reduction %	تنش Stress	شاهد Control	کاهش درصد * Reduction %	تنش Stress	شاهد Control	
24.77	25.70b (b)	34.16b (a)	21.23	17.33c (a)	22.00c (a)	24.71	545.90c (b)	725.10b (a)	24.73	0.61c (b)	0.81b (a)	تیپ وحشی Wild Type
17.44	31.30ab (b)	37.91b (a)	9.48	28.66b (a)	31.66b (a)	15.13	729.50b (a)	859.50b (a)	15.12	0.82b (a)	0.97b (a)	موتانت T-67-60 T-67-60 Mutant
11.49	40.12a (a)	45.33a (a)	6.68	37.33a (a)	40a (a)	12.62	1046.93a (a)	1198.20a (a)	12.62	1.18a (a)	1.35a (a)	موتانت T-65-7-1 T-65-7-1 Mutant

در هر ستون میانگین‌هایی که حرف (حروف) مشترک دارند با هم تفاوت معنی‌دار ندارند (LSD=۰/۰۵).

حرف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش موردنظر می‌باشد (LSD=۰/۰۵)

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

Means in each column followed by same letter(s) are not significantly different (LSD = 0.05).
Same letter in parentheses indicate non-significant difference between each genotype under control and stress conditions in that part (LSD= 0.05).
*Reduction (%) due to water stress in comparison with the control condition.

بر اساس نتایج مقایسه میانگین حداکثر چگالی وزنی در هر سطح شرایط رطوبتی، لاین موتانت T-65-7-1 در هر دو شرایط بیشترین مقدار چگالی وزنی در پدانکل، پنالتیمیت و ساقه داشت، لاین موتانت T-67-60 نیز بیشترین مقدار چگالی وزنی را در میانگره‌های پایینی داشت (جدول ٦). تیپ وحشی در همه قسمت‌های ساقه کمترین مقدار چگالی وزنی را دارا بود (جدول ٦). کاهش حداکثر چگالی وزنی ساقه تحت تنش رطوبتی در همه ژنوتیپ‌ها تقریبا یکسان (کمتر از ٤ درصد) مشاهده شد و تنها در لاین موتانت T-65-7-1 معنی‌دار نبود (جدول ٦).

یکی از عوامل تعیین‌کننده پتانسیل تجمع کربوهیدرات‌ها در قسمت‌های مختلف ساقه گندم و انتقال مجدد آن‌ها به دانه‌های در حال رشد، چگالی وزنی آن‌ها است. با افزایش چگالی وزنی بخش‌های مختلف ساقه ذخایر آن‌ها افزایش می‌یابد و پتانسیل استفاده از این ذخایر در انتقال مجدد بیشتر می‌شود (۵ و ۳۱). واریته‌هایی که پیش از گلدهی بتوانند ذخایر بیشتری در ساقه ذخیره کنند جز واریته‌هایی با عملکرد بالا در شرایط خشکی خواهند بود (٤). لاین موتانت T-65-7-1 نسبت به تیپ وحشی خود به سبب وزن بالاتر در قسمت‌های مختلف ساقه و همچنین پاکوتاهی آن، بالاترین چگالی وزنی را داشت (جدول ٦) به‌عبارتی دیگر مواد بیشتری در ساقه ذخیره کرده است. اهدایی و همکاران (۲۰۰٦) کاهش ۱٦ درصدی چگالی وزنی را در اثر تنش خشکی گزارش کردند آن‌ها در بیان علت این مشاهده سهم کاهش وزن خشک ساقه (۲۳ درصد) را بیشتر از کاهش طول ساقه (۹ درصد) در شرایط تنش دانستند (۱۲). در این تحقیق به‌دلیل سهم تقریبا برابر کاهش وزن خشک ساقه و کاهش طول ساقه (به‌ترتیب ۸ و ۹ درصد، دادها نمایش داده نشده‌اند) کاهش کمتری در حداکثر چگالی ساقه اتفاق افتاده است (کمتر از ٤ درصد، جدول ٦)؛ بنابراین برای دسترسی به چگالی وزنی بالاتر در گندم گزینش ژنوتیپ‌هایی با وزن ساقه بیشتر و ساقه کوتاه‌تر توصیه می‌گردد. با مقایسه

قسمت‌های مختلف ساقه در هر ژنوتیپ می‌توان گفت که در همه ژنوتیپ‌ها پدانکل کمترین مقدار حداکثر چگالی و میانگره‌های پایینی و پنالتیمت بیشترین مقدار حداکثر چگالی را داشت علت آن تجمع آسیمیلات‌ها در این قسمت‌ها پیش از گرده‌افشانی انجام گرفته است و زمان بیشتری برای تجمع کربن در اختیار داشته‌اند و منبع مناسبی برای انتقال مواد ذخیره‌ای می‌باشند. در این مطالعه در شرایط تنش خشکی همبستگی مثبت و معنی‌داری بین عملکرد دانه و حداکثر چگالی وزنی پدانکل (۰/۹۰)، پنالتیمت (۰/۹۷) و ساقه (۰/۹۳) مشاهده شد که نشان‌دهنده نقش تأثیرگذار حداکثر چگالی وزنی ساقه در عملکرد نهایی است (جدول ۱۲).

جدول ۵- تجزیه واریانس حداکثر چگالی وزنی در ساقه و میانگره‌ها در شرایط رطوبتی و ژنوتیپ‌های گندم نان.

Table 5. Analysis of variance for maximum specific weight in stem and internodes under moisture conditions and bread wheat genotypes.

منبع تغییر S.O.V	مجموع مربعات Sum of Squares				
	حداکثر چگالی وزنی Maximum specific weight				
	درجه آزادی df	پدانکل Peduncle	پنالتیمت Penultimate	میانگره‌های پایینی Lower internodes	ساقه Stem
ژنوتیپ Genotype	2	0.06**	78.54**	36.12**	32.90**
شرایط رطوبتی moisture conditions	1	16.23^{ns}	2.18**	3.15**	1.36**
ژنوتیپ×شرایط رطوبتی Genotype× moisture conditions	2	0.53 ^{ns}	0.91**	0.49 ^{ns}	0.06 ^{ns}
خطا Error	12	3.33	0.78	3.53	0.70
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		3.48	1.39	2.74	1.36

*، ** و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌داری است.

*, **, ns: Significant at 5% and 1% probability level and non-significant respectively.

تغییرات چگالی وزنی ساقه به تفکیک میانگره‌ها در طی پر شدن دانه‌ها: با توجه به تفاوت معنی‌دار ژنوتیپ‌ها از نظر طول ساقه، جهت مقایسه تغییرات ماده خشک ساقه طی دوره پر شدن دانه‌ها از چگالی وزنی استفاده شد. در طی پر شدن دانه‌ها مشخص شد که هر سه ژنوتیپ دارای روند تقریبا یکسانی از نظر چگالی وزنی هستند به نحوی که پس از گرده‌افشانی با گذشت زمان چگالی وزنی میانگره‌ها و ساقه شروع به افزایش کردند، در ١٤ روز پس از گرده‌افشانی به حداکثر رسید و مجدد شروع به کاهش کرده و در ۲۸ روز پس از گرده‌افشانی به حداقل مقدار خود رسید (شکل ۱). در شروع گرده‌افشانی (زمان صفر) چگالی وزنی پدانکل، پنالتیمت، میانگره‌های پایینی و ساقه در تیپ وحشی و لاین موتانت T-65-7-1 به‌ترتیب کمترین و بیشترین میزان را داشتند. در زمان ١٤ روز پس از گرده‌افشانی که چگالی وزنی به حداکثر رسید همین ترتیب مشاهده شد. به‌طور کلی با مقایسه واکنش هریک از ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش رطوبتی نسبت به حالت شاهد خود مشخص شد در شرایط تنش، چگالی وزنی پس از رسیدن به مقدار حداکثر، با شدت بیشتری کاهش یافته است (شکل ۱).

جدول ٦- مقایسه میانگین حداکثر چگالی وزنی (میلی‌گرم بر سانتی‌متر) در ساقه و میانگره‌های ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی.

Table 6. Mean comparison of maximum specific weight (mg cm^{-1}) in stem and internodes of bread wheat genotypes in each level of moisture condition.

ژنوتیپ Genotype	پدانکل Peduncle			پنالتیمیت Penultimate			میانگره‌های پایینی Lower internodes			ساقه Stem		
	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد* Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %
تیپ وحشی Wild Type	14.16b (a)	14.03b (a)	0.87	16.24c (a)	15.75c (a)	3.05	18.17c (a)	17.51b (a)	3.64	16.19c (a)	15.77c (b)	2.59
موتانت T-67-60 T-67-60 Mutant	15.18ab (a)	14.64b (a)	3.56	18.06b (a)	17.79b (a)	1.51	21.83a (a)	20.53a (b)	5.97	18.36b (a)	17.65b (b)	3.87
موتانت T-65-7-1 T-65-7-1 Mutant	16.54a (a)	16.24a (a)	1.84	21.72a (a)	20.40a (b)	6.08	20.59b (a)	20.05a (a)	2.66	19.52a (a)	19.00a (a)	2.66

در هر ستون میانگین‌هایی که حرف (حروف) مشترک دارند با هم تفاوت معنی‌دار ندارند (LSD=۰/۰۵).

حرف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش موردنظر می‌باشد (LSD=۰/۰۵).

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

Means in each column followed by same letter(s) are not significantly different (LSD = 0.05).
Same letter in parentheses indicate non-significant difference between each genotype under control and stress conditions in that part (LSD = 0.05).
*Reduction (%) due to water stress in comparison with the control condition.

جدول ۷- تجزیه واریانس انتقال مجدد مبتنی بر چگالی وزنی و کارایی انتقال مجدد در ساقه و میانگره‌ها در شرایط رطوبتی و ژنوتیپ‌های گندم نان.

Table 7. Analysis of variance for remobilization based on specific weight and remobilization efficiency in stem and internodes under moisture conditions and bread wheat genotypes.

منبع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	مجموع مربعات Sum of Squares							
		انتقال مجدد مبتنی بر چگالی وزنی Remobilization based on specific weight				کارایی انتقال مجدد مبتنی بر چگالی وزنی Remobilization efficiency based on specific weight			
		پدانکل Peduncle	پنالتیمیت Penultimate	میانگره‌های پایینی Lower internodes	ساقه Stem	پدانکل Peduncle	پنالتیمیت Penultimate	میانگره‌های پایینی Lower internodes	ساقه Stem
ژنوتیپ Genotype	2	17.96**	2.43**	42.32**	20.86**	586.52**	197.89**	913.25**	373.04**
شرایط رطوبتی moisture conditions	1	4.05*	19.04**	0.43 ns	1.99**	166.71**	98.87**	23.69 ns	82.51**
ژنوتیپ×شرایط رطوبتی Genotype× moisture conditions	2	1.56ns	0.59 ns	0.02 ns	0.34ns	43.08ns	16.97ns	0.22ns	9.12ns
خطا Error	12	6.11	2.14	7.19	1.46	214.73	61.21	152.27	34.37
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		19.24	11.15	20.41	9.28	17.40	11.11	18.87	8.07

*، ** و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌داری است.

*, **, ns: Significant at 5% and 1% probability level and non-significant respectively.

جدول ۸- مقایسه میانگین انتقال مجدد مبتنی بر چگالی وزنی (میلی‌گرم بر سانتی‌متر) در ساقه و میانگره‌های ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی.

Table 8. Mean comparison of remobilization based on specific weight (mg cm^{-1}) in stem and internodes of bread wheat genotypes in each level of moisture condition.

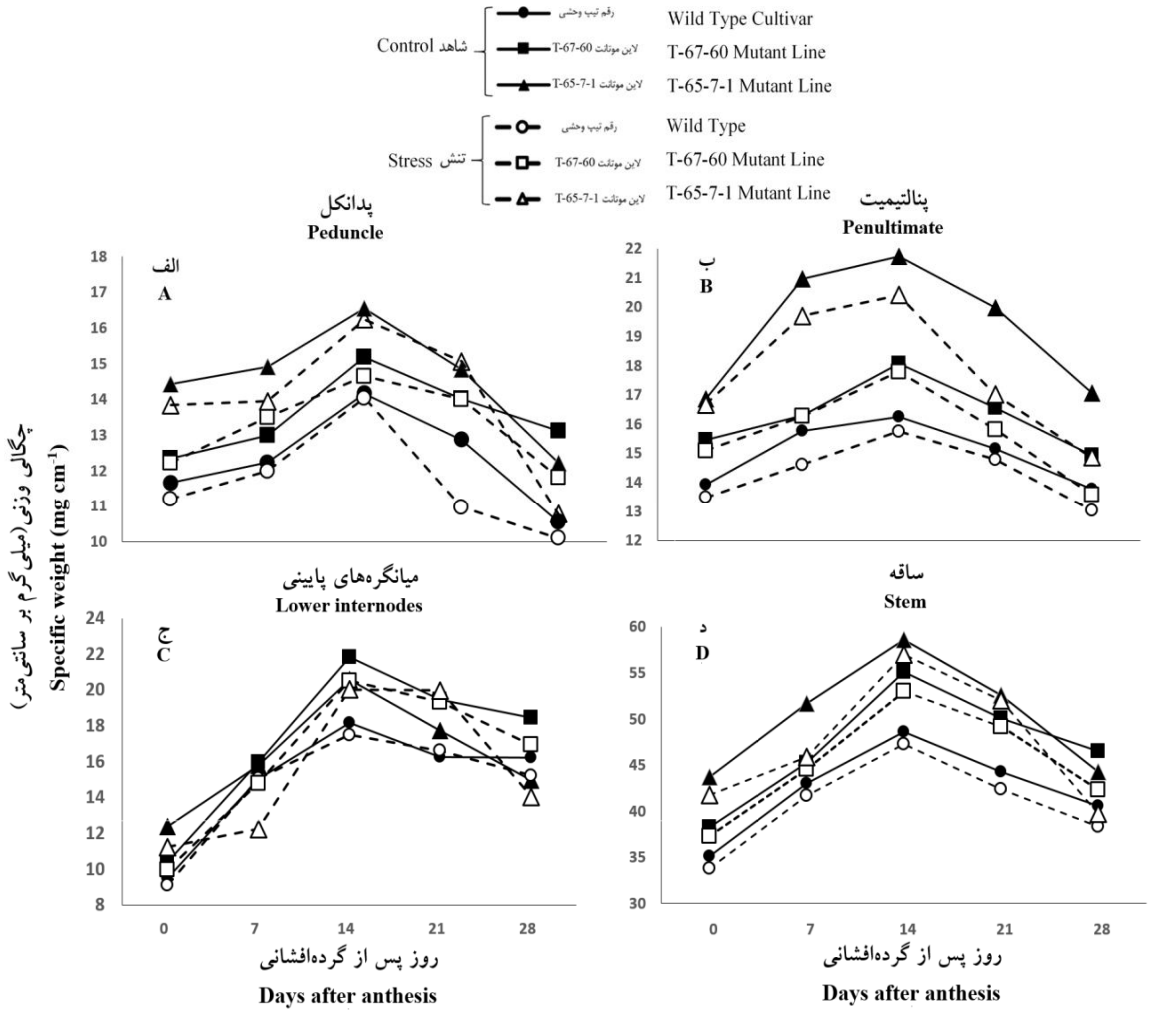
ژنوتیپ Genotype	پدانکل Peduncle			پنالتیمیت Penultimate			میانگره‌های پایینی Lower internodes			ساقه Stem		
	شاهد Control	تنش Stress	افزایش درصد* Increase %	شاهد Control	تنش Stress	افزایش درصد Increase %	شاهد Control	تنش Stress	افزایش درصد Increase %	شاهد Control	تنش Stress	افزایش درصد Increase %
تیپ وحشی Wild Type	3.60a (a)	3.94b (a)	9.40	2.47b (a)	2.73c (a)	9.84	1.91b (a)	2.27b (a)	18.82	2.66b (a)	2.97b (a)	11.65
موتانت T-67-60 T-67-60 Mutant	2.07b (a)	2.83b (a)	36.79	3.11b (b)	4.21b (a)	35.50	3.37b (a)	3.57b (a)	6.11	2.85b (a)	3.54b (a)	24.21
موتانت T-65-7-1 T-65-7-1 Mutant	4.02a (b)	5.76a (a)	43.40	4.66a (b)	5.54a (a)	18.88	5.62a (a)	5.99a (a)	6.47	4.77a (b)	5.77a (a)	20.98

در هر ستون میانگین‌هایی که حرف (حروف) مشترک دارند با هم تفاوت معنی‌دار ندارند (LSD=۰/۰۵).

حرف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش موردنظر می‌باشد (LSD=۰/۰۵).

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

Means in each column followed by same letter(s) are not significantly different (LSD = 0.05).
Same letter in parentheses indicate non-significant difference between each genotype under control and stress conditions in that part (LSD = 0.05).
* Increase (%) due to water stress in comparison with the control condition.



شکل ۱- روند تغییرات چگالی وزنی (میلی‌گرم بر سانتی‌متر) در پدانکل (الف)، پنالتیمت (ب)، میانگره‌های پایینی (ج) و ساقه (د) ژنوتیپ‌های گندم نان.

Figure 1. The changes of specific weight (mg cm^{-1}) in peduncle (A), penultimate (B), lower internodes (C) and stem (D) of bread wheat genotypes.

لاین موتانت T-65-7-1، در زمان ۲۸ روز پس از گرده‌افشانی بیشترین کاهش چگالی وزنی پدانکل، پنالتیمیت، میانگره‌های پایینی و ساقه را نسبت به حالت حداکثر (١٤ روز) داشت این کاهش میزان چگالی وزنی در حالت تنش بیشتر بود (شکل ۱). تیپ وحشی نیز حداقل انحراف را از مقدار حداکثر چگالی وزنی پدانکل، پنالتیمیت، میانگره‌های پایینی و ساقه داشت (شکل ۱). بیشترین کاهش چگالی وزنی در شرایط تنش نسبت شرایط شاهد در میانگره پدانکل مربوط به لاین موتانت T-65-7-1 (شکل ۱، الف)، در پنالتیمیت و ساقه مربوط به لاین موتانت T-67-60 (شکل ۱، ب و د) و در میانگره‌های پایینی مربوط به تیپ وحشی (شکل ۱، ج) بود. بازرگانی و همکاران (۲۰۱۲) با اعمال تنش در مرحله گلدهی و نمونه‌برداری در ٤ مرحله، از شروع گرده‌افشانی در فاصله‌های زمانی ۱۰ روزه (در زمان‌های صفر، ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز پس از گرده‌افشانی) در دو ژنوتیپ گندم بومی، حداکثر مقدار وزن خشک پدانکل را در ۱۰ و ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی اعلام کردند (۲).

اهـدایی و همکاران (۲۰۰٦) با اعمال تـنش خـشکی در مراحـل انتهـایی خـارج شـدن خوشـه از غـلاف در ٦ زمان (۰، ۱۰، ۲۰، ۳۰، ٤۰ و ۵۰ روز پس از گرده‌افشانی) اقدام به نمونه‌برداری کرده‌اند، حداکثر چگالی وزنی پدانکل و پنالتیمت ساقه را در اکثر ژنوتیپ‌ها در ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی گزارش دادند. در مورد حداکثر چگالی وزنی میانگره‌های پایینی مقداری واکنش ژنوتیپ‌ها متفاوت بود به طوری که از مجموع ۱۱ ژنوتیپ مورد بررسی ۲ ژنوتیپ در شروع گرده‌افشانی، ٦ ژنوتیپ در ۱۰ روز پس از گرده‌افشانی و ۳ ژنوتیپ در ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی حداکثر مقدار به ثبت رسیده است (۱۲).

انتقال مجدد بر مبنای چگالی وزنی: همان‌طورکه گفته شد با توجه به اینکه ژنوتیپ‌ها از نظر طول ساقه اختلاف معنی‌داری داشتند گزارش انتقال مجدد بر مبنای وزن خشک منجر به نتایج خلاف واقع می‌شود بنابراین در این آزمایش انتقال مجدد بر مبنای چگالی وزنی بیان گردید. تجزیه واریانس انتقال مجدد بر مبنای چگالی وزنی نشان داد ژنوتیپ‌ها در تمام قسمت‌های ساقه باهم اختلاف معنی‌دار آماری دارند همچنین به‌استثنای میانگره‌های پایینی اثر شرایط رطوبتی نیز معنی‌دار بود (جدول ۷). بر اساس نتایج مقایسه میانگین در هر سطح شرایط رطوبتی در لاین موتانت T-65-7-1 میزان انتقال مجدد بر مبنای چگالی وزنی در همه قسمت‌ها به‌طور معنی‌داری بیشتر بود. کمترین مقدار انتقال مجدد ذخایر در میانگره پدانکل مربوط به لاین موتانت T-67-60 و در میانگره پنالتیمت، میانگره‌های پایینی و کل ساقه مربوط به تیپ وحشی بود (جدول ۸). در همه ژنوتیپ‌ها تنش رطوبتی باعث افزایش انتقال مجدد شد به طوری‌که در میانگره پدانکل لاین موتانت T-65-7-1 (٤۳/٤۰ درصد)، در میانگره پنالتیمت و کل ساقه اصلی لاین موتانت T-67-60 (به‌ترتیب ۳۵/۵۰ و ۲٤/۱۱ درصد) و در میانگره‌های پایینی تیپ وحشی (۱۸/۸۲ درصد) بالاترین افزایش را از خود نشان دادند (جدول ۸). پلاوت و همکاران گزارش کردند که میزان انتقال مجدد ماده خشک از اندام‌های رویشی به دانه‌ها تحت تنش خشکی در بین ارقام گندم متفاوت و معنی‌داری بود (۲٦). در مطالعاتی دیگر در مرحله گرده‌افشانی گزارش شده است که انتقال مجدد ماده خشک با تنش خشکی افزایش می‌یابد (۱ و ۱۲). واکنش سه ژنوتیپ مورد مطالعه از نظر اینکه در هر ژنوتیپ کدام بخش نسبت به سایر بخش‌های ساقه در انتقال مجدد کل ساقه نقش داشته است متفاوت بود به‌طوری‌که در تیپ وحشی میانگره پدانکل، در لاین موتانت T-67-60 پنالتیمت و در لاین موتانت T-65-7-1 میانگره‌های پایینی بیشترین نقش را داشتند (جدول ۸). در شرایط تنش فتوسنتز جاری برای پر شدن دانه کافی نیست و انتقال مجدد برای گیاه ضروری است؛ تنش خشکی با القای بیشتر این مکانیسم در جهت افزایش انتقال ذخایر ساقه عمل می‌کند که در لاین‌های موتانت بیش از تیپ وحشی است که این به تقاضای مخزن لاین‌های موتانت (وزن دانه و تعداد دانه در سنبله بالاتر) برمی‌گردد (جدول ٤). همبستگی مثبت و معنی‌داری بین عملکرد دانه با انتقال مجدد در میانگره پنالتیمت (۰/۹۲)، میانگره‌های پایینی (۰/۸۸) و ساقه (۰/۹۳) وجود داشت (جدول ۱۲). نکته قابل توجه در مورد انتقال مجدد لاین موتانت T-65-7-1 استفاده از تمام ظرفیت طول ساقه در انتقال ذخایر بود به‌طوری‌که در شرایط تنش میزان انتقال مجدد در میانگره پدانکل، میانگره پنالتیمت و میانگره‌های پایینی (به‌ترتیب ۵/۷٦، ۵/۵٤ و ۵/۹۹ میلی‌گرم بر سانتی‌متر) بسیار نزدیک به هم بود (جدول ۸). به‌طورکلی ارتباط تنگاتنگی بین ظرفیت ذخیره ساقه و میزان انتقال مجدد وجود دارد (۱۲). به همین دلیل در این مطالعه هم همبستگی مثبت و معنی‌داری بین حداکثر چگالی وزنی و انتقال مجدد پدانکل (۰/۸۲)، حداکثر چگالی وزنی و انتقال مجدد

پنالتیمیت (۰/۹٦)، حداکثر چگالی وزنی و انتقال مجدد میانگره‌های پایینی (۰/۷۰) و حداکثر چگالی وزنی و انتقال مجدد ساقه (۰/۹۰) در شرایط تنش مشاهده شد (جدول ۱۲). ظرفیت ذخیره و انتقال مجدد در طول ساقه متفاوت است تفاوت در شرایط محیطی رشد گیاه و تنوع ژنتیکی، از مهم‌ترین عوامل مؤثر بر تنوع انتقال مجدد در ارقام مختلف عنوان شده است (٤). بر اساس نتایج اهدایی و همکاران (۲۰۰٦) پس از مطالعه ۱۱ رقم گندم به‌طورکلی بیشترین میزان ماده خشک انتقال‌یافته از ساقه طی تنش خشکی انتهایی به‌طور میانگین به‌ترتیب از میانگره‌های پایینی، پنالتیمیت و پدانکل صورت گرفت دارد (۱۲). واردلاو و ویلنبرینگ (۱۹۹٤) بیشترین ذخایر ساقه گندم را در پدانکل و پنالتیمیت گزارش کردند (٤۲). بر اساس نتایج جودی و همکاران (۲۰۱۲) میانگره‌های پایینی (۲۰) و بر اساس نتایج اسکوفیلد و همکاران (۲۰۰۹) پنالتیمیت بیشترین سهم را در انتقال مجدد داشتند (۳۲). شربتخواری و همکاران (۲۰۱۳) با مطالعه چهار ژنوتیپ گندم در تنش شوری انتهای فصل به‌این نتیجه رسیدند که در دو ژنوتیپ میانگره‌های پایینی و در دو ژنوتیپ دیگر میانگره پنالتیمیت بالاترین مقدار انتقال مجدد را داشتند و در همه ٤ ژنوتیپ کمترین انتقال مجدد مربوط به میانگره پدانکل بود (۳۳).

کارایی انتقال مجدد: از آن جایی که بالاتر 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. نتایج تجزیه واریانس نشان داد ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر کارایی انتقال مجدد در همه قسمت‌های مختلف ساقه تفاوت معنی‌دار داشتند همچنین اثر شرایط رطوبتی در کارایی انتقال مجدد پدانکل، پنالتیمیت و ساقه معنی‌دار بود (جدول ۷). در شرایط تنش خشکی، لاین موتانت T-65-7-1، مقدار کارایی انتقال مجدد پدانکل خود را نسبت به تیپ وحشی به طور معنی‌داری افزایش دادند (افزایش ٤۰/۵۷ درصدی در مقابل ۹/۸۵ درصدی) (جدول ۹). در هر دو شرایط تنش رطوبتی لاین موتانت T-65-7-1 بیشترین کارایی انتقال مجدد را در پنالتیمیت، میانگره‌های پایینی و ساقه به خود اختصاص داد و تیپ وحشی کمترین مقدار کارایی را داشت (جدول ۹). بیشترین افزایش کارایی انتقال مجدد در شرایط تنش نسبت به شاهد در پدانکل و ساقه مربوط به لاین موتانت T-67-60 (به‌ترتیب ٤۱/۹۹ و ۲۹/۲۱ درصد)، در پنالتیمیت مربوط به لاین موتانت T-65-7-1 (۲٦/۳۹ درصد) و در میانگره‌های پایینی مربوط به تیپ وحشی (۲۲/۵۵ درصد) بود (جدول ۹). در این مطالعه همبستگی مثبت و معنی‌داری بین عملکرد دانه و کارایی انتقال مجدد پنالتیمیت (۰/۸٤)، میانگره‌های پایینی (۰/۸٤) و ساقه (۰/۹۰) مشاهده شد. (جدول ۱۲). همچنین همبستگی بین حداکثر چگالی وزنی و کارایی انتقال مجدد در پدانکل (۰/۷۱)، پنالتیمیت (۰/۸۹) و ساقه (۰/۸٦) مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۱۲).

توانایی ذخیره آسیمیلات در ساقه و کارایی انتقال موادی ذخیره‌ای به دانه دو عامل مهم در سهم مواد ذخیره‌ای در فرایند بازگشت انتقال مجدد به دانه گندم است. کارایی انتقال موادی ذخیره‌ای تابع قدرت مخزن ژنوتیپ‌ها است که خود وابسته به تعداد دانه در سنبله و وزن دانه است (۱٦)، موتانت T-65-7-1 به همین دلیل توانست کارایی انتقال مجدد بالایی داشته باشد (جدول ۹).

جدول ۹- مقایسه میانگین کارایی انتقال مجدد (درصد) در ساقه و میانگره‌های ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی.

Table 9. Mean comparison of remobilization efficiency (%) in stem and internodes of bread wheat genotypes in each level of moisture condition.

ژنوتیپ Genotype	پدانکل Peduncle			پنالتیمیت Penultimate			میانگره‌های پایینی Lower internodes			ساقه Stem		
	شاهد Control	تنش Stress	افزایش درصد * Increase %	شاهد Control	تنش Stress	افزایش درصد Increase %	شاهد Control	تنش Stress	افزایش درصد Increase %	شاهد Control	تنش Stress	افزایش درصد Increase %
تیپ وحشی Wild Type	25.41a (a)	27.92ab (a)	9.85	15.20b (a)	17.17b (a)	13.00	10.48b (a)	12.84b (a)	22.55	16.45b (a)	18.88b (a)	14.74
موتانت T-67-60 T-67-60 Mutant	13.58b (a)	19.28b (a)	41.99	17.25b (b)	23.67a (a)	37.19	15.39b (a)	17.38b (a)	12.93	15.51b (b)	20.05b (a)	29.21
موتانت T-65-7-1 T-65-7-1 Mutant	24.77a (b)	34.83a (a)	40.57	21.47a (b)	27.14a (a)	26.39	27.30a (a)	29.83a (a)	9.27	24.44a (b)	30.32a (a)	24.09

در هر ستون میانگین‌هایی که حرف (حروف) مشترک دارند با هم تفاوت معنی‌دار ندارند (LSD=۰/۰۵).

حرف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش موردنظر می‌باشد (LSD=۰/۰۵).

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

Means in each column followed by same letter(s) are not significantly different (LSD = 0.05).
Same letter in parentheses indicate non-significant difference between each genotype under control and stress conditions in that part (LSD = 0.05).
*Increase (%) due to water stress in comparison with the control condition.

رنگیزه‌های گیاهی و شاخص سطح برگ: بر اساس نتایج تجزیه واریانس ژنوتیپ‌ها از نظر کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل در سطح احتمال ۱ درصد و از نظر کارتنوئید در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار هستند علاوه بر این ژنوتیپ‌ها از نظر شاخص سطح برگ اختلاف معنی‌دار آماری نداشتند. در شرایط رطوبتی نیز کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل معنی‌دار بود اما کارتنوئید و شاخص سطح برگ اختلاف معنی‌دار آماری نداشتند (جدول ۱۰).

با مقایسه میانگین در شرایط شاهد مشخص شد بیشترین مقدار کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل مربوط به تیپ وحشی است اما اختلافی از لحاظ آماری با لاین موتانت T-65-7-1 نداشت. در شرایط شاهد ژنوتیپ‌ها از نظر میزان کارتنوئید و شاخص سطح برگ اختلاف معنی‌دار آماری نداشتند (جدول ۱۱). مقایسه میانگین ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش نشان داد تنش خشکی باعث کاهش کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل می‌شود. این کاهش در لاین‌های موتانت معنی‌دار بود و تیپ وحشی کمترین کاهش را نشان داد (جدول ۱۱).

جدول ۱۰. تجزیه واریانس رنگیزه‌های گیاهی و شاخص سطح برگ در شرایط رطوبتی و ژنوتیپ‌های گندم نان.

Table 10. Analysis of variance for pigments and leaf area index under moisture conditions and bread wheat genotypes.

منبع تغییر S.O.V	مجموع مربعات Sum of Squares					
	درجه آزادی df	کلروفیل a Chlorophyll a	کلروفیل b Chlorophyll b	کلروفیل کل Total chlorophyll	کارتنوئید Carotenoid	شاخص سطح برگ Leaf area index
ژنوتیپ Genotype	2	179.34**	68.510**	465.49**	5.80*	57.35^{ns}
شرایط رطوبتی moisture conditions	1	161.17**	83.329**	467.27**	1.13^{ns}	22.51^{ns}
ژنوتیپ×شرایط رطوبتی Genotype× moisture conditions	2	7.47^{ns}	5.51^{ns}	18.88^{ns}	0.46^{ns}	2.32^{ns}
خطا Error	12	43.6	30.29	134.27	7.13	210.89
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		14.95	29.96	18.51	14.53	14.19

*، ** و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌داری است.

*, **, ns: Significant at 5% and 1% probability level and non-significant respectively.

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 (٤٦). تنش خشکی در مرحله پر شدن دانه منجر به تسریع پدیده پیری، کوتاه شدن طول دوره پر شدن دانه و انتقال و بازیافت مواد ذخیره‌ای در جهت پر کردن دانه است (۳)، از نشانه‌های بارز پیری برگ روند تغییرات بسیار منظم و کنترل‌شده فعل و انفعالات فیزیولوژیک است. از جمله مهم‌ترین این رخدادها توقف فتوسنتز، تجزیه کلروپلاست، کاهش چشمگیر کلروفیل و شکستن پروتئین‌ها و سایر مولکول‌های بزرگ است (۱۷).

جدول ۱۱- مقایسه میانگین رنگیزه‌های گیاهی (میکروگرم بر میلی‌لیتر) و شاخص سطح برگ (سانتی‌متر مربع) در ژنوتیپ‌های گندم نان در هر سطح شرایط رطوبتی.

Table 11. Mean comparison of pigments (μg ml^{-1}) and leaf area index (cm^2) in bread wheat genotypes in each level of moisture condition.

ژنوتیپ Genotype	کلروفیل a Chlorophyll a			کلروفیل b Chlorophyll b			کلروفیل کل Total chlorophyll			کارتنوئید Carotenoid			شاخص سطح برگ Leaf area index		
	شاهد Control	تنش Stress	کاهش* درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد * Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %	شاهد Control	تنش Stress	کاهش درصد Reduction %
تیپ وحشی Wild Type	18.65a (a)	14.39a (a)	22.84	9.98a (a)	5.79a (a)	41.98	28.63a (a)	20.15a (a)	29.62	6.21a (a)	5.38ab (a)	13.37	28.65a (a)	25.97a (a)	9.33
موتانت T-67-60 T-67-60 Mutant	11.96b (a)	5.64b (b)	52.84	4.63b (a)	1.64b (a)	64.58	16.59b (a)	7.28b (b)	56.12	4.78a (a)	4.17b (a)	12.76	30.23a (a)	29.01a (a)	4.05
موتانت T-65-7-1 T-65-7-1 Mutant	16.63a (a)	9.27b (b)	44.26	7.74a (a)	2.04b (b)	73.64	24.382a (a)	11.31b (b)	53.61	5.54a (a)	5.47a (a)	1.26	33.08a (a)	30.27a (a)	8.50

در هر ستون میانگین‌هایی که حرف (حروف) مشترک دارند با هم تفاوت معنی‌دار ندارند (LSD=۰/۰۵).

حرف مشترک داخل پرانتز بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار آماری هر ژنوتیپ در شرایط شاهد و تنش در بخش مورد نظر می‌باشد (LSD=۰/۰۵).

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

Means in each column followed by same letter(s) are not significantly different (LSD = 0.05).
Same letter in parentheses indicate non-significant difference between each genotype under control and stress conditions in that part (LSD = 0.05).
*Reduction (%) due to water stress in comparison with the control condition.

به‌نظر می‌رسد در لاین‌های موتانت این رخدادها با شدت بیشتری نسبت به تیپ وحشی داشته است. از یک سو قدرت مخزن بالاتر (تعداد دانه در سنبله و وزن دانه بیشتر) و ظرفیت ذخیره بیشتر (حداکثر چگالی وزنی بیشتر) و از سوی دیگر بروز پیری احتمالی در لاین‌های موتانت باعث شده است در انتقال مواد ذخیره‌ای ساقه بهتر عمل کنند. تیپ وحشی نیز با تداوم فتوسنتز جاری برگ‌ها در جهت پر کردن دانه‌ها می‌کوشد. به‌طور کلی کاهش مقدار کلروفیل برگ در طول پیری گزارش شده است (۲۵). بیشترین میزان کارتنوئید در شرایط تنش در لاین موتانت T-65-7-1 مشاهده شد این در حالی بود که کاهش بسیار ناچیزی (۱/۲٦ درصد) نسبت به شرایط شاهد داشت (جدول ۱۱). کارتنوئیدها گروهی از رنگیزه‌های گیاهی محلول در چربی هستند که در غشاء تیلاکوئیدهای کلروپلاست یافت می‌شوند و به کاروتن‌های هیدروکربن مانند لیکوپن و بتاکاروتن یا گزانتوفیل‌ها تقسیم‌بندی می‌شوند (۱۹). 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 (۳). تنش اکسیداتیو ایجادشده در اثر تنش در بافت‌های گیاهی توسط فعالیت کارتنوئید در هر دو سیستم آنزیمی و غیر آنزیمی آنتی‌اکسیدانی کاهش می‌یابد (۲۷). به‌نظر می‌رسد لاین موتانت T-65-7-1 با حفظ محتوای کارتنوئید خود در شرایط تنش در این راستا بهتر عمل کرده است.

نمایش گرافیکی اطلاعات: برای نمایش گرافیکی اطلاعات این مطالعه از نقشه هیت مپ استفاده شد که به ما کمک می‌کند رفتار کلی ژنوتیپ‌ها را شناسایی کنیم. در این نقشه تجزیه‌ای خوشه‌ای در دو بعد صفات و ژنوتیپ‌های مورد بررسی در هر دو شرایط رطوبتی انجام می‌گیرد. در این نقشه گرافیکی از رنگ قرمز برای نشان دادن بیشترین مقدار و از رنگ سفید برای کمترین مقدار استفاده می‌شود بنابراین در یک صفت هرچه رنگ قرمز به سمت رنگ سفید میل کند بیانگر کاهش در آن صفت است (شکل ۲). بر این اساس ژنوتیپ‌ها (با در نظر گرفتن هر دو شرایط رطوبتی) به دو دسته تفکیک شدند. تیپ وحشی و موتانت T-67-60 از نظر کل صفات رفتار مشابه‌تری از خود نشان دادند و در یک گروه قرار گرفتند. لاین موتانت T-65-7-1 نیز با رفتاری متفاوت‌تر در گروهی دیگر جای گرفت (شکل ۲).

صفات اندازه‌گیری شده نیز به چهار گروه مجزا تفکیک شدند که گروه اول شامل صفاتی می‌شدند که در تیپ وحشی بیشترین مقدار و در لاین موتانت T-65-7-1 کمترین مقدار را از خود نشان داده بودند این گروه همان صفات مربوط به طول میانگره‌ها و ساقه و ارتفاع بوته بود که ماهیت پابلند بودن تیپ وحشی و پاکوتاهی لاین موتانت T-65-7-1 را می‌رساند. شدت کاهش این صفات در شرایط تنش رطوبتی در تیپ وحشی بیشتر (عمدتا به‌علت کاهش طول پدانکل) و در لاین‌های موتانت اندک است (شکل ۲ و جدول ۲). گروه دوم صفات مربوط به رنگیزه‌های گیاهی بود که در تیپ وحشی نسبت به لاین‌های موتانت در سطح بالاتری قرار داشتند. نظر به بروز پیری احتمالی و تجزیه کلروپلاست در اثر تنش در لاین‌های موتانت، کاهش رنگیزه‌های گیاهی بیشتر از تیپ وحشی بود (شکل ۲ و جدول ۱۱).

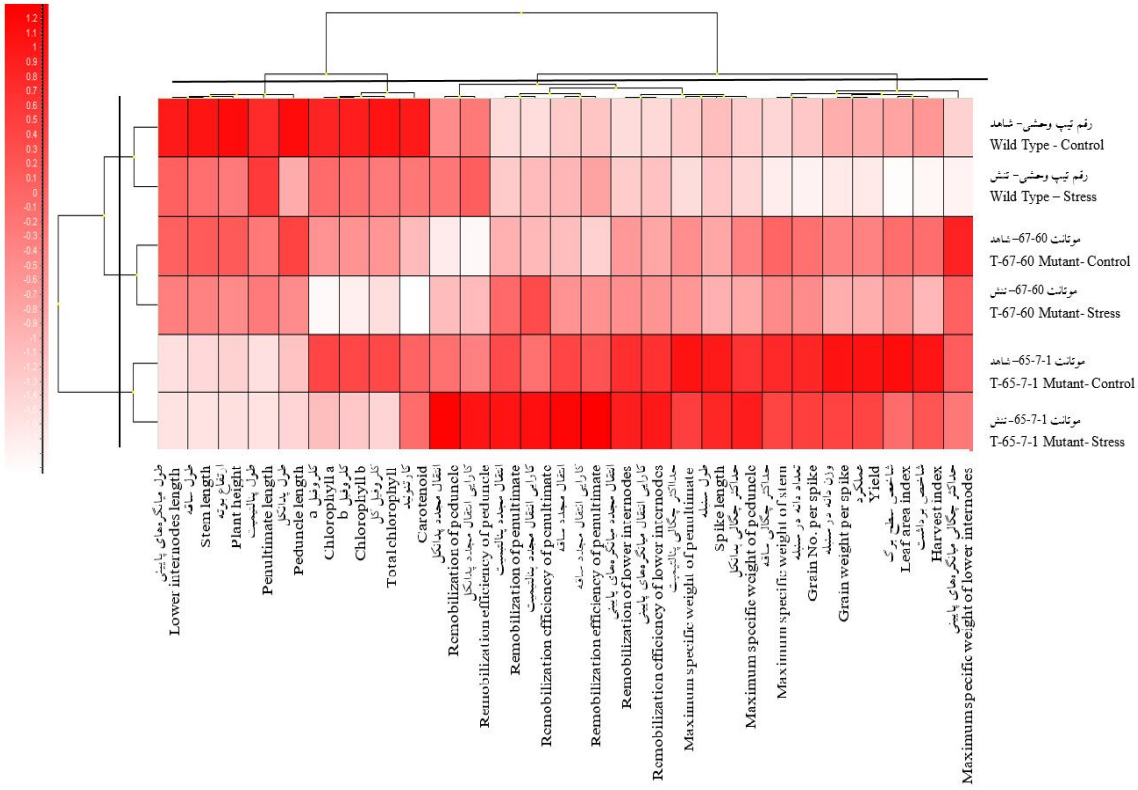
جدول ۱۲- ضرایب همبستگی برخی صفات مرتبط با انتقال مجدد ساقه تحت شرایط تنش رطوبتی.

Table 12. The correlation coefficients some traits related to remobilization of stem under stress condition.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
عملکرد Yield	(1)	1												
حداکثر چگالی وزنی پدانکل Maximum specific weight of peduncle	(2)	0.90**	1											
حداکثر چگالی وزنی پنالتیمیت Maximum specific weight of penultimate	(3)	0.97**	0.89**	1										
میانگره‌های پایینی Maximum specific weight of lower internodes	(4)	0.59 ns	0.45ns	0.69*	1									
حداکثر چگالی وزنی ساقه Maximum specific weight of stem	(5)	0.93**	0.87**	0.97**	0.81 **	1								
انتقال مجدد پدانکل بر مبنای چگالی وزنی Remobilization of peduncle based on specific weight	(6)	0.62 ns	0.82**	0.57ns	-0.08 ns	0.48ns	1							
انتقال مجدد وزنی پنالتیمیت بر مبنای چگالی وزنی Remobilization of penultimate based on specific weight	(7)	0.92**	0.76*	0.96**	0.78 *	0.95**	0.41ns	1						
انتقال مجدد میانگره‌های پایینی مبنای چگالی وزنی Remobilization of lower internodes based on specific weight	(8)	0.88**	0.81**	0.93**	0.70 *	0.92**	0.52ns	0.94**	1					
انتقال مجدد ساقه بر مبنای چگالی وزنی Remobilization of stem based on specific weight	(9)	0.93**	0.92**	0.95**	0.54 ns	0.90**	0.74*	0.90**	0.95**	1				
کارایی انتقال مجدد پدانکل Remobilization efficiency of peduncle	(10)	0.47ns	0.71*	0.42ns	-0.26 ns	0.31ns	0.98**	0.25ns	0.37ns	0.61ns	1			
کارایی انتقال مجدد پنالتیمیت Remobilization efficiency of penultimate	(11)	0.84**	0.62ns	0.89**	0.82 **	0.89**	0.23ns	0.97**	0.89**	0.81**	0.07ns	1		
کارایی انتقال مجدد میانگره‌های پایینی Remobilization efficiency of lower internodes	(12)	0.88**	0.80**	0.92**	0.64 ns	0.89**	0.55ns	0.92**	0.99**	0.95**	0.41ns	0.86**	1	
کارایی انتقال مجدد ساقه Remobilization efficiency of stem	(13)	0.90**	0.90**	0.92**	0.46 ns	0.86**	0.77*	0.87**	0.93**	0.99**	0.66*	0.77*	0.94**	1

*، ** و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌داری است.

*, **, ns: Significant at 5% and 1% probability level and non-significant respectively.



شکل ۲- نمایش گرافیکی اطلاعات با استفاده از نقشه هیت مپ.

Figure 2. Graphical display of data using a heat map.

گروه سوم عمدتا شامل صفات مربوط به انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد است. به‌طورکلی انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد در اثر تنش افزایش می‌یابد این افزایش با شدت بیشتری در لاین‌های موتانت اتفاق افتاده است. این صفات در لاین موتانت T-65-7-1 بالاترین مقدار و در تیپ وحشی کمترین مقدار را داشتند. علاوه بر این در اثر تنش این صفات با شدت بیشتری در لاین موتانت T-65-7-1 نسبت به تیپ وحشی اتفاق می‌افتد (شکل ۲، جدول‌های ۸ و ۹) که احتمالا نتیجه بروز پیری در لاین‌های موتانت است. در نهایت گروه چهارم صفات مربوط به عملکرد، اجزای عملکرد، شاخص برداشت، شاخص سطح برگ و حداکثر چگالی وزنی بود. از نظر این صفات نیز لاین‌های موتانت در شرایط بهتری قرار داشتند و مقدار کاهش آن‌ها نیز در اثر تنش کمتر بود (شکل ۲، جدول‌های ٤ و ٦). عملکرد دانه بیشتر در شرایط شاهد از یک سو و کاهش کمتر آن در اثر تنش از سوی دیگر باعث شد اختلاف عملکرد دانه بین لاین‌های موتانت و تیپ وحشی افزایش یابد (جدول ٤). قرار گرفتن حداکثر چگالی وزنی و عملکرد دانه در یک گروه نشان‌دهنده نقش ظرفیت ذخیره ساقه در عملکرد نهایی است (شکل ۲).

نتیجه‌گیری کلی

مواد ژنتیکی گیاهی موتانت ابزاری بسیار ارزشمند در مطالعات گیاهی می‌باشند. آگاهی از ارتباط بین انتقال مجدد ذخایر ساقه و صفات مورفولوژیکی و عملکرد دانه عواملی هستند که می‌تواند در افزایش سازگاری گندم به شرایط نامساعد محیطی در برنامه‌های اصلاحی گندم استفاده شوند. با توجه به

نتایج این تحقیق می‌توان گفت علت تنوع ژنوتیپ‌ها در فرآیند انتقال مجدد حداقل ناشی از چهار عامل ۱) تفاوت در دریافت سیگنال‌های پدیده پیری در اثر تنش خشکی ۲) تفاوت در قدرت مخزن ۳) تفاوت در مقدار ذخایر ساقه پیش از بروز تنش خشکی و ٤) تفاوت در استفاده از ظرفیت ذخایر طول ساقه (میانگره‌های مختلف ساقه) می‌باشد. تـنش خشکی در مرحله پر شدن دانه منجر به تسریع بیشتر پدیده پیری و در پی آن تحریک انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه به دانه در لاین‌های موتانت شده است. از سوی دیگر قدرت مخزن بالاتر (تعداد دانه در سنبله و وزن دانه بیشتر) و ظرفیت ذخیره بالاتر (حداکثر چگالی وزنی بیشتر) در لاین موتانت T-65-7-1 نسبت به تیپ وحشی خود باعث افزایش انتقال مجدد و کارایی آن شده است. علاوه بر این استفاده از تمام ظرفیت طول ساقه می‌تواند نقش کلیدی در انتقال ذخایر ساقه داشته باشد؛ در صورتی که ژنوتیپی بتواند از ذخایر همه بخش‌های ساقه (میانگره پدانکل، میانگره پنالتیمیت و میانگره‌های پایینی) استفاده نماید در انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در شرایط تنش بهتر عمل خواهد کرد؛ این همان برتری است که در لاین موتانت T-65-7-1 مشخصا ملاحظه گردید.

منابع

1. Bahrani, A., and Tahmasebi Sarvestani, Z. 2007. Effect of Rate and Times of Nitrogen Application on Accumulation and Remobilization Efficiency of Flag Leaf in Two Wheat Cultivars. J., Sci. Technol. Agric. Nat. Resour., 11: 147-155. (In Persian)
2. Bazargani, M.M., Hajirezaei, M.-R., Salekdeh, G.H., Bushehri, A.-A.S., 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. Aust J. Crop Sci., 6: 1613.
3. Bazargani, M.M., Sarhadi, E., Bushehri, A.-A.S., 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. J. Proteomics., 74: 1959-1973.
4. Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. Euphytica., 100: 77-83.
5. Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G., and Shpiler, L. 1994. Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. Funct. Plant Biol., 21: 771-781.
6. 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. J. Exp. Bot., 44: 83-91.
7. 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. Ann. Bot., 71: 317-326.
8. 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. Ann. Bot., 63: 527-539.
9. Boyer, J. 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol., 46: 233-235.
10. Davidson, D., and Chevalier, P. 1992. Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat. Crop Sci., 32: 186-190.
11. De Vita, P., Nicosia, O.L.D., Nigro, F., Platani, C., Riefolo, C., Di Fonzo, N., Cattivelli, L. 2007. Breeding progress in morpho-physiological, agronomical and qualitative traits of durum wheat cultivars released in Italy during the 20th century. Eur. J. Agron., 26: 39-53.
12. Ehdaie, B., Alloush, G., Madore, M., and Waines, J. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. postanthesis changes in internode dry matter. Crop Sci., 46: 735-747.

13. 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 Res., 106: 34-43.
14. FAO; Food and Agriculture Organization. (2006) National strategy and action plan on drought preparedness, management and mitigation in the agricultural sector: Iran. Terminal statement prepared for the government of the Islamic Republic of Iran by the food and agriculture organization of the United Nations. Cairo, Egypt, P/JOR/3001.
15. Gent, M.P. 1994. Photosynthate reserves during grain filling in winter wheat. Agron. J., 86: 159-167.
16. Gupta, A.K., Kaur, K., and Kaur, N. 2011. Stem reserve mobilization and sink activity in wheat under drought conditions. Am. J. Plant Sci., 2: 70-77.
17. Hörtensteiner, S., and Feller, U. 2002. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. J. Exp. Bot., 53: 927-937.
18. Jafarnezhad, A., Aghaie, H., and Najafian, G. 2013. Effective traits on grain yield of wheat genotypes under optimal irrigation and drought stress during reproductive phase. J. Appl. Crop Breed., 1: 1.11-22. (In Persian)
19. Jaleel, C.A., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sankar, B., Gopi, R., Somasundaram, R., and Panneerselvam, R. 2007. Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in Catharanthus roseus exposed to water deficit. Colloids Surf B., 59: 150-157.
20. 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. Physiol Plant., 144: 1-12.
21. Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophyll fluorescence signatures of leaves during the autumnal chlorophyll breakdown. J. Plant Physiol., 131: 101-110.
22. 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. Bio., Plant., 60: 86-94.
23. Maghsoudi, M.A., and Islami, M. 2011. The effect of water stress on remobilization of pre-anthesis stored assimilates to grains in wheat. J. Plant Physiol. Breed., 1: 25-38.
24. Mojtabaie Zamani, M., Nabipour, M., and Meskarbashee, M. 2013. Evaluation of stem soluble carbohydrate accumulation and remobilization in spring bread wheat genotypes under terminal heat stress conditions in Ahwaz in Iran. Iran J. Crop Sci., 15: 3.277-294. (In Persian)
25. Nie, G., Long, S., Garcia, R., Kimball, B., Lamorte, R., Pinter, P., Wall, G., and Webber, A. 1995. Effects of free-air CO2 enrichment on the development of the photosynthetic apparatus in wheat, as indicated by changes in leaf proteins. Plant Cell Environ., 18: 855-864.
26. 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 Crop Res., 86: 185-198.
27. Prochazkova, D., Sairam, R., Srivastava, G., and Singh, D. 2001. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves. Plant Sci., 161: 765-771.
28. Rajaram, S., Braun, H.-J., and Van Ginkel, M. 1996. CIMMYT's approach to breed for drought tolerance. Euphytica., 92: 147-153.
29. Reddy, A.R., Chaitanya, K.V., and Vivekanandan, M. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. J. Plant Physiol., 161: 1189-1202.
30. Rezaei Morad Aali, M., Eivazi, A.R., Mohammadi, S., and Shir-Alizadeh, Sh. 2013. Effect of drought stress on dry matter remobilization and grain yield of winter bread wheat genotypes. Iran J. Crop Sci., 15: 3.262-276. (In Persian)
31. Saeidi, M., and Moradi, F. 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. Iran J. Crop Sci., 13: 3.548-564. (In Persian)

32. Scofield, G.N., Ruuska, S.A., Aoki, N., Lewis, D.C., Tabe, L.M., and Jenkins, C.L. 2009. Starch storage in the stems of wheat plants: localization and temporal changes. Ann. Bot., 103: 859-868.
33. Sharbatkhari, M., Galeshi, S., Sadat Shobbar, Z., Soltani, A., and Nakhoda, B. 2013. Evaluation of physiological traits related to wheat stem reserve remobilization under terminal salinity. Electron. J. Crop Prod., 7: 1.25-44. (In Persian)
34. Sharma-Natu, P., and Ghildiyal, M. 2005. Potential targets for improving photosynthesis and crop yield. Curr. Sci., 88: 1918-1928.
35. 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. Adv. Biol. Res., 3: 215-221.
36. 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. J. Exp. Bot., 54: 1415-1420.
37. Tahir, I., and Nakata, N. 2005. Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling. J. Agron. Crop. Sci., 191: 106-115.
38. Thomas, H., Ougham, H., Canter, P., and Donnison, I. 2002. What stay-green mutants tell us about nitrogen remobilization in leaf senescence. J. Exp. Bot., 53: 801-808.
39. Trethowan, R., and Mujeeb-Kazi, A. 2008. Novel germplasm resources for improving environmental stress tolerance of hexaploid wheat. Crop Sci., 48: 1255-1265.
40. Tuberosa, R., and Salvi, S. 2006. Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops. Trends Plant Sci., 11: 405-412.
41. 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 Phytol., 148: 413-422.
42. 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. Funct. Plant Biol., 21: 255-271.
43. 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 Soil., 250: 183-191.
44. 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 Environ., 22: 361-373.
45. 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: 81-89.
46. Yang, J., and Zhang, J. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. New Phytol., 169: 223-236.
47. 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 Sci., 40: 1645-1655.
48. Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q., and Liu, L. 2004. Activities of fructan-and sucrose-metabolizing enzymes in wheat stems subjected to water stress during grain filling. Planta., 220: 331-343.
49. Zadoks, J.C., Chang, T.T., and Konzak, C.F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. Weed Res., 14: 415-421.