

Value and contribution of assimilate remobilization in grain production of wheat cultivars under terminal drought stress

Robab mahmoudi¹, Ali Ahmadi^{2*}, Ali Reza Abbasi³

^{1,2,3}, the Department of Agronomy and Plant Breeding, University college of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran

(Received: October 11, 2021 - Accepted: December 26, 2021)

ABSTRACT

Stem water soluble carbohydrates are one of the major sources of assimilates for seed filling in photosynthesis limitation conditions. The objective of this study was to evaluate the remobilization potential of wheat varieties by potassium iodide. 22 wheat cultivars as sub plots were cultivated in a split plot design with three replications in two growing seasons 2015- 2017 and application and no application of potassium iodide (KI) were main plots. Yield, the number of seed per spike, remobilization, and contribution of remobilization in grain yield were estimated. Significant genotypic variation among cultivars was observed under both normal and KI application. Current photosynthesis elimination decreased the average seed weight per spike by 46%. Grain yield per spike in some cultivars such as Shoosh, Pishgam and Arta and Zare was decreased significantly (up to 65%). The average of grain number per spike was 38 in control, but the application of potassium iodide reduced it to 24% (29 grain per spike). The results of this study showed that the inhibition of current photosynthesis increased the remobilization of assimilate from 3% to 44% in different cultivars. According to the results of cluster analysis, Karim, Shebrang, Hamoon, Pishgam and Dena cultivars had high and also Zare, Chamran and Shush cultivars had low remobilization potentials.

Keywords: Chemical desiccation, photosynthesis inhibition, remobilization, stem storage, terminal drought stress.

مقدار و سهم انتقال مجدد مواد پرورده در تولید دانه ارقام گندم در مواجهه با خشکی آخر فصل

رباب محمودی^۱، علی احمدی^{۲*}، علیرضا عباسی^۳

۱ و ۲ و ۳- دکتری، استاد و دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران.

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۷/۱۹ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۱۰/۰۵)

چکیده

یکی از منابع مهم تأمین کننده مواد پرورده مورد نیاز برای پر شدن دانه در شرایط کاهش فتوسنتز جاری، ذخایر ساقه است. هدف از این پژوهش، تعیین توانایی انتقال مجدد ذخایر ساقه ارقام گندم به عنوان عامل تعیین کننده ثبات عملکرد با استفاده از دید پتاسیم بود. آزمایش در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ و ۹۶-۱۳۹۵ اجرا شد. تیمار حذف و عدم حذف فتوسنتز توسط دید پتاسیم به عنوان عامل اصلی و ۲۲ رقم گندم زراعی به عنوان عامل فرعی در نظر گرفته شد. عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله، انتقال مجدد و سهم انتقال مجدد در تولید دانه تعیین شد. حذف فتوسنتز جاری سبب کاهش میانگین وزن دانه تک سنبله تا ۶۶ درصد شد. میانگین وزن دانه در سنبله در ارقام شوش، پیشگام، آرتا و زارع در چنین شرایطی تا ۶۵ درصد کاهش داشت و میانگین تعداد دانه در سنبله در دو سال در شرایط شاهد ۳۸ بود، اما کاربرد دید پتاسیم سبب کاهش تعداد دانه در سنبله تا ۲۹ شد. نتایج نشان داد که جلوگیری از فتوسنتز، مقدار مواد پرورده انتقال یافته از ساقه را در ارقام مختلف از سه تا ۴۴ درصد افزایش داد که بیانگر تنوع معنی دار در بین ارقام مورد مطالعه بود. طبق نتایج تجزیه کلاستر، ارقام کریم، شیرنگ، هامون، پیشگام و دنا، دارای توانایی انتقال مجدد بالا و همچنین ارقام زارع، چمران و شوش دارای توانایی انتقال مجدد پایین بودند.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد، حذف فتوسنتز جاری، خشکاننده‌های شیمیایی، خشکی آخر فصل، ذخایر ساقه.

مقدمه

بیشترین نقش را در تأمین امنیت غذایی جهانی داراست (Reynolds *et al.*, 2012). با نرخ افزایش تولید که تنها ۱/۱ درصد در سال بوده است (Dixon

گندم (*Triticum aestivum* L) مهم‌ترین محصول غذایی جهان از نظر سطح زیر کشت، ارزش تجاری و تغذیه انسانی است و در مقایسه با سایر محصولات،

* Corresponding author E-mail: Ahmadi@ut.ac.ir

(Sengupta *et al.*, 2019). غربال‌گری و انتخاب ارقام با توانایی بالا برای انتقال مجدد ذخایر ساقه در شرایط تنش خشکی آخر فصل، اولین گام برای استراتژی‌های اصلاحی بعدی است، اما به دلیل تفاوت در رطوبت خاک در نقاط مختلف مزرعه، عدم یکنواختی مکانیسم‌های پاسخ گیاهان به تنش خشکی، غربال‌گری این ویژگی در مزرعه مشکل است (Tuberosa, 2012; Bhatia *et al.*, 2014). بنابراین یکی از روش‌های شبیه‌سازی اثرات تنش خشکی انتهای فصل، استفاده از خشکاننده‌های شیمیایی است؛ با استفاده از این ترکیبات (نظیر کلرات منیزیم، کلرات سدیم (Blum, 1998) و یدید پتاسیم (Sawhney & Singh, 2002) می‌توان نقش منابع فتوسنتزی مختلف اعم از برگ‌ها، سنبله و انتقال مجدد در شکل‌گیری عملکرد دانه را به‌صورت مجزا بررسی کرد (Bhatia *et al.*, 2014). یدیدپتاسیم یکی از بهترین ترکیبات خشکاننده شیمیایی توصیه‌شده است، زیرا در مقایسه با سایر نمک‌ها، کارایی بالاتری در حذف فتوسنتز دارد و به‌سرعت مانع فتوسنتز می‌شود و تأثیرات بازدارنده بر پر شدن دانه توسط کربوهیدرات‌های انتقال‌یافته نشان نمی‌دهد (Nicolas & Turner, 1993). مکانیسم احتمالی خشکی ناشی از یدید پتاسیم، تداخل در روابط آبی گیاه است، زیرا جذب رطوبت توسط محلول نمک، سبب فعال شدن فشار هیدرولیکی روزنه‌ها، هدایت روزنه‌ای، میزان تعرق می‌شود و در نهایت میزان فتوسنتز را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Burkhardt, 2010; Farhangi & Ghodsi, 2011). از این تیمارهای خشکاننده برای تعیین نقش انتقال مجدد به‌عنوان یک مکانیسم جبرانی روی همه اندام‌های گیاه استفاده می‌شود. محققان دیگر (Sawhney & Singh, 2002)، کاربرد خشکاننده‌های شیمیایی ر حذف فتوسنتز جاری را نوعی شبیه‌سازی تنش خشکی دانسته‌اند. در آزمایشی توسط Royo *et al.* (2000) به‌منظور تعیین نقش انتقال مجدد و فتوسنتز جاری در شکل‌گیری عملکرد دانه در تریتیکاله در شرایط فاریاب و خشکی، همه بخش‌های

(*et al.*, 2009) و حتی رکود در میزان تولید در برخی مناطق (Brisson *et al.*, 2010)، تأمین نیازهای جمعیت رو به رشد همراه با افزایش سرانه مصرف افراد در جوامع، به چالشی جدی در تولید این محصول تبدیل شده است. میانگین عملکرد گندم آبی در واحد سطح در ایران، پایین‌تر از میانگین عملکرد در جهان است، به‌طوری‌که طبق گزارش فائو، متوسط عملکرد گندم در سال ۲۰۱۹ در جهان ۳۵۴۶ و در ایران ۲۰۹۰ کیلوگرم در هکتار گزارش شده است (<http://www.fao.org>). از طرفی بیش از ۸۵ درصد قلمرو ایران در منطقه خشک و نیمه‌خشک قرار دارد. میانگین بارندگی در ایران، کمتر از یک‌سوم متوسط بارش در دنیا است و از سوی دیگر، میزان تبخیر در ایران سه برابر متوسط جهانی است (DoE, 2010). تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی (به‌ویژه بعد از گلدهی)، یکی از عوامل مهم محدودکننده رشد و نمو گندم در اغلب نقاط دنیا بوده است و از موانع اصلی رسیدن به پتانسیل عملکرد این گیاه است (Ahmadi *et al.*, 2009). به‌علاوه انتظار می‌رود که تحت تأثیر تغییر اقلیم نیز شدت و فراوانی بروز تنش خشکی در اغلب نقاط جهان بیش‌ازپیش افزایش یابد (IPCC, 2013). بنابراین بهبود تحمل به خشکی به‌عنوان یک اولویت پژوهشی در اصلاح غلات در جهان مطرح است (Khadka *et al.*, 2020). از نظر فیزیولوژیک، تنش خشکی آخر فصل سبب کاهش نرخ تبادل کربن فتوسنتزی، رسیدگی زودرس، پیری برگ و کاهش عملکرد دانه می‌شود (Manavalan *et al.*, 2009). از جمله مکانیسم‌های تحمل خشکی، استقرار اولیه سریع محصول و انتقال مجدد مواد پرورده ذخیره‌شده در زمان رسیدگی دانه است (Monneveux *et al.*, 2012). گیاه گندم، توانایی انتقال مجدد مواد پرورده تولیدشده در فتوسنتز را برای تغذیه مقصدها، زمانی که عرضه مواد پرورده جاری کمتر از تقاضا برای آن است را دارد. در شرایط خشکی آخر فصل، اهمیت ذخایر ساقه افزایش می‌یابد و بسته به شرایط محیطی و گیاه، این ذخایر می‌توانند قسمتی و یا تمام کربن مورد نیاز برای پر کردن دانه را تأمین کنند (Blum, 1998;)

مواد و روش‌ها

در این پژوهش ۲۲ رقم از ارقام گندم‌های ایرانی با سوابق اصلاحی متفاوت که برای کشت در چهار اقلیم کشور شامل مناطق گرم و مرطوب، گرم و خشک، معتدل و سردسیری معرفی شده‌اند با بررسی شجره‌نامه ارقام و با حداکثر تنوع ژنتیکی از ارقام قدیمی و جدید، متحمل تا حساس به خشکی استفاده شد (جدول ۱).

این آزمایش در مزرعه پژوهشی گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران واقع در کرج (طول جغرافیایی ۵۰ درجه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۵ درجه و ۴۹ دقیقه شمالی و ارتفاع ۱۳۱۲ متر از سطح دریا) در سال‌های زراعی ۱۳۹۴-۹۵ و ۱۳۹۶-۹۵ انجام شد. این منطقه از نظر تقسیم‌بندی آب و هوایی بر اساس سیستم طبقه‌بندی دومارتن پیشرفته، جزو مناطق نیمه‌خشک و سرد محسوب می‌شود و میانگین بارندگی آن حدود ۲۷۱ میلی‌متر است (Ghaemi *et al.*, 2016). خاک محل آزمایش دارای بافت لومی-رسی بود. مشخصات آب و هوایی دو سال آزمایش در جدول ۲ آمده است.

آزمایش به صورت کرت‌های خردشده بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار به اجرا درآمد. تیمار حذف فتوسنتز توسط یدید پتاسیم (KI) و عدم حذف آن (شاهد) در کرت اصلی قرار گرفتند و ارقام گندم (۲۲ رقم) مورد مطالعه کرت‌های فرعی را تشکیل دادند. هر کرت فرعی شامل پنج خط چهار متری بود و بین هر دو کرت فرعی، نیم متر فاصله به صورت نکاشت در نظر گرفته شد و فاصله بین خطوط ۲۰ سانتی‌متر بود. پس از عملیات آماده‌سازی زمین، بذرها با قارچ‌کش (توبکونازول) ضدعفونی شدند و عملیات کاشت با تراکم ۴۰۰ بذر در مترمربع (تراکم مطلوب کشت ارقام مورد کشت در کرج) به صورت دستی انجام شد. تاریخ کاشت تمامی ارقام در سال اول، ۱۷ آبان ۱۳۹۵ و در سال دوم، ۱۵ آبان ۱۳۹۶ بود و بلافاصله بعد از کاشت آبیاری انجام شد. بر اساس توصیه متداول کودی برای مزرعه آزمایشی، کود فسفات آمونیوم بر مبنای ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار قبل

گیاه ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی با استفاده از یدید پتاسیم محلول‌پاشی شد و فتوسنتز جاری کاملاً متوقف شد. این پژوهشگران نشان دادند که اثر یدید پتاسیم بر روی عملکرد و اجزای عملکرد، معنی‌دار بود. همچنین اظهار نمودند که کاربرد یدید پتاسیم از طریق تداخل در روابط آبی (همان‌گونه که پیش‌تر ذکر شد) بر روی تمام گیاه می‌تواند تأثیرات تنش خشکی را نه تنها در مرحله پر شدن دانه، بلکه قبل از گرده‌افشانی نیز تقلید کند. محققان در بررسی ژنوتیپ‌های گندم با اعمال تیمار یدید پتاسیم گزارش کردند که درصد ماده خشک انتقال مجدد یافته در شرایط حذف فتوسنتز جاری نسبت به شرایط شاهد بیشتر بود (Farhangi & Ghodsi, 2011).

گزارش شده است که پیری در گیاه، فرایندی بسیار تنظیم شده است و می‌تواند در تحمل تنش خشکی آخر فصل نقش داشته باشد (Jagdish *et al.*, 2015). با این وجود، تفاوت ارقام از نظر قدرت مقصد از مرحله گلدهی تا تکمیل پر شدن دانه، ظرفیت فتوسنتز مبدأ و کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای انتقال یافته را تنظیم می‌کند (Jagdish *et al.*, 2015). بنابراین پاسخ به تنش خشکی ناشی از کاربرد یدید پتاسیم در مرحله معینی از پر شدن دانه می‌تواند تفاوت ارقام را از نظر انتقال مجدد، قدرت مقصد و قدرت مبدأ (به دلیل پیری برگ) نشان دهد (Sengupta *et al.*, 2019). بنابراین با توجه به موارد گفته شده، توانایی ذخیره‌سازی بالای کربوهیدرات‌ها در ساقه ارقام گندم می‌تواند یک مزیت باشد، مشروط به این‌که این ذخایر، محلول و قابل انتقال باشند و محدودیتی در فرایند انتقال مجدد وجود نداشته باشد. در این صورت و در شرایط اقلیمی کشور (وقوع تنش خشکی آخر فصل و کاهش فتوسنتز جاری)، توانایی انتقال مجدد می‌تواند یکی از ویژگی‌های مهم در ثبات عملکرد گندم باشد. هدف از این آزمایش، تعیین توانایی انتقال مجدد در ارقام گندم با استفاده از خشکاننده شیمیایی یدید پتاسیم و ارزیابی نقش این توانایی در حفظ عملکرد در شرایط کم‌آبی بود.

از کاشت و همچنین کود اوره بر مبنای ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار به صورت سرک در مراحل پنجه زنی و ساقه رفتن به زمین داده شد (Moshiri *et al.*, 2014). عملیات آبیاری به روش نواری قطره‌ای و تا پایان فصل رشد در شرایط مصرف و عدم مصرف یدیدپتاسیم به طور مشابهی صورت گرفت. فاصله نوارهای آبیاری از یکدیگر ۲۰ سانتی‌متر و فاصله قطره‌چکان‌ها ۱۵ سانتی‌متر بود.

جدول ۱- نام و برخی مشخصات ارقام گندم مورد مطالعه.

Table 1. The names and some properties of studied cultivars

Cultivar	Cultivated area	Year of cultivar release	Pedigree
1 Zagros	Warm and humid	1996	Tan's'/vee'//opata
2 Moghan3	Warm and humid	2006	Luan/3/V763.23/V879.C8//Pvn/4/Picus 5/Opata
3 Arta	Warm and humid	2006	HD2206/Hork//Bul/6/CMH80A.253/2/M2A/CML//....
4 Rasul	Warm and humid	1992	Veery'S'≠7 = Kvz/Buho'S'//Kal/Bb
5 Dez	Hot and dry	2002	Kauz*2/Opata//Kauz
6 Dena	Warm and temperate	2007	from 3- CIMMYT taroo
7 Chamran	Hot and dry	1997	Attila (CM85836-50Y)
8 Hamoon	Hot and dry	2002	Roshan*Falat
9 Pishgam	Cold	2009	Bkt/90-Zhong87
10 Marvdasht	Temperate	1999	HD2172/Bloudan//Azd
11 Pishtaz	Temperate	2002	Alvand//Aldan/Ias58
12 Bam	Temperate	2006	Vee'S'/Nac//1-66-22
13 Shiraz	Temperate	2002	Gv/D630//Ald'S'/3/Azd
14 Parsi	Temperate	2009	Dove'S'/Buc'S'//2*Darab
15 Akbari	Temperate	2006	1-63-31-/3/12300/Tob//Cno/Sx-0IRN
16 Mehregan	Hot and dry	2014	OASIS/SKAUZ//4*BCN/3/2*PASTOR
17 Baharan	Temperate	2014	KAUZ/PASTOR//PBW343
18 Shabrang	Hot and dry	2014	SORA/2*PLATA12
19 Shoosh	Hot and dry	2014	CBRD-3/STORKx/DICOCOCCOIDES ICW99-0474-11 AP-0AP-0AP-4AP-0AP
20 Zare	Cold	2010	L1.11//F35.70/Mo73/4/Ymh/Tob//Mcd/3/Lira CIT925080-0SE-0YC-7YC-0YC-1YC-0YC-3YC-0YC
21 Karim	Tropical	2011	HAMAM: 4T.AEST/SPRW'S//CA8055/3/BACANORA86 ICW92-0477-1AP-1AP-4AP-1AP-0AP)
22 Azar2	Tropical	1999	Sardari (Sefid)*Bb/Inia/Kvz/my 71/Maya S

جدول ۲- برخی اطلاعات هواشناسی محل اجرای آزمایش در دو سال زراعی

Table 2. Some meteorological data of the experimental site during two growing seasons

June	May	April	March	February	January	December	November	October	Year	Average
11.0	7.5	3.4	3.4	0.0	0.0	1.0	2.4	7.0	2015-2016	Evaporation (mm)
11.1	5.2	2.9	0.0	0.0	0.0	0.0	3.9	6.1	2016-2017	
0.0	0.4	2.3	0.6	0.3	0.5	1.0	2.6	0.1	2015-2016	Precipitation (mm)
0.0	2.5	1.2	0.7	1.7	1.5	0.2	0.1	0	2016-2017	
24.2	19.9	11.7	11.8	4.9	5.1	4.6	10.5	19.4	2015-2016	Temperature (C°)
25.8	18.7	12.7	7.6	1.9	4.4	3.2	13.1	18.2	2016-2017	

جهت خشک کردن به آون (به مدت ۴۸ ساعت در ۸۰ درجه سلسیوس) منتقل شدند. لازم به ذکر است که مرحله حداکثری ذخایر ساقه برای هر رقم به این صورت تعیین شد که با توجه به فنولوژی هر رقم، از مرحله ظهور سنبله (زادوکس ۵۲) تا پایان مرحله شیری شدن (زادوکس ۷۵)، نمونه‌گیری از ۱۰ بوته به فواصل پنج روز انجام شد و مرحله حداکثری ذخایر ساقه از بین این مراحل تعیین شد. به منظور تعیین توانایی انتقال مجدد ارقام در طی مراحل اجرای آزمایش، یک هفته پس از گرده‌افشانی، ۲۰ بوته دیگر مشابه بوته‌های علامت‌گذاری شده به عنوان شاهد،

برای تعیین مقدار انتقال مجدد مواد ذخیره شده در ساقه، در زمان گرده‌افشانی، ۴۰ بوته تا حد امکان مشابه که در یک روز گرده‌افشانی (زادوکس ۶۱) کردند، علامت‌گذاری شدند. با توجه به تفاوت در فنولوژی ارقام، تاریخ گرده‌افشانی هر رقم یادداشت شد و برای نمونه‌برداری مدنظر قرار گرفت. از گیاهان علامت‌گذاری شده، ۲۰ بوته در مرحله حداکثری ذخایر ساقه و ۲۰ بوته دوم در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک (زادوکس ۹۲)، زمانی که ۵۰ درصد بوته‌ها در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک بودند، برداشت شدند و پس از جدا کردن برگ‌ها، ساقه‌های اصلی

نتایج و بحث

وزن تک سنبله (وزن دانه در سنبله)

یک هفته بعد از محلول پاشی، تأثیر یدیدپتاسیم با زرد شدن برگ‌ها و سنبله‌ها مشاهده شد. طبق جدول تجزیه مرکب، اثرات اصلی سال، حذف فتوسنتز جاری و رقم و نیز اثر متقابل حذف فتوسنتز جاری و رقم در سطح احتمال یک درصد بر وزن دانه در سنبله معنی‌دار بود (جدول ۳). وزن دانه در سنبله در شرایط معمول بین ۱/۹۴ و ۰/۸۲ گرم و در شرایط حذف فتوسنتز جاری بین ۱/۲۵ تا ۰/۵۴ گرم متغیر بود (جدول ۳)؛ بنابراین حذف فتوسنتز جاری، سبب کاهش وزن دانه در سنبله تا ۴۶ درصد شد. Royo *et al* (2000) نیز میزان کاهش عملکرد در اثر استفاده از خشکاننده‌ها را ۴۷ درصد گزارش کرد.

ارقام مغان ۳، دز، کریم و بهاران، بالاترین و ارقام شوش، آرتا و زارع، پایین‌ترین عملکرد دانه در سنبله را در هر دو سال آزمایش در شرایط حذف فتوسنتز جاری به خود اختصاص دادند (جدول ۳). برتری عملکرد می‌تواند ناشی از بالاتر بودن قدرت مبدأ یا قدرت مقصد یا ترکیبی از هر دو باشد. به نظر می‌رسد که با توجه به حذف مبدأ فتوسنتز جاری، در این شرایط تنها موجودی برای پر شدن دانه از زمان اعمال تیمار یدید پتاسیم، انتقال مجدد ذخایر ساقه به دانه باشد. بنابراین ارقامی که بتوانند در شرایط حذف فتوسنتز جاری عملکرد بالایی تولید کنند، ارقامی هستند که احتمالاً توانایی استفاده از تمام ظرفیت ذخایر ساقه را دارا بوده‌اند یا به عبارت دیگر، از توانایی انتقال مجدد بالایی برخوردارند، یعنی در شرایط آبیاری مطلوب و در حضور فتوسنتز جاری از تمام ظرفیت ذخایر ساقه خود استفاده نمی‌کنند ولی در صورت قرار گرفتن در شرایط تنش خشکی، با تکیه بر ذخایر ساقه موفق عمل می‌کنند و بیشتر برای کشت در مناطقی با احتمال وقوع تنش خشکی آخر فصل مناسب هستند. Noori *et al* (2014) در بررسی ۳۶ رقم گندم گزارش کردند که عموماً ارقامی که دارای توان ذخیره‌سازی بالاتری بودند، واکنش خفیف‌تری از نظر کاهش عملکرد دانه به حذف مبدأ نشان دادند. در

علامت‌گذاری شدند و با استفاده از یدیدپتاسیم (Potassium iodide, Sigma (221945) با غلظت ۰/۴٪ به‌منظور حذف رنگدانه‌ها و حذف فتوسنتز جاری محلول پاشی شدند (Olgun *et al.*, 2006). یک هفته پس از محلول پاشی، برگ‌ها و اندام‌ها زرد شدند و فتوسنتز به شدت کاهش یافت.

سپس با استفاده از روابط ۱ و ۲، انتقال مجدد و سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد در دو شرایط شاهد و حذف فتوسنتز جاری (محلول پاشی توسط یدید پتاسیم) محاسبه شد. در مرحله رسیدگی نیز از سنبله‌های گیاهان نمونه‌گیری شد و تعداد دانه و وزن دانه در سنبله نیز اندازه‌گیری شد. همچنین درصد تغییرات صفات در شرایط حذف و عدم حذف فتوسنتز جاری از رابطه ۳ محاسبه شد.

رابطه ۱- انتقال مجدد کل (Bonnet and Incoll, 1993)

وزن خشک ساقه در مرحله رسیدن دانه- وزن خشک ساقه در مرحله حداکثری ذخایر = انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه

رابطه ۲- سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد (Inoue *et al.*, 2004)

۱۰۰ × (عملکرد دانه / انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه) = سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد (%)

رابطه ۳- درصد تغییرات صفات

۱۰۰ × (عملکرد دانه در شرایط آبیاری معمول / عملکرد در شرایط آبیاری معمول - عملکرد در شرایط حذف فتوسنتز جاری) = درصد تغییرات

قبل از انجام تجزیه واریانس مرکب، آزمون همگنی واریانس خطاهای آزمایشی (آزمون F هارتلی) انجام شد. زمانی که واریانس خطاهای آزمایشی از مقادیر جدول F کمتر بود، فرض H_0 پذیرفته شد که به معنی همگن بودن واریانس‌ها است. سپس در صورت همگن بودن واریانس‌ها، داده‌های دو سال توسط نرم‌افزار SAS ورژن 9.4 مورد تجزیه مرکب قرار گرفتند. برای مقایسات میانگین از آزمون چند دامنه‌ای دانکن و برای رسم نمودار از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

که گیاه گندم به خصوص در وضعیت مطلوب محیطی، به محدودیت مقصد نسبت به دسترسی مواد پرورده بیشتر دچار است (Borrás *et al.*, 2004; Ahmadi *et al.*, 2009). در همین راستا لازم است در تعیین ارقام برتر از نظر توانایی انتقال مجدد، قدرت مقصد آن‌ها نیز مدنظر قرار گیرد.

این آزمایش نیز چنین رابطه‌ای در بیشتر ارقام وجود داشت، اما ارقامی نیز از این قاعده مستثنا بودند مانند رقم بم که با وجود پایین بودن توان ذخیره‌سازی (Mahmoudi *et al.* 2021) و انتقال مجدد، کاهش عملکرد کمتری در اثر حذف فتوسنتز جاری داشت؛ چنین واکنشی احتمالاً به دلیل محدودیت مقصد بوده است. تعدادی از محققان به این موضوع اشاره کرده‌اند

جدول ۳- مقایسه میانگین اثر متقابل رقم و وضعیت فتوسنتزی گیاه بر وزن دانه در سنبله در دو سال زراعی
Table 3. Mean comparison of the interaction effects of cultivar and photosynthesis condition on grain weight per spike in two growing season

Cultivar	Grain weight per spike (g)			Grain weight per spike (g)		
	2015-2016			2016-2017		
	Control	Photosynthesis inhibiting	% Variation	Control	Photosynthesis inhibiting	% Variation
Akbari	1.08 ^{hv}	0.59 ^{wz}	-45	1.33 ^{dl}	0.69 ^{uz}	-48
Arta	1.07 ^{hv}	0.43 ^z	-60	1.35 ^{dl}	0.53 ^{wz}	-61
Azar2	0.98 ^{mz}	0.54 ^{wz}	-44	1.17 ^{es}	0.62 ^{uz}	-47
Baharan	1.19 ^{er}	0.74 ^{wz}	-38	1.47 ^{bf}	0.91 ^{nz}	-38
Bam	0.77 ^{tz}	0.65 ^{wz}	-16	0.82 ^{qz}	0.71 ^{uz}	-14
Chamran	1.03 ^w	0.52 ^{wz}	-50	1.19 ^{eq}	0.59 ^{wz}	-50
Dena	1.47 ^{bf}	0.65 ^{wz}	-56	1.82 ^{ab}	0.86 ^{pz}	-52
Dez	1.14 ^{ft}	0.75 ^{wz}	-34	1.36 ^{ck}	0.89 ^{oz}	-35
Hamoon	1.33 ^{dl}	0.64 ^{wz}	-51	1.47 ^{bf}	0.73 ^{uz}	-50
Karim	1.43 ^{ci}	1.05 ^w	-27	1.18 ^{es}	0.87 ^{oz}	-26
Marvdasht	1.09 ^{eu}	0.83 ^{qz}	-24	1.08 ^{hv}	0.81 ^{tz}	-25
Mehregan	1.35 ^{ci}	0.83 ^{qz}	-39	1.21 ^{ep}	0.80 ^{s^z}	-34
Moghan3	1.00 ^{iy}	0.87 ^{oz}	-13	1.27 ^{en}	1.05 ^{iw}	-18
Parsi	1.18 ^{eq}	0.56 ^{wz}	-53	1.43 ^{ci}	0.68 ^{wz}	-52
Pishgam	1.94 ^a	0.77 ^{uz}	-60	1.67 ^{ad}	0.63 ^{uz}	-62
Pishtaz	1.09 ^{hu}	0.49 ^{wz}	-55	1.36 ^{ck}	0.56 ^{wz}	-58
Rasul	1.37 ^{ej}	0.58 ^{wz}	-58	1.70 ^{ac}	0.74 ^{uz}	-56
Shabrang	1.24 ^{eo}	0.64 ^{wz}	-49	1.52 ^{be}	0.73 ^{uz}	-52
Shiraz	0.98 ^{lz}	0.52 ^{wz}	-47	1.18 ^{eq}	0.65 ^{uz}	-44
Shoosh	1.05 ^w	0.35 ^z	-66	1.30 ^{dm}	0.46 ^z	-64
Zagros	0.94 ^{mz}	0.55 ^{wz}	-42	1.09 ^{hv}	0.60 ^{wz}	-45
Zare	0.90 ^{nz}	0.34 ^z	-63	1.02 ^{jx}	0.39 ^z	-61
Average	1.16	0.63	-46	1.32	0.70	-46

میانگین‌های دارای حرف مشترک، بر اساس آزمون برش‌دهی اثرات متقابل و در سطح احتمال پنج درصد، اختلاف معنی‌داری ندارند
Means with the same letter(s) are not significantly different (slicing, $p < 0.05$).

تیمار کاهش مبدأ (حذف فتوسنتز جاری)، واکنش بیشتری داشته باشند.

تعداد دانه در سنبله

طبق نتایج تجزیه واریانس، اثرات اصلی سال، حذف فتوسنتز جاری و رقم و نیز اثر متقابل حذف فتوسنتز جاری و رقم بر تعداد دانه در سنبله معنی‌دار بود (جدول ۴). میانگین تعداد دانه در سنبله شرایط شاهد در سال اول و دوم آزمایش به ترتیب ۳۵ و ۴۱ عدد بود، اما کاربرد یدید پتاسیم، سبب کاهش تعداد دانه

نکته دیگری که باید بدان توجه داشت، درصد کاهش عملکرد ارقام در شرایط حذف فتوسنتز جاری است. در این پژوهش به دلیل تفاوت در توان ذخیره‌سازی، انتقال مجدد و قدرت مقصد در ارقام مورد مطالعه، واکنش وزن تک سنبله ارقام مختلف به حذف فتوسنتز جاری نیز تفاوت زیادی داشت. وزن دانه در سنبله در برخی ارقام مانند شوش، پیشگام، آرتا و زارع در چنین شرایطی کاهش زیادی (بین ۶۰ تا ۶۵ درصد) نشان داد. چنانچه ارقام با عملکرد دانه پایین، دارای محدودیت مبدأ باشند، انتظار می‌رود که به

تشکیل شده و سقط دانه‌ها در مراحل آغاز رشد یا احتمالاً حساسیت بالاتر این ارقام به تیمار خشکاننده بود. به‌طور کلی، تنش خشکی با کاهش میزان فتوسنتز و اختلال در متابولیسم کربوهیدرات‌ها در برگ‌ها، منجر به سقط دانه و کاهش عملکرد می‌شود (Lemoine *et al.*, 2013; Osrio *et al.*, 2014).

در سنبله تا ۲۶ و ۳۱ دانه (به‌طور متوسط ۲۴ درصد) شد (جدول ۵). واکنش ارقام به حذف فتوسنتز جاری متفاوت بود؛ برخی ارقام (نظیر آرتا، دنا، پیشگام، شوش و زارع) تعداد دانه بیشتری در اثر حذف فتوسنتز جاری از دست دادند که علت آن، احتمالاً کاهش فراهمی مواد پرورده برای پر کردن دانه‌های

جدول ۴- تجزیه واریانس مرکب صفات اندازه‌گیری شده در گندم تحت شرایط شاهد و حذف فتوسنتز جاری توسط دیدید پتاسیم

Table 4. Combined variance analysis of the studied traits in wheat cultivars under control and inhibition of current photosynthesis by potassium iodide (KI)

Source of variation	df	Grain weight per spike	Grain number per spike	Remobilization	Contribution of remobilization in grain yield
Year (Y)	1	0.860**	1964.18*	3333.31 ^{ns}	3392.08 ^{ns}
Rep(Y)	4	0.044	150.18	3784.75	1061.55
KI application (KI)	1	21.69**	5682.07**	658914.45**	207169.26**
Y × KI	1	0.099 ^{ns}	13.62 ^{ns}	650.92 ^{ns}	559.59 ^{ns}
Rep × KI (Y)	4	0.163	106.98	2476.59	1520.44
Cultivar (C)	21	0.289**	594.19**	600163.56**	4449.79**
Y × C	21	0.053 ^{ns}	10.42 ^{ns}	5600.49**	316.62 ^{ns}
C × KI	21	0.168**	175.79**	12000.85**	1140.20*
Y × KI × C	21	0.006 ^{ns}	10.52 ^{ns}	229.66 ^{ns}	66.08 ^{ns}
Error	168	0.0541	59.99	2363.97	703.66
CV (%)		22.28	23.07	8.53	27.58

ns, *, ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال یک و پنج درصد و عدم معنی‌دار می‌باشند.

ns, * and ** significant at 5% and 1% of probability levels and non-significant, respectively.

جدول ۵- مقایسه میانگین اثر متقابل رقم و وضعیت فتوسنتزی گیاه بر تعداد دانه در سنبله در دو سال زراعی

Table 5. Mean comparison of the interaction effects of cultivar and photosynthesis condition on grain number per spike in two growing season

Cultivar	Grain number per spike			Grain number per spike		
	2015-2016			2016-2017		
	Control	Photosynthesis inhibiting	% Variation	Control	Photosynthesis inhibiting	% Variation
Akbari	30.07 ^{fo}	23.93 ^{iq}	-20	36.64 ^{dk}	29.18 ^{hn}	-20
Arta	44 ^{ad}	21.93 ^{mq}	-50	49.56 ^{ad}	22.90 ^{ln}	-54
Azar2	26.26 ^{iq}	20.13 ^{or}	-23	29.55 ^{en}	23.24 ^{kn}	-21
Baharan	33.63 ^{dmm}	29.04 ^{fo}	-14	39.85 ^{ej}	35.69 ^{dmm}	-10
Bam	28.72 ^{sp}	26.43 ^{iq}	-8	35.27 ^{dmm}	32.92 ^{em}	-7
Chamran	27.42 ^{iq}	23.02 ^{iq}	-16	30.72 ^{fn}	26.31 ⁱⁿ	-14
Dena	49 ^{ac}	29.65 ^{fo}	-39	62.73 ^a	36.31 ^{dl}	-42
Dez	40.17 ^{bf}	39.35 ^{bg}	-2	45.83 ^{be}	44.46 ^{cg}	-3
Hamoon	30.26 ^{fo}	28.05 ^{sp}	-7	35.3 ^{dmm}	31.66 ^{en}	-10
Karim	37.76 ^{dh}	34.39 ^{dk}	-9	44.6 ^{cf}	41.95 ^{ch}	-6
Marvdasht	31.12 ^{fo}	27.89 ^{bp}	-10	36.61 ^{dk}	33.51 ^{em}	-8
Mehregan	28.04 ^{sp}	10.3 ^r	-63	31.66 ^{en}	26.82 ⁱⁿ	-15
Moghan3	54.95 ^a	49.57 ^{ab}	-10	60.3 ^{ab}	53.33 ^{ac}	-12
Parsi	33.4 ^{dmm}	25.62 ^{iq}	-23	39.36 ^{ej}	30.73 ^{fn}	-22
Pishgam	43 ^{be}	16.33 ^{qr}	-62	49.76 ^{ad}	16.93 ⁿ	-66
Pishtaz	32.53 ^{en}	23.58 ^{iq}	-28	38.26 ^{ej}	28.01 ^{hn}	-27
Rasul	39.08 ^{bh}	31.11 ^{fo}	-20	45.18 ^{cd}	36.44 ^{dl}	-19
Shabrang	39.16 ^{bh}	29.48 ^{fo}	-25	45.21 ^{cf}	33.12 ^{em}	-27
Shiraz	34.07 ^{dk}	24.61 ^{iq}	-28	40.24 ^{ci}	30.28 ^{fn}	-25
Shoosh	35.19 ^{dj}	22.63 ^{mq}	-36	41.28 ^{ci}	25.06 ^{jn}	-39
Zagros	29.21 ^{fo}	26.63 ^{iq}	-9	33.31 ^{el}	31.57 ^{en}	-5
Zare	28.38 ^{sp}	17.61 ^{pr}	-38	34.20 ^{el}	20.86 ^{mnn}	-39
Average	35.3	26.4	-25	41.2	31.4	-24

میانگین‌های دارای حرف مشترک، بر اساس آزمون برش‌دهی اثرات متقابل و در سطح احتمال پنج درصد، اختلاف معنی‌داری ندارند. Means with the same letter(s) are not significantly different (slicing, p<0.05).

فتوسنتز جاری را ۲۳ درصد گزارش کردند. آن‌ها علت این کاهش را ناباروری گلچه‌ها به دلیل کاهش دسترسی به مواد پرورده عنوان کردند. یکی از فاکتورهای اصلی که به‌عنوان کاهنده پتانسیل عملکرد گندم در جهان شناخته شده است، اختلال در مرحله زایشی (سقط گلچه‌ها در گندم) در اثر وقوع خشکی در مراحل گلدهی و نمو اولیه دانه است (Farooq *et al.*, 2009)، اما برخی ارقام با استفاده از سازوکارهای جبرانی در وضعیت کاهش فتوسنتز جاری مانند افزایش انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقه به سوی دانه توانستند تعداد بیشتری از دانه‌ها را حفظ کنند. با توجه به تأثیرات سمی دیدیدپتاسیم بر سنبله ممکن است ارقامی که کاهش تعداد دانه کمتری داشته‌اند، علاوه بر پتانسیل انتقال مجدد بالاتر، حساسیت کمتری نیز به ماده خشکاننده داشته باشند.

داشتند، با افت کمتر تولید دانه در سنبله (از نظر وزن دانه یا تعداد دانه در سنبله) مواجه شدند. هرچند ممکن است تمام کاهش وزن ساقه مربوط به ماده خشک انتقال یافته به دانه‌ها نباشد و بخشی از آن، صرف تنفس گیاه شده باشد یا به‌عنوان اسمولیت‌ها برای مقابله با تنش خشکی به‌کاررفته باشد، ولی در این روش محاسبه انتقال مجدد، تنفس برای ارقام و شرایط محیطی مورد استفاده یکسان در نظر گرفته می‌شود (Ehdaie *et al.*, 2008). Farhangi & Ghodsi (2011) نیز گزارش کردند که با حذف فتوسنتز جاری در شرایط آبیاری مطلوب، مقدار انتقال مجدد یافته افزایش یافت. به عقیده محققان، ارقام متحمل به تنش خشکی باید ظرفیت مناسب ذخیره‌سازی مواد پرورده در ساقه برای پر کردن دانه در شرایط تنش را داشته باشند (Farhangi & Ghodsi, 2011).

مشارکت انتقال مجدد در وزن دانه در سنبله

اثرات اصلی رقم و حذف فتوسنتز جاری بر میزان مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد سنبله معنی‌دار بود (جدول ۴). میانگین مشارکت در شرایط شاهد به‌طور متوسط، ۴۲/۶ درصد بود که با جلوگیری از فتوسنتز جاری، درصد مشارکت به ۹۸/۶ رسید. بین ارقام مورد مطالعه نیز تنوع زیادی از لحاظ وابستگی به ذخایر

تعداد دانه در سنبله گندم، از آغاز طویل شدن ساقه تا آغاز پر شدن دانه تعیین می‌شود؛ یعنی تا مرحله اول پر شدن دانه، تعداد دانه در سنبله کاملاً تعیین شده است (Slafer *et al.*, 2009)، اما در این آزمایش، دیدید پتاسیم و حذف فتوسنتز جاری، بعد از شروع پر شدن دانه به‌کار رفت. این کاهش تعداد دانه در سنبله، به اثر سمی خشکاننده‌های شیمیایی بر پر شدن دانه‌ها نسبت داده شده است (Royo & Blanco, 1998). کاهش تعداد دانه در سنبله در اثر خشکاننده‌ها توسط محققین دیگر نیز گزارش شده است و علت آن چنین عنوان شده است که وقتی این خشکاننده‌ها بر روی تمام کانوپی گیاه اسپری می‌شوند، علاوه بر اعمال تنش خشکی، تأثیرات سمی نیز بر سنبله دارند (Nicolas & Turner, 1993). Ezzat Ahmadi *et al.* (2012) نیز کاهش تعداد دانه در سنبله در اثر حذف انتقال مجدد ذخایر ساقه در شرایط متفاوت

فعالیت فتوسنتزی

اثرات اصلی رقم و شرایط فتوسنتزی و اثر متقابل رقم در شرایط فتوسنتزی و نیز اثر متقابل رقم در سال بر روی میزان ماده خشک انتقال مجدد یافته معنی‌دار بود (جدول ۴). نتایج مقایسات میانگین نشان داد جلوگیری از فتوسنتز جاری، سبب افزایش میانگین مقدار ماده خشک انتقال یافته در اغلب ارقام مورد مطالعه و کاهش یا عدم تغییر در برخی از آن‌ها شد (جدول ۶).

میانگین ماده خشک انتقال مجدد یافته در شاهد، ۵۱۸ میلی‌گرم بود و در شرایط حذف فتوسنتز جاری با افزایش ۱۹ درصدی به ۶۱۵ میلی‌گرم رسید (جدول ۶). مقایسه میانگین اثر متقابل سال و رقم در جدول ۷ نشان داد که میانگین انتقال مجدد ارقام در دو سال آزمایش نیز به علت تفاوت‌های اقلیمی (دما، رطوبت و بارندگی) دو سال آزمایش مشابه نبود. برخی ارقام مانند پیش‌تاز، بم، بهاران و آذر۲، افزایش انتقال مجدد و برخی ارقام مانند پیشگام، آرتا، زاگرس و مغان۳، کاهش انتقال مجدد در سال دوم آزمایش را نشان دادند (جدول ۷). عموماً ارقامی که در شرایط حذف فتوسنتز جاری، افزایش انتقال مجدد بیشتری

ساقه مشاهده شد (جدول ۶).

جدول ۶- مقایسه میانگین اثر متقابل رقم و وضعیت فتوسنتزی گیاه بر انتقال مجدد و مشارکت انتقال مجدد بر وزن دانه
Table 6. Mean comparison of the interaction effects of cultivar and photosynthesis condition on remobilization and contribution of remobilization in grain weight.

Cultivar	Remobilization (mg/stem)			Contribution of remobilization in grain yield (%)	
	Control	Photosynthesis inhibiting	% Variation	Control	Photosynthesis inhibiting
Akbari	580 ^l	592 ^{ij}	2.1	33.1 ^{os}	95.5 ^h
Arta	434 ^{kn}	398 ^{np}	-8.1	45.3 ^{ms}	111.1 ^{bc}
Azar2	293 ^{sv}	344 ^{ps}	17.3	33.4 ^{os}	59.9 ^{jo}
Baharan	409 ^{mo}	477 ^k	16.6	30.8 ^{os}	73.4 ^{gm}
Bam	296 ^{sv}	356 ^{qr}	20.2	29 ^{ps}	69.3 ^{hn}
Chamran	270 ^{uw}	266 ^{uw}	-1.6	28.1 ^{qs}	87.5 ^{dj}
Dena	803 ^{bc}	801 ^{bc}	-0.2	47.1 ^{ms}	145 ^a
Dez	724 ^{df}	706 ^{eg}	-2.4	22.1 ^s	55.2 ^{kr}
Hamoon	850 ^{ab}	889 ^a	4.6	51 ^s	105.1 ^{bf}
Karim	889 ^a	865 ^a	-2.7	48.3 ^t	134.7 ^{ab}
Marvdasht	751 ^{ce}	763 ^{cd}	1.5	40.3 ^{ms}	110.1 ^{bc}
Mehregan	774 ^{cd}	725 ^{df}	-6.3	27.2 ^{rs}	78.1 ^{fl}
Moghan 3	673 ^{fh}	647 ^{hi}	-3.8	55.4 ^{kr}	118.3 ^{ac}
Parsi	360 ^{qi}	419 ^{ln}	16.4	61.1 ^{io}	142.2 ^a
Pishgam	902 ^a	802 ^{bc}	-11.1	23.9 ^s	82.7 ^{ek}
Pishtaz	327 ^{qt}	401 ^{no}	22.7	39.9 ^{ns}	90.9 ^{ci}
Rasul	636 ^{hi}	657 ^{sh}	3.3	58.6 ^{jp}	116.7 ^{ad}
Shabrang	872 ^a	892 ^a	2.3	54.8 ^{kr}	87 ^{dj}
Shiraz	466 ^{kl}	462 ^{km}	-0.8	58.2 ^{iq}	98.6 ^{eg}
Shoosh	286 ^{lv}	303 ^{tu}	5.8	57.4 ^{jr}	142 ^a
Zagros	637 ^{hi}	596 ^{ij}	-6.5	27.3 ^{rs}	61.1 ^{io}
Zare	218 ^w	245 ^{vw}	12.2	64.6 ⁱⁿ	103 ^{cg}
Average	518	615	18.7	42.58	98.61

میانگین‌های دارای حرف مشترک، اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

Means with the same letter(s), are not significantly different ($p < 0.05$).

معنی که نوسانات عملکرد در اثر عوامل دیگر نیز این پارامتر را تحت تأثیر قرار خواهد داد و همین امر، یک نقطه ضعف برای آن محسوب می‌شود. حذف فتوسنتز جاری با به کار بردن خشکاننده‌ها می‌تواند اطلاعات مفیدی را در رابطه با توانایی ارقام در استفاده از تمامی ذخایر ساقه فراهم کند، چراکه برخی ارقام ممکن است با وجود داشتن ذخایر ساقه بالا، به دلیل وجود محدودیت در فرآیند انتقال و محدودیت در فعالیت آنزیم‌ها یا ناقلین دخیل در مسیر انتقال مجدد مواد پرورده، قادر به انتقال همه ذخایر به دانه‌ها نباشد؛ به همین دلیل، صفات مرتبط با عملکرد سنبله (وزن و تعداد دانه در سنبله) در کنار صفات مرتبط با ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مورد مطالعه قرار گرفت. در تکمیل این بحث و در انتقاد به روش به‌کارگیری مواد خشکاننده برای حذف فتوسنتز جاری، ذکر این نکته لازم است که نمی‌توان ادعا کرد که در شرایط حذف فتوسنتز جاری، تمام وزن دانه به‌طور کامل از

میزان مشارکت در برخی ارقام و برخی شرایط، بیشتر از ۱۰۰ بود. (Blum *et al.* 1998) نیز مقدار انتقال مجدد و مشارکت ذخایر ساقه را در شرایط نرمال و تنش گرما بررسی کردند و مقدار مشارکت را از ۲/۴ تا ۱۴۲ گزارش نمودند. محققان زیادی گزارش کردند که سهم نسبی ذخایر ساقه در وزن دانه در سنبله بسته به شرایط آزمایشی و ارقام مورد استفاده می‌تواند بسیار متغیر باشد؛ این سهم در گزارش‌های مختلف از شش تا ۱۰۰ درصد بوده است (Ehdaie *et al.*, 2008). در تحقیقات دیگر بیان شده است که با افزایش شدت تنش خشکی، سهم ماده خشک انتقال یافته به دانه افزایش یافت (Gholami & Asadollahi, 2008).

با توجه به این‌که در این آزمایش، حذف فتوسنتز جاری به‌نوعی تنش خشکی در گیاه ایجاد نمود، میزان مشارکت نیز افزایش یافت. افزایش میزان مشارکت مواد پرورده ساقه به دو طریق امکان‌پذیر است؛ افزایش انتقال مجدد مواد فتوسنتزی یا عملکرد کاهش. بدین

تنفس نقش دارند) در زمان‌های مختلف بعد از تیمار با این ماده خشکاننده بر روی دو رقم گندم بررسی کردند، گزارش شد که این ماده به‌طور کامل فتوسنتز جاری را حذف نمی‌کند، بلکه حداکثر تأثیر آن که شش روز بعد از مصرف است، فتوسنتز جاری برگ پرچم را در یک رقم تا ۸۲ درصد و در دیگری ۵۰ درصد کاهش می‌دهد.

انتقال مجدد مواد فتوسنتزی حاصل شده است، زیرا زمان محلول‌پاشی یدید پتاسیم، یک هفته بعد از گرده‌افشانی (با توجه به فنولوژی هر رقم) بود و تا زمان حذف فتوسنتز جاری (شش تا هفت روز)، ارقام بخش اندکی از رشد دانه خود را آغاز کرده بودند. از سوی دیگر در تحقیقی که Sawhney & Singh (2002) در آن تأثیر یدید پتاسیم بر میزان فتوسنتز و متابولیت‌های مهم (که در رشد دانه، تعدیل اسمزی و

جدول ۷- مقایسه میانگین اثر متقابل رقم × سال بر انتقال مجدد

Table 7. Mean comparison of the interaction effects of cultivar and year on remobilization

Cultivar	Remobilization (mg/stem)		% Variation
	2015-2016	2016-2017	
Akbari	531 ^{jl}	630 ^{gi}	19
Arta	407 ^{mo}	461 ^{lm}	13
Azar2	265 ^{sv}	323 ^{pt}	22
Baharan	363 ^{nq}	455 ^{lm}	25
Bam	243 ^{uv}	350 ^{nq}	44
Chamran	245 ^{tv}	296 ^{qu}	21
Dena	778 ^{de}	830 ^{cd}	7
Dez	637 ^{gi}	812 ^{ce}	27
Hamoon	785 ^{de}	915 ^{ab}	16
Karim	802 ^{de}	978 ^a	22
Marvdasht	617 ^{hi}	886 ^{bc}	44
Mehregan	745 ^{ef}	804 ^{de}	8
Moghan 3	565 ^{ik}	781 ^{de}	38
Parsi	334 ^{os}	386 ^{mp}	16
Pishgam	888 ^{bc}	917 ^{ab}	3
Pishtaz	306 ^{qu}	349 ^{nr}	14
Rasul	596 ^{ij}	677 ^{fh}	14
Shabrang	818 ^{ce}	927 ^{ab}	13
Shiraz	419 ^{mn}	514 ^{kl}	23
Shoosh	271 ^{rv}	302 ^{qu}	11
Zagros	576 ^{ik}	699 ^{fg}	21
Zare	205 ^v	232 ^{uv}	14
Average	518	615	20

میانگین‌های دارای حرف مشترک، بر اساس آزمون برش‌دهی اثرات متقابل و در سطح احتمال پنج درصد، اختلاف معنی‌داری ندارند. Means with the same letter(s) are not significantly different (slicing, $p < 0.05$).

ناشی از انتقال مجدد نیتروژن است که به‌صورت مستقل از انتقال مجدد کربن و در فاز اول رشد دانه‌ها صورت می‌گیرد. ۶۰ تا ۹۲ درصد نیتروژن دانه، حاصل از انتقال مجدد نیتروژن است (Papakosta & Gagianse, 1991).

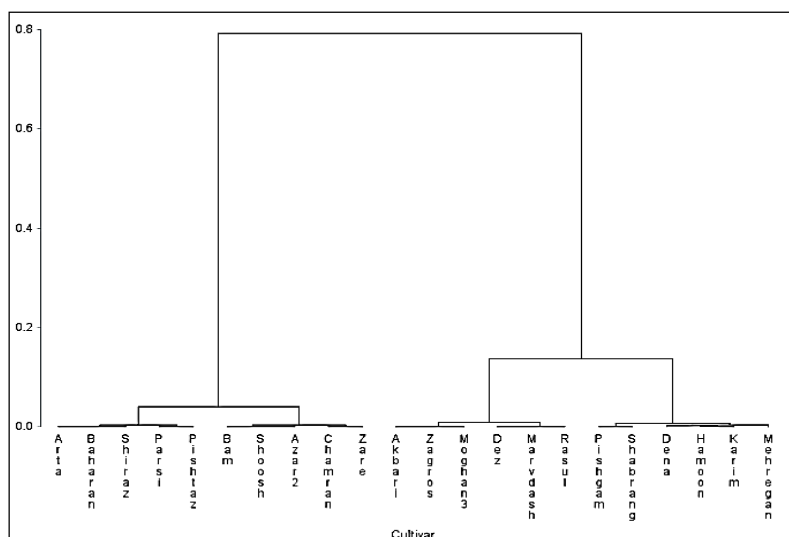
در این آزمایش نیز نتایج بررسی وزن خشک ساقه نشان داد که مقدار کاهش وزن خشک ساقه بین مراحل حداکثر ذخایر ساقه و مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی که عموماً انتقال مجدد ذخایر ساقه در نظر گرفته می‌شود، با مقدار افزایش وزن دانه بعد از حذف فتوسنتز جاری (KI) همخوانی نداشت.

این تفاوت در پاسخ ارقام می‌تواند از اینجا ناشی شده باشد که خشکاننده‌های شیمیایی، یک‌باره تنش شدیدتری (در مقایسه با وقوع تنش خشکی آخر فصل) به گیاه اعمال می‌کنند و در نتیجه سرمایه‌گذاری ارقام مختلف روی مکانیسم‌های تحمل تنش خشکی با یکدیگر متفاوت است. Evans & Rawson (2002) نیز گزارش کردند که ۳۳ تا ۴۳ درصد فتوسنتز سنبله، مربوط به فتوسنتز دانه است؛ این فتوسنتز توسط لایه سبز پریکارپ دانه انجام می‌شود. احتمالاً محلول‌پاشی یدید پتاسیم نمی‌تواند به‌طور کامل فتوسنتز سنبله را متوقف کند. بخش دیگری از وزن دانه‌ها نیز احتمالاً

شرایط شاهد و حذف فتوسنتز جاری توسط یدید پتاسیم به طور مجزا انجام گرفت (شکل ۱، ۲).

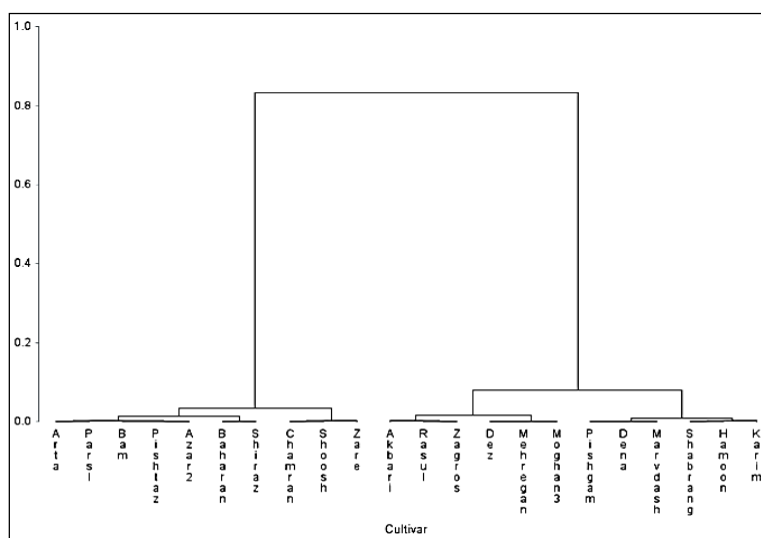
تجزیه خوشه‌ای و گروه‌بندی ارقام

به منظور تعیین الگوی ژنتیکی، گروه‌بندی ارقام و تعیین فاصله ژنتیکی بین آن‌ها، تجزیه خوشه‌ای در دو



شکل ۱- دندروگرام ۲۲ رقم گندم برحسب صفات مورد ارزیابی با استفاده از روش ward در شرایط شاهد

Figure 1. Dendrogram of 22 wheat cultivars according to the evaluated traits using ward method in control treatment



شکل ۲- دندروگرام ۲۲ رقم گندم برحسب صفات مورد ارزیابی با استفاده از روش ward در شرایط حذف فتوسنتز جاری

Figure 2. Dendrogram of 22 wheat cultivars according to the evaluated traits using ward method in inhibiting current photosynthesis treatment

دنا، شیرنگ و پیشگام در گروه اول قرار داشتند؛ ارقام رسول، مرودشت، دز، مغان ۳، زاگرس و اکبری در گروه دوم و ارقام زارع، چمران، آذر۲، شوش، بهم،

با توجه به دندروگرام تجزیه خوشه‌ای به روش وارد (Ward)، ارقام گندم در شرایط شاهد به سه گروه تقسیم شدند (شکل ۱)؛ ارقام مهرگان، کریم، هامون،

طریق حذف فتوسنتز جاری نشان داد که در شرایط معمول، ارقام از تمام ذخایر موجود در ساقه برای انتقال مجدد استفاده نمی‌کنند و از این نظر بین آن‌ها تنوع زیادی وجود داشت. ارقام کریم، شبرنگ، هامون، پیشگام و دنا که در تجزیه کلاستر نیز در یک خوشه قرار گرفته بودند، دارای توانایی انتقال مجدد زیادتری بودند. همچنین ارقام زارع، چمران و شوش که در تجزیه کلاستر نیز در یک خوشه قرار گرفته بودند، دارای پتانسیل انتقال مجدد کمتری بودند. ب میزان مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه در اثر حذف فتوسنتز جاری افزایش یافت. به نظر می‌رسد که بروز پاسخ‌های متفاوت به تیمارهای حذف فتوسنتز جاری، نشان‌دهنده تفاوت ارقام از نظر میزان اتکا به تجمع و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقه یا تفاوت از نظر متابولیسم فروکتان در ساقه و برگ یا تفاوت در قدرت مقصد باشد. با توجه به موارد ذکر شده و همچنین با توجه به وضعیت آب و هوایی مدیرانه‌ای ایران (وقوع تنش خشکی بعد از گلدهی)، عملکرد دانه گندم وابستگی زیادی به فرآیند انتقال مجدد خواهد داشت. بنابراین، استفاده از ارقام خوشه اول که قابلیت استفاده بیشتر و بهتر از مواد ذخیره‌شده قبل از گرده‌افشانی را دارند، در اصلاح ارقام برای مناطق با خشکی آخر فصل مناسب به نظر می‌رسد.

پیش‌تاز، پارسی، شیراز، بهاران و آرتا در گروه سوم قرار گرفتند. رقم آرتا بیشترین فاصله را با رقم مهرگان داشت؛ بنابراین این دو رقم، متفاوت‌ترین ارقام نسبت به یکدیگر در شرایط شاهد بودند (شکل ۱). با توجه به دندروگرام تجزیه خوشه‌ای به روش وارد، ارقام گندم در شرایط حذف فتوسنتز جاری نیز به سه گروه تقسیم شدند (شکل ۲)؛ ارقام کریم، هامون، شبرنگ مرودشت، دنا و پیشگام در گروه اول قرار گرفتند و از نظر پتانسیل انتقال مجدد در شرایط تنش خشکی بر دو گروه دیگر برتری داشتند. ارقام مغان ۳، مهرگان، دز، زاگرس، رسول و اکبری در گروه دوم و ارقام زارع، شوش، چمران، شیراز، بهاران، آذر ۲، پیش‌تاز، بم، پارسی و آرتا در گروه سوم قرار گرفتند که از نظر پتانسیل انتقال مجدد، ارقام ضعیفی محسوب شدند. رقم آرتا بیشترین فاصله را با رقم کریم در این شرایط داشت؛ بنابراین این دو رقم، متفاوت‌ترین ارقام نسبت به یکدیگر در شرایط حذف فتوسنتز جاری بودند (شکل ۲).

نتیجه‌گیری کلی

بر اساس نتایج دوساله این پژوهش، تنوع ژنتیکی زیادی بین ارقام گندم مورد بررسی برای انتقال مجدد وجود داشت. بررسی توانایی انتقال مجدد ارقام از

REFERENCES

- Ahmadi, A., Marde, A. S., Poostini, K. & Jahromi, M. E. P. (2009). The rate and duration of grain filling and stem reserve remobilization in wheat cultivars as a response to water deficit. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 40(1), 181-195.
- Bhatia, V. S., Jumrani, K. & Pandey, G. P. (2014). Evaluation of the usefulness of senescing agent potassium iodide (KI) as a screening tool for tolerance to terminal drought in soybean. *Plant Knowledge Journal*, 3(1), 23-41.
- Blum, A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica*, 100(1-3), 77-83.
- Bonnet, G. & Incoll, L. (1993). Effect on the stem of winter of barley of manipulating the source and sink during grain filling. 1. Change in composition of water-soluble carbohydrate of internodes. *Journal of Experimental Botany*, 44, 83-91.
- Borrás, L., Slafer, G. A. & Otegui, M. E. (2004). Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 86(2-3), 131-146.
- Brisson, N., Gate, P., Gouache, D., Charmet, G., Oury, F. X. & Huard, F. (2010). Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research*, 119(1), 201-212.
- Dixon, J., Braun, H. J., Kosina, P. & Crouch, J. H. (Eds.). (2009). *Wheat facts and futures 2009*. CIMMYT.

8. DoE, U. N. D. P. (2010). Iran's Second National Communication to UNFCCC. *Department of Environment, United Nations Development Programme*.
9. Ehdai, B., Alloush, G. A. & Waines, J. G. (2008). Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research*, 106(1), 34-43.
10. Evans, L. T. & Rawson, H. M. (1970). Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during grain development in wheat. *Australian Journal of Biological Sciences*, 23(2), 245-254.
11. Ezzat Ahmadi, M., Noormohammadi, G., Ghodsi, M. & Kafi, M. (2012). Effect of water stress and source limitation on accumulation and remobilization of photoassimilates in wheat genotypes. *Iranian Journal of Field Crops Research*, 9(2), 229-241.
12. Farhangi, S. & Ghodsi, M. (2011). The contribution of remobilization of storage materials in wheat yield as affected by potassium iodide (KI). *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry*, 3(3), 60-63.
13. Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. B. S. M. A. & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Sustainable Agriculture*, 153-188. Springer, Dordrecht.
14. Food and Agriculture Organization. (2018). FAOSTAT. Food and agriculture data. Retrieved November 6, 2020, from <http://www.fao.org/FAOSTAT>.
15. Ghaemi, Z., Moghim, E. & Consulting Engineers Company. (2016). Alborz province planning program studies. Published by Alborz Province Management and Planning Organization. 126p.
16. Gholami, A. & Asadollahi, A. P. (2008). Improving wheat grain yield under water stress by stem hydrocarbon reserve utilization. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 11(21), 2484-2489.
17. Herrett, R. A., Hatfield Jr, H. H., Crosby, D. G. & Vlitos, A. J. (1962). Leaf abscission induced by the iodide ion. *Plant Physiology*, 37(3), 358.
18. Inoue, T., Inanaga, S., Sugimoto, Y. & El Siddig, K. (2004). Contribution of pre-anthesis assimilates and current photosynthesis to grain yield, and their relationships to drought resistance in wheat cultivars grown under different soil moisture. *Photosynthetica*, 42(1), 99-104.
19. IPCC, 2013. Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In: Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G. K., G. K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P. M. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1535.
20. Jagadish, K. S., Kavi Kishor, P. B., Bahuguna, R. N., von Wirén, N. & Sreenivasulu, N. (2015). Staying alive or going to die during terminal senescence—an enigma surrounding yield stability. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1070.
21. Khadka, K., Earl, H. J., Raizada, M. N. & Navabi, A. (2020). A physio-morphological trait-based approach for breeding drought tolerant wheat. *Frontiers in plant science*, 11, 715.
22. Lemoine, R., La Camera, S., Atanassova, R., Dédaldéchamp, F., Allario, T., Pourtau, N., ... & Durand, M. (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science*, 4, 272. به جای، نام همه نویسندگان آورده شود.
23. Mahmoudi, R., Ahmadi, A., Abbasi, A. & Mohammadi, V. (2021). Stem carbohydrate reserves and its relationship with remobilization in wheat. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 52(2), 51-66.
24. Manavalan, L. P., Guttikonda, S. K., Phan Tran, L. S. & Nguyen, H. T. (2009). Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. *Plant and Cell Physiology*, 50(7), 1260-1276.
25. Monneveux, P., Jing, R. & Misra, S. (2012). Phenotyping for drought adaptation in wheat using physiological traits. *Frontiers in Physiology*, 3, 429.
26. Moshiri, F., Tehrani, M. M., Shahabi, A. A. (2014). Integrated soil fertility management and wheat nutrition guidelines. Published by *Soil and Water Research Institute*. 33p
27. Nicolas, M. E. & Turner, N. C. (1993). Use of chemical desiccants and senescing agents to select wheat lines maintaining stable grain size during post-anthesis drought. *Field Crops Research*, 31(1-2), 155-171.
28. Noori, H., Ahmadi, A. and Poostini, K. (2014). Evaluation of remobilization potential of Iranian wheat cultivars under source limitation condition. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 45 (2), 317-326.
29. Olgun, M., Metin Kumlay, A., Karadas, K., Turan, M., Tomar, O. & Çağlar, A. (2006). Effect of water stress and potassium iodide on yield and yield components in two wheat varieties. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science*, 56(3), 230-234.
30. Osorio, S., Ruan, Y. L. & Fernie, A. R. (2014). An update on source-to-sink carbon partitioning in tomato. *Frontiers in Plant Science*, 5, 516.

31. Papakosta, D. K. & Gagianas, A. A. (1991). Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization, and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal*, 83(5), 864-870.
32. Reynolds, M., Foulkes, J., Furbank, R., Griffiths, S., King, J., Murchie, E., Parry, M., & Slafer, G. (2012). Achieving yield gains in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 35(10), 1799-1823
33. Royo, C. & Blanco, R. (1998). Use of potassium iodide to mimic drought stress in triticale. *Field Crops Research*, 59(3), 201-212.
34. Royo, C., Abaza, M., Blanco, R. & Del Moral, L. F. G. (2000). Triticale grain growth and morphometry as affected by drought stress, late sowing and simulated drought stress. *Functional Plant Biology*, 27(11), 1051-1059.
35. Sawhney, V. & Singh, D. P. (2002). Effect of chemical desiccation at the post-anthesis stage on some physiological and biochemical changes in the flag leaf of contrasting wheat genotypes. *Field Crops Research*, 77(1), 1-6.
36. Sengupta, D., Marriboina, S., Unnikrishnan, D. K. & Reddy, A. R. (2019). Photosynthetic performance and sugar variations during key reproductive stages of soybean under potassium iodide-simulated terminal drought. *Photosynthetica*, 57(2), 458-469.
37. Slafer, G. A., Kantolic, A. G., Appendino, M. L., Miralles, D. J. & Savin, R. (2009). Crop development: genetic control, environmental modulation and relevance for genetic improvement of crop yield. *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy*, 19, 277-308.
38. Tuberosa, R. (2012). Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Frontiers in Physiology*, 3, 347.