

تأثیر تنش گرمای انتهایی فصل بر دانه گرده و توان دانه‌بندی ژنوتیپ‌های جو (*Hordeum vulgare* L.)

اکرم اورکی^۱، محمدرضا سیاهپوش^{۲*}، افراسیاب راهنما^۳

۱- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز.

۲- دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز.

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۱۱/۱۱ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۹/۲۰)

چکیده

در این پژوهش، اثر تیمارهای مختلف دمایی شامل ۲۵ (شاهد)، ۳۰، ۳۵، ۴۰ و ۵۰ درجه سانتی‌گراد بر مورفولوژی دانه گرده، جوانه‌زنی و رشد لوله گرده در شرایط آزمایشگاهی و نیز تأثیر تنش گرمای انتهایی فصل در طی کشت تأخیری بر تعداد دانه گرده در سنبله، عملکرد دانه و اجزای عملکرد ۱۰ رقم جو در شرایط مزرعه‌ای شهرستان اهواز مورد بررسی قرار گرفت. با افزایش دما، جوانه‌زنی و طول لوله گرده همه ژنوتیپ‌ها به شدت کاهش یافت. در دمای ۵۰ درجه سانتی‌گراد این کاهش به طور متوسط ۷۲ و ۶۰ درصد برای جوانه‌زنی و طول لوله گرده برآورد گردید. ژنوتیپ‌های مختلف، پاسخ متفاوتی به تیمارهای دمایی از نظر جوانه‌زنی و طول لوله گرده نشان دادند که بیانگر تفاوت بین ارقام از نظر تحمل به گرما بود. بر اساس شاخص پاسخ تنش کل (TSRI) در شرایط آزمایشگاهی، ارقام به سه گروه متحمل (جنوب، ریحان ۰۳، زهک، نصرت و خرم)، نیمه-حساس (یوسف، ایذه و ماهور) و حساس (نیمروز و آیدر) طبقه‌بندی شدند. مشاهدات صورت گرفته به کمک میکروسکوپ الکترونی نگاره نشان داد که تنش گرما باعث تغییر مورفولوژی و ساختار منظم و خاص دانه گرده شد بطوری‌که برآمدگی‌ها و چین‌خوردگی‌های لایه آگرین دانه گرده تغییر یافت و در دماهای بالا تزئینات سطح آگرین دانه گرده از بین رفت. تنش گرما سبب کاهش تعداد دانه گرده در سنبله (۹۰ درصد)، عملکرد دانه (۴۲ درصد) و سایر اجزای عملکرد گردید. براساس یافته‌های این پژوهش، مطالعه دانه گرده، اطلاعات مفیدی برای تسهیل و تسریع در غربالگری ژنوتیپ‌های جو متحمل به گرما و شناسایی مکانیزیم‌های افزایش تحمل به گرما در برنامه‌های به نژادی مناطق گرم فراهم می‌سازد.

واژه‌های کلیدی: جو، عملکرد دانه، تنش گرما، جوانه‌زنی دانه گرده، طول لوله گرده.

The effects of terminal heat stress on pollen and ability of seed setting in barley genotypes (*Hordeum vulgare* L.)

Akram Oraki¹, Mohammad Reza Siahpoosh^{2*}, AfrasyabRahnama³

1,2. Former MSc student, and Associate Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Shahid Chamran University of Ahvaz

(Received: January 31, 2018 - Accepted: December 11, 2018)

ABSTRACT

In this research, the effects of different temperatures treatments including (25 (control), 30, 35, 40 and 50 °C) on pollen germination, pollen tube growth, and pollen morphology were investigated in vitro, and also the effect of late sowing date as heat stress on the number of pollen, also yield and yield components of 10 barley genotype was evaluated in field condition. At 50 °C this decrease was 72 and 60% for germination and length of pollen tube on average. High temperature significantly decreased pollen germination and pollen tube length in all genotypes. Genotypes showed different responses to temperature treatments, indicating different levels of tolerance among genotypes. In vitro, genotypes were divided into three groups according to the TSRI index as tolerant (Jounob, Reyhan 03, Zehak, Nosrat, Khoram), semi-sensitive (Yousef, Izeh, and Mahour) and sensitive (Abidar and Nimrooz) genotypes. Heat stress influenced pollen morphological aberrations, so that high temperature was removed the ornamentation of axin surface. Heat stress led to a decrease in the number of pollen grains per spike (90 %), yield and yield components (40%). These approaches showed that pollen performance may provide useful information to facilitate the investigation of heat-tolerant genotypes in breeding programs suitable for warm climates.

Keywords: Barley, grain yield, heat stress, pollen germination, pollen tube length.

* Corresponding author E-mail: siahpoosh@scu.ac.ir

مقدمه

تنش گرما یکی از فاکتورهای محدود کننده عملکرد است که به شدت رشد و توسعه گیاه را کاهش می‌دهد و باعث کم شدن عملکرد محصول در بسیاری از نواحی جهان شده است (Modarresi *et al.*, 2010). مرحله رشد زایشی گیاه، نسبت به رشد رویشی حساسیت بیشتری به تنش‌های محیطی به خصوص تنش گرما دارد که باعث عقیمی اندام زایشی نر در بسیاری از گونه‌های گیاهی مثل جو شده است (Abiko *et al.*, 2005). با توجه به پیش‌بینی مدل‌های جهانی مبنی بر افزایش $5/8 - 1/4$ درجه سانتی‌گرادی دمای جهان تا اواخر قرن ۲۱ (Houghton *et al.*, 2001) و همچنین با توجه به حساسیت مراحل زایشی به دماهای بالا، بدیهی است که تولید محصولات زراعی به شدت تحت تأثیر قرار خواهد گرفت (Higashitani, 2013). مراحل تولید دانه‌گرده (Hedhly, 2011) و گلدهی (Hedhly *et al.*, 2009)، از جمله مراحل حساس به تنش دمای بالا می‌باشند. و تغییر درجه حرارت در طی زمان گلدهی، سبب از دست دادن کل چرخه تولید دانه در گیاه می‌شود (Lobell *et al.*, 2011). دمای بالا (بیش از ۳۰ درجه سانتی‌گراد) و حتی دمای ملایم، به مدت طولانی در طول مراحل حساس مانند گلدهی و پرشدن دانه، تأثیر منفی بر مقدار عملکرد دانه غلات دارد (Passarella *et al.*, 2008). سلول‌های جنسی نر نسبت به ماده، حساسیت بیشتری به دمای بالا در تمام مراحل توسعه خود دارند (Hedhly, 2011). تولید و انتقال دانه‌گرده زنده روی کلاله، جوانه‌زنی دانه‌گرده و رشد لوله‌گرده در خامه و تولید سلول تخم، از مراحل لازم برای دانه‌بندی موفق است که این مراحل به دمای بالا حساس می‌باشند (Ferris *et al.*, 1998). دمای بالا می‌تواند باعث عقیمی جزئی تا کامل بافت زایشی نر و کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در محصولات گردد (Devasirvatham *et al.*, 2013). بر اساس مطالعات صورت گرفته، افزایش یک درجه سانتی‌گرادی میانگین دمای فصلی، منجر به کاهش $4/1$ تا 10 درصدی

عملکرد دانه غلات می‌شود (Wang *et al.*, 2012). گیاه جو می‌تواند در طیف وسیعی از محیط‌ها از نظر طول و عرض جغرافیایی رشد کند. دمای مطلوب برای رشد گیاه جو بستگی به مرحله رشدی گیاه دارد. به طور کلی، دامنه‌ی دمایی مطلوب برای رشد، گلدهی و دانه‌بندی جو، ۳۰-۱۵ درجه سانتی‌گراد است، اما اگر رطوبت هوا کم باشد، می‌تواند دماهای بالا را نیز تحمل کند (Nevo, 1992; Oraki *et al.*, 2016).

کارایی دانه‌گرده که به جوانه‌زنی آن و رشد لوله‌گرده وابسته است، جزء مهم باروری موفق در گیاهان بوده و عملکرد گیاه به‌طور واضح متأثر از کارایی دانه‌گرده ژنوتیپ‌هاست (Snow & Spira, 1991). زنده‌مانی و عملکرد گرده، نقش مهمی در موفقیت تولید مثل زایشی گیاه دارد، زیرا در نهایت از طریق باروری تخمک‌ها، سبب تولید دانه یا میوه در گیاه می‌شود (Distefano *et al.*, 2012). رشد لوله‌گرده و احتمال باروری تخمک، نه تنها به ژنوتیپ گرده (Snow & Spira, 1991)، بلکه به ژنوتیپ خامه (Hormaza & Herrero, 1996) و شرایط محیطی غالب در طول گلدهی و گرده‌افشانی وابسته است (Hedhly, 2011). درجه حرارت نسبتاً بالا (پنج تا ده درجه سانتی‌گراد بیشتر از دمای طبیعی)، مراحل اولیه توسعه بساک را از طریق کاهش تعداد دانه‌گرده، تحت تأثیر قرار می‌دهد که این امر منجر به کاهش دانه‌بندی در جو می‌شود (Higashitani, 2013). در گیاه جو، از شروع مرحله پنج‌برگی به بعد، زمانی که سلول‌های مادر گرده^۱ (PMCs) در بساک در حال تشکیل شدن هستند، شدیدترین صدمات به‌وسیله دماهای بالا (۳۰ درجه سانتی‌گراد در روز و ۲۵ درجه سانتی‌گراد در شب) ایجاد می‌شود (Sakata *et al.*, 2010). دمای بالا به مدت چند روز در جو، طی مراحل توسعه سنبله و میوز، باعث تولید دانه‌گرده غیرنرمال و عقیمی کامل می‌شود (Abiko *et al.*, 2005). برخی محققین، در مطالعه‌ای، ناهنجاری‌های کروموزومی متعددی در مراحل مختلف تقسیم میوز را در ژنوتیپ‌های گندم در شرایط گرمایی بررسی نموده و نشان دادند که این

^۱ -Pollen Mother Cells

ماهور، خرم، نیمروز و آبیدر و ژنوتیپ‌های شش‌ردیفه یوسف، ریحان ۰۳، ایزده، زهک، نصرت و جنوب بودند. کاشت ژنوتیپ‌ها در ۲۷ آبان‌ماه (تاریخ کاشت طبیعی) و ۱۸ بهمن‌ماه (تاریخ کاشت تأخیری) انجام شد. بذرها را هر ژنوتیپ روی سه پشته سه متری با در نظر گرفتن دو خط کشت روی هر پشته، با تراکم ۳۰۰ بوته در متر مربع (Oraki et al., 2016) کشت شدند. بجز اعمال تنش طبیعی گرما به‌واسطه تأخیر در تاریخ کاشت، کلیه عملیات کاشت، داشت و برداشت در هر دو شرایط بدون تنش و تنش، به‌صورت یکسان انجام شد.

جوانه‌زنی دانه‌گرده و اندازه‌گیری طول لوله-

گرده در شرایط آزمایشگاهی

محیط کشت مورد استفاده در این آزمایش، محیط کشت بهینه شده مایع، حاوی ۱۸ درصد ساکارز، ۹ درصد پلی اتیلن گلیکول، ۰/۸ گرم بر لیتر نیترات کلسیم و ۰/۳ گرم بر لیتر اسید بوریک بود. پس از تهیه محیط کشت، ۱۰ میلی‌لیتر از آن به‌درون هر پتری مورد نظر برای هر تیمار دمایی ریخته شد. به‌منظور ارزیابی تأثیر ژنوتیپ‌ها و رژیم‌های دمایی مختلف بر رفتار دانه‌گرده، نمونه‌برداری تصادفی در ابتدای گلدهی (مرحله ۶۱ زادوکس) (Zadoks et al., 1974) از سنبله‌ها صورت گرفت. سنبله‌ها بلافاصله به آزمایشگاه منتقل و پس از تحریک پرچم‌ها، دانه‌های گرده هر سنبله بر روی یک محیط کشت پاشیده شدند و سپس درون انکوباتور با دماهای ۲۵ (شاهد)، ۳۰، ۳۵، ۴۰ و ۵۰ درجه سانتی‌گراد به‌مدت یک ساعت قرار داده شدند. سپس جوانه‌زنی آنها توسط بینوکولر OLMNPUS مدل SZX9 با بزرگ‌نمایی ۴۰X مورد بررسی قرار گرفت. برای محاسبه درصد جوانه‌زنی در هر پتری‌دیش ۵۰ دانه‌گرده به‌تصادف در میدان‌های دید مختلف مورد بررسی قرار گرفت. در این آزمایش دانه‌گرده زمانی جوانه زده به‌حساب می‌آید که طول لوله‌گرده برابر قطر دانه‌گرده یا بیشتر از آن بود (Kakani et al., 2005). میزان درصد جوانه‌زنی با تقسیم دانه‌های گرده جوانه زده به کل دانه‌های گرده

ناهنجاری‌ها با افزایش دما بطور معنی‌داری افزایش یافته و باعث کاهش دانه‌بندی در گیاه می‌گردد (Omidi et al., 2014). علاوه بر غلات، تأثیر تنش گرما بر کاهش باروری دانه‌گرده در گیاهان دیگر بررسی شده است. به‌عنوان مثال در پژوهشی کاهش تعداد دانه‌های گرده در گل و کاهش قابلیت زنده‌مانی و جوانه‌زنی در بوته‌های گوجه‌فرنگی رشد یافته در شرایط دمایی بالا، گزارش شده است (Pressman et al., 2002). در مطالعه‌ای دیگر، تحمل به تنش گرما در ارقام مختلف پنبه بر اساس جوانه‌زنی و رشد لوله‌گرده در شرایط آزمایشگاهی مورد ارزیابی قرار گرفت (Kakani et al., 2005). جهت بررسی واکنش ویژگی‌های اصلی دانه‌گرده یعنی جوانه‌زنی دانه‌گرده و رشد لوله‌گرده به دمای بالا در ژنوتیپ‌های مختلف، شاخص تجمعی پاسخ به تنش^۱ (CSRI) ارائه گردیده است (Dai et al., 1994).

این پژوهش، به منظور بررسی اثر درجه حرارت بر جوانه‌زنی دانه‌گرده، رشد لوله‌گرده، مورفولوژی دانه‌گرده و تعداد دانه‌گرده در سنبله در گیاه جو انجام شد. به علاوه، با فرض پاسخ متفاوت ارقام مورد مطالعه در تنش‌های دمایی و به‌منظور تعیین تنوع ژنوتیپی، شاخص تجمعی پاسخ به تنش و شاخص حساسیت به تنش گرما نیز محاسبه شد.

مواد و روش‌ها

آزمایش مزرعه‌ای

این پژوهش، در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ در مزرعه آزمایشی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در دو شرایط بدون تنش (تاریخ کاشت طبیعی منطقه) و تنش گرمایی (تاریخ کاشت تأخیری) به‌صورت جداگانه اجرا شد. براساس نتایج آزمون خاک، بافت خاک مزرعه آزمایشی از نوع شنی لومی، و اسیدیته خاک در حدود ۷/۹ بود. نیازهای کودی خاک با توجه به نتایج آزمون و حدود بحرانی عناصر غذایی نیتروژن، فسفر و پتاسیم، تأمین شد. تیمارهای آزمایش شامل ۱۰ ژنوتیپ جو: ژنوتیپ‌های دو ردیفه

^۱ - Cumulative Stress Response Index

رابطه (۲)

$$CSRI = \left[\frac{(PG_t - PG_c)}{PG_c} + \frac{(PTL_t - PTL_c)}{PTL_c} \right] \times 100$$

در این رابطه، PG؛ درصد جوانه‌زنی، PTL؛ طول لوله‌گرده در شرایط بدون تنش (C) و تیمار دمایی (t) می‌باشد.

دمای ۲۵ درجه به‌عنوان دمای طبیعی مشخص شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام گردید. با جمع تمامی CSRI‌های یک ژنوتیپ در تمامی تیمارها شاخص^۳ TSRI برای هر ژنوتیپ برآورد گردید. بر اساس شاخص TSRI، ژنوتیپ‌ها، در سه گروه متحمل (<min TSRI + 2S.D) ، نیمه‌حساس (>min TSRI + 1S.D and <min TSRI + 2S.D) و حساس (<min TSRI + 1S.D) تقسیم‌بندی می‌شوند (Ayeneh et al., 2002).

مورفولوژی دانه گرده

به‌منظور بررسی اثر دماهای بالا بر مورفولوژی دانه‌گرده، از سنبله‌های ژنوتیپ نورت در مرحله شروع گلدهی نمونه‌گیری انجام و به آزمایشگاه منتقل شدند. به‌منظور تحریک پرچم‌ها، پس از حذف یک‌سوم انتهایی سنبلچه‌ها، سنبله‌ها از ناحیه پدانکل درون بشری حاوی آب قرار داده شده و سپس در انکوباتور با تیمار دمایی ۲۵ (شاهد)، ۳۰، ۴۰، ۵۰ درجه سانتی‌گراد به‌مدت زمان یک ساعت قرار داده شدند. به منظور بالا بردن رطوبت نسبی محیط درون انکوباتور (حدود ۹۰-۸۰ درصد)، چندین پتری‌دیش حاوی آب قبل از اعمال تیمار درون آن قرار داده شدند تا از اعمال تنش خشکی به دانه‌های گرده جلوگیری شود. پس از اعمال تیمار، دانه‌های گرده در محلول تثبیت‌کننده کارنوی (۱:۳ الکل و اسید استیک) به‌اضافه ۱۰ درصد پلی اتیلن گلیکول تثبیت شدند و پس از تثبیت به‌مدت ۲۴ ساعت، به محلول اتانول ۷۰ درصد منتقل شدند. نمونه‌ها روی ورقه‌های آلومینیومی قرار داده شدند و سپس با طلا در دستگاه Coater اسپاتر

مورد بررسی، محاسبه گردید. هم‌چنین میانگین طول لوله‌گرده با قرار دادن میکرومتر چشمی روی میکروسکوپ و با اندازه‌گیری طول لوله ۲۰ دانه‌گرده به‌تصادف در میدان‌های دید مختلف در هر پتری‌دیش محاسبه شد. در بررسی جوانه‌زنی دانه‌گرده و طول لوله‌گرده، آزمایش به صورت فاکتوریل با دو فاکتور دما (پنج سطح) و ژنوتیپ (۱۰ سطح) در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام گردید.

شاخص حساسیت به گرما

(Heat Susceptibility Index)

بر اساس شاخص حساسیت خشکی^۱ (DSI) (Fischer & Maurer, 1978) که ژنوتیپ‌ها در محیط‌های تنش و غیر تنش آزمون شدند، شاخص حساسیت به گرما^۲ (HSI) نیز تعریف شد (Ayeneh et al., 2002) برای هر ژنوتیپ سرعت تغییر در عملکرد گرده (درصد جوانه‌زنی و طول لوله‌گرده) برای هر دو شرایط تنش (دماهای ۳۰، ۳۵، ۴۰ و ۵۰ درجه سانتی‌گراد) و بدون تنش (دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد) نسبت به میانگین تغییرات برای کل ژنوتیپ‌ها در هر دما بر اساس رابطه ۱ محاسبه گردید.

رابطه (۱)

$$HSI = \frac{1 - \left(\frac{Y_h}{Y}\right)}{1 - \left(\frac{X_h}{X}\right)}$$

Y_h : عملکرد گرده هر ژنوتیپ تحت تنش گرما

Y : عملکرد گرده هر ژنوتیپ بدون تنش گرما

X_h : میانگین عملکرد گرده کل ژنوتیپ‌ها تحت تنش گرما

X : میانگین عملکرد گرده کل ژنوتیپ‌ها بدون تنش گرما

شاخص تجمعی پاسخ به تنش (CSRI)

این شاخص، پاسخ کلی گیاه را در شرایط نامساعد محیطی نشان می‌دهد و بیانگر حساسیت نسبی ژنوتیپ‌های مختلف به یک تنش خاص است. برای ارزیابی پاسخ کلی سیستم زایشی به دمای هوای نامطلوب از رابطه ۲ (Dai et al., 1994)، استفاده شد.

^۳ - Total Stress Response Index

^۴ - Standard Deviation

^۱ - Drought Susceptibility Index

^۲ - Heat Susceptibility Index

پس از قرار دادن در آون با دمای ۷۲ درجه سانتی گراد به مدت ۴۸ ساعت، تعداد سنبله‌چه در سنبله و تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، شاخص برداشت و عملکرد دانه اندازه‌گیری شد. آزمایش به صورت تجزیه مرکب در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی، با سه تکرار برای هر ژنوتیپ در هر دو تاریخ کشت انجام گردید.

محاسبات آماری طرح

تجزیه و تحلیل داده‌ها در آزمایش‌های مختلف با استفاده از نرم افزار آماری SAS نسخه ۹/۱، انجام شد. قبل از انجام تجزیه واریانس، دو فرض اصلی مربوط به آن، شامل نرمال بودن توزیع داده‌ها، با استفاده از آزمون شاپیرو ویلک و کلموگروف - سمیرنوف و یکنواخت بودن واریانس خطاهای آزمایشی با استفاده از آزمون بارتلت مورد بررسی قرار گرفت. و در صورت نیاز، تبدیل داده جهت برقرار شدن این مفروضات صورت گرفت. مقایسات میانگین با استفاده از آزمون چند دامنه ای دانکن در سطح احتمال یک یا پنج درصد خطا انجام شد.

نتایج و بحث

جوانه‌زنی دانه گرده و اندازه طول لوله گرده

نتایج تجزیه واریانس رژیم‌های دمایی مختلف بر جوانه‌زنی دانه گرده و اندازه طول لوله گرده ژنوتیپ‌های جو، حاکی از وجود تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد بین ژنوتیپ‌ها، شرایط دمایی و برهم‌کنش دما و ژنوتیپ بود (جدول ۱).

جدول ۱- تجزیه واریانس مربوط به جوانه‌زنی دانه گرده و طول لوله گرده

Table 1. Analysis of variance for pollen germination and pollen tube length

S.O.V.	df	Mean square	
		Germination	Pollen tube length
Genotype (G)	9	615.5**	4222**
Temperature (T)	4	8399**	41824**
G×T	36	23.4**	603**
Error	100	5.15	32
C.v (%)		5.2	4.9

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

* and **: Significant at 5% and 1% probability levels, respectively

پوشش‌دار شدند و توسط دستگاه میکروسکوب الکترونی نگاره^۱ (SEM) مدل LEO1455VP مورد بررسی قرار گرفته و از آنها عکس‌برداری صورت گرفت.

تعداد دانه گرده در هر سنبله

برای شمارش تعداد دانه‌گرده هر سنبله در هر ژنوتیپ، در ابتدای گلدهی (مرحله ۶۱-۶۰ زادوکس) از هر ژنوتیپ چهار سنبله اصلی به‌طور تصادفی از مزرعه انتخاب شد. سپس در آزمایشگاه پس از تحریک پرچم‌ها، دانه‌های گرده هر سنبله را درون استوانه مدرج تخلیه نموده و یک میلی‌لیتر آب مقطر بر روی آن‌ها ریخته، سپس یک قطره از محلول استوکارمن به آن اضافه شد. ۲۵۰ میکرولیتر از سوسپانسیون با سمپلر برداشته و روی لام هموسایتومتر ریخته شد و تعداد دانه‌های گرده موجود در آن با کمک میکروسکوپ نوری OLMNPUS مدل DP12 با بزرگنمایی ۴۰X شمارش گردید. نمونه‌برداری از هر سوسپانسیون چهار بار تکرار گردید. میانگین تعداد دانه‌گرده برای همه ژنوتیپ‌ها در حجم ۱۰۰۰ میلی‌متر مکعب (یک سنبله) گزارش گردید. در نهایت، به‌منظور بررسی اثر گرما بر روی تعداد دانه‌گرده در هر سنبله، این آزمایش به صورت تجزیه مرکب در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی، با نمونه‌برداری چهار سنبله برای هر ژنوتیپ در هر دو تاریخ کشت انجام شد.

عملکرد و اجزای عملکرد

در پایان فصل رشد و پس از رسیدگی فیزیولوژیک دانه، برای هر تیمار ۱۰ بوته از هر تکرار برداشت شد و

درصد بود. در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد بالاترین درصد جوانه‌زنی مربوط به ژنوتیپ‌های جنوب و یوسف و کم‌ترین مقدار این صفت مربوط به ژنوتیپ آیدر بود. همچنین در این سطح دمایی، ژنوتیپ جنوب کم‌ترین کاهش (۲۹ درصد) و ژنوتیپ نیمروز بیش‌ترین کاهش (۶۱ درصد) را در جوانه‌زنی نشان دادند. کم‌ترین درصد جوانه‌زنی در بین ژنوتیپ‌ها در سطح دمایی ۵۰ درجه سانتی‌گراد مشاهده گردید. بطوریکه در این دما درصد جوانه‌زنی بین هفت تا ۲۸ درصد به ترتیب در ژنوتیپ‌های آیدر و یوسف متغیر بود و ژنوتیپ آیدر بیش‌ترین کاهش (۸۸ درصد) را نسبت به شرایط بدون تنش از خود نشان داد (جدول ۲). سرعت جوانه‌زنی دانه گرده در ژنوتیپ‌های مختلف معادل با شیب خط رگرسیون جوانه‌زنی هر ژنوتیپ در دماهای مختلف بود. نتایج تجزیه رگرسیون نشان داد، سرعت جوانه‌زنی دانه گرده با افزایش دما در تمامی ژنوتیپ‌ها کاهش یافت (جدول ۲). در این میان ژنوتیپ‌های جنوب و زهاک، کم‌ترین سرعت و ژنوتیپ ایذه، بیشترین سرعت کاهش در جوانه‌زنی دانه گرده را نشان دادند

افزایش دما باعث کاهش شدید و معنی‌دار ($P \leq 0.01$) جوانه‌زنی دانه گرده شد. بطوری‌که در دمای ۵۰ درجه سانتی‌گراد این کاهش به طور متوسط، ۷۲ درصد برآورد گردید. ژنوتیپ‌ها، واکنش متفاوتی در پاسخ به دماهای مختلف نشان دادند (جدول ۲). با افزایش دما، جوانه‌زنی و طول لوله گرده همه ژنوتیپ‌ها به شدت کاهش یافت. درصد جوانه‌زنی دانه گرده در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد، بین ۵۴ تا ۷۳/۳ درصد به ترتیب در ژنوتیپ‌های یوسف و آیدر متغیر بود؛ میانگین درصد جوانه‌زنی در این دما ۶۳/۴۷ گزارش گردید. در دمای ۳۰ درجه سانتی‌گراد، ژنوتیپ یوسف بالاترین و ژنوتیپ آیدر، کم‌ترین درصد جوانه‌زنی را به خود اختصاص دادند. در این سطح دمایی جوانه‌زنی ژنوتیپ‌ها در مقایسه با شرایط بدون تنش کاهش یافت که در این بین ژنوتیپ‌های ماهور، یوسف و ایذه کم‌ترین کاهش (۱۱ درصد) و ژنوتیپ آیدر بیش‌ترین کاهش (۲۸ درصد) را داشتند. در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد، بالاترین درصد جوانه‌زنی مربوط به ژنوتیپ یوسف با میانگین ۵۴/۷ درصد و کم‌ترین آن مربوط به ژنوتیپ آیدر، با میانگین ۳۰/۷

جدول ۲- تأثیر دماهای مختلف بر درصد جوانه‌زنی دانه گرده ۱۰ ژنوتیپ جو و معادله رگرسیون برآورد شده برای هر ژنوتیپ

Table 2. Effects of different temperatures on the percentage of pollen germination in 10 barley genotypes and regression equation for each genotype

Genotypes	Germination percentage					Regression equations		
	25 ⁰ c	30 ⁰ c	35 ⁰ c	40 ⁰ c	50 ⁰ c	a	b	R ²
Mahour	62 cd	55.3 bcd	44.7 c	36.7 c	18 cd	106.95	-1.77	0.98
Yousef	73.3 a	65.3 a	54.7 a	42.7 ab	28 a	124.45	-2.22	0.94
Reyhan 03	66 b	54.7 cd	50.7 b	43.3 ab	23.3 b	105.61	-1.62	0.96
Izeh	66.7 b	58.7 b	50 b	bc 40	24.7 ab	128.99	-2.34	0.97
Nimrooz	60 d	52 c	36.7 d	23.3 e	12.7 e	106.36	-1.91	0.95
Jounob	64 bcd	56 bc	50.7 b	45.3 a	25.3 ab	100.14	-1.45	0.96
Zehak	61.3 d	54 cd	51.3 ab	37.3 c	25.3 ab	98.99	-1.47	0.94
Abidar	e 54	38.7 f	30.7 e	22.7 e	6.7 f	89.21	-1.66	0.98
Nosrat	62 cd	c 50	44 c	30.7 d	19.3 c	102.76	-1.71	0.97
Khoram	65.3/ bc	50 c	44.7 c	36.7 c	15.3 de	110.7	-1.90	0.98

میانگین‌های با حرف مشترک بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی دار نیستند.

معادلات رگرسیون بر اساس مدل خطی $y=a+bx$ برآورد گردیده‌اند.

R² بیانگر ضریب تبیین می‌باشد.

Means followed by the same letter are not significantly different ($P = 0.05$), according to Duncan multiple range Test.

The regression equations are estimated based on this model $y=a+bx$

R² means the coefficient of determination

ژنوتیپ‌های یوسف و آبیدر، متغیر بود. در سطح دمایی ۳۰، ۳۵ و ۴۰ درجه سانتی‌گراد ژنوتیپ یوسف و در سطح دمایی ۵۰ درجه سانتی‌گراد ژنوتیپ‌های جنوب و یوسف بیش‌ترین طول لوله‌گرده را به خود اختصاص دادند. مشابه با نتایج جوانه‌زنی، کم‌ترین طول لوله‌گرده در بالاترین سطح دمایی (۵۰ درجه سانتی‌گراد) مشاهده شد. در این دما، ژنوتیپ آبیدر کم‌ترین طول لوله‌گرده را به خود اختصاص داد (جدول ۳). سرعت افزایش طول لوله‌گرده نیز بر اساس ضرایب رگرسیون طول لوله‌گرده هر ژنوتیپ در مقابل دماهای مختلف برآورد و در جدول ۳ ارائه گردیده است. آنچه که بر اساس نتایج حاصل مشخص است، کلیه ضرایب رگرسیون منفی بوده که بیانگر کاهش سرعت افزایش طول لوله‌گرده در تمامی ژنوتیپ‌ها با افزایش دما می‌باشد. در این بین رقم زهک و جنوب کمترین سرعت کاهش و رقم یوسف بیشترین سرعت کاهش در افزایش طول لوله‌گرده را نشان دادند. در خصوص این صفت نیز بنظر می‌رسد که ارزیابی ژنوتیپ‌ها بر اساس میزان افزایش طول لوله‌گرده، دقیقتر از ارزیابی ژنوتیپ‌ها بر اساس سرعت افزایش طول لوله‌گرده باشد.

. نکته قابل توجه اینکه، ژنوتیپ یوسف علی‌رغم داشتن بیشینه درصد جوانه‌زنی دانه‌گرده در تمامی تیمارهای دمایی، کاهش شدیدی در سرعت جوانه‌زنی نسبت به ژنوتیپ‌های دیگر از خود نشان داد. با توجه به اختلاف معنی‌دار درصد جوانه‌زنی این ژنوتیپ در شرایط بدون تنش (۲۵ درجه سانتی‌گراد) نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها، کاهش بیشتر در سرعت جوانه‌زنی این ژنوتیپ در شرایط تنش حرارتی تا حد زیادی قابل توجیه است. نتایج بدست آمده نشان می‌دهند که در مقایسه درصد و سرعت جوانه‌زنی دانه‌گرده در دماهای مختلف، درصد جوانه‌زنی معیار دقیقتری در ارزیابی ژنوتیپ‌های متحمل به گرما می‌باشد. با افزایش دما، طول لوله‌گرده در ارقام به‌طور معنی‌داری ($P \leq 0.01$) کاهش یافت. بطوریکه در دمای ۵۰ درجه سانتی‌گراد، این کاهش به‌طور متوسط ۶۰ درصد برآورد گردید. بیش‌ترین طول لوله‌گرده برای تمامی ارقام در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد (دمای طبیعی)، مشاهده شد (جدول ۳). هرچند طول لوله‌گرده به شدت تحت تأثیر دماهای مختلف قرار گرفت ولی ارقام پاسخ‌های متفاوتی را در مورد این صفت نشان دادند. در سطح دمایی ۲۵ درجه سانتی‌گراد طول لوله‌گرده بین ۲۲۴ تا ۱۳۰ میکرومتر به‌ترتیب در

جدول ۳- تأثیر دماهای مختلف بر طول لوله‌گرده ۱۰ ژنوتیپ جو و معادله رگرسیون برآورد شده برای هر ژنوتیپ

Table 3 Effects of different temperatures on pollen tube length in 10 barley genotypes and regression equation for each genotype

Genotypes	Pollen tube length (μm)					Regression equations		
	25 ⁰ c	30 ⁰ c	35 ⁰ c	40 ⁰ c	50 ⁰ c	a	b	R ²
Mahour	165 c	134 de	109 cde	70 e	62 bc	29.10	-0.47	0.89
Yousef	224 a	182 a	139 a	105 a	83 a	40.34	-0.71	0.93
Reyhan 03	158 cd	144 c	117 bc	101 ab	85 a	25.53	-0.34	0.90
Izeh	211 b	171 b	116 bc	102 ab	67 b	38.98	-0.69	0.92
Nimrooz	160 cd	109 fg	105 de	95 bc	53 c	24.75	-0.35	0.84
Jounob	162 c	138 cd	114 bcd	103 ab	90 a	24.89	-0.32	0.89
Zehak	151 d	117 f	101 e	91 c	81 a	22.48	-0.29	0.78
Abidar	130 f	101 g	91 f	80 d	29 d	24.7	-0.42	0.95
Nosrat	136 ef	128 e	116 bc	94 bc	61 bc	24.19	-0.34	0.97
Khoram	141 e	133 de	121 b	89 cd	60 bc	27.11	-0.42	0.96

میانگین‌های دارای حرف مشترک بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند. معادلات رگرسیون بر اساس مدل خطی $y=a+bx$ برآورد گردیده‌اند. R² بیانگر ضریب تبیین می‌باشد.

Means followed by the same letter are not significantly different ($P = 0.05$), according to Duncan multiple range Test.

The regression equations are estimated based on this model $y=a+bx$.

R² means the coefficient of determination.

آبیدر بیش‌ترین حساسیت را به تنش داشتند (جدول ۴). ژنوتیپ‌های جنوب و ریحان ۰۳، در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد کم‌ترین و ژنوتیپ نیمروز بیش‌ترین حساسیت به تنش را دارا بودند (جدول ۴). در دمای ۵۰ درجه سانتی‌گراد ژنوتیپ‌های زهک و جنوب کم‌ترین و ژنوتیپ آبیدر بیش‌ترین حساسیت را به تنش دمایی داشتند (جدول ۴). از نظر شاخص HSI طول لوله گرده (جدول ۴)، ژنوتیپ‌های خرم و نصرت در دمای ۳۰ درجه سانتی‌گراد، کم‌ترین و ژنوتیپ نیمروز بیش‌ترین حساسیت را به تنش گرما داشتند. در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد ژنوتیپ‌های خرم و نصرت کم‌ترین و ژنوتیپ ایزه بیش‌ترین حساسیت به تنش را داشتند. ژنوتیپ نصرت کم‌ترین و ژنوتیپ ماهور بیش‌ترین حساسیت به تنش را در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد نشان دادند. در دمای ۵۰ درجه سانتی‌گراد ژنوتیپ‌های جنوب و ریحان ۰۳ کم‌ترین و ژنوتیپ آبیدر بیش‌ترین حساسیت را به تنش گرما داشتند (جدول ۴). از نظر شاخص HSI، با توجه به این که ژنوتیپ‌های جنوب و زهک در ارتباط با جوانه‌زنی و ژنوتیپ‌های نصرت و خرم در ارتباط با رشد لوله گرده، در اکثر دماها کم‌ترین حساسیت به تنش گرما را داشتند، جزو ژنوتیپ‌های متحمل بوده و ژنوتیپ‌های آبیدر و نیمروز نیز با توجه به حساسیت بالا به تنش، به‌ترتیب ژنوتیپ‌های حساسی از نظر جوانه‌زنی و طول لوله‌گرده تشخیص داده شدند.

شاخص پاسخ به تنش ترکیبی^۱ (CSRI)

این شاخص، شاخصی بسیار مناسب در تعیین حساسیت ژنوتیپ‌های مختلف در برابر گرما به حساب می‌آید. در این شاخص، ترکیب اثرات دمای بالا بر روی جوانه‌زنی و طول لوله گرده در ارزیابی ژنوتیپ‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرد. در این مطالعه تمامی ژنوتیپ‌ها دارای CSRI منفی بوده که نشان‌دهنده اثرات منفی دما بر روی جوانه‌زنی و رشد لوله گرده بود (جدول ۵). هرچند اثر تنش برای تمام ژنوتیپ‌ها در یک جهت بود، اما ژنوتیپ‌ها در میزان پاسخ به تنش متفاوت عمل کردند،

به هر حال، در این مطالعه تفاوت معنی‌داری در عملکرد دانه گرده از نظر جوانه‌زنی و رشد لوله گرده در شرایط آزمایشگاهی در بین ژنوتیپ‌های مختلف در تیمارهای دمایی متفاوت، وجود داشت. Acar & kakani (2010)، در بررسی اثر رژیم‌های دمایی مختلف روی جوانه‌زنی ژنوتیپ‌های پسته در شرایط آزمایشگاهی، اظهار نمودند که تمامی ژنوتیپ‌ها در دماهای بالا نسبت به شرایط مطلوب، کاهش جوانه‌زنی دانه گرده را نشان دادند. در تحقیقی دیگر، در ارتباط با تأثیر دماهای بالا بر جوانه‌زنی دانه گرده و طول لوله گرده نخود در شرایط آزمایشگاهی، مشاهده شد که افزایش دما باعث کاهش درصد جوانه‌زنی گرده و طول لوله گرده‌ژنوتیپ‌ها گردید (Devasirvatham *et al.*, 2013). علاوه بر این، کاهش درصد جوانه‌زنی و کاهش رشد لوله گرده در طی تنش گرما، در گیاه فلفل نیز گزارش شده است (Daneshmand *et al.*, 2010). در این تحقیق، ژنوتیپ‌های مختلف پاسخ متفاوتی را از نظر خصوصیات دانه گرده، به تیمارهای دمایی نشان دادند که نشان‌دهنده این است که ژنوتیپ‌ها سطوح مختلفی از تحمل را دارا می‌باشند. از میان کل ژنوتیپ‌ها، ارقام یوسف و جنوب بیشترین درصد جوانه‌زنی و افزایش طول لوله گرده را در دماهای مختلف نشان دادند و این بیانگر تحمل بیشتر این ژنوتیپ‌ها به گرما بوده و در مقابل ژنوتیپ آبیدر که یک رقم اصلاح شده برای کشت در مناطق سردسیر می‌باشد، کمترین درصد جوانه‌زنی و طول لوله گرده را در بین تمامی ژنوتیپ‌ها نشان دادند.

مقایسه درصد جوانه‌زنی و طول لوله گرده

ژنوتیپ‌های جو بر اساس شاخص HSI

از نظر شاخص حساسیت به تنش جوانه‌زنی گرده، در دمای ۳۰ درجه سانتی‌گراد ژنوتیپ‌های ماهور و یوسف کم‌ترین و ژنوتیپ آبیدر بیش‌ترین حساسیت به تنش را داشتند (جدول ۴). در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد، ژنوتیپ‌های زهک و بعد از آن جنوب کم‌ترین و ژنوتیپ

جدول ۴- مقایسه درصد جوانه‌زنی و طول لوله‌گرده ژنوتیپ‌های جو بر اساس شاخص HSI.

Table 4. The comparison the germination percentage and pollen tube length of different barley genotypes using HSI

Genotypes	HSI								\overline{HSI}	
	30 ⁰ c		35 ⁰ c		40 ⁰ c		50 ⁰ c			
	PTL	%PG	PTL	%PG	PTL	%PG	PTL	%PG	PTL	%PG
Mahour	1.10	0.68	1.09	1.00	1.34	0.94	1.06	1.03	1.15	0.91
Yousef	1.08	0.69	1.22	0.90	1.23	0.96	1.06	0.90	1.15	0.87
Reyhan 03	0.51	1.09	0.83	0.83	0.83	0.79	0.78	0.94	0.74	0.91
Izeh	1.08	0.76	1.45	0.90	1.19	0.92	1.16	0.92	1.22	0.87
Nimrooz	1.87	0.85	1.10	1.40	0.94	1.41	1.13	1.15	1.26	1.20
Jounob	0.88	0.79	0.96	0.75	0.85	0.67	0.76	0.88	0.86	0.77
Zehak	1.31	0.76	1.06	0.59	0.92	0.90	0.78	0.85	1.02	0.77
Abidar	1.31	1.80	0.96	1.55	0.89	1.33	1.32	1.28	1.12	1.49
Nosrat	0.36	1.23	0.48	1.04	0.70	1.16	0.93	1.00	0.62	1.19
Khoram	0.33	1.49	0.46	1.14	0.86	1.01	0.97	1.11	0.66	1.19

و ماهور به‌عنوان ژنوتیپ‌های نیمه‌حساس و ژنوتیپ‌های نیمروز و آبیدر به‌عنوان ژنوتیپ‌های حساس معرفی شدند (جدول ۵). هر چند که منابع چندانی در استفاده از شاخص CSRI در گروه بندی ژنوتیپ‌های جو در دست نیست، ولی در پژوهشی دیگر، بر اساس CSRI چهار ژنوتیپ زیتون، به دو گروه متحمل و نیمه حساس تقسیم بندی شدند (Koubouris *et al.*, 2009).

بطوریکه، بر اساس TSRI (مجموع CSRI در تمامی تیمارهای دمایی) ژنوتیپ‌ها به سه گروه متحمل ($> \min \text{TSRI} + 2 \text{ S.D}$)، نیمه حساس ($> \min \text{TSRI} + 1 \text{ S.D}$ and $< \min \text{TSRI} + 2 \text{ S.D}$) و حساس ($< \min \text{TSRI} + 1 \text{ S.D}$) تقسیم شدند. بر این اساس ژنوتیپ‌های جنوب، ریحان ۰۳، زهک و نصرت و خرم به‌عنوان ژنوتیپ‌های متحمل؛ ژنوتیپ‌های یوسف، ایزه

جدول ۵- شاخص پاسخ به تنش ترکیبی برای جوانه‌زنی و طول لوله‌گرده در ۱۰ ژنوتیپ جو در سطوح مختلف دمایی (۳۰، ۳۵، ۴۰، ۵۰ درجه سانتی‌گراد) در مقایسه با شرایط بدون تنش (۲۵ درجه سانتی‌گراد). (اعداد داخل پرانتز رتبه‌بندی ژنوتیپ‌ها را در هر شرایط دمایی نشان می‌دهند).

Table 5. Cumulative stress response index for germination percentage and pollen tube length in 10 barley genotypes at different temperature (30⁰c, 35⁰c, 40⁰c, 50⁰c) compared to non-stress condition (25⁰c). (Data in the parentheses show the genotype rankings (GR) in each thermal treatment).

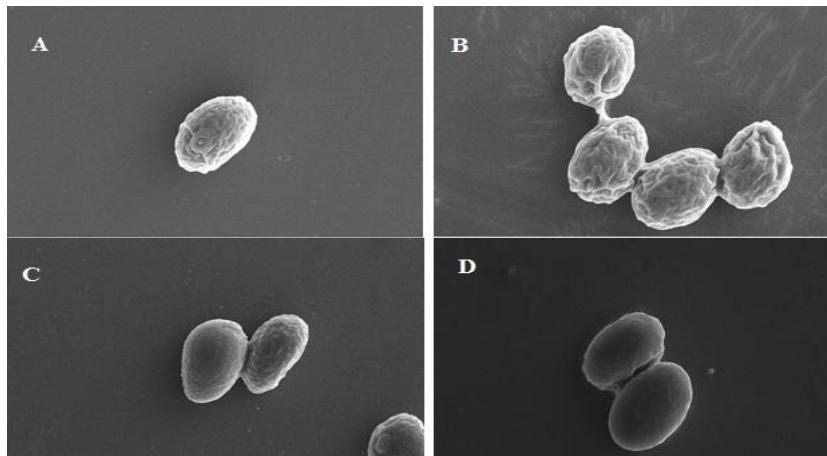
Genotypes	Treatments									
	30 ⁰ c		35 ⁰ c		40 ⁰ c		50 ⁰ c		GR	TSRI
	GR	CSRI	GR	CSRI	GR	CSRI	GR	CSRI		
Mahour	(9)	-30	(6)	-62	(9)	-98	(7)	-134	(8)	-324
Yousef	(5)	-29	(7)	-63	(7)	-95	(5)	-124	(6)	-311
Reyhan 03	(2)	-26	(4)	-49	(2)	-70	(3)	-110	(2)	-255
Izeh	(7)	-31	(8)	-70	(6)	-91	(6)	-131	(7)	-323
Nimrooz	(9)	-45	(9)	-73	(10)	-101	(9)	-145	(9)	-364
Jounob	(3)	-28	(5)	-51	(1)	-66	(1)	-105	(1)	-250
Zehak	(8)	-34	(3)	-48	(3)	-78	(2)	-105	(3)	-265
Abidar	(10)	-51	(10)	-73	(8)	-96	(10)	-165	(10)	-385
Nosrat	(1)	-25	(10)	-44	(4)	-81	(4)	-124	(4)	-274
Khoram	(4)	-29	(2)	-46	(5)	-81	(8)	-134	(5)	-290

شده است. نتایج نشان داد که وقوع تنش گرما باعث ایجاد ناهنجاری مورفولوژیک در دانه‌های گرده شد. دانه‌های گرده در شرایط بدون تنش دارای ساختار کروی و منظمی بودند که در سطح آگزین آنها تزئیناتی به شکل برآمدگی و چین‌خوردگی‌هایی وجود داشت، اما با اعمال تنش گرما، دانه‌های گرده ساختار منظم و خاص خود را از دست داده و تعداد برآمدگی‌ها و چین‌خوردگی‌های آنها، کاهش یافت. بطوریکه در دماهای شدید تزئینات سطح آگزین دانه‌های گرده از بین رفته و شکل ظاهری آنها کاملاً با شرایط بدون تنش متفاوت بود (شکل ۲؛ A, B, C, D).

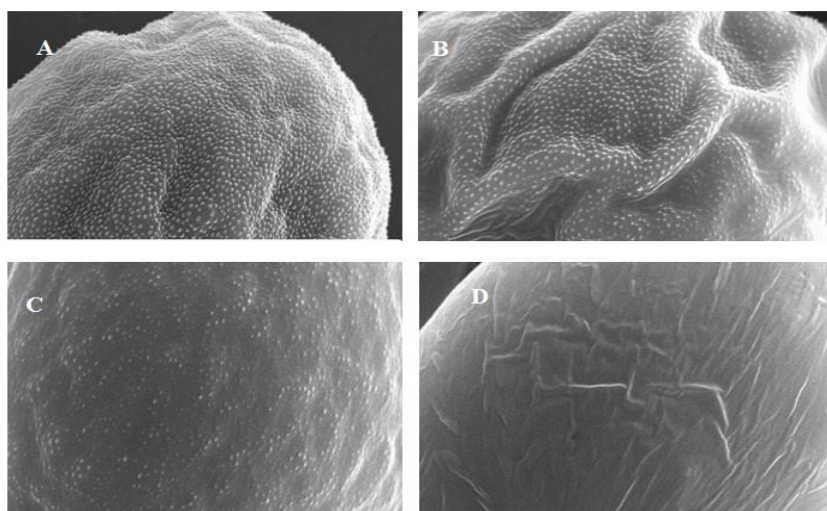
براساس TSRI، شش ژنوتیپ سویا به سه گروه متحمل، نیمه حساس و حساس به گرما تقسیم بندی شدند و تفاوت بین ژنوتیپ‌ها به متفاوت بودن سازگاری و مکانسیم تحمل ژنوتیپ‌های مختلف به دماهای بالا منسوب گردید (Koti *et al.*, 2005).

مورفولوژی دانه گرده

تصاویر گرفته‌شده توسط میکروسکوپ الکترونی نگاره از دانه‌های گرده ژنوتیپ‌های مختلف، تغییر در لایه آگزین دانه گرده را در تمامی ژنوتیپ‌ها نشان داد. به عنوان نمونه تصاویر ژنوتیپ نصرت تحت شرایط بدون تنش (۲۵ درجه سانتی‌گراد) و دماهای بالا (۳۰، ۴۰ و ۵۰ درجه سانتی‌گراد) در شکل ۱ نشان داده



شکل ۱- تصاویر میکروسکوپ الکترونی نگاره از دانه‌های گرده ژنوتیپ نصرت در تیمارهای دمایی ۲۵ (A)، ۳۰ (B)، ۴۰ (C)، ۵۰ (D) درجه سانتی‌گراد.
Figure 1. Scanning electron microscope images of pollen grains for Nosrat genotype under thermal treatments, 25⁰c (A), 30⁰c (B), 40⁰c (C), 50⁰c (D)



شکل ۲- تصاویر میکروسکوپ الکترونی نگاره از سطح آگزین دانه‌های گرده ژنوتیپ نصرت در تیمارهای دمایی ۲۵ (A)، ۳۰ (B)، ۴۰ (C)، ۵۰ (D) درجه سانتی‌گراد.

Figure 2. Scanning electron microscope images of pollen grains axin surface for Nosrat genotype under thermal treatments, 25⁰c (A), 30⁰c (B), 40⁰c (C), 50⁰c (D)

گرده و کوتاه شدن طول لوله گرده به خصوص در ژنوتیپ‌های حساس شود (Koti *et al.*, 2005).

تعداد دانه گرده

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان-دهنده معنی‌دار بودن تفاوت بین ژنوتیپ‌ها، محیط‌ها (تاریخ کاشت‌ها) و برهم‌کنش محیط و ژنوتیپ برای صفت تعداد دانه‌گرده در هر سنبله بود (جدول ۶).

مشاهدات میکروسکوپ الکترونی در این مطالعه نشان داد، که مورفولوژی دانه گرده در معرض دماهای بالا تحت تأثیر قرار گرفته بطوری که دانه گرده‌ای که در شرایط بدون تنش، دارای ساختار کروی و منظم و دارای تزئینات خاصی در سطح‌گزین بود، در دماهای بالا ساختار و تزئینات‌گزین آن تحت تأثیر قرار گرفت. بر اساس مطالعات صورت گرفته اختلالات مورفولوژی مشاهده شده در دانه گرده در اثر تغییرات آب و هوایی مثل تنش گرما می‌تواند منجر به جوانه‌زنی ضعیف

جدول ۶- تجزیه واریانس مرکب تعداد دانه گرده در هر سنبله در دو تاریخ کشت مختلف

Table 6. Combined analysis of variance for the number. of pollen grain per spike on two different sowing dates

S.O.V.	df	number of pollen grain per spike
(Sowing date) (E) Environment	1	77724**
Block (Environment)	4	132.5*
Genotype (G)	9	2566**
G×E	9	1698**
Error	36	43
CV (%)		17.1

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

* and **: Significant at 5% and 1% probability levels, respectively

حال توسعه قبل از گرده‌افشانی و کاهش در کل قندهای محلول دانه‌های گرده بالغ گزارش شده است (Pressman *et al.*, 2002; Firon *et al.*, 2006).

عملکرد و اجزای عملکرد

نتایج تجزیه واریانس مرکب برای صفات تعداد سنبلیچه در سنبله، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و شاخص برداشت و عملکرد دانه، اختلاف معنی‌داری ($P < 0.01$) در هر دو شرایط محیطی (بدون تنش و تنش گرما)، ژنوتیپ‌ها و هم‌چنین برهم‌کنش ژنوتیپ و شرایط محیطی نشان داد، که بیانگر پاسخ متفاوت ارقام به تغییرات دمایی بود (جدول ۸). تنش گرما منجر به کاهش معنی‌دار تمامی صفات در سطح یک و پنج درصد شد. در بین صفات مرتبط با عملکرد، تنش گرما بیش‌ترین تأثیر را بر دو صفت تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبلیچه در سنبله (به ترتیب ۵۲ درصد و ۳۱ درصد کاهش) داشت. این در حالی است که صفات شاخص برداشت و وزن هزار دانه کمترین تأثیر

برهم‌کنش شرایط محیطی و ژنوتیپ در مورد این صفت نیز معنی‌دار ($P \leq 0.01$) بود که نشان‌دهنده واکنش متفاوت ژنوتیپ‌ها در برابر شرایط محیطی یا به عبارتی تنش گرما بود. در شرایط بدون تنش، ژنوتیپ یوسف بیش‌ترین تعداد دانه گرده در سنبله را به خود اختصاص داد و در شرایط تنش، ژنوتیپ‌های یوسف و جنوب بیش‌ترین و ژنوتیپ‌های نصرت و آبیدر و خرم کم‌ترین تعداد دانه‌گرده در هر سنبله را دارا بودند (جدول ۷).

پدیده پیچیده نمو گرده به یک سری سوخت و سازهای هماهنگ و تغییرات ساختاری وابسته است. اختلال در مسیرهای متابولیک مهم مثل سوخت و ساز قند و یا اختلال در لایه‌های سلولی ویژه در اثر تنش، می‌تواند تأثیر نامطلوبی بر توسعه دانه‌های گرده داشته باشد (Jäger *et al.*, 2008). کاهش تعداد دانه‌گرده در هر گل و کاهش زنده‌مانی و جوانه‌زنی دانه‌گرده در گوجه‌فرنگی‌های کشت شده تحت دماهای بالا، به دلیل کاهش قابل توجه میزان نشاسته دانه‌های گرده در

جدول ۷- میانگین تعداد دانه گرده در سنبله ($\times 10^4$) برای ژنوتیپ‌های جو در شرایط بدون تنش (S_1) و تنش (S_2).

Table 7. Mean comparison for the number of pollen grain per spike ($\times 10^4$) in barley genotypes under non-stress (S_1) and stress (S_2) conditions.

Genotype	Number of pollen grain per spike	
	S_1	S_2
Mahour	[†] 40.44 gh	8.13 abc
Yousef	139.33 a	14.77 a
Reyhan 03	83.78 c	9.77 abc
Izeh	84.38 c	5.45 bc
Nimrooz	34.17 h	4.75 bc
Jounob	95.25 b	13.58 ab
Zehak	53.66 e	5.2 bc
Abidar	44.13 fg	3.42 c
Nosrat	65.69 d	3.07 c
Khoram	52 ef	4.3 c
Mean	69.58	7.24

میانگین‌های دارای حرف مشترک با استفاده از آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی دار نیستند.

The means followed by the same letter for each trait are not significantly different ($P \leq 0.05$), according to Duncan Test.

جدول ۸- تجزیه واریانس مرکب مربوط به صفات عملکرد و اجزای عملکرد در دو تاریخ کشت مختلف

for yield and yield components on two different sowing dates analysis of variance Table 8. Combined

S.O.V.	df	Number of Spikelet per spike	Number of grain per spike	1000- grain weight	Harvest index	Grain yield
Environment (Sowing date) (E)	1	474**	2324**	156.82**	122**	54.62**
Block (Environment)	4	3.52	40.08	2.25	10.2	0.16
Genotype (G)	9	62**	634**	21.59**	270**	4.93**
G×E	9	8.14*	58.27*	4.46**	20.88**	0.86**
Error	36	3.98	27.53	0.91	6.9	0.18
CV (%)		13.12	18.19	2.24	7	12.1

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

* and **: Significant at 5% and 1% probability levels, respectively

کاهش کم‌تر وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله و سایر صفات مرتبط با عملکرد دانه تحت شرایط تنش مواجهه بوده، و هردو ژنوتیپ، عملکرد خوبی در هر دو شرایط محیطی (بدون تنش و تنش) از خود نشان دادند (جدول ۹).

(۷ درصد کاهش) را از تنش گرما پذیرفتند. در نهایت تأثیر تنش گرما بر این صفات باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه (۴۲ درصد) در ژنوتیپ‌ها گردید (جدول ۹) با افزایش شاخص برداشت در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در اثر اعمال تنش گرما، ژنوتیپ ریحان ۰۳، کاهش کم‌تری در تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه داشته و هم‌چنین ژنوتیپ جنوب نیز با

جدول ۹- مقایسه میانگین صفات عملکرد و اجزای عملکرد برای ژنوتیپ‌های جو در شرایط بدون تنش (S₁) و شرایط تنش (S₂).
Table 9. Mean comparison for grain yield and yield components in barley genotypes under non-stress (S₁) and stress (S₂) conditions.

Genotype	No. spikelet per spike		Number of grain per spike		1000- grain weight (gr)		Harvest index (%)		Grain yield (t ha ⁻¹)	
	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂
Mahour	23.6 a	14.3 ab	23.23 c	14.2 b	43.2 c	41.43 ab	40.83 ab	38.53bc	7.7 ab	2.5 bcd
Yousef	16.07 b	11.2 bc	47.73 ab	32.67 a	46.77 a	41.5 ab	43.31 a	44.4 a	5.4 a	2.6 bcd
Reyhan 03	13.77 b	8.8 c	38.4 b	25.17 a	45.87 ab	42.17 a	42.23 ab	42.91 ab	5.3 a	3.4 a
Izeh	15.10 b	10.23 c	44.53 ab	29.67 a	44.3 bc	41.27 ab	38.2 bc	39.8 abc	4.8 ab	2.3 cd
Nimrooz	23.2 a	16.3 a	22.30 c	16.20 b	44.6 bc	41.93 ab	36.51 c	35.76 cd	3.3 c	2.2 d
Jounob	17.6 b	11.47 bc	51.02 c	27.53 a	39.8 d	38.8 dc	42.37 a	39.57 abc	5.2 a	3.4 a
Zehak	15.3 b	10.3 c	43.77 ab	29.73 a	45.63 ab	41.77 ab	43.13 a	37.6 bcd	5.01 a	2.9 abc
Abidar	15.8 b	15.47 c	14.83 c	12.67 b	39.5 d	38.03 d	24.05 d	15.77 e	1.7 d	0.98 e
Nosrat	16.33 b	9.6 c	43.13 ab	24.73 a	44.47 bc	41.5 ab	40.85 ab	32.02 d	5.3 a	2.4 bcd
Khoram	23.5 a	16.37 a	21.70 c	13.6 b	46.73 a	40.13 bc	39.72 abc	36.41 cd	4.04 bc	3.05 ab
Mean	19.93 a	12.4 b	35.07 c	22.62 b	44.1 a	40.9 b	39.12 a	36.27 d	4.5 a	2.6 b

برای هر صفت میانگین‌های دارای حرف مشترک با استفاده از آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی دار نیستند.
Means followed by the same letter for each trait are not significantly different (P = 0.05), according to Duncan Test.

تنش گرما می‌باشد. این صفت می‌تواند در شرایط آزمایشگاهی و با اعمال تیمارهای دمایی مختلف با دقت و سرعت در غربالگری تحمل به گرما ژنوتیپ‌های جو بکار گرفته شود. کلیه ژنوتیپ‌های جو مورد مطالعه در این تحقیق تحت تأثیر تنش دمای بالا قرار گرفتند و ویژگی‌های مربوط به دانه‌گرده در آنها کاهش یافت. نتایج نشان داد که حساسیت مراحل زایشی گیاه جو به تنش گرما زیاد بوده و این حساسیت اغلب در عملکرد محصول نمایان گردید. البته ژنوتیپ‌های مختلف جو پاسخ متفاوتی در برابر تنش گرما از خود نشان داده و کاهش متفاوتی در عملکرد و اجزای عملکرد داشتند و در نهایت، ژنوتیپ‌های جنوب و ریحان ۰۳ توانستند از نظر تحمل گرما در اکثر صفات بررسی شده (از نظر ویژگی‌های دانه‌گرده و اجزای عملکرد)، نتایج خوبی را از خود نشان داده و در مواجهه با تنش گرما عملکرد خود را به شکل مطلوب حفظ کنند. این ارقام می‌توانند علاوه بر کشت در مناطق گرم، والدین خوبی جهت بکارگیری در برنامه‌های تلاقی تولید ارقام جو متحمل به گرما باشند. بعلاوه براساس یافته‌های این پژوهش، مطالعه دانه‌گرده اطلاعات مفیدی برای تسهیل و تسریع در غربالگری ژنوتیپ‌های متحمل به گرما و شناسایی مکانیزیم‌های افزایش تحمل به گرما در برنامه‌های به نژادی مناطق گرم فراهم می‌سازد.

دما یکی از مهم‌ترین فاکتورهای محیطی تأثیر گذار بر روی مراحل زایشی گیاه بخصوص در مرحله گرده افشانی است (Kakani *et al.*, 2005). در این مرحله تنش دمای بالا می‌تواند بر رشد و توسعه گرده تأثیر بگذارد، که توسعه ضعیف و هم‌چنین اختلال در گرده‌ها همچنین می‌تواند منجر به کاهش باروری سنبلیچه‌ها شود (Zinn *et al.*, 2010). که این به نوبه خود می‌تواند به دانه‌بندی و توسعه دانه آسیب برساند.

نتیجه‌گیری کلی

یکی از مهم‌ترین فاکتورهای محیطی که می‌تواند کارکرد دانه‌گرده را تحت تأثیر قرار دهد، تنش گرما از مرحله گرده‌افشانی تا باروری گیاه است. دمای بیش از دمای نرمال بر جوانه‌زنی گرده و رشد لوله‌گرده، تأثیر گذاشته و کارکرد آن را در تشکیل دانه کاهش می‌دهد. در این پژوهش، نتایج تأثیر گرما بر اندام زایشی نر نشان داد که دماهای بالا باعث کاهش معنی‌دار جوانه‌زنی، رشد لوله‌گرده، و تعداد دانه‌گرده در گیاه جو می‌شود. مطالعه لایه‌گزین دانه‌گرده با استفاده از میکروسکوپ الکترونی نشان داد که این لایه تحت تأثیر گرما فرم نرمال خود را از دست داده و قطعاً جوانه‌زنی و رشد لوله‌گرده را متأثر می‌سازد. نتایج آزمایشات انجام شده نشان داد که صفت جوانه‌زنی دانه‌گرده، صفتی دقیق و قابل اطمینان در ارزیابی میزان تحمل ژنوتیپ‌های جو به

REFERENCES

1. Abiko, M., Akibayashi, K., Sakata, T., Kimura, M., Kihara, M., Itoh, K. & Higashitani, A. (2005). High-temperature induction of male sterility during barley (*Hordeum vulgare* L.) anther development is mediated by transcriptional inhibition. *Sexual Plant Reproduction*, 18(2), 91-100.
2. Acar, I., & Kakani, V. G. (2010). The effects of temperature on in vitro pollen germination and pollen tube growth of *Pistacia* spp. *Scientia Horticulture*, 125(4), 569-572.
3. Ayeneh, A., Van Ginkel, M., Reynolds, M. P. & Ammar, K. (2002). Comparison of a leaf, spike, peduncle and canopy temperature depression in wheat under heat stress. *Field Crops Research*, 79(2), 173-184.
4. Dai, Q., Shaobing, P., Chavez, A. Q. & Vergara, B. S. (1994). Intraspecific responses of 188 rice cultivars to enhanced UVB radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 34(4), 433-442.
5. Daneshmand, F., Manouchehri Kalantari, KH. (2010). The effect of heat stress on in-vitro pollen grain germination and pollen tube growth in *Capsicum annuum* L. *Iranian Journal of Biology*, 22(4), 636-644. (in Farsi).
6. Devasirvatham, V., Gaur, P. M., Mallikarjuna, N., Raju, T. N., Trethowan, R. M., & Tan, D. K. (2013). Reproductive biology of chickpea response to heat stress in the field is associated with the performance in controlled environments. *Field Crops Research*, 142, 9-19.
7. Distefano, G., Hedhly, A., Las Casas, G., La Malfa, S., Herrero, M. & Gentile, A. (2012). Male-female interaction and temperature variation affect pollen performance in Citrus. *Scientia Horticulturae*, 140, 1-7.
8. Firon, N., Shaked, R., Peet, M. M., Pharr, D. M., Zamski, E., Rosenfeld, K. & Pressman, E. (2006). Pollen grains of heat-tolerant tomato cultivars retain higher carbohydrate concentration under heat stress conditions. *Scientia Horticulturae*, 109(3), 212-217.
9. Ferris, R., Ellis, R. H., Wheeler, T. R., & Hadley, P. (1998). Effect of high-temperature stress at anthesis on grain yield and biomass of field-grown crops of wheat. *Annals of Botany*, 82(5), 631-639.
10. Fischer, R. A. & Maurer, R. (1978). Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Crop and Pasture Science*, 29(5), 897-912.
11. Hedhly, A. (2011). Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations. *Environmental and Experimental Botany*, 74, 9-16.
12. Hedhly, A., Hormaza, J. I., & Herrero, M. (2009). Global warming and sexual plant reproduction. *Trends in Plant Science*, 14(1), 30-36.
13. Higashitani, A. (2013). High temperature injury and auxin biosynthesis in microsporogenesis. *Frontiers in Plant Science*, 4 (47), 1-4.
14. Hormaza, J. I. & Herrero, M. (1996). Dynamics of pollen tube growth under different competition regimes. *Sexual Plant Reproduction*, 9(3), 153-160.
15. Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguer, M., van der Linden, P.J., Dai, X., Maskell, K. & Johnson, C.A. (Eds.) (2001). *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I of the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, New York, USA, 555 pp.
16. Jäger, K., Fábrián, A. & Barnabás, B. (2008). Effect of water deficit and elevated temperature on pollen development of drought sensitive and tolerant winter wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Acta Biologica Szegediensis*, 52(1), 67-71.
17. Kakani, V. G., Reddy, K. R., Koti, S., Wallace, T. P., Prasad, P. V. V., Reddy, V. R. & Zhao, D. (2005). Differences in in-vitro pollen germination and pollen tube growth of cotton cultivars in response to high temperature. *Annals of Botany*, 96(1), 59-67.
18. Koti, S., Reddy, K. R., Reddy, V. R., Kakani, V. G. & Zhao, D. (2005). Interactive effects of carbon dioxide, temperature, and ultraviolet-B radiation on soybean (*Glycine max* L.) flower and pollen morphology, pollen production, germination, and tube lengths. *Journal of Experimental Botany*, 56(412), 725-736.

19. Koubouris, G. C., Metzidakis, I. T., & Vasilakakis, M. D. (2009). Impact of temperature on olive (*Olea europaea* L.) pollen performance in relation to relative humidity and genotype. *Environmental and Experimental Botany*, 67(1), 209-214.
20. Lobell, D.B., Schlenker, W. & Costa-Roberts J. (2011). Climate trends and global crop production since 1980. *Science*, 333(6042), 616-620.
21. Modarresi, M., Mohammadi, V., Zali, A., & Mardi, M. (2010). Response of wheat yield and yield related traits to high temperature. *Cereal Research Communications*, 38(1), 23-31.
22. Nevo, E. & Shewry, P. R. (1992). Origin, evolution, population genetics and resources for breeding of wild barley, *Hordeum spontaneum*, in the Fertile Crescent. Barley: genetics, biochemistry. *Molecular Biology and Biotechnology*, pp. 19-43.
23. Omid, M., Siahpoosh, M. R., Mamghani, R. and Modarresi, M. (2014). The influence of terminal heat stress on meiosis abnormalities in pollen mother cells of wheat. *Cytologia*. 79: 49-58.
24. Oraki, A. Siahpoosh, M. R., Rahnema, A. & Lakzadeh, I. (2016). The effects of terminal heat stress on yield, yield components and some morpho-phenological traits of barley genotypes (*Hordeum vulgare* L.) in Ahvaz weather conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 47 (1), 29-40. (in Farsi)
25. Passarella, V. S., Savin, R., & Slafer, G. A. (2008). Are temperature effects on weight and quality of barley grains modified by resource availability? *Australian Journal of Agricultural Research*, 59(6), 510-516.
26. Pressman, E., Peet, M. M. & Pharr, D. M. (2002). The effect of heat stress on tomato pollen characteristics is associated with changes in carbohydrate concentration in the developing anthers. *Annals of Botany*, 90(5), 631-636.
27. Sakata, T., Yagihashi, N. & Higashitani, A. (2010). Tissue-specific auxin signaling in response to temperature fluctuation. *Plant Signaling & Behavior*, 5(11), 1510-1512.
28. Snow, A. A. & Spira, T. (1991). Pollen vigor and the potential for sexual selection in plants. *Nature*, 352, 796-797.
29. Wang, X., Cai, J., Liu, F., Jin, M., Yu, H., Jiang, D. & Cao, W. (2012). Pre-anthesis high temperature acclimation alleviates the negative effects of post-anthesis heat stress on stem stored carbohydrates remobilization and grain starch accumulation in wheat. *Journal of Cereal Science*, 55(3), 331-336.
30. Zadoks, J. C., Chang, T. T., & Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14(6), 415-421.
31. Zinn, K. E., Tunc-Ozdemir, M. & Harper, J. F. (2010). Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany*, 61 (7), 1959-1968.