



دانشگاه گیلان
دانشکده علوم کشاورزی

تحقیقات غلات

دوره پنجم / شماره اول / بهار ۱۳۹۴ (۴۵-۶۵)

اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر برخی صفات زراعی و فیزیولوژیک مرتبط با قدرت منبع در چهار ژنوتیپ گندم نان

شیوا اردلانی^۱، محسن سعیدی^۲، سعید جلالی هنرمند^۲، محمداقبال قبادی^۲ و مجید عبدلی^{۳*}

۱ و ۲- به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی، ۳- دانشجوی دکتری گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه مراغه

(تاریخ دریافت: ۹۳/۳/۲۵ - تاریخ پذیرش: ۹۳/۱۱/۶)

چکیده

بخش عمده اراضی زیر کشت گندم در مناطق خشک و نیمه خشک قرار گرفته است و از این رو، نیاز آبی گندم در تمامی مراحل رشد و نمو به طور کامل تأمین نمی‌شود. در این تحقیق، اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر عملکرد و اجزای آن، تبادلات گازی و برخی دیگر از خصوصیات فیزیولوژیک چهار رقم گندم نان بررسی شد. آزمایش به صورت گلدانی در قالب فاکتوریل با طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه طی سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ انجام شد. عوامل مورد مطالعه شامل تنش آبی در دو سطح بدون تنش و تنش خشکی در مرحله رشد زایشی (نگهداری رطوبت خاک در محدوده ۳۰ درصد ظرفیت زراعی از مرحله گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد) و ژنوتیپ شامل چهار ژنوتیپ پیشتانز، DN-11، سیوند و مرودشت بودند. نتایج نشان داد که تنش خشکی در مرحله پس از گرده‌افشانی، موجب کاهش عملکرد دانه از طریق کاهش وزن هزار دانه شد. در شرایط تنش، ژنوتیپ‌های مرودشت و DN-11 کمترین میزان عملکرد دانه را داشتند. وقوع تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق، غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه و هدایت روزنه‌ای شد، ولی راندمان مصرف آب فتوسنتزی تحت تاثیر تنش خشکی قرار نگرفت. همچنین، پیر شدن برگ‌ها سبب کاهش معنی‌دار سایر خصوصیات فیزیولوژیک شد. با توجه به نتایج به دست آمده از این تحقیق، به نظر می‌رسد کاهش سرعت فتوسنتز از طریق کاهش وزن هزار دانه، موجب کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی شده و به احتمال زیاد پیری برگ‌ها از طریق کاهش شدیدتر سرعت فتوسنتز نسبت به سرعت تعرق، موجب کاهش معنی‌دار راندمان مصرف آب در شرایط تنش خشکی شد.

واژه‌های کلیدی: تبادلات گازی، تنش آبی، تنظیم اسمزی، راندمان مصرف آب، عملکرد دانه

مقدمه

فرآیندها در رشد و تولید محسوب شده و حفظ سرعت آسیمیلاسیون کربن تحت شرایط تنش اهمیت اساسی در شکل‌گیری عملکرد دارد (Lawlor, 1995). فتوسنتز فرآیندی ضروری برای گیاه است و آب یکی از عناصر اصلی جهت انجام آن می‌باشد. فاتح و همکاران (Fateh et al., 2012) نشان دادند زمانی که پتانسیل آب خاک کاهش می‌یابد متعاقب آن سرعت فتوسنتز خالص نیز کاهش می‌یابد. در شرایط بدون تنش سرعت فتوسنتز خالص ژنوتیپ‌های حساس به خشکی بالاتر از ژنوتیپ‌های مقاوم بود، اما با اعمال تنش خشکی شیب کاهش آن در ژنوتیپ‌های حساس بیشتر بود. نتایج تحقیق زارعیان و همکاران (Zareian et al., 2013) نشان داد که فتوسنتز خالص با افزایش شدت تنش خشکی به میزان معنی‌داری کاهش یافت. کاهش سرعت فتوسنتز طی تنش خشکی در مرحله گرده‌افشانی (۸۰ درصد) بیشتر از مرحله رشد رویشی گیاه (۶۵ درصد) بود (Siddique et al., 1999). تغییر در سرعت فتوسنتز موجب صدمه به غشای سلول‌های مزوفیل، کاهش محتوای کلروفیل و آسیب به ساخت و انتقال مواد پرورده می‌شود که در نهایت افت عملکرد را در پی دارد (Abdoli and Saeidi, 2013). با توجه به موارد بیان شده، این تحقیق با هدف بررسی اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر عملکرد دانه و اجزای آن و برخی خصوصیات فیزیولوژیک مرتبط با قدرت منبع انجام شد.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه انجام شد. این منطقه در عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۷ درجه و ۹ دقیقه شرقی واقع شده و ارتفاع آن از سطح دریا ۱۳۱۹ متر است. آزمایش به صورت گلدانی در قالب فاکتوریل با طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. علت در نظر گرفتن طرح پایه بلوکی، وزش باد یک‌طرفه ناشی از پروانه کولر گلخانه بود که موجب غیریکنواختی گلخانه می‌شد. آبیاری در دو سطح شامل بدون تنش (آبیاری در تمام مراحل رشد) و تنش خشکی (کاهش آبیاری از زمان گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک) و ژنوتیپ‌های گندم نان رایج در استان کرمانشاه در چهار سطح شامل ژنوتیپ‌های مرودشت،

از بین تنش‌های غیرزیستی موثر بر گیاهان زراعی، تنش‌های کمبود آب، شوری و دما در سطح جهان گسترده‌تر بوده و به همین دلیل بیشتر مورد مطالعه قرار گرفته‌اند. اگرچه همه تنش‌ها از عوامل مهم کاهش تولید محسوب می‌شوند، ولی تنش خشکی مهمترین عامل محدود کننده تولید محصولات در سیستم‌های کشاورزی در مناطق خشک و نیمه خشک جهان به حساب می‌آید (Debaeke and Abdellah, 2004). در چنین مناطقی وقوع تنش خشکی در مراحل زایشی اجتناب‌ناپذیر است و عدم بارش و توزیع نامناسب بارندگی از علل محدود کننده عملکرد غلات زمستانه در این مناطق به شمار می‌رود. در این بین کشور ایران هم با متوسط نزولات ۲۴۰ میلی‌متر در سال در زمره مناطق خشک و نیمه خشک جهان طبقه‌بندی می‌گردد (Heidari-Sharifabad, 2008).

گندم نان (*Triticum aestivum* L.) مهمترین محصول غله‌ای جهان است (Royo et al., 2005). نان تهیه شده از گندم در ایران نیز همچون بسیاری از کشورهای جهان، مهمترین ماده غذایی روزانه مردم را تشکیل می‌دهد و نقش عمده‌ای را در تأمین انرژی و پروتئین مورد نیاز بدن به عهده دارد (Gallaghe, 1984). ژنوتیپ‌های گندم بر اساس صفات مختلف مورفولوژیک و فیزیولوژیک تحمل‌شان نسبت به خشکی متفاوت هستند. مطالعه‌ای که توسط برار و همکاران (Brar et al., 1990) انجام شد، نشان داد که شدت تنش خشکی بر تمام مراحل رشد گندم تأثیرگذار است و پاسخ گیاه به تنش، بستگی به شدت تنش و مرحله رشد گیاه دارد. فیشر و همکاران (Fischer et al., 1998) نیز نشان دادند، که اگر تنش خشکی در مرحله گرده‌افشانی یا کمی قبل از آن اتفاق افتد، تعداد دانه در سنبله کاهش می‌یابد ولی تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی، در اکثر موارد از طریق کاهش وزن هزار دانه موجب کاهش عملکرد دانه می‌شود. در این شرایط ذخایر قبل از مرحله گرده‌افشانی ساقه‌ها نقش مهمی در پرکردن دانه‌ها دارند زیرا در این شرایط فتوسنتز جاری به وسیله تنش رطوبتی دچار کاهش می‌شود (Blum, 1998). در سال‌های اخیر شناخت دقیق و کامل صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیک که سبب مقاومت به خشکی در گندم می‌شوند، مورد توجه فراوان قرار گرفته است. در میان شاخص‌های فیزیولوژیک، فتوسنتز یکی از مهمترین

$$FC = \frac{FCW - DW}{DW} \times 100 \quad (1)$$

که در آن، FCW وزن خاک در ظرفیت زراعی، DW وزن خاک خشک شده در آن است.

سپس وزن گلدان‌ها در حالت ۳۰ درصد ظرفیت زراعی با استفاده از رابطه زیر محاسبه شد:

$$A30\% = F30\% \times (FC100\% \times DW) + DW + PW + PLW \quad (2)$$

در این رابطه، A%30 وزن کل گلدان همراه با بوته در ۳۰ درصد وزنی رطوبت زراعی، F%30 مقدار درصد وزنی رطوبت مورد نیاز نسبت به ظرفیت زراعی، FC100% درصد رطوبت خاک در ظرفیت زراعی، DW وزن خاک خشک گلدان، PW وزن گلدان و PLW وزن بوته‌های هر گلدان هستند.

با استفاده از معادله بالا و وزن کردن گلدان‌ها درصد رطوبت خاک در تیمارهای تنش خشکی در حدود ۳۰ درصد ظرفیت زراعی نگهداری شد. در تیمار شاهد نیز با استفاده از همین روش درصد رطوبت خاک تا پایان دوره رشد در حدود ظرفیت زراعی نگهداری شد. پس از شروع تیمار تنش هر چند روز یک بار در تعدادی از گلدان‌های اضافی گیاهان از خاک خارج و وزن بوته‌ها محاسبه شده و میانگین وزنی آنها در معادله بالا وارد می‌شد. بدین ترتیب اضافه وزن بوته‌ها در زمان‌های مختلف پس از گرده‌افشانی در معادله بالا اعمال شد. میزان رطوبت و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی مورد نظر در جدول ۱ ارایه شده است. به منظور اندازه‌گیری سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ، هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق، راندمان مصرف آب، غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه و دمای سطح برگ از دستگاه فتوسنتز متر (LCi, Bio Scientific Ltd., Portable UK) استفاده شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها در ساعت ۱۰ الی ۱۲ صبح و در شدت نور ۱۴۰۰-۱۲۰۰ میکرومول فوتون بر متر مربع بر ثانیه انجام شد. در هر گلدان آبیاری شده و تحت تنش، با قرار دادن قسمت میانی برگ پرچم و برگ زیرین ساقه اصلی دو بوته در داخل محفظه شیشه‌ای دستگاه به مدت ۴۵ ثانیه ثبت شد. این اندازه‌گیری‌ها در دو مرحله از رشد گیاه (۱۱ و ۱۷ روز پس از اعمال تنش خشکی) انجام شد.

یادداشت برداری‌های لازم در طول فصل رشد به منظور تخمین طول دوره پرشدن دانه و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک انجام شد. به طوری که کل دوره پرشدن دانه،

پیش‌تاز، سیوند و DN-11 مورد بررسی قرار گرفتند. زمان گرده‌افشانی گیاهان طبق روش هدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2006)، تکمیل ۵۰ درصد گرده‌افشانی سنبله‌های هر ژنوتیپ به طور جداگانه لحاظ شد. بر اساس گزارش‌های موجود، ژنوتیپ‌های پیش‌تاز و سیوند بیشترین سطح زیر کاشت را در منطقه کرمانشاه داشته و ژنوتیپ DN-11 متحمل و ژنوتیپ مرودشت حساس به تنش خشکی آخر فصل رشد هستند (Abdoli and Saeidi, 2012).

بذرهای جوانه‌دار شده ژنوتیپ‌های مورد بررسی در ۲۵ اسفندماه ۱۳۹۰ در گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۲۰ سانتی‌متر و ارتفاع ۲۵ سانتی‌متر حاوی ۳ کیلوگرم خاک که شامل ترکیبی از خاک مزرعه و کود حیوانی با نسبت ۴ به ۱ بود کشت و بلافاصله آبیاری شدند. ۳۰۰ گلدان برای این آزمایش در نظر گرفته شد. در هر گلدان ۱۰ عدد بذر در عمق چهار سانتی‌متری کاشته شدند. در مرحله سه برگی و پس از اطمینان از استقرار کامل بوته‌ها، با تنک کردن بوته‌های اضافی تنها به ۵ بوته در هر گلدان اجازه رشد داده شد و علف‌های هرز نیز در این مرحله وجین شدند. در حالی که رطوبت گلدان‌ها در تیمار آبیاری کامل (بدون تنش) از طریق آبیاری منظم در محدوده ظرفیت زراعی نگهداری می‌شدند، رطوبت گلدان‌های تحت تیمار تنش خشکی، در حد ۳۰ درصد ظرفیت زراعی نگهداری شدند. بدین منظور، جهت محاسبه درصد وزنی رطوبت خاک در نقطه ظرفیت زراعی، ابتدا گلدان‌های یکدست با وزن و شکل یکسان تهیه شدند. بعد با استفاده از ترازو به صورت هم وزن با خاک پر شدند. تعدادی از گلدان‌ها به مدت ۲۴ ساعت در آب غرق شدند تا این که تمامی هوای موجود در خلل و فرج خاک آنها به وسیله آب جایگزین شوند. بعد گلدان‌ها از آب خارج شده و بعد از پوشاندن سطح آنها به وسیله فویل آلومینیومی (جهت جلوگیری از تبخیر از سطح خاک گلدان‌ها) به مدت ۴۸ ساعت روی سطوح مشبک جهت زهکشی آب اضافی تا ظرفیت زراعی قرار داده شدند. بعد گلدان‌ها به سرعت وزن شده و در ادامه خاک آنها در دمای ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت کاملاً خشک شده و وزن خشک آنها اندازه‌گیری شد. در ادامه درصد وزنی رطوبت خاک در نقطه ظرفیت زراعی (FC) با استفاده از رابطه ۱ محاسبه شد:

اندازه‌گیری اجزای عملکرد شامل تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه، ۱۰ بوته (دو گلدان) انتخاب شده و اندازه‌گیری‌های مذکور انجام شدند. ارتفاع بوته برحسب سانتی‌متر از سطح خاک تا سنبله‌چینه انتهایی بدون در نظر گرفتن ریشک اندازه‌گیری شد.

داده‌های جمع‌آوری شده برای صفات مورد بررسی در نرم افزار Excel وارد شده و محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزارهای MSTAT-C و SAS و مقایسات میانگین‌ها نیز با آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد انجام شدند.

فاصله زمانی بین گرده‌افشانی (۵۰ درصد گرده‌افشانی) تا رسیدگی فیزیولوژیک در نظر گرفته شد. متوسط سرعت پرشدن دانه نیز از طریق تقسیم کردن وزن نهایی دانه به دوره پرشدن دانه به دست آمد (Egli, 1999). برای اندازه‌گیری روز تا رسیدگی فیزیولوژیک، فاصله زمانی از کاشت (اولین آبیاری به عنوان اولین روز تاریخ کشت در نظر گرفته شد) تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک دانه برای هر ژنوتیپ در هر تیمار لحاظ شد.

برای محاسبه عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت در مرحله رسیدگی کامل اقدام به برداشت بوته‌های هر گلدان در تیمارهای اعمال شده گردید. به منظور

جدول ۱- متوسط دما، میزان تبخیر و میانگین ماهانه بارندگی در منطقه کرمانشاه طی سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰

Table 1. Mean of temperature, evaporation and rainfall in the Kermanshah region during 2011-2012

Month	ماه	متوسط دما (درجه سلسیوس)	میزان بارش (میلی‌متر)	میزان تبخیر (میلی‌متر)
		Mean temperature (°C)	Precipitation (mm)	Evaporation (mm)
Oct.	مهر	18.7	0	205.3
Nov.	آبان	10.6	131	57.5
Dec.	آذر	3.1	0.8	0.2
Jan.	دی	4.4	10.4	-
Feb.	بهمن	3	68.2	-
Mar.	اسفند	4.4	34.3	-
Apr.	فروردین	11.9	35.4	82.2
May.	اردیبهشت	17.8	25.2	120.5
Jun.	خرداد	23.9	0	304.6
Jul.	تیر	27	0	361.2
Aug.	مرداد	29	0	367.8
Sep.	شهریور	25.5	0	284.6

منبع: وبگاه سازمان هواشناسی کشور (<http://www.irimo.ir>)

نتایج و بحث

عملکرد دانه در شرایط کنترل مربوط به ژنوتیپ مرودشت بود و بین سه ژنوتیپ دیگر از این نظر تفاوت معنی‌دار وجود نداشت. تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک در ژنوتیپ‌های مورد بررسی شد (جدول ۴). مقدار کاهش عملکرد دانه در این شرایط در ژنوتیپ‌های مورد بررسی یکسان نبود، به طوری که بیشترین کاهش عملکرد دانه مربوط به ژنوتیپ DN-11 (۴۸ درصد) بود. ژنوتیپ‌های پیش‌تاز و سیوند در شرایط تنش خشکی بیشترین عملکرد دانه را دارا بودند. در این

نتایج حاصل از تجزیه واریانس عملکرد و اجزای آن (جدول ۲) نشان داد که ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر شاخص برداشت در سطح احتمال ۵٪ و وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله در سطح احتمال ۱٪ تفاوت معنی‌دار داشتند. تیمار تنش خشکی نیز در سطح احتمال ۱٪ روی عملکرد دانه، بیوماس و وزن هزار دانه و در سطح احتمال ۵٪ روی شاخص برداشت اثر معنی‌دار گذاشت.

نتایج حاصل از اثر متقابل تنش خشکی × ژنوتیپ بر عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک نشان داد که کمترین

ژنوتیپ مرودشت (۱/۱۷ گرم) بود و ژنوتیپ‌های سیوند، پیشتاز و DN-11 از وزن هزار دانه بالاتری (به ترتیب ۲۷/۸، ۲۶/۴ و ۲۴/۴ گرم) برخوردار بودند (جدول ۳).

تنش خشکی پس از گرده‌افشانی سبب کاهش ۲۴ درصدی وزن هزار دانه شد (جدول ۳). موافق با نتایج حاضر عبدلی و سعیدی (Abdoli and Saeidi, 2012) گزارش کردند که وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی در گندم کاهش بیشتر وزن هزار دانه را در مقایسه با دیگر اجزای عملکرد به دنبال داشت. پس تنش در مرحله گرده‌افشانی عملکرد را از طریق کاهش وزن هزار دانه کاهش می‌دهد، در این مرحله مواد فتوسنتزی به دانه‌ها منتقل می‌شوند، بنابراین هرگونه کاهش در میزان آب قابل دسترس گیاه موجب کوچک و لاغر شدن دانه‌ها می‌گردد (Dalvandi et al., 2013). در هر دو شرایط کنترل و تنش خشکی وزن هزار دانه با عملکرد دانه همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت (جدول ۱۲)، احمدی زاده و همکاران (Ahmadizadeh et al., 2011) نیز همبستگی مثبت بین این دو صفت را در مطالعات خود گزارش کردند. بر همین اساس وزن هزار دانه نیز یکی از اجزای عملکرد است که با انتخاب برای این صفت به طور غیرمستقیم می‌توان عملکرد دانه را بهبود بخشید. بنابراین دوره رشد دانه پس از گرده‌افشانی در ژنوتیپ‌های مورد بررسی نقش مهمی در شکل‌گیری عملکرد دانه داشته و بروز هر گونه تنشی از جمله تنش خشکی در این مرحله وزن هزار دانه را با شدت بیشتری نسبت به دو جزء دیگر عملکرد یعنی تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در واحد سطح کاهش می‌دهد دلیل این واکنش عدم تأمین مواد فتوسنتزی مورد تقاضای دانه‌ها می‌باشد زیرا در این شرایط فتوسنتز جاری به وسیله تنش رطوبتی و تنش گرمایی دچار اختلال می‌شود (Ahmadi et al., 2009; Saeidi et al., 2011).

نتایج به دست آمده از مقایسه میانگین‌ها (جدول ۳) نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها از نظر تعداد دانه در سنبله تفاوت معنی‌دار وجود داشت، به طوری که ژنوتیپ مرودشت بیشترین تعداد دانه در سنبله (۵۴ عدد) و ژنوتیپ‌های DN-11، پیشتاز و سیوند کمترین تعداد دانه (به ترتیب ۴۱، ۳۸ و ۳۵ عدد) را به خود اختصاص دادند. قابل ذکر است که ژنوتیپ مرودشت با داشتن بالاترین تعداد دانه در سنبله از وزن هزار دانه کمتری نسبت به بقیه ژنوتیپ‌ها برخوردار بود و همبستگی منفی و معنی‌داری بین این دو

ارتباط چلبی‌یانی و رشیدی (Chalab-Yani and Rashidi, 2012) گزارش کردند که در گندم، عملکرد دانه به طور قابل ملاحظه‌ای تحت تأثیر تنش خشکی انتهای فصل کاهش می‌یابد و بر اساس مطالعات انجام شده توسط عبدلی و سعیدی (Abdoli and Saeidi, 2013) تنش خشکی پس از گرده‌افشانی عملکرد دانه را در حدود ۱۸ درصد نسبت به شرایط کنترل شده کاهش داد. بروز تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، احتمالاً عملکرد دانه را از طریق کاهش ذخیره‌سازی مواد پرورده در دانه‌ها (Blum and Ebercon, 1976) و یا کاهش ظرفیت ذخیره‌سازی دانه‌ها (Wang et al., 1999) کاهش می‌دهد.

در شرایط بدون تنش تفاوت زیادی بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر عملکرد بیولوژیک دیده نشد (جدول ۴). اما تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار این صفت در ژنوتیپ‌های مورد بررسی شد. بیشترین و کمترین کاهش عملکرد بیولوژیک در این شرایط به ترتیب مربوط به ژنوتیپ‌های DN-11 (۴۷ درصد) و سیوند (شش درصد) بود. چلبی‌یانی و رشیدی (Chalab-Yani and Rashidi, 2012) گزارش کردند که عملکرد بیولوژیک و کاه همبستگی مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی دارد، بنابراین می‌شود از عملکرد بیولوژیک و کاه در شرایط تنش خشکی به عنوان یک معیار جهت گزینش ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا در برنامه‌های اصلاحی استفاده نمود.

کمترین شاخص برداشت در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی مربوط به ژنوتیپ مرودشت (۳۹/۹ درصد) و بیشترین شاخص برداشت مربوط به ژنوتیپ‌های DN-11 و سیوند (به ترتیب ۴۹/۱ و ۴۹/۳ درصد) بود (جدول ۳). وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی شاخص برداشت را به میزان ۱۱ درصد کاهش داد. طبق بررسی عبدلی و سعیدی (Abdoli and Saeidi, 2013) تنش خشکی پس از گرده‌افشانی شاخص برداشت را در ژنوتیپ‌های مختلف گندم نان به میزان ۲۴/۸ درصد کاهش داد.

در اکثر مناطقی که گندم کشت می‌شود پرشدن دانه‌ها زمانی شروع می‌شود که دمای هوا افزایش یافته و متعاقب آن ذخایر آب کاهش می‌یابد بنابراین تنش خشکی باعث چروکیدگی شدن دانه، کاهش وزن هزار دانه و به طبع عملکرد دانه می‌شود (Moayedi et al., 2009). در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی کمترین وزن هزار دانه مربوط به

می‌شود (Oliveres-Villegas *et al.*, 2007). با اعمال تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، ارتفاع بوته‌ها (۷ درصد) کاهش یافت ولی از لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری با شرایط کنترل نداشت (جدول ۵). خواجه و همکاران (Khajeh *et al.*, 2008) با اعمال تنش خشکی روی گیاه جو در مرحله گلدهی به بعد دریافتند که ارتفاع بوته به طور معنی‌داری تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت، زیرا گیاه در این زمان تقریباً به ارتفاع نهایی خود رسیده بود. نتایج حاصل از تجزیه واریانس صفت طول دوره پرشدن دانه (جدول ۵) نشان داد که بین رژیم‌های رطوبتی، ژنوتیپ‌ها و اثر متقابل آنها تفاوت معنی‌دار وجود داشت.

پارامتر مشاهده شد (جدول ۱۲). با توجه به اینکه پتانسیل تولید دانه در مراحل قبل از گلدهی تعیین می‌شود، وقوع تنش خشکی در مرحله پس از گرده‌افشانی تأثیری بر تعداد دانه در سنبله نداشت (جدول ۳). البته کاهش تعداد دانه در اثر اعمال تنش رطوبتی در مرحله گرده‌افشانی و پس از آن، ممکن است به دلیل اختلال در گرده‌افشانی، عقیم شدن دانه‌های گرده و اختلال در فتوسنتز جاری و انتقال مجدد مواد ذخیره شده از بخش‌های مختلف گیاهی از جمله ساقه‌ها می‌باشد (Entz and Flower, 1990). ارتفاع بوته از صفات مؤثر در سازگاری لاین‌های نوترکیب گندم بهاره در شرایط تنش خشکی محسوب

جدول ۲- تجزیه واریانس اثر سطوح آبیاری و ژنوتیپ بر عملکرد دانه و اجزای آن و برخی از خصوصیات زراعی ژنوتیپ‌های مختلف گندم تحت شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی

Table 2. Analysis of variance of the effect of irrigation levels and genotypes on grain yield, yield components and some agronomic characteristics in different wheat genotypes under post anthesis drought stress

Source of variation	منابع تغییرات	درجه آزادی df	میانگین مربعات (Mean squares)				
			عملکرد دانه Grain yield	عملکرد بیولوژیک Biomass	شاخص برداشت Harvest index	وزن هزار دانه 1000 grain weight	تعداد دانه در سنبله Grains per spike
Replication (R)	تکرار	2	4.53 ^{ns}	24.70 ^{ns}	0.001 ^{ns}	20.40 ^{ns}	8.16 ^{ns}
Genotype (G)	ژنوتیپ	3	9.63 ^{ns}	17.20 ^{ns}	0.012 [*]	135.00 ^{**}	407.00 ^{**}
Irrigation (I)	آبیاری	1	219.00 ^{**}	482.00 ^{**}	0.018 [*]	266.00 ^{**}	73.50 ^{ns}
I×G	آبیاری×ژنوتیپ	3	10.60 [*]	91.10 [*]	0.005 ^{ns}	41.40 ^{ns}	56.90 ^{ns}
Error	خطای آزمایش	14	3.05	17.10	0.004	19.90	27.90
CV (%)	ضریب تغییرات (%)		11.00	12.00	12.90	18.60	12.40

^{ns}, ^{*} و ^{**}: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

^{ns}, ^{*} and ^{**}: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

جدول ۳- مقایسه میانگین ژنوتیپ‌ها و سطوح آبیاری از نظر برخی خصوصیات زراعی تحت شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی
Table 3. Mean comparisons of the genotypes and irrigation levels for some agronomic characteristics under post anthesis drought stress

Treatment	تیمار	تعداد دانه در سنبله			
		شاخص برداشت (درصد) Harvest index (%)	وزن هزار دانه (گرم) 1000 grain weight (g)	Grains per spike	
ژنوتیپ Genotype	Pishtaz	پیش‌تاز	47.00 ab	26.40 a	38.00 b
	DN-11	DN-11	49.10 a	24.40 a	41.00 b
	Sivand	سیوند	49.30 a	27.80 a	35.00 b
	Marvdasht	مرودشت	39.90 b	17.10 b	54.00 a
آبیاری Irrigation	Non-stress	بدون تنش	49.00 a	27.30 a	-
	Drought stress	تنش خشکی	44.00 b	20.60 b	-
Decrease (%)		درصد کاهش	-11	-24	-

میانگین‌های دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ ندارند.

Means followed by the same letters are not significantly different by Duncan's test at 5% probability level.

جدول ۴- مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ× آبیاری بر عملکرد دانه و اجزای آن در ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی
Table 4. Mean comparison of genotype× irrigation interaction effect on grain yield and yield components of wheat genotypes under post anthesis drought stress

ژنوتیپ Genotype	عملکرد دانه Grain yield (g/plant)			عملکرد بیولوژیک Biomass (g/plant)			دوره پر شدن دانه Grain filling period (days)		
	بدون تنش Non-stress	تنش Stress	تغییر (درصد) Change (%)	بدون تنش Non-stress	تنش Stress	تغییر (درصد) Change (%)	بدون تنش Non-stress	تنش Stress	تغییر (درصد) Change (%)
پیش‌تاز	3.86 a	2.86 bc	-26	7.96 ab	6.34 c	-20	32.00 cd	30.00 d	-6
DN-11	4.02 a	2.14 d	-48	8.44 a	4.44 d	-47	41.00 a	33.00 bcd	-20
سیوند	3.88 a	2.80 bc	-28	6.94 b	6.54 b	-6	38.00 a	30.00 d	-21
مرو دشت	3.20 b	2.42 cd	-24	7.70 ab	6.54 bc	-15	38.00 ab	37.00 abc	-1

میانگین‌های دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ ندارند.

Means followed by the same letters are not significantly different by Duncan's test at 5% probability level.

دانه کمتری نسبت به ژنوتیپ‌های سیوند و DN-11 (به ترتیب ۳۸ و ۴۱ روز) داشت. نتایج نشان داد که با اعمال تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، سرعت پر شدن دانه کندتر شد، ولی از لحاظ آماری تفاوت معنی‌داری با شرایط کنترل نداشت (جدول ۶). بهداد و همکاران (Behdad *et al.*, 2012) با اعمال رژیم‌های مختلف رطوبتی روی گندم بیان نمودند که رژیم‌های مختلف رطوبتی در مراحل مختلف رشد، از نظر سرعت پر شدن دانه، تا مرحله گلدهی تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت، اما از این مرحله به بعد تنش تأثیر بسزایی روی این پارامتر داشت. بروکلهورست و همکاران (Brocklehurst *et al.*, 1978) گزارش دادند که تنش خشکی در مرحله رشد زایشی از طریق کاهش سرعت پر شدن دانه عملکرد را کاهش می‌دهد.

در بین ژنوتیپ‌های از نظر سرعت پر شدن دانه اختلاف معنی‌دار وجود داشت (جدول ۶)، به طوری که ژنوتیپ مرو دشت (۰/۴۶۸ میلی‌گرم در دانه در روز) کمترین میزان سرعت پر شدن دانه را نسبت به ژنوتیپ‌های دیگر به خود اختصاص داد. سرعت پر شدن دانه تحت تأثیر اندازه مخزن، محیط و ژنوتیپ قرار می‌گیرد و این عوامل باعث می‌شوند که سرعت پر شدن دانه در برخی ژنوتیپ‌ها بیشتر باشد. ژنوتیپ‌های پابلند از ظرفیت بیشتری برای انتقال مواد ذخیره‌ای از ساقه و غلاف برگ به دانه‌ها برخوردارند که باعث افزایش سرعت پر شدن دانه می‌شود (Blum, 1998). سرعت پر شدن دانه با تعداد دانه در سنبله در هر دو شرایط رطوبتی همبستگی منفی و معنی‌دار و با وزن هزار دانه در شرایط تنش خشکی همبستگی مثبت و معنی‌دار وجود داشت (جدول ۱۲).

تنش خشکی پس از گرده‌افشانی به طور متوسط موجب کوتاه شدن دوره پر شدن دانه در حدود ۱۳/۵ درصد (۵ روز) گردید (جدول ۴). در گزارشی که توسط پاک‌نژاد و همکاران (Paknejad *et al.*, 2007) ارائه شد، وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی در گندم موجب کاهش ۷۸ درصدی دوره پر شدن دانه شد. به طوری که به طور متوسط این دوره از ۴۲ روز در شرایط کنترل به ۲۲ روز در شرایط تنش کاهش یافت. در آزمایشی که گودینگ و همکاران (Gooding *et al.*, 2003) با اعمال تنش خشکی در گندم انجام دادند، گزارش کردند که بیشترین تأثیر تنش خشکی در دوره پر شدن دانه، بین روزهای اول تا چهاردهم بعد از گرده‌افشانی بود. تنش خشکی در این دوره با کوتاه کردن دوره پر شدن دانه، باعث کاهش عملکرد دانه و وزن هزاردانه شد. بر همین اساس ممکن است یکی از دلایل اصلی کاهش عملکرد و وزن هزار دانه در این آزمایش در شرایط تنش خشکی کاهش دوره پر شدن دانه‌ها باشد.

در ارتباط با نحوه تأثیر تنش خشکی روی طول دوره پر شدن دانه و توقف پر شدن دانه نظرات متفاوتی ارائه شده است. از جمله اینکه افزایش غلظت ABA (Ahmadi and Baker, 1999)، کاهش فعالیت‌های آنزیمی درون دانه‌ها و کاهش سنتز نشاسته، توقف فعالیت‌های متابولیکی مخزن (Ahmadi and Baker, 2001) و یا توقف عرضه مواد فتوسنتزی (Barlow *et al.*, 1983) نقش کلیدی در این مورد دارند. در بین ژنوتیپ‌ها نیز ژنوتیپ‌های سیوند و DN-11 با ۳۷ روز طول دوره پر شدن دانه بیشتری نسبت به ژنوتیپ پیش‌تاز (۳۱ روز) داشتند (جدول ۴). در شرایط کنترل ژنوتیپ پیش‌تاز حدود ۳۲ روز طول دوره پر شدن

جدول ۵- تجزیه واریانس اثر سطوح آبیاری و ژنوتیپ بر صفات فنولوژیک و مرفولوژیک گندم تحت شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی

Table 5. Analysis of variance of the effect of irrigation levels and genotype on morphological and phenological traits in wheat genotypes under post anthesis drought stress

Source of variation	منابع تغییرات	df	(Mean squares)			ارتفاع بوته Plant height
			دوره پر شدن دانه Grain filling period	سرعت پر شدن دانه Grain filling rate	رسیدگی فیزیولوژیک Physiological maturity	
Replication	تکرار	2	22.10 ^{ns}	0.05 ^{ns}	40.00 [*]	24.40 ^{ns}
Genotype (G)	ژنوتیپ	3	42.50 ^{**}	0.17 ^{**}	10.30 ^{ns}	56.90 ^{ns}
Irrigation (I)	سطوح آبیاری	1	126.00 ^{**}	0.06 ^{ns}	442.00 ^{**}	47.60 ^{ns}
I×G	آبیاری×ژنوتیپ	3	24.00 [*]	0.03 ^{ns}	9.15 ^{ns}	36.30 ^{ns}
Error	خطای آزمایش	14	6.97	0.02	6.51	19.40
CV (%)	ضریب تغییرات (%)	-	7.50	21.70	2.73	7.81

^{ns}, * و **: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

^{ns}, * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

جدول ۶- مقایسه میانگین سطوح آبیاری و ژنوتیپ بر صفات فنولوژیک ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی

Table 6. Mean comparison of the irrigation levels and genotypes for phenological traits in wheat genotypes under post anthesis drought stress

	Treatment	تیمار	دوره پر شدن دانه	سرعت پر شدن دانه	رسیدگی فیزیولوژیک
			Grain filling period (days)	Grain filling rate (mg/grain/day)	Physiological maturity (days)
ژنوتیپ Genotype	Pishtaz	پیش‌تاز	31.00 b	0.83 a	-
	DN-11	DN-11	37.00 a	0.67 a	-
	Sivand	سیوند	34.00 ab	0.80 a	-
	Marvdasht	مرودشت	37.00 a	0.47 b	-
آبیاری Irrigation	Non-stress	بدون تنش	37.00 a	-	97.00 a
	Drought stress	تنش خشکی	32.00 b	-	89.00 b
	Decrease (%)	درصد کاهش	-12	-	-9

میانگین‌های دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ ندارند.

Means followed by the same letters are not significantly different by Duncan's test at 5% probability level.

به ۱۴۲ روز کاهش یافت. این زودرسی به طور عمده پتانسیل عملکرد گیاه زراعی را به دلیل کاهش میزان ماده خشک موجود در مرحله گرده‌افشانی و کاهش تعداد مقصدهای موجود برای پر شدن در بعد از گرده‌افشانی کاهش می‌دهد (Fischer and Maurer, 1978). در شرایط بدون تنش بین روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و وزن هزار دانه همبستگی منفی و معنی‌دار و با تعداد دانه در سنبله همبستگی مثبت و معنی‌دار وجود داشت (جدول ۱۲). مجدی و همکاران (Majdi et al., 2011) نیز همبستگی منفی و معنی‌داری بین روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و وزن هزار دانه گزارش کردند.

نتایج حاصل از تجزیه واریانس صفت روز تا رسیدگی فیزیولوژیک (جدول ۵) نشان داد که از نظر تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک بین رژیم‌های رطوبتی مختلف اختلاف معنی‌دار وجود داشت. میانگین روز تا رسیدگی فیزیولوژیک ارقام مورد مطالعه در شرایط بدون تنش ۹۷ روز بود که در شرایط تنش خشکی به ۸۹ روز رسید (جدول ۶). دستغال و همکاران (Dastfal et al., 2008) با اعمال رژیم‌های رطوبتی مختلف روی گندم بیان نمودند که تنش خشکی انتهای فصل بر روز تا رسیدگی فیزیولوژیک تأثیر معنی‌داری داشت، به طوری که با کاهش دفعات آبیاری و اعمال تنش خشکی، تعداد روزهای رشد از ۱۵۲

خشکی در حال رشد می‌باشند در مقایسه با گیاهان در حال رشد در شرایط کنترل شده، سرعت فتوسنتز و در نتیجه آن عملکرد دانه پایین‌تری دارند (Kawamitsu *et al.*, 2000)، زیرا به منظور جلوگیری از هدر رفت آب هدایت روزنه‌ای را خود را کاهش می‌دهند و متعاقب آن تثبیت دی اکسید کربن کاهش می‌یابد، بنابراین رشد و عملکرد نیز کمتر می‌شود. از این رو ممکن است یکی از دلایل اصلی کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی در این بررسی کاهش سرعت فتوسنتز باشد. پس با افزایش توان فتوسنتزی گیاه و افزایش سرعت تثبیت دی اکسید کربن میزان عملکرد دانه گیاه نیز افزایش می‌یابد. تعدادی از محققین نیز وجود رابطه مثبت بین عملکرد دانه و سرعت فتوسنتز را گزارش کرده‌اند (Reynolds *et al.*, 2000; Rohi and Siosemardeh, 2009).

مقایسه میانگین‌های تبادلات گازی در ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی (جدول ۸) نشان دادند که تنش خشکی در مرحله رشد دانه‌ها به ترتیب موجب ۴۱ و ۴۰ درصد کاهش در هدایت روزنه‌ای برگ پرچم و برگ زیر آن در ژنوتیپ‌های مورد بررسی شد، که با نتایج بررسی‌های زارعیان و همکاران (Zareian *et al.*, 2013) مطابقت داشت. طبق گزارش جاتوی و همکاران (Jatoi *et al.*, 2011) تنش خشکی در مرحله رشد دانه‌ها موجب کاهش هدایت روزنه‌ای برگ‌ها در ژنوتیپ‌های مختلف گندم به میزان ۵۱ درصد شد. مقدار هدایت روزنه‌ای در شرایط بدون تنش در برگ پرچم و برگ زیر آن به ترتیب ۰/۱۵۰ و ۰/۱۱۰ مول بر متر مربع در ثانیه بود که در شرایط تنش خشکی به ۰/۰۸۹ و ۰/۰۷۰ مول بر متر مربع در ثانیه کاهش پیدا کرد (جدول ۸). در این شرایط، همواره هدایت روزنه‌ای برگ پرچم بالاتر از برگ زیرین بود و به دنبال آن، سرعت فتوسنتز برگ پرچم نیز بالاتر بود. بنابراین در مرحله رشد دانه احتمالاً این برگ در پرشدن دانه نقش مهمتری نسبت به برگ زیر آن دارد. علاوه بر این عمر برگ پرچم نیز در مرحله رشد دانه‌ها بیشتر است و مدت زمان بیشتری عمل تولید آسیمیلات از طریق فتوسنتز را انجام می‌دهد. اگرچه کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط تنش خشکی تا حدودی بستگی به کاهش هدایت روزنه‌ای دارد، ولی عوامل غیر روزنه‌ای نیز باعث جلوگیری از سرعت فتوسنتز می‌شوند و تأثیر مستقیم آنها در شرایط کمبود آب

نتایج مقایسه میانگین‌ها (جدول ۸) نشان داد که اعمال تنش خشکی سرعت فتوسنتز برگ پرچم و برگ زیرین آن را به ترتیب حدود ۲۲ و ۳۵ درصد کاهش داد. کاهش سرعت فتوسنتز تحت تنش خشکی در مطالعات دیگر نیز گزارش شده است (Flexas and Medrano, 2002; Abdoli and Saeidi, 2013; Zareian *et al.*, 2013). کاهش بیشتر سرعت فتوسنتز برگ زیر برگ پرچم در این شرایط نشان‌دهنده حساسیت بیشتر آن به تنش خشکی بود (جدول ۸). این واکنش با توجه به سن بیشتر این برگ در مقایسه با برگ پرچم تا حدود زیادی قابل توجیه است (Suzuki *et al.*, 1987). سرعت فتوسنتز برگ پرچم و برگ زیر آن در شرایط بدون تنش به ترتیب ۱۳/۳۵ و ۱۱/۸۹ مول CO₂ بر متر مربع در ثانیه بود، اما در شرایط تنش خشکی به میزان ۹/۰۸ و ۷/۷۵ مول CO₂ بر متر مربع در ثانیه رسید. در بین ژنوتیپ‌ها نیز سرعت فتوسنتز برگ پرچم ژنوتیپ‌های سیوند و مرودشت بالاتر از ژنوتیپ DN-11 بود. بیشترین کاهش سرعت فتوسنتز برگ پرچم در شرایط تنش خشکی مربوط به ژنوتیپ مرودشت (۴۴ درصد) و کمترین آن در ژنوتیپ پشتاز (۱۵ درصد) بود و در مورد سرعت فتوسنتز برگ زیری بیشترین کاهش آن مربوط به ژنوتیپ DN-11 (۵۶ درصد) و کمترین کاهش در ژنوتیپ سیوند (۱۰ درصد) مشاهده شد (جدول ۱۰).

نتایج حاصل نشان داد که در میان مراحل مختلف نمونه‌گیری تحت شرایط بدون تنش و تنش خشکی، سرعت فتوسنتز برگ پرچم و برگ زیر آن در تمامی ژنوتیپ‌ها در مرحله گرده‌افشانی نسبت به اواخر مراحل رشد گیاه به طور معنی‌داری بیشتر بود (جدول ۹)، که بیانگر این مطلب است که با گذشت زمان و نزدیک شدن به زمان رسیدگی گیاهان، سرعت فتوسنتز کاهش می‌یابد. بنابراین با افزایش سن گیاه و تکامل دوران زندگی، سرعت فتوسنتز و فعالیت‌های متابولیک در گیاهان کمتر می‌شود (Nazemosadat and Kazemini, 2008). در این مراحل همواره سرعت فتوسنتز برگ پرچم مخصوصاً در شرایط بدون تنش بالاتر از سرعت فتوسنتز برگ زیر آن بود.

در شرایط تنش خشکی بین سرعت فتوسنتز برگ پرچم با عملکرد دانه همبستگی مثبت و معنی‌داری مشاهده شد (جدول ۱۳). این نتیجه نشان‌دهنده این است که با کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط تنش خشکی عملکرد نیز کاهش می‌یابد. گیاهانی که در شرایط تنش

کردند. بنابراین در شرایط تنش خشکی، هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق کاهش می‌یابند.

در شرایط تنش خشکی ملایم و متوسط، بسته شدن روزنه‌ها موجب کاهش غلظت دی‌اکسید کربن کلروپلاست شد و در نتیجه سرعت فتوسنتز کاهش یافت (Flexas and Medrano, 2002). نتایج نشان داد که در شرایط بدون تنش، غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه‌ای برگ پرچم و برگ زیر آن به ترتیب ۱۸۱ و ۱۹۱ میلی‌مول بود که در شرایط تنش خشکی به ۱۳۲ و ۱۳۳ میلی‌مول رسید (جدول ۸)، به این ترتیب غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه‌ای برگ پرچم و برگ زیر آن به میزان ۲۷ و ۳۰ درصد کاهش یافتند. در شرایط تنش خشکی برای جلوگیری از پسابدگی، روزنه‌های گیاه بسته می‌شوند. بر همین اساس در شرایط تنش خشکی ملایم سیستم فتوسنتزی آسیب نمی‌بیند و به فعالیت خود ادامه می‌دهد، ولی در چنین شرایطی روزنه‌ها بسته هستند که در نهایت منجر به کاهش غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه‌ای برگ و سرعت فتوسنتز می‌شود (Costa-Franca *et al.*, 2000).

روحی و سی و سه مرده (Rohi and Siosemardeh, 2009) بیان داشتند که در ژنوتیپ‌های گندم غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه‌ای در شرایط تنش خشکی همانند نتایج این بررسی کاهش می‌یابد. کاهش غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه‌ای در تنش‌های ملایم خشکی دلیل اصلی کاهش سرعت فتوسنتز می‌باشد (Mafakheri *et al.*, 2010). احتمالاً دلیل بالاتر بودن غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه‌ای در شرایطی که سرعت فتوسنتز بیشتر است به دلیل بیشتر بودن هدایت روزنه‌ای است. بالاتر بودن هدایت روزنه‌ای در این شرایط موجب می‌شود که مقدار غلظت این گاز در اتاقک زیر روزنه‌ای بالاتری باشد. زیرا سرعت انتشار گاز دی‌اکسید کربن از هوا به اتاقک زیر روزنه بیشتر از سرعت ورود آن از اتاقک زیر روزنه به فاز مایع مزوفیل است. همین عامل سبب می‌شود که در شرایط تنش خشکی و با کاهش سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای، غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه‌ای کاهش یابد (جدول ۸).

نتایج نشان داد که غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه‌ای برگ پرچم ژنوتیپ سیوند به طور معنی‌داری بیشتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود (جدول ۸). این ژنوتیپ هدایت

روی سرعت فتوسنتز توسط استودت و همکاران (Steduto *et al.*, 2000) گزارش شده است.

با توجه به نتایج جدول ۸ در بین دو مرحله نمونه‌گیری در شرایط بدون تنش و تنش خشکی، هدایت روزنه‌ای برگ پرچم و برگ زیر آن در مرحله گرده‌افشانی در تمامی ژنوتیپ‌ها نسبت به اواخر مراحل رشد به طور معنی‌داری بیشتر بود. نتایج نشان داد که هدایت روزنه‌ای برگ پرچم در ژنوتیپ سیوند در مرحله اول نمونه‌گیری به طور متوسط (۰/۲۲۶ مول بر متر مربع) و در مورد برگ زیر برگ پرچم، هدایت روزنه‌ای ژنوتیپ مرودشت در مرحله اول نمونه‌گیری بعد از اعمال تنش خشکی به طور متوسط (۰/۱۷۰ مول بر متر مربع) بیشترین مقدار بود (جدول ۱۱). همبستگی بالایی بین هدایت روزنه‌ای با سرعت فتوسنتز به دست آمد. لازم به ذکر است که در شرایط بدون تنش، همبستگی منفی و معنی‌داری بین مقدار هدایت روزنه‌ای برگ پرچم با عملکرد دانه مشاهده شد (جدول ۱۳).

در گزارشی که توسط زارعیان و همکاران (Zareian *et al.*, 2013) ارائه شده است، آن‌ها اشاره کردند که سرعت تعرق در گندم با افزایش میزان تنش خشکی به طور متوسط ۵۵ درصد کاهش می‌یابد. بیشترین کاهش سرعت تعرق در شرایط تنش خشکی مربوط به ژنوتیپ DN-11 (در برگ پرچم ۵۴ درصد و در برگ زیرین ۶۰ درصد) و کمترین آن در ژنوتیپ سیوند (در برگ پرچم ۱۷ درصد و در برگ زیرین ۱۱ درصد) مشاهده شد (جدول ۸). کاهش سرعت تعرق در شرایط تنش خشکی در نتیجه بسته شدن روزنه‌ها و جهت جلوگیری از هدررفت آب و استفاده بهتر از آب قابل دسترس می‌باشد که با کاهش سرعت فتوسنتز نیز در ارتباط است (Fateh *et al.*, 2012). سرعت تعرق برگ پرچم ژنوتیپ‌های مرودشت و سیوند به طور معنی‌داری بیشتر از ژنوتیپ‌های پیشناز و DN-11 بود. این ژنوتیپ‌ها همچنین سرعت فتوسنتز بالاتری نیز داشتند. در مرحله اول نمونه‌گیری (مراحل اولیه رشد دانه) سرعت تعرق به طور معنی‌داری بیشتر از مرحله دوم نمونه‌گیری (اواسط رشد دانه) بود (جدول ۱۱). در شرایط تنش خشکی، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین سرعت تعرق و هدایت روزنه‌ای وجود داشت (جدول ۱۳). روحی و سی و سه مرده (Rohi and Siosemardeh, 2009) نیز ارتباط مثبت و معنی‌داری بین سرعت تعرق و هدایت روزنه‌ای مشاهده

سوزا و همکاران (Souza et al., 2005) در چغندر قند گزارش کردند که در شرایط تنش خشکی، سرعت فتوسنتز (۱۱۷ درصد)، سرعت تعرق و هدایت روزنه‌ای کاهش پیدا کردند، ولی کاهش غلظت دی اکسید کربن اتافک زیر روزنه معنی‌دار نبود. همچنین، در اثر تنش خشکی، راندمان مصرف آب فتوسنتزی (۷۷/۴ درصد) افزایش پیدا کرد. با توجه به نتایج این تحقیق (جدول ۱۰)، راندمان مصرف آب فتوسنتزی برگ زیرین در ژنوتیپ مرودشت در شرایط کنترل ۲/۷۷ میکرومول CO₂ بر مول آب بود که با اعمال تنش خشکی ۳۱ درصد کاهش یافت و به ۱/۹۰ میکرومول CO₂ بر مول آب رسید.

ژنوتیپ سیوند (۱۴ درصد) بیشترین و ژنوتیپ پیشتاز (۷ درصد) کمترین کاهش راندمان مصرف آب فتوسنتزی برگ پرچم را در شرایط تنش خشکی داشتند. بیشترین کاهش راندمان مصرف آب فتوسنتزی برگ زیر پرچم نیز مربوط به ژنوتیپ مرودشت (۳۱ درصد) و کمترین آن مربوط به ژنوتیپ‌های سیوند و پیشتاز (۱۳ درصد) بود. ماروکو و همکاران (Maroco et al., 2000) بیان کردند که دلیل کمتر بودن راندمان مصرف آب فتوسنتزی در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط کنترل این است که گیاه در شرایط کنترل، فتوسنتز یا آسیمیلایون کربن بالاتری دارد که موجب کاهش راندمان مصرف آب فتوسنتزی در شرایط تنش خشکی می‌شود.

با توجه به نتایج به دست آمده، در شرایط بدون تنش و تنش خشکی راندمان مصرف آب فتوسنتزی برگ پرچم و برگ زیر آن در تمامی ژنوتیپ‌ها در مرحله اول نمونه‌گیری نسبت به مرحله دوم نمونه‌گیری، به طور معنی‌داری بیشتر بود و با افزایش سن گیاه به دلیل کاهش بیشتر سرعت فتوسنتز نسبت به سرعت تعرق، راندمان مصرف آب فتوسنتزی به میزان زیادی کاهش یافت (جدول ۱۱). به طور کلی، گیاهان به دو صورت، افزایش سرعت فتوسنتز (آسیمیلایون کربن) و یا کاهش سرعت تعرق، به راندمان مصرف آب فتوسنتزی بالاتر می‌رسند (Maroco et al., 2000)، اما در این آزمایش در شرایط تنش خشکی، فتوسنتز با سرعت بیشتری نسبت به سرعت تعرق کاهش یافت و در نتیجه منجر به کاهش راندمان مصرف آب فتوسنتزی شد.

روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز برگ پرچم بالاتری نیز داشت. با توجه به نتایج به دست آمده، غلظت دی اکسید کربن اتافک زیر روزنه‌ای با ادامه رشد گیاه کاهش یافت (جدول ۹)، به طوری که در مرحله دوم نمونه‌گیری (اواسط رشد دانه) غلظت دی اکسید کربن اتافک زیر روزنه‌ای کمتر از مرحله اول نمونه‌گیری (اوایل رشد دانه) بود. سرعت فتوسنتز برگ زیرین، همبستگی منفی و معنی‌داری با غلظت دی اکسید کربن اتافک زیر روزنه‌ای در شرایط بدون تنش داشت (جدول ۱۳). احتمالاً در این شرایط با افزایش سرعت فتوسنتز، گیاه کارایی بیشتری در استفاده از غلظت دی اکسید کربن اتافک زیر روزنه‌ای داشته و متعاقب آن از غلظت دی اکسید کربن اتافک زیر روزنه‌ای کاسته می‌شود.

مقایسه میانگین‌های تبادلات گازی در ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی (جدول ۸) نشان داد که تنش خشکی در مرحله اول نمونه‌گیری که مصادف با مراحل اولیه رشد دانه بود، به طور متوسط موجب افزایش چهار درصدی دمای برگ پرچم و برگ زیر آن شد. این نتایج با یافته‌های سیدیک و همکاران (Siddique et al., 1999) و هالدر و بوریج (Halder and Burrage, 2003) مطابقت داشت. ارل و دیویس (Earl and Davis, 2003) دریافتند که بسته شدن روزنه‌ها موجب توقف تعرق و جلوگیری از خنک شدن گیاه می‌شود و متعاقب آن دمای برگ افزایش می‌یابد. متوسط دمای برگ پرچم و زیرین در شرایط بدون تنش به ترتیب ۴۰/۶ و ۴۱/۱ درجه سلسیوس بود و در شرایط تنش خشکی به ۴۲/۱ و ۴۲/۵ درجه سلسیوس رسید. در اوایل رشد دانه دمای برگ پرچم و برگ زیر آن به ترتیب با ۳۶/۱ و ۳۶/۴ درجه سلسیوس کمتر از اواسط رشد دانه (به ترتیب ۴۶/۶ و ۴۷/۲ درجه سلسیوس) بود. بنابراین، با گذشت زمان و افزایش سن گیاه و کاهش سرعت تعرق، دمای برگ به طور معنی‌داری افزایش یافت (جدول ۹).

در هر دو شرایط بدون تنش و تنش، بین دمای برگ و سرعت فتوسنتز و نیز در شرایط تنش خشکی، بین دمای برگ پرچم با هدایت روزنه‌ای برگ پرچم همبستگی منفی و معنی‌داری وجود داشت (جدول ۱۳). این نتیجه نشان داد که با کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط تنش خشکی، میزان سرعت فتوسنتز کاهش می‌یابد و موجب کاهش تعرق و جلوگیری از خنک شدن گیاه می‌شود. بنابراین دمای برگ افزایش و به دنبال آن سرعت فتوسنتز کاهش می‌یابد.

جدول ۷- تجزیه واریانس اثر آبیاری، ژنوتیپ و مراحل نمونه‌گیری بر سرعت فتوسنتز و فراسنجه‌های تبادلات گازی ژنوتیپ‌های گندم مطالعه شده تحت شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشایی
 Table 7. Analysis of variance of the effect of irrigation, genotype and sampling periods on photosynthesis rate and gas exchange parameters in the studied wheat genotypes under post anthesis drought stress

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی df	میانگین مربعات (Mean squares)											
		دمای برگ		دی اکسید کربن زیر روزنه		سرعت تعرق		هدایت روزنه‌ای		سرعت فتوسنتز خالص		راندمان مصرف آب فتوسنتزی	
		برگ پرچم	برگ زیرین	برگ پرچم	برگ زیرین	برگ پرچم	برگ زیرین	برگ پرچم	برگ زیرین	برگ پرچم	برگ زیرین	برگ پرچم	برگ زیرین
تکرار Replication	2	111.0**	91.4**	2559 ^{ns}	147 ^{ns}	2.4 ^{ns}	1.60 ^{ns}	0.005 ^{ns}	0.002*	22.3 ^{ns}	5.4 ^{ns}	1.57*	1.15**
آبیاری Irrigation (I)	1	26.4**	25.8**	19521**	39560 ^{ns}	5.2 ^{ns}	56.90**	0.044**	0.026**	218.0**	206.0**	0.18 ^{ns}	0.22 ^{ns}
ژنوتیپ Genotype (G)	3	3.1 ^{ns}	2.1 ^{ns}	7488**	1816 ^{ns}	18.2 ^{ns}	2.79*	0.009*	0.002**	24.1 ^{ns}	12.2 ^{ns}	1.87*	1.48**
مراحل نمونه‌گیری Sampling periods (S)	1	1320.0**	1404.0**	5481*	1220 ^{ns}	41.0**	4.67**	0.173**	0.146**	1442.0**	1126.0**	14.60**	16.00**
آبیاری×ژنوتیپ I×G	3	0.2 ^{ns}	1.5 ^{ns}	292 ^{ns}	1921 ^{ns}	5.2 ^{ns}	13.40**	0.002 ^{ns}	0.001 ^{ns}	13.2 ^{ns}	43.4**	0.56 ^{ns}	0.99**
آبیاری×نمونه‌گیری I×S	1	28.2**	38.5**	2816 ^{ns}	901 ^{ns}	7.7 ^{ns}	13.40 ^{ns}	0.008 ^{ns}	0.008**	25.3 ^{ns}	9.4*	1.74 ^{ns}	0.48 ^{ns}
ژنوتیپ×نمونه‌گیری G×S	3	0.7 ^{ns}	1.4 ^{ns}	5416 ^{ns}	3859 ^{ns}	6.1 ^{ns}	8.42**	0.002 ^{ns}	0.002**	20.0 ^{ns}	5.8**	0.48 ^{ns}	1.10**
ژنوتیپ×نمونه‌گیری×آبیاری G×S×I	3	2.1 ^{ns}	1.5 ^{ns}	40 ^{ns}	7	8.2*	2.05 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.002*	11.1 ^{ns}	11.6*	1.16 ^{ns}	0.66*
خطای آزمایش Error	30	3.2	3.0	1714	1856	2.4	0.89	0.003	0.001	11.2	3.5	0.51	0.24
ضریب تغییرات CV (%)	(/)	4.3	4.2	25.4	26.5	24.1	18.3	44.4	24.9	29.8	19.2	39.7	24.5

^{ns}, * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

^{ns}, * و **: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

جدول ۸- مقایسه میانگین اثر سطوح آبیاری، ژنوتیپ و مراحل نمونه‌گیری بر سرعت فتوسنتز و متغیرهای تبادلات گازی در ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی

Table 8. Mean comparison of the effect of irrigation levels, genotype and sampling periods on photosynthesis rate and gas exchange parameters in wheat genotypes under post anthesis drought stress

Treatments	تیمارهای آزمایشی	دمای برگ		دی اکسید کربن زیر روزنه		سرعت تعرق		هدایت روزنه‌ای		سرعت فتوسنتز		راندمان مصرف آب فتوسنتزی		
		(درجه سلسیوس)		(میکرومول بر متر مربع)		(میلی‌مول آب بر متر مربع بر ثانیه)		(مول بر متر مربع بر ثانیه)		(میکرومول بر متر مربع بر ثانیه)		(میکرومول CO ₂ بر مول آب)		
		Flag leaf	Down leaf	Flag leaf	Down leaf	Flag leaf	Down leaf	Flag leaf	Down leaf	Flag leaf	Down leaf	Flag leaf	Down leaf	Flag leaf
Genotype	ژنوتیپ													
Pishtaz	پیش‌تاز	-	-	146 b	-	5.55 a	0.10 b	0.10 a	11.10 ab	8.77 b	2.36 a	1.57 c		
DN-11	DN-11	-	-	150 b	-	4.99 ab	0.10 b	0.07 b	9.22 b	9.84 ab	1.69 b	1.97 ab		
Sivand	سیوند	-	-	200 a	-	5.24 ab	0.15 a	0.09 a	12.10 a	9.40 b	1.46 b	1.64 bc		
Marvdasht	مرودشت	-	-	155 b	-	4.41 b	0.14 ab	0.10 a	12.30 a	11.20 a	1.64 b	2.34 a		
Sampling periods*	مراحل نمونه‌گیری*													
1	مرحله ۱	36.10 a	36.40 a	175 a	7.36 a	6.24 a	0.18 a	0.11 a	16.70 a	14.70 a	2.34 a	2.64 a		
2	مرحله ۲	46.60 b	47.20 b	154 b	5.52 b	3.86 b	0.06 b	0.04 b	5.74 b	4.98 b	1.24 b	1.31 b		
Irrigation levels	سطوح آبیاری													
Non-stress	بدون تنش	40.60 b	41.10 b	181 a	-	6.14 a	0.15 a	0.11 a	13.40 a	11.90 a	-	-		
Drought stress	تنش خشکی	42.10 a	42.50 a	132 b	-	3.94 b	0.09 b	0.07 b	9.08 b	7.75 b	-	-		
Change (%)	تغییر (درصد)	+4	+4	-27	-	-36	-41	-40	-32	-35	-	-		

Means followed by the same letters are not significantly different by Duncan's test at 5% probability level.

میانگین‌های دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ ندارند.

* 1 and 2 are 11 and 17 days after drought stress application, respectively.

* ۱ و ۲ به ترتیب ۱۱ و ۱۷ روز بعد از اعمال تنش خشکی هستند.

جدول ۹- مقایسه میانگین اثر متقابل آبیاری×مراحل نمونه‌گیری بر سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و دمای سطح برگ پرچم و برگ زیر آن

Table 9. Mean comparison of the irrigation×sampling periods interaction on photosynthesis rate, stomatal conductance and temperature of flag and it's down leaf

سطوح آبیاری Irrigation levels	مراحل نمونه‌گیری* Sampling periods*	دمای برگ (سلسیوس) Leaf temperature (°C)		هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance (mol.m ⁻² .s ⁻¹)		سرعت فتوسنتز Net photosynthetic rate (μmol CO ₂ .m ⁻² .s ⁻¹)	
		برگ پرچم Flag leaf	برگ زیرین Down leaf	برگ پرچم Flag leaf	برگ زیرین Down leaf	برگ پرچم Flag leaf	برگ زیرین Down leaf
		بدون تنش Non-stress	1	36.60 c	34.80 c	0.22 a	0.18 a
تنش خشکی Drought stress	2	46.60 a	47.40 a	0.08 c	0.06 c	7.14 d	6.11 c
	1	37.60 b	38.00 b	0.14 b	0.11 b	13.80 b	11.60 b
	2	46.60 a	47.00 a	0.04 c	0.03 d	7.33 c	3.31 d

میانگین‌های دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ ندارند.

* ۱ و ۲ به ترتیب ۱۱ و ۱۷ روز بعد از اعمال تنش خشکی هستند.

Means followed by the same letters are not significantly different by Duncan's test at 5% probability level.

* 1 and 2 are 11 and 17 days after drought stress application, respectively.

جدول ۱۰- مقایسه میانگین اثر متقابل آبیاری×ژنوتیپ بر سرعت فتوسنتز و فراسنجه‌های تبادلات گازی در ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط تنش خشکی

Table 10. Mean comparison of the irrigation×genotype interaction effect on photosynthesis rate and gas exchange parameters of the studied wheat genotypes under post anthesis drought stress

ژنوتیپ Genotype	سرعت تعرق (میلی‌مول آب بر متر مربع بر ثانیه) Transpiration rate (mmol H ₂ O.m ⁻² .s ⁻¹)			سرعت فتوسنتز برگ پرچم Flag leaf net photosynthetic rate (μmol CO ₂ .m ⁻² .s ⁻¹)			تغییر (درصد)		
	برگ پرچم (Flag leaf)			برگ زیرین (Down leaf)			تغییر (درصد)		
	بدون تنش Non-stress	تنش خشکی Drought stress	تغییر (درصد) Change (%)	بدون تنش Non-stress	تنش خشکی Drought stress	تغییر (درصد) Change (%)	بدون تنش Non-stress	تنش خشکی Drought stress	تغییر (درصد) Change (%)
پیش‌تاز Pishtaz	5.83 ab	4.40 ab	-25	7.21 ab	3.90 ab	-46	12.10 abc	10.30 bcd	-15
DN-11	7.74 ab	3.58 b	-54	7.12 a	2.85 b	-60	11.00 bcd	7.40 d	-33
سیوند Sivand	8.25 a	6.58 ab	-17	4.96 a	5.51 ab	-13	14.50 ab	9.82 cd	-32
مرودشت Marvdasht	8.92 a	6.96 ab	-33	5.26 a	3.58 ab	-32	15.70 a	8.86 cd	-44

Table 10. Continued

ادامه جدول ۱۰

ژنوتیپ Genotype	سرعت فتوسنتز برگ زیرین Down leaf net photosynthetic rate (μmol CO ₂ .m ⁻² .s ⁻¹)			راندمان مصرف آب فتوسنتزی برگ پرچم Flag leaf PWUE (μmol CO ₂ .mol ⁻¹ H ₂ O)			راندمان مصرف آب فتوسنتزی برگ زیرین Down leaf PWUE (μmol CO ₂ .mol ⁻¹ H ₂ O)		
	تغییر (درصد)			تغییر (درصد)			تغییر (درصد)		
	بدون تنش Non-stress	تنش خشکی Drought stress	تغییر (درصد) Change (%)	بدون تنش Non-stress	تنش خشکی Drought stress	تغییر (درصد) Change (%)	بدون تنش Non-stress	تنش خشکی Drought stress	تغییر (درصد) Change (%)
پیش‌تاز Pishtaz	10.40 abc	7.14 cd	-32	3.16 ab	2.94 a	-7	3.42 c	2.98 bc	-13
DN-11	13.60 ab	5.99 d	-56	2.52 b	2.26 ab	-10	2.59 b	2.18 bc	-16
سیوند Sivand	10.40 abc	8.25 bcd	-20	3.02 b	2.61 b	-14	3.12 bc	2.70 bc	-13
مرودشت Marvdasht	14.40 a	8.05 cd	-44	2.38 ab	2.09 b	-12	2.31 a	2.09 bc	-31

میانگین‌های دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ ندارند.

Means followed by the same letters are not significantly different by Duncan's test at 5% probability level.

جدول ۱۱- مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ×مراحل نمونه‌گیری بر سرعت فتوسنتز و فراسنجه‌های تبادلات گازی در ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط تنش خشکی

Table 11. Mean comparison of the irrigation×genotype interaction effect on photosynthesis rate and gas exchange parameters of the studied wheat genotypes under post anthesis drought stress

ژنوتیپ Genotype	مراحل نمونه‌گیری* Sampling periods	سرعت تعرق		سرعت فتوسنتز خالص		هدایت روزنه‌ای		راندمان مصرف آب فتوسنتزی	
		Transpiration rate (mmol H ₂ O.m ⁻² .s ⁻¹)		Net photosynthetic rate (μmol CO ₂ .m ⁻² .s ⁻¹)		Stomatal conductance (mol.m ⁻² .s ⁻¹)		PWUE (μmol CO ₂ .mol ⁻¹ H ₂ O)	
		برگ پرچم Flag leaf	برگ زیرین Down leaf	برگ پرچم Flag leaf	برگ زیرین Down leaf	برگ پرچم Flag leaf	برگ زیرین Down leaf	برگ پرچم Flag leaf	برگ زیرین Down leaf
پیش‌تاز Pishtaz	1	6.21 ab	8.48 ab	16.50 ab	12.90 a	0.15 b	0.14 ab	2.84 a	1.99 c
	2	4.56 b	3.96 ab	5.78 c	5.23 b	0.05 c	0.05 c	1.88 bc	1.15 d
DN-11	1	6.45 ab	5.01 ab	12.90 b	14.10 a	0.15 b	0.12 b	2.04 abc	3.00 a
	2	4.26 b	3.50 ab	5.46 c	3.85 b	0.05 c	0.04 c	1.35 cd	0.96 d
سیوند Sivand	1	8.20 a	6.58 a	19.00 a	13.70 a	0.23 a	0.16 ab	2.02 abc	2.16 bc
	2	6.03 ab	4.21 ab	5.33 c	4.95 b	0.07 c	0.05 c	0.90 d	1.13 d
مروودشت Marvdasht	1	7.43 ab	6.28 ab	18.20 a	16.80 a	0.20 ab	0.17 a	2.47 ab	2.69 ab
	2	5.53 ab	3.11 b	6.36 c	4.83 b	0.07 c	0.04 c	0.82 d	1.99 c

میانگین‌های دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ ندارند.

* ۱ و ۲ به ترتیب ۱۱ و ۱۷ روز بعد از اعمال تنش خشکی هستند.

Means followed by the same letters are not significantly different by Duncan's test at 5% probability level.

* 1 and 2 are 11 and 17 days after drought stress application, respectively.

گزارشات قبلی و در ارتباط با ژنوتیپ DN-11 بر خلاف گزارش‌های قبلی است.

تعداد دانه در سنبله و ارتفاع بوته تحت تأثیر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی قرار نگرفتند، ولی وزن هزار دانه به طرز چشمگیری کاهش یافت. در هر دو شرایط محیطی ژنوتیپ DN-11 سرعت فتوسنتز کمتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها داشت. در شرایط تنش خشکی و با افزایش سن گیاه از ابتدای گرده‌افشانی موجب کاهش سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و به دنبال آن غلظت دی‌اکسیدکربن اتافک زیر روزنه و سرعت فتوسنتز و افزایش دمای برگ گردید. کاهش معنی‌دار عملکرد دانه ارقام مورد بررسی در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی در این تحقیق با توجه به نتایج به دست آمده بیشتر به دلیل کاهش وزن هزار دانه صورت گرفت. به نظر می‌رسد که کاهش سرعت فتوسنتز به عنوان یکی از مهمترین شاخصه‌های قدرت منبع در این ارتباط به عنوان عامل اصلی بایستی مدنظر قرار گیرد و تلاش در جهت پایداری سرعت فتوسنتز در چنین شرایطی به احتمال زیاد موجب پایداری عملکرد دانه در مناطق با احتمال وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی خواهد شد.

به طور کلی نتایج این تحقیق نشان داد که عدم تغییر معنی‌دار کارایی مصرف آب در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی نسبت به شرایط بدون تنش به دلیل کاهش همزمان سرعت فتوسنتز و سرعت تعرق اتفاق افتاد. کاهش معنی‌دار کارایی مصرف آب در برگ‌ها در زمان ۱۷ روز پس از گرده‌افشانی نسبت به ۱۱ روز پس از گرده‌افشانی همزمان با پیرتر شدن برگ‌ها، بیشتر به دلیل کاهش شدیدتر سرعت فتوسنتز نسبت به سرعت تعرق رخ داد. بنابراین، به نظر می‌رسد کاهش شدید هدایت روزنه‌ای در این شرایط، اثر معنی‌دارتری بر کاهش سرعت ورود دی‌اکسید کربن به اتافک زیر روزنه برگ‌ها نسبت به خروج آب از برگ‌ها از طریق روزنه‌ها داشته باشد. از طرفی، اعمال تنش خشکی به ترتیب کمترین و بیشترین کاهش معنی‌دار را در عملکرد دانه ژنوتیپ‌های مروودشت (۲۴ درصد) و DN-11 (۴۸ درصد) ایجاد کرد. این ژنوتیپ‌ها کمترین میزان عملکرد دانه را نیز در شرایط تنش خشکی داشتند. بنابراین، کاشت آنها در مقایسه با سایر ژنوتیپ‌ها در مناطقی که احتمال وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی وجود دارد، با ریسک بالاتری همراه است و بهتر است با ژنوتیپ‌های دیگر جایگزین شود. حساسیت ژنوتیپ مروودشت به تنش خشکی پس از گرده‌افشانی منطبق با

جدول ۱۲- همبستگی بین عملکرد دانه و اجزای آن و برخی از خصوصیات زراعی، فنولوژیک و مورفولوژیک ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط بدون تنش (پایین قطر) و تنش خشکی (بالای قطر) پس از مرحله گرده‌افشانی

Table 12. Correlation coefficients among grain yield and its components with some agronomic, morphological and phenological characteristics in wheat genotypes under non-stress (below-) and post anthesis drought stress (above- the diagonal)

صفات Traits	عملکرد دانه Grain yield	عملکرد بیولوژیک Biomass	شاخص برداشت Harvest index	وزن هزار دانه 1000-grain weight	تعداد دانه در سنبله No. of grain per spike	ارتفاع بوته Plant height	رسیدگی فیزیولوژیک Days to physiological maturity	دوره پرشدن دانه Grain filling period	سرعت پرشدن دانه Grain filling rate
عملکرد دانه Grain yield	1	0.78	0.72	-0.19	-0.16	0.46	0.62	0.56	0.28
عملکرد بیولوژیک Biomass	0.27	1	-0.45	-0.76	0.45	0.47	0.61	0.04	-0.37
شاخص برداشت Harvest index	0.66*	-0.57	1	0.95*	-0.87	-0.23	-0.28	-0.64	0.87
وزن هزار دانه 1000-grain weight	0.65*	-0.47	0.92	1	-0.96*	-0.21	-0.22	-0.83	0.97*
تعداد دانه در سنبله No. of grain per spike	-0.58	0.52	-0.89	-0.99**	1	0.36	0.32	0.9	-0.97*
ارتفاع بوته Plant height	-0.60	0.93	-0.73	-0.73	0.76	1	0.98*	0.09	-0.15
رسیدگی فیزیولوژیک Days to physiological maturity	-0.71	0.40	-0.93	-0.99**	0.98*	0.68	1	0.01	-0.11
دوره پرشدن دانه Grain filling period	0.18	0.03	0.19	-0.18	0.25	0.01	0.15	1	-0.93
سرعت پرشدن دانه Grain filling rate	0.50	-0.41	0.74	0.94	-0.95*	-0.64	-0.92	-0.51	1

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

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

جدول ۱۳- ضرایب همبستگی بین عملکرد دانه و فراسنجه‌های تبادلات گازی در ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط بدون تنش (پایین قطر) و تنش خشکی (بالای قطر) پس از گرده‌افشانی

Table 13. Correlation coefficients among grain yield and gas exchange parameters in wheat genotypes under non-stress (below-) and post anthesis drought stress (above- the diagonal)

Traits	GY	FLP	DLP	FLSC	DLSC	FLCO ₂	DLCO ₂	FLT	DLT	FLT	DLT	FLPWUE	DLPWUE
GY	1	0.98*	0.59	0.56	0.93	-0.23	0.05	0.46	0.76	-0.71	-0.77	0.35	0.25
FLP	0.6	1	0.59	0.61	0.96*	-0.21	0.11	0.49	0.72	-0.77	-0.78	0.28	0.19
DLP	-0.39	0.02	1	0.98*	0.72	0.63	0.78	0.96*	0.94	-0.87	-0.96*	-0.46	-0.56
FLSC	-0.4	0.8	-0.14	1	0.77	0.65	0.85	0.98*	0.82	-0.95*	-0.94	-0.56	-0.64
DLSC	-0.99**	0.87	0.33	0.43	1	0.01	0.34	0.67	0.76	-0.9	-0.87	0.04	-0.04
FLCO ₂	0.68	-0.72	0.37	-0.32	-0.72	1	0.92	0.74	0.38	-0.41	-0.43	-0.93	-0.96*
DLCO ₂	0.5	-0.09	-0.98*	0.16	-0.44	-0.22	1	0.9	0.53	-0.71	-0.66	-0.9	-0.94
FLT	-0.48	0.68	0.39	0.84	0.47	0.01	-0.34	1	0.82	-0.9	-0.91	-0.64	-0.72
DLT	0.56	-0.91	0.14	-0.97*	-0.6	0.51	-0.13	-0.79	1	-0.78	-0.94	-0.14	-0.26
FLTemp	0.83	-0.96*	0.12	-0.69	-0.87	0.87	-0.02	-0.48	0.83	1	0.94	0.38	0.46
DLTemp	0.9	-0.57	-0.36	0.01	-0.89	0.7	0.51	-0.07	0.19	0.65	1	0.29	0.39
FLPWUE	0.73	-0.91	-0.26	-0.88	-0.74	0.37	0.28	-0.92	0.91	0.78	0.37	1	0.99**
DLPWUE	0.7	-0.85	-0.37	-0.84	-0.7	0.25	0.37	-0.95*	0.86	0.69	0.33	0.99**	1

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

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

† صفات مورد مطالعه عبارت‌اند از: GY عملکرد دانه، FLP فتوسنتز برگ پرچم، DLP فتوسنتز برگ زیرین، FLSC هدایت روزنه‌ای برگ پرچم، DLSC هدایت روزنه‌ای برگ زیرین، FLCO₂ غلظت CO₂ اتاقلک زیر روزنه برگ پرچم، DLCO₂ غلظت CO₂ اتاقلک زیر روزنه برگ زیرین، FLT تعرق برگ پرچم، DLT تعرق برگ زیرین، FLTemp دمای سطح برگ پرچم، DLTemp دمای سطح برگ زیرین، PWUE راندمان مصرف آب فتوسنتزی برگ پرچم، PWUE راندمان مصرف آب فتوسنتزی برگ زیرین.

† The traits abbreviations are: GY, grain yield; FLP, flag leaf photosynthesis; DLP, down leaf photosynthesis; FLSC, flag leaf stomatal conductance; DLSC, down leaf stomatal conductance; FLCO₂, flag leaf CO₂ content, DLCO₂, down leaf CO₂ content; FLT, flag leaf transpiration; DLT, down leaf transpiration; FLTemp, flag leaf temperature; DLTemp, down leaf temperature; FLPWUE, flag leaf photosynthesis water use efficiency; DLPWUE, down leaf photosynthesis water use efficiency.

References

- Abdoli, M. and Saeidi, M. 2012.** Using different indices for selection of resistant wheat cultivars to post anthesis water deficit in the west of Iran. **Annals of Biology Research** 3 (3): 1322-1333.
- Abdoli, M. and Saeidi, M. 2013.** Evaluation of water deficiency at the post anthesis and source limitation during grain filling on grain yield, yield formation, some morphological and phenological traits and gas exchange of bread wheat cultivar. **Albanian journal agriculture sciences** 12 (2): 255-265.
- Ahmadi, A. and Baker, D. A. 1999.** Effects of abscisic acid (ABA) on grain filling processes in wheat. **Journal of Plant Growth Regulation** 28 (3): 187-197.
- Ahmadi, A. and Baker, D. A. 2001.** The effect of water stress on grain filling processes in wheat. **Journal of Agriculture Sciences** 136: 257-269.
- Ahmadi, A., Joudi, M., Tavakoli, A. and Ranjbar, M. 2009.** Investigation of yield and its related morphological traits response in wheat genotypes under drought stress and irrigation conditions. **Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources** 12 (46): 155-166. (In Persian).
- Ahmadizadeh, M., Valizadeh, M., Zaefizadeh, M. and Shahbazi, H. 2011.** Antioxidative protection and electrolyte leakage in durum wheat under drought stress condition. **Journal of Applied Sciences Research** 7 (3): 236-246.
- Barlow, E. W. R., Donovan, G. R. and Lee, J. W. 1983.** Water relation and composition of wheat ears grown in liquid culture effect of carbon and nitrogen. **Australian Journal of Plant Physiology** 10: 99-108.
- Behdad, M., Paknejad, F., Vazan, S., Ardakani, M. R. and Sadeghi-Shoae, M. 2012.** The effects of drought stress on effective traits at accumulative cumulative assimilate of grain in different cultivars of wheat. **Journal of Agronomy and Plant Breeding** 8 (3): 79-86. (In Persian).
- Blum, A. 1998.** Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. **Euphytica** 100: 77-83.
- Blum, A. and Ebercon, A. 1976.** Genotypic responses in sorghum to drought stress. III. Free proline accumulation and drought resistance. **Crop Science** 16: 428-431.
- Brar, G. S., Kar, S. and Singh, N. T. 1990.** Photosynthetic response of wheat to soil water deficits in the tropics. **Journal Agronomy Crop Sciences** 164: 343-34.
- Brocklehurst, P. A., Moss, J. P. and Williams, W. 1978.** Effect of irradiance and water supply on grain development in wheat. **Annal Applied Biology** 90: 265-276.
- Chalab-Yani, S. and Rashidi, V. 2012.** Selection indices in the improvement of wheat grain yield on drought stress conditions. **African Journal of Agriculture Research** 7 (7): 1177-1183.
- Costa-Franca, M. G., Pham-Thi, A. T., Pimentel, C., Pereyra-Rossiello, R. O., Zuily-Fodil, Y. and Laffray, D. 2000.** Differences in growth and water relations among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress. **Environmental and Experimental Botany** 43: 227-237.
- Dalvandi, G., Ghanbari-odivi, A., Farnia, A., Khaliltahmasebi, B. and Nabati, E. 2013.** Effects of drought stress on the growth, yield and yield components of fourwheat populations in different growth stages. **Advances in Environmental Biology** 7 (4): 619-624.
- Dastfal, M., Barati, V., Navabi, F. and Haghight-Nia, H. 2008.** Effect of terminal drought stress on grain yield and its components in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in dry and warm conditions in south of fars province. **Plant and Seed** 25 (3): 331-346. (In Persian).
- Debaeke, P. and Abdellah, A. 2004.** Adaptation of crop management to water-limited environments. **European Journal of Agronomy** 21: 433-446.
- Earl, H. J. and Davis, R. F. 2003.** Effect of drought stress on leaf and whole canopy radiation use efficiency and yield of maize. **Agronomy Journal** 95: 688-696.
- Egli, D. B. 1999.** Seed Biology and the Yield of Grain Crops, CAB International. UK. 149 pp.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. and Waines, J. G. 2006.** genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Post-anthesis changes in internodes water soluble carbohydrates. **Crop Science** 46: 2093-2103.
- Entz, M. H. and Flower, D. B. 1990.** Differential agronomic responses of winter wheat cultivars to post-anthesis environmental stress. **Crop Science** 30: 1119-1123.

- Fateh, H., Siosemardeh, A., Karimpoor, M. and Sharafi, S. 2012.** Effect of drought stress on photosynthesis and physiological characteristics of barley. **International Journal Farming and Allied Science** 1(2): 33-41.
- Fischer, R. A. and Maurer, R. 1978.** Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. **Australian Journal of Agricultural Research** 29: 897-912.
- Fischer, R. A., Rees, D., Sayre, K. D., Lu, Z. M., Condon, A. G. and Larque-Saavedra, A. 1998.** Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate and cooler canopies. **Crop Science** 38: 1467-1475.
- Flexas, J. and Medrano, H. 2002.** Drought-inhibition of photosynthesis in C₃-plants: Stomatal and nonstomatal limitation revisited. **Annals of Botany** 183: 183-189.
- Gallaghe, E.J. 1984.** Cereal Production. Butterworths. 354 pp.
- Gooding, M. J., Ellis, R. H., Shewry, P. R. and Schofield, J. D. 2003.** Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, during and quality of winter wheat. **Journal of Cereal Sciences** 37: 296-309.
- Halder, K. P. and Burrage, S. W. 2003.** Drought stress effects on water relations of rice grown in nutrition film technique. **Pakistan Journal Biology Sciences** 6: 441-444.
- Heidari-Sharifabad, H. 2008.** Drought mitigation strategies for the agriculture sector. The 10th Iranian Congress of Crop Sci, 18-20 Aug. 2008, SPII, Karaj, Iran.
- Jatoi, W. A., Baloch, M. J., Kumbhar, M. B., Ullah-Khan, N. and Kerio, M. I. 2011.** Effect of water stress on physiological and biological and yield parameters at anthesis stage in elite spring wheat cultivars. **Sarhad Journal of Agriculture** 27: 59-65.
- Kawamitsu, Y., Driscoll, T. and Boyer, J. S. 2000.** Photosynthesis during desiccation in an Intertidal Alga and a Land Plant. **Plant Cell Physiology** 41 (3): 344-353.
- Khajeh, N., Emam, Y., Pakneyat, H. and Kamgarhaghghi, A. A. 2008.** Interaction of plant growth regulator chlormequat chloride (CCC) and drought stress on growth and grain yield of three barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.). **Iranian Field Crop Science Journal** 39: 215-224. (In Persian).
- Lawlor, D. W. 1995.** The effect of water deficit on photosynthesis. In Smirnof, N. (ed.) Environment and Plant Metabolism, Flexibility and Acclimation. BIOS Scientific Publisher. London, 129-160.
- Mafakheri, A., Siosemardeh, A., Bahramnejad, B., Struik, P. C. and Sohrabi, E. 2010.** Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. **Australian Journal of Crop Sciences** 4 (8): 580-585.
- Majdi, M., Jalal-Kamali, M. R., Esmaeilzadeh-Moghaddam, M., Eradatmand-Asli, D., Moradi, F. and Tahmasbi, S. 2011.** Variation some agronomic characteristics and soluble stem carbohydrates content at anthesis in spring wheat genotypes under terminal drought stress conditions. **Iranian Journal of Crop Sciences** 13 (2): 299-309. (In Persian).
- Maroco, J. P., Periera, J. S. and Chares, M. M. 2000.** Growth, Photosynthesis and water use efficiency of two CH sahelian grasses subjected to water deficits. **Journal of Arid Environment** 45: 119-137.
- Moayedi, A. A., Nasrulhaq-Boyce, A. and Barakbah, S. S. 2009.** Influence of water deficit during different growth and developmental stages on the contribution of stored pre-anthesis assimilates to grain in selected durum and bread wheat genotypes. **Australian Journal of Basic and Applied Science** 3 (4): 4408-4415.
- Nazemosadat, S. M. J. and Kazemini, S. A. 2008.** The effects of water stress and photosynthesis active radiation on photosynthesis rate of wheat. **Journal of Agricultural Sciences and Natural Resources** 14 (6): 34-42. (In Persian).
- Olivares-Villegas, J. J., Reynolds, M. P. and McDonald, G. K. 2007.** Drought-adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. **Function Plant Biology** 34: 189-203.
- Paknejad, F., Majidi, E., Noormohammadi, G., Seadat, A. and Vazan, S. 2007.** Evaluation of drought stress on effective traits at accumulative assimilate of grain in different cultivars of wheat. **Journal of Agricultural Sciences** 13(1): 137-148. (In Persian).
- Reynolds, M. P., Delgado, M. I., Gutierrez-Rodrigues, B. and Larque-Saavedram, A. 2000.** Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment I: Genetic diversity and crop productivity. **Field Crop Research** 66: 37-50.
- Rohi, E. and Siosemardeh, A. 2009.** Study on gas exchange in different wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under moisture stress conditions. **Plant and Seed** 23 (1): 45-62. (In Persian).

- Royo, C., Miloudi, M. M., Fonze, N. D., Arraus, J. L., Pfeiffer, W.H. and Slafer, G. A. 2005.** Durum wheat breeding current approaches and future strategies. Vol 1. Editors: Food product press.
- Saeidi, M., Moradi, F., Ahmadi, A., Spehri, R., Najafian, G. and Shabani, A. 2011.** The effects of terminal water stress on physiological characteristics and sink-source relations in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. **Iranian Journal of Crop Sciences** 12 (4) 392-408. (In Persian).
- Siddique, M.R. B., Hamid, A. and Islam, S. 1999.** Drought stress effect on photosynthetic rate and leaf gas exchange of wheat. **Botanical Bulletin of Academia Sinica** 40: 141-145.
- Souza, G. M., Viana, G. O. F. And Oliveira, R. F. 2005.** Asymmetrical leaves induced by water deficit show asymmetrical photosynthesis in common bean. **Brazilian Journal of Plant Physiology** 17 (2): 223-227.
- Steduto, P., Albrizio, R., Giorio, P. and Sorrentino, G. 2000.** Gas-exchange response and stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation of sunflower under salinity. **Environmental and Experimental Botany** 44: 243-255.
- Suzuki, S., Nakamoto, H., Maurice, S.B.Ku. and Edwards, G.E. 1987.** Influence of leaf age on photosynthesis, enzyme activity, and metabolite levels in wheat. **Plant Physiology** 84: 1244-1248.
- Wang, R. Y., Yu, Z. W. and Pan, Q. M. 1999.** Changes of endogenous plant hormone contents during grain development in wheat. **Acta Agronomy Sinica** 25: 227-231.
- Zareian, A., Heidari, H., Sharifabad-Hamidi, A., Noor-Mohammadi, G. and Ali-Tabatabaei, S. 2013.** Effect of drought stress and potassium foliar application on some physiological indices of three wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. **Annals Biology and Research** 4 (5): 71-74.

Effect of post anthesis drought stress on some agronomic and physiological traits related to source strength in four bread wheat genotypes

Shiva Ardalani¹, Mohsen Saeidi², Saeid Jalali Honarmand², Mohhamad Eghbal Ghobadi² and Majid Abdoli^{3*}

1 and 2. Former M. Sc. Student and Assist. Prof., respectively, Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, 3. Ph. D. Student, Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Maragheh University, Iran

(Received: Jun 15, 2014- Accepted: January 26, 2015)

Abstract

The most cultivation area of wheat is in arid and semiarid regions. Therefore, the water requirement of wheat plants in all developmental stages can not be fully provided. In this research, the effects of post anthesis drought stress on grain yield and its components, gas exchange and other physiological characteristics of four wheat varieties were assessed. A pot experiment was carried out in factorial experiment based on randomized complete block design with three replications in Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran, during 2011 to 2012. The studied factors were including moisture stress in two levels, non-stress and drought-stress at reproductive growth stage (maintenance of soil moisture about 30% of the field capacity from the anthesis to maturity stage) and four wheat genotypes (Pishtaz, DN-11, Sivand and Marvdasht). Results showed that post anthesis drought stress significantly decreased grain yield by decreasing 1000-grain weight. Marvdast and DN-11 genotypes had the lowest grain yield under drought stress. The occurrence of post anthesis drought stress significantly decreased photosynthesis rate, transpiration rate, sub-stomatal CO₂ concentration and stomatal conductance, but the photosynthetic water use efficiency wasn't affected. Also, the leaves senescence led to decrease in the other physiological traits. According to the results of this research, it seems that reducing of the grain yield under post anthesis drought stress was related to decrease in 1000-grain weight due to decreasing of the photosynthetic rate. Also, leaves senescence by decreasing the photosynthetic rate was likely to be more severe than the transpiration rate for reducing of the water use efficiency under drought stress.

Keywords: Gas exchange, Grain yield, Osmotic adjustment, Water stress, Water use efficiency

*Corresponding author: majid.abdoli64@yahoo.com