



مقاله پژوهشی

ارزیابی مزرعه‌ای تنش کوتاه‌مدت گرما در قبل و بعد از گل‌دهی بر خصوصیات فیزیولوژیک گندم نان بهاره (*Triticum aestivum L.*) در شرایط آب و هوایی اهواز

علیرضا برجیان بروجنی^{۱*}، سید عطا الله سیادت^۲، عبدالمهدي بخشند^۳، خلیل عالمی سعید^۴، محمد رضا جلال‌کمالی^۳

۱. سازمان جهاد کشاورزی استان اصفهان

۲. گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان

۳. مرکز بین‌المللی اصلاح ذرت و گندم (CIMMYT)، کرج، ایران

تاریخ دریافت: ۹۷/۱۰/۰۵؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۱۱/۲۳

چکیده

به منظور بررسی دوره‌های کوتاه‌مدت تنش گرما بر عملکرد دانه و خصوصیات فیزیولوژیک گیاه گندم، آزمایشی در سال زراعی ۹۴-۹۳ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان به صورت بلوک‌های نواری در سه تکرار اجرا گردید. عامل‌های آزمایشی شامل چهار رقم گندم بهاره بودند. تنش گرما (حداکثر ۳۵ درجه سانتی‌گراد) با نصب آنالوگ‌های تولید تنش حرارتی روی کرت‌ها اعمال گردید. بوته‌های گندم به مدت سه روز متوالی در مرحله ظهور سنبله و یا در ابتدای تشکیل دانه در مععرض تنش گرما قرار گرفتند. نتایج نشان داد که بین سطوح تنش و ارقام در صفات مورد بررسی اختلاف معنی‌داری وجود داشت. تنش گرما کوتاه‌مدت عملکرد دانه ارقام چمن، مارون، ارون و اترک را به طور میانگین به ترتیب ۱۹/۶، ۱۸/۶، ۱۷/۸ و ۱۱/۲ درصد نسبت به شاهد (بدون تنش) کاهش داد. تنش گرما فلورسانس کلروفیل، محتوای آب نسبی برگ و پایداری غشای سلولی را به طور معنی‌داری کاهش داد ولی هدایت روزندهای سرعت افت کلروفیل و غلظت پرولین افزایش یافت. همبستگی منفی و معنی‌داری بین افت عملکرد دانه با غلظت کلروفیل کل ($r = -0.67$) در تنش مرحله ظهور سنبله و $r = -0.77$ در تنش ابتدای تشکیل دانه (به دست آمد). فعالیت آنزیمی کاتالاز پراکسید بسموتاز در واکنش به تنش مرحله ظهور سنبله یا ابتدای تشکیل دانه به طور معنی‌دار افزایش یافتند. نتایج تجزیه به عامل‌ها نشان داد، چهار عامل در مجموع ۸۶/۷ و سه عامل ۸۶/۴ درصد واریانس بین ارقام را به ترتیب در تنش مرحله ظهور سنبله و تنش ابتدای تشکیل دانه توجیه کردند. ارقام اترک، چمن و ارون و با تداوم فتوستنتز بیشتر، محتوای متابولیت بیشتر و سازوکار دفاع آنزیمی بهتر نسبت به رقم مارون تنش گرما را تحمل کردند. می‌توان گفت که ارقام با سرعت کمتر پیر شدن برگ بعد از مواجهه با گرما و حفاظت آنزیمی بیشتر می‌توانند در برابر گرما متحمل‌تر باشند.

واژه‌های کلیدی: آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، تجزیه عاملی، فتوستنتز، گرما.

مقدمه

کاربردی برای بهبود تحمل تنش گرما در گندم، به کارگیری ابزارهای اصلاحی، مولکولی و برنامه‌های مدیریت زراعی است. رعایت تاریخ کاشت، کاربرد کودهای حاوی نیتروژن، فسفر و پتاس در شرایط تنش ملایم و مدیریت آب از جمله راهکارهای بهزیستی برای برطرف کردن یا کاهش دادن اثرات تنش دمایی طی دوره پر شدن دانه به شمار می‌روند

تش گرما در طی مرحله نمو زایشی گندم عامل اصلی محدود کننده تولید این محصول در اکثر نواحی کشت گندم در جهان است (Gibson and Paulsen 1999). در مناطق جنوبی ایران از جمله خوزستان تنش گرمای انتهایی فصل منجر به کاهش ۵ تا ۴۰ درصد عملکرد دانه گندم می‌شود (Jalal-Kamali and Duveiller, 2008).

* نگارنده پاسخگو: علیرضا برجیان. پست الکترونیک: alireza.borjian@gmail.com

ندارد. پژوهش حاضر بهمنظور درک بهتر اثر کوتاهمدت تنش گرما در شرایط مزرعه بر برخی خصوصیات فیزیولوژیک رقمهای گندم مورد کشت در اقلیمهای گرم مناطق جنوبی ایران انجام گردید. ارزیابی مزرعه‌ای اثر کوتاهمدت تنش گرما پیش از گل‌دهی و ابتدای پر شدن دانه و همچنین مقایسه اثرات کوتاهمدت تنش گرما از لحاظ میزان اثرگذاری آن‌ها بر عملکرد دانه و خصوصیات فیزیولوژیک گندم نان از اهداف این آزمایش بودند.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان واقع در ۳۵ کیلومتری شمال شرق اهواز با اقلیم گرم و خشک در سال زراعی ۱۳۹۳-۹۴ اجرا شد. خاک محل آزمایش دارای بافت رس‌سیلتی با $pH = 7/4$ و ماده آلی خاک ۱ درصد بود (جدول ۱). بر اساس آمار هواشناسی میانگین بلندمدت (۱۳۹۵-۱۳۷۰) حداکثر روزانه دمای هوا در طول دوره رشد گندم $23/4$ و در سال زراعی ۱۳۹۳-۹۴ $25/7$ درجه سانتی‌گراد بود (جدول ۲). آزمایش مزرعه‌ای در یک طرح بلوک‌های نواری (کرت‌های خردشده نواری) با سه تکرار اجرا گردید. ارقام گندم در عرض و تیمارهای تنش گرما در کرت‌های طولی قرار گرفتند. چهار رقم گندم نان بهاره که در سطح وسیعی در استان خوزستان و استان‌های هم‌جوار کشت می‌شوند و یا در از تلاقی‌های موفق اعم از حساس یا متحمل به گرما شرکت داشته‌اند، انتخاب و کشت شدند. رقمهای گندم انتخابی عبارت‌اند از اترک (زودرس و دارای تحمل بالای گرما)، چمران (زودرس و نیمه متحمل به گرما)، ارونند (نیمه زودرس و نیمه متحمل به گرما)، مارون (زودرس و دارای تحمل کم به گرما) (Moshattati et al., 2010).

عملیات تهیه زمین شامل آبیاری قبل از کاشت (ماخار)، شخم، دیسک و کودپاشی بود. مقدار ۷۵ کیلوگرم در هکتار فسفات (P_2O_5) از منبع سوپر فسفات تریپل قبل از کاشت و مقدار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن (N) از منبع اوره با سه بار تقسیط در زمان اندکی پس از کاشت، ابتدای ساقه رفت و ابتدای ظهر سنبله به زمین داده شد. کرت بندی به ابعاد 2×2 متر انجام گرفته و بذور در ۱۴ ردیف به طول دو متر و با فاصله ۱۵ سانتی‌متر از هم در تاریخ ۱۲ آذرماه ۱۳۹۳ کاشته شدند.

(Farooq et al., 2011). در ارقام متحمل به دمای زیاد، فتوسنتر، حفظ محتوای کلروفیل، ذخایر بالای کربوهیدرات ساقه و عملکرد بالا از طریق دانه‌بندی بیشتر، کارایی بالا در سنتز نشاسته در دانه، وزن دانه بیشتر و طولانی شدن دوره Hays et al., (2007).

شناخت سازوکارهای فیزیولوژیک و مولکولی مرتبط با تحمل گرما و تشخیص روش‌های غربال‌گری در بهبود تحمل گیاهان به گرما حائز اهمیت است. تاکنون چندین مؤلفه فیزیولوژیک مرتبط با تحمل گرما ازجمله حفظ غلظت کلروفیل (Renolds et al., 1994)، محتوای نسبی آب برگ و هدایت روزنای (Schonfeld et al., 1988)، افت دمای کانوپی و پایداری غشای سلولی در برابر گرما (Renolds et al., 1998) مورد توجه قرار گرفته است. سازوکار دفاعی آنتی-اکسیدانی به عنوان بخشی از سازگاری به تنش گرما مطرح است (Sairam et al., 2000). اندازه‌گیری میزان پراکسیدهیدروژن بعد از اعمال تنش گرما همراه با یک نشانگر آنتی-اکسیدان (به عنوان مثال آسکوربات) و یک نشانگر خسارت اکسیداسیون (به عنوان مثال پراکسیداسیون چربی) می‌تواند به درک سازوکارهای فیزیولوژیک گیاه حین تنش کمک کند (Jubany-Mari et al., 2010). اسیدآمینه پرولین به عنوان منبع انرژی، کربن و نیتروژن در نظر گرفته شده است و در پاسخ به تنش‌های محیطی به مقدار زیاد تجمع می‌یابد (Showler and Castro, 2010).

روش‌های انتخاب ژنتیکی‌های متحمل به گرما می‌تواند از طریق روش‌های شبیه‌سازی تنش حرارتی در مزرعه انجام شود. مطالعات مستقیم اثر درجه حرارت بالا بر رشد و عملکرد گندم در مزرعه یا حاصل کاشت در مناطق مختلف (Lopez et al., 2012) یا به صورت تغییر در تاریخ کاشت (Renolds et al., 1994) و یا با استفاده محفظه‌های روباز یا تونل‌های دارای شیب دمایی بوده است (Talukder et al., 2010). به‌هرحال اکثر این مطالعات اثر تنش متوسط گرمایی بلند-مدت ($>32^{\circ}\text{C}$) یا اثر تنش شدید گرمایی کوتاهمدت ($>35^{\circ}\text{C}$) را گزارش نموده‌اند (Modarresi et al., 2010). در ایران مطالعات زیادی در مورد اثر تنش گرما بر عملکرد دانه گندم و سازوکارهای فیزیولوژیک دخیل در آن انجام شده که عمدهاً بر اساس تغییر در تاریخ کاشت استوار بوده و داده‌های حاصل از تأثیر تنش گرمایی کوتاهمدت بر عملکرد گندم و سازوکارهای فیزیولوژیک مرتبط با آن در شرایط مزرعه وجود

جدول ۱. مشخصات خاک محل اجرای آزمایش.

Table 1. Soil characteristics of the location of experiment.

بافت texture	رس Clay	سیلت Silt	شن Sand	چگالی Density (gcm ⁻³)	K _{ava} ---mg/Kg---	P _{ava.} %	N -----%	کربن آلی Organic Carbon %	pH	هدايت الكتريكي EC ds/m	عمق نمونه‌برداری Depth cm
Silty clay	40.0	46.0	14.0	1.33	145	5.38	0.07	1.34	7.44	2.71	0-30

جدول ۲. وضعیت آب و هوایی فصل زراعی ۱۳۹۳-۹۴ محل اجرای آزمایش (اداره کل هواشناسی استان خوزستان).

Table 2. Climatic conditions of the growing season of location of experiment in 2014 (Khuzestan province meteorological department).

ماه Month	میانگین ماهیانه Monthly maximum mean temperature -----(°C)-----	میانگین ماهیانه Monthly minimum mean temperature	میانگین دماهی دما Monthly mean temperature	میانگین ماهیانه دما Monthly mean RH (%)	میانگین ماهیانه رطوبت نسبی Monthly mean Precipitation (mm)	میانگین آفتابی Monthly mean sunny hours (hours)
December	21.6	9.2	15.4	70.4	40.9	6.0
January	19.8	6.3	13	63.9	4.9	6.9
February	22.1	9.2	15.7	58.9	27.7	5.3
March	23.4	9.2	16.4	61.2	30.0	8.2
April	29.3	14.6	22	55.2	45.7	7.2
May	38.1	20.1	29.1	43.6	3.6	8.3
Total	-	-	-	-	152.8	-

جزء اصلی است: (۱) چهارچوب اتاقک که از جنس آلومینیوم است، (۲) سیستم گرم کننده، (۳) سیستم کنترل دما. این اتاقک ۱/۵ متر طول ۵/۰ متر پهنا و ۱/۲ متر ارتفاع دارد. جداره جانبی و سقف اتاقک با ورق‌های پلیمری موج دار پلی-کربنات شفاف استاندارد پوشیده شده است. این ورق‌ها اشعه UV را منعکس نموده و اجازه ورود نور را (طول موج‌های بین ۴۰۰ تا ۱۶۰۰ نانومتر) تا ۹۰ درصد می‌دهد. دمای داخل و خارج اتاقک توسط دو حسگر که در وسط بالای اتاقک و جداره خارجی آن نصب شده‌اند، به‌طور خودکار با حساسیت ۰/۵ درجه سانتی‌گراد به‌طور الکتریکی کنترل می‌شود. سیستم گرم کننده مجهز به یک دمنده هوای گرم با توان حرارتی ۱۵۰۰ وات است. ورود ملایم هوای گرم توسط دمنده به داخل اتاقک و خروج آن از میان منفذ جانبی تعبیه شده به بالای اتاقک از افزایش رطوبت نسبی و سکون هوای داخل اتاقک جلوگیری می‌کند به‌طوری‌که به غیر از دما هیچ اختلافی با اتمسفر بیرون ندارد (شکل ۱).

تراکم کاشت ۳۵۰ بوته در مترمربع در نظر گرفته شد. آبیاری طوری انجام شد که گیاهان در طول دوره رشد با تنش خشکی و غرقانی مواجه نشوند. تنش گرما (حداکثر ۳۵ درجه سانتی‌گراد) با نصب اتاقک‌های تولید تنش حرارتی واقع در وسط (خطوط کاشت هفتم، هشتم و نهم) کرت‌ها اعمال گردید. بوتهای گندم درون اتاقک به مدت سه روز متوالی در مرحله ظهور سنبله (ZGS - H1 ۵۷-۵۹) یا ۲۰ روز بعد از گردهافشانی در ابتدای تشکیل دانه (ZGS - H2 ۷۱-۷۳) (Zadoks et al., 1974) در معرض تنش گرما قرار گرفتند. از ساعت ۱۰ صبح دمای داخل اتاقک‌ها سه تا چهار درجه سانتی‌گراد در ساعت نسبت به دمای محیط بیرون اتاقک افزایش داده و وقتی به حداکثر ۳۵ درجه گردد رسید، به مدت ۳ ساعت در ظهر ثابت باقی گذاشته شد. سپس به همین منوال دمای داخل اتاقک کاهش داده شد. در ساعت ۵ بعدازظهر اتاقک‌ها از روی کرت‌ها برداشته شدند. اتاقک تولید تنش حرارتی گیاه دارای گواهی‌نامه ثبت اختراع به شماره و تاریخ ۱۳۹۴/۰۸/۲۴-۸۷۷۲۲۱ دارای سه



شکل ۱. دستگاه اتاقک تولید تنش حرارتی گیاه مستقر در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان.

Fig. 1. Plant heat chamber apparatus located at Research Farm of Khuzestan Agricultural and Natural Resources University.

$$\frac{[(1000 \cdot A470 - 1.82 \cdot Ca - 85.02 \cdot Cb) \times V]}{1000 \times W} [4]$$

در اوایل دوره پر شدن دانه میزان فلورسانس کلروفیل هر رقم بین ساعات ۱۰ تا ۱۳ روزهای آفتابی توسط دستگاه Opti-Sciences, NH, OS1-FL (USA) اندازه‌گیری شد. گیرهای دستگاه روی شش برگ پرچم هر بوته انتخابی زده شد و بعد از ۴۵ دقیقه ایجاد تاریکی حداکثر عملکرد کوانتموی فتوسیستم II در شرایط سازگار شده به تاریکی (Fv/Fm) که در آن Fv فلورسانس متغیر برگ سازگار شده به تاریکی و Fm حداکثر فلورسانس برگ سازگار شده به تاریکی است، به دست آمد. حداکثر عملکرد کوانتموی فتوسیستم II در شرایط سازگار شده به روشنایی (Baker and Rosenquist, 2004) محاسبه شد (ΦPSII).

در اوایل دوره پر شدن دانه شاخص پایداری غشای سلول (Cell Membrane Thermal Stability) (CMTS) (Reynolds et al., 2001) نمونه‌های برگ پرچم با استفاده از رابطه زیر محاسبه گردید.

$$CMTS\% = [1 - (EC1/EC2)] \times 100 [5]$$

در رابطه فوق EC1 و EC2 به ترتیب هدایت الکتریکی اولیه (قبل از اتوکلاو) و ثانویه (بعد از اتوکلاو) نمونه‌ها است. در مرحله شیری شدن دانه‌ها، محتوی نسبی آب برگ (Relative Water Content) برگ پرچم به روش مورانت (Morant-Manceau, et al., 2004) مانسیو و همکاران (Mancio and Manceau, 2004) اندازه‌گیری و بر اساس رابطه زیر محاسبه شد:

نمونه‌برداری از برگ پرچم بوته‌های انتخابی در روز سوم اعمال تنش حرارتی، بلافضله پس از قطع تنش در مرحله ظهور سنبله و ۷ تا ۱۰ روز پس از گردهافشانی انجام گرفت. محتوای کلروفیل برگ پرچم سه بوته انتخابی بعد از اعمال تنش حرارتی، در هفته دوم و ششم بعد از گردهافشانی با استفاده از کلروفیل‌متر دستی (SPAD 502, Minolta, Japan) اندازه‌گیری شد. سرعت افت محتوای کلروفیل برگ پرچم از تقسیم محتوای کلروفیل هفته دوم بر هفته ششم بعد از گردهافشانی محاسبه شد. هدایت روزنهای با استفاده از دستگاه پرومتر AP3، مدل MK, Delta, UK از سه برگ بالای بوته‌های انتخابی در هر تکرار انجام شد. غلظت کلروفیل و کاروتینوئید برگ پرچم ساقه اصلی با استفاده از استن ۸۰ درصد استخراج و طبق روش آرنون (Arnon, 1949) اندازه-گیری شد. میزان جذب نوری محلول به دست آمده با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۴۵ و ۶۶۳ (Chlb)، خوانده شد. غلظت کلروفیل a (Chla)، کلروفیل b (Chlb)، کلروفیل کل (Chlt) و کاروتینوئیدها (Car.) بر اساس روابط زیر تعیین گردید. در روابط زیر حجم نمونه استخراج شده و وزن نمونه است.

$$Chla\text{ (mg/g FW)} = [(12.7 A663 - 2.69 A645) \times V] / 1000 \times W [1]$$

$$Chlb\text{ (mg/g FW)} = [(22.9 A645 - 4.68 A663) \times V] / 1000 \times W [2]$$

$$Chlt\text{ (mg/g FW)} = [(20.2 A645 + 8.02 A663) \times V] / 1000 \times W [3]$$

$$Car.\text{ (mg/g FW)} =$$

همه صفات به غیر از صفات پتانسیل آب برگ، غلظت کلروفیل a، غلظت کلروفیل کل و غلظت کاروتوئیدهای برگ معنی‌دار بود (جدول ۳). این بدین معنی است که ارقام واکنش‌های متفاوتی تحت تنفس گرما نشان دادند. مقایسه میانگین صفات مورد مطالعه در هر سطح تنفس در جدول ۴ نشان داده شده است. میانگین کاهش عملکرد دانه چهار رقم مورد آزمایش در شرایط تنفس‌های H1 و H2 نسبت به شرایط بدون تنفس (شاهد) به ترتیب ۱۶/۷ و ۱۶/۹ درصد بود. تنفس گرمای کوتاه‌مدت (H1 یا H2) به طور میانگین عملکرد دانه ارقام چمران، مارون، ارون و اترک را به ترتیب ۱۹/۶، ۱۸/۶، ۱۷/۸ و ۱۱/۲ درصد کاهش داد (جدول ۴). مقایسه میانگین پتانسیل آب برگ نشان داد که تنفس کوتاه‌مدت گرما منجر به کاهش معنی‌دار پتانسیل آب برگ نسبت به شرایط بدون تنفس (شاهد) گردید. این نتایج مطابق با یافته‌های سایر محققین (Wardlaw, 1999; Pessarakli, 1999; et al., 2002) بود. این محققین نشان دادند که پتانسیل آب برگ پرچم حین افزایش دما به آهستگی رو به کاهش می‌گذارد. مقایسه میانگین محتوای نسبی آب در بین سطوح تنفس گرما نشان داد که تنفس کوتاه‌مدت H1 و H2 منجر به کاهش معنی‌دار محتوای نسبی آب گردید. در بین ارقام مورد بررسی رقم چمران همانگ با پتانسیل کل آب برگ خود بیشترین و رقم مارون کمترین مقدار محتوای نسبی آب را داشت. از طرف دیگر همبستگی مثبت و معنی‌داری بین پتانسیل کل آب برگ و محتوای نسبی آب برگ در هر دو شرایط تنفس H1 و H2 ($r=0.70$ و $p<0.01$) به دست آمد. تفاوت‌ها در محتوای نسبی آب برگ در تنفس گرمای H2 بیشتر مشخص بود. روش‌نگار-دزفولی و همکاران (Roshanfekr-Dezfuli et al., 2011) در آزمایش خود به این نتیجه رسیدند که محتوای رطوبت نسبی نسبت به پتانسیل آب برگ پرچم، شاخص مناسب‌تری برای غربال‌گری و گرینش رقم متحمل به تنفس گرما به شمار می‌آید. محتوای نسبی آب بالاتر به معنی توانایی برگ در حفظ مقادیر بیشتر آب در شرایط تنفس است و قدرت تنظیم اسمزی در برخی ارقام، ممکن است توانایی آن‌ها را در حفظ محتوای آب نسبی بالاتر میسر سازد (Farooq et al., 2011).

در این تحقیق همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد دانه با پتانسیل آب برگ در تنفس H1 ($r=0.68$ و $p<0.014$) و در تنفس H2 ($r=0.58$ و $p<0.048$) به دست آمد. همچنین همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد دانه و محتوای نسبی

$$\text{RWC} = \frac{(\text{وزن خشک برگ} - \text{وزن تر برگ}) / (\text{وزن خشک برگ} - \text{وزن تورمی برگ})}{100} \times 100\%$$

اندازه‌گیری اسیدآمینه پرولین به روش بیتس (Bates et al., 1973) در مرحله ظهور سنبله و ۷ تا ۱۰ روز پس از گردهافشانی انجام شد. فعالیت آنزیم آسکوربات پراسیداز (APX) به روش ناکانو و آسادا (Nakano and Asada, 1987) و جذب نوری محلول به دست آمده در طول موج ۲۹۰ نانومتر خوانده شد. میزان فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) به روش ایبی (Aebi, 1983) و جذب نوری محلول به دست آمده در طول موج ۲۴۰ نانومتر، فعالیت آنزیم پراسیداز (POX) به روش چانس و مهلهی (Chance and Maehly, 1955) و جذب نوری محلول به دست آمده در طول موج ۴۷۰ نانومتر، فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز (SOD) به روش Beachamp and Fridovich, (1971) و جذب نوری محلول به دست آمده در طول موج ۵۶۰ نانومتر خوانده شد. نشانگر مولکولی مالون دی آلدید (MDA) طبق روش هس و پکر (Heath, and Packer, 1969) و جذب نوری محلول به دست آمده در طول موج ۵۳۲ نانومتر خوانده شد ولی برای حذف اثر ترکیبات مزاحم، جذب نمونه‌ها در طول موج ۶۰۰ نانومتر از جذب نمونه در طول موج ۵۳۲ نانومتر کسر و غلظت کمپلکس محاسبه شد. پس از رسیدگی محصول، بوته‌های گندم از سطح ۰/۵ مترمربع سه ردیف و سطح هر کرت برداشت شدند و عملکرد دانه در واحد سطح بر اساس ۱۲ درصد رطوبت دانه محاسبه گردید. کلیه محاسبات با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS-9.4 انجام شد. تجزیه به عامل‌ها با استفاده از روش تجزیه به مؤلفه‌های اصلی و چرخش وریماکس روی عامل موقت انجام گرفت. مقایسات میانگین به روش دانکن انجام گرفت و شکل‌ها با استفاده از نرم‌افزار Excel ترسیم شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس صفات مورد بررسی در جدول ۳ آورده شده است. چهار رقم انتخابی در کلیه صفات مورد مطالعه تفاوت معنی‌دار داشتند که این امر نشان‌دهنده تنوع ژنتیکی بالا است. افزون بر این، تفاوت معنی‌داری در سطوح تنفس گرما برای کلیه صفات به‌غیراز صفات غلظت کلروفیل a و غلظت کاروتوئیدها مشاهده شد. اثر متقابل رقم \times تنفس گرما برای

با این وجود تنش گرمای حاکم بر گیاه در کوتاه‌مدت، گرادیان آبی به سمت گلها و دانه‌ها را که در تعیین عملکرد دانه نقش به سزایی دارند، تحت تأثیر قرار می‌دهد.

آب برگ در تنش H1 ($r=0.58$) و در تنش H2 ($r=0.048$) و در تنش r ($p<0.008$) بود. این نتایج نشان دادند علی‌رغم اینکه در این آزمایش هیچ تنش رطوبتی بر گیاه اعمال نشد،

جدول ۳. تجزیه واریانس اثر تنش گرمای بر خصوصیات فیزیولوژیک ارقام گندم بهاره.

Table 3. Analysis of variance the effect of heat stress on physiological traits of spring wheat cultivars.

منابع تغییرات S.O.V	df	حداکثر عملکرد کوانتموم Maximum quantum yield (Fv/Fm)	عملکرد کوانتموم مؤثر Effective quantum yield (ΦPSII)	سرعت افت کلروفیل Chlorophyll loss rate	پتانسیل آب برگ Leaf water potential	محتوای نسبی آب برگ Relative water content	هدایت روزنایی Stomatal conductance
بلوک Block	2	0.0001 ns	0.00005 ns	0.029 ns	0.0007 **	3.255 ns	0.0003 ns
تنش گرمای Heat (H)	2	0.032 **	0.029 **	0.669 **	0.0002 *	215 **	0.006 **
خطای Error a	4	0.00008	0.00009	0.026	0.000001	2.09	0.000002
رقم Cultivar (C)	3	0.011 **	0.004 **	0.84 **	0.009 **	12.07 **	0.111 **
خطای Error b	6	0.0009	0.0004	0.015	0.0013	1.92	0.0005
تنش گرمای×رقم H × C	6	0.0022 **	0.0012 **	0.13 **	0.0001 ns	3.44 *	0.0007 **
خطای Error a	12	0.00015	0.0001	0.0112	0.0005	1.148	0.00001
ضریب تغییرات (%) C. V. (%)		1.61	1.75	4.96	0.56	1.32	0.15

Table 3. Continued

جدول ۳. ادامه

منابع تغییرات S.O.V	df	پایداری غشا Membrane thermostability	عملکرد دانه Grain yield	a کلروفیل Chlorophyll a	b کلروفیل Chlorophyll b	کل کلروفیل Chlorophyll Total	کاروتینوئیدها Carotenoids
بلوک Block	2	14.09 *	222.7 ns	0.028 *	0.023 **	0.102 **	0.006 *
تنش گرمای Heat (H)	2	245.6 **	34015 **	0.0004 ns	0.014 *	0.016 *	0.0003 ns
خطای Error a	4	3.23	229.4	0.0003	0.009	0.007	0.0016
رقم Cultivar (C)	3	61.6 **	9805.2 **	0.461 **	0.014 *	0.462 **	0.017 **
خطای Error b	6	3.09	103.99	0.0162	0.01	0.045	0.0004
تنش گرمای×رقم H × C	6	15.24 **	672.4 **	0.0009 *	0.004 ns	0.004 ns	0.002 ns
خطای Error a	12	2.36	125.6	0.0024	0.003	0.004	0.001
ضریب تغییرات (%) C. V. (%)		3.79	2.32	3.44	5.09	2.30	9.09

Table 3. Continued

منابع تغییرات		جدول ۳. ادامه							
S.O.V	df	پرولین Proline	پراکسیداز Peroxidase	کاتالاز Catalase	سوپراکسید Dismutase Superoxide dismutase	آسکوربات پراکسیداز Ascorbate peroxidase	پراکسید هیدروژن Hidrogen peroxide	مالون Malon de aldehyde	
Block	بلوک	2	9.72 ns	0.20 ns	0.027 **	28783 **	0.129 *	99.19 ns	0.187 ns
Heat (H)	تنش گرما	2	1366 **	17.82 **	0.037 **	84380 **	1.559 **	1896 **	1782 **
Error a	خطای a	4	14.51	0.67	0.0019	132.3	0.0005	128.9	39.25
Cultivar (C)	رقم	3	1624**	9.06 **	0.04**	362321 **	3.10 **	8785 **	4866.7 **
Error b	خطای b	6	5.71	0.17	0.014	28421	0.095	159.3	10.13
H × C	تنش گرما×رقم	6	99.65**	17.54 **	0.004 **	17176 **	0.339 **	1085 **	279.9 **
Error a	خطای c	12	12.92	0.28	0.001	861	0.026	153.3	9.86
ضریب تغییرات (%)		10.08	12.23	12.71	3.02	19.63	10.83	3.05	
C. V. (%)									

** و *، به ترتیب معنی دار در سطح احتمال خطای یک و پنج درصد، ns غیر معنی دار.

** and * significant at one and five percent error of probability respectively, ns, none significant.

کربوکسیلاز آن افزایش پیدا می‌کند و به این ترتیب میزان تنفس نوری گیاه بیشتر می‌شود (Wahid et al., 2007; Teskey et al., 2015). رقم چمران کمترین هدایت روزنها را داشت ولی دارای عملکرد بالای در شرایط تنش بود. در توجیه این امر نتایج برخی پژوهش‌ها نشان داد که کاهش هدایت روزنها و تعرق کمتر، منجر به مصرف آب پایین‌تر در گیاه و نیز موجب افزایش پتانسیل آب برگ پرچم گردید (Atteya, 2003; Blum, 1988). این نتیجه می‌تواند در بهبود روابط آبی گیاه کمک‌کننده باشد.

علی‌رغم عدم تأثیر معنی دار تنش کوتاه‌مدت گرما بر غلظت کلروفیل a در آزمایش حاضر، همبستگی منفی و معنی‌داری بین افت عملکرد دانه با صفات غلظت کلروفیل a ($r = -0.76$ و $p < 0.004$) در هر دو تنش H1 و تنش (H2)، غلظت کلروفیل کل ($r = -0.67$ و $p < 0.02$) در تنش H1 و $r = -0.77$ و $p < 0.003$ در تنش (H2) و غلظت کاروتینوئیدها ($r = -0.64$ و $p < 0.02$) در تنش H1 و عدم همبستگی معنی‌دار در تنش (H2) به دست آمد. با افزایش شدت تنش گرما (بالای ۴۰ درجه سانتی‌گراد)، غلظت کلروفیل برگ و جذب نور توسط گیاه کاهش یافته و با کاهش هدایت روزنها، خسارت گرمای ناشی از تابش زیاد، کاهش می‌یابد و به صورت یک سازوکار تحمل به تنش دمای بالا عمل می‌نماید.

مقایسه میانگین هدایت روزنها در شرایط دو سطح تنش گرمای H1 و H2 چهار رقم مورد بررسی نشان داد که هدایت روزنها در تنش کوتاه‌مدت افزایش یافت. به طور میانگین بیشترین هدایت روزنها را ارقام مارون و ارونده با ۲/۵۴ سانتی‌متر بر ثانیه داشتند و رقم چمران با ۲/۳۱ سانتی‌متر بر ثانیه کمترین هدایت روزن را داشت (جدول ۴). افزایش هدایت روزنها در رقم‌های مورد بررسی حاکی از این است که عوامل روزنها مانع برای انجام فتوسنتر نبودند و در نتیجه عوامل غیر روزنها در محدود نمودن فتوسنتر در اثر تنش گرما قوت می‌یابند (Mojtabaei-Zamani, 2012). مجتبایی زمانی (Mojtabaei-Zamani, 2012) گزارش کرد که تاریخ کاشت تأخیری موجب افزایش مقاومت مزوپلیلی برای انتشار CO₂ درون برگ شده درنتیجه از سرعت فتوسنتر کاسته می‌شود. ایشان پیشنهاد کرد کاهش هدایت مزوپلیلی احتمالاً به دلیل کاهش فعالیت آنزیم‌های کربوکسیله کننده و رابیسکو اکتیواز و یا کاهش کارایی انتقال الکترون باشد. تنش گرما بر دستگاه فتوسنتری در سطح سلولی منجر به بروز تغییرات فراساختاری از قبیل متورم شدن ناحیه ماتریکس کلروفیل است و شل شدن ورقه‌های لاملا در کلروفیل است می‌شود (Zhang et al., 2014). اضافه بر این فعالیت اکسیژن‌ناز آنزیم روبیسکو در مقایسه با فعالیت

گرمای کوتاهمدت H1 و H2 موجب تغییر در سطوح اولیه پراکسید هیدروژن هر چهار رقم گندم گردید. این تغییرات با افزایش پراکسید هیدروژن در رقم مارون در تنش H2 همراه بود، درحالی که ارقام چمران، ارونده و اترک توانستند میزان پراکسید هیدروژن خود را تقریباً با شاهد بدون تنش برابر نگه دارند.

نتایج اثر متقابل سطوح تنش گرما و رقم بر مقدار بیومارکر مالون دی آلدھید (MDA) نشان داد بیشترین مقدار MDA از تیمار تنش گرمای کوتاهمدت H2 در ارقام مارون و چمران به مکترین آن در ارقام ارونده و اترک در ترتیب بدون تنش (شاهد) به دست آمد (جدول ۴). نتایج سطوح مختلف پراکسید هیدروژن، میزان پایداری غشای سلولی و مقادیر MDA نشان داد که ارقام اترک، ارونده و چمران قادرند اثرات مخرب تنش گرما را تحمل کنند. تنش گرما باعث افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) گردید و این افزایش در شرایط تنش های کوتاهمدت H1 و H2 در مقایسه با شرایط بدون تنش ۶۵ درصد بود (جدول ۴). بیشترین میزان فعالیت این آنزیم در شرایط تنش های کوتاهمدت H1 و H2 در ارقام اترک و مارون مشاهده شد (جدول ۴). میانگین فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD) در شرایط میانگین تنش های کوتاهمدت گرما H1 و H2 در مقایسه با شرایط بدون تنش ۱۲/۵ درصد افزایش یافت (جدول ۴). نتایج میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز (POX) نشان داد که در شرایط تنش کوتاه-مدت H1 و H2 فعالیت POX به طور میانگین ۱/۷۲ برابر نسبت به شرایط بدون تنش افزایش یافت (جدول ۴). مقایسه میانگین میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) در شرایط تنش کوتاهمدت H1 و H2 نشان داد که میزان فعالیت این آنزیم در مقایسه با شرایط بدون تنش افزایش یافت (جدول ۴). بیشترین فعالیت آنزیم APX در ارقام اترک مشاهده شد (جدول ۴). در این آزمایش کاهش فعالیت APX در تنش H2 مشاهده شد که می تواند به دلیل کفایت میزان CAT در مقابله با تنش اکسیداتیو باشد. همچنین می توان از این تحقیق نتیجه گرفت که عدم تعادل در بین فعالیت آنزیم-های آنتی اکسیدان باعث کاهش کارایی جمع آوری کننده فرم-های فعال اکسیژن می گردد. عدم تعادل حاصله موجب تجمع رادیکال های اکسیژن در سلول شده و تجمع انواع اکسیژن فعال نیز نقاطه کلیدی سوخت و ساز و کارهای دفاعی سلول را مورد حمله قرار می دهدن. درنتیجه این امر تنش اکسیداتیو در سلول شدت بیشتری می یابد.

(Havaux and Tardy, 1999) افت عملکرد ناشی از تنش ممکن است به دلیل کاهش در غلظت متابولیت هایی مانند کلروفیل باشد (Kolchevskii, 1990).

تنش گرما منجر به کاهش معنی داری در دو مؤلفه فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) و افزایش سرعت افت کلروفیل بعد از اعمال تنش گرما شد (جدول ۳). بیشترین کاهش مشاهده شده در مؤلفه های Fv/Fm و Φ_{PSII} در ارقام مارون و ارونده بود درحالی که چمران و اترک کمترین کاهش را داشتند. سرعت افت کلروفیل در رقم مارون بیشترین و در رقم اترک کمترین افت عدد کلروفیل متر بر روز را داشت. کاهش مؤلفه های فلورسانس کلروفیل در شرایط تنش گرما ناشی از خسارت واردہ به بخش مهمی از مراکز واکنش فتوسیستم II است که به آشفتگی در کلروپلاست و پیری زودرس برگ منجر می شود (Rosenquist, 2004).

رقم های مورد بررسی دارای تنوع معنی داری از نظر پایداری غشا در برایر گرما بودند. درصد مقادیر پایداری غشا در برایر گرما در رقم اترک و چمران بیشترین و مارون و ارونده کمترین بود. نتایج مقایسه میانگین نشان داد که درصد پایداری غشای رقم ها روند نزولی داشت به طوری که مقدار آن در تنش H2 کمتر از تنش H1 بود. اختلال در سازو کارهای اساسی غشا سلولی می تواند فعالیت های فتوسنتزی را متاثر کرده و حتی توانایی غشا پلاسمایی را در حفظ شیره سلولی کاهش دهد. وجود ارتباط نزدیک بین پایداری غشا و مؤلفه های فلورسانس کلروفیل در این آزمایش تائید کننده نقش حفظ یکپارچگی غشای سلولی در تداوم فعالیت سیستم فتوسنتزی است. مقادیر پایداری غشای سلول نشان داد که تنوعی در پاسخ ژنتیکی به دمای بالا وجود دارد که منعکس کننده سازو کارهای متمایز درونی گیاه و احتمالاً تنوع در میزان فعالیت ژن ها است.

تنش کوتاهمدت گرما محتوای پرولین برگ همه رقم ها را افزایش داد. رقم اترک بیشترین محتوای پرولین را در هر تیمار تنش داشت (جدول ۴). نتایج نشان داد سطوح اولیه پراکسید هیدروژن ارقام چمران و مارون بیشتر از ارونده و اترک بود (جدول ۴). با توجه به اینکه سطوح اولیه پراکسید هیدروژن در گونه های گیاهی و در ارقام مختلف متفاوت است، این میزان از پراکسید هیدروژن پایه، به عنوان خسارت محسوب نمی شود و دارای نقش پیام رسانی برای فعل سازی ژن ها و اندامکها است (Turkan et al., 2005).

جدول ۴. مقایسه میانگین اثرات ساده صفات موردمطالعه ارقام گندم رشد یافته تحت تنش گرمای نزدیک گل‌دهی (H1)، ابتدای تشکیل دانه (H2) و بدون تنش گرما (شاهد) در مزرعه.

Table 4. Mean comparison simple effect of the studied traits of wheat cultivars grown under heat stress near flowering (H1), early grain set (H2) and non-heat stress (control) in the field.

Cultivar	حداکثر عملکرد کوانتم مؤثر			عملکرد کوانتم مؤثر			سرعت افت کلروفیل			پتانسیل آب برگ		
	Maximum PSII quantum yield (Fv/Fm)			Effective PSII quantum yield (Φ_{PSII})			Chlorophyll loss rate (SPAD/day)			Leaf water potential (MPa)		
	Control	H1	H2	Control	H1	H2	Control	H1	H2	Control	H1	H2
Chamran	0.81 ^a	0.79 ^a	0.78 ^a	0.74 ^a	0.69 ^a	0.69 ^a	1.91 ^{ab}	2.18 ^b	2.2 ^b	-1.1 ^a	-1.1 ^a	-1.13 ^a
Maroon	0.81 ^a	0.68 ^c	0.68 ^c	0.74 ^a	0.62 ^c	0.62 ^c	1.95 ^a	2.81 ^a	2.9 ^a	-12. ^b	-1.2 ^b	-1.21 ^c
Arvand	0.80 ^a	0.69 ^c	0.68 ^c	0.75 ^a	0.65 ^b	0.64 ^b	1.85 ^a	1.93 ^c	2.1 ^{bc}	-1.1 ^a	-1.1 ^a	-1.13 ^a
Atrak	0.82 ^a	0.75 ^b	0.74 ^b	0.73 ^a	0.68 ^a	0.68 ^a	1.76 ^b	1.89 ^c	1.9 ^c	-1.2 ^b	-12. ^b	-1.16 ^b
Mean	0.81	0.73	0.72	0.74	0.66	0.66	1.87	2.20	2.32	-1.15	-1.15	-1.16

Table 4. Continued

جدول ۴. ادامه.

Cultivar	محتوی نسبی آب برگ			هدایت روزنه			پایداری غشای سلولی		
	Leaf relative water content(Stomatal conductance (cm/Sec)			Cell membrane thermostability (%)		
	Control	H1	H2	Control	H1	H2	Control	H1	H2
Chamran	85.8 ^{ab}	82.3 ^a	78.5a	2.28 ^c	2.33 ^c	2.31 ^c	48.7 ^a	40.9 ^b	36.0 ^b
Maroon	85.0 ^{ab}	78.7 ^c	74.7b	2.50 ^a	2.56 ^a	2.55 ^a	41.0 ^b	38.4 ^b	35.7 ^b
Arvand	86.3 ^a	80.7 ^{ab}	76.7a	2.50 ^a	2.55 ^a	2.54 ^a	42.0 ^b	38.5 ^b	36.8 ^{ab}
Atrak	84.3 ^b	79.3 ^{bc}	78.0a	2.40 ^b	2.40 ^b	2.40 ^b	50.3 ^a	43.7 ^a	39.1 ^a
Mean	85.4	80.3	77.0	2.42	2.46	2.45	45.5	40.4	36.9

Table 4. Continued.

جدول ۴. ادامه.

Cultivar	عملکرد دانه			کلروفیل a			کلروفیل b		
	Grain yield (gm ⁻²)			Chlorophyll a (mg/g FW)			Chlorophyll b (mg/g FW)		
	Control	H1	H2	Control	H1	H2	Control	H1	H2
Chamran	604 ^a	492 ^a	478 ^a	1.64 ^b	1.66 ^b	1.64 ^b	1.04 ^b	0.96 ^b	0.99 ^a
Maroon	508 ^c	412 ^d	414 ^c	1.50 ^c	1.50 ^c	1.50 ^c	1.04 ^b	0.94 ^b	1.00 ^a
Arvand	539 ^b	439 ^c	447 ^b	1.67 ^b	1.67 ^b	1.68 ^b	1.14 ^a	1.08 ^a	1.00 ^a
Atrak	526 ^{bc}	467 ^b	466 ^{ab}	2.05 ^a	2.00 ^a	2.06 ^a	1.00 ^b	0.99 ^a	1.01 ^a
Mean	544	453	451	1.72	1.71	1.72	1.06	0.99	1.00

Table 4. Continued.

جدول ۴: ادامه.

Cultivar	کلروفیل کل			کاروتینید			آسکوربات پراکسیداز		
	Total Chlorophyll			Carotenoids (mg/g FW)			Ascorbate (unit/mg protein)		
	Control	H1	H2	Control	H1	H2	Control	H1	H2
Chamran	2.69 ^c	2.62 ^c	2.63 ^b	0.35 ^a	0.37 ^{ab}	0.37 ^a	0.32 ^b	0.43 ^c	0.49 ^b
Maroon	2.54 ^d	2.44 ^d	2.50 ^c	0.33 ^a	0.26 ^c	0.29 ^b	0.32 ^b	0.65 ^c	0.54 ^b
Arvand	2.81 ^b	2.75 ^b	2.68 ^b	0.37 ^a	0.35 ^b	0.37 ^a	0.32 ^b	1.20 ^b	0.60 ^b
Atrak	3.05 ^a	2.99 ^a	3.06 ^a	0.38 ^a	0.42 ^a	0.39 ^a	0.92 ^a	2.50 ^a	1.65 ^a
Mean	2.77	2.70	2.72	0.36	0.35	0.35	0.47	1.19	0.82

Table 4. Continued.

جدول ۴. ادامه.

Cultivar	کاتالاز			پراکسیداز			سوپراکسید دیسموتاز		
	Catalase (unit/mg protein)			Peroxidase (m mol/g leaf FW)			Superoxide dismutase (unit/mg protein)		
	Control	H1	H2	Control	H1	H2	Control	H1	H2
Chamran	0.09 ^c	0.19 ^c	0.19 ^c	4.85 ^a	8.94 ^a	2.26 ^c	773 ^b	831 ^c	890 ^c
Maroon	0.18 ^b	0.33 ^a	0.38 ^a	1.61 ^c	4.03 ^b	4.91 ^b	786 ^b	979 ^b	853 ^c
Arvand	0.18 ^b	0.24 ^b	0.26 ^b	2.64 ^b	4.09 ^b	8.32 ^a	1209 ^a	1403 ^a	1189 ^a
Atrak	0.27 ^a	0.32 ^a	0.30 ^b	2.60 ^b	3.60 ^b	4.03 ^b	754 ^b	974 ^b	1001 ^b
Mean	0.18	0.27	0.28	2.92	5.16	4.88	880	1047	983

جدول ۴. ادامه.

پراکسید هیدروژن					مالون د آلدهید		برولین		
Hidrogen peroxide (mg/g FW)					Malon de aldehyde (mmol/g FW)		Proline (mg/g FW)		
Cultivar	Control	H1	H2	Control	H1	H2	Control	H1	H2
Chamran	146 ^a	130 ^a	132 ^b	99 ^b	100 ^b	134 ^b	21.9 ^b	31.5 ^b	36.0 ^b
Maroon	136 ^a	121 ^a	180 ^a	113 ^a	116 ^a	150 ^a	19.0 ^b	31.5 ^b	31.5 ^c
Arvand	91.0 ^b	55.3 ^c	105 ^c	71 ^c	67.5 ^c	75 ^d	19.4 ^b	31.5 ^b	38.5 ^b
Atrak	90.5 ^b	97.7 ^b	86.5 ^c	96 ^b	105 ^b	110 ^c	34.2 ^a	63.5 ^a	69.5 ^a
Mean	116	101	126	94.6	97.1	117	23.6	39.5	43.9

در هر ستون میانگین‌های دارای حروف مشترک تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد به روش دانکن ندارند.

Means with similar letters in each column are not significantly different (Duncan ≤ 0.05)

شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیکی تحمل تنش معنی‌دار بود ($r=0.68$ و $p<0.015$) و $r=0.91$ و $p<0.0001$ در تنش H1 و $r=0.91$ و $p<0.0001$ در تنش H2). این امر می‌تواند ناشی از افزایش بیان ژن‌های کد کننده آنزیم پراکسیداز و یا پایداری مولکول-های پروتئینی این آنزیم در مقابل تخریب اکسیداسیون ناشی از شرایط پیری سلول و مرگ برنامه‌ریزی شده باشد (Swidzinski et al., 2004). همبستگی بین آنزیم CAT با سایر صفات معنی‌دار نبود. به بیان دیگر نحوه فعالیت این آنزیم متفاوت از سایر صفات بود.

روش تجزیه به عامل‌ها برای درک روابط داخلی صفات مورد مطالعه و تعیین گروهی متغیرهای با بیشترین همبستگی استفاده شد. در این تجزیه چهار عامل درمجموع ۸۶/۷ درصد واریانس بین رقم‌ها را در تنش H1 و سه عامل درمجموع ۸۶/۴ درصد واریانس بین رقم‌ها را در تنش H2 توجیه کردند (جدول ۵). در تنش H1 عامل اول ۴۲/۵ درصد، عامل دوم ۲۶/۸ درصد، عامل سوم ۱۱/۴ درصد و عامل چهارم ۵/۹۸ درصد از واریانس بین رقم‌ها را توجیه کردند. ضرایب عاملی عامل اول برای تنش H1 در صفات پایداری غشای سلولی، پتانسیل آب برگ، حداکثر عملکرد کوانتم، عملکرد کوانتم مؤثر، سرعت کاهش کلروفیل، هدایت روزنه-ای، محتوای نسبی آب برگ و عملکرد دانه زیاد بود (جدول ۶). از آنجایی که عامل اول ثبات ظرفیت فتوسنتری را به عنوان معیاری از تحمل به گرما تداعی می‌کند، پایداری فتوسنتری نام‌گذاری شد. تداوم فتوسنتر و حفظ کلروفیل برگ تحت

شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیکی تحمل تنش معنی‌دار بود ($r=0.68$ و $p<0.015$) و $r=0.91$ و $p<0.0001$ در تنش H1 و $r=0.91$ و $p<0.0001$ در تنش H2). این امر می‌تواند ناشی از افزایش بیان ژن‌های کد کننده آنزیم پراکسیداز و یا پایداری مولکول-های پروتئینی این آنزیم در مقابل تخریب اکسیداسیون ناشی از شرایط پیری سلول و مرگ برنامه‌ریزی شده باشد (Swidzinski et al., 2004). همبستگی بین آنزیم CAT با سایر صفات معنی‌دار نبود. به بیان دیگر نحوه فعالیت این آنزیم متفاوت از سایر صفات بود.

روش تجزیه به عامل‌ها برای درک روابط داخلی صفات مورد مطالعه و تعیین گروهی متغیرهای با بیشترین همبستگی استفاده شد. در این تجزیه چهار عامل درمجموع ۸۶/۷ درصد واریانس بین رقم‌ها را در تنش H1 و سه عامل درمجموع ۸۶/۴ درصد واریانس بین رقم‌ها را در تنش H2 توجیه کردند (جدول ۵). در تنش H1 عامل اول ۴۲/۵ درصد، عامل دوم ۲۶/۸ درصد، عامل سوم ۱۱/۴ درصد و عامل چهارم ۵/۹۸ درصد از واریانس بین رقم‌ها را توجیه کردند. ضرایب عاملی عامل اول برای تنش H1 در صفات پایداری غشای سلولی، پتانسیل آب برگ، حداکثر عملکرد کوانتم، عملکرد کوانتم مؤثر، سرعت کاهش کلروفیل، هدایت روزنه-ای، محتوای نسبی آب برگ و عملکرد دانه زیاد بود (جدول ۶). از آنجایی که عامل اول ثبات ظرفیت فتوسنتری را به عنوان معیاری از تحمل به گرما تداعی می‌کند، پایداری فتوسنتری نام‌گذاری شد. تداوم فتوسنتر و حفظ کلروفیل برگ تحت

جدول ۵. سهم عامل‌های اول، دوم، سوم و چهارم در تجزیه عاملی صفات مورد مطالعه

Table 5. The contribution of factors 1, 2, 3, and 4 to the factor analysis of studied traits

عامل Factor	مقادیر ویژه Eigen values		واریانس نسبی توجیه شده Relative variance explained (%)		واریانس تجمعی توجیه شده Cumulative variance explained (%)		
	H1	تنش	H2	تنش	H1	تنش	H2
1	8.08	9.26	42.5	48.8	42.5	48.8	
2	5.09	4.24	26.8	22.3	69.4	71.1	
3	2.16	2.92	11.4	15.4	80.7	86.4	
4	1.13	-	5.98	-	86.7	-	

جدول ۶. تجزیه عاملی برای صفات مورد مطالعه ارقام گندم بهاره. تنش گرما به مدت سه روز متوالی نزدیک گل‌دهی (H1)، یا سه روز متوالی در ابتدای تشکیل دانه (H2) در مزرعه اعمال شده است.

Table 6. Factor analysis for studied traits of spring wheat cultivars. Heat stress has been applied to the field for three consecutive days near flowering (H1), or three consecutive days at the early seed formation (H2).

Traits	H1					H2				
	Factor1	عامل اول	عامل دوم	عامل سوم	عامل چهارم	Traits Reordered	Factor1	عامل اول	عامل دوم	عامل سوم
stab	0.97	0.00	-0.07	0.04	CovanY	0.96	0.26	0.06		
CovanY	0.95	0.09	0.00	0.01	CovanEff	0.94	0.17	-0.27		
RWC	0.91	0.03	-0.10	0.03	Y	0.89	0.25	-0.09		
CovanEff	0.91	0.06	0.26	-0.09	RWC	0.80	0.10	0.06		
Y	0.89	0.27	0.02	0.02	WP	0.77	-0.20	0.56		
WP	0.78	-0.37	-0.34	-0.01	Cart	0.69	0.32	0.43		
SOD	-0.68	0.10	-0.46	-0.18	H2O2	-0.62	-0.54	-0.45		
ChDestR	-0.88	-0.34	0.29	-0.02	ChDestR	-0.77	-0.39	-0.45		
StomCond	-0.94	-0.18	-0.23	-0.06	CAT	-0.80	0.21	-0.29		
Pro	-0.30	0.90	0.11	-0.05	StomCond	-0.90	-0.11	0.41		
Cha	0.29	0.87	-0.29	0.02	APX	0.06	0.95	0.03		
APX	0.07	0.84	-0.22	-0.20	Pro	0.27	0.92	0.03		
ChT	0.30	0.83	-0.27	0.29	ChT	0.38	0.90	0.09		
Cart	0.50	0.61	-0.31	-0.25	Cha	0.39	0.89	0.09		
H2O2	-0.09	-0.71	0.66	0.06	Mstab	0.03	0.76	0.33		
MdAld	-0.08	-0.26	0.94	0.07	Chb	-0.30	0.71	0.10		
CAT	0.12	-0.23	0.55	-0.05	POX	-0.50	-0.03	0.84		
POX	-0.01	0.04	-0.95	-0.05	SOD	0.09	0.27	0.79		
Chb	0.06	-0.08	0.06	0.96	MdAld	-0.21	-0.24	-0.92		

Mstab: Membrane Thermostability, CovanY: Quantum Yield, RWC: Relative Water Content, CovanEff: Quantum Effective, Y: Grain Yield, WP: Water Potential, SOD: Superoxide dismutase, ChDistR: Chlorophyll Destruction Rate, Stomatal Conductance, Pro: Proline, Cha: Chlorophyll a, APX: Ascorbate peroxidase, ChT: Chlorophyll Total, Cart: Carotenoids, H2O2: Hydrogen Peroxide, MdAld: Malon de aldehyde, CAT: Catalase, POX: Peroxidase, Chb: Chlorophyll b

به طور میانگین در رقم مارون ۲۳ درصد، چمران ۱۷ درصد، ارونند ۱۹ درصد و اترک ۱۱ درصد بود. نتایج نشان داد که ارقام اترک، چمران و ارونند با فلورسانس کلروفیل بهتر، سرعت افت کلروفیل کمتر، محتوای نسی آب برگ بیشتر و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان متعادل‌تر نسبت به رقم مارون که

نتیجه‌گیری نهایی

محیط کنترل شده می‌تواند روش مناسب و مؤثری برای غربال‌گری ژرم پلاسم‌های گندم برای تحمل به تنش گرما باشد. در آزمایش حاضر یک دوره کوتاه‌مدت سه روزه تنش گرما منجر به کاهش عملکرد گردید. کاهش عملکرد گندم

کمک نموده و باعث کم شدن سرعت پیر شدن برگ ناشی از تنش گردد، ارقامی را با تحمل بیشتر به تنش گرما فراهم می‌نماید.

حساس‌ترین رقم در این مطالعه بود، به تنش گرما از خود تحمل نشان دادند. اگر اقلیم آینده گرم‌تر و متغیرتر گردد، بروز موج گرما اساساً می‌تواند باعث کاهش عملکرد شود. ترکیب صفات فیزیولوژیک برتر که بتواند در تعديل تنش

منابع

- Aebi, H.E. 1983. Catalase. In: Bergmeyer H.U., Bergmeyer J., Grabi M. (eds.), Methods of Enzymatic Analysis. Third ed. Vol. 3. pp. 273-282, VCH Verlagsgesellschaft mbH, Germany.
- Allakhverdive, S.I., Kreslavski, V.D., Klimov, V.V., Los, D.A., Carpentier, R., Mohanty, P., 2008. Heat Stress: An overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis Research.* 98, 541-550.
- Arnon, D.I., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in Beta vulgaris. *Plant Physiology.* 24, 1-15.
- Atteya, A.M., 2003. Alteration of water relations and yield of corn genotypes in response to drought stress. *Journal of Plant Physiology.* 29, 63-76.
- Baker, N.R., Rosenquist, E., 2004. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany.* 55, 1607-1627.
- Bates, L.S., Waldren, R.P., Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil.* 39, 205-207.
- Beachamp, C., Fridovich, F., 1971. Superoxide dismutase: cadmium assay and an assay applicable to acrylamide gels. *Annual Biochemistry.* 44, 276-27.
- Blum, A., Mayer, J., Golan, G., 1988. The effect of grain number per ear (sink size) on source activity and its water relations in wheat. *Journals Experiment of Botany.* 39, 106 – 114.
- Chance, B., Maehly, A.C., 1955. Assay of catalase and peroxidase. *Methods in enzymology.* 2, 764-775.
- Farooq, M., Bramley, H., Palta, J.A., Siddique, H.M., 2011. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Critical Reviews in Plant Sciences.* 30, 1-17.
- Gibson, L.R., Paulsen, G.M., 1999. Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth. *Crop Science.* 39, 1841–1846.
- Harris, K., Subudhi, P.K., Borrell, A., Jordan, D., Rosenow, D., Nguyen, H.T., Klein, P., Klein, R., Mullet, J., 2007. Sorghum stay-green QTL individually reduce post-flowering drought-induced leaf senescence. *Journal of Experimental Botany.* 58, 327–338.
- Havaux, M., Tardy, F., 1999. Loss of chlorophyll with limited reduction of photosynthesis as an adaptive response of Syrian barley landraces to high drought and heat stress. *Australian Journal of Physiology.* 26, 569-578.
- Hays, D.B., Do, J.H., Mason, R.E., Morgan, G., and Finlayson, S.A., 2007. Heat stress induced ethylene production in developing wheat grains induces kernel abortion and increased maturation in a susceptible cultivar. *Plant Science.* 172, 1113–1123.
- Heath, R.L., Packer, L., 1969. Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics.* 125, 189-198.
- Jalal-Kamali, M.R., Duveiller, E., 2008. Wheat Production and Research in Iran: A Success Story. In: Raynolds, M.P., Pietragalla, J., Braun, H.J. (eds.). Proceeding of the international symposium on wheat yield potential: Challenges to international wheat breeding. pp. 54-58. CIMMYT, D.F. Mexico. 2008.
- Jubany-Mari, T., Munne-Bosch, S., Alegre, L., 2010. Redox regulation of water stress responses in field-grown plants. Role of hydrogen peroxide and ascorbate. *Plant Physiology and Biochemistry.* 48, 351-358.
- Kolchevskii, K.G., Kocharyan, N.I., Koroleva, Q.Y., 1990. Effect of salinity on photosynthetic characteristic and ion accumulation in C3 and C4 plant of Ararat plain. *Photosynthetica.* 31, 277-282.

- Liu, C.M., Zhang, J.H., 2000. Heat-induced multiple effects on PSII in wheat plants. *Journal of Plant Physiology.* 156, 259-265.
- Lopes, M.S., Reynolds, M.P., Jalal-Kamali, M.R., Moussa, M., Feltaous, Y., Tahir, I.S.A., Barma, N., Vargas, M., Mannes, Y., Baum, M., 2012. The yield correlations of selectable physiological traits in a population of advanced spring wheat lines grown in warm and drought environments. *Field Crops Research.* 128, 129–136.
- Modarresi, M., Mohammadi, V., Zali, A., Mardi, M. 2010. Response of wheat yield and yield related traits to high temperature. *Cereal Research Communications.* 38, 23-31.
- Mojtabaei-Zamani, M. 2012. Investigation of some physiological mechanisms of heat tolerance during grain filling period in wheat. PhD dissertation, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Iran. [In Persian with English Summary].
- Morant-Manceau, A., Pradier, E., Tremblin, G. 2004. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species salt stress. *Journal of Plant Physiology.* 169, 25-33.
- Moshattati, A., Alami-Saied, K., Siadat, S.A., Bakhshandeh, A.M., Jalal-Kamali, M.R., 2010. Evaluation of terminal heat stress tolerance in spring bread wheat cultivars in Ahwaz conditions. *Iran Journal Crop Science.* 12, 85-99. [In Persian with English Summary].
- Nakano, Y., Asada, K., 1987. Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts; its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. *Plant and Cell Physiology.* 28, 131-140.
- Pessarakli, M., 1999. Hand book of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker Incorporation, 697P.
- Reynolds, M.P., Balota, M., Delgado, M.I.B., Amani, I., Fischer, R.A., 1994. Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. *Australian Journal of Plant Physiology.* 21, 717–730.
- Reynolds, M.P., Nagarajan, S., Razzaque, M.A., Ageeb, O.A.A., 2001. Heat tolerance. In: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (eds.), Application of Physiology in Wheat Breeding. Mexico, D. F. CIMMYT.
- Reynolds, M.P., Singh, R.P., Ibrahim, A., Ageeb, O.A.A., Larque-Saavedra, A., Quick, J.S., 1998. Evaluating physiological traits to complement empirical selection for wheat in warm environments. *Euphytica.* 100, 85–94.
- Roshanfekr-Dezfuli, H., Nabipour, M., Moradi, F., Mesgarbashi, M., 2011. Effect of temperature change on stomatal conductance and chlorophyll concentration in wheat. *Crop Production (Scientific Journal of Agriculture),* 34, 39-52. [In Persian with English Summary].
- Sairam, R.K., Srivastava, G.C., Saxena, D.C. 2000. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. *Biologya Plantarum.* 43, 245–251.
- Schonfeld, M.A., Johnson, R.C., Carver, B.F., Mornhinweg, D.W. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science:* 28, 526-531.
- Showler, A.T., Castro, B.A., 2010. Influence of drought stress on Mexican rice borer (*Lepidoptera: Crambidae*) oviposition preference in sugarcane. *Crop Protection.* 28, 722-727.
- Swidzinski, J.A., Leaver, C.J., Sweetlove, L.J., 2004. A proteomic analysis of plant programmed cell death. *Photochemistry,* 65, 1829-1838
- Talukder, A.S.M.H.M., Gill, G.S., McDonald, G.K., Hayman, P.T., Alexander, B.M., 2010. Field evaluation of sensitivity of wheat to high temperature stress near flowering and early grain set. In: Dove, H., Culvenor, R.A. (eds.), Food Security from Sustainable Agriculture. Proceedings of the 15th Australian Agronomy Conference. Lincoln, New Zealand.
- Teskey, R., Wertia, T., Bauweraerts, I., Ameye, M., McGuire, M.A., Steppe, K. 2015. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. *Plant, Cell and Environment.* 38, 1699–1712.
- Turkan, I., Bor, M., Ozdemir, F., Koca, H. 2005. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the lea stress conditions. *Plant Science.* 163, 769-779.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M.R., 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental Experiments Botany.* 61, 199–223.

- Wardlaw, I.F., Blumenthal, C., Larroque, O., Wrigley, C.W., 2002. Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. *Functional Plant Biology*. 29, 25–34.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weeds Research*. 14, 415-421.
- Zhang, J., Jiang, X.D., Li, T.L., Cao, X.J., 2014. Photosynthesis and ultrastructure of photosynthetic apparatus in tomato leaves under elevated temperature. *Photosynthetica* 52, 430–436.



University of Birjand

Original article

Field evaluation of short-term heat stress pre and post flowering on physiological parameters in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under warm climate of Ahvaz

A.R. Borjian^{1*}, S.A. Siadat², A. Bakhshandeh², Kh. Alamisaeid², M.R. Jalal-Kamali³

1. Organization of Agriculture-Jahad of Isfahan, the Ministry of Agriculture-Jahad, Isfahan, Iran

2. Department of Plant Production and Genetics, Khuzestan Agricultural Sciences and Natural Resources University, Mollasani, Khuzestan, Iran

3. Professor, International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), Karaj, Iran

Received 26 December 2018; Accepted 12 February 2019

Abstract

In order to study the short duration of heat stress on grain yield and physiological characteristics of wheat, a field study were laid out in a strip block design with three replicates at Khuzestan Agricultural Sciences and Natural Resources University in 2014. Four wheat varieties were exposed to heat stress (maximum 35 °C) during three days in the field with a portable purpose-built heat chamber in two different stages, near heading (H1) and early grain set (H2). The results showed that there were significant differences between heat stress levels and the traits of varieties. Short-term heat stress (H1 or H2) reduced grain yield of Chamran, Maroon, Arvand and Atrak varieties by 19.6%, 18.6%, 17.8% and 11.2%, respectively compared to unheated control. Heat stress significantly caused to reduce chlorophyll fluorescence, leaf relative water content and cell membrane thermostability whereas stomatal conductance, chlorophyll destruction rate and proline content increased. There was a negative correlation between grain yield and total chlorophyll concentration ($r = -0.67$ in H1 and $r = -0.77$ in H2). The activity of catalase, peroxidase and superoxide dismutase increased significantly in response to H1 or H2. The results of the factor analysis showed that four factors explained 86.7% and three factors explained 86.4% the variance among varieties in H1 and H2, respectively. Atrek, Chamran and Arvand varieties tolerated heat stress than Maroon variety by more photosynthesis persistency, higher metabolite content and more enzyme defense mechanism. It could be argued that cultivars with slower rate of leaf senescence after heat exposure and more enzymatic protection could be more tolerant to heat stress.

Keywords: Antioxidant enzymes, Factor analysis, Heat, Photosynthesis.

*Correspondent author: Ali Reza Borjian; E-Mail: alireza.borjian@gmail.com.