



ارتباط بین نمو فنولوژیکی، شاخص‌های فیزیولوژیکی و تحمل به انجماد در گندم و چاودار زمستانه تحت شرایط مزرعه در مناطق معتدل و سرد

محسن جان‌محمدی^{۱،۲}، رضا توکل افشاری^۳، *سیروس محفوظی^۴،
هوشنگ علیزاده^۳، مسعود کامل^۵ و مجید خیایوی^۵

^۱دانشجوی دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی دانشگاه تهران، عضو هیئت علمی گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه مراغه، ^۲دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی دانشگاه تهران، ^۳استادیار پژوهش بخش تحقیقات غلات موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج، ^۴مربی پژوهش مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی زنجان

چکیده

در غلات زمستانه مقاوم‌سازی با دماهای پایین، مرحله نموی گیاه و نیاز بهاره‌سازی بیان تحمل به انجماد را تحت تأثیر قرار می‌دهد. آزمایش حاضر جهت تعیین ارتباط بین مرحله نموی و تحمل به انجماد در گندم و چاودار زمستانه با عادت‌دهی در شرایط مزرعه‌ای در دو منطقه سرد و معتدل کشور انجام گرفت. گندم زمستانه نورستار (*Triticum aestivum* L. cv. Norstar) و چاودار زمستانه پوما (*Secale cereale* L. cv. Puma) که دارای نیاز بهاره‌سازی طولانی می‌باشند در نیمه دوم مهر ۱۳۸۷ در منطقه کرج و زنجان به ترتیب به عنوان مناطق معتدل و سرد کشت گردیدند. نمو گیاه (مراحل فنولوژیکی نوک ساقه)، نیاز بهاره‌سازی (تعداد روز تا مرحله سنبله‌دهی و تعداد برگ نهایی) و تحمل به انجماد (بقاء گیاهان در شرایط انجماد) در طول فصول پاییز و زمستان مورد ارزیابی قرار گرفتند. علاوه بر آن حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II (نسبت فلورسانس متغییر به فلورسانس حداکثر) و همچنین محتوای کلروفیل برگ‌های توسعه یافته بالایی در مراحل اولیه زایشی مورد اندازه‌گیری قرار گرفت. نتایج نشان داد تحمل به انجماد در هر دو گونه گیاهی طی فصل پاییز افزایش می‌یابد و بالاترین تحمل به انجماد در هر دو منطقه در دهه سوم دی‌ماه ثبت گردید که این زمان مصادف با محدوده اشباع بهاره‌سازی بوده و بعد از آن کاهش قابل ملاحظه‌ای در بیان تحمل به انجماد

* - مسئول مکاتبه: siroosmahfoozi@yahoo.com

مشاهده شد. چاودار پوما در منطقه زنجان سطح بالایی از تحمل به انجماد را در اسفندماه نسبت به رقم نورستار نشان داد (حدود ۲۴ - درجه سانتی‌گراد). با افزایش عادت‌دهی گیاهان به سرما کاهش معنی‌داری در تعداد برگ نهایی (FLN) برای هر دو گونه و در هر دو منطقه مشاهده گردید. با این حال کاهش FLN در چاودار پوما سریعتر از گندم نورستار بود. بررسی نمو نوک ساقه نشان داد که پیشرفت مراحل نموی در منطقه معتدل کرج سریعتر از منطقه سرد زنجان بود. روند ثابتی از عملکرد کوانتومی فتوسینتزم II در طول دوره اندازه‌گیری مشاهده شد در حالی‌که محتوای کلروفیل با آغاز دوره زایشی به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. از نتایج حاضر می‌توان نتیجه گرفت هر چند در بین دو گونه گیاهی از نظر سطح تحمل به انجماد تفاوت‌هایی وجود دارد ولی در هر دو گونه دوام بیان تحمل به انجماد به تغییرات فنولوژیکی متاثر از عواملی از قبیل دمای عادت‌دهی به سرما در منطقه، طول نیاز بهاره‌سازی و زمان گلدهی بستگی دارد.

واژه‌های کلیدی: چاودار، گندم، بهاره‌سازی، تحمل به سرما.

مقدمه

گیاهان در طول دوره حیات خود همواره با تنش‌های متعدد محیطی مواجه می‌باشند که از شایع‌ترین آنها می‌توان به تنش سرما اشاره داشت. بطوری‌که بخش اعظمی از سطح زیر کشت غلات در کشور در مناطق سرد کوهستانی و دامنه‌ها واقع شده‌است (محفوظی و همکاران، ۲۰۰۸). با وجودی که غلات زمستانه قادرند از طریق برخی ساز و کارهای سازشی تحت دماهای پایین (کمتر از ۱۰ درجه سانتی‌گراد) به‌صورت تجمعی با سرما سازگار^۱ شده و تحمل به انجماد خود را افزایش دهند (فولر و همکاران، ۱۹۹۹) ولی با این حال افت ناگهانی دمای هوا قبل از سازگاری گیاه با سرما می‌تواند منجر به از بین رفتن گیاه گردد (سرما زودرس پاییزه) و علاوه بر آن کاهش شدید دما در طول زمستان به پایین‌تر از حد آستانه تحمل انجماد گیاه، می‌تواند صدمات شدید برای گیاهان در پی داشته و منجر به افت عملکرد در واحد سطح گردد (سرما کشنده زمستانه^۲).

1- Acclimate

2- Winter killing

غلات در طول دوره رویشی خود بیشترین تحمل را در برابر انجماد دارا می‌باشند و با ورود به مرحله زایشی این توانایی را از دست می‌دهند. از این رو گیاهان جهت سازگاری با محیط بایستی مراحل رشدی خود را به‌طور دقیق برنامه ریزی کرده و از مصادف شدن مراحل حساس نمودی با شرایط سخت فصلی (نظیر سرمای زمستان) جلوگیری نمایند. دستیابی به این مهم می‌تواند از طریق برخی از صفات نمودی^۱ نظیر نیاز بهاره‌سازی، نیاز فتوپریودی، افزایش تعداد برگ نهایی (FLN^۲)، افزایش فیلوکلون^۳، افزایش تعداد روز تا مرحله سنبله‌دهی و سایر عوامل موثر بر طول دوره رویشی میسر گردد به‌طوری‌که عدم تأمین نیازهای مذکور از طریق طولانی نمودن دوره رویشی مانع از ورود گیاه به مراحل حساس زایشی شده و بقاء گیاه را در برابر سرمای شدید زمستان را تضمین می‌کنند. چنین مکانیزیمی تحت عنوان فرضیه تنظیم نمودی^۴ مطرح بوده و باعث می‌شود تا گیاهان بتوانند رشد و چرخه رویشی و زایشی خود را متناسب با تغییرات فصل کنترل نمایند (محفوظی و همکاران، ۲۰۰۶؛ فولر و همکاران، ۲۰۰۱؛ لیمین و فولر، ۲۰۰۶؛ جهانبخش و همکاران، ۲۰۰۹).

گندم زمستانه نورستار متحمل‌ترین رقم ثبت شده در برابر تنش انجماد و به‌عنوان یکی از با ارزش‌ترین منابع ژنتیکی جهت اصلاح و بهبود تحمل به سرما محسوب می‌شود (فولر و همکاران ۱۹۹۹). از سوی دیگر در بین غلات زمستانه چاودار به‌عنوان متحمل‌ترین گونه در برابر سرما مطرح می‌باشد. علیرغم وجود برخی تشابهات در تحمل به انجماد گونه‌های مقاوم گندم و چاودار (فولر و همکاران، ۱۹۹۶) اطلاعات جامعی در رابطه سهم صفات نمودی در کنترل و تنظیم طول دوره رویشی و زمان ورود به مرحله زایشی در دست نیست. درک نحوه عمل ساز و کارهای تحمل به انجماد در ارقام متحمل غلات می‌تواند در طراحی برنامه‌های اصلاحی و سیستم‌های تولیدی برای مناطق سرد مفید باشد. با وجود انجام برخی مطالعات در رابطه با ارتباط صفات نمودی با تحمل به انجماد در گندم زمستانه نورستار تحت شرایط کنترل شده (محفوظی و همکاران، ۲۰۰۰؛ محفوظی و همکاران، ۲۰۰۱؛ فولر و لیمین، ۲۰۰۴؛ جهانبخش و همکاران، ۲۰۰۹) به‌نظر می‌رسد نتایج بدست آمده شدیداً تحت تأثیر شرایط آزمایشی بوده و در مقایسه با نتایج مزرعه‌ای متفاوت باشند. زیرا در شرایط مزرعه‌ای گیاهان ممکن است با مجموعه‌ای از دماهای مطلوب برای سازگاری (کمتر از ۱۰ درجه سانتی‌گراد)،

- 1- Developmental traits
- 2- Final leaf number
- 3- Phylloclorn
- 4- Developmental regulation

دمای پایین تر از انجماد (هرمن و همکاران، ۲۰۰۶) و یا دماهای نامطلوب که منجر به رفع سازگاری^۱ می‌گردد مواجه باشند و همچنین غلات زمستانه قادرند تا با فراهم آمدن دماهای مساعد (کمتر از درجه ۱۰ سانتی‌گراد) در طول دوره رویشی دوباره فرایند سازگار شدن را از سر بگیرد^۲ (فولر و لیمین، ۲۰۰۴). علاوه بر آن به نظر می‌رسد دماهای پایین‌تر از انجماد، شدت نور، چرخه گرم و سرد در شرایط مزرعه‌ای و تأثیر آن بر روی بیان برخی از ژنها، افت ناگهانی دما در اطراف ریشه و کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه‌ها در شرایط کنترل شده و سایر عوامل اکولوژیکی نظیر پوشش برف و سوزش باد در شرایط مزرعه‌ای می‌توانند در حصول نتایج متفاوت بین مزرعه و شرایط کنترل شده تأثیر گذار باشند (گوستا و همکاران، ۲۰۰۵).

فرایند عادت دهی به سرما و میزان حصول تحمل به انجماد در ارقام زمستانه به شدت تحت تأثیر دمای محیط بوده به طوری که در این رابطه هرمن و همکاران (۲۰۰۶) دریافتند عادت‌دهی گندم با دماهای زیر صفر^۳ (۳- درجه سانتی‌گراد) در مقایسه با عادت دهی با دماهای بالای صفر می‌تواند تحمل به انجماد را حدود ۵-۳ درجه بهبود بخشد. با توجه به افت دما در برخی از نقاط سردسیر کشور در اوایل دوره رویشی به پایین‌تر از صفر درجه به نظر می‌رسد گیاهان کشت شده در این مناطق فرایند سازگاری را با دماهای زیر صفر تکمیل می‌نمایند. بررسی ارتباط بین صفات نموی و میزان تحمل به انجماد در ارقام متحمل گندم و چاودار تحت شرایط سرد و معتدل با توجه به نوع متفاوت عادت‌دهی می‌تواند در شناخت ساز و کارهای درگیر در کنترل دوره رویشی موثر واقع گردد.

علاوه بر صفات نموی می‌توان از برخی از صفات غیرتخریبی نظیر میزان فلورسانس کلروفیل و کارایی کوانتومی فتوسیتیم II به عنوان شاخصی جهت برآورد میزان صدمات ناشی از تنش انجماد و میزان تحمل به سرما استفاده نمود (ریزا و همکاران، ۲۰۰۱؛ ساید، ۲۰۰۳؛ مجدی و همکاران، ۲۰۰۸). در این زمینه میزان و نحوه افزایش عملکرد کوانتومی دستگاه فتوسنتزی و میزان کلروفیل در مراحل بعد از تأمین نیاز بهاره‌سازی و شروع رشد زایشی می‌تواند حائز اهمیت باشد.

1- De-acclimation
2- Re-acclimation
3- Sub-zero acclimation

هدف از تحقیق حاضر بررسی ارتباط برخی از صفات فنولوژیکی با تحمل به انجماد و همچنین کارایی فتوسنتز II در گندم زمستانه نورستار و چاودار زمستانه پوما در دوره‌های مختلف عادت‌دهی با سرما در شرایط مزرعه‌ای در دو منطقه سرد (زنجان) و معتدل سرد (کرج) بود.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق ارتباط تحمل به انجماد و نمو فنولوژیکی گندم زمستانه نورستار (*Triticum aestivum* L. cv. Norstar) و چاودار زمستانه پوما (*Secale cereale* L. cv. Puma) در شرایط مزرعه‌ای در طی دوره رویشی و پس از ورود به مرحله زایشی مورد بررسی قرار گرفت. ارقام مذکور در ایستگاه تحقیقات کشاورزی خیرآباد زنجان و مزرعه تحقیقاتی موسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر (کرج) در نیمه دوم مهرماه ۱۳۸۷ به صورت طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار کشت گردیده و اولین آبیاری بلافاصله پس از کاشت صورت گرفت. ایستگاه تحقیقات کشاورزی خیرآباد زنجان در حد فاصل عرض جغرافیایی ۳۶ درجه و ۳۱ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۸ درجه و ۴۷ دقیقه غربی و در ارتفاع ۱۷۷۰ متری از سطح دریا واقع شده است و میانگین دمای حداقل این منطقه در طی فصل زراعی ۲- درجه سانتی‌گراد بوده و تعداد روزهای یخبندان آن به بیش از ۱۴۰ روز می‌رسد. این منطقه طبق تقسیمات اقلیمی بر حسب دما (روش کوپن) جزء مناطق سرد طبقه‌بندی می‌شود (خواجه پور، ۲۰۰۶). مزرعه تحقیقاتی کرج در حد فاصل عرض جغرافیایی ۳۵ درجه و ۵۵ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۵۰ درجه و ۵۴ دقیقه شرقی و در ارتفاع ۱۳۱۲/۵ متری از سطح دریا قرار داشته و با میانگین حداقل دمای ۴ درجه سانتی‌گراد در طی فصل زراعی، به‌عنوان منطقه معتدل محسوب می‌گردد. بافت خاک هر دو منطقه لومی-رسی بود. پایین‌ترین دمای ثبت شده در طی فصل رشد در منطقه زنجان ۱۸- و در کرج ۷- درجه سانتی‌گراد بود که برای هر دو منطقه در دی ماه ثبت گردید.

جهت بررسی ارتباط تحمل به انجماد با صفات فنولوژیکی در طی ۵ دوره عادت‌دهی شامل ۱۴ آبان، ۳ آذر، ۳۰ آذر، ۳۰ دی و ۴ اسفند از هر دو منطقه نمونه‌برداری گردید برخی از صفات فنولوژیکی مطابق ذیل مورد مطالعه قرار گرفتند. تجزیه واریانس صفات مورد بررسی به صورت فاکتوریل (۵×۲) شامل فاکتور دوره عادت‌دهی با ۵ سطح و گونه گیاهی با دو سطح در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و به صورت مرکب برای دو منطقه صورت گرفت که در این

تجزیه منطقه بعنوان عامل تصادفی در نظر گرفته شد. تجزیه و تحلیل داده و همچنین آزمون همبستگی با استفاده از برنامه MSTATC انجام گردید.

LT₅₀: برای تعیین میزان تحمل به انجماد (که با LT₅₀ یعنی دمای انجمادی که در آن ۵۰ درصد از بوته از بین می‌روند اندازه‌گیری شد) در هر دوره عادت‌دهی بوته‌های کامل از مزرعه برداشت شده (بطوری که طوقه آنها آسیب نبیند) و پس از انتقال به آزمایشگاه ریشه و برگ‌های آنها جدا گردید و طوقه‌ها در داخل قوطی‌های آلومینیومی قرار داده‌شده و توسط شن مرطوب به‌صورت کامل پوشانده شدند. سپس قوطی‌ها به داخل فریزر برنامه‌ریزی شده و مجهز به رایانه (Grouk-Germany) منتقل شدند. فریزر به گونه‌ای برنامه‌ریزی شده بود که در طی ۲۴ ساعت دمای داخل آن در حد ۳- درجه سانتی‌گراد ثابت مانده و پس از آن طی هر ساعت دمای آن به میزان ۲ درجه سانتی‌گراد کاهش می‌یافت این روند تا رسیدن به دمای ۳۰- درجه سانتی‌گراد ادامه می‌یافت. در فواصل ۲ درجه سانتی‌گراد ۵ طوقه از هر تکرار و گونه گیاهی از فریزر خارج و جهت ذوب شدن بافت‌های یخ‌زده نمونه‌ها به مدت ۲۴ ساعت در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند. سپس طوقه در داخل سینی‌های مخصوص حاوی مخلوط خاک مزرعه‌ای و پیت ماس در گلخانه با شرایط مطلوب رطوبتی و دمای 20 ± 2 درجه سانتی‌گراد کشت شده و از روی نسبت طوقه سبز شده در بازه زمانی ۳ هفته‌ای میزان LT₅₀ برآورد گردید.

FLN و تعداد روز تا سنبله‌دهی: تعداد برگ نهایی در روی ساقه اصلی که روش مناسبی جهت تعیین نیاز بهاره‌سازی می‌باشد طبق روش وانگ و همکاران (۱۹۹۵) محاسبه گردید. برای این منظور در هر دوره عادت‌دهی ۳ بوته از هر تکرار به همراه مقداری خاک از عمق ۲۰ سانتی‌متری مزرعه برداشت شده و به گلخانه با میانگین دمای 20 ± 2 درجه سانتی‌گراد و با ۱۶ ساعت روشنایی در روز و شدت نوری ۴۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه منتقل شده و مجدداً در گلدان‌های با قطر ۲۰ و ارتفاع ۲۵ سانتی‌متری کشت شدند. به‌طور منظم بوته مورد بازدید قرار گرفته و زمان ظهور و شماره هر برگ در روی ساقه اصلی تا زمان ظهور برگ پرچم ثبت گردید. با ثبت زمان سنبله‌دهی تعداد روزهای لازم از زمان کاشت تا سنبله‌دهی برای هر گونه گیاهی در هر دوره نمونه‌بردای محاسبه گردید.

فیلوکرون: فاصله زمانی بین ظهور دو برگ متوالی در روی ساقه اصلی بر حسب درجه-روز و از نسبت مجموع GDD^1 از زمان ظهور ۵۰ درصد گیاهان در مزرعه تا زمان ظهور برگ پرچم به تعداد برگ نهایی روی ساقه اصلی محاسبه گردید. فیلوکرون مطابق فرمول زیر محاسبه گردید (مک مستر و همکاران، ۲۰۰۳). برای هر دو گونه درجه حرارت پایه ۳ درجه سانتی‌گراد در نظر گرفته شد (وایت و همکاران، ۱۹۹۱).

$$\text{فیلوکرون (درجه روز)} = \frac{\text{دمای پایه } - \frac{(\text{دمای حداکثر} + \text{دمای حداقل})}{2}}{\text{تعداد برگ نهایی روی ساقه اصلی}}$$

مرحله نموی مریستم نوک ساقه: جهت تعیین مرحله نموی گیاه و تشخیص عبور از مرحله رویشی به زایشی تغییرات مورفولوژیکی نوک ساقه مورد بررسی قرار گرفت. برای این منظور بوته‌ها در پایان هر دوره عادت دهی از مزرعه به گلخانه منتقل و پس از ۱۰ روز مرحله نموی نوک ساقه ارزیابی شد. این امر با تشریح طوقه در زیر میکروسکوپ تشریح^۲ برای هر دوره عادت‌دهی صورت گرفت و کد دهی به مراحل نموی مطابق روش ناترووا و جوکس (۱۹۹۳) انجام گردید. برای این منظور نوک ساقه ۳ گیاه برای هر تیمار مورد تشریح قرار گرفته و حد واسط مراحل مد نظر قرار گرفتند. کددهی به مراحل فنولوژیکی مطابق جدول ۱- صورت گرفت. عبور از مرحله رویشی به زایشی مرحله برجستگی دوگانه (کد ۲۲) در نظر گرفته شد. چرا که در این مرحله با وجودی که ظاهراً گیاه در مرحله رویشی می‌باشد ولی سیگنال‌های مورد نیاز جهت شروع رشد زایشی تشکیل شده‌اند (محفوظی و همکاران، ۲۰۰۱؛ دنی‌لوک و همکاران، ۲۰۰۳).

1- Growing Degree Days
2- Dissecting microscope

جدول ۱- کددهی به مراحل نموی نوک ساقه بر حسب روش ناترووا و جوکس (۱۹۹۳).

۱- نمو رویشی	۲- آغازش و تمایز سنبلچه	۳- آغازش و تمایز گلچه
۱۱. مرحله اولیه رویشی نوک ساقه:	۲۰. تشکیل مرحله برجستگی دوگانه	۳۰. آغازش اولین گلچه در سنبلچه:
نوک ساقه هنوز بسیار کوچک بوده و دارای یک یا دو پرایموردیای برگگی آغازش یافته می‌باشد	DR-1: اندازه پرایموردیای برگگی بزرگتر از پرایموردیای سنبلچه‌ها می‌باشد.	برجستگی‌های نیم‌کروی مریستمی در بالای پوشینه و لما در هر دو سمت سنبلچه آغازش یافته‌است.
۱۳. شروع طویل شدن نوک ساقه:	۲۲. تشکیل مرحله برجستگی دوگانه	۳۱. آغازش سایر گلچه‌ها روی سنبلچه.
تعداد پرایموردیای برگگی افزایش می‌یابد.	DR-2: اندازه پرایموردیای برگگی و پرایموردیای سنبلچه مشابه می‌باشد. این مرحله به‌عنوان شروع رشد زایشی در نظر گرفته می‌شود.	
۱۶. آغاز مرحله برجستگی یگانه ^۱ :	۲۴. تشکیل مرحله برجستگی دوگانه	
آغازش پرایموردیای برگگی روی نوک ساقه‌ای که در حال طویل شدن می‌باشد	DR-3: اندازه پرایموردیای سنبلچه افزایش می‌یابد و رشد پرایموردیای برگگی متوقف می‌شود.	
۱۹. مرحله برجستگی یگانه:	۲۶. پرایموردیای سنبلچه در حال طویل شدن: روی نوک ساقه تنها پرایموردیای سنبلچه قابل مشاهده است.	
نوک ساقه آغازش یافته‌اند.	۲۷. آغازش پوشینه ^۲	
	۲۹. آغازش لما	

اندازه‌گیری کلروفیل و عملکرد کوانتومی فتوسیستم II: کلروفیل برگهای کاملاً توسعه یافته بالایی با استفاده از دستگاه کلروفیل متر (Spad-502, Minolta, Japan) در سه گیاه در هر تیمار آزمایشی اندازه‌گیری گردید. جهت اندازه‌گیری میزان فلورسانس کلروفیلی از دستگاه فلورومتر^۳ (Optic Science- OS-30 USA) استفاده شد. اندازه‌گیری‌ها در ۴ مرحله از ۶ بهمن تا ۲۶ اسفند صورت پذیرفت که برای این منظور در شرایط مزرعه‌ای با استفاده از گیره‌های مخصوص برگ گیاهان به مدت ۲۰ دقیقه با تاریکی سازگار شده و سپس میزان فلورسانس ۳ گیاه از هر گونه گیاهی در شدت

1- Single ridge

2- Glume

3- Fluorometer

نور ۱۰۰۰ میکرو مول (فوتون) بر مترمربع در ثانیه مورد ارزیابی قرار گرفت. میزان عملکرد کوانتومی فتوسیستم II با استفاده از مقادیر F_m (میزان فلورسانس حداکثر، بعد از تابیدن یک پالس نور اشباع بر روی گیاه سازگار شده به تاریکی)، F_0 (میزان فلورسانس بعد از آنکه بر روی گیاه سازگار شده به تاریکی یک پرتو تعدیل شده و ضعیف تابیده شد) مقدار F_v (فلورسانس متغییر که برابر تفاوت بیشترین و کمترین حد فلورسانس می باشد) مطابق فرمول ذیل محاسبه گردید. تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم افزار (6.03) SAS صورت گرفت. مقایسات میانگین‌ها با استفاده از نرم افزار (1.42) MSTAT-C و با آزمون حداقل تفاوت معنی دار (LSD) در سطح آماری ۵ درصد انجام گردید و جهت رسم نمودارها از برنامه Excel استفاده شد.

$$\text{ØII} = (F_m - F_0) / F_m = F_v / F_m$$

نتایج و بحث

تحمل به انجماد (LT_{50}): نتایج تجزیه واریانس LT_{50} حاکی از آن بود که اثر ساده منطقه، گونه گیاهی و دوره عادت‌دهی (زمان نمونه‌برداری) بر روی این صفت در سطح آماری یک درصد معنی‌دار بود و همچنین اثر متقابل زمان نمونه‌برداری در گونه گیاهی نیز معنی‌دار بود (جدول ۲). مقایسه روند تحمل به انجماد در طی دوره‌های مختلف عادت‌دهی در دو منطقه نشان داد که در اولین دوره عادت‌دهی (۱۴ آبان) بین تحمل به انجماد چاودار در دو منطقه تفاوت معنی‌دار وجود داشته بطوریکه تحمل به انجماد چاودار کشت شده در منطقه زنجان ۲ درجه سانتی‌گراد بیشتر از گیاهان مشابه در کرج بود (شکل ۱). این در حالی بود که مراحل نموی مریستم نوک ساقه در گیاهان هر دو منطقه مشابه بوده و همگی در مراحل اولیه رشد رویشی قرار داشتند (شکل ۲ و جدول ۱). تفاوت مابین تحمل به انجماد چاودار در دو منطقه در دوره دوم عادت‌دهی (۳ آذر) بیشتر شده ولی در دوره‌های سوم و چهارم عادت‌دهی (۳۰ آذر و ۳۰ دی) گیاهان کشت شده در دو منطقه تفاوت معنی‌داری از نظر این صفت نداشتند (شکل ۱) در حالی که مرحله نموی مریستم نوک ساقه در آنها متفاوت بوده و حتی گیاه چاودار در منطقه کرج مرحله برجستگی دوگانه را پشت سر گذاشته و وارد مرحله زایشی شده بود (شکل ۲). تداوم حفظ تحمل به انجماد در میزان حداکثر طی دوره‌های عادت‌دهی دوم و سوم می‌تواند ناشی از شرایط مناسب دمایی برای تحریک بیان ژنهایی مرتبط با تحمل به انجماد و حتی

ادامه عادت‌دهی پس از تأمین نیاز بهاره‌سازی باشد (سازگاری مجدد^۱). در آخرین دوره عادت‌دهی (۴ اسفند) تفاوت بین تحمل به انجماد چاودار در دو منطقه به حدود ۶ درجه سانتیگراد رسید بطوریکه میزان LT_{50} چاودار در منطقه زنجان ۲۴- درجه سانتی‌گراد و در منطقه کرج ۱۸- درجه سانتی‌گراد بود (شکل ۲). این در حالی بود که در این تاریخ گیاهان در هر دو منطقه دوره رویشی را به اتمام رسانده و وارد مرحله زایشی شده بودند (شکل ۳). بروز چنین تحمل به انجمادی در این مرحله از رشد احتمالاً با عوامل درون سلولی و تجمع برخی از پروتئین‌های آنتی‌فریز نظیر چیتینازها، گلوکانازها و تیوماتین‌ها مرتبط می‌باشد (یاه و همکاران، ۲۰۰۰). در تمامی دوره‌های عادت‌دهی گندم نورستار کشت شده در دو منطقه از نظر میزان LT_{50} با یکدیگر تفاوت معنی‌دار نداشتند و غالباً از تحمل به انجماد کمتری در مقایسه با چاودار برخوردار بودند. عدم وجود تفاوت معنی‌دار در تحمل به انجماد نورستار در دو منطقه احتمالاً ناشی از آستانه دمایی بالاتر جهت تحریک سازگاری به سرما^۲ در این گونه می‌باشد بطوری‌که پیش‌تر فولر (۲۰۰۸) دریافت که ارقام مقاوم گندم در مقایسه با ارقام حساس به سرما قادرند فرآیند عادت‌دهی خود را با دماهای بالاتر آغاز نمایند و دامنه دمایی تحریک‌کننده سازگاری به سرما در آنها گسترده‌تر می‌باشد. با وجود تفاوت دمایی در ماه‌های دوم و سوم پاییز بین دو منطقه مورد مطالعه، به نظر می‌رسد دمای منطقه کرج نیز جهت تحریک و شروع فرآیند سازگاری به سرما در حد کافی بوده‌است. از سوی دیگر تفاوت معنی‌دار در تحمل به انجماد چاودار و گندم را می‌توان به تفاوت در آستانه دمایی بالاتر در چاودار جهت تحریک سازگاری به سرما نسبت داد (فولر، ۲۰۰۸). این امر باعث می‌گردد تا با کاهش جزئی دما در فصل پاییز گیاه چاودار به خاطر آستانه دمایی بالاتر در مقایسه با گندم فرآیند سازگاری به سرما را سریعتر شروع نموده و از پتانسیل بالایی جهت سازگار شدن به سرما برخوردار باشد. این ویژگی به چاودار این امکان را می‌دهد تا در برابر تنش‌های انجماد غیر منتظره و زودرس در پاییز به شکل موفق‌تری عمل نماید.

همان‌طور که در شکل (۲) نشان داده شده است بین ۳۰ آذر و ۳۰ دی ماه تمامی گیاهان بجز گندم نورستار در منطقه زنجان، مرحله برجستگی دوگانه را پشت سر گذاشته و این امر با کاهش محسوس در میزان تحمل به انجماد همراه می‌باشد. به نظر می‌رسد این کاهش ناشی از انتقال فاز از مرحله

1- Re-acclimation

2- Temperature threshold for cold acclimation induction

محسن جان محمدی و همکاران

رویشی به زایشی و کاهش بیان ژن‌های مسئول تحمل به سرما پس از ورود گیاه به این مرحله نمودی باشد (محفوظی و همکاران، ۲۰۰۰؛ فولر و لیمین، ۲۰۰۴؛ پراسیل و همکاران، ۲۰۰۴).

جدول ۲- تجزیه واریانس برخی از صفات نمودی مرتبط با تحمل به انجماد در گندم (رقم نورستار) و چاودار (رقم پوما) در دوره‌های مختلف عادت‌دهی به سرما در مناطق زنجان و کرج

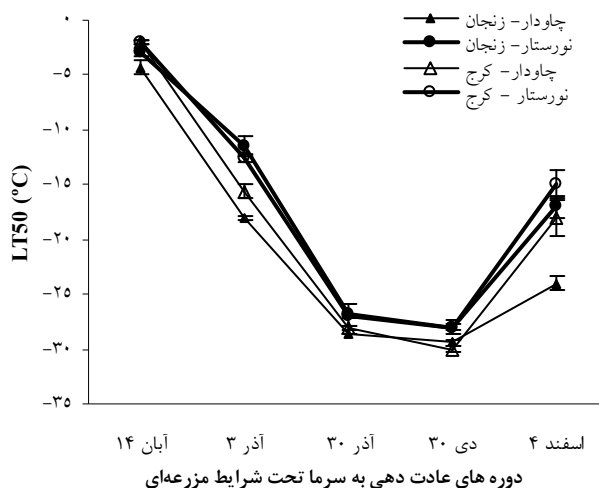
منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات			
		LT ₅₀	FLN	فیلوکرون	تعداد روز تا سنبله‌دهی
ایستگاه (L)	۱	۳۴/۳۵۳**	۲/۳۶*	۱۴۶۷/۹۷**	۴۷۶/۰۱۷ ^{ns}
تکرار در ایستگاه (RL)	۴	۱/۴۷۳	۱/۲۹۸	۱۱۵/۶۳	۱۵۱/۹۱
گونه گیاهی (S)	۱	۹۸/۳۰**	۴۲/۵۰۴**	۱۲۷۸/۰۷۸**	۱۹۱۸۸/۸۱۷**
گونه گیاهی در ایستگاه (SL)	۱	۵/۴۰ ^{ns}	۰/۲۸۰ ^{ns}	۱۵۱/۴۳ ^{ns}	۰/۴۱۷ ^{ns}
زمان نمونه‌برداری (D)	۴	۱۳۵۸/۳۲**	۱۹۴/۸۵**	۲۱۵۲/۰۷۷**	۱۷۳۴۴/۸۵**
زمان نمونه‌برداری در ایستگاه (DL)	۴	۳/۹۱ ^{ns}	۱/۴۹۴ ^{ns}	۶۶۲/۷۵**	۱۴۱۱/۳۹**
S×D	۴	۲۳/۵۹**	۶/۰۷۲*	۱۹۲/۱۱ ^{ns}	۱۰۶۵/۳۵**
L×S×D	۴	۱/۸۰ ^{ns}	۱/۰۱۸ ^{ns}	۸۰/۷۷ ^{ns}	۶۷/۲۹ ^{ns}
اشتباه	۳۶	۱/۳۵	۰/۳۹۴	۶۶/۷۶	۱۴۵/۲۱
ضریب تغییرات	—	۶/۲۹	۳/۴۶	۱۸/۹۳	۱۱/۹۴

** معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد، * معنی‌دار در سطح پنج درصد و ^{ns} از لحاظ آماری غیرمعنی‌دار

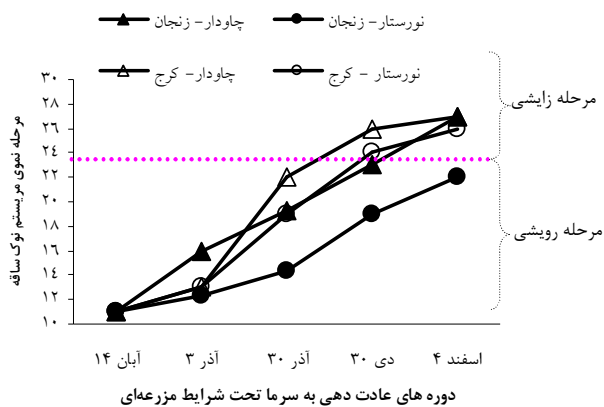
جدول ۳- میانگین اثرات ساده گونه و محیط برای صفات فنولوژیکی.

صفات فنولوژیکی	زنجان		کرج	
	چاودار	گندم	چاودار	گندم
LT ₅₀	-۲۰/۸۶ a	-۱۷/۲۶ c	-۱۸/۷۲ b	-۱۶/۹۲ d
تعداد برگ نهایی	۱۷/۰۱ bc	۱۸/۸۳ a	۱۷/۵۵ b	۱۸/۹۸ a
تعداد روز تا سنبله‌دهی	۸۰/۲۶ b	۱۱۵/۸۶ a	۸۵/۷۳ b	۱۲۶/۲۹ a
فیلوکرون	۹۱/۴۴ c	۹۸/۱۴ b	۸۴/۳۷ d	۱۰۷/۴۰ a

در هر ردیف ترکیبات تیماری که دارای حروف مشترک می‌باشند فاقد اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد می‌باشند.

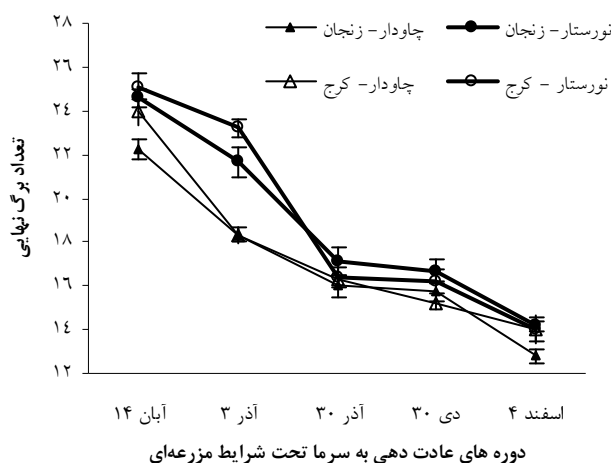


شکل ۱- بررسی روند LT₅₀ در گندم زمستانه نورستار و چاودار زمستانه پوما در طی دوره‌های مختلف عادت‌دهی به سرما در شرایط مزرعه‌ای در مناطق کرج و زنجان. خطوط عمودی نشان دهنده میزان اشتباه استاندارد (SE) در سطح آماری ۵ درصد می‌باشند نقاط دارای همپوشانی فاقد تفاوت معنی‌دار می‌باشند. در نقاطی که خطوط عمودی دیده نمی‌شوند میزان اشتباه استاندارد کوچکتر از علامت مربوط به هر تیمار می‌باشد.



شکل ۲- بررسی مراحل نموی نوک ساقه در گندم زمستانه نورستار و چاودار زمستانه پوما در طی دوره‌های مختلف عادت‌دهی به سرما در شرایط مزرعه‌ای در مناطق کرج و زنجان. هریک از اعداد نشان دهنده یک مرحله نموی خاص می‌باشند (به جدول ۱ مراجعه شود).

تعداد برگ نهایی: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر گونه گیاهی و دوره عادت‌دهی به سرما بر تعداد برگ نهایی (FLN) در سطح آماری یک درصد و اثر منطقه در سطح آماری پنج درصد بر روی صفت مذکور معنی‌دار می‌باشد. همچنین اثر متقابل زمان نمونه‌برداری در گونه گیاهی در سطح آماری پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). بررسی روند FLN در طی دوره‌های عادت‌دهی حاکی از آن بود که بطور کلی با افزایش طول دوره عادت‌دهی تعداد برگ نهایی تولید شده به‌طور معنی‌دار کاهش یافت (شکل ۳). مقایسه اجمالی گونه‌های گیاهی مویب آنست که گندم زمستانه نورستار دارای FLN بیشتری بوده (جدول ۳) و این تفاوت‌ها در مراحل اول عادت‌دهی به سرما مشهودتر می‌باشند و این امر به نقش مهم تولید برگ بیشتر در تدام بخشیدن به طول دوره رویشی و افزایش زمان بیان ژن‌های مرتبط با تحمل به سرما در گندم در مقایسه با چاودار اشاره دارد. شدیدترین کاهش در FLN در تاریخ ۳۰ آذر مشاهده گردید (شکل ۳)، با توجه به اثبات رابطه و همبستگی بین نیاز بهاره‌سازی و FLN در ارقام زمستانه (وانگ و همکاران، ۱۹۹۵؛ محفوظی و همکاران، ۲۰۰۰؛ جهانبخش و همکاران، ۲۰۰۹) به نظر می‌رسد این کاهش ناشی از تأمین بخش اعظمی از نیاز بهاره‌سازی در هر دو گونه گیاهی باشد. وجود همبستگی معنی‌دار بین FLN و LT₅₀ (جدول ۴) و همچنین روند مشابه این دو صفت در گونه‌ها و مناطق مورد بررسی حاکی از نیاز مشابه بهاره‌سازی آنها می‌باشد. ادامه نمونه‌برداری‌های در تاریخ‌های بعدی حاکی از ثبات FLN در هر دو منطقه بود (که به‌دلیل تفاوت تاریخ‌ها در دو منطقه وارد تجزیه نشدند) که این بدان نکته اشاره دارد که احتمالاً تاریخ مابین ۳۰ دی تا ۴ اسفندماه زمان اشباع کامل نیاز بهاره‌سازی^۱ می‌باشد. پیش‌تر دلی‌کولی و همکاران (۱۹۸۹) و جهانبخش و همکاران (۲۰۰۹) نقطه اتمام روند کاهش FLN و ثبات آن را زمان اشباع نیاز بهاره‌سازی معرفی کرده بودند که اندکی قبل از اشباع نیاز بهاره‌سازی با بیشترین میزان تحمل به انجماد همراه می‌باشد.



شکل ۳- بررسی روند FLN در گندم زمستانه نورستان و چاودار زمستانه پوما در طی دوره‌های مختلف عادت‌دهی به سرما در شرایط مزرعه‌ای در مناطق کرج و زنجان.

جدول ۴- همبستگی صفات فنولوژیکی در گندم و چاودار با تحمل به انجماد.

تعداد روز تا سنبله‌دهی	فیلوکرون	تعداد برگ نهایی	LT ₅₀
۰/۷۲۸**	۰/۳۸۵	۰/۷۹۳**	۱
۰/۸۹۴**	۰/۶۶۲*	۱	تعداد برگ نهایی
۰/۶۲۷**	۱		فیلوکرون
۱			تعداد روز تا سنبله‌دهی

** معنی‌دار در سطح آماری یک درصد، * معنی‌دار در سطح پنج درصد

تعداد روز تا سنبله‌دهی: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر گونه گیاهی و دوره عادت‌دهی بر تعداد روزهای لازم تا سنبله‌دهی در سطح آماری یک درصد معنی‌دار بود و همچنین اثرات متقابل دوره عادت‌دهی در منطقه و دوره عادت‌دهی در گونه گیاهی در سطح آماری یک درصد معنی‌دار بودند (جدول ۲). گندم زمستانه نورستان در تمامی دوره‌های عادت‌دهی در مقایسه با چاودار پوما به تعداد روزهای بیشتری جهت رسیدن به مرحله سنبله‌دهی نیاز داشت (جدول ۳). در ۳ دوره اول عادت‌دهی (۳ آبان، ۳ آذر و ۳۰ آذر) نمونه‌های کشت‌شده در منطقه کرج مقادیر بالاتری از این صفت را نشان دادند. بطور کلی با افزایش دوره‌های عادت‌دهی تعداد روز تا سنبله‌دهی کاهش یافت (شکل ۴).

گلدهی در گیاهان توسط ژن‌های نظیر FT، SOC و LFY کنترل می‌شود که بیان این ژن‌ها توسط بازدارنده‌های نظیر FLC یا فعال‌کننده‌های نظیر CO تنظیم می‌شود. تأمین نیاز بهاره‌سازی با اثر گذاری بر FLC و لغو بازداری ناشی از آن، باعث بیان ژن‌های FT و SOC و گلدهی گیاه می‌گردند و همچنین تأمین نیاز فتوپریودی با فعال سازی فاکتور CO باعث بیان ژن‌های SOC و LFY شده و از این طریق منجر به گلدهی گیاه می‌گردد. در صورت عدم تأمین نیاز بهاره‌سازی و نیاز فتوپریودی گیاه، پس از مدت نسبتاً طولانی سیستم خودکار^۱ وارد عمل شده موجب لغو بازداری ناشی از FLC شده و باعث ورود گیاه به مرحله گلدهی می‌شود (وایتلی و هالی‌دی، ۲۰۰۷). بطور خاص در گندم مشخص شده است که بیان ژن WAP1 موجب گلدهی گیاه می‌گردد، حال آنکه بیان این ژن توسط ژن‌های نظیر Vrn-1، Vrn-2 و CO تنظیم می‌شود به طوری که تا قبل از تأمین نیاز بهاره‌سازی بیان ژن Vrn-2 همچنان ادامه یافته و محصول این ژن به‌عنوان یک بازدارنده بیان ژن Vrn-1 را بازداری می‌نماید. با تکمیل بهاره سازی بیان ژن Vrn-2 کاهش یافته و بازداری ژن Vrn-1 رفع شده و تأثیر این ژن به همراه فعال کننده CO موجب بیان ژن WAP1 و گلدهی گیاه می‌گردند (تراویسکیس و همکاران، ۲۰۰۳). چنانچه زمان سنبله‌دهی را مترادف با گلدهی در نظر گرفت مقایسه زمان گلدهی در طی دوره‌های اول عادت‌دهی (که هنوز نیاز بهاره‌سازی تکمیل نشده) نشان می‌دهد که گونه چاودار در مقایسه با نورستار سریعتر وارد این مرحله شده‌است و با توجه به نیاز بهاره‌سازی مشابه این دو گونه، تفاوت در زمان ورود به این مرحله را می‌توان به نقش بیشتر و عمل سریعتر سیستم خودکار در گلدهی چاودار در مقایسه با گندم نورستار نسبت داد. همچنین آستانه دمایی بالاتر جهت تحریک سازگاری به سرما در چاودار (فولر، ۲۰۰۸) می‌تواند در بروز این تفاوت حائز اهمیت باشد. افزایش تعداد روز تا گلدهی در دوره چهارم عادت‌دهی (۳۰ دی) در منطقه زنجان احتمالاً ناشی از افت شدید دما و تأثیر بازدارنده آن بر روی رشد باشد و همچنین نظر به اینکه گیاهان در این تاریخ هنوز در مرحله رویشی قرار دارند (شکل ۲) آغاز فرایند سازگاری مجدد، افزایش بیان ژن‌های سرما القایی^۲ و متعاقباً بتعویق افتادن روند انتقال فاز نیز محتمل به نظر می‌رسد.

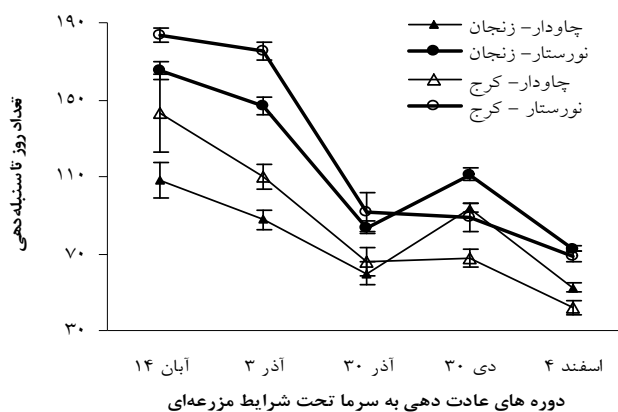
با توجه به نتایج آزمون همبستگی (جدول ۴)، همبستگی معنی‌دار میان تعداد روز تا سنبله‌دهی و LT₅₀ (I=۰/۷۲) معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد) بدان معنی است که در دوره‌های اول عادت‌دهی که هنوز نیاز بهاره‌سازی تأمین نشده‌است گیاه به طول دوره بیشتری جهت رسیدن به مرحله

1- Autonomous system

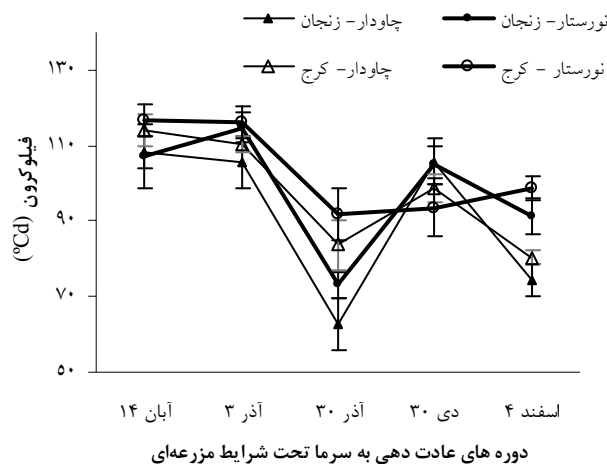
2- Cold induced genes

سنبله‌دهی نیاز دارد و با افزایش تحمل به انجماد (کاهش عددی میزان LT_{50}) در دوره‌های بعد تعداد روز تا سنبله‌دهی نیز کاهش می‌یابد و این رابطه با توجه به تأمین نیاز بهاره‌سازی و حصول بیشترین میزان تحمل به انجماد در نقطه اشباع بهاره‌سازی قابل توجیه می‌باشد (شکل ۴).

فیلوکرون: نتایج تجزیه واریانس حاکی از وجود اثر معنی‌دار گونه گیاهی، زمان نمونه‌برداری بر روی فیلوکرون در سطح آماری یک درصد بود. همچنین اثر متقابل گونه گیاهی در منطقه در سطح آماری یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). مقایسه میانگین‌ها نشان داد که چاودار در مقایسه با گندم از فیلوکرون کمتری برخوردار بوده (جدول ۳) و این بدان معنی است که چاودار برای تولید برگ به واحد حرارتی کمتری نیاز دارد. تفاوت میزان فیلوکرون در مناطق ناشی از تفاوت شدید دمایی در این مناطق می‌باشد (شکل ۵). بطور کلی روند فیلوکرون مشابه روند تعداد روز در گلدهی می‌باشد و وجود همبستگی معنی‌دار بین فیلوکرون و FLN و تعداد روز تا گلدهی گویای همین واقعیت است (جدول ۴). دوره اول عادت‌دهی بالاترین فیلوکرون را دارا بوده و این میزان در سومین دوره عادت‌دهی (۳۰ آذر) کاهش شدیدی را نشان داد که این دلیل تأمین بخش اعظمی از نیاز بهاره‌سازی و کاهش معنی‌دار FLN در این تاریخ می‌باشد. فیلوکرون گونه‌های کشت شده در زنجان نیز مشابه تعداد روز تا گلدهی در چهارمین دوره عادت‌دهی (۳۰ دی) افزایش غیرمنتظره‌ای نشان داد (شکل ۵) که احتمالاً ناشی از اثر افت دمای و بازداری رشد بود به گونه‌ای که تأثیر این حالت حتی بعد از انتقال به گلخانه با دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد سرعت کمتر در ظهور برگ در گونه‌های این دوره از عادت‌دهی همچنان مشهود بود. با این حال میزان فیلوکرون با LT_{50} همبستگی معنی‌داری نداشت (جدول ۴).



شکل ۴- بررسی روند تعداد روز لازم تا رسیدن به مرحله سنبله‌دهی در گندم زمستانه نورستار و چاودار زمستانه پوما در طی دوره‌های مختلف عادت‌دهی به سرما در شرایط مزرعه‌ای در مناطق کرج و زنجان.



شکل ۵- بررسی روند فیلوکرون در گندم زمستانه نورستار و چاودار زمستانه پوما در طی دوره‌های مختلف عادت‌دهی به سرما در شرایط مزرعه‌ای در مناطق کرج و زنجان.

میزان کلروفیل و عملکرد کوانتومی فتوسینتیم II در اوایل دوره زایشی: نتایج تجزیه واریانس برای میزان کلروفیل برگ حاکی از وجود اثر معنی‌دار زمان اندازه‌گیری بر روی این صفت در سطح آماری یک درصد بود (جدول ۵). بررسی روند تغییرات کلروفیل در طی زمان‌های اندازه‌گیری (از ۶ بهمن تا ۲۶ اسفند) نشان داد که در هر دو گونه با گذشت زمان محتوای کلروفیل برگ بطور معنی‌داری افزایش یافت با این حال میزان کلروفیل در دو گونه گیاهی تفاوت معنی‌دار با یکدیگر نداشتند (شکل ۶). بررسی قبلی محققین نشان می‌دهد تنش دمای پایین موجب کاهش شدید فعالیت آنزیم پورفوبیلینوزن دی‌آمیناز^۱ شده و از این طریق سنتز پروتوپورفین IX^۲ (بعنوان یکی از حد واسطه‌های مهم در مرحله دوم سنتز کلروفیل) را کاهش می‌دهد و همچنین با بازداری آنزیم‌های منیزیم-شلتاز^۳ و منیزیم-پورتوپورفین IX^۴ منواستر سیکلاز^۴ در نهایت موجب کاهش محتوای کلروفیل در برگ می‌شود (تیواری و تریپاتی، ۱۹۹۸). با توجه به افزایش دمای هوا در طی دوره اندازه‌گیری افزایش محتوای کلروفیل در گونه‌های مورد بررسی را می‌توان به رفع بازداری آنزیم‌های درگیر در بیوسنتز کلروفیل نسبت داد. به

- 1- Porphobilinogen deaminase
- 2- Protoporphyrin XI
- 3- Mg- cheltase
- 4- Mg- protoporphyrinIX monoester cyclase

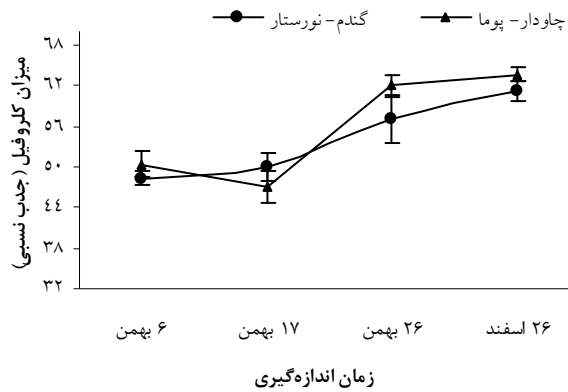
علاوه ورود گیاه به مرحله زایشی و از سرگیری رشد سریع و همچنین تغییرات در شدت نور می‌تواند از سایر دلایل این افزایش باشند.

بررسی تجزیه واریانس عملکرد کوانتومی فتوسیستم II حاکی از عدم وجود اثر معنی‌دار عوامل مورد بررسی بر صفت مذکور بود (جدول ۵) با توجه به اینکه در زمان اندازه‌گیری گیاهان به صورت کامل با سرما سازگار شده بودند به نظر می‌رسد ثبات این صفت ناشی از تطبیق دستگاه فتوسنتزی در برابر دماهای پایین باشد. در این راستا ریزا و همکاران (۲۰۰۱) نیز در بررسی طول دوره عادت‌دهی به سرما بر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در گونه‌های بهاره و زمستانه یولاف دریافتند با قرار گرفتن این گیاهان در شرایط عادت‌دهی ابتدا میزان عملکرد کوانتومی فتوسیستم II کاهش یافته ولی در ادامه با افزایش و به سطح اولیه خود باز می‌گردد. علاوه بر آن نتایج اوکوئیست و همکاران (۱۹۹۳) نشان داد که با عادت‌دهی گونه‌های متحمل گندم و چاودار به سرما، از طریق افزایش نسبت کوینون A اکسید شده به فرم اولیه و احیاء آن موجب پایدار شدن کارکرد دستگاه فتوسنتزی در مقایسه با گیاهان بدون عادت‌دهی می‌شوند و همچنین تفاوتی بین دو گونه گیاهی مشاهده نشد.

جدول ۵- تجزیه واریانس میزان کلروفیل و عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در اوایل دوره زایشی در گندم (رقم نورستار) و چاودار (رقم پوما)

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات	
		میزان کلروفیل	عملکرد کوانتومی فتوسیستم II
تکرار	۲	۱۶/۱۷ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}
گونه گیاهی (S)	۱	۵۴/۹۵ ^{ns}	۰/۰۰۲ ^{ns}
زمان اندازه‌گیری (D)	۳	۸۳۰/۸۸ ^{**}	۰/۰۰۵ ^{ns}
S×D	۳	۱۶/۵۱ ^{ns}	۰/۰۰۳ ^{ns}
اشتباه آزمایشی	۱۴	۷۷/۵۴	۰/۰۰۲
اشتباه نمونه برداری	۴۸	۲۴/۶۵	۰/۰۰۴

** معنی‌دار در سطح آماری یک درصد، * معنی‌دار در سطح پنج درصد و ^{ns} از لحاظ آماری غیرمعنی‌دار



شکل ۶- بررسی میزان کلروفیل در برگ کاملاً توسعه یافته بالایی در گندم زمستانه نورستار و چاودار زمستانه پوما در طی اواخر دوره رویشی و اوایل دوره زایشی در منطقه کرج.

بطورکلی نتایج تحقیق حاضر نشان می‌دهد ارتباط نزدیکی بین صفات فنولوژیکی نظیر FLN و زمان سنبله‌دهی با میزان تحمل به انجماد در گونه‌های مورد بررسی وجود دارد. علاوه بر آن با استفاده از این صفات می‌توان نیاز بهاره‌سازی و نقطه اشباع آن را برای مناطق مختلف برآورد نمود. شناسایی دقیق میزان بهاره‌سازی در غلات پاییزه در منطقه می‌تواند برای برنامه‌ریزی‌های زراعی نظیر زمان کاشت و جلوگیری از بروز صدمات زمستانه، مفید واقع گردد. نیاز بهاره‌سازی به‌عنوان کلید ورود از مرحله رویشی به زایشی محسوب می‌شود بطوری‌که وجود چنین نیازی مراحل حساس نموی را از برخورد با سرمای زمستانه مصون می‌دارد. علاوه بر آن سایر صفات فنولوژیکی گیاه را قادر می‌سازند تا از طریق افزایش طول دوره رویشی طول دوره بیان ژن‌های مسئول تحمل به سرما را تداوم بخشند. با وجود نیاز بهاره‌سازی مشابه در گونه‌های مورد بررسی مقایسه صفات فنولوژیکی گویای سهم بالاتر و ارتباط بیشتر آن تحمل به انجماد در گندم زمستانه نورستار می‌باشد. عبور سریعتر چاودار از مرحله رویشی به زایشی و همچنین حفظ تحمل به انجماد آن حتی پس از ورود به مرحله زایشی خصوصاً در منطقه سرد گویای این واقعیت است که علاوه بر صفات فنولوژیکی در تنظیم طول دوره رویشی احتمالاً در چاودار سایر عوامل درون سلولی نیز در بروز تحمل به سرما حائز اهمیت می‌باشند. تفاوت‌های مشاهده شده در بین دو منطقه در گونه‌های مشابه حاکی از تفاوت در نوع عادت دهی

می‌باشد. به طوری که در منطقه زنجان عادت دهی با دماهای زیر صفر تکمیل می‌گردد و احتمالاً در مقایسه با عادت دهی با دماهای بالای صفر (در منطقه کرج) میزان و نوع ژن‌ها و پروتئین‌های القاء شده متفاوت باشد. بررسی عوامل سلولی و مولکولی تحمل به انجماد در سطح پروتئومیکس توسط مولفین در حال انجام می‌باشد.

منابع

- Danyluk, J., Kane, N.A. Breton, G. Limin, A.E. Fowler, D.B. and Sarhan, F. 2003. *Tav RT-1* a putative transcription factor associated with vegetative reproductive transition in cereals. *Plant Physiol.* 132: 1849 – 1860.
- Fowler, D.B. 2008. Cold acclimation threshold induction temperatures in cereals. *Crop Sci.* 48:1147-1154.
- Fowler, D.B. and Limin, A.E. 2004. Interactions among factors regulating phenological development and acclimation rate determine low-temperature tolerance in wheat. *Ann Bot.* 94: 717 - 724.
- Fowler, D.B., Breton, G., Limin, A.E., Mahfoozi, S. and Sarhan, F. 2001. Photoperiod and temperature interactions regulate low-temperature-induced gene expression in barley. *Plant Physiol.* 127: 1676-1681.
- Fowler, D. B., Limin, A. E., and Ritchie, J. T. 1999. Low-temperature tolerance in cereals: model and genetic interpretation. *Crop Sci.* 39:626-633.
- Fowler, D. B., Limin, A.E., Wang, S.Y. and Ward, R.W. 1996. Relationship between low-temperature tolerance and vernalization response in wheat and rye. *Can. J. Plant Sci.* 76:37-42.
- Gusta, L.V., Trischuk, R., and Weiser, C.J. 2005. Plant Cold Acclimation: The Role of Abscisic Acid. *J. Plant Growth Reg.* 24:308–318
- Herman, E.M., Rotter, K., Premakumar, R., Elwinger, G., Bae, R., Ehler-King, L., Chen, S., and Livingston, D. P. 2006. Additional freeze hardiness in wheat acquired by exposure to -3 °C is associated with extensive physiological, morphological, and molecular changes. *J. Exp Bot.* 57: 3601–3618.
- Jahanbakhsh-Godehkahriz, S., Karimzadeh, G., Rastgar-Jazii, F., Mahfoozi, S. and Hosseini-Salekdeh, G. 2009. Influence of vernalization on some physiological characteristics and cold tolerance in two susceptible and tolerant cultivars of bread wheat. *Electronic J. Crop Prod.* 2: 85-106.
- Khajepour, M.R. 2006. Climate classification. Key article. The 9th Iranian Crop Sciences Congress. Aug 27-29, Aboureyhan Campus- University of Tehran.
- Limin A.E., and Fowler, D.B. 2006. Low-temperature tolerance and genetic potential in wheat (*Triticum aestivum* L.): responses to photoperiod, vernalization and plant development. *Planta.* 224: 360-366.

- Mahfoozi, S., Hosseini-Salekdeh, G., Mardi, M., and Karimzadeh, G. 2008. Freezing resistance from the lab to the field in wheat: what should we breed for?. Key article. The 10th Iran Crop Sci Con. Aug 18-20, 2008. Seed. Plant Improvement Institute of Karaj.
- Mahfoozi, S., Limin, A.E., Ahakpaz, F., and Fowler, D.B. 2006. Phonological development and expression of freezing resistance in spring and winter wheat under field conditions in north-west Iran. *Field Crop Res.* 97: 182-187.
- Mahfoozi, S., Limin, A.E., and Fowler, D.B. 2001. Developmental regulation of low-temperature tolerance in winter wheat. *Ann Bot.* 87:751-757.
- Mahfoozi, S., Limin, A.E., Hayes, P.M., Hucl, P., and Fowler, D.B. 2000. Influence of photoperiod response in the expression of cold hardiness in wheat and barley. *Can J. Plant Sci.* 80: 721-724.
- Majdi, M., Karimzadeh, G., and Mahfoozi, S. 2008. Effects of low temperature and exogenous calcium on the quantum efficiency of photo system II (Fv/Fm) and relative content of chlorophyll in cold susceptible and tolerant wheat cultivars. *Pajouhesh & Sazandegi*, 77: 175-181.
- McMaster, G.S., Wilhelm, W.W., Palic, D.B., Porter, J.R., and Jamieson, P.D. 2003. Spring wheat leaf appearance and temperature: extending the paradigm? *Ann Bot.* 91: 697-705.
- Natrova, Z., and Jokes, M. 1993. A proposal for decimal scal of inflorescence development of wheat. *Rostlinná výroba.* 39: 315-328.
- Oquist, G., Hurry, V.M., and Huner, N.P.A. 1993. Low-Temperature Effects on Photosynthesis and Correlation with Freezing Tolerance in Spring and Winter Cultivars of Wheat and Rye. *Plant Physiol.* 101: 245-250.
- Prasil, I.T., Prasilova, P., and Pankova, K. 2004. Relationships among vernalization, shoot apex development and frost tolerance in wheat. *Ann Bot.* 94: 413-418.
- Rizza, F., Pagani, D., Stanca, A.M., and Cattivelli, L. 2001. Use of chlorophyll fluorescence to evaluate the cold acclimation and freezing tolerance of winter and spring oats. *Plant Breed.* 120: 389-396
- Sayed, O.H. 2003. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research. *Photosynth.* 41: 321-330.
- Tewari, A.K., and Tripathy, B.C. 1998. Temperature-stress- induced impairment of chlorophyll biosynthetic reactions in cucumber and wheat. *Plant Physiol.* 117: 851-858
- Travaskis, B., Bagnall, D.J., Eliss, M.H., Peacock, W.J., and Dennis, E.S. 2002. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. *Proced. the Nation Acad. Sci.* 100: 13099-13104.
- Wang, S.Y., Ward, R.W., Ritchie, J.T., Fischer, R.A. and Schulthess, U. 1995. Vernalization in wheat I A model based on the interchangeability of plant age and vernalization duration. *Field Crop Res.* 41, 91-100.

- White, P. J., Cooper, H.D., Clarkson, D.T., Earnshaw, M.J., and Loughman, B. C. 1991. Effects of low temperature on growth and nutrient accumulation in rye (*Secale cereale*) and wheat (*Triticum aestivum*). Ann. Bot. 68: 23-31.
- Whitelam, G.C., and Halliday, K.J. 2007. Light and plant development. Blackwell Publishing Ltd. 325p.
- Yeh, S., Moffatt, B.A., Griffith, M., Xiong, F., Yang, D.S.C., Wiseman, S.B., Sarhan, F., Danyluk, J., Xue, Y.Q., Hew, C.L., Kirby, A.D., and Lajoie, G. 2000. Chitinase genes responsive to cold encode antifreeze proteins in winter cereals. Plant Physiol. 124: 1251–1263.



Relationship among phenological development, physiological indices and freezing tolerance in winter wheat and rye under field conditions in moderate and cold regions

M. Janmohammadi¹, R. Tavakol-Afshari¹, *S. Mahfoozi³,
H. Alizadeh¹, M. Kamel⁴ and M. Khiavi⁴

¹Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Collage University of Agricultural and Natural Resources, Tehran University, ²Dept. of Agronomy and Plant Breeding, University of Maragheh, ³Dept. of Cereals Research, Seed and Plant Improvement Institute (SPII), Karaj, Iran, ⁴Agricultural and Natural Resource Center of Zanzan Province

Abstract

Low temperature (LT) acclimation, phenological development and vernalization requirement are known to influence the expression of frost tolerance (FT) in winter cereals. A phenotypic study was undertaken to determine the interrelationship between developmental stages and FT in hardy winter wheat and rye cultivars acclimated under field condition in the cold and temperate regions of Iran. Winter wheat Norstar (*Triticum aestivum* L.) and winter Puma rye (*Secale cereale* L.) with long vernalization requirements were planted at the second decade of October in 2008 at Karaj and Zanzan as temperate and cold regions, respectively. Plant development (morphological stage of shoot apex), vernalization requirement (days to heading and final leaf number) and FT (survival of plants exposed to freezing conditions) were evaluated during the autumn and winter seasons in 2008-09. Furthermore, the Fv/Fm ratio, the quantum efficiency of photosystem II and chlorophyll content of upper fully expanded leaves were measured at the early stage of reproductive growth in Karaj. Result showed that in both species, FT increased during the autumn in 2008 and the maximum FT in the both regions was achieved during the second decade of January 2009, which was about the same time as vernalization fulfillment occurred. Puma rye plants acclimated in Zanzan showed the highly significant level of FT (~-24°C) in March in comparison to Norstar wheat (LT₅₀= -17 °C). A highly significant decrease ($P<0.01$) in final leaf number (FLN) and day to heading was observed with increase of cold acclimation periods in both species and regions. However, the rate of decrease in FLN was rapid in Puma rye compared to Norstar wheat. The delay in the phenological development of Norstar winter wheat was apparent in plants grown in Zanzan compared to ones grown in Karaj. A constant trend of Fv/Fm was observed during the measuring periods, though chlorophyll content was significantly ($P<0.01$) increased with the initiation of reproductive stage in both species. From these results it is concluded that the level and duration of expression of FT is determined by the acclimation temperature of locations and phenological traits such as vernalization requirement and flowering time in cereals.

Keywords: Rye; Vernalization; Cold Tolerance; Wheat.

*-Corresponding Author; Email: siroosmahfoozi@yahoo.com

