



## تأثیر تنش خشکی بر تغییرات هورمونی و کربوهیدرات‌های دانه در حال نمو دو رقم گندم

\*حمید محمدی<sup>۱</sup>، فواد مرادی<sup>۲</sup>، علی احمدی<sup>۳</sup>، علیرضا عباسی<sup>۴</sup> و کاظم پوستینی<sup>۵</sup>

<sup>۱</sup>استادیار دانشکده علوم پایه، دانشگاه تربیت معلم آذربایجان، <sup>۲</sup>استادیار پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی

کرج، <sup>۳</sup>به ترتیب دانشیار، استادیار و استاد گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه تهران

تاریخ دریافت: ۱۳۸۹/۰۹/۲۴؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۰/۰۹/۱۱

### چکیده

در طول نمو دانه، وضعیت آبی مناسب خاک، اهمیت کلیدی برای تجمع نشاسته در دانه‌ها و تغییرات هورمونی دارد. بدین منظور مطالعه‌ای بر روی ۲ رقم گندم ایرانی، پیشتاز و کرج ۳ به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار و در دو شرایط فاریاب و تنش خشکی در مزرعه تحقیقات کشاورزی دانشگاه تهران (کرج) اجرا شد. هدف از انجام این پژوهش، بررسی سرعت پر شدن دانه، محتوای کربوهیدرات، سطوح هورمونی در مراحل مختلف پر شدن دانه، عملکرد و اجزاء عملکرد بود. نتایج نشان داد که رقم پیشتاز سرعت پر شدن دانه، محتوای قند محلول کل، ساکارز، گلوکز و فروکتوز بالاتری در مراحل اولیه رشد دانه نسبت به رقم کرج ۳ تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی دارد. غلظت اسید ایندول-۳-استیک دانه‌ها در مراحل اولیه پر شدن دانه بالا بود، اما غلظت اسید آبسزیک در مراحل خطی پر شدن دانه به طور معنی داری افزایش یافت که در این مورد نیز رقم پیشتاز برتری نشان داد. عملکرد دانه، عملکرد زیست توده، شاخص برداشت، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه رقم پیشتاز نسبت به رقم کرج ۳ تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی بالاتر بود. تفاوت دو رقم از لحاظ عملکرد دانه و اجزای آن ناشی از تفاوت در سطوح غلظت اسید ایندول-۳-استیک و اسید آبسزیک و سرعت پر شدن دانه‌ها می‌باشد.

واژه‌های کلیدی: اسید ایندول-۳-استیک، اسید آبسزیک، خشکی، قدرت مخزن، کربوهیدرات و گندم

\*مسئول مکاتبه: hm34476@yahoo.com

## مقدمه

خشکی یکی از تنش‌های غیرزنده بسیار مهم است که رشد گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد و از این طریق عملکرد گیاه زراعی را محدود می‌کند (مری و همکاران، ۲۰۰۱). در غلاتی مثل گندم (*Triticum aestivum* L.)، تنش القاء شده به‌واسطه خشکی در زمان پر شدن دانه معمولاً دوره پر شدن دانه را کوتاه کرده و سرعت پر شدن دانه را کاهش می‌دهد و در نهایت، منجر به کاهش در عملکرد دانه می‌شود (نیکولاس و همکاران، ۱۹۸۵).

سرعت پر شدن دانه در غلات اساساً با قدرت مخزن تعیین می‌شود (ونکاتسوارلو و ویسپراس، ۱۹۸۷). در طول پر شدن دانه گندم، دانه‌ها مخزن‌های بسیار قوی برای کربوهیدرات هستند (هو، ۱۹۸۸). قدرت مخزن به‌معنای توانایی یک مخزن در رقابت با سایر مخازن جهت ورود مواد غذایی یا مواد فتوسنتزی می‌باشد (فرار، ۱۹۹۶) که خود شامل اندازه مخزن و فعالیت مخزن می‌باشد (ونکاتسوارلو و ویسپراس، ۱۹۸۷). اندازه مخزن یک مفهوم فیزیکی می‌باشد که شامل تعداد سلول و اندازه سلول است. فعالیت مخزن یک مفهوم فیزیولوژیک می‌باشد که شامل چندین عامل و آنزیم‌های کلیدی دخیل در مصرف و ذخیره هیدرات‌کربن است (هو، ۱۹۸۸).

بطور کلی عقیده بر این است که هورمون‌های گیاهی از قبیل اسید ایندول-۳-استیک (IAA)، اسیدآبسیزیک (ABA)، زئاتین ریبوزید (ZR) و جیبرلین (GA) ارتباط نزدیکی با نمو دانه دارند که از طریق وساطت در تقسیم و بزرگ شدن سلول‌های آندوسپرم و یا کنترل ورود و خروج مواد پرورده به دانه، اندازه مخزن را تعیین می‌کنند (هنسن و گروسمن، ۲۰۰۰). در غلات، نخود و لوبیا، سطوح بالای سیتوکینین‌ها معمولاً در آندوسپرم دانه‌های در حال نمو یافت شده که ممکن است برای تقسیم سلولی در طول مرحله اولیه شکل‌گیری دانه مورد نیاز باشد (یانگ و همکاران، ۲۰۰۰). گزارش‌های متعددی وجود دارد که اکسین، جیبرلین‌ها و اسید آبسیزیک نیز در تنظیم نمو دانه دخیل هستند (هنسن و گروسمن، ۲۰۰۰). لور و ستر (۱۹۹۳) مشاهده کردند که غلظت اسید ایندول-۳-استیک (IAA) به طور ناگهانی در آندوسپرم دانه‌های ذرت در حدود ۱۰ روز بعد از لقاح افزایش می‌یابد که منطبق با افزایش در محتوای DNA در هسته‌ها بود. هورمون ABA نقش مهمی در سازگاری به تنش آب در انواع مختلف تنش ایفاء می‌کند و بقاء گیاه را با تغییر دادن فیزیولوژی و رشد تضمین می‌کند (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۶). اعتقاد بر این است که ABA تنظیم‌کننده اصلی فرایند پیری و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانه است (یانگ و همکاران، ۲۰۰۳). تنش خشکی، تجمع ABA را در دانه افزایش

می‌دهد و مقدار حداکثر آن به طور معنی‌داری هماهنگ با حداکثر سرعت پر شدن دانه است. فعالیت برخی از آنزیم‌های کلیدی دخیل در تبدیل ساکارز به نشاسته به طور معنی‌داری در طول تنش خشکی افزایش می‌یابد که فعالیت این آنزیم‌ها به طور مثبت و معنی‌داری با محتوای ABA هماهنگ است (یانگ و همکاران، ۲۰۰۴). کاتو و همکاران (۱۹۹۳) گزارش کرد که محتوای ABA در دانه‌هایی با اندازه بزرگ نسبت به دانه‌هایی با اندازه کوچک در طول پر شدن دانه برنج بالاتر بود. یانگ و همکاران (۱۹۹۹) پیشنهاد کرد که پر شدن ضعیف دانه مرتبط با محتوای کمتر IAA و ABA در دانه‌های برنج بود. در مقابل، پیشنهاد شده افزایش سطح ABA به‌طور منفی و معنی‌داری مرتبط با محتوای نشاسته است اما تجمع پروتئین را بهبود می‌دهد (زای و همکاران، ۲۰۰۳). همچنین، مطالعات دیگری هم ثابت می‌کند که ارقام گندم گزینش شده برای تجمع ABA در طول تنش خشکی، نه تنها میانگین عملکرد بالاتری در طول تنش خشکی نداشتند، بلکه میانگین عملکرد پایین‌تری هم داشتند (رید و همکاران، ۱۹۹۱). مطالعات دیگر ثابت کرد که تنش خشکی، اندازه دانه را با کاهش دادن دوره پر شدن نه سرعت پر شدن، کاهش می‌دهد (اگلی، ۲۰۰۴).

عملکرد دانه بالا و کیفیت خوب دانه‌ها اهداف مهم در زمینه تولید غلات می‌باشند (ترمن، ۱۹۷۹). در طول دوره پر شدن دانه مقدار مناسب آب خاک یکی از عوامل کلیدی در تجمع نشاسته و پروتئین در دانه‌های گندم و در نتیجه شکل‌گیری عملکرد و کیفیت مطلوب دانه‌ها می‌باشد (احمدی و بیکر، ۲۰۱۱b). مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که هورمون‌ها تنظیم‌کننده‌های ضروری جهت جابجایی و تسهیم بیوشیمیایی مواد فتوسنتزی برای دانه‌های در حال پر شدن غلات می‌باشند. پس این ترکیبات قادرند وزن و عملکرد دانه را تنظیم کنند (احمدی و بیکر، ۱۹۹۹؛ برنر و چیک، ۱۹۹۵؛ داروسلام کول و پاتریک، ۱۹۹۸). با کاهش یا افزایش مقدار رطوبت خاک هورمون‌ها به‌عنوان عوامل سیگنالی در این شرایط غلظت داخلی‌شان افزایش می‌یابد، بنابراین ممکن است نقش مهمی در فرآیندهای رشد و نمو شامل ساخت و تجمع نشاسته در دانه‌ها ایفا کنند (دیویس و ژانگ، ۱۹۹۱). بنابراین، هدف از این تحقیق، مطالعه سرعت پر شدن دانه، محتوای کربوهیدرات در مراحل مختلف پر شدن دانه، عملکرد و اجزاء آن بود و اینکه آیا قدرت مخزن با سطوح هورمونی تنظیم می‌شود یا خیر؟

### مواد و روش‌ها

تحقیق حاضر به‌صورت آزمایش مزرعه‌ای در طی سال زراعی ۸۸-۱۳۸۷ در مزرعه آموزشی - پژوهشی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران (طول جغرافیایی ۵۰ درجه و ۵۴ دقیقه شرقی،

عرض جغرافیای ۳۵ درجه و ۵۵ دقیقه شمالی و ارتفاع ۱۳۱۲ متر از سطح دریا) انجام گردید. خاک محل آزمایش نیز دارای بافت لومی-رسی می‌باشد. پژوهش مورد نظر در شرایط فاریاب و تنش خشکی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با ۳ تکرار و دو رقم اجرا گردید. ارقام مورد بررسی پیش‌تاز و کرج ۳ بودند که از بین ۸۱ رقم گندم ایرانی طی دو سال زراعی بر حسب عملکرد، اجزاء عملکرد و حذف نیم سنبلچه انتخاب شدند. هر کرت شامل ۴ ردیف با فواصل ۲۰ سانتی‌متری و به طول ۴ متر بود. کودهای شیمیایی بر اساس نتایج آزمون خاک و بر اساس نیاز ارقام مصرف شد. با توجه به زمان معمول تنش در منطقه، تنش خشکی از مرحله خوشه‌دهی شروع و تا پایان فصل ادامه پیدا کرد. بدین ترتیب که تیمارهای فاریاب و تنش تا مرحله خوشه‌دهی به‌طور هم‌زمان با یکدیگر آبیاری شدند. از این مرحله به بعد آبیاری تیمار تنش قطع در صورتی که تیمارهای عدم تنش تا پایان مرحله رشد آبیاری شدند. در طول این مدت تیمارهای تنش و فاریاب به ترتیب ۵ و ۹ بار (آزمایش تنش در ۲، ۱۴۰، ۱۵۲، ۱۶۴ و ۱۷۲ و آزمایش فاریاب در ۲، ۱۴۰، ۱۵۲، ۱۶۴، ۱۷۲، ۱۸۰، ۱۸۹، ۱۹۶ و ۲۰۵ روز بعد از کاشت) آبیاری شدند.

در مرحله سنبله‌دهی، ۱۵۰ بوته از هر کرت که به هم‌زمان وارد سنبله‌دهی شدند، علامت‌گذاری شدند. نمونه‌برداری جهت اندازه‌گیری هورمون‌های درونی اسید ایندول-۳-استیک و اسیدآبسیزیک و کربوهیدرات محلول کل، ساکارز، گلوکز و فروکتوز و نشاسته طی روزهای بعد از گرده افشانی به فواصل زمانی ۷ روز تا ۴۲ روز بعد از گرده افشانی در شرایط فاریاب و ۳۵ روز بعد از گرده افشانی تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی انجام شد. در هر مرحله از نمونه‌برداری ابتدا سنبله‌ها را جدا کرده و در روی یخ، دانه‌ها سریعاً از هر سنبلچه جدا شده و نیمی از دانه‌ها را سریعاً در نیتروژن مایع انداخته و سپس در فریزر -۷۰ درجه سانتی‌گراد تا زمان اندازه‌گیری نگهداری کرده و نیمی دیگر را در خشک‌کن خشک کرده و برای اندازه‌گیری کربوهیدرات و فرآیند پر شدن دانه استفاده شد. بررسی برخی صفات فیزیولوژیک در آزمایشگاه فیزیولوژی مولکولی پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی کرج انجام شد. در زمان رسیدگی یک متر مربع از قسمت انتهایی و غیر تخریبی هر کرت (با احتساب حاشیه) برداشت و برای اندازه‌گیری عملکرد دانه (گرم در مترمربع)، عملکرد زیست‌توده (گرم در مترمربع)، شاخص برداشت (درصد)، وزن هزار دانه (گرم) و تعداد دانه در سنبله استفاده شد.

تجزیه و تحلیل رشد دانه با معادله رشد ریچاردز (۱۹۵۹) طبق روابط زیر انجام شد:

$$R = \frac{AkBe^{-kt}}{N(1 + Be^{-kt})^{\frac{(N+1)}{N}}}$$

$$W = \frac{A}{(1 + Be^{-kt})^{\frac{1}{N}}}$$

که  $W$  وزن دانه،  $A$  حداکثر وزن دانه،  $R$  سرعت پر شدن دانه،  $t$  زمان بعد از گرده افشانی، و  $B$ ،  $K$  و  $N$  ضرایب تعیین شده توسط رگرسیون است.

اندازه‌گیری قندهای کل محلول به روش دابیوس و همکاران (۱۹۵۶) با استفاده از فنل-اسیدسولفوریک انجام شد. برای تفکیک قندهای ساکارز، گلوکز و فروکتوز از دستگاه HPLC استفاده شد (به روش دابیوس و همکاران، ۱۹۹۰). برای اندازه‌گیری نشاسته از روش یوشیدا و همکاران (۱۹۷۱) استفاده شد. برای قندهای کل محلول و نشاسته از دستگاه اسپکتروفتومتر استفاده شد. استخراج، خالص‌سازی و آنالیز هورمون‌های IAA و ABA به روش کلن و همکاران (۲۰۰۴) انجام شد. اجزای محلول بدست آمده توسط دستگاه HPLC با ستون C18، شدت جریان ۰/۷ میلی‌لیتر بر دقیقه و حلال استیک‌اسید ۰/۲ درصد و متانول ۱۰۰ درصد به نسبت ۵۰:۵۰ در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد جدا شدند. نمونه‌ها بر حسب میکرومول بر گرم ماده تر گزارش شدند. برای تجزیه آماری از نرم افزار SAS و رسم نمودارها از نرم افزار SigmaPlot استفاده شد.

## نتایج و بحث

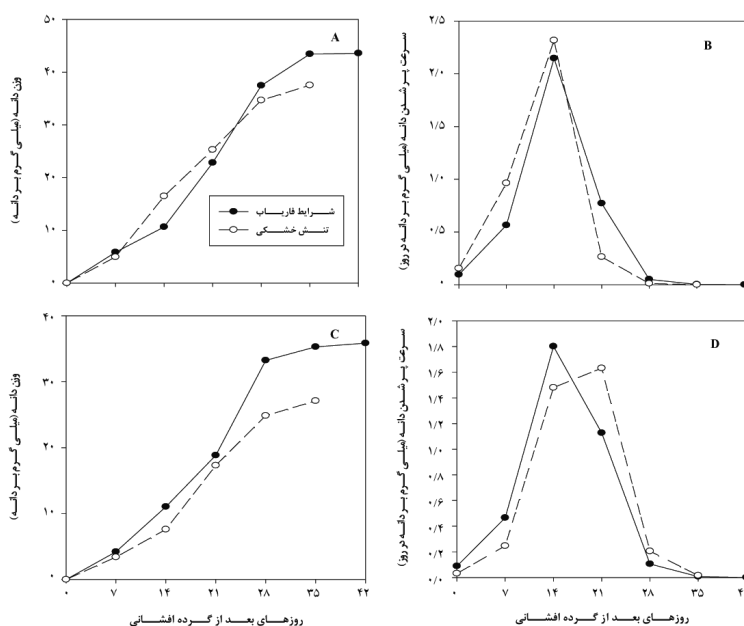
تجمع وزن دانه یک منحنی سیگموئیدی با یک افزایش خطی که شروع آن در حدود ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی می‌باشد، را نشان داد (شکل ۱). وزن دانه رقم پیش‌تاز در حدود ۴۲ روز بعد از گرده‌افشانی به حداکثر رسید اما در رقم کرج ۳ حداکثر آن در حدود ۳۵ روز بعد از گرده‌افشانی بود (شکل ۱). وزن نهایی دانه رقم پیش‌تاز تحت شرایط فاریاب و تنش بیشتر از رقم کرج ۳ بود. سرعت پر شدن دانه رقم پیش‌تاز نسبتاً سریع‌تر از رقم کرج ۳ بود (شکل ۱). بنابراین احتمالاً وزن بیشتر دانه رقم پیش‌تاز مربوط به سرعت پر شدن دانه و دوره فعال پر شدن دانه آن باشد. تحت شرایط فاریاب، عملکرد دانه رقم پیش‌تاز به طور معنی‌داری بیشتر از رقم کرج ۳ بود (جدول ۱). بالاتر بودن عملکرد دانه رقم پیش‌تاز در این شرایط بیانگر پتانسیل عملکرد بالاتر است. اعمال تنش رطوبتی موجب کاهش عملکرد دانه هر دو رقم مورد بررسی شد اما میزان کاهش عملکرد دانه رقم پیش‌تاز به طور معنی‌داری کمتر از رقم کرج ۳ بود (جدول ۱). این نتایج نشان می‌دهد که رقم پیش‌تاز پایداری عملکرد دانه بیشتری در شرایط تنش رطوبتی اعمال شده دارد. بنابراین عدم کاهش شدید عملکرد دانه رقم پیش‌تاز

تحت تنش پس از گرده افشانی نشان‌دهنده مقاوم‌تر بودن رقم پیشتاز نسبت به رقم کرج ۳ بود (جدول ۱). دلیل کاهش عملکرد در شرایط تنش رطوبتی پس از گرده افشانی به احتمال زیاد کاهش تقسیم سلولی (سینگ و جنر، ۱۹۸۴)، کاهش ظرفیت ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در دانه (بلوم، ۱۹۹۸)، کاهش دوره رشد دانه (احمدی و بیکر، ۲۰۰۱) می‌باشد که البته در این شرایط احتمالاً انتقال مجدد ذخایر انبار شده از قبل در ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد تحریک شده و این عمل کاهش عملکرد ناشی از کاهش دوره رشد دانه را جبران می‌کند (یانگ و ژانگ، ۲۰۰۶).

جدول ۱- مقایسه میانگین عملکرد و اجزاء آن تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی در دو رقم گندم ایرانی

رقم	شرایط رطوبتی	عملکرد (گرم بر مترمربع)	عملکرد بیولوژیک (گرم بر مترمربع)	شاخص برداشت (درصد)	وزن هزار دانه (گرم)	تعداد دانه در سنبله
پیشتاز	فاریاب	۸۶۰/۹۵ ± ۸۵/۱۵	۱۹۶۰ ± ۲۶۰	۴۴/۱۳ ± ۱/۵۱	۵۱/۴۲ ± ۰/۲۸	۴۵/۳۳ ± ۱/۶۷
	خشکی	۵۸۰/۲۵ ± ۳/۲۵	۱۵۶۰ ± ۶۰	۳۷/۲۴ ± ۱/۲۲	۴۰/۷۶ ± ۳/۸۵	۴۵/۸۳ ± ۳/۵۰
کرج ۳	فاریاب	۶۲۹/۷۰ ± ۶۱/۵۰	۱۸۲۵ ± ۱۷۵	۳۴/۵۰ ± ۰/۰۶	۳۵/۶۴ ± ۳/۰۲	۴۴/۵۰ ± ۲/۱۷
	خشکی	۱۹۰/۳۰ ± ۴۹/۷۰	۱۲۵۰ ± ۱۵۰	۱۵/۹۳ ± ۵/۸۹	۲۲/۶۴ ± ۰/۱۲	۴۴/۶۷ ± ۲/۶۷

± انحراف معیار



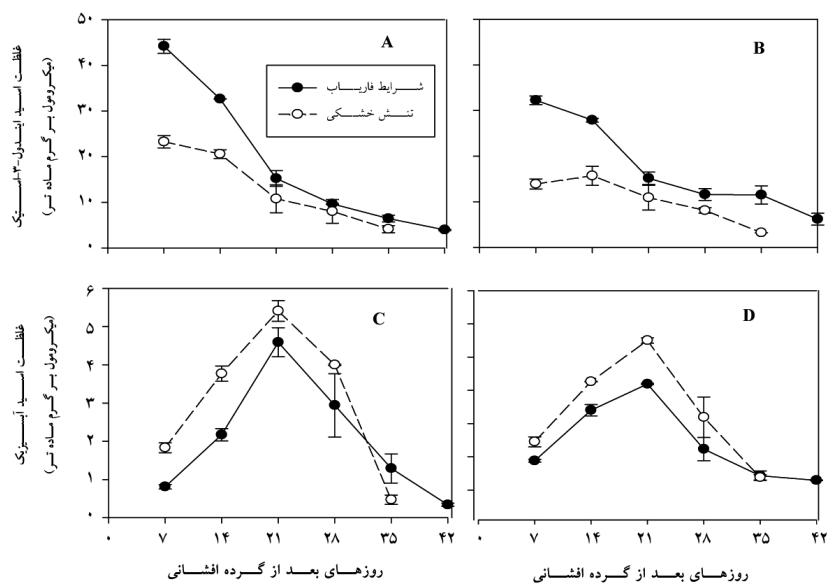
شکل ۱- وزن دانه (میلی گرم) و سرعت پر شدن دانه (میلی گرم بر دانه در روز) برای دو رقم گندم ایرانی (رقم پیشتاز (A و B) و رقم کرج ۳ (C و D)) تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی.

عملکرد زیست‌توده رقم پیشتاز در شرایط کنترل به‌طور معنی‌داری بیشتر از رقم کرج ۳ بود (جدول ۱). اعمال تنش رطوبتی موجب کاهش معنی‌داری در زیست‌توده در ارقام مورد بررسی شد. درصد کاهش عملکرد زیست‌توده در شرایط تنش نسبت به کنترل همواره در رقم پیشتاز کمتر از رقم کرج ۳ بود (جدول ۱). تولید ماده خشک در گیاهان یکی از مهم‌ترین عوامل تأثیرگذار بر روی عملکرد می‌باشد. این صفت نشان‌دهنده پتانسیل گیاه در جذب نور و تبدیل انرژی نورانی به شیمیایی می‌باشد (رینولدز و همکاران، ۲۰۰۹). با توجه به اینکه پس از گرده‌افشانی، رشد اندام‌های زایشی وجود ندارد و مواد فتوسنتزی تولید شده در فرایند فتوستتوز صرف ذخیره‌سازی در دانه‌ها می‌شود، لذا هر عاملی که سبب کاهش سرعت فتوستتوز در این شرایط شود، عمدتاً اثر آن روی پر شدن دانه منعکس شده و در نتیجه ممکن است کاهش عملکرد زیست‌توده در این شرایط به علت کاهش عملکرد دانه هر دو رقم تحت شرایط تنش رطوبتی باشد چون افزایش در عملکرد زیست‌توده زمانی مؤثر خواهد بود که کربن تولید شده در طی فتوستتوز به طرف اندام‌های اقتصادی یا دانه تخصیص یابد. به عبارتی دیگر ارقامی که دارای عملکرد بیولوژیک بالا و هم دارای شاخص برداشت بالا باشند به احتمال زیاد دارای عملکرد بالا خواهند بود (دونالد و همکاران، ۱۹۷۶).

در شاخص برداشت رقم پیشتاز در تیمار شاهد بیشتر از رقم کرج ۳ بود (جدول ۱). اعمال تنش رطوبتی موجب کاهش معنی‌دار شاخص برداشت در هر دو رقم شد. درصد کاهش شاخص برداشت در شرایط تنش نسبت به کنترل در رقم پیشتاز کمتر از رقم کرج ۳ بود (جدول ۱). علت این کاهش احتمالاً مربوط به کاهش دوره رشد دانه باشد (احمدی و بیکر، ۲۰۱۱a). در شرایط کنترل رطوبتی، وزن هزار دانه رقم پیشتاز به‌طور معنی‌داری بیشتر از رقم کرج ۳ بود (جدول ۱). وزن هزار دانه بالا در رقم پیشتاز علت اصلی بالاتر بودن عملکرد این رقم نسبت به رقم کرج ۳ در شرایط کنترل رطوبتی باشد. اعمال تنش رطوبتی موجب کاهش معنی‌دار وزن هزار دانه هر دو رقم شد اما کاهش آن در رقم پیشتاز کمتر از رقم کرج ۳ بود (جدول ۱). احتمالاً علت آن مرتبط با انتقال مجدد بیشتر ترکیبات ثانویه از ساقه به دانه‌های در حال رشد این رقم باشد. اعمال تنش رطوبتی باعث کاهش تعداد دانه در سنبله نشد (جدول ۱)، چون تعداد دانه در سنبله در مرحله برجستگی دوگانه تعیین می‌شود (هی و واکر، ۱۹۸۹) بنابراین احتمال اینکه تعداد دانه در سنبله کمتر شود ضعیف بود.

محتوای IAA در دانه‌ها به‌طور معنی‌داری در ابتدای پر شدن دانه بالا بود و از این مرحله به بعد کاهش محسوسی پیدا کرد (شکل ۲). غلظت IAA دانه رقم پیشتاز در مقایسه با رقم کرج ۳، تا ۱۴ روز

بعد از گرده افشانی همواره بیشتر بود ولی از این تاریخ به بعد تفاوت معنی داری بین این دو رقم از این نظر مشاهده نشد. مطالعات نشان می دهد که تغییرات در محتوای IAA در دانه ها مشابه با الگوی تغییرات زئاتین و زئاتین ریپوزید بود (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۹) و محتوای IAA در دانه ها همبستگی معنی داری با سرعت تقسیم سلولی در طول دوره فعال تقسیم سلولی داشت. با توجه به این فرایند می توان نتیجه گرفت که اکسین به همراه سیتوکینین ممکن است تقسیم سلولی را تحریک کند. بدین ترتیب سطوح بالای اکسین در مخزن می تواند یک نیروی تحریک کننده ایجاد کند و منجر به افزایش سطوح سیتوکینین در دانه شود (یانگ و همکاران، ۲۰۰۳). تنش رطوبتی باعث کاهش معنی دار غلظت IAA دانه های در حال رشد نسبت به شاهد شد و تحت این شرایط نیز همواره غلظت IAA در مرحله تقسیم سلولی در رقم پیشتاز بیشتر از کرج ۳ بود و (شکل ۲). بنابراین با توجه به نقش IAA در تنظیم تقسیم سلولی دانه های در حال رشد (یانگ و همکاران، ۲۰۰۳)، احتمالاً یکی از عواملی که باعث کاهش عملکرد دانه هر دو رقم تحت تنش رطوبتی می شود، کاهش غلظت IAA در دانه های در حال رشد هر دو رقم باشد.



شکل ۲- محتوای هورمون های داخلی ایندول-۳-استیک اسید (A,B) و آبسیزیک اسید (C,D) دانه دو رقم گندم ایرانی [رقم پیشتاز (A,C) و رقم کرج ۳ (B,D)] تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی



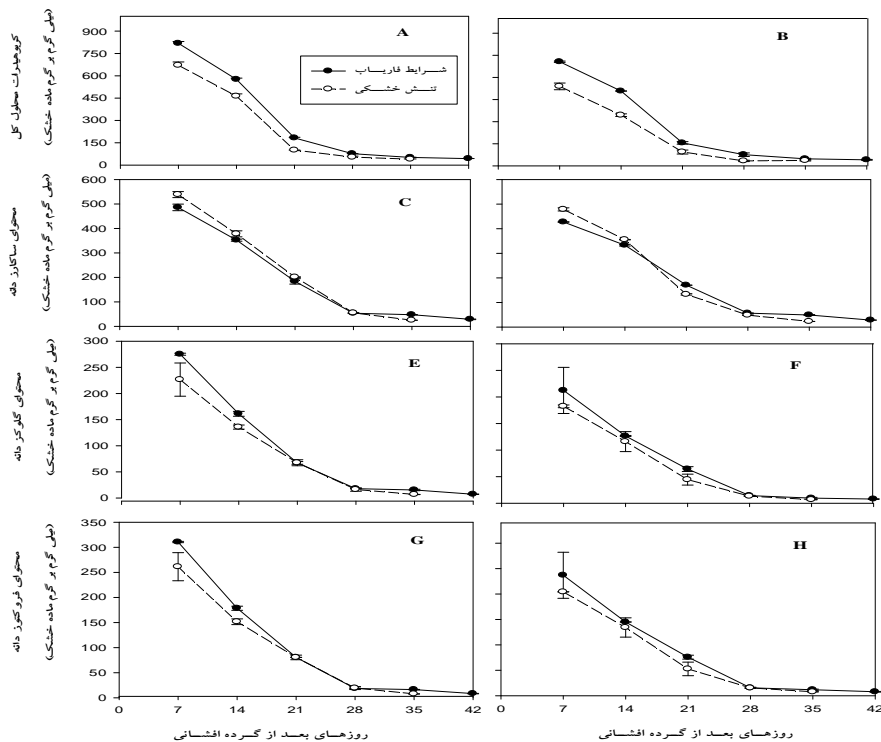
غلظت ABA در دانه‌های هر دو رقم در ابتدای پر شدن دانه بسیار کم بود (شکل ۲)، سریعاً از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی افزایش یافت و در ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی به حداکثر رسید. رقم پیش‌تاز حداکثر محتوای نسبتاً بالاتری در مقایسه با رقم کرج ۳ نشان داد و از ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی، هر دو رقم کاهش معنی‌داری در محتوای ABA دانه نشان دادند. در هر دو رقم، زمانی که غلظت ABA دانه به حداکثر مقدار خود رسید منطبق با مرحله خطی پر شدن دانه بود. تیمار تنش رطوبتی بعد از گرده‌افشانی، تجمع ABA دانه را در هر دو رقم به طور معنی‌داری افزایش داد که این افزایش در رقم پیش‌تاز بیشتر محسوس بود. سازوکاری که در آن ABA، پر شدن دانه را تسهیل می‌کند هنوز درک نشده است. گزارش‌های متعددی وجود دارد که ABA می‌تواند حرکت مواد فتوسنتزی را به سمت دانه‌های در حال نمو افزایش دهد (یانگ و همکاران، ۲۰۰۶).

سطوح ABA در دانه‌ها به‌طور معنی‌داری در هر دو رقم تحت تنش رطوبتی در ۷ روز بعد از گرده‌افشانی افزایش یافت (شکل ۲). گزارش شده که ABA می‌تواند باعث کاهش در رشد دانه شود که این احتمالاً از طریق کاهش در تعداد سلول آندوسپرمی و محدود کردن حداکثر ظرفیت ذخیره‌ای (میرز و همکاران، ۱۹۹۰) یا از طریق اثرات بازدارندگی آن روی انتقال ساکارز- $^{14}C$  (بورکومک و پروچازکا، ۱۹۹۲) صورت می‌گیرد. مطالعات دیگران نشان داد که سطوح بسیار بالای ABA بعد از دوره تقسیم سلولی، اثر بازدارندگی روی پر شدن دانه و رشد دانه ایجاد می‌کند (احمدی و بیکر، ۱۹۹۹). در این مطالعه نیز وزن هزار دانه کمتر تحت شرایط تنش می‌تواند با سطوح بالای ABA در دانه‌ها از ۷ روز تا ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی ایجاد شود. نتایج نشان داد (شکل ۲) سطوح بسیار بالای ABA در دانه در مرحله خطی پر شدن دانه ممکن است مسئول کاهش عملکرد دانه باشد در حالی که غلظت متعادل ABA دانه در ابتدای پر شدن دانه و پیری برگ‌های پرچم منجر به اجزاء عملکرد بهتر می‌شود. محتوای ABA در رقم پیش‌تاز بالاتر بود (شکل ۲) که اندازه دانه بزرگتر و سرعت پر شدن دانه بالاتری را نسبت به رقم کرج ۳ نشان داد که مطابق با نظر اسچوسلر و همکاران (۱۹۸۴) بود که در سویا نشان داد رقمی با وزن دانه بالا، محتوای ABA بالاتری در پوسته دانه و لپه‌های دانه در حال نمو دارد.

محتوای قند محلول کل و گلوکز و فروکتوز در دانه در ابتدا به طور سریعی افزایش یافت و به بالاترین غلظت در حدود ۷ روز بعد از گرده‌افشانی رسید و بعد از آن کاهش یافت (شکل ۳). مقدار حداکثر قند محلول کل در رقم پیش‌تاز نسبت به رقم کرج ۳ بیشتر بود و ساکارز الگوی تغییرات

مشابهی با قند محلول کل داشت (شکل ۳). روند تغییرات غلظت قندهای محلول گلوکز و فروکتوز نشان داد که در تیمار شاهد در ۷ روز بعد از گرده افشانی، محتوای گلوکز و فروکتوز دانه‌های رقم پیش‌تاز از رقم کرج ۳ به طور معنی‌داری بیشتر بود که احتمالاً بالاتر بودن محتوای گلوکز و فروکتوز مطابق با بالا بودن فعالیت ایزوفرم‌های واکوئلی و آپوپلاستی اینورتاز باشد و در مراحل بعدی، غلظت این قندها کاهش می‌یابد که احتمالاً منطبق با فعالیت کم آنزیم‌های ذکر شده باشد (آندرسون و همکاران، ۲۰۰۲؛ لیو و همکاران، ۲۰۰۴). به عبارت دیگر، ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز با تولید گلوکز و فروکتوز در شکل‌گیری و افزایش اندازه مخزن نقش عمده‌ای بازی می‌کند. هگزوزها با ورود به زنجیره تنفسی گیاه، انرژی لازم جهت تقسیم سلولی در مراحل اولیه رشد دانه را ایجاد می‌کند. همچنین آنزیم‌های تجزیه‌کننده ساکارز قادرند رشد گیاه را از طریق سیگنال‌های قندی تحت تأثیر قرار دهند. به طور معمول، هگزوزها در جهت مطلوب کردن تقسیم و توسعه سلولی مفید هستند (کوچ، ۲۰۰۴). تنش رطوبتی در ۷ روز بعد از گرده افشانی، محتوای گلوکز و فروکتوز را کاهش داد که احتمالاً مربوط به کاهش فعالیت ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز تحت تنش رطوبتی می‌باشد. فعالیت ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز تحت تنش رطوبتی به ویژه در مراحل اولیه رشد دانه حساس است (لیو و همکاران، ۲۰۰۴) و کاهش فعالیت آنها منجر به کاهش تعداد سلول‌های آندوسپرمی و نهایتاً کاهش عملکرد می‌شود.

غلظت ساکارز دانه‌های هر دو رقم در ۷ روز بعد از گرده افشانی به طور معنی‌داری بیشتر از مرحله اول بود و در مراحل بعدی به طور معنی‌داری کاهش یافت (شکل ۳). علت کمتر بودن محتوای ساکارز دانه‌ها در ۷ روز بعد از گرده‌افشانی را می‌توان به شکل نگرفتن کامل قدرت مخزن جهت ورود ساکارز به دانه‌ها و همچنین فعالیت بالای ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز مرتبط دانست که باعث تجزیه ساکارز به گلوکز و فروکتوز در مراحل اولیه رشد دانه می‌شوند. کم بودن محتوای ساکارز دانه‌ها در مراحل بعدی را می‌توان به کاهش مواد فتوسنتزی وارد شده به دانه در اثر کاهش سرعت فتوسنتز به علت پیر شدن برگ‌ها و افزایش ظرفیت تبدیل ساکارز به نشاسته مرتبط دانست.

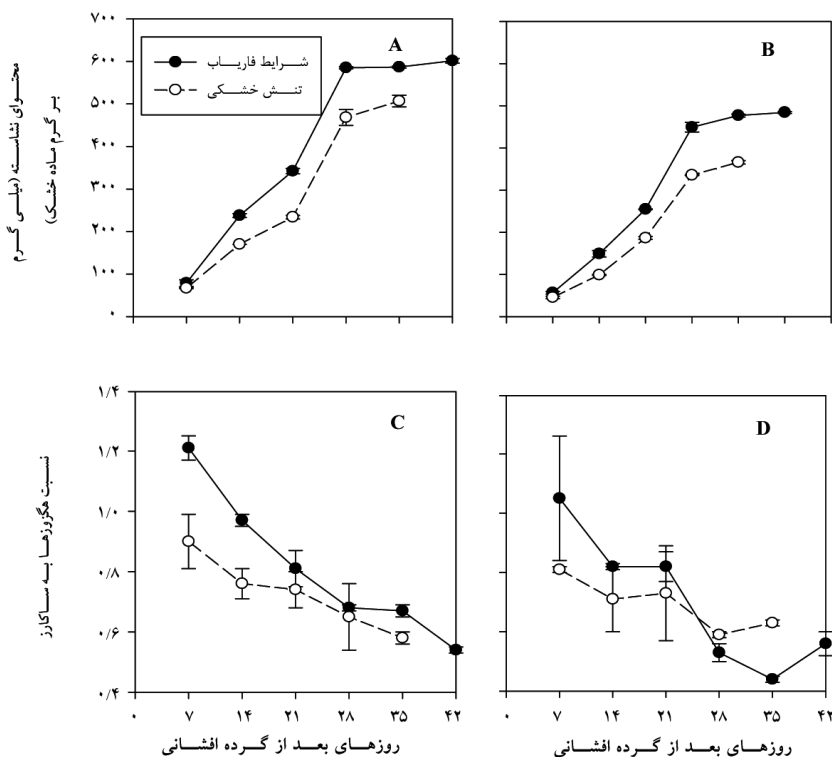


شکل ۳- محتوای کربوهیدرات محلول کل (A,B)، ساکارز (C,D)، گلوکز (E,F) و فروکتوز (G,H) دانه دو رقم گندم ایرانی [رقم پیشناز (A,C,E,G) و رقم کرج ۳ (B,D,F,H)] تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی

تنش رطوبتی باعث افزایش معنی‌دار محتوای ساکارز دانه‌های هر دو رقم در ابتدای رشد دانه شد اما در مراحل بعدی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (شکل ۳) که افزایش در محتوای ساکارز دانه را می‌توان به کاهش فعالیت ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز در اثر اعمال تنش رطوبتی مرتبط دانست یا اینکه ممکن است ظرفیت برای مصرف ساکارز با خشکی تحت تأثیر قرار گیرد (لیو و همکاران، ۲۰۰۴) و کاهش آن در مراحل بعدی ممکن است به علت کاهش شدید سرعت فتوسنتز اندام منبع و

کاهش سرعت بارگیری آوندهای آبکشی و یا کاهش تخلیه به درون دانه‌های در حال رشد در اثر کاهش نیاز مخزن است که می‌تواند نشان‌دهنده محدودیت مخزن باشد.

نسبت هگزوز به ساکارز در دانه‌ها تحت تنش رطوبتی کاهش یافت (شکل ۴). مطالعات نشان می‌دهد که کاهش این نسبت ممکن است تقسیم سلولی را در دانه‌های در حال نمو بازداری کند (لیو و همکاران، ۲۰۰۴). مطالعات نقش مهم تعادل هگزوز به ساکارز را در تنظیم جنبه‌های کلیدی نمو دانه تأکید می‌کنند (وبر و همکاران، ۱۹۹۸) بدین ترتیب که ساکارز وارد شده با اینورتاز یا واکنش غیر قابل برگشت ساکارز سینتاز تجزیه می‌شود و اینورتازها در طول نمو اولیه دانه نقش اساسی دارند در حالی که ساکارز سینتاز در طول مرحله ذخیره‌سازی و پر شدن دانه نقش دارد (وسچکی و همکاران، ۲۰۰۳).



شکل ۴- محتوای نشاسته (A,B)، نسبت هگزوزها به ساکارز (C,D) دانه دو رقم گندم ایرانی رقم پیشناز (A,C) و رقم کرج ۳ (B,D) تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی

پیشنهاد شده که تجمع ساکارز القاء شده با خشکی در اندام‌های زایشی ممکن است تا حدی به علت فعالیت کم اینورتاز اسیدی باشد که تجزیه ساکارز وارد شده به هگزوز تحت تنش خشکی انجام نمی‌شود (آندرسون، ۲۰۰۲). در نتیجه این، نسبت هگزوز به ساکارز که پیشنهاد شده نقش مهمی در تنظیم نمو دانه و تخمدان دارد (وسچکی و همکاران، ۲۰۰۳)، ممکن است تحت تنش خشکی کاهش یابد.

نتایج نشان داد که نشاسته پس از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی شروع به تجمع کرد. سرعت تجمع نشاسته در رقم پیشتاز نسبت به رقم کرج ۳ از ۱۴ تا ۲۱ سریعتر بود ولی بعد از آن ثابت باقی ماند (شکل ۴). در کل، محتوای نشاسته رقم پیشتاز بیشتر از رقم کرج ۳ بود. تجمع نشاسته در دانه‌های در حال نمو تحت تنش رطوبتی کاهش یافت (شکل ۴). یافته‌های مشابهی در ذرت (زینسلمیر و همکاران، ۱۹۹۵) و برنج (شئوران و ساینی، ۱۹۹۶) گزارش شده است. مشاهده شده است تنش خشکی ممکن است فعالیت ADP-گلوکوز پیروفسفریلاز و نشاسته سینتاز را تحت تأثیر قرار دهد که این آنزیم‌ها به‌طور مستقیمی مرتبط با ساخت نشاسته است (یانگ و همکاران، ۲۰۰۴).

نتایج این پژوهش نشان داد که اندازه مخزن محدود و عوامل تنظیم کننده ضعیف فعالیت مخزن (که یکی از آنها می‌تواند هورمون‌ها باشد) نشان‌دهنده قدرت مخزن کمتر است که این عامل مهمی در تعیین پتانسیل عملکرد دانه ارقام مورد بررسی باشد. در کل، در مناطق خشک و نیمه خشکی مثل ایران که تابش خورشید و طول روز جهت حمایت فتوسنتز بالا کافی است و از طرف دیگر راندمان انتقال مجدد (قبل و بعد از گرده افشانی) نسبتاً کم است، اندازه مخزن (تعداد سلول‌های آندوسپرمی در دانه) و فعالیت مخزن یک عامل اصلی است که وزن نهایی دانه را محدود می‌کند. بنابراین، فهمیدن این روابط ممکن است ما را در تغییر عملکرد دانه گندم از طریق کاربرد خارجی هورمون‌ها در زمان مناسب و دستورزی فعالیت آنزیم‌های کلیدی دخیل در تبدیل ساکارز به نشاسته توانمند نماید.

#### منابع

- Ahmadi, A., and Baker, D.A. 1999. Effects of abscisic acid (ABA) on grain filling processes in wheat. *Plant Growth Regul.* 28: 187-197.
- Ahmadi, A., and Baker, D.A. 2001a. The effect of water stress on grain filling processes in wheat. *J. Agric. Sci.* 136: 257-269.
- Ahmadi, A., and Baker, D.A. 2001b. The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth Regul.* 35: 81-91.

- Andersen, M.N., Asch, F., Wu, Y., Jensen, C.R., Nasted, H., Mogensen, V.O., and Koch, K.E. 2002. Soluble Invertase expression is an early target of drought stress during the critical, abortion-sensitive phase of young ovary development in maize. *Plant Physiol.* 130: 591-604.
- Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve Mobilization. *Euphytica.* 100: 77-83
- Borkovec, V., and Prochazka, S. 1992. Pre anthesis interaction of cytokinins and ABA in the transport of <sup>14</sup>C sucrose to the ear of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Agron Crop Sci.* 169: 229-235.
- Brenner, M.L., and Cheikh, N. 1995. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling. *Plant Hormon. Physiol. Biochem Molecul. Biol.* 649-670.
- Darussalam-Cole, M.A., and Patrick, J.W. 1998. Auxin control of photoassimilate transport to and within developing grains of wheat. *Functional Plant Biol* 25: 69-78.
- Davies, W.J., and Zhang, J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann Rev Plant Biol* 42(1): 55-76.
- Donald, C.M., Hamblin, J., and Brady, N.C. 1976. The Biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. In *Adv Agron*, Vol. 28. Academic Press. Pp: 361-405.
- Dubois, D., Winzeler, M., and Nösberger, J. 1990. Fructan accumulation and sucrose: sucrose fructosyltransferase activity in stems of spring wheat genotypes. *Crop Sci.* 30: 315-319.
- Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A., and Smith, F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28(3): 350-356.
- Egli, D.B. 2004. Seed-Fill Duration and Yield of Grain Crops. *Adv Agron.* 83: 243-279.
- Farrar, J.F. 1996. Sinks-integral parts of a whole plant. *J. Exp Bot.* 47:1273-1279.
- Hansen, H., and Grossmann, K. 2000. Auxin-induced ethylene triggers abscisic acid biosynthesis and growth inhibition. *Plant Physiol* 124: 1437-1448.
- Hay, R.K.M., and Walker, A.J. 1989. An introduction to the physiology of crop yield. Longman Scientific and Technical.
- Ho, L.C. 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39: 355-378.
- Kato, T., Sakurai, N., and Kuraishi, S. 1993. The changes of endogenous abscisic acid in developing grains of two rice cultivars with different grain size. *Jpn. J. Crop Sci.* 62, 456-461.
- Kelen, M., Demiralay, E.C., Sen, S., and Ozkan, G. 2004. Separation of Abscisic Acid, Indole-3-Acetic Acid, Gibberellic Acid in 99 R (*Vitis berlandieri* x *Vitis*

- rupestris*) and rose oil (*Rosa damascena* Mill.) by reversed phase liquid chromatography. Turk J. Chem. 28: 603-610.
- Koch, K. 2004. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. Current Opinion Plant Biol 7: 235-246.
- Liu, F., Jensen, C.R., and Andersen, M.N. 2004. Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development: its implication in altering pod set. Field Crops Res. 86: 1-13.
- Lur, H.S., and Setter, T.L. 1993. Role of auxin in maize endosperm development (timing of nuclear DNA endoreduplication, zein expression, and cytokinin). Plant Physiol. 103: 273-280.
- Mary, J.G., Jeffrey, C.S., Katherine, O.B., and Edward, S. 2001. Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. Crop Sci. 41:327-335.
- Myers, P.N., Setter, T.L., Madison, J.T., and Thompson, J.F. 1990. Abscisic acid inhibition of endosperm cell division in cultured maize kernels. Plant Physiol. 94: 1330-1336.
- Nicolas, M.E., Gleadow, R.M., and Dalling, M.J. 1985. Effect of post-anthesis drought on cell division and starch accumulation in developing wheat grains. Ann Bot. 55: 433.
- Read, J.J., Johnson, R.C., Carver, B.F., and Quarrie, S.A. 1991. Carbon isotope discrimination, gas exchange, and yield of spring wheat selected for abscisic acid content. Crop Sci. 31:139-146.
- Reynolds, M., Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.A.J., Snape, J.W., and Angus, W.J. 2009. Raising yield potential in wheat. J. Exp Bot 60: 1899-1918
- Richards, F.J. 1959. A flexible growth functions for empirical use. J. Exp Bot. 10: 290-300.
- Schussler, J.R., Brenner, M.L., and Brun, W.A. 1984. Abscisic acid and its relationship to seed filling in soybeans. Plant Physiol. 76: 301.
- Sheoran, I.S., and Saini, H.S. 1996. Drought-induced male sterility in rice: changes in carbohydrate levels and enzyme activities associated with the inhibition of starch accumulation in pollen. Sexual Plant Reprod. 9: 161-169.
- Singh, B.K., and Jenner, C.F. 1984. Factors controlling endosperm cell number and grain dry weight in wheat: effects of shading on intact plants and of variation in nutritional supply to detached cultured ears. Functional Plant Biol. 11: 151-163.
- Terman, G.L. 1979. Yield and protein content of wheat grain as affected by environmental growth factors. Agron J. 71: 436-446.
- Venkateswarlu, B., and Visperas, R.M. 1987. Source-sink relationships in crop plants. Int. Rice Res. Paper Ser. 125: 1-19.
- Weber, H., Heim, U., Golombek, S., Borisjuk, L., and Wobus, U. 1998. Assimilate

- uptake and the regulation of seed development. *Seed Sci. Res.* 8: 331-346.
- Xie, Z., Jiang, D., Cao, W., Dai, T., and Jing, Q. 2003. Relationships of endogenous plant hormones to accumulation of grain protein and starch in winter wheat under different post-anthesis soil water statuses. *Plant Growth Regul.* 41: 117-127.
- Yang, J.C., Zhu, Q., and Lang, Y. 1999. Regulation of ABA and GA to rice grain filling. *Acta Agron Sin.* 25: 341-348.
- Yang, J.C., Peng, S., Visperas, R.M., Sanico, A.L., Zhu, Q., and Gu, S. 2000. Grain filling pattern and cytokinin content in the grains and roots of rice plants. *Plant Growth Regul.* 30: 261-270.
- Yang, J.C., Zhang, J., Wang, Z., and Zhu, Q. 2003. Hormones in the grains in relation to sink strength and postanthesis development of spikelets in rice. *Plant Growth Regul.* 41: 185-195.
- Yang, J.C., Zhang, J., Wang, Z., and Zhu, Q. 2004. Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling. *Plant Physiol.* 135: 1621-1629.
- Yang, J.C., and Zhang, J. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol.* 169: 223-236.
- Yang, J.C., Zhang, J., Wang, Z., Liu, K., and Wang, P. 2006. Post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice in relation to abscisic acid and ethylene. *J. Exp. Bot.* 57: 149-160.
- Yoshida, S., Forno, D.A., Cock, J. 1971. Laboratory manual for physiological studies of rice. *Int. Rice Res. Inst.*
- Zhang, J., Jiang, W., Yang, J., and Ismail, A.M. 2006. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crop Res* 97: 111-119.
- Zhang, H., Tan, G., Yang, L., Yang, J., Zhang, J., and Zhao, B. 2009. Hormones in the grains and roots in relation to post-anthesis development of inferior and superior spikelets in japonica/indica hybrid rice. *Plant Physiol. Biochem.* 47: 195-204.
- Zinselmeier, C., Westgate, M.E., Schussler, J.R., and Jones, R.J. 1995. Low water potential disrupts carbohydrate metabolism in maize (*Zea mays* L.) ovaries. *Plant Physiol.* 107: 385.





## **Drought effect on hormone changes and carbohydrates levels in developing grains of two wheat cultivars**

**\*H. Mohammadi<sup>1</sup>, F. Moradi<sup>2</sup>, A. Ahmadi<sup>3</sup>, A. Abbasi<sup>4</sup> and K. Poustini<sup>5</sup>**

<sup>1</sup>Assistant Prof., Science Faculty, Azarbaijan University of Tarbiat Moallem

<sup>2</sup>Assistant Prof., Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII)

<sup>3,4,5</sup>Associate Prof., Assistant Prof. and Prof. Dept. of Agronomy and Plant Breeding, University of Tehran

Received: 2010-12-15; Accepted: 2011-12-1

### **Abstract**

During grain development, appropriate water status of soil has key importance for starch accumulation in grains and hormone changes. For this, the study carried out on two Iranian wheat cultivars Pishtaz and Karaj3 in a factorial experiment based on randomized complete block design with three replications under irrigated and drought in a field experiment at research farm of Agriculture College, university of Tehran in Karaj. The aim of this research was to determine grain filling rate, carbohydrates content during different stages of grain filling, yield and its components. Results showed that Pishtaz cultivar in early grain-filling stages had high grain-filling rate, total soluble carbohydrate, sucrose, glucose and fructose in comparison to Karaj3 cultivar under irrigated and drought conditions. Indole-3-acetic acid (IAA) concentration of grains were high at the early stages of grain-filling, but Abscisic acid (ABA) concentration were high at the linear stages, which in this case Pishtaz was prevalent. Grain yield, biological yield, harvest index, 1000 kernel weight and number of kernels per spike in Pishtaz were higher than Karaj3 in two conditions. Results suggested that differences between cultivars in case of grain yield and its component substantially resulted from variations of hormonal levels IAA, ABA and grain-filling rate.

**Keywords:** Indole-3-acetic acid; Abscisic Acid; Drought; Sink Strength, Carbohydrates and Wheat.

\* Corresponding author; Email: hm34476@yahoo.com

