مجله علوم گیاهان زراعی ایران
دوره ۴۱، شماره ۲، ۱۳۸۹ (۲۸۰-۲۷۱)

واکنش ارقام قدیم و جدید گندم‌های مناطق معتدل، گرم و سرد ایران به کاهش قدرت منبع

محسن محمد طاهری[۱]، علی احمدی[۲]* و کاظم پوستینی[۳]
۱، ۲، ۳، دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، دانشیار و استاد پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران
(تاریخ دریافت: ۸۷/۱۰/۴- تاریخ تصویب: ۸۸/۷/۲۹)

چکیده

تعیین سطح محدودیت منبع و/ یا مخزن در طول دوره پرشدن دانه در محصولات زراعی از استراتژی‌های اصلاحی مهم است. با این حال اطلاعات درباره وجود و شدت محدودیت منبع در ارقام تجاری گندم در شرایط ایران وجود ندارد. هدف از این پژوهش، بررسی حساسیت نسبی ارقام گندم قدیم و جدید، اصلاح شده برای سه اقلیم اصلی کشور در واکنش به کاهش قدرت منبع از طریق حذف برگ بود. آزمایش به صورت گلدانی در محوطه گلخانه گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج، در سال زراعی ۸۶-۱۳۸۵، انجام شد. تیمارها ترکیبی فاکتوریل از ۷ رقم گندم نان (ارقام جدید و قدیم گندم از مناطق سرد، معتدل و گرم ایران) و ۷ شدت حذف برگ (در دو مرحله: ساقه رفتن و ۲۰ روز پس از گلدهی) بود، که بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. به طور کلی، اثر حذف برگ بر حفظ رطوبت خاک از نظر آماری بسیار معنی‌دار بود و تیمارهای کاهش سطح برگ محتوی آب خاک را بهبود بخشیدند. با کاهش قدرت منبع از طریق حذف برگ سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و پایداری کلروفیل برگ پرچم نسبت به شاهد افزایش یافت. روند تغییرات غلظت CO_2 درون روزنه‌ای عکس فتوسنتز بود و با افزایش شدت حذف برگ کاهش یافت که نشان‌دهنده اثر کنترلی مخزن بر هر دو دسته صفات روزنه‌ای و مزوفیلی مؤثر بر فتوسنتز بود. واکنش عملکرد و مؤلفه‌های آن در ارقام مختلف، نسبت به تیمار حذف برگ یکسان بود و باقی گذاشتن دو یا سه برگ از مرحله ساقه رفتن به بعد بر روی گیاه، اثر معنی‌داری روی عملکرد دانه نداشت. اما اعمال تیمارهای شدیدتر کاهش معنی‌دار عملکرد را در مقایسه با شاهد (بدون حذف برگ) در پی داشت. اثر حذف برگ بر روی تعداد دانه معنی‌دار بود، در حالیکه روی وزن هزار دانه اثر معنی‌داری نداشت.

واژه‌های کلیدی: **حذف برگ، روابط منبع - مخزن، درصد رطوبت خاک، تبادلات گازی برگ پرچم، عملکرد و مؤلفه‌های آن، گندم نان.**

مقدمه

گندم از مهمترین گیاهان زراعی جهان بوده و در کشورهای در حال توسعه از اهمیت دو چندانی برخوردار است. این گیاه بیشترین سطح زیر کشت و تولید جهانی

* نویسنده مسئول: علی احمدی تلفن: ۰۹۱۲-۲۳۸۱۱۴۲ E-mail: ahmadia@ut.ac.ir

را دارد. به گزارش FAO (2008)، ایران در سال ۲۰۰۷ حدود ۳٪ از کل زمین‌های زیرکشت گندم جهان را به خود اختصاص داد، ولی با تولید ۱۵ میلیون تن تنها ۲/۴٪ از کل تولید جهانی گندم را به خود اختصاص داد و این نشانگر آن است که متوسط عملکرد گندم در ایران ۱۹٪ کمتر از میانگین عملکرد جهانی آن بوده و بنابراین، افزایش عملکرد گندم در واحد سطح از اولویت‌های تحقیقاتی کشور می‌باشد.

با مدیریت‌های زراعی می‌توان بسیاری از عوامل محدود کننده عملکرد را در سطح مزرعه بهبود بخشید. اما مدیریت‌های زراعی به تنهائی قادر نیستند در بهبود مطلوب عملکرد کافی باشند. آگاهی از این نکته که آیا رشد و توسعه اندام‌های اقتصادی با مقدار مواد فتوسنتزی موجود محدود می‌شود (محدودیت منبع) و یا بوسیله ظرفیت اندامی که این مواد فتوسنتزی را دریافت می‌کند (محدودیت مخزن) مهم می‌باشد (Cruz Aguado et al., 1999) و این موضوع مورد توجه محققان متعددی بوده است. به طوری که Simmons et al. (1982) اثر تیمارهای حذف برگ را بر روی دو رقم گندم مطالعه کرده و گزارش دادند که حذف برگ در مرحله گرده افشانی، وزن دانه‌ها را به طور معنی‌داری کاهش می‌دهد. در حالیکه انجام حذف برگ دو هفته پس از این مرحله تنها در یکی از ارقام باعث کاهش معنی‌دار در وزن دانه‌ها گردید. از طرفی، برخی محققین (Slafer & Savin, 1994; Richards, 1996; Borras et al., 2004) بر این باورند که اندازه مخزن بعد از گلدهی هنوز مهمترین فاکتور کنترل کننده عملکرد دانه است. البته در این رابطه نقش رقم، عوامل محیطی و مرحله ای از رشد گیاه که تیمارهای دستکاری روابط منبع-مخزن اعمال می‌شود، عوامل مهمی هستند که نباید نادیده گرفته شوند (Zhu et al., 2004). Zhu et al. (2004) در آزمایشی بر روی گندم گزارش نمودند که کاهش منبع از طریق حذف برگ در مرحله اوایل و اواسط پنجه‌زنی اثر معنی‌داری بر عملکرد دانه نداشته است و کاهش منبع در اواخر پنجه‌زنی و ساقه رفتن باعث کاهش معنی‌دار عملکرد شد. در مطالعه دیگری که بر روی ارقام قدیم و جدید گندم صورت گرفته است، نتایج حساسیت بیشتر وزن دانه و در نتیجه عملکرد دانه را در ارقام جدید نسبت به ارقام قدیم نشان می‌دهد (Kruk & Calderini, 1977).

تغییر پتانسیل عملکرد دانه در گندم می‌تواند از طریق تغییر در تعداد دانه (در واحد سطح) و یا وزن هر دانه بدست آید (Cartelle et al., 2006). همبستگی شدیدی بین عملکرد دانه و تعداد دانه در بین ژنوتیپ‌های گندم بدست آمده است (Slafer et al., 1990; Fischer, 2008; Cartelle et al., 2006; Calderini et al., 2006). این حقیقت با بیشتر نتایج مربوط به مطالعات فیزیولوژیک که عملکرد دانه گندم در دوره پس از گلدهی عمدتاً مخزن محدود است، مطابقت دارد. با این وجود، افزایش در تعداد دانه به علت جبران آن از طریق کاهش وزن دانه همیشه مستقیماً منجر به افزایش پتانسیل عملکرد نمی‌گردد (Slafer et al., 1996; Slafer, 2003). Slafer et al. (1996, 2003) بیان نموده‌اند که با افزایش تعداد دانه، وزن دانه کاهش می‌یابد، که این افزایش در تعداد دانه نه تنها تخصیص مواد فتوسنتزی به هر دانه را کاهش داده، بلکه باعث کاهش پتانسیل وزن گلچه در قسمت‌های انتهایی سنبله نیز شده است. به هر حال، در مطالعات صورت گرفته بر روی محدودیت منبع ارقام اصلاح شده برای مناطق مختلف (Ma et al., 1990; Koshkin & Tararina, 2003) نتایج نشان می‌دهد که طی برنامه‌های اصلاحی در جهت تعداد دانه‌های بیشتر در گندم، محدودیت منبع افزایش یافته است. Fischer & HilleRis (1978) نیز هنگامی که ارقام را به دو دسته قدیم و جدید گروه‌بندی کردند نتایج مشابهی بدست آوردند. بنابراین، جهت تعیین درجه محدودیت منبع برای ارقام با پتانسیل عملکردی متفاوت بایستی از مکان‌ها و زمان‌های مختلفی بهره گرفت و نمی‌توان نتایج یک آزمایش را به راحتی از یک منطقه به منطقه دیگر یا بین ارقام تعمیم داد.

تاکنون در همین رابطه، در ایران نیز مطالعات محدودی انجام شده (Esmaiel Pur, 2007; Jan Mohamadi, 2006; Ahmadi & Judi, 2007) که تقریباً در همه آنها به عدم کاهش معنی‌دار عملکرد به دنبال تیمارهای کاهش قدرت منبع از طریق حذف تعدادی از برگ‌ها و در نتیجه نبود محدودیت منبع در گندم اشاره

شده است. همچنین در این مطالعات، افزایش انتقال مجدد مواد پرورده ذخیره شده، پایداری محتوای کلروفیل برگ، افزایش فتوسنتز و تشعشع خورشیدی بالا از جمله دلایل حفظ عملکرد گندم در چنین شرایطی گزارش شده است. به هر حال، تحقیقات انجام شده قبلی در ایران همگی در شرایط مزرعه که در آن امکان کنترل دقیق رطوبت در محیط اطراف ریشه به‌ویژه در تیمارهای حذف برگ وجود نداشته، صورت گرفته است. لذا در مطالعه حاضر جهت کنترل رطوبت خاک، کشت گیاهان به صورت گلدانی انجام شد. از طرف دیگر، در مطالعات قبلی صورت گرفته در ایران تنها از یک رقم پر تولید آبی و یا حداکثر از دو رقم (یک رقم آبی به همراه یک رقم دیم) استفاده شده است، به همین خاطر در این بررسی ارقام متنوع با پتانسیل‌های تولیدی متفاوت و از اقلیم‌های مختلف کشور انتخاب شده است. بنابراین هدف از مطالعه حاضر بررسی حساسیت نسبی عملکرد دانه ارقام جدید و قدیم گندم با پتانسیل تولید متفاوت، اصلاح شده برای مناطق سرد، معتدل و گرم کشور در واکنش به تیمارهای کاهش قدرت منبع از طریق حذف برگ بود.

مواد و روش‌ها

محل آزمایش و شرایط رشد گیاهان

پژوهش حاضر در فصل زراعی ۸۶-۱۳۸۵ در محوطه گلخانه گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج اجرا شد. هر واحد آزمایشی کیسه‌ای پلاستیکی به ارتفاع ۶۰ و قطر ۲۵ سانتی‌متر بود، که تا ارتفاع ۲۵ سانتی‌متری از خاک مزرعه (سیلتی-رسی) پر شد و سپس ۲۵ سانتی‌متر فوقانی آن با مخلوطی از همان خاک و کود دامی پوسیده به ترتیب به نسبت حجمی ۵ به ۱ پرشد. در ته هر پلاستیک سوراخ هایی به منظور زه‌کشی تعبیه شد. به منظور حفاظت بدنه گلدان‌ها از یخبندان زمستانه و نیز تابش مستقیم خورشید و نزدیک شدن قلمرو ریشه‌ها به شرایط مزرعه، فضای بیرونی و بین پلات‌ها با خاک و کلش تا ارتفاع ۵۰ سانتی‌متری پوشیده شد. در هنگام آماده‌سازی بستر کشت، مقادیر کود شیمیایی لازم بر اساس محاسبات به هر واحد آزمایشی داده شد. در داخل هر واحد آزمایشی ۵ بوته گندم هر یک با دو ساقه اصلی باقی گذاشته شد و بقیه پنجه‌ها در مرحله ساقه رفتن از محل طوقه حذف شدند. به علاوه در همین زمان علف‌های هرز نیز با وجین دستی از میان برداشته شدند. تا قبل از مرحله ساقه رفتن آبیاری محصول به صورت نرمال انجام شد، اما بعد از مرحله ساقه رفتن (اولین مرحله حذف برگ)، آب به صورت کنترل شده و تا حد رسیدن به ظرفیت زراعی به هر واحد آزمایشی داده شد. همچنین، به منظور جلوگیری از تبخیر از سطح خاک گلدان‌ها، سطح آنها با مخلوطی از شن بادی، ماسه بسیار ریز و کلش به قطر حداقل ۳/۵ سانتی‌متر پوشیده شد.

تیمارها

تیمارها ترکیبی فاکتوریل متشکل از هفت رقم گندم نان و هفت شدت حذف برگ بود که بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار تنظیم گردیدند. در این بررسی با مشاوره بخش غلات موسسه اصلاح بذر، ارقام از سه اقلیم اصلی ایران و با دو ظرفیت عملکردی متفاوت انتخاب شدند. به همین منظور، ارقام امید، روشن و شعله به‌ترتیب از ارقام قدیم مناطق سرد، معتدل و گرم، به طور نسبی با عملکرد پایین تر و ارقام شهریار، پیشتاز و چمران به ترتیب از ارقام جدید مناطق سرد، معتدل و گرم، با پتانسیل تولیدی بالاتر، به همراه رقم سرداری به عنوان یک رقم دیم کم تولید انتخاب شدند. همچنین، به منظور تعیین درجه نسبی غالبیت قدرت منبع به مخزن، شدت‌های مختلف حذف برگ در دو مرحله انجام شد (جدول۱). در زمان شروع مرحله ساقه رفتن (مرحله ۳۱ مقیاس Zadoks et al. (1974)) اولین مرحله حذف برگ انجام شد. روش کار بدین صورت بود که پایین‌ترین برگ‌ها حذف شدند و بر حسب شدت اعمال تیمار، گیاهان ۱، ۲ و ۳ برگی شدند و یک تیمار دست نخورده به عنوان شاهد در نظر گرفته شد. دومین مرحله حذف برگ که حذف کامل برگ‌ها بود، بر روی ۵۰٪ از تیمارهای ۱، ۲ و ۳ برگی در پایان مرحله باروری و آغاز مرحله شیری دانه (مرحله ۷۲-۷۱ از مقیاس زادوکس) که تقریباً مصادف با دوره بحرانی پر شدن دانه است، صورت گرفت. که در مجموع این دو مرحله، هفت سطح شدت حذف برگ را تشکیل دادند.

جدول ۱- تیمارهای حذف برگ ارقام گندم مورد بررسی

ردیف	زمان و شدت حذف برگ	علامت اختصاری
۱	حذف کلیه برگ‌ها به جز برگ پرچم در مرحله ساقه رفتن	1L
۲	حذف کلیه برگ‌ها به جز برگ پرچم در مرحله ساقه رفتن و سپس حذف برگ پرچم ۲۰ روز پس از گلدهی	1L-nL
۳	باقی گذاشتن ۲برگ (برگ پرچم + برگ پائینی آن) در مرحله ساقه رفتن	2L
۴	باقی گذاشتن ۲برگ (برگ پرچم + برگ پائینی آن) در مرحله ساقه رفتن و سپس حذف آنها در مرحله ۲۰ روز پس از گلدهی	2L-nL
۵	باقی گذاشتن ۳برگ (برگ پرچم + ۲برگ پائینی آن) در مرحله ساقه رفتن	3L
۶	باقی گذاشتن ۳برگ (برگ پرچم + ۲برگ پائینی آن) در مرحله ساقه رفتن و سپس حذف آنها در مرحله۲۰ روز پس از گلدهی	3L-nL
۷	شاهد (بدون حذف برگ)	

نمونه گیری و اندازه‌گیری‌ها

میزان آب موجود در پروفیل خاک

به منظور پایش نحوه تغییرات آب موجود در پروفیل خاک در طول فصل رشد، از مرحله اوایل سنبله دهی به طور متوالی ۵ بار قبل از هر آبیاری به طور تصادفی، از عمق ۳۵-۳۰ سانتی‌متری (عمق توسعه ریشه) ۳ نمونه خاک برای هر تیمار از خاک سه گلدان مجزا بوسیله دستگاه آگر[1] برداشت و در ظروف آلومینیومی قرار داده شد. هر مرحله اندازه‌گیری به عنوان یک تکرار در نظر گرفته شد. بنابراین، از آنجائیکه ۵ مرحله اندازه‌گیری رطوبت انجام شد، هر تیمار نیز از این نظر شامل ۵ تکرار گردید. توزین نمونه‌ها در دو نوبت یکی پیش از قرار گرفتن در آون (۱۰۰ °C، به مدت ۴۸ ساعت) و یکی پس از آن صورت گرفت، سپس درصد وزنی رطوبت نمونه‌ها طبق فرمول زیر محاسبه گردید:

$$\text{رطوبت وزنی}\% = \frac{\text{وزن خاک خشک - وزن خاک مرطوب}}{\text{وزن خاک خشک}} \times ۱۰۰$$

کلروفیل برگ پرچم

کلروفیل برگ پرچم در هفته های چهارم، پنجم و ششم بعد از ساقه رفتن (زمان اعمال تیمارهای حذف برگ) با استفاده از دستگاه کلروفیل‌متر دستی (SPAD-502, Minolta, Japan) اندازه‌گیری شد. بدین منظور در هر واحد ۲ بوته انتخاب و محتوای کلرفیل سه قسمت پایینی، میانی و بالایی برگ پرچم آنها مورد بررسی قرار گرفت و میانگین اعداد به عنوان معیاری از کلروفیل برگ پرچم در نظر گرفته شد.

1. Auger

تبادلات گازی برگ پرچم

جهت بررسی اثر حذف برگ بر تبادلات گازی (فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و ...) برگ پرچم باقی‌مانده، ۲۵ روز پس از حذف برگ با استفاده از دستگاه IRGA[2] مدل LCA4 در تیمارهای شاهد و تیمار واجد برگ پرچم اندازه‌گیری صفات مذکور صورت گرفت. بدین منظور پس از تنظیم و کالیبره کردن دستگاه قسمت وسطی برگ پرچم در داخل محفظه اندازه‌گیری (چنبر) قرار داده شده و در یک محدوده مشخص از نور فعال فتوسنتزی[3] (۱۵۰۰-۱۰۰۰ میکرو مول بر متر مربع بر ثانیه) و بعد از ۴۵ ثانیه عدد مربوطه برای دو بوته تصادفی در هر کرت ثبت و میانگین‌گیری گردید.

عملکرد، وزن هزار دانه و تعداد دانه

برای اندازه‌گیری این صفات، کل بوته‌های گندم موجود در هر واحد آزمایشی (۵ بوته هر یک با ۲ ساقه اصلی) برداشت و پس از خشک شدن نمونه‌ها جداسازی دانه‌ها از سنبله بوسیله دست صورت گرفت و به منظور تعیین عملکرد و وزن هزار دانه توزین شد. میانگین تعداد دانه در ۱۰ سنبله نیز برآورد شد.

تجزیه‌های آماری

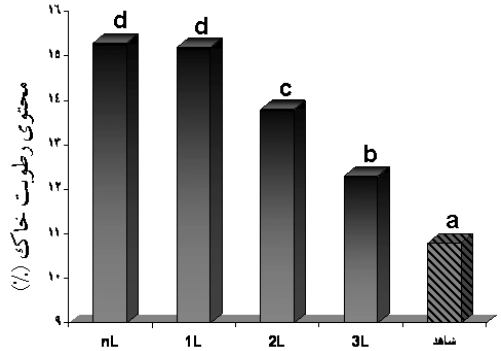
نتایج به دست آمده با استفاده از نرم‌افزار آماری SPSS تجزیه واریانس شدند، همچنین میانگین تیمارها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح آماری ۰/۰۵ مقایسه شدند. برای رسم نمودارها نیز از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

2. Infera Red Gas Analyzer
3. Photosynthetically active radiation

نتایج و بحث

میزان آب موجود در پروفیل خاک

انجام مقایسات به روش دانکن مشخص کرد که تیمار حذف برگ بر میزان آب موجود در پروفیل خاک نسبت به شاهد اثر افزایشی داشت (شکل۱). بیشترین میزان حفظ رطوبت خاک مربوط به تیمار 1L و nL بود که از این نظر با تیمار شاهد بدون حذف برگ و سایر سطوح تیمار حذف برگ تفاوت معنی‌دار داشتند. لذا با حذف یک سری از برگ‌ها از مقدار هدر روی بیش از حد آب و تخلیه رطوبت خاک توسط برگ‌ها در جریان تعرق کاسته شده است. این نتایج هماهنگ با این فرضیه است که در شرایط محدودیت رطوبتی شاید بتوان از طریق حذف برگ‌های کم بازده در پرشدن دانه و در عین حال هدر دهنده رطوبت خاک میزان تعرق و هدر رفت آب را کاهش داد و از این طریق امکان صرفه جویی در منابع آبی محدود را فراهم نمود. در منابع دیگر نیز (Richards, 1993; Zhu et al., 2004) حذف برگ به موقع (در زمان مناسب) برای تنظیم ساختار کانوپی به منظور کاهش رشد رویشی در زمان محدودیت رطوبت یکی از راهکارهای افزایش کارایی مصرف آب و در نتیجه حصول شاخص برداشت و عملکرد بیشتر گزارش شده است. همچنین در این منابع دستکاری ژنتیکی سطح برگ به منظور بهبود کارایی مصرف آب و عملکرد تحت شرایط محدودیت رطوبتی پیشنهاد شده است.



شکل۱- نمودار مقایسه میانگین (دانکن، P=0.01) اثر تیمار حذف برگ (nL حذف برگ کامل تیمارهای ۱، ۲ و ۳ برگی و شرح سایر تیمارها جدول۱) بر محتوای رطوبت خاک. اعداد هر ستون نماینده میانگین ۵ تکرار برای هر تیمار حذف برگ است و ستون‌های دارای حرف مشترک از لحاظ آماری معنی‌دار نیستند.

عملکرد و اجزاء آن

عملکرد دانه

در این بررسی اثر متقابل رقم و حذف برگ بر روی هیچ یک از صفات عملکرد و مؤلفه‌های آن معنی‌دار نبود (جدول۲). به عبارت دیگر ارقام قدیم و جدید اقلیم‌های مختلف مورد استفاده در این مطالعه رفتار مشابهی در واکنش به سطوح مختلف کاهش قدرت منبع از خود نشان دادند. بنابراین به نظر نمی‌رسد که درجه غالبیت منبع- مخزن در این ارقام تفاوت قابل ملاحظه‌ای داشته باشد. در مقایسات گروهی نیز همین نتایج بدست آمد و تفاوت معنی‌داری بین رفتار ارقام دیده نشد (نتایج نشان داده نشده است).

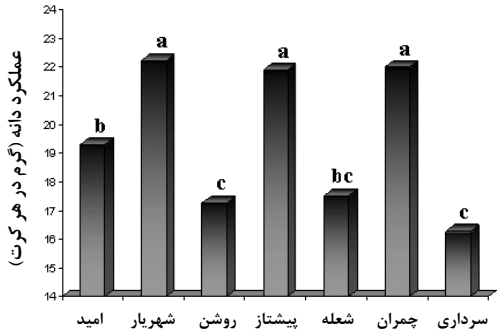
جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس اثر فاکتورهای آزمایشی بر صفات عملکرد دانه و وزن هزار دانه گندم

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین صفات		
		عملکرد	وزن هزار دانه	تعداد دانه
تکرار	۲	۲۵/۹۶۴^{ns}	۱۰۶/۹۰۶*	۱۲۴/۱۹۰^{ns}
رقم (A)	۶	۱۳۵/۰۰۵**	۴۷۰/۲۸۱**	۱۵۲۷/۴۲۴**
حذف برگ (B)	۶	۶۶/۲۸۳**	۶۰/۰۸۰^{ns}	۱۷۹/۴۸۸**
A×B	۳۶	۱۱/۳۲۸^{ns}	۲۸/۶۴۵^{ns}	۵۷/۲۵۵^{ns}
خطا	۹۶	۸/۵۳۱	۳۴/۵۳۳	۴۸/۴۴۷

*، **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.
ns: عدم اختلاف معنی‌دار

تفاوت‌های معنی‌داری بین عملکرد ارقام در شرایط آزمایشی مشاهده شد و عملکرد ارقام جدید همواره بیش از ارقام قدیم بود (شکل۲). جدول ۳ واکنش ارقام به کاهش قدرت منبع را نشان می‌دهد. در بین ارقام کم تولید (قدیمی) به جز رقم روشن آن هم در شدیدترین تیمار حذف برگ، واکنش عملکرد به هیچ یک از سطوح کاهش قدرت منبع دیده نشد. متوسط کاهش عملکرد ناشی از حذف برگ در ارقام قدیمی در حدود ۵٪ و در ارقام جدید در حدود ۱۱٪ بود و ارقام پرتولیدتر (جدید) واکنش عملکرد محسوس‌تری به کاهش قدرت منبع نشان دادند. بنابراین به نظر می‌رسد که عملکرد پایین در ارقام با پتانسیل عملکردی پایین به علت محدودیت منبع نباشد و احتمالاً با محدودیت مخزن مواجه اند. به هرحال، اگرچه ارقام پرتولید در مقایسه با ارقام کم تولید واکنش بیشتری داشته‌اند، ولی حتی این ارقام نیز فقط

به شدت‌های بالای کاهش قدرت منبع پاسخ دادند و این نتیجه بیانگر آن است که حتی در ارقام پرتولید نیز عملکرد دانه با محدودیت مخزن مواجه است (Kruk & Calderini, 1977; Reynolds et al., 2005 & 2007). بنابراین، در پژوهش‌های به‌نژادی برای افزایش پتانسیل تولید، توجه به عوامل موجود در سطح مخزن احتمالاً از اولویت بالاتری نسبت به عوامل موجود در سطح منبع برخوردار است. تعداد و وزن هزاردانه از جمله پارامترهای مرتبط با مخزن هستند که به ترتیب معرفی از اندازه مخزن و نمودی از فعالیت آن می‌باشند.



شکل ۲- میانگین‌های عملکرد دانه در ارقام گندم. در هر ستون تفاوت بین میانگین‌هایی که حداقل یک حرف مشترک دارند معنی‌دار نیست.

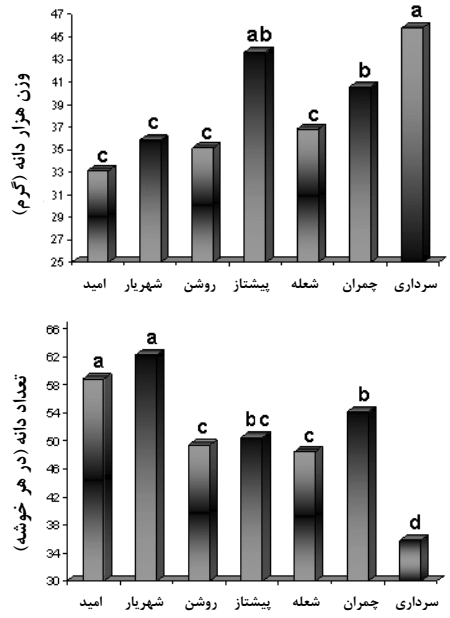
جدول ۳- درصد تغییرات عملکرد ارقام گندم در تیمارهای مختلف حذف برگ نسبت به تیمار عدم حذف برگ

ارقام	عملکرد شاهد (گرم در هر گلدان)	درصد تغییرات عملکرد ارقام مختلف در واکنش به حذف برگ در مقایسه با شاهد						متوسط تمامی تنشها
		1L-nL	1L	2L-nL	2L	3L-nL	3L	
امید (قدیم-منطقه سرد)	۲۰/۳۳۳	-۱۰/۱۸	-۹/۶۷	-۱۸/۳۴	+۵/۹۰	-۱/۹۷	+۸/۷۰	-۴/۲۶
شهریار (جدید-منطقه سرد)	۲۴/۱۷	-۲۵/۱۰*	-۵/۲۷	-۶/۵۰	+۲/۶۷	-۱۳/۱۳	-۹/۳۰	-۹/۴۳
روشن (قدیم-منطقه معتدله)	۱۹/۷۷	-۲۹/۹۷*	-۱۹/۹	-۲۱/۱۰	+۱۳/۶۳	+۲/۵۰	+۳/۶۷	-۸/۵۲
پیشتاز (جدید-منطقه معتدله)	۲۴/۹۳	-۲۸/۱۳*	-۳۲/۴۹*	-۹/۱۷	-۱۶/۱۷	+۵/۳۳	+۴/۰۳	-۱۲/۷۷
شعله (قدیم-منطقه گرم)	۱۸/۴۳	-۱۴/۸۰	-۱۸/۳۳	-۱/۲۷	+۷/۳۰	+۱/۱۳	+۴/۸۰	-۳/۵۲
چمران (جدید-منطقه گرم)	۲۴/۵۳	-۲۵/۱۰*	-۶/۶۰	-۱۱/۸۷	+۷/۷۷	-۱۳/۴	-۱۱/۲۵	-۱۰
سرداری (دیم-قدیم)	۱۸/۰۷	-۲۰/۸۳	-۱۱/۰۷	-۱۷/۱۳	-۳/۶۳	-۰/۱۳	-۵/۰۳	-۹/۶۳
میانگین کل	۲۱/۴۶	-۲۲/۰۱*	-۱۴/۷۶*	-۱۲/۲۱*	+۲/۴۹	-۲/۸۱	-۱/۸۷	-۸/۳۰

*: از نظر آماری معنی‌دار (دانکن، P=۰/۰۵). (شرح علائم اختصاری در جدول۱).

تعداد دانه و وزن هزار دانه

اختلافات معنی‌داری بین ارقام از نظر تعداد دانه و وزن هزار دانه به دست آمد (جدل۲). در این بررسی همبستگی منفی معنی‌داری بین تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه وجود داشت (r= -۰/۴۶۶). سرداری به عنوان یک رقم دیم با پتانسیل عملکرد دانه پایین، بیشترین وزن هزار دانه را داشت. این رقم از نظر تعداد دانه کمترین بود و این رابطه عکس بین وزن و تعداد دانه در بین سایر ارقام نیز دیده شد (شکل۳). این مطلب به وسیله Acreche & Slafer (2006) تأیید شده و یکی از دلایل احتمالی برای توجیه این همبستگی منفی وجود رقابت بین دانه‌ها در جذب مواد پرورده ذکر شده است. با این وجود، مطالعات فیزیولوژیک انجام شده در زمینه دستکاری منبع-مخزن با این ایده مطابقت ندارد.



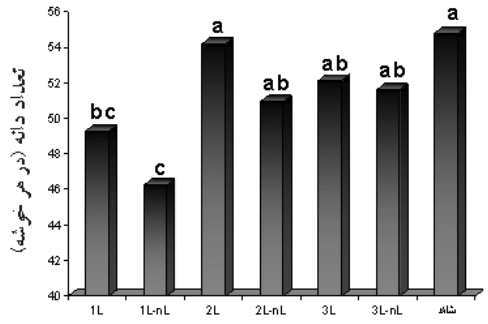
شکل۳- مقایسات دوبه‌دو (دانکن، P=۰/۰۵) بین میانگین‌های وزن هزار دانه و تعداد دانه در ارقام مختلف گندم

برای توضیحات بیشتر به شکل ۲ مراجعه شود.

به عنوان مثال، افزایش مواد پرورده در دسترس هر دانه از طریق حذف تعدادی از سنبلچه‌های یک سنبله، تأثیری روی وزن دانه در سنبلچه‌های باقی مانده نداشت (Ma et al., 1990; Cruz Aguado et al., 1999; Cartelle et al., 2006). در آزمایش حاضر نیز، حذف برگ اثر معنی‌داری بر روی وزن دانه نداشت (جدول۲). به عبارت دیگر، حتی کاهش منبع تا حد ۱۰۰٪ در مرحله دوم حذف برگ (حذف برگ کامل نیمی از تیمارهای ۱، ۲ و ۳ برگی مرحله یک، ۲۰ روز پس از گلدهی) که در دوره بحرانی پرشدن دانه اعمال شد، واکنش منفی وزن دانه را در پی نداشته است. بنابراین، بین دانه‌ها در جذب مواد پرورده رقابت محسوسی وجود نداشته و دانه‌های گندم در شرایط کاملاً اشباع از مواد پرورده رشد می‌کنند (Borras et al., 2004).

اثر متقابل رقم و حذف برگ بر روی هیچ یک از صفات وزن و تعداد دانه معنی‌دار نشد (جدول۲). به عبارت دیگر ارقام قدیم و جدید و نیز متعلق به اقلیم‌های مختلف مورد استفاده در این مطالعه از نظر این صفات رفتار مشابهی در واکنش به سطوح مختلف کاهش قدرت منبع از خود نشان دادند.

اثر تیمار حذف برگ بر روی تعداد دانه در سطح احتمال ۰/۰۵ معنی‌دار بود، البته این واکنش تنها به دو شدت بالای حذف برگ (1L و 1L-nL) مربوط می شد و سایر سطوح حذف برگ اثر معنی‌داری روی تعداد دانه نداشتند (شکل۴). تعداد دانه همبستگی بالاتری (r=0.64) نسبت به وزن دانه (r=0.35) با عملکرد داشت.



شکل۴- مقایسات دوبه‌دو (دانکن، P=۰/۰۵) بین میانگین‌های تعداد دانه در واکنش به سطوح مختلف شدت حذف برگ (شرح تیمارها در جدول۱). ستون‌های دارای حرف مشترک از لحاظ آماری دارای تفاوت معنی‌دار نیستند.

در منابع دیگر نیز به اهمیت بیشتر تعداد دانه نسبت به وزن دانه در تعیین عملکرد اشاره شده و مرحله فنولوژیک تعیین تعداد دانه مرحله بحرانی تعیین عملکرد ذکر شده است (Borras et al., 2004; Fischer, 2008). با اینکه در این بررسی، تیمارهای حذف برگ مرحله اول (در مرحله ساقه رفتن) تقریباً در زمان تشکیل و ثابت شدن تعداد دانه اعمال شد، اما اثر منفی کمی روی تعداد دانه داشت. می‌توان نتیجه گرفت که کاهش تعداد دانه در ازاء کاهش قدرت منبع به مراتب کمتر بوده است. به عبارت دیگر، به همان اندازه که کاهش منبع از طریق حذف برگ اعمال شده، تعداد دانه متأثر نشده است و احتمالاً یکی از دلایل عدم کاهش معنی‌دار عملکرد در اثر برخی سطوح فاکتور حذف برگ مانند 2L و 3L بوده است.

تبادلات گازی برگ پرچم

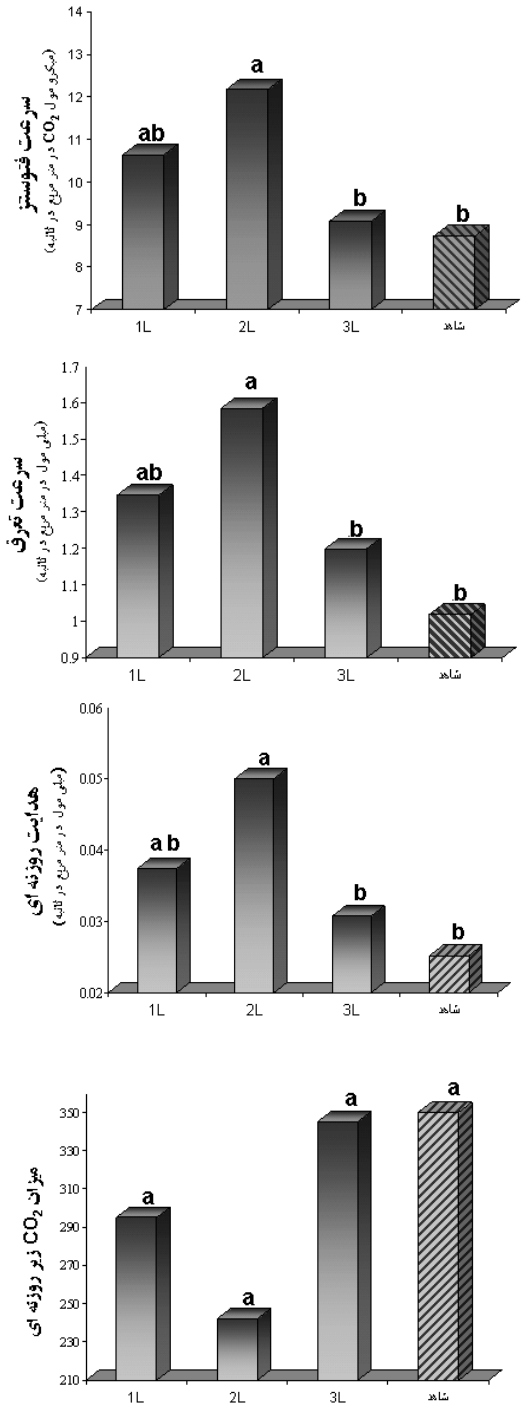
اثر رقم و همچنین اثر متقابل رقم و حذف برگ بر هیچ یک از صفات تبادلات گازی برگ پرچم معنی‌دار نشد. به عبارت دیگر کلیه ارقام قدیم و جدید مورد بررسی در این آزمایش از نظر میزان این صفات مشابه بودند، همچنین واکنش یکسانی به تیمارهای کاهش قدرت منبع از خود نشان دادند.

به نظر می‌رسد که ظرفیت فتوسنتزی برگ‌ها به مراتب بیش از آن مقداری است که در گیاهان شاهد مشاهده می‌شود و حداکثر استفاده از ظرفیت فتوسنتزی برگ‌ها به عمل نمی‌آید. همانطور که در شکل ۵ نشان داده شده است، حذف برگ باعث افزایش سرعت فتوسنتز در برگ‌های باقی مانده در مقایسه با شاهد بدون حذف برگ شد که این افزایش در تیمار 2L از نظر آماری معنی‌دار بود. در تیمار مذکور سرعت فتوسنتز حدود ۴۰٪ نسبت به شاهد افزایش یافت تا اثر حذف برگ‌ها را جبران کند. در راستای افزایش سرعت فتوسنتز در واکنش به تیمارهای حذف برگ، سرعت تعرق و هدایت روزنه‌ای نیز افزایش مشابهی را از خود نشان دادند، این در حالیست که غلظت CO_2 درون روزنه‌ای به ویژه در تیمار 2L در مقایسه با شاهد کاهش یافت. چنین واکنش مشابه بین سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای که در منابع دیگر نیز گزارش شده است (Koch, 1996; Richards, 1996; Cruz Aguado,

(1999 دلالت بر کنترل مستقیم روزنه روی فرآیند فتوسنتز و نیز نیاز مخزن بر روی میزان باز شدن روزنه‌ها جهت ورود CO_2 دارد. از طرف دیگر کاهش سطح برگ به منزله افزایش نیاز مخزن برای برگ‌های باقی مانده و معادل افزایش قدرت مخزن است. قدرت مخزن، یکی از عوامل تأثیرگذار بر سرعت فتوسنتز منبع می‌باشد. هرچه قدرت مخزن بیشتر باشد، ساکارز بیشتری را جذب کرده و شیب غلظت ساکارز بین منبع و مخزن افزایش خواهد یافت و نهایتاً به علت افزایش فعالیت آنزیم کلیدی[1] SPS سرعت فتوسنتز منبع افزایش پیدا می‌کند (Reynolds et al., 2005). به طور کلی می‌توان گفت که مخزن با تأثیر روی هدایت روزنه‌ای، صفات روزنه‌ای را کنترل می‌کند و با تأثیر روی میزان CO_2 می‌توان گفت که مخزن بر هدایت مزوفیلی نیز مؤثر است و آنرا کنترل می‌کند.

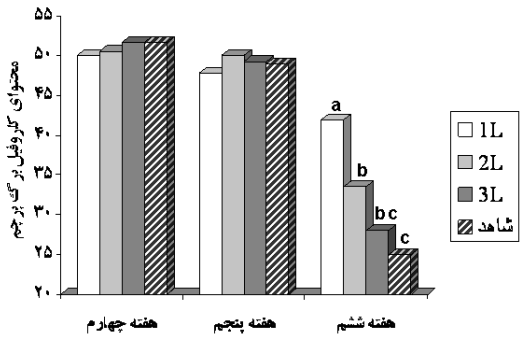
محتوای کلروفیل برگ پرچم

اثر حذف برگ بر محتوی کلروفیل برگ پرچم تنها در هفته ششم (مراحل پایانی رشد) پس از اعمال تیمارهای کاهش منبع معنی‌دار شد (شکل۶). همانطور که مشاهده می‌شود در مراحل پایانی رشد (هفته ششم) هر چه قدر شدت کاهش قدرت منبع افزایش یافته، دوام کلروفیل برگ پرچم نیز افزایش یافته است. به طوریکه بیشترین محتوی کلروفیل مربوط به تیمار 1L بود و از این نظر با تیمار شاهد و سایر سطوح حذف برگ تفاوت معنی‌داری داشت. با توجه به اینکه یکی از عوامل مهم تأثیر گذار بر روی سرعت پیری برگ و در نتیجه میزان کلروفیل آن، تعادل رابطه منبع-مخزن می‌باشد (Rajcan & Tollenaar, 1999) و با در نظر گرفتن غالبیت محدودیت مخزن در گندم (Borras et al., 2004; Fischer, 2008) چنین به نظر می رسد که حذف یک سری منابع فتوسنتزی منجر به ایجاد تعادل مطلوب بین منبع و مخزن در جهت نیاز بیشتر مخزن به منبع شده و در نتیجه پیری برگ به تأخیر افتاده است. علاوه بر این، همانطور که گفته شد حذف برگ اثر مثبت بر محتوی رطوبت خاک داشت. بنابراین، وضعیت مطلوب محتوی نسبی آب برگ پرچم و سایر برگ‌های باقی‌مانده در گیاهان حذف برگ شده نیز احتمالاً بر پایداری محتوی کلروفیل آنها و کاهش فعالیت آنزیم‌های کلروفیلاز تأثیر مثبت گذاشته است.



شکل ۵- میانگین سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و غلظت CO_2 درون روزنه‌ای برگ پرچم گندم در تیمارهای حذف برگ (شرح تیمارها در جدول۱) که در مرحله ساقه رفتن انجام شد و اندازه‌گیری‌ها ۴ هفته پس از آن صورت گرفت. مقادیر هر ستون میانگین سه تکرار است و ستون‌های با حروف مشترک تفاوت معنی‌دار ندارند.

1. Sucrose phosphate synthase



شکل ۶- روند تغییرات کلروفیل برگ پرچم گندم تحت تأثیر تیمار حذف برگ در هفته‌های چهارم، پنجم و ششم بعد از اعمال تیمارهای حذف برگ (برای توضیحات بیشتر به شکل۱ رجوع شود).

نتیجه‌گیری کلی

برخلاف انتظار اثر متقابلی بین رقم و حذف برگ بر عملکرد و اجزائ آن دیده نشد و در مقایسات گروهی انجام شده نیز تفاوت معنی‌داری در واکنش ارقام جدید و قدیم گندم و همچنین متعلق به مناطق مختلف کشور مشاهده نشد. حذف برگ تنها در شدیدترین سطوح کاهش معنی‌دار عملکرد دانه را در مقایسه با شاهد نشان داد. به عبارت دیگر در ازاء کاهش قدرت منبع بوسیله حذف برگ، کاهش قدرت مخزن به مراتب کمتر بوده است و این نشان می‌دهد که عملکرد دانه، حتی در ارقام با پتانسیل تولیدی بالا نیز احتمالاً با محدودیت مخزن مواجه است. همانطور که ملاحظه شد تیمارهای کاهش منبع باعث بهبود میزان نگهداری رطوبت توسط خاک، فتوسنتز و پایداری کلروفیل برگ پرچم در مقایسه با تیمار بدون حذف برگ گردید، که در نهایت مجموع این عوامل به عنوان بافری عمل کرده و از تغییرات شدید عملکرد در چنین شرایطی جلوگیری کرده است.

REFERENCES

1. Acreche, M. & Slafer, G. A. (2006). Grain weight response to increases in number of grains in wheat in a Mediterranean area. *Field Crops Research*, 98, 52–59.
2. Ahmadi, A. & Beyker, D.A. (2000). Stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis under water stress condition in wheat. *Journal of Agricultural Science*, 31(4), 813-825. (In Farsi).
3. Ahmadi, A. & Judi, M. (2007). Effects of timing and defoliation intensity on growth, yield and gas exchange rate of wheat grown under well-watered and drought conditions. *Pakistan Journal of Biology Science*, 10(21), 3794-3800.
4. Austin, R. B., Bingham, J., Blackwell, R. D., Evans, L.T., Ford, M. A., Morgan, C. I. & Taylor, M. (1980). Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *Journal of Agricultural Science*, 94, 675-689.
5. Borras, L., Slafer, G. A. & Otegui, M. E. (2004). Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 86, 131–146.
6. Calderini, D. F., Reynolds, M. P. & Slafer, G. A. (2006). Source-sink effects on grain weight of bread wheat, durum wheat, and triticale at different locations. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57, 227-233.
7. Cartelle J., Pedro, A., Savin, R. & Slafer, G. A. (2006). Grain weight responses to post-anthesis spikelet-trimming in old and modern wheat under Mediterranean conditions. *European Journal of Agronomy*, 25, 365–371.
8. Cruz-Aguado, J. A., Reyes, F. Rodes, R., Perez I. and Dorado, M. (1999). Effect of source-to-sink ratio on partitioning of dry Matter and 14C-photoassimilates in wheat during grain filling. *Annuals of Botany*. 83, 655-665.
9. Esmaiel Pur, M. (2007). *Response of tow wheat cultivars to source size modification: interaction of cultivars and plant density under water stress and non stress condition*. M. Sc. thesis. College of Agriculture, University of Tehran, Karaj. (In Farsi).
10. FAOSTAT. (2008). Agricultural Data. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome. Online at. http://faostat.fao.org/.
11. Fischer, R. A. (2008). The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Research*, 105, 15–21.
12. Fischer, R. A. & HilleRis, L. D. (1978). Effect of environment and cultivar on source limitation to grain weight in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 29, 433–458.
13. Jan Mohamadi, M. (2006). *Effect of defoliation on yield and dry matter remobilization under various moisture and nitrogen regimes in bread wheat*. M. Sc. thesis. College of Agriculture, University of Tehran, Karaj. (In Farsi).

14. Koch, K. E. (1996). Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology*, 47, 509-540.
15. Koshkin, E. I. & Tararina, V. V. (2003). Yield and source/sink relations of spring wheat cultivars. *Field Crops Research*, 22, 297-306.
16. Kruk, B. C. & Calderini, D. F. (1977). Grain weight in wheat cultivars released from 1919 to 1920 as affected by post-anthesis defoliation. *Journal of Agricultural Science*, 128, 273-281.
17. Ma, Y. Z., MacKown, C. T. & Van Sanford, D. A. (1990). Sink manipulation in wheat: Compensatory changes in kernel size. *Crop Science*, 30, 1099-1105.
18. Rajcan, I. & Tollenaar, M. (1999). Source: sink ratio senescence in maize: I. Dry matter accumulation and partitioning during grain filling. *Field Crop Research*, 60, 245-253.
19. Reynolds, M. P., Pellegrineschi A. & Skovmand, B. (2005). Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat. *Annual Appl Biology*, 146, 39-49.
20. Reynolds, M., Calderini, D., Condon, A. & Vargas, M. (2007). Association of source/sink traits with yield, biomass and radiation use efficiency among random sister lines from three wheat crosses in a high-yield environment. *Journal of Agricultural Science*, 145, 3–16.
21. Richards, R. A. (1993). Manipulation of leaf-area and its effect on grain-yield in droughted wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 34, 23-31.
22. Richards, R. A. (1996). Increasing the yield potential of wheat: manipulating source and sinks. pp: 134-149. In: M.P. Reynolds, S. Rajaram & A. McNab. (eds.), "*Increasing yield potential wheat: Breaking the Barriers*' Proc. Mexico, DF, CIMMYT.
23. Simmons, S. R., Crookston, R. C. & Kurle, J. (1982). Growth of spring wheat kernels as influenced by reduced kernel number per spike and defoliation. *Crop Science*, 22, 983-988.
24. Slafer, G. A. & Savin, R. (1994). Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Research*, 37, 39-49.
25. Slafer, G.A. 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annual Appl Biology*, 142, 117–128.
26. Slafer, G. A., Andrade, F. H. & Satorre, E. H. (1990). Genetic improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain yield. *Fields Crops Research*, 23, 255-263.
27. Slafer, G. A., Calderini, D. F. & Miralles, D. J. (1996). Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. P.101-133. In M.P. Reynolds, S. Rajaram & A. McNab, (Eds.). *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers.* Mexico, DF, CIMMYT.
28. Zadoks, J. C., Chang, T. T. & Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14, 415–421.
29. Zhu, G. X., Midmore, D. J., Radford, B. J. & Yule, D. F. (2004). Effect of timing of defoliation on wheat (*Triticum aestivum*) in central Queensland 1. Crop response and yield. *Field Crops Research*, 88, 211–226.