

اثر خشکی کوتاه مدت بر توزیع مواد پرورده و تقسیم شیمیایی^۱ آنها در گندم در مرحله پر شدن دانه

علی احمدی

استاد یار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران

تاریخ پذیرش مقاله ۷۹/۲/۱۳

خلاصه

انتقال مواد فتوسنتزی از منبع به مخزن عمدتاً^۲ بوسیله قدرت منبع و قدرت مخزن کنترل می شود. لذا تنش خشکی می تواند با تاثیر بر هر یک از این دو جزء بر انتقال مواد اثر بگذارد. مجموعه ای از آزمایشها که در آنها شدتهای مختلف تنش آبی، روش های مختلف نشاندار کردن و زمانهای مختلف انتقال مواد فتوسنتزی^۲ در نظر گرفته شد، در قالب طرحهای کاملاً تصادفی در شرایط گلخانه ای و اتاقک رشد اجرا شد. تنش خشکی یا به طور طبیعی و با قطع آبیاری (آزمایشهای گلدانی) و یا از طریق کاهش پتانسیل اسمزی محیط کشت (آزمایش کشت خوشه اعمال شد. از کربن رادیو اکتیو (^{14}C) برای ردیابی انتقال مواد فتوسنتزی و تبدیل آنها به نشاسته استفاده شد. درجه ای از خشکی کوتاه مدت که باعث پژمردگی معمولی برگ شد فتوسنتز را به طور معنی داری کاهش داد ولی تاثیر محسوسی روی توزیع مواد پرورده در گیاه نداشت. ورود مواد پرورده به دانه و تبدیل آنها به نشاسته هیچکدام تحت تاثیر این تیمار خشکی قرار نگرفتند. بهرحال ترکیب مواد پرورده نشان دار در برگ به نفع مواد محلول در اتانول تغییر یافت. ورود مواد به مخزن و تبدیل آن به نشاسته حتی وقتی مدت این نوع تیمار تنش به حدود ۲۴ یا ۴۰ ساعت افزایش یافت تحت تاثیر واقع نشد. بهرحال درجه ای از خشکی که باعث پژمردگی شدید (غیر قابل برگشت) برگ شد، انتقال مواد را به مخزن به طور معنی داری کاهش داد، اگر چه این کاهش به کاهش در فعالیت مخزن نسبت داده نشد. افزودن PEG^۳ با غلظت های پائین به محیط کشت خوشه ورود ساکاروز نشان دار را به مخزن به شدت کاهش داد، بهرحال این کاهش نیز غیر قابل انتساب به فعالیت مخزن بود. دلیل عدم واکنش مخزن به این تنشهای شدید کم آبی در رابطه بامندهای آزمایشی به کار رفته در متن توضیح داده شده است. نتایج این آزمایش نشان میدهد که فرایندهای انتقال مواد به دانه و تبدیل آنها به نشاسته به تنشهای خشکی کوتاه مدت تا حدودی مقاوم بوده در حالیکه ساخت مواد (فتوسنتز) به شدت تحت تاثیر این نوع خشکی قرار می گیرد که این وضعیت، منجر به غالبیت "محدودیت منبع" می گردد.

واژه های کلیدی: گندم، تنش خشکی، انتقال، توزیع، تقسیم شیمیایی، منبع، مخزن

مقدمه

در مخزن^۷، دو عامل موثر در ایجاد شیب فشار هیدرواستاتیک،

نیروی راننده انتقال طولانی مسیر مواد در گیاه می باشند. لذا

بارگیری مواد پرورده^۴ در منبع^۵ (برگها) و تخلیه^۶ و مصرف آنها

1. Chemical partitioning

2. Photoassimilates

3. Polyethylen glycol

4. Loading

5. Source

6. Unloading

7. Sink

مواد و روشها

در این آزمایش از یک رقم گندم بهاره، کدنزا^۴، استفاده شد. گیاهان در گلدانهای پلاستیکی به قطر ۱۲ سانتی متر و عمق ۱۵ سانتی متر حاوی مخلوط ۴:۱ پیت و شن کاشته شده و در شرایط گلخانه ای با درجه حرارت متوسط روزانه ۲۵-۱۹°C و رطوبت نسبی ۶۰٪ و نور کمکی ۳۰۰ میکرومول بر متر مربع بر ثانیه با طول روز ۱۶ ساعت رویانیده شدند. گلدانها هفته ای یکبار بوسیله محلول غذائی سنکرل ۲۱۱ (Sangral) آبیاری می شدند. تیمارهای تنش آبی در زمانهای مناسب با قطع آبیاری و یا محدود کردن آن تا رسیدن گیاه به سطوح مورد نظر تنش اعمال گردید. وضعیت ظاهری برگ و میزان آب نسبی برگ (RWC) مبنای تعیین درجات مختلف تنش بود. در هر یک از آزمایش ها ۴ تکرار برای هر صفت مورد مطالعه در نظر گرفته شد و داده ها بر اساس طرح کاملاً تصادفی تجزیه شدند.

آزمایش ۱

آخرین آبیاری تیمارهای تنش وقتی انجام شد که گیاهان در مرحله ۸ و ۱۰ روز پس از خوشه دهی به ترتیب به مرحله پیش پژمردگی^۵ (زمانی که برگ علائم اولیه پژمردگی را نشان داد مقدار آب نسبی آن ۸۷ درصد بود) و پژمردگی (زمانی که برگها فرم ایستاده خود را از دست داده و حالت لوله ای بخود گرفته بودند و میزان آب نسبی آنها ۴۶ درصد بود) رسیدند. عمل نشاندار کردن گیاه با کربن رادیو اکتیو در این دو سطح تنش به شرح زیر انجام گردید: دیسکهای کاغذی حاوی ۱۵ میکرولیتر کربنات سدیم دارای کربن ۱۴ (۵۴/۴ میلی کیوری در هر میلی لیتر) همراه با قسمت میانی برگ پرچم داخل محفظه های پتری دیشی قرار داده شد و پس از غیر قابل نفوذ کردن محفظه نسبت به هوا به کمک پارافیلیم و وازلین، با افزودن چند قطره اسیدسولفوریک به دیسک کاغذی در داخل محفظه ¹⁴CO₂ آزاد گردید تا بوسیله برگ جذب و احیاء گردد (مدت ۵۰ دقیقه). ۶ ساعت پس از عمل نشاندار کردن، گیاهان از سطح گلدان قطع شده و پس از تقسیم نمودن آن به قسمتهای مختلف (به جدول متن نگاه کنید)، قطعات در دمای ۷۰ درجه سانتی گراد خشک گردید و با کوبیدن به صورت پودر درآمدند.

مواد گیاهی پودر شده ابتدا در الکل (اتانول) ۸۰٪ و بعد

هرگونه تاثیر سوء تنش آبی بر روی فعایت منبع یا مخزن، از نظر تئوریکی می تواند بر انتقال مواد اثر بگذارد. شواهدی در دست هست مبنی بر آنکه تنش آبی صدور مواد پرورده تازه ساخته شده را از برگ کاهش میدهد (۳، ۱۹، ۲۰). از طرفی این موضوع به طور عمومی پذیرفته شده که در شرایط تنش آبی سطح ساکاروز برگ افزایش می یابد. لذا کاهش در صدور مواد از برگ می تواند یا ناشی از اختلال در عمل بارگیری مواد پرورده در منبع یا اختلال در عمل تخلیه مواد پرورده در مخزن باشد که در حالت اخیر از طریق سیستم پس خوری^۱ باعث تجمع ساکاروز در برگ می گردد. بهرحال نتایج عکس این گزارش ها نیز موجود است مبنی بر آنکه تنش آبی تاثیری روی صدور مواد از برگ ندارد (۸، ۹) و یا حتی آنرا افزایش میدهد (۷).

چون توزیع مواد پرورده پس از ورود آنها به سیستمهای انتقالی توسط قدرت مخزن در جذب و مصرف این مواد تعیین می گردد، در تعداد دیگری از کارهای انجام شده در این زمینه بر اثر پتانسیل آبی و در نتیجه پتانسیل اسمزی مخزن روی تخلیه مواد تاکید شده است. در گندم نشان داده شده که وقتی که مواد با غلظت های اسمزی متفاوت وارد آوندهای منطقه شیار^۲ گردید تخلیه مواد از این آوندها تحت تاثیر قرار نگرفت (۱۳) در حالیکه در ذرت غلظت های بالای اسمزی محلول داخل فنجان بذری^۳ مانع تخلیه مواد گردید (۱۶). واردلو (۱۸) کاهش سرعت حرکت مواد پرورده در گیاه گندم را در شرایط تنش آبی به کاهش رشد دانه و لذا کاهش تقاضای مخزن نسبت داد.

کارهای انجام شده در خصوص انتقال مواد در شرایط خشکی اولاً "محدود بوده و ثانياً نتایج متناقضی داشته اند. از طرفی در این تحقیقات به اثر خشکی روی تقسیم شیمیائی مواد توزیع شده در هر اندام توجه نشده است با آنکه این مورد اخیر می تواند اطلاعات مفیدتری از فیزیولوژی گیاه در شرایط خشکی به دست دهد. لذا مجموعه ای از آزمایشها با شرایط خاص و اهداف خاص خود طرح ریزی گردید تا اثر انواع مختلف تنش کوتاه مدت آبی بر روی الگوی توزیع مواد و تقسیم شیمیائی آنها، با تاکید بر قدرت مخزن در وارد نمودن مواد پرورده و تبدیل آن به نشاسته، بررسی گردد.

میکروکیوری در میکرولیتر) داخل محفظه های پلاستیکی قرارداده شد و طبق روش بالا برای آزاد نمودن $^{14}\text{CO}_2$ عمل گردید. گیاهان در زمان نشاندار کردن به سه گروه تقسیم گردیدند که هر گروه متشکل از تیمار تنش و تیمار کنترل خاص خود بود (به شرح جدول ۴ در متن مراجعه شود). از گیاهان کمکی در هر گلدان برای تعیین آب نسبی برگ استفاده شد. پس از برداشت گیاهان در هر گروه، قسمت خوشه هر گیاه در آون 70°C خشک گردیده و دانه ها از آنها جدا شده و برای اندازه گیری میزان کل رادیواکتیویته در دانه، میزان رادیواکتیویته در ترکیبات محلول در اتانول (ES) و نامحلول در اتانول (EINS) استفاده شدند.

آزمایش ۴: کشت خوشه

گیاهان ابتدا در شرایط گلخانه ای رویانیده شده و سپس تا مرحله ۱۸ روز پس از گرده افشانی در اتاق رشد نگهداری شدند. در این مرحله خوشه های یکنواخت انتخاب و سپس طبق روش سینگ و جنر (۱۷) در لوله های آزمایش حاوی محیط کشت مایع کشت گردیدند. محیط کشت مطابق آنچه که دونوان و لی (۴) و بارلو و همکاران (۲) شرح داده اند تهیه شد و غلظت ساکاروز محیط کشت 40 گرم در لیتر در نظر گرفته شد (۲).

خوشه های کشت شده در اتاقک های رشد با حرارت روز/ شب $20^\circ\text{C}/15^\circ\text{C}$ ، رطوبت نسبی ۶۰-۵۵ درصد با نور کمکی 180 میکرومول بر متر مربع بر ثانیه و طول دوره نوری ۱۶ ساعت نگهداری شدند. برای جلوگیری از آلوده شدن محیط کشت، لوله های حاوی محیط کشت و خوشه داخل حمام آب با حرارت $5-3^\circ\text{C}$ نگهداری شدند. طول دوره کشت خوشه ۱۰ روز در نظر گرفته شد که محیط کشت یکبار در نیمه این دوره با محیط کشت تازه حاوی ساکاروز رادیواکتیو جایگزین شد. برای این منظور مقادیر محاسبه شده از ساکاروز نشاندار به محیط کشت اضافه گردید.

برای ایجاد تنش اسمزی از پلی اتیلن گلیکول (PEG) ۸۰۰۰ از نوع اولترا سیگما با حداقل آلودگی استفاده شد. PEG در دو غلظت ۲/۵ و ۶ درصد به کار رفت که در حالت دوم PEG فقط در نیمه اول دوره کشت به محیط کشت اضافه شد. PEG همراه با سایر اجزاء محیط کشت، بجز گلوتامین و ویتامین ها،

۳۰٪ عصاره گیری شدند و سپس میزان رادیواکتیویته در عصاره (ES) هر قسمت با استفاده از کوکتیل ئی کولایت^۲ و دستگاه شمارنده سینتیلیسیون مایع (Rackbeta 1211, LKB) تعیین گردید. میزان اکتیویته بر حسب تعداد تجزیه در دقیقه (dpm) بر اساس تشعشع زمینه و غلظت تصحیح شد و مقدار ^{14}C در هر قسمت به صورت درصد کل اکتیویته توزیع شده در گیاه محاسبه شد. مواد گیاهی عصاره گیری شده خشک گردید و سپس برای تعیین میزان اکتیویته باقیمانده در این مواد گیاهی (به عبارت دیگر میزان رادیواکتیویته در ترکیبات غیر قابل حل در اتانول، EINS)^۳، نمونه های ۵ میلی گرمی از آنها در داخل شیشه های مخصوص حاوی بتانفیل اتیل آمین قرار داده شده و بوسیله دستگاه اکسیدکننده مایکرو - مت بی اف ۵۰۱۰^۴ در شرایط اکسیژن کامل سوزانده شدند. میزان $^{14}\text{CO}_2$ جذب شده بوسیله بتانفیل اتیل آمین، با افزودن این ترکیب به کوکتیل ان ئی ۲۳۳ و شمارش آن در دستگاه سینتیلیسیون مایع تعیین گردید.

فتوستز و هدایت روزنه ای برگ پرچم به وسیله دستگاه تجزیه کننده گازی مادون قرمز (IRGA)^۵ در زمان عمل نشان دار کردن و نیز پس از پایان زمان انتقال، در زمان برداشت، اندازه گیری شد.

آزمایش ۲

در این آزمایش عمل نشاندار کردن در مرحله ۱۵ روز پس از گرده افشانی و در زمان پژمردگی برگ گیاهان تحت تنش انجام شد. در این آزمایش ریشه مطالعه نگردید و گیاه به قسمتهای دانه، باقیمانده خوشه، کل برگ پرچم و ساقه تقسیم شدند.

آزمایش ۳

در این آزمایش کل خوشه همراه با کل برگ پرچم در مرحله رشدی ۱۵ تا ۱۹ روز پس از گرده افشانی (بسته به نوع تیمارهای اعمال شده) در معرض $^{14}\text{CO}_2$ قرار داده شدند. این آزمایش در شرایط کنترل شده اتاق رشد (۱۶ ساعت طول روشنایی، تشعشع فعال فتوستزی 850 میکرومول بر متر مربع بر ثانیه، حرارت 25°C و رطوبت نسبی ۵۰٪) انجام شد. قسمتهای مورد نظر گیاه همراه با دیسک کاغذی حاوی 15 میکروکیوری کربنات سدیم نشاندار (۱)

1. Ethanol soluble

2. Ecolite

3. Ethanol insoluble

4. Micro-mat BF 5010

5. Infrared gas analyser

می باشد. میزان مواد پرورده نشان دار در قسمت تیمار نشده برگ پرچم در شرایط تنش آبی به طور معنی داری بالاتر از گیاهان کنترل بود. دلیل این امر احتمالا "جریان کندتر مواد پرورده در سلولهای آبکش برگ بوده که فرصت بیشتری برای انتقال مواد نشان دار شده به سلولهای مزوفیلی مجاور فراهم نموده است.

تقسیم شیمیائی مواد پرورده نشان دار، به صورت درصد کل رادیواکتیویته در کل گیاه، به ترکیبات ES و EINS در قسمتهای مختلف گیاه در جدول ۳ نشان داده شده است. تنش آبی به طور معنی داری نسبت ترکیبات ES را در برگها افزایش داد. این نوع واکنش به تنش یک نوع مزیت برای گیاه می باشد: این ترکیبات قندی محلول می توانند نقش مهمی در تنظیم اسمزی گیاه داشته باشند. در ارقام گندم دروم غلظت گلوکز و فروکتوز با یک همبستگی نزدیکی با کاهش پتانسیل آبی برگ افزایش نشان دادند (۱۰). در گندم معمولی ساکاروز با شدت تنش خشکی در مراحل خوشه دهی رابطه نزدیک نشان داد (۵). بعلاوه وجود ترکیباتی مانند قندها یک روش مؤثر در حفظ پایداری پروتئین ها و بنابراین غشاءها در مقابل تنش های مختلف می باشند (۱۵).

حفظ توان صدور مواد پرورده از برگ در شرایط تنش ممکن است تا حدودی به تغییر در نسبت ترکیبات ES, EINS ارتباط داشته باشد. در برگهای تحت تنش خشکی افزایش جریان کربن تازه تثبیت شده به ترکیبات ES (عمدتا "ساکاروز") باعث افزایش نسبی مواد قابل انتقال نسبت به مواد غیر قابل انتقال می شود و لذا عمل بارگیری ساکاروز و صدور آن با راندمان بالاتری انجام می گیرد. هیوبر و همکاران (۸) نیز نتیجه گیری کردند که در شرایط فتوسنتز پائین میزان صدور مواد پرورده از برگ از طریق تبدیل مواد ذخیره ای غیر قابل انتقال (نشاسته) به مواد قابل انتقال (ساکاروز) حفظ گردید. افزایش ساکاروز در شرایط تنش آبی ممکن است ناشی از افزایش فعالیت آنزیم ساکاروز فسفات سینتتاز باشد (۱۴).

ساقه ها، پس از خوشه و دانه، مهمترین محل تجمع مواد نشان دار بودند (جدول ۲). ذخیره مواد در ساقه در زمانی که تولید مازاد بر نیاز مخزن است و سپس قابل استفاده شدن این ترکیبات در مراحل پر شدن دانه می تواند نقش مهمی در پر شدن دانه، مخصوصا "در شرایط تشهای محیطی که محدودیت منبع غالب است، داشته باشد.

بوسیله اتوکلاواستریل شدند. پس از پایان دوره کشت، دانه های "a" از قسمتهای وسط سنبله ها جدا شده و بلافاصله درون نیتروژن مایع قرار داده شدند در حالت یخ زده خشک گردیدند. تعدادی از دانه ها نیز برای تعیین وزن خشک و رطوبت دانه استفاده شدند (نتایج این قسمت نشان داده نشده است). دانه های خشک شده بوسیله هاون چینی کوچک پودر شده و طبق روش فلکر و همکاران (۶) برای تعیین میزان مواد رادیواکتیویته در ترکیبات محلول در اتانول و غیر محلول در اتانول (نشاسته) استفاده شدند. از آنزیمهای آلفا آمیلاز (۱۳۰ واحد در میلی گرم) و آمیلوگلوکوزیداز هر کدام به میزان ۱/۵ در صد وزنی حجمی برای هیدرولیز نشاسته استفاده شد.

نتایج و بحث

تنش آبی اعمال شده باعث کاهش معنی دار در فتوسنتز برگ، هدایت روزنه ای و وضعیت آبی گیاه در زمان نشاندار کردن گیاه شد و با نزدیک شدن به زمان برداشت گیاه، یعنی پس از ۶ ساعت، میزان فتوسنتز به حدود صفر تقلیل یافت (جدول ۱). لذا کاهش در فتوسنتز جاری را یک عامل اولیه در کاهش انتقال مواد فتوسنتزی در شرایط تنش خشکی در شرایط طبیعی می توان بحساب آورد. به هرحال شرایط نشاندار کردن در این آزمایش به گونه ای صورت گرفت که این محدودیت منبع تا حدودی مرتفع شود: غلظت بالای $^{14}\text{CO}_2$ در محفظه و زمان نسبتا طولانی نشاندار کردن باعث گردید در هر دو تیمار کنترل و تنش تقریبا "مقادیر یکسان $^{14}\text{CO}_2$ جذب و احیاء گردد.

جدول ۲ توزیع مواد پرورده نشان دار شده را بین اندامهای مختلف گیاهی نشان می دهد. میزان صدور مواد نشان دار شده از قسمت تیمار شده برگ پرچم تحت تاثیر این نوع تنش خشکی قرار نگرفت. نتایج مشابهی از آزمایش مزرعه ای روی گندم در شرایط تنش بلند مدت گزارش شده است (۹). حتی افزایش صدور C در برگهای ذرت در شرایط تنش آبی گزارش شده است (۷). به هرحال نتایج تعداد دیگری از کارهای انجام شده در این زمینه در روی ذرت (۳) و گندم در شرایط گلدانی (۱۹) در تضاد با نتایج این آزمایش می باشد. این تفاوتها احتمالا "تا حدودی مربوط به اختلاف در بین گونه های گیاهی (۲۱) یا شرایط آزمایشی و نوع تنش اعمال شده

جدول ۱ - شدت فتوسنتز (میکرومول بر متر مربع بر ثانیه): هدایت روزنه ای (مول بر متر مربع بر ثانیه) ، میزان آب نسبی (درصد) و پتانسیل آبی (مگاپاسکال) برگ پرچم در شروع و پایان زمان انتقال مواد پرورده نشاندار (۶ ساعت) . مقادیر داده شده عبارتست از میانگین \pm تکرار \pm اشتباه معیار میانگین . تیمارهای کنترل و تنش در سطح ۱% اختلاف معنی دار نشان دادند.

صفات اندازه گیری شده	زمان نشان دار کردن		زمان برداشت	
	کنترل	تنش	کنترل	تنش
آزمایش ۱				
فتوسنتز	۲۱/۰۴ \pm ۱/۲۲	۷/۴۲ \pm ۰/۷۷	۱۵/۶۱ \pm ۱/۳۵	- ۰/۱۹ \pm ۰/۲۳
هدایت روزنه ای	۰/۷۳۷ \pm ۰/۰۰۴	۰/۱۳۵ \pm ۰/۰۱۵	۰/۳۸۲ \pm ۰/۰۲۸	۰/۰۴۵ \pm ۰/۰۰۴
مقدار آب نسبی برگ	۹۳/۰ \pm ۱/۸۶	۷۳ \pm ۱/۰		
پتانسیل آبی برگ،	- ۰/۷ \pm ۰/۰۵	- ۱/۳۱ \pm ۰/۰۳		
آزمایش ۲				
فتوسنتز	۱۵/۷۶ \pm ۱/۹۴	۴/۲۳ \pm ۰/۸۳	۱۱/۴ \pm ۱/۲	- ۱/۲۷ \pm ۰/۰۵
هدایت روزنه ای	۰/۴۶ \pm ۰/۰۴۹	۰/۱۱۸ \pm ۰/۰۲۱	۰/۲۵۷ \pm ۰/۰۴۷	۰/۰۵۶ \pm ۰/۰۰۲

جدول ۲ - توزیع مواد پرورده نشاندار شده با ^{14}C ، به صورت درصد، در قسمتهای مختلف گیاه در شرایط تنش آبی و کنترل . گیاهان تیمار تنش در مرحله پژمردگی معمولی برگ در ۱۰ روز پس از گرده افشانی (آزمایش ۱) و ۱۵ روز پس از گرده افشانی (آزمایش ۲) در معرض $^{14}\text{CO}_2$ قرار داده شدند . گیاهان ۶ ساعت پس از نشاندار کردن برداشت شدند . اعداد متن جدول عبارتند از میانگین \pm تکرار \pm اشتباه معیار میانگین . میانگین های تیمارهایی که از نظر آماری با هم تفاوت دارند (با استفاده از آزمون t استیودنت) با حروف a و b نشان داده شده اند.

اندامهای گیاه	کنترل	تنش
آزمایش ۱		
خوشه	۲۸/۶۲ \pm ۰/۹۵	۲۷/۰۶ \pm ۲/۴
پدانکل	۳/۱۹ \pm ۰/۳۱	۳/۶۱ \pm ۰/۶۴
قسمت تیمار شده برگ پرچم	۵۶/۹۷ \pm ۰/۵۸	۵۵/۸۳ \pm ۰/۲۴
قسمت تیمار نشده برگ پرچم	۴/۳۹ \pm ۱/۳۳ a	۹/۵۲ \pm ۱/۷۵ b
میانگره های پایینی	۵/۴۳ \pm ۰/۷	۳/۴۹ \pm ۰/۵۴
برگهای پایینی	۰/۲۲ \pm ۰/۰۵	۰/۲۱ \pm ۰/۰۶
ریشه	۱/۱۷ \pm ۰/۲۸ a	۰/۲۸ \pm ۰/۰۷ b
آزمایش ۲		
دانه	۲۴/۱۸ \pm ۱/۴۹	۳۶/۹۲ \pm ۳/۵۸
ساختمان خوشه	۴/۸۸ \pm ۰/۹۸	۵/۵۴ \pm ۱/۲۲
ساقه و برگ پرچم	۷۰/۹۵ \pm ۰/۷	۶۷/۵۴ \pm ۴/۲۴

معنی داری کاهش داد (جدول ۴ ستون ۲) حتی در این حالت نیز درصد تبدیل مواد به ترکیبات EINS در تیمار کنترل و تنش تقریباً مشابه بود (جدول ۵ ستون ۳) و لذا می توان نتیجه گیری کرد که کاهش ورود مواد به دانه ها در این تیمار عمدتاً بخاطر عدم ارسال آنها از منبع بوده است نه اخلاص در فعالیت مخزن. به هرحال نتایج سایر آزمایشهای انجام شده در این مطالعه (نتایج در این مقاله ارائه نشده است) نشان داد که این نوع تیمار خشکی فعالیت متابولیکی مخزن را کاهش داد. دلیل عدم مشاهده چنین اثری در این آزمایش به این طریق قابل توضیح است که تا مدت کوتاهی پس از عمل نشان دار کردن مواد پرورده نشان دار به دانه منتقل شده اند و چون در این فاصله کوتاه هنوز مخزن ها با پساایدگی شدید مواجه نشده بودند، لذا مواد وارد شده را با شدتی مساوی تیمار کنترل به مواد EINS تبدیل کرده اند. در مراحل بعدی پیشرفت تنش و شدید شدن آن، به علت پژمردگی شدید و پساایدگی شدید برگ ارسال مواد به دانه ها قطع شده است در حالیکه در تیمار کنترل این عمل ادامه داشته است

پژمردگی شدید و نهایتاً خشکی برگ در شرایط تنش خشکی شدید (آزمایش ذکر شده در بالا) و یا خشکی های طولانی مدت در *in situ* باعث توقف کربن گیری در گیاه و اخلاص در بارگیری و ارسال آنها به مخزن می گردد. لذا در چنین شرایط آزمایشی امکان مطالعه رفتارهای فیزیولوژیکی مخزن در پاسخ به این گونه تنش های آبی وجود ندارد. سیستم کشت خوشه گندم در محیط کامل غذایی آبی، که در آن امکان اعمال درجات مختلف تنش اسمزی بدون مواجه شدن با محدودیت منبع میسر می باشد، برای دستیابی به این هدف به کار گرفته شد. اگر چه غلظتهای بکار رفته PEG در این آزمایش کاهش شدیدی در پتانسیل اسمزی محلول غذایی ایجاد نمی کند، ولی آزمایشهای اولیه نشان داد که این غلظت از PEG باعث کاهش شدید در جذب آب توسط خوشه گردیده که دلیل احتمالی این رفتار مسدود شدن مسیرهای انتقال آب (آوند آبکش) توسط مولکولهای بزرگ PEG دانسته شد.

جدول ۶ تقسیم شیمیائی ساکاروز نشان دار وارد شده به دانه را به مواد ES و EINS (نشاسته) نشان میدهد. اگر چه هر دو نوع تیمار PEG باعث کاهش شدیدی در ورود مواد به دانه شدند ولی این تیمارها اثری روی درصد تبدیل مواد وارد شده به نشاسته نداشتند که در نگاه اول دلالت بر مقاومت مخزن به پساایدگی نسبتاً شدید

خوشه ها محللهای اصلی تجمع مواد پرورده نشان دار (جدولهای ۲ و ۳) و لذا مخزن های اصلی در گیاه بودند. نسبتهای تقریباً یکسان مواد پرورده وارد شده به این مخزن ها در هر دو تیمار کنترل و تنش بیانگر آن بود که فعالیت مخزن در وارد کردن مواد و تبدیل آنها به نشاسته تحت تاثیر تیمار تنش آبی اعمال شده در این آزمایش واقع نشده است. نتایج مشابهی توسط سایر محققان در مورد گندم گزارش شده است (۹، ۱۰ و ۱۹). به هرحال گزارشهای دیگری وجود دارد مبنی بر آنکه تنش آبی باعث کاهش تخصیص مواد پرورده به دانه ها، یعنی کاهش قدرت مخزن، گردید (۳ و ۱۲). در این حالت اخیر کاهش مشاهده شده یا به علت کاهش در مواد پرورده قابل دسترسی برای انتقال به دانه (۱۱، ۸) یا بخاطر کاهش نیاز مخزن در اثر کاهش تعداد سلولهای اندوسپرم و دانه های نشاسته (۱۲) و یارشد دانه (۱۹) بوده است. با توجه به زمان و نحوه اعمال تیمار، نحوه نشان دار کردن و زمان تعیین شده برای انتقال، هیچیک از عوامل محدود کننده ذکر شده بالا در آزمایش حاضر دخالت نداشت.

به منظور مطالعه اثر تنشهای شدیدتر و طولانی تر روی قدرت مخزن و نیز منظور نمودن فتوسنتز سنبله، که نقش مهمی در شرایط خشکی در پر کردن دانه دارد آزمایش ۳ طرح ریزی شد. در این آزمایش برای حذف کردن محدودیت منبع در اثر تنش آبی، تیمارهای کنترل و تنش وقتی با ^{14}C نشان دار شدند که وضعیت آبی در هر دو تیمار مشابه بود (به شرح جدول ۴ مراجعه شود). جداول ۴ و ۵ اثر شدت ها و زمانهای مختلف تنش آبی را روی میزان ورود مواد رادیو اکتیو به دانه و تبدیل آنها به نشاسته (EINS) نشان میدهد. مقادیر بالاتر رادیو اکتیو به دانه های گیاهانی که در حالت آبیاری کامل نشان دار شدند در مقایسه با تیمارهای نشان دار شده در حالت پیش پژمردگی (جدول ۴) بیانگر آن است که قدرت منبع خود یک عامل مهم در انتقال مواد پرورده به مخزن به حساب می آید. به احتمال زیاد قدرت مخزن در این موضوع دخیل نبوده است زیرا درصد تبدیل مواد وارد شده به ترکیبات EINS در این تیمار با دو تیمار دیگر تفاوت چشمگیری نشان نداد (جدول ۵ ستون آخر). حتی نگهداری گیاهان در حالت پژمردگی ملایم به مدت حدود ۴۰ ساعت اثری روی قدرت مخزن نداشت. (جدول ۴ ستون ۳، جدول ۵ ستون ۴) بهرحال تنش شدید خشکی که منجر به پژمردگی غیر قابل برگشت برگ پرچم شد ورود مواد به درون دانه ها را به طور

جدول ۳- تقسیم شیمیائی مواد پرورده نشان دار به ترکیبات محلول در اتانول (ES) و نامحلول در اتانول (EINS)، به صورت درصد کل رادیو اکتیویته در کل گیاه در قسمتهای مختلف گیاه ۶ ساعت پس از عمل نشاندار کردن با $^{14}\text{CO}_2$. برای توضیح بیشتر به جدول ۲ مراجعه شود.

EINS		ES		اندامهای گیاه
تنش	کنترل	تنش	کنترل	
آزمایش ۱				
۷/۸۹±۱/۰۳	۶/۹۳±۰/۴۵	۱۹/۲±۱/۹	۲۱/۷±۰/۹	خوشه
۰/۲۴±۰/۰۷	۰/۴۸±۰/۱۲	۳/۴±۰/۰۶	۲/۷±۰/۰۲	دم خوشه
۱۴/۸±۰/۸b	۲۷/۷±۰/۳a	۴۱±۲/۶b	۲۹/۳±۰/۳a	قسمت تیمار شده برگ پرچم
۰/۹۳±۰/۲۳	۰/۹۸±۰/۴۳	۸/۵۸±۱/۵b	۳/۴±۰/۹a	قسمت تیمار نشده برگ پرچم
۰/۷۳±۰/۱۶	۱/۱۸±۰/۲۹	۲/۸±۰/۴b	۴/۳±۰/۵a	میانگره های پائین
۰/۱۷±۰/۰۵	۰/۱۴±۰/۰۴	۰/۰۳±۰/۰۰۰b	۰/۰۸±۰/۰۳a	برگهای پائین
۰/۲۵±۰/۰۶	۰/۵±۰/۱۲	۰/۰۳±۰/۰۰۷b	۰/۶۷±۰/۱۶a	ریشه
آزمایش ۲				
۱۰/۱۱±۱/۶	۷/۹۸±۰/۲۱	۱۶/۸۱±۱/۹	۱۶/۲±۱/۳	دانه
۰/۹±۰/۰۳	۰/۹۳±۰/۱۲	۴/۶±۰/۰۹۲	۳/۹۵±۰/۸۶	ساختمان خوشه
۱۸/۶±۱/۲b	۲۸±۲/۶a	۴۸/۹±۵/۲۷	۴۲/۹±۱/۹	ساقه و برگ پرچم

جدول ۴- اثر تنش خشکی روی ورود مواد نشان دار شده به مخزن در ۱۹ - ۱۵ روز پس از گرده افشانی. مقادیر متن جدول (بر حسب تعداد تجزیه در دقیقه در میلی گرم وزن خشک دانه) عبارتند از میانگین ۴ تکرار ± اشتباه معیار میانگین. میانگین های تیمارهایی که از نظر آماری اختلاف معنی دار دارند حروف a و b نشان داده شده اند. میانگین ها به روش دانکن مقایسه شده اند. برای توضیح تیمارها به زیر نویس جدول مراجعه کنید.

تیمارها	۲۴ ^(۱) ساعت	۴۸ ^(۲) ساعت	۷۲ ^(۳)
ساعت			
کنترل*	--	--	۲۱۶۲±۱۳۵a
کنترل	۱۰۰۷±۵۳a	۱۱۵۷±۳۱	۱۶۳۹±۱۵۴b
تنش	۶۴۲±۶۴b	۱۳۰۸±۵۲	۱۶۳۷±۱۴۷b
درصد احتمال	۰/۰۰۷	غیر معنی دار	۰/۰۰۹

(۱) گیاهان کنترل و تیمار تنش در مرحله پژمردگی نشان دار شدند، گیاهان کنترل بلافاصله آبیاری شدند ولی گیاهان تیمار تنش آبیاری نشدند. گیاهان ۲۴ ساعت پس از نشان دار شدن برداشت شدند. در این زمان برگهادر تیمار تنش به شدت پژمرده شده بودند.

(۲) هر دو تیمار در مرحله پیش پژمردگی نشاندار شدند، گیاهان کنترل بلافاصله آبیاری شدند در حالیکه گیاهان تیمار تنش تا ظهور پژمردگی آبیاری نشدند، سپس با آبیاری محدود به همان حالت پژمرده شده تا زمان برداشت (۴۸ ساعت پس از نشاندار کردن) نگهداری شدند.

(۳) گیاهان کنترل یا در زمان آبیاری کامل نشاندار شدند (با علامت ستاره مشخص شده است) یا در مرحله پیش پژمردگی (آب نسبی برگ ۰/۶۵) و سپس تا زمان برداشت (۷۲ ساعت پس از نشاندار کردن) به طور معمول آبیاری شدند. گیاهان تیمار تنش نیز در مرحله پیش پژمردگی نشاندار شدند و تا ظهور پژمردگی برگ آبیاری نشدند و سپس با افزودن مقادیر محدود آب به مدت ۲۴ ساعت حالت پژمرده نگهداری شدند و سپس آبیاری کامل گردیدند و با گیاهان کنترل برداشت شدند.

جدول ۵- اثر تنش خشکی روی تقسیم شیمیائی مواد وارد شده به مخزن بین ترکیبات محلول (ES، الف) و نا محلول (EINS، ب) در اتانول. برای توضیحات بیشتر به جدول ۴ مراجعه شود.

۷۲ ساعت		۴۸ ساعت		۲۴ ساعت		تیمارها
اکتیویته	% کل	اکتیویته	% کل	اکتیویته	% کل	
الف ES						
۱۴	۳۱۰ ± ۱۱/۹	-	-	-	-	کنترل
۲۰	۳۲۶ ± ۱۸/۵	۲۴	۲۷۹ ± ۶/۸	۱۹	۱۹۰ ± ۱۰.a	کنترل
۱۸	۲۹۱ ± ۲/۹۸	۲۱	۲۷۸ ± ۳/۵۱	۲۰	۱۲۸ ± ۱۲/۹b	تنش
		غیر معنی دار	غیر معنی دار	-	۰/۰۲	درصد احتمال
ب EINS						
		۸۶	۱۸۵۲ ± ۱۲۳a	-	-	کنترل
۸۰	۱۳۹۵ ± ۲۴/۵b	۷۶	۸۷۹ ± ۳۷/۹	۸۱	۸۱۶ ± ۲۳a	کنترل
۸۲	۱۳۴۵ ± ۸۵/۸b	۷۹	۱۰۳۰ ± ۵۶	۸۰	۵۱۴ ± ۵۲b	تنش
		۰/۰۰۵	غیر معنی دار	-	۰/۰۱	درصد احتمال

جدول ۶- اثر تنش اسمزی ایجاد شده بوسیله PEG در محیط کشت روی تقسیم شیمیائی ساکاروز وارد شده بوسیله دانه ها در خوشه جدا شده به ترکیبات ES و EINS. اعداد قسمت الف بر حسب تجزیه در دقیقه در گرم دانه (dpm/g) و قسمت ب بر حسب تعداد تجزیه در دقیقه در میلی گرم وزن ماده خشک دانه (dpm/mg.g) می باشند. برای توضیحات بیشتر به جدول ۴ مراجعه شود.

تبدیل %	EINS	ES	تیمارها	
			dpm/g الف	dpm/mg dw ب
۷۵	۹۷/۱۴ + ۱/۰۴a	۳۲۲۳۳ + ۱۶۲۵a	کنترل	
۷۵	۱/۲۳ + ۰/۳۶b	۴۱۵ + ۶۳b	تیمارممتدبا PEG ۲/۵ درصد	
۶۳	۰/۱۹۵ + ۰/۰۲۲b	۱۱۷ + ۷b	پیش تیمار با PEG ۶ درصد	
	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	درصد احتمال	
۷۵	۲۰۴۲ + ۵۳a	۶۷۷ + ۳۷a	کنترل	
۷۵	۴۴ + ۱۵/۹b	۱۴ + ۳b	تیمارممتدبا PEG ۲/۵ درصد	
۶۳	۶/۹ + ۰/۸b	۴ + ۰/۱۷b	پیش تیمار با PEG ۶ درصد	
	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	درصد احتمال	

به پسایدگی شدید بدین گونه است که مقداری ساکاروز نشان دار شده در همان مراحل اولیه، قبل از انسداد مسیر و قبل از پسایدگی دانه ها، وارد مخزن ها شده و لذا با شدتی مساوی با آنچه در

می باشد. اما نتایج سایر آزمایشها در این مطالعه (نتایج در این مقاله نشان داده نشده است) به وضوح اثر شدید این تیمارهای اسمزی را روی فعالیت متابولیکی مخزن نشان داد. توضیح این عدم پاسخ مخزن

ممکن است اخلاص در بارگیری مواد ساخته شده در محدود نمودن فرایند انتقال موثر باشد. به هر حال پس از آنکه مواد پرورده وارد سیستم انتقال شدند قدرت مخزن ها است که توزیع این مواد را در گیاه کنترل می کنند. بعید به نظر می رسد که تنش های کوتاه مدت خشکی در شرایط طبیعی، در صورتی که پس از تکمیل فرایند تقسیم سلولی اندوسپرم رخ دهد، اثر چشم گیری روی فعالیت متابولیسی مخزن داشته باشد. تقسیم شیمیایی مواد بین ترکیبات محلول و نامحلول در اتانول به سهولت تحت تاثیر تنش خشکی قرار می گیرد که این واکنش عمدتاً "یک نقش سازشی برای گیاه ایفا می کند.

سپاسگزاری

این تحقیق، که بخشی از کار پایان نامه دکتری است، با حمایت مالی وزارت فرهنگ و آموزش عالی در دانشکده کشاورزی دانشگاه لندن - انگلستان - انجام شد که بدینوسیله از آن وزارتخانه محترم بخاطر فراهم آوردن امکان این تحقیق در خارج از کشور سپاسگزاری می شود.

تیمار کنترل رخ داده به نشاسته تبدیل شده است در مراحل بعدی که احتمالاً "فعالیت مخزن نیز تحت تاثیر پسایدگی واقع شده است مواد نشان دار قابل توجهی وارد مخزن نشده است تا این کاهش فعالیت را نشان دهد. تیمار سوم یعنی پیش تیمار با PEG نیز تا حدودی این توضیح را تأیید می کند در این تیمار ابتدا دانه ها به مدت ۵ روز در معرض پسایدگی قرار گرفتند و سپس مواد نشان دار در نیمه دوم و بدون حضور PEG به محیط کشت اضافه شد و لذا در این حالت حتی مقادیر اندک ساکاروز نشان دار شده که وارد دانه شدند با شدت کمتری به مواد EINS تبدیل شدند (جدول ۶ ستون آخر) که این دلالت بر کاهش فعالیت مخزن دارد.

از نتایج حاصل از این آزمایش همراه با سایر تحقیقات انجام شده چنین می توان نتیجه گیری نمود که فرایند انتقال مواد بخودی خود، تا زمانی که قدرت منبع تولید مواد و قدرت مخزن برای مصرف آنها تحت تاثیر تنش خشکی واقع نشده است عامل محدود کننده نخواهد بود. کاهش در میزان جذب و تحلیل کربن و لذا کاهش در سطح ساکاروز برگ اولین عامل محدود کننده انتقال مواد در شرایط خشکی به نظر می رسد. تحت شرایط شدیدتر خشکی

REFERENCES

1. Aggarwal, P. K., & S. K. Sinha. 1984. Effect of water stress on grain growth and assimilate partitioning in two cultivars of wheat contrasting in their yield stability in a drought -environment. *Annals of Botany* 53: 329-340.
2. Barlow, E. W. R., G. R., Donovan, and J. W. Lee. 1983. Water relations and composition of wheat ears grown in liquid culture: Effect of carbon and nitrogen. *Australian Journal of Plant Physiology* 10: 99-108.
3. Brededan, E. R., and H. f. Hodges. 1978. Effects of moisture deficits on ^{14}C translocation in corn (*Zea mays* L.) *Plant Physiology* 52:436-439.
4. Donovan, G. R., and J. W. Lee, 1978. Effect of the nitrogen source on grain development in detached wheat heads in liquid culture. *Australian Journal of Plant Physiology* 5:81-87.
5. Drossopoulus, J. B., A. J. Karamanos, and C. A. Niavis. 1987. Changes in ethanol soluble carbohydrates during the development of two wheat cultivars subjected to different degree of water stress. *Annals of Botany* 59:173-180.
6. Felker, F. C., D. M. Peterson, and O. E. Nelson. 1984. [^{14}C] sucrose uptake and labeling of starch in developing grains of normal and *segl* barley plant. *Plant physiology* 74: 43-46.
7. Grzesiak, S. A. de Barbaro, and W. Filek. 1992. Assimilation, translocation and accumulation of ^{14}C in

- two maize (*Zea mays* L.) hybrids of different drought tolerance. *Photosynthetica* 27:585-593.
8. Huber, S. C. , H. H. Rogers, and F. Mowry. 1984. Effects of water stress on photosynthesis and carbon partitioning in soybean (*Glycine max* [L.] Merr) plants grown in the field at different CO₂ levels. *Plant physiology* 76:244-249)
 9. Johnson, R. R., and D. N. Moss. 1976. Effect of water stress on ¹⁴CO₂ fixation and translocation in wheat during grain filling. *Crop Science* 16: 697-701.
 10. Kameli, A., and D. M. Losel. 1993. Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress. *New phytologist* 125: 609-614.
 11. Munns, R. and C. J. Pearson. 1974. Effect of water deficit on translocation of carbohydrate in *Solanum tuberosum*. *Australian Journal of plant physiology* 1: 529-537.
 12. Nicolas, M. E., R. M. Gleadow, and M. J. Dalling . 1984. Effects of drought and high temperature on grain growth in wheat. *Australian Journal of plant physiology* 11:553-566.
 13. Patrick, J. W., S. E. Offler, H. L. Wang, X-D. Wang S-P. jin, W-C. Zhang, T.D. Ugalde, C. F., Jenner, N. Wang , D. B. Fisher, F. C. Felker, P.A. Thomas, and C. G. Crawford. 1991. Assimilate transport in developing cereal grain. In: Bonnemain, J. L., S. Delrot, W. J. Lucas, and J. Dainty. (Eds.) *Recent advances in Phloem Transport and Assimilate Compartmentation*. Academic Pres. pp 233-243.
 14. Quick, W. P., G. Siegl, E. Neuhaus, R. Feil, and M. Stitt. 1989. Short term water stress leads to a stimulation of sucrose synthesis by activating sucrose phosphate synthase. *Planta* 177: 535-547.
 15. Santarius, K. A. 1973. The protective effect of sugars on chloroplast membrances during temperature and water stress and is relation to forst, desiccation, and heat resistance. *Planta* 113:105-114.
 16. Shannon, J. C., G. A. Porter, and D. P. Knievel. 1986. Phloem unloading and transfer of sugar into developing corn endosperm. In: Cronshaw, J. W. J. Lucas, and R. T. Giaquinta. (Eds.). *Phloem Transport*. Alan R. Liss .Inc. New York, pp. 265-277.
 17. Singh, B. K., and C. F. Jenner. 1983. Culture of detached ears of wheat in liquid culture : Modification and extention of the method. *Australian Journal of plant physiology* 10:227-236.
 18. Wardlaw, I. F. 1965. The velocity and pattern of assimilate translocation in wheat plants during grain development. *Australian Journal of Biological Science* 18:269-281.
 19. Wardlaw, I. F. 1967. The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. I. Effect during grain development in wheat. *Australian Journal of Biological Science* 22:1-16.
 20. Wardlaw, I. F. 1969. The effect of water stress on translocation in reation to photosynthesis and growth. II. Effect during leaf development in *Lolium temulentum* L. *Australian Journal of Biological Science* 22:1-16.
 21. Watson, B. T. and I. F. Wardlaw. 1981. Metabolism and export of ¹⁴C-labelled pholosynthate from water -stressed leaves. *Australian Journal of Plant physiology* 8: 143-153.

Effects of Short Term Water Stress on Photoassimilates Distribution and Their Chemical Partitioning in Wheat Plants During Grain Development

A. AHMADI

Assistant Professor, Faculty of Agriculture, University of Tehran Karaj, Iran.

Accepted May. 2, 2000

SUMMARY

Transport of photoassimilates from source to sink is mainly determined by both source and sink strength, both of which can be affected by water stress. A series of experiments were conducted in which different levels of water stress together with different labelling methods and translocation times were employed. The experiments were carried out in glasshouse or growth cabinet using a completely randomized design. Water stress was induced by withholding water from the pots or by lowering osmotic potential of the culture medium by the addition of PEG 8000 to the medium. Plants were labelled with ^{14}C . Water stress level causing visible reversible wilting led to a significant reduction in photosynthetic rate, but did not affect distribution of labelled assimilates in plants. Neither photoassimilates import nor their conversion to starch were affected by this treatment. The same results were observed even when plants were kept at wilting stage for some 20 or 40 hr. Degree of water stress causing severe wilting in leaves led to a marked reduction in photoassimilate import by grains (sinks), although this reduction was not attributable to reduced sink activity. Addition of PEG to culture medium almost inhibited photoassimilate import by sinks. Again this reduction was not due to diminished sink activity. The lack of sink response to these nearly severe water stress conditions is explained in relation to experimental methods employed. These results suggest that translocation of assimilated to the grains and its conversion to starch is resistant to short water stress conditions. However, photosynthesis is inhibited under such stress conditions, causing source limitation.

Key words: Water stress, Wheat, Partitioning, Distribution, PEG, Photoassimilates.