

## تأثیر دی کلروفنیل دی متیل اوره (DCMU) بر توان منبع و انتقال دوباره کربوهیدرات‌های محلول ساقه گندم رقم پیشناز در شرایط خشکی آخر فصل

شهاب مداح حسینی<sup>۱\*</sup>، مریم خدادادپور<sup>۲</sup> و اصغر رحیمی<sup>۳</sup>

۱ و ۲. ۳. استادیار، کارشناسی ارشد و دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات،

دانشکده کشاورزی دانشگاه ولی عصر رفسنجان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۱۲/۹ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۴/۴/۲۰)

### چکیده

به منظور بررسی نقش اجزای نورساخت (فتوسنتز) کننده گندم رقم پیشناز در پر شدن دانه و انتقال دوباره ذخایر ساقه در شرایط خشکی آخر فصل، آزمایشی گلدانی به صورت فاکتوریل دو عاملی در چارچوب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در فضای باز مزرعه دانشکده کشاورزی دانشگاه ولی عصر رفسنجان در فاصله دی ماه ۱۳۹۰ تا خرداد ماه ۱۳۹۱ انجام شد. عامل اول عبارت از کاهش توان منبع در سه سطح شامل گیاه کامل (شاهد)، حذف نورساخت برگ پرچم و حذف نورساخت برگ‌های زیرین و عامل دوم تنش خشکی در دو سطح شامل آبیاری کامل (شاهد) و قطع آبیاری پس از گلدهی بود. حذف نورساخت با استفاده از ماده بازدارنده نورساخت DCMU انجام شد. نتایج نشان داد که حذف نورساخت برگ پرچم بر خلاف تیمار حذف نورساخت برگ‌های زیر برگ پرچم، سبب کاهش محتوای نشاسته و افزایش محتوای پروتئین آن شد اما اثر معنی‌داری بر وزن دانه نداشت. در زمان رسیدگی، محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه در تیمار آبیاری شاهد تحت تأثیر تیمارهای کاهش توان منبع قرار نگرفت اما با قطع آبیاری پس از گلدهی به طور معنی‌داری افزایش یافت و بیشترین میزان آن در تیمار حذف نورساخت برگ‌های زیر برگ پرچم بود. از سوی دیگر، هیچ یک از تیمارهای قطع آبیاری پس از گلدهی و حذف نورساخت برگ‌ها تأثیری بر محتوای نیتروژن ساقه در زمان رسیدگی نداشتند. به نظر می‌رسد کاهش توان منبع در اثر حذف نورساخت برگ‌های زیرین سبب کاهش نیاز مخزن به ماده پرورده و نیتروژن و کاهش کارایی انتقال دوباره آنها به سمت دانه می‌شود.

**واژه‌های کلیدی:** پروتئین، تنش خشکی، عملکرد، نشاسته و نورساخت.

### مقدمه

می‌دهد. تنش خشکی سبب شتاب پیری و افزایش فعالیت‌های فتوشیمیایی بازدارنده نورساخت (فتوسنتز) و همچنین افزایش شدت تنفس خواهد بود (Mu et al., 2010). در گندم رخداد تنش خشکی در مراحل اولیه رشد موجب کاهش نورساخت و کاهش سطح برگ و در نتیجه محدودیت منبع می‌شود. بنابراین ظرفیت ذخیره‌ای دانه‌ها کاهش می‌یابد و در نهایت سبب

گندم اصلی‌ترین منبع کالری و پروتئین غذای انسان است و می‌توان گفت که به طور مستقیم با تغذیه و اقتصاد جهانی رابطه دارد و بیش از ۳۵ درصد جمعیت جهان از لحاظ تغذیه‌ای به آن وابسته‌اند (Callum, 1989). با این حال تنش خشکی بیش از هر عامل محیطی دیگر تولید این محصول را در جهان کاهش

بیشتر کربوهیدرات‌ها در برگ پرچم شد. در آزمایشی دیگر که توسط *Maydup et al.* (2010) انجام شد، اندازه‌گیری شدت پرتوافشانی سبزینه (کلروفیل فلئوئورسانس) نشان داد که بازدارندگی نورساخت ریشک گندم توسط DCMU بیش از برگ پرچم بود و این ماده تأثیر معنی‌داری بر برگ پرچم نداشت. آنان نتیجه گرفتند که ریشک نقش اصلی را در پر شدن دانه گندم در هنگام تنش دارد و توقف نورساخت آن منجر به انتقال بیشتر مواد پرورده ذخیره‌ای از ساقه به دانه می‌شود. *King et al.* (1967) نیز با کاربرد DCMU بر سنبله دریافتند که در نتیجه کاهش اجزای سنبله، افزایش تقاضای مخزن موجب تحریک بیشتر نورساخت برگ پرچم می‌شود و در نتیجه کربوهیدرات‌های ذخیره‌شده آن به دانه انتقال می‌یابند.

پژوهش‌های کمی به بررسی تأثیر یک ماده بازدارنده نورساخت مانند دیوران بر توان بافت‌های نورساخت‌کننده گندم در شرایط کمبود آب پرداخته‌اند. این پژوهش با هدف آگاهی از تأثیر برخی از مهم‌ترین بافت‌های نورساخت‌کننده بر انتقال دوباره کربوهیدرات‌های ذخیره‌شده به دانه در شرایط کمبود آب خاک در اواخر فصل رشد طراحی و اجرا شد.

### مواد و روش‌ها

این آزمایش به صورت فاکتوریل دوعاملی با سه تکرار در چارچوب طرح کاملاً تصادفی به صورت گلدانی در فضای باز مزرعه دانشکده کشاورزی دانشگاه ولی عصر رفسنجان انجام شد. بذره‌های رقم پیش‌تاز که رقمی بهاره، زودرس و متحمل به شوری و خشکی است، در گلدان‌هایی که با نسبت (۱-۱-۱) از ماسه بادی، کود دامی و خاک مزرعه پر شده بودند، کشت شدند. پس از سبز شدن گیاهچه‌ها، کود پتاسیم دی‌هیدروژن فسفات برای تأمین نیاز فسفر و پتاسیم گیاه و کود اوره برای تأمین نیتروژن هر یک به میزان ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار ماده مؤثر خالص استفاده شد. محاسبات کودی بر مبنای سطح گلدان و ماده خالص (مؤثر) کود انجام شد. برای حذف نورساخت بافت‌های مختلف گیاه از بازدارنده نورساخت به نام DCMU با غلظت ۱۰۰ میکرومولار استفاده شد (*Maydup et al.*, 2010).

محدودیت مخزن نیز می‌شود. از آنجا که عملکرد اقتصادی گندم تحت تأثیر رابطه‌های حاکم بین منبع و مخزن در طول مراحل متوالی نمو گیاه است، کاهش عملکرد در شرایط تنش رطوبتی ممکن است به علت کاهش اندازه منبع یا ظرفیت مخزن فیزیولوژیک و یا هر دو مورد باشد (Emam, 2004). هنگامی که تنش رطوبتی شدید پس از گرده‌افشانی اعمال می‌شود انتقال دوباره مواد پرورده ذخیره‌ای از منابعی مانند ساقه به دانه تحریک شده و تا حدودی کاهش عملکرد ناشی از تنش رطوبتی در این دوره را جبران می‌کند (*Davidson & Chevalier*, 1992).

بسیاری از پژوهشگران به همبستگی بالای انتقال دوباره مواد پرورده ذخیره‌ای و عملکرد در گندم اشاره کرده‌اند، به طوری که سهم انتقال دوباره در پر شدن دانه گندم در برخی شرایط ۶۰ تا ۱۰۰ درصد گزارش شده است. از آنجا که در گندم بیشتر از ۸۵ تا ۹۰ درصد کربوهیدرات‌های ذخیره‌شده در دانه ناشی از نورساخت بافت سنبله، ریشک‌ها، گلوم‌ها و بالاترین برگ و ساقه گیاه است، کارایی گیاه از نظر تخصیص مواد نورساختی بین بخش‌های مختلف نیز تأثیر بسزایی در عملکرد دانه دارد و افزایش کارایی نظام نورساختی یکی از عوامل مهم افزایش ذخیره این کربوهیدرات‌ها در زمان پیش از رخداد خشکی است (*Evans et al.*, 1972).

دی‌کلروفنیل دی‌متیل‌اوره<sup>۱</sup> (DCMU) با نام عمومی دیوران یک بازدارنده نورساخت است که پیوند پلاستوکوئینون را در نظام‌نوری (فتوسیستم) II متوقف می‌کند و بازدارنده جریان الکترون می‌شود. این وقفه در زنجیره انتقال الکترون در نظام‌نوری، توانایی گیاه در تبدیل انرژی نوری به شیمیایی را کاهش می‌دهد (*Kulandaivelu & Daniell*, 2006). از این ماده برای کاهش یا توقف نورساخت بافت‌های گوناگون منبع و بررسی تأثیر کاهش فراهمی میزان ماده پرورده بر میزان پر شدن دانه و انتقال دوباره ذخایر رویشی نیز استفاده می‌شود. آلن و هولمز (Allen & Holmes, 1986) با کاربرد DCMU بر نورساخت سنبله گندم دریافتند که حذف نورساخت سنبله سبب انباشتگی

1. (3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1-dimethylurea)

بر وزن دانه نداشت (شکل ۱). گزارش شده است تنش خشکی با کاهش انتقال مواد از پایه به سمت نوک سنبله سبب کاهش وزن دانه به‌ویژه در دانه‌های انتهایی می‌شود (Bremner, 1972). تنش خشکی همچنین سبب کاهش هدایت روزنه‌ای و کاهش سطح و دوام برگ و افزایش کارایی مصرف آب می‌شود. رخداد همزمان تنش خشکی و گرما تأثیر فزاینده‌ای بر کاهش شدت نورساخت برگ‌ها دارد و در نتیجه میزان تجمع ماده خشک در دانه کاهش بیشتری می‌یابد (Shah & Paulsen, 2003). همچنین نتیجه پژوهشی نشان داده است کاربرد DCMU بر برگ‌ها به سبب افزایش میزان اکسیژن در یاخته‌های میان‌برگ (مزوفیل) و به نوبه خود شدت پرتوافشانی سبزینه، سبب کاهش بازده نورساخت و در نهایت شدت نورساخت می‌شود (Kulandaivelu & Daniell, 2006). البته ممکن است کاهش شدت نورساخت در یک بافت منبع توسط بافت‌های دیگر جبران شود. برای نمونه، با از کار افتادن نورساخت سنبله توسط DCMU شدت نورساخت در برگ‌ها تا ۴۰ درصد افزایش یافته است (King et al., 1967). از این رو می‌توان نبود تأثیر معنی‌دار حذف نورساخت برگ پرچم بر وزن دانه را به تأثیر جبرانی نورساخت دیگر برگ‌ها و حتی بافت‌های نورساختی سنبله (Madahhosseini et al., 2008) نسبت داد.

#### محتوای نشاسته دانه

نتایج نشان داد که قطع آبیاری پس از گلدهی تأثیری بر درصد نشاسته دانه نداشت اما حذف نورساخت برگ پرچم آن را به‌طور معنی‌داری کاهش داد (جدول ۱ و شکل ۱). برگ پرچم به دلیل نزدیکی به دانه نقش مهمی در فراهمی شیره پرورده برای دانه در حال رشد دارد و از این رو به‌احتمال ساخت (سنتز) نشاسته در دانه که رابطه نزدیکی با میزان ورود ماده پرورده (ساکارز) دارد، در تأثیر این تیمار کاهش یافته است. بنابر برخی گزارش‌ها، همبستگی مثبتی بین محتوای نشاسته دانه با گستره برگ پرچم در گندم و تریپتیکاله وجود دارد (Singh et al., 1995). از سوی دیگر تجمع نشاسته در برگ پرچم رابطه منفی با شدت نورساخت دارد بدین صورت که کاهش شدت نورساخت برگ

تیمارهای حذف نورساخت شامل شاهد، حذف نورساخت برگ پرچم و حذف نورساخت برگ‌های زیر برگ پرچم بودند. به منظور کاهش پیوستگی ذرات آب و پخش بهتر ذرات محلول بر سطح بافت، چند قطره مویان به محلول اضافه شد و با اسفنج روی سطوح موردنظر با دقت کشیده شد. این تیمار در زمان گلدهی و پس از ظهور کامل بخش‌های سنبله (مرحله رشدی ۵۹ در مقیاس زادوکس) اعمال شد. پس از کشت تا رسیدن به گلدهی، آبیاری با توجه به نیاز گیاه و با فاصله زمانی معین انجام شد. پس از رسیدن به مرحله گلدهی به منظور اعمال تنش خشکی در تیمارهای موردنظر آبیاری قطع شد و تا زمان رسیدگی هیچ آبی به گیاه داده نشد. نمونه‌برداری در زمان گلدهی، دو هفته پس از گلدهی (Bonnet & Incoll, 1992) و زمان رسیدگی فیزیولوژیک انجام شد و در هر مرحله وزن خشک اندام هوایی، میزان کربوهیدرات محلول (Nelson, 1994) و نیتروژن ساقه (Bremner, 1965) و در مرحله رسیدگی وزن خشک، محتوای نشاسته (Hodge & Hofreiter, 1962) و پروتئین دانه اندازه‌گیری شد. محتوای نیتروژن دانه با ضرب درصد نیتروژن ساقه در وزن خشک آن و به‌صورت میلی‌گرم در ساقه بیان شد.

در پایان، داده‌های به‌دست‌آمده با نرم‌افزار SAS (نسخه ۹/۱) تجزیه شدند. مقایسه‌های میانگین با آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۰/۰۵ انجام شدند.

## نتایج و بحث

### وزن دانه

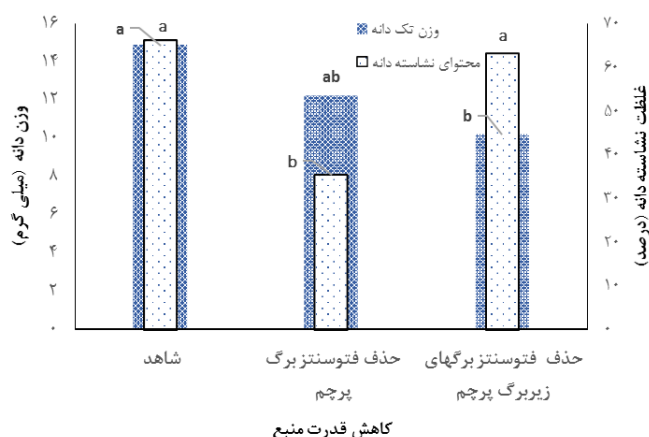
نتایج تجزیه واریانس (جدول ۱) و مقایسه میانگین‌ها نشان داد که قطع آبیاری پس از گلدهی تأثیر معنی‌داری بر وزن دانه داشت و با میانگین وزن دانه ۱۰/۶۰ میلی‌گرم به‌طور معنی‌داری وزن دانه کمتری نسبت به تیمار آبیاری شاهد (۱۴/۱۲ میلی‌گرم) داشت که نشان از کاهش ۲۵ درصدی در وزن دانه دارد. از سوی دیگر، بیشترین وزن دانه در تیمار شاهد و کم‌ترین آن در تیمار حذف نورساخت برگ‌های زیر برگ پرچم بود اما حذف نورساخت برگ پرچم تأثیری

پرجم توسط DCMU تجمع نشاسته در این برگ را افزایش می‌دهد و در نهایت سبب کاهش تولید مواد پرورده و انتقال آن به دانه و کاهش ذخیره نشاسته در دانه می‌شود (Azcón-Bieto, 1983).

جدول ۱. خلاصه نتایج تجزیه واریانس وزن تک‌دانه (میلی‌گرم)، محتوای نشاسته و پروتئین دانه (درصد)، محتوای کربوهیدرات محلول و نیتروژن ساقه (میلی‌گرم بر ساقه) شرایط مختلف آبیاری و تیمارهای کاهش توان منبع در گندم

منبع تغییر	درجه آزادی	وزن تک‌دانه	میزان نشاسته	میزان پروتئین	محتوای کربوهیدرات محلول ساقه		محتوای نیتروژن ساقه	
					رسیدگی	دو هفته پس از گلدهی	رسیدگی	دو هفته پس از گلدهی
کاهش توان منبع	۲	۲۳/۱۴*	۱/۸۹*	۵/۹۸*	۱۶۷/۸۰**	۲۰۸/۵۱*	۲/۰۶**	۳۹/۹۷**
قطع آبیاری	۱	۳۸/۰۸*	۱/۶۶ <sup>ns</sup>	۱۱/۲۶**	۱/۹۳ <sup>ns</sup>	۱۷۸۵/۲۳**	۲/۳۸*	۰/۳۶ <sup>ns</sup>
کاهش توان منبع × خشکی	۲	۶/۶ <sup>ns</sup>	۰/۱۹ <sup>ns</sup>	۱۶/۵۶**	۳۲/۴۴**	۵۲/۱۰ <sup>ns</sup>	۳۱/۰۳*	۶/۱۶*
خطا	۱۲	۴/۸۵	۰/۳۰۴	۰/۸۳۷	۸/۶۶	۳۱/۴۰ <sup>ns</sup>	۰/۲۸	۱/۱۴
ضریب تغییرپذیری ها (%)		۱۷/۹۸	۲۳/۹۲	۲/۶۵	۱۵/۶۰	۱۸/۷۳	۱۰/۰۸	۱۵/۳۷

\*, \*\* معنی‌دار بودن در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱ معنی‌دار نبودن. اعداد درون جدول میانگین مربعات هستند.



شکل ۱. مقایسه میانگین وزن دانه (محور عمودی سمت چپ) و محتوای نشاسته دانه (محور عمودی سمت راست) گندم در سطوح مختلف کاهش توان منبع. در هر صفت، میانگین‌های دارای یک حرف مشترک از لحاظ آماری تفاوتی با یکدیگر ندارند ( $P \leq 0.05$ ).

پروتئین دانه در تیمار شاهد و تیمار کاربرد DCMU بر برگ‌های زیر برگ پرچم تغییری نیافت اما در تیمار کاربرد DCMU بر برگ پرچم به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (جدول ۱ و شکل ۲). تغییرپذیری‌های غلظت پروتئین دانه تا حدی با تغییرپذیری‌های غلظت نشاسته دانه ارتباط دارد و در شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابد. به نظر می‌رسد حساسیت آنزیم‌های درگیر در ساخت پروتئین‌های ذخیره‌ای دانه به کمبود آب کمتر از آنزیم‌های ساخت نشاسته (به‌ویژه ADP گلوکز پیروفسفریلاز) است. همچنین ممکن است خشکی و برخی دیگر از تنش‌ها موجب بیان ژن‌هایی شوند که انتقال نیتروژن به دانه را افزایش می‌دهند (Savin & Nicolas, 1996; Galais & Hirell, 2004; Ozturk &

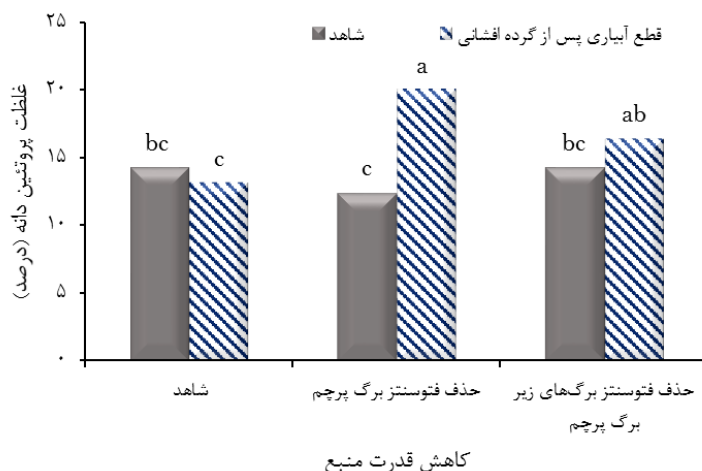
اگر چه وزن دانه در اثر تیمار حذف نورساخت برگ پرچم نسبت به شاهد به‌طور معنی‌داری کاهش نیافت (شکل ۱) اما کاهش معنی‌دار درصد نشاسته نشان می‌دهد که ممکن است کاهش درصد نشاسته که بخش بزرگی از وزن دانه را تشکیل می‌دهد، توسط افزایش سوخت و سازگر (متابولیت) دیگری (پروتئین، بخش بعدی) جبران شده باشد. گزارش‌هایی مبنی بر نقش مهم برگ پرچم در پر شدن دانه گندم وجود دارد اما این نقش بسته به ژن‌نمون (ژنوتیپ) بسیار متفاوت است (Dimmock & Gooding, 2002; Verma et al., 2004).

#### میزان پروتئین دانه

نتایج نشان داد که با قطع آبیاری پس از گلدهی، درصد

فصل قرار نگرفت (جدول ۱) و از سوی دیگر در تأثیر حذف نورساخت برگ پرچم درصد نشاسته به شدت کاهش پیدا کرد (شکل ۱) این مشاهده منطقی به نظر می‌رسد.

(Aydin, 2004). با این حال در این آزمایش تأثیر تنش خشکی بر درصد پروتئین دانه به جز در مورد تیمار کاربرد DCMU بر برگ پرچم مشخص نبود. از آنجا که درصد نشاسته دانه به طور کلی تحت تأثیر خشکی آخر



شکل ۲. برهمکنش کاهش توان منبع و تنش خشکی بر درصد پروتئین دانه گندم. میانگین‌های دارای یک حرف مشترک از لحاظ آماری تفاوتی با یکدیگر ندارند ( $P \leq 0.05$ ).

محتوای کربوهیدرات محلول ساقه همانندی زیادی به تیمار شاهد داشت به گونه‌ای که در تیمار آبیاری شاهد، با حذف نورساخت برگ پرچم، محتوای کربوهیدرات محلول ساقه از زمان گلدهی تا دو هفته پس از آن افزایش و سپس تا زمان گلدهی کاهش یافت. در هیچ یک از دو زمان، دو هفته پس از گلدهی و رسیدگی، تفاوت معنی‌داری بین شاهد و حذف نورساخت برگ پرچم مشاهده نشد. این پدیده نشان می‌دهد حذف نورساخت برگ پرچم تأثیر قابل توجهی بر ذخیره‌سازی و جابه‌جایی کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای نداشته است (جدول ۲). در مقابل در همین تیمار با قطع آبیاری پس از گلدهی، محتوای کربوهیدرات محلول ساقه تا دو هفته پس از گلدهی افزایش یافت اما پس از آن تا رسیدگی کاهش چندانی نداشت.

این امر نشان‌دهنده کاهش شدید توان مخزن است. در نهایت، در تیمار حذف نورساخت برگ‌های زیر برگ پرچم (جدول ۲)، روند افزایشی محتوای کربوهیدرات محلول تا دو هفته پس از گلدهی و سپس کاهش آن تا زمان رسیدگی مشاهده شد. همچنین، همواره محتوای کربوهیدرات محلول ساقه در تیمار قطع آبیاری به‌طور

#### محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه

بررسی تغییرپذیری‌های محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه در دو تیمار آبیاری (جدول ۲) نشان داد در تیمار آبیاری شاهد محتوای کربوهیدرات محلول ساقه تا دو هفته پس از گلدهی افزایش و پس از آن تا رسیدگی کاهش یافت. این کاهش به احتمال نشان‌دهنده میزانی از مواد پرورده است که به دانه‌ها منتقل شده است. اما در صورت قطع آبیاری پس از گلدهی میزان کربوهیدرات ساقه دو هفته پس از گلدهی میزان آن افزایش یافت. اگرچه در برخی پژوهش‌ها، برای نمونه (Kerepesi & Galiba, 2000) به کاهش ذخیره‌سازی در محتوای کربوهیدرات محلول ساقه در صورت بروز تنش خشکی اشاره شده است اما در این آزمایش به نظر می‌رسد با قطع آبیاری پس از گلدهی، کاهش ظرفیت دانه در اثر خشکی نیاز آن را به ماده پرورده ذخیره‌ای کاهش داده است هر چند ممکن است کاهش کارایی انتقال دوباره در شرایط تنش خشکی هم نقش مهمی در این امر داشته باشد. از سوی دیگر تأثیر کاربرد DCMU بر برگ پرچم (بازدارندگی نورساخت برگ پرچم) (جدول ۲) بر تغییرپذیری‌های

معنی داری بیش از شاهد بود و با مقایسه داده‌های دو هفته پس از گلدهی و رسیدگی می‌توان چنین نتیجه گرفت که انتقال دوباره در اثر خشکی قابل توجه نبوده است. کاهش معنی‌دار وزن خشک دانه در اثر تیمار حذف نورساخت برگ‌های زیر برگ پرچم (شکل ۱) و قطع آبیاری نشان می‌دهد که انتقال دوباره کربوهیدرات‌های محلول ساقه برای جبران کمبود ماده پرورده کافی نبوده است. گزارش شده است که در بسیاری از مناطق گرم و خشک تولید گندم و جو، افزایش دما و دوره‌های متناوب خشکی آخر فصل، سبب پایان یافتن انتقال دوباره ذخایر از ساقه می‌شود و دراصل انتقال دوباره کربوهیدرات‌ها با منشاء پیش از گرده‌افشانی صورت نمی‌گیرد (Maddahoseini et al., 2008).

در همین رابطه نتیجه پژوهشی نشان داده است که در شرایط خشکی و گرمای آخر فصل به علت کارایی بیشتر نورساخت سنبله نسبت به دیگر اجزای نورساخت‌کننده، پر شدن دانه بیشتر وابسته به نورساخت سنبله است تا به ذخایر ساقه و در نتیجه سهم انتقال دوباره در پر شدن دانه ناچیز است (Bort et al., 1994). نتیجه پژوهشی دیگر نشان داد که ممکن است با حذف برگ‌های پایینی در جو مواد پرورده ناشی از نورساخت برگ پرچم بیشتر برای جایگزینی برگ‌های از دست رفته به منظور فراهمی ماده پرورده برای بخش‌های پایینی گیاه، به‌ویژه ریشه‌ها صرف شود و پر شدن دانه بیشتر به انتقال دوباره وابسته باشد (Shatilov et al., 1996).

جدول ۲. تغییرپذیری‌های محتوای کربوهیدرات محلول و نیتروژن گندم (میلی‌گرم بر ساقه) در تیمارهای مختلف کاهش توان منبع و دو تیمار آبیاری

محتوای نیتروژن ساقه (گرم)		محتوای کربوهیدرات محلول ساقه (گرم)			تیمارها		
رسیدگی	دو هفته پس از گلدهی	گلدهی	رسیدگی	دو هفته پس از گلدهی	گلدهی	کاهش توان منبع	تیمار آبیاری
۷/۷۷ <sup>a</sup>	۱۰/۱۶ <sup>a</sup>	۸/۲۹ <sup>a</sup>					
۶/۵۴ <sup>a</sup>	۳/۳۶ <sup>c</sup>	۵/۸۵ <sup>c</sup>	۲۰/۶۹ <sup>c</sup>	۳۱/۳۶ <sup>bc</sup>	۱۶/۳۶ <sup>c</sup>	T.	
۷/۱۰ <sup>a</sup>	۶/۹۴ <sup>b</sup>	۲/۸۱ <sup>e</sup>	۱۵/۹۱ <sup>c</sup>	۲۴/۲۰ <sup>c</sup>	۱۷/۰۸ <sup>bc</sup>	T <sub>۱</sub>	شاهد
			۲۳/۲۸ <sup>c</sup>	۳۷/۰۷ <sup>b</sup>	۲۲/۲۴ <sup>b</sup>	T <sub>۲</sub>	
۷/۱۳ <sup>a</sup>	۸/۱۰ <sup>b</sup>	۳/۶۴ <sup>de</sup>	۳۵/۶۴ <sup>b</sup>	۲۱/۸۹ <sup>c</sup>	۱۶/۸۵ <sup>bc</sup>	T.	قطع آبیاری
۷/۱۹ <sup>a</sup>	۴/۸۶ <sup>c</sup>	۴/۰۶ <sup>d</sup>	۳۴/۲۹ <sup>b</sup>	۳۵/۶۸ <sup>b</sup>	۱۳/۱۷ <sup>c</sup>	T <sub>۱</sub>	پس از
۷/۵۷ <sup>a</sup>	۸/۳۵ <sup>ab</sup>	۷/۰۷ <sup>b</sup>	۴۹/۷۱ <sup>a</sup>	۶۶/۲۹ <sup>a</sup>	۲۷/۶۳ <sup>a</sup>	T <sub>۲</sub>	گلدهی

تیمارهای کاهش توان منبع: T. شاهد، T<sub>۱</sub>: حذف نورساخت برگ پرچم، T<sub>۲</sub>: حذف نورساخت برگ‌های زیرین. در هر ستون میانگین‌های دارای دست‌کم یک حرف مشترک، از لحاظ آماری تفاوتی با یکدیگر ندارند (P ≤ ۰/۰۵).

میزان نیتروژن ساقه نتایج تجزیه واریانس محتوای نیتروژن ساقه نشان داد که برهم‌کنش تیمارهای آبیاری و تیمارهای کاهش توان منبع در زمان گلدهی و دو هفته پس از آن معنی‌دار بود اما در زمان رسیدگی هیچ یک از عامل‌های آزمایش تأثیری بر محتوای نیتروژن ساقه نداشتند (جدول ۲). تغییرپذیری‌های نیتروژن ساقه (جدول ۲) در اثر تیمارهای کاهش توان منبع و قطع آبیاری تا حدی با تغییرپذیری‌های کربوهیدرات‌های

محل ساقه متفاوت بود. دو هفته پس از گلدهی و در تیمار حذف نورساخت برگ پرچم، محتوای نیتروژن ساقه در هر دو تیمار آبیاری به‌طور معنی‌داری کمتر از دو تیمار دیگر بود اما در زمان رسیدگی تفاوت معنی‌داری بین تیمارهای خشکی و کاهش توان منبع وجود نداشت. بیشترین کاهش محتوای نیتروژن ساقه بین زمان دو هفته پس از گلدهی و رسیدگی مربوط به تیمار شاهد بود که شاید به سبب تقاضای بالای مخزن در این تیمار باشد. از سوی دیگر، در روند

نیتروژن نباشند و در نتیجه با کاهش کارایی انتقال دوباره نیتروژن این ذخایر در ساقه افزایش می‌یابند (Blum, 1998). در پژوهشی دیگر مشخص شد که برخی از ارقام گندم دارای ذخیره کافی نیتروژن در ساقه هستند ولی انتقال دوباره آنها به دانه‌ها صورت نمی‌گیرد. این موضوع نشان می‌دهد که انتقال دوباره و مصرف ذخایر به توان مخزن و در واقع میزان تقاضا برای ذخایر ساقه بستگی دارد (Blum, 1996). همین موضوع برای گندم زمستانه نیز گزارش شده است که ارقام جدید نسبت به ارقام قدیمی، قابلیت کمتری برای مصرف ذخایر نیتروژن ساقه برای پرکردن دانه‌ها دارند (Hossain *et al.*, 1990).

#### نتیجه‌گیری کلی

کاربرد ماده بازدارنده نورساخت (DCMU) بر برگ‌های زیر برگ پرچم سبب کاهش معنی‌دار وزن دانه شد اگرچه درصد نشاسته آن کاهش نیافت. این نتیجه برای حذف برگ پرچم به‌طور دقیق بر عکس بود. در اثر این تیمار میزان پروتئین دانه به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. قطع آبیاری پس از گلدهی هم در سطح شاهد و هم در تیمار حذف نورساخت برگ پرچم سبب شد که جابه‌جایی کربوهیدرات‌های محلول ساقه (به سمت مخزن دانه‌ها) صورت نگیرد اما حذف نورساخت برگ‌های زیر برگ پرچم سبب افزایش معنی‌دار محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه نسبت به شاهد شد. به نظر می‌رسد کاهش چشمگیر وزن دانه در اثر حذف نورساخت برگ‌های زیر برگ پرچم سبب کاهش توان مخزن و جابه‌جایی ذخایر کربوهیدراتی شده باشد. همچنین جابه‌جایی ذخایر نیتروژنی ساقه گندم به سمت دانه در شرایط این آزمایش ناچیز بوده است که احتمال دارد به سبب ناکارآمدی نظام انتقال و یا کم بودن نیاز مخزن بوده باشد.

تغییرپذیری‌های محتوای نیتروژن ساقه در هر دو تیمار آبیاری حذف نورساخت برگ پرچم، نشانی از انتقال دوباره ذخایر نیتروژنی بخش‌های رویشی به دانه‌ها مشاهده نمی‌شود (جدول ۳). اگرچه درصد نیتروژن دانه در تیمار حذف نورساخت برگ پرچم و قطع آبیاری، نسبت به شاهد در همین تیمار، به شدت افزایش نشان داد (شکل ۲) اما با مقایسه شکل‌های ۱ و ۲ و جدول ۲ می‌توان چنین نتیجه گرفت که افزایش درصد نیتروژن دانه در تأثیر تیمار یادشده به دلیل کاهش درصد نشاسته دانه و نه افزایش انتقال دوباره آن بوده است. در نهایت در تیمار حذف نورساخت برگ‌های زیرین، تغییر بسیار کم محتوای نیتروژن ساقه در فاصله زمانی بین دو هفته پس از گرده‌افشانی و رسیدگی، نشان‌دهنده انتقال بسیار کم یا ناچیز ذخایر نیتروژنی ساقه به دانه‌های درحال رشد است که احتمال دارد به دلیل کاهش نیاز مخزن دانه باشد. دیدگاه‌های متفاوتی در مورد رابطه میزان نیتروژن و کربوهیدرات گیاه وجود دارد و وابستگی این دو عامل به‌روشنی آشکار نیست. در این زمینه، Schnyder (2006) بیان کرد که با افزایش میزان کود نیتروژنه عملکرد افزایش یافت اما میزان کربوهیدرات‌های محلول ذخیره‌شده در ساقه در مورد میزان‌های کم و زیاد کود نیتروژنه یکسان بود. در مقابل در آزمایش دیگر مشاهده شد غلظت کربوهیدرات محلول ساقه در میان گره‌های گندم در میزان کم نیتروژن بیشتر بود (Lauer & Simmons, 1985; Knapp *et al.*, 1987). از سوی دیگر، در برخی پژوهش‌ها نتیجه گرفته شده است که تنش خشکی سبب شتاب گرفتن پیری و تخریب پروتئین‌ها و ساختارهای دیگر برگ شده است و در نتیجه نیتروژن ذخیره‌شده در برگ‌ها به ساقه منتقل می‌شود و ذخایر نیتروژن ساقه افزایش می‌یابد. با این حال کاهش توان مخزن به سبب کاهش کربوهیدرات وارد شده به آن در این دوران، موجب شده دانه‌ها قادر به دریافت

#### REFERENCES

- Allen, J. F. & Holmes, N. G. (1986). A general model for regulation of photosynthetic unit function by protein phosphorylation. *FEBS letters*, 202, 175-181.
- Azcón-Bieto, J. (1983). Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. *Plant Physiology*, 73, 681-686.
- Bort, J., Febrero, A., Amaro, T. & Araus, J. (1994). Role of awns in ear water-use efficiency and grain weight in barley. *Agronomie*, 14, 133-139.
- Bremner, C. (1965). A manual colorimetric procedure for measuring ammonium nitrogen in soil and plant Kjeldahl digests. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 20, 961-969.

5. Bremner, P. (1972). Accumulation of dry matter and nitrogen by grains in different positions of the wheat ear as influenced by shading and defoliation. *Australian Journal of Biological Sciences*, 25: 657-668.
6. Blum, A. (1996). Constitutive traits affecting plant performance under stress. *African Journal of Biotechnology*, 3, 136-145.
7. Blum, A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica*, 100, 77-83.
8. Bonnett, G. & Incoll, L. (1992). The potential pre-anthesis and post-anthesis contributions of stem internodes to grain yield in crops of winter barley. *Annals of Botany*, 69, 219-225.
9. Callum, J. A. (1989). Biochemistry of phenolic compounds in wheat grain (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 12, 38-58.
10. Davidson, D. J. & Chevalier P. M. (1992). Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat. *Crop Science*, 32, 186-190.
11. Dimmock, J. & Gooding, M. J. (2002). The effects of fungicides on rate and duration of grain filling in winter wheat in relation to maintenance of flag leaf green area. *Journal of Agricultural Science*, 138, 1-16.
12. Emam, Y. (2004). Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat. *Plant Physiology*, 121, 871-878.
13. Evans, L.T., Bingham, J., Jackson, P. & Sutherland, J. (1972). Effect of awns and drought on the supply of photosynthates and its distribution within wheat ears. *Annals of Applied Biology*, 70, 67-76.
14. Gallais, A. & Hirel, B. (2004). An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize. *Journal of Experimental Botany*, 55, 295-306.
15. Hodge, J. E. & Hofreiter, B. T. (1962). Methods in carbohydrate chemistry. *Academic Press* 1, 380-394.
16. Hossain, A., Sears, R., Cox, T. & Paulsen, G. (1990). Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. *Crop Science*, 30, 622-627.
17. Kerepesi, I. & Galiba, G. (2000). Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop Science*, 40, 482-487.
18. King, R., Wardlaw, I. & Evans, L. T. (1967). Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. *Planta*, 77, 261-276.
19. Knapp, J., Harms, C. & Volenec, J. (1987). Growth regulator effects on wheat culm nonstructural and structural carbohydrates and lignin. *Crop Science*, 27, 1201-1205.
20. Kulandaivelu, G. & Daniell, H. (2006). Dichlorophenyl dimethylurea (DCMU) induced increase in chlorophyll a fluorescence intensity—An index of photosynthetic oxygen evolution in leaves, chloroplasts and algae. *Physiologia Plantarum*, 48, 385-388.
21. Lauer, J. G. & Simmons, S. R. (1985). Photoassimilate partitioning of main shoot leaves in field-grown spring barley. *Crop Science*, 25, 851-855.
22. Maydup, M., Antonietta, M., Guiamet, J., Graciano, C., López, J.R. & Tambussi, E. (2010). The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 119, 48-58.
23. Madahosseini, S., Poustini, K. & Ahmadi, A. (2008). Effects of foliar application of BAP on source and sink strength in four six-rowed barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Plant Growth Regulation*, 54, 231-239.
24. Mu, H., Jiang, D., Wollenweber, B., Dai, T., Jing, Q. & Cao, W. (2010). Long-term low radiation decreases leaf photosynthesis, photochemical efficiency and grain yield in winter wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 196, 38-47.
25. Nelson, N. (1994). A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *Journal of Biology*, 153, 375-380.
26. Ozturk, A. & Aydin, F. (2004). Effect of water stress at various growth stages on some quality characteristics of winter wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190, 93-99.
27. Savin, R. & Nicolas, M.E. (1996). Effects of short periods of drought and high temperature on grain growth and starch accumulation of two malting barley cultivars. *Functional Plant Biology*, 23, 201-210.
28. Shah, N. & Paulsen, G. (2003). Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant and Soil*, 257, 219-226.
29. Shatilov, A., Johansson, E. & Oscarson, P. (1996). Nitrogen redistribution from the roots in post-anthesis plants of spring wheat. *Plant and Soil*, 269, 321-332.
30. Schnyder, H. (2006). The role of carbohydrate storage and redistribution in the source sink relations of wheat and barley during grain filling. *New Phytologist*, 123: 233-245.
31. Singh, K., Singh, S. & Singh, G. (1995). Relationship of physiological attributes with yield components in bread wheat (*T. aestivum* L.) under rainfed condition. *Plant Science*, 15, 11-14.
32. Verma, V., Foulkes, M. J., Worland, A. J., Sylvester-Bradley, R., Caligari, P. D. S. & Snape, J. W. (2004). Mapping quantitative trait loci for flag leaf senescence as a yield determinant in winter wheat under optimal and drought-stressed environments. *Euphytica* 135, 255-263.



## **Effect of dichlorophenyl dimethylurea (DCMU) on source strength and remobilization of stem water-soluble carbohydrates in wheat under terminal drought**

**Shahab Madah Hosseini<sup>1\*</sup>, Maryam Khodadadpoor<sup>2</sup> and Asghar Rahimi<sup>3</sup>**

1, 2, 3. Assistant Professor, Former M. Sc. Student, Associate Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Vali-e-Asr University of Rafsanjan, Iran  
(Received: Feb. 28, 2015 - Accepted: Jul. 11, 2015)

### **ABSTRACT**

In order to study the role of photosynthetic tissues on grain filling and remobilization of stem reserves under terminal drought, a pot experiment as semi-field was conducted as two-factor factorial in complete randomized design with three replicates at research farm of Agriculture college of Vali-e-Asr University of Rafsanjan during January to June 2012. First factor was source strength reduction in three levels as control, inhibition of flag leaf photosynthesis and inhibition of photosynthesis of leaves below flag leaf. The second factor was watering regime including normal watering and water withholding after flowering. Photosynthesis inhibition was applied by DCMU. Results showed that only inhibition of flag leaf photosynthesis decreased starch content but increased grain protein content. However mean grain weight was not significantly affected by this treatment. At maturity and in normal watering regime, stem water soluble carbohydrates (WSC) content was not significantly affected by source strength reduction treatments, while water withholding significantly increased it. The highest WSC content was observed in inhibition of photosynthesis of leaves below flag leaf. On the other hand, neither source strength reduction treatments nor watering regimes had significant effect on stem nitrogen content. Results suggest that source strength reduction induced by inhibition of photosynthesis may lead to decreased sink demand for photo assimilate and nitrogen and consequently decreased remobilization efficiency.

**Keywords:** drought stress, photosynthesis, protein, starch, yield.