

Research Article

## Effect of terminal drought stress on accumulation and remobilization of soluble carbohydrates of internodes in two barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars

Razieh Sarabadani Tafresh<sup>1</sup>, Zahra-Sadat Shobbar<sup>2</sup>, Maryam Shahbazi<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>. Department of Agricultural Biotechnology, Payame Noor University, Tehran, Iran.

<sup>2</sup>. Department of Systems Biology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

<sup>3</sup>. Department of Rangeland and Watershed Management, Faculty of Rangeland and Watershed Management, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources (GUASNR), Gorgan, Iran

### Abstract

In arid and semiarid regions such as Iran with terminal drought, crops may depend more on stem soluble carbohydrates reserves for grain filling than the current photosynthesis. To investigate the effects of terminal drought on grain yield, carbohydrate accumulation and remobilization in tolerant (Yousef) and sensitive (Morocco) barley genotypes, the experiment was conducted in green house condition in randomized complete block design with three replications. Peduncle, penultimate and lower internode samples were collected from well-watered and drought-stressed plants at 7-days intervals after anthesis (in six stages). Based on the obtained results, the highest level of water soluble carbohydrate accumulation and remobilization was located in the penultimate. Maximum of total carbohydrate concentration and remobilization was less in Morocco compared to Yousef internodes under both drought and well-watered conditions. Water deficit significantly increased the total soluble carbohydrates remobilization from internodes of Yousef plants but these prominent differences were not found in the internodes of Morocco plants. Fructan and sucrose were the main sugars in the penultimate of the two cultivars. Evaluation of carbohydrate components in the penultimates showed that maximum concentration of fructan, sucrose, glucose and fructose in yousef was higher than morocco plants under both drought and well-watered conditions. Accumulation and remobilization of fructan increased in Yousef plants under terminal drought stress but not in Morocco. The results suggest that the higher induction of stem reserve production and remobilization in Yousef genotype during drought stress may play an important role in its yield production during grain filling period.

**Keywords:** Barley, Carbon remobilization, Fructan, Soluble carbohydrates, Terminal drought stress

\* Corresponding Author: maryamshahbazi02@gmail.com

## مقاله پژوهشی

# اثر تنش خشکی انتهای فصل بر تجمع و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول میانگره‌های ساقهٔ دو رقم جو

راضیه سرآبادانی تفرش<sup>۱</sup>، زهرا سادات شبر<sup>۲</sup>، مریم شهبازی<sup>۳\*</sup>

<sup>۱</sup> گروه بیوتکنولوژی کشاورزی دانشگاه پیام نور، تهران، ایران

<sup>۲</sup> گروه پژوهشی زیست‌شناسی سامانه‌ها، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و

ترویج کشاورزی، کرج، ایران

<sup>۳</sup> گروه مرتع و آبخیز، دانشکده مرتع و آبخیزداری، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

## چکیده

در مناطق خشک و نیمه‌خشک مانند ایران که تنش خشکی معمولاً در انتهای فصل رشد اتفاق می‌افتد، ذخایر کربوهیدرات‌های محلول در ساقه و سهم آنها در تولید محصول نهایی به‌علت محدود شدن فتوسنتز جاری بسیار اهمیت دارد. در پژوهش حاضر، اثر تنش خشکی آخر فصل بر عملکرد، میزان تجمع و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقهٔ دو رقم حساس (موروکو) و متحمل (یوسف) به خشکی جو در شرایط گلخانه‌ای بررسی شد. نمونه‌برداری از میانگره‌های ساقه (پدانکل، پنالتمیت و میانگره‌های زیرین) گیاهان در معرض تنش و شرایط رطوبتی طبیعی در پنج مرحله از زمان آغاز گل‌دهی (به فاصلهٔ ۷ روز) و زمان رسیدگی فیزیولوژیکی انجام شد. نتایج نشان دادند بیشترین ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌های محلول در ساقه و انتقال مجدد آنها به میانگرهٔ پنالتمیت مربوط است. بیشترین غلظت کربوهیدرات کل و میزان انتقال مجدد آن در هر دو شرایط تنش و شرایط رطوبتی طبیعی در تمام میانگره‌های رقم یوسف به‌طور معناداری بیشتر از رقم موروکو بود. میزان انتقال مجدد کربوهیدرات کل هر سه میانگره در رقم یوسف طی شرایط خشکی افزایش یافت. فروکتان و ساکارز مهم‌ترین قندهای محلول اندازه‌گیری‌شده در میانگرهٔ پنالتمیت هر دو رقم بودند. میزان فروکتوز، گلوکز، ساکارز و فروکتان در هر دو شرایط تنش و آبیاری در رقم یوسف بیشتر از رقم موروکو بود. بیشترین میزان تجمع و انتقال مجدد فروکتان در تنش خشکی انتهای فصل تنها در رقم یوسف افزایش یافت. بر اساس نتایج پژوهش حاضر به نظر می‌رسد علت ثبات عملکرد دانه رقم متحمل یوسف در تنش خشکی انتهای فصل، القای ذخایر کربوهیدراتی و انتقال مجدد آنها به دانه طی دورهٔ پرشدن دانه است.

**واژه‌های کلیدی:** انتقال مجدد کربن، تنش خشکی انتهای فصل، جو، فروکتان و کربوهیدرات‌های محلول

\* نگارندهٔ مسؤول: نشانی پست الکترونیک: maryamshahbazi02@gmail.com، شمارهٔ تماس: ۰۲۶۳۲۷۰۳۵۳۶

## مقدمه

در مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان با شرایط آب‌وهوایی مدیترانه‌ای از جمله ایران، زمانی که جو وارد مرحله پرشدن دانه می‌شود، میزان بارندگی کاهش و میزان تبخیر از خاک افزایش می‌یابد؛ بروز تنش در مراحل انتهایی رشد و به‌ویژه در زمان گل‌دهی و مرحله پرشدن دانه سبب محدودشدن عملکرد دانه این گیاه زراعی از طریق تأثیر بر روابط منبع و مخزن می‌شود (Gonzalez *et al.*, 1999; Guo *et al.*, 2009; Mamnoei and Seyed Sharifi, 2010). به‌طور کلی، رشد و نمو دانه به تأمین کربن از دو منبع وابسته است: کربوهیدرات‌های تولیدشده پس از گل‌دهی که مستقیماً به دانه انتقال می‌یابند (فتوستنتز جاری) و انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه (Livingston *et al.*, 2009)؛ در شرایط عادی، سهم ذخایر ساقه در پرشدن دانه کمتر از ۱۰ درصد برآورد شده است (Yukawa *et al.*, 1995; Ehdaie and Waines, 2001; Takahashi *et al.*, 1996). دانشمندان مختلف با آزمایش روی ارقام مختلف جو و گندم مشاهده کردند هنگامی که ظرفیت فتوستنتزی گیاه در اثر تنش خشکی یا گرمای پس از گل‌دهی کاهش یابد، پرشدن دانه شدیداً به انتقال مجدد ذخایر کربوهیدراتی ساقه وابسته می‌شود (Kobata *et al.*, 1992; Takahashi *et al.*, 2001; Méndez *et al.*, 2011; Mohammadi Bazargani *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2014). دو ویژگی در میزان مشارکت کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای برای شکل‌گیری عملکرد دانه در گندم اهمیت دارند: ۱- پتانسیل تجمع کربوهیدرات‌ها در ساقه‌ها؛ ۲- انتقال مجدد این مواد ذخیره‌شده از اجزای مختلف ساقه به دانه‌های در حال رشد (Ehdaie *et al.*, 2006).

میزان و کارایی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای به دانه، به‌ویژه زمانی که گیاه در معرض تنش خشکی قرار دارد، تعیین‌کننده عملکرد نهایی دانه است (Kobata *et al.*, 1992; Takahashi *et al.*, 2001; Méndez *et al.*, 2011; Mohammadi Bazargani *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2014). نتایج متنوعی از بررسی‌های انجام‌شده به‌منظور مقایسه توان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد میانگره‌ها گزارش شده‌اند؛ برای نمونه، در گندم نشان داده شده است میزان قندهای تجمع‌یافته در میانگره ماقبل آخر بیشتر از میانگره آخر است (Ehdaie *et al.*, 2006). در بررسی اثر تنش خشکی روی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه گندم گزارش شده است علاوه بر بیشتربودن میزان قندهای تجمع‌یافته در میانگره ماقبل آخر (پنالتیمیت) نسبت به میانگره آخر (پدانکل)، مقدار کربوهیدرات‌های منتقل‌شده به دانه از این میانگره بیشتر است (Xue *et al.*, 2008). بر اساس برخی گزارش‌ها، میانگره‌های پایینی جو زمستانه بیشترین تخصیص اسیمیلات‌ها در طول پرشدن دانه را دارند (Bonnett and Incoll, 1992). ولی در مطالعه‌های دیگر، پدانکل و پنالتیمیت بیشترین ذخیره را در جو دارند. برآورد میزان تخصیص اسیمیلات‌های ذخیره‌شده به دانه به ژنوتیپ، شرایط آزمایش و روش اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های ذخیره‌شده بستگی دارد (Ehdaie *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2014; Sharbatkhari *et al.*, 2016).

کربوهیدرات‌های محلول در آب (WSCs) ساقه گندم عمدتاً شامل فروکتان، ساکارز، گلوکز و فروکتوز می‌شوند، اما فروکتان‌ها و ساکارز مهم‌ترین و اصلی‌ترین شکل ذخیره WSCs در ساقه

مقدار کربوهیدرات‌های محلول ساقه (به‌ویژه فروکتان) و انتقال آنها به دانه در رقم متحمل بیشتر از رقم حساس است و به نظر می‌رسد علت عمده جذب حداکثری کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای در ساقه گیاهان متحمل‌تر، داشتن قدرت مخزن زیاد باشد (Gupta *et al.*, 2011; Khoshro *et al.*, 2014). در سایر مطالعه‌ها نیز به تنوع مشاهده‌شده بین ارقام و لاین‌های مختلف گندم و جو از نظر تجمع و انتقال کربوهیدرات ساقه غلات در شرایط تنش اشاره شده است (Nagaraj *et al.*, 2001; Ehdai *et al.*, 2008; Abouzar *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2015)

فروکتان ممکن است وظایف و کارکردهای دیگری به‌جز ذخیره کربنی در گیاهان داشته باشد؛ به‌طوری‌که می‌تواند از طریق قرارگیری در غشای سلولی و حفاظت از آن در برابر تنش به محافظت گیاه در برابر کمبود آب ناشی از تنش خشکی یا دماهای کم کمک کند (Wardlaw and Willenbrink, 1994; Ma *et al.*, 2014)

بر اساس مطالب یادشده، افزایش سهم انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول در ساقه طی دوره پرشدن دانه یکی از راهکارهای مدنظر در ارقام سازگار به تنش‌های محیطی محدودکننده رشد مانند خشکی است که می‌توان از طریق افزایش ذخایر ساقه در طول رشد، افزایش میزان انتقال مجدد مواد ذخیره‌شده و همچنین افزایش طول دوره یا سرعت انتقال مواد به آن دست یافت؛ در همین راستا و باتوجه‌به اینکه بیشتر مطالعه‌های انجام‌شده در این زمینه درباره گیاه گندم بوده‌اند، در پژوهش حاضر به بررسی سهم انتقال مجدد قندهای محلول

غلات (گلوکوم و غلاف) به‌شمار می‌آیند (Xue *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2009) در غلات، بخشی از مواد فتوسنتزی به‌طور موقت در ساقه‌ها ذخیره می‌شوند تا بتوانند با کارایی مناسب در انتقال مجدد استفاده شوند (Blum, 1998)؛ این مواد به‌شکل ساکارز وارد ساقه‌ها می‌شوند و به‌شکل ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان (عمدتاً به شکل ساکارز و فروکتان) در ساقه‌ها ذخیره می‌شوند. بررسی شیوه تجمع قندهای محلول ساقه ارقام گندم نشان داد افزایش تجمع WSCs در ساقه گندم تا ۷ روز پس از گل‌دهی از افزایش غلظت هگزوزها و ساکارز ناشی می‌شود و ۱۸ روز پس از گل‌دهی، فروکتان‌ها عمده‌ترین شکل قندهای محلول در آب موجود در ساقه می‌شوند (Dubois *et al.*, 1990)؛ نتایج تقریباً مشابهی در سایر مطالعه‌ها مشاهده می‌شوند (Mohammadi Bazargani *et al.*, 2011, Joudi *et al.*, 2012; Khoshro *et al.*, 2014; Sharbatkhari *et al.*, 2016). تنش خشکی پس از گل‌دهی سبب تسریع انتقال کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای به دانه و کم‌شدن زمان انتقال می‌شود (Xue *et al.*, 2008). نتایج آزمایش‌های Méndez و همکاران (۲۰۱۱) روی لاین‌های اصلاح‌شده جو برای تحمل به خشکی نشان دادند تنش خشکی سبب افزایش محتوای فروکتان در تمام لاین‌ها و گلوکز و فروکتوز در برخی لاین‌ها طی آغاز گل‌دهی می‌شود؛ این در حالیست که در مرحله بلوغ، محتوای تمام کربوهیدرات‌ها در شرایط تنش به‌شدت کاهش می‌یابد (Méndez *et al.*, 2011). بررسی ارقام حساس و متحمل گندم نشان داد در تنش خشکی،

۱۹۷۴ بر اساس نیاز گیاه انجام شد. طبق تعریف، آغاز گل‌دهی در گیاه جو زمانی است که سنبله‌ها هنوز به‌طور کامل از غلاف خارج نشده‌اند (Przulj and Momcilovic, 2001). در زمان آغاز مرحله گل‌دهی (زمانی که به‌طور متوسط ۵۰ درصد بوته‌ها به مرحله آغاز گل‌دهی رسیده‌اند)، تیمار تنش به‌شکل قطع آبیاری اعمال شد. به‌منظور آزمایش‌های فیزیولوژیک، نمونه‌برداری از برگ پرچم در زمان ۲۸ روز پس از اعمال تنش انجام شد. نمونه‌برداری به‌طور تصادفی از بین ساقه‌های اصلی برچسب‌گذاری‌شده با طول یکسان و بسته به آزمایش مدنظر در شش مرحله از آغاز گرده‌افشانی (زمان صفر گرده‌افشانی) تا ۲۸ روز پس از آن به فاصله ۷ روز (در زمان‌های صفر، ۷، ۱۴، ۲۱ و ۲۸ روز پس از گرده‌افشانی) و همچنین در زمان رسیدگی فیزیولوژیک برای اندازه‌گیری کربوهیدرات‌ها و در روزهای صفر، ۱۴، ۲۱ و ۲۸ پس از گل‌دهی از میانگره‌های ساقه (پدانکل، پناثیمیت و میانگره‌های پایینی) به‌طور جداگانه برای هر دو ژنوتیپ انجام شد. نمونه‌ها به‌مدت ۴۸ ساعت در آون ۸۰ درجه سانتی‌گراد خشک شدند.

**اندازه‌گیری قندها:** اندازه‌گیری قندهای محلول کل به روش فنل - سولفوریک اسید (Dubois et al., 1990) با کمی تغییرات انجام شد. به‌منظور تفکیک قندهای ساکارز، گلوکز و فروکتوز از دستگاه HPLC (Knauer, Germany) با دتکتور RI، فاز متحرک آب مقطر با اسیدیته ۲/۵، ستون EURO Kat H و شدت جریان ۰/۷ میلی‌لیتر بر دقیقه استفاده شد؛ به این منظور، مقدار ۱ میلی‌لیتر آب مقطر به هر کدام از فالكون‌های مرحله پیش که محلول

کل ساقه و روند تغییرات غلظت قندهای محلول (گلوکز، فروکتوز، ساکارز و فروکتان) میانگه پناثیمیت دو رقم جو زراعی طی شرایط تنش خشکی انتهای فصل پرداخته شد. در بررسی حاضر از یک رقم متحمل به خشکی جو به نام یوسف که عملکرد مناسبی طی شرایط خشکی انتهای فصل در مناطق معتدله کشور تولید می‌کند (Nikkhah et al., 2007) و یک رقم حساس بین‌المللی به خشکی (Joudi et al., 2012; Abedini et al., 2012) استفاده شد؛ این دو رقم از نظر زمان مراحل فنولوژی (گل‌دهی و خوشه‌دهی) کاملاً شباهت دارند، ولی پاسخ بسیار متفاوتی به خشکی از خود نشان می‌دهند. دو رقم یادشده بر اساس آزمایش‌های مقدماتی در مزرعه و نیز گلخانه و از بین ژنوتیپ‌های متعدد انتخاب شدند (Sarabadani Tafresh et al., 2013).

## مواد و روش‌ها

**کشت گیاه و اعمال تنش:** پژوهش حاضر در گلخانه تحقیقاتی پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی ایران به‌شکل آزمایش فاکتوریل در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار اجرا شد. تیمارهای آزمایشی در دو سطح شامل آبیاری (بدون تنش) و تنش خشکی (قطع آبیاری) و ارقام متحمل و حساس به خشکی جو (به‌ترتیب یوسف و موروکو) بودند. بذرهای رقم یوسف از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه بذر و نهال کرج و رقم موروکو از مؤسسه تحقیقات کشاورزی در مناطق خشک (ایکاردا) تهیه شد. آبیاری تا زمان آغاز گل‌دهی با کد ۶۱ زادوکس (Chang et al.,

دانه‌های پوک در سنبله با عنوان پوکی دانه ارزیابی شد. به‌منظور اندازه‌گیری عملکرد دانه، سنبله‌های ۱۵ گیاه جدا شدند و پس از ۷۲ ساعت قرار گرفتن در آون ۷۰ درجه سانتی‌گراد، مقدار عملکرد دانه با ترازوی دقیق وزن شد. شاخص برداشت با استفاده از داده‌های عملکرد دانه و ماده خشک به دست آمد.

**تجزیه و تحلیل‌های آماری:** تجزیه واریانس، همبستگی و مقایسه میانگین با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح احتمال خطای ۵ درصد با نرم‌افزارهای SAS، MSTATC و SPSS انجام و نمودارها با نرم‌افزار Excel رسم شدند.

### نتایج و بحث

عملکرد دانه، عملکرد زیستی و تعداد دانه رقم یوسف در هر دو شرایط آبیاری و تنش خشکی به‌طور معناداری بیشتر از رقم موروکو بود (جدول ۱). خشکی انتهایی فصل سبب کاهش عملکرد دانه (حدود ۵۰ درصد) و تعداد دانه (۴۱ درصد) در رقم موروکو شد، ولی تفاوت معناداری در زیست‌توده این رقم طی شرایط یادشده مشاهده نشد. تفاوتی از نظر عملکرد دانه و تعداد دانه طی شرایط تنش و آبیاری در رقم یوسف دیده نشد. تعداد دانه‌های پوک در شرایط تنش نسبت به آبیاری در رقم موروکو ۸۱ درصد افزایش یافت (جدول ۱). خشکی تأثیری در شاخص برداشت رقم موروکو نداشت و اگرچه افزایش جزئی در شاخص برداشت رقم یوسف طی شرایط تنش مشاهده شد، به نظر می‌رسد حفظ عملکرد دانه طی شرایط تنش در رقم یوسف با هزینه کاهش زیست‌توده و افزایش میزان انتقال مواد فتوسنتزی به دانه اتفاق افتاده است.

باقیمانده آنها تبخیر شده بود، اضافه شد و به‌مدت ۲۰ دقیقه روی شیکر قرار داده شدند و پس از عبور از فیلتر پلی‌تترافلورواتیلن ۰/۴۵ به ستون HPLC تزریق شدند. استانداردهای ساکارز، گلوکز و فروکتوز برای رسم منحنی استاندارد تهیه شدند و در نهایت، کربوهیدرات‌ها بر اساس محاسبه منحنی استاندارد، فاکتور رقت و وزن خشک نمونه بر حسب میلی‌گرم بر گرم ماده خشک گزارش شدند. اندازه‌گیری غلظت فروکتان‌ها (پلیمرهای فروکتوز) بر اساس روش هیدرولیز این قندها انجام شد؛ به این منظور، پس از اندازه‌گیری غلظت گلوکز، ساکارز و فروکتوز با استفاده از پرکلریک‌اسید، فروکتان‌ها و ساکارز به واحدهای سازنده‌شان تجزیه شدند. افزایش غلظت فروکتوز نشان‌دهنده غلظت فروکتان‌ها و ساکارز بود که در ادامه با کم کردن سهم ساکارز و فروکتوز اولیه موجود در نمونه‌ها، غلظت فروکتان‌ها به دست آمد.

**محاسبه انتقال مجدد:** وزن خشک میانگره‌های پدانکل، پالتیمیت و میانگره‌های زیرین محاسبه شد. میزان انتقال مجدد از تفاضل وزن هر میانگره در زمان حداکثر وزن آن و رسیدگی فیزیولوژیک محاسبه شد.

**محاسبه عملکرد:** به‌منظور اندازه‌گیری زیست‌توده (عملکرد زیستی)، تعداد ۱۵ نمونه از بخش هوایی گیاه در هر تکرار پس از خشک شدن به‌مدت ۷۲ ساعت در آون ۷۰ درجه سانتی‌گراد با ترازوی دقیق وزن و میانگین مقدار ماده خشک کل برای گیاهان در معرض تنش و گیاهان شاهد محاسبه شد. به‌منظور اندازه‌گیری پوکی دانه در هر تکرار، تعداد دانه‌های پرنشده در سه سنبله شمارش و میانگین تعداد

جدول ۱- مقایسه صفت‌های مرتبط با عملکرد (عملکرد دانه، عملکرد زیستی، تعداد دانه و پوکی دانه) دو رقم حساس و متحمل به خشکی جو (یوسف و موروکو) پس از قطع آبیاری در زمان گل‌دهی در مقایسه با آبیاری کامل

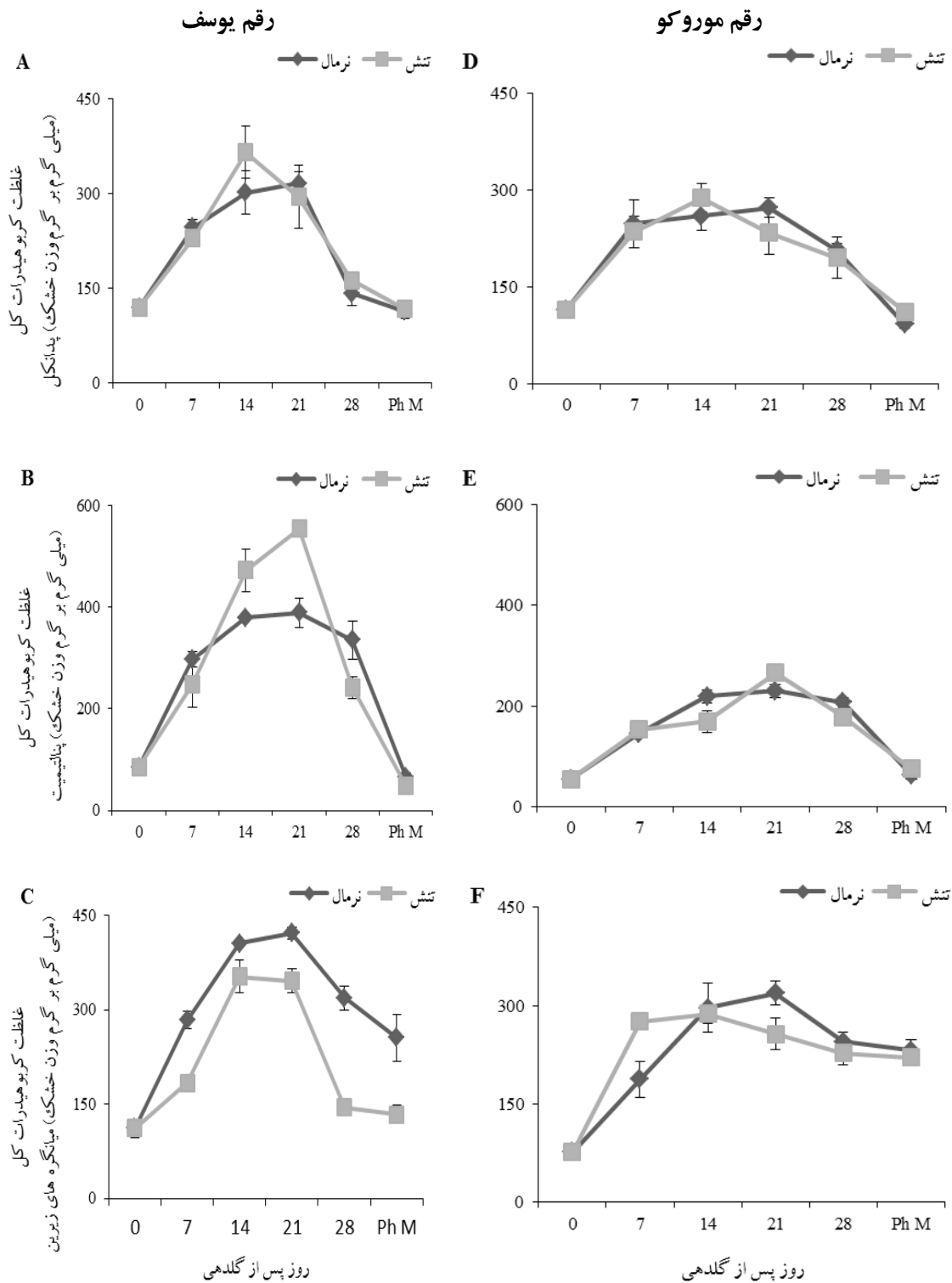
ژنوتیپ‌های جو	پوکی دانه در سنبله (تعداد)		دانه در بوته (تعداد)		عملکرد زیستی (گرم‌برم‌ترمیغ)		عملکرد دانه (گرم‌برم‌ترمیغ)	
	تنش خشکی	آبیاری کامل	تنش خشکی	آبیاری کامل	تنش خشکی	آبیاری کامل	تنش خشکی	آبیاری کامل
یوسف	۴/۳۳b	۵/۱۶b	۸۳/۸۹a	۸۳/۴۲a	۳۵۶۸a	۴۸۱۲/۱a	۶۲۰/۱a	۶۱۵/۳a
موروکو	۹a	۱/۶c	۲۱/۳۶b	۴۲/۴۶b	۱۱۹۹/۷c	۱۷۵۵/۱b	۱۴۲b	۲۷۴/۸b

مقادیر، میانگین سه تکرار هستند و میانگین‌های دارای حرف‌های مشابه، تفاوت معناداری در سطح آماری ۵ درصد در آزمون چنددامنه‌ای دانکن ندارند.

کاهش غلظت کربوهیدرات کل میانگرمه (2016). کاهش غلظت کربوهیدرات کل میانگرمه پدانکل در هر دو رقم یوسف و موروکو طی شرایط تنش خشکی زودتر از شرایط آبیاری آغاز شد (شکل ۱)؛ این موضوع با توجه به نزدیک بودن میانگرمه یادشده به مخزن (دانه)، نیاز بیشتر دانه به استفاده از ذخایر ساقه در زمان محدود شدن فتوسنتز گیاه (به علت تنش خشکی) را نشان می‌دهد. نتایج مشابهی در مطالعه ساقه دو رقم گندم به دست آمدند؛ به طوری که پیک افزایش غلظت کربوهیدرات کل ساقه طی شرایط تنش خشکی در انتهای فصل زودتر از شرایط آبیاری اتفاق افتاد (Zhang *et al.*, 2009).

به طور کلی در تمام مراحل نمونه‌برداری، محتوای کربوهیدرات کل تمام میانگرمه‌ها طی شرایط آبیاری در رقم متحمل یوسف (شکل ۱، A-C) بیشتر از رقم حساس موروکو (شکل ۱، D-F) بود؛ این نتایج با نتایج دیگر پژوهشگران مبنی بر بیشتر بودن محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب میانگرمه‌های گیاه متحمل نسبت به گیاه حساس در شرایط آبیاری و در تمام مراحل نمونه‌برداری مطابقت دارند (Gupta *et al.*, 2011; Khoshro *et al.*, 2014; Sharbatkhari *et al.*, 2016).

بررسی روند تغییرات غلظت قندهای محلول ساقه ارقام یوسف و موروکو نشان داد در هر دو شرایط تنش خشکی و آبیاری طی روزهای پس از گل‌دهی (مرحله پرشدن دانه)، غلظت کربوهیدرات کل برای تمام میانگرمه‌ها طی فاصله زمانی ۱۴ تا ۲۱ روز پس از گل‌دهی در هر دو رقم جو به حداکثر می‌رسد (شکل ۱) و پس از رسیدن به بیشترین مقدار، میزان کربوهیدرات کل تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک در هر دو شرایط آبیاری و تنش رطوبتی کاهش می‌یابد؛ یافته‌های مطالعه‌های دیگر نیز نتایج حاضر را تأیید می‌کنند (Goggin and Setter, 2004; Zhang *et al.*, 2009; Saeidi and Moradi, 2011; Khoshro *et al.*, 2014; Sharbatkhari *et al.*, 2016). میزان کاهش غلظت کربوهیدرات کل پس از رسیدن به بیشترین مقدار (به ویژه در شرایط تنش) در رقم یوسف شدیدتر و بیشتر از رقم موروکو بود؛ در همین راستا، Khoshro و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادند انتقال کربوهیدرات کل (میزان کاهش ذخایر کربوهیدراتی) در رقم متحمل تر گندم طی شرایط تنش خشکی (Khoshro *et al.*, 2014) سریع‌تر و زودتر از رقم دیگر انجام می‌شود و Sharbatkhari و همکاران (۲۰۱۶) نیز به نتایج مشابهی در زمینه تنش شوری رسیدند (Sharbatkhari *et al.*,



شکل ۱- روند تغییرات غلظت کربوهیدرات کل به تفکیک میانگره‌های پدانکل، پنانتیمیت و میانگره‌های زیرین در دو رقم جو یوسف (A-C) و موروکو (D-F) طی زمان‌های مختلف پس از گرده‌افشانی و مرحله رسیدگی فیزیولوژیک (Ph M) در شرایط آبیاری و تنش رطوبتی. مقادیر میانگین ۳ تکرار  $\pm$  انحراف معیار هستند.

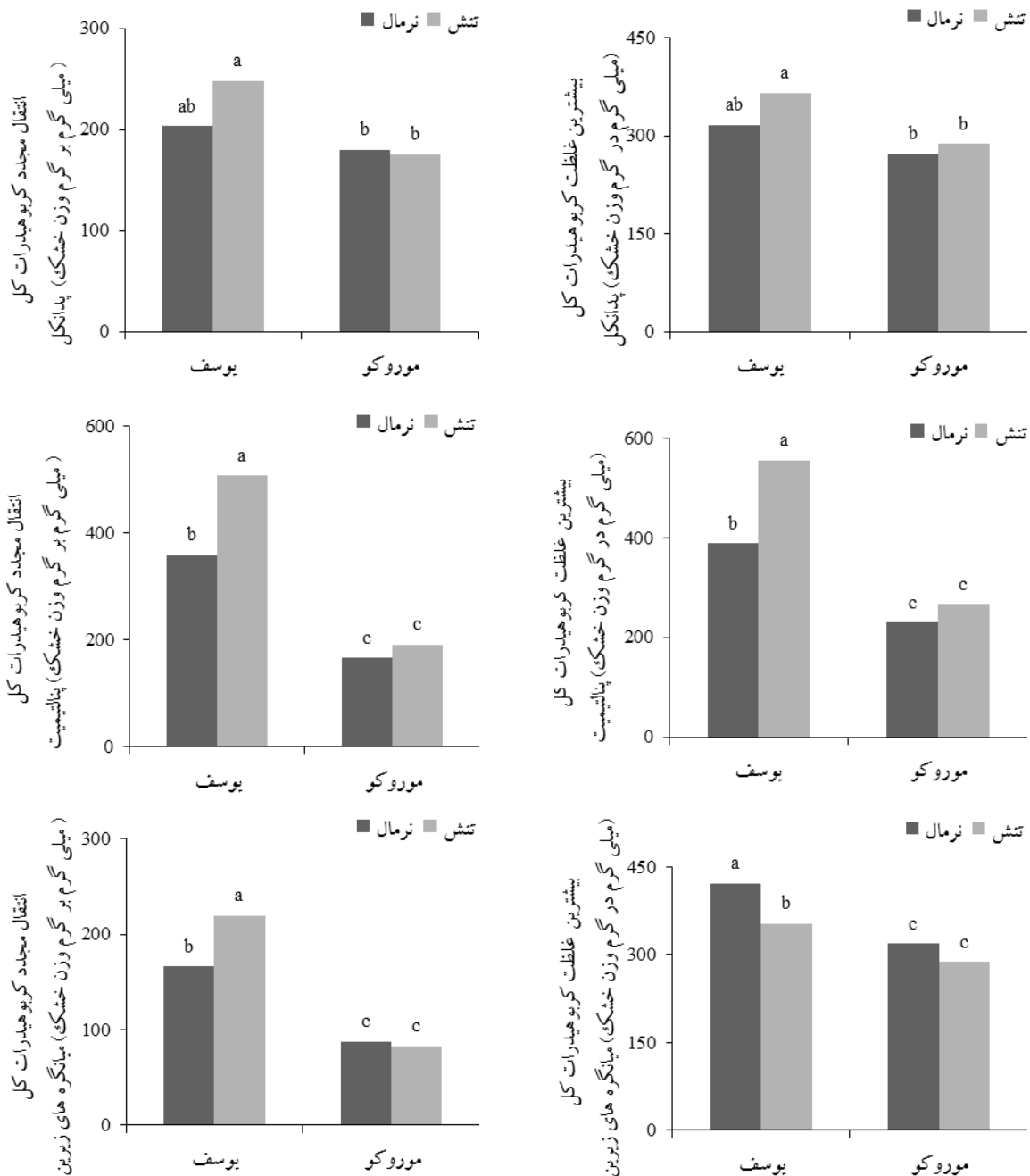


اگرچه بیشترین کربوهیدرات کل میانگره‌های زیرین در رقم یوسف طی شرایط تنش کاهش معناداری نشان داد (شکل ۲)، میزان انتقال مجدد آن در این شرایط بیشتر از شرایط آبیاری بود (شکل ۳)؛ با توجه به نمودار روند تغییرات کربوهیدرات کل میانگره‌های زیرین در شکل ۱، میزان کاهش بیشتر و شدیدتر کربوهیدرات کل میانگره‌های زیرین طی شرایط تنش در این رقم و انتقال بیشتر این ذخایر به دانه می‌تواند دلیل این امر باشد. یافته یادشده به این شکل توجه می‌شود که احتمالاً وجود فتوستز جاری و کافی بودن ذخایر کربوهیدرات دو میانگره بالایی در شرایط آبیاری سبب می‌شود نیاز گیاه به استفاده از ذخایر کربوهیدراتی میانگره‌های زیرین کمتر و انتقال این مواد به دانه کمتر شود؛ از این رو، کمترین غلظت کربوهیدرات کل میانگره‌های زیرین در شرایط آبیاری بیشتر از شرایط تنش خواهد بود (شکل ۱).

نتایج همبستگی صفت‌های مختلف در شرایط تنش نشان دادند عملکرد دانه همبستگی مثبت و نسبتاً مناسبی با غلظت کربوهیدرات کل میانگره‌های پنالتیمیت ( $r=0/8$ ) و میانگره‌های زیرین ( $r=0/81$ ) دارد؛ در حالی که بین عملکرد دانه و غلظت کربوهیدرات کل میانگره پدانکل همبستگی متوسطی ( $r=0/61$ ) دیده شد. نتایج مشابهی درباره همبستگی عملکرد دانه با انتقال مجدد کربوهیدرات کل میانگره‌های مختلف دیده شد؛ به طوری که مقدار همبستگی نسبتاً مشابهی بین عملکرد دانه و انتقال مجدد کربوهیدرات کل پدانکل ( $r=0/58$ )، پنالتیمیت ( $r=0/85$ ) و میانگره‌های زیرین ( $r=0/84$ ) وجود داشت.

مقایسه بیشترین غلظت کربوهیدرات کل (میزان تجمع کربوهیدرات پس از گل‌دهی) در شکل ۲ نشان می‌دهد رقم یوسف بیشترین غلظت کربوهیدرات کل بیشتری در تمام میانگره‌ها نسبت به رقم موروکو طی هر دو شرایط آبیاری و تنش رطوبتی دارد. در رقم یوسف، بیشترین غلظت کربوهیدرات کل میانگره پنالتیمیت در شرایط تنش خشکی افزایش یافت (شکل ۲). سایر پژوهشگران نیز نتایج مشابهی مبنی بر افزایش غلظت کربوهیدرات کل در ارقام گندم طی شرایط تنش را گزارش کرده‌اند (Goggin and Setter, 2004; Khoshro *et al.*, 2014; Sharbatkhari *et al.*, 2016)؛ این در حالیست که بیشترین میزان کربوهیدرات کل در تمام میانگره‌های رقم موروکو طی شرایط تنش تغییری نداشت (شکل ۲).

میزان انتقال مجدد کربوهیدرات کل در تمام میانگره‌ها طی هر دو شرایط آبیاری و تنش رطوبتی در رقم متحمل به خشکی یوسف به طور معناداری بیشتر از رقم موروکو بود (شکل ۳)؛ یافته‌های یادشده با نتایج سایر پژوهشگران مطابقت دارند (Gupta *et al.*, 2011; Khoshro *et al.*, 2014; Sharbatkhari *et al.*, 2016). تنش خشکی سبب افزایش مقدار انتقال مجدد کربوهیدرات کل در تمام میانگره‌های یوسف شد، ولی تأثیری بر میزان انتقال مجدد کربوهیدرات کل در هیچ‌یک از میانگره‌های رقم موروکو نداشت (شکل ۳). بیشترین درصد القای انتقال مجدد کربوهیدرات کل طی شرایط تنش در رقم یوسف به میانگره پنالتیمیت با ۳۰ درصد افزایش تعلق داشت؛ در حالی که درصد القا در میانگره‌های زیرین و پدانکل به ترتیب ۲۴ و ۱۸ درصد بود. نکته درخور توجه این است که



شکل ۳- انتقال مجدد کربوهیدرات کل به تفکیک میانگه‌ها (پدانکل، پنالتیمیت و میانگه‌های زیرین) در دو رقم جو طی شرایط آبیاری و تنش رطوبتی. مقادیر، میانگین  $\pm$  تکرار ۳، انحراف معیار هستند و حرف‌های غیرمشابه در هر نمودار، تفاوت معنادار با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح ۵ درصد را بیان می‌کنند.

شکل ۲- بیشترین غلظت کربوهیدرات کل به تفکیک میانگه‌ها (پدانکل، پنالتیمیت و میانگه‌های زیرین) در دو رقم جو پس از گرده‌افشانی طی شرایط آبیاری و تنش رطوبتی. مقادیر، میانگین  $\pm$  تکرار ۳، انحراف معیار هستند و حرف‌های غیرمشابه در هر نمودار، تفاوت معنادار با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح ۵ درصد را بیان می‌کنند.

غلظت، به شدت کاهش می‌یابند. روند تقریباً مشابهی در زمینهٔ غلظت این هگروزها در رقم موروکو مشاهده شد؛ با این تفاوت که بیشترین غلظت گلوکز ۲۱ روز پس از گل‌دهی به دست آمد. در زمینهٔ روند تغییرات غلظت فروکتوز در رقم موروکو دیده شد پس از کاهش غلظت طی ۲۱ روز پس از گل‌دهی، افزایش معناداری در هر دو شرایط آبیاری و تنش در مرحلهٔ بعدی (۲۸ روز پس از گل‌دهی) رخ می‌دهد (شکل ۴) که این افزایش می‌تواند ناشی از تجزیهٔ فروکتان و ساکارز در نتیجهٔ فعالیت آنزیم‌های مربوطه و انتقال‌یافتن فروکتوز حاصل از تجزیهٔ آنها به دانه (تا آن زمان) باشد؛ نتیجهٔ مشابهی نیز در زمینهٔ افزایش غلظت فروکتوز در مرحلهٔ پایانی (۳۰ روز پس از گرده افشانی) در ارقام گندم دیده شده است (Mohammadi et al., 2011). غلظت ساکارز رقم یوسف طی زمان نمونه‌گیری به تدریج زیاد شد و در شرایط تنش و آبیاری به ترتیب در مراحل ۷ و ۱۴ روز پس از گل‌دهی به بیشترین مقدار خود رسید (شکل ۴). همان‌طور که مشاهده می‌شود بیشترین مقدار ساکارز در شرایط تنش زودتر از شرایط آبیاری به دست می‌آید و دیگر پژوهشگران نیز این نتیجه را در گندم طی شرایط تنش گزارش کرده‌اند (Joudi et al., 2012; Khoshro et al., 2014). روند تغییرات ساکارز برای رقم موروکو در هر دو شرایط تنش و آبیاری مشابه بود؛ به طوری که غلظت ساکارز تا ۲۱ روز پس از گل‌دهی افزایش و پس از آن، کاهش یافت (شکل ۴). تجمع ساکارز در مراحل اولیهٔ پس از گل‌دهی در پنالتمیت نشان‌دهندهٔ بیشتر بودن عرضهٔ مواد فتوسنتزی

نتایج یادشده اهمیت ذخایر کربنی دو میانگه پنالتمیت و زیرین و پس از آن، پدانکل را در تغییرات وزنی دانه و در نتیجه، افزایش وزن دانه تأیید می‌کنند؛ همچنین نشان می‌دهند هر دو جزء غلظت کربوهیدرات کل و مقدار انتقال مجدد آن در میزان عملکرد دانه تأثیر دارند. یافته‌های یادشده با نتایج پژوهش Zhang و همکاران (۲۰۱۴) کمی تفاوت دارند؛ به طوری که آنها نشان دادند مقدار مطلق کربوهیدرات کل میانگه‌ها رابطه‌ای با وزن دانه در شرایط تنش ندارد و میزان و سرعت انتقال مجدد این ذخایر کربنی با میزان عملکرد دانه همبستگی مثبت دارد. طبق آزمایش‌های این پژوهشگران، میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقهٔ ارقام گندم نسبت به غلظت آنها اهمیت بیشتری در شکل‌گیری عملکرد دانه طی شرایط تنش دارد (Zhang et al., 2014).

باتوجه به اینکه در مقایسهٔ سه میانگه، بیشترین میزان کربوهیدرات کل و انتقال آن به دانه و همچنین بیشترین درصد القای انتقال مجدد کربوهیدرات کل طی شرایط تنش به میانگه پنالتمیت مربوط بود، این میانگه برای اندازه‌گیری غلظت اجزای کربوهیدرات (گلوکز، فروکتوز، ساکارز و فروکتان) استفاده شد.

بررسی روند تغییرات غلظت گلوکز، فروکتوز، ساکارز و فروکتان (شکل ۴) موجود در پنالتمیت ارقام بررسی‌شده طی مراحل مختلف پس از گرده‌افشانی در شرایط آبیاری و تنش رطوبتی نشان داد تغییرات غلظت فروکتوز و گلوکز در رقم یوسف روند مشابهی دارند و تا ۱۴ روز پس از گل‌دهی، افزایش و پس از رسیدن به بیشترین

تغییرات غلظت فروکتان در هر دو شرایط آبیاری و تنش در رقم موروکو مشابه با روند تغییرات ساکارز و گلوکز بود (رسیدن به بیشترین مقدار در ۲۱ روز پس از گل‌دهی). هم‌جهت بودن روند تغییرات غلظت این قندها نشان می‌دهد احتمالاً در این رقم، مقدار ساکارز وارد شده به ساقه و مقدار تجزیه شده آن از طریق آنزیم‌های مربوطه طی ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی بیشتر از نیاز موجود برای تولید فروکتان‌هاست و در نتیجه، غلظت این قندها نیز همانند فروکتان‌ها روند افزایشی دارد؛ برخی گزارش‌های اولیه این مطلب را تأیید می‌کنند (Bonnett and Incoll, 1992; Wardlaw and Willenbrink, 2000). کمتر بودن نیاز موجود برای تولید فروکتان نسبت به مقدار ساکارز ورودی احتمالاً به علت منتقل نشدن فروکتان تولیدی به دانه بر اثر تأخیر در فعالیت آنزیم‌های مربوطه (آنزیم‌های هیدرولیزکننده فروکتان یا آنزیم‌های تبدیل‌کننده فروکتوز به ساکارز برای انتقال بعدی آن به دانه یا آنزیم‌های انتقال‌دهنده ساکارز به دانه) و در نتیجه، تجمع بیشتر فروکتان در پنالتیمیت است. در مطالعه دیگری نشان داده شده است فروکتوز آزاد شده از هیدرولیز فروکتان در زمان انتقال مجدد برای صدور به سنبله نیازمند تبدیل شدن به ساکارز و بارگیری آن به آوند آبکشی است. آنزیم‌هایی مانند فروکتوکیناز، سوکروز فسفات سنتاز و سوکروز فسفات فسفاتاز در فرایند تبدیل فروکتوز به ساکارز که در سیتوپلاسم سلول انجام می‌شود، درگیر می‌شوند (Wardlaw and Willenbrink, 1994) و به نظر می‌رسد این واکنش‌ها هنگام انتقال مجدد در رقم موروکو به سرعت انجام نمی‌شوند.

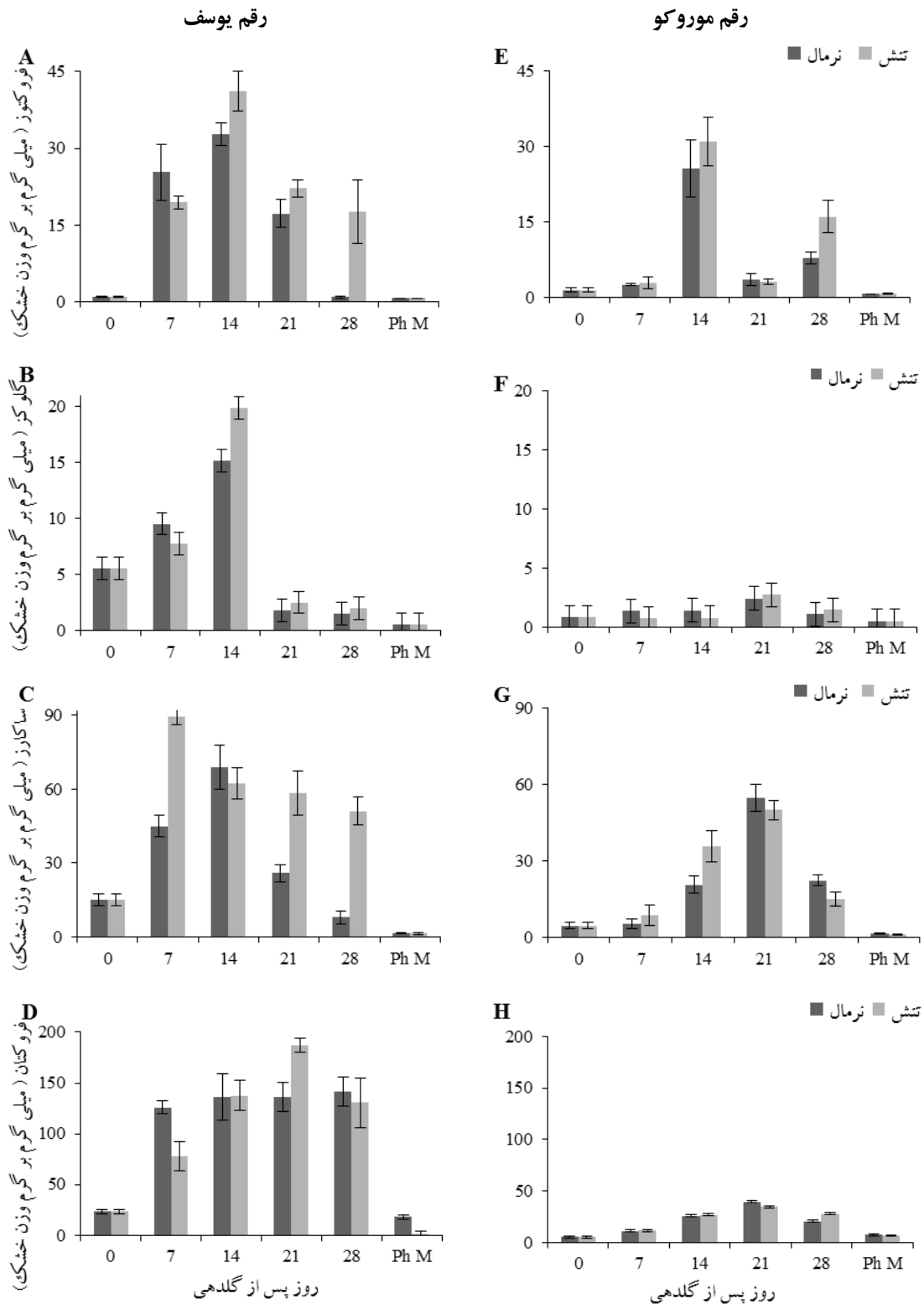
در مقایسه با تقاضا برای آنهاست. زمانی که غلظت ساکارز از حد مشخصی (حد آستانه که در گیاهان مختلف، گونه‌ها، ارقام و حتی بافت‌های مختلف یک گیاه متفاوت است) در واکنش سلول‌ها بیشتر شود، واکنش‌های زنجیره‌ای ساخت فروکتان در سلول‌ها تحریک می‌شوند و فروکتان تجمع می‌یابد (Nagaraj *et al.*, 2001). کاهش شدید ساکارز در فاصله زمانی ۱۴ تا ۲۸ روز پس از گل‌دهی در رقم یوسف (به ویژه در شرایط تنش) با تجمع فروکتان طی این مراحل هماهنگ است (شکل ۴). در رقم یوسف، بیشترین غلظت فروکتان طی شرایط تنش و آبیاری به ترتیب در مراحل ۲۱ و ۲۸ روز پس از گل‌دهی به دست آمد و همان‌طور که دیده می‌شود این بیشترین مقدار در شرایط تنش زودتر از شرایط آبیاری به دست می‌آید (شکل ۴). غلظت فروکتان پس از رسیدن به بیشترین مقدار خود به تدریج تا مرحله رسیدگی فیزیولوژیک کاهش یافت و کاهش غلظت فروکتان در شرایط تنش زودتر و شدیدتر و با شیب تندتری نسبت به شرایط آبیاری رخ داد (شکل ۴). نتایج حاضر با نتایج دیگر پژوهشگران در زمینه گندم طی شرایط تنش خشکی (Joudi *et al.*, 2012; Khoshro *et al.*, 2014) و شوری (Sharbatkhari *et al.*, 2016) مطابقت دارند.

مطابق شکل ۴، هم‌زمان با کاهش غلظت فروکتوز، گلوکز و ساکارز، غلظت فروکتان تا ۲۱ روز پس از گل‌دهی افزایش یافت. باتوجه به اینکه فروکتوز و گلوکز پیش‌ماده اصلی ساکارز هستند و فروکتوز و ساکارز پیش‌ماده اصلی فروکتان‌ها به شمار می‌آیند، کاهش غلظت فروکتوز، گلوکز و ساکارز با افزایش فروکتان‌ها توجیه می‌شود؛ اما روند

مقایسه با آبیاری افزایش یافت؛ درحالی که هیچ افزایش معناداری در میزان این قندها برای رقم موروکو طی تنش خشکی مشاهده نشد (شکل ۵). Méndez و همکاران (۲۰۱۱) در بررسی چهار لاین جو (اصلاح شده برای شرایط تنش خشکی) نشان دادند محتوای فروکتان ساقه تمام این لاین‌ها و محتوای هگزوزهای برخی از این لاین‌ها در شرایط تنش خشکی آخر فصل به میزان درخور توجهی افزایش می‌یابد (Méndez *et al.*, 2011)؛ همچنین Joudi و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند در رقم حساس، محتوای فروکتان طی شرایط تنش کاهش می‌یابد، ولی تفاوتی در رقم متحمل دیده نمی‌شود (Joudi *et al.*, 2012). بررسی متابولیسم فروکتان در سه رقم گندم و طی شرایط آبی و دیم نیز بیشتر بودن مقدار فروکتان در شرایط دیم نسبت به شرایط آبی را نشان داد (Goggin and Setter, 2004)؛ همچنین در شرایط تنش، میزان کربوهیدرات‌های محلول ساقه و به ویژه فروکتان در رقم متحمل افزایش چشمگیری داشت (Khoshro *et al.*, 2014; Sharbatkhari *et al.*, 2016)؛ در مقابل، Ehdai و همکاران (۲۰۰۶) بیان کردند تنش خشکی غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه را در تمام میانگره‌ها به استثنای پدانکل کاهش می‌دهد (Ehdai *et al.*, 2006). مطالعه‌های دیگر پژوهشگران نشان می‌دهند تغییرات غلظت قندها طی شرایط تنش بسته به رقم و حتی اندام‌های مختلف گیاه متفاوت است (Ehdai and Waines, 1996; Ma *et al.*, 2014).

نمودارهای شکل ۴ نشان می‌دهند غلظت گلوکز، ساکارز و فروکتان طی مرحله آغاز گل‌دهی در هر دو شرایط آبیاری و تنش در رقم یوسف بیشتر از رقم موروکو است؛ به طوری که غلظت این کربوهیدرات‌ها در رقم موروکو در آغاز گل‌دهی تقریباً صفر است و این مطلب نشان‌دهنده تجمع کربوهیدرات‌ها پیش از آغاز گل‌دهی در رقم متحمل یوسف است که علت آن احتمالاً توان زیاد این رقم در بیوستت و ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌هاست. رقم حساس موروکو هیچ‌گونه تجمع کربوهیدراتی به ویژه به شکل فروکتان که مهم‌ترین شکل ذخیره‌ای است، پیش از آغاز گل‌دهی نداشت. تجمع فروکتان پیش از گل‌دهی در رقم متحمل به خشکی در گندم نیز گزارش شده است (Joudi *et al.*, 2012)؛ در همین راستا، تنوع گسترده‌ای از نظر تجمع ذخایر پیش از گل‌دهی بین ۲۰ رقم جو دوردیفه مشاهده شده است؛ به طوری که تنها ۸ رقم از آنها دارای ذخایر پیش از گرده افشانی بوده‌اند (Przulj and Momcilovic, 2001).

بررسی بیشترین اجزای کربوهیدرات در پنالیمیت نشان داد میزان فروکتوز، گلوکز، ساکارز و فروکتان طی هر دو شرایط تنش و آبیاری در رقم یوسف بیشتر از رقم موروکو است؛ مطابق با این نتایج، پژوهشگران دیگر نیز نشان داده‌اند میزان تجمع فروکتان در میانگره ژنوتیپ متحمل‌تر در هر دو شرایط تنش و آبیاری بیشتر از ژنوتیپ حساس است (Joudi *et al.*, 2012). بیشترین میزان فروکتوز، گلوکز، ساکارز و فروکتان در رقم یوسف طی شرایط تنش در

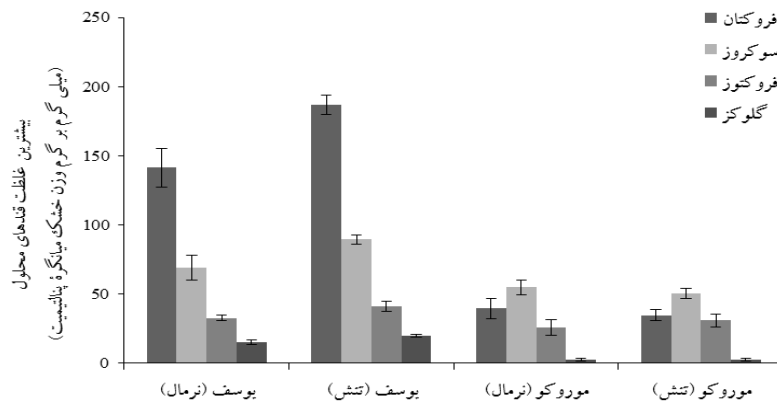


شکل ۴- روند تغییرات غلظت قندهای محلول (گلوکز، فروکتوز، ساکارز و فروکتان) میانگه پالتیمیت دو رقم جو یوسف (A-D) و موروکو (E-H) در زمان‌های مختلف پس از گرده‌افشانی و و مرحله رسیدگی فیزیولوژیک (Ph M) طی شرایط آبیاری و تنش رطوبتی. مقادیر میانگین ۳ تکرار  $\pm$  انحراف معیار است.

سلول‌های پنالتیمیت این رقم در برابر تنش خشکی نسبت به ژنوتیپ موروکو منجر می‌شود. در رقم یوسف، پنالتیمیت منبعی مناسب و دارای پتانسیل مناسب برای انتقال مجدد طی شرایط تنش خشکی است و بیشترین انتقال مواد ذخیره‌ای به دانه از این میانگه ساقه انجام می‌شود. فروکتان‌ها با نقش‌های یادشده یکی از مهم‌ترین شکل‌های ذخیره‌ای کربوهیدرات‌های محلول در آب به شمار می‌آیند که در مراحل انتهایی رشد و نمو دانه، سهم زیادی در حمایت کردن از پرشدن دانه دارند و به‌منظور رشد و پرشدن دانه، کاهش می‌یابند. نتایج پژوهش حاضر در بررسی نسبت اجزای کربوهیدرات‌های محلول ساقه نشان دادند فروکتان و ساکارز از مهم‌ترین شکل‌های ذخیره‌ای قندها در ساقه (پنالتیمت) هستند و نسبت فروکتان به ساکارز در رقم یوسف بیشتر است، ولی در رقم موروکو نسبت ساکارز به فروکتان بیشتر است؛ همچنین در هر دو رقم، هگزوزها نقش کم‌رنگ‌تری در ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌های محلول در ساقه دارند (شکل ۵). فروکتان مهم‌ترین شکل کربوهیدرات ذخیره‌ای در ساقه است (Gupta *et al.*, 2011; Khoshro *et al.*, 2014; Sharbatkhari *et al.*, 2016)؛ در همین زمینه، آزمایش Ruuska و همکاران (۲۰۰۶) تنوع نسبت فروکتان به ساکارز را در ارقام مختلف نشان داد؛ به‌طوری‌که اگرچه فروکتان همراه با ساکارز مهم‌ترین و هگزوزها کمترین جزء کربوهیدرات ذخیره‌ای ساقه در تمام ارقام بودند، نسبت فروکتان به ساکارز در برخی ارقام و نسبت ساکارز به فروکتان در برخی دیگر بیشتر بود که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد (Ruuska *et al.*, 2006).

نقش قندهای محلول گلوکز و فروکتوز، بیشتر تأمین سوبسترای (پیش ماده) لازم برای زنجیره تنفسی است. افزایش معنادار میزان این قندها در میانگه پنالتیمیت رقم یوسف طی تنش خشکی نشان داد این هگزوزها کمتر صرف زنجیره تنفسی (واقع در میتوکندری) و بیشتر ذخیره می‌شوند. به‌طور کلی، بخشی از مواد فتوسنتزی به‌طور موقت در ساقه‌ها ذخیره می‌شوند تا بتوانند به‌طور کارا در انتقال مجدد استفاده شوند؛ این مواد به‌شکل ساکارز وارد ساقه‌ها می‌شوند و به‌شکل ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان (عمدتاً به‌شکل ساکارز و فروکتان) در ساقه‌ها ذخیره می‌شوند (Blum *et al.*, 1994; Blum, 1998). در همین زمینه، Xue و همکاران (۲۰۰۸) گزارش کردند کاهش بیان آنزیم پیرووات‌دهیدروژناز در سطح RNA با افزایش ذخیره قندهای محلول ساقه همراه است؛ زیرا این آنزیم در تبدیل پیرووات به استیل‌کوآنزیم A در زنجیره تنفسی میتوکندری نقش دارد و در نتیجه کاهش بیان این آنزیم، هگزوزها کمتر به زنجیره تنفسی وارد می‌شوند و در مسیر ذخیره‌شدن پیش می‌روند (Yang *et al.*, 2004).

در زمینه فروکتان مشخص شده است قطعاً یکی از عوامل محافظت‌کننده سلول گیاهی در برابر تنش‌های غیرزنده است (Livingston *et al.*, 2009; Valluru and Van den Ende, 2008) و دارای قابلیت تثبیت غشا طی تنش خشکی از طریق قراردادن حداقل بخشی از پلی‌ساکارید در منطقه لیپیدی غشا است (Vereyken *et al.*, 2003)؛ از این رو، افزایش فروکتان در پنالتیمیت رقم یوسف طی تنش خشکی به پایداری و تحمل بیشتر



شکل ۵- مقایسه بیشترین غلظت قندهای محلول (گلوکز، فروکتوز، ساکارز و فروکتان) میانگره پنالتیمیت دو رقم جو در شرایط آبیاری و تنش رطوبتی. مقادیر میانگین ۳ تکرار  $\pm$  انحراف معیار هستند.

پس از گل‌دهی)، وزن دانه با آغاز انتقال ذخایر کربنی ساقه (پنالتیمیت) به دانه (کاهش غلظت فروکتان) (شکل ۴) با روند سریع تری به‌ویژه در رقم یوسف افزایش می‌یابد؛ به طوری که با رسیدن به بیشترین میزان انتقال فروکتان به دانه در زمان رسیدگی فیزیولوژیک (نزدیک شدن مقدار فروکتان ساقه به مقدار صفر در پنالتیمیت) (شکل ۴)، افزایش درخور توجهی در وزن دانه به وجود می‌آید (نتایج ارائه نشده‌اند)؛ در همین زمینه، Takahashi و همکاران (۲۰۰۱) نشان دادند الگوی تجمع کربوهیدرات از گل‌دهی تا بلوغ در بافت‌های مختلف گندم با مراحل مختلف پرشدن دانه متناظر است؛ به شکلی که غلظت فروکتان ساقه از یک هفته پس از گل‌دهی تا مرحله شیری دانه (مراحل ابتدایی پرشدن دانه) تجمع و سپس تا زمان بلوغ دانه (فازهای انتهایی) کاهش می‌یابد (Takahashi et al., 2001). نکته درخور توجه، همسوبودن روند رشد دانه در شرایط آبیاری و تنش در رقم یوسف (نتایج ارائه نشده‌اند) با افزایش میزان فروکتان و انتقال بیشتر آن در شرایط تنش است؛ باتوجه به

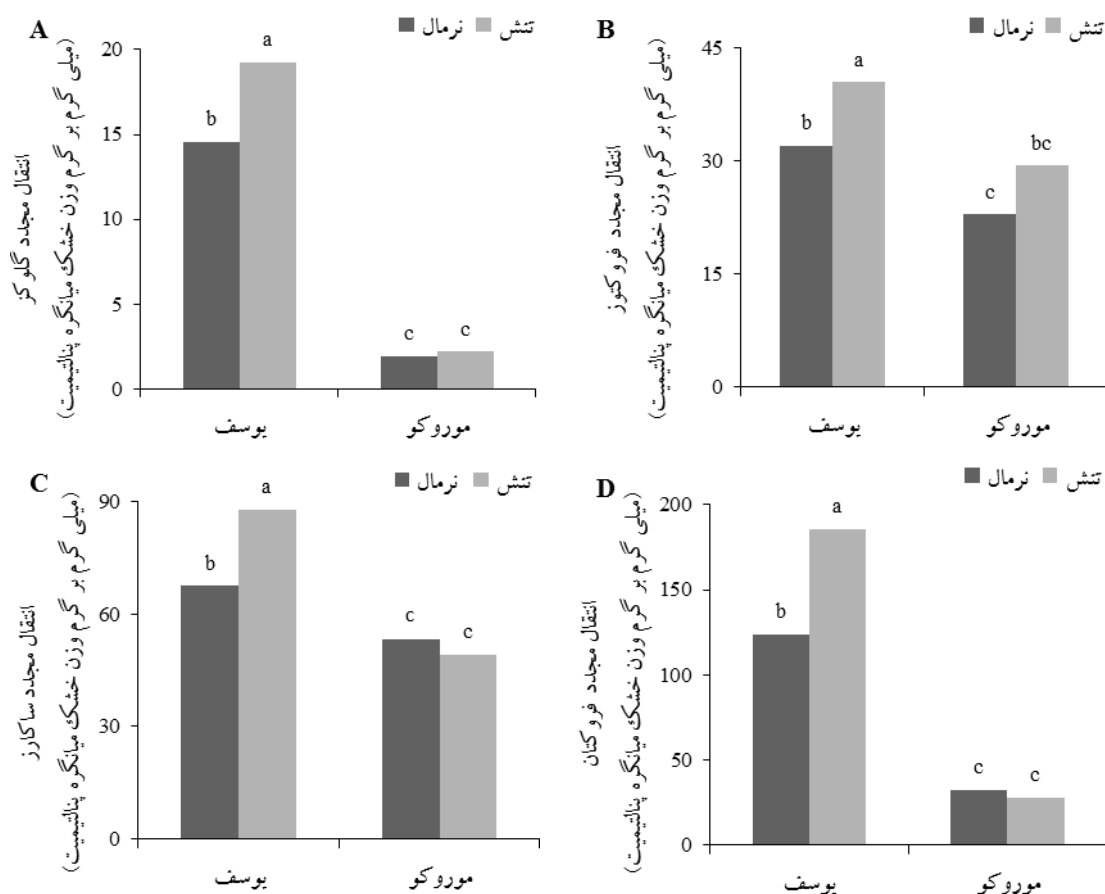
نتایج انتقال مجدد اجزای کربوهیدرات‌های محلول ساقه نشان دادند میزان کاهش (انتقال مجدد) تمام قندها (گلوکز، فروکتوز، ساکارز و فروکتان) در پنالتیمیت رقم یوسف طی هر دو شرایط آبیاری و تنش بیشتر از رقم موروکو است (شکل ۶)؛ چنین نتایجی در مطالعه‌های سایر پژوهشگران نیز مشاهده می‌شوند؛ به طوری که در بررسی آنها، میزان انتقال مجدد فروکتان از میانگره رقم متحمل در هر دو شرایط تنش و آبیاری بیشتر از رقم حساس است (Méndez et al., 2011; Sharbatkhari et al., 2016). در رقم یوسف، میزان انتقال مجدد تمام قندها در شرایط تنش خشکی افزایش معناداری داشت، ولی در رقم موروکو هیچ تفاوتی در شرایط تنش مشاهده نشد (شکل ۶).

در مقایسه روند رشد دانه با روند تغییرات اجزای کربوهیدرات‌های محلول ساقه مشاهده شد تا زمان ۲۱ روز پس از گل‌دهی (زمانی که وزن دانه به‌کندی افزایش می‌یابد؛ نتایج ارائه نشده‌اند)، غلظت فروکتان در ساقه رو به افزایش است (شکل ۴)؛ درحالی که در مرحله بعدی (زمان ۲۸ روز



کاهش فتوستتز در شرایط تنش از زمان ۲۸ روز پس از گل‌دهی در رقم موروکو، کاهش وزن دانه به‌وضوح مشاهده می‌شود؛ به‌طوری‌که در زمان رسیدگی فیزیولوژیک، مقدار عملکرد دانه در شرایط تنش به میزان زیادی کاهش می‌یابد؛ این نتایج نشان می‌دهند این رقم در شرایط محدودشدن اسیمیلات‌های فتوستتزی از منابع کربنی ساقه برای جبران استفاده نمی‌کند و دلیل این امر را می‌توان در میزان مشابه انتقال مجدد فروکتان این رقم طی شرایط تنش و آبیاری دانست (شکل ۶).

مطالب یادشده، به نظر می‌رسد رقم یوسف توانایی زیادی در ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کربن در شرایط تنش خشکی دارد؛ نتایج یادشده این فرضیه را قوت می‌بخشد که علت کاهش نیافتن میزان عملکرد دانه طی شرایط تنش در رقم یوسف باوجود کاهش میزان کلروفیل و به‌تبع آن، کاهش فتوستتز و اسیمیلات‌های جاری، احتمالاً القای زیاد انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ساقه در شرایط تنش و طی پرشدن دانه است؛ به‌طوری‌که می‌تواند جایگزین مناسبی برای اسیمیلات‌های جاری محدودشده باشد. این در حالیست که در نتیجهٔ



شکل ۶- انتقال مجدد قندهای محلول گلوکز (A)، فروکتوز (B)، ساکارز (C) و فروکتان (D) در میانگرم پانثیمیت دو رقم جو طی شرایط آبیاری و تنش رطوبتی. مقادیر، میانگین ۳ تکرار  $\pm$  انحراف معیار هستند و حرف‌های غیرمشابه در هر نمودار، تفاوت معنادار با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح ۵ درصد را بیان می‌کنند.

- Blum, A. (1998) Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica* 100: 77-83.
- Blum, A., Sinmena, J., Mayer, G. and Shpiler, L. (1994) Stem reserve mobilization supports wheat grain filling under heat stress. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 771-781.
- Bonnett, G. D. and Incoll, L. D. (1992) Effect on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain filling: Changes in accumulation and loss of mass from internodes. *Journal of Experimental Botany* 44: 75-82.
- Chang, T. T., Konzak, C. F. and Zadoks, J. C. (1974) A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 4: 415-421.
- Dubois, D., Winzeler, M. and Nösberger J. (1990) Fructan accumulation and sucrose: sucrose fructosyltransferase activity in stems of spring wheat genotypes. *Crop Science* 30(2): 315-319.
- Ehdaie, B. and Waines, J. G. (1996) Genetic variation for contribution of preanthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetics and Breeding (Italy)* 50: 47-56
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. and Waines, J. G. (2006) Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science* 46: 735-746.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A. and Waines, J. G. (2008) Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research* 106: 34-43.
- Goggin, D. E. and Setter T. L. (2004) Fructosyl transferase activity and fructan accumulation during development in wheat exposed to terminal drought. *Functional Plant Biology* 31: 11-21.

در تأیید مطالب یادشده، نتایج همبستگی طی شرایط تنش نشان دادند رابطه مثبت و معناداری بین عملکرد دانه با بیشترین غلظت فروکتان ( $r=0/90$ ) و انتقال مجدد فروکتان پنالتمیت ( $r=0/88$ ) وجود دارد و این خود اهمیت زیاد مقدار مطلق فروکتان و مقدار انتقال مجدد آن را در عملکرد دانه نشان می‌دهد.

به‌طورکلی، نتایج تجمع و انتقال مجدد قندهای محلول و فروکتان نشان می‌دهند رقم یوسف پتانسیل انتقال مجدد ذخایر ساقه بیشتری طی تنش خشکی در مقایسه با آبیاری نسبت به رقم موروکو دارد و از این رو، بیشتر از سازوکار انتقال مجدد ذخایر کربنی برای تحمل کم‌آبی و حفظ عملکرد در این شرایط بهره می‌گیرد؛ از این رو می‌توان نتیجه‌گیری کرد در زمان کمبود ذخایر فتوسنتزی، گیاهی موفق‌تر عمل می‌کند که در زمان مناسب و به میزان زیاد از سازوکارهای کارآمد مانند انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول در ساقه برای جبران این کمبود استفاده کند.

## Referenes

- Abedini, R., Shahbazi, M., Shobbar, Z. S. and Pishkanm Rad, R. (2012) Expression analysis of dehydrins gene family in barley tolerant and sensitive cultivars and wild genotype under drought conditions. *Iranian Journal of plant Biology* 4(11): 39-46 (in Persian).
- Abouzar, M., Shahbazi, M., Torabi, S., Nikkhah, H. R. and Nadafi, S. (2012) Post-anthesis changes in internodes dry matter, stem mobilization and their relation to the grain Yield of Barley (*Hordeum vulgare* L.). *Iranian Journal of Plant Physiology* 2(4): 553-557.

- Gonzalez, A., Martin, I. and Ayerbe, L. (1999) Barley yield in water-stress conditions: The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crops Research* 62: 23-34.
- Gupta, A. K., Kaur, K. and Kaur, N. (2011) Stem reserve mobilization and sink activity in wheat under drought conditions. *American Journal of Plant Sciences* 2: 70-77.
- Guo, P., Baum, M., Grando, S., Ceccarelli, S., Bai, G., Li, R., von Korff, M., Varshney, R. K., Graner, A. and Valkoun, J. (2009) Differentially expressed genes between drought-tolerant and drought-sensitive barley genotypes in response to drought stress during the reproductive stage. *Journal of Experimental Botany* 60: 3531-3544.
- Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A., Vergauwen, R., Mohammadi, H. and Van den Ende, W. (2012) Comparison of fructan dynamics in two wheat cultivars with different capacities of accumulation and remobilization under drought stress. *Physiologia Plantarum* 144: 1-12.
- Khoshro, H. H., Taleei, A., Bihanta, M. R., Shahbazi, M., Abbasi, A. and Ramezanpour, S. S. (2014) Expression analysis of the genes involved in accumulation and remobilization of assimilates in wheat stem under terminal drought stress. *Plant Growth Regulation* 74: 165-176.
- Kobata, T., Palta, J. A. and Turner, N. C. (1992) Rate of development of postanthesis water deficits and grainfilling of spring wheat. *Crop Science* 32: 1238-1242.
- Livingston, D. P., Hinch, D. K. and Heyer, A. G. (2009) Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences* 66: 2007-2023.
- Ma, J., Huang, G. B., Yang, D. L., and Chai, Q. (2014) Dry matter remobilization and compensatory effects in various internodes of spring wheat under water stress. *Crop Science* 54: 331-339.
- Mamnoei, E. and Seyed Sharifi, R. (2010) Study the effects of water deficit on chlorophyll fluorescence indices and the amount of proline in six barley genotypes and its relation with canopy temperature and yield. *Journal of plant Biology* 2(5): 51-62 (in Persian).
- Méndez, A. M., Castillo, D., Del Pozo, A., Matus, I. and Morcuende R. (2011) Differences in stem soluble carbohydrate contents among recombinant chromosome substitution lines (RCSLs) of Barley under drought in a Mediterranean-type environment. *Agronomy Research* 9 (Special Issue II): 433-438.
- Mohammadi Bazargani, M., Sarhadi, E., Shahnejat Bushehri, A. A., Matros, A., Mock, H. P., Naghavi, M. R., Hajihoseini, V., Mardi, M., Hajirezaei, M. R., Moradi, F., Ehdaie, B. and Hosseini Salekdeh, G. (2011) A proteomics view on the role of drought-induced senescence and oxidative stress defense in enhanced stem reserves remobilization in wheat. *Journal of Proteomics* 74(10): 1959-1973.
- Nagaraj, V. J., Riedl, R., Boller, T., Wiemken, A. and Meyer, A. D. (2001) Light and sugar regulation of the barley sucrose: fructan 6-fructosyltransferase promoter. *Journal of Plant Physiology* 158: 1601-1607.
- Nikkhah, H.R., Yousefi, A., Mahlouji, M., Arazmjou, M., Ravari, Z., AlHosseini, M. Pazhoumand, M.E. and Morovati Y. (2007) Selection of barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes for temperate zones of Iran using stability statistics. *Seed and Plant Improvement Journal* 23 (1): 1-12 (in Persian).
- Przulj, N. and Momcilovic, V. (2001) Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley I. Dry matter translocation. *European Journal of Agronomy* 15: 241-254.

- Ruuska, S. A., Rebetzke, G. J., van Herwaarden, A. F., Richards, R. A., Fettell, N. A., Tabe, L. and Jenkins, C. L. D. (2006) Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in Wheat. *Functional Plant Biology* 33: 799-809.
- Saeidi, M. and Moradi F. (2011) Effect of post-anthesis water stress on remobilization of soluble carbohydrates from peduncle and penultimate internodes to the developing grains of two bread wheat cultivars. *Iranian Journal of Crop Sciences* 13(3): 548-564 (in Persian).
- Sarabadani Tafresh, R., Shobbar, Z. S., Bihamta, M. R., Shahbazi, M., Naghavi, M. R., Karami, A., Dehghani Sanich, H. (2013) The effect of terminal drought stress on yield and physiological traits Barley cultivars. *Water Research in Agriculture* 27(4): 535-549 (in Persian).
- Sharbatkhari, M., Shobbar, Z., Galeshi, S. and Nakhoda, B. (2016) Wheat stem reserves and salinity tolerance: Molecular dissection of fructan biosynthesis and remobilization to grains. *Planta* 244(1): 191-202.
- Takahashi, T., Chevalier, P. M and Rupp, R. A. (2001) Storage and remobilization of soluble carbohydrates after heading in different plant parts of a winter wheat cultivar. *Plant Production Science* 4: 160-165.
- Valluru, R. and Van den Ende, W. (2008) Plant fructans in stress environments: Emerging concepts and future prospects. *Journal of Experimental Botany* 59: 2905-2916.
- Vereyken, I. J., Chupin, V., Islamov, A., Kuklin, A., Hinch, D. K and Kruijff, B. D. (2003) The effect of fructan on the phospholipid organization in the dry state. *Biophysical Journal* 85: 3058-3065.
- Wardlaw, I. F. and Willenbrink, J. (1994) Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 255-271.
- Wardlaw, I. F. and Willenbrink, J. (2000) Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. *New Phytologist* 148: 413-422.
- Xue, G. P., McIntyre, C. L., Jenkins, C. L., Glassop, D., van Herwaarden, A. F. and Shorter, R. (2008) Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology* 146: 441-454.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Liu, L. (2004) Activities of fructan- and sucrose- metabolizing enzymes in wheat stems subjected to water stress during grain filling. *Planta* 220: 331-343.
- Yukawa, T., Kobayashi, M. and Watanabe Y. (1995) Studies on fructan accumulation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Japanese Journal of Crop Science* 64: 801-806.
- Zhang, J., Dell, B., Conocono, E., Waters, I., Setter, T. and Appels, R. (2009) Water deficits in wheat: fructan exohydrolase (*1-FEH*) mRNA expression and relationship to soluble carbohydrate concentrations in two varieties. *New Phytologist* 181: 843-850.
- Zhang, B., Li, W., Chang, X., Li, R. and Jing, R. (2014) Effects of favorable alleles for water-soluble carbohydrates at grain filling on grain weight under drought and heat stresses in wheat. *PLoS ONE* 9(7): e102917.
- Zhang, J., Xu, Y., Chen, W., Dell, B., Vergauwen, R., Biddulph, B., Khan, N., Luo, H., Appels, R. and Van den Ende, W. (2015) A wheat *1-FEH w3* variant underlies enzyme activity for stem WSC remobilization to grain under drought. *New Phytologist* 205: 293-305.

