

مطالعه ضرایب مسیر عملکرد دانه و اجزای عملکرد در گندم دوروم تحت شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی

مریم گل آبادی^{۱*}، احمد ارزانی^۲ و سید علی محمد میرمحمدی میبدی^۲

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۰/۱۱/۲۳؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۱/۲/۲۶)

چکیده

هدف از این مطالعه، تشریح روابط بین اجزای عملکرد دانه با عملکرد گندم در شرایط محیطی تنش و بدون تنش رطوبتی و شناسایی مؤثرترین اجزای عملکرد و مراحل تکوین آنها در ایجاد اثر متقابل با محیط بود. نسل‌های F_3 و F_4 حاصل از تلاقی ژنوتیپ‌های گندم Oste-Gata (متحمل) و Massara-1 (حساس) به تنش در دو سال زراعی ۱۳۸۴ و ۱۳۸۵ در محل مزرعه تحقیقاتی دانشگاه صنعتی اصفهان استفاده شدند. تجزیه همبستگی عملکرد دانه و اجزای آن نشان داد که عملکرد دانه با وزن دانه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در مترمربع در هر دو شرایط رطوبتی، همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت. نتایج تجزیه ضرایب مسیر تای نشان داد که در شرایط تنش رطوبتی، وزن دانه در سنبله و در شرایط بدون تنش رطوبتی تعداد سنبله در مترمربع بیشترین اثر مستقیم را بر عملکرد دانه در هر دو نسل داشتند. بررسی اجزای ژنوتیپی حاکی از آن بود که در شرایط تنش رطوبتی، وزن دانه در سنبله و تعداد دانه در سنبله و در شرایط بدون تنش، تعداد سنبله در مترمربع بیشترین نقش را در بیان اثر متقابل ژنوتیپ در محیط و در طی مراحل تکوینی خود (پرشدن دانه، تلقیح و گرده افشانی) داشته‌اند. تجزیه اجزای محیطی نشان داد که بیشترین حساسیت محیطی در مرحله پرشدن دانه مشاهده گردید. تفاوت زیاد موجود بین مراحل ابتدایی و انتهایی رشد به حساسیت محیطی زیاد گندم در مراحل پرشدن دانه و تلقیح گل و به وقوع تنش خشکی در مرحله زایشی مربوط می‌شود. بنابراین روند تغییرات عملکرد دانه در شرایط محیطی تنش رطوبتی تحت تأثیر وزن دانه در سنبله قرار داشته و مرحله تکوین این جزء بیشترین اثر متقابل را با محیط نشان داد.

واژه‌های کلیدی: ضرایب مسیر تای، حساسیت محیطی، تلاقی ژنوتیپ‌ها

۱. گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد خوراسگان (اصفهان).

۲. گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان

*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: m.golabadi@khuisf.ac.ir

مقدمه

عملکرد دانه در غلات دانه‌ریز ناشی از آثار تجمعی اجزای تشکیل‌دهنده آن یعنی تعداد پنجه‌های بارور، تعداد دانه در سنبله و وزن دانه در سنبله می‌باشد. تعیین همبستگی بین صفات مختلف، به‌ویژه عملکرد دانه و اجزای عملکرد، و تعیین روابط علت و معلولی آنها، این فرصت را فراهم می‌کند که مناسب‌ترین ترکیب از اجزایی که منتهی به عملکرد بیشتر می‌شود انتخاب گردد. در این گونه مطالعات، انتخاب براساس همبستگی‌های ساده به تنهایی نمی‌تواند نتایج مطلوبی داشته باشد. زیرا هر چند بین عملکرد و تعدادی از اجزای آن رابطه مثبتی وجود دارد، اما گاهی وجود همبستگی‌های منفی بین بعضی از اجزای عملکرد باعث می‌شود که توجه به همه اجزا به‌طور هم‌زمان به‌عنوان عاملی در افزایش عملکرد غلات سودمند نباشد. بنابراین ضروری است که به‌طور هم‌زمان اثر اجزای عملکرد بر عملکرد دانه مورد توجه واقع شود که در این راستا تجزیه همبستگی علت از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (۸).

عملکرد دانه با تشکیل مقصد فیزیولوژیک جهت ذخیره‌سازی مواد غذایی پرورده و سپس پرشدن آن از طریق یک منبع که ظرفیت فتوسنتزی گیاه است، ایجاد می‌شود. به‌عبارت دیگر، محل تولید مواد فتوسنتزی مانند برگ را در گیاه منبع و محل ذخیره مواد ساخته شده، مانند دانه و اندام‌های در حال رشد، را مقصد فیزیولوژیک گویند. تنش خشکی از طریق تخریب منبع و مقصد فیزیولوژیک (با توجه به زمان تنش، شدت تنش و مرحله فنولوژیک گیاه) بر عملکرد دانه تأثیر می‌گذارد. در شرایط تنش خشکی، تعداد و اندازه مقصد فیزیولوژیک کاهش می‌یابد و متعاقب آن از بین رفتن پنجه‌ها، ریزش گل‌ها، نابودی دانه‌های گرده و سقط تخمک مشاهده می‌گردد (۳). از آنجایی که بعضی از اجزای عملکرد مانند وزن دانه و تعداد دانه در سنبله در ارتباط با یکدیگر بوده و همبستگی دارند، نقش جبرانی اجزای عملکرد مکانیسمی بسیار مهم برای بهبود عملکرد در شرایط تنش و پس از تنش می‌باشد.

براساس برخی گزارش‌ها در گندم، افزایش وزن دانه در شرایط تنش خشکی به‌علت کاهش تعداد دانه در سنبله و یا افزایش تعداد دانه در سنبله پس از کاهش تعداد سنبله در بوته مشاهده شده است (۳). در مطالعه آستین (۱) نشان داده شد که کاهش تعداد دانه به‌دنبال اعمال تنش خشکی موجب افزایش وزن دانه برای جبران کاهش عملکرد می‌گردد.

در صورت وقوع تنش خشکی، تعداد دانه در سنبله در مراحل به ساقه رفتن و گرده‌افشانی و پس از آن کاهش می‌یابد (۲۱). فیشر و کان (۱۰) معتقدند که تنش خشکی در مرحله گرده‌افشانی منجر به کاهش تعداد دانه در مترمربع می‌گردد که این کاهش به مراتب بیشتر از وزن دانه می‌باشد. گوتری و همکاران (۱۲) گزارش نمودند که آثار تنش رطوبتی بر اجزای عملکرد بیشترین نمود را در وزن دانه گندم داشته است. آنها سه شرایط رطوبتی نرمال، تنش متوسط و تنش شدید را مورد آزمایش قرار داده و اظهار داشتند که وزن دانه در تنش متوسط کاهشی نداشت، اما در تنش شدید ۱۸٪ افت نشان داد. ارقام مورد مطالعه از نظر وزن دانه تفاوت معنی‌داری نداشتند، اما تعداد دانه در سنبله تفاوت معنی‌داری نشان داد. لذا تنش رطوبتی از طریق کاهش وزن دانه موجب کاهش عملکرد دانه می‌گردد. اما اثر متفاوت تنش رطوبتی بر ارقام می‌تواند به‌علت کاهش تعداد دانه در سنبله باشد. سیمن و همکاران (۲۲) اظهار داشته‌اند که تعداد دانه در سنبله و وزن دانه دارای آثار معنی‌دار و مثبتی بر عملکرد دانه گندم دوروم در شرایط تنش رطوبتی و عدم تنش رطوبتی هستند.

تعداد سنبله در واحد سطح که یکی دیگر از اجزای عملکرد دانه می‌باشد نیز متأثر از تنش رطوبتی بوده، به‌طوری‌که در مطالعه‌ای روی گندم مشخص گردید که در اثر تنش خشکی، صفات تعداد پنجه و تعداد دانه در سنبله به ترتیب ۴۱ و ۲۰ درصد کاهش یافتند و در نهایت منجر به کاهش ۴۴ درصدی عملکرد دانه گردیدند (۵). جونز و کربی (۱۳) ضمن مطالعه در رابطه با رفتار پنجه‌زنی در گندم و جو گزارش نموده‌اند که در شرایط آبیاری کامل، حداکثر عملکرد از ژنوتیپ‌های واجد

در نمودار علیت (شکل ۱)، a_1 تا a_6 ضرایب مسیر، R_1 تا R_3 منابع محیطی مستقل از هم و u_1 تا u_3 ضرایب مسیر از منابع محیطی به اجزای عملکرد هستند. دیگر اجزای تجزیه علیت شامل V'_1 تا V'_3 است که ضرایب مسیر از R_1 ، R_2 و R_3 به W می‌باشند (۲۴).

سه جزء ژنوتیپی نشان‌دهنده کارایی ژنوتیپ برای استفاده از اجزای محیطی در طول دوره رشد و برای تشکیل عملکرد می‌باشند. هر یک از اجزای محیطی بیانگر اهمیت نسبی آن عامل محیطی بر جزء عملکرد مربوطه است که در هر محیط ثابت است و هر اندازه قدر مطلق r برای صفتی بیشتر باشد یعنی آن صفت بیشتر تحت تأثیر محیط قرار گرفته و پایداری کمتری دارد (۲۴). این تجزیه روش مناسبی جهت تعیین حساس‌ترین مرحله رشدی به عوامل محیطی از جمله تنش‌های محیطی است. هم‌چنین می‌توان مشخص کرد که در شرایط محیطی مختلف کدام جزء عملکرد، بیشترین تأثیر ژنوتیپی را بر عملکرد دانه دارد (۲۵). هدف از این مطالعه، بررسی ضرایب همبستگی بین عملکرد دانه و اجزای آن، توجه به اهمیت اجزای مختلف عملکرد در شرایط محیطی تنش و عدم تنش رطوبتی، مطالعه اثر مستقیم صفات بر عملکرد دانه، بررسی اجزای ژنوتیپی و محیطی اثرهای متقابل ژنوتیپ و محیط در شرایط محیطی مختلف و تعیین حساسیت محیطی گیاه در مراحل مختلف رشد می‌باشد.

مواد و روش‌ها

در این مطالعه، از تلاقی ژنوتیپ متحمل به خشکی Oste-Gata و حساس به خشکی Massara-1 گندم دوروم استفاده شد. این دو ژنوتیپ به ترتیب از مراکز تحقیقات بین‌المللی سیمیت و ایکاردا تحت همین عناوین دریافت شده بودند. ارقام مورد مطالعه در طی آزمایش ارزیابی ۴۵۰ ژنوتیپ گندم دوروم در سال‌های ۱۳۷۷ و ۱۳۷۸ در چهار منطقه مختلف مرکزی و غربی ایران گزینش شدند (۲). پس از تلاقی و تهیه بذرها F_1 و F_2 توسط نویسندگان این مقاله و در سال‌های ۱۳۸۱ و ۱۳۸۲،

پنجه‌های زیاد حاصل شده و با ایجاد محدودیت آبیاری، ژنوتیپ‌های با پنجه‌های کمتر بیشترین عملکرد را دارند. ریچاردز و همکاران (۲۰) در مروری بر صفات مؤثر در افزایش عملکرد گندم در شرایط خشکی، خاطر نشان ساختند که گیاهان با تعداد پنجه کمتر قادر به افزایش جذب آب بیشتر از طریق رشد ریشه می‌باشند. به طوری که مواد تثبیت شده‌ای که برای رشد پنجه‌های اضافی مورد استفاده قرار می‌گیرند، صرف رشد ریشه می‌شوند. از طرف دیگر نشیت و جراح (۱۸) با بررسی واکنش ارقام گندم دوروم در شرایط محدودیت رطوبت نشان دادند که تحمل به خشکی ارتباط مستقیم با تعداد پنجه‌های بارور در بوته داشته و همبستگی زیاد و معنی‌داری بین عملکرد دانه و تعداد پنجه در این شرایط وجود دارد.

با توجه به این‌که اجزای عملکرد در طی مراحل مختلف رشد گیاه تکوین می‌یابند، لذا عوامل محیطی اثر متفاوتی بر آنها می‌گذارند. تای (۲۴) با توجه به توالی رشد و نمو اجزای عملکرد، تجزیه علیت اثر متقابل ژنوتیپ \times محیط را ارائه داد. در این مدل فرض بر این است که اثر محیط به‌طور فرضی به بخش‌های مستقلی تجزیه می‌شود که در طی نمو گیاه و در توالی زمانی تکوین اجزای عملکرد، آن جزء را تحت تأثیر قرار می‌دهند. به عبارت دیگر، محیط با ظهور هر یک از اجزای عملکرد در زمان خاص مربوط به هر جزء و متوالیاً، به‌طور مجزا بر آن جزء اثر خواهد داشت. در این مدل، سه جزء ژنوتیپی (V_1, V_2, V_3)، سه جزء محیطی (I_1, I_2, I_3) و خطا به همراه میانگین ژنوتیپ، عملکرد ژنوتیپ را مشخص می‌کنند. اجزای ژنوتیپی مربوط به تعداد سنبله در مترمربع (X)، تعداد دانه در سنبله (Y) و وزن دانه در سنبله (Z) و اجزای محیطی مربوط به مراحل پنجه‌زنی، تلقیح، گرده‌افشانی و پرشدن دانه بوده و جزء خطا نیز معمولاً در محاسبات وارد نمی‌شود. با توجه به رابطه $W=XYZ$ که در آن W عملکرد دانه، Z وزن دانه در سنبله، Y تعداد دانه در سنبله و X تعداد سنبله در مترمربع است، و با در نظر گرفتن سه منبع محیطی که به‌طور مستقل بر اجزای عملکرد اثر می‌گذارند، می‌توان نمودار علیت را بیان کرد.

بذرهای هر بوته F_2 به طور جداگانه برداشت و به عنوان بذرهای حاصل از تک بوته F_2 مورد استفاده قرار گرفتند. سپس بذرهای فامیل‌های F_2 و F_3 (۱۵۱ فامیل) به همراه والدین طی دو سال زراعی ۱۳۸۴ و ۱۳۸۵ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه صنعتی اصفهان واقع در منطقه لورک نجف‌آباد ($32^{\circ} 32'$ عرض شمالی و $51^{\circ} 23'$ طول شرقی، با ارتفاع 1630 متر از سطح دریا) کشت شدند. طبق طبقه‌بندی کوپن، منطقه آزمایش دارای اقلیم خشک، بسیار گرم با تابستان‌های گرم و خشک است. خاک مزرعه از گروه تیپیک هاپل آرجیدز و دارای بافت لوم رسی با جرم مخصوص ظاهری $1/4$ گرم بر سانتی‌مترمکعب و $pH = 7/6$ می‌باشد. میانگین بارندگی و دمای سالانه منطقه به ترتیب 140 میلی‌متر و $14/5$ درجه سلسیوس است.

از دو طرح آزمایشی مجزا به صورت طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار برای هر کدام از دو تیمار آبیاری بدون تنش و تنش رطوبتی استفاده شد. به منظور اعمال تنش خشکی انتهای فصل، هر دو تیمار تا قبل از گل‌دهی به طور یکسان آبیاری گردیدند. با شروع گل‌دهی، آبیاری طرح با تیمار تنش قطع گردید و آبیاری براساس میزان تبخیر تجمعی از تشت تبخیر کلاس A به میزان 140 میلی‌متر صورت گرفت. در تیمار عدم تنش (آبیاری کامل)، آبیاری هر ۸ روز یکبار (براساس 75 میلی‌متر تبخیر از تشت تبخیر کلاس A) تا انتهای فصل رشد ادامه یافت. هم‌چنین مقدار پتانسیل آب در خاک در شرایط نرمال $0/5-$ و در شرایط تنش رطوبتی $1/2-$ مگا پاسکال برآورد گردید که در تعیین زمان آبیاری مد نظر قرار گرفت. آبیاری تیمار تحت تنش با استفاده از پارشال فلوم و محاسبه مقدار آب لازم برای آبیاری و زمان ورود آب در هر کرت بر مبنای رساندن رطوبت خاک تا عمق توسعه ریشه به حد ظرفیت زراعی محاسبه شد. مقدار آب لازم برای هر کرت در زمان آبیاری (V_w) و مدت زمان انجام آبیاری (براساس فرمول Q) طبق روابط زیر محاسبه شدند:

$$V_w = (FC - W) \times BD \times A \times D \quad [1]$$

$$Q = 0/00372 \times H^{2/63} \quad [2]$$

که V_w حجم آب مصرفی (مترمکعب)، FC درصد وزنی رطوبت خاک در ظرفیت زراعی، W درصد وزنی رطوبت نمونه خاک، BD وزن مخصوص ظاهری خاک (گرم بر سانتی‌مترمکعب)، A مساحت کرت (مترمربع)، D عمق توسعه ریشه (متر)، Q دبی آب ورودی (لیتر بر ثانیه) و H ارتفاع آب در پارشال فلوم (سانتی‌متر) است. متوسط دما و بارندگی در زمان اعمال تنش رطوبتی در سال ۱۳۸۴ برابر $18/2$ درجه سلسیوس و 22 میلی‌متر و در سال ۱۳۸۵ برابر 20 درجه سلسیوس و $5/8$ میلی‌متر بود. تعداد دانه در سنبله و وزن دانه در سنبله در 10 سنبله به صورت تصادفی در هر فامیل برحسب گرم، تعداد سنبله در مترمربع برحسب تعداد کل سنبله‌های موجود در یک متر طولی هر فامیل و سپس تبدیل به واحد مترمربع و عملکرد دانه در واحد سطح برحسب گرم در مترمربع محاسبه شد. جهت اجرای تجزیه و تحلیل‌های آماری از نرم‌افزارهای SAS و Path 2 استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس مرکب در شرایط محیطی متفاوت و دو سال زراعی حاکی از وجود اثرهای متقابل محیط و ژنوتیپ برای عملکرد دانه بود که لزوم بررسی عوامل مؤثر در این اثرهای متقابل را تأیید می‌نمود.

ضرایب همبستگی

بررسی ضرایب همبستگی ساده بین عملکرد دانه و اجزای عملکرد و بین اجزای عملکرد دانه در دو محیط بدون تنش و تنش رطوبتی و برای دو نسل F_3 و F_4 نشان داد که همبستگی عملکرد دانه با سه جزء عملکرد دانه در شرایط محیطی متفاوت و دو نسل مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۱). در شرایط تنش رطوبتی و در طی دو نسل، بیشترین ضریب همبستگی بین وزن دانه در سنبله و عملکرد دانه وجود داشت که بسیار معنی‌دار بود. ضریب همبستگی بین تعداد دانه در سنبله و عملکرد دانه در مرتبه بعدی قرار گرفت. در شرایط عدم تنش رطوبتی،

جدول ۱. ضرایب همبستگی عملکرد دانه و اجزای عملکرد در لاین‌های نسل F_3 و F_4 تحت شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی

صفت	عملکرد دانه	وزن دانه در سنبله	تعداد دانه در سنبله	تعداد سنبله در مترمربع
عملکرد دانه	۱	۰/۵۱	۰/۳۴	۰/۲۹
وزن دانه در سنبله	۰/۵۷	۱	۰/۱۷	۰/۱۸
تعداد دانه در سنبله	۰/۳۵	۰/۷۵	۱	۰/۱۹
تعداد سنبله در مترمربع	۰/۳۲	۰/۱۷	۰/۲۹	۱
	۰/۴۸	۰/۵۴	۰/۴۶	۱

اعداد بالای هر خانه مختص شرایط تنش و اعداد پایین هر خانه مختص شرایط نرمال است. اعداد بالای قطر نشان‌دهنده همبستگی ژنتیکی در نسل F_4 و اعداد پایین قطر مربوط به همبستگی ژنتیکی در نسل F_3 است. مقادیر همبستگی بیشتر از ۰/۱۶ و ۰/۲۳ به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪ است.

گندم در هر دو شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی اشاره داشتند.

اجزای ژنوتیپی و محیطی اثر متقابل ژنوتیپ و محیط (الف) ضرایب مسیر

نتایج تجزیه مسیر تای به منظور تعیین سهم اجزای عملکرد دانه در اثرهای متقابل ژنوتیپ و محیط در جداول ۲ و ۳ آورده شده‌اند. نتایج تجزیه مسیر برای عملکرد و اجزای عملکرد در محیط‌های مختلف و نسل‌های F_3 و F_4 برای بعضی از اجزا کاملاً مشابه و برای بعضی دیگر تا حدودی متفاوت بود. به‌طورکلی، دیده شد که بیشترین اثر مربوط به اثر مستقیم تعداد دانه در سنبله با وزن دانه در سنبله (a_6) بود و کمترین اثر مستقیم در تعداد سنبله در مترمربع با وزن دانه در سنبله دیده شد که در همه محیط‌ها و نسل‌ها صادق بود. اثر مستقیم اجزای عملکرد دانه بر عملکرد ($a_6-a_5-a_4$) در شرایط مختلف محیطی - نسلی متفاوت بود. به‌طوری‌که در نسل F_3 و در شرایط بدون تنش، بیشترین اثر مربوط به تعداد سنبله در مترمربع با عملکرد (a_4) بود و در سایر شرایط به وزن دانه در سنبله با عملکرد (a_6) تعلق داشت. بنابراین در شرایط تنش رطوبتی، وزن دانه بیشترین

بیشترین ضریب همبستگی عملکرد دانه با اجزای آن در دو نسل متفاوت بود. به‌طوری‌که در نسل F_3 بیشترین ارتباط بین عملکرد دانه و تعداد سنبله در مترمربع دیده شد. اما در نسل F_4 این رتبه به وزن دانه در سنبله اختصاص یافت (جدول ۱).

ضرایب همبستگی بین اجزای عملکرد نشان داد که در هر دو شرایط محیطی و برای هر دو نسل، بیشترین مقدار ضریب همبستگی بین وزن دانه در سنبله و تعداد دانه در سنبله وجود داشت و سایر ضرایب همبستگی بین سایر اجزای عملکرد معنی‌دار نبود. رابطه بین وزن دانه در سنبله و تعداد سنبله در مترمربع در شرایط بدون تنش، منفی و در شرایط تنش، مثبت اما در هیچ یک از شرایط محیطی معنی‌دار نبود (جدول ۱). این روابط بیانگر نقش تعادلی اجزای عملکرد دانه می‌باشد. به‌عبارت دیگر، مقدار تأثیر متفاوت اجزای عملکرد بر عملکرد دانه با نحوه ارتباط اجزای عملکرد با یکدیگر تطابق دارد. در مطالعه توپال و همکاران (۲۷) مشخص گردید که وزن دانه به‌طور مستقیم بر وزن هزار دانه اثر داشته و انتخاب‌های اولیه در لاین‌های اصلاحی می‌تواند براساس وزن دانه در سنبله بیشتر در جهت بهبود وزن هزار دانه بهتر گردد. نادری و همکاران (۱۷) نیز به همبستگی مثبت وزن دانه با عملکرد دانه

جدول ۲. ضرایب مسیر عملکرد دانه و اجزای عملکرد در ژنوتیپ‌های گندم دوروم در شرایط محیطی نرمال و تنش رطوبتی و دو نسل مورد مطالعه

نسب	محیط	a_1	a_2	a_3	a_4	a_5	a_6
F_3	نرمال	۰/۰۳	-۰/۰۶	۰/۸۱	۰/۴۸	۰/۰۹	۰/۰۶
	تنش رطوبتی	۰/۰۸	-۰/۰۵	۰/۷۱	۰/۳۴	-۰/۱۵	۰/۶۸
F_4	نرمال	۰/۰۱	-۰/۰۱	۰/۸۲	۰/۱۸	-۰/۰۸	۰/۳
	تنش رطوبتی	۰/۱	۰/۰۵	۰/۸۱	۰/۲۳	-۰/۱۳	۰/۵۴

a_1 تا a_6 به ترتیب ضرایب مسیر تعداد سنبله در مترمربع با تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله در مترمربع با وزن دانه، تعداد دانه در سنبله با وزن دانه، تعداد سنبله در مترمربع با عملکرد، تعداد دانه در سنبله با عملکرد و وزن دانه با عملکرد می‌باشند.

جدول ۳. ماتریس ضرایب مسیر منابع محیطی با اجزای عملکرد و عملکرد در ژنوتیپ‌های گندم دوروم در شرایط محیطی نرمال و تنش رطوبتی و دو نسل مورد مطالعه

نسب	محیط	u_1	u_2	u_3	v'_1	v'_2	v'_3
F_3	نرمال	۱	۰/۹۹	۰/۵۷	۰/۴۸	۰/۱۴	۰/۰۳
	تنش رطوبتی	۱	۰/۹۹	۰/۷۱	۰/۳۲	۰/۳۳	۰/۴۸
F_4	نرمال	۱	۰/۹۹	۰/۵۷	۰/۱۸	۰/۱۶	۰/۱۷
	تنش رطوبتی	۱	۰/۹۹	۰/۵۸	۰/۲۹	۰/۳۱	۰/۳۱

u_1 تا u_3 : به ترتیب ضرایب مسیر منابع محیطی R_1 تا R_3 به اجزای عملکرد می‌باشند و v'_1 تا v'_3 : ضرایب مسیر منابع محیطی R_1 تا R_3 به عملکرد می‌باشند.

گروه‌های محیطی بر اجزای عملکرد و عملکرد دانه می‌باشد (جدول ۳).

ب) اجزای ژنوتیپی اثر متقابل ژنوتیپ × محیط

با استفاده از ماتریس ضرایب مسیر منابع محیطی به عملکرد (V'_3, V'_2, V'_1) اجزای ژنوتیپی محیطی اثر متقابل ژنوتیپ × محیط برآورد گردیدند. اجزای ژنوتیپی در جدول ۴ آورده شده‌اند. ژنوتیپ‌ها در محیط‌ها و نسل‌های مختلف واکنش متفاوتی را نشان دادند. به طوری که در بحث ضرایب همبستگی بیان شد، وزن دانه در سنبله بیشترین همبستگی را با عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی و برای هر دو نسل نشان داد. در اینجا نیز همبستگی مقادیر V_3 با عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی بیشترین مقدار را نشان داد. پس از وزن دانه در سنبله، تعداد

اثر مستقیم را بر عملکرد دانه داشته است. نکته قابل توجه دیگر این‌که تأثیر تعداد دانه در سنبله با عملکرد در شرایط تنش رطوبتی اندک بود که ممکن است ناشی از اثر غیرمستقیم وزن دانه از طریق تعداد دانه بر عملکرد باشد. در مطالعه یاگدی (۲۸) وزن دانه در سنبله دارای بیشترین اثر مستقیم مثبت بر عملکرد دانه گندم در طی چهار سال زراعی بود. این صفت اثرهای غیرمستقیم مثبتی را نیز بر عملکرد دانه از طریق سایر صفات وارد نمود. نتایج مشابهی در مطالعات دنسیک و همکاران (۶)، دالیوال و سوچین (۷)، اوکویاما و همکاران (۱۹) و خلیق (۱۴) گزارش شد که همگی مؤید اهمیت زیاد و مستقیم وزن دانه بر عملکرد دانه است. ضرایب مسیر منابع محیطی بر عملکرد و اجزای عملکرد $(u_1, u_2, u_3, v'_1, v'_2, v'_3)$ در تمام محیط‌ها و نسل‌ها مثبت بودند که گویای تأثیر مثبت

جدول ۴. اجزای ژنوتیپی اثرهای متقابل برای ژنوتیپ‌های گندم دوروم در شرایط محیطی نرمال و تنش رطوبتی و دو نسل مورد مطالعه

نسل	محیط	μ_i	δ_{wi}	V_1	V_2	V_3
F ₃	نرمال	۶۴۵/۷	۱۲۵/۱	۶۰/۱	۱۷/۳	۴/۴
	تنش رطوبتی	۴۸۰/۷	۱۱۳/۲	۳۶/۲	۳۶/۹	۵۴/۳
F ₄	نرمال	۸۷۶/۲	۱۶۰/۱	۲۹/۱	۲۶/۵	۲۷/۸
	تنش رطوبتی	۵۴۲/۱	۱۲۴/۲	۳۶/۶	۳۸/۴	۳۸/۹

μ_i و δ_{wi} : به ترتیب میانگین و انحراف معیار عملکرد ژنوتیپ i و V_1, V_2, V_3 اجزای ژنوتیپی می‌باشند.

دانه در شرایط تنش خشکی داشته‌اند. اهمیت تعداد پنجه در بوته بر عملکرد دانه (که معرف تعداد سنبله در مترمربع است) توسط سیمن و همکاران (۲۳) و بوت‌ا و تاهیرا (۴) نیز تأکید شده است. به‌طورکلی، به نظر می‌رسد در شرایط عدم تنش رطوبتی، بیشترین سهم اثر متقابل ناشی از تعداد سنبله در واحد سطح می‌باشد. چون عوامل زراعی و اقلیمی در مراحل اولیه رشد بیشترین اثر را بر رشد و خصوصیات گیاه اعمال می‌کنند، آن دسته از ویژگی‌های گیاه که در این مراحل تکوین می‌یابند، در صورت مواجه شدن با شرایط نامطلوب زراعی و اقلیمی، به شدت تحت تأثیر قرار گرفته و باعث کاهش عملکرد می‌گردند (۲۶).

ج) اجزای محیطی اثر متقابل ژنوتیپ × محیط

اجزای محیطی اثر متقابل ژنوتیپ × محیط در جدول ۵ آورده شده‌اند. در اینجا، سهم محیط‌ها (تنش، عدم تنش رطوبتی و نسل‌های F₃ و F₄) در بیان اثر متقابل ژنوتیپ × محیط بر اجزای ذکر شده مشتمل بر جزء مؤثر بر تعداد سنبله، جزء مؤثر بر تعداد دانه در سنبله و جزء مؤثر بر وزن دانه کاملاً متفاوت بود. برای هر دو نسل و هر دو شرایط محیطی بدون تنش و تنش رطوبتی، بیشترین حساسیت محیطی در مرحله پرشدن دانه (F₃) مشاهده گردید. مرحله تلقیح و تشکیل گل از نظر حساسیت محیطی در رتبه بعدی قرار گرفت. مشاهده مقادیر عددی F₁ تا F₃ در نسل‌ها و محیط‌های مختلف نشان می‌دهد که تفاوت بسیار زیاد موجود بین F₁ و F₃ و هم‌چنین F₁ و F₂ هم به دلیل حساسیت محیطی زیاد گندم در مراحل پرشدن دانه و تلقیح گل

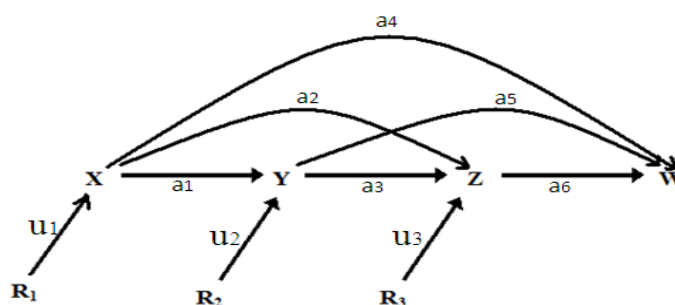
دانه در سنبله نیز بیشترین مقدار V₂ را با عملکرد دانه در شرایط رطوبتی نشان داد. بنابراین دو جزء عملکرد ذکر شده بیشترین نقش را در بیان اثر متقابل ژنوتیپ و محیط در شرایط تنش دارا هستند و در مراحل تکوینی خود (مرحله پرشدن دانه، مرحله تلقیح و گرده‌افشانی) اثر متقابل بیشتری را با عوامل محیطی نشان داده‌اند که این مراحل در مطالعه حاضر هم‌راستا با زمان اعمال تنش خشکی بوده است. بنابراین فراهم نمودن شرایط محیطی مناسب در زمان تلقیح و پرشدن دانه میزان افت عملکرد را در این دو نسل و در طی تنش رطوبتی کاهش خواهد داد. قدسی و همکاران (۱۱) نشان دادند که مراحل پرشدن دانه و رشد سریع گندم حساسیت بیشتری به تنش رطوبتی داشته‌اند.

در شرایط عدم تنش رطوبتی، جزء عملکرد تعداد سنبله در مترمربع بیشترین مقدار V₁ را در نسل F₃ نشان داد. لذا با تأمین شرایط زراعی و محیطی لازم در مرحله پنجه‌زنی، نسل F₃ عملکرد مناسبی را در شرایط عدم تنش رطوبتی خواهد داشت. اگر چه نسل F₄ در شرایط محیطی بدون تنش بیشترین مقدار V_i را در هیچ‌کدام از مقادیر V₁، V₂ و V₃ به خود اختصاص نداد، اما از بین این سه جزء، جزء V₁ که مرتبط با تعداد سنبله در مترمربع بود بیشترین مقدار را در نسل F₄ و شرایط محیطی بدون تنش نشان داد. بیشتر بودن مقدار V₁ در این نسل نشان می‌دهد که تعداد سنبله در مترمربع اصلی‌ترین ویژگی گیاه در ایجاد اثر متقابل با محیط می‌باشد. خان و همکاران (۱۵) نشان دادند که سه صفت تعداد پنجه در بوته، تعداد سنبله در سنبله و وزن دانه به ترتیب بیشترین اثر مثبت و مستقیم را بر عملکرد

جدول ۵. اجزای محیطی آثار متقابل ژنوتیپ و محیط برای محیطها (شرایط تنش رطوبتی و عدم تنش رطوبتی) و نسل های F₃ و F₄

نسل	محیط	r ₁	r ₂	r ₃
F ₃	نرمال	۰/۸۸	۲/۵۳	۳۲/۶۵
	تنش رطوبتی	۰/۴۶	-۳/۳۲	۲۴۰/۶
F ₄	نرمال	۰/۲۹	-۲/۳۳	۱۵۱/۷
	تنش رطوبتی	۰/۲۴	-۲/۷۴	۲۵۴/۸

r₁ تا r₃: به ترتیب اجزای محیطی تأثیرگذار بر تعداد سنبله، تعداد دانه در سنبله و وزن دانه می‌باشند.



شکل ۱. دیاگرام ضرایب مسیر بین سه گروه مستقل منابع محیطی (R₁-R₂-R₃)، ضرایب مسیر از منابع محیطی به اجزای عملکرد (u₁-u₂-u₃)، اجزای عملکرد دانه (X-Y-Z) (Z معادل وزن دانه در سنبله، Y معادل تعداد دانه در سنبله و X معادل تعداد سنبله در مترمربع)، عملکرد دانه (W) و ضرایب مسیر بین اجزای عملکرد و عملکرد دانه (a₁ تا a₆)

رشد به منابع محیطی یکسان نیست و سومین جزء محیطی بیشترین تأثیر را بر عملکرد داشت. فرشادفر (۹) در مطالعه مشابهی روی عملکرد و اجزای عملکرد دانه گندم حاصل از سه سال آزمون نتیجه‌گیری کرد که سهم تعداد دانه در سنبله (V₂) در اثر متقابل ژنوتیپ × محیط بیش از سهم تعداد سنبله در بوته (V₁) و وزن دانه (V₃) می‌باشد. حساسیت تعداد دانه در سنبله به تغییرات محیطی کمتر از دو جزء دیگر بود. بنابراین این صفت نقش بیشتری در پایداری فنوتیپی گندم داشت. در مطالعه دیگری که روی ۹ ژنوتیپ مختلف یولاف در شش محیط متفاوت انجام شد، مشخص گردید که جزء ژنوتیپی V₃ (وزن دانه) مهم‌ترین جزء ژنوتیپی تأثیرگذار بر عملکرد دانه و پایداری آن بوده است (۱۶)، که با نتایج مطالعه حاضر مطابقت دارد. مقایسه اجزای محیطی تای، مراحل تلقیح و تشکیل دانه را حساس‌ترین مرحله رشد ژنوتیپ‌ها به عوامل محیطی نشان داد (۲۶).

و هم به دلیل وقوع تنش در مرحله زایشی است. زیرا این تفاوت شدید هم در شرایط محیطی بدون تنش و هم در شرایط محیطی تنش رطوبتی مشاهده گردید که شدت این اختلاف در محیط تنش بسیار شدیدتر از محیط بدون تنش بود. اما در مرحله r₁ که تعداد پنجه و در نهایت تعداد سنبله تعیین می‌گردد، به مرحله نموی پنجه‌زنی گیاه مرتبط می‌باشد که در مطالعه حاضر تحت تأثیر تنش رطوبتی قرار نداشته است.

در نتیجه، مرحله r₁ برای همه شرایط محیطی و نسل‌ها از کمترین حساسیت نسبت به تنش رطوبتی برخوردار بوده است. بنابراین تغییرات در مراحل اولیه رشد و نمو (پنجه‌زنی) عملکرد دانه را به‌طور ناچیز تحت تأثیر قرار می‌دهد. تای (۲۵) در مطالعه اثر متقابل ژنوتیپ × محیط در ۷ رقم سیب‌زمینی در دو سری آزمایش با شرایط اقلیمی و زراعی متفاوت، عملکرد دانه و اجزای عملکرد را مورد بررسی قرار داد و بر مبنای تجزیه ضرایب مسیر مشاهده نمود که عکس‌العمل ارقام در طول دوره

نتیجه گیری

مناسب در زمان تلقیح و پر شدن دانه میزان افت عملکرد را کاهش خواهد داد. در شرایط عدم تنش رطوبتی بیشترین سهم اثر متقابل ناشی از تعداد سنبله در واحد سطح بود. بنابراین شرایط نامطلوب زراعی و اقلیمی در مرحله تکوین این جزء، باعث کاهش عملکرد می‌گردد. از طرف دیگر نتایج این بررسی مشخص نمود که در هر دو شرایط محیطی بدون تنش و تنش رطوبتی، بالاترین حساسیت محیطی در مرحله پر شدن دانه وجود دارد.

در مجموع با بررسی دو نسل متفاوت در حال تفرق، دو شرایط محیطی تنش و عدم تنش رطوبتی و دو سال زراعی مشخص گردید که بیشترین اثر مستقیم اجزای عملکرد دانه بر عملکرد دانه، در شرایط بدون تنش مربوط به تعداد سنبله در مترمربع و در شرایط تنش رطوبتی مربوط به وزن دانه بود. در شرایط تنش رطوبتی وزن دانه در سنبله و تعداد دانه در سنبله در مراحل تکوینی خود (مرحله پر شدن دانه، مرحله تلقیح و گرده‌افشانی) اثر متقابل بالاتری را با عوامل محیطی نشان دادند که این مراحل همزمان با اعمال تنش خشکی بوده است. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که فراهم نمودن شرایط محیطی

منابع مورد استفاده

1. Austin, R. B. 1989. Maximizing production in water limited environments. PP. 13-26. In: Baker, F. W. G. (Ed.), Drought Resistance in Cereals, CAB Intl., London.
2. Arzani, A. 2002. Grain yield performance of durum wheat germplasm under Iranian dryland and irrigated field conditions. *Sabrao Journal of Breeding Genetics* 34: 9-18.
3. Blum, A. 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Journal of Plant Growth Regulator* 20: 135-148.
4. Bhutta, W. M. and I. M. Tahira. 2005. Association analysis of some drought related characters in hexaploid spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Review Biology* 98: 337-347.
5. Collaku, A. and S. A. Harrison. 2002. Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Science* 42: 444-450.
6. Dencic, S., R. Kastori, B. Kobiljski and B. Duggan. 2000. Evaluation of grain and its components in wheat cultivars and landraces under near optimal and drought conditions. *Euphytica* 113: 43-52.
7. Dhaliwal, L. and S. Sukhchain. 2003. Correlation and path-coefficient of yield and various other traits in wheat (*T. aestivum* L.) under flooding. *Crop Improvement* 30: 99-101.
8. Ehdaei, B., G. Nourmohammadi, and A. Vala. 1994. Environmental sensitivity and correlation analysis of grain yield and its components in local durum wheat under favorable and non-favorable environmental conditions. *Journal of Agricultural Science* 17: 15-31. (In Farsi).
9. Farshadfar, R. A. and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29: 897-912.
10. Fischer, R. A. and G. D. Kohn. 1966. Soil water relations and relative turgidity of leaves in the wheat crop. *Australian Journal of Agricultural Research* 17: 269-280.
11. Ghodsi, M., M. R. Chaeichi, D. Mazaheri and M. R. Jalal Kamali. 2005. Determination of susceptibility of developmental stages in bread wheat to water stress and its effect on yield and yield components. *Seed and Plant Journal* 20 (4): 489-509. (In Farsi).
12. Guttieri, M. J., J. C. Stark, K. Brien and E. Souza. 2001. Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. *Crop Science* 41: 327-335.
13. Jones, H. G. and E. J. Kirby. 1977. Effects of manipulation of number of tillers and water supply on grain yield in barley. *Journal of Agricultural Science* 88: 391-397.
14. Khaliq, I., P. Najma and M. A. Chowdhry. 2004. Correlation and path coefficient analyses in bread wheat. *International Journal of Agricultural Biology* 6: 633-635.
15. Khan, A. J., F. Azam, A. Ali, M. Tariq and M. Amin. 2005. Inter-relationship and path coefficient analysis for biometric traits in drought tolerant wheat (*Triticum aestivum* L.). *Asian Journal of Plant Science* 4: 540-543.
16. Mohammadi Nezhad, G. 2002. Comparison of different stability indexes in oat genotypes (*Avena sativa* L.). MSc. Thesis, Isfahan University of Technology. Isfahan, Iran. (In Farsi).

17. Naderi, A., S. A. Hashemi Dezfouli, E. Majidi Heravan, A. Rezaei and G. H. Nourmohammadi. 2000. Study on correlation of traits and components affecting grain weight and determination of effect of some physiological parameters on grain yield in spring wheat genotypes under optimum and drought stress conditions. *Seed and Plant Improvement Journal* 16(3): 374-386. (In Farsi).
18. Nachit, M. M. and M. Jarrah. 1986. Association of some morphological characters to grain yield in durum wheat under Mediterranean dryland conditions. *Rachis* 5: 33-34.
19. Okuyama, L. A., C. F. Luiz and J. F. B. Neto. 2004. Correlation and path analysis of yield and its components and plant traits in wheat. *Ciencia Rural* 34: 1701-1708.
20. Richards, R. A., A. G. Condon and G. J. Rebetzke. 2002. Traits to improve yield in dry environments. PP. 88-101. *In: Reynolds, M. P., J. I. Ortiz-Monastrio and A. McNab (Eds.), Application of Physiology in Wheat Breeding, CIMMYT, Mexico.*
21. Saleem, M. 2003. Response of durum and bread wheat genotypes to drought stress: Biomass and yield components. *Asian Journal of Plant Science* 2: 290-293.
22. Simane, B. 1998. Growth and yield component analysis of durum wheat as an index of selection to terminal moisture stress. *Tropical Agriculture* 75: 363-368.
23. Simane, B., P. C. Struik, M. M. Nachit and J. M. Peacock. 1993. Ontogenetic analysis of yield components and yield stability of durum wheat in water-limited environments. *Euphytica* 71: 211-219.
24. Tai, G. C. C. 1975. Analysis of genotype environment interactions based on the method of path coefficient analysis. *Canadian Journal of Genetic Cytology* 17: 141-149.
25. Tai, G. C. C. 1979. Analysis of genotype environment interaction of potato yield. *Crop Science* 19: 434-438.
26. Tai, G. C. C., D. Lary and W. K. Coleman. 1994. Path analysis of genotype-environment interaction of potatoes exposed to increasing warm climate constraints. *Euphytica* 75: 49-61.
27. Topal, A., C. Aydın, N. Akgün and M. Babaoglu. 2004. Diallel cross analysis in durum wheat (*Triticum durum* Desf.): Identification of best parents for some kernel physical features. *Field Crops Research* 87: 1-12.
28. Yagdi, K. 2009. Path coefficient analysis of some yield components in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Pakistan Journal of Botany* 41: 745-751.