

اثر تنش خشکی پس از گلدهی بر توان ذخیره‌سازی و میزان مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد

دانه ژنوتیپ‌های گندم

محسن سعیدی^{۱*}، ماهرخ محمدی^۲، مهدی شفیعی‌ابنوی^۳، زهرا اسکندری‌قلعه^۴، مجید عبدلی^۵

- (۱) دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.
 (۲ و ۴) دانش آموخته کارشناسی گروه زراعت، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.
 (۳) دانش آموخته کارشناسی ارشد گروه زراعت، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.
 (۵) باشگاه پژوهشگران جوان و نخبگان، واحد زنجان، دانشگاه آزاد اسلامی، زنجان، ایران.

* نویسنده مسئول: msaeidi667@gmail.com

تاریخ پذیرش: ۹۴/۰۹/۱۰

تاریخ دریافت: ۹۴/۰۶/۰۷

چکیده

به‌منظور بررسی اثر تنش خشکی پس از گلدهی بر انتقال مجدد ماده خشک ۵۶ ژنوتیپ گندم، این آزمایش به‌صورت لاتیس مستطیلی ۸×۷ با دو تکرار در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه اجرا شد. نتایج نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها از لحاظ عملکرد دانه تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال یک‌درصد وجود داشت و در حدود ۲۷/۲ درصد افت عملکرد دانه در واکنش به تنش خشکی پس از گلدهی دیده شد. مقایسه میانگین عملکرد در ژنوتیپ‌های مختلف گندم نشان داد که در شرایط کنترل رطوبتی ژنوتیپ‌های داراب ۲، نوید و UN-11 (به ترتیب با ۷۶۰، ۶۹۰ و ۶۶۲ گرم در مترمربع) بیشترین و رقم رسد (۴۱۹ گرم در مترمربع) دارای کم‌ترین عملکرد دانه بود و در شرایط تنش خشکی پس از گلدهی نیز ژنوتیپ‌های ۳۳۰ و مغان ۱ به ترتیب با ۵۴۲ و ۵۱۰ گرم در مترمربع بیش‌ترین و رقم شیرودی با ۱۸۷ گرم بر مترمربع کم‌ترین عملکرد دانه را داشتند. از نظر انتقال مجدد ماده خشک و کارایی انتقال مجدد، میان‌گره‌های پایینی ساقه نسبت به دم گل آذین و ماقبل آخر برتری نشان داد. ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد اختلاف معنی‌داری داشتند. با توجه به نتایج به‌دست آمده، به‌نظر می‌رسد که، کارایی انتقال مجدد تحت تأثیر ژنتیک و محیط بوده و احتمالاً تولید ماده خشک بیش‌تر در مرحله گلدهی باعث انتقال مجدد بیش‌تر ماده خشک به سمت دانه خواهد شد.

واژه‌های کلیدی: گندم نان، تنوع ژنتیکی، ماده خشک و دم گل آذین.

مقدمه

غلات تأمین کننده‌ی ۷۰ درصد غذای مردم جهان می‌باشند و به‌طور کلی بیش از سه‌چهارم انرژی موردنیاز بشر را تأمین می‌کنند. بنابراین نقش کلیدی در تغذیه و بقای بشر برعهده دارند (ارزانی، ۱۳۹۰). در بین غلات، گندم از اهمیت خاصی برخوردار است که در بیش از ۲۵۰ میلیون هکتار از اراضی جهان کشت می‌شود و غذای اصلی بیش از ۳۵ درصد جمعیت جهان را تشکیل می‌دهد. بنابراین وضعیت تولید آن به‌طور مستقیم به پایداری جامعه بستگی دارد (Dai and Li, 2004; Royo *et al.*, 2005). در حدود ۲۶ درصد از زمین‌های قابل کشت دنیا در مناطق خشک قرار دارند (Atlin and Fery, 1989) و کشور ایران به‌دلیل موقعیت خاص جغرافیایی جزء مناطق خشک و نیمه خشک جهان است. خشکی عمده‌ترین تنش محیطی و مهم‌ترین عامل محدود کننده رشد و تولید محصولات زراعی می‌باشد (Ashraf and Harris, 2005). محققان بسیاری کاهش عملکرد دانه گندم را در شرایط تنش خشکی گزارش کرده‌اند (امیری و همکاران، ۱۳۹۱؛ رضایی مرادعلی و همکاران، ۱۳۹۲؛ Jia *et al.*, 2015; Yang and Zhang, 2006). در چنین نقاطی با ورود گندم به مرحله پرشدن دانه به تدریج از میزان بارندگی‌ها کاسته شده و از طرفی دمای هوا، تبخیر و تعرق و در نتیجه نیاز آبی گندم افزایش می‌یابد. پس گیاه تا حدودی با کمبود آب مواجه شده و حدی از تنش خشکی و گرمایی را تجربه می‌کند، که این امر می‌تواند سبب کاهش سرعت فتوسنتز (Golabadi *et al.*, 2015) و تسریع پیری برگ‌ها (Martinez *et al.*, 2003) شود. بدین ترتیب، فتوسنتز جاری برای پر کردن دانه کافی نخواهد بود. بنابراین، نیاز مقصد برای پر کردن دانه از طریق انتقال مجدد مواد فتوسنتزی ذخیره شده تأمین می‌گردد (Yang and Zhang, 2006; Koocheki *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2015). به‌طور کلی چندین منبع کربوهیدراتی در تأمین مواد فتوسنتزی هنگام پرشدن دانه شرکت دارند که عبارتند از: (۱) فتوسنتز جاری برگ‌ها و بخش‌های سبز گیاه و (۲) کربوهیدرات‌های تولیدی قبل و پس از گلدهی که در اندام‌های رویشی از جمله ساقه ذخیره شده و طی دوره پرشدن دانه، به دانه انتقال می‌یابد (Ehdaie *et al.*, 2006 a; Azhand *et al.*, 2015; Tatar *et al.*, 2016). در دوره پیش از گلدهی و دو هفته پس از گلدهی که شرایط برای فتوسنتز و تولید مساعدتر است، تولید مواد پرورده بیش از نیاز گیاه است. در این حالت مواد فتوسنتزی مازاد عمدتاً در ساقه انباشته شده و در مراحل بعدی رشد، به دانه انتقال می‌یابد (مادح‌خاکسار و همکاران، ۱۳۹۳؛ Ahmed *et al.*, 2004). در این بین محققان افزایش انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه به دانه و همچنین افزایش سرعت پرشدن دانه را تحت شرایط تنش خشکی گزارش کرده‌اند که در این میان ژنوتیپ‌هایی که سرعت تجمع و انتقال مواد بیش‌تری دارند کمتر تحت تأثیر تنش‌های پایان فصل قرار می‌گیرند (Ehdaie *et al.*, 2006 a; Gupta *et al.*, 2011; Koocheki *et al.*, 2014). اردلانی و همکاران (۱۳۹۳) با توجه به بررسی‌های خود روی گندم دریافتند که در شرایط تنش خشکی به

طور متوسط ۴۷/۳ درصد از وزن نهایی دانه را مواد ذخیره‌ای تشکیل می‌دهد. در حالی که بر اساس برآوردهای انجام شده توسط عبدلی و همکاران (۱۳۹۳) سهم کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای ساقه در پرشدن دانه ۳۶/۷ تا ۴۴/۹ درصد گزارش شده است، که این امر نشانگر تنوع ژنتیکی وسیعی برای انتقال مجدد در بین ژنوتیپ‌های مختلف گندم است (Ehdaie *et al.*, 2006 a; Ruuska *et al.*, 2006; Koocheki *et al.*, 2014; Farshadfar and Amiri, 2016). در این راستا Borrell و همکاران (۱۹۹۳) بر این باورند که در ژنوتیپ‌های پاکوتاه گندم، مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کاهش می‌یابد. علی‌رغم این Shearman و همکاران (۲۰۰۵) گزارش کردند که در ژنوتیپ‌های جدید مقدار مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه بیشتر از گندم‌های پابلند قدیمی است.

به‌طور کلی دو صفت تعیین‌کننده میزان مشارکت ساقه در تأمین مواد پرورده برای دانه است که عبارتند از: (الف) توانایی ساقه برای ذخیره‌سازی مواد پرورده و (ب) کارایی انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای به دانه. میزان توان ساقه برای ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی بستگی به طول و چگالی وزنی ساقه دارد. با توجه به تفاوت در طول و چگالی وزنی میانگره‌ها گندم به‌نظر می‌رسد که مقادیر متفاوتی از کربوهیدرات‌ها در میان‌گره‌های مختلف ساقه گندم ذخیره شود (Blum, 1998; Azhand *et al.*, 2015). در تحقیقی که توسط Ehdaie و همکاران (۲۰۰۶ آ) در کالیفرنیا روی یازده رقم صورت گرفت، گزارش شد که در شرایط فاریاب و تنش خشکی بیش‌ترین ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مربوط به میان‌گره‌های پایین بوده و میان‌گره‌های ماقبل آخر^۱ (میان‌گره دوم از بالا) و دم گل آذین^۲ (میان‌گره اول از بالا) در رتبه‌های بعدی بودند. همچنین جودی و همکاران (۱۳۸۹)، اردلانی و همکاران (۱۳۹۳) و آژند و همکاران (۱۳۹۴) نیز به همین نتیجه رسیده‌اند ولی در مقابل Wardlaw و Wilenbrink (۲۰۰۰) و Scofield و همکاران (۲۰۰۹) اظهار کردند که میان‌گره‌های ماقبل آخر و دم گل آذین در گندم بیشترین ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌ها را دارند. از طرفی کارایی تبدیل و توان انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای به دانه، به قدرت مخزن (تعداد و وزن دانه)، رقم و شرایط محیطی بستگی دارد (عبدلی و همکاران، ۱۳۹۳؛ Kumar *et al.*, 2006). Yang و همکاران (۲۰۰۲) خاطر نشان کردند که قدرت مخزن از عوامل مهم اثرگذار بر روی تسهیم مواد فتوسنتزی در غلات می‌باشد. در حالی که Ahmadi و همکاران (۲۰۰۹) اظهار کردند که افزایش نسبت مخزن به منبع در گندم اثری بر مقدار انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها ندارد. با توجه به طیف وسیعی از ژنوتیپ‌های گندم که در نقاط مختلف کشور کشت می‌شوند، احتمالاً تنوع ژنتیکی زیادی برای ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مواد وجود دارد که می‌تواند در برنامه‌های اصلاحی مورد استفاده قرار گیرد. هدف از این تحقیق، بررسی توان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد به تفکیک میان-

¹ Penultimate

² Peduncle

گره‌های ساقه در برخی از ژنوتیپ‌های گندم مورد کشت در مناطق مختلف کشور ایران در شرایط تنش خشکی انتهایی فصل و ارتباط آن با عملکرد دانه است.

مواد و روش‌ها

این تحقیق به صورت آزمایش مزرعه‌ای در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه به اجرا درآمد. این منطقه در عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۷ درجه و ۹ دقیقه شرقی واقع شده و ارتفاع آن از سطح دریا ۱۳۱۹ متر است. این پژوهش روی ۵۶ ژنوتیپ مختلف گندم و در قالب آزمایش لاتیس مستطیل ۸×۷ با دو تکرار اجرا گردید. همچنین به منظور بررسی اثر رژیم‌های رطوبتی بر ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، دو سطح آبیاری شامل: (۱) شاهد یا بدون تنش (آبیاری در تمام مراحل رشدی بر اساس نیاز گیاه و شرایط آب و هوایی) و (۲) تنش خشکی (قطع آبیاری پس از گلدهی) نیز در این تحقیق لحاظ شد. زمان گلدهی طبق روش مورد استفاده توسط Ehdai و همکاران (۲۰۰۶ ب)، تکمیل گلدهی ۵۰ درصد سنبله‌های هر ژنوتیپ لحاظ شد. مقدار بارش، میزان رطوبت و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی در جدول ۱ نشان داده شده است. در اوایل پاییز به منظور آماده‌سازی جهت کاشت، زمین مورد شخم و دیسک قرار گرفت. کشت بذور در ۱۵ آبان ماه سال ۱۳۸۹ با تراکم ۴۰۰ بوته در متر مربع صورت گرفت. از هر ژنوتیپ در هر کرت، پنج خط به طول چهار متر و عرض ۲۵ سانتی‌متر کشت شد. اولین آبیاری پس از کاشت به زمین داده شد و عملیات داشت و مبارزه با علف‌های هرز به صورت دستی (وجین) به‌طور یکسان در کلیه کرت‌ها انجام شد.

جدول ۱: وضعیت هواشناسی محل اجرای آزمایش به تفکیک ماه در سال‌های ۹۰-۱۳۸۹

پارامترها	مهر	آبان	آذر	دی	بهمن	اسفند	فروردین	اردیبهشت	خرداد	تیر	مرداد	شهریور
میزان بارندگی (میلی‌متر)	۱	۳۱	۲۴	۵۰	۶۵	۲۱	۴۷	۱۲۸	۰	۰	۰	۰
متوسط رطوبت هوا (درصد)	۲۹/۸	۴۴/۸	۴۴/۵	۶۹/۱	۷۳/۲	۵۵	۵۱/۷	۶۰/۵	۳۱/۲	۱۹/۴	۱۶/۹	۱۹/۹
متوسط دما (درجه سانتی‌گراد)	۲۰/۴	۱۳/۲	۷/۷	۳/۷	۲/۷	۸	۱۲/۳	۱۶/۵	۲۳/۳	۲۷/۸	۲۸/۸	۲۴/۲

منبع: سایت هواشناسی، کرمانشاه، ایران.

به‌منظور تخمین قدرت ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در میان‌گره‌های ساقه (دم گل‌آذین، ماقبل آخر و بقیه میان‌گره‌های پایینی) و قدرت انتقال مجدد آن‌ها، در مرحله گلدهی در هر کرت تعدادی ساقه اصلی یک‌نواخت و مشابه مشخص شد و از مرحله گلدهی تا رسیدگی فیزیولوژیک، هر هفته پنج ساقه همراه با سنبله برداشت شده و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک شدند (این نمونه‌برداری در هر دو شرایط شاهد و تنش خشکی برای کلیه ژنوتیپ‌های کشت شده انجام گردید). سپس میان‌گره‌های ساقه (دم گل‌آذین، ماقبل آخر و بقیه میان‌گره‌های پایینی) و دانه توزین و وزن خشک هر میان‌گره به تفکیک یادداشت شد. میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از تفاضل وزن هر میان‌گره در زمان حداکثر وزن آن و رسیدگی فیزیولوژیک به دست آمد. کارآیی انتقال مجدد نیز از طریق محاسبه نسبت مواد انتقال یافته به

حداکثر وزن میان‌گره محاسبه گردید (Ehdaie *et al.*, 2006 a, b; Papakosta and Gayianas, 1991). در روابط فوق کاهش تنفسی در نظر گرفته نشده است و فرض شده است که تنفس برای ژنوتیپ‌های و شرایط محیطی مورد استفاده در این مطالعه یکسان است. Ehdaie و همکاران (۲۰۰۶ آ) و عبدلی و همکاران (۱۳۹۳) نیز در مطالعه‌های خود در رابطه با تنوع ژنتیکی انتقال مجدد در گندم چنین فرضی را صحیح دانسته‌اند. برای محاسبه عملکرد دانه در مرحله رسیدگی پس از حذف حاشیه‌ها، از هر کرت یک مترمربع برداشت شد. محاسبات آماری با استفاده از نرم افزار SAS (ورژن ۸) و مقایسه میانگین‌ها به وسیله آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد انجام شدند. رسم نمودارها با نرم افزار Excel (ورژن ۱۰) انجام گرفت.

نتایج و بحث

حداکثر وزن میان‌گره‌های ساقه

نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اختلاف معنی‌داری بین تیمار شاهد و تنش خشکی از نظر حداکثر وزن میان‌گره‌های مختلف ساقه وجود نداشت (جدول ۲). با این حال میان‌گره‌های زیرین ساقه دارای بیش‌ترین وزن پس از گلدهی است و میان‌گره‌های ماقبل آخر و دم گل آذین در رتبه‌های بعدی قرار گرفتند (جدول ۳). شاید بیش‌تر بودن وزن میان‌گره‌های پایینی ساقه به‌خاطر این است که این میان‌گره‌ها زودتر به‌وجود می‌آیند و بیش‌تر ماده خشک انباشت می‌کنند (عبدلی و همکاران، ۱۳۹۳؛ Ehdaie *et al.*, 2006a). در بین ژنوتیپ‌های گندم از نظر میزان انباشت فتوسنتزی در میان‌گره‌های مختلف ساقه تنوع وسیعی وجود داشت (شکل ۱). از نظر حداکثر وزن میان‌گره دم گل‌آذین ژنوتیپ‌های نیک‌نژاد و ساجی بیش‌ترین و رقم نوید کم‌ترین میزان را داشت. از نظر حداکثر وزن میان‌گره ماقبل آخر نیز ژنوتیپ‌های کراس البرز، شیراز، طوس و کرج ۲ بیش‌ترین و ژنوتیپ UN-11 کم‌ترین میزان را به خود اختصاص داد. ژنوتیپ‌های مرودشت و رسول بیش‌ترین و ژنوتیپ‌های اروم و UN-11 کم‌ترین وزن میان‌گره‌های پایینی ساقه را داشتند (شکل ۱). میان‌گره‌های مختلف حداکثر وزن خود را در زمان‌های متفاوتی پس از گلدهی به‌دست آوردند (داده‌های نشان-داده نشده). با این وجود میانگین ژنوتیپ‌ها در شرایط شاهد و تنش خشکی نشان‌داد که حداکثر وزن میان‌گره‌ها در ۷ الی ۲۱ روز پس از گلدهی به‌دست آمد. با توجه به این که پرشدن سلول‌های آندوسپرمی، حدود دو هفته پس از گلدهی شروع می‌شود تا این زمان هنوز مخزن‌های قوی مواد فتوسنتزی فعال نشده‌اند، لذا مازاد مواد فتوسنتزی جاری به‌ویژه برگ‌ها در ساقه تجمع می‌یابد (Cruz-Aguado *et al.*, 2000; Ma *et al.*, 2013). Azhnan و همکاران (۲۰۱۵) گزارش کردند که حداکثر وزن ساقه جو در فاصله ۷ تا ۲۰ روز پس از گلدهی به‌دست آمد و پس از آن روند نزولی داشت که به‌خاطر کاهش فتوسنتز جاری (در اثر پیرشدن برگ‌ها) و افزایش میزان انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه است.

جدول ۲: تجزیه واریانس مرکب (میانگین مربعات) اثر رژیم رطوبتی و ژنوتیپ بر عملکرد دانه، انتقال مجدد مواد و پارامترهای مرتبط با آن

عملکرد دانه	میانگین مربعات									درجه آزادی	منابع تغییرات
	کارایی انتقال مجدد			انتقال مجدد ماده خشک			حداکثر وزن				
	بقیه میانگروه- های ساقه	میانگروه ماقبل آخر	دم گل آذین	بقیه میانگروه‌های ساقه	میانگروه ماقبل آخر	دم گل آذین	بقیه میانگروه- های ساقه	میانگروه ماقبل آخر	دم گل آذین		
**	۹۱۴۶/۹ **	۱۱۰۰۱/۲ **	۱۰۴۲۱/۸ **	۱۰۸۵۵۹۳/۰ **	۴۷۱۵۰۳/۳ **	۳۹۰۳۶۲/۵ **	۱۷۶/۱ ns	۴۸/۲ ns	۴۴/۶ ns	۱	رژیم رطوبتی
۱۲۲۷۶۶۰/۲	۲۷/۳	۱۱۷/۱	۶/۱۳	۲۶۰۵/۳	۵۳۵۶/۲	۴۰۷/۶	۱۷۶/۱	۴۸/۲	۴۴/۶	۲	تکرار درون رژیم رطوبتی
۱۴۹۸۶/۱ **	۲۹۸/۳ **	۲۸۸/۶ **	۴۶۷/۶ **	۱۲۸۸۷۱/۰ **	۳۸۹۸۲/۰ **	۲۷۸۱۸/۹ **	۱۷۲۵۴۹/۰ **	۴۷۲۱۷/۲ **	۴۳۶۹۳/۵ **	۵۵	ژنوتیپ
۶۷۸۴/۹ **	۵۴/۹ *	۵۸/۲ ns	۵۷/۴ **	۶۳۱۰/۹ *	۲۳۵۲/۶ ns	۲۹۱۶/۸ **	۱۷۶/۱ ns	۴۸/۲ ns	۴۴/۶ ns	۵۵	رژیم رطوبتی × ژنوتیپ
۱۳۳۵/۵	۳۶/۰	۴۱/۳	۲۴/۳	۴۰۹۰/۴	۱۸۷۲/۸	۹۳۹/۲	۱۷۶/۱	۴۸/۲	۴۴/۶	۱۱۰	اشتباه آزمایشی
۷/۷۸	۹/۸۴	۱۵/۰	۲۱/۵	۹/۳۹	۱۴/۸	۲۱/۳	۴/۳۸	۱/۲۰	۱/۱۲	-	ضریب تغییرات (%)

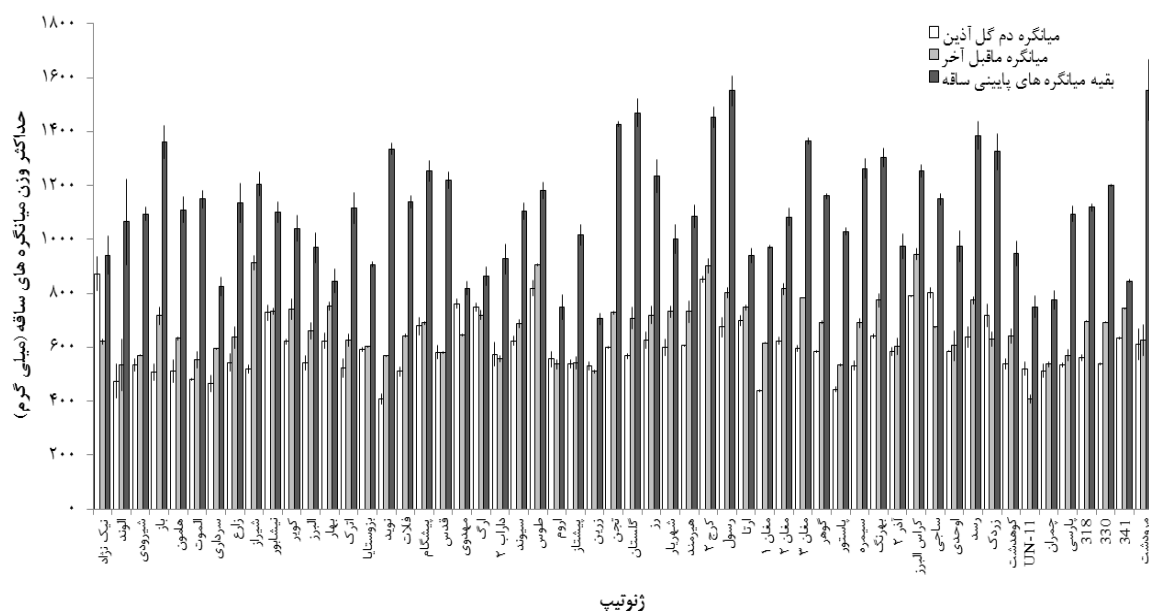
ns ، * و **: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۳: مقایسه میانگین اثر ساده رژیم رطوبتی بر عملکرد دانه، انتقال مجدد مواد و پارامترهای مرتبط با آن

عملکرد دانه (گرم بر مترمربع)	کارایی انتقال مجدد (درصد)			انتقال مجدد ماده خشک (میلی‌گرم)			حداکثر وزن (میلی‌گرم)			رژیم رطوبتی
	بقیه میانگروه‌های ساقه	میانگروه ماقبل آخر	دم گل آذین	بقیه میانگروه‌های ساقه	میانگروه ماقبل آخر	دم گل آذین	بقیه میانگروه‌های ساقه	میانگروه ماقبل آخر	دم گل آذین	
	۵۴۴ a	۵۴/۶ b	۳۵/۸ b	۱۶/۱ b	۶۱۱ b	۲۴۷ b	۱۰۲ b	۱۱۰۶ a	۶۷۱ a	
۳۹۶ b	۶۷/۳ a	۴۹/۸ a	۲۹/۸ a	۷۵۰ a	۳۳۹ a	۱۸۶ a	۱۱۰۵ a	۶۷۰ a	۵۹۸ a	تنش خشکی
-۲۷/۲	+۲۲/۴	+۳۹/۲	+۸۴/۶	+۲۲/۸	+۳۷/۱	+۸۱/۶	-۰/۱	-۰/۱	-۰/۲	تغییرات (%)

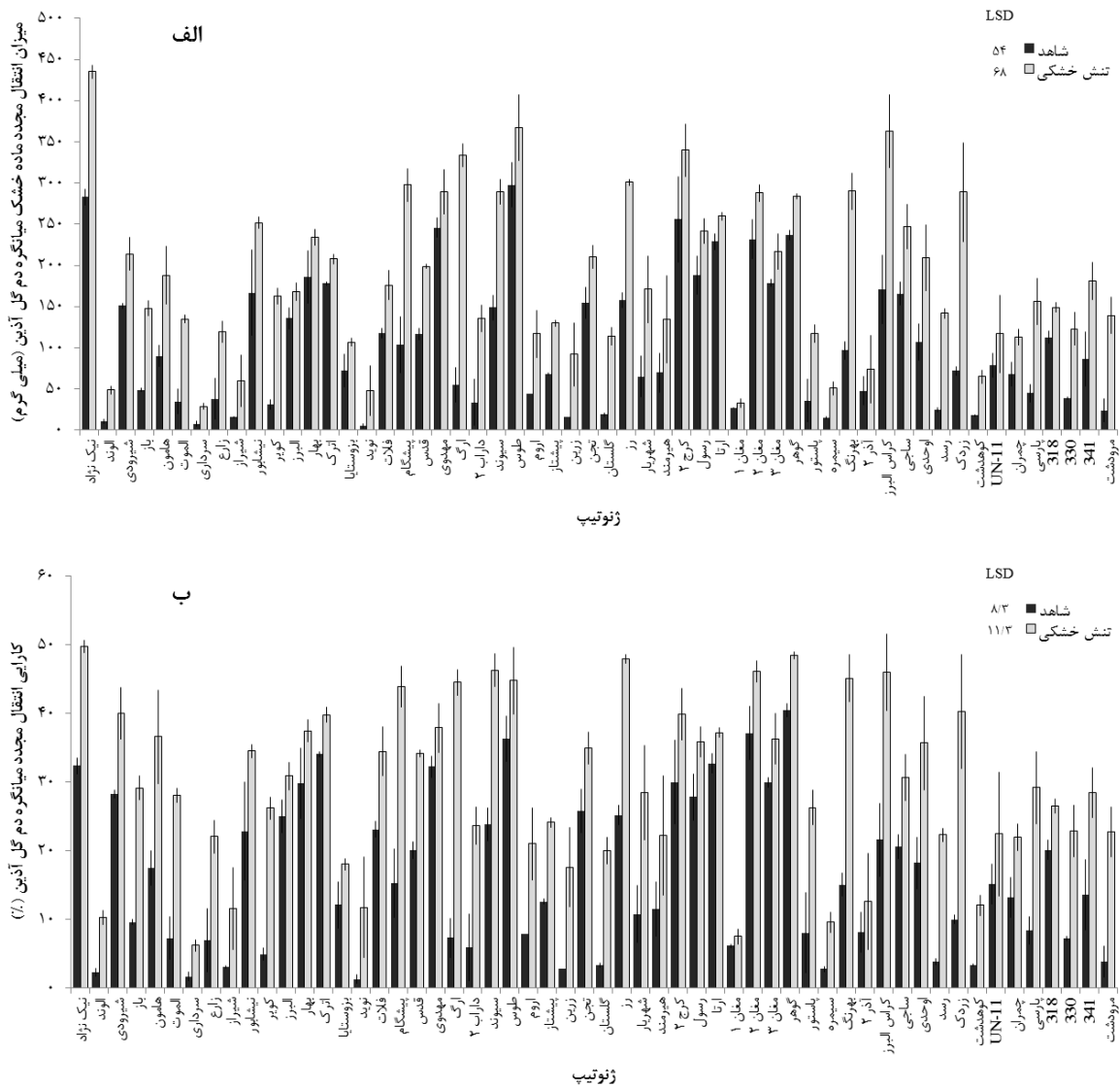
میانگین‌ها در هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند، براساس آزمون LSD تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

در این تحقیق همبستگی مثبتی بین حداکثر وزن میان‌گره‌های مختلف ساقه با میزان انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد مواد فتوسنتزی وجود دارد (جدول ۴). این امر بیانگر این مطلب است که ژنوتیپ‌ها با قابلیت انباشت مواد فتوسنتزی بیشتر در میان‌گره‌های خود می‌توانند مواد بیشتری را به دانه‌های در حال پرشدن انتقال دهند.



شکل ۱: مقایسه میانگین اثر ژنوتیپ بر حداکثر وزن میان‌گره‌های مختلف ساقه پس از گلدهی

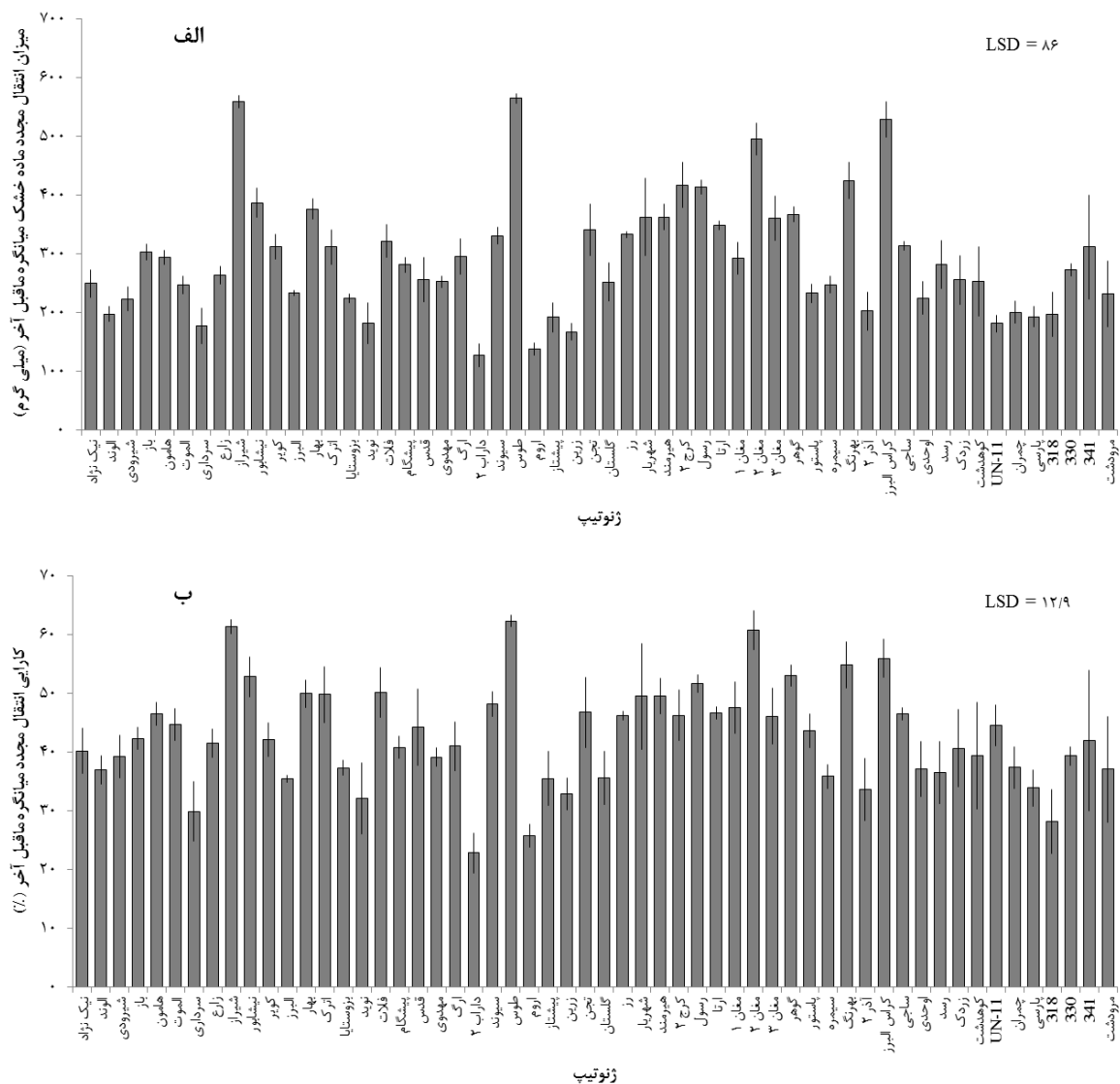
نتایج این تحقیق نشان داد که تمامی میان‌گره‌ها در انتقال مجدد مواد فتوسنتزی نقش ایفاء می‌کنند. به طوری که بالاترین میانگین انتقال مجدد در شرایط شاهد و تنش خشکی مربوط به میان‌گره‌های پایینی ساقه بود و میان‌گره‌های ماقبل آخر و دم گل آذین به ترتیب در رتبه‌های بعدی بودند (جدول ۳). مطابق با نتایج این تحقیق، Ehdai و همکاران (۲۰۰۶ آ)، جودی و همکاران (۱۳۸۹)، اردلانی و همکاران (۱۳۹۳) و آزند و همکاران (۱۳۹۴) در تحقیق‌های خود روی ژنوتیپ‌های گندم بیان کردند که در شرایط فاریاب و تنش خشکی بیش‌ترین ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مربوط به میان‌گره‌های پایینی ساقه بوده و میان‌گره‌های ماقبل آخر و دم گل آذین در رتبه‌های بعدی بودند. علت بالا بودن مقدار آزادسازی مواد از میان‌گره‌های پایینی، پتانسیل بالای این میان‌گره‌ها برای تجمع مواد فتوسنتزی به خصوص قبل از گرده‌افشانی بیان شده است (Ehdai *et al.*, 2006 a; Ma *et al.*, 2013). نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که بین رژیم‌های رطوبتی از نظر انتقال مجدد در سطح یک درصد اختلاف معنی‌داری وجود دارد (جدول ۲). به طوری که تنش خشکی پس از گلدهی سبب افزایش میزان انتقال مجدد شد (جدول ۳). مطابق با نتایج این تحقیق، مادح‌خاکسار و همکاران (۱۳۹۳) با تحقیق بر روی ذرت دانه‌ای گزارش کردند که با افزایش شدت تنش خشکی (کم‌آبیاری) میزان و سهم توزیع مجدد در پر کردن دانه‌ها بیش‌تر شد.



شکل ۲: مقایسه میانگین برهمکنش رژیم رطوبتی و ژنوتیپ بر میزان انتقال مجدد ماده خشک (الف) و کارایی انتقال مجدد (ب) میان گره دم گل آذین

نتایج نشان داد که در شرایط تنش خشکی میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از میان گره‌های دم گل آذین، ماقبل آخر و پایینی افزایش یافت. به طوری که، در اثر تنش خشکی به ترتیب به ۱۸۶، ۳۳۹ و ۷۵۰ میلی گرم رسید. یعنی برای هر یک از میان گره‌های فوق افزایش ۱/۶، ۱/۳۷ و ۸/۲۲ درصدی انتقال مجدد در اثر تنش خشکی پس از گلدهی رخ داد (جدول ۳). در این ارتباط عبادی و همکاران (۱۳۹۰) گزارش کردند که عدم آبیاری باعث افزایش میزان انتقال مجدد ماده خشک از اندام‌های متعدد گیاه به دانه می‌شود، که سهم انتقال مجدد ماده خشک در شرایط عدم آبیاری و قطع آبیاری در مرحله گلدهی به ترتیب ۵/۸۲ و ۵/۳۶ درصد نسبت به آبیاری معمول در تولید جو بهاره نقش دارد. در مقابل نتایج این تحقیق، قاجار سپانو (۱۳۸۲) بیان کرد که تنش خشکی میزان انتقال مجدد ماده خشک را کاهش می‌دهد، که احتمالاً به خاطر

مشارکت ذخایر ساقه در تنظیم اسمزی باشد که در شرایط تنش، انتقال مجدد آنها کاهش یافته است. در شرایط شاهد (کنترل رطوبتی) ژنوتیپ‌های طوس، نیک‌نژاد و کرج ۲ بیش‌ترین و ژنوتیپ‌های نوید، سرداری و الوند کم‌ترین میزان انتقال مجدد را از میان‌گره دم گل‌آذین داشتند، ولی در شرایط تنش خشکی پس از گلدهی ژنوتیپ‌های نیک‌نژاد، طوس و کراس البرز بیش‌ترین و ژنوتیپ‌های سرداری و مغان ۱ کم‌ترین میزان انتقال مجدد را داشتند (شکل ۲ الف). در هر دو شرایط محیطی ژنوتیپ‌های شیراز و طوس بیش‌ترین و رقم اروم کم‌ترین میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی را از میان‌گره ماقبل آخر به خود اختصاص دادند (شکل ۳ الف).



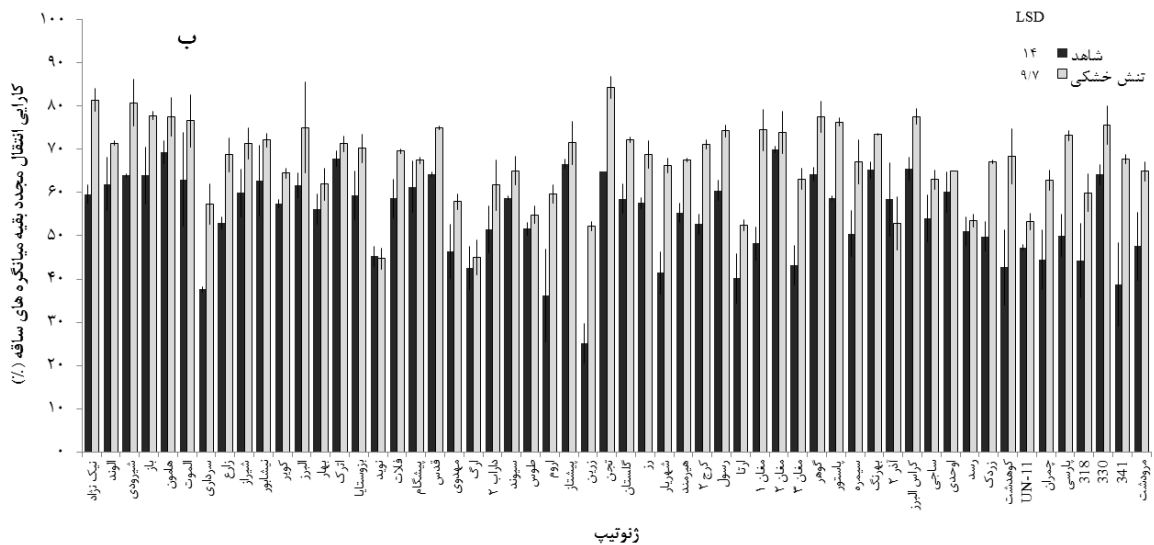
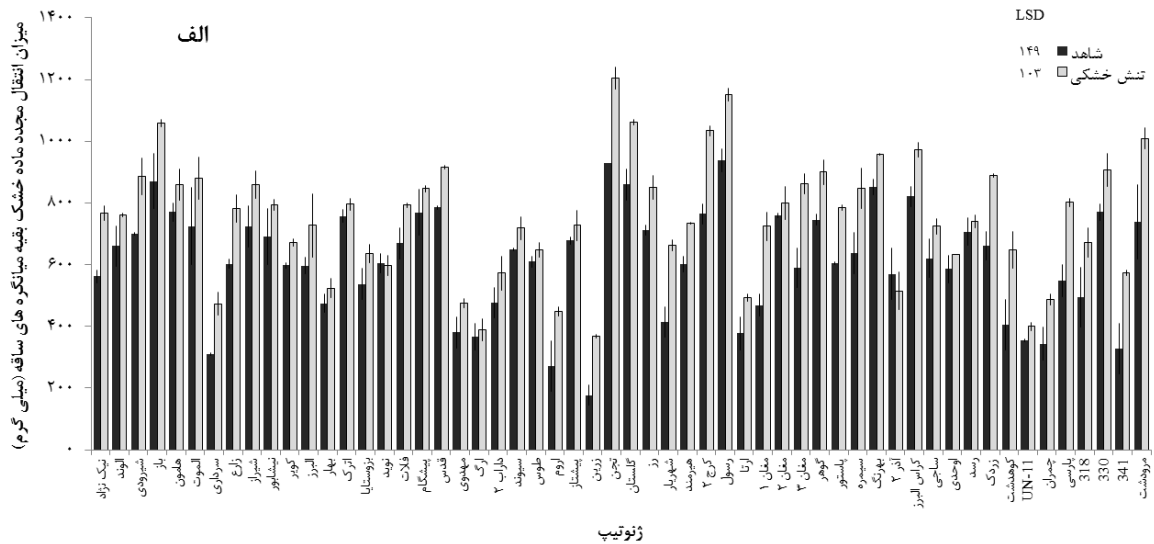
شکل ۳: مقایسه میانگین اثر ژنوتیپ بر میزان انتقال مجدد ماده خشک (الف) و کارایی انتقال مجدد (ب) میانگره ماقبل آخر

مقدار آزادسازی مواد فتوسنتزی از میان‌گره‌های پایینی ساقه نیز بسته به ژنوتیپ و شرایط محیطی متفاوت بود، به طوری که در شرایط شاهد ژنوتیپ‌های تجن و رسول بیش‌ترین و رقم زرین کم‌ترین میزان انتقال مجدد را داشتند، ولی در شرایط تنش خشکی پس از گلدهی ژنوتیپ‌های رسول، کرج ۲، گلستان، تجن، باز و مرودشت بیش‌ترین و ژنوتیپ‌های ارگ و زرین کم‌ترین میزان انتقال مجدد را داشتند (شکل ۴ الف). ژنوتیپ‌های مورد بررسی در پاسخ به تنش خشکی واکنش‌های متفاوتی را از خود نشان‌دادند و در بین ژنوتیپ‌ها از نظر مقدار ماده انتقال یافته از دم گل‌آذین و میان‌گره‌های پایینی به دانه اختلاف معنی‌داری به ترتیب در سطح یک و پنج درصد مشاهده گردید (جدول ۲). شاید دلیل این امر وجود تنوع ژنتیکی از نظر کارایی و پتانسیل انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانه در ژنوتیپ‌های گندم می‌باشد (Papakosta and Gayianas, 1991; Koocheki *et al.*, 2014; Farshadfar and Amiri, 2016). میزان انتقال مجدد ساقه توسط اندازه مخزن، محیط و ژنوتیپ کنترل می‌شود (Azhand *et al.*, 2015). ظرفیت مخزن نقش کلیدی در توزیع مجدد مواد ایفا می‌نماید. به طوری که Blum (۱۹۹۸) یکی از عوامل موثر بر انتقال مجدد را نسبت منبع به مخزن بیان کرده و بر این باور است که بالا و پایین بودن این نسبت به ترتیب باعث افزایش و کاهش انتقال مجدد می‌شود.

کارایی انتقال مجدد

بر اساس نتایج بالاترین کارایی انتقال مجدد در شرایط شاهد با متوسط $54/6$ درصد مربوط به میان‌گره‌های پایینی ساقه بود و میان‌گره‌های ماقبل آخر و دم گل آذین با متوسط $35/8$ و $16/1$ درصد در رتبه دوم و سوم بودند (جدول ۳). در شرایط تنش خشکی نیز به ترتیب میان‌گره‌های پایینی، ماقبل آخر و دم گل آذین با $67/3$ ، $49/8$ و $29/8$ درصد بیش‌ترین کارایی انتقال مجدد داشتند (جدول ۳). به طور کلی تنش خشکی پس از گلدهی سبب افزایش کارایی انتقال مجدد مواد از میان‌گره‌ها شد که میزان افزایش آن برای میان‌گره دم گل آذین $84/6$ درصد، میان‌گره ماقبل آخر $39/2$ درصد و بقیه میان‌گره‌های پایینی ساقه $23/4$ درصد بود. عبادی و همکاران (۱۳۹۰) گزارش کردند که در شرایط عدم آبیاری، کارایی ماده خشک انتقال یافته از اندام‌های مختلف هوایی (سنبله، برگ، دم گل آذین و ساقه) به دانه بیش از 50 درصد افزایش داشت. مطابق با نتایج این تحقیق، Ehdai و همکاران (۲۰۰۶ آ) و Ma و همکاران (۲۰۱۳) بر روی گندم و مادح‌خاکسار و همکاران (۱۳۹۳) بر روی ذرت دانه‌ای بیان کردند که تنش خشکی باعث افزایش راندمان انتقال مجدد ذخایر از ساقه به دانه می‌شود. پاسخ ژنوتیپ‌ها به تنش خشکی متفاوت از یکدیگر بود، با این حال کارایی انتقال مجدد در اکثر ژنوتیپ‌ها افزایش یافت. در شرایط شاهد ژنوتیپ‌های گوهر، مغان ۲ و طوس بیش‌ترین و ژنوتیپ‌های زرین، الوند و سرداری کم‌ترین کارایی انتقال مجدد را از میان‌گره دم گل آذین به خود اختصاص دادند. در شرایط تنش خشکی پس از گلدهی نیز ژنوتیپ-

های نیک‌نژاد، گوهر و رز بیش‌ترین و ژنوتیپ‌های سرداری و مغان ۱ کم‌ترین کارایی انتقال مجدد دم‌گل‌آذین را داشتند (شکل ۲ ب).



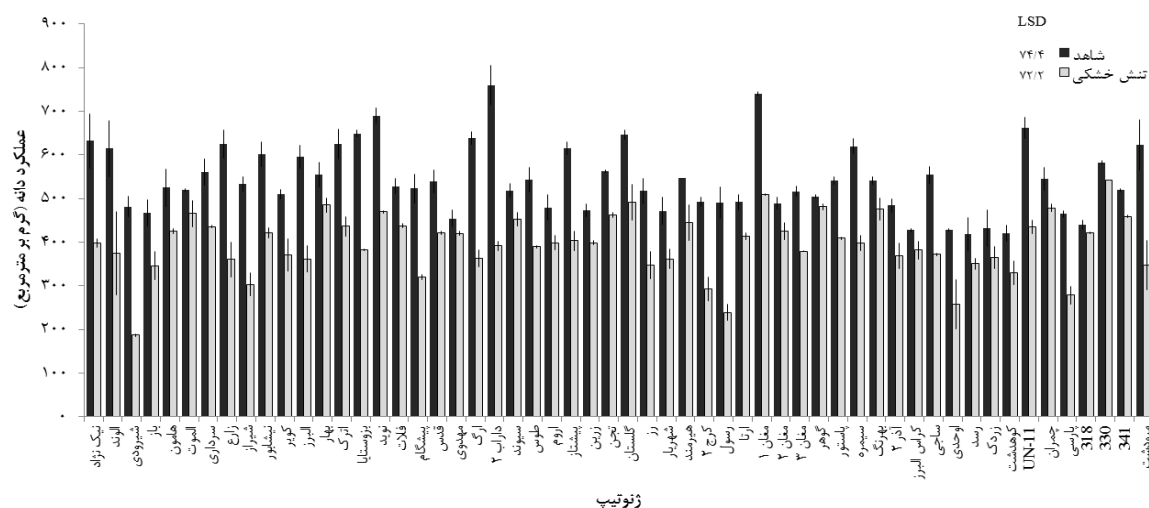
شکل ۴: مقایسه میانگین برهمکنش رژیم رطوبتی و ژنوتیپ بر میزان انتقال مجدد ماده خشک (الف) و کارایی انتقال مجدد (ب) بقیه میان‌گره‌های پایینی ساقه

از نظر کارایی انتقال مجدد میانگره ماقبل آخر ژنوتیپ‌های شیراز، طوس و مغان ۲ بیش‌ترین و ژنوتیپ‌های داراب ۲ و اروم کم‌ترین میزان را به خود اختصاص دادند (شکل ۳ ب). از نظر کارایی انتقال مجدد بقیه میان‌گره‌های پایینی ساقه نیز در شرایط شاهد ژنوتیپ‌های مغان ۲، هامون و اترک بیش‌ترین و رقم زرین با کم‌ترین میزان را داشتند، ولی در شرایط تنش خشکی ژنوتیپ‌های تجن و نیک‌نژاد بیش‌ترین و رقم نوید کم‌ترین میزان کارایی را به خود اختصاص دادند (شکل ۴ ب). در این تحقیق همبستگی مثبتی بین مقدار انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد از میان‌گره‌های مختلف ساقه مشاهده

شد (جدول ۴ الف و ب). بدین معنی که مقادیر بالا و پایین انتقال مجدد از میان‌گره‌های مختلف ساقه هماهنگ با کارایی بالا و پایین انتقال مجدد در میان‌گره‌های مذکور است.

عملکرد دانه

از نظر عملکرد دانه تفاوت معنی‌داری در سطح یک درصد بین شرایط شاهد و تنش خشکی مشاهده شد (جدول ۲). متوسط عملکرد ژنوتیپ‌ها از ۵۴۴ گرم در مترمربع در تیمار شاهد به ۳۹۶ گرم در مترمربع در شرایط تنش خشکی کاهش یافت. یعنی در حدود ۲۷/۲ درصد افت عملکرد دانه طی تنش خشکی پس از گلدهی صورت گرفت (جدول ۳). مقایسه میانگین عملکرد در ژنوتیپ‌ها نشان داد که در شرایط شاهد ژنوتیپ‌های داراب ۲، نوید و UN-11 بیش‌ترین و رقم رسد دارای کم‌ترین عملکرد دانه است. در شرایط تنش خشکی پس از گلدهی نیز ژنوتیپ‌های ۳۳۰ و مغان ۱ بیش‌ترین و رقم شیروودی کم‌ترین عملکرد دانه را داشتند (شکل ۵).



شکل ۵: مقایسه میانگین برهمکنش رژیم رطوبتی و ژنوتیپ بر عملکرد دانه

جدول ۴: ضرایب همبستگی بین عملکرد دانه، انتقال مجدد مواد و پارامترهای مرتبط با آن در ژنوتیپ‌های مختلف گندم تحت شرایط شاهد (الف) و تنش خشکی (ب) پس از گلدهی

در مجموع تمام ژنوتیپ‌ها در مواجهه با شرایط تنش خشکی پس از گلدهی عملکردشان کاهش پیدا کرد که احتمالاً به‌خاطر کاهش میزان فتوآسیمیلات تولیدی طی فرآیند فتوسنتز (Tatar *et al.*, 2016) باشد که سبب کاهش وزن هزار دانه و به‌طبع عملکرد دانه می‌گردد و حتی انتقال مجدد نیز نتوانسته میزان کاهش عملکرد را جبران نماید. مطالب فوق مطابق با نتایج جودی و همکاران (۱۳۸۹)، امیری و همکاران (۱۳۹۱)، عبدلی و همکاران (۱۳۹۳) و Ma و همکاران (۲۰۱۳) است. تحمل ژنوتیپ‌ها به تنش خشکی از چندین نظر قابل بررسی است. از نظر فیزیولوژیک، ژنوتیپی متحمل یا

حساس است که به ترتیب کم‌ترین و بیش‌ترین درصد کاهش عملکرد را در شرایط تنش خشکی از خود نشان دهد که به شاخص پایداری عملکرد معروف است.

جدول ۴: ضرایب همبستگی بین عملکرد دانه، انتقال مجدد مواد و پارامترهای مرتبط با آن در ژنوتیپ‌های مختلف گندم تحت شرایط شاهد (الف) و تنش خشکی (ب) پس از گلدهی

		حداکثر وزن			انتقال مجدد ماده خشک			کارایی انتقال مجدد			
عملکرد دانه	پارامترها	دم گل آذین	ماقبل آخر	بقیه میانگره-های ساقه	دم گل آذین	ماقبل آخر	بقیه میانگره-های ساقه	دم گل آذین	ماقبل آخر	بقیه میانگره‌های ساقه	پارامترها
	حداکثر وزن	۱									
	ماقبل آخر	۰/۵۵**	۱								
	بقیه میانگره-های ساقه	۰/۱۳	۰/۴۷**	۱							
	انتقال مجدد ماده خشک	۰/۶۸**	۰/۴۵**	۰/۰۸	۱						
	ماقبل آخر	۰/۴۲**	۰/۸۳**	۰/۳۳*	۰/۵۴**	۱					
	بقیه میانگره-های ساقه	۰/۰۹	۰/۴۰**	۰/۸۴**	۰/۱۹	۰/۴۰**	۱				
	کارایی انتقال مجدد	۰/۵۱**	۰/۳۶**	۰/۰۶	۰/۹۶**	۰/۵۰**	۰/۲۲	۱			
	ماقبل آخر	۰/۲۹*	۰/۶۲**	۰/۲۳	۰/۵۲**	۰/۹۴**	۰/۳۷**	۰/۵۳**	۱		
	بقیه میانگره-های ساقه	۰/۰۱	۰/۱۹	۰/۴۱**	۰/۲۵	۰/۳۲*	۰/۸۲**	۰/۳۲*	۰/۳۸**	۱	
	عملکرد دانه	۰/۲۳	۰/۳۱*	۰/۰۸	۰/۲۱	۰/۱۷	۰/۰۳	۰/۲۱	۰/۰۷	۰/۰۷	۱

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

از این منظر ژنوتیپ‌های مهدوی، ۳۳۰، گوهر و ۳۱۸ که کمترین درصد کاهش عملکرد را داشتند، به‌عنوان ژنوتیپ‌های متحمل و رقم شیروودی که بیش‌ترین درصد کاهش عملکرد را از خود نشان داد، به‌عنوان رقم حساس در نظر گرفته می‌شوند (شکل ۵). در این تحقیق همبستگی معنی‌داری بین عملکرد دانه و انتقال مجدد از میانگره‌ها مشاهده نشد (جدول ۴ الف و ب). این امر نشان می‌دهد که عرضه مواد فتوسنتزی توسط منبع (برگ‌ها) به مخزن‌های در حال رشد (دانه‌ها) کافی می‌باشد. بالا بودن منبع به مخزن در گیاه گندم در شرایط فاریاب توسط Ahmadi و همکاران (۲۰۰۹) گزارش شده است. جودی و همکاران (۱۳۸۹) با بررسی ۸۱ ژنوتیپ گندم مورد کشت در شرایط مختلف آب و هوایی ایران نیز بین عملکرد دانه و انتقال مجدد از میانگره‌ها همبستگی معنی‌داری مشاهده نکردند که مطابق با نتایج این تحقیق است.

(ب)

عملکرد دانه	کارایی انتقال مجدد			انتقال مجدد ماده خشک			حداکثر وزن			پارامترها
	بقیه میانگره-های ساقه	ماقبل آخر	دم گل آذین	بقیه میانگره-های ساقه	ماقبل آخر	دم گل آذین	بقیه میانگره-های ساقه	ماقبل آخر	دم گل آذین	
									۱	دم گل آذین
								۱	۰/۵۶**	ماقبل آخر
							۱	۰/۴۷**	۰/۱۵	بقیه میانگره‌های ساقه
						۱	۰/۱۸	۰/۴۹**	۰/۸۴**	انتقال مجدد ماده خشک
					۱	۰/۵۴**	۰/۴۲**	۰/۸۹**	۰/۵۰**	ماقبل آخر
				۱	۰/۴۲**	۰/۲۱	۰/۸۷**	۰/۴۰**	۰/۰۹	بقیه میانگره‌های ساقه
			۱	۰/۲۷*	۰/۴۹**	۰/۹۴**	۰/۱۹	۰/۳۹**	۰/۶۴**	کارایی انتقال مجدد
		۱	۰/۵۰**	۰/۳۶**	۰/۸۵**	۰/۴۸**	۰/۲۸*	۰/۵۵**	۰/۳۲*	ماقبل آخر
	۱	۰/۳۱*	۰/۲۵	۰/۷۵**	۰/۲۳	۰/۱۵	۰/۳۴*	۰/۱۲	-۰/۱۰۵	بقیه میانگره‌های ساقه
۱	۰/۰۴	۰/۰۴	۰/۱۱	۰/۱۵	۰/۰۶	۰/۱۴	۰/۱۹	۰/۱۲	۰/۲۱	عملکرد دانه

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

نتیجه‌گیری

نتایج این تحقیق نشان می‌دهد که تنوع گسترده‌ای برای ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در ژنوتیپ‌های گندم وجود دارد، پس اصلاح جهت بهبود صفات مذکور امکان‌پذیر می‌باشد. به طوری که ژنوتیپ‌هایی که توانایی بالایی در انتقال مجدد ماده خشک داشتند، دارای کارایی بهتری نیز بودند. با توجه به نتایج به دست آمده از این بررسی و با عنایت به میزان بارندگی بالا در اردیبهشت سال انجام این بررسی که مصادف با قبل از گلدهی و پرشدن دانه در گندم است، به نظر می‌رسد که فتوسنتز جاری نسبت به انتقال مجدد سهم بسیار معنی‌دارتری در شکل‌گیری عملکرد دانه داشته است. بر همین اساس، همبستگی بین صفات مرتبط با انتقال مجدد با عملکرد دانه معنی‌دار نشد. بنابراین در چنین شرایطی احتمالاً انتخاب براساس ظرفیت فتوسنتزی بالاتر در راستای انتخاب ژنوتیپ‌ها با عملکرد بالا موثرتر است و در سال‌های با میزان بارش کم‌تر در انتهای فصل رشد، ممکن است انتقال مجدد سهم بیش‌تری در شکل‌گیری عملکرد دانه گندم داشته باشد.

منابع

- اردلانی، ش.، سعیدی، م.، جلالی‌هنرمند، س.، قبادی، م.ا. و عبدلی، م. ۱۳۹۳. ارزیابی عملکرد دانه و ارتباط آن با انتقال مجدد ماده خشک در ژنوتیپ‌های گندم نان تحت تنش کم‌آبی پس از گلدهی‌افشانی. مجله زراعت دیم ایران. ۳(۲): ۱۷۳-۱۹۶.
- ارزانی، ا. ۱۳۹۰. اصلاح گیاهان زراعی. (ترجمه؛ اسلیپر، د.آ. و پولمن، ج.م.). انتشارات دانشگاه صنعتی اصفهان. ۶۲۸ صفحه.
- امیری، ر.، بهرامی‌نژاد، ص. و ساسانی، ش. ۱۳۹۱. ارزیابی تنوع ژنتیکی ژنوتیپ‌های گندم نان بر اساس صفات فیزیولوژیک در شرایط بدون تنش و تنش خشکی آخر فصل. مجله تحقیقات غلات. ۲(۴): ۲۸۹-۳۰۵.
- آزند، م.، جلالی‌هنرمند، س.، سعیدی، م.، قبادی، م.، چقامیرزا، ک. و عبدلی، م. ۱۳۹۴. بررسی توان ذخیره‌سازی و میزان مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه گندم نان متأثر از تنش خشکی انتهای فصل. مجله اکوفیزیولوژی گیاهی. ۲۳: ۱-۱۶.
- جودی، م.، احمدی، ع.، محمدی، و.ا.، عباسی، ع.ر.، محمدی، ح.، اسماعیل‌پور، م.، بیات، ز. و ترکاشوند، ب. ۱۳۸۹. بررسی تجمع و آزادسازی مواد فتوسنتزی ساقه در ژنوتیپ‌های زراعی گندم‌های ایران تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی طی فاز رشد زایشی. مجله علوم گیاهان زراعی ایران. ۴۱(۲): ۳۱۵-۳۲۸.
- رضایی مرادعلی، م.، عیوضی، ع.ر.، محمدی، س. و شیرعلیزاده، ش. ۱۳۹۲. اثر تنش خشکی بر انتقال مجدد ماده خشک و عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم نان زمستانه. مجله علوم زراعی ایران. ۱۵(۳): ۲۶۲-۲۷۵.
- عبادی، ع.، ساجد، ک. و سنجرى، ا.ق. ۱۳۹۰. تاثیر قطع آبیاری بر انتقال مجدد ماده خشک و برخی از صفات زراعی در جو بهاره. مجله الکترونیک تولید گیاهان زراعی. ۴(۴): ۱۹-۳۷.
- عبدلی، م.، سعیدی، م.، جلالی‌هنرمند، س.، منصورى فر، س. و قبادی، م.ا. ۱۳۹۳. ارزیابی تاثیر تنش کم‌آبی و محدودیت منبع پس از گلدهی‌افشانی بر عملکرد دانه و انتقال مجدد ژنوتیپ‌های گندم نان. مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی. ۷(۲): ۱۵۴-۱۳۷.
- قاجار سپانلو، م. ۱۳۸۲. بررسی اثر تنش رطوبتی خاک بر عملکرد، میزان پرولین و انتقال مجدد ماده خشک چهار ژنوتیپ گندم در شرایط مزرعه. پژوهشنامه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خزر. ۱(۱): ۱۴-۲۲.

مادح خاکسار، آ.، نادری، ا.، آینه‌بند، ا. و لک، ش. ۱۳۹۳. برهمکنش کم‌آبیاری و قطع آب بر توزیع مجدد مواد

ذخیره‌ای، فتوسنتز جاری و رابطه آن با عملکرد ذرت دانه‌ای. مجله فیزیولوژی گیاهان زراعی. ۶(۲۱): ۶۸-۵۳.

Ahmadi, A., Joudi, M. and Janmohammdi, M. 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post anthesis source limitation. *Field Crops Research* 113: 90-93.

Ahmed, N., Khaliq, I., Chowdhry, M.A., Ahsan, M., Ibrahim, M. and Maekqwq, M. 2004. Heritability estimates of some flag leaf characters in wheat. *Caderno de Pesquisa, Série Biologia* 16: 131-141.

Ashraf, M. and Harris, P.J.C. 2005. Abiotic stresses: Plant resistance through breeding and molecular approach. Haworth press Inc., New York. 3-12.

Atlin, G.N. and Fery, K.J. 1989. Predicting the relative effectiveness of direct versus indirect selection for oat yield in three types of stress environments. *Euphytica* 44: 137-142.

Azhand, M., Saeidi, M., Abdoli M. and Khas-Amiri, M. 2015. The impact of source limitations on yield formation, storage capacity and contribution of stem reserves to the growing grains of modern barley cultivars under post-anthesis water deficiency. *Plant Knowledge Journal* 4: 13-24.

Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserves mobilization. *Euphytica* 100: 77-83.

Borrell, A., Incoll, L.D. and Dalling, M.J. 1993. The influence of Rht1 and Rht2 alleles on the deposition and use of stem reserves in wheat. *Annals of Botany* 71: 327-326.

Cruz-Aguado, J.A., Rodes, R., Peres, I.P. and Dorado, M. 2000. Morphological characteristic and yield components associated with accumulation and loss of dry mass in the internodes of wheat. *Field Crops Research* 66: 129-139.

Dai, L.J. and Li, Z.Q. 2004. Comparative and functional genomics of wheat. *Acta Botany Boreal-Occident Sinica* 24: 949-953.

Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A. and Waines, J.G. 2006 a. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Post anthesis changes in internode dry matter. *Crop Science* 46: 735-746.

Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A. and Waines, J.G. 2006 b. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Post anthesis changes in internode water-soluble carbohydrate. *Crop Science* 46: 2093-2103.

Farshadfar, E. and Amiri, R. 2016. Assessment of genetic diversity and estimation of genetic parameters for remobilization related traits of wheat under drought conditions. *Genetika* 48: 139-149.

Golabadi, M., Golkar, P. and Bahari, B. 2015. Remobilization assay of dry matter from different shoot organs under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agronomy Research* 13: 1202-1214.

Gupta, A.K., Kaur, K. and Kaur, N. 2011. Stem reserve mobilization and sink activity in wheat under drought conditions. *American Journal of Plant Science* 2: 70-77.

Jia, S., Lv, J., Jiang, S., Liang, T., Liu, C. and Jing, Z. 2015. Response of wheat ear photosynthesis and photosynthate carbon distribution to water deficit. *Photosynthetica* 53: 95-109.

Koocheki, A. R., Yazdanehpas, A., Mahmadyorov, U. and Mehrvar, M. R. 2014. Physiological-based selection criteria for terminal drought in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agricultural Science and Technology* 16: 1043-1053.

Kumar, R., Sarawgi, A. K., Ramos, C. and Amarante, S. T. 2006. Partitioning of dry matter during drought stress in rainfed lowland rice. *Field Crops Research* 98: 1-11.

Ma, J., Huang, G. B., Yang, D. L. and Chai, Q. 2013. Dry matter remobilization and compensatory effects in various internodes of spring wheat under water stress. *Crop Science* 54: 331-339.

Martinez, D. E., Luquez, V. M., Bartoli, C. G. and Guiamét, J. J. 2003. Persistence of photosynthetic components and photochemical efficiency in ears of water-stressed wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Plant Physiology* 119: 1-7.

Papakosta, D.K. and Gayianas, A. A. 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal* 83: 804-807.

Royo, C., Miloudi, M. M., Fonze, N., Di Arraus, J. L., Pfeiffer, W. H. and Slafer, G. A. 2005. Durum wheat breeding current approaches and future strategies. Vol 1. Editors: Food product press.

Ruuska, S. A., Rebetzke, G. J., Van Herwaarden, A. F., Richards, R. A., Fettell, N. A., Tabe, L. and Jenkins, L.D. 2006. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biology* 33: 799-809.

Scofield, G. N., Ruuska, S. A., Aoki, N., Lewis, D. C., Tabe, L. M. and Jenkins, C. L. D. 2009. Starch storage in the stems of wheat plants: Localization and temporal changes. *Annals of Botany* 103: 859-868.

Shearman, V. J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R. K. and Foulkes, M. J. 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science* 45: 175-185.

Tatar, Ö., Brück, H. and Asch, F. 2016. Photosynthesis and remobilization of dry matter in wheat as affected by progressive drought stress at stem elongation stage. *Journal of Agronomy and Crop Science* 202: 292-299.

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.

Yang, J. and Zang, J. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist* 169: 223-236.

Yang, J., Peng, S., Zhang, Z., Wang, Z., Visperas, R. M. and Zhu, Q. 2002. Grain and dry matter yields and partitioning of assimilate in Japonica/Indica hybrid rice. *Crop Science* 42: 766-772.

Zhang, J., Chen, W., Dell, B., Vergauwen, R., Zhang, X., Mayer, J. E. and Van den Ende, W. 2015. Wheat genotypic variation in dynamic fluxes of WSC components in different stem segments under drought during grain filling. *Frontiers in Plant Science* 6: 1-11.