Iranian Journal of Field Crop Science
Vol 52, No 2, Summer 2021 (51-66)
DOI: 10.22059/ijfcs.2018.258419.654472

علوم گیاهان زراعی ایران
دورهٔ ۵۲، شمارهٔ ۲، تابستان ۱۴۰۰ (ص ۶۶-۵۱)

ارزیابی توان ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌های ساقه و ارتباط آن با انتقال مجدد در گندم

رباب محمودی[۱]، علی احمدی[۲*]، علیرضا عباسی[۳] و ولی‌اله محمدی[۳]

۱، ۲، ۳. دانشجوی سابق دکتری، استاد و دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۳/۲ - تاریخ پذیرش:۱۳۹۷/۵/۱٤)

چکیده

تنش خشکی به‌ویژه بعد از گلدهی، یکی از عوامل اصلی کاهش عملکرد گندم در ایران و جهان است و شناسایی صفات فیزیولوژیک مرتبط با تحمل تنش خشکی آخر فصل در غربال ارقام متحمل بسیار مؤثر است. هدف از این پژوهش بررسی تنوع در توان ذخیره‌سازی و ارتباط آن با انتقال مجدد در گندم بود. ۲۲ رقم زراعی گندم در قالب یک طرح کرت‌های خردشده با سه تکرار کشت شدند به‌طوری‌که آبیاری در دو سطح آبیاری متداول و تنش خشکی (٤۰درصد ظرفیت زراعی) به‌عنوان عامل اصلی و رقم به‌عنوان عامل فرعی در نظرگرفته شد. مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد به روش وزنی و روش سنجش محتوای کربوهیدرات‌های محلول به تفکیک میانگره تعیین شد. تنوع زیادی بین ارقام از نظر صفات فوق مشاهده شد. بیشترین ذخیره‌سازی در روش وزنی مربوط به میانگره‌های زیرین بود و پدانکل و پنالتیمیت به ترتیب در رتبه‌های بعدی قرار داشتند. اما بیشترین مقادیر کربوهیدرات‌های محلول در پنالیتیمت بود و میانگره‌های زیرین و پدانکل در رتبه‌های بعدی قرار گرفتند. رتبه‌بندی ارقام از لحاظ ذخیره‌سازی نیز در دو روش فوق متفاوت از یکدیگر بود. تنش خشکی سبب کاهش وزن میانگره‌ها، محتوای کربوهیدرات‌های محلول و عملکرد دانه و افزایش کارایی انتقال مجدد گردید. از بین صفات مرتبط با ذخیره‌سازی، وزن مخصوص ساقه بالاترین همبستگی را با انتقال مجدد نشان داد. همبستگی انتقال مجدد، وزن مخصوص ساقه و محتوای کربوهیدرات‌های محلول با عملکرد دانه نیز مثبت و معنی‌دار بود.

واژه‌های کلیدی: ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی، انتقال مجدد کربن، ذخایر ساقه ، تنش خشکی.

Stem carbohydrate reserves and its relationship with remobilization in wheat

Robab Mahmoudi, Ali Ahmadi*, Ali Reza Abbasi, Vali Allah Mohammadi
Department of Agronomy and Plant Breeding, University College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

(Received: May 23, 2018 - Accepted: August 5, 2018)

ABSTRACT

Water Water deficit especially after heading is one of the most effective factors of wheat yield loss in Iran and across the world and identifying the physiological traits related to plant resilience is of great importance in screening for tolerant varieties. The objective of this study was to evaluate the variation in stem reserves accumulation capacity and its relationship with remobilization in some wheat cultivars. 22 wheat cultivars were cultivated in a split plot design with three replications, full irrigation and 40% of field capacity being main plots. The amount of accumulation and remobilization was estimated by measuring internodes weight and stem soluble carbohydrates content (WSC). Significant genotypic variation among cultivars was observed under both normal and drought conditions. Maximum accumulation was found in lower internodes followed by peduncle and penultimate using dry weight measurement method. In WSC measurement method, however, maximum accumulation was observed in penultimate followed by lower internodes and peduncle. Cultivars ranking based on accumulation was also different in two methods. Drought stress caused decline in internodes weight, WSC and yield and remobilization efficiency. The specific stem weight had the highest correlation with remobilization. Significant correlation was found between grain yield and remobilization, specific stem weight and WSC.

Keywords: Photo assimilate storage, Carbohydrate remobilization, Stem reserves, Water stress.

* Corresponding author E-mail: ahmadia@ut.ac.ir

مقدمه

گندم اولین غله و مهم‌ترین گیاه زراعی دنیاست که به دلیل دارا بودن خاصیت نانوایی نقش بسیار مهمی در جیره غذایی مردم سراسر دنیا ایفا می‌کند (Yardanov *et al.*, 2003). به گزارش فائو گندم به‌عنوان یکی از مهم‌ترین غذاهای اصلی، حدود ۲۰٪ از کالری و پروتئین موردنیاز بشر را در سراسر جهان تأمین می‌کند و از نظر اهمیت بعد از ذرت و برنج در رتبه سوم قرار دارد. بروز تنش خشکی به‌ویژه بعد از گلدهی، یکی از موانع اصلی تولید گندم در اکثر بخش‌های آسیای میانه، خاورمیانه و از جمله ایران است (Lopez *et al.*,2003). انتظار می‌رود با گرم شدن جهانی زمین، شدت و فراوانی بروز تنش خشکی بیش‌ازپیش افزایش یابد. ازاین‌رو، تنش خشکی در بسیاری از نقاط جهان بخصوص در مناطقی که دارای آب‌وهوای مدیترانه‌ای هستند، خطر فزاینده‌ای برای تولید گندم خواهد شد؛ بنابراین بهبود مقاومت به خشکی به‌عنوان یک اولویت پژوهشی در اصلاح غلات در جهان مطرح شده است (Leflon *et al*., 2005; Fleury *et al*., 2010). در کشور ما نیز با توجه به اهمیت ویژه گندم و بروز خشکسالی‌های مکرر، اصلاح ارقام برای مقاومت به خشکی مهم‌ترین دغدغه اصلاحگران و محققین گندم طی سال‌های اخیر بوده و استفاده از راهکارهای بلندمدت و پایدار برای بهبود تولید این محصول مهم، ضروری به نظر می‌رسد. از جمله مکانیسم‌های تحمل خشکی، تغییرات فنولوژیکی شامل استقرار اولیه سریع محصول و انتقال مجدد اسیمیلات‌های ذخیره‌شده است (Monneveux *et al.*, 2012). در غلات، ازجمله گندم در طی دوره‌ای از رشد، تجمع ماده خشک در گیاه بیشتر از میزان مصرف آن است، در این حالت مواد فتوسنتزی مازاد به‌صورت قندهای مختلف اغلب در ساقه ذخیره می شوند و در مراحل بعدی رشد که معمولاً از دو تا سه هفته پس از گلدهی شروع می‌شود به دانه انتقال می‌یابند (Sabry *et al*.,1995). کربوهیدرات‌های محلول (Water Soluble carbohydrates یا WSC) قندهایی مانند فروکتان، ساکارز، گلوکز و فروکتوز هستند که به‌عنوان ذخایر در ساقه انباشته‌شده‌اند. مطالعات زیادی نشان داده‌اند که فروکتان فرم اصلی WSC در ساقه گندم است (Joudi *et al*.,2012). فروکتان در ساقه نه‌تنها به‌عنوان منبع کربن برای پر شدن دانه، بلکه به‌عنوان بخشی از مکانیسم‌های بازیابی (recovery) گیاه تحت تنش‌های زنده و غیرزنده، ایفای نقش می‌کند (Livingston *et al*., 2009). WSC تا مرحله گرده‌افشانی در ساقه‌ها تجمع پیدا می‌کنند، جایی که بعداً بتوانند به‌عنوان مخزن برای انتقال مجدد به دانه‌های در حال نمو در دسترس باشند. محققان گزارش کرده‌اند تحت شرایط تنش خشکی آخر فصل، WSC به‌نوعی نقش بافر را در تولید بیوماس و عملکرد دانه، از طریق افزایش جذب آب و بهبود کارایی مصرف آب ایفا می‌کنند (Pask *et al*., 2012). بنابراین اصلاح گندم مبتنی بر تولید ژنوتیپ‌هایی با ذخایر ساقه بالاتر و انتقال مجدد بالاتر و کربوهیدرات‌های محلول بالاتر، ممکن است منجر به بهبود پر شدن دانه و افزایش عملکرد شود (Pask *et al*., 2012). برخی محققان نیز اظهار داشته‌اند که سطوح بالای wsc با تحمل خشکی در گندم در ارتباط است (Volaire & Lelievre, 1997; Willenbrink, 2000; Foulkes *et al*., Wardlaw & 2007)؛ بنابراین تجمع WSC، یا به‌عبارت‌دیگر ظرفیت ساقه (به‌عنوان سلول‌های مخزن) برای تجمع کربوهیدرات‌ها در آن، یک ویژگی ژنتیکی کاربردی مهم است که در وهله اول توان ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌ها در ساقه را تعیین می‌کند و در وهله دوم انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول از ساقه به دانه را تحت تأثیر قرار خواهد داد. مقدار WSC کل بین ژنوتیپ‌های مختلف متنوع است (Kiniry, 1993; Reynolds *et al*, 2009). یکی از علل تنوع در میزان ذخیره‌سازی WSC در ژنوتیپ‌های مختلف این است که ذخیره WSC ممکن است با سرمایه‌گذاری گیاه در دیگر مخازن، مانند رشد عمقی‌تر ریشه (Lopes & Reynolds, 2010)، بقای پنجه یا بقای سنبله‌های در حال نمو معاوضه نشان دهد. علت دیگر این تنوع را می‌توان چنین عنوان کرد که اسیمیلات‌های مازاد در مراحل اولیه رشد که وارد ساقه گندم می‌شوند، ممکن است در ساقه وارد دو مسیر سنتزی متفاوت شوند. مسیر اول، ورود ساکارز به واکوئل و تبدیل آن به فروکتان است (Yoshida *et al*.,2007). سپس در زمان انتقال مجدد فروکتان‌ها توسط انواع مختلف آنزیم‌های فروکتان اگزوهیدرولاز، هیدرولیز شده

و به دانه‌ها انتقال داده می‌شوند (Van den Ende *et al*., 2003; Kawakami & Yoshida, 2005). مسیر دوم که ممکن است ساکارز وارد آن شود، مسیر سنتز پلی ساکاریدهای دیوارهٔ سلولی ازجمله سلولز و همی‌سلولز است (Xue *et al*.,2008). تفاوت در ورود ساکارز به هریک از مسیرهای یادشده و فعالیت آنزیم‌های دخیل، در ژنوتیپ‌های مختلف می‌تواند منجر به ذخیره‌سازی بالا یا پایین WSC در ساقه شده و احتمالاً توانایی انتقال مجدد ژنوتیپ‌ها را نیز تحت تأثیر قرار دهد. چنانچه در مطالعات قبلی نیز بین محتوای پلی‌ساکاریدهای دیوارهٔ سلولی با غلظت WSC رابطه معکوسی نشان داده شده است (Xue *et al*., 2008).

با توجه به اینکه توان بالقوه ذخیره‌سازی WSC در ساقه و انتقال مجدد آن‌ها به دانه، از ویژگی‌های ژنتیکی مؤثر در ثبات عملکرد تحت شرایط تنش خشکی است و در مطالعات قبلی توان ذخیره‌سازی با دو روش موردمطالعه قرار نگرفته است، در بررسی حاضر تعداد ۲۲ رقم گندم که تا حدودی، معرف اقلیم‌های مختلف آب و هوایی ایران هستند، انتخاب شد و توانایی ذخیره سازی کربوهیدرات‌های محلول به تفکیک میانگره‌های ساقه به دو روش مستقیم (محتوای WSC ساقه) و غیر مستقیم (تغییرات وزنی ساقه) و ارتباط آن با میزان انتقال مجدد و عملکرد دانه، در شرایط آبیاری مطلوب و تنش رطوبتی مورد مطالعه قرار گرفت تا ارقام مورد بررسی از نظر این صفات شناسایی و رتبه‌بندی شوند.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در مزرعه پژوهشی گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران واقع در کرج، به‌صورت اسپیلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار به اجرا در آمد. عامل‌های تنش و عدم تنش خشکی در کرت اصلی و ارقام (۲۲ رقم) در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. ارقام مورد مطالعه در این تحقیق از ارقام قدیمی و جدید، متحمل تا حساس به خشکی، از چهار اقلیم مختلف ایران با حداکثر تنوع ژنتیکی انتخاب شدند. پس از عملیات آماده‌سازی زمین بذور با قارچ‌کش ضدعفونی شده، عملیات کاشت با تراکم ۴۰۰ بذر در مترمربع صورت گرفت. هر کرت فرعی شامل ۵ خط ۴ متری بود و بین هر دو کرت فرعی نیم متر فاصله به‌صورت نکاشت در نظر گرفته شد. جهت جلوگیری از نشت آب از هر کرت اصلی به کرت اصلی مجاور، فاصله ۲ متر بین کرت های اصلی و فاصله ۲ متر بین تکرارهای آزمایش منظور گردید. عملیات آبیاری به روش قطره‌ای انجام شد. رژیم های رطوبتی شامل: ۱. شاهد (آبیاری متداول، معادل ۷۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی از تشتک کلاس A) ۲. تنش رطوبتی (معادل ۱۱۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی از تشتک کلاس A) بودند. هر دو تیمار شاهد و تنش تا مرحله ظهور سنبله به‌طور همزمان با یکدیگر آبیاری شدند و از این مرحله به بعد اعمال تیمار تنش تا مرحلهٔ رسیدگی فیزیولوژیک ادامه یافت درصورتی‌که تیمارهای عدم تنش تا پایان مرحله رشد آبیاری شدند (زمانی که ۵۰ درصد رقم مورد مطالعه در منطقه (پیشتاز) وارد مرحله ظهور سنبله شدند تیمار تنش آغاز گردید). برای تعیین مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مواد ذخیره شده در ساقه، در زمان گرده‌افشانی ۲۰ بوته حتی الامکان مشابه که در یک روز گرده‌افشانی نمودند علامت‌گذاری شدند. از گیاهان علامت‌گذاری شده ۱۰ بوته در مرحله حداکثری ذخایر ساقه کف‌بر شدند و ۱۰ بوته دوم در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی برداشت گردید و برگ‌ها جدا شده و ساقه‌های اصلی جهت خشک کردن به آون (به مدت ۴۸ ساعت در ۸۰ درجه) منتقل گردید. سپس صفات مرتبط با ذخیره‌سازی اسیمیلات‌ها در ساقه شامل اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول در ساقه، وزن خشک ساقه، طول ساقه، وزن مخصوص ساقه (حاصل تقسیم وزن ساقه به طول ساقه) به تفکیک میانگره تعیین گردید. میانگره‌ها شامل پدانکل (دم‌گل‌آذین)، پنالتیمیت (میانگره ماقبل آخر) و میانگره‌های زیرین (مجموع بقیه میانگره‌ها) بود. همچنین برای تعیین میزان انتقال مجدد (Remobilization) و کارایی انتقال مجدد (Remobilization efficiency) مقایسه تغییرات وزنی ۱۰ بوته اول با ۱۰ بوته دوم که در مرحله رسیدگی برداشت می‌شوند از طریق روابط ۱ و ۲ انجام شد.

(رابطه ۱)

وزن خشک ساقه در مرحله رسیدن دانه– وزن خشک ساقه در مرحله حداکثری ذخایر ساقه = انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه
(رابطه ۲)
۱۰۰× (وزن خشک ساقه در مرحله حداکثری ذخایر ساقه / انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه) = کارایی انتقال مجدد (٪)

در روابط فوق کاهش تنفسی در نظر گرفته نشده است و فرض شده است که تنفس برای ارقام و شرایط محیطی مورداستفاده در این مطالعه یکسان است. (2008). Ehdaie *et al* نیز در مطالعه خود در رابطه با تنوع ژنتیکی انتقال مجدد در گندم چنین فرضی را صحیح دانسته‌اند. روش فوق در واقع روش وزنی تخمین توان ذخیره‌سازی می‌باشد. برای ارزیابی هرچه دقیق‌تر این صفت کربوهیدرات‌های محلول ساقه به تفکیک میانگره اندازه‌گیری شد. بدین منظور ساقه‌های خشک شده در مرحله حداکثری ذخایر ساقه به وسیله آسیاب پودر شده و از روش (Roe, 1949) جهت محاسبه میزان WSC استفاده گردید (محلول واکنش‌گر مخلوط اسید کلریدریک، رزوسینول و اتانول ۹۶٪ بود و در طول موج ۵۲۰ نانومتر توسط دستگاه پلیت ریدر قرائت شد). در نهایت داده‌ها توسط نرم افزار SAS 9.4 مورد تجزیه واریانس و مقایسه میانگین قرار گرفتند. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح پنج درصد انجام شد.

نتایج و بحث

طول ساقه

قابلیت ذخیره ساقه به عنوان مخزن توسط طول ساقه و وزن مخصوص ساقه تعیین می شود. به همین دلیل طول ساقه به تفکیک میانگره اندازه‌گیری و ارتباط آن با ذخیره سازی و انتقال مجدد بررسی شد. نتایج تجزیهٔ واریانس نشان داد، اثرات رقم و رژیم آبیاری بر روی طول میانگره‌های پدانکل و پنالیتیمت معنی‌دار بوده اما اثر متقابل آنها معنی‌دار نبود (جدول ۱). در حالت کلی تنش خشکی سبب کاهش اندک اما معنی‌دار به ترتیب در حدود چهار و هشت درصد در طول میانگره‌های پدانکل و پنالتیمت شد (جدول نشان داده نشده). این کاهش جزئی احتمالاً به دلیل زمان اعمال تنش است که تقریبا در مراحل پایانی رشد طولی ساقه اعمال شد. تنش خشکی تأثیر معنی‌داری بر روی ارتفاع میانگره‌های زیرین نداشت که احتمالاً علت آن تکمیل رشد این میانگره‌ها در زمان شروع تنش خشکی می‌باشد. طبق نتایج تجزیه واریانس صفت طول کل ساقه (در تمام میانگره‌ها) تحت تأثیر رقم قرار گرفت (جدول ۱) که نشان‌دهندهٔ تنوع ارقام مورد آزمایش از نظر طول ساقه است. ارقام آذر۲ و شیراز دارای بالاترین طول و ارقام دز و هامون کمترین طول ساقه را دارا بودند. (*2009*). Slafer *et al* نیز گزارش کردند که رشد طولی ساقه با گرده‌افشانی پایان می‌یابد. در کلیهٔ ارقام میانگرهٔ پدانکل بیشترین سهم (۴۰ درصد) را در تشکیل ارتفاع ساقه داشت و میانگره‌های زیرین و پنالتیمیت از لحاظ مشارکت در تشکیل ارتفاع ساقه در رتبه‌های بعدی قرار داشتند. در ارتباط با اثر طول ساقه بر روی مقدار ذخیره‌سازی گزارش‌های متناقضی وجود دارد. Borrell *et al (1993)* گزارش کردند که ژن‌های مسئول پاکوتاهی در گندم (*Rht_1*) و (*Rht_2*)، هر یک طول ساقه را به مقدار ۲۱ درصد کاهش دادند و ذخیرهٔ ساقه نیز به میزان ۳۵ و ۳۹ درصد کاهش یافت. در مقابل. Shearman *et al* (2005) اشاره کردند که در گندم‌های جدید پاکوتاه انگلستان مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد بیشتر از گندم‌های پابلند قدیمی بود.

وزن ساقه

نتایج تجزیه واریانس نشان داد اثر رقم، رژیم آبیاری و اثر متقابل آن‌ها بر وزن خشک میانگره‌های پدانکل، پنالتیمیت و میانگره‌های زیرین معنی‌دار بود (جدول ۱). تنش خشکی متوسط وزن پدانکل، پنالتیمیت و میانگره زیرین را به ترتیب ۱۳/۴۷، ۲۴/۲۸ و ۱۵/۷۷ درصد کاهش داد. وزن ساقه از ۲۱۱۴ تا ۱۲۹۰ میلی‌گرم در شرایط آبیاری مطلوب و از ۱۸۸۲ تا ۱۱۶۰ میلی‌گرم در تنش متغیر بود. رتبهٔ برخی ارقام از نظر وزن خشک کل ساقه در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی مشابه بود؛ اما رتبهٔ برخی ارقام در شرایط تنش تغییر یافت. مثلاً ارقام شبرنگ، دنا (ارقام دوروم) و رسول در هر دو شرایط بالاترین وزن ساقه را دارا بودند که بیانگر پتانسیل ذخیره سازی بالای این ارقام است، درحالی‌که رتبهٔ ارقامی مانند

مرودشت، آرتا و مغان۳ در شرایط تنش کاهش یافت (جدول ۷). از بین ارقام موردمطالعه ارقام بم، چمران و زارع کمترین کاهش و ارقام مغان۳، مرودشت و کریم بیشترین کاهش را نسبت به شاهد نشان دادند (جدول ۳). ازآنجاکه تنش خشکی قبل از گرده‌افشانی اعمال شد احتمالاً در ارقام حساس به خشکی که تحت تنش فتوسنتز کمتری دارند، ذخایر ساقه با کاهش بیشتری مواجه شده است (Ahmadi *et al*.,2009). تجمع مواد فتوسنتزی و پتانسیل ذخیره‌سازی در ساقه وابستگی زیادی به شرایط رشدی گیاه دارد. در شرایط مطلوب رشدی (از نظر دما، رطوبت و مواد معدنی) مقدار فتوسنتز گیاه بالا بوده و بخشی از آن ذخیره می‌شود. زمانی که فتوسنتز گیاه در طول طویل شدن ساقه با شرایط تنش مواجه می‌شود، مقدار ذخیره‌سازی در میانگره‌ها کاهش می‌یابد (Inoue *et al*, 2004). Kiniry (1993) اظهار داشت تجمع ذخایر و ظرفیت ذخیره در ساقه‌ها قویاً به شرایط رشدی قبل از گرده‌افشانی بستگی دارد.Ehdaie (1995) در مطالعه خود نشان داد تنش خشکی به‌طور متوسط ۲۳ درصد وزن خشک کل ساقه را کاهش داد. میانگره‌های زیرین ساقه دارای بیشترین وزن خشک بودند و پدانکل و پنالتیمیت در رتبه‌های بعدی قرار گرفتند. شاید بیشتر بودن وزن میانگره‌های زیرین ساقه به این دلیل است که این میانگره‌ها زودتر به‌وجود می‌آیند بنابراین طول دورهٔ تجمع در آن‌ها بیشتر از میانگره‌های بالایی است (Ehdaie *et al*., 2006). تفاوت معنی‌داری در وزن میانگره‌ها بین ارقام دیده شد که نشان دهندهٔ پتانسیل متفاوت ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در بخش‌های مختلف ساقه است. اما یکی از عوامل ایجادکننده چنین تفاوتی می‌تواند تفاوت در عرضهٔ کربن که خود وابسته به‌سرعت اسیمیلاسیون و تسهیم شیرهٔ پرورده است، مطرح شود (Ruuska *et al*., 2006). همچنین ترتیب رتبه‌بندی ارقام گندم برای میانگره‌های مختلف متفاوت از یکدیگر بود که نشان می‌دهد فرایند ذخیره‌سازی در میانگره‌ها مستقل از یکدیگر است (Ehdaie *et al*., 2006).

جدول ۱- میانگین مربعات صفات مربوط به ذخیره‌سازی ساقه گندم در شرایط نرمال و تنش خشکی

Table 1.The mean of square traits related to wheat stem reserves internodes in non-stress and drought stress conditions

Source of variation (SOV)	Df	Stem length				Stem dry weight				Stem special weight			
		Peduncle	Penultimate	Lower internodes	Total	Peduncle	Penultimate	Lower internodes	Total	Peduncle	Penultimate	Lower internodes	Total
Replication	2	12.52 ns	122.18 **	157.85 **	22.74 ns	1361.73ns	7474.09ns	22535.1*	8090.32ns	6.18 ns	107.46 **	30.54 ns	3.10 ns
Water regime	1	59.69*	88.29*	3.07ns	236.37ns	173601.3**	404684 **	383932**	2796985 **	99.44**	418.51**	639.05**	330.03**
Error	2	46.53	65.55	0.76	205.60	31366.82	41.88	1578.33	29604.12	62.45	152.98	1.78	25.60
Cultivar	21	39.21*	25.32**	71.14*	144.70**	44368.21**	22452.8**	91710.1**	321009**	34.66**	99.11**	117.30**	58.83**
W *C	21	5.87 ns	2.26 ns	5.81 ns	19.97 ns	5946.94 *	5755.91 *	10919.2 *	45764.1 **	2.32 ns	16.02 ns	10.97 ns	4.44 ns
Error	84	13.71	8.10	35.20	64.55	3240.87	3080.85	5026.47	9955.67	5.50	20.98	30.97	5.54
CV(%)		11.50	15.64	21.52	10.30	11.33	13.85	11.25	6.50	14.91	20.19	22.53	11.87

جدول ۲- تجزیه واریانس صفات ذخیره‌سازی WSC، انتقال مجدد و عملکرد دانه

Table 2.The mean of the WSC accumulation square, remobilization and yield traits

Source of variation (SOV)	Df	WSC content (15days after anthesis)				Remobilization				Remobilization efficiency			yield
		Peduncle	Penultimate	Lower internodes	Total	Peduncle	Penultimate	Lower internodes	Total	Peduncle	Penultimate	Lower internodes	
Replication	2	1808.91ns	1614.56ns	7755.92ns	15658.6 ns	9710.68 **	492.63 **	39.12 ns	7277.47 *	823.49 **	267.56ns	956.11**	78107.98**
Water regime	1	65742**	135680 **	3048.08**	638942.2*	2308.36*	7153.5**	11810.5**	58225.7**	32.71ns	235.74ns	206.85ns	2393182.8**
Error	2	3632.9	3064.7	4062.13	25518.86	1243.43	88.97	249.92	2270.21	197.01	157.81	69.76	169572.62
Cultivar	21	6784.2 **	35994 **	32619. **	149591**	14078.2 **	29165 **	81859 **	255278**	727.62 **	2333.72**	2033.84**	187277.21**
W *C	21	4186.3 **	8264.6 **	15461 **	40029.5**	1802.76 **	1323.9 **	1343.4 ns	8379.85 **	81.83ns	116.32 ns	56.74 ns	21444.50**
Error	84	870.36	1190.35	860.09	2793.48	81.391	349.83	1275.32	2154.18	50.10	162.55	145.78	7585.55
CV(%)		20.61	18.53	18.20	11.53	19.86	13.33	14.07	9.40	23.80	24.02	18.74	14.24

ns، * و ** به ترتیب معنی‌داری در سطح ۱ و ۵ ودرصدو ns غیر معنی‌داری را نشان می‌دهد.

ns, ** and * respectively shows non-significant, significant at 1 & 5 percent

وزن مخصوص ساقه

نتایج تجزیهٔ واریانس نشان داد، اثرات رقم و رژیم آبیاری بر روی وزن مخصوص میانگره‌های پدانکل، پنالیتیمت و میانگره‌های زیرین معنی‌دار بوده اما اثر متقابل آن‌ها معنی‌دار نبود (جدول ۱). ارقام شبرنگ و دنا بالاترین وزن مخصوص ساقه و ارقام پیشتاز و زارع کمترین وزن مخصوص ساقه را در هردو شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی دارا بودند. ارقام پارسی، زاگرس و چمران کمترین کاهش و ارقام آرتا، مغان۳ و کریم بیشترین کاهش را نسبت به شاهد نشان دادند میانگره‌های زیرین به ترتیب با متوسط (mg/cm) ۲۵/۸۵ و ۲۱/۴۵ بالاترین وزن مخصوص را در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی داشتند. پنالتیمت و پدانکل نیز به ترتیب در رتبه‌های بعدی بودند (جدول نشان داده نشده). همانند وزن میانگره‌ها تنوع گسترده‌ای از نظر این صفت در میانگره‌های مختلف مشاهده شد. تنش خشکی میانگین وزن مخصوص را در میانگره‌ها کاهش داد. مقدار این کاهش در پدانکل، پنالتیمت و میانگره‌های زیرین به ترتیب ۱۰/۴۶، ۱۴/۵۶ و ۱۷/۰۳ بود. تجزیهٔ همبستگی رابطه مثبت و معنی‌دار وزن مخصوص ساقه با وزن خشک ساقه و محتوای کربوهیدرات محلول ساقه را نشان داد (جدول ۸).

کربوهیدرات‌های محلول ساقه (WSC)

روش دقیق‌تر برای تعیین توان ذخیره‌سازی ارقام روش اندازه‌گیری WSC (روش مستقیم) است چراکه در ارقام مختلف ممکن است درصدهای متفاوتی از وزن خشک به ترکیبات ساختاری و محلول اختصاص یافته باشد. طبق جدول تجزیه واریانس اثر رقم، رژیم آبیاری و اثر متقابل آن‌ها بر روی محتوای WSC در تمام میانگره‌ها معنی‌دار بود (جدول ۲). پنالتیمت، میانگره‌های زیرین و پدانکل به ترتیب رتبه‌های اول تا سوم را در میزان ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌های محلول در دو شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی داشتند (جدول ۴). درحالی‌که در بررسی ذخیره‌سازی به روش وزنی ترتیب متفاوتی دیده شد (به ترتیب میانگره‌های زیرین، پدانکل و پنالتیمت رتبه‌های یک تا سه را دارا بودند) بنابراین به نظر می‌رسد از نظر محتوای کربوهیدرات‌های محلول میانگرهٔ پنالتیمت اهمیت بالاتری در ذخیره‌سازی داشته است. در رابطه با تفاوت میانگره‌ها در ذخیره سازی Wilenbrink & Wardlow (1994) گزارش کردند که بیشترین تغییرات در ذخیره ساقه در میانگره پنالتیمت در آزمایش‌های مختلف وجود دارد. برخی از گزارش‌ها در مورد ژنوتیپ‌های مختلف گندم نیز نشان داده‌اند میزان قند تجمع یافته در میانگره پنالتیمت بیشتر از میانگره پدانکل است. تفاوت موجود بین این میانگره‌ها تا حدی قابل انتظار است چون در میانگره پدانکل تا بعد از گلدهی و زمانی که رشد آن کامل نشده کربوهیدراتی ذخیره نمی‌شود. بنابراین مقدار ذخایر کربوهیدراتی آن کمتر از میانگره پنالتیمت است (Rolland & Moore, 2002). احتمالاً یک دلیل برای پایین بودن محتوای WSC در میانگره های زیرین در این آزمایش، بیشتر بودن سهم اجزای ساختمانی در وزن خشک آنها بوده است. از سوی دیگر در این آزمایش زمان نمونه‌گیری برای حداکثری ذخایر ساقه ۱۵روز بعد از گرده‌افشانی بود.

Ehdaie *et al.*(2006) اظهار داشتند در شرایط آبیاری مطلوب، حداکثر سطح WSC در میانگره‌های پدانکل و پنالتیمت ۲۰ روز بعد از گرده‌افشانی اتفاق می‌افتد در حالی که در میانگره‌های زیرین این نقطهٔ حداکثری ذخایر WSC ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی است؛ بنابراین ممکن است در زمان نمونه‌گیری محتوای WSC میانگره های زیرین رو به کاهش گذاشته باشد و یا نقطهٔ حداکثری ذخایر در میانگرهٔ پدانکل هنوز اتفاق نیفتاده باشد. علاوه بر تفاوت در رتبه‌بندی میانگره‌ها، رتبه‌بندی ارقام از لحاظ WSC کل ساقه با رتبه‌بندی بر اساس وزن خشک نیز متفاوت بود. برخی ارقام رتبه‌ای مشابه با ذخیره‌سازی بر اساس وزن خشک داشتند اما برخی ارقام مانند زاگرس، هامون و دز که از لحاظ وزن خشک ساقه در رتبه‌های میانی قرار داشتند، در بررسی محتوای WSC ساقه رتبه‌های نخست را به دست آوردند (جدول ۷). این نتایج نشان می‌دهد که بالا بودن وزن خشک ساقه‌ها الزاماً به معنی بالا بودن توان ذخیره‌سازی در آن‌ها نیست زیرا این احتمال وجود دارد که بالا بودن وزن خشک ناشی از وفور کربوهیدرات‌های

جدول ۳- میانگین وزن خشک ساقه گندم برحسب میلی‌گرم به تفکیک میانگره در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی
Table3.The mean comparison of the dry weight of wheat stem internodes in non-stress and drought stress conditions

	Peduncle			Penultimate			Lower internodes			Total		
	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation
Arta	500^{fm}	344^{o}	-31.18	467^{di}	340^{mu}	-27.14	626^{gk}	476^{or}	-23.97	1593^{gj}	1160^{r}	-27.17
Akbari	637^{ad}	504^{fl}	-20.84	608^{a}	405^{hq}	-33.35	605^{gm}	432^{qr}	-28.65	1849^{ce}	1341^{lq}	-27.51
Bam	455^{go}	471^{fn}	3.59	358^{jt}	336^{ou}	-6.24	599^{gm}	580^{hp}	-3.17	1412^{ko}	1387^{lp}	-1.77
Baharan	426^{jo}	441^{io}	3.44	428^{fm}	273^{tv}	-36.14	611^{gl}	446^{qr}	-27.06	1465^{jn}	1160^{r}	-20.84
Parsi	449^{ho}	411^{ko}	-8.61	434^{fl}	409^{gq}	-5.91	466^{pr}	445^{qr}	-4.51	1350^{lq}	1264^{or}	-6.32
Pishtaz	387mo	405^{lo}	4.65	379^{is}	235^{v}	-38.08	537^{jq}	527^{jr}	-1.92	1303^{nr}	1167^{r}	-10.49
Pishgam	678^{a}	482^{fn}	-28.87	570^{ab}	355^{kt}	-37.78	787^{be}	633^{fk}	-19.53	2035^{ab}	1470^{jm}	-27.75
Chamran	423^{jo}	404^{lo}	-4.34	327^{ru}	300^{sv}	-8.42	540^{jq}	530^{jr}	-1.73	1290^{or}	1234^{pr}	-4.28
Dez	560^{eh}	436^{io}	-22.10	445^{ej}	390^{hs}	-12.50	592^{gn}	525^{kr}	-11.26	1597^{gj}	1351^{lq}	-15.40
Dena	711^{a}	663^{ac}	-6.79	418^{fq}	304^{sv}	-27.41	888^{ab}	874^{ac}	-1.50	2017^{ab}	1841^{ce}	-8.74
Rasul	657^{ac}	541^{di}	-17.66	536^{ad}	426^{fn}	-20.46	876^{ac}	832^{ad}	-4.95	2069^{a}	1800^{df}	-13.00
Zare	453^{go}	405^{lo}	-10.60	286^{tv}	260^{uv}	-9.17	599^{gm}	596^{gn}	-0.56	1338^{lq}	1260^{or}	-5.80
Zagros	466^{gn}	405^{lo}	-13.16	424^{fp}	331^{qu}	-22.08	590^{go}	574^{ip}	-2.66	1480^{jl}	1309^{mr}	-11.53
Shabrang	716^{a}	677^{ab}	-5.40	499^{bg}	443^{ek}	-11.10	899^{ab}	762^{ce}	-15.31	2114^{a}	1882^{bd}	-10.96
Shiraz	521^{ek}	493^{fn}	-5.37	437^{fl}	352^{lt}	-19.49	691^{eh}	641^{fj}	-7.23	1649^{fh}	1486^{jl}	-9.89
Shoosh	521^{ek}	438^{io}	-16.05	423^{fp}	339^{mu}	-19.78	607^{gm}	529^{jr}	-12.74	1551^{hk}	1306^{nr}	-15.77
Marvdasht	563^{eg}	406^{lo}	-27.93	463^{di}	315^{sv}	-31.99	700^{eg}	493^{mr}	-29.53	1726^{dg}	1214^{qr}	-29.67
Moghan3	522^{ek}	383no	-26.69	456^{di}	337^{nu}	-26.08	758de	496^{lr}	-34.55	1737^{dg}	1216^{qr}	-29.96
Mehreegan	620^{ad}	582^{bf}	-6.23	506^{bf}	339^{mu}	-32.98	922^{a}	747^{df}	-18.98	2049^{a}	1668^{fh}	-18.58
Hamun	534^{dj}	520^{ek}	-2.56	529^{ae}	451^{di}	-14.80	627^{gk}	418^{r}	-33.24	1690^{eh}	1390^{kp}	-17.77
Azar2	484^{fn}	416^{ko}	-14.06	478^{eh}	324^{rv}	-32.22	685^{ei}	483^{nr}	-29.44	1647^{fi}	1223^{qr}	-25.73
Karim	565^{bg}	427^{jo}	-24.53	560^{ac}	334^{pu}	-40.43	840^{ad}	630^{gk}	-24.99	1966^{ac}	1391^{kp}	-29.26
Average	539	466	-13.47	456	345	-24.28	684	576	-15.77	1678	1387	-17.35

ساختاری غیرقابل‌انتقال (همانند سلولز و همی‌سلولز) در ساختار ساقه باشد. Xue *et al* (2008) کاهش محتوای پلی ساکاریدهای دیواره سلولی (عمدتاً همی‌سلولز) را در لاین‌هایی با WSC بالا گزارش کردند. بنابراین تسهیم متفاوت کربن در ساقه گندم یکی از علل تفاوت ژنوتیپ‌های گندم در تجمع WSC است (Ruan, 2014). تنش خشکی متوسط محتوای WSC را در میانگره‌های پدانکل، پنالتیمیت و زیرین به ترتیب ۲۹، ۳۲ و ۱۸ درصد کاهش داد (جدول ۴). این امر نشان می‌دهد تنش خشکی بر روی میانگره‌هایی با WSC بالاتر در مقایسه با میانگره‌هایی با ذخایر محلول کمتر، تأثیر بیشتری داشته است. علت این کاهش احتمالاً کاهش توان فتوسنتزی گیاه و متعاقب آن کاهش توان ذخیره سازی کربوهیدرات‌ها در ساقه یا افزایش سهم تنفس در میانگره‌ها در تنش خشکی است. Davidson & Chevalier (1992) نیز گزارش کردند که مقدار کربوهیدرات‌های محلول به‌طور متوسط در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی به ترتیب ۱۰۴۷ و ۶۴۱ میلی‌گرم در ساقه گیاه گندم بود. در این آزمایش پاسخ ارقام به تنش خشکی یکسان نبود و در برخی ارقام تنش خشکی محتوای WSC کمتر کاهش و حتی در برخی مقدار آن را افزایش داد. Del Pozo *et al*. (2017) در بررسی خود بر روی محتوای WSC ارقام متحمل و حساس گزارش کردند که ارقام متحمل در شرایط تنش خشکی محتوای WSC بالاتری نسبت به ارقام حساس داشته‌اند. محققان دیگر نیز چنین کاهشی در محتوای WSC تحت شرایط تنش خشکی گزارش نمودند (Foulkes *et al*., 2007; Ehdaie *et al*., 2008). احتمال دارد افزایش WSC در اثر تنش که در برخی تحقیقات گزارش شده انعکاس دهندهٔ کاهش جذب نیتروژن توسط گیاه در شرایط تنش خشکی باشد. چرا که فراهمی نیتروژن به‌طور مستقیم سبب کاهش خطی محتوای WSC می‌شود (LynneMcIntyre *et al*., 2012).

انتقال مجدد و ارتباط آن با صفات مرتبط با ذخیره‌سازی

انتقال مجدد بر اساس تغییرات وزن خشک ساقه به تفکیک میانگره اندازه‌گیری شد. نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که اثر رژیم آبیاری و رقم و اثر متقابل آن‌ها بر میزان انتقال مجدد از میانگره‌های مختلف معنی دار بود (جدول ۲). میانگره‌های زیرین بیشترین مقدار انتقال مجدد را داشتند و پنالتیمت و پدانکل به ترتیب در رتبه‌های دوم و سوم قرار گرفتند. در بین ارقام نیز از نظر مقدار ماده انتقال مجدد یافته تنوع قابل‌توجهی وجود داشت (جدول ۵). در شرایط آبیاری مطلوب ارقام پیشگام، کریم و شبرنگ و در شرایط تنش خشکی ارقام پیشگام، مهرگان و دنا بالاترین انتقال مجدد را دارا بودند. ارقام چمران، بم و زارع در هر دو شرایط آزمایشی کمترین انتقال مجدد را به خود اختصاص دادند. دلیل این تفاوت‌ها احتمالاً وجود تنوع ژنتیکی از نظر توان ذخیره‌سازی یا به‌عبارت‌دیگر تسهیم متفاوت ساکارز در فرآیندهای فیزیولوژیکی و قدرت مخزن (اندازه و فعالیت مخزن) در ارقام گندم است. پاسخ ارقام به تنش خشکی متفاوت از یکدیگر بود. برخی ارقام مانند زارع و مغان۳ در تنش خشکی افزایش زیادی در انتقال مجدد نشان دادند که علت آن می‌تواند کاهش سهم فتوسنتز جاری به دلیل وقوع تنش خشکی و افزایش تقاضای مخزن‌ها باشد. در مقابل ارقام کریم و آرتا بیشترین کاهش را در انتقال مجدد در تنش خشکی نشان دادند که ممکن است به دلیل کاهش ذخایر wsc ساقه یا محدودیت فرآیند انتقال مجدد (هیدرولیز کربوهیدرات‌های محلول و انتقال آن‌ها به دانه) باشد (جدول ۵). Plaut *et al.* (2004) نیزگزارش کردند که تنش خشکی میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها را کاهش می‌دهد آن‌ها دلیل این امر را احتمالاً مشارکت ذخایر ساقه در تنظیم اسمزی می‌دانند. چون افزایش در محتوای قندهای محلول ازجمله واکنش هایی است که گیاهان برای کاهش پتانسیل اسمزی خود و درنتیجه افزایش جذب آب و مقابله با تنش خشکی از خود بروز می‌دهند (Anderson & Kohorn, 2001). در تحقیق Ehdaie *et al.* (2006) میزان انتقال مجدد از میانگره‌های زیرین و پنالتیمت در اثر تنش خشکی کاهش و انتقال مجدد پدانکل در تنش خشکی افزایش یافت.

یکی از صفات موردبررسی از نظر توان ذخیره‌سازی طول ساقه بود. ارتباط بین طول میانگره‌ها با ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کربن بسته به میانگره‌ها و شرایط آزمایشی متفاوت بود. به‌عنوان‌مثال در تنش خشکی همبستگی مثبت و معناداری بین طول میانگره‌های زیرین و پدانکل با وزن خشک آن‌ها وجود داشت. در مقابل طول میانگره پنالتیمت در شرایط تنش خشکی همبستگی منفی و معناداری با وزن مخصوص آن و کارایی انتقال مجدد از این میانگره نشان داد (جدول نشان داده نشده). همچنین از نظر وزن خشک ساقه که یکی از صفات تعیین‌کننده در توان ذخیره‌سازی است، رابطه مثبت و معنی‌داری بین وزن ساقه با انتقال مجدد و وزن مخصوص ساقه در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی وجود داشت (جدول ۸). این امر بیانگر این مطلب است که ارقام باقابلیت انباشت مواد فتوسنتزی بیشتر در میانگره‌های خود می‌توانند مواد بیشتری را به دانه‌های در حال پر شدن انتقال دهند. این امر بیانگر این مطلب است که ارقام باقابلیت انباشت مواد فتوسنتزی بیشتر در میانگره های خود می‌توانند مواد بیشتری را به دانه‌های در حال پر شدن انتقال دهند. Ehdaie *et al.* (2006) نیز به همبستگی مثبت بین مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد اشاره کرده‌اند. البته این اصل همواره صادق نبوده و ممکن است در برخی ارقام باوجود بالا بودن وزن خشک ساقه به دلیل محدودیت مخزن یا محدودیت در فرایند انتقال مجدد یا پایین بودن نسبت کربوهیدرات‌های محلول نسبت به ساختاری، انتقال مجدد بالایی مشاهده نشود. ویژگی مهم دیگر در ارزیابی توان ذخیره‌سازی وزن مخصوص ساقه بود که تجزیهٔ همبستگی رابطه مثبت و معنی‌دار وزن مخصوص ساقه با انتقال مجدد، کار آیی انتقال مجدد و محتوای کربوهیدرات محلول ساقه را نشان داد (جدول ۸). این همبستگی نشان می‌دهد وزن مخصوص ساقه ویژگی مهمی است که اصلاح در جهت بهبود آن می‌تواند سبب بهبود توان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد گردد. Ayenehband *et al.* (2009) در مطالعهٔ خود روی توان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد در گندم اظهار داشتند که از ویژگی‌های بسیار مؤثر برای رسیدن به حداکثر ذخیره‌سازی تعادل بین طول ساقه و وزن

ساقه و مهم‌تر از آن‌ها وزن مخصوص ساقه است؛ زیرا وزن مخصوص ساقه رابطه‌ی مثبتی با انتقال مجدد ماده خشک ساقه دارد. ازآنجاکه بین محتوای WSC در مرحله ۱۵ روز بعد از گرده‌افشانی با انتقال مجدد و وزن مخصوص ساقه در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی همبستگی مثبت و معنی‌داری وجود داشت (جدول ۸). به نظر می‌رسد وزن مخصوص ساقه صفت تعیین‌کننده‌تری نسبت به وزن ساقه در تعیین توان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد است. بالاتر بودن مقادیر ضرایب همبستگی مربوط به وزن مخصوص ساقه با انتقال مجدد در هر دو شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی نیز این موضوع را تأیید می‌کند. در این تحقیق انتقال مجدد کل ساقه با وزن خشک ساقه، وزن مخصوص ساقه و محتوای WSC آن در هردو شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد (جدول ۸). چنین رابطه‌ای توسط Blum (1998) و نیز Ehdaie *et al.* (2006) نیز گزارش شده است؛ اما به دلیل وجود ارتباط تنگاتنگ میان قدرت منبع، قدرت مخزن و شرایط محیطی نمی‌توان گفت رقم دارای ذخیره‌سازی بالا دارای انتقال مجدد بالا نیز باشد. از سویی دیگر در این تحقیق انتقال مجدد بر اساس وزن خشک اندازه‌گیری شد. اشکال احتمالی این روش این است که wsc بخش کوچکی از وزن خشک ساقه است ممکن است تغییرات آن در تغییرات وزن ساقه به‌خوبی منعکس نشود.

جدول ۴- میانگین ذخیره‌سازی بر اساس محتوای WSC در میانگره‌های مختلف گندم در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی

Table 4.The mean of accumulation based on comparison of WSC content of stem internodes of wheat in non-stress and drought stress conditions

	Peduncle (mg/g)			Penultimate(mg/g)			Lower internodes(mg/g)			Total (mg/stem)		
	Normal	Stress	Variation %	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation
Arta	125^{dj}	99^{fn}	-21.07	366^{a}	140^{jm}	-61.78	195^{fk}	141^{lp}	-27.57	686^{bc}	392^{jm}	-42.87
Akbari	119^{dk}	70^{lp}	-41.34	193^{gj}	124^{ko}	-35.58	103^{os}	95^{ps}	-8.06	416^{jl}	294^{nq}	-29.19
Bam	60^{mp}	51^{np}	-14.53	71^{op}	56^{p}	-20.75	81^{qt}	69^{rv}	-15.16	212^{qt}	146^{t}	-30.87
Baharan	227^{ab}	95^{gn}	-58.15	247^{dg}	148^{jl}	-40.00	198^{fj}	164^{hm}	-17.31	672^{bd}	396^{jm}	-41.02
Parsi	128^{di}	41^{p}	-67.96	211^{fh}	87^{mp}	-58.68	205^{fi}	157^{in}	-23.54	545^{fh}	231^{qt}	-57.65
Pishtaz	95^{gn}	100^{em}	5.26	163^{hk}	174^{hj}	6.97	99^{ps}	115^{nr}	16.37	356^{lo}	532^{fh}	49.14
Pishgam	115^{dl}	103^{em}	-10.43	158^{hk}	163^{hk}	2.95	326^{ab}	264^{de}	-18.94	599^{df}	579^{eg}	-3.31
Chamran	91^{go}	72^{kp}	-17.88	99^{lp}	97^{lp}	-1.69	83^{qt}	75^{ru}	-8.91	273^{or}	266^{ps}	-2.34
Dez	67^{lp}	70^{lp}	16.83	256^{df}	211^{fh}	-17.56	376^{a}	248^{de}	-34.10	700^{bc}	466^{hk}	-33.48
Dena	147^{ce}	131^{dh}	-10.68	343^{a}	252^{df}	-26.46	152^{jn}	171^{hl}	12.25	642^{ce}	743^{ab}	15.84
Rasul	130^{dh}	59^{mp}	-54.48	277^{bd}	117^{ko}	-57.81	225^{eg}	184^{gk}	-18.05	632^{ce}	380^{kn}	-39.89
Zare	79^{jp}	67^{lp}	-15.25	117^{ko}	102^{lp}	-13.35	158^{in}	112^{nr}	-29.11	354^{lo}	188^{rt}	-46.80
Zagros	216^{ab}	47^{op}	-78.36	320^{ac}	122^{ko}	-61.73	289^{cd}	215^{eh}	-25.61	824^{a}	292^{oq}	-64.52
Shabrang	155^{cd}	126^{dj}	-18.71	337^{a}	232^{dg}	-31.16	189^{fk}	181^{gl}	-4.23	681^{bd}	536^{fh}	-21.29
Shiraz	101^{em}	84^{ho}	-16.23	158^{hk}	128^{kn}	-18.99	35^{tw}	41^{tw}	16.73	294^{nq}	327^{mp}	11.18
Shoosh	65^{mp}	75^{kp}	8.67	84^{np}	69^{op}	-17.93	32^{uw}	35^{tw}	8.25	181^{st}	175^{t}	-3.61
Marvdasht	121^{dj}	43^{p}	-64.29	212^{fh}	83^{np}	-60.79	134^{lp}	101^{ps}	-24.63	467^{hj}	190^{rt}	-59.39
Moghan3	145^{cf}	96^{gn}	-34.17	69^{op}	68^{op}	-1.45	291^{bd}	201^{fi}	-30.93	505^{gi}	266^{ps}	-47.36
Mehreegan	155^{cd}	137^{dg}	-11.61	207^{fi}	152^{il}	-26.29	149^{ko}	115^{nr}	-22.89	511^{gi}	428^{il}	-16.15
Hamun	152^{cd}	96^{gn}	-36.48	316^{ac}	267^{ce}	-15.40	236^{ef}	233^{ef}	-1.27	704^{bc}	648^{ce}	-7.95
Azar2	250^{a}	128^{di}	-48.80	371^{a}	329^{ab}	-11.23	68^{rv}	71^{ru}	4.93	689^{bc}	668^{bcd}	-2.95
Karim	187^{bc}	94^{go}	-49.64	226^{dg}	142^{jm}	-37.26	254^{de}	191^{fk}	-24.81	667^{bd}	404^{jm}	-39.48
Average	133	86	-29.06	218	148	-31.99	176	145	-18.03	528	389	-26.37

کارایی انتقال مجدد

کارایی ساقه در انتقال مجدد مواد نشان‌دهنده نسبت مواد انتقال یافته از ساقه به کل ماده خشک ساقه است. این صفت در تنش خشکی افزایش یافت. در بررسی کارایی انتقال مجدد به تفکیک میانگره در دو شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی، میانگره‌های زیرین بالاترین

کارایی را دارا بودند و پنالتیمت و پدانکل در رتبه‌های بعدی از نظر کارایی انتقال مجدد قرار گرفتند. اعمال تنش خشکی کارایی انتقال مجدد را در میانگره‌های زیرین ۱۴/۶۹ درصد، پنالتیمیت ۳۸ درصد و پدانکل ۸ درصد افزایش داد (جدول ۶). Ehdaie *et al.* (1995) نیز گزارش کردند اعمال تنش خشکی در مرحله رشد دانه کارایی انتقال مجدد را در میانگره پدانکل ۶۵ درصد، میانگره پنالیتیمیت ۱۱ درصد و میانگره‌های پایینی ۵ درصد افزایش داد. Ezat Ahmadi (2011) با بررسی نقش تنش خشکی بر انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در ژنوتیپ‌های مختلف گندم گزارش کرد با اعمال تنش رطوبتی، میزان ماده خشک انتقال یافته حدود ۱۵ درصد نسبت به تیمار آبیاری مطلوب افزایش یافت.

جدول ۵- مقایسه میانگین انتقال مجدد به روش وزنی به تفکیک میانگره در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی

Table 5.The mean comparison of remobilization of internodes in non-stress and drought stress conditions

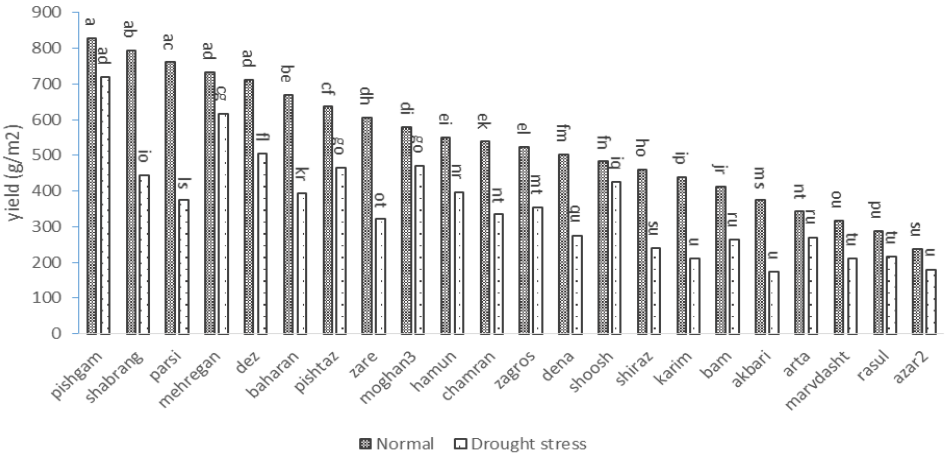
	Peduncle (mg)			Penultimate(mg)			Lower internodes(mg)			Total (mg)		
	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation
Arta	69^{pu}	37^{ux}	-46.63	104^{oq}	81^{qs}	-22.04	229^{lo}	178^{or}	-22.16	402^{jl}	296^{mp}	-26.35
Akbari	128^{gk}	85^{mr}	-33.59	235^{bd}	179^{gi}	-23.97	163^{ps}	128^{ru}	-21.47	526^{i}	392^{jl}	-25.54
Bam	20^{x}	20^{x}	3.39	26^{w}	24^{w}	-6.49	193^{nq}	213^{lp}	10.54	238^{oq}	258^{nq}	8.11
Baharan	49^{sx}	83^{nr}	71.23	68^{ru}	45^{tw}	-33.50	242^{jn}	252^{im}	3.99	358^{km}	380^{jl}	6.05
Parsi	90^{mq}	60^{qv}	-33.70	96^{pr}	93^{pr}	-2.44	144^{qt}	143^{qt}	-0.70	329^{ln}	296^{mp}	-10.22
Pishtaz	33^{vx}	31^{vx}	-6.06	57^{sv}	83^{qs}	45.03	211^{mp}	187^{nq}	-11.62	301mo	300mo	-0.29
Pishgam	152^{eg}	126^{gk}	-16.89	261^{ab}	268^{a}	2.94	470^{a}	400^{be}	-14.88	883^{a}	795^{bd}	-9.97
Chamran	87^{mq}	78^{ns}	-9.96	36^{vw}	31^{vw}	-14.81	117^{su}	115^{su}	-1.42	240^{oq}	224^{pq}	-6.53
Dez	123^{gl}	143^{eh}	15.95	221^{ce}	235^{bd}	6.25	288^{hj}	294^{hj}	2.32	632^{fg}	672^{ef}	6.35
Dena	198^{ac}	218^{a}	10.08	247^{ac}	221^{ce}	-10.51	327^{fh}	288^{hj}	-11.81	773^{bd}	728de	-5.78
Rasul	141^{ei}	69^{pu}	-51.30	180^{gj}	146^{kn}	-18.72	270^{hl}	230^{ko}	-14.80	591^{gi}	445^{j}	-24.70
Zare	61^{qv}	91^{lq}	49.73	43^{uw}	74^{qt}	74.22	96^{tu}	96^{tu}	0.00	200^{q}	262^{nq}	31.05
Zagros	98^{kp}	98^{kp}	0.34	173^{hk}	163^{il}	-5.79	300^{gi}	308^{gi}	2.66	571^{gi}	569^{gi}	-0.29
Shabrang	185^{bd}	155^{dg}	-16.25	212^{df}	209^{dg}	-1.57	416^{ad}	358^{eg}	-14.01	813^{ac}	722de	-11.27
Shiraz	27^{wx}	44^{tx}	62.96	139^{ln}	152^{jm}	9.86	101^{tu}	73^{u}	-27.15	266^{nq}	270^{nq}	1.25
Shoosh	110^{in}	86^{mq}	-21.28	153^{jm}	124^{mp}	-19.00	151^{qt}	145^{qt}	-4.29	414^{jk}	355^{km}	-14.22
Marvdasht	117^{hm}	91^{lq}	-22.51	187^{fi}	141^{ln}	-24.60	308^{gi}	325^{fh}	5.52	612^{fh}	557^{hi}	-9.04
Moghan3	54^{rw}	92^{lq}	69.75	120^{np}	132mo	9.42	386de	396^{ce}	2.68	560^{gi}	619^{fh}	10.60
Mehreegan	170^{ce}	212^{ab}	24.66	199^{eh}	163^{il}	-18.09	371^{df}	375^{df}	1.08	740^{ce}	750^{cd}	1.35
Hamun	161^{df}	89^{mq}	-44.83	162^{il}	152^{jm}	-6.23	457^{ab}	391^{ce}	-14.37	780^{bd}	632^{fg}	-18.97
Azar2	76^{qt}	105^{jo}	38.16	79^{qs}	57^{sv}	-27.85	105^{tu}	101^{tu}	-3.82	260^{nq}	263^{nq}	1.16
Karim	136^{fj}	87^{mq}	-36.12	251^{ac}	151^{jn}	-39.97	448^{ac}	379^{df}	-15.40	834^{ab}	616^{fh}	-26.16
Average	104	95	-8.05	148	133	-9.97	263	244	-7.19	515	473	-8.16

پاسخ ارقام و میانگره‌ها نیز به تنش خشکی از نظر کارایی انتقال مجدد متفاوت از یکدیگر بود (جدول ۶). در شرایط تنش در برخی ارقام افزایش و در برخی کاهش کارایی نیز مشاهده شد. چنین واکنشی در گزارش سایر محققان نیز دیده می‌شود (Ehdaie *et al.*, 2006). کارایی انتقال مجدد ممکن است به نحوی کارایی سیستم آنزیمی دخیل در فرایند انتقال مجدد را منعکس کند و بهتر است برای شناخت پتانسیل ژنتیکی، ارقام با ذخیره‌سازی بالا ولی کارایی انتقال مجدد پایین و بالا، از نظر فعالیت آنزیم‌ها و ناقلین دخیل در فرایند انتقال مجدد بررسی شوند. با توجه به جدول ضرایب همبستگی کارایی انتقال مجدد در هر دو شرایط آزمایشی رابطه مثبت و بسیار معنی‌داری با انتقال مجدد از میانگره‌ها داشت. در شرایط آبیاری مطلوب رابطه کارایی انتقال مجدد به ترتیب با وزن مخصوص ساقه، وزن خشک ساقه و محتوای WSC مثبت و معنی‌دار بود؛ اما در شرایط تنش خشکی رابطه کارایی انتقال مجدد با وزن مخصوص ساقه مثبت و با طول ساقه منفی و معنی‌دار بود (جدول ۸). بدین معنی

که در شرایط تنش خشکی ارقام با طول ساقه کمتر و وزن مخصوص بالاتر کارایی بیشتری در انتقال مجدد ذخایر از ساقه نشان دادند. ازآنجاکه وزن مخصوص ساقه در هر دو شرایط تنش و خشکی همبستگی بالاتری با کارایی انتقال مجدد نشان داد اصلاح برای این صفت می‌تواند در بهبود توان ذخیره‌سازی مؤثر باشد.

عملکرد دانه و ارتباط آن با توانایی ذخیره‌سازی و انتقال مجدد

تفاوت زیادی از نظر عملکرد دانه در بین ارقام مورد مطالعه دیده شد (شکل ۱). ارقام پیشگام، شبرنگ و پارسی بالاترین و ارقام آذر۲، رسول و مرودشت کمترین عملکرد را در شرایط آبیاری مطلوب دارا بودند. تنش خشکی عملکرد دانه را کاهش داد. تنش خشکی از طریق کاهش قدرت منبع (کاهش فتوسنتز و تسریع پیری برگ‌ها) و مخزن سبب کاهش عملکرد گندم می‌شود (Yang & Zhang, 2006). ارقام گندم واکنش‌های متفاوتی نسبت به شرایط تنش نشان دادند که نشان‌دهنده حساسیت یا مقاومت متفاوت ارقام به تنش خشکی است. به‌طوری‌که ارقام اکبری و پارسی بیشترین کاهش عملکرد و ارقام پیشگام و شیراز کمترین کاهش عملکرد را نشان دادند. طبق جدول همبستگی (جدول ۸) رابطه منفی بین ارتفاع گیاه با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی مشاهده شد. Mathews *et al.*(2007). یز در تحقیق خود گزارش کردند گندم‌های نسبتاً بلند برای نواحی با شرایط نامناسب بهتر است. رابطه عملکرد دانه با وزن مخصوص ساقه، محتوای WSC و انتقال مجدد مثبت و معنی‌دار بود؛ اما ممکن است این اصل در همه ارقام صادق نبوده و در برخی ارقام به دلایلی مانند محدودیت مخزن ممکن است ارتباطی بین صفات فوق وجود نداشته باشد. محققان گزارش کرده‌اند رابطه مشخص و ساده‌ای بین عملکرد با انتقال مجدد وجود ندارد (Dreccer *et al.*,2009). در این تحقیق نیز در شرایط آبی رقم کریم با وجود داشتن انتقال مجدد بالا، عملکرد دانه بالایی ندارد (رتبه ۱۶) ، در حالی‌که ارقام پیشگام و شبرنگ از نظر عملکرد دانه ارقام برتری هستند (به ترتیب رتبه ۱ و ۲). این نتایج نشان می‌دهد که اصلاح برای انتقال مجدد کار آسانی نبوده و کلیه صفات فیزیولوژیکی و زراعی بایستی موردتوجه قرار گیرند. مقادیر بالاتر ضرایب همبستگی در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط آبیاری مطلوب احتمالاً به این دلیل است که در شرایط تنش خشکی گیاه بیشتر به ذخایر ساقه و انتقال مجدد آن‌ها به دانه وابسته می‌شود.



شکل ۱- مقایسه میانگین عملکرد دانه ارقام گندم تحت شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی

Figure 1.The Mean comparison of seed yield of wheat cultivars in non-stress and drought stress conditions

نتیجه‌گیری کلی

درمجموع نتایج این تحقیق نشان داد تنوع ژنتیکی زیادی برای تجمع WSC در ساقه‌ها و حتی میانگره‌های ارقام مورد مطالعه وجود دارد و تمامی وزن خشک ساقه در مرحله حداکثری ذخایر (وزن خشک ساقه) به کربوهیدرات‌های محلول قابل‌انتقال اختصاص نمی‌یابد

بلکه تنها قسمتی از ذخایر کربوهیدراتی محلول و قابل‌انتقال بوده و در فرآیند انتقال مجدد مورد استفاده قرار می‌گیرد. بنابراین لازم است روش سنجش محتوای WSC در کنار روش وزنی مورد استفاده قرار گیرد تا میزان اجزای ساختاری نظیر سلولز، همی سلولز و... نیز مشخص شود. همچنین ضروری است پتانسیل ژنتیکی موجود در ارقام کشور (از قدیمی تا جدید) از نظر قابلیت ذخیره‌سازی نسبت بالایی از کربوهیدرات‌های محلول در مقایسه با اجزای ساختاری ساقه شناسایی شود. قابلیت توارث بالای محتوای WSC (Yang, 2007) از یک‌سو و همبستگی بالای آن با وزن مخصوص ساقه (توان ذخیره‌سازی)، انتقال مجدد و عملکرد دانه که در این تحقیق نشان داده شد، می‌تواند آن را به‌عنوان یکی از اهداف اصلاحی برای بهبود تحمل تنش خشکی آخر فصل در ارقام کشور مطرح سازد.

جدول ۶- میانگین کارایی انتقال مجدد به تفکیک میانگره در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی

Table6.The Mean comparison of remobilization efficiency of wheat stem internodes in non-stress and drought stress conditions

	Peduncle			Penultimate			Lower internodes			Total		
	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation	Normal	Stress	%Variation
Arta	13.86	10.7	-22.80	22.36	23.9	6.89	36.55	37.4	2.33	25.26	23.1	-8.55
Akbari	20.10	16.9	-15.92	38.67	44.1	14.04	26.94	29.7	10.24	28.44	29.2	2.67
Bam	4.32	4.3	-0.46	7.17	7.1	-0.98	32.22	36.8	14.21	16.88	18.6	10.19
Baharan	11.42	18.9	65.50	15.81	16.5	4.36	39.61	56.5	42.64	24.46	32.8	34.10
Parsi	20.03	14.5	-27.61	22.03	22.8	3.50	30.83	32.1	4.12	24.40	23.4	-4.10
Pishtaz	8.52	7.6	-10.80	15.04	27.2	79.04	39.33	35.4	-9.99	23.11	25.7	11.21
Pishgam	22.43	26.2	16.81	45.73	75.7	65.54	59.76	63.2	5.76	43.40	54.1	24.65
Chamran	20.58	19.4	-5.73	11.00	10.2	-7.27	21.68	21.7	0.09	18.61	18.2	-2.20
Dez	22.04	32.8	48.82	49.66	60.3	21.43	48.59	56.0	15.25	39.58	49.8	25.82
Dena	27.88	32.9	18.01	59.12	72.9	23.31	36.83	33.0	-10.40	38.30	39.5	3.13
Rasul	21.46	12.7	-40.82	33.51	34.2	2.06	30.87	27.7	-10.27	28.57	24.7	-13.55
Zare	13.48	22.6	67.66	14.92	28.6	91.69	16.03	16.1	0.44	14.93	20.8	39.32
Zagros	20.96	24.2	15.46	40.69	49.2	20.91	50.94	53.7	5.42	38.56	43.5	12.81
Shabrang	25.80	22.8	-11.63	42.58	47.1	10.62	46.29	47.0	1.53	38.48	38.3	-0.47
Shiraz	5.18	8.9	71.81	31.76	43.3	36.34	14.56	11.4	-21.70	16.15	18.1	12.07
Shoosh	21.04	19.7	-6.37	36.09	36.4	0.86	24.97	27.4	9.73	26.68	27.2	1.95
Marvdasht	20.77	22.3	7.37	40.42	44.8	10.84	44.02	65.9	49.70	35.46	45.9	29.44
Moghan3	10.34	24.0	132.11	26.37	39.0	47.90	50.86	79.8	56.90	32.25	50.9	57.83
Mehreegan	27.46	36.5	32.92	39.30	48.0	22.14	40.20	50.2	24.88	36.12	45.0	24.58
Hamun	30.21	17.1	-43.40	30.69	33.8	10.13	72.86	93.5	28.33	46.18	45.5	-1.47
Azar2	15.71	25.3	61.04	16.52	17.6	6.54	15.28	20.8	36.13	15.77	21.5	36.33
Karim	24.01	20.3	-15.45	44.79	45.1	0.69	53.27	60.1	12.82	42.44	44.3	4.38
Average	18.53	20.0	7.93	31.10	38.0	22.19	37.84	43.4	14.69	29.73	33.6	13.02

جدول ۷- رتبه‌بندی ارقام مورد آزمایش بر اساس توان ذخیره‌سازی، انتقال مجدد و عملکرد

Table 7.The Cultivar's ranking based on accumulation, remobilization, and yield

	Remobilization				Accumulation						yield	
	Remobilization		Remobilization efficiency		Stem dry weight		Stem special weight		WSC content			
	Normal	Stress	Normal	Stress	Normal	Stress	Normal	Stress	Normal	Stress	Normal	Stress
Arta	14	21	12	19	5	11	14	16	14	17	19	15
Akbari	7	11	9	11	16	14	12	12	12	12	18	22
Bam	18	9	15	9	21	22	21	21	19	20	17	16
Baharan	17	22	13	16	7	10	15	13	15	11	6	9
Parsi	19	14	18	10	12	18	16	17	16	16	3	10
Pishtaz	21	20	21	22	17	6	17	15	17	14	7	5
Pishgam	4	6	2	3	11	4	1	1	2	1	1	1
Chamran	22	16	20	18	20	16	20	22	18	21	11	12
Dez	13	10	8	8	3	7	7	5	4	3	5	3
Dena	5	2	3	2	9	1	5	3	7	9	13	14
Rasul	2	3	6	5	10	12	9	11	11	15	21	18
Zare	20	15	22	21	18	20	22	20	22	19	8	13
Zagros	16	12	19	12	1	15	10	9	5	8	12	11
Shabrang	1	1	1	1	6	5	3	4	6	10	2	6
Shiraz	15	13	14	14	22	21	13	14	13	13	14	7
Shoosh	11	5	16	13	19	13	18	18	20	22	15	17
Marvdasht	9	19	11	17	15	19	8	10	9	4	20	20
Moghan3	8	18	10	15	14	17	11	7	10	2	9	4
Mehreegan	3	4	5	4	13	8	6	2	8	6	4	2
Hamun	10	8	7	7	2	3	4	6	1	5	10	8
Azar2	12	17	17	20	4	2	19	19	21	18	22	21
Karim	6	7	4	6	8	9	2	8	3	7	16	9

جدول ۸- همبستگی بین صفات مرتبط با توان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کل ساقه در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی

Table 8. The correlation coefficients between traits related to accumulation and remobilization of the stem in non-stress and stress conditions

		Remobilization	Remobilization efficiency(RE)	Stem length	Stem dry weight	Stem special weight(SSW)	WSC content	yield
Normal irrigation	Remobilization	1						
	RE	0.95**	1					
	Stem length	-0.30ns	-0.42ns	1				
	Stem dry weight	0.82**	0.62**	0.10ns	1			
	SSW	0.92**	0.78**	-0.31ns	0.91**	1		
	WSC content	0.56**	0.60**	-0.12ns	0.40ns	0.45*	1	
	yield	0.51*	0.60**	-0.12ns	0.41ns	0.46*	0.71**	1
Drought stress	Remobilization	1						
	RE	0.92**	1					
	Stem length	-0.45ns	-0.60**	1				
	Stem dry weight	0.55**	0.19ns	0.24ns	1			
	SSW	0.75**	0.46*	-0.20ns	0.90**	1		
	WSC content	0.47*	0.32ns	-0.17ns	0.39ns	0.49*	1	
	yield	0.59**	0.46*	-0. 45*	0.39ns	0.56**	0.93**	1

REFERENCES

1. Ahmadi, A., Siosemarde, A., Poostini, K. & Esmaiil Pour Jahromi, M. (2009). The rate and duration of grain filling and stem reserve remobilization in wheat cultivars as a response to water deficit. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 40 (1), 181-195, (In Persian)
2. Anderson, C.M. & Kohorn, B.D. (2001). Inactivation of Arabidopsis SIP1 leads to reduced levels of sugars and drought tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 158, 1215-1219.
3. Ayenehband, A., Valipoor, M. & Fateh, E. (2011). Stem reserve accumulation and mobilization in wheat (*Triticum aestivum* L.) as affected by sowing date and N - P - K levels under Mediterranean conditions. *Turkish Journal of Agriculture*, 35, 319-331.
4. Blum, A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica*, 100, 77-83.
5. Davidson, D. J. & Chevalier, P. M. (1992). Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stem of spring wheat. *Crop Science*, 32, 186-190.
6. Borrell, A. K., Incoll, L. D. & Dalling. M. J. (1993).The influence of Rht_1 and Rht_2 alleles on the deposition and Use of stem reserves in wheat. *Annals of Botany*. 71, 317-326.
7. Del Pozo, A., Yanez, A., Tapia, G. & Guerra, F. (2017). Stem carbohydrate dynamics and expression of genes involved in fructan accumulation and remobilization during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes with contrasting tolerance to water stress. *Plos One*, 12(5), 1-18.
8. Dreccer, M. F., van Herwaarden, A. F., & Chapman, S. C. (2009). Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Research*, *112*(1), 43-54.
9. Ehdaie, B. (1995). Variation in water-use efficiency and its components in wheat. II: Pot and field experiments. *Crop science*, 35, 1617-1626.
10. Ehdaie, B. & Waines, J. G. (1996). Genetic variation for contribution of pre-anthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetics and Breeding*, 50, 47-56.
11. Ehdaie, B. Alloush, G. A., Madore, M. A. & Waines, J. G. (2006) Genotypic Variation for Stem Reserves and Mobilization in Wheat. I. Post Anthesis Changes in Internode Dry Matter. *Crop Science*, 46,735-746.
12. Ehdaie, B., Alloush, G. A. & 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.
13. Ezat Ahmadi, M., Nour Mohammadi, GH, Ghodsi, M. & Kafi, M. (2011). Effects of water stress and source limitation on accumulation and remobilization of dry mater in wheat genotypes. *Iranian Journal of Field Crops Research*, 9(2), 229-241. (In Persian)
14. Fleury, D., Jefferies, S., Kuchel, H. & Langridge, P. (2010). Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 61, 3211-3222.
15. Foulkes, M.J., Sylvester-Bradley, R., Weightman, R. & Snape, J.W. (2007). Identifying physiological traits associate with improved drought resistance in winter wheat. *Field Crops Research*, 103, 11-24.
16. Inoue, T., Inanaga, S., Sugimoto, Y. & EL Siddig, K. (2004). Contribution of pre-anthesis assimilates and current photosynthesis to grain yield, and their relationships to drought resistance in wheat cultivars grown under different soil moisture. *Photosynthetica*, 42 (1), 99-104.
17. Joudi, M. (2012). Breeding Effects on Dry Matter accumulation and remobilization in different internodes of the Stem in Iranian Wheat Cultivars. *Jordan Journal of Agricultural Sciences*, 13, 149-162.
18. Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A., Vergauwen, R., Mohamadi, H. & Van den Ende, W. (2012). Comparison of fructan dynamics in two wheat cultivars with different capacities of accumulation and remobilization under drought stress. *Physiolgia Plantarum*, 144, 1-12.
19. Kawakami, A., Yoshida, M. (2005). Fructan: fructan 1-fructosyltransferase, a key enzyme for biosynthesis of graminan oligomers in hardened wheat. *Planta*, 223, 90-104.
20. Kiniry, J.R. (1993). Nonstructural carbohydrate utilization by wheat shaded during grain growth. *Agronomy Journal*, 85, 844-849.
21. Leflon, M., Lecomte, C., Barbottin, A., Jeuffroy, M.H., Robert, N. & Brancourt-Hulmel, M. (2005). Characterization of environments and genotypes for analyzing genotype × environment interaction. *Journal of Crop Improvement*, 14, 249-298.
22. Livingston, H. D., & Heyer, A. (2009). Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants.

Cellular and Molecular Life Sciences, 66, 2007-2023.

23. Lopes, M.S. & Reynolds, M.P. (2010). Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Functional Plant Biology*, 37, 147-156.
24. Lopez, C. G., Banowetz, G. M., Peterson, C. J., & Kronstad, W. E. (2003). Dehydrin expression and drought tolerance in seven wheat cultivars. *Crop Science Society of America*, 43, 577-582.
25. LynneMcIntyre, C., Seung, D., Casu, R.E., Rebetzke, G.J., Shorter, R. & Xue, G. P. (2012). Genotypic variation in the accumulation of water soluble carbohydrates in wheat. *Functional Plant Biology*, 39(7), 560-568.
26. Mathews, K.L., Chapman, S.C., Trethowan, R., Pfeiffer, W., van Ginkel, M., Crossa, J., Payne, T., DeLacy, I., Fox, P.N., & Cooper, M. (2007). Global adaptation patterns of Australian and CIMMYT spring bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 115,819-835.
27. Monneveux, P., Jing, R. & Misra, S. C. (2012). Phenotyping for drought adaptation in wheat using physiological traits. *Frontiers in Physiology*, 3, 1-12.
28. Pask, A. J. D., Pietragalla, J., Mullan, D. M., & Reynolds, M. P. (2012). *Physiological breeding II: a field guide to wheat phenotyping*. Cimmyt.
29. Plaut, Z., Butow, B.J., Blumenthal, C.S. & Wrigkey, C.V. (2004). Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Research*, 86, 185-198.
30. Reynolds, M.P., Mujeeb-kazi, A. & Sawkins, M., (2005). Prospects for utilizing plant- adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought and salinity prone environments. *Annals of Applied Biology*, 146, 239-259.
31. Reynolds, M. P., Manes, Y., Izanloo, A. & Langridge, P. (2009) Phenotyping approaches for physiological breeding and gene discovery in wheat. *Annals of Applied Biology*, 155, 309-320.
32. Roe, J. Epstien, J. & Goldstein, N. (1949). A photometric method for the determination of inulin in plasma and urine. *Journal of Biolofical Chemistry*, 178 (2), 839-845.
33. Rolland, F., Moore, B. (2002). Sugar sensing and signaling in plants. *The Plant Cell*, 14, 185-205.
34. Ruan, Y.L., Jin, Y., Yang, Y.J., Li, G.J. & Boyer, J.S. (2010). Sugar input, metabolism and signaling mediated by invertase: roles in development, yield potential and response to drought and heat. *Molecular Plant*, 3(6), 942-955.
35. Ruuska, S., Rebetzke, G.J., Van Herwaarden, A.F., Richards, R.A., Fett ell, N., Tabe, L. & Jenkins, C. (2006) Genotypic variation for water soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biology*, 33, 799-809.
36. Sabry, S. R. S., Smith, L. T. & Smith, G. M. (1995). Osmoregulation in spring wheat under drought and salinity stress. *Journal of Genetics and Breeding*, 49, 55-60.
37. Schnyder, H. (1993). The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relation of wheat and barley during grain filling. *New phytologist*, 123, 233-245.
38. Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K. & Foulkes, M.J. (2005). Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science*, 45, 175- 185.
39. Slafer, G. A., Kantolic, A. G., Appendino, M. L., Tranquilli, G., Miralles, D. J., & Savin, R. (2015). Genetic and environmental effects on crop development determining adaptation and yield. In *Crop Physiology* (pp. 285-319). Academic Press.
40. Van den Ende, W., Clerens, S., Vergauwen, R., Van Riet, L. & Van laere, A. (2003). Graminan biosynthesis in stems of wheat? Purification, characterization, mass mapping, and cloning of two fructan 1-exohydrolase isoforms. *Plant Physioly*, 131, 621-631.
41. Volaire, F. & Lelievre, F. (1997). Production, persistence, and water-soluble carbohydrate accumulation in 21 contrasting populations of Dactylis glomerata L. subjected to severe drought in the south of France. *Australian Journal of Agricultural Research*, 48, 933-944.
42. Wardlow, I. F. & Wilenbrink, J. (1994). Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: The relation of sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21, 255-271.
43. Xue, G. P., McIntyre, C.L., Jenkins, C.L.D., Glassop, D., Van Herwaarden, A.F. & Shorter, R. (2008) Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate

accumulation in stems of wheat. *Plant Physiology*, 146, 441-454.

44. Yang J. & Zhang, J. (2006). Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*. 169, 223-236.
45. Yardanov, I., Velikova, V., & Tsonev, T. (2003). Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulg Journal of Plant Physiology*, (Special Issue), 187-206.
46. Yoshida, M., Kawakami, A., & Ende, W. (2007). Graminan metabolism in cereals: wheat as a model system. *Recent advances in fructooligosaccharides research*, 201-212.