Iranian Journal of Field Crop Science
Vol 53, No 3, Autumn 2022 (53-64)
DOI: 10.22059/IJFCS.2021. 324672.654831

علوم گیاهان زراعی ایران
دورهٔ ۵۳، شمارهٔ ۳، پائیز ۱۴۰۱ (ص۶۴-۵۳)

Effects of internodes dry matter remobilization on linear rate of grain growth in wheat cultivars

Mehdi Joudi
Meshgin-Shahr College of Agriculture, University of Mohaghegh Ardabili, Iran.
(Received: May 30, 2021 - Accepted: August 6, 2021)

ABSTRACT

The aim of this research was to study the amount of dry matter accumulation and remobilization in different stem internodes and their effects on linear rate of grain growth in wheat cultivars. 18 wheat cultivars were grown at the research farm of Moghan College of Agriculture and Natural Resources under well-watered conditions during 2014-2015 growing season. Averaged among cultivars, maximum weight of the lower internodes (778 mg) was higher than those of penultimate (462 mg) and peduncle (423 mg). The same trend was observed in the case of dry matter remobilization from the internodes where mean remobilization from the lower internodes, penultimate, and peduncle were 360, 201, and 137 mg, respectively. Among tested cultivars, Alvand and Niknejhad showed higher potential of dry matter accumulation and remobilization in their internodes. Linear rate of grain growth ranged from 44 (Sardari) to 130 (Crossed Alborz) mg spike^{-1} day^{-1}. Clear corelation were not found between stem grain yield and 100-grain weight with remobilization; however positive correlation was observed between linear rate of grain growth and remobilization, showing the importance of stem dry matter remobilization in wheat grain formation.

Keywords: Linear rate of grain growth, photoassimilate accumulation, remobilization, stem internodes, wheat.

تاثیر پویا شدن ذخایر میانگره‌های ساقه بر سرعت رشد خطی دانه در ارقام گندم

مهدی جودی
دانشیار دانشکده کشاورزی مشگین شهر، دانشگاه محقق اردبیلی
(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۳/۹ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۵/۱۵)

چکیده

هدف تحقیق حاضر مطالعه مقدار تجمع مواد فتوسنتزی و انتقال مجدد آن در میانگره های مختلف ساقه و تاثیر آن بر سرعت رشد خطی دانه در ارقام مختلف گندم بود. تعداد ۱۸ رقم گندم در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی مغان در شرایط فاریاب در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳ مورد بررسی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که بیشترین تجمع مواد فتوسنتزی با میانگین ۷۷۸ میلی گرم در میانگره‌های زیرین اتفاق افتاد. همچنین میانگره ماقبل آخر و دم گل آذین با میانگین ٤٦٢ و ٤٢٣ میلی گرم در رتبه های بعدی بودند. روند مشابهی در خصوص انتقال مجدد مواد ذخیره شده مشاهده گردید. میانگین انتقال مجدد در میانگره های زیرین، میانگره ماقبل آخر و دم گل آذین به ترتیب ۳٦۰، ۲۰۱ و ۱۳۷ میلی گرم بود. در بین ارقام مورد مطالعه، الوند و نیک‌نژاد پتانسیل بالایی از ذخیره سازی و انتقال مجدد از میانگره های ساقه نشان دادند. سرعت رشد خطی دانه از ٤٤ (رقم سرداری) تا ۱۳۰ (رقم کراس البرز) میلی گرم در سنبله در روز متغیر بود. ارتباط مشخصی بین انتقال مجدد از میانگره های مختلف ساقه با عملکرد دانه ساقه اصلی و یا وزن صد دانه دیده نشد. در مقابل همبستگی انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه و سرعت رشد خطی دانه مثبت و معنی‌دار بود که نشان دهنده تاثیر انتقال مجدد در شکل گیری دانه می باشد.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد، تجمع مواد فتوسنتزی، سرعت رشد خطی دانه، گندم، میانگره های ساقه.

مقدمه

گیاهان ارگانیسم های بی تحرکی هستند که مجبور به بقا، تولیدمثل و حفظ نسل خود در شرایط مختلف محیطی با تنش‌های متفاوت (گرما، سرما، خشکی، شوری و غیره) می‌باشند (Nakashimaa & Yamaguchi–Shinozak, 2006). محققان پیش بینی کرده اند که در سال‌های آینده، دمای جهان و مقدار

* Corresponding author E-mail: joudi@uma.ac.ir

گازهای گلخانه‌ای افزایش و در مقابل مقدار بارش‌های پاییزه و زمستانه کاهش خواهد یافت (Ludwig & Asseng, 2010). این امر مبین این واقعیت است که گیاهان زراعی طی چرخه زندگی خود، تنش‌های گرمایی و خشکی را بیش از پیش تجربه خواهند کرد. غلات معتدله مانند گندم و جو قادرند هنگامی که عرضه مواد فتوسنتزی بیش از نیاز گیاه است، کربوهیدرات‌های محلول مانند فروکتان، ساکاروز، گلوکوز و فروکتوز را در اندام‌های رویشی و به‌ویژه ساقه ذخیره کنند. ذخایر ساقه در مراحل پایانی رشد گیاه و زمانی که تنش‌های گرمایی و خشکی غالب می‌شوند، می‌تواند مورد استفاده مجدد گیاه قرار گیرد و بخشی و یا حتی تمام مواد فتوسنتزی مورد نیاز دانه را تامین کند (انتقال مجدد مواد ذخیره شده). این استراتژی، یک صفت مهم فیزیولوژیکی برای خوگیری گیاهان به شرایط تنش است و می‌تواند در اصلاح ارقام با عملکرد بالا و مقاوم به تنش‌های محیطی مورد استفاده قرار بگیرد (Joudi & Van den Ende, 2018). تجمع ذخایر در میانگره‌های مختلف ساقه، تقریباً در انتهای رشد طولی آن میانگره یعنی زمانی که میانگره بالای آن به سرعت در حال طویل شدن است انجام می‌شود (Schnyder, 1993). این بدین معنی است که طول دوره تجمع در میانگره‌های پایینی ساقه، بیشتر از میانگره‌های بالایی است، ولی این امر همیشه به تجمع بالای مواد فتوسنتزی در میانگره‌های پایینی منجر نمی‌شود. برخی از محققین بیان کرده‌اند که در زمان حداکثر بودن مواد فتوسنتزی در ساقه، میانگره ماقبل‌آخر معمولاً ذخایر بیشتری را در مقایسه با سایر میانگره‌ها دارد که علت آن، اندازه بزرگ این میانگره و نیز غلظت بالای کربوهیدرات‌های محلول در این میانگره بیان شد (Schnyder, 1993). نتایج مطالعه‌ای دیگر در گندم نشان داد که دم‌گل‌آذین و میانگره زیر آن، بیشترین ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌ها را داشتند (Wardlaw & Willenbrink, 1994). در مقابل، نتایج تحقیقی که در کالیفرنیای آمریکا روی یازده رقم گندم با خصوصیات متفاوت انجام شد، نشان داد که در شرایط فاریاب و تنش خشکی، بیشترین ذخیره‌سازی و انتقال مجدد، به میانگره‌های پایین تعلق داشت و دم-گل‌آذین و میانگره ماقبل‌آخر در رتبه‌های بعدی قرار گرفت (Ehdaie *et al*., 2006a).

انتقال مجدد مواد ذخیره شده در ساقه، عموماً در زمان حداکثر رشد دانه‌ها که همزمان با کاهش فتوسنتز جاری است، رخ می‌دهد (Schnyder, 1993). با توجه به پتانسیل‌های متفاوت ارقام برای تجمع مواد فتوسنتزی در ساقه‌های آن‌ها، وجود تنوع ژنتیکی برای انتقال مجدد مواد فتوسنتزی محتمل‌تر به نظر می‌رسد (Blum, 1998). نکته‌ای که باید به آن توجه کرد این است که رابطه‌ای ساده بین ذخیره‌سازی و انتقال مجدد، در میان تحقیقات انجام شده دیده نمی‌شود. این به آن مفهوم است که الزاماً نمی‌توان گفت که رقم دارای ذخیره‌سازی زیاد، دارای انتقال مجدد بالا نیز - باشد. علت این موضوع، ارتباط تنگاتنگ میان قدرت مبدا و مقصد فیزیولوژیک و شرایط محیطی با ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کربن می‌باشد. درحالی‌که برخی گزارشات، به همبستگی مثبت بین مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد اشاره کرده‌اند (Ehdaie *et al*., 2006a, b) و تعدادی دیگر نیز حاکی از نبود رابطه مشخص بین این دو صفت بوده است (Uzik & Zofajova, 2006).

درصورتی‌که کاهش در وزن ساقه به علت انتقال ذخایر ساقه به دانه‌ها باشد، رابطه مثبتی بین انتقال مجدد و وزن دانه (و عملکرد دانه) قابل انتظار است (Ehdaie & Waines, 1996). با وجود این، زمانی که کارهای محققان مختلف مورد بررسی قرار می‌گیرد، رابطه مشخصی بین انتقال مجدد و صفات زراعی مشاهده نمی‌شود؛ به عنوان مثال، در پژوهشی که بر روی طیف وسیعی از ارقام گندم در شرایط آبیاری و تنش خشکی انتهای فصل انجام شد، گزارش شد که رابطه مشخصی بین انتقال مجدد از میانگره‌های مختلف ساقه و وزن هزار دانه وجود ندارد (Joudi *et al*., 2010). همچنین پژوهشگران با مطالعه ۱۰ ژنوتیپ گندم در شرایط آبی و تنش خشکی بیان کردند در شرایط تنش، همبستگی بین وزن هزار دانه و عملکرد دانه با انتقال مجدد مثبت و معنی‌دار بود،

درحالی‌که در شرایط آبی، هیچ رابطه مشخصی بین این صفات مشاهده نشد (Rezaei Morad Aali *et al.* 2013).

محققان رشد و نمو دانه گندم را به سه مرحله مجزا تقسیم می‌کنند (Saini & Westgate, 2000)؛ فاز اول، از گرده‌افشانی شروع و تا ۱۵ الی ۲۰ روز بعد از گرده‌افشانی ادامه می‌یابد. در طول این مرحله، آلبومین (پروتئین‌های محلول در آب) توسعه می‌یابد، تقسیمات سلولی آندوسپرم به پایان می‌رسد و اندازه نهایی دانه (گنجایش دانه یا ظرفیت مقصد فیزیولوژیک) مشخص می‌شود. مرحله دوم رشد دانه، مرحله‌ای است که تجمع نشاسته در آن با حداکثر سرعت انجام می‌شود، چرا که تجمع نشاسته در دانه، بسته به شرایط محیطی، با گذشت هفت تا ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی شروع می‌شود. مرحله سوم آخرین مرحله از رشد دانه می‌باشد که طی آن، تجمع ماده خشک در دانه متوقف می‌شود و محتوای آب دانه نیز کاهش می‌یابد.

با وجود این‌که کارهای زیادی در خصوص بررسی رابطه انتقال مجدد با عملکرد و اجزای عملکرد دانه گندم انجام شده است، ولی اطلاعات در خصوص رابطه انتقال مجدد با سرعت رشد خطی دانه اندک است. بنابراین هدف تحقیق حاضر، مطالعه ارقام مختلف گندم از نظر میزان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد در میانگره‌های مختلف ساقه و بررسی ارتباط احتمالی انتقال مجدد و صفات مرتبط با آن، با سرعت رشد خطی دانه بود.

مواد و روشها

تحقیق حاضر به‌صورت آزمایش مزرعه‌ای در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳ در مزرعه آموزشی- پژوهشی دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی مغان- دانشگاه محقق اردبیلی (′۳۶ °۳۹ عرض شمالی، ′۵۷ °۴۷ طول شرقی و ارتفاع ۴۵ متر از سطح دریا) اجرا شد. این منطقه بر اساس طبقه‌بندی آمبرژه، جزو مناطق نیمه خشک با زمستان نیمه سرد و تابستان گرم محسوب می‌شود و خاک محل آزمایش دارای بافت لومی-رسی است.

پژوهش در شرایط فاریاب و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار روی ۱۸ رقم گندم (جدول ۱) انجام شد.

جدول ۱- مشخصات ارقام گندم کشت شده در منطقه مغان در سال زراعی ۹۴-۹۳ (Joudi *et al.*, 2014).

Table1. Characteristics of wheat cultivars grown at Moghan region during 2014-2015 growing season (Joudi *et al.*, 2014).

Cultivars	Origin	Year of release in Iran	Plant height	Relative Maturity
Arta	Iran	2006	Dwarf	Medium early
Azadi	Iran	1979	Semi–dwarf	Medium late
Alvand	Iran	1995	Semi–dwarf	Medium early
Alamut	Iran	1995	Semi–dwarf	Late
Bistoon	Iran	1980	Semi–dwarf	Medium late
Pishtaz	Iran	2002	Dwarf	Medium early
Yavarus	CIMMYT	1996	Dwarf	Late
Rasul	CIMMYT	1992	Semi–dwarf	Early
Sardari	Iran	1930	Semi–dwarf	Late
Sumay3	China	–	Tall	Medium early
Shirudi	CIMMYT	1997	Semi–dwarf	Medium late
Shiraz	Iran	2002	Dwarf	Medium late
Gascogne	France	1994	Dwarf	Late
Crossed Alborz	Iran	–	Dwarf	Early
Gholestan	CIMMYT	1986	Semi–dwarf	Medium early
Marun	Iran	1991	Semi–dwarf	Early
Niknejhad	ICARDA	1995	Dwarf	Early
Hamun	Iran	2002	Dwarf	Medium early

آماده‌سازی زمین شامل شخم، دیسک، تسطیح، کود-پاشی (۲۰۰ کیلوگرم فسفات دی‌آمونیوم، حاوی ۹۲ کیلوگرم اکسید فسفر و ۳۶ کیلوگرم نیتروژن خالص و ۱۰۰ کیلوگرم اوره، دارای ۴۶ کیلوگرم نیتروژن خالص

در هکتار) و ایجاد جوی و پشته (با استفاده از فاروئر) در اوایل آبان ماه انجام شد. عرض پشته‌ها برای کشت نهایی، ۲۵ سانتی‌متر بود. هر کرت شامل چهار ردیف با فواصل ۲۰ سانتی‌متری و طول یک متر بود. بعد از آماده‌سازی زمین، بذرهای ارقام مورد بررسی در تاریخ ۲۹ آبان روی پشته‌ها به‌صورت دستی کاشته شد.

بلافاصله بعد از کاشت، آبیاری انجام شد و آبیاری‌های بعدی مطابق عرف منطقه (در زمان ساقه‌دهی، ظهور سنبله و پر شدن دانه) اجرا شد. علف‌های‌هرز باریک-برگ و پهن‌برگ بصورت دستی کنترل شدند. از زمان گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک و با فاصله هر هفت روز یک‌بار (گرده‌افشانی، هفت، ۱۴، ۲۱، ۲۸ و ۳۵ روز بعد از گرده‌افشانی)، سه ساقه اصلی به‌صورت تصادفی از هر کرت انتخاب و توسط قیچی کف‌بر شدند (Ehdaie *et al*., 2006a). نمونه ها بلافاصله به آزمایشگاه منتقل و در داخل آون ۷۰ درجه به مدت ۴۸ ساعت قرار داده و خشک شدند. سپس ساقه اصلی توسط دست به سه قسمت دم‌گل‌آذین (peduncle)، میانگره ماقبل‌آخر (penultimate) و میانگره‌های زیرین تفکیک شد و بعد از خارج کردن غلاف برگ، وزن خشک آن‌ها توسط ترازوی حساس با دقت هزارم گرم (مدل AND GF-600) اندازه‌گیری شد. مقدار انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از تفاضل وزن هر میانگره در زمان رسیدن به وزن حداکثر و رسیدگی فیزیولوژیک به‌دست آمد.

کارایی انتقال مجدد از نسبت مقدار انتقال مجدد در هر میانگره به حداکثر وزن آن میانگره به‌دست آمد. میزان مشارکت مواد ذخیره‌ای ساقه در عملکرد، با تقسیم مقدار انتقال مجدد کل ساقه به وزن دانه ساقه اصلی به‌دست آمده و به‌صورت درصد بیان شد (Ehdaie *et al*., 2006a; Joudi *et al*., 2010).

در کنار ساقه، وزن خشک سنبله‌ها نیز در هر مرحله از نمونه‌برداری اندازه‌گیری شد. با توجه به این‌که ساختار سنبله در زمان گرده‌افشانی تکمیل می‌شود (Ehdaie *et al*., 2008)، افزایش وزن سنبله بعد از گرده‌افشانی به عنوان افزایش وزن دانه در نظر گرفته شد؛ بدین ترتیب، وزن دانه‌ها در مراحل مختلف نمونه‌گیری از تفاضل وزن سنبله در آن مرحله (از نمونه‌برداری) با وزن سنبله در زمان گرده‌افشانی به‌دست آمد. همچنین وزن دانه‌ها در مرحله گرده-افشانی، صفر در نظر گرفته شد. از رگرسیون خطی جهت اندازه‌گیری سرعت رشد خطی دانه استفاده شد (Ehdaie *et al*., 2008). شروع مرحله رشد خطی دانه در همه ارقام مورد بررسی، دو هفته بعد از گرده‌افشانی در نظر گرفته شد و بدین ترتیب، منحنی رگرسیون خطی برای تغییرات وزن دانه در دو هفته بعد از گرده-افشانی تا اتمام رشد خطی دانه برازش و شیب معادله خطی به عنوان سرعت رشد خطی دانه در نظر گرفته شد.

حدود یک هفته بعد از رسیدگی فیزیولوژیک و زمانی‌که گیاهان به‌طور کامل خشک شده بودند، بوته-های موجود در هر کرت (یک متر مربع) به‌صورت دستی و با استفاده از داس کف بر شدند. این نمونه ها پس از توزین، با خرمنکوب مخصوص کوبیده شدند و پس از جدا کردن دانه‌ها، وزن آن‌ها اندازه‌گیری شد (عملکرد در واحد سطح). شاخص برداشت از تقسیم عملکرد دانه به عملکرد زیستی محاسبه و به‌صورت درصد بیان شد. دو نمونه صدتایی دانه شمارش شد و وزن صد دانه نیز اندازه‌گیری شد. همچنین تعداد دانه در مترمربع از تقسیم عملکرد دانه در واحد سطح به وزن تک دانه به‌دست آمد (Aggarwal *et al*., 1990).

میانگین داده‌های سه مشاهده‌ای (داده‌های مربوط به ساقه و سنبله) برای محاسبات آماری استفاده شد. تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم افزار SAS و مقایسه میانگین تیمارها با استفاده از روش حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال پنج درصد انجام شد. از نرم افزار SPSS برای تجزیه همبستگی استفاده شد.

نتایج و بحث

صفات زراعی

عملکرد دانه در واحد سطح از ۲۸۰ تا ۶۳۶ گرم در متر مربع متغیر بود. ارقام کراس البرز، پیشتاز و الوند به‌ترتیب با ۶۳۶، ۶۱۱ و ۵۸۴ گرم در متر مربع،

بیشترین و ارقام آزادی، سومای ۳ و سرداری به‌ترتیب با ۲۸۰، ۳۱۰ و ۳۳۷ گرم در متر مربع، کمترین عملکرد را داشتند. میانگین عملکرد زیستی در بین ۱۸ رقم مورد بررسی، ۱۳۷۶ گرم در متر مربع بود که تقریبا سه برابر میانگین عملکرد دانه بود. عموما ارقامی از گندم که دارای عملکرد دانه بالا بودند، تولید ماده خشک نیز در آن‌ها بالا بود؛ هر چند که برخی ارقام از این قاعده مستثنی بودند (جدول ۲).

جدول ۲- مقایسه میانگین‌های صفات مختلف زراعی در ۱۸ رقم گندم کشت شده در منطقه مغان در سال زراعی ۹۴-۹۳

Table 2. Means comparison of agronomic traits of 18 wheat cultivars grown at Moghan region during 2014-2015 growing season

Cultivars	Yield ($g\ m^{-2}$)	Biological yield ($g\ m^{-2}$)	HI (%)	100-grain weight (g)	Grain number (per square meter)	Stem grain yield (g)	Linear rate of grain growth ($mg\ spike^{-1}\ day^{-1}$)
Arta	566	1685	34	4.30	13167	1.91	94
Azadi	280	1370	21	2.37	11820	0.98	45
Alvand	584	1725	34	4.87	11998	1.56	110
Alamut	549	1440	38	3.93	13950	1.84	97
Bistoon	403	1080	37	4.69	8585	2.13	82
Pishtaz	611	1450	43	4.87	12551	1.90	86
Yavarus	392	910	44	3.97	9874	1.92	116
Rasul	452	1330	34	4.91	9204	2.28	121
Sardari	337	1080	31	4.17	8100	1.16	44
Sumay3	310	1050	30	4.01	7741	1.68	63
Shirudi	566	1665	34	4.27	13251	1.82	78
Shiraz	372	1120	36	4.04	9218	1.72	57
Gascogne	504	1775	31	4.88	10348	2.09	78
Crossed Alborz	636	1815	35	4.40	14456	2.13	130
Gholestan	553	1640	34	5.09	10850	1.54	107
Marun	422	1245	34	4.35	9682	1.54	66
Niknejhad	468	1350	35	3.97	11783	1.64	121
Hamun	349	1030	34	4.06	8592	1.41	80
Mean	464	1376	34	4.29	10843	1.74	88
LSD	81	364	5	0.33	1713	0.58	-

LSD: حداقل اختلاف معنی‌دار

LSD: Least Significant Differences

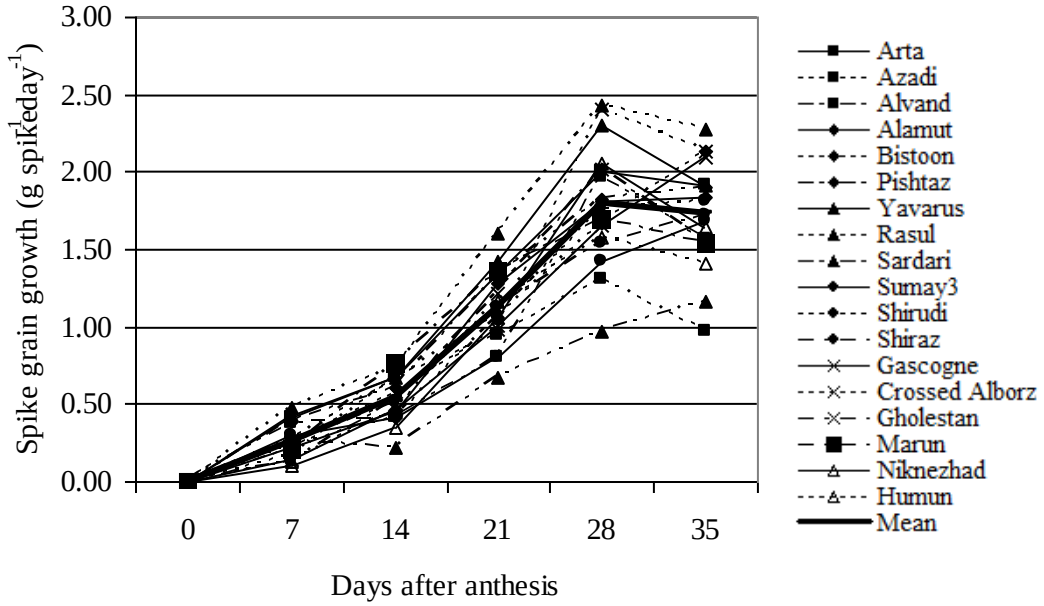
تنوع قابل ملاحظه‌ای بین شاخص برداشت مشاهده شد؛ بیشترین شاخص برداشت با مقدار ۴۴ درصد به رقم دوروم یاواروس و کمترین شاخص برداشت با مقدار ۲۱ درصد به رقم آزادی تعلق داشت. عواملی که باعث تنوع در شاخص برداشت می‌شوند متفاوت می‌باشند. این عوامل از طریق تاثیر بر عملکرد دانه و زیستی و یا هر دوی آن‌ها، باعث افزایش یا کاهش شاخص برداشت می‌شوند. تفاوت در ارتفاع گیاهان، تنوع در توان رقابتی سنبله برای جذب مواد فتوسنتزی در مقایسه با ساقه و تفاوت در دوام سبز برگ‌ها و سایر اندام‌های فتوسنتزی، از مهم‌ترین عوامل تاثیرگذار بر شاخص برداشت عنوان شده‌اند (Hay, 1995). مقدار شاخص برداشت در رقم کراس البرز که رتبه اول عملکرد دانه را به خود اختصاص داده بود، ۳۵ درصد بود که نه درصد پایین‌تر از یاواروس بود. نکته جالب توجه، پایین بودن مقدار عملکرد در دوروم یاواروس بود. این نتایج نشان می‌دهد که تسهیم ماده خشک به اندام‌های زایشی و دانه در عملکردهای پایین نیز می‌تواند اتفاق افتد؛ هر چند که بالا بودن عملکرد دانه و شاخص برداشت (به عنوان مثال در رقم پیشتاز)، هم از نظر زراعی و هم فیزیولوژیک ارزشمند است.

بیشترین وزن صد دانه (۵/۰۹ گرم) در رقم گلستان و کمترین آن (۲/۳۷ گرم) در رقم آزادی مشاهده شد. همچنین تعداد دانه در متر مربع که از تقسیم عملکرد دانه به وزن تک دانه به‌دست آمد، از ۷۷۴۱ عدد در رقم سومای۳ تا ۱۴۴۵۶ عدد در رقم کراس البرز متغیر بود. رابطه بین وزن صد دانه و تعداد دانه با عملکرد دانه، مثبت و معنی‌دار بود؛ هر چند تاثیر تعداد دانه بر روی عملکرد دانه ($r = 77,\ P < 0.01$) به مراتب بیشتر از تاثیر وزن صد دانه ($r = 59,\ P < 0.01$) بود که با گزارش سایر محققان مطابقت داشت

(Joudi & Mehri, 2017). در تحقیق حاضر، همبستگی بین وزن صد دانه و تعداد دانه، منفی ولی غیرمعنی‌دار (r = –0.04) بود. رقابت بین دانه‌های در حال رشد و پر شدن بر سر منابع فتوسنتزی، ضرورتا دلیل رابطه منفی بین تعداد دانه در متر مربع و وزن دانه نیست (Miralles & Slafer, 2007) و می‌تواند به دلیل افزایش نسبت تعداد دانه‌های با گنجایش محدود (و در نتیجه با وزن کم) باشد که در موقعیت‌های پایین سنبلچه به‌وجود می‌آیند (Acreche & Slafer, 2006).

منحنی رشد دانه

تفاوت معنی‌داری از نظر منحنی رشد دانه در بین ارقام گندم مورد آزمایش دیده شد (شکل ۱). این تفاوت در ابتدای رشد دانه و از مرحله گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی (مرحله تشکیل آندوسپرم و شکل‌گیری اندازه دانه) اندک بود ولی با ادامه رشد دانه و ورود به مرحله رشد خطی دانه (پس از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی)، فاصله منحنی رشد دانه ارقام گندم از یکدیگر بیشتر شد و ۲۸ روز بعد از گرده‌افشانی، بیشترین تفاوت بین ارقام مشاهده شد (شکل ۱). در زمان رسیدگی فیزیولوژیک (در ۳۵ روز بعد از گرده‌افشانی) و به دلیل کاهش رطوبت و وزن دانه در بیشتر ارقام (در فاصله ۲۸ تا ۳۵ روز بعد از گرده‌افشانی)، فاصله ارقام تا حدودی کاهش یافت (شکل ۱). در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک، رقم رسول با ۲/۲۸ گرم، بیشترین و رقم آزادی با ۰/۹۸ گرم، کمترین وزن دانه در سنبله (عملکرد دانه ساقه اصلی) را داشتند (شکل ۱، جدول ۲).



شکل ۱- منحنی تغییرات وزن دانه در سنبله در روز در ۱۸ رقم گندم کاشته شده در منطقه مغان در سال زراعی ۹۴-۹۳. حداقل اختلاف معنی‌دار برای مراحل هفت، ۱۴، ۲۱، ۲۸ و ۳۵ روز بعد از گرده‌افشانی برابر با ۰/۲۱، ۰/۲۱، ۰/۳۵، ۰/۳۹ و ۰/۵۸ می‌باشد.

Figure 1. Post-anthesis changes in grain yield of main spike of 18 wheat cultivar grown in Moghan region during 2014-2015 growing season. LSD for 7, 14, 21, 28, and 35 days after anthesis are 0.21, 0.21, 0.35, 0.39, and 0.58, respectively.

سرعت رشد خطی دانه و دوام آن در بین ارقام متفاوت بود. سرعت رشد خطی از ۱۳۰ میلی‌گرم در سنبله در روز در رقم کراس البرز تا ۴۴ میلی‌گرم در سنبله در روز در رقم سرداری متغیر بود (جدول ۲). همچنین میانگین سرعت رشد خطی دانه در بین ۱۸ رقم گندم مورد مطالعه، ۸۸ میلی‌گرم در سنبله در روز بود. پیشتر در تحقیقی که روی ۱۱ رقم گندم انجام شد، میانگین سرعت رشد خطی دانه در شرایط آبی و تنش خشکی به‌ترتیب ۶۰ و ۴۰ میلی‌گرم در سنبله در روز گزارش شد (Ehdaie *et al*., 2008). طول دوره رشد

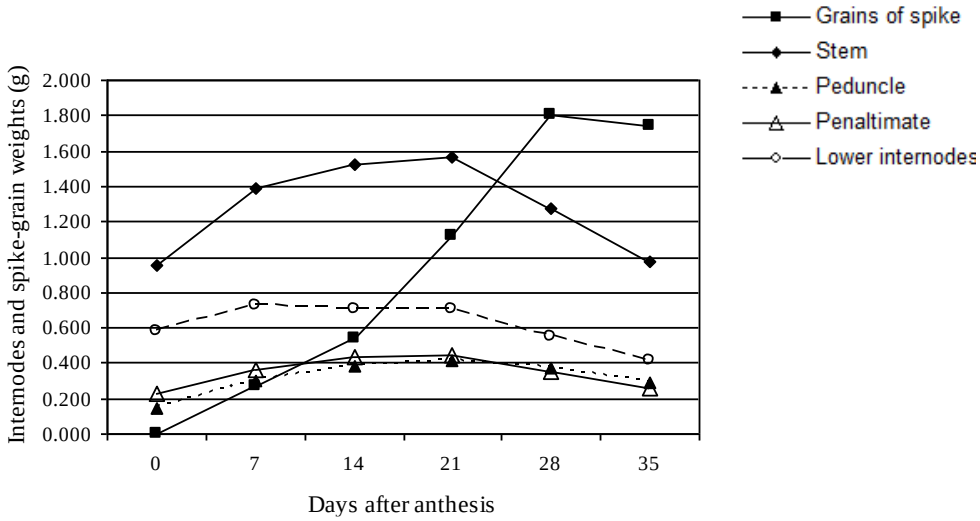
خطی دانه در بیشتر ارقام مورد مطالعه، دو هفته (از ۱۴ تا ۲۸ روز بعد از گرده‌افشانی) دوام داشت و پس از آن منحنی رشد دانه، یا کاهش یافت و یا کم و بیش ثابت ماند، اما در ارقام بیستون، سرداری، سومای۳، شیراز و کاسکوژن، طول دوره رشد خطی دانه، سه هفته بود و تا ۳۵ روز بعد از گرده‌افشانی ادامه پیدا کرد (شکل ۱). ارقام مذکور عموما طول دوره رشد نسبتا طولانی دارند (جدول ۱) و احتمالا دوام سطح فتوسنتزی در آن‌ها، باعث تداوم طول دوره رشد خطی دانه شده است. در تحقیق حاضر، بجز چند استثنا، ارقام دیررس و نیمه دیررس، سرعت رشد خطی دانه پایینی داشتند (جدول ۱، ۲) که با گزارش سایر محققان مطابقت دارد (Calderini *et al.*, 1999; Voltas *et al.*, 1999).

ذخیره سازی و انتقال مجدد از میانگره‌های مختلف ساقه

میانگین وزن میانگره‌های ساقه (در بین ارقام گندم) که نشانگر میزان تجمع مواد فتوسنتزی می‌باشد در شکل ۲ نشان داده شده است.

میانگین وزن دم‌گل‌آذین و میانگره ماقبل‌آخر، از مرحله گرده‌افشانی تا ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی افزایش و پس از آن کاهش یافت، درصورتی‌که میانگین وزن میانگره‌های زیرین، از گرده‌افشانی تا هفت روز بعد افزایش و سپس تا ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی کم و بیش ثابت و پس از آن کاهش یافت (شکل ۲). حداکثر وزن میانگره‌های زیرین در تمام ارقام، بیشتر از حداکثر وزن میانگره ماقبل‌آخر و دم‌گل‌آذین بود. همچنین به جز چند استثنا، حداکثر وزن میانگره ماقبل‌آخر در ارقام گندم بیشتر از حداکثر وزن دم‌گل‌آذین بود (جدول ۳).

مقدار انتقال مجدد دم گل‌آذین از ۴۵ تا ۲۵۵ میلی گرم، میانگره ماقبل آخر از ۱۳۸ تا ۳۲۰ میلی گرم و میانگره‌های زیرین از ۲۴۰ تا ۵۲۹ میلی گرم متغیر بود (جدول ۳). به استثناء رقم نیک‌نژاد، در بقیه ارقام مورد آزمایش مقدار انتقال مجدد از میانگره‌های زیرین بیشتر از میانگره ماقبل آخر و دم گل‌آذین بود. همچنین در ۱۶ رقم از ارقام مورد آزمایش مقدار انتقال مجدد از میانگره ماقبل آخر بیشتر از دم گل آذین بود. این نتایج پیشنهاد می‌کنند میانگره‌های با ذخیره‌سازی بیشتر دارای انتقال مجدد بالا نیز هستند. در تحقیق حاضر میانگین مقدار انتقال مجدد برای دم گل‌آذین، میانگره ماقبل آخر و میانگره‌های زیرین به ترتیب ۱۳۷، ۲۰۱ و ۳۶۰ میلی گرم بود (جدول ۳).



شکل ۲- منحنی تغییرات میانگین وزن دم‌گل‌آذین، میانگره ماقبل‌آخر، میانگره‌های زیرین، کل ساقه و دانه در سنبله در ۱۸ رقم گندم کاشته شده در منطقه مغان در سال زراعی ۹۴-۹۳

Figure 2. Post anthesis changes in peduncle, penultimate, lower internodes, stem, and spike-grain weights averaged across 18 wheat cultivars grown in Moghan region during 2014-2015 growing season

جدول ۳- مقایسه میانگین‌های ذخیره‌سازی و انتقال مجدد در میانگره‌های مختلف ساقه در ۱۸ رقم گندم کاشته شده در منطقه مغان در سال زراعی ۹۴-۹۳

Table 3. Mean comparison of dry matter accumulation and remobilization in different internodes of stem in 18 wheat cultivars grown at Moghan region during 2014-2015 growing season

Cultivars	Peduncle maximum weight (mg)	Penultimate maximum weight (mg)	Lower internodes maximum weight (mg)	Peduncle remobilization (mg)	Penultimate remobilization (mg)	Lower internodes remobilization (mg)	Stem remobilization (mg)	Peduncle remobilization efficiency (%)	Penultimate remobilization efficiency (%)	Lower internodes remobilization efficiency (%)	Stem contribution (%)
Arta	354 gh	482 a-f	829 abc	72 cd	186 b	378 a	636 ab	20 b	39 c	46 a	33 a
Azadi	392 fg	400 fg	740 c	139 bcd	173 b	330 a	642 ab	35 ab	43 abc	45 a	66 a
Alvand	462 bcd	526 abc	1034 ab	165 abc	242 ab	529 a	936 a	36 ab	46 abc	51 a	60 a
Alamut	398 efg	445 c-g	751 bc	133 bcd	193 b	306 a	632 ab	33 ab	43 abc	41 a	34 a
Bistoon	453 b-f	441 c-g	818 abc	94 cd	139 b	366 a	599 ab	21 b	32 c	45 a	28 a
Pishtaz	397 efg	422 c-g	692 c	126 bcd	193 b	313 a	632 ab	32 ab	46 abc	45 a	33 a
Yavarus	514 b	412 fg	715 c	255 a	238 ab	406 a	899 a	50 a	58 a	57 a	47 a
Rasul	490 bc	558 ab	1052 a	108 cd	211 b	429 a	748 ab	22 b	38 bc	41 a	33 a
Sardari	361 gh	360 g	642 c	94 cd	138 b	240 a	472 b	26 ab	38 c	37 a	41 a
Sumay3	425 def	416 d-g	696 c	172 abc	165 b	332 a	669 ab	40 ab	40 bc	48 a	40 a
Shirudi	445 c-f	456 b-g	1036 ab	120 cd	186 b	511 a	817 ab	27 ab	41 bc	49 a	45 a
Shiraz	455 b-e	466 a-f	638 c	145 a-d	221 ab	321 a	687 ab	32 ab	47 abc	50 a	40 a
Gascogne	322 h	519 a-e	770 abc	83 cd	226 ab	357 a	666 ab	26 ab	44 abc	46 a	32 a
Crossed-Alborz	394 efg	414 efg	818 abc	116 cd	149 b	416 a	681 ab	29 ab	36 c	51 a	32 a
Gholestan	411 d-g	462 b-g	841 abc	104 cd	196 b	302 a	602 ab	25 ab	42 abc	36 a	39 a
Marun	362 gh	521 a-d	690 c	45 d	243 ab	329 a	617 ab	12 b	47 abc	48 a	40 a
Niknejhad	595 a	569 a	609 c	236 ab	320 a	293 a	849 a	40 ab	56 ab	48 a	52 a
Hamun	390 fg	454 b-g	632 c	117 cd	204 b	328 a	649 ab	30 ab	45 abc	52 a	46 a
Mean	423	462	778	137	201	360	691	30	43	46	41
LSD	62	106	289	110	108	292	437	25	18	25	36

LSD: حداقل اختلاف معنی‌دار

LSD: Least Significant Difference

بر اساس تحقیقی که بر روی ۸۱ رقم گندم آبی انجام گردید، میانگین انتقال مجدد برای دم گل‌آذین، میانگره ماقبل آخر و میانگره‌های زیرین به ترتیب ۱۰۶، ۱۳۳ و ۲۱۸ میلی گرم گزارش گردید (Joudi *et al.*, 2010). محققین بر این باورند رشد و توسعه میانگره‌های زیرین در فصل بهار و زمانی که شرایط دمایی و آبی مناسب می‌باشد، انجام می‌گردد. تحت این شرایط فتوسنتز جاری گیاه حداکثر است و قندهای ذخیره‌ای زیادی در میانگره های پایین تجمع می‌یابد. به دلیل ذخیره‌سازی بالای مواد فتوسنتزی در میانگره‌های زیرین مقدار انتقال مجدد نیز از این میانگره‌ها بیشتر از میانگره ماقبل آخر و دم گل‌آذین می‌باشد (Ehdaie *et al.*, 2006a,b). در بین ارقام مورد استفاده، الوند و نیک‌نژاد پتانسیل بالایی از ذخیره-سازی و انتقال مجدد در میانگره‌های خود نشان دادند که می‌توانند در برنامه‌های اصلاحی مورد توجه قرار بیشتر بگیرند.

کارایی انتقال مجدد نشان‌دهنده این موضوع است که چه مقدار از مواد فتوسنتزی ذخیره شده در ساقه از طریق انتقال مجدد مورد استفاده قرار می‌گیرد. میانگین کارایی انتقال مجدد در میانگره دم گل‌آذین ۳۰ درصد، در میانگره ماقبل آخر ۴۳ درصد و در میانگره‌های زیرین ۴۶ درصد بود (جدول ۳). بنابراین، میانگره‌های پایین هم مقدار قابل توجهی مواد فتوسنتزی ذخیره می‌کنند و هم با کارایی بالایی از مواد ذخیره شده استفاده می‌نمایند.

متوسط مقدار مشارکت انتقال مجدد در پر کردن دانه در بین ۱۸ رقم گندم مورد مطالعه ۴۱ درصد بود (جدول ۳). بیشترین مقدار مشارکت در رقم آزادی به میزان ۶۶ درصد و کمترین آن در رقم بیستون به مقدار ۲۸ درصد مشاهده شد. در ارتباط با مقدار مشارکت ذخایر ساقه در شکل‌گیری وزن دانه‌ها، گزارشات مختلفی وجود دارد و مقدار مشارکت انتقال مجدد از صفر تا ۱۰۹ درصد متغیر می‌باشد (Inoue *et al.*, 2004; Uzik & Zofajova, 2007). یکی از دلایل اصلی متفاوت بودن درصد مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه، تغییرات وزن دانه می-باشد. برای محاسبه مقدار مشارکت، مقدار کاهش در وزن ساقه (مقدار انتقال مجدد) را به عنوان درصدی از وزن دانه محاسبه می‌کنند (Ehdaie *et al.*, 2008). در صورتی که مقدار انتقال مجدد از ساقه تغییر نکند ولی وزن دانه بنا به شرایط متغیر محیطی تغییر کند، مقدار مشارکت نیز تغییر خواهد کرد (Borrell *et al.*, 1989). کاربرد ارقام با خصوصیات متفاوت، شرایط آزمایشی مختلف و نیز روش¬های متفاوت برای ارزیابی مقدار انتقال مجدد از دیگر دلایل متفاوت بودن مقدار مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه می¬باشد (Blum, 1998).

رابطه بین انتقال مجدد و سرعت رشد خطی دانه

در بررسی روابط همبستگی بین انتقال مجدد و یک صفت زراعی ضروری است که هر دو آن‌ها بر روی یک ساقه و یا یک بوته اندازه‌گیری شوند. به عنوان مثال، بهترین گزینه بررسی نوع ارتباط انتقال مجدد (از ساقه اصلی) با وزن دانه در سنبله، انتخاب همان ساقه (عملکرد دانه ساقه اصلی)، جهت استفاده در تجزیه همبستگی می‌باشد. در این راستا، استفاده از وزن هزار دانه احتمالا تاثیر واقعی انتقال مجدد را بر آن نشان ندهد، زیرا وزن هزار دانه در پایان فصل رشد و در گیاهان کف‌بر شده از یک متر مربع اندازه‌گیری شد. دانه‌ها ممکن است از ساقه اصلی و یا پنجه ها نمونه-برداری شوند؛ بنابراین ارتباط وزن این دانه‌ها با انتقال مجدد، احتمالا با خطا همراه باشد. در هر حال و با توجه به این‌که در بیشتر مطالعات، ارتباط وزن هزار دانه با انتقال مجدد بررسی شده است (Joudi *et al.*, 2010; Rezaei Morad Aali *et al.* 2013)، در تحقیق حاضر نیز همبستگی انتقال مجدد (و صفات مرتبط با انتقال مجدد) با عملکرد دانه ساقه اصلی، سرعت رشد خطی دانه در ساقه اصلی و وزن صد دانه بررسی و در جدول ۴ آمده است.

ارتباط مشخصی بین انتقال مجدد از میانگره‌های مختلف ساقه و کارایی انتقال مجدد با عملکرد دانه ساقه اصلی و وزن هزار دانه دیده نشد (جدول ۴). نکته جالب توجه اینکه همبستگی بین مقدار مشارکت با عملکرد دانه ساقه اصلی و وزن هزار دانه منفی و

معنی‌دار شد (جدول ۴). در تحقیقی دو ساله که روی ۴۴ رقم گندم یوگوسلاوی و تحت شرایط معمولی و تیمار برگزدایی انجام شد، گزارش شد که رابطه بین عملکرد دانه و میزان مشارکت انتقال مجدد در پر کردن دانه منفی بود. به عبارت دیگر، مقدار مشارکت انتقال مجدد در ارقام با عملکرد دانه بالا، پایین و برعکس در ارقام با عملکرد دانه پایین، بالا بود. در ارقام با عملکرد دانه بالا، سهم مشارکت فتوسنتز جاری و فتوسنتز سنبله در پر کردن دانه، بیشتر از سهم انتقال مجدد بود و همین امر باعث منفی شدن رابطه بین این دو صفت شد (Dodig *et al*., 2017).

جدول ۴- همبستگی بین انتقال مجدد و صفات مرتبط با آن با عملکرد دانه در ساقه، وزن صد دانه و سرعت رشد خطی دانه در در ۱۸ رقم گندم کاشته شده در منطقه مغان در سال زراعی ۹۴-۹۳

Table 4. Correlation between remobilization and its related traits and stem grain yield, 100-grain weight, and linear rate of grain growth in 18 wheat cultivar grown in Moghan region during 2014-2015 growing season.

	Peduncle remobilization	Penultimate remobilization	Lower internodes remobilization	Stem remobilization	Peduncle remobilization efficiency	Penultimate remobilization efficiency	Lower internodes remobilization efficiency	Stem contribution
Stem grain yield	-0.05 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.39 ^{ns}	0.23 ^{ns}	-0.13 ^{ns}	-0.19 ^{ns}	0.15 ^{ns}	-0.72 **
100-grain weight	-0.30 ^{ns}	0.05 ^{ns}	0.24 ^{ns}	0.04 ^{ns}	-0.37 ^{ns}	-0.20 ^{ns}	-0.19 ^{ns}	-0.59 **
Linear rate of grain growth	0.34 ^{ns}	0.37 ^{ns}	0.41 ^{ns}	0.56 *	0.19 ^{ns}	0.19 ^{ns}	0.18 ^{ns}	-0.16 ^{ns}

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

ns, *,**: non-significant and significant at 5% and 1% of probability levels, respectively.

تجزیه همبستگی نشان داد که رابطه بین انتقال مجدد از ساقه اصلی و سرعت رشد خطی دانه، مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۴) که با گزارش سایر پژوهشگران مطابقت داشت (Ehdaie *et al*., 2008). همچنین در یک آزمایش سه ساله، ۱۱ رقم گندم آبی و دیم با پتانسیل عملکرد مختلف در شرایط آبیاری و دیم مطالعه و گزارش شد که همبستگی بین سرعت رشد خطی دانه با مقدار انتقال مجدد، هم در شرایط آبی و هم در شرایط دیم، مثبت و معنی‌دار بود (Ahmadi *et al*., 2009). شکل ۲، منحنی تغییرات وزن میانگره‌های مختلف ساقه و دانه در ساقه اصلی ۱۸ رقم گندم مورد بررسی را نشان می‌دهد. شروع کاهش وزن ساقه، در نیمه دوم سرعت رشد خطی دانه (۲۱ روز بعد از گرده افشانی) اتفاق افتاد و تا آخر چرخه رشد گیاه ادامه پیدا کرد. این امر نشان می‌دهد که فتوسنتز جاری در نیمه دوم سرعت رشد خطی دانه، جوابگوی نیاز دانه نبود و مقداری از مواد فتوسنتزی مورد نیاز دانه‌ها، توسط انتقال مجدد ذخایر ساقه تامین می‌شود.

نتیجه‌گیری کلی

تجمع مواد فتوسنتزی در میانگره های مختلف ساقه و پویا شدن آن‌ها در مراحل پایانی رشد، از مهم‌ترین ویژگی‌های فیزیولوژیک در شکل‌گیری عملکرد و مقاومت به تنش‌های محیطی است. نتایج نشان داد که مقدار تجمع مواد فتوسنتزی و انتقال مجدد ذخایر ساقه، بسته به رقم و میانگره ساقه متفاوت است. در کلیه ارقام مورد بررسی، حداکثر وزن میانگره‌های زیرین (مقدار تجمع مواد فتوسنتزی) به مراتب بیشتر از حداکثر وزن میانگره‌های بالایی بود. همچنین مقدار انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد در میانگره‌های پایین ساقه، بالاتر از میانگره ماقبل‌آخر و دم‌گل‌آذین بود؛ بنابراین در اصلاح ارقام جدید گندم، ضروری است که دوام و میزان تسهیم مواد فتوسنتزی به میانگره-های زیرین، مورد توجه ویژه قرار گیرد. در بین ارقام مورد مطالعه، الوند و نیک‌نژاد، پتانسیل بالایی در ذخیره‌سازی و انتقال مجدد از میانگره‌های ساقه نشان دادند و تنوع گسترده‌ای بین ارقام گندم از نظر سرعت رشد خطی دانه مشاهده شد. در تحقیق حاضر، ارتباط مشخصی بین عملکرد دانه ساقه اصلی و وزن صد دانه

با مقدار انتقال مجدد مشاهده نشد. در مقابل، همبستگی انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه و سرعت رشد خطی دانه مثبت و معنی‌دار بود؛ بنابراین، نبود ارتباط معنی‌دار بین انتقال مجدد و وزن صد دانه یا عملکرد دانه، نشان دهنده غیر موثر بودن انتقال مجدد در تشکیل عملکرد دانه نیست. تحت این شرایط، احتمالا تاثیر فتوسنتز جاری در پر کردن دانه بیشتر از انتقال مجدد می‌باشد.

REFERENCES

1. Acreche, M. M. & Slafer, G. A. (2006). Grain weight response to increases in number of grains in wheat in a Mediterranean area. *Field Crops Research*, 98, 52–59.
2. Aggarwal, P. K., Fischer, R.A. & Liboon S. P. (1990). Source–sink relation and effects of post anthesis canopy defoliation in wheat at low latitudes. *Journal of Agricultural Science*, 114, 93–9.
3. Ahmadi, A., Siose-Marde, 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)
4. Blum, A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica*, 100, 77–83.
5. Borrell, A. K., Incoll, L. D., Simpson, R. J. & Dalling, M. J. (1989). Partitioning of dry matter and deposition and use of stem reserves in a semi-dwarf wheat crops. *Annals of Botany*, 63, 527–539.
6. Calderini, D. F., Abedelo, L. G., Savin, R. & Slafer, G. A. (1999). Final grain weight in wheat as affected by short periods of high temperatures during pre- and post-anthesis under field conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26, 452–458.
7. Dodig, D., Rancic, D., Vucelic, R. B., Zoric, M., Savic, J., Kandic, V., Pecinar, I., Stanojevic, S., Seslija, A., Vassilev, V. & Pekic-Quarrie, S. (2017). Response of wheat plants under post-anthesis stress induced by defoliation: II. Contribution on peduncle morpho-anatomical traits and carbon reserves to grain yield. *Journal of Agricultural Science*, 155, 475–493.
8. Ehdaie, B. & Wainesm J. G. (1996). Genetic variation for contribution of pre-anthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetic and Breeding*, 50, 47–56.
9. 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.
10. Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. & Waines, J. G. (2006a). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science*, 46, 735–746.
11. Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. & Waines, J. G. (2006b). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water–soluble carbohydrates. *Crop Science*, 46, 2093–2103.
12. Hay, R. K. (1995). Harvest index: a review of it use in plant breeding and crop physiology. *Annals of Applied Biology*, 126, 197-216.
13. 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, 99–104.
14. Joudi, M. & Mehri, S. (2017). The study of source-sink relations by comparison of weight and grain in the modern and old wheat cultivars. *Journal of Crop Echophysiology*, 43 (3), 469–484. (In Persian)
15. Joudi, M. & Van den Ende, W. (2018). Genotypic variation in Pre- and Post-anthesis dry matter remobilization in Iranian wheat cultivars: Associations with stem characters and grain yield. *Czech Journal of Genetic and Plant Breeding*, 54(3), 123–134.
16. Joudi, M., Ahmadi, A. & Mohammai, V. (2017). Changes in stem and spike related traits resulting from breeding in Iranian wheat cultivars: Associations with grain yield. *Czech Journal of Genetic and Plant Breeding*, 53(3), 107–113.
17. Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A. & Mohammadi, H. (2014). Genetic changes in agronomical and phenologic traits of Iranian wheat cultivars grown in different environmental conditions. *Euphytica*, 196, 237–249.
18. Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A., Mohamadi. H., Esmaeilpour, M., Bayat, Z. & Torkashvand, B. (2010). Evaluation of stem reserves accumulation and remobilization in Iranian wheat cultivars under Irrigated and post-anthesis drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 41(2), 315–328. (In Persian)

19. 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. *Physiologia Plantarum*, 144, 1–12.
20. Ludwig F. & Asseng, S. (2010). Potential benefits of early vigor and changes in phenology in wheat to adapt to warmer and drier climates. *Agricultural Systems*, 103, 127–136.
21. Miralles, D. J. & Slafer, G. A. (2007). Sink limitation to yield in wheat: how could it be reduced? *Journal of Agricultural Science*, 145, 139–149.
22. Nakashimaa, K. & Yamaguchi–Shinozak, K. (2006). Regulons involved in osmotic stress–responsive and cold stress– responsive gene expression in plants. *Physiologia Plantarum*, 126, 62–71.
23. Rezaei Morad Aali, M., Eivazi. A. R., Mohammadi, S. & Shir-Alizadeh, Sh. (2013). Effect of drought stress on dry matter remobilization and grain yield of winter bread wheat genotypes. Iranian Journal of Crop Sciences, 15(3), 262–276. (In Persian)
24. Saini, H. S. & Westgate, M. E. (2000). Reproductive development in grain crops during drought. *Advance in Agronomy*, 68, 59-96.
25. Schnyder, H. (1993). The role of carbohydrate storage and redistribution in the source–sink relations of wheat and barley during grain filling. *New Phytologist*, 123, 233–245.
26. Uzik, M. & Zofajova, A. (2007). Translocation of dry matter in ten winter wheat cultivars released in the years 1921-2003. *Cereal Research Communications*, 35, 1583–1592.
27. Uzik, M. &. Zofajova, A. (2006). Translocation and accumulation of dry matter in winter wheat genotypes. *Cereal Research Communications*, 34, 1013–1020.
28. Voltas, J., van Eeuwijk, F. A., Araus, J. L. & Romagosa, I. (1999). Integrating statistical and ecophysiological analyses of genotype by environment interaction for grain filling of barley II. Grain growth. *Field Crops Research*, 62, 75–84.
29. Wardlaw, I. F. & Willenbrink, 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.