

بررسی اثرات تنش خشکی آخر فصل بر عملکرد و میزان انتقال کربوهیدرات‌های محلول در ساقه

و عملکرد دانه دو رقم گندم

سعید سعیدی پور*

استادیار دانشگاه آزاد اسلامی، واحد شوشتر، گروه زراعت و اصلاح نباتات، شوشتر، ایران.

* نویسنده مسئول: Saeeds79@gmail.com

تاریخ پذیرش: ۹۱/۰۷/۱۶

تاریخ دریافت: ۹۱/۰۴/۰۷

چکیده

تحرك و انتقال مجدد کربن ذخیره شده از بافت‌های رویشی به دانه در گیاهان تک لپه بدواً مستلزم پیری گیاه توسط مکانیسمی ناشناخته می‌باشد. این مطالعه به بررسی ارتباط بین پیری القاء شده توسط تنش رطوبتی و تحرك مجدد کربن طی دوره پیر شدن دانه پرداخته است. دو رقم گندم مرودشت و زاگرس (به ترتیب حساس و متحمل به خشکی آخر فصل) در دمای ۱۵:۲۲ درجه سانتی‌گراد شب:روز از آغاز گل‌دهی تحت تیمارهای آبیاری شاهد (ظرفیت مزرعه) و تیمارهای کم آبیاری ۵۰٪ ظرفیت مزرعه از زمان آغاز گل‌دهی تا ۱۴ روز پس از (WS1) و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه از ۱۴ روز پس از گل‌دهی تا رسیدگی فیزیولوژیکی (WS2) در درون گلدان‌های پلاستیکی در محیط گلخانه در قالب طرح آماری بلوک‌های کامل تصادفی به روش فاکتوریل با سه تکرار مقایسه شدند. نتایج نشان داد هر دو تیمار تنش آبی، موجب کاهش غلظت قندهای محلول در میان‌گره‌ها شد و افزایش انتقال مجدد کربن از پیش ذخیره شده در میان‌گره به دانه تیمار WS2 در مقایسه با تیمار WS1 اثر زیان بار بیش‌تری بر عملکرد دانه هر دو رقم داشت و منجر به تشکیل دانه‌های کوچک‌تر و بیوماس کم‌تر به هنگام رسیدگی شد. نتایج این تحقیق نشان داد که پیشرفت پیری القاء شده توسط تنش رطوبتی طی پیر شدن دانه در گندم و به تحرك درآمدن مجدد ترکیبات ذخیره ای دو فرآیند به هم پیوسته می‌باشد.

واژه‌های کلیدی: گندم، تنش خشکی، انتقال مجدد، عملکرد دانه.

مقدمه

پتانسیل تجمع کربوهیدرات‌ها در ساقه‌ها و میزان کارایی انتقال مجدد مواد ذخیره شده از اجزاء مختلف ساقه به دانه‌های در حال رشد، دو ویژگی مهم در میزان مشارکت منابع کربوهیدراتی ذخیره‌ای جهت شکل‌گیری عملکرد دانه گندم می‌باشند (Ehdaie *et al.*, 2006). در زمان تنش خشکی میزان و کارایی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای، تعیین‌کننده‌ی عملکرد نهایی دانه می‌باشند (Ehdaie and Waines, 1996). به عبارت دیگر همانند آنچه Yang و همکاران (۲۰۰۰) و Zhang و همکاران (۱۹۹۸) در گیاهان برنج و گندم در شرایط تنش خشکی مشاهده کردند، به تأخیر افتادن نامناسب پیری که اغلب به وسیله مصرف بی‌رویه کود نیتروژن در اواخر دوره رشد رخ می‌دهد، میزان و کارایی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای از ساقه به دانه را کاهش داده، و به تبع آن روند پُر شدن دانه را مختل می‌نماید. شدت تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر میزان و زمان انتقال مجدد کربوهیدرات‌های غیرساختاری از ساقه به دانه تأثیر می‌گذارد. گزارش‌های مختلف نشان داده‌اند که در گندم میزان قند تجمع یافته در میان‌گره ماقبل آخر بیش‌تر از میان‌گره آخر است (Ehdaie *et al.*, 2006) و Wardlaw و Willenbrink (۲۰۰۰) در بررسی اثر تنش خشکی بر روی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه گندم گزارش دادند که علاوه بر بیش‌تر بودن میزان قند تجمع یافته در میان‌گره ماقبل آخر نسبت به میان‌گره آخر، مقدار کربوهیدرات منتقل شده به دانه نیز از این میان‌گره بیش‌تر است. تفاوت موجود بین این میان‌گره‌ها تا حدی قابل پیش‌بینی است، چون کربوهیدرات‌های موجود در میان‌گره آخر تا بعد از گل‌دهی و زمانی که رشد آن کامل نشده است ذخیره نمی‌شود. هم‌چنین Yang و همکاران (۲۰۰۱) بین میزان قند محلول ذخیره شده در میان‌گره‌های مختلف ساقه و میزان قند محلول منتقل شده از این میان‌گره‌ها همبستگی معنی‌دار به دست آوردند. این خصوصیت یک شاخص مناسب جهت انتخاب ژنوتیپ‌هایی با عملکرد باثبات بالاتر در شرایط تنش‌زا محسوب می‌شود. Ehdaie و همکاران (۲۰۰۶) نشان دادند که تنش خشکی به طور متوسط ۲۳ درصد وزن خشک ساقه را کاهش داد. در میان قسمت‌های مختلف ساقه، میان‌گره آخر ۲۸٪، میان‌گره ماقبل آخر ۲۷٪ و دیگر میان‌گره‌ها مجموعاً ۱۹٪ کاهش وزن نشان دادند و اعمال تنش خشکی در مرحله رشد دانه، کارایی انتقال مجدد را در میان‌گره آخر ۶۵٪، میان‌گره ماقبل آخر ۱۱٪ و میان‌گره‌های پایینی ۵٪ افزایش داد. Wardlaw و Willenbrink (۲۰۰۰) مشاهده کردند که در ژنوتیپ‌های گندم با شروع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی و قبل از تحریک انتقال مجدد، فروکتان‌های موجود در ساقه به واحدهای فروکتوز تبدیل می‌شوند و غلظت فروکتوز در ساقه‌ها بالا می‌رود. شناخت مکانیسم تأثیر تنش خشکی بر عملکرد دانه، از ضروریات به‌نژادی ارقام پر محصول و پایدار در مناطق خشک می‌باشد. تنش خشکی از مرحله‌ی گرده‌افشانی تا رسیدگی از طریق تشدید پیری برگ‌ها، کاهش دوره رشد و کاهش سرعت پُرسدن دانه سبب کاهش میانگین وزن دانه و نهایتاً کاهش عملکرد دانه می‌شود (Royo *et al.*, 2000). Giunta و همکاران (۱۹۹۳) و Rajaram و Zhong-hu (۱۹۹۴)

گزارش نمودند که تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در مترمربع حساس‌ترین اجزا در هنگام بروز تنش خشکی هستند، در حالی که وزن دانه به علت تحریک انتقال مجدد مواد ذخیره شده قبل از گل‌دهی در منابع ثانویه (مانند ساقه‌ها) به ویژه در ارقام متحمل، حساسیت کم‌تری نسبت به تنش خشکی دارد، این تحقیق به منظور بررسی قابلیت توانمندی انتقال مواد فتوسنتزی در دو رقم حساس و متحمل گندم به تنش رطوبتی آخر فصل اجرا گردید.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در آذرماه سال ۱۳۸۸ در گلخانه پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی کرج به صورت فاکتوریل در قالب طرح آماری بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا شد. تیمارها شامل دو رقم گندم زاگرس، متحمل به تنش خشکی آخر فصل با پتانسیل عملکرد پایین و مرودشت، حساس به تنش خشکی آخر فصل با پتانسیل عملکرد بالا و سه رژیم خشکی شامل، تنش خشکی از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی و سپس آبیاری مجدد و حفظ رطوبت در ظرفیت مزرعه تا پایان رشد (WS1)، تنش خشکی از روز ۱۴ بعد از گرده‌افشانی تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک (WS2) و تیمار شاهد بدون تنش (WW) بودند. بذور ارقام مورد بررسی در گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۱۶/۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۱۵ سانتی‌متر و حاوی ۲/۱۰۰ کیلوگرم خاک ضدعفونی شده که شامل ترکیبی از خاک مزرعه و ماسه بادی با نسبت ۱:۲ بودند کشت شدند. به منظور بهاره‌سازی از مرحله سه برگی به بعد کلیه گلدان‌ها به مدت ۴۰ روز به بیرون از گلخانه منتقل، سپس مجدداً به گلخانه منتقل، و با تنک کردن تنها پنج بوته در هر گلدان باقی ماند. گلدان‌ها در تیمار شاهد از طریق آبیاری منظم در محدوده ظرفیت زراعی و در تیمارهای تنش خشکی، رطوبت گلدان‌های بوسیله توزین مداوم در حد ۵۰ درصد ظرفیت مزرعه نگهداری گردیدند. به منظور تصحیح میزان خشکی گلدان‌ها، پس از شروع تیمارهای تنش خشکی، هر پنج روز یک بار، در تعدادی از گلدان‌های اضافی، بوته‌ها از خاک خارج و پس از توزین میانگین وزنی آن‌ها، از وزن گلدان‌ها کم گردید. ۷ روز بعد از گرده‌افشانی با فواصل هفت روز یک بار تا ۴۲ روز بعد از گرده‌افشانی در هر کرت آزمایشی سه گلدان به طور تصادفی انتخاب شد. میان‌گره آخر و میان‌گره ماقبل آخر در زمان‌های ذکر شده تفکیک شده و بعد از قرار دادن آنها در پاکت‌های کاغذی مجزا به آون منتقل می‌شدند و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد کاملاً خشک، سپس آسیاب (در حد قابل عبور از غربال با مش هشت) و تا زمان اندازه‌گیری قندهای محلول در ظروف در بسته در محیط کاملاً خشک نگهداری شدند.

برای اندازه‌گیری عملکرد بیولوژیک و اقتصادی و اجزای آن، تعداد دانه در هر سنبله و وزن هزار دانه در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی در سطح هر تیمار، از دو گلدان (۱۰ بوته) جداگانه استفاده شد. هم‌چنین از طریق تقسیم عملکرد اقتصادی بر عملکرد بیولوژیک، شاخص برداشت نیز محاسبه شد. برای اندازه‌گیری قندهای محلول کل از روش فنل-اسید سولفوریک

(AOAC, 1995) با کمی تغییر استفاده شد. نهایتاً کلیه نتایج به دست آمده توسط نرم‌افزار SAS (Ver. 6.1) و Excel

آنالیز و با استفاده از روش چنددامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ با هم مقایسه شدند.

نتایج و بحث

وزن و عملکرد دانه

وزن دانه تحت اثر تیمارهای تنش رطوبتی در مقایسه با تیمار شاهد نظیر خود در هر دو رقم کاهش یافت (جدول ۲). البته کاهش وزن دانه تحت اثر تیمار WS2 به طور قابل ملاحظه‌ای بیش از تیمار WS1 بود. میزان کاهش وزن دانه در رقم مرودشت تحت اثر هر دو رژیم تنش آبی بیش از رقم زاگرس بود. مقادیر کاهش وزن دانه تحت اثر تیمار WS1 در ارقام مرودشت و زاگرس به ترتیب ۵۰ و ۲۴٪ و تحت اثر تیمار WS2 ۶۲ و ۲۴٪ بود (جدول ۲). نتایج مشابهی در خصوص عملکرد دانه نیز به دست آمد که احتمالاً به این دلیل است که تنها وزن دانه بیش از تعداد سنبله یا تعداد دانه در سنبله طی دوره پر شدن دانه تحت اثر تیمارهای تنش قرار گرفته است (جدول ۲). نتایج نشان داد که عملکرد دانه دو رقم توسط تجمع بیوماس آنها در خلال دوره رشد رویشی تحت تأثیر قرار گرفته است. یک همبستگی مثبت بین شاخص برداشت و میزان تحرک مجدد کربوهیدرات‌های غیرساختمانی در خلال پر شدن دانه وجود داشت. تیمار WS1 مقدار تحرک کربن ذخیره‌ای در بافت‌های رویشی به دانه را در مقایسه با تیمار WS2 افزایش داد از این رو عملکرد دانه و شاخص برداشت در تیمار WS1 بیش از تیمار WS2 بود (جداول ۱ و ۲).

کربوهیدرات‌های محلول در ساقه

مقایسه تغییرات محتوای قندهای محلول در میان‌گره‌های پرچم و ماقبل آن تحت اثر تیمارهای مختلف نشان داد که بیش‌ترین مقادیر قندهای محلول در این دو میان‌گره صرف نظر از نوع تیمار در رقم زاگرس پس از ۲۸ روز از آغاز گل‌دهی به دست آمد؛ حال آنکه در رقم مرودشت زودتر از این زمان واقع شد (شکل ۱). هر دو تیمار تنش موجب کاهش قندهای محلول گردیدند، اما میزان کاهش در تیمار WS1 بیش‌تر بود. تغییرات محتوای قندهای محلول تحت تیمار تنش WS2 در میان‌گره ماقبل آخر در هر دو رقم بیش از میان‌گره آخر بود، البته الگوی تغییر در هر دو میان‌گره مشابه بود (شکل ۱). اختلاف بین میان‌گره‌ها به لحاظ این که میان‌گره پرچم تا بعد از گل‌دهی و تکمیل رشد خود قندی را تجمع نمی‌دهد قابل پیش‌بینی بود. تا حدود ۲۱ روز پس از گل‌دهی در هر یک از تیمارها تغییرات اندکی در محتوای قندهای محلول میان‌گره ماقبل آخر دو رقم مشاهده شد. از ۲۱ تا ۲۸ روز پس از گل‌دهی قندهای محلول اندکی افزایش یافتند و پس از آن در پایان آزمایش کاهش قابل توجهی در کلیه تیمارها در رقم زاگرس مشاهده شد، روند کاهش قندهای محلول در رقم مرودشت مشابه رقم زاگرس بود هر چند که این کاهش در مرودشت یک هفته زودتر اتفاق افتاد. نتایج مربوط به آخرین نمونه‌گیری نشان داد که کارایی تحرک

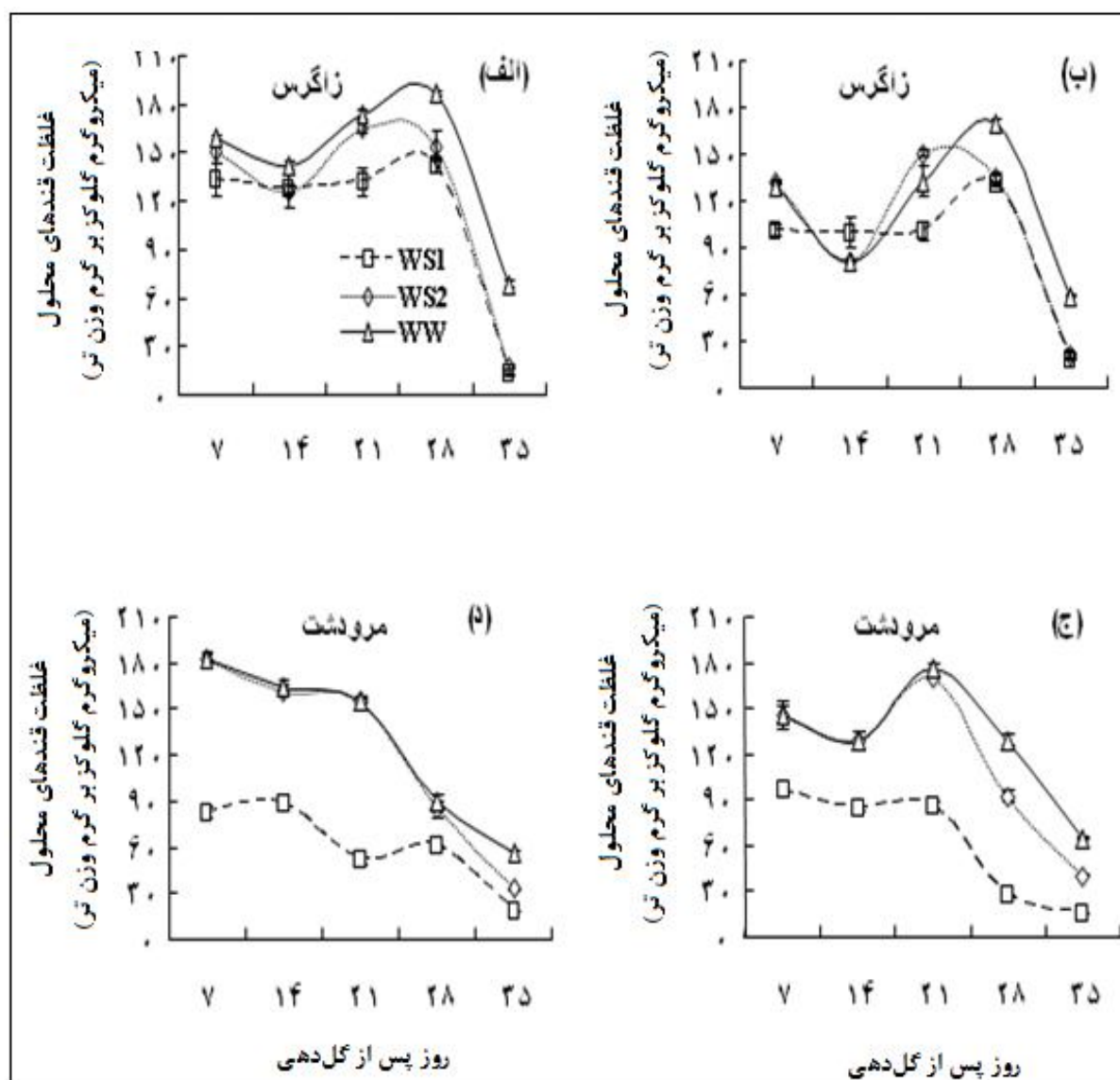
مجدد مواد تحت تیمار تنش افزایش یافت. کل کربن ذخیره‌ای تحرک یافته از میان‌گره‌های پرچم و ماقبل آخر تحت تیمار WS2، ۷۰/۴ و ۸۱/۴ و تحت تیمار WS1، ۱۰۵/۹ و ۱۵۰/۴ در رقم مرودشت و ۱۱۲/۱، ۱۲۸/۹ و ۱۲۹/۹ تحت تیمار WS2 و ۱۴۸/۴ تحت تیمار WS1 در رقم زاگرس در این دو میان‌گره مشاهده شد (جدول ۱).

کاهش میزان فتوسنتز گیاهان تنش دیده در نتیجه بسته شدن روزنه‌ها قابل توجیه است چرا که موجب کاهش انتشار CO₂ و در نتیجه، کاهش CO₂ درون سلولی می‌شود. این نتایج با مشاهدات اخیر مبنی بر اینکه کاهش اولیه فتوسنتز تحت شرایط خشکی به دلیل افزایش مقاومت‌روزنه‌ای می‌باشد، مطابقت دارد (Kicheva et al., 1994; El Hafid et al., 1998). از این رو مواد فتوسنتزی تولید شده توسط برگ پرچم در خلال دوره پر شدن، رشد دانه را محدود کرده است. کارکرد سودمند تنش آبی افزایش تحرک مجدد ذخایر کربن از بافت‌های رویشی در خلال پر شدن دانه است (جدول ۱). میزان مشارکت تحت شرایط تنش نسبت به وضعیت نرمال بیش‌تر بود. تحرک مجدد سریع تحت رژیم‌های تنش آبی مصادف با پیری سریع‌تر گیاه بوده است و از این حیث میزان انتقال تحت تیمار WS1 نسبت به WS2 و از میان‌گره ماقبل آخر نسبت میان‌گره آخر و بالاخره در رقم زاگرس نسبت به مرودشت اندکی بیش‌تر بوده است.

مقادیر فندهای محلول تحت اثر تیمار WS2 در مقایسه با تیمارهای نظیر خود بطور چشمگیری کاهش یافت. در تیمار شاهد در مقایسه با تیمارهای تنش رطوبتی مقادیر بیش‌تری از کربوهیدرات‌ها به صورت بلااستفاده در میان‌گره‌ها باقی ماند (جدول ۱). رقم مرودشت در مقایسه با رقم زاگرس، تحت تیمار شاهد، مواد فتوسنتزی کم‌تری را از منابع ذخیره‌ای به صورت موقت، انتقال داده است. اختلافات آشکار در خصوص مشارکت مواد فتوسنتزی پیش و پس از گل‌دهی در بین ارقام توسط دیگر محققین گزارش شده است (Przulj and Momcilovic, 2001).

رشد دانه‌ها در غیاب فتوسنتز جاری، موجب تخلیه ذخایر کربنی و متوقف شدن رشد آنها می‌گردد (Westgate and Boyer, 1985). عملکرد دانه در شرایط تنش آبی به دلیل توقف زود هنگام انتقال ساکارز، کاهش فتوسنتز پس از گل‌دهی و همچنین کاهش انتقال مجدد مواد فتوسنتزی کاهش می‌یابد (Weschke et al., 2003; Kobat et al., 1992). بر طبق یافته Ever (۱۹۷۰)، دوره فاز تولید سلولی دانه گندم برحسب شرایط و رقم بین ۱۲ تا ۱۹ روز پس از گل‌دهی است. بنابراین به نظر می‌رسد که کاهش وزن دانه تحت وضعیت تیمار تنش در مقایسه با تیمار شاهد، نتیجه اثر تنش بر فرایند تقسیم سلولی کاهش تعداد سلول‌های آندوسپرم و نهایتاً کاهش قدرت مخزن می‌باشد. این وضعیت به نوبه خود می‌تواند برای بقاء تعداد معدودی از دانه‌های باقی‌مانده به عنوان یک استراتژی در وضعیت تنش‌های خشکی مفید تلقی شود چرا که در این صورت از میزان محدود ساکارز موجود به نفع این معدود دانه‌ها در جهت پر شدن کامل آنها استفاده می‌شود. چنین وضعیتی در تیمار WS2 مشاهده شد.

در این آزمایش اختلافات آشکاری بین تیمارها با یک روند مشابه در خصوص وزن دانه در هر دو رقم مشاهده شد (جدول ۲). البته میزان کاهش وزن دانه تحت تیمار تنش در رقم مرودشت بیش از رقم زاگرس بود. نتیجه مشابهی برای عملکرد دانه تحت وضعیت تیمارهای تنش به دست آمد. جالب است که تعداد دانه در سنبله تحت تیمار WS1 بیش از تیمار WS2 متأثر شد، اما عملکرد حاصل از اعمال تیمار، به اندازه‌ای نبود که به طور کامل جبران کاهش وزن دانه در این تیمار را بکند (جدول ۲).



شکل ۱: تغییرات میزان قندهای محلول در میان‌گره‌های آخر (الف و د) و میان‌گره‌های ماقبل آخر (ب و ج) در دو رقم زاگرس و مرودشت تحت تیمارهای مختلف آبیاری، نرمال (WW)، کم آبیاری از زمان گل‌دهی تا ۱۴ روز پس از آن (WS1) و کم آبیاری از ۱۴ روز پس از گل‌دهی تا رسیدگی (WS2) طی پر شدن دانه. هر یک از اعداد نمایش داده شده میانگین ۳ تکرار می باشد.

جدول ۱: حداکثر و حداقل محتوای قندهای محلول میان‌گره‌های آخر و ماقبل آخر (در زمان گل‌دهی و رسیدگی)، مقدار انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد در ارقام زاگرس و مرودشت تحت تیمارهای مختلف آبیاری، نرمال (WW)، کم آبیاری از زمان گل‌دهی تا ۱۴ روز پس از آن (WS₁) و کم آبیاری از ۱۴ روز پس از گل‌دهی تا رسیدگی (WS₂) طی

پر شدن دانه

ژنوتیپ	تیمار	حداکثر غلظت قندهای محلول		حداقل غلظت قندهای محلول		مقدار قند انتقال یافته		کارایی انتقال	
		میانگرمه آخر	میانگرمه ماقبل آخر	میانگرمه آخر	میانگرمه ماقبل آخر	میانگرمه آخر	میانگرمه ماقبل آخر	میانگرمه آخر	میانگرمه ماقبل آخر
		میلی‌گرم گلوکز بر گرم							
		در صد انتقال							
مرودشت	WW	۲۲۷±۱/۲	۱۴۵±۱/۶	۵۶±۰/۵	۶۴±۲/۶	۱۷۱±۲/۲	۸۰±۲/۴	۷۵/۱۶	۵۵/۴۶
	WS ₁	۱۴۶±۳/۲	۱۸۳±۲/۴	۴۰±۲/۴	۳۲±۱/۳	۱۰۵±۴/۱	۱۵۰±۳/۳	۷۲/۳۳	۸۲/۱۱
	WS ₂	۸۸±۲/۲	۹۷±۳/۱	۱۸±۱/۱	۱۵±۰/۹	۷۰±۳/۵	۸۱±۱/۹	۷۹/۴۷	۸۴/۱۸
زاگرس	WW	۱۶۹±۲/۵	۱۸۶±۳/۳	۵۹±۰/۸	۶۸±۲/۶	۱۱۰±۴/۵	۱۱۸±۴/۱	۶۵/۱	۶۳/۲۸
	WS ₁	۱۵۰±۲/۷	۱۶۵±۳/۹	۲۰±۳/۷	۱۷±۱/۴	۱۲۹±۳/۲	۱۴۸±۲/۸	۸۶/۲۷	۸۹/۴۹
	WS ₂	۱۲۹±۲/۱	۱۴۱±۲/۶	۱۷±۲/۸	۱۲±۰/۷	۱۱۲±۲/۵	۱۲۸±۲/۳	۸۹/۲۶	۹۱/۲

± استاندارد خطا

جدول ۲: مقایسه میانگین تیمارهای مختلف آبیاری، نرمال (WW)، کم آبیاری از زمان گل‌دهی تا ۱۴ روز پس از آن (WS₁) و کم آبیاری از ۱۴ روز پس از گل‌دهی تا رسیدگی (WS₂) طی پر شدن دانه بر تعداد نهایی دانه در سنبله، وزن دانه در سنبله، وزن هزار دانه، بیوماس گیاه و شاخص برداشت در دو رقم گندم

رقم	تیمار	تعداد دانه در سنبله	عملکرد دانه در سنبله (گرم)	وزن هزار دانه (گرم)	بیوماس هوایی (گرم)	شاخص برداشت (درصد)
	WW	۵۰/۲۳ a	۲/۱ a	۴۲/۰۲ a	۳/۷۱ a	۵۶ a
مرودشت	WS ₁	۴۱/۹۷ c	۰/۹۰۲ d	۲۱/۱ c	۲/۱۷ d	۴۱ d
	WS ₂	۴۷/۶ b	۰/۷ e	۱۶/۱۴ d	۲/۰۳ e	۳۴ e
	WW	۳۲/۸۳ d	۱/۶۲ b	۴۱/۱ a	۳/۰۲ b	۵۳ a
زاگرس	WS ₁	۲۸/۴۳ e	۱/۲۲ c	۴۰/۳ a	۲/۴۲ c	۵۰ b
	WS ₂	۳۰/۲۷ e	۰/۹۹ d	۳۱/۹۶ b	۲/۲۱ d	۴۵ c
	LSD (%۵)	۲/۵۲۶	۰/۱۱۵	۰/۱۰۲	۰/۰۰۵	۲/۵۴۶

وجود حروف مشابه در هر ستون به منزله عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح آماری ۵ درصد می‌باشد.

نتیجه‌گیری

اندازه مخزن در این آزمایش به طور جدی تحت اثر تیمار تنش قرار گرفت، که به نوبه خود سبب افزایش انتقال مجدد کربن از ساقه به دانه و تسریع در پر شدن دانه در تیمار WS1 در رقم زاگرس گردید. مشارکت مواد فتوسنتزی قبل از گل‌دهی در پر شدن دانه برای پایداری عملکرد در شرایط نامناسب بسیار بحرانی است. هر چند که این ذخایر تحت تیمارهای تنش نتوانستند جبران کاهش فتوسنتز جاری را بکنند. مشارکت کم‌تر مواد کربنی قابل انتقال، در شرایط کم‌آبی هنگام گل‌دهی به عملکرد رقم مرودشت صدمه‌ای جدی وارد ساخت، همان گونه که توسط Frederick و Bauer (۱۹۹۹) در خصوص ارقام مدرن گندم با عملکرد بالا عنوان شده است.

منابع

- AOAC. 1995. Official method of analysis. 16th ed. VA., USA: AOAC, Arlington., p. 463.
- Ehdaie B. and Waines, J.G. 1996. Genetic variation for contribution of preanthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetic Breeding*, 50: 47-55.
- Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A. and Waines, J.G. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science*, 46: 735-746.
- El Hafid, R., Smith, D.H., Karrou, M. and Samir, K. 1998b. Physiological responses of spring durum wheat cultivars to early-season drought in a Mediterranean environment. *Annals of Botany*, 81: 363- 370.
- Evers, A.D. 1970. Development of endosperm of Wheat. *Annals of Botany*, 34: 547-555.
- Frederick, J.R. and Bauer, P.J. 1999. Physiological and numerical components of wheat yield. In: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. Haworth Press, Inc., New York, USA, Pp. 45-65.
- Giunta, F., Motzo, R. and Deidda, V. 1993. Effect of drought on yield and yield components of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. *Field Crops Research*, 33: 399-409.
- Kicheva, M.I., Tsonev, T.D. and Popova, L.D. 1994. Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis in two wheat cultivars subjected to water stress. *Photosynthetic*, 30: 107-116.

- Kobata, T., Palta, J.A. and Turner, N.C. 1992. Rate of development of post-anthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Science*, 32:1238–1242.
- Przulj, N. and Momcilovic, V. 2001. Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley. I. Dry matter translocation. *European Journal of Agronomy*, 15:241–254.
- Royo, C., Abaza, M., Blanco, R. and Garc'ia del Moral, L.F. 2000. Triticale grain growth and morphometry as affected by drought stress, late sowing and simulated drought stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 1051-1059.
- 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 Phytol*, 148: 413-422.
- Weschke, W., Panitz, R., Gubatz, S., Wang, Q., Radchuk, R., Weber, H. and Wobus, U. 2003. The role of invertases and hexose transporters in controlling sugar ratios in maternal and filial tissues of barley caryopses during early development. *Plant J.*, 33: 395-411.
- Westgate, M.E. and Boyer, J.S. 1985. Carbohydrate reserves and reproductive development at low leaf water potentials in maize. *Crop Science*, 25: 762-769.
- Yang J., Zhang, J., Huang, Z., Zhu, Q. and Wang, L. 2000. Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. *Crop Science*, 40: 1645-1655.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Liu, L. 2001. Water deficit induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. *Agronomy Journal*, 93: 196-206.
- Zhang, J., Sui, X., Li, B., Su, B., Li, J. and Zhou, D. 1998. An improved water-use efficiency for winter wheat grown under reduced irrigation. *Field Crop Research*. 59: 91-98.
- Zhong-hu, H. and Rajaram, S. 1994. Differential responses of bread wheat characters to high temperature. *Euphytica*, 72: 197-203.