بررسی رابطه میزان قندهای محلول با عملکرد و اجزاء عملکرد گندم بهاره در اوایل مرحله پرشدن دانه در شرایط تنش خشکی

مسعود زاده باقری[۱]، شورانگیز جوانمردی[۲]

چکیده

زمانی که فتوسنتز رایج در مرحله گلدهی گیاه بوسیله تنش خشکی، گرمایی یا بیماری بازداشته می‌شود، ذخائر ساقه در این دوره به طور افزایشی به عنوان منبع مهم کربن برای پرشدن دانه به شمار می‌آید. در این تحقیق، رابطه قندهای محلول با عملکرد و اجزاء عملکرد تک بوته‌های لاین‌های مختلف گندم در یک آزمایش گلدانی در شرایط تنش خشکی مورد بررسی قرار گرفت. ده لاین گندم نان در گلدان‌هایی تحت سطوح مختلف آبیاری در قالب طرح فاکتوریل بر پایه بلوک کامل تصادفی رشد یافتند. در طی مرحله پرشدن دانه، محتوای قند برگ با نمونه‌گیری از برگ پرچم و ساقه‌های اصلی ۱۰ ژنوتیپ گندم بهاره تحت شرایط نرمال و تنش اندازه‌گیری شد. با وجود این‌که بین لاین‌ها از لحاظ قندهای محلول اختلاف معنی‌دار بود ولی در شرایط تنش خشکی همبستگی بین عملکرد و قند برگ منفی و معنی‌دار بود که ممکن است نشان دهنده محدودیت دانه به عنوان مقصد در پذیرش کربوهیدارت‌های محلول برگ باشد. بین وزن قسمت‌های مختلف ساقه با عملکرد نیز همبستگی معنی‌داری مشاهده نشد، که احتمالاً می‌توان چنین برداشت کرد که تنش خشکی باعث افزایش انتقال قند ساقه به دانه نمی‌شود.

کلمات کلیدی: *تنش خشکی، گندم بهاره، قندهای محلول*

Archive of SID

تاریخ دریافت: ۹۱/۷/۱۲ تاریخ پذیرش: ۹۱/۹/۲۵

۱- دانشگاه آزاد اسلامی، واحد شیراز، گروه علوم باغبانی، شیراز، ایران (نویسنده مسئول).

E- mail: zadehbagheri@iaushiraz.ac.ir

۲- محقق دانشگاه آزاد اسلامی، واحد شیراز، ایران.

www.SID.ir

مقدمه و بررسی منابع علمی

اصلاح برای مقاومت به خشکی و افزایش عملکرد گندم در مناطق خشک با مشکلات بسیاری روبرو بوده است. بخش عمده این مشکلات به پیچیدگی مکانیسم مقاومت، کمّی بودن صفت عملکرد و وراثت‌پذیری پایین آن و نیز اثر متقابل ژنوتیپ × محیط ارتباط دارد (De Vienne et al., 1999). از طرف دیگر ارتباط پدیده خشکی با سایر تنش‌های محیطی مثل دمای بالا، شوری و تشعشع زیاد تفسیر مقاومت گیاه را مشکل می‌سازد. در سال‌های اخیر شناخت دقیق و کامل صفات فیزیولوژیک و و مورفولوژیک که موجب ایجاد مقاومت به خشکی در گندم می‌شود مورد توجه فراوانی قرار گرفته است (Slafer et al., 1994). تغییرات ترکیب‌های نیتروژنی و قندها به هنگام خشکی و حفظ تعادل C و N، از جمله عوامل مهم به هنگام تنش کمبود آب است که در بقاء و تعیین سرنوشت گیاه مؤثر می‌باشد (Schubert et al., 1995). دریافت و سیگنالینگ قند در کنترل رشد و نمو در طول تمام مراحل زندگی گیاه که از جوانه‌زنی شروع می‌شود درگیر است. تجمع بالای قند در طول نمو گیاهچه اولیه ممکن است بازتاب نامطلوبی در شرایط رشد در یک دوره نمو بسیار سخت داشته باشد که نتیجه آن توقیف برگشت‌پذیری در نمو است که فعالیت‌هایی به عنوان حمایت از مکانیسم می‌باشد (Lopez-Molina et al., 2001). قندها فعالیت‌های رشد را بوسیله نوسانات بیان ژن‌ها و فعالیت‌های آنزیم‌ها در کربوهیدرات‌های صادر کننده (ساکاروز) و وارد کننده (مخزن) بافت‌ها تنظیم می‌کنند. اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2006) طول میان‌گره، وزن و وزن مخصوص در تجمع و حرکت ذخائر ساقه ژنوتیپ‌های مختلف گندم را بررسی کردند. آن‌ها دریافتند که ماکزیمم وزن مخصوص در میان‌گره بالایی، پایینی و میانی در حرکت ذخائر ساقه در گندم مهم می‌باشد. هدف از این تحقیق بررسی رابطه قندهای محلول ساقه و برگ پرچم در اوایل مرحله پرشدن دانه با عملکرد و اجزاء عملکرد گندم بهاره در شرایط تنش خشکی بود.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال ۱۳۹۱ در قالب یک آزمایش گلخانه‌ای در دانشگاه آزاد شیراز به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار اجرا گردید. تعداد ۳۰ بذر در گلدان‌های بزرگ به قطر ۲۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۶۰ سانتی‌متر کشت شدند. فاکتور اول میزان آب در دو سطح آبیاری معمولی و نرمال (شاهد) و تنش کم آبی بود و فاکتور دوم را ده لاین گندم تشکیل داد. بعد از سبز کردن، تعداد بوته‌ها در هر گلدان به ۱۸ عدد کاهش یافت. آبیاری تا مرحله ظهور برگ پرچم در کلیه گلدان‌ها یکسان بوده و بعد از این مرحله تنش خشکی به صورت ۵۰٪ ظرفیت زراعی (FC) آب به صورت توزین روزانه گلدان‌ها با ترازو اعمال گردید. در آغاز مرحله پرشدن دانه، برای اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول ساقه و

Archive of SID

www.SID.ir

برگ، سه بوته تصادفی از هر گلدان انتخاب و بعد از توزین قسمت‌های مختلف ساقه به روش اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2006)، میزان قند برگ پرچم و ساقه با روش هابر و همکاران (Huber and Israel, 1982) اندازه‌گیری شد. پس از نمونه‌گیری و انتقال به آزمایشگاه در آون ۸۰ درجه سلسیوس به مدت ۴۸ ساعت قرار گرفت. بر روی ۱ گرم از نمونه‌های خشک شده ۵ میلی‌لیتر آب مقطر ریخته شد و به مدت یک ساعت در حمام آب گرم در دمای ۹۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد و پس از آن در سانتریفوژ ۵۰۰۰ دور به مدت ۱۵ دقیقه قرار داده شد تا مواد اضافی جدا گردد. بر روی ۵ میلی‌لیتر از محلول بالا ۹۵ میلی‌لیتر آب مقطر و ۲ میلی‌لیتر اسید الکلیک ریزورسینول ۰/۱٪ شامل: (۰/۵ گرم ریزورسینول، ۳۰۰ میلی‌لیتر الکل اتانل خالص و ۱۰۰ میلی‌لیتر اسید کلریدریک غلیظ) اضاف شد. محلول بدست آمده به مدت ۸ دقیقه درون حمام آب ۸۰ درجه سلسیوس قرار گرفت و پس از اتمام این زمان سریعاً در آب سرد گذاشته شد. برای محلول استاندارد نیز از اینولین استفاده شد. با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر مدل (Spectrophotometer, Model: V-530, JASCO, Japan) در طول موج ۵۲۰ نانومتر غلظت قندهای محلول در برگ و ساقه قرائت شد. در زمان برداشت، اجزای عملکرد و عملکرد گندم نیز اندازه‌گیری شد. مقایسه میانگین‌ها با روش دانکن در سطح احتمال ۵٪ انجام شده و کلیه محاسبات آماری با نرم‌افزار MSTATC انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس صفات مورد مطالعه نشان داد که میزان آبیاری بر روی صفات مورد بررسی معنی‌دار بوده است (جدول ۱). ارقام مورد مطالعه نیز برای تمامی صفات (به جز تعداد سنبله اصلی و درصد باروری) با یکدیگر اختلاف داشتند. اثر متقابل سطوح آبیاری × ارقام برای صفات وزن هزار دانه، شاخص برداشت، میزان قند برگ، میزان قند پدانکل، میان‌گره ماقبل آخر، میان‌گره‌های پایینی ساقه، وزن پدانکل، طول میان‌گره میانی، وزن میان‌گره میانی و عملکرد دانه معنی‌دار بود. اگرچه تنش خشکی باعث کاهش غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ شده است. اما با توجه به شکل ۱ مشاهده می‌شود که لاین‌های سیمیت-۱۵، سیمیت-۶ و سیمیت-۴ نسبت به حالت نرمال افزایش محتوای قند داشته‌اند. افزایش محتوای قند ممکن است ناشی از کاهش نیاز به مواد فتوسنتزی به دلیل کاهش رشد باشد. مطالعاتی که قبلاً در این مورد بر روی گیاهان مختلف انجام گرفته نشان داده است که انواع مقاوم‌تر نسبت به انواع حساس از افزایش قندهای محلول بیشتری برخوردار بوده‌اند (Kameli and Losel, 1993; Keller and Ludlow, 1993). حسین و همکاران (Hossain et al., 1990) اظهار داشتند که غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ در ۱۴ تا ۲۱ روز بعد از گلدهی با توجه به رقم از حدود ۱/۱ تا ۱۰/۴ درصد متغیر است و تنش خشکی نیز بسته به رقم ممکن است غلظت این ترکیبات را در برگ افزایش و یا کاهش دهد. به

Archive of SID

www.SID.ir

طور کلی، در آزمایش حاضر، میزان قند در اثر تنش خشکی کاهش یافته است، القای تنش در طولانی مدت باعث انتقال مجدد شده و به همین دلیل در شرایط تنش خشکی به علت کم بودن میزان کربن (بسته بودن روزنه‌ها) محتوای قند در شرایط تنش کمتر بوده است. نظر به اینکه نمونه‌گیری انجام شده برای اندازه‌گیری قند در زمان پرشدن دانه بوده، بنابراین اندام‌های رویشی چون برگ، ذخائر خود را برای حفظ عملکرد به دانه‌ها انتقال داده‌اند. افزایش غلظت کربوهیدارت‌های محلول برگ تحت تنش خشکی در لاین سیمیت-۴ که عملکرد پایینی هم دارد، ممکن است تا حدی در جهت تنظیم اسمزی و یا بواسطه نیاز کمتر به این ترکیبات بواسطه ظرفیت کمتر تشکیل دانه تحت تنش خشکی باشد. همبستگی این صفت با عملکرد در شرایط تنش منفی و معنی‌دار بود (جدول ۲). مواد فتوسنتزی پس از تولید در برگ به طرف مقصدهای مواد فتوسنتزی (دانه) انتقال می‌یابند، بنابراین تجمع کربوهیدرات‌های محلول در برگ در مرحله پرشدن دانه معرف عدم انتقال آن‌ها به این مقصدها بواسطه پایین بودن ظرفیت مقصد (دانه) و عدم نیاز به کربوهیدرات‌های محلول یا بالا بودن قدرت برگ در تولید این ترکیبات و یا نیاز به کربوهیدرات‌های محلول در تنظیم اسمزی برگ است. در این تحقیق، تنش خشکی باعث کاهش طول، وزن و وزن مخصوص قسمت‌های مختلف ساقه شد. این تفاوت در پاسخ به خشکی در نتیجه زمانی است که خشکی اتفاق افتاده و زمانی که ساقه اصلی گندم قطعه قطعه شده است. اما خشکی باعث افزایش میزان قند در قسمت‌های پدانکل و میان‌گره میانی ساقه شده است. در هر دو شرایط نرمال و تنش کربوهیدرات‌های محلول از ساقه به توسط انتقال مجدد یا تنفس تهی می‌شود. مطالعات قبلی نشان می‌دهد که قندهای ساقه غلات بعد از ۱۴ تا ۱۷ روز پس از گرده‌افشانی تجمع می‌یابند (Wardlaw, 1971; Austin et al., 1977)، در حالی‌که گزارشات دیگری نشان می‌دهد که غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه بعد از گلدهی به اوج می‌رسد (McCaig and Clarke, 1982; Stoy, 1963). فاز خطی پرشدن دانه برای گندم بهاره تقریباً ۱۱ تا ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی شروع می‌شود (Judel and Mengel, 1982; Lingle and Chevalier, 1985). قبل از این زمان، تأمین آسیملات ممکن است که بیشتر از تقاضا برای آسیملات بوسیله رشد زایشی باشد (Wardlaw, 1971; Archbold and Datta, 1944) و میان‌گره‌های ساقه، بخصوص میان‌گره دومی در زیر سنبله ممکن است که ذخیره‌ای به عنوان یک مخزن برای افزایش آسیملات باشد (Rawson et al., 1977; Wardlaw and Porter, 1967). غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه حدوداً زمانی که فاز خطی پرشدن دانه مورد انتظار است کاهش می‌یابد. گزارش شده است که بین میان‌گره‌ها در کربوهیدارت‌های محلول که تجمع یافته‌اند و سیال شده‌اند اختلافاتی وجود دارد (Wardlaw and Willenbrink, 1994). در شرایط مساعد نسبت

Archive of SID

www.SID.ir

تجمع کربن و پروتئین در میان‌گره پایینی بالاست، بنابراین باعث می‌شود که میان‌گره پایینی پیش از گرده‌افشانی و در زمان آن به طول مناسبی برسد و منبع مناسبی برای سیالیت مواد در بعد از گرده‌افشانی باشد. در بین لاین‌های مورد مطالعه در این آزمایش، لاین سیمیت-۶ بیشترین طول، وزن و وزن مخصوص را دارا بود که به دنبال آن از میزان قند بیشتری نیز برخوردار بود. بر اساس نتایج این آزمایش، حداکثر تجمع ذخایر ساقه و سیالیت آن در اواخر دوره تنش محیطی باید طول مطلوب گیاه، با تقسیم‌بندی متعادل طول ساقه به میانگره‌های پایین‌تر و بالاتر مورد بررسی قرار گیرد و وزن مخصوص کمتر ساقه معیار مناسبی برای انتخاب می‌تواند باشد. پتانسیل تجمع مواد ذخیره‌ای ساقه و سپس سیالیت در گندم به طول و وزن مخصوص ساقه بستگی دارد (طول ساقه/ وزن ساقه) (Ehdaie et al., 2006). همبستگی این صفت با عملکرد در هر دو شرایط نرمال و تنش (به جز وزن مخصوص میانگره میانی در شرایط نرمال، r=-۰/۳۸۵) معنی‌دار نبود. مطالعات قبلی نشان می‌دهد که سهم کربوهیدرات‌های محلول ساقه در عملکرد دانه وقتی که گیاه تحت تنش خشکی می‌باشد نسبت به زمانی که تحت آبیاری است، بیشتر است (Aggarwal and Sinha, 1984; Bidinger et al., 1977; Wardlaw and Porter, 1967). در حالی‌که گزارشات دیگری نشان می‌دهد که کمبود آب باعث افزایش انتقال قند ساقه به دانه نمی‌شود (Rawson et al., 1977). وقتی که Ψw برگ در طول دوره پرشدن دانه در هر دو شرایط نرمال و تنش کاهش می‌یابد، فتوسنتز نیز کاهش یافته، بنابراین، ایجاد تقاضا برای کربوهیدرات‌های ذخیره شده از ساقه‌های گیاهان در هر دو شرایط نرمال و تنش وجود دارد. ساقه باید به عنوان جایگاهی قوی تأمین کربوهیدرات برای هر دو شرایط تنش و نرمال ذخیره باشد. اریکوئین و همکاران (Irigoyen et al., 1992) علاوه بر تبدیل نشاسته به قندهای محلول، کاهش مصرف قند را نیز عامل دیگری بر افزایش غلظت قند در سلول می‌دانند. علاوه بر آن، به دلیل تداخل کنش‌های ABA و IAA که موجب کاهش میزان IAA می‌شود (Levitt, 1980)، توسعه سلولی کاهش پیدا می‌کند. این امر موجب کاهش تبدیل کربوهیدرات‌های محلول به پلی‌ساکاریدهای ساختاری نظیر سلولز و همی سلولز می‌شود. به طور کلی، نتیجه نهایی این کنش‌ها موجب تجمع قندهای محلول در گیاه خواهد شد.

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات مورد بررسی

Table 1- Variance analysis of the characteristics

Mean of square												
sugar of down internode content	sugar of intermediate internode content	sugar of peduncle content	sugar of leaf content	yield	harvest index	biomass	weight 1000 grain	grain/spike	number of florets	number of spike	D.F	S.O.V
474.58	53.66	673.46	0.004	0.073	4.98	137.60	87.40	764.61	64.46	11.01	2	replication
1829.99	573.25	42569.60*	0.58**	211.40**	10001.4**	36387.8**	4100.6**	63830.8*	1058.4	792.07*	1	irrigation levels
22788.30**	20862.60**	45552.10**	0.27**	1.61*	138.60**	76.784**	211.80**	169.10**	169.1	11.08	9	line
1507.80**	15624.90**	21702.90**	0.26**	1.60*	112.60**	52.91	173.80**	23.17	23.17	14.17	9	irrigation levels× line
621.08	574.22	534.82	0.002	0.65	26.06	32.69	61.10	27.87	27.87	14.41	38	Experimental error
14.18	12.32	9.08	8.25	17.58	17.58	10.47	19.80	12.46	12.46	28.26	.....	C.V (%)

* و**: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

*, ** are significant at 0.05 and 0.01, respectively

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات مورد بررسی

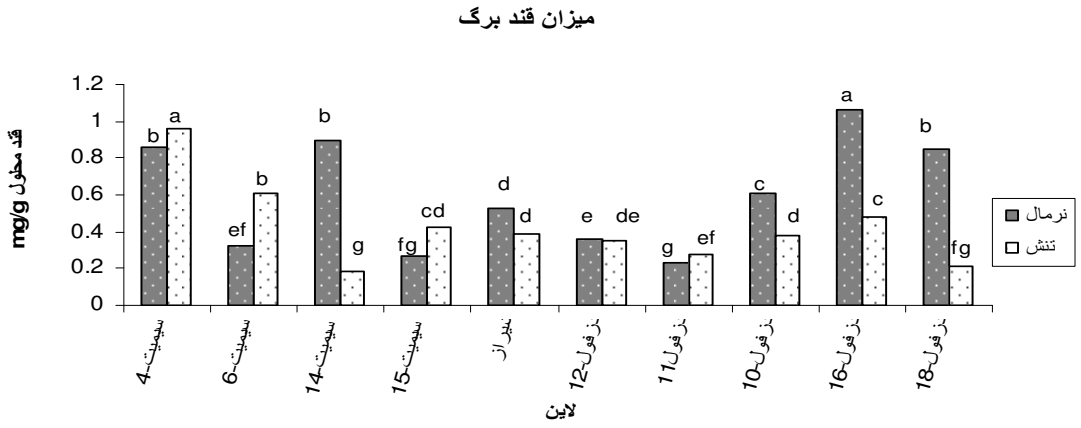
Table 1- Variance analysis of the characteristics

Mean of square										
gravity of down internode	down of internode weight	down of internode length	gravity of intermediate internode	intermediate internode weight	intermediate internode length	gravity of peduncle	Peduncle weight	Peduncle length	D.F	S.O.V
0.0001	0.004	547.02	0.0001	0.0001	415.80	0.0001	0.0001	586.59	2	replication
0.0001*	0.129**	26292.26**	0.0001*	0.131**	48178.0**	0.0001**	0.128**	181401.01**	1	irrigation levels
0.0001**	0.017**	3914.10**	0.0001**	0.005**	735.02*	0.0001**	0.005**	4112.06**	9	line
0.0001	0.005	1127.95	0.0001	0.003**	898.18*	0.0001	0.002*	1011.70	9	irrigation levels× line
0.0001	0.004	844.51	0.0001	0.001	331.41	0.0001	0.001	720.32	38	Experimental error
16.35	26.50	18.02	18.23	23.24	15.18	18.10	19.62	15.24	.....	C.V (%)

* و**: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

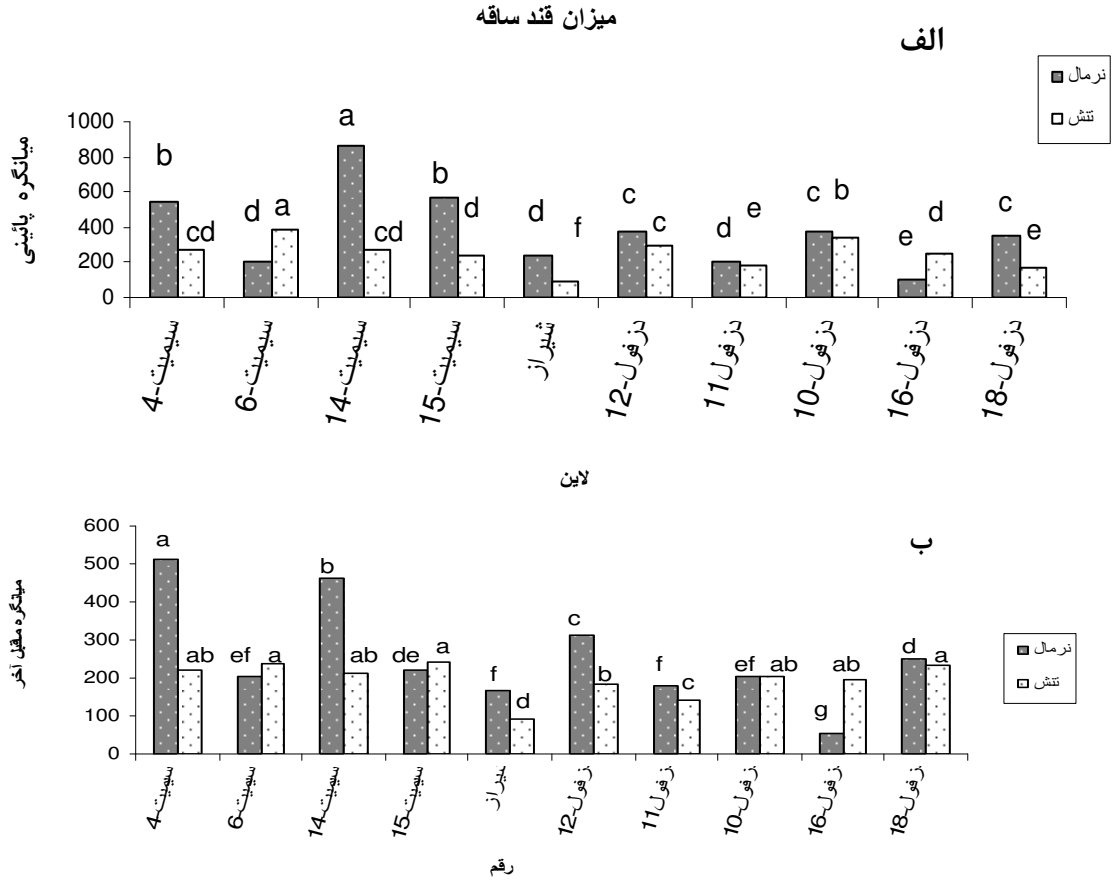
*, ** are significant at 0.05 and 0.01, respectively

Archive of SID
www.SID.ir

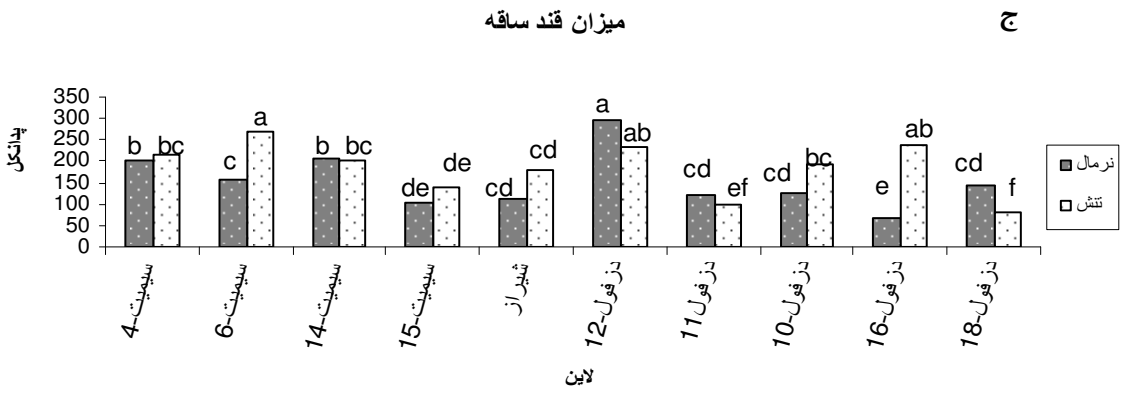


شکل ۱- میزان قند برگ (mg/g) لاین‌های گندم در شرایط نرمال و تنش خشکی

Fig 1- Leaf sugar levels (mg/g) lines of wheat in normal and drought conditions

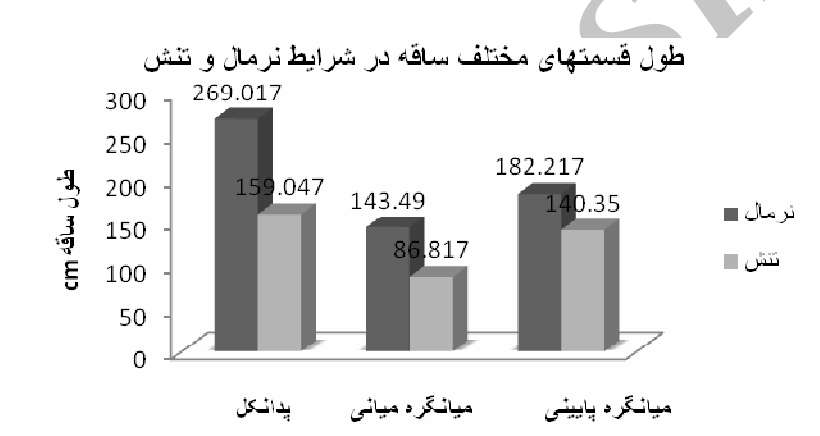


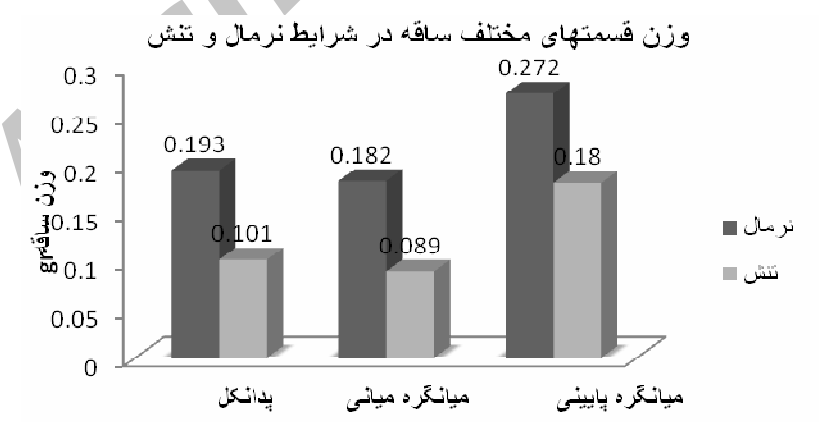
www.SID.ir



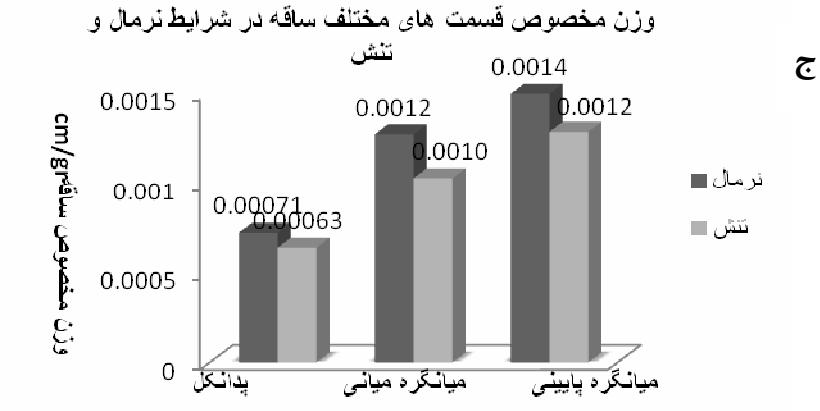
شکل ۲- میزان قندهای محلول (mg/g) ژنوتیپ‌های گندم بهاره (الف) میان‌گره‌ها پایینی ساقه (ب) میان‌گره میانی (ج) پدانکل

Fig 2- Soluble sugars (mg/g) of spring wheat genotypes (A) lower stem internode (b) intermediate internode (c) peduncle





www.SID.ir



شکل ۳- (الف) طول قسمت های مختلف ساقه (ب) وزن قسمت‌های مختلف ساقه (ج) وزن مخصوص قسمت‌های مختلف ساقه

Fig 3- (A) the length of the stem (B) the weight of the stem (C) the density of stems

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۲- جدول همبستگی صفات مرفولوژیک و فیزیولوژیک

Table 2- Table of correlation morphological and physiological traits

gravity low internodes	low internodes weight	low internodes length	gravity intermediate internodes	intermediate internodes weigh	intermediate internodes length	gravity of peduncle	peduncle weight	peduncle length	sugar of low internodes	sugar of intermediate internodes	sugar of peduncle	sugar of leaf	
-0.07	0.0	0.07	-0.19	-0.125	0.007	-0.19	-0.04	0.15	-0.05	-0.185	-0.09	-0.13	biomass
0.12	0.09	-0.1	0.13	0.17	0.20	0.14	0.05	-0.05	0.10	0.24	-0.023	-0.24	number of florets
-0.11	-0.04	0.04	-0.14	-0.03	0.15	-0.13	-0.17	-0.12	0.18	0.12	-0.22	0.44*	grain/spike
0.23	0.11	-0.2	0.19	0.39*	0.35	-0.02	0.13	0.30	-0.21	0.08	-0.09	-0.037	weight 1000 grain
-0.08	0.03	0.12	-0.09	0.06	0.25	-0.19	-0.19	-0.04	0.12	0.16	-0.15	-0.39*	harvest index
-0.07	0.05	0.15	-0.11	0.04	0.24	-0.20	-0.19	-0.02	0.09	0.09	-0.18	-0.38	grain yield
0.20	0.01	-0.08	0.06	-0.04	-0.17	0.19	0.09	0.05	-0.28	-0.13	0.21	1	sugar of leaf
0.52**	0.44*	0.10	0.61**	0.40*	-0.01	0.53**	0.46**	0.20	0.51**	0.72**	1		sugar of peduncle
0.39*	0.41*	0.11	0.49**	0.27	-0.05	0.35	0.30	0.06	0.67**	1			sugar of intermediate internode
0.16	0.33	0.22	0.36	0.08	-0.22	0.10	0.03	-0.14	1				sugar of low internode

* و**: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

*, ** are significant at 0.05 and 0.01, respectively

Archive of SID

www.SID.ir

References منابع مورد استفاده

✓ Aggarwal, P. K., and S. K. Sinha. 1984. Effect of water stress and assimilate partitioning in two wheat cultivars contrasting in their yield stability in drought-environment. Ann. Bot. (London) 53: 329-340.

✓ Austin, R. B., J. A. Edrich., M. A. Ford, and R. D. Blackwell. 1977. The fate of the dry matter, carbohydrates and 14C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. Ann. Bot. (London). 41: 1309- 1321.

✓ Bidinger, F. R., R. B. Musgrave, and R. A. Fischer. 1977. Contribution of stored parenthesis assimilates to grain yield in wheat and barley. Xature. 270: 431- 433.

✓ De Vienne, D., A. S. Leonardi., C. Damerval, and M. Zivy. 1999. Genetics of proteome variation for QTL characterization: application to drought-stress responses in maize. J. Exp. Bot. 50 (332): 303- 309.

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

✓ Hossain, A. B. S., R. G. Sears., T. S. Cox, and G. M. Paulses. 1990. Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. Crop Science. 30: 622- 627.

✓ Huber, S. C., and D. W. Israel. 1982. Biochemical basis for partitioning of photosynthetically fixed carbon between starch and sucrose in soybean (*Glycine max* Merr.) leaves. Plant Physiol. 69: 691- 696.

✓ Irigoyen J. J., U. W. Emerich, and M. Sanchcz-Diaz. 1992. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicare saliva*) plants. Physiologia Piantarum. 84: 55- 60.

✓ Judel, G. K., and K. Mengel. 1982. Effect of shading on nonstructural carbohydrates and their turnover in culms and leaves during the grain filling period of spring wheat. Crop Sci. 22: 958- 962.

✓ Kameli, A., and D. M. Losel. 1993. Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress. New Phytol. 125: 609- 614.

✓ Keller, F., and M. M. Ludlow. 1993. Carbohydrate metabolism in drought stressed leaves of pigeon pea (*Cajanus cajan*). J. Exp. Bot. 44: 1351- 1359.

✓ Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stress. 2nd Academic Press. New York.

✓ Lingle, S. E., and P. Chevalier. 1985. Development of vascular tissue of the wheat and barley caryopses as related to the rate and duration of grain filling. Crop Sci. 25: 123- 128.

✓ Lopez-Molina, L., S. Mongrand, and N. H. Chua. 2001. A post germination developmental arrest checkpoint is mediated by Abscisic acid and requires the AB 15 transcription factor in Arabidopsis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 98: 4782- 4787.

✓ McCaig, T. N., and J. M. Clarke. 1982. Seasonal changes in nonstructural carbohydrate levels of wheat and oats grown in semiarid environment. Crop Sci. 22: 963- 970.

✓ Rawson, H. M., A. K. Bagga, and P. M. Bremner. 1977. Aspects of adaptation by wheat and barley to soil moisture deficits. Aust. J. Plant Physiol. 4: 389- 401.

✓ Schubert, S., R. Serray., E. Plies-Balzer, and K. Mengel. 1995. Effect of drought stress on growth sugar concentration and amino acid accumulation in N2 Fixing alfalfa *Medicago sativa*. J. Plant. Physiol. 146: 541- 546.

Archive of SID

www.SID.ir

✓ Slafer, G. A., E. H. Satorre, and F. H. Andrade. 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In G. A. Slafer (Ed), Genetic Improvement of Field Crops. Marcel Dekker, New York. Pp: 1- 68.

✓ Stoy, V. 1963. The translocation of 14C-labelled photosynthetic products from the leaf to the ear I wheat. Physiol. Plant. 16: 851- 866.

✓ Wardlaw, I. F. 1971. The early stages of grain development in wheat. Response to water stress in a single variety. Aust. J. Biol. Sci. 24: 1047- 1055.

✓ Wardlaw, I. F., and J. Willenbrink. 1994. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: The relation to source synthase and sucrose-phosphate synthase. Aust. J. Plant Physiol. 21: 255- 271.

✓ Wardlaw, I. F., and H. K. Porter. 1967. The redistribution of stem sugars in wheat during grain development. Aust. J. Biol. Sci. 20: 309- 318.

Archive of SID

www.SID.ir