مجله علوم گياهان زراعي ايران
دوره ۴۰، شماره ۱، ۱۳۸۸ (۱۹۵-۱۸۱)

سرعت و مدت پر شدن دانه و انتقال مجدد کربن در ارقام گندم نان در پاسخ به تنش خشکي

علي احمدي[۱*]، عادل سي و سه مرده[۲]، کاظم پوستيني[۳] و محمد اسمعيل پورجهرمي[۴]
۱، ۲، ۳، ۴، دانشيار، دانشجوي دکتري، دانشيار، دانشجوي کارشناسي ارشد،
پرديس کشاورزي و منابع طبيعي دانشگاه تهران
(تاريخ دريافت: ۸۵/۱۲/۱۴- تاريخ تصويب: ۸۶/۸/۲۳)

چکيده

کشور ايران با توجه به اقليم نيمه خشکي که دارد، به طور گسترده اي متأثر از تنش خشکي مي باشد. به منظور تعيين روابط احتمالي بين سرعت و مدت پر شدن دانه، انتقال مجدد و عملکرد در شرايط تنش و عدم تنش رطوبتي، تعداد ۱۱ رقم گندم آبي و ديم با پتانسيل عملکرد و مقاومت به خشکي متفاوت طي سه سال زراعي (۸۱-۱۳۷۹) در ايستگاه تحقيقات کشاورزي گريزه سنندج مورد بررسي قرار گرفت. اين پژوهش، بصورت اسپليت پلات بر پايه طرح بلوک هاي کامل تصادفي شامل دو فاکتور رژيم آبياري به عنوان فاکتور اصلي (آبياري و عدم آبياري) و ارقام گندم به عنوان فاکتور فرعي (الوند، کراس شاهي، مهدوي، m-75-7 ، طوس، بک کراس روشن، گلينسون، سبلان، آذر۲، آگوستا- سفيد و سرداري) در چهار تکرار اجرا گرديدند. در شرايط آبي ارقام مهدوي، الوند و بک کراس روشن بيشترين و ارقام سبلان، سرداري و آگوستا سفيد کمترين ميانگين عملکرد سه ساله را داشتند. با اين وجود، ارقام مهدوي و الوند کمترين ميزان عملکرد و بيشترين درصد کاهش عملکرد در شرايط تنش را نيز به خود اختصاص دادند. براساس شاخص حساسيت به تنش(SSI)، ارقام سرداري، آگوستا-سفيد، آذر۲ و سبلان که داراي SSI کمتر بودند به عنوان ارقام مقاوم و ارقام الوند، کراس شاهي و مهدوي کهSSI بيشتري داشتند به عنوان ارقام حساس به خشکي در نظر گرفته شدند. به طور کلي تنش خشکي ميزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزي کاهش داد اما کارايي انتقال مجدد را افزايش داد. در شرايط تنش خشکي، ارقام مقاوم آگوستا-سفيد، سرداري و سبلان، بيشترين ميزان و کارايي انتقال مجدد را به خود اختصاص دادند. سرعت رشد دانه در تيمار آبي بيشتر از تنش خشکي بود. در کل ارقام مقاوم در مراحل اوليه توسعه دانه، سرعت رشد بيشتري در مقايسه با ارقام حساس داشتند. در شرايط تنش رقم آگوستا- سفيد (مقاوم) داراي بيشترين سرعت رشد دانه در دو هفته دوم و بيشترين انتقال مجدد بود، در حاليکه رقم کراس شاهي (حساس) کمترين سرعت رشد دانه و انتقال مجدد ماده خشک را از ساقه در بين ۱۱ رقم گندم مورد بررسي دارا بود. طول دوره پرشدن دانه نيز تحت تأثير تنش خشکي از ۴۲ روز به ۲۸ روز کاهش يافت. در شرايط آبياري، سرعت و طول دوره پرشدن دانه رابطه اي با عملکرد نشان نداد ولي در شرايط تنش خشکي ارقام مقاوم به خشکي سرعت پرشدن دانه بيشتري داشتند ولي طول دوره پرشدن دانه در اين ارقام بيشتر از ارقام حساس نبود. با توجه به اينکه عملکرد سه ساله رقم مهدوي بيشتر از ساير ارقام آبي بود، بنابراين پيشنهاد مي‌شود پس از انجام آزمايش‌هاي مزرعه‌اي جامع‌تر، نسبت به معرفي آن براي کشت در مناطق سردسير از جمله استان کردستان اقدام شود.

واژه‌هاي کليدي: سرعت و مدت پر شدن دانه، تنش خشکي، انتقال مجدد، رقم، گندم.

* نويسنده مسئول: علي احمدي تلفن: ۰۹۱۲-۲۳۸۱۱۴۲ E-mail: ahmadi@ut.ac.ir

مقدمه

حدود ۹۰ درصد زمين‌هاي زير كشت گندم ديم كشور در مناطق با بارندگي سالانه كمتر از ۵۰۰ ميلي‌متر قرار دارد و در مناطق فاريا‌ب نيز به دليل محدوديت آب آبياري مخصوصاً در مراحل انتهايي رشد گندم امكان تأمين رطوبت مطلوب خاك وجود ندارد (Saeedi, 1998)، لذا دوره انتهايي رشد اين گياه كه مصادف با مرحله پر شدن دانه است، غالباً با تنش خشكي مواجه مي گردد. مطالعه ي نحوه ي تأثير پذيري روند رشد ارقام مختلف گندم از اين تنش محيطي در اين مرحله از رشد و سپس شناخت فرايندهاي فيزيولوژيكي مربوطه در ارقام با پتانسيل توليد و مقاومت به خشكي متفاوت، يک راهكار ضروري براي شناخت عوامل دروني تنظيم كننده عملكرد و يک ضرورت براي اهداف دراز مدت‌تر اصلاح مولكولي براي بهبود عملكرد در شرايط تنش و عدم تنش رطوبتي مي‌باشد.

وزن نهايي دانه يكي از اجزاي اصلي تعيين كننده عملكرد است كه به وسيله دو فاكتور سرعت پرشدن دانه[1] و طول دوره پرشدن دانه تعيين مي‌شود (Blum, 1998; Li et al., 2001; Yang & Zhang, 2006). اين دو جزء تحت تأثير عوامل محيطي و ژنتيكي قرار مي‌گيرند و از نظر فيزيولوژيكي كاملاً مستقل از يكديگر هستند. سرعت پرشدن دانه بيانگر سرعت واكنش‌هاي بيوشيميايي دخيل در سنتز نشاسته و پروتئين است، در حاليكه طول اين دوره انعكاسي از فرآيندهاي نموي دانه است. ظرفيت تجمع ماده خشك بوسيله دانه در طي مرحله توسعه دانه[2]، كه از گلدهي تا ۲۰-۱۵ روز پس از آن است تعيين مي‌شود (Papakosta & Gagianas, 1991). پرشدن دانه نيز ۱۰ تا ۱۵ روز پس از گرده‌افشاني شروع مي‌شود و ۲۰ تا ۳۰ روز دوام دارد كه به نظر مي‌رسد بين دوره توسعه و دوره پرشدن دانه مقداري همپوشاني وجود داشته باشد (Papakosta & Gagianas, 1991). سرعت رشد دانه تجمع ماده خشك را در طي فاز خطي پرشدن دانه نشان مي‌دهد و تجمع ماده خشك را در مراحل تأخيري اوليه و انتهايي در نظر نمي‌گيرد. Bauer et al. (1985) با استفاده از يك منحني چندجمله‌اي درجه سه سرعت رشد دانه را تشريح كردند و نشان دادند كه سرعت پر شدن دانه در مرحله تأخيري اوليه، مرحله خطي و مرحله نهايي به‌ترتيب ۰/۰۲۲، ۰/۰۴۹ و ۰/۰۱۹ ميلي‌گرم بر درجه روز رشد بر دانه است.

محققين عقيده دارند كه در طي ده روز دوم پس از گرده‌افشاني، كاهش فتوسنتز باعث كاهش رشد دانه مي‌شود و در طي اين دوره منبع محدود كننده رشد دانه است (Grabau et al., 1990; Savin & Nicolas, 1999). در اين راستا، Savin & Nicolas (1999) گزارش كردند كه اعمال تنش خشكي در طي ۲۰-۱۰ روز پس از گرده‌افشاني وزن دانه را كاهش داد، اما تنش خشكي اعمال شده در طي ۳۰-۲۰ و ۴۰-۳۰ روز پس از گرده‌افشاني اثر قابل توجه‌اي بر وزن دانه نداشت. Grabau et al. (1990) نيز گزارش كردند كه كاهش فتوسنتز از ۱۴ تا ۲۱ روز پس از گرده‌افشاني، عملكرد را از طريق كاهش سرعت رشد دانه كاهش خواهد داد، بطوري كه سرعت رشد دانه را از ۲ ميلي‌گرم بر دانه در روز به ۱/۷۱ در رقم با وزن دانه بالا و از ۱/۵۵ به ۱/۳۱ ميلي‌گرم بر دانه در روز در رقم با وزن دانه كم كاهش يافت.

در مناطقي كه طول فصل رشد محدود مي‌باشد پر شدن سريع‌تر دانه‌ها بعنوان يک مزيت محسوب مي‌شود. سرعت بيشتر پر شدن دانه نيز بواسطه دسترسي به مواد فتوسنتزي و يا تفاوت در پتانسيل رشد دانه است (Yang & Zhang, 2006). Jenner et al. (1991) معتقدند كه سرعت و طول دوره پر شدن دانه اساساً بوسيله فاكتورهاي درون دانه تعيين مي‌شوند. Darroch & Baker (1990)، در مطالعه بر روي سه رقم گندم همبستگي مثبتي را بين سرعت رشد دانه در مرحله خطي پر شدن دانه و وزن نهايي دانه گزارش كردند. Gebeyehou et al. (1982) دريافتند كه سرعت و طول دوره پر شدن دانه بطور مثبت با وزن نهايي دانه همبستگي دارند. Rawson & Evans (1971) نيز اظهار داشته‌اند كه سرعت پر شدن دانه در مرحله خطي آن برحسب ميلي‌گرم دانه در هر سنبله در روز با عملكرد نهايي همبستگي داشته و ارقام داراي بيشترين تعداد دانه در هر سنبله بيشترين سرعت افزايش وزن دانه را در هر سنبله نيز داشتند. Papakosta & Gagianas (1991) نيز همبستگي مثبتي بين انتقال مجدد مواد ذخيره‌اي به دانه و عملكرد مشاهده كردند.

1. Kernel Growth Rate (KGR)
2. Grain Enlargement Phase

دماهاي بالاتر طول دوره پرشدن دانه را كاهش و سرعت پر شدن دانه را افزايش مي‌دهند (Jenner et al., 1991). Jenner et al. (1991) معتقد هستند كه واكنش دانه به تنش آب شبيه واكنش به افزايش دماست. با اين حال، افزايش سرعت پر شدن دانه تحت تنش خشكي كاهش طول دوره پر شدن دانه را جبران نمي‌كند و در اين وضعيت شدت انتقال ذخاير ساقه به دانه عامل مهمي است كه ممكن است كاهش فوق را تا حدي جبران نمايد (Blum, 1998; Ehdaie, 1998). تحت چنين شرايطي اگر دوره پر شدن دانه بطور ژنتيكي طولاني‌تر باشد بهتر است زيرا امكان استفاده از ذخاير را فراهم مي‌كند، گرچه دوره كوتاهتر آن موجب فرار از تنش‌هاي انتهايي مي‌شود (Ehdaie, 1998). تحت تأثير افزايش دما سرعت تقسيم سلولي در اندوسپرم افزايش مي‌يابد، اما طول دوره تقسيم سلولي كاهش مي‌يابد و در كل تعداد سلول‌هاي اندوسپرمي ثابت باقي مي‌ماند (Jenner et al., 1991). Savin & Nicolas (1999) در مطالعه‌اي بر روي جو مشاهده كردند كه تنش گرما طول دوره و سرعت پرشدن دانه را كاهش داد، اما تنش خشكي با وجود كاهش طول دوره پرشدن دانه، سرعت پرشدن دانه را كاهش نداد. آنها متوسط پرشدن دانه را در شرايط شاهد ۱/۳۵ ميلي‌گرم در روز گزارش كردند. Yang et al. (2001) مشاهده كردند در شرايط شاهد طول دوره فعال پر شدن دانه در برنج ۲٤ روز و سرعت پر شدن دانه در اين مدت يك ميلي‌گرم بر دانه در روز و وزن نهايي دانه در حدود ۲٦ ميلي گرم بود. تيمار خشكي سرعت پر شدن دانه را ۲٤% افزايش و طول دوره پر شدن دانه را ۱٦% كاهش داد و در كل تحت تنش وزن دانه اندكي افزايش يافت. اين محققين فرآيند فوق را به استفاده بيشتر از مواد ذخيره‌اي تحت تنش نسبت داده‌اند. سهم اين مواد در عملكرد تحت شرايط شاهد ۹/۵% و در شرايط تنش ۲۳/۵% بود، كه باعث افزايش شاخص برداشت شد. براين اساس آنها پيشنهاد كرده‌اند كه خشكي كنترل شده در برنج مي‌تواند به افزايش عملكرد منجر شود. البته افزايش وزن دانه تحت تنش خشكي در گندم گزارش نشده‌است. Ahmadi & Baker (2001) با استفاده از كشت سنبله در محيط‌هاي كشت داراي ساكارز كافي و اعمال رژيمهاي تنش خشكي نشان دادند كه تحت تنش با وجود تأمين ساكارز در محيط كشت، رشد دانه فقط تا ۳۱ روز پس از گرده‌افشاني ادامه مي‌يابد، اما در شرايط عدم تنش خشكي، دانه تا ٤۲ روز پس از گرده‌افشاني نيز به رشد خود ادامه مي‌دهد. توقف رشد دانه در شرايط تنش در حالي صورت گرفت كه شدت كمبود آب به حدي نبود كه رشد دانه را متوقف كند، اما غلظت ساكارز در داخل دانه تحت تنش كاهش يافت. مشاهده شده است كه اعمال تنش خشكي از ۱٦ روز پس از گرده‌افشاني به بعد باعث كاهش فعاليت آنزيم‌هاي سنتز كننده نشاسته و كاهش وزن دانه شد (Ahmadi & Baker, 2001). البته كاهش رشد دانه تحت تنش با كاهش فتوسنتز جاري نيز همراه است.

بطوركلي تحت شرايط تنش خشكي فتوسنتز جاري در طي پر شدن دانه كاهش يافته و بنابراين تقاضا براي ذخاير ساقه افزايش مي‌يابد (Blum, 1998). محققين افزايش انتقال مجدد مواد فتوسنتزي از ساقه به دانه و همچنين افزايش سرعت پر شدن دانه را تحت شرايط تنش خشكي گزارش كرده‌اند كه در اين ميان ژنوتيپ‌هايي كه سرعت تجمع و انتقال مواد بيشتري دارند كمتر تحت تأثير تنش‌هاي انتهاي فصل قرار مي‌گيرند (Ehdaie et al., 2006; Yang et al., 2000; Yang & Zhang, 2006). ميزان مشاركت ذخاير ساقه در عملكرد دانه از حدود ۳۷ درصد در شرايط عدم تنش رطوبتي تا ۱۰۰ درصد در شرايط تنش گزارش شده كه از اين پديده به عنوان خاصيت بافري ساقه ياد شده است (نقل از منبع شماره ۳). همچنين مشخص شده است كه ارقام پر عملكرد داراي ذخاير كمتري بوده و تحت تنش خشكي در طي پرشدن دانه كاهش شديدتري را در عملكرد در مقايسه با ارقام كم عملكرد نشان دادند.

هدف از تحقيق حاضر بررسي روابط بين فاكتورهاي شدت و مدت پر شدن دانه با عملكرد و مقاومت به خشكي در تعدادي از ارقام گندم آبي و ديم با پتانسيل عملكرد و مقاومت به خشكي متفاوت بود.

مواد و روش‌ها

تعداد ۱۱ رقم گندم آبي و ديم، كه انتظار مي‌رود از نظر پتانسيل توليد و مقاومت به خشكي متفاوت باشند، شامل الوند، كراس شاهي، مهدوي، m-75-7، طوس، بک كراس روشن، گلينسون، سبلان، آذر۲، آگوستا ـ سفيد و سرداري در سه سال متوالي ۸۱-۱۳۷۹ در ايستگاه

تحقیقات کشاورزي گریزه سنندج (٤٧ درجه و يك دقيقه طول شرقي و ۳۵ درجه و ١٦ دقيقه عرض شمالي با ارتفاع ۱۳۷۳ متر از سطح دريا) كشت شدند. مشخصات هر يک از ارقام در جدول ۱ ارائه شده است. بافت خاك اين ايستگاه رسي‌لومي (۲۷% رس، ٣٦% سيلت و ۳۷% شن) مي‌باشد. خاك مزرعه آزمايشي نيز داراي pH معادل ۷/٤، ۰/۸۲% ماده آلي و ميزان فسفر و پتاس قابل جذب آن نيز بترتيب ۷ mg/Kg و ٣٥٦ mg/Kg بود. متوسط دراز مدت بارندگي در ايستگاه سنندج ٤٤٠ ميليمتر مي‌باشد، اما در طي سالهاي اجراي اين آزمايش ميزان بارندگي كمتر از متوسط بلندمدت بود. ميزان بارندگي و دماي ماهانه در طي هر يک از فصول زراعي ۸۲ - ۱۳۷۹ در شكل ۱ نشان داده شده است.

بذور هر رقم با تراكم ۴۰۰ بذر در متر مربع در عمق ۵-۴ سانتي متري و در ۶ خط ۶ متري در نيمه اول آبان ماه كشت شده و در اواسط تيرماه هر سال برداشت شدند. اين آزمايش‌ها بصورت اسپليت پلات بر پايه طرح بلوكهاي كامل تصادفي شامل تيمار آبياري در دو سطح آبياري معمول منطقه (هفته‌اي يک بار و به صورت كرتي كه رطوبت تا عمق ۶۵ سانتي‌متر نفوذ كند) و عدم آبياري (ديم) بعنوان فاكتور اصلي و ارقام گندم بعنوان فاكتور فرعي در چهار تكرار اجرا گرديدند. به منظور جلوگيري از تبادل آب بين كرت‌هاي آبياري و تنش، فاصله بين دو كرت و نيز فاصله بين تكرارها ۳ متر در نظر گرفته شد. با توجه به نتايج تجزيه خاک، هنگام كاشت ۱۰۰ كيلوگرم در هكتار كود فسفات آمونيوم و ۲۵ كيلوگرم در هكتار سولفات روي مصرف شد و در بهار نيز در هر دو رژيم آبياري در مرحله ساقه رفتن كود اوره به ميزان ۵۰ كيلوگرم در هكتار مصرف شد.

به منظور تعيين عملكرد، در طي سال‌هاي ۸۱-۱۳۷۹ در مرحله رسيدگي يک متر از ابتدا و يک متر از انتهاي هر كرت حذف شد و بقيه بوته‌ها به مساحت ۴/۲ مترمربع در هر واحد آزمايشي كف بر گرديدند. با استفاده از داده‌هاي عملكرد سه ساله در شرايط شاهد و تنش، گروه‌بندي ارقام مقاوم و حساس به كمک شاخص‌هاي زير انجام گرديد. در معادله‌هاي ذيل، Y_p و Y_s به ترتيب عملكرد هر رقم در شرايط شاهد و تنش و $\ddot{Y}p$ و $\ddot{Y}s$ نيز به ترتيب متوسط عملكرد كليه ارقام در شرايط شاهد و تنش است (Sio-Se Mardeh et al., 2006).

جدول ۱- مشخصات هر يک از ارقام بررسي شده در پژوهش حاضر

قم	مشخصات
الوند	در سال ١٣٧٤ نامگذاري شده و براي كشت در مناطق سرد كشور معرفي شده‌است و بخش عمده‌اي از اراضي آبي استان كردستان را به خود اختصاص داده‌است. رقمي ريشكدار، نسبتاً دير رس با عملكرد ٦/٤ تن در هكتار مي باشد.
كراس شاهي	اين رقم از دورگ‌هاي داخلي و لاينهاي مركز بين‌المللي سيميت تهيه شده‌است.
مهدوي	در سال ١٣٧٤ براي كشت در مناطق معتدل و معتدل سرد كشور معرفي شده است، اما در استان كردستان كشت نمي‌شود. مقاوم به شوري، زودرس، ريشكدار با عملكرد ۷ تن در هكتار مي باشد.
m-75-7	از دورگ‌هاي داخلي و لاينهاي مركز بين‌المللي سيميت تهيه شده‌اند.
طوس	رقم طوس در سال ۱۳۷۹ نامگذاري شده و سطح زير كشت آن در استان كردستان در حال افزايش است.
بك‌كراس روشن	رقمي است كه در شرايط ديم و آبي در استان كردستان كشت مي‌شود. اين رقم از دورگ‌هاي داخلي و لاينهاي مركز بين‌المللي سيميت تهيه شده‌است.
گلينسون	يك ژنوتيپ خارجي مقاوم به خشكي است كه در اين آزمايش گنجانده شده‌است.
سبلان	گندمي زمستانه بوده و مبداء آن اردبيل مي‌باشد. تيپ رشد پاييزه، ارتفاع بوته ۱۱۰ سانتي متر و نسبتاً زودرس مي باشد.
آذر۲	اين رقم عنوان يك رقم مقاوم به خشكي براي مناطق ديمكاري غرب كشور معرفي شده و سطح زير كشت آن بويژه در استان كردستان در حال افزايش است. ارتفاع بوته‌ي آن ۱۱۲/۵ سانتي‌متر، حساس به خوابيدگي با عملكرد ۱/۳۵ تن در هكتار مي باشد.
اگوستا-سفيد	از تلاقي گندم سرداري با يك رقم خارجي در ايستگاه تحقيقات كشاورزي سرارود كرمانشاه حاصل شده و به عنوان ژنوتيپ مقاوم به خشكي معرفي شده است.
سرداري	گندمي زمستانه بوده و از سلكسيون يك توده محلي بومي كردستان حاصل شده‌است. رقمي نسبتاً زود رس با ارتفاع ۱۰۵ سانتي متر و عملكرد ۱/۳۵ تن در هكتار مي باشد. اين رقم بيش از ۹۰% سطح زير كشت اراضي ديم استان كردستان را بخود اختصاص داده‌است.

شاخص حساسيت به تنش[1]

$$(SSI) : = (1-(Y_s/Y_p))/(1-(\ddot{Y}_s/\ddot{Y}_p))$$

شاخص پايداري عملكرد[2]

$$Y_S/Y_P = (YSI)$$

در فصل زراعي ۸۰-۱۳۷۹، نحوه رشد دانه مورد بررسي قرار گرفت. نحوه كار بدين صورت بود كه در مرحله

1. Stress Susceptibility Index
2. Yield Stability Index

گلدهي (زماني كه پرچم در ۵۰% سنبله‌ها از قسمت مياني سنبله خارج شده بودند) تعداد ۷۰ ساقه اصلي از هر واحد آزمايشي انتخاب و به دسته‌هاي نسبتاً مشابه ۷ تايي تقسيم‌بندي و علامت‌گذاري شدند. سپس به فواصل زماني يک هفته تعداد ۱۰ سنبله (از هر دسته يک سنبله) برداشت و به مدت ٤٨ ساعت در دماي ۷۵ درجه سانتيگراد خشک گرديدند. بعد از اندازه‌گيري وزن خشک دانه‌ها، سرعت رشد دانه براي هر هفته از طريق رابطه زير تعيين شد:

(۱۳) سرعت رشد دانه = (وزن دانه در برداشت اول- وزن دانه در برداشت دوم) / (فاصله زماني بين دو برداشت)

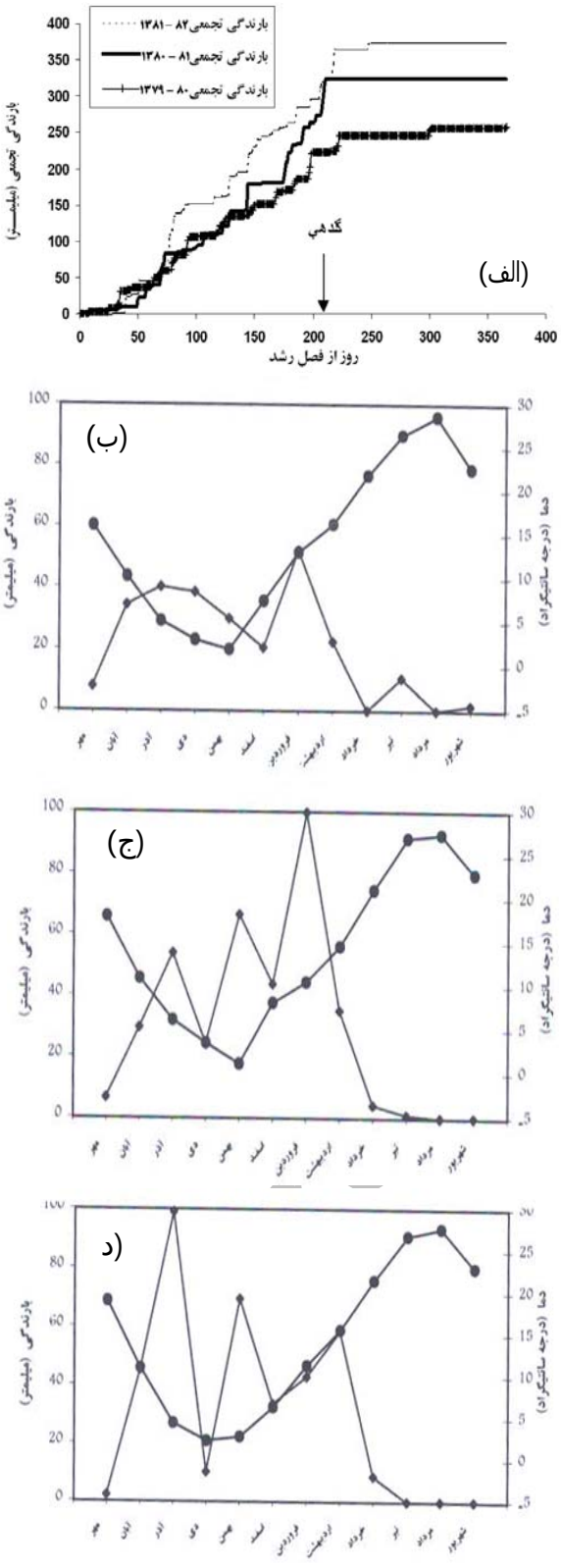
فاصله زماني كه طي آن وزن دانه از ۵% به ۹۵% وزن نهايي خود رسيد به عنوان دوره فعال پرشدن دانه در نظر گرفته شد. در اين آزمايش با توجه به وزن دانه در مراحل مختلف، طول دوره فوق تعيين گرديد و متوسط سرعت پرشدن دانه در طي اين دوره نيز محاسبه گرديد (Yang et al., 2001).

در سه نمونه‌برداري اولي كه براي آناليز رشد دانه انجام گرفت، همزمان وزن ساقه‌هاي مربوطه نيز اندازه‌گيري شده و حداكثر وزن ساقه تعيين گرديد. وزن خشک ساقه در مرحله‌رسيدگي نيز اندازه‌گيري‌شده و نهايتاً ميزان و كارايي انتقال مجدد مواد از طريق روابط زير محاسبه شدند.

(۱) انتقال مجدد مواد ذخيره‌اي از ساقه به دانه = (وزن خشك ساقه در مرحله رسيدگي - حداكثر وزن خشك ساقه پس از گلدهي)

(۱۷) درصد كارايي ساقه در انتقال ذخاير به دانه = (انتقال مجدد ذخاير از ساقه به دانه / حداكثر وزن خشك ساقه پس از گلدهي) *۱۰۰

داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماري SAS 8.2 تجزيه شدند و تجزيه واريانس روي داده‌هاي حاصل از صفت كارايي انتقال مجدد كه بصورت درصد بودند، پس از تبديل داده‌ها با آرك سينوس صورت گرفت. آناليز مركب روي داده‌اي حاصل از عملكرد سه ساله انجام گرفت. ميانگين‌ها از طريق روش مقايسه ميانگين حداقل اختلاف معني‌دار (LSD) در سطح ۵ درصد مقايسه شدند. همبستگي بين متغيرهاي مورد بررسي با استفاده از نرم‌افزار SPSS 10.0 تعيين شد و شكل‌ها و معادلات مربوط به روابط بين متغيرهاي مورد بررسي نيز با استفاده از نرم‌افزار Microsoft Excel 2001 تهيه گرديد.



شكل ۱- ميزان بارندگي تجمعي در طي سه سال آزمايش (الف) (گلدهي ميانگين تاريخ گلدهي ارقام مي‌باشد) و ميزان بارندگي و دماي ماهانه در طول سال‌هاي ۸۰-۱۳۷۹ (ب)، ۸۱- ۱۳۸۰ (ج) و ۸۲-۱۳۸۱ (د).

نتایج و بحث

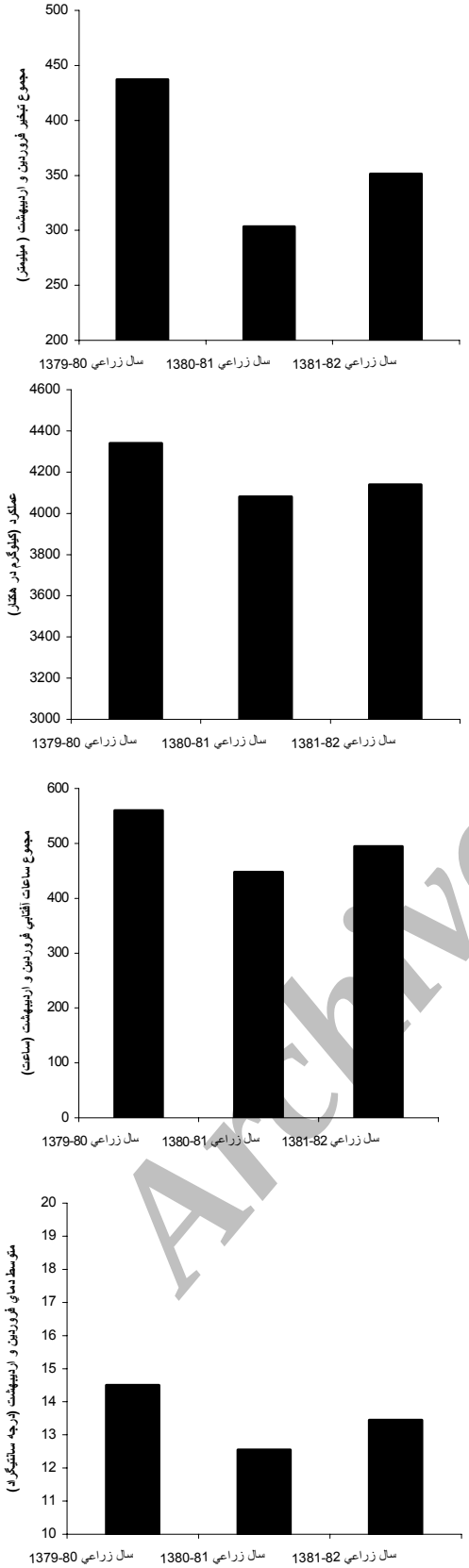
خلاصه نتایج تجزیه واریانس عملکرد و وزن هزار دانه در طي سه سال زراعي ۸۲-۱۳۷۹ در جدول ۲ نشان داده شده است. همانطور که مشاهده مي‌شود، اثر متقابل رژیم رطوبتي × سال در سطح ۱% معني‌دار شده است. همانطور که در شکل ۲ نشان داده شده است، در تیمار شاهد بیشترین عملکرد مربوط به سال زراعي ۸۰-۱۳۷۹ و کمترین آن در سال زراعي ۸۱-۱۳۸۰ بدست آمد. این تفاوت عملکرد در شرایط شاهد ممکن است به دماي محیط مخصوصاً در دوره رشد خطي محصول که مصادف با اردیبهشت ماه است بستگي داشته باشد. در حالیکه متوسط ۳۰ ساله دما در اردیبهشت ماه ۱۵/۳ درجه سانتیگراد است، در سال زراعي ۸۰-۷۹ متوسط دما در این ماه ۱۶/۳ و در سال زراعي ۸۱-۸۰ در حدود ۱۴/۶ درجه سانتیگراد بود (شکل۲). پایین بودن دما در طي اردیبهشت ماه ممکن است با کاهش عملکرد مرتبط باشد. همچنین وضعیت ابرناکي در بهار ۱۳۸۱ و کاهش میزان تشعشع دریافتي در طي ماه‌هاي فروردین و اردیبهشت ممکن است محدود کننده عملکرد دانه باشد.

جدول ۲- خلاصه نتایج تجزیه واریانس عملکرد و وزن هزار دانه در طي سه سال زراعي

منابع تغییر	درجه آزادي	میانگین مربعات	
		عملکرد دانه	وزن هزار دانه
سال	۲	۵۲۹۲۸**	۴۲۶**
اشتباه	۹	۵۲۱۰	۵۸
رژیم رطوبتي	۱	۳۶۷۲۱۱۳**	۶۹۲۴**
رژیم رطوبتي × سال	۲	۱۲۱۸۵۶**	۴۱۱**
اشتباه	۹	۱۶۶۴	۳۲
رقم	۱۰	۹۹۰۰**	۳۰۲**
رقم × سال	۲۰	۷۰۰۴**	۱۳/۸$^{n.s}$
رقم × رژیم رطوبتي	۱۰	۱۵۹۸۹**	۱۸/۳*
رقم × رژیم رطوبتي × سال	۲۰	۴۰۱۳$^{n.s}$	۹/۴*
اشتباه	۱۸۰	۲۹۶۵	۹/۱۹
CV	-	۱۸	۹/۲

n.s: غیر معني دار، * و ** به ترتیب معني دار در سطح ۵ و ۱ درصد

عملکرد ارقام در شرایط تنش از سالي به سال دیگر متغیر بود به طوري که بیشترین عملکرد مربوط به سال ۸۱-۱۳۸۰ و کمترین آن در سال زراعي ۸۰-۱۳۷۹ حاصل شد (داده‌ها نشان داده نشده است). در مناطق با آب و



شکل ۲- عملکرد تیمار آبي، تبخیر از سطح تشتك تبخیر، متوسط دما و تعداد ساعات آفتابي در فروردین و اردیبهشت ماه در طي سه سال اجراي آزمایش

هواي مديترانه‌اي آب عامل اصلي محدود كننده توليد محصولات زراعي است، در اين مناطق بارندگي اندك، توزيع آن نامنظم و از سالي به سال ديگر متغيير است. بواسطه اين نوسانات در آب قابل دسترس، عملكرد محصولات زراعي نيز از سالي به سال ديگر و از منطقه‌اي به منطقه ديگر متفاوت است (Blum, 1998). كمترين ميزان بارندگي در سال ۸۰- ۱۳۷۹ نازل شد (شكل۱- الف) كه اين امر توجيه كننده عملكرد كم در طي اين سال است. با اين حال اگر چه بيشترين ميزان بارندگي در طي سال ۸۲-۱۳۸۱ نازل شد، اما بيشترين عملكرد حاصله مربوط به سال ۸۱-۱۳۸۰ بود. با توجه به نحوه توزيع بارندگي در طي ماه‌هاي سال (شكل‌هاي۱- ج و۱- د)، علت اين امر را مي‌توان توجيه نمود. در سال ۸۲-۱۳۸۱ بيشترين ميزان بارندگي در آذر ماه نازل شده است كه در اين زمان با توجه به شرايط جوي، گياه كمترين نياز به آب را دارد. اما در طي سال۸۱-۱۳۸۰ بيشترين ميزان بارندگي در طي ماه فروردين كه محصول نياز شديدتري به آب دارد نازل شده است. بنابراين، نحوه توزيع بارندگي در طي فصول سال از اهميت بيشتري نسبت به ميزان كل بارندگي تجمعي برخوردار است. اثر متقابل معني‌دار سال در رقم نشان مي‌دهد كه ژنوتيپ‌ها نمود متفاوتي در سال‌هاي مختلف از لحاظ عملكرد داشته‌اند (جدول۲). در شرايط آبياري ارقام آگوستا- سفيد و سرداري در هر يك از سه سال آزمايش داراي كمترين عملكرد بوده‌اند، اما ارقام داراي بيشترين عملكرد از سالي به سال ديگر متفاوت‌بودند (داده‌ها ارائه نشده‌اند). به هرحال رقم مهدوي در طي سه سال از لحاظ عملكرد در رتبه يك تا سه قرار داشت.

ميانگين سه ساله عملكرد ارقام در شرايط شاهد و تنش خشكي در جدول ۳ نشان داده شده است. بر اين اساس عملكرد گندم در شرايط شاهد و تنش خشكي به ترتيب ٤۱۸۷ و ۱۸۲۵ كيلوگرم در هكتار بود. در شرايط شاهد ارقام مهدوي، الوند و بک كراس روشن بيشترين ميانگين عملكرد سه ساله را داشتند كه به‌ترتيب در رتبه-هاي ۱ تا ۳ قرار گرفته و به عنوان ارقام پر توليد شناخته شدند. تحت شرايط آبياري، ارقام سبلان، سرداري و آگوستا سفيد كمترين ميزان عملكرد را به خود اختصاص دادند. احتمالاً عملكرد پايين اين ارقام در شرايط مطلوب بواسطه عدم وجود فاكتورهاي مرتبط با سازگاري در شرايط رطوبتي زياد در اين ژنوتيپها است. اين ارقام پابلند بوده و حساس به خوابيدگي هستند، همچنين داراي تعداد كمتري دانه در هر سنبله مي‌باشند كه صفاتي نامطلوب براي شرايط آبياري مي‌باشد.

جدول ۳- متوسط سه ساله عملكرد، درصد كاهش عملكرد، شاخص حساسيت به تنش، شاخص پايداري عملكرد، وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله و انتقال مجدد و كارايي آن در طي فصل زراعي ۸۰-۱۳۷۹.

انديس‌هاي موجود روي ستون داده‌هاي عملكرد، رتبه‌بندي ارقام بر اساس عملكرد مي باشد.

رقم	عملكرد (گرم در متر مربع)		كاهش عملكرد %	شاخص حساسيت به تنش	شاخص پايداري عملكرد	وزن هزار دانه (گرم)		تعداد دانه در سنبله		انتقال مجدد از ساقه (گرم در ۱۰ ساقه)		كارايي انتقال مجدد از ساقه %	
	شاهد	تنش				شاهد	تنش	شاهد	تنش	شاهد	تنش	شاهد	تنش
الوند	٤٦٧/٣^{۲}	١٤٩/٢^{۱۱}	٦٥/٩	١/١٢٧	٠/٣١٩	٣٦/٤	٢٥/٥	٢٦/٤	١٩/٤	٤/٤٢	٢/٩٩	٢٧/٦	٣٠/٢
كراس شاهي	٤٢٧/٧^{۷}	١٧٤/٥^{۱۰}	٥٩/٢	١/٠٩٠	٠/٣٣٣	٣٥/١	٢٥/٠	١٩/٠	١٧/٥	١/٩٦	١/٨٦	١٢/٢	١٧/٤
مهدوي	٤٧٢/٠^{۱}	١٧٨/٤^{۹}	٦٢/٢	١/٠٨٢	٠/٣٣٤	٤٠/٠	٢٨/٣	٣٠/٢	١٤/٠	٢/٥١	٢/١٣	١٥/٨	١٩/٠
m-75-7	٤٤٥/٣^{٤}	١٨٢/٥^{۷}	٥٩/٠	١/٠٨٠	٠/٣٣٥	٣٦/٧	٢٥/٩	٢٣/٥	١٩/٣	٥/٤٠	٣/٠٢	٣٨/١	٣١/٥
طوس	٤٣٧/٣^{٥}	١٨٦/٢^{٥}	٥٧/٤	١/٠٢٢	٠/٣٥٥	٣٥/٤	٢٤/٥	٢٤/٠	١٦/٠	٣/٩٢	٣/١٥	٢٦/٦	٣١/٨
بك‌كراس روشن	٤٥٨/٠^{۳}	١٨١/٠^{۸}	٦٠/٥	١/٠٢٠	٠/٣٧٠	٣٦/٤	٢٣/٢	٣٤/٦	١٥/١	٤/٠٩	٣/٠٠	٢٥/٨	٣٠/١
گلينسون	٤٣٤/٧^{٦}	١٩٣/٩^{۲}	٥٥/٥	٠/٩٨٥	٠/٣٨٧	٣١/٩	٢٣/٧	٢٥/٩	١٨/٠	٣/٥٧	٣/٠٥	٢٣/٣	٣٠/٧
سبلان	٣٩٩/٠^{۹}	١٨٧/٧^{٤}	٥٢/٠	٠/٨٨٩	٠/٤٣٩	٤١/٢	٢٩/٢	٢١/٠	١٣/٠	٤/٢٧	٣/٥٨	٢٥/٧	٣٣/٤
آذر۲	٤٠١/٣^{٨}	١٨٤/٨^{٦}	٥٣/٩	٠/٨٦٦	٠/٤٧٨	٣٩/٩	٣٠/٨	٢١/١	١٧/٣	٤/٢١	٣/٥٢	٢٦/٩	٣١/٩
آگوستا-سفيد	٣٤٠/٣^{۱۱}	١٨٩/٢^{۳}	٤٤/٤	٠/٧٦٦	٠/٥٠٨	٤٢/٢	٣٤/١	٢٠/٤	١٦/٢	٤/٩	٤/٧٣	٢٦/٠	٣٦/٩
سرداري	٣٤٠/٧^{۱۰}	١٩٩/١^{۱}	٤١/٦	٠/٧١٣	٠/٥٤٧	٤١/٩	٣٤/١	١٤/١	١٠/٦	٢/٩٠	٣/٤١	٢٠/٩	٣٥/٩
متوسط	٤١٨/٧	١٨٢/٥	٥٦/٥	٠/٩٦٧	٠/٤٠٠	٣٧/٩	٢٧/٧	٢٣/٧	١٥/٠	٣/٨٣	٣/١٣	٢٤/٤	٢٩/٩
LSD (٥%)	٥٣/٢	٣٢/٤		٠/١٥	٠/٠٦٧	٤/٧٧	٣/٦	٨/٧	٤/٨	٣/٢٧	١/١٢	١٢/٣	١٠/١

مقاومت ارقام به خشكي از چند نظر قابل بررسي است. از نقطه نظر فيزيولوژيكي، رقمي مقاوم يا حساس است كه به ترتيب كمترين و بيشترين درصد كاهش عملكرد را در شرايط خشكي از خود نشان دهد. از اين منظر ارقام سرداري، آگوستا ـ سفيد و سبلان كه كمترين درصد كاهش عملكرد را داشتند بعنوان ارقام مقاوم و الوند، مهدوي و بک كراس روشن كه بيشترين درصد كاهش عملكرد را در شرايط تنش از خود نشان دادند به عنوان ارقام حساس در نظر گرفته مي‌شوند (جدول۳). در عين حال محققين از شاخص‌هاي مختلفي نظير SSI، YSI و ... كه مبناي آنها تركيبي از عملكرد در دو محيط تنش و عدم تنش است، براي ارزيابي مقاومت ارقام به خشكي استفاده كرده‌اند. در اين راستا، شاخص SSI به عنوان شاخص مناسب براي شرايط اقليمي مورد آزمايش تشخيص داده شده است (Siosemardeh et al., 2006)، كه مقادير كمتر آن به مفهوم مقاومت بيشتر به تنش خشكي است. بر اساس شاخص حساسيت به تنش و نيز شاخص پايداري عملكرد ارقام سرداري، آگوستا ـ سفيد، آذر۲ و سبلان كه كمترين درصد كاهش عملكرد را در شرايط تنش داشتند به عنوان ارقام مقاوم و الوند، مهدوي، بک كراس روشن و كراس شاهي كه تقريباً بيشترين درصد كاهش عملكرد دراين شرايط را به خود اختصاص داده بودند، بعنوان ارقام حساس در نظر گرفته شدند (جدول۳). با اين حال، ممكن است رقمي به خشكي مقاوم بوده و درصد كاهش عملكرد كمي در شرايط تنش از خود نشان دهد، اما عملكرد آن تحت اين شرايط كم باشد. بنابراين از ديدگاه زراعي رقمي مناسب براي شرايط تنش خشكي مي‌باشد كه بيشترين ميزان عملكرد را در اين شرايط داشته باشد. بر اين اساس و با توجه به ميانگين عملكرد سه ساله ارقام در شرايط تنش (جدول۳)، رقم سرداري كه كمترين درصد كاهش عملكرد و بيشترين ميزان عملكرد در شرايط تنش را داشت بعنوان رقم مقاوم و مناسب، رقم گلينسون كه درصد كاهش عملكرد زيادي از خود نشان داد ولي عملكرد بالايي در شرايط تنش داشت (رتبه۲) به عنوان رقم نيمه‌حساس ولي مناسب اراضي ديم و رقم الوند كه بيشترين درصد كاهش عملكرد و كمترين ميزان عملكرد را تحت اين شرايط داشت بعنوان رقم حساس و نامناسب اراضي ديم معرفي مي‌شوند.

همانطور كه در جدول ۳ نشان داده شده است، ميزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزي در شرايط شاهد ۳/۸۳ و در تنش ۳/۱۳ گرم در ۱۰ بوته بود. مقدار كمتر مواد انتقال مجدد يافته از ساقه در شرايط تنش احتمالاً به علت كاهش فتوسنتز و در نتيجه كاهش مواد ذخيره‌اي ساقه بوده است. Blum (1998) نيز معتقد است كه در شرايط تنش بدليل كاهش فتوسنتز، ذخاير ساقه كاهش مي‌يابد و در كل تحت اين شرايط ميزان انتقال مجدد از ساقه كمتر از شرايط آبياري است. با اين حال در آزمايش حاضر تنش خشكي كارايي انتقال مجدد ساقه را از ۲٤/٤% در شرايط شاهد به ۲۹/۹% افزايش داد (جدول۳). در اين راستا، Ehdaie et al. (2006) نيز گزارش دادند تنش خشكي موجب افزايش كارايي انتقال مجدد مواد از ساقه به دانه شد.

در شرايط آبي ارقام پر محصول m-75-7 و الوند بيشترين ميزان انتقال مجدد را داشتند كه به نظر مي‌رسد در اين ارقام تعداد دانه بيشتر و بالطبع تقاضاي مخزن بالاتر نتوانسته است توسط فتوسنتز جاري برگ‌ها مرتفع شود و لذا در اين ارقام انتقال مجدد از ساقه و كارايي آن افزايش يافته است (جدول۳). ارقام آگوستا-سفيد، سرداري و سبلان كه كمترين درصد كاهش عملكرد را در شرايط تنش داشتند و براساس شاخص‌هاي SSI و YSI نيز بعنوان ارقام مقاوم دسته بندي شده بودند، در شرايط تنش خشكي، بيشترين ميزان و كارايي انتقال مجدد را به خود اختصاص دادند. بنابراين، احتمالاً پايداري عملكرد و مقاومت بيشتر آنها به خشكي مي‌تواند ناشي از ميزان و كارايي بيشتر انتقال مجدد در آنها باشد. اين وضعيت ممكن است با تعداد دانه كمتر ارقام مقاوم و مازاد مواد فتوسنتزي در هفته اول و ذخيره آن در ساقه مرتبط باشد، در حالي كه ارقام حساس (مثل كراس شاهي و مهدوي) بدليل تعداد دانه بيشتر و اندازه مخزن بزرگتر، فتوسنتز فقط قادر به تامين نياز دانه بوده است. لذا در ارقام مقاوم به دليل افزايش وزن ساقه پس از گلدهي، ميزان ذخيره و انتقال مجدد مواد فتوسنتزي پس از گلدهي حدود دو برابر ارقام حساس بود.

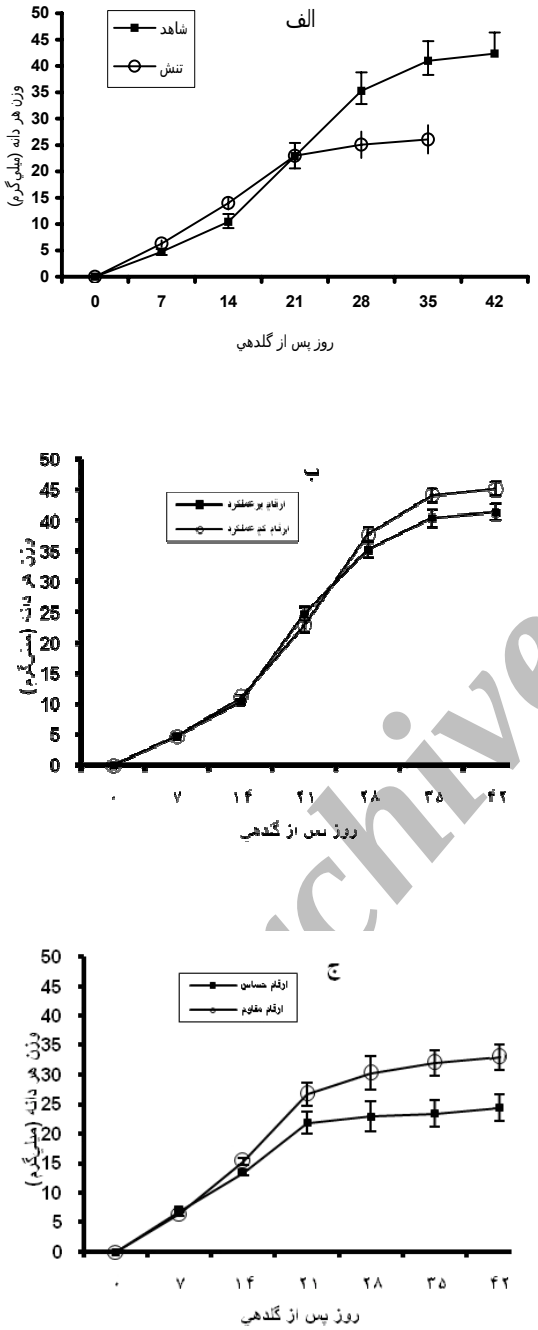
در هر دو سطح آبي تفاوت قابل توجه‌اي بين ارقام از لحاظ كارايي انتقال مجدد ماده خشك ساقه وجود داشت. رقم پاكوتاه m-75-7 بيشترين كارايي انتقال مجدد را در

شرايط آبي داشت. رقم پابلند كراس شاهي داراي كمترين كارايي انتقال مجدد در هر دو شرايط شاهد و تنش بود. در اين آزمايش مشاهده شد كه ارقام مقاوم علاوه بر كارايي بيشتر در انتقال مجدد، تعداد دانه كمتري در هر سنبله داشتند كه به مفهوم اندازه مخزن كوچك‌تر است. ارقام سبلان، سرداري و آگوستا- سفيد با كمترين تعداد دانه در هر سنبله بيشترين كارايي انتقال مجدد ماده خشك ساقه را داشتند (جدول۳). در شرايط تنش برخلاف شرايط شاهد همبستگي بين انتقال مجدد ساقه و وزن نهايي دانه مثبت و معني‌دار بود (r=۰/۷۰) (جدول ۵). به دليل كارايي انتقال مجدد بيشتر در ارقام مقاوم و نيز بواسطه تعداد دانه كمتر در هر سنبله در اين ارقام وزن هر دانه در اين گروه ۲۹/٤ درصد بيشتر از ارقام حساس بود. بنابراين كارايي انتقال مجدد بيشتر باعث سهم بيشتر انتقال مجدد در عملكرد و در نهايت عملكرد بيشتر در شرايط تنش خواهد شد و لذا عامل اصلي وزن دانه بيشتر در ارقام مقاوم، انتقال مجدد بيشتر به ازاء هر دانه مي‌باشد.

به طور كلي تنش خشكي سرعت و طول دوره پرشدن دانه را تحت تأثير قرار داد، اما اثر آن بر سرعت پرشدن دانه در مراحل مختلف رشد دانه متفاوت بود. در مراحل اوليه پرشدن دانه، سرعت رشد دانه (جدول٤) و نيز وزن تك دانه (شكل۳) در تيمار تنش بالاتر از شاهد بود اما در مراحل بعدي پرشدن دانه، سرعت رشد در تيمار آبي بيشتر از تنش خشكي بود. افزايش سرعت پرشدن دانه در تيمار خشكي به دماي بالاتر در اين تيمار و همچنين افزايش فعاليت آنزيم‌هاي كليدي درگير در هيدروليز فروكتان و سنتز ساكارز توسط هورمون‌ها نسبت داده شده است (Blum, 1998; Grabau et al., 1990; Yang et al., 2001; Yang & Zhang, 2006). در اين راستا Yang et al. (2004) گزارش دادند افزايش سرعت پرشدن دانه‌ها تحت تنش خشكي عمدتاً ناشي از افزايش قدرت مخزن بواسطه تنظيم آنزيم‌هاي درگير در تبديل ساكارز به نشاسته بويژه آنزيم منشعب كننده نشاسته[1]، آنزيم سازنده نشاسته محلول[2] و ساكارز سينتاز[3] مي‌باشد كه فعاليت اين آنزيم‌ها نيز همبستگي مثبتي با افزايش غلظت هورمون اسيد آبسيزيک در دانه‌ها داشت.

1. Starch Branching Enzyme (SBE)
2. Soluble Starch Synthase (SSS)
3. Sucrose Synthase (SuSase)

Yang et al. (2006) در تحقيق ديگري نيز اظهار داشتند، اسيد آبسيزيک نقش اساسي در تنظيم آنزيم‌هاي درگير در انتقال مجدد مواد فتوسنتزي و متابوليسم كربوهيدرات‌ها در دانه ايفا مي‌كند.



شكل ۳- روند تغييرات وزن تك دانه (ميانگين ارقام) در شرايط شاهد و تنش (الف)، ارقام پرعملكرد و كم عملكرد در شرايط آبي (ب) و ارقام حساس و مقاوم (بر اساس شاخص SSI) در شرايط تنش (ج) در طي فصل زراعي ۸۰-۱۳۷۹

در هفته چهارم وزن دانه در هر دو تیمار برابر بوده اما از آن پس وزن دانه در کشت آبي بیشتر بود (شکل۳). در طي دو هفته دوم پس از گلدهي سرعت رشد دانه در شرایط شاهد بیش از دو برابر تنش بود و پس از آن حتي تا حدود سه برابر شرایط تنش افزایش نشان داد. بنابراین تاثیر تنش خشکي بر کاهش وزن دانه مربوط به نیمه دوم پر شدن دانه است. گرچه تنش خشکي در قسمتي از دوره پرشدن دانه سرعت رشد دانه را افزایش داد، اما در کل سرعت پرشدن دانه تحت تنش خشکي کاهش پیدا کرد به طوري که میزان آن در شرایط شاهد و تنش بترتیب ۱/۲۹ و ۰/۹۹ میلي‌گرم بر دانه در روز بود. Savi & Nicolas (1999) این میزان را در شرایط عدم تنش در جو ۱/۳۵ میلي‌گرم در روز گزارش کردند.

روند تغییرات وزن دانه نشان مي‌دهد که رشد دانه در شرایط شاهد تا ٤۲ روز پس از گلدهي ادامه دارد اما در تیمار تنش این رشد در ۲۸ روز پس از گلدهي تقریباً متوقف شده‌است. Ahmadi & Baker (2001) نیز مشاهده کردند که در شرایط شاهد و تنش رشد دانه بترتیب در ٤۲ و ۳۱ روز پس از گرده‌افشاني متوقف شد. آنها توقف رشد دانه را به دلیل کاهش ساکارز در دسترس دانه ذکر کردند. در این آزمایش طول دوره فعال پر شدن دانه در شرایط شاهد حدود ۳۰ روز و در شرایط تنش حدود ۲٤ روز بود (جدول٤). بنابراین در این آزمایش تنش خشکي، رشد دانه را از طریق کاهش طول دوره فعال پر شدن دانه و نیز کاهش سرعت پر شدن دانه در طي این دوره کاهش داده است. در شرایط تنش افزایش سرعت پرشدن دانه در طي دو هفته اول نتوانسته است کاهش طول دوره پر شدن دانه و نیز کاهش سرعت پر شدن دانه را در مراحل پایاني جبران کند و همین امر باعث کاهش وزن نهایي دانه شده است. در شرایط شاهد بیشترین سرعت رشد دانه مربوط به ۲۱ تا ۲۸ روز پس از گلدهي و در شرایط تنش مربوط به ۱٤ تا ۲۱ روز پس از گلدهي مي‌باشد (جدول٤).

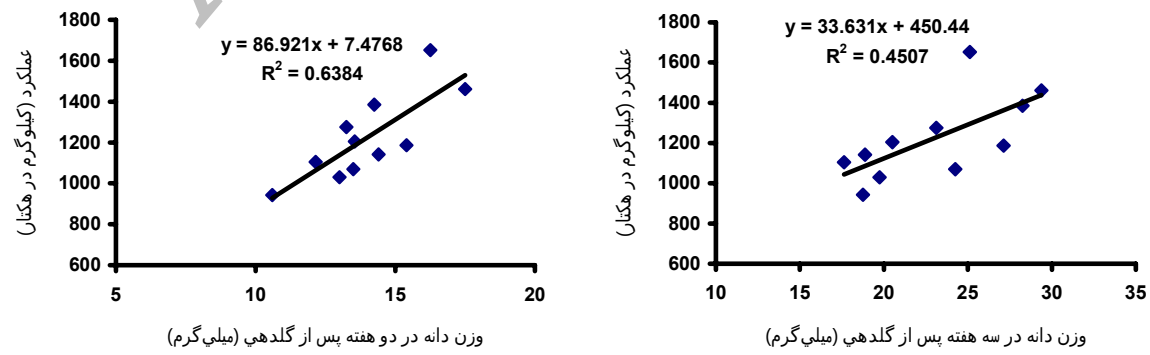
در شرایط رطوبتي مطلوب تفاوت معني‌داري بین‌ارقام از لحاظ سرعت پر شدن دانه وجود داشت، اما رابطه معني‌داري بین عملکرد و سرعت رشد دانه در این شرایط مشاهده نشد (جدول٤). براي مثال رقم پرعملکرد مهدوي با عملکرد ٤۹٤۰ کیلوگرم در هکتار و رقم کم عملکرد آگوستا- سفید با عملکرد ۳۹۰۰ کیلوگرم در هکتار هر دو در شرایط آبي بالاترین سرعت پرشدن دانه را داشتند. بنابراین سرعت بالاتر رشد دانه به تنهایي نمي‌تواند متضمن عملکرد بالاتر در یک رقم باشد و عوامل دیگري مثل مدت پر شدن دانه و نیز تعداد دانه در سنبله را باید در نظر گرفت. بعنوان مثال، در این آزمایش وزن نهایي دانه در دو رقم بك‌کراس روشن و سرداري برابر بوده و در حدود ٤٤ میلي‌گرم بود، اما رقم بك‌کراس روشن داراي رتبه سوم از لحاظ تعداد دانه در هر سنبله و نیز بیشترین عملکرد و رقم سرداري داراي کمترین تعداد دانه در هر سنبله و کمترین عملکرد بودند. طول دوره فعال پرشدن دانه در بك‌کراس روشن حدود ۳۲ روز بود که دو روز بیشتر از رقم سرداري مي‌باشد (جدول٤). در این راستا، Bishop & Bugbee (1998) نیز بیان مي‌دارند که گرچه محدودیت منبع در طي پرشدن دانه مهم مي‌باشد ولي مخزن ممکن‌است در طي اواخر پرشدن دانه که تقاضاي کمي براي مواد فتوسنتزي وجود دارد اهمیت پیدا کند.

در شرایط تنش سرعت پر شدن دانه در دو هفته اول در ارقام مقاوم حدود ۱۱% بیشتر از ارقام حساس بود (جدول٤). این افزایش در دو هفته دوم به ٤٤% رسید و در هفته آخر در حالیکه رشد دانه در ارقام حساس متوقف شده بود، ارقام مقاوم به رشد خود ادامه دادند گرچه این رشد با آهنگ کندتري صورت گرفت. این وضعیت باعث افزایش وزن دانه ارقام مقاوم در مقایسه با ارقام حساس شد. در شرایط تنش برخلاف شرایط شاهد همبستگي مثبت و معني‌داري بین سرعت پرشدن دانه در طي دوره فعال و نیز در دو هفته اول پرشدن دانه با عملکرد و همچنین همبستگي مثبت و معني‌داري در سطح ۱% بین وزن نهایي دانه و عملکرد مشاهده شد (جدول۵). Darroch & Baker (1990) و Gebeyehou et al. (1982) نیز همبستگي مثبت بین سرعت رشد دانه و وزن نهایي دانه را گزارش کردند. تفاوت در الگوي پر شدن دانه در ارقام حساس و مقاوم از هفته دوم به بعد آشکار مي‌شود. به نظر مي‌رسد که همین تفاوت یك عامل مهم در حساسیت و یا مقاومت به تنش باشد. وزن دانه در دو هفته پس از گلدهي ٦٤% تغییرات عملکرد را در شرایط تنش توضیح مي‌دهد(شکل٤). در کل ارقام مقاوم در مراحل اولیه توسعه دانه، سرعت رشد دانه بیشتري در مقایسه با ارقام حساس داشتند.

جدول ٤- متوسط مقادير سرعت و طول دوره پر شدن دانه در شرايط شاهد و تنش خشكي در ۱۱ رقم گندم در طي فصل زراعي ۸۰-۱۳۷۹. هر عدد ميانگين چهار تكرار است.

	رقم	سرعت رشد دانه در دو هفته اول	سرعت رشد دانه در دو هفته دوم	سرعت رشد دانه در دو هفته سوم	سرعت رشد دانه دوره فعال پرشدن دانه	طول دوره فعال پرشدن دانه	زمان لازم براي رسيدن به ۹۵% وزن نهايي	وزن دانه در دو هفته پس از گلدهي	وزن نهايي دانه
		ميلي گرم بر دانه در روز				روز		ميلي گرم	
شاهد	الوند	۰/٦۸	۱/۷۷	۰/٦۹	۱/۲۲	۳۲/۲	۳٥/۷	۹/٥	٤۳/۷
	كراس شاهي	۰/٦۰	۱/٥٦	۰/۳٦	۱/۱۷	۲۷/٥	۳۲/۲	۸/۳	۳٥/۲
	مهدوي	۰/۸۲	۲/۱۹	۰/۱۲	۱/٤۹	۲٦/۷	۲۹/۰	۱۱/٥	٤۳/۹
	m-75-7	۰/۸٦	۱/٦۰	۰/٦۰	۱/۳۳	۲۹/۰	۳۲/۷	۱۲/۱	٤۲/۹
	طوس	۰/٦٥	۱/٥۱	۰/٥۹	۱/۰۷	۳۲/۲	۳٥/۷	۹/۱	۳۸/٥
	بك‌كراس روشن	۰/۷۱	۱/۹۸	۰/٤٥	۱/۲٥	۳۲/۲	۳٤/۷	۱۰/۰	٤٤/۱
	گلينسون	۰/۷۲	۱/۲٥	۰/٦۲	۱/۱۳	۲۹/۰	۳۳/٥	۱۰/۱	۳٦/٤
	سبلان	۰/۷٦	۲/۰۰	۰/٤۰	۱/۳٦	۲۹/٥	۳۲/٥	۱۰/٦	٤٤/۲
	آذر۲	۰/۷٥	۱/۹٤	۰/٦٦	۱/٤۰	۳۰/۲	۳٥/۲	۱۰/٤	٤٦/۹
	آگوستا- سفيد	۰/٦۷	۲/۰۰	۰/٥۹	۱/٤۱	۲۹/۲	۳۳/۲	۹/٤	٤٥/۷
	سرداري	۰/۹۸	۱/٦۹	۰/٤۹	۱/۳۱	۳۰/٥	۳۳/٥	۱۳/٦	٤٤/۱
	متوسط	۰/۷٥	۱/۷۷	۰/٥۱	۱/۲۹	۲۹/۹	۳۳/٥	۱۰/٤	٤۲/۳
	LSD شرايط شاهد	۰/۲۳	۰/٤٦	۰/٤۱	۰/۲۰	٤/۹	٥/۰	۳/۲	٤/۳
تنش	الوند	۰/۹۳	۰/٥٥	۰/۱٦	۰/۷٦	۲٦/۲	۲۷/۲	۱۳/۰	۲۱/۹
	كراس شاهي	۰/۸۷	۰/٥۰	۰/۰٥	۰/۷۳	۲٥/۰	۲٦/۰	۱۲/۱	۱۹/٥
	مهدوي	۱/۰٥	۰/۸۸	۰/۰۱	۱/۱۰	۳۲/۲	۲٥/۲	۱٥/٤	۲۷/۷
	m-75-7	۰/۹٥	۰/۷۸	۰/۰٥	۱/۰۲	۲۲/۲	۲۳/۷	۱۳/۲	۲٤/٦
	طوس	۰/۷٦	۰/٦۰	۰/۰٤	۰/۸۳	۲۱/٥	۲۳/۲	۱۰/٦	۱۹/۲
	بك‌كراس روشن	۰/۹۷	۰/٥۹	۰/۰۲	۰/۸۷	۲۳/۲	۲٤/۷	۱۳/٥	۲۱/۹
	گلينسون	۱/۰۳	۰/٥۲	۰/۲۸	۰/۷۸	۲۷/۷	۲۹/۲	۱٤/٤	۲۳/٦
	سبلان	۰/۹٦	۱/۱۲	۰/۰۷	۱/۱۱	۲٤/٥	۲٦/۲	۱۳/٥	۲۹/٦
	آذر۲	۱/۱٦	۰/۹۱	۰/٤٦	۱/۱٤	۲٦/۰	۲۸/۰	۱٦/۲	۳۲/۲
	آگوستا- سفيد	۱/۰۲	۱/۳٥	۰/۳٦	۱/۲۳	۲٦/٥	۲۹/۰	۱٤/۲	۳٥/٦
	سرداري	۱/۲٥	۰/۹۱	۰/۰۸	۱/۳٥	۲۰/٥	۲۲/۰	۱۷/٥	۳۰/٦
	متوسط	۰/۹۹	۰/۷۹	۰/۱٤	۰/۹۹	۲٤/۲	۲٥/۹	۱٤/۰	۲٦/۰
	LSD شرايط تنش	۰/۲٥	۰/۲۸	۰/٥٥	۰/۲۲	٦/٦	۷/۱	۳/٥	۳/۹

LSD : حداقل تفاوت معني دار در سطح ٥ درصد.



شكل ٤- ارتباط بين وزن دانه در دو و سه هفته پس از گلدهي با عملكرد در شرايط تنش در طي فصل زراعي ۸۰-۱۳۷۹. هر نقطه ميانگين ٤ تكرار است.

در ارقام مقاوم به خشكي كه طي دو هفته دوم پس از گلدهي سرعت رشد دانه بيشتر بود، قدرت جذب مواد ذخيره‌اي از ساقه بيشتر بوده و انتقال مجدد از ساقه نيز بيشتر بوده‌است. در شرايط تنش رقم آگوستا- سفيد داراي بيشترين سرعت رشد دانه دردو هفته دوم و بيشترين انتقال مجدد بود، در حاليكه رقم كراس شاهي كمترين سرعت رشد دانه و انتقال مجدد ماده خشك را از ساقه در بين ۱۱ رقم گندم مورد بررسي دارا بود (جدول٤). بنابراين دانه‌هايي كه رشد سريعتري داشته باشند قدرت بيشتري در جذب مواد فتوسنتزي داشته و در صورت ناكافي بودن فتوسنتز توانايي جذب مواد فتوسنتزي ذخيره‌اي را خواهند داشت.

در شرايط تنش همبستگي مثبتي بين سرعت رشد دانه در دو هفته دوم و انتقال مجدد مواد فتوسنتزي از ساقه (r=۰/۷۲) وجود داشت (جدول۷). محققان افزايش ميزان ساكارز ساقه را عامل تسريع در انتقال مجدد مواد فتوسنتزي تحت شرايط تنش خشكي مي‌دانند (Wardlaw & Willenbrink, 2000; Yang & Zhang, 2006). در اين راستا Yang & Zhang (2006) گزارش دادند تنش خشكي در مرحله پر شدن دانه سبب افزايش فعاليت آنزيم‌هاي فروكتان اگزوهيدرولاز[1] و ساكارز فسفات سينتاز[2] كه به ترتيب نقش تجزيه فروكتان‌ها و سنتز ساكارز در ساقه را بر عهده دارند، گرديد كه نتيجتاً انتقال مجدد فروكتان و كل كربوهيدرات‌هاي غيرساختاري[3] ازساقه گندم به سمت دانه‌ها افزايش يافت. طبق نتايج حاصل از اين پژوهش (جدول۵)، در شرايط تنش هر چه تعداد دانه در سنبله بيشتر باشد، سرعت پر شدن هر دانه كمتر خواهد بود (r=-۰/۷۷)، چرا كه در شرايط تنش خشكي ميزان فتوسنتز جاري كاهش يافته و لذا مواد فتوسنتزي كمتري در اختيار تعداد بيشتري دانه قرار مي‌گيرد و در نتيجه سرعت پر شدن دانه به دليل محدوديت منبع كاهش مي‌يابد. در شرايط شاهد به دليل ادامه فتوسنتز و فراهم بودن مواد فتوسنتزي، مرحله وابستگي رشد دانه به ذخاير ساقه در مقايسه با تنش ديرتر بوقوع مي‌پيوندد. در اين شرايط همبستگي مثبت بين سرعت رشد دانه در دو هفته سوم با انتقال مجدد مواد فتوسنتزي از ساقه (r=۰/٦۵) و نيز كارايي ساقه در انتقال مجدد مواد فتوسنتزي (r=۰/٦٦) مشاهده مي‌شود. بنابراين در كشت آبي انتقال مجدد مواد فتوسنتزي ساقه به سرعت پرشدن دانه در دو هفته سوم و در شرايط تنش به سرعت پر شدن دانه در دو هفته دوم بستگي دارد.

طول دوره فعال پر شدن دانه در ارقام حساس و مقاوم تقريباً يكسان بود. ارقام حساس و مقاوم به ترتيب پس از ۲۵ و ۲٦ روز به ۹۵% وزن نهايي خود رسيدند. بنابراين طول دوره پر شدن دانه عامل تفاوت ارقام از لحاظ وزن نهايي دانه تحت تنش خشكي نيست. بلكه سرعت رشد دانه عامل اصلي تفاوت ارقام از لحاظ وزن دانه است. طول دوره پرشدن دانه با عملكرد و شاخص حساسيت به تنش نيز رابطه‌اي نداشت (جدول۵).

در شرايط تنش احتمالاً به دليل محدوديت مواد فتوسنتزي دانه‌ها بطور كامل پر نشده‌اند، البته اين محدوديت از هفته سوم به بعد خود را نشان مي‌دهد بنابراين در اين شرايط عامل محدود كننده عملكرد را مي‌توان تا حدودي به محدوديت منبع نسبت داد. با افزايش ظرفيت منبع و يا ايجاد تعادل بين منبع و مخزن از طريق كاهش اندازه مخزن (كاهش تعداد دانه) و يا افزايش قدرت مخزن مي‌توان عملكرد را افزايش داد. به نظر مي‌رسد كه وزن نهايي هر دانه در شرايط تنش مي‌تواند شاخص مناسبي از قدرت مخزن باشد. ارقامي كه سنبله‌هاي فشرده داشتند در شرايط شاهد و تنش وزن‌دانه كمتري داشتند (جدول٤ و شكل٤). Jenner et al. (1991) مشاهده كردند كه اندازه دانه با حجم محفظه گلچه‌اي كه دانه را در بر گرفته همبستگي نزديكي دارد. آنها بيان مي‌دارند كه فراهمي فضا عامل محدود كننده اندازه دانه است. در اين آزمايش نيز يكي از عوامل دانه‌هاي بزرگتر در ارقام مقاوم به خشكي ممكن است بازبودن سنبله و مقاومت فيزيكي كمتر در برابررشد دانه در اين ارقام باشد.

تنش خشكي سرعت پرشدن و طول دوره پرشدن دانه را كاهش داد. در شرايط تنش رطوبتي در مراحل اوليه پرشدن دانه، سرعت پرشدن دانه افزايش يافت، اما از هفته سوم پس از گلدهي به بعد سرعت رشد دانه در تيمار آبياري ۲ تا ۳ برابر تيمار تنش بود و در نهايت سرعت پرشدن دانه در شرايط تنش حدود ۲۳% كمتر از شاهد بود. طول دوره پرشدن دانه نيز تحت تأثير تنش خشكي از ٤۲ روز به ۲۸ روز كاهش يافت.

1. Fructan exohydrolase (FEH)
2. Sucrose phosphate synthase (SPS)
3. Nonstructural carbohydrate (NSC)

جدول ۵- خلاصه نتايج جدول تجزيه واريانس انتقال مجدد و كارايي آن و طول دوره پر شدن دانه و صفات مرتبط با آن در سال زراعي ۸۰-۱۳۷۹

		میانگین مربعات										
منابع تغييرات	درجه آزادي	انتقال مجدد ساقه	كارايي انتقال مجدد ساقه	سرعت رشد دانه در طي دو هفته اول	سرعت رشد دانه در طي دو هفته دوم	سرعت رشد دانه در طي دو هفته سوم	دوره فعال پرشدن دانه	طول دوره فعال پرشدن دانه	زمان لازم براي رسيدن به ۹۵% وزن نهايي	وزن دانه در دو هفته پس از گلدهي	وزن نهايي دانه	تعداد دانه در هر خوشه
تكرار	۳	۱/۹۷ n.s	۱۴۳ n.s	۰/۰۱۳ n.s	۰/۰۶ n.s	۰/۱۰۹ n.s	۰/۰۲۴ n.s	۲۰/۲ n.s	۱۶/۹ n.s	۲/۴ n.s	۲۱/۲ n.s	۴۸/۳*
رژيم آبي	۱	۱۰/۸*	۶۴۷**	۱/۴۱۳**	۲۱/۲**	۲/۹۰۴*	۱/۹۰۸**	۶۹۳/۳*	۱۲۶۸*	۲۲۷**	۵۸۳۴**	۴۳۵**
اشتباه	۳	۰/۷۷	۳۶/۸	۰/۰۲۷	۰/۰۳	۰/۲۵۱	۰/۰۲۸	۲۸/۴	۴۷/۶	۵/۲۶	۱۹/۹	۴/۸۱
رقم	۱۰	۱/۷۷ n.s	۲۷۵**	۰/۱۰۲**	۰/۴۹۲**	۰/۰۴۵ n.s	۰/۲۰۶**	۱۴/۶ n.s	۱۹/۸ n.s	۲۰/۰**	۱۴۹/۷**	۱۷۷**
رژيم آبي×رقم	۱۰	۰/۵۱ n.s	۵۷/۷ n.s	۰/۰۱۸ n.s	۰/۱۱۸ n.s	۰/۰۳۷ n.s	۰/۰۴۰ n.s	۲۰/۴ n.s	۱۷/۸ n.s	۳/۶ n.s	۲۸/۷**	۳۳/۳ n.s
اشتباه	۶۰	۰/۹۳	۹۶/۸	۰/۰۲۸	۰/۰۷۱	۰/۰۲۷	۰/۰۲۲	۱۶/۲	۱۸/۲	۵/۴۶	۷/۹۸	۲۳/۱
CV		۲۶	۲۹	۱۹/۱	۲۰/۸	۲۸	۱۲/۹	۱۴/۹	۱۴/۴	۱۹/۱	۷/۳	۱۷/۸

n.s: غير معني دار، * و ** به ترتيب معني دار در سطح ۵ و ۱ درصد.

جدول ۶- همبستگي بين صفات مرتبط با سرعت رشد دانه در شرايط شاهد

	كارايي انتقال مجدد ساقه	انتقال مجدد ساقه	تعداد دانه	وزن نهايي دانه	سرعت رشد دانه در دوره فعال	سرعت رشد دانه در دو هفته سوم	سرعت رشد دانه در دو هفته دوم	سرعت رشد دانه در دو هفته اول	زمان تا ۹۵% وزن نهايي دانه	شاخص حساسيت به تنش
عملكرد	۰/۱۶	۰/۰۹	۰/۵۸	۰/۰۳	-۰/۰۹	-۰/۲۱	۰/۲۱	-۰/۱۵	۰/۰۸	۰/۴۵
شاخص حساسيت به تنش	۰/۱۷	۰/۱۶	۰/۸۲**	-۰/۲۷	-۰/۲۱	-۰/۰۸	-۰/۰۵	-۰/۴۵	-۰/۰۸	
زمان تا ۹۵% وزن نهايي دانه	۰/۴۶	۰/۴۴	۰/۱۹	۰/۰۵	-۰/۵۴	۰/۸۴**	-۰/۳۴	-۰/۳۱		
سرعت رشد دانه در دو هفته اول	۰/۲۰	۰/۰۳	-۰/۵۶	۰/۴۳	۰/۴۸	-۰/۱۶	۰/۱۳			
سرعت رشد دانه در دو هفته دوم	-۰/۰۹	۰/۰۸	-۰/۳۳	۰/۷۸**	۰/۸۲**	-۰/۴۷				
سرعت رشد دانه در دو هفته سوم	۰/۶۶*	۰/۶۵*	-۰/۰۱	۰/۰۶	-۰/۳۸					
سرعت رشد دانه در دوره فعال	۰/۰۳	۰/۱۴	-۰/۶۴*	۰/۷۹**						
وزن نهايي دانه	۰/۳۸	۰/۴۸	-۰/۵۷							
تعداد دانه	۰/۰۱	-۰/۰۶								
انتقال مجدد ساقه	۰/۹۴**									

* و ** به ترتيب معني دار در سطح ۵ و ۱ درصد.

جدول ۷- همبستگي بين صفات مرتبط با سرعت رشد دانه در شرايط تنش

	كارايي انتقال مجدد ساقه	انتقال مجدد ساقه	تعداد دانه	وزن نهايي دانه	سرعت رشد دانه در دوره فعال	سرعت رشد دانه در دو هفته سوم	سرعت رشد دانه در دو هفته دوم	سرعت رشد دانه در دو هفته اول	زمان تا ۹۵% وزن نهايي دانه	شاخص حساسيت به تنش
عملكرد	۰/۳۳	۰/۴۱	-۰/۴۴	۰/۷۴*	۰/۷۰*	۰/۶۰*	۰/۴۸	۰/۸۰**	۰/۱۱	-۰/۶۷*
شاخص حساسيت به تنش	-۰/۴۹	-۰/۴۹	۰/۶۷*	-۰/۶۱*	-۰/۷۱*	-۰/۳۰	-۰/۴۷	-۰/۶۵*	۰/۱۷	
زمان تا ۹۵% وزن نهايي دانه	۰/۰۳	۰/۳۰	۰/۱۹	۰/۲۸	-۰/۱۹	۰/۷۶**	۰/۱۷	۰/۰۴		
سرعت رشد دانه در دو هفته اول	۰/۲۲	۰/۲۲	-۰/۵۸	۰/۷۱*	۰/۷۳*	۰/۳۵	۰/۴۲			
سرعت رشد دانه در دو هفته دوم	۰/۴۷	۰/۷۲*	-۰/۶۷*	۰/۹۱**	۰/۸۴**	۰/۳۳				
سرعت رشد دانه در دو هفته سوم	۰/۴۰	۰/۵۸	-۰/۱۴	۰/۵۶	۰/۲۰					
سرعت رشد دانه در دوره فعال	۰/۴۷	۰/۵۵	-۰/۸۰**	۰/۸۹**						
وزن نهايي دانه	۰/۴۸	۰/۷۰*	-۰/۷۰*							
تعداد دانه	-۰/۷۷**	-۰/۶۸*								
انتقال مجدد ساقه	۰/۹۰**									

* و ** به ترتيب معني دار در سطح ۵ و ۱ درصد.

در شرایط آبیاري از آنجائي که ارقام داراي وزن دانه بیشتر لزوماً عملکرد بالاتري نداشتند، لذا سرعت و طول دوره پرشدن دانه نیز رابطه‌اي با عملکرد نشان نداد. اما تحت تیمار تنش خشکي که رابطه مثبت و معني‌داري بین وزن هزار دانه و عملکرد وجود داشت مي‌توان انتظار داشت که اجزاء تشکیل دهنده وزن نهایي دانه با عملکرد مرتبط باشند. در تیمار فوق ارقام مقاوم به خشکي سرعت پرشدن دانه بیشتري داشتند ولي طول دوره پرشدن دانه در این ارقام بیشتر از ارقام حساس نبود. بنابراین تفاوت در وزن نهایي دانه در ارقام مقاوم و حساس بواسطه سرعت پرشدن دانه مي‌باشد.

بر اساس نتایج این آزمایش، در شرایط کشت آبي ارقام مهدوي، بك کراس روشن، طوس، M-75-7 و الوند ارقام برتر از لحاظ عملکرد بودند. بیشترین سطح زیرکشت اراضي آبي استان به ارقام الوند، بك‌کراس روشن و طوس تعلق دارد، که در این تحقیق عملکرد آنها کمتر از رقم مهدوي بود. رقم مهدوي در سال ۱۳۷٤ به منظور کشت در مناطق معتدل کشور معرفي شده است، اما با توجه به اینکه در آزمایش حاضر بطور متوسط در طي سه سال بیشترین عملکرد را داشته‌است، مي‌توان پس از انجام آزمایش‌هاي مزرعه‌اي در سطح وسیع نسبت به معرفي آن براي کشت در مناطق سردسیر از جمله استان کردستان اقدام نمود.

REFERENCES

1. Ahmadi, A. & Baker, D. A. (2001). The effect of water stress on grain filling processes in wheat. *J Agric Sci*, 136, 257-269.
2. Ahmadi, A. & Baker, D. A. (2001). The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth Regul*, 35, 81-91.
3. Arduini, I., Masoni, A., Ercoli, L. & Mariotti, M. (2006). Grain yield, and dry matter and nitrogen accumulation and remobilization in durum wheat as affected by variety and seeding rate. *Europ J Agronomy*, 25, 309–318.
4. Atlin, G. N. & Fery, K. J. (1989). Predicting the relative effectiveness of direct versus indirect selection for oat yield in three types of stress environments. *Euphytica*, 44, 137-142.
5. Bauer, A., Frank, A. B. & Black, A. L. (1985). Estimation of spring wheat grain dry matter assimilation from air temperature. *Agron J, 77*, 743-752.
6. Bishop, D. L. & Bugbee, B. G. (1998). Photosynthetic capacity and dry mass partitioning in dwarf and semi-dwarf wheat (*Triticum aestivum*). *J Plant Physiol*, 153, 558-565.
7. Blum, A. (1996). Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regul*, 20, 135-148.
8. Blum, A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserves mobilization. *Euphytica*, 100, 77-83.
9. Darroch, B. A. & Baker, R. J. (1990). Grain filling in three spring wheat genotypes: statistical analysis. *Crop Sci*, 30, 525-529.
10. Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. & Waines, J. G. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat I. postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Sci*, 46,735-746.
11. Ehdaie, B. (1998). Genetical manipulation of stem reserve and its remobilization to spring wheat seed under terminal drought condition. In: Proceeding of *5th Iranian congress of crop production and plant breeding, Karaj*. Research Institute of seed and plant improvement. Pp, 656.
12. Gebeyehou, G., Knott, D. R. & Baker, R. J. (1982). Rate and duration of grain filling in durum wheat cultivars. *Crop Sci*, 22, 337-340.
13. Grabau, L. J., Van Sanford, D. A. & Meng, Q. W. (1990). Reproductive characteristic of winter wheat cultivars subjected to post-anthesis shading. *Crop Sci*, 30, 771-774.
14. Jenner, C. F., Ugalde, T. D. & Aspinall, D. (1991). The physiology of starch and protein deposition in endosperm of wheat. *Aust J Plant Physiol*, 18, 211-226.
15. Li, A., Hou, Y. & Trent, A. (2001). Effects of elevated atmospheric CO_2 and drought stress on individual grain filling rates and durations of the main stem in spring wheat. *Agr Forest Meteorol*, 106, 281-301.
16. Papakosta, D. K. & Gagianas, A. A. (1991). Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization, and losses for mediterranean wheat during grain filling. *Agron J*, 83, 864-870.
17. Pheloung, P. C. & Siddique, K. H. M. (1991). Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Aus J Plant Physiol*, 18, 53-64.
18. Rawson, H. M. & Evans, L.T. (1971). The contribution of stem reserves to grain development in a range of cultivars of different height. *Aus J Agric Res*, 22, 851-863.

19. Saeedi, A. (1998). Strategy and application of wheat improvement methods in cereal research, past, present and future. In: Proceedings of *5th Ianian congres of crop production and plant breeding, Karaj*. Research Institute of Seed and Plant Improvement. PP, 656.
20. Savin, R. & Nicolas, M. E. (1999). Effects of timing of heat stress and drought on growth and quality of barley grains. *Aus J Agri Res*, 50, 357-364.
21. Sio-Se Mardeh, A., Ahmadi, A., Poustini, K. & Mohammadi, V. (2006). Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. *Field Crop Res,* 98, 222–229
22. Wardlaw, I. F. & 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.
23. Winter, S. R., Musick, J. T. & Porter, K. B. (1988). Evaluation of screening techniques for breeding drought-resistance winter wheat. *Crop Sci*, 28, 512-516.
24. Yang, J., Zhang, J., Huang, Z., Zhu, Q. & Wang, L. (2000). Remobilization of Carbon Reserves Is Improved by Controlled Soil-Drying during Grain Filling of Wheat. *Crop Sci*, 40, 1645–1655
25. Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. & Wang, W. (2001). Remobilization of carbon reserves in response to water deficit during grain filling of rice. *Field Crop Res,* 71, 47-55.
26. Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Xu, G. & Zhu, Q. (2004). Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling. *Plant Physiol*, 135,1621–1629.
27. Yang, J. & Zhang, J. (2006). Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol*, 169(2), 223-236.