Archive of SID

Iranian Journal of Field Crop Science
Vol 51, No 2, Summer 2020 (147-157)
DOI: 10.22059/ijfcs.2019.266111.654525

علوم گیاهان زراعی ایران
دورهٔ ۵۱، شمارهٔ ۲، تابستان ۱۳۹۹ (ص۱۵۷-۱۴۷)

مطالعه برخی واکنش‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی سه رقم گندم زراعی (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش رطوبتی در منطقه البرز

فرشاد صالحی[۱]، علی احمدی*[۲]، مجتبی میراب زاده[۳]

۱- دانشجوی دکتری، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه شهید چمران اهواز، ۲ و۳- استاد و مربی، گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۹/۲۳ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۳/۱۱)

چکیده

تنش خشکی به عنوان یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی، به‌طور جدی بر تولید و کیفیت محصولات زراعی تأثیر می‌گذارد و افزایش تغییرات اقلیمی جهانی، وضعیت را جدی‌تر می‌کند. به‌منظور بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام زراعی گندم تحت شرایط محدودیت رطوبت، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل و بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار، در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳ اجرا شد. تیمارهای مورد بررسی شامل سه رقم گندم پیشتاز، سیوند و پارسی (رقم‌های توصیه‌شده برای منطقه مورد بررسی)، و چهار رژیم رطوبتی (۷۰، ۹۰، ۱۱۰ و ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی از تشتک تبخیر کلاس A) بودند. نتایج نشان داد که رقم سیوند با میانگین ۴۳۶ سانتی‌مترمربع تحت رژیم رطوبتی شاهد (۷۰ میلی‌متر تبخیر از تشت تبخیر)، دارای بیشترین سطح برگ و رقم پیشتاز با ۰/۱۲ میلی‌گرم در دقیقه تحت تنش (۱۲۰ میلی‌متر تبخیر از تشت تبخیر)، بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز را داشتند. افزایش فاصله آبیاری از ۷۰ به ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی، منجر به کاهش سطح برگ، طول ساقه و میزان ذخیره‌سازی هیدرات‌های کربن محلول و افزایش عدد کلروفیل‌متر (اسپد)، میزان انتقال‌مجدد، کارایی انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان شد. ارقام گندم مورد بررسی از نظر میزان ذخیره‌سازی هیدرات‌های کربن محلول، اختلاف معنی‌داری نداشتند. در مقابل، از نظر میزان انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول، رقم پیشتاز به‌ترتیب با میانگین ۳۶۲ میلی‌گرم و ۹۱ درصد بیشترین مقدار را داشت. بنا بر نتایج این پژوهش، به جهت کارایی بالای رقم پیشتاز در انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول و همچنین ظرفیت بالای آنزیمی، به‌ویژه در شرایط تنش خشکی، می‌توان کشت این رقم را برای مناطقی که دارای محدودیت رطوبت در انتهای فصل رشد می‌باشند، در نظر گرفت.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد، تنش اکسیداتیو، خشکی، صفات رشدی، هیدرات‌های کربن محلول.

Study of some physiological and biochemical responses of three wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under moisture stress

Farshad Salehi[1], Ali Ahmadi*[2], Mojtaba Mirabzadeh[2]

1. Agronomy and Plant Breeding Department, College of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Iran
2. Agronomy and Plant Breeding Department, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Iran

(Received: November 14, 2018 - Accepted: June 1, 2019)

ABSTRACT

Drought is one of the most important abiotic stresses which has serious effects on production and qual.ity of crops and increasing global climate changes make this situation more serious. To investigate the physiological responses of wheat cultivars under moisture constraint conditions, a factorial experiment based on randomized complete block design (RCBD) with three replications was conducted at the Research Farm of Agricultural and Natural Resources College of University of Tehran in 2014 -2015. Treatments included three cultivars of wheat recommended for the region (Pishtaz, Sivand and Parsi), and four moisture regimes (70, 90, 110 and 130 mm cumulative evaporation from evaporation pan). There was a significant interaction between the cultivars and moisture regimes in terms of leaf area index and activity of catal.ase enzyme, So that, Sivand cultivar with an average of 436 cm^2 had the highest leaf area index and Pishtaz cultivar with 0.12 mg/min, had the highest activity of catal.ase enzyme. The results showed no significant difference in soluble carbohydrate contents. In contrast, Pishtaz cultivar had the highest mean remobilization of soluble carbohydrates and remobilization efficiency (362 mg and 91/1%, respectively). Moisture regimes also had different effects on the studied traits; so that, increasing the irrigation interval from 70 to 130 mm cumulative evaporation resulted in reduction of leaf area, stem length and carbohydrate storage and increase in the spad, the amount of remobilization of soluble carbohydrates, remobilization

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

www.SID.ir

Archive of SID

efficiency and activity of antioxidant enzymes.
Keywords: Drought, growth traits, oxidative stress, remobilization, soluble carbohydrates.

مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.)، یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی در ایران و جهان به شمار می‌رود که دمای بالا و تنش‌خشکی به‌ویژه در انتهای فصل رشد، منجر به کاهش رشد و عملکرد آن می‌شود (Beltrano & Marta, 2008)؛ در این شرایط، توانایی ارقام جهت عملکرد بالا و رضایت‌بخش در دامنه وسیعی از شرایط محیطی، بسیار اهمیت دارد (Rashid *et al.*, 2003)؛ بنابراین بهترین گزینه برای تولید و عملکرد گیاهان زراعی از جمله گندم، بهبود عملکرد و پایداری عملکرد برای توسعه ارقام متحمل، ردر شرایط محدودیت رطوبت است (Siddique & Hamid, 2000). تنش خشکی دارای اثرات متعدد فیزیولوژیک و مورفولوژیک بر گیاهان می‌باشد. به‌عنوان مثال، از آثار تنش‌خشکی، کاهش توسعه سلولی و در نتیجه کاهش رشد است که به دنبال آن، کاهش سطح برگ‌ها یا به عبارت دیگر، کاهش قدرت منبع و عملکرد بیولوژیک روی می‌دهد (Hopkins & Hüner, 1995). کمبود آب، از طریق افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها و کاهش سریع نیتروژن و کلروفیل در برگ‌ها، موجب پیری زودهنگام آن‌ها نیز می‌شود. با مسن شدن برگ‌ها، کارایی فتوسنتزی برگ‌ها نیز کاهش می‌یابد؛ بدین ترتیب کاهش دوام سطح فتوسنتزکننده و فعال برگ روی می‌دهد که به کاهش قدرت منبع می‌انجامد (Janmohammadi *et al.*, 2010). همچنین در اثر تنش‌خشکی، فرآیندهای انتقال الکترون گیاه مختل می‌شود که منجر به تولید انواع گونه‌های اکسیژن واکنشگر (ROS) می‌شود که از میل ترکیبی بسیار بالایی جهت واکنش با تمامی بیومولکول‌های حیاتی برخوردارند، به‌طوری‌که این ترکیبات با پروتئین‌ها، لیپیدها، کربوهیدرات‌ها و اسیدهای نوکلئیک موجود در سلول وارد واکنش می‌شوند و به‌ترتیب سبب تخریب پروتئین‌ها و غیرفعال شدن آن‌ها، آسیب به غشاها، تجزیه پلی‌ساکاریدها و ایجاد جهش در DNA می‌شوند (Tutar *et al.*, 2017). در این شرایط، سلول‌های گیاهی برای حفاظت از بیومولکول‌ها در برابر تولید ROS، از تعدادی سازوکارهای دفاعی نظیر سیستم‌های آنتی‌اکسیدانتی که عمدتاً به‌عنوان دهنده الکترون عمل می‌کنند و با اکسید شدن، منجر به غیرفعال کردن این گونه‌های فعال اکسیژنی می‌شوند، استفاده می‌کنند (Tutar *et al.*, 2017). در واقع تنش خشکی از جمله تنش‌هایی است که هم موجب تداخل در تولید مواد فتوسنتزی از طریق فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی سلول می‌شود و هم در وارد کردن مواد تولید شده به دانه‌های در حال رشد تداخل می‌کندو به‌طورکلی، محدودیت‌های منبع و مخزن را افزایش می‌دهد (Ahmadi & Baker, 2001؛Rashid *et al.*, 2003). تنش‌های محیطی آخر فصل، با تأثیر بر پیری برگ و کاهش میزان فتوسنتز جاری، قدرت منبع و مخزن را دستخوش تغییر می‌نمایند، ولی چنانچه در طول پر شدن دانه، الگوی باز تسهیم مواد فتوسنتزی به‌خوبی صورت گیرد، اثر آن می‌تواند بسیار کاهش یابد (Ahmadi *et al.*, 2009). در واقع زمانی که فعالیت فتوسنتزی در نتیجه تنش خشکی یا گرما بعد از گلدهی کاهش می‌یابد، پر شدن دانه بیشتر وابسته به انتقال مجدد ذخایر ساقه است و ممکن است ۲۲ تا ۸۰ درصد از هیدرات‌های کربن تجمع یافته به سمت دانه منتقل شود (Zhang *et al.*, 2013؛ Blum *et al.*, 1994)؛ بنابراین یکی از منابع مهم کربن برای پر کردن دانه‌ها، ذخایر ساقه می‌باشند. هدف از این پژوهش، بررسی اثر رژیم‌های مختلف رطوبتی بر برخی ویژگی‌های رشدی، آنزیمی و محتوای هیدرات‌های کربن محلول ساقه در سه رقم متداول گندم در منطقه البرز بود.

تغییر اقلیم و گرمایش جهانی به‌طور فزاینده‌ای منجر به گرم‌ترو خشک‌تر شدن هوا و تشدید تنش خشکی، به‌ویژه در اواخر فصل رشد و در طول تابستان شده است (Kilic & Yagbasanlar, 2010). تنش خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده عملکرد گیاهان زراعی در سرتاسر دنیا به شمار می‌رود، بدین منظور، اهمیت تنش خشکی تحمیلی و اثر سوء آن بر محصولات زراعی در

www.SID.ir

Archive of SID

ایران که جزو مناطق گرم و خشک جهان می‌باشد نیز به‌شدت افزایش پیدا کرده است (Janmohammadi *et al.*, 2010; Sal.ehi *et al.*, 2018).

مواد و روش‌ها

پژوهش حاضر به‌صورت آزمایش مزرعه‌ای و در طی سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳ در مزرعه آموزشی پژوهشی گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران واقع در کرج (۵۰ درجه و ۵۴ دقیقه طول شرقی و ۳۵ درجه و ۵۵ دقیقه عرض شمالی و ارتفاع ۱۳۱۲ متر از سطح دریا) اجرا شد. برخی از مشخصات خاک و پارامترهای اقلیمی منطقه آزمایشی در طول این فصل زراعی، به‌ترتیب در جدول شماره ۱ و ۲ نشان داده شده است.

جدول ۱- برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعه آزمایشی.
Table 1. Some soil physiochemical properties of experimental field.

Available K (mg Kg^{-1})	Available P (mg Kg^{-1})	Total N (%)	Organic carbon (%)	pH	EC (dS m^{-1})	Texture
146	9.4	0.099	0.71	8.3	1.51	Loamy Clay

جدول ۲- میانگین ماهیانه بارندگی و تبخیر در شهرستان کرج در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳
Table 2. Average monthly rainfall and evaporation in Karaj, 2014-2015.

	Total evaporation (mm)	**Total precipitation (mm)**
November	66.3	23.9
December	6.3	31.4
January	-	7.6
February	-	19.4
March	-	19.6
April	110.5	47.3
May	251.2	2
June	371.2	7.5
Total	805.5	158.3

* تاریخ کاشت ۱۷ آبان و تاریخ برداشت دوم تیرماه بود.
- میزان تبخیر در ماه‌هایی که با خط تیره مشخص شده است، به دلیل یخ زدن تشتک تبخیر قابل برآورد نبود.
- داده‌های هواشناسی از ایستگاه هواشناسی مزرعه تحقیقاتی دانشکده پردیس کشاورزی کرج دریافت شده است.

*Planting and harvesting dates were November 17 and, July 2, respectively.
- Evaporation rate in the months marked with a dash was not estimated due to the freezing of the evaporation pan.
- Meteorological data have been received from the meteorological station of the Research Farm of Agricultural College of University of Tehran.

میزان بذر مصرفی بر مبنای ۲۴۰ کیلوگرم در هکتار بود که در ۱۷ آبان سال ۱۳۹۳ به‌صورت دستی و در شیارهایی در سطح زمین مزرعه کشت شد. بر اساس آزمایش خاک، ۱۰۰ کیلوگرم اوره (۴۶ کیلوگرم N)، ۱۰۰ کیلوگرم سوپر فسفات تریپل (۴۶ کیلوگرم P_2O_5)، ۱۰۰ کیلوگرم سولفات پتاسیم (۵۴ کیلوگرم K_2O) به‌صورت پایه و ۵۰ کیلوگرم کود اوره (۲۳ کیلوگرم N) به‌صورت سرک در اواخر زمستان، به روش پخش سطحی به خاک افزوده شد. لازم به ذکر است که ابعاد هر کرت آزمایشی ۲/۵×۳/۵ متر بود. آزمایش به‌صورت فاکتوریل و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد که عامل اول شامل سه رقم گندم زراعی متداول در منطقه مورد بررسی (پیشتاز، سیوند و پارسی) و عامل دوم شامل چهار سطح رژیم رطوبتی بود که بر اساس میزان تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A و با در نظر گرفتن میزان رطوبت خاک اعمال شد (مشخصات ارقام در جدول ۳ نشان داده شده است).

آبیاری هر کرت به‌صورت دستی و کنترل‌شده، با استفاده از لوله‌های انتقال آب به‌گونه‌ای انجام شد که آب موردنیاز، به‌طور یکنواخت در هر کرت توزیع شد. حجم آب مورد نیاز در هر بار آبیاری برای هر کرت، بر پایه حجم آب مصرفی در واحد سطح، از راه آبیاری تحت‌فشار و در شرایط مرسوم آبیاری در زراعت گندم تعیین شد. این حجم آب با توجه به دبی نازل‌های

www.SID.ir

Archive of SID

پاشنده و سطح زیر پوشش هر آبپاش و نیز زمان لازم برای رساندن رطوبت خاک در عمق گسترش ریشه گندم به حد ظرفیت زراعی مزرعه تعیین شد. به این ترتیب، برای هر کرت (به مساحت ۸/۷۵ مترمربع)، ۵۹۶ لیتر آب در هر بار آبیاری محاسبه شد که این حجم آب با توجه به دبی آب انتقالی، با چهار دقیقه آبیاری هر کرت تأمین می‌شد. آخرین آبیاری مشترک همه تیمارها (قبل از شروع تنش)، در تاریخ ۱۸ فروردین ۱۳۹۴ (مصادف با شروع ساقه‌دهی)، انجام شد. پس از آن، کرت‌ها با جمع‌آوری اطلاعات مربوط به تبخیر روزانه از ایستگاه هواشناسی واقع در مزرعه و محاسبه تبخیر تجمعی، آبیاری شدند. افزون بر میزان تبخیر از تشتک تبخیر در تعیین تیمارهای رطوبتی، درصد رطوبت خاک نیز در هر تیمار و پیش از هر بار آبیاری تیمارها اندازه‌گیری شد. بدین منظور در هر بار، سه نمونه خاک از عمق سه تا ۳۵ سانتی‌متری (عمق گسترش ریشه)، از هر تکرار (در مجموع نه نمونه از سه تکرار)، تهیه شد و درصد رطوبت وزنی خاک محاسبه شد (جدول ۴).

جدول ۳- مشخصات ارقام گندم مورد بررسی در این آزمایش

Table 3. Characteristics of the wheat cultivars examined in this experiment

Characteristics	Pishtaz	Parsi	Sivand
Pedigree	Alvand//Aldan/Ias58	Dove"s"/Buc"s"//2*Darab	Kauz"S"/Azd
origin	Iranian	Iranian	Iranian
Growth type	Spring	Spring	Spring
Appropriate cultivation areas	Moderate	Moderate	Moderate
Growth period	Fairly early	Fairly early	Early
Average Yield	8725 kg/ha	8581 kg/ha	8683 kg/ha
Cultivation type	irrigated farming	irrigated farming	irrigated farming
Drought response	Tolerant	Moderate tolerant	Moderate tolerant
Year Introduced	2002	2009	2009

Source: The site of the Agricultural and Natural Resources Research Center of Markazi Province http://manrrc.ir/1396/02/02/%D8%A7%D8%B1%D9%82%D8%A7%D9%85-%DA%AF%D9%86%D8%AF%D9%85/

جدول ۴- میانگین درصد رطوبت خاک پیش از هر بار آبیاری در رژیم‌های رطوبتی.

Table 4. Mean soil moisture percentage before irrigation in moisture regimes

moisture regimes / soil moisture percent	70 mm	90 mm	110 mm	130 mm
Gravimetric water content (%)	11.1	9.1	7.9	6.5
Volumetric water content (%)	16.8	13.8	12.05	9.8

صفات گیاهی اندازه‌گیری شده به شرح زیر می‌باشند:

سطح سبز برگ

نمونه‌برداری جهت محاسبه شاخص سطح سبز برگ‌ها در مرحله بیست روز پس از گلدهی صورت گرفت. در این مرحله، ده بوته از هر کرت کف‌بر شدند و به آزمایشگاه انتقال یافتند و برگ‌های سبز بوته‌ها جدا شدند و سطح برگ آن‌ها با دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ اندازه‌گیری شد.

عدد کلروفیل متر (SPAD)

عدد SPAD توسط دستگاه کلروفیل‌متر دستی SPAD مدل مینولتا (SPAD 502, Minolta, Japan) از قسمت میانی برگ پرچم سه تا چهار بوته در هرکرت، در بازه زمانی ۱۵-۲۰ روز پس از گلدهی، خوانده و ثبت شد.

تعیین ذخیره‌سازی و مقدار انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول

www.SID.ir

Archive of SID

تعیین ذخیره‌سازی و انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول ساقه، با استفاده از روش تغییرات هیدرات‌های کربن محلول ساقه انجام شد (Ehdaie *et al.*, 2006; Ahmadi *et al.*, 2009). بدین منظور و جهت نمونه‌برداری پس از ظهور سنبله‌ها، از هر کرت آزمایشی، ۲۰ ساقه اصلی گندم (ساقه‌های اصلی در مرحله پنجه‌زنی با روبان علامت گذاری شده بودند)، حتی‌الامکان کاملاً مشابه هم انتخاب و علامت‌گذاری شدند. نمونه‌برداری از کرت‌های آزمایشی در دو مرحله ۱۶ روز پس از گلدهی (حداکثر ذخیره‌سازی) و رسیدگی فیزیولوژیک صورت گرفت و در هر مرحله، یک گروه ۱۰تایی از نمونه‌های علامت‌گذاری شده از زمین کف بر شدند و به آزمایشگاه انتقال یافتند و به مدت ۴۸ ساعت در آونی با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک شدند. بعد از خشک شدن نمونه‌ها، سنبله و غلاف برگ‌ها از ساقه جدا شدند و وزن و طول ساقه‌ها به‌طور جداگانه اندازه‌گیری شد و بر اساس آن‌ها، صفات زیر محاسبه شد.

الف: توان ذخیره‌سازی ساقه و میانگره‌های مختلف ساقه

از برآورد میزان هیدرات‌های کربن محلول در ۱۶ روز پس از گرده‌افشانی، توان ذخیره‌سازی ساقه (Ahmadi *et al.*., 2009)، محاسبه شد.

ب: انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول

این پارامتر از معادله زیر به‌دست آمد.

$$RSC= C_{16}-C_{pm}$$

که در این معادله، RSC: میزان **انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول**، C_{16}: میزان هیدرات‌های کربن محلول ساقه ۱۶ روز پس از گرده‌افشانی و C_{pm}: میزان هیدرات‌های کربن محلول ساقه در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک می‌باشد.

پ: کارایی انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول

این پارامتر از معادله زیر به‌دست آمد.

$$ESCRT\ (\%) = (C_{16}/TSC) \times 100$$

که در این معادله، ESCRT: کارایی انتقال هیدرات‌های کربن محلول، C_{16} : میزان هیدرات‌های کربن محلول ساقه ۱۶ روز پس از گرده‌افشانی و TSC: میزان هیدرات‌های کربن محلول انتقال‌یافته است.

ت: محتوای ویژه هیدرات‌های کربن محلول

این پارامتر از معادله زیر به‌دست آمد.

$$SCSC= C_{16}/SL$$

که در این معادله، SCSC: محتوای ویژه هیدرات‌های کربن محلول، C_{16}: میزان هیدرات‌های کربن محلول ساقه ۱۶ روز پس از گرده‌افشانی و SL: طول ساقه می‌باشد.

در این روابط، کاهش تنفسی در نظر گرفته نشده است و فرض بر این است که تنفس برای ارقام و شرایط محیطی مورد استفاده در این مطالعه یکسان است. Ehdaie *et al* (2006) و Ehdaie & Waines (1996) نیز در مطالعات خود در رابطه با تنوع ژنتیکی انتقال مجدد در گندم، چنین فرضی را صحیح دانسته‌اند.

ارزیابی فعالیت آنزیمی

جهت بررسی فعالیت‌های آنزیمی، نمونه‌برداری از برگ پرچم در فاصله یک هفته پس از گلدهی انجام شد؛ به این صورت که برگ‌ها پس از قطع شدن از انتهای پهنک، در فویل آلومینیومی قرار داده شدند و تا زمان رسیدن به آزمایشگاه (حدود نیم ساعت بعد)، در فلاسک یخ قرار گرفتند. پس از انتقال به آزمایشگاه، در یخچال در دمای ۷۰- درجه سانتی‌گراد تا زمان اندازه‌گیری‌های آنزیمی نگهداری شدند.

به‌منظور ارزیابی فعالیت‌های آنزیمی، ابتدا عصاره پروتئینی ۰/۵ گرم برگ پرچم، به کمک پنج میلی‌لیتر بافر تریس– HCL ۰/۱ نرمال با pH=۷/۴ و ۱۰ درصد گلیسرول، استخراج شد و عصاره‌های آنزیمی در دمای ۷۰- درجه نگهداری شدند. سنجش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز، به‌روش Mac Adam *et al* (1992) صورت گرفت. مخلوط واکنش شامل ۸۱۰ میکرولیتر بافر سدیم فسفات ۵۰ میلی مولار با pH= ۶/۶، ۲۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی محلول نمونه و ۹۰ میکرو لیتر گایاکول ۱٪ به‌عنوان الکترون دهنده مورد استفاده قرار گرفت. به‌هنگام اندازه‌گیری سرعت واکنش، ۹۰ میکرولیتر پراکسیدهیدروژن ۰/۳ درصد به‌عنوان پذیرنده الکترون، به مخلوط واکنش اضافه شد و مقدار جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر به مدت ۱۸۰ ثانیه در ۲۵ درجه سانتی‌گراد، با استفاده از اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد.

www.SID.ir

Archive of SID

برای اندازه‌گیری فعالیت کاتالاز، از روش Chance & Maehly (1995) استفاده شد. به این منظور، مخلوط واکنش شامل ۲/۵ میلی‌لیتر بافر فسفات سدیم ۵۰ میلی مولار با pH =۷ و ۲۰ میکرولیتر پروتئین محلول نمونه به کووت کوارتز اضافه شد و به‌هنگام اندازه‌گیری فعالیت آنزیم، ۳۰ میکرولیتر پراکسیدهیدروژن ۰/۳ درصد به مخلوط واکنش اضافه شد و تغییرات جذب در ۲۴۰ نانومتر به مدت ۶۰ ثانیه در ۲۵ درجه سانتی‌گراد و با استفاده از اسپکتوفتومتر خوانده شد. لازم به ذکر است که تغییرات آنزیمی بر حسب تغییرات جذب در دقیقه به ازای هر میلی‌گرم پروتئین بیان شد.

در پایان داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS 9.4 تجزیه واریانس شدند. جهت رسم نمودارها و جداول آماری از برنامه Excel 2013 و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح آماری پنج درصد استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس صفات ارتفاع ساقه، سطح برگ و عدد کلروفیل‌متر در جدول ۵ نشان داده شده است. در بین این صفات وبین تیمارهای مورد بررسی، تنها از نظر شاخص سطح برگ، برهمکنش معنی‌دار وجود داشت (جدول ۵)، به‌گونه‌ای که رقم سیوند با میانگین ۴۳۶ سانتی‌متر مربع، تحت تیمار رطوبتی شاهد (۷۰ میلی‌متر)، بیشترین میزان سطح برگ را به خود اختصاص داد که این میزان در تیمار رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر در همین رقم با ۵۵ درصد کاهش، به کمترین مقدار خود رسید (شکل ۱).

جدول ۵- تجزیه واریانس صفات ارزیابی شدهٔ ارقام گندم تحت رژیم‌های مختلف رطوبتی.

Table 5. Variance analysis (mean square) of wheat traits evaluated under different moisture regimes.

SOV	df	Stem length	Leaf area index	SPAD Value	of Storage Soluble carbohydrates	Remobilization of Soluble carbohydrates	Specific content of Soluble carbohydrates	Remobilization efficiency of Soluble carbohydrates	CAT activity	APX activity
Rep	2	422.7	102.2	13.1	245.1	85.7	1.88	1.31	0.000025	0.00372
Cultivars	2	266.6**	240.3^{ns}	5.3^{ns}	443.5^{ns}	2508.25**	2.08**	69.2*	0.00098**	0.0048^{ns}
Irrigation regimes	3	198.2**	55878**	99.3**	2725.1**	1650.4**	0.27^{ns}	451.3**	0.0022**	0.2061**
Cultivar × Water regimes	6	7.6^{ns}	3136.7**	3.2^{ns}	109.0^{ns}	23.2^{ns}	0.06^{ns}	5.8^{ns}	0.00048**	0.0058^{ns}
Error	22	32.3	234.2	6.2	229.0	116.6	0.14	13.9	0.00010	0.00512
CV%		7.7	4.9	5.0	3.8	3.0	7.1	4.1	13.1	12.7

ns، * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

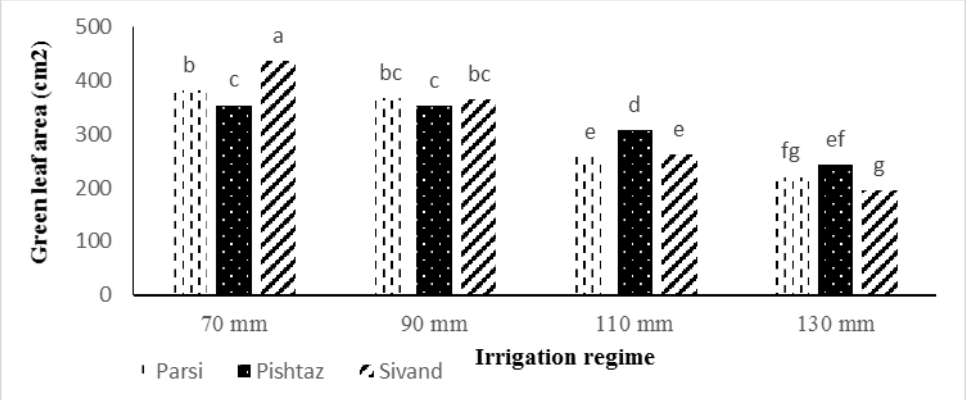
ns, * and **: non-significant, significant at 5% and 1% of probability levels, respectively.

انعطاف‌پذیری سطح برگ، به‌عنوان ساز و کاری مهم، جهت حفظ و کنترل مصرف آب در گیاهان زراعی محسوب می‌شود. در مراحل نمو رویشی، حتی تنش بسیار جزئی می‌تواند سرعت رشد برگ و در مراحل بعدی، شاخص سطح برگ را کاهش دهد (Hopkins & Hüner, 1995). کاهش سطح برگ تحت تنش‌خشکی، به دلیل کاهش میزان فتوسنتز، یکی از دلایل اصلی کاهش عملکرد در گیاهان زراعی است که این میزان بسته به گونه گیاهی و رقم متفاوت است (Racher *et al.*, 1995). با افزایش تنش کمبود آب، اسمولیت‌ها با صرف انرژی زیاد در گیاه تجمع می‌یابند و در نتیجه انرژی که می‌بایست برای رشد و توسعه برگ‌ها استفاده شود، صرف کاهش پتانسیل اسمزی می‌شود و در نتیجه سطح برگ کاهش می‌یابد (Dale & Daniels, 1995). گیاه در شرایط تنش خشکی از طریق کاهش سلول‌های خود می‌تواند با خشکی سازگار شود که در نتیجه آن، سطح برگ و وزن خشک گیاه کاهش می‌یابد (Dale & Daniels, 1995). اثر رقم و رژیم رطوبتی بر صفات ارتفاع ساقه و عدد اسپد نیز متفاوت بود (جدول ۵). در بین ارقام مورد بررسی، رقم پارسی با ۷۸/۷ سانتی‌متر، بیشترین ارتفاع ساقه را داشت که از این نظر، اختلاف معنی‌داری با دو رقم دیگر داشت (جدول ۶). در بین رژیم‌های رطوبتی نیز بیشترین میزان ارتفاع ساقه در سطح رطوبتی ۷۰

www.SID.ir

Archive of SID

میلی‌متر با میانگین ۷۸/۹ سانتی‌متر مشاهده شد که این میزان در تیمار ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی با ۱۴ درصد کاهش، به ۶۷/۱ سانتی‌متر رسید.



شکل ۱ - مقایسه میانگین صفت سطح سبز برگ ارقام گندم تحت رژیم‌های رطوبتی. ستون‌های دارای حرف‌های مشترک، ازنظر آماری در سطح پنج درصد و بر اساس آزمون دانکن، تفاوت معنی‌داری ندارند.

Figure 1. Mean comparison of the green leaf area (cm^2) under different moisture regimes. Columns with the same letters are not significantly different at 5% of probability level based Duncan test.

در مقابل، اعمال تنش رطوبتی منجر به افزایش عدد اسپد شد، به‌گونه‌ای که سطح رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر با میانگین ۵۴/۴، با سایر سطوح رطوبتی اختلاف معنی‌داری داشت (جدول ۶). افزایش عدد اسپد در تحقیقات مختلف گزارش‌شده است. در این راستا پژوهشگران گزارش کردند که تنش‌های محیطی، منجر به کاهش فتوسنتز و ماده سازی در گیاه شد که درنتیجه آن، ابعاد سلول کاهش می‌یابد و بنابراین موجب افزایش تراکم کلروپلاست در واحد سطح برگ می‌شود (Sayyahi *et al.*., 2015).

جدول ۶- مقایسه میانگین صفات مورد بررسی تحت تأثیر اثرات اصلی فاکتورهای آزمایشی

Table 6. Mean comparison of the evaluated traits under the main effects of the experimental factors

Main effect of wheat cultivar and irrigation	Stem length (cm)	of Storage Soluble carbohydrates (mg/stem)	Remobilization of Soluble carbohydrates (mg/stem)	Specific content of soluble carbohydrates (%)	Remobilization efficiency of soluble carbohydrates (%)	SPAD Value	APX activity (mg/min)
Parsi	78.7a	-	335.4b	4.97b	86.5b	-	-
Pishtaz	73.1b	-	362.06a	5.51ab	91.1a	-	-
Sivand	69.3b	-	357.41a	5.793a	90 a	-	-
70 mm	78.9a	419.2a	335.1c	-	80.1c	46.87b	0.42c
90 mm	75.5ab	397.8b	347b	-	87.2b	48.06b	0.48c
110 mm	72.6bc	384.1bc	359.8a	-	93.620a	49.21b	0.58b
130 mm	67.8c	381c	365.3a	-	95.86a	54.4a	0.76a

ستون‌های دارای حروف مشترک، از لحاظ آماری و بر اساس آزمون دانکن، در سطح پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

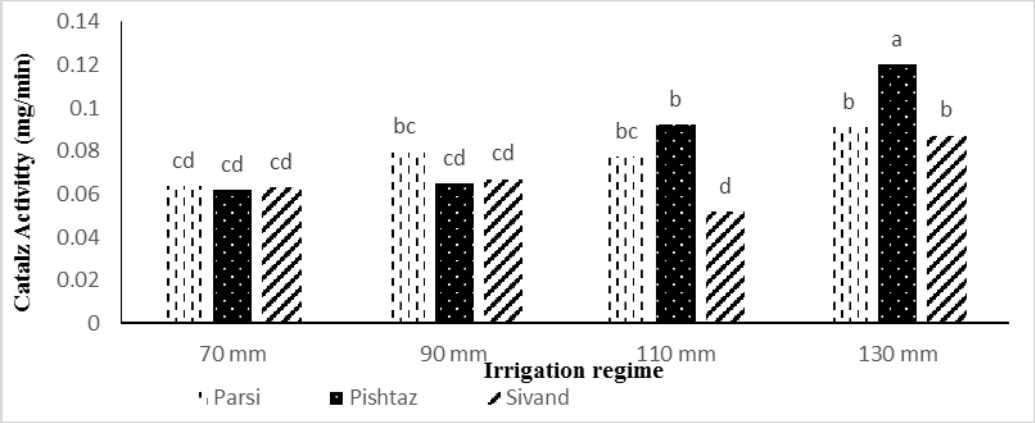
Columns with the same letters are not significantly different at 5% of probability level based on Duncan test.

فعالیت‌های آنزیمی

فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی نیز تحت تأثیر تیمارهای آزمایشی قرار گرفت. تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که فعالیت آنزیم کاتالاز، تحت تأثیر اثر متقابل رقم و سطوح رطوبتی در سطح احتمال یک درصد قرار گرفت (جدول ۵)، به‌گونه‌ای که بیشترین و کمترین میزان فعالیت این آنزیم، به ترتیب در ارقام پیشتاز در تیمار رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی با میانگین ۰/۱۲ سیوند در سطح رطوبتی ۱۱۰ میلی‌متر با میانگین ۰/۰۵۲ میلی‌گرم در دقیقه بود که از این نظر، با سطح رطوبتی ۷۰ میلی‌متر در هر سه رقم مورد بررسی اختلاف معنی‌داری نداشت (شکل ۲).

www.SID.ir

Archive of SID



شکل ۲- مقایسه میانگین فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام گندم در رژیم‌های رطوبتی. ستون‌های دارای حرف‌های مشترک، از لحاظ آماری و بر اساس آزمون دانکن، در سطح پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند

Figure 2. Mean comparison of the catalaze activity (mg/min) under different moisture regimes. Columns with the same letters are not significantly different at 5% of probability level based on Duncan test.

در مقابل، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز، تنها تحت تأثیر رژیم‌های رطوبتی قرار گرفت (جدول ۵). بیشترین میزان فعالیت این آنزیم با میانگین ۰/۷۶ میلی‌گرم در دقیقه، در رژیم رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی و کمترین میزان فعالیت آن، در رژیم رطوبتی ۷۰ میلی‌متر با میانگین ۰/۴۲ میلی‌گرم در دقیقه مشاهده شد؛ هرچند که این میزان با سطح رطوبتی ۹۰ میلی‌متر، اختلاف معنی‌داری نداشت (جدول ۶).

ذخیره‌سازی هیدرات‌های کربن محلول

تجزیه واریانس داده‌ها نشان دهنده از عدم وجود اثر متقابل معنی‌دار از نظر صفات ذخیره‌سازی و انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول بود (جدول ۵)، بنابراین اثرات اصلی فاکتورهای مورد بررسی قرار گرفتند. ذخیره‌سازی ساقه، تنها تحت تأثیر رژیم‌های رطوبتی در سطح احتمال یک درصد قرار گرفت (جدول ۶). بیشترین میزان هیدرات‌های کربن محلول ساقه با میانگین ۴۱۹/۲ میلی‌گرم در ساقه، در تیمار رطوبتی شاهد (۷۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی)مشاهده شد که این میزان در رژیم رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی، با نه درصد کاهش به ۳۸۱ میلی‌گرم در گرم رسید که از این نظر اختلاف معنی‌داری با سطح رطوبتی ۱۱۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی نداشت (جدول ۶). میزان تجمع ماده خشک در ساقه گندم، به‌شدت به شرایط محیطی رشد قبل از گرده‌افشانی وابسته است و متوسط محتوای ذخایر هیدرات‌های کربن در شرایط آب و هوایی متفاوت، به‌ویژه در ارتباط با در دسترس بودن آب و نیتروژن، بسیار متغیر است (Ruuska *et al.*, 2006, 2008). در شرایط بهینه رشد و با توجه به رژیم آبیاری و میزان عناصر ریزمغذی، میزان تثبیت کربن بالا است و بخشی از آسیمیلات‌ها نیز ذخیره می‌شود. سطح برگ، یک مؤلفه اصلی برای توان منبع است که در هر یک از دو مرحله رویشی و زایشی، به‌ترتیب می‌تواند تعیین کننده اندازه و فعالیت مخزن باشد. برگ‌ها به‌عنوان منابع اصلی تولید کننده مواد فتوسنتزی، نقش بسیار مهمی در میزان ذخیره‌سازی ساقه دارند. اثرگذاری‌های سوء تنش خشکی بر عملکرد در هر یک از مراحل رویشی و زایشی، می‌تواند از راه تأثیر بر این مؤلفه باشد (Papi *et al.*, 2016).

انتقال مجدد و کارایی انتقال هیدرات‌های کربن محلول

اثر متقابل معنی‌دار بین فاکتورهای مورد بررسی بر صفت انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول معنی‌دار نبود (جدول ۵)، اما در مقابل، اثرات اصلی رقم و رژیم رطوبتی بر این صفت در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. در میان ارقام مورد بررسی، رقم پیشتاز با میانگین ۳۶۲ میلی‌گرم در ساقه، بیشترین میزان هیدرات‌های کربن محلول ساقه را داشت که از این نظر با رقم سیوند اختلاف معنی‌داری نداشت (جدول ۶).

www.SID.ir

Archive of SID

انتقال مجدد بیشتر رقم پیشتاز نسبت به پارسی، با وجود عدم اختلاف معنی‌دار در میزان ذخیره‌سازی هیدرات‌های کربن محلول، بیانگر کارایی بالاتر رقم پیشتاز در انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول ذخیره‌ای است؛ نتایج مقایسه میانگین داده‌ها این نکته را تأیید کرد، به گونه‌ای که رقم پیشتاز با ۹۱/۱ درصد، بالاترین میزان کارایی انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول را داشت و از این نظر با رقم سیوند اختلاف معنی‌داری نداشت (جدول ۶).

رژیم‌های رطوبتی نیز از نظر انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری در سطح یک درصد داشتند (جدول ۵). نتایج مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که با افزایش فاصله آبیاری از ۷۰ میلی‌متر به ۱۳۰ میلی‌متر، میزان انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول افزایش معنی‌داری پیدا کرد، به‌گونه‌ای که بیشترین میزان انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول با میانگین ۳۶۵/۳ میلی‌گرم در گرم، در رژیم رطوبتی ۱۳۰ میلی‌مترمشاهده شد و از این نظر اختلاف معنی‌داری با سطح رطوبتی ۱۱۰ میلی‌متر نداشت و کمترین میزان آن نیز در تیمار شاهد (۷۰ میلی‌متر) با میانگین ۳۳۵ میلی‌گرم مشاهده شد. رژیم‌های رطوبتی، کارایی انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول را به‌صورت معنی‌داری افزایش دادند. در واقع رژیم‌های رطوبتی، علاوه بر افزایش انتقال مجدد، با تأثیر بر کارایی انتقال هیدرات‌های کربن محلول، میزان انتقال مجدد را در فواصل بالای آبیاری به‌طور معنی‌داری افزایش داد. نتایج مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین میزان کارایی انتقال هیدرات‌های کربن محلول با میانگین ۹۵/۸ درصد، در تیمار آبیاری ۱۳۰ میلی‌متر مشاهده شد؛ هرچند که از این نظر، اختلاف معنی‌داری با سطح رطوبتی ۱۱۰ میلی‌متر نداشت. تأثیرپذیری انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول از سطوح رطوبتی و افزایش میزان انتقال هیدرات‌های کربن ذخیره‌ای در ساقه تحت سطوح بالاتر فواصل آبیاری، نشان‌دهنده تحریک این فرآیند سازگاری بود که بسته به رقم، واکنش متفاوتی را نشان داد. علت افزایش انتقال مجدد در تیمار رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر را می‌توان به کاهش سرعت فتوسنتز گیاه و کاهش مواد پرورده صادر شده از اندام‌های فتوسنتز کننده به دانه‌های در حال رشد نسبت داد که ارقام از این نظر، تفاوت‌های معنی‌داری را نشان می‌دهند (Papi *et al*., 2016). در این راستا، Yang *et al* (2002) گزارش دادند که با توجه به کاهش فتوسنتز در اثر تنش خشکی و نیاز ثابت مخزن‌ها، احتمالاً تنش خشکی در مرحله پر شدن دانه‌ها از طریق تأثیر روی فعالیت برخی آنزیم‌های کلیدی مسیر ساخت ساکاروز (مثل ساکاروز فسفات سینتاز و فروکتان اگزوهیدرولاز) و افزایش انتقال مجدد در ارقام مختلف و بسته به توان ژنتیکی رقم، می‌تواند ظرفیت صادرات ترکیبات ذخیره‌ای را افزایش دهد. در شرایط بدون تنش، هیدرات‌های کربن محلول، به میزان ۱۰-۲۰ درصد در عملکرد نهایی دانه مشارکت می‌کنند، اما تحت شرایطی (مانند بیماری، دمای بالا، تنش آخر فصل) که سبب کاهش فتوسنتز می‌شوند، انتقال مجدد ذخایر ساقه می‌تواند ۵۰ درصد و یا بیشتر از عملکرد نهایی دانه را تشکیل دهد (Ehdaie *et al*., 2008؛ Scofield *et al*., 2009).

محتوای ویژه هیدرات‌های کربن محلول

یکی از عوامل مهم در تعیین توان ذخیره‌سازی هیدرات‌های کربن محلول در میانگره‌های ساقه، طول آن‌ها است (Ehdaie *et al*., 2006). بالا بودن این متغیر نشان می‌دهد که در یک واحد طولی از میانگره، ذخیره‌سازی بالایی صورت گرفته است. تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که این صفت، تنها تحت تأثیر فاکتور رقم قرار گرفت و از این نظر بین ارقام مورد بررسی، اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد مشاهده شد. بر این اساس، رقم سیوند با میانگین ۵/۵۱ بیشترین میزان محتوای ویژه هیدرات‌های کربن را داشت؛ هرچند که از این نظر با رقم پیشتاز اختلاف معنی‌داری نداشت. رقم پارسی نیز با ۴/۹۷، کمترین میزان محتوای ویژه هیدرات‌های کربن محلول را به خود اختصاص داد (جدول ۶).

نتیجه‌گیری کلی

به‌طورکلی نتایج این پژوهش، حاکی از تأثیر منفی افزایش فاصله آبیاری بر شاخص‌ها و صفات رشدی، فیزیولوژیک و بیوشمیایی گندم بود که منجر به کاهش

www.SID.ir

Archive of SID

معنی‌دار ارتفاع ساقه، سطح برگ، عدد اسپد و میزان ذخیره‌سازی هیدرات‌های کربن محلول ساقه شد. با این وجود، توان سازگاری ارقام مختلف با تنش‌های محیطی را از راه استفاده از ساز و کارهای سازگاری مانند افزایش انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول، کارایی انتقال‌مجدد و همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی به عنوان مسیرهای مقاومتی و جبرانی در برابر تنش‌های محیطی نظیر تنش خشکی در تخفیف اثرات منفی تنش خشکی افزایش داد. بر اساس این یافته‌ها و در بین ارقام مورد بررسی، رقم پیشتاز به دلیل داشتن سازوکارهای جبرانی مطلوبی نظیر کارایی بالا در انتقال کربوهیدرات محلول و فعالیت آنزیمی کاتالاز به‌ویژه در شرایط تنش خشکی، به‌عنوان رقمی متحمل به‌شمار می‌رود و به این جهت، برای مناطق درگیر با تنش محدودیت رطوبت، به ویژه در انتهای فصل رشد می‌تواند رقمی مناسب باشد.

REFERENCES

1. 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 Regulation*, 35(1), 81-91.
2. Ahmadi, A., Joudi, M. & Janmohammadi, M. (2009). Late defoliation and wheat yield: little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research*, 113(1), 90-93.
3. Beltrano, J. & Ronco, M. G. (2008). Improved tolerance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to drought stress and rewatering by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus claroideum*: Effect on growth and cell membrane stability. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(1), 29-37.
4. Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G. & Shpiler, L. (1994). Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Functional Plant Biology*, 21(6), 771-781.
5. Chance, B. and Maehly, A. C. (1995). Assay of catalase and peroxidase. In: Colowick, S. P. and N. D. Kaplan (eds). *Methods in enzymology*. Academic Press. New York. P: 764-791.
6. Dale, R. F. & Daniels, J. A. (1995). A weather-soil variable for estimating soil moisture stress and corn yield probabilities. *Agronomy Journal*, 87(6), 1115-1121.
7. Ehdaie, B. & J. G. Waines. (1996). Genetic variation for contribution of preanthesis assimlates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetics and Breeding*, 50, 47-56.
8. 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(1), 34-43.
9. Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. & Waines, J. G. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. *Crop Science*, 46(5), 2093-2103.
10. Hopkins, W.G. and Hüner, N.P. (1995). *Introduction to plant physiology* (Vol. 355). New York: Wiley.
11. Janmohammadi, M., Ahmadi, A. & Pustini, K. (2010). Effect of leaf area reduction and nitrogen application on stomatal characteristics of flag leaf and grain yield of wheat under deficit irrigation. *Electronic Journal of Crop Production*, *3*(4), 177-194. (In Persian).
12. Kilic, H. & Yagbasanlar, T. (2010). The effect of drought stress on grain yield, yield components and some quality traits of durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. durum) cultivars. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 38(1), 164.
13. Mac Adam, J. W., Nelson, C. J. and Sharp, R. E. (1992). Peroxidase activity in the leaf elongation zone of tallfescue. *Plant Physiology*, 99,872-878.
14. Papi, M. Ahmadi, A. & Rafei, H. (2016). Response of three wheat cultivars to different moisture regimes during vegetative and reproductive stages under field conditions. *Journal of Field Crop Science*, 47 (3), 377-391p. (In Persian).
15. Racher, R., Shewry, P. & Scofielf, G. (1995). Manipulation of leaf area and its effect on grain yield in droughted wheat. *Australian Journal of Agronomy Research*, 34, 23-31.
16. Rashid, A, Saleem, Q. Nazir, A. and Kazım, H. S. (2003). Yield potential and stability of nine wheat varieties under water stress conditions. *International Journal of Agriculture and Biology*, 5(1), 7-9.
17. Ruuska, S. A., Lewis, D. C., Kennedy, G., Furbank, R. T., Jenkins, C. L. & Tabe, L. M. (2008). Large scale transcriptome analysis of the effects of nitrogen nutrition on accumulation of stem carbohydrate reserves in reproductive stage wheat. *Plant Molecular Biology*, 66(1-2), 15-32.
18. Ruuska, S. A., Rebetzke, G. J., van Herwaarden, A. F., Richards, R. A., Fettell, N. A., Tabe, L. & Jenkins, C. L. (2006). Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biology*, 33(9), 799-809.
19. Salehi, F., Ahmadi, A., Basiri, R. & Rafei. H. (2018). Responses of wheat grain weight and remobilization of soluble carbohydrates to reduced source size under limited moisture condition. *Iranian Journal of Field Crop Science*. 49(2), 11-21. (In Persian).

www.SID.ir

Archive of SID

20. Sayyahi, N., Meskarbashi, M., Hasibi, P. and shomili, M. (2015). Effect of dust on chlorophyll fluorescence and photosynthetic properties of sugar cane (*Saccharum officinarum* L.). *Journal of Plant Production Research*. 3 (1), 277-293. (In Persian).
21. Scofield, G. N., Ruuska, S. A., Aoki, N., Lewis, D. C., Tabe, L. M. & Jenkins, C. L. (2009). Starch storage in the stems of wheat plants: localization and temporal changes. *Annals of Botany*, 103(6), 859-868.
22. Siddique, M. R. B., Hamid, A. I. M. S. & Islam, M. S. (2000). Drought stress effects on water relations of wheat. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, **41**(1), 35-39.
23. Tutar, O., Marín-Guirao, L., Ruiz, J. M. & Procaccini, G. (2017). Antioxidant response to heat stress in seagrasses. A gene expression study. *Marine Environmental Research*, 132, 94-102.
24. Yang, J., Peng, S., Zhang, Z., Wang, Z., Visperas, R. M. & Zhu, Q. (2002). Grain and dry matter yields and partitioning of assimilates in japonica/indica hybrid rice. *Crop Science*, 42(3), 766-772.
25. Zhang, Y. P., Zhang, Y. H., Xue, Q. W. & Wang, Z. M. (2013). Remobilization of water soluble carbohydrates in non-leaf organs and contribution to grain yield in winter wheat under reduced irrigation. *Intl. Journal of Plant Production*, 7(1), 97-116.

www.SID.ir