Archive of SID

تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد دوازدهم، شماره چهارم، زمستان ۱۳۹۸
۱۱۲۹-۱۱۳۹
http://dx.doi.org/10.22077/escs.2019.1696.1380

مقاله پژوهشی

ارزیابی سرعت پر شدن دانه و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه در ارقام جو تحت تنش خشکی انتهای فصل

منا پورعیسی[1*]، مجید نبی‌پور[2]، موسی مسکرباشی[3]
۱. استادیار گروه کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران
۲. استاد گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه شهید چمران اهواز
۳. دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه شهید چمران اهواز

تاریخ دریافت: ۹۷/۰۴/۰۶؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۱۰/۲۴

چکیده

به‌منظور بررسی سرعت پر شدن دانه و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه تحت تنش خشکی انتهای فصل آزمایش گلدانی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در سال زراعی ۱۳۹۱-۱۳۹۰ اجرا گردید. چهار رقم جو (نیمروز، جنوب، نصرت و ترکمن) تحت دو سطح رطوبتی شامل حفظ رطوبت در حد ظرفیت زراعی و تنش خشکی از روز دهم پس از گرده‌افشانی کشت شدند. نتایج نشان داد که ارقام جو ازنظر غلظت کربوهیدرات محلول در زمان گرده‌افشانی، بیشینه غلظت کربوهیدرات محلول، سهم کربوهیدرات محلول پیش از گرده‌افشانی، شیب افزایش غلظت کربوهیدرات محلول، میزان انتقال و کارایی انتقال تفاوت معنی‌داری داشتند. رقم جنوب بیشترین غلظت را در زمان گرده‌افشانی و همچنین بیشترین سهم کربوهیدرات پیش از گرده‌افشانی را نشان داد؛ اما رقم ترکمن با داشتن بیشترین شیب افزایش غلظت در دوره ۱۰ روزه پس از گرده‌افشانی، توانست غلظتی معادل جنوب و نیمروز را در زمان بیشینه غلظت نشان دهد. عکس‌العمل ارقام ازلحاظ میزان کربوهیدرات انتقالی و کارایی انتقال نسبت به تنش خشکی متفاوت بود. تنش خشکی سرعت کاهش کلروفیل را ۶۶ درصد افزایش داد. خشکی سرعت پر شدن دانه، وزن دانه و درنهایت عملکرد سنبله اصلی را به ترتیب به میزان ۳۵، ۱۵ و ۱۷ درصد کاهش داد.

واژه‌های کلیدی: **خشکی، کارایی انتقال، کلروفیل، میانگره پنالتیمت.**

مقدمه

پر شدن دانه در جو وابسته به دو منبع کربن است. مواد پرورده حاصل از فتوسنتز جاری که مستقیماً به دانه منتقل می‌شوند و مواد پرورده‌ای که در مخازن ذخیره‌ای در بافت‌های رویشی قبل یا بعد از گرده‌افشانی ذخیره و مجدداً به سمت دانه‌ها توزیع می‌شوند. تحت تنش‌های محیطی مانند خشکی، گرما و شوری پر شدن وابستگی دانه به مخازن ذخیره‌ای ساقه بیشتر می‌شود. در مناطقی با آب‌وهوای مدیترانه‌ای، دوره پر شدن دانه در جو با انواع تنش‌های زیستی و غیر زیستی مانند افزایش دما، خشکی و بیماری‌های برگی مواجه می‌شود. فتوسنتز جاری به‌عنوان منبع کربن برای پر شدن دانه به سطوح سبز جذب‌کننده نور در زمان پس از گرده‌افشانی وابسته است. این منبع به‌طور طبیعی به دلیل پیری و اثرهای تنش‌های مختلف کاهش می‌یابد. هم‌زمان تقاضا برای دانه‌های در حال رشد علاوه بر تقاضا برای حفظ و تنفس زیست‌توده گیاهی زنده افزایش می‌یابد؛ بنابراین ذخایر ساقه یکی از منابع مهم کربن برای پر شدن دانه است. حتی تحت شرایط رشدی مناسب، مواد پرورده جاری ممکن است برای پر شدن طبیعی دانه محدودکننده باشند (Blum, 1998). ذخایر ساقه عمدتاً به شکل کربوهیدرات‌های محلول هستند (Kuhbauch et al., 1989; Schnyder, 1993; Przulj and

* نگارنده پاسخگو: منا پورعیسی. پست الکترونیک: m_pureisa@pnu.ac.ir

www.SID.ir

Archive of SID

(Momcilovic, 2001) جزء غالب کربوهیدرات‌های محلول در ساقه گندم و جو فروکتان و جزء بعدی ساکارز است (Xue et al., 2008; Gebbing, 2003; Ruuska et al., 2006; Bonnett and Incoll, 1993b). در زمان بیشینه محتوای کربوهیدرات‌های محلول، فروکتان ۸۵ درصد کربوهیدرات‌های محلول را در میانگره‌های ساقه گندم به خود اختصاص می‌دهد (Zhang et al., 2009). غلظت بالایی از فروکتان در واکوئل سلول‌های پارانشیمی میانگره‌های ساقه که عناصر آوندی را احاطه می‌کنند، ذخیره می‌شود (Sadras and Denison, 2009). میزان ذخایر کربوهیدرات‌های محلول در اوایل دوره پر شدن دانه تحت شرایط رطوبتی مناسب به حداکثر می‌رسد و در طول مراحل بعدی رشد دانه به دلیل تأمین بخشی از کربوهیدرات موردنیاز برای رشد دانه کاهش می‌یابند.

تجمع مواد ذخیره‌ای در میانگره‌های مختلف نزدیک به پایان رشد طولی آغاز می‌شود یعنی زمانی که میانگره‌های بالایی به‌سرعت در حال طویل شدن هستند. در شرایط بدون تنش (اقلیم معتدل، شرایط آبی مناسب، بدون آفات) تجمع کربوهیدرات‌های محلول در ساقه تا ۱۰ تا ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی ادامه می‌یابد و در آن مرحله میزان بیشینه کربوهیدرات محلول حدود دو تا چهار برابر زمان گرده‌افشانی است (Kuhbauch et al., 1989; Bonnett and Incoll, 1993a,b). در بیشتر موارد مقدار انتقال مجدد پس از گرده‌افشانی از میانگره‌های مختلف بیشتر از انتقال مجدد قبل از گرده‌افشانی است (Bonnett and Incoll, 1993a). دانیل و همکاران (Daniels et al. 1982) نشان دادند که محرک‌های بیوشیمیایی برای انتقال مواد ذخیره‌ای می‌تواند در اثر پیری برگ‌ها ایجاد شود اما بونت و اینکول (Bonnett and Incoll, 1993b) بیان کردند که به نظر نمی‌رسد پیام انتقال ترکیبی باشد که از پیر شدن برگ‌ها حاصل شده باشد، بلکه به علت کاهش صادرات ساکارز از برگ است. همچنین این فرضیه را که هیدرولیز و انتقال مجدد کربوهیدرات محلول توسط تغییرات عرضه و تقاضا مواد پرورده کنترل می‌شود تا توالی نموی را تأیید کردند. پر شدن دانه آخرین مرحله رشدی در غلات است که در آن تخمدان بارور به گندمه نمو می‌یابد (Yang and Zhang, 2005).

وزن نهایی دانه یکی از اجزای اصلی تعیین‌کننده عملکرد است که به‌وسیله دو عامل سرعت پر شدن دانه و طول دوره پر شدن دانه تعیین می‌شود (Yang and Blum, 1998; Zhang, 2005)؛ این دو جزء تحت تأثیر عوامل محیطی و ژنتیکی قرار می‌گیرند و ازنظر فیزیولوژیکی کاملاً مستقل از یکدیگر هستند. سرعت پر شدن دانه بیانگر سرعت واکنش‌های بیوشیمیایی دخیل در سنتز نشاسته و پروتئین است، درحالی‌که طول این دوره انعکاسی از فرآیندهای نموی دانه است. ظرفیت تجمع ماده خشک به‌وسیله دانه در طی مرحله توسعه دانه یعنی از گلدهی تا ۲۰-۱۵ روز پس‌ازآن تعیین می‌شود (Papakosta and Gagianas, 1991). پر شدن دانه نیز ۱۰ تا ۱۵ روز پس از گرده‌افشانی شروع می‌شود و ۲۰ تا ۳۰ روز دوام دارد که به نظر می‌رسد بین دوره توسعه و دوره پر شدن دانه مقداری همپوشانی وجود داشته باشد. تنش خشکی در اوایل توسعه دانه از طریق کاهش تعداد سلول‌های آندوسپرمی و آمیلوپلاستهای تشکیل‌شده موجب محدود شدن مخزن دانه می‌شود (Saini and Westgate, 2000). اعتصامی و همکاران (Etesami et al., 2010) بامطالعه ۱۰ ژنوتیپ جو نشان دادند که بین ژنوتیپ‌ها تفاوت معنی‌داری ازنظر طول دوره و سرعت پر شدن دانه وجود دارد. پاک‌نژاد و همکاران (Paknejad et al., 2007) بامطالعه سه رقم گندم تحت نه رژیم آبیاری متفاوت نشان دادند که تنش خشکی موجب کاهش طول دوره پر شدن دانه و افزایش سرعت رشد دانه گندم گردید. همچنین عملکرد دانه با دوره پر شدن دانه و حداکثر وزن دانه همبستگی مثبت و با سرعت رشد دانه همبستگی منفی دارد. هانت و همکاران (Hunt et al., 1990) بیان کردند که روش مناسب برای افزایش عملکرد دانه گندم در محیط‌های با تنش انتهای فصل ترکیب کردن دوره کوتاه پر شدن دانه ژنتیکی همراه با رشد دانه سریع و تاریخ گرده‌افشانی دیر است. این روش، ایجاد مخزن بزرگ‌تر یعنی تعداد گلچه بیشتر با اندازه بزرگ‌تر همچنین تکمیل پر شدن مخزن ایجادشده را مقدور می‌سازد. اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2008) بامطالعه طول دوره و سرعت پر شدن دانه در ۱۱ ژنوتیپ گندم نشان دادند که تحت تنش خشکی، عملکرد دانه سنبله اصلی به میزان ۴۳ درصد کاهش یافت که عمدتاً به دلیل کاهش ۲۶ درصدی وزن دانه و ۱۱ درصدی تعداد دانه بود. همچنین کاهش وزن دانه نتیجه کاهش ۲۹ درصدی سرعت پر شدن دانه و ۵۰ درصدی دوره پر شدن دانه بود.

این آزمایش با هدف بررسی تغییرات وزن دانه و غلظت کربوهیدرات محلول ساقه چهار رقم جو تحت تنش خشکی

www.SID.ir

Archive of SID

انتهای فصل و بررسی نقش ذخایر ساقه و فتوسنتز جاری در ثبات وزن دانه تحت تنش خشکی صورت گرفت.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز در سال زراعی ۱۳۹۱-۱۳۹۰ به اجرا درآمد. آزمایش گلدانی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی در سه تکرار در فضای آزاد اجرا شد. تیمارهای آزمایش شامل چهار رقم جو (نیمروز، جنوب، نصرت و ترکمن) در دو سطح رطوبتی (شاهد و تنش خشکی از روز دهم پس از گرده‌افشانی) بود. برای اجرای آزمایش از گلدان‌های پلاستیکی به مساحت ۰/۲۲ مترمربع استفاده شد. برای پر کردن گلدان‌ها از خاک سطح مزرعه استفاده شد. با توجه به نتایج آزمون خاک کود اوره به میزان ۲/۲ گرم در زمان کاشت و ۱/۱ گرم به‌صورت سرک در مرحله انتهای پنجه دهی در هر گلدان که معادل ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار (۱۰۰ کیلوگرم در زمان کاشت و ۵۰ کیلوگرم به‌صورت سرک) بود بکار برده شد. همچنین کودهای سولفات پتاس و سوپرفسفات تریپل به ترتیب به میزان ۴/۴ و ۲/۲ گرم در هر گلدان در زمان کاشت بکار رفت. هر سه این کودها با خاک سطحی گلدان‌ها مخلوط شد و بلافاصله کاشت و آبیاری صورت گرفت. در هر گلدان دو خط کاشت به فاصله ۲۳ سانتی‌متر وجود داشت. بذور در عمق سه سانتی‌متر کاشته شدند و پس از سبز شدن به‌منظور رسیدن به تراکم ۵۴ بوته در هر گلدان که معادل ۲۲۵ بوته در مترمربع بود، عملیات تنک صورت گرفت. برای مبارزه با شته سم‌پاشی با پریمور و کونفیدور به میزان دو در هزار در دو نوبت صورت گرفت. گلدان‌های مربوط به تیمار تنش خشکی تا زمان شروع تیمار مشابه گلدان‌های شاهد آبیاری شدند. با شروع تیمار تنش هر روز از خاک گلدان‌ها نمونه‌برداری صورت گرفت. نمونه‌ها در ظروف رویی قرار داده شد و به آزمایشگاه منتقل و وزن تر آن‌ها اندازه‌گیری شد. سپس به مدت ۲۴ ساعت در آون در درجه حرارت ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد و پس‌ازآن وزن خشک اندازه‌گیری شد و به‌این‌ترتیب درصد رطوبت وزنی نمونه‌ها اندازه‌گیری شد. با رسیدن درصد رطوبت خاک گلدان‌ها به پنج درصد که بر طبق منحنی رطوبتی خاک معادل فشاری حدود ۱/۷- مگاپاسکال بود، آبیاری در تیمارهای تنش صورت گرفت. تنش خشکی از ۱۰ روز پس از گرده‌افشانی شروع و تا مرحله رسیدگی فیزیولوژیک ادامه یافت. در هر گلدان گیاهانی گیاهان هم‌سن با روبان علامت زده شدند. سپس از زمان گرده‌افشانی تا مرحله رسیدگی فیزیولوژیک نمونه‌برداری هر پنج روز یک‌بار صورت گرفت. در هر نمونه‌برداری، پس از بریدن ساقه اصلی از سه بوته، سنبله‌ها جدا و در پاکت قرار داده شد. سپس میانگره پنالتیمیت جدا و پس از حذف غلاف برگ در درون فویل آلومینیومی وارد نیتروژن مایع گردید (تمام این مراحل در محل آزمایش انجام شد). نمونه‌ها در فریزر ۷۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شد. سپس سنبله‌ها در آون ۷۲ درجه به مدت ۴۸ ساعت قرار داده شد و پس‌ازآن وزن سنبله و نه دانه وسط سنبله توسط ترازوی دقیق اندازه‌گیری شد. منحنی رشد دانه بر اساس وزن تک‌دانه در نمونه‌برداری‌های با فواصل پنج‌روزه ترسیم شد. برای اندازه‌گیری سرعت پر شدن دانه در دوره پنج‌روزه پس از اعمال تنش، تفاوت وزن دانه‌ها در این دوره به طول دوره (پنج روز) تقسیم شد.

در هر گلدان پنج بوته هم سن به‌منظور بررسی روند تغییرات عدد کلروفیل متر با روبان علامت زده شد. در هر بار نمونه‌گیری نسبت کلروفیل برگ پرچم به‌وسیله کلروفیل سنج SPAD-502 (مینولتا- ژاپن) اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری در سه نقطه ابتدا، وسط و انتهای برگ پرچم صورت گرفت و میانگین این سه عدد یادداشت شد. پس از ترسیم روند تغییرات نسبت کلروفیل، سرعت افت کلروفیل در دوره پنج‌روزه پس از اعمال تنش به روش تاهیر و ناکاتا (Tahir and Nakata, 2005) با استفاده از فرمول (۱) برای ارقام مختلف و در شرایط رطوبتی مختلف اندازه‌گیری شد.

سرعت افت کلروفیل =
(نسبت کلروفیل روز ۱۰ پس از گرده‌افشانی - نسبت کلروفیل روز ۱۵ پس از گرده‌افشانی) / ۵ [۱]

پس از رسیدن رطوبت دانه به حد ۱۴ درصد برداشت نهایی صورت گرفت. از هر گلدان بیست بوته کف‌بر شد. پس از شمارش تعداد پنجه در هر بوته، ساقه‌های اصلی در یک پاکت و پنجه‌ها در پاکت دوم قرار داده شد. نمونه‌ها به آزمایشگاه منتقل و به مدت دو روز در آون در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد. سپس عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه مربوط به سنبله‌های اصلی اندازه‌گیری شد.

استخراج قندهای محلول مطابق با روش سونوالد (Sonnewald, 1992) و با کمی تغییرات صورت گرفت.

www.SID.ir

Archive of SID

۱۸۰۰ میکرولیتر اتانول ۸۰ درصد به میکروتیوب دو میلی‌لیتری حاوی ۱۵۰ میلی‌گرم نمونه تر گیاهی ساقه (پنالتیمیت) که قبلاً به‌وسیله هاون و نیتروژن مایع پودر شده بودند، اضافه شد. پس از ورتکس، نمونه‌ها به مدت ۶۰ دقیقه در ۸۰ درجه سانتی‌گراد جهت استخراج کامل قندهای محلول نگهداری شدند و جهت خنک کردن به مدت ۱۵ دقیقه در دمای اتاق نگهداری شدند. نمونه‌های خنک شده به مدت پنج دقیقه در دمای چهار درجه سانتی‌گراد و در ۱۴۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شدند. رو شناور ظروف پلاستیکی به ظروف جدید منتقل‌شده و این ظروف جهت تبخیر کامل الکل به مدت یک شبانه‌روز در دمای ۵۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند. سپس قندهای باقی‌مانده در ظروف پلاستیکی در دو میلی‌لیتر آب دو بار تقطیرشده حل‌شده و پس از ورتکس در دمای ۲۰- سانتی‌گراد تا زمان اندازه‌گیری قندهای محلول نگهداری شدند. اندازه‌گیری غلظت قندهای محلول به روش دوبویس و همکاران (Dubois et al., 1956) صورت گرفت. دو میلی‌لیتر نمونه استخراجی را به یک فالکون ۱۵ میلی‌لیتری منتقل شد. در زیر هود مقدار یک میلی‌لیتر فنل پنج درصد اضافه شد. سپس فالکون را به‌شدت تکان داده تا کف کند. زیر هود و به‌وسیله سمپلر پنج میلی‌لیتر اسیدسولفوریک ۹۸٪ به تیوب‌ها اضافه شد. پس از ۴۵ دقیقه و با تثبیت رنگ قهوه‌ای مایل به زرد، میزان جذب نور با دستگاه اسپکتروفتومتر در طول‌موج ۴۸۵ نانومتر خوانده شد. شاهد در این اندازه‌گیری حاوی دو میلی‌لیتر آب مقطر، یک میلی‌لیتر فنل پنج درصد و پنج میلی‌لیتر اسیدسولفوریک ۹۸ درصد بود که با روش ذکرشده اضافه گردیدند. اعداد حاصل از دستگاه را بر منحنی استاندارد منتقل و غلظت قند معادل آن‌ها به ppm به دست آورده شد و پس‌ازآنجام محاسبات مربوطه غلظت قندهای محلول بر اساس میلی‌گرم بر گرم وزن تر گزارش شد. برای تهیه استانداردها از گلوکز در غلظت‌های ۱۰، ۲۰، ...، ۹۰، ۱۰۰، ۱۵۰ppm استفاده شد. مقدار دو میلی‌لیتر از هر یک از استانداردها درون تیوب‌های ۱۵ میلی‌لیتری ریخته شد و سایر مراحل کار همانند نمونه‌های اصلی انجام شد و منحنی استاندارد ترسیم شد.

نتایج و بحث

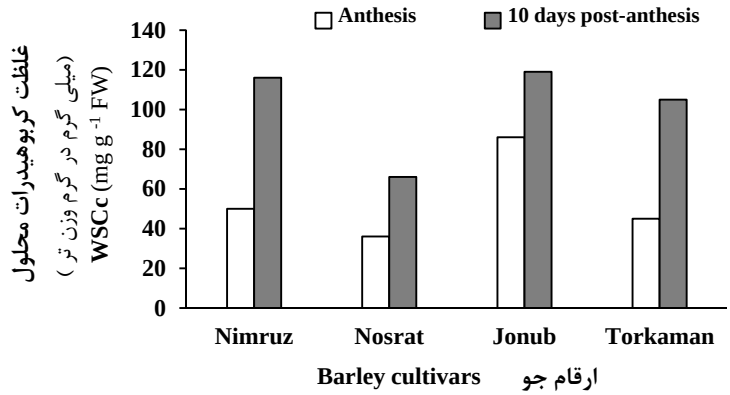
کربوهیدرات محلول میانگره پنالتیمیت

تفاوت معنی‌داری در غلظت کربوهیدرات محلول میانگره پنالتیمیت در زمان گرده‌افشانی بین چهار رقم مشاهده شد ($P<0.05$). رقم جنوب بیشترین غلظت را نشان داد و پس‌ازآن رقم نیمروز قرار گرفت. کمترین غلظت را در این زمان رقم نصرت داشت؛ اما بیشینه غلظت کربوهیدرات محلول ارقام نیمروز، جنوب و ترکمن تفاوت معنی‌داری نداشت و نصرت با اختلاف معنی‌داری در رتبه دوم قرار گرفت (شکل ۱).

ارقام ترکمن و نیمروز باوجود غلظت کمتر کربوهیدرات در زمان گرده‌افشانی (به ترتیب ۴۵ و ۵۰ میلی‌گرم در گرم وزن تر) نسبت به رقم جنوب (۸۶ میلی‌گرم در گرم وزن تر)، اما با داشتن شیب بیشتر افزایش غلظت کربوهیدرات از زمان گرده‌افشانی تا رسیدن به بیشینه غلظت کربوهیدرات (جدول ۱)، توانستند بیشینه غلظتی برابر با رقم جنوب (۱۱۹ میلی‌گرم در گرم وزن تر) نشان دهند. سهم کربوهیدرات محلول ذخیره‌ای پیش از گرده‌افشانی نیز بین ارقام متفاوت بود. درحالی‌که در رقم جنوب ۷۴ درصد کربوهیدرات در زمان بیشینه غلظت آن مربوط به دوره پیش از گرده‌افشانی بود اما در رقم ترکمن این میزان به ۴۴ درصد رسید (جدول ۱). روند کاهش غلظت کربوهیدرات محلول پس از رسیدن به حداکثر میزان از روز دهم پس از گرده‌افشانی در تیمار شاهد و تنش در تمام ارقام آغاز شد. در طول دوره انتقال، رقم جنوب توانست با انتقال ۱۱۷ میلی‌گرم در گرم کربوهیدرات محلول بیشترین میزان انتقال داشته باشد. پس‌ازآن رقم نیمروز قرار گرفت. میزان انتقال در این دو رقم تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت. رقم نصرت کمترین میزان انتقال همراه با کمترین راندمان انتقال را در هر دو شرایط محیطی نسبت به سایر ارقام نشان داد اما در مورد این صفات بیشتر از سایر ارقام تحت تأثیر خشکی قرار گرفت و افزایش بیشتری نشان داد (به ترتیب افزایش ۴۷ درصدی و ۴۴ درصدی در کربوهیدرات انتقالی و راندمان انتقال نشان داد) (جدول ۲).

www.SID.ir

Archive of SID



شکل ۱. غلظت کربوهیدرات میانگره پنالتیمت زمان گرده‌افشانی ($LSD_{0.05}$= ۱۰/۰۸) و ۱۰ روز بعدازآن ($LSD_{0.05}$=۲۰/۳۴) چهار رقم جو

Fig. 1. Penultimate internode WSC concentration (WSCc) in four barley cultivars at anthesis and 10 days post-anthesis. Values shown are means for three replicates. l.s.d.$_{0.05}$ =10.08 and 20.34 for anthesis and 10 day after anthesis

جدول ۱. کربوهیدرات تجمعی، شیب تجمع کربوهیدرات و نسبت کربوهیدرات پیش از گرده‌افشانی به‌کل میزان کربوهیدرات در میانگره پنالتیمت در چهار رقم جو در شرایط شاهد و تنش خشکی

Table 1. Accumulated WSC (AWSC), WSC accumulation rate (WSCAR) and pre-anthesis WSC/total WSC in penultimate internode of four barley cultivars under well-watered and water-stressed conditions

Genotype	رقم	کربوهیدرات تجمعی پنالتیمت AWSC (mg)	شیب تجمع کربوهیدرات محلول WSCAR (mg day^{-1})	نسبت کربوهیدرات پیش از گرده‌افشانی به‌کل (درصد) Pre-anthesis WSC/total WSC (%)
Nimruz	**نیمروز**	66 ^{a}	7 ^{a}	46 ^{b}
Nosrat	**نصرت**	30 ^{b}	3 ^{b}	54 ^{b}
Jonub	**جنوب**	33 ^{b}	3 ^{b}	74 ^{a}
Torkaman	**ترکمن**	60 ^{a}	6 ^{a}	44 ^{b}

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری ندارند

Means in each column, followed by similar letters are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

جدول ۲. میزان و راندمان انتقال کربوهیدرات محلول در چهار رقم جو در شرایط شاهد و تنش خشکی

Table 2. Mobilized WSC (MWSC) and remobilization efficiency (RE) of penultimate internode in four barley cultivars under well-watered (WW) and water-stressed (WS) conditions

Genotype	رقم	کربوهیدرات محلول انتقالی MWSC (mg g^{-1})	راندمان انتقال (٪) Re (%) آبیاری کامل WW	تنش خشکی WS
Nimruz	**نیمروز**	109 ^{a}	91 ^{b}	97 ^{a}
Nosrat	**نصرت**	54 ^{b}	67 ^{b}	97 ^{a}
Jonub	**جنوب**	117 ^{a}	98 ^{a}	98 ^{a}
Torkaman	**ترکمن**	99 ^{a}	95 ^{ab}	93 ^{a}

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری ندارند

Means in each column, followed by similar letters are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

تجمع کربوهیدرات محلول ذخیره‌ای در میانگره‌های مختلف نزدیک به پایان رشد طولی آغاز می‌شود یعنی زمانی که میانگره‌های بالایی به‌سرعت در حال طویل شدن هستند (Bonnett, and Incoll, 1993a, b). غلظت کربوهیدرات ذخیره‌ای در پنالتیمت در زمان گرده‌افشانی درواقع به توانایی گیاه در ذخیره کردن کربوهیدرات پیش از گرده‌افشانی

www.SID.ir

Archive of SID

برمی‌گردد. رابطه معنی‌داری بین طول دوره رویشی (کاشت تا ظهور سنبله) و غلظت کربوهیدرات محلول مشاهده نشد. ترتیب ارقام ازنظر طول دوره رویشی به‌صورت نصرت، ترکمن، جنوب و نیمروز بود. رقم نصرت باوجود داشتن طولانی‌ترین طول دوره رویشی کمترین غلظت کربوهیدرات محلول را نیز داشت (جدول ۱). در مطالعه اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2006) نیز رابطه معنی‌داری بین طول دوره رویشی و غلظت کربوهیدرات محلول بین ژنوتیپ‌های گندم مشاهده نشد. میزان ذخیره کربوهیدرات محلول در میانگره‌های ساقه اولاً بستگی به میزان جریان ساکارز به سمت آن‌ها که تحت تأثیر روابط منبع و مخزن قرار می‌گیرد و ثانیاً نحوه تخصیص ساکارز در سلول‌های این اندام است. ژو و همکاران (Zhou et al., 2007) براین باورند که تسهیم متفاوت ساکارز در فرایندهای فیزیولوژیک منجر به بروز تنوع ژنتیکی در انتقال مجدد کربن می‌شود. ساکارز صادرشده از اندام‌های فتوسنتزی هم می‌تواند به‌صورت قندهای محلول در داخل واکوئل‌های سلول‌های پارانشیمی ساقه ذخیره شود و هم می‌تواند در دیواره سلولی صرف تولید سلولز و همی سلولز و درنتیجه قطور شدن سلول‌ها شود. این ذخایر ساختاری نمی‌توانند در مرحله رشد خطی دانه به سمت سنبله انتقال مجدد شود. منابع اصلی گیاه پیش از گرده‌افشانی فتوسنتز برگ‌های سبز و مخازن این دوره شامل رشد ساختمانی پدانکل، رشد ساختمانی پنجه‌های در حال رشد و تنفس اندام‌های رویشی می‌باشند. فاصله زمانی بین گرده‌افشانی تا رسیدن به بیشینه غلظت کربوهیدرات مصادف با مرحله تأخیری رشد دانه و آغاز پر شدن دانه است. شاخص کلروفیل تا روز دهم در بیشترین میزان خود و شیب کاهشی آن پس‌ازاین دوره آغاز می‌شود؛ بنابراین درخواست دانه به‌عنوان مخزن پایین و قدرت منبع که همان اندام‌های فتوسنتزی است به دلیل نبود شرایط تنش در ماکزیمم حالت خود است؛ بنابراین تفاوت ارقام در انباشت کربوهیدرات محلول در میانگره پنالتیمت ناشی از تفاوت قدرت منبع یا قدرت سایر مخزن‌های فیزیولوژیک فعال در این دوره مثل تنفس بافت‌های رویشی و سنبله اصلی و هزینه تولید بافت‌های ساختمانی پنجه‌ها است. برآیند تمام موارد ذکرشده میزان ساکارز ورودی به سلول‌های پارانشیمی پنالتیمت را تعیین می‌کند. مقایسه ارقام ازنظر پتانسیل تولید پنجه نشان می‌دهد که رقم ترکمن دارای کمترین تعداد پنجه (۰/۴۹) در بین ارقام است. ازآنجایی‌که تنظیم تعداد پنجه در هر بوته طی نمو گیاه زودتر از تجمع کربوهیدرات محلول ساقه که پس از گلدهی به حداکثر خود می‌رسد، صورت می‌گیرد (Ehdaie et al., 2006)، درسر و همکاران (Dreccer et al., 2013) بیان داشتند که ارقام با تعداد پنجه پایین می‌توانند کربوهیدرات محلول بیشتری در ساقه خود انباشت کنند زیرا مواد پرورده تولیدی بین تعداد پنجه کمتری تقسیم می‌شوند. با ورود دانه‌ها به مرحله پر شدن قدرت این مخازن بر مخازن دیگر پیشی گرفته و چون ذخیره ساکارز در ساقه با پر شدن دانه رقابت نمی‌کند لذا نه‌تنها جریان ساکارز به سمت دانه می‌رود بلکه آنزیم‌ها تجزیه‌کننده فروکتان در ساقه فعال‌شده و با هیدرولیز فروکتان و تولید ساکارز نیازهای رو به رشد دانه را برطرف می‌کنند. با اعمال تنش و محدود شدن بیشتر منابع فتوسنتزی موجود وابستگی دانه‌های در حال رشد به این مخازن بیشتر می‌شود. در ارقام نیمروز، نصرت و ترکمن برتری منابع موجود نسبت به مخازن در دوره پس از گرده‌افشانی بسیار بیشتر بوده و منجر به ذخیره پنجاه‌درصدی و معادل کل دوره رویشی پیش از گرده‌افشانی شده است؛ اما در رقم جنوب حدود ۷۴ درصد ذخایر پیش از گرده‌افشانی بوده است و با توجه با بالاتر بودن غلظت کربوهیدرات در زمان گرده‌افشانی در این رقم نسبت به سایر ارقام اهمیت قدرت منابع فتوسنتزی پیش از گرده‌افشانی در این رقم مشخص می‌شود. دو رقم ترکمن و نیمروز با ذخیره حدود هفت میلی‌گرم کربوهیدرات در روز که بالاتر از رقم جنوب بود توانستند در روز دهم پس از گرده‌افشانی ذخیره‌ای معادل رقم جنوب داشته باشند. با شروع تنش روند ذخیره کربوهیدرات در ساقه قطع و انتقال ذخایر به دانه‌های در حال رشد آغاز شد. در بین ارقام موردبررسی رقم نصرت ازنظر کربوهیدرات انتقالی و راندمان انتقال بیشتر از سایر ارقام تحت تأثیر تیمار خشکی قرار گرفت. این مسئله نشان می‌دهد که در ارقام نیمروز، جنوب و ترکمن پر شدن دانه در هر دو شرایط تنش و شاهد وابسته به کربوهیدرات ذخیره‌ای ساقه بود و فتوسنتز جاری حتی در شرایط شاهد نیز منبعی ضعیف برای پر شدن دانه است.

تجزیه کلروفیل

تنش خشکی سرعت افت کلروفیل را ۶۶ درصد افزایش داد و بین ارقام نیز تفاوت معنی‌داری مشاهده شد ($P<0.01$) (جدول ۳). در شرایط رطوبتی مناسب سرعت افت کلروفیل ۱/۵۸ بود و با ورود به شرایط تنش به‌طور معنی‌داری افزایش یافت و به ۲/۶۳ رسید. به‌طور میانگین پیری کامل برگ پرچم

www.SID.ir

Archive of SID

در شرایط تنش پنج روز زودتر از شرایط شاهد اتفاق افتاد. به‌طور میانگین دو شرایط رطوبتی رقم نصرت بیشترین میزان افت کلروفیل را در این دوره نشان داد اما در واکنش به تنش خشکی رقم جنوب با ۱۲۰ درصد افزایش در افت کلروفیل بیشترین عکس‌العمل و پس‌ازآن رقم ترکمن با ۹۴ درصد افزایش قرار گرفت و رقم نصرت از این نظر در رتبه آخر قرار گرفت. محتوای کلروفیل و نیتروژن برای ارزیابی کمی پیری برگ به کار می‌رود یانگ و همکاران (Yang et al., 2001) با بررسی تغییرات غلظت کلروفیل و نیتروژن برگ پرچم گندم تحت شرایط تنش خشکی نشان دادند که شیب‌خط غلظت کلروفیل و نیتروژن نسبت به تاریخ‌های اندازه‌گیری در تیمارهای تنش نسبت به حالت شاهد افزایش می‌یابد. تنش خشکی غلظت اسید آبسیزیک را افزایش می‌دهد اما غلظت سیتوکنین را در ساقه و برگ کاهش می‌دهد. اسید آبسیزیک همبستگی معنی‌دار و منفی و سیتوکنین همبستگی مثبت با پروتئین و کلروفیل برگ پرچم داشت. اسید آبسیزیک خارجی کلروفیل برگ پرچم را کاهش می‌دهد (Yang et al., 2003).

جدول ۳. سرعت افت کلروفیل و سرعت پر شدن دانه در چهار رقم جو در شرایط شاهد و تنش خشکی

Table 3. Rate of chlorophyll loss and rate of grain filling in four cultivars under well-watered (WW) and water-stressed (WS) conditions

تیمار Treatment		سرعت افت کلروفیل rate of chlorophyll loss			سرعت پر شدن دانه rate of grain filling		
		آبیاری کامل	تنش خشکی	میانگین	آبیاری کامل	تنش خشکی	میانگین
Genotype	رقم	WW	WS	Mean	WW	WS	Mean
Nimruz	نیمروز	1.04	1.70	1.37 c	2.53	1.88	2.21 a
Nosrat	جنوب	1.30	2.90	2.10 b	1.68	1.06	1.37 b
Jonub	نصرت	2.69	3.40	3.04 a	1.98	1.33	1.66 b
Torkaman	ترکمن	1.31	2.54	1.92 b	1.74	0.8	1.29 b

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری ندارند

Means in each column, followed by similar letters are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

سرعت پر شدن دانه

تنش خشکی سرعت پر شدن دانه را به میزان ۳۵ درصد کاهش داد. در شرایط شاهد ارقام به‌طور متوسط روزانه ۱/۹۸ میلی‌گرم در دانه خود انباشت کردند که این میزان در شرایط تنش به ۱/۲۸ میلی‌گرم ماده خشک در روز رسید. بین ارقام نیز تفاوت معنی‌داری مشاهده شد ($P<0.01$). رقم دوردیفه نیمروز با ۲/۲۱ میلی‌گرم در دانه در روز بیشترین میزان سرعت پر شدن دانه را نشان داد و به‌تنهایی در یک گروه آماری قرار گرفت. پس‌ازآن به ترتیب ارقام نصرت، جنوب و ترکمن (همه در یک گروه آماری) قرار گرفتند. در هر دو شرایط شاهد و تنش نیمروز بیشترین سرعت را نشان داد. این رقم کمترین درصد کاهش سرعت پر شدن را نیز با ورود به شرایط تنش به خود اختصاص داد. بیشترین درصد کاهش سرعت پر شدن دانه مربوط به رقم ترکمن بود (جدول ۳). اصولاً تنش‌های محیطی (خشکی، گرما و شوری) سرعت پر شدن دانه را به دو شکل تحت تأثیر قرار می‌دهند که یا فراهمی مواد جذبی برای دانه در حال رشد را تغییر می‌دهند و یا قدرت متابولیزه کردن مواد را توسط دانه تحت تأثیر قرار می‌دهند. اکثر اثرات احتمالی تنش آبی بر سرعت پر شدن دانه از طریق محدودیت فراهمی مواد جذبی اعمال می‌شود که ناشی از کاهش فتوسنتز است و این کاهش خود ناشی از اثر مستقیم کاهش هدایت روزنه‌ای یا کاهش سطح برگ است. در همین راستا محققین عقیده دارند که در طی ۱۰ روز دوم پس از گرده‌افشانی، کاهش فتوسنتز باعث کاهش رشد دانه می‌شود و در طی این دوره منبع محدودکننده رشد دانه است (Savin and Nicolas, 1999; Grabau et al., 1990). ساوین و نیکولاس (Savin and Nicolas, 1999) گزارش کردند اعمال تنش خشکی طی ۱۰ تا ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی وزن دانه را کاهش داد، اما اعمال تنش خشکی در طی ۳۰-۲۰ روز و ۴۰-۳۰ روز پس از گرده‌افشانی اثر

www.SID.ir

Archive of SID

قابل‌توجهی بر وزن دانه نداشت. گرابائو و همکاران (Grabau et al., 1990) نیز گزارش کردند کاهش فتوسنتز از ۱۴ تا ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی، عملکرد را از طریق کاهش سرعت رشد دانه کاهش خواهد داد.

عملکرد دانه و اجزای آن

وزن هزار دانه سنبله اصلی و وزن هزار دانه کل تحت شرایط تنش به ترتیب ۱۵ و ۲۰ درصد کاهش یافت اما میانگین وزن هزار دانه سنبله اصلی (۳۶/۳۶ گرم) به‌اندازه ۳/۵۴ گرم بیش از میانگین وزن هزار دانه کل (۳۲/۸۲) بود که به کمتر بودن وزن هزار دانه در سنبله پنجه‌ها برمی‌گردد. کاهش ۱۷ درصدی عملکرد سنبله اصلی به کاهش ۱۵ درصدی در وزن هزار دانه سنبله اصلی برمی‌گردد؛ زیرا تعداد دانه در سنبله اصلی کاهشی نشان نداد. کاهش ۱۵ درصدی وزن هزار دانه سنبله اصلی با ورود به شرایط تنش به کاهش ۳۵ درصدی در سرعت رشد دانه برمی‌گردد (جدول ۴ و ۵).

جدول ۴. مقایسه میانگین وزن هزار دانه، تعداد دانه در سنبله و عملکرد دانه سنبله اصلی چهار رقم جو در شرایط شاهد و تنش خشکی

Table 4. Mean comparison of weight of 1000 grain, grain per spike and grain yield of main stem in four barley cultivars under well-watered (WW) and water-stressed (WS) conditions

Treatment / تیمار	Genotype / رقم	وزن هزار دانه سنبله اصلی Weight of 1000 grain (g)	دانه در سنبله اصلی Grain per spike	عملکرد دانه سنبله اصلی Grain yield of main spike (mg)
Nimruz	نیمروز	40.60 a	21.90 b	815 b
Nosrat	نصرت	33.17 c	40.05 a	1191 a
Jonub	جنوب	35.09 bc	36.72 a	1218 a
Torkaman	ترکمن	36.61 b	34.83 a	1173 a
Moisture regimes	رژیم رطوبتی			
WW	آبیاری کامل	39.23	33.91	1200
WS	تنش خشکی	39.50	32.84	999

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری ندارند

Means in each column, followed by similar letters are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

جدول ۵. مقایسه میانگین وزن هزار دانه، عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت چهار رقم جو در شرایط شاهد و تنش خشکی

Table 5: Mean comparison of weight of 1000 grain, grain yield, biological yield and harvest index in four barley cultivars under well-watered (WW) and water-stressed (WS) conditions

Treatment / تیمار	Genotype / رقم	وزن هزار دانه Weight of 1000 grain (g)	عملکرد دانه بوته Grain yield (mg)	عملکرد بیولوژیک (Biological yield) (mg)	شاخص برداشت Harvest Index (percent)
Nimruz	نیمروز	38.15 a	1506 a	3237 b	46 ab
Nosrat	نصرت	30.58 b	1830 a	3978 a	46 ab
Jonub	جنوب	32.93 ab	1741 a	4057 a	42 b
Torkaman	ترکمن	29.64 b	1488 a	2963 b	50 a
Moisture regimes	رژیم رطوبتی				
WW	آبیاری کامل	39.23	1200	3770	43
WS	تنش خشکی	39.50	999	3347	49

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک هستند بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری ندارند

Means in each column, followed by similar letters are not significantly different at 5% probability level, using LSD test

www.SID.ir

Archive of SID

در وزن هزار دانه سنبله اصلی و کل اثر متقابل معنی‌داری بین رقم و شرایط رطوبتی مشاهده نشد و ترتیب ارقام در هر دو شرایط یکسان بود. رقم دوردیفه نیمروز با ۴۰/۶۰ میلی‌گرم و رقم جنوب با ۳۳/۱۷ گرم به ترتیب بیشترین و کمترین وزن هزار دانه سنبله اصلی را به خود اختصاص دادند. میانگین عملکرد سنبله اصلی در دو شرایط رطوبتی ۱۱۰۰ میلی‌گرم بود و کاهشی تقریباً معادل عملکرد کل با ورود به شرایط تنش نشان داد. تعداد دانه در سنبله اصلی و تعداد پنجه تحت تأثیر تیمار خشکی قرار نگرفت اما بین ارقام تنوع معنی‌داری مشاهده شد. شاخص برداشت بوته با ورود به شرایط تنش ۱۲ درصد کاهش نشان داد (P۰/۰۵>). این کاهش ناشی از کاهش معنی‌دار عملکرد دانه بوته و عدم کاهش قسمت‌های غیر دانه بود (جدول ۴ و ۵). اعمال تنش در این پژوهش ۱۰ روز پس از گرده‌افشانی صورت گرفت. این زمان هم‌زمان با شروع پر شدن خطی دانه است و پتانسیل تعداد دانه مشخص شده است. می‌توان گفت کاهش ۱۷ درصدی عملکرد سنبله اصلی ناشی از کاهش ۱۵ درصدی وزن هزار دانه سنبله اصلی بوده است. در بین ارقام شش ردیفه عملکرد دانه سنبله اصلی همبستگی معنی‌داری با وزن هزار دانه سنبله اصلی نشان داد (r=۰/۴۸، P< ۰/۰۱، n= ۱۸) اما با تعداد دانه در سنبله اصلی همبستگی معنی‌داری نشان نداد. وزن دانه سنبله اصلی و کل همبستگی منفی و معنی‌داری با سرعت افت کلروفیل در بین ارقام شش ردیفه نشان داد (به ترتیب r=۰/۴۹، r=۰/۴۶، ۰/۰۱ >P، n=۱۸).

ازلحاظ کربوهیدرات محلول انتقالی دو واکنش در بین ارقام با ورود به شرایط تنش ایجاد شد. رقم نصرت افزایش ۴۷ درصدی نشان داد. این موضوع به همراه کمترین افزایش در افت کلروفیل با ورود به شرایط تنش منجر به کاهش ۱۴ درصدی در وزن دانه شد که در بین چهار رقم در رتبه متوسط بود و نشان می‌دهد ذخایر ساقه و فتوسنتز جاری قادر به تأمین نیاز دانه‌های در حال رشد تحت شرایط تنش بوده‌اند. در سایر ارقام تغییر معنی‌داری در کربوهیدرات انتقالی در اثر خشکی ایجاد نشد. در رقم ترکمن در کنار این مسئله افزایش شدید افت محتوای کلروفیل با ورود به شرایط تنش مشاهده شد (۹۴ درصد) که برآیند این تغییرات منجر به بیشترین درصد کاهش وزن دانه شد (۱۸ درصد). کاهش محتوی کلروفیل به معنی کاهش میزان فتوسنتز در این رقم با کاهش فراهمی مواد پرورده همراه بوده و این کاهش با استفاده از ذخایر کربوهیدرات محلول ساقه جبران نشد. از طرف دیگر رقم جنوب باوجود افزایش شدید ۱۲۰ درصدی در افت کلروفیل، کمترین کاهش در وزن دانه را با ورود به شرایط تنش نشان داد. این بدان معنی که ذخایر ساقه در این رقم که عمدتاً در پیش از گرده‌افشانی تجمع می‌یابند، قادرند نیاز دانه‌های در حال رشد را حتی تحت شرایط تنش برآورده کنند. درنهایت افزایش متوسط در افت کلروفیل منجر به کاهش متوسط وزن دانه شد.

نتیجه‌گیری نهایی

رقم جنوب بیشترین غلظت را در زمان گرده‌افشانی و همچنین بیشترین سهم کربوهیدرات پیش از گرده‌افشانی را نشان داد؛ اما رقم ترکمن با داشتن بیشترین شیب افزایش غلظت در دوره ۱۰ روزه پس از گرده‌افشانی، توانست غلظتی معادل جنوب و نیمروز را در زمان بیشینه غلظت نشان دهد. عکس‌العمل ارقام ازلحاظ میزان کربوهیدرات انتقالی و کارایی انتقال نسبت به تنش خشکی متفاوت بود. تنش خشکی سرعت افت کلروفیل را ۶۶ درصد افزایش و سرعت پر شدن دانه، وزن دانه و درنهایت عملکرد سنبله اصلی را به ترتیب به میزان ۳۵، ۱۵ و ۱۷ درصد کاهش داد.

منابع

Blum, A., 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. Euphytica. 100, 77–83.

Bonnett, G.D., Incoll, L.D., 1993a. Effect on the stem of winter of barley of manipulating the source and sink during grain filling. 1. Change in accumulation and loss of mass from internodes. Journal of Experimental Botany. 44, 75-82.

Bonnett, G.D., Incoll, L.D., 1993b. Effects on the Stem of Winter Barley of Manipulating the Source and Sink during Grain-filling: II. Changes in the composition of water-soluble carbohydrates of internodes. Journal of Experimental Botany. 44, 83-91.

www.SID.ir

Archive of SID

Daniels, R.W., Alcock, M.B., Scarisbrick, D.H., 1982. A reappraisal of stem contribution to grain yield in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). Journal of Agricultural Science. 98, 347-355.

Dreccer, M.F., Chapman, S.C., Rattey, A.R., Neal, J., Song, Y., Christopher, J.J., Reynolds, M., 2013. Developmental and growth controls of tillering and water-soluble carbohydrate accumulation in contrasting wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes: can we dissect them? Journal of Experimental Botany. 64,143-60.

Dubois, M., Gilles, K., Hamilton, J., Rebers, P., Smith, F., 1956. Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances. Analytical Chemistry. 28 (3), 350–356.

Ehdaie, B., Alloush, G., Madore, M., Waines, J., 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. Crop Science. 46, 2093–2103.

Ehdaie, B., Alloush, G.A., Waines, J.G., 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. Field Crops Research. 106, 34–43.

Etesami, M., Galeshi, S.A., Soltani A., Nourinia, A.A., 2010. Grain growth analyze and phenological changes of barley genotype (*Hordeum vulgar*e L.). Journal of Crop Ecophysiology. 1(1), 8-15. [In Persian with English summary].

Gebbing, T, 2003. The enclosed and exposed part of the peduncle of wheat (*Triticum aestivum*) spatial separation of fructan storage. New Phytologist. 159, 245–252.

Grabau, L.J., Van Sanford, D.A., Meng, Q.W., 1990. Reproductive characteristic of winter wheat cultivars subjected to post-anthesis shading. Crop Science. 30,771-774.

Hunt, L.A., van der Poorten, G., Pararajasingham, S., 1990. Postanthesis temperature effects on duration and rate of grain filling in some winter and spring wheat. Canadian Journal of Plant Science. 71, 609-617.

Kuhbauch, W., Thome, U., 1989. Nonstructural carbohydrates of wheat stems as influenced by sink–source manipulations. Journal of Plant Physiology. 134, 243–250.

Paknejad, F., Majidi, E., Nourmohammadi, G., Seadat, A., Vazan, S., 2007. Evaluation of drought stress on effective traits at accumulative assimilate of grain in different cultivars of wheat. Journal of Agricultural Sciences. 3(1), 137-149. [In Persian with English summary].

Papakosta, D.K., Gagianas, A.A., 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization, and losses for Mediterranean wheat during grain filling. Agronomy Journal. 83, 864-870.

Przulj, N., Momcilovic, V., 2001. Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley I. Dry matter translocation. European Journal of Agronomy. 15, 241–254.

Ruuska, S., Rebetzke, G., van Herwaarden, A., Richards, R., 2006. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. Functional Plant Biology. 33, 799–809.

Saini, H.S., Westgate, M.E., 2000. Reproductive development in grain crops during drought. Advances in Agronomy. 68, 59–95.

Savin, R., Nicolas, M.E., 1999. Effects of timing of heat stress and drought on growth and quality of barley grains. Australian Journal of Agricultural Research. 50, 357-364.

Schnyder, H., 1993. The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling. New Phytologists. 123, 233-245.

Sonnewald, U., 1992. Expression of E. coli inorganic pyrophosphatase in transgenic plants alters photoassimilate partitioning. The Plant Journal. 2(4), 571-581.

Tahir, I.S., Nakata, N., 2005. Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling. Journal of Agronomy and Crop Science. 191, 106—115.

Xue, G.P., McIntyre, C.L., Jenkins, C.L.D., Glassop, D., van Herwaarden, A., Shorter, R., 2008. Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Physiology. 146, 441–454.

Yang, J., Zhang, J., 2005. Grain filling of cereals under soil drying. New Phytologist. 169, 223-236.

www.SID.ir

Archive of SID

Yang, J.C., Zhang, J.H., Wang, Z.Q., Zhu, Q.S., Liu, L.J., 2001. Water deficit–induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. Agronomy Journal, 93, 196–206.

Yang, J.C., Zhang, J.H., Wang, Z.Q., Zhu, Q.S., Liu, L.J. 2003. Involvement of abscisic acid and cytokinins in the senescence and remobilization of carbon reserves in wheat subjected to water stress during grain filling. Plant, Cell and Environment. 26, 1621–1631.

Zhang, J., Dell, B., Conocono, E., Waters, I., Setter, T., Appels, R., 2009. Water deficits in wheat: fructan exohydrolase (1-FEH) mRNA expression and relationship to soluble carbohydrate concentrations in two varieties. New Phytologist. 181, 843–850.

Zhou, Y., He, Z., Sui, X., Xia, X., Zhang, G., 2007. Genetic improvement of grain yield and associated traits in the northern china winter what region from 1960 to 2000. Crop Science. 47, 245-253.

www.SID.ir