

سهم فتوستتزر جاری سنبله و برگ‌ها و انتقال مجدد قندهای محلول ساقه در شکل‌گیری عملکرد دانه دو
رقم گندم نان در شرایط تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی

Contribution of Spike and Leaves Photosynthesis and Soluble Stem Carbohydrates Remobilization in Grain Yield Formation in Two Bread Wheat Cultivars under Post- Anthesis Stress Conditions

محسن سعیدی^۱، فواد مرادی^۲ و سعید جلالی هنرمند^۳

۱-۳- استادیار، دانشگاه رازی کرمانشاه، کرمانشاه

۲- استادیار، پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، کرج

تاریخ دریافت: ۱۳۸۹/۹/۲ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۰/۳/۵

چکیده

سعیدی، م.، مرادی، ف. و جلالی هنرمند، س. ۱۳۹۰. سهم فتوستتزر جاری سنبله و برگ‌ها و انتقال مجدد قندهای محلول ساقه در شکل‌گیری عملکرد دانه دو رقم گندم نان در شرایط تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی. مجله به‌زراعی نهال و بدر ۲-۲۷ (۱): ۱۹-۱.

در اغلب مطالعاتی که به منظور بررسی نقش فتوستتزر جاری در شکل‌گیری عملکرد دانه گندم صورت می‌گیرند، به مطالعه فتوستتزر برگ‌ها اکتفا می‌شود و نقش فتوستتزر سنبله کمتر مورد توجه قرار می‌گیرد. در همین راستا از یک بررسی گلخانه‌ای به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی بر روی دو رقم گندم نان (مرودشت و زاگرس) و در سه تکرار استفاده شد. تیمارهای حذف فتوستتزر سنبله و کل بوته در ابتدای مرحله پرشدن دانه (۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی) و تیمارهای تنش رطوبتی در مرحله تقسیم سلولی و پرشدن دانه‌ها اعمال شدند. اعمال تنش رطوبتی در هر دو سطح موجب کاهش بیشتر عملکرد دانه در رقم مرودشت شد. اما حذف فتوستتزر سنبله و کل بوته بوسیله مواد خشک‌کننده مانند پتاسیم که اثر تنش رطوبتی را بر روی فتوستتزر بازسازی می‌کنند، موجب کاهش بیشتر عملکرد دانه در رقم زاگرس نسبت به رقم مرودشت شد. این نتایج نشان دادند که پایداری بیشتر عملکرد دانه رقم زاگرس در شرایط تنش رطوبتی بیشتر به علت مقاومت سیستم فتوستتزی آن نسبت به تنش رطوبتی بود. حذف فتوستتزر سنبله و کل بوته نشان داد که نقش فتوستتزر جاری سنبله در مرحله پرشدن دانه در شکل‌گیری عملکرد دانه هر دو رقم گندم به طور میانگین ۴۳٪ و نقش فتوستتزر جاری کل بوته و برگ‌ها در همین شرایط به ترتیب ۶۸٪ و ۲۵٪ بود.

واژه‌های کلیدی: گندم، عملکرد دانه، فتوستتزر، سنبله و تنش رطوبتی.

مقدمه

تنش خشکی بیش از هر عامل محیطی دیگر باعث محدود شدن رشد گیاهان و کاهش عملکرد محصولات زراعی می‌شود (Huang, 2000; Ranjana *et al.*, 2006;) (Altman, 2003). در مناطقی که دارای اقلیم مدیترانه‌ای هستند (از جمله بسیاری از مناطق ایران) تنش خشکی مهم‌ترین عامل محدودکننده عملکرد است (Araus *et al.*, 2002; Ercoli *et al.*, 2007). در اقلیم مدیترانه‌ای میزان بارندگی کم بوده و بیشتر در فصل پائیز و زمستان رخ می‌دهد. بنابراین در این مناطق در فصل بهار کمبود آب و تنش خشکی پیش می‌آید که تقریباً همزمان با گرده‌افشانی و پرشدن دانه در گندم است. در این اقلیم بارندگی کم و نامنظم عامل بیش از ۷۵ درصد تغییرات عملکرد دانه گندم است (Blum and Pnuel, 1990).

در بسیاری از گیاهان زراعی عملکرد اقتصادی نهایی را می‌توان به یک سلسله اجزاء تعیین‌کننده نسبت داد که هر کدام از این اجزاء نتیجه روابط حاکم بین منبع و مخزن فیزیولوژیک در طول مراحل متوالی نمو گیاه هستند (Emam and Niknejad, 2004). اجزاء عملکرد گندم شامل دو جزء اصلی تعداد دانه در واحد سطح و وزن دانه است که تعداد دانه در واحد سطح به وسیله تعداد پنجه بارور در واحد سطح و تعداد دانه در سنبله تعیین می‌شود (Satorre and Slafer, 1999;)

(Fischer, 2007; Fischer, 2008). نتایج مقایسه ارقام قدیمی و جدید نشان‌دهنده آن است که افزایش عملکرد دانه ارقام جدید بیشتر ناشی از افزایش تعداد دانه در واحد سطح بوده است (Satorre and Slafer, 1999). تنش خشکی از جمله عواملی است که باعث کاهش تعداد دانه در واحد سطح می‌شود. وقوع تنش خشکی در مرحله گرده‌افشانی باعث کاهش تعداد سنبله و سنبلک‌های بارور می‌شود (Giunta *et al.*, 1993). به طور کلی تعداد سنبله در واحد سطح و تعداد دانه در سنبله اجزاء عملکردی هستند که نسبت به تنش خشکی حساس هستند (Giunta *et al.*, 1993;) (Zhong-Hu and Rajaram, 1994). جزء دیگر عملکرد اقتصادی وزن دانه است. وقوع تنش خشکی از مرحله گرده‌افشانی تا رسیدگی باعث کاهش وزن دانه می‌شود (Royo *et al.*, 2000). پرشدن دانه آخرین مرحله رشد غلات است که در این مرحله تخمدان تلقیح شده به میوه تبدیل می‌شود. دوره و سرعت پر شدن دانه تعیین‌کننده وزن نهایی دانه هستند (Yang and Zhang, 2005). فرآیند پرشدن دانه به وسیله عوامل ژنتیکی و محیطی تنظیم می‌شود (Saini and Westgate, 2000).

یکی از راه‌هایی که به وسیله آن می‌توان نقش فتوستتزر برگ‌ها، سنبله و انتقال مجدد را به صورت جداگانه در شکل‌گیری عملکرد دانه بررسی کرد استفاده از مواد جاذب رطوبت مانند کلرات منیزیم و کلرید سدیم (Blum, 1998) و

نمی‌توان از نقش فتوستتز سنبله‌ها در پرشدن دانه‌های در حال رشد بویژه در شرایط تنش رطوبتی چشم‌پوشی نمود (Emam, 2007). فتوستتز سنبله ممکن است به صورت یک بافر جهت جلوگیری از افت شدید عملکرد در شرایط محدودیت منبع ناشی از حذف برگ‌ها یا تنش رطوبتی عمل کند (Maydup *et al.*, 2010). نتایج به دست آمده در مورد نقش فتوستتز سنبله‌ها در پرشدن دانه‌ها متفاوت می‌باشند. این تفاوت‌ها به نوع گونه و ژنوتیپ‌ها و شرایط محیطی رشد وابستگی زیادی دارد (Abbad *et al.*, 2004). میدآپ و همکاران (Maydup *et al.*, 2010) نقش فتوستتز سنبله را در پرشدن دانه در گندم نان بین ۱۲ تا ۴۲٪ گزارش نمودند. دوره فتوستتزی طولانی‌تر سنبله‌ها پس از گرده‌افشانی نسبت به برگ‌ها و نزدیکی بیشتر آنها به دانه‌های در حال رشد (Evans *et al.*, 1972) و سطح نسبی دو اندام نیز در سهم نسبی آنها در تامین مواد فتوستتزی دانه‌های در حال رشد موثر است (Biscoe *et al.*, 1975). تحت شرایط تنش رطوبتی سنبله ممکن است مهمترین منبع مواد فتوستتزی برای دانه‌های در حال رشد جو (Sanchez *et al.*, 2002) و گندم دوروم (Tambussi *et al.*, 2007) باشد. سهم فتوستتز سنبله گندم نان در پرشدن دانه به خوبی شناسایی نشده است و این به علت مشکل بودن برآورد سهم این جزء در شکل‌گیری عملکرد دانه می‌باشد. این پژوهش در همین راستا و به منظور

یدید پتاسیم با غلظت ۰/۴٪ (Nicolas and Turner, 1993;) (Sawnhey and Singh, 2002) است. دو تا سه روز بعد از اعمال یدید پتاسیم برگ‌ها زرد شده و فتوستتز به شدت کاهش می‌یابد. سانهی و سینگ (Sawnhey and Singh, 2002) نشان دادند که کاربرد یدید پتاسیم با غلظت ۰/۴٪ به طور معنی‌داری غلظت کلروفیل، هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوستتز و تعرق برگ پرچم را کاهش داد. کاهش فتوستتز در این شرایط را تنها نمی‌توان با کاهش هدایت روزنه‌ای و کاهش غلظت کلروفیل توصیف کرد. افزایش غلظت داخلی غلظت CO₂ در این شرایط نشان داد که احتمالاً این ترکیب از طریق خسارت وارد کردن به فتوسیستم II موجب کاهش سرعت فتوستتز می‌شود (Hunter *et al.*, 1996). هرچند این ترکیب تمامی آثار تنش رطوبتی را شبیه‌سازی نمی‌کند، لیکن اثر تنش رطوبتی را بر روی کاهش اسیمیلایون کربن به خوبی نشان می‌دهد (Blum, 1998) از این رو با اعمال این ترکیب و ترکیبات مشابه می‌توان نقش فتوستتز و انتقال مجدد را در پرشدن دانه‌های در حال رشد ژنوتیپ‌های مورد بررسی نشان داد.

اگرچه فتوستتز جاری برگ‌ها بخصوص برگ پرچم به عنوان مهمترین منبع مواد فتوستتزی جهت پرشدن دانه‌های در حال رشد گندم در شرایط عدم تنش رطوبتی مورد توجه قرار گرفته است (Evans *et al.*, 1972) اما

بررسی نحوه اثر تنش رطوبتی در مرحله تقسیم سلولی و پرشدن دانه بر عملکرد و اجزای آن و بررسی نقش فتوسنتز سنبله و برگ‌ها در شکل‌گیری عملکرد و اجزای آن در دو رقم گندم نان انجام شد.

مواد و روش‌ها

این طرح در سال ۱۳۸۸ در گلخانه پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی کرج اجرا شد. طرح مورد استفاده در این بررسی، آزمایش فاکتوریل در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار بود. ارقام گندم، تیمارهای رطوبتی و اعمال یدید پتاسیم (KI) (برای از بین بردن فتوسنتز جاری) تیمارهای مورد بررسی در این آزمایش بودند. بذرهاى ارقام مورد بررسی شامل: مرودشت (پتانسیل بالای عملکرد در شرایط کنترل و حساس به تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی) و زاگرس (پتانسیل پایین عملکرد در شرایط کنترل و مقاوم به تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی) در آذر ماه سال ۱۳۸۸ در گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۱۶/۵ سانتیمتر و ارتفاع ۱۵ سانتیمتر و حاوی ۲/۱۰۰ کیلوگرم خاک ضد عفونی شده که شامل ترکیبی از رس، ماسه بادی و کود حیوانی با نسبت ۱:۱:۱ بودند کشت شدند. پس از استقرار بوته‌ها با تنک کردن تنها به پنج بوته در هر گلدان اجازه رشد داده شد.

تیمارهای تنش خشکی اعمال شده در این آزمایش عبارت بودند از: (۱) تنش رطوبتی از

زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد (قبل از مرحله پرشدن دانه‌ها یا مرحله تقسیم و افزایش اندازه سلولی دانه‌ها) و سپس رفع تنش رطوبتی، (۲) تنش رطوبتی از روز ۱۴ بعد از گرده‌افشانی تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک (مرحله پرشدن دانه‌ها) و (۳) تیمار شاهد. درحالی‌که رطوبت گلدان‌ها در تیمار شاهد از طریق آبیاری منظم در محدوده ظرفیت زراعی نگهداری می‌شدند، در هر دو تیمار تنش خشکی، رطوبت گلدان‌ها بوسیله توزین منظم روزانه در حد ۵۰ درصد ظرفیت مزرعه نگهداری گردیدند. در هر کدام از سطوح تنش خشکی برای هر رقم، هر پنج روز یک بار تعدادی گلدان به طور تصادفی انتخاب می‌شد، سپس بوته‌های آنها را از خاک خارج کرده و پس از شستن و خشک کردن سطحی وزن می‌شدند. بدین ترتیب اضافه وزن بوته‌ها طی دوره اعمال تیمارهای رطوبتی در تعیین حجم آبیاری لحاظ می‌شد.

تیمار KI طبق روش نیکولاس و ترنر (Nicolas and Turner, 1993) و سانهی و سینگ (Sawnhey and singh, 2002) به نوعی اعمال شد که از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی که شروع دوره پرشدن دانه‌هاست، این ترکیب فتوسنتز سنبله و برگ‌ها را در گلدان‌های اعمال شده متوقف کند. برای این منظور ۱۳ روز بعد از گرده‌افشانی تیمارهای KI با غلظت ۰/۴٪ و به صورت کاملاً هدایت شده بر روی اندام‌های هدف در سه سطح و به صورت زیر اعمال شدند:

نرم افزار Excel و Word استفاده شد. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از روش دانکن ($\alpha=0.05$) انجام شد.

نتایج و بحث

مقایسه میانگین‌ها نشان داد که در شرایط کنترل (شاهد) عملکرد دانه رقم مرودشت به طور معنی داری از عملکرد دانه رقم زاگرس بیشتر بود (جدول ۱). بالاتر بودن عملکرد دانه رقم مرودشت در این شرایط بیانگر پتانسیل عملکرد دانه بالا و توان بیشتر این رقم در بهره‌برداری از شرایط محیطی به ویژه رطوبت خاک است. اعمال تنش رطوبتی در هر دو سطح (از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد و از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا زمان رسیدگی) به طور معنی داری عملکرد دانه هر دو رقم را کاهش داد (جدول ۱). کاهش عملکرد دانه بر اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی در گندم در مطالعات مختلفی گزارش شده است (Ozturk and Aydin, 2004; Gooding *et al.*, 2003; Wardlaw, 2002). کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی می‌تواند به علت کاهش اندازه منبع (برگ‌ها و ساقه‌ها)، ظرفیت مخزن فیزیولوژیک (تعداد سلول‌های آندوسپرم و فعالیت آنزیمی دانه) و یا هر دو مورد باشد (Emam, 2007). در هر دو سطح تنش رطوبتی درصد کاهش عملکرد دانه در رقم مرودشت به طور معنی داری بیشتر از رقم

۱- تیمار آب مقطر (به جای محلول KI با همان حجم آب مقطر بر روی بوته‌ها اعمال شد)
۲- اعمال KI بر روی سنبله (به منظور حذف فتوستنر سنبله در مرحله پرشدن دانه‌ها)

۳- اعمال KI بر روی کل بوته (به منظور حذف فتوستنر کل بوته در مرحله پرشدن دانه‌ها).

برای اندازه‌گیری عملکرد بیولوژیک و اقتصادی و اجزاء آن (تعداد دانه در هر سنبله و وزن هزار دانه) در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک در هر تیمار دو گلدان (۱۰ بوته) به این کار اختصاص پیدا کرد. همچنین از طریق تقسیم کردن عملکرد اقتصادی بر عملکرد بیولوژیک، شاخص برداشت نیز محاسبه شد. به منظور اندازه‌گیری وزن مخصوص میانگرمه آخر و ماقبل آخر، این میانگرمه‌ها از ۱۰ بوته مورد نمونه‌گیری جدا شده و پس از خشک کردن آنها در آون در دمای ۷۰ درجه سانتیگراد به مدت ۴۸ ساعت کاملاً خشک شدند. در ادامه پس از خارج کردن آنها از آون سریعاً وزن شدند و طول آنها اندازه‌گیری گردید و از طریق تقسیم کردن وزن به طول، وزن مخصوص آنها محاسبه شد. قبل از انجام محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزار Minitab نرمال بودن واریانس خطاهای آزمایشی داده‌ها مورد بررسی قرار گرفت و در صورت نیاز تبدیل داده انجام شد. کلیه محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزارهای SAS، MSTATC و SPSS و برای رسم نمودارها و جداول آماری نیز از

جدول ۱- مقایسه میانگین اثر سطوح مختلف تنش رطوبتی در مرحله تقسیم سلولی و پرشدن دانه دو رقم گندم نان بر روی عملکرد دانه و برخی خصوصیات مرتبط با آن.

Table1. Mean comparisons for grain yield and some related characteristics in two bread wheat cultivars under two levels of water stress treatment (at cell division and grain filling stages).

Drought treatment	تیمارهای خشکی	عملکرد دانه (گرم بر گیاه)		عملکرد زیست توده (گرم بر گیاه)		شاخص برداشت (%)		وزن هزار دانه (گرم)		تعداد دانه در سنبله		وزن مخصوص میانگرمه آخر (میلی گرم بر سانتی متر)		وزن مخصوص میانگرمه ماقبل آخر (میلی گرم بر سانتی متر)	
		Grain Yield(g plant ⁻¹)		Biomass (g plant ⁻¹)		Harvest index (%)		1000 Grain weight(g)		Grain spike ⁻¹		Specific weight of Peduncle(mg/cm)		Specific weight of Penultimate(mg/cm)	
		زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت
		Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht
Control	شاهد	1.56b	2.26a	2.85b	3.58a	59.6a	63.0a	40.0a	42.3a	36.9d	56.4a	21.5a	21.6a	27.5b	30.5a
Cell division	تقسیم سلولی	1.34c	0.99d	2.65c	2.38de	50.6b	41.7c	39.0a	21.1c	31.9e	47.1c	14.8b	19.9a	24.4c	23.9c
Grain filling	پرشدن دانه	1.09d	0.86e	2.43d	2.23e	44.6c	38.8d	31.9b	16.1d	34.0e	53.5b	20.3a	21.9a	20.6d	25.7c
Reduction % (1)	درصد کاهش (۱)	14.1	57.4	7.02	33.5	15.1	33.8	2.5	50.1	13.6	16.5	31.1	7.70	11.4	21.8
Rreduction%(2)	درصد کاهش (۲)	30.1	61.9	14.7	37.7	25.2	38.4	20.3	61.9	7.8	5.14	5.39	0	25.4	15.8

میانگین‌هایی، در هر ستون، که دارای حروف مشابه می‌باشند بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means, in each column, followed by similar letter(s) are not significantly different at the 5% level of probability-Using Duncan's Multiple Range Test.

(۱) و (۲): به ترتیب درصد کاهش در اثر تنش رطوبتی در مرحله تقسیم سلولی و پرشدن دانه نسبت به شاهد

(1) and (2): Reduction (%) due to application of water stress at cell division and grain filling stages in comparison with control, respectively.

شدیدتر عملکرد دانه هر دو رقم در تیمار تنش رطوبتی در مرحله پرشدن دانه حاکی از آن است که مرحله پرشدن دانه در ارقام مورد بررسی مرحله مهم‌تری در شکل‌گیری عملکرد دانه نسبت به مرحله تقسیم سلولی بود و بروز تنش رطوبتی در این دوره عملکرد دانه را با شدت بیشتری کاهش داد. احتمالاً دلیل کاهش کمتر عملکرد دانه در حالتی که تنش رطوبتی در مرحله تقسیم سلولی اعمال شد، این باشد که در این تیمار انتقال مجدد مواد پرورده تحریک شده و انتقال ترکیبات ذخیره‌ای از منابع ثانویه مانند ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد (Yang and Zhang, 2005) تا حدودی جبران کاهش عملکرد ناشی از کاهش تنش رطوبتی در این دوره را کرد. به بیان دیگر واکنش‌های مربوط به مرحله تقسیم سلولی حساسیت کمتری نسبت به بروز تنش خشکی در این مرحله دارند، لیکن در شرایط اعمال تنش رطوبتی در مرحله پرشدن دانه، احتمالاً اثر کاهشی تنش رطوبتی بر عملکرد دانه بیشتر از نقش تحریک انتقال مجدد به دانه‌های در حال رشد بود. به بیان دیگر، واکنش‌های آنزیمی و به طور کلی تنظیم‌کنندگی این مرحله از رشد دانه حساسیت بیشتری به وقوع تنش رطوبتی داشت و عملکرد به نحو بارزتری کاهش می‌یابد.

مقایسه میانگین‌های عملکرد زیست‌توده و شاخص برداشت روند مشابهی همانند عملکرد دانه را برای آنها نشان داد (جدول ۱). کاهش

زاگرس بود (جدول ۱). بنابراین، توانایی رقم مرودشت در استفاده از پتانسیل‌های محیطی در شرایط تنش رطوبتی در مقایسه با رقم زاگرس بیشتر کاهش پیدا کرد به نوعی که در شرایط تنش رطوبتی، عملکرد دانه آن نسبت به رقم زاگرس به طور معنی‌داری کمتر بود. اعمال تنش رطوبتی از ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا زمان رسیدگی (مرحله پرشدن دانه در گندم)، عملکرد دانه را نسبت به زمانی که تنش رطوبتی از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد اعمال شد بیشتر کاهش داد. ظرفیت ذخیره‌سازی دانه‌ها در غلات در مراحل اولیه رشد دانه (۱ تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی) مشخص می‌شود. در این دوره تقسیم سلولی و رشد سلول‌های آندوسپرم انجام می‌شود (Emam, 2007) و در نهایت پتانسیل اندازه دانه شکل می‌گیرد، بروز تنش خشکی در این دوره از طریق کاهش تقسیم سلولی و در نهایت کاهش ظرفیت ذخیره‌ای دانه‌ها موجب کاهش عملکرد می‌شود (Michihiro *et al.*, 1994; Emam, 2007).

در حالیکه اعمال تنش رطوبتی در مرحله دوم رشد دانه (۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی) عملکرد دانه را از طریق کاهش ذخیره‌سازی مواد پرورده در دانه‌ها (Blum, 1998) کاهش می‌دهد. بررسی میزان تاثیر تنش رطوبتی در هر دو مرحله بر روی عملکرد دانه (جدول ۱) نشان داد که تنش رطوبتی در مرحله پرشدن دانه موجب کاهش بیشتری در عملکرد دانه نسبت به تنش رطوبتی در مرحله تقسیم سلولی شد. کاهش

سقط تعدادی از سنبلیچه‌های بارور در این شرایط می‌باشد. وقوع تنش خشکی در مرحله گرده‌افشانی باعث کاهش تعداد سنبلیچه‌های بارور نیز می‌شود (Giunta *et al.*, 1993). در دیگر سطح تنش رطوبتی احتمالاً پرنشدن تعدادی از دانه‌ها و یا کوچک ماندن آنها در اثر محدودیت مواد فتوسنتزی و در نتیجه ثبت نشدن آنها در شمارش دانه‌ها علت کاهش معنی‌دار تعداد دانه در سنبله هر دو رقم بود. بین عملکرد بالاتر رقم مرودشت در شرایط کنترل با تعداد دانه بیشتر در سنبله همبستگی مثبت وجود داشت ولی در هر دو سطح تنش رطوبتی به رغم بیشتر بودن تعداد دانه‌های این رقم چنین همبستگی وجود نداشت. احتمالاً کاهش شدیدتر وزن دانه در این رقم در سطوح تنش رطوبتی دلیل این مساله بود.

وزن هزار دانه هر دو رقم در شرایط کنترل، تفاوت معنی‌داری نداشت (جدول ۲) اما اعمال تنش رطوبتی بخصوص در مرحله پرنشدن دانه موجب کاهش معنی‌دار وزن هزار دانه در هر دو رقم شد. در هر دو سطح تنش رطوبتی میزان کاهش وزن هزار دانه رقم مرودشت به طور معنی‌داری بیشتر از رقم زاگرس بود. این افت بیشتر با کاهش شدیدتر عملکرد دانه در رقم مرودشت در هر دو سطح تنش رطوبتی هماهنگی داشت. بنابراین، با توجه به نتایج به دست آمده علت برتری عملکرد دانه رقم مرودشت در شرایط کنترل، تعداد دانه بیشتر در سنبله و کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در

کمتر عملکرد زیست‌توده نسبت به عملکرد دانه باعث شد که در شرایط تنش رطوبتی میزان شاخص برداشت کاهش یابد. کاهش شاخص برداشت بر اثر تنش خشکی شدید در طی پرنشدن دانه در مطالعات دیگر نیز گزارش شده است (Araus *et al.*, 2002; Eghdaie and Waines, 1994). بر خلاف تنش شدید، تنش ملایم باعث افزایش شاخص برداشت می‌شود که به علت اختصاص بیشتر مواد فتوسنتزی ذخیره شده در قسمت‌های رویشی به ویژه ساقه به دانه‌هاست (Yang *et al.*, 2000; Yang *et al.*, 2003). کاهش شدیدتر عملکرد زیست‌توده و شاخص برداشت و عملکرد دانه در رقم مرودشت می‌تواند نشان‌دهنده حساسیت بیشتر عملکرد دانه این رقم به تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی در مقایسه با رقم زاگرس باشد.

وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله دو جزء مهم در تعیین عملکرد دانه گندم می‌باشند (Satorre and Slafer, 1999). تعداد دانه در سنبله رقم مرودشت در شرایط کنترل به طور معنی‌داری بیشتر از رقم زاگرس بود (جدول ۱). اعمال تنش رطوبتی در هر دو سطح موجب کاهش تعداد دانه در سنبله هر دو رقم گندم شد. کاهش تعداد دانه در سنبله در تیمار تنش رطوبتی از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد با توجه به اینکه مبنای زمان گرده‌افشانی وقوع گرده‌افشانی در ۵۰٪ سنبله‌ها (Eghdaie *et al.*, 2008) بود، احتمالاً به علت

جدول ۲- مقایسه میانگین اثر تیمارهای مختلف یدید پتاسیم (KI) بر روی عملکرد دانه و برخی خصوصیات مرتبط با آن در دو رقم گندم نان.
Table 2. Mean comparisons of grain yield and some related characteristics in two bread wheat cultivars under Potassium Iodid (KI) treatments.

تیمارهای حذف فتوسنتز Photosynthesis inhibiting treatment	عملکرد دانه (گرم بر گیاه) Grain Yield(g plant ⁻¹)		عملکرد زیست توده (گرم بر گیاه) Biomass (g plant ⁻¹)		شاخص برداشت (%) Harvest index (%)		وزن هزار دانه (گرم) 1000 Grain weight(g)		تعداد دانه در سنبله Grain spike ⁻¹		وزن مخصوص میانگرمه آخر (میلی گرم بر سانتی متر) Specific weight of Peduncle(mg/cm)		وزن مخصوص میانگرمه ماقبل آخر (میلی گرم بر سانتی متر) Specific weight of Penultimate(mg/cm)	
	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت	زاگرس	مرودشت
	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht	Zagros	Marvdasht
شاهد Control	1.33a	1.37a	2.64a	2.73a	49.9a	47.8a	38.8a	35.7a	34.3d	52.4a	18.9b	21.1a	23.6b	27.3a
فتوسنتز سنبله Spike photosynthesis	0.70a	0.90b	1.71d	2.21b	41.1b	40.7b	27.7b	20.2c	25.9e	43.7b	9.0d	9.18d	11.7cd	12.9c
فتوسنتز کل گیاه Whole plant	0.36e	0.58d	1.61d	2.07d	22.3d	27.8c	11.6e	15.2d	31.6d	38.1c	9.20d	10.5d	11.7cd	10.8d
درصد کاهش (۱) Reduction % (1)	47.4	34.4	35.3	19.1	17.8	14.9	28.4	43.6	52.7	50.1	56.6	52.4	16.5	24.5
درصد کاهش (۲) Rreduction% (2)	72.6	58.0	39.0	24.3	55.5	42.1	70.2	57.3	60.9	50.3	50.5	51.3	27.3	7.82

میانگین‌هایی، در هر ستون، که دارای حروف مشابه می‌باشند بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means, in each column, followed by similar letter(s) are not significantly different at the 5% level of probability-Using Duncan's Multiple Range Test.

(۲) و (۱): به ترتیب درصد کاهش در اثر حذف فتوسنتز در مرحله تقسیم سلولی و پرشدن دانه نسبت به شاهد

(1) and (2): Reduction (%) due to photosynthesis inhibiting treatments at cell division and grain filling stages in comparison with control, respectively.

کاهش معنی‌دار وزن مخصوص میانگروه ماقبل آخر هر دو رقم مورد بررسی شد. بیشترین درصد کاهش وزن مخصوص در تیمار تنش رطوبتی در مرحله پرشدن دانه و در رقم زاگرس دیده شد.

با توجه به بیشتر بودن وزن مخصوص میانگروه ماقبل آخر (جدول ۱) و کاهش بیشتر آن در تیمارهای مختلف تنش رطوبتی نسبت به میانگروه آخر، احتمالاً میانگروه ماقبل آخر نقش بیشتری در انتقال مجدد قندهای محلول به دانه‌های در حال رشد داشت و در پایداری عملکرد در شرایط متنوع محیطی نقش کلیدی‌تری ایفا کرد. البته با توجه به اینکه میانگروه ماقبل آخر زودتر از میانگروه آخر شکل می‌گیرد و زمان بیشتری برای انباشته کردن قندها قبل و پس از گلدهی دارد، این موضوع دور از انتظار نبود. محققان مختلف در شرایط بدون تنش خشکی سهم ذخایر ساقه را در پرشدن دانه حدوداً ۲۰ تا ۳۰٪ برآورد کرده‌اند (Gebbing and Schnyder, 1999; Ravindar *et al.*, 2003; Wardlaw and Willenbrink, 2000; Emam 2007). بنت و اینکول (Bonnett and Incoll, 1992) و بلوم و همکاران (Blum, 1998) به ترتیب در مورد ارقام مختلف جو و گندم گزارش دادند، در حالی که ظرفیت فتوسنتزی گیاه به وسیله تنش خشکی یا گرما بعد از گلدهی کاهش پیدا می‌کند، پرشدن دانه به انتقال مجدد ذخایر ساقه

شرایط تنش رطوبتی به علت کاهش شدیدتر وزن هزار دانه بود (Saeidi, 2008) و پایداری بیشتر عملکرد رقم زاگرس احتمالاً به علت کاهش کمتر وزن هزار دانه آن در شرایط تنش رطوبتی بود.

یکی از عوامل تعیین‌کننده پتانسیل تجمع کربوهیدرات‌ها در قسمت‌های مختلف ساقه گندم و انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال رشد وزن مخصوص آنها می‌باشد. با افزایش وزن مخصوص بخش‌های مختلف ساقه میزان ذخایر آنها برای انتقال مجدد افزایش می‌یابد (Blum *et al.*, 1994). تغییرات وزن مخصوص میانگروه آخر و ماقبل آخر تحت تیمارهای مورد بررسی می‌تواند تا حد زیادی نقش آنها را در انتقال مجدد قندهای محلول ساقه به دانه‌های در حال رشد نشان دهد. کاهش وزن هر یک از اجزای ساقه پس از گرده افشانی نشان‌دهنده انتقال قندهای محلول موجود در آنها به سوی دانه‌های در حال رشد می‌باشد (Ehdaie *et al.*, 2006). در شرایط کنترل، وزن مخصوص میانگروه آخر در هر دو رقم یکسان بود و تفاوت معنی‌دار نداشتند (جدول ۱). تنها کاهش معنی‌داری وزن مخصوص میانگروه آخر در رقم زاگرس و زمانی ایجاد شد که تنش رطوبتی از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد اعمال شد (جدول ۱). وزن مخصوص میانگروه ماقبل آخر در شرایط کنترل در رقم مروشدت به طور معنی‌داری بیشتر از رقم زاگرس بود. اعمال تنش رطوبتی در هر دو سطح موجب

یدید پتاسیم و تنش رطوبتی نسبت به شرایط کنترل نشان داد که در هر دو تیمار یدید پتاسیم همواره درصد کاهش عملکرد دانه رقم زاگرس بیشتر از رقم مرودشت بود (جدول ۳). بنابراین، با توجه به پایداری بیشتر عملکرد دانه رقم زاگرس نسبت به رقم مرودشت در شرایط اعمال تنش رطوبتی، شاید بتوان نتیجه گرفت که دلیل اصلی پایداری عملکرد دانه این رقم در این شرایط، مقاومت بیشتر سیستم فتوستنری آن نسبت به تنش رطوبتی و دوام فتوستنر آن بود و تیمار یدید پتاسیم با حذف سریع فتوستنر برخلاف حذف تدریجی آن که در طبیعت توسط تنش رطوبتی انجام می‌گیرد، این مساله را آشکار ساخت. علت برتری عملکرد دانه رقم مرودشت در شرایط کنترل رطوبتی نسبت به رقم زاگرس احتمالاً بیشتر بودن سرعت فتوستنر جاری و یا بالاتر بودن سطح سبز فتوستنری آن بود (Saeidi, 2008).

اعمال تیمار یدید پتاسیم در هر دو سطح موجب کاهش معنی‌دار عملکرد زیست‌توده و شاخص برداشت در ارقام مورد بررسی شد (جدول ۲). کاهش همزمان زیست‌توده و شاخص برداشت تحت تیمارهای یدید پتاسیم نشان داد که دلیل اصلی کاهش این دو صفت تحت هر دو تیمار یدید پتاسیم در مقایسه با شرایط کنترل، کاهش عملکرد دانه بود و اعمال یدید پتاسیم از طریق کاهش عملکرد دانه موجب کاهش معنی‌دار این دو صفت شد. بیشترین کاهش معنی‌دار زیست‌توده زمانی

وابسته است. آنها میزان مشارکت این ذخایر در شکل‌گیری عملکرد دانه را در این شرایط ۲۲ تا ۶۶٪ وزن خشک دانه گزارش کرده‌اند. همچنین گزارش‌های مختلف در مورد ژنوتیپ‌های مختلف گندم همانند نتایج این پژوهش نشان داده‌اند که میزان قند تجمع یافته در میانگره ماقبل آخر بیشتر از میانگره آخر است (Ehdaie *et al.*, 2006; Wardlaw and Willenbrink, 1994). واردلاو و ویلبرینک (Wardlaw and Willenbrink, 2000) نیز نشان دادند که میزان قند محلول منتقل شده از میانگره ماقبل آخر به دانه‌های در حال رشد به طور معنی‌داری بیشتر از میانگره آخر بود.

تیمار مواد خشک‌کننده بر روی قسمت‌های سبز گیاهی موجب از دست رفتن سریع فتوستنر به احتمال زیاد از طریق خسارت وارد کردن به فتوسیستم II می‌شود (Hunter *et al.*, 1996)، با این تفاوت که تنش خشکی به صورت تدریجی باعث کاهش سرعت فتوستنر می‌شود. از این رو به منظور بررسی سهم فتوستنر جاری در پرشدن دانه‌های در حال رشد در شرایط مختلف رطوبتی از یدید پتاسیم برای حذف سریع فتوستنر استفاده شد. اعمال تیمار یدید پتاسیم بر روی سنبله و کل بوته موجب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه هر دو رقم شد (جدول ۲). در هر دو تیمار مورد بررسی میزان کاهش عملکرد دانه رقم زاگرس شدیدتر از رقم مرودشت بود. بررسی درصد کاهش عملکرد دانه در تیمارهای

جدول ۳- مقایسه میانگین‌های اثر متقابل رقم × تیمار رطوبتی × تیمار یدید پتاسیم (KI) بر روی عملکرد دانه و درصد کاهش عملکرد دانه.

Table 3. Mean comparisons of cultivar × water stress × photosynthesis inhibiting interaction on grain yield and yield reduction (%).

تیمارهای خشکی Drought treatment	رقم Cultivar	تیمارهای حذف فتوسنتز Photosynthesis inhibiting treatments	عملکرد دانه (گرم بر گیاه) Grain Yield (g plant ⁻¹)	درصد کاهش عملکرد نسبت به شاهد Yield reduction (%) in comparison with control	
مرحله پرشدن دانه Grain filling stage	Marvdasht	Control	شاهد	0.86f	
		Spike photosynthesis	فتوسنتز سنبله	0.66gh	23.5
		Whole plant photosynthesis	فتوسنتز کل گیاه	0.41jk	52.8
	Zagrose	Control	شاهد	1.09d	
		Spike photosynthesis	فتوسنتز سنبله	0.56i	48.8
		Whole plant photosynthesis	فتوسنتز کل گیاه	0.25l	76.7
مرحله تقسیم سلولی Cell division stage	Marvdasht	Control	شاهد	0.99e	
		Spike photosynthesis	فتوسنتز سنبله	0.74g	25.8
		Whole plant photosynthesis	فتوسنتز کل گیاه	0.60hi	39.6
	Zagrose	Control	شاهد	1.34c	
		Spike photosynthesis	فتوسنتز سنبله	0.68gh	49.5
		Whole plant photosynthesis	فتوسنتز کل گیاه	0.36k	73.1
شاهد Control	Marvdasht	Control	شاهد	2.26a	
		Spike photosynthesis	فتوسنتز سنبله	1.30c	42.4
		Whole plant photosynthesis	فتوسنتز کل گیاه	0.71g	68.4
	Zagrose	Control	شاهد	1.56b	
		Spike photosynthesis	فتوسنتز سنبله	0.86f	44.7
		Whole plant photosynthesis	فتوسنتز کل گیاه	0.48j	69.2

میانگین‌هایی، در هر ستون، که دارای حروف مشابه می‌باشند بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means, in each column, followed by similar letter(s) are not significantly different at the 5% level of probability-Using Duncan's Multiple Range Test.

دید شده که فتوسنتز کل بوته بوسیله اعمال یدید پتاسیم متوقف شد. در این شرایط میزان کاهش زیست توده و شاخص برداشت رقم زاگرس به طور معنی‌داری بیشتر از رقم مرودشت بود. تعداد دانه و وزن هزار دانه نیز با کاربرد یدید

محلول به دانه‌های در حال رشد برای جبران کاهش عملکرد ناشی از حذف فتوستنژ جاری در هر دو رقم کافی نبود و در نتیجه عملکرد هر دو رقم به طور معنی‌داری تحت این تیمارها کاهش یافت.

اعمال تیمار یدید پتاسیم به منظور درک سهم کلی فتوستنژ سنبله، کل بوته و برگ‌ها پس از گرده‌افشانی در پرشدن دانه نشان داد که حذف فتوستنژ سنبله در آغاز مرحله پرشدن دانه موجب کاهش ۴۲/۲٪ و حذف فتوستنژ کل بوته موجب کاهش ۶۸/۵٪ در عملکرد دانه شد (جدول ۴). با کم کردن این مقادیر از هم سهم فتوستنژی برگ‌ها نیز در شکل‌گیری عملکرد دانه در حدود ۲۵٪ بدست آمد. بنابراین نقش فتوستنژ سنبله پس از گرده‌افشانی در تولید عملکرد اقتصادی بیشتر از برگ‌ها بود. گزارش‌ها در مورد نقش فتوستنژ برگ‌ها و سنبله در پرشدن دانه‌ها بسیار متفاوت است به طوری که ایوانز و همکاران (Evans *et al.*, 1975) و آستین و همکاران (Austin *et al.*, 1980) معتقد بودند که برگ پرچم معمولاً بیشترین سهم را در تولید مواد فتوستنژی دانه دارد، به طوری که حدود ۶۰ درصد قندهای دانه از فتوستنژ برگ پرچم تأمین می‌شود. اما در گزارشات دیگر از جمله عباد و همکاران (Abbad *et al.*, 2004) و میدآپ و همکاران (Maydup *et al.*, 2010) نقش فتوستنژ سنبله را (همانند نتایج این تحقیق) در شکل‌گیری عملکرد دانه بیشتر از فتوستنژ سایر برگ‌ها

پتاسیم در هر دو سطح به طور معنی‌داری کاهش یافتند (جدول ۲). بیشترین کاهش در این اجزاء زمانی به دست آمد که کل بوته‌ها تحت تاثیر تیمار یدید پتاسیم واقع شدند. در این تیمار میزان کاهش وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله رقم زاگرس به طور معنی‌داری از رقم مرودشت بیشتر بود.

اعمال تیمار یدید پتاسیم در هر دو سطح بر روی ارقام مورد بررسی موجب کاهش معنی‌دار وزن مخصوص میانگره آخر و ماقبل آخر شد (جدول ۲). اعمال این ترکیب بر روی سنبله و کل بوته تقریباً اثر یکسانی بر روی کاهش وزن مخصوص هر دو قسمت مورد بررسی داشت. بنظر می‌رسد که به وسیله کنترل رطوبت خاک در طول دوره پرشدن دانه گندم می‌توان با تحریک پیری گیاه انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه‌ها و غلاف برگ‌ها را افزایش داد (Yang and Zhang, 2005; Yang *et al.*, 2000). با توجه به نتایج تحقیقات قبلی (Saeidi *et al.*, 2006) و نتایج حاصل از این پژوهش، احتمالاً علایم لازم برای فعال کردن آنزیم‌های مسئول جهت شروع انتقال مجدد قندهای محلول در هر دو سطح تیمار یدید پتاسیم در اثر تحریک سریع پیری برگ‌ها و بافت سبز سنبله تولید شده و در نتیجه انتقال مجدد در هر دو شرایط به طور یکسانی شروع شد. اما با توجه به نتایج به دست آمده از عملکرد دانه این مقدار کاهش وزن در میانگره‌های مذکور و در نتیجه انتقال قندهای

جدول ۴- مقایسه میانگین‌های عملکرد دانه تحت تیمارهای حذف فتوسنتز (یدید پتاسیم) و تنش رطوبتی در دو رقم گندم نان مورد بررسی و درصد تغییرات عملکرد دانه.

Table 4. Mean comparisons for grain yield under different photosynthesis inhibiting with KI and water stress treatments for two wheat cultivars and yield reduction (%).

Treatments	تیمار	عملکرد دانه (گرم بر گیاه) Grain Yield (g plant ⁻¹)	کاهش عملکرد نسبت به شاهد (%) Yield reduction comparison with control (%)
Control	شاهد	1.90 a	-
Spike photosynthesis	فتوسنتز سنبله	1.08 b	-42.16
Whole plant photosynthesis	فتوسنتز کل گیاه	0.60 c	-68.46
Control	شاهد	1.91 a	-
Water stress at cell division stage	تنش رطوبتی در مرحله تقسیم سلولی	1.17 b	-28.86
Water stress at grain filling stage	تنش رطوبتی در مرحله پرشدن دانه	0.98 c	-48.91

میانگین‌هایی، در هر ستون، که دارای حروف مشابه می‌باشند بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means, in each column, followed by similar letter(s) are not significantly different at the 5% level of probability-using Duncans Multiple Range Test.

عملکرد دانه نسبت به مرحله تقسیم سلولی باشد. احتمالاً نقش میانگرمه ماقبل آخر در انتقال مجدد قندهای محلول به دانه‌های در حال رشد بیشتر از میانگرمه آخر است و نقش فتوسنتز سنبله در تامین مواد پرورده برای پرشدن دانه‌ها به طور معنی‌داری بیشتر از فتوسنتز جاری سایر بخش‌های سبز گیاه به ویژه برگ‌هاست و نقش فتوسنتز سنبله‌ها در شکل‌گیری عملکرد دانه شایسته توجه بیشتری است. همچنین کاهش معنی‌دار عملکرد دانه هر دو رقم تحت تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی و تیمار حذف فتوسنتز کل بوته (حدوداً ۶۹٪) در زمان

محاسبه کردند. میدآپ و همکاران (Maydup *et al.*, 2010) نقش فتوسنتز سنبله در شکل‌گیری عملکرد دانه را بین ۱۲ تا ۴۲٪ گزارش کردند. احتمالاً دو عامل اصلی در بیشتر بودن سهم فتوسنتز سنبله در تولید عملکرد دانه نزدیکی آنها به دانه‌ها و دوام بیشتر فتوسنتز آنها پس از گرده‌افشانی نسبت به سایر اندام‌ها می‌باشد. بنابراین، می‌توان نتیجه‌گیری کرد که در ارقام مورد بررسی و در شرایط اعمال تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی ممکن است مرحله پرشدن دانه مرحله مهم‌تری در شکل‌گیری

دانه‌ها چشم‌پوشی شد (Kruk *et al.*, 1997; Ahmadi *et al.*, 2009). در همین ارتباط شواهدی در دست است که نشان می‌دهند وقتی فتوستتز جاری یکی از منابع بازدارنده می‌شود اثر جبرانی سایر اندام‌های باعث تخفیف اثر آن منبع می‌شود (Chanishvili *et al.*, 2005). بنابراین در این گونه بررسی‌ها باید نقش سایر اندام‌های فتوستتزی از جمله سنبله‌ها نیز به دقت بررسی شود.

پرشدن دانه نشان داد که احتمالاً موافق با یافته‌های آلواریو و همکاران و میدآپ و همکاران (Maydup *et al.*, 2010; Alvaro *et al.*, 2008) عملکرد بالاتر دانه دو رقم مورد بررسی در شرایط آزمایشی انجام شده بیشتر بوسیله محدودیت منبع محدود شد (جدول ۳). فقدان محدودیت منبع در تعدادی از پژوهش‌های قبلی در مورد ارقام گندم شاید به این دلیل باشد که در آنها از بررسی سهم فتوستتز جاری سنبله‌ها در پرشدن

References

- Abbad, H., Samir, E. L. J., Jordi, B., and Jose Luis, A. 2004. Comparison of flag leaf and ear photosynthesis with biomass and grain yield of durum wheat under various water conditions and genotypes. *Agronomie* 24:19–28.
- Ahmadi, A., Joudi, M., and Janmohammadi, M. 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research* 113: 90-93.
- Alvaro, F., Royo, C., Garcia del Moral, L. F., and Villegas, D. 2008. Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat. *Crop Science* 48: 1523–1531.
- Altman, A. 2003. From plant tissue culture to biotechnology: scientific revolutions, abiotic stress tolerance and forestry. In *Vitro Cell Development and Biotechnology of Plant* 39: 75-84.
- Araus, J. L., Slafer, G. A., Reynolds, M. P., and Royo, C. 2002. Plant breeding and drought in C₃ cereals: what should we breed for? *Annals of Botany* 89: 925-940.
- Austin, R. B., Morgan, C. L., Ford, M. A. and Blackwell, R. D. 1980. Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons. *Annals of Botany* 45: 309–319.
- Biscoe, P. V., Scott, R. K., Monteith, J. L. 1975. Barley and its environment. Part III: carbon budget of the stand. *Journal of Applied Ecology* 12: 269-291.
- Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica* 100: 77–83.

- Blum, A., and Pnuel, Y. 1990.** Physiological attributes associated with drought resistance of wheat cultivars in a Mediterranean environment. *Australian Journal of Agricultural Research* 41: 799–810.
- Blum, A., Sinmena, J., Mayer, G., and Shpiler, L. 1994.** Stem reserve mobilisation supports wheat grain filling under heat stress. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 771-781.
- Bonnett, G. D., and Incoll, L. D. 1992.** Effects on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain-filling 1. Changes in accumulation and loss of mass from internodes. *Journal of Experimental Botany* 44: 75-82.
- Chanishvili, G., Badridze, S. H., Barblishvili, T. F., and Dolidze, M. D. 2005.** Defoliation, photosynthetic rates, and assimilates transport in grapevine plants. *Russian Journal of Plant Physiology* 52: 448–453.
- Ehdaie, B., Alloush, B. G. A., Madore, M. A., and Waines, J. G. 2006.** Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Post anthesis changes in internode dry matter. *Crop Science* 46: 735–746.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., and 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.
- Ehdaie, B., and Waines, J. G. 1994.** Growth and transpiration efficiency of near-isogenic lines for height in spring wheat. *Crop Science* 34: 1443–1451.
- Emam, Y. 2007.** Cereal production. 3rd edition. Shiraz University Press, Iran. 190pp. (In Persian).
- Emam, Y., and Niknejad, M. 2004.** An introduction to the physiology of crop yield. Shiraz University Press, Iran. 571pp. (In Persian).
- Ercoli, L., Lulli, L., Mariotti, M., Masoni A., and Arduini I. 2007.** Post-anthesis dry matter and nitrogen dynamics in durum wheat as affected by nitrogen supply and soil water availability. *European Journal of Agronomy* 28: 138-147
- Evans, L. T., Wardlaw, I. F., and Fischer, R. A. 1975.** Wheat. Pp. 101–150. In: Evans L. T. (Ed.). *Crop physiology; some case histories*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Evans, L. T., Bingham, J., Jackson, P., and Sutherland, J. 1972.** Effect of awns and drought on the supply of photosynthate and its distribution within wheat ears. *Annals of Applied Biology* 70: 67-76.
- Fischer, R. A. 2007.** Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. *Journal of Agricultural Science* 145: 99–113.
- Fischer, R. A. 2008.** The importance of grain or kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Research* 105: 15–21.

- Gebbing, T., and Schnyder, H. 1999.** Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat. *Plant Physiology* 121: 871–878.
- Giunta, F., Motzo, R., and Deidda, M. 1993.** Effect of drought on yield and yield components of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. *Field Crops Research* 33: 399–409.
- Gooding, M. J., Ellis, R. H., Shewry, P. R., and Schofield, J. D. 2003.** Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, drying and quality of winter wheat. *Journal of Cereal Science* 37: 295-309.
- Huang, B. 2000.** Role of morphological and physiological characteristic in drought resistance of plants. Pp: 39-64. In: Willkinson (Ed.). *Plant environmental interaction*. Marcel Dekker Inc. New York.
- Hunter, N. P. A., Maxwell, D. P., Gray, G. R., Savitch, L. Y., Krol, M., Ivanou, A. G., and Falk, S. 1996.** Sensing environmental temperature change through imbalance between energy supply and energy consumption: redox state of photosystem II. *Physiologia Plantarum* 98: 358-364.
- Kruk, B., Calderini, D. F., Slafer, G. A. 1997.** Source-sink ratios in modern and old wheat cultivars. *Journal of Agricultural Science* 128: 278-281.
- Maydup, M.L., Antonietta, M., Guiamet, J.J., Graciano, C., Lpez, J.R., and Tambussi, E.A. 2010.** The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research* 119: 48-58.
- Michihiro, W., Lui, J. C. B. and Garvalho, G. C. 1994.** Cultivar differences in leaf photosynthesis and grain yield of wheat under soil water deficit conditions. *Japanese Journal of Crop Science* 63: 339–344.
- Nicolas, M. E., and Turner, N. C. 1993.** Use of chemical desiccants and senescing agents to select wheat lines maintaining stable grain size during post-anthesis drought. *Field Crops Research* 31: 155-171.
- Ozturk, A., and Aydin, F. 2004.** Effect of water stress at various stages on some quality characteristics of winter wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 190: 93-99.
- Ranjana, R., Purty, R. S., Agarwal, V., and Gupta, S. C. 2006.** Transformation of tomato cultivars ‘Pusa Ruby’ with bsp A gene from *Populus tremula* for drought tolerance. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 84: 55-67.
- Ravindar, K. S., Antonio, F. T., Teresa, A., and Arthur, W. G. 2003.** Polyamines in plants: an overview. *Journal of Cell and Molecular Biology* 2: 1-12.

- Royo, C., Abaza, M., Blanco, R., and Garcia del Moral, L. F. 2000.** Triticale grain growth and morphometry as affected by drought stress, late sowing and simulated drought stress. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 1051–1059.
- Saeidi, M. 2008.** Study of the some physiological and biochemical traits related to source and sink strength in two wheat varieties differing in drought-resistance. Ph.D. thesis, The University of Tehran. 210 pp. (In Persian).
- Saeidi, M., Moradi, F., Ahmadi, A., Poustini, K., and Najafian, G. 2006.** Exogenous application of ABA and CK at different stages of grain development on some physiological aspects of source and sink relationship in two bread wheat cultivars. *Iranian Journal of Crop Sciences* 3: 268-282. (In Persian).
- Saini, H. S., and Westgate, M. E. 2000.** Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* 68: 59–95.
- Sanchez-Diaz, M., Garcia, J. L., Antolin, M. C., and Araus, J. L. 2002.** Effects of soil drought and atmospheric humidity on yield, gas exchange and stable carbon composition of barley. *Photosynthetica* 40: 415–421.
- Satorre, E. H., and Slafer, G. A. 1999.** Wheat: ecology and physiology of yield determination. The Haworth Press, New York, 503 pp.
- Sawnhey, V., and Singh, D. P. 2002.** Effect of chemical desiccation at the post-anthesis stage on some physiological and biochemical changes in the flag leaf of contrasting wheat genotypes. *Field Crops Research* 77: 1-6.
- Tambussi, E. A., Bort, J., Guiamet, J. J., Nogues, S., and Araus, J. L. 2007.** The photosynthetic role of ears in C₃ cereals: metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield. *Critical Review of Plant Science* 26:1–16.
- Wardlaw, I. F. 2002.** Interaction between drought and chronic high temperature during kernel filling in wheat in a controlled environment. *Annals of Botany* 80: 469-476.
- Wardlaw, I. F. and Willenbrink, J. 2000.** Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. *New Phytologist* 148: 413-422.
- Wardlaw, I. F., and Willenbrink, J. 1994.** Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 255-271.
- Yang, J., and Zhang, J. 2005.** Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist* 169: 223–236.
- Yang, J., Zhang, J., Huang, Z., Zhu, Q., and Wang, L. 2000.** Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. *Crop Science*

40: 1645–1655.

Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Liu, L., and Zhu, Q. 2003. Post-anthesis water deficits enhance grain filling in two-line hybrid rice. *Crop Science* 43: 2099–2108.

Zhong-Hu, H., and Rajaram, S. 1994. Differential responses of bread wheat characters to high temperature. *Euphytica* 72: 197–203.