

ارزیابی نقش انتقال مجدد ماده خشک و فتوسنتز جاری در پر شدن دانه ژنوتیپ های مختلف گندم نان در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی

وحید صدقیه^{۱*}، فریبرز شکاری^۱، امین عباسی^۱، مظفر روستایی^۲، ناصر صباغ نیا^۱

۱- گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه مراغه، مراغه، ایران

۲- موسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مراغه، ایران

چکیده مبسوط

مقدمه: نتایج پژوهش‌ها نشان داده که از میان تنش‌های گوناگون، تنش خشکی همواره بیش‌ترین آسیب را بر عملکرد گندم وارد کرده است. در واقع، تنش خشکی با بر هم زدن تعادل عرضه آسیمیلات‌ها از مبدأ به مقصد، موجب کاهش سرعت و مدت پر شدن دانه و ظرفیت مقصد(دانه) می‌گردد. انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره شده ساقه به دانه‌ها یکی از فرایندهای دخیل در جلوگیری از افت عملکردگندم، به ویژه در شرایط تنش خشکی در مرحله پس از گلدهی می‌باشد. پژوهشگران متعددی افزایش انتقال مجدد فتوآسیمیلات‌ها را از ساقه به دانه در شرایط تنش گزارش کرده‌اند (بحرانی و همکاران، ۱۳۹۲، اردلانی و همکاران، ۱۳۹۳). با توجه به اینکه ژنوتیپ‌های مورد استفاده در این پژوهش جز لاین‌های برتر گندم نان مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم هستند لذا نتایج حاصل می‌تواند در خصوص شناخت پتانسیل ارقام در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی و ارائه توصیه جهت کشت در هر اقلیم کمک شایانی به به‌نژادگران نماید.

روش‌شناسی پژوهش: این تحقیق در دو سال زراعی ۱۳۹۷-۹۸ و ۱۳۹۸-۹۹ و در دو شرایط دیم و آبیاری تکمیلی در مزرعه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور به صورت طرح لاتیس ساده ۷×۷ با ۴۹ رقم و لاین برتر حاصل از پژوهش‌های بخش غلات در دو تکرار انجام گرفت. در این پژوهش صفات، میزان انتقال مجدد، سهم انتقال مجدد، کارایی انتقال مجدد، عملکرد، میزان فتوسنتز جاری و کارایی فتوسنتز جاری ارزیابی گردید. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی به صورت تجزیه مرکب سال برای شرایط آبیاری تکمیلی و دیم جداگانه تجزیه و تحلیل گردید.

یافته‌های تحقیق: نتایج این پژوهش نشان داد که ژنوتیپ‌های گندم مورد ارزیابی در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی برای تمامی صفات مورد مطالعه اثر متقابل با سال نشان دادند و نمی‌توان ژنوتیپی را برای صفات مورد نظر توصیه عمومی کرد و باید ژنوتیپ‌هایی را مد نظر قرار داد که اثر متقابل نشان ندادند یا کمترین مشارکت در اثر متقابل دارند. نتایج نشان داد که در شرایط آبیاری تکمیلی به دلیل فراهم بودن شرایط بهینه، میزان کانوپی بیشتر و تدوام بیشتر سبزی‌نگی اندام‌های رویشی، میزان فتوسنتز جاری، کارایی آن و سهم فتوسنتز نقش مهمتری در افزایش عملکرد دانه دارد در حالی که در شرایط دیم به دلیل محدودیت منابع آبی، تنش‌های خشکی و گرما و میزان کانوپی کمتر و تدوام کمتر سبزی‌نگی اندام‌های رویشی، میزان انتقال مجدد ماده خشک، کارایی آن و سهم انتقال مجدد نقش بارزی در عملکرد دانه ژنوتیپ‌ها دارند.

کلمات کلیدی: تنش خشکی، ژنوتیپ‌های گندم نان، عملکرد دانه، میزان فتوسنتز جاری، کارایی انتقال مجدد

مقدمه

(Lawlor, 2002)، تخریب آنزیم روبیسکو (Ono *et al.*, 2013)، تجزیه کلروفیل و تخریب دستگاه فتوسنتزی (Hörtensteiner and Feller, 2002; Rubia *et al.*, 2014) قادر به فراهم ساختن نیاز دانه برای پر شدن نمی‌باشند (Johnson *et al.*, 1981; Rivero *et al.*, 2009). انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره شده در میان گره‌های ساقه (در مراحل پیش و پس از گلدهی)، نقش مهمی را در تأمین نیاز دانه در شرایط تنش خشکی بر عهده دارد. انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره شده ساقه به دانه‌ها یکی از فرایندهای دخیل در جلوگیری از افت عملکرد گندم، به ویژه در شرایط تنش خشکی در مرحله پس از گلدهی می‌باشد (Blum, 1998; Netanos and Koutroubas, 2012). کربوهیدرات‌های محلول در آب اغلب به صورت هگزوزها، ساکارز و فروکتان‌ها بوده، بحرانی (۱۳۹۰) که انباشت آن‌ها در مراحل طولی شدن ساقه و اوایل پر شدن دانه، در ساقه، جایی که مقدار عرضه فتوآسیمیلات‌ها بیش از نیاز می‌باشد، رخ می‌دهد (Gebbing, 2003). همچنین کربوهیدرات‌های ذخیره شده، می‌توانند در رشد و تنفس گیاه مورد استفاده قرار گیرند (Kiniry, 1993) ولی بیش‌ترین مقادیر آن‌ها صرف پر کردن دانه، بویژه در تنش‌های خشکی اواخر دوره رشدی می‌گردد (Schnyder, 1993). در شرایط بهینه رشدی، انتقال مجدد کربوهیدرات‌های موجود در ساقه طی مرحله پر شدن دانه می‌توانند رشدی حدود ۲۰ درصد و در شرایط تنش خشکی اواخر فصل، بالای ۵۰ درصد نیاز دانه برای پر شدن را جبران نمایند (Gebbing *et al.*, 1999; Rattey *et al.*, 2009). بنابراین، ژنوتیپ‌هایی که از توانایی سرعت انباشت و انتقال مواد بیش‌تری برخوردار باشند کمتر تحت تأثیر تنش‌های انتهایی فصل قرار می‌گیرند (Yang *et al.*, 2006; Yang and Zhang, 2000). به طور کلی عوامل دخیل در ذخیره و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از اندام‌های رویشی به دانه‌های در حال رشد شامل دو گروه عوامل محیطی و ژنتیکی می‌باشند. عوامل

گندم (*Triticum aestivum* L.) یکی از مهمترین محصولات غذایی است که بیش از یک پنجم کالری و پروتئین مورد نیاز مردم جهان را فراهم می‌کند (Comastri *et al.*, 2018). گندم در دامنه گسترده‌ای از مناطق جغرافیایی سرتاسر دنیا کشت و کار می‌شود و به دلیل سازگاری با شرایط آب و هوایی اقلیم‌های مختلف، از دامنه پراکندگی بالایی برخوردار است (Emam, 2011). کشور ایران به دلیل واقع شدن در مناطق خشک و نیمه خشک جهان و دارا بودن سهم اندکی از بارش‌های آسمانی (۲۵۰ میلی‌متر در سال)، همواره با مشکل تنش خشکی، به ویژه در شرایط دیم دست به گریبان بوده است (Heidari-Sharifabad, 2008). نتایج پژوهش‌ها نشان داده که از میان تنش‌های گوناگون، تنش خشکی همواره بیش‌ترین آسیب را بر عملکرد گندم وارد کرده است (Saradadevi *et al.*, 2017). بر اساس گزارش‌ها تنش خشکی اواخر دوره رشد و پس از گلدهی، با کاستن از وزن دانه‌ها موجب بالاترین میزان افت عملکرد می‌شود (Dhanda and Sethi, 2002; Reynolds *et al.*, 2005). در واقع، تنش خشکی با بر هم زدن تعادل عرضه آسیمیلات‌ها از مبدأ به مقصد، موجب کاهش سرعت و مدت پر شدن دانه و ظرفیت مقصد (دانه) می‌گردد (Ovenden *et al.*, 2017). با توجه به تغییرات اقلیمی و کاهش بارندگی‌ها، پیش بینی می‌شود که وقوع خشکسالی‌های مکرر در سال‌های آینده، اثرات سوء شدیدتری بر تولید گندم داشته باشند (Dias de Oliveria *et al.*, 2013). عملکرد غلات تحت تأثیر مجموعه‌ای از فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی بوده که با انباشت و انتقال مجدد آسیمیلات‌ها مرتبط هستند (Biswal and Kohli, 2013). دو منبع کربنی در فرآیند پر شدن دانه گندم نقش دارند. نخست، فتوسنتز بافت‌های سبز (برگ‌ها، اجزای سنبله و ریشک‌ها)، که در شرایط تنش خشکی به دلیل کاهش هدایت روزنه‌ای

برتر گندم نان در مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم بوده و در سال‌های آتی امکان معرفی و کشت وسیع برخی از آن‌ها در سطح مزارع دیم وجود دارد، لذا نتایج حاصل می‌تواند در خصوص شناخت پتانسیل ارقام در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی و ارائه توصیه جهت کشت در هر اقلیم کمک شایانی به به‌نژادگران نماید.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در دو سال زراعی ۹۸-۱۳۹۷ و ۹۹-۱۳۹۸ و در دو شرایط دیم و آبیاری تکمیلی در مزرعه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقاتی دیم کشور، مراغه به صورت طرح لاتیس ساده ۷×۷ با ۴۹ رقم و لاین برتر حاصل از پژوهش‌های بخش غلات (جدول ۱) در دو تکرار انجام گرفت. مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور در فاصله ۲۰ کیلومتری شهرستان مراغه و در ارتفاع ۱۷۲۵ متری از سطح دریا با مختصات جغرافیایی $Y = 4126197$ و $X = 629525$ قرار گرفته است. قطعه زمین محل اجرای آزمایش در هر دو سال به صورت آیش بوده و نمونه‌برداری خاک از عمق ۳۰-۰ سانتی‌متر جهت تعیین بافت خاک و میزان مصرف کود انجام گرفت (جدول ۲). عملیات تهیه بستر طبق دستورالعمل فنی مؤسسه و میزان کود مصرفی بر اساس نتایج تجزیه خاک (جدول ۲) برآورد و ۸۰ کیلوگرم اوره و ۳۰ کیلوگرم سوپر فسفات تریپل موقع کاشت و به صورت جایگذاری زیر بذر مصرف شد (دستور العمل فنی گندم دیم، ۱۳۹۸). آبیاری تکمیلی اول به میزان ۵۰ میلی‌متر (کنترل حجم آب به وسیله کنتور) در پاییز بعد از کشت و آبیاری دوم در بهار بسته به میزان بارندگی و اندازه گیری رطوبت خاک به مقدار ۳۰ میلی‌متر در مرحله اواخر ساقه دهی (کد ۳۳ زادوکس) صورت گرفت. میزان بارندگی در سال اول در ایستگاه مراغه ۴۹۵ میلی‌متر و در سال دوم، ۳۲۷ میلی‌متر بود که نسبت به سال اول ۳۴ درصد کاهش نشان داد (نمودارهای ۱ و ۲). ابعاد کرت‌های آزمایشی شامل

محیطی در برگیرنده تغذیه، رطوبت، دما، نوع خاک و بیماری‌ها بوده که فتوسنتز جاری و متعاقب آن، ذخیره و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهند (Pampana et al., 2014). از میان عوامل فوق، تنش خشکی بیش‌ترین تأثیر را بر فتوسنتز جاری و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها داشته و در همین زمینه، پژوهشگران متعددی افزایش انتقال مجدد فتواسیمولات‌ها را از ساقه به دانه در شرایط تنش گزارش کرده‌اند (بحرانی و همکاران، ۱۳۹۲، اردلانی و همکاران، ۱۳۹۳). تنش رطوبتی در مرحله پر شدن دانه موجب بر خورداری دانه از ذخایر اندام‌های دیگر به جز برگ‌ها می‌شود (Agarwal and sinha., 1984). توانایی‌های ژنتیکی ارقام در حفظ سبزیگی و ذخیره کربوهیدرات‌ها در ساقه در برگیرنده پاره‌ای از عوامل ژنتیکی می‌باشد. نتایج پژوهش‌ها نشان دهنده وجود تنوع گسترده‌ای برای ذخیره سازی و انتقال مجدد فتواسیمولات‌ها در ژنوتیپ‌های گوناگون گندم است (Ehdaei et al., 2006; Ruuska et al., 2006; Pampana et al., 2014). پتانسیل ساقه برای ذخیره سازی کربوهیدرات‌ها بستگی به طول و چگالی وزنی ساقه دارد (Zhang et al., 2014). پژوهش‌ها نشان می‌دهد که تفاوت‌هایی در بین میان‌گروه‌های ساقه از دیدگاه توانایی ذخیره سازی و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها وجود دارد (Blum, 1998; Azhand et al., 2015). از آن جایی که وزن میان‌گروه‌های ساقه پس از گلدهی، به دلیل انباشت کربوهیدرات‌های محلول مازاد بر نیاز دانه افزایش می‌یابد (Bonnett and Incoll., 1992; Bazargani et al., 2012; Azhand et al., 2016)، از این رو پدانکل یا سربند (بالاترین میان‌گروه ساقه) به عنوان یکی از اندام‌های اصلی تأمین‌کننده کربوهیدرات‌های دانه گندم به شمار آمده و در پژوهش‌های مختلف ارتباط این اندام با عملکرد دانه مورد توجه فراوانی بوده است (اردلانی، ۱۳۹۳ و سعیدی، ۱۳۹۵). با توجه به اینکه ژنوتیپ‌های مورد استفاده در این پژوهش جز لاین‌های

ساقه (درصد) و $F =$ سهم انتقال مجدد در عملکرد دانه (درصد) (پاپاکوستا و گایاناس، ۱۹۹۱) میزان انتقال مجدد (میلی گرم در بوته) - عملکرد دانه (میلی گرم در بوته) = (میلی گرم در بوته) میزان فتوسنتز جاری وزن خشک اندام‌های رویشی آغازگرده افشانی (میلی گرم در بوته) / میزان فتوسنتز جاری (میلی گرم در بوته) = کارایی فتوسنتز جاری (گرم بر گرم) از آنجائی که آزمایش در قالب طرح لاتیس ساده در دو سال اجرا گردیده بود، ابتدا داده‌ها در هر سال برای شرایط آبیاری تکمیلی و دیم در این قالب تجزیه و با توجه به اینکه کارایی طرح لاتیس ساده نسبت به طرح بلوک‌های کامل تصادفی در همه صفات کمتر از ۱۰۵ درصد بود، بنابراین آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی به صورت تجزیه مرکب سال برای شرایط آبیاری تکمیلی و دیم جداگانه تجزیه و تحلیل گردید. تجزیه واریانس داده‌ها با نرم افزار SAS نسخه ۹/۱، و مقایسات میانگین در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی به صورت جداگانه با آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد انجام گرفت.

نتایج و بحث

میزان انتقال مجدد مواد اندوخته‌ای: نتایج نشان داد اثر سال بر صفت میزان انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار در شرایط دیم (جدول ۳) و شرایط آبیاری تکمیلی (جدول ۴) بود. در شرایط دیم میانگین کل این صفت در سال اول و دوم به ترتیب ۱۱۰/۹۴ و ۵۵/۱۱ میلی‌گرم در بوته که کاهش معنی‌داری به میزان ۵۵/۸۳ میلی‌گرم در بوته ($LSD 5\% = 429/72$) در سال دوم مشاهده شد که بیانگر تاثیرپذیری این صفت از عوامل اقلیمی می‌باشد. در شرایط آبیاری تکمیلی نیز میانگین کل این صفت به ترتیب ۵۵/۹۷ و ۳۹/۸۸ میلی‌گرم در بوته ($LSD 5\% = 429/72$) بود.

شش خط شش متری با فاصله خطوط ۱۷/۵ سانتی‌متر (۷/۲ مترمربع) بود. میزان بذر مصرفی ۳۸۰ و ۴۰۰ دانه در متر مربع به ترتیب در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی بود که با توجه به وزن هزاردانه هر رقم و لاین برآورد شد. در مرحله برداشت، پس از حذف نیم متر از دو طرف کرت، بوته‌های هرکرت به وسیله کمباین آزمایشی برداشت شد. به منظور ارزیابی انتقال مجدد مواد به دانه در دومرحله شروع کرده افشانی (کد ۶۱ زادوکس) و رسیدگی فیزیولوژیک (کد ۹۱ زادوکس)، ۱۰ ساقه اصلی به طور تصادفی از ردیف‌های میانی هرکرت کف بر و در آزمایشگاه به دو بخش سنبله و بوته (ساقه و برگ) تفکیک شده و سپس بخش‌های تفکیک شده به طور جداگانه در یک پاکت درآون در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت خشک گردید. در پایان وزن نمونه‌ها با ترازوی حساس اندازه‌گیری و ثبت و محاسبه گردید. مقدار و سهم مواد اندوخته شده پیش و پس از گرده افشانی، بر پایه روش پاپاکوستا و گایاناس (۱۹۹۱) و با استفاده از روابط زیر محاسبه شد.

میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی (میلی گرم در بوته) از تفاضل وزن خشک ساقه در مرحله گلدهی و رسیدگی فیزیولوژیک بدست آمد.

$$A = (B - C)$$

$A =$ انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه، $B =$ میزان ماده خشک ساقه در مرحله گلدهی و $C =$ میزان ماده خشک ساقه در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک.

کارایی انتقال مجدد نیز از طریق محاسبه نسبت مواد انتقال یافته به میزان ماده خشک ساقه در مرحله گلدهی محاسبه گردید. سهم انتقال مجدد در عملکرد دانه از طریق محاسبه نسبت مواد انتقال یافته از ساقه به عملکرد دانه محاسبه گردید.

$$E = (A/B) * 100$$

$$F = (A/D) * 100$$

$D =$ عملکرد دانه (میلی گرم در بوته که به کیلوگرم در هکتار تبدیل شده است)، $E =$ کارایی انتقال مجدد

جدول ۱- شجره ژنوتیپ‌های گندم

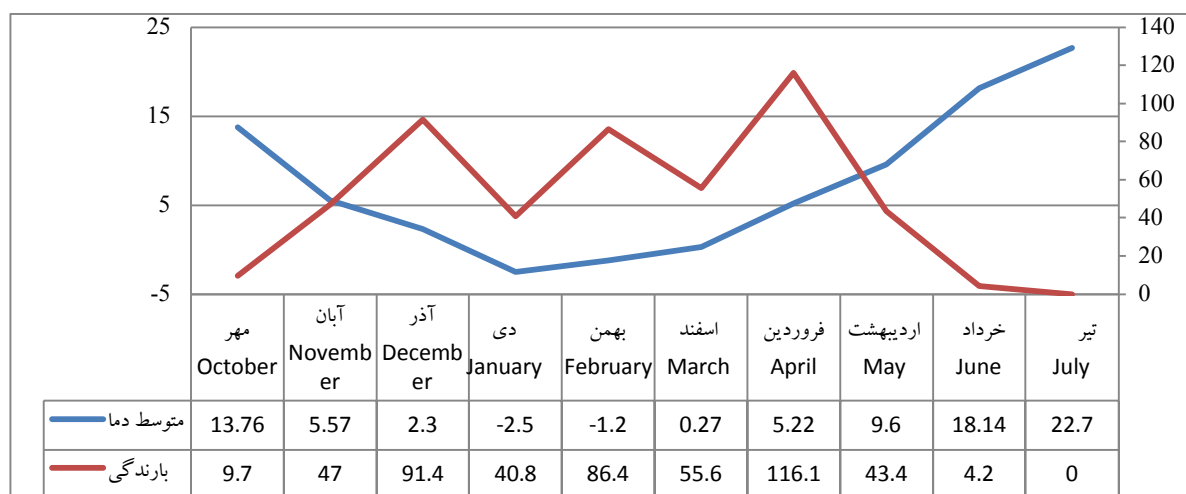
Table 1. The pedigree of wheat genotypes

ژنوتیپ	شجره	ژنوتیپ	شجره	ژنوتیپ	شجره
1	Tak-Ab	18	Int F5 2014-54-0MA-1MA	35	ZUSTRICH/SELYANKA
2	Arvand//78Zhong291/Azar2 IRW2009-10-058-0MA-0MA- 0MA-0MA-0MA-4MA	19	Int F5 2014-70-0MA-3MA	36	KROSHKA/4/VORONA//MIL AN/SHA7/3/MV17
3	HGO94.9.1.37/2*NAVJ07	20	Int F5 2014-78-0MA-1MA	37	J15418/MARAS/4/1D13.1/ML T/3/LFN/SDY//PVN/5/GALLY A-ARAL1
4	ATTILA/2*PASTOR//YUMAI 29	21	MK 3744/BWKLDN-95 (23FAWWON)	38	BONITO-37//PYN/2*BAU
5	KARL/NIOBRARA//TAM200/KA UZ/3/TAM200/KAUZ	22	ID2619/5/GRTPL 6121/6/ID3910066/7/SHARK/F410 5W2.1 (23FAWWON)	39	CITARI-9/MV18- 2000//STARSHINA
6	Mahooti/6/Vee"s"/Pvn"s"/4/Cc//Cal /Sr/3/Kal/Bb/5/Sabalan IRW2009- 10-115-0MA-0MA-0MA-0MA- 0MA	23	TX71A983.4/TX69D4812//PYN/3/ VPM/MOS83.11.4.8//PEW/4/NS- 55-25 (23FAWWON)	40	FULLER/OVERLEY//KS9805 54-12--9
7	Systani/Sar-101IRW2009-10-131- 0MA-0MA-0MA-0MA-0MA	24	DAGDAS/APCB-40 (23FAWWON)	41	KS020446TM-2/KS020469TM ~1//KAJAGGER
8	Bocro-4/Shahi(Ir64...Ste//Weebill1 IRW2009-10-142-0MA-0MA- 0MA-0MA-0MA	25	Mahooti/6/Vee"s"/Pvn"s"/4/Cc//Cal/ Sr/3/Kal/Bb/5/Sabalan IRW2009-10-115-0MA-0MA-0MA- 0MA-0MA	42	CO050337-2//BYRD
9	Systani/3/KS82W409/SPN//TAM1 06/TX78V3630 IRW2009-10- 143-0MA-0MA-0MA-0MA-0MA	26	Maroon/GaharIRW2009-10-006- 0MAR-00SAR-0SAR-0SAR-0SAR- 1SAR	43	DARI-14 (22 th ERWYT-C) - 22
10	Azar-2/14- Gen Bank IRW2009- 10-171-0MA-0MA-0MA-0MA- 0MA	27	Systani/Sar-101IRW2009-10-131-- 0MAR-00SAR-0SAR-0SAR-0SAR- 2SAR	44	55.1744/7C//SU/RDL/3/CROW /4/VS73.600/MRL/3/BOW//YR /TRF/5/BLOYKA /6/ZARGANA-3
11	Manning/Sdv1//Dogu88/3/GB1- 254IRW2009-10-184-0MA-0MA- 0MA-0MA-0MA	28	Bocro- 4/Shahi(Ir64...Ste//Weebill1IRW20 09-10-142-0Mar- -0MAR-00SAR- 0SAR-0SAR-0SAR-2SAR	45	QUAIU//MILLENNIUM/NE93 613
12	F130-L-1- 12//PONY/OPATA/3/Kharchia IRW2009-10-217-0MA-0MA- 0MA-0MA-0MA	29	SN64//SKE/2*ANE/3/SX/4/BEZ/5/ SERI/6/VORONA/HD2402/7/F10S- 1/8/Rsk/Nac/Sardari/5/Lr64/lz1813// 093- 4413/No57/4/Sul66/6/Cno67/Mfd// Mon"s"/3/Seri/4/Shahi /7/Desconcioid-7IRW2009-10-204-- 0MAR-00SAR-0SAR-0SAR-0SAR- 2SAR	46	KUPAVA/7/AU/3/MINN//HK/ 38MA/4/YMH/ERA/5/PMF//C NO/GLL/6/KAUZ//ALTAR 84/AOS/8/DEMIR
13	F130-L-1- 12//PONY/OPATA/3/Kharchia IRW2009-10-217-0MA-0MA- 0MA-0MA-0MA	30	SN64//SKE/2*ANE/3/SX/4/BEZ/5/ SERI/6/VORONA/HD2402/7/F10S- 1/8/Rsk/Nac/Sardari/5/Lr64/lz1813// 093- 4413/No57/4/Sul66/6/Cno67/Mfd// Mon"s"/3/Seri/4/Shahi /7/Desconcioid-7IRW2009-10-204- 0Mar-0SAR-0SAR	47	ZCL/3/PGFN//CNO67/SN64/4/ SERI/5/UA.2837/6/ATTILA/3* BCN/7/ZARGANA-6
14	Shahi/Prl"S"/Fenkang15/Sefid/3/3 16 Collection IRW2009-10-230- 0MA-0MA-0MA-0MA-0MA	31	SN64//SKE/2*ANE/3/SX/4/BEZ/5/ SERI/6/VORONA/HD2402/7/F10S- 1/8/Rsk/Nac/Sardari/5/Lr64/lz1813// 093- 4413/No57/4/Sul66/6/Cno67/Mfd// Mon"s"/3/Seri/4/Shahi /7/Desconcioid-7IRW2009-10-204-- 0MAR-00SAR-0SAR-0SAR-0SAR- 6SAR	48	BONITO-37/MV10- 2000/3/SHI#4414/CROWS//G KSAGVARI/CA8055
15	Koohdasht/RasadIRW2009-10- 249-0MA-0MA-0MA-0MA-0MA	32	SARDARI- HD83//LINFEN875072/KAUZ/4/92 ZHONG 257//CNO79/PRL/3/ OK82282/ /BOW/NKTT IRW2009- 10-214--0MAR-00SAR-0SAR- 0SAR-0SAR-1SAR	49	Manning/Sdv1//Dogu88-0YC- 0YC-0YC-12YC-0YC
16	Koohdasht/Wang shui baiIRW2009-10-251-0MA-0MA- 0MA-0MA-0MA	33	SARDARI- HD83//LINFEN875072/KAUZ/4/92 ZHONG 257//CNO79/PRL/3/ OK82282/ /BOW/NKTT IRW2009- 10-214--0MAR-00SAR-0SAR- 0SAR-0SAR-1SAR		
17	Int F5 2014-44-0MA-1MA	34	BITOP/MUFITBEY		

جدول ۲ - نتایج تجزیه فیزیک و شیمیایی نمونه خاک محل اجرای پژوهش

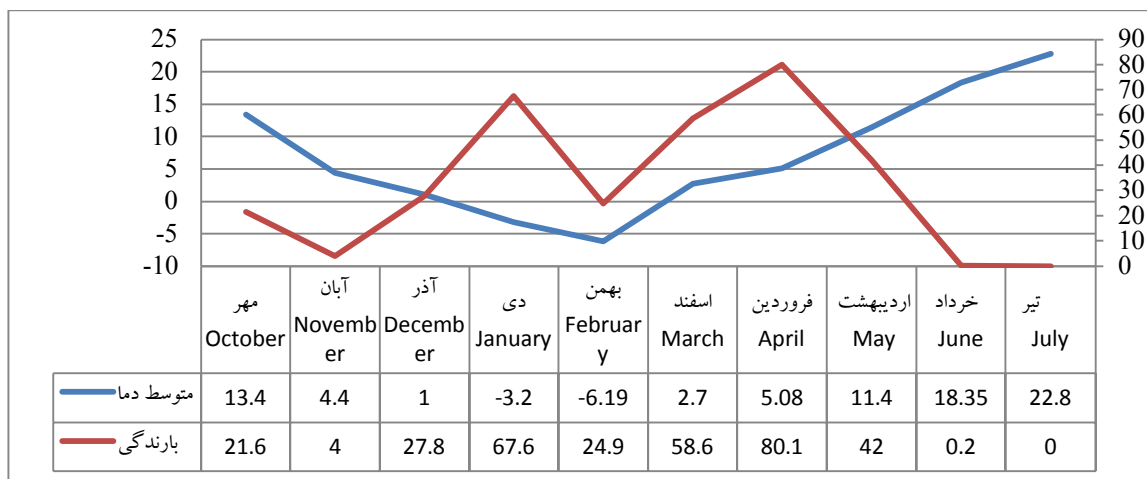
Table 2. The results of the physical and chemical analysis of the soil sample at the research site

مقدار Amount	خصوصیات Specification
20.33	شن (درصد) (%) Sand
43.67	رس (درصد) (%) Clay
36	سیلت (درصد) (%) Silt
لومی رسی	بافت خاک Soil texture
0-30	عمق نمونه برداری (سانتی متر) Depth of Soil sampling
0.57	قابلیت هدایت الکتریکی عصاره اشباع (دسی زیمنس بر متر) (dS/m) Electrical conductivity
3.4	مواد خنثی شونده (درصد) (%) soil neutralizing substances
7.57	واکنش گل اشباع (pH) Saturated mud
0.07	نیترژن کل (درصد) (%) Total nitrogen
9.57	فسفر قابل جذب (میلی گرم بر کیلوگرم-اولسن) (mg/kg-olsen) critical level of phosphorus



نمودار ۱- بارندگی (میلی متر) و متوسط دمای (درجه سانتی گراد) ماهانه سال زراعی ۱۳۹۷-۹۸

Chart 1. Rainfall (mm) and average temperature (degrees Celsius) per month of the crop Season 2019-2020.



نمودار ۲- میزان بارندگی (میلی متر) و متوسط دمای (درجه سانتی گراد) ماهانه سال زراعی ۱۳۹۸-۹۹

Chart 2. Rainfall (mm) and average temperature (degrees Celsius) per month of the crop Season 2020-2021.

فروردین ماه) بود که موجب افت رشد رویشی و متعاقب آن کاهش ذخیره کربوهیدرات‌ها گردید (نمودار ۲). از عوامل ژنتیکی مؤثر در انتقال مجدد می‌توان به توانایی ذخیره فتوآسیمیلات‌ها در ساقه، سرعت پیر شدن برگ‌ها و توانایی ارقام در تبدیل کربوهیدرات‌های اندوخته‌ای به فرم قابل انتقال اشاره نمود (باقری کیا و همکاران ۱۳۹۷). آسیمیلات‌های مازاد پیش از گلدهی در بخش‌های گوناگون ساقه اغلب به شکل فروکتان ذخیره می‌شوند. در طی فرایند انتقال مجدد این ترکیبات بایستی به صورت متحرک درآیند. پس از کرده افشانی تحت تاثیر برخی عوامل محیطی همانند تنش خشکی فعالیت برخی آنزیم‌ها همانند فروکتان اگزو هیدرولاز (Farooq et al., 2014) و اینورتاز (Li et al., 2013) افزایش یافته و موجب تبدیل فروکتان‌ها به فروکتوز و ساکارز می‌گردد. فروکتوز موجود در ساقه نیز تحت تاثیر آنزیم ساکاروز فسفات سنتتاز به ساکارز تبدیل شده و از راه آوندهای آبکش به سمت دانه انتقال می‌یابند (Liu et al., 2015). نتایج حاصل از پژوهش انجام شده توسط باقری کیا و همکاران (۱۳۹۷) نشان داد کارایی و میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقه تحت تنش خشکی انتهای فصل، در لاین‌های اصلاح شده گندم به مراتب بیشتر از توده‌های بومی بوده که

نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد که بیشترین انتقال مجدد در شرایط دیم با ۲۰۱/۶ میلی گرم در بوته مربوط به ژنوتیپ شماره ۴ در سال اول (جدول ۵) و کمترین آن با ۶/۲۵ میلی گرم در بوته مربوط به ژنوتیپ شماره ۴۰ در سال دوم اجرای آزمایش بود (جدول ۶). در شرایط آبیاری تکمیلی بیشترین میزان انتقال مجدد با ۲۴۸/۲۰۰ میلی گرم در بوته متعلق به ژنوتیپ شماره ۸ در سال اول (جدول ۷) و کمترین آن مربوط به ژنوتیپ شماره ۳۲ با ۳/۵۵ میلی گرم در بوته در سال اول بود (جدول ۷). نتایج بدست آمده نشان می‌دهد مقدار این مولفه در شرایط دیم در ژنوتیپ‌های شماره ۲۶، ۴۲، ۴۹، ۲۱ و در شرایط آبیاری تکمیلی در لاین‌های شماره ۷، ۱۰، ۱۹، ۳۰، ۳۱، ۴۹ و ۲۲ دارای کمترین تغییرات در طی دو سال بوده که بیانگر توانایی ژنتیکی آنها در این خصوص می‌باشد. علت این امر را می‌توان به متفاوت بودن کارایی ژنوتیپ‌های گندم از نظر انتقال مجدد نسبت داد که با یافته‌های ایکسو (XU et al., 2006) مطابقت دارد. ضریب تبیین عملکرد دانه با میزان انتقال مجدد ماده خشک در شرایط سال اول دیم ($r^2 = 0.37^*$) مثبت و معنی‌دار بود در حالی که در سال دوم این مقدار ($r^2 = 0.23$) بود. این کاهش به دلیل شرایط اقلیمی بهار سال دوم (کاهش بارندگی در

کربوهیدرات‌ها افزایش یافته و در مراحل انتهایی رشد و پیر شدن دانه، انتقال مجدد مواد اندوخته ای افزایش می یابد (عباسپور، ۱۳۹۹).

علت این امر را می توان در بالا بودن توان مقصد و فعالیت آنزیم‌های مؤثر در انتقال مجدد لاین‌های اصلاح شده نسبت به توده‌های بومی دانست. در شرایط بهینه رشدی به دلیل بالا بودن میزان فتوسنتز جاری، ذخیره

جدول ۳- خلاصه نتایج تجزیه واریانس مرکب صفات اندازه گیری شده بر روی ژنوتیپ‌های گندم نان در شرایط دیم در سال های زراعی ۹۷-۱۳۹۹

Table 3. Combined analysis of variance (ANOVA) for studied traits under rainfed conditions.

منابع تغییر	درجه آزادی	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	میزان انتقال مجدد (میلی گرم در بوته)	کارایی انتقال مجدد (درصد)	سهم انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	میزان فتوسنتز جاری (میلی گرم در بوته)	کارایی فتوسنتز (میلی گرم در بوته)
S.O.V	df	Yield(kg/ha)	assimilate remobilization (mg plant ⁻¹)	assimilate remobilization efficiency(%)	assimilate remobilization(%)	current photosynthesis rate(mg plant ⁻¹)	photosynthesis efficiency (g/g)
سال (year)	1	16737449/88 **	149133/88**	178 /60**	72930 /86 **	3714 /90 **	59 /18**
تکرار (سال) Replication(Y)	2	2186312/67	1385/30	9/52	392 /80	1203 /91	17 /80
ژنوتیپ Genotypes	48	5674966/99 **	166919/61**	1056**	41919 /83**	258730 /44**	2251 /28**
ژنوتیپ×سال Y×G	48	3891425/62 **	227518/63**	1298/98**	43578 / 99**	71379 /40 **	492 /35**
خطای فرعی E _b	96	46866/27	119/98	1/42	43 /18	57 /06	0 /73
ضریب تغییرات (%) Coefficient of Variation(%)		13/3	13/1	15/9	15/2	11/1	13/7

ns: non-significant, **: Significant at probability level of 1%, * : Significant at probability level of 5%

ns: non-significant, **: Significant at probability level of 1%, * : Significant at probability level of 5%

مشارکت کربوهیدرات‌های اندوخته شده در امر پرکردن دانه می‌شود و این موضوع با نتایج رئوف و همکاران (Rauf et al., 2007) مطابقت دارد. بیشترین مقدار کارایی فتوسنتز جاری در شرایط دیم مربوط به ژنوتیپ‌های شماره ۲۱ با ۱۷/۹۵۰ گرم بر گرم در سال دوم (جدول ۶) و کمترین مقدار مربوط به ژنوتیپ شماره ۱۵ با ۰/۵ گرم بر گرم در سال اول بود (جدول ۵). در شرایط آبیاری تکمیلی نیز بالاترین مقدار کارایی فتوسنتز جاری به ژنوتیپ شماره ۳۳ با ۴۲/۹۵ گرم بر گرم در سال اول (جدول ۷) و پایین‌ترین میزان این مؤلفه به ژنوتیپ شماره ۸ با ۲/۳ گرم بر گرم در سال اول تعلق گرفت (جدول ۸). همچنین نتایج نشان داد در مجموع دو سال در شرایط دیم ژنوتیپ‌های شماره ۲۱، ۴، ۲ و ۱ در شرایط آبیاری تکمیلی نیز لاین‌های

کارایی فتوسنتز جاری: نتایج نشان داد که اثر سال در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی بر صفت کارایی فتوسنتز جاری در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۳ و ۴) و در شرایط دیم میانگین کل این صفت در سال اول و دوم به ترتیب ۵/۷۰ و ۶/۸۰ گرم بر گرم و در شرایط آبیاری تکمیلی نیز به ترتیب ۲۵/۱۳ و ۱۵/۴۹ گرم بر گرم بود. با توجه به اینکه کارایی فتوسنتز جاری از نسبت فتوسنتز به میزان ماده خشک در آغاز گرده افشانی بدست می‌آید لذا، کاهش کارایی فتوسنتز جاری در شرایط دیم می‌تواند به دلیل افت تولید ماده خشک نسبت به آبیاری تکمیلی باشد. مطابق نتایج به دست آمده، بالا بودن سطح اندام‌های رویشی یا حجم کانوپی در شرایط آبیاری تکمیلی موجب افزایش سهم و میزان فتوسنتز جاری و کاهش

۱۴/۶ درصد و ژنوتیپ شماره ۳۲ با ۰/۲۵۰ درصد در سال اول بود (جدول ۷). در مجموع، می‌توان چنین بیان کرد بالا بودن میزان ذخایر موجب افزایش کارایی انتقال مجدد خواهد شد. بطوریکه ضریب تبیین بین دو صفت مقدار و کارایی انتقال مجدد در شرایط دیم در طی سال اول و دوم به ترتیب $(r^2 = 0.62)$ و $(r^2 = 0.75)$ و در شرایط آبیاری تکمیلی به ترتیب $(r^2 = 0.85)$ و $(r^2 = 0.67)$ بود. بالا بودن کارایی انتقال مجدد در لاین شماره ۴ را می‌توان به استفاده مؤثر این لاین از ذخایر موجود در ساقه نسبت داد که همین موضوع دلیل سازگاری بیشتر این ژنوتیپ به شرایط تنش می‌باشد. نتایج این تحقیق با یافته‌های احمدی و همکاران (۱۳۹۰) مطابقت دارد. در پژوهش دیگری بحرانی و سروسنانی (۱۳۸۵) گزارش نمودند که خصوصیات ژنتیکی ارقام در کارایی انتقال مجدد نقش مهمی دارد.

شماره ۲۶، ۳۲، ۲۲ و ۲۵ نیز از کارایی فتوسنتز بالایی برخوردار بودند.

کارایی انتقال مجدد ماده خشک: نتایج جداول ۳ و ۴ نشان داد اثر سال بر روی صفت کارایی انتقال مجدد در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار می‌باشد. در شرایط دیم میانگین کل این صفت در سال اول و دوم به ترتیب $۸/۵$ و $۷/۳$ درصد و در شرایط آبیاری تکمیلی نیز به ترتیب $۵/۱$ و $۴/۶$ درصد بود. مطابق نتایج حاصل از مقایسه میانگین‌ها در شرایط دیم بیشترین کارایی انتقال مجدد مربوط به ژنوتیپ شماره ۴ با $۱۵/۶۵۰$ درصد در سال اول (جدول ۵) و کمترین آن مربوط به ژنوتیپ شماره ۴۰ با $۰/۶۵۰$ درصد در سال دوم بود (جدول ۶). در شرایط آبیاری تکمیلی نیز بیش‌ترین و کمترین کارایی انتقال مجدد به ترتیب مربوط به ژنوتیپ‌های شماره ۸ با

جدول ۴- خلاصه نتایج تجزیه واریانس مرکب صفات اندازه گیری شده بر روی ژنوتیپ‌های گندم نان در شرایط آبیاری تکمیلی در سال های زراعی ۹۷-۱۳۹۹

Table 4. Combined analysis of variance (ANOVA) for studied traits under supplemental irrigated conditions.

منابع تغییر	درجه آزادی	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	میزان انتقال مجدد (میلی گرم در بوته)	کارایی انتقال مجدد (درصد)	سهم انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	میزان فتوسنتز جاری (میلی گرم در بوته)	کارایی فتوسنتز (گرم بر گرم)
S.O.V	df	Yield(kg/ha)	assimilate remobilization (mg plant ⁻¹)	assimilate remobilization efficiency(%)	assimilate remobilization(%)	current photosynthesis rate(mg plant ⁻¹)	photosynthesis efficiency (g/g)
سال (year)	1	110166016/0 **	15370/68**	53/29**	1592/58 **	531836/81 **	4200/89**
تکرار (سال)	2	80165/2	82/65	0/60	15/58	656/59	5/56
Replication(Y)							
ژنوتیپ	48	18163879/8 **	309618/77**	1312/03**	38509/07**	631655/55**	8513/28**
Genotypes							
ژنوتیپ×سال	48	11570436/0 **	54573/88**	176/25**	3041/37**	217544 **	3123/62**
Y×G							
خطای فرعی	96	15883/2	71/7703	0/72	16/73	137/30	1/54
E _b							
ضریب تغییرات (%)		5/01	15/9	18/6	25/8	5/1	6/3
Coefficient of Variation(%)							

ns, *, **, * به ترتیب بیانگر اختلاف آماری غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

ns: non-significant, **: Significant at probability level of 1%, *: Significant at probability level of 5%

جدول ۵- مقایسه میانگین صفات در شرایط دیم (سال اول)

Table 5. Mean squares for studied traits under rainfed conditions (first year).

کارایی فتوسنتز جاری (گرم بر گرم)	میزان فتوسنتز جاری (میلی گرم در بوته)	سهم انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	کارایی انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	میزان انتقال مجدد ماده خشک (میلی گرم در بوته)	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	ژنوتیپ
photosynthesis efficiency(g/g)	current photosynthesis rate(mg plant ⁻¹)	assimilate remobilization(%)	assimilate remobilization efficiency(%)	assimilate remobilization (mg plant ⁻¹)	Yield(kg/ha)	Genotypes
15/800	182/400	14	6/600	44/2	2126/5	1
16/900	160/400	23/250	5/050	43/8	2038/5	2
5/800	93/650	52/550	8/400	36/95	1739/5	3
4/550	57/750	89/700	15/650	201/6	2462	4
9/550	115/200	42/300	4/700	39/9	1946	5
3/350	63/100	69/450	11/200	157/35	2219/5	6
3/950	80/250	67/800	10/900	182/2	2024/5	7
6/250	88	80/650	11/250	186	2200	8
1/700	26/250	85/700	15/550	181/05	2253	9
2/900	28/450	88/600	12/300	181/15	2425	10
5/450	40/700	73/950	10/050	181/65	2223/5	11
1/050	21/150	93/950	10/800	172/6	2204	12
4/950	86/450	65/250	6/700	115/15	2051	13
7/150	113/550	37/850	4/150	66/55	1650/5	14
0/500	8/850	77/950	3/700	67/1	1669/5	15
9/200	14/350	14/100	1/550	40/1	1694	16
3/400	11/150	74/900	10/200	53/35	1760/5	17
7/050	12/700	69/850	6/950	30/35	1645/5	18
6/050	73/300	61/900	9/750	118/7	1920	19
7/950	129/900	40/650	5/450	80/85	2087/5	20
16/300	185/100	39/100	7/250	90/95	2010/5	21
5/850	65/900	56/450	7/500	111/65	1920/5	22
5/150	58/450	70/650	12/050	167/8	2362	23
5/500	64/700	61/950	7/500	130/2	1999	24
2/350	13/850	85/350	9/450	36/55	1594/5	25
13/900	196/300	16/200	1/500	37/55	2073	26
4/250	10/550	83/700	11/650	200/15	2076/5	27
3/450	17/200	75/750	9/750	163/1	2153	28
7/350	23/350	71/900	11/400	153/35	1867	29
6/750	87/150	49/600	6/700	86	1631/5	30
5/350	74/350	57/900	9/050	116	1853/5	31
7	40/250	64/850	8/900	158/2	2034/5	32
2/400	36/650	85/050	10/200	174	2006/5	33

جدول ۵- ادامه

Table 5. Continued

2/900	42/750	77/650	10/600	133/65	1964/5	34
5/150	43/500	71/200	14/100	149	2125	35
2/250	34/900	72/800	9/650	144/1	1786/5	36
3	10/700	80/400	8/850	53/45	1631	37
2/950	37/400	72/300	7/750	122/5	1589	38
2/350	23/950	82/150	10/150	156/45	1754	39
2/550	17/200	76/300	7/200	97/55	1302/5	40
5/300	80/600	56/400	6/300	96/25	1518/5	41
8/950	106/200	34/700	4/300	59/35	1905/5	42
3/700	38/600	87/450	12/050	149/55	1832	43
4/800	50/450	9/250	1/750	17/35	1598	44
3/650	47/200	61/150	11/200	128/05	1793	45
6/350	87/100	47/500	5/050	10/05	1476	46
7/050	87/100	53/550	8/200	100/7	1778	47
1/900	28/100	83/600	5/400	105/5	1540	48
7/400	86/700	43/850	7/500	106/6	2033	49
1/7025	14/994	13/045	2/3672	21/743	429/72	(/5) LSD

جدول ۶- مقایسه میانگین صفات در شرایط دیم (سال دوم)

Table 6. Mean squares for studied traits under rainfed conditions(second year).

ژنوتیپ	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	میزان انتقال مجدد ماده خشک (میلی گرم در بوته)	کارایی انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	سهم انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	میزان فتوسنتز جاری (میلی گرم در بوته)	کارایی فتوسنتز جاری (گرم بر گرم)	Genotypes
	Yield(kg/ha)	assimilate remobilization (mg plant ⁻¹)	assimilate remobilization efficiency(%)	assimilate remobilization(%)	current photosynthesis rate(mg plant ⁻¹)	photosynthesis efficiency(g/g)	
1	1311	34/60	8/250	30/300	90/850	8/350	1
2	1336	27/95	3/900	8	124/550	15/200	2
3	1238	72/9	8/500	40/400	52/350	11/100	3
4	1340	54/45	5/450	7/850	48/200	16/800	4
5	1229	17/90	3/050	6/900	93/300	9/100	5
6	1565/5	60/90	7/700	31/450	33	2/600	6
7	1002	12/80	4/200	6/850	78	6/100	7
8	1227/5	17/15	1/850	5/900	60/650	6/200	8
9	1378	60/10	8/300	43/850	13/550	9/750	9
10	1335/5	12	3/100	6/750	23/600	9/300	10
11	1319/5	85/05	9/950	40/250	77/450	5/700	11
12	931/5	8/15	1/100	5/050	25/250	2/300	12

جدول ۶- ادامه

Table 6. Continued

6/400	73/650	44/350	11/05	90/75	1266	13
7/250	83/850	52/950	13/100	119/5	1405/5	14
4/050	51/400	75/850	15/150	144/4	1661/5	15
8/100	93	40	10	105/5	1128/5	16
2/950	37/600	58/650	11/200	112/15	1612/5	17
8/100	70/700	42/400	9/550	98/55	1327/5	18
6/350	59/300	37/250	7/850	80/55	1388/5	19
10/150	108/750	33/650	6/750	61/40	1580/5	20
17/950	109/550	20/250	5/800	70/8	1546	21
9/800	113/700	8/750	4/900	65/10	1245	22
8/900	101/850	14/250	4/950	57/65	1511	23
7/350	59/600	31/850	10/150	25/66	1190	24
6/250	48/700	34/950	10/800	96/95	1225/5	25
14	130/650	6/200	3/750	40/35	1530	26
3/050	35/500	49/450	11/300	101/65	1324	27
1/600	21/150	60	11/750	102/7	1463	28
7/250	85/650	7/100	4	46/95	1256/5	29
2/950	20/850	42/850	3/750	44/05	1211	30
3/950	32/350	4/150	1/850	16/5	1346	31
5/300	84/300	7/800	3/100	26/60	1076	32
1/900	33/650	47/250	10	72/35	1442	33
3/500	40/300	9/100	3/800	35/45	1180	34
3/950	50/700	6/050	4/050	40/50	1514	35
4/100	46/200	4/900	3/100	26/60	1434	36
2/100	29/450	1/350	1/350	15/35	1185/5	37
4/950	16/050	7/500	8	79/75	1280/5	38
4/050	36/600	7/250	3/600	26/20	1129	39
1/150	13/750	0/550	6/50	6/25	892	40
5/950	82/200	1/350	1/450	15/90	1200/5	41
6/750	98/700	3/700	2/550	41/10	1484	42
1/850	40/800	29/900	10/150	49/70	1263	43
10/250	28/600	35/150	10	51/10	1110/5	44
8/350	77/100	55/450	11/250	65/65	1486/5	45
8/900	87/500	8/450	6/100	51/15	1581	46
6/150	69/700	3/850	5/100	40/75	1268/5	47
6/400	58/300	2/950	4/150	39/30	1382	48
8/700	38	31/650	8/900	71/55	1570/5	49
1/7025	14/994	13/045	2/3672	21/743	429/72	(/5) LSD

درسال اول (جدول ۵) و کمترین آن مربوط به ژنوتیپ شماره ۴۰ با ۸۹۲ کیلوگرم در هکتار در سال دوم بود (جدول ۶). همچنین، در شرایط آبیاری تکمیلی نیز بیشترین مقدار عملکرد دانه به ژنوتیپ ۳۳ با ۴۲۳۴ کیلوگرم در هکتار در سال اول (جدول ۷) و کمترین مقدار آن مربوط به ژنوتیپ شماره ۴۰ با ۱۱۱/۵ کیلوگرم در هکتار در سال دوم بود (جدول ۸). به نظر می‌رسد بالا بودن کارایی و میزان فتوسنتز جاری ژنوتیپ ۳۳ موجب افزایش عملکرد دانه در شرایط آبیاری تکمیلی در سال اول شده و در شرایط دیم نیز بالا بودن میزان انتقال و کارایی انتقال مجدد سبب افزایش عملکرد دانه گردیده است. نتایج مطالعات، تاثیر مثبت بالا بودن نقش کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای را در وزن و اندازه دانه (Asseng and Van Herwaarden, 2003) و حصول عملکردهای بالا را در آزمایش‌های مزرعه‌ای (Rebetzke *et al.*, 2008) تأیید کرده است. احتمال می‌رود تسهیم کربوهیدرات‌ها در ساقه گندم یکی از مکانیسم‌هایی باشد که موجب تنوع ژنوتیپ‌ها در ذخیره‌سازی فتواسیمیلات‌ها شده و متعاقباً عملکرد و وزن دانه را بویژه در تنش‌های پایان فصل تحت تأثیر قرار دهد (Xue *et al.*, 2006). در شرایط دیم ژنوتیپ‌های شماره ۹، ۱۱، ۱۰ و ۲۳ در سال اول و در شرایط آبیاری تکمیلی ژنوتیپ‌های شماره ۳۲، ۳۹، ۲۵ و ۲۶ نیز عملکردهای بالا را در سال اول به خود اختصاص دادند.

سهام انتقال مجدد ماده خشک: نتایج جداول ۳

و ۴ نشان داد که اثر سال در خصوص سهم انتقال مجدد ماده خشک در سطح احتمال یک درصد معنی دار شد. در شرایط دیم سهم انتقال مجدد به ترتیب ۶۲/۳۱ و ۲۳/۷۳ درصد و در شرایط آبیاری تکمیلی نیز به ترتیب ۱۹/۱۰ و ۱۳/۸ درصد بود که نشانگر اهمیت و نقش سهم انتقال مجدد در شرایط دیم در مقایسه با شرایط آبیاری تکمیلی می‌باشد. بیشترین سهم انتقال مجدد ماده خشک در شرایط دیم مربوط به ژنوتیپ شماره ۱۲ با ۹۳/۹۵ درصد در سال اول (جدول ۵) و کمترین ژنوتیپ ۴۰ با ۰/۵۵ درصد در سال دوم بود (جدول ۶). در شرایط آبیاری تکمیلی نیز بالاترین سهم

میزان فتوسنتز جاری: نتایج جداول ۳ و ۴ نشان داد اثر سال بر روی صفت میزان فتوسنتز جاری در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. در شرایط دیم میانگین کل این صفت در سال اول و دوم به ترتیب ۶۳/۱۴ و ۶۰/۸۲ میلی‌گرم در بوته و در شرایط آبیاری تکمیلی نیز به ترتیب ۲۶۸/۸۱ و ۱۷۹/۰۴ میلی‌گرم در بوته بود. بیشترین مقدار فتوسنتز جاری در شرایط دیم مربوط به ژنوتیپ شماره ۲۶ با ۱۹۶/۳۰ میلی‌گرم در بوته در سال اول و کمترین آن مربوط به ژنوتیپ شماره ۱۵ با ۸/۸۵ میلی‌گرم در بوته در سال اول بود (جداول ۵، ۶). در شرایط آبیاری تکمیلی نیز بالاترین میزان فتوسنتز جاری به ژنوتیپ شماره ۳۳ با ۴۳۹/۰۵ میلی‌گرم در بوته در سال اول (جدول ۷) و کمترین آن به ژنوتیپ شماره ۴ با ۷۷/۸ میلی‌گرم در بوته در سال دوم اختصاص یافت (جدول ۸). ضریب تبیین عملکرد دانه با میزان فتوسنتز جاری در سال‌های اول و دوم در شرایط آبیاری تکمیلی مثبت و معنی‌دار و به ترتیب $r^2 = 0.48^*$ و $r^2 = 0.73^{**}$ و در شرایط دیم غیر معنی‌دار و به ترتیب $r^2 = 0.04$ و $r^2 = 0.05$ بود. فتوسنتز جاری فرایندی است که در طی آن فتواسیمیلات‌های حاصل از اندام‌های سبز گیاه بویژه برگ پرچم بعد از مرحله گرده افشانی صرف فراهم ساختن نیاز دانه شده و نقش مؤثر و مهمی در این زمینه ایفا می‌کنند. فتوسنتز جاری در شرایط تنش‌های انتهایی فصل به شکل مؤثری کاهش یافته و سهم انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره شده برای پر کردن دانه افزایش می‌یابد (Acevedo and Fereres, 1993). کاهش فتوسنتز جاری در پی تنش خشکی در دوره‌های مختلف رشدی گندم توسط محققین دیگر نیز گزارش شده است (Wenhui *et al.*, 2020; Gupta, 2015; Tatar *et al.*, 2015; and Think, 2015).

عملکرد دانه: با توجه به نتایج جداول ۳ و ۴ مشخص

شد که اثر متقابل ژنوتیپ درسال در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار می‌باشد. با بررسی مقایسه میانگین‌ها مشاهده شد که در شرایط دیم بیشترین مقدار عملکرد مربوط به ژنوتیپ شماره ۴ با ۲۴۶۲ کیلوگرم در هکتار

جدول ۷- مقایسه میانگین صفات در شرایط آبیاری تکمیلی (سال اول)

Table 7. Mean squares for studied traits under supplemental irrigated conditions (first year).

کارایی فتوسنتز جاری (گرم بر گرم)	میزان فتوسنتز جاری (میلی گرم در بوته)	سهم انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	کارایی انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	میزان انتقال مجدد ماده خشک (میلی گرم در بوته)	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	ژنوتیپ
photosynthesis efficiency(g/g)	current photosynthesis rate(mg plant ⁻¹)	assimilate remobilization(%)	assimilate remobilization efficiency(%)	assimilate remobilization (mg plant ⁻¹)	Yield(kg/ha)	Genotypes
12/250	147/55	45/30	10/150	119/300	2634	1
24/850	285/50	7/80	2/050	23/150	3177	2
13/150	171/20	33/55	7	92/050	2582/5	3
10/350	120/10	54/10	10/200	116/700	2263/5	4
8/050	96/85	53/20	9/700	119/300	2246/5	5
14/750	208/20	37/40	8/800	124/400	3326	6
25	326/40	1/30	0/350	4/500	3309	7
2/300	128/35	82	14/600	284/200	3350/5	8
28/450	317/80	8/15	5/400	60/100	3424	9
33/050	327/95	4/50	2/050	11/550	3532/5	10
32/600	322/15	10/05	3/950	36	3396/5	11
17/700	192/10	32/100	8/850	89/950	2820/5	12
10/150	164/45	47/65	10/450	173/950	3433/5	13
20/950	229/40	36/90	9/750	90/800	3301/5	14
22/100	250/30	20/15	5/200	56/750	3140/5	15
32/150	329/65	21/80	5/750	72	3481/5	16
29/150	314/55	9/55	2/850	36/700	3462/5	17
23/550	227/20	28	7/350	57/350	2415/5	18
23/150	306/10	15/70	4/300	49/650	3222/5	19
28/650	330/50	9/90	3/150	40/650	3336/5	20
31/650	334/50	16/55	7/250	64	3330	21
35/950	354/05	7/75	3/200	28	3730/5	22
32/300	338/30	12/30	3/550	38/750	3570/5	23
26/050	313/10	14/85	3/650	41/500	3321	24
41/750	409/80	0/90	0/350	5/300	4186	25
37/550	386/60	10/40	2/800	30	3926	26
33/800	349/95	7/40	2/500	24/350	3723	27
31/350	318/65	9/05	2/500	35/650	3422/5	28
26/550	319/95	9/95	2/800	38	3529/5	29
11	107/30	3/45	1/150	15/700	2152	30
20/750	280/15	3/20	0/950	13/150	3225/5	31
38/750	410/50	0/65	0/250	3/550	4176/5	32

جدول ۷- ادامه
Table 7. Continued

42/950	439/05	10/35	2/800	37/900	4234	33
20/400	294/50	35/10	10	108/300	3470	34
31/150	319/10	8/55	2/950	14/800	3539	35
25/850	315/70	20/05	6/050	59	3347	36
24/150	275/10	15/85	4/250	40/050	2937/5	37
12/050	170/10	13/70	6/100	80/400	2545	38
35/800	373/15	11/65	3/800	57/950	3946/5	39
17/750	268/95	14/70	3/700	56/300	3202/5	40
30/450	317/15	10/55	6/100	59/550	3612	41
25/600	281/05	6	2/900	36/500	3225/5	42
30/250	315/15	13/65	6/700	85/200	3358	43
22/650	270/20	12/45	3/700	42/550	3042/5	44
9/850	228/45	50/40	10/300	139/900	2678	45
21/050	301/75	11/95	5/600	72/350	3391	46
20/900	297/45	9/40	4/450	59/200	3566/5	47
22/800	281/45	9	3/950	70/500	3119/5	48
18/150	237/80	6/95	2/300	16/500	2633	49
2/4701	23/259	8/1201	1/6874	16/816	250/16	(/5) LSD

جدول ۸- مقایسه میانگین صفات در شرایط آبیاری تکمیلی (سال دوم)

Table 8. Mean squares for studied traits under supplemental irrigated conditions(second year).

ژنوتیپ	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	میزان انتقال مجدد ماده خشک (میلی گرم در بوته)	کارایی انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	سهم انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	میزان فتوسنتز جاری (میلی گرم در بوته)	کارایی فتوسنتز جاری (گرم بر گرم)
Genotypes	Yield(kg/ha)	assimilate remobilization (mg plant ⁻¹)	assimilate remobilization efficiency(%)	assimilate remobilization(%)	current photosynthesis rate(mg plant ⁻¹)	photosynthesis efficiency(g/g)
1	1599/5	88/650	7/500	33/65	107/10	9/100
2	1640	13/450	1/050	4/85	172/70	14/350
3	1632	69/050	5/550	26/65	135/80	10/850
4	1722/5	90/500	7/600	40/200	77/80	6/550
5	1511/5	91/500	7/450	40/75	80/75	4/100
6	1995/5	92/700	6/600	28/20	156/85	11/050
7	2219/5	6/200	0/350	6/05	224/45	15/950
8	1904	250/200	10/650	55/70	104/85	5/600
9	2277	42/150	4/200	9/95	239/90	22/550
10	2473	10/050	1/450	5/60	262/60	32/550
11	2139	29/350	2/700	7/10	242/80	27/250
12	1497/5	62/650	5/800	22/35	133/80	12/350
13	2305	32/800	7/350	33/70	216/70	15/200

جدول ۸- ادامه
Table 8. Continued

16/950	171/50	25/80	7/100	84/500	1795	14
31/850	253/55	14/80	3/850	46/750	2245/5	15
12/100	163/20	12/80	3/350	42/200	1792	16
17/900	220/30	7/45	8/350	126/350	1971	17
16/950	174/05	3/25	4/800	44/750	1850	18
15/250	224/85	10/65	6/050	60/950	1940/5	19
20/150	235/45	6/85	1/300	28/950	2005/5	20
21/900	211/80	8/35	3/900	39/900	1920	21
19/750	249	5/40	2/250	24/050	1990/5	22
17/800	220/40	8/60	2/450	30/750	1645/5	23
13/400	185/05	11/90	4/850	25/750	1756/5	24
19/100	240/55	1/50	4/600	53/400	2107/5	25
18/800	217/70	6/55	1/750	20/200	1975/5	26
18/350	199/85	4/20	1/900	15/700	1685	27
19/850	212/25	7/25	2/300	28/700	1642	28
14/750	134	7/50	2/700	20/450	1612	29
10/450	120/90	2/45	0/950	10/400	1348/5	30
14/750	180/70	5/80	1/850	10/600	1741/5	31
11/950	162/95	1/95	3/500	16/550	1580/5	32
10/950	168	7/80	1/750	18/150	1775	33
10/050	133/75	6/45	5/850	7/850	1496/5	34
12	127	5/05	1/750	22/500	1734	35
11/650	127/25	3/15	3/450	6	1530/5	36
9/650	120/20	8/20	2/700	7/700	1433	37
16	180/05	7/10	4/850	60/500	1651/5	38
13/150	138/75	11	2/650	40/950	1392/5	39
9/250	120/85	3/65	3/050	6/700	1111/5	40
13/950	184/55	9/55	3/950	39/200	1720/5	41
15/750	180/40	8/90	2/750	49/200	1739	42
18/750	195/95	18/35	4/950	59/100	1755/5	43
13/950	166/20	6/45	3/300	30/100	1535	44
5/500	79/50	28/25	6	75/500	1773	45
15/600	202/75	16/25	4/250	55	1621	46
14/350	189/25	15/45	3/900	58/200	1419/5	47
14/650	182/55	28/25	3/400	41/250	1682	48
13/250	169/20	6/25	2/800	28	1634/5	49
2/4701	23/259	8/1201	1/6874	16/816	250/16	(/5)LSD

میزان کانوپی بیشتر و تدوام بیشتر سبزی‌نگی اندام‌های رویشی، میزان و کارایی فتوسنتز جاری به ترتیب با ضریب تبیین ۰/۶۷ و ۰/۵۴ نقش مهمتری در افزایش عملکرد دانه دارد در حالی که در شرایط دیم به دلیل محدودیت منابع آبی، تنش‌های خشکی و گرما و میزان کانوپی کمتر و تدوام کمتر سبزی‌نگی اندام‌های رویشی، میزان و کارایی انتقال مجدد ماده خشک به ترتیب با ضریب تبیین ۰/۲۲ و ۰/۱۵ نقش بارزی در عملکرد دانه ژنوتیپ‌ها دارند.

نتیجه‌گیری

نتایج این پژوهش نشان داد که ژنوتیپ‌های گندم مورد ارزیابی در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی برای تمامی صفات مورد مطالعه اثر متقابل با سال نشان دادند و نمی‌توان ژنوتیپی را برای صفات مورد نظر توصیه عمومی کرد و باید ژنوتیپ‌هایی را مد نظر قرار داد که اثر متقابل نشان ندادند یا کمترین مشارکت در اثر متقابل دارند. با این وجود نتایج نشان داد که در شرایط آبیاری تکمیلی به دلیل فراهم بودن شرایط بهینه، میزان کانوپی بیشتر و تدوام بیشتر سبزی‌نگی اندام‌های رویشی، میزان فتوسنتز جاری، کارایی آن و سهم فتوسنتز نقش مهمتری در افزایش عملکرد دانه دارد.

متعلق به لاین ۸ با ۸۲ درصد و کمترین سهم نیز مربوط به ژنوتیپ ۳۲ با ۰/۶۵ درصد در سال اول بود (جدول ۷). با در نظر گرفتن روابط تعریف شده که سهم انتقال مجدد از نسبت مواد اندوخته‌ای به عملکرد بدست می‌آید بنابراین، بالا بودن میزان انتقال مجدد و فتوسنتز جاری موجب افزایش عملکرد و در نهایت پایین بودن سهم انتقال ماده خشک شده است که این نتایج با یافته‌های آکرچ و همکاران (2008) مطابقت دارد. بایستی توجه داشت که حرکت فتوآسیمیلات‌ها از مبدأ به مقصدها بستگی به توان تولید مبدأ و گنجایش مقصد دارد که در صورت عدم تعادل موجب افت عملکرد خواهد شد. بالا بودن توان مبدأ در تولید کربوهیدرات‌ها موجب کاهش سهم انتقال مجدد ماده خشک می‌شود. البته با لحاظ نمودن شرایط رطوبتی خاک و پیرو آن، میزان و توانایی دسترسی به مواد غذایی خاک به ویژه نیتروژن می‌توان سهم انتقال مجدد را در پر کردن ماده خشک دانه را افزایش داد (Nehe *et al.*, 2020).

ضریب تبیین صفات اندازه‌گیری شده در مورد انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای و فتوسنتز با عملکرد دانه در مجموع دو سال در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی در جدول ۹ آورده شده است. نتایج نشان داد که در شرایط آبیاری تکمیلی به دلیل فراهم بودن شرایط بهینه،

جدول ۹- ضریب تبیین (R^2) صفات اندازه‌گیری شده در مورد انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای و فتوسنتز با عملکرد دانه در مجموع دو

سال در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی

Table 9. Coefficient Of Determination of remobilization and Photosynthesis with grain yield in two years under rainfed and supplementary irrigation conditions.

عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	میزان انتقال مجدد ماده خشک (میلی گرم در بوته)	کارایی انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	سهم انتقال مجدد ماده خشک (درصد)	میزان فتوسنتز جاری (میلی گرم در بوته)	کارایی فتوسنتز جاری (گرم بر گرم)
Yield(kg/ha)	assimilate remobilization (mg plant ⁻¹)	assimilate remobilization efficiency(%)	assimilate remobilization(%)	current photosynthesis rate(mg plant ⁻¹)	photosynthesis efficiency(g /g)
دیم Rainfed	۰/۲۲	۰/۱۵	۰/۰۲	۰/۱	۰/۰۸
آبیاری تکمیلی supplemental irrigation	۰/۰۴	۰/۰۸	۰/۰۹	۰/۶۷	۰/۵۴

فتوسنتز جاری در شرایط آبیاری تکمیلی به ژنوتیپ شماره ۳۳ و در شرایط دیم به ژنوتیپ شماره ۲۱ اختصاص یافت. بیشترین کارایی انتقال مجدد در شرایط دیم نیز مربوط به ژنوتیپ شماره ۴ و در شرایط آبیاری تکمیلی مربوط به ژنوتیپ شماره ۸ بود. در بین لاین‌ها در شرایط آبیاری تکمیلی بیشترین مقدار عملکرد را لاین ۳۳ و در شرایط دیم ژنوتیپ ۴ به خود اختصاص دادند. نقش انتقال مجدد در شرایط دیم و فتوسنتز جاری در شرایط آبیاری تکمیلی بر عملکرد دانه مثبت و معنی‌دار بود. در خصوص صفت سهم انتقال مجدد نیز در شرایط دیم ژنوتیپ شماره ۱۲ و در شرایط آبیاری تکمیلی ژنوتیپ ۸ بیشترین مقدار را به خود اختصاص دادند.

در حالی که در شرایط دیم به دلیل محدودیت منابع آبی، تنش‌های خشکی و گرما و میزان کانوپی کمتر و تدوام کمتر سبزی‌نگی اندام‌های رویشی، میزان انتقال مجدد ماده خشک، کارایی آن و سهم انتقال مجدد نقش بارزی در عملکرد دانه ژنوتیپ‌ها دارند. با توجه به تنوع و ویژگی‌های ژنتیکی ژنوتیپ‌ها، در برخی از لاین‌ها بالا بودن میزان فتوسنتز جاری و کارایی آن نقش مهمی را در پر شدن دانه‌ها ایفا می‌کند که این موضوع به ویژه در شرایط آبیاری تکمیلی بارز بوده و نقش انتقال مجدد را کم رنگ‌تر می‌نماید. بیشترین میزان فتوسنتز جاری در شرایط آبیاری تکمیلی مربوط به ژنوتیپ شماره ۳۳ و در شرایط دیم مربوط به ژنوتیپ شماره ۲۶ بود. همچنین، بیشترین میزان کارایی

منابع

- Abbaspour, S. 2020. Investigating the effect of seeding with growth-promoting rhizobacteria on yield and some agronomic characteristics of triticale Master's thesis. University of Mohaghegh Ardabili. (In Persian).
- Ardalani, S., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Ghobadi, M. E., Abdoli, M. 2014. Evaluation of grain yield and its relationship with remobilization of dry matter in bread wheat cultivars under water deficit stress at the post anthesis. *Iran Rainfed Agriculture Scientific-Research Journal*. Vol. 3, No. 2. (In Persian).
- Ahmad, A., SI-O-Semarde, A., A. Zali, A. 2004. A Comparison Between the Capacity of Photoassimilate Storage and Remobilization, and Their Contribution to Yield in Four Wheat Cultivars under Different Moisture Regimes. *Iranian, J. Agri. Sci.* Vol. 35, No. 4. (In Persian).
- Acevedo, E. and Fereres, E. 1993. Resistance to abiotic stresses. In: Hayward, M. D., Bosenmark, N. O. and Romagosa, I. (Eds.), *Plant Breeding: Principles and Prospects*. Chapman and Hall, London. pp. 406-421.
- Agarwal, P. K. and Sinha, S. K. 1984. Effect of water stress on grain growth and assimilate partitioning in two cultivars of wheat contrasting in their yield ability in a drought environment. *Annals of Botany*, 53: 329-340.
- Asseng, S., van Herwaarden, A. F., 2003. Analysis of the benefits to wheat yield from assimilates stored prior to grain filling in a range of environments. *Plant Soil* 256, 217-229.
- Azhand, M., Saeidi, M., Abdoli, M. and Khas-Amiri, M. 2015. The impact of source limitations on yield formation, storage capacity and contribution of stem reserves to the growing grains of modern barley cultivars under post-anthesis water deficiency. *Plant Knowledge Journal*, 4(1): 13-24.
- Azhand, M., Jalali-Honarmand, S., Saeidi, M., Ghobadi, M., Chaghmirza, K. and Abdoli, M. 2016. Evaluation of storage capacity and stem reserves contribution to grain yield of bread wheat affected by terminal drought stress. *Journal of Plant Ecophysiology*, 7(23): 1-16.
- Bahrani, A. 2011. The effects of nitrogen application and drought stress after flowering on wheat grain filling. *Chemistry and Environment Journal*. 155-160. (In Persian).
- Bahrani, A., Hamedi, S., Tadayan, M. S. 2013. Response of wheat and barley to nitrogen and drought stress. *Plant Ecophysiology Journal*. Vol. 5. (In Persian).
- Bahrani, A and Tahmasebi Sarestani, Z. 2006. Effects of rate and time of nitrogen fertilizer on yield, yield component, and dry matter remobilization efficiency in two winter wheat cultivars. *Journal of agricultural sciences*, Vol. 12, No. 2. (In Persian).

- Bagherikia, S., Pahlevani, M., Yamchi, A., Zenalinezhad, K., Mostafaie, A. 2017. Effect of Drought Stress on the Expression of Genes Involved in Synthesis and Hydrolysis of Fructan During Remobilization of Assimilates in Wheat Root. *Plant Genetic Researches*, Vol. 4, No. 1. (In Persian).
- Bagherikia, S., Pahlevani, M. H., Yamchi, A., Zenalinezhad, K. and Mostafaie, A. 2017. Molecular and physiological analysis of flag leaf senescence and remobilization of assimilates in bread wheat under terminal drought stress. *Agricultural Biotechnology Journal*, 8(4): 1-16.
- Bazargani, M. M., Hajirezaei, M. R., Salekdeh, G. H., Bushehri, A. A. S., Falahati-Anbaran, M., Moradi, F., Naghavi, M. R. and Ehdaie, B. 2012. A view on the role of metabolites in enhanced stem reserves remobilization in wheat under drought during grain filling. *Australian Journal of Crop Science*, 6(12): 1613-1623.
- Biswal, A.K., Kohli, A., 2013. Cereal flag leaf adaptations for grain yield under drought: knowledge status and gaps. *Mol. Breed.* 31, 749–766.
- Blum, A., 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica* 100, 77–83.
- Bonnett, G. D. and Incoll, L. D. 1992. The potential pre-anthesis contribution of stem internodes to grain yield in crops of winter barley. *Annals of Botany*, 69: 219-225.
- Comastri, A., Janni, M., Simmonds, J., Uauy, C., Pignone, D., Nguyen, H.T., Marmioli, N., 2018. Heat in wheat: exploit reverse genetic techniques to discover new alleles within the *Triticum durum* sHsp26 family. *Front. Plant Science*. 9, 1337.
- Dhanda, S.S., Sethi, G.S., 2002. Tolerance to drought stress among selected Indian wheat cultivars. *J. Agric. Sci.* 139, 319–326.
- Department of grain research and resource management. 2019. Technical instructions for dry wheat cultivation in the cold climate. Iran agricultural research institute. (In Persian).
- Dias de Oliveria, E., Bramley, H., Siddique, K.H.M., Henty, S., Berger, J., Palta, J.A., 2013. Can elevated CO₂ combined with high temperature ameliorate the effect of terminal drought in wheat? *Func. Plant Biology*. 40, 160–171.
- Emam Y. 2020. Cereal Production. Fourth edition. Shiraz University. 194 (In Persian).
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. and Waines, J. G. 2006 b. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrate. *Crop Science*, 46: 2093-2103.
- Farooq, M., Hussain, M. and Siddique, K. H. 2014. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 33(4): 331-349.
- Gebbing, T., 2003. The enclosed and exposed part of the peduncle of wheat (*Triticum aestivum*) - spatial separation of fructan storage. *New Phytol.* 159, 245–252.
- Gupta, N., Think, s, k. 2015. Improving Photosynthetic Performance of Bread Wheat under Field Drought Stress by Foliar Applied Glycine Betaine. *Journal of agricultural science and technology*. 7: 75-86.
- Gebbing, T., Schnyder, H., Kuhbauch, W., 1999. The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. Assessment by steady-state (CO₂)-C13/(CO₂)-C12 labelling. *Plant Cell Environ.* 22, 851–858.
- Hörtensteiner, S. and Feller, U. 2002. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *Journal of Experimental Botany*, 53: 927-937.
- Heidari-Sharifabad, H. 2008. Drought mitigation strategies for the agriculture sector. Key Articles, 10th Iranian Crop Sciences Congress, Karaj, Iran. pp. 47-60.
- Johnson, R. C., Witters, R. E. and Ciha, A. J. 1981. Daily patterns of apparent photosynthesis and evapotranspiration in developing winter wheat crop. *Agronomy Journal*, 73: 414-418.
- Kiniry, J.R., 1993. Nonstructural carbohydrate utilization by wheat shaded during grain growth. *Agron. J.* 85, 844–849.
- Lawlor, D. W. 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*, 89: 871-885.
- Li, J., Baroja-Fernández, E., Bahaji, A., Muñoz, F. J., Ovecka, M., Montero, M., Sesma, M. T., Alonso-Casajús, N., Almagro, G. and Sánchez-López, A. M. 2013. Enhancing sucrose synthase activity results in increased levels of starch and ADP-glucose in maize (*Zea mays* L.) seed endosperms. *Plant and Cell Physiology*, 54(2): 282-294.
- Liu, J., Han, L., Huai, B., Zheng, P., Chang, Q., Guan, T., Li, D., Huang, L. and Kang, Z. 2015. Down-regulation of a wheat alkaline/neutral invertase correlates with reduced host susceptibility to wheat stripe rust caused by *Puccinia striiformis*. *Journal of Experimental Botany*, 281(2): 428-436.

- McIntyre, C.L., Seung, D., Casu, R.E., Rebetzke, G.J., Shorter, R., Xue, G., 2012. Genotypic variation in the accumulation of watersoluble carbohydrates in wheat. *Funct. Plant Biology*. 39, 560–568.
- Mahmoudi, H. 2019. Report on the weather conditions of rainfed agriculture research stations. 2018-2019. Iran agricultural research institute Publishing. (In Persian).
- Nehe, A.S., Misra, S., Murchie, E.H., Chinnathambi, K., Singh Tyagi, B., Foulkes, M.J., 2020. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and protein concentration in Indian wheat cultivars. *Field Crops Research*. 251.
- Netanos, D. A. and Koutroubas, S. D. 2012. Dry matter and N accumulation and translocation for Indica and Japonica rice under Mediterranean conditions. *Field Crops Research*, 74: 93-101.
- Ono, Y., Wada, S., Izumi, M., Makino, A. and Ishida, H. 2013. Evidence for contribution of autophagy to Rubisco degradation during leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell & Environment*, 36: 1147-1159.
- Ovenden, B., Milgate, A., Lisle, C., Wade, L.J., Rebetzke, G.J., Holland, J.B., 2017. Selection for water-soluble carbohydrate accumulation and investigation of genetic × environment interactions in an elite wheat breeding population. *Theor Appl Genet*. 130, 2445–2461.
- Pampana, S., Mariotti, M., Ercoli, L. and Masoni, A. 2014. Remobilization of dry matter, nitrogen and phosphorus in durum wheat as affected by genotype and environment. *Italian Journal of Agronomy*. 3: 303-314.
- Papakosta, D. K. & A. A. Gagianas. (1991). Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization, and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal*. 83: 864–870.
- Ruuska, S. A., Rebetzke, G. J., Van Herwaarden, A. F., Richards, R. A., Fettell, N. A., Tabe, L. and Jenkins, L. D. 2006. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biology*, 33: 799-809.
- Rebetzke, G.J., van Herwaarden, A.F., Jenkins, C., Weiss, M., Lewis, D., Ruuska, S., Tabe, L., Fettell, N.A., Richards, R.A., 2008. Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 59, 891–905.
- Reynolds, M.P., Mujeeb-Kazi, A., Sawkins, M., 2005. Prospects for utilising plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought-and salinity-prone environments. *Annals of Applied Biology*. 146, 239–259.
- Rivero, R. M., Shulaev, V. and Blumwald, E. 2009. Cytokinin-dependent photorespiration and the protection of photosynthesis during water deficit. *Plant Physiology*, 150: 1530-1540.
- Rathey, A., Shorter, R., Chapman, S., Dreccer, F., van Herwaarden, A., 2009. Variation for and relationships among biomass and grain yield component traits conferring improved yield and grain weight in an elite wheat population grown in variable yield environments. *Crop Pasture Science*. 60, 717–729.
- Rubia, L., Rangan, L., Choudhury, R. R., Kamínek, M., Dobrev, P., Malbeck, J., Fowler, M., Slater, A., Scott, N. and Bennett, J. 2014. Changes in the chlorophyll content and cytokinin levels in the top three leaves of new plant type rice during grain filling. *Journal of Plant Growth Regulation*, 33: 66-76.
- Rauf, M., Munir, M., Ul-Hassan, M., Ahmed, M. and Afzai, M. 2007. Performance of wheat genotypes under osmotic stress at germination and early seedling growth stage. *African Journal of Biotechnology* 8: 971-975.
- Saradadevi, R., Palta, J.A., Siddique, K.H.M., 2017. ABA-mediated stomatal response in regulating water use during the development of terminal drought in wheat. *Front. Plant Science*. 8, 1251.
- Schnyder, H., 1993. The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling-A review. *New Phytol*. 123, 233–245.
- Saidi, M., Mohammadi, M., Shafii Abnavi, M., Skandari Qala, Z., Abdoli, M. 2016. The effect of post-flowering drought stress on storage capacity and the contribution of stem reserves to yield Grain of wheat genotypes. *Scientific Research Quarterly Journal of Crop Physiology*, Vol. 8, No. 31. (In Persian).
- Saeidi, M., Mohammadi, M., Shafiei Abnavi, M., Eskandari Ghaleh, Z. and Abdoli, M. 2016. Effect of drought tension after flowering on storage capacity and the contribution of stem reserves in grain yield of wheat genotypes. *Crop Physiology Journal*, 30: 69-86.
- Tatar, O; Bruk, H; Asch, F. Photosynthesis and Remobilization of Dry Matter in Wheat as Affected by Progressive Drought Stress at Stem Elongation Stage. 2015. *Journal of Agronomy and crop science*.
- Wenhui, Z; Leizhen, L; Qiu, SH; Jianhua, Y; Xinyi, H; Feng, T; Jianjun, W. 2020. Effects of Water Stress on Photosynthesis, Yield and Water Use Efficiency in Winter Wheat. *Water*. 12:2127.

- Xu, Z. Z., Yn, Z. W. and Wang, D. 2006. Nitrogen translocation in wheat plants under soil water deficit. *Plant and Soil* 280: 291-303.
- 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(6): 1645-1655.
- Yang, J. and Zhang, J. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*, 169: 223-236.
- Zhang, B., Li, W., Chang, X., Li, R. and Jing, R. 2014. Effects of favorable alleles for water-soluble carbohydrates at grain filling on grain weight under drought and heat stresses in wheat. *PLOS ONE*, 9(7); e102917: 1-12.