

مقایسه توان ذخیره سازی و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی و سهم آنها در عملکرد در چهار رقم گندم در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی

علی احمدی^۱، عادل سی و سه مرده^۲ و عباسعلی زالی^۳

۱، ۳، استادیار و استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران^۲، استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه کردستان

تاریخ پذیرش مقاله ۸۲/۱۰/۱۷

خلاصه

توان بالقوه ذخیره سازی مواد فتوسنتزی در ساقه و کارایی انتقال آنها به دانه دو صفت موثر در ثبات عملکرد در اقلیمهایی است که در آنها شرایط تنش خشکی در دوره پر شدن دانه غالب می‌باشد. رقم گندم اصلاح شده برای چهار اقلیم اصلی ایران در شرایط شاهد و تنش خشکی در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج مورد مطالعه قرار گرفت. نتایج آزمایش نشان داد که سهم ذخایر ساقه در عملکرد در شرایط شاهد و تنش بترتیب ۱۹/۳ و ۲۴/۴ درصد بود. در شرایط تنش خشکی افزایش نسبی سهم ذخایر ساقه با کاهش سهم فتوسنتز جاری در عملکرد همراه بود. در رقم چمران و لاین M-75-7 نسبت بیشتری از مواد ذخیره‌ای ساقه در مقایسه با ارقام تجن و الوند به دانه منتقل شد. بعلاوه حداکثر وزن خشک ساقه (۱۷ روز پس از گرده‌افشانی) در رقم چمران و لاین M-75-7 بیشتر از دو رقم دیگر بود و کمتر تحت تاثیر تیمار تنش قرار گرفت. تنش خشکی کارایی ساقه در انتقال مجدد مواد را افزایش داد که البته این افزایش مربوط به دو رقم چمران و M-75-7 بود. سهم فتوسنتز جاری در عملکرد در لاین M-75-7 تحت تاثیر تنش خشکی قرار نگرفت در حالیکه در سایر ارقام کاهش محسوسی از این نظر در واکنش به خشکی مشاهده شد. در طی تشکیل دانه غلظت قندهای محلول ساقه از ۲۱/۳ درصد به ۲/۷ درصد کاهش یافت. سهم این ترکیبات در عملکرد در حدود ۱۳ درصد بود. سهم قندهای محلول ساقه در عملکرد در هر دو سطح تنش تفاوت معنی داری باهم نداشتند، بهرحال در مرحله رسیدگی ارقام از لحاظ این صفت تفاوت معنی دار نشان دادند. همبستگی مثبت و معنی دار بین غلظت کربوهیدراتهای محلول ساقه در ۱۷ روز پس از گرده افشانی و سهم آنها در عملکرد مشاهده شد. از طرفی بین سهم کربوهیدراتهای محلول ساقه در عملکرد و سهم فتوسنتز جاری در عملکرد همبستگی منفی و معنی دار مشاهده شد. بررسی روند تغییرات وزن خشک دانه نشان داد که تنش خشکی تا ۲۴ روز پس از گرده‌افشانی تاثیری بر سرعت رشد دانه نداشت ولی پس از آن سرعت پر شدن دانه را کاهش داد. بیشترین سرعت پر شدن دانه در این مرحله مربوط به رقم الوند و کمترین آن مربوط به لاین M-75-7 بود. بنابراین کاهش وزن خشک دانه عموماً بواسطه تاثیر سوء تنش در این دوره بوده، که احتمالاً گیاه با تنش رطوبتی شدیدتری مواجه شده است. در این دوره وزن خشک ساقه در هر دو شرایط شاهد و تنش کاهش یافت. بعلاوه به نظر رسید خشکی عمدتاً از طریق کاهش طول دوره پر شدن دانه باعث کاهش وزن نهایی دانه گردد. در این تحقیق مشاهده شد که تنش خشکی فتوسنتز جاری را ۲۰ درصد کاهش داد در حالیکه عملکرد فقط ۱۵ درصد کاهش یافت. کاهش کمتر عملکرد بدلیل انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه بود که نشان دهنده نقش بافری ساقه در ثبات عملکرد است.

واژه‌های کلیدی: گندم، تنش خشکی، پر شدن دانه، ذخایر ساقه، قند های محلول، انتقال مجدد

مقدمه

در حال حاضر از کل سطح زیر کشت گندم در ایران، حدود ۲/۴ میلیون هکتار بصورت آبی می‌باشد، هر چند سطح زیر کشت گندم آبی حدود یک سوم کل سطح زیر کشت گندم در کشور است، اما دوسوم تولید گندم متعلق به اراضی آبی است. در این اراضی با توجه به بحران کمبود آب لزوم انجام تحقیقات در زمینه آبیاری محدود اجتناب ناپذیر است. محدودیت آب در اراضی گندم آبی عموماً در اواخر فصل رشد آن اتفاق می‌افتد و دلیل اصلی این امر رقابت زراعت‌های بهاره با آبیاری‌های پایانی گندم در مرحله دانه‌بندی است، این محدودیت آبیاری بسته به زمان آن می‌تواند تأثیر قابل ملاحظه‌ای بر عملکرد گندم داشته باشد، با درک اثر تنش خشکی و تعیین چگونگی واکنش ارقام گندم به این تنشها می‌توان بهترین واکنش گیاه را شناسایی و موفق‌ترین لاین‌ها را از این لحاظ تعیین کرد.

در غلات، از جمله گندم در طی دوره‌ای از رشد، تجمع ماده خشک در گیاه بیشتر از میزان مصرف آن جهت رشد است، در این حالت مواد فتوسنتزی مازاد بصورت قندهای مختلف اغلب در ساقه ذخیره می‌شوند و در مراحل بعدی رشد که معمولاً از دو تا سه هفته پس از گلدهی شروع می‌شود به دانه انتقال می‌یابند (۱۸). بنابراین می‌توان گفت که دو نوع منبع کربوهیدراتی در تأمین مواد فتوسنتزی هنگام پر شدن دانه شرکت دارند: محصولات فتوسنتز جاری که مستقیماً به دانه انتقال می‌یابد، و توزیع مجدد مواد فتوسنتزی ذخیره شده در بافتهای ذخیره‌ای که مواد مذکور را در طی دوره تاریکی شبانه روزی و همچنین در انتهای مرحله پر شدن دانه تأمین می‌کنند. در این دوره فعالیت دستگاههای فتوسنتزی تا حدی کاهش یافته و سرعت تجمع ماده خشک در دانه از سرعت تولید آن در کل گیاه بیشتر است (۲۰).

میزان مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه از حدود ۳ درصد در شرایط شاهد تا حدود ۷۰ درصد در شرایط تنش گزارش شده است (۲۰). محققان از این پدیده بعنوان خاصیت بافری ساقه نام برده‌اند. واردلاو ویلن برینک (۱۹۹۴) گزارش کرده‌اند که سهم کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای در پر شدن دانه تحت شرایط تقریباً مطلوب ۱۵-۵٪ است. پاپاکوستا و گایاناس

(۱۹۹۱) در یک مطالعه بر روی ۴ رقم گندم کارایی انتقال ماده خشک، یعنی بخشی از وزن ساقه که به دانه انتقال می‌یابد را بین ۲/۳ تا ۳۶/۴ درصد و سهم مواد فتوسنتزی پیش از گرده‌افشانی را بین ۶ تا ۷۳٪ درصد ذکر کرده‌اند. راوسون و ایوانز (۱۹۷۱) سهم ساختارهای غیر دانه‌ای سنبله را در عملکرد ۳/۲ درصد گزارش کرده‌اند و همچنین اظهار داشته‌اند که کارایی ساقه در انتقال ماده خشک، به وزن خشک ساقه در مرحله گرده‌افشانی بستگی دارد. وزن خشک بیشتر در مرحله گرده‌افشانی به مشارکت بیشتر ماده خشک آن در انتقال مجدد به دانه و عملکرد بیشتر در شرایط تنش رطوبتی منتهی می‌شود. تحت شرایط تنش در اواخر فصل رشد کاهش عملکرد گندم با سقط دانه و یا کاهش رشد دانه مرتبط است (۱۱). این کاهش رشد دانه ناشی از اثرات کاهشی تنش خشکی بر روی فتوسنتز است. گرابایو و همکاران (۱۹۹۰) گزارش کردند که کاهش فتوسنتز از طریق سایه اندازی، سرعت رشد هر دانه را از ۲ میلی گرم در روز به ۱/۷۹ (در رقم با وزن دانه بالا) و از ۱/۵۵ به ۱/۳۱ میلی گرم در روز (در رقم با وزن دانه کمتر) کاهش داده است. آنها گزارش کردند که کاهش فتوسنتز از ۱۴ تا ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی عملکرد را از طریق کاهش سرعت رشد دانه پایین می‌آورد.

توان بالقوه ذخیره سازی مواد فتوسنتزی در ساقه و سپس کارایی انتقال آنها به دانه دو خصوصیت مؤثر در ثبات عملکرد تحت شرایط تنش خشکی می‌باشد. این خصوصیات تحت کنترل ژنتیکی بوده (۱) و لذا در ارقام اصلاح شده برای نقاط مختلف می‌تواند متفاوت باشد. به همین دلیل در بررسی حاضر تعداد چهار رقم گندم، تا حدودی معرف اقلیم‌های مختلف آب و هوایی ایران، انتخاب و صفات فوق در شرایط آبیاری مطلوب و تنش رطوبتی مورد مطالعه قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

این تحقیق از پاییز سال ۱۳۷۸ در مزرعه دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج آغاز شد و تا تابستان ۱۳۷۹ ادامه یافت. خاک مزرعه آزمایشی از نوع لوم رسی و شامل ۳۸ درصد سیلت و ۲۴ درصد شن بود. آزمایش در قالب

طرح بلوکهای کامل تصادفی بصورت کشتهای خرد شده و درسه تکرار انجام گردید. هر واحد آزمایشی نیز شامل ۶ خط کاشت ۶ متری با فاصله ردیف ۲۵ سانتی متر و تراکم ۴۰۰ بذر در متر مربع بود. در این آزمایش رژیمهای رطوبتی (شاهد و تنش خشکی) بعنوان فاکتور اصلی و رقم بعنوان فاکتور فرعی در نظر گرفته شد. تیمارهای شاهد مطابق روش متعارف منطقه تقریباً هر ۱۰ روز یکبار تا هنگام زرد شدن برگها آبیاری گردید. رطوبت خاک اندازه گیری شده قبل از هر آبیاری در این تیمار حدود ۱۳/۵ درصد بود. تیمار تنش خشکی تا ابتدای ساقه رفتن (۲۸ فروردین ماه) مشابه تیمار شاهد آبیاری شدند. از این تاریخ به بعد در حالیکه آبیاری گیاهان تیمار شاهد بطور معمول ادامه یافت، گیاهان تیمار تنش با توجه به ظهور علائم پژمردگی اول صبح برگ پرچم فقط در دو مرحله آبیاری شدند که بترتیب با مراحل رشدی تورم غلاف برگ پرچم (چکمه‌ای) و شیری شدن دانه همزمان بود. درصد رطوبت خاک در منطقه عمق ریشه در این دو مرحله بترتیب ۱۱ و ۸ درصد بود. پتانسیل آب خاک بر اساس معادله منحنی برآورد شده بترتیب تقریباً معادل ۲۲/۶- و ۵۱/۵- اتمسفر بود. این رژیم رطوبتی در تیمار تنش باعث ۵۰٪ کاهش در آب مصرفی در بهار شد. ارقام مورد بررسی شامل چمران، الوند، تجن و M-75-7 بودند که به ترتیب ارقام توصیه شده برای مناطق گرم و خشک (مانند خوزستان)، سرد (مانند زنجان)، ساحل خزر (مانند گلستان) و منطقه معتدل کشور (مانند کرج) می‌باشند.

عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه از طریق برداشت ۴ خط یک متری از هر کرت تعیین گردید. بمنظور تخمین قدرت ذخیره سازی مواد فتوسنتزی در ساقه و قدرت انتقال مجدد آنها و نیز سرعت رشد دانه در شرایط کنترل و تنش، در مرحله گرده‌افشانی از هر کرت فرعی ۲۵ ساقه اصلی کاملاً یکنواخت و مشابه علامت گذاری شده و به ۵ گروه حتی الامکان مشابه تقسیم شدند و از ۱۰ روز پس از گرده افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک، هر هفته یکبار، در ۵ مرحله و هر مرحله ۵ ساقه علامت گذاری شده همراه با سنبله برداشت شده و بمدت ۴۸ ساعت دردمای ۸۰ درجه سانتیگراد خشک شدند، سپس ساقه و دانه توزین شده و

انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه و نیز سرعت پر شدن دانه از طریق روابط زیر محاسبه شد (۱، ۱۴، ۱۶، ۱۷). وزن خشک ساقه در مرحله رسیدگی دانه - حداکثر وزن خشک ساقه پس از گرده‌افشانی = انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه وزن خشک کاه‌سنبله در مرحله رسیدگی - حداکثر وزن خشک کاه سنبله پس از گرده‌افشانی = انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از سنبله به دانه $100 \times$ (حداکثر وزن خشک ساقه پس از گرده‌افشانی / انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه) = کارایی ساقه در انتقال ذخایر به دانه (%) $100 \times$ (حداکثر وزن خشک کاه سنبله پس از گرده‌افشانی / انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از کاه سنبله به دانه) = کارایی سنبله در انتقال ذخایر به دانه (%)

انتقال مجدد ماده خشک از ساقه و سنبله به دانه - عملکرد دانه = فتوسنتز جاری

$100 \times$ (عملکرد دانه / فتوسنتز جاری) = سهم نسبی فتوسنتز جاری در عملکرد (%)

$100 \times$ (عملکرد دانه / انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه) = سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد (%)

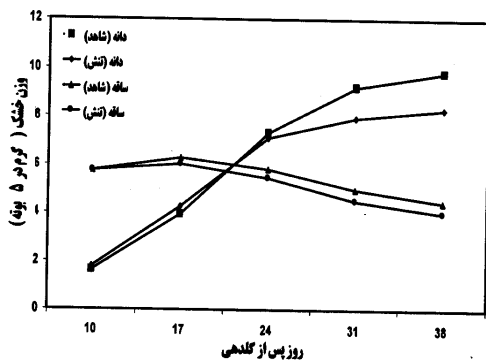
$100 \times$ (عملکرد دانه / انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از کاه سنبله به دانه) = سهم نسبی ذخایر سنبله در عملکرد (%)

تعداد دانه در ۵ سنبله / فاصله زمانی بین دو برداشت / تفاوت وزن دانه ۵ سنبله در فاصله بین دو برداشت = سرعت پر شدن دانه

در روابط فوق کاهش تنفسی در نظر گرفته نشده است و فرض شده است که تنفس برای ارقام و شرایط محیطی مورد استفاده در این مطالعه یکسان است. اهدایی و واینز نیز در مطالعات خود در رابطه با تنوع ژنتیکی انتقال مجدد در گندم چنین فرضی را صحیح دانسته‌اند (۷).

روش فوق در واقع روش وزنی تخمین سهم ذخایر ساقه در عملکرد دانه می‌باشد. برای ارزیابی هر چه دقیق‌تر سهم کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای ساقه در پر شدن دانه، قندهای محلول نمونه‌های ساقه برداشت شده در ۱۷ و ۳۸ روز پس از گرده‌افشانی از طریق اتانل داغ ۸۰ درصد استخراج شده و با روش فنل و اسید سولفوریک غلیظ در دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت شد (۲) و سهم این ترکیبات در عملکرد دانه از طریق روابط زیر تعیین گردید (۷، ۱۲).

ارقام دیده می‌شود. با توجه به اینکه پر شدن سلولهای اندوسپرمی از مرحله دو هفته پس از گرده افشانی شروع می‌شود (۲۰)، تا این تاریخ هنوز مخزنهای قوی مواد فتوسنتزی فعال نشده‌اند، لذا مازاد مواد فتوسنتزی جاری برگها در ساقه تجمع می‌یابد. روند کاهش بعدی در وزن ساقه مبین آن است که این مواد ذخیره شده در مراحل بعدی مورد استفاده گیاه قرار گرفته‌اند. این نتایج با نتایج بسیاری از محققین که استفاده از ذخایر ساقه را برای رشد دانه گزارش کرده‌اند هماهنگ است (۸، ۱۷). در شرایط تنش در ۱۷ تا ۳۸ روز پس از گرده افشانی وزن خشک ساقه در دو رقم چمران و M-75-7 بیشتر از شاهد کاهش یافته است (شکل ۲)، این ارقام در مقایسه با دو رقم دیگر مقاومت بیشتری را به خشکی نیز نشان دادند. وزن خشک ساقه در دو رقم الوند و تجن در ۱۷ روز بعد از گرده افشانی که حداکثر وزن را داشتند در شرایط تنش کمتر از شاهد بود، در حالیکه در دو رقم چمران و M-75-7 که مقاومت نسبی به خشکی دارند، وزن خشک ساقه در ۱۷ روز پس از گرده افشانی تحت تاثیر تنش قرار نگرفته است، بنابراین ممکن است مقدار بیشتر ذخایر ساقه با انتقال بیشتر این ذخایر به دانه و مقاومت بیشتر به خشکی همراه باشد. از آنجائیکه تنش خشکی قبل از گرده افشانی اعمال شد، در ارقام حساس به خشکی که تحت تنش، فتوسنتز کمتری دارند، ذخایر ساقه کمتر بوده و انتقال آنها به دانه نیز کمتر است.



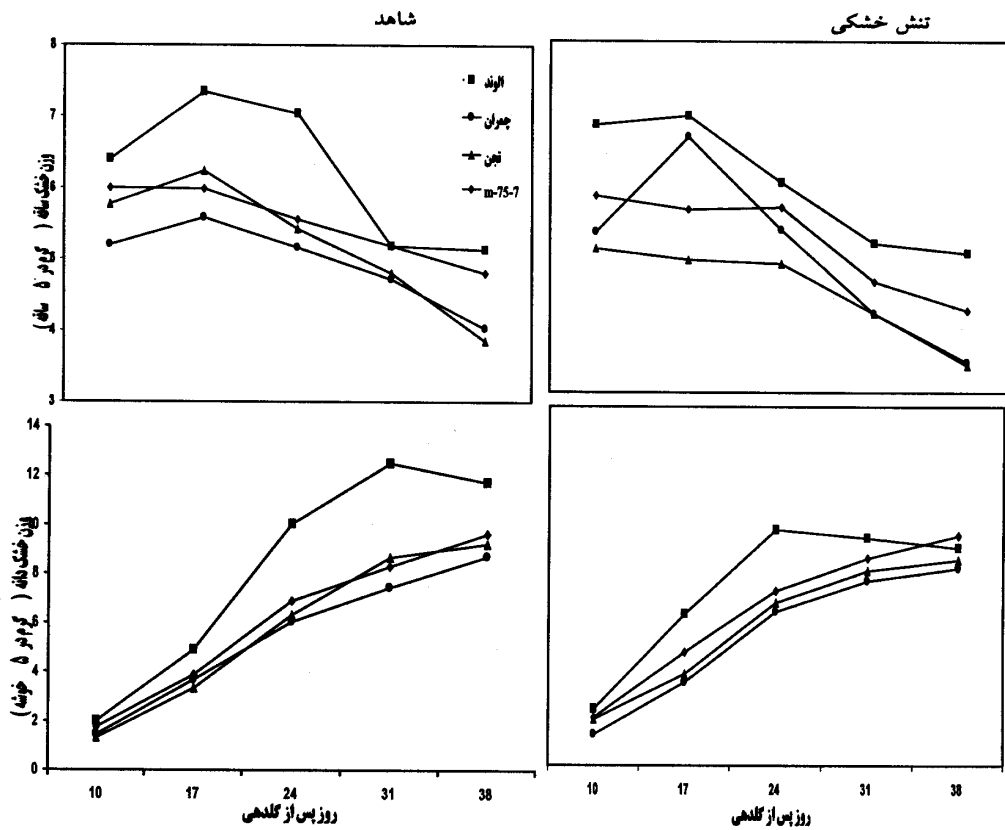
شکل ۱- روند تغییرات وزن خشک ساقه و دانه گندم (متوسط ۴ رقم در سه تکرار) در شرایط شاهد و تنش خشکی از ۱۰ تا ۳۸ روز پس از گلدهی. آخرین آبیاری همزمان هر دو تیمار شاهد و تنش در مراحل ابتدایی ساقه رفتن انجام شد. پس از آن تیمار شاهد در چهار مرحله و تیمار تنش فقط در دو مرحله آبیاری شد.

غلظت کربوهیدراتهای محلول ساقه در مرحله رسیدگی - غلظت کربوهیدراتهای محلول ساقه در ۱۷ روز پس از گرده افشانی = انتقال مجدد کربوهیدراتهای محلول از ساقه به دانه
 غلظت کربوهیدراتهای محلول ساقه در ۱۷ روز پس از گرده افشانی / انتقال مجدد کربوهیدراتهای محلول از ساقه به دانه = کارایی ساقه در انتقال کربوهیدراتهای محلول به دانه
 عملکرد دانه / انتقال مجدد کربوهیدراتهای محلول ساقه به دانه = سهم کربوهیدراتهای محلول ساقه در عملکرد
 بمنظور آنالیز واریانس داده‌ها از برنامه آماری SAS استفاده شد. مقایسه میانگینها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵ درصد مقایسه شدند.

نتایج و بحث

در مطالعه انجام شده قبلی (نتایج منتشر نشده است)، چهار رقم گندم مورد بررسی در این تحقیق از نظر واکنش به خشکی بر اساس شاخص حساسیت به تنش به ترتیب نزولی زیر قرار گرفتند: تجن، الوند، M-75-7 و چمران. بنابراین در این مطالعه ارقام تجن و الوند بعنوان ارقام حساس به خشکی و ارقام M-75-7 و چمران بعنوان ارقام مقاوم به خشکی در نظر گرفته شدند.

روند تغییرات وزن خشک ساقه در شرایط کنترل و تنش در شکل ۱ نشان داده شده است. در هر دو تیمار وزن خشک ساقه از ۱۰ تا ۱۷ روز پس از گرده افشانی اندکی افزایش یافته و سپس کاهش نشان می‌دهد، بهر حال حداکثر وزن خشک ساقه در هر دو شرایط مربوط به ۱۷ روز پس از گرده افشانی است. بنابراین تا ۱۷ روز پس از گرده افشانی فتوسنتز جاری ماده خشک لازم برای رشد دانه را فراهم کرده است. شکل ۲ تغییرات وزن خشک ساقه را در شرایط کنترل و تنش در ارقام مورد مطالعه نشان می‌دهد. در شرایط تنش وزن خشک ساقه در رقم چمران بر خلاف رقم دیگر از ۱۰ تا ۱۷ روز پس از گرده افشانی افزایش یافته است. کاهش وزن خشک ساقه از ۱۷ روز پس از گرده افشانی تا رسیدگی در شرایط شاهد و تنش بترتیب بطور متوسط در ارقام مختلف ۱/۸۷ و ۲ گرم در ۵ ساقه است، که معادل ۳۴ و ۲۹ درصد وزن خشک ساقه می‌باشد. در هر دو شرایط تنش و عدم تنش یک روند نزولی در وزن ساقه همه



شکل ۲- روند تغییرات وزن خشک ساقه و دانه در شرایط شاهد و تنش خشکی به تفکیک در چهار رقم گندم مورد مطالعه از ۱۰ تا ۳۸ روز پس از گلدهی (برای توضیحات بیشتر به شکل ۱ مراجعه شود)

بر کارایی ساقه در انتقال ذخایر تأثیر نداشته در حالی که در ارقام چمران و M-75-7 آن را افزایش داده است (شکل ۴). بنظر می‌رسد که ارقام مقاوم تحت تنش دارای توانایی نسبی بیشتر در ذخیره مواد فتوسنتزی در ساقه و نیز کارایی بیشتر در انتقال این ذخایر هستند. در این آزمایش کارایی ساقه در انتقال مواد تحت تاثیر شرایط تنش در ارقام حساس بر خلاف ارقام مقاوم افزایش نیافت. نتایج این آزمایش نشان می‌دهد که سهم ذخایر ساقه در عملکرد در شرایط شاهد ۱۹/۳ و در شرایط تنش ۲۴/۴ درصد بوده است (شکل ۵)، که با نتایج سایر محققین مبنی بر سهم ذخایر ساقه در عملکرد (۱۸) و نیز با این موضوع که تحت تنش سهم ذخایر ساقه در عملکرد بواسطه کاهش فتوسنتز جاری افزایش می‌یابد (۱۴)، هماهنگ است. حداقل سهم ذخایر ساقه در عملکرد ۱۳/۹ درصد در شرایط شاهد در رقم M-75-7 و حداکثر آن ۳۰ درصد در شرایط تنش در رقم چمران مشاهده شد (شکل ۶).

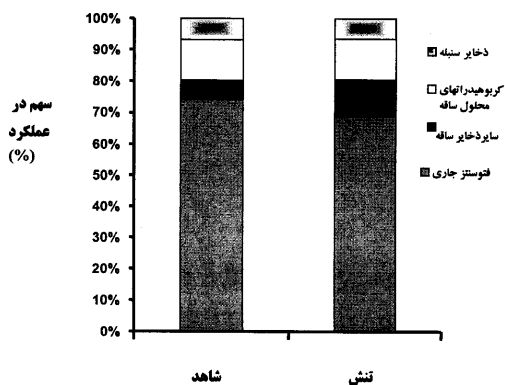
بعبارت دیگر در ارقامی که حداکثر وزن خشک ساقه آنها بیشتر است، پتانسیل ذخیره سازی مواد فتوسنتزی در شرایط مطلوب و اولیه رشد (قبل از شروع فصل خشک) بالاتر می‌باشد. این امر ممکن است در حالتیکه مواد با کارایی بیشتری به دانه منتقل شوند یک مزیت به حساب آید. پاپاکوستا و گایاناس (۱۹۹۱) نیز اظهار داشته‌اند که کارایی انتقال ماده خشک، به وزن خشک ساقه در گرده‌افشانی بستگی دارد، وزن خشک بیشتر ساقه در گرده‌افشانی به سهم بیشتر ماده خشک انتقال یافته از آن به دانه‌ها منتهی می‌شود.

به طور کلی کارایی ساقه در انتقال ذخایر در شرایط شاهد در حدود ۲۹ درصد و در شرایط تنش در حدود ۳۳ درصد بود (شکل ۳)، که بین این دو تفاوت آماری معنی داری وجود ندارد. پاپاکوستا (۱۹۹۱) اظهار داشته است که کارایی ساقه گندم در انتقال ذخایر بسته به رقم از ۲ تا ۳۶ درصد متفاوت است. نتایج آزمایش نشان می‌دهد که در دور رقم الوند و تجن، تنش خشکی

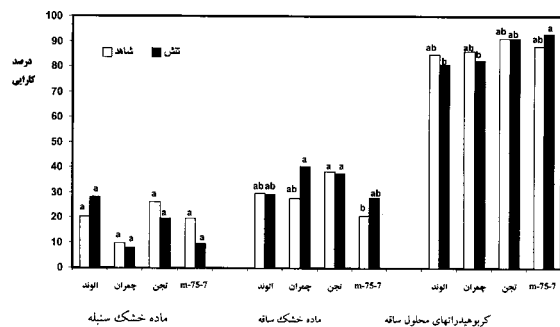
دیگر همبستگی منفی معنی‌دار (-۰/۴۱) بین کارایی ساقه در انتقال ذخایر و وزن کل دانه نشان می‌دهد با کاهش عملکرد دانه کارایی ساقه در انتقال ذخایر افزایش یافته است، به عبارت دیگر افزایش کارایی ساقه در آن جهتی بوده است که کاهش عملکرد دانه را در شرایط تنش محیطی تا حدی جبران کند. اشنایدر معتقد است که سهم نسبی بیشتر ذخایر قیل از گرده افشانی در عملکرد دانه تحت شرایط خشک، معمولاً با عملکرد همبستگی منفی دارد (۲۰).



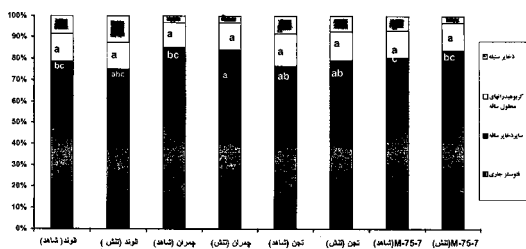
شکل ۳- کارایی خوشه و ساقه در انتقال مجدد ماده خشک و کربوهیدرات‌های محلول به دانه گندم در شرایط شاهد و تنش خشکی (مقادیر مربوط به هر ستون میانگین چهار رقم در سه تکرار می‌باشد). در هر یک از بخشهای ماده خشک خوشه، ساقه و کربوهیدرات‌های محلول ساقه ستونهای دارای حرف مشترک با یکدیگر اختلاف معنی‌دار ندارند.



شکل ۵- سهم ذخایر سنبله، ساقه (به تفکیک کربوهیدرات‌های محلول و سایر ذخایر ساقه) و فتوسنتز جاری در عملکرد گندم بر حسب درصد در شرایط شاهد و تنش خشکی (متوسط چهار رقم)، سایر ذخایر ساقه تفاضل انتقال مجدد کل ساقه با کربوهیدرات‌های محلول ساقه است.



شکل ۴- کارایی سنبله و ساقه در انتقال مجدد ماده خشک و کربوهیدرات‌های محلول به دانه در شرایط شاهد و تنش خشکی در چهار رقم گندم مورد مطالعه. مقایسه میانگین‌ها براساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ انجام شده است. در هر یک از بخشهای ماده خشک سنبله، ساقه و کربوهیدرات‌های محلول ساقه ستونها دارای حرف مشترک با یکدیگر اختلاف معنی‌دار ندارند.



شکل ۶- سهم ذخایر سنبله، ساقه (به تفکیک کربوهیدرات‌های محلول و سایر ذخایر ساقه) و فتوسنتز جاری در عملکرد گندم بر حسب درصد در شرایط شاهد و تنش خشکی به تفکیک در چهار رقم گندم مورد مطالعه. سایر ذخایر ساقه تفاضل انتقال مجدد کل ساقه با کربوهیدرات‌های محلول ساقه است. مقایسه میانگین‌ها بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ انجام شده است. در هر یک از بخشهای ذخایر سنبله، کربوهیدرات‌های محلول ساقه، سایر ذخایر ساقه و فتوسنتز جاری ستونها دارای حرف مشترک با یکدیگر اختلاف معنی‌دار ندارند.

در این تحقیق همبستگی معنی‌دار بین سهم ذخایر ساقه در عملکرد و کارایی ساقه در انتقال ذخایر ($r = -0.94^{**}$)، نشان می‌دهد که کارایی بیشتر ساقه در انتقال ذخایر، سهم کمترین ساقه را در عملکرد تا حد زیادی افزایش می‌دهد. کمترین کارایی ساقه در انتقال ذخایر مربوط به رقم M-75-7 در شرایط شاهد و بیشترین آن مربوط به رقم چمران در شرایط تنش مشاهده شد. ذخایر ساقه این ارقام در شرایط فوق بترتیب کمترین و بیشترین سهم را در عملکرد نیز داشته‌اند. از طرف

غلظت این ترکیبات در ساقه بشدت کاهش یافت. در ۱۷ روز پس از گرده افشانی ۲۱/۳ درصد وزن خشک ساقه را کربوهیدراتهای محلول تشکیل می‌داد، در حالیکه در ۳۸ روز پس از گرده افشانی این ترکیبات فقط ۲/۷ درصد وزن خشک ساقه را تشکیل می‌دادند.

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس و مقایسه میانگین عملکرد دانه و غلظت کربوهیدراتهای محلول ساقه در شرایط شاهد و تنش خشکی. در هر ستون میانگینهای دارای حروف مشترک از لحاظ آماری اختلاف معنی دار ندارند.

غلظت کربوهیدراتهای محلول ساقه (درصد وزن خشک)			
کاهش قندهای محلول ساقه	از گلهی	از گلهی	۱۷ روز پس عملکرد دانه تن محلول ساقه
۴۹۷۰a	۲۳/۲a	۳/۵۷a	a۱۹/۷
۴۲۰۰ab	۲۰/۰a	۲/۷۸b	a۱۷/۲
۳۳۹۰b	۲۳/۰a	۲/۰۴bc	۲۱/۰a
۴۱۳۰ab	۲۲/۴a	۲/۷۳b	۱۹/۷a
۴۱۷۲	۲۲/۱	۲/۷۸	۱۹/۳
۳۸۲۰ab	۱۷/۲a	۳/۲۶ab	۱۴/۰a
۴۱۳۰a	۱۹/۶a	۳/۳۶ab	۱۶/۲a
۲۲۳۰b	۲۳/۶a	۲/۰۷bc	۲۱/۵a
۳۸۰۰ab	۲۱/۹a	۱/۴۹c	۲۰/۴a
۳۴۹۵	۲۰/۶	۲/۵۴	۱۸/۱
**	n.s	n.s	n.s
*	n.s	*	n.s
n.s	n.s	n.s	n.s

n.s: غیر معنی دار * : معنی دار در سطح ۵ درصد

** : معنی دار در سطح ۱ درصد

دیویدسون و شوالیر (۱۹۹۲) نیز گزارش کرده‌اند که غلظت کربوهیدراتهای محلول ساقه ۱۰ تا ۱۴ روز پس از گرده افشانی به ۳۸-۲۵ درصد وزن خشک ساقه رسید و سپس در رسیدگی فیزیولوژیک به کمتر از ۵ درصد کاهش یافت. بلوم نیز اظهار داشته است که سهم قندهای محلول در ساقه از ۵ تا ۳۵ درصد تغییر می‌کند (۴). در فاصله زمانی بین ۱۷ تا ۳۸ روز بعد از گرده افشانی ۱۴/۰ تا ۲۱/۵ درصد ماده خشک ساقه بصورت قندهای محلول به دانه انتقال یافت (جدول ۱). بیشترین کاهش

ساختارهای غیر دانه‌ای سنبله نیز ممکن است، هر چند ناچیز، در جهت تجمع مواد فتوسنتزی و انتقال مجدد آنها به دانه عمل کنند. در این آزمایش مشاهده شد که سهم مواد ذخیره‌ای ساختارهای غیر دانه‌ای سنبله در عملکرد حدود ۶/۵ درصد است (شکل ۵). البته از این لحاظ بین ارقام تفاوت معنی داری مشاهده نشد و تنش خشکی نیز بر آن مؤثر نگردید (شکل ۶). بنابراین به نظر می‌رسد که میزان و کارایی انتقال مجدد ذخایر ساختارهای غیر دانه‌ای سنبله با حساسیت و یا، مقاومت ارقام به خشکی مرتبط نباشد. راوسون و ایوانز (۱۹۷۱) گزارش کرده‌اند که جلوگیری از فتوسنتز سنبله عملکرد دانه را ۳/۳ درصد کاهش می‌دهد. پاپاکوستا و گاگیاناس (۱۹۹۱) نیز کاهش وزن خشک ساقه و کاه سنبله و سهم آنها را در عملکرد در طی پر شدن دانه ملاحظه کردند.

وزن دانه حاصل فعالیت‌های فتوسنتز جاری و نیز انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه و سنبله است. تنش خشکی باعث کاهش معنی دار در سهم فتوسنتز جاری در عملکرد گردید و اثر متقابل بین تیمار رطوبتی و رقم محسوس بود. لاین M-75-7 از نظر این صفت واکنشی به خشکی نشان نداد در حالیکه سایر ارقام، مخصوصاً رقم الوند، کاهش معنی دار نشان دادند (شکل ۶). تحت شرایط تنش خشکی فتوسنتز جاری در گندم کاهش و انتقال مجدد افزایش می‌یابد (۵، ۲۰). در این آزمایش همبستگی بین سهم فتوسنتز جاری در عملکرد و کارایی ساقه در انتقال ذخایر معادل -0.74^{**} بود و بیانگر این نکته می‌باشد که هر چه فتوسنتز جاری بیشتر باشد، نیاز به ذخایر ساقه کمتر و کارایی ساقه در انتقال ذخایر به دانه کمتر است.

کربوهیدراتهای محلول ساقه قسمت عمده مواد ذخیره‌ای انتقال یافته از ساقه به دانه را تشکیل می‌دهند. غلظت کربوهیدراتهای محلول ساقه پس از گرده افشانی ابتدا به حد اکثر رسیده و سپس در هنگام رسیدگی به حد اقل می‌رسد (۶). در این آزمایش مشاهده شد که وزن خشک ساقه در ۱۷ و ۳۸ روز پس از گرده افشانی به ترتیب حداکثر و حداقل است (شکل ۱). کربوهیدراتهای محلول ساقه نیز در این دو مرحله اندازه‌گیری شد (جدول ۱). تنش خشکی بر غلظت کربوهیدراتهای محلول تاثیر نداشت، ولی در طی رسیدگی،

انتقال قندهای محلول ساقه به دانه افزایش می‌یابد. وینزler و نوسبرگر نیز هماهنگی قوی را بین نیاز دانه به مواد فتوسنتزی و تغییر در وزن خشک و کربوهیدراتهای غیر ساختاری ساقه گزارش کرده‌اند (۲۲).

در شکل ۱ تغییرات وزن خشک دانه از ۱۰ تا ۳۸ روز پس از گرده‌افشانی نشان داده شده است. مشاهده می‌شود که در مراحل انتهایی رشد، اثر تنش خشکی بر وزن دانه قابل توجه است. می‌توان پرسیدن دانه را به سه دوره تقسیم کرد. در دوره اول، که در این آزمایش از گرده‌افشانی تا ۱۰ روز پس از آن در نظر گرفته شده است، تقسیم و توسعه سلولهای اندوسپرمی دانه صورت می‌گیرد و تجمع ماده خشک محدود است (۶)، سرعت پر شدن دانه در این دوره در شرایط شاهد و تنش بترتیب ۰/۶۴ و ۰/۷۱ میلی‌گرم در روز بود، و تفاوت معنی داری بین شاهد و تیمار تنش مشاهده نشد (جدول ۲). در طی این مدت دانه و ساقه دو مقصد اصلی مواد فتوسنتزی هستند. نیکولاس و همکاران گزارش کرده‌اند که دانه پس از گرده‌افشانی مقصد اصلی بوده و میزان ورود کربن به آنها ۲ برابر ساقه و ۶ برابر ریشه است (۱۳). در دوره دوم پر شدن دانه که در این آزمایش از ۱۰ تا ۲۴ روز پس از گرده‌افشانی در نظر گرفته شده است، تجمع مواد فتوسنتزی در دانه حداکثر است (در شرایط شاهد و تنش بترتیب ۱/۵۸ و ۱/۵۳ میلی‌گرم در روز). در اینجا نیز همانند مرحله اول، تنش خشکی بر سرعت پر شدن دانه مؤثر نبود. بنظر می‌رسد که کاهش وزن خشک دانه تحت تنش خشکی مربوط به مرحله پایانی پر شدن دانه است، زیرا تنش خشکی تنها در دوره سوم پر شدن دانه یعنی از ۲۴ تا ۳۸ روز پس از گرده‌افشانی، سرعت پر شدن دانه را کاهش داده است. در طی این دوره سرعت پر شدن هر یک دانه در شرایط شاهد و تنش بطور متوسط بترتیب ۰/۷۲ و ۰/۴۶ میلی‌گرم در روز بود. در تأیید این مطلب گزارش شده است که سایه اندازی از ۱ تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی بر وزن دانه و سرعت رشد دانه مؤثر نبود. اما سایه اندازی از ۱۵ تا ۵۲ روز پس از گرده‌افشانی، وزن دانه و سرعت رشد دانه را کاهش داد (۳). بنظر می‌رسد که دوره پایانی پر شدن دانه که با افزایش دمای هوا، تنش خشکی شدیدتر، پیر شدن تدریجی برگها، کاهش فعالیت منبع و افزایش اتکا به ذخایر ساقه همراه

مربوط به رقم تجن بود که یک رقم سازگار با شرایط مرطوب (شمال ایران) می‌باشد. این کاهش بیشتر به معنی سهم کمتر فتوسنتز جاری در رشد دانه و در نتیجه رشد دانه به هزینه ذخایر ساقه می‌باشد. سهم قندهای محلول در عملکرد دانه نیز حدود ۱۳ درصد محاسبه گردید (شکل ۵)، و بین ارقام وسط تنش تفاوتی از این لحاظ بدست نیامد. با توجه به عملکرد نهایی ارائه شده در جدول ۱ می‌توان گفت که سهم قندهای محلول ساقه در عملکرد ۳۰۰ تا ۶۵۰ کیلوگرم در هکتار است. کینری این سهم را ۹۲۰-۳۴۵ کیلوگرم در هکتار گزارش کرده است (۱۲). در ۳۸ روز پس از گرده‌افشانی بین ارقام تفاوت معنی‌دار از لحاظ کربوهیدراتهای محلول ساقه وجود داشت (جدول ۱). این نتایج با گزارش حسین و همکاران هماهنگ است که اظهار داشته‌اند: تغییر غلظت قندهای محلول ساقه تحت تنش خشک کننده‌های شیمیایی در ۱۷ و ۲۸ روز بعد از گرده‌افشانی در مقایسه با شاهد به رقم بستگی دارد (۱۱). کارایی ساقه در انتقال ذخایر قندهای محلول در ارقام الوند و چمران حدود ۸۳ درصد و در ارقام تجن و M-75-7 حدود ۹۱ درصد بود (شکل ۴). همبستگی بین غلظت کربوهیدراتهای محلول ساقه در ۱۷ روز بعد از گرده‌افشانی و سهم این ترکیبات در عملکرد ($r=0.78^{**}$) و نیز کارایی ساقه در انتقال آنها ($r=0.45^*$) مثبت و معنی‌دار بود.

در طی دوره پر شدن دانه حدود ۸۷ درصد قندهای محلول ساقه به دانه منتقل شدند، درحالی‌که در طی این مدت بطور متوسط ۳۱ درصد ماده خشک ساقه به دانه انتقال یافت. نتایج این آزمایش نشان می‌دهد که کربوهیدراتهای محلول ساقه بطور متوسط ۶۳ درصد ماده خشک منتقل شده از ساقه به دانه را تشکیل می‌دهند (شکل ۵)، بقیه ماده خشک منتقل شده از ساقه احتمالاً قندهای حاصل از تجزیه نشاسته، ترکیبات نیتروژنه و یا سایر ترکیبات است. دیویدسون و شوالیر نقش نشاسته را در این رابطه ذکر کرده‌اند (۶). از طرف دیگر گزارش شده است که ۲/۵ درصد کاهش وزن خشک ساقه مربوط به نیتروژن انتقال یافته به دانه است (۱۶). همبستگی بین سهم کربوهیدراتهای محلول ساقه در عملکرد و سهم فتوسنتز جاری در عملکرد 0.63^{**} - است، که نشان می‌دهد با افزایش تنش و کاهش فتوسنتز جاری،

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس و مقایسه میانگین سرعت رشد دانه در طی دوره‌های مختلف رشد دانه (میلی گرم بر دانه در روز)

تیمار	رقم	سرعت پر شدن دانه			
		از ۱۰ روز پس از گرده افشانی تا ۱۰ روز پس از گرده افشانی	از ۱۰ تا ۲۴ روز پس از گرده افشانی (دوره رشد خطی)	از ۲۴ تا ۳۸ روز پس از گرده افشانی	از ۳۸ تا ۱۰ روز پس از رسیدگی
شاهد	الوند	۰/۶۶a	۱/۹۱a	۰/۴۰b	۱/۱۶a
	چمران	۰/۶۶a	۱/۵۱ab	۰/۸۶a	۱/۱۹a
	تجن	۰/۵۰a	۱/۳۵b	۰/۸۰a	۱/۰۷ab
	M-75-7	۰/۷۵a	۱/۵۶ab	۰/۸۳a	۱/۱۹a
	متوسط	۰/۶۴	۱/۵۸	۰/۷۲	۱/۱۵
تنش	الوند	۰/۷۸a	۱/۷۸a	۰/۱۷c	۰/۹۷b
	چمران	۰/۵۴a	۱/۵۱ab	۰/۵۲b	۱/۰۲ab
	تجن	۰/۷۵a	۱/۳۷b	۰/۵۰b	۰/۹۴b
	M-75-7	۰/۷۸a	۱/۴۸ab	۰/۶۵ab	۱/۰۷ab
	متوسط	۰/۷۱	۱/۵۳	۰/۴۶	۱/۰
	تنش	n.s	n.s	**	**
	رقم	n.s	**	**	n.s
	رقم×تنش	n.s	n.s	n.s	n.s

** : معنی دار در سطح ۱ درصد

n.s : غیر معنی دار * : معنی دار در سطح ۵ درصد

مواد فتوسنتزی وزن ساقه به همان اندازه شرایط شاهد به هزینه کاهش وزن دانه افزایش می یافت.

پالتا و همکاران (۱۹۹۴) گزارش کردند که تنش خشکی عملکرد را ۲۴ درصد کاهش داد در حالی که فرآوری کربن را پس از گرده افشانی ۵۷ درصد کاهش و انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای را ۳۶ درصد افزایش داد. این مطالعه نیز نشان داد که کاهش عملکرد دانه کمتر از مقدار مورد انتظار بود، زیرا افزایش انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای تحت تنش این کاهش را جبران نمود. در این آزمایش تنش خشکی میزان فتوسنتز جاری را ۲۰٪ کاهش داد در حالیکه عملکرد فقط ۱۵٪ کاهش یافت (جدول ۱). کاهش کمتر عملکرد دانه به آن دلیل بود که سهم ذخایر ساقه در عملکرد تحت تنش ۲۶/۵ درصد افزایش یافت. این موضوع نقش بافری ذخایر ساقه را در ثبات عملکرد که بوسیله هدایای سهم سنبله و نیز سهم قندهای محلول ساقه در عملکرد تحت تنش افزایش نیافت، اما سهم ذخایر ساقه بغیر از قندهای محلول دو برابر شد و سهم آن در عملکرد دانه از ۶/۲ درصد در شرایط شاهد به ۱۲/۵ درصد در شرایط تنش افزایش یافت (شکل ۵).

است دوره بحرانی رشد دانه باشد که تعیین کننده وزن نهایی دانه خواهد بود. رقم الوند در طی دوره سوم پر شدن دانه کمترین و رقم M-75-7 بیشترین سرعت پر شدن دانه را نشان داد. گزارش شده است که کاهش فتوسنتز از ۱۴ تا ۲۱ روز پس از گرده افشانی، سرعت پر شدن دانه را کاهش می دهد (۱۰). ولی در اینجا مشاهده گردید که کاهش سرعت پر شدن دانه در این دوره تحت تنش خشکی معنی دار نبود. در شکل ۲ مشاهده می شود که در شرایط شاهد پر شدن دانه در دوره سوم نیز ادامه دارد. در شرایط تنش پر شدن دانه در این دوره کندتر بوده و حتی در رقم الوند متوقف شده است. در واقع تنش خشکی دوره پر شدن دانه را کوتاه کرده است. ساوین و همکاران (۱۹۹۹) گزارش کرده اند که تنش خشکی وزن دانه را از طریق کاهش طول دوره پر شدن دانه کاهش داد.

این نتایج نشان می دهند که در طی ۱۰ تا ۱۷ روز پس از گرده افشانی فتوسنتز نیاز دانه را تأمین نموده و مازاد مواد فتوسنتزی مخصوصا در شرایط غیر تنش به ساقه انتقال یافته است. بنابراین در طی این دوره که تقاضا کمتر از تولید در منبع است، ساقه مقصد قویتری در مقایسه با دانه نیست. زیرا اگر ساقه مقصد قویتری می بود آنگاه تحت تنش و شرایط محدودیت

REFERENCES

مراجع مورد استفاده

۱. اهدایی، ب. ۱۳۷۷. تغییرات ژنتیکی برای ذخیره ساقه و انتقال آن به دانه در گندم معمولی بهاره تحت شرایط خشکی انتهایی. مقالات کلیدی پنجمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات: ۱-۲۵
۲. سی و سه مرده، ع. ۱۳۷۷. اثر تنش شوری بر تغییرات محتوای یونی اندامهای گیاه در مراحل مختلف رشد سه رقم گندم. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران
3. Bidinger, F. 1977. Contributions of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature*.270: 431-433.
4. Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica*. 100: 77-83.
5. Brocklehurst, P. A. 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature*. 266:348-349
6. Davidson, D. J. & P. M. Chevalier. 1992. Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat. *Crop Science* 23:182-190
7. Ehdai, B. & J. G. Waines. 1996. Genetic variation for contribution of preanthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetics and Breeding* 50:47-56.
8. Evans, L. T. & I. F. Wardlow. 1996. Photoassimilate distribution in plants and crops source – sink relationship. In: *Wheat*. Eds.Zanneki,E.,A.A.Shalten.New York .pp:501-518.
9. Grabau, L. J., D. A. Van Sanford, & Q. W. Meng. 1990. Reproductive characteristics of winter wheat cultivars subjected to postanthesis shading. *Crop Science*. 30:771-774.
10. Hamada. A. M. 1996. Effect of NaCl water stress or both on gas exchange and growth. *Biologia Planta*. (38) 3: 405-412.
11. Hossain, A. B. S, R. G. Sears, T. S. Cox, & G. M. Paulses. 1990. Desiccation tolerances and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. *Crop Science*. 30: 622-627.
12. Kiniry,J. R. 1993. Nonstructural carbohydrate utilization by wheat shaded during grain growth. *Agronomy Journal*. 85: 844-849.
13. Nicolas, M. E., H. Lambers, R. G. Simpson, & M. J. Dalling. 1985. Effect of drought on metabolism and partitioning of carbon in two wheat varieties differing in drought-tolerance. *Annals of Botany*.55: 727-742.
14. Niu, J. Y., Y. T. Gan, J. W. Zhang, & Q. F. Yang. 1998. Postanthesis dry matter accumulation and redistribution in spring wheat mulched with plastic film. *Crop Science*. 38: 1562-1568.
15. Palta, J. A. T., Kobata, N. C. Turner, & I. R. Fillery. 1994. Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficits. *Crop Science*.334:118-124.
16. 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.
17. Rawson, H. M. & L. T. Evans. 1971. The contribution of stem reserves to grain development in a range of cultivars of different height. *Australian Journal of agricultural Resarch*. 22:851-863.
18. Sabry .S. R. S., L. T. Smith, & G. M. Smith. 1995. Osmoregulation in spring wheat under drought and salinity stress. *Journal of Genetics and Breeding*.49:55-60.
19. Savin, R. & M. E. Nicolas. 1999. Effects of timing of heat stress and drought on growth and quality of barley grains. *Australian Journal of Agricultural Resarch*.50: 357-364.
20. Schnyder, H.1993. The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relation of wheat and barley during grain filling –a review. *New phytol*.123:233-245.
21. Wardlow, I. F. & J. Wilenbrink. 1994. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: The relation of sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase.*Aus.J.Plant Physiol*. 21: 255-271.
22. Winzeler, H. & J. Nosberger. 1980. Dry matter production and content of nonstructural carbohydrates during the grain filling period as influenced by different pre-grain filling temperatures in two spring wheat cultivars. *Z. Acker. Pflanzenbau*. 149: 318-327.

A Comparison Between the Capacity of Photoassimilate Storage and Remobilization, and Their Contribution to Yield in Four Wheat Cultivars under Different Moisture Regimes

A. AHMADI¹, A. SI-O-SEMARDEH² AND A. A. ZALI³

1, 3, Assistant Professor, and Professor, Faculty of Agriculture, University of Tehran,

2, Assistant Professor, Faculty of Agriculture, University of Kordestan

Accepted. Jan. 7, 2004

SUMMARY

Capacity of photoassimilate storage in the stems and the efficiency of its remobilization to grain can be considered as two important traits stabilizing grain yield under water stress in grain filling period. These traits were evaluated in four climatically different wheat cultivars (Chamran, Tajan, Alvand and M-75-7) under water stress and non – stress conditions. The results showed that the contribution of stem reserves to grain yield increased under water stress condition (19.3 and 24.4 percent under non – stress and stress conditions, respectively). This increase was coincided with a decline in current photosynthesis contribution to grain yield. In Chamran and M-75-7 cultivars a greater portion of stem reserves were remobilized to grain as compared to Alvand and Tajan. In addition, the maximum stem weight, at 17 days after anthesis, was also greater in the two former cultivars and was less affected by water stress. The efficiency of stem reserve remobilization was increased under stress conditions. However, this increase was observed only in Chamran and M-75-7, but a marked reduction was observed in the other three cultivars. The concentration of stem soluble sugar decreased from 21.3% at flowering to 2.7% during grain filling. These compounds accounted for 13% of grain yield. The contribution of stem soluble sugars to yield did not vary in cultivars under either moisture regimes. However, at maturity, differences between cultivars were evident. A significant and positive correlation was detected between stem soluble sugar concentration at 17 days after anthesis and its contribution to grain yield. On the other hand, for yield contribution, a negative and significant correlation was observed between stem sugars and ongoing photosynthesis. Water stress did not affect grain filling rate until 24 days after anthesis. The highest and lowest grain filling rates were observed for Alvand and M-75-7, respectively at this stage. The stem weight losses were evident in all cultivars at the aforementioned period of grain filling. It appeared that water stress reduced final grain weight through reduction of grain filling duration, rather than the rate of grain filling. Reductions in current photosynthesis and grain yield under water stress condition were 20% and 15%, respectively. Buffering effect in stem remobilization could compensate for part of the reduction in current photosynthesis.

Key words: Wheat, Water stress, Grain filling, Stem reserves, Soluble sugars, Carbohydrate remobilization.