

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

فرشاد صالحی<sup>۱</sup>، علی احمدی<sup>۲\*</sup>، مجتبی میراب زاده<sup>۳</sup>

۱- دانشجوی دکتری، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه شهید چمران اهواز، ۲ و ۳- استاد و مربی، گروه زراعت و اصلاح نباتات،

پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

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

### چکیده

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

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

Farshad Salehi<sup>1</sup>, Ali Ahmadi<sup>2\*</sup>, Mojtaba Mirabzadeh<sup>2</sup>

1. Agronomy and Plant Breeding Department, College of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Iran  
2. Agronomy and Plant Breeding Department, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Iran  
(Received: November 14, 2018 - Accepted: June 1, 2019)

### ABSTRACT

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

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

efficiency and activity of antioxidant enzymes.

**Keywords:** Drought, growth traits, oxidative stress, remobilization, soluble carbohydrates.

## مقدمه

بیومولکول‌ها در برابر تولید ROS، از تعدادی سازوکارهای دفاعی نظیر سیستم‌های آنتی‌اکسیدانتهی که عمدتاً به‌عنوان دهنده الکترون عمل می‌کنند و با اکسید شدن، منجر به غیرفعال کردن این گونه‌های فعال اکسیژنی می‌شوند، استفاده می‌کنند (Tutar *et al.*, 2017). در واقع تنش خشکی از جمله تنش‌هایی است که هم موجب تداخل در تولید مواد فتوسنتزی از طریق فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی سلول می‌شود و هم در وارد کردن مواد تولید شده به دانه‌های در حال رشد تداخل می‌کند و به‌طور کلی، محدودیت‌های منبع و مخزن را افزایش می‌دهد (Ahmadi & Baker, 2001; Rashid *et al.*, 2003). تنش‌های محیطی آخر فصل، با تأثیر بر پیری برگ و کاهش میزان فتوسنتز جاری، قدرت منبع و مخزن را دستخوش تغییر می‌نمایند، ولی چنانچه در طول پز شدن دانه، الگوی باز تسهیم مواد فتوسنتزی به‌خوبی صورت گیرد، اثر آن می‌تواند بسیار کاهش یابد (Ahmadi *et al.*, 2009). در واقع زمانی که فعالیت فتوسنتزی در نتیجه تنش خشکی یا گرما بعد از گلدهی کاهش می‌یابد، پز شدن دانه بیشتر وابسته به انتقال مجدد ذخایر ساقه است و ممکن است ۲۲ تا ۸۰ درصد از هیدرات‌های کربن تجمع یافته به سمت دانه منتقل شود (Zhang *et al.*, 2013; Blum *et al.*, 1994). بنابراین یکی از منابع مهم کربن برای پز کردن دانه‌ها، ذخایر ساقه می‌باشند. هدف از این پژوهش، بررسی اثر رژیم‌های مختلف رطوبتی بر برخی ویژگی‌های رشدی، آنزیمی و محتوای هیدرات‌های کربن محلول ساقه در سه رقم متداول گندم در منطقه البرز بود.

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

گندم (*Triticum aestivum* L.)، یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی در ایران و جهان به‌شمار می‌رود که دمای بالا و تنش خشکی به‌ویژه در انتهای فصل رشد، منجر به کاهش رشد و عملکرد آن می‌شود (Beltrano & Marta, 2008)؛ در این شرایط، توانایی ارقام جهت عملکرد بالا و رضایت‌بخش در دامنه وسیعی از شرایط محیطی، بسیار اهمیت دارد (Rashid *et al.*, 2003)؛ بنابراین بهترین گزینه برای تولید و عملکرد گیاهان زراعی از جمله گندم، بهبود عملکرد و پایداری عملکرد برای توسعه ارقام متحمل، رذر شرایط محدودیت رطوبت است (Siddique & Hamid, 2000). تنش خشکی دارای اثرات متعدد فیزیولوژیک و مورفولوژیک بر گیاهان می‌باشد. به‌عنوان مثال، از آثار تنش خشکی، کاهش توسعه سلولی و در نتیجه کاهش رشد است که به دنبال آن، کاهش سطح برگ‌ها یا به عبارت دیگر، کاهش قدرت منبع و عملکرد بیولوژیک روی می‌دهد (Hopkins & Hüner, 1995). کمبود آب، از طریق افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها و کاهش سریع نیتروژن و کلروفیل در برگ‌ها، موجب پیری زودهنگام آن‌ها نیز می‌شود. با مسن شدن برگ‌ها، کارایی فتوسنتزی برگ‌ها نیز کاهش می‌یابد؛ بدین ترتیب کاهش دوام سطح فتوسنتزکننده و فعال برگ روی می‌دهد که به کاهش قدرت منبع می‌انجامد (Janmohammadi *et al.*, 2010). همچنین در اثر تنش خشکی، فرآیندهای انتقال الکترون گیاه مختل می‌شود که منجر به تولید انواع گونه‌های اکسیژن واکنشگر (ROS) می‌شود که از میل ترکیبی بسیار بالایی جهت واکنش با تمامی بیومولکول‌های حیاتی برخوردارند، به‌طوری‌که این ترکیبات با پروتئین‌ها، لیپیدها، کربوهیدرات‌ها و اسیدهای نوکلئیک موجود در سلول وارد واکنش می‌شوند و به‌ترتیب سبب تخریب پروتئین‌ها و غیرفعال شدن آن‌ها، آسیب به غشاها، تجزیه پلی‌ساکاریدها و ایجاد جهش در DNA می‌شوند (Tutar *et al.*, 2017). در این شرایط، سلول‌های گیاهی برای حفاظت از

زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران واقع در کرج (۵۰ درجه و ۵۴ دقیقه طول شرقی و ۳۵ درجه و ۵۵ دقیقه عرض شمالی و ارتفاع ۱۳۱۲ متر از سطح دریا) اجرا شد. برخی از مشخصات خاک و پارامترهای اقلیمی منطقه آزمایشی در طول این فصل زراعی، به ترتیب در جدول شماره ۱ و ۲ نشان داده شده است.

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

### مواد و روش‌ها

پژوهش حاضر به صورت آزمایش مزرعه‌ای و در طی سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳ در مزرعه آموزشی پژوهشی گروه

جدول ۱- برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعه آزمایشی.

Table 1. Some soil physiochemical properties of experimental field.

Available K (mg Kg <sup>-1</sup> )	Available P (mg Kg <sup>-1</sup> )	Total N (%)	Organic carbon (%)	pH	EC (dS m <sup>-1</sup> )	Texture
146	9.4	0.099	0.71	8.3	1.51	Loamy Clay

جدول ۲- میانگین ماهیانه بارندگی و تبخیر در شهرستان کرج در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳

Table 2. Average monthly rainfall and evaporation in Karaj, 2014-2015.

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

\* تاریخ کاشت ۱۷ آبان و تاریخ برداشت دوم تیرماه بود.

- میزان تبخیر در ماه‌هایی که با خط تیره مشخص شده است، به دلیل یخ زدن تشنگ تبخیر قابل برآورد نبود.  
- داده‌های هواشناسی از ایستگاه هواشناسی مزرعه تحقیقاتی دانشکده پردیس کشاورزی کرج دریافت شده است.

\*Planting and harvesting dates were November 17 and, July 2, respectively.

- Evaporation rate in the months marked with a dash was not estimated due to the freezing of the evaporation pan.

- Meteorological data have been received from the meteorological station of the Research Farm of Agricultural College of University of Tehran.

زراعی متداول در منطقه مورد بررسی (پیش‌تاز، سیوند و پارسی) و عامل دوم شامل چهار سطح رژیم رطوبتی بود که بر اساس میزان تبخیر از تشنگ تبخیر کلاس A و با در نظر گرفتن میزان رطوبت خاک اعمال شد (مشخصات ارقام در جدول ۳ نشان داده شده است). آبیاری هر کرت به صورت دستی و کنترل شده، با استفاده از لوله‌های انتقال آب به گونه‌ای انجام شد که آب موردنیاز، به طور یکنواخت در هر کرت توزیع شد. حجم آب مورد نیاز در هر بار آبیاری برای هر کرت، بر پایه حجم آب مصرفی در واحد سطح، از راه آبیاری تحت فشار و در شرایط مرسوم آبیاری در زراعت گندم تعیین شد. این حجم آب با توجه به دبی نازل‌های

میزان بذر مصرفی بر مبنای ۲۴۰ کیلوگرم در هکتار بود که در ۱۷ آبان سال ۱۳۹۳ به صورت دستی و در شیاری در سطح زمین مزرعه کشت شد. بر اساس آزمایش خاک، ۱۰۰ کیلوگرم اوره (۴۶ کیلوگرم N)، ۱۰۰ کیلوگرم سوپر فسفات تریپل (۴۶ کیلوگرم P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>)، ۱۰۰ کیلوگرم سولفات پتاسیم (۵۴ کیلوگرم K<sub>2</sub>O) به صورت پایه و ۵۰ کیلوگرم کود اوره (۲۳ کیلوگرم N) به صورت سرک در اواخر زمستان، به روش پخش سطحی به خاک افزوده شد. لازم به ذکر است که ابعاد هر کرت آزمایشی ۳/۵×۲/۵ متر بود. آزمایش به صورت فاکتوریل و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد که عامل اول شامل سه رقم گندم

کرت‌ها با جمع‌آوری اطلاعات مربوط به تبخیر روزانه از ایستگاه هواشناسی واقع در مزرعه و محاسبه تبخیر جمعی، آبیاری شدند. افزون بر میزان تبخیر از تشتک تبخیر در تعیین تیمارهای رطوبتی، درصد رطوبت خاک نیز در هر تیمار و پیش از هر بار آبیاری تیمارها اندازه‌گیری شد. بدین منظور در هر بار، سه نمونه خاک از عمق سه تا ۳۵ سانتی‌متری (عمق گسترش ریشه)، از هر تکرار (در مجموع نه نمونه از سه تکرار)، تهیه شد از هر تکرار (در مجموع نه نمونه از سه تکرار)، تهیه شد و درصد رطوبت وزنی خاک محاسبه شد (جدول ۴).

پاشنده و سطح زیر پوشش هر آبپاش و نیز زمان لازم برای رساندن رطوبت خاک در عمق گسترش ریشه گندم به حد ظرفیت زراعی مزرعه تعیین شد. به این ترتیب، برای هر کرت (به مساحت ۸/۷۵ مترمربع)، ۵۹۶ لیتر آب در هر بار آبیاری محاسبه شد که این حجم آب با توجه به دبی آب انتقالی، با چهار دقیقه آبیاری هر کرت تأمین می‌شد. آخرین آبیاری مشترک همه تیمارها (قبل از شروع تنش)، در تاریخ ۱۸ فروردین ۱۳۹۴ (مصادف با شروع ساقه‌دهی)، انجام شد. پس از آن،

جدول ۳- مشخصات ارقام گندم مورد بررسی در این آزمایش

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

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

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

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

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

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

#### عدد کلروفیل متر (SPAD)

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

تعیین ذخیره‌سازی و مقدار انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول

صفات گیاهی اندازه‌گیری شده به شرح زیر می‌باشند:

#### سطح سبز برگ

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

**ت: محتوای ویژه هیدرات‌های کربن محلول**

این پارامتر از معادله زیر به دست آمد.

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

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

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

**ارزیابی فعالیت آنزیمی**

جهت بررسی فعالیت‌های آنزیمی، نمونه‌برداری از برگ پرچم در فاصله یک هفته پس از گلدهی انجام شد؛ به این صورت که برگ‌ها پس از قطع شدن از انتهای پهنک، در فویل آلومینیومی قرار داده شدند و تا زمان رسیدن به آزمایشگاه (حدود نیم ساعت بعد)، در فلاسک یخ قرار گرفتند. پس از انتقال به آزمایشگاه، در یخچال در دمای  $-70^{\circ}\text{C}$  درجه سانتی‌گراد تا زمان اندازه‌گیری‌های آنزیمی نگهداری شدند.

به منظور ارزیابی فعالیت‌های آنزیمی، ابتدا عصاره پروتئینی  $0.5$  گرم برگ پرچم، به کمک پنج میلی‌لیتر بافر تریس- $\text{HCL}$   $0.1$  نرمال با  $\text{pH}=7.4$  و  $10\%$  درصد گلیسرول، استخراج شد و عصاره‌های آنزیمی در دمای  $-70^{\circ}\text{C}$  درجه نگهداری شدند. سنجش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز، به روش Mac Adam *et al.* (1992) صورت گرفت. مخلوط واکنش شامل  $810$  میکرولیتر بافر سدیم فسفات  $50$  میلی مولار با  $\text{pH}=6.6$ ،  $20$  میکرولیتر عصاره آنزیمی محلول نمونه و  $90$  میکرو لیتر گایاکول  $1\%$  به‌عنوان الکترون دهنده مورد استفاده قرار گرفت. به‌هنگام اندازه‌گیری سرعت واکنش،  $90$  میکرولیتر پراکسید هیدروژن  $0.3\%$  درصد به‌عنوان پذیرنده الکترون، به مخلوط واکنش اضافه شد و مقدار جذب در طول موج  $470$  نانومتر به مدت  $180$  ثانیه در  $25^{\circ}\text{C}$  درجه سانتی‌گراد، با استفاده از اسپکتروفوتومتر اندازه‌گیری شد.

تعیین ذخیره‌سازی و انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول ساقه، با استفاده از روش تغییرات هیدرات‌های کربن محلول ساقه انجام شد (Ehdaie *et al.*, 2006; Ahmadi *et al.*, 2009). بدین منظور و جهت نمونه‌برداری پس از ظهور سنبله‌ها، از هر کرت آزمایشی،  $20$  ساقه اصلی گندم (ساقه‌های اصلی در مرحله پنجه‌زنی با روبان علامت گذاری شده بودند)، حتی‌الامکان کاملاً مشابه هم انتخاب و علامت‌گذاری شدند. نمونه‌برداری از کرت‌های آزمایشی در دو مرحله  $16$  روز پس از گلدهی (حداکثر ذخیره‌سازی) و رسیدگی فیزیولوژیک صورت گرفت و در هر مرحله، یک گروه  $10$  تایی از نمونه‌های علامت‌گذاری شده از زمین کف بر شدند و به آزمایشگاه انتقال یافتند و به مدت  $48$  ساعت در آونی با دمای  $70^{\circ}\text{C}$  درجه سانتی‌گراد خشک شدند. بعد از خشک شدن نمونه‌ها، سنبله و غلاف برگ‌ها از ساقه جدا شدند و وزن و طول ساقه‌ها به‌طور جداگانه اندازه‌گیری شد و بر اساس آن‌ها، صفات زیر محاسبه شد.

**الف: توان ذخیره‌سازی ساقه و میانگروه‌های مختلف ساقه**

از برآورد میزان هیدرات‌های کربن محلول در  $16$  روز پس از گرده‌افشانی، توان ذخیره‌سازی ساقه (Ahmadi *et al.*, 2009)، محاسبه شد.

**ب: انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول**

این پارامتر از معادله زیر به دست آمد.

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

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

**پ: کارایی انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول**

این پارامتر از معادله زیر به دست آمد.

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

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

از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح آماری پنج درصد استفاده شد.

### نتایج و بحث

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

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

در پایان داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS 9.4 تجزیه واریانس شدند. جهت رسم نمودارها و جداول آماری از برنامه Excel 2013 و برای مقایسه میانگین‌ها

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

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

SOV	df	Stem length	Leaf area index	SPAD Value	of Storage Soluble carbohydrates	Remobilization of Soluble carbohydrates	Specific content of Soluble carbohydrates	Remobilization efficiency of Soluble carbohydrates	CAT activity	APX activity
Rep	2	422.7	102.2	13.1	245.1	85.7	1.88	1.31	0.00025	0.00372
Cultivars	2	266.6**	240.3 <sup>ns</sup>	5.3 <sup>ns</sup>	443.5 <sup>ns</sup>	2508.25**	2.08**	69.2*	0.00098**	0.0048 <sup>ns</sup>
Irrigation regimes	3	198.2**	55878**	99.3**	2725.1**	1650.4**	0.27 <sup>ns</sup>	451.3**	0.0022**	0.2061**
Cultivar × Water regimes	6	7.6 <sup>ns</sup>	3136.7**	3.2 <sup>ns</sup>	109.0 <sup>ns</sup>	23.2 <sup>ns</sup>	0.06 <sup>ns</sup>	5.8 <sup>ns</sup>	0.00048**	0.0058 <sup>ns</sup>
Error	22	32.3	234.2	6.2	229.0	116.6	0.14	13.9	0.00010	0.00512
CV%		7.7	4.9	5.0	3.8	3.0	7.1	4.1	13.1	12.7

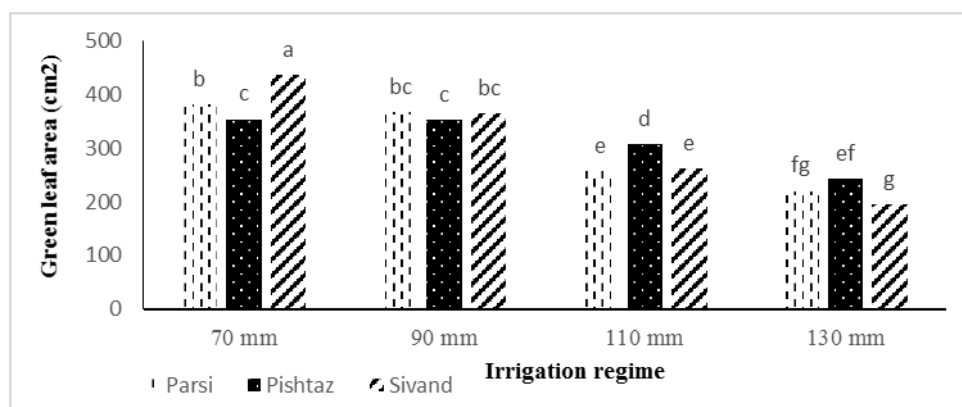
<sup>ns</sup>, \* and \*\*: به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

<sup>ns</sup>, \* and \*\*: non-significant, significant at 5% and 1% of probability levels, respectively.

برگ‌ها استفاده شود، صرف کاهش پتانسیل اسمزی می‌شود و در نتیجه سطح برگ کاهش می‌یابد (Dale & Daniels, 1995). گیاه در شرایط تنش خشکی از طریق کاهش سلول‌های خود می‌تواند با خشکی سازگار شود که در نتیجه آن، سطح برگ و وزن خشک گیاه کاهش می‌یابد (Dale & Daniels, 1995). اثر رقم و رژیم رطوبتی بر صفات ارتفاع ساقه و عدد اسپد نیز متفاوت بود (جدول ۵). در بین ارقام مورد بررسی، رقم پارس با ۷۸/۷ سانتی‌متر، بیشترین ارتفاع ساقه را داشت که از این نظر، اختلاف معنی‌داری با دو رقم دیگر داشت (جدول ۶). در بین رژیم‌های رطوبتی نیز بیشترین میزان ارتفاع ساقه در سطح رطوبتی ۷۰

انعطاف‌پذیری سطح برگ، به‌عنوان ساز و کاری مهم، جهت حفظ و کنترل مصرف آب در گیاهان زراعی محسوب می‌شود. در مراحل نمو رویشی، حتی تنش بسیار جزئی می‌تواند سرعت رشد برگ و در مراحل بعدی، شاخص سطح برگ را کاهش دهد (Hopkins & Hüner, 1995). کاهش سطح برگ تحت تنش خشکی، به دلیل کاهش میزان فتوسنتز، یکی از دلایل اصلی کاهش عملکرد در گیاهان زراعی است که این میزان بسته به گونه گیاهی و رقم متفاوت است (Racher *et al.*, 1995). با افزایش تنش کمبود آب، اسمولیت‌ها با صرف انرژی زیاد در گیاه تجمع می‌یابند و در نتیجه انرژی که می‌بایست برای رشد و توسعه

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



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

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

پژوهشگران گزارش کردند که تنش‌های محیطی، منجر به کاهش فتوسنتز و ماده سازی در گیاه شد که در نتیجه آن، ابعاد سلول کاهش می‌یابد و بنابراین موجب افزایش تراکم کلروپلاست در واحد سطح برگ می‌شود (Sayyahi *et al.*, 2015).

در مقابل، اعمال تنش رطوبتی منجر به افزایش عدد اسپد شد، به گونه‌ای که سطح رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر با میانگین ۵۴/۴، با سایر سطوح رطوبتی اختلاف معنی‌داری داشت (جدول ۶). افزایش عدد اسپد در تحقیقات مختلف گزارش شده است. در این راستا

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

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

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

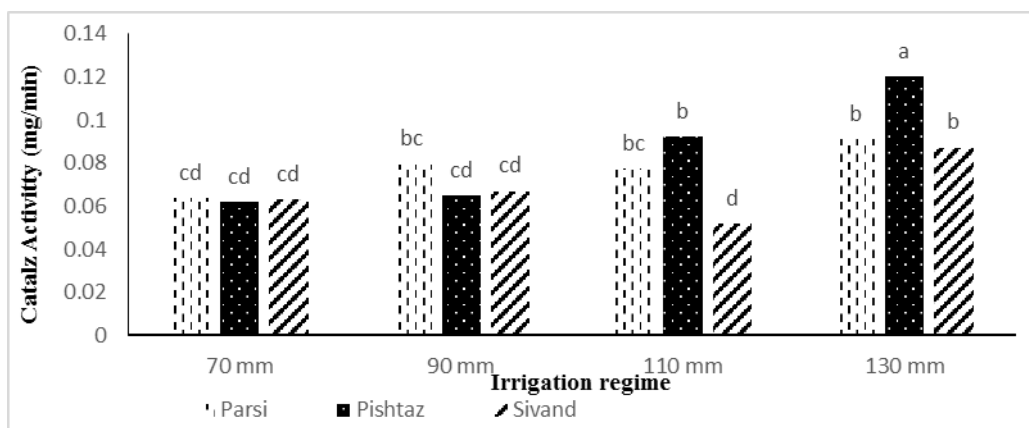
ستون‌های دارای حروف مشترک، از لحاظ آماری و بر اساس آزمون دانکن، در سطح پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

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

میزان فعالیت این آنزیم، به ترتیب در ارقام پیشتاز در تیمار رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی با میانگین ۰/۱۲ سیوند در سطح رطوبتی ۱۱۰ میلی‌متر با میانگین ۰/۰۵۲ میلی‌گرم در دقیقه بود که از این نظر، با سطح رطوبتی ۷۰ میلی‌متر در هر سه رقم مورد بررسی اختلاف معنی‌داری نداشت (شکل ۲).

### فعالیت‌های آنزیمی

فعالیت آن‌تی‌اکسیدان‌های آنزیمی نیز تحت تأثیر تیمارهای آزمایشی قرار گرفت. تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که فعالیت آنزیم کاتالاز، تحت تأثیر اثر متقابل رقم و سطوح رطوبتی در سطح احتمال یک درصد قرار گرفت (جدول ۵)، به گونه‌ای که بیشترین و کمترین



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

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

ذخایر هیدرات‌های کربن در شرایط آب و هوایی متفاوت، به‌ویژه در ارتباط با در دسترس بودن آب و نیتروژن، بسیار متغیر است (Ruuska *et al.*, 2006). در شرایط بهینه رشد و با توجه به رژیم آبیاری و میزان عناصر ریزمغذی، میزان تثبیت کربن بالا است و بخشی از آسیمیلات‌ها نیز ذخیره می‌شود. سطح برگ، یک مؤلفه اصلی برای توان منبع است که در هر یک از دو مرحله رویشی و زایشی، به‌ترتیب می‌تواند تعیین‌کننده اندازه و فعالیت مخزن باشد. برگ‌ها به‌عنوان منابع اصلی تولید‌کننده مواد فتوسنتزی، نقش بسیار مهمی در میزان ذخیره‌سازی ساقه دارند. اثرگذاری‌های سوء تنش خشکی بر عملکرد در هر یک از مراحل رویشی و زایشی، می‌تواند از راه تأثیر بر این مؤلفه باشد (Papi *et al.*, 2016).

#### انتقال مجدد و کارایی انتقال هیدرات‌های کربن محلول

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

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

#### ذخیره‌سازی هیدرات‌های کربن محلول

تجزیه واریانس داده‌ها نشان دهنده از عدم وجود اثر متقابل معنی‌دار از نظر صفات ذخیره‌سازی و انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول بود (جدول ۵)، بنابراین اثرات اصلی فاکتورهای مورد بررسی قرار گرفتند. ذخیره‌سازی ساقه، تنها تحت تأثیر رژیم‌های رطوبتی در سطح احتمال یک درصد قرار گرفت (جدول ۶). بیشترین میزان هیدرات‌های کربن محلول ساقه با میانگین ۴۱۹/۲ میلی‌گرم در ساقه، در تیمار رطوبتی شاهد (۷۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی) مشاهده شد که این میزان در رژیم رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی، با نه درصد کاهش به ۳۸۱ میلی‌گرم در گرم رسید که از این نظر اختلاف معنی‌داری با سطح رطوبتی ۱۱۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی نداشت (جدول ۶). میزان تجمع ماده خشک در ساقه گندم، به‌شدت به شرایط محیطی رشد قبل از گرده‌افشانی وابسته است و متوسط محتوای



کاهش مواد پرورده صادر شده از اندام‌های فتوسنتز کننده به دانه‌های در حال رشد نسبت داد که ارقام از این نظر، تفاوت‌های معنی‌داری را نشان می‌دهند (Papi et al., 2016). در این راستا، Yang et al. (2002) گزارش دادند که با توجه به کاهش فتوسنتز در اثر تنش خشکی و نیاز ثابت مخزن‌ها، احتمالاً تنش خشکی در مرحله پر شدن دانه‌ها از طریق تأثیر روی فعالیت برخی آنزیم‌های کلیدی مسیر ساخت ساکاروز (مثل ساکاروز فسفات سینتاز و فروکتان اگزوهیدرولاز) و افزایش انتقال مجدد در ارقام مختلف و بسته به توان ژنتیکی رقم، می‌تواند ظرفیت صادرات ترکیبات ذخیره‌ای را افزایش دهد. در شرایط بدون تنش، هیدرات‌های کربن محلول، به میزان ۱۰-۲۰ درصد در عملکرد نهایی دانه مشارکت می‌کنند، اما تحت شرایطی (مانند بیماری، دمای بالا، تنش آخر فصل) که سبب کاهش فتوسنتز می‌شوند، انتقال مجدد ذخایر ساقه می‌تواند ۵۰ درصد و یا بیشتر از عملکرد نهایی دانه را تشکیل دهد (Ehdaie et al., 2008; Scofield et al., 2009).

#### محتوای ویژه هیدرات‌های کربن محلول

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

#### نتیجه‌گیری کلی

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

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

رژیم‌های رطوبتی نیز از نظر انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری در سطح یک درصد داشتند (جدول ۵). نتایج مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که با افزایش فاصله آبیاری از ۷۰ میلی‌متر به ۱۳۰ میلی‌متر، میزان انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول افزایش معنی‌داری پیدا کرد، به گونه‌ای که بیشترین میزان انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول با میانگین ۳۶۵/۳ میلی‌گرم در گرم، در رژیم رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر مشاهده شد و از این نظر اختلاف معنی‌داری با سطح رطوبتی ۱۱۰ میلی‌متر نداشت و کمترین میزان آن نیز در تیمار شاهد (۷۰ میلی‌متر) با میانگین ۳۳۵ میلی‌گرم مشاهده شد. رژیم‌های رطوبتی، کارایی انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول را به‌صورت معنی‌داری افزایش دادند. در واقع رژیم‌های رطوبتی، علاوه بر افزایش انتقال مجدد، با تأثیر بر کارایی انتقال هیدرات‌های کربن محلول، میزان انتقال مجدد را در فواصل بالای آبیاری به‌طور معنی‌داری افزایش داد. نتایج مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین میزان کارایی انتقال هیدرات‌های کربن محلول با میانگین ۹۵/۸ درصد، در تیمار آبیاری ۱۳۰ میلی‌متر مشاهده شد؛ هرچند که از این نظر، اختلاف معنی‌داری با سطح رطوبتی ۱۱۰ میلی‌متر نداشت. تأثیرپذیری انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول از سطوح رطوبتی و افزایش میزان انتقال هیدرات‌های کربن ذخیره‌ای در ساقه تحت سطوح بالاتر فواصل آبیاری، نشان‌دهنده تحریک این فرآیند سازگاری بود که بسته به رقم، واکنش متفاوتی را نشان داد. علت افزایش انتقال مجدد در تیمار رطوبتی ۱۳۰ میلی‌متر را می‌توان به کاهش سرعت فتوسنتز گیاه و

تخفیف اثرات منفی تنش خشکی افزایش داد. بر اساس این یافته‌ها و در بین ارقام مورد بررسی، رقم پیش‌تاز به دلیل داشتن سازوکارهای جبرانی مطلوبی نظیر کارایی بالا در انتقال کربوهیدرات محلول و فعالیت آنزیمی کاتالاز به‌ویژه در شرایط تنش خشکی، به‌عنوان رقمی متحمل به‌شمار می‌رود و به این جهت، برای مناطق درگیر با تنش محدودیت رطوبت، به ویژه در انتهای فصل رشد می‌تواند رقمی مناسب باشد.

معنی‌دار ارتفاع ساقه، سطح برگ، عدد اسپد و میزان ذخیره‌سازی هیدرات‌های کربن محلول ساقه شد. با این وجود، توان سازگاری ارقام مختلف با تنش‌های محیطی را از راه استفاده از ساز و کارهای سازگاری مانند افزایش انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول، کارایی انتقال مجدد و همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانسی به‌عنوان مسیرهای مقاومتی و جبرانی در برابر تنش‌های محیطی نظیر تنش خشکی در

## REFERENCES

- Ahmadi, A. & Baker, D. A. (2001). The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth Regulation*, 35(1), 81-91.
- Ahmadi, A., Joudi, M. & Janmohammadi, M. (2009). Late defoliation and wheat yield: little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research*, 113(1), 90-93.
- Beltrano, J. & Ronco, M. G. (2008). Improved tolerance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to drought stress and rewatering by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus claroideum*: Effect on growth and cell membrane stability. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(1), 29-37.
- Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G. & Shpiler, L. (1994). Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Functional Plant Biology*, 21(6), 771-781.
- Chance, B. and Maehly, A. C. (1995). Assay of catalase and peroxidase. In: Colowick, S. P. and N. D. Kaplan (eds). *Methods in enzymology*. Academic Press. New York. P: 764-791.
- Dale, R. F. & Daniels, J. A. (1995). A weather-soil variable for estimating soil moisture stress and corn yield probabilities. *Agronomy Journal*, 87(6), 1115-1121.
- Ehdaie, 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.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A. & Waines, J. G. (2008). Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research*, 106(1), 34-43.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. & Waines, J. G. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. *Crop Science*, 46(5), 2093-2103.
- Hopkins, W.G. and Hüner, N.P. (1995). *Introduction to plant physiology* (Vol. 355). New York: Wiley.
- Janmohammadi, M., Ahmadi, A. & Pustini, K. (2010). Effect of leaf area reduction and nitrogen application on stomatal characteristics of flag leaf and grain yield of wheat under deficit irrigation. *Electronic Journal of Crop Production*, 3(4), 177-194. (In Persian).
- Kilic, H. & Yagbasanlar, T. (2010). The effect of drought stress on grain yield, yield components and some quality traits of durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. durum) cultivars. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 38(1), 164.
- Mac Adam, J. W., Nelson, C. J. and Sharp, R. E. (1992). Peroxidase activity in the leaf elongation zone of tallfescue. *Plant Physiology*, 99, 872-878.
- Papi, M. Ahmadi, A. & Rafei, H. (2016). Response of three wheat cultivars to different moisture regimes during vegetative and reproductive stages under field conditions. *Journal of Field Crop Science*, 47 (3), 377-391p. (In Persian).
- Racher, R., Shewry, P. & Scofield, G. (1995). Manipulation of leaf area and its effect on grain yield in droughted wheat. *Australian Journal of Agronomy Research*, 34, 23-31.
- Rashid, A, Saleem, Q. Nazir, A. and Kazım, H. S. (2003). Yield potential and stability of nine wheat varieties under water stress conditions. *International Journal of Agriculture and Biology*, 5(1), 7-9.
- Ruuska, S. A., Lewis, D. C., Kennedy, G., Furbank, R. T., Jenkins, C. L. & Tabe, L. M. (2008). Large scale transcriptome analysis of the effects of nitrogen nutrition on accumulation of stem carbohydrate reserves in reproductive stage wheat. *Plant Molecular Biology*, 66(1-2), 15-32.
- Ruuska, S. A., Rebetzke, G. J., van Herwaarden, A. F., Richards, R. A., Fettell, N. A., Tabe, L. & Jenkins, C. L. (2006). Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biology*, 33(9), 799-809.
- Salehi, F., Ahmadi, A., Basiri, R. & Rafei, H. (2018). Responses of wheat grain weight and remobilization of soluble carbohydrates to reduced source size under limited moisture condition. *Iranian Journal of Field Crop Science*. 49(2), 11-21. (In Persian).

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