



## انتقال مجدد فتوآسیمیلات‌ها راهکاری برای مقابله با تنش خشکی در گندم

مجید عبدلی\*<sup>۱</sup>

۱. نویسنده مسئول، دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه مراغه، مراغه، ایران.

پست الکترونیک نویسنده مسئول: [majid.abdoli64@yahoo.com](mailto:majid.abdoli64@yahoo.com)

پذیرش: ۱۳۹۸/۰۶/۰۹

دریافت: ۱۳۹۸/۰۴/۲۴

### چکیده

گندم اولین غله و مهم‌ترین گیاه زراعی دنیاست و با توجه به افزایش رشد جمعیت نیاز به افزایش تولید آن هر ساله بیشتر می‌شود. در این بین، ایران به علت موقعیت خاص جغرافیایی دارای آب و هوای مدیترانه‌ای و جزء مناطق خشک و نیمه خشک دنیا به شمار می‌رود. تحت شرایط آب و هوای مدیترانه‌ای، در گندم و سایر غلات پرشدن دانه معمولاً زمانی اتفاق می‌افتد که متوسط درجه حرارت محیط افزایش و میزان رطوبت قابل دسترس کاهش یافته است، که این امر سبب اختلال در فتوسنتز و کاهش فتوآسیمیلات تولیدی طی فرایند فتوسنتز جاری می‌شود. این در حالی است که در همین زمان تقاضا برای مواد فتوسنتزی برای پرشدن دانه‌ها و تقاضا برای تنفس نگهداری بیوماس زنده گیاه نیز افزایش می‌یابد و فتوسنتز جاری جوابگوی آنها نیست. بنابراین، کربن مورد نیاز برای پرکردن دانه‌های در حال رشد توسط سایر منابع تأمین کننده کربن از جمله انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای قبل از مرحله گرده‌افشانی از میان‌گره‌های ساقه تأمین می‌شود. پس بررسی عوامل مؤثر بر انتقال مجدد فتوآسیمیلات‌ها از قسمت‌های مختلف بوته می‌تواند راهکاری را پیش روی ما بگذارد که بتوان از این عوامل به نحو مطلوب‌تری جهت کاهش خسارات تنش خشکی و تولید مطلوب عملکرد گندم بهره جست.

**کلمات کلیدی:** گندم، انتقال مجدد، فتوسنتز جاری، میان‌گره‌های ساقه، دانه

## مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) اولین غله و مهم‌ترین گیاه زراعی دنیاست (Arzani, 2011) و یکی از عمده‌ترین محصولات زراعی تأمین کننده غذای انسان‌ها در کشورهای مختلف به‌شمار می‌رود (Jalal Kamali, 2008; Metwali et al., 2010). این گیاه در محدوده‌ی وسیعی از شرایط اقلیمی و مناطق جغرافیایی تولید می‌شود و به دلیل تطابق زیاد با شرایط آب و هوایی مختلف، دامنه‌ی پراکندگی آن بیش از هر گیاه دیگری است (Emam, 2011). با این حال، تنش‌های محیطی اعم از زیستی (قارچ‌ها، باکتری‌ها، ویروس‌ها و غیره) و غیرزیستی (خشکی، سرما، گرما، شوری و غیره) همواره از عوامل اصلی کاهش دهنده‌ی تولید گندم و از موانع اصلی رسیدن به پتانسیل عملکرد این گیاه بوده‌اند. از بین تنش‌های فوق، تنش خشکی بیش از هر عامل دیگری رشد و عملکرد گندم را محدود می‌کند (Ercoli et al., 2007) و خطر جدی در تولید موفقیت آمیز آن در سراسر جهان می‌باشد (Huang et al., 2000; Chaves et al., 2002; Ashraf and Harris, 2005; Passioura, 2007; Ilker et al., 2011; Saeidi et al., 2017). در این بین، کشور ایران به علت موقعیت خاص جغرافیایی دارای آب و هوای مدیترانه‌ای با نزولات جوی کم (حدود ۲۵۰ میلی‌متر در سال که معادل حدود یک سوم متوسط جهانی است) جزء مناطق خشک و نیمه خشک دنیا به شمار می‌رود که تنش خشکی و گرمای آخر فصل از ویژگی‌های بارز این مناطق می‌باشد. علاوه بر این، ایران کشوری مستعد خشکسالی است و میزان خسارت خشکسالی به‌علاوه کاهش سرانه آب قابل دسترس ناشی از افزایش جمعیت، تغییر اقلیم و بهره‌برداری بیش از حد و کاهش کیفیت منابع آب موجود (شوری و آلودگی) در حال افزایش است (Heidari-Sharifabad, 2008). همگی این عوامل دست به دست هم داده و سبب تنزل تولید در گندم می‌گردند. در این میان، میزان توانایی اندام‌های سبز گیاه در تولید و انتقال مواد فتوسنتزی (قدرت منبع) به طرف دانه‌های در حال پرشدن یکی از عوامل مهم تأثیرگذار در عملکرد اقتصادی گندم می‌باشد. برگ‌های کامل گیاه به عنوان منابع اولیه تولید مواد پرورده مطرح بوده و سهم قابل توجهی را در پرکردن

دانه‌های گندم برعهده دارند (Tambussi et al., 2007). با افزایش سن گیاه و تسریع پیری و ریزش برگ‌ها به خصوص در شرایط تنش خشکی، مواد پرورده تولید شده در برگ‌ها پاسخگوی نیاز دانه‌ها برای پرشدن نبوده (Johnson et al., 2009; Rivero et al., 1981) و کربن مورد نیاز برای پرکردن دانه‌های در حال رشد توسط سایر منابع تأمین کننده کربن از جمله انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای از میان‌گره‌های ساقه و نیز فتوسنتز سنبله تأمین می‌شود (Yang and Zhang, 2006; Abdoli et al., 2013; Azhand et al., 2015). به طوری که Winkel (1989) طی تحقیقات خود دریافت که در غلات حساس‌ترین مرحله نسبت به بروز تنش خشکی، حد فاصل ظهور سنبله تا گلدهی و مرحله پرشدن دانه‌ها است و ارقامی که قبل از گلدهی بتوانند بیوماس بالایی تولید کنند و ذخیره‌ی کربوهیدرات‌ها را در ساقه‌ها افزایش دهند و بتوانند در مواقع لزوم آنها را به دانه‌های در حال رشد منتقل کنند، جزء ارقام متحمل به خشکی محسوب می‌شوند. انتقال مجدد ترکیبات ذخیره شده در ساقه به دانه‌های در حال رشد یکی از مکانیسم‌های درگیر در شکل‌گیری عملکرد اقتصادی و پایداری آن مخصوصاً در شرایط تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی می‌باشد و می‌تواند به عنوان یک فرآیند مهم و پشتیبانی کننده تا حدود زیادی کاهش عملکرد دانه را جبران کند (Blum, 1998; Netanos and Koutroubas, 2012). با توجه به موارد فوق، بررسی فاکتورهای دخیل در میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانه‌های در حال رشد، می‌تواند محققین فیزیولوژی و اصلاح نباتات را در شناسایی ژنوتیپ‌های مقاوم و معرفی آنها به کشاورزان جهت کاهش تلفات تنش کم آبی و تولید مطلوب یاری نماید.

## ترکیبات ذخیره‌ای موقت و انتقال مجدد

انتقال مواد از منطقه‌ای که قبلاً ذخیره شده به منطقه دیگر که مجدداً این مواد مورد استفاده قرار می‌گیرند، انتقال مجدد مواد فتوسنتزی نامیده می‌شود. انتقال مجدد<sup>۱</sup> و یا حرکت مجدد<sup>۲</sup> مواد پرورده به دانه‌ها، یکی از شاخص‌های فیزیولوژیکی

<sup>1</sup> Remobilization

<sup>2</sup> Retranslocation

فتوسنتز مساعدتر است، تولید مواد پرورده بیش از نیاز گیاه است در این حالت مواد فتوسنتزی مازاد به صورت کربوهیدرات‌های محلول در آب<sup>۱</sup> و غیرساختمانی در ساقه و غلاف برگ‌ها انباشته می‌شوند، که عمدتاً به شکل ساکارز، هگزوزها و الیگوساکارید فروکتوز (فروکتان‌ها) هستند، این ذخایر در مراحل بعدی رشد به دانه‌ها انتقال می‌یابند (Yoshida, 1983; Sabry *et al.*, 1995; Ahmadi and Siosemarde, 2004; Schauer and Fernie, 2006; Ruuska *et al.*, 2006; Bahrani, 2011). همچنین تجمع کربوهیدرات‌های محلول در آب در ساقه گندم تا هفت روز پس از گرده‌افشانی بخاطر افزایش غلظت هگزوزها و ساکارز است و سنتز فروکتان‌ها از هفت روز پس از گرده‌افشانی شروع می‌شود و در ۱۸ روز پس از گرده‌افشانی فرم غالب کربوهیدرات‌های محلول در آب موجود در ساقه همان فروکتان‌ها هستند (Sanchez-Bragado *et al.*, 2014). زیرا که فروکتوز و ساکارز به عنوان سوبسترای اصلی برای سنتز فروکتان‌ها عمل می‌کنند (Xiong *et al.*, 2014). به طور کلی چندین نوع منبع کربوهیدراتی در تأمین مواد فتوسنتزی هنگام پرشدن دانه شرکت دارند که عبارتند از: (الف) کربوهیدرات‌های تولیدی طی فتوسنتز جاری برگ‌ها و دیگر بخش‌های سبز گیاه (مانند برگ، سنبله و ریشک) که مستقیماً به دانه‌های در حال رشد انتقال می‌یابند، (ب) کربوهیدرات‌های تولیدی قبل از گلدهی که مازاد آن در اندام‌های رویشی از جمله بخش‌های مختلف ساقه ذخیره شده و سپس طی فرایند انتقال مجدد به دانه‌ها منتقل می‌شود و (پ) کربوهیدرات‌های تولید شده بعد از گلدهی که موقتاً در ساقه انباشته شده و طی دوره پرشدن دانه، به دانه انتقال می‌یابند (Kobata *et al.*, 1992; Gebbing *et al.*, 1999; Ehdai *et al.*, 2006 a,b; Bahrani, 2011; Kordenaeej *et al.*, 2013). مواد ذخیره شده در ساقه (عمدتاً فروکتان‌ها) در فرایند انتقال مجدد باید به فرم قابل انتقال تبدیل شوند. در این مورد بیان شده که عوامل محیطی مانند تنش خشکی پس از گرده‌افشانی سبب فعالیت آنزیم‌های فروکتان اگزوهیدرولاز<sup>۲</sup> (Farooq *et al.*, 2014; Dai *et al.*, 2014) و اینوراز<sup>۳</sup> (Li *et al.*, 2013) می‌شود.

مهم در تشکیل عملکرد دانه غلات از جمله گندم است و همچنین یکی از خصوصیات که توسط عده‌ای از محققین جزء سازوکارهای تحمل به خشکی و مکانیسم‌های جبرانی به منظور تأمین امنیت عملکرد دانه در نظر گرفته می‌شود (Mirtaheeri *et al.*, 2010; Alizadeh *et al.*, 2014). در اکثر مناطق کشت گندم، کمبود آب یک تنش غیرزیستی متداول است که سبب کاهش عملکرد می‌شود (Araus *et al.*, 2002). با ورود گندم به مرحله پرشدن دانه در مناطق خشک و نیمه خشک (مانند کشور ایران) به تدریج از میزان بارندگی‌ها کاسته شده و از طرفی دمای هوا، تبخیر و تعرق و در نتیجه نیاز آبی گندم افزایش می‌یابد. بنابراین در مرحله پرشدن دانه ممکن است گیاه تا حدودی با کمبود آب مواجه شده و حدی از تنش خشکی را تجربه کند. این امر می‌تواند در زمان پرشدن دانه‌ها از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای (Lawlor, 2002)، کاهش سنتز روبیسکو و افزایش تخریب آن (Ono *et al.*, 2013)، تخریب دستگاه فتوسنتزی و کاهش چشمگیر کلروفیل (Hörtensteiner and Feller, 2002; Rubia *et al.*, 2017) و تسریع پیری برگ‌ها (Bagherikia *et al.*, 2014) و تسریع پیری برگ‌ها (Martinez *et al.*, 2003; Rivero *et al.*, 2009) سبب کاهش سرعت فتوسنتز و فتوآسیمیلات تولیدی (Ardalani *et al.*, 2016) و در نهایت افت عملکرد دانه شود. به این ترتیب، فتوسنتز جاری برای پرکردن دانه‌ها کافی نخواهد بود (Johnson *et al.*, 1981; Lawlor, 2002; Mirtaheeri *et al.*, 2010; Abdoli *et al.*, 2016; Mahrokh *et al.*, 2017). بنابراین، نیاز دانه‌ها برای پرشدن (به ویژه کربوهیدرات‌ها) از طریق انتقال مجدد مواد فتوسنتزی ذخیره شده در بخش‌های مختلف ساقه‌ها جبران و تأمین می‌گردد (Yang and Zhang, 2015; Azhand *et al.*, 2006). لازم بذکر است که حتی ممکن است در شرایط رشد مطلوب نیز فتوسنتز جاری برای پرکردن دانه‌ها کافی نباشد و گیاه تا حدودی وابسته به ترکیبات ذخیره‌ای باشد. در غلات از جمله گندم در طی دوره ای از رشد مخصوصاً دوره پیش از گلدهی و حدود دو تا سه هفته پس از آن (قبل از آغاز رشد خطی دانه) که شرایط برای

<sup>1</sup> Water soluble carbohydrates

<sup>2</sup> Fructan exohydrolase enzyme

<sup>3</sup> Invertase enzyme

با تنوع ژنتیکی انتقال مجدد در گندم چنین فرضی را صحیح دانسته‌اند.

### عوامل مؤثر بر انتقال مجدد آسیمیلاتاها

عوامل مؤثر بر میزان ذخیره مواد در اندام‌های رویشی و کارایی انتقال مجدد آن‌ها را به دانه‌های در حال رشد می‌توان به دو دسته عوامل محیطی و عوامل ژنتیکی تقسیم‌بندی کرد که در زیر به طور مفصل شرح داده شده است.

### عوامل محیطی

عوامل محیطی شامل رطوبت، نوع خاک، مدیریت گیاه، عناصر غذایی، دما و بیماری‌های گیاهی می‌باشد، که البته عوامل دیگری نیز ممکن است وجود داشته باشند. به طور کلی هر عاملی که روی سرعت فتوسنتز جاری تأثیر بگذارد بر روی تجمع و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی نیز تأثیرگذار است (Pampana *et al.*, 2014). در این بین، تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی بر روی فتوسنتز جاری تأثیر منفی دارد پس بر میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌های غیرساختمانی از ساقه به دانه مؤثر است. محققین مختلف افزایش انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه به دانه‌های در حال رشد و همچنین افزایش سرعت پرشدن دانه را تحت شرایط تنش خشکی گزارش کرده‌اند (Bahrani *et al.*, 2013; Abdoli *et al.*, 2015; Ardalani *et al.*, 2015). در این میان ژنوتیپ‌هایی که سرعت تجمع و انتقال مواد بیشتری داشتند، کمتر تحت تأثیر تنش‌های انتهایی فصل قرار گرفتند (Yang *et al.*, 2000; Yang and Zhang, 2006; Ehdaie *et al.*, 2006 a,b). کمبود رطوبت در دوره پرشدن دانه موجب برخورداری بیشتر دانه از ذخایر اندام‌های دیگر به غیر از برگ‌ها می‌گردد (Agarwal and Sinha, 1984). به نظر می‌رسد در تنش خشکی شدید به دلیل زودرسی، تسریع پیری و ریزش برگ‌های پایینی (که به عنوان یک سازوکار مؤثر جهت کاهش تعرق و اختلاف پتانسیل بین ریشه‌ها و برگ‌ها صورت می‌گیرد)، میزان ماده خشک بیشتری به سمت دانه‌های در حال رشد در سنبله منتقل می‌شود (Saeedipoor, 2013; Movludi *et al.*, 2015; Bagherikia *et al.*, 2017). در شرایط تنش‌های محیطی از

آنزیم‌ها سبب تبدیل فروکتان‌های موجود در ساقه به فروکتوز و ساکارز می‌شود و غلظت فروکتوز در ساقه افزایش می‌یابد (Fábíán *et al.*, 2013). همچنین افزایش غلظت هگزوزها در ساقه ناشی از هیدرولیز فروکتان‌ها گزارش شده است (Serrago *et al.*, 2013; Mphande *et al.*, 2016). در نهایت فروکتوزهای موجود در ساقه در اثر فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز به ساکارز تبدیل شده (فرم انتقالی ترکیبات) و از طریق آوند آبکشی راهی دانه‌های در حال رشد می‌گردند (Liu *et al.*, 2015). در آندوسپرم دانه‌های در حال پرشدن نیز فعالیت آنزیم ساکارز سینتاز و آنزیم اینورتاز با شدت بیشتری صورت می‌گیرد تا ساکارز رسیده که حاصل فتوسنتز جاری و انتقال مجدد است را به گلوکز و فروکتوز تبدیل کند و در نهایت سبب انباشت مواد به فرم نشاسته و پرشدن آندوسپرم دانه گردد (Mphande *et al.*, 2016).

مقدار تجمع و انتقال ذخایر هم به صورت غیر مستقیم با بررسی تغییرات در وزن خشک ساقه یا مستقیماً به وسیله اندازه‌گیری محتوای کربوهیدرات‌های محلول ساقه در طول پرشدن دانه اندازه‌گیری می‌شوند (Ehdaie *et al.*, 2006 a,b). اندازه‌گیری وزن خشک ساقه سریع، راحت و ارزان است ولی روش مستقیم اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول ساقه زمان بر و نسبتاً گران است (Ehdaie *et al.*, 2008). البته بیشتر بررسی‌ها سهم ذخایر در پرشدن دانه را با به کار بردن روش آنالیز رشد مورد بحث قرار می‌دهند، که انتقال مجدد مواد ذخیره شده، از طریق کاهش وزن خشک (اختلاف در وزن اندام‌های رویشی بالای زمین مخصوصاً ساقه‌ها بین دو مرحله گرده‌افشانی و رسیدگی) محاسبه می‌شود. با این وجود، به این روش‌ها اشکالاتی وارد شده است چون فرآیند تنفس برای نگهداری گیاه بررسی نشده و نقش ریشه‌ها به عنوان یک منبع بالقوه پس از گرده‌افشانی اغلب نادیده گرفته می‌شوند و ریزش برگ‌های مرده که در طول پرشدن دانه‌ها اتفاق می‌افتد ممکن است تخمین درستی از انتقال مجدد و قندهای محلول را باعث نشود (Przulj and Momcilovic, 2001). ولی با فرض یکسان بودن تنفس برای ارقام و شرایط محیطی می‌توان از کاهش تنفسی چشم‌پوشی کرد. Ehdaie و Waines (1996) و Abdoli و همکاران (2015) نیز در مطالعات خود در رابطه

تحقیقات Alizadeh و همکاران (2014) نشان داد که کاربرد کود پتاسیم سبب افزایش کربوهیدرات اندام‌های مختلف گندم مانند برگ و ریشه گردید و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول در سطح ۲۰۰ میلی‌گرم پتاسیم در کیلوگرم خاک در دو رقم گندم (ویریناک و چمران) به دلیل داشتن دوام سطح برگ کمتر نسبت به سطوح ۳۰۰ و ۴۰۰ میلی‌گرم در کیلوگرم بیشتر بود. از سویی گزارش شده که مصرف نیتروکسین و سولفات روی موجب افزایش ارتفاع بوته و در نتیجه میزان انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد در گندم گردید (Ahmadi *et al.*, 2017). به نظر می‌رسد که افزایش میزان انتقال مجدد ماده خشک تحت تأثیر کودهای زیستی با سنتز و آزادسازی تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی مانند اکسین<sup>۲</sup> و جیبرلین<sup>۳</sup> و افزایش رشد طولی میان‌گره‌های ساقه در ارتباط است. Ebrahim و Aly (2004) نیز طی تحقیقات خود بر روی گندم دریافتند که کاربرد سولفات روی همراه با ازتوباکتر<sup>۴</sup> و آزوسپیریلوم<sup>۵</sup> سبب افزایش نیتروژن و کربوهیدرات در ساقه شد. کاربرد عنصر روی به سبب افزایش تولید ایندول استیک اسید<sup>۶</sup> موجب رشد طولی ساقه گندم و افزایش طول میان‌گره‌ها می‌شود که این امر به نوبه خود باعث افزایش گنجایش ساقه جهت انباشت بیشتر ماده خشک می‌شود (Singh, 2014). همچنین کاربرد نیتروژن به صورت کود سبب افزایش انتقال نیتروژن از اندام‌های رویشی شده است (Cox *et al.*, 1986). Bahrani و همکاران (2013) گزارش کردند که افزایش مصرف نیتروژن موجب افزایش انتقال مجدد ماده خشک شد ولی کارایی آن را در گندم و جو کاهش داد. آنها همچنین بیان نمودند که مصرف زیاد نیتروژن همراه با تنش خشکی باعث کاهش کارایی لازم کود نیتروژن می‌گردد. در این ارتباط، Tousei و همکاران (2015) اظهار کردند که با افزایش مصرف کود نیتروژن نه تنها میزان انتقال مجدد ماده خشک افزایش یافت بلکه میزان فتوسنتز جاری و عملکرد نیز افزایش یافت. در مقابل گزارش شده که بخاطر

جمله تنش خشکی میزان آبسزیک اسید<sup>۱</sup> افزایش می‌یابد که این تنظیم‌کننده رشد گیاهی به طور قابل توجهی سبب افزایش فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سینتتاز در برگ و ساقه می‌گردد که پیامد آن تبدیل شدن ذخایر ساقه به فرم قابل انتقال (ساکارز) به دانه است (Yang *et al.*, 2000). بنابراین آبسزیک اسید تولیدی طی تنش کمبود رطوبت به طور غیرمستقیم سبب افزایش میزان انتقال مجدد مواد می‌گردد. Gallagher و همکاران (1976) دریافتند که در گیاهان گندم و جو در شرایط تنش خشکی، به طور متوسط ۴۳ و حداکثر ۷۴ درصد از وزن نهایی دانه را مواد ذخیره‌ای انتقال یافته از منابع ذخیره‌ای مخصوصاً ساقه‌ها تشکیل می‌دهد. در حالی که بر اساس برآوردهای انجام شده توسط Blum و همکاران (1997) سهم مواد ذخیره‌ای در شکل‌گیری وزن نهایی دانه گندم و جو در شرایط آبی به ترتیب ۱۳ و ۱۲ درصد و در شرایط دیم ۲۷ و ۱۷ درصد است. همچنین Abdoli و همکاران (2015) اظهار کردند که سهم انتقال مجدد بخش‌های مختلف گیاه گندم در شرایط مطلوب رطوبتی بین ۷/۴ تا ۱۹/۳ درصد و در شرایط تنش کم آبی بین ۹/۶ تا ۲۲/۷ درصد است که نشان از افزایش سهم انتقال مجدد در شرایط تنش کم آبی دارد. Ghannadha و Tousei Mojarad (2007) گزارش کردند که سهم انتقال مجدد به دانه در ژنوتیپ‌های مختلف گندم در شرایط نرمال بین ۱۸/۲ تا ۳۶/۹ درصد و در شرایط تنش خشکی بین ۲۸/۸ تا ۴۷/۰ درصد است. در برخی از تحقیقات مشخص شده است که در شرایط تنش خشکی سهم انتقال مجدد حتی ممکن است به بیش از ۴۰ درصد برسد (Yang *et al.*, 2000; Ehdai *et al.*, 2008). هر چند گزارش‌های دیگری مبنی بر این که در شرایط مطلوب رطوبتی سهم آسیمیلات‌های ذخیره‌ای در شکل‌گیری عملکرد دانه بیشتر از شرایط تنش خشکی است، نیز وجود دارد (Davidson and Chevalier, 1992).

<sup>1</sup> Abscisic acid (ABA)

<sup>2</sup> Auxin

<sup>3</sup> Gibberellins (GAs)

<sup>4</sup> Azotobacter

<sup>5</sup> Azospirillum

<sup>6</sup> Indole-3-acetic acid (IAA, 3-IAA)

تنش خشکی هستند. بررسی تحقیقات سایر محققین نشان می‌دهد که تنوع ژنتیکی وسیعی برای ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها در بین ژنوتیپ‌های مختلف گندم وجود دارد ( Ruuska *et al.* 2006; Ehdai *et al.*, 2006 b; Tousei, 2007; Mojarad and Ghannadha, 2007; Abdoli *et al.*, 2013; Pampana *et al.*, 2014; Dabiri, 2016). بنابراین آگاهی از تنوع ژنتیکی برای ذخیره‌سازی و تنوع انتقال مجدد کربن در برنامه‌های اصلاحی می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد (Joudi *et al.*, 2010). طول ساقه از عوامل مهمی است که میزان ذخیره‌سازی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. به عنوان مثال Austin و همکاران (1980) گزارش کردند که انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقه ارقام پابلند مشارکت کمتری نسبت به ارقام پاکوتاه و نیمه پاکوتاه در شکل‌گیری عملکرد دانه دارند. در همین راستا، Shearman و همکاران (2005) گزارش کردند که در ارقام جدید (پاکوتاه‌تر) مقدار مشارکت ذخایر ساقه در ایجاد عملکرد دانه بیشتر از گندم‌های پابلند قدیمی است. Behdani و Mousavifar (2011) و Mirtaheri و همکاران (2010) بیان کردند که با توجه به اینکه انتقال مجدد مواد فتوسنتزی، یکی از عمده‌ترین طرق جبران کاهش حاصل از تنش خشکی در فتوسنتز جاری گیاه است، یکی از نقاط قوت ارقام پاکوتاه جدید در مقایسه با ارقام قدیمی در میزان بالای انتقال مجدد می‌باشد. Bagherikia و همکاران (2017) گزارش کردند که انتقال مجدد ساقه و کارایی آن تحت تنش خشکی انتهایی در لاین‌های جهش‌یافته گندم به طور معنی‌داری بیشتر از رقم تیپ وحشی بود و علت این امر قدرت مخزن بیشتر (عملکرد بالاتر)، بروز پیری زودرس (تجزیه کلروپلاست و سیستم فتوسنتزی در اثر پیری القاء شده توسط تنش خشکی)، فعالیت آنزیم‌های مؤثر در انتقال مجدد و پیام‌های القاء کننده انتقال مجدد در لاین‌های جهش‌یافته نسبت به رقم تیپ وحشی بود. برعکس، Borrell و همکاران (1993) بر این باورند که در ارقام پاکوتاه گندم، مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کاهش می‌یابد. Ehdai و همکاران (2006 b) اظهار کردند که ژن‌های Rht1 و Rht2 به موازات کاهش طول ساقه گندم سبب کاهش ذخایر ساقه نیز می‌گردند. همچنین

افزایش رشد و توسعه کانوپی در اثر مصرف نیتروژن، میزان فتوسنتز جاری افزایش می‌یابد، از این رو گیاه نیاز زیادی به استفاده از ذخایر انباشته شده در قسمت‌های مختلف ندارد و سهم انتقال مجدد در عملکرد کاهش می‌یابد (Daneshvar *et al.*, 2008; Barraclough *et al.*, 2010; Alavifazel, 2016). Movludi و همکاران (2015) بیان نمودند که وقتی گیاه در معرض کمبود نیتروژن در خاک باشد، کارایی انتقال مجدد نیتروژن از اندام‌های رویشی به دانه بیشتر می‌شود.

افزایش دما موجب افزایش سرعت تجمع مواد و انتقال مجدد آنها می‌شود (Calderini *et al.*, 2006). در شرایط تنش خشکی و گرمایی انتهایی فصل، فتوسنتز خالص به طور معنی‌داری در گندم کاهش می‌یابد و سهم انتقال کربوهیدرات محلول ذخیره شده به عنوان منبع پرشدن دانه بیشتر می‌شود (Acevedo and Fereres, 1993). وجود بیماری‌های مختلف برگ‌ی نظیر سپتوریا<sup>۱</sup> و یا زنگ‌ها که خود سبب کاهش سهم منابع جاری (سرعت فتوسنتز برگ‌ها و سنبله) در ایجاد عملکرد دانه گندم می‌گردند، موجبات استفاده بیشتر از ذخایر ساقه‌ها را فراهم می‌کنند (Blum, 1998). در تحقیق Katsantonis و همکاران (2008) مشخص شد که شدت‌های بالای بیماری بلاست<sup>۲</sup> سبب افزایش غلظت نیتروژن در بافت و محتوای کل نیتروژن برنج شد ولی نسبت نیتروژن قسمت زیرزمینی به دانه را کاهش داد. از سویی انتقال مجدد نیتروژن در گیاه آلوده به بیماری (تلقیح شده) نسبت به گیاهان سالم (عدم تلقیح شده) بیشتر بود (Katsantonis *et al.*, 2008).

### عوامل ژنتیکی

عوامل ژنتیکی مؤثر بر انتقال مجدد شامل نوع گیاه، رقم، سرعت پیرشدن برگ‌ها، میزان ذخیره مواد در ساقه و غیره می‌باشند. همچنین Bagherikia و همکاران (2018) گزارش کردند که تغییرات در دریافت سیگنال‌های پدیده پیری در اثر تنش خشکی، قدرت مقصد، مقدار ذخایر کربوهیدرات ساقه قبل از گرده‌افشانی و استفاده از ظرفیت ذخایر طول ساقه از عوامل تأثیرگذار در بروز تنوع ژنوتیپ‌ها در انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه در طی پرشدن دانه‌ها تحت

<sup>1</sup> Septoria

<sup>2</sup> *Pyricularia oryzae* Cav.

الف) توانایی ساقه برای ذخیره‌سازی مواد پرورده بستگی به طول و چگالی وزنی ساقه دارد. با افزایش طول و چگالی وزنی بخش‌های مختلف ساقه میزان ذخایر آنها نیز افزایش می‌یابد (Zhang *et al.*, 2014). با توجه به تفاوت در طول و چگالی وزنی میان‌گره‌های مختلف گندم (Blum, 1998) به نظر می‌رسد که مقادیر متفاوتی از کربوهیدرات‌ها در میان‌گره‌های مختلف گندم ذخیره شود. در تحقیقی که توسط Ehdai و همکاران (2006 a) روی یازده ژنوتیپ مختلف گندم نان صورت گرفت نشان دادند که در شرایط کنترل رطوبتی و تنش خشکی بیشترین ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مربوط به میان‌گره‌های پایین بوده و میان‌گره‌های پینالتمیت<sup>۱</sup> و پدانکل<sup>۲</sup> در رتبه‌های بعدی بودند. همچنین Joudi و همکاران (2010) نیز به همین نتیجه رسیدند. ولی در مقابل Wardlaw و Willenbrink (1994) اظهار کردند که میان‌گره‌های پینالتمیت و پدانکل در گندم بیشترین ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌ها را دارند، همچنین بیشترین تغییرات در ذخیره ساقه در میان‌گره پینالتمیت در آزمایش‌های مختلف مشاهده شده است (Bonnett and Incoll, 1992; Ardalani *et al.*, 2015).

ب) کارایی تبدیل و توان انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای به دانه که به قدرت مخزن (تعداد و وزن دانه) معروف است (Blum, 1998; Kumar *et al.*, 2006) در این مورد، Papakosta و Gagianas (1991) در یک مطالعه بر روی چهار رقم گندم کارایی انتقال ماده خشک، یعنی بخشی از وزن ساقه که به دانه انتقال می‌یابد را ۲ و ۳۶ درصد و سهم مواد فتوسنتزی پیش از گرده‌افشانی را بین ۶ تا ۷۳ درصد ذکر کردند. به عقیده Gebbing و همکاران (1999) در زمان رسیدگی فیزیولوژیکی دانه‌ها، وزن خشک کل اندام‌های رویشی گندم به طور معنی‌داری کمتر از وزن خشک این اندام‌ها در مرحله گرده‌افشانی است که این مسأله به دلیل انتقال مجدد مواد پرورده به دانه است (Azhand *et al.*, 2015). Rawson و Evans (1971) اظهار داشته‌اند که کارایی ساقه در انتقال ماده خشک، به وزن خشک ساقه در مرحله گرده‌افشانی بستگی دارد. وزن خشک بیشتر در مرحله گرده

نتایج تحقیقات Miri (2011) نشان داد که ارقام مختلف گندم واکنش متفاوتی نسبت به قطع آبیاری پس از گلدهی نشان می‌دهند به طوری که با قطع آبیاری پس از گلدهی، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در ارقام پابلند به میزان کمتری در مقایسه با ارقام پاکوتاه کاهش یافت و همچنین کاهش وزن ساقه با قطع آبیاری در ارقام پابلند بیش‌تر از ارقام پاکوتاه بود. این نتایج حاکی از آن است که میزان ذخایر ساقه موجود در ارقام پابلند برای استفاده در دوره پرشدن دانه، به ویژه در شرایط نامساعد، بیش‌تر از ارقام پاکوتاه بوده است. Distelfeld و همکاران (2014) مشاهده کردند که در ارقام پابلند سهم ذخایر ساقه در شکل‌گیری عملکرد دانه بیشتر از ارقام پاکوتاه است اما تفاوتی در عملکرد دانه آنها مشاهده نشد، این امر نشان می‌دهد که ارقام پابلند در فتوسنتز جاری ضعیف‌تر از ارقام پاکوتاه هستند. غیر از موارد استثناء به نظر می‌رسد ارقام پابلند قابلیت بیشتری در شکل‌گیری عملکرد دانه به وسیله ذخایر ساقه داشته باشند، که ممکن است به دلیل ذخیره بیشتر کربوهیدرات‌ها در ساقه این ارقام باشد (Blum *et al.*, 1997; Abdoli *et al.*, 2013). احتمالاً یکی از دلایل پایداری عملکرد دانه ارقام بومی که معمولاً ارتفاع ساقه بیشتری نیز دارند، همین مسئله باشد. ارقامی که توانایی بیشتری در استفاده از ذخایر ساقه جهت پرکردن دانه خود دارند، هم تحت شرایط تنش و هم در شرایط بدون تنش سرعت پیرشدن برگ‌ها بیشتر است (Blum *et al.*, 1997) ولی به طور کلی به نظر می‌رسد که پیری زود هنگام برگ‌ها که به عنوان منبع جاری اصلی در پرشدن دانه‌ها عمل می‌کند، سبب محدود شدن استفاده از ذخایر ساقه‌ها گردد (Blum, 1998). به طور کلی هر یک از اندام‌های گیاهی سهم متفاوتی در تخصیص مواد فتوسنتزی به دانه دارند.

## عوامل مؤثر بر میزان مشارکت ذخایر ساقه در تأمین

### مواد دانه

به طور کلی میزان مشارکت ساقه در تأمین مواد پرورده برای دانه وابسته به موارد زیر است:

<sup>1</sup> Penultimate internode

<sup>2</sup> Peduncle internode

میان‌گره‌ها، متفاوت گزارش کرده و آن را برای میان‌گره‌های پایین‌تر، طولانی‌تر بیان کردند. هر چند که این تفاوت باعث ذخیره بیشتر در این میان‌گره‌ها نمی‌شود زیرا که متوسط سرعت ذخیره در میان‌گره‌های بالایی از جمله میان‌گره پدانکل بسیار بیشتر است.

پدانکل یا بالاترین میان‌گره ساقه به عنوان یکی از اندام‌های تأمین‌کننده کربن دانه در گندم محسوب شده و در بسیاری از تحقیقات، ارتباط این اندام با عملکرد و اجزای عملکرد مورد ارزیابی قرار گرفته است (Abdoli *et al.*, 2015; Ehdai *et al.*, 2016; Saeidi *et al.*, 2016). به طوری که تجمع مقادیر قابل توجه از کربوهیدرات‌های مازاد بر نیاز گیاه در پدانکل و انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال پرشدن، یکی از دلایل اهمیت این اندام در تعیین عملکرد دانه بیان شده است (Ehdai and Waines, 1996; Bagherikia *et al.*, 2018). با توجه به اینکه انتقال مجدد ماده خشک از منبع به مخزن با صرف انرژی همراه است پس نزدیک بودن این دو اندام به همدیگر یک مزیت برای گیاه تلقی می‌گردد. به طوری که با صرف انرژی کم مخصوصاً در شرایط تنش، مقدار ماده خشک بیشتری از منبع به مخزن انتقال دهد که این مورد نیز نشانگر اهمیت میان‌گره پدانکل است زیرا که این میان‌گره نسبت به بقیه میان‌گره‌های ساقه نزدیک به سنبله (دانه‌ها) می‌باشد. در تحقیقی که توسط Wardlaw و Willenbrink (1994) روی گندم در استرالیا انجام شد، مشخص گردید که قسمت پایین پدانکل که به وسیله غلاف برگ پرچم پوشیده شده بود بیشترین مواد فتوسنتزی را در خود تجمع داد و بالاترین نقش را در انتقال مجدد مواد به دانه‌های در حال رشد داشت. Ehdai و Waines (1996) نیز به همبستگی مثبت انتقال مجدد قندهای محلول از پدانکل با عملکرد دانه ژنوتیپ‌های مختلف گندم اشاره کرده‌اند. در مقابل گزارش‌هایی وجود دارد که سهم پدانکل را در عملکرد گندم ناچیز و یا در مقایسه با سایر میان‌گره‌ها کم عنوان می‌کنند (Cruz-Aguado *et al.*, 2000; Abdoli *et al.*, 2016; Azhand *et al.*, 2015). به طوری که Wardlaw و Willenbrink (2000) در بررسی اثر تنش خشکی بر انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه گندم گزارش دادند که علاوه بر بیشتر بودن میزان قندهای تجمع یافته در پنالتمیت

افشانی به مشارکت بیشتر ماده خشک آن در انتقال مجدد به دانه و عملکرد بیشتر در شرایط تنش رطوبتی منتهی می‌شود. از سویی، Yang و همکاران (2002) نشان دادند که قدرت مخزن از عوامل مهم و تأثیرگذار بر تسهیم مواد فتوسنتزی در غلاتی مثل برنج می‌باشد. در مقابل Ahmadi و همکاران (2009) گزارش کردند که افزایش نسبت مخزن به منبع در گندم تأثیری در مقدار انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها ندارد. Uhart و Andrade (1995) گزارش کردند که محدودیت منبع سبب افزایش انتقال مجدد از ساقه و برگ‌ها و کاهش کربوهیدرات غیرساختمانی در مقایسه با تیمار شاهد می‌شود و از طرفی محدودیت مخزن سبب کاهش انتقال مجدد از ساقه می‌گردد.

### میان‌گره‌های ساقه

میان‌گره‌های ساقه گندم از بالای بوته به سمت پایین شامل پدانکل، پنالتمیت و میان‌گره‌های پایینی می‌باشند. گزارشاتی وجود دارد که نشان می‌دهد بین میان‌گره‌های مختلف ساقه (پدانکل، پنالتمیت و میان‌گره‌های پایین‌تر) از نظر میزان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها تفاوت‌هایی وجود دارد (Blum, 1998; Abdoli *et al.*, 2013; Azhand *et al.*, 2015). به عبارت دیگر، تجمع ماده خشک و انتقال مجدد آن در طول ساقه در شرایط تنش و غیر تنش متغیر است (Abdoli *et al.*, 2015). معمولاً وزن میان‌گره‌های ساقه در دو تا سه هفته بعد از گلدهی افزایش یافته و این موضوع بیشتر به دلیل تجمع کربوهیدرات‌های محلول مازاد بر نیاز دانه‌ها تا این مرحله در بخش‌های مختلف ساقه می‌باشد (Bonnett and Incoll, 1992; Bazargani *et al.*, 2012; Azhand *et al.*, 2018; Bagherikia *et al.*, 2016). از سویی، میان‌گره‌های پایینی ساقه محل اصلی ذخیره‌سازی و انتقال مواد پروده در قبل از گلدهی و میان‌گره‌های بالایی ساقه محل مهمی برای مواد ذخیره‌ای پس از گلدهی می‌باشند (Bonnett and Incoll, 1992). اگر چه اختلاف عمده‌ای در مدت زمان ذخیره‌سازی این کربوهیدرات‌ها در بین میان‌گره‌ها وجود دارد، ولی کاهش وزن خشک میان‌گره‌های ساقه معمولاً همزمان صورت می‌گیرد. در این ارتباط Schnyder (1993) و Azhand و همکاران (2016) طول دوره تجمع مواد را در بین



در پیری برگ با اختلاف سرعت حرکت نیتروژن از پهنک برگ به دانه مرتبط بود. براساس یافته‌های Jenner و همکاران (1991) ابتدا برگ‌های پایین‌تر در گندم پیر شده در حالی که برگ‌های بالاتر برای دوره‌ای به صورت فعال باقی می‌مانند. در طول دوره پس از گلدهی، کاهش میزان جذب به همراه تقاضای زیاد برای نیتروژن می‌تواند سبب کاهش نیتروژن در برگ و کاهش سرعت فتوسنتز شود.

انتقال مجدد عناصر معدنی با قابلیت حرکت نسبتاً زیاد در آوند آبکش باعث کاهش سریع مقدار آنها در اندام‌های هوایی (رویشی) شده و پیری سریع را القاء می‌کند. در این صورت گیاهان به صورت سیستم خود تخریبی عمل می‌کنند. علت این امر آن است که نیتروژن جزء اساسی پروتئین می‌باشد و بیش از ۶۵ درصد پروتئین برگ در کلروپلاست وجود دارد که ۵۰ درصد این مقدار را آنزیم روبیسکو<sup>۱</sup> تشکیل می‌دهد (Salisbury and Ross, 1992). پس روبیسکو در طی پیری ناشی از تنش خشکی انتهای فصل، تخریب شده و محصولات آن می‌توانند به عنوان منبع نیتروژن و کربن در توسعه بافت‌ها و دانه‌های در حال رشد مورد استفاده قرار گیرند (Suzuki *et al.*, 2001; Bagherikia *et al.*, 2017). مقدار نیتروژن برای رشد مطلوب بسته به گونه گیاهی، مرحله نمو و اندام گیاهی، بین دو تا پنج درصد وزن خشک گیاه می‌باشد، تجمع نیتروژن در اندام‌های رویشی گیاه بالا بوده و با افزایش رشد کاهش می‌یابد. بعد از گلدهی انتقال نیتروژن از اندام‌های رویشی به دانه‌ها قابل ملاحظه است. در طول مراحل رویشی سنتز پروتئین فعال است و در طول مرحله زایشی سنتز مواد دیواره سلول نظیر سلولز، پکتین و غیره شروع به فعالیت می‌کند. دو منبع اصلی نیتروژن برای رشد دانه وجود دارد: (۱) جذب از خاک و (۲) انتقال مجدد از اندام‌های رویشی (Tahmasebi Sarvastani, 1995; Mi *et al.*, 2000). تحت شرایط رطوبت کافی و حاصلخیزی خوب، بیش از ۵۰ درصد پروتئین از نیتروژن جذب شده‌ی قبل از رسیدگی دانه حاصل می‌شود. در گندم میزان نیتروژن موجود در مرحله گلدهی می‌تواند حدود ۹۰ تا ۱۰۰ درصد مجموع نیتروژن در مرحله رسیدگی باشد. در این بین، اختلاف زیادی میان گونه‌ها یا ارقام یک گونه در جذب و مصرف عناصر غذایی

نسبت به پدانکل، مقدار کربوهیدرات‌های منتقل شده به دانه نیز از این میان‌گره بیشتر بود. تفاوت موجود بین این میان‌گره‌ها تا حدی قابل پیش‌بینی است، چون میزان کربوهیدرات‌ها در میان‌گره آخر تا بعد از گلدهی و زمانی که رشد آن کامل نشده است، ذخیره نمی‌شود. با توجه به این موارد، به نظر می‌رسد که در هنگام بروز تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، میان‌گره ماقبل آخر از طریق انتقال مقدار بیشتر قند محلول به دانه‌های در حال رشد، سهم بیشتری در پرشدن دانه‌ها دارد. Kulshrestha و همکاران (2013) نیز به بالا بودن غلظت قندهای محلول ساقه در میان‌گره ماقبل آخر نسبت به میان‌گره آخر اذعان کرده‌اند. Wardlaw (1967) گزارش کرد که انتقال قندها به طرف بالا، تقریباً به طور کامل از دو میان‌گره بالایی ساقه صورت گرفته و حرکت آنها به طرف پایین از میان‌گره سوم و پایین‌تر است که بیشتر به پنجه‌های جدید اختصاص پیدا می‌کند ولی در ارقام جو زمستانه میان‌گره‌های پایینی سهم بیشتری در پرکردن دانه دارند (Bonnett and Incoll, 1992). در آزمایش‌های دیگر که توسط Joudi و همکاران (2010) و Azhand و همکاران (2016) به ترتیب روی ۸۱ رقم و ۴ ژنوتیپ گندم در دو شرایط کنترل و تنش رطوبتی انجام شد مشخص گردید که وزن خشک میان‌گره‌های زیرین بیشتر از میان‌گره‌های بالایی بود. همچنین بیشترین میانگین انتقال مجدد مربوط به میان‌گره‌های زیرین بود و میان‌گره‌های پدانکل و پنالتمیت در رتبه‌های دوم و سوم بودند.

### برگ‌ها و روند انتقال مجدد ماده خشک و نیتروژن

ورود و خروج مواد غذایی به طور مشابهی در طول چرخه زندگی اندام‌های گیاهی نظیر برگ‌ها صورت می‌گیرد. به صورت یک قانون کلی، پیری مصادف است با خروج مقادیر بیشتر مواد غذایی نسبت به ورود آنها در اندام‌های در حال پیرشدن و در هر اندام مثل برگ کاهش می‌یابد (Kouchaki and Sarmadnia, 2013). هر چه انتقال کربوهیدرات‌ها و نیتروژن از برگ‌ها و غلاف برگ سریع‌تر باشد پیری این اندام‌ها زودتر صورت می‌گیرد (Yoshida, 1983; Marschner, 1995). در آزمایشی Wada و همکاران (1993) نشان دادند که اختلاف

<sup>1</sup> Ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco)

درصد آن از طریق جذب مستقیم نیتروژن از خاک و یا انتقال مجدد نیتروژن پس از مرحله گرده‌افشانی تأمین شد. آنها بدین نتیجه رسیدند که در گندم بیشترین مقدار نیتروژن مورد استفاده در مرحله پرشدن دانه از طریق انتقال مجدد نیتروژن ذخیره‌شده در اندام‌های رویشی تأمین می‌شود و در بین اندام‌های مختلف، برگ‌ها با انتقال مجدد نیتروژن معادل ۷۲/۲ درصد مهم‌ترین منابع تأمین‌کننده نیتروژن دانه می‌باشند. Perez و همکاران (2013) بیان کردند که انتقال مجدد نیتروژن از برگ‌ها زودتر از ساقه‌ها و ریشه‌ها در طول فصل اتفاق افتاد و برگ‌ها و ساقه‌ها مهم‌ترین توزیع‌کننده‌ها به دانه بودند و نقش ریشه‌ها کمتر بود. در هر حال کاهش سطح برگ امکان کاهش منابع نیتروژن قابل انتقال، تغییرات هورمونی و در نتیجه سایر اثرات منفی را بر عملکرد دانه خواهد داشت.

### نتیجه‌گیری کلی

با توجه به اینکه کشور ایران جزء مناطق خشک و نیمه خشک جهان می‌باشد و این مناطق با محدودیت آب در مراحل انتهایی رشد گندم مواجه هستند، ارقامی مناسب‌ترند که قبل از گرده‌افشانی رشد رویشی مطلوبی داشته و مقدار بیشتری قند در ساقه‌های خود ذخیره کنند و پس از گرده افشانی انتقال مجدد زودتر آنها شروع شود تا عملکرد دانه باثبات‌تری در این شرایط تولید نمایند. از سویی اعمال تنش جزئی در مرحله پرشدن دانه سبب تحریک پیری شده که به عنوان سیگنالی عمل می‌کند و منجر به فعالیت آنزیم‌های تجزیه کننده ذخایر ساقه (فروکتان‌ها) به فرم قابل انتقال (ساکارز)، انتقال بهتر و سریع‌تر مواد ذخیره شده از اندام‌های رویشی به دانه‌های در حال پرشدن می‌شود. بنابراین، شناسایی ارقام مقاوم به تنش خشکی که علاوه بر فتوسنتز جاری مطلوب از مکانیسم انتقال مجدد جهت پایداری عملکرد بهره می‌گیرند، می‌تواند برای تولید در مناطق خشک سودمند باشد و همچنین آگاهی از تنوع ژنتیکی برای ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کربن در برنامه‌های اصلاحی می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد.

معدنی وجود دارد، این اختلافات نه تنها نقش عمده‌ای در قابلیت گیاه برای بقاء در یک اکوسیستم دارند بلکه از نظر پتانسیل تولید آن نیز مهم می‌باشند ( Hashemi-Dezfouli *et al.*, 1998; Rajabi, 2015; Esfandiari *et al.*, 2018; Abdoli *et al.*, 2019).

جریان مواد فتوسنتزی و انتقال مجدد کربن و نیتروژن به دانه در طول دوره پرشدن دانه به نسبت منبع- مخزن بستگی دارد. با توجه به آن که گندم بخش عمده نیتروژن خود را تا مرحله گلدهی جذب می‌کند و لذا منبع اصلی نیتروژن دانه حاصل انتقال مجدد نیتروژن از اندام‌های رویشی گیاه می‌باشد ( Van Oosterom *et al.*, 2010; Pampana *et al.*, 2014). بنابراین برگ‌ها را می‌توان به عنوان منابع اصلی تأمین‌کننده نیتروژن دانه در نظر گرفت و انتظار می‌رود با حذف زود هنگام برگ‌ها در اثر تنش‌های محیطی، این منبع نیتروژن دانه محدود شده و لذا کاهش در پروتئین دانه رخ دهد (Janmohammadi *et al.*, 2011) ولی طی تحقیقات Joudi و همکاران (2006) چنین واکنشی مشاهده نشد که احتمالاً منابع نیتروژن حاصل از انتقال مجدد ساقه و ریشه و یا حتی سنبله توانسته‌اند کاهش در منابع برگ نیتروژن را جبران نمایند. Xu و همکاران (2006) و Perez و همکاران (2013) گزارش کردند که در بین اندام‌های مختلف رویشی به ترتیب برگ‌ها، پوشینه‌ها، ساقه‌ها و غلاف‌ها مهم‌ترین منابع برای انتقال مجدد نیتروژن به دانه (جهت سنتز پروتئین) بودند. تحقیق دیگری تأیید می‌کند که برای بهبود درصد پروتئین دانه می‌توان از ژنوتیپ‌هایی بهره گرفت که درصد بیشتری نیتروژن از اندام‌های رویشی خود به دانه منتقل می‌کنند (Papakosta and Gagianas, 1991). همچنین همبستگی مثبت و معنی‌داری بین میزان نیتروژن اندام‌های رویشی در قبل از گلدهی با عملکرد و نیتروژن دانه گزارش شده است (Papakosta and Gagianas, 1991; Hocking and Stapper, 2014). به طور کلی سهم انتقال مجدد نیتروژن در شکل‌گیری پروتئین دانه بیشتر از سهم انتقال مجدد کربن در شکل‌گیری وزن نشاسته دانه می‌باشد. تحقیقات Bakhshandeh و همکاران (2013) نشان داد که ۵۷ درصد از مقدار نیتروژن مورد نیاز برای رشد دانه از طریق انتقال مجدد نیتروژن از اندام‌های رویشی قبل از مرحله گرده‌افشانی و ۱۱

## منابع

- Abdoli, M., Esfandiari, E., Aliloo, A. A., Sadeghzadeh, B. and Mousavi, S. B. 2019. Study of genetic diversity in different wheat species with various genomes based on morphological characteristics and zinc use efficiency under two zinc-deficient growing conditions. *Acta Agriculturae Slovenica*, 13(1): 147-161.
- Abdoli, M., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Mansourifar, S. and Ghobadi, M. E. 2013. Effect of post-anthesis water deficiency on storage capacity and contribution of stem reserves to the growing grains of wheat cultivars. *Plant Knowledge Journal*, 2(3): 99-107.
- Abdoli, M., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Mansourifar, S. and Eghbal Ghobadi, M. 2015. Evaluating the effect of water deficit and source limitation on grain yield and remobilization of dry matter at post anthesis in bread wheat cultivars. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 7(2): 137-154. (In Persian).
- Abdoli, M., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Mansourifar, S. and Eghbal Ghobadi, M. 2016. Effects of photosynthetic source limitation and post-anthesis water deficiency on grain filling rate, photosynthesis and gas exchange in bread wheat cultivars. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 8(2): 131-147. (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.
- Ahmadi, A. and Siosemarde, A. 2004. Effect of drought stress on soluble carbohydrates, chlorophyll and proline in four wheat varieties compatible with different climatic conditions in Iran. *Iranian Journal of Agriculture Science*, 35(3): 753-763. (In Persian).
- Ahmadi, A., Joudi, M. and Janmohammadi, M. 2009. Late defoliation and wheat yield: little evidence of post anthesis source limitation. *Field Crops Research*, 113(1): 90-93.
- Ahmadi, M., Zare, M. J. and Emam, Y. 2017. Study some of morpho-physiological characteristics and grain yield of wheat under affected by chlormequat chloride, zinc sulfate and nitroxin application. *Journal of Plant Ecophysiology*, 9(29): 1-14. (In Persian).
- Alavifazel, M. 2016. Assessment of remobilization rate to grain durum and bread wheat genotypes in response to nitrogen amounts. *Crop Physiology Journal*, 28: 5-18. (In Persian).
- Alizadeh, A., Nabipoor, M. and Rahnema, A. 2014. Effect of different levels of potassium on soluble carbohydrate remobilization in two bread wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Productions*, 37(3): 69-82. (In Persian).
- Araus, J. L., Slafer, G. A., Reynolds, M. P. and Royo, C. 2002. Plant breeding and drought in C<sub>3</sub> cereals: what should we breed for?. *Annals of Botany*, 89: 925-940.
- Ardalani, S., Saeidi, M. and Abdoli, M. 2016. Agronomic traits, photosynthesis and gas exchange variables of wheat genotypes in response to water deficit during vegetative growth period. *Environmental and Experimental Biology*, 14(4): 157-162.
- Ardalani, S., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Ghobadi, M. E. and Abdoli, M. 2015. Evaluation of grain yield and its relationship with remobilization of dry matter in bread wheat cultivars under water deficit stress at the post anthesis. *Iranian Dryland Agronomy Journal*, 3(2): 173-196. (In Persian).
- Arzani, A. 2011. *Breeding field crops* (Translation). By: Sleper, D. A. and Poehlman, J. M., 4<sup>th</sup> edition. Isfahan University of Technology Publications, Iran. 628 p. (In Persian).
- Ashraf, M. and Harris, P. J. C. 2005. *Abiotic stresses: Plant resistance through breeding and molecular approaches*. Haworth Press Inc., New York.
- Austin, R. B., Morgan, C. L., Ford, M. A. and Blackwell, R. D. 1980. Contribution to grain yield from pre anthesis assimilation in tall and dwarf barley genotypes in two cotrasting seasons. *Annals of Botany*, 45: 309-314.

- 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. (In Persian).
- 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.
- Bagherikia, S., Pahlevani, M. H., Yamchi, A., Zenalinezhad, K. and Mostafaie, A. 2018. Remobilization of stem soluble carbohydrates in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under terminal drought stress. *Journal of Plant Process and Function*, 7(24): 53-72. (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. (In Persian).
- Bahrani, A. 2011. Remobilization of dry matter in wheat: Effects of nitrogen application and post-anthesis water deficit during grain filling. *International Conference on Biology, Environment and Chemistry*. pp. 155-160.
- Bahrani, A., Hamed, S. and Tadayon, M. S. 2013. Response of wheat and barley to nitrogen and drought stress. *Journal of Plant Ecophysiology*, 5(13): 1-14. (In Persian).
- Bakhshandeh, E., Soltani, A., Zeinali, E. and Ghadiryan, R. 2013. Study of dry matter and nitrogen accumulation, remobilization and harvest index in bread and durum wheat cultivars. *Journal of Crop Production*, 6(1): 39-59. (In Persian).
- Barracough, P. B., Howarth, J. R., Jones, J., Lopez-Bellido, R., Parmara, S., Shepherd, C. E. and Hawkesford, M. J. 2010. Nitrogen efficiency of wheat: Genotypic and environmental variation and prospects for improvement. *European Journal of Agronomy*, 33: 1-11.
- 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.
- Behdani, M. A. and Mousavifar, B. E. 2011. Effect of insufficient irrigation on plant dry matter and remobilization in three spring safflower genotypes (*Carthamus tinctorius* L.). *Journal of Agroecology*, 3(3): 277-289. (In Persian).
- Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserves mobilization. *Euphytica*, 100: 77-83.
- Blum, A., Golan, G., Mayer, J. and Sinmena, B. 1997. The effect of dwarfing genes on sorghum grain filling from remobilized stem reserves under stress. *Field Crops Research*, 52: 43-54.
- 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.
- Borrell, A., Incoll, L. D. and Dalling, M. J. 1993. The influence of Rht1 and Rht2 alleles on the deposition and use of stem reserves in wheat. *Annals of Botany*, 71: 327-326.
- Calderini, D. F., Reynolds, M. P. and Slafer, G. A. 2006. Source-sink effects on grain weight of bread wheat, durum wheat, and triticale at different locations. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57: 227-233.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P., Osorio, M. L., Carvalho, I., Faria, T. and Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth*. *Annals of Botany*, 89: 907-916.
- Cox, M. C., Qualset, C. O. and Rains, D. W. 1986. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. Iii: nitrogen translocation in relation to grain yield and protein. *Crop Science*, 26: 737-740.
- Cruz-Aguado, J. A., Rodes, R., Peres, I. and Dorado, M. 2000. Morphological characteristic and yield components associated with accumulation and loss of dry mass in the internodes of wheat. *Field Crops Research*, 66: 129-139.

- Dabiri, Sh. 2016. Evaluation of advanced bread wheat genotypes for remobilization of stored assimilates to grain and spike photosynthesis in rainfed and supplementary irrigation conditions. Ph.D. thesis, Faculty of Agricultural Sciences, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Mazandaran, Iran. (In Persian).
- Dai, J., Bean, B., Brown, B., Bruening, W., Edwards, J., Flowers, M., Karow, R., Lee, C., Morgan, G. and Ottman, M. 2016. Harvest index and straw yield of five classes of wheat. *Biomass and Bioenergy*, 85: 223-227.
- Daneshvar, M., Tahmasebi Sarvestani, Z., Modares Sanavy, S. A. M. and Shirani Rad, A. H. 2008. Effect of irrigation and nitrogen fertilizer on agronomical and physiological traits of two canola (*Brassica napus* L.) cultivars. *Journal of Agricultural Sciences and Natural Resources*, 15(4): 30-41. (In Persian).
- Davidson, D. J. and Chevalier, P. M. 1992. Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat. *Crop Science*, 23:182-190.
- Distelfeld, A., Avni, R. and Fischer, A. M. 2014. Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley. *Journal of Experimental Botany*, 65(14): 3783-3798.
- Ebrahim, M. K. H. and Aly, M. M. 2004. Physiological response of wheat to foliar application of zinc and inoculation with some bacterial fertilizers. *Journal of Plant Nutrition*, 27: 1859-1874.
- Ehdaie, B. and Waines, J. G. 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. and Waines, J. G. 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research*, 106: 34-43.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. and Waines, J. G. 2006 a. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science*, 46: 735-746.
- 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.
- Emam, Y. 2011. Cereal production. 4<sup>th</sup> edition, Shiraz University Press, Iran. 194 p. (In Persian).
- Ercoli, L., Lulli, L., Mariotti, M., Masoni A. and Arduini, I. 2007. Post-anthesis dry matter and nitrogen dynamics in durum wheat as affected by nitrogen supply and soil water availability. *European Journal of Agronomy*, 28: 138-147.
- Esfandiari, E., Abdoli, M., Sadeghzadeh, B. and Mousavi, S. B. 2018. Evaluation of Turkish durum wheat (*Triticum turgidum* var. durum) genotypes based on quantitative traits and shoot zinc accumulation under zinc-deficient calcareous soil. *Iranian Journal of Plant Physiology*, 8(4): 2525-2537.
- Fábrián, A., Jäger, K. and Barnabás, B. 2013. Developmental stage dependency of the effect of drought stress on photosynthesis in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Acta Agronomica Hungarica*, 61(1): 13-21.
- 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.
- Gallagher, J. N., Biscoe, P. V. and Hunter, B. 1976. Effects of drought on grain growth. *Nature*, 264: 541-542.
- Gebbing, T., Schnyder, H. and Kuhbauch, W. 1999. The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. *Plant, Cell & Environment*, 22: 851-858.
- Hashemi-Dezfooli, A., Kouchaki, A. and Banayan Awal, M. 1998. Maximizing crop yield (Translation). By: Fageria, N. K., 3<sup>th</sup> edition. Mashhad University Jihad Publications. Iran. 287 p. (In Persian).
- Heidari-Sharifabad, H. 2008. Drought mitigation strategies for the agriculture sector. Key Articles, 10<sup>th</sup> Iranian Crop Sciences Congress, Karaj, Iran. pp. 47-60. (In Persian).
- Hocking, P. J. and Stapper, M. 2014. Effects of sowing time and nitrogen fertilizer on canola and wheat, and nitrogen fertilizer on Indian mustard. I. Dry matter production, grain yield, and yield components. *Australian Journal of Agricultural Research*, 52: 623-634.

- Hörtensteiner, S. and Feller, U. 2002. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *Journal of Experimental Botany*, 53: 927-937.
- Huang, J., Hirji, R., Adam, L., Roswadowski, K. L. and Hammerlindl, J. L. 2000. Genetic engineering of glycine betaine production towards enhancing stress tolerance in plants. *Plant Physiology*, 122: 747-756.
- Ilker, E., Tatar, O., Aykut Tonk, F. and Tosun, M. 2011. Determination of tolerance level of some wheat genotypes to post-anthesis drought. *Turkish Journal of Field Crops*, 16(1): 59-63.
- Jalal Kamali, M. R. 2008. Overview on wheat in the world: Past, Present and Futur. *Key Articles*, 10<sup>th</sup> Iranian Crop Sciences Congress, Karaj, Iran. pp. 23-45. (In Persian).
- Janmohammadi, M., Ahmadi, A. and Poustini, K. 2011. Effect of leaf area reduction and nitrogen application on stomatal characteristics of flag leaf and grain yield of wheat under deficit irrigation. *Journal of Crop Production*, 3(4): 177-194. (In Persian).
- Jenner, C. F., Ugalde, T. D. and Aspinall, D. 1991. The physiology of starch and protein deposition in endosperm of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 18: 211-226.
- 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.
- Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A. R., Mohamadi, H., Esmaeilpour, M., Bayat, Z. and Torkashvand, B. 2010. Evaluation of stem reserves accumulation and remobilization in Iranian wheat cultivars under irrigated and post-anthesis drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 41(2): 315-328. (In Persian).
- Joudi, M., Ahmadi, A., Poustini, K. and Sharifzadeh, F. 2006. Effects of leaf removal on photosynthetic activity of flag leaf and grain growth in bread wheat. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 37-1(2): 203-211. (In Persian).
- Katsantonis, D., Koutroubas, S. D., Ntanos, D. A. and Lupotto, E. 2008. Effect of blast disease on nitrogen accumulation and remobilization to rice grain. *Journal of Plant Pathology*, 90(2): 261-270.
- Kobata, T., Palta, J. A. and Turner, N. C. 1992. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Science*, 32: 1238-1242.
- Kordenaeej, A., Nasrollah Nejad, A. A., Shojaeian, A. A., Lelley, T. and Sharafi, Y. 2013. Simulating the effect of terminal drought stress by potassium iodide and its use in mapping QTLs for yield and yield components in bread wheat. *International Journal of Agriculture and Plant Production*, 4(4): 659-663.
- Kouchaki, A. and Sarmadnia, G. 2013. *Physiology of crop plants (Translation)*. By: Gardner, F. P., Pearce, R. B. and Mitchell, R. L., 17<sup>th</sup> edition, Mashhad University Jihad Publications. Iran. 400 p. (In Persian).
- Kulshrestha, S., Tyagi, P., Sindhi, V. and Yadavilli, K. S. 2013. Invertase and its applications - A brief review. *Journal of Pharmacy Research*, 7(9): 792-797.
- Kumar, R., Sarawgi, A. K., Ramos, C. and Amarante, S. T. 2006. Partitioning of dry matter during drought stress in rainfed lowland rice. *Field Crops Research*, 98: 1-11.
- Landry, E. J., Fuchs, S. J. and Hu, J. 2016. Carbohydrate composition of mature and immature faba bean seeds. *Journal of Food Composition and Analysis*, 23(1): 251-273.
- 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.

- Mahrok, A., Nabipour, M., Roshanfekar, H. and Choukan, R. 2017. Current photosynthesis and remobilization of assimilates in maize cultivar KSC 704 as affected by spraying of growth regulators under drought stress conditions. *Applied Research in Field Crops*, 30(1): 33-48. (In Persian).
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London. 889 p.
- Martinez, D. E., Luquez, V. M., Bartoli, C. G. and Guamét, J. J. 2003. Persistence of photosynthetic components and photochemical efficiency in ears of water-stressed wheat (*Triticum aestivum*). *Physiologia Plantarum*, 119: 1-7.
- Metwali, M. R., Ehab-Manal, H., Tarek, E. and Bayoumi, Y. 2010. Agronomical traits and biochemical genetic markers associated with salt tolerance in wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 5(5): 174-183.
- Mi, G., Tanga, L., Zhanga, F. and Zhang, J. 2000. Is nitrogen uptake after anthesis in wheat regulated by sink size?. *Field Crops Research*, 68: 183-190.
- Miri, H. R. 2011. Effect of post-anthesis drought stress on contribution of stem reserves in grain yield of different wheat cultivars. *Journal of Crop Production*, 3(1): 1-19. (In Persian).
- Mirtaheri, S. M., Syadat, S. A., Najafi, M. S., Fathi, Gh. and Alami Saeed, Kh. 2010. Effect of drought stress in remobilization of dry matter in five varieties of bread wheat. *Iranian Journal of Field Crops Research*, 8(2): 308-314. (In Persian).
- Movludi, A., Ebadi, A. and Davari, M. 2015. Effect of nitrogen application on dry matter and nitrogen remobilization of spring barley under water deficit conditions. *Journal of Crop Production*, 7(4): 123-142. (In Persian).
- Mphande, W., Nicolas, M. E., Seneweera, S. and Bahrami, H. 2016. Dynamics and contribution of stem water-soluble carbohydrates to grain yield in two wheat lines contrasted under drought and elevated CO<sub>2</sub> conditions. *Plant Physiology*, 214(2): 1037-1058.
- 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.
- 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. and Gagianas, A. A. 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization and losses for mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal*, 83: 804-807.
- Passioura, J. 2007. The drought environment: Physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany*, 58: 113-117.
- Perez, P., Martinez-Carrasco, R. and Sanchez, L. 2013. Uptake and distribution of nitrogen in wheat plants supplied with different amounts of nitrogen after stem elongation. *Annual Apply of Biology*, 102: 399-406.
- Przulj, N. and Momcilovic, V. 2001. Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley: I. Dry matter translocation. *European Journal of Agronomy*, 15: 241-254.
- Rajabi, R. 2015. Evaluation of genetic diversity for fertilizer use efficiency in bread wheat genotypes under rainfed conditions of Iran. *Applied Research in Field Crops*, 28(3): 24-34. (In Persian).
- Rawson, H. M. and Evans, L. T. 1971. The contribution of stem reserves to grain development in a range of cultivars of different height. *Australian Journal of Agricultural Research*, 22: 851-863.
- 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.
- 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.

- 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.
- Sabry, S. R. S., Smith, L. T. and Smith, G. M. 1995. Osmoregulation in spring wheat under drought and salinity stress. *Journal of Genetics and Breeding*, 49: 55-60.
- Saeedipoor, S. 2013. Investigation the drought stress effects at the end of season on yield and transfer amount of stem soluble carbohydrates and grain yield of two wheat cultivars. *Crop Physiology Journal*, 17: 103-112. (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. (In Persian).
- Saeidi, M., Moradi, F. and Abdoli, M. 2017. Impact of drought stress on yield, photosynthesis rate, and sugar alcohols contents in wheat after anthesis in semiarid region of Iran. *Arid Land Research and Management*, 31(2): 204-218.
- Salisbury, F. B. and Ross, C. W. 1992. *Plant Physiology*. Wadsworth, Belmont, CA. 682 p.
- Sanchez-Bragado, R., Elazab, A., Zhou, B., Serret, M. D., Bort, J., Nieto-Taladriz, M. T. and Araus, J. L. 2014. Contribution of the ear and the flag leaf to grain filling in durum wheat inferred from the carbon isotope signature: genotypic and growing conditions effects. *Journal of Integrative Plant Biology*, 56(5): 444-454.
- Schauer, N. and Fernie, A. R. 2006. Plant metabolomics: towards biological function and mechanism. *Trends in Plant Science*, 11(10): 508-516.
- 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 Phytologist*, 123: 233-245.
- Serrago, R. A., Alzueta, I., Savin, R. and Slafer, G. A. 2013. Understanding grain yield responses to source-sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crops Research*, 150: 42-51.
- Shearman, V. J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R. K. and Foulkes, M. J. 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science*, 45: 175-185.
- Singh, K. K. 2014. Response of zinc fertilization to wheat on yield, quality, nutrients uptake and soil fertility grown in a zinc deficient soil. *European Journal of Academic Essays*, 1(1): 22-26.
- Suzuki, Y., Makino, A. and Mae, T. 2001. Changes in the turnover of Rubisco and levels of mRNAs of rbcL and rbcS in rice leaves from emergence to senescence. *Plant, Cell & Environment*, 24: 1353-1360.
- Tahmasebi Sarvastani, Z. 1995. Water stress and dry matter and nitrogen remobilization in wheat and barley genotypes, Ph.D. Thesis, University of Adelaid. 246 p.
- Tambussi, E. A., Bort, J., Guiamet, J. J., Nogues, S. and Araus, J. L. 2007. The photosynthetic role of ears in C<sub>3</sub> cereals: metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield. *Critical Review of Plant Science*, 26: 1-16.
- Tousi Mojarrad, M. and Ghannadha, M. R. 2007. Evaluation of grain yield potential and dry matter remobilization to seed in commercial bread wheat cultivars in normal and drought conditions. *Journal of Crop Production and Processing*, 10(4): 323-339. (In Persian).
- Tousi, P., Atabaki, A. and Pirzad, A. R. 2015. Effect of different nitrogen levels on current rate of photosynthesis and dry matter remobilization in two cultivars of rapeseed (*Brassica napus* L.). *Journal of Crop Production and Processing*, 17: 97-109. (In Persian).
- Uhart, S. A. and Andrade, F. H. 1995. Nitrogen defoliation in maize. I: Effects on crop growth development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science*, 35: 1376-1383.
- Van Oosterom, E. J., Chapman, S. C., Borrell, A. K., Broad, I. J. and Hammer, G. L. 2010. Functional dynamics of the nitrogen balance of sorghum. II. Grain filling period. *Field Crops Research*, 115(1): 29-38.
- Wada, Y., Miura, K. and Watanabe, K. 1993. Effect of source-to-sink ratio on carbohydrate production and senescence of flag leaves during the ripening period. *Japanese Journal of Crop Science*, 62: 578-553.



- Wardlaw, F. and Willenbrink, J. 2000. Mobilization of fructan reserves and change in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. *New Phytologist*, 148(3): 413-422.
- Wardlaw, I. F. 1967. The effect of water of stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. I. Effect during grain development in wheat. *Australian Journal of Biological Science*, 22: 1-16.
- Wardlaw, I. F. and Willenbrink, J. 1994. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: The relation of sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Functional Plant Biology*, 21(3): 255-271.
- Winkel, A. 1989. Breeding for drought tolerance in cereals. *Vorträge Pflanzenzücht*, 16: 368-375.
- Xiong, F., Yu, X., Zhou, L., Zhang, J., Jin, Y., Li, D. and Wang, Z. 2014. Effect of nitrogen fertilizer on distribution of starch granules in different regions of wheat endosperm. *The Crop Journal*, 2(1): 46-54.
- 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. and Zhang, J. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*, 169: 223-236.
- Yang, J., Peng, S., Zhang, Z., Wang, Z., Visperas, R. M. and Zhu, Q. 2002. Grain and dry matter yields and partitioning of assimilate in Japonica/Indica hybrid rice. *Crop Science*, 42: 766-772.
- 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.
- Yoshida, S. 1983. Rice. In: Smith, W. H. and Banta, S. J. (Eds.), *Potential productivity of field crops under different environments*. International Rice Research Institute, Los Banos Philippines. pp. 103-127.
- 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.

## Remobilization of photoassimilates a strategy to deal with drought stress in wheat

Majid Abdoli\*

1\*. Corresponding author, Ph.D. of Crop Physiology, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, University of Maragheh, Maragheh, Iran.  
Email: [majid.abdoli64@yahoo.com](mailto:majid.abdoli64@yahoo.com)

Received: 2019/07/15

Accepted: 2019/08/31

### Abstract

Wheat is the first cereal and the most important crop in the world, and due to the increasing population growth, its production is expected to increase every year. Meanwhile, Iran is considered to have a Mediterranean climate and is part of the arid and semi-arid regions of the world due to its geographical location. Under the Mediterranean climate, grain filling of wheat and other cereal usually occurs when the average temperature of the environment increases and the amount of available moisture is reduced, which would disrupt the photosynthesis and reduce the production of photoassimilates during the current photosynthesis process. However, at the same time, the demand for photosynthetic materials for grain filling and also demand for respiration of the live biomass of plant increases, and current photosynthesis does not respond to them. Therefore, the carbon needed to fill the growing grains is provided from other carbon-based sources, such as the remobilization of stored carbohydrates in the stem internodes before anthesis stage. Therefore, studying the factors affecting the transfer of photoassimilates from different parts of the plant, can provide us with a solution that can be used more effectively to reduce the damage to drought stress and the optimal yield of wheat.

**Keywords:** *Wheat, Remobilization, Current photosynthesis, Stem internodes, Grain*