

بررسی عملکرد و برخی واکنش‌های مورفولوژیکی مرتبط با آن در ژنوتیپ‌های مختلف گندم در شرایط تنش و عدم تنش خشکی

علی احمدی^{۱*}، مهدی جودی^۱، افشین توکلی^۲ و مجید رنجبر^۱

(تاریخ دریافت: ۸۵/۷/۹؛ تاریخ پذیرش: ۸۷/۳/۲۵)

چکیده

هدف تحقیق حاضر شناخت برخی ویژگی‌های مورفولوژیکی مرتبط با پتانسیل عملکرد در ۲۰ رقم گندم در دو شرایط فاریاب و تنش خشکی بود. بدین منظور آزمایشی در قالب کرت‌های یک بار خرد شده به صورت طرح بلوک‌های کامل تصادفی (رژیم رطوبتی به عنوان کرت اصلی، ارقام به عنوان کرت فرعی) با سه تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران در سال‌های زراعی ۸۲-۱۳۸۱ و ۸۳-۱۳۸۲ اجرا گردید. تنش خشکی از مرحله پایان گل‌دهی شروع و آبیاری وضعیت تنش بر اساس ظهور علائم تنش در صبحگاه در گیاه انجام گردید. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثرات متقابل رقم و سال و نیز رقم و رژیم رطوبتی در مورد صفت عملکرد دانه معنی‌دار است. ارقام مورد بررسی از نظر عملکرد دانه واکنش‌های متفاوتی را به تنش خشکی در طی سال‌های ۸۲-۸۱ و ۸۳-۸۲ نشان دادند. ارقام روشن، M-79-4 و الوند در سال زراعی ۸۲-۸۱ و ارقام آزادی، مروذشت و M-79-17 در سال زراعی ۸۳-۸۲ بیشترین عملکرد دانه را تحت شرایط تنش داشتند. بیشترین کاهش عملکرد دانه تحت شرایط تنش در مقایسه با شاهد مربوط به ارقام C-79-12، MV-17 و شاهپسند در سال زراعی ۸۲-۸۱ و M-79-4، روشن و نیک نژاد در سال زراعی ۸۳-۸۲ بود. هم‌بستگی صفات مورد مطالعه با عملکرد دانه در شرایط فاریاب متفاوت از تنش خشکی بود. بنابراین به نظر می‌رسد که مکانیسم‌های افزایش عملکرد در شرایط فاریاب و تنش خشکی متفاوت از یکدیگر عمل می‌کنند. تنش خشکی باعث کاهش وزن هزار دانه ارقام مورد مطالعه گردید. از بین اجزای عملکرد دانه، ارتباط بین وزن هزار دانه با عملکرد دانه در شرایط تنش و نیز تعداد دانه در سنبله با عملکرد دانه در شرایط فاریاب دیده گردید. ارتباط مشخصی بین طول سنبله ارقام مورد مطالعه با عملکرد دانه در شرایط فاریاب و تنش خشکی دیده نشد.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، عملکرد دانه، طول پدانکل، گندم، وزن هزار دانه

مقدمه

رشد و نمو گندم در اغلب نقاط دنیا بوده و از موانع اصلی رسیدن به پتانسیل عملکرد این گیاه می‌باشد. لذا شناسایی ارقام مقاوم و نیز مطالعه مکانیزم‌های افزایش دهنده مقاومت به تنش خشکی از راهکارهای مناسب جهت مقابله با عوارض تنش خشکی خواهد بود.

گندم به عنوان یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی از لحاظ سطح زیر کشت و میزان تولید در جهان بوده و نقش مهمی را در تأمین نیاز غذایی جوامع بشری داشته است. تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی یکی از عوامل مهم محدود کننده

۱. به ترتیب دانشیار، دانشجوی سابق دکتری و کارشناسی ارشد زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده علوم زراعی و دامی، دانشگاه تهران
۲. دانشجوی سابق دکتری زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده علوم زراعی و دامی، دانشگاه تهران و در حال حاضر استادیار زراعت نباتات، دانشگاه زنجان، ایران

*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: ahmadian@ut.ac.ir

یکی از عوامل مهم تأثیرگذار در عملکرد اقتصادی بسیاری از گیاهان زراعی از جمله گندم توانایی اندام‌های سبز گیاه در میزان تولید و صادرات مواد فتوسنتزی (قدرت منبع) به طرف دانه‌های در حال پر شدن می‌باشد (۲۸). برگ‌های کامل گیاه به عنوان منابع اولیه تولید مواد پرورده مطرح بوده و سهم قابل توجهی را در پر کردن دانه‌های گندم بر عهده دارند. علی‌رغم این 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 نبوده و بنابراین کربن مورد نیاز برای پر کردن دانه‌ها توسط سایر منابع تأمین کننده کربن از جمله انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای (۷ و ۱۳) و نیز فتوستتزر سنبله (۱۰) تأمین می‌شود.

پدانکل یا بالاترین میانگرمه ساقه به عنوان یکی از اندام‌های تأمین کننده کربن دانه در گیاه گندم محسوب شده و در بسیاری از تحقیقات کشاورزی ارتباط این اندام با عملکرد و اجزای عملکرد مورد ارزیابی قرار گرفته است. تجمع مقادیر قابل توجهی از کربوهیدرات‌های مازاد بر نیاز گیاه در پدانکل و انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال پر شدن یکی از دلایل اهمیت این اندام در تعیین عملکرد دانه گندم بیان شده است (۱۳ و ۱۴). در تحقیقی که توسط واردلاو و ویلن برینگ (۲۹) 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 داشت. اهدائی و وینز نیز به هم‌بستگی مثبت پدانکل با عملکرد و اجزای عملکرد ژنوتیپ‌های مختلف گندم اشاره کرده و در ادامه افزودند که طویل بودن طول میانگرمه‌های گندم از جمله پدانکل که منجر به افزایش توان ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای می‌شود از صفات بسیار موثر در عملکرد دانه گندم است. در نقطه مقابل گزارش‌هایی وجود دارد که سهم پدانکل را در عملکرد گندم ناچیز عنوان کرده‌اند (۸).

اهمیت مشارکت ساختار سبز سنبله‌های گندم در پر کردن دانه‌ها به دلیل شرایط مناسب نوری برای فتوستتزر سنبله و نیز

نزدیکی مواد فتوستتزی تولید شده در سنبله به دانه مورد تأیید بسیاری از محققان قرار گرفته است. محققان مختلف سهم مشارکت سنبله‌ها در عملکرد نهایی دانه را از ۱۰ تا ۷۶ درصد (۱۴، ۲۱) بسته به ارقام و شرایط محیطی گزارش کرده‌اند. دی‌موت و جف روی (۱۰) بر این باوراند که ارقام گندم با سنبله‌های بزرگ‌تر و طویل‌تر در مقایسه با انواع با سنبله‌های کوچک‌تر و کوتاه‌تر قدرت تسهیم مواد فتوستتزی بیشتری را به سنبله و دانه‌ها دارند. در این راستا گراندباچر (۱۸) گزارش کرد که سهم مشارکت سنبله‌های ریشک دار گندم در پر کردن دانه به خصوص در شرایط تنش خشکی بیشتر از سنبله‌های بدون ریشک بود. با این وجود ایوانز و همکاران (۱۴) گزارش کردند که سنبله‌های ریشک‌دار گندم در مقایسه با سنبله‌های بدون ریشک تفاوت محسوسی را از نظر عملکرد دانه نشان ندادند. وانگ و همکاران (۲۷) نیز مشاهده کردند که در شرایط فاریاب ارقام دارای سنبله‌های بزرگ‌تر عملکرد بیشتری داشتند. نامبردگان علت این قضیه را ظرفیت فتوستتزی بیشتر سنبله عنوان کردند. اسلافر و آندراد (۲۵) هم به هم‌بستگی سنبله‌های بزرگ با مقاومت به تنش خشکی اشاره کرده و توان ذخیره‌سازی نیتروژن در سنبله و انتقال مجدد آن به دانه‌ها را در این مورد دخیل دانسته‌اند. علی‌رغم این، گزارش‌هایی مبنی بر عدم ارتباط و یا ارتباط اندک ساختار سنبله با عملکرد دانه در گیاهان گندم و جو نیز اشاره شده است (۴ و ۵).

توانایی جذب، متابولیسم و ذخیره مواد پرورده (قدرت مخزن) نیز در کنار قدرت منبع از عوامل مهم در انتقال مواد فتوستتزی بوده و می‌تواند نقش مهمی را در تعیین پتانسیل عملکرد گندم داشته باشد (۲۸). در همین راستا واکنش عملکرد و اجزای عملکرد گیاهان بیش از هر صفت دیگری مورد ارزیابی قرار گرفته است. برخی محققان بر این باورند که افزایش تعداد دانه در سنبله می‌تواند به عنوان راه‌کاری مناسب جهت افزایش عملکرد ارقام گندم مورد استفاده قرار گیرد (۱۱ و ۱۹). دیویتا و همکاران (۱۱) در بررسی ۱۵ رقم گندم دورم با سوابق اصلاحی

M-75-10، کویر، M-79-4، M-79-17) و سرد - خشک (شاهپسند، امید، الوند، MV-17، C-73-20 و C-79-12) در طرح کرت‌های خرد شده و در قالب بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار مورد بررسی و مقایسه قرار گرفتند. عامل‌های تنش و عدم تنش خشکی در کرت اصلی و ارقام کرت‌های فرعی را تشکیل دادند. هر کرت فرعی شامل ۴ ردیف با فواصل ۲۰ سانتی‌متری و به طول ۵ متر بود. بذور ارقام مورد بررسی روی ردیف‌های کشت به صورت دستی و با استفاده از فوکا در آبان سال ۱۳۸۲-۱۳۸۱ و ۱۳۸۳-۱۳۸۲ کاشته شدند. بر اساس توصیه متداول کودی برای مزرعه آزمایشی کود آمونیوم فسفات بر مبنای ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار قبل از کاشت و هم‌چنین کود اوره بر مبنای ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار در مراحل پنجه‌زنی و ساقه رفتن به صورت سرک به زمین داده شد. تنش خشکی از اوائل پر شدن دانه شروع و تا پایان فصل ادامه پیدا کرد. بدین ترتیب که تیمارهای فاریاب و تنش تا مرحله گل‌دهی به طور هم‌زمان با یکدیگر آبیاری شدند. از این مرحله به بعد آبیاری تیمار تنش بر اساس ظهور علائم تنش در گیاه (لوله شدن برگ‌ها) بخصوص در هنگام صبح انجام شد (۲۴) در صورتی که تیمارهای عدم تنش مطابق با عرف در منطقه و هر ۸ روز یکبار انجام گردید. در طول این مدت تیمارهای تنش و فاریاب به ترتیب دو و چهار بار آبیاری شدند. عملکرد دانه به عنوان معیاری از مقاومت به تنش خشکی در سال زراعی ۱۳۸۱-۸۲ اندازه‌گیری گردید. در سال زراعی ۱۳۸۲-۸۳ نیز صفات وزن هزار دانه، طول پدانکل، طول سنبله، وزن سنبله، تعداد دانه در سنبله به همراه وزن دانه در کنار عملکرد دانه ارزیابی شدند. در هر کرت فرعی ردیف‌های اول و چهارم و ۵۰ سانتی متر از ابتدا و انتهای دو ردیف وسط به عنوان حاشیه در نظر گرفته شد و اندازه‌گیری‌ها و نمونه‌برداری برای صفات مورد نظر از قسمت‌های باقی مانده انجام گردید. با توجه به اندازه‌گیری عملکرد دانه در طی دو سال زراعی تجزیه داده‌ها برای صفت یاد شده به صورت مرکب انجام گردید. از بین شاخص‌های مقاومت به خشکی، شاخص‌های میانگین تولید (MP) Mean Productivity)، میانگین هندسی عملکرد (GMP) Geometric

متفاوت گزارش کردند که در طی روند اصلاحی این ارقام وزن هزار دانه آنها ثابت مانده و ارقام قدیمی و جدید از نظر این خصوصیت تفاوت آنچنانی از خود نشان ندادند. در نقطه مقابل ارقام جدید پر محصول در مقایسه با ارقام قدیمی از نظر تعداد دانه در سنبله برتر بودند. نامبردگان در ادامه افزودند که افزایش تعداد دانه‌ها در ارقام جدید پر محصول با تأثیر مثبت روی سرعت فتوسنتزی این ارقام و در نتیجه افزایش پتانسیل تولید مواد فتوسنتزی مانع از کاهش وزن هزار دانه در هنگام افزایش تعداد دانه شده و در مجموع عملکرد این ارقام افزایش می‌یابد. در نقطه مقابل گزارش‌هایی مبنی بر تأثیر معنی‌دار وزن هزار دانه بر روی پتانسیل عملکرد دانه گندم نیز گزارش شده است (۱۷ و ۲۳).

هدف از این تحقیق شناخت برخی ویژگی‌های زراعی و مورفولوژیک مرتبط با پتانسیل عملکرد و پایداری آن تحت شرایط متغیر رطوبتی در ۲۰ ژنوتیپ گندم با سابقه اصلاحی متفاوت، ارتباط آنها با مقاومت به خشکی و نیز استفاده از آنها در برنامه‌های به نژادی بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال‌های زراعی ۸۳-۱۳۸۱ در مزرعه آموزشی - پژوهشی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران واقع در کرج (طول جغرافیایی ۵۴°۵۰' شرقی، عرض جغرافیایی ۵۵°۳۵' شمالی و ارتفاع ۱۳۱۲ متر از سطح دریا) انجام گردید. این منطقه از نظر تقسیم‌بندی آب و هوایی بر اساس سیستم طبقه‌بندی دومارتن پیشرفته جزء مناطق نیمه خشک و سرد محسوب می‌شود. خاک محل آزمایش دارای بافت لومی - رسی می‌باشد. خلاصه‌ای از اطلاعات هواشناسی این منطقه در طول سال‌های ۸۳-۸۱ در جدول ۱ نشان داده شده است.

تعداد ۲۰ رقم از گندم‌های بومی، اصلاح شده و نوید بخش مناطق معتدل - خشک (روشن، طبسی، کرج ۱، آزادی، قدس، بک کراس روشن بهار، مهدوی، نیک نژاد، مرودشت، M-75-7،

(Mean Productivity Stress) (STI) و شاخص تحمل تنش (Susceptibility Index) با توجه به مناسب بودن آنها برای شرایط تنش ملایم (۲۶) به شرح زیر محاسبه شدند (۱۶ و ۲۰):

$$STI = \frac{Y_s + Y_p}{\bar{Y}_p^2} \quad (16) \quad GMP = (Y_p \times Y_s)^{0.5}$$

$$MP = \frac{Y_s + Y_p}{2}$$

در این معادلات Y_s و Y_p به ترتیب عملکرد هر کدام از ژنوتیپ‌ها در شرایط فاریاب و تنش خشکی و \bar{Y}_p میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در شرایط فاریاب می‌باشد. از نرم‌افزارهای آماری MSTATC و SPSS برای تجزیه داده‌های آزمایشی و محاسبه هم‌بستگی بین صفات مورد نظر استفاده گردید.

نتایج و بحث

از نظر عملکرد دانه تفاوت معنی‌داری بین سال‌ها وجود داشت و میزان عملکرد دانه در سال زراعی اول بیشتر از سال دوم بود (داده‌ها نشان داده نشده‌اند). با توجه به آمار هواشناسی (جدول ۱) به نظر می‌رسد که دلیل احتمالی پایین بودن عملکرد دانه در طی سال دوم پایین بودن درجه حرارت در طی ماه‌های فروردین و اردیبهشت و افزایش ناگهانی دما در طی خرداد ماه و در نتیجه عدم وجود شرایط مناسب برای پر شدن دانه‌ها به دلیل وقوع وضعیت موسوم به بادزدگی باشد. مقایسه میانگین ارقام تحت شرایط فاریاب (جدول ۲) نشان داد که ارقام شاهپسند، MV-17 و مهدوی در سال زراعی ۸۲-۸۱ و ارقام M-79-4، روشن و نیک نژاد در سال زراعی ۸۳-۸۲ بیشترین عملکرد دانه را داشتند. کمترین عملکرد دانه نیز تحت شرایط ذکر شده متعلق به ارقام قدس، کرج ۱ و M-75-7 در سال زراعی ۸۲-۸۱ و ارقام بک کراس روشن، کرج ۱ و C-73-20 در سال زراعی ۸۳-۸۲ بود. متوسط عملکرد دانه در طی سال‌های ۸۳-۸۱ نشان‌دهنده حفظ پتانسیل عملکرد دانه در ارقام M-79-4، شاهپسند و مهدوی تحت شرایط فاریاب بود (جدول ۲).

تنش خشکی عملکرد دانه ارقام طبعی، کرج ۱، مهدوی، M-75-10، کویر، M-79-4، شاهپسند، MV-17 و C-79-12 را در سال زراعی ۸۲-۸۱ و عملکرد دانه ارقام روشن، کرج ۱، قدس، مهدوی، نیک‌نژاد، M-75-10، کویر، M-79-4، شاهپسند، MV-17 و C-79-12 را در سال زراعی ۸۳-۸۲ کاهش داد (جدول ۲). محققین بسیاری کاهش عملکرد دانه گندم را در شرایط تنش خشکی گزارش کرده‌اند (۱، ۲ و ۳). دلیل اصلی چنین واکنشی کاهش سرعت فتوسنتزی و پیر شدن سریع برگ‌ها (کاهش قدرت منبع) و کاهش قدرت مخزن عنوان شده است (۲۲).

بیشترین کاهش عملکرد دانه در اثر تنش خشکی در سال ۸۲-۸۱ مربوط به ارقام C-79-12، MV-17 و شاهپسند به ترتیب با ۲۰، ۱۸ و ۱۵ درصد کاهش و در سال زراعی ۸۳-۸۲ مربوط به ارقام M-79-4، روشن و نیک نژاد به ترتیب با ۴۴، ۳۵ و ۲۸ درصد کاهش بود. با توجه به اینکه حفظ پتانسیل عملکرد دانه در شرایط تنش را می‌توان به عنوان یک معیار فیزیولوژیک مقاومت به تنش خشکی در نظر گرفت (۱) لذا به نظر می‌رسد که ارقام با درصد زیاد کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی به عنوان ارقام حساس به تنش مطرح شوند. به هر حال تلفیقی از عملکرد در شرایط تنش و فاریاب می‌تواند معیار مقاومت به خشکی در نظر گرفته شود و بر این اساس از شاخص‌های متعددی استفاده شده است (۲۶). در تحقیق حاضر از شاخص‌های MP، GMP و STI برای ارزیابی مقاومت به خشکی ارقام استفاده شد. بر اساس شاخص‌های ذکر شده ارقام M-79-4، شاهپسند و مهدوی به عنوان ارقام مقاوم و ارقام کرج ۱ و قدس به عنوان ارقام حساس انتخاب شدند (جدول ۳).

عدم واکنش و یا حتی واکنش مثبت عملکرد برخی از ارقام به تنش خشکی از نتایج جالب توجه تحقیق حاضر بود که بیانگر اثر متقابل رقم در محیط می‌باشد (جدول ۲). با توجه به این‌که قطع آبیاری در تیمار تنش در مرحله گرده‌افشانی انجام شد، به نظر می‌رسد که اثر تنش خشکی حداقل در ۱۰ روز بعد از آن و

جدول ۱. خلاصه آمار هواشناسی در سال‌های ۸۳-۱۳۸۱ در منطقه کرج

ماه	سال ۱۳۸۱-۸۲			سال ۱۳۸۲-۸۳				
	بارندگی (mm)	متوسط دما (°C)	تبخیر (mm)	رطوبت نسبی (%)	بارندگی (mm)	متوسط دما (°C)	تبخیر (mm)	رطوبت نسبی (%)
مهر	۳	۲۰/۱۸	۱۹۱/۴	۳۵	۲۱/۲	۱۹/۷۸	۲۰۰/۲	۳۶
آبان	۲۷/۹	۱۰/۴	۸۶/۹	۵۸	۲۰/۲	۹/۱	۴۳/۶	۵۴
آذر	۸۴/۴	۱/۷۲	-	۷۶	۳۵/۷	۴/۱	-	۷۰
دی	۱۱/۶	۴/۴۵	-	۶۵	۴۳/۸	۴/۷	-	۶۷
بهمن	۳۵	۴/۹۳	-	۶۲	۸	۷/۳	-	۴۸
اسفند	۴۶/۲	۷/۹۷	-	۵۵	۲۹/۶	۱۱/۱	-	۵۵
فروردین	۶۳/۳	۱۳/۵۵	۱۳۰/۲	۵۸	۵۱/۴	۱۲/۸	۱۲۵/۲	۵۸
اردیبهشت	۱۸/۴	۱۷/۸۲	۲۲۳/۶	۴۲	۱۸/۲	۱۴/۶	۱۸۸/۱	۵۱
خرداد	۰	۲۳/۴	۳۱۲/۷	۳۶	۰	۲۵/۴	۳۲۰	۳۸
تیر	۰	۲۷/۴۲	۴۰۸/۱	۳۸	۰	۲۸	۴۱۵	۳۷
مجموع	۲۸۹/۸	۱۳۵۲/۹	۲۸۸/۱	۱۲۹۲/۱				

کاهش وزن هزار دانه ارقام مختلف در پاسخ به تنش خشکی در سال زراعی ۸۳-۸۲ (جدول ۲) نشان دهنده عدم تأمین مواد فتوسنتزی مورد تقاضای دانه‌ها تحت این شرایط می‌باشد. چنین واکنشی به تنش خشکی در مطالعات دیگر نیز گزارش شده است. برای مثال عزیزی نیا و همکاران (۴) و نیز کرمی و همکاران (۵) به ترتیب تأثیر معنی‌دار تنش خشکی را روی وزن هزار دانه ارقام مختلف گندم و جو اشاره کرده‌اند. واکنش متفاوت وزن هزار دانه ارقام به تنش خشکی نشان دهنده حساسیت یا مقاومت متفاوت آنها به شرایط تنش می‌باشد. بیشترین کاهش وزن هزار دانه در ارقام شاهپسند و قدس و کمترین میزان کاهش در ارقام M-75-10، M-75-7، امید، مرودشت، C-79-12 و کرج ۱ مشاهده گردید. با توجه به هم‌بستگی مثبت و معنی‌دار وزن هزار دانه با میزان عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی (جدول ۴) به نظر می‌رسد که بالا بودن وزن هزار دانه در شرایط تنش خشکی هم‌آهنگ با عملکرد دانه تحت این شرایط باشد. در تحقیق حاضر ارقام با عملکرد بالا در شرایط تنش در سال زراعی ۸۳-۸۲ (آزادی، مرودشت و M-79-17)

زمانی که گیاه گندم تا حدودی مقاوم به تنش خشکی شده است (۹) بروز کرده است. هم‌چنین با توجه به انجام دو مرحله آبیاری احتمالاً شدت تنش در حدی نبوده که باعث کاهش عملکرد ارقام مقاوم شود. ضمن این‌که در گیاهی مانند گندم فتوسنتز سنبله و اندام‌های سبز غیر برگ تا حدودی قابلیت جبران کاهش فتوسنتز جاری را داشته که این موضوع مخصوصاً در شرایط تنش خشکی و در ارقام مقاوم می‌تواند قابل توجه باشد. انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای نیز از دیگر منابع تأمین کننده کربن دانه تحت این شرایط می‌تواند مطرح شود. در این راستا یانگ و زانگ (۳۰) گزارش کردند که در اغلب موارد کربوهیدرات‌های ذخیره ای گیاه گندم به صورت کامل به دانه‌ها منتقل نمی‌شوند. این محققان بر این باورند که اعمال تنش ملایم خشکی در حدی که گیاهان در طول شب قادر به جبران خسارت تنش باشند و در هنگامی که گیاه فاز اول رشد دانه (تقسیم سلولی) را پشت سر گذاشته، توانایی افزایش عملکرد دانه را دارد. علت این موضوع تحریک بیشتر انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای به طرف دانه‌ها عنوان شد.

جدول ۲. مقایسه میانگین عملکرد (کیلو گرم در هکتار) و وزن هزار دانه (گرم) ارقام مختلف گندم تحت شرایط فاریاب و تنش و درصد کاهش عملکرد دانه و وزن هزار دانه در تنش خشکی به ترتیب طی سال‌های ۸۱-۸۲ و ۸۲-۸۳.

ارقام	عملکرد دانه						
	۸۱-۸۲		۸۲-۸۳		میانگین دو سال		
	درصد کاهش	فاریاب	درصد کاهش	تنش	فاریاب	درصد کاهش	
روشن	-۲۱	۳۰/۱۴	۳۹۷±۱۶	-۳۵	۱۷۳±۳۱	۲۷۳±۲۷	۵۲۱۷±۲۲**
طیسی	-۲۳	۴۰/۹۵	۴۱۳±۳۲	+۴	۲۰۹±۱۴	۲۰۱±۲۲	۶۲۵۴±۸۰
کرج ۱	-۱	۲۰/۶۱	۲۲۴±۲۵	-۱۸	۱۰۹±۲۱	۱۳۳±۲۵	۳۲۲۱±۴۳
آزادی	-۲۴	۳۰/۸۹	۴۰۳±۳۳	+۲۴	۳۳۷±۹	۱۹۱۹±۱۴	۵۲۶۶±۲۴
قدس	-۲۲	۲۰/۸۳	۲۴۴±۲۶	+۸	۱۲۶±۱۸	۱۴۴±۳۷	۳۰۷۷±۳۸
بک کراس روشن بهاره	-۲۵	۳۰/۷۹	۳۶۶±۱۸	+۳۷	۱۴۳±۲	۱۰۷±۸	۵۸۵±۳۸
مهادی	-۳۱	۲۰/۹۵	۴۰۶±۴۲	-۲۱	۱۸۶±۸	۲۳۳±۴۳	۶۲۸۵±۸۱
نیک نژاد	-۲۳	۳۰/۹۲	۳۷۱±۲۹	-۲۸	۱۷۹±۱۳	۲۴۳±۳۰	۵۴۹۳±۶۸
مرویش	-۱	۴۰/۰۲	۴۲۴±۱۰	+۳۲	۲۱۸±۲۷	۱۶۶±۱۴	۵۲۷۵±۷۶
M-75-7	-۱	۳۰/۲۷	۳۴۵±۹	+۵	۱۶۴±۱۴	۱۵۶±۱۸	۳۹۸۰±۷۰
m-75-10	-۱	۳۰/۳۵	۳۷۶±۳۳	-۲۰	۱۵۹±۳	۱۹۸±۱۳	۶۰۳۹±۱۰۸
کوبز	-۳	۲۰/۰۴	۳۲۸±۴۲	-۹	۱۵۱±۱۲	۱۶۷±۵۶	۵۳۳۸±۸۴
m-79-4	-۲۴	۳۰/۸۸	۴۰۹±۴۱	-۴۴	۱۷۹±۱۲	۳۱۰±۳۱	۶۹۴۵±۸۸
m-79-17	-۲	۳۰/۱۴	۴۰۸±۳۴	+۲۲	۲۱۸±۲۷	۱۷۸±۲۷	۶۸۴۱±۶۷
شاهسپند	-۳۳	۲۰/۳۳	۳۹۵±۳۳	-۲۹	۱۷۰±۱۴	۲۴۱±۴۵	۷۳۲۷±۶۸
امید	-۱	۳۰/۰۰	۳۴۸±۹	+۱۰	۱۷۱±۹	۱۷۰±۳۰	۴۴۷۰±۳۰
الوند	-۲۳	۳۰/۹۴	۴۱۹±۳	+۶	۱۹۲±۱۹	۱۸۲±۷	۵۷۹۸±۶۵
mv-17	-۲۴	۳۰/۲۳	۳۷۴±۲۸	-۲۵	۱۵۳±۲۸	۲۰۵±۶۱	۷۲۲۰±۹۵
c-73-20	-۲۴	۳۰/۵۸	۳۴۱±۲۰	+۱۹	۱۷۰±۱۲	۱۴۹±۱۹	۴۴۰±۹۹
c-79-12	+۱	۳۰/۳۳	۳۴۵±۵۱	-۹	۱۹۰±۱۷	۲۰۹±۵۴	۶۳۰۷±۱۰۳
LSD		۷/۴۲	۷۸۰		۴۷۲	۸۶۸	۳۳۱۹

LSI: حداقل اختلاف معنی دار در سطح ۵ درصد. ** انحراف معیار از میانگین، * انحراف معیار در شرایط تنش) = درصد کاهش، *۱۰۰: (عملکرد در شرایط آبی / عملکرد در شرایط آبی - عملکرد در شرایط تنش)

جدول ۳. متوسط میانگین تولید، میانگین هندسی عملکرد و شاخص تحمل تنش ارقام مختلف گندم در طی سال‌های ۸۱-۸۳

ارقام	STI	GMP	MP
روشن	۱۳/۴۱	۴۱۶۷	۴۱۸۷
طبسی	۱۱/۸۵	۴۱۱۰	۴۱۱۶
کرج ۱	۴/۳۳	۲۲۹۹	۲۳۱۰
آزادی	۱۰/۲۰	۳۷۹۹	۳۸۱۳
قدس	۳/۶۷	۲۳۴۸	۲۳۵۳
بک کراس روشن بهاره	۸/۰۸	۳۳۳۴	۳۴۰۳
مهدوی	۱۴/۸۱	۴۲۹۹	۴۳۷۷
نیک نژاد	۱۱/۲۴	۳۸۴۷	۳۸۴۹
مرودرشت	۱۰/۹۵	۳۸۷۷	۳۹۰۷
M-75-7	۷/۰۸	۳۰۸۷	۳۱۱۳
m-75-10	۱۰/۹۰	۳۸۷۰	۳۸۸۸
کویر	۷/۱۱	۳۳۸۳	۳۴۲۰
m-79-4	۱۳/۶۴	۴۵۸۷	۴۶۱۶
m-79-17	۸/۸۷	۳۶۵۸	۳۶۹۸
شاهپسند	۱۳/۷۷	۴۳۹۱	۴۴۱۹
امید	۷/۷۵	۳۲۷۱	۳۲۸۶
الوند	۱۱/۹۴	۴۰۵۱	۴۰۶۰
mv-17	۱۲/۳۰	۴۱۳۸	۴۱۹۰
c-73-20	۶/۸۵	۳۱۱۷	۳۱۶۷
c-79-12	۱۰/۸۰	۳۷۹۳	۳۸۲۶
LSD	۳/۶۸	۷۴۱	۷۱۹

LSD : حداقل اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد

عملکرد دانه تحت شرایط دیم در مقایسه با شرایط فاریاب اشاره کرده‌اند (۳ و ۴).

با توجه به نقش تعیین کننده مخزن‌ها در تعیین پتانسیل عملکرد دانه، واکنش طول سنبله و تعداد دانه در سنبله به عنوان معیاری از قدرت مخزن در کنار وزن هزار دانه ارقام مورد بررسی قرار گرفت. در تحقیق حاضر ارتباط مشخصی بین عملکرد دانه و طول سنبله ارقام کشت شده در شرایط فاریاب و تنش خشکی در سال زراعی ۸۲-۸۳ مشاهده نشد (جدول ۴). بررسی رابطه بین تعداد دانه در خوشه و عملکرد دانه ارقام مختلف در سال زراعی

دارای وزن هزار دانه بالا، در صورتی که ارقام با عملکرد پایین (کرج ۱ و قدس) دارای وزن هزار دانه پایین‌تری بودند. بر خلاف نتایج مشاهده شده در شرایط تنش، ارتباط بین وزن هزار دانه و عملکرد دانه تحت شرایط فاریاب ضعیف به نظر می‌رسید (جدول ۴). دلیل چنین واکنشی احتمالاً به خاطر گنجایش محدود مخزن‌ها (محدودیت مخزن) و عدم توانایی آنها در جذب مواد فتوسنتزی تولید شده در گیاه باشد که در منابع دیگر نیز به آن اشاره شده است (۲۸). محققان دیگر نیز به ارتباط نزدیک وزن هزار دانه گندم در تعیین پتانسیل

جدول ۴. ضرایب همبستگی صفات مختلف در شرایط فاریاب و تنش خشکی در سال زراعی ۸۳-۱۳۸۲

صفات	شرایط	عملکرد	وزن هزار دانه	طول سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن سنبله	طول پدانکل
عملکرد	فاریاب	۱					
	تنش	۱					
وزن هزار دانه	فاریاب	۰/۱۲۲	۱				
	تنش	۰/۵۸۱**	۱				
طول سنبله	فاریاب	-۰/۱۳۴	-۰/۵۵۳*	۱			
	تنش	-۰/۳۵۴	-۰/۴۷۴*	۱			
تعداد دانه در سنبله	فاریاب	۰/۴۷۳*	-۰/۵۷۸**	۰/۴۹۶*	۱		
	تنش	-۰/۱۳۶	-۰/۴۳۵	۰/۲۵۳	۱		
وزن سنبله	فاریاب	۰/۶۳۱**	۰/۱۸۸	۰/۱۱۶	۰/۶۸۶**	۱	
	تنش	۰/۳۹۶	۰/۶۰۴**	-۰/۲۲۴	۰/۴۵۵*	۱	
طول پدانکل	فاریاب	۰/۳۵۶	۰/۳۳۲	۰/۰۷۵	۰/۱۲۰	۰/۴۰۷	۱
	تنش	۰/۳۲۰	۰/۴۴۴*	-۰/۰۶۴	-۰/۳۸۸	۰/۰۹۳	۱

** و * : به ترتیب معنی داری در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد

مخزن از طریق تعداد دانه کمتر حفظ شده و دانه‌های باقی مانده در سنبله از وزن بیشتری برخوردار می‌شوند. به بیان دیگر افزایش تعداد دانه در سنبله به عنوان راه‌کاری جهت افزایش عملکرد در شرایط تنش خشکی احتمالاً نمی‌تواند اثر مثبتی روی عملکرد دانه داشته باشد. چرا که در شرایط محدودیت فتوسنتزی افزایش تعداد دانه با کاهش وزن هزار دانه همراه خواهد شد و در نهایت منجر به بهبود عملکرد دانه نخواهد شد. گونزالس و همکاران (۱۷) نیز عدم رابطه بین تعداد دانه در سنبله و افزایش عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی را گزارش کردند.

ارزیابی طول پدانکل در بین ارقام زراعی در سال زراعی ۸۳-۸۲ اهمیت طول پدانکل را به عنوان یک ویژگی مطلوب برای مشارکت در عملکرد دانه در هر دوی شرایط فاریاب و تنش خشکی نشان داد (جدول ۲، ۴ و ۵). برای مثال عملکرد بالای ارقام M-79-4، روشن و نیک‌نژاد تحت شرایط فاریاب و آزادی، مردوشت و M-79-17 در شرایط تنش خشکی هم‌هنگ با طول پدانکل بالای ارقام تحت شرایط ذکر شده بود (جدول ۲ و ۵).

۸۲-۸۳ نشان داد که عموماً ارقام با عملکرد بالا تحت شرایط فاریاب از نظر تعداد دانه در سنبله برتر بودند. (جدول ۲ و ۵). این نتایج با مشاهدات گواها و همکاران (۱۹) مطابقت دارد که اظهار داشتند که رهیافت جدید در اصلاح گندم زمستانه در چین به منظور افزایش پتانسیل عملکرد اصلاح ژنوتیپ‌های با تعداد دانه بیشتر در هر سنبله می‌باشد. ارتباط مثبت بین تعداد دانه با عملکرد بالای دانه در شرایط فاریاب احتمالاً به خاطر توان فتوسنتزی بالای برگ‌ها و سایر اندام‌های سبز و نیز طولانی بودن فعالیت فتوسنتزی این اندام‌ها و در نتیجه تولید مواد فتوسنتزی بیشتر می‌باشد.

در شرایط تنش، بر خلاف شرایط فاریاب، همبستگی معنی داری بین تعداد دانه و عملکرد مشاهده نشد (جدول ۴). بدین معنی که افزایش یا کاهش عملکرد ارقام در شرایط تنش ناشی از افزایش یا کاهش تعداد دانه نبوده بلکه متأثر از وزن هزار دانه بود (به قسمت‌های قبلی مراجعه شود). به نظر می‌رسد در شرایط تنش و در نتیجه کمبود مواد فتوسنتزی، تعادل بین منبع و

جدول ۵. مقایسه میانگین طول سنبله (سانتی‌متر)، تعداد دانه در سنبله، وزن دانه در سنبله و طول پدانکل (سانتی‌متر) ارقام مختلف گندم تحت شرایط تنش خشکی در سال زراعی ۸۳-۱۳۸۲

ارقام	طول سنبله		تعداد دانه در سنبله		وزن دانه در سنبله		طول پدانکل	
	تنش	فاریاب	تنش	فاریاب	تنش	فاریاب	تنش	فاریاب
روشن	۹/۴۷	۹/۴	۴۲/۹	۳۸/۳۳	۱/۱۸	۱/۰۹	۳۴/۸۲	۳۴/۰۳
طیسی	۹/۵۲	۹/۸۱	۳۸/۲	۴۰/۴۳	۱/۶۲	۱/۵	۳۵/۶	۳۴/۲۵
کرج ۱	۱۰/۹۳	۱۰/۹	۳۵/۹	۳۷/۵۸	۱/۰۸	۰/۹۵	۳۳/۱۴	۳۴/۷۹
آزادی	۸/۳۷	۸/۶۶	۲۳/۷	۲۵/۹۸	۱/۱۴	۰/۹۳	۳۹/۲۵	۳۶/۱۷
قدس	۱۰/۰۱	۹/۷۶	۳۶/۳	۳۱/۳۳	۱/۱۳	۱/۰۳	۳۳/۷۱	۲۷/۸۴
بک کراس روشن بهاره	۸/۴۴	۸/۰۹	۲۷/۵	۲۰/۹۱	۰/۸۸	۰/۹۱	۳۴/۴۷	۲۹/۲۲
مهدوی	۸/۷۵	۸/۹۱	۳۶/۹	۳۶/۵۹	۱/۲۲	۱/۱۲	۳۲/۴۷	۳۴/۹۹
نیک نژاد	۸/۹۶	۸/۴۹	۳۵/۴	۳۴/۰۷	۱/۴۵	۱/۳۸	۳۱/۹	۳۳/۵۴
مرودشت	۸/۹۵	۸/۲۱	۴۱/۲	۲۵/۲۱	۱/۰۵	۱/۶۲	۳۲/۹۵	۲۹/۵
M-75-7	۷/۹۱	۷/۸۹	۳۲/۲	۲۴/۲۷	۰/۸۷	۱/۰۵	۳۴/۷۳	۲۹/۱۱
m-75-10	۷/۹۴	۸/۲۴	۳۳/۵	۳۴/۵۳	۱/۲۹	۱/۱۶	۳۳/۳	۳۲/۰۳
کویر	۹/۸۰	۹/۹۶	۳۷/۴	۳۵/۷	۰/۹۸	۰/۷۸	۲۶/۷۸	۲۵/۰۷
m-79-4	۷/۵۷	۸/۱۳	۲۵/۷	۳۰/۸۸	۱/۳۶	۱/۰۲	۳۳/۵	۳۴/۳۳
m-79-17	۹/۵۲	۹/۲۷	۳۱/۸	۲۵/۴۴	۰/۹۵	۰/۹۷	۳۵/۰۲	۳۲/۷۷
شاهپسند	۸/۹۵	۹/۴۱	۴۱/۳	۴۱/۲۹	۱/۴۳	۱	۲۹/۹۴	۲۹/۴۵
امید	۷/۷۷	۸/۱۷	۴۳/۷	۳۳/۴۵	۱/۱۱	۱/۳۳	۲۹/۳۷	۲۷/۵۶
الوند	۸/۲۳	۸/۷۱	۳۰/۳	۲۶/۸	۱/۰۷	۱/۱۹	۳۲/۸۲	۲۹/۲۶
mv-17	۸/۹۸	۸/۷۴	۳۵/۵	۳۱/۹۵	۱/۲۷	۱/۱۳	۳۲/۲۷	۳۲/۲۹
c-73-20	۸/۶۶	۸/۷۳	۳۴/۳	۲۷/۷۴	۱/۱۴	۱/۲۴	۴۱/۷۲	۳۶/۱۷
c-79-12	۷/۴۴	۸/۲۰	۳۹/۲	۳۹/۱۳	۱/۲۸	۱/۳۳	۳۳/۵۱	۳۱/۶۱
LSD	۰/۹۶	۱/۲۳	۷/۳۷	۱۱/۲۶	۰/۱۶	۰/۳۲	۵/۳۶	۵/۵۴

LSD: حداقل اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد

در حال پر شدن عنوان کردند (۱۲ و ۱۳). به نظر می‌رسد تحت شرایط تنش به واسطه پیر شدن زود هنگام برگ‌ها و کاهش فتوسنتز جاری (کاهش قدرت منبع) و تقاضای دانه‌ها برای مواد فتوسنتزی سهم مشارکت مواد ذخیره شده در ساقه و بخصوص پدانکل در پر کردن دانه بیشتر از شرایط فاریاب باشد. در تحقیق حاضر به جزء چند استثنا، ارقامی که دارای ثبات عملکرد در شرایط تنش خشکی بودند دارای طول پدانکل بالاتری تحت این

هم‌بستگی بین طول پدانکل و عملکرد دانه گندم توسط محققین مختلفی گزارش شده است (۶، ۱۲ و ۱۳). ایوانز و واردلاو (۱۵) بیان داشتند که پدانکل گندم به دلیل داشتن سطح سبز بیشتر (طول‌ترین میانگرمه ساقه)، شدت فتوسنتزی بالا و نیز نزدیکی با سنبله نقش مهمی در پر کردن دانه‌ها بر عهده دارد. تعدادی دیگر نیز علت هم‌بستگی مثبت طول پدانکل با عملکرد دانه گندم را تجمع مواد فتوسنتزی در این اندام و انتقال مجدد آن به دانه‌های

شرایط بودند. اهدایی و وینز (۱۳) نشان دادند که ارقام پابلند بومی گندم در مقایسه با ارقام پاکوتاه هر چند قابلیت عملکرد کمتری دارند اما تحت شرایط تنش خشکی انتهایی از ثبات عملکرد بیشتری برخوردارند. نامبردگان در ادامه می‌افزایند که سهم ذخایر ساقه در پر کردن دانه در شرایط شاهد و تنش به ترتیب ۲۹/۵ و ۴۶/۶ درصد بود.

نتایج حاصل از این تحقیق نشان می‌دهد که مکانیسم‌های افزایش عملکرد در شرایط مطلوب آبی و تنش خشکی تا آنجایی که به اجزاء عملکرد مربوط است متفاوت از یکدیگر عمل می‌کنند. توجه به این مهم و شناخت مکانیسم‌های کنترل کننده این عوامل کارایی روش‌های اصلاحی برای افزایش عملکرد در واحد سطح را بهبود خواهد داد.

منابع مورد استفاده

۱. احمدی، ع.، م. سعیدی و م. ر. جهانسوز. ۱۳۸۴. الگوی توزیع مواد فتوسنتزی و پر شدن دانه در ارقام اصلاح شده گندم نان در شرایط تنش و عدم تنش خشکی. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۶(۶): ۱۳۳۳-۱۳۴۳.
۲. سی و سه مرده، ع. ۱۳۸۲. جنبه‌های فیزیولوژیکی رشد و عملکرد ارقام گندم در ارتباط با مقاومت به خشکی در گندم. پایان نامه دکتری زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.
۳. جباری، ف. ۱۳۸۴. بررسی برخی مکانیسم‌های فیزیولوژیکی تحمل تنش خشکی در ارقام مقاوم و حساس گندم نان. پایان نامه دکتری زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران
۴. عزیزی نیا، ش.، م. ر. قنادها، ع. زالی، ب. یزدی صمدی و ع. احمدی. ۱۳۸۴. بررسی و ارزیابی صفات کمی مرتبط با مقاومت به خشکی در ژنوتیپ‌های مصنوعی گندم در دو شرایط آبی و دیم. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۶(۲): ۲۸۱-۲۹۳.
۵. کریمی، ع.، م. ر. قنادها، م. ر. نقوی و م. مردی. ۱۳۸۴. ارزیابی مقاومت به خشکی در جو. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۶(۳): ۵۴۷-۵۶۰.
6. Blum, A. 1999. Improving wheat grain filling under stress by stem reserves mobilization. *Euphytica* 100: 77-83.
7. Bonnett, G. D. and L. D. Incoll. 1992. Effect on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain filling: Changes in accumulation and loss of mass from internodes. *J. Experim. Bot.* 44: 75-82.
8. Cruz-Aguado, J. A., R. Rodes, I. P. Peres and M. Dorado. 2000. Morphological characteristic and yield components associated with accumulation and loss of dry mass in the internodes of wheat. *Field Crop Res.* 66: 129-139.
9. Daie, J. 1996. Metabolic adjustment, assimilate partitioning and alternation in source-sink relations in drought-stressed plants. PP: 407-419. *In: Zamski, E. and A. A. Schaffer (Eds.), Photoassimilate Distribution in Plants and Crops.* Marcel Dekker INC., New York.
10. Demotes-Mainard S. and M. H. Jeuffroy. 2001. Partitioning of dry matter and nitrogen to the spike growth period in wheat crops subjected to nitrogen deficiency. *Field Crop Res.* 70: 153-165.
11. De Vita, P., O. L. D. Nicosia, F. Nigro and C. Platani. 2007. Breeding progress in morpho-physiological, agronomical and qualitative traits of durum wheat cultivars released in Italy during the 20th century. *Eur. J. Agron.* 26: 39-53.
12. Ehdai, B., G. A. Alloush. M. A. Madore and J. G. Waines. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Sci.* 46: 735-746.
13. Ehdai, B. and J. G. Waines. 1996. Genetic variation for contribution of parenthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *J. Genet. and Breed.* 50: 47-56.
14. Evans, L. T., J. Bingham P. Jackson and J. Sutherland. 1972. Effects of awns and drought on supply of photosynthate and its distribution within wheat ears. *Ann. Appl. Biol.* 70:67-76.
15. Evans, L. T. and I. F. Wardlaw. 1996. Wheat. PP: 501-518. *In: Zamski, E. and A. A. Schaffer (Eds.), Photoassimilate Distribution in Plants and Crops.* Marcel Dekker INC, New York.
16. Fernandez, G. C. J. 1992. Effective selection criteria for assessing stress tolerance. *In: Kuo, C. G. (Ed.), Proceeding of the international symposium on adaptation of vegetable and other food crops in temperature and water stress,* Tainan Pub., Taiwan.

17. Gonzalez, A., I. Martin and L. Ayerbe. 1999. Barley yield in water stress condition, the influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crop Res.* 62: 23-34.
18. Grundbacher, F. J. 1957. The physiological function of the cereal awn. *Bot. Rev.* 29: 366-381.
19. Guohua, M., L. Tang, F. Zhang and J. Zhang. 2000. Is nitrogen uptake after anthesis in wheat regulated by sink size? *Field Crop Res.* 68: 183-190.
20. Hossain, A. B. S., A. G. Sears, T. S. Cox and G. M. Paulsen. 1990. Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. *Crop Sci.* 30:622-627.
21. Papahosta, D. K. and A. A. Gagianas. 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agron. J.* 83: 864-870.
22. Ritchie, S. W., H. T. Hguyaa and A. S. Holaday. 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Sci.* 30: 105-111.
23. Schonfeld, M.A., R. C. Johnson, B. F. Carver and D. W. Mornhinweg. 1988. Water relation in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Sci.* 28: 526-531.
24. Singh, M., J. P. Srivastava and A. Kumar. 1992. Cell membrane stability in relation to drought tolerance in wheat genotypes. *J. Agron. and Crop Sci.* 168: 186-190.
25. Slafer, G. A. and FH. Andrade. 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crop Res.* 31: 351-367.
26. Sio-Se Mardeh, A., A. Ahmadi, K. Poustini and V. Mohammadi. 2006. Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. *Field Crop Res.* 98: 222-229.
27. Wang. Z. M., A. L. Wei and D. M. Zheng. 2001. Photosynthetic characteristic of non leaf organs of winter wheat cultivar differing in ear type and their relationship with grain mass per ear. *Photosynthetica* 39: 239-244.
28. Wardlow. I. F. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116: 341-381.
29. Wardlow. I. F and J. Wilenbrink. 1994. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation of sucrose synthase and sucrose phosphate synthase. *Aus. J. Plant Physiol.* 21: 255-271.
30. Yang. J. and J. Zang. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol.* 169: 223-236.