تحقیقات علوم زراعی در مناطق خشک/ جلد پنجم، شماره دوم، پاییز ۱۴۰۲، ص ۳۸۲-۳۶۵

مقاله مروری

تجمع و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در گندم: جنبه‌های زراعی و مورفو- فیزیولوژیکی

مهدی جودی[۱*]، محمد اسماعیل پور[۲]، شهرام مهری[۳]

۱- گروه علوم گیاهی و گیاهان دارویی، دانشکده کشاورزی مشگین شهر، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل، ایران
۲- گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه جهرم، جهرم، ایران
۳- گروه کشاورزی، واحد پارس آباد مغان، دانشگاه آزاد اسلامی، پارس آباد مغان، ایران
* مسئول مکاتبه: mehdijoudi@gmail.com; joudi@uma.ac.ir

تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۲/۲۲ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱ /۰۵/۰۴ **DOI: 10.22034/CSRAR.2023.342095.1236**

چکیده

جهت اصلاح و معرفی ارقام گندم با عملکرد دانه بالا ضروری است آگاهی و دانش ما در خصوص صفات فیزیولوژیکی مرتبط با آن افزایش یابد. ذخیره مواد فتوسنتزی در ساقه و انتقال مجدد آن‌ها به دانه از مهم‌ترین صفات فیزیولوژیکی مرتبط با عملکرد دانه و مقاومت به تنش‌های محیطی در گندم است. ترکیب اصلی مواد ذخیره شده در ساقه گندم کربوهیدرات‌های محلول در آب می‌باشد. کربوهیدرات‌ها در میانگره‌های ساقه، زمانی تجمع می‌یابند که ساختار آن میانگره تکمیل شده باشد. ارقام گندم با طول و وزن مخصوص (نسبت طول به وزن میانگره) مناسب ساقه، گنجایش بیشتری برای تجمع مواد فتوسنتزی در ساقه خود دارند. در شرایط مطلوب محیطی، مقدار ذخیره‌سازی در ساقه افزایش می‌یابد. انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای ساقه، زمانی اتفاق می‌افتد که فتوسنتز جاری جواب‌گوی نیاز دانه‌ها نمی‌باشد. پایه‌های فیزیولوژیک نحوه رسیدن پیام برای شروع انتقال مجدد به طور کامل مشخص نشده است. احتمالاً سطح ساکاروز و غلظت هورمون آبسزیک اسید در ساقه در شروع تجزیه ذخایر نقش داشته باشند. مقدار انتقال مجدد در هر رقم، توسط مقدار ذخیره‌سازی ساقه و کارایی انتقال مجدد تعیین می‌شود. کارایی انتقال مجدد نیز توسط تعداد و وزن دانه (قدرت مخزن) مشخص می‌گردد. تنش‌های محیطی زمان شروع و مقدار انتقال مجدد را تحت تأثیر قرار می‌دهند. مقدار مشارکت انتقال مجدد در پر کردن دانه گندم متغیر بوده و بسته به رقم، شرایط محیطی و تغییرات وزن دانه تغییر می‌کند. رابطه مشخصی بین عملکرد دانه و انتقال مجدد مشاهده نمی‌شود. این امر نشان می‌دهد اصلاح ارقام با انتقال مجدد بالا و عملکرد دانه بالا کار ساده‌ای نمی‌باشد.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، کربوهیدرات‌های محلول در آب، عملکرد دانه، میانگره‌های ساقه

مقدمه

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. سطح زیر کشت گندم در کل دنیا ۲۱۰ میلیون هکتار بوده که در حدود ۶۰۰ میلیون تن دانه یعنی یک- پنجم از کل کالری مصرفی دنیا را تأمین می‌کند. مقدار تأمین انرژی توسط گندم در برخی نواحی مانند شمال آفریقا، ترکیه و آسیای مرکزی گندم بیش از ۵۰ درصد گزارش شده است. هم‌چنین اشاره شده است که نزدیک به یک- دوم از نواحی زیر کشت گندم در کشورهای کم توسعه قرار گرفته است (Reynolds *et al*., 2007).

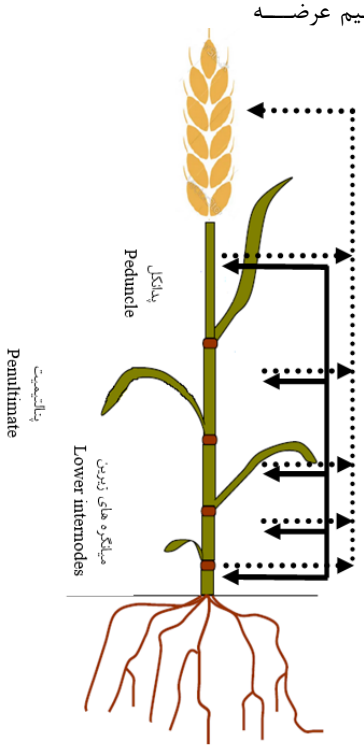
رشد و پر شدن دانه در گندم از سه منبع: ۱- فتوسنتز جاری گیاه (برگ‌ها و ساقه)، ۲- انتقال مجدد ذخایر کربن و نیتروژن موجود در اندام‌های رویشی و ۳- فوتواسیمیلات‌های تولید شده در سنبله تأمین می‌شود (Plaut *et al*., 2004). در بیشتر نواحی زیر کشت گندم، بخصوص در نواحی با آب و هوای مدیترانه‌ای، پر شدن دانه گندم با تنش‌های متعدد زنده و غیر زنده مواجه می‌شود. تنش‌های خشکی و گرما در بیشتر شرایط اثرات جبران‌ناپذیری را روی پر شدن دانه ایجاد می‌کنند. گسترش برخی بیماری‌ها مانند زنگ و سفیدک نیز از طریق کاهش سطح فتوسنتزی باعث خسارت به رشد دانه می‌شوند. پیری و زوال برگ‌ها نیز از مرحله دوم پر شدن دانه باعث کاهش عرضه مواد فتوسنتزی جاری به طرف دانه‌ها می‌شوند. این در حالی است که تقاضا برای مواد فتوسنتزی از طرف دانه‌ها بیشتر می‌شود و در مجموع فتوسنتز جاری جواب‌گوی آن نخواهد بود. تحت این شرایط اهمیت مواد ذخیره شده در اندام‌های رویشی بیشتر شده و بسته به شرایط محیطی و گیاه می‌تواند قسمتی و یا تمام کربن مورد نیاز برای پر کردن دانه را تأمین کند

(Blum, 1998).

پژوهش‌های مختلفی در داخل یا خارج از کشور در خصوص ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در گندم انجام و گزارشات مختلفی توسط محققان ارائه شده است. جمع‌آوری و مطالعه دقیق این گزارشات، گردآوری نتایج آن‌ها به صورت مختصر و سیستمیک (منظم) در کنار یکدیگر و نیز تجزیه و تحلیل نتایج بدست آمده باعث افزایش آگاهی و دانش در خصوص موضوع مذکور شده و امکان جمع‌بندی و استفاده بهینه از اطلاعات در راستای اصلاح ارقام گندم را فراهم می‌سازد.

ذخایر کوتاه‌مدت و بلندمدت

به‌طور کلی کربن (قند) در گیاهان به دو صورت ذخایر کوتاه‌مدت و بلندمدت تجمع می‌یابد. ذخایر کوتاه‌مدت بیشتر در برگ‌ها انباشته شده و نقش مهمی در تنظیم عرضه کربوهیدرات‌ها به قسمت‌های مختلف گیاه ایفا می‌کند. اهمیت اصلی این پدیده در صدور این مواد ذخیره شده در هنگام شب عنوان شده است. در طول روز، مازاد مواد فتوسنتزی به صورت نشاسته یا سایر قندها در سلول‌های مزوفیلی برگ‌ها ذخیره شده و در هنگام شب می‌تواند به مخزن‌ها منتقل شود. لذا گیاهان توسط این سیستم قادرند که در طول ۲۴ ساعت شبانه روز کربن مورد نیاز برای متابولیسم را فراهم کنند (Al-Sheikh Ahmed *et al.*, 2020). بسته به نوع گیاه و هم‌چنین شرایط آب و هوایی، این ذخایر متفاوت هستند. مثلاً در برگ‌های آرابیدوپسیس بیش‌ترین قندی که در طی روز در برگ‌ها ذخیره و در شب مورد استفاده قرار می‌گیرد، نشاسته می‌باشد. درحالی‌که در برگ‌های ذرت، ذخایر کوتاه‌مدت شامل قندهای محلول و نشاسته می‌باشد (Liang *et al.*, 2019).



شکل ۱- تجمع (فلش‌های پررنگ) و آزادسازی (فلش‌های نقطه‌چین) مواد فتوسنتزی در میانگره‌های مختلف ساقه گندم

Figure 1- Schematic of photo-assimilates accumulation (solid arrows) and remobilization (dashed arrows) in different internodes of wheat

برخلاف ذخایر کوتاه‌مدت، تجمع و انتقال مجدد ذخایر بلندمدت، در مدت زمان طولانی‌تری انجام می‌شود. با توجه به اینکه شرایط آب و هوایی در اوایل ساقه‌دهی گندم مناسب بوده و فعالیت فتوسنتزی اندام‌های سبز در بیش‌ترین مقدار خود می‌باشد، گیاه مازاد مواد فتوسنتزی را در اندام‌های رویشی ذخیره می‌نماید. محل اصلی تجمع این مواد فتوسنتزی، سلول‌های پارانشیمی میانگره‌های مختلف ساقه عنوان شده است (شکل ۱). البته تجمع این مواد در غلاف برگ‌ها که روی

ساقه را پوشانده است نیز گزارش شده است (Dodig *et al*., 2017). تجمع مواد فتوسنتزی در میانگره‌های ساقه، اثرات بازخور منفی[1] قندهای اضافه بر روی چرخه کالوین را کاهش داده و ادامه فعالیت فتوسنتزی و تولید قندها را ممکن می‌نماید (Joudi *et al*., 2012). این ذخایر هم‌چنین در مراحل پایانی فصل رشد و زمانی که فتوسنتز جاری جواب‌گوی نیاز دانه‌ها نمی‌باشد، شکسته (تجزیه) شده و برای پر کردن دانه‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرند (شکل ۱). مطالعات نشان داده است که ترکیب اصلی ذخایر ساقه، کربوهیدرات‌های محلول در آب[2] می‌باشد (Ruuska *et al*., 2006; Zhang *et al*., 2016).

ماهیت کربوهیدرات‌های محلول در آب (WSCs)

مهم‌ترین ترکیب WSCs که در ساقه گندم ذخیره می‌شوند، فروکتان‌ها هستند که اولیگومر یا پلی‌مرهای خطی یا منشعب مولکول‌های فروکتوز می‌باشند (Joudi, 2022a). هم‌چنین گلوکز، فروکتوز، ساکارز و سایر الیگوساکاریدها نیز می‌توانند در ساقه گندم تجمع یابند (Valluru and Van den Ende, 2008; Joudi *et al*., 2012). در تحقیقی که بر روی دو لاین گندم و تحت رژیم‌های متفاوت رطوبتی انجام شد، گزارش گردید در زمان گرده‌افشانی محتوای نسبی گلوکوز، فروکتوز و ساکاروز در میانگره‌های بالایی (پدانکل و پنالتی‌میت) حدود ۸۰-۷۵ درصد WSCs بود. این نسبت در میانگره‌های زیرین و غلاف برگ بسیار کمتر بود و فروکتان درصد بالایی از WSCs را به خود اختصاص داده بود. بعد از گرده‌افشانی، سهم (نسبت) هگزوزها در میانگره‌های بالایی کاهش و نسبت فروکتان به ۸۰-۷۰ درصد WSCs رسید و پس از این دوره مجدداً کاهش یافت (Zhang *et al*., 2016). محققان گیاهان گندم را در یک هفته بعد از گرده‌افشانی در مجاورت دی‌اکسیدکربن نشاندار قرار داده و گزارش کردند که بیش‌ترین مقدار تجمع WSCs به صورت فروکتان بود. مقدار گلوکز، فروکتوز و ساکارز در مقایسه با فروکتان بسیار اندک بود و در طول مدت ذخیره‌سازی غلظت آن‌ها ثابت و یا کم شد (Winzeler *et al*., 1990). اما در پژوهشی دیگر، ترکیب WSCs در ساقه گندم از مرحله گرده‌افشانی تا رسیدگی دانه مطالعه و گزارش گردید که ساکارز مهم‌ترین قند ذخیره شده در اندام‌های رویشی بود و فروکتان، فروکتوز و گلوکز در رتبه‌های بعدی بودند. نکته جلب توجه این بود که مقادیر قابل توجهی از قند مالتوز هم در اندام‌های رویشی بخصوص ساقه وجود داشت و مقدار این قند از گرده‌افشانی گیاه تا رسیدگی فیزیولوژیک تغییری نکرد (Takahashi *et al*., 2001).

تجمع نیتروژن، املاح و نشاسته در ساقه گندم

نیتروژن در فرم پروتئین و آمینواسیدها تا زمان گرده‌افشانی در اندام‌های سبز گیاه از جمله برگ و ساقه ذخیره شده و در طول پر شدن دانه منتقل می‌شود (انتقال مجدد نیتروژن). گیاه گندم تا زمان گرده‌افشانی، ۱۰۰-۹۰ درصد نیتروژن مورد نیاز خود را جذب می‌کند. اشاره شده است که انتقال مجدد نیتروژن به صورت مجزا از انتقال مجدد کربوهیدرات و در فاز اول رشد دانه‌ها (تشکیل سلول‌های آندوسپرمی دانه) صورت می‌گیرد (Papakosta and Garianas, 1991). علی‌رغم اینکه عنوان شده است یک رابطه منفی بین غلظت کربوهیدرات و نیتروژن در اندام هوایی وجود داشته و افزایش در غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه باعث کاهش در غلظت نیتروژن می‌شود (Hoogmoed and Sadras, 2016)، ولی تحقیق اخیر که بر روی ۲۴ رقم گندم انجام شد، نشان داد در تعدادی از ارقام پرعملکرد و با ذخایر بالای کربوهیدرات‌های ساقه، کیفیت و مقدار پروتئین دانه نیز بالا بود (Huang *et al*., 2020). این امر نشان می‌دهد که اصلاح ارقام با ذخایر بالای قند و نیتروژن در اندام‌های رویشی ممکن است.

انتقال مجدد املاح از اندام‌های رویشی ممکن است منبع اصلی تأمین این مواد برای دانه‌ها محسوب شود. ولی مقدار مشارکت این مواد در دانه در مقایسه با کربوهیدرات‌های محلول ناچیز می‌باشد (Gebbing *et al*., 1998). در ارتباط با نشاسته نیز بیشتر محققان اعتقاد دارند که میزان تجمع آن در ساقه ناچیز می‌باشد. به عنوان مثال، پژوهش‌گران تجمع نشاسته و کربوهیدرات‌های محلول را بطور جداگانه در میانگره‌های مختلف گندم مطالعه کرده و اشاره کردند که حداکثر مقدار نشاسته در میانگره‌ها، ۰/۷ میلی‌گرم در گرم وزن خشک بود، درحالی‌که غلظت کربوهیدرات‌های محلول به‌طور متوسط به ۴۰۰ میلی‌گرم در گرم وزن خشک رسید (Scofield *et al*., 2009).

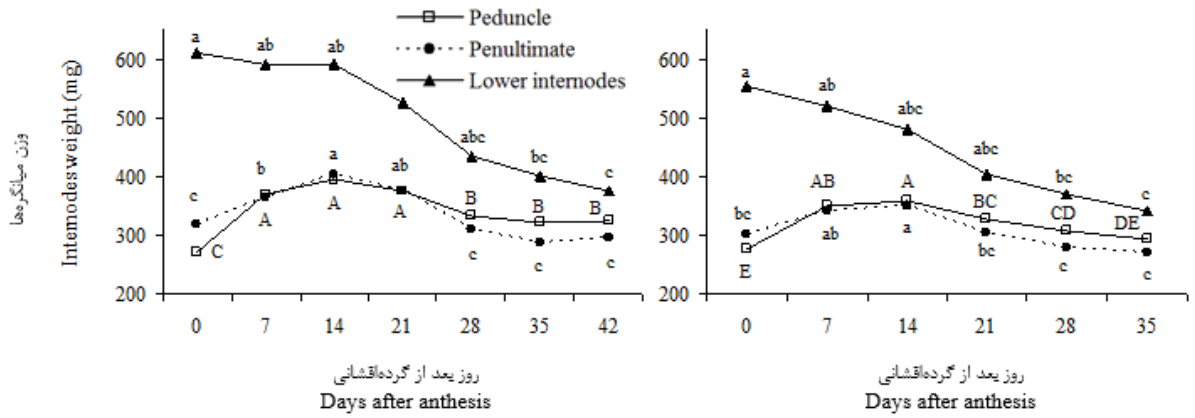
1 - Feed back effects

2- Water Soluble Carbohydrates

زمان و مقدار تجمع مواد فتوسنتزی در میانگره‌های ساقه

تجمع ذخایر در میانگره‌های مختلف تقریباً در انتهای رشد طولی آن میانگره یعنی زمانی که میانگره بالای آن به سرعت در حال طویل شدن است، انجام می‌شود (Schnyder, 1993). این بدین معنی است که طول دوره تجمع در میانگره‌های پایینی ساقه بیشتر از میانگره‌های بالایی می‌باشد. تحقیقات نشان می‌دهد که در شرایط مطلوب محیطی (آب و هوای معتدل، آبیاری و عدم وجود بیماری و آفت) تجمع WSCs در ساقه گندم تا ۲۵-۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی ادامه پیدا می‌کند. بدین معنی که در این دوره حداکثر مقدار WSCs در میانگره‌های ساقه دیده می‌شود. (Blum, 1998). البته حداکثر تجمع مواد فتوسنتزی بسته به رقم و میانگره ساقه ممکن است در زمان‌های متفاوتی دیده شود. در تحقیقی دو ساله که بر روی ۸۱ رقم از گندم‌های ایرانی در شرایط فاریاب و تنش خشکی آخر فصل رشد انجام شد، گزارش گردید ارقام مختلف گندم در زمان‌های مختلفی به حداکثر وزن ساقه رسیدند. ولی میانگین ارقام مورد مطالعه نشان داد که تحت شرایط آبی و تنش خشکی میانگره‌های زیرین در زمان گرده‌افشانی و میانگره پدانکل و پنالتی‌میت در ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی به حداکثر وزن خود رسیدند (شکل ۲) (Joudi, 2009).

در ارتباط با مقدار تجمع مواد فتوسنتزی در میانگره‌های ساقه، گزارشات متفاوتی توسط محققین مختلف ارائه شده است. تعدادی از محققین بیان کرده‌اند که در گیاه گندم بالاترین میانگره ساقه (پدانکل) بیشترین وزن و در نتیجه بیشترین ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی را دارد (Wardlaw and Willenbrink, 1994; Thapa *et al.*, 2021). در مقابل تعدادی دیگر بر این باورند که در زمان حداکثر بودن محتوای WSCs در ساقه، میانگره ماقبل آخر (پنالتی‌میت) معمولاً ذخایر بیشتری را در مقایسه با سایر میانگره‌ها دارد. علت این امر غلظت بالای WSCs در این میانگره بیان شد (Schnyder, 1993). در این راستا، در تحقیقی که در کالیفرنیا آمریکا و بر روی یازده رقم گندم با خصوصیات متفاوت انجام شد، گزارش گردید در شرایط فاریاب و تنش خشکی بیشترین ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مربوط به میانگره‌های زیرین بوده و پدانکل و پنالتی‌میت در رتبه‌های بعدی بودند (Ehdaie *et al.*, 2006 a,b). همچنین در خصوص گندم‌های ایرانی چنانچه در شکل ۲ مشخص است، در زمان حصول حداکثر وزن، میانگین وزن میانگره‌های زیرین هم در شرایط آبی و هم در شرایط تنش خشکی تقریباً یک و نیم برابر میانگین وزن میانگره‌های بالایی می‌باشد. نکته جالب توجه اینکه تفاوت قابل توجهی در بین میانگین وزن پدانکل و پنالتی‌میت در بعد از گرده‌افشانی مشاهده نمی‌شود.



شکل ۲- تغییرات در وزن میانگره‌های مختلف ساقه گندم تحت شرایط فاریاب (سمت چپ) وتنش خشکی (سمت راست). هر نقطه، میانگین ۸۱ رقم گندم در طی دو سال زراعی می‌باشد. میانگین‌های با حروف مشابه، اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد ندارند. داده ها از Joudi (2009) گرفته شده‌اند.

Figure 2- Changes in different internodes weight (mg) of wheat grown under irrigation (left-hand) and drought stress (right-hand) conditions. Each point represents the mean value of 81 cultivars across 2 years. Means followed by the same letter do not differ at 0.05 probability level. Data taken from Joudi (2009).

اثر عوامل مختلف بر ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در ساقه

تجمع مواد فتوسنتزی و پتانسیل ذخیره‌سازی در ساقه گندم، وابسته به رقم و شرایط محیطی می‌باشد. در ارتباط با رقم، پتانسیل ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌ها در میانگره‌های ساقه گندم، توسط طول و چگالی وزنی میانگره‌ها (نسبت وزن میانگره به طول آن) تعیین می‌شود (Blum, 1998; Ehdaei *et al*., 2006 a). با توجه به تفاوت معنی دار ارقام گندم از نظر طول و چگالی وزنی میانگره‌ها، تفاوت در بین ارقام از نظر مقدار ذخیره‌سازی در ساقه قابل انتظار می‌باشد. نتایج تحقیق دو ساله بر روی ۸۱ رقم گندم مشخص کرد در شرایط آبی، حداکثر وزن پدانکل از ۳۰۲ تا ۶۰۳ میلی‌گرم، پنالتی‌میت از ۲۹۴ تا ۵۷۸ میلی‌گرم و میانگره‌های زیرین از ۴۲۸ تا ۹۶۵ میلی‌گرم متفاوت بود. هم‌چنین در شرایط تنش خشکی، حداکثر وزن پدانکل بین ۲۶۶-۵۷۴ میلی‌گرم، پنالتی‌میت بین ۵۲۱-۲۰۹ میلی‌گرم و میانگره‌های زیرین بین ۸۴۰-۳۵۶ میلی‌گرم متغیر بود (Joudi, 2009). در پژوهشی دیگر، تعداد ۲۲ ژنوتیپ گندم استرالیا در ۶ مکان مختلف با شرایط محیطی متنوع مطالعه و گزارش گردید که غلظت WSCs از ۲۱۳- ۱۱۲ میلی‌گرم در گرم وزن خشک متفاوت بود که نشان‌دهنده امکان تغییر پتانسیل ذخیره‌سازی در کارهای اصلاحی می‌باشد (Ruuska *et al*., 2006).

به نظر می‌رسد ارقام گندم با ارتفاع کوتاه، پتانسیل پایینی از ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی را در ساقه داشته باشند. در این راستا گزارش شده است که با وارد شدن ژن‌های پاکوتاهی *Rht1* و *Rht2* در گندم، مقادیر ذخیره‌سازی به ترتیب ۳۵ و ۲۱ درصد کاهش یافته است (Borrell *et al*., 1993). علی‌رغم این، در گندم‌های جدید انگلستان مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد بیشتر از گندم‌های پابلند قدیمی بود (Shearman *et al*., 2005).

شرایط محیطی دومین فاکتور تأثیرگذار بر روی مقدار ذخیره‌سازی قندها در ساقه گندم می‌باشد. در شرایط مطلوب رشدی (از نظر دما، رطوبت و مواد معدنی) مقدار فتوسنتز گیاه بالا بوده و بخشی از آن ذخیره می‌شود. زمانی که فتوسنتز گیاه در طی طویل شدن ساقه با شرایط تنش مواجه می‌شود، مقدار ذخیره‌سازی در میانگره‌ها کاهش می‌یابد (Inoue *et al*., 2004). نتایج یک پژوهش در گیاه گندم نشان داد، تحت شرایط آبی و تنش خشکی مقدار کربوهیدرات‌های محلول در آب موجود در ساقه، به ترتیب ۱۰۴۷ و ۶۴۱ میلی‌گرم بود (Davidson and Chevalier, 1992).

آغاز انتقال مجدد و نحوه رسیدن پیام برای تجزیه ذخایر ساقه

انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای ساقه، زمانی اتفاق می‌افتد که فتوسنتز جاری جواب‌گوی نیاز دانه‌ها نمی‌باشد (Joudi, 2022b). اما نحوه رسیدن پیام برای تجزیه ذخایر ساقه و آغاز انتقال مجدد به روشنی مشخص نبوده و متأسفانه اطلاعات در این زمینه بسیار اندک می‌باشد. در ابتدا، پیشنهاد گردید که محرک‌های بیوشیمیایی مورد نیاز برای شروع انتقال مجدد احتمالاً در برگ‌های در حال زوال و پیر شدن تولید می‌شود (Daniels *et al*., 1982). اما سازوکار (مکانیسم) مذکور، بعداً توسط پژوهش‌گران دیگر رد شد (Bonnet and Incoll, 1993 a,b). این پژوهش‌گران، تیمارهای حذف برگ و حذف خوشه را در گیاه جو اعمال کرده و متوجه شدند که در گیاهان خوشه‌زدایی شده، وزن برگ پرچم و برگ زیر آن به ترتیب ۱۷ و ۳ روز قبل از میانگره‌های ساقه کاهش پیدا کردند. به عبارتی دیگر، شروع انتقال مجدد در اندام‌های برگ و ساقه هیچ هماهنگی نداشت. نکته‌ای دیگر که بدان اشاره گردید، شروع زود هنگام انتقال مجدد در گیاهان سایه‌اندازی شده و دیرهنگام آن در گیاهان خوشه‌زدایی شده بود. بر مبنای این مشاهدات، پیشنهاد گردید که مقدار ساکارز در اندام‌های مختلف و بخصوص ساقه تعیین‌کننده شروع انتقال مجدد می‌باشد. در ارتباط با همین موضوع، تغییرات سطح هورمونی در گندم‌های تنش (خشکی) دیده و فاریاب مورد مطالعه قرار گرفته و مشخص گردید در گندم‌های تنش دیده مقدار ABA بیشتر از فاریاب بوده ولی تفاوتی از نظر هورمون سایتوکنین وجود نداشت. مقدار انتقال مجدد با سطح ABA همبستگی مثبت ولی با سایتوکنین همبستگی منفی داشت. هم‌چنین کاربرد ABA خارجی مقدار انتقال مجدد را افزایش داد. بر پایه این مشاهدات، نتیجه‌گیری گردید که ABA یکی از عوامل مهم تنظیم‌کننده شروع انتقال مجدد می‌باشد (Yang *et al*., 2003). در پژوهشی دیگر، اعلام شد که فعالیت آنزیم‌های

فروکتان اگزوهیدرولاز و ساکاروز فسفات سینتاز که از آنزیم‌های مرتبط با انتقال مجدد هستند، همبستگی بالایی با سطح ABA داشت، بطوری‌که کاربرد خارجی ABA، سطح فعالیت این دو آنزیم را افزایش داد (Yang *et al*., 2004). اما نحوه اثر هورمون ABA بر روی فعالیت این آنزیم‌ها مشخص نبوده و نیاز به تحقیقات بیشتری دارد.

اثر عوامل مختلف بر انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه

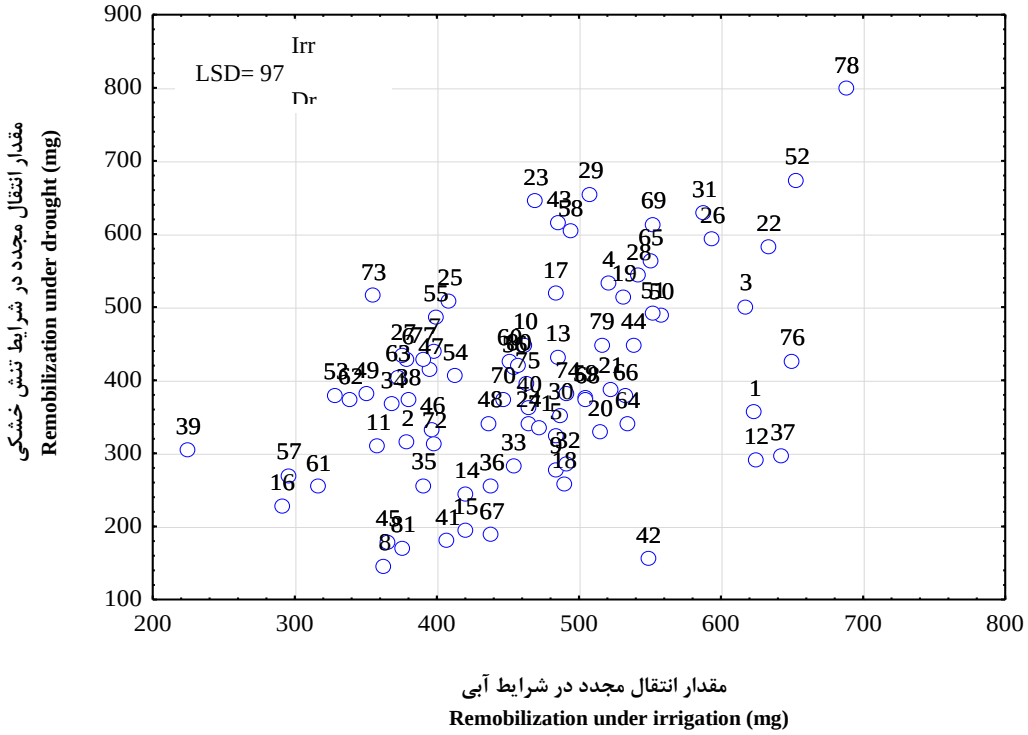
یکی از عوامل اصلی تأثیر گذار بر روی مقدار انتقال مجدد، رقم می‌باشد. در هر رقم، دو فاکتور: ۱- مقدار تجمع مواد فتوسنتزی در قبل و بعد از گرده‌افشانی ۲- کارایی انتقال مجدد، تعیین کننده مقدار انتقال مجدد خواهد بود. فاکتور دوم (کارایی انتقال مجدد) توسط قدرت مخزن (یعنی تعداد دانه و وزن دانه در سنبله) تعیین می‌شود (Thapa *et al*., 2021). این بدین معنی است که رابطه بین ذخیره‌سازی و انتقال مجدد رابطه‌ای ساده نبوده و ارقامی از گندم که ذخیره‌سازی بالایی از مواد فتوسنتزی در ساقه داشته باشند، ضرورتاً دارای انتقال مجدد بالا نخواهند بود. در حالی که برخی گزارشات به همبستگی مثبت و معنی‌دار بین مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد اشاره کرده‌اند، تعدادی دیگر به نبود رابطه بین این دو صفت اذعان نموده‌اند (Vosoghi Rad *et al*., 2021; Ehdaie et *al*., 2006 a,b).

تنش‌های محیطی تأثیر بسیار زیادی بر روی مقدار انتقال مجدد و در نتیجه مشارکت ساقه در پر کردن دانه‌ها دارند. در پژوهشی که بر روی ۱۱ رقم گندم تحت شرایط آبی و تنش خشکی انتهای فصل رشد انجام شد، مشخص گردید تنش خشکی میانگین مقدار انتقال مجدد را در پدانکل افزایش ولی در پنالتی‌میت و میانگره‌های زیرین کاهش داد. زمانی که کل ساقه در نظر گرفته شد، مشخص گردید میانگین انتقال مجدد در شرایط آبی (۵۹۷ میلی گرم) بیشتر از تنش (۵۵۷ میلی گرم) بوده است (Ehdaie *et al*., 2006 a). شکل ۳ مقدار انتقال مجدد از کل ساقه را در ۸۱ رقم از گندم‌های ایران که در طی دو سال تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی در کرج کشت شدند را نشان می‌دهد (Joudi, 2009). مقدار انتقال مجدد از ۲۲۵ تا ۶۸۹ میلی‌گرم تحت شرایط آبی و از ۱۴۵ تا ۷۹۸ میلی‌گرم تحت شرایط تنش خشکی متغیر بود. هم‌چنین پاسخ ارقام از نظر مقدار انتقال مجدد متفاوت از یکدیگر بود. تنش، مقدار انتقال مجدد را در ۲۴ رقم از ۲ تا ۴۵ درصد افزایش و در مابقی ارقام (۵۷ رقم) از ۱ تا ۷۲ درصد کاهش داد (شکل ۳). در ارتباط با تنش شوری، پژوهش‌گران ایرانی در یک آزمایش گلدانی، اثر تیمار شوری (اعمال شده از مرحله گیاهچه‌ای) را بر روی دو رقم مقاوم و حساس گندم مطالعه کرده و سطح فروکتان و مقدار انتقال مجدد آن را در میانگره پنالتی‌میت اندازه‌گیری کردند. نتایج نشان داد در شرایط شوری، مقدار فروکتان و انتقال مجدد آن در رقم مقاوم به مراتب بیشتر از رقم حساس بود که نشان می‌دهد رقم مقاوم در طی رشد رویشی و گرده‌افشانی، مقادیر زیادی از فروکتان را در میانگره پنالتی‌میت ذخیره و در مرحله پر کردن دانه با کارایی بالایی از آن استفاده کرده است (Sharbatkhari *et al*., 2016). هم‌چنین اثر تنش گرما در بعد از گرده‌افشانی در ۱۰ رقم گندم رشد یافته در اهواز بررسی و مشخص گردید ارقام مختلف گندم اختلاف معنی‌داری از نظر حداکثر مقدار کربوهیدارت‌های محلول ساقه نشان دادند. تنش گرمایی تأثیر معنی‌داری بر صفت مذکور (حداکثر مقدار کربوهیدارت‌های محلول ساقه) نداشت. در مقابل، تنش گرمایی مقدار و کارایی انتقال مجدد کربوهیدارت‌های محلول ساقه را در کلیه ارقام مورد مطالعه افزایش داد (Mojtabaie Zamani *et al*., 2014).

انتقال مجدد ذخایر قبل و بعد از گرده‌افشانی

برخی از پژوهش‌گران، انتقال مجدد مواد ذخیره شده از اندام‌های رویشی به طرف دانه‌ها را در غلات معتدله به دو قسمت: ۱- انتقال مجدد قبل از گرده‌افشانی ۲- انتقال مجدد بعد از گرده‌افشانی تقسیم می‌کنند (Latiri *et al*., 2013). انتقال مجدد قبل از گرده‌افشانی شامل کربنی است که تمامی آن در قبل از گرده‌افشانی در اندام‌های رویشی ذخیره شده و به دانه‌ها انتقال یافته است. این نوع انتقال، از تفاضل وزن اندام‌های رویشی (ساقه‌ها) در مرحله گرده‌افشانی و رسیدگی فیزیولوژیک محاسبه می‌شود. در این محاسبه، فرض می‌شود که کاهش در وزن خشک اندام‌های رویشی بین گرده‌افشانی و رسیدگی به خاطر انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای می‌باشد. مقدار مشارکت این نوع ذخایر در پر کردن دانه و وزن آن‌ها، وابسته به مقدار انتقال

مواد بین گرده‌افشـــانی و رســـیدگی و نیز کارایی انتقال مواد به دانه‌ها می‌باشـد (Bonnet and Incoll, 1993 a). گزارش شـده است که وابستگی دانه‌ها به انتقال مجدد قبل از گرده‌افشانی در شـرایط تنش بیشـتر از شـرایط مطلوب می‌باشـد. وجود تنش خشـــکی در بعد از گرده‌افشـــانی باعث زوال و پیری زودهنگام برگ‌ها و لندام‌های ســـبز و در نتیجه کاهش فتوســـنتز جاری می‌شود (Inoue *et al.*, 2004).



شکل ۳- مقدار انتقال مجدد ماده خشک (میلی‌گرم) از ساقه اصلی در ۸۱ رقم گندم تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی. هر نقطه، میانگین یک رقم گندم در طی دو سال زراعی می‌باشد. داده‌ها از Joudi (2009) گرفته شده‌اند. LSD: حداقل اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد.

Figure 3- Amount of dry matter remobilization (mg) in main stem of 81 wheat cultivars grown under irrigation and drought stress conditions. Each point represents the mean value of one cultivar across 2 years. Data taken from Joudi (2009). LSD: Least Significant differences at 5% probability level.

در انتقال مجدد کربن در بعد از گرده‌افشـــانی، کربن به صـــورت موقتی در بعد از گرده‌افشـــانی و ابتدای رشـــد دانه (در ساقه‌ها) ذخیره شده و در مراحل انتهایی رشد، به دانه‌ها منتقل می‌شـود. برای محاســـبه آن، حداکثر وزن خشـــک (یا محتوای کربوهیدرات) ساقه یا میانگره را که در بعد از گرده‌افشانی بدست می‌آید، از وزن (یا محتوای کربوهیدرات) آن ســـاقه یا میانگره در مرحله گرده‌افشـــانی کســـر می‌کنند (Joudi and Van den Ende, 2018). لذا ضـــروری اســـت در بعد از گرده‌افشـــانی، نمونه‌گیری از ساقه یا میانگره به صورت مرتب و با فواصل زمانی مشـــخص (مثلاً هر ۱۰-۷ روز یک‌بار) تا حصـــول حداکثر وزن ساقه یا میانگره ادامه یابد (Bonnet and Incoll, 1992).

مقدار مشـــارکت انتقال مجدد در شـــکل‌گیری وزن دانه‌ها

در ارتباط با مقدار مشارکت ذخایر ساقه در شکل‌گیری وزن دانـه‌هـا، گزارشـــات مختلفی وجود دارد (جـدول ۱). در این مطالعات، وزن دانه‌های سـاقه اصـلی (عملکرد سـاقه اصـلی) یا سـاقه اصـلی به همراه پنجه‌ها (عملکرد بوته) در زمان رسـیدگی گیاه اندازه‌گیری و مقدار کاهش در وزن سـاقه اصـلی یا سـاقه اصـلی به همراه پنجه‌ها را به عنوان درصـدی از عملکرد سـاقه اصـــلی یا عملکرد بوته در نظر می‌گیرند. بر این اســـاس، مقدار مشـارکت انتقال مجدد از صـفر تا صـد درصـد متغیر بود (جدول ۱). به نظر می‌رســد مقدار مشـــارکت ذخایر ســـاقه در شـــرایط

نامطلوب محیطی مانند شـــرایط دیم یا تنش خشـــکی افزایش می‌یابد (جدول ۱). در پژوهشـــی مشـــخص گردید که میانگین مقدار مشـــارکت ذخایر ســـاقه (در بین ۱۱ رقم گندم) در شـکل‌گیری عملکرد دانه ساقه اصـلی برای شـرایط آبی و تنش خشـــکی به ترتیب ۲۶/۶ و ۴۱/۳ درصـــد بود (Ehdaie *et al.* 2006 a). هم‌چنین گزارش گردید میانگین مقدار مشـــارکت ساقه (در بین ۸۱ رقم گندم) در عملکرد دانه تحت شـرایط آبی و تنش خشـکی به ترتیب ۳۳ و ۴۰ درصـد بود (Joudi, 2009) (جدول ۱).

یکی از دلایل اصـلی متفاوت بودن درصـد مشـارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه، تغییرات وزن دانه می‌باشد. برای محاسبه مقدار مشارکت، مقدار کاهش در وزن ساقه را به عنوان درصدی از وزن دانه محاســـبه می‌کنند. در صـــورتی که مقدار کاهش در وزن ساقه تغییر نکند ولی وزن دانه بنا به شرایط متغیر محیطی تغییر کند، مقدار مشـارکت نیز تغییر خواهد کرد. کاربرد ارقام با خصـوصـیات متفاوت، شـرایط آزمایشـی مختلف و نیز روش‌های متفاوت برای ارزیابی مقدار انتقال مجدد از دیگر دلایل متفاوت بودن مقدار مشـــارکت ذخایر ســـاقه در عملکرد دانه می‌باشـــد (Blum, 1998).

جدول ۱- مقدار مشارکت ذخایر ساقه گندم (درصد) در پر کردن دانه که توسط محققین مختلف اندازه‌گیری شده است.

Table 1- Contribution (%) of stem reserves to grain yield of wheat measured by different researchers

محققان Researchers	تعداد رقم آزمایش شده Number of tested cultivars	محدوده مشارکت Contribution range (%)			
		شرایط آزمایش Experimental conditions			
		فاریاب Irrigation	تنش خشکی Drought	دیم Rained	گلخانه Greenhouse
Ehdaie and Waines, 1996	8	23-56	4-65	-	9-18
میانگین Mean		29	46		13
Shakiba *et al*., 1996	2	4.5-7	3.8-4.7	-	-
میانگین Mean		5.7	4.2		
Inoue *et al*., 2004	2	0-56	-	56-109	-
میانگین Mean		28		82	
Uzik and Zofajova, 2007	10	0-14	-	-	-
میانگین Mean		7.1			
Ehdaie *et al*., 2008	11	11.4-47.2	28.6-53.5	-	-
میانگین Mean		26.6	41.3		
Joudi, 2010	81	16-82	16-78	-	-
میانگین Mean		33	40		
Bahraini *et al*., 2010	18	21-83	61-153	-	-
میانگین Mean		44	94		
Ardalani *et al*., 2015	4	15.9-22.6	26.6-54	-	-
میانگین Mean		21	26		

رابطه بین انتقال مجدد و عملکرد دانه

درصورتی‌که کاهش در وزن ساقه به علت انتقال ذخایر ساقه به دانه‌ها باشـــد، یک رابطه مثبتی بین انتقال مجدد و عملکرد دانه قابل انتظار است (Ehdaie and Waines, 1996). علی‌رغم

این، زمانی که گزارشات محققان مختلف مورد بررسی قرار می‌گیرد، یک رابطه مشخصی بین انتقال مجدد و عملکرد دانه مشاهده نمی‌گردد. محققان استرالیایی رابطه بین انتقال مجدد و عملکرد دانه را در ۱۰ رقم گندم در سه مکان مختلف بررسی کرده و گزارش کردند در یک مکان، رابطه منفی و معنی‌داری بین انتقال مجدد و عملکرد دانه مشاهده شد. در دو مکان دیگر نیز رابطه بین این دو صفت منفی بود، هر چند که از نظر آماری معنی‌دار نگردید (Flood *et al.*, 1995). در مطالعه‌ای دیگر، تعداد ۸ رقم گندم در شرایط آبی و تنش خشکی انتهای فصل بررسی شده و مشخص گردید در شرایط آبی، بین عملکرد دانه و کاهش در وزن ساقه در بعد از گرده‌افشانی یک رابطه منفی وجود داشت. درصورتی‌که در شرایط تنش خشکی، رابطه مشخصی بین صفات مذکور مشاهده نشد (Ehdaie and Waines, 1996). در مقابل، پژوهش‌گران دیگر همبستگی مثبت و معنی‌داری بین انتقال مجدد و عملکرد دانه گزارش کرده‌اند (Sun *et al.*, 2021; Huang *et al.*, 2020; Cruz-Aguado *et al.*, 2000). در تحقیقی دو ساله که بر روی ۴۴ رقم گندم یوگوسلاوی و تحت شرایط معمولی و تیمار برگ‌زدایی انجام شد، گزارش گردید که رابطه بین عملکرد دانه و میزان مشارکت انتقال مجدد در پر کردن دانه منفی بود. به عبارت دیگر در ارقام با عملکرد دانه بالا، مقدار مشارکت انتقال مجدد پایین و برعکس در ارقام با عملکرد دانه پایین، مقدار مشارکت بالا بود. در ادامه، عنوان شد که در ارقام با عملکرد دانه بالا، سهم مشارکت فتوسنتز جاری و فتوسنتز سنبله در پر کردن دانه بیشتر از سهم انتقال مجدد بوده و همین امر باعث منفی شدن رابطه بین این دو صفت (انتقال مجدد و عملکرد دانه) می‌گردید (Dodig *et al.*, 2017). در پژوهشی دیگر که بر روی ۸۱ رقم از گندم‌های ایران با دو تاریخ کاشت معمولی و کشت تأخیری در دشت مغان انجام شد، مشخص گردید رابطه مشخصی بین انتقال مجدد و عملکرد دانه وجود ندارد. علت این امر، تنوع ارقام از نظر صفات زراعی، فیزیولوژیک و مورفولوژیک بیان شد. در بین ارقام مطالعه شده، ارقامی با انتقال مجدد یکسان ولی عملکرد دانه متفاوت و یا برعکس (ارقامی با عملکرد یکسان ولی انتقال مجدد متفاوت) وجود داشت. این امر باعث می‌شد که همبستگی بین انتقال مجدد ذخایر از ساقه و عملکرد دانه معنی‌دار نشود (Joudi and Van den Ende, 2018). نتایج پژوهش اخیر بر روی ۱۸ رقم گندم در شرایط آبی نشان داد ارتباط مشخصی بین انتقال مجدد از میانگره‌های مختلف ساقه با عملکرد دانه ساقه اصلی و یا وزن هزار دانه وجود ندارد، در مقابل همبستگی انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه و سرعت رشد خطی دانه مثبت و معنی‌دار بود (Joudi, 2022b). بنابراین، نبود ارتباط معنی‌دار بین انتقال مجدد و وزن دانه یا عملکرد دانه نشان‌دهنده غیر مؤثر بودن انتقال مجدد در تشکیل عملکرد دانه نمی‌باشد.

تغییرات ذخیره‌سازی و انتقال مجدد در طی زمان

مطالعه تغییرات یک صفت در طی روند اصلاحی از طریق مطالعات گذشته‌نگر[1] امکان‌پذیر است. در این مطالعات، ارقامی از یک گیاه که در طی دهه‌های مختلف، اصلاح و معرفی شده‌اند در کنار یکدیگر و در یک محیط مشخص کشت و بدین طریق تغییرات آن صفت از طریق روابط رگرسیونی بررسی می‌شود. تحت این شرایط، چنان‌چه مقدار یک صفت در ارقام جدید و پر عملکرد (در قیاس با ارقام قدیمی و کم عملکرد) بالا باشد، نشان می‌دهد آن صفت در طی روند اصلاحی تأثیری مثبت در افزایش عملکرد داشته و بنابراین در فعالیت‌های اصلاحی در آینده اهمیت دارد. اما درصورتی‌که مقدار صفت مذکور در ارقام جدید و پرعملکرد، کمتر از ارقام قدیمی باشد نشان می‌دهد که صفت مذکور تأثیر زیادی در افزایش عملکرد نداشته است (Joudi *et al.*, 2014).

علی‌رغم اینکه روند تغییرات بیشتر صفات زراعی و فیزیولوژیک گندم در طی اصلاح آن مورد مطالعه قرار گرفته است، ولی چنین اطلاعاتی در خصوص میزان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد لندک است. برخی از محققین بر این باورند که گندم‌های وحشی و قدیمی با کارایی بالایی مواد ذخیره شده در ساقه را برای پر کردن دانه استفاده می‌کنند (Blum, 1998). ولی تحقیقی که بر روی گندم‌های انگلستان انجام شد، مشخص کرد مقدار کربوهیدرات‌های محلول تجمع یافته در ساقه گندم‌های جدید بیشتر از انواع قدیمی بود (Shearman *et al.*, 2005). هم‌چنین بررسی کربوهیدرات‌های محلول ساقه در دو رقم قدیمی و جدید گندم که با استفاده از کربن ۱۴ انجام شد،

[1]- retrospective studies

مشـــخص کرد که رقم جدید و پر عملکرد، کارایی بالایی در اسـتفاده از ذخایر سـاقه داشـت (Pheloung and Siddique, 1991). اخیراً محققان چینی تعداد ۸ رقم گندم که در فاصـــله سال‌های ۱۹۴۰ تا ۲۰۱۰ معرفی شده بودند را در شرایط دیم و نیمه دیم ایالت شـانگزی کشـت کرده و گزارش کردند علی‌رغم اینکه ارتفاع سـاقه و حداکثر وزن سـاقه (در بعد از گرده‌افشـانی) در ارقام جدید کمتر بود، ولی همین ارقام میزان انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد بالایی در قیاس با ارقامی قدیمی داشـــتند. در این تحقیق، تفاوت معنی‌داری بین ارقام قدیمی و جدید از نظر میزان مشارکت ذخایر ساقه در تشکیل عملکرد دانه مشاهده نشـد (Sun *et al*., 2021). در ارتباط با گندم‌های ایرانی، نتایج مطالعات در دشت مغان نشان داد ارقام قدیمی و جدید گندم از نظر وزن میانگره‌های پدانکل و پنالتی‌میت در ۱۶ روز بعد از گرده‌افشـــانی تفاوت معنی‌داری نشـــان ندادند، درحالی‌که وزن میانگره‌های زیرین و نیز وزن کل ســـاقه در گندم‌های قدیمی، اندکی بیشـتر از گندم‌های جدید بود. در ادامه تحقیق، مشـخص گردید ارقام قدیمی و جدید گندم از نظر مقدار انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد در میانگره‌های مختلف و نیز کل ســـاقه تفاوت معنی‌داری نشـــان ندادند. ولی زمانی که مقدار مشـــارکت میانگره‌ها در پر کردن دانه مورد بررســـی قرار گرفت، مشـــخص شد که مقدار مشارکت میانگره‌های زیرین ساقه در پر کردن دانه در گندم‌های قدیمی بیشـتر از جدید می‌باشـد (Joudi, 2017). علت این امر (علی‌رغم مســـاوی بودن مقدار انتقال مجدد در گندم‌های قدیمی و جدید) احتمالاً پایین بودن عملکرد دانه در بوته یا ســـاقه اصـــلی (ارقام قدیمی) بوده که در محاســـبه مقدار مشارکت مورد استفاده قرار می‌گیرد.

پیشنهادات برای تحقیقات آتی

علی‌رغم اینکـه مـدت زمـان طولانی اســـت کـه اهمیـت ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کربن در اندام‌های رویشـی گراس‌ها و از جمله گندم شـناخته شـده و کارهای مختلفی در این زمینه انجام شـده اسـت، ولی هم‌چنان مشـاهده می‌شـود که محققان مختلف در نقاط متفاوت دنیا، روی این موضـوع فعالیت می‌کنند که نشان‌دهنده جایگاه مهم این صفت در اصلاح ارقام با عملکرد بالا و مقاوم به تنش‌های محیطی است.

ارزیابی ارقام گندم از نظر میزان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد معمولاً به دو طریق اندازه‌گیری تغییرات وزن خشـــک ســـاقه و انـدازه‌گیری میزان قنـدهـای محلول ســـــاقـه انجـام می‌گردد (Ehdaie *et al*., 2006 a,b). در طی تحقیقات مختلف، رابطه بسـیار نزدیکی بین نتایج وزن خشـک سـاقه و کربوهیدارت‌های ساقه مشاهده شده است (Ehdaie *et al*., 2008; Xue *et al*., 2009). پژوهش‌گران بر این باورند زمانی که تعداد ارقام مورد ارزیابی بالا باشد، روش اندازه‌گیری تغییرات وزن خشک ساقه به روش انـدازه‌گیری کربوهیـدرات محلول ارجحیـت دارد. آن‌هـا اعتقاد دارند روش اول (اندازه‌گیری وزنی) ساده بوده، سرعت کار در آن بـالا و نیـاز بـه هزینـه کمی دارد درحـالی‌کـه روش دوم زمان‌بر، نیاز به وسـایل آزمایشـگاهی و صـرف هزینه بالایی دارد (Xue *et al*., 2009).

در تعـدادی از تحقیقـات کـه اقـدام بـه انـدازه‌گیری میزان ذخیره‌ســـازی و انتقال مجدد کرده‌اند، مشـــاهده می‌شـــود که اندازه‌گیری‌ها تنها بر روی ساقه و یا میانگره‌های آن بوده و غلاف برگ موجود بر روی میانگره‌های ساقه در نظر گرفته نشده است (Ehdaie *et al*., 2006 a,b). محققان کشـــور یوگوســـلاوی با پژوهش دو ساله بر روی ۴۴ رقم گندم عنوان کردند در سال اول آزمـایش، غلظت کربوهیـدرات‌های محلول در غلاف برگ پرچم (غلاف مرتبط با پدانکل) در ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی بیشـتر از خود پدانکل بود ولی در ســـال دوم تفاوتی بین آن‌ها مشـــاهده نگردید (Dodig et al., 2017). این محققان افزودند زمانی که رشـــد و طویل شـــدن پدانکل به دلیل شـــرایط تنش در بعد از گرده‌افشـــانی متوقف شـــود، مقادیر زیادی از کربوهیدرات‌ها در غلاف برگ پرچم ذخیره می‌شـــود. در ادامـه همین تحقیق، مشـخص گردید مقدار مشـارکت غلاف برگ پرچم در پر کردن دانه و نیز کارایی انتقال مجدد از آن، بیشـــتر از میانگره پدانکل بود. این نتایج پیشـنهاد می‌کند که ارزیابی غلاف برگ‌ها در کنار ســـاقه می‌تواند برآورد بهتری از ذخیره‌ســـازی و انتقال مجدد را ارائه دهد.

در بیشتر تحقیقات مرتبط با انتقال مجدد، گیاهان گندم در شـــرایط مزرعه کشـــت شـــده و مورد ارزیابی قرار می‌گیرند. اما ممکن اسـت کشـت در گلدان هم مورد توجه قرار گیرد. اگر چه شـرایط گلدان برای ارزیابی رشـد ریشـه‌ها و حتی بررسـی انتقال مجدد از ریشـه‌ها که کمتر مورد توجه قرار گرفته اسـت، مطلوب می‌باشد (Uzik and Zofajova, 2007)، اما احتمالاً برای رشد

مطلوب گیاهان (رسیدن به حداکثر مقدار رشد)، محیط کوچک گلدان، مناسب نباشد. هم‌چنین گیاهان رشد یافته در گلدان، وابستگی کمتری به انتقال مجدد از اندام‌های رویشی خود داشته و بیشتر تمایل دارند که از فتوسنتز جاری برای رشد و نمو دانه‌ها استفاده نمایند (Bonnet and Incoll, 1993 b).

اعمال صحیح تنش خشکی یا گرمایی از چالش‌های دیگر در مطالعات مربوط به انتقال مجدد است. زمانی که ارقام مختلف مورد ارزیابی قرار می‌گیرند به احتمال زیاد تفاوت‌هایی از نظر زمان گرده‌افشانی در بین آن‌ها مشاهده می‌شود. تحت این شرایط، تنش خشکی (آخر فصل رشد) اعمال شده برای ارقام کشت شده یکسان نبوده و ارقام با گل‌دهی زودهنگام و دیرهنگام، مدت و یا شدت یکسانی از تنش را تجربه نخواهند کرد. چنین امری در اعمال تنش گرمایی نیز دیده شده و ارقام با گل‌دهی زودهنگام کمتر در معرض تنش گرمایی (اعمال شده با تاریخ کاشت دیرهنگام) قرار خواهند گرفت. استفاده از ارقام با فنولوژی و زمان گل‌دهی کم و بیش یکسان، مشکل مذکور را کمتر کرده و مقدار اشتباه در ارزیابی را به حداقل می‌رساند. استفاده از مواد شیمیایی خشک کننده مانند سدیم‌کلرات یا منیزیم‌کلرات نیز توسط محققان پیشنهاد شده است (Blum, 1998). این مواد شیمیایی باعث از بین رفتن کلروفیل اندام‌های سبز و در نتیجه توقف فتوسنتز گیاه شده ولی تأثیری بر رشد دانه‌ها ندارد. با از بین رفتن فتوسنتز جاری، گیاه از ذخایر ساقه برای پر کردن دانه‌ها استفاده می‌کند. به این ترتیب، مواد شیمیایی خشک‌کننده در بعد از گرده‌افشانی (و بعد از به حداکثر رسیدن ذخایر ساقه) به صورت جداگانه بر روی ارقام کشت شده پاشیده شده و در هنگام رسیدگی، مقدار انتقال مجدد آن اندازه‌گیری می‌شود. حذف پهنک برگ‌ها روش دیگری است که محققان برای شبیه‌سازی شرایط تنش مورد استفاده قرار می‌دهند (Dodig *et al*., 2017). در این حالت پنهک برگ‌ها در بعد از گرده‌افشانی، توسط دست حذف شده اما غلاف برگ‌ها هم‌چنان در روی ساقه حفظ می‌شوند. اگر چه اعمال تیمارهایی مانند مواد شیمیایی خشک‌کننده و یا حذف پهنک برگ شرایط تنش را شبیه‌سازی می‌کنند، اما هیچ کدام از آن‌ها نمی‌توانند شرایط واقعی تنش خشکی یا گرمایی را برای گیاهان ایجاد کنند. ضروری است اثر چنین تیمارهایی با شرایط واقعی تنش سنجیده شده و در صورت مشاهده ارتباط نزدیک بین آن‌ها، اقدام به استفاده از آن‌ها گردد.

صفات مختلف مورفولوژیکی ساقه از جمله وزن میانگره، طول میانگره، وزن مخصوص یا چگالی میانگره (نسبت وزن میانگره به طول میانگره) به عنوان شاخص‌هایی از مقدار ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در ساقه مورد اندازه‌گیری قرار می‌گیرند. تحقیقات نشان داده است رابطه نزدیکی بین وزن مخصوص میانگره‌ها، مقدار انتقال مجدد و عملکرد دانه بخصوص در شرایط تنش مشاهده می‌گردد (Joudi *et al*., 2010; Joudi *et al*., 2017; Sallam *et al*., 2015). هم‌چنین تعدادی دیگر از محققان، توپر بودن ساقه[1] را که از تقسیم قطر کل میانگره (حفره درون میانگره + دیواره میانگره) به قطر حفره درون میانگره محاسبه می‌شود، صفت مناسبی در مطالعات انتقال مجدد دانسته‌اند (Saint Pierre *et al*., 2010). این پژوهشگران بر این باورند ارقامی از گندم که دارای ساقه‌های توپر هستند مقاوم به ورس، بیماری‌های ساقه و تنش‌های محیطی بوده و بنابراین پتانسیل عملکرد بالایی از خود نشان می‌دهند. با توجه به موارد مذکور و نیز ساده بودن اندازه‌گیری صفات وزن مخصوص ساقه و توپر بودن ساقه، پیشنهاد می‌گردد صفات مذکور در مطالعات مربوطه مورد توجه قرار گیرند.

در نهایت، زمانی که تعداد زیادی رقم در آزمایش وجود داشته باشند، تجزیه همبستگی ساده بین انتقال مجدد و عملکرد دانه منعکس‌کننده رابطه واقعی بین این دو پارامتر نمی‌باشد. مثلاً منفی بودن همبستگی بین این دو صفت به معنای بی‌تأثیر بودن انتقال مجدد بر روی عملکرد دانه نیست. در این راستا محققان گزارش کردند ارقامی از گندم که در آن‌ها مقدار مشارکت انتقال مجدد در پر کردن دانه بالا بود، عملکرد پایینی داشتند (Dodig *et al*., 2017). این محققان بیان داشتند که در ارقام با عملکرد دانه بالا، نقش فتوسنتز جاری گیاه (فتوسنتز سنبله و برگ‌ها) در پر کردن دانه بیشتر از نقش ذخایر ساقه بود. این امر موجب می‌شد که همبستگی بین انتقال مجدد و عملکرد دانه منفی گردد. در این راستا، بررسی رابطه همبستگی بین ارقام با رتبه بالا و پایین در انتقال مجدد به صورت جداگانه و نه همه ارقام (مثلاً رابطه ۱۰ رقم گندم با انتقال مجدد بالا و یا ۱۰ رقم گندم با انتقال مجدد پایین)،

1 - stem solidness

اســـتفاده از چندین روش مختلف آماری برای تجزیه و تفســـیر نتایج و نیز ارزیابی ســـایر صـــفاتی که بر روی انتقال مجدد تأثیرگذار هستند (مثلاً هر چه تعداد دانه بیشتر باشد نیاز برای فتوســـنتز جاری و انتقال مجدد بیشـــتر خواهد شـــد) می‌توانند کمک شایانی در تفسیر بهتر نتایج داشته باشند (Śeślija *et al*., 2017).

References

Al-Sheikh Ahmed, S., Zhang, J., Farhan, H., Zhang, Y., Yu, Z., Islam, S., Chen, J., Cricelli, S., Foreman ,A., Van den Ende, W., Ma, W. and Dell, B., 2020. Diurnal changes in water soluble carbohydrate components in leaves and sucrose associated TaSUT1 gene expression during grain development in wheat. *International Journal of Molecular Science*, 21, 8276. **doi: 10.3390/ijms21218276**

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 Journal of Dryland Agriculture*, *3*(2), PP.173–203 [In Persian].

Bahraini, V., Ghaemi, A.R., Nazeri, M. Taheri, G., 2010. Remobilization in winter and facultative wheat genotypes under optimal and late season water limited conditions. *Iranian Journal of Field Crops research*, *8*(2), PP.244–251 [In Persian].

Blum, A., 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica*, *100*, PP.77–83. **doi: 10.1023/a:1018303922482**

Bonnet, G.D. and Incoll, L.D., 1992. The potential pre-anthesis and post-anthesis contributions of stem internodes to grain yield in crops of winter barley. *Annals of Botany, 69*, PP.219–225. **doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a088333**

Bonnet, G.D. and Incoll, L.D., 1993a. Effects on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain–filling. II. Changes in the composition of water–soluble carbohydrates of internodes. *Journal of Experimental Botany, 44*, PP.83–91. **doi: 10.1093/jxb/44.1.83**

Bonnet, G.D. and Incoll, L.D., 1993b. Effects on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain–filling. I. Changes in accumulation and loss of mass from internodes. *Journal of Experimental Botany, 44*, PP.75–82. **doi: 10.1093/jxb/44.1.75**

Borrell, A.K., 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*, PP.317–326. **doi:10.1 006/anbo.1993.1041**

Cruz-Aguado, J.A., Rodes, R., Peres, I.P. 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*, PP.129–139. **doi: 10.1016/s0378-4290(00)00070-8**

Daniels, R.W., Alcock, M.B. and Scarisbrich, D.H., 1982. A reappraisal of stem reserve contribution to grain yield in spring barley (*Hordeum vulgare* L). *The Journal of Agricultural Science, 98*, PP.347–355. **doi: 1017/s0021859600041897**

Davidson, D.J. and Chevalier, P.M., 1992. Storage and remobilization of water soluble carbohydrates in stem of spring wheat. *Crop Science, 32*, PP.186–190. **doi: 10.2135/cropsci1992.0011183X003200010038x**

Dodig, D., Rancic, D., Vucelic, R.B., Zoric, M., Savic, J., Kandic, V., Pecinar, I., Stanojevic, S., Seslija, A., Vassilev, V. and Pekic-Quarrie, S., 2017. Response of wheat plants under post-anthesis stress induced by defoliation: II. Contribution on peduncle morpho-anatomical traits and carbon reserves to grain yield. *The Journal of Agricultural Science, 155*, PP.475–493. **doi: 10.1017/s0021859616000551**

Ehdaie, B. and Waines, J.G., 1996. Genetic variation for contribution of pre-anthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetic and Breeding, 50*, PP.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*, PP.34–43. **doi: 10.1016/j.fcr.2007.10.012**

Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A. and Waines, J.G., 2006a. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science, 46*, PP.735–746. **doi: 10.2135/cropsci2005.04–0033**

Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A. and Waines, J.G., 2006b. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water soluble carbohydrates. *Crop Science, 46*, PP.2093–2103. **doi: 10.2135/cropsci2006.01.0013**

Flood, R.G., Martin, P.J. and Gardner, W.K., 1995. Dry matter accumulation and partitioning and its relationships to grain yield in wheat. *Australian Journal of Experimental Agriculture, 35*, PP.495–502. **doi: 10.1071/ea9950495**

Gebbing, T., Schnyder, H. and Kühbauch, W., 1998. Carbon mobilization in shot parts and roots of wheat during grain filling: assessment by $^{13}C/^{12}C$ steady-state labeling, growth analysis and balance sheets of reserves. *Plant Cell and Environment, 21*, PP.301–313. **doi: 10.1046/j.1365-3040.1998.00286.x**

Hoogmoed, M. and Sadras, V.O., 2016. The importance of water soluble carbohydrates in the theoretical framework for nitrogen dilution in shoot biomass of wheat. *Field Crops Research, 193*, PP.196–200. **doi: 10.1016/j.fcr.2016.04.009**

Huang, X., Wang, C., Hou, J., Du, C., Liu, S., Kang, J., Lu, H., Xie, Y., Guo, T. and Ma, D., 2020. Coordination of carbon and nitrogen accumulation and translocation of einter wheat plant to improve grain yield and processing quality. *Scientific Reports, 10*, 10340. **doi: 10.1038/s41598-020-67343-5**

Inoue, T., Inanaga, S., Sugimoto, Y. and El-Siddig, K., 2004. Contribution of pre–anthesis assimilates and current photosynthesis to grain yield, and their relationships to drought resistance in wheat cultivars grown under different soil moisture. *Photosynthetica, 42*, PP.99–104. **doi: 10.1023/b:phot.0000040576.52128.ed**

Joudi, M., 2009. Study of storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stem of Iranian wheat cultivars. Ph. D Thesis. University of Tehran [In Persian].

Joudi, M., 2017. Breeding effects on dry matter accumulation and remobilization in different internodes of the stem in Iranian wheat cultivars. *Jordan Journal of Agricultural Sciences*, *1*, PP.149–162.

Joudi, M., 2022a. Fructan metabolism in wheat under abiotic stress conditions. *Journal of Plant Environmental Physiology*, *65*, PP.145–162 [In Persian]. **doi:10.30495/iper.2022.688794**

Joudi, M., 2022b. The effects of internodes dry matter remobilization on linear rate of grain growth among wheat cultivars. *Iranian Journal of Field Crop Science*, *53*(3), PP.53–64 [In Persian]. **doi: 10.22059/ijfcs.2021.324672.654831**

Joudi, M. and Van den Ende, W., 2018. Genotypic variation in Pre- and Post-anthesis dry matter remobilization in Iranian wheat cultivars: Associations with stem characters and grain yield. *Czech Journal of Genetic and Plant Breeding, 54*(3), PP.123–134. **doi: 10.17221/93/2017-cjgpb**

Joudi, M., Ahmadi, A. and Mohammai, V., 2017. Changes in stem and spike related traits resulting from breeding in Iranian wheat cultivars: Associations with grain yield. *Czech Journal of Genetic and Plant Breeding, 53*(3), PP.107–113. **doi: 10.17221/178/2016-cjgpb**

Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A. and Mohammadi, H., 2014. Genetic changes in agronomical and phenologic traits of Iranian wheat cultivars grown in different environmental conditions. *Euphytica, 196*, PP.237–249. **doi: 10.1007/s10681-013-1027-7**

Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A., Vergauwen, R., Mohamadi, H. and Van den Ende, W., 2012. Comparison of fructan dynamics in two wheat cultivars with different capacities of accumulation and remobilization under drought stress. *Physiologia Plantarum, 144*, PP.1–12. **doi: 10.1111/j.1399-3054.2011.01517.x**

Joudi, M., Ahmadi, A., Mohammadi, V., Abbasi, A.R., Mohammadi, 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), PP.315–328 [In Persian].

Latiri, K., Lhomme, J.P. and Lawlor, D.W., 2013. Grain filling of durum wheat through assimilate remobilization under semi–arid conditions. *Experimental Agriculture, 49*, PP.197–211. **doi: 10.1017/s0014479712001238**

Liang, X.G., Gao, Z., Zhang, L., Shen, S., Zhao, X., Liu, Y.P., Zhou, L.L., Paul, M.J. and Zhou, S.L., 2019. Seasonal and diurnal patterns of nonstructural carbohydrates in source and sink tissues in field maize. *BMC Plant Biology, 19*, 508. **doi: 10.1186/s12870-019-2068-4**

Mojtabaie Zamani, M., Nabipour, M. and Meskarbashee, M., 2014. Stem water soluble carbohydrate remobilization in wheat under heat stress during the grain filling. *International Journal of Agriculture and Biology, 16*(2), PP.401–405.

Papakosta, D.K. and Garianas, A.A., 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal, 83*, PP.864–870. **doi: 10.2134/agronj1991.00021962008300050018x**

Pheloung, P.C. and Siddique, K.H.M., 1991. Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Australian Journal of Plant Physiology, 18*, PP.53–64. **doi: 10.1071/pp9910053**

Plaut, Z., Butow, B.J., Blumenthal, C.S. and Wrigley, C.W., 2004. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post–anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Research, 86*, PP.185–198. **doi: 10.1016/j.fcr.2003.08.005**

Reynolds, M.P., Hobbs, P.R. and Braun, H.J., 2007. Challenges to international wheat improvement. *The Journal of Agricultural Science*, *145*, PP.223–227. **doi: 10.1017/s0021859607007034**

Ruuska, S.A., Rebetzke, G.J., van Herwaarden, A.F., Richards, R.A., Fettell, N.A., Tabe, L. and Jenkins, C.L.D., 2006. Genotypic variation in water–soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biology*, *33*, PP.799–809. **doi: 10.1071/fp06062**

Saint Pierre, C., Trethowan, R. and Reynolds, M., 2010. Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: association with wheat yield under water deficit. *Functional Plant Biology, 37*, PP.166–174. **doi: 10.1071/fp09174**

Sallam, A., Hashad, M., Hamed, E.S. and Omara, M., 2015. Genetic variation of stem characters in wheat and their relation to kernel weight under drought and heat stresses. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, *18*, PP.137–146. **doi: 10.1007/s12892-015-0014-z**

Schnyder, H., 1993. The role of carbohydrate storage and redistribution in the source–sink relations of wheat and barley during grain filling. *New Phytologist*, *123*, PP.233–245. **doi: 10.1111/j.1469-8137.1993.tb03731.x**

Scofield, G.N., Ruuska, S.A., Aoki, N., Lewis, D.C., Tabe, L.M. and Jenkins, C.L.D., 2009. Starch storage in the stems of wheat plants: localization and temporal changes. *Annals of Botany*, *103*, PP.859–868. **doi: 10.1093/aob/mcp010**

Šeślija, A., Vucelić-Radović, B., Stanojević, S., Savić, J., Rančić, D., Pećinar, I., Kandić, V. and Dodig, D., 2017. Water-soluble carbohydrates accumulation in peduncle of wheat and its relationship to morpho-anatomical and productive traits. *Zemdirbyste-Agriculture, 104*(2), PP.165–172. **doi: 10.13080/z-a.2017.104.021**

Shakiba, M.R., Ehdaie, B., Madore, M.A. and Waines, J.G., 1996. Contribution of internode reserves to grain yield in a tall and semi-dwarf spring wheat. *Journal of Genetic and Breeding*, *50*, PP.91–100.

Sharbatkhari, M., Shobbar, Z., Galeshi, S. and Nakhoda, B., 2016. Wheat stem reserves and salinity tolerance: molecular dissection of fructan biosynthesis and remobilization to grains. *Planta*, *244*, PP.191–202. **doi: 10.1007/s00425-016-2497-3**

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*, PP.175–185. **doi: 10.2135/cropsci2005.0175a**

Sun, Y., Zhang, S. and Yan, J., 2021. Contribution of green organs to grain weight in dryland wheat from the 1940s to the 2010s in Shaanxi Province, China. *Scientific Reports, 11*, 3377. **doi: 10.1038/s41598-021-82718-y**

Takahashi, T., Chevalier, P.M. and Rupp, R.A., 2001. Storage and remobilization of water soluble carbohydrates after heading in different plant parts of a winter wheat cultivar. *Plant Production Science*, *4*, PP.160–165. **doi: 10.1626/pps.4.160**

Thapa, S., Rudd, J.C., Jessup, K.E., Liu, S., Baker, J.A., Devkota, R. and Xue, Q., 2021. Middle portion of the wheat culm remobilizes more carbon reserve to grains under drought. *Journal of Agronomy and Crop Science*, *208*(6), PP.795–804. **doi: 10.1111/jac.12508**

Uzik, M. and Zofajova, A., 2007. Translocation of dry matter in ten winter wheat cultivars released in the years

1921-2003. *Cereal Research Communications, 35*, PP.1583–1592. **doi: doi.org/10.1556/crc.35.2007.4.5**

Valluru, R. and Van den Ende, W., 2008. Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects. *Journal of Experimental Botany, 59*, PP.2905–2916. **doi: 10.1093/jxb/ern164**

Vosoghi Rad, M., Jami Moeini, M., Taherian, M. and Mohammad A., 2022. Accumulation and remobilization of assimilates in different genotypes of durum wheat under terminal drought stress. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, *25*, PP.199–214. **doi: 10.1007/s12892-021-00123-3**

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. *Australian Journal of Plant Physiology, 21*, PP.255–271. **doi: 10.1071/pp9940255**

Winzeler, M., Dubois, D. and Nösberger, J., 1990. Absence of fructan degradation during fructan accumulation in wheat stems. *Journal of Plant Physiology, 136*, PP.324–329. **doi: 10.1016/s0176-1617(11)80057-x**

Xue, G.P., Mclntyre, C.L., Rattey, A.R., van Herwaarden, A.F. and Shorter, R., 2009. Use of dry matter content as a rapid and low–cost estimate for ranking genotypic differences in water–soluble carbohydrate concentration in the stems and leaf sheath of *Triticum aestivum*. *Crop and Pasture Science, 60*, PP.51–59. **doi: 10.1071/cp08073**

Yang, J.C., Zhang, J.H., Wang, Z.Q., Zhu, Q.S. and Liu, L.J., 2003. Involvement of abscisic acid and cytokinins in the senescence and remobilization of carbon reserves in wheat subjected to water stress during grain filling. *Plant, Cell and Environment, 26*, PP.1621–1631. **doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.01081.x**

Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Liu, L., 2004. Activities of fructan– and sucrose–metabolizing enzymes in wheat stems subjected to water stress during grain filling. *Planta, 220*, PP.331–343. **doi: 10.1007/s00425-004-1338-y**

Zhang, J., Dell, B., Ma, W., Vergauwen, R., Zhang, X., Oteri, T., Foreman, A., Laird, D. and Van den Ende, W., 2016. Contributions of root WSC during grain filling in wheat under drought. *Frontiers in Plant Science, 7*, 904. **doi: 10.3389/fpls.2016.00904**

Journal of Crop Science Research in Arid Regions/ Volume 5, Issue 2, Autumn 2023, P. 365-382

Storage and remobilization of photoassimilates in wheat: Agronomic and morpho- physiologic aspects

Mehdi Joudi[1*], Mohammad Esmailpour[2], Shahram Mehri[3]

[1] Department of Plant Science and Medicinal Herbs, Meshgin–Shahr College of Agriculture, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, Iran
[2] Department of Plant Production and Genetic, College of Agriculture, Jahrom University, Jahrom, Iran
[3] Department of Agriculture, ParsAbad Moghan Branch, Islamic Azad University, ParsAbad Moghan, Iran
[*]Corresponding Author: mehdijoudi@gmail.com; joudi@uma.ac.ir

Received: 12 May 2022 Accepted: 26 July 2022 **DOI: 10.22034/CSRAR.2023.342095.1236**

Abstract

Introduction: Wheat is the most important source of carbohydrates in a majority of countries. It provides more nourishment for people than any other food source. Limited rainfall and drought stress occur frequently during the grain filling stage of wheat in many areas. Accumulation of photoasimilates in the stem of wheat and remobilization of theses storages could be considered as important adaptive traits to environmental stresses and are important in breeding cultivars with improved grain yield.

Materials and Methods: Previous published researches on carbohydrates accumulation and remobilization in wheat were studied. The results of these articles were summarized systematically and then critically analyzed. Approaches for future works in terms of carbon accumulation and remobilization were also presented.

Results and Discussion: Water-soluble carbohydrates (glucose, fructose, sucrose, and fructans) accumulate in the stem of wheat plants. The accumulation of reserves in the different internodes started near the end of extension growth. That is to say, the accumulation of reserves in the lower internodes takes place over long periods of time compared to the upper internodes. Accumulation of stem reserves, depend on environmental conditions and cultivars, continues until 10-25 days after anthesis when maximal amounts are reached. Wheat cultivars with optimum stem length and stem specific weight (stem dry weight per unit stem length) have higher potential for stem storages. Under optimal conditions, where photosynthesis takes place over long periods of time, storage of assimilates is high. In contrast, stress conditions such as drought reduce the amount of accumulated carbohydrates. Typically, remobilizations of stem reserves are started at the second half of linear grain growth when the current photosynthesis is declined. Physiological bases for remobilization initiation have not been understood well. It is probable that sucrose level as well as abscisic acid (ABA) concentration in the stem are involved in this process. The amount of remobilization in each cultivar is determined by stem reserves and remobilization efficiency. The later factor is affected, in turn, by grain number and grain weight (sink strength). That is to say, cultivars with higher stem storage do not necessarily show higher carbohydrates remobilization. Abiotic stresses (such as drought, salinity and heat stress) have pronounced effects on the amount and initiation of carbohydrate remobilization. However, wheat cultivars respond to such conditions differently. Researches on 81 Iranian wheat cultivars showed that drought stress increased stem dry matter remobilization from 2 to 45% whereas this trait was decreased from 1 to 72 percent in the remaining cultivars. Interestingly, the response of each stem segment (internode) to imposed stress conditions may be different with respect to remobilization amount. The flow of carbon (carbohydrates) to the grain from stored stem materials has been classified to pre- (All the carbon in the grain which is derived from photosynthesis prior to anthesis) and post-anthesis (All the carbon in the grain which is derived from photosynthesis after anthesis) remobilization. The contribution of stem dry matter to grain growth is not consistent and varies depends on the cultivar, environmental conditions, and grain weight changes. Clear association is not found between grain yield and remobilization. No clear relation was found between stem reserve mobilization and year of cultivar release.

Conclusion: Weather conditions have pronounced effects on carbohydrates accumulation and its subsequent remobilization in wheat stem. Therefore, when breeding for these traits are considered, special attention should be paid to the environmental conditions. Typically, the lower internodes of wheat stem have higher potential for carbohydrates accumulation and remobilization when compared with the upper internodes (peduncle and penultimate). Clear relations were not found between grain yield and remobilization. This suggests that manipulating of this trait (remobilization) in wheat breeding program is a challenging task.

Keywords: Drought stress, Grain yield, Internodes, Water soluble carbohydrates