نشریه علمی- ترویجی یافته‌های تحقیقاتی در گیاهان زراعی و باغی
جلد ۴، شماره ۲، سال ۱۳۹۴

ساخت و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول در گندم

فواد مرادی[۱]، محسن اسماعیل‌زاده مقدم[۲] و حسن زالی[۳]

۱- بخش فیزیولوژی مولکولی، پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.
۲- مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.
۳- بخش تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی فارس، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، داراب، ایرن.

تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۱۰/۱ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۱۰/۲۰

چکیده

مرادی ف، اسماعیل‌زاده مقدم م، زالی ح (۱۳۹۴) ساخت و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول در گندم. **نشریه علمی – ترویجی یافته‌های تحقیقاتی در گیاهان زراعی و باغی ۴ (۱): ۱۶۹ - ۱۴۱.**

رشد و نمو گیاهان وابسته به انرژی نورانی خورشید است. این انرژی طی فرآیند فتوسنتز در برگ برای تولید کربوهیدرات ها و سایر فتواسمیلات‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرد. قسمتی از کربوهیدرات‌های تولید شده، برای رشد و نمو همان بافت‌ها استفاده شده و مازاد آنها از محل‌های تولید به محل‌های مصرف و یا ذخیره‌سازی دیگر منتقل می‌شوند. بر این اساس، اندام‌های گیاه به اندام‌های منبع و مخزن تقسیم‌بندی می‌گردند. بررسی‌های دقیق بیوشیمیایی و مولکولی می‌توانند اطلاعات ارزشمندی در خصوص سازوکار تولید و مصرف فتواسیمیلات‌ها در اندام های در اختیار به نژادگران قرار دهند تا بکارگیری دانش مربوطه بتوانند میزان عملکرد در گیاه را بهبود ببخشند. مانند بسیاری از فرآیندهای زیستی دیگر قدرت منبع و مخزن نیز تابعی از توان بالقوه ژنتیکی گیاه، سرعت و نوع پاسخ گیاه به محیط و کارایی آنزیم‌های دخیل در سازوکارهای بیوشیمایی تولید و انتقال فتواسمیلات‌ها است. هدف از این مقاله، بررسی و تحلیل پیشرفت‌های اخیر در تعیین نوع و میزان فعالیت اندام منبع و مخزن بطور عام و بطور خاص در گیاه گندم می‌باشد. در این راستا از طریق تجزیه و تحلیل عوامل درونی تنظیم‌کننده قدرت منبع و مخزن، تعیین میزان و نحوه تولید انواع کربوهیدرات‌های محلول مختلف در بافت‌های گیاه، و بررسی نقش برخی آنزیم‌های کلیدی در روابط منبع و مخزن سعی شده است که راهبردی مناسب برای افزایش عملکرد خصوصاً در شرایط تنش‌های محیطی خصوصاً تنش خشکی ارایه شود.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد، اینورتازها، ساکارز سنتاز، کربوهیدات‌های محلول، گندم، منبع و مخزن.

آدرس پست الکترونیکی نگارنده مسئول: fmoradi@abrii.ac.ir

مقدمه

رشد و نمو گیاهان وابسته به انرژی نورانی خورشید است. این انرژی طی فرآیند فتوسنتز به انواع فتواسمیلات‌ها خصوصاً کربوهیدرات‌ها بدل می‌شود که قسمتی از در همان بافت‌ها مورد استفاده شده و مازاد آنها از محل‌های تولید به محل‌های مصرف و یا ذخیره‌سازی منتقل می‌شوند. بر این اساس می توان اندام‌های گیاه به دو دسته تقسیم نمود: اندام‌های مانند منبع و مخزن. بررسی‌های دقیق بیوشیمیایی، فیزیولوژیک و مولکولی فرآیندهای گیاهی می‌توانند اطلاعات ارزشمندی در خصوص جنبه‌های تولید و مصرف فتواسیمیلات‌ها در اختیار اصلاح‌گران به منظور افزایش قدرت منبع و مخزن قرار دهند. از جمله صفات فیزیولوژیک در سطح منبع و مخزن که در شکل‌گیری و حفظ قدرت منبع و مخزن در شرایط متغیر محیطی نقش دارند، عبارتند از: شاخص و دوام سطح برگ‌ها، محتوی کلروفیل و پروتئین محلول برگ‌ها، سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای، غلظت و نوع ترکیبات ذخیره‌ای ساقه و انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال رشد، میزان تنظیم‌کننده‌های رشد و تعیین حساسیت بافت‌ها به آنها، آنزیم‌های مؤثر در شکستن ساکارز و تغییر در محتوی متابولیت‌ها.

هدف از این تحقیق بررسی پیشرفت‌های اخیر در تعیین فعالیت منبع و مخزن در گندم از طریق بررسی مطالعه عوامل درونی تنظیم‌کننده قدرت مخزن از جمله میزان و نحوه تولید انواع کربوهیدرات‌های محلول و برخی آنزیم‌های کلیدی مانند انواع اینورتازها، ساکارز سنتاز است.

شاخص و دوام سطح برگ‌ها

یکی از اجزاء قدرت منبع شاخص و دوام سطح برگ‌ها می‌باشد (۶). تقریباً ۷۰ تا ۹۰ درصد عملکرد دانه در شرایط مناسب رطوبتی از طریق فتوسنتز گیاه در طول دوره رشد دانه بدست می‌آید. اغلب فتواسیمیلات‌های استفاده شده برای رشد دانه بوسیله قسمت بالای کانوپی مانند به خوشه، برگ پرچم و غلاف آن تولید می‌شوند (۱). فعالیت فتوسنتزی برگ‌های پرچم خصوصاً زمانی که سایر برگ‌ها دچار پیری شده‌اند از اهمیت بسیاری برخوردار است (۲۴). در برنامه‌های به‌نژادی غلات به تاخیر افتادن پیری برگ یا همان سبز مانی یک خصوصیت مطلوب می‌باشد ۱). بلوم (۶) نشان داد ارقامی که برگ‌های آنها در شرایط تنش و عدم تنش خشکی زودتر دچار پدیده پیری شدند از ذخایر ساقه برای پرشدن دانه بیشتر استفاده نموده و در نتیجه کاهش عملکرد دانه آنها کمتر بوده است. در حالیکه تأخیر پیری برگ برای شرایط مطلوب رشد ممکن است مزیت محسوب شود، اما در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی به نظر می‌رسد که تحریک پیری برگ‌ها اهمیت بیشتری در مقایسه با تعویق آنها

داشته باشد (۵۵).

شروع انتقال مجدد اسیمیلات‌های ذخیره شده در اندام‌های رویشی به دانه‌ها در گیاهان تک لپه مانند گندم و برنج، وابسته به القاء پیری در سطح کانوپی گیاه است. به تاخیر انداختن پیری در گیاه منجر، به شکل‌گیری دانه‌های چروکیده و باقی ماندن کربوهیدرات‌های ذخیره شده در ساقه‌ها می‌شود، که یکی از مشکلات کنونی در عدم رسیدن به عملکردهای بالا در سال‌های اخیر می‌باشد (۴۵). در بررسی ارقام گندم تحت تیمارهای مختلف کود نیتروژن مشاهده شد که تأخیر فرآیند پیری ناشی از کاربرد کود نیتروژن، باعث کاهش سرعت پرشدن دانه نسبت به تیمار شاهد گردید (۲۳). مصرف سنگین کود نیتروژن منجر به تأخیر افتادن پیری در گیاه و در بدترین حالت ورس گیاهان می‌شود. اگرچه عموماً کشاورزان از این مسئله آگاهی دارند اما هنوز هم در بسیاری از کشورها خصوصاً کشورهای با خاک حاصلخیزی این پدیده رخ می‌دهد (۲۳). این موضوع تحت متأثر از نیاز کنونی بشر می‌باشد که انسان‌ها را وادار کرده است که تأمین غذای جمعیت روزافزون بشر همواره از یک سطح ثابت زمین کشاورزی استفاده نماید. انقلاب سبز در تولید گندم، اصلاح برای رسیدن به ژنوتیپ‌های نیمه پاکوتاه بود. این ژنوتیپ‌ها مقاوم به ورس بوده و مقادیر بیشتری کود شیمیایی تحمل کرده و عملکرد دانه بالاتری دارند (۴۷). پس از سالها مشخص شد که انتخاب ارقام مقاوم به ورس، در بعضی موارد مشکل دیگری ایجاد می‌نماید. این ژنوتیپ‌ها هرچند ساقه کوتاه‌تر و قوی‌تری دارند، اما از کربوهیدرات غیرساختاری که در ساقه خود ذخیره می‌نمایند، به علت سبز مانی بیشتر گیاه، حتی زمانی که دانه‌ها در حال رسیدن هستند کمتر استفاده می‌کنند (۵۷). گزارش شده است که اگر شرایط محیطی مناسب بماند و پیری در گیاه به تأخیر بیافتد، همچنان فتوسنتز و انتقال آوندی فعال خواهد ماند (۵۰). چنین شرایطی ممکن است باعث بالا رفتن عملکرد در گیاه شود، اما باید توجه داشت غالباً بافت ارتباطی بین محور سنبله در دانه‌ها، زودتر از ساقه و برگ‌ها پیر شده و مقادیر زیادی از کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای که می‌توانستند به دانه‌ها منتقل شوند، از دست می‌روند (۶۸). هیبریدهای جدید گندم و برنج علی‌رغم اینکه عملکرد زیست توده بیشتری دارند، اما در عمل پتانسیل تولید عملکرد اقتصادی نسبتاً بالاتری به ژنوتیپ‌های قدیمی‌تر ندارند. به طور مثال در مورد هیبریدهای مختلف گندم مشاهده شده است که گرچه حدوداً ۴۰ درصد عملکرد بیوماس بالاتری دارند، اما تنها ۱۵ درصد عملکرد اقتصادی بیشتری تولید می‌کنند. گزارش شده است این مسئله به علت تأخیر در پیری و عدم استفاده از اسیمیلات‌های اندوخته شده در ساقه‌ها و غلاف برگ‌ها رخ می‌دهد و الزاماً سبب افزایش شاخص برداشت نمی‌شوند (۶۷).

سرعت فتوسنتز

یکی از مهم‌ترین صفات فیزیولوژیکی با قدرت منبع، سرعت فتوسنتز می‌باشد. تنش خشکی از طریق تأثیر بر عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای در بافت‌های منبع (مخصوصاً برگ‌ها) باعث کاهش سرعت فتوسنتزی آنها و در نتیجه کاهش قدرت منبع در تولید فتواسیمیلات‌ها و در نهایت کاهش عملکرد می‌شود.

عوامل روزنه‌ای

محدودیت‌هایی که عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای در شرایط تنش خشکی ایجاد می‌کنند، موجب کاهش سرعت فتوسنتز گیاهان می‌شوند. با این حال بطور قطع نمی‌توان گفت که کدام یک نقش مهم‌تری در کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط تنش خشکی دارند (۲۴ و ۲۶)، اما عمدتاً گزارش ها بر مهم‌تر بودن سهم عوامل روزنه‌ای در کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط تنش خشکی دلالت دارند. تساوی میزان فتوسنتز در غلظت بالای CO_2 در گیاهان در تنش دیده و شاهد، نشانه اهمیت محدودیت روزنه‌ای می‌باشد (۴۴).

پس از اعمال تنش رطوبتی مقدار نسبی آب (RWC) و پتانسیل آبی سلول‌های برگ (ψ_l) کاهش پیدا می‌کند. در این شرایط روزنه‌ها نقش مهمی در تنظیم بهینه تعرق و فتوسنتز دارند (۳۸). رطوبتی مقدار نسبی آب RWC با استفاده از یک تکنیک ساده و بر اساس وزن تازه، وزن اشباع و وزن خشک بافت گیاه اندازه‌گیری می‌شود. در بررسی روش RWC در ارقام گندم در شرایط تنش خشکی دریافتند که ارقام با مقدار RWC بالاتر به تنش خشکی نیز مقاومت بیشتری داشتند (۲۵). مشاهده شده است که RWC برگ شاخص بهتری برای نشان دادن حالت آبی گیاه نسبت به پتانسیل آبی برگ است (۷). دای و همکاران (۱۲) نیز دریافت که RWC شاخص بهتری در مقایسه با پتانسیل آبی به منظور نشان دادن تغییرات سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در طول دوره اعمال تنش رطوبتی است. مطالعات انجام شده بر روی گیاه گندم در شرایط تنش خشکی نشان داده است که هدایت روزنه‌ای و تعرق حساس‌ترین فرآیندها نسبت به کاهش رطوبت خاک می‌باشند و کاهش تعرق در این شرایط عمدتا بدلیل کاهش هدایت روزنه‌ای است. همچنین نشان داده شده است که سرعت فتوسنتز در مقایسه با هدایت روزنه‌ای حساسیت کمتری نسبت به تنش رطوبتی دارد (۳). ال شرکاوی (۱۸) نیز چنین اثری را در تاج خروس مشاهده کرد. نکته مهمی که می‌بایست مد نظر قرار داد این است که سرعت و میزان تثبیت CO_2 در برگ‌ها در شرایط تنش ملایم رطوبتی یا حتی قبل از اینکه میزان رطوبت درونی گیاه در اثر کاهش رطوبت محیط یا پتانسیل آب خاک تغییر کند، کاهش می‌یابد (۲۰). در شرایط تنش رطوبتی سهم نسبی محدودیت روزنه‌ای در کاهش فتوسنتز وابسته به شدت تنش رطوبتی

می‌باشد. کنترل روزنه‌ای هدر رفت آب به عنوان اولین واکنش در پاسخ گیاه به تنش رطوبتی در شرایط مزرعه‌ای است که منجر به محدود شدن جذب CO_2 بوسیله برگ‌ها می‌شود (۴۶) که به نوبه خود می‌تواند کاهش فرآیندهای در محیط کلروپلاست را در پی داشته باشد (۲۰ و ۴۶). در بررسی ژنوتیپ‌های مختلف گندم در تنش خشکی، متوجه شده‌اند که مهم‌ترین عامل کاهش سرعت فتوسنتز، کاهش هدایت روزنه‌ای و طبع آن کاهش سطح کربن درون سلولی (C_i) است (۲۵). لی و همکاران (۳۵) نیز نشان دادند که در گیاه ذرت در سطح مزرعه سرعت فتوسنتز در تنش رطوبتی بشدت وابسته به هدایت روزنه‌ای است و در این شرایط کاهش C_i موجب کاهش سرعت فتوسنتز می‌شود. دراک و همکاران (۱۵) نشان دادند که در گونه‌های گیاهی مختلف از یک طرف بسته شدن روزنه پاسخ به کاهش آماس برگ یا کاهش رطوبت اتمسفر است، ولی آزمایش‌های مختلف نشان داده است که پاسخ‌های روزنه‌ای در درجه اول به پتانسیل آب خاک وابسته هستند تا مقدار رطوبت موجود در برگ‌ها. به عبارت دیگر ممکن است که حتی برگ کاملاً از سطح رطوبتی مطلوبی برخوردار باشد ولی اگر پیامی از ریشه‌ها مبنی بر کمبود آب دریافت شود، روزنه‌ها بسته خواهند شد. سالها است که مشخص شده است که این عامل سیگنالی مهم ABA است، و بین مقدار ABA موجود در آوند چوبی و هدایت روزنه‌ای رابطه مثبت و معنی‌داری وجود دارد (۱۵).

عوامل غیر روزنه‌ای

اگر چه اکثر محققین بسته شدن روزنه‌هایی که در معرض تنش رطوبتی قرار گرفته‌اند را عامل اصلی کاهش ظرفیت فتوسنتزی گیاهان می‌دانند اما، لی و همکاران (۳۵) در برنج مشاهده کردند که در شرایط تنش رطوبتی، همواره عوامل روزنه‌ای عامل اصلی در کاهش فتوسنتز نیستند و گاهی رابطه ضعیفی بین فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای وجود دارد که نشان داد کاهش فتوسنتز بواسطه عوامل غیرروزنه‌ای اعمال است. نتایج بررسی‌های آنها نشان داد که هدایت مزوفیلی می‌تواند بطور بالقوه عامل مهم‌تری در تنظیم فتوسنتز گیاه برنج در شرایط تنش رطوبتی در مقایسه با هدایت روزنه‌ای باشد. در این شرایط کاهش هدایت مزوفیلی (۶۶ تا ۸۹ درصد) در مقایسه با هدایت روزنه‌ای (۵۰ تا ۵۸ درصد) بیشتر بود و رابطه مثبت و معنی‌داری (R^2=٪۹۹) بین سرعت فتوسنتز و هدایت مزوفیلی مشاهده شد که نشان دهنده نقش غالب هدایت مزوفیلی در کاهش سرعت فتوسنتز در این شرایط بود (۲۵). ارتک و کارا (۱۹) گزارش دادند وقتی گیاه ذرت شیرین در تنش شدید رطوبتی قرار گرفت، بعد از رفع تنش رطوبتی نتوانست فتوسنتز برگ‌های خود را به اندازه قبل از اعمال تنش خشکی برساند. با توجه به شواهد موجود آنها اعلام کردند که

سرعت فتوسنتزی پایین در این شرایط عمدتاً تحت تأثیر عوامل غیرروزنه‌ای است. دیگر بررسی‌ها هم نشان دادند که کاهش سرعت فتوسنتز در طول دوره تنش رطوبتی ممکن است صرف نظر از تأثیر عوامل روزنه‌ای به خاطر کاهش فعالیت رابیسکو (۲۸)، جلوگیری از واکنش‌های فتوشیمیایی و یا کاهش محتوی کلروفیل باشد (۴۰). سؤال اینجا است که این عوامل غیر روزنه‌ای کدامند؟ کاهش غلظت کلروفیل در تنش رطوبتی می‌تواند به عنوان یک عامل محدود کننده غیرروزنه‌ای به حساب آید. شواهدی در دست است که تنش رطوبتی موجب کاهش میزان کلروفیل برگ‌ها می‌شود (۱۹، ۲۸، ۳۴ و ۳۵). به هر حال بعضی از تحقیقات دیگر چنین کاهشی در شرایط تنش رطوبتی تأیید نمی‌کند (۱۸ و ۳۷). بررسی‌ها نشان داد که تنش خشکی کوتاه مدت در یک رقم گندم باعث پژمردگی معمولی، توقف کامل فتوسنتز و افزایش نسبت کلروفیل a/b شد، اما اثری بر روی کلروفیل کل برگ نداشت. لیکن زمانی که این رقم گندم به مدت طولانی‌تری در تنش خشکی قرار گرفت، محتوی کلروفیل آن به طور معنی‌داری کاهش یافت. این نتایج نشان داد که یک حداقل شدت یا مدت دوره تنش لازم است تا کلروفیل برگ، تحت تاثیر تنش خشکی قرار گیرد (۴۷). دیناکار و همکاران (۱۳) نشان دادند که در طول دوره پسابیدگی در برگ‌های جوان و فعال از نظر فتوسنتزی در گیاه *Xerophyta scabrida* L.، اسیمیلاسیون CO_2، فعالیت تیلاکوئیدها و تنفس کاهش یافته و مولکول‌های کلروفیل و کارتنوئیدها شروع به تجزیه می‌کنند.

برخی از پژوهش‌ها نشان داده است که تنش رطوبتی از طریق بر هم زدن واکنش‌های بیوشیمیایی مسیر فتوسنتزی موجب کاهش سرعت فتوسنتز می‌شوند (۴، ۸ و ۱۳). بطور مثال بوریل و همکاران (۸) نشان دادند که در تنش شدید رطوبتی، کاهش ظرفیت فتوسنتزی گیاه می‌تواند ناشی از کاهش ظرفیت تثبیت کربن کلروپلاست‌ها به دلیل تقلیل تعداد تیلاکوئیدها باشد. تعدادی از مطالعات مؤید این نکته است که فتوسیستم II شدیداً به تنش رطوبتی حساس است و تنش رطوبتی از طریق وارد کردن خسارت به کمپلکس آزاد کننده اکسیژن در این فتوسیستم (۸، ۲۰ و ۲۱) و یا مرکز واکنش فتوسیستم II (۳) موجب کاهش سرعت فتوسنتز می‌گردد. هر چند گزارش هایی نیز وجود دارد که نشان می‌دهد مقدار کمی از کاهش تثبیت CO_2 مربوط به کاهش فعالیت آنزیم‌های مؤثر در چرخه کالوین است (۲۷).

ترکیبات ذخیره‌ای موقت و انتقال مجدد آنها

در اکثر مناطق کشت گندم مخصوصاً در نواحی مدیترانه‌ای، مرحله پرشدن دانه عموماً با چندین نوع مختلف تنش زنده و غیرزنده مواجه می‌شود. پرشدن دانه معمولاً در مناطق مدیترانه‌ای زمانی صورت می‌گیرد که دما و تنش خشکی در حال افزایش است (۶). حتی در

شرایط مناسب آب و هوایی، فتواسیمیلات‌های جاری ممکن است برای پرشدن طبیعی دانه‌ها کافی نباشند. نشان داده شده است که در مرحله پرشدن دانه گندم در شرایط عدم تنش خشکی، تنفس کانوپی و تجمع مواد خشک در دانه‌ها از مهم‌ترین مسیرهای مصرفی فتواسیمیلات‌های تولید شده توسط برگ‌ها می‌باشند که مجموع نیاز آنها از میزان مواد فتوسنتزی جاری بیشتر است (۴۴). در این شرایط ذخایر موجود در ساقه برای تکمیل این نیازها مورد استفاده قرار می‌گیرد. نتایج حاصله از آزمایشات نشان می‌دهد که اعمال تنش رطوبتی در طول دوره پرشدن دانه در گندم می‌تواند پیری را در گیاه تسریع کند. فابیان و همکاران (۲۰) مشاهده کردند که تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه گندم، باعث کاهش دوره پرشدن دانه‌ها از ۴۱ روز به ۳۱ روز می‌شود، ولی در طول همین دوره کوتاه شده، سرعت پرشدن دانه و انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه‌ها به دانه‌ها نیز افزایش می‌یابد. بنظر می‌رسد که به وسیله کنترل رطوبت خاک در طول دوره پرشدن دانه گندم می‌توان با تحریک پیری گیاه، انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه‌ها و غلاف برگ‌ها را افزایش داد (۳۹). یانگ و همکاران (۶۶) در نتیجه مطالعه بر روی دو رقم گندم در تنش خشکی پس از گرده‌افشانی مشاهده کردند که اگر تنش خشکی در این شرایط به خوبی کنترل شود به گونه‌ای که گیاه در طول شب بتواند به اندازه کافی آب جذب نموده و فتوسنتز چندان تحت تأثیر قرار نگیرد، تنش رطوبتی باعث القاء پیری در کل گیاه و افزایش میزان انتقال مجدد شده و در نهایت منجر به افزایش سرعت پرشدن دانه‌ها می گردد. کاهش سرعت فتوسنتز و مقدار کلروفیل در برگ‌های پرچم در این شرایط با کاهش کربوهیدرات‌های غیر ساختاری در ساقه‌ها و غلاف برگ‌ها همراه بود که نشان می‌دهد با تحریک پیری انتقال مجدد کربوهیدرات‌های غیرساختاری تحریک می‌شود. نتایج تحقیقات نشان می‌دهند که در ژنوتیپ‌های مقاوم به ورس اگر تنش رطوبتی برای گندم در فاز پرشدن دانه حدوداً ۰/۰۸- مگاپاسکال و برای برنج ۰/۰۵- مگاپاسکال باشد، به نوعی که گیاه در طول شب بتواند رطوبت از دست رفته را جبران کند، فتوسنتز چندان محدود نخواهد شد. مزیت این چنین رژیم رطوبتی در خاک این است که فرآیند پیری در گیاه تحریک شده و منجر به انتقال بهتر و سریع‌تر اسیمیلات‌های ذخیره شده در اندام‌های رویشی به دانه‌ها می‌شود (۶۵). اسنگ و همکاران (۴) مشاهده نمودند که تنش ملایم رطوبتی در وظایف آوند آبکشی اختلال ایجاد نمی‌کند و انتقال فتواسیمیلات‌ها از طریق آوندها کمتر از فتوسنتز برگ‌ها تحت تأثیر قرار می‌گیرد. دوره‌ای که دانه به تجمع مواد ذخیره‌ای می‌پردازد، می‌تواند بوسیله آوندی که مستقیماً به آن متصل است تحت تأثیر قرار گیرد. پرشدن سریع‌تر دانه، زمانی که شرایط محیطی (اعمال تنش خشکی) محدود کننده است،

مفیدتر و مؤثرتر است. زیرا در این شرایط همانند آنچه که در مورد گیاهان با سبز مانی بیشتر رخ می‌دهد، ممکن است آوندهای متصل شده به دانه زودتر از آنکه بافت‌های فتوسنتزی فعالیت خود را از دست بدهند غیرفعال شده و پرشدن دانه را متوقف شود. حتی در ژنوتیپ‌های مقاوم به ورس یا هیبریدهایی که غالباً بافت سبز خود را بیشتر حفظ می‌کنند، دانه‌هایی که علاوه بر فتوسنتز جاری به انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای برای پرشدن دانه وابسته بوده‌اند، وزن بیشتری نسبت به دانه‌هایی که تنها به فتوسنتز جاری برگ‌ها در مدت طولانی وابسته بوده‌اند، داشته‌اند (۶۶). درجه‌ای از خشکی که در گندم پس از گلدهی موجب پژمردگی شدید (غیر قابل برگشت) می‌شد، انتقال مواد را به مخزن به طور معنی‌داری کاهش می‌دهد (۵۰). آنها همچنین نشان دادند که فرآیند انتقال مواد به دانه و تبدیل آنها به نشاسته به تنش‌های خشکی کوتاه مدت تا حدودی مقاوم بودند. در چنین شرایطی فتوسنتز به شدت تحت تأثیر این نوع تنش خشکی قرار گرفته و نهایتاً منجر به محدودیت شدید منبع می‌گردد. علاوه بر کنترل میزان رطوبت خاک برای تسریع انتقال فتواسیمیلات‌ها به دانه‌های در حال رشد، می‌بایست باید دقت نمود که تنش رطوبتی در طول فاز اول رشد دانه (تقسیم سلولی) رخ ندهد. نشان داده شده است که در مرحله تقسیم سلولی رشد دانه‌های گندم و برنج به شدت به رطوبت خاک حساس هستند (۶۵). به طور مثال ارکات و کارا (۱۹) نشان دادند که اگر تنش شدید رطوبتی دقیقاً بعد از گرده‌افشانی رخ دهد، شدیداً می‌تواند باعث کاهش تعداد دانه‌های در حال رشد ذرت شود. نتایج تحقیقات یانگ و همکاران (۶۶) بر روی ارقام مختلف گندم در تنش خشکی پس از گرده‌افشانی نشان داد که کاهش فتوسنتز ناشی از تنش خشکی علی‌رغم افزایش انتقال مجدد موجب کاهش وزن دانه‌ها می‌شود، که نشان‌دهنده ناکافی بودن انتقال مجدد برای حفظ وزن دانه‌ها نسبت به شرایط عدم تنش است. با این حال بروز این پدیده به هر حال جلوی افت شدید عملکرد را می‌گیرد.

تنش رطوبتی پس از گلدهی می‌تواند بر نحوه تسهیم بیوشیمیایی مواد فتوسنتزی بین منابع مختلف گیاه نیز تاثیر بگذارد. محققین مختلف در شرایط عادی سهم ذخایر ساقه در پرشدن دانه را حدوداً ۲۰ تا ۳۰ درصد برآورد کرده‌اند (۳۴، ۵۷ و ۶۰). آبلدو (۱) و بلوم (۶) به ترتیب در بررسی بر روی ارقام مختلف جو و گندم مشاهده کردند که در حالتی که ظرفیت فتوسنتزی گیاه بوسیله تنش رطوبتی یا گرما بعد از گلدهی کاهش پیدا می‌کند، پرشدن دانه وابسته به انتقال مجدد ذخایر ساقه می‌شود. آنها میزان مشارکت این ذخایر در شکل‌گیری عملکرد دانه را در این شرایط ۲۲ تا ۶۶ درصد وزن خشک دانه گزارش کردند. سعیدی و همکاران (۵۰) نیز در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی در ارقام مختلف گندم مشاهده کردند که ذخایر کربنی و نیتروژنی که قبل از

گرده‌افشانی در ساقه‌ها اندوخته شده‌اند با سرعت بیشتری نسبت به شرایط عدم تنش خشکی به دانه‌های در حال رشد منتقل می‌شوند، به نوعی که در زمان رسیدگی به ترتیب ۸۱ و ۶۴ درصد کل کربن و نیتروژن دانه را تشکیل می‌دهند. اما گلبادی و گلکار (۲۳) میزان مشارکت ذخایر کربوهیدراتی قبل از گرده‌افشانی در شکل‌گیری عملکرد دانه در گندم را بین ۷۵ تا ۱۰۰ درصد عملکرد دانه در مقایسه با شرایط عدم تنش خشکی که ۳۷ تا ۳۹ درصد است، گزارش کردند. یانگ و همکاران (۶۶) نشان دادند که در ژنوتیپ‌های مختلف گندم اعمال تنش رطوبتی ملایم و سخت پس از گرده‌افشانی به ترتیب ۷۳ تا ۸۰ درصد و ۸۸ تا ۹۲ درصد موجب تسهیم بیوشیمیایی کربوهیدرات‌های ساخته شده برگ‌های پرچم به دانه‌ها شده است، لیکن در شرایط عادی این مقدار حدوداً ۶۰ درصد بود، که نشان می‌دهد تنش خشکی باعث افزایش سهم کربوهیدرات‌های منتقل شده به دانه‌ها در مقایسه با ساقه و سایر منابع احتمالی می‌شود. تنوعی که در نتایج محققین مختلف دیده می‌شود، احتمالاً به علت تفاوت در شدت و زمان اعمال تنش خشکی و روش مورد استفاده برای اندازه‌گیری سهم انتقال مجدد در شکل‌گیری عملکرد دانه می‌باشد. در اغلب بررسی‌ها کاهش وزن خشک اندام رویشی در زمان رسیدگی نسبت به زمان گرده‌افشانی مبنای انتقال مجدد قرار می‌گیرد، در حالیکه مقداری از کاهش وزن در این شرایط به علت تنفس می باشد. همچنین از نقش ریشه‌ها که ممکن است به عنوان منابع ثانویه مواد فتوسنتزی برای دانه‌ها عمل کنند نیز چشم‌پوشی می‌شود و برگ‌هایی که در اثر پیری ممکن است از گیاه جدا شده باشند نیز اغلب در اندازه‌گیری‌ها لحاظ نمی‌شوند.

اهدایی و همکاران (۱۷) در نتیجه بررسی انتقال مجدد ارقام مختلف گندم در شرایط تنش و کنترل رطوبتی گزارش دادند که در گندم دو مؤلفه مهم در میزان مشارکت منابع کربوهیدراتی ذخیره‌ای در شکل‌گیری عملکرد دانه اهمیت دارند، این مؤلفه‌ها عبارتند از: (۱) توانایی ذخیره‌سازی اسیمیلات‌ها در ساقه‌ها و (۲) کارایی انتقال مجدد مواد ذخیره شده ساقه به دانه‌ها. پتانسیل تجمع کربوهیدرات‌ها در قسمت‌های مختلف ساقه گندم و انتقال مجدد آنها به طول و وزن مخصوص آنها بستگی دارد. با افزایش طول و وزن مخصوص بخش‌های مختلف ساقه میزان ذخایر آن‌ها نیز افزایش می‌یابد (۶۷). از نظر اهدایی و همکاران (۱۷) ساقه یکی از اجزاء مهم در شکل‌گیری عملکرد دانه در گندم می‌باشد. در حالیکه ژن‌های Rht1 و Rht2 در گندم حدوداً ۲۱ درصد طول ساقه را کاهش می‌دهند اما به ترتیب ذخایر ساقه را ۳۵ و ۳۹ درصد کم می‌کنند (۹). دیستلفلد و همکاران (۱۴) مشاهده کردند که در ارقام مختلف جو سهم ذخایر ساقه برای شکل‌گیری عملکرد دانه در ارقام پابلند بیشتر از پاکوتاه بوده است، اما

میزان عملکرد دانه در آنها معنی‌دار نبوده، که نشان می‌دهد ارقام پابلند در فتوسنتز جاری ضعیف‌تر از ارقام پاکوتاه عمل می‌کنند. اهدایی و همکاران (۱۷) با مطالعه روی ژنوتیپ ژنوتیپ مختلف گندم دریافتند که یک رابطه غیرخطی بین ارتفاع گیاه و عملکرد دانه وجود دارد. آنها اعلام داشتند در این شرایط بهینه ارتفاع بوته ۸۰ تا ۱۰۰ سانتی‌متر بوده است. اسنت و همکاران (۴) نیز در بررسی ژنوتیپ‌های مختلف گندم دریافتند که بهینه ارتفاع گیاه برای جذب نور، تبادلات گازی، عملکرد زیست توده و دانه حدوداً ۸۰ تا ۹۰ سانتی‌متر است. بنابراین به نظر می‌رسد که در برنامه‌های اصلاحی جهت افزایش عملکرد ژنوتیپ‌های گندم باید بهینه ارتفاع بوته و توازن در تسهیم بیوشیمیایی فتواسیمیلات‌ها به میانگره‌های پایینی و بالایی بوته و وزن مخصوص قسمت‌های مختلف ساقه اصلی مد نظر قرار گیرند.

گزارش‌های مختلف در مورد ژنوتیپ‌های مختلف گندم نشان داده‌اند که میزان قند تجمع یافته در میانگره ماقبل آخر بیشتر از میانگره آخر است (۱۷، ۲۶ و ۴۴). در بررسی اثر تنش رطوبتی روی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه گندم گزارش دادند که علاوه بر بیشتر بودن محتوی قند تجمع یافته در میانگره ماقبل آخر نسبت به میانگره آخر، مقدار کربوهیدرات منتقل شده از میانگره ماقبل آخر به دانه‌ها بیشتر از مقدار کربوهیدرات منتقل شده از میانگره آخر به دانه‌ها است، لیکن روند تغییرات هر دو یکسان گزارش شده است. تفاوت موجود بین این میانگره‌ها تا حدی قابل انتظار است چون میانگره آخر تا بعد از گلدهی و زمانی که رشد آن کامل نشده است کربوهیدراتی در آن ذخیره نمی‌شود. بنابراین مقدار ذخایر کربوهیدراتی آن کمتر از میانگره ماقبل آخر است (۴). همچنین یانگ و همکاران (۶۶) همانند دای و همکاران (۱۲) بین میزان قند محلول ذخیره شده در قسمت‌های مختلف ساقه و میزان قند محلول منتقل شده از این میانگره‌ها همبستگی معنی‌دار بدست آوردند. این خصوصیت می‌تواند به عنوان یک شاخص مناسب برای انتخاب ژنوتیپ‌ها با عملکرد باثبات بالاتر در شرایط استرس‌زا محسوب شود. اهدایی و همکاران (۱۷) نشان دادند که تنش خشکی به طور متوسط ۲۳ درصد وزن خشک کل ساقه را کاهش داد. در میان اجزاء مختلف ساقه میانگره آخر ۲۸ درصد ، میانگره ماقبل آخر ۲۷ درصد و دیگر میانگره‌ها مجموعاً ۱۹ درصد کاهش وزن نشان دادند و اعمال تنش خشکی در مرحله رشد دانه کارایی انتقال مجدد را در میانگره آخر ۶۵ درصد، میانگره ماقبل آخر ۱۱ درصد و میانگره‌های پایینی ۵ درصد افزایش داد.

سانچز - براگادو و همکاران (۵۱) با بررسی نحوه تجمع قندهای محلول ساقه ارقام گندم مشاهده کردند که افزایش تجمع قندهای محلول در آب، در ساقه گندم تا هفت روز بعد از گرده‌افشانی به خاطر افزایش غلظت هگزوزها و ساکارز است و سنتز فروکتان‌ها از هفت روز بعد

از گرده‌افشانی شروع می‌شود به نوعی که ۱۸ روز بعد از گرده‌افشانی غالب‌ترین فرم کربوهیدارت‌های محلول در آب موجود در ساقه همان فروکتان‌ها هستند. یانگ و همکاران (۶۶) همبستگی مثبت و معنی‌داری بین سرعت فعالیت آنزیم ساکارز فروکتوزیل ترانسفراز و غلظت ساکارز بدست آوردند و معتقد بودند که این همبستگی معنی‌دار تنها به این دلیل عمل کردن ساکارز به عنوان سوبسترا در سنتز فروکتان‌ها نیست و ممکن است ساکارز اثر تنظیم‌کنندگی روی فعالیت این آنزیم داشته باشد. القاء فعالیت ساکارز فروکتوزیل ترانسفراز بوسیله ساکارز در گیاه جو (۲۲) نیز مشاهده شده است. گزارش شده است که همبستگی مثبتی بین غلظت ساکارز و فعالیت ساکارز فروکتوزیل ترانسفراز در دانه‌های گندم وجود دارد (۴۱).

مقدار تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی، بر میزان و زمان انتقال مجدد کربوهیدرات‌های غیرساختاری از ساقه به دانه تأثیر می‌گذارد. در ژنوتیپ‌های گندم مشاهده شده است که با آغاز تنش خشکی پس از گرده‌افشانی و قبل از تحریک انتقال مجدد، فروکتان‌های موجود در ساقه به واحدهای فروکتوز تبدیل شده و غلظت فروکتوز در ساقه‌ها بالا می‌رود (۲۰). سراگو و همکاران (۵۴) نیز گزارش دادند که در مراحل اولیه القاء تنش خشکی پس از گرده‌افشانی غلظت قندهای هگزوز ساقه گندم افزایش می‌یابد. افزایش غلظت قندهای هگزوز ناشی از هیدرولیز فروکتان‌ها در غلاف برگ‌های گیاه فستوکا در مراحل اولیه القاء تنش خشکی توسط مفاند و همکاران (۴۴) نیز گزارش شده است. در بررسی فاروق و همکاران (۲۱) دیده شد که کاهش غلظت فروکتان‌های میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر ساقه گندم در مراحل اولیه تنش رطوبتی همراه با افزایش فعالیت آنزیم‌های فروکتان اگزوهیدرولاز و اینورتاز است. نتایج بررسی ژو و همکاران (۶۳) نیز نشان که برای شروع تجزیه فروکتان‌ها و در نهایت انتقال آنها به دانه‌های در حال رشد گندم در شرایط اعمال تنش رطوبتی به افزایش فعالیت آنزیم فروکتان اگزوهیدرولاز نیاز است (۱۲). لی و همکاران (۳۴) نیز چنین مشاهده‌ای را در مورد آنزیم اینورتاز گزارش کردند. در برگ‌های لوبیا نیز دیده شد که در مراحل اولیه اعمال تنش خشکی فعالیت آنزیم اینورتاز افزایش پیدا می‌کند و با ادامه پیدا کردن روند تنش خشکی فعالیت آن کاهش می‌یابد (۳۲). مشاهده است که فروکتوز تجمع یافته در ساقه ابتدا بوسیله آنزیم ساکارز فسفات سنتاز به ساکارز تبدیل شده و در ادامه به دانه‌های گندم منتقل می‌شود (۳۷).

تجمع متابولیت‌ها در سطوح منبع و مخزن در شرایط تنش خشکی

گیاهان برای مقابله با شرایط تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی چندین مکانیسم عمده را به کار می‌گیرند. از جمله این مکانیسم‌ها می‌توان به کاهش هدر رفت آب

بوسیله کاهش هدایت روزنه‌ای، افزایش جذب آب بوسیله توسعه ریشه‌های عمقی و تجمع ترکیبات اسمزی متفاوت اشاره کرد (۴۱). ترکیبات اسمزی که در شرایط تنش خشکی در سلول‌های گیاهی تجمع پیدا می‌کنند شامل، آمینو اسیدها (مثل: پرولین و گلوتامات) و قندها (ساکارز، مانیتول، سوربیتول و تری‌هالوز) می‌باشند (۳۹). این ترکیبات نقش محوری در جلوگیری از خسارت به غشاءها و غیرفعال شدن آنزیم‌ها در پتانسیل‌های آبی پایین محیط بر عهده دارند (۴). در ارتباط با علت تجمع املاح سازگار در شرایط تنش رطوبتی در بخش‌های مختلف گیاهان کامل و بلوم (۶) معتقد است که با توجه به نوع ترکیب مورد نظر تجمع آنها از راه‌های مختلف امکان‌پذیر است. به طور مثال، تجمع قندها در برگ‌ها در پاسخ به تنش رطوبتی نتیجه انتقال کمتر قندها از برگ‌ها به مخازن جاری گیاه، مصرف کمتر آنها به دلیل کاهش سرعت رشد و دیگر تغییرات مانند تجزیه نشاسته موجود در برگ‌هاست.

قندهای محلول

تجمع قندهای محلول مانند گلوکز، فروکتوز و ساکارز با تحمل به خشکی درگیاهان همبستگی معنی‌دار دارد (۲۲). مفاند و همکاران (۴۴) معتقدند که قندهای محلول مخصوصاً ساکارز در بذور، دانه‌های گرده و در بافت‌های رویشی مقاوم به تنش خشکی، تجمع می‌یابند. برای مثال بررسی اثر تنش رطوبتی بر غلظت قندهای محلول در ساقه، برگ و خوشه ارقام مختلف گندم در مراحل مختلف رشد، نشان داد که ارقام متحمل به خشکی مقدار بیشتری گلوکز و فروکتوز در ساقه‌های خود ذخیره می‌کنند. غلظت گلوکز در ساقه و برگ‌های ارقام متحمل به خشکی در مراحل اولیه رشد تا قبل از گرده‌افشانی بیشترین مقدار بوده، ولی در مراحل بعد از گرده‌افشانی، غلظت این قند در برگ‌ها و ساقه ارقام حساس به مراتب بیشتر از ارقام متحمل بوده است. گزارش شده است که ارقام متحمل، ساکارز بیشتری در خوشه خود تجمع می‌دهند لیکن مقدار ساکارز موجود در ساقه ارقام متحمل بعد از گلدهی کاهش بیشتری نشان داد. در بسیاری از گیاهان هنگام بروز تنش رطوبتی، متابولیسم کربوهیدرات‌ها به سمت تولید ساکارز و دیگر قندها از جمله گلوکز، فروکتوز و قندهای الکلی تغییر می‌یابد (۶۷). افزایش غلظت قند الکلی گلایسرول در تنش رطوبتی نیز توسط کولشرستا و همکاران (۳۱) گزارش شد. آنها مشاهده کردند که فعالیت آنزیم گلایسرول -۳- فسفات دهیدروژناز که اولین مرحله از بیوسنتز این قند را کاتالیز می‌کند، افزایش می‌یابد. به اعتقاد برخی این قند نقش مهمی در حفاظت غشاء و پروتئین‌ها در مواجهه با تنش خشکی دارد (۱۸).

گزارش شده است که افزایش تجمع قندهای محلول خصوصاً ساکارز در بافت‌های گیاهی تحت شرایط تنش خشکی با تحمل گونه‌های مختلف گیاهی همبستگی مثبت دارد (۵۷).

ویتاکر و همکاران (۵۹) نیز در بررسی گیاهان متحمل به خشکی و اشرف و هریس (۳) در بررسی ارقام متحمل به خشکی گندم نشان دادند که غلظت ساکارز در برگ‌های آنها در پاسخ به تنش خشکی نسبت به ارقام حساس به شدت افزایش می‌یابد. قندها در این شرایط به عنوان محافظ اسمزی و پایدارکننده غشاء سلولی عمل می‌کنند (۴۳). در بررسی گیاهان بازگشت کننده از تنش‌های خشکی شدید (گیاهان رستاخیزی) (Resurrection plants)، مشاهده شده است که غلظت ساکارز در پاسخ به تنش خشکی در این گیاهان بیشتر از هر نوع قند دیگری افزایش می‌یابد که نشان دهنده اهمیت ساکارز در تحمل به تنش رطوبتی شدید می‌باشد. در این شرایط ساکارز به عنوان محافظ اسمزی، پایدار کننده غشاءهای سلولی و حفظ کننده ترگر سلول عمل می‌کند (۳۱، ۳۲ و ۳۷). ساکارز در غشاءهای سلولی جای مولکول‌های آب را گرفته و جلوی از هم گسسته شدن ساختمان غشاء را می‌گیرد (۳۵)، اما هاو و همکاران (۲۷) معتقد بودند که نقش قندهای محلول مانند گلوکز و فروکتوز بیشتر تامین سوبسترای مورد نیاز جهت زنجیره تنفسی در شرایط تنش خشکی است. افزایش تجمع قندهای محلول در برگ‌های گندم در شرایط اعمال تنش رطوبتی توسط اسنگ و همکاران (۴) گزارش شد. آنها اعلام کردند که قندهای محلول در این شرایط نقش کلیدی در تنظیم اسمزی برگ‌ها بر عهده دارند. رابطه معنی‌داری بین تغییرات غلظت گلوکز و فروکتوز در شرایط تنش رطوبتی با مقاومت به خشکی در ارقام مختلف گندم بدست نیامده است، اما تغییرات ساکارز رابطه معنی‌داری بین غلظت و تحمل به خشکی دیده شده است (۵۴). در همین ارتباط سعیدی و همکاران (۵۰) در ارقام مختلف گندم مشاهده کردند که غلظت ساکارز خصوصاً در ارقام متحمل به تنش خشکی به طور معنی‌داری افزایش می‌یابد و گلوکز فقط در مراحل اولیه رشد بوته‌های گندم، نقش بیشتر از ساکارز در تحمل به تنش خشکی داشته است. میزان مشارکت قندهای محلول در تنظیم اسمزی برگ‌ها توسط مفاند و همکاران (۴۴) بررسی شد، آنها نشان دادند که غلظت قندهای محلول در برگ‌های ارقام مختلف نخود در تنش رطوبتی به طور معنی‌داری افزایش می‌یابد. آنها بعد از تعیین مقادیر نسبی هر یک از قندها (مونو، دی و الیگوساکاریدها) نشان دادند که میزان مشارکت قندهای محلول در تنظیم اسمزی برگ بین ۸/۶ تا ۱۷/۳ درصد می‌باشد که نشان دهنده اهمیت این ترکیبات در تنظیم اسمزی ارقام مورد بررسی می‌باشد (۴۴).

در برگ‌های برنج، نشاسته در طول روز در برگ‌ها سنتز می‌شود و در طول دوره تاریکی بوسیله آنزیم‌های آلفا و بتا آمیلاز، فسفریلاز و بتاگلوکزیداز به واحدهای گلوکز تبدیل می‌شود (۲۹)، لین و همکاران (۳۶) نشان دادند که ایزوفرم‌های مختلف آنزیم‌های تجزیه کننده نشاسته در برگ‌ها و غده‌های سیب‌زمینی وجود

دارند و احتمالاً وظیفه این ایزوفرم‌های مختلف در برگ‌ها تجزیه نشاسته در طول دوره تاریکی برای انتقال به غده‌های در حال رشد است. بعضی از محققین گزارش داده‌اند که قندهای دیگر از جمله ساکارز و گلوکز نیز در برگ‌ها مخصوصاً در تنش رطوبتی نوسان می‌کند. برای مثال غلظت گلوکز قبل از ظهر افزایش و در اوایل غروب شروع به کاهش می‌کند (۳۱). آنها همچنین نشان دادند که غلظت گلوکز زمانی که غلظت ساکارز در تنش رطوبتی در برگ‌ها زیاد می‌شود کاهش می‌یابد.

برگ پرچم کربوهیدرات‌هایی محلولی مانند ساکارز، گلوکز و فروکتوز بالاترین غلظت خود را در هفت روز اول بعد از گرده‌افشانی داشتند، لیکن غلظت این قندها در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر در ابتدا کم و در ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی به حداکثر مقدار خود رسیدند و سپس کاهش یافتند. کاهش غلظت این قندها می‌تواند به دو علت باشد، اولاً ممکن است این قندها به قندهای دیگری از جمله فروکتان‌ها یا نشاسته تبدیل شده باشند و دوماً به صورت ساکارز به دانه‌ها انتقال یافته و یا در واکنش‌های گیاهی مثل تنفس به مصرف رسیده شده باشند. بررسی نحوه تجمع قندهای محلول ساقه ارقام مختلف گندم توسط دابیوس و همکاران (۱۶) نیز نشان داد که افزایش تجمع قندهای محلول در آب در ساقه گندم تا هفت روز بعد از گرده‌افشانی به علت افزایش قندهای هگزوز و ساکارز است. غلظت این قندها در مراحل اولیه رشد دانه گندم در شرایط شاهد در میانگره ماقبل آخر بیشتر از میانگره آخر است (۳۱). تا قبل از اینکه دانه‌ها به مخازن قوی برای جذب فتواسیمیلات‌های مازاد بر نیاز برگ‌ها تبدیل شوند و بتوانند تمامی مواد فتوسنتزی مازاد بر نیاز برگ‌ها را جذب کنند، قسمتی از مواد فتوسنتزی به طور موقت در ساقه‌ها ذخیره می‌شود. مواد فتوسنتزی به صورت ساکارز وارد ساقه ها شده و به فرم ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان در ساقه‌ها ذخیره می‌شوند (۶). اما با شروع پر شدن دانه‌ها (معمولاً ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی)، با توجه به کاهش ظرفیت فتوسنتزی برگ‌ها و افزایش نیاز مخازن (۶ و ۵۸)، نیاز دانه‌ها بیشتر از ظرفیت فتوسنتزی برگ‌ها شده و باعث شروع انتقال مجدد اینگونه قندهای محلول به صورت ساکارز به دانه‌های در حال رشد شده و غلظت آنها کاهش می‌یابد.

معمولاً در گیاه گندم از زمان ۱۴ روز پس از گلدهی انتقال مجدد مواد اسمیلاته شروع می‌شود. بنابراین می‌توان اظهار داشت که در ابتدای گرده‌افشانی گیاه شروع به تولید فرکتوز کرده و آن را به میانگره‌ها بالاخص میانگره ما قبل آخر نموده و پس از آغاز مرحله پرشدن دانه که معمولاً در گندم از هفته دوم شروع می‌شود، فرکتوزهای ذخیره شده خود را به دانه‌ها منتقل کرده است (۹). مکانیزم پر شدن دانه در ارقام متحمل به تنش خشکی و دیم بر پایه انتقال مجدد طراحی شده است در حالی که ارقامی که برای شرایط آبیاری انتخاب شده و

حداکثر عملکرد خود را نیز در تیمار شاهد داشته‌اند مکانیزم عمل پر شدن دانه بر پایه انتقال مستقیم مواد فتوسنتزی به دانه‌ها عمل می‌کند (۵۴). بدیهی است که در شرایط تنش خشکی سرعت پیر شدن برگها به مراتب سریعتر از تیمار آبیاری رخ می‌دهد، و به همین خاطر ارقام متحمل به تنش خشکی انتقال مجدد اسمیلات‌ها را در اولویت خود قرار می‌دهند.

یکی از غالب‌ترین فرم‌های ذخیره‌ای در ساقه گندم فروکتان‌ها میباشند. فروکتان‌ها پلیمرهای فروکتوزی هستند. با توجه به اینکه فروکتان‌ها بیشترین غلظت را در میان قندهای محلول مورد بررسی در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر دارند، بنابراین به نظر می‌رسد در بین قندهای محلول موجود در ساقه، این قند از مهم‌ترین فرم‌های ذخیره‌ای قندهای محلول در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر می‌باشد. تجمع فروکتان‌ها در ساقه‌ها ارقام مختلف گندم تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی توسط دابیوس و همکاران (۱۶) و تا ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی توسط اشاور (۵۳) نیز گزارش شده است. افزایش غلظت فروکتان‌ها معمولاً با کاهش غلظت گلوکز، فروکتوز و ساکارز در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر همراه بود (۹). فروکتوز و ساکارز به عنوان سوبسترای اصلی برای سنتز فروکتان‌ها عمل می‌کنند (۶۱). بنابراین احتمالاً دلیل اصلی کاهش غلظت فروکتوز و ساکارز از مرحله اول تا مرحله دوم نمونه‌گیری که معمولاً حداکثر غلظت فروکتان‌ها در میانگره آخر و میانگره ماقبل آخر دیده می‌شود، تبدیل شدن این قندها به فروکتان‌ها می‌باشد (۵۲).

کربوهیدارت‌های محلول کل

یکی از تفاوت‌هایی اصلی بین ارقام دیم با ارقام آبی گندم، این است که با توجه به شرایط اقلیمی که ارقام دیم در آن گزینش شده‌اند و همواره با کاهش شدید میزان آب در مراحل پس از گرده‌افشانی مواجه بوده‌اند، ارقام توانایی انتقال سریع کربوهیدرات‌های محلول را به دانه‌ها دارند، درصورتی که ارقامی که برای شرایط آبی انتخاب شده‌اند این توانایی در آنها چندان توسعه نیافته و عمدتاً کربوهیدرات منتقل شده به دانه تابعی از فتوسنتز جاری است (۵۴). بررسی نحوه تجمع کربوهیدات‌های محلول ساقه ارقام مختلف گندم توسط رینولدز و همکاران (۴۷) نیز نشان داد که افزایش تجمع کربوهیدات محلول در ساقه گندم تا هفت روز بعد از گرده‌افشانی به علت افزایش قندهای هگزوز و ساکارز است. غلظت این قندها در مراحل اولیه رشد دانه گندم در شرایط شاهد در میانگره ماقبل آخر بیشتر از میانگره آخر است (۶۱). تا قبل از اینکه دانه‌ها به مخازن قوی برای جذب فتواسیمیلات‌های مازاد بر نیاز برگ‌ها تبدیل شوند و بتوانند تمامی مواد فتوسنتزی مازاد بر نیاز برگ‌ها را جذب کنند، قسمتی از مواد فتوسنتزی به طور موقت در ساقه‌ها ذخیره می‌شود. مواد فتوسنتزی به صورت ساکارز وارد

ساقه‌ها می‌شود و به فرم ساکارز، گلوکز، فروکتوز و فروکتان در ساقه‌ها باقی می‌مانند (۶). اما با شروع پر شدن دانه‌ها، با توجه به کاهش ظرفیت فتوسنتزی برگ‌ها و افزایش نیاز مخازن (۶)، نیاز آنها بیشتر از ظرفیت فتوسنتزی برگ‌ها شده و باعث شروع انتقال مجدد اینگونه قندهای محلول به صورت ساکارز به دانه‌های در حال رشد شده و غلظت آنها کاهش می‌یابد.

آنزیم‌های ساکارز سنتاز و ساکارز فسفات سنتاز

آزمایشات مختلفی برای پی‌بردن به نقش آنزیم‌های ساکارز سنتاز و ساکارز فسفات سنتاز در انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه برنج و گندم در شرایط تنش و عدم تنش خشکی صورت گرفته است. به طور مثال یانگ و زانگ (۶۵) با مطالعه بر روی گیاه برنج مشاهده کردند که فعالیت آنزیم ساکارز سنتاز همبستگی منفی با محتوی ساکارز در ساقه دارد و فعالیت آن بوسیله تحت تأثیر تنش خشکی قرار نمی‌گیرد. این نتایج نشان می‌دهند که ساکارز سنتاز در ساقه بیشتر در تجزیه ساکارز نقش دارد تا تولید آن. برخلاف آنزیم ساکارز سنتاز، تنش خشکی فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز را در ساقه گیاه برنج افزایش داد. افزایش فعالیت این آنزیم با افزایش محتوی ساکارز در ساقه‌ها همبستگی مثبت داشت. این نتایج فرضیه‌ای را که بر مبنای آن آنزیم ساکارز فسفات سنتاز نقش کلیدی در سنتز ساکارز که فرم انتقالی در آوند آبکشی است را ثابت می‌کند. در تایید این نتیجه یانگ و زانگ (۶۵) نشان دادند که تنش خشکی فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز را در گیاه برنج افزایش داد و افزایش فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز در این شرایط همبستگی مثبت با تجمع ساکارز در ساقه‌ها داشت. تنظیم کننده‌های رشد از جمله ABA و CK نیز بر روی فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز تأثیر می‌گذارند به طور مثال، یانگ و همکاران (۶۶) نشان دادند که افزایش غلظت ABA به طور مثبت و معنی‌داری بر خلاف CK با افزایش فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز در برگ و ساقه ارقام برنج همبستگی داشت. زمانی که ABA بر روی بوته‌های برنج محلول‌پاشی شد، فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز افزایش یافت ولی محلول‌پاشی با CK فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز را کاهش داد. این نتایج نشان دادند که احتمالاً ABA یکی از عوامل کنترل کننده فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز در گیاه است و در نهایت افزایش غلظت ABA با افزایش انتقال مجدد همبستگی دارد.

آنزیم‌های مؤثر در شکستن ساکارز در سطح منبع و مخزن

دو آنزیم اینورتاز و ساکارز سنتاز، ساکارز را در برگ‌ها و دانه‌های در حال رشد تجزیه می‌کنند. اینورتاز، ساکارز را به گلوکز و فروکتوز تبدیل می‌کند و دارای دو ایزوفرم محلول و باند شده به دیواره سلولی است. نتایج تحقیقات بدست آمده توسط چن و همکاران

(۱۰) نشان دادند که به علت جایگیری فرم باند شده اینورتاز در سمت محیط آپوپلاستی دیواره سلولی و به این علت که در این قسمت تخلیه ساکارز از آوند آبکشی به آپوپلاست و در نهایت به آندوسپرم دانه‌های در حال رشد صورت می‌گیرد، ممکن است این آنزیم به عنوان یک عامل کلیدی برای ایجاد شیب لازم ساکارز بین آپوپلاست و آوند آبکش و برقراری تخلیه ساکارز از آوند آبکش عمل می‌کند. کولشرستا و همکاران (۳۱) با بررسی اطلاعات موجود اعلام داشتند که اینورتاز باند شده به دیواره سلولی (اینورتاز آپوپلاستی) یک عامل کلیدی در تخلیه آپوپلاستی ساکارز از آوند آبکشی است. میل ترکیبی این آنزیم با ساکارز در حد میلی مولار است. بنابراین می‌تواند به عنوان یک عامل محدود کننده در انتقال قندهای هگزوز به دانه‌های در حال رشد محسوب شود. چن و همکاران (۱۰) از طریق یافته‌های مولکولی ارتباط بین شکستن مولکول‌های ساکارز در آپوپلاست را با فعالیت اینورتاز مشخص کردند. از آن زمان به بعد ایزوفرم‌های درون سلولی و برون سلولی اینورتاز بیشتر مورد توجه قرار گرفتند. ساکارز سنتاز واکنش برگشت پذیر تبدیل ساکارز و UDP به فروکتوز و UDP– گلوکز را انجام می‌دهد. نشان داده شده است که فعالیت ساکارز سنتاز به طور غالب در آندوسپرم انجام می‌شود (۳۷). اهمیت نقش ساکارز سنتاز در دانه‌های در حال رشد بوسیله مطالعات صورت گرفته بر روی دانه‌های چروکیده موتانت ذرت که فعالیت ساکارز سنتاز در آن محدود شده بود، مشخص شد. در این شرایط دانه‌های این موتانت نتوانستند همانند حالت عادی نشاسته تولید کنند و در نهایت دانه‌های تولید شده چروکیده و کوچک‌تر از حالت عادی شدند (۱۰). مقدار نشاسته تولید شده بوسیله دانه‌های در حال رشد ذرت نشان داد که اینورتاز و دیگر ایزوفرم ساکارز سنتاز می‌توانند کاهش فعالیت ساکارز سنتاز در موتانت ذرت را جبران کنند در غیر این صورت کاهش مقدار نشاسته شدیدتر می‌شد (۳۷).

بررسی یانگ و زانگ (۶۵) بر روی برنج و غفاری و همکاران (۲۲) درگیاه جو نشان داد که ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز اسیدی (ایزوفرم‌های واکوئولی و آپوپلاستی) در مرحله اولیه رشد دانه که مرحله تقسیم سلولی است و هنوز ذخیره‌سازی نشاسته شروع نشده است، بیشترین فعالیت را دارند و از این به بعد فعالیت آنها کاهش می‌یابد. فعالیت ایزوفرم آپوپلاستی اینورتاز در محل تخلیه ساکارز از آوند آبکشی به آپوپلاست نقش تعیین کننده‌ای در ایجاد شیب غلظت ساکارز بین دانه‌های در حال رشد و بافت مادری ذرت (۱۹) دارد. مطالعه بر روی آندوسپرم ذرت نیز نشان داد که بیشترین فعالیت اینورتاز سیتوسولی در مرحله اولیه رشد دانه رخ می‌دهد. احتمالاً این آنزیم بوسیله تولید هگزوزها انرژی لازم جهت تقسیم سلولی در مراحل اولیه رشد دانه‌های ذرت را ایجاد می‌کند

(۱۹). یانگ و همکاران (۶۴) نیز نشان دادند که یکی از دلایل اصلی در کمتر پرشدن بعضی از دانه‌های برنج و گندم تعداد کمتر سلول‌های آندوسپرمی این دانه‌ها می‌باشد و استدلال شده است که این امر بطور مستقیم با فعالیت کمتر ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز در این دانه‌ها در ارتباط است. بررسی اثر تنش خشکی بر روی فعالیت ایزوفرم واکوئولی اینورتاز (۳۱) نشان داد که فعالیت این ایزوفرم اینورتاز به تنش خشکی در مراحل اولیه رشد دانه حساس است و در صورت شدید بودن تنش خشکی در این مرحله ممکن است باعث از بین رفتن دانه‌ها شود. محققان مختلف در نتیجه مطالعه بر روی گیاهان مختلف گزارش کردند که بر خلاف اینورتازها که بیشترین فعالیت را در مرحله تقسیم سلولی رشد دانه دارند، ساکارز سنتاز و ADP- گلوکز پیروفسفریلاز بیشترین فعالیت را در مرحله تجمع نشاسته از خود نشان می‌دهند (۹). علاوه بر نقش ساکارز سنتاز در تجمع نشاسته در دانه‌های در حال رشد اهدایی و همکاران (۱۷) و چن و همکاران (۹) گزارش دادند که ساکارز سنتاز در بیوسنتز دیواره سلولی نیز نقش دارد.

فعالیت ایزوفرم‌های مختلف آنزیم اینورتاز و ساکارز سنتاز برگ پرچم

در گندم برگ پرچم در دوره پرشدن دانه نقش کلیدی در تولید عملکرد دانه ایفا می‌کند (۵۲). تغییرات متابولیکی مختلفی که در برگ پرچم در شرایط تنش رطوبتی رخ می‌دهند، موجب کاهش سرعت فتوسنتزی و دوره زنده‌مانی برگ پرچم شده (۸) و در نهایت موجب کاهش عملکرد دانه می‌شود.

فعالیت ساکارز سنتاز و ایزوفرم‌های اینورتاز برگ پرچم

افزایش تجمع قندهای محلول خصوصاً ساکارز در بافت‌های گیاهی در شرایط تنش خشکی با مقاومت گونه‌های مختلف گیاهی همبستگی مثبت دارد (۶۴). مفاند و همکاران (۴۴) نیز در بررسی گیاهان متحمل به خشکی و وانگ و همکارن (۵۷) در بررسی ارقام متحمل به خشکی گندم نشان دادند که غلظت ساکارز در برگ‌های آنها در پاسخ به تنش خشکی نسبت به ارقام حساس به شدت افزایش می‌یابد. قندها در این شرایط به عنوان محافظ اسمزی و پایدارکننده غشاء سلولی عمل می‌کنند (۳۷).

با توجه به این مطلب که این آنزیم در آپوپلاست قرار دارد، احتمالاً این آنزیم ساکارز را در آپوپلاست جهت تولید گلوکز و فروکتوز برای مصرف در سیستم تنفسی گیاه یا به منظور بارگیری در آوند آبکشی از طریق مسیر آپوپلاستی تولید می‌کند (۶۲). تاوزین و جیاردین (۵۶) نیز نشان داد که اینورتاز آپوپلاستی در بارگیری فتواسیمیلات‌ها به درون آوند آبکشی نسبت به دیگر ایزوفرم‌های اینورتاز و ساکارز سنتاز نقش مهم‌تری ایفا می‌کند. بنابر این احتمالاً قسمت عمده تجزیه

ساکارز در برگ پرچم بوسیله این آنزیم صورت می‌گیرد و با توجه به فعالیت بیشتر آن نسبت به ایزوفرم‌های سیتوسولی و واکوئولی اینورتاز و ساکارز سنتاز احتمالاً این آنزیم نقش کلیدی در تولید گلوکز و فروکتوز در آپوپلاست دارد. همین محققین نشان دادند که علت اصلی توقف رشد دانه در مراحل پایانی رشد دانه کاهش فعالیت آنزیمی است و در این شرایط پتانسیل تولید نشاسته در دانه کاهش پیدا می‌کند در حالیکه تولید ساکارز مازاد بر نیاز مخزن بوده و موجب می‌شود که در مراحل پایانی رشد غلظت ساکارز و نشاسته در برگ پرچم نسبت به مراحل قبلی افزایش یابد. ژو و همکاران (۶۲) نیز نشان داد که اینورتاز آپوپلاستی در بارگیری فتواسیمیلات‌ها به درون آوند آبکشی نسبت به دیگر ایزوفرم‌های اینورتاز و ساکارز سنتاز نقش مهم‌تری ایفا می‌کند. بنابراین می‌توان گفت قسمت عمده تجزیه ساکارز در برگ پرچم بوسیله این آنزیم صورت می‌گیرد و با توجه به فعالیت بیشتر آن نسبت به ایزوفرم‌های سیتوسولی و واکوئولی اینورتاز و ساکارز سنتاز، این آنزیم نقش کلیدی در تولید گلوکز و فروکتوز در آپوپلاست دارد.

غلظت قندهای محلول، نشاسته و فعالیت آنزیم‌های ساکارز سنتاز و ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز در دانه‌ها

آنزیم ساکارز سنتاز و ایزوفرم‌های مختلف آنزیم اینورتاز از عوامل موثر در شکل‌گیری قدرت مخزن در دانه‌های در حال رشد به حساب می‌آیند (۳). این آنزیم‌ها با تغییر دادن نسبت قندهای محلول در مراحل مختلف رشد دانه شرایط را برای رشد مطلوب و ذخیره شدن آنها به صورت نشاسته در دانه‌های در حال رشد فراهم می‌آورند (۵۶). برخلاف ایزوفرم‌های مختلف اینورتازها که حداکثر فعالیت را در مرحله تقسیم سلولی دانه داشتند، ساکارز سنتاز بیشترین فعالیت را در مرحله پر شدن دانه از خود نشان می‌دهند (۳۴). هوو (۲۷) نیز موافق با یافته‌های این تحقیق نشان دادند که ساکارز سنتاز در دانه‌های در حال رشد گندم بیشترین فعالیت خود را در اواسط دوره رشد دانه داشته و نقش مهمی در تولید نشاسته در دانه‌های رشد بر عهده دارد. ساکارز سنتاز عموماً به عنوان اولین کاتالیز کننده مرحله اول واکنش تبدیل ساکارز به نشاسته در دانه گندم مورد توجه قرار گرفته است (۲۷). آنزیم ساکارز سنتاز نقش کلیدی در تولید نشاسته دارد.

محتوی گلوکز و فروکتوز، ساکاروز، نشاسته و فعالیت ایزوفرم‌های اینورتاز در دانه‌ها

بررسی‌های لی و هوانگ (۳۳) بر روی برنج و تاوزین و جیاردین (۵۶) بر روی گیاه جو نشان داد، فعالیت ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز در مراحل اولیه رشد دانه که مرحله تقسیم سلولی است و هنوز ذخیره‌سازی نشاسته شروع نشده است بیشترین مقدار است و از این به بعد فعالیت آنها کاهش پیدا می‌کند. به نظر می‌رسد غلظت

بالای گلوکز و فروکتوز در مراحل اولیه رشد دانه که در اثر فعالیت بالای ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز در اثر تجزیه ساکارز وارد شده به دانه‌ها ایجاد می‌شود، در تنظیم فاز تقسیم سلولی نقش مهمی ایفا می‌کنند (۴۳). ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز با تولید گلوکز و فروکتوز در شکل‌گیری و افزایش اندازه مخزن نقش عمده بازی می‌کنند (۳۳). هگزوزها با ورود به زنجیره تنفسی گیاه انرژی لازم جهت تقسیم سلولی در مراحل اولیه رشد دانه‌ها را ایجاد می‌کند (۱۱). همچنین آنزیم‌های تجزیه کننده ساکارز قادرند رشد گیاه را از طریق سیگنال‌های قندی تحت تأثیر خود قرار دهند. علاوه بر نوع سوبستراهای تولید شده توسط این آنزیم‌ها، از مکان‌ها یا مسیرهای مختلف تجزیه ساکارز سیگنال‌های قندی ویژه‌ای تولید می‌شود. این سیگنال‌ها اثرات توسعه‌ای عمیقی از خود بر جای می‌گذارند. به طور معمول هگزوزها در جهت مطلوب کردن تقسیم و توسعه سلولی مفید هستند (۳۱). بررسی‌ها همبستگی مثبت و معنی‌داری بین فعالیت ایزوفرم‌های آپوپلاستی و واکوئولی اینورتاز و غلظت گلوکز موجود در دانه را نشان می‌دهد. بنابراین ممکن است این آنزیم‌ها نقش کلیدی در ایجاد شیب لازم جهت برقراری جریان ساکارز از فلوئم به دانه‌ها داشته باشند (۵۶).

افزایش غلظت گلوکز و فروکتوز در مواجهه با تنش رطوبتی در دانه‌های در حال رشد، علی‌رغم کاهش فعالیت هر سه ایزوفرم اینورتاز که منابع اصلی تولید این قندها در مراحل اولیه رشد دانه می‌باشند، احتمالاً به علت کاهش تقسیم سلولی در اثر افزایش محتوی هورمون ABA در این شرایط باشد. افزایش غلظت ABA در شرایط تنش رطوبتی موجب کاهش سرعت تقسیم سلولی دانه‌های در حال رشد می‌شود (۱۰). با کاهش سرعت تقسیم سلولی، مقدار مصرف هگزوزها نیز کاهش یافته و در نتیجه غلظت این قندها افزایش می‌یابد. احتمالاً افزایش غلظت این قندها، سیگنال‌هایی تولید می‌کند که در نهایت موجب کاهش فعالیت ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز می‌شود (۵۷). ممکن است یکی از دلایل کاهش عملکرد این دو رقم در شرایط تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی کاهش تعداد سلول‌های آندوسپرمی در اثر کاهش فعالیت ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز (۳۹) باشد. وانگ و همکاران (۵۷) مشاهده کردند که فعالیت ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز به تنش رطوبتی خصوصاً در مراحل اولیه رشد دانه حساس بوده و در صورت شدید بودن تنش خشکی ممکن است تقسیم سلولی در بعضی از دانه‌ها آنقدر محدود شود که نهایتاً موجب از بین رفتن دانه‌ها شود. با توجه به اینکه اینورتازها در تنظیم تقسیم سلولی در مراحل اولیه رشد دانه از طریق تولید گلوکز و فروکتوز نقش دارند (۶۳)، ممکن است نقش اینورتاز آپوپلاستی در این مرحله بیشتر از دو ایزوفرم دیگر باشد.

عملکرد در گندم و اجزاء آن

عملکرد دانه

ظرفیت ذخیره‌سازی دانه‌ها در غلات در مراحل اولیه رشد دانه (۱ تا ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی) مشخص می‌گردد (۶۸). در این دوره زمانی تقسیم سلولی و رشد سلول‌های آندوسپرمی انجام می‌شود و در نهایت پتانسیل اندازه دانه شکل می‌گیرد (۶۱)، بروز تنش خشکی در این دوره از طریق کاهش تقسیم سلولی و در نهایت کاهش ظرفیت ذخیره‌ای دانه‌ها موجب کاهش عملکرد می‌شود (۳۹) اما اعمال تنش رطوبتی در مرحله دوم رشد دانه (۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی به بعد) عملکرد دانه را از طریق کاهش ذخیره‌سازی فتواسیمیلات‌ها در دانه‌ها کاهش می‌دهد (۶). محققین بسیاری کاهش عملکرد دانه گندم را در شرایط تنش خشکی گزارش کرده‌اند ۶۹). دلیل اصلی چنین واکنشی کاهش سرعت فتوسنتزی و پیر شدن سریع برگها (کاهش قدرت منبع) و کاهش قدرت مخزن عنوان شده است (۶۷).

عملکرد بیولوژیک

تلفیقی از عملکرد در شرایط تنش و فاریاب می‌تواند معیار تحمل به خشکی در نظر گرفته شود (۴۴). تولید ماده خشک در گیاهان یکی از مهمترین عوامل تاثیرگذار روی عملکرد می‌باشد. این صفت نشان دهندهٔ پتانسیل گیاه در جذب نور و تبدیل انرژی نورانی به شیمیایی است (۵۰). گزارش‌های متفاوتی در خصوص ارتباط عملکرد گیاه گندم با تولید ماده خشک ارائه شده است. به عنوان مثال، جاسمی و همکاران (۳۰) اشاره کردند که افزایش تولید در گندم‌های جدید، مستلزم افزایش عملکرد بیولوژیک می‌باشد. از طرفی در برخی دیگر از مطالعات گزارش شده است که طی روند اصلاحی گندم عملکرد بیولوژیک ثابت مانده است (۲). مطالعات نشان می‌دهد افزایش عملکرد بیولوژیک زمانی موثر خواهد بود که کربن تولید شده در طی فتوسنتز به اندام‌های اقتصادی یا دانه‌ها اختصاص یابد ۴۷). به عبارتی دیگر ارقامی از گندم که هم دارای عملکرد بیولوژیک بالا و هم دارای شاخص برداشت بالا باشند به احتمال زیاد دارای عملکرد بالاتری خواهند بود. محققان زیادی (۷) افزایش تولید دانه در سال‌های اخیر را به دلیل افزایش ماده خشک گیاه دانسته‌اند. نامبردگان علت بالا بودن ماده خشک را در گندم‌های جدید، بالا بودن کارایی استفاده از نور خورشید عنوان کردند.

شاخص برداشت

سرافراز و همکاران (۵۲) گزارش نمودند که اعمال تنش رطوبتی در مرحله رشد دانه موجب افزایش شاخص برداشت در ارقام مختلف گندم شده است. اظهار شده است که اگر شدت تنش رطوبتی به حدی باشد که گیاه بتواند مجدداً رطوبت از دست رفته در طول روز را در طول شب جبران کند، فتوسنتز گیاه چندان

کاهش نیافته و در ضمن با تحریک پیری گیاه انتقال مجدد تحریک شده و در نهایت موجب بالا رفتن شاخص برداشت در چنین شرایطی می شود (۴۷).

عواملی که باعث تنوع در شاخص برداشت می‌شود متفاوت می‌باشند. این عوامل از طریق تاثیر بر عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و یا هر دوی آن‌ها باعث افزایش یا کاهش شاخص برداشت می‌شوند (۴۲). تفاوت در ارتفاع گیاهان به عنوان مهم‌ترین علت تنوع در شاخص برداشت عنوان شده است. در این مورد گزارش شده که کاهش ارتفاع (با استفاده از ژن‌های پاکوتاهی Rht) به صورت غیر مستقیم باعث افزایش شاخص برداشت شده است بدون آنکه تاثیر معنی‌داری بر عملکرد بیولوژیک داشته باشد (۵). رینولدز و همکاران (۴۷) گزارش نمودند که افزایش توان رقابتی سنبله برای جذب مواد فتوسنتزی در مقایسه با ساقه باعث افزایش شاخص برداشت شده است. رقابت سنبله با ساقه از مرحله تشکیل سنبلچه انتهایی آغاز و در زمان گل‌شکفتگی و هنگامی که میانگره‌های بالایی ساقه در حال رشد و توسعه ساختار خود هستند، به حداکثر مقدار خود می‌رسد. این رقابت باعث سقط گلچه‌ها در داخل سنبلچه و در نتیجه کاهش عملکرد می‌شود. ارقامی از گندم که دارای سنبله‌های بزرگتر با قدرت رقابتی بیشتر می‌باشد توان حفظ گلچه‌های بیشتر و افزایش تعداد دانه و عملکرد و در نتیجه شاخص برداشت را خواهند داشت. تفاوت در دوام سبز برگ‌ها و سایر اندام‌های فتوسنتزی از طریق تأثیر روی دوره پر شدن دانه و در نتیجه وزن دانه‌ها روی شاخص برداشت تأثیر می‌گذارد. هی (۲۶) اشاره کرد که افزایش شاخص برداشت در انگلستان با آب و هوای معتدل و مرطوب به علت دوره طولانی پر شدن در مقایسه با استرالیا با شرایط نامطلوب می‌باشد.

وزن هزار دانه

کاهش وزن هزار دانه ارقام مختلف در تنش خشکی، نشان دهندهٔ عدم تأمین مواد فتوسنتزی مورد تقاضای دانه‌ها می‌باشد. محمدی و همکاران (۴۲) و نیز سعیدی و همکاران (۵۰) تاثیر معنی‌دار تنش خشکی را بر روی وزن هزار دانه ارقام مختلف گندم اشاره کرده‌اند. واکنش متفاوت وزن هزار دانه ارقام به تنش خشکی نشان دهندهٔ حساسیت یا تحمل متفاوت آن‌ها به شرایط تنش می‌باشد.

تعداد دانه در سنبله

عوامل مختلفی بر روی تعداد دانه در سنبله تاثیر دارد. محققان گزارش کردند که ارتباط نزدیکی بین وزن سنبله در مرحله گل شکفتگی با بقای گلچه ها در سنبلچه و در نتیجه تعداد دانه در سنبله وجود دارد (۴۲). بالا بودن تعداد دانه در سنبله در ارقام جدید و پر محصول قبلا نیز گزارش شده است (۲، ۴۲ و ۴۷).

میانگره ها

آغاز رشد میانگره آخر، آخرین مرحله از رشد ساقه است و تا چند روز بعد از گلدهی نیز ادامه دارد. معمولاً در این مرحله از رشد ذخیره کربوهیدرات چندانی در این بخش انجام نمی‌شود (۵۸). با اینحال برخی مطالعات نشان داده است که غلظت نشاسته میانگره آخر و ماقبل آخر پس از گرده‌افشانی در شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی تغییر معنی‌داری نداشته اند. این محققین اظهار داشتند که احتمالاً نقش نشاسته در انتقال مجدد به دانه‌های در حال رشد در شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی مهم نیست و سایر قندهای محلول نقش مهم‌تری در انتقال مجدد دارند. چن (۵۵) نیز در مطالعه انتقال مجدد قندها از ساقه ارقام مختلف گندم به دانه‌های در حال رشد نشان داد که نشاسته در انتقال مجدد به دانه‌های در حال رشد نقش معنی‌داری ندارد.

برگ پرچم

بالاتر بودن غلظت نشاسته در شرایط تنش در برگ پرچم ارقام حساس، می‌تواند به علت کاهش سرعت بارگیری در آوند آبکشی، کاهش سرعت انتقال به مخازن جاری و یا محدودیت مخزن در مراحل پایانی رشد دانه باشد. طبعاً اگر محدودیتی وجود نمی داشت، با توجه به کاهش ظرفیت فتوسنتزی طبیعی برگ‌ها با پیر شدن تدریجی، غلظت نشاسته در برگ‌ها می‌بایست کمتر می‌شد زیرا به علت نیاز بیشتر مخازن در این شرایط، مواد فتوسنتزی به مخازن منتقل می شد و به صورت نشاسته در برگ ذخیره نمی‌گردید. به احتمال زیاد محدودیت مخزن عامل مهمی در وقوع چنین واکنشی می‌باشد. در این ارتباط اسینگ و همکاران (۴) نشان دادند که علت اصلی توقف رشد دانه در مراحل پایانی رشد دانه کاهش فعالیت آنزیمی است و در این شرایط پتانسیل تولید نشاسته در دانه کاهش پیدا می کند. در مراحل پایانی رشد دانه در گندم محدودیت مخزن به دلیل کاهش فعالیت آنزیم های مؤثر در بیوسنتز نشاسته، بویژه در شرایطی که تنش رطوبتی هم اعمال شده باشد، موجب کاهش معنی دار سرعت پر شدن دانه‌ها می‌شود (۴).

نتیجه‌گیری کلی

بررسی روند تغییرات صفات زراعی در ارقام بومی و اصلاح شده برای اقلیم‌های مختلف و ارتباط آن‌ها با مقاومت گیاه به خشکی یکی از راهکارهای مؤثر برای شناخت و دست‌ورزی عوامل فیزیولوژیکی دخیل در افزایش عملکرد می‌تواند باشد. تغییرات عملکرد بیولوژیک در طی سال‌های معرفی ارقام گندم نشان می‌دهد که این صفت در طی روند اصلاحی گندم در ایران تغییر معنی‌داری نداشته است ولی ارقام جدید آبی در مقایسه با ارقام قدیمی‌تر دارای عملکرد دانه بیشتری بودند. نتایج نشان داد که شاخص برداشت در طی روند اصلاحی به عنوان یک عامل اصلی مسئول برای افزایش عملکرد

حفظ شده اشت. همچنین با توجه به داده‌ها به نظر می‌رسد که در ارقام ایرانی هنوز شاخص برداشت به سقف خود نرسیده و امکان افزایش آن و در نتیجه افزایش عملکرد دانه وجود دارد. نتایج نشان داد که تعداد دانه در سنبله مرتبط با افزایش عملکرد ارتباط مستقیم دارد. افزایش عملکرد دانه ارقام گندم‌های ایرانی در هر دو شرایط فاریاب و تنش نشان می‌دهد که تلاش‌های اصلاحی گندم در جهت بهبود هر دوی توان تولید و نیز متحمل به تنش‌های محیطی بوده است.

نتایج نشان می‌دهد که عملکرد بالای گندم تحت شرایط تنش و شاهد را احتمالاً می‌توان با گزینش ارقام با عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت بالا بدست آورد. تأثیر این صفات در دو شرایط فاریاب و تنش خشکی شبیه هم نیست. نقش عملکرد بیولوژیک در شرایط تنش خشکی کم رنگ‌تر می‌شود. بدین‌ترتیب که در شرایط تنش، بهبود عملکرد دانه بیشتر برایندی از توزیع مواد فتوسنتزی بیشتر به اندام‌های زایشی یعنی شاخص برداشت بالا است. در صورتی‌که در شرایط آبی، بهبود در عملکرد دانه را می‌توان با افزایش در عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت متناسب بدست آورد. نتایج حاصل از این تحقیق نشان می‌دهد که عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت بالا به عنوان معیارهای مهم می‌تواند در اصلاح ارقام در نظر گرفته شود. توجه به این مهم و شناخت سازوکارهای کنترل کنندهٔ این عوامل کارایی روش‌های اصلاحی برای افزایش عملکرد در واحد سطح را بهبود خواهد داد. وزن نهایی دانه در سنبله که از اجزاء مهم عملکرد محسوب می‌شود متأثر از دو مؤلفه سرعت و مدت پر شدن دانه است. از این دو عامل برای تجزیه و تحلیل رشد دانه و نحوه تأثیر عوامل گیاهی و محیطی بر آن استفاده شده است.

توصیه ترویجی

بررسی فوق نشان می‌دهد که در بین ایزوفرم‌های مختلف اینورتاز، ساکاروز سنتاز و استارچ سنتاز بطور مستقیم بر عملکرد دانه در گندم تأثیر گذارند. این آنزیم‌ها یا از طریق تأثیر بر توان تولید فتواسمیلات‌ها در برگ‌ها و یا بارگیری سریع فتواسمیلات‌ها از آنها (قدرت منبع)، و یا افزایش سرعت تخلیه آوند های آبکش از فتواسمیلات‌ها و تبدیل آنها به نشاسته و سایر ترکیبات لازم (قدرت مخزن) تأثیر گذارند. همچنین مشخص شده است که در گندم ایزوفرم اینورتاز آپوپلاستی بیشترین نقش در شکل‌گیری و پر شدن دانه‌های در حال رشد را دارد. این ایزوفرم یک عامل کلیدی در تخلیه ساکارز از آوند آبکشی محسوب می‌شود. همچنین مشخص شد که در دانه‌ها آنزیم ساکارز سنتاز و استارچ سنتاز بیشترین نقش را مرحله پرشدن دانه‌ها دارند. با توجه اینکه اولین گام در تولید و ذخیره نشاسته، فعالیت ساکارز سنتاز است بدیهی است که حداکثر فعالیت این آنزیم می‌بایست در مرحله پرشدن دانه‌ها داشته

باشد. بنابراین توصیه می‌شود در برنامه‌های به‌نژادی گندم، خصوصاً در راستای تولید ارقام متحمل به تنش رطوبتی از والدینی استفاده شود که علاوه بر توان تولید و انتقال مجدد کربوهیدات محلول بالا در برگ‌ها، دانه‌هایی توانمند در جذب و ذخیره فتواسمیلات داشته باشند. در این راستا، گزینش ژنوتیپ‌ها بر اساس فعالیت بالای انواع ایزوفرم اینورتاز و استارچ و ساکارز سنتاز می‌تواند کمک شایانی به انتخاب ژنوتیپ برتر بنماید.

منابع

1. **Abeledo L, Savin R, Slafer G (2014)** Leaf photosynthesis during grain filling under mediterranean environments: are barley or traditional wheat more efficient than modern wheats? J A and Crop Sci. 200 (3): 172-182
2. **Anet Z, Moghaddam ME, Kashani A, Moradi F (2013)** Trend of changes in grain yield and some physiological traits in spring bread wheat cultivars released between 1951-2008 in Iran. Seed and Plant Prod. J. 29 (4): 461-483 (In persian)
3. **Ashraf M, Harris P (2013)** Photosynthesis under stressful environments: an overview. Photosynthetica 51 (2): 163-190
4. **Asseng S, Kassie BT, Labra MH, Amador C, Calderini DF (2016)** Simulating the impact of source-sink manipulations in wheat. Field Crop Res.
5. **Bazargani MM, Hajirezaei M-R, Salekdeh GH, Bushehri A-AS, Falahati-Anbaran M, Moradi F, Naghavi M-R, Ehdaie B (2012)** A view on the role of metabolites in enhanced stem reserves remobilization in wheat under drought during grain filling. Aus. J. Crop Sci. 6 (12): 1613
6. **Blum A (1998)** Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. Euphytica 100 (1-3): 77-83
7. **Blum A (2016)** Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. Plant, Cell and En. 128: 1-7
8. **Borrill P, Fahy B, Smith AM, Uauy C (2015)** Wheat grain filling is limited by grain filling capacity rather than the duration of flag leaf photosynthesis: a case study using NAM RNAi plants. PloS one 10 (8): e0134947
9. **Chen H, Moakhar NP, Iqbal M, Pozniak C, Hucl P, Spaner D (2016)** Genetic variation for flowering time and height reducing genes and important traits in western Canadian spring wheat. Euphytica 208 (2): 377-390
10. **Chen W, Deng X-P, Kwak S-S, Eneji AE (2015)** The relationship between yield and fructan Exo-Hydrolases activity in two drought resistant wheat cultivars grown under different fertilizer and tillage treatments. J. Plant Nut. 38 (1): 13-27
11. **Crumpton-Taylor M, Pike M, Lu KJ, Hylton CM, Feil R, Eicke S, Lunn JE, Zeeman SC, Smith AM (2013)** Starch synthase 4 is essential for coordination of starch granule formation with chloroplast division during Arabidopsis leaf expansion. New Phytol. 200 (4): 1064-1075
12. **Dai J, Bean B, Brown B, Bruening W, Edwards J, Flowers M, Karow R, Lee C, Morgan G, Ottman M (2016)** Harvest index and straw yield of five classes of wheat. Biom. and Bioene. 85: 223-227
13. **Dinakar C, Djilianov D, Bartels D (2012)** Photosynthesis in desiccation tolerant plants: energy metabolism and antioxidative stress defense. Plant Sci. 182: 29-41

14. **Distelfeld A, Avni R, Fischer AM (2014)** Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley. J. Exp. Bot. 65 (14): 3783-3798
15. **Drake PL, Froend RH, Franks PJ (2013)** Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. J. Exp. Bot. 64 (2): 495-505
16. **Dubois D, Winzeler M, Nösberger J (1990)** Fructan accumulation and sucrose: sucrose fructosyltransferase activity in stems of spring wheat genotypes. Crop Sci. 30 (2): 315-319
17. **Ehdaie B, Alloush G, Madore M, Waines J (2006)** Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. Crop Sci. 46 (5): 2093-2103
18. **El-Sharkawy M (2016)** Prospects of photosynthetic research for increasing agricultural productivity, with emphasis on the tropical C4 Amaranthus and the cassava C3-C4 crops. Photosynth. 54 (2): 161-184
19. **Ertek A. Kara B (2013)** Yield and quality of sweet corn under deficit irrigation. Agri. Water Manag. 129: 138-144
20. **Fábián A, Jäger K, Barnabás B (2013)** Developmental stage dependency of the effect of drought stress on photosynthesis in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. Acta Agron. Hung. 61 (1): 13-21
21. **Farooq M, Hussain M, Siddique KH (2014)** Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. Critical Reviews in Plant Sci. 33 (4): 331-349
22. **Ghaffari MR, Shahinnia F, Usadel B, Junker B, Schreiber F, Sreenivasulu N, Hajirezaei MR (2016)** The metabolic signature of biomass formation in barley. Plant and Cell Physio. pp: 117-124
23. **Golabadi M, Golkar P (2013)** Compensation of grain yield reduction under drought stress by extra N fertilizer in bread wheat. Int. J. Agri. 3 (3): 629-639
24. **Gregersen PL, Foyer CH, Krupinska K (2014)** Photosynthesis and leaf senescence as determinants of plant productivity. In: Biotechnological Approaches to Barley Improvement. Springer, pp 113-138
25. **Han H, Tian Z, Fan Y, Cui Y, Cai J, Jiang D, Cao W, Dai T (2015)** Water-deficit treatment followed by re-watering stimulates seminal root growth associated with hormone balance and photosynthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. Plant Growth Reg. 77 (2): 201-210
26. **He JX, Wang J, Liang HG (1995)** Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves. Physiologia Plantarum 93 (4): 771-777
27. **Hou J, Jiang Q, Hao C, Wang Y, Zhang H, Zhang X (2014)** Global selection on sucrose synthase haplotypes during a century of wheat breeding. Plant Physio. 164 (4): 1918-1929
28. **Huntingford C, Smith DM, Davies WJ, Falk R, Sitch S, Mercado LM (2015)** Combining the [ABA] and net photosynthesis-based model equations of stomatal conductance. Ecological. Modelling 300: 81-88
29. **Hwang S-K, Singh S, Cakir B, Satoh H, Okita TW (2016)** The plastidial starch phosphorylase from rice endosperm: catalytic properties at low temperature. Planta 243 (4): 999-1009
30. **Jasemi SS, Moradi F, Najafian G, Karimzadeh K, Hosseni A, Gorbani A, Moslehi A, Hasanloo T, Mortezegoli M, Babaii A (2014)** Study on the effect of nutrition management on grain gluten and quality traits of two bread wheat cultivars. Agris.FAO.Org. p 98.

31. **Kulshrestha S, Tyagi P, Sindhi V, Yadavilli KS (2013)** Invertase and its applications–a brief review. J. Pharm. Res. 7 (9): 792-797
32. **Landry EJ, Fuchs SJ, Hu J (2016)** Carbohydrate composition of mature and immature faba bean seeds. J. Food Compos. Anal. 23(1): 251-273
33. **Lee S-T, Huang W-L (2013)** Cytokinin, auxin, and abscisic acid affects sucrose metabolism conduce to de novo shoot organogenesis in rice (*Oryza sativa* L.) callus. Bot. Stu. 54 (1): 1-9
34. **Li J, Baroja-Fernández E, Bahaji A, Muñoz FJ, Ovecka M, Montero M, Sesma MT, Alonso-Casajús N, Almagro G, Sánchez-López AM (2013a)** Enhancing sucrose synthase activity results in increased. levels of starch and ADP-glucose in maize (*Zea mays* L.) seed endosperms. Plant and Cell Physi. 54 (2): 282-294
35. **Li S, Zhou L, Guo C, Chen Q, Chen L (2013b)** Physiological Mechanism of Drought Tolerance of Maize Seedlings Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica. 5 (4): 291-298.
36. **Lin Y, Liu T, Liu J, Liu X, Ou Y, Zhang H, Li M, Sonnewald U, Song B, Xie C (2015)** Subtle regulation of potato acid invertase activity by a protein complex of invertase, invertase inhibitor, and sucrose nonfermenting1-related protein kinase. Plant Physi. 168 (4): 1807-1819
37. **Liu J, Han L, Huai B, Zheng P, Chang Q, Guan T, Li D, Huang L, Kang Z (2015)** Down-regulation of a wheat alkaline/neutral invertase correlates with reduced host susceptibility to wheat stripe rust caused by Puccinia striiformis. J. Exp. Bot: 281(2): 428-436
38. **Loutfy N, El-Tayeb MA, Hassanen AM, Moustafa MF, Sakuma Y, Inouhe M (2012)** Changes in the water status and osmotic solute contents in response to drought and salicylic acid treatments in four different cultivars of wheat (*Triticum aestivum*). J. Plant Rese. 125 (1): 173-184
39. **Ma C, Sun Z, Chen C, Zhang L, Zhu S (2014)** Simultaneous separation and determination of fructose, sorbitol, glucose and sucrose in fruits by HPLC–ELSD. Food Chem. 145: 784-788
40. **Marcińska I, Czyczyło-Mysza I, Skrzypek E, Filek M, Grzesiak S, Grzesiak MT, Janowiak F, Hura T, Dziurka M, Dziurka K (2013)** Impact of osmotic stress on physiological and biochemical. characteristics in drought-susceptible and drought-resistant wheat genotypes. Acta Physi. Plant. 35 (2): 451-461
41. **McKinley B, Rooney W, Wilkerson C, Mullet J (2016)** Dynamics of biomass partitioning, stem gene expression, cell wall biosynthesis, and sucrose accumulation during development of Sorghum bicolor. The Plant J. 72(1): 86-92
42. **Mohammadi H, Ahmadi A, Yang J, Moradi F, Wang Z, Abbasi A, Poustini K (2013)** Effects of nitrogen and ABA application on basal and distal kernel weight of wheat. J. Agri. Sci. Tech. 15 (5): 889-900
43. **Morsy MR, Jouve L, Hausman J-F, Hoffmann L, Stewart JM (2007)** Alteration of oxidative and carbohydrate metabolism under abiotic stress in two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes contrasting in chilling tolerance. J. Plant Physi. 164 (2): 157-167
44. **Mphande W, Nicolas ME, Seneweera S, Bahrami H (2016)** Dynamics and contribution of stem water-soluble carbohydrates to grain yield in two wheat lines contrasted under Drought and elevated CO2 conditions. J. Plant Physi. 214 (2): 1037-1058
45. **Qin Y, Song W, Xiao S, Yin G, Zhu Y, Yan Y, Hu Y (2014)** Stress-related genes

distinctly expressed in unfertilized wheat ovaries under both normal and water deficit conditions whereas differed in fertilized ovaries. J. Proteo. 102: 11-27

46. **Rebetzke GJ, Rattey AR, Farquhar GD, Richards RA, Condon ATG (2013)** Genomic regions for canopy temperature and their genetic association with stomatal conductance and grain yield in wheat. Func. Plant Bio. 40 (1): 14-33
47. **Reynolds M, Foulkes MJ, Slafer GA, Berry P, Parry MA, Snape JW, Angus WJ (2009)** Raising yield potential in wheat. J. Exp. Bot. 60 (7): 1899-1918
48. **Saeedipour S, Moradi F (2016)** Protective Role of Exogenous kinetin against oxidative stress induced by salt stress in rice genotypes. Phili. Agri. Sci. 99(3): 229-237.
49. **Saeidi M, Moradi F, Jalali-Honarmand S (2012)** The effect of post anthesis source limitation treatments on wheat cultivars under water deficit. Aus. J. Crop Sci. 6 (7): 1179-1118
50. **Saeidi M, Moradi F, Abdoli M (2016)** Impact of drought stress on yield, photosynthesis rate, and sugar alcohols contents in wheat after anthesis in semiarid region of Iran. Arid Land Res. Manag. 1-15.
51. **Sanchez-Bragado R, Elazab A, Zhou B, Serret MD, Bort J, Nieto-Taladriz MT, Araus JL (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. J. Integ. Plant Bio. 56 (5): 444-454
52. **Sarafraz-Ardekani M-R, Khavari- Nejad R-A, Moradi F, Najafi F (2014)** Abscisic acid and cytokinin-induced osmotic and antioxidant regulation in two drought-tolerant and drought-sensitive cultivars of wheat during grain filling under water deficit in field conditions. Notulae Sci. Bio. 6(3): 354-367
53. **Schauer N, Fernie AR (2006)** Plant metabolomics: towards biological function and mechanism. Trends in Plant Sci. 11(10): 508-516
54. **Serrago RA, Alzueta I, Savin R, Slafer GA (2013)** Understanding grain yield responses to source–sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. Field Crops Res. 150: 42-51
55. **Sharifi P, Mohammadkhani N (2016)** Effects of drought stress on photosynthesis factors in wheat genotypes during anthesis. Cereal Res. Comm. 44 (2): 229-239
56. **Tauzin AS, Giardina T (2015)** Sucrose and invertases, a part of the plant defense response to the biotic stresses. Plant cell wall in pathogenesis, parasitism and symbiosis. Field Crops Res. 173: 64-72
57. **Wang B, Ma M, Lu H, Meng Q, Li G, Yang X (2015)** Photosynthesis, sucrose metabolism, and starch accumulation in two NILs of winter wheat. Photosy. Res/ 126 (2-3): 363-373
58. **Wardlaw I, Willenbrink J (2000)** Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. New Phytolo. 148 (3): 413-422
59. **Whittaker A, Bochicchio A, Vazzana C, Lindsey G, Farrant J (2001)** Changes in leaf hexokinase activity and metabolite levels in response to drying in the desiccation-tolerant species Sporobolus stapfianus and *Xerophyta viscosa*. J. Exp. Bot. 52 (358): 961-969
60. **Winzeler M, Dubois D, Nösberger J (1990)** Absence of fructan degradation during fructan accumulation in wheat stems. J. Plant Physio. 136 (3): 324-329
61. **Xiong F, Yu X, Zhou L, Zhang J, Jin Y, Li D, Wang Z (2014)** Effect of nitrogen fertilizer on distribution of starch granules in different regions of wheat endosperm.

The Crop J. 2 (1): 46-54

62. **Xue G-P, Drenth J, Glassop D, Kooiker M, McIntyre CL (2013)** Dissecting the molecular basis of the contribution of source strength to high fructan accumulation in wheat. Plant Mol. Bio. 81 (1-2): 71-92
63. **Xue G-P, McIntyre CL, Glassop D, Shorter R (2008)** Use of expression analysis to dissect alterations in carbohydrate metabolism in wheat leaves during drought stress. Plant Mol. Bio. 67 (3): 197-214
64. **Yang HY, Wang XF, Liu JB, Gao LJ, Ishii M, Igarashi Y, Cui ZJ (2006)** Effects of water-soluble carbohydrate content on silage fermentation of wheat straw. J. Bio. Bioeng. 101 (3): 232-237
65. **Yang J, Zhang J (2010)** Grain-filling problem in 'super'rice. J. Exp. Bot. 61 (1): 1-5
66. **Yang J, Zhang J, Huang Z, Zhu Q, Wang L (2000)** Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. Crop Sci. 40 (6): 1645-1655
67. **Zhang B, Li W, Chang X, Li R, 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
68. **Zhang Q, Bartels D (2016)** Physiological factors determine the accumulation of D-glycero-D-ido-octulose (DgDi-oct) in the desiccation tolerant resurrection plant Craterostigma plantagineum. Func. Plant Bio. 241 (3): 1045-1061
69. **Zivcak M, Brestic M, Balatova Z, Drevenakova P, Olsovska K, Kalaji HM, Yang X, Allakhverdiev SI (2013)** Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. Photosyn. Res. 117 (1-3): 529-546