انتقال مجدد آسیمیلات‌ها به عنوان یک راهکار به‌نژادی جهت افزایش تولید گندم در شرایط تنش خشکی آخر فصل

بیژن قنبری[1]

چکیده

تولید غذا دارای قدمتی معادل پیدایش بشر بوده و گرسنگی حادترین مسئله آینده جهان است و باید بیش از پیش به فکر افزایش تولید محصولات غذایی بود. در این میان غلات و مخصوصاً گندم از مهم‌ترین گیاهان به شمار می‌آیند. در مناطق سرد و معتدل ایران، گندم معمولا با تنش خشکی در مرحله‌ی پرشدن دانه مواجه است که این امر یکی از دلایل عمده کاهش تولید و عملکرد در این شرایط می‌باشد. صفت قابلیت انتقال مجدد آسیمیلات‌ها از اندام‌ها به دانه در انتهای فصل از صفات شناخته شده مرتبط با تحمل تنش خشکی می‌باشد. براساس تعریف، در مراحل خاصی از نمو گیاه(قبل از آغاز رشد خطی دانه)، مواد فتوسنتزی بسیار بیش از مصرف فرآیندهای مرتبط با رشد، تولید می‌شود. این مواد می‌توانند به ترکیبات مختلف ذخیره‌ای تبدیل شوند و در مراحل بعدی که فتوسنتز جاری قادر به تامین همه احتیاجات مخزن نیست؛ مجدداً به دانه منتقل گردند. عوامل تعیین میزان ذخیره مواد در اندام‌های رویشی و کارایی انتقال مجدد آن‌ها به دانه به دو دسته عوامل محیطی و عوامل ژنتیکی تقسیم‌بندی می‌شود. عوامل محیطی شامل رطوبت، عناصر غذایی، دما و بیماری‌های گیاهی از جمله بیماری‌های برگی می‌باشد و عوامل ژنتیکی شامل نوع گیاه، رقم، سرعت پیرشدن برگ‌ها، میزان ذخیره مواد در ساقه و بعضی عوامل دیگر می‌باشد. لذا این تحقیق با هدف بررسی میزان انتقال مجدد آسیمیلات‌ها از ساقه به دانه و عوامل مختلف تاثیرگذار بر آن به صورت یک مطالعه مروری انجام گرفت.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد آسیمیلات‌ها، تولید گندم، تنش خشکی، راهکار به‌نژادی

[1]-کارشناس ارشد کشاورزی-زراعت، کارشناس مرکز خدمات جهاد کشاورزی کوزران

محور همایش: جهش تولید و نقش به‌نژادی در زراعت

مقدمه

تولید و تأمین غذا دارای قدمتی معادل پیدایش بشر بر روی زمین بوده، رشد روزافزون جمعیت، محدودیت تولید و کاهش ذخایر غذایی، زنگ خطر بزرگی است که آرامش آینده جهان را تهدید می‌کند و به عقیده کارشناسان گرسنگی برای رهبران آینده جهان حادترین و فوری‌ترین مسئله است و باید بیش از پیش به فکر افزایش تولید محصولات غذایی بود. در این میان نقش گندم در تأمین نیازهای انسانی از همه بارزتر است(Khosravi, 2008). گندم(*Triticum spp*) در حدود 8000 سال غذای اصلی تمدن‌های اصلی اروپا، آسیا و آفریقای شمالی را تشکیل می‌داده است و امروزه در مقایسه با هر گیاه زراعی دیگر در سطحی بیشتر کشت می‌شود و به عنوان مهم‌ترین منبع دانه غذایی برای بشر خواهد بود. این محصول به علت سازگاری با شرایط زراعی، سهولت ذخیره‌سازی دانه و تبدیل آن به آرد جهت تهیه نان و سایر مصارف از اصلی‌ترین اجزای رژیم غذایی جوامع انسانی به شمار می‌رود و مهم‌ترین منبع کربوهیدرات در اکثر کشورهاست(Normohamadi et al., 2012). بی‌شک تنش‌های زیستی و غیرزیستی، عمده‌ترین محدودیت در راه تولید محصولات زراعی می‌باشند. محدودیت منابع آب شیرین در بسیاری از کشورها بصورت یک معضل جدی درآمده است به‌طوریکه این محدودیت توانسته رشد اقتصادی اغلب کشورهای دنیا را تحت‌الشعاع قرار دهد. از سویی به دلیل کمی ریزش‌های جوی و نامناسب بودن پراکنش زمانی و مکانی آن در کشور ما در زمره کشورهای خشک و نیمه‌خشک جهان قرار می‌گیرد و براساس شاخص موسسه بین‌المللی مدیریت آب، ایران در وضعیت بحران شدید آبی قرار دارد. لذا با توجه به بحران آب و مصرف عمده آن در بخش کشاورزی، مطالعه و شناخت گیاهان زراعی متحمل و انواع راهکارهای موجود در آن‌ها به همراه بهبود مدیریت آب ضروری به نظر می‌رسد(Kafi et al., 2012).

وقوع تنش خشکی در دورهٔ پرشدن دانهٔ گندم و نامساعد بودن شرایط برای انجام اعمال فتوسنتزی گیاه، وجود سازوکار جبرانی به منظور تأمین امنیت عملکرد دانه، بسیار مفید و ضروری می‌باشد(Yang et al., 2000). به طورکلی، سه منبع اصلی در طول دوره پرشدن دانه گندم برای تجمع مواد در دانه ذکر شده است که از جمله آن می‌توان به فتوسنتز جاری اندام‌های مختلف، انتقال مجدد مواد ذخیره شده در اندام‌های رویشی قبل از مرحله گرده‌افشانی و انتقال مجدد مواد معدنی ذخیره شده پس از مرحله گرده‌افشانی اشاره کرد. در گیاهان طی دوره‌ای از رشد، تجمع برخی از مواد تولید شده در فتوسنتز بیشتر از میزان مصرف آن برای رشد توسط گیاه است. در این حالت این مواد مازاد در اندام‌های دیگر و مخصوصاً در ساقه انباشته شده و در مراحل بعدی رشد به دانه انتقال می‌یابد که این فرآیند به عنوان انتقال

مجدد تعریف می‌شود(Bahrani, 2011). در گذشته به دلیل محدود بودن روش‌های گزینش و اطلاعات در مورد نحوه مقاومت به تنش در محصولات زراعی، موفقیت در برنامه اصلاح نباتات نیز محدود بوده و خسارت قابل توجهی از تنش‌های محیطی(گرما، سرما، خشکی و...) به محصولات زراعی از جمله غلات وارد شده است، اما در سال‌های اخیر بررسی واکنش گیاهان زراعی به تنش محیطی بسیار مورد توجه قرار گرفته است(Passioura, 2002).

هر چند برنامه‌های اصلاح گندم در سطح جهان دستاوردهای ژنتیکی زیادی را بدون کمک ابزارهای انتخاب فیزیولوژیک در افزایش پتانسیل عملکرد به همراه داشته است(Normohamadi et al., 2012). اما آگاهی از تغییرات صفات فیزیولوژیک همراه با بهبود ژنتیکی پتانسیل عملکرد گندم، برای بهبود شناخت عوامل محدودکننده‌ی عملکرد و تعیین راهکارهای اصلاح‌نباتات در آینده ضروری است(Foulkses et al., 2007). امروزه اصلاح‌گران به مانند فیزیولوژیست‌ها معتقدند که موفقیت‌های آینده از طریق تلفیق بیشتر تحقیقات منظم به واقعیت خواهد پیوست. زیرا که تا آینده نزدیک تقاضا برای گندم در سطح جهان تقریباً دو درصد در سال افزایش می‌یابد که نیاز به دو برابر شدن میانگین عملکرد گندم دارد و سرعت اخیر رشد عملکرد برای برآورد نیاز آینده جوامع بشری کم می‌باشد، که این نیاز به روش‌های جدید و کارآمدتر اصلاح برای تکمیل تکنیک‌های موجود می‌باشد و دوم اینکه مطالعات اخیر نشان می‌دهند انتخاب برای صفات فیزیولوژیک پتانسیل افزایش عملکرد در گندم را دارا می‌باشند، لذا توجه به بهبود عملکرد بالقوه نیازمند درک فرآیندهای فیزیولوژیکی است که ممکن است از نظر ژنتیکی برای بهبود عملکرد تغییر یابند(Normohamadi et al., 2012). و از سویی با مطالعه بر روی صفات انتقال مجدد آسیمیلات‌ها و می‌توان زمینه را برای شناسایی صفات برتر به منظور اصلاح در آن زمینه فراهم نمود.

تنش و خشکی در گیاهان زراعی

محصولات زراعی تحت تأثیر انواع تنش‌های محیطی زنده و غیرزنده قرار می‌گیرند(Amjad et al., 2008) تنش‌های محیطی عوامل غیرزنده‌ی خارجی هستند که می‌توانند تأثیرهای مضری بر گیاهان داشته باشند که به صورت کاهش رشد، افت عملکرد و یا مرگ بخشی از گیاه یا کل آن بروز می‌کند. از جمله‌ی این عوامل، شرایط نامساعد خاک، شوری، خشکی، دماهای بالا و پایین، و ... می‌باشند(Levitt, 1980). در حقیقت مقدار یا شدت نامناسب عوامل فوق است که می‌تواند به طور بالقوه برای موجود زنده مشکل‌ساز باشد و باعث تنش و بروز آسیب‌های مستقیم و غیر مستقیم در گیاه یا اجزای آن شود. خسارت ناشی از تنش‌های کمبود آب، شوری و دما به گیاهان زراعی در سطح جهان در مقایسه

با سایر تنش‌های گسترده‌تر است و تنش‌های شوری و مخصوصاً خشکی مورد توجه هستند(Storey.& Wynjones., 1977).

واژه خشکی یک اصطلاح هواشناسی بوده و بیان‌گر دوره‌ای است که در آن مقدار بارندگی کمتر از مقدار تبخیر و تعرق بالقوه شود. از سوئی چون کمبود باران باعث تنش کمبود آب خواهد شد، لذا واژه تنش خشکی برای مواردی که تنش در اثر عدم وقوع بارندگی مفید ایجاد شده است به کار می‌رود. همچنین از نظر زراعی خشکی بصورت عدم توازن بین ذخیره آب در خاک و نیاز آبی گیاه زراعی تعریف می‌شود و در شرایط دیم عبارت است از ذخیره ناکافی رطوبت حاصل از بارندگی و یا کمبود ذخیره رطوبت خاک برای رشد بهینه گیاه، که در این حالت رشد گیاه وابسته به برهمکنش اثر متقابل بین خاک، گیاه و عوامل جوی بوده و بصورت موقتی است(Kafi et al., 2012). گیاهان در هنگام تنش خشکی با تغییراتی که در برخی از خصوصیات فیزیولوژیک خود ایجاد می‌کنند به تنش‌های محیطی پاسخ می‌دهند(Alimohammadi et al., 2009). با تشدید تنش خشکی، آب موجود در بافت‌ها و سلول‌های گیاهی به تدریج از دست رفته و در متابولیسم طبیعی بافت‌ها و سلول‌ها اختلال بوجود می‌آید(Ebrahimzadeh et al., 2012). و هنگامی که گیاه در معرض تنش آبی قرار می‌گیرد، روزنه‌ها تمایل به بسته‌شدن دارند. روزنه‌ها می‌توانند میزان مصرف آب، کارایی گیاه در مصرف آب و عملکرد را از طریق نقشی که در فرآیند فتوسنتز دارند تحت تأثیر قرار دهند(Kafi et al., 2012). در شرایط خشکی انتهایی وقتی که دوره پرشدن دانه با دوره کم‌آبی مصادف می‌شود، اگر برگ‌ها بتوانند سبز بمانند و عمل فتوسنتز، آسیمیلاسیون(همانندسازی)، ذخیره کربوهیدراتی و انتقال آن به دانه را انجام دهند عملکرد دانه کاهش نخواهد یافت. اما در این دوره علاوه بر کم‌آبی میزان تبخیر از سطح خاک افزایش و مواد حاصل از فتوسنتز بیشتر برای بقای گیاه مصرف می‌شود و بدین ترتیب دانه‌ها کاملاً پر نخواهند شد و عملکرد کاهش می‌یابد(Ebrahimzadeh et al., 2012). حساس‌ترین مرحله نمو گندم به تنش خشکی، مرحله گلدهی(گرده افشانی) است و تنش باعث کاهش آن می‌شود و در مراحل بعدی نمو موجب تسریع پیری و کاهش پرشدن دانه‌ها می‌شود و تنش متوالی در طی دو مرحله باعث کاهش وزن دانه‌ها می‌شود که این کاهش وزن دانه به‌طور نسبی توسط فرآیند انتقال مجدد مواد پرورده ذخیره‌شده قبل از گلدهی می‌تواند جبران گردد(Kafi et al., 2012).

انتقال مجدد مواد فتوسنتزی

با توجه به وقوع تنش خشکی در دورهٔ پر شدن دانهٔ گندم و نامساعد بودن شرایط برای انجام اعمال فتوسنتزی گیاه، وجود سازوکارهای جبرانی به منظور تأمین امنیت عملکرد دانه، بسیار مفید و ضروری می‌باشد. دو فرآیند فیزیولوژیکی در رشد و نمو دانه دخالت دارند 1- فتوسنتز جاری 2-انتقال مجدد ترکیبات تجمع یافته در اندام‌های قبل از گلدهی. پس در این شرایط انتقال مجدد مهم‌ترین این سازوکارها می‌باشد. براساس تعریف، در مراحل خاصی از نمو گیاه(قبل از آغاز رشد خطی دانه)، مواد فتوسنتزی بسیار بیش از مصرف فرآیندهای مرتبط با رشد، تولید می‌شود. این مواد می‌توانند به ترکیبات مختلف ذخیره‌ای تبدیل شوند و در مراحل بعدی که فتوسنتز جاری قادر به تامین همه احتیاجات مخزن نیست؛ مجدداً به دانه منتقل گردند(Yang et al., 2000). انتقال مجدد فرایندی انرژی‌خواه است که جهت جلوگیری از کاهش بیشتر عملکرد بوسیله گیاه مورد استفاده قرار می‌گیرد ولی کاهش عملکردی با آن همراه است(Blum, 1996). در غلات و در مرحله خوشه‌دهی و گرده‌افشانی مواد فتوسنتزی بیشتر از احتیاجات این دو فرایند می‌باشند. که این مازاد مواد فتوسنتزی به ساقه منتقل می‌شود و به صورت نشاسته ذخیره می‌شود، تا وقتی گیاه وارد مرحله پرشدن دانه‌ها شد، مواد نشاسته‌ای به قند تبدیل و به دانه‌های در حال پرشدن منتقل شود(Kochaki & Sarmadnia., 2000). انتقال آسیمیلات‌ها یکی از خصوصیاتی است که توسط دانشمندان جز مکانیسم‌های تحمل نیز در نظر گرفته می‌شود. در غلاتی مانند گندم و جو به روشنی نشان داده شده است که در هنگام بروز تنش، مقدار آسیمیلات‌ها جهت پرکردن و رشد دانه شدیداً کاهش می‌یابد و ژنوتیپ‌هایی که بتوانند ذخایر کربوهیدرات ذخیره شده در ساقه خود را مجدد فعال نماید مناسب‌ترند، زیرا دانه آن‌ها بهتر رشد می‌کند. و در نتیجه هرچه میزان آسیمیلات‌های ذخیره شده در ساقه بیشتر باشد، گیاه نسبت به تنش خشکی مقاوم‌تر است(Haghparast et al., 2006).

موضوع تحمل زنگ زرد در گندم دیم رقم سرداری در سال زراعی پر باران 72-1371 که اپیدمی زنگ شایع شده بود در مزارع تکثیر بذر این رقم در ایستگاه سرارود کرمانشاه مشاهده شد، بطوری‌که مزارعی که به شدت ورس کرده بود و دچار بیماری زنگ شده بود، عملکرد این رقم تا 3000 کیلوگرم در هکتار بود(Haghparast, 2013). با مشاهده این موضوع و مطالعه مقاله‌ای در مورد ارتباط قابلیت انتقال مجدد مواد فتوسنتزی ذخیره شده در ساقه برای پرکردن دانه گندم و تحمل بیماری سپتوریا در مرحله پرکردن دانه ، این نظریه را مطرح شد که علت تحملِ بیماری زنگ در رقم زراعی سرداری نیز ممکن است همین قابلیت انتقال مجدد باشد. از سال 1383 به بعد، حق‌پرست و همکاران قابلیت انتقال مجدد ارقام موجود در آزمایش‌های مقایسه عملکرد را در مقایسه با سرداری بررسی نمودند و

طی چند سال بررسی در ارقام مختلف و مقایسه آن‌ها با رقم زراعی سرداری به این نتیجه رسید که رقم سرداری از ارقام برتر از نظر قابلیت انتقال مجدد می‌باشد و به همین دلیل در اثر بیماری شدید زنگ و همچنین خوابیدگی محصول عملکرد دانه آن چندان کم نمی‌شود و به عبارت دیگر زنگ را تحمل می‌نماید(Haghparast et al., 2008). موضوع تحملِ زنگ بحث بسیار مهمی در اپیدمیولوژی گندم نسبت به بیماری زنگ است، به این ترتیب که اگر رقمی به زنگ مقاوم باشد و به واسطه داشتن قابلیت انتقال مجدد بالا، بیماری زنگ را تحمل نماید، در اثر اپیدمی نژاد جدیدی از زنگ مقاومت آن رقم مقاوم شکسته شود، قابلیت تحمل زنگ در این رقم زراعی مانع از خسارت شدید به محصول در سال‌های اپیدمی می‌شود. به عنوان مثال اگر رقم زراعی آبی قدس در سال زراعی 72-1371 که رقم مقاومی نسبت به زنگ زرد بود ولی مقاومت آن در مقابل نژادی زنگ زرد در این سال زراعی شکسته شد، قابلیت انتقال مجدد بالایی داشت و بیماری زنگ را به واسطه آن تحمل می‌کرد، در آن سال زراعی دچار 80 تا 100 درصد خسارت نمی‌شد(Haghparast et al., 2008).

عوامل موثر بر انتقال مجدد

به طور کلی هر عاملی که روی فتوسنتز جاری تأثیر بگذارد بر روی تجمع و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی نیز نقش دارد، عوامل تعیین میزان ذخیره مواد در اندام‌های رویشی و کارایی انتقال مجدد آن‌ها به دانه را می‌توان به دو دسته عوامل محیطی و عوامل ژنتیکی تقسیم‌بندی کرد (Dordas & Sioulas., 2009).

1- عوامل محیطی

شامل رطوبت، عناصر غذایی، دما و بیماری‌های گیاهی از جمله بیماری‌های برگی می‌باشد و عوامل دیگری که نیاز به انجام تحقیقات بیشتر را در این زمینه را دارد

1-1- :رطوبت

تنش در دوره پرشدن دانه موجب برخورداری بیشتر دانه از ذخایر اندام‌های دیگر می‌شود و بیشترین تأثیر را بر درصد انتقال مجدد دارد. به دلیل اینکه در شرایط تنش رطوبتی گیاه تنفس بیشتری انجام می‌دهد، لذا فتوسنتز جاری کاهش یافته و مواد پرورده ذخیره‌ای قبل از ظهور بساک به کمک فتوسنتز جاری آمده و در تشکیل دانه نقش ایفا می‌کند، در نتیجه انتقال مواد ذخیره‌ای قبل از ظهور بساک در شرایط تنش بیشتر می‌شود و خشکی در دوره رشد ساقه سبب کاهش آسیمیلاسیون کربن می‌شود و بدین ترتیب از تجمع ذخیره کاسته می‌شود(Blum, 1998). اهمیت انتقال مجدد در شرایط آب و هوایی خشک و نیمه‌خشک قابل ملاحظه است، چون در چنین شرایطی پس از گل‌دهی، هوا

گرم و خشک است و این امر باعث تنش خشکی شده و در نتیجه فتوسنتز جاری را محدود می‌سازد(Kirda et al., 2001) و آن دسته از عوامل محیطی که تأثیر بر کاهش فتوسنتز جاری در طی پرشدن دانه دارند، موجب افزایش میزان انتقال مجدد در طی این دوره می‌شوند(Blum, 1998) البته مشکل ناشی از تنش گرما همراه با تنش آب که پس از گل‌دهی رخ می‌دهد یا به عبارتی ترکیب تنش حرارتی و آبی می‌تواند پیری را حتی تا نقطه‌ای افزایش دهد که فرایند انتقال‌مجدد به شدت مختل شود(Kafi et al., 2005).

1-2- عناصر غذایی

کاربرد نیتروژن به صورت کود سبب افزایش انتقال نیتروژن از اندام‌های رویشی می‌شود. گزارشات تأیید می‌کند برای بهبود درصد پروتئین دانه می‌توان ژنوتیپ‌هایی انتخاب کرد که درصد بیشتری نیتروژن از اندام‌های رویشی خود به دانه منتقل کنند. همبستگی مثبت و معنی‌داری بین میزان نیتروژن اندام‌های رویشی قبل از گلدهی، عملکرد و نیتروژن دانه گزارش شده است. به طور کلی سهم انتقال مجدد نیتروژن بیشتر از انتقال مجدد کربن می‌باشد. مصرف زیاد یا نابهنگام کود نیتروژن در شرایط تنش خشکی، باعث به تاخیر افتادن نامناسب پیری می‌گردد، و در این شرایط انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای از ساقه به تاخیر، و میزان و کارایی آن کاهش یافته و به تبع آن روند پرشدن دانه نیز کند می‌گردد(Yang et al., 2000).

1-3- دما

خشکی انتهایی همیشه همراه با تنش گرما می‌باشد. گرما طول دوره پرشدن دانه را کاهش می‌دهد معمولا با بوجود آمدن تنش گرما، شدت پرشدن دانه افزایش می‌یابد. وقتی به واسطه تنش گرما، پرشدن دانه ها وابسته به انتقال ذخیره ساقه باشد، شدت انتقال عامل مهمی خواهد بود. بنظر می‌رسد که شدت انتقال ذخایر ساقه در درجات بالای گرما به اندازه کافی زیاد نیست که بتواند کاهش پرشدن دانه‌ها را جبران کند. تحت چنین شرایطی اگر دوره پرشدن دانه‌ها به طور ژنتیکی طولانی‌تر باشد بهتر است. هر چند دوره کوتاه‌تر پرشدن دانه ممکن است سبب فرار از تنش‌های انتهایی شود ولی دوره طولانی‌تر اجازه می دهد که از ذخیره ساقه بیشتری استفاده شود(Ehdaie, 1998). تنش گرمایی ناشی از تاخیر در کاشت نیز بر میزان انتقال ذخایر ساقه در گندم تأثیر می‌گذارد به گونه‌ای که تاخیر در کاشت منجر به افزایش معنی‌دار انتقال ذخایر ساقه به دانه می‌شود، زیرا تنش گرمایی ناشی از تأخیر در کاشت به واسطه رسیدگی و برداشت دیرتر از موعد مقرر و امکان برخورد با تنش خشکی انتهایی در واقع به مانند شرایطی مثل تنش آب در گیاه در انتهای فصل عمل می‌کند و به همین واسطه انتقال مجدد در گیاه افزایش می‌یابد(Cruz-Aguado et al., 2000).

1-4- بیماری‌های برگی و سایر عوامل

عموماً در مرحله پرشدن دانه‌ها، فتوسنتز جاری تحت تاثیر تنش‌های زنده و غیرزنده متعددی قرار می‌گیرد و در این زمان انتقال مجدد ذخایر ساقه به عنوان یک فرایند مهم و پشتیبانی‌کننده می‌تواند تا حدود زیادی کاهش عملکرد دانه را جبران کند(Ehdaie, 1998).

2- عوامل ژنتیکی

که شامل نوع گیاه، رقم، سرعت پیرشدن برگ‌ها، میزان ذخیره مواد در ساقه و بعضی عوامل دیگر می‌باشد. همچنین توان بالقوه ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در ساقه و سپس کارایی انتقال آنها به دانه دو خصوصیت موثر در ثبات عملکرد تحت شرایط تنش خشکی می‌باشد که تحت کنترل ژنتیکی بوده و لذا در ارقام اصلاح شده برای مناطق مختلف می‌تواند متفاوت باشد.

2-1- سرعت پیرشدن برگ‌ها

از عواملی دیگری که توانایی بیشتری در استفاده از ذخایر ساقه جهت پرکردن دانه خود تحت شرایط تنش و بدون تنش را دارند سرعت پیرشدن برگ‌هاست. به طور کلی به نظر می‌رسد که پیری زود هنگام برگ‌ها به عنوان یک منبع پایدار از آسیمیلاسیون جاری عمل کرده و سبب محدود شدن استفاده از ذخایر ساقه گردد. صفت تاخیر در پیری برگ (به عنوان یک منبع با ثبات فتوسنتز جاری) در شرایط بدون تنش جهت افزایش عملکرد صفت مطلوبی است، ولی در شرایط تنش پس از مرحله گرده افشانی ممکن است یک مزیت به حساب نیاید، زیرا تنش موجب پیری یا زوال برگ می‌شود(Ehdaie, 1998).

2-2- خصوصیات رقم

ارقام معمولی و پابلند گندم ممکن است نسبت به ارقام جدید پاکوتاه و نیمه‌کوتاه دارای ذخیره ساقه بیشتری باشند نتایج بدست آمده از آزمایش‌های مزرعه‌ای، در سال‌های متعدد با تیمارهای کشت آبی و خشکی نشان می‌دهد که در شرایط خشکی انتهایی ارقام پابلند بومی گندم از ثبات بالاتر عملکرد دانه برخوردار هستند تا ارقام پاکوتاه و نیمه پاکوتاه، هرچند که قابلیت عملکرد دانه آنها کمتر است. در مقایسه ذخایر ساقه برای پرکردن دانه در گندم‌های پابلند مقدار مطلق ذخایر ساقه در ارقام پابلند نسبت به ارقام پاکوتاه بیشتر است. به نظر می‌رسد که هیچ‌گونه مزیتی تحت شرایط بدون تنش در این مورد وجود نداشته باشد. علیرغم این، محققین پیشنهاد کرده‌اند که ذخایر بیشتر ساقه در ارقام پابلند گندم ممکن است تحت شرایط مختلف مفید باشد، بخصوص اگر فتوسنتز پس از لقاح محدود شود. گزارش

شده که ارقام پابلند و پاکوتاه گندم نیاز مشابه‌ای به ذخیره ساقه قبل از گلدهی دارند و بازدهی آنها نیز برای استفاده از این ذخیره یکسان است. معرفی ژنوتیپ‌های نیمه‌پاکوتاه گندم در دهه‌های گذشته تحول شگرفی در راه افزایش عملکرد گندم بوجود آورده است. عمده‌ترین تغییر در ساختار ژنتیکی ارقام گندم نیمه‌پاکوتاه نسبت به ارقام بومی، انتقال ژن‌هایی بوده که درصد توزیع مواد به سمت دانه و شاخص برداشت در این ژنوتیپ‌ها را افزایش داده است(Ehdaie, 1998). ارتفاع مناسب بوته(ارقام پاییزه 90-80 و ارقام بهاره 100-70 سانتی‌متر)، توازن طول ساقه در بخش های میانگره‌های بالایی و پایینی و وزن مخصوص ساقه بیشتر از معیارهای گزینش برای ارقامی با حداکثر ذخایر ساقه و حداکثر انتقال مجدد به دانه در شرایط محیطی با تنش‌های پایان فصل گزارش شده است(Ehdaie et al., 2006).

میزان انتقال مجدد ماده خشک از اندام‌های رویشی به دانه‌ها در هنگام وقوع تنش خشکی در بین ارقام گندم تفاوت معنی‌داری دارد(Plaut et al., 2004). همچنین میزان انتقال قندهای محلول ساقه به دانه و کارایی این انتقال در شرایط تنش گرما طی دوره پرشدن دانه را وابسته به ژنوتیپ اعلام گردید(Tahir & Nakata., 2005). در مناطق خشک و نیمه‌خشک که با محدودیت آب در مراحل انتهایی رشد گندم مواجه هستند، ارقامی مناسب‌ترند که قبل از گرده‌افشانی رشد رویشی مطلوبی داشته و مقدار بیشتری قند در ساقه‌های خود ذخیره کنند و پس از گرده افشانی انتقال مجدد زودتر آنها شروع شود تا عملکرد دانه باثبات تری در این شرایط تولید نمایند(Yang et al., 2001).

2-3- میزان ذخیره مواد در ساقه

بیشتر ژنوتیپ‌های گندم دارای ساقه‌های توخالی هستند و برخی نیز ساقه های توپر دارند. برخی مواقع، ژنوتیپ‌هائی که ساقه‌های توپر دارند، کربوهیدرات‌های قابل حل در اتانول به میزان بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های با ساقه‌های توخالی دارند. بنابراین این مواد می‌توانند یک منبع اضافی از کربوهیدرات‌ها برای سنبله در طی پرشدن دانه‌ها باشند. از سویی ژنوتیپ‌هائی که ساقه‌های توپر دارند می‌توانند عملکرد دانه بیشتری تولید کنند، و ژنوتیپ‌های دارای ساقه توپر نسبت به ورس مقاوم تر می‌باشند(Ehdaie, 1998).

انتقال مجدد آسیمیلات‌ها و رابطه آن با خشکی

نقش مهم جابجایی مواد از اندام‌های رویشی به زایشی در محیط‌های خشک از دیرباز شناخته شده است(Blum, 1998). دریافت آسیمیلات‌های جاری احتمالاً تحت شرایط تنش خشکی که در طی پرشدن دانه‌ها رخ دهد، شدیداً دچار محدودیت می‌شود. مقدار و کارایی انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای به دانه بویژه وقتی که گیاه در شرایط تنش

خشکی قرار گرفته باشد، تعیین کننده عملکرد نهایی دانه خواهد بود(Ehdaie et al., 2006). تغییر جهت بیشتر آسیمیلات‌های جاری به ساختارهای تولیدمثلی در طی رشد اولیه آنها باعث ایجاد مقاصد بیشتر و بزرگتری برای آسیمیلات‌ها پس از لقاح می‌شود. در واقع این مسئله فرصتی برای افزایش عملکرد دانه و شاخص برداشت به همان میزانی که منابع آسیمیلات‌ها و توزیع آن‌ها در سنبله‌ها محدودیتی نداشته باشد ایجاد خواهد کرد(Ehdaie, 1998). پس از گلدهی، وقتی اندام‌های تولیدمثلی شکل گرفت، آسیمیلات‌های جاری مستقیماً به سمت پرشدن دانه‌ها می‌روند. دوره نهائی برای حساسیت به تنش خشکی پس از گرده‌افشانی تشخیص داده شده است و عمدتاً با تغذیه یک ترکیب مصنوعی از آسیمیلات‌ها و موادغذائی می‌توان بر آن غلبه کرد و در فقدان مواد غذائی، بیشتر دانه‌ها از بین می‌روند که این مسئله نتیجه‌ای از تیمار خشکی است. پس یک محدودیت جدی در دریافت آسیمیلات‌های جاری در طی یک دوره خشکی چند روزه اتفاق می‌افتد. در چنین شرایط از تنش خشکی، حاصلخیزی تأثیری ندارد. محققین پیشنهاد کرده‌اند ژنوتیپ‌هائی که دریافت این مواد غذائی را در دانه‌های جوان افزایش می‌دهند ممکن است بهبود مقاومت به دوره‌های موقت خشکی را باعث شوند(Reynolds et al., 2000).

نقش تغییرات ژنتیکی در انتقال مجدد

تنوع ژنتیکی و قابلیت توارث در مورد توانائی انتقال مجدد آسیمیلات‌ها از ساقه به منظور پرکردن دانه‌ها در گندم گزارش شده است. انتخاب برای دانه‌های بزرگتر در پاسخ به تیمارهای آبگیر شیمیائی باعث ایجاد دانه‌های بزرگتر شده است یعنی معادل با عملکرد بیشتر در هر گیاه. کاهش وزن خشک دانه با این آبگیرها همبستگی بالائی با کاهش وزن خشک دانه تحت شرایط تنش گرمائی دارد. انتخاب در نسل‌های اولیه برای تحمل به آبگیرهای شیمیائی در گندم زمستانه امکان‌پذیر است. انتقال مجدد ذخایر ساقه، پرشدن دانه‌ها را تحت شرایط تنش گرمائی نیز پشتیبانی می‌کند. هچنین تیمار آبگیرهای شیمیائی نسبت به دیگر تست‌های آزمایشگاهی کمتر قابلیت باروری را کاهش می‌دهند. به نظر می‌رسد که شرایط رشد به میزان زیادی درصد آسیب حاصل از تیمارهای آبگیر شیمیائی را بر روی ژنوتیپ‌های گندم کاهش می‌دهد. تکنیک استفاده از آبگیرهای شیمیائی می‌تواند در مورد انتخاب برای مقاومت به خشکی به کار رود(Blum et al., 1991). علی‌رغم گزارشات در مورد محاسن مقاومت به خشکی با استفاده از انتخاب برای ظرفیت بیشتر انتقال مجدد آسیمیلات‌ها به دانه‌ها، اما چنین استراتژی ممکن است خنثی کننده پتانسیل عملکرد باشد. تجمع آسیمیلات‌ها در ساقه‌ها قبل از لقاح می‌تواند وزن سنبله در زمان لقاح را کاهش دهد، که بدین وسیله پتانسیل عملکرد کاهش می‌یابد(Ehdaie, 1998).

به‌نژادی برای مشارکت بیشتر ذخایر ساقه در عملکرد دانه، در راستای پایداری عملکرد در محیط‌های پرتنش امکان‌پذیر است. براساس گزارشات موجود مقدار ماده خشک پویا شده و راندمان انتقال آن در میانگره ارقام متحمل به تنش خشکی بیش از ارقام حساس بوده و منجر به افزایش اختصاص ذخایر ساقه به دانه‌ها در ارقام متحمل شده است(Blum, 1998).

وجود صفاتی چون مقادیر مطلوب انباشت ذخیره کربوهیدرات در ساقه و بازدهی انتقال آن به دانه‌ها سبب می‌شود که کاهش شدید عملکرد دانه تحت شرایط تنش انتهایی مانند گرما و خشکی، تعدیل یافته و بدین ترتیب با ثبات میزان عملکرد، عملکرد دانه قابل قبولی در شرایط تنش حاصل شود. توارث صفت تجمع و ذخیره کربوهیدرات‌های قابل حل در آب در ساقه یا سایر اندام‌های رویشی قبل از گلدهی در گندم و بازدهی انتقال آنها به دانه در دوره پر شدن دانه هنوز مطالعه نشده است. برخی بررسی‌ها در دست اقدام است تا پس از تعیین والدین مناسب برای بررسی توارث این دو صفت، با تلاقی والدین مناسب و بررسی نتاج در نسل‌های مختلف، نحوه توارث این صفات مشخص شود. بعد از شناخت نحوه توارث می‌توان از این صفات در برنامه های اصلاحی برای افزایش و یا ثبات عملکرد دانه در گندم در محیط‌های تنش‌زا استفاده کرد(Blum, 1996).

ارقام پرمحصول دارای ذخایر ساقه کمتری بوده و در شرایط تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه کاهش شدیدتری را در عملکرد دانه در مقایسه با ارقام کم‌محصول نشان می‌دهند و وجود ذخایر بیشتر آسیمیلات‌ها در ساقه و مصرف آن‌ها در طول دوره پرشدن دانه در شرایط خشکی آخر فصل از عوامل مهمی است که در ژنوتیپ‌های پابلند عملکرد دانه را به طور مثبت تحت تاثیر قرار می‌دهد. همچنین بین وزن ماده خشک موجود در ساقه و عملکرد دانه همبستگی مثبت و معنی‌دار گزارش شده و میزان وراثت پذیری خصوصی تخصیص مواد فتوسنتزی به ساقه را 42 درصد به دست آوردند. اصلاح برای استفاده بیشتر از ذخایر ساقه و فتوسنتز جاری در پرکردن دانه یکی از مهم‌ترین اهداف به‌نژادی گندم در مناطق با تنش‌های محیطی و غیرمحیطی که در طول دوره پرشدن دانه اتفاق می‌افتند محسوب می‌شود. بیشترین همبستگی بین افزایش وزن دانه با سرعت پرشدن دانه در هفته اول و سپس در هفته دوم بعد از گرده‌افشانی وجود دارد(Ehdaie et al., 2006).

روش‌های انجام محاسبات انتقال مجدد در تحقیقات مربوط به تنش خشکی

در آزمایشات مزرعه‌ای مربوط به برآورد میزان تجمع آسیمیلات‌های ذخیره شده در اندام‌های رویشی تا قبل از گلدهی و نقش آنها در پرکردن دانه، از سه روش برای اندازه گیری صفات مربوطه استفاده می‌شود. در روش اول(روش وزنی تخمین سهم ذخایر ساقه در عملکرد دانه)، مقدار ذخیره و انتقال کربوهیدرات ساقه به دانه در طی دوره رشد دانه، بر

اساس روابطی خاص و بر مبنای تفاوت وزن خشک ساقه در زمان گلدهی(حداکثر میزان) و در فواصل زمانی مختلف تا هنگام رسیدن دانه به دست می‌آید. در روش دوم، میزان کربوهیدرات‌های قابل حل در آب در ساقه یا برگ‌ها در زمان‌های مختلف مورد سنجش قرار می‌گیرند. این روش، روشی طولانی و پر هزینه بوده و نیاز به آزمایشگاه مجهز دارد، به همین علت سعی شده است صفتی یافت شود که با مقدار کربوهیدرات‌های قابل حل در آب ذخیره شده در ساقه قبل از گلدهی همبستگی مثبت داشته باشد و در ضمن بتوان این صفت را به سادگی و با صرف هزینه کم اندازه‌گیری کرد. در روش سوم که از قدمت کمتری نسبت به دو روش پیشین برخوردار است، سهم ذخیره اندام‌های رویشی قبل از گلدهی در تولید دانه از رابطه بین میزان خشک تولید شده بعد از گلدهی تا رسیدن و میزان عملکرد دانه، براساس اصول فیزیکی و فیزیولوژیکی گیاه، برآورد می‌شود.(Ehdaie, 1998)، با استفاد از این روش نشان داد که تنوع ژنتیکی زیادی از نظر تجمع کربوهیدرات و بازدهی انتقال این ذخیره به دانه‌ها میان ارقام مختلف گندم بهاره تحت شرایط کشت آبی و تنش خشکی انتهایی وجود دارد.

اما از بین این روش‌ها، ساده‌ترین و مؤثرترین روش برای اندازه‌گیری انتقال مجدد مواد فتوسنتزی، روش اول یعنی اندازه‌گیری میزان کاهش وزن ساقه‌ها بین مراحل گرده‌افشانی و رسیدگی است(Richards et al., 2001).

استفاده از مواد شیمیایی خشک کننده در تعیین انتقال مجدد

استفاده از مواد خشکاننده شیمیایی پس از گرده‌افشانی ابزار گزینشی بسیار معتبری برای ارزیابی مقاومت به تنش در غلات هست. (Blum, 1998) اظهار داشت که دستیابی به سطح مشخصی از تنش خشکی در دوره پرشدن دانه در مواد ژنتیکی ناهمگون مشکل است و استفاده از خشکاننده‌های شیمیایی سایه‌انداز پس از گلدهی در شرایط بدون تنش به عنوان وسیله‌ای برای جلوگیری از فتوسنتز و آشکار کردن ظرفیت پرشدن دانه از ذخایر ساقه پیشنهاد می‌شود.

یکی از راه‌هایی که به‌وسیله آن می‌توان نقش فتوسنتز برگ‌ها، سنبله و انتقال‌مجدد را به صورت جداگانه در شکل‌گیری عملکرد دانه بررسی کرد استفاده از مواد جاذب رطوبت مانند کلرات منیزیم و کلرید سدیم است(Blum, 1998). استفاده از این مواد برای از بین بردن کلروفیل و توقف فتوسنتز جاری قبل از شروع پرشدن دانه‌ها پیشنهاد شده است. مزایای استفاده از این مواد شیمیایی این است که می‌توان زمانی‌که 50 درصد بوته هر کرت به مرحله گلدهی رسید، در آن زمان یا چند روز بعد با این مواد آغشته کرد و بدین ترتیب از آسیمیلاسیون جاری جلوگیری کرد و بدین ترتیب می‌توان نتیجه‌گیری کرد که دانه‌های تولیدی فقط ناشی از انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای در اندام‌های رویشی قبل از گل‌دهی است.

کاربرد این مواد در برای برآورد تغییرات ژنتیکی پرشدن دانه توسط ذخیره ساقه قبل از گلدهی مورد تأیید قرار گرفته است. و کاربرد یدید پتاسیم 0/4 درصد برای گندم توصیه شد(Nicolas &Turner., 1993). نتایج(Rohi et al., 2011) نشان داد که تیمار محلول‌پاشی با کلرات‌سدیم 0/1 درصد موجب خشک شدن اندام‌های فتوسنتز کننده و وابستگی بیشتر دانه‌ها به ذخایر انتقال یافته از ساقه می‌شود. تیمار محلول‌پاشی اثر قابل توجهی روی شاخص برداشت، محتوی نسبی آب برگ، وزن هزاردانه و نیز میزان عملکرد دانه داشت و نتایج آزمایش نشانگر مشابه بودن اثر تنش خشکی ناشی از کلرات سدیم و تنش طبیعی طی دوره پرشدن دانه می‌باشد. نتایج نشان داده است که روش استفاده از موادشیمیایی خشکاننده راهکار موثری در جهت آشکارسازی ظرفیت انتقال مجدد مواد ذخیره‌شده به دانه طی زمانی است که فتوسنتز به دلیل تنش‌های محیطی دچار اختلال می‌شود(Blum et al., 1991) و با توقف فتوسنتز جاری در تیمار تنش حاصل از کلرات سدیم میزان انتقال مجدد مواد از ساقه به دانه افزایش یافت(Rohi et al., 2011).

نتیجه‌گیری

در پایان می‌توان نتیجه‌گیری کرد که استفاده از خشکاننده‌های شیمیایی روشی موثر برای شبیه‌سازی خشکی در جمعیت‌های اصلاحی گونه‌های مختلف غلات بوده و از این طریق می‌توان پتانسیل ژنوتیپ‌های مختلف را در استفاده از ذخایر ساقه شناسایی و ارقام و لاین‌هایی با پایداری وزن دانه در شرایط تنش را انتخاب نمود این روش در برنامه‌های به‌نژادی مقدماتی قابل اجرا بوده و به به‌نژادگران کمک می‌کند تا از همان ابتدای برنامه‌های گزینشی لاین‌های مقاوم به تنش آخر فصل را شناسایی کنند و ارقامی را تولید کنند که علاوه بر پتانسیل تولید و عملکرد بالا، قابلیت تحمل به تنش‌های محیطی مانند خشکی انتهای فصل را دارا باشند.

منابع

-Alimohammadi, M. A, Rezaei and S, A, M, Mir Mohammad Meybodi. 2009. Investigation of some physiological traits and yield of ten bread wheat cultivars in two irrigation regimes. Agricultural science and technology and natural resources. Year 13. No. 48. pp.107-120(in farsi)

-Amjad H, Shazia N, Tahira I, Hina S Ahsanul M .2008. Effects of NaCl salinity on seedling growth, senescence, catalase and protease activities in two wheat genotypes differing in salt tolerance. Pakestan.Journal. Botany, 40(3):1043-1051.

-Bahrani, A. 2011. Remobilization of Dry Matter in Wheat: Effects of Nitrogen Application and Post-Anthesis Water Deficit During Grain Filling. International Conference on Biology, Environment and Chemistry. Pp. 155-160.

-Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. Euphytica. 100:77-83.

-Blum. A. 1996. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve utilization. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress. I. Effects on translocation and kernel growth. Field Crops Res. 6: 51–58.

-Blum, A., B. Sinmena, J. Mayer, G. Golan and L. Shpiler. 1991. Stem reserve mobilization supports wheat grain filling under heat stress. Aust. J. Plant Physiol. 21: 771-781.

-Cruz-Aguado, J. A., R. Rode´s., I. P. Pe´rez and M. Dorado. 2000. Morphological characteristics and yield components associated with accumulation and loss of dry matter in internodes of wheat. Field Crops Res. 66:129–139.

-Dordas, C.A., and Sioulas, C. 2009. Dry matter and nitrogen accumulation, partitioning, and retranslocation in Safflower (Carthamus tinctorius L.) as affected by nitrogen fertilization. Field Crops Res. 110: 35-43

-Ebrahimzadeh, H. Salimi, A. Kiarostami, Kh. Asghari, R. and Miqani, F. 2012. Iranian wheat with a research perspective. University publication. 390 pages(in farsi)

-Ehdaie, B 1998. Genetic changes for stem storage and seed transfer in conventional spring wheat under terminal drought stress conditions. Key papers of the 5th Iranian Congress of Agriculture and Plant Breeding. Karaj, Seed and Plant Breeding Research Institute. Septamber 1998. P 1-25(in farsi)

-Ehdaie, B., G. A. Alloush., M. A. Madore and J. G. Waines. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. I. Postanthesis changes in internode dry matter. Crop Sci. 46: 735–746.

-Foulkses, M.J., J.W. Snape, V.J. Shearman, M.P. Raynolds, G. Gaju, and R. Sylrester-Bradley. 2007. Genetic progress in yield potential in wheat: recent advances and future prospects. J. Agric. Sci. 145: 17-29.

-Haghparast, R. 2013. Principles of dryland wheat cultivation: a mixture of new and local knowledge. Agricultural Education and Extension Publications. P.25.(in farsi)

-Haghparast, R.R. Rajabi.m., Mr. Sarbarzeh.m., Jahansuz.R., Mohammadi. K, Nader Mahmoudi.2006. Investigation of genetic diversity in advanced bread wheat genotypes for the use of stem reserves for grain filling in rainfed conditions. Abstracts of the 9th Iranian Genetics Congress. Milad Hospital International Conference Center, Tehran.P. 132(in farsi)

-Haghparast, R., Rajabi, R., Mohammadi, R., Aghaee-Sarbarzeh, M., Bahrami, N. and Daryaee, A. 2008. Genetic Variation of stem reserve utilization for grain filling in promising bread wheat genotypes for moderated cold rainfed conditions of iran. Ninth International Conference on Dryland Development: Sustainable Development in the Drylands Meeting the Challenge of Global Climate Change. Alexandria, Egypt.

-Kafi, M. A, Jafarnejad and M, Jami Al-Ahmadi. 2005. Wheat (ecology, physiology and yield estimation). Ferdowsi University of Mashhad Publications. 478 pages(in farsi).

-Kafi.M. A, Borzoee. M,Salehi. A, Masoumi and J, Vegetable. 2012. Physiology of environmental stresses in plants of Mashhad University Jihad Publications .. 502 pages(in farsi)

-Khosravi, S. 2008. Genetic diversity of remobilization of assimilates to grain under end-of-course drought stress in hexaploid wheat (T.aestivum L.). Master Thesis. Islamic Azad University, Kermanshah Branch. (in farsi)

-Kirda, C., M.R. Derici and J. S. Schepers. 2001. Yield response and N- fertilizer recovery of rained wheat growing in the Mediterranean region. Field Crops Res. 71: 113-122.

-Kochaki, A and G, Sarmadnia. 2000. Physiology of crops. Mashhad University Jihad Publications. 400 pages.(in farsi).

-Levitt,J.1980. Response of plants to viornmental stresses.II. water, radiation, salt and other stresses. Academic press. New York.pp.187-211.

-Nicolas, M.E and N.C Turner. 1993. Use of chemical desiccants and senescing agents to select wheat lines maintining stable grain size durig Post-Anthesis Drought. Fild Crop Res.31: 155-171.

-Normohamadi,G. M, R, Haj Seyed Hadi. M, T, Darzi and M, Movahedi Darzi. 2012. Breeding and production of bread wheat. Sarva Publications. 627 pages(in farsi).

-Passioura,J,B. 2002. Enviromental biology and improvement. Funnc plant Biol. .,29:537-546

-Plaut, Z., B. J. Butow, C. S. Blumenthal and C. W. Wrigley. 2004. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and evaluated temperature. Field Crops Res. 86: 185-198.

-Rohi, A. Z, Tahmasebi Sarvestani. S, A, M,Modares sanavi and A, Siosemardeh. 2011. Evaluation of re-transfer of stem reserves to seeds using chemical desiccants and its relationship with gas exchanges in wheat, barley and triticale genotypes. Electronic Journal of Crop Production Volume 4 (3). 191-208(in farsi)

-Storey, R. and R.G. Wynjones. 1977. Quaternary ammonium compounds in plants in relation to salt resistance. Biochemistry, 16:447-453.

-Reynolds, M. P., B. Skovmand, R. M. Trethowan, R. P. Singh, and M. van-Ginkel. 2000. Applying physiological strategies to wheat breeding. Anonymous: Research Highlights of the CIMMYT Wheat Program. 1999-2000. pp. 49-56. Mexico, D.F. CIMMYT.

-Richards, R. A., A. G. Condon and G. J. Rebetzke. 2001. Traits to improve yield in dry environments. In: Reynolds, M. P., J. I. Ortiz-Monasterio and A. McNab, (eds). Application of Physiology in Wheat Breeding. 240 pages. Mexico, D.F. CIMMYT.

-Tahir, I. S. A. and N. Nakata. 2005. Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling. J. Agron. Crop Sci. 191: 106–115.

-Yang, J., J. Zahang, Z., Huang, Q. Zhu., and L. Wang. 2000. Remobiliztion of carbon reserves in improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. Crop Sci. 40: 1645-1655.

-Yang, J., J. Zhang, Z. Wang, Q. Zhu and L. Liu. 2001. Water deficit induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. Agron. J. 93: 196-206.