Iranian Journal of Field Crop Science
Vol 49, No 2, Sumer 2018 (11-21)
DOI: 10.22059/ijfcs.2017.202396.654060

علوم گیاهان زراعی ایران
دورهٔ ۴۹، شمارهٔ ۲، تابستان ۱۳۹۷ (ص۲۱-۱۱)

واکنش عملکرد دانه و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول در گندم به کاهش سطح منبع در شرایط محدودیت رطوبت

فرشاد صالحی[۱]، علی احمدی*[۲]، رضا بصیری[۳] و حسین رضا رفیعی[٤]
۳،۲،۱ و٤، به ترتیب دانشجوی کارشناسی ارشد، استاد، دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و کارشناس گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

(تاریخ دریافت: ۹٤/۱۲/۲٤ - تاریخ پذیرش: ۹٦/۰٦/۲۰)

چکیده

در شرایطی که کمبود آب تولید محصولات زراعی را تهدید می‌کند، هرگونه رفتار رشدی هدردهندهٔ آب و درعین‌حال کم کارآمد نامطلوب است. هدف از این تحقیق تعیین حد مطلوب سطح برگ گندم برای دستیابی به تعادل منبع و مخزن در شرایط محدودیت رطوبتی بود. این آزمایش به‌صورت کرت‌های خردشده بر پایهٔ طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار روی گندم زراعی رقم پیشتاز در مزرعهٔ آموزشی پژوهشی واقع در دانشگاه تهران (کرج)، در سال زراعی ۹٤-۱۳۹۳ انجام شد. کرت اصلی شامل دو سطح رطوبتی آبیاری عادی یا نرمال (شاهد)، و تنش ملایم رطوبتی و کرت فرعی شامل چهار سطح حذف برگ بود. اثر اصلی تنش رطوبتی و نیز اثر متقابل حذف برگ و تنش رطوبتی از نظر صفات عملکرد تک سنبله و اجزای آن معنی‌دار نبود. در مقابل عملکرد تک سنبله و همچنین وزن دانه در قسمت‌های مختلف سنبله تأثیر معنی‌داری را از تیمارهای حذف برگ پذیرفت و از این نظر، بین شدت‌های مختلف حذف برگ اختلاف معنی‌داری وجود داشت. در بین قسمت‌های مختلف، وزن دانه در قسمت میانی سنبله کمترین درصد کاهش را نسبت به دیگر قسمت‌های سنبله به خود اختصاص داد. تنش رطوبتی انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول را در همهٔ تیمارهای برگ‌زدایی افزایش داد. اما تأثیر تیمار حذف برگ بر این صفت بسته به رژیم رطوبتی متفاوت به نظر رسید. بیشترین انتقال مجدد در شرایط تنش رطوبتی در تیمارهای بدون حذف برگ و حذف برگ کامل در مرحلهٔ پر شدن دانه مشاهده شد درحالی‌که بیشترین میزان این صفت در شرایط مطلوب رطوبتی در تیمار حذف برگ جزئی در آغاز پرشدن دانه مشاهده شد.

واژه‌های کلیدی: برگ‌زدایی، سطح برگ، منبع – مخزن، انتقال مجدد - عملکرد تک سنبله.

Responses of wheat grain weight and remobilization of solube carbohydrates to reduced source size under limited moisture condition

Farshad Salehi[1] Ali Ahmadi[2*] Reza Basiri[3] and Hossein Reza Rafei[4]
1. 2. 3. And4, graduate student, Professor, Former graduate student and Expert College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran
(Received: March 14, 2016 - Accepted: September 5, 2017)

ABSTRACT

In a condition where water scarcity threatens the production of crops, any wasteful water growth Behavior, is undesirable. The aim of this study was to determine optimum leaf area by which a balanced source sink-ratio under water limiting condition can be obtained. A split plot experiment based on RCBD with three replications was employed at research farm of university college of Agriculture and Natural Resources. University of Tehran, Karaj, during 2014-2015. Two moisture regimes (normal and moderate water stress) and four defoliation treatments were chosen as main and sub plot resp. There was no interaction between moisture regimes and defoliation treatments in terms of grain yield and number. Spike yield and grain number per spike also were not affected by moderate water stress. Defoliation, however, affected spike yield; the reduction in grain weight of middle part of the spike being less affected comparing with upper and lower parts. Grain number was not affected by any defoliation treatments. Water stress, generally increased remobilization of stem soluble carbohydrate reserves. However, there was an interaction between defoliation and water regimes with this regards. While the highest value of remobilization under moisture stress condition was observed in both non and full defoliation treatments, under optimum moisture condition, the highest value was obtained from partial defoliation at early grain filling stage.

Keywords: defoliation, Leaf area, source – sink, Remobilization - yield of spike.

* Corresponding author E-mail: ahmadia@ut.ac.ir

Archive of SID
www.SID.ir

مقدمه

افزایش روزافزون جمعیت و در پی آن، نیاز بیش‌ازپیش به غذا، تلاش روزافزون برای افزایش تولید محصولات کشاورزی را ضروری می‌سازد. افزایش تولید محصولات زراعی نیز تنها از دو راه افزایش سطح زیر کشت و افزایش عملکرد در واحد سطح قابل دستیابی است. ازآنجاکه امکان توسعهٔ بیشتر سطح زیر کشت به دلیل محدودیت‌های محیطی - نهاده‌ای (منابع تولید)، وجود ندارد، لذا افزایش عملکرد در واحد سطح تنها راهکار افزایش تولید بوده و از جمله هدف‌های اساسی تحقیقات کشاورزی می‌تواند باشد. گندم با نام علمی *Triticum aestivum* یکی از گیاهان زراعی مهم و اصلی خانوادهٔ غلات است که تحقیقات گسترده‌ای در زمینه‌های مختلف مرتبط با رشد و عملکرد این گیاه صورت گرفته است. ولی به‌رغم این موضوع، میانگین تولید در واحد سطح آن در کشور، فاصلهٔ زیادی با میانگین عملکرد جهانی دارد (میانگین عملکرد گندم در ایران برابر ۲ تن در هکتار و میانگین جهانی برابر با ۳/۵ تن در هکتار است Statistics Agriculture Organization of Iran, 2013)، و این بدان معناست که انجام تحقیقات بنیادی برای بهبود ظرفیت تولید آن همچنان ضرورت کامل دارد (Ahmadi & Joudi, 2007). به‌غیراز مدیریت زراعی، تنش‌های محیطی یکی از بازدارنده‌های اصلی بروز ظرفیت عملکرد در شرایط اقلیمی کشور هستند. تنش خشکی که به‌طور عمده با تنش گرما و تشعشع همراه است، از عامل‌های محیطی مهم کاهش عملکرد گندم در کشور است. تنش خشکی با کاهش شدت و دوام نورساخت (فتوسنتز) به‌عبارت‌دیگر کاهش توان منبع، تولید این محصول را کاهش می‌دهد (Iqbal *et al*., 2012). برگ‌ها نماد اصلی توان منبع هستند که وظیفهٔ آن‌ها تأمین شیرهٔ پروردهٔ مورد نیاز مخزن و درنتیجه حمایت از توان مخزن است (Iqbal *et al*., 2012). به‌هرحال همین برگ‌ها اندام‌های اصلی مصرف‌کنندهٔ آب در گیاه هستند که در محیط‌هایی با محدودیت آب می‌تواند برای گیاه چالش‌برانگیز باشد (Hopkin & Hüner, 1995).

گیاهان زراعی در فرآیند گزینش و اصلاح برای شرایط مطلوب رشدی انتخاب شده‌اند. در چنین شرایطی گیاهانی با بیشترین توان تثبیت کربن، به‌عبارت‌دیگر بیشترین توان منبع (Hopkin & Hüner, 1995)، به دست می‌آیند. به‌هرحال چنین احتمالی وجود دارد که توان مخزن به همان میزان توسعه‌نیافته باشد و لذا احتمال نبود توازن منبع – مخزن در گیاهان جدید ایجاد شود (Iqbal *et al*., 2012). به همین دلیل تحقیقات گسترده‌ای در پاسخ به این پرسش که آیا محدودیت عملکرد مربوط به منبع بوده و یا در مورد مخزن صورت گرفته است (Iqbal *et al*., 2007; Emam *et al*., 2007 ; Ahmadi& Joudi, 2012). نبود تعادل منبع – مخزن به‌ویژه در شرایط محیطی یا محدودیت رطوبت اهمیت پیدا می‌کند، چراکه در چنین شرایطی، نظر به نقش دوگانهٔ برگ‌ها در دوام تثبیت کربن و هدرروی آب، کمترین سطح برگ که کربن موردنیاز را تأمین کند مطلوب است (Papi, 2014). نتایج تحقیقات درزمینهٔ محدودیت منبع یا مخزن در برخی موارد متناقض است (Kruk *et al*., 1997; Emam Ahmadi *et al*., 2009; *et al*., 2007; Esmaeelpour, 2007). به‌هرحال، در بسیاری از موارد، شرایط محدودیت مخزن محتمل‌تر به نظر می‌رسد (Calderini *et al*., 2001; Ahmadi & Joudi, 2007; Iqbal *et al*., 2012). بررسی‌های زیادی در ارتباط با روابط منبع – مخزن و همچنین اثر تعدیل مصنوعی منبع به‌ویژه در شرایط تنش رطوبتی توسط محققان صورت گرفته است. برای مثال، Ahmadi *et al*. (2009)در بررسی روی گندم گزارش دادند، اعمال تیمار حذف برگ در مرحلهٔ گرده‌افشانی در شرایط تنش رطوبتی و پس‌ازآن، تأثیر معنی‌داری بر عملکرد دانه نداشت. Esmaeelpour (2007) نیز در پژوهشی روی تأثیر رقم (سرداری و قدس به ترتیب با عملکرد پایین و بالا) و برگ‌زدایی (حذف کل برگ‌ها و حذف کل برگ‌ها به‌جز برگ پرچم در مرحلهٔ گرده‌افشانی)، بر میانگین وزن و شمار دانه در سنبلچه در قسمت‌های مختلف سنبله (قسمت پایینی، میانهٔ پایینی و میانهٔ بالایی و بالایی)، گزارش داد، واکنش قسمت‌های مختلف سنبله در دو رقم در مقایسه با شاهد به تیمارهای برگ‌زدایی یکسان نبود. در رقم قدس، وزن سنبلچه در قسمت‌های بالایی و پایینی در واکنش به تیمار حذف کل برگ‌ها به‌جز برگ پرچم افزایش نشان داد، اما در رقم سرداری چنین واکنشی مشاهده نشد. Kruk *et al*. (1997) نیز در راستای درک بهتری از تأثیرپذیری و پاسخ قسمت‌های مختلف سنبله به تعدیل مصنوعی منبع، کل برگ‌ها را در رقم‌های پیشرفته

Archive of SID

www.SID.ir

یا جدید و قدیمی قطع و وزن دانه را در سه قسمت پایینی، میانی و انتهایی بررسی کردند. آنان در نتایج بررسی‌های خود گزارش دادند، در رقم‌های قدیمی، وزن دانه در هر یک از قسمت‌های سنبله تأثیر معنی‌داری از حذف برگ نپذیرفت اما در رقم‌های جدید، حذف برگ موجب کاهش وزن دانه در درون سنبله شد که نشان‌دهندهٔ محدودیت منبع در این رقم‌ها است.

همچنین تنش‌های محیطی آخر فصل با تأثیر بر پیری برگ و کاهش میزان نورساخت جاری، توان منبع و مخزن را دستخوش تغییر می‌کنند، ولی چنانچه در طول پر شدن دانه، باز تسهیم مواد نورساختی به‌خوبی صورت گیرد اثرگذاری آن می‌تواند بسیار کاهش یابد Ahmadi *et al.*, (2009). درواقع، هنگامی‌که فعالیت نورساختی درنتیجه تنش خشکی یا گرما پس از گلدهی کاهش می‌یابد، پر شدن دانه بیشتر وابسته به انتقال مجدد ذخایر ساقه است و ممکن است از ۲۲ تا ۸۰ درصد از کربوهیدرات‌های تجمع یافته به سمت دانه منتقل شود Blum *et al.*, 1994; (Zhang *et al.*, 2013). هدف از این تحقیق، تعیین بیشترین سطح برگ مطلوب است که بتواند کربن موردنیاز گیاه را تأمین کند. در این تحقیق زمان و شدت حذف برگ به‌گونه‌ای تعیین شد که ۱- با توجه به بررسی‌های پیشین (Papi *e tal.*, 2016)، گیاهان در مرز محدودیت مخزن قرار گیرند ۲- ایجاد محدودیت مخزن، مصادف با سه مرحله شکل‌گیری توان مخزن که هرکدام ممکن است به نحو متفاوتی تحت تأثیر توان منبع قرار گیرند، اعمال شد ۳- اهمیت نسبی سازوکار جبرانی غالب در گندم (انتقال مجدد) برای هر مرحله تعیین شود.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در سال زراعی ۹۴- ۱۳۹۳ در مزرعهٔ آموزشی پژوهشی دانشکدهٔ کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج (۵۰ درجه و ۵۴ دقیقهٔ طول شرقی و ۳۵ درجه و ۵۵ دقیقهٔ عرض شمالی و ارتفاع ۱۳۱۲ متر از سطح دریا) اجرا شد. برخی از ویژگی‌های خاک و فراسنجه (پارامتر)های اقلیمی منطقهٔ آزمایشی در طول فصل زراعی یادشده به ترتیب در جدول‌های شمارهٔ ۱ و ۲ نشان داده شده است.

جدول ۱. برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعهٔ آزمایشی.

Table1-Some soil physical and chemical properties of Experimental Farm.

Available K (mg kg^{-1})	Available P (mg kg^{-1})	Total N (%)	Organic carbon (%)	pH	EC (ds m^{-1})	Texture
146	9.4	0.099	0.71	8.5	1.51	Loamy clay

جدول۲. میانگین ماهیانهٔ میزان تبخیر و بارندگی در طول دورهٔ رشد در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳.

Table2-Monthly average of evaporation and precipitation during growing season of 2014-2015.

	Total evaporation	Total precipitation
November	66.3	23.9
December	6.3	31.4
January	0	7.6
February	0	19.4
March	0	19.6
April	110.5	47.3
May	251.2	2
June	371.2	7.5
Total	805.5	158.3

آزمایش به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در شرایط مزرعه‌ای روی رقم پیشتاز (تهیه‌شده از مزرعهٔ تحقیقاتی پردیس کشاورزی دانشگاه تهران)، که بیشترین سطح زیر کشت در منطقه را داشته، اجرا شد. با توجه به حساسیت مختلف گیاه گندم در مراحل رویشی و زایشی و بر پایهٔ آزمایش‌های پیشین (Papi *e tal.*, 2016)، دو تیمار رطوبتی شاهد (آبیاری در ۷۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی از تشتک تبخیر

Archive of SID

www.SID.ir

کلاس A در همهٔ دورهٔ رشد)، و تنش ملایم رطوبتی (آبیاری در ۹۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی از تشتک در مرحلهٔ رویشی و ۱۱۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک تبخیر در مرحلهٔ زایشی)، به‌عنوان کرت‌های اصلی و چهار شدت حذف برگ به‌عنوان کرت‌های فرعی در نظر گرفته شد (Papi, 2014). تیمارهای حذف برگ شامل :

۱- شاهد بدون حذف برگ (ND)

۲-حذف همهٔ برگ‌ها به‌جز برگ پرچم در مرحلهٔ خوشه‌دهی (PD -E)

۳- حذف همهٔ برگ‌ها به‌جز برگ پرچم در ۱۵ روز پس از گرده‌افشانی (PD-15)

۴- حذف همهٔ برگ‌ها در ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی (FD)

میزان بذر مصرفی بر مبنای ۲۴۰ کیلوگرم در هکتار و به‌صورت دستی در ۱۷آبان سال ۱۳۹۳ در مزرعه کشت شد. بر پایهٔ آزمایش خاک میزان ۱۰۰ کیلوگرم سولفات پتاسیم (۵۴کیلوگرم K_2O)، ۱۰۰ کیلوگرم سوپر فسفات تریپل (۴۶ کیلوگرم P_2O_5)، ۱۰۰ کیلوگرم اوره به‌صورت پایه و ۵۰ کیلوگرم کود اوره به‌صورت سرک در اواخر زمستان داده شد. ابعاد هر کرت آزمایشی ۲×۳/۵ متر و آبیاری کرت‌ها به‌صورت نشتی انجام گرفت. تنش رطوبتی در مراحل اولیهٔ بوتینگ که ارتفاع گیاه برابر با ۴۵ سانتیمتر بود، اعمال شد. در هر کرت اصلی چهار خط به‌عنوان کرت فرعی در نظر گرفته شد و به‌طور تصادفی به تیمارهای حذف برگ اختصاص داده شد. در هر خط شمار شش بوتهٔ همسان، انتخاب و تیمار برگ‌زدایی در مرحلهٔ سنبله‌دهی، ۱۵ و ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی اعمال شد. به‌منظور تعیین میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول و نقش تسهیم مواد نورساختی در پر شدن دانه تحت تیمارهای آزمایشی یادشده، در هر کرت از هر تیمار برگ‌زدایی سه ساقهٔ اصلی در مرحلهٔ گلدهی برداشت و ساقه‌ها پس از جداسازی از دیگر قسمت‌ها به‌طور کامل خشکانده و درجای خشک نگهداری شد. در مرحلهٔ رسیدگی فیزیولوژیک باقی بوته‌های تیمارشده برداشت و پس از خشکاندن و انتقال به آزمایشگاه، ساقه، ریشک و پوشش دانه‌ها جدا گردید و وزن و شمار دانه در سه قسمت مختلف سنبله (به‌صورت یکسان)، شامل: قسمت بالایی سنبله، قسمت میانی و قسمت پایینی سنبله، به تفکیک محاسبه شد.

پس از برآورد عملکرد، ساقه‌های این مرحله نیز برای اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول کنار گذاشته شد. برای محاسبهٔ میزان انتقال مجدد کربوهیدرات محلول و با توجه به اینکه بیشتر از ۸۰درصد از کربوهیدرات محلول در ساقهٔ گندم را فروکتان تشکیل می‌دهد (Dubois *et al*., 1990)، ساقه‌های خشک‌شده در دو مرحلهٔ گلدهی و رسیدگی فیزیولوژیک به‌وسیلهٔ آسیاب پودر شده و از روش (Xue *et al*., 2008)، برای محاسبهٔ میزان فروکنان ذخیره‌ای استفاده شد. مراحل کار بدین شرح صورت گرفت که ۰/۵ گرم نمونهٔ پودر شده در ۵ سی‌سی آب مقطر داخل فالکون ریخته شده و به مدت ۱ ساعت در بن ماری قرار داده شد. سپس نمونه‌ها سانتریفیوژ و رونشین (سوپرناتانت) آن به لوله‌های ۱/۵ میلی‌لیتری منتقل و تا هنگام استفاده به یخچال منتقل شد. عصارهٔ تهیه‌شده به همراه محلول واکنشگر که خود به‌صورت جداگانه از مخلوط اسیدکلریدریک، رزوسینول و اتانول ۹۶درصد تهیه‌شده، درون لولهٔ ۱/۵ میکرولیتری ریخته و به بن ماری منتقل و سپس روی یخ قرار داده شد. در انتها مخلوط تهیه‌شده به درون پلیت[1] منتقل و در طول‌موج ۵۲۰ نانومتر توسط دستگاه پلیت‌خوان[2] (ریدر) خوانده شد. اختلاف میان میزان کربوهیدرات محلول ساقه‌های خشک‌شده در دو مرحلهٔ گلدهی و رسیدگی فیزیولوژیک به‌عنوان میزان انتقال مجدد محاسبه شد (Ehdaie et al., 2006). کربوهیدرات محلول ساقه در مرحلهٔ رسیدگی فیزیولوژیک – کربوهیدرات - محلول ساقه در مرحلهٔ گلدهی= انتقال مجدد درنهایت داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS تجزیه شدند. برای رسم نمودارها و جدول‌های آماری از برنامهٔ Excel 2013 و برای مقایسهٔ میانگین‌ها از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح آماری ۵ درصد، استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیهٔ واریانس اثر تیمارهای رژیم رطوبتی و برگ‌زدایی بر اجزای سنبله در جدول۲ نشان داده شده است.

نتایج بررسی‌ها نشان داد، در بین تیمارهای مورد بررسی، تنها تیمار برگ‌زدایی روی صفت شمار دانه در

1. plate
2 . plate reader

Archive of SID

www.SID.ir

سطح احتمال ۵ درصد و روی صفات وزن دانه و وزن دانه-های پایین، وسط و بالای خوشه، در سطح احتمال ۱درصد تأثیر معنی‌داری داشته و بر شمار دانه‌های پایینی، میانی و بالای هر خوشه تأثیر معنی‌داری نداشتند (جدول ۳).

جدول۳. نتایج تجزیهٔ واریانس عملکرد تک سنبله، میانگین وزن و شمار دانه در قسمت‌های مختلف سنبلهٔ گندم تحت تیمارهای برگ‌زدایی و تنش رطوبتی

Table -2 Analysis of variance for spike yield, weight and number of seeds per spike of wheat under defoliation and moisture stress treatments.

Mean of squares										
Remobilization	Number of grains per spike			Grain weight per spike			Spike yield			
	UP	Middle	Down	UP	Middle	Down	Grain weight	Grain number	Df	Sources of changes
0.123 ^{ns}	4.71^{ns}	2.32 ^{ns}	1.45 ^{ns}	0.005 ^{ns}	0.009 ^{ns}	0.003 ^{ns}	0.034^{ns}	9.86^{ns}	2	Repeat
803.53**	2.50^{ns}	11.34^{ns}	0.66^{ns}	0.0003^{ns}	0.0005^{ns}	0.0001^{ns}	0.002^{ns}	33.25^{ns}	1	Water regime(A)
0.97	2.26	6.03	1.65	0.0004	0.002	0.0001	0.009	2.90	2	error (EA)
0.66*	2.50^{ns}	17.70^{ns}	2.34^{ns}	0.03**	0.01**	0.03**	0.23**	52.32*	3	Defoliation (B)
1.53**	0.66^{ns}	2.62^{ns}	1.16^{ns}	0.0001^{ns}	0.001^{ns}	0.0001^{ns}	0.003^{ns}	6.63^{ns}	3	A*B
0.245	2.87	6.03	1.64	0.0008	0.001	0.0006	0.006	12.61	12	Total error(Eb)
1.05	16	17.49	14.73	7	7.79	7.34	6.64	13.28		CV

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ns, * and ** non-significant, significant at 5 and 1% respectively.

انتظار می‌رفت که در شرایط محدودیت رطوبت در مرحلهٔ پر شدن دانه، بتوان با حذف برگ‌های کم‌بازده (برگ‌های پیر و زرد شده)، و درعین‌حال هدردهندهٔ رطوبت خاک، میزان هدر رفت آب را کاهش داده و از این راه، حذف برگ بتواند به افزایش عملکرد محصول در شرایط محدودیت رطوبتی کمک کند، که این موضوع در این آزمایش رخ نداد و اثر متقابل معنی‌داری بین تیمار برگ-زدایی و تنش رطوبتی اعمال‌شده مشاهده نشد. تیمار تنش رطوبتی اثر معنی‌داری را بر عملکرد دانه در تک سنبله نداشت (جدول۲). انتخاب سطح ۷۰ میلی‌متر از تشتک تبخیر برای تیمار رطوبتی عادی بر پایهٔ آبیاری متعارف و آزمایش‌های پیشین (Papi *e tal.*, 2016)، صورت گرفت. لذا افزایش سطح آن به ۹۰ میلی‌متر در مرحلهٔ رویشی و ۱۱۰ میلی‌متر تبخیر در مرحلهٔ زایشی (با توجه به مقاومت بیشتر مرحلهٔ زایشی)، فاصلهٔ منطقی برای اعمال تنش به نظر می-رسید ولی بااین‌وجود تنش رطوبتی اعمال‌شده تأثیر معنی-داری را بر عملکرد تک سنبله اعمال نکرد. دلیل چنین پاسخی را می‌توان به نقش سازوکارهای جبرانی دخیل درون گیاه نسبت داد و یا اینکه تنش رطوبتی اعمال‌شده به‌گونه‌ای نبوده که سطح شیرهٔ پروردهٔ تولیدی را کاهش معنی‌داری دهد (Ahmadi & Joudi, 2007).

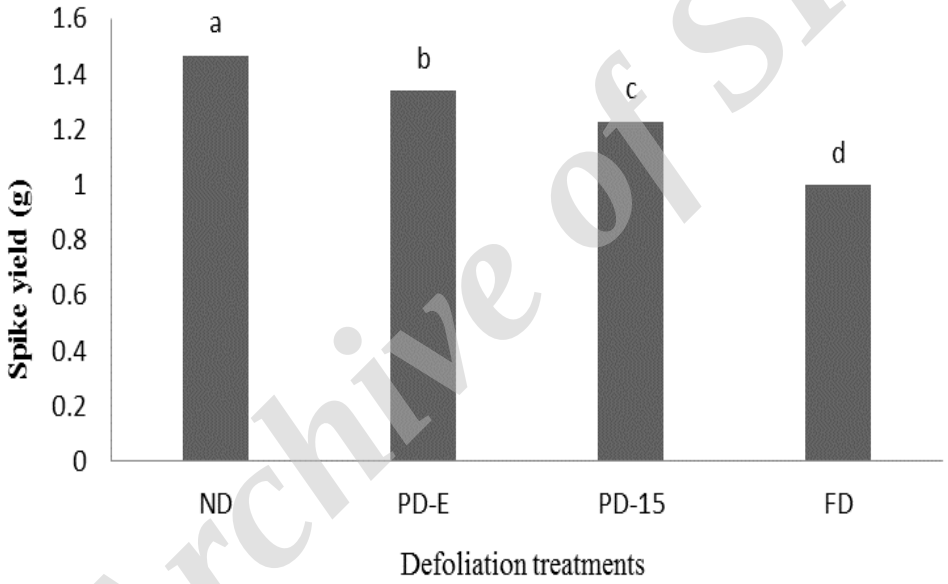
تنش رطوبتی اعمال‌شده روی قسمت‌های مختلف سنبله حتی قسمت‌های بالا و پایین سنبله که حساسیت بیشتری را نسبت به کاهش سطح شیرهٔ پروردهٔ تولیدی در نتیجهٔ تنش رطوبتی و درنتیجه کاهش سطح نورساخت جاری نشان می‌دهند (Yin *et al.*, 1998)، تأثیر معنی‌داری نداشت که این امر همان‌طور که در بالا نیز توضیح داده شد می‌تواند به فعالیت سازوکارهای جبرانی درون گیاه (انتقال مجدد)، که تحت تأثیر محدودیت رطوبتی تحریک می-شوند، نسبت داد که داده‌های به‌دست‌آمده از سنجش میزان انتقال مجدد کربوهیدرات محلول نیز با این نتیجه همخوانی داشت (شکل ۳). این یافته با نتایج بررسی‌های Ahmadi *et al.*, (2009) که گزارش داده بودند، تنش رطوبتی اعمال‌شده کاهش معنی‌داری را در عملکرد رقم قدس نسبت به شرایط فاریاب رطوبتی نداشت، همخوانی دارد.

در مقابل تیمارهای برگ‌زدایی روی عملکرد تک سنبله تأثیر معنی‌داری را نشان دادند و این تأثیر با تغییر در وزن دانه ایجاد شد و از این حیث بین تیمارهای برگ‌زدایی با یکدیگر اختلاف معنی‌داری وجود داشت. به‌طوری‌که بیشترین وزن دانه مربوط به تیمار شاهد با میانگین ۱/۴۶ گرم برای تک سنبله بود و تیمارهای حذف برگ شامل PD-E، PD-15 و FD به ترتیب موجب کاهش۱۶، ۲۶ و ۳۲/۱۹ درصد وزن دانه در تک سنبله نسبت به شاهد (ND) شدند (شکل ۱).

Archive of SID

www.SID.ir

کاهش وزن دانه در تیمار PD-E که برگ‌های آن به‌جز برگ پرچم در مرحلهٔ خوشه‌دهی حذف شده‌اند، نشان می‌دهد، در این مرحلهٔ رشدی که یکی از مراحل حساس گیاه است حذف برگ‌های واقع در پایین سایه‌انداز گیاه تنها موجب کاهش ۱۶ درصدی وزن دانه نسبت به تیمار شاهد (بدون حذف برگ)، شده است. درواقع در این تیمار، برگ پرچم و یا به‌احتمال سازوکارهای جبرانی گیاه (نورساخت سنبله و ریشک و یا انتقال مجدد کربوهیدرات محلول)، توانسته ۸۴ درصد وزن دانه را در نبود دیگر برگ‌های گیاه حفظ کند که این عامل به‌ویژه در شرایط نامساعد محیطی مانند محدودیت رطوبتی آخر فصل می‌تواند بسیار اهمیت داشته باشد (Ahmadi & Joudi, 2007). چراکه این برگ‌ها به دلیل نقش دوگانهٔ خود، می‌توانند به‌عنوان منابع تعرقی عمل کرده و موجب افزایش تعرق و مصرف آب در گیاه شوند(Papi, 2014) . در مقابل در تیمار PD-15 نسبت به تیمار PD-E وزن دانه کاهش یافت. حذف همهٔ برگ‌ها ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی (FD) نیز موجب کاهش ۳۲ درصدی وزن دانه نسبت به شاهد شد که بیانگر این امر است که احتمال دارد سازوکارهای جبرانی دیگر مانند نورساخت سنبله و ریشک و یا انتقال مجدد کربوهیدرات محلول در این مرحله موجب ثبات ۷۰ درصدی وزن دانه نسبت به شاهد شده باشد.



شکل۱. مقایسهٔ میانگین عملکرد دانهٔ سنبلهٔ گندم تحت تیمارهای برگ‌زدایی

تیمارهای برگ‌زدایی شامل:۱- شاهد بدون حذف برگ (ND) ۲- حذف همهٔ برگ‌ها به‌جز برگ پرچم در مرحلهٔ خوشه‌دهی (PD -E) ۳- حذف همهٔ برگ‌ها به‌جز برگ پرچم در ۱۵ روز پس از گرده‌افشانی (PD-15) ۴- حذف همهٔ برگ‌ها در ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی (FD) ستون‌های دارای حرف‌های مشترک ازنظر آماری (آزمون دانکن در سطح ۵ درصد)، تفاوت معناداری ندارد.

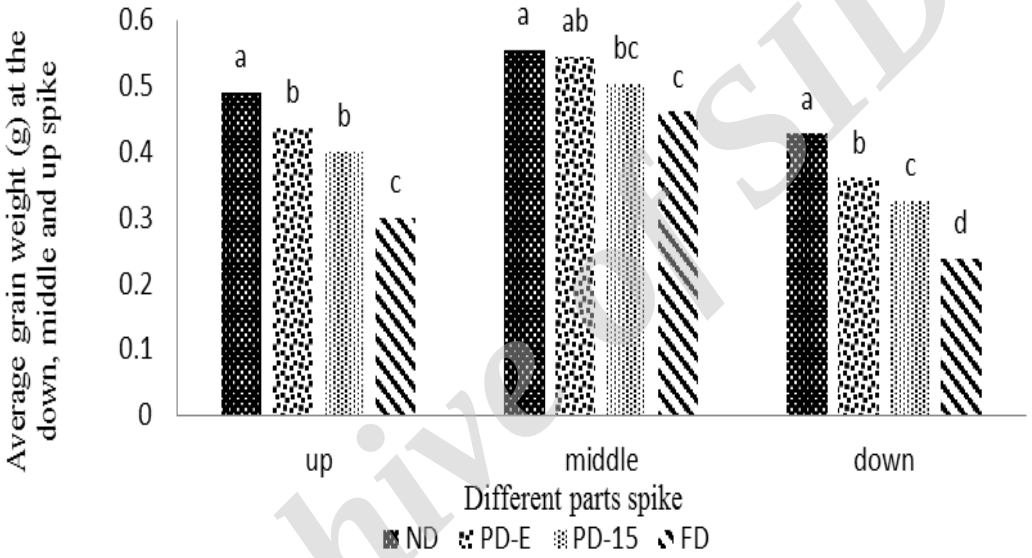
Figure1-Mean comparision among defoliation treatments in terms of spike grain weight. Defoliation treatments included: (1) control without defoliation (ND) 2- Remove of all leaves except flag leaf at heading stage (PD -E) 3 – Removal of all leaves except flag leaf at 15 days after pollination (PD-15) 4. Removal of all leaves at 20 days after pollination (FD).

(Ahmadi & Joudi, 2007).با توجه به اینکه حذف برگ در تیمارهای PD-15 و FD ازنظر زمانی، با اختلاف کمی از هم صورت گرفته و تنها اختلاف آن‌ها در برگ پرچم است، می‌توان سهم حدود ۷ درصدی برگ پرچم را در این مرحلهٔ رشدی گندم قائل شد، اگرچه که ممکن است همین اختلاف‌زمانی کوتاه نیز روی این درصد تأثیر گذاشته باشد. به‌طورکلی در گندم به‌ویژه در شرایط تنش آخر فصل، اهمیت برگ پرچم در تولید شیرهٔ پرورده و

Archive of SID

www.SID.ir

همچنین انتقال آن به دانه بیشتر از دیگر برگ‌های واقع در سایه‌انداز گیاه است که این امر می‌تواند هم به دلیل نزدیک بودن به سنبله (اندام مخزن)، و هم دوام بیشتر سبزینگی آن باشد (Borrás *et al*., 2004). Iqbal *et al*. (2012) نیز به این نکته اشاره‌کرده و سهم برگ پرچم را در میزان نورساخت تولیدی، برابر با ۳ تا ۱۸ درصد برآورد کرده‌اند. به‌طورکلی علت کاهش در وزن دانه تیمارهای برگ‌زدایی PD-E و PD-15 نسبت به تیمار شاهد را می‌توان ناشی از این دانست که برخی برگ‌های حذف‌شده در این زمان هنوز سبز بوده و قادر به نورساخت و تولید شیرهٔ پرورده برای تأمین نیاز بالای مخزن هستند و در مقابل سازوکارهای جبرانی که در گیاه وجود دارند نتوانسته به‌طور کامل پاسخگوی نیاز مخزن باشد. ازآنجاکه قسمت‌های مختلف سنبله ازنظر دسترسی به مواد نورساختی و نیز توان مخزن باهم تفاوت دارند لذا در شرایط محدودیت منبع ایجادشده (از طریق حذف برگ)، ممکن است واکنش متفاوتی نشان دهند(Slafer & Savin, 1994)، به همین جهت واکنش وزن دانه در قسمت‌های مختلف سنبله نیز بررسی شد. قسمت‌های مختلف سنبله نیز تفاوت معنی-داری را در پاسخ به تیمار برگ‌زدایی نشان دادند (شکل ۲).



شکل ۲. مقایسهٔ میانگین وزن دانه (گرم) در قسمت پایینی، میانی و بالای سنبلهٔ گندم تحت تیمارهای مختلف برگ‌زدایی (تیمارهای برگ‌زدایی به شکل ۱ مراجعه شود).
ستون‌های دارای حرف‌های مشترک ازنظر آماری (آزمون دانکن در سطح ۵ درصد)، تفاوت معناداری ندارد.
مقایسهٔ آماری و حرف‌های مربوطه، برای هر بخش جداگانه ارائه شده است.

Figure2-Mean comparision of grain weight of upper. Middle and lower parts of spike under different treatments of defoliation (see Figure1 for explanation)
Columns with the same letter are not statistically different at 5% probability level.

نتایج تجزیهٔ واریانس نشان داد، قسمت میانی سنبله در هر دو رژیم رطوبتی نسبت به قسمت‌های بالا و پایین سنبله کاهش کمتری را نشان داد و بیشترین وزن دانه را به خود اختصاص داد. چراکه آغازه‌ها در این قسمت زودتر از دیگر قسمت‌ها نمو می‌یابد و درعین‌حال شیرهٔ پروردهٔ به‌دست‌آمده از نورساخت برگ پرچم نیز، بیشتر به سنبلچه‌های میانی اختصاص می‌یابد (Tambussi *et al*., 2005).

Esmaeelpour (2007) نیز در نتایج بررسی‌های خود با اعمال تیمارهای برگ‌زدایی بر دو رقم قدس و سرداری گزارش داد، قسمت میانی سنبله، وزن و شمار دانهٔ بیشتری نسبت به دو قسمت دیگر داشت. در میان قسمت‌های مختلف سنبله، قسمت پایین سنبله در تیمار FD با ۵۵ درصد کاهش، بیشترین کاهش را نشان داد. کاهش معنی-دار وزن دانه در قسمت پایین سنبله و همچنین نسبت بالای درصد این کاهش نسبت به دیگر قسمت‌های سنبله،

Archive of SID

www.SID.ir

بیانگر این امر است که این قسمت از سنبله نسبت به کاهش سطح منبع حساسیت بیشتری را نشان می‌دهد. در همین زمینه Esmaeelpour (2007) در نتایج بررسی تأثیر تیمارهای برگ‌زدایی بر میانگین وزن و شمار دانه در سنبلچه در قسمت‌های مختلف سنبله در رقم قدس گزارش داد، وزن سنبلچه در همهٔ قسمت‌های سنبله در پاسخ به حذف برگ‌ها کاهش یافت، اما درصد کاهش در قسمت‌های مختلف سنبله یکسان نبود به‌طوری‌که قسمت پایینی سنبله نسبت به کاهش سطح منبع (برگ‌زدایی)، بیشترین واکنش را نشان داد. ظرفیت پر شدن دانه‌ها در غلات در مراحل اولیهٔ رشد (۱ تا ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی) مشخص می‌شود (Saeedi *et al*., 2011). در این دوره تقسیم یاخته‌ای و رشد یاخته‌های واندرون (آندوسپرم) انجام می‌شود و درنهایت قابلیت اندازهٔ دانه شکل می‌گیرد، به‌طوری‌که هرگونه تنش در این دوره با کاهش تقسیم یاخته‌ای و درنهایت کاهش ظرفیت ذخیره‌ای دانه‌ها موجب کاهش عملکرد می‌شود (Emam *et al*., 2007). Blum (1997)در نتایج بررسی‌های خود اظهار داشت، اعمال حذف برگ یا هرگونه تنش در مرحلهٔ دوم رشد دانه (۱۴ روز پس از گلدهی)، عملکرد دانه را با کاهش ذخیره‌سازی مواد پرورده دردانه‌ها کاهش می دهد. صفت شمار دانه نیز از تیمارهای اعمال‌شده تأثیر معنی‌داری را نپذیرفت. در گندم شمار سنبلچه‌ها در آغاز ساقه دهی که همزمان با آغاز مرحلهٔ زایشی است، تعیین می‌شود (Ahmadi *et al*, 2009)، لذا تنش رطوبتی اعمال‌شده در مرحلهٔ تورم و دکمه‌ای شدن (بوتینگ) نتوانسته روی این صفت تأثیر معناداری را ایجاد کند که این امر بیانگر تعیین بخشی از اندازهٔ مخزن (شمار دانه)، در این مرحله از رشد گیاه است. تیمارهای حذف برگ نیز حتی تیمار PD-E که احتمال داده می‌شد در مقایسه با تیمارهای دیگر، موجب کاهش شمار دانه شود، تأثیر معنی‌داری را بر این صفت نشان نداد. لذا تیمارهای حذف برگ از طریق وزن دانه موجب کاهش عملکرد تک سنبله شده نه تغییر در شمار دانه. این امر بیانگر این نکته است که در هنگام سنبله‌دهی که نخستین تیمار حذف برگ PD-E اعمال شده است، شمار یاخته‌های واندرونی دانه‌ها (ظرفیت مخزن)، تشکیل‌شده است لذا کاهش سطح منبع، تأثیری روی این فراسنجه نداشته و با وزن دانه تأثیر خود را بروز داده است Ahmadi *et al*. (2009) که این مورد با یافته‌های Alam *et al*. (2008) که گزارش داده بودند، حذف همهٔ برگ‌ها و حذف برگ پرچم، موجب کاهش ۱۷/۱۷ و ۹/۹۴ درصدی شمار دانه در سنبله شده بود، همخوانی نداشت.

انتقال مجدد کربوهیدرات محلول

انتقال مجدد کربوهیدارت محلول، به‌عنوان یک سازوکار جبرانی بسیار بااهمیت در گندم به شمار می‌رود که می‌تواند در شرایط تنش رطوبتی آخر فصل، کاهش نورساخت جاری را جبران کند Iqbal *et al*. (2012). در این آزمایش بین تیمار تنش رطوبتی و تیمار برگ‌زدایی ازنظر آزادسازی کربوهیدرات محلول اثر متقابل معناداری وجود داشت (شکل۳). نتایج تجزیهٔ واریانس داده‌ها نشان داد، بیشترین میزان انتقال مجدد کربوهیدرات محلول در تیمار برگ‌زدایی FD در شرایط تنش رطوبتی با میانگین ۵۳/۶۲ میلی‌گرم در گرم وزن خشک ساقه، مشاهده شد که این میزان نسبت به تیمار شاهد برگ‌زدایی (ND)، افزایش ۲۹/۵۷ درصدی را نشان داد. همچنین کمترین میزان انتقال مجدد کربوهیدرات محلول مربوط به تیمار شاهد برگ‌زدایی (ND)، در شرایط عادی رطوبتی با میانگین ۴۰/۷۷ میلی‌گرم در گرم وزن خشک ساقه بود که نسبت به تیمار تنشی خود کاهش ۳۰/۷۵ درصدی را نشان داد. این افزایش انتقال مجدد کربوهیدرات محلول تحت تنش رطوبتی بیانگر این نکته است که در شرایط نامساعد محیطی که میزان نورساخت جاری در گیاه کاهش می‌یابد، گیاه از کربوهیدرات‌هایی که در اندام‌های خود (به‌ویژه ساقه) در دوران مساعد محیطی ذخیره کرده، استفاده می‌کند، لذا تا حدی کمبود نورساخت جاری را می‌تواند تعدیل کند Ehdaie *et al*. (2006). بنابراین نبود کاهش میزان عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی اعمال‌شده را می‌توان به این افزایش انتقال مجدد کربوهیدرات محلول نسبت داد.

درواقع در شرایط آبیاری عادی، برگ‌ها کارایی نورساختی و سطح سبز خود را برای تولید شیرهٔ پروردهٔ موردنیاز دانه در مرحلهٔ پر شدن دانه حفظ می‌کنند بنابراین نورساخت جاری تا حدودی پاسخگوی تقاضای مخزن بوده ولی در شرایط تنش رطوبتی کارایی نورساختی برگ‌ها و میزان نورساخت جاری کاهش‌یافته است، لذا گیاه در پاسخ به نیاز بالای مخزن در مرحلهٔ پر شدن دانه به شیرهٔ پرورده

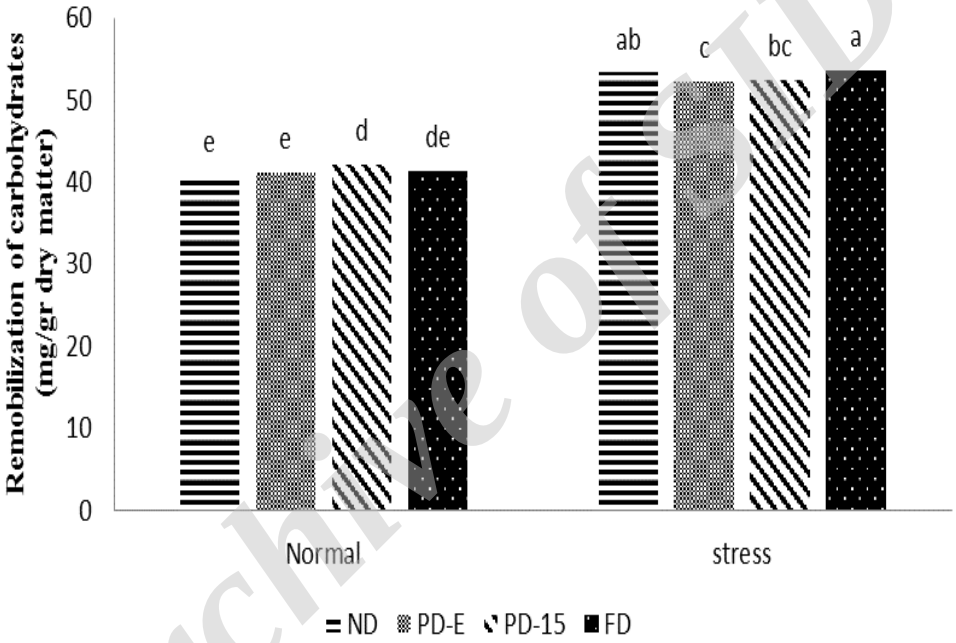
Archive of SID

www.SID.ir

از کربوهیدرات ذخیره‌شده در ساقه برای جبران کمبود مادهٔ پروردهٔ (آسیمیلات) موردنیاز مخزن (دانه)، استفاده می‌کند. Ehdaie *et al.* (2006).

افزایش میزان انتقال مجدد کربوهیدرات محلول در تیمار FD، احتمال دارد به این دلیل بوده باشد که در نتیجهٔ اعمال برگ‌زدایی FD در شرایط محدودیت رطوبتی، سطح تولیدی شیرهٔ پرورده به میزان زیادی کاهش‌یافته و سازوکارهای جبرانی مانند نورساخت ریشک‌ها و سنبله که در شرایط نامساعد محیطی نقش پررنگ‌تری پیدا می‌کند، نتوانسته نیاز بالای مخزن را به‌طور کامل پاسخ دهد. لذا سازوکارهای جبرانی دیگری مانند انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای تحریک‌شده و گیاه در این شرایط با اختصاص کربوهیدرات‌های محلول ذخیره‌شدهٔ خود تا حدی نیاز مخزن را برطرف کرده است (Ahmadi & Joui, 2007).

در این راستا Ahmadi *et al.* (2009) نیز در نتایج بررسی‌های خود گزارش دادند، میزان انتقال مجدد مادهٔ خشک ساقه از ۰/۱۲۶ گرم در شرایط آبیاری به ۰/۴۱۲ گرم در شرایط تنش رطوبتی افزایش پیداکرده و همچنین اعمال تیمارهای برگ‌زدایی توانسته انتقال مجدد این مواد ذخیره‌شده در ساقه را تحریک و به دانه منتقل کند.



شکل۳. مقایسهٔ میانگین انتقال مجدد کربوهیدرات (میلی‌گرم/گرم وزن خشک ساقه) در ساقهٔ گندم تحت تیمارهای مختلف رژیم رطوبتی و برگ‌زدایی.

رژیم‌های رطوبتی شامل ۱- شاهد (آبیاری در ۷۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی از تشتک تبخیر کلاس A در همهٔ دورهٔ رشد) و تنش ملایم رطوبتی (آبیاری در ۹۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی از تشتک در مرحلهٔ رویشی و ۱۱۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک تبخیر در مرحلهٔ زایشی). تیمار تنش رطوبتی در مرحلهٔ دکمه‌ای شدن اعمال شد. برای توضیح تیمارهای برگ‌زدایی به شکل ۱ شود.

ستون‌های دارای حرف‌های مشترک ازنظر آماری (آزمون دانکن در سطح آماری ۵ درصد)، تفاوت معناداری ندارد.

Figure3- Mean comparision of carbohydrate remobilization (mg / g dry weight) per wheat stem under different moisture and defoliation treatments.
Irrigation regimes included 1- Non stress (irrigation at 70 mm cumulative evaporation from Class A pan evaporation throughout th growth period) and moderate moisture stress (irrigation at 90 mm and 110 mm at vegetative and reproductive stages resp.). Moisture stress started at bolting stage. For def explanation see fig 1
Columns with the same letters are not statistically different at 5% probability level.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج به‌دست‌آمده از این آزمایش نشان داد، بخش‌های مختلف سنبله نسبت به کاهش سطح منبع و زمان اعمال این تیمارها (تیمارهای برگ‌زدایی)، واکنش‌های مختلفی را

Archive of SID

www.SID.ir

نشان دادند و در این میان، قسمت پایینی سنبله بیشترین حساسیت را نسبت به کاهش سطح منبع (برگ‌زدایی)، داشت.

نتایج این پژوهش نیز بیانگر این نکته است، در شرایط محدودیت رطوبتی و کاهش سطح منبع (برگ‌زدایی)، به دلیل کاهش میزان نورساخت جاری، انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌شده در ساقه تحریک‌شده و به سمت دانه منتقل می‌شود که این امر می‌تواند تا حدودی نیاز بالای مخزن (دانه‌ها)، را جبران کند.

REFERENCES

1. Ahmadi, A. & Joudi, M. (2007). Effects of timing and defoliation intensity on growth, yield and gas exchange rate of wheat grown under well-watered and drought conditions. *Pakistan Journal of Biology Science*, 10(21), 3794-3800.
2. Ahmadi, A., Joudi, M. & Janmohammadi, M. (2009). Late defoliation and wheat yield: little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research*, *113*(1), 90-93.
3. Alam, M. S., Rahman, A. H. M. M., Nesa, M. N., Khan, S. K. & Siddquie, N. A. (2008). Effect of source and/or sink restriction on the grain yield in wheat. *Journal of applied sciences research*, *4*(3), 258-261.
4. Blum, A. (1997). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. In *Wheat: Prospects for Global Improvement* (pp. 135-141). Springer Netherlands.
5. Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G. & Shpiler, L. (1994). Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Functional Plant Biology*, *21*(6), 771-781.
6. Borrás, L., Slafer, G. A. & Otegui, M. E. (2004). Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, *86*(2), 131-146.
7. Calderini, D. F., Savin, R., Abeledo, L. G., Reynolds, M. P. & Slafer, G. A. (2001). The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. In *Wheat in a Global Environment* (pp. 503-509). Springer Netherlands.
8. Dubois, D., Winzeler, M. & Nösberger, J. (1990). Fructan accumulation and sucrose: sucrose fructosyl transferase activity in stems of spring wheat genotypes. *Crop science*, *30*(2), 315-319.
9. Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. & Waines, J. G. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. *Crop science*, *46*(5), 2093-2103.
10. Emam, Y., Ranjbar, A. M. & Bahrani, M. J. (2007). Evaluation of yield and yield components in wheat genotypes under post-anthesis drought stress. *JWSS-Isfahan University of Technology*, *11*(1), 317-328.
11. Esmaeelpour, M. (2007).Response of two wheat cultivars to sourse size modification: Interaction of cultivars and plant density under water stress and non-stress conditions. MSc. Thesis. College of Agriculture, Tehran University, Iran. (In Farsi)
12. Hopkins, W.G. & Hüner, N.P. (1995). *Introduction to plant physiology* (Vol. 355). New York: Wiley.
13. Iqbal, N., Masood, A. & Khan, N. A. (2012). Analyzing the significance of defoliation in growth, photosynthetic compensation and source-sink relations.*Photosynthetica*, *50*(2), 161-170.
14. Khajehpour, M.R. (2008). Principles of Agronomy (2th ed). Isfahan University of Technology. Vol. 398. (In Farsi)
15. Kruk, B. C., Calderini, D. F. & Slafer, G. A. (1997). Grain weight in wheat cultivars released from 1920 to 1990 as affected by post-anthesis defoliation. *The Journal of Agricultural Science*, *128*(03), 273-281.
16. Papi, M. Ahmadi, A. & Rafei, H. (2016). Response of three wheat cultivars to different moisture regimes during vegetative and reproductive stages under field conditions. *Journal of Field Crop Science*, 47 (3), 377-391. (In Farsi)
17. Papi, M. (2014). *The effects of moisture regimes and leaf defoliation on growt, yield and WUE of three wheat cultivars under field condition*. MSc. Thesis. College of Agriculture, University of Tehran, Iran. (In Farsi)
18. Saeedi, M. Moradi, F & Jalali, S. (2011). The effect of resource restriction treatments in wheat varieties after flowering under low irrigation condition. *Vol Journal of Agricultural Knowledge*. 5. 110-125. (In Farsi)
19. Slafer, G.A., Savin, R. (1994). Post-anthesis green area duration in a semi-dwarf and a standard-height wheat cultivar as affected by sink strength. *Aust. J. Agric*. 45, 1337–1346
20. Statistics Agriculture Organization of Iran. *Crop year*, 2013-2014. First volume. Crops. (In Farsi)
21. Tambussi, E. A., Nogués, S. & Araus, J. L. (2005). Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism. *Planta*, *221*(3), 446-458.
22. Xue, G. P., McIntyre, C. L., Jenkins, C. L., Glassop, D., van Herwaarden, A. F. & Shorter, R. (2008). Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat. *Plant physiology*, 146(2), 441-454.

Archive of SID

www.SID.ir

23. Yin, Y., Wang, Z., He, M., Fu, J. & Lu, S. (1998). Postanthesis allocation of photosynthates and grain growth in wheat cultivars as affected by source/sink change. *Biologia plantarum*, *41*(2), 203-209.
24. Zhang, Y. P., Zhang, Y. H., Xue, Q. W. & Wang, Z. M. (2013). Remobilization of water soluble carbohydrates in non-leaf organs and contribution to grain yield in winter wheat under reduced irrigation. *Intl. J. Plant Prod*, *7*(1), 97-116.

Archive of SID

www.SID.ir