به زراعی کشاورزی
دوره ۱۶ ■ شماره ۴ ■ زمستان ۱۳۹۳
صفحه‌های ۸۵۶-۸۳۹

اثر محدودیت منابع فتوسنتزی و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی بر عملکرد دانه و تبادلات گازی ارقام مختلف جو

محسن سعیدی[1]*، ماندانا آژند[2]

۱. استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران
۲. کارشناس ارشد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران

تاریخ وصول مقاله: ۱۳۹۲/۰۷/۱۶ تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۹۳/۰۸/۱۹

چکیده

در این تحقیق اثر محدودیت منبع روی عملکرد دانه ۱۲ رقم مختلف جو (‘ارس’، ‘افضل’، ‘جنوب’، ‘ریحان’، ‘زر جو’، ‘سرارود’، ‘صحرا’، ‘فجر ۳۰’، ‘کارون’، ‘گرگان’، ‘ماکویی’ و ‘نصرت’) در دو سطح آبیاری شامل آبیاری در تمام مراحل رشدی براساس شرایط کشت آبی و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی به‌همراه چهار تیمار مختلف محدودیت منابع فتوسنتزی شامل حذف برگ پرچم، حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم، حذف ریشک و حذف فتوسنتز سنبله از زمان گرده افشانی بررسی شد. هر چهار تیمار محدودیت منبع سبب کاهش معنادار عملکرد دانه، وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبلهٔ ارقام جو مورد بررسی شدند. در شرایط کنترل رطوبتی بیشترین کاهش عملکرد دانه مربوط به تیمار حذف برگ های زیرین برگ پرچم (۲۷/۶ درصد) بود. بیشترین و کمترین کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش کم آبی نسبت به شاهد نیز مربوط به تیمارهای حذف فتوسنتز سنبله (۳۲ درصد) و حذف ریشک (۱۸/۱ درصد) بود. حذف برگ پرچم در شرایط عدم تنش و تنش کم‌آبی سبب افزایش سرعت فتوسنتز در برگ‌های باقی‌مانده در مقایسه با شاهد به‌ترتیب به مقدار ۲۸/۸ و ۱۰/۸ درصد شد. احتمالاً محدودیت فتوسنتز سنبله در مقایسه با سایر منابع جاری فتوسنتزی، بیشترین کاهش را در شکل‌گیری عملکرد دانهٔ ارقام جو دارد.

کلیدواژه‌ها: برگ پرچم، تعرق، ریشک، سنبله، فتوسنتز.

* نویسنده مسئول
Email: saeidi_mohsen@yahoo.com

www.SID.ir

۱. مقدمه

جو[1] یکی از مهم‌ترین و قدیمی‌ترین گیاهان زراعی است و بیشترین سازش را نسبت به خشکی در مقایسه با سایر غلات دارد [۱۷]. این گیاه یکی از مهم‌ترین غلات زراعی در آسیای مرکزی، غربی و همچنین آفریقای شمالی به‌شمار می‌رود [۳]. ایران دارای آب‌وهوای مدیترانه‌ای است و با متوسط نزولات ۲۴۰ میلی‌متر در سال در زمرهٔ مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان قرار گرفته است [۴]. در این مناطق، تولید جو با کمبود آب در طی فصل رشد و به‌ویژه اواخر دورهٔ رشد که مصادف با دورهٔ خشکی است، مواجه می‌شود [۱۸]. خشکی در این دوره از طریق کاهش رشد برگ‌ها، غلظت کلروفیل، غلظت پروتئین‌های محلول برگ، هدایت روزنه‌ای، سرعت فتوسنتز و در نهایت تسریع پیری برگ‌ها مقدار تولید و عملکرد را تحت تأثیر خود قرار می‌دهد. مقدار خسارت به شدت و مدت زمان اعمال تنش و مرحلهٔ رشدی گیاه بستگی دارد [۶، ۲۳، ۳۷].

عملکرد دانه و پایداری آن، دو معیار بسیار مهم در گزینش و معرفی ارقام متحمل به خشکی‌اند [۳۶]. به‌طور کلی، گندم و جو در شرایط خشکی، از نظر عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیکی، شاخص برداشت، وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبله دچار کاهش نسبی می‌شوند [۱، ۹، ۱۱]. به‌طور مثال، قطع آبیاری در مرحلهٔ گرده‌افشانی، عملکرد دانه و وزن هزاردانه را به‌ترتیب ۳۳/۹ و ۲۶/۴ درصد در ژنوتیپ‌های مختلف گندم کاهش داد [۹].

اهمیت منابع فتوسنتزی در شکل‌گیری عملکرد دانه در تحقیقات مختلف بررسی شده است. به‌طور مثال، حذف برگ‌ها در گندم به کاهش تعداد دانه در سنبله، وزن هزاردانه، شاخص برداشت و عملکرد دانه منجر شد [۱۲، ۱۳]. در همین زمینه، تحقیقات نشان داد که حذف برگ پرچم و سایر برگ‌ها موجب کاهش تعداد دانه در سنبله، وزن دانه در سنبله و وزن هزاردانه شد [۲۴]. همچنین، اثر حذف برگ‌ها در مرحلهٔ ساقه‌روی گندم بر تعداد دانه در سنبله معنادار بود، ولی بر وزن هزاردانه اثر معناداری نداشت [۸]. عدم کاهش عملکرد دانه و اجزای آن از طریق محدودیت منابع فتوسنتزی، احتمالاً به این دلیل است که نیاز مخزن از طریق سایر برگ‌ها و قسمت‌های فتوسنتزی تأمین می‌شود [۸] یا ممکن است مواد فتوسنتزی که قبل از دورهٔ گلدهی در ساقه ذخیره شده‌اند، به‌وسیلهٔ انتقال مجدد به دانه‌ها منتقل شوند و به این ترتیب خسارت به عملکرد دانه را کاهش دهند [۲۸].

در مورد اثر حذف برگ‌ها بر کارایی فتوسنتزی برگ‌های باقی‌ماندهٔ غلات، حذف تعدادی از برگ‌ها در گندم موجب افزایش سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در برگ‌های باقی‌مانده شد [۳۹]. در ارقام جدید و قدیم گندم مناطق معتدله مشاهده شد با کاهش قدرت منبع از طریق حذف برگ‌ها در گندم، سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و پایداری کلروفیل برگ پرچم نسبت به شاهد افزایش یافت [۸]. اما در تیمارهای مختلف حذف منابع فتوسنتزی در بعضی از ارقام گندم بهاره تأثیری بر کارایی فتوسنتزی و هدایت روزنه‌ای برگ‌های باقی‌مانده نداشت [۳۸].

با توجه به احتمال زیاد وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی و کاهش پتانسیل تولیدی ارقام مختلف جو در مناطق خشک و نیمه‌خشک، نظیر اکثر مناطق آب‌وهوایی ایران، هدف از پژوهش حاضر، بررسی اثر محدودیت منبع بر عملکرد و اجزای آن و تبادلات گازی در ارقام مختلف جو است.

۲. مواد و روش‌ها

این تحقیق در مزرعهٔ تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی کرمانشاه در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹

1. *Hordeum vulgare* L.

Archive of SID
www.SID.ir

اجرا شد. این منطقه در عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقهٔ شمالی و طول جغرافیایی ۴۷ درجه و ۹ دقیقهٔ شرقی واقع شده و ارتفاع آن از سطح دریا حدود ۱۳۱۹ متر است. این بررسی به صورت آزمایش لاتیس مستطیل ۴×۳ در دو تکرار اجرا شد. دو سطح آبیاری شامل کنترل یا عدم تنش (آبیاری در تمام مراحل رشدی براساس شرایط کشت آبی) و تنش کم‌آبی (قطع آبیاری از زمان گرده‌افشانی) و دوازده رقم مختلف جو دوردیفه (‘ارس’، ‘سرارود’ و ‘گرگان ۴’) و شش‌ردیفه (‘افضل’، ‘جنوب’، ‘ریحان’، ‘زر جو’، ‘صحرا’، ‘فجر ۳۰’، ‘کارون’، ‘ماکویی’ و ‘نصرت’) به‌همراه تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی از زمان گرده‌افشانی شامل شاهد (بدون هیچ‌گونه اعمال محدودیت منابع فتوسنتزی)، حذف برگ پرچم، حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم و حذف ریشک (از طریق قطع این برگ‌ها و ریشک‌ها) و حذف فتوسنتز سنبله روی تمامی پنجه‌های یک بوته درنظر گرفته شدند. تیمار حذف فتوسنتز سنبله از طریق پوشاندن سنبله‌های مورد بررسی با فویل آلومینیومی اعمال شد. به‌منظور هوادهی و جلوگیری از تولید اتیلن در سنبله‌های مورد بررسی روی فویل‌های آلومینیومی تعدادی سوراخ ایجاد شد. زمان گرده‌افشانی، تکمیل گرده‌افشانی ۵۰ درصد سنبله‌های هر رقم به‌طور جداگانه لحاظ شد.

در اوایل پاییز عمل شخم و بعد از آن دیسک‌زنی انجام گرفت. کشت بذر ارقام براساس وزن هزاردانه و قوهٔ نامیه در نیمهٔ دوم آبان با تراکم مؤثر ۴۰۰ بذر در متر مربع صورت گرفت. هر رقم در هر کرت به صورت پنج ردیف چهارمتری با فواصل ۲۵ سانتی‌متر کشت شدند. اولین آبیاری بلافاصله پس از کشت انجام گرفت. بافت خاک محل اجرای آزمایش رسی بود. زمین مورد نظر در سال زراعی قبل از کاشت به صورت آیش بود. کود مورد نیاز براساس آزمون خاک به‌کار رفت. کود نیتروژنه به‌صورت اوره به مقدار ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار طی سه مرحله (یک‌سوم هنگام کاشت، یک‌سوم در مرحلهٔ پنجه‌زنی و یک‌سوم باقی‌مانده در مرحلهٔ سنبله‌دهی) به مصرف رسید و نیازی به کود فسفردار و پتاسیم‌دار نبود. عملیات داشت و مبارزه با علف‌های هرز (وجین)، به‌طور یکسان در کلیهٔ کرت‌ها انجام گرفت. مقدار رطوبت، بارندگی و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در جدول ۱ ارائه شده است.

جدول ۱. میانگین ماهانهٔ مقدار بارندگی، مقدار رطوبت و متوسط دما در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در منطقهٔ کرمانشاه

ماه	متوسط رطوبت (٪)	حداکثر رطوبت (٪)	حداقل رطوبت (٪)	میزان بارش (mm)	متوسط دما (°C)	حداکثر دما (°C)	حداقل دما (°C)
مهر	۲۹/۸	۴۶/۴	۱۳/۲	۱	۲۰/۴	۳۰/۳	۱۰/۶
آبان	۴۴/۸	۶۶/۸	۲۲/۸	۳۱	۱۳/۲	۲۱/۹	۴/۵
آذر	۴۴/۵	۶۲/۴	۲۶/۵	۲۴	۷/۷	۱۶/۸	-۱/۵
دی	۶۹/۱	۹۱/۰	۴۷/۱	۵۰	۳/۷	۹/۶	-۲/۲
بهمن	۷۳/۲	۹۴/۲	۵۲/۱	۶۵	۲/۷	۸/۰	-۲/۷
اسفند	۵۵/۰	۸۲/۰	۲۸/۱	۲۱	۸/۰	۱۵/۴	۰/۶
فروردین	۵۱/۷	۷۸/۸	۲۴/۶	۴۷	۱۲/۳	۲۰/۱	۴/۵
اردیبهشت	۶۰/۵	۸۷/۴	۳۳/۶	۱۲۸	۱۶/۵	۲۳/۶	۹/۵
خرداد	۳۱/۲	۵۱/۱	۱۱/۳	۰	۲۳/۳	۳۳/۸	۱۲/۸

Archive of SID
www.SID.ir

اندازه‌گیری سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ، هدایت روزنه‌ای، غلظت دی‌اکسیدکربن زیر روزنه و شدت تعرق با استفاده از دستگاه فتوسنتزمتر (Lci: ADC BioScientific Ltd. Hoddesdon, Herts, EN110DB) انجام گرفت. تمامی اندازه‌گیری‌ها در مرحلهٔ چهارده روز پس از گرده‌افشانی و در ساعت ۱۰ الی ۱۲ صبح و در شدت نور ۱۲۰۰–۱۴۰۰ میکرومول فوتون بر متر مربع بر ثانیه انجام گرفت. در تیمارها صفات مورد نظر با قرار دادن قسمت میانی برگ پرچم ساقهٔ اصلی (در دو بوته) و همچنین برگ زیری تیمار حذف برگ پرچم (در دو بوته) در داخل محفظهٔ شیشه‌ای دستگاه به‌مدت ۴۵ ثانیه ثبت شد.

به‌منظور اندازه‌گیری عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله و وزن هزاردانه در مرحلهٔ رسیدگی در نیمهٔ دوم خرداد پس از حذف اثر حاشیه، ۲۰ ساقهٔ اصلی به‌طور تصادفی از هر کدام از تیمارها انتخاب شد و اندازه‌گیری‌های مذکور انجام گرفت. محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS و مقایسهٔ میانگین‌ها نیز با روش LSD در سطح ۵ درصد انجام گرفت.

۳. نتایج و بحث

۳. ۱. عملکرد و اجزای آن

مقایسهٔ میانگین عملکرد و اجزای آن نشان داد که تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی به طور متوسط موجب ۲۰/۷ و ۹/۸ درصد کاهش در عملکرد دانه و وزن هزاردانهٔ ارقام مورد بررسی شد (جدول ۲ و شکل ۱). متوسط میزان عملکرد دانه و وزن هزاردانهٔ ارقام مورد بررسی در شرایط کنترل به ترتیب ۱/۴۸ گرم در سنبله و ۴۰/۸ گرم بود، درحالی‌که این مقادیر در شرایط تنش کم‌آبی به ترتیب به ۱/۱۷ گرم در سنبله و ۳۶/۸ گرم کاهش یافت. کاهش عملکرد دانه در این شرایط شاید به علت تحت تأثیر قرار گرفتن تأمین مواد پرورده به‌منظور پر شدن دانه‌ها، کاهش قدرت مخزن برای جذب مواد فتوسنتزی و همچنین کاهش دورهٔ رشد دانه باشد. البته ممکن است واکنش‌های اولیهٔ رشد دانه نظیر تقسیم سلولی و شکل‌گیری اندازهٔ مخزن کمتر تحت تأثیر تنش کم‌آبی قرار گیرند [۵].

جدول ۲. مقایسهٔ میانگین اثرهای متقابل سطوح آبیاری و رقم بر عملکرد و تعداد دانه در سنبله در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی

ارقام	تعداد دانه در سنبله		کاهش (٪)	عملکرد دانه (g/plant)		کاهش (٪)
	کنترل	تنش کم‌آبی		کنترل	تنش کم‌آبی	
ارس	۳۱/۷^{g}	۲۶/۵^{h}	۱۶/۴	۰/۹۹^{hi}	۰/۸۵^{Jk}	۱۵/۰
افضل	۳۹/۷^{c}	۳۳/۷^{ef}	۱۵/۲	۱/۶۱^{bc}	۱/۲۸^{fg}	۲۰/۴
جنوب	۳۷/۱^{d}	۳۳/۴^{ef}	۹/۹	۱/۴۴^{e}	۱/۲۳^{g}	۱۴/۲
ریحان	۴۴/۹^{a}	۳۷/۷^{d}	۱۶/۰	۱/۷۱^{a}	۱/۳۷^{ef}	۱۹/۹
زرجو	۳۹/۷^{c}	۳۴/۶^{e}	۱۲/۹	۱/۶۸^{ab}	۱/۴۵^{de}	۱۳/۹
سرارود	۲۳/۹^{i}	۱۹/۶^{j}	۱۸/۰	۱/۰۶^{h}	۰/۷۸^{k}	۲۶/۴
صحرا	۴۰/۶^{c}	۳۲/۲^{fg}	۲۰/۷	۱/۵۹^{bc}	۱/۲۰^{g}	۲۴/۹
فجر۳۰	۴۰/۴^{c}	۳۴/۹^{e}	۱۳/۶	۱/۵۳^{cd}	۱/۲۵^{g}	۱۸/۷
کارون	۴۳/۷^{ab}	۳۸/۰^{d}	۱۳/۱	۱/۶۰^{bc}	۱/۲۲^{g}	۲۳/۵
گرگان۴	۲۶/۱^{h}	۲۰/۰^{j}	۲۳/۵	۱/۲۱^{g}	۰/۹۱^{ij}	۲۵/۰
ماکویی	۴۳/۷^{ab}	۳۷/۵^{d}	۱۴/۳	۱/۶۴^{ab}	۱/۲۶^{g}	۲۳/۶
نصرت	۴۳/۲^{b}	۳۶/۸^{d}	۱۴/۷	۱/۴۲^{abc}	۱/۲۳^{g}	۲۴/۳

میانگین‌ها در هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک‌اند، براساس آزمون LSD تفاوت معناداری در سطح ۵ درصد ندارند.

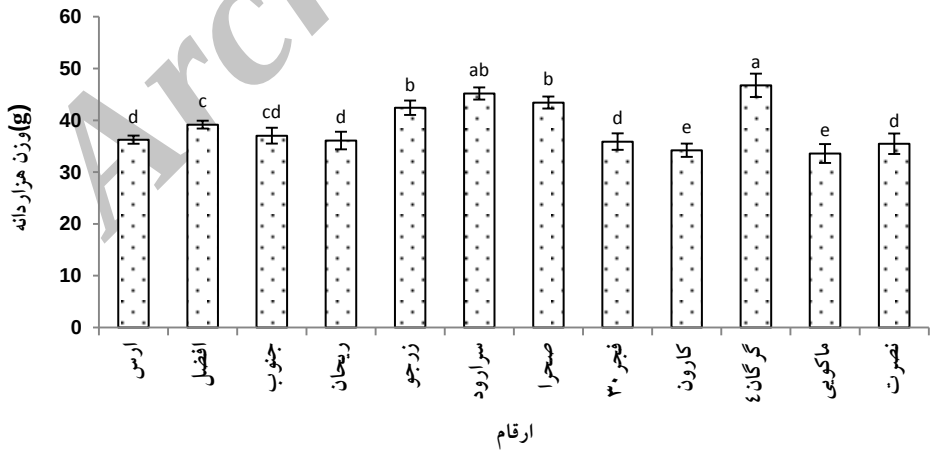
Archive of SID
www.SID.ir

در شرایط بدون محدودیت آب، رقم 'ارس' کمترین عملکرد دانه (۰/۹۹ گرم در سنبله) و ارقام 'ریحان'، 'زرجو' و 'ماکویی' (به‌ترتیب ۱/۷۱، ۱/۶۸ و ۱/۶۴ گرم در سنبله) بیشترین عملکرد دانه را دارا بودند. اعمال تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی به‌ترتیب بیشترین و کمترین کاهش معنادار را در عملکرد دانه رقم 'سرارود' (۲۶/۴ درصد) و ارقام 'ارس'، 'جنوب' و 'زرجو' (۱۵، ۱۴/۲ و ۱۳/۹ درصد) ایجاد کرد (جدول ۲). در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی ارقام 'زرجو' و 'ریحان' (۱/۴۵ و ۱/۳۷ گرم در سنبله) بیشترین و ارقام 'ارس' و 'سرارود' (۰/۸۵ و ۰/۷۸ گرم در سنبله) کمترین عملکرد دانه را داشتند.

مقایسهٔ میانگین اثرهای سادهٔ رقم بر وزن هزاردانه نشان داد رقم 'گرگان ۴' (۴۶/۸ گرم) بیشترین وزن هزاردانه را دارد و ارقام 'سرارود'، 'صحرا' و 'زرجو' (به‌ترتیب ۴۵/۲، ۴۳/۴ و ۴۲/۴ گرم) در رتبه‌های بعدی بودند و کمترین وزن هزاردانه مربوط به ارقام 'کارون' و 'ماکویی' (به‌ترتیب ۳۴/۲ و ۳۳/۶ گرم) بود (شکل ۱).

در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی تعداد دانه در سنبله به ترتیب ۴۲ و ۳۸ دانه بود. در بین ارقام نیز از نظر تعداد دانه در سنبله تفاوت معنادار وجود داشت. در هر دو شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی ارقام 'ریحان'، 'کارون' و 'ماکویی' بیشترین و ارقام 'سرارود' و 'گرگان ۴' کمترین تعداد دانه در سنبله را به خود اختصاص دادند (جدول ۲).

در بین تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی، تیمار عدم محدودیت منابع فتوسنتزی (شاهد) به ترتیب با ۴۲ و ۳۸ دانه بیشترین تعداد دانه در سنبله و در شرایط کنترل رطوبتی تیمار حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم با ۳۴ دانه و در شرایط تنش کم‌آبی تیمار حذف برگ پرچم با ۲۸ دانه، کمترین تعداد دانه در سنبله را داشتند (جدول ۳). با توجه به اینکه پس از گرده‌افشانی دانه‌ها مخازن پرقدرتی برای جذب مواد فتوسنتزی از برگ‌ها، ساقه و سنبله هستند و مقدار این مواد بر شکل‌گیری عملکرد دانه اثر معنادار دارد [۷، ۲۷]، فراهمی مواد فتوسنتزی در این مرحله، عامل مهمی در پر شدن تعداد بیشتری از دانه‌های شکل‌گرفته است.



شکل ۱. مقایسهٔ میانگین وزن هزاردانهٔ دوازده رقم مختلف جو در شرایط تیمارهای مختلف محدودیت منبع و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی (ستون‌ها با حروف متفاوت براساس آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنادار دارند).

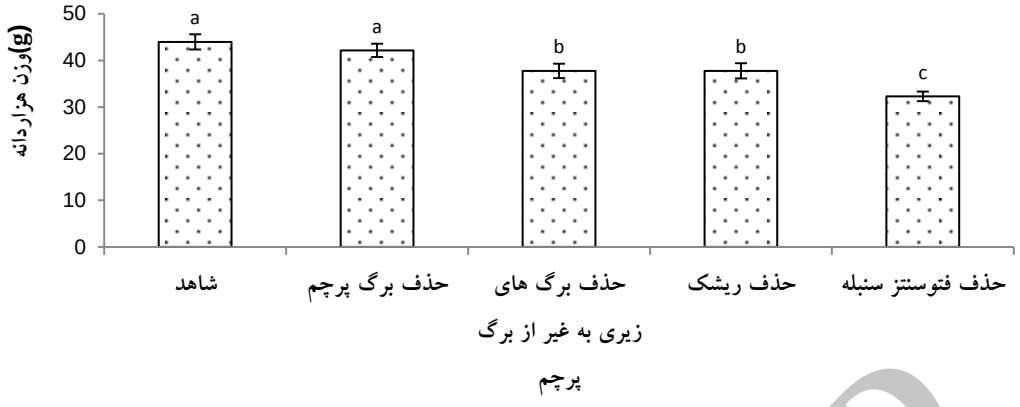
Archive of SID
www.SID.ir

جدول ۳. مقایسهٔ میانگین اثرهای متقابل سطوح آبیاری و تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بر عملکرد دانه، وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبله در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی

سطوح آبیاری	تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی	تعداد دانه در سنبله	درصد کاهش † (۱)	درصد کاهش (۲)	وزن هزاردانه (g)	درصد کاهش (۱)	درصد کاهش (۲)	عملکرد دانه (g/plant)	درصد کاهش (۱)	درصد کاهش (۲)
کنترل رطوبتی	شاهد	۴۱/۶[a]			۴۶/۳			۱/۸۱[a]		
	حذف برگ پرچم	۳۷/۳[b]	-۱۰/۳		۴۳/۷	-۵/۶		۱/۵۲[b]	-۱۶/۳	
	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۳۳/۹[c]	-۱۸/۵		۴۰/۳	-۱۳/۱		۱/۳۱[d]	-۲۷/۶	
	حذف ریشک	۳۸/۶[b]	-۷/۱		۳۹/۶	-۱۴/۵		۱/۳۶[cd]	-۲۴/۸	
	حذف فتوسنتز سنبله	۳۷/۹[b]	-۸/۹		۳۴/۲	-۲۶/۲		۱/۳۷[cd]	-۲۴/۴	
تنش کم‌آبی	شاهد	۳۷/۸[b]		-۹/۱	۴۱/۷		-۹/۹	۱/۴۲[c]		-۲۱/۸
	حذف برگ پرچم	۲۷/۶[e]	-۲۷/۰	-۲۶/۰	۴۰/۶	-۲/۶	-۷/۱	۱/۱۶[e]	-۱۸/۵	-۲۳/۹
	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۳۱/۳[d]	-۱۷/۲	-۷/۷	۳۵/۲	-۱۵/۵	-۱۲/۵	۱/۱۵[e]	-۱۹/۱	-۱۲/۷
	حذف ریشک	۳۰/۲[d]	-۲۰/۱	-۲۱/۸	۳۶/۰	-۱۳/۷	-۹/۱	۱/۱۶[e]	-۱۸/۱	-۱۴/۹
	حذف فتوسنتز سنبله	۳۳/۴[c]	-۱۱/۷	-۱۲/۰	۳۰/۴	-۲۷/۰	-۱۰/۹	۰/۹۶[f]	-۳۲/۰	-۲۹/۶
کنترل رطوبتی		۳۷/۹			۴۰/۸			۱/۴۸		
تنش کم‌آبی		۳۲/۱		-۱۵/۳	۳۶/۸		-۹/۸	۱/۱۷		-۲۰/۷

میانگین‌ها در هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک‌اند، براساس آزمون LSD تفاوت معناداری در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.
† (۱) و (۲): به‌ترتیب درصد کاهش در اثر تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی و تنش رطوبتی نسبت به شاهد.

www.SID.ir



شکل ۲. تأثیر تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بر وزن هزاردانهٔ دوازده رقم مختلف جو در شرایط تیمارهای مختلف محدودیت منبع و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی

(ستون‌ها با حروف متفاوت براساس آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد با هم تفاوت معنادار دارند).

کاهش تعداد دانه در سنبله در تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی مخصوصاً حذف برگ پرچم و برگ‌های زیرین در این بررسی ممکن است به دلیل کاهش سطح فتوسنتزکننده و در نتیجه کاهش مقدار مواد فتوسنتزی مورد نیاز دانه‌ها باشد. در این شرایط، ممکن است تعدادی از دانه‌ها پر نشوند یا در مرحلهٔ رسیدگی به حدی کوچک باشند که در محاسبات تعداد دانه در سنبله به حساب نیایند و در نتیجه تعداد دانه در سنبله کاهش می‌یابد. حذف برگ در گندم موجب کاهش تعداد دانه در سنبله شد و در حالت حذف برگ پرچم بیشترین کاهش در تعداد دانه مشاهده شد که به‌تبع آن عملکرد دانه در واحد سطح نیز کاهش یافت [۱۰].

در شرایط کنترل رطوبتی، بیشترین و کمترین عملکرد دانه در سنبله به ترتیب در تیمار عدم محدودیت منبع (شاهد) با ۱/۸۱ گرم در سنبله و تیمار حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم با ۱/۳۱ گرم در سنبله دیده شد. در شرایط تنش کم‌آبی نیز تیمار عدم محدودیت منبع (شاهد) با ۱/۴۲ گرم در سنبله بیشترین و تیمار سایه‌اندازی بر سنبله (حذف فتوسنتز سنبله) با ۰/۹۶ گرم در سنبله کمترین عملکرد دانه را داشتند (جدول ۳). در شرایط اعمال تیمارهای مختلف محدودیت منابع فتوسنتزی، بیشترین و کمترین وزن هزاردانه به ترتیب در تیمار عدم محدودیت منبع (۴۴ گرم) و تیمار سایه‌اندازی بر سنبله (۳۲/۳ گرم) دیده شد (شکل ۲).

با توجه به نتایج به‌دست‌آمده از زمان گرده‌افشانی تا رسیدگی، در شرایط عدم تنش کم‌آبی فتوسنتز برگ‌ها به‌ویژه برگ‌های زیرین برگ پرچم و در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی فتوسنتز سنبله بیشترین نقش را در شکل‌گیری عملکرد دانه دارند. در مورد نقش منابع فتوسنتزی در شکل‌گیری عملکرد دانه گزارش های مختلف با نتایج متفاوت موجود است. برای مثال، در گندم نان، سایه‌اندازی بر سنبله‌ها موجب کاهش مادهٔ خشک آنها شد و این اثر در زمان پر شدن دانه‌ها مشهودتر است، اگرچه

Archive of SID

www.SID.ir

این سایه‌اندازی از زمان ظهور سنبله‌ها انجام گرفته باشد [۲۹]. در اثر تیمارهای حذف برگ پرچم، حذف ریشک‌ها و حذف برگ پرچم به همراه ریشک ها عملکرد دانه به‌ترتیب ۱۰/۷، ۱۵/۹ و ۲۱/۲ درصد کاهش یافت که با نتایج تحقیق حاضر مطابقت دارد [۲۱]. بنابراین ریشک‌ها در پر شدن دانه اهمیت بیشتری نسبت به برگ پرچم دارد و عملکرد دانه بیشتر تحت تأثیر نقش این اندام در مقایسه با برگ پرچم قرار می‌گیرد [۲۱]. نتایج مشابه با برخی گزارش‌ها در مورد اثر تنش رطوبتی [۳۰] و محدودیت منبع [۱۶] در مراحل مختلف نمو دانهٔ گندم و جو (به‌ویژه پس از گرده‌افشانی) بر کاهش عملکرد و وزن دانه وجود دارد که با نتایج تحقیق حاضر مطابقت دارد.

۳. ۲. نقش منابع جاری فتوسنتزی در شکل‌گیری عملکرد

۳. ۲. ۱. برگ پرچم

تیمار حذف برگ پرچم در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی سبب کاهش عملکرد دانه به ترتیب به مقدار ۱۶/۳ و ۱۸/۵ درصد، وزن هزاردانه ۵/۶ و ۲/۶ درصد و تعداد دانه در هر سنبله ۱۰/۳ و ۲۷ درصد نسبت به شاهد شد (جدول ۳). کاهش عملکرد دانه و وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبله در اثر این تیمار بیانگر این است که فتوسنتز برگ پرچم نقش بسزایی در پر شدن دانه‌ها دارد. همچنین برگ‌ها به‌خصوص برگ پرچم منابع اصلی تولید مواد فتوسنتزی بوده و از مهم ترین عوامل تأثیرگذار روی رشد مخزن (دانه‌ها) هستند [۲۶]. کاهش این صفات در اثر حذف برگ‌ها در گزارش‌های متنوع دیگر نیز اشاره شده است [۱۲]. در این راستا، برخی محققان بر این باورند که اثر برگ‌زدایی بر عملکرد دانه بسته به زمان، شدت و نحوهٔ اعمال تیمارها متفاوت است و ممکن است از طریق تغییر در الگوی تبادلات گازی سایر بخش‌های فتوسنتزی باقی‌مانده [۳۹]، تغییر در نحوهٔ تخصیص مواد فتوسنتزی [۲۶] یا تغییر در الگوی نمو دانه و در نتیجه تغییر وزن دانه اثر خود را نشان دهد. حذف برگ پرچم سبب کاهش ۱۸/۳ درصدی عملکرد دانه می‌شود و حذف بقیهٔ بخش‌های فتوسنتزکننده و مؤثر در شکل‌گیری عملکرد دانه موجب کاهش کمتر تعداد دانه در سنبله، وزن دانه در سنبله و وزن هزاردانه شد [۲۴]. عدم کاهش معنادار عملکرد دانه نیز در اثر کاهش قدرت منبع از طریق حذف برگ‌ها در گندم مشاهده شد [۲].

نتایج بررسی اثر متقابل رقم × تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی نشان داد، اعمال تیمار حذف برگ پرچم در اکثر ارقام عملکرد دانه را به طور معنادار کاهش داد، به‌طوری‌که ارقام 'فجر ۳۰' و 'ریحان' بیشترین کاهش (۲۸/۵ و ۲۵/۴ درصد) و رقم 'جنوب' کمترین کاهش (۸/۸ درصد) عملکرد دانه را داشتند (جدول ۴). وزن هزاردانه نیز تحت تأثیر این تیمار در اکثر ارقام کاهش یافت، ولی این تیمار سبب افزایش وزن هزاردانهٔ ارقام 'فجر ۳۰' و 'ماکویی' به ترتیب به مقدار ۴/۳ و ۴/۱ درصد شد. ارقام 'صحرا' و 'جنوب' به‌ترتیب بیشترین (۱۰/۶ درصد) و کمترین (۱/۲ درصد) کاهش وزن هزاردانه را تحت این تیمار داشتند (جدول ۴). عدم کاهش وزن هزاردانه در تعدادی از ارقام، احتمالاً به این دلیل است که نیاز مخزن از طریق سایر برگ‌ها و بخش‌های فتوسنتزی در این ارقام تأمین می‌شود [۸، ۱۹] یا ممکن است مواد فتوسنتزی که قبل از دورهٔ گلدهی در ساقه ذخیره شده‌اند، در جریان انتقال مجدد به دانه‌ها منتقل شده و به این ترتیب، عملکرد دانه کاهش پیدا نکرده است [۸، ۲۸].

Archive of SID
www.SID.ir

جدول ۴. مقایسهٔ میانگین اثر متقابل رقم و تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بر عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله و وزن هزاردانه در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی

ارقام	تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی	تعداد دانه در سنبله	درصد تغییر نسبت به شاهد	وزن هزاردانه (g)	درصد تغییر نسبت به شاهد	عملکرد دانه (g/plant)	درصد تغییر نسبت به شاهد
	شاهد	۳۳/۰		۴۲/۶		۱/۱۵	
	حذف برگ پرچم	۲۶/۴	−۲۰/۰	۴۰/۵	−۴/۹	۱/۰۱	−۱۲/۲
ارس	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۲۸/۶	−۱۳/۳	۳۷/۵	−۱۲/۰	۰/۹۳	−۱۹/۱
	حذف ریشک	۲۶/۵	−۱۹/۷	۳۵/۳	−۱۷/۱	۰/۷۲	−۳۷/۴
	حذف فتوسنتز سنبله	۳۰/۹	−۶/۴	۲۵/۴	−۴۰/۴	۰/۷۸	−۳۲/۲
	شاهد	۴۲/۸		۴۶/۳		۱/۹۰	
	حذف برگ پرچم	۳۵/۷	−۱۶/۶	۴۱/۷	−۹/۹	۱/۶۰	−۱۵/۸
افضل	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۳۷/۳	−۱۲/۹	۳۸/۶	−۱۶/۶	۱/۵۲	−۲۰/۰
	حذف ریشک	۲۹/۹	−۳۰/۱	۳۶/۷	−۲۰/۷	۱/۱۵	−۳۹/۵
	حذف فتوسنتز سنبله	۳۷/۶	−۱۲/۱	۳۲/۶	−۵۹/۶	۱/۰۷	−۴۳/۷
	شاهد	۳۹/۳		۴۰/۶		۱/۶۰	
	حذف برگ پرچم	۳۶/۲	−۷/۹	۴۰/۱	−۱/۲	۱/۴۶	−۸/۸
جنوب	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۲۸/۰	−۲۸/۸	۳۸/۰	−۶/۴	۱/۱۱	−۳۰/۶
	حذف ریشک	۳۷/۳	−۵/۱	۳۲/۲	−۲۰/۷	۱/۲۷	−۲۰/۶
	حذف فتوسنتز سنبله	۳۵/۴	−۹/۹	۳۴/۳	−۱۵/۵	۱/۲۳	−۲۳/۱
	شاهد	۴۷/۳		۴۱/۴		۲/۰۱	
	حذف برگ پرچم	۴۱/۲	−۱۲/۹	۳۸/۱	−۸/۰	۱/۵۰	−۲۵/۴
ریحان	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۳۴/۴	−۲۷/۳	۳۴/۴	−۱۶/۹	۱/۳۵	−۳۲/۸
	حذف ریشک	۴۳/۸	−۷/۴	۳۸/۲	−۷/۷	۱/۶۶	−۱۷/۴
	حذف فتوسنتز سنبله	۳۹/۹	−۱۵/۶	۲۸/۴	−۳۱/۴	۱/۲۰	−۴۰/۳
	شاهد	۴۱/۱		۴۶/۱		۱/۸۶	
	حذف برگ پرچم	۳۴/۴	−۱۶/۳	۴۵/۰	−۲/۴	۱/۵۰	−۱۹/۴
زرجو	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۳۸/۲	−۷/۱	۴۰/۰	−۱۳/۲	۱/۵۱	−۱۸/۸
	حذف ریشک	۳۷/۲	−۹/۵	۴۱/۳	−۱۰/۴	۱/۵۰	−۱۹/۴
	حذف فتوسنتز سنبله	۳۴/۸	−۱۵/۳	۳۹/۸	−۱۳/۷	۱/۴۵	−۲۲/۰
	شاهد	۲۶/۰		۵۱/۷		۱/۰۵	
	حذف برگ پرچم	۲۱/۲	−۱۸/۵	۴۹/۵	−۴/۳	۰/۹۴	−۱۰/۵
سرارود	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۲۰/۲	−۲۲/۳	۴۲/۴	−۱۸/۰	۰/۸۵	−۱۹/۰
	حذف ریشک	۱۹/۳	−۲۵/۸	۴۵/۷	−۱۱/۶	۰/۸۹	−۱۵/۲
	حذف فتوسنتز سنبله	۲۲/۱	−۱۵/۰	۳۶/۷	−۲۹/۰	۰/۸۶	−۱۸/۱
LSD		۴/۲		۳/۴		۰/۱۸	

برای مقایسهٔ میانگین از آزمون LSD در سطح ۵ درصد استفاده شد.

Archive of SID
www.SID.ir

ادامه جدول ۴

ارقام	تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی	تعداد دانه در سنبله	درصد تغییر نسبت به شاهد	وزن هزاردانه (g)	درصد تغییر نسبت به شاهد	عملکرد دانه (g/plant)	درصد تغییر نسبت به شاهد
صحرا	شاهد	۴۲/۱		۴۸/۲		۱/۵۷	
	حذف برگ پرچم	۳۰/۷	-۲۷/۱	۴۳/۱	-۱۰/۶	۱/۳۳	-۱۵/۳
	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۳۰/۸	-۲۶/۸	۴۶/۹	-۲/۷	۱/۳۶	-۱۳/۴
	حذف ریشک	۳۷/۱	-۱۱/۹	۴۱/۳	-۱۴/۳	۱/۳۵	-۱۴/۰
	حذف فتوسنتز سنبله	۴۱/۲	-۱/۲	۳۷/۶	-۲۲/۰	۱/۳۶	-۱۳/۴
فجر ۳۰	شاهد	۴۲/۸		۳۹/۶		۱/۸۶	
	حذف برگ پرچم	۳۳/۰	-۲۲/۹	۴۱/۳	۴/۳	۱/۳۳	-۲۸/۵
	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۳۴/۷	-۱۸/۹	۳۴/۵	-۱۲/۹	۱/۲۱	-۳۴/۹
	حذف ریشک	۳۸/۳	-۱۰/۵	۳۳/۴	-۱۵/۷	۱/۲۶	-۳۲/۳
	حذف فتوسنتز سنبله	۳۹/۴	-۷/۹	۳۰/۷	-۲۲/۵	۱/۳۰	-۳۰/۱
کارون	شاهد	۴۷/۵		۳۸/۶		۱/۷۳	
	حذف برگ پرچم	۳۶/۷	-۲۲/۷	۳۷/۳	-۳/۴	۱/۴۴	-۱۶/۸
	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۳۶/۱	-۲۴/۰	۳۲/۲	-۱۶/۶	۱/۱۶	-۳۲/۹
	حذف ریشک	۴۳/۸	-۷/۸	۳۷/۵	-۲/۸	۱/۵۶	-۹/۸
	حذف فتوسنتز سنبله	۴۰/۰	-۱۵/۸	۲۵/۵	-۳۳/۹	۱/۱۷	-۳۲/۴
گرگان ۴	شاهد	۲۵/۳		۵۱/۲		۱/۲۱	
	حذف برگ پرچم	۱۹/۴	-۲۳/۳	۴۸/۸	-۴/۷	۰/۹۸	-۱۹/۰
	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۲۳/۰	-۹/۱	۴۴/۱	-۱۳/۹	۱/۰۱	-۱۶/۵
	حذف ریشک	۲۳/۴	-۷/۵	۴۳/۵	-۱۵/۰	۱/۰۴	-۱۴/۰
	حذف فتوسنتز سنبله	۲۴/۱	-۴/۷	۴۶/۳	-۹/۶	۱/۰۸	-۱۰/۷
ماکویی	شاهد	۴۴/۷		۴۱/۲		۱/۸۱	
	حذف برگ پرچم	۳۶/۵	-۱۸/۳	۴۲/۹	۴/۱	۱/۵۲	-۱۶/۰
	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۴۲/۹	-۴/۰	۲۹/۳	-۲۸/۹	۱/۴۶	-۱۹/۳
	حذف ریشک	۳۶/۶	-۱۸/۱	۳۱/۴	-۲۳/۸	۱/۲۷	-۲۹/۸
	حذف فتوسنتز سنبله	۴۲/۳	-۵/۴	۲۳/۳	-۴۳/۴	۱/۲۰	-۳۳/۷
نصرت	شاهد	۴۴/۴		۴۰/۳		۱/۶۳	
	حذف برگ پرچم	۳۸/۴	-۱۳/۵	۳۷/۹	-۶/۰	۱/۴۴	-۱۱/۷
	حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم	۳۷/۱	-۱۶/۴	۳۵/۰	-۱۳/۲	۱/۲۸	-۲۱/۵
	حذف ریشک	۴۰/۲	-۹/۵	۳۷/۰	-۸/۲	۱/۴۹	-۸/۶
	حذف فتوسنتز سنبله	۴۰/۰	-۹/۹	۲۷/۰	-۳۳/۰	۱/۲۹	-۲۰/۹
LSD		۴/۲		۳/۴		۰/۱۸	

برای مقایسهٔ میانگین از آزمون LSD در سطح ۵ درصد استفاده شد.

Archive of SID
www.SID.ir

ارقام 'صحرا' و 'جنوب' به ترتیب بیشترین (۲۷/۱ درصد) و کمترین (۷/۹ درصد) کاهش تعداد دانه را در اثر حذف برگ پرچم به خود اختصاص دادند. کاهش کمتر وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبله رقم 'جنوب' در این شرایط موجب کاهش کمتر عملکرد دانهٔ این رقم در مقایسه با سایر ارقام مورد بررسی در تیمار حذف برگ پرچم شد (جدول ۴).

۳. ۲. ۲. برگ‌های زیرین برگ پرچم

تیمار حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی تأثیر معنادار بر سایر شاخص‌های مورد بررسی گذاشت، ازاین‌رو سبب کاهش عملکرد دانه در سنبله به‌ترتیب به‌مقدار ۲۷/۶ و ۱۹/۱، وزن هزاردانه ۱۳/۱ و ۱۵/۵ و تعداد دانه در سنبله ۱۸/۵ و ۱۷/۲ درصد نسبت به تیمار شاهد شد (جدول ۳). تیمار حذف برگ‌ها، وزن دانه در سنبله را در ارقام مختلف گندم به مقدار ۲۶ درصد کاهش داد [۳۹]. حذف برگ‌های گندم در مراحل اولیهٔ تشکیل دانه (مرحلهٔ گلدهی و شیری شدن دانه) عملکرد بیولوژیکی، وزن هزاردانه، عملکرد دانه و شاخص برداشت را تحت تأثیر قرار داد، به‌طوری‌که حذف تمام برگ‌ها سبب کاهش تعداد دانه، وزن هزاردانه و عملکرد سنبله به‌ترتیب به‌مقدار ۱۷/۲، ۱۳/۳ و ۲۷/۹ درصد شد [۱۲].

نتایج بررسی اثر متقابل رقم × تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی نشان داد، اعمال تیمار حذف برگ‌های زیرین برگ پرچم در ارقام مورد بررسی جو عملکرد دانه را به‌طور معناداری کاهش داد. در این شرایط، از نظر عملکرد دانه، ارقام 'کارون'، 'فجر ۳۰' و 'ریحان' بیشترین درصد کاهش (به‌ترتیب ۳۲/۸، ۳۲/۹ و ۳۴/۹ درصد) و رقم 'صحرا' کمترین کاهش (۸/۸ درصد) را داشتند. وزن هزاردانه نیز تحت این تیمار کاهش یافت. از نظر این صفت، ارقام 'ماکویی' و 'جنوب' به ترتیب بیشترین (۲۸/۹ درصد) و کمترین کاهش (۶/۴ درصد) را داشتند (جدول ۴). همچنین از نظر تعداد دانه در سنبله، ارقام 'جنوب'، 'ریحان' و 'صحرا' (به ترتیب ۲۸/۸، ۲۷/۳ و ۲۶/۸ درصد) بیشترین و رقم 'ماکویی' (۴ درصد) کمترین درصد کاهش را به خود اختصاص دادند.

۳. ۲. ۳. ریشک

ریشک‌ها با توجه به مساحت خود در مقایسه با سطح کل سنبله، در فتوسنتز کل سنبله مشارکت می‌کنند. بسته به مقدار سطح ریشک‌ها ممکن است سهم آنها در فتوسنتز کل سنبله تا ۱۰ درصد افزایش متغیر باشد [۲۲]. ریشک‌ها نقش مهمی در تولید کربوهیدرات طی تنش خشکی در مرحلهٔ پر شدن دانه دارند [۲۵]. سهم مشارکت سنبله‌های ریشکدار گندم در پر کردن دانه به‌خصوص در شرایط تنش خشکی بیشتر از سنبله‌های بدون ریشک بود [۳۷].

تیمار حذف ریشک در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی موجب کاهش معنادار عملکرد دانه، وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبلهٔ ارقام جو مورد بررسی شد. نتایج بررسی اثرهای متقابل رقم × تیمار محدودیت منابع فتوسنتزی نشان داد، اعمال تیمار حذف ریشک در ارقام مختلف جو عملکرد دانه، وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبله را به‌طور معنادار کاهش داد. در این شرایط، رقم 'افضل' بیشترین درصد کاهش (۳۹/۵ درصد) و ارقام 'نصرت' و 'کارون' کمترین درصد کاهش (به ترتیب ۸/۶ و ۹/۸ درصد) عملکرد دانه در سنبله را دارا بودند. از نظر وزن هزاردانه نیز ارقام 'ماکویی' و 'کارون' به‌ترتیب بیشترین (۲۳/۸ درصد) و کمترین کاهش (۲/۸ درصد) را داشتند (جدول ۴). از نظر تعداد دانه در سنبله نیز ارقام 'افضل' و 'سرارود' (به‌ترتیب ۳۰/۱ و ۲۵/۸ درصد) بیشترین و رقم 'جنوب' (۵/۱ درصد) کمترین کاهش را به خود اختصاص دادند. کاهش و عدم کاهش معنادار

Archive of SID
www.SID.ir

عملکرد دانه و تعداد دانه در سنبله در اثر حذف ریشک توسط محققان دیگر نیز بیان شده است [۲۴، ۲۶]. چنین واکنش‌هایی به حدوابستگی عملکرد دانه و اجزای آن (نظیر تعداد دانه در سنبله) به فتوسنتز ریشک‌ها یا تنش ناشی از حذف آنها بستگی دارد. بنابراین همانند نتایج حاصل از تحقیق حاضر، ممکن است واکنش ارقام مختلف به حذف ریشک به طور معناداری متفاوت باشد. همچنین در اثر حذف ریشک‌ها با وجود گرده‌افشانی و شکل‌گیری اولیهٔ دانه‌ها در سنبله، ممکن است تعدادی از دانه‌ها به‌خوبی پر نشوند و خیلی کوچک باقی بمانند و ازاین‌رو در شمارش تعداد دانه در سنبله لحاظ نشوند و در نتیجه تعداد دانه در سنبله و نیز عملکرد دانه کاهش یابد.

۳. ۲. ۴. سنبله

اهمیت مشارکت ساختار سبز سنبله‌های گندم در پر کردن دانه‌ها به‌دلیل شرایط مناسب نوری برای فتوسنتز، دورهٔ فتوسنتزی طولانی‌تر پس از گرده‌افشانی نسبت به برگ‌ها و نزدیکی آنها به دانه‌های در حال رشد مورد توجه بسیاری از محققان قرار گرفته است [۱۴، ۲۲]. نقش فتوسنتز سنبله در پر شدن دانهٔ گندم نان بین ۱۲ تا ۴۲ درصد مشاهده شد [۲۶]. فتوسنتز سنبله بیشترین سهم نسبی (۱۵/۹ درصد) را در پر کردن دانه‌ها داشت، همچنین ۱۳/۹، ۱۲/۱ و ۱۱/۹ درصد میانگین سهم نسبی وزن خشک دانه به ترتیب به برگ پرچم، برگ‌های زیر برگ پرچم و ریشک‌ها تعلق داشت [۷].

تیمار حذف فتوسنتز سنبله (سایه‌اندازی سنبله) در ارقام مورد بررسی موجب کاهش معنادار عملکرد دانه در سنبله، وزن هزاردانه و تعداد دانه در هر سنبله شد (جدول ۴). در شرایط کنترل در تیمار سایه‌اندازی سنبله عملکرد دانه، وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبله به‌ترتیب ۲۴/۴، ۲۶/۲ و ۸/۹ درصد و در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی ۳۲، ۲۷ و ۱۱/۷ درصد کاهش نشان داد (جدول ۴) که با یافته‌های دیگر محققان مطابقت دارد [۲۶]. آنها نقش فتوسنتز سنبله را در شکل‌گیری عملکرد دانه و وزن هزاردانه بیشتر از فتوسنتز برگ‌ها بیان کردند. با بررسی تیمار سایه‌اندازی روی سنبله در ارقام جو زمستانه مشاهده شد که سایه‌اندازی کوتاه مدت موجب کاهش وزن سنبله‌ها و دانه‌ها می‌شود و سایه‌اندازی طولانی‌تر پس از گرده‌افشانی کاهش بیشتر وزن سنبله‌ها و دانه‌ها را در پی داشت [۱۶]. همچنین نقش فتوسنتز جاری سنبله طی پر شدن دانه در شکل‌گیری عملکرد دانهٔ ارقام گندم 'زاگرس' و 'مرودشت' به طور میانگین ۴۳ درصد و نقش فتوسنتز جاری کل بوته و برگ‌ها در همین شرایط به‌ترتیب ۶۸ و ۲۵ درصد گزارش شد [۵].

براساس مقایسهٔ میانگین اثر متقابل رقم × تیمار محدودیت منابع فتوسنتزی، اعمال تیمار حذف فتوسنتز سنبله عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله و وزن هزاردانهٔ ارقام جو مورد بررسی را به طور معناداری کاهش داد، به‌طوری‌که ارقام 'افضل' و 'ریحان' بیشترین کاهش (به ترتیب ۴۳/۷ و ۴۰/۳ درصد) و رقم 'گرگان ۴' کمترین کاهش (۱۰/۷ درصد) عملکرد دانه را داشتند. این نتیجه نشان‌دهندهٔ نقش کمتر فتوسنتز سنبله در شکل‌گیری عملکرد دانهٔ رقم 'گرگان ۴' در مقایسه با سایر ارقام مورد بررسی است. تحت این تیمار، وزن هزاردانهٔ ارقام 'ماکویی' و 'ارس' (به ترتیب با ۴۳/۴ و ۴۰/۴ درصد) بیشترین و رقم 'گرگان ۴' کمترین کاهش (۹/۶ درصد) را داشت (جدول ۴). کاهش کمتر وزن هزاردانهٔ رقم 'گرگان ۴' با کاهش کمتر عملکرد دانهٔ این رقم تحت تیمار حذف فتوسنتز سنبله مطابقت داشت. از نظر تعداد دانه در سنبله نیز ارقام 'سرارود'، 'زرجو'، 'ریحان' و 'کارون' (به‌ترتیب ۱۵، ۱۵/۳، ۱۵/۶ و ۱۵/۸ درصد) بیشترین و رقم 'صحرا' (۲/۱ درصد) کمترین کاهش را داشت. دلیل سهم بیشتر فتوسنتز سنبله در شکل‌گیری عملکرد دانه نسبت به سایر منابع فتوسنتزی مورد بررسی، نزدیکی به دانه‌های در حال رشد و دوام

Archive of SID
www.SID.ir

بیشتر فتوسنتز آن پس از گرده‌افشانی نسبت به سایر اندام هاست، به‌طوری‌که در شرایط تنش رطوبتی، نمی‌توان از فتوسنتز سنبله در پر شدن دانه‌های در حال رشد چشم‌پوشی کرد و ممکن است مهم ترین منبع مواد فتوسنتزی برای دانه‌های در حال رشد جو [۳، ۳۳] و گندم دوروم [۳۴] باشد. با بررسی ویژگی‌های فتوسنتزی و روابط آبی در سنبلهٔ گندم دوروم مشخص شد که نمود بهتر سنبله نسبت به برگ پرچم در شرایط تنش آبی به دلیل محتوای آب نسبی بالاتر، تنظیم اسمزی بهتر و به‌طور کلی خصوصیات تحمل به خشکی بیشتر سنبله است [۳۵].

۳. ۳. فتوسنتز و تبادلات گازی

نتایج حاصل از مقایسات میانگین‌ها نشان داد که از نظر غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه، رقم 'فجر ۳۰' بیشترین (۲۰۹ میکرومول دی‌اکسیدکربن در مول هوا) و ارقام 'ریحان' و 'ماکویی' (به‌ترتیب ۱۵۵ و ۱۵۰ میکرومول دی‌اکسیدکربن در مول هوا) کمترین مقدار را دارا بودند. از نظر سرعت تعرق، رقم 'ماکویی' (۴/۳ میکرومول بر متر مربع در ثانیه) بیشترین و رقم 'جنوب' (۲/۴۸ میکرومول بر متر مربع در ثانیه) کمترین مقدار را داشتند. از نظر هدایت روزنه‌ای نیز رقم 'ماکویی' بیشترین (۰/۱۳۵ مول بر متر مربع در ثانیه) و رقم 'افضل' (۰/۰۸۴ مول بر متر مربع در ثانیه) کمترین هدایت روزنه‌ای را به خود اختصاص دادند و در نهایت از نظر سرعت فتوسنتز ارقام 'فجر ۳۰'، 'گرگان ۴'، 'نصرت' و 'ماکویی' بیشترین (به ترتیب ۱۱/۳، ۱۱/۲، ۱۰/۹ و ۱۰/۶ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر متر مربع در ثانیه) و رقم 'افضل' کمترین سرعت (۸/۹ میکرومول دی اکسیدکربن بر متر مربع در ثانیه) را در واحد سطح برگ داشتند (جدول ۵).

جدول ۵. مقایسهٔ میانگین اثرهای سادهٔ رقم بر تبادلات گازی و شاخص‌های مرتبط با آن در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی

ارقام	سرعت تعرق ($mol\ H_2O/m^2\ s$)	غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه ($\mu mol\ CO_2/mol\ air$)	هدایت روزنه‌ای ($mol\ H2O/m^2\ s$)	سرعت فتوسنتز ($\mu mol\ CO_2/m^2\ s$)
ارس	۲/۷۴^{de}	۱۶۹^{cde}	۰/۰۹۲^{cde}	۹/۴۳^{bcd}
افضل	۳/۰۵^{cde}	۱۷۵^{bcde}	۰/۰۸۴^{e}	۸/۸۹^{d}
جنوب	۲/۴۸^{e}	۱۷۸^{bcde}	۰/۰۹۰^{cde}	۹/۳۹^{bcd}
ریحان	۳/۵۰^{bcd}	۱۵۵^{e}	۰/۰۸۶^{de}	۱۰/۵^{abc}
زرجو	۳/۲۶^{bcd}	۱۷۳^{bcde}	۰/۰۹۹^{c}	۹/۰۸^{cd}
سرارود	۳/۱۱^{cde}	۱۸۴^{abcd}	۰/۰۹۵^{cd}	۱۰/۰^{abcd}
صحرا	۳/۹۶^{ab}	۱۹۹^{ab}	۰/۱۲۲^{b}	۱۰/۴^{abc}
فجر ۳۰	۳/۷۳^{abc}	۲۰۹^{a}	۰/۱۰۰^{c}	۱۱/۳^{a}
کارون	۳/۷۴^{abc}	۱۷۶^{bcde}	۰/۰۸۷^{de}	۱۰/۲^{abcd}
گرگان۴	۳/۰۹^{cde}	۱۸۸^{abc}	۰/۰۹۰^{cde}	۱۱/۲^{a}
ماکویی	۴/۳۲^{a}	۱۵۰^{e}	۰/۱۳۵^{a}	۱۰/۶^{ab}
نصرت	۳/۷۲^{abc}	۱۵۶^{de}	۰/۰۹۳^{cde}	۱۰/۹^{a}

میانگین‌ها در هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک‌اند، براساس آزمون LSD تفاوت معناداری در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

Archive of SID
www.SID.ir

جدول ۶. مقایسهٔ میانگین اثر متقابل سطوح آبیاری و تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بر تبادلات گازی و شاخص‌های مرتبط با آن در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی

سطوح آبیاری	تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی	سرعت تعرق (mol H_2O/m^2 s)	درصد تغییرات (٪)	دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه‌ای (µmol CO_2/mol air)	درصد تغییرات (٪)	هدایت روزنه‌ای (mol H_2O/m^2 s)	درصد تغییرات (٪)	سرعت فتوسنتز (µmol CO_2/m^2 s)	درصد تغییرات (٪)
کنترل رطوبتی	شاهد	۳/۰۷^{bc}		۱۶۶^{bc}		۰/۰۹۳^{b}		۱۰/۹^{b}	
	حذف برگ پرچم	۴/۷۵^{a}	۵۴/۷	۱۵۳^{c}	−۷/۸	۰/۱۴۲^{a}	۵۲/۶	۱۴/۱^{a}	۲۸/۸
تنش کم‌آبی	شاهد	۲/۶۱^{c}		۲۰۸^{a}		۰/۰۷۵^{d}		۷/۴۱^{c}	
	حذف برگ پرچم	۳/۱۲^{b}	۱۹/۵	۱۷۶^{b}	−۱۵/۴	۰/۰۸۲^{c}	۹/۳	۸/۲۱^{c}	۱۰/۸
کنترل رطوبتی		۳/۹۱		۱۶۰		۰/۱۱۷		۱۲/۵	
تنش کم‌آبی		۲/۸۷	−۲۶/۶	۱۹۲	۲۰/۰	۰/۰۷۸	−۳۳/۳	۷/۸۱	−۳۷/۶

میانگین‌ها در هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک‌اند براساس آزمون LSD تفاوت معناداری در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

ارقام ‘فجر ۳۰’، ‘گرگان ۴’، ‘نصرت’ و ‘ماکویی’ علاوه بر سرعت فتوسنتز بیشتر برگ پرچم، از عملکرد دانهٔ بیشتری نیز برخوردار بودند. براساس نتایج موجود، فتوسنتز جاری مهم‌ترین جزء در شکل‌گیری عملکرد دانه به‌حساب می‌آید. برای سایر شرایط به‌مخصوص در مناطق تحت کشت دیم و در صورت وجود تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی نظیر بیشتر مناطق کشت جو در کشور ایران، باید علاوه بر سرعت فتوسنتز به مقدار سطح سبز برگ‌ها و دوام آنها، کارایی بالاتر انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد و دوام و سرعت فتوسنتز سنبله‌ها نیز توجه کرد. ارقام با سرعت فتوسنتز و عملکرد دانهٔ بیشتر همچنین غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه، سرعت تعرق و هدایت روزنه‌ای بالاتری نیز داشتند.

با اعمال تنش کم‌آبی، غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه‌ای ۲۰ درصد افزایش یافت، ولی سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز به ترتیب ۲۶/۶، ۳۳/۳ و ۳۷/۶ درصد نسبت به شرایط کنترل رطوبتی کاهش نشان دادند (جدول ۶). طی تنش خشکی به‌علت بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای، سرعت تبادلات گازی کاهش می‌یابد و سبب کاهش سرعت تعرق می‌شود. در این مورد، اگرچه بسته شدن روزنه‌ها از طریق کاهش اتلاف آب گیاه می‌تواند در تحمل به خشکی مؤثر باشد، بسته شدن روزنه‌ها در شرایط تنش خشکی موجب افزایش دمای برگ‌ها و کاهش سرعت فتوسنتز نیز می‌شود [۱۵].

Archive of SID
www.SID.ir

حذف برگ پرچم سبب افزایش سرعت فتوسنتز در برگ‌های باقی مانده در مقایسه با شاهد (بدون حذف برگ پرچم) شد. نتایج حاصل از اثرهای متقابل سطوح آبیاری × تیمار محدودیت منابع فتوسنتزی نشان داد که در شرایط کنترل رطوبتی تیمار حذف برگ پرچم سبب افزایش سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق به ترتیب به مقدار ۲۸/۸، ۵۲/۶ و ۵۴/۷ درصد و کاهش غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه‌ای به مقدار ۷/۸ درصد نسبت به شاهد شد (جدول ۶). در شرایط تنش کم‌آبی نیز تیمار حذف برگ پرچم سبب افزایش سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و مقدار تعرق به ترتیب به میزان ۱۰/۸، ۹/۳ و ۱۹/۵ درصد و کاهش دی‌اکسیدکربن زیر روزنه‌ای به مقدار ۱۵/۴ درصد نسبت به شاهد شد، اما در شرایط تنش اختلاف چندانی بین تیمارها از نظر سرعت فتوسنتز وجود نداشت (جدول ۶). کاهش غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه‌ای در مقایسه با افزایش سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای برگ‌های باقی‌مانده نشان داد که افزایش مقدار هدایت روزنه‌ای در این شرایط به حد کافی نبود. بنابراین غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه‌ای کاهش یافت.

براساس نتایج، ارتباط مستقیم بین عوامل روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز وجود دارد، به‌طوری‌که حذف منابع فتوسنتزی (برگ پرچم) سبب افزایش سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در برگ‌های باقی مانده شد (جدول ۶). چنین واکنش مشابهی بین سرعت و هدایت روزنه‌ای در منابع دیگر نیز گزارش شده است [۹، ۲۰، ۳۲]. اثر حذف برگ پرچم در افزایش سرعت تبادلات گازی برگ‌های باقی مانده در شرایط کنترل رطوبتی احتمالاً به اثر جبرانی مربوط است. در این شرایط، گیاه با افزایش سرعت تبادلات برگ‌های باقی‌مانده اثر خسارت واردشده در اثر حذف برگ پرچم را به حداقل می‌رساند. کاهش سطح برگ به‌منزلهٔ افزایش نیاز مخزن به برگ‌های باقی‌مانده و معادل افزایش قدرت مخزن است. قدرت مخزن، یکی از عوامل تأثیرگذار بر سرعت فتوسنتز برگ‌ها (منابع جاری گیاه) است. هرچه قدرت مخزن بیشتر باشد، ساکارز بیشتری را جذب می‌کند و شیب غلظت ساکارز بین منبع و مخزن افزایش خواهد یافت و در نهایت به‌علت افزایش فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سینتاز سرعت فتوسنتز منبع (سایر برگ‌های باقی‌مانده) نیز افزایش پیدا می‌کند [۳۱]. به‌طور کلی، می‌توان گفت مخزن با تأثیر بر هدایت روزنه‌ای و در نتیجه اثر بر غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه بر هدایت مزوفیلی نیز مؤثر است و آن را نیز کنترل می‌کند.

تنش کم‌آبی موجب کاهش معنادار سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق نسبت به شرایط کنترل رطوبتی شد، ولی اثرهای جبرانی ناشی از حذف برگ پرچم مقدار کاهش این خصوصیات را در شرایط تیمار تنش کم‌آبی کاهش داد (جدول ۶). همچنین حذف تعدادی از برگ‌ها در غلات موجب افزایش سرعت فتوسنتز، مقدار هدایت روزنه‌ای و پایداری کلروفیل در برگ‌های باقی‌مانده می شود [۸، ۳۹]. اما براساس نتایج دیگر تحقیقات، حذف برگ پرچم در ارقام مختلف گندم نان اثر معنادار بر سرعت فتوسنتز و تعرق و در نتیجه کارایی مصرف آب فتوسنتزی و نیز محتوای و پایداری کلروفیل برگ‌های باقی مانده نداشت [۵].

تیمارهای مختلف حذف منابع جاری پس از گرده‌افشانی نشان دادند که در بین بخش‌های مختلف، فتوسنتز سنبله در شرایط تنش کم‌آبی بیشترین نقش را در مقایسه با سایر بخش‌های فتوسنتزی در شکل‌گیری عملکرد دانه پس از گرده‌افشانی داشت. بنابراین احتمالاً گزینش در جهت دارا بودن سنبله‌های کارامدتر از نظر سرعت و دوام فتوسنتز به منظور افزایش عملکرد دانه در ارقام مختلف جو به‌خصوص در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی

Archive of SID
www.SID.ir

مفیدتر از انتخاب براساس قدرت سایر بخش‌های فتوسنتزی دیگر مورد بررسی در این تحقیق خواهد بود. همچنین با توجه به افزایش سرعت فتوسنتزی برگ‌های باقی‌مانده پس از حذف برگ پرچم، مشخص شد که در شرایط معمول از تمامی ظرفیت فتوسنتزی ارقام استفاده نشده است و احتمالاً با تحقیقات بیشتر و اثبات این نتیجه بتوان از این ظرفیت اضافی نیز به منظور افزایش عملکرد دانه استفاده کرد.

منابع

۱. احمدی ع، جودی م، توکلی ا و رنجبر م (۱۳۸۷) بررسی عملکرد و برخی واکنش‌های مورفولوژیکی مرتبط با آن در ژنوتیپ‌های مختلف گندم در شرایط تنش و عدم تنش خشکی. علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی. ۴۶(۱): ۱۵۵–۱۶۵.

۲. اسماعیل‌پور م (۱۳۸۷) پاسخ ارقام گندم به محدودیت اندازهٔ منبع: اثر متقابل رقم و تراکم در شرایط تنش و بدون تنش. دانشگاه تهران، کرج، ایران، پایان‌نامهٔ کارشناسی ارشد.

۳. امام ی (۱۳۸۶) زراعت غلات. انتشارات دانشگاه شیراز، شیراز. ۱۹۰ ص.

۴. حیدری شریف‌آباد ح (۱۳۸۷) استراتژی‌های کاهش خسارت خشکسالی در بخش کشاورزی. مقالات کلیدی دهمین کنگرهٔ علوم زراعت و اصلاح نباتات، ایران. صص. ۴۷–۶۰.

۵. سعیدی م، مرادی ف و جلالی‌هنرمند س (۱۳۹۰) سهم فتوسنتز جاری سنبله و برگ‌ها و انتقال مجدد قندهای محلول ساقه در شکل‌گیری عملکرد دانهٔ دو رقم گندم نان در شرایط تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی. به‌زراعی نهال و بذر. ۲۷(۲): ۱–۱۹.

۶. سعیدی م، مرادی ف، احمدی ع، سپهری ر، نجفیان گ و شعبانی ا (۱۳۸۹) اثر تنش خشکی انتهای فصل بر خصوصیات فیزیولوژیک و روابط منبع و مخزن در دو رقم گندم نان. علوم زراعی ایران. ۱۲(۴): ۳۹۲–۴۰۸.

۷. عمیدزاده ج، نادری ن و سیادت ع (۱۳۸۸) ارزیابی محدودیت مخزن و سهم نسبی اندام‌های فتوسنتزکنندهٔ گندم در انباشت مادهٔ خشک در دانه. پژوهش‌های زراعی ایران. ۷(۳): ۵۵۵–۵۶۲.

۸. محمد طاهری م، احمدی ع و پوستینی ک (۱۳۸۹) واکنش ارقام قدیم و جدید گندم‌های مناطق معتدل، گرم و سرد ایران به کاهش قدرت منبع. علوم گیاهان زراعی ایران. ۴۱(۲): ۲۷۱–۲۸۰.

9. Abdoli M and Saeidi M (2012) Using different indices for selection of resistant wheat cultivars to post anthesis water deficit in the west of Iran. Annals of Biological Research. 3(3): 1322-1333.

10. Aggarwal PK, Fischer RA and Liboon SP (1990) Source-sink relations and effects of post-anthesis canopy defoliation in wheat at low latitudes. Journal of Agricultural Science. 114: 93-99.

11. Akash MW, Al-abdallat AM, Saoub HM and Ayad JY (2009) Molecular and field comparison of selected barley cultivars for drought tolerance. New Seeds. 10(2): 98-111.

12. Alam MS, Rahman AHMM, Nesa MN, Khan SK and Siddquie NA (2008) Effect of source and/or sink restriction on the grain yield in wheat. European Journal of Applied Science Research. 4(3): 258-261.

13. Birsin MA (2005) Effects of removal of some photosynthetic structures on some yield components in wheat. Tarim Bilimleri Dergisi. 11: 364-367.

Archive of SID
www.SID.ir

14. Biscoe PV, Scott RK and Monteith JL (1975) Barley and its environment. Part III: carbon budget of the stand. Applied Ecology. 12: 269-291.

15. Blum A, Gozlan G and Mayer J (1981) The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. Crop Science. 21: 495-499.

16. Bonnet GD and Incoll LD (1992) The potential pre-anthesis and post-anthesis contributions of stem internodes to grain yield in crops of winter barley. Annals Botany. 69: 219-225.

17. Bothmer VR, Jacobsen N, Baden C, Jřrgensen RB and Linde-Laursen I (1991) An ecogeographical study of the genus Hordeum. International Board for Plant Genetic Resources, Rome. 127 p.

18. Ceccarelli S, Grando S, Baum M and Udupa SM (2004) Breeding for drought resistance in a changing climate, Challenges and Strategies for Dryland Agriculture. CSSA Special Publication No. 32.

19. Chanishvili G, Badridze SH, Barblishvili TF and Dolidze MD (2005) Defoliation, photosynthetic rates, and assimilates transport in grapevine plants. Russian Journal of Plant Physiology. 52: 448-453.

20. Cruz-Aguado JA, Reyes F, Rodes R, Perez I and Dorado M (1999) Effect of source-to-sink ratio on partitioning of dry matter and ^{14}C-photoassimilates in wheat during grain filling. Annuals of Botany. 83: 655-665.

21. Duwayri M (1983) Effect of flag leaf and awn removal on grain yield and yield components of wheat grown under dryland conditions. Field Crops Research. 8: 307-313.

22. Evans LT, Bingham J, Jackson P and Sutherland J (1972) Effect of awns and drought on the supply of photosynthate and its distribution within wheat ears. Annals of Applied Biology. 70: 67-76.

23. Galle A, Florez-Sarasa I, Thameur A, Paepe R, Flexas J and Ribas-Carbo M (2010) Effects of drought stress and subsequent rewatering on photosynthetic and respiratory pathways in *Nicotiana sylvestris* wild type and the mitochondrial complex I-deficient CMSII mutant. Experimental Botany. 61: 765-775.

24. Khaliq I, Irshad A and Ahsan M (2008) Awns and flag leaf contribution towards grain yield in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). Cereal Research Communications. 36: 65-76.

25. Li X, Wang H, Li H, Zhang L, Teng N, Lin Q, Wang J, Kuang T, Li Z, Li B, Zhang A and Lin J (2006) Awns play a dominant role in carbohydrate production during the grain-filling stages in wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Plant Physiology. 127: 701-709.

26. Maydupa ML, Antoniettaa M, Guiameta JJ, Gracianoa C, Lópezb JR and Tambussia EA (2010) The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum*). Field Crops Research. 119: 48-58.

27. Minchin PEH and Thorpe MR (1996) What determines carbon partitioning between competing sinks? Journal of Experimental Botany. 47: 1293-1296.

28. Noshin B, Hac IU and Shap P (1996) Source reduction and comparative sink enhancement effects on remobilization of assimilates during seed filling of old and new wheat varieties. Rachis. 15: 20-23.

29. Pepler S, Gooding MJ and Ellis RH (2004) Modelling simultaneously water content and dry

Archive of SID
www.SID.ir

matter dynamics of wheat grains. Field Crops Research. 23: 213-219.

30. Praba ML, Cairns JE, Babu RC and Lafitte HR (2009) Identification of physiological traits underlying cultivar differences in drought tolerance in rice and wheat. Journal of Agronomy Crop Science. 195: 30-46.

31. Reynolds MP, Pellegrineschi A and Skovmand B (2005) Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat. Applied Biology. 146: 39-49.

32. Richards RA (1996) Increasing the yield potential of wheat: manipulating source and sinks. pp: 134- 149. In: Reynolds MP, Rajaram S and McNab A (eds.), Increasing yield potential wheat: Breaking the Barriers, Proc. Mexico, DF, CIMMYT.

33. Sanchez FJ, De-Andres EF, Tenorio JL and Ayerbe L (2003) Growth of epicotyls, turgor maintenance and osmotic adjustment in pea plants (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress. Field Crops Research. 86: 81-90.

34. Tambussi EA, Bort J, Guiamet JJ, Nogues S and Araus JL (2007) The photosynthetic role of ears in C_3 cereals: metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield. Critical Review of Plant Science. 26: 1-16.

35. Tambussi EA, Nogue S and Araus JA (2005) Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism. Planta. 221: 446-458.

36. Trethowan RM and Reynolds M (2007) Drought resistance: Genetic approaches for improving productivity under stress. In: Buck H.R. *et al.* (eds): Wheat Production in Stressed Environments, Springer Pub, the Netherlands. Pp. 289-299.

37. Yang J and Zang J (2006) Grain filling of cereals under soil drying. New Phytologist. 169: 223-236.

38. Yong-Zhan M, Mackown ChT and Van-Sonford DA (1999) Differential effects of partial spikelet removal and defoliation on kernel growth and assimilate partitioning among wheat cultivars. Field Crops Research. 47: 201-209.

39. Zhu GX, Midmore DJ, Radford BJ and Yule DF (2004) Effect of timing of defoliation on wheat (*Triticum aestivum* L.) in central Queensland. Field Crops Research. 88: 211-226.

Archive of SID

www.SID.ir