

ارزیابی تاثیر تنش کم آبی و محدودیت منبع پس از گرده‌افشانی بر عملکرد دانه و انتقال مجدد ارقام گندم نان

مجید عبدلی^۱، محسن سعیدی^۲، سعید جلالی‌هنرمند^۲، سیروس منصوری‌فر^۲ و محمد اقبال قبادی^۲

۱. دانشجوی سابق کارشناسی ارشد زراعت پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه و دانشجوی دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی دانشکده کشاورزی دانشگاه مراغه؛
۲. استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه.

تاریخ دریافت: ۹۲/۰۶/۰۵؛ تاریخ پذیرش: ۹۳/۰۱/۳۱

چکیده

گندم از لحاظ سطح زیرکشت و محصول تولیدی در جهان، رتبه اول را در بین غلات به خود اختصاص داده است و یکی از گیاهان عمده مورد کشت در مناطق خشک و نیمه خشک می‌باشد. وقوع تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه در این مناطق از ویژگی‌های بارز و غیر قابل اجتناب است. این تحقیق به منظور بررسی اثر تنش کم آبی و نقش منابع جاری و ذخیره‌ای بر پرشدن دانه، عملکرد دانه و میزان انتقال مجدد انجام شد. آزمایش طی سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه به صورت اسپلیت پلات-فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام گرفت. آبیاری در دو سطح شامل تیمار کنترل یا عدم تنش (آبیاری در تمام مراحل رشدی بر اساس نیاز آبی گیاه و شرایط آب و هوایی) و تنش کم آبی (قطع آبیاری پس از گرده افشانی) به عنوان کورت اصلی مد نظر قرار گرفت و ترکیب نه ژنوتیپ شامل هشت رقم گندم بهار، پارسسی، پیشناز، پیشگام، چمران، زرین، سیوند، مرودشت و لاین *DN-II* همراه با تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بوته در پنج سطح شامل شاهد (بدون هیچگونه محدودیت منابع فتوسنتزی)، حذف برگ پرچم، حذف بقیه برگ‌ها به غیر از برگ پرچم، حذف ریشک و سایه‌اندازی بر سنبله در کورت‌های فرعی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که تنش کم آبی پس از گرده‌افشانی عملکرد دانه را ۲۲/۲ درصد نسبت به شرایط کنترل کاهش داد و حذف منابع فتوسنتزی سبب کاهش عملکرد از طریق افت وزن دانه شد. در این شرایط سهم فتوسنتز سنبله در پرکردن دانه با ۳۵/۴ درصد بیشتر از نقش برگ پرچم و برگهای زیری (به ترتیب ۱۸/۶ و ۱۸/۵ درصد) بود و ریشک‌ها کمترین سهم را با ۳/۳ درصد در عملکرد دانه داشتند. در اثر محدودیت منابع فتوسنتزی، میزان انتقال مجدد مواد ذخیره-ای از قسمت‌های مختلف میانگره‌های ساقه افزایش یافت که بیانگر نقش جبرانی آن‌ها در جلوگیری از افت عملکرد بود. تنش کم آبی سبب افزایش کارایی انتقال مجدد نشد ولی در بین ارقام و تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی از نظر صفت فوق اختلاف وجود داشت. میزان مواد منتقل شده از قسمت‌های مختلف بوته (کاه سنبله و میانگره‌های ساقه) به دانه در هر دو شرایط محیطی یکسان بود ولی در شرایط کنترل به دلیل فتوسنتز جاری بیشتر، عملکرد دانه افزایش یافت.

واژه‌های کلیدی: برگ‌زدایی، پدانکل، تنش خشکی، ذخایر ساقه، سنبله.

مقدمه

وسیع‌تری از شرایط اقلیمی و مناطق جغرافیایی تولید می‌شود و به دلیل تطابق زیاد با شرایط آب و هوایی مختلف، دامنه‌ی پراکندگی آن بیش از هر گیاه دیگری است. کشور ایران دارای آب و هوای مدیترانه‌ای با متوسط نزولات جوی ۲۵۰ میلی‌متر در سال (حدود یک سوم

گندم اولین غله و مهم‌ترین گیاه زراعی دنیاست و یکی از عمده‌ترین محصولات کشاورزی تامین‌کننده نیاز غذایی انسان‌ها در کشورهای مختلف می‌باشد (Metwali et al., 2010). که حدود ۳۵ درصد منبع غذایی مردم جهان را تشکیل می‌دهد (FAO, 2002). این گیاه در محدوده‌ی

ذخیره‌های ساقه‌ها در وزن نهایی دانه گندم و جو در شرایط آبی به ترتیب ۱۳ و ۱۲ درصد و در شرایط دیم ۲۷ و ۱۷ درصد بود. همچنین واردلاو و ویلنبرینگ (Wardlow and Wilenbrink, 1994) بیان نمودند که سهم کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای در پر شدن دانه ۱۵-۵ درصد است.

اهمیت مشارکت ساختار سبز سنبله‌های گندم در پرکردن دانه‌ها به دلیل شرایط مناسب نوری برای فتوسنتز، دوره فتوسنتزی طولانی‌تر پس از گرده‌افشانی نسبت به برگ‌ها و نزدیکی آنها به دانه‌های در حال رشد مورد تایید بسیاری از محققان قرار گرفته است (Biscoe et al., 1975; Maydupa et al., 2010). فتوسنتز سنبله ممکن است به صورت یک بافر جهت جلوگیری از افت شدید عملکرد در شرایط محدودیت منبع ناشی از حذف برگ‌ها یا تنش رطوبتی عمل کند (Maydupa et al., 2010; Saeidi et al., 2011). به طوری که عمیدزاده و همکاران (Amidzadeh et al., 2009) بیان کردند که فتوسنتز سنبله با ۱۵/۹ درصد نسبت به برگ پرچم و برگ‌های زیر برگ پرچم بیشترین سهم را در پر کردن دانه داشت.

در سالهای اخیر بررسی روابط منبع و مخزن جهت تعیین عامل محدود کننده عملکرد در بسیاری از گیاهان زراعی مورد توجه فیزیولوژیست‌ها و متخصصین اصلاح نباتات قرار گرفته است و با توجه به مطالعات مختلفی که در این خصوص در گیاه گندم انجام گرفته است، هدف از انجام این آزمایش ارزیابی اثر اعمال محدودیت‌های منبع و اثرات متقابل آن با تنش کم‌آبی انتهای فصل بر انتقال مجدد ارقام گندم نان رایج در استان کرمانشاه بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش طی سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه به صورت اسپلیت پلات- فاکتوریل بر پایه‌ی طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار اجرا شد. آبیاری در دو سطح شامل تیمار کنترل یا عدم تنش (آبیاری در تمام مراحل رشدی بر اساس نیاز آبی گیاه و شرایط آب و هوایی) و تنش کم‌آبی (قطع آبیاری پس از گرده‌افشانی) به عنوان کرت اصلی مد نظر قرار گرفت. بدین ترتیب کرت‌های تنش رطوبتی و کنترل تا مرحله گرده‌افشانی به طور همزمان آبیاری شدند ولی پس از این مرحله آبیاری کرت‌های تحت تنش رطوبتی قطع شدند ولی آبیاری کرت‌های کنترل (عدم تنش) تا پایان

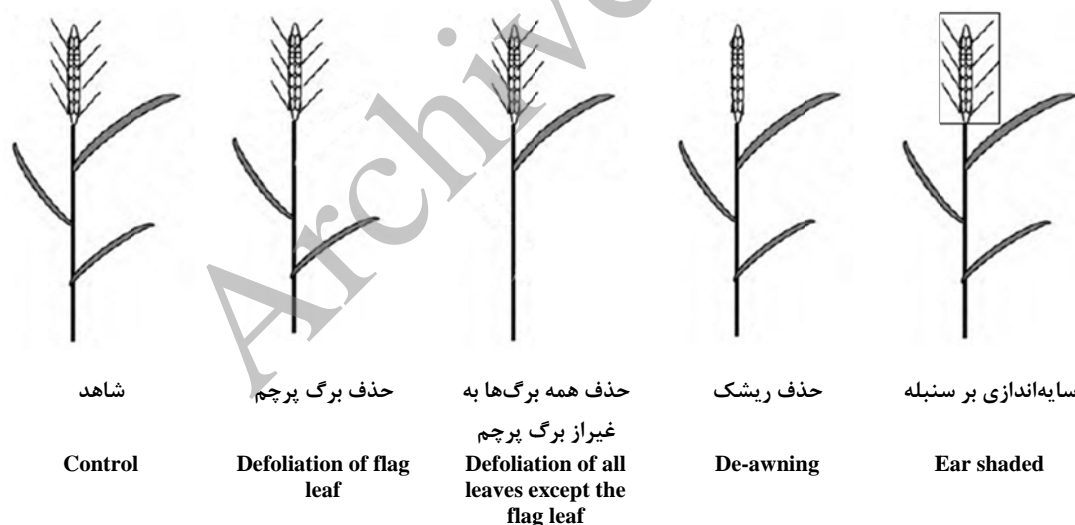
متوسط جهانی) جزء مناطق خشک و نیمه خشک دنیا به شمار می‌رود. علاوه بر این، ایران کشوری مستعد خشکسالی است و میزان خسارت خشکسالی به‌علت کاهش سرانه آب قابل دسترس ناشی از افزایش جمعیت، تغییر اقلیم و بهره‌برداری بیش از حد و کاهش کیفیت منابع آب موجود (شوری و آلودگی) در حال افزایش است (Heidari (Sharifabad, 2008).

تنش خشکی آخر فصل در گندم از ویژگی‌های بارز مناطق خشک و نیمه‌خشک و دارای اقلیم مدیترانه‌ای می‌باشد و یکی از عوامل محیطی کاهش‌دهنده عملکرد به حساب می‌آید (Ercoli et al., 2007). بر اساس تقسیم بندی سیمیت (CIMMYT)، تنش خشکی در چندین مرحله می‌تواند گندم را در معرض خطر قرار دهد که تنش خشکی مداوم در طول دوره رشد دانه از مهمترین آنها است (Reynolds et al., 2005).

یکی از عوامل مهم تأثیرگذار در عملکرد اقتصادی بسیاری از گیاهان زراعی از جمله گندم، میزان توانایی اندام‌های سبز گیاه در تولید و صادرات مواد فتوسنتزی (قدرت منبع) به طرف دانه‌های در حال پرشدن می‌باشد. برگ‌های کامل گیاه به عنوان منابع اولیه تولید مواد پرورده مطرح بوده و سهم قابل توجهی را در پرکردن دانه‌های گندم بر عهده دارند (Tambussi et al., 2007). افخمی‌قادی و همکاران (Afkhami Ghadi et al., 2011) بر اساس تحقیقات خود بروی سه ژنوتیپ برنج بیان کردند که سهم برگ پرچم در اندوخته دانه به طور متوسط ۲۲/۶ درصد بوده است. با افزایش سن گیاه و تسریع پیری و ریزش برگ‌ها به خصوص در شرایط تنش خشکی، مواد پرورده تولید شده در برگ‌ها پاسخگوی نیاز دانه‌ها برای پرشدن نبوده (Johnson et al., 1981; Rivero et al., 2009) و کربن مورد نیاز برای پرکردن دانه‌های در حال رشد توسط سایر منابع تأمین کننده کربن از جمله انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای از میانگه‌های ساقه و نیز فتوسنتز سنبله تأمین می‌شود (Blum, 1998; Yang and Zang, 2006). گالاگر و همکاران (Gallagher et al., 1976) با توجه به مطالعاتی که روی گندم و جو انجام دادند دریافتند که در شرایط تنش خشکی، به طور متوسط ۴۳ و حداکثر ۷۴ درصد از وزن نهایی دانه را مواد ذخیره‌ای ساقه‌ها تشکیل می‌دهد. در حالی‌که بر اساس برآوردهای انجام شده توسط بلوم و همکاران (Blum et al., 1997) سهم مواد

قارچ کش کاپتان ضد عفونی شدند و کشت به صورت دستی و بر اساس وزن هزار دانه و قوه نامیه در نیمه دوم آبان ماه با تراکم ۴۰۰ بوته در متر مربع صورت گرفت. از هر رقم در هر کرت، پنج خط به طول چهار متر با فواصل بین ردیف ۲۳ سانتیمتر کشت شد و بلافاصله آبیاری گردید. کود مورد نیاز براساس آزمون خاک و توصیه متداول کودی برای مزرعه آزمایشی استفاده شد به این ترتیب که کود نیتروژنه به صورت اوره به میزان ۲۲۰ کیلوگرم در هکتار طی سه مرحله (یک سوم در هنگام کاشت، یک سوم در مرحله پنجه زنی و رسید و نیازی به مصرف کود فسفره و پتاسه نبود. عملیات داشت و مبارزه با علف های هرز (وجین)، به طور یکسان در کلیه کرت ها انجام شد. میزان رطوبت و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی آزمایش در جدول ۱ ارائه گردیده است.

مرحله رشد ادامه یافت. ترکیب نه ژنوتیپ شامل هشت رقم گندم بهار، پارس، پیشتاز، پیشگام، چمران، زرین، سیوند، مرودشت و لاین DN-11 همراه با تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بوته در پنج سطح شامل شاهد (بدون هیچگونه محدودیت منابع فتوسنتزی) (C)، حذف برگ پرچم (T₁)، حذف همه برگ ها به غیر از برگ پرچم (T₂)، حذف ریشک (T₃) و سایه اندازی بر سنبله (T₄) در کرت های فرعی به صورت فاکتوریل قرار گرفتند. همه تیمارها ۳ الی ۵ روز پس از گرده افشانی اعمال شدند. به منظور پوشاندن سنبله (برای حذف فتوسنتز سنبله) از فویل آلومینیومی استفاده شد. برای جلوگیری از انباشت اتیلن و تبادل هوا تعدادی سوراخ بر روی فویل آلومینیومی ایجاد شد. شمایی از تیمارهای اعمال شده در شکل ۱ نشان داده شده است. در اوایل پاییز به منظور آماده سازی جهت کاشت، زمین مورد نظر شخم و دیسک زده شد. قبل از کاشت، بذور با



شکل ۱- شمایی از تیمارهای برگ زدایی، حذف ریشک و پوشاندن سنبله، همه تیمارها ۳ الی ۵ روز پس از گرده افشانی اعمال شدند. به منظور پوشاندن سنبله (برای حذف فتوسنتز سنبله) از فویل آلومینیومی استفاده شد. برای جلوگیری از انباشت اتیلن و تبادل هوا تعدادی سوراخ بر روی فویل آلومینیومی ایجاد شد.

Fig 1. Diagrams showing the experimental set-up for the defoliation, awn removal and ear shading, all the treatments in both experiments were imposed three-five days after anthesis. Shading of the ear (upper diagram) was made with a perforated aluminum foil. In order to prevent the accumulation of ethylene and to allow for convective heat flux, several holes were made in the aluminum foil covers.

محاسبه گردید. میزان انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد از کاه سنبله نیز به همین صورت بدست آمد. میزان آسیمیلات تولیدی طی فتوسنتز جاری از تفاضل بین عملکرد دانه و میزان انتقال مجدد (مجموع کاه سنبله و میانگره‌ها) حاصل شد. سهم انتقال مجدد در عملکرد دانه نیز از طریق محاسبه نسبت مواد انتقال یافته از کاه سنبله و هر میانگره به عملکرد دانه محاسبه گردید. سهم نسبی فتوسنتز جاری در عملکرد دانه نیز از طریق محاسبه نسبت میزان آسیمیلات تولیدی طی فتوسنتز جاری به عملکرد دانه محاسبه گردید (Rawson and Evans, 1971; Papakosta and Gayianas, 1991; Niu et al., 1998; Ehdaie et al., 2006).

در روابط فوق کاهش تنفسی در نظر گرفته نشده است و فرض شده است که تنفس برای ارقام و شرایط محیطی مورد استفاده در این مطالعه یکسان است. اهدایی و وینز (Ehdaie and Waines, 1996) نیز در مطالعات خود در رابطه با تنوع ژنتیکی انتقال مجدد در گندم چنین فرضی را صحیح دانسته‌اند.

برای اندازه‌گیری عملکرد دانه در سنبله زمانی که بوته‌های هر رقم در رسیدگی کامل بودند با در نظر گرفتن اثر حاشیه، اقدام به برداشت تصادفی بیست بوته از هر کرت گردید. به منظور تخمین قدرت ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در میانگره‌های ساقه و قدرت انتقال مجدد آنها، در مرحله گرده‌افشانی در هر کرت تعدادی ساقه اصلی یکنواخت و مشابه مشخص شد و از مرحله گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک، هر هفته ۵ ساقه همراه با سنبله برداشت شده و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتیگراد خشک شدند. بعد از خشک شدن نمونه‌ها، گیاهان به دو قسمت سنبله و ساقه تقسیم شدند. هر ساقه نیز به سه قسمت پدانکل (میانگره اول از بالای ساقه)، پنالتمیت (میانگره دوم از بالای ساقه) و میانگره‌های زیری (میانگره‌های پایین‌تر از پدانکل و پنالتمیت) تقسیم و وزن خشک هر میانگره به تفکیک یادداشت شد. میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از تفاضل وزن هر میانگره در زمان حداکثر وزن آن و رسیدگی فیزیولوژیک بدست آمد. کارایی انتقال مجدد نیز از طریق محاسبه نسبت مواد انتقال یافته به حداکثر وزن میانگره

جدول ۱- حداقل، حداکثر و میانگین دما و میزان رطوبت نسبی و میانگین ماهانه مقدار بارندگی در منطقه کرمانشاه واقع در غرب ایران طی سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹.

Table 1. Minimum, Maximum and Mean of temperature and relative humidity also precipitation in the Kermanshah region in the west of Iran during 2010-2011.

Month	ماه	میانگین حداقل دما (سانتیگراد)	میانگین حداکثر دما (سانتیگراد)	میانگین دما (سانتیگراد)	میزان بارش (میلی متر)	حداقل رطوبت نسبی (درصد)	حداکثر رطوبت نسبی (درصد)	میانگین رطوبت نسبی (درصد)
		Min temp (C°)	Max temp (C°)	Mean temp (C°)	Precipitation (mm)	Min RH (%)	Max RH (%)	Mean RH (%)
Oct.	مهر	10.6	30.3	20.4	1	13.2	46.4	29.8
Nov.	آبان	4.5	21.9	13.2	31	22.8	66.8	44.8
Dec.	آذر	-1.5	16.8	7.7	24	26.5	62.4	44.5
Jan.	دی	-2.2	9.6	3.7	50	47.1	91.0	69.1
Feb.	بهمن	-2.7	8.0	2.7	65	52.1	94.2	73.2
Mar.	اسفند	0.6	15.4	8	21	28.1	82.0	55
Apr.	فروردین	4.5	20.1	12.3	47	24.6	78.8	51.7
May.	اردیبهشت	9.5	23.6	16.5	128	33.6	87.4	60.5
Jun.	خرداد	12.8	33.8	23.3	0	11.3	51.1	31.2
Jul.	تیر	17.1	38.5	27.8	0	6.6	32.1	19.4
Aug.	مرداد	18.1	39.5	28.8	0	6	27.7	16.9
Sep.	شهریور	13.8	24.6	24.2	0	7.8	32	19.9

(جدول ۲). بیشترین میزان وزن دانه در سنبله در شاهد با ۱/۸۴ گرم در سنبله و تیمار حذف ریشک در رتبه بعدی قرار داشت و کمترین آن مربوط به تیمار سایه‌اندازی بر سنبله (حذف فتوسنتز سنبله) به میزان ۱/۱۸ گرم در سنبله به دست آمد (جدول ۳). احتمالاً در تیمارهای اعمال شده به دلیل حذف منابع تولید مواد فتوسنتزی، پرشدن دانه‌ها دچار اختلال شده و دانه‌های ضعیف‌تری تولید شده است که باعث کاهش عملکرد سنبله از طریق افت وزن هزار دانه شده است و یا احتمالاً این تیمارها از طریق کاهش جذب تشعشعات خورشیدی باعث کاهش تولید مواد فتوسنتزی در خلال دوره پرشدن دانه‌ها شده‌اند. در مطالعه‌ای که پپلر و همکاران (Pepler et al., 2006) بر روی تاثیر نیتروژن و تشعشعات خورشیدی بر میزان ماده خشک سنبله در گندم نان انجام دادند چنین نتیجه‌گیری کردند که، سایه‌اندازی بر سنبله‌ها باعث کاهش ماده خشک آنها می‌شود، البته این اثر در زمان پرشدن دانه‌ها مشهودتر است. هر چند که این سایه‌اندازی از زمان ظهور سنبله‌ها انجام شده باشد. در مطالعه دیگری به کاهش ۱۰/۷، ۱۵/۹ و ۲۱/۲ درصدی عملکرد دانه به ترتیب در اثر حذف برگ پرچم، حذف ریشک‌ها و حذف برگ پرچم به همراه ریشک‌ها اشاره شده است (Duwayri, 1983). گزارشات متعددی در مورد اثر تنش رطوبتی (Praba et al., 2009) و محدودیت منبع (Alam et al., 2008) در مراحل مختلف نمو دانه گندم (به ویژه پس از گرده‌افشانی) بر کاهش عملکرد و وزن دانه وجود دارد که موید نتایج حاصل از این آزمایش هستند.

نتایج بررسی اثرات متقابل رقم و تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی بر روی وزن دانه در سنبله نشان داد، اعمال تیمار حذف ریشک در اکثر ارقام عملکرد سنبله را کاهش داد اما سبب افزایش آن در ارقام بهار و چمران به ترتیب به میزان ۶/۲ و ۲/۶ درصد شد و تاثیری بر عملکرد دانه رقم سیوند نداشت (جدول ۵). عدم کاهش عملکرد دانه در تعدادی از ارقام، احتمالاً به این دلیل است که نیاز مخزن از طریق سایر برگ‌ها و قسمت‌های فتوسنتزی در این ارقام تامین می‌شود (Mohamadtaheri et al., 2010) و یا ممکن است مواد فتوسنتزی که قبل از دوره گلدهی در ساقه ذخیره شده‌اند به وسیله انتقال مجدد به دانه‌ها منتقل شده و به این ترتیب از کاهش عملکرد دانه

داده‌های جمع‌آوری شده برای صفات مورد بررسی در نرم افزار Excel وارد شده و برای تجزیه داده‌ها از نرم افزارهای MSTATC و SAS استفاده گردید. برای مقایسات میانگین، از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد استفاده شد.

نتایج و بحث

عملکرد دانه در سنبله

نتایج حاصل از جدول تجزیه واریانس عملکرد دانه در سنبله، بیانگر اختلاف معنی‌دار بین رژیم‌های رطوبتی، ارقام و تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی است (جدول ۲). همچنین اثرات متقابل رژیم رطوبتی در رقم و رژیم رطوبتی در تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی در مورد وزن دانه در سنبله معنی‌دار بود.

مقایسه میانگین‌های عملکرد سنبله در ارقام گندم مورد بررسی (جدول ۳) نشان داد که، تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی به طور متوسط موجب ۱۸/۶ درصد کاهش در عملکرد سنبله ارقام مورد بررسی شد. متوسط میزان عملکرد سنبله ارقام مورد بررسی در شرایط کنترل ۱/۷۲ - گرم در سنبله بود در حالی که این مقدار در شرایط تنش به ۱/۴۰ گرم در سنبله کاهش پیدا کرد. کاهش شدید عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی را سعیدی و همکاران (Saeidi et al., 2010)، شاه و پالسن (Shah and Paulsen, 2003) و یانگ و زانگ (Yang and Zang, 2006) گزارش کرده‌اند.

در شرایط آبیاری کامل رقم چمران کمترین (۱/۴۷ گرم در سنبله) و رقم پیشگام (۲/۱۷ گرم در سنبله) بیشترین وزن دانه در سنبله را دارا بودند. اعمال تنش کم‌آبی به ترتیب کمترین و بیشترین کاهش معنی‌دار را در عملکرد سنبله ارقام چمران (۵/۹ درصد) و مرودشت و زرین (۲۹/۱ و ۲۵ درصد) ایجاد نمود. کمترین عملکرد سنبله در شرایط تنش کم‌آبی مربوط به ارقام پارس و مرودشت (۱/۲۳ و ۱/۲۲ گرم در سنبله) بود (جدول ۴). بنابراین کاشت این ارقام در مقایسه با سایر ارقام در صورتی که احتمال وقوع تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی وجود داشته باشد در چنین مناطقی با ریسک بالاتری همراه است و بهتر است ارقام دیگر کشت شوند.

در این مطالعه، اثر تیمارهای مختلف محدودیت منبع مورد آزمایش بر میزان وزن دانه در سنبله معنی‌دار بود

وزن دانه در سنبله در شرایط کنترل و تنش به ترتیب به میزان ۵/۳ و ۱/۲ درصد گردید. در شرایط بدون تنش رطوبتی، تیمارسایه‌اندازی سنبله، عملکرد دانه در سنبله را ۳۹/۱ درصد و در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی ۳۱/۷ درصد کاهش داد (شکل ۲). این نتایج با یافته‌های مایدوپا و همکاران (Maydupa et al., 2010)، سعیدی و همکاران (Saeidi et al., 2011) و عبدلی و همکاران (Abdoli et al., 2013) مطابقت دارد. آنها نیز نقش فتوسنتز سنبله را (همانند نتایج این تحقیق) در شکل‌گیری عملکرد دانه بیشتر از فتوسنتز برگ‌ها بیان کردند.

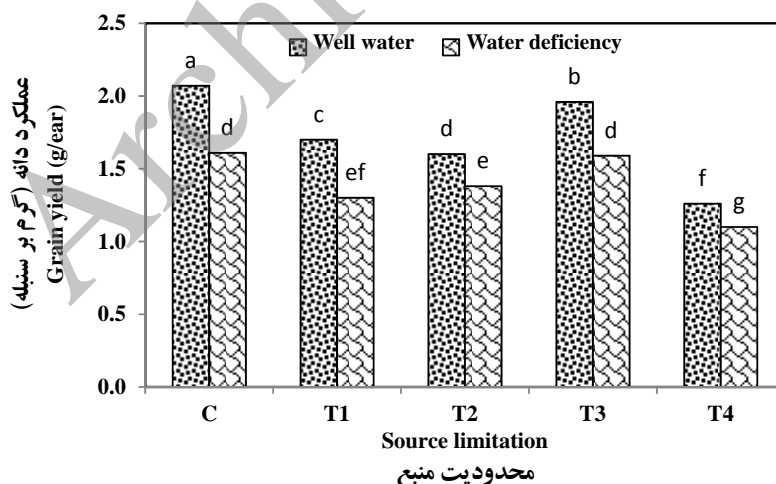
میزان انتقال مجدد

نتایج حاصل از تجزیه واریانس انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها، بیانگر این مطلب است که میزان انتقال مجدد از قسمت‌های مختلف بوته تحت تاثیر تنش کم‌آبی قرار نرفت ولی در بین ارقام از نظر مقدار ماده انتقال یافته به دانه‌های در حال رشد تنوع قابل توجهی وجود داشت (جدول ۲). احتمالاً دلیل این امر وجود تنوع ژنتیکی از نظر کارایی و پتانسیل انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانه‌های در حال رشد در ژنوتیپ‌های گندم باشد (Papakosta and Gayianas, 1991).

جولوگیری نماید (Noshin et al., 1996; Janmohammadi et al., 2010).

جودی و همکاران (Joudi et al., 2006) با بررسی تاثیر حذف برگ‌ها بر فعالیت فتوسنتزی برگ پرچم بیان کردند که عدم واکنش رشد دانه (قدرت مخزن) به کاهش سطح برگ (کاهش اندازه منبع) به دلیل پدیده جبرانی یعنی افزایش شدت فتوسنتز در برگ‌های باقیمانده (افزایش فعالیت منبع) نبوده و احتمالاً انتقال مجدد و نیز فتوسنتز ساختار سنبله در حفظ رشد دانه نقش داشته‌اند. مایدوپا و همکاران (Maydupa et al., 2010) بیان کردند که در ارقام ریشک کوتاه، حذف ریشک تاثیری بر وزن و تعداد دانه نداشت و در ارقام ریشک بلند، روی تعداد دانه بی‌تاثیر بود ولی سبب کاهش ۱۵ درصدی وزن دانه شد.

نتایج حاصل از این آزمایش نشان داد که محدودیت منابع فتوسنتزی در شرایط کنترل و تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی تاثیر معنی‌دار بر عملکرد دانه در سنبله داشت (شکل ۲). حذف برگ پرچم در شرایط کنترل و تنش رطوبتی پس از گرده‌افشانی سبب کاهش عملکرد سنبله به ترتیب به میزان ۱۷/۹ و ۱۹/۳ درصد و حذف همه برگ‌ها به غیر از برگ پرچم نیز سبب کاهش به ترتیب به میزان ۲۲/۷ و ۱۴/۳ درصد شد. حذف ریشک نیز باعث کاهش



شکل ۲. مقایسه میانگین اثرات متقابل رژیم رطوبتی و محدودیت منبع بر عملکرد دانه. C: شاهد؛ T₁: حذف برگ پرچم؛ T₂: حذف همه برگ‌ها بغیر از برگ پرچم؛ T₃: حذف ریشک؛ T₄: حذف فتوسنتز سنبله. میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Fig. 2. Mean comparison of interactions between irrigation regimes and source limitation on grain yield (g.ear⁻¹). C: Control; T₁: defoliation of flag leaf; T₂: defoliation of all leaves except the flag leaf; T₃: de-awning; T₄: ear shaded. Means followed by the same letters in each column are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

محدودیت منابع فتوسنتزی) نسبت به بقیه تیمارهای محدودیت منابع فتوسنتزی کاهش یافت. در بین ارقام مورد بررسی نیز از نظر انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از کاه سنبله تفاوت معنی‌دار وجود داشت (جدول ۲). در این شرایط رقم زرین با ۲۵۵ میلی‌گرم بیشترین و رقم بهار با ۱۴۰ میلی‌گرم کمترین میزان انتقال مجدد از سنبله به دانه‌های در حال رشد را داشتند.

کاه سنبله: بر اساس نتایج بدست آمده، بیشترین میزان انتقال مجدد از کاه سنبله به دانه‌های در حال رشد در تیمار حذف ریشک به میزان ۲۱۱ میلی‌گرم و کمترین آن در تیمار شاهد به مقدار ۱۷۸ میلی‌گرم مشاهده شد (جدول ۳). احتمالاً به دلیل انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از بقیه قسمت‌های بوته در تیمار شاهد، میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از سنبله به دانه در این تیمار (بدون هیچگونه

جدول ۲. تجزیه واریانس (میانگین مربعات) اثر رژیم رطوبتی، رقم و محدودیت منبع و اثرات متقابل آنها بر عملکرد دانه و میزان، کارایی و سهم انتقال مجدد در عملکرد دانه، کل انتقال مجدد، فتوسنتز جاری و سهم آن در عملکرد دانه ارقام مختلف گندم.

Table 2. Analysis of variance (mean square) of the effect of Irrigation regimes, cultivars and source limitation and their interactions on grain yield (g.ear⁻¹), remobilization of dry matter (mg), remobilization efficiency (%), contribution of remobilization in grain yield (%), total remobilization dry matter (mg), current photosynthesis (mg.ear⁻¹) and contribution of current photosynthesis in grain yield (%) in different improved wheat cultivars.

		میانگین مربعات (MS)								
		میزان انتقال مجدد				کارایی انتقال مجدد				
		Remobilization of dry matter				Remobilization efficiency				
درجه آزادی		سنبله	پدانکل	پنالتیمیت	بقیه میانگره‌ها	سنبله	پدانکل	پنالتیمیت	بقیه میانگره‌ها	
S.O.V	منابع تغییرات	Ear	Peduncle	Penultimate internode	Lower internodes	Ear	Peduncle	Penultimate internode	Lower internodes	
	df									
Replication (R)	تکرار	2	41296 ^{ns}	3609 ^{ns}	8399 ^{ns}	167578 ^{ns}	429 ^{ns}	149 ^{ns}	336*	2305*
Irrigation (I)	سطوح آبیاری	1	2484 ^{ns}	2980 ^{ns}	650 ^{ns}	15188 ^{ns}	195 ^{ns}	0.001 ^{ns}	6.7 ^{ns}	193 ^{ns}
Error a	خطای اصلی	2	28658	2007	1588	9094	560	73.5	10.4	42.9
Cultivars (C)	ارقام	8	36804**	4750*	19257**	88781**	204*	156**	316**	285*
Source limitation (SL)	محدودیت منبع	4	9768	11154**	15546**	32088 ^{ns}	451**	562**	494**	1179**
I×C	سطوح آبیاری×ارقام	8	6255 ^{ns}	4146*	2264 ^{ns}	5504 ^{ns}	82.9 ^{ns}	98.1 ^{ns}	49.1 ^{ns}	70.7 ^{ns}
I×SL	سطوح آبیاری×محدودیت منبع	4	13051 ^{ns}	962 ^{ns}	576 ^{ns}	8249 ^{ns}	126 ^{ns}	22.6 ^{ns}	25.9 ^{ns}	187 ^{ns}
C×SL	ارقام×محدودیت منبع	32	9682 ^{ns}	1505 ^{ns}	2583 ^{ns}	5408 ^{ns}	103 ^{ns}	45.3 ^{ns}	61.9 ^{ns}	635 ^{ns}
I×C×SL	سطوح آبیاری×ارقام×محدودیت منبع	32	5748 ^{ns}	1964 ^{ns}	2882 ^{ns}	3558 ^{ns}	68.4 ^{ns}	50.5 ^{ns}	60.4 ^{ns}	69.9 ^{ns}
Error b	خطای فرعی	176	7778	1823	2058	14494	96.5	49.6	52.0	127
CV (%)	ضریب تغییرات (%)		43.9	34.0	27.1	39.2	35.7	28.4	22.2	24.0

Table 2. Continued

جدول ۲. ادامه

S.O.V	منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات (MS)					کل انتقال مجدد	فتوسنتز جاری	سهم فتوسنتز جاری در عملکرد دانه
			سهام انتقال مجدد در عملکرد دانه							
			عملکرد دانه	سنبله	پدانکل	پنالتیمیت	بقیه میانگره‌ها			
df	Grain yield	Ear	Peduncle	Penultimate internode	Lower internodes	TRDM	CP	CCPGY		
Replication (R)	تکرار	2	0.57 ^{ns}	402 ^{ns}	64.7 ^{ns}	109 ^{ns}	808 ^{ns}	503689 ^{ns}	1067601 ^{ns}	3234 ^{ns}
Irrigation (I)	سطوح آبیاری	1	7.01*	463 ^{ns}	393 ^{ns}	448 ^{ns}	801 ^{ns}	8749 ^{ns}	6199229*	6769 ^{ns}
Error a	خطای اصلی	2	0.34	193	53.2	46.3	129	47118	640886	1158
Cultivars (C)	ارقام	8	0.98**	201**	15.3 ^{ns}	78.2**	423**	217353**	772904**	968**
Source limitation (SL)	محدودیت منبع	4	3.76**	430**	76.3**	41.2 ^{ns}	689**	103446 ^{ns}	3218817**	3017**
I×C	سطوح آبیاری×ارقام	8	0.16**	50.4 ^{ns}	24.1*	16.8 ^{ns}	120 ^{ns}	34684 ^{ns}	219852*	449 ^{ns}
I×SL	سطوح آبیاری×محدودیت منبع	4	0.21**	89.4 ^{ns}	6.39 ^{ns}	3.40 ^{ns}	23.2 ^{ns}	42044 ^{ns}	191295 ^{ns}	242 ^{ns}
C×SL	ارقام×محدودیت منبع	32	0.05*	45.8 ^{ns}	9.99 ^{ns}	14.5 ^{ns}	36.8 ^{ns}	36048 ^{ns}	85120 ^{ns}	213 ^{ns}
I×C×SL	سطوح آبیاری×ارقام×محدودیت منبع	32	0.01 ^{ns}	26.6 ^{ns}	9.46 ^{ns}	10.7 ^{ns}	19.1 ^{ns}	28131 ^{ns}	41676 ^{ns}	144 ^{ns}
Error b	خطای فرعی	176	0.03	46.4	10.7	14.5	95.6	46394	99875	297
CV (%)	ضریب تغییرات (%)		11.70	49.0	38.4	33.7	46.6	26.9	41.6	37.6

ns, * and **: Non-significant and significant at the 5% and 1% levels of probability respectively.

ns و * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

میلی‌گرم) به دانه‌های در حال رشد اختلاف معنی‌داری با شرایط کنترل نداشتند (جدول ۳). البته این نتایج با این اصل کلی که غالباً میزان انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از نزدیکترین منبع به مخزن مورد نظر صورت می‌گیرد، منطبق نیست. واردلاو و ویلنبرینگ (Wardlow and Wilenbrink, 1994) و اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2006 b) گزارش نمودند، بیشترین میزان مواد ذخیره‌ای مربوط به میانگره آخر و ما قبل آخر می‌باشد و اختلافات در ذخیره و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی تحت شرایط تنش رطوبتی در این دو میانگره بیش از سایر میانگره‌ها است.

تنش کم‌آبی مقدار انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از میانگره‌ها را در برخی از ارقام کاهش و در برخی دیگر افزایش داد.

میانگره‌ها: نتایج به دست آمده از تجزیه و تحلیل داده‌ها نشان دادند که تمامی میانگره‌ها در انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانه‌های در حال رشد نقش ایفاء می‌کنند. بیشترین میزان انتقال مجدد در شرایط کنترل و تنش کم-آبی مربوط به میانگره‌های زیرین به ترتیب با ۳۱۵ و ۳۰۰ میلی‌گرم بود. و میانگره‌های پنالتیمیت و پدانکل به ترتیب با متوسط ۱۶۶ و ۱۲۲ میلی‌گرم در رتبه‌های بعدی قرار دارند (جدول ۳). علت بالا بودن مقدار انتقال مجدد مواد از میانگره‌های زیرین به دانه‌های در حال رشد، پتانسیل بالای این میانگره‌ها برای تجمع مواد فتوسنتزی به خصوص در قبل از گرده‌افشانی بیان شده است (Ehdaie et al., 2006 a). در شرایط تنش کم‌آبی میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از میانگره‌های پدانکل و پنالتیمیت (۱۲۹ و ۱۶۹

چون افزایش در محتوای قندهای محلول از جمله واکنش‌هایی است که گیاهان مختلف از جمله گندم برای کاهش پتانسیل اسمزی خود و در نتیجه افزایش جذب آب و مقابله با تنش خشکی از خود بروز می‌دهند (Sanches et al., 1998; Anderson and Kohorn, 2001) و از طرفی ممکن است شدت تنش کم‌آبی به قدری زیاده بوده که از انتقال مجدد جلوگیری کرده است.

اگرچه با قاطعیت نمی‌توان علت این واکنش را توجیه کرد، اما به نظر می‌رسد وجود تفاوت‌های فیزیولوژیک در این امر تاثیر گذار بوده‌اند. در این خصوص اهدایی و وینز (Ehdai and Waines, 1996)، فاجار سپانلو (Ghajar et al., 2003) و پلات و همکاران (Sepanlou et al., 2004) گزارش کردند که تنش خشکی میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها را کاهش می‌دهد آنها دلیل این امر را احتمالاً مشارکت ذخایر ساقه در تنظیم اسمزی می‌دانند.

جدول ۳. مقایسه میانگین اثرات ساده رژیم رطوبتی، رقم و محدودیت منبع بر عملکرد دانه و میزان، کارایی و سهم انتقال مجدد در عملکرد دانه، کل انتقال مجدد، فتوسنتز جاری و سهم آن در عملکرد دانه ارقام مختلف گندم.

Table 3. Mean comparison of the main effect of Irrigation regimes, cultivars and source limitation on grain yield (g.ear⁻¹), remobilization of dry matter (mg), remobilization efficiency (%), contribution of remobilization in grain yield (%), total remobilization dry matter (mg), current photosynthesis (mg.ear⁻¹) and contribution of current photosynthesis in grain yield (%) in different improved wheat cultivars.

Treatments	تیمارهای آزمایشی	میزان انتقال مجدد (میلی گرم)				کارایی انتقال مجدد (%)			
		Remobilization of dry matter (mg)				Remobilization efficiency (%)			
		سنبله	پدانکل	پنالتیمیت	بقیه میانگره‌ها	سنبله	پدانکل	پنالتیمیت	بقیه میانگره‌ها
		Ear	Peduncle	Penultimate internode	Lower internodes	Ear	Peduncle	Penultimate internode	Lower internodes
Irrigation	آبیاری								
Well watered	کنترل	204 ^a	122 ^a	166 ^a	315 ^a	28.4 ^a	24.8 ^a	32.6 ^a	47.7 ^a
Water deficiency	تنش کم‌آبی	198 ^a	129 ^a	169 ^a	300 ^a	26.7 ^a	24.8 ^a	32.3 ^a	46.0 ^a
Decrease (%)	کاهش (%)	-2.9	5.7	1.8	-4.8	-6.0	0	-9.0	-3.6
Cultivars	ارقام								
Bahar	بهار	140 ^d	121 ^{bc}	142 ^{ef}	259 ^d	21.7 ^b	23.5 ^b	29.8 ^c	43.2 ^{cd}
Parsi	پارسی	180 ^{cd}	119 ^{bc}	162 ^{cde}	247 ^d	26.4 ^{ab}	24.6 ^b	29.4 ^c	49.1 ^{ab}
Pishtase	پیش‌تاز	187 ^c	118 ^{bc}	178 ^{bc}	245 ^d	28.4 ^a	23.3 ^b	35.2 ^{ab}	44.4 ^{bcd}
Pishgam	پیش‌گام	197 ^c	140 ^{ab}	210 ^a	304 ^{bcd}	25.7 ^{ab}	23.9 ^b	37.8 ^a	49.4 ^{ab}
Chamran	چمران	182 ^{cd}	131 ^{abc}	191 ^{ab}	332 ^{abc}	28.1 ^a	30.4 ^a	36.5 ^a	50.3 ^a
Zarin	زرین	255 ^a	149 ^a	148 ^{def}	359 ^{ab}	29.1 ^a	24.6 ^b	29.8 ^c	42.0 ^d
Sivand	سیوند	212 ^{abc}	126 ^{bc}	171 ^{bcd}	356 ^{ab}	29.0 ^a	25.5 ^b	31.5 ^c	49.6 ^{ab}
Marvdasht	مرودشت	246 ^{ab}	113 ^c	128 ^f	273 ^{cd}	29.8 ^a	22.5 ^b	29.9 ^c	46.1 ^{abcd}
DN-11	DN-11	207 ^{bc}	112 ^c	173 ^{bc}	391 ^a	29.7 ^a	24.8 ^b	32.3 ^{bc}	47.8 ^{abc}
Source limitation	محدودیت منبع								
Control		178 ^b	131 ^{ab}	183 ^a	318 ^{ab}	22.8 ^b	25.5 ^b	34.3 ^{ab}	48.2 ^a
T ₁		200 ^{ab}	132 ^{ab}	173 ^a	330 ^a	27.3 ^a	27.0 ^{ab}	34.8 ^a	51.4 ^a
T ₂		207 ^{ab}	141 ^a	167 ^a	326 ^a	28.0 ^a	28.4 ^a	33.9 ^{ab}	50.8 ^a
T ₃		211 ^a	119 ^{bc}	175 ^a	277 ^b	30.2 ^a	22.4 ^c	31.9 ^b	41.0 ^b
T ₄		207 ^{ab}	104 ^c	139 ^b	285 ^{ab}	29.4 ^a	20.6 ^c	37.4 ^c	43.0 ^b

Table 3. Continued

جدول ۳. ادامه

Treatments	عملکرد دانه (گرم بر سنبله) Grain yield (g.ear ⁻¹)	سهم انتقال مجدد در عملکرد دانه (%)					کل انتقال مجدد (میلی گرم)	فتوستنتز جاری (میلی - گرم بر سنبله)	سهم فتوستنتز جاری در عملکرد دانه (%)
		سنبله	پدانکل	پنالتیمیت	بقیه میانگره‌ها	TRDM (mg)			
Irrigation	آبیاری								
Well watered	کنترل	1.72 ^a	12.6 ^a	7.4 ^a	10.0 ^a	19.3 ^a	806 ^a	911 ^a	50.8 ^a
Water deficiency	تنش کم آبی	1.40 ^b	15.2 ^a	9.6 ^a	12.6 ^a	22.7 ^a	795 ^a	609 ^b	40.8 ^a
Decrease (%)	کاهش (%)	-18.6	20.6	29.7	26.0	17.6	-1.4	-33.2	-19.7
Cultivars	ارقام								
Bahar	بهار	1.57 ^c	9.67 ^d	8.4 ^{ab}	9.7 ^{cde}	17.6 ^{cd}	662 ^d	903 ^b	54.8 ^a
Parsi	پارسی	1.40 ^d	13.4 ^{bcd}	8.8 ^{ab}	12.0 ^{ab}	18.4 ^{cde}	708 ^d	697 ^{cd}	47.4 ^{ab}
Pishtaz	پیش‌تاز	1.45 ^d	13.4 ^{bcd}	8.3 ^{ab}	12.5 ^{ab}	17.4 ^{cd}	728 ^{cd}	725 ^{cd}	48.5 ^{ab}
Pishgam	پیش‌گام	1.95 ^a	11.1 ^{cd}	7.7 ^{ab}	11.3 ^{bcd}	16.2 ^d	852 ^{ab}	1101 ^a	53.8 ^a
Chamran	چمران	1.42 ^d	13.2 ^{bcd}	9.4 ^a	13.7 ^a	23.7 ^{ab}	836 ^{abc}	586 ^d	40.0 ^b
Zarin	زرین	1.74 ^b	16.3 ^{ab}	9.3 ^a	9.1 ^c	22.3 ^{abc}	911 ^a	834 ^{bc}	43.7 ^b
Sivand	سیوند	1.45 ^d	16.3 ^{ab}	9.4 ^a	12.8 ^{ab}	21.3 ^{abcd}	781 ^{bcd}	692 ^{cd}	43.5 ^b
Marvdasht	مرودشت	1.47 ^{cd}	17.7 ^a	8.1 ^{ab}	9.3 ^{de}	26.2 ^a	844 ^{abc}	629 ^d	39.2 ^b
DN-11	DN-11	1.55 ^c	14.2 ^{abc}	7.5 ^b	11.5 ^{bc}	25.7 ^a	883 ^{ab}	678 ^{cd}	41.6 ^b
Source limitation	محدودیت منبع								
Control †		1.84 ^a	10.2 ^c	7.5 ^b	10.4 ^{bc}	18.1 ^b	809 ^{ab}	1030 ^a	53.8 ^a
T ₁		1.51 ^b	14.3 ^b	9.3 ^a	12.2 ^a	22.9 ^a	835 ^a	673 ^b	41.8 ^b
T ₂		1.49 ^b	14.2 ^b	9.8 ^a	11.6 ^{abc}	22.7 ^a	841 ^a	651 ^b	42.1 ^b
T ₃		1.77 ^a	12.5 ^{bc}	7.1 ^b	10.3 ^c	16.3 ^b	783 ^{ab}	992 ^a	53.8 ^a
T ₄		1.18 ^c	17.9 ^a	9.0 ^a	11.9 ^{ab}	24.8 ^a	734 ^b	456 ^c	37.7 ^b

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون و برای هر عامل بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

† T₁: حذف برگ پرچم؛ T₂: حذف همه برگ‌ها بغیر از برگ پرچم؛ T₃: حذف ریشک؛ T₄: حذف فتوستنتز سنبله.

Means followed by the same letters in each column and each factor are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

† C: Control; T₁: defoliation of flag leaf; T₂: defoliation of all leaves except the flag leaf; T₃: de-awning; T₄: ear shaded.

میانگره‌ها به طور متوسط رقم DN-11 بیشترین (۳۹۱ میلی‌گرم) و ارقام بهار، پارسی و پیش‌تاز کمترین (به ترتیب با ۲۴۵، ۲۴۷ و ۲۴۵ میلی‌گرم) مقدار را به خود اختصاص دادند (جدول ۳). میزان انتقال مجدد ساقه توسط اندازه مخزن، محیط و رقم کنترل می‌شود (Bonnett and Incoll, 1992). ظرفیت مخزن نقش کلیدی در توزیع مجدد مواد ایفا می‌نماید، به نوعی که بلوم (Blum, 1998) یکی از عوامل موثر بر مقدار انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها را به دانه‌های در حال رشد، نسبت منبع به مخزن بیان کرده و

در هر دو شرایط کنترل و تنش کم‌آبی در میانگره اول از قسمت انتهایی گیاه (پدانکل) رقم زرین (۱۴۹ میلی‌گرم) بیشترین و رقم مرودشت و لاین DN-11 (۱۱۳ و ۱۱۲ میلی‌گرم) کمترین میزان انتقال مجدد را داشتند (جدول ۳). در میانگره پنالتیمیت تحت شرایط بدون تنش رطوبتی ارقام زرین و بهار به ترتیب با ۱۵۲ و ۹۹ میلی‌گرم بیشترین و کمترین میزان را داشتند و در شرایط تنش رطوبتی رقم پیش‌گام بیشترین (۲۱۰ میلی‌گرم) و رقم مرودشت کمترین (۱۲۸ میلی‌گرم) میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها را به دانه‌های در حال رشد داشتند (جدول ۴). از نظر بقیه

بر این باور است که بالا و پایین بودن این نسبت به ترتیب باعث افزایش و کاهش انتقال مجدد می‌شود. جدول ۴. مقایسه میانگین اثرات متقابل رژیم رطوبتی و رقم بر عملکرد دانه، میزان انتقال مجدد از میانگره پدانکل و سهم آن در عملکرد دانه و فتوسنتز جاری ارقام مختلف گندم.

Table 4. Mean comparison of interactions between irrigation regimes and cultivar on grain yield (g.ear⁻¹), remobilization of dry matter of peduncle (mg), contribution of remobilization of peduncle in grain yield (%) and current photosynthesis (mg.ear⁻¹) in different improved wheat cultivars.

سطح آبیاری		ارقام	عملکرد دانه (گرم بر سنبله)	انتقال مجدد از میانگره پدانکل (میلی گرم)	سهم انتقال مجدد از پدانکل در عملکرد دانه (%)	فتوسنتز جاری (میلی گرم بر سنبله)
Irrigation	Cultivars		Grain yield (g.ear ⁻¹)	Remobilization of dry matter of peduncle (mg)	Contribution of remobilization of peduncle in grain yield (%)	Current photosynthesis (mg.ear ⁻¹)
Well watered کنترل	Bahar	بهار	1.71 ^c	99 ^f	6.1 ^{fg}	1113 ^{ab}
	Parsi	پارسی	1.58 ^{de}	115 ^{bcdef}	7.4 ^{cdefg}	838 ^{cd}
	Pishtase	پیش‌تاز	1.56 ^{de}	126 ^{bcdef}	8.3 ^{abcdef}	818 ^{cde}
	Pishgam	پیشگام	2.17 ^a	117 ^{bcdef}	5.4 ^g	1336 ^a
	Chamran	چمران	1.47 ^{efg}	138 ^{abcde}	9.7 ^{abcd}	571 ^{efg}
	Zarin	زرین	1.99 ^b	152 ^{ab}	8.2 ^{abcdef}	1050 ^{bc}
	Sivand	سیوند	1.63 ^{cd}	124 ^{bcdef}	7.9 ^{bcdefg}	859 ^{cd}
	Marvdasht	مرودشت	1.72 ^c	120 ^{bcdef}	7.1 ^{defg}	866 ^{cd}
	DN-11	DN-11	1.64 ^{cd}	108 ^{def}	6.8 ^{efg}	756 ^{def}
	Bahar	بهار	1.42 ^{fg}	144 ^{abcd}	10.6 ^{ab}	693 ^{def}
	Water deficiency تنش کم آبی	Parsi	پارسی	1.23 ⁱ	123 ^{bcdef}	10.2 ^{abc}
Pishtase		پیش‌تاز	1.35 ^{ghi}	111 ^{cdef}	8.4 ^{abcdef}	632 ^{defg}
Pishgam		پیشگام	1.74 ^c	162 ^a	10.0 ^{abc}	866 ^{cd}
Chamran		چمران	1.38 ^{fgh}	123 ^{bcdef}	9.0 ^{abcde}	601 ^{defg}
Zarin		زرین	1.49 ^{ef}	146 ^{abc}	10.3 ^{ab}	617 ^{defg}
Sivand		سیوند	1.26 ^{hi}	128 ^{abcdef}	10.8 ^a	525 ^{fg}
Marvdasht		مرودشت	1.22 ⁱ	106 ^{ef}	9.2 ^{abcde}	393 ^g
DN-11		DN-11	1.47 ^{efg}	115 ^{bcdef}	8.2 ^{abcdef}	599 ^{defg}

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Means followed by the same letters in each column are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

منابع جاری طی تنش خشکی یا حذف آنها (به ویژه برگ‌ها) سبب بهبود میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از بخش‌های مختلف ساقه به دانه‌های در حال رشد می‌شود. در همین ارتباط نوشین و همکاران (Noshin et al., 1996) و جان محمدی و همکاران (Janmohammadi et al., 2010) بیان کردند که با کاهش تعدادی از منابع فتوسنتزی احتمال می‌رود به علت تقاضای مخزن، مواد فتوسنتزی که قبل از دوره گلدهی به صورت کربوهیدرات‌های غیر ساختاری در ساقه‌ها ذخیره شده بودند، به دانه‌ها منتقل شده و به این ترتیب کاهش سطح فتوسنتزی را جبران کند. محمد

در بین تیمارها، حذف برگ‌های زیرین بیشترین (۱۴۱ میلی‌گرم) و سایه‌اندازی سنبله کمترین (۱۰۴ میلی‌گرم) میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی را از پدانکل داشتند. از نظر پنالتیمیت تیمار سایه‌اندازی سنبله کمترین (۱۳۹ میلی‌گرم) انتقال مجدد را داشت و در بین بقیه تیمارها اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۳). در مورد انتقال مجدد از بقیه میانگره‌ها، تیمارهای حذف برگ پرچم و حذف برگ‌های زیری بیشترین (به ترتیب ۳۳۰ و ۳۲۶ میلی‌گرم) میزان را داشتند و تیمار حذف ریشک کمترین (۲۷۷ میلی‌گرم) میزان را به خود اختصاص داد. احتمالاً محدودیت

گندم‌های پابلند قدیمی است. غیر از موارد استثناء به نظر می‌رسد، ارقام پابلند قابلیت بیشتری در حمایت دانه به وسیله ذخایر ساقه را داشته باشند که به دلیل ذخیره بیشتر در این ارقام می‌باشد (Blum et al., 1997). احتمالاً یکی از دلایل ماندگاری ارقام بومی در شرایط جوی نامساعد، همین مسئله می‌باشد (Blum, 1998).

کارایی انتقال مجدد

کاه سنبله: کارایی انتقال مجدد ماده خشک از کاه سنبله در شرایط تنش و کنترل تفاوت معنی‌داری نداشت (جدول ۲). از نظر کارایی انتقال مجدد سنبله، رقم بهار با ۲۱/۷ درصد کمترین مقدار را داشت و بین بقیه ارقام اختلاف چندانی مشاهده نشد. در مورد محدودیت منابع فتوسنتزی نیز تیمار شاهد با ۲۲/۸ درصد کمترین میزان را به خود اختصاص داد و بین بقیه تیمارها تفاوت معنی‌داری نبود (جدول ۳). در واقع تیمارهای محدودیت منبع باعث افزایش کارایی انتقال مجدد قندهای محلول سنبله در مقایسه با تیمار شاهد شدند.

میانگره‌ها: تنش کم‌آبی سبب افزایش کارایی انتقال مجدد مواد از میانگره‌های مختلف ساقه نشد (جدول ۲). بالاترین کارایی انتقال مجدد در شرایط کنترل با متوسط ۴۷/۷ درصد مربوط به میانگره‌های زیرین بود و پنالتمیت و پدانکل (به ترتیب با متوسط ۳۲/۶ و ۲۴/۸ درصد) در رتبه دوم و سوم بودند. در شرایط تنش کم‌آبی نیز به ترتیب میانگره‌های زیرین، پنالتمیت و پدانکل (۴۶، ۳۲/۳ و ۲۴/۸ درصد) بیشترین کارایی انتقال مجدد را دارا بودند (جدول ۳).

پاسخ ارقام و میانگره‌ها به تنش کم‌آبی متفاوت از یکدیگر بود. به نوعی که کارایی انتقال مجدد در برخی از ارقام افزایش و در تعداد دیگر کاهش یافت. در مورد پدانکل رقم چمران (۳۰/۴ درصد) بیشترین و بقیه ارقام کارایی انتقال مجدد کمتری داشتند. از نظر پنالتمیت نیز ارقام پیشتاز و چمران (۳۷/۸ و ۳۶/۵ درصد) بیشترین و ارقام سیوند، مرودشت، زرین، بهار و پارسی (۳۱/۵، ۲۹/۹، ۲۹/۹ و ۲۹/۹ و ۲۹/۴ درصد) کمترین میزان را به خود اختصاص دادند و در مورد بقیه میانگره‌ها رقم چمران (۵۰/۳ درصد) بیشترین و رقم زرین (۴۲ درصد) کمترین کارایی انتقال مجدد را داشتند (جدول ۳). نتایج به دست آمده با یافته‌های جودی و همکاران (Joudi et al., 2009) مطابقت دارد ولی به

طاهری و همکاران (Mohamadtaheri et al., 2010) بیان کردند که کاهش قدرت منبع از طریق حذف برگ‌ها، بهره‌برداری بیشتر گیاه از مواد ذخیره‌ای در ساقه را منجر می‌شود. یوهارت و آندرید (Uhart and Andrade, 1995) گزارش کردند که محدودیت منبع سبب افزایش انتقال مجدد از ساقه و برگ‌ها و کاهش کربوهیدرات‌های غیرساختاری در مقایسه با تیمار شاهد می‌شود. عزت احمدی و همکاران (Ezat Ahmadi et al., 2011) با بررسی نقش تنش خشکی و محدودیت منبع بر انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در ژنوتیپ‌های مختلف گندم بیان کردند که با اعمال تنش رطوبتی، میزان ماده خشک انتقال یافته حدود ۱۵ درصد نسبت به تیمار آبیاری مطلوب افزایش یافت و با جلوگیری از فتوسنتز جاری، صفت فوق تقریباً ۴۴ درصد نسبت به استفاده از فتوسنتز جاری کاهش یافت. ولی احمدی و همکاران (Ahmadi et al., 2009 b) گزارش کردند که افزایش نسبت مخزن به منبع در گندم تاثیری در مقدار انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از بخش‌های مختلف ساقه به دانه‌های در حال رشد ندارد.

در این تحقیق رقم زرین بیشترین میزان ذخیره مواد فتوسنتزی را در بخش‌های مختلف ساقه پس از گرده‌افشانی داشت (جدول ۳). این رقم همچنین توانایی بالاتری در انتقال این مواد به دانه‌های در حال رشد از خود نشان داد به طوری که با ۲۵۵، ۱۴۹، ۱۴۸ و ۳۵۹ میلی‌گرم بالاترین کارایی انتقال مجدد را به ترتیب در سنبله، پدانکل، پنالتمیت و بقیه میانگره‌های ساقه به خود اختصاص داد. یونگ-ژان و همکاران (Yong-Zhan et al., 1999) نیز طی تحقیقات خود به این نتیجه رسیدند رقمی که بیشترین توان ذخیره‌سازی کربوهیدرات‌ها را در بخش‌های مختلف ساقه دارد، توانایی انتقال مجدد بیشتری خواهد داشت. از طرف دیگر این رقم بیشترین ارتفاع بوته را در بین ارقام مورد بررسی داشت (داده‌ها نشان داده نشده) پس با توجه به نتایج این تحقیق احتمالاً ارقام پابلند مشارکت بیشتری نسبت به ارقام پاکوتاه و نیمه پاکوتاه برای انتقال مجدد آسیمیلات‌ها دارند. در این راستا بورل و همکاران (Borrell et al., 1993) بر این باورند که در ارقام پاکوتاه گندم، مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها در بخش‌های مختلف ساقه کاهش می‌یابد. با وجود این، شرم و همکاران (Shearman et al., 2005) گزارش کردند که در ارقام جدید مقدار مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه بیشتر از

با توجه به موارد فوق می‌توان دریافت که احتمالاً با محدودیت منابع فتوسنتزی، کارایی انتقال مجدد نسبت به شاهد افزایش و یا کاهش می‌یابد. در این رابطه عزت احمدی و همکاران (Ezat Ahmadi et al., 2011) بیان کردند که با اعمال تنش رطوبتی، بازدهی انتقال مجدد ماده خشک و درصد انتقال مجدد ماده خشک به ترتیب حدود ۱۸ و ۵۰/۶ درصد نسبت به تیمار آبیاری کامل افزایش یافت و با جلوگیری از فتوسنتز جاری، صفات فوق به ترتیب حدود ۶۰/۸ درصد کاهش و ۴۳/۱ درصد نسبت به استفاده از فتوسنتز جاری افزایش یافت.

در تحقیق حاضر یک رابطه بسیار نزدیکی بین مقدار انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای و کارایی انتقال مجدد از میانگره‌ها دیده شد (جدول ۶). بدین معنی که مقادیر بالا و پایین انتقال مجدد از میانگره‌ها هماهنگ با کارایی بالا و پایین انتقال مجدد در میانگره‌های ذکر شده بود. لذا به نظر می‌رسد که اصلاح انتقال مجدد در ارقام گندم، مقدار کارایی انتقال مجدد را نیز به طور غیرمستقیم تغییر دهد.

عقیده اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2006 a) تنش خشکی باعث افزایش راندمان انتقال مجدد ذخایر از ساقه به دانه می‌شود. عملکرد دانه در هر دو شرایط محیطی با میزان انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد از پنالتیمیت همبستگی مثبتی داشت (جدول ۶).

در بین تیمارها، حذف برگ‌های زیری بیشترین (۲۸/۴ درصد) و حذف ریشک و سایه‌اندازی سنبله کمترین (۲۲/۴ و ۲۰/۶ درصد) کارایی انتقال مجدد را از میانگره پدانکل موجب شدند. از نظر کارایی انتقال مجدد از میانگره پنالتیمیت نیز تیمار سایه‌اندازی سنبله کمترین (۳۱/۴ درصد) و تیمار حذف برگ پرچم بیشترین (۳۴/۸ درصد) میزان را داشتند (جدول ۳). در مورد کارایی انتقال مجدد از بقیه میانگره‌ها، تیمارهای حذف برگ پرچم، حذف برگ‌های زیری و شاهد بیشترین (به ترتیب ۵۱/۴، ۵۰/۸ و ۴۸/۲ درصد) میزان را داشتند و تیمار حذف ریشک و سایه‌اندازی سنبله کمترین (۴۱ و ۴۳ درصد) میزان را به خود اختصاص دادند.

جدول ۵. مقایسه میانگین اثرات متقابل محدودیت منبع و رقم بر عملکرد دانه ارقام مختلف گندم.

Table 5. Mean comparison of interactions between source limitation and cultivar on grain yield (g.ear⁻¹) in different improved wheat cultivars.

محدودیت منبع Source limitation	ارقام (Cultivars)								
	بهار Bahar	بارسی Parsi	پیشناز Pishtase	پیشگام Pishgam	چمران Chamran	زرین Zarin	سیوند Sivand	مرودشت Marvdasht	DN-11 DN-11
Control	شاهد 1.78 ^{b-f}	1.64 ^{c-i}	1.76 ^{b-f}	2.34 ^a	1.52 ^{g-m}	2.15 ^a	1.74 ^{b-g}	1.79 ^{b-e}	1.82 ^{b-d}
T ₁	برگ پرچم 1.58 ^{e-j}	1.32 ^{m-s}	1.34 ^{l-q}	1.91 ^b	1.42 ^{i-p}	1.77 ^{b-f}	1.33 ^{m-r}	1.37 ^{k-p}	1.47 ^{h-o}
T ₂	برگهای زیری 1.48 ^{h-o}	1.37 ^{k-p}	1.41 ^{i-p}	1.83 ^{bc}	1.35 ^{k-q}	1.61 ^{c-j}	1.36 ^{k-q}	1.48 ^{h-o}	1.50 ^{h-n}
T ₃	ریشک 1.89 ^b	1.55 ^{f-m}	1.68 ^{b-h}	2.30 ^a	1.56 ^{e-m}	1.91 ^b	1.74 ^{b-g}	1.59 ^{d-k}	1.74 ^{b-g}
T ₄	سنبله 1.10 st	1.13 ^{q-t}	1.08 ^t	1.39 ^{j-p}	1.26 ^{n-t}	1.25 ^{o-t}	1.05 ^t	1.11 ^{rt}	1.23 ^{p-t}
میزان کاهش در اثر حذف برگ پرچم (%)	-11.2	-19.5	-23.9	-18.4	-6.6	-17.7	-23.6	-23.5	-19.2
میزان کاهش در اثر حذف برگهای زیری (%)	-16.9	-16.5	-19.9	-21.8	-11.2	-25.1	-21.8	-17.3	-17.6
میزان کاهش در اثر حذف ریشک (%)	6.2	-5.5	-4.5	-1.7	2.6	-11.2	0.0	-11.2	-4.4
میزان کاهش در اثر پوشاندن سنبله (%)	-38.2	-31.1	-38.6	-40.6	-17.1	-41.9	-39.7	-38.0	-32.4

میانگین‌های با حروف مشابه بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Means followed by the same letters are not significantly different at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

سهام انتقال مجدد در عملکرد دانه

گاه سنبله: به طور کلی سهم ماده خشک منتقل شده طی فرآیند انتقال مجدد از سنبله تحت شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط نرمال افزایش یافت به طوری که از ۱۲/۶ درصد در شرایط بدون تنش رطوبتی به ۱۵/۲ درصد در شرایط تنش کم آبی رسید ولی اختلاف آماری معنی داری با شرایط بدون تنش رطوبتی نداشت (جدول ۳). در بین ارقام از نظر سهم انتقال مجدد سنبله در شکل گیری عملکرد دانه، رقم مرودشت بیشترین (۱۷/۷ درصد) و رقم بهار با ۹/۷ درصد کمترین میزان را به خود اختصاص دادند. در شرایط محدودیت منابع فتوسنتزی نقش اندوخته ساقه در شکل گیری عملکرد دانه متفاوت بود. در این شرایط انتقال مجدد قندهای محلول ساقه در تیمار سایه اندازی سنبله با ۱۷/۹ درصد بیشترین و تیمار شاهد با ۱۰/۲ درصد کمترین میزان سهم را در شکل گیری عملکرد دانه داشتند (جدول ۳).

میانگروه‌ها: نتایج حاصل از تجزیه واریانس و مقایسات میانگین‌ها نشان داد که به طور کلی مجموع سهم ماده خشک منتقل شده طی فرآیند انتقال مجدد از پدانکل، پنالتیمیت و بقیه میانگروه‌های ساقه در اغلب ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش کم آبی نسبت به شرایط کنترل شده افزایش یافت ولی اختلاف ایجاد شده معنی داری نبود (جدول ۲ و ۳).

پاسخ ارقام و میانگروه‌ها به تنش خشکی متفاوت از یکدیگر بود. سهم انتقال مجدد در برخی از ارقام افزایش و در تعدادی دیگر کاهش یافت. به طوری که پدانکل ارقام چمران، سیوند و زرین (۹/۴ درصد) بیشترین و همچنین رقم DN-11 کمترین (۷/۵ درصد) سهم را در شکل گیری عملکرد دانه داشتند. از نظر پنالتیمیت نیز رقم چمران (۱۳/۷ درصد) بیشترین و رقم زرین (۹/۱ درصد) کمترین نقش را در شکل گیری عملکرد دانه داشت. در مورد بقیه میانگروه‌های ساقه رقم مرودشت و لاین DN-11 (به ترتیب با ۲۶/۲ و ۲۵/۷ درصد) بیشترین و رقم پیشگام (۱۶/۲ درصد) کمترین سهم را در شکل گیری عملکرد دانه داشتند (جدول ۳). افزایش نقش انتقال مجدد در شکل گیری عملکرد دانه به خصوص در مورد برخی از ژنوتیپ‌ها مانند چمران و DN-11 چشمگیر بود که احتمالاً به دلیل برخورد دوره پر شدن دانه این ارقام با تنش گرمای پایان فصل علاوه بر تنش خشکی اعمال شده است. نتایج فوق با برخی از یافته‌های جودل و منگل (Judel and Mengel, 1982)

مطابقت دارد. حسین و همکاران (Hossain et al., 1990) نیز بیان کردند که در طول رشد دانه گندم، ماده خشک و کربوهیدرات‌های محلول بیشتری از بافت‌های مختلف گیاه به سمت دانه حرکت می‌کنند که این حرکت از نظر مقدار و سهم آن در وزن دانه در شرایط تنش خشکی بیشتر می‌شود.

اثر متقابل رژیم رطوبتی و رقم نشانگر این مطلب بود که در شرایط تنش کم آبی رقم سیوند با ۱۰/۸ درصد بیشترین و در شرایط کنترل رقم پیشگام با ۵/۴ درصد کمترین سهم انتقال مجدد از پدانکل را در شکل گیری عملکرد دانه داشتند. با توجه به نتایج بدست آمده، اثر محدودیت منابع فتوسنتزی بر سهم انتقال مجدد مواد از قسمت‌های مختلف بوته معنی دار بود (جدول ۴). حذف برگ‌ها سبب افزایش سهم انتقال مجدد از سنبله و میانگروه‌های مختلف ساقه شد. از سوی دیگر به نظر می‌رسد حذف منابع فتوسنتزی پس از گرده افشانی (پس از شکل گیری مخزن‌ها)، موجب افزایش انتقال مجدد مواد از سنبله و میانگروه‌ها می‌گردد، به طوری که پلات و همکاران (Plaut et al., 2004) با حذف تمام برگ‌های گندم در مرحله ۸ روز پس از گرده افشانی به این نتیجه رسیدند که موجب افزایش انتقال مجدد و کاهش وزن ساقه‌ها گردید.

فتوسنتز جاری و سهم آن در شکل گیری عملکرد دانه

میزان آسیمیلات تولیدی طی فتوسنتز جاری در شرایط کنترل (۹۱۱ میلی‌گرم در سنبله) بیشتر از شرایط تنش کم آبی پس از گرده افشانی (۶۰۹ میلی‌گرم در سنبله) بود. به عبارت دیگر در اثر تنش کم آبی پس از گرده افشانی میزان آسیمیلات تولیدی ۳۳/۲ درصد کاهش یافت (جدول ۳). یکی از دلایلی که می‌توان به کاهش نقش فتوسنتز جاری در زمان تنش خشکی در شکل گیری عملکرد دانه منجر شود، تسریع پیری و ریزش برگ‌هاست. بسیاری از محققان به کاهش سرعت فتوسنتز (Flexas et al., 2008) و افزایش پیری برگ‌ها (Rivero et al., 2009) در شرایط تنش خشکی اشاره کرده‌اند. در شرایط بدون تنش رطوبتی بیشترین میزان فتوسنتز جاری مربوط به رقم پیشگام (۱۳۳۶ میلی‌گرم در سنبله) و کمترین آن مربوط به رقم چمران (۵۷۱ میلی‌گرم در سنبله) بود و در شرایط تنش کم آبی پس از گرده افشانی نیز رقم پیشگام با ۸۶۶ میلی‌گرم در سنبله بیشترین و رقم مرودشت با ۳۹۳ میلی‌گرم در

سنبله کمترین میزان را داشتند (جدول ۴). بیشترین مقدار نسبی سهم فتوسنتز جاری در شکل‌گیری عملکرد دانه مربوط به ارقام بهار و پیشگام (۵۴/۸ و ۵۳/۸٪) بود (جدول ۳). سهم فتوسنتز جاری در شکل‌گیری عملکرد دانه همبستگی مثبتی را با عملکرد دانه دارد (جدول ۶).

نتیجه‌گیری کلی

در مجموع نتایج این تحقیق نشان می‌دهد که فتوسنتز سنبله بیشترین سهم را در عملکرد دانه دارد و برگ پرچم، برگ‌های زیری و ریشک در رتبه‌های بعدی جای می‌گیرند. محدودیت منابع جاری طی تنش خشکی یا حذف آنها (به ویژه برگ‌ها) سبب بهبود میزان انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از بخش‌های مختلف ساقه به دانه‌های در حال رشد می‌شود.

که بیانگر نقش جبرانی آن در جلوگیری از افت عملکرد است. همچنین با توجه به وجود تنوع گسترده برای ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی، امکان انتخاب و اصلاح ژنوتیپ‌ها براساس صفات مذکور امکان پذیر می‌باشد که در این ارتباط شرایط محیطی و نیز مکانیزم‌های درونی گیاه مانند قدرت منبع و مخزن باید مورد توجه قرار گیرد.

سپاسگزاری

این مقاله بخشی از تحقیق پایان نامه کارشناسی ارشد نگارنده اول در گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه است. بدینوسیله از آن دانشگاه بدلیل حمایت مالی و فراهم نمودن امکانات سپاسگزاری می‌شود.

منابع

- Abdoli, M., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Mansourifar, S., Ghobadi, M.E., 2013. Effect of source restriction and drought stress during grain growth on grain yield and its components of winter bread wheat cultivars. *International Journal of Agronomy and Plant Production*. 4(5), 1048-1059.
- Afkhami Ghadi, A., Babaeian Jelodar, N., Pirdashti, H., Bagheri, N., Hasan Nataj, E., Khademian, R., 2011. Effect of source and sink limitation on grain yield and yield components of three rice genotypes under levels of nitrogen fertilizer. *Iranian Journal of Field Crop Science*. 13(3), 495-509. [In Persian with English Summary].
- Ahmadi, A., Joudi, M., Janmohammdi, M., 2009. Late defoliation and wheat yield: little evidence of post anthesis source limitation. *Field Crops Research*. 113, 90-93.
- Alam, M.S., Rahman, A.H.M.M., Nesa, M.N., Khan, S.K., Siddique, 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.
- Amidzadeh, J., Naderi, A., Syadat, S.A., 2009. Assessment of sink limitation and relative shares of different photosynthetic organs of wheat in grain filling. *Iranian Journal of Field Crops Research*. 7(2), 555-562. [In Persian with English Summary].
- Anderson, C.M., Kohorn, B.D., 2001. Inactivation of Arabidopsis SIP1 leads to reduced levels of sugars and drought tolerance. *Journal of Plant Physiology*. 158, 1215-1219.
- Biscoe, P.V., Scott, R.K., Monteith, J.L., 1975. Barley and its environment. Part III: carbon budget of the stand. *Journal of Applied Ecology*. 12, 269-291.
- Blum, A., 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserves mobilization. *Euphytica*. 100, 77-83.
- Blum, A., Golan, G., Mayer, J., Sinmena, B., 1997. The effect of dwarfing genes on sorghum grain filling from remobilized stem reserves under stress. *Field Crops Research*. 52, 43-54.
- Bonnett, G.D., Incoll, L.D., 1992. The potential per-anthesis and post-anthesis contribution of stem internodes to grain yield in crops of winter barley. *Annals of Botany*. 69, 219-225.
- Borrell, A., Incoll, L.D., Dalling, M.J., 1993. The influence of Rht1 and Rht2 alleles on the deposition and use of stem reserves in wheat. *Annals of Botany*. 71, 327-326.
- Duwayri, M., 1983. Effect of flag leaf and awn removal on grain yield and yield components of wheat grown under dry land conditions. *Field Crops Research*. 307-313.

- Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A., Waines, J.G., 2006 a. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat I. post anthesis changes in internode dry matter. *Crop Science*. 46, 735-746.
- Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A., Waines, J.G., 2006 b. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Post anthesis changes in internode water soluble carbohydrate. *Crop Science*. 46, 2093-2103.
- Ehdaie, B., Waines, J.G., 1996. Genetic variation for contribution of preanthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetics and Breeding*. 50, 47-56.
- Ercoli, L., Lulli, L., Mariotti, M., Masoni A., Arduini, I., 2007. Post-anthesis dry matter and nitrogen dynamics in durum wheat as affected by nitrogen supply and soil water availability. *European Journal of Agronomy*. 28, 138-147.
- Ezat Ahmadi, M., Nour Mohammadi, Gh., Ghodsi, M., Kafi, M., 2011. Effects of water stress and source limitation on accumulation and remobilization of dry mater in wheat genotypes. *Iranian Journal of Field Crops Research*. 9(2), 229-241. [In Persian with English Summary].
- FAO.STAT., 2002. Agricultural Data. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome. Online at <http://faostat.fao.org/>.
- Flexas, J., Ribas-Carbo, M., Diaz-Espejo, A., Galme's, J., Medrano, H., 2008. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment*. 31, 602-621.
- Gallagher, J.N., Biscoe, P.V., Hunter, B., 1976. Effects of drought on grain growth. *Nature*. 264, 541-542.
- Ghajar Sepanlou, M., 2003. Effects of soil water stress on grain yield and proline and remobilization of four wheat cultivars in field study. *Journal of Agricultural Science and Natural Resources of Khazar*. 1(1), 14-22. [In Persian with English Summary].
- Heidari Sharifabad, H., 2008. Drought mitigation strategies for the agriculture sector. The 10th Iranian Congress of Crop Science, 18-20 Aug. 2008, SPII, Karaj, Iran.
- Hossain, A.D., Sear, S.R.G., Cox, T.S., Paulson, G.M., 1990. Dessication tolerance and it relationship to assimilate partitioning in winter wheat. *Crop Science*. 30, 622-627.
- Janmohammadi, M., Ahmadi, A., Pustini, K., 2010. The effect of reducing leaf area and nitrogen on wheat flag leaf stomatal characteristics and performance under irrigation. *Journal of Crop Production*. 3(4), 177-194. [In Persian with English Summary].
- Johnson, R.C., Witters, R.E., Ciha, A.J., 1981. Daily patterns of apparent photosynthesis and evapotranspiration in developing winter wheat crop. *Agronomy Journal*. 73, 414-418.
- Joudi, M., Ahmadi, A., Mohammadi, V., Abbasi, A., Mohammadi, H., Esmaili Pour, M., Baiat, Z., Torkashvand, B., 2009. Evaluation of capacity of photoassimilate storage and remobilization in different wheat cultivars of Iran under water condition and drought stress at reproductive growth stage. *Iranian Journal of Field Crop Science*. 41(2), 315-328. [In Persian with English Summary].
- Judel, G.K., Mengel, K., 1982. Effect of shading on nonstructural carbohydrates and their turnover in clum and leaves during grain filling period of spring wheat. *Crop Science*. 22, 958-962.
- Maydupa, M.L., Antonietta, M., Guiameta, J.J., Graciano, C., López, J.R., Tambussia E.A., 2010. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Field Crops Research*. 119, 48-58.
- Metwali, M.R., Ehab-Manal, H., Tarek, E., Bayoumi, Y., 2010. Agronomical traits and biochemical genetic markers associated with salt tolerance in wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*. 5(5), 174-183.
- Mohamadtaheri, M., Ahmadi, A., Pustini, K., 2010. Old and new varieties of wheat response temperate, warm and cold cuts power supply to Iran. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 41(2), 271-280. [In Persian with English Summary].
- Niu, J.Y., Gan, Y.T., Zhang, J.W., Yang, Q.F., 1998. Post anthesis dry matter accumulation and redistribution in spring wheat mulched with plastic film. *Crop Science*. 38, 1562-1568.
- Noshin, B., Hac, I.U., 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.
- Papakosta, D.K., Gayanas, A.A., 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal*. 83, 804-807.
- Pepler, S., Gooding, M.J., Ellis, R.H., 2006. Modelling simultaneously water content and dry matter dynamics of wheat grains. *Field Crops Research*. 95(1), 49-63.
- Plaut, Z., Butow, B.J., Blumenthal, C.S., Wrigley, C.V., 2004. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under postanthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Research*. 86, 185- 198.
- Praba, M.L., Cairns, J.E., Babu, R.C., Lafitte, H.R., 2009. Identification of physiological traits underlying cultivar differences in drought tolerance in rice and wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 195, 30-46.
- Rawson, H.M., Evans, L.T., 1971. The contribution of stem reserves to grain development in a range of cultivars of different height. *Australian Journal of Agricultural Research*. 22, 851-863.
- Reynolds, M.P., Mujeeb-kazi, A., Sawkins, M., 2005. Prospects for utilising plant- adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought and salinity prone environments. *Annals of Applied Biology*. 146, 239-259.
- Rivero, R.M., Shulaev, V., Blumwald, E., 2009. Cytokinin-dependent photorespiration and the protection of photosynthesis during water deficit. *Journal of Plant Physiology*. 150, 1530-1540.
- Saeidi, M., Moradi, F., Ahmadi, A., Spehri, R., Najafian, G., and Shabani, A., 2010. The effects of terminal water stress on physiological characteristics and sink- source relations in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 12(4), 392-408. [In Persian with English Summary].
- Saeidi, M., Moradi, F., Jalali-Honarmand, S., 2011. Contribution of spike and leaves photosynthesis and soluble stem carbohydrates remobilization in grain yield formation in two bread wheat cultivars under post-anthesis stress conditions. *Journal of Plant and Seed*. 27(1), 1-19. [In Persian with English Summary].
- Sanches, F.J., Manzanares, M., Andres, E.F., Ternorio, J.L., Ayerbe L., De Andres, E.F., 1998. Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. *Field Crops Research*. 59, 225-235.
- Shah, N.H., Paulsen, G.M., 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant and Soil*. 257, 219-226.
- Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K., Foulkes, M.J., 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science*. 45, 175-185.
- Tambussi, E.A., Bort, J., Guiamet, J.J., Nogues, S., Araus, J.L., 2007. The photosynthetic role of ears in C3 cereals: metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 26, 1-16.
- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995. Nitrogen defoliation in maize. I: Effects on crop growth development, dry matter partitioning and kernel set. *Crop Science*. 35, 1376-1383.
- Wardlaw, I.F., Wilenbrink, J., 1994. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: The relation of sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21, 255-271.
- Yang, J., Zang, J., 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*. 169, 223-236.