نشریه علوم گیاهان زراعی ایران
دوره ۴۵، شماره ۲، تابستان ۱۳۹۳ (ص۳۲۶-۳۱۷)

ارزیابی پتانسیل انتقال مجدد در وضعیت کاهش منبع در ارقام زراعی گندم ایران

حسین نوری[۱]، علی احمدی[۲]* و کاظم پوستینی[۳]
۱. ۲ و۳. دانشجوی کارشناسی ارشد و استادان پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران.
(تاریخ دریافت: ۹۲/۷/۲۸ - تاریخ تصویب: ۹۳/۳/۲)

چکیده

ذخایر ساقه از منابع مهم تأمین‌کنندهٔ مواد پرورده در وضعیت کاهش منابع فتوسنتزی محسوب می‌شوند. هدف تحقیق حاضر، تعیین پتانسیل انتقال مجدد به‌عنوان عامل مهم ثبات عملکرد در وضعیت تنش‌های محیطی و نیز سازوکار جبرانی در ارقام زراعی گندم با درجات مختلف محدودیت منبع در وضعیت کاهش منبع بود. ازاین‌رو مطالعهٔ حاضر در دو آزمایش جداگانه، در سال زراعی ۱۳۸۹ در مزرعهٔ تحقیقاتی دانشگاه تهران اجرا شد. آزمایش اول به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی بود که در آن ۳۶ رقم گندم، فاکتور اصلی؛ و سه شدت حذف برگ شامل شاهد (ND)، حذف همهٔ برگ‌ها (FD) و حذف همهٔ برگ‌ها به‌جز برگ پرچم (PD)، فاکتور فرعی بود. آزمایش دوم به‌صورت طرح بلوک کامل تصادفی شامل ۳۶ رقم گندم و حذف فتوسنتز جاری بود. حذف برگ و حذف فتوسنتز جاری در مرحلهٔ ۱۵ روز بعد از گلدهی انجام گرفت. نتایج نشان داد که متوسط کاهش وزن دانه در تیمارهای PD و FD به‌ترتیب ۸ و ۲۲ درصد بود. رقم فونگ نیز بیشترین عملکرد دانه در وضعیت تیمارهای PD و FD را داشت. عموماً ارقامی که دارای ذخیره‌سازی بیشتری بودند واکنش کمتری به حذف برگ نشان دادند. همچنین تنوع گسترده‌ای در مقدار انتقال مجدد ارقام مشاهده شد و رقم کراس‌شاهی بیشترین انتقال مجدد را داشت. مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه به‌طور میانگین ۳۶ درصد بود.

واژه‌های کلیدی: ارقام گندم، حذف برگ، ذخایر ساقه، منبع.

مقدمه

گندم از مهم‌ترین محصولات زراعی از لحاظ سطح زیر کشت و مقدار تولید در جهان است و نقش مهمی در تأمین نیاز غذایی جوامع بشری دارد. در نتیجه، افزایش عملکرد در واحد سطح این محصول چالشی برای تغذیهٔ جهانی محسوب می‌شود (Tillman *et al*., 2002).

رشد و نمو غلات تابع سه منبع کربوهیدرات است که این منابع شامل فتوسنتز جاری برگ‌ها و ساقه‌ها، فتوسنتز سنبله و انتقال مجدد مواد پروردهٔ ذخیره‌شده و ترکیبات نیتروژن‌دار موجود در برگ‌ها و ساقه‌ها هستند (Yang *et al*.,2000) پس از گلدهی، فتوسنتز جاری به‌عنوان منبع پرشدن دانه به سطح سبز دریافت‌کنندهٔ نور بستگی دارد که این منبع به‌طور معمول، به‌واسطهٔ پیری طبیعی و تأثیر تنش‌های مختلف در دورهٔ پر شدن دانه کاهش می‌یابد و سهم فتوسنتز جاری در پر شدن دانه، کم می‌شود. در همان حال به‌دلیل رشد دانه‌ها، تقاضای مخزن برای مواد فتوسنتزی افزایش پیدا می‌کند. در چنین حالتی مواد پرورده‌ای ذخیره‌ای، یکی از منابع تأمین‌کنندهٔ مواد فتوسنتزی و یکی از سازوکارهای جبرانی کاهش منابع فتوسنتزی محسوب می‌شود (Yang & Zang, 2006). این کربوهیدرات‌ها در طی زمانی که مقدار تولید مواد فتوسنتزی بیشتر از نیاز مخزن‌ها است در قسمت‌های مختلف ساقه ذخیره می‌شود. تنوع ژنتیکی وسیعی برای انتقال در بین ژنوتیپ‌های مختلف گندم گزارش شده است (Xue *et al*., 2009). در این راستا Borrell *et al*. (1993) بر این باورند که با معرفی ژن‌های پاکوتاهی در گندم‌های جدید، مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد کاهش یافته

تلفن: ۰۹۱۲۷۴۴۰۹۰۲ E-mail: ahmadia@ut.ac.ir

است. با این حال Shearman *et al*. (2005) گزارش کردند که در گندم‌های جدید انگلستان، مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه بیشتر از گندم‌های پابلند قدیمی بود. جودی و همکاران (۱۳۸۹) در بررسی انتقال مجدد ارقام گندم بیان کردند که تنش، آزادسازی مواد فتوسنتزی از میانگره‌ها را در برخی ارقام کاهش و در تعدادی دیگر افزایش داد. بروز تنش‌های رطوبتی فتوسنتز جاری را تحت تأثیر قرار می‌دهد. تحت این وضعیت، فتوسنتز ساختار سنبله (Araus *et al*,. 1993) و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها (Royo & Blanco, 1999) از ساقه به دانه برجسته‌تر از سایر عوامل دخیل در ثبات عملکرد هستند. از طرفی شدت‌های بالای تنش خشکی که سبب کاهش فتوسنتز جاری می‌شوند ممکن است با اثر مثبت بر قدرت مخزن انتقال مجدد را افزایش دهند. ازاین‌رو یک راه برای تعیین پتانسیل انتقال مجدد حذف کامل فتوسنتز جاری بدون آثار سوء بر قدرت مخزن است. کاربرد مواد شیمیایی خشک‌کنندهٔ برگ یا عوامل پیرکنندهٔ برگ که سبب اختلال در فتوسنتز جاری می‌شوند، روشی ساده برای حذف فتوسنتز جاری در غلات به‌شمار می‌رود. بهترین عوامل پیرکننده که سبب کاهش ظرفیت فتوسنتزی می‌شوند، کلرات منیزیم (Bidinger *et al*., 1977)، یدید پتاسیم (Turner & Nikolas,1993) و کلرات سدیم (Bdukli *et al*., 2007) هستند که برای کاربردهای مزرعه‌ای به‌منظور حذف فتوسنتز جاری (کلروفیل) به‌دلیل کارایی زیاد و سمیت کم استفاده می‌شوند. به گزارش اسماعیل‌پور و همکاران (۲۰۱۲)، ارقام گندم ایران واکنش‌های متفاوتی به حذف برگ نشان دادند و ارقام مقاوم به حذف برگ، کاهش کمتر از ۱ درصد و ارقام حساس به حذف برگ کاهش ۳۴ درصدی داشتند. در بیشتر مطالعات انجام‌گرفته در کشور (Ahmadi & Joudi 2009; Esmaielpur-Jahromi, 2007) تحقیق دربارهٔ چند رقم اندک‌شمار و بدون ارزیابی اولیه از محدودیت نسبی منبع در آنها صورت گرفته است ازاین‌رو در ادامهٔ تحقیقات پیشین ابتدا بهتر است درجهٔ نسبی حساسیت به کاهش منبع در دامنهٔ گسترده‌ای از ارقام زراعی و ژنوتیپ‌های گندم ایران شناسایی شده و سپس با داشتن ارقام مقاوم و حساس به کاهش منبع، سازوکارهای جبرانی بررسی شود. ازاین‌رو در این تحقیق، ابتدا ۸۱ رقم از نظر واکنش به شدیدترین و کمترین تیمار برگ‌زدایی بررسی شدند (Esmaeilpour-Jahromi *et al*., 2012) و سپس از میان ارقام یادشده، ۳۶ رقم از دو دامنهٔ بالا و پایین ارقام با کمترین واکنش به شدیدترین تیمار برگ‌زدایی و ارقام دارای بیشترین واکنش نسبت به خفیف‌ترین تیمار برگ‌زدایی انتخاب شدند و مطالعات تکمیلی دربارهٔ این ارقام انجام گرفت. همچنین با توجه به گستردگی ارقام گندم که در نواحی مختلف آب‌وهوایی کشور کشت‌وکار می‌شوند، احتمال می‌رود تنوع ژنتیکی وسیعی برای قدرت منبع و پتانسیل ذخیره‌سازی و انتقال مجدد در بین ارقام وجود داشته باشد که می‌تواند در برنامهٔ اصلاح نباتات به‌کار گرفته شود. ازاین‌رو هدف تحقیق حاضر، تعیین پتانسیل انتقال مجدد به‌عنوان عامل مهم ثبات عملکرد در وضعیت تنش‌های محیطی و نیز به‌عنوان سازوکار جبرانی در ارقام زراعی با درجات مختلف محدودیت منبع در وضعیت کاهش منبع بود.

مواد و روش‌ها

تحقیق حاضر به‌صورت آزمایش مزرعه‌ای در طی سال زراعی ۱۳۹۰-۱۳۸۹ در مزرعهٔ آموزشی پژوهشی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران واقع در کرج اجرا شد. هر کرت آزمایشی شامل چهار ردیف با فواصل ۲۰ سانتی‌متری و طول ۳ متر بود. بذور قبل از کاشت برای مقابله با سیاهک با ویتاواکس ضدعفونی شده و در دو طرف پشته به‌صورت دستی و با استفاده از فوکا در عمق ۵-۴ سانتی‌متری در آذر ۱۳۸۹ کاشته شدند. بلافاصله بعد از کاشت آبیاری انجام گرفت. براساس توصیهٔ متداول در زمینهٔ استفاده از کود، برای مزرعهٔ آزمایشی کود آمونیوم فسفات بر مبنای ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار قبل از کاشت و همچنین کود نیتروژن بر مبنای ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار در زمان‌های پنجه‌زنی و ساقه‌رفتن به‌صورت سرک به زمین داده شد. آبیاری مزرعه مطابق عرف در منطقه و هر ۸ روز یک‌بار انجام گرفت. در هر کرت دو ردیف اول و چهارم و ۳۰ سانتی‌متر از ابتدا و انتهای هر ردیف به‌عنوان حاشیه در نظر گرفته شد.

تیمارهای آزمایش اول: حذف برگ

آزمایش مورد نظر در وضعیت فاریاب به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. تیمارهای آزمایشی شامل ۳۶ رقم گندم، فاکتور اصلی؛ و شدت حذف برگ در سه سطح (شاهد، بدون حذف برگ (ND)، حذف همهٔ برگ‌ها (FD) و حذف همهٔ برگ‌ها به‌جز برگ پرچم (PD))، فاکتورهای فرعی بودند.

حذف برگ در مرحلهٔ ۱۵ روز بعد از گلدهی (شروع مرحلهٔ پر شدن دانه) انجام گرفت. به‌منظور یکنواخت‌سازی نمونه‌های گیاهی در هر کرت ۱۰ گروه سه‌تایی ساقهٔ اصلی به‌گونه‌ای انتخاب و علامت‌گذاری شدند که گیاهان داخل هر گروه کاملاً مشابه باشند. در هر گروه یکی از گیاهان به‌عنوان شاهد (ND) و دو گیاه دیگر برای تیمارهای حذف همهٔ برگ‌ها (FD) و حذف همهٔ برگ‌ها به‌جز برگ پرچم (PD) در نظر گرفته شد. بدین ترتیب در هر کرت آزمایشی ۱۰ ساقهٔ اصلی برای هر تیمار استفاده شد.

تیمارهای آزمایش دوم: سازوکار جبرانی- انتقال مجدد

این پژوهش به‌صورت بلوک کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. به‌منظور تعیین مقدار ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مواد ذخیره‌شده در ساقه از روش اندازه‌گیری تغییرات وزن خشک ساقه (روش وزنی) استفاده شد. برای تعیین انتقال مجدد کل فتوسنتز جاری گیاه حذف شد. بدین منظور حدود ۱۳ تا ۱۵ روز بعد از گرده‌افشانی، یعنی آغاز مرحلهٔ رشد خطی پر شدن دانه‌ها، سدیم کلرات با غلظت ۰/۱ درصد مادهٔ مؤثره بر روی همهٔ اندام‌های گیاه از جمله ساقه‌ها، برگ‌ها و سنبله‌ها محلول‌پاشی شد. سه روز پس از کاربرد این مادهٔ شیمیایی، کلیهٔ اندام‌های گیاه کاملاً زرد شدند.

در مرحلهٔ گلدهی از هر کرت ۲۰ ساقهٔ کامل و به‌نسبت یکنواخت علامت‌گذاری شده و به دو گروه تا حد امکان مشابه تقسیم شدند و ۱۰ ساقه در مرحلهٔ ۷ تا ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی (حداکثر وزن ساقه) و ۱۰ ساقهٔ (محلول‌پاشی‌شده) دیگر در رسیدگی فیزیولوژیک همراه با سنبله برداشت شده و به‌مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۲ درجهٔ سانتی‌گراد خشک شدند و صفات مربوط به انتقال مجدد مادهٔ خشک اندام‌های هوایی از روابط زیر محاسبه شد:

مقدار ذخیره‌سازی: حداکثر وزن ساقه‌ها ۷ تا ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی به‌عنوان معیاری از ذخیره‌سازی در نظر گرفته شد.

انتقال مجدد کل:

وزن خشک ساقه در مرحلهٔ رسیدگی (بدون دانه) – وزن خشک ساقه ۷ تا ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی= انتقال مجدد کل (میلی‌گرم در ساقه)

کارایی انتقال مجدد نیز از طریق محاسبهٔ نسبت مواد انتقال‌یافته به حداکثر وزن ساقه‌ها محاسبه شد.

۱۰۰× (حداکثر وزن اندام (۷ تا ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی)/ مقدار مادهٔ خشک انتقال‌یافته از اندام)= کارایی انتقال مجدد (درصد)

مقدار مشارکت مواد انتقال‌یافته از ساقه به دانه:

۱۰۰× (عملکرد دانه/ مقدار انتقال مجدد) = مقدار مشارکت (درصد)

در زمان رسیدگی، یک متر مربع از قسمت انتهایی و دست‌نخوردهٔ هر کرت (با احتساب حاشیه) برداشت و به‌منظور اندازه‌گیری عملکرد، وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبلهٔ ارقام استفاده شد. در نهایت از نرم‌افزار آماری SAS 9.1 و MSTATC برای تجزیهٔ داده‌های آزمایشی استفاده شد.

نتایج و بحث

آزمایش اول

وزن دانه در پاسخ به حذف برگ

تیمارهای حذف برگ سبب کاهش معناداری در وزن دانه شدند (جدول۱). مقایسهٔ تیمار حذف همهٔ برگ‌ها به‌جز برگ پرچم (PD) با تیمار شاهد، نشان‌دهندهٔ نقش همهٔ برگ‌ها به‌جز برگ پرچم در وزن دانه است. میانگین درصد کاهش وزن دانه در پاسخ به تیمار PD ۸ درصد بود. ارقامی مانند کاسکوژن، کرج۳ و سایسون، بیشترین؛ و ارقامی مانند مغان۲، کرج۱ و سیستان، کمترین تغییرات را در واکنش به تیمار PD نشان دادند (جدول۱). واکنش اندک برخی ارقام به این تیمار در دو سطح منبع و مخزن قابل بررسی است: در سطح منبع احتمالاً برگ پرچم این ارقام کارایی فتوسنتزی زیادی

داشته و با حذف سایر برگ‌ها این کارایی افزایش یافته (Mohamadtaheri *et al*., 2012) و نیز فتوسنتز جاری ساختار سنبله، قوی بوده یا با حذف برگ، مقدار آن بهبود یافته است. افزایش انتقال مجدد ساقه در حین وضعیت کاهش سطح منبع (Noshin *et al*., 1996). نیز می‌تواند یک فرایند جبرانی مؤثر در این ارقام باشد. در سطح مخزن این ارقام احتمالاً از ظرفیت ذخیره‌سازی کمتری برخوردارند و در وضعیت محدودیت مخزن قرار دارند. با مقایسهٔ تیمار حذف کل برگ‌ها (FD) با تیمار شاهد می‌توان به نقش فتوسنتزی کل برگ‌ها در وزن دانه پی برد. تیمار FD به‌طور میانگین سبب کاهش ۲۲ درصدی در عملکرد تک‌سنبله شد (جدول۱). ارقامی که بیشترین واکنش را به حذف کل برگ‌ها نشان دادند عموماً مشابه واکنش ارقام به تیمار PD بودند. ارقامی مانند هیرمند، سبلان، آرتا، کاسگوژن و بولانی، بیشترین؛ و ارقامی مانند مغان۲، سیستان، آذر۲، کرج۱ و فلات، کمترین واکنش را به تیمار FD داشتند. با بررسی میانگین سطح برگ پرچم ارقام (داده‌ها منتشرنشده) با بیشترین و کمترین درصد کاهش در پاسخ به حذف برگ مشخص شد ارقامی که سطح برگ پرچم بزرگ‌تری داشتند، در وضعیت نبود برگ پرچم با کمبود وسیع مواد فتوسنتزی مواجه شدند و در صورتی که دارای انتقال مجدد کمی باشند، مانند کرج۳ (Joudi *et al*., 2009)، قادر به استفاده از مواد پروردهٔ ذخیره‌شده در ساقه به‌عنوان سازوکار جبرانی نخواهند شد و در نتیجه کاهش بیشتری در مواجهه با کاهش منبع از خود نشان خواهند داد. بین تیمارهای PD و FD اختلاف معناداری از لحاظ عملکرد دانه مشاهده شد. با مقایسهٔ تیمارهای PD و FD می‌توان به نقش برگ پرچم پی برد. با توجه به اینکه تفاوت دو تیمار در وجود و نبود برگ پرچم است، اختلاف درصد کاهش عملکرد ۱۴ درصدی بین تیمارهای PD و FD نشان‌دهندهٔ سهم برگ پرچم در تأمین مواد فتوسنتزی برای پرشدن دانه در وضعیت کاهش منبع است. Balkan *et al*. (2011) بیان کردند سهم فتوسنتز برگ پرچم در تولیدات فتوسنتزی بین ۵۰ تا ۶۰ درصد متغیر است. به‌طور کلی تیمارهای برگ‌زدایی در مرحلهٔ ۱۵ روز بعد از گلدهی نسبت به مرحلهٔ گلدهی (داده‌ها در حال انتشار) اثر منفی کمتری بر وزن دانه داشتند. این نتیجه مؤید این است که مرحلهٔ شکل‌گیری ظرفیت مخزن نسبت به مرحلهٔ شروع پر شدن دانه، مرحلهٔ مهم‌تری برای تعیین عملکرد دانه است و گیاه پس از گذر از مرحلهٔ گلدهی، تحمل بیشتری به کاهش اندازهٔ منبع ناشی از هر عاملی دارد.

آزمایش دوم: سازوکار جبرانی انتقال مجدد

عملکرد تک‌سنبله

عملکرد تک‌سنبله ارقام در وضعیت حذف فتوسنتز جاری در کلیهٔ اندام‌های سبز (برگ، ساقه و سنبله) در جدول ۲ نشان داده شده است. میانگین عملکرد تک‌سنبله ارقام ۱/۱۷گرم در سنبله است که از ۰/۶۱ (کرج۳) تا ۱/۴۰ (فونگ) گرم متغیر است. تنوع ارقام از این نظر شایان توجه بود و ارقامی مانند فونگ، کاسگوژن و کراس‌فلات‌هامون به‌ترتیب با ۱/۴۰، ۱/۳۹ و ۱/۳۹ با بالاترین، و ارقامی مانند کرج۳، شعله و مرودشت به‌ترتیب با ۰/۶۱، ۰/۶۸ و ۰/۹۷ با کمترین وزن تک‌سنبله در این بررسی مشاهده شدند. در این تیمار آزمایشی، تمامی وزن خشک دانه با توجه به حذف کلیهٔ فتوسنتز جاری اندام گیاه، حاصل انتقال مجدد بوده است، چرا که هیچ منبع دیگری برای پر شدن دانه وجود نداشته است. ازاین‌رو ارقامی مانند فونگ، کاسگوژن و کراس‌فلات هامون بی‌گمان از پتانسیل انتقال مجدد بسیار زیادی برخوردار بودند. مقدار ذخیره‌سازی حداکثر وزن ساقه در مرحلهٔ ۷ تا ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی به‌عنوان معیاری از مقدار ذخیره‌سازی آن رقم در نظر گرفته شد. اگرچه لزوماً ممکن است بخش عمده‌ای از این وزن کربوهیدرات‌ها و مواد غیرذخیره‌ای (ساختار) باشند و نیز ممکن است نسبت این نوع ترکیبات با ترکیبات ذخیره‌ای (محلول و قابل انتقال) در ارقام مختلف متنوع باشد.

تنوع گسترده‌ای در مقدار ذخیره‌سازی ارقام مشاهده شد. مقدار ذخیره‌سازی در بین ارقام از ۱/۲۲ تا ۲/۱۶ گرم متغیر بود. متوسط مقدار ذخیره‌سازی در بین ارقام ۱/۶۷ گرم بود. ارقامی مانند سبلان، کراس شاهی، کرج۱، آذر و عدل، بیشترین ذخیره‌سازی؛ و ارقامی مانند مونتانا، اترک، بک‌کراس روشن بهاره، شهریار و مغان۱، کمترین ذخیره‌سازی را داشتند (جدول۲). عموماً ارقامی

که دارای ذخیره‌سازی بیشتری بودند، واکنش خفیف‌تری به حذف برگ نشان دادند. توان ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی، یک عامل مهم تأثیرگذار بر انتقال مجدد خوانده شده است (Ehdaei *et al*., 2006).

جدول ۱. اثر کاهش منبع بر عملکرد تک‌سنبلهٔ ارقام گندم. حذف برگ در مرحلهٔ گلدهی انجام گرفت. در تیمار برگ‌زدایی کامل، کل برگ‌ها؛ و در برگ‌زدایی جزئی، کل برگ‌ها به‌جز برگ پرچم حذف شدند هر عدد میانگین ۱۰ بوته در هر کرت و سه تکرار است.

ردیف	رقم	عملکرد دانه (گرم در بوته)				
		شاهد	برگ‌زدایی جزئی		برگ‌زدایی کامل	
		(بدون برگ‌زدایی)	میانگین	درصد تغییرات	میانگین	درصد تغییرات
۱	کاسگوژن	۲/۱۵	۱/۰۶	-۵۰/۷۰	۱/۵۰	-۳۰/۲۳
۲	فونگ	۲/۱۳	۱/۹۴	-۸/۹۲	۱/۶۹	-۲۰/۶۶
۳	دریا	۱/۹۷	۱/۷۲	-۱۲/۶۹	۱/۴۱	-۲۸/۴۳
۴	چناب	۱/۹۴	۱/۸۸	-۳/۰۹	۱/۶۱	-۱۷/۰۱
۵	مغان۱	۱/۹۴	۱/۷۸	-۸/۲۵	۱/۵۲	-۲۱/۶۵
۶	استورک	۱/۹۴	۱/۸۵	-۴/۶۴	۱/۶۱	-۱۷/۰۱
۷	آذر	۱/۹۰	۱/۷۸	-۶/۳۲	۱/۵۵	-۱۷/۴۲
۸	سیستان	۱/۹۰	۱/۸۸	-۱/۰۵	۱/۶۹	-۱۱/۰۵
۹	سبلان	۱/۸۷	۱/۶۱	-۱۳/۹۰	۱/۲۳	-۳۴/۲۲
۱۰	کویر	۱/۸۷	۱/۷۲	-۸/۰۲	۱/۵۴	-۱۷/۶۵
۱۱	مارون	۱/۸۶	۱/۷۹	-۳/۷۶	۱/۳۳	-۲۸/۴۹
۱۲	هیرمند	۱/۸۵	۱/۶۹	-۸/۶۵	۱/۱۱	-۴۰/۰۰
۱۳	فلات	۱/۸۳	۱/۷۴	-۴/۹۲	۱/۵۳	-۱۶/۳۹
۱۴	آرتا	۱/۸۲	۱/۵۷	-۱۳/۷۴	۱/۲۰	-۳۴/۰۷
۱۵	اترک	۱/۸۱	۱/۷۲	-۴/۹۷	۱/۴۹	-۱۷/۶۸
۱۶	شهریار	۱/۸۱	۱/۶۴	-۹/۳۹	۱/۴۷	-۱۸/۷۸
۱۷	کراس فلات هامون	۱/۸۱	۱/۶۴	-۹/۳۹	۱/۳۵	-۲۵/۴۱
۱۸	کراس شاهی	۱/۸۱	۱/۷۷	-۱/۱۲	۱/۴۹	-۱۶/۷۶
۱۹	بک کراس روشن بهاره	۱/۷۹	۱/۵۷	-۱۲/۲۹	۱/۲۶	-۲۹/۶۱
۲۰	مردوشت	۱/۷۹	۱/۶۷	-۶/۷۰	۱/۴۴	-۱۹/۵۵
۲۱	عدل	۱/۷۷	۱/۷۳	-۲/۲۶	۱/۳۳	-۲۴/۸۶
۲۲	هامون	۱/۷۷	۱/۶۹	-۴/۵۲	۱/۴۳	-۱۹/۲۱
۲۳	آذر۲	۱/۷۶	۱/۶۲	-۷/۹۵	۱/۵۰	-۱۴/۷۷
۲۴	بولانی	۱/۷۵	۱/۴۸	-۱۵/۴۳	۱/۲۳	-۲۹/۷۱
۲۵	سایسون	۱/۷۲	۱/۴۵	-۱۵/۷۰	۱/۳۵	-۲۱/۵۱
۲۶	آزادی	۱/۶۸	۱/۴۴	-۱۴/۲۹	۱/۲۸	-۲۳/۸۱
۲۷	دز	۱/۶۷	۱/۴۲	-۱۴/۹۷	۱/۱۸	-۲۹/۳۴
۲۸	بیات	۱/۶۴	۱/۵۱	-۷/۹۳	۱/۲۵	-۲۳/۷۸
۲۹	پیشتاز	۱/۶۲	۱/۴۲	-۱۲/۳۵	۱/۲۸	-۲۰/۹۹
۳۰	کرج۲	۱/۶۱	۱/۳۹	-۱۳/۶۶	۱/۲۷	-۲۱/۱۲
۳۱	مغان۲	۱/۶۰	۱/۷۷	-۱۰/۶۳	۱/۶۷	۴/۳۷
۳۲	فرونتانا	۱/۵۴	۱/۴۷	-۴/۵۵	۱/۲۴	-۱۹/۴۸
۳۳	مونتانا	۱/۴۸	۱/۲۵	-۱۵/۵۴	۱/۱۵	-۲۲/۳۰
۳۴	کرج۱	۱/۳۶	۱/۵۰	۱۰/۲۹	۱/۱۵	-۱۵/۴۴
۳۵	شعله	۱/۳۰	۱/۲۰	-۷/۶۹	۰/۹۸	-۲۴/۶۲
۳۶	کرج۳	۱/۱۹	۰/۹۰	-۲۴/۳۷	۰/۸۴	-۲۹/۴۱
	میانگین	۱/۷۶	۱/۵۹	-۹/۲۴	۱/۳۷	-۲۲/۲۰

ساقه محل اصلی ذخیره قبل از گرده‌افشانی است و به‌طور معمول، بوته‌های گندم تا قبل از گلدهی، کمتر با عوامل نامساعد محیطی و درونی محدودکنندهٔ فتوسنتز مواجهند (Giunta *et al*., 1995).

ازاین‌رو وزن خشک بیشتر ساقه در این مرحله را از این دیدگاه، می‌توان صفتی مطلوب و مرتبط با مقاومت به تنش یا وضعیت کاهش منابع فتوسنتزی دانست.

انتقال مجدد کل

تنوع گسترده‌ای در مقدار انتقال مجدد ارقام مشاهده شد. مقدار این انتقال مجدد از ۰/۱ تا ۰/۷ گرم در ساقه متغیر بود. متوسط مقدار انتقال مجدد ۰/۴۷ گرم بود. ارقامی مانند کراس‌شاهی، هامون، هیرمند، استورک و فونگ، بیشترین انتقال مجدد را داشتند و ارقامی مانند شعله، آزادی، مرودشت، کرج۳ و مونتانا، دارای کمترین انتقال مجدد بودند (جدول۲). دلیل این موضوع، وجود تنوع ژنتیکی از نظر ذخیره‌سازی کارایی و پتانسیل حرکت مجدد مادهٔ خشک به دانه در ژنوتیپ‌های گندم است (Gagianas & Papakosta, 1991). اگرچه ذخیره‌سازی زیاد مواد فتوسنتزی شرط اولیهٔ زیاد بودن انتقال مجدد است، لزوماً ممکن است این انتقال مجدد در ارقام رخ ندهد. به‌عبارت دیگر، ممکن است برخی ارقام ذخیره‌سازی زیادی داشته باشند، ولی انتقال مجدد چندانی نداشته باشند؛ مانند رقم هامون که ذخیره‌سازی کمتری داشت، اما در بهره‌برداری از این ذخایر بهتر عمل کرد. Ehdaie *et al.* (2006) در تحقیق خود دربارهٔ ۱۱ رقم گندم با خصوصیات مختلف، انتقال مجدد را از طریق وزنی اندازه‌گیری و مقدار آن را بین ۳۲۲ تا ۹۱۷ میلی‌گرم گزارش کردند. چنین تنوعی در تحقیقات دیگر نیز گزارش شده است (Ehdaie & Waines, 1996; Xue *et al.*, 2009). ارقامی که دارای درصد کاهش عملکرد تک‌سنبلهٔ بیشتری در وضعیت حذف فتوسنتز جاری بودند، اغلب انتقال مجدد اندکی داشتند. گندم‌های دوروم به‌دلیل مقاومت زیاد در برابر وضعیت نامساعد محیطی، در برنامه‌های اصلاح نباتات کانون توجهند. از ارقام دوروم به‌کاررفته در تحقیق حاضر، رقم استورک دارای انتقال مجدد زیادی بود. ازاین‌رو به‌نظر می‌رسد رقم استورک می‌تواند در برنامه‌های به‌نژادی مورد توجه قرار گیرد. در این راستا Ehdaie *et al.* (2008) نیز به سطح بالای انتقال مجدد از میانگره‌های مختلف گندم‌های دوروم اشاره کرده‌اند. ارقامی که به حذف برگ واکنش کمتری نشان دادند، انتقال مجدد بیشتری داشتند، برای مثال رقم کراس‌شاهی از ارقامی بود که بیشترین انتقال مجدد و واکنش به تیمار حذف برگ را داشت. یکی از سازوکارهای جبرانی احتمالی در وضعیت کاهش فتوسنتز جاری، افزایش انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقه به‌سوی دانه‌ها است. گیاه به‌طور معمول در زمانی که تولید مازاد بر نیاز داشته باشد، مواد پرورده را روانهٔ ساقه می‌کند تا به‌طور موقت در آنجا ذخیره شود و بسته به مقدار نیاز دوباره مورد مصرف قرار گیرد. در این زمینه Borras *et al.* (2004) نیز گزارش دادند با حذف برگ‌ها، مقدار انتقال مجدد مواد از ساقه به دانه‌ها در مقایسه با گیاهان شاهد افزایش می‌یابد. به‌طور عمومی گیاهان در وضعیت مناسب ترجیح می‌دهند از فتوسنتز جاری برای پر کردن دانه و تشکیل عملکرد استفاده کنند، ولی در وضعیت کاهش منابع فتوسنتزی مانند تنش خشکی از سازوکارهای جبرانی مانند انتقال مجدد استفاده می‌کنند. تعدادی از محققان اشاره کرده‌اند که گیاه گندم به‌خصوص در وضعیت مطلوب محیطی، دچار محدودیت مخزن است (Ahmadi *et al.*, 2009; Borras *et al.*, 2004). بدین معنا که دانه‌ها گنجایش کافی برای مواد فتوسنتزی عرضه‌شده را ندارند. اما این اصل همیشه صادق نیست و ممکن است از یک رقم به رقم دیگر و از سالی به سال دیگر فرق کند (Cruze-Aguado *et al.*, 1999). ارقامی که دارای عملکرد تک‌سنبله بیشتری در وضعیت حذف برگ بودند، انتقال مجدد زیادی نیز داشتند. این موضوع نشان می‌دهد که بهبود انتقال مجدد در وضعیت کاهش منابع فتوسنتزی با افزایش عملکرد دانه همراه خواهد بود.

کارایی انتقال مجدد

کارایی انتقال مجدد که از نسبت مقدار مواد منتقل‌شده به حداکثر وزن میانگره‌ها محاسبه شد، در جدول۳ نشان داده شده است. کارایی انتقال مجدد از ۰۷/ درصد تا ۴۱ درصد متغیر بود. ارقامی مانند سایسون، هامون، هیرمند، مغان۲ و بیات، دارای بیشترین کارایی انتقال مجدد؛ و ارقامی مانند شعله، مرودشت، کرج۳، آزادی و کرج۱، دارای کمترین کارایی انتقال مجدد بودند (جدول۲). مقدار این صفت در تحقیق Ehdaie *et al.* (2006) از ۳۹-۱ درصد برای دم‌گل‌آذین، ۵۱-۲۰ درصد برای

میانگره ماقبل آخر و ۵۱-۲۲ برای میانگره‌های زیرین متغیر بود. همچنین Borrell *et al.* (1993) بیان کردند که کارایی انتقال مجدد در ساقهٔ ارقام پابلند، دارای ژن Rht_1 و Rht_2 به‌ترتیب ۴۲، ۵۵ و ۴۳ درصد بود.

جدول۲. مقایسهٔ میانگین انتقال مجدد کل، مقدار ذخیره‌سازی، کارایی انتقال مجدد و مقدار مشارکت در ۳۶ رقم گندم. اعداد داخل جدول میانگین سه تکرار هستند. ارقام براساس انتقال مجدد کل و به‌ترتیب رتبه مرتب شده‌اند.

ردیف	رقم	انتقال مجدد کل (میلی‌گرم)	مقدار ذخیره‌سازی (میلی‌گرم)	کارایی انتقال مجدد (درصد)	مقدار مشارکت (درصد)	عملکرد تک‌سنبله در وضعیت حذف فتوسنتز جاری (گرم)
۱	کراس شاهی	۰/۷۱^{1**}	۲/۱۲^{2}	۰/۳۴^{9}	۰/۴۱^{13}	۱/۲۸^{10}
۲	هامون	۰/۶۷^{3}	۱/۷۳^{16}	۰/۳۹^{2}	۰/۴۳^{8}	۱/۳۵^{5}
۳	هیرمند	۰/۶۶^{3}	۱/۸۱^{11}	۰/۳۶^{3}	۰/۳۴^{22}	۱/۳۱^{7}
۴	استورک	۰/۶۶^{4}	۱/۸۶^{8}	۰/۳۵^{6}	۰/۴۵^{6}	۱/۳۴^{6}
۵	فونگ	۰/۶۳^{5}	۱/۸۲^{10}	۰/۳۵^{7}	۰/۳۷^{18}	۱/۴۰^{1}
۶	بیات	۰/۶۳^{6}	۱/۷۷^{14}	۰/۳۶^{5}	۰/۴۹^{3}	۱/۲۵^{14}
۷	آذر	۰/۶۰^{7}	۲/۰۲^{4}	۰/۳۰^{14}	۰/۴۲^{12}	۱/۲۵^{15}
۸	چناب	۰/۶۰^{8}	۱/۷۹^{13}	۰/۳۳^{10}	۰/۴۶^{5}	۱/۰۸^{26}
۹	سایسون	۰/۵۹^{9}	۱/۴۳^{31}	۰/۴۱^{1}	۰/۶۴^{1}	۱/۲۰^{21}
۱۰	کرج۲	۰/۵۸^{10}	۱/۹۵^{7}	۰/۳۰^{15}	۰/۴۸^{4}	۱/۳۹^{4}
۱۱	کاسکوژن	۰/۵۸^{11}	۱/۸۳^{9}	۰/۳۲^{13}	۰/۳۹^{14}	۱/۳۹^{2}
۱۲	مغان۲	۰/۵۸^{12}	۱/۶۱^{20}	۰/۳۶^{4}	۰/۳۶^{20}	۱/۲۷^{11}
۱۳	پیشتاز	۰/۵۴^{13}	۱/۶۶^{19}	۰/۳۳^{11}	۰/۴۲^{10}	۱/۱۰^{25}
۱۴	دریا	۰/۵۴^{14}	۱/۷۹^{12}	۰/۳۰^{17}	۰/۳۱^{26}	۱/۲۹^{9}
۱۵	فرونتانا	۰/۵۴^{15}	۱/۹۸^{6}	۰/۲۷^{23}	۰/۳۸^{16}	۱/۲۱^{18}
۱۶	فلات	۰/۵۱^{16}	۱/۵۷^{21}	۰/۳۲^{12}	۰/۳۰^{28}	۱/۲۰^{20}
۱۷	سبلان	۰/۴۷^{17}	۲/۱۶^{1}	۰/۲۲^{30}	۰/۳۳^{33}	۱/۰۶^{27}
۱۸	مارون	۰/۴۷^{18}	۱/۶۷^{18}	۰/۲۸^{22}	۰/۳۴^{21}	۱/۱۲^{24}
۱۹	آرتا	۰/۴۵^{19}	۱/۵۳^{23}	۰/۲۹^{18}	۰/۵۰^{2}	۱/۱۳^{23}
۲۰	مغان ۱	۰/۴۵^{20}	۱/۳۶^{32}	۰/۳۴^{8}	۰/۲۸^{30}	۱/۲۱^{19}
۲۱	بولانی	۰/۴۳^{21}	۱/۵۱^{25}	۰/۲۸^{20}	۰/۴۳^{9}	۰/۹۷^{33}
۲۲	سیستان	۰/۴۱^{22}	۱/۴۵^{29}	۰/۲۸^{21}	۰/۳۳^{24}	۱/۲۶^{13}
۲۳	عدل	۰/۴۰^{23}	۲/۰۱^{5}	۰/۲۰^{31}	۰/۳۸^{17}	۱/۱۵^{22}
۲۴	کراس فلات هامون	۰/۴۰^{24}	۱/۵۴^{22}	۰/۲۶^{24}	۰/۳۲^{25}	۱/۳۹^{3}
۲۵	کرج۱	۰/۴۰^{25}	۲/۰۳^{3}	۰/۲۰^{32}	۰/۳۱^{27}	۱/۲۳^{16}
۲۶	آذر ۲	۰/۳۹^{26}	۱/۷۲^{17}	۰/۲۲^{29}	۰/۴۲^{11}	۱/۰۳^{29}
۲۷	بک کراس روشن بهاره	۰/۳۹^{27}	۱/۲۹^{34}	۰/۳۰^{16}	۰/۲۵^{32}	۱/۰۱^{30}
۲۸	اترک	۰/۳۷^{28}	۱/۲۸^{35}	۰/۲۹^{19}	۰/۲۸^{29}	۱/۰۴^{28}
۲۹	دز	۰/۳۷^{29}	۱/۵۲^{24}	۰/۲۵^{26}	۰/۴۴^{7}	۱/۳۰^{8}
۳۰	کویر	۰/۳۵^{30}	۱/۵۰^{26}	۰/۲۳^{27}	۰/۲۴^{33}	۱/۲۷^{12}
۳۱	شهریار	۰/۳۴^{31}	۱/۳۳^{33}	۰/۲۶^{25}	۰/۳۷^{19}	۱/۲۱^{31}
۳۲	مونتانا	۰/۲۸^{32}	۱/۲۲^{36}	۰/۲۳^{28}	۰/۳۸^{15}	۱/۰۰^{31}
۳۳	کرج ۳	۰/۲۵^{33}	۱/۷۴^{15}	۰/۱۵^{34}	۰/۲۷^{31}	۰/۶۱^{36}
۳۴	مرودشت	۰/۲۲^{34}	۱/۴۷^{28}	۰/۱۵^{35}	۰/۲۰^{34}	۰/۹۷^{34}
۳۵	آزادی	۰/۲۱^{35}	۱/۴۴^{30}	۰/۱۵^{33}	۰/۱۸^{35}	۰/۹۹^{32}
۳۶	شعله	۰/۱۰^{36}	۱/۴۸^{27}	۰/۰۷^{36}	۰/۱۰^{36}	۰/۶۸^{35}
	میانگین	۰/۴۷	۱/۶۷	۰/۲۸	۰/۳۶	۱/۱۷
	LSD	۱/۳۲	۰/۵۳	۰/۰۷	۰/۸۱	

** اندیس بالای اعداد نشان‌دهندهٔ رتبهٔ آن رقم در بین ارقام ارزیابی‌شده است.

مشاهده می‌شود که اغلب، ارقامی با کارایی انتقال مجدد بیشتر، دارای درصد کاهش کمتری در عملکرد تک‌سنبله بودند و در مقایسه با انتقال مجدد کل، کارایی انتقال مجدد، همبستگی زیادی با عملکرد تک‌سنبله

نشان داد (جدول۲). در تحقیق حاضر رابطهٔ نزدیکی بین مقدار انتقال مجدد مواد و کارایی انتقال مجدد دیده شد (جدول۲). بدین معنا که مقادیر زیاد و کم انتقال مجدد هماهنگ با کارایی زیاد و کم انتقال مجدد بود. برای مثال ارقام هامون، هیرمند و استورک که جزء ارقام دارای بیشترین مقدار انتقال مجدد بودند از نظر کارایی انتقال مجدد رتبه‌های ۲، ۳ و ۶ را داشتند. ازاین‌رو به‌نظر می‌رسد اصلاح انتقال مجدد در ارقام گندم مقدار کارایی انتقال مجدد را نیز به‌طور غیرمستقیم تغییر می‌دهد.

مقدار مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه

مقدار مشارکت مواد ذخیره‌ای ساقه در عملکرد دانه براساس مقدار کاهش وزن ساقه و نیز مقدار عملکرد دانه در گیاه محاسبه شد که در جدول ۲ نشان داده شده است. درصد مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه به‌طور میانگین ۳۶ درصد بود. وابستگی ارقام به مواد ذخیره‌ای ساقه متنوع بود. برای مثال در ارقام سایسون، آرتا و بیات به‌ترتیب ۶۴، ۵۰ و ۴۹ درصد عملکرد تک‌ساقه توسط انتقال مجدد تشکیل می‌شد. در این حالت ارقامی مانند شعله، آزادی و مرودشت به‌ترتیب با ۱۰، ۱۸ و ۲۰ درصد کمترین سهم را از انتقال مجدد در عملکرد خود داشتند (جدول۲). در همین راستا Pheloung & Siddique (1991) مقدار انتقال مجدد و مشارکت آن در عملکرد دانه را از طریق اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های ساقه مطالعه و مقدار مشارکت را از ۱۷۷-۸۵ درصد عنوان کردند. Blum *et al*. (1994) نیز مقدار انتقال مجدد و مقدار مشارکت را در دو رقم گندم و در وضعیت نرمال و تنش دمایی شدید بررسی کردند و بیان داشتند که مقدار مشارکت از ۲/۴ تا ۱۴۲ درصد متغیر بود. همان‌طور که مشاهده می‌شود، مشارکت گاهی بیشتر از ۱۰۰ درصد بوده است. این موضوع نشان می‌دهد که مقدار کاهش وزن در طول دورهٔ گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک بیشتر از مقدار وزن دانه در سنبله (عملکرد تک‌ساقه) بوده است.

نتیجه‌گیری کلی

از یافته‌های این آزمایش می‌توان نتیجه گرفت که ارقام به درجات متفاوتی از محدودیت منبع دچارند و برگ‌های مختلف در ارقام مختلف از اهمیت نسبی متفاوتی برخوردارند. همهٔ ارقام از حداقل پتانسیل انتقال مجدد برخوردار بودند و ارقام دارای حداقل و حداکثر پتانسیل انتقال مجدد شناسایی شد. ارقام کراس‌شاهی، هامون و هیرمند بیشترین انتقال مجدد؛ و ارقام شعله، آزادی و مرودشت کمترین انتقال مجدد را داشتند. برخی ارقام مانند سیستان، چناب، مارون، هامون، کراس‌شاهی و فرونتانا که واکنش کمتری به کاهش منبع نشان دادند، احتمالاً به محدودیت مخزن دچارند. همچنین با توجه به وضعیت آب‌وهوایی مدیترانه‌ای ایران، عملکرد دانهٔ گندم وابستگی زیادی به فرایند انتقال مجدد نشان می‌دهد. لزوم استفاده از ارقامی با قابلیت استفادهٔ بیشتر و بهتر از مواد اندوخته قبل از گرده‌افشانی کاملاً ضروری به‌نظر می‌رسد.

سپاسگزاری

این تحقیق در قالب طرح پژوهشی شمارهٔ ۷۱۰۱۰۱۹/۶۱۱۸ با استفاده از اعتبارات پژوهشی دانشگاه تهران انجام گرفته است.

REFERENCES

1. Ahmadi, A., Joudi, M. & Janmohammady, M. (2009). Late defoliation and wheat yield: little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research*, 113, 90-93.
2. Araus, J. L., Slafer, G. A., Reynolds, M. P. & Royo, C. (2002). Plant breeding and drought in C3 cereals:What should we breed for ? *Annals of Botany*, 89, 925-940.
3. Balkan, A., T. Genctan. & O. Bilgin. (2011). Effect of removal of some photosynthetic organs on yield components in durum wheat (*Triticum aestivum* L.). *Banglades Journal of Agricuture Research*, 36, 1-12.
4. Bdukli, E., Celik, N., Turk, M., Bayra, G. & Tas, B. (2007). Effects of post anthesis drought stress on the stem– reserve mobilization supporting grain filling of two-rowed barley cultivars at different levels of nitrogen. *Journal of Biological Science*, 7, 949-953.
5. Bidinger, F.R., Musgrave, R. B. & Fisher, R. A. (1977). Contribution of stored pre-anthesis to grain yield in wheat and barley. *Nature*, 270, 431-433.

6. Blum, A., Simmena, B., Mayer, J., Golan, G. & Shpiler, L. (1994). Stem reserve mobilization supports wheatgrain filling under heat stress. *Austrilan journal Plant Physiology*, 21, 771-781.
7. Blum. A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserves mobilization. *Euphytica*, 100, 77.
8. Borras, L., Salfer, G. A. & Otegui, M. E. (2004). Seed dry weight response to source-sink manipulation in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 86, 131-146.
9. Borrell, A. K, 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, 317-326.
10. Brancourt-Hulmel, M., Doussinault, G., Lecompte, C., Berard, P., Le Buanec, B. & Trottet, M. (2003). Genetic improvement of agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1946 to 1992. *Crop Science*, 43, 37-45.
11. Cruze-Aguado, J. A., Reyes, f., Rodest, R., Perez, L. & Dorado, M. (1999). Effect of source to sink ratio on partitioning of dry matter and c-photoassimilates in wheat during grain filling. *Annals of Botany*, 83, 655-665.
12. Davidson, D. J. & Chevalier, P. M. (1992). Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat. *Crop Science*, 32, 186-190.
13. Ehdaei, B., Allish, J. & Waines, G. (2008). Genotype variation in liner rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research*, 106, 34-43.
14. Ehdaei, B., Allish. G. A., Madore. M. A. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science*, 46, 735-746.
15. Ehdaie, B. & Waines, J. G. (1996). Genetic variation for contribution of pre-anthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetics and Breeding*, 50, 47-56.
16. Esmaeilpour-Jahromi, M. (2007). *Response of two wheat cultivars to source size modification: interaction of cultivars and plant density under water stress and non stress condition*. M. Sc. thesis. College of Agriculture, University of Tehran, Karaj. (In Farsi).
17. Esmaeilpour-Jahromi, M., Ahmadi, A., Lunn, J. E., Abbasi. A., Poustini, K. & Joudi, M. (2012). Variation in grain weight among Iranian wheat cultivars: the importance of stem carbohydrate reserves in determining final grain weight under source limited conditions. *Australian Journal of Crop Science*, 6, 1508-1515.
18. Fisher, R. A. (2008). The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Research*, 105, 15-21.
19. Giunta, F., Motzo, R. & Deidda, M. (1995). Effect of drought on leaf area development, biomass production and nitrogen uptake of durum wheat grown in a Mediterranean environment. *Australian Journal of Crop Scienc*, 96, 99- 111.
20. Joudi, M., Ahmadi, A., mohammadi, V., Abbasi, A. R., Mohammadi, H., Esmaeilpour-Jahromi, M., Bayat, Z. & Torkashvand., B. (2009). Evaluation of stem reserves accumulation and remobilization in Iranian wheat cultivar under irrigated and post-anthesis drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 2 , 315-328 (In Farsi).
21. Khodarahmi M., Nabipour A. & Zargari, K. (2010). Genetic improvement of agronomic and quality traits of wheat cultivars introduced to temperate regions of Iran during 1942–2007. *African Journal of Agricultural Research*, 9, 947-954.
22. Kobata, T., Palta, J. A. & Turner. N. C. (1992). Rate of development of post anthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Science*, 32, 1238 – 1242.
23. Kumudini. S., Hume, D. J. & Chu, G. (2002). Genetic improvement in short-season soybeans:II.nitrogen accumulation,remobilization, and partitioning. *Crop Science*, 42, 141-145.
24. Mahmood, N. & Chowdhry, M. A. (1997). Removal of green photosynthetic structures and their effect on some yield parameters in bread wheat. *Wheat Information Service*, 85, 14-20.
25. Mohamadtaheri, M., Ahmadi, A. & Poustini, K. (2010). Response of modern and old wheat cultivars improved to fit moderate, cold and warm climates of Iran to source strength reduction. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 2, 271-280. (In Farsi).
26. Nikolas. M. E, & Turner. N. C. (1993). Use of chemical desiccants and senescing agents to select wheat lines maintaining stable grain size during post-anthesis drought. *Field Crops Research*, 31, 155- 71.
27. 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.
28. Papakosta, D. K. & Gagianas, A. A. (1991). Nitrogen and dry matter accumulation, remohilization, and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal*, 83, 864-870.
29. Pheloung, P. C. & Siddique, K. H. M. (1991). Contribution of stem dry to grain in wheat cultivars. *Australian Journal of Plant Physiology*, 18, 53-64.

30. Royo, C. & Blanco. R. (1999). Use of potassium iodide to mimic drought stress in triticale. *Field Crops Research*, 59, 201-212.
31. Shakiba, M. R., Ehdaie, B., Madore, M. A. & Waines, J. G. (1996). Contribution of internode reserves to grain yield in a tall and semidwarf spring wheat. *Journal of Genetics and Breeding*, 50, 91-100.
32. 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.
33. Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R. & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418, 671-677.
34. Xue, G. P., Mclntyre, C. L., Rattey, A. R., van Herwaarden, A. F. & R. Shorter. (2009). Use of dry matter content as a rapid and low-cost estimate for ranking genotype related metabolism to water-soluble carbohydrate concentration in the stems and leaf sheath of triticum aestivum. *Crop and Pasture Science,* 60, 51- 59.
35. Yang, J. & Zang, J. (2006). Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol*, 169, 223–236.
36. Yang, J., Zhang, J., Huang, Z., Zhu, Q. & Wang, L. (2000). Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil drying during grain filling in wheat. *Crop Science*, 40, 1645-1655.
37. Yang. J., Z. Z. W, R. M. & Q. Z. (2002). Grain and dry matter yields and partitioning of assimilates in Japonica/ indica hybrid rice. *Crop Science*, 42, 766-772.