Iranian Journal of Field Crop Science
Vol 48, No 2, Summer 2017 (545-556)
DOI: 10.22059/ijfcs.2017.140323.654016

علوم گیاهان زراعی ایران
دورهٔ ۴۸، شمارهٔ ۲، تابستان ۱۳۹۶ (ص ۵۵۶-۵۴۵)

تأثیر برگ‌زدایی بر انتقال دوباره و کارایی انتقال مواد در رقم‌های گندم نان در شرایط تنش کم‌آبی

مهنار بهروزی[۱]، یحیی امام[۲*]، هادی پیرسته انوشه[۳] و سیده الهه هاشمی[۱]
۱ و ۲. دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و استاد، دانشکدهٔ کشاورزی، دانشگاه شیراز
۳. استادیار مرکز ملی تحقیقات شوری، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
(تاریخ دریافت: ۱۳۹٤/۱۰/۲۲ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۹/۱)

چکیده

به‌منظور ارزیابی تأثیر برگ‌زدایی بر میزان انتقال دوبارهٔ موادپرورده در گندم در شرایط تنش کم‌آبی، آزمایشی مزرعه‌ای به‌صورت کرت‌های دوبار خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در دانشکدهٔ کشاورزی دانشگاه شیراز در سال زراعی ۹۳-۱۳۹۲ اجرا شد. تیمارها شامل رژیم آبیاری: آبیاری مطلوب و قطع آبیاری در مرحلهٔ گلدهی به‌عنوان عامل اصلی، رقم‌های گندم پیشتاز، چمران و مرودشت به‌عنوان عامل فرعی و سطوح برگ‌زدایی: بدون برگ‌زدایی و برگ‌زدایی در اواسط مراحل ساقه‌روی یا گلدهی به‌عنوان عامل فرعی‌فرعی بودند. نتایج نشان داد، برگ‌زدایی به‌ویژه در مرحلهٔ ساقه‌روی باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه (پیشتاز ۱۹/۲ درصد، چمران ۲٤/۷ درصد و مرودشت ۲٤/۹ درصد) شد. بیشترین انتقال دوباره از تیمار برگ‌زدایی در ساقه‌روی مشاهده شد، به‌طوری‌که برگ‌زدایی در ساقه‌روی به ترتیب باعث افزایش ۱/٦ و ۱/٤ برابری سهم ذخایر ساقه و سنبله در عملکرد شد، هرچند منجر به جبران افت عملکرد ناشی از برگ‌زدایی نشد. رقم‌های پیشتاز و مرودشت به‌ترتیب بیشترین و کمترین انتقال دوباره را به‌خود اختصاص دادند. تنش کم‌آبی موجب افزایش انتقال دوباره و سهم نسبی ذخایر ساقه و سنبله در عملکرد شد، به‌گونه‌ای که سهم نسبی ساقه و سنبله در عملکرد دانه در شرایط مطلوب به‌ترتیب برابر با ۹/۱ و ٦/۸ درصد و در شرایط تنش کم‌آبی به‌ترتیب ۱۵/۲ و ۲٦/۳ درصد بود.، در این میان سهم نسبی رقم پیشتاز بیشتر بود. به‌طورکلی، نتایج این پژوهش نشان داد، اعمال تیمارهای تنش کم‌آبی و برگ‌زدایی به‌ویژه در اوایل فصل، انتقال دوبارهٔ ذخایر پیش از گلدهی و سهم نسبی ساقه و سنبله در عملکرد دانه را افزایش داد.

واژه‌های کلیدی: برگ‌زدایی، ذخایر ساقه، سهم نسبی، عملکرد.

The effect of leaf defoliation on remobilization and remobilization efficiency in bread wheat cultivars under water deficit stress

Mahnaz Behroozi[1], Yahya Emam[2*], Hadi Pirasteh-Anosheh[3] and Seyedeh Elahe Hashemi[1]
1, 2. Former M.Sc. Student and Professor, College of Agriculture, Shiraz University, Iran
3. Assistant Professor, National Salinity Research Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO)
(Received: Jan. 12, 2016 - Accepted: Nov. 21, 2016)

ABSTRACT

In order to evaluate the effects of leaf defoliation on assimilate remobilization in wheat under water deficit stress, a field experiment was carried out as a split split plot based on randomized complete block design with three replications at College of Agriculture, Shiraz University during 2013-2014 growing season. The treatments included water stress: normal irrigation and cutting-off irrigation at anthesis as main plot, wheat cultivars: Pishtaz, Chamran and Marvdasht as sub plot, and levels of source manipulation: non-defoliation, defoliation at mid-stem elongation or mid-anthesis as sub sub plots. The results showed that leaf defoliation, especially at stem elongation reduced grain yield significantly (Pishtaz 19.2%, Chamran 24.7% and Marvdasht 24.9%). The highest remobilization was also obtained from leaf defoliation treatment at stem elongation, so that defoliation at stem elongation increased proportion of stem and ear in grain yield by 1.6 and 1.4 times, respectively; however, it could not compensate yield loss resulted from leaf defoliation. Pishtaz and Marvdasht cultivars had the highest and the lowest remobilization, respectively. Water deficit enhanced remobilization and relative proportion of stem and ear in yield, so that mean of relative proportion of stem and ear in grain yield were 9.1% and 6.8% under normal and 15.2% and 26.3% under water stress conditions, respectively, meanwhile relative proportion was greater for Pishtaz cultivar. In general, water deficit stress and leaf defoliation, especially at early growth season increased remobilization before flowering and proportion of ear and stem storage in grain yield.

Keywords: Leaf defoliation, relative proportion, stem storage, yield.

* Corresponding author E-mail: yaemam@shirazu.ac.ir

مقدمه

گندم با نام علمی *Triticum aestivum* L. مهم‌ترین غلهٔ جهان است و بیشترین سطح زیر کشت زمین‌های کشاورزی جهان را به خود اختصاص داده است. از آنجا که خاستگاه گندم ناحیهٔ هلال حاصل‌خیز در شرق مدیترانه بوده است، لذا این گیاه از آغاز تکامل، نوعی از تنش کم‌آبی را در انتهای فصل رشد، به عنوان مهم‌ترین عامل محدودکنندهٔ محیطی، تجربه کرده است (Emam, 2011). تنش خشکی عمده‌ترین عامل محدودکنندهٔ رشد و عملکرد گیاهان زراعی بوده و در بیشتر نواحی غله‌خیز ایران تنش خشکی آخر فصل رشد غالب است. با توجه به رخداد تنش خشکی در دورهٔ پر شدن دانهٔ گندم و نامساعد بودن شرایط برای انجام اعمال نورساختی (فتوسنتزی) گیاه، وجود سازوکارهای جبرانی به‌منظور تأمین امنیت عملکرد دانه، بسیار سودمند و ضروری است (Emam & Seghatoleslami, 2005). انتقال دوبارهٔ مواد نورساختی یکی از راه‌های جبران کاهش نورساخت جاری گیاه ناشی از تنش خشکی است (Ulas *et al*., 2015).

دو فرآیند فیزیولوژیک نورساخت جاری و انتقال دوباره، در رشد و نمو دانه دخالت دارند (Yang *et al*., 2000). نورساخت جاری، تأمین‌کنندهٔ مواد پروردهٔ ناشی از فرآیند نورساخت از زمان تلقیح گلچه‌ها تا رسیدن فیزیولوژیک (دورهٔ پرشدن دانه) است. در انتقال دوباره، ترکیب‌های تجمع‌یافته پیش از گلدهی در اندام‌های گیاه ، به‌طور عمده ساقه، در طول دورهٔ پرشدن دانه به دانه‌ها انتقال می‌یابد. همچنین ترکیب‌های تجمع یافته در اواخر گلدهی و بی‌درنگ پس از گرده‌افشانی و انتقال دوبارهٔ آن‌ها به دانه‌ها در شکل‌گیری عملکرد دانه اهمیت ویژه‌ای دارد. در مرحله‌های خاصی از نمو گیاه، پیش از آغاز رشد خطی دانه، مواد نورساختی بسیار بیشتر از مصرف فرآیندهای مرتبط با رشد، تولید می‌شود. این مواد می‌توانند به صورت ترکیب‌های مختلف ذخیره شوند و در مرحله‌های بعدی رشد دانه، که نورساخت جاری قادر به تأمین همهٔ نیازهای مقصدهای فیزیولوژیک نیست، به دانه منتقل شوند (Maydup *et al*., 2010; Emam & Niknejad, 2011). ذخایر کربوهیدراتی ساقه که در عملکرد نهایی دانه استفاده می‌شود، در شرایط عادی حدود ۱۲ درصد و در شرایط تنش‌های خشکی و یا گرما به حدود ۴۰ درصد می‌رسد (Biswal & Kohli, 2013). درصد انتقال دوباره بین رقم‌های گندم نیز می تواند متفاوت باشد (Faraji *et al*., 2006).

برگ‌زدایی از راه کاهش نورساخت به‌طور غیرمستقیم باعث کاهش عملکرد شده و در مواردی که عملکرد اقتصادی اندام‌های هوایی گیاه باشد به‌طور مستقیم عملکرد را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Ahmadi *et al*., 2009). از سوی دیگر، حذف برگ‌ها در شرایط تنش خشکی پیش از گلدهی، ممکن است با کاهش شمار دانه‌های نابارور (عقیم)، باعث بهبود عملکرد دانه و افزایش کارایی مصرف آب در شرایط تنش خشکی شود (Mehraein *et al*., 2013). از دیگر سو، برگ‌زدایی در زمان ساقه رفتن می تواند بر میزان مواد پروردهٔ تولیدی و ذخایر ساقه در زمان پرشدن دانه تأثیرگذار باشد. به‌طور کلی برگ‌زدایی همهٔ فرآیندهای رشد و نمو و در نتیجه رشد اندام‌های هوایی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. در نتایج بررسی‌های چندی مشاهده شده است که ارتفاع گیاه، شاخص سطح برگ، جذب نور و نورساخت، وزن خشک اندام‌های هوایی، عملکرد و اجزای عملکرد تحت تأثیر سوء برگ‌زدایی قرار گرفته‌اند (Kruk *et al*., 1997; Amelework *et al*., 2015). برگ‌زدایی نوعی دست‌ورزی رابطهٔ مبدا-مقصد است که در شرایط مطلوب و تنش خشکی می‌تواند تأثیر متفاوتی داشته باشد. هرچند برهمکنش‌های معنی‌داری بین برگزدایی و انتقال دوباره در برخی گیاهان زراعی گزارش شده (Maydup *et al*., 2010; Klaedtke *et al*., 2012; Ulas *et al*., 2015)، لیکن، هنوز ابعاد فیزیولوژیک آن به‌خوبی شناخته نشده است. لذا با توجه به اهمیت بالای انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک در شرایط تنش خشکی و بررسی تفاوت‌های این پدیده در بین رقم‌های معمول گندم، این پژوهش طراحی و اجرا شد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش مزرعه‌ای در سال زراعی ۹۳-۱۳۹۲ در دانشکدهٔ کشاورزی دانشگاه شیراز در منطقهٔ باجگاه واقع

در ۱۲ کیلومتری شمال غربی شیراز با طول جغرافیایی ۲۹ دقیقه و ۷ درجهٔ شرقی، عرض جغرافیایی ۵۲ دقیقه و ۴۶ درجهٔ شمالی و ارتفاع ۱۸۱۰ متر از سطح دریا اجرا شد. آزمایش به صورت کرت‌های دوبار خردشده در قالب بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار انجام شد. تیمارها شامل رژیم آبیاری در دو سطح آبیاری مطلوب (شاهد) و قطع آبیاری در آغاز مرحلهٔ گلدهی معادل مرحله ZGS=61 (تنش کم‌آبی) به عنوان عامل اصلی، سه رقم گندم چمران، پیشتاز و مرودشت به عنوان عامل فرعی و سه تیمار دست‌ورزی مبدا (برگ‌زدایی) شامل بدون برگ‌زدایی، برگ‌زدایی در اواسط مرحله‌های ساقه رفتن (ZGS=33-34) و اواسط گلدهی (ZGS=65) به عنوان عامل فرعی‌فرعی بود.

پس از عملیات خاک‌ورزی و آماده‌سازی زمین، کرت‌های فرعی‌فرعی به مساحت ۶ مترمربع (۲×۳ متر) تهیه و در هر کرت هشت خط به طول ۳ متر و فاصلهٔ ۲۵ سانتی‌متر ایجاد شد. فاصلهٔ بین کرت‌های فرعی‌فرعی و کرت‌های فرعی ۵۰ سانتی‌متر و بین کرت های اصلی ۱ متر و بین تکرارها ۱/۵ متر در نظر گرفته شد. بذرهای یکنواخت رقم‌های گندم در عمق ۴-۳ سانتی‌متری با دست کشت شدند. پیش از کاشت و بر پایهٔ نتایج آزمون خاک (جدول ۱) همهٔ فسفر مورد نیاز به‌صورت کود سوپرفسفات تریپل به میزان ۱۱۰ کیلوگرم در هکتار و یک‌سوم نیتروژن مورد نیاز به صورت کود اوره به میزان ۵۰ کیلوگرم در هکتار به خاک اضافه شد. ماندهٔ کود اوره در مرحله‌های ساقه رفتن و گل‌دهی هر کدام به میزان ۵۰ کیلوگرم در هکتار به کرت‌های آزمایشی اضافه شد.

جدول ۱. نتایج آزمون خاک در مزرعهٔ مورد بررسی (باجگاه، فارس)

Table 1. The results of soil analysis in the experimental field (Badjgah, Fars)

Texture	K ($mg\ kg^{-1}$)	P ($mg\ kg^{-1}$)	N (%)	OC (%)	pH	EC ($dS\ m^{-1}$)
Clay loam	345	10.4	0.11	0.87	7.43	0.65

رقم‌های مورد استفاده از مجموعهٔ (کلکسیون) بذر رقم‌های آزمایشگاه غلات دانشکدهٔ کشاورزی دانشگاه شیراز تأمین شد. اجرای سطوح برگ‌زدایی در دو مرحلهٔ آغاز ساقه رفتن (ZGS=31) و گلدهی (ZGS=60) با استفاده از قیچی باغبانی روی کل بوته‌های هر کرت و کل برگ‌های هر بوته به جز برگ پرچم انجام شد. آبیاری کرت‌های آبیاری مطلوب در کل دورهٔ آزمایش و کرت‌های تنش خشکی تا زمان گلدهی در حد ظرفیت مزرعه (۲۲/۳ درصد وزنی) انجام شد. بدین ترتیب که پیش از آبیاری از خاک مزرعه نمونه‌برداری می‌شد و با تعیین میزان رطوبت خاک، میزان آبیاری تا رسیدن به حد ظرفیت مزرعه محاسبه می‌شد. حجم آب آبیاری با استفاده از کنتور اندازه‌گیری شد. از گلدهی تا آخر فصل رشد، آبیاری کرت‌های تنش کم‌آبی قطع شد.

به‌منظور برآورد توان ذخیره‌سازی مواد نورساختی در ساقه و انتقال دوبارهٔ آن‌ها در شرایط مطلوب و تنش کم‌آبی، از هر کرت فرعی‌فرعی بیست ساقهٔ اصلی کامل یکنواخت انتخاب و نشانه‌گذاری شد. این ساقه‌ها به پنج گروه همسان تقسیم شدند و از ده روز پس از گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک، به صورت هفتگی در پنج مرحله و در هر مرحله چهار ساقه همراه با سنبله برداشت شد و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۸۰ درجهٔ سلسیوس در آون تهویه‌دار خشک شدند. سپس ساقه و دانه‌ها توزین شده و انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه، انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای از سنبله به دانه، کارایی ساقه و سنبله در انتقال ذخایر به دانه، سهم نسبی ذخایر ساقه و سنبله در عملکرد، انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک و کارایی انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک بر پایهٔ رابطه‌های زیر محاسبه شد (Yang *et al.*, 2000; Chen *et al.*, 2011):

انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه: کسر (وزن خشک ساقه در مرحلهٔ رسیدگی دانه) از (بیشینه وزن خشک ساقه پس از گلدهی)

انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای از سنبله به دانه: کسر (وزن خشک کاه سنبله در مرحلهٔ رسیدگی دانه) از (بیشینه وزن خشک کاه سنبله پس از گلدهی)

کارایی ساقه در انتقال ذخایر به دانه: [نسبت (انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه) به (بیشینه وزن خشک ساقه پس از گلدهی)] × ۱۰۰

کارایی سنبله در انتقال ذخایر به دانه: [نسبت (انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای از کاه سنبله به دانه) به (بیشینه وزن خشک کاه سنبله پس از گلدهی)] × ۱۰۰

سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد: [نسبت (انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه) به (عملکرد دانه)] × ۱۰۰

سهم نسبی ذخایر سنبله در عملکرد: [نسبت (انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای از کاه سنبله به دانه) به (عملکرد دانه)] × ۱۰۰

میزان مادهٔ خشک انتقال یافته: کسر [مادهٔ خشک (برگ، ساقه و پوشال) در مرحلهٔ رسیدگی فیزیولوژیک] از مادهٔ خشک در مرحلهٔ گلدهی)

کارایی انتقال دوبارهٔ ماده خشک: [نسبت (مادهٔ خشک انتقال یافته) به (مادهٔ خشک کل گیاه در مرحلهٔ گلدهی)] × ۱۰۰

آزمون عادی (نرمال)بودن و تجزیهٔ واریانس داده‌ها و همچنین مقایسهٔ میانگین‌ها بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح احتمال ۱ درصد با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS انجام گرفت. برای ترسیم نمودارها از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیهٔ واریانس نشان داد، تأثیر تنش کم‌آبی، رقم، تغییر اندازهٔ مبدا (برگ‌زدایی) و برهمکنش آن‌ها بر انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار شد (جدول ۲). نتایج مقایسهٔ میانگین اثر متقابل سه گانه نشان داد، بیشترین میزان انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک در رقم پیشتاز در برگ‌زدایی در زمان ساقه‌روی در شرایط تنش کم‌آبی مشاهده شد (شکل ۱). با اعمال تنش کم‌آبی، مادهٔ خشک انتقال‌یافته نسبت به تیمار آبیاری مطلوب افزایش یافت. بیشتر بودن میزان انتقال در تیمار تنش می تواند به دلیل تقاضای مقصد فیزیولوژیک و وجود مواد ذخیره‌ای کافی در بخش‌های رویشی و انتقال آن در زمان تنش باشد (Emam & Niknejad, 2011). بین سطوح کاهش اندازهٔ مبدا، بیشترین و کمترین میزان انتقال دوباره به ترتیب در برگ‌زدایی زمان ساقه‌روی و بدون‌برگ‌زدایی مشاهده شد (جدول ۳). در نتایج یک پژوهش (Posteini *et al*., 1996) مشخص شد، برگ‌زدایی باعث افزایش میزان انتقال دوباره و کاهش درصد پروتئین دانه‌های گندم می‌شود، در حالی که تأثیری بر عملکرد دانه ندارد. همچنین در نتایج بررسی دیگری گزارش شده است، برگ‌زدایی در گندم در مرحلهٔ غلاف رفتن و یا گلدهی تأثیر معنی‌داری بر انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک به دانه ندارد (Ahmadi *et al*., 2009). در پژوهش همسان دیگری تنش کم‌آبی انتقال دوبارهٔ کربن کل در گندم را ۲۷/۱-۲۳/۸ درصد نسبت به شرایط آبیاری مطلوب افزایش داد (Yang *et al*., 2000). در واقع، پیری زودهنگام ناشی از کمبود آب در طول دورهٔ پرشدن دانه انتقال دوبارهٔ مادهٔ ذخیره‌شده به دانه را افزایش می‌دهد (Yang & Zhang, 2006). در نتایج بررسی دیگری بیان شده است، در شرایط تنش خشکی سهم کل مواد ذخیره‌ای در تشکیل دانهٔ گندم می‌تواند به بیشتر از ۵۰ درصد نیز برسد (Klaedtke *et al*., 2012). در زمان پرشدن دانه، تنش خشکی از راه کاستن نورساخت جاری باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود و بخشی از نیاز مقصد برای پر شدن دانه از راه انتقال دوبارهٔ مواد نورساختی ذخیره‌شده تأمین می‌شود (Maghsoudi Moud & Islami, 2011; Klaedtke *et al*., 2012).

نتایج این پژوهش نشان داد، اثر اصلی تنش خشکی، رقم و برگ‌زدایی بر کارایی انتقال دوباره در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). اعمال تنش خشکی کارایی انتقال دوبارهٔ مواد خشک را به‌طور معنی‌داری افزایش داد (جدول ۳). این وضعیت بیانگر آن است که در شرایط کمبود آب نسبت مادهٔ خشک منتقل‌شده به ذخیره‌شده افزایش می یابد تا کاهش عملکرد دانه را تا حدی جبران کند (Maghsoudi Moud & Islami, 2011; Chen *et al*., 2013). در بین رقم‌ها، بیشترین و کمترین میزان این صفت به ترتیب مربوط به رقم پیشتاز و مرودشت بود. همچنین در بین سطوح برگ‌زدایی بیشترین و کمترین میزان نسبت مادهٔ خشک منتقل‌شده

به ذخیره‌شده به ترتیب مربوط به برگ‌زدایی در زمان ساقه‌روی و تیمار بدون برگ‌زدایی بود (جدول ۳). در یک بررسی روی رقم‌های گندم مشخص شد که انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک، در نتیجهٔ تنش خشکی افزایش یافت (Maghsoudi Moud & Islami, 2011). در این پژوهش مشخص شد، در شرایط آبیاری مطلوب، درصد انتقال دوباره از دم گل‌آذین رقم‌های پاکوتاه بیشتر از میانگرهٔ ماقبل آخر بود، در حالی که در شرایط تنش خشکی، مادهٔ خشک بیشتری از میانگرهٔ ماقبل آخر رقم‌های پاکوتاه انتقال دوباره یافت.

سهم انتقال دوباره در عملکرد دانه به‌طور معنی‌داری توسط اثر اصلی تنش خشکی، رقم و برگ‌زدایی در سطح احتمال ۱درصد تحت تأثیر قرار گرفت (جدول۳). با اعمال تنش خشکی سهم ذخایر بخش‌های رویشی در عملکرد دانه افزایش یافت (جدول ۳). نتایج به‌دست‌آمده نشان داد، سهم ذخایر بخش‌های رویشی در تولید عملکرد دانه در شرایط مطلوب ۱۱/۲۹ و در شرایط تنش خشکی ۳۶/۶ درصد بوده است. این یافته با نتایج بررسی‌های دیگر پژوهشگران و نیز با این واقعیت که در شرایط تنش خشکی سهم ذخایر بخش‌های رویشی به ویژه ساقه در تولید عملکرد، به دلیل کاهش نورساخت جاری، افزایش می‌یابد (Niu *et al.*, 1998; Ehdaie *et al.*, 2006) همخوانی دارد. در همهٔ رقم‌های گندم سهم انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک تحت تأثیر محدودیت مبدا قرار گرفت، به‌گونه‌ای که بیشترین میزان انتقال دوباره در رقم پیشتاز (۱۲۰/۷ گرم در مترمربع) و در تیمار برگ‌زدایی در زمان ساقه‌روی (۱۳۲/۷ گرم در مترمربع) و کمترین آن در رقم مرودشت (۷۰/۷ گرم در مترمربع) در تیمار بدون برگ‌زدایی (۷۰/۳ گرم در مترمربع) مشاهده شد (جدول۳). در گیاهان در شرایط تنش خشکی که نورساخت جاری آنها به ویژه در دورهٔ پر شدن دانه‌ها محدود شده باشد، وابستگی بیشتر به مواد ذخیره‌شده در بخش‌های رویشی پیش از گلدهی، نشان‌دهندهٔ نیاز دانه‌ها به تأمین مواد پروردهٔ مکمل است (Emam & Niknejad, 2011). در نتایج پژوهش Schnyder (1993)، گزارش شد که زیادتر بودن سهم نسبی ذخایر پیش از گلدهی در تولید عملکرد دانه جو در شرایط تنش خشکی، به‌طورمعمول با میزان عملکرد دانه همبستگی منفی دارد.

نتایج این پژوهش نشان داد، اثر اصلی تنش کم‌آبی، رقم و برگ‌زدایی و برهمکنش آن‌ها بر انتقال دوبارهٔ مواد پروردهٔ ساقه در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود و اثر اصلی تنش کم‌آبی، رقم و برگ‌زدایی و برهمکنش کم‌آبی-رقم و رقم- برگ‌زدایی بر کارایی ذخایر ساقه به ترتیب در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد معنی‌دار شد، همچنین اثر اصلی تنش کم‌آبی، رقم و برگ‌زدایی و برهمکنش کم‌آبی- رقم، کم‌آبی-برگزدایی و رقم-برگزدایی در سطح احتمال ۱ درصد بر صفت سهم نسبی ذخایر ساقه معنی‌دار شد (جدول ۲).

جدول ۲. تجزیهٔ واریانس صفات مرتبط با انتقال دوباره در رقم‌های مورد بررسی گندم تحت تأثیر تنش خشکی و برگ‌زدایی
Table 2. Analysis of variance for the traits related to remobilization in studied cultivars of wheat under drought stress, and leaf defoliation

SOV	df	Mean of square								
		Dry matter remobilization	Efficiency of dry matter remobilization	Relative proportion of d ry matter remobilization to yield	Remobilization of stem storage	Efficiency of stem remobilization	Relative proportion of stem storage in yield	Remobilization f ear storage	Efficiency of ear in storage transport	Relative proportion of ear storage remobilization in yield
Block (R)	2	7.41 ^{ns}	11.33 ^{ns}	58.39 ^{ns}	50.49 ^{ns}	13.35 ^{ns}	0.39 ^{ns}	11.14 ^{ns}	0.92 ^{ns}	0.27 ^{ns}
Water stress (W)	1	65110.41 **	741.92 **	682.1 **	39142.21 **	2993.56 **	412.67 **	5204.79 **	120.60 ^{ns}	197.91 **
$Error_a$	2	49.67	9.81	139.57	14.85	5.72	0.59	17.48	0.87	0.02
Cultivar (C)	2	11554.77 **	131.45 **	228.10 **	8269.7 **	397.62 **	230.16 **	309.13 **	17.00 **	80.71 **
W×C	2	2151.11 **	36.29 ^{ns}	28.27 ^{ns}	809.45 **	72.20 **	28.48 **	1075.08 **	161.83 **	255.02 **
$Error_b$	8	13.32	4.35	5.72	11.81	13.03	.99	20.31	1.79	0.54
Defoliation (L)	2	18142.15 **	204.32 **	506.67 **	12695.98 **	389.70 **	345.66 **	261.45 **	37.30 **	180.40 **
W×L	2	2464.18 **	12.08 ^{ns}	19.68 ^{ns}	2972.62 **	19.51 ^{ns}	28.12 **	252.92 **	51.67 **	70.88 **
C×L	4	1178.66 **	10.23 ^{ns}	27.60 ^{ns}	1008.42 ^{ns}	41.51 *	32.36 **	231.60 **	28.50 **	93.59 **
W×C×L	4	186.19 **	0.36 ^{ns}	2.00 ^{ns}	170.27 **	2.72 ^{ns}	1.53 ^{ns}	139.60 **	21.82 **	80.45 **
Error	24	12.44	11.52	21.52	34.28	13.69	0.97	25.04	2.60	0.41
CV (%)		3.59	19.43	24.3	8.89	16.92	7.94	14.56	12.12	7.45

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

Ns, **, *: non-significant significantly difference at 1 and 5% probability levels, respectively.

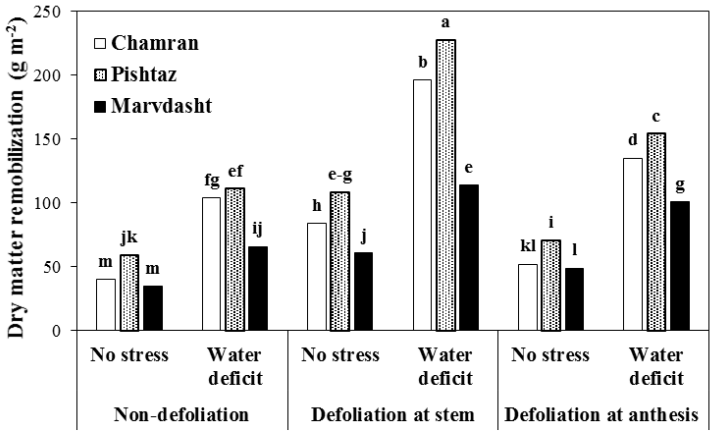
جدول ۳. مقایسهٔ میانگین تأثیر تنش خشکی، رقم گندم و برگ‌زدایی بر برخی صفات مرتبط با انتقال دوباره

Table 2. Mean comparison for the effects of drought stress, wheat cultivar and leaf defoliation on some traits related to remobilization

Treatment	Efficiency of dry matter remobilization	Relative proportion of dry matter remobilization in yield
	Water stress	
No stress	13.75[b]	11.29[b]
Water deficit	21.17[a]	36.60[a]
	Cultivars	
Chamran	18.79[a]	20.50[a]
Pishtaz	19.24[a]	20.50[a]
Marvdasht	14.35[b]	19.00[b]
	Leaf defoliation	
Non-defoliation	13.98[c]	13.87[c]
Stem elongation	20.71[a]	33.27[a]
Anthesis	17.69[b]	20.18[b]

در هر ستون و برای هر تیمار میانگین‌های دارای حرف‌های یکسان بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح ۱ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

In each column and for each treatment with similar letter had no significant difference based on Duncan at 1% probability level.

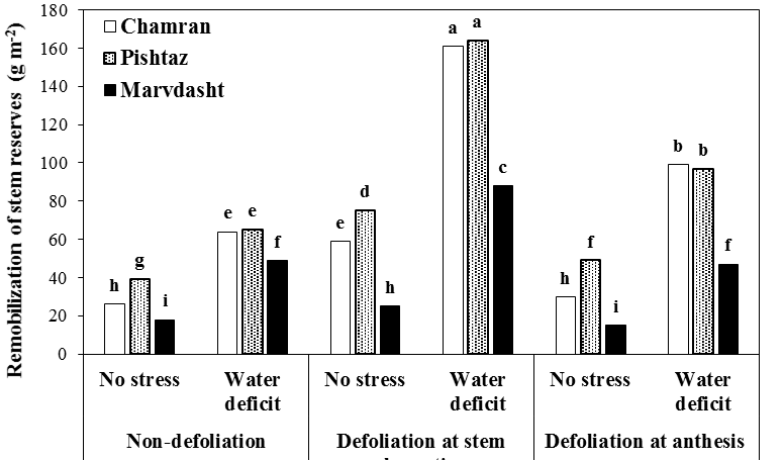


شکل ۱. تأثیر تنش کم‌آبی و برگ‌زدایی بر انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک در رقم‌های مورد بررسی گندم. میانگین‌های با حرف‌های یکسان بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

Figure 1. Effect of water deficit stress and defoliation on dry matter remobilization in studied wheat cultivars. The means followed by similar letter had no significant difference based on Duncan at 1% probability level.

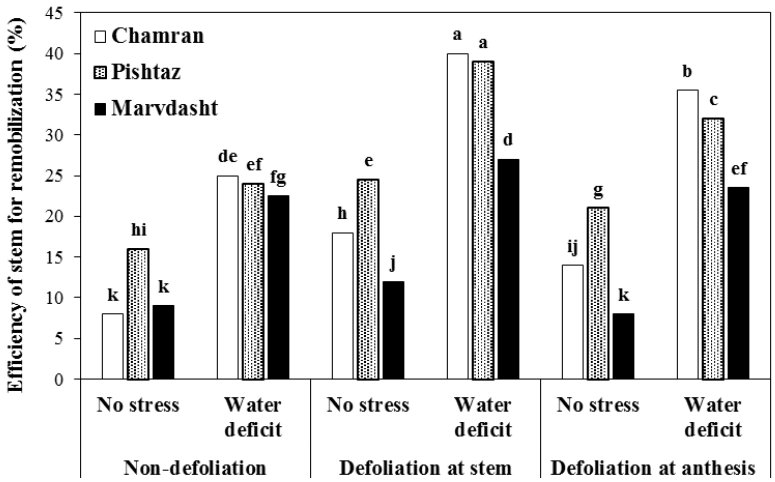
نتایج برهمکنش‌ها برای این سه صفت نشان داد که بیشترین انتقال دوبارهٔ ذخایر ساقه و کارایی ذخایر ساقه در رقم‌های چمران و پیشتاز در تیمار برگ‌زدایی در مرحلهٔ ساقه‌روی در شرایط تنش و بیشترین سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد در رقم مرودشت در تیمار برگ‌زدایی در مرحلهٔ گلدهی در شرایط تنش به دست آمد (شکل‌های ۲ تا ۴). کمترین مقادیر برای صفات انتقال دوبارهٔ ذخایر ساقه و کارایی ذخایر ساقه در رقم مرودشت در تیمارهای بدون برگ‌زدایی و برگ‌زدایی در مرحلهٔ گلدهی در شرایط غیرتنش مشاهده شد. رقم مرودشت در تیمار برگ‌زدایی در مرحلهٔ ساقه‌روی در شرایط غیرتنش نیز کمترین سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد را داشت. به‌طورکلی، تنش خشکی باعث افزایش انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای ساقه، کارایی ذخایر ساقه در انتقال ذخایر به دانه و سهم نسبی ذخایر ساقه شد. نتایج به‌دست‌آمده از این پژوهش با نتایج بررسی‌های دیگر پژوهشگران مبنی بر ازدیاد سهم ذخایر ساقه در انتقال دوبارهٔ مواد به دانه در شرایط تنش هماهنگ است (Sabry *et al*., 1995; Niu *et al*., 1998). در یک بررسی روی گندم مشخص شد، تنش خشکی باعث افزایش انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک در رقم‌های روشن، کویر و امید شد (Maghsoudi Moud & Isalmi, 2011). در بین رقم‌ها، کمترین و بیشترین میزان این صفات مربوط به رقم‌های مرودشت و پیشتاز و همچنین در تیمار برگ‌زدایی کمترین و بیشترین میزان به ترتیب مربوط

به تیمار بدون برگ‌زدایی و برگ‌زدایی در زمان ساقه‌روی بود (شکل‌های ۲، ۳ و ۴). هیدرات‌های کربن محلول، که به‌طور موقت در ساقه و غلاف‌ها ذخیره می‌شوند، به عنوان منبعی برای رشد دانه در پایان فصل رشد، هنگامی‌که نورساخت گیاه کاهش می‌یابد، استفاده می‌شود (Amelework *et al.*, 2015). افزون بر این، در نتایج بررسی دیگری نشان داده شده، تغییرپذیری در نسبت مبدا به مقصد فیزیولوژیک در ذرت می‌تواند به میزان زیادی روی ذخایر ساقه پس از گلدهی تأثیرگذار باشد (Emam & Seghatoleslami, 2005). کاهش وزن هر یک از اجزای ساقه پس از گرده‌افشانی نشان‌دهندهٔ انتقال قندهای محلول موجود در آن‌ها به سوی دانه‌های در حال رشد است (Ehdaie *et al.*, 2006).



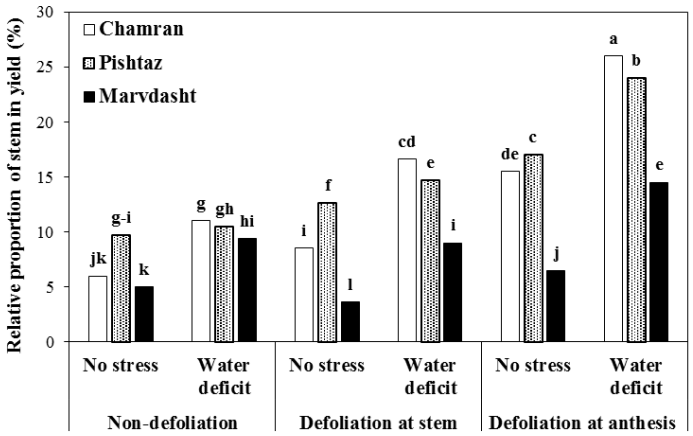
شکل ۲. تأثیر تنش کم‌آبی و برگ‌زدایی بر انتقال دوبارهٔ ذخایر ساقه به دانه در رقم‌های مورد بررسی گندم. میانگین‌های با حرف‌های یکسان بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

Figure 2. Effect of water deficit stress and defoliation on remobilization of stem reserves to grain in studied wheat cultivars. The means followed by similar letter had no significant difference based on Duncan at 1% probability level.



شکل ۳. تأثیر تنش کم‌آبی و دست‌ورزی مبدا بر کارایی ساقه در انتقال دوباره در رقم‌های مورد بررسی گندم. میانگین‌های با حرف‌های یکسان بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

Figure 3. Effect of water deficit stress and source manipulation on efficiency of stem for remobilization in studied wheat cultivars. The means followed by similar letter had no significant difference based on Duncan at 1% probability level.



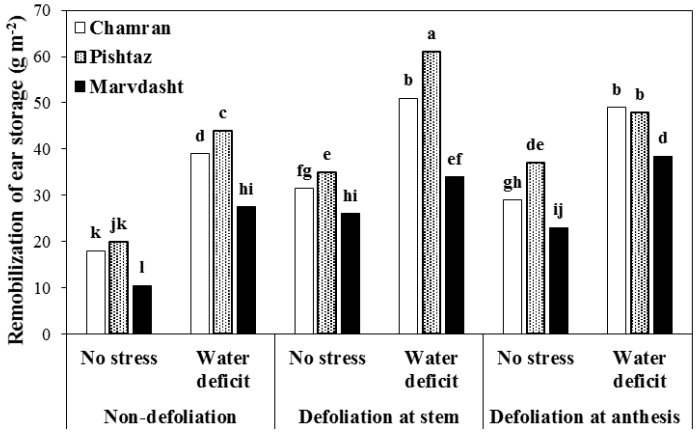
شکل ۴. تأثیر تنش کم‌آبی و برگ‌زدایی بر سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد رقم‌های مورد بررسی گندم. میانگین‌های با حرف‌های یکسان بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

Figure 4. Effect of water deficit stress and defoliation on relative proportion of stem in yield of studied wheat cultivars. The means followed by similar letter had no significant difference based on Duncan at 1% probability level.

نتایج تجزیهٔ واریانس نشان داد، انتقال دوبارهٔ مواد پروردهٔ سنبله به دانه، کارایی سنبله در انتقال ذخایر به دانه و سهم نسبی ذخایر سنبله در عملکرد تحت تأثیر معنی‌دار اثر خشکی، رقم و برگ‌زدایی و برهمکنش آنها در سطح احتمال ۱ درصد قرار گرفت (جدول ۲). در این بین، تیمار تنش کم‌آبی تأثیر بسزایی بر صفات یادشده داشت. مقایسهٔ میانگین برهمکنش‌ها نشان داد، تنش خشکی در همهٔ شرایط برگ‌زدایی و در هر سه رقم، سبب افزایش میزان انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای سنبله به دانه (شکل ۵)، کارایی سنبله در انتقال ذخایر به دانه (شکل ۶) و سهم نسبی ذخایر سنبله (شکل ۷) در مقایسه با تیمار شاهد شد. به دلیل وجود سبزینه (کلروفیل) در ریشک سنبله و امکان انجام فرآیند نورساخت در آن‌ها و همچنین با توجه به مسیر کوتاه مبدا و مقصد و صرف انرژی کمتر، سنبله می‌تواند کارایی و سهم بسزایی در انتقال مواد نورساختی به دانه‌ها به ویژه در شرایط تنش خشکی داشته باشد (Tambussi *et al*., 2007). نژادگان (ژنوتیپ)هایی که ریشک‌هایی با کارایی مناسب در انجام فرآیند نورساخت داشته باشند، سهم زیادتری از مواد انتقالی به دانه را به‌ویژه در شرایط تنش به خود اختصاص می‌دهند (Emam & Niknejad, 2011)، هر چند نقش نورساخت جاری برگ‌ها به ویژه برگ پرچم، به عنوان مهم‌ترین منبع مواد نورساختی برای پرشدن دانه‌های در حال رشد گندم در شرایط نبود تنش رطوبتی مورد توجه قرار گرفته است (Evans *et al*., 1972). لیکن، نمی‌توان از نقش نورساختی سنبله‌ها در پرشدن دانه‌های در حال رشد به‌ویژه در شرایط تنش رطوبتی چشم‌پوشی کرد (Emam, 2011). نورساخت سنبله ممکن است نقش بازدارنده یا محافظی (بافری) در جهت جلوگیری از افت شدید عملکرد دانه در شرایط محدودیت مبدا، ناشی از حذف برگ‌ها یا تنش رطوبتی عمل کند (Maydup *et al*., 2010). در شرایط تنش خشکی، سنبله ممکن است مهم‌ترین منبع مواد نورساختی برای دانه‌های در حال رشد جو و گندم دوروم باشد (Tambussi *et al*., 2007; Sanchez-Diaz *et al*., 2002).

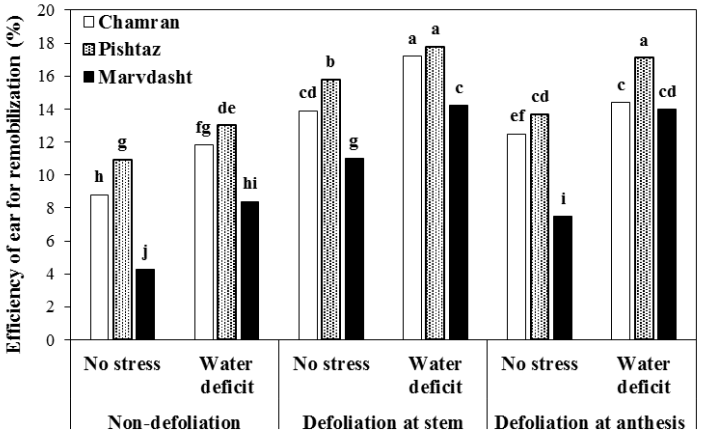
بر پایهٔ مقایسهٔ برهمکنش سه گانه، در همهٔ شرایط برگ‌زدایی و تنش کم‌آبی رقم مرودشت کمترین مقادیر انتقال دوبارهٔ مواد ذخیره‌ای سنبله به دانه، کارایی سنبله در انتقال ذخایر به دانه و سهم نسبی ذخایر سنبله را داشت، درحالی‌که بیشترین مقادیر این صفات در بیشتر شرایط مربوط به رقم پیشتاز بود (شکل‌های ۵، ۶ و ۷). در هر دو رقم، تیمارهای بدون برگ‌زدایی و برگ‌زدایی در زمان ساقه‌روی به ترتیب کمترین و بیشترین میزان این صفات را دارند (شکل‌های ۵ تا ۷). برخی پژوهشگران (Biswal & Kohli, 2013; Amelework *et al*., 2015) ابراز عقیده

کردند که برگ پرچم به‌طورمعمول بیشترین سهم را در تولید مواد نورساختی دانه بر عهده دارند، به‌طوری‌که حدود ۶۰ درصد قندهای دانه از نورساخت برگ پرچم تأمین می‌شود، هر چند در گزارش‌های دیگری (Maydup *et al*., 2010; Sanchez-Bragado *et al*., 2014) نقش نورساخت سنبله در شکل‌گیری عملکرد دانه مورد توجه بیشتر قرار گرفته است. نقش نورساخت سنبله در پر شدن دانه در گندم نان بین ۱۲ تا ۴۲ درصد گزارش شده است (Maydup *et al*., 2010). دورهٔ طولانی‌تر نورساخت سنبله‌ها پس از گرده‌افشانی نسبت به برگ‌ها و نزدیکی بیشتر آن‌ها به دانه‌های در حال پر شدن در تأمین مواد پروردهٔ برای دانه‌های در حال پر شدن مورد توجه قرار گرفته است (Sanchez-Bragado *et al*., 2014). پژوهشگران در نتایج بررسی‌های خود، سهم مشارکت سنبله‌ها در عملکرد نهایی دانه را از ۱۰ تا ۷۶ درصد بسته به رقم‌ها و شرایط محیطی گزارش کرده‌اند (Evans *et al*., 1972). نتایج این پژوهش گویای آن بود که تنش خشکی انتقال دوبارهٔ سنبله، کارایی سنبله و سهم نسبی ذخایر سنبله در عملکرد دانه را افزایش داد که بیشترین میزان افزایش در رقم پیشتاز و تیمار برگ‌زدایی زمان ساقه‌روی مشاهده شد.



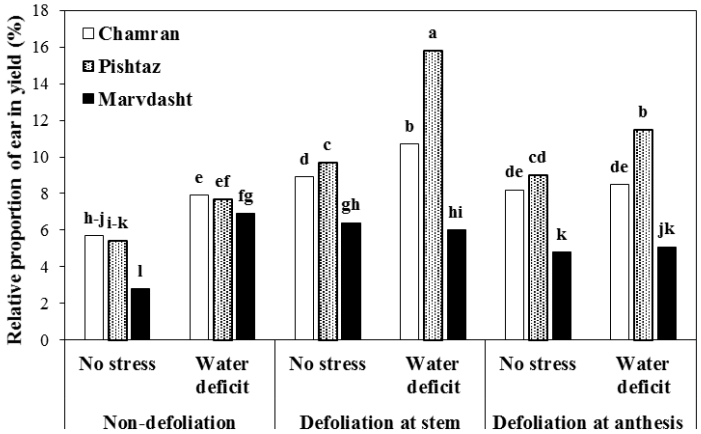
شکل ۵. تأثیر تنش کم‌آبی و برگ‌زدایی بر انتقال دوبارهٔ ذخایر سنبله به دانه در رقم‌های مورد بررسی گندم. میانگین‌های با حرف‌های یکسان بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

Figure 5. Effect of water deficit stress and defoliation on remobilization of ear storage to grain in studied wheat cultivars. The means followed by similar letter had no significant difference based on Duncan at 1% probability level.



شکل ۶. تأثیر تنش کم‌آبی و برگ‌زدایی بر کارایی سنبله در انتقال دوباره در رقم‌های مورد بررسی گندم. میانگین‌های با حرف‌های یکسان بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

Figure 6. Effect of water deficit stress and defoliation on efficiency of ear for remobilization in studied wheat cultivars. The means followed by similar letter had no significant difference based on Duncan at 1% probability level.



شکل ۷. تأثیر تنش کم‌آبی و برگ‌زدایی بر سهم نسبی ذخایر سنبله در عملکرد در رقم‌های مورد بررسی گندم. میانگین‌های با حرف‌های یکسان بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

Figure 7. Effect of water deficit stress and defoliation on relative proportion of ear in yield of studied wheat cultivars. The means followed by similar letter had no significant difference based on Duncan at 1% probability level.

عملکرد دانهٔ رقم‌های گندم به‌طور معنی‌داری بین برگ‌زدایی در مرحله‌های مختلف و تیمارهای مختلف تنش کم‌آبی متفاوت بود (جدول ۴). در هر سه رقم بیشترین عملکرد دانه از تیمار بدون برگ‌زدایی در شرایط بدون تنش به دست آمد. بیشترین کاهش عملکرد دانه در نتیجهٔ تنش کم‌آبی برابر با ۴۸/۴ درصد در رقم چمران در تیمار برگ‌زدایی در مرحلهٔ گلدهی مشاهده شد. تنش خشکی با کاهش اجزای عملکرد، باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود. رخداد تنش خشکی در مرحلهٔ گرده‌افشانی باعث کاهش شمار سنبلک بارور می‌شود. شمار سنبله در واحد سطح و شمار دانه در سنبله اجزای عملکرد حساس نسبت به تنش خشکی هستند (Emam, 2011). جزء دیگر عملکرد اقتصادی میانگین وزن دانه است. در این پژوهش افت عملکرد در شرایط تنش خشکی، بیشتر ناشی از کاهش شمار سنبلک بارور بود، تا وزن دانه. رخداد تنش خشکی از مرحلهٔ گرده‌افشانی تا رسیدگی باعث کاهش میانگین وزن دانه‌ها می‌شود (Yang *et al*., 2000). به‌رغم حساسیت بیشتر رقم چمران به تنش کم‌آبی، این رقم تحمل بهتری نسبت به برگ‌زدایی به‌ویژه در مرحلهٔ گلدهی از خود بروز داد. به‌طورکلی، بیشترین عملکرد دانهٔ گندم در رقم چمران در تیمار بدون برگ‌زدایی در شرایط بدون تنش (۶/۸ تن در هکتار) و کمترین آن در رقم مرودشت در تیمار برگ‌زدایی در مرحلهٔ ساقه‌روی در شرایط تنش کم‌آبی (۲/۳ تن در هکتار) به دست آمد. اگرچه، برگ‌زدایی موجب افزایش انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک و افزایش سهم ذخایر ساقه و سنبله در عملکرد دانه در رقم‌های گندم شد، ولی هیچ‌کدام از مرحله‌های برگ‌زدایی نتوانستند افت عملکرد ناشی از تنش خشکی را جبران کنند. در شرایط تنش خشکی، برگ‌زدایی در مرحلهٔ ساقه‌روی حتی افت بیشتری از عملکرد دانه را به دنبال داشت. در هر سه رقم پیشتاز و مرودشت، تفاوت معنی‌داری بین عملکرد در تیمار بدون برگ‌زدایی با برگ‌زدایی در مرحلهٔ گلدهی در شرایط تنش مشاهده نشد. این موضوع می‌تواند مبنای امیدبخشی برای پژوهش‌های بیشتر به‌منظور افزایش کارایی مصرف آب و افزایش تحمل به تنش خشکی باشد. در دو رقم گزارش شده است که حذف برگ‌های گندم در اواخر مرحلهٔ پنجه‌دهی، موجب افزایش ۲۲ درصدی کارایی مصرف آب می‌شود (Zhu *et al*., 2004). باور بر این است که تنش خشکی موجب افزایش انتقال دوبارهٔ مادهٔ خشک به‌ویژه از میانگره‌های پایینی ساقه می شود. با توجه به میزان زیاد تجمع مادهٔ خشک در میانگره‌های پایینی، افزایش کارایی انتقال دوبارهٔ این میانگره‌ها می‌تواند منجر به افزایش معنی‌دار عملکرد دانهٔ گندم در مناطق خشک و نیمه‌خشک شود (Abdoli *et al*., 2013).

جدول ۴. تأثیر برگ‌زدایی بر عملکرد دانه (تن در هکتار) سه رقم گندم در شرایط مطلوب و تنش کم‌آبی

Table 4. Effect of leaf defoliation on grain yield of three wheat cultivar under normal and water deficit stress

Treatments		Chamran	Pishtaz	Marvdasht
Non-defoliation	No stress	6.80 ^{a}	6.45 ^{a}	4.95 ^{de}
	Water deficit	4.75 ^{ef}	3.73 ^{hi}	2.75 ^{lm}
Defoliation at stem elongation	No stress	5.70 ^{c}	5.25 ^{d}	3.50 ^{ij}
	Water deficit	3.00 ^{kl}	2.98 ^{kl}	2.28 ^{n}
Defoliation at stem anthesis	No stress	6.40 ^{ab}	5.99 ^{bc}	4.40 ^{fg}
	Water deficit	3.30 ^{jk}	4.10 ^{gh}	2.40 ^{mn}

میانگین‌های با حرف‌های یکسان بر پایهٔ آزمون دانکن در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

The means with similar letter had no significant difference based on Duncan at 1% probability level.

نتیجه‌گیری کلی

بین رقم‌های گندم از نظر میزان انتقال دوباره تفاوت بارزی وجود داشت، به‌گونه‌ای که بیشترین و کمترین انتقال دوباره به‌ترتیب در رقم‌های پیشتاز و مرودشت مشاهده شد. استفاده از ویژگی توانایی انتقال دوبارهٔ بیشتر در رقم‌های پیشرفتهٔ گندم قابلیت استفاده از آن‌ها را برای مناطقی که با خشکی آخر فصل روبه‌رو هستند، افزایش خواهد داد. میزان انتقال دوبارهٔ رقم‌های چمران، پیشتاز و مرودشت از ۴۰، ۵۹ و ۳۵ گرم در مترمربع در شرایط بدون‌تنش و بدون برگ‌زدایی به ۱۹۶، ۲۲۷ و ۱۱۴ گرم در مترمربع در شرایط تنش خشکی و برگ‌زدایی در مرحلهٔ ساقه‌رفتن افزایش یافت. این سه رقم در شرایط تنش و برگ‌زدایی در مرحلهٔ ساقه‌رفتن به‌ترتیب ۱۶/۶، ۱۴/۷ و ۹/۰ درصد سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد و ۱۰/۷، ۱۵/۸ و ۶/۰ درصد سهم نسبی ذخایر سنبله در عملکرد دانه را داشتند. افزون بر این، کاهش اندازهٔ مبدا، به‌ویژه در اوایل فصل رشد با افزایش سهم ذخایر پیش از گلدهی در پرشدن دانه در شرایط تنش خشکی همراه بود، که این موضوع گویای اهمیت مدیریت مطلوب کشتزارهای غلات پیش از گلدهی، در صورت روبه‌رو شدن گیاه در دورهٔ پس از گلدهی با تنش کم‌آبی است.

REFERENCES

1. Abdoli, A., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Mansourifar, S. & Ghobadi, M. E. (2013). Effect of post-anthesis water deficiency on storage capacity and contribution of stem reserves to the growing grains of wheat cultivars. *Plant Knowledge Journal*, 2, 99-107.
2. Ahmadi, A., Joudi, M. & Janmohammadi, M. (2009). Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post- anthesis source limitation. *Field Crops Research*, 113, 90-93.
3. Amelework, B., Shimelis, H., Tongoona, P. & Laing, M. (2015). Physiological mechanisms of drought tolerance in sorghum, genetic basis and breeding methods: A review. *African Journal of Agricultural Research*, 10(31), 3029-3040.
4. Biswal, A. K. & Kohli, A. (2013). Cereal flag leaf adaptations for grain yield under drought: knowledge status and gaps. *Molecular Breeding*, 31(4), 749-766.
5. Chen, C., Han, G., He, H. & Westcott, M. (2011). Yield, protein, and remobilization of water soluble carbohydrate and nitrogen of three spring wheat cultivars as influenced by nitrogen input. *Agronomy Journal*, 103, 786-795.
6. Ehdaie, B., Alloush, B. G. A., Madore, M. A. & Waines, J. G. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Post anthesis changes in internode dry matter. *Crop Science*, 46, 735-746.
7. Emam, Y. (2011). *Cereal Production*. (4th ed.). Shiraz University Press, Shiraz. (in Farsi)
8. Emam, Y. & Seghatoeslami, M.J. (2005). *Crop yield, physiology and processes*. Shiraz University Press, Shiraz. (in Farsi)
9. Emam, Y. & Niknejad, M. (2011). *An introduction to the physiology of crop yield*. (2nd ed.). Shiraz University Press, Shiraz. (In Farsi)
10. Evans, L. T., Bingham, J., Jackson, P. & 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.
11. Faraji, H., Siadat, A., Fathi, G., Emam, Y., Nadian, H. & Rasekh, A. (2006). The effect of nitrogen on wheat yield under late drought stress. *Scientific Journal of Agriculture*, 29, 99-111.
12. Klaedtke, S.M., Cajiao, C., Grajales, M., Polanía, J., Borrero, G., Guerrero, A. & Leon, J. (2012). Photosynthate remobilization capacity from drought-adapted common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines can improve yield potential. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 4, 49-61.

13. Kruk, B. C., Calderini, D. F. & Slafer, G. A. (1997). Grain weight in wheat cultivars released from 1920 to 1990 as affected by post-anthesis defoliation. *Journal of Agriculture Science*, 128, 273-281.
14. Maghsoudi-Moud, A. & Islami, M. (2011). The effect of water stress on remobilization of pre-anthesis stored assimilates to grains in wheat. *Journal of Plant Physiology and Breeding*, 1, 25-38.
15. Maydup, M. L., Antonietta, M., Guiamet, J. J., Graciano, C., Lpez, J. R. & Tambussi, E. A. (2010). The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 119, 48-58.
16. Mehraein, S., Maghsoudi, K. & Emam, Y. (2013). Effect of removal of leaves above and below the ear on grain yield and yield components in maize hybrid SC704. *Iranian Journal of Crop Science*, 15(2), 152-165.
17. Niu, J. Y., Gan, Y. T., Zhang, J. W. & Yang, Q. F. (1998). Postanthesis dry matter accumulation and redistribution in spring wheat mulched with plastic film. *Crop Science*, 38, 1562-1568.
18. Posteini, K. & Barzgari, M. (1996). Effect of changing source-sink ratio on some physiological and agronomic traits of grain maize. In: Proceedings of 4th Iranian Crop Sciences Congress, Isfahan, Iran, pp 175-176.
19. Sabry, S. R. S., Smith, L. T. & Smith, G. M. (1995). Osmoregulation in spring wheat under drought and salinity stress. *Journal of Genetics and Breeding*, 49, 55-60.
20. Sanchez-Bragado, R., Molero, G., Reynolds, M. P. & Araus, J. L. (2014). Relative contribution of shoot and ear photosynthesis to grain filling in wheat under good agronomical conditions assessed by differential organ δ13C. *Journal of Experimental Botany*, 65(18), 5401-5413.
21. Sanchez-Diaz, M., Garcia, J. L., Antolin, M. C. & Araus, J. L. (2002). Effects of soil drought and atmospheric humidity on yield, gas exchange and stable carbon composition of barley. *Photosynthetica*, 40, 415-421.
22. Schnyder, H. (1993). The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relation of wheat and barley during grain filling-a review. *New phytology*, 123, 233-245.
23. Tambussi, E. A., Bort, J., Guiamet, J. J., Nogues, S. & Araus, J. L. (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.
24. Ulas, A., Behrens, T., Wiesler, F. & Horst, W. J. (2015). Defoliation affects seed yield but not N uptake and growth rate in two oilseed rape cultivars differing in post-flowering N uptake. *Field Crops Research*, 179, 1-5.
25. Yang, J., Zhang, J., Hung, Z., Zhu, Q. & Wang, L. (2000). Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil drying during grain filling of wheat. *Crop Science*, 40, 1645-1655.
26. Yang, J. & Zang, J. (2006). Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*, 169, 223-236.
27. Zhu, G. X., Midmore, D. J., Radford, B. J. & Yule, D. F. (2004). Effect of timing of defoliation on wheat (*Triticum aestivum* L.) in central Queensland I. Crop response and yield. *Field Crops Research*, 88, 211-226.