نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۹، شماره ۳ ، سال ۱۳۹۰، ص ۴۸۵-۴۷۴

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 9, No. 3, 2011, p. 474-485

اثر سطوح نیتروژن بر میزان محدودیت مبداء و الگوی توزیع مواد فتوسنتزی به دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش گرمای پایان فصل

عادل مدحج [۱*] – یحیی امام [۲]– امیر آینه بند [۳]

تاریخ دریافت: ۱۳۸۹/٤/۲۲
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۰/۳/۹

چکیده

تنش گرمای پایان فصل در مناطق نیمه گرمسیری نظیر جنوب غرب ایران به عنوان یکی از عوامل مهم محدود کنندهٔ عملکرد گندم در تاریخ کشت‌های پاییزه محسوب می شود. به منظور ارزیابی اثر سطوح نیتروژن بر میزان محدودیت مبداء و الگوی توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم، این پژوهش بصورت دو آزمایش مستقل، هر یک با آرایش کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام گرفت. آزمایش اول شامل کاشت ژنوتیپ‌ها در تاریخ کاشت توصیه شده یعنی اول آذر ماه بود و به منظور برخورد مراحل فنولوژیکی رشد بعد از گرده افشانی با تنش گرمای پایان فصل، تاریخ کاشت ژنوتیپ‌ها در آزمایش دیگر در اوایل بهمن ماه انجام شد. در هر آزمایش، سه سطح کود نیتروژن ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن خالص در هکتار به عنوان کرت اصلی و شش ژنوتیپ گندم (چمران، استار، ویری‌ناک، D–۸۳–۸ و D–۸۴–۵) به عنوان کرت‌های فرعی گزینش شدند. به منظور بررسی میزان محدودیت مبداء در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، نیمی از سنبلچه‌های هر سنبله یک هفته پس از گرده‌افشانی حذف شدند. نتایج نشان داد، کاهش میزان نیتروژن از ۱۵۰ به ۵۰ کیلوگرم در هکتار باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در هر دو شرایط بهینه و تنش گرمای پایان فصل شد. تنش گرمای پایان فصل، عملکرد دانه و وزن هزار دانه را به ترتیب ۲۴٪ و ۳۱٪ کاهش داد. میانگین محدودیت مبداء ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه ۴۵ درصد افزایش یافت. بیشترین و کمترین میزان افزایش محدودیت مبداء در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه به ترتیب به لاین دیررس D–۸۴–۵ و لاین زودرس D–۸۳–۸ اختصاص داشت. میزان افزایش محدودیت مبداء ژنوتیپ‌های دیررس، میان‌رس و زودرس به ترتیب ۵۶، ۴۳/۵ و ۳۰/۵ درصد ارزیابی شد. اگرچه سهم و کارایی توزیع مجدد مواد فتوسنتزی در شرایط تنش گرمای پایان فصل افزایش یافت، اما کاهش سهم فتوسنتز جاری به عنوان مهمترین مبداء تامین مواد فتوسنتزی دانه در مراحل پس از گرده‌افشانی، کاهش میزان انتقال مجدد و افزایش میزان محدودیت مبداء، باعث کاهش معنی‌دار وزن دانه و عملکرد دانهٔ ژنوتیپ‌های مورد مطالعه شد.

واژه‌های کلیدی: گندم، نیتروژن، تنش گرمای پس از گرده‌افشانی، محدودیت مبداء و توزیع مجدد

مقدمه

تنش گرمای پایان فصل در شرایط آب و هوای خوزستان یکی از عوامل مهم محدود کنندهٔ رشد گندم به شمار می‌رود (۷). تنش گرما از طریق اختلال در فعالیت‌های متابولیکی گیاه نظیر فتوسنتز، تنفس، تعرق و گرده‌افشانی موجب کاهش عملکرد دانه گندم می‌گردد (۶). به علت همزمانی تنش گرمای پایان فصل با مرحله پر شدن دانه، وزن دانه به عنوان یکی از مولفه‌های مهم عملکرد بیشتر از سایر مولفه‌ها تحت تأثیر قرار می‌گیرد. این مؤلفه از یک سو به میزان مواد فتوسنتزی موجود (مبداء)، به ویژه در مراحل اولیه رشد دانه و از سوی دیگر به ظرفیت و توانایی دانه‌های در حال رشد (مخزن) برای ذخیره مواد فتوسنتزی بستگی دارد (۹). منابع تامین کنندهٔ مواد فتوسنتزی برای پر شدن دانه‌ها شامل فتوسنتز جاری، انتقال مجدد مواد فتوسنتزی قبل از گرده‌افشانی ذخیره شده در اندام‌های رویشی و حرکت مجدد مواد ذخیره شده در اندام‌های رویشی از مرحلهٔ گرده‌افشانی تا ابتدای رشد خطی دانه می‌باشند، که به مجموع حرکت مجدد و انتقال مجدد، توزیع مجدد گفته می‌شود (۸).

ژنوتیپ‌های گندم مورد کشت در مناطق گرمسیری، نیمه

۱– استادیار دانشگاه آزاد اسلامی واحد شوشتر
(*– نویسنده مسئول: Email: Adelmodhej2006@yahoo.com)
۲– استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز
۳–دانشیار دانشگاه شهید چمران اهواز

گرمسیری و مدیترانه‌ای با شرایط تنش گرمای انتهای فصل، معمولاً با محدودیت مبداء روبرو هستند (۱۴). در این مناطق در زمانی که بیشترین نیاز به مواد فتوسنتزی برای رشد دانه وجود دارد، منابع تامین این مواد به دلیل کاهش تبادلات روزنه‌ای و تولید ماده فتوسنتزی خالص، پیری زودرس برگ‌ها و کاهش منابع غذایی گیاه کاهش می‌یابد (۱۹). در برخی از پژوهش‌ها میزان محدودیت مبداء به عنوان شاخصی برای ارزیابی میزان تحمل به تنش گرمای پایان فصل بکار گرفته شده است (۳۲، ۴، ۲). به منظور ارزیابی میزان محدودیت مبداء و چگونگی عرضهٔ مواد پرورده بر رشد دانه، از تیمارهایی نظیر غنی سازی گاز کربنیک، حذف گزینشی دانه‌ها (۸) و تنک کردن تعدادی از بوته‌ها (۹) استفاده می‌شود. در برخی پژوهش‌ها نشان داده شده است، میزان محدودیت مبداء در شرایط تنش گرمای پس از گرده‌افشانی نسبت به شرایط بهینه به شکل معنی‌دار افزایش یافت (۳۲ و ۲). در این پژوهش‌ها مشخص شده است، ژنوتیپ‌هایی‌که دیررس‌تر هستند، اغلب محدودیت مبداء بیشتری در شرایط تنش دارند (۲). ولتاس و همکاران (۳۲) گزارش دادند، شرایط محیطی در طی مرحلهٔ رشد گیاه، میزان مواد فتوسنتزی قابل دسترس برای رشد دانه و پتانسیل مخزن (دانه‌ها) را مشخص می‌کند. این پژوهشگران همچنین نتیجه گرفتند که ژنوتیپ‌های جو مورد مطالعه در شرایط محیطی بهینه، دارای محدودیت مخزن و در شرایط تنش گرما و خشکی پایان فصل دارای محدودیت مبداء بودند. بوراس و همکاران (۱۳) نتیجه گرفتند، اگر چه در شرایط بهینه به دلیل تولید مواد فتوسنتزی کافی، ژنوتیپ‌های گندم از محدودیت مبداء پایینی برخوردار بودند، اما برخورد مراحل پس از گرده‌افشانی با شرایط نامساعد محیطی، افزایش محدودیت مبداء را در این ژنوتیپ‌ها به همراه داشت. با توجه به رابطهٔ مستقیم میزان نیتروژن با میزان تولید مواد فتوسنتزی و دوام تولید این مواد برای رشد دانه در شرایط بهینه و تنش گرمای پایان فصل (۱۴)، بررسی اثر میزان نیتروژن مصرفی بر میزان محدودیت مبداء و الگوی توزیع مواد فتوسنتزی به دانه در شرایط تنش پایان فصل از اهمیت بسزایی برخوردار است.

با وجود اینکه در شرایط بهینه، فتوسنتز جاری بیشترین سهم را در وزن دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم به خود اختصاص می‌دهد، اما در برخی پژوهش‌ها مشخص شده است که سهم انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانه‌ها در شرایط تنش خشکی (۸) و گرمای (۲۶) پایان فصل افزایش می‌یابد. اگرچه در شرایط نامساعد محیطی پایان فصل احتمال کاهش میزان انتقال مجدد به دلیل کاهش میزان وزن خشک اندام‌های رویشی وجود دارد (۲۳)، اما جبران اثرات منفی تنش گرما و خشکی بر میزان تولید جاری مواد فتوسنتزی، از طریق افزایش سهم انتقال مجدد مواد ذخیره شده در مراحل قبل از گرده‌افشانی تا حدودی امکان‌پذیر است (۲۶). پالتا و همکاران (۲۵) گزارش دادند که در شرایط تنش گرمای پایان فصل، سهم انتقال مجدد ژنوتیپ‌های گندم در حدود ۸۱-۶۴ درصد ارزیابی شد. وان هروردن و همکاران (۳۰) اثر تنش‌های گرما و خشکی پایان فصل را بر انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه قرار داد و نتیجه گرفتند، سهم انتقال مجدد در عملکرد دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش پایان فصل ۱۰۰-۷۵ درصد و در شرایط بهینه از نظر آبیاری و دما، ۳۹-۳۷ درصد بود. در پژوهش انجام شده توسط گاوزی و همکاران (۱۷) نیز همبستگی ترکیبات کربوهیدراتی ذخیره شده در ساقه، غلاف‌ها و برگ‌های گندم با عملکرد دانه در شرایط تنش گرما و خشکی پایان فصل، مثبت و معنی‌دار ارزیابی شد. فوکر و همکاران (۱۶) گزارش دادند همبستگی بین میزان کاهش کلروفیل در برگ ژنوتیپ‌های گندم کاشته شده در شرایط تنش گرمای پایان فصل و میزان استفاده از مواد فتوسنتزی ذخیره شده در ساقه، مثبت و معنی‌دار بود. به اعتقاد این پژوهشگران، افزایش انتقال مجدد مواد فتوسنتزی با افزایش سرعت پیر شدن این برگ‌ها در شرایط تنش گرمای پس از گرده‌افشانی مرتبط و در هنگام وقوع تنش گرما در مرحلهٔ پر شدن دانه، سهم انتقال مجدد ذخایر فتوسنتزی ساقه در تامین وزن خشک دانه‌ها افزایش می‌یابد.

از آنجا که میزان نیتروژن از طریق افزایش رشد رویشی رابطهٔ همبستگی مثبت و معنی‌دار با وزن خشک سایه‌انداز گیاه در مرحلهٔ گرده‌افشانی دارد (۲۳)، به نظر می‌رسد واکنش ژنوتیپ‌های گندم به سطوح نیتروژن در شرایط تنش گرمای پایان فصل از نظر سهم و میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانه‌ها متفاوت باشد. اگرچه پاپاکوستا و گاگیاناس (۸) گزارش دادند، سهم و کارایی انتقال مجدد ماده خشک به دانه‌ها در گندم به وزن خشک اندام‌های رویشی در مرحلهٔ گرده‌افشانی بستگی داشته و وزن خشک بیشتر اندام‌ها در مرحلهٔ مذکور به افزایش انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای به دانه‌ها منجر می‌شود، اما نتایج برخی پژوهش‌های اخیر نشان می‌دهد میزان انتقال مواد از منابع به مخازن (دانه‌ها) به ظرفیت و توانایی دانه در دریافت این مواد بستگی دارد.

بررسی نتایج پژوهش‌های مختلف نشان می‌دهد با وجود اهمیت تنش گرمای پایان فصل در شرایط آب و هوایی خوزستان، ارزیابی اثرات تنش گرمای پایان فصل بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی ژنوتیپ‌های گندم متداول در منطقه کمتر انجام شده است. بهبود ژنتیکی تحمل به تنش نیازمند شناخت سازوکارهای فیزیولوژیکی تحمل به تنش به عنوان معیاری برای انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل است. بنابراین مطالعه ویژگی‌های فیزیولوژیکی مرتبط با تحمل به تنش نظیر محدودیت مبداء و رابطهٔ مبداء و مخزن در شرایط تنش گرمای پایان فصل ضروری به نظر می‌رسد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در دو سال زراعی ۱۳۸۶-۱۳۸۵ و ۱۳۸۷-۱۳۸۶ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه آزاد اسلامی اهواز با مختصات جغرافیایی ´۲۰ :°۴۰ طول شرقی و ´۲۰:°۳۲ عرض شمالی با ارتفاع ۲۰ متر از سطح دریا اجرا شد. خاک محل آزمایش دارای بافت رسی لومی بود. میزان نیتروژن، فسفر و پتاسیم قابل جذب در لایه صفر تا ۳۰ سانتیمتری خاک به ترتیب ۵/۳، ۶/۸ و۲۲۰ میلی‌گرم در کیلوگرم در سال ۱۳۸۵ و ۵/۴، ۷/۱ و ۲۲۴ میلی‌گرم در کیلوگرم در سال ۱۳۸۷-۱۳۸۶ ارزیابی گردید. با توجه به نتایج آزمون خاک نیازی به مصرف پتاسیم نبود. مقدار مواد آلی در لایه‌های ۳۰-۰ و ۶۰-۳۰ سانتیمتر در سال ۱۳۸۶-۱۳۸۵ به ترتیب ۰/۷۶ و ۰/۵۲ درصد و در سال ۱۳۸۷-۱۳۸۶ به ترتیب ۰/۷۸ و ۰/۶۱ تعیین شد. متوسط دما در فصل رشد گندم، میانگین حداکثر و حداقل آن در سال اول آزمایش به ترتیب ۲۱، ۲۶/۸ و ۱۵ درجهٔ سانتیگراد و در سال دوم به ترتیب ۲۱، ۲۸/۷ و ۱۳/۶ درجهٔ سانتیگراد بود.

این پژوهش در دو آزمایش مستقل (تاریخ کشت بهینه و دیر هنگام)، هر یک به صورت کرت یک‌بار خرد شده (اسپلیت پلات) و در قالب بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام گرفت. در یکی از آزمایش‌ها کاشت ژنوتیپ‌ها در تاریخ کاشت توصیه شده یعنی اول آذر انجام شد و به منظور برخورد مراحل فنولوژیکی رشد بعد از گرده‌افشانی با تنش گرمای پایان فصل، تاریخ کاشت در آزمایش دیگر در اوائل بهمن تنظیم شد. در هر دو آزمایش، کرت‌های اصلی شامل سه سطح کود نیتروژن ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن خالص در هکتار و کرت‌های فرعی شامل شش ژنوتیپ گندم (سه رقم گندم نان چمران، استار و ویری‌ناک و یک رقم گندم دوروم کرخه و دو لاین دوروم D-۸۴-۵ و D-۸۳-۸) بودند. میانگین متوسط دما در مرحلهٔ رشد دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم در تاریخ کاشت بهینه و دیر هنگام در سال اول آزمایش به ترتیب ۲۲ و ۲۷ درجهٔ سانتیگراد و در سال دوم به ترتیب ۲۴ و ۲۸ درجهٔ سانتیگراد ارزیابی شد. تاریخ کاشت‌های مطلوب و دیرهنگام به ترتیب به عنوان شرایط محیطی بهینه و تنش گرمای پایان فصل در نظر گرفته شدند.

مقدار بذر در واحد سطح بر اساس توصیه‌های تحقیقاتی ۴۰۰ و ۵۰۰ بوته در متر مربع به ترتیب برای ژنوتیپ‌های گندم دوروم و نان در نظر گرفته شد. کاشت ژنوتیپ‌ها در شش خط کاشت در هر کرت صورت گرفت. طول هر خط سه متر و فاصله بین ردیف‌ها ۰/۲ متر بود. کود نیتروژن از منبع اوره بر حسب میزان تیمار نیتروژن و فسفر به میزان ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار اکسید فسفر از منبع فسفات آمونیم به خاک اضافه شد. یک دوم کود نیتروژن و تمام کود فسفر به صورت پایه بعد از دیسک اول در مزرعه توزیع و توسط دیسک دوم با خاک مخلوط گردید. بقیه کود نیتروژن در هر تیمار کودی در مرحله ساقه رفتن (یک دوم) به صورت سرک مصرف شد.

به منظور تعیین میزان عملکرد دانه و اجزای آن، برداشت در مرحله رسیدگی نهایی و پس از حذف نیم متر از ابتدا و انتهای هر کرت از خطوط سوم و چهارم در سطحی معادل ۱/۲ متر مربع انجام گرفت. به منظور بررسی میزان محدودیت مبداء در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، نیمی از سنبله‌های هر سنبله (تمامی سنبلچه‌های یک سمت سنبله) در زمان یک هفته پس از گرده‌افشانی حذف شدند. هر خط کشت سه متری به شش قسمت نیم متری تقسیم شده، نیم متر اول و پایان هر خط به عنوان حاشیه در نظر گرفته شد. عمل قطع سنبلچه و همچنین تیمار شاهد (سنبله های دست نخورده)، در دو خط نیم متری از خطوط کاشت دوم و پنجم اعمال شدند (۲۴). پس از محاسبه وزن دانه در تیمارهای شاهد (سنبله‌های دست نخورده) و قطع سنبلچه، میزان محدودیت مبداء با استفاده از رابطه زیر محاسبه شد (۱۸):

$$S.L = (\frac{a}{b} - 1) \times 100$$

در این رابطه S.L محدودیت مبداء بر حسب درصد، a و وزن دانه در سنبله‌های قطع سنبلچه شده و b، وزن دانه در سنبله‌های شاهد بودند.

به منظور محاسبهٔ میزان توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه‌ها، سنبله‌های اصلی به همراه سایر اندام‌های هوایی در مرحلهٔ گرده‌افشانی برداشت و وزن خشک آن محاسبه شد. پس از کسر وزن دانه‌ها از عملکرد بیولوژیکی در مرحله رسیدگی نهایی، وزن خشک کاه و کلش از وزن خشک اندام‌های رویشی در مرحله گرده‌افشانی کسر شده و با استفاده از این روش میزان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانه‌ها محاسبه گردید. میزان توزیع مجدد و پارامترهای وابسته به آن با استفاده از روابط پیشنهادی وان سن‌فورد و مک کوان (۳۱) محاسبه شدند:

وزن خشک رویشی در مرحلهٔ رسیدگی − وزن خشک اندام‌های رویشی، هفت روز پس از گرده‌افشانی = میزان توزیع مجدد

میزان توزیع مجدد ÷ (عملکرد دانه × ۱۰۰) = سهم توزیع مجدد

وزن خشک اندام‌های رویشی، هفت روز پس از گرده‌افشانی ÷ میزان توزیع مجدد = کارآیی توزیع مجدد

تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم افزار آماری SAS انجام شد. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون چند دامنه‌های دانکن در هر محیط (تاریخ کاشت) صورت گرفت. برای مقایسهٔ میانگین‌ها بین دو شرایط مطلوب و تنش گرمای پایان فصل، از آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) استفاده شد.

نتایج و بحث

وزن هزار دانه

نتایج نشان داد، اثر تیمار نیتروژن بر وزن هزار دانه در شرایط بهینه معنی‌دار نبود (جدول۱). بیشترین و کمترین وزن دانه در شرایط بهینه به ترتیب به ارقام کرخه و چمران اختصاص داشت (جدول۴). در شرایط تنش گرمای پایان فصل، تفاوت وزن هزار دانه برای ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در سطح احتمال خطای ۱ درصد معنی‌دار شد (جدول۲). بین سطوح مختلف نیترون از نظر صفت مذکور تفاوت معنی‌دار مشاهده نشد (جدول۲). بیشترین و کمترین وزن دانه در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در شرایط تنش گرمای پایان فصل به ترتیب به ارقام کرخه و استار اختصاص داشت (جدول۴). مقایسهٔ میانگین‌های وزن هزار دانه در دو محیط نشان داد، وزن هزار دانهٔ ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه ۳۱ درصد کاهش یافت (جدول۴). وزن دانهٔ گندم در شرایط تنش گرمای پایان فصل بیش از سایر اجزای عملکرد دانه تحت تأثیر قرار گرفت (۲۹ و ۲۱). در این پژوهش، بیشترین و کمترین شیب تغییرات وزن دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه، به ترتیب به ارقام استار و ویری‌ناک اختصاص داشت. مدحج (۵) نتیجه گرفت، رقم دیررس استار به دلیل برخورد بیشتر مراحل پس از گرده‌افشانی با تنش گرمای پایان فصل از میزان کاهش وزن دانهٔ بیشتری نسبت به رقم زودرس ویری‌ناک برخوردار بود. میزان تغییرات وزن دانه در لاین D-۸۳-۸ نیز پس از رقم ویری‌ناک، از سایر ژنوتیپ‌ها کمتر بود. این لاین علاوه بر زودرسی و تحمل بالا به تنش گرمای پایان فصل، از پتانسیل عملکرد دانهٔ بالایی در شرایط بهینه و تنش گرما برخوردار بود.

عملکرد دانه

تفاوت عملکرد دانه در شرایط بهینه برای تیمار نیتروژن، ژنوتیپ و برهمکنش آنها در سطح احتمال ۱ درصد خطا معنی‌دار بود (جدول۱). کاهش میزان نیتروژن باعث کاهش معنی دار عملکرد دانه شد، بطوری که این صفت در تیمارهای ۵۰ و ۱۰۰ کیلوگرم نیتروژن خالص در هکتار به ترتیب ۲۷ و ۱۳ درصد نسبت به تیمار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار کاهش یافت. اهدایی و وینز (۲۰۰۱) نتیجه گرفتند کاهش میزان کود نیتروژن از ۱۷۰ به ۱۰۵ کیلوگرم در هکتار میانگین عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم نان، گندم دوروم و تریتیکاله را در تاریخ کاشت بهینه ۳۱ درصد کاهش داد. رقم چمران و رقم زودرس ویری‌ناک به ترتیب بیشترین و کمترین عملکرد دانه را در شرایط بهینه به خود اختصاص دادند (جدول۴). چمران یک رقم متحمل به شرایط محیطی خوزستان بوده و به دلیل پتانسیل بالای تعداد سنبله در واحد سطح و تعداد دانه در سنبله از پتانسیل عملکرد دانهٔ بالایی برخوردار است (۲۴). رادمهر و همکاران (۲) نتیجه گرفتند، ارقام زودرس نظیر فونگ در تاریخ کاشت بهینه عملکرد کمتری نسبت به ارقام دیررس داشتند.

در شرایط تنش گرمای پایان فصل، تفاوت عملکرد دانه برای تیمار نیتروژن، ژنوتیپ و برهمکنش آنها در سطح احتمال ۱٪ خطا معنی دار بود (جدول۲). کاهش میزان نیتروژن باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه شد، بطوری که این صفت در تیمارهای ۱۰۰ و ۵۰ کیلوگرم نیتروژن خالص در هکتار به ترتیب ۱۷ و۳۰ درصد نسبت به تیمار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار کاهش یافت. رقم چمران و رقم دیررس استار به ترتیب بیشترین و کمترین عملکرد دانه را در شرایط بهینه به خود اختصاص دادند (جدول۴). مدحج و بنی سعیدی (۲۲) نتیجه گرفتند، رقم چمران به دلیل پتانسیل بالا از نظر تعداد دانه در واحد سطح و رقم استار به دلیل دیررسی و برخورد بیشتر مراحل پس از گرده‌افشانی با گرمای پایان فصل، به ترتیب از پتانسیل عملکرد دانهٔ بالا و پایین‌تری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها برخوردار بودند. اسپیرتز و همکاران (۲۹) نیز گزارش دادند رقم چمران (آتیلا)، یک ژنوتیپ متحمل به مناطق گرم است.

در این پژوهش، تنش گرمای پایان فصل باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه شد (جدول۳). بطوری که میانگین دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش گرمای پس از گرده‌افشانی نسبت به شرایط بهینه ۲۴ درصد کاهش یافت. میزان کاهش عملکرد دانه به ازای هر یک روز تاخیر در تاریخ کاشت، ۱۷ کیلوگرم در هکتار بود. احمد و میسنر (۱۰) گزارش دادند که در شرایط محیطی بنگلادش به ازای هر یک روز تاخیر در تاریخ کاشت بهینه اول دسامبر، عملکرد دانه در حدود ۴۴ کیلوگرم در هر هکتار کاهش یافت، که این کاهش به دلیل برخورد مراحل انتهایی رشد گندم با تنش گرما و خشکی پایان فصل نسبت داده شد. مقایسهٔ میانگین‌ها نشان داد، بیشترین میزان تغییرات وزن دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه به رقم دیررس استار و کمترین آن به ژنوتیپ‌های زودرس ویری‌ناک و D-۸۳-۸ اختصاص داشت (جدول۴). تغییرات عملکرد دانه در این ژنوتیپ‌ها با تغییرات وزن هزار دانه در دو محیط مرتبط بود. گرده‌افشانی دیر هنگام در رقم استار باعث افزایش برخورد مرحلهٔ پر شدن دانهٔ این رقم با گرمای پایان فصل، کاهش معنی‌دار وزن هزار دانه و در نتیجه کاهش معنی‌دار عملکرد دانه شد. ژنوتیپ‌های زودرس، مرحلهٔ پر شدن دانه را پیش از فرا رسیدن گرما به پایان رسانده، وزن و همچنین عملکرد دانهٔ این ژنوتیپ‌ها کمتر تحت تأثیر تنش مذکور قرار گرفت.

محدودیت مبداء

نتایج تجزیهٔ واریانس میزان محدودیت مبداء در شرایط بهینه

نشان داد، اثر تیمار نیتروژن، ژنوتیپ‌های مورد مطالعه و برهمکنش نیتروژن و ژنوتیپ بر صفت مذکور در سطح احتمال خطای ۱٪ معنی‌دار بود (جدول۱). بیشترین و کمترین میزان محدودیت به تیمارهای ۵۰ و ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار اختصاص داشت (جدول۴). تفاوت بین تیمارهای ۱۰۰ و ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار از نظر صفت مذکور معنی‌دار نبود. کاهش میزان نیتروژن از ۱۵۰ به ۵۰ کیلوگرم در هکتار، محدودیت مبداء را ۲۹/۲ درصد افزایش داد. اگرچه ولتاس و همکاران (۳۲) نتیجه گرفتند، تعداد سلول‌های آندوسپرمی به طور معنی‌دار تحت تأثیر میزان دسترسی به مواد فتوسنتزی در مراحل اولیه رشد و نمو دانه قرار دارد و کمبود نیتروژن در مراحل پیش از گرده‌افشانی ممکن است از طریق کاهش دسترسی به منابع فتوسنتزی در مراحل پس از گرده‌افشانی باعث کاهش واکنش سلول‌های آندوسپرمی به افزایش منبع و افزایش محدودیت مخزن گردد، اما به نظر می‌رسد وضعیت در این آزمایش به گونهٔ دیگری بود. بطوری که محدودیت مبداء در تمامی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در سطوح پایین نیتروژن نسبت به شرایط بهینه کود، افزایش داشت.

به نظر می‌رسد، تعداد سلول‌های آندوسپرمی ذخیره کنندهٔ مادهٔ خشک در دانه تحت تأثیر تیمار کمبود نیتروژن در مرحلهٔ گرده‌افشانی قرار نگرفت، اما افزایش کمبود نیتروژن در مراحل پس از گرده‌افشانی و برهمکنش آن با شرایط نامساعد محیطی پایان فصل باعث افزایش میزان محدودیت منابع فتوسنتزی برای پر شدن دانه‌ها شده است. واکنش افزایشی وزن دانه‌ها به حذف ۵۰ درصد سنبلچه‌های روی سنبله، بر محدودیت منابع فتوسنتزی با وجود توانایی ژنتیکی مخزن در پذیرش این مواد در سطوح پایین نیتروژن دلالت داشت.

جدول۱- نتایج تجزیهٔ واریانس دو سالهٔ عملکرد دانه، وزن هزار دانه و برخی صفات فیزیولوژیکی در شرایط بهینه

منابع تغییرات	درجهٔ آزادی	عملکرد دانه	وزن هزار دانه	میزان محدودیت مبداء	میزان توزیع مجدد	سهم توزیع مجدد	کارایی توزیع مجدد
سال	۱	۵۶۸۴ns	۳۳۸/۴۹ns	۱۱۵۸۰/۶۲ns	۵۹۱/۱ns	۰/۰۱ns	۹/۹۷ns
تکرار(سال)	۴	۲۱۱	۲۳/۱۵	۳/۶۵	۲۷۸۰/۱	۱۴۹/۳۴	۴۷/۶۱
نیتروژن	۲	۱۹۵۸۴۹**	۶۷/۰۰ns	۱۴۴/۶۲**	۵۲۵۲۹/۵**	۳۶۵/۰۳**	۵۰۷/۶۷**
سال × نیتروژن	۲	۲۴۹۳۷**	۳۵/۵۹ns	۲۷۰/۲۷**	۲۳۰۶/۰*	۰/۰۱**	۳۶/۱۹**
اشتباه a	۸	۴۵۳۲	۱۹/۲۲	۱/۸۸	۷۱۰/۲	۰/۸۴	۱۸/۶۴
ژنوتیپ	۵	۲۳۱۰۵**	۴۵۵/۷۰**	۸۰/۵۲**	۲۲۶۴۷/۹**	۱۴۶۳/۹۵**	۱۵۴/۷۱**
سال × ژنوتیپ	۵	۱۸۰۶۶**	۷۸/۱۴**	۶۷۷/۱۰**	۲۷۴۶/۹**	۰/۰۲**	۳۷/۳۱**
نیتروژن × ژنوتیپ	۱۰	۴۱۵۷**	۲۲/۳۰*	۱۳۶/۶۱ns	۱۴۵۹/۸**	۹۶/۸۴**	۱۶/۹۱**
سال × نیتروژن × ژنوتیپ	۱۰	۲۹۵۴*	۱۹/۹۰*	۱۸۹/۱۴ns	۴۵۸/**	۰/۰۲**	۵/۵۵**
اشتباه b	۶۰	۱۲۵۵	۹/۳۹	۲/۰۰	۳۰۱/۷	۱/۸۲	۷/۴۷

**و *: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال خطای ۱٪ و ۵٪. Ns: غیر معنی‌دار.

جدول۲- نتایج تجزیهٔ واریانس دو سالهٔ عملکرد دانه، وزن هزار دانه و برخی صفات فیزیولوژیکی در شرایط تنش گرمای پایان فصل

منابع تغییرات	درجهٔ آزادی	عملکرد دانه	وزن هزار دانه	میزان محدودیت مبداء	میزان توزیع مجدد	سهم توزیع مجدد	کارایی توزیع مجدد
سال	۱	۱۰۹۱۸ns	۱۲/۷۴ns	۱۴۲۷/۱۰ns	۵۰۴/۱ns	۱۳/۶۵ns	۳۰/۵ns
تکرار(سال)	۴	۴۷۸	۳/۳۰	۰/۹۵	۲۴۴/۰	۳۱/۲۳	۶/۴
نیتروژن	۲	۱۳۱۸۸۱**	۱/۴۰ns	۱۱۷/۸۱ns	۲۶۱۸۴/۲**	۱۹۵/۹۸**	۴۵۲/۸**
سال × نیتروژن	۲	۱۸۰۲**	۰/۸۱ns	۲۱۷/۵۱ns	۳۴۷/۶**	۰/۱۹**	۱۳/۵**
اشتباه a	۸	۱۳۳	۱۰/۰۸	۱/۲۴	۱۹۶/۵	۸/۵۷	۴/۹
ژنوتیپ	۵	۲۵۵۹۰**	۳۰۸/۹۶**	۵۷۲/۴۷**	۱۰۹۷۰/۳**	۱۲۹۵/۴۹**	۴۰۲/۶**
سال × ژنوتیپ	۵	۱۸۰۶۷**	۴۰/۳۷**	۱۶۱۶/۶۸**	۲۵۰۱/۹**	۰/۶۰**	۷۸/۹**
نیتروژن × ژنوتیپ	۱۰	۱۰۷۶۵**	۱/۲۰ns	۲۰۲/۱۹**	۱۲۶۲/۳**	۴۴/۳۰**	۵۴/۲**
سال × نیتروژن × ژنوتیپ	۱۰	۴۸۲۴**	۱/۲۳ns	۱۶۴/۵۲**	۵۲۲/۱**	۰/۲۵**	۱۷/۷**
اشتباه b	۶۰	۴۸۵	۵/۷۱	۱/۷۲	۹۶/۳	۸/۱۳	۴/۲

**و *: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال خطای ۱٪ و ۵٪. Ns: غیر معنی‌دار.

جدول۳- خلاصهٔ نتایج تجزیهٔ واریانس مرکب دو سالهٔ عملکرد دانه، وزن هزار دانه و برخی صفات فیزیولوژیکی

منابع تغییرات	درجهٔ آزادی	وزن هزار دانه	عملکرد دانه	میزان محدودیت مبداء	میزان توزیع مجدد	سهم توزیع مجدد	کارایی توزیع مجدد
سال	۱	۱۰۹/۹۴*	۴۲۳ns	۵۵/۳ns	۳۵۵۶۵**	۵۵۹۷/۵۷**	۸/۶۵ns
محیط	۱	۴۰۹۳/۳۵**	۳۷۵۱۹۸**	۶۵۹۴/۷۴**	۱۱۲۷۰**	۴۸۲۵/۲۵**	۲۶۹۳/۶**
سال*محیط	۱	۲۴۱/۳۰**	۱۶۱۷۸**	۱۴۳۲۱/۳۵**	۲۴۵۹۷**	۴۸۴۳/۱۵**	۱۱۵/۷۴**
تکرار در داخل سال و محیط	۸	۱۳/۲۳	۳۴۴	۳/۳۹	۱۳۳۲	۴۴/۳۲	۷/۹۳
نیتروژن	۲	۴۱/۷۷ns	۳۲۱۹۳۴**	۲۵۶/۸۹ns	۴۷۹۵۴**	۴۱۹/۶۳ns	۸۱۹/۳۰**
سال × نیتروژن	۲	۲۲/۵۵ns	۹۹۴۰**	۵۶/۲۵ns	۶۴۲ns	۲/۷۱ns	۱۶/۹۶ns
محیط× نیتروژن	۲	۲۶/۶۴ns	۵۷۹۶**	۵۰۴/۶۶**	۷۵۳ns	۰/۴۹ns	۲۵/۹۱ns
سال× محیط × نیتروژن	۲	۱۳/۸۶ns	۱۶۷۹۹**	۷۹/۰۷**	۲۰۴۴ns	۱/۰۷ns	۱/۹۳ns
اشتباه a	۱۶	۱۴/۶۶ns	۲۳۳۲	۱/۹۶	۱۵۸۹	۷/۵۸	۳۰/۱۴
ژنوتیپ	۵	۷۳۰/۲۹**	۴۱۱۲۳**	۲۸۹/۴۱**	۲۰۵۵۶**	۱۱۱۷/۹۴**	۴۱۲/۰۷**
سال × ژنوتیپ	۵	۴۶/۴۹**	۵۱۴۸**	۱۴۷/۶۳**	۲۵۱۴۲**	۱۴۶۲/۲۵**	۴۳۵/۷۹**
محیط×ژنوتیپ	۵	۳۴/۳۷**	۷۶۷۱**	۱۵۶۴/۶۱**	۱۱۳۲۱**	۲۱۷۴/۰۵**	۴۵۶/۵۳**
سال×محیط × ژنوتیپ	۵	۷۲/۰۲**	۳۰۹۸۶**	۴۳۵/۷۲**	۱۹۳۸۰**	۱۴۶۸/۷۹**	۴۰۶/۴۳**
نیتروژن × ژنوتیپ	۱۰	۱۵/۲۱*	۱۰۸۴۶**	۱۷۴/۴۸**	۱۲۹۵ns	۵۱/۹۰**	۳۲/۸۵**
سال × نیتروژن × ژنوتیپ	۱۰	۹/۳۷ns	۵۶۶۵**	۱۶۸/۳۶**	۱۰۸۳ns	۲۱/۰۰**	۲۵/۶۳**
محیط × نیتروژن× ژنوتیپ	۱۰	۸/۲۹ns	۴۰۷۷**	۱۹۳/۹۸**	۳۲۴۱ns	۱۲/۵۱ns	۳۸/۱۲*
سال× محیط× نیتروژن× ژنوتیپ	۱۰	۱۱/۷۶ns	۲۱۱۳**	۲۲۰/۷۷**	۱۳۷۱**	۲۳/۵۹**	۲۸/۷۳**
اشتباه b	۱۲۰	۷/۵۵	۸۷۰	۲/۲۰	۱۰۶۹	۷/۳۰	۱۲/۳۶

**و *: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال خطای ۱٪ و ۵٪. Ns: غیر معنی‌دار.

جدول٤- مقایسه میانگین‌های عملکرد دانه، وزن هزار دانه و میزان محدودیت مبداء و همچنین شیب تغییرات صفات مذکور در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه

تیمارها	عملکرد دانه (گرم در متر مربع)		میزان تغییرات	وزن هزار دانه (گرم)		میزان تغییرات	محدودیت مبداء (درصد)		میزان تغییرات
	بهینه	تنش	(درصد)	بهینه	تنش	(درصد)	بهینه	تنش	(درصد)
نیتروژن*									
۱۵۰	۴۹۵a	۳۸۰a	−۲۳	۴۰a	۲۷a	−۳۲	۱۷b	۳۶a	۵۲/۷
۱۰۰	۴۲۸b	۳۱۷b	−۲۴	۳۷a	۲۶a	−۳۱	۲۱ab	۳۷a	۴۳/۲
۵۰	۳۶۱c	۲۷۵c	−۲۵	۳۷a	۲۵a	−۳۲	۲۴b	۴۰a	۴۰/۰
ژنوتیپ‌ها									
ویری‌ناک	۳۶۸c	۲۹۰c	−۱۶	۳۲c	۲۶b	−۱۸	۲۰ab	۲۹b	۳۱
استار	۴۱۰bc	۲۸۶c	−۳۰	۳۵c	۲۳c	−۳۵	۲۰ab	۴۲a	۵۲
چمران	۴۶۶a	۳۷۴a	−۲۱	۳۱c	۲۲c	−۳۱	۲۳a	۳۸a	۳۹
کرخه	۴۶۰ab	۳۳۰bc	−۲۸	۴۵a	۳۲a	−۲۹	۲۰ab	۳۹a	۴۸
D–۸۴–۵	۴۳۰ab	۳۲۰bc	−۲۵	۴۰b	۲۷b	−۳۲	۱۷b	۴۳a	۶۰
D–۸۳–۸	۴۴۲ab	۳۴۷ab	−۲۰	۴۲ab	۲۹b	−۲۹	۲۳a	۳۳b	۳۰
LSD(0.05)	*۲۷/۵*			*۲/۵*			*۵/۳*		

علامت منفی (−) به معنی کاهش صفت در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه است.

در هر ستون میانگین هایی که حروف غیر مشترک دارند دارای اختلاف معنی‌دار به روش دانکن در سطح احتمال خطای ۵٪ هستند. * تیمار نیتروژن بر حسب کیلوگرم در هکتار

LSD: حداقل اختلاف معنی‌دار

جدول۵- مقایسه میانگین‌های دو سالهٔ وزن خشک کل در مرحلهٔ گرده‌افشانی و میزان، سهم و کارایی توزیع مجدد در سطوح نیتروژن و ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه در شرایط بهینه و تنش گرمای پایان فصل

تیمارها	میزان توزیع مجدد (گرم در متر مربع)		سهم توزیع مجدد (درصد)		کارایی توزیع مجدد (درصد)	
	بهینه	تنش	بهینه	تنش	بهینه	تنش
نیتروژن*						
۱۵۰	۱۸۱a	۱۶۰a	۳۷a	۴۶a	۲۱a	۲۹a
۱۰۰	۱۵۹b	۱۴۳b	۳۶a	۴۵ab	۱۸b	۲۶a
۵۰	۱۱۳c	۸۹c	۳۲b	۴۲b	۱۳c	۲۲b
ژنوتیپ‌ها						
ویری‌ناک	۱۳۶bc	۱۱۶b	۳۶c	۳۸d	۱۷b	۲۱c
استار	۱۶۲b	۱۴۷a	۴۱b	۵۶a	۱۸ab	۳۰a
چمران	۱۶۴b	۱۵۵a	۳۴c	۴۳c	۱۸ab	۲۹a
کرخه	۲۰۲a	۱۶۱a	۴۶a	۴۹b	۲۱a	۲۸a
D-۸۴-۵	۱۳۴bc	۱۱۴b	۲۰e	۴۶b	۱۳c	۲۵b
D-۸۳-۸	۱۳۱c	۱۱۲b	۲۹d	۳۲e	۱۵bc	۱۹c
LSD(0.05)	۳۰/۵		۲/۵		۳/۲۸	

در هر ستون میانگین هایی که حروف غیر مشترک دارند دارای اختلاف معنی‌دار به روش دانکن در سطح احتمال خطای ۵ ٪ هستند. * تیمار نیتروژن بر حسب کیلوگرم در هکتار LSD: حداقل اختلاف معنی‌دار

با توجه به این نتایج به نظر می‌رسد، مصرف بخشی از کود نیتروژن در مرحلهٔ گلدهی ممکن است از میزان محدودیت مبداء برخی ژنوتیپ‌های گندم در شرایط بهینه محیطی پایان فصل کاسته و باعث افزایش وزن دانه شود. این نتایج با گزارش ساتوره و اسلافر (۲۸) مطابقت داشت. بیشترین و کمترین میزان محدودیت مبداء در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه به ترتیب به رقم چمران و لاین D-۸۴-۵ اختصاص داشت (جدول۴). رقم چمران از کمترین وزن هزار دانه و بیشترین محدودیت مبداء در شرایط بهینه برخوردار شد. ولتاس و همکاران (۳۲) گزارش دادند، ژنوتیپ‌هایی که وزن دانهٔ کمتری داشتند به حذف بخشی از سنبلچه‌های روی سنبله واکنش نشان دادند. این پژوهشگران همچنین اظهار داشتند، به نظر می‌رسد ژنوتیپ‌های با وزن دانهٔ بالا به حداکثر پتانسیل وزن دانه نزدیک شده و واکنش کمتری به حذف سنبلچه داشتند.

اثر ژنوتیپ‌های مورد مطالعه و برهمکنش نیتروژن و ژنوتیپ بر میزان محدودیت مبداء در شرایط تنش گرمای پس از گرده‌افشانی، در سطح احتمال خطای ۱٪ معنی‌دار بود در حالی که تفاوت صفت مذکور برای تیمار نیتروژن، معنی‌دار نشد (جدول۲). کاهش میزان نیتروژن از ۱۵۰ به ۵۰ کیلوگرم در هکتار، محدودیت مبداء را ۱۰ درصد افزایش داد (جدول۴). بیشترین میزان محدودیت مبداء در شرایط تنش گرمای پایان فصل به ژنوتیپ‌های دیررس استار و D-۸۴-۵ اختصاص داشت، رقم زودرس ویری‌ناک کمترین محدودیت را در این شرایط دارا بود (جدول۴). ژنوتیپ‌های دیررس (۴۲/۵ درصد) نسبت به ژنوتیپ‌های میان‌رس (۳۸/۵ درصد) و زودرس (۳۱ درصد) از محدودیت مبداء بیشتری در شرایط تنش گرمای پایان فصل برخوردار شدند. این نتایج با گزارش رادمهر و همکاران (۲) مطابقت داشت.

نتایج تجزیهٔ واریانس مرکب نشان داد، اثر محیط و ژنوتیپ برای میزان محدودیت مبداء در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار بود (جدول۳). میانگین محدودیت مبداء در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه ۴۵ درصد افزایش یافت (جدول۲). رادمهر و همکاران (۲) میزان محدودیت مبداء ۲۰ ژنوتیپ گندم را در شرایط بهینه و تنش گرمای انتهای فصل مورد بررسی قرار داده و گزارش دادند، میانگین محدودیت مبداء ژنوتیپ‌های گندم در شرایط گرمای پایان فصل شش درصد نسبت به شرایط بهینه افزایش یافت. ولتاس و همکاران (۳۲) نتیجه گرفتند، رشد دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم در مناطقی که گیاه با شرایط دشوار پایان فصل مواجه بود، از محدودیت مبداء بیشتری برخوردار گردید. بوراس و همکاران (۱۳) اظهار داشتند، اگر چه در شرایط بهینه به دلیل تولید مواد فتوسنتزی کافی، ژنوتیپ‌های گندم از محدودیت مبداء پایینی برخوردار بودند، اما برخورد مراحل پس از گرده‌افشانی با شرایط نامساعد محیطی، افزایش محدودیت مبداء را در این ژنوتیپ‌ها به همراه داشت. کارتل و همکاران (۱۴) نتایج متفاوتی را در مناطق مدیترانه‌ای ارائه کرده و گزارش نمودند افزایش میزان محدودیت مبداء ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه معنی‌دار نشد. بررسی شیب تغییرات میانگین محدودیت مبداء تیمارهای نیتروژن در دو محیط

نشان داد، افزایش محدودیت مبداء در سطوح کود ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به تیمار کود مشابه در شرایط بهینه به ترتیب ۵۷/۷، ۴۳ و ۴۰ درصد بود (جدول۴). با توجه به این نتایج به نظر می‌رسد، مدیریت صحیح استفاده از نیتروژن در شرایط تنش گرمای پایان فصل ممکن است از طریق کاهش میزان محدودیت مبداء باعث جبران بخشی از خسارت ناشی از تنش پایان فصل شود. بیشترین و کمترین میزان افزایش محدودیت مبداء در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه به ترتیب لاین دیررس D–۸۴–۵ و لاین زودرس D–۸۳–۸ اختصاص داشت (جدول۴). میزان افزایش محدودیت مبداء ژنوتیپ‌های دیررس، میان‌رس و زودرس در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه به ترتیب ۵۶، ۴۳/۵ و ۳۰/۵ درصد ارزیابی شد. رادمهر و همکاران (۲) و نادری (۸) گزارش دادند، مراحل پس از گرده‌افشانی در ژنوتیپ‌های دیررس با گرده‌افشانی دیر هنگام، با گرما و خشکی پایان فصل برخورد کرده و میزان محدودیت مبداء این ژنوتیپ‌ها نسبت به ژنوتیپ‌های زودرس افزایش یافت. نتایج ضرایب همبستگی نشان داد، همبستگی بین میزان افزایش محدودیت مبداء در شرایط تنش نسبت به شرایط بهینه با طول دورهٔ رشد از سبز شدن تا گرده‌افشانی (r=۰/۶۶)، شیب تغییرات وزن دانه (r=۰/۶۶) و شیب تغییرات عملکرد دانه (r=۰/۷۳) در شرایط تنش گرما نسبت به شرایط بهینه، مثبت و معنی‌دار بود. با توجه به این نتایج به نظر می‌رسد، ژنوتیپ‌های دیررس D–۸۴–۵ و استار به دلیل طول دورهٔ رشد طولانی‌تر و برخورد مراحل پس از گرده‌افشانی با گرما از محدودیت مبداء، کاهش وزن و عملکرد دانهٔ بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های زودرس نظیر ویری‌ناک و D–۸۳–۸ برخوردار شدند.

میزان توزیع مجدد

نتایج تجزیهٔ واریانس میزان توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه در شرایط بهینه نشان داد، اثر تیمار نیتروژن، ژنوتیپ‌های مورد مطالعه و برهمکنش نیتروژن و ژنوتیپ بر صفت مذکور در سطح احتمال خطای ۱٪ معنی‌دار بود (جدول۱). کاهش میزان نیتروژن باعث کاهش معنی‌دار میزان توزیع مجدد در شرایط بهینه شد، به طوری که میزان توزیع مجدد در تیمارهای ۵۰ و ۱۰۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار نسبت به تیمار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار به ترتیب ۳۷/۵ و ۱۲/۱ درصد کاهش یافت (جدول۵). مجدم (۱۳۸۵) گزارش داد، کاهش میزان نیتروژن باعث کاهش میزان توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانهٔ ذرت شد. مدحج و مجدم (۲۳) نیز با بررسی اثر سطوح مختلف نیتروژن بر میزان انتقال مجدد به دانهٔ گیاه جو نتیجه گرفتند، افزایش میزان نیتروژن از طریق افزایش وزن خشک اندام‌های رویشی در مرحلهٔ گرده‌افشانی، افزایش میزان توزیع مجدد در واحد سطح را به همراه داشت. مقایسهٔ میانگین‌ها نشان داد، بیشترین و کمترین میزان توزیع مجدد در میان ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، به ترتیب در رقم کرخه و لاین D–۸۳–۸ مشاهده شد (جدول۵). ژنوتیپ‌هایی که از وزن خشک بیشتری در مرحلهٔ گرده‌افشانی برخوردار بودند، میزان توزیع مجدد بیشتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها داشتند. ضریب همبستگی بین وزن خشک اندام‌های رویشی در مرحلهٔ گرده‌افشانی و میزان توزیع مجدد، مثبت و معنی‌دار در سطح احتمال خطای ۱٪ ارزیابی شد (جدول۶). این نتایج با گزارش رویو و همکاران (۲۷) در گیاه جو مطابقت داشت.

نتایج تجزیهٔ واریانس میزان توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نشان داد، اثر تیمار نیتروژن، ژنوتیپ‌های مورد مطالعه و برهمکنش نیتروژن و ژنوتیپ بر صفت مذکور در سطح احتمال خطای ۱٪ معنی‌دار بود (جدول۲). کاهش میزان نیتروژن باعث کاهش معنی‌دار میزان توزیع مجدد در شرایط تنش گرمای پایان فصل شد، صفت مذکور در تیمارهای کودی ۵۰ و ۱۰۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار نسبت به تیمار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار به ترتیب ۴۴ و۱۰/۶ درصد کاهش یافت (جدول۵).

میزان کاهش میانگین میزان توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه، ۱۳/۲ درصد ارزیابی شد که از نظر آماری معنی‌دار نبود (جدول۵). با توجه به همبستگی مثبت و معنی‌دار میزان توزیع مجدد و وزن خشک اندام‌ها رویشی در مرحلهٔ گرده‌افشانی به نظر می‌رسد، کاهش میزان توزیع مجدد در شرایط تنش گرمای پایان فصل به دلیل کاهش معنی‌دار وزن خشک ژنوتیپ‌های گندم در مرحلهٔ گرده‌افشانی بود. نتایج مشابه در شرایط تنش خشکی پایان فصل توسط احمدی و همکاران (۱) گزارش شده است.

سهم توزیع مجدد

نتایج تجزیهٔ واریانس سهم توزیع مجدد در شرایط بهینه نشان داد، اثر نیتروژن، ژنوتیپ و برهمکنش نیتروژن و ژنوتیپ بر سهم توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه در سطح احتمال خطای ۱٪ معنی‌دار بود (جدول۱). کاهش میزان نیتروژن از ۱۵۰ به ۵۰ کیلوگرم در هکتار باعث کاهش معنی‌دار سهم توزیع مجدد شد (جدول۵). تفاوت بین دو تیمار کودی ۱۰۰ و ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار از نظر صفت مذکور معنی‌دار نبود. فیروزآبادی و همکاران (۶) گزارش دادند، افزایش میزان نیتروژن باعث افزایش سهم توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه‌ها شد. به اعتقاد این پژوهشگران، افزایش سهم توزیع مجدد در سطوح بالای نیتروژن با افزایش تجمع ماده خشک در اندام‌های رویشی در مرحلهٔ گرده‌افشانی مرتبط بود.

جدول٦- ضرایب همبستگی بین وزن دانه، عملکرد دانه و برخی ویژگی‌های فیزیولوژیکی در شرایط بهینه

صفات	عملکرد دانه	وزن هزار دانه	میزان توزیع مجدد	وزن خشک کل	کارایی توزیع مجدد	محدودیت مبداء
وزن هزار دانه	۰/۲۸					
میزان توزیع مجدد	/۵۰	۰/۲۸				
وزن خشک کل	۰/۳۶	۰/۱۶	۰/۸۲*			
کارایی توزیع مجدد	۰/۲۲	۰/۰۲	۰/۸۹*	۰/۹۱**		
محدودیت مبداء	۰/۳۵	-۰/۲۱	۰/۰۶	۰/۴۸	۰/۲۹	
سهم توزیع مجدد	۰/۰۲	۰/۰۱	۰/۷۹*	۰/۹۱**	۰/۹۶**	۰/۲۵

**,* به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال خطای ۱٪ و ۵٪

جدول۷- ضرایب همبستگی بین وزن هزار دانه، عملکرد دانه و برخی ویژگی‌های فیزیولوژیکی در شرایط تنش

صفات	۱	۲	۳	۴	۵	۶	۷	۸	۹	۱۰
۲	۰/۳۳									
۳	-۰/۱۱	۰/۲۳								
۴	-۰/۲۳	-۰/۳۹	۰/۶۳							
۵	-۰/۳۸	۰/۰۳	۰/۸۵**	۰/۸۸**						
۶	۰/۳۰	۰/۵۴	-۰/۳۵	-۰/۲۱	-۰/۳۴					
۷	۰/۲۱	-۰/۵۴	۰/۳۷	۰/۸۳	۰/۵۴	-۰/۳۰				
۸	-۰/۴۹	-/۴۰	۰/۲۰	۰/۷۶*	۰/۶۰	-۰/۲۲	۰/۶۸*			
۹	-۰/۱۴	۰/۰۳	۰/۴۱	۰/۷۸**	۰/۷۴**	۰/۲۱	۰/۶۶*	۰/۷۳		
۱۰	-۰/۱۷	۰/۲۶	۰/۳۷	۰/۵۵	۰/۶۰	۰/۲۷	۰/۵۰	۰/۷۱*	۰/۸۷**	
۱۱	-۰/۰۱	۰/۲۲	۰/۲۵	۰/۷۹**	۰/۶۳	۰/۱۹	۰/۷۳*	۰/۶۶*	۰/۹۳**	۰/۶۶*

شماره‌های ۱ تا ۱۱ به ترتیب نشان‌دهندهٔ صفات ۱-وزن هزار دانه، ۲-عملکرد دانه، ۳-میزان توزیع مجدد، ۴-سهم توزیع مجدد، ۵-کارایی توزیع مجدد، ۶-وزن خشک کل در مرحلهٔ گرده‌افشانی، ۷-میزان کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش نسبت به شرایط بهینه، ۸-روز تا گرده‌افشانی، ۹-درصد محدودیت مبداء در شرایط تنش گرما، ۱۰-میزان کاهش وزن دانه در شرایط تنش و ۱۱-درصد افزایش محدودیت مبداء در شرایط تنش هستند. **,* به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال خطای ۱٪ و ۵٪

مقایسهٔ میانگین‌های سهم توزیع مجدد در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در شرایط بهینه نشان داد، بیشترین و کمترین سهم توزیع مجدد به ترتیب به رقم کرخه و لاین D-۸-۵ اختصاص داشت (جدول۵). با توجه به همبستگی مثبت و معنی‌دار بین وزن خشک اندام‌های رویشی در مرحلهٔ گرده‌افشانی و سهم توزیع مجدد در شرایط بهینه (جدول۶) به نظر می‌رسد، سهم بیشتر توزیع مجدد در رقم کرخه با وزن خشک بالای این رقم در مرحلهٔ گرده‌افشانی مربوط بود. این نتایج با گزارش فیروزآبادی و همکاران (۶) مطابقت داشت.

در شرایط تنش گرمای پایان فصل، اثر تیمار نیتروژن، ژنوتیپ و برهمکنش نیتروژن و ژنوتیپ بر سهم توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه در سطح احتمال خطای ۱٪ معنی‌دار بود (جدول۲). مقایسهٔ میانگین‌ها نشان داد، بیشترین و کمترین سهم توزیع مجدد به ترتیب به تیمارهای کودی ۱۵۰ و ۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار اختصاص داشت (جدول۵). سهم توزیع مجدد در تیمار ۵۰ کیلوگرم نسبت به ۱۵۰ کیلوگرم نیترون در هکتار ۸/۷ درصد کاهش یافت. شیب تغییرات سهم توزیع مجدد در سطوح مختلف نیتروژن در تاریخ کاشت دیر هنگام نسبت به شرایط بهینه کمتر بود. مصرف نیتروژن به میزان بهینه (۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار)، باعث افزایش وزن خشک زیست تودهٔ جامعهٔ گیاهی در مرحلهٔ گرده‌افشانی شد. بلوم (۱۲) گزارش داد، زیست تودهٔ بالا قبل از مرحلهٔ گرده افشانی به معنی وجود کربن و نیتروژن بیشتر در گیاه بوده و این کربن و نیتروژن بالا در مواردی که شرایط اقلیمی (تنش خشکی و گرما) سنتز این مواد را محدود می‌کند، در واقع منابع اصلی رشد دانه محسوب می‌شوند. مقایسهٔ میانگین‌ها نشان داد، بیشترین و کمترین سهم توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه در شرایط تنش گرمای پایان فصل به ترتیب به رقم دیررس استار و لاین زودرس D-۸۳-۸ اختصاص داشت (جدول۵). ژنوتیپ‌های دیررس نسبت به ژنوتیپ‌های میان‌رس و زودرس از میانگین سهم توزیع مجدد بیشتری در شرایط تنش برخوردار بودند. این نتایج با گزارش وان هروردن و همکاران (۳۰) و پالتا و همکاران (۲۵) مطابقت داشت.

نتایج تجزیهٔ واریانس مرکب دو محیط برای سهم توزیع مجدد نشان داد، تفاوت محیط برای این صفت در سطح احتمال خطای ۱٪ معنی‌دار بود (جدول۳). میانگین سهم توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه ۲۲/۷ درصد افزایش یافت (جدول۵). پلاتا و همکاران (۲۶) گزارش کردند، تنش گرمای پایان فصل باعث افزایش سهم توزیع مجدد شده و کاهش سهم فتوسنتزی جاری در این شرایط که به دلیل پیری برگ‌ها و کاهش تولید مواد فتوسنتزی رخ داده بود تا حدودی از طریق افزایش سهم توزیع مجدد جبران شد. وان هرواردن و همکاران (۳۰) نیز اثر تنش‌های گرما و خشکی پایان فصل را بر انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم مورد مطالعه قرار داد و نتیجه گرفتند، سهم انتقال مجدد در عملکرد دانهٔ ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش پایان فصل ۱۰۰-۷۵ درصد و در شرایط بهینه از نظر آبیاری و دما، ۳۹-۳۷ درصد بود. نتایج جدول ۷ نشان داد، سهم توزیع مجدد در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه در تمامی ژنوتیپ‌ها افزایش یافت. بیشترین و کمترین شیب تغییرات این صفت به ترتیب در لاین دیررس ۵-۸۴-D و رقم زودرس ویری‌ناک مشاهده شد. ژنوتیپ‌های دیررس (۴۱ درصد) نسبت به ژنوتیپ‌های میان‌رس (۱۳/۵ درصد) و زودرس (۷/۵ درصد) از شیب تغییرات سهم توزیع مجدد بیشتری در شرایط تنش نسبت به شرایط بهینه، برخوردار بودند. به نظر می‌رسد طول دورهٔ رشد بیشتر و برخوردار مراحل پس از گرده‌افشانی ژنوتیپ‌های دیررس با تنش گرمای پایان فصل باعث افزایش سهم توزیع مجدد مواد فتوسنتزی در این ژنوتیپ‌ها شد. همبستگی بین طول دورهٔ رشد تا گرده‌افشانی و سهم توزیع مجدد، مثبت و معنی‌دار بود (جدول۷). این نتایج با گزارش پلاتا و همکاران (۲۶) مطابقت داشت.

همبستگی بین سهم توزیع مجدد و میزان کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش گرما نسبت به شرایط بهینه، مثبت و معنی‌دار بود (جدول۷). با توجه به این نتایج می‌توان نتیجه گرفت، اگرچه سهم توزیع مجدد مواد فتوسنتزی در ژنوتیپ‌های دیررس به دلیل برخورد با تنش گرمای پایان فصل نسبت به ژنوتیپ‌های زودرس افزایش یافت، اما کاهش سهم مواد تولید شده از طریق فتوسنتز جاری و همچنین کاهش معنی‌دار تعداد دانه در سنبله (مخازن) به عنوان یکی از اجزای مهم عملکرد دانه باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانهٔ ژنوتیپ‌های دیررس در شرایط تنش شد.

کارایی توزیع مجدد

کاهش میزان نیتروژن باعث کاهش کارایی توزیع مجدد مواد فتوسنتزی در هر دو شرایط بهینه و تنش گرمای پایان فصل شد. میزان کارایی توزیع مجدد در تیمارهای ۵۰ و ۱۰۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار نسبت به تیمار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار به ترتیب ۳۸ و ۱۴/۲ درصد در شرایط بهینه و ۲۴ و ۱۰/۳ درصد در شرایط تنش گرمای پایان فصل، کاهش یافت (جدول۵). این نتایج با گزارش فیروزآبادی و همکاران (۶) مطابقت داشت. بیشترین کارایی توزیع مجدد در شرایط بهینه در رقم کرخه مشاهده شد (جدول۵). کارایی توزیع مجدد در شرایط تنش گرمای پایان فصل نسبت به شرایط بهینه، ۲۴ درصد افزایش یافت. این نتایج با گزارش فیروزآبادی و همکاران (۶) و نادری (۸) در بررسی اثر تنش خشکی پایان فصل بر کارایی توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانهٔ ژنوتیپ‌های جو و گندم مطابقت داشت. ژنوتیپ‌های دیررس در شرایط تنش گرمای پایان فصل از کارایی توزیع مجدد بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های زودرس برخوردار بودند.

به طور کلی، به نظر می‌رسد اگرچه سهم و کارایی توزیع مجدد مواد فتوسنتزی در شرایط تنش گرمای پایان فصل افزایش یافته و سهم این افزایش در ژنوتیپ‌های دیررس به دلیل برخورد بیشتر با گرمای پایان فصل بیشتر بود، اما کاهش میزان و سهم فتوسنتز جاری به عنوان مهمترین منبع تامین مواد فتوسنتزی دانه در مراحل پس از گرده‌افشانی، کاهش میزان توزیع مجدد و افزایش میزان محدودیت مبداء در نهایت باعث کاهش معنی‌دار وزن دانه و عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه شد.

منابع

۱- احمدی، ع.، ع، سی و سی مرده.، و ع، زالی. ۱۳۸۳. مقایسهٔ توازن ذخیره‌سازی و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی و سهم آنها در عملکرد در چهار رقم گندم در شرایط بهینه و تنش خشکی. مجلهٔ علوم کشاورزی ایران. ۳۵ (۴): ۹۳۱-۹۲۱.

۲-رادمهر، م.، ع، لطفعلی آینه، و ا، نادری. ۱۳۸۳. بررسی رابطه مبداء و مخزن ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط بهینه و تنش گرمای پایان فصل در خوزستان. مجله علوم زراعی ایران. ۶ (۲): ۱۱۳-۱۰۱.

۳- فیروزآبادی، م.، م، شکیبا.، ف، رحیمزاده.، ج، طباطبایی و م، تورچی. ۱۳۸۶. تأثیر نیتروژن و تنش خشکی بر انتقال مجدد ذخایر از اندام‌های رویشی جو و سهم آن در پر کردن دانه. مجله دانش کشاورزی. ۱۷ (۲): ۸۱-۶۵.

۴- مدحج، ع. ۱۳۸۴. بررسی رابطه توزیع مجدد مواد فتوسنتزی و محدودیت مبداء با عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های گندم و تریتیکاله. چکیده مقالات

چهارمین همایش علمی کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه آزاد اسلامی، تبریز، ایران. صفحه ۱۲۸.

۵-مدحج، ع. ۱۳۸۷. بررسی اثر تنش گرمای انتهای فصل بر محدودیت مبداء و عملکرد ژنوتیپ‌های گندم *(Triticum aestivum* L.) در خوزستان. مجله علوم کشاورزی ایران، دانشگاه تهران. شماره ۳۶ (در حال چاپ).

۶-مدحج، ع.، و ق، فتحی. ۱۳۸۷. فیزیولوژی گندم. انتشارات دانشگاه آزاد اسلامی شوشتر. ۳۱۷ صفحه.

۷-مدحج، ع.، ا، نادری.، و ع، سیادت. ۱۳۸۳. بررسی اثرات تنش گرمای پس از گرده افشانی بر ارقام گندم و جو. مجله علمی کشاورزی اهواز. ۲۷ (۲): ۹۹-۸۳.

۸-نادری، ا. ۱۳۷۹. ارزیابی تنوع ژنتیکی و مدل سازی پتانسیل انتقال مجدد اسیمیلاتها و نیتروژن به دانه در ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش خشکی، رساله دکتری تخصصی، واحد علوم و تحقیقات دانشگاه آزاد اسلامی اهواز. ۲۸۰ ص.

۹-هاشمی دزفولی، ا.، و ع، مرعشی. ۱۳۷۴. تغییرات مواد فتوسنتزی در زمان گلدهی و تأثیر آن بر رشد دانه، عملکرد و اجزاء عملکرد گندم، مجلهٔ علوم و صنایع کشاورزی مشهد. ۹ (۱): ۳۲-۱۶.

10-Ahmed, S. M., and C. Meisner. 1996. Wheat research and development in Bangladesh. Bangladesh–Australia Wheat Improvement Project. CIMMYT-Bangladesh Publishers, Dhaka, Bangladesh, 201 pp.

11-Bhorghi, B. 2000. Nitrogen as determinant of wheat growth and yield in wheat ecology and physiology of yield determination. India: Viva Books Private Limited. 71–74.

12-Blum, A. 1988. Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press, Boca Raton, FL, p. 72.

13-Borrás, L., G. A. Slafer., and M. E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. Field Crops Res. 86: 131–146.

14-Cartelle, J., A. Pedró., R. Savin and G. A. Slafer. 2006. Grain weight responses to post-anthesis spikelet-trimming in an old and a modern wheat under Mediterranean conditions. Euro. J. Agron. Vol 25, (4): 365-371

15-Evans, L. T. J. Bingham, P. Jackson and J. Sutherland. 1972. Effects of awns and drought on the supply of photosynthate and its distributor within wheat ears. Ann. Appl. Biol. 70: 67–76.

16-Fokar, M., A. Blum., and H. T. Nguyen. 2006. Heat tolerance in spring wheat. II. Grain filling. Euphytica J. 104 (1): 9-15.

17-Gavuzzi, P., M. Rizz., M. Palumbo., R. G. Campanile., G. L. Ricciardi., and B. Borghi. 1997. Evaluation of field and laboratory predictors of drought and heat tolerance in winter cereals. Can. J. Plant Sci. 77: 523–532.

18-Ma, Y. Z., C. Mackown, and D. A. Van Sanford. 1996. Differential effects of partial spikelet removal and defoliation on kernel growth and assimilate partitioning among wheat cultivars. Field Crops Res. 47 : 201 – 209.

19-McCaig, T. N., and J. M. Clark. 1982. Seasenal changes in nonstructural carbohydrates levels of wheat and out grown in semiarid environment. Crop Sci. 22:963-970.

20-Mi, G., L. Tanga, F. Zhanga., and J. Zhang. 2000. Is nitrogen uptake after anthesis in wheat regulated by sink size? Field Crops Res. 68 (3): 183-190.

21-Mian, M. A., A. Mahmood, M. Ihsan and N. M. Cheema. 2007. Response of different wheat genotypes to post anthesis temperature stress. J. Agric. Res, 45(4): 269-277.

22-Modhej. A., and A. Banisaidi. 2007. Evaluation of source restriction intensifying of wheat spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under post-anthesis heat stress. International Journal of Applied Agricultural Research. Vol 2 (1): 1- 11.

23-Modhej, A., and M. Mojadam. 2006. Effect of harvesting levels and nitrogen fertilization on source limitation and yield in dual-purpose (forage and grain) barley (Hordeum vulgare L.). Eucarpia Cereals Section Meeting. Spain.

24-Modhej, A., A Naderi., Y. Emam, A. Aynehband., and G. Normohamadi. 2008. Effects of post-anthesis heat stress and nitrogen levels on grain yield in wheat (*T. durum and T. aestivum*) genotypes. International Journal of Plant Production. 2 (3): 257-268.

25-Palta, J. A., Kobata, T., Turner, N. C., Fillery, I. R. 1994. Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficit. Crop Sci. 34: 118–124.

26-Plauta, Z., B. J. Butowb., C. S. Blumenthalb, C. W. Wrigley. 2004. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. Field Crops Research 86: 185–198.

27-Royo, C., J. Voltas., and I. Romagosa. 1999. Remobilization of pre-anthesis assimilates to the grain for grain and dual-purpose (forage and grain) triticale. Agron. J. 91: 312-316.

28-Satorre, H. E., and G. A. Slafer. 2000. Wheat, Ecology and Physiology of Yield Determination. Published by Food Product Press, 503 p.

29-Spiertz, J. H. J., R. J. Hamer, H. Xu, C. Primo-Martin, C. Don and P. E. L. Van der Putten. 2006. Heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.): Effects on grain growth and quality traits. European J. Agron. 25(2): 89-95.

30-Van Herwaarden, A. F., R. A. Richards., G. D. Farquhar., and J. F.Angus. 1998. 'Haying-off', the negative grain yield response of dryland wheat to nitrogen fertiliser. III. The influence of water deficit and heat shock. Aust. J.

Agric. Res. 49: 1095–1110.
31-VanSanford, D. A., and C. T. Mackown. 1987. Cultivar differences in nitrogen remobilization during grain filling in soft red winter wheat. Crop Sci. 27: 295- 300.
32-Voltas, J., I. Romagosa., and J. L. Araus. 1997. Grain size and nitrogen accumulation in sink-reduction barley under Mediterranean conditions. Field Crops Res. 52: 117-126.