نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۹، شماره ۴ ، سال ۱۳۹۰، ص ۷۶۹-۷۵۸

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 9, No.4, 2012, p. 758-769

ارزیابی تحمل به خشکی و استفاده از ذخایر ساقه ژنوتیپ‌های امید بخش گندم نان در شرایط تنش رطوبتی و فتوسنتزی متفاوت

مسعود عزت احمدی[۱*]- قربان نورمحمدی[۲]- مسعود قدسی[۳] - محمد کافی[۴]

تاریخ دریافت:۱۳۹۰/۳/۲۵
تاریخ پذیرش:۱۳۹۰/۱۰/۱۱

چکیده

به منظور ارزیابی میزان تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های جدید گندم در شرایط تنش رطوبتی و فتوسنتزی متفاوت، آزمایشی مزرعه ای در قالب طرح کرت‌های دو بار خرد شده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در سال های زراعی ۸۶-۱۳۸۵ و ۸۷-۱۳۸۶ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی طرق مشهد به اجرا در آمد. تیمار آبیاری در کرت های اصلی شامل آبیاری مطلوب در طول فصل رشد (D_1) و تنش رطوبتی از مرحله گرده افشانی تا رسیدگی (D_2)، تیمار ژنوتیپ در کرت های فرعی شامل هفت ژنوتیپ جدید گندم (لاین‌های شماره ۹۱۰۳، ۹۱۱۶، ۹۲۰۳، ۹۲۰۵، ۹۲۰۷، ۹۲۱۲، C-81-10) و رقم کراس شاهی و تیمار شرایط فتوسنتزی در کرت های فرعی فرعی شامل استفاده از فتوسنتز جاری (P_1) و جلوگیری از فتوسنتز جاری (P_2) بود. نتایج تجزیه واریانس مرکب نشان داد که اثر تنش رطوبتی و شرایط فتوسنتزی بر عملکرد دانه، شاخص برداشت، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه معنی دار بود. همچنین اختلافات ژنوتیپی در مورد صفات مذکور معنی دار بود. ژنوتیپ‌های ۹۱۰۳، ۹۱۱۶ و C-81-10 در شرایط معمولی رطوبتی و استفاده از فتوسنتز جاری جزء برترین ژنوتیپ ها بودند. ژنوتیپ های C-81-10 ، ۹۱۱۶ و ۹۲۰۷ تحت شرایط معمولی و جلوگیری از فتوسنتز جاری بالاترین عملکرد دانه را داشتند. در شرایط تنش رطوبتی و استفاده از فتوسنتز جاری، ژنوتیپ‌های ۹۱۰۳ و ۹۲۱۲ و C-81-10 و در شرایط تنش رطوبتی و جلوگیری از فتوسنتز جاری ژنوتیپ‌های ۹۱۱۶، C-81-10 و ۹۱۰۳ دارای بالاترین عملکرد دانه بودند. شاخص تحمل به تنش (STI) برآورد بهتری از عملکرد دانه در شرایط بهینه و محدودیت رطوبتی ارائه کرد. درصد استفاده از ذخایر برای پر کردن دانه ها (درصد انتقال مجدد) تحت تأثیر تنش رطوبتی قرار گرفت و از ۲۸/۵ درصد تحت شرایط مطلوب آبیاری به ۳۷/۸ درصد تحت شرایط تنش رطوبتی افزایش یافت. نظر به این که ژنوتیپ‌های C-81-10، ۹۱۰۳ و ۹۱۱۶ بیشترین ظرفیت استفاده از ذخایر ساقه برای پرکردن دانه ها در هر دو شرایط (معمولی و تنش رطوبتی) را داشته و پتانسیل عملکرد آن‌ها نیز بالا بود می‌توان آن‌ها را به عنوان ژنوتیپ‌های امید بخش و مناسب جهت استفاده در برنامه های اصلاحی مناطق خشک و نیمه خشک پیشنهاد نمود.

واژه‌های کلیدی: گندم، عملکرد دانه، محدودیت منبع، شاخص تحمل خشکی، درصد انتقال مجدد

مقدمه

خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل محدود کننده تولید موفق محصولات زراعی از جمله گندم بویژه در مناطق خشک و نیمه خشک دنیا و ایران است (۳۰). حدود ۳۳ درصد از کل سطح زیر کشت گندم دنیا و حدود ۵۵ درصد از اراضی زیر کشت گندم کشورهای در حال توسعه، از جمله ایران به نحوی تحت تأثیر تنش خشکی قرار دارد (۴۵). در بیشتر مناطق رشد گندم، خصوصاً در مناطق مدیترانه‌ای، مساله پر شدن دانه‌ها با استفاده از مواد فتوسنتزی به وسیله چندین تنش زنده و غیر زنده (محیطی) تحت تأثیر قرار می‌گیرد. در این مناطق، مرحله پر شدن دانه‌ها اغلب بر زمانی منطبق است که درجه حرارت محیط افزایش و ذخیره رطوبتی خاک کاهش می‌یابد. نتیجه نهایی و عمومی این تنش ها، چروکیدگی دانه، کاهش وزن هزار دانه و در نتیجه کاهش عملکرد دانه می‌باشد (۱۲، ۱۸ و ۲۰).

۱- دانشجوی سابق دکتری گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد علوم و تحقیقات تهران و استادیار مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی
(*- نویسنده مسئول: Email : meahmady@yahoo.com)
۲- استاد دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد علوم و تحقیقات تهران
۳- استادیار مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی
۴- استاد گروه زراعت دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد

فتوسنتز جاری به عنوان یکی از مهمترین منابع کربن برای پر شدن دانه‌ها، به جذب مؤثر نور به وسیله سطح سبز گیاه پس از مرحله گرده افشانی وابسته است. این منبع نیز عموماً به واسطه پیری طبیعی برگ و بروز تنش‌های مختلف محدود می‌شود. این در حالی است که در همین زمان تقاضا برای مواد فتوسنتزی برای پر شدن دانه‌ها و تقاضا برای تنفس نگهداری بیوماس زنده گیاه نیز افزایش می‌یابد (۱۲ و ۲۵). بنابراین یکی از منابع مهم کربن برای پر کردن دانه‌ها، ذخایر ساقه است (۲۰). حتی تحت شرایط معمولی (بدون تنش) نیز مواد فتوسنتزی حاصل از فتوسنتز جاری ممکن است جهت پر کردن دانه ها کفایت ننماید. در یک آزمایش سه ساله نتیجه این شد که تنفس کانوپی و ماده خشک تجمع یافته در دانه‌ها تقریبا مخازن مساوی برای مواد فتوسنتزی بوده و روی هم رفته، نیاز آن‌ها بیش از فتوسنتز نهایی کانوپی در مرحله پر شدن دانه‌ها می‌باشد. بنابراین نقش ذخایر ساقه برای پر شدن دانه‌ها بسیار اساسی است (۱۲ و ۲۵). مراحل گرده افشانی و پر شدن دانه ها جزو بحرانی ترین مراحل نمو گندم نسبت به تنش رطوبتی معرفی شده و دوره ای است که گندم نسبت به کمبود آب بیشترین حساسیت را نشان می‌دهد. همچنین گزارش شده گیاهان دانه ای از جمله گندم دو هفته قبل از گرده افشانی نسبت به خشکی حساس می‌باشند (۹ و ۳۹).

نتایج تحقیقات بسیاری از محققان در داخل و خارج از کشور نشان می‌دهد که تنش رطوبتی در مراحل مختلف نمو گندم باعث کاهش معنی‌دار عملکرد کل ماده خشک (بیوماس) و عملکرد دانه گندم شده است. همچنین اثر تنش رطوبتی با توجه به شدت تنش و مرحله نمو گندم متفاوت بوده است (۲۶، ۲۷ و ۳۲). اثر عمده تنش پس از گرده افشانی بر محدودیت مقصد و کاهش ظرفیت ذخیره‌ای آن و انتقال مواد فتوسنتزی به دانه‌ها و به ویژه کاهش وزن هزار دانه می‌باشد (۳۱). فعالیت فتوسنتزی برگ پرچم در اواخر دوره پر شدن دانه به تقاضای دانه بستگی دارد (۷). تنش آب از طریق کاهش سطح برگ، بسته شدن روزنه ها، کاهش فعالیت‌های سیستم خشک شده پروتوپلاسمی و تثبیت گاز کربنیک و کاهش سنتز پروتئین و کلروفیل سبب تقلیل فرایند فتوسنتز می‌گردد (۳۴ و ۴۶).

به نظر می‌رسد چه در مراحل قبل از گرده افشانی و چه در طی مرحله پر شدن دانه‌ها، بین اندازه مخزن و تقاضا برای ذخایر ساقه و محیط رشد اثر متقابلی وجود دارد (۱۴). در شرایطی که میزان فتوسنتز جاری در طی مرحله پر شدن دانه‌ها کاهش یابد، میزان تقاضا برای مصرف ذخایر ساقه در این مرحله افزایش می‌یابد. در مورد جو پس از گرده افشانی با ایجاد اختلال در فتوسنتز جاری (در سایه قرار دادن) مشاهده گردید که به طور کلی گیاه از ذخایر ساقه برای پر کردن دانه‌ها استفاده نمود. انجام این عمل در مورد گندم نیز باعث شد که بیش از ۹۳ درصد وزن دانه حاصل از اسیمیلات‌های انتقال یافته از ساقه باشد (۱۴ و ۲۹). در شرایط تنش رطوبتی، انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در طی مرحله پر شدن دانه‌ها کاهش می‌یابد. سرعت توسعه تنش نیز انتقال مجدد را تحت تأثیر قرار می‌دهد. در همین زمینه، پالتا و همکاران (۳۵) دریافتند که در شرایط تنش رطوبتی شدید نسبت به تنش خفیف، مجموع کل کربن دانه به میزان ۲۴ درصد کاهش یافت، در حالی که میزان تثبیت کربن ۵۷ درصد کاهش و انتقال مجدد مواد به میزان ۳۶ درصد افزایش یافت. قابل توجه این که اعمال تنش در مرحله پر شدن دانه‌ها موجب انتقال کربن از پنجه به سنبله ساقه اصلی شد. لازم به ذکر است که تا کنون در مورد انتخاب ژنوتیپ‌های پر پنجه و یا کم پنجه مناسب برای شرایط تنش رطوبتی اتفاق نظر وجود نداشته است.

برخی از پژوهشگران (۱۹ و ۲۳) معتقدند از نظر تحمل به خشکی و میزان کربوهیدرات های محلول در آب ساقه، بین ارقام گندم واریانس ژنوتیپی وجود دارد و معمولاً ارقامی‌که در شرایط معمولی از عملکرد زیادی برخوردارند، شرایط تنش را نیز بهتر تحمل نموده و عملکرد قابل قبولی تولید می‌کنند. البته در این زمینه اتفاق نظر وجود ندارد. به طور کلی اگر چه هر دو عامل منبع و مخزن باعث محدودیت عملکرد دانه گندم می‌شوند، اما شواهد نشان می‌دهد حتی در مورد لاین‌های جدید گندم نیز مخزن عامل محدود کننده می‌باشد (۳۸ و ۴۲). همان طور که عنوان شد در گندم این مواد ذخیره شده در ساقه به شکل کربوهیدرات‌های محلول در آب بوده و حدود ۲۵ درصد از کل وزن خشک اندامهای هوایی در زمان گرده افشانی را شامل می‌شود (۳۸).

مکانیزم‌های خود تنظیمی‌گیاه و روند تکاملی آن در جهت استفاده حداکثر از امکانات محیطی به موازات مصرف انرژی کمتر می‌باشد (۹ و ۱۲). نقش فتوسنتز جاری در عملکرد دانه را می‌توان به عنوان یک مکانیزم انتخابی قلمداد نمود، زیرا فرایند انتقال مجدد در هر دو مرحله انباشت و انتقال مجدد مستلزم صرف انرژی است. به عبارت دیگر، در شرایطی که مواد حاصل از فتوسنتز جاری برای پر شدن دانه کفایت نماید، جریان حرکت و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی محدود می‌شود (۸). البته عموماً در مرحله پر شدن دانه‌ها، فتوسنتز جاری تحت تأثیر تنش‌های زنده و غیر زنده متعددی قرار می‌گیرد و در این زمان، انتقال مجدد ذخایر ساقه به عنوان یک فرآیند مهم و پشتیبانی کننده می‌تواند تا حدود زیادی کاهش عملکرد دانه را جبران نماید (۸ و ۱۲). حسین و همکاران (۲۸) گزارش نمودند که گندم زمستانه (رقم بانتی ۳۱۰) از پتانسیل عملکرد دانه بالایی برخوردار بوده و همچنین در مورد استفاده از ذخایر ساقه از قابلیت خوبی برخوردار بود. بنابراین ارقام متحمل به خشکی بایستی از ظرفیت ذخایر ساقه مناسبی برای پر کردن دانه‌ها برخوردار باشند، هرچند به بهای کاهش پتانسیل عملکرد آن‌ها تمام شود.

در تعیین بهترین شاخص تحمل به خشکی، شاخصی که دارای همبستگی معنی دار و بالا با عملکرد دانه در شرایط تنش و بدون

تنش بوده و از طرفی بر اساس نوع همبستگی باعث افزایش عملکرد در هر دو شرایط تنش و بدون تنش بشود، به عنوان بهترین شاخص معرفی می گردد (۲۲). آقایی سربرزه و روستایی (۱) در بررسی واکنش ژنوتیپ های پیشرفته گندم نان به شرایط تنش خشکی به این نتیجه رسیدند که در مجموع، شاخص‌های MP، GMP و STI نسبت به تشخیص ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی نتیجه مناسبی را نسبت به دو شاخص TOL و SSI ارائه می‌کنند.

هدف از این تحقیق بررسی میزان انتقال مجدد و تحمل ژنوتیپ‌های جدید گندم نسبت به تنش رطوبتی انتهای فصل رشد و محدودیت منبع در شرایط مزرعه‌ای می‌باشد.

مواد و روش‌ها

این بررسی با استفاده از آزمایشی مزرعه ای در قالب طرح کرت‌های دو بار خرد شده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و به مدت دو سال زراعی (۸۶-۱۳۸۵ و ۸۷-۱۳۸۶) در ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی طرق مشهد با عرض جغرافیایی ۳۶ درجه و ۱۳دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۵۹ درجه و۴۰ دقیقه شرقی و ارتفاع ۹۸۵ متر از سطح دریا به اجرا در آمد. تیمار آبیاری در کرت های اصلی شامل آبیاری مطلوب در طول فصل رشد (D_1) و تنش رطوبتی از مرحله گرده افشانی تا رسیدگی (D_2)؛ تیمار ژنوتیپ در کرت های فرعی شامل هفت ژنوتیپ جدید گندم (لاین‌های شماره ۹۱۰۳ (C_1)، ۹۱۱۶ (C_2)، ۹۲۰۳ (C_3)، ۹۲۰۵ (C_4)، ۹۲۰۷ (C_5)، ۹۲۱۲ (C_6)، انتخابی از آزمایش یکنواخت سراسری خشکی گندم(C-84-D-81-10 C (C_7)) و رقم کراس شاهی (C_8، حساس به خشکی) و تیمار شرایط فتوسنتزی در کرت های فرعی شامل استفاده از فتوسنتز جاری (P_1، شرایط معمولی) و جلوگیری از فتوسنتز جاری (P_2) بود. برای اجرای تیمار اخیر حدود ۱۲ تا ۱۴ روز پس از ظهور سنبله یعنی آغاز مرحله رشد خطی پر شدن دانه ها، یدید پتاسیم با غلظت ۰/۴ درصد ماده مؤثر بر روی کلیه اندام‌های گیاه از جمله ساقه ها، برگ ها و سنبله‌ها پاشیده شد تا از فتوسنتز جاری جلوگیری به عمل آید (۱۲).

هر کرت شامل ۶ ردیف با فاصله بین ردیف ۲۰ سانتی متر از یکدیگر (روی دو پشته) و به طول ۷ متر بود. به منظور اطمینان از عدم تداخل آبیاری، بین هر کرت اصلی دو پشته نکاشت (به عرض ۱/۲ متر) قرار گرفت. تاریخ کاشت در هر دو سال ۲۷ مهر و میزان بذر بر اساس تراکم ۵۰۰ بذر در متر مربع و با در نظر گرفتن وزن هزار دانه ژنوتیپ های گندم تعیین شد. میزان کود مورد نیاز بر اساس نتایج آزمون خاک و با استفاده از فرمول (۵۰-۹۰-۱۶۰) کیلوگرم N-P-K خالص در هکتار محاسبه و تمامی‌کود فسفره و پتاسه به علاوه یک سوم کود نیتروژنه همزمان با کاشت (به عنوان کود پایه) و باقیمانده کود نیتروژن به نسبت مساوی در دو مرحله، ابتدای طویل شدن ساقه و ابتدای ظهور سنبله، به صورت سرک مصرف شد. بذرکاری با استفاده از ماشین مخصوص کاشت آزمایشات غلات (وینتر اشتایگر) انجام و سپس آبیاری صورت گرفت تا رطوبت پروفیل خاک در منطقه توسعه ریشه اشباع و جوانه زنی و سبز کردن بذور با سهولت انجام شود. برای کنترل علف‌های هرز دو بار وجین انجام شد. تیمار تنش رطوبتی در مرحله گرده‌افشانی به وسیله قطع آبیاری و جلوگیری از نفوذ باران (با استفاده از یک باران گیر متحرک[1]) اعمال شد. میزان آب مورد نیاز گیاه و زمان آن از طریق اندازه‌گیری مکرر رطوبت خاک به روش وزنی تعیین و با شیوه آبیاری نشتی در دسترس گیاه قرارگرفت (۵). عملکرد دانه از طریق برداشت ۴ خط ۴ متری از هر کرت تعیین گردید.

شاخص‌های گزینش متفاوتی برای گزینش ژنوتیپ ها در محیط‌های مختلف (با تنش و بدون تنش) پیشنهاد شده است. روزیل و هامبلین (۴۰) شاخص تحمل (TOL) را به صورت اختلاف در عملکرد محیط بدون تنش (Yp) و با تنش (Ys) و شاخص بهره‌وری متوسط (MP) را به صورت میانگین عملکرد در محیط بدون تنش (Yp) و با تنش (Ys) تعریف نمودند. در ارزیابی ژنوتیپ ها با استفاده از شاخص‌های TOL و MP، مقدار بالای TOL نشانه حساسیت ژنوتیپ به تنش بوده و انتخاب ژنوتیپ ها بر اساس مقادیر کم TOL انجام می‌شود. با استفاده از شاخص‌های TOL و MP امکان تفکیک ژنوتیپ‌های گروه دوم و سوم بر اساس تقسیم بندی فرناندز (۲۲) از یکدیگر وجود دارد.

فیشر و مائورر (۲۴) شاخص حساسیت به تنش (SSI) را پیشنهاد نمودند. این شاخص از طریق معادله (۱) بیان می‌شود:

$$SSI = [1- (Ysi / Ypi)] / SI \quad SI = (1 - \bar{Y}s / \bar{Y}p) \quad (۱)$$

در رابطه فوق، Ysi و Ypi به ترتیب عملکرد هر ژنوتیپ در شرایط تنش و مطلوب می‌باشد و SI نیز شدت تنش است که برای محاسبه آن $\bar{Y}s$ و $\bar{Y}p$ به ترتیب میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ ها در شرایط تنش و بدون تنش می‌باشد. مقدار کمتر SSI نشان دهنده تغییرات کم عملکرد یک ژنوتیپ در شرایط تنش نسبت به شرایط مطلوب و در نتیجه پایداری بیشتر عملکرد آن ژنوتیپ است. با استفاده از شاخص SSI ژنوتیپ‌های گروه دوم و سوم را می‌توان از سایر گروه‌ها متمایز نمود (۲۴).

فرناندز (۲۲) شاخص تحمل به تنش (STI) را معرفی نمود که با استفاده از معادله (۲) محاسبه می‌شود:

$$STI = (Yp \times Ys) / \bar{Y}^2p \quad (۲)$$

در این معادله $\bar{Y}^2p$، مربع میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ ها در

1- Mobile Rain Shelter

شرایط مطلوب است و مقدار آن به عنوان مخرج کسر در محاسبه STI برای کلیه ژنوتیپ‌ها ثابت می‌باشد. Yp و Ys نیز به ترتیب نشان دهنده عملکرد یک ژنوتیپ در شرایط مطلوب و تنش هستند. بر اساس این شاخص، ژنوتیپ‌های پایدار دارای مقادیر بالاتر STI هستند. بنابراین انتظار می‌رود که با استفاده از این شاخص ژنوتیپ‌های گروه اول از سایر گروه‌ها قابل تفکیک باشد. در شاخص پیشنهادی فرناندز (۲۲) به جای میانگین حسابی بهره‌وری از میانگین هندسی بهره‌وری (GMP) استفاده شده است. به علاوه میزان شدت تنش (SI) نیز در آن منظور شده است. برای انجام محاسبات و تجزیه واریانس از نرم افزارهای Excel و Mstatc استفاده شد و تجزیه واریانس مرکب پس از انجام آزمون یکنواختی واریانس خطاهای آزمایشی (بارتلت)، انجام شد. میانگین مربعات خطا برای مقایسه سطوح هر فاکتور، به کمک روش کارمر و همکاران (۱۶) و با استفاده از امید ریاضی آن‌ها تعیین شد و مقایسه میانگین ها به روش دانکن انجام گرفت.

نتایج و بحث

جدول ۱- خلاصه تجزیه واریانس مرکب عملکرد و اجزای عملکرد دانه ژنوتیپ های گندم تحت تیمار های مختلف رطوبتی و فتوسنتزی (میانگین مربعات)

منابع تغییر	درجه آزادی	عملکرد دانه	شاخص برداشت	تعداد سنبله در متر مربع	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه
سال	۱	۳۷۱۷۲۰۸۰**	۹۳/۱۱۶**	۵۶۳۳۸۷/۵**	۵۸/۱۷۹^{ns}	۲۵/۱۲۱*
سال(تکرار)	۴	۱۱۴۵۷۵/۸	۱/۹۷۵	۱۲۶۸/۱۴۰	۴۰/۴۹۵	۲/۵۴۶
تنش رطوبتی	۱	۱۲۲۹۹۶۸۲۷/۷**	۱۷۷۴/۳۲۶**	۱۱۳۴/۴۲۲^{ns}	۴۸۴/۷۲۸**	۱۰۸۱/۸۱۳**
سال × تنش رطوبتی	۱	۱۶۵۰۵۸۶۹/۹**	۸۰/۷۱۸**	۱۴۲/۳۱۳^{ns}	۱/۴۳۰^{ns}	۶۸/۴۳۸**
تکرار × تنش رطوبتی(سال)	۴	۵۴۰۰۵/۷	۱۰/۳۶۰	۳۳۱۲/۵۰۳	۳۵/۳۹۹	۴/۸۵۷
ژنوتیپ	۷	۴۶۷۴۶۶۵/۴*	۲۰۵/۹۴۳**	۷۱۱۴/۴۳۷^{ns}	۲۷۷/۵۵۴**	۱۵/۲۶۰*
سال × ژنوتیپ	۷	۷۴۸۸۰۶/۵^{ns}	۳۱/۰۵۷*	۴۲۰۵/۳۱۳^{ns}	۱۱۶/۵۷۹**	۱۲/۱۹۹^{ns}
تنش × ژنوتیپ	۷	۴۳۱۳۴۳/۵^{ns}	۱۵/۰۳۳^{ns}	۱۰۳۱/۰۳۲^{ns}	۲۵/۰۴۰*	۱۲/۵۴۲^{ns}
سال × تنش رطوبتی × ژنوتیپ	۷	۲۸۶۵۶۵/۹*	۶/۰۶۸^{ns}	۸۷۴/۴۵۲^{ns}	۲/۷۳۸^{ns}	۸/۰۶۲^{ns}
خطا	۵۶	۱۰۷۵۳۵/۳	۵/۳۴۸	۳۶۶۶/۵۰۳	۲۰/۱۸۲	۳/۹۶۷
فتوسنتز	۱	۷۲۷۰۴۵۰۶۰/۶**	۲۴۴۷۱/۰۷۶**	۶۵۱۱/۱۸۲^{ns}	۷۷۲۱/۹۹۴**	۱۴۸۳۸/۰۴۷**
سال × فتوسنتز	۱	۳۷۱۵۹۷۶۰/۹^{ns}	۴۳۳/۷۱۲^{ns}	۱۵۷/۸۶۸^{ns}	۵۲۳/۲۸۱^{ns}	۴۷/۸۱۰^{ns}
تنش رطوبتی × فتوسنتز	۱	۶۹۶۸۱۵۳۵/۹^{ns}	۷۴۱/۳۹۴^{ns}	۲۳۸۵/۰۱۴^{ns}	۶۱/۲۱۲^{ns}	۲۶۲/۶۳۴^{ns}
سال × تنش رطوبتی × فتوسنتز	۱	۱۲۴۴۲۵۰۵/۹**	۲۴/۱۳۳^{ns}	۲۱۳۸/۰۰۱^{ns}	۱۶/۲۳۴^{ns}	۲۲۹/۴۰۳**
ژنوتیپ × فتوسنتز	۷	۱۰۵۸۷۴۶/۳^{ns}	۲۶/۸۴۱^{ns}	۷۱۷/۰۲۳^{ns}	۴۰/۹۴۴^{ns}	۱۱/۷۹۶^{ns}
سال × ژنوتیپ × فتوسنتز	۷	۵۲۱۰۹۲/۷^{ns}	۳۱/۰۵۳^{ns}	۱۰۶۱/۱۹۷^{ns}	۵۲/۵۶۷^{ns}	۶/۵۳۳^{ns}
تنش رطوبتی × ژنوتیپ × فتوسنتز	۷	۳۶۳۰۷۸/۵^{ns}	۱۹/۹۰۰^{ns}	۷۲۶/۹۴۵^{ns}	۸/۰۴۵^{ns}	۱۰/۳۴۷^{ns}
سال × تنش رطوبتی × ژنوتیپ × فتوسنتز	۷	۲۲۰۴۷۱/۷^{ns}	۹/۱۹۸^{ns}	۵۸۲/۹۹۰^{ns}	۱۶/۶۰۵^{ns}	۱۰/۰۵۸^{ns}
خطا	۶۴	۱۰۸۶۶۰/۰	۵/۰۵۹	۲۰۹۸/۹۵۵	۱۴/۱۸۶	۴/۹۶۷
ضریب تغییرات (C.V%)		۸/۳۲	۸/۰۳	۹/۱۵	۱۱/۶۶	۸/۳۱

ns، * و ** به ترتیب به معنی غیرمعنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد می باشد.

عملکرد دانه: نتایج تجزیه واریانس مرکب داده ها نشان داد اثر اصلی تنش رطوبتی و فتوسنتز و همچنین اثر متقابل سال × تنش رطوبتی و سال × تنش رطوبتی × فتوسنتز در سطح ۱ درصد و اثر ژنوتیپ و اثر متقابل سال × تنش رطوبتی × ژنوتیپ در سطح ۵ درصد معنی دار بود (جدول ۱). تحت شرایط تنش رطوبتی و جلوگیری از فتوسنتز جاری، عملکرد دانه به ترتیب حدود ۳۵٪ و ۶۸٪ نسبت به شرایط معمولی کاهش یافت (جدول ۲). کاهش عملکرد دانه عمدتاً ناشی از کاهش وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله بود که با نتایج امام و همکاران (۲۱) و همام (۲۷) مطابقت دارد. مقایسه میانگین عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم در میانگین تیمارهای تنش نشان داد ژنوتیپ‌های C-81-10 ، ۹۱۱۶ و ۹۱۰۳ بالاترین عملکرد دانه و رقم کراس شاهی کمترین عملکرد دانه را به خود اختصاص دادند (جدول ۲). این در حالی است که همین ژنوتیپ ها (C-81-10، ۹۱۱۶ و ۹۱۰۳) بیشترین مقدار عملکرد بیولوژیک را داشتند (داده ها نشان داده نشده است).

بلوم (۱۲) گزارش کرد برای افزایش عملکرد بالقوه، باید میزان ماده خشک تولیدی را افزایش داد. محققین معتقدند از نظر تحمل به خشکی بین ارقام گندم واریانس ژنوتیپی وجود دارد و معمولاً ارقامی‌که در شرایط معمولی از عملکرد زیادی برخوردارند، شرایط تنش را نیز بهتر تحمل نموده و عملکرد قابل قبولی تولید می‌کنند (۲۳، ۳۳ و ۴۱) که با نتایج این تحقیق مطابقت دارد. همچنین با توجه به نتایج حاصل از بر همکنش سال × تنش رطوبتی × ژنوتیپ بر عملکرد دانه مشخص شد در سال اول بالاترین عملکرد دانه (۴۳۴۲ کیلوگرم در هکتار) تحت شرایط آبیاری کامل و مربوط به ژنوتیپ ۹۱۱۶ بود، در حالی که کمترین عملکرد دانه (۲۲۸۷ کیلوگرم در هکتار) در شرایط تنش رطوبتی و از رقم کراس شاهی حاصل شد.

بالاترین عملکرد دانه (۶۱۸۰ کیلوگرم در هکتار) در سال دوم در شرایط آبیاری کامل و مربوط به ژنوتیپ C-81-10 بود، در حالی که کمترین عملکرد دانه (۱۸۱۵ کیلوگرم در هکتار) در شرایط تنش رطوبتی و متعلق به رقم کراس شاهی بود. اثر متقابل سال × تنش رطوبتی × شرایط فتوسنتزی بر عملکرد دانه نشان داد، بیشترین عملکرد دانه (۸۵۵۳ کیلوگرم در هکتار) در سال دوم در شرایط آبیاری مطلوب و استفاده از فتوسنتز جاری و کمترین عملکرد دانه (۱۵۹۴ کیلوگرم در هکتار) در سال دوم در شرایط تنش رطوبتی و جلوگیری از فتوسنتز جاری به‌دست آمد. عالم و همکاران (۱۰) گزارش کردند که حذف برگ پرچمی در گندم کاهش ۹/۹۴ درصدی تعداد دانه در سنبله، ۷/۶۵ درصدی وزن دانه و ۱۶/۸۸ درصدی عملکرد دانه را به دنبال داشت. همچنین در شرایط آبیاری مطلوب و جلوگیری از فتوسنتز جاری، ژنوتیپ C-81-10 (با تولید ۲۸۳۶ کیلوگرم در هکتار) و در شرایط تنش رطوبتی و جلوگیری از فتوسنتز جاری ژنوتیپ های ۹۱۱۶ (با تولید ۱۸۸۷ کیلوگرم در هکتار) و C-81-10 (با تولید ۱۸۵۳ کیلوگرم در هکتار) بیشترین عملکرد دانه را به خود اختصاص دادند؛ در حالی که در کلیه شرایط رطوبتی و فتوسنتزی، رقم کراس شاهی کمترین عملکرد دانه را داشت. عملکرد دانه بالاتر ژنوتیپ C-81-10 را می توان به بالا بودن صفاتی چون وزن خشک سنبله در مرحله ظهور سنبله، درصد بقاء پنجه، وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله نسبت داد.

شاخص برداشت: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر تنش رطوبتی، شرایط متفاوت فتوسنتزی و همچنین اثر متقابل سال × تنش رطوبتی، سال × ژنوتیپ، سال × فتوسنتز، تنش رطوبتی × فتوسنتز، ژنوتیپ × فتوسنتز، سال × ژنوتیپ × فتوسنتز و تنش × ژنوتیپ × فتوسنتز بر شاخص برداشت در سطح ۱ درصد و اثر تنش رطوبتی × ژنوتیپ و سال × تنش × فتوسنتز در سطح ۵ درصد معنی دار بود (جدول ۱). میانگین شاخص برداشت ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط معمولی و تنش رطوبتی به ترتیب ۳۱/۰۷ و ۲۴/۹۹ درصد بود، به عبارتی شاخص برداشت تحت شرایط تنش رطوبتی نسبت به آبیاری کامل ۱۹/۶ درصد کاهش یافت. همچنین شاخص برداشت تحت شرایط استفاده و جلوگیری از فتوسنتز جاری به ترتیب ۳۹/۳۱ و ۱۶/۷۴ درصد بود که در مقام مقایسه در حدود ۵۷/۴ درصد کاهش یافت (جدول ۲). شاخص برداشت حاصل نسبت عملکرد دانه به عملکرد بیولوژیک است و توانایی گیاه را برای انتقال و اختصاص مواد فتوسنتزی به دانه ها (اندام اقتصادی) نشان می‌دهد. نتایج آزمایشات مختلف نشان می‌دهد، اعمال تنش به ویژه پس از مرحله گرده افشانی کاهش معنی دار شاخص برداشت را به دنبال داشته است که با نتایج این تحقیق مطابقت دارد (۳ و ۱۷). در بسیاری از مناطق گندم کاری دنیا مقادیر کنونی شاخص برداشت گندم نزدیک یا بالاتر از ۵۰ درصد است و به نظر می‌رسد افزایش عملکرد از طریق بهبود شاخص برداشت بسیار مشکل باشد. افزایش بیشتر شاخص برداشت احتمالاً به کاهش ماده خشک و کاهش عملکرد منجر خواهد شد (۴۲).

بین ژنوتیپ های مورد بررسی تفاوت‌های آماری معنی داری از نظر شاخص برداشت وجود داشت (جدول ۱). ژنوتیپ C-81-10 بالاترین و رقم کراس شاهی کمترین میزان شاخص برداشت را داشتند، البته بین شاخص برداشت ژنوتیپ C-81-10 و ژنوتیپ های ۹۱۰۳، ۹۱۱۶، ۹۲۰۳، ۹۲۰۷ و ۹۲۰۱۲ تفاوت آماری معنی داری موجود نبود (جدول ۲).

همچنین نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل تنش رطوبتی × فتوسنتز بر شاخص برداشت نشان داد بیشترین شاخص برداشت از تیمار شرایط معمولی رطوبتی و استفاده از فتوسنتز جاری و کمترین آن از تیمار تنش رطوبتی و جلوگیری از فتوسنتز جاری به دست آمد. این نتایج در مورد اثر توام تنش رطوبتی و جلوگیری از فتوسنتز بر عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه نیز مشابه نتایج اثر آن‌ها بر شاخص برداشت بود. شاخص برداشت در سالهای اخیر افزایش پتانسیل عملکرد دانه ارقام جدید گندم عمدتاً مرهون افزایش شاخص برداشت آن‌ها بوده است (۴۳). به هرحال وجود توازن بین منبع و مخزن و اختصاص بیشتر مواد از اندامهای رویشی به زایشی باعث افزایش شاخص برداشت خواهد شد که با نتایج این تحقیق مطابقت دارد.

نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ × فتوسنتز بر شاخص برداشت نشان داد تحت شرایط استفاده از فتوسنتز جاری، رقم کراس شاهی کمترین و ژنوتیپ‌های۹۱۰۳، ۹۲۱۲ و ۹۱۱۶ بیشترین شاخص برداشت را داشتند (جدول ۲). این در حالی است که ژنوتیپ‌های ۹۱۱۶ و۹۲۱۲ بالاترین عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک را نیز به خود اختصاص دادند. از طرف دیگر تحت شرایط جلوگیری از فتوسنتز جاری، ژنوتیپ C-81-10 بیشترین شاخص برداشت و کراس شاهی کمترین شاخص برداشت را داشتند (جدول ۲). از نتایج به دست آمده می‌توان اذعان نمود ژنوتیپ‌هایی که از عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک بالایی برخوردار بودند، شاخص برداشت بیشتری نیز داشتند.

جدول ۲- مقایسه میانگین عملکرد دانه، شاخص برداشت و اجزای عملکرد دانه ژنوتیپ های گندم در شرایط تنش رطوبتی و فتوسنتزی متفاوت

*تنش رطوبتی	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	شاخص برداشت (درصد)	تعداد سنبله در متر مربع	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)
D_1	۴۵۷۷ a	۳۱/۰۷ a	۵۰۳/۱ a	۳۳/۹ a	۲۷/۲۴ a
D_2	۲۹۷۶ b	۲۴/۹۹ b	۴۹۸/۲ b	۳۰/۷ b	۲۲/۴۹ b
*ژنوتیپ					
C_1	۴۱۰۵ a	۲۹/۶۷ a	۵۰۵/۶ a	۳۴/۸ ab	۲۴/۷۳ ab
C_2	۴۰۹۸ a	۲۹/۸۷ a	۵۱۸/۲ a	۳۳/۱ b	۲۴/۶۳ ab
C_3	۳۸۱۱ ab	۲۸/۷۴ ab	۴۶۹/۹ b	۳۷/۴ a	۲۴/۱۹ b
C_4	۳۵۰۹ b	۲۶/۷۱ b	۴۸۷/۴ a	۳۱/۳ b	۲۴/۷۰ ab
C_5	۳۸۱۸ ab	۲۸/۶۰ ab	۵۰۸/۰ a	۳۱/۷ b	۲۴/۷۷ ab
C_6	۳۸۶۹ ab	۲۸/۹۹ ab	۵۲۰/۵ a	۳۰/۷ b	۲۵/۷۱ a
C_7	۴۱۷۷ a	۳۰/۳۱ a	۴۸۸/۹ ab	۳۳/۷ ab	۲۶/۳۳ a
C_8	۲۸۲۳ c	۲۱/۳۰ c	۵۰۶/۶ a	۲۵/۸ c	۲۳/۸۵ c
*فتوسنتز					
P_1	۵۷۲۲ a	۳۹/۳۱ a	۵۰۶/۵ a	۳۸/۷ a	۳۳/۶۵ a
P_2	۱۸۳۰ b	۱۶/۷۴ b	۴۹۴/۸ b	۲۵/۹ b	۱۶/۰۷ b

*D_1 ، آبیاری مطلوب در طول فصل رشد و D_2، تنش رطوبتی از مرحله گرده افشانی تا رسیدگی. C_1، C_2، C_3، C_4، C_5، C_6 ، C_7 و C_8 به ترتیب ژنوتیپ های شماره ۹۱۰۳، ۹۱۱۶، ۹۲۰۳، ۹۲۰۵، ۹۲۰۷، ۹۲۱۲، C-81-10 و رقم کراس شاهی.

P_1، استفاده از فتوسنتز جاری و P_2، جلوگیری از فتوسنتز جاری. میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح ۵٪ با یکدیگر اختلاف آماری معنی دار ی ندارند.

وزن هزار دانه: اثر تنش رطوبتی، ژنوتیپ، شرایط متفاوت فتوسنتزی و اثر متقابل سال × تنش رطوبتی، سال × ژنوتیپ، تنش رطوبتی × ژنوتیپ، سال × فتوسنتز، تنش رطوبتی × فتوسنتز، سال × تنش رطوبتی × فتوسنتز بر وزن هزار دانه در سطح ۱٪ و اثر ژنوتیپ × فتوسنتز، تنش رطوبتی × ژنوتیپ × فتوسنتز و سال × تنش رطوبتی × ژنوتیپ × فتوسنتز در سطح ۵٪ معنی دار بود (جدول ۱). وزن هزار دانه ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط معمولی رطوبتی و تنش رطوبتی به ترتیب ۲۷/۲۴ و ۲۲/۴۹ گرم بود، به عبارتی وزن هزار دانه تحت شرایط تنش رطوبتی نسبت به آبیاری کامل حدود ۱۷/۴٪ کاهش یافت (جدول ۲). معمولاً افزایش نسبی دوره پر شدن دانه ها در شرایط معمولی باعث انتقال بیشتر مواد فتوسنتزی به دانه ها شده و در نتیجه وزن هزار دانه افزایش می‌یابد (۶). البته به نظر می‌رسد در شرایط تنش رطوبتی، سرعت انتقال از اهمیت بیشتری برخوردار است و در این شرایط، زودرسی نسبی صفتی مطلوب تلقی می‌شود. دستفال و رمضان پور (۴) در آزمایش خود دلایل عملکرد مطلوب و سازگاری به تنش رطوبتی رقم چمران را تعداد بیشتر سنبله بارور در واحد سطح، تعداد بیشتر دانه در سنبله، شاخص برداشت بالاتر و زودرسی نسبی آن عنوان نمودند.

از طرف دیگر بیشترین وزن هزار دانه (۳۳/۶۵ گرم) از شرایط استفاده از فتوسنتز جاری و کمترین آن (۱۶/۰۷ گرم) از شرایط عدم استفاده از فتوسنتز جاری حاصل شد (جدول ۲)، به عبارتی تحت شرایط عدم استفاده از فتوسنتز جاری نسبت به شرایط استفاده از فتوسنتز جاری وزن هزار دانه حدود ۵۲/۲٪ کاهش یافت. وزن دانه با سرعت و مدت پر شدن دانه در ارتباط است. به عبارت دیگر، طول دوره پرشدن دانه ها و میزان و سرعت انتقال مواد ذخیره شده به دانه ها و کارآیی فتوسنتز جاری بر این صفت موثر می‌باشند. کاهش طول دوره پر شدن دانه ها، اختلال در فتوسنتز جاری و جریان انتقال مجدد مواد فتوسنتزی باعث کاهش وزن دانه ها می‌شود (۴۲). بروز تنش رطوبتی در انتهای فصل رشد که توام با افزایش شدید دمای محیط نیز می‌باشد، باعث کاهش وزن هزار دانه گندم می‌شود و در مناطقی که وزش بادهای گرم و خشک در مرحله پرشدن دانه ها نیز مرسوم باشد، باعث چروکیدگی دانه ها و در نتیجه کاهش وزن آن‌ها می‌شود (۱۲ و ۱۵). نتایج آزمایش اسویرا و همکاران (۴۴) نشان داد تنش رطوبتی پس از مرحله گرده افشانی باعث کاهش سرعت پر شدن دانه ها و در نتیجه کاهش وزن هزار دانه شد. سایر محققان (۶ و ۱۱) نیز نتایج مشابهی در مورد اثر تنش رطوبتی پس از مرحله گرده‌افشانی بر کاهش وزن هزار دانه ارقام گندم گزارش کردند که با نتایج این آزمایش مطابقت دارد. در آزمایشی که بر روی ارقام مختلف گندم در شرایط مطلوب و تنش رطوبتی انجام شد، مشخص گردید که افت عملکرد تحت تنش رطوبت در مراحل انتهایی رشد، عمدتا ناشی از کاهش وزن هزار دانه بود و در مقام مقایسه تعداد دانه در سنبله از افت کمتری در این شرایط برخوردار بود (۳). نهایتاً چنین نتیجه گیری شد که در شرایط آب و هوایی مشهد، اثرات سوء تنش رطوبتی پس از

گرده افشانی بیشتر از دوره قبل از گرده افشانی نمایان بوده که می‌تواند به دلیل کاهش فتوسنتز پس از گلدهی یا کاهش انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای یا ترکیبی از هر دو عامل باشد (۳ و ۶). نتایج مقایسه میانگین اثر ژنوتیپ بر وزن هزار دانه نشان داد، ژنوتیپ های C-81-10 و ۹۲۱۲ بیشترین و رقم کراس شاهی کمترین وزن هزار دانه را داشتند (جدول ۲). نتایج بررسی های متعدد (۱۵ و ۳۸) نیز نشان داد واریانس ژنوتیپی از نظر وزن هزار دانه بین ارقام گندم وجود دارد که نتایج این تحقیق را تایید می نماید. اثر متقابل ژنوتیپ × فتوسنتز بر وزن هزار دانه نشان داد تحت شرایط استفاده از فتوسنتز جاری، ژنوتیپ های ۹۲۱۲ و ۹۱۰۳ به ترتیب بیشترین و کمترین وزن هزار دانه را داشتند. از طرف دیگر تحت شرایط جلوگیری از فتوسنتز جاری وزن هزار دانه ژنوتیپ C-81-10 بالاتر و کراس شاهی از سایرین پایینتر بود. این مطلب می‌تواند مربوط به توانایی بیشتر ژنوتیپ C-81-10 و برخی از ژنوتیپ ها از جمله ژنوتیپ ۹۱۱۶ در مورد استفاده از ذخایر ساقه برای پر کردن دانه ها باشد (جدول ۳). بین اجزای عملکرد دانه گندم روابط متقابل منفی وجود دارد که افزایش یکی کاهش دیگری را به دنبال خواهد داشت. بر خلاف تعداد دانه در واحد سطح، به نظر می‌رسد که ارتباط اندکی بین وزن تک دانه و عملکرد دانه در گندم قرمز نرم زمستانه وجود داشته باشد. کاهش وزن دانه معمولاً اثر کمتری بر عملکرد گندم نسبت به تعداد دانه در متربع دارد. برای مثال سایه دهی گندم در طی دورهٔ پر شدن دانه وزن تک دانه را کاهش می‌دهد، اما اثر بسیار ناچیزی بر عملکرد دانه دارد (۴۳) که با نتایج این تحقیق مطابقت ندارد، زیرا در این تحقیق تنش رطوبتی از مرحله گرده افشانی تا رسیدگی تأثیر کمی بر تعداد سنبله در متر مربع داشته ولی بر وزن هزار دانه تأثیر منفی زیادی داشت.

تعداد سنبله در متر مربع: نتایج تجزیه مرکب دو ساله این آزمایش نشان داد، به جز اثر سال، اثر تنش رطوبتی، ژنوتیپ، فتوسنتز و اثرات متقابل بر تعداد سنبله در متر مربع در سطح ۵ درصد غیرمعنی دار بود، هر چند اثر ژنوتیپ در سطح احتمال ۹ درصد معنی دار شد (جدول ۱). تعداد سنبله در متر مربع ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط معمولی رطوبتی و تنش رطوبتی به ترتیب ۵۰۳/۱ و ۴۹۸/۲ عدد بود (جدول ۲). گزارش شده است که تنش رطوبتی در مراحل پنجه زنی، ساقه رفتن و حجیم شدن غلاف برگ پرچم بر تعداد سنبله در متر مربع تأثیر سوء دارد. تعداد پنجه های بارور، که در نهایت منجر به تعداد سنبله در متر مربع می شود، در مرحله ساقه رفتن تعیین می شود و در مرحله حجیم شدن برگ پرچم رقابت درون بوته ای بین اندام هایی که به طور همزمان رشد می کنند (سنبله اولیه، ساقه و برگها در ساقه اصلی و پنجه ها) بسیار شدید است (۲) و تنش خشکی می تواند منجر به عقیمی سنبله ها شود (۴۳)، ولی تنش رطوبتی در مراحل گرده افشانی و بعد از آن تأثیری بر تعداد سنبله در متر مربع ندارد (۲ و ۳۶). نتایج مقایسه میانگین اثر ژنوتیپ بر تعداد سنبله در متر مربع نشان داد ژنوتیپ های ۹۲۱۲ و ۹۲۰۳ به ترتیب بیشترین (۵۲۰/۵) و کمترین (۴۸۹) تعداد سنبله در متر مربع را داشتند (جدول ۲).

تعداد دانه در سنبله: تعداد دانه در سنبله در بین تیمارهای آبیاری به طور کاملاً معنی دار با هم تفاوت داشت (جدول ۲). در سالهای اخیر افزایش عملکرد دانه عمدتاً مرهون افزایش تعداد دانه در سنبله یا تعداد دانه در واحد سطح بوده و افزایش وزن دانه سهم کمتری در افزایش عملکرد داشته است (۱۵). اختلاف بین تیمارهای آبیاری احتمالاً می تواند ناشی از عقیمی گلچه ها باشد (۲). یکی از اثرات مهم تنش رطوبتی بر تعداد دانه در سنبله، افزایش درصد نر عقیمی است. معمولا در این مورد افزایش آبسیزیک اسید باعث جلوگیری از قدرت بقاء دانه‌های گرده می‌شود. کمبود آب در طی مرحله تقسیم میوزی سلول مادر دانه گرده باعث کاهش معنی‌دار تعداد دانه در سنبله و درصد دانه بندی (ضریب باروری سنبله) در مقایسه با شاهد (شرایط بدون تنش) شد (۳۹). نتایج مقایسه میانگین اثر ژنوتیپ بر تعداد دانه در سنبله نشان داد، ژنوتیپ ۹۲۰۳ بیشترین و رقم کراس شاهی کمترین تعداد دانه در سنبله را داشتند (جدول ۲).

بالاتر بودن تعداد دانه در سنبله ژنوتیپ ۹۲۰۳ را می توان به تعداد سنبله در متر مربع کمتر، تعداد سنبلچه در سنبله و تعداد دانه در سنبلچه بیشتر نسبت داد. همچنین تعداد دانه در سنبله کمتر رقم کراس شاهی ناشی از تعداد دانه در سنبلچه کمتر بود. جلوگیری از فتوسنتز نیز تأثیر معنی داری بر تعداد دانه در سنبله داشت. اثر متقابل سال × ژنوتیپ، تنش رطوبتی × ژنوتیپ، سال × فتوسنتز، ژنوتیپ × فتوسنتز، تنش رطوبتی × ژنوتیپ × فتوسنتز بر تعداد دانه در سنبله معنی دار بود (جدول ۱). اثر متقابل تنش رطوبتی × ژنوتیپ بر تعداد دانه در سنبله نشان داد، تحت شرایط آبیاری کامل و نیز تنش رطوبتی، ژنوتیپ های ۹۲۰۳ و رقم کراس شاهی به ترتیب بیشترین و کمترین تعداد دانه در سنبله را داشتند (جدول ۲). اثر متقابل ژنوتیپ × فتوسنتز بر تعداد دانه در سنبله نیز نشان داد، تحت شرایط استفاده از فتوسنتز جاری و جلوگیری از فتوسنتز جاری ژنوتیپ های ۹۲۰۳ و رقم کراس شاهی به ترتیب بیشترین و کمترین تعداد دانه در سنبله را داشتند (جدول ۲). ماچادو و همکاران (۳۱) در تحقیقات خود نتیجه گرفتند، اعمال تنش رطوبتی نزدیک مرحله گلدهی، تشکیل دانه و باروری آن را به طور معنی داری کاهش داد و وزن خشک سنبله (بدون دانه) در این مرحله و در طی مرحله رشد خطی دانه (پر شدن دانه ها) به ترتیب به میزان۳۰ و ۸ درصد کاهش یافت.

میزان استفاده از ذخایر ساقه: علاوه بر عملکرد دانه، درصد استفاده از ذخایر برای پر کردن دانه ها (درصد انتقال مجدد) تحت تأثیر تنش رطوبتی قرار گرفت و از ۲۸/۵ درصد تحت شرایط مطلوب

آبیاری به ۳۷/۸ درصد تحت شرایط تنش رطوبتی افزایش یافت (جدول ۳). بسیاری از محققین (۱۱ و ۱۲) نیز تاکید کرده اند که تحت شرایط تنش رطوبتی میزان انتقال مجدد مواد افزایش می یابد که با نتایج این تحقیق مطابقت دارد. در بین ژنوتیپ های مورد بررسی، ژنوتیپ های C-81-10 (C_7) و ۹۱۱۶ (C_2) به ترتیب بیشترین ظرفیت استفاده از ذخایر ساقه برای پر کردن دانه ها در شرایط مطلوب و محدودیت رطوبتی را داشتند. در شرایط مطلوب رطوبتی بیش از ۳۸ درصد عملکرد دانه ژنوتیپ C-81-10 مرهون انتقال مجدد مواد فتوسنتزی بود. همچنین در شرایط محدودیت رطوبتی بیش از ۴۱ درصد عملکرد دانه ژنوتیپ ۹۱۱۶ مرهون انتقال مجدد مواد فتوسنتزی بود که از سایر ژنوتیپ های گندم بیشتر بود.

ارزیابی ژنوتیپ های گندم به تنش رطوبتی با استفاده از شاخص‌های مختلف تحمل به خشکی:

شاخص‌های مختلف حساسیت یا تحمل به تنش رطوبتی بر اساس عملکرد دانه در جدول ۴ ارائه شده است. همچنین شدت تنش محیط (SI) برای هر محیط (تیمار تنش) محاسبه و مشخص شد که با اعمال تیمار تنش رطوبتی عملکرد دانه ژنوتیپ ها نسبت به تیمار آبیاری کامل به میزان ۳۵ درصد کاهش یافت. مقادیر TOL ژنوتیپ های ۹۲۰۵ (C_4) و ۹۲۰۷ (C_6) کمتر از سایر ژنوتیپ ها بود. یعنی اختلاف عملکرد دانه آن‌ها در شرایط تنش و شرایط بدون تنش کم بود و کاهش عملکرد دانه آن‌ها در تیمارهای تنش رطوبتی کمتر از سایر ژنوتیپ ها بود. همچنین در ارزیابی ژنوتیپ های گندم با استفاده از شاخص SSI (۲۴) مشخص شد تحت تیمارD_2 مقادیر SSI ژنوتیپ های ۹۲۰۵ (C_4)، ۹۲۰۷ (C_6) و ۹۱۰۳ (C_1) کمتر از ژنوتیپ های دیگر و در نتیجه تحمل آن‌ها بیشتر از ژنوتیپ های دیگر بود. ژنوتیپ های ۹۱۰۳ (C_1)، ۹۱۱۶ (C_2) و C-81-10 (C_7) بالاترین مقادیر STI را به خود اختصاص دادند. به عبارت دیگر، متوسط عملکرد دانه این ژنوتیپ ها در شرایط تنش و بدون تنش رطوبتی بیشتر از سایر ژنوتیپ ها بود (جدول ۴).

جدول ۳- میانگین عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار) ژنوتیپ های گندم تحت شرایط مطلوب و تنش رطوبتی از نظر استفاده از ذخایر ساقه

لاین یا رقم	شرایط مطلوب رطوبتی			شرایط تنش رطوبتی		
	استفاده از فتوسنتز جاری	جلوگیری از فتوسنتز جاری	درصد استفاده از ذخایر ساقه	استفاده از فتوسنتز جاری	جلوگیری از فتوسنتز جاری	درصد استفاده از ذخایر ساقه
C_1: 9103	۷۸۷۰^{a}	۱۹۳۰^{jk}	۲۴/۵	۴۹۰۰^{f}	۱۷۱۹^{l}	۳۵/۱
C_2: 9116	۷۷۷۴^{a}	۲۲۰۷^{jk}	۲۸/۴	۴۵۲۲^{fg}	۱۸۸۷^{kl}	۴۱/۷
C_3: 9203	۷۳۹۰^{b}	۲۰۰۹^{jk}	۲۷/۲	۴۱۵۳^{h}	۱۶۹۳^{lm}	۴۰/۸
C_4: 9205	۶۳۴۰^{d}	۱۷۶۷^{l}	۲۷/۹	۴۳۱۰^{gh}	۱۶۱۷^{lm}	۳۷/۵
C_5: 9207	۷۱۷۱^{bc}	۲۲۰۳^{jk}	۳۰/۷	۴۲۱۶^{h}	۱۶۸۴^{lm}	۳۹/۹
C_6: 9212	۷۱۴۱^{bc}	۱۹۶۱^{jk}	۲۷/۵	۴۸۸۱^{f}	۱۴۹۲^{m}	۳۰/۶
C_7:C-81-10	۷۴۳۵^{ab}	۲۸۳۶^{i}	۳۸/۱	۴۵۸۵^{fg}	۱۸۵۳^{kl}	۴۰/۴
کراس شاهی:C_8	۵۸۷۹^{e}	۱۳۱۲^{m}	۲۲/۳	۲۹۸۸^{i}	۱۱۱۴^{n}	۳۷/۳
میانگین	۷۱۲۵	۲۰۲۸	۲۸/۵	۴۳۱۹	۱۶۳۲	۳۷/۸

جدول ٤- برآورد تحمل یا حساسیت ژنوتیپ های گندم به تنش رطوبتی (بر اساس عملکرد دانه) با توجه به عملکرد پتانسیل و عملکرد در شرایط تنش رطوبتی (میانگین دو سال)

رقم	عملکرد دانه ($kg.ha^{-1}$) در شرایط بهینه رطوبتی	عملکرد دانه ($kg.ha^{-1}$) در شرایط تنش رطوبتی	TOL	SSI	STI	MP	SI
C_1	۴۹۰۰	۳۳۰۹	۱۵۹۱	۰/۹۲۸	۰/۷۷۴	۴۱۰۵	۰/۳۵۰
C_2	۴۹۹۱	۳۲۰۵	۱۷۸۶	۱/۰۲۲	۰/۷۶۴	۴۰۹۸	
C_3	۴۶۹۹	۲۹۲۳	۱۷۷۶	۱/۰۸۰	۰/۶۵۶	۳۸۱۱	
C_4	۴۰۵۴	۲۹۶۴	۱۰۹۰	۰/۷۶۸	۰/۵۷۴	۳۵۰۹	
C_5	۴۶۸۷	۲۹۵۰	۱۷۳۷	۱/۰۵۹	۰/۶۶۰	۳۸۱۹	
C_6	۴۵۵۱	۳۱۸۶	۱۳۶۵	۰/۸۵۷	۰/۶۹۲	۳۸۶۹	
C_7	۵۱۳۶	۳۲۱۹	۱۹۱۷	۱/۰۶۶	۰/۷۸۹	۴۱۷۷	
C_8	۳۵۹۶	۲۰۵۱	۱۵۴۵	۱/۲۲۸	۰/۳۵۲	۲۸۲۳	

جدول ۵- برآورد تحمل یا حساسیت ژنوتیپ های گندم به تنش رطوبتی (بر اساس عملکرد دانه) با توجه به عملکرد پتانسیل و عملکرد در شرایط تنش رطوبتی

رقم	عملکرد دانه ($kg.ha^{-1}$) در شرایط بهینه رطوبتی	عملکرد دانه ($kg.ha^{-1}$) در شرایط تنش رطوبتی	TOL	SSI	STI	MP	SI
C_1	۷۸۷۰	۴۹۰۰	۲۹۷۰	۰/۷۶۰	۰/۹۵۸	۶۳۸۵	۰/۳۹۴
C_2	۷۷۷۴	۴۵۲۲	۳۲۵۲	۰/۶۹۲	۱/۰۶۲	۶۱۴۸	
C_3	۷۳۹۰	۴۱۵۳	۳۲۳۷	۰/۶۰۵	۱/۱۱۲	۵۷۷۱	
C_4	۶۳۴۰	۴۳۱۰	۲۰۳۰	۰/۵۳۸	۰/۸۱۳	۵۳۲۵	
C_5	۷۱۷۱	۴۲۱۶	۲۹۵۵	۰/۵۹۶	۱/۰۴۶	۵۶۹۳	
C_6	۷۱۴۱	۴۸۸۱	۲۲۶۰	۰/۶۸۷	۰/۸۰۳	۶۰۱۱	
C_7	۷۴۳۵	۴۵۸۵	۲۸۵۰	۰/۶۷۲	۰/۹۷۳	۶۰۱۰	
C_8	۵۸۷۹	۲۹۸۸	۲۸۹۱	۰/۳۴۶	۰/۲۴۸	۴۴۳۳	

جدول ٦- برآورد تحمل یا حساسیت ژنوتیپ های گندم به شرایط رطوبتی و فتوسنتزی (بر اساس عملکرد دانه) با توجه به عملکرد پتانسیل و عملکرد در شرایط تنش رطوبتی

رقم	فتوسنتز	عملکرد دانه ($kg.ha^{-1}$) در شرایط بهینه رطوبتی	عملکرد دانه ($kg.ha^{-1}$) در شرایط تنش رطوبتی	TOL	SSI	STI	MP	SI
C_1	P_1	۷۸۷۰	۴۹۰۰	۲۹۷۰	۱/۰۷۸	۱/۸۴۱	۵۸۸۵	۰/۳۴۹
	P_2	۱۹۳۰	۱۷۱۹	۲۱۱	۰/۳۱۲	۰/۱۵۸	۱۸۲۵	
C_2	P_1	۷۷۷۴	۴۵۲۲	۳۲۵۲	۱/۱۹۵	۱/۶۷۸	۶۱۴۸	
	P_2	۲۲۰۷	۱۸۸۷	۳۲۰	۰/۴۱۴	۰/۱۹۹	۲۰۴۷	
C_3	P_1	۷۳۹۰	۴۱۵۳	۳۲۳۷	۱/۲۵۱	۱/۴۶۵	۵۷۷۱	
	P_2	۲۰۰۹	۱۶۹۳	۳۱۶	۰/۴۴۹	۰/۱۶۲	۱۸۵۱	
C_4	P_1	۶۳۴۰	۴۳۱۰	۲۰۳۰	۰/۹۱۵	۱/۳۰۵	۵۳۲۵	
	P_2	۱۷۶۷	۱۶۱۷	۱۵۰	۰/۲۴۳	۰/۱۳۶	۱۶۹۲	
C_5	P_1	۷۱۷۱	۴۲۱۶	۲۹۵۵	۱/۱۷۷	۱/۴۴۳	۵۶۹۳	
	P_2	۲۲۰۳	۱۶۸۴	۵۱۹	۰/۶۷۳	۰/۱۷۷	۱۹۴۳	
C_6	P_1	۷۱۴۱	۴۸۸۱	۲۲۶۰	۰/۹۰۴	۱/۶۶۴	۶۰۱۱	
	P_2	۱۹۶۱	۱۴۹۲	۴۶۹	۰/۶۸۳	۰/۱۴۰	۱۷۲۷	
C_7	P_1	۷۴۳۵	۴۵۸۵	۲۸۵۰	۱/۰۹۵	۱/۶۲۸	۶۰۱۰	
	P_2	۲۸۳۶	۱۸۵۳	۹۸۳	۰/۹۹۰	۰/۲۵۱	۲۳۴۵	
C_8	P_1	۵۸۷۹	۲۹۸۸	۲۸۹۱	۱/۴۰۵	۰/۸۳۹	۴۴۳۳	
	P_2	۱۳۱۲	۱۱۱۴	۱۹۸	۰/۴۳۱	۰/۰۷۰	۱۲۱۳	

توانایی شاخص تحمل به تنش فرناندز (STI) برای دسته بندی ژنوتیپ های حساس و متحمل بیش از شاخص‌های دیگر بود. با اعمال تیمارD_2 مقادیر STI ژنوتیپ های C-81-10 (C_7)، ۹۱۱۶ (C_2) و ۹۱۰۳ (C_1) بیشترین و ژنوتیپ های کراس شاهی (C_8) و ۹۲۰۵ (C_4) کمترین بود (جدول ۴). به نظر می‌رسد این شاخص به خوبی می‌تواند ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا در شرایط مطلوب و تنش را شناسایی نماید. چنان که ژنوتیپ کراس شاهی با توجه به عملکرد کم در مقایسه با ژنوتیپ های دیگر، با استفاده از شاخص STI جزو حساسترین ژنوتیپ ها دسته بندی می‌شود (جداول ۵ و ۶). گزاراش های متعددی در زمینه قابلیت بیشتر شاخص STI وجود دارد که مؤید نتایج این آزمایش است (۳ و ۴).

نتیجه گیری

اعمال تنش رطوبتی و جلوگیری از فتوسنتز جاری از مرحله گرده افشانی تا رسیدگی موجب کاهش عملکرد دانه و شاخص برداشت شد. در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی ژنوتیپ‌های C-81-10، ۹۱۱۶ و ۹۱۰۳ بالاترین و رقم کراس شاهی پایین ترین عملکرد دانه را داشتند. همین ژنوتیپ ها (C-81-10 ، ۹۱۱۶ و ۹۱۰۳) نیز بالاترین شاخص برداشت را به خود اختصاص دادند (جدول ۲). اجزای عملکرد

دانه گندم (به ویژه تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه) تحت شرایط تنش رطوبتی و شرایط متفاوت فتوسنتزی با تغییراتی همراه بود که موجب کاهش عملکرد دانه شد. به نظر می‌رسد علت این امر تأثیر تنش رطوبتی در تسریع پیری و اختلال در فتوسنتز به علت عدم استفاده از فتوسنتز جاری باشد. در شرایط معمولی رطوبتی، هنگامی که از فتوسنتز جاری جلوگیری شد حدود ۲۸/۵ درصد از محتویات دانه‌ها حاصل انتقال مجدد مواد ذخیره ای بود، در حالی که در شرایط تنش رطوبتی و جلوگیری از فتوسنتز جاری این میزان به حدود ۳۷/۸ درصد افزایش یافت. نتایج بررسی های متعدد نشان داد که تحت شرایط تنش رطوبتی میزان انتقال مجدد مواد ذخیره ای به دانه ها افزایش می یابد (۲۰ و ۳۵) که با نتایج این تحقیق موافقت دارد. در مرحلهٔ پرشدن دانه ها، فتوسنتز جاری تحت تأثیر تنش‌های زنده و غیر زنده متعددی قرار می‌گیرد و در این زمان انتقال مجدد ذخایر ساقه به عنوان یک فرآیند مهم و پشتیبانی کننده عملکرد می‌تواند تا حدود زیادی کاهش عملکرد دانه را جبران نماید (۸ و ۱۲). سهم نسبی ذخایر ساقه به وزن کل دانه در سنبله بسته به شرایط محیط آزمایش و ارقام مورد استفاده متفاوت بوده و تخمین زده شده این سهم به طور متوسط بین ۶ تا ۱۰۰ درصد متغیر است (۱۳ و ۳۷). بنابراین چنین نتیجه گیری شد که اثر تنش‌های مختلف بر کاهش فتوسنتز جاری در مرحلهٔ پرشدن دانه ها موجب القای انتقال بیشتر ذخایر ساقه و مصرف آن‌ها به وسیلهٔ دانه می‌شود. البته خاطر نشان می‌سازد که علت اصلی این امر، کاهش فتوسنتز جاری است و گر نه طبیعت تنش در این زمینه نقشی ندارد. در شرایط معمولی رطوبتی و استفاده از فتوسنتز جاری ژنوتیپ‌های ۹۱۰۳، ۹۱۱۶ و C-81-10 جزء برترین ژنوتیپ ها از نظر عملکرد دانه بودند. ژنوتیپ های C-81-10 ، ۹۱۱۶ و ۹۲۰۷ تحت شرایط معمولی و جلوگیری از فتوسنتز جاری بالاترین عملکرد دانه را داشتند. مناسب ترین ژنوتیپ ها برای شرایط معمولی رطوبتی، ژنوتیپ های C-81-10، ۹۱۱۶ و۹۱۰۳ بودند. در شرایط تنش رطوبتی و تحت شرایط استفاده از فتوسنتز جاری ژنوتیپ‌های ۹۱۰۳ و ۹۲۱۲ و C-81-10 و در شرایط تنش رطوبتی و جلوگیری از فتوسنتز جاری ژنوتیپ‌های ۹۱۱۶، C-81-10 و ۹۱۰۳ بالاترین عملکرد دانه را داشتند. مناسبترین ژنوتیپ ها برای شرایط تنش رطوبتی، ژنوتیپ های ۹۱۰۳، ۹۱۱۶ و C-81-10 بودند. با توجه به مطالب فوق و نظر به اینکه ژنوتیپ‌های C-81-10 و ۹۱۱۶ بیشترین ظرفیت استفاده از ذخایر برای پرکردن دانه ها در هر دو شرایط (معمولی و تنش رطوبتی) را داشته و پتانسیل عملکرد آن‌ها نیز بالا بود می‌توان آن‌ها را به عنوان ژنوتیپ‌های امید بخش و مناسب برای شرایط تنش رطوبتی معرفی و از آن‌ها در برنامه های اصلاحی استفاده نمود، در حالی که تحت شرایط معمولی هم عملکرد دانه آن‌ها بالا بود.

منابع

۱- آقایی سربرزه، م.، و م. روستایی. ۱۳۸۷. واکنش ژنوتیپ های پیشرفته گندم نان به شرایط تنش خشکی در مناطق سرد و سرد معتدل، چکیده مقالات دهمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران، ۳۰- ۲۸ مرداد ماه، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج، ص. ۲۱۷.

۲- امام، ی، و م. ج. ثقه الاسلامی. ۱۳۸۴. عملکرد گیاهان زراعی، فیزیولوژی و فرایندها. انتشارات دانشگاه شیراز. ۵۷۱ ص.

۳- خزاعی، ح. ر. ۱۳۸۱. اثر تنش خشکی برخصوصیات فیزیولوژیکی ارقام مقاوم و حساس گندم و معرفی مناسبترین شاخص‌های مقاومت به خشکی. رساله دکتری زراعت. دانشکده کشاورزی. دانشگاه فردوسی مشهد. ۲۲۵ص.

۴- دستفال، م.، و م. رمضان پور. ۱۳۷۹. ارزیابی مقاومت به خشکی ارقام گندم در شرایط آب و هوایی داراب. مجموعه خلاصه مقالات ششمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران. بابلسر، مازندران. ص.۲۵۰.

۵- علیزاده، ا. ۱۳۷۲. اصول طراحی سیستم‌های آبیاری. انتشارات دانشگاه امام رضا، ص ۲۰۵-۲۰۲.

۶- قدسی، م. ۱۳۸۳. جنبه‌های اکوفیزیولوژیک کمبود آب بر رشد و نمو ارقام گندم . رساله دکتری زراعت، دانشکده کشاورزی. دانشگاه تهران. ۲۱۸ ص.

۷- معاونی، پ.، و م. چنگیزی. ۱۳۸۶. مبانی فیزیولوژی گیاهان زراعی در شرایط خشک و شور. انتشارات دانشگاه آزاد اسلامی‌اراک. چاپ اول . ۴۲۹ ص.

۸- نادری، ا.، ا. مجیدی هروان، ا. هاشمی‌دزفولی، ع. رضایی، و ق. نورمحمدی. ۱۳۷۸. تحلیل کارایی شاخص‌های ارزیابی کننده تحمل گیاهان زراعی به تنش‌های محیطی و معرفی یک شاخص جدید. مجله نهال و بذر. ج. ۱۵، ش. ۱۵، ص. ۴۰۲-۳۹۰.

۹- هاشمی‌دزفولی، ا.، ع. کوچکی، و م. بنایان اول. ۱۳۷۵. افزایش عملکرد گیاهان زراعی. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد. ۲۸۷ ص.

10- Alam, M. S., A. H. M. M. Rahman, M. N. Nesa, S. K. Khan, and N. A. Siddquie. 2008. Effect of source and/or sink restriction on the grain yield in wheat. Europ. J. Appl. Sci. Res. 4: 258-261.

11- Araus, J. L., J. Bort, P. Steduto, D. Villegas, and C. Royo. 2003. Breeding cereals for Mediterranean conditions: ecophysiological clues for biotechnology application. Ann. Appl. Biol. 142: 129-141.

12- Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. Euphytica. 100: 77-83.
13- Blum, A., B. Sinmena, J. Mayer, G. Gozlan, and L. Shpiler. 1994. Stem reserve mobilization supports wheat grain filling under heat stress. Aust. J. Plant Physiol. 21: 771-781.
14- Bonnet, G. D., and L. D. Incoll. 1992. Effects of the stem winter barley of manipulating the source and sink during grain filling. 1. Changes in accumulation and loss of mass from internodes. J. Exp. Bot. 44: 83-91.
15- Calderini, D. F., M. P. Reynolds, and G. A. Slafer. 1999. Genetic gains in wheat yield and main physiological changes associated with them during the 20th century. In Satorre, E. H., and G. A. Slafer. (Eds.). Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination. Food Products Press. New York.
16- Carmer, S. G., W. E. Nyqist, and W. M. Walker. 1989. Least significant differences for combined analysis of experiments with two or three factor treatment design. Agron. J. 81: 665-672.
17- Debake, P., J. Puech, and M. L. Casals. 1996. Yield build-up in winter wheat under soil water deficit. I: Lysimeter studies. Agronomie. 16(1): 3-23.
18- Ebadi, A., K. Sajed, and R. Asgari. 2007. Effects of water deficit on dry matter remobilization and grain filling trend in three spring barley genotypes. J. Food Agric. Envir. 5(2): 359-362.
19- Ehdaie, B., G. A. Alloush, M. A. Madore, and J. G. Waines. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soulble carbohydrate. Crop Sci. 46: 2093-2103.
20- Ehdaie, B., G. A. Alloush, and J. G. Waines. 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. Field Crops Res. 106: 34-43.
21- Emam, Y., A. M. Ranjbar, and M. J. Bahrani. 2007. Evaluation of yield and yield components in wheat genotypes under post-anthesis drought stress. J. Sci. Technol. Agric. Natur. Resour. 11: 328-333. Isf. Univ. Technol. Isf. Iran.
22- Fernandez, G. C. 1992. Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. pp: 257-270. In: Kuo, C. G. (Ed.). Proceedings of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and other Food Crops to Temperature and Water Stress. Taiwan, 13-18 August.
23- Fischer, R. A. 1979. Growth and water limitation to dryland wheat yield in Australia: A physiological framework. J. Aust. Inst. Agric. Sci. 45: 83-89.
24- Fischer, R. A., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I . Grain yield responses. Aust. J. Agric. Res. 29: 897-912.
25- Gent, M. P. N. 1994. Photosynthate reserves during grain filling in winter wheat. Agron. J. 86: 159-167.
26- Gholami, A., and A. Poor Asadollahi. 2008. Improving wheat grain yield under water stress by stem hydrocarbon reserve utilization. Pak. J. Biol. Sci. 11(21): 2484-2485.
27- Hamam, K. A. 2008. Increasing yield potential of promising bread wheat lines under drought stress. Res. J. Agric. Biol. Sci. 4: 842-860.
28- Hossain, A. B .S., R. G. Sears, T. S. Cox, and G. M. Paulsen. 1990. Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. Crop Sci. 30: 622-627.
29- Kiniry, J. R., C. A. Jones, J. C. O'Toole, M. Blanchet, M. Cabelguenne, and D. A. Spanel. 1989. Radiation use efficiency in biomass accumulation prior to grain filling for five grain crop species. Field Crops Res. 20: 51-64.
30- Kirigwi, F. M., M. Van Ginkel, R. G. Trethowan, R. G. Sears, S. Rajaram, and G. M. Paulsen. 2004. Evaluation of selection strategies for wheat adaptation across water regimes. Euphytica. 135: 361-371.
31- Machado, E. C., A. M. A. Lagoa, and M. Ticelli. 1993. Source-sink relationships in wheat subjected to water stress during three productive stage. Revista Brasil. Fisiol. Veg. 5: 145-150.
32- Muniri, M., M. A. Chowdhry, and T. A. Malik. 2007. Correlation studies among yield and its components in bread wheat under drought conditions. Int. J. Agri. Biol. 9(2): 287-290.
33- Nasseri, A., and H. A. Fallahi. 2007. Water use efficiency of winter wheat under deficit irrigation. J. Biol. Sci. 7: 19-26.
34- Olszewski, J., A. Pszczalkowska, T. Kulik, G. Fordoński, K. Płodzień, A. Okorski, and J. Wasielewska. 2008. Rate of photosynthesis and transpiration of winter wheat leaves and ears under water deficit conditions. Pol. J. Natur. Sci. 23(2): 326-335.
35- Palta, J. A., T. Kobata, N. C. Turner, and I. R. Fillery. 1994. Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficits. Crop Sci. 34: 118-124.

36- Pandy, P. K., J. W. Maranville, and A. Admou. 2001. Tropical wheat response to irrigation and nitrogen in a Sahelian environment. I. Grain yield, yield components and water use efficiency. Europ. J. Agron. 15: 93-105.
37- Papakosta, D. K., and A. A. Gagianas. 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization, and losses for Mediterranean wheat during grain filling. Agron. J. 83: 864-870.
38- Reynolds, M. P., B. Skovmand, R. M. Trethowan, R. P. Singh, and M. Van Ginkel. 2000. Applying physiological strategies to wheat breeding. Anonymous: Research Highlights of the CIMMYT Wheat Program. 1999-2000. pp. 49-56. International Wheat Improvement Center.
39- Richards, R. A., A. G. Condon, and G. J. Robetzke. 2001. Traits to improve yield in dry environments. In:Reynolds, M. P., J. I. Ortiz-Monasterio and A. McNab. (Eds.). Application physiology in wheat breeding. Mexico. D.F. CIMMYT. pp. 88-100.
40- Rosielle, A. A., and J. Hamblin. 1981. Theoretical aspect of selection for yield in stress and non-stress environment. Crop Sci. 21: 943-946.
41- Shahryari, R., E. Gurbanov, A. Gadimov, and D. Hassanpanah. 2008. Tolerance of 42 bread wheat genotypes to drought stress after anthesis. Pak. J. Biol. Sci. 11: 1330-1335.
42- Slafer, G. A., and R. Savin. 1994. Sink-source relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. Field Crops Res. 37: 39-49.
43- Slafer, G. A., D. F. Calderini, and D. J. Miralles. 1996. Yield components and compensation in wheat: opportunities for future increasing yield potential in wheat: Breaking the Barriers. Reynolds, M. P., S. Rajaram and A. McNab. (Eds.). Mexico., D.F. CIMMYT. pp. 101-134.
44- Svihra, J., M. Brestic and K. Olsovska. 1996. The effect of temperature stresses on productivity of winter wheat cultivars. Rostlinnaer and Vyroba, 42(9): 425-432.
45- Trethowan, R. M., M. Van Ginkel, and S. Rajaram. 2002. Progress in breeding wheat for yield and adaptation in global drought affected environments. Crop Sci. 42: 1441-1446.
46- Xu, H., D. K. Biswas, W. D. Li, S. B. Chen, L. Zhang, G. M. Jiang, and Y. G. Li. 2007. Photosynthesis and yield responses of ozone-polluted winter wheat to drought. Photosynthetica. 45(4): 582-588.