University of Tehran Press

Journal of Crops Improvement

Online ISSN: 2345-6957

Homepage: https://jci.ut.ac.ir/

Evaluation of Source and Sink Relationships in Spring Wheat Under End-of-Season Water Stress Condition

Javad Hasanpour[1]✉ | Laleh Dehghan[2] | Mansoureh Khalatbari[3]

1. Corresponding Author, The Agricultural and Horticultural Research Department, Agriculture and Natural Resource Research Center of Tehran Province, Tehran, Iran. E-mail: j.hasanpour@areeo.ac.ir
2. Greenhouse Research Department, Agriculture and Natural Resource Research Center of Tehran Province, Tehran, Iran. E-mail: l.dehghan@areeo.ac.ir
3. Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Islamic Azad University, Varamin Branch, Tehran, Iran. E-mail: afroozkhalatbari@iauvaramin.ac.ir

Article Info

Article type:
Research Article

Article history:
Received 10 May 2022
Received in revised form
5 November 2024
Accepted 23 November 2024
Published online 30 December 2024

Keywords:
Chlorophyll
Proline
Water stress
Leaf removal
Spike removal

ABSTRACT

Objective: This study was carried out in order to evaluate the source and sink relationship in spring wheat and the limiting effect of each on grain yield under optimal and water stress conditions.

Methods: The experiment was conducted as a split-plot layout in the form of a randomized complete block design with three replications in the Varamin Agricultural Research Center in 2018-2019. The main factor was the water stress treatment at three levels: optimal irrigation (50 mm from the evaporation pan, equivalent to 8250 m3), medium stress (80 mm evaporation from the pan equivalent, to 5130 m3) and severe stress (110 mm evaporation from the pan, equivalent to 4100 m3); and the sub-factor included source and sink constraints in four levels: without restriction, removal of upper half leaves, removal of lower half leaves, and removal of half of spike length.

Results: Irrigation stress reduced grain yield by 23.4% and 32.1% for mild and severe stress levels, respectively. It also caused a significant increase in proline content. The percentage of grain protein increased to its highest level and an average of 12.3% under severe stress. Water deficit reduced the chlorophyll a and b concentrations. The effect of source or sink restriction treatment was significant on all traits except for the relative leaf water content and chlorophyll b concentration. Removal of lower half leaves caused a significant reduction in grain yield by 10.3% and the decrease was greater for the removal of upper half leaves and was equal to 18.3%. The most negative effect on yield occurred with the removal of half the length of the emerging spikes and was 34.2%.

Conclusion: In the selection of high-yielding wheat cultivars, longer spikes and longer durability of the area of the upper leaves should be considered.

Cite this article: Hasanpour, J., Dehghan, L., & Khalatbari, M. (2024). Evaluation of Source and Sink Relationships in Spring Wheat Under End-of-Season Water Stress Condition. *Journal of Crops Improvement*, 26 (4), 707-725.
DOI: https://doi.org/10.22059/jci.2024.342665.2707

© The Author(s).
Publisher: University of Tehran Press.
DOI: https://doi.org/10.22059/jci.2024.342665.2707

انتشارات دانشگاه تهران

به زراعی کشاورزی

شاپا الکترونیکی: ۶۹۵۷-۲۳۴۵

Homepage: https://jci.ut.ac.ir/

بررسی روابط مبدأ و مقصد در گندم بهاره تحت شرایط تنش خشکی انتهای فصل رشد

جواد حسن‌پور[۱] ✉ | لاله دهقان[۲] | منصوره خلعتبری[۳]

۱. نویسنده مسئول، بخش تحقیقات زراعی و باغی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران، تهران، ایران. رایانامه: j.hasanpour@areeo.ac.ir

۲. بخش تحقیقات گلخانه، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران. تهران، ایران. رایانامه: l.dehghan@areeo.ac.ir

۳. گروه زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد ورامین، تهران، ایران. رایانامه: afroozkhalatbari@iauvaramin.ac.ir

اطلاعات مقاله

نوع مقاله: مقالهٔ پژوهشی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۲/۲۰

تاریخ بازنگری: ۱۴۰۳/۰۸/۱۵

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۹/۰۳

تاریخ انتشار: ۱۴۰۳/۱۰/۱۰

کلیدواژه‌ها:
پرولین
تنش کم‌آبی
کلروفیل
حذف برگ
حذف سنبله

چکیده

هدف: این پژوهش با هدف شناسایی نحوه ارتباط بین منبع و مخزن در گیاه گندم و تأثیر محدودیت هر یک از آن‌ها بر عملکرد دانه تحت شرایط مطلوب و نیز تنش کم‌آبی اجرا گردید.

روش پژوهش: پژوهش در سال زراعی ۱۳۹۸-۱۳۹۷ به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب بلوک کامل تصادفی در سه تکرار، در مرکز تحقیقات کشاورزی استان تهران اجرا شد. عامل اصلی، خشکی در سه سطح آبیاری مطلوب (۵۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک معادل ۸۲۵۰ مترمکعب)، تنش متوسط (۸۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک معادل ۵۱۳۰ مترمکعب) و تنش شدید (۱۱۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک معادل ۴۱۰۰ مترمکعب) و عامل فرعی محدودیت مبدأ و مقصد در چهار سطح بدون محدودیت، حذف برگ‌های نیمه بالایی، حذف برگ‌های نیمه پایینی و حذف نیمی از طول سنبله بود.

یافته‌ها: تنش کم‌آبیاری سبب کاهش ۲۳/۴ درصد و ۳۲/۱ درصد عملکرد به‌ترتیب برای تنش خفیف و شدید شد. خشکی سبب افزایش معنی‌دار غلظت پرولین شد. پروتئین دانه در شرایط تنش شدید به بالاترین حد خود و میانگین ۱۲/۳ درصد رسید. خشکی غلظت کلروفیل a وb را کاهش داد. اثر تیمار محدودیت مبدأ یا مقصد بر کلیه صفات به‌جز محتوای نسبی آب برگ و غلظت کلروفیل b معنی‌دار بود. حذف برگ‌های نیمه پایینی سبب کاهش عملکرد به میزان ۱۰/۳ درصد و برای حذف برگ‌های نیمه بالایی بوته بیش‌تر و معادل ۱۸/۳ درصد بود. بیش‌ترین تأثیر منفی بر عملکرد دانه با حذف نیمی از طول سنبله‌ها و به میزان ۳۴/۲ درصد اتفاق افتاد.

نتیجه‌گیری: در انتخاب ارقام پر محصول گندم انتخاب براساس سنبله‌های بلندتر (مقاصد بزرگ‌تر) و دوام بیش‌تر سطح برگ‌های بالایی باید مدنظر قرار گیرد.

استناد: حسن‌پور، جواد؛ دهقان، لاله و خلعتبری، منصوره (۱۴۰۳). بررسی روابط مبدأ و مقصد در گندم بهاره تحت شرایط تنش خشکی انتهای فصل رشد. *به‌زراعی کشاورزی*، ۲۶ (۴)، ۷۰۷-۷۲۵. DOI: https://doi.org/10.22059/jci.2024.342665.2707

ناشر: مؤسسه انتشارات دانشگاه تهران.

© نویسندگان.

CC BY NC

۱. مقدمه

عملکرد گیاهان زراعی برآیند عواملی مانند طول دوره رشد گیاه، سرعت رشد، مدت و ارتباط بسیاری از فرایندهای حیاتی در مراحل نمو گیاهی است. اجزای عملکرد مستقل از یکدیگر نیستند. حرکت مواد فتوسنتزی از مبدأ به محل مصرف مبتنی بر ظرفیت تولید مواد فتوسنتزی (مبدأ) از یک طرف و ظرفیت مصرف (مقصد) از طرف دیگر است.

قسمت‌های مبدأ محصول آن‌هایی هستند که قدرت گیاه را برای جذب انرژی نوری (اندازه برگ و تمرکز کلروپلاست در برگ) تعیین می‌کنند. اجزای مقصد شامل بعضی عوامل مثل تعداد سنبله‌های تولیدشده و تعداد و اندازه گلچه‌ها در هر سنبله می‌شود. در صورت عدم تعادل بین این دو، عملکرد کاهش می‌یابد. این بدان مفهوم است که موازنه صحیح بین مبدأ و مقصد عامل مهم دستیابی به عملکرد مطلوب خواهد بود.

در گیاهان زراعی پتانسیل مبدأ و مقصد تابع دو عامل ژنتیک و شرایط محیطی است (فاهی[1] و همکاران، ۲۰۱۸). ارتباط بین مبدأ و مقصد به‌ویژه در شرایط نامتعارف و از مهم‌ترین این شرایط، تنش خشکی، از اهمیت ویژه‌ای در حفظ بقای گیاه و تولید عملکرد مطلوب برخوردار است. احتمالاً از جمله عوامل تأثیرگذار بر رابطه مبدأ و مقصد فیزیولوژیک، رطوبت قابل‌دسترس، از جمله تنش خشکی انتهای فصل رشد گیاه و طی فاز زایشی و نیتروژن خاک است (ایمپا[2] و همکاران، ۲۰۱۹). در اکثر مناطق ایران، اواخر رشد زایشی گندم با کمبود و تنش رطوبتی مواجه است. کاهش منابع فتوسنتزی مازاد (برگ‌های مسن و پیر قسمت‌های پایین کانوپی) که فعالیت فتوسنتزی ناچیزی داشته و سطح تبخیر را افزایش می دهند، احتمالاً می‌تواند منجر به کاهش تلفات آب گردد. این درحالی است که گندم دارای توانایی استفاده از مواد ذخیره‌ای موقت خود می‌باشد، از این‌رو انتقال مجدد مواد و سایر فرایندهایی نظیر افزایش فتوسنتز بخش‌های باقی‌مانده، می‌تواند در این زمینه نقش جبرانی داشته باشد (بخشنده و همکاران، ۱۳۹۲). این پدیده با توجه به شرایط آب‌وهوایی ایران می‌تواند به‌عنوان راهکاری مؤثر برای بهبود کارآیی مصرف آب تلقی گردد.

مزارع گندم دشت ورامین اغلب تا مرحله آغاز خوشه‌دهی که مصادف با نیمه اول فروردین‌ماه است از وضعیت مناسبی برخوردار هستند و تا این زمان پیش‌بینی تولید، رضایت‌بخش می‌باشد، اما از این زمان به بعد، یعنی در طی دو مرحله مهم از رشد گیاه شامل گلدهی و پرشدن دانه، به‌دلایلی نظیر گرم‌شدن شدید هوا، کمبود رطوبت، محدودیت آب آبیاری، کیفیت پایین خاک و یا ترکیبی از این عوامل، رشدونمو گیاه با اختلال مواجه شده و از طریق کاهش تعداد و یا طول دوره پرشدن دانه و نیز ریزش زودهنگام برگ‌های فعال گیاه به‌ویژه برگ‌های نزدیک به سنبله و غیره، عملکرد حاصل به مراتب کم‌تر از پیش‌بینی می‌باشد. این امر نشان می‌دهد که بروز تنش‌های محیطی بسته به زمان وقوع می‌تواند از طریق محدودنمودن مبدأ و یا مخزن سبب کاهش عملکرد نهایی دانه در گندم گردد. بنابراین آگاهی از روابط مبدأ و مقصد و اثر محدودیت هر یک از این دو برای انتخاب ژنوتیپ‌هایی با پتانسیل عملکرد بالا و پایداری عملکرد مناسب بسیار سودمند خواهد بود. این پژوهش در راستای همین هدف اجرا شد.

۲. پیشینهٔ پژوهش

برگ‌ها به‌عنوان اندام اصلی فتوسنتز در گیاهان سهم بزرگی در تولید خالص طی دوره رشد و تولید مثل گیاه دارند (کریم‌زاده سورشجانی و همکاران، ۱۳۹۹). کارآیی گیاه از نظر تخصیص مواد فتوسنتزی بین اندام‌های مختلف اثر به‌سزایی در عملکرد دانه دارد، در غلات قسمت عمده وزن بذر منتج از فتوسنتز بعد از گلدهی بوده و آرایش برگ‌ها تأثیر زیادی دارد.

1. Fahy
2. Impa

در یک جامعه گیاهی با شاخص سطح برگ بالا، میزان جذب تابش و جذب دی‌اکسیدکربن برگ‌های جوان که در بالای گیاه قراردارند، مانند برگ پرچم زیاد است و قادرند میزان بالایی از مواد پرورده جذب‌شده را به قسمت‌های دیگر گیاه انتقال دهند (ابهری و همکاران، ۱۳۹۳). در این میان اهمیت برگ انتهایی ساقه گندم که جوان‌تر از سایر برگ‌های گیاه است و به سنبله نزدیک‌تر است بسیار زیاد است. سلامتی و دوام این برگ، ویژگی خوبی برای سلامت جامعه گیاهی و هم‌چنین تولید عملکرد نهایی است (دووان[1] و همکاران، ۲۰۱۶).

انتقال مجدد مواد فتوسنتزی، یک جزء مهم در تولید عملکرد دانه می‌باشد، اما میزان فتوسنتزی که در طول دوره پرشدن دانه‌ها انجام می‌گیرد، معمولاً مهم‌ترین مبدأ تشکیل‌دهنده وزن دانه و عملکرد دانه است. زیرا اغلب مواد فتوسنتزی قبل از پرشدن دانه در رشد رویشی یا گلدهی مورداستفاده قرار می‌گیرد، درحالی‌که در طول پرشدن دانه اغلب مواد فتوسنتزی به فرایند پرشدن دانه اختصاص می‌یابد (دیستلفلد[2] و همکاران، ۲۰۱۴).

در مناطق مختلف ایران، افزایش دما به‌ویژه در فاصله سنبله رفتن تا رسیدگی، شدید بوده و تنش گرمایی در کنار تنش خشکی در کاهش عملکرد گندم دارای اهمیت است (غفار مقدم و همکاران، ۱۳۹۸). دانه در گندم تابع سه مبدأ است که عبارتند از فتوسنتز جاری، انتقال مجدد مواد فتوسنتزی ذخیره‌شده قبل از گلدهی به دانه که اکثراً در ساقه ذخیره شدند و بالاخره انتقال مجدد مواد فتوسنتزی که به‌صورت موقت بعد از گلدهی در ساقه هستند. پس از گلدهی فتوسنتز جاری به‌عنوان مبدأ پرشدن دانه به سطح سبز دریافت‌کننده نور بستگی دارد که این مبدأ فتوسنتزی معمولاً به‌واسطه پیری طبیعی و تأثیر تنش‌های مختلف در دوره پرشدن دانه کاهش می‌یابد، در حالی‌که تقاضا دانه برای مواد فتوسنتزی افزایش پیدا می‌کند. به‌طورکلی تحت شرایط تنش خشکی فتوسنتز جاری کاهش یافته و انتقال مجدد افزایش می‌یابد (علم[3] و همکاران، ۲۰۰۸).

به‌منظور تعیین اثرات تغییر عرضه مواد پرورده بر رشد دانه تیمارهای متنوعی مانند سایه اندازی، حذف برخی از شاخ و برگ‌ها، غنی‌سازی دی‌اکسیدکربن و حذف گزینشی دانه‌ها به‌کار گرفته شده است. با توجه به این‌که برگ‌ها به‌عنوان منابع اصلی تولید مواد فتوسنتزی بوده و یکی از اصلی تأثیر گذار بر رشد مقصد و به‌عبارتی دانه‌ها هستند (بکران[4] و همکاران، ۲۰۲۲)، انتظار می‌رود با حذف تعدادی از برگ‌های گیاه نیاز گیاه به برگ‌های باقی‌مانده افزایش یافته و با توجه به روابط حاکم بین مبدأ و مقصد در گیاه فعالیت فتوسنتزی در برگ‌های باقی‌مانده برای جبران این کمبود، افزایش می‌یابد (پاپی، ۱۳۹۳). هم‌چنین به‌نظر می‌رسد که با حذف برگ‌های گیاه، از میزان تعرق و هدرروی آب کاسته شده و گیاه احتمالاً روابط آبی خود را در بقیه قسمت‌ها بهتر حفظ کرده و دوام آن‌ها را در شرایط محدودیت رطوبتی بیش‌تر تضمین کند (ژنگ[5] و همکاران، ۲۰۱۳). از سوی دیگر، با کاهش تعدادی از منابع فتوسنتزی، با توجه به تقاضای مقصد، مواد فتوسنتزی که قبل از دوره گلدهی به‌صورت کربوهیدرات‌های غیرساختمانی در ساقه ذخیره شده بودند (منابع ثانوی) به دانه‌ها منتقل شده و به این ترتیب کاهش سطح فتوسنتزی را جبران می‌نمایند. در هر حال کاهش سطح برگ امکان کاهش منابع نیتروژن قابل انتقال، تغییرات هورمونی و در نتیجه سایر اثرات منفی را بر عملکرد دانه خواهد داشت (بکران[6] و همکاران، ۲۰۲۲).

روابط مبدأ و مقصد در گیاهان زراعی توسط بسیاری از پژوهش‌گران از جنبه‌های مختلف بررسی شده است. در آزمایشی که توسط توانایی[7] و لک[8] (۲۰۱۶) به‌منظور بررسی اثر دست‌کاری اجزای مبدأ و مقصد بر روی گندم انجام شد،

1. Duan
2. Distelfeld
3. Alam
4. Becheran
5. Zhang
6. Becheran
7. Tavanaee
8. Lack

کرت‌های اصلی شامل چهار سطح حذف دو برگ بالایی، حذف برگ پرچم، حذف کامل سنبلچه‌های یک طرف سنبله و شاهد بدون حذف برگ و کرت‌های فرعی شامل زمان‌های مختلف کاشت بودند. نتایج نشان داد که حذف برگ بر تعداد دانه در سنبله، وزن هزاردانه، عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت اثر معنی‌داری داشت. هم‌چنین علیزاده[1] و و همکاران (۲۰۱۴) طی مطالعه‌ای بر روی گندم نان بیان کردند که بیش‌ترین کاهش عملکرد دانه وقتی است که برگ پرچم بلافاصله بعد از بیرون‌آمدن سنبله قطع شود که با نتایج این پژوهش مطابقت دارد، به‌طوربه‌طوری‌که، حذف برگ‌های نیمه بالایی شامل حذف برگ پرچم سبب کاهش چشم‌گیر عملکرد در مقایسه با شاهد شد. در مطالعه‌ای توسط پاپاکوستا[2] و گیناس[3] (۲۰۱۴) بر روی گندم، همبستگی مثبت و معنی‌داری را در شرایط تنش بین مقدار توزیع مجدد به دانه و وزن آن به‌دست آوردند. هم‌چنین، توکلی[4] و همکاران (۲۰۰۹) نیز اظهار داشتند در حالتی که مقصد محدودکننده باشد، حذف بعضی از سنبلچه‌ها، با اثر پسخور هورمون‌ها و کاهش فتوسنتز، ممکن است باعث تشدید کاهش وزن دانه گردد.

۳.روش‌شناسی پژوهش

این پژوهش به‌صورت کرت‌های خردشده (اسپلیت پلات) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در سال ۹۸-۱۳۹۷ در مزرعه تحقیقاتی مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران واقع در ورامین اجرا شد. دشت ورامین در محدوده جغرافیایی ۳۵ درجه و ۷ دقیقه تا ۳۵ درجه و ۳۹ دقیقه عرض شمالی و ۵۱ درجه و ۲۶ دقیقه تا ۵۱ درجه و ۵۵ درجه طول شرقی واقع شده است. طبق آمار ارائه‌شده توسط اداره هواشناسی شهرستان ورامین، میانگین سالانه دما در دشت ورامین ۱۶/۹ درجه سانتی‌گراد، گرم‌ترین ماه سال مرداد، با میانگین دمای ۲۹/۵ درجه و سردترین ماه سال دی با میانگین دمای ۳/۳ درجه سانتی‌گراد می‌باشد. میانگین بارش ۱۵۶ میلی‌متر در سال است. خشک‌ترین ماه سال تیر و مرداد با متوسط بارش صفر و بیش‌ترین بارش مربوط به ماه اسفند به میزان ۳۵ میلی‌متر است. عامل اصلی طرح شامل آبیاری در سه سطح آبیاری مطلوب (۵۰ میلی‌متر از تشتک تبخیر، معادل ۸۲۵۰ مترمکعب آب آبیاری)، تنش متوسط (۸۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک، معادل ۵۱۳۰ مترمکعب آب آبیاری) و تنش شدید (۱۱۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک، معادل ۴۱۰۰ مترمکعب آب آبیاری) و عامل فرعی طرح شامل محدودیت مبدأ و مقصد در چهار سطح بدون محدودیت، حذف برگ‌های نیمه بالایی، حذف برگ‌های نیمه پایینی و حذف پنجاه درصد طول سنبله بود.

زمان و میزان آبیاری برای هر سه سطح تیمار اصلی تا ورود گیاه به مرحله گلدهی (مرحله رشدی ۶۰ مقیاس زادکس)، یکسان بود و پس از آن، میزان آب موردنیاز گندم در هر دور آبیاری براساس مدل ET_HS تخمین زده شد و تیمارهای آبیاری اعمال شدند. مدل ET_HS از رابطه اصلاح شده هارگریوز[5] و سامانی[6] (۱۹۸۵)، طبق رابطه (۱)، حاصل شده است.

$$ET_{(ij)} = \alpha j\ (Tmax_j - Tmin_j)[((Tmax_j - Tmin_j)/2)+17.8] \quad \text{(رابطه ۱)}$$

در این رابطه، ET تبخیر و تعرق محصول، α ضریب کالیبراسیون (که بستگی به شرایط آب‌وهوایی منطقه دارد)، Tmax و Tmin به‌ترتیب بیشینه و کمینه دمای روزانه (که در ضمن پژوهش به‌دست آمد) می‌باشد. این مدل برای مناطق خشک و نیمه‌خشک طراحی شده و برای برآورد پتانسیل تبخیر و تعرق و تخمین نیاز آبی گیاه مورداستفاده قرار

1. Alizadeh
2. Papakosta
3. Gayianas
4. Tavakoli
5. Hargraves
6. Samani

می‌گیرد (نجفی و طباطبایی، ۱۳۸۶). پس از کالیبراسیون مدل مذکور براساس داده‌های حاصل، و تعیین حجم آب آبیاری برای هر تیمار، آبیاری هر کرت اصلی از طریق نصب کنتورهای حجمی در ابتدای کرت و قرائت کنتورها قبل و بعد از هر آبیاری برحسب مترمکعب در هکتار انجام شد. بر این اساس در تیمار بدون تنش، کل حجم آب آبیاری معادل ۸۲۵۰ مترمکعب (سه نوبت آبیاری بعد از آغاز گلدهی)، تیمار تنش متوسط معادل ۵۱۳۰ مترمکعب (دو نوبت آبیاری بعد از آغاز گلدهی) و برای تیمار تنش شدید معادل ۴۱۰۰ مترمکعب (قطع کامل آبیاری از آغاز گلدهی تا انتهای دوره رشد) محاسبه شد. رقم گندم موردبررسی در این تحقیق رقم متحمل به تنش خشکی سیروان بود. بذر موردنیاز این پژوهش از بذور پرورش دوم تولیدی مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران تأمین شد. این رقم نسبت به بیماری‌های زنگ زرد، قهوه‌ای و سیاه نیمه‌مقاوم، نسبت به خوابیدگی مقاوم و دارای تیپ رشد بهاره است. کشت آزمایش در نیمه اول آبان‌ماه به‌وسیله دستگاه بذرکار آزمایشی غلات صورت گرفت. میزان بذر مصرفی ۱۸۰ کیلوگرم در هکتار بود. هر کرت اصلی شامل سه کرت فرعی و درمجموع به طول ۱۲ و عرض ۲/۴ متر و مساحتی معادل ۲۶/۴ مترمربع بود. توصیه کود براساس نتایج آزمون خاک صورت پذیرفت (جدول ۱).

جدول ۱. ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک محل اجرای طرح

ویژگی های خاک	عمق نمونه‌برداری (سانتی‌متر)		میانگین
	۰-۳۰	۳۰-۶۰	
هدایت الکتریکی (میکروموس برسانتی‌متر)	۱/۱۰	۱/۸۵	۱/۴۷
اسیدیته	۸	۷/۷	۷/۸۵
نیتروژن کل (درصد)	۰/۰۷۹	۰/۰۴۷	۰/۰۶۳
فسفر قابل جذب (میلی‌گرم بر کیلوگرم)	۲۰/۲	۱۰	۱۵/۱
پتاسیم قابل جذب (میلی‌گرم بر کیلوگرم)	۲۸۰/۴	۱۷۵	۲۲۷
شن (درصد)	۳۲	۳۰/۳	۳۱/۱۵
رس (درصد)	۲۲/۷	۱۸/۱	۲۰/۴
سیلت (درصد)	۴۵/۷	۵۰/۹	۴۸/۳

با ورود بوته‌های هر کرت به مرحله شروع گلدهی (مرحله رشدی ۶۰ براساس مقیاس زادکس)[1]، اعمال تیمارهای تنش آغاز و با توجه به میزان تبخیر از تشتک تبخیر تا مرحله رسیدگی برای تیمارهای مربوط ادامه داشت. در تیمار آبیاری مطلوب نیز آبیاری براساس ۵۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک تا انتهای دوره رشد انجام شد. عملیات حذف برگ به‌منظور ایجاد محدودیت مبدأ در تیمارهای مربوط، پس از پایان مرحله ساقه‌دهی و همزمان با ظهور کامل برگ پرچمی (مرحله رشدی ۳۹ براساس مقیاس زادکس[2])، انجام گرفت. هر کرت فرعی شامل چهار پشته با عرض ۶۰ سانتی‌متر و بر روی هر پشته سه خط کاشت (درمجموع ۱۲ خط‌کاشت در هر کرت فرعی) و به طول چهار متر بود که در زمان اعمال تیمارها، به‌منظور حذف اثرات جانبی و دسترسی، یک متر از بالا و پایین هر کرت و هم‌چنین دو پشته دو طرف هر کرت فرعی حذف شده و اعمال تیمارهای حذف برگ و سنبله در داخل دو پشته وسط به طول دو متر انجام شد. تعداد پنج بوته در هر کرت فرعی نشانه‌گذاری شدند و در زمان ظهور کامل برگ پرچمی، بسته به تیمار، نیمی از برگ‌های بالایی و یا پایینی بوته حذف شدند. بر این اساس، کود فسفر از مبدأ سوپرفسفات‌تریپل، به میزان ۸۰ کیلوگرم در هکتار، کود پتاسه از مبدأ سولفات‌پتاسیم، به میزان ۵۰ کیلوگرم در هکتار و نیتروژن از مبدأ اوره، به میزان ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار مصرف شد.

1. Zadox
2. Zadox

کل میزان کود فسفر و نیز پتاس در زمان کاشت مصرف شد. کود نیتروژن در سه تقسیط زمان کاشت، ابتدای ساقه‌دهی و ابتدای گلدهی مصرف شد. عملیات حذف ۵۰ درصد طول سنبله به‌منظور ایجاد محدودیت مقصد، در زمان ظهور کامل سنبله (مرحله ۹۸ براساس مقیاس زادکس) صورت گرفت. به این منظور تعداد ۱۰ ساقه اصلی در هر کرت فرعی انتخاب و نشان‌گذاری شد و سپس در زمان ظهور کامل سنبله، نیمی از طول سنبله‌های مذکور بریده شد. در زمان رسیدگی محصول سنبله‌های مذکور برداشت شده و پس از جداکردن، دانه‌ها توزین شدند. روش کار بدین صورت بود که ۱۰ نمونه مربوط به هر تیمار مورد آزمایش جدا شد، سپس توسط دستگاه بذر شمار، ۵۰۰ دانه شمارش و با ترازو توزین و میانگین-گیری شد و دو برابر شد. عملکرد کل توسط دستگاه خرمن‌کوب غلات کوبیده شد و عملکرد دانه هر کرت توزین و به کیلوگرم در هکتار محاسبه شد. اندازه‌گیری پرولین برگ با اسپکتوفتومتر با طول موج ۵۱۵ نانومتر انجام شد. منحی استاندارد با غلظت‌های ۰/۴–۰ میکروگرم پرولین بر گرم تهیه شد (اریگووین[1] و همکاران، ۱۹۹۳).

برای تعیین محتوای نسبی آب برگ[2] (RWC)، در مراحل آبیاری‌کامل، نقطه پژمردگی موقت و نقطه پژمردگی کامل، تعداد سه برگ از بالاترین برگ‌های هر بوته در ساعت ۱۱/۵ روز جدا شد و از این برگ‌ها، دیسک دایره‌ای شکل هم اندازه جدا شد و به‌سرعت با ترازوی دقیق (هزارم گرم) توزین شد (وزن تر) سپس نمونه‌ها در آب مقطر قرار داده شد تا به‌طور کامل آماس نمایند. در تمام این مدت ظرف‌ها سربسته و با دمای ثابت بود. پس از خروج از آب مقطر، سطح نمونه‌ها خشک شد و توزین شدند (وزن آماس). نمونه‌ها در داخل ظروف آلومینیومی به‌مدت ۸ ساعت در آون (خشک‌کن) با دمای ۱۰۴ درجه سانتی‌گراد قرارداده شدند تا وزن خشک آن‌ها به‌دست آمد. در انتها با استفاده از رابطه (۲)، محتوای نسبی آب برگ‌ها اندازه‌گیری شد (ریچی[3]، ۱۹۹۰).

رابطه ۲) $RWC=FW-DW/TW – DW*100$

در رابطه فوق، FW وزن تازه، DW وزن خشک و TW وزن آماس نمونه می‌باشد. برای اندازه‌گیری کلروفیل برگ از نمونه برگ‌های کاملاً جوان و رسیده که از ارتفاع و گره خاصی از گیاه (گره سوم از پایین) تهیه شدند، برای اندازه‌گیری شاخص نسبی کلروفیل از دستگاه قابل حمل (اسپد ۵۰۲ کونیکا)[4] ساخت ژاپن استفاده شد و پس از میانگین‌گیری، میزان کلروفیل کل برای هر تیمار مشخص شد. هم‌چنین به‌منظور اندازه‌گیری کلروفیل a و b، ضمن تهیه نمونه‌هایی از برگ‌های مذکور، مقدار جذب در طول موج ۶۶۳ نانومتر برای کلروفیل a و ۶۴۵ نانومتر برای کلروفیل b با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر ثبت شد. در نهایت با استفاده از رابطه‌های (۳) و (۴) به‌ترتیب میزان کلروفیل a و b تعیین گردید (آرنون[5]، ۱۹۶۷).

رابطه ۳) $Chlorophyll\ a = (19.3 * A663 - 0.86 * A645)\ V/100W$

رابطه ۴) $Chlorophyll\ b = (19.3 * A645 - 3.6 * A663)\ V/100W$

در این روابط، V حجم محلول صاف‌شده (محلول فوقانی حاصل از سانتریفیوژ)، A جذب نور در طول موج‌های ۶۶۳، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر وW وزن تر نمونه برحسب گرم می‌باشد.

تجزیه آماری با استفاده از نرم‌افزار آماری سس[6] (نسخه ۹/۱/۳) انجام گرفت و میانگین‌ها با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن[7] در سطح احتمال ۵ درصد مورد مقایسه قرار گرفتند.

1. Irigoyen
2. Relative Water Content
3. Ritchie
4. Spad 502-Konica
5. Arnon
6. SAS
7. Duncan's multiple range test

۴. یافته‌های پژوهش

۴. ۱. کلروفیل a و b

تیمار تنش خشکی، غلظت هر دو نوع کلروفیل a و b را تحت تأثیر معنی‌دار خود قرار داد (جدول ۲). بیش‌ترین و کم‌ترین میزان کلروفیل a به‌ترتیب با ۳/۴۲۹ و ۲/۸۳۰ میلی‌گرم بر گرم از تیمار شاهد و آبیاری براساس ۱۱۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک (تنش شدید)، حاصل شد (جدول ۳). در حقیقت تنش آبیاری سبب کاهش غلظت کلروفیل a شد، با این‌حال این کاهش برای تیمار تنش خفیف (آبیاری براساس ۸۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک)، در مقایسه با شاهد معنی‌دار نبود. درحالی‌که تیمار تنش شدید سبب کاهش معنی‌دار غلظت کلروفیل a شد. این کاهش معادل ۱۷/۵ درصد بود (جدول ۳).

جدول ۲. تجزیه واریانس صفات موردبررسی

منابع تغییر	میانگین مربعات						
	کلروفیل a	کلروفیل b	غلظت پرولین	محتوای نسبی آب برگ	عملکرد دانه	وزن هزاردانه	درصد پروتیین
تکرار	۳/۵۷	۲/۶۵	۰/۰۰۵	۲۳/۰۶	۴۰۲۸۶۸	۲۵/۴	۰/۰۰۷
تنش خشکی	۱۲۰/۸۶**	۱۷۲/۷۶*	۰/۰۹۸**	۸۷۳/۸*	۱۵۰۶۰۸۹۸**	۲۳۷/۷*	۱/۲۷۰**
خطای الف	۶/۸۱	۶/۱۱	۰/۰۰۳	۹/۷۴	۷۲۳۶۳	۳/۹۲	۰/۱۱۸
محدودیت مبدأ/مقصد	۱۲/۵*	۸/۵۶*	۰/۰۰۳*	۳۰۸/۳^{ns}	۷۹۵۱۷۵۶**	۹۶/۵۴*	۰/۰۶۴*
اثر متقابل	۲/۶۲^{ns}	۴/۹۶^{ns}	۰/۰۰۲^{ns}	۴۹/۲۶^{ns}	۳۱۰۶۵۹*	۴/۰۷^{ns}	۰/۰۲^{ns}
خطای ب	۳/۷۴	۳/۰۸	۰/۰۰۱	۳/۸۱	۵۸۵۱۳	۱/۰۹	۰/۰۲۴
ضریب تغییرات (درصد)	۹/۳	۱۱/۵	۱۰/۹	۱۰/۸	۱۴/۴	۱۲/۷	۱۱/۱

ns، * و **: به‌ترتیب اختلاف غیر معنی‌دار، اختلاف معنی‌دار در سطح آماری ۵ و ۱ درصد.

واکنش میزان کلروفیل a، کلروفیل b و مجموع کلروفیل a و b به تنش خشکی علاوه بر تفاوت‌های ژنتیکی ممکن است ناشی از تحمل متابولیسم گیاه در برابر خشکی ارزیابی شود و عدم واکنش معنی‌دار میزان کلروفیل به تنش بیش‌تر می‌تواند به کاهش رشد در برگ نسبت داده شود.

جدول ۳. مقایسه میانگین اثرات ساده تیمارهای موردبررسی

تیمار	صفات						
	کلروفیل a (میلی‌گرم بر گرم برگ تازه)	کلروفیل کل (میلی‌گرم بر گرم برگ تازه)	پرولین (میکروگرم بر گرم)	محتوای نسبی آب برگ (درصد)	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	وزن هزاردانه (گرم)	پروتئین (درصد)
			تنش				
۵۰ میلی‌متر تبخیر	۳/۴۲۹a	۵/۸۰۴a	۰/۸۱۸c	۸۸/۱۸a	۶۷۴۵/۷a	۴۲/۵a	۱۱/۶c
۸۰ میلی‌متر تبخیر	۳/۳۱۲a	۵/۲۶۵b	۰/۹۴۲b	۸۰/۱۳b	۵۱۶۶/۷b	۳۸/۷b	۱۲/۱b
۱۱۰ میلی‌متر تبخیر	۲/۸۳۰b	۴/۵۳۹c	۰/۹۹۳a	۷۳/۲۰c	۴۵۷۹/۶c	۳۳/۶c	۱۲/۳۱a
محدودیت مبدأ و مقصد							
بدون محدودیت مبدأ	۳/۲۱۷ab	۵/۳۹۱a	۰/۹۰۲b	۸۳/۰۸a	۶۵۲۱/۱a	۴۰/۱b	۱۱/۹۳ab
حذف برگ نیمه بالایی	۳/۰۲۵b	۴/۹۰۹b	۰/۹۴۸a	۸۱/۳۱a	۵۳۲۴/۴c	۳۴/۳c	۱۲/۳۹a
حذف برگ نیمه پایینی	۳/۲۱۵ab	۵/۱۶۴a	۰/۹۱۰b	۸۵/۵a	۵۸۴۹/۹b	۳۶/۹c	۱۲/۳a
حذف ۵۰ درصد سنبله	۳/۳۰۵a	۵/۳۴۶a	۰/۹۰۹b	۸۵/۹۱a	۴۲۹۳/۹d	۴۳/۷a	۱۱/۴۳b

در هر ستون ارقام دارای حروف مشابه فاقد اختلاف معنی‌دار درسطح آماری ۵ درصد هستند.

تیمار محدودیت مبدأ و مقصد اثر معنی‌داری بر میانگین غلظت کلروفیل a نداشت. از سوی دیگر اثر تنش خشکی بر میزان کلروفیل b نیز معنی‌دار بود. همانند کلروفیل a، برای کلروفیل b نیز افزایش شدت تنش سبب کاهش غلظت آن شد و البته برای کلروفیل b این تأثیر شدیدتر بود، به گونه‌ای که هر دو سطح تنش سبب کاهش معنی‌دار غلظت کلروفیل b در مقایسه با شاهد شد. این کاهش معادل ۱۷/۲ درصد و ۳۱/۹ درصد به‌ترتیب برای تنش خفیف و شدید بود.

به‌طور کلی برای همه سطوح تنش و نیز در هر سه تیمار محدودیت مبدأ و مقصد، میانگین غلظت کلروفیل a بیش‌تر از کلروفیل b بود. با این‌حال نتایج آزمایش اخیر حاکی از اثر بیش‌تر و شدیدتر تنش، بر کلروفیل b بود، اختلاف بین هر سه سطح تنش بر میزان کلروفیل معنی‌دار بود.

۴. ۲. غلظت پرولین

میزان اسید آمینه پرولین تحت تأثیر رژیم‌های مختلف آبیاری قرار گرفت و آثار آن در سطح آماری یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). هر دو تیمار تنش رطوبتی (تنش خشکی براساس ۸۰ و ۱۱۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک) سبب افزایش غلظت اسیدآمینه پرولین گندم شد. میزان پرولین در تیمار آبیاری مطلوب در کم‌ترین مقدار و به میزان ۰/۸۱۷ میکروگرم بر گرم بود که در تیمار تنش خفیف (تنش خشکی براساس ۸۰ میلی‌لیتر تبخیر از تشتک) به ۰/۹۴۲ و برای تیمار تنش شدید به ۰/۹۹۳ میکروگرم بر گرم رسید که به‌ترتیب بیانگر افزایش معنی‌داری معادل ۱۵/۳ درصد و ۲۱/۵ درصد بود (جدول ۳).

محدودیت مبدأ و مقصد اثر معنی‌داری در سطح آماری پنج درصد بر غلظت پرولین دانه گندم داشت. بیش‌ترین میزان غلظت پرولین از تیمار حذف برگ‌های نیمه بالایی بوته و به میزان ۰/۹۴۸ میکروگرم برگرم ثبت شد که در مقایسه با تیمار شاهد (۰/۹۰۲ میکروگرم بر گرم) به میزان ۵/۱ درصد برتری داشت. در این تیمار با حذف برگ‌های جوان نیمه بالایی برگ، اندازه‌گیری میزان پرولین در برگ‌های بالغ پایین گیاه انجام شد. اثر دو تیمار حذف برگ‌های نیمه پایینی بوته و نیز تیمار حذف نیمی از طول سنبله‌ها بر میانگین غلظت پرولین دانه معنی‌دار نبود.

۴. ۳. محتوای نسبی آب برگ

اثرات ساده تیمار تنش خشکی بر محتوای نسبی آب برگ گندم در سطح آماری پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). اثر تیمار محدودیت مبدأ و مقصد و نیز اثرات متقابل دو تیمار بر محتوای نسبی آب برگ معنی‌دار نبود. بیش‌ترین میزان محتوای نسبی آب برگ از تیمار بدون تنش با متوسط ۸۸/۲ درصد ثبت شد. آبیاری براساس ۸۰ میلی‌لیتر تبخیر از تشتک (تنش خفیف) سبب کاهش هشت درصدی میانگین محتوای نسبی آب برگ و رسیدن آن به ۸۰/۱۳ درصد شد (جدول ۳). برای تیمار تنش شدید نیز اثر منفی کم‌آبی بر محتوای نسبی آب برگ با ۱۵درصد کاهش در مقایسه با شاهد به ۷۳/۲ درصد رسید. کمبود آب با کاهش محتوای نسبی آب برگ، موجب کاهش رشد و نیز کاهش گسترش سطح برگ‌ها شد که مجموعهٔ این عوامل، کاهش فتوسنتز و ماده سازی را به‌دنبال داشت. اثر سطوح محدودیت مبدأ و مقصد و هم‌چنین اثر متقابل آن با سطوح تنش بر محتوای نسبی آب برگ معنی‌دار نبود.

۴. ۴. عملکرد دانه

اثر متقابل تنش آبیاری و محدودیت مبدأ یا مخزن، بر عملکرد دانه گندم در سطح آماری ۵ درصد معنی‌دار شد. برای همه سطوح آبیاری، محدودیت مبدأ و یا مقصد سبب کاهش عملکرد دانه گندم شد (جدول ۲). بیش‌ترین عملکرد دانه از تیمار آبیاری مطلوب و بدون محدودیت مبدأ یا مقصد به میزان ۸۱۲۶ کیلوگرم در هکتار و کم‌ترین آن از تیمار تنش شدید و

حذف نیمی از سنبله‌ها به میزان ۳۸۲۰ کیلوگرم به‌دست آمد. در شرایط آبیاری مطلوب، حذف برگ‌های نیمه بالایی، حذف برگ‌های نیمه پایینی و حذف نیمی از سنبله‌ها به‌ترتیب باعث کاهشی معادل ۱۸/۶ درصد، ۱۲/۶ درصد و ۳۶/۸ درصد در مقایسه با شاهد بدون تنش شد. این کاهش برای تیمار تنش خفیف (۸۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک) به‌ترتیب معادل ۳۸/۳ درصد (برای حذف برگ‌های نیمه بالایی)، ۳۱/۸ درصد (برای حذف برگ‌های نیمه پایینی) و ۵۱/۶ درصد (برای حذف نیمی از سنبله) و برای تیمار تنش شدید (۱۱۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک) به‌ترتیب معادل ۴۶/۶ درصد، ۳۹/۷ درصد و ۵۳ درصد در مقایسه با شاهد بود (جدول ۳).

محدودیت مبدأ و مقصد اثر معنی‌داری در سطح آماری ۱ درصد بر میانگین عملکرد دانه گندم داشت. هر سه سطح کاهش مبادی تولید آسیمیلات‌ها یا همان برگ‌ها و نیز مخازن نهایی آن‌ها یعنی دانه‌ها سبب کاهش معنی‌دار میانگین عملکرد دانه شدند. در شرایط عدم حذف مبدأ و مقصد (تیمار شاهد)، عملکرد نهایی دانه معادل ۶۵۲۱/۱ کیلوگرم در هکتار ثبت شد. حذف برگ‌های نیمه پایینی بوته سبب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه به میزان ۱۰/۳ درصد و رسیدن آن به ۵۸۴۹/۹ کیلوگرم در هکتار شد. هم‌چنین حذف برگ‌های نیمه بالایی بوته گندم نیز کاهش شدید و معنی‌دار عملکرد دانه را موجب شد. این کاهش در مقایسه با شاهد معادل ۱۸/۳ درصد بود. بیش‌ترین تأثیر منفی بر عملکرد دانه با حذف نیمی از طول سنبله‌های در حال تشکیل اتفاق افتاد و میانگین عملکرد دانه در این شرایط با ۳۴/۲ درصد کاهش به ۴۲۹۳/۹ کیلوگرم رسید.

حذف برگ‌های نیمه پایینی گیاه در زمان ساقه‌دهی به‌دلیل فعال‌بودن این برگ‌ها در زمان ذکرشده، تأثیر منفی معنی‌داری بر عملکرد دانه داشت. با این‌حال، این اثر در تیمار حذف برگ‌های بالایی بارزتر بود و کاهش بیش‌تری را موجب شد. در شرایط بدون تنش خسارت ناشی از حذف برگ و محدودیت مبدأ بیش‌تر و معنی‌دار تر بود، درحالی‌که تحت شرایط خشکی، حذف برگ‌ها (چه برگ‌های بالایی و چه برگ‌های پایینی)، خسارت کم‌تری را به عملکرد دانه گندم وارد نمود. به‌طوری‌که در تیمار آبیاری مطلوب میانگین عملکرد دانه معادل ۸۱۲۶/۷ کیلوگرم در هکتار بود که در تیمار حذف برگ‌های بالایی با ۱۸/۵ درصد کاهش به ۶۶۱۸/۳ کیلوگرم در هکتار رسید. این کاهش برای شرایط تنش معادل ۱۷/۵ درصد (از ۵۲۶۰ کیلوگرم در هکتار به ۴۳۳۸/۳ کیلوگرم در هکتار) بود. هم‌چنین تأثیر حذف برگ‌های پایینی بر کاهش عملکرد دانه در شرایط بدون تنش معادل ۱۲/۶ درصد (از ۸۱۲۶/۷ به ۷۱۰۶/۳ کیلوگرم) بود، درحالی‌که این کاهش در شرایط تنش تنها معادل ۶/۸ درصد (از ۵۲۶۰ به ۴۹۰۰ کیلوگرم در هکتار) بود.

۴. ۵. وزن هزاردانه

اثر سطوح تنش خشکی بر وزن هزاردانه در سطح آماری پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). بیش‌ترین میانگین وزن هزاردانه از سطح آبیاری مطلوب با متوسط ۴۲/۵ گرم به‌دست آمد. میانگین وزن هزاردانه از ۴۲/۵ گرم برای تیمار آبیاری مطلوب با ۹/۸ درصد کاهش به ۳۸/۷ گرم در تیمار تنش خفیف رسید. با ادامه تنش و برای تیمار تنش شدید، میانگین وزن هزاردانه به ۳۳/۶ گرم رسید که بیانگر کاهش معنی‌داری معادل ۲۰/۹ و ۱۳/۲ درصد به‌ترتیب در مقایسه با تیمار شاهد و تنش خفیف بود (جدول ۳). اگرچه زمان اعمال تیمارهای تنش آغاز گلدهی بود، اما به‌دلیل ادامه تنش در طی فاز زایشی تا انتهای دوره رشد گندم، اثر کاهنده آن بر میزان انتقال مواد و در نتیجه وزن دانه‌ها معنی‌دار شد. هر چهار سطح تیمار محدودیت مبدأ و مقصد، وزن هزاردانه گندم را تحت تأثیر قرار داد اما این تأثیر برای سطوح مختلف این تیمار یکسان نبود. در شرایط بدون محدودیت، وزن هزاردانه گندم معادل ۴۰/۱ گرم بود. هر دو سطح حذف برگ سبب کاهش معنی‌دار میانگین وزن هزاردانه شد. حذف برگ‌های نیمه پایینی بوته سبب کاهش ۸ درصدی میانگین وزن هزاردانه شد و

این کاهش برای تیمار حذف برگ‌های نیمه بالایی بوته در مقایسه با شاهد بیش‌تر و معادل ۱۴/۵ درصد بود. اختلاف بین این دو سطح حذف برگ معنی‌دار نبود. اگرچه حذف برگ‌ها در زمان گلدهی رخ داد و در درجه اول تأثیر منفی آن بر تعداد دانه‌های تشکیل یافته بود، اما در ادامه، توانایی برگ‌های باقی‌مانده برای پرکردن دانه‌های تشکیل‌شده (به‌ویژه در شرایط تنش خشکی) کافی نبود و افت وزن هزاردانه را موجب شد.

از سوی دیگر، بر خلاف دو تیمار حذف برگ که هر دو سبب کاهش معنی‌دار میانگین وزن هزاردانه در مقایسه با شاهد شدند، تیمار حذف نیمی از طول سنبله سبب افزایش میانگین وزن هزاردانه گندم نه‌تنها در مقایسه با هر دو تیمار حذف برگ بلکه در مقایسه با شاهد شد، به گونه‌ای‌که میانگین وزن هزاردانه برای این تیمار، به ۴۳/۷ گرم رسید که افزایشی معادل نُه، ۲۷/۴ و ۱۸/۴ درصدی به‌ترتیب در مقایسه با شاهد، حذف برگ‌های نیمه بالایی و حذف برگ‌های نیمه پایینی بوته را نشان داد. به‌نظر می‌رسد که با حذف نیمی از سنبله‌ها، بخش مهمی از مقاصد برای تجمع آسیمیلات‌های ساخته‌شده در برگ‌ها از دور خارج شد و بنابراین تعداد مراکز گیرنده این ترکیبات به نصف رسیده و بنابراین دور از انتظار نیست که سهم سنبله‌های باقیمانده و در نتیجه دانه‌های تشکیل‌شده افزایش یابد.

۴. ۶. درصد پروتئین دانه

در شرایط بدون تنش (آبیاری براساس ۵۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک)، میانگین درصد پروتئین دانه معادل ۱۱/۶۰ درصد بود که در مقایسه با دو تیمار تنش در پایین‌ترین سطح قرار داشت. اعمال تیمارهای تنش خشکی خفیف و شدید به‌ترتیب سبب افزایش درصد پروتئین به ۱۲/۱ درصد و ۱۲/۳۱ درصد شد که هر برای هر دو تیمار افزایش معنی‌داری در مقایسه با شرایط مطلوب بود (جدول ۳). بین این دو تیمار اختلاف معنی‌داری از نظر این صفت مشاهده نشد. علت افزایش درصد پروتئین دانه گندم در شرایط تنش، در واقع ناشی از اثر مستقیم تنش بر وزن هزاردانه است. بدیهی است که کاهش وزن هزاردانه در شرایط تنش، به‌دنبال افت سطح ذخیره نشاسته در دانه و ناشی از کاهش معنی‌دار آنزیم‌های سنتز نشاسته است. با کاهش سهم نشاسته و کربوهیدرات‌ها در داخل دانه درصد و سهم پروتئین آن افزایش می‌یابد. اگرچه تنش در طی فاز زایشی سبب شد تا درصد پروتئین دانه افزایش یابد، با این‌حال چنین افزایشی نمی‌تواند به مفهوم بهبود و افزایش کیفیت دانه گندم باشد. اگرچه ترکیب و غلظت پروتئین بر کیفیت گندم تأثیر دارد اما غلظت پروتئین در مقایسه با ترکیب آن، اثر بزرگ‌تری بر کیفیت آرد دارد. بنابراین تنش‌های محیطی همچون تنش شوری و خشکی که غلظت پروتئین را افزایش می‌دهند، به‌علت تغییر در نسبت اسیدهای آمینه اندوخته‌شده، موجب کاهش کیفیت گندم می‌شوند.

اثر تیمار محدودیت مبدأ و مقصد بر درصد پروتئین دانه در سطح آماری پنج درصد معنی‌دار بود. بیش‌ترین درصد پروتئین در بین تیمارهای موردبررسی برای تیمار حذف برگ‌های نیمه پایینی گیاه و کم‌ترین آن برای دو تیمار بدون محدودیت و حذف ۵۰ درصد سنبله ثبت شد (جدول ۳). با توجه به این‌که مبدأ اصلی نیتروژن (پروتئین) دانه، انتقال مجدد نیتروژن از اندام رویشی گیاه به دانه می‌باشد، بنابراین برگ‌ها را می‌توان به‌عنوان مبدأ اصلی تأمین‌کننده نیتروژن دانه در نظر گرفت، و بدیهی است که حذف آن‌ها بر وضعیت پروتئین دانه اثر نامطلوب می‌گذارد.

۵. بحث

در آزمایش اخیر تنش خشکی تمامی صفات موردبررسی شامل عملکرد دانه، غلظت کلروفیل، وزن هزاردانه، محتوی نسبی آب برگ، میزان پرولین و درصد پروتئین دانه را تحت تأثیر معنی‌دار قرار داد. هم‌چنین اثر تیمار محدودیت مبدأ یا مقصد بر کلیه صفات به‌جز محتوای نسبی آب برگ و غلظت کلروفیل b معنی‌دار بود. به‌نظر می‌رسد عامل اصلی

کاهش غلظت کلروفیل کل برگ گندم در شرایط تنش، ناشی از اثر کاهنده بیش‌تر تنش بر میزان کلروفیل b و اثر کم‌تر بر کلروفیل a باشد. با توجه به کاهش فتوسنتز در شرایط تنش خشکی در طی مرحله پرشدن دانه‌ها و از سوی دیگر نیاز ثابت مقصد، تجزیه کلروفیل در جهت افزایش انتقال مجدد محتمل به‌نظر می‌رسد. با این‌حال، توانایی مقصد در جذب ترکیبات غذایی سنتز شده و نیز ذخیره‌شده عامل اصلی در واکنش گیاه یا رقم موردبررسی به شرایط تنش و یا شرایط حذف برگ می‌باشد (اسمیت[1] و همکاران، ۲۰۱۸). بنا به‌نظر گائو[2] و اشنوربوش[3] (۲۰۱۵) می‌توان چنین استدلال کرد که ارقامی که با محدودیت مقصد مواجه می‌باشند، به‌دلیل انباشت تولیدات فتوسنتزی به‌سرعت وارد مرحله پیری می‌شوند. کاهش سطح برگ از طریق برگزدایی یا بروز تنش می‌تواند تداوم سطح سبز برگ‌های باقی‌مانده را به‌دنبال داشته باشد با توجه به کاهش سطح برگ ناکارآمد (برگ‌های پایینی) این امر می‌تواند به اقتصاد آبی گیاه کمک شایانی نماید. پژوهش‌گران در بررسی اثر تنش خشکی بر کربوهیدرات‌های محلول، کلروفیل و پرولین در ارقام گندم گزارش کردند که تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار غلظت کلروفیل a در هر دو مرحله نمونه‌برداری شد، اما تأثیر آن بر کلروفیل b فقط در مرحله اول تنش معنی‌دار بود. در مطالعه آن‌ها، با گذشت چهار هفته از مرحله اول نمونه‌برداری، کاهش چشم‌گیری در مقدار کلروفیل در هر دو شرایط شاهد و تنش مشاهده شد که دلالت بر شروع فرایندهای پیری داشت. به‌علاوه در نمونه‌برداری دوم، تفاوت تیمار تنش با شاهد، به‌دلیل این رخداد نموی، به مراتب کم‌تر از مرحله اول بود. تنش مرحله اول غلظت کلروفیل a و b را در رقم حساس تجن به شکل معنی‌داری کاهش نداد، درحالی که کاهش غلظت این دو نوع کلروفیل تحت تأثیر تنش خشکی در سه رقم دیگر که تحمل به خشکی بیش‌تری داشتند، معنی‌دار بود (ابهری و همکاران، ۱۳۹۳). به‌نظر می‌رسد که کاهش غلظت کلروفیل تحت تنش به‌واسطه اثر کلروفیلاز، پراکسیداز و ترکیبات فنلی و در نتیجه تجزیه کلروفیل باشد. به‌هر حال نباید این مشاهده عمومی را که تنش خشکی باعث تحریک پیری (زرد شدن برگ‌ها) و در نتیجه کاهش کلروفیل می‌شود را نادیده گرفت. نکته مهم این‌که واکنش گیاهان از نظر کلروفیل برگ‌ها به تنش خشکی با واکنش برگ پرچم که معمولاً دیرتر از سایر برگ‌ها وارد فرایند پیری می‌شود، ممکن است، بسیار متفاوت باشد بنابراین دوام سطح سبز کل برگ‌ها ممکن است مشخصه بهتری در مقایسه با غلظت کلروفیل یک برگ به‌ویژه (برگ پرچم) از نقطه نظر تأثیر خشکی بر قدرت مبدأ باشد.

بین تحمل به میزان تنش خشکی با تجمع مواد مؤثر در فرایند تنظیم اسمزی مثل پرولین، کاروتن و پروکسیداز رابطه وجود دارد. این ترکیبات به برگ‌ها توانایی می‌دهند تا در هنگام کاهش پتانسیل آب، فشار تورگر را حفظ نمایند (رییسی ساداتی و همکاران، ۱۴۰۰). افزایش غلظت پرولین در گندم در اثر تنش خشکی تا چند برابر گزارش شد است، با این‌حال در این پژوهش، به‌نظر می‌رسد زمان دیرهنگام وقوع تنش که در ابتدای فاز زایشی بود، امکان بروز واکنش کامل در گیاه و افزایش شدید غلظت پرولین را فراهم ننمود. تجمع پرولین و کربوهیدرات‌های محلول در جهت تنظیم اسمزی در صورتی روی می‌دهد که پتانسیل آب بیش از یک مگاپاسکال کاهش یابد. در گندم تحت تنش شوری، گلایسین بتائین و ساکارز و در شرایط تنش خشکی پرولین محلول‌های اسمزی غالب بودند (شربتخواری[4] و همکاران، ۲۰۱۶).

عملکرد دانه گندم تابعی از اجزای عملکرد از جمله وزن هزاردانه است. وزن هزاردانه یکی از پایدارترین ویژگی‌های واریته‌ای به‌شمار می‌آید، با این‌حال، چنانچه شرایط نامساعد رشد و از جمله تنش خشکی دقیقاً در طی فاز پرشدن دانه‌ها و انتقال مواد غذایی به دانه‌ها رخ دهد وزن دانه‌ها اولین شاخصی است که به آن واکنش نشان داده و کاهش می‌یابد (رضایی[5] و همکاران، ۲۰۱۳). بدیهی است که در شرایطی که مواد حاصل از فتوسنتز جاری برای پرشدن دانه کافی باشد،

1. Smith
2. Guo
3. Schnurbusch
4. Sharbatkhari
5. Rezaei

جریان حرکت و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی محدود می‌شود (اسمیت[1] و همکاران، ۲۰۱۸). البته عموماً در مرحله پرشدن دانه‌ها، فتوسنتز جاری تحت تأثیر تنش‌های زنده و غیرزنده متعددی قرار می‌گیرد و در این زمان انتقال مجدد ذخایر ساقه به‌عنوان یک فرایند مهم و پشتیبانی‌کننده می‌تواند تا حدود زیادی کاهش عملکرد دانه را جبران کند (هاش[2] و همکاران، ۲۰۱۹). اما با افزایش شدت تنش تغییرات گسترده‌ای در ترکیبات سلول گیاه رخ می‌دهد. تجمع پرولین یک پاسخ فیزیولوژیکی بسیار رایج در بسیاری از گیاهان به دامنه وسیعی از تنش‌های زیستی و غیرزیستی است (گراوندی[3] و همکاران، ۲۰۱۱). میزان پرولین برگ بیش از این که معیاری از تحمل به خشکی باشد، معیاری از شدت تنش است. تحت شرایط تنش آبی افزایش معنی‌داری در میزان پرولین در گندم مشاهده شد (عیوضی و همکاران، ۱۳۸۴). تجمع پرولین می‌تواند یک سازوکار سریع برای حفظ تورژسانس سلول‌ها و بافت‌ها در پاسخ به تنش باشد (حسینی‌فرد[4] و همکاران، ۲۰۲۲). اعمال تنش خشکی در مرحله بعد از گرده‌افشانی باعث افزایش معنی‌داری در میزان پرولین شد (الکودا[5] و همکاران، ۲۰۱۱). در مطالعه بر روی دو واریته حساس و متحمل گندم دوروم مشاهده شد که افزایش کربوهیدرات‌های محلول در رقم متحمل به خشکی در مقایسه با پرولین شاخص مناسب‌تری برای نشان‌دادن پتانسیل تحمل به خشکی است، زیرا پرولین تحت تنش خشکی کم‌تر افزایش یافت و میزان افزایش آن در هر دو واریته حساس و مقاوم یکسان بود (عبید[6] و همکاران، ۲۰۱۶). با این وجود گزارش شد که تحت تنش خشکی و شوری محتوای پرولین در رقم گندم متحمل بیش‌تر از رقم حساس بود (عیوضی و همکاران، ۱۳۸۴). به‌نظر می‌رسد که با آغاز روند پیری در برگ‌های پایین گیاه، میزان گونه‌های فعال اکسیژن افزایش یافته و این امر موجب تغییرات گسترده در ترکیبات سلولی از جمله زنجیره‌هایی از واکنش‌های پراکسیداسیون و تخریب برخی غشاهای سلولی و در ادامه افزایش اسیدهای آمینه آزاد از جمله پرولین می‌گردد (هاپکینز[7] و همکاران، ۲۰۰۷). در مجموع می‌توان گفت که کاهش در تورژسانس عامل اولیه تجمع پرولین تحت تنش‌های شوری و خشکی است (رییسی ساداتی و همکاران، ۱۴۰۰). تعیین عامل اصلی و بحرانی در کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی به مرحله و زمان بروز تنش و نیز شدت تنش بستگی دارد. فو[8] و همکاران (۲۰۱۶) معتقدند که واکنش گیاه در برابر آب با فعالیت متابولیکی، مورفولوژیکی، مرحله رشد و عملکرد بالقوه گیاه در ارتباط است.

محتوای نسبی آب برگ معرف خوبی از وضعیت آب گیاه است و در برنامه‌های اصلاحی به‌عنوان شاخص مناسب و مهمی در انتخاب برای تحمل به خشکی است (ارجنکی[9] و همکاران، ۲۰۱۲). در مطالعه حاضر، این شاخص تحت تأثیر منفی و معنی‌دار تنش کم‌آبی قرار گرفت. در مطالعه‌ای بر روی اثر سطوح مختلف تنش بر محتوای رطوبت نسبی برگ برخی ارقام گندم گزارش شد که اختلاف معنی‌داری بین سطوح مختلف تنش به لحاظ محتوای رطوبت نسبی آب برگ در ارقام گندم مشاهده شد. در برخی ارقام، با اعمال تنش متوسط آبیاری (محتوای رطوبت نسبی خاک معادل ۳۰ درصد)، کاهش معنی‌داری در محتوای نسبی آب برگ، مشاهده شد، درحالی‌که در برخی دیگر از ارقام این کاهش تنها تحت تیمار تنش شدید (رطوبت نسبی خاک معادل ۱۲ درصد) معنی‌دار بود (کریم‌پور[10]، ۲۰۱۹).

پژوهش‌گران در بررسی اثر تنش خشکی در مراحل مختلف رشد بر عملکرد و اجزای عملکرد دانه ارقام گندم گزارش

1. Smith
2. Hütsch
3. Geravandi
4. Hosseinifard
5. Alqudah
6. Abid
7. Hopkins
8. Fu
9. Arjenaki
10. Karimpour

کردند که اختلاف بین تیمارهای آبیاری از نظر محتوای نسبی آب برگ معنی‌دار بود (مسکینی ویشکایی و همکاران، ۱۳۹۹). هم‌چنین مطالعات نشان داد ارقامی که تحت شرایط تنش به‌طور معنی‌داری از محتوای نسبی آب برگ بالاتری برخوردار بودند تا حدود ۲۰ تا ۳۰ درصد عملکرد بیش‌تری را نشان دادند (علا[1]، ۲۰۱۴).

در مطالعه اخیر، کاهش معنی‌دار عملکرد دانه گندم با کاهش طول دوره پرشدن دانه، کاهش وزن هزاردانه و نیز کاهش تعداد دانه در سنبله اصلی همراه بود. در مطالعه دیگری بر روی اثر سطوح مختلف تنش خشکی در طی دوره رشد زایشی بر عملکرد و خصوصیات کمی و کیفی دانه گندم، کاهش عملکرد دانه در نتیجه اعمال تیمار تنش خشکی را در مقایسه با آبیاری مطلوب معادل ۳۰/۴ درصد گزارش شد. این پژوهش‌گران اظهار داشتند که در شرایط بدون تنش، عملکرد بیولوژیکی، شاخص برداشت، وزن هزاردانه و تعداد دانه در سنبله همبستگی معنی‌داری با عملکرد دانه داشتند، درحالی‌که در شرایط تنش کمبود آب، صفاتی چون طول ریشک، ارتفاع بوته، طول پدانکل، تعداد پنجه بارور، وزن هزاردانه، بیوماس و شاخص برداشت همبستگی مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه نشان دادند (معینیان[2] و همکاران، ۲۰۱۱). بخشی از مواد فتوسنتزی که قبل از گرده‌افشانی ساخته شده و در ساقه و یا قسمت‌های دیگر گیاه ذخیره شده و سپس به دانه‌های در حال تشکیل منتقل می‌شوند، اما قسمت اعظم مواد ساخته‌شده در دانه بعد از گرده افشانی ساخته می‌شود. بنابراین تنش آبی در این مرحله، با کاهش انتقال مواد غذایی به دانه‌ها سبب چروکیدگی دانه‌ها و در نتیجه کاهش عملکرد می‌شود. اهمیت ذخیره آب برای مراحل انتهایی از آنجا ناشی می‌شود که میزان و نسبت آب مورداستفاده در مراحل بعد از گرده‌افشانی در مقایسه با کل آب مورداستفاده توسط گیاه در سایر مراحل تأثیر بیش تری بر عملکرد دارد (یانگ[3] و ژنگ[4]، ۲۰۰۶).

مطالعه صفات مؤثر بر عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم دوروم در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی دوره زایشی نشان داده است که میانگین وزن هزاردانه در دو محیط آبیاری کامل و تنش به‌ترتیب ۴۴ و ۳۹ گرم بود. وزن هزاردانه در شرایط تنش در مقایسه با آبیاری کامل حدود ۱۳ درصد کاهش داشت، بنابراین کمبود مواد فتوسنتزی طی پرشدن دانه‌ها، وزن تک‌دانه را کاهش داد که بیش‌تر به‌دلیل کاهش سطح برگ پرچم و طول دورهٔ پرشدن دانه و هم‌چنین اختلال در انتقال مواد به دانه‌ها بود (فرزادی و همکاران، ۱۳۹۸). معمولاً در شرایط تنش خشکی، مراحل نموی کوتاه‌تر، پیری برگ تسریع و دورهٔ زایشی کم‌تر می‌شود. در آزمایشی که توسط صالحی و همکاران (۱۳۹۷) انجام شد وزن هزاردانه برخی ژنوتیپ‌ها در تیمارهای مختلف محدودیت، دارای ثبات کم‌تری بود که از دلایل آن می‌توان به بزرگی وزن هزاردانه این ژنوتیپ اشاره کرد. از طرفی در ژنوتیپ‌های با کم‌ترین مقدار وزن هزاردانه نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها طی اعمال محدودیت، ثبات بیش‌تری در وزن هزاردانه مشاهده شد. آن‌ها گزارش کردند که در شرایط تنش خشکی ارقامی که از توانایی تحمل بالاتری نسبت به تنش برخوردار هستند از کاهش میانگین وزن هزاردانه کم‌تری در شرایط حذف برگ‌ها برخوردارند. این پدیده می‌تواند ناشی از توان بیش‌تر این ارقام در استفاده از فرایند انتقال مجدد به‌منظور جبران کمبود سهم برگ‌ها در فرایند پرشدن دانه باشد. کاهش معنی‌دار وزن هزاردانه در شرایط تنش، به‌دلیل زودرس‌شدن گیاه به‌منظور فرار از خشکی است، زیرا زودرسی گیاه با کاهش دوره پرشدن دانه، سبب کاهش زمان در اختیار گیاه برای تولید و یا انتقال مواد غذایی لازم از اندام‌های فتوسنتزکننده یعنی برگ‌ها به دانه‌ها می‌شود. تنش خشکی به‌واسطه تغییری که در بالانس نشاسته- پروتئین دانه به نفع پروتئین به‌وجود می‌آورد سبب افزایش کیفیت کلی نانوایی می‌گردد، درحالی‌که تغییری در کل محتوای

1. Alaa
2. Moeinian
3. Yang
4. Zhang

پروتئینی دانه ایجاد نمی‌کند. بنابراین نسبت پروتئین به نشاسته را از طریق کاهش نشاسته، افزایش می‌دهد. به همین دلیل کیفیت نانوایی گندم در شرایط دیم و یا وقوع تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه به مراتب بهتر از شرایط آبی است. علت افزایش کیفیت نانوایی در تیمارهای تنش نسبت به شاهد، تأمین نیتروژن کافی برای سنتز پروتئین‌های ذخیره‌ای دانه است (ملکوتی[1]، ۲۰۰۸). همان‌گونه که بیان شد درصد اسیدهای آمینه و به تبع آن درصد پروتئین دانه به‌طورعمده تحت تأثیر شرایط محیطی، به‌ویژه تنش در طی دوره رشد و به‌طور خاص فاز پرشدن دانه قرار می‌گیرد (عبدالرحمان[2] و همکاران، ۲۰۱۹). بر این اساس محدودیت‌های ناشی از کاهش مبدأ و مقصد که تأثیر معنی‌داری بر منابع تأمین نیتروژن دانه که برگ‌ها هستند بر ترکیب دانه گندم داشت (رینولدز[3] و همکاران، ۲۰۰۵). در گندم محدودیت تأمین نیتروژن از سوی مبدأ نیتروژنی عامل اصلی محدودکننده در رابطه با پروتئین دانه است. با توجه به نقش تنظیمی آبسزیک‌اسید بر فعالیت آنزیم‌های تجزیه کلروفیل نظیر کلروفیلاز و اندو و اگزو پپتیدازها احتمالاً تنش از طریق افزایش آبسزیک‌اسید و تسریع تجزیه کلروفیل، انتقال مجدد نیتروژن را در گیاهان دارای برگ از سمت برگ به سوی مقصدها (دانه) افزایش می‌دهد (ماراتر[4] و همکاران، ۲۰۰۳).

در آزمایش اخیر، اگرچه محدودیت منبع و یا مخزن به‌خودی خود توانست در شرایط بدون تنش نیز مانع حصول عملکرد بهینه گردد، اما بروز تنش خشکی در فازهای مختلف رشد می‌تواند میزان آسیب ناشی از محدودیت محل‌های تولید و یا محل‌های بارگزاری آسیمیلات‌ها را به‌شدت افزایش دهد. براساس نتایج آزمایش اخیر، تنش خشکی می‌تواند بسته به زمان وقوع، از طریق هر نوع ایجاد محدودیت در مبدأ و یا مخزن و کاهش توان عملکردی هر یک از این دو ساختار، سبب کاهش عملکرد نهایی دانه در گندم گردد. محدودیت در تولید ترکیبات فتوسنتزی از طریق کاهش سطوح فتوسنتزکننده به‌ویژه برگ‌ها سبب کاهش تولید این ترکیبات و در نتیجه نرسیدن آن‌ها به مقاصد نهایی یعنی دانه‌ها و در نتیجه کاهش وزن هزاردانه و عملکرد نهایی گندم می‌گردد. از سوی دیگر نبود فضای لازم جهت انتقال تولیدات فتوسنتزی برگ‌ها که ناشی از محدودیت مقاصد (تعداد دانه‌ها و نیز سنبله‌ها) نیز سبب افت شدید عملکرد نهایی دانه می‌گردد. اگرچه کلیه برگ‌های فتوسنتزکننده نقش مهمی در تولید ترکیبات فتوسنتزی و تأمین آن‌ها دارند، اما به‌روشنی برگ‌های بالایی و نزدیک‌تر به سنبله نقش مؤثرتری در این زمینه داشته و فقدان آن‌ها نیز آسیب بیش‌تری بر عملکرد نهایی خواهد داشت. از سوی دیگر تعداد سنبله به‌عنوان مهمترین مقصد برای دریافت تولیدات فتوسنتزی نقش بسیار تعیین کننده ای در عملکرد نهایی گندم داشته و می‌تواند حد نهایی تولید عملکرد را در یک رقم تضمین نماید (ژو[5] و همکاران، ۲۰۰۴). بنابراین آگاهی از روابط مبدأ و مقصد و اثر محدودیت هر یک از این دو، برای انتخاب ژنوتیپ‌هایی با پتانسیل عملکرد بالا و پایداری عملکرد مناسب، بسیار سودمند خواهد بود.

در زمینه تأثیر برگ‌زدایی روی عملکرد دانه یا سایر صفات، پژوهش‌های متعددی بر روی گیاهان زراعی انجام شده است. این اثر ممکن است از طریق تغییر در الگوی تبادلات گازی، تخصیص مواد فتوسنتزی و یا تغییر الگوی نمو دانه و در نتیجه تغییر وزن دانه، بروز کند. پژوهش‌گران گزارش دادند که حذف برگ‌ها در اواخر پنجه‌زنی و مرحله غلاف برگ در گندم و در شرایط بدون کود و آبیاری، عملکرد دانه و تعداد دانه در سنبله را نسبت به شاهد کم کرد، اما در شرایط فاریاب و استفاده از کود شیمیایی، برگ‌زدایی مقدار عملکرد دانه را تا ۷/۳ درصد، شاخص برداشت را با ۱۲/۵درصد و

1. Malakouti
2. Abdelrahman
3. Reynolds
4. Marater
5. Zhou

کارایی مصرف آب را تا ۲۲ درصد افزایش داد (ژو[1] و همکاران، ۲۰۰۴). دلیل تأثیر منفی‌تر حذف برگ‌های بالایی در مقایسه با برگ‌های پایینی می‌تواند نقش مهم برگ پرچم و برگ زیرین آن در پرکردن دانه باشد که با حذف این اندام فتوسنتز رو به افول برگ‌های پایینی توان جبران این خلا را نداشت. علم[2] و همکاران (۲۰۰۸) طی مطالعه‌ای بر روی گندم نان بیان کردند که بیش‌ترین کاهش عملکرد دانه وقتی است که برگ پرچم بلافاصله بعد از بیرون آمدن سنبله قطع شود که با نتایج این پژوهش مطابقت دارد به‌طوربه‌طوری‌که، حذف برگ‌های نیمه بالایی شامل حذف برگ پرچم سبب کاهش چشم‌گیر عملکرد در مقایسه با شاهد شد. به‌نظر می‌رسد که در شرایط آبیاری مطلوب و بدون تنش، نقش کاملاً مثبت برگ‌ها در فتوسنتز و تولید آسیمیلات‌ها سبب می‌شود که حذف آن‌ها تأثیر شدیدی بر تولید و پرشدن دانه‌ها و در نهایت عملکرد دانه داشته باشد، اما در شرایط وقوع تنش و عدم دسترسی گیاه به آب کافی وجود برگ‌های بیش‌تر با تعرق بیش‌تر، خسارت تنش را دوچندان می‌نماید. در این شرایط افزایش تعداد دانه در سنبله (افزایش اندازه مقصد) در مقایسه با افزایش سطح برگ (افزایش اندازه مبدأ) از اهمیت بیش‌تری برخوردار است. با توجه به نقش برگ‌ها در هدر دادن رطوبت محدود خاک، احتمالاً در مناطق خشک ارقامی که سطح برگ کم‌تری در مراحل بعد از گلدهی نگهداری می‌کنند (پیری زودرس برگ‌ها در مراحل بعد از گلدهی) دارای ثبات عملکرد بالاتری باشند (دیستلفلد[3] و همکاران، ۲۰۱۴).

۶. نتیجه‌گیری و پیشنهادها

نتایج این پژوهش نشان داد که تیمار حذف نیمی از سنبله‌ها و به‌دنبال آن تیمار حذف برگ‌های نیمه بالایی بوته، بیش‌ترین اثر منفی را بر عملکرد دانه گندم رقم سیروان داشت، لذا به‌نظر می‌رسد در انتخاب ارقام پر محصول گندم که اساس کار مراکز تحقیقاتی برای دستیابی و معرفی ارقام جدید پرمحصول گندم است، انتخاب ارقام براساس طول سنبله بلندتر (مخازن بزرگ‌تر) و نیز دوام بیش‌تر سطح برگ (به‌ویژه برگ‌های بالایی بوته) بسیار با اهمیت بوده و باید مدنظر قرار گیرد. از سوی دیگر به‌عنوان یک شاخص از توان تولید بیش‌تر، لازم است پژوهش‌گران و مروجین در کلاس‌های ترویجی برگزار شده برای کشاورزان در مزارع تحقیقاتی به این نکته اشاره نمایند که ارقام با سنبله‌های بزرگ‌تر و نیز ارقامی که برگ‌های بالایی و نزدیک به سنبله در آن‌ها تا آخرین مراحل رشد، سبز و فعال می‌مانند، به‌دلیل عدم محدودیت مبدأ و یا مخزن، از توان تولید عملکرد بالاتری برخوردار باشند و لذا کشاورزان خبره را به سمت کشت چنین ارقامی تشویق نمایند.

۷. تشکر و قدردانی

این مقاله مستخرج از طرح تحقیقاتی اجرا شده در مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران می‌باشد که بدینوسیله از ریاست و همکاران بخش تحقیقات زراعی و باغی قدردانی می‌گردد.

۸. تعارض منافع

هیچ‌گونه تعارض منافع توسط نویسندگان وجود ندارد.

1. Zhou
2. Alam
3. Distelfeld

۹. منابع

ابهری، عباس؛ سلطانی، افشین و عزیزی، الهام (۱۳۹۳). پیش‌بینی تعداد دانه گندم (*Triticum aestivum* L.) با توجه به خارج قسمت فتوترمال در گرده افشانی. *مجله علوم گیاهان زراعی ایران*، ۱۲(۳)، ۴۳۸-۴۴۴.

بخشنده، اسماعیل؛ سلطانی، افشین؛ زینلی، ابراهیم و غدیریان، رحمن (۱۳۹۲). مطالعه تجمع، انتقال مجدد و شاخص برداشت ماده خشک و نیتروژن در ارقام مختلف گ‌ندم نان و دوروم. *نشریه تولید گیاهان زراعی*، ۶(۱)، ۳۹-۵۹.

پاپی، مجید (۱۳۹۳). تأثیر رژیم های رطوبتی و برگ‌زدایی بر رشد، عملکرد و مصرف انرژی سه رقم گندم در شرایط مزرعه. پایان‌نامه کارشناسی ارشد. دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران، ایران.

توکلی، افشین؛ احمدی، علی و علیزاده، هوشنگ (۱۳۸۸). *بررسی* برخی جنبه‌های فیزیولوژیک عملکرد ارقام حساس و متحمل به تنش خشکی گندم تحت شرایط تنش خشکی پس از گرده افشانی. *مجله علوم گیاهان زراعی ایران*، ۵۰(۱)، ۵۸-۴۶

رئیسی ساداتی، سیده یلدا؛ جهانبخش گده کهریز، سودابه؛ عبادی، علی و صدقی، محمد (۱۴۰۰). تأثیر نانوذره اکسید روی بر برخی ویژگی‌های بیوشیمیایی و مورفولوژیکی گندم در شرایط خشکی. *نشریه علمی پژوهشی دانش کشاورزی و تولید پایدار*، ۱۳(۲)، ۲۳۳-۲۵۰.

صالحی، فرشاد؛ احمدی، علی؛ بصیری، رضا و رفیعی، حسین رضا (۱۳۹۷). واکنش عملکرد دانه و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول در گندم به کاهش سطح منبع در شرایط محدودیت رطوبت. *مجله علوم گیاهان زراعی ایران*، ۴۹(۲)، ۱۱-۲۱

عیوضی، علیرضا؛ عبدالهی، شاپور؛ حسینی سالکده، سیدقاسم؛ مجیدی هروان، اسلام؛ محمدی، سیدابوالقاسم و پیرایش‌فر، بهروز (۱۳۸۴). اثر تنش شوری و خشکی بر خواص مرتبط با کیفیت ارقام گندم نان. *مجله علوم زراعی ایران*، ۷(۳)، ۲۵۲-۲۶۸.

غفاری‌مقدم، ساناز؛ صبوری، حسین؛ قلیزاده، عبداللطیف و فلاحی، حسینعلی (۱۳۹۸). شناسایی نواحی ژنومی کنترل‌کننده صفات اگرومورفولوژیک گیاه جو در شرایط نرمال و تنش‌کم‌آبی. *تنش‌های محیطی در علوم زراعی*، ۱۲(۳)، ۶۳۱-۶۴۸

فرزادی، حسین؛ ظریفی نیا، ناصر؛ عصاره، علی و احمدعلی، دزفولی شوشی (۱۳۹۸). ارزیابی ژنوتیپ های گندم دوروم *Triticum durum* L. برای تنش به تحمل کم‌آبی در انتهایی شمال خوزستان، *تنش‌های محیطی در علوم زراعی*، ۱۲(۴)، ۱۰۶۳-۱۰۷۴.

کریم‌زاده سورشجانی، هدایت اله؛ امام، یحیی و موری، سعید (۱۳۹۱). تأثیر تنش خشکی آخر فصل بر عملکرد، اجزای عملکرد و دمای سایه‌انداز گیاهی ارقام گندم نان. *نشریه فرایند و کارکرد گیاهی*، ۱(۱)، ۳۸-۵۶.

مسکینی ویشکایی، فاطمه؛ جعفرنژاد، علیرضا و دوات گر، ناصر (۱۳۹۹). ارزیابی اثر تنش کم‌آبی بر عملکرد گندم در یک خاک با بافت متوسط در استان خوزستان. *نشریه پژوهش آب در کشاورزی*، ۳۴(۲)، ۲۲۹-۲۴۲.

نجفی، پیام و طباطبایی، سیدحسن (۱۳۸۶). کاربرد سامانه‌های آبیاری قطره‌های زیر سطحی و استفاده از مدل ET-HS در افزایش کارایی مصرف آب در آبیاری برخی محصولات زراعی. *مجله آبیاری و زهکشی*، ۵۶(۴)، ۴۷۷-۴۸۶.

References

Abdelrahman, M., David, J., Burritt, M., Aarti, G., Hisashi, T., Suji, M., & Lam-Son Phan, T. (2019). Heat stress effects on source–sink relationships and metabolome dynamics in wheat. *Journal of Experimental Botany*, *71*(2), 543-554.

Abhari, A., Soltani, A., & Azizi, E. (2015). Predicting wheat (*Triticum aestivum* L.) grain number by photothermal ratio in the anthesis stage. *Iranian Journal of Field Crops Research*, *12*, 438-444.(In Persian).

Abid, M., Tian, Z., Ata-Ul-Karim, S. T., Liu, Y., Cui, Y., Zahoor, R., & Dai, T. (2016). Improved tolerance to post-anthesis drought stress by pre-drought priming at vegetative stages in drought-tolerant and-sensitive wheat cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, *106*(1), 218-227.

Alaa, A. S. (2014). Generation means analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress conditions. *Annals of Agricultural Science*, *59*(2), 177-184.

Alam, M. S., Rahman, A. H. M., Nesa, M. N., Khan, S. K., & Siddquie, N. A. (2008). Effect of Source and or Sink Restriction on the Grain Yield in Wheat. *Journal of Applied Sciences Research*, *4*(3), 258-261.

Alizadeh, O., Farsinejad, K., Korani, S., & Zarpanah, A. (2014). A study on source-sink relationship, photosynthetic ratio of different organs on yield and yield components in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, *5*(1), 69-79.

Alqudah, A. M., Samarah, N. H., & Mullen, R. E. (2011). Drought Stress Effect on Crop Pollination, Seed Set, Yield and Quality. E. Lichtfouse (ed.), Alternative Farming Systems, Biotechnology, Drought Stress and Ecological Fertilisation, Sustainable Agriculture Reviews 6, DOI 10.1007/978-94-007-0186-1-6, © *Springer Science Business Media B.V.* 201.

Arjenaki, F. G., Jabbari, R., & Morshedi, A. (2012). Evaluation of drought stress on relative water content, chlorophyll content and mineral elements of wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, *4*(11), 726-729.

Arnon, A. N. (1967). Method of extraction of chlorophyll in the plants. *Agronomy Journal*, *23*, 112-121.

Bakhshandeh, S., Soltani, A., Zeinali, E., & Ghadiryan, R. (2013). Study of dry matter and nitrogen accumulation, remobilization and harvest index in bread and durum wheat cultivars. *Electronic Journal of Crop Production*, *6*(1), 39-59. (In Persian)

Becheran, D. E., Miralles, D. J., Abeledo, L. G., Alvarez prado, S., & San Celedonio, R. P. (2022). Source–sink limitation for grain weight in wheat and barley under waterlogging conditions during pre-anthesis. *Journal Agronomy. Crop Science*, *208*, 76-88

Distelfeld, A., Raz, A., & Andreas Fischer, M. (2014). Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley. *Journal of Experimental Botany*, *65*(14), 3783–3798

Duan, T., Chapman, S. C., Holland, E., Rebetzke, G. J., Guo, Y., & Zheng, B. (2016). Dynamic quantification of canopy structure to characterize early plant vigour in wheat genotypes. *Journal of Experimental Botany*, *67*(15), 4523-4534.

Eivazi, A., Abdollahi, S., Salekdeh, H., Majidi, I., Mohamadi, A., & Pirayeshfar, B. (2006). Effect of drought and salinity stress on quality related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Iranian Journal of Crop Sciences*, *7*, 252-267. (In Persian).

Fahy, B., Siddiqui, H., David, L. C., Powers, S. J., Borrill, P., Uauy, C., & Smith, A. M. (2018). Final grain weight is not limited by the activity of key starch synthesizing enzymes during grain filling in wheat. *Journal of Experimental Botany*, *69*, 5461-5475.

Farzadi, H., Zarifinia, N., & Shushi dezfuli, A. (2019). Evaluation of genotypes of durum wheat (*Triticum durum* L.) for tolerance to terminal dehydration stress in northern Khuzestan. *Quarterly Journal of Environmental Stresses in Crop Sciences*, *12*(4), 1074-1063. (In Persian).

Fu, G. F., Feng, B. H., Zhang, C. X., Yang, Y. J., Yang, X. Q., Chen, T. T., Zhao, X., Zhang, X. F., Jin, Q.Y., & Tao, L. X. (2016). Heat stress is more damaging to superior spikelets than inferiors of rice (*Oryza sativa* L.) due to their different organ temperatures. *Front Plant Science*, *7*, 1637-1648.

Geravandi, M., Farshadfar, E., & Kahrizi, D. (2011). Evaluation of some physiological traits as indicators of drought tolerance in bread wheat genotypes. *Russian Journal of Plant Physiology*, *58*(1), 69-75.

Ghaffar Moghadam, S., Saburi, H., Fallahi, H., & Gholizadeh, A. (2019). Identification of genomic regions controlling agro morphological traits of barley under normal conditions and dehydration stress. *Quarterly Journal of Environmental Stresses in Crop Sciences*, *12*(3), 631-648. (In Persian).

Guo, Z., & Schnurbusch, T. (2015). Variation of floret fertility in hexaploid wheat revealed by tiller removal. *Journal of Experimental Botany*, *66*, 5945–5958.

Hargraves, G. H., & Samani, Z. A. (1985). Reference crop evapotranspiration from temperature. Transactions of the ASCE, *Applied Engineering in Agriculture*, *2*, 96-99.

Hopkins, M., Mcnamara, L., Taylor, C., Wang, T. W., & Thompson, J. (2007). Membrane dynamic and regulation of subcellular changes during senescence. In: Senescence process in plants (Ed. Gan, S.) 76-79. Blackwell Publishing, Iowa.

Hosseinifard, M., Stefaniak, S., Ghorbani Javid, M., Soltani, E., Wojtyla, Ł., & Garnczarska, M. (2022). Contribution of exogenous proline to abiotic stresses tolerance in plants: A review. *International Journal of Molecular Sciences*, *23*(9), 5186-5198

Hütsch, B. W., Jahn, D., & Schubert, S. (2019). Grain yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under long-term heat stress is sink-limited with stronger inhibition of kernel setting than grain filling. *Journal of Agronomy & Crop Science*, *205*, 22-32.

Impa, S. M., Sunoj, V. S. J., Krassovskaya, I., Bheemanahalli, R., Obata, T., & Jagadish, S. V. K. (2019). Carbon balance and source–sink metabolic changes in winter wheat exposed to high night-time temperature. *Plant, Cell & Environment*, *42*, 1233-1246.

Karimpour, M. (2019). Effect of Drought Stress on RWC and Chlorophyll Content on Wheat (*Triticum durum* L.) Genotypes .*World Essays Journal*, *7* (1), 52-56.

Karimzadeh Soureshjani, H., Emam, Y., & Moori, S. (2012). Effect of post-anthesis drought stress on yield, yield components and canopy temperature of bread wheat cultivars. *Journal of Plant Process and Function, 1*(1), 38-56. (In Persian)

Malakouti, M. J. (2008). The effect of micronutrients in ensuring efficient use of macronutrients. *Turkish Journal of Agriculture*, *32*, 215-220.

Marater, P., Porte, J. R., Jamieson, P. D., & Tribo, Y. E. (2003). Modeling grain Nitrogen accumulation and protein composition to understand the Sink/Source regulations of Nitrogen remobilization for wheat. *Plant Physiology, 133*, 1959-1967.

Meskini Vishkaei, F., Jafarnejad, A., & Dawatgar, N. (2020). Evaluation of the effect of water shortage stress on wheat yield in a medium texture soil in Khuzestan province. *Journal of Water Research in Agriculture, 34*(2), 165-173. *(*In Persian*).*

Moeinian, M., Zargari, K., & Hasanpour, J. (2011). Effect of Boron Foliar Spraying Application on Quality Characteristics and Growth Parameters of Wheat Grain under Drought Stress. *American-Eurasian Journal. Agricultural & Environmental Science, 10*(4), 593-599, 2011. ISSN 1818-6769.

Najafi, P., & Tabatabaei, S. H. (2007). Effect of using subsurface drip irrigation and ET-HS model to increase WUE in irrigation of some crops. *Irrigation and Drainage, 56*, 477-486. (In Persian).

Papakosta, D. K., & Gayianas, A. A. (2014). Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal*, *83*, 804-807.

Papi, M. (2014). The effects of moisture regimes and leaf defoliation on growth, yield and WUE of three wheat cultivars under field conditions. MSc. Thesis. College of Agriculture, University of Tehran, Iran. (In Persian).

Raeesi Sadati, S. Y., Jahanbakhsh Godekahriz, S., Ebadi, A., & Sedghi, M. (2021). Effect of Zinc Oxide Nanoparticles on Some Biochemical and Morphological Characteristics of Wheat under Drought Conditions. *Journal of Agricultural Knowledge and Sustainable Production. 31*(2), 233-250. DOI:10.22034/SAPS.2021.13106. (In Persian).

Reynolds, M. P., Pellegrineschi, A., & Skovmand, B. (2005). Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat. *Annals of Applied Biology*, ***146***, 39-49.

Ritchie, S. W., Nguyen, H. T., & Halody, A. S. (1990). Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Sciences, 30*,105-111.

Salehi, F., Ahmadi, A., Basiri, R., & Rafei, H. (2018). Responses Of Wheat Grain Weight And Remobilization Of Solube Carbohydrates To Reduced Source Size Under Limited Moisture Condition, *Iranian Journal of Field Crop Science (Iranian Journal of Agricultural Sciences), 49*(2), 11- 21. (In Persian).

Sharbatkhari, M., Shobbar, Z., Galeshi, S., & Nakhoda, B. (2016). Wheat stem reserves and salinity tolerance: molecular dissection of fructan biosynthesis and remobilization to grains. *Planta, 244*, 191-202.

Smith, M. R., Rao, I. M., & Merchant, A. (2018). Source–sink relationships in crop plants and their influence on yield development and nutritional quality. *Frontiers in Plant Science*. 9, 1889-1895.

Tavakoli, A., Ahmadi, A., & Alizade, H. (2009). Some aspects of the physiological performance of sensitive and tolerant cultivars of wheat under drought stress conditions after pollination. *Iranian Journal of Crop Science*, *40*(1), 197-211. (In Persian).

Tavanaee, S., & Lack, S. (2016). Source-Sink Relationship in Wheat as Affected by Planting Date. *Journal of Crop Ecophysiology*, *10*(3), 203-211.

Yang, J., & Zhang, J. (2006). Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist. 169*, 223-236.

Zhang, Y. P., Zhang, Y. H., Xue, Q. W., & Wang, Z. M. (2013). Remobilization of water-soluble carbohydrates in non-leaf organs and contribution to grain yield in winter wheat under reduced irrigation. *International Journal of Plant Production*, *7*(1), 97-116.

Zhou, L., Compton, J. T., Kaufman, R. K., Slayback, D., Shabanov, N. V., & Myneni, R. B. (2004). Variation in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index from 1981 to 1999. *Journal of Geophysical Research*, *106*(17), 69-83.