تنشهای محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences

مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی
جلد ششم، شماره اول، نیمه اول ۹۲
۴۷-۶۳

بررسی برخی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی و ارتباط آنها با عملکرد و اجزای آن در ارقام پیشرفته گندم نان در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی

مجید عبدلی[1]، محسن سعیدی[2]، سعید جلالی هنرمند[2]، سیروس منصوری‌فر[2]، محمد اقبال قبادی[2]

۱. دانشجوی سابق کارشناسی ارشد زراعت پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه و دانشجوی دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی دانشکده کشاورزی دانشگاه مراغه؛

۲. استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه

تاریخ دریافت: ۹۱/۱۱/۱۷؛ تاریخ پذیرش: ۹۲/۵/۹

چکیده

مطالعه صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی می‌توانند به شناخت راهکارهایی برای انتخاب ارقام متحمل و افزایش عملکرد در شرایط متنوع محیطی از جمله شرایط تنش خشکی کمک کنند. به همین منظور، آزمایشی به صورت اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با نه رقم در شرایط مطلوب و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی و با سه تکرار در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه اجراء شد. نتایج به دست آمده نشان دادند که تحت شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی، عملکرد دانه، بیوماس و وزن هزار دانه نسبت به شرایط شاهد کاهش معنی‌دار یافت ولی سایر اجزای عملکرد تغییر معنی‌دار نداشتند. ارقام سیوند و DN-11 بیشترین عملکرد دانه را در شرایط تنش کم‌آبی و کنترل نسبت به سایر ارقام مورد بررسی داشتند. کمترین کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش کم‌آبی مربوط به رقم چمران بود. ارقام از نظر کلیه صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی نیز تفاوت معنی‌دار داشتند. در شرایط تنش کم‌آبی غلظت پروتئین‌های محلول، محتوی کلروفیل a و b، نسبت کلروفیل a/b و شاخص سبزینگی به طور معنی‌دار کاهش یافت. علی‌رغم کاهش کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II، محتوای آب نسبی و غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ پرچم در شرایط تنش کم‌آبی اختلاف معنی‌داری با شرایط کنترل نداشتند.

واژه‌های کلیدی: **گندم، تنش خشکی، عملکرد دانه، محتوای آب نسبی، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II.**

مقدمه

ایران به علت موقعیت خاص جغرافیایی دارای آب و هوای مدیترانه‌ای است و با متوسط نزولات ۲۴۰ میلی‌متر در سال در زمره مناطق خشک و نیمه خشک جهان قرار گرفته است. مرحله گلدهی و پرشدن دانه از حساس‌ترین مراحل رشدی گندم به تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی است (Winkel, 1989). در چنین مناطقی (مانند اکثر مناطق کشت گندم در ایران و در سطح جهان) وقوع تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه امری اجتناب ناپذیر است. تنش خشکی در این مرحله از طریق کاهش رشد برگ‌ها (Gan and Amasino, 1997; Galle et al., 2010)، غلظت کلروفیل (Brevedan and Egli, 2003)، غلظت پروتئین‌های محلول برگ‌ها (Rodriguez et al., 2002)، هدایت روزنه‌ای (Liang et al., 2002) و در نهایت سرعت فتوسنتز (Yang and Zang, 2006) و تسریع پیری برگ‌ها (Martinez et al., 2003)، میزان تولید بیوماس و عملکرد دانه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. میزان خسارت به شدت و مدت زمان اعمال تنش و همچنین مقاومت گیاه و مرحله رشدی که گیاه در آن قرار دارد بستگی دارد (Thomas Robertson et al., 2004).

با توجه به خسارات ناشی از وقوع تنش خشکی، ارزیابی واکنش گیاهان در این شرایط بسیار مورد توجه قرار گرفته است (Passioura, 2007). در این زمینه عملکرد دانه و

نگارنده پاسخگو: مجید عبدلی. آدرس: آذربایجان شرقی- مراغه- دانشگاه مراغه- دانشکده کشاورزی- گروه زراعت و اصلاح نباتات.
پست الکترونیک: majid.abdoli64@yahoo.com

پایداری آن به عنوان معیارهای بسیار مهم در گزینش و معرفی ارقام به کار می‌روند (Trethowan and Reynolds, 2007). تنوع ژنتیکی برای صفاتی نظیر وزن هزار دانه، عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت در ژنوتیپ‌های مختلف گندم و تحت شرایط مختلف آب و هوایی گزارش شده‌اند (Wardlaw, 2002). به طور مثال عبدلی و سعیدی (Abdoli and Saeidi, 2012) نشان دادند که قطع آبیاری پس از گرده‌افشانی، عملکرد دانه و وزن هزار دانه را به ترتیب ۳۳/۹٪ و ۲۶/۴٪ در ژنوتیپ‌های مختلف گندم کاهش می‌دهد. از آنجایی که اصلاح برای عملکرد معمولا به دلیل وراثت‌پذیری پایین آن مشکل است، توجه به جنبه‌های دیگر مقاومت به خشکی از قبیل شاخص‌های فیزیولوژیکی (نظیر کلروفیل، میزان آب نسبی برگ، کلروفیل فلورسنس و ...) به دلیل کم هزینه بودن، دارای اهمیت فراوان است (Teulat et al., 2001). از طرف دیگر گیاهان در هنگام تنش خشکی با تغییراتی که در برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی خود ایجاد می‌کنند به تنش خشکی پاسخ می‌دهند. در همین ارتباط نشان داده شده است که در ژنوتیپ‌های مختلف گندم با افزایش شدت تنش خشکی، سطح برگ و مقدار نسبی آب برگ گیاه کاهش می‌یابد (Rascio et al., 1998). تنظیم اسمزی یکی از مولفه‌های تحمل به خشکی است که ارتباط زیادی با میزان آب نسبی برگ دارد (Schonfeld et al., 1988). بلوم و همکاران (Blum et al., 1981) اظهار داشتند ژنوتیپ‌هایی که بدون بستن روزنه‌های خود توانایی حفظ آب بیشتری دارند، برای مناطق خشک مناسب‌ترند. در کل تنش خشکی باعث کاهش محتوای آب نسبی برگ‌ها می‌شود (Molnar et al., 2002).

گزارش‌هایی مبنی بر کاهش محتوی کلروفیل برگ (Nayyar and Gupta, 2006; Kirnak et al., 2001) و همچنین تغییر نسبت کلروفیل a/b در شرایط تنش خشکی وجود دارد (Hong Bo et al., 2005). گریگرسن و هولم (Gregersen, and Holm, 2007) بیان کردند که طی تنش خشکی محتوی کلروفیل کاهش می‌یابد و ارقام دارای محتوای کلروفیل بالاتر، مقاومت بیشتری در شرایط تنش از خود نشان می‌دهند. پسرکلی (Pessarkli, 1999) بیان کرد که دوام فتوسنتز و حفظ کلروفیل برگ تحت شرایط تنش خشکی از جمله شاخص‌های فیزیولوژیک مناسب جهت مقاومت به تنش خشکی هستند. البته گزارش‌هایی مبنی بر عدم تاثیر تنش خشکی بر غلظت کلروفیل و یا عدم تفاوت بین ارقام مقاوم و حساس گندم از لحاظ واکنش فتوسنتزی به تنش خشکی وجود دارد (Kulshreshtha et al., 1987)، به طوری‌که احمدی و بیکر (Ahmadi and Baker, 2000) اظهار داشتند که تنش خشکی کوتاه‌مدت در گندم باعث توقف کامل فتوسنتز و افزایش نسبت کلروفیل a/b شد ولی اثری روی محتوای کلروفیل برگ نداشت. شاید یکی از دلایل تفاوتی که در نتایج مشاهده می‌شود، اختلاف در شرایط اجرای آزمایش از جمله شدت و مدت تنش باشد (Jagtap et al., 1998).

به منظور ارزیابی اثر تنش خشکی بر سیستم فتوسنتزی گیاه از پارامترهای کلیدی مانند فلورسانس کلروفیل استفاده زیادی شده است. کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II یک علامت مفید است که برای ارزیابی وضعیت سیستم فتوسنتزی گیاه استفاده می‌شود. اندازه‌گیری این صفت غیر مخرب بوده و برای مقاصد آزمایشگاهی و مزرعه‌ای به کار می‌رود (Flexas et al., 2000). شانگون و همکاران (Shangguan et al., 2000) طی تحقیقی بر روی گندم زمستانه تحت تنش خشکی، تغییری در کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II مشاهده نکردند. گال و همکاران (Gale et al., 2002) نیز مشاهده کردند که با اعمال تنش خشکی بر روی ارقام گندم تغییری در برگ‌های سازگار شده به تاریکی ایجاد نمی‌شود و نشان می‌دهد که کارایی کوآنتوم فتوسیستم II در طی تنش کاهش نمی‌یابد.

افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول از جمله واکنش‌هایی است که گیاهان مختلف از جمله گندم در مواجهه با تنش خشکی از خود بروز می‌دهند (Bohnert et al., 1995). تنش خشکی باعث تجزیه و کاهش نشاسته در اثر افزایش فعالیت آنزیم آمیلاز شده و باعث افزایش غلظت قندهای محلول می‌گردد (Anderson and Kohorn, 2001). ژنوتیپ‌های با غلظت قند محلول بالا در شرایط تنش خشکی، به عنوان ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی مطرح هستند (Farshadfar et al., 2008). تجمع قندهای محلول درون سلول در تنظیم اسمزی نقش مهمی ایفا کرده و کمک می‌کند تا پتانسیل آب سلول کاهش یافته و آب بیشتری برای حفظ فشار تورژسانس در تنش کم‌آبی در داخل سلول باقی بماند (Sato et al., 2004).

پسارکلی (Pessarkli, 1999) بیان کرد که تجمع کربوهیدرات‌های محلول مانند گلوکز، فروکتوز، ساکارز و اسیدهای آمینه با پایداری غشاهای زیستی، پروتئین‌ها و مقاومت به خشکی و شوری در گیاهان همبستگی مثبت و معنی‌داری را دارد.

باجی و همکاران (Bajji et al., 2001) گزارش کردند که غلظت پروتئین‌های محلول برگ‌ها در اثر تنش خشکی به علت افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه کننده پروتئین، کاهش سنتز پروتئین و نیز تجمع اسید آمینه آزاد از جمله پرولین، کاهش می‌یابد. پرولین نیز به مانند کربوهیدرات-های محلول نقش مهمی در فرایند تنظیم اسمزی دارند (Sanchez et al., 2003). نتایج حاصل از تحقیقات در رابطه با واکنش‌های فیزیولوژیکی ارقام گندم به تنش خشکی متفاوت و گاهی متناقض می‌باشند. این تفاوت‌ها به دلیل مواد گیاهی متفاوت و تا حدودی نیز به علت شرایط متفاوت آزمایشی است. به هر حال شاید بتوان شاخص‌های فیزیولوژیکی را در ارقام گندم به عنوان واکنش‌های تطابقی سودمند شناسایی نمود. بنابراین تشخیص تفاوت ژنوتیپ‌ها از نظر صفات فیزیولوژیکی برای فیزیولوژیست‌ها و به-نژادگران اهمیت خاصی را برای تولید ارقام با ویژگی‌های سازگار با شرایط تنش خشکی دارد (Rebetzke et al., 2008).

علی‌رغم انجام تحقیقات متعدد در ارتباط با تشخیص ارقام مقاوم و حساس به تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی، هنوز خصوصیات فیزیولوژیکی و پتانسیل تولید مواد فتوسنتزی مخصوصاً در ارقام گندم مورد کشت و کار در مناطق مختلف کشور و تحت تاثیر شرایط آب و هوایی مختلف آن‌ها جهت تصمیم گیری‌های صحیح زراعی به خوبی شناسایی نشده است. بنابراین این تحقیق در همین راستا و به منظور شناسایی این خصوصیات در ارقام پیشرفته گندم نان استان کرمانشاه انجام شد.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال زراعی۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه اجرا شد. این منطقه در عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۷ درجه و ۹ دقیقه شرقی واقع شده و ارتفاع آن از سطح دریا ۱۳۱۹ متر است. این بررسی به صورت آزمایش اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و با سه تکرار اجرا گردید. دو سطح آبیاری شامل کنترل یا عدم تنش (آبیاری در تمام مراحل رشدی بر اساس شرایط کشت آبی) و تنش کم‌آبی (قطع آبیاری پس از گرده‌افشانی = حذف ۳ مرحله آبیاری) به عنوان عامل اصلی و ارقام پیشرفته گندم نان منطقه کرمانشاه (بهار، پارسی، پیشتاز، پیشگام، چمران، زرین، سیوند، مرودشت و DN-11) نیز به عنوان عامل فرعی در نظر گرفته شد. زمان گرده‌افشانی طبق روش اهدایی و همکاران (Ehdaie et al., 2006b) تکمیل ۵۰٪ گرده-افشانی سنبله‌های هر رقم به طور جداگانه لحاظ شد.

در اوایل پاییز به منظور آماده‌سازی زمین جهت کاشت، عمل شخم و بعد از آن دیسک انجام شد. کشت بذر ارقام بر اساس وزن هزار دانه و قوه نامیه در نیمه دوم آبان ماه با تراکم موثر ۴۰۰ بوته در متر مربع صورت گرفت. هر رقم در هر کرت به صورت پنج ردیف چهار متری با فواصل ۲۵ سانتیمتر کشت شدند. اولین آبیاری بلافاصله پس از کشت انجام شد. براساس نتایج حاصل از آزمون خاک، کود نیتروژنه به صورت اوره به میزان ۲۲۰ کیلوگرم در هکتار طی سه مرحله (در هنگام کاشت، پنجه زنی و در مرحله قبل از گلدهی) مصرف شد و نیازی به مصرف کود فسفره و پتاسه نبود. عملیات داشت و مبارزه با علف‌های هرز (وجین)، به طور یکسان در کلیه کرت‌ها انجام گردید. میزان رطوبت و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی مورد نظر در جدول ۱ ارائه گردیده است.

اندازه‌گیری محتوای آب نسبی برگ: برای اندازه‌گیری محتوای آب نسبی برگ‌ها پس از اعمال تنش کم‌آبی (۱۴ روز پس از گرده‌افشانی) از هر کرت، از برگ پرچم ۵ بوته به طور تصادفی نمونه‌برداری انجام شد. ابتدا وزن تر برگ‌ها فوراً اندازه‌گیری شد و به منظور تعیین وزن آماس به مدت ۱۶ ساعت در دمای اتاق و داخل آب مقطر قرار داده شدند و پس از خشک کردن آب روی برگ‌ها، وزن شدند، سپس برگ‌ها در آون و در دمای ۷۰ درجه سانتیگراد به مدت ۲۴ ساعت قرار داده شدند و پس از آن وزن خشک آنها نیز به دست آمد و در نهایت محتوای آب نسبی برگ‌ها از رابطه زیر محاسبه شد (Barr et al., 1962; Schonfeld et al., 1988):

$$RWC\ \% = [(FW-DW)/(TW-DW)]\times 100 \qquad [۱]$$

که در آن FW: وزن تر، DW: وزن خشک، TW: وزن آماس (تورژسانس) می‌باشند.

استخراج و اندازه‌گیری کلروفیل: تعیین غلظت کلروفیل a، b و نسبت کلروفیل a/b برگ پرچم ارقام مورد مطالعه طبق روش آرنون (Arnon, 1949) و اشرف و همکاران (Ashraf et al., 1994) انجام شد. به منظور استخراج کلروفیل، ۰/۵ گرم از نمونه‌های تر برگ پرچم در ۵ میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد هموژن گردید و پس از سانتریفیوژ با ۴۰۰۰ دور در دقیقه بمدت ۵ دقیقه، میزان جذب نور عصاره با استفاده از الایزا (EL 808, Bio Tek) در طول موج‌های ۶۶۳ و ۶۴۵ نانومتر اندازه‌گیری شد.

اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول: برای اندازه‌گیری غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه پس از اعمال تنش کم‌آبی (۱۴ روز پس از گرده‌افشانی) از هر کرت تعداد ۱۰ ساقه به صورت تصادفی برداشت شده و در آون با دمای ۷۰ درجه سانتیگراد به مدت ۴۸ ساعت خشک شدند و پس از خرد و آسیاب کردن برای اندازه‌گیری غلظت کربوهیدرات محلول مورد استفاده قرار گرفتند. سنجش غلظت قندها با استفاده از روش فنل اسید سولفوریک صورت گرفت (Hassid, and Neufeld, 1964).

استخراج و اندازه‌گیری پروتئین محلول: جهت استخراج پروتئین محلول، یک گرم بافت تر برگ در حضور بافر استخراج (تریس اسید کلریدریک pH=7.5) له شد. به منظور عصاره‌گیری، مخلوط حاصل به لوله‌های سانتریفیوژ انتقال داده شد و در ۱۳۰۰۰ دور در دقیقه و دمای ۴ درجه سانتیگراد به مدت ۲۰ دقیقه سانتریفیوژ گردید. در ادامه غلظت پروتئین‌های محلول طبق روش برادفورد (Bradford, 1979) اندازه‌گیری شد. جهت رسم منحنی استاندارد از غلظت‌های مختلف پروتئین آلبومین سرم گاوی (BSA) استفاده گردید.

اندازه‌گیری کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II: اندازه‌گیری کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در ساعت ۱۰ الی ۱۲ صبح به صورت تصادفی از نمونه‌های انتخاب شده از سه برگ به عمل آمد (۱۴ روز پس از گرده‌افشانی)؛ به طوری که قسمت میانی برگ پرچم با زدن گیره مخصوص به مدت ۲۰ دقیقه در تاریکی قرار گرفته و سپس با استفاده از دستگاه فلورومتر (استرس سنج) قابل حمل مدل OS-30 مقدار فلورسانس کلروفیل برگ‌ها ثبت گردید (Baker and Rosengvist, 2004; Bilger, 1995).

اندازه‌گیری میزان سبزینگی: میزان سبزینگی یا شاخص کلروفیل برگ (۱۴ روز پس از گرده‌افشانی) نیز در ساعت ۱۰ الی ۱۲ صبح با استفاده از دستگاه کلروفیل متر دستی مدل SPAD-502 در قسمت میانی برگ پرچم بوته‌های نمونه تعیین گردید (Yadava, 1989).

عملکرد و صفات زراعی: برای محاسبه عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت در مرحله رسیدگی پس از حذف حاشیه‌ها، از هر کرت یک متر مربع برداشت شد. به منظور اندازه‌گیری اجزای عملکرد شامل تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه، ۱۰ بوته به طور تصادفی انتخاب شده و اندازه‌گیری‌های مذکور انجام شدند. محاسبات آماری با استفاده از نرم افزار SAS و مقایسات میانگین‌ها نیز با روش LSD در سطح ۵٪ انجام شدند.

نتایج و بحث

اثر تنش خشکی بر عملکرد دانه و صفات زراعی

نتایج حاصل از تجزیه واریانس عملکرد و اجزای آن نشان دادند که تیمار رطوبتی اثر معنی‌داری بر عملکرد دانه، بیوماس و وزن هزار دانه گذاشته است (جدول ۲). در ارتباط با عملکرد و اجزاء آن، تنش کم‌آبی به طور متوسط موجب ۳۳/۹ و ۲۶/۴ درصد کاهش در عملکرد دانه و وزن هزار دانه ارقام مورد بررسی شد ولی اثر معنی‌داری بر تعداد دانه در سنبله نداشت (جدول ۳). متوسط میزان عملکرد دانه و وزن هزار دانه ارقام مورد بررسی در شرایط کنترل رطوبتی به ترتیب ۷۰۲ گرم در مترمربع و ۴۲/۴ گرم بود در حالی که این مقادیر در شرایط تنش کم‌آبی به ترتیب به ۴۶۴ گرم در مترمربع و ۳۱/۲ گرم، کاهش پیدا کرد. کاهش شدید عملکرد دانه در این شرایط بر اساس یافته‌های سعیدی و همکاران (Saeidi et al., 2010) که تنش کم-آبی را در سطوح مختلف و در مراحل مختلف رشد دانه اعمال نمودند، ممکن است بیشتر به علت تحت تاثیر قرار گرفتن تامین مواد پرورده برای پرشدن دانه‌ها، کاهش قدرت مخزن برای جذب مواد فتوسنتزی و همچنین کاهش دوره رشد دانه باشد و احتمالاً واکنش‌های اولیه رشد دانه (تقسیم سلولی و شکل‌گیری اندازه مخزن) کمتر تحت تاثیر تنش کم‌آبی قرار می‌گیرند.

جدول ۱- حداقل، حداکثر و متوسط دما و میزان رطوبت و میانگین ماهانه مقدار بارندگی در منطقه کرمانشاه واقع در غرب ایران طی سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹.

Table 1. Minimum, Maximum and Mean of temperature and relative humidity also precipitation in the Kermanshah region in the west of Iran during 2010-2011.

Month	ماه	متوسط حداقل دما (سانتیگراد) Min temp (C°)	متوسط حداکثر دما (سانتیگراد) Max temp (C°)	متوسط دما (سانتیگراد) Mean temp (C°)	میزان بارش (میلی متر) Precipitation (mm)	حداقل رطوبت (درصد) Min RH (%)	حداکثر رطوبت (درصد) Max RH (%)	متوسط رطوبت (درصد) Mean RH (%)
Oct.	مهر	10.6	30.3	20.4	1	13.2	46.4	29.8
Nov.	آبان	4.5	21.9	13.2	31	22.8	66.8	44.8
Dec.	آذر	-1.5	16.8	7.7	24	26.5	62.4	44.5
Jan.	دی	-2.2	9.6	3.7	50	47.1	91.0	69.1
Feb.	بهمن	-2.7	8.0	2.7	65	52.1	94.2	73.2
Mar.	اسفند	0.6	15.4	8	21	28.1	82.0	55
Apr.	فروردین	4.5	20.1	12.3	47	24.6	78.8	51.7
May.	اردیبهشت	9.5	23.6	16.5	128	33.6	87.4	60.5
Jun.	خرداد	12.8	33.8	23.3	0	11.3	51.1	31.2
Jul.	تیر	17.1	38.5	27.8	0	6.6	32.1	19.4
Aug.	مرداد	18.1	39.5	28.8	0	6	27.7	16.9
Sep.	شهریور	13.8	24.6	24.2	0	7.8	32	19.9

این نتایج همچنین موافق با یافته‌های شاه و پالسن (Shah and Paulsen, 2003) و یانگ و زانگ (Yang and Zang, 2006) می‌باشند. کاهش وزن هزار دانه ارقام گندم در چنین شرایطی نشان‌دهنده عدم تامین مواد فتوسنتزی مورد تقاضای دانه‌ها می‌باشد. چنین واکنشی در مطالعات دیگر نیز گزارش شده است (Ahmadi et al., 2009a; Saeidi et al., 2010). به طور متوسط در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی رقم چمران کمترین و ارقام سیوند و DN-11 بیشترین عملکرد دانه را دارا بودند. اعمال تنش کم‌آبی به ترتیب کمترین و بیشترین کاهش معنی‌دار را در عملکرد دانه ارقام چمران (۲۰ درصد) و زرین (۳۸ درصد) ایجاد نمود. رقم زرین که در شرایط کنترل رطوبتی ۷۲۴ گرم در متر مربع عملکرد دانه تولید کرده بود در شرایط تنش کم‌آبی برابر با رقم کم پتانسیل چمران و حدوداً ۴۴۷ گرم در متر مربع دانه تولید کرد. کمترین عملکرد دانه در شرایط تنش کم‌آبی مربوط به رقم مرودشت بود (جدول ۳)؛ بنابراین با توجه به نتایج این تحقیق و همچنین یافته‌های سعیدی و همکاران (Saeidi et al., 2010)، احتمالاً کاشت این رقم در مقایسه با سایر ارقام در مناطقی که احتمال وقوع تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی وجود داشته باشد با ریسک بالا همراه است و بهتر است با ارقام دیگر جایگزین شود. بیشترین کاهش وزن هزار دانه در ارقام پارسی و مرودشت و کمترین میزان کاهش در ارقام DN-11 و چمران مشاهده گردید (جدول ۴).

بین شرایط کنترل و تنش کم‌آبی از نظر تعداد دانه در سنبله تفاوت آماری مشاهده نشد (جدول ۳)؛ به نوعی که در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی تعداد دانه در سنبله ۴۵ و ۴۶ دانه بود. این نتیجه احتمالاً به این خاطر است که پتانسیل این جزء قبل از گرده‌افشانی و در مرحله طویل شدن ساقه‌ها (قبل از ظهور سنبله) و زمان گرده‌افشانی شکل گرفته و قطع آبیاری پس از گلدهی تاثیر زیادی بر آن ندارد و یا با توجه به این که قطع آبیاری پس از گلدهی باعث افزایش سقط دانه‌ها خواهد شد شاید در اوایل پر شدن دانه تنش خشکی شدید اعمال نشده است و آب موجود در خاک از آخرین بارندگی یا آبیاری در گلدهی نیاز آبی گیاه را تا یک هفته پس از گلدهی تامین کرده است-

جدول ۲. تجزیه واریانس (میانگین مربعات) اثر رژیم رطوبتی و ارقام بر عملکرد دانه و اجزای آن و برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ارقام مختلف گندم در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی.

Table 2. Analysis of variance (mean square) of the effect of Irrigation regimes and cultivars on grain yield and its components and some physiological and biochemical characteristics in different improved wheat cultivars under post anthesis water deficiency.

		میانگین مربعات (mean squares)													
منابع تغییرات	درجه آزادی	عملکرد دانه	عملکرد بیولوژیک	شاخص برداشت	وزن هزار دانه	تعداد دانه در سنبله	کلروفیل a	کلروفیل b	مجموع کلروفیل a و b	نسبت کلروفیل a/b	میزان سبزینگی	حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II	محتوای آب نسبی	پروتئین محلول	کربوهیدرات‌های محلول
S.O.V	df	Grain yield	Biological yield	Harvest index	1000 grain weight	Grains per spike	Chl a	Chl b	Chl a+b	Chl a/b	SPAD	Fv/Fm	Relative water content	Water soluble protein	Water soluble carbohydrates
تکرار Replication (R)	2	36832 ns	90035 ns	50.4 ns	20.8 ns	29.3 ns	0.20 ns	0.03**	0.16 ns	0.18 ns	3.37 ns	0.0006 ns	363 ns	5.32 ns	4841 ns
سطوح آبیاری Irrigation (I)	1	764801*	1047230*	490 ns	1694*	19.8 ns	64.0**	4.48**	102**	2.71*	381*	0.007 ns	587 ns	92.6*	14860 ns
خطای اصلی (a) Error a (r×a)	2	17388	196669	51.6	26.9	56.4	0.102	0.0002	0.11	0.04	11.7	0.0006	192	1.32	2752
رقم Cultivar (C)	8	11418*	35263*	20.3**	54.0**	420**	4.36**	0.24**	6.55**	0.32**	51.8**	0.0004*	116*	10.2*	10947**
سطوح آبیاری×رقم I×C	8	4023 ns	4638 ns	20.2**	14.5**	8.63 ns	2.86**	0.21**	4.57**	0.08 ns	23.3**	0.0002 ns	22.9 ns	11.4*	894 ns
خطای فرعی (b) Error b	32	5765	13066	2.63	3.96	18.7	0.46	0.03	0.69	0.06	4.36	0.0002	32.2	4.40	661
ضریب تغییرات (٪) CV (%)		*13.0*	*10.9*	*3.89*	*5.40*	*9.52*	*16.3*	*9.80*	*14.1*	*10.1*	*4.48*	*1.68*	*7.44*	*16.9*	*7.55*

ns, **, *: Non-significant and significant at 5 and 1% probability level, respectively.

ns و * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

جدول ۳ - مقایسه میانگین اثرات ساده رژیم رطوبتی و رقم بر عملکرد و اجزاء آن و برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ارقام مختلف گندم در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی.

Table 3. Mean comparison of the effect of Irrigation regimes and cultivar on grain yield and its components and some physiological and biochemical characteristics in different improved wheat cultivars under post anthesis water deficiency.

تیمارهای آزمایشی		عملکرد دانه (گرم بر متر مربع)	عملکرد بیولوژیک (گرم بر متر مربع)	شاخص برداشت (٪)	وزن هزار دانه (گرم)	تعداد دانه در سنبله	کلروفیل a (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	کلروفیل b (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	مجموع کلروفیل a و b	نسبت کلروفیل a/b	میزان سبزینگی	حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II	محتوای آب نسبی برگ (٪)	پروتئین محلول (میلی‌گرم در گرم وزن تر)	کربوهیدرات محلول (میلی گرم در گرم وزن خشک)
Treatment		Grain yield (g/m^2)	Biomass (g/m^2)	Harvest index (%)	1000 grain weight (g)	Grains per spike	Chl a (mg/g.fw)	Chl b (mg/g.fw)	Chl a+b (mg/g.fw)	Chl a/b (mg/g.fw)	SPAD	Fv/Fm	Relative water content (%)	Water soluble protein (mg/g.fw)	Water soluble carbohydrates (mg/g.fw)
Irrigation	**آبیاری**														
Well water	کنترل	702 a	1571 a	44.6 a	42.4 a	44.8 a	2.75 a	1.24 a	4.00 a	2.18 a	49.3 a	0.807 a	79.6 a	13.8 a	119 a
Water deficiency	تنش کم‌آبی	464 b	1200 b	38.7 a	31.2 b	46.0 a	1.62 b	0.86 b	2.48 b	1.85 b	44.0 b	0.784 a	73.0 a	11.1 b	108 a
Decrease (%)	*کاهش (٪)*	*-33.9*	*-23.6*	*-13.2*	*-26.4*	*2.7*	*-41.4*	*-30.6*	*-37.8*	*-15.1*	*-10.8*	*-2.9*	*-8.3*	*-19.6*	*-9.2*
Cultivars	**ارقام**														
Bahar	بهار	599 ab	1424 ab	41.6 b	37.0 bc	48.2 bc	2.91 a	1.25 a	4.16 a	2.27 a	45.8 d	0.800 ab	81.6 a	11.1 d	106 cd
Parsi	پارسی	565 abc	1407 ab	39.7 cd	37.6 abc	38.9 de	1.40 c	0.86 d	2.26 c	1.65 d	46.2 cd	0.785 bc	73.9 bcd	12.2 abcd	101 de
Pishtase	پیشتاز	601 ab	1420 ab	42.1 b	39.5 a	38.2 de	2.19 b	1.07 b	3.27 b	2.00 bc	45.6 d	0.800 ab	76.3 abc	13.6 abc	116 bc
Pishgam	پیشگام	582 abc	1273 bc	45.2 a	37.8 abc	52.3 ab	2.13 b	1.03 bc	3.16 b	2.04 bc	51.5 a	0.799 ab	79.9 ab	13.9 ab	126 ab
Chamran	چمران	504 c	1211 c	41.7 b	39.7 a	34.0 e	2.27 b	1.07 b	3.35 b	2.10 ab	42.8 e	0.783 c	67.3 d	14.7 a	129 a
Zarin	زرین	586 abc	1487 a	38.8 d	33.5 d	56.9 a	2.09 b	0.99 bcd	3.09 b	2.10 ab	48.6 bc	0.797 abc	78.3 abc	12.5 abcd	96.3 de
Sivand	سیوند	640 a	1478 a	42.7 b	39.1 ab	39.2 d	1.93 b	1.00 bc	2.93 b	1.88 c	44.9 de	0.798 abc	73.2 cd	11.3 cd	119 b
Marvdasht	مرودشت	533 bc	1289 bc	40.8 bc	30.6 e	55.8 a	1.97 b	0.95 cd	2.91 b	2.02 bc	50.4 ab	0.808 a	79.9 ab	11.3 cd	96.0 e
DN-11	DN-11	633 a	1482 a	42.5 b	36.8 c	45.0 c	2.74 a	1.26 a	4.01 a	2.08 abc	43.9 de	0.793 abc	76.1 abc	11.5 bcd	133 a

میانگین‌ها در هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند براساس آزمون LSD تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ ندارند.

Means, in each column, followed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability LSD Test.

جدول ۴ . مقایسه میانگین اثرات متقابل رژیم رطوبتی و رقم بر خصوصیات زراعی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ارقام مختلف گندم در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی

Table 4. Mean comparison of interactions between Irrigation regimes and cultivar on grain yield and its components and physiological and biochemical characteristics in different improved wheat cultivars under post anthesis water deficiency.

سطوح آبیاری	ارقام		شاخص برداشت (٪)	تعداد دانه در سنبله	کلروفیل a (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	کلروفیل b (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	مجموع کروفیل a و b	میزان سبزینگی	پروتئین محلول (میلی‌گرم در گرم وزن تر)
Irrigation	Cultivars		Harvest Index (%)	Grains per spike	Chl a (mg/g.fw)	Chl b (mg/g.fw)	Chl a+b (mg/g.fw)	SPAD	Water soluble protein (mg/g.fw)
کنترل	Bahar	بهار	45.1 bc	45.2 bc	3.90 a	1.55 a	5.46 a	47.0 de	12.3 bcde
Control	Parsi	پارسی	42.2 defg	37.2 de	1.48 efg	0.91 def	2.40 de	49.9 abcd	14.6 abc
	Pishtase	پیشتاز	44.2 cd	38.3 cde	2.65 b	1.21 bc	3.86 b	48.2 cd	16.9 a
	Pishgam	پیشگام	48.1 a	52.0 ab	2.73 b	1.24 b	3.98 b	51.8 ab	13.1 bcde
	Chamran	چمران	41.5 fgh	32.6 e	2.79 b	1.24 b	4.04 b	48.0 cd	14.4 abc
	Zarin	زرین	43.3 cdef	57.5 a	2.29 bcd	1.02 de	3.32 bc	48.3 cd	14.5 abc
	Sivand	سیوند	47.5 a	38.8 cde	2.62 b	1.27 b	3.89 b	49.6 abcd	11.4 cdef
	Marvdasht	مرودشت	46.3 ab	56.5 a	2.33 bc	1.06 cd	3.39 bc	52.6 a	13.7 abcd
	DN-11	DN-11	43.7 cde	44.9 bc	3.96 a	1.67 a	5.63 a	48.3 cd	13.0 bcde
تنش کم‌آبی	Bahar	بهار	38.2 ij	51.2 ab	1.92 cde	0.94 def	2.87 cd	44.5 ef	10.0 ef
water deficiency	Parsi	پارسی	37.3 jk	40.5 cd	1.32 fg	0.80 fg	2.12 de	42.6 fgh	9.80 ef
	Pishtase	پیشتاز	39.9 hi	38.1 cde	1.73 defg	0.94 def	2.67 cde	43.0 fg	10.3 def
	Pishgam	پیشگام	42.3 defg	52.6 a	1.53 efg	0.81 fg	2.34 de	51.2 abc	14.6 abc
	Chamran	چمران	41.9 efg	35.4 de	1.76 cdefg	0.90 defg	2.66 cde	37.7 i	15.0 ab
	Zarin	زرین	34.4 l	56.3 a	1.90 cdef	0.96 def	2.86 cd	49.0 bcd	10.5 def
	Sivand	سیوند	38.0 ij	39.6 cde	1.25 g	0.73 g	1.98 e	40.1 ghi	11.2 cdef
	Marvdasht	مرودشت	35.4 kl	55.2 a	1.60 efg	0.83 efg	2.43 de	48.2 cd	8.80 f
	DN-11	DN-11	41.2 gh	45.0 bc	1.53 efg	0.85 efg	2.39 de	39.5 hi	10.1 ef

میانگین‌ها در هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند براساس آزمون LSD تفاوت معنی‌داری در سطح ۵ ٪ ندارند.

Means, in each column, followed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability LSD Test.

(Kobata et al., 1992; Araus et al., 2002). بین ارقام از نظر تعداد دانه در سنبله تفاوت معنی‌داری وجود داشت. ارقام زرین و مرودشت بیشترین (به ترتیب ۵۶/۸ و ۵۵/۸) و رقم چمران کمترین (۳۴) تعداد دانه در سنبله را دارا بودند. در هر دو شرایط کنترل و تنش کم‌آبی بین وزن دانه با تعداد دانه در سنبله همبستگی منفی و معنی‌دار وجود داشت. مورال و همکاران (Moral et al., 2003) نیز وجود همبستگی منفی و معنی‌دار بین این صفات را گزارش کردند و اظهار داشتند این مسئله مربوط به اثر جبرانی اجزای عملکرد بر روی یکدیگر است، که با افزایش تعداد دانه گیاه نمی‌تواند همه آنها را پر کند پس باعث چروکیده شدن و کاهش وزن دانه‌ها می‌شود و در شرایط تنش این پدیده شدیدتر است.

شاخص برداشت بیانگر توان ارقام در اختصاص دادن بیشتر مواد فتوسنتزی در جهت تولید عملکرد (دانه) می‌باشد. تنش کم‌آبی باعث کاهش شاخص برداشت در اکثر ارقام شد و از نظر این خصوصیت در هر دو محیط کنترل و تنش کم‌آبی بین ارقام مورد مطالعه تنوع وجود داشت (جدول ۳). در شرایط کنترل رقم پیشگام بیشترین (۴۸/۱) و رقم چمران کمترین (۴۱/۵) شاخص برداشت را داشتند در حالی که در شرایط تنش کم‌آبی رقم پیشگام (۴۲/۳) بیشترین و رقم زرین (۳۴/۴) کمترین شاخص برداشت را دارا بودند (جدول ۴). کاهش معنی‌دار شاخص برداشت در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی نشان داد که کاهش معنی‌دار بیوماس همانطور که در جدول ۳ مشخص است بیشتر به دلیل کاهش عملکرد دانه می‌باشد (Abdoli and Saeidi, 2012). ریچاردز و همکاران (Richards et al., 2002) در همین ارتباط گزارش کردند به این دلیل که شاخص برداشت نشان دهنده پتانسیل ژنتیکی در تولید عملکرد اقتصادی است، از این‌رو مقادیر بالای آن در شرایط عادی در یک رقم می‌تواند عملکرد بالا در شرایط تنش را نیز موجب گردد. در همین ارتباط رینولدز و همکاران (Reynolds et al., 2009) بیان کردند ارقامی از گندم که دارای عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت بالا هستند به احتمال زیاد دارای عملکرد دانه بالایی در شرایط کنترل و تنش رطوبتی هستند. نکته قابل توجه در همین ارتباط این بود که رقم چمران در شرایط تنش با کمترین افت شاخص برداشت، کمترین افت عملکرد و ارقام سیوند، زرین و مرودشت با بیشترین افت شاخص برداشت، بیشترین افت عملکرد را دارا بودند. در شرایط تنش وزن هزار دانه با شاخص برداشت همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت. یعنی با افزایش وزن دانه، شاخص برداشت نیز افزایش می‌یابد (Koocheki et al., 2005).

محتوی کلروفیل و شاخص سبزینگی: نتایج حاصل از مقایسات میانگین‌ها مشخص نمود که طی تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی محتوای کلروفیل a و b و شاخص سبزینگی به طور معنی‌داری کاهش یافته و اختلاف معنی‌داری از لحاظ پارامترهای فوق در بین ارقام گندم وجود دارد (جداول ۳ و ۴). توکلی و همکاران (Tavakoli et al., 2009) نیز به کاهش محتوای کلروفیل a، b و شاخص سبزینگی طی تنش خشکی در ارقام گندم اشاره کرده‌اند. از جمله دلایلی که برای کاهش محتوای کلروفیل در شرایط تنش خشکی عنوان شده می‌توان به تخریب غشاهای تیلاکوئیدهای کلروپلاست و اکسیداسیون نوری کلروفیل در اثر افزایش فعالیت گونه‌های فعال اکسیژن (Ashraf et al., 1994; Moran et al., 1994; Alonso et al., 2001) و افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز (Huffaker et al., 1970) اشاره کرد. همچنین با افزایش مقدار برخی از تنظیم‌کننده‌های رشد نظیر اتیلن و آبسیزیک اسید در اثر تنش خشکی فعالیت کلروفیلاز تحریک می‌شود (Draikewicz, 1994). در اثر تنش خشکی، تشکیل پلاستیدهای جدید کلروفیل a، کلروفیل b، کاروتن، یولوگزانتین و نئوگزانتین کاهش می‌یابد (Kafi et al., 2009). از دست رفتن کلروفیل در شرایط تنش خشکی می‌تواند جنبه سازگاری داشته باشد چون با کاهش کلروفیل الکترون برانگیخته شده طی فتوسنتز کاهش یافته و بدنبال آن خسارت‌های ناشی از تشکیل رادیکال‌های آزاد اکسیژن کاهش می‌یابد (Kranner et al., 2002).

از نظر غلظت کلروفیل a در شرایط کنترل ارقام DN-11 و بهار (به ترتیب ۳/۹۶ و ۳/۹۰ میلی‌گرم در گرم وزن تر) بیشترین و ارقام پیشگام، پیشتاز و سیوند در رتبه‌های بعدی قرار گرفتند و رقم پارسی کمترین (۱/۴۸ میلی‌گرم در گرم وزن تر) مقدار را داشت. در شرایط تنش کم‌آبی نیز ارقام بهار و زرین بیشترین (۱/۹۲ و ۱/۹۰ میلی‌گرم در گرم وزن تر) و رقم سیوند کمترین (۱/۲۵ میلی‌گرم در گرم وزن تر) محتوی کلروفیل a را دارا بودند (جدول ۴). گریگرسن و هولم (Gregersen and Holm, 2007) بیان کردند که طی تنش کم‌آبی محتوی کلروفیل کاهش می‌یابد و ارقام

دارای محتوی کلروفیل بالاتر، مقاومت بیشتری در شرایط تنش از خود نشان می‌دهند. پسرکلی (Pessarkli, 1999) بیان کرد دوام فتوسنتز و حفظ کلروفیل برگ‌ها در شرایط تنش رطوبتی از جمله شاخص‌های فیزیولوژیکی مقاومت به تنش است و به عنوان یک معیار مقاومت به خشکی برای انتخاب ارقام مقاوم پیشنهاد می‌شود.

همچنین در اثر تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی نسبت کلروفیل a/b کاهش یافت (جدول ۳). مغایر با نتایج این تحقیق، آنتولین و همکاران (Antolin et al., 1995) بیان کردند که با افزایش تنش خشکی نسبت کلروفیل a/b افزایش می‌یابد. نتایج حاصل نشان داد که شاخص سبزینگی طی تنش کم‌آبی به میزان ۱۰/۸ درصد کاهش یافت (جدول ۳). طبق گزارش باراکلوگ و کیت (Barraclough and Kate, 2001)، با توجه به وجود رابطه مثبت و معنی‌دار بین غلظت نیتروژن، کلروفیل و عدد SPAD ، افزایش عدد SPAD نشان‌دهنده افزایش محتوی کلروفیل در واحد سطح برگ می‌باشد. شایان ذکر است که نتایج حاصل از کلروفیل‌متر دستی طبق گزارش یاداوا (Yadava, 1989) می‌تواند با برآورد محتوی کلروفیل به روش دقیق و آزمایشگاهی عصاره‌گیری مرتبط باشد. اما در این تحقیق بین محتوی کلروفیل‌های a، b و کل با میزان کلروفیل بر اساس واحد کلروفیل متر همبستگی‌های مثبتی مشاهده نگردید. این موضوع نشان می‌دهد که در این تحقیق استفاده از دستگاه کلروفیل متر برای اندازه‌گیری محتوی کلروفیل برگ روشی مناسب و کارآمدی نبوده است. در این بررسی بین میزان کلروفیل‌های a و b و کل با عملکرد دانه رابطه معنی‌داری مشاهده نگردید (جدول ۵). این مطلب نشان می‌دهدکه با توجه به نتایج این بررسی محتوی کلروفیل در این آزمایش نمی‌تواند به عنوان شاخص مناسبی برای ارزیابی مقاومت به خشکی باشد. مناسب نبودن محتوی کلروفیل برای ارزیابی مقاومت به خشکی توسط زارعی (Zarei, 2007) نیز بیان شده است. در بررسی فرشادفر و همکاران (Farshadfar et al., 2008) بر روی گندم نان نیز بین محتوی کلروفیل‌های a، b و کل رابطه معنی‌داری با عملکرد دانه تحت شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی مشاهده نشد.

کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II: نتایج مقایسه میانگین مشخص نمود که میزان کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II (Fv/Fm) در شرایط تنش کم‌آبی به میزان ۲/۹٪ کاهش یافت ولی با شرایط کنترل اختلاف معنی‌داری نداشت (جدول ۳). با این حال بین ارقام مورد بررسی اختلاف معنی‌داری از نظر صفت فوق وجود داشت. در همین ارتباط، شانگون و همکاران (Shangguan et al., 2000) دریافتند که تنش خشکی تغییری در کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II ایجاد نکرد. گال و همکاران (Gale et al., 2002) نیز در ارقام مختلف گندم مشاهده کردند که با اعمال تنش خشکی تغییری در میزان کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II به وجود نمی‌آید. در مقابل ممنوعی و سید شریفی (Mamnoei and Seyed Sharifi, 2010) در بررسی تاثیر محدودیت آبی بر شاخص‌های فلورسانس کلروفیل ارقام جو بیان کردند که به دلیل افزایش فلورسانس پایه و کاهش فلورسانس بیشینه (یا حداکثر)، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II طی تنش کم‌آبی کاهش یافت. در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی ارقام مرودشت و چمران به ترتیب بیشترین و کمترین میزان کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II را به خود اختصاص دادند (جدول ۳). بنا به اظهار جنتی و همکاران (Genty et al., 1989) میزان کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II همبستگی مثبتی با تحمل به خشکی دارد و ارقامی که عملکرد کوانتوم بیشتری دارند، تحمل خشکی بالاتری خواهند داشت.

محتوای آب نسبی برگ: بر اساس نتایج حاصل از مقایسه میانگین مشخص شد که میزان محتوای آب نسبی برگ در شرایط تنش کم‌آبی به میزان ۸/۳٪ کاهش یافت ولی تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اختلاف معنی‌داری با شرایط کنترل نداشت (جدول ۲). در بین ارقام مورد بررسی اختلاف معنی‌داری از نظر صفت فوق وجود داشت، به طوری که در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی رقم بهار بیشترین و رقم چمران کمترین میزان محتوای آب نسبی را به خود اختصاص دادند (جدول ۴). مانت و همکاران (Mantte et al,. 1988) اختلاف معنی‌داری را برای ارقام گندم مورد مطالعه از لحاظ میزان آب نسبی برگ گزارش نمودند. بر اساس جدول همبستگی صفات محتوای آب نسبی برگ همبستگی مثبتی با تعداد دانه در سنبله و شاخص سبزینگی دارد (جدول ۵).

جدول ۵. ضرایب همبستگی بین خصوصیات زراعی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ارقام مختلف گندم در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی.

Table 5. Correlation coefficients among grain yield and its components with some physiological and biochemical characteristics in different improved wheat cultivars under post anthesis water deficiency.

پارامترها		شرایط آبی	عملکرد دانه	عملکرد بیولوژیک	شاخص برداشت	وزن هزار دانه	تعداد دانه در سنبله	کلروفیل a	کلروفیل b	مجموع کلروفیل a و b	نسبت کلروفیل a/b	میزان سبزینگی	حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II	محتوای آب نسبی	پروتئین محلول	کربوهیدرات محلول
Parameters	Water condition		Grain yield	Biomass	HI	1000 grains W.	Grains per spike	Chl a	Chl b	Chl a+b	Chl a/b	SPAD	Fv/Fm	RWC	Water scluble protein	Water soluble carbohydrate
Grain yield	control	کنترل	1													
	deficiency	کم‌آبی	1													
Biomass	control	کنترل	0.84**	1												
	deficiency	کم‌آبی	0.55	1												
HI	control	کنترل	0.53	-0.02	1											
	deficiency	کم‌آبی	0.40	-0.54	1											
1000 grains W.	control	کنترل	0.12	0.16	-0.05	1										
	deficiency	کم‌آبی	0.60	-0.21	0.85**	1										
NGS	control	کنترل	0.25	0.05	0.44	-0.77*	1									
	deficiency	کم‌آبی	-0.42	0.07	-0.49	-0.69*	1									
Chla	control	کنترل	0.23	0.16	0.14	-0.20	0.01	1								
	deficiency	کم‌آبی	-0.10	0.03	-0.11	-0.04	0.36	1								
Chlb	control	کنترل	0.30	0.25	0.15	-0.04	-0.16	0.96**	1							
	deficiency	کم‌آبی	0.08	0.18	-0.11	0.00	0.16	0.92**	1							
Chl a+b	control	کنترل	0.24	0.18	0.14	-0.17	-0.03	1.00**	0.98**	1						
	deficiency	کم‌آبی	-0.06	0.06	-0.11	-0.03	0.32	1.00**	0.95**	1						
Chl a/b	control	کنترل	0.04	-0.08	0.17	-0.42	0.29	0.87**	0.72*	0.84**	1					
	deficiency	کم‌آبی	-0.22	-0.16	-0.01	0.00	0.50	0.92**	0.68*	0.88**	1					
SPAD	control	کنترل	-0.04	-0.39	0.56	-0.27	0.45	-0.48	-0.45	-0.48	-0.40	1				
	deficiency	کم‌آبی	-0.53	-0.14	-0.36	-0.66*	0.85**	0.24	0.09	0.21	0.34	1				
Fv/Fm	control	کنترل	0.33	0.11	0.45	0.36	0.17	0.74*	0.67*	0.73*	0.68*	0.60	1			
	deficiency	کم‌آبی	-0.34	0.21	-0.59	-0.71*	0.59	0.50	0.45	0.50	0.41	0.38	1			
RWC	control	کنترل	0.29	0.09	0.44	-0.21	0.57	0.00	-0.09	-0.02	0.08	0.36	0.36	1		
	deficiency	کم‌آبی	0.05	0.36	-0.34	-0.48	0.87**	0.34	0.20	0.32	0.42	0.69*	0.46	1		
Water soluble protein	control	کنترل	-0.14	-0.12	-0.01	-0.09	-0.25	0.32	0.57	0.37	-0.01	0.04	0.25	-0.33	1	
	deficiency	کم‌آبی	-0.41	-0.52	0.02	0.29	-0.28	0.04	0.07	0.05	0.09	0.01	-0.11	-0.45	1	
Water soluble carbohydrate	control	کنترل	0.10	0.03	0.10	0.40	-0.49	0.55	0.69*	0.58	0.27	-0.24	-0.32	-0.46	0.57	1
	deficiency	کم‌آبی	0.39	-0.46	0.91**	0.81**	-0.47	-0.12	-0.15	-0.13	-0.01	-0.47	-0.41	-0.39	-0.08	1

*, **: Significant at the 5 and 1 percent levels, respectively.

*، **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

ارقام گندم متحمل به تنش خشکی، دارای توانایی بیشتری از نظر حفظ پتانسیل آب برگ خود هستند (Sojka et al., 1981). جن و همکاران (Gan et al., 1997) نیز با مطالعه گیاه گندم اعلام داشتند که هرچه گیاه بتواند در شرایط تنش، آب بیشتری در بافت‌های خود حفظ کند، قدرت پروتوپلاسم در تحمل صدمات ناشی از خشکی بیشتر خواهد شد. تحقیق حاضر نشان داد که در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی، میزان کاهش محتوای آب نسبی ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی بسیار کمتر از ژنوتیپ‌های حساس بوده است (جدول ۴). دلیل بالابودن محتوای آب نسبی برگ در ژنوتیپ متحمل به خشکی، ممکن است به علت وجود ساز و کارهای کاهش دهنده تلفات آب از روزنه‌ها (بسته‌تر شدن روزنه‌ها)، افزایش غلظت شیره سلولی (Ghorbani Javid et al., 2006) و یا بدلیل جذب بیشتر آب از طریق توسعه ریشه باشد که قبلا توسط برخی از پژوهشگران گزارش شده است.

پروتئین‌های محلول برگ: نتایج حاصل از مقایسات میانگین مشخص کردند که طی تنش کم‌آبی پس از گرده-افشانی غلظت پروتئین‌های محلول برگ‌ها کاهش یافته و اختلاف معنی‌داری از لحاظ خصوصیت فوق در بین ارقام گندم وجود داشت (جدول ۲)؛ به طوری که در اثر تنش کم‌آبی از ۱۳/۸ به ۱۱/۱ میلی‌گرم در هر گرم وزن تر برگ رسیده است. طالع احمد و حداد (Taleahmad and Hadad, 2010) بیان کردند که غلظت پروتئین‌های محلول برگ در اثر تنش خشکی در ارقام گندم پیشتاز به طور معنی‌دار کاهش یافت. در این مورد باجی و همکاران (Bajji et al., 2001) و رانجان و همکاران (Ranjan et al., 2001) گزارش کردند که غلظت پروتئین‌های محلول در اثر تنش خشکی به علت افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه کننده پروتئین‌ها، کاهش سنتز پروتئین و نیز تجمع اسید آمینه آزاد از جمله پرولین، کاهش می‌یابد.

نتایج حاصل از مقایسات میانگین اثرات متقابل رقم در سطوح آبیاری بر غلظت پروتئین‌های محلول برگ‌ها نشان داد که در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی ارقام چمران و پیشگام بیشترین و رقم مرودشت کمترین غلظت پروتئین محلول برگ را داشتند. در شرایط کنترل رطوبتی رقم پیشتاز با ۱۶/۹ میلی‌گرم در هر گرم وزن تر و ارقام سیوند و بهار (۱۱/۴ و ۱۲/۳ میلی‌گرم در هر گرم وزن تر) به ترتیب بیشترین و کمترین میزان را از نظر صفت فوق به خود اختصاص دادند (جدول ۴). رای و همکاران (Rai et al., 1983) در مقایسه غلظت پروتئین‌کل و اسیدهای آمینه آزاد در ارقام مقاوم و نیز حساس به خشکی نخود و ذرت، مشاهده کردند که گیاهان مقاوم در شرایط تنش خشکی در سطوح پروتئین کل و اسیدهای آمینه آزاد خود نسبت به گیاهان حساس به خشکی افزایش داشته‌اند.

کربوهیدارت‌های محلول ساقه: نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که بین شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی از نظر میزان کربوهیدرات‌های محلول ساقه اختلاف معنی‌داری وجود نداشت، اما بین ارقام از نظر صفت فوق تنوع وجود داشت (جدول ۲). به طور متوسط بین شرایط کنترل و تنش کم‌آبی ارقام چمران و DN-11 بیشترین و ارقام مرودشت و زرین کمترین میزان کربوهیدارت‌های محلول ساقه را داشتند (جدول ۲). احتمالا بالا بودن غلظت قند محلول در رقم چمران و DN-11 بدلیل سنبله‌های کوچکتر و کوتاه بودن طول دوره پرشدن دانه آنها و عدم نیاز به قند محلول برای پرشدن دانه است (داده‌های نشان داده نشده).

ژنوتیپ‌های با غلظت قند محلول بالا در شرایط تنش خشکی، به عنوان ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش خشکی مطرح هستند (Farshadfar et al., 2008). سعیدی و مرادی (Saeidi and Moradi, 2011) بیان کردند که در تیمار شاهد و سطوح تنش خشکی میزان قندهای محلول موجود در میانگره آخر و ماقبل آخر ساقه گندم رقم متحمل زاگراس به طور معنی‌داری بیشتر از رقم مرودشت بود. طی تحقیقات قربانی‌جاوید و همکاران (Ghorbani-Javid et al., 2006) بروی دو ژنوتیپ حساس و متحمل یونجه برگ بریده مشخص شد که با کاهش پتانسیل آب خاک میزان قندهای محلول افزایش می‌یابد، که میزان افزایش آن در ژنوتیپ متحمل نسبت به ژنوتیپ حساس به مراتب بیشتر بود به طوری که در پتانسیل آب خاک ۱- مگاپاسکال به حدود ۲۰۰ میلی‌گرم در گرم وزن خشک رسید. تجمع قندهای محلول درون سلول در تنظیم اسمزی نقش مهمی ایفا می‌کنند و کمک می‌کند تا پتانسیل آب سلول کاهش یافته و آب بیشتری برای حفظ فشار تورژسانس تحت تنش کم‌آبی در داخل سلول باقی بماند (Sato et al., 2004). آردونینی و همکاران (Arduini et al., 2006) گزارش کردند که ارقام پر محصول دارای ذخایر ساقه کمتری بوده و در شرایط تنش خشکی طی مرحله پرشدن دانه کاهش

شدیدتری را در عملکرد دانه در مقایسه با ارقام کم محصول نشان می‌دهند. غلظت کربوهیدرات‌های محلول با شاخص برداشت و وزن هزار دانه همبستگی مثبت و معنی‌داری داشتند (جدول ۵). ربتزک و همکاران (Rebetzke et al., 2008) نیز بین غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه در مرحله گرده‌افشانی با عملکرد دانه و همچنین اندازه دانه همبستگی مثبت و معنی‌دار گزارش کردند. همچنین مجدی و همکاران (Majdi et al., 2011) همبستگی مثبتی را بین غلظت کربوهیدرات‌های محلول با وزن هزار دانه و سرعت پرشدن دانه نشان دادند.

نتیجه‌گیری کلی

از آنجایی که اصلاح برای عملکرد دانه معمولاً به دلیل وراثت پذیری پایین آن مشکل است، بایستی به دنبال خصوصیات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مناسبی گشت که حداکثر رابطه را با شکل‌گیری عملکرد دانه در شرایط متنوع محیطی داشته باشند. ارقام مقاوم به خشکی با افت کمتر عملکرد دانه طی تنش رطوبتی (مانند رقم چمران) با حفظ محتوای آب نسبی بیشتر طی تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی تخریب مولکول کلروفیل کمتری داشتند. به نظر می‌رسد که با بررسی صفات فیزیولوژیک مانند غلظت کربوهیدارت‌های محلول ساقه، محتوای آب نسبی، محتوی کلروفیل و پروتئین محلول و کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II برگ‌ها در گیاه به راحتی می‌توان به شناسایی ارقام مقاوم به تنش کم‌آبی انتهای فصل اقدام کرد. بر اساس نتایج بدست آمده رقم سیوند پرتولیدترین رقم در هر دو شرایط کنترل و تنش کم‌آبی پس از گرده-افشانی بود و احتمالاً کاشت آن توسط کشاورزان در منطقه کرمانشاه علاوه بر تولید عملکرد دانه بالاتر نسبت به سایر ارقام مورد بررسی با ریسک کمتری از نظر افت تولید در صورت بروز تنش کم‌آبی در مرحله پرشدن دانه‌ها همراه خواهد بود. از این نظر رقم DN-11 در مرتبه بعدی قرار گرفت. البته حساس بودن این رقم به بیماری زنگ باعث شده تا این رقم از چرخه کاشت در سطوح وسیع کشاورزی خارج شود. رقم چمران به دلیل دارا بودن کمترین افت عملکرد دانه در شرایط اعمال تنش کم‌آبی پس از گرده-افشانی نسبت به سایر ارقام مورد بررسی برای بررسی‌های فیزیولوژیک جهت پی‌بردن به سازوکارهای مقاومت به خشکی جهت استفاده در فرایند اصلاح ارقام پرتولید و مقاوم به خشکی از اهمیت بالایی برخوردار است.

سپاسگزاری

این تحقیق با حمایت پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه انجام شد. بدینوسیله از آن دانشگاه بدلیل فراهم نمودن امکانات سپاسگزاری می‌شود.

منابع

Abdoli, M., Saeidi, M., 2012. Using different indices for selection of resistant wheat cultivars to post anthesis water deficit in the west of Iran. Ann. Biol. Res. 3(3), 1322-1333.

Ahmadi, A., Baker, D.A., 2000. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis under water stress conditions in wheat plant. Iranian J. Agric. Sci. 31(4), 813-825. [In Persian with English summary].

Ahmadi, A., Joudi, M., Tavakoli, A., Ranjbar, M., 2009 a. investiation of yield and its related morphological traits responses in wheat genotypes under drought stress and irrigation conditions. J. Sci. Technol. Agric. Natur. Resour. 46(1), 155-166. [In Persian with English summary].

Alonso, R., Elvira, S., Castillo, F.J., Gimeno, B.S., 2001. Interactive effects of ozone and drought stress on pigments and activities of antioxidative enzymes in *Pinus halepensis*. Plant Cell Environ. 24, 905-916.

Anderson, C.M., Kohorn, B.D., 2001. Inactivation of Arabidopsis SIP_1 leads to reduced levels of sugars and drought tolerance. Plant Physiol. 158, 1215-1219.

Antolin, M.C., Yoller, J., Sanchez-Diaz, M., 1995. Effects of temporary drought on nitrate-fed and nitrogen-fixing alfalfa plants. Plant Sci. 107, 159-165.

Araus, L.A., Slafer, G.A., Reynolds, M.P., Royo, C., 2002. Plant breeding and drought in C_3 cereals: what should we breed for? Ann. Bot. 89, 925-940.

Arduini, I., Masoni, A., Ercoli, L., Mariotti, M., 2006. Grain yield, dry matter and nitrogen accumulation and remobilization in durum wheat as affected by variety and seeding rate. Europ. J. Agron. 25, 309-318.

Arnon, D.I., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts; polyphenol-oxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol. 24, 1-15.

Ashraf, M.Y., Azmi, A.R., Khan, A.H., Ala, S.A., 1994. Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat. Acta Physiol Plant. 16(3), 185-191.

Bajji, M., Lutts, S., Kinet, J.M., 2001. Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. Plant Sci. 160, 669-681.

Baker, N.R., Rosengvist, E., 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. J. Exp. Bot. 55, 1607-1621.

Barr, H.D., Weatherley, P.E., 1962. Are-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. Aust. J. Biol. Sci. 15, 413-428.

Barraclough, P.B., Kate, J., 2001. Effect of water stress on chlorophyll meter reading in wheat. Plant Nutri. 722-723.

Bilger, W., 1995. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M., (Eds), Ecophysiology of Photosynthesis, Springer, Berlin, pp. 49-70.

Blum, A., Gozlan, G., Mayer, J., 1981. The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. Crop Sci. 21, 495-499.

Bohnert, H.J., Nelson, D.E., Jensen, R.G., 1995. Adaptations to environmental stresses. Plant Cell. 1099-1111.

Bradford, M.M., 1979. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Ann. Biochem. 72, 248-254.

Brevedan, R.E., Egli, D.B., 2003. Short periods of water stress during seed filling, leaf senescence, and yield of soybean. Crop Sci. 43, 2083-2088.

Draikewicz, M., 1994. Chlorophylase occurrence functions, mechanism of action, effect of extra and internal factors. Phtosyth. 30, 321-337.

Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A., Waines, J.G., 2006 b. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrate. Crop Sci. 46, 2093-2103.

Farshadfar, E., Ghasempour, H., Vaezi, H., 2008. Molecular aspects of drought tolerance in bread wheat (*T. aestivum*). Pak. J. Biol. Sci. 11(1), 118-121.

Flexas, J., Briantais, J.M., Cerovic, Z., Medrano, H., Moya, I., 2000. Steady-state and maximum chlorophyll flurescence response to water stress in grapevine leaves: a new remote sensing system. Remo. Sens. Environ. 73, 283-297.

Gale, A., Csiszar, J., Tari, I., Erdei, L., 2002. Change in water and chlorophyll fluorescence parameters under osmotic stress in wheat cultivars. Proceedings of the 7th Hungarian congress on Plant Physiology. 85-86 pp.

Galle, A., Florez-Sarasa, I., Thameur, A., Paepe, R., Flexas, J., Ribas-Carbo, M., 2010. Effects of drought stress and subsequent rewatering on photosynthetic and respiratory pathways in Nicotiana sylvestris wild type and the mitochondrial complex I-deficient CMSII mutant. J. Exp. Bot. 61, 765-775.

Gan, S., Amasino, R.M., 1997. Making sense of senescence. Plant Physiol. 113, 313-319.

Genty, B.E., Brain, T., Baker. N.R., 1989. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Acta Agron Hung. 99, 87-92.

Ghorbani Javid, M., Moradi, F., Akbari, Gh.A., Allahdadi, I., 2006. The role of some metabolites on the osmotic adjustment mechanism in annual cutleaf medic [*Medicago laciniata* (L.) Mill] under drought stress. Iranian J. Crop Sci. 8(2), 90-105. [In Persian with English Summary].

Glenn, E.P., Brown, J., Jamal-Khan, M., 1997. Mechanisms of salt tolerance in higher plants. The University of Arizona. pp. 83-110.

Gregersen, P.L., Holm, P.B., 2007. Transcriptome analysis of senescence in the flag leaf of wheat. Plant Biot. 5, 192-206.

Hassid, W.Z., Neufeld, F., 1964. Quantitative determination of starch in plant tissues. p. 33. In: Whistler, R., Paschall, E., (Eds.). Methods in Carbohydrate Chemistry. Academic Press, New York.

Hong Bo, S., ZongSuom, L., MingAn, S., 2005. Changes of anti-oxidative enzymes and MDA content under soil water deficits among 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at maturation stage. Colloids. Surf. Bio. 45, 7-13.

Huffaker, R.C., Radin, T., Kleinkopfig, E., Cox, E.L., 1970. Effect of mild water stress on enzyme of nitrate assimilation and of the carboxylative phase of photosynthesis in barley. Crop Sci. 10, 471-474.

Jagtap, V., Bhargava, S., Streb, P., Feierabend, J., 1998. Comparative effect of water , heat and light stress on photosynthetic reaction in *sorghum biocolor* L. Moench. J. Exp. Bot. 49, 1715-1721.

Kafi, M., Borzoee, A., Salehi, M., Kamandi, A., Masoumi, A., Nabati, J., 2009. Physiology of Enviromental Stresses in Plants (translated). Iranian Academic Center for Education, Culture and Research (ACECR) Press, Mashhad, Iran.

Kirnak, H., Kaya, C., TAS, I., Higgs, D., 2001. The influence of water deficit on vegetative growth, physiology, fruit yield and quality in egg plants. Plant Physiol. 27, 34-46.

Kobata, T., Palta, J.A., Turner, N.C., 1992. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. Crop Sci. 32, 1238-1242.

Koocheki, A.R., Yazdansepas, A., Nikkhah, H.R., 2005. Effects of terminal drought on grain yield and some morphological traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. Iranian J. Crop Sci. 8(1), 14-29. [In Persian with English Summary].

Kranner, I., Beckett, R.P., Wornik, S., Zorn, M., Pfeifhofer, H.W., 2002. Revival of a resurrection plant correlates with its antioxidant status. Plant. J. 31, 13-24.

Kulshreshtha, S., Mishra, D.P., Gupta, R.K., 1987. Changes in content of chlorophyll, proteins and lipids in whole chloroplast and chloroplast membrane fractions at different leaf water potentials in drought resistant and sensitive genotypes of wheat. Photos. 21(1), 65-70.

Liang, Z., Zhang, F., Shao, M., Zhang, J., 2002. The relations of stomatal conductance, water consumption, growth rate to leaf water potential during soil drying and rewatering cycle of wheat (*Triticum aestivum L.*). Bot. Bull. Acad. Sinica. 43, 187-192.

Majdi, M., Jalal Kamali, M.R., Esmaeilzadeh Moghaddam, M., Eradatmand Asli, D., Moradi, F., Tahmasbi, S., 2011. Variation in some agronomic characteristics and soluble stem carbohydrates content at anthesis in spring wheat genotypes under terminal drought stress conditions. Iranian J. Crop Sci. 13(2), 299-309. [In Persian with English Summary].

Mamnoei, E., Seyed Sharifi, R., 2010. Study the effects of water deficit on chlorophyll fluorescence indices and the amount of proline in six barley genotypes and its relation with canopy temperature and yield. J. Plant Biol. 5, 51-62. [In Persian with English Summary].

Mantte, A.S., Richard, C.J., Carre, B., Morhinweg, W., 1988. Water relation in winter wheat as drought resistance indicators. Crop Sci. 28, 256-531.

Martinez, D.E., Luquez, V.M., Bartoli, C.G., Guiamét, J.J., 2003. Persistence of photosynthetic components and photochemical efficiency in ears of water-stressed wheat (*Triticum aestivum*). Plant Physiol.119, 1-7.

Molnar, S., Gaspar, L., Stehi, L., Dulai, S., Sarvari, E., Kiraly, I., Galiba, G., Molnar-Long, M., 2002. The effects of drought stress on the photosynthetic processes of wheat and of *Aegilops biuncialis* genotypes originating from various habitats. Acta Biol Szeg. 46(3), 115-116.

Moral, G.L.F., Rharrabti, Y., Villegas, D., Royo, C., 2003. Evaluation of grain yield and its components in durum wheat under Mediterranean conditions: An ontogenic approach. Agron. J. 95, 266-274.

Moran, J.F., Becana, M., Iturbe-Ormaetxe, I., Frechilla, S., Klucas, R.V., Aparicio-Tejo, P., 1994. Drought induces oxidative stress in pea plants. Planta. 194, 346-352.

Nayyar, H., Gupta, D., 2006. Differential sensitivity of C_3 and C_4 plants to water deficit stress: Association with oxidative stress and antioxidants. Environ. Exp. Bot. 58, 106-113.

Passioura. J., 2007. The drought environment: Physical, biological and agricultural perspectives. J. Exp. Bot. 58, 113-117.

Pessarkli, M., 1999. Hand book of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker Inc. 697 pp.

Rai, V.K., Singh, G., Thakur, P.S., Banyal, S., 1983. Protein and amino acid relationship during water stress in relation to drought resistance. Plant Physiol. Biochem. 10, 161-167.

Ranjan, R., Bohra, S.P., Jeet, A.M., 2001. Book of Plant Senescence. Jodhpur, Agrobios New York. pp. 18-42.

Rascio, A., Russo, M., Platani, C., Difonzo, N., 1998. Drought intensity effects on genotypic differences in tissue affinity for strongly bound water. Plant Sci. 132, 121-126.

Rebetzke, G.J., Van Herwaarden, A.F., Jenkins, C., Weiss, M., Lewis, D., Ruuska, S., Tabe, L., Fettell, N.A., Richards, R.A., 2008. Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. Aust. J. Agric. Res. 59, 891-905.

Reynolds, M., Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.A.J., Snape, J.W., Angus, W.J., 2009. Raising yield potential in wheat. J. Exp. Bot. 60, 1899-1918.

Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Condon, A.G., Van Herwaarden, A.F., 2002. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. Crop Sci. 42, 111-131.

Rodriguez, D.J., Romero-Garcia, J., Rodríguez-Garcia, R., Sánchez, J.A.L., 2002. Characterization of proteins from sunflower leaves and seeds: Relationship of biomass and seed yield. Trends Crop New. 1, 143-149.

Saeidi, M., Moradi, F., 2011. Effect of post-anthesis water stress on remobilization of soluble carbohydrates from peduncle and penultimate internodes to the developing grains of two bread wheat cultivars. Iranian J. Crop Sci. 13(3), 548-564. [In Persian with English Summary].

Saeidi, M., Moradi, F., Ahmadi, A., Spehri, R., Najafian, G., Shabani, A., 2010. The effects of terminal water stress on physiological characteristics and sink-source relations in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. Iranian J. Crop Sci. 12(4), 392-408. [In Persian with English Summary].

Sanchez, F.J., De Andres, E.F., Tenorio, J.L., Ayerbe, L., 2003. Growth of epicotyls, turgor maintenance and osmotic adjustment in pea plants (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress. Field Crops Res. 86, 81-90.

Sato, F., Yoshioka, H., Fujiwara, T., Higashio, H., Uragami, A., Tokuda. S., 2004. Physiological responses of cabbage plug seedlings to water stress during low-temperature storage in darkness. Horti. Sci.101, 349-357.

Schonfeld, M.A., Johnson, R.C., Carver, B.F., Mornhinweg, D.W., 1988. Water relations winter wheat as drought resistance indicators. Crop Sci. 28, 526-531.

Shafazadeh, M.K., Yazdansepas, A., Amini, A., Ghannadha, M.R., 2004. Study of terminal drought tolerance in promising winter and facultative wheat genotypes using stress susceptibility and tolerance indices. Plant Seed. 20, 57-71. [In Persian with English Summary].

Shah, N.H., Paulsenl, G.M., 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. Plant Soil. 257, 219-226.

Shangguan, Z., Shao, M., Dyckmans, J., 2000. Effects of nitrogen nuttition and water deficit on net photosynthetic rate chlorophyll florescence in winter wheat. Plant Physiol. 156, 45-51.

Sojka, R.E., Stolzy I.L., Fischer, R.A., 1981. Seasonal drought response of selected wheat cultivars. Agron. J. 73, 838-844.

Taleahmad, S., Hadad, R., 2010. Effect of silicon on antioxidant enzymes activities and osmotic adjustment contents in two bread wheat genotypes under drought stress conditions. Plant Seed. 26(2), 207-225.

Tavakoli, A., Ahmadi, A., Alizade, H., 2009. Some aspects of physiological performance of sensitive and tolerant cultivars of wheat under drought stress conditions after pollination. Iranian J. Crop Sci. 40(1), 197-211. [In Persian with English Summary].

Teulat, B., Borries, C., This, D., 2001. New QTLs identified for plant water status, water-soluble carbohydrate and osmotic adjustment in a barley population grown in a growth chamber under two water regimes. Theor. Appl. Genet. 103, 161-170.

Thomas Robertson, M.J., Fukai, S., Peoples, M.B., 2004. The effect of timing and severity of water deficit on growth development, yield accumulation and nitrogen fixation of mung bean. Field Crops Res. 86(1), 67-80.

Trethowan, R.M., Reynolds, M., 2007. Drought resistance: Genetic approaches for improving productivity under stress. In: Buck H. R. et al. (Eds): Wheat Production in Stressed Environments, Springer Pub., the Netherlands. pp. 289-299.

Wardlaw, I.F., 2002. Interaction between drought and chronic high temperature during kernel filling in wheat in a controlled environment. Ann. Bot. 80, 469-476.

Winkel, A., 1989. Breeding for drought tolerance in cereals. Vorta. Fur. Pflan. 16, 368-375.

Yadava, U., 1989. A rapid and nondestructive method to determine chlorophyll in intact leaves. Horti. Sci. 21, 1449-1450.

Yang, J., Zang, J., 2006. Grain filling of cereals under soil drying. New Phytol. 169, 223-236.

Zarei, L., 2007. Evaluation of physiological index related to drought and adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). MSc dissertation, Faculty of Agriculture, the University of Razi, Kermanshah, Iran. [In Persian with English Summary].