

مطالعه صفات فیزیولوژیکی و زراعی مرتبط با تحمل به خشکی در جمعیت لاین‌های نوترکیب جو
(ایگری × آریگاشار)

Physiological and Agronomic Traits Related to Drought Tolerance in Barley
Recombinant Inbred Line Population (Arigashar × Igri)

حمیدرضا نیکخواه^۱، محمدرضا نقوی^۲، ولی‌اله محمدی^۳ و حسن سلطانلو^۴

۱، ۲ و ۳- به ترتیب دانشجوی دکتری، استاد و دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و

منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج

۴- دانشیار، گروه اصلاح نباتات، دانشگاه علوم کشاورزی گرگان

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۷/۱۰

تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۲/۲

چکیده

نیکخواه، ح. ر.، نقوی، م. ر.، محمدی، و. و سلطانلو، ح. ۱۳۹۳. مطالعه صفات فیزیولوژیکی و زراعی مرتبط با تحمل به خشکی در جمعیت لاین‌های نوترکیب جو (ایگری × آریگاشار). مجله به‌نژادی نهال و بذر ۱-۳۰: ۸۴۰-۸۲۱

به منظور بررسی صفات فیزیولوژیکی و زراعی موثر در تحمل به خشکی و ارتباط آن‌ها با عملکرد دانه و مطالعه شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی در جمعیت لاین‌های نوترکیب جو (ایگری × آریگاشار)، این آزمایش با استفاده از ۱۶۹ لاین نوترکیب در قالب طرح آلفا لایس با دو تکرار به مدت دو سال (۹۲-۱۳۹۰) در ایستگاه‌های تحقیقاتی یزد و بیرجند در دو شرایط قطع آبیاری در ۵۰٪ گلدهی و آبیاری کامل اجرا شد. در طول فصول زراعی لاین‌ها از نظر صفات فیزیولوژیکی و شاخص‌های مقاومت به خشکی مورد ارزیابی قرار گرفتند. تجزیه واریانس مرکب صفات مورد مطالعه در دو شرایط، اثر معنی‌دار برای محیط، ژنوتیپ و محیط × ژنوتیپ نشان داد. در بین صفات اندازه‌گیری شده در شرایط تنش خشکی، شاخص برداشت (** $r = 0/753$)، عملکرد بیولوژیکی (** $r = 0/572$)، دمای سایه‌انداز گیاه (** $r = -0/522$)، محتوای آب نسبی (** $r = 0/385$) و وزن هزاردانه (** $r = 0/339$) و در شرایط بدون تنش عملکرد بیولوژیکی (** $r = 0/762$) و شاخص برداشت (** $r = 0/721$) بالاترین همبستگی را با عملکرد دانه نشان دادند. در بین صفات فیزیولوژیکی اندازه‌گیری شده، دمای سایه‌انداز گیاه با توجه به همبستگی بالا با عملکرد دانه گیاه و سهولت اندازه‌گیری آن در تمامی مراحل برنامه به‌نژادی، می‌تواند به عنوان یک شاخص مهم در گزینش ژنوتیپ‌ها برای مقاومت به خشکی در نظر گرفته شود. با توجه به میانگین عملکرد در تنش (Ys) و بدون تنش (Yp) و شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی (SSI، TOL، MP، GMP، STI و Harm) لاین‌ها در چهار گروه شامل پتانسیل بالای عملکرد و متحمل به خشکی، پتانسیل بالا و حساس به خشکی، نیمه متحمل و پتانسیل عملکرد پایین و حساس به خشکی گروه‌بندی شدند.

واژه‌های کلیدی: لاین نوترکیب جو، دمای سایه‌انداز گیاه (کانوبی)، محتوای آب نسبی برگ، تنش خشکی، شاخص تحمل و حساسیت.

مقدمه

خشکی حدود ۴۰ تا ۶۰ درصد اراضی کشاورزی دنیا را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Bray, 2002). ایران با متوسط نزولات آسمانی ۲۴۰ میلی‌متر در زمره مناطق خشک و نیمه خشک دنیا قرار دارد. در این مناطق به علت کمبود آب، تنش خشکی امروزه بخش وسیعی از مطالعات به‌نژادی را به خود اختصاص داده است و باعث توجه بیشتری به مطالعات و بررسی اثر تنش خشکی و تولید ارقام پایدار متحمل به خشکی شده است. مقاومت به خشکی می‌تواند با شناسایی صفاتی که اثر مهمی بر عملکرد دارند و عوامل ژنتیکی کنترل‌کننده آن‌ها مطالعه شود. برای این منظور گیاه جو به عنوان یک گیاه با مدل ژنتیکی ساده که دارای سازگاری مناسب به چندین تنش غیر زنده از جمله خشکی است، می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد (Ceccarelli, 1987). جو (*Hordeum vulgare* L.) چهارمین غله مهم دنیا بعد از گندم، ذرت و برنج (Schulte *et al.*, 2009) و دومین غله بعد از گندم در ایران از نظر تولید و مصرف است. در حدود دو سوم از کل جو دنیا برای تغذیه دام استفاده می‌شود. مابقی آن برای استفاده در صنعت مالت و نوشابه‌سازی و تولید الکل به کار می‌رود.

دانشمندان اعتقاد دارند که با روند رو به افزایش دمای زمین و مشکلات ناشی از تغییرات آب و هوایی، کشت و کار جو به علت

سازگاری بسیار خوب آن به شرایط آب و هوایی سخت و خشن گسترش بیشتری خواهد یافت (Nevo and Chen, 2010)؛ Munns and Tester, 2008؛ اگر چه جو (Greenway and Munns, 1980). نسبت به سایر غلات به تنش خشکی مقاوم‌تر است، با وجود این در دوره رشد و نمو خود در دو مرحله ساقه رفتن و تشکیل دانه نسبت به کمبود آب حساس است و تنش خشکی در این مراحل منجر به کاهش عملکرد آن می‌شود (Nor Mohamadi *et al.*, 2001). بنابراین شناخت مکانیزم‌های مقاومت به خشکی به خصوص در مناطق خشک برای حصول عملکرد مناسب ضروری به نظر می‌رسد تا با اعمال مدیریت صحیح در منابع (آبی، گیاهی و غیره) و کاهش هزینه‌های تولید گیاهان و در نتیجه افزایش عملکرد، نیازهای روزافزون جمعیت رو به رشد جهانی تامین شود.

مهم‌ترین شاخص برای ارزیابی پاسخ به استرس‌ها میزان عملکرد است. از آنجائی که مکانیزم‌های اساسی ژنتیکی برای عملکرد دانه و بیوماس تحت تاثیر محیط هستند، اصلاح برای ارتقاء صفات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی دارای توارث‌پذیری بالا که بر عملکرد موثر هستند، اهمیت خاصی در برنامه‌های به‌نژادی دارد (Ashraf and Harris, 2006)؛ Richards *et al.*, 2001). علی‌رغم تحت تاثیر محیط قرار گرفتن، عملکرد دانه به عنوان یک شاخص ارزیابی پاسخ غلات به استرس‌های

سایه‌انداز گیاه و محتوای آب نسبی برگ می‌تواند الگوی جذب آب را نشان دهد. در میان صفات مرتبط با دسترسی به آب، تا کنون آسان‌ترین صفت قابل اندازه‌گیری در مزرعه دمای سایه‌انداز گیاه (کانوپی) شناخته شده است. این صفت همبستگی معنی‌داری با دیگر شاخص‌های روابط آبی گیاه نشان می‌دهد و می‌تواند اطلاعات مطلوبی را در ارتباط با تعرق به عنوان عامل اصلی برای کاهش دمای برگ فراهم کند (Reynolds *et al.*, 2000)؛ Blum *et al.*, 1982). دمای سایه‌انداز گیاه یک صفت فیزیولوژیکی ایده آل برای گزینش است زیرا آسان، سریع و کم هزینه است و به طور همزمان می‌توان دمای چند برگ را اندازه گرفت، بنابراین اشتباه مربوط به تغییرات از برگ به برگ دیگر را کاهش می‌دهد. از آنجائی که دمای سایه‌انداز گیاه با توانائی جذب آب تحت تنش خشکی ارتباط کاملی را نشان داده است، گزینش برای دمای سایه‌انداز گیاه به احتمال زیاد فراوانی ژن‌های مرتبط با خصوصیات ریشه را در محیط‌هایی که آب در لایه‌های عمیق‌تر خاک قابل دسترسی است افزایش می‌دهد. وقتی که دمای سایه‌انداز گیاه در مواد ژنتیکی متنوع در نسل‌های اولیه در شرایط تنش گرمائی یا خشکی اندازه‌گیری شود، پوشش‌های گیاهی خنک‌تر در لاین‌هائی یافت می‌شود که دارای سیستم ریشه‌ای قوی، کارائی بالا در استفاده از تشعشعات خورشیدی و مکانیزم‌های حفاظتی نوری که باعث افزایش

محیطی محسوب می‌شود. در محیط‌های خیلی سخت (با تنش شدید) کل بیوماس عملکرد شاید شاخص مناسب‌تری برای بیان تحمل استرس در مقایسه با عملکرد دانه باشد (Ceccarelli and Grando, 1996). شواهد زیادی وجود دارد که نشان می‌دهد انتخاب برای صفات خاص سازگار به خشکی می‌تواند به طور معنی‌داری عملکرد را در زمانی که رطوبت خاک عامل محدودکننده محیطی است افزایش دهد (Olivares-Villegas *et al.*, 2007)؛ Araus *et al.*, 2002)؛ Ceccarelli, 1989).

برای این که انتخاب بر اساس یک صفت فیزیولوژیکی در برنامه به‌نژادی مفید باشد، آن صفت باید چندین ویژگی داشته باشد: با عملکرد دانه در شرایط خشکی از نظر ژنتیکی همبستگی داشته باشد، تنوع ژنتیکی و توارث پذیری بالائی داشته باشد، آسان، کم هزینه و سریع برای مشاهده و اندازه‌گیری باشد برای اندازه‌گیری آن‌ها به گیاه صدمه وارد نشود، در طول مدت اندازه‌گیری ثابت باشد و با کاهش عملکرد در شرایط بدون تنش مرتبط نباشد (Edmeades *et al.*, 1997). یک سیستم ریشه‌ای که بتواند آب قابل دسترسی در پروفیل خاک را استخراج کند به طور آشکار با سازگاری به خشکی مرتبط است، اما اندازه‌گیری این توانائی به طور مستقیم مشکل است. در صورتی که اندازه‌گیری فوری صفاتی که به وسیله روابط آبی گیاه تحت تاثیر قرار می‌گیرند مانند هدایت روزنه‌ای، تغییر دمای

والدین استفاده کرد (Xu *et al.*, 2007)؛
(Misra *et al.*, 2006).

برای تعیین میزان پیری برگ‌ها، مخصوصاً برگ پرچم از دستگاه قابل حمل اندازه‌گیری کلروفیل (Portable chlorophyll meter) مانند Minolta SPAD₂ به طور زیاد استفاده می‌شود، زیرا استفاده آن سریع و آسان است. پیری برگ به عنوان یک صفت ثانویه برای نمود (Performance) گیاه در تنش خشکی به وسیله چندین محقق پیشنهاد شده است (Rharrabti *et al.*, 2001). اما رابطه بین پیری برگ و عملکرد به وسیله تعدادی دیگر از محققین نشان داده شده است، که پایدار نیست و به طور زیاد به شدت تنش خشکی بستگی دارد (Hafsi *et al.*, 2006).

زمانی که تعداد زیادی صفت، برای کاربردشان در برنامه به‌نژادی برای مقاومت به خشکی مطالعه می‌شوند، فقط برای تعداد کمی از آن صفات برای استفاده در برنامه کاربردی به‌نژادی در میان به‌نژادگران یک اجماع عمومی وجود دارد. برای مثال مرکز بین‌المللی تحقیقات گندم و ذرت (CIMMYT) استفاده از تاریخ گلدهی و رسیدن، باروری سنبله، تغییرات بیوماس سبز و دمای کانوپی (Canopy temperature) را توصیه می‌کند (Reynolds *et al.*, 2001). در به‌نژادی کاربردی این صفات زمانی با ارزش هستند که اصلاح کردن آن‌ها همراه با پتانسیل عملکرد بالاتر و سازگاری به درجات تنش بیشتر باشد.

سطح سبز در طول دوره رشد باشند. دمای سایه‌انداز گیاه (کانوپی) خشک‌تر به طور معنی‌دار با عملکرد در تنش خشکی و گرمائی مرتبط است و شواهد فیزیولوژیکی (Lopes and Reynolds, 2010) و همچنین ژنتیکی (Pinto *et al.*, 2010) پیشنهاد می‌کنند که این موضوع با ظرفیت آوندی ریشه ارتباط دارد، ولی دمای پوشش گیاهی به شرایط محیطی حساس است و به آسمان صاف، بدون باد نیاز است و مهم است که سطوح گیاه خشک باشد و هیچ رطوبتی مربوط به شبنم، باران و آبیاری وجود نداشته باشد تا داده‌های معتبر به دست آید. مطالعات در مرکز بین‌المللی تحقیقات گندم و ذرت (سیمیت) نشان داده است که بهترین تظاهر دمای سایه‌انداز گیاهی (کانوپی) در روزهای گرم، آفتابی و بدون ابر با رطوبت نسبی پایین (پایین‌تر از ۶۰ درصد) و درجه حرارت بالای ۱۵ درجه سانتی‌گراد، یعنی شرایط مربوط به افت زیاد فشار بخار است (Lopes and Reynolds, 2010). تعداد زیادی از صفات هنوز نمی‌توانند به عنوان قسمتی از برنامه به‌نژادی توصیه شوند، مخصوصاً آن صفاتی که گران و برای اندازه‌گیری مشکل هستند. به عنوان مثال می‌توان صفت تمایز کربن ۱۳ ($\Delta^{13}C$) اشاره کرد (Rebetzke *et al.*, 2002) که در برنامه به‌نژادی معمول اندازه‌گیری آن پرهزینه و وقت‌گیر است اما می‌توان از آن‌ها برای گزینش

هدف از این مطالعه، ارزیابی صفات مهم مرتبط با سازگاری به خشکی در جمعیت لاین‌های نوترکیب جو Arigashar × Igri که به طور مستقیم و غیر مستقیم در افزایش عملکرد در تنش خشکی موثرند، همچنین ارزیابی لاین‌ها از نظر شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی و تعیین تحمل به خشکی در آن‌ها بود و این که آیا والدین جمعیت مذکور از نظر صفات مهم مرتبط به تحمل به خشکی با هم اختلاف معنی‌دار دارند؟

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی صفات مهم فیزیولوژیکی و زراعی مختلف متحمل به خشکی و ارتباط آن‌ها با یکدیگر و با عملکرد دانه و محاسبه شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی در لاین‌های نوترکیب جو، این آزمایش با تعداد ۱۶۹ لاین نوترکیب (RILs) حاصل از دورگ‌گیری دو ژنوتیپ آریگاشار (رقم محلی منطقه سیستان و بلوچستان ایران که دارای ویژگی‌هایی مانند تیپ سنبله شش ردیفه و فشرده، متحمل به تنش شوری، گرما و خشکی و حساس به بیماری‌های لکه برگگی به خصوص سفیدک پودری و خوابیدگی است) و ایگری (رقم اروپائی، تیپ سنبله دو ردیفه و نسبتاً بلند، مقاوم به سفیدک پودری و خوابیدگی و نسبتاً حساس به شوری، خشکی و گرما) انجام شد. لاین‌ها در نسل F₁₀ بودند و با روش خودگشنی متوالی تک گیاه در بخش تحقیقات غلات

شاخص برداشت (Harvest index) در شرایط تنش خشکی تابعی است از استفاده گیاه از آب بعد از مرحله گرده‌افشانی. اگر مصرف آب بعد از گرده‌افشانی به عنوان نسبتی از کل آب مصرفی، بالا باشد، شاخص برداشت بالا خواهد بود. اگر آب خاک محدود باشد، حفاظت کردن آب خاک قبل از گلدهی می‌تواند در زمان پر شدن دانه استفاده شود، که در نتیجه شاخص برداشت افزایش می‌یابد. بنابراین رسیدن به عملکرد دانه بالا به توازن بین رشد قبل و بعد از گرده‌افشانی وابسته است (Passioura, 1977).

همواره هدف از تولید ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی ژنوتیپ‌هایی بوده که به طور نسبی در مقایسه با سایر ژنوتیپ‌ها تنش را بهتر تحمل کرده و در شرایط محیطی یکسان افت عملکرد کمتری را داشته باشند. برای انتخاب گیاهان بر اساس عملکرد، شاخص‌های متفاوتی پیشنهاد شده است. این شاخص‌ها عملکرد گیاه را در دو محیط تنش و غیر تنش در بر می‌گیرند (Fernandez, 1992). به طور کلی، شاخص‌هایی که در هر دو شرایط تنش و بدون تنش دارای همبستگی بالایی با عملکرد باشند به عنوان بهترین شاخص معرفی می‌شوند، زیرا این شاخص‌ها قادر به جدا کردن و شناسایی ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا در هر دو محیط هستند. علاوه بر این شاخص‌ها، توجه به جنبه‌های دیگر تحمل به خشکی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است.

برای اندازه‌گیری محتوای کلروفیل (Chlorophyll content) از دستگاه کلروفیل متر دیجیتال (SPAD 502, Minolta, Japan) استفاده شد.

برای اندازه‌گیری محتوای آب نسبی برگ پرچم (Relative Water Content: RWC)، از رابطه زیر استفاده شد (Barrs, 1968):

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

که در آن FW وزن تر برگ، DW وزن خشک برگ و TW وزن برگ پس از ۲۴ ساعت غوطه‌ور ساختن در آب مقطر بود.

برای اندازه‌گیری دمای سایه‌انداز گیاه (Canopy Temperature: CT) از دماسنج مادون قرمز (Rayteck™) استفاده شد (Smith et al., 1986). این کار در روز آفتابی و بدون باد و در ساعت ۱۲-۱۳ انجام شد.

پس از جمع‌آوری اطلاعات ایستگاه‌ها در دو سال، محاسبات آماری آزمایش به شرح ذیل انجام شد: آزمون نرمال بودن داده‌ها (رسم منحنی نرمال)، تجزیه واریانس مرکب صفات اندازه‌گیری شده، مقایسه میانگین صفات با استفاده از آزمون توکی، محاسبه ضرایب همبستگی و برآورد شاخص‌های حساسیت و تحمل به خشکی لاین‌های مورد بررسی، بر اساس شاخص‌های پیشنهادی توسط فیشر و مورر (Fisher and Maurer, 1978) و فرناندز (Fernandez, 1992) انجام شد. برای تجزیه داده‌ها و رسم نمودار از نرم‌افزارهای Excel، SAS و SPSS استفاده شد.

موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر تهیه شده بودند. لاین‌ها در قالب طرح آلفا لاتیس با دو تکرار به مدت دو سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ و ۹۲-۱۳۹۱ در ایستگاه‌های یزد و بیرجند در دو شرایط قطع آبیاری در زمان ۵۰٪ گلدهی و آبیاری کامل مورد مطالعه قرار گرفتند. هر ژنوتیپ در دو خط روی یک پشته به طول یک متر (اندازه کرت برابر ۰/۶ مترمربع) کاشته شدند. تهیه زمین و عملیات کاشت بر اساس عرف اجرای آزمایش‌های غلات انجام شد. پس از رفع یخبندان آبیاری با توجه به نیاز گیاه و شرایط آب و هوایی انجام و در آزمایش با تنش خشکی پس از ۵۰٪ گلدهی آبیاری قطع شد. در شرایط بدون تنش آبیاری بر اساس نیاز گیاه تا پایان فصل انجام شد. میزان بذر مصرفی در هر کرت بر اساس ۳۵۰ دانه در هر مترمربع، با توجه به وزن هزار دانه ارقام بود. در طول دوره رشد و نمو ژنوتیپ‌ها از نظر صفات فیزیولوژیکی و زراعی، دمای سایه‌انداز گیاه، محتوای کلروفیل و محتوای آب نسبی برگ، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه، شاخص برداشت و وزن هزار دانه مورد ارزیابی قرار گرفتند. برای اندازه‌گیری عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه، محصول کل کرت (۰/۶ مترمربع) برداشت و پس از توزین، عملکرد بیولوژیک حاصل شده و سپس با کوبیدن آن عملکرد دانه به دست آمد.

اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیکی مورد بررسی به شرح زیر انجام شد:

نتایج و بحث

به منظور بررسی اثر محیط، ژنوتیپ و اثر متقابل ژنوتیپ × محیط، تجزیه واریانس مرکب برای کلیه صفات مورد بررسی در دو شرایط تنش و بدون تنش انجام شد. در شرایط بدون تنش تجزیه واریانس مرکب نشان داد که اثر محیط بر صفات دمای سایه‌انداز گیاه، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیکی، شاخص برداشت و عملکرد دانه معنی‌دار بوده و بین ژنوتیپ‌ها (لاین‌ها) نیز از نظر صفات محتوای نسبی آب، محتوای کلروفیل، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیکی، شاخص برداشت و عملکرد دانه اختلاف معنی‌داری وجود داشت. اثر ژنوتیپ × محیط بر صفات دمای سایه‌انداز گیاه، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیکی، شاخص برداشت و عملکرد دانه معنی‌دار بود (جدول ۱). نتایج به دست آمده از تجزیه مرکب صفات در شرایط تنش خشکی نشان داد که اثر محیط بر روی صفات محتوای نسبی آب، محتوای کلروفیل، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیکی، شاخص برداشت و عملکرد دانه معنی‌دار بود و بین ژنوتیپ‌ها برای کلیه صفات مورد اندازه‌گیری اختلاف معنی‌داری وجود داشت. معنی‌دار بودن اثر ژنوتیپ در صفات مختلف نشان‌دهنده اختلاف ژنتیکی در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی است. اثر ژنوتیپ × محیط بر صفات وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیکی، شاخص برداشت و عملکرد دانه نیز معنی‌دار بود (جدول ۲).

به منظور بررسی ارتباط صفات اندازه‌گیری شده با عملکرد دانه و مقایسه آن‌ها در شرایط تنش و بدون تنش از تجزیه همبستگی استفاده شد. در شرایط بدون تنش ضرایب همبستگی بین صفات اندازه‌گیری شده نشان داد که عملکرد دانه همبستگی مثبت و معنی‌دار با صفات عملکرد بیولوژیکی ($r = 0.762^{**}$) و شاخص برداشت ($r = 0.721^{**}$) و همبستگی منفی و معنی‌دار با وزن هزار دانه ($r = 0.262^{**}$) داشت. نتایج ضرایب همبستگی بین سایر صفات نشان داد که بین عملکرد بیولوژیکی با محتوای آب نسبی برگ ($r = 0.259^{**}$) همبستگی مثبت و معنی‌دار، و بین شاخص برداشت با محتوای کلروفیل ($r = 0.265^{**}$) همبستگی مثبت و معنی‌دار و با وزن هزار دانه ($r = 0.282^{**}$) همبستگی منفی و معنی‌دار بود. همچنین همبستگی بین وزن هزار دانه با محتوای آب نسبی برگ ($r = 0.286^{**}$) و محتوای کلروفیل ($r = 0.234^{**}$) مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۳). ضرایب همبستگی بین صفات اندازه‌گیری شده در شرایط تنش خشکی آخر فصل نشان داد که عملکرد دانه همبستگی مثبت و معنی‌دار با صفات شاخص برداشت ($r = 0.783^{**}$)، عملکرد بیولوژیکی ($r = 0.572^{**}$)، وزن هزار دانه ($r = 0.339^{**}$) و محتوای آب نسبی برگ ($r = 0.385^{**}$) و همبستگی منفی و معنی‌دار با دمای سایه‌انداز گیاه ($r = -0.522^{**}$) داشت (جدول ۳). نتایج ضرایب همبستگی بین سایر صفات نشان داد که بین دمای سایه‌انداز گیاه با

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب صفات مختلف در لاین‌های نوترکیب جو در شرایط بدون تنش خشکی

Table 1. Combined analysis of variance for different traits in barley recombinant inbred lines under non-stress conditions

S.O.V.	df.	CT	RWC	Ch.C	TKW	YLD	BY	HI
Environment (Env.)	3	718.2*	2928.7 ^{ns}	2605.2 ^{ns}	10291.3**	1669707.0**	4839851.6**	6142.5**
Replication (Rep.)	4	24.2	687.0*	764.8*	13.4*	35781.2*	168266.3*	58.3*
Block (Env. × Rep.)	96	26.8	43.0 ^{ns}	33.6**	23.8**	8675.5**	52911.8**	73.9**
Genotype (Gen.)	168	0.8 ^{ns}	74.2**	37.6**	461.8**	23554.3**	89113.1**	115.6**
Gen. × Env.	504	0.8*	28.7 ^{ns}	16.7 ^{ns}	24.4**	5322.7**	24935.9**	39.3**
Error	576	0.6	36.4	16.4	14.0	3894.2	18459.3	32.1
C.V. (%)		2.52	7.70	8.40	8.69	20.43	15.76	16.05

ns, * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد. ns, * and **: Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

CT: Canopy Temperature; RWC: Relative Water Content; ChC: Chlorophyll Content; TKW: Thousand Kernel Weight; YLD: Yield; BY: Biological Yield; HI: Harvest Index.

جدول ۲- تجزیه واریانس مرکب صفات مختلف در لاین‌های نوترکیب جو در شرایط تنش خشکی
Table 2. Combined analysis of variance for different traits in barley recombinant inbred lines under drought stress conditions

S.O.V.	df.	CT	RWC	Ch.C	TKW	YLD	BY	HI
Environment (Env.)	3	259.9 ^{ns}	8292.0**	3326.6**	14411.6**	3312555.6**	9120724.5**	45124.1**
Replication (Rep.)	4	285.4*	458.9*	145.4*	304.7*	32897.1*	351543.0*	336.2*
Block (Env. × Rep.)	96	8.5**	122.2**	39.1**	71.5**	17874.7**	102309.7**	92.5**
Genotype (Gen.)	168	2.4**	99.6**	28.2**	318.7**	8526.1**	40378.8**	103.1**
Gen. × Env.	504	1.5 ^{ns}	39.3 ^{ns}	14.4 ^{ns}	32.4**	4331.1**	20219.4*	40.6**
Error	576	1.6	38.0	13.5	18.6	3005.9	17183.5	27.6
C.V. (%)		3.33	10.49	7.47	12.86	26.62	17.34	19.11

ns, * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد. ns, * and **: Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

CT: Canopy Temperature; RWC: Relative Water Content; ChC: Chlorophyll Content; TKW: Thousand Kernel Weight; YLD: Yield; BY: Biological Yield; HI: Harvest Index.

شاخص برداشت ($r = -0.330^{**}$) و وزن هزار دانه ($r = -0.256^{**}$) و محتوای آب نسبی برگ ($r = -0.25^{**}$) همبستگی منفی و معنی‌دار وجود دارد.

شاخص برداشت ($r = -0.330^{**}$) و وزن هزار دانه ($r = -0.256^{**}$) و محتوای آب نسبی برگ ($r = -0.25^{**}$) همبستگی منفی و معنی‌دار وجود دارد.

شاخص برداشت ($r = -0.330^{**}$) و وزن هزار دانه ($r = -0.256^{**}$) و محتوای آب نسبی برگ ($r = -0.25^{**}$) همبستگی منفی و معنی‌دار وجود دارد.

جدول ۳- ضرایب همبستگی بین صفات مختلف لاین‌های جو در شرایط بدون تنش
Table 3. Correlation coefficients between different traits of barley lines under non-stress conditions

صفات	دمای سایه‌انداز	محتوای آب نسبی برگ	محتوای کلروفیل	وزن هزار دانه	شاخص برداشت	عملکرد بیولوژیک
Trait	CT	RWC	Ch.C	TKW	HI	BY
Yp	-0.104 ^{ns}	0.090 ^{ns}	0.090 ^{ns}	-0.262 ^{**}	0.721 ^{**}	0.762 ^{**}
BY	-0.126 ^{ns}	0.259 ^{**}	0.058 ^{ns}	-0.038 ^{ns}	0.123 ^{ns}	
HI	-0.038 ^{ns}	-0.023 ^{ns}	0.265 ^{**}	-0.282 ^{**}		
TKW	-0.018 ^{ns}	0.286 ^{**}	0.234 ^{**}			
ChC	-0.038 ^{ns}	0.021 ^{ns}				
RWC	-0.002 ^{ns}					

ns, * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.
ns, * and **: Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

CT: Canopy Temperature; RWC: Relative Water Content; ChC: Chlorophyll Content; TKW: Thousand Kernel Weight; YLD: Yield; BY: Biological Yield; HI: Harvest Index.

دارد. همچنین همبستگی بین وزن هزار دانه با محتوای آب نسبی برگ ($r = 0.289^{**}$) و محتوای کلروفیل برگ ($r = 0.215^{**}$) مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۴). همبستگی بین شاخص برداشت با وزن هزار دانه ($r = 0.378^{**}$) مثبت و معنی‌دار بود. در مطالعه‌ای که توسط سرآبادانی و همکاران (Sarabadani *et al.*, 2014) به منظور بررسی اثر تنش خشکی انتهای فصل بر عملکرد دانه و برخی خصوصیات فیزیولوژیکی ارقام جو انجام شد، صفات عملکرد بیولوژیکی ($r = 0.78^{**}$)، شاخص برداشت ($r = 0.75^{**}$)، محتوای نسبی آب برگ ($r = 0.55^*$) و محتوای کلروفیل برگ پرچم ($r = 0.5^*$) همبستگی مثبت و معنی‌دار داشت و دمای پوشش گیاهی

($r = -0.65^{**}$) همبستگی منفی و معنی‌دار با عملکرد دانه تحت تنش خشکی نشان دادند. در مطالعه‌ای که روی لاین‌های نوترکیب حاصل دورگ‌گیری دو رقم گندم (Seri/Babax) در شرایط رژیم‌های آبی مختلف انجام شد، نشان داده شد که در شرایط خشکی، دمای کانوپی به عنوان مهم‌ترین صفت سازگار به خشکی، همبستگی بالایی با عملکرد گیاه ($r = -0.75^{**}$)، با توارث‌پذیری بالا ($h^2 = 0.65^{**}$) داشت (Olivares-Villegas *et al.*, 2007). همچنین در مطالعه انجام شده توسط الیوارس-ویلگاس و همکاران (Olivares-Villegas *et al.*, 2007) همبستگی معنی‌دار بین دمای پوشش گیاهی با بیوماس گیاه ($r = -0.44^{**}$)، وزن هزار

دارد. همچنین همبستگی بین وزن هزار دانه با محتوای آب نسبی برگ ($r = 0.289^{**}$) و محتوای کلروفیل برگ ($r = 0.215^{**}$) مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۴). همبستگی بین شاخص برداشت با وزن هزار دانه ($r = 0.378^{**}$) مثبت و معنی‌دار بود. در مطالعه‌ای که توسط سرآبادانی و همکاران (Sarabadani *et al.*, 2014) به منظور بررسی اثر تنش خشکی انتهای فصل بر عملکرد دانه و برخی خصوصیات فیزیولوژیکی ارقام جو انجام شد، صفات عملکرد بیولوژیکی ($r = 0.78^{**}$)، شاخص برداشت ($r = 0.75^{**}$)، محتوای نسبی آب برگ ($r = 0.55^*$) و محتوای کلروفیل برگ پرچم ($r = 0.5^*$) همبستگی مثبت و معنی‌دار داشت و دمای پوشش گیاهی

جدول ۴- ضرایب همبستگی بین صفات مختلف لاین‌های جو در شرایط تنش خشکی
Table 4. Correlation coefficients between different traits of barley lines under drought stress conditions

Trait	دمای سایه‌انداز	محتوای آب نسبی برگ	محتوای کلروفیل	وزن هزار دانه	شاخص برداشت	عملکرد بیولوژیک
	CT	RWC	ChC	TKW	HI	BY
Ys	-0.522**	0.385**	0.105	0.339**	0.783**	0.572**
BY	0.049	-0.162*	0.047	-0.109	-0.143	
HI	-0.330**	-0.095	0.067	0.378**		
TKW	-0.341**	0.289**	0.215**			
ChC	-0.256**	0.114				
RWC	-0.252**					

ns, * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.
ns, * and **: Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

CT: Canopy Temperature; RWC: Relative Water Content; ChC: Chlorophyll Content; TKW: Thousand Kernel Weight; YLD: Yield; BY: Biological Yield; HI: Harvest Index.

(Matin *et al.*, 1989; Blum, 1989).

همبستگی خوبی بین شاخص آبی و محتوای نسبی آب برگ ($R^2 = 0/55$) برای دامنه‌ای از گونه‌ها که در زمان‌های مختلف سال در محیط‌های طبیعی مدیترانه‌ای اندازه‌گیری شده است گزارش شده است (Penuelas *et al.*, 1997b). علاوه بر این همبستگی بین شاخص آبی و افت دمای سایه‌انداز گیاه در جو در تنش شوری نشان داده شد (Penuelas *et al.*, 1997a). همچنین همبستگی قوی بین دمای سایه‌انداز گیاه و شاخص آبی در گندم به دست آمده است (Babar *et al.*, 2006).

بنابراین نتایج به دست آمده از این تحقیق با نتایج حاصل از آزمایش‌های سرآبادانی و همکاران (۲۰۱۴)، الیوارس - ویلگاس و

دانه ($r=-0.40^{**}$)، کلروفیل برگ ($r=-0.22^{**}$) و ارتفاع گیاه ($r=-0.64^{**}$) مشاهده شد. بر اساس نتایج رینولدز و همکاران صفت دمای پوشش گیاهی تقریباً ۶۰ درصد تغییرات عملکرد را در لاین‌های نوترکیب (RILs) گندم در تنش خشکی توجیه کرد (Reynolds *et al.*, 2007b). در نتیجه دمای پوشش گیاهی به عنوان یک پیش‌بینی‌کننده بسیار قوی برای عملکرد دانه در شرایط تنش گرمائی و خشکی نشان داده شده است (Reynolds *et al.*, 1994).

صفت محتوای آب نسبی برگ به عنوان صفت افزایش دهنده عملکرد و پایداری عملکرد در تنش خشکی در جو توسط سایر محققین نیز گزارش شده است

همکاران (۲۰۰۷)، رینولدز و همکاران (۲۰۰۷) و بلوم و همکاران (۱۹۸۹) مطابقت داشت. همبستگی معنی دار وزن هزار دانه با دمای سایه انداز گیاه در طول دوره پر شدن دانه ($r = -0.341^{**}$)، پیشنهاد می کند که مکانیزم اجتناب از خشکی در کل دوره پر شدن دانه عمل کرده است. همبستگی معنی دار بین دمای پوشش گیاهی و محتوای کلروفیل برگ پرچم در تنش خشکی نشان می دهد که کلروفیل کمتر ممکن است نشانه عدم توانایی در دسترسی به آب باشد.

با توجه به مطالب بالا می توان چنین نتیجه گیری کرد که گیاه در شرایط تنش خشکی آخر فصل علاوه بر این که با انتقال مجدد آسیمیلات های ذخیره شده در ساقه به دانه می تواند بخشی از کاهش عملکرد دانه ناشی از تنش خشکی را جبران کند با سیستم ریشه قوی خود قادر است آب بیشتری جذب و مانع عدم تناسب بین عمل تعرق و جذب آب توسط ریشه ها شده و باعث می شود پوشش گیاهی (کانوپی) خنک تر شده و از توقف فتوسنتز جلوگیری کند. کاهش نسبی دمای پوشش گیاهی در گیاهان در تنش خشکی، پتانسیل ژنتیکی بالا برای جذب رطوبت خاک یا نگهداری بهتر وضعیت آبی در گیاه را نشان می دهد. تعرق بیشتر برای گزینش پتانسیل عملکرد بیشتر یا سازگاری بهتر به تنش خشکی متوسط (نه خیلی شدید) یک صفت مثبت تلقی می شود. کاهش دمای پوشش گیاهی (کانوپی)،

محتوای نسبی آب برگ و محتوای بالای کلروفیل به طور غیر مستقیم نشان دهنده سیستم ریشه ای قوی ژنوتیپ بوده که می تواند در مقاومت گیاه از طریق اجتناب از خشکی موثر باشد. بر اساس مطالعات انجام شده و نتایج به دست آمده، ارتباط قوی بین دمای پوشش گیاهی با عملکرد، شاخص برداشت و وزن هزار دانه در شرایط تنش خشکی و توارث پذیری عمومی بالای آن، اهمیت این صفت را به عنوان یک عامل موثر، محکم و غیر مستقیم برای پیش بینی عملکرد یا به عنوان شاخص گزینش برای تحمل به خشکی در شرایط تنش خشکی نشان می دهد.

امروزه دمای پوشش گیاهی به عنوان معیار مناسبی برای گزینش ژنوتیپ های متحمل از حساس غلات مورد استفاده قرار می گیرد (Reynolds *et al.*, 2007). در شرایط تنش خشکی دمای پوشش گیاهی پایین در ژنوتیپ های متحمل که توانمند به سازوکارهای بهتر برای جذب آب و کارایی مصرف آب بیشتر هستند، مترادف با باز نگهداشتن روزنه ها و حفظ تبادلات گازی فتوسنتزی و به دنبال آن رشد و عملکرد دانه بالاتر است.

شاخص های تحمل به خشکی لاین های اینبرد

جو

تعیین تحمل لاین های بررسی به تنش خشکی، از عملکرد ژنوتیپ ها در محیط تنش (Y_s) و محیط بدون تنش (Y_p) استفاده و مقادیر

شاخص برای گزینش ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی معرفی شد. نتایج نشان داد که ضریب همبستگی ساده بین عملکرد دانه در شرایط بدون تنش و تنش مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۵). بنابراین یکی از صفات مهم در ارزیابی لاین‌های جو برای مقاومت به خشکی، پتانسیل عملکرد بود، هر چند که این صفت تحت تاثیر محیط قرار داشته و توارث پذیری پایینی داشت. عملکرد دانه در شرایط تنش با شاخص‌های Harm، GMP، STI و MP مثبت و معنی‌دار و با شاخص SSI منفی و معنی‌دار بود. بنابراین هر چه مقدار شاخص‌های Harm، GMP، STI و MP بیشتر باشد و بر عکس هر چه مقدار شاخص SSI کمتر باشد، لاین مربوطه مقاوم‌تر است. همبستگی بین عملکرد دانه در شرایط بدون تنش با دو شاخص SSI و TOL مثبت و معنی‌دار بود در حالی که شاخص TOL با عملکرد در تنش ارتباطی نشان نداد (جدول ۵).

مقدار شاخص‌های حساسیت و تحمل به خشکی برای کلیه لاین‌ها محاسبه شد ولی از آنجائی که تعداد لاین‌های مورد بررسی زیاد بوده و ارائه جدول مربوط شاخص‌های همه لاین‌ها امکان نداشت بنابراین تجزیه خوشه‌ای (کلاستر بندی) ۱۶۹ لاین با داده‌های عملکرد در تنش (Ys) و بدون تنش (Yp) و شاخص‌های محاسبه شده (SSI، TOL، MP، GMP، STI و Harm) با استفاده از روش وارد (Ward) یا روش حداقل واریانس انجام شد که بر این

شاخص‌های مقاومت و تحمل به خشکی بر اساس این دو پارامتر تعیین شد. شاخص‌های محاسبه شده در این تحقیق عبارت بودند از شاخص حساسیت به خشکی (SSI)، تحمل (TOL)، میانگین حسابی (MP)، میانگین هندسی (GMP)، شاخص تحمل به خشکی (STI) و میانگین هارمونیک (Harm).

بر اساس نظر فرناندز (Fernandez, 1992) مناسب‌ترین معیار برای تنش باید بتواند ژنوتیپ‌هایی که در هر دو محیط عملکرد مطلوب دارند را شناسائی کند. با توجه به این که بهترین شاخص‌ها آن‌هایی هستند که دارای همبستگی بالا با عملکرد دانه در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش باشند و بتوانند ژنوتیپ‌هایی که در هر دو محیط عملکرد مطلوب دارند را از سایر گروه‌ها تمیز دهند، لذا با مراجعه به جدول ۵ (همبستگی شاخص‌ها با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی و نرمال) ملاحظه می‌شود که با توجه به این که سه شاخص Harm، STI و GMP بیشترین همبستگی را با عملکرد دانه در شرایط تنش و بدون تنش و با یکدیگر نشان دادند، به عنوان بهترین شاخص‌های متحمل به خشکی در این آزمایش تعیین شدند. شاخص STI توسط فرناندز (Fernandez, 1992)، ویسی مال امیری و همکاران (Wayssimall Mallamiri et al., 2010) و دولت‌پناه و همکاران (Dolatpanah et al., 2013) به عنوان بهترین

جدول ۵- ضرایب همبستگی بین عملکرد دانه لاین‌های جو در شرایط بدون تنش و تنش خشکی و شاخص‌های تنش خشکی

Table 5. Correlation coefficients between grain yield of barley lines under non-stress and drought stress conditions and drought tolerance indices

Index	Harm	GMP	MP	STI	SSI	TOL	Y _s
Y _p	0.866**	0.912**	0.949**	0.906**	0.528**	0.802**	0.641**
Y _s	0.936**	0.898**	0.850**	0.885**	-0.298**	0.055 ^{ns}	
TOL	0.398**	0.488**	0.573**	0.489**	0.918**		
SSI	0.053 ^{ns}	0.147 ^{ns}	0.240**	0.147 ^{ns}			
STI	0.984**	0.989**	0.985**				
MP	0.979**	0.995**					
GMP	0.995**						

ns, * and **: به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.
ns, * and **: Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

اساس لاین‌های مورد بررسی به چهار گروه اصلی (کلاستر) تقسیم‌بندی شدند (شکل ۱). میانگین عملکرد در تنش (Y_s) و بدون تنش (Y_p) و شاخص‌های محاسبه شده مربوط به چهار گروه در جدول ۶ و شکل‌های ۲ و ۳ نشان داده شده است.

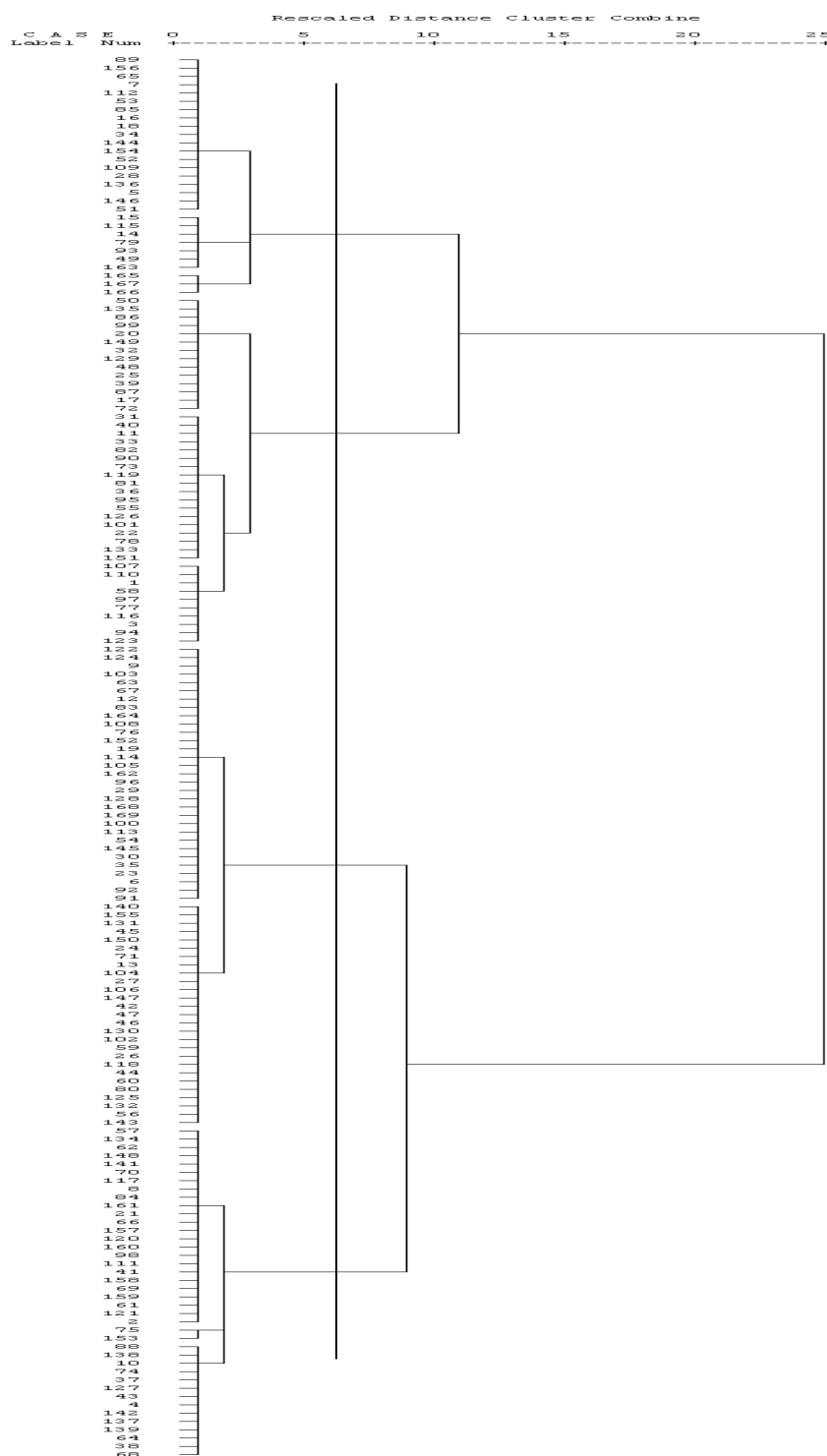
جدول ۶- میانگین شاخص‌های حساسیت و تحمل به خشکی برای گروه‌های مختلف

Table 6. Mean of indices for different clusters

Cluster	Y _p	Y _s	TOL	SSI	STI	MP	GMP	Harm
1	324.7	193.2	131.5	0.853	0.904	259.0	249.5	240.5
2	308.4	120.0	188.4	1.314	0.530	214.2	191.2	172.2
3	249.4	151.7	97.7	0.845	0.525	200.6	194.2	188.1
4	193.7	115.0	78.8	0.865	0.320	154.4	148.2	142.5

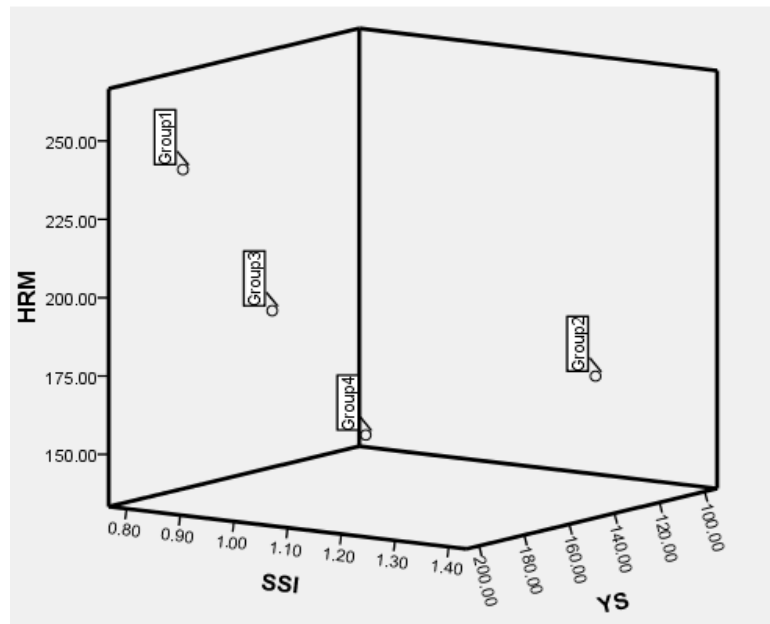
شرایط بدون تنش و عملکرد پایین در شرایط تنش خشکی بوده و مقادیر شاخص‌های TOL و SSI آن‌ها بالا بود ولی شاخص‌های MP، GMP، STI و Harm پایین داشتند. کلاستر سوم که بیشترین لاین را در خود جای داد به عنوان کلاستری شناخته شد که هم از نظر عملکرد دانه در دو شرایط و هم کلیه شاخص‌های محاسبه شده مقادیر متوسط را به خود اختصاص داد، بنابراین با نام کلاستر نیمه متحمل شناخته شد. تعداد لاین‌های متعلق به این گروه شامل ۵۸ لاین بود. کلاستر ۴ به عنوان

با توجه به میانگین عملکردها و شاخص‌های به دست آمده، کلاستر اول به عنوان گروه با پتانسیل بالای عملکرد و متحمل به خشکی شناخته شدند که این گروه شامل ۲۹ لاین بود. لاین‌های مربوط به این گروه دارای عملکرد دانه بالا هم در شرایط تنش و بدون تنش بوده و از نظر شاخص‌های MP، GMP، STI و Harm مقادیر بالایی داشتند. کلاستر دوم به عنوان گروه با پتانسیل بالا و حساس به خشکی نام‌گذاری شد. این گروه شامل ۴۲ لاین بود که دارای عملکرد بالا در



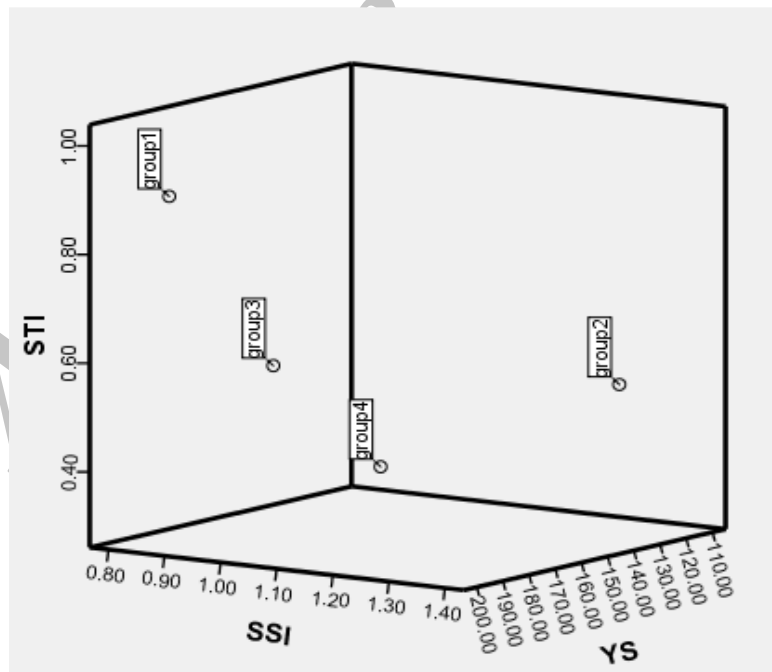
شکل ۱- دندروگرام گروه‌بندی لاین‌های نوترکیب جو بر اساس عملکرد دانه در شرایط تنش، بدون تنش و شاخص‌های تحمل به خشکی

Fig. 1. Clustering dendrogram of barley recombinant inbred lines based on grain yield (Y_s and Y_p) and drought tolerance indices



شکل ۲- نمایش سه بعدی گروه‌های حاصل از تجزیه کلاستر بر اساس عملکرد در شرایط تنش و شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی

Fig. 2. Three dimensional diagram of grain yield of genotypes under drought stress versus SSI and Harm indices



شکل ۳- نمایش سه بعدی گروه‌های حاصل از تجزیه کلاستر بر اساس عملکرد در شرایط تنش و شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی

Fig. 3. Three dimensional diagram of grain yield of genotypes under drought stress versus SSI and STI indices

سپاسگزاری

از مسئولین مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، بخش تحقیقات غلات و همکاران مراکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی یزد و خراسان جنوبی (دکتر سیدعلی طباطبائی و مهندس حمید تجلی) به خاطر همکاری و فراهم کردن امکانات لازم برای انجام این تحقیقات تشکر و قدردانی می‌شود.

گروه با پتانسیل عملکرد پایین و حساس به خشکی نامگذاری شد، زیرا عملکرد دانه در دو شرایط پایین ولی مقادیر شاخص‌های TOL و SSI آن‌ها به طور نسبی بالا بود در حالی که شاخص‌های MP، GMP، STI و Harm پایین داشتند. در این گروه تعداد ۴۰ لاین قرار گرفت (جدول ۶ و شکل‌های ۲ و ۳).

References

- Araus, J. L., Slafer, G. A., Reynolds, M. P., and Royo, C. 2002.** Plant breeding and drought in C₃ cereals: what should we breed for? *Annals of Botany* 89: 925-940.
- Ashraf, M., and Harris, P. J. C. 2006.** Abiotic Stresses. International Book Distributing Co., USA.
- Babar, M. A., Reynolds, M. P., van Ginkel, M., Klatt, A. R., Raun, W. R., and Stone, M. L. 2006.** Spectral reflectance to estimate genetic variation for in-season biomass, leaf chlorophyll, and canopy temperature in wheat. *Crop Science* 46: 1046-1057.
- Barrs, H. D. 1968.** Determination of water deficits in plant tissues. pp. 235-368. In: Kozlowski, T. T. (ed.) *Water Deficits and Plant Growth*, Vol. I. Academic Press, New Dehli, India.
- Blum, A. 1989.** Osmotic adjustment and growth in barley genotypes under drought stress. *Crop Science* 29: 230-233.
- Blum, A., Mayer, J., and Gozlan, G. 1982.** Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. *Field Crops Research* 5: 137-146.
- Bray, E.A. 2002.** Classification of genes differentially expressed during water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana*: an analysis micro-array and differential expression data. *Annals of Botany* 89: 803-811.

- Ceccarelli, S. 1987.** Yield potential and drought tolerance of segregation populations of barley in contrasting environments. *Euphytica* 36: 265-273.
- Ceccarelli, S. 1989.** Wide adaptation: how wide? *Euphytica* 40: 197-205.
- Ceccarelli, S., and Grando, S. 1996.** Drought as a challenge for the plant breeder. *Plant Growth Regulation* 20: 149-155.
- Dolatpanah, T., Roustaii, M., Ahakpaz, F., and Mohebalipour, N. 2013.** Effect of drought stress on grain yield and yield components of winter and facultative barley genotypes in Maragheh region. *Seed and Plant Improvement Journal* 29-1 (2): 257-275(in Persian).
- Edmeades, G. O., Bolaños, J., and Chapman, S. C. 1997.** Value of secondary traits in selecting for drought tolerance in tropical maize. pp. 222-234. In: Edeadez, G. O., Banziger, M., Nickelson, H. R., and Peña-Valdivia, C. B. (eds.). *Developing Drought and Low-N Tolerant Maize*. CIMMYT, Mexico, D. F., Mexico.
- Fernandez, G. C. 1992.** Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. pp. 257-270. In: *Proceedings of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and other Food Crops in Temperature and Water Stress*, Taiwan.
- Fisher, R. A., and Maurer, R. 1978.** Drought resistance in spring wheat cultivars. 1, grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29: 897-912.
- Greenway, H., and Munns, R. 1980.** Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 149-190.
- Hafsi, M., Akhter, J., and Monneveux, P. 2006.** Leaf senescence and carbon isotope discrimination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) under severe drought conditions. *Cereal Research Communications* 35: 71-80.
- Lopes, M., and Reynolds, M. P. 2010.** Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Functional Plant Biology* 37: 147-156.
- Matin, M. A., Brown, J. H., and Ferguson, H. 1989.** Leaf water potential relative water content, and diffusive resistance as screening techniques for drought resistance in barley. *Agronomy Journal* 81: 100-105.
- Misra, S. C., Randive, R., Rao, V. S., Sheshshayee, M. S., Serraj, R., and Monneveux, P. 2006.** Relationship between carbon isotope discrimination, ash

- content and grain yield in wheat in the Peninsular Zone of India. *Journal of Agronomy and Crop Science* 192: 352-362.
- Munns, R., and Tester, M. 2008.** Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651-681.
- Nevo, E., and Chen, G. 2010.** Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement. *Plant Cell and Environment* 33: 670-685.
- Nor Mohamadi, G., Seiadat, A., and Kashani, A. 2001.** *Cereal Agronomy*. Vol. 1. Shahid Chamran University Publications. Ahvaz, Iran (in Persian).
- Olivares-Villegas, J. J., Reynolds, M. P., and McDonald, G. K. 2007.** Drought-adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. *Functional Plant Biology* 34: 189-203.
- Passioura, J.B. 1977.** Grain yield harvest index and water use of wheat. *Journal of Australian Institute of Agricultural Sciences* 43: 117-120.
- Penuelas, J., Isla, R., Filella, I., and Araus, J. L. 1997a.** Visible and near-infrared reflectance assessment of salinity effects on barley. *Crop Science* 37: 198-202.
- Penuelas, J., Pinol, J., Ogaya, R., and Filella, I. 1997b.** Estimation of plant water concentration by the reflectance Water Index WI (R900/R970). *International Journal of Remote Sensing* 18: 2869-2875.
- Pinto, R. S., Reynolds, M. P., Mathews, K. L., McIntyre, C. L., Olivares-Villegas, J. J., and Chapman, S. C. 2010.** Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theoretical and Applied Genetics* 121: 1001-1021.
- Rebetzke, G. J., Condon, A. G., Richards, R. A., and Farquhar, G. D. 2002.** Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Science* 42: 739-745.
- Reynolds, M. P., Balota, M., Delgado, M., Amani, I., and Fischer, R. 1994.** Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. *Functional Plant Biology* 21: 717-730.
- Reynolds, M. P., Calderini, D. F., Condon, A. G., and Rajaram, S. 2001.** Physiological basis of yield gains in wheat associated with the *Lr19* translocation from *Aelongatum*. *Euphytica* 119: 137-141.

- Reynolds, M. P., Dreccer, F., and Trethowan, R. 2007.** Drought adaptive mechanisms from wheat landraces and wild relatives. *Journal of Experimental Botany* 58: 177-186.
- Reynolds, M. P., Skovmand, B., Trethowan, R., and Pfeiffer, W. 2000.** Evaluating a conceptual model for drought tolerance. pp. 49-53. In: Ribaut, J. M., and Poland, D. (eds.). *Molecular Approaches for Genetic Improvement of Cereals for Stable Production in Water Limited Environments*. CIMMYT, Mexico, D. F., Mexico.
- Rharrabti, Y., Villegas, D., Garcia del Moral, L. F., Aparicio, N., El Hani, S., and Royo, C. 2001.** Environmental and genetic determination of protein content and grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Plant Breeding* 120: 381-388.
- Richards, R. A., Condon, A. G., and Rebetzke, G. J. 2001.** Traits to improve yield in dry environments. pp. 88-100. In: Reynolds, M. P., Ortiz-Monasterio, J. I., and McNab, A. (eds.) *Application of Physiology in Wheat Breeding*. CIMMYT, Mexico, D. F., Mexico.
- Sarabadani, R., Bihamta, M. R., Shobbar, Z. S., Shahbazi, M., Karami, A., Naghavi, M. R., Nikkhah, H. R., and Dehghani, H. 2014.** The effect of late-terminal drought stress on yield and many physiological characteristics in barley varieties and lines. *Journal of Water Research in Agriculture* 27(4): 535-549.
- Schulte, D., Close, T. J., Graner, A., Langridge, P., Matsumoto, T., Muehlbauer, G., Sato, K., Schulman, A. H., Waugh, R., Wise, R. P., and Stein, N. 2009.** The international barley sequencing consortium-at the threshold of efficient access to the barley genome. *Plant Physiology* 149: 142-147.
- Smith, R. C. G., Barrs, H. D., and Steiner, J. L. 1986.** Alternative models for predicting the foliage-air temperature difference of well irrigated wheat under variable meteorological conditions. *Irrigation Science* 7: 225-236.
- Wayssi Mallamiri, I., Haghparast, R., Aghaee Sarbarzeh, M., Farshadfar, E., and Rajabi, R. 2010.** Evaluation of drought tolerance of barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes using physiological characteristics and drought tolerance indices. *Seed and Plant Improvement Journal* 26-1 (1): 43-60 (in Persian).

Xu, X., Yuan, H., Li, S. H., and Monneveux, P. 2007. Relationship between carbon isotope discrimination and grain yield in spring wheat cultivated under different water regimes. *Journal of Integrative Plant Biology* 49: 1497-1507.

Archive of SID