Archive

نشریه تولید گیاهان زراعی
جلد دوازدهم، شماره دوم، تابستان ۹۸
۱۲۳-۱۳۶
http://ejcp.gau.ac.ir
DOI: 10.22069/ejcp.2019.15545.2161

ارزیابی تحمل به خشکی ارقام گندم تحت تنش کم آبی پس از گل‌دهی

محمدمهدی ملک[۱]، محمد گلوی[۲*]، محمود رمرودی[۳]، علی نخزری مقدم[۴]

[۱]دانشجوی دکتری گروه زراعت دانشگاه زابل،
[۳،۲]استاد و دانشیار گروه زراعت دانشگاه زابل، [۴]استادیار گروه امور زراعی دانشگاه گنبدکاووس

تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۷/۲ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۴/۵

چکیده

سابقه و هدف: در مناطق نیمه‌خشک ازجمله سطوح وسیعی از کشور ایران کاهش رطوبت خاک در اثر عدم بارندگی و افزایش ناگهانی دما در دوره پر شدن دانه که از مهم‌ترین عوامل کاهش رشد و نمو گندم به شمار می‌رود یک پدیده اقلیمی غالب است. با شناخت اثرات تنش خشکی و تعیین چگونگی واکنش‌های بیوشیمیایی و مولکولی به خشکی می‌توان بهترین واکنش گیاه را شناسایی و از آن در برنامه‌های اصلاحی برای انتخاب و تولید رقم‌های جدید استفاده کرد. هدف از این تحقیق شناسایی ویژگی‌هایی از رقم‌های متحمل می‌باشد که باعث ایجاد تحمل و تولید عملکرد بالا در این شرایط می‌شود.

مواد و روش‌ها: آزمایش در مزرعه‌ای واقع در شمال شهرستان آق‌قلا به صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار در سال زراعی ۹۶-۹۵ اجرا شد. تیمار رطوبتی در کرت‌های اصلی شامل؛ آبیاری کامل تا انتهای فصل رشد (A_1)، قطع آبیاری از مرحله شروع پر شدن دانه (A_2) و قطع آبیاری از مرحله گل‌دهی (A_3) و تیمار ارقام در کرت‌های فرعی ۴ رقم گندم بود. در این آزمایش میزان رنگدانه‌های نوری (کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها) به عنوان منابع تولید مواد فتوسنتزی، تغییرات مقدار کربوهیدرات‌های محلول ساقه در طول دوره تنش به عنوان منبع جبرانی تأمین دانه، همچنین محتوای مالون‌دی‌آلدئید به عنوان میزان خسارت وارده به غشاء سلولی و فعالیت آنزیم‌های سوپراکسیددیسموتاز و پراکسیداز به عنوان مقاومت آنزیمی گیاه در مقابل تنش اکسیداسیونی موردبررسی قرار گرفت.

یافته‌ها: نتایج این آزمایش نشان داد با افزایش تنش کم آبی، عملکرد دانه از ۵۳۵ گرم در مترمربع در تیمار A_1 به ۴۶۴ گرم در مترمربع در تیمار A_2 و ۴۳۷/۶ گرم در تیمار A_3 کاهش یافت. با افزایش تنش میزان انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول از تیمار A_1 به تیمار A_2 و A_3 به ترتیب از ۱۶/۸ به ۲۹/۹ و ۳۷/۵ میلی‌گرم بر گرم وزن ساقه افزایش یافت. رقم‌های متحمل کوهدشت و کریم نشان دادند از توان انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول (به‌ترتیب ۳۵/۹ و ۳۳/۳ میلی‌گرم بر گرم) بالاتری نسبت به احسان و گنبد (به ترتیب ۱۷/۱ و ۲۵/۸ میلی‌گرم بر گرم) برخوردارند. فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز در شرایط آبیاری کامل اختلاف معنی‌داری را بین ارقام متحمل و حساس نشان نداد، اما فعالیت این آنزیم‌ها در تیمارهای قطع آبیاری در رقم‌های متحمل کوهدشت و کریم بیش از رقم‌های حساس احسان و گنبد بود. محتوای مالون‌دی‌آلدئید با افزایش تنش کم آبی در رقم‌های احسان و گنبد نسبت به رقم‌های کوهدشت و کریم افزایش بیش‌تری پیدا کرد.

نتیجه‌گیری: نتایج نشان داد که در شرایط تنش خشکی افزایش بیشتر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی؛ پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز در رقم‌های کوهدشت و کریم از خسارت بیشتر تنش اکسیداتیوی بر غشاء سلولی جلوگیری به عمل آورده

*نویسنده مسئول: mgalavi@yahoo.com

www.SID.ir

Archive of SID

درنتیجه محتوای مالون‌دی‌آلدئید کمتری نسبت به رقم‌های احسان و گنبد داشتند. ارقام کوهدشت و کریم نشان دادند که قادرند میزان کلروفیل a، b و کاروتنوئیدهای بالاتری را به عنوان منابع تولید مواد فتوسنتزی در شرایط تنش پس از گل‌دهی حفظ کنند. این ویژگی آن‌ها را قادر کرد با تداوم بیشتر تولید مواد فتوسنتزی و تأمین بیشتر دانه‌ها پایداری عملکرد بالاتری در شرایط خشکی داشته باشند. نتایج مشخص کرد که ارقام کوهدشت و کریم از میزان انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول ساقه بالاتری نسبت به ارقام احسان و گنبد برخوردارند.

واژه‌های کلیدی: اکسیداسیون غشاء سلولی، سوپراکسیددیسموتاز، کلروفیل a، هیدرات‌های کربن محلول

مقدمه

در مناطق نیمه‌خشک از جمله سطوح وسیعی از کشور ایران کاهش رطوبت خاک در اثر عدم بارندگی و افزایش ناگهانی دما در دوره پر شدن دانه که از مهم‌ترین عوامل کاهش رشد و نمو گندم به شمار می‌رود یک پدیده اقلیمی غالب است (۱۶). تنش خشکی در زمان پر شدن دانه در کارایی انتقال هیدرات‌های کربن به اندام‌های مخزن و همچنین تعدادی از فعالیت‌های بیوشیمیایی و متابولیسم ساکارز و تجمع نشاسته تأثیر می‌گذارد. این تأثیرات باعث کوچک شدن دانه‌ها، کاهش وزن دانه و نهایتاً عملکرد دانه را کاهش می‌دهد (۳۰). استفاده از رقم‌های متحمل به خشکی ازجمله راهکارهای مناسب و عملی در کاهش آثار منفی بر عملکرد دانه گندم است. در این راستا واکنش ارقام گندم به تنش خشکی و مطالعه صفات و فرایندهای فیزیولوژیک مرتبط با تحمل به خشکی و تغییرات آن‌ها ضروری است (۳). در شرایطی که مواد حاصل از فتوسنتز جاری برای پر شدن دانه کافی باشد، جریان حرکت و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی محدود می‌شود، اما ازآنجاکه عموماً در مرحله پر شدن دانه، فتوسنتز جاری تحت تأثیر تنش‌های خشکی و دمایی قرار می‌گیرد در این زمان انتقال مجدد ذخایر ساقه به عنوان یک فرایند مهم و پشتیبانی‌کننده می‌تواند تا حدود زیادی کاهش عملکرد را جبران کند (۱۰). هیدرات‌های کربن محلول ساقه قسمت عمده مواد ذخیره‌ای انتقال‌یافته از ساقه به دانه را تشکیل می‌دهند. انتقال مجدد قندهای محلول ساقه معمولاً زمانی آغاز می‌شود که فتوسنتز جاری برگ‌ها قادر به تأمین نیاز مخازن فعال گیاه نباشد (۳۱). نتایج تحقیقات گاپتا و همکاران (۲۰۱۱) روی اثر تنش خشکی آخر فصل مشخص کرد که پایداری بیشتر عملکرد دانه رقم‌های مقاوم گندم نسبت به رقم‌های حساس هم در شرایط کنترل شده و هم تنش خشکی ناشی از بالاتر بودن مقدار و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول از ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد بوده است (۱۲). دلپوز و همکاران (۲۰۱۶) نیز در گزارش خود بیان داشتند که تحت شرایط تنش آب، میزان کاهش هیدرات‌های کربن محلول ساقه[1] (wsc) از گرده‌افشانی تا رسیدگی نسبت به شرایط آبیاری بیشتر بود. پژوهش‌گران دلیل این کاهش را ناشی از انتقال مجدد هیدرات‌های کربن ذخیره‌شده در ساقه به صورت محلول از ساقه به اندام‌های زایشی دانستند (۹). در این رابطه ناگسوارا و همکاران (۲۰۰۱) گزارش دادند که تنش خشکی و گرما پس از گل‌دهی سرعت فتوسنتز را کاهش داده و پیری برگ‌ها تسریع می‌یابد. بدین ترتیب میزان کلروفیل یکی از عوامل اصلی مؤثر در فرآیند فتوسنتزی بوده و نشان‌دهنده توانایی فتوسنتزی بافت‌های گیاهی است. حفظ غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش به ثبات فتوسنتز در این شرایط کمک می‌کند (۱۹). نتایج آزمایش گریگرسن و هولم (۲۰۰۷) نشان داد که طی تنش خشکی محتوی

1. Water carbohydrate soluble (WSC)

www.SID.ir

Archive of SID

کلروفیل برگ رقم‌های گندم کاهش می‌یابد. محققان نشان دادند که رقم‌های متحمل به تنش، کلروفیل برگ بیش‌تری را نگه داشتند (۱۱). در شرایط تنش خشکی عدم تعادل بین جذب و مصرف انرژی در اندام فتوسنتزی منجر به تولید گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود. یکی از واکنش‌هایی که در حضور گونه‌های فعال اکسیژن[1] (ROS) تسریع می‌شود پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء است که منجر به تولید مالون‌دی‌آلدئید می‌شود. ازاین‌رو میزان مالون‌دی‌آلدئید به عنوان معیاری از خسارت اکسیداتیوی در نظر گرفته می‌شود (۲۳). در آزمایش ونگ و همکاران (۲۰۱۵) روی اثر تنش خشکی آخر فصل در رقم‌های گندم مشخص شد که با ادامه تنش خشکی، مقدار مالون‌دی‌آلدئید در برگ‌های گیاهچه‌های رقم‌های حساس گندم (زاینانگ ۲۲۰۸ و شان ۲۵۳) نسبت به رقم‌های مقاوم (چانگو ۱۳۴ و زاینانگ ۹۲۸) به میزان بیشتری افزایش یافت (۲۹). کاهش در کل کاروتنوئیدها در پاسخ به تنش خشکی به کم کردن ROSها که توسط تنش خشکی تولید می‌شود کمک می‌کند (۱۷). محتوای ROSها در سیستم‌های بیولوژیک توسط دو نوع سیستم دفاعی آنزیمی و غیرآنزیمی کنترل می‌شود. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به عنوان سریع‌ترین واحدهایی که در مقابل ROSها مبارزه می‌کنند مطرح هستند (۲۰). ژنوتیپ‌های متحمل عموماً ظرفیت آنتی‌اکسیدانی بالاتری را نگه می‌دارند در نتیجه خسارت اکسیداتیوی کمتری می‌بینند (۷). جانگ (۲۰۰۴) در این رابطه عنوان کرد که فعالیت پراکسیداز در برگ‌های بالغ رقم‌های گندم در اثر تنش خشکی تا سه برابر نسبت به شاهد افزایش داشت (۱۸). هدف از این تحقیق بررسی تأثیر تنش خشکی بعد از گل‌دهی بر برخی از ترکیبات بیوشیمیایی و آنتی‌اکسیدانی رقم‌های گندم نان و شناسایی ویژگی‌هایی بیوشیمیایی مقاومت به خشکی می‌باشد که باعث ایجاد تحمل و تولید عملکرد بالا در این شرایط می‌شود.

مواد و روش‌ها

آزمایش به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و با سه تکرار در سال ۹۶-۹۵ و در ایستگاه تحقیقاتی مزرعه نمونه ارتش واقع در ۲۰ کیلومتری شمال شهرستان آق‌قلا انجام شد. اطلاعات مربوط به آب و هوایی از نزدیک‌ترین ایستگاه هواشناسی (سد گرگان) دریافت شد جدول (۱). همان‌طور که داده‌های بلندمدت هواشناسی نشان می‌دهد (جدول ۱) کمبود رطوبت خاک به علت کاهش شدید بارندگی و افزایش تبخیر از سطح خاک و دمای هوا از فروردین به بعد اکثر محصولات پاییزه کشت شده در این منطقه را با تنش خشکی و گرمایی آخر فصل مواجه می‌کند. مشخصات خاک مزرعه نیز طبق نتایج آزمون خاک به شرح زیر بود (جدول ۲). تیمارهای رطوبتی به عنوان تیمار اصلی تا زمان گل‌دهی با یکدیگر مشابه بودند و پس از آن از نظر تیمارهای آبیاری متفاوت شدند در تیمار اول (A_1) آبیاری کامل تا انتهای فصل انجام شد. در تیمار دوم (A_2) آبیاری پس از شروع پر شدن دانه (ZGS 75) قطع شد و در تیمار سوم (A_3) آبیاری از مرحله گرده‌افشانی (ZGS 65) متوقف گردید.

1. Reaction oxygen species (ROS)

www.SID.ir

Archive of SID

جدول ۱- میانگین ماهانه بارندگی، تبخیر و حداکثر دما در سال زراعی ۹۶-۱۳۹۵ در مقایسه با دوره بلندمدت (۱۳۴۵-۱۳۹۵)

Table 1. mean of precipitation, evaporation and max temperature in 2016-2017 compare with long period (1966-2016)

		آذر Dec.	دی Jan	بهمن Feb	اسفند Mar	فروردین Apr	اردیبهشت May	خرداد Jun
متوسط حداکثر دما (درجه سانتی‌گراد)	بلندمدت	16.5	13.7	13.4	16.0	21.8	27.4	33.1
Mean of max temperature (c^o)	۹۶-۹۵	14.2	15.4	12.3	18.2	21.4	28.4	34.5
میزان تبخیر (میلی‌متر)	بلندمدت	32.3	23.3	29.3	48.7	92.6	138.4	204.7
Evaporation (mm)	۹۶-۹۵	45.3	45.2	36.7	77.9	95.6	147.4	274.6
میزان بارش (میلی‌متر)	بلندمدت	43.4	34.5	46.1	40.8	36.6	29.5	9.6
Precipitation (mm)	۹۶-۹۵	35.0	12.5	84.7	20.9	28.0	28.9	0.0

جدول ۲- خصوصیات فیزیکوشیمیایی خاک مزرعه آزمایشی

Table 2. Physico-chemical properties of experiment field soil

بافت خاک texture	ماسه (درصد) Sand (٪)	لای (درصد) Loam (٪)	رس (درصد) Clay (٪)	پتاسیم قابل جذب(میلی‌گرم بر کیلوگرم) Available K (ppm)	فسفرقابل جذب(میلی‌گرم بر کیلوگرم) Available P (ppm)	ازت کل (درصد) Total N(٪)	کربن آلی (درصد) Organic carbon (٪)	مواد خنثی شونده(درصد) T,N.V. (٪)	اسیدیته pH	هدایت الکتریکی (دسی‌زیمنس بر متر) Ec ($ds.m^{-1}$)	درصد اشباع (درصد) S.P (٪)
SI-C-L	32	52	16	300	13	0.14	1.2	17.5	7.6	3.8	52.1

با توجه به شرایط آب و هوایی و عدم بارندگی در اوایل فصل یک نوبت آبیاری پس از کاشت و یک نوبت در اواخر پنجه‌زنی انجام شد. مجموع بارندگی از زمان کاشت تا پایان برداشت ۲۱۰ میلی‌متر بود. آخرین بارندگی هم زمان بود با مرحله گل‌دهی و بعدازآن بارندگی اتفاق نیفتاد. برای اعمال تیمارهای تنش، کرت‌های موردنظر در صورت ریزش باران توسط پلاستیک پوشانده می‌شد. تعداد دفعات آبیاری بعد از گل‌دهی برای تیمار A_1 ۴ نوبت و در تیمار A_2 ۲ نوبت و برای تیمار A_3 آبیاری انجام نشد. مقدار آب رسیده به تیمارهای A_1، A_2 و A_3 با توجه به میزان بارندگی در طول فصل به ترتیب برابر با ۲۹۰، ۲۵۰ و ۲۲۰ میلی‌متر بود. رقم‌های گندم نان شامل کوهدشت، کریم (ارقام متحمل)، گنبد و احسان (ارقام حساس) به عنوان تیمار فرعی لحاظ شد. عملیات تهیه زمین طبق عرف منطقه صورت گرفت. تراکم بذر ۳۰۰ بوته در مترمربع در نظر گرفته شد. کاشت در سیزدهم آذرماه انجام گرفت. هر رقم در ۶ خط به طول ۵ متر کشت شد. فواصل تیمارهای اصلی ۲/۵ متر و فواصل تیمارهای فرعی به‌اندازه دو ردیف نکاشت در نظر گرفته شد. میزان کود شیمیایی موردنیاز قبل از کشت بر اساس نتایج آزمون خاک (۷۵ کیلوگرم سوپر فسفات تریپل، ۵۰ کیلوگرم سولفات پتاسیم و ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار اوره) مصرف گردید (جدول ۲). کنترل علف‌های هرز با سم علف‌کش آتلانتیس به میزان یک لیتر در هکتار انجام شد. برای اندازه‌گیری غلظت هیدرات‌های محلول ساقه در دو مرحله گل‌دهی و رسیدگی فیزیولوژیکی از هر کرت تعداد ۵ ساقه به صورت تصادفی برداشت شد. قندهای محلول کل از طریق اتانل داغ ۸۰ درصد استخراج‌شده و با روش فنل و اسید سولفوریک غلیظ در دستگاه اسپکتوفتومتر قرائت شد (۱۵). کاهش غلظت هیدرات‌های کربن محلول از گرده‌افشانی تا رسیدگی به عنوان انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول از

www.SID.ir

Archive of SID

ساقه به اندام‌های زایشی در نظر گرفته شد (۹ و ۱۰). برای اندازه‌گیری میزان فعالیت کمی سوپر اکسیددیسموتاز[1](SOD) از برگ پرچم نمونه تهیه و از روش بیوچامپ و فریدوویچ (۱۹۷۱) استفاده شد (۶). برای اندازه‌گیری میزان غلظت کمی پراکسیداز[2] (POD) از روش چانس و ماهلی (۱۹۹۵) استفاده شد (۸). میزان مالون‌دی‌آلدئید به روش والنتوویک و همکاران (۲۰۰۶) اندازه‌گیری شد (۲۸). از روش آرنون (۱۹۶۷) برای اندازه‌گیری کلروفیل a در طول موج ۶۶۳ نانومتر، کلروفیل b در ۶۴۵ نانومتر و کاروتنوئیدها در ۴۷۰ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر استفاده شد (۵). برای تعیین عملکرد دانه در مرحله رسیدگی محصول پس از حذف اثر حاشیه، یک مترمربع از هر کرت برداشت شد. به منظور اندازه‌گیری اجزای عملکرد شامل تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه در زمان رسیدگی محصول تعداد ۵ بوته انتخابی از هر کرت برداشت و به آزمایشگاه منتقل گردید. نمونه‌ها در آون ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت خشکانیده شد. دانه‌ها پس از جداسازی، برای اندازه‌گیری تعداد دانه در سنبله شمارش شدند و وزن ۱۰۰۰ دانه با دقت ۰/۰۱ گرم اندازه‌گیری شد. تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS و برای مقایسه میانگین‌ها از روش LSD استفاده شد.

نتایج و بحث

انتقال مجدد هیدرات‌های کربن محلول ساقه (WSC): نتایج تجزیه واریانس (جدول ۳) نشان داد اثر تنش کم آبی و رقم بر مقدار کاهش هیدرات‌های کربن محلول ساقه معنی‌دار بود. با افزایش تنش کم آبی، مقدار کاهش هیدرات‌های کربن محلول ساقه که نشان از انتقال مجدد این ترکیبات به اندام‌های زایشی است (۹) از ۱۶/۸ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه در تیمار A_1 به ۲۹/۹ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه در A_2 و ۳۷/۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه در تیمار A_3 افزایش یافت. در این آزمایش رقم‌های کوهدشت و کریم (به ترتیب ۳۵/۹ و ۳۳/۳ میلی‌گرم بر گرم وزن ساقه) نشان دادند از میزان انتقال هیدرات‌های کربن محلول ساقه بیش‌تری نسبت به رقم‌های احسان و گنبد (به ترتیب ۲۵/۸ و ۱۷/۱ میلی‌گرم بر گرم وزن ساقه) برخوردارند (جدول ۴). در آزمایش مشابه روی اثر تنش خشکی آخر فصل، گاپتا و همکاران (۲۰۱۱) پایداری بیشتر عملکرد دانه رقم‌های مقاوم نسبت به رقم‌های حساس هم در شرایط کنترل و هم تنش خشکی را بالاتر بودن مقدار و کارایی انتقال مجدد قندهای محلول از ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد عنوان کردند (۱۲). در همین راستا شرمن و همکاران (۲۰۰۵) گزارش کردند که سهم هیدرات‌های کربن محلول ساقه در عملکرد به مقدار زیادی بسته به شرایط محیطی، رشدی و رقم تغییر می‌کند و ممکن است دامنه تغییر آن از ۱۰ تا ۲۰ درصد در شرایط غیر تنش و بالاتر از ۵۰ درصد تحت تنش سخت باشد (۲۶). ژانگ و همکاران (۲۰۱۳) نیز سهم هیدرات‌های کربن ذخیره‌ای را تحت شرایط غیر تنشی ۵ تا ۲۰ درصد عملکرد نهایی گزارش کردند. محققان نشان دادند؛ زمانی که فعالیت فتوسنتزی تحت تأثیر خشکی یا گرمای بعد از گرده‌افشانی افت پیدا کرد پر شدن دانه وابستگی بیشتری به انتقال مجدد ذخایر ساقه (هیدرات‌های کربن ذخیره‌شده) داشته و ممکن است ۲۲ تا ۸۰ درصد ماده خشک دانه را تشکیل دهد (۳۱).

مالون‌دی‌آلدئید: تجزیه واریانس داده‌ها نشان می‌دهد اثر تیمار تنش کم آبی و رقم و برهم‌کنش رقم و تیمار تنش کم آبی برای مقدار مالون‌دی‌آلدئید به عنوان شاخصی از ناپایداری غشاء سلولی معنی‌دار بود (جدول ۳). نتایج اثرات برهمکنش رقم و تنش کم آبی (جدول ۵) نشان می‌دهد مقدار مالون‌دی‌آلدئید در سطح تیمار آبیاری کامل بین ارقام اختلاف معنی‌دار نداشت.

1. Superoxide dismutase (SOD)
2. Peroxidase (POD)

www.SID.ir

Archive of SID

جدول ۳- تجزیه واریانس اثر سطوح قطع آبیاری و رقم بر وزن ۱۰۰۰ دانه، عملکرد دانه و برخی از ترکیبات بیوشیمیایی و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گندم

Table 3. Analysis of variance of the effect of irrigation interrupting levels and cultivars on 1000-grain weight, grain yield and some biochemical and antioxidant components in wheat

منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی df	میزان مجدد مشارکت ساقه‌ای کربن محلول Remobilization of WSC	مالون‌دی‌آلدئید MAD	فعالیت آنزیم پراکسیداز POD Activity	فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز SOD. Activity	کلروفیل a (Chl. a)	کلروفیل b (Chl. b)	کاروتنوئید Carotenoid	عملکرد دانه Yield	وزن هزار دانه 1000 weight seed
تکرار Replication (R)	2	88.91 ^{ns}	0.258 ^{ns}	58.94 ^{ns}	0.55 ^{ns}	0.37 ^{ns}	0.10 ^{ns}	1.07 **	5493.23 ^{ns}	11.51 ^{ns}
آبیاری Irrigation (I)	2	1320 **	28.23 **	26899 **	28.19 **	23.19 **	3.06 **	24.05 **	30449.17 **	117.30 **
خطای a (Error a)	4	164.4 ^{ns}	0.462 ^{ns}	86.59 ^{ns}	1.00 ^{ns}	0.28 ^{ns}	0.15 ^{ns}	0.17 **	3523.43 ^{ns}	5.10 ^{ns}
ارقام Cultivars(C)	3	643.2 **	14.43 **	3530 **	30.52 **	1.55 **	0.68 **	1.393 **	6803.51 *	249.51 **
I □C	6	60.02 ^{ns}	3.033 **	1883 **	3.68 **	1.29 **	0.29 ^{ns}	0.48 **	3473.03 ^{ns}	9.44 ^{ns}
خطای b (Error b)	18	49.98	0.22	74.65	0.52	0.23	0.13	0.03	2182.47	4.85
ضریب تغییرات (درصد) C.V. (%)		25.2	4.4	6.3	5.2	4.1	7.2	8.3	9.8	5.5

** معنی‌دار در سطح ۱ درصد، * معنی‌دار در سطح ۵ درصد، ns غیر معنی‌دار.

** significant at 1% level, * significant at 5% and ns non-significant

مالون‌دی‌آلدئید (MAD)، سوپراکسیددیسموتاز (SOD)، پراکسیداز (POD)، هیدرات‌های کربن محلول (WSC)، کلروفیل a و b (Chl.a, b)

Malondehaldeid (MAD), Superoxide dismutase (SOD), Peroxidase (POD), Water Soluble Carbohydrate (WSC), Chlorophyll a (Chl. a) and Chlorophyll b (Chl. b)

www.SID.ir

Archive of SID

جدول ٤- مقایسه میانگین‌ها تأثیر سطوح قطع آبیاری و ارقام بر انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول، کلروفیل b، عملکرد و وزن هزار دانه در گندم

Table 4. The effect of irrigation interrupting levels and cultivars on water soluble carbohydrate remobilization, Chlorophyll b, yield and 1000- grain weight of wheat

	انتقال مجدد (میلی‌گرم برگرم وزن ساقه) Remobilization ($mg^{-1}.g^{-1}$)	کلروفیل b (میلی‌گرم در گرم برگ تازه) Chl. b ($mg^{-1}.g.fw^{-1}$)	عملکرد (گرم در مترمربع) Yield ($gr.m^{-2}$)	وزن هزار دانه (گرم) 1000 grain weight (g)
آبیاری کامل Full irrigation	16.75[b]	13.82[a]	534.98[a]	44.49[a]
قطع آبیاری از دانه‌بندی Irrigation interrupting from grain setting	29.88[ab]	13.14[b]	463.95[b]	39.49[b]
قطع آبیاری از گل‌دهی Irr. interrupting from flowering	37.48[a]	12.808[b]	437.59[b]	38.75[b]
کوهدشت Koohdasht	35.94[a]	13.27[ab]	495.23[a]	41.96[b]
کریم Karim	33.31[a]	13.11[b]	506.25[a]	46.55[a]
احسان Ehsan	25.76[b]	13.62[a]	469.01[ab]	41.31[b]
گنبد Gonbad	17.13[c]	12.98[b]	444.89[b]	33.83[c]

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حروف مشابه می‌باشند بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means in each column followed by similar letter(s) are not significantly different at the 5% level of probability- Using LSD Test

اما در تیمار قطع آبیاری از پر شدن دانه میزان مالون‌دی‌آلدئید در رقم‌های احسان و گنبد (به‌ترتیب ۱۲ و ۱۲/۸ نانو مول در گرم برگ تازه) نسبت به رقم‌های کوهدشت و کریم (به‌ترتیب ۱۰/۲ و ۹/۳ نانو مول در گرم برگ تازه) افزایش بیش‌تری یافت. در تیمار قطع آبیاری از گل‌دهی نیز میزان مالون‌دی‌آلدئید در رقم‌های حساس گنبد و احسان (به‌ترتیب ۱۳/۴ و ۱۴/۲ نانو مول در گرم برگ تازه) نسبت به رقم‌های متحمل کریم و کوهدشت (به ترتیب ۱۰/۶ و ۱۰ نانومول در گرم برگ تازه) به‌طور معنی‌داری بیش‌تر بود. به‌طورکلی نتایج بیانگر این مطلب است که محتوای مالون‌دی‌آلدئید با افزایش شدت تنش افزایش‌یافته و این افزایش در رقم‌های حساس نسبت به ارقام متحمل بیشتر بود. این نتایج مطابقت دارد با گزارش القامدی (۲۰۰۹) که نشان دادند در طول مدت تنش خشکی روی رقم‌های گندم، میزان مالون‌دی‌آلدئید در هر دو رقم نسبت به شاهد به‌طور فزاینده‌ای زیاد شد. محققان گزارش کردند میزان مالون‌دی‌آلدئید در رقم حساس (سیدس) نسبت به رقم مقاوم افزایش بیشتری داشت (۲). در آزمایش مشابه دیگری توسط شریفی و محمدخانی (۲۰۱۶) پایین بودن میزان مالون دی آلدئید در شرایط تنش خشکی در برگ و سنبله رقم متحمل را نشان‌دهنده مقاومت بهتر این ژنوتیپ در برابر گونه‌های فعال اکسیژن دانستند. (۲۴).

پراکسیداز: نتایج تجزیه واریانس بیانگر اثر معنی‌دار تنش کم آبی و رقم و برهم‌کنش رقم و تنش کم آبی برای میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز بود (جدول ۳). نتایج به‌دست‌آمده از اثرات برهم‌کنش رقم و تنش کم آبی برای فعالیت آنزیم پراکسیداز (جدول ۵) حاکی از این است که ارقام در شرایط مختلف رطوبتی واکنش متفاوتی از خود نشان می‌دهند. به‌طوری‌که از نتایج جدول (۵) مشاهده می‌شود در تیمار آبیاری کامل بیش‌ترین و کمترین میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز را رقم‌های احسان و کوهدشت (به‌ترتیب ۱۹۹/۳ و ۱۸۰/۳ واحد بر میلی‌گرم پروتئین در دقیقه) داشتند،

www.SID.ir

Archive of SID

در تیمارهای قطع آبیاری از شروع پر شدن دانه و گل‌دهی رقم‌های متحمل کوهدشت و کریم نشان دادند از فعالیت آنزیمی بیش‌تری نسبت به ارقام حساس احسان و گنبد برخوردارند. به‌طورکلی نتایج این آزمایش نشان داد که فعالیت آنزیم پراکسیداز با افزایش شدت تنش افزایش‌یافته و این افزایش در رقم‌های متحمل نسبت به رقم‌های حساس بیشتر بود. مطابق با نتایج به‌دست‌آمده شریفی و همکاران (۲۰۱۲) گزارش دادند فعالیت آنزیم پراکسیداز در لاین‌های متحمل به خشکی (اوحدی) و نیمه متحمل (رساد) به ترتیب تا ۱۸۳ و ۱۰۷ درصد در مقایسه با شرایط کنترل شده افزایش یافت (۲۵). در آزمایش مشابه دیگری ونگ و همکاران (۲۰۱۵) به این نتیجه رسیدند که سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز در رقم‌های مقاوم نسبت به ارقام حساس افزایش بیشتری داشت. پژوهش‌گران مقاومت بیشتر رقم‌های متحمل در مقابل تنش اکسیداتیوی در شرایط تنش خشکی را ناشی از فعالیت بیشتر آنزیم پراکسیداز در رقم‌های متحمل دانستند (۲۹).

جدول ۵- مقایسه میانگین اثرات برهمکنش رقم و آبیاری بر محتوای مالون‌دی‌آلدئید، فعالیت آنزیم پراکسیداز، سوپراکسیددیسموتاز، میزان کلروفیل a و کاروتنوئید

Table 5. Mean comparisons of interaction between irrigation and cultivar on MAD, SOD, POD, Chl.a and Carotenoid

تیمار آبیاری Irrigation treatment	ارقام Cultivar	مالون‌دی‌آلدئید (نانو مول در گرم برگ تازه) MAD ($nmol^{-1}.g.fw^{-1}$)	پراکسیداز (واحد بر میلی‌گرم پروتئین در دقیقه) POD ($unit^{-1}.mg\ Protein^{-1}.min^{-1}$)	سوپراکسیددیسموتاز (واحد بر میلی‌گرم پروتئین در دقیقه) SOD ($unit^{-1}.mg\ Protein^{-1}.min^{-1}$)	کلروفیل a (میلی‌گرم در گرم برگ تازه) Chl a ($mg^{-1}.g.fw^{-1}$)	کاروتنوئید (میلی‌گرم در گرم برگ تازه) Carotenoid ($mg^{-1}.gr^{-1}$)
آبیاری کامل Full irrigation	کوهدشت	9.13^{ab}	180.33^{c}	13.80^{a}	8.50^{a}	5.92^{a}
	کریم	8.87^{b}	190.33^{b}	12.73^{ab}	8.55^{a}	6.03^{a}
	احسان	9.03^{ab}	199.33^{a}	12.17^{b}	9.07^{a}	6.03^{a}
	گنبد	9.30^{a}	193.66^{ab}	11.46^{b}	8.97^{a}	6.13^{a}
قطع آبیاری از دانه‌بندی Irrigation interrupting from grain setting	کوهدشت	10.20^{b}	251.46^{a}	14.70^{b}	7.94^{a}	5.16^{a}
	کریم	9.33^{b}	255.30^{a}	16.53^{a}	7.88^{a}	5.53^{a}
	احسان	12.00^{a}	214.86^{b}	11.93^{c}	7.23^{ab}	4.46^{b}
	گنبد	12.83^{a}	210.70^{b}	11.33^{c}	6.89^{b}	4.30^{b}
قطع آبیاری از گل‌دهی Irrigation interrupting from flowering	کوهدشت	10.66^{b}	330.13^{a}	16.26^{b}	7.02^{a}	3.66^{b}
	کریم	10.03^{b}	312.77^{a}	18.63^{a}	6.71^{a}	3.86^{a}
	احسان	13.36^{a}	256.43^{b}	14.03^{c}	5.25^{b}	2.80^{c}
	گنبد	14.26^{a}	242.37^{b}	13.33^{c}	5.00^{b}	2.50^{d}

میانگین‌ها در هر ستون که دارای حروف مشابه می‌باشند بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means, in each column, followed by similar letter(s) are not significantly different at the 5% level of probability- Using LSD Test.

سوپراکسید دیسموتاز: تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر تنش کم آبی و رقم و برهم‌کنش رقم و تنش کم آبی بر میزان فعالیت آنزیم SOD معنی‌دار بود (جدول ۳). نتایج به‌دست‌آمده از اثرات برهم‌کنش رقم و تنش کم آبی (جدول ۵) نشان داد که در سطح تیمار آبیاری کامل بیش‌ترین و کمترین میزان فعالیت این

www.SID.ir

Archive of SID

آنزیم را به ترتیب ارقام کوهدشت (۱۳/۸ واحد بر میلی‌گرم پروتئین در دقیقه) و گنبد (۱۱/۵ واحد بر میلی‌گرم پروتئین در دقیقه) به خود اختصاص دادند. در این تیمار ارقام کریم، احسان و گنبد اختلاف معنی‌دار نداشتند. با افزایش تنش کم آبی در تیمار قطع آبیاری از شروع پر شدن دانه و قطع آبیاری از گل‌دهی ارقام متحمل کریم و کوهدشت نشان دادند از نظر آماری از فعالیت آنزیمی بالاتری نسبت به ارقام حساس احسان و گنبد برخوردارند (جدول ۵). مشابه نتایج به‌دست‌آمده حسن‌پور لسکو کلایه و همکاران (۲۰۱۵) در بررسی اثر تنش خشکی بر روی ارقام گندم نشان دادند که فعالیت آنزیم SOD در شرایط عدم تنش از ۱۵/۵ به ۱۷/۵۳ واحد بر میلی‌گرم پروتئین بر دقیقه در شرایط تنش افزایش یافت. محققان بیان داشتند که افزایش فعالیت این آنزیم تحت تنش خشکی باعث افزایش مقاومت گیاه در مقابل تنش خشکی شده و از کاهش رشد عملکرد گیاه جلوگیری می‌کند. در نتیجه ارقام دنا و سیمره به‌عنوان ارقام مقاوم فعالیت آنزیمی زیادتری نشان دادند (۱۴). در آزمایش مشابه دیگری ونگ و همکاران (۲۰۱۵) گزارش کردند با ادامه تنش خشکی بیشترین بیان آنزیم SOD در برگ‌های گیاهچه رقم مقاوم (چانگو ۱۳۴) و کمترین میزان در برگ‌های گیاهچه رقم حساس (شان ۲۵۳) اتفاق افتاد (۲۹).

کلروفیل a، b و کارتنوئیدها: نتایج تجزیه واریانس به‌دست‌آمده (جدول ۳) مشخص کرد اثر تنش کم آبی و رقم بر کلروفیل a، b و محتوای کارتنوئیدها معنی‌دار شد. اثر برهمکنش تنش کم آبی و رقم بر مقدار کلروفیل a و کارتنوئیدها معنی‌دار اما برای کلروفیل b معنی‌دار نشد. اثرات برهم‌کنش رقم و تنش کم آبی برای مقدار کلروفیل a (جدول ۵) نشان می‌دهد که در شرایط آبیاری کامل بین ارقام اختلاف معنی‌داری وجود نداشت. با افزایش تنش در تیمارهای قطع آبیاری پس از گل‌دهی مقدار کلروفیل a در تمام ارقام مورد بررسی کاهش یافت این کاهش در ارقام حساس بیشتر بود. به‌طوری‌که نتایج جدول (۵) نشان می‌دهد؛ در تیمار قطع آبیاری از شروع پر شدن دانه رقم گنبد کمترین مقدار کلروفیل a (۶/۹ میلی‌گرم بر گرم برگ تازه) را داشت. سایر ارقام در این تیمار اختلاف معنی‌داری نداشتند. در تیمار قطع آبیاری از گل‌دهی ارقام کوهدشت و کریم (به ترتیب ۷ و ۶/۷ میلی‌گرم بر گرم برگ تازه) نشان دادند از نظر آماری از غلظت کلروفیل a بالاتری نسبت به ارقام احسان و گنبد (۵/۳ و ۵ میلی‌گرم بر گرم برگ تازه) برخوردارند. این نتیجه می‌تواند به دلیل تخریب بیشتر کلروفیل در ارقام حساس تحت شرایط تنش حاصل شده باشد. افزایش تنش کم آبی در تیمارهای قطع آبیاری همچنین سبب کاهش معنی‌داری در غلظت کلروفیل b گردید (جدول ۳). نتایج پژوهش حاضر نشان داد غلظت کلروفیل b از ۱۳/۸ میلی‌گرم بر گرم برگ تازه در تیمار آبیاری کامل به ۱۳/۱ میلی‌گرم بر گرم برگ تازه (۵ درصد کاهش) در تیمار قطع آبیاری از شروع پر شدن دانه و ۱۲/۸ میلی‌گرم بر گرم برگ تازه (۷ درصد کاهش) در تیمار قطع آبیاری از گل‌دهی کاهش یافت. بیش‌ترین و کمترین میزان غلظت کلروفیل b به ترتیب در ارقام احسان با ۱۳/۶۲ و گنبد با ۱۲/۹ میلی‌گرم بر گرم برگ تازه به دست آمد. مشابه نتایج به‌دست‌آمده در این آزمایش گزارشات تعدادی از آزمایشات دیگر نیز حاکی از این است که طی تنش خشکی آخر فصل میزان کلروفیل تحت تأثیر قرارگرفته و در مقایسه با شرایط آبیاری نرمال به‌طور معنی‌داری کاهش نشان داد. محققان نشان دادند ارقام متحمل به تنش، کلروفیل برگ بیشتری را نگه می‌دارند (۱۱، ۴). کاروتنوئیدها، گلوتاتیون، ترکیبات فنلی به عنوان ترکیبات غیر آنزیمی نقش مهمی در حذف گونه‌های فعال اکسیژن

www.SID.ir

Archive of SID

دارند (۷). نتایج اثرات برهمکنش تیمار آبیاری و رقم بر میزان این ترکیب (جدول ۵) نشان می‌دهد ارقام در تیمار آبیاری کامل از نظر محتوای کاروتنوئید اختلاف معنی‌داری نداشتند؛ اما با افزایش تنش میزان کارتنوئید در ارقام کوهدشت و کریم به ترتیب از ۵/۹ و ۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه برگ در تیمار آبیاری کامل به ۵/۲ و ۵/۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه برگ در تیمار قطع آبیاری از شروع پر شدن دانه و ۳/۷ و ۳/۹ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه برگ در تیمار قطع آبیاری از گل‌دهی کاهش یافت در صورتی که روند تغییرات محتوای کاروتنوئید برای ارقام حساس احسان و گنبد از ۶ و ۶/۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه برگ در تیمار آبیاری کامل به ۴/۵ و ۴/۳ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه برگ در تیمار قطع آبیاری از شروع پر شدن دانه و ۲/۸ و ۲/۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه برگ در تیمار قطع آبیاری از گل‌دهی بود. به‌طورکلی می‌توان بیان داشت با افزایش تنش مقدار کارتنوئید در کلیه ارقام مورد بررسی کاهش‌یافته اما این کاهش در ارقام حساس بیش‌تر بود. در بررسی مشابه دیگری روی اثر تنش خشکی انتهای فصل بر ارقام گندم مشخص شد که مقدار کلروفیل و کاروتنوئید تحت شرایط تنش آبی در هر دو رقم گندم به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. پژوهش‌گران گزارش دادند در شرایط تنش خشکی رقم متحمل (C-306) مقادیر بیشتری از این رنگ‌دانه‌ها را به خود اختصاص داد (۱۳). هوولت و پاکسان (۲۰۰۶) نیز ضمن بیان نتایج مشابه، گزارش کردند که کاهش در کل کاروتنوئیدها در پاسخ به تنش خشکی می‌توانند به کم کردن گونه‌های فعال اکسیژن که توسط تنش خشکی تولید می‌شوند کمک کند (۱۷). در آزمایش دیگری روی اثر تنش خشکی بر ارقام گندم، سانیتاتا و گابریلا (۱۹۹۹) گزارش کردند که کاروتنوئیدها نقش حفاظتی در مقابل تنش اکسیداتیو القاء شده دارند و در سمیت‌زدایی از کلروفیل نیز مؤثرند و باعث کاهش اثرات سمی رادیکال‌های آزاد می‌شوند (۲۱).

عملکرد و وزن دانه: نتایج تجزیه واریانس به‌دست‌آمده در این آزمایش (جدول ۳) نشان داد که اثر تنش کم آبی و رقم بر عملکرد دانه و وزن هزار دانه معنی‌دار بود. با افزایش تنش میزان عملکرد از ۵۳۵ گرم در مترمربع در تیمار آبیاری کامل به ۴۶۴ گرم در مترمربع (۱۳/۳ درصد کاهش) در تیمار قطع آبیاری از شروع پر شدن دانه و ۴۳۷/۶ گرم در مترمربع (۱۸/۲ درصد کاهش) در تیمار قطع آبیاری از گل‌دهی کاهش یافت. طبق نتایج به‌دست‌آمده عدم آبیاری در مرحله پر شدن دانه، عملکرد دانه را به میزان ۷۱ گرم در مترمربع نسبت به آبیاری کامل کاهش داد. درصورتی‌که این مقدار در قطع آبیاری از زمان گل‌دهی (شرایط حاکم بر منطقه در سال اجرای طرح) ۹۷/۴ گرم در مترمربع بود. افزایش تنش کم آبی وزن هزار دانه را از ۴۴/۵ گرم در تیمار آبیاری کامل به ۳۹/۵ گرم (۱۱/۲ درصد کاهش) در تیمار قطع آبیاری از شروع پر شدن دانه و ۳۸/۶ گرم (۱۳/۳ درصد کاهش) در تیمار قطع آبیاری از گل‌دهی کاهش داد. ارقام بکار رفته در این آزمایش از نظر عملکرد و وزن هزار دانه تفاوت معنی‌داری داشتند. بیش‌ترین مقدار عملکرد و وزن هزار دانه را رقم کریم (به ترتیب ۵۰۶/۳ گرم در مترمربع، ۴۶/۶ گرم) و کمترین مقدار را گنبد (به ترتیب ۴۴۴/۹ گرم در مترمربع، ۳۳/۸ گرم) به خود اختصاص دادند. روند تغییرات عملکرد و وزن هزار دانه در تیمارهای مختلف آبیاری (جدول ۴) بیانگر این مطلب است که تنش کم آبی در مرحله پر شدن دانه تا رسیدگی فیزیولوژیکی تأثیر بیشتری نسبت به مرحله گل‌دهی تا شروع پر شدن دانه بر عملکرد و وزن هزار دانه داشته است. مشابه نتایج به‌دست‌آمده در این آزمایش، سعیدی و مرادی (۲۰۱۱) نیز گزارش دادند که عملکرد دانه در تنش رطوبتی ۱۴ روز بعد از گرده‌افشانی تا زمان رسیدگی

www.SID.ir

Archive of SID

نسبت به زمانی که تنش رطوبتی از زمان گرده‌افشانی تا ۱۴ روز بعد اعمال شد بیشتر کاهش یافت (۲۲). تاتار و همکاران (۲۰۱۶) علت کاهش عملکرد ارقام در شرایط تنش را ناشی از کاهش میزان فتوآسیمیلات تولیدی طی فرآیند فتوسنتز دانسته و اظهار کردند این امر سبب کاهش وزن هزار دانه و به طبع عملکرد شده است (۲۷). سایر محققین کاهش عملکرد در اثر تنش پس از گل‌دهی را ۴۹/۹ درصد در کبوتر آهنگ اصفهان (۳) و ۳۳/۹ درصد در کرمانشاه (۱) اعلام کردند.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج نشان داد که در شرایط تنش خشکی فعالیت بیشتر آنزیم‌های پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز از اثرات زیان‌بار تنش اکسیداتیوی بر غشاء سلولی جلوگیری به عمل آورد. حفظ مقادیر بالاتر کلروفیل a، b و کاروتنوئیدهای در شرایط تنش پس از گل‌دهی باعث شد تا رقم‌های متحمل با تداوم بیشتر تولید مواد فتوسنتزی، پایداری عملکرد بالاتری در شرایط خشکی داشته باشند. در این پژوهش مشخص شد که انتقال مجدد هیدرات‌های کربن اندوخته از ساقه به دانه می‌تواند در شرایط تنش که فرآیند فتوسنتز کاهش می‌یابد نقش مهمی در جبران کمبود مواد فتوسنتزی داشته باشد. نتایج این آزمایش نشان داد تنش در مرحله پر شدن دانه نسبت به زمان گل دهی تا شروع پر شدن دانه خسارت بیش‌تری به عملکرد و وزن دانه وارد می‌کند لذا توصیه می‌گردد در شرایط مشابه با این آزمایش چنانچه به دلیل کمبود آب فقط امکان یک یا دو مرحله آبیاری وجود داشته باشد در مرحله پر شدن دانه‌ها داده شود.

منابع

1. Abdoli, M., Saeidi, M., Jalali Honarmand, S., Mansoorifar, S., and Ghobadi, M. 2013. Evaluation of some physiological and biochemical traits and their relationships with yield and its components in some improved wheat cultivars under post-anthesis water deficit. Environ. Stresses Crop Sci., 6(1): 47-63. (In Persian).
2. Al-Ghamdi A. 2009. Evaluation of oxidative stress in two wheat (*Triticum aestivum*) cultivars in response to drought. Int. J. Agric. Biol., 11: 7-12.
3. Afiuni, D., Akbari, Gh.A., Allahdadi, I., Najafian, G., and Safaei, L. 2016. Study on physiological characteristics of bread wheat genotypes response to water stress after anthesis and zinc foliar application. J. Plant Ecophysiol., 8(27): 1-19. (In Persian).
4. Arnon, A.N. 1967. Method of extraction of chlorophyll in the plants. Agron. J. 23:112-121.
5. Aghanejad, M., Mahfoozi, S., and Sharghi, S. 2015. Effects of late-season drought stress on some physiological traits, yield and yield components of wheat genotypes. Biol. Forum- Int. J. 7(1): 1426-1431.
6. Beauchamp, C., and Fridovich, I. 1971. Superoxide dismutases: improved assays and an assay predictable to acrylamide gels. Ann. Clin. Biochem., 44: 276–287.
7. Caverzan, A., lice Casassola, A., and Patussi Brammer, S. 2016. Antioxidant responses of wheat plants under stress. Genet. Mol. Biol., 39(1): 1-6.
8. Chance, B., and Maehly, A.C. 1995. Assay of catalase and peroxidase. Acad. Press. New York.
9. del Pozo, A., Yáñez, A., Matus, I., Tapia, G., Castillo, D., Sanchez-Jardón, L., and Araus, J. 2016. Physiological traits associated with wheat yield potential and performance under water-stress in a mediterranean environment. Front Plant Sci., 7: 987.
10. Ezzat Ahmadi, M., Noormohammadi, GH., Ghodsi, M., and Kafi, M. 2011. Effect of water stress and source limitation on accumulation and remobilization of photoassimilates in

www.SID.ir

Archive of SID

wheat genotypes. Iran. J. Field Crops Res., 9 (2): 229- 241. (In Persian).
11. Gregersen, P.L., and Holm, P.B. 2007. Transcriptome analysis of senescence in the flag leaf of wheat. Plant Biotecnol., 5: 192-206.
12. Gupta, A.K., Kaur, K., and Kaur, N. 2011. Stem reserve mobilization and sink activity in wheat under drought conditions. Am. J. Plant Sci., 2: 70-77.
13. Gupta, S., Gupta, N.K., Arora, A., Agarwal, V.P., and Purohit, A.K. 2012. Effect of water stress on photosynthetic attributes, membrane stability and yield in contrasting wheat genotypes. Indian J. Plant Physiol., 17(1): 22-27.
14. Hassanpour Lescokelaye, K., Ahmadi, J., Daneshyan, J., and Hatami, S. 2015. Changes in chlorophyll, protein and antioxidant enzymes on durum wheat under drought stress. J. Crop Breed. 7(15): 76-87. (In Persian).
15. Hassid, W.Z., and Neufeld, F. 1964. Quantitative determination of starch in plant tissues. In: Whistler, R., Paschall, E., (Eds). Methods in carbohydrate chemistry. Acad. Press, New York. p. 33.
16. Heidari-Sharifabad, H. 2008. Drought mitigation strategies for the agriculture sector. The 10th Iran. Congr. Crop Sci. 18-20 Aug. 2008, SPII, Karaj, Iran.
17. Howltt, A.C., and Pogson, B.J. 2006. Carotenoid accumulation and function in seeds and non-green tissues. Plant Cell Environ., 29: 435-445.
18. Jung, S. 2004. Variation in antioxidant metabolism of young and mature leaves of arabidopsis thaliana subjected to drought. Plant Sci., 166: 459-466.
19. Nageswara R.R.C., Talwar, H.S., and Wright, G.C. 2001. Rapid assessment of specific leaf area and leaf nitrogen in peanut (*Arachis hypogaea* L.) using chlorophyll meter. J. Agron. Crop Sci., 189: 175-182.
20. Ramachandra-Reddy, A., Chaitanya, K.V., Jutur, P.P., and Sumithra, K. 2004. Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus Alba L.*) cultivars. Environ. Exp. Bot. 52 (1): 33-42.
21. Sanitata, L., and Gabbriella, R. 1999. Response to Cd in higher plants-Review. Environ. Exp. Bot., 45: 105-130.
22. Saeidi, M., and 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. Iran. J. Crop Sci., 13(3): 548-564. (In Persian).
23. Shao, H.B., Liang, Z.S., and Shao, M.A. 2005. Changes of some anti-oxidative enzymes under soil water deficits among 10 wheat genotypes at maturation stage. Colloids Surf. B Biointerfaces. 45: 7–13.
24. Sharifi, P., and Mohammadkhani, N.N. 2016. The evaluation of antioxidant enzymes role in seed yield of some wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under drought stress at post anthesis. J. Plant Ecophsiol., 8(25): 65-77. (In Persian).
25. Sharifi, P., Amirnia, R., Majidi, E., Hadi, H., roustaii, M., Nakhoda, B., Alipoor, H.M., and Moradi, F. 2012. Relationship between drought stress and some antioxidant enzymes with cell membrane and chlorophyll stability in wheat lines. Afr. J. Microbiol. Res. 6(3): 617-623, 23.
26. Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K., and Foulkes, M.J. 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in UK. Crop Sci., 45:175–185.
27. Tatar, Ö. Brück, H., and Asch, F. 2016. Photosynthesis and remobilization of dry matter in wheat as affected by progressive drought stress at stem elongation stage. J. Agron. Crop Sci., 202: 292-299.
28. Valentovic, P., Luxova, M., Kolarovi, L., and Gasparikora. O. 2006. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, memberane stability and water relation in two maize. Plant Soil Environ., 52 (4):186-191.
29. Weng, M., Cui, L., Liu, F., Zhang, M., Shan, L., Yang, S., and Deng, X. 2015.

www.SID.ir

Archive of SID

Effects of drought stress on antioxidant enzymes in seedlings of different wheat genotypes. Pak. J. Bot., 47(1): 49-56.

30. Yadhu Suneja, A., Gupta, K., Sharma, A. and Bains, N.S. 2015. Differential response of wild and cultivated wheats to water deficits during grain development: changes in soluble carbohydrates and invertases. Physiol. Mol. Biol. Plant., 21(2): 169–177.
31. Zhang, Y.P., Zhang, Y.H., Xue, Q.W., and Wanga, Z.M. 2013. Remobilization of water soluble carbohydrates in non-leaf organs and contribution to grain yield in winter wheat under reduced irrigation. Int. J. Plant Prod., 7(1): 97-116.

www.SID.ir

Archive of SID

www.SID.ir