

بررسی تبادلات گازی در ژنوتیپ های مختلف گندم (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش خشکی

Study on Gas Exchange in Different Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes under Moisture Stress Conditions

ابراهیم روحی^۱ و عادل سی و سه مرده^۲

۱- مربی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی کردستان، سنندج

۲- استادیار، دانشکده کشاورزی دانشگاه کردستان، سنندج

تاریخ پذیرش: ۱۳۸۶/۵/۴

تاریخ دریافت: ۱۳۸۵/۳/۱۱

چکیده

روحی، ا. و سی و سه مرده، ع. ۱۳۸۷. بررسی تبادلات گازی در ژنوتیپ های مختلف گندم (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش خشکی. نهال و بدر ۲۴: ۴۵-۶۲.

بررسی فاکتورهای روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای محدودکننده فتوسنتز ممکن است در درک مبانی فیزیولوژیک مقاومت به خشکی موثر باشد. به منظور مطالعه پارامترهای گازی در ژنوتیپ های پیشرفته گندم دیم یک آزمایش مزرعه‌ای در سال ۸۳-۱۳۸۲ در ایستگاه تحقیقات دیم قاملو در استان کردستان انجام شد. از یک طرح کرت‌های خرد شده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با دو کرت اصلی (شرایط دیم و شرایط آبی)، ۲۰ ژنوتیپ گندم دیم به عنوان کرت فرعی (۱۹ لاین و ژنوتیپ پیشرفته همراه با شاهد سرداری) با سه تکرار استفاده شد. با استفاده از دستگاه IRGA و سطح برگ سنج تبادلات گازی (غلظت CO₂ زیر روزنه، هدایت مزوفیلی، سرعت فتوسنتز، تعرق، کارآیی مصرف آب فتوسنتزی و هدایت مزوفیلی) و سطح برگ اندازه‌گیری شد. با استفاده از شاخص حساسیت به تنش (Stress Susceptibility Index) SSI ژنوتیپ‌های آزمایش به سه گروه مقاوم، حساس و متحمل نسبت به خشکی گروه‌بندی شدند. در شرایط دیم غیر از کارآیی مصرف آب کلیه پارامترهای گازی کاهش یافتند اما این کاهش در گروه مقاوم کمتر از حساس بود. به عنوان مثال کاهش فتوسنتز در گروه حساس ۶۰ درصد بود در حالی که در گروه مقاوم ۱۱ درصد بود. همچنین کاهش هدایت مزوفیلی در شرایط دیم نسبت به هدایت روزنه‌ای بیشتر بود (۲۰ درصد بیشتر از هدایت روزنه‌ای). بنابراین می‌توان نتیجه‌گیری کرد که در کاهش فتوسنتز در شرایط دیم اثر محدودکننده عوامل غیر روزنه‌ای بیشتر از عوامل روزنه‌ای است.

واژه‌های کلیدی: گندم دیم، تبادلات گازی، سطح برگ.

مقدمه

در حال حاضر مهم‌ترین شاخص تحمل به خشکی مورد استفاده در برنامه‌های به نژادی ارزیابی عملکرد دانه در شرایط آبیاری و تنش است. درک مکانیسم‌های فیزیولوژیک که قادر به سازگار شدن گیاه در شرایط محدودیت رطوبتی بوده و باعث حفظ رشد و تولید در طول دوره خشکی می‌شوند می‌تواند در انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی و استفاده از این صفات در برنامه‌های اصلاحی موثر باشد (Zaharieva et al., 2001). در میان فرایندهای فیزیولوژیک، فتوسنتز یکی از اساسی‌ترین این فرایندها در رشد و تولید محسوب شده و نگهداری سرعت اسیمیلاسیون کربن تحت شرایط تنش اهمیت اساسی در تولید دارد (Lawlor, 1995).

رشد محصولات زراعی در شرایط تنش خشکی به واسطه محدود شدن فتوسنتز کاهش می‌یابد. تنش رطوبتی موجب کاهش سرعت فتوسنتز و تعرق در بسیاری از گونه‌های گیاهی می‌شود (Candon et al., 2002). شواهد و مستندات بیانگر آن است که تنش رطوبتی تاثیر مستقیم بر بیوشیمی کلروپلاست نظیر کاهش فعالیت فتوسیستم I و II، بازدارندگی سیکل کالوین و کاهش فسفوریلاسیون نوری دارد (Lawlor, 1995). کاهش فتوسنتز می‌تواند به عوامل روزه‌ای و غیر روزه‌ای نسبت داده شود (Del Blanco et al., 2000). کاهش هماهنگ فتوسنتز و هدایت روزه‌ای در تنش ملایم

نشان‌دهنده محدودیت روزه‌ای در فتوسنتز است (Austin, 1989). بستن روزه‌ها موجب کاهش همزمان فتوسنتز و هدایت روزه‌ای می‌شود (Koc et al., 2003)؛ چنین گزارش شده است که اجتناب از تنش و وجود تنوع در پتانسیل آب برگ در بین ژنوتیپ‌ها در تنش خشکی ناشی از تفاوت در جذب آب و یا تفاوت در میزان مقاومت روزه‌ای است (Blum et al., 1981). اگرچه بسته شدن روزه‌ها از طریق کاهش اتلاف آب گیاه می‌تواند در مقاومت به خشکی موثر باشد اما بسته شدن روزه در تنش خشکی باعث افزایش دمای برگ می‌شود (Ritchie et al., 1990) و اجتناب از تنش که کاملاً به واسطه بسته شدن روزه‌ای باشد به دلیل توقف فتوسنتز نامطلوب است (Blum et al., 1981). تیر و همکاران (Teare et al., 1973) بیان داشتند که بسته شدن روزه برای مدت طولانی می‌تواند به تخریب کلروپلاست منتهی شود. فیشر و همکاران (Fischer et al., 1998) و باروتجولار و همکاران (Barutcular et al., 2000) نیز در ارتباط با محدودیت‌های غیر روزه‌ای صفت هدایت مزوفیلی (میزان فتوسنتز به غلظت CO₂ درون روزه‌ای) را مطرح و اظهار داشته‌اند که عامل اصلی محدود کننده فتوسنتز، کاهش هدایت مزوفیلی است. بلوم (Blum, 1990) با مقایسه دو رقم قدیمی و جدید گندم بیان داشت که

فتوسنتز تک برگ در ژنوتیپ‌های برگ بزرگ بیشتر خواهد بود (Rahimian Mashhadi and Banaian, 1998). در ارتباط با همبستگی بین عملکرد دانه و میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ گزارش‌های مختلفی وجود دارد. اگرچه تعدادی از محققین رابطه مثبتی بین عملکرد دانه و میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ گزارش کرده‌اند (Reynolds *et al.*, 2000؛ Lomis and Amlhor, 1999). اما استین (Austin, 1989) بیان داشت که ژنوتیپ‌هایی با سرعت فتوسنتز بالا دارای تعداد برگ کمتر، وزن مخصوص برگ بیشتر و در نتیجه سطح تک برگ کمتری بوده و تفاوتی بین ژنوتیپ‌های با سرعت فتوسنتز زیاد و کم از این نظر وجود ندارد.

در تنش خشکی ارقامی که توانایی حفظ روزه‌های باز را داشتند از نظر عملکرد پایدار بودند (Verona and Calcagno, 1991). گزارش‌های متفاوتی در این ارتباط وجود دارد. در جو همبستگی بین عملکرد و هدایت روزه‌ای در تیمار تنش خشکی مثبت و معنی‌دار گزارش شده است اما در شرایط شاهد این همبستگی معنی‌دار نبود (Gonzalez *et al.*, 1999). مارتین و همکاران (Martin *et al.*, 1989) همبستگی منفی را بین هدایت روزه‌ای در برگ‌های جو و تحمل به خشکی گزارش کردند. کلارک و مک کایگ (Clarke and McCaige, 1982) هیچ گونه رابطه‌ای بین عملکرد و مقاومت روزه‌ای نیافتند.

رقم جدید سرعت فتوسنتزی بیشتری دارد و این سرعت فتوسنتز به واسطه هدایت مزوفیلی بیشتر بود. نیکولاس و همکاران (Nicolas *et al.*, 1985) در مقایسه دو رقم گندم در شرایط گلخانه‌ای نشان دادند که فتوسنتز در رقم متحمل در انتهای تنش حدود ۶۰٪ بیشتر از رقم حساس بود. ریچی و همکاران (Ritchie *et al.*, 1990) مشاهده کردند که مقاوم‌ترین ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش خشکی ظرفیت فتوسنتزی و هدایت روزه‌ای بیشتری در مقایسه با ژنوتیپ‌های حساس‌تر دارند.

تنوع ژنتیکی زیادی از لحاظ قابلیت فتوسنتز در ارقام مختلف گندم و جو وجود دارد که احتمالاً به واسطه بازنگه‌داشتن روزه‌ها با وجود کاهش پتانسیل آب برگ در شرایط تنش رطوبتی است (Shiferaw and Baker, 1996). توانایی بازنگه‌داشتن روزه‌ها در تنش گرچه باعث کاهش آب برگ می‌شود اما با ورود CO₂ و حفظ فتوسنتز و تولید بیشتر همراه است. با توجه به این موضوع ریچاردز (Richards, 1996) عملکرد را مستلزم تعرق و جذب CO₂ دانسته است. میزان فتوسنتز محصول زراعی به سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ و مساحت سطح هر برگ بستگی دارد، اما به نظر می‌رسد که مساحت سطح سبز برگ به ویژه در اواخر رشد مهم‌تر باشد (Bell and Incoll, 1990). از آن جایی که اختلاف در مساحت هر برگ در مقایسه با اختلاف در سرعت فتوسنتز معمولاً خیلی بیشتر است، بنابراین سرعت

انجام شد. هر کرت فرعی شامل شش خط شش متری با فاصله ردیف ۱۷ سانتی متر بود. نمونه گیری از چهار خط وسط با حذف نیم متر از ابتدا و انتهای هر کرت انجام شد. کرت های اصلی آزمایش شامل شرایط دیم و شرایط بدون تنش از نظر رطوبتی (آبیاری پس از قطع بارندگی های بهاره و بر اساس نیاز و عرف منطقه در مراحل ظهور سنبله، گلدهی و پر شدن دانه انجام شد) و عامل فرعی شامل ژنوتیپ پیشرفته گندم دیم بودند. به منظور یکنواختی در امر آبیاری با استفاده از کنتوری که بر سر مسیر لوله اصلی آبیاری قرار گرفت میزان آب ورودی به هر کرت اصلی کنترل شد. اندازه گیری سطح برگ با استفاده از دستگاه سطح برگ سنج مدل Lam 2000 در مرحله گلدهی انجام شد. برای این کار در مرحله گلدهی تعداد ده برگ پرچم سالم از هر کرت انتخاب و پس از تعیین سطح به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۵ درجه خشک شده و وزن آن ها تعیین شد. سطح ویژه برگ از تقسیم سطح برگ بر وزن آن تعیین شد.

به منظور اندازه گیری میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ، هدایت روزنه ای، تعرق و غلظت CO₂ درون روزنه ای از دستگاه IRGA مدل LCA4 ساخت کمپانی ADC کشور انگلستان استفاده شد. تمامی اندازه گیری ها در مرحله گلدهی و در شدت نور محیط ۱۴۰۰-۱۲۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه در ساعت ۱۰ تا ۱۲ صبح و در یک روز آفتابی با آسمان صاف (بدون نیاز به منبع

وینتر و همکاران (Winter et al., 1988) گزارش کردند که هدایت روزنه ای برگ تکنیک مفیدی برای غربال ژنوتیپ ها نیست و مستندات نیز نشان می دهند که تفسیر نتایج مقاومت روزنه ای در برگ به شرایط محیطی و سن گیاه بستگی دارد (Clarke and McCaig, 1982) ولی به هر حال استفاده از مقاومت روزنه ای یک ره یافت برای غربال جمعیت های بزرگ در جهت تحمل به خشکی مقایسه ژنوتیپ ها از نظر صفات فیزیولوژیکی است (Ritchie et al., 1990).

این تحقیق نیز در راستای درک بهتر عوامل مربوط به تبادلات گازی در شرایط تنش و بدون تنش رطوبتی و همچنین بررسی تنوع ژنتیکی این صفات به منظور استفاده در برنامه های به نژادی غلات دیم انجام شد.

مواد و روش ها

در این تحقیق تعداد ۱۹ ژنوتیپ پیشرفته گندم دیم همراه با شاهد رقم سرداری در یک طرح کرت های خرد شده در قالب بلوک های کامل تصادفی با سه تکرار در سال ۸۳-۱۳۸۲ در ایستگاه تحقیقات دیم قاملو در شرق استان کردستان بررسی شد. مصرف کود نیتروژن بر اساس نتایج آزمون خاک و با فرمول N₄₅ خالص از منبع اوره بود که دوسوم آن در پاییز همراه کاشت و بقیه در بهار به صورت سرک مصرف شد. کاشت با بذر کار آزمایشی و بر اساس ۴۰۰ دانه در متر مربع با قوه نامیه ۹۸٪

می‌توان ژنوتیپ‌های حساس و مقاوم را بدون توجه به پتانسیل عملکرد آن‌ها مشخص کرد (Naderi *et al.*, 2000). تجزیه آماری داده‌ها و رسم نمودارها با استفاده از نرم افزار آماری SPSS، MSTATC و EXCEL انجام شد.

نتایج و بحث

پس از اندازه‌گیری عملکرد دانه بر اساس شاخص حساسیت به تنش SSI ژنوتیپ‌های مختلف به سه گروه مقاوم، متحمل و حساس نسبت به خشکی تقسیم‌بندی شدند. ژنوتیپ‌های شماره ۲، ۴، ۵، ۱۸ و ۱۹ که دارای کمترین میزان SSI بودند در گروه ژنوتیپ‌های مقاوم و ژنوتیپ‌های شماره ۹، ۳، ۱۲، ۱۱ و ۱۳ که دارای بیشترین میزان SSI بودند در گروه ژنوتیپ‌های حساس و بقیه در گروه ژنوتیپ‌های با عکس‌العمل متحمل نسبت به خشکی قرار گرفتند (جدول ۱). کلارک و مک کایگ (Clarke and McCaig, 1982) با استفاده از متوسط شاخص حساسیت به تنش در طی دو سال، هفت ژنوتیپ از ۲۳ ژنوتیپ گندم مورد بررسی را به عنوان ژنوتیپ‌های مقاوم و چهار رقم را به عنوان ژنوتیپ‌های حساس معرفی کردند. عدم مشاهده همبستگی بین شاخص حساسیت به تنش با پتانسیل عملکرد در شرایط مطلوب (شکل ۱) نشان می‌دهد که حساسیت به تنش و پتانسیل عملکرد مستقل از همدیگر هستند (Ehdaei *et al.*, 1988). اما فیشر و وود

نوری دستگاه) و رطوبت نسبی ۲۹/۷ درصد انجام شد. در هر دو کرت آبیاری شده و دیم صفات مورد نظر با قرار دادن قسمت میانی برگ پرچم ساقه اصلی (در دو بوته) در داخل محفظه شیشه‌ای دستگاه، ثبت شد. هدایت مزوفیلی از تقسیم میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ به غلظت CO₂ درون روزنه‌ای به دست آمد (Fischer *et al.*, 1998). به منظور تعیین کارایی مصرف آب فتوسنتزی میزان فتوسنتز به هدایت روزنه‌ای تقسیم شد (Ritchie *et al.*, 1990).

به منظور ارزیابی تحمل به خشکی ژنوتیپ‌ها از شاخص حساسیت به تنش SSI استفاده شد که مقدار آن از رابطه زیر محاسبه شد (Fischer and Maurer, 1978):

$$SSI = (1 - y_s / y_p) / SI$$

در این فرمول y_s و y_p به ترتیب عملکرد هر رقم در شرایط محیط بدون تنش و محیط تنش است و برای محاسبه شدت تنش SI (Stress Intensity)، میانگین عملکرد دانه کلیه ارقام در شرایط تنش (y_s) و میانگین عملکرد دانه همان ارقام در محیط بدون تنش (y_p) اندازه‌گیری شد و از رابطه زیر مقدار آن محاسبه شد:

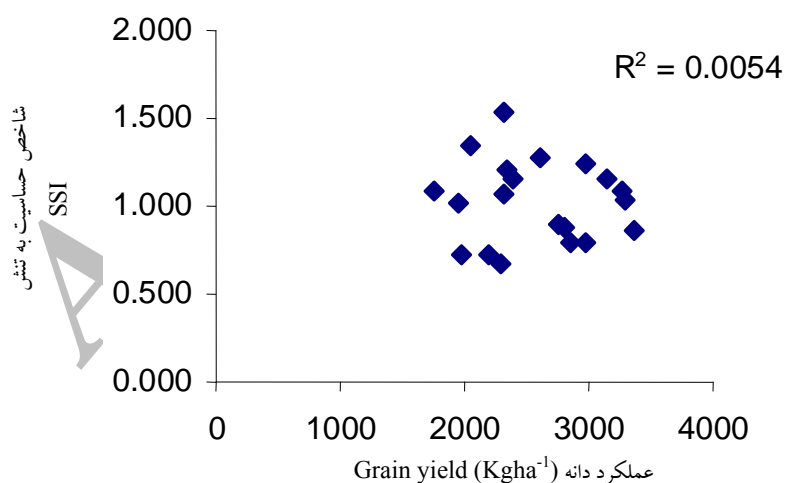
$$SI = 1 - (y_s / y_p)$$

ارزیابی ژنوتیپ‌ها با استفاده از شاخص SSI، مواد آزمایشی را صرفاً بر اساس مقاومت و حساسیت دسته‌بندی می‌کند به عبارت دیگر با استفاده از این مدل

جدول ۱- میانگین عملکرد دانه و شاخص حساسیت به تنش ژنوتیپ‌های مختلف گندم در شرایط دیم (تنش) و آبی (شاهد)

Table 1. Mean grain yield and stress susceptibility index (SSI) of different wheat genotypes under dryland (stress) and irrigation (control) conditions

شماره No.	ژنوتیپ Genotype	عملکرد دانه (Kgha ⁻¹) Grain yield		SSI
		آبی Irrigation	دیم Dryland	
1	14 (Gene bank)	3291	2146	1.029
2	914 (Gene bank)	2978	2185	0.788
3	Turkey 13//f9.10/Maya "s" irw 92	2329	1117	1.539
4	F 9.10/Maya "s" //Sabalan irw 92	2302	1782	0.668
5	Trakia//Maya "s" 74/Mon "s"/3/Shahi	1967	1489	0.719
6	Trakia//Maya "s" 74/Mon "s"/3/Shahi	2321	1488	1.061
7	72 YRRGP	3367	2390	0.858
8	4848 Mashad/Sabalan irw92	3137	1910	1.157
9	4848 Mashad/Tui "s" irw92	2985	1732	1.241
10	98 YRRGP	3264	2074	1.078
11	1002 (Gene bank)	2050	1121	1.340
12	Roshan/3/F 12.71/Coc//Gno 79 ir	2330	1381	1.205
13	Sabalan/6/Shahi/Kvz/5/Shahi	2601	1480	1.275
14	Fengkang15/Sefid (seed white)	2797	1972	0.872
15	Fengkang15/Sefid	1947	1274	1.022
16	Kvz/Tm71/3/Maya"S"//Bb/Inia/4/Sefi	1757	1107	1.094
17	Unknown	1600	1463	1.155
18	Unknown	2184	1650	0.723
19	Sardari	2852	2082	0.780
20	Azar2	2758	1924	0.894



شکل ۱- همبستگی پتانسیل عملکرد با شاخص حساسیت به تنش

Fig. 1. Correlation between yield potential and SSI

دیم نسبت به شرایط آبی بود. همچنین بین ژنوتیپ‌های آزمایش تا ۸۳ درصد کاهش نیز مشاهده شد (ژنوتیپ شماره ۳). چنین نتیجه‌ای با گزارش‌های سایرین که روند کاهشی برای سرعت فتوسنتز در شرایط تنش نسبت به شرایط بدون تنش را گزارش کرده‌اند مطابقت دارد (Stiller *et al.*, 2005؛ Ratnayaka and Kincaid, 2005). به طور متوسط میزان هدایت روزنه‌ای در شرایط آبی ۴۴ و در شرایط دیم ۲۶ میلی مول آب بر متر مربع بر ثانیه بود که بیانگر کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط دیم به میزان ۴۰ درصد می‌باشد (Qingwu *et al.*, 2006). در مقابل افزایش غلظت CO₂ زیر روزنه به میزان ۴۴٪ بود. (جدول‌های ۳ و ۲). علاوه بر این هدایت مزوفیلی نیز به میزان ۶۱٪ در شرایط دیم کاهش یافته بود. چنانکه ملاحظه می‌شود کاهش هدایت مزوفیلی (فرآوری دی اکسید کربن یا کربوکیسیلاسیون) بیشتر از کاهش هدایت روزنه‌ای (فراهمی دی اکسید کربن) بوده و لذا علیرغم کاهش هدایت روزنه‌ای به دلیل این که فتوسنتز در شرایط تنش قادر به استفاده کارآمد از CO₂ نبوده است لذا منجر به افزایش آن در زیر روزنه‌ها شده است که بیانگر افت کارایی کربوکیسیلاسیون در شرایط تنش (تنش) نسبت به شرایط بدون تنش است (Luo, 1991). باتوجه به کاهش فتوسنتز در شرایط دیم و کاهش شدیدتر هدایت مزوفیلی در مقایسه با هدایت روزنه‌ای می‌توان گفت که اثر

(Fischer and Wood, 1979) دریافتند که شاخص حساسیت به تنش به طور مثبت با عملکرد در شرایط بدون تنش همبستگی دارد، که نشان می‌دهد بعضی از صفاتی که در پتانسیل عملکرد نقش دارند ممکن است در افزایش حساسیت به تنش عمل کنند و گزینش برای کاهش شاخص حساسیت و یا افزایش پتانسیل عملکرد ممکن است یکدیگر را خنثی کنند. تفاوت‌های موجود در ارتباط با رابطه بین پتانسیل عملکرد و شاخص حساسیت به تنش به واسطه استفاده از ژنوتیپ‌های متفاوت و نیز زمان و شدت‌های مختلف تنش است (Ehdaei *et al.*, 1988). دامنه نوسانات عملکرد دانه از ۱۱۰۷ کیلوگرم در هکتار برای ژنوتیپ شماره ۱۶ در شرایط تنش (دیم) تا ۳۳۶۷ کیلوگرم در هکتار برای ژنوتیپ شماره ۷ در شرایط بدون تنش (آبیاری) متغیر بود (جدول ۱). میانگین عملکرد ژنوتیپ‌های آزمایش در شرایط دیم (تنش) ۱۶۸۸ کیلوگرم در هکتار و در شرایط شاهد (بدون تنش) ۲۵۸۱ کیلوگرم در هکتار بود. کاهش عملکرد گروه حساس در شرایط تنش نسبت به شاهد ۳۸ درصد و کاهش عملکرد گروه مقاوم برابر ۲۵ درصد بود.

در ارزیابی تبادلات گازی تنوع قابل ملاحظه‌ای بین ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش و بدون تنش و همچنین ژنوتیپ‌های حساس و متحمل مشاهده شد (جدول‌های ۳ و ۲). این بررسی بیانگر کاهش فتوسنتز به طور متوسط به میزان ۳۶٪ در شرایط

Archive of SID

جدول ۲- میانگین تبادلات گازی در ژنوتیپ‌های گندم در شرایط دیم (تنش)

Table 2. Mean gas exchanges in wheat genotypes under dryland conditions

ژنوتیپ Genotype	زیر روزنه CO ₂ under stomat (mmol)	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	تصرف Transpiration (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	سرعت فتوسنتزی Photosynthesis rate (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	کارایی مصرف آب فتوسنتزی Photosynthesis water use efficiency (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)	هدایت مزوفیلی Mesophyle conductance (mmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	عملکرد دانه Grain yield (Kg ha ⁻¹)	شاخص حساسیت SSI	سطح برگ برجم Flag leaf area (dm ²)	وزن برگ برجم Flag leaf weight (g)	سطح ویژه برگ برجم Specific leaf area (dm ² g ⁻¹)
1	86	33.333	1.570	3.830	114.901	44.535	2146	1.029	6.09	0.053	114.97
2	98	30.000	1.543	3.477	115.900	35.480	2185	0.788	6.75	0.070	96.02
3	205	30.000	0.953	0.900	30.000	4.390	1117	1.539	13.02	0.107	122.06
4	109	30.000	1.523	3.313	110.433	30.394	1782	0.668	8.61	0.090	95.67
5	134	30.000	1.513	2.787	92.900	20.799	1489	0.719	10.80	0.082	131.13
6	108	33.333	1.390	2.787	83.611	25.806	1488	1.061	12.68	0.111	113.86
7	118	33.333	1.633	2.283	68.491	19.347	2390	0.858	8.39	0.069	122.14
8	126	26.667	1.567	2.633	98.736	20.897	1910	1.157	10.02	0.109	91.93
9	177	16.667	1.137	1.450	86.998	8.192	1732	1.241	9.44	0.087	108.09
10	96	26.667	1.377	2.933	109.986	30.552	2074	1.078	7.82	0.074	105.16
11	87	13.333	0.907	1.893	141.979	21.759	1121	1.340	13.89	0.125	111.15
12	127	23.333	1.363	2.237	95.873	17.614	1381	1.205	9.62	0.111	86.38
13	144	22.000	1.233	1.983	90.136	13.771	1480	1.275	12.01	0.118	102.10
14	187	23.333	1.247	1.577	67.587	8.433	1972	0.872	8.19	0.071	115.40
15	120	20.000	1.203	2.107	105.350	17.558	1274	1.022	10.46	0.095	109.69
16	146	26.667	1.507	2.470	92.624	16.918	1107	1.094	10.20	0.097	105.48
17	149	26.660	1.317	2.273	85.236	15.255	1463	1.155	11.61	0.106	109.84
18	101	26.667	1.143	2.470	92.624	24.455	1650	0.723	12.80	0.120	106.37
19	129	26.667	1.627	2.687	100.761	20.829	2082	0.798	6.97	0.067	103.56
20	165	26.667	1.687	2.170	81.374	13.152	1924	0.894	8.30	0.074	111.61
Mean	130.7	26.267	1.372	2.413	93.275	20.507	1688	-	9.88	0.111	107.56
Lsd1%	73.10	17.010	0.640	1.410	72.630	48.600	309.7	-	2.76	0.050	15.90
Lsd1%	97.90	22.780	0.890	1.890	97.290	65.120	414.9	-	3.69	0.070	21.30

جدول ۳- میانگین تبادلات گازی در ژنوتیپ‌های گندم دیم در شرایط آبیاری (بدون تنش)

Table 3. Mean gas exchanges in wheat genotypes under irrigation conditions

ژنوتیپ Genotype	CO ₂ زیر روزنه CO ₂ under stomat (mmol)	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	تعرق Transpiration (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	سرعت فتوسنتزی Photosynthesis rate (μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	کارایی مصرف آب فتوسنتزی Photosynthesis water use efficiency (μmolCO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)	هدایت مزوفیلی Mesophile conductance (mmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	عملکرد دانه Grain yield (K gha ⁻¹)	سطح برگ برجم Flag leaf area (dm ²)	وزن برگ برجم Flag leaf weight (g)	سطح ویژه برگ برجم Specific leaf area (dm ² g ⁻¹)
1	73	33.333	2.597	3.023	93.3	41.829	3291	8.390	0.082	103.09
2	93	30.000	2.350	2.573	111.9	28.612	2978	7.960	0.082	97.57
3	68	43.333	3.490	5.073	125.0	74.954	2329	9.270	0.106	86.81
4	94	36.667	2.720	3.353	86.2	41.662	2302	8.547	0.101	84.37
5	123	66.667	4.063	3.937	67.5	36.878	1967	10.593	0.112	95.03
6	123	56.667	3.283	3.350	73.2	46.910	2321	12.750	0.140	90.02
7	86	46.667	3.470	4.533	100.0	52.703	3367	8.190	0.086	95.83
8	50	33.333	2.410	4.360	120.1	128.665	3137	12.570	0.131	96.67
9	109	33.333	2.537	3.287	108.7	35.788	2985	14.167	0.138	102.53
10	42	30.000	1.857	2.883	94.5	67.032	3264	9.603	0.101	94.48
11	101	60.000	3.667	963	85.1	56.346	2050	10.803	0.107	101.45
12	109	53.333	3.467	4.123	77.3	38.549	2330	8.917	0.101	88.18
13	92	36.667	2.707	3.733	111.2	41.700	2601	12.347	0.134	92.15
14	80	46.667	3.450	3.307	73.6	106.192	2797	11.430	0.110	104.89
15	128	46.667	3.580	3.203	68.4	25.196	1947	10.910	0.123	89.12
16	83	40.000	2.997	3.560	93.8	42.619	1757	12.500	0.138	90.11
17	95	63.333	4.077	4.890	82.1	55.354	1600	10.647	0.117	91.57
18	81	30.000	2.423	2.540	124.1	450.708	2184	9.957	0.119	84.22
19	89	46.667	3.370	4.080	87.4	47.001	2852	7.283	0.084	86.17
20	89	46.667	3.373	4.143	93.4	46.014	2758	11.833	0.112	105.87
Mean	90.3	44.000	3.094	3.750	93.8	52.236	2580	10.433	0.092	94.01
Lsd1%	55.30	38.940	1.840	2.750	54.3	277.600	649.50	3.470	0.050	10.50
Lsd1%	74.16	52.160	2.460	3.690	72.7	371.900	870.00	4.650	0.070	14.10

.....مجموعه گروه‌های مختلف آبیاری

Archive of SID

افزایش زیست توده و نهایتاً افزایش عملکرد می شود.

در شرایط دیم (تنش) رابطه معکوس و معنی دار بین سطح برگ پرچم با فتوسنتز در واحد سطح آن مشاهده شد (شکل ۳). آستین (Austin, 1989) بیان داشت که ژنوتیپ‌هایی با سرعت فتوسنتز بالا دارای تعداد برگ کمتر و وزن مخصوص برگ بیشتری هستند. ژنوتیپ‌های حساس دارای سطح برگ بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های متحمل بودند (به طور متوسط ۲۱٪ بیشتر از ارقام متحمل). همبستگی قابل توجهی بین سطح ویژه برگ با فتوسنتز مشاهده نشد.

رابطه مثبت و بسیار قوی بین فتوسنتز با هدایت مزوفیلی نسبت به رابطه ضعیف تر آن با هدایت روزنه‌ای (شکل‌های ۴ و ۵) حاکی از اثر محدودکنندگی هدایت مزوفیلی نسبت به هدایت روزنه‌ای در امر فتوسنتز در شرایط دیم است. این روابط مثبت بیانگر این است که ژنوتیپ‌های دارای فتوسنتز بیشتر علاوه بر هدایت روزنه‌ای بالاتر هدایت مزوفیلی و به عبارتی کارآیی بیشتری در استفاده از CO₂ وارد شده به روزنه را داشته‌اند و در نتیجه از غلظت CO₂ زیرروزنه‌ای آن‌ها کاسته شده است. این وضعیت در گروه مقاوم بیشتر مشهود است تا گروه حساس (جدول ۴)، به طوری که متوسط هدایت روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی، فتوسنتز و تعرق ژنوتیپ‌های مقاوم نسبت به ژنوتیپ‌های حساس در شرایط دیم به ترتیب به میزان ۲۷، ۵۲

محدودکنندگی مقاومت روزنه‌ای در شرایط تنش کمتر از مقاومت مزوفیلی بوده است، بنابراین در صورتی که کاهش فتوسنتز با افزایش یا ثبات غلظت CO₂ درون روزنه‌ای همراه باشد می‌توان گفت که عوامل غیر روزنه‌ای محدودکننده فتوسنتز هستند (Siosemardeh *et al.*, 2005). تفاوت هدایت روزنه‌ای بین این دو در شرایط تنش مشاهده نمی‌شود (جدول ۲) اما مقدار CO₂ زیر روزنه در ژنوتیپ حساس ۸۸ درصد بیشتر از ژنوتیپ مقاوم بود که به دلیل هدایت مزوفیلی کمتر ژنوتیپ حساس نسبت به ژنوتیپ مقاوم (به میزان ۸۷ درصد) و در نتیجه پایین بودن کارآیی کربوکسیلاسیون و یا کارایی کمتر استفاده از CO₂ در ژنوتیپ‌های حساس به خشکی است. این وضعیت با نتایج بدست آمده از تحقیقات سایرین که تولید پایدار را مستلزم تعرق، هدایت روزنه‌ای و هدایت مزوفیلی بالادر شرایط تنش می‌دانند، مطابقت دارد (Richards, 1996).

در بررسی حاضر ارتباط معنی‌داری بین فتوسنتز در شرایط تنش در واحد سطح برگ پرچم و عملکرد مشاهده شد (شکل ۲). به عنوان مثال ژنوتیپ‌های شماره ۲ و ۴ که بیشترین میزان تولید را داشته‌اند دارای بیشترین میزان فتوسنتز در واحد سطح نیز بوده‌اند (به ترتیب $3/5$ و $3/3$ $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$). هر چند که این همبستگی، همبستگی بالایی نیست ولی نشان از آن دارد که افزایش توان فتوسنتزی از طریق افزایش سرعت آن در واحد سطح برگ منجر به

جدول ۴- تبادلات گازی و عملکرد دانه در گروه‌های حساس و مقاوم در شرایط دیم و آبی

Table 4. Gas exchanges and grain yield in groups of susceptible and resistant under dryland and irrigation conditions

Treatment	تیمار	گروه ژنوتیپ‌ها Group of genotypes	عملکرد دانه Grain yield (Kg/ha)	CO ₂ زیر روزنه CO ₂ under stomat (mmol)	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	هدایت‌زیوفیلی Mesophyle conductance (mmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	سرعت فتوسنتزی Photosynthesis rate (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	تعرق Transpiration (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	کارایی مصرف آب Photosynthesis water use efficiency (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)	سطح برگ برچم Flag leaf area (dm ²)	وزن برگ برچم Flag leaf weight (g)	سطح ویژه برگ برچم Specific leaf area (dm ² g ⁻¹)
Irrigation	آبی	حساس Susceptible	24590	95.57	45.33	49.47	4.24	3.17	101.44	11.85	0.12	101.35
		مقاوم Resistant	2456.60	95.97	42.00	37.10	3.30	2.99	95.41	8.87	0.10	89.47
درصد تفاوت بین گروه ژنوتیپ‌های حساس و مقاوم Difference between susceptible and resistant groups of genotypes (%)			0.10	0.42	7.35	25.01	22.18	5.92	5.95	25.16	15.05	12.27
Dryland	دیم	حساس Susceptible	1366	147.95	21.07	13.13	1.69	1.12	88.90	11.59	0.11	101.79
		مقاوم Resistant	1838	114.29	28.67	26.35	2.95	1.47	102.52	9.19	0.09	107.12
درصد تفاوت بین گروه ژنوتیپ‌های حساس و مقاوم Difference between susceptible and resistant groups of genotypes (%)			25.66	23.15	26.51	50.16	42.56	23.90	13.00	21.22	27.34	4.98
درصد کاهش در گروه حساس در شرایط دیم نسبت به آبی Decrease in susceptible groups in dryland in relative to irrigation (%)			38.16	-54.80	53.53	71.44	60.04	64.75	13.71	0.09	6.64	0.90
درصد کاهش در گروه مقاوم در شرایط دیم نسبت به آبی Decrease in resistant group in dryland relative to irrigation (%)			25.20	-16.91	31.75	23.58	10.62	50.76	-5.46	-3.59	1.70	-19.73

(-): Increase in dryland relative to irrigation conditions

(-): افزایش در شرایط دیم نسبت به آبی

جدول ۵- ضرایب همبستگی ساده صفات مورد بررسی در شرایط دیم (تنش)

Table 5. Simple correlation coefficients for different characters under dryland conditions

صفات	CO ₂ زیر روزنه	هدایت روزنه‌ای	تعرق	سرعت فتوسنتزی	کارایی مصرف آب	هدایت مزوفیلی	عملکرد دانه	شاخص حساسیت	سطح برگ	وزن برگ	سطح ویژه برگ
Characterse	CO ₂ under stomat	Stomatal conductance	Transpiration	Photosynthesis rate	Photosynthesis water use efficiency	Mesophile conductance	Grain yield	SSI	Flag leaf area	Flag leaf weight	Specific leaf area
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	1.000	-0.144	-0.225	-0.760 **	-0.826 **	-0.814 **	-0.237	0.340	0.129	0.014	0.265
2	-0.144	1.000	0.617 **	0.535 *	-0.065	0.542 *	0.424	-0.411	-0.322	-0.411	0.225
3	0.225	0.617 **	1.000	0.665 **	0.311	0.477 *	0.638 **	-0.610 **	-0.710 **	-0.625 **	-0.136
4	-0.760 **	0.535 *	0.665 **	1.000	0.610 **	0.878 **	0.479 *	-0.586 **	-0.528 *	-0.414	-0.253
5	-0.826 **	-0.065	0.311	0.610 **	1.000	0.624 **	0.179	-0.332	-0.229	-0.142	-0.187
6	-0.814 **	0.542 *	0.477 *	0.878 **	0.624 **	1.000	0.528 *	-0.419	-0.463 *	-0.413	-0.096
7	-0.237	0.424	0.638 **	0.479 *	0.179	0.528 *	1.000	-0.552 *	-0.797 **	-0.755 **	-0.060
8	0.340	-0.411	-0.610 **	-0.586 **	-0.332	-0.419	-0.552 *	1.000	0.489 *	0.499 *	-0.029
9	0.129	-0.322	-0.710 **	-0.528 *	-0.229	-0.463 *	-0.797 **	0.489 *	1.000	0.901 **	0.195
10	0.014	-0.411	-0.625 **	-0.414	-0.142	-0.413	-0.755 **	0.499 *	0.901 **	1.000	-0.242
11	0.265	0.225	-0.136	-0.253	-0.187	-0.096	-0.060	-0.029	0.195	-0.242	1.000

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

* and **: Significant at 5% and 1% level of probability, respectively.

بررسی تبدلات گازی در ژنوتیپ‌های مختلف.....

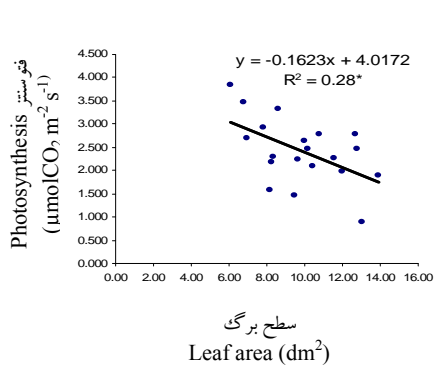
باید روزنه‌ها را در طی تنش باز نگه‌دارد به نحوی که آب و مواد غذایی را بهتر از خاک دریافت کند، در این حالت چنین ژنوتیپ‌هایی می‌توانند به عنوان مقاوم به خشکی مورد توجه قرار بگیرند.

ارتباط معنی‌داری بین هدایت روزنه‌ای با کارآیی مصرف آب مشاهده نشد (جدول ۵) ولی این رابطه برای هدایت مزوفیلی از یک روند مثبت و معنی‌دار برخوردار بود. این ارتباط ناشی از وجود رابطه منفی بین کارآیی مصرف آب و غلظت CO₂ زیر روزنه‌ای است (شکل‌های ۶ و ۷). بنابراین ژنوتیپ‌هایی که توانایی بیشتری در استفاده از CO₂ زیر روزنه (کارآیی کربوکسیلاسیون) دارند، کارآیی مصرف آب بیشتری خواهند داشت. برای مثال ژنوتیپ‌های شماره ۲، ۱ و ۱۱ که دارای کمترین غلظت CO₂ زیر روزنه‌ای می‌باشند بیشترین کارآیی مصرف آب را در شرایط تنش دارا بودند (جدول ۲). همچنین ژنوتیپ شماره ۳ با کمترین کارآیی مصرف آب از نظر غلظت CO₂ زیر روزنه دارای بیشترین مقدار بود (جدول ۲). بطور کلی کارآیی مصرف آب در گروه مقاوم ۱۴٪ بیشتر از گروه حساس بود (جدول ۴) که ناشی از کاهش کمتر فتوسنتز و تعرق در گروه مقاوم نسبت به گروه حساس است (Ahmadi and Siosemardeh, 2005)؛ Farquhar and Sharkey, 1982؛ (Martin and Ruiz-Torres, 1992).

به طور کلی می‌توان گفت که اگرچه تنش

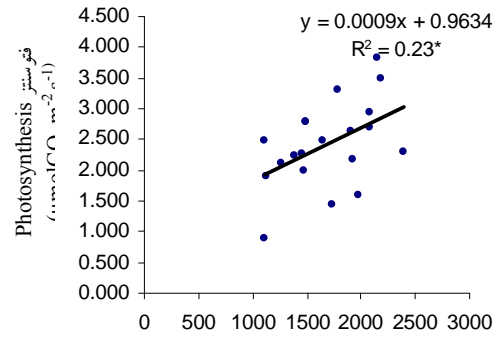
و ۴۷ و ۲۴ درصد افزایش نشان داده است (Ahmadi and Siosemardeh, 2005). بالا بودن هدایت مزوفیلی بیشتر در گروه ژنوتیپ‌های مقاوم در شرایط دیم بیانگر کارآیی فرآوری بیشتر کربن در این گروه و در نتیجه القا تحمل به خشکی در آن‌ها شده است (Ratnayaka and Kincaid, 2005). لذا می‌توان گفت که تحمل بیشتر به خشکی با مقادیر بالاتر هدایت مزوفیلی، هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز همراه است. کاهش هدایت روزنه‌ای در گروه حساس در شرایط تنش که نتیجه بسته شدن در روزنه‌ها بوده و همچنین وجود تشعشع تحت این شرایط موجبات صدمه هرچه بیشتر اکسیداسیون نوری به کلروپلاست، افزایش دمای برگ (Halder and Burrage, 2003) و کاهش جذب آب و مواد غذایی از ریشه‌ها شده که خود ناشی از کاهش تعرق در این گروه از ژنوتیپ‌ها است (Verona and Calcagno, 1991).

میزان تعرق در شرایط تنش در گروه متحمل که هدایت روزنه‌ای بیشتری داشتند ۱/۴۷ میلی مول آب بر مترمربع بر ثانیه بود، درحالی‌که در گروه حساس در حدود ۱/۱۲ بود، بنابراین ژنوتیپ‌هایی با میزان تعرق بالاتر در شرایط تنش، قادر به جذب مقدار بیشتری آب از خاک و در نتیجه محتوای آب برگ بیشتری هستند (Ahmadi and Siosemardeh, 2005). ورونا و کالکاگنو (Verona and Calcagno, 1991) بیان داشته‌اند که برای عملکرد مطلوب، گیاه



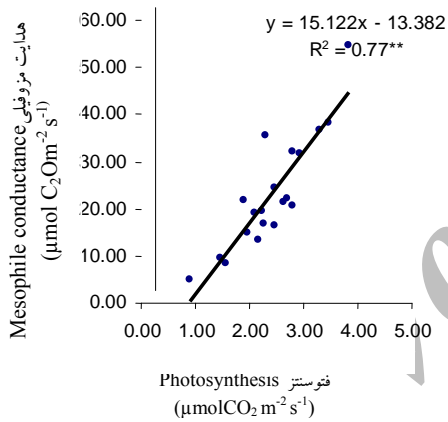
شکل ۳- رابطه بین فتوسنتز و سطح برگ پرچم در شرایط دیم

Fig. 3. Relationship between photosynthesis rate and flag leaf area under dryland condition



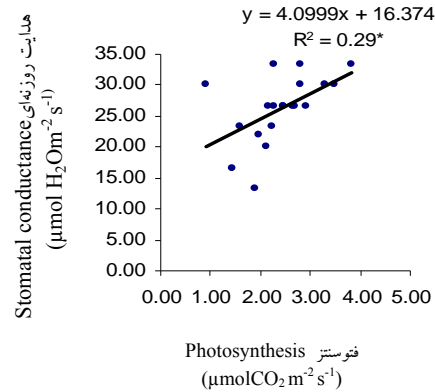
شکل ۲- رابطه بین سرعت فتوسنتز با عملکرد دانه در شرایط دیم

Fig. 2. Relationship between photosynthesis rate and yield under dryland condition



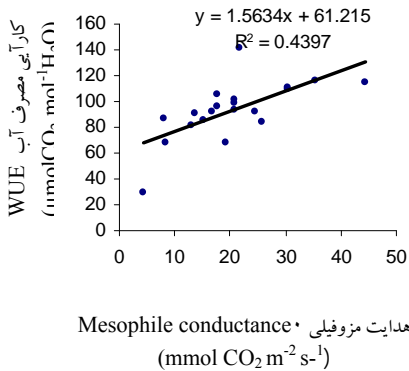
شکل ۵- رابطه بین فتوسنتز با هدایت مزوفیلی در شرایط دیم

Fig. 5. Relationship between photosynthesis rate and mesophyll conductance under dryland condition



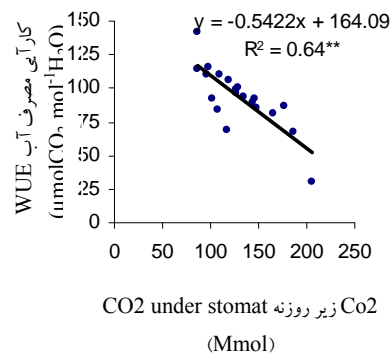
شکل ۴- رابطه بین فتوسنتز با هدایت روزنه‌ای در شرایط دیم

Fig. 4. Relationship between photosynthesis rate and stomatal conductance under dryland condition



شکل ۷- رابطه بین هدایت مزوفیلی با کارآیی مصرف آب در شرایط دیم

Fig. 7. Relationship between mesophyll conductance and WUE under dryland conditions



شکل ۶- رابطه بین مقدار CO₂ زیر روزنه با کارآیی مصرف آب در شرایط دیم

Fig. 6. Relationship between CO₂ under stomata and WUE under dryland conditions

بنابراین با توجه به تنوع قابل ملاحظه‌ای که بین ارقام حساس و متحمل در ارتباط با این صفات وجود دارد می‌توان در برنامه‌های به‌گزینی ارقام در شرایط دیم این صفات را نیز مورد ارزیابی قرار داد و با تعیین توارث‌پذیری نسبت به کارگیری آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی و به‌گزینی ارقام متحمل و حساس به خشکی اقدام کرد.

رطوبتی (شرایط دیم) موجب افزایش نسبی کارآیی مصرف آب و کاهش هدایت روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی، غلظت CO_2 زیر روزنه و فتوسنتز شده است که این عوامل نیز هر کدام به نحوی در کاهش عملکرد مؤثر بوده‌اند، ولی دامنه نقصان در بین این صفات متفاوت و درصد کاهش در ارقام حساس در شرایط دیم نسبت به شرایط آبی بیشتر از ارقام متحمل بوده است،

References

- Ahmadi, A., and Siosemardeh, A. 2005.** Investigation on the physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photosynthetic rate, stomatal conductance and non-stomatal limitations. *IJAB* 5: 807- 811.
- Austin, R. B. 1989.** Genetic variation in photosynthesis. *Journal of Agricultural Science* 112: 287-293.
- Barutcular, C., Genc, I., and Koc, M. 2000.** Photosynthetic water use efficiency of old and modern durum wheat genotypes from southeastern Turkey. pp. 233-238. In: Roya, C. (ed.) *Proceedings of a Seminar on Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region: New Challenges. Series A/No 40.*
- Bell, C. J., and Incoll L. D. 1990.** The redistribution of assimilate in field grown winter wheat. *Journal of Experimental Botany* 41: 949-960.
- Blum, A. 1990.** Variation among wheat cultivars in response of leaf gas exchange to light. *Journal of Agricultural Science* 115: 305-310.
- Blum, A., Gozlan, G., and Mayer, J. 1981.** The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. *Crop Science* 21: 495-499.
- Condon, A. G., Richards, R. A., Rebetzke, G. J., and Farouhar, G. D. 2002.** Improving intrinsic water use efficiency and crop yield. *Crop Science* 42: 122-131.
- Clarke, J. M., and McCaig, T. N. 1982.** Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. *Crop Science* 22: 503-505.

- Del Blanco, I. A., Rajaram, S., Kronstad, W. E., and Reynolds, M. P. 2000.** Physiological performance of synthetic hexaploid wheat – derived populations. *Crop Science* 40: 1257-1263.
- Ehdaie, B., Wains, J. G., and Hall, A. E. 1988.** Differential response of landrace and improved spring wheat genotypes to stress environments. *Crop Science* 28: 838-842.
- Farquhar, G. D., and Sharkey, T. D. 1982.** Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*. 33: 317-345.
- Fischer, R. A., and Maurer, R., 1978.** Drought resistance in spring wheat cultivars. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29: 897-912.
- Fischer, R. A., Rees, D., Sayre, K. D., Lu, Z. M., Candon, A. G., and Saavedra, A. L. 1998.** Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. *Crop Science* 38: 1467-1475.
- Fischer, R. A., and Wood, J. T. 1979.** Drought resistance in spring wheat cultivars. III. Yield association with morphological traits. *Australian Journal of Agricultural Research* 30: 1001-1020.
- Gonzalez, A., Martin, I., and Ayerbe, L. 1999.** Barley yield in water stress conditions. The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crops Research* 62: 23-34.
- Halder, K. P., and Burrage, S. W. 2003.** Drought stress effects on water relations of rice grown in nutrition film technique. *Pakistan Journal of Biological Science* 6: 441-444.
- Koc, N., Barutcular, C., and Genc, I. 2003.** Photosynthesis and productivity of old and modern durum wheat in a mediterranean environment. *Crop Science* 43: 2089-2098.
- Lawlor, D.W. 1995.** The effect of water deficit on photosynthesis. pp. 129-160. In: Smirnof, N. (ed.) *Environment and Plant Metabolism, Flexibility and Acclimation*. BIOS Scientific Publisher. London.
- Loomis, R. S., and Amthor, G. S. 1999.** Yield potential, plant assimilatory capacity and metabolic efficiencies. *Crop Science* 39: 1584-1596.

- Luo, Y. 1991.** Changes of Ci/Ca in association with stomatal and non-stomatal limitation to photosynthesis in water stressed *Abutilon theophrasti*. *Photosynthetica* 25: 273-279.
- Martin, 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.
- Martin, B. and N. A. Ruiz-Torres. 1992.** Effect of water-deficit stress on photosynthesis, its components and component limitations and on water use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology* 100: 733-739.
- Naderi, A., Majidi Heravan, A., Hashemi Desfuli, A., Rezaei, A. M., and Normohammadi, G. 2000.** Assessment of tolerance indices to environmental stresses and introducing of new index. *Seed and Plant* 15: 390-402 (in Farsi).
- Nicolas, M. E., Lambers, H., Simpson, R. G., and Dalling, M. J. 1985.** Effect of drought on metabolism and partitioning of carbon in two wheat varieties differing in drought-tolerance. *Annals of Botany* 55: 727-742.
- Qingwu, X., Zhu, Z., Musick, J. T., and Stewart, B. A. 2006.** Physiological mechanisms contributing to the increased water use efficiency in winter wheat under deficit irrigation. *Journal of Plant Physiology* 163: 154-156.
- Rahimian Mashhadi, H., and Banaian, M. 1998.** *Physiological Basis of Plant Breeding*. Ferdowsi University of Mashhad Publications. 344 pp.
- Ratnayaka, H. H., and Kincaid, D. 2005.** Gas exchange and leaf ultrastructure in *Cassia angustifolia*, under drought and nitrogen stress. *Crop Science* 45: 840-847.
- Rawson, J. M., Turner, N. C. and Begg, J. E. 1978.** Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. Photosynthesis, transpiration and water use efficiency in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 5: 195-209.
- Reynold, M. P., Delgado, M. I., Gutierrez- Rodriguez, B. M., and Larque-Saavedram, A. 2000.** Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment I: Genetic diversity and crop productivity. *Field Crops Research* 66: 37-50.
- Richards, R. A. 1996.** Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulator* 20: 157-166.

- Ritchie, S. W., Nguyen, H. T., and Haloday, A. S. 1990.** Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotype differing in drought resistance. *Crop Science* 30:105-111.
- Shiferaw, B., and Baker, D. A. 1996.** An evaluation of drought screening techniques for *Eragrostis tef*. *Crop Science* 36: 74-85.
- Siosemardeh, A., Ahmadi, A., and Poustini, K. 2005.** Stomatal and non-stomatal factors controlling photosynthesis and its relation to drought resistance in wheat cultivars. *Iranian Journal of Agricultural Science* 35: 93-106 (in Farsi).
- Stiller, W. N., Read, J. J., Constable, G. A., and Reid, P. E. 2005.** Selection for water use efficiency traits in a cotton breeding program. Cultivar differences. *Crop Science* 45: 1107-1113.
- Teare, I. D., Kanemasu, E. T., Powers, W. L., and Jacobs, H. S. 1973.** Water use efficiency and its relation to crop canopy area. Stomatal regulation and root distribution. *Agronomy Journal* 65: 207-211.
- Verona, C., and Calcagno, F. 1991.** Study of stomatal parameters for selection of drought resistant varieties in *Triticum durum* DESF. *Euphytica* 57: 275-283.
- Winter, S. R., Musick, J. T., and Porter, K. B. 1988.** Evaluation of screening techniques for breeding drought-resistance winter wheat. *Crop Science* 28: 512-516.
- Zaharieva, M., Gaulin, E., Havaux, M., Ac evedo, E., and Monneveux, P. 2001.** Drought and heat responses in the wild wheat relative *Aegilops geniculata* Roth. *Crop Science* 41: 1321-1329.