



تأثیر شرایط متفاوت آبی بر میزان وارث‌پذیری و برخی خصوصیات فیزیولوژیک ژنوتیپ‌های گندم

زهرا کریمی دستگردی^{۱*}، شهرام محمدی^۲، سعداله هوشمند^۲، محمد ربیعی^۳

^۱دانشجوی دکتری، گروه بیوتکنولوژی و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهرکرد، شهرکرد، ایران

^۲استاد، گروه بیوتکنولوژی و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهرکرد، شهرکرد، ایران

^۳استادیار، گروه بیوتکنولوژی و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهرکرد، شهرکرد، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۰۷/۱۶؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۰۱/۱۴

چکیده

سابقه و هدف: گندم (*Triticum aestivum* L.) مهم‌ترین محصول زراعی از لحاظ سطح زیر کشت و میزان تولید بوده و نقش مهمی در تامین نیاز غذایی بشر دارد. در ایران گندم در شرایط اقلیمی مختلفی کشت می‌شود و در مراحل مختلف رشد در معرض تنش قرار دارد. کمبود آب مهم‌ترین علت کاهش عملکرد گندم می‌باشد. اصلاح ارقام متحمل به خشکی از مهم‌ترین راهکارهای مقابله با کمبود آب می‌باشد و در مناطق خشک با مشکلات بسیاری روبه‌رو بوده است. علاوه بر صفات مورفولوژیک که در اصلاح و سازگاری گیاه به شرایط تنش خشکی مورد توجه قرار می‌گیرند، صفات فیزیولوژیک اهمیت حیاتی در بقا و سازگاری گیاهان به تنش‌های محیطی دارند. از این‌رو، توجه به شاخص‌های فیزیولوژیک به منظور مطالعه میزان مقاومت به خشکی یکی از جنبه‌های مهم مقاومت به خشکی در گیاهان به محسوب و از اهداف این مطالعه به حساب می‌آید.

مواد و روش‌ها: به منظور بررسی تأثیر سه رژیم متفاوت آبی بر خصوصیات فیزیولوژیک و عملکرد دانه، سه آزمایش جداگانه تحت شرایط بدون تنش، تنش در مرحله میوز (مراحل ۴۰-۴۹ زادوکس) و دیگری شرایط مداوم تنش تا ۳۰ درصد ظرفیت زراعی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و ده ژنوتیپ (الوند، روشن، بک‌کراس روشن، ژنوتیپ‌های در دست اصلاح اهدایی ۸۱، اهدایی ۸۲، اهدایی ۷۹، ژنوتیپ‌های خارجی اکسلی، چاینزاسپرینگ، ژنوتیپ DN11 و ژنوتیپ خارجی و در دست اصلاح ۶۰۴) در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهرکرد در سال ۱۳۹۸ انجام شد. پس از تجزیه و تحلیل نتایج آزمایش اول، مواد ژنتیکی برای آزمایش سال دوم انتخاب شدند و در شرایطی مشابه شرایط کاشت آزمایش اول، کشت شدند و خصوصیات روزنه‌ای به‌عنوان گروه دیگری از خصوصیات فیزیولوژیک روی این ارقام اندازه‌گیری شد.

یافته‌ها: تجزیه واریانس نشان داد که از لحاظ اکثر صفات، بین ژنوتیپ‌ها اختلاف معنی‌دار وجود داشت. عکس‌العمل ارقام گندم در سه آزمایش متفاوت بود، ولی تنش خشکی در همه‌ی انواع تنش‌ها موجب کاهش مقدار صفات مورد ارزیابی گردید. ژنوتیپ اکسلی با دارا بودن راندمان مصرف آب بالا در شرایط متفاوت آبیاری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها دارای بیش‌ترین و ژنوتیپ اهدایی

*نویسنده مسئول:

2. Ehdaei 81
3. Ehdaei 82
4. Ehdaei 79
5. Oxley
6. ChineseSpring

۸۲ دارای کمترین راندمان مصرف آب بود. در شرایط نرمال بیشترین عملکرد بیولوژیک در ژنوتیپهای اهدایی ۸۱ و اهدایی ۷۹ مشاهده شد. به نظر می‌رسد رقم اکسلی با افزایش وزن زیست‌توده بیشترین عملکرد را به خود اختصاص داد و در نهایت عملکرد بالای خود را از طریق افزایش تعداد پنجه در واحد سطح و نه تعداد دانه در سنبله یا وزن صد دانه به‌دست آورد. ژنوتیپ اکسلی در شرایط آبیاری نرمال بیشترین میزان محتوای نسبی آب برگ را نشان داد. در شرایط آبی نرمال بیشترین میزان آب نسبی از دست رفته برگ در ژنوتیپ اکسلی نیز دیده شد. بنابراین، می‌توان نتیجه گرفت که ژنوتیپ اکسلی هرچند که دارای محتوای نسبی، ب برگ بالایی بود اما قادر به نگهداری میزان آب نسبی موجود نبود. برای بیش‌تر صفات واریانس ژنوتیپی و فنوتیپی در شرایط نرمال بیش‌تر از تنش بود. در واقع در شرایط نرمال امکان بروز تنوع ناشی از دسترسی آب در بین ژنوتیپ‌ها فراهم می‌شود. با توجه به نتایج مشخص می‌شود که همه صفات به جز سرعت از دست دادن آب برگ از وراثت‌پذیری بالایی برخوردار بودند که نشان می‌دهد این صفات کم‌تر تحت تاثیر محیط قرار می‌گیرند. با توجه به وجود تنوع ژنتیکی و میزان وراثت‌پذیری بالا برای صفات می‌توان از طریق گزینش و دورگ‌گیری اقدام به تولید ارقام مطلوب نمود. به‌علاوه، با وقوع تنش خشکی تعداد روزنه در واحد سطح افزایش و ابعاد روزنه کاهش یافت.

نتیجه‌گیری: پایین بودن میزان آب نسبی از دست رفته و بالا بودن محتوای نسبی آب برگ به عنوان مکانیسمی از بقا شناخته شد و راندمان مصرف آب بالا، به‌عنوان شاخصی از تحمل به تنش معرفی شد. نتایج نشان داد که محتوای نسبی آب برگ پرچم توسط اثرات افزایشی ژن کنترل شده و دارای وراثت‌پذیری بالایی می‌باشد؛ بنابراین، می‌توان بازده ژنتیکی بالایی را از گزینش برای این صفت انتظار داشت. بررسی نتایج برای صفات خصوصیات روزنه نشان داد که با وقوع تنش خشکی تعداد روزنه در واحد سطح افزایش و ابعاد روزنه کاهش می‌یابد. رقمی متحمل‌تر است که تعداد روزنه بیش‌تر با اندازه کوچک‌تر داشته باشد.

واژه‌های کلیدی: شرایط متفاوت آبیاری، صفات فیزیولوژیک، گندم، وراثت‌پذیری.

مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) گیاهی است که به‌طور وسیعی در مناطق مختلف جهان و در هر ناحیه کشاورزی، کشت می‌گردد (۳۴) و مهم‌ترین محصول زراعی از لحاظ سطح زیر کشت و میزان تولید بوده و نقش مهمی در تأمین نیاز غذایی بشر دارد (۳۱). در ایران گندم تحت شرایط اقلیمی مختلف کشت می‌شود و در مراحل مختلف رشد در معرض تنش‌های خشکی، سرما و گرما قرار دارد. ایران با متوسط نزولات ۲۴۰ میلی‌متر در سال در زمره مناطق خشک و نیمه خشک جهان قرار دارد (۲). تنش کمبود آب مهم‌ترین علت کاهش عملکرد گندم در مناطق نیمه خشک است و حدود ۶۷ درصد سطح زیر کشت گندم مربوط به اراضی دیم می‌باشد (۱۶). این محدودیت آبی بسته به زمان آن می‌تواند تاثیر قابل ملاحظه‌ای بر عملکرد گندم داشته باشد (۱۹). اصلاح

ارقام متحمل به خشکی از مهم‌ترین راهکارهای مقابله با کمبود آب می‌باشند (۳۲). در حال حاضر پرکاربردترین شاخص تحمل خشکی مورد استفاده در برنامه‌های به‌نژادی، ارزیابی عملکرد در شرایط آبیاری و تنش است. بخش عمده مشکلات این ارزیابی به پیچیدگی مکانیسم‌های مقاومت، کمی بودن صفت عملکرد و وراثت‌پذیری پایین آن ربط دارد. 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 (۵۶). علاوه بر صفات مورفولوژیک که در سازگاری گیاه به شرایط تنش خشکی مورد توجه قرار می‌گیرند، صفات فیزیولوژیک مانند محتوای نسبی آب برگ

دست رفتن آب از سطح برگ طی تنش خشکی یا گرما یک مکانیسم مهم بقا در گیاهان به حساب می‌آید. از جمله صفاتی که برای غربال کردن ژنوتیپ‌های گندم سازگار به تنش خشکی پیشنهاد شده RWL است (۲۵ و ۸). این صفت می‌تواند تخمینی از سرعت تعرق کوتیکولی باشد (۳۲). گلستانی و آساد (۱۹۹۸) اندازه‌گیری RWL را به‌عنوان یک تکنیک غربال‌کننده برای ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی در گندم به کار برده و آن را یک روش مفید، سریع و ساده تشخیص دادند (۲۵).

مقاومت روزنه‌ای از جمله صفاتی است که محققین بر مبنای آن ارقام مقاوم به خشکی را از ارقام حساس جدا می‌سازند. در شرایط خشکی، رقم‌هایی که بتوانند مقاومت روزنه‌ای بالاتری داشته باشند و یا این که با جذب آب بیش‌تر از خاک و جلوگیری از خروج بدون راندمان آب و بستن روزنه‌ها در دما و شدت نور بالا، میزان بیش‌تری از آب را در بافت‌های خود ذخیره نمایند، نسبت به خشکی مقاوم‌تر خواهند بود (۲۸). در تنش خشکی محتوای آب برگ‌ها کاهش می‌یابد و سلول‌ها تا حد زیادی آب خود را از دست می‌دهند و تا زمانی این امر ادامه پیدا می‌کند که فقط آب پیوندی باقی می‌ماند و در نتیجه رشد و فتوسنتز گیاه به شدت محدود می‌گردد. از نکات مهم مورد مطالعه در زمان کاهش آب در محصولات، مطالعه عادات روزنه‌ای گیاهان در پاسخ به این شرایط است. زیرا اولین پاسخ گیاهان به تنش خشکی بسته شدن روزنه‌ها است (۳۶). روش‌های مختلفی برای تعیین وضعیت آبی گیاه وجود دارد. از جمله این روش‌ها می‌توان به تعیین پتانسیل آب برگ و محتوای نسبی آب اشاره کرد. مقدار آب نسبی برگ در مقایسه با دیگر متغیرهای وضعیت آب گیاه، شاخص بهتری است. چون روزنه‌ها تعادل بین جریان خروجی و ورودی برگ را تنظیم می‌کنند و اندازه‌گیری مقدار آب

(RWC^1)، سرعت اتلاف آب از برگ جدا شده از گیاه (RWL^2)، راندمان مصرف آب (WUE^3)، راندمان تبخیر و تعرق (ETE^4) و خصوصیات روزنه‌ای اهمیت حیاتی در بقا و سازگاری گیاهان به تنش‌های محیطی دارند و از این‌رو، توجه به شاخص‌های فیزیولوژیک به‌منظور مطالعه میزان مقاومت به خشکی یکی از جنبه‌های مهم مقاومت به خشکی در گیاهان به حساب می‌آید. (۴۰). سیدیک و همکاران (۲۰۰۰) معتقدند که پتانسیل آب برگ می‌تواند به‌عنوان یک پارامتر قابل اتکا برای کمی کردن واکنش گیاه به تنش آب مورد توجه قرار گیرد (۵۱). در شرایط تنش خشکی تفاوت‌های معنی‌داری از نظر پتانسیل آب برگ بین ژنوتیپ‌های گندم مشاهده شده است (۵۳). سینکلیر و لودلا (۱۹۸۵) پیشنهاد نموده‌اند که RWC در مقایسه با پتانسیل آب شاخص بهتری از وضعیت آب برگ است (۵۲). محتوای نسبی آب برگ (RWC) روشی است ساده و موثر که محتوای نسبی حجمی آب برگ را به محتوای آب برگ در حالت تورژسانس می‌سنجد (۷). ارقامی که محتوای نسبی آب برگ بالاتری دارند، تحمل بیش‌تری نسبت به تنش خشکی از خود نشان می‌دهند (۴۵). بنابراین، این صفت می‌تواند به‌عنوان شاخصی مهم برای انتخاب ارقام برتر در برنامه‌های اصلاحی به‌کار رود (۶).

رشد گیاهان بستگی به آب مورد نیاز برای تورژسانس در سلول‌های در حال رشد دارد. بنابراین، عملکرد مستقیماً به مقدار آبی بستگی دارد که برای گیاه فراهم است و طی تعرق از دست می‌رود. چون دریافت آب در دراز مدت باید مساوی با اتلاف آب باشد، آگاهی از مقدار آبی که محصول از دست می‌دهد، برآورد آب مورد نیاز در آبیاری را میسر می‌سازد (۴۳). پایین بودن میزان از

1. Relative water content
2. Rate of water loss
3. Water use efficiency
4. Evapotranspiration efficiency

نسبی برگ وضعیت روزنه‌ها را بهتر مشخص میکند (۵۲).

گسترش واریته‌های زراعی که از آب موجود با کارایی بالاتری استفاده کرده و قادر به تحمل خشکی باشند، یک هدف عمده برای افزایش تولید در مناطق نیمه خشک می‌باشد. راندمان مصرف آب به عنوان یک جزو مهم از سازگاری به خشکی در گیاهان تلقی می‌شود (۱۲). راندمان مصرف آب یکی از صفات فیزیولوژیک می‌باشد که در بسیاری از گیاهان به عنوان یک شاخص تحمل به خشکی مطرح است. از دیدگاه متخصصین راندمان مصرف آب بلند مدت عبارت از مقدار ماده خشک تولیدی به مقدار آب مصرفی در طول دوره رشد گیاه (۳۷). اهدایی و همکاران (۱۹۹۱؛ ۲۰۰۶) و اهدایی و وینز (۱۹۹۳؛ ۱۹۹۶) راندمان مصرف آب را به صورت نسبت عملکرد دانه به کل آب مصرفی نشان دادند، در حالی که آن‌ها واژه راندمان تبخیر و تعرق (ETE) را برای نسبت کل ماده خشک تولید شده (Total Dry Matter) در مرحله رشد سبزیگی به کل آب مصرفی به کار بردند (۱۳، ۹، ۱۲ و ۱۱).

برآورد واریانس ژنتیکی صفات برای اطلاع از میزان تنوع آن‌ها ضروری است. از این واریانس در تخمین میزان وراثت‌پذیری صفات استفاده می‌شود. همچنین، از ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی برای مطالعه وجود یا عدم وجود تنوع استفاده می‌شود. با استفاده از این برآوردها، میزان اثر عوامل محیطی بر صفت مورد بررسی تعیین می‌گردد (۱۷). آگاهی از این برآوردها اصلاح‌کننده گیاهان را در تصمیم‌گیری به منظور اختصاص منابع و تخمین بازده ناشی از انتخاب یاری می‌دهند. در این رابطه فرشادفر (۲۰۰۶) بیان داشته است که اصلاح‌کننده نباتات، گیاهان را بر مبنای فنوتیپ آن‌ها گزینش می‌کند (۱۸). تأثیر گزینش به مقدار زیادی بستگی به آن قسمت از فنوتیپ دارد که تحت تأثیر محیط نبوده و به ژنتیک گیاه بستگی

داشته باشد. تنوع فنوتیپی وجود تفاوت فیزیکی قابل مشاهده در یک جمعیت می‌باشد و اجزای ژنتیکی و محیطی را شامل می‌شود. تفاوت‌های ژنوتیپی یکی از اجزای تنوع است که منجر به تنوع ژنتیکی میان افراد درون یک جمعیت یا بین جمعیت‌های درون یک گونه می‌شود و یکی از مهم‌ترین نیازهای اصلاح‌گران می‌باشد. (۲۴). نتایج آزمایش ملکی و همکاران (۲۰۰۹) مشخص کرد که محتوای نسبی آب برگ توسط اثرات افزایشی ژن کنترل شده و دارای وراثت‌پذیری خصوصی بالایی است؛ بنابراین، می‌توان بازده ژنتیکی نسبتاً بالایی را از گزینش برای این صفت، در شرایط دیم انتظار داشت (۳۳). همچنین، گزارش شده است که صفت میزان آب نسبی از دست رفته از وراثت‌پذیری پایینی برخوردار بوده و در شرایط تنش رطوبتی با افزایش عملکرد دانه همبستگی دارد و این موضوع به علت اثرات محیطی است که بخش بزرگی از تنوع فنوتیپی این صفت را تشکیل می‌دهند (۳۵).

مواد و روش‌ها

آزمایش اول: به منظور بررسی تأثیر شرایط متفاوت تنش آبی بر محتوای نسبی آب برگ، سرعت از دست دادن آب برگ و راندمان مصرف آب ده ژنوتیپ گندم شامل ارقام اصلاح شده و ژنوتیپ‌های در دست اصلاح، آزمایش‌های جداگانه بر پایه طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار و در سه شرایط متفاوت رطوبتی در مجموعه گلخانه‌های پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهرکرد اجرا شد. کاشت بذرها در اسفند ۱۳۹۷ صورت گرفت و از هر ژنوتیپ سه بذر در گلدان‌هایی با قطر ۲۰ سانتی‌متر و پر شده با نسبت برابر از خاک ماسه، خاک معمولی و گیاه کاشته شدند. در جدول شماره ۱ نام و منشا ژنوتیپ‌ها آمده است.

جدول ۱- نام و منشأ ارقام و لاین‌های مورد استفاده.

Table 1- Name and origin of cultivars and lines.

شماره* Number*	نام ژنوتیپ Genotype	منشأ Source
1	الوند (Alvand)	ایران (رقم زراعی) Iran (Agricultural cultivar)
2	روشن (Roshan)	ایران (رقم زراعی) Iran (Agricultural cultivar)
3	بک‌کراس روشن (Back cross roshan)	ایران (رقم زراعی) Iran (Agricultural cultivar)
4	اهدایی ۸۱ (Ehdaci81)	لاین نو ترکیب حاصل تلاقی Recombinant line from the intersection Chinese Spring×Yecora Rojo
5	اهدایی ۸۲ (Ehdaci82)	لاین نو ترکیب حاصل تلاقی Recombinant line from the intersection Chinese Spring×Yecora Rojo
6	اهدایی ۷۹ (Ehdaci79)	لاین نو ترکیب حاصل تلاقی Recombinant line from the intersection Chinese Spring×Yecora Rojo
7	DN11	ایران (در دست اصلاح) Iran (In the process of reform)
8	اکسلی (Oxley)	استرالیا (رقم زراعی) Australia (Agricultural cultivar)
9	چاینزاسپرینگ (ChineseSpring)	چین (رقم بومی) China (native cultivar)
10	604	استرالیا (در دست اصلاح) Australia (In the process of reform)

*: ژنوتیپ‌های ردیف‌های ۴، ۵ و ۶ توسط آقای دکتر اهدایی تولید و ارسال شده است.

*: Genotypes 4, 5 and 6 were provided by Dr. Ehdaci.

این حالت گیاهان تنها در مراحل تقسیم میوز تحت تنش قرار گرفتند و قبل و بعد از آن به صورت نرمال آبیاری شدند.

خصوصیات مورد بررسی

محتوای نسبی آب برگ. برای محاسبه محتوای نسبی آب برگ (RWC)، از روش بارس و ویدرلی (۱۹۶۲) استفاده گردید (۴). در این روش با انتخاب برگ پرچم در هر تکرار صورت گرفت. برگ‌ها پس از جدا شدن بلافاصله به آزمایشگاه منتقل شده و وزن تر آن‌ها محاسبه شد (وزن تازه FW). سپس برگ‌ها در آب مقطر به مدت سه ساعت در دمای اتاق و بدون نور برای محاسبه وزن تورژسانس غوطه‌ور شدند و پس از آن آب سطحی نمونه‌ها به سرعت و با دقت و با دستمال کاغذی خشک و وزن تورژسانس

روش اعمال تنش: این آزمایش در سه شرایط رطوبتی جداگانه انجام شد. در حالت اول گیاهان در شرایط نرمال رطوبتی رشد داده شدند. در این حالت ظرفیت مزرعه‌ای خاک گلدان‌ها هیچ‌گاه از ۷۰ درصد پایین‌تر نیامد. هر یک روز در میان تعدادی از گلدان‌ها وزن و با توجه به کاهش وزن و قبل از رسیدن ظرفیت مزرعه‌ای به پایین ۷۰ درصد، همه‌ی گلدان‌ها تا ظرفیت مزرعه‌ای آبیاری شدند. در شرایط دوم یک نوع تنش پیوسته بعد از استقرار گیاه اعمال شد. در این حالت به گیاهان تا سطح ۳۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای تنش وارد شد. این تنش تا رسیدن کامل گیاه ادامه یافت. در شرایط سوم تنها در مرحله تقسیم میوز (مراحل تا ۴۰-۴۹ زادوکس) به مدت ۷ روز بسته به دمای محیط آبیاری متوقف شد. قبل و بعد از این مراحل گلدان‌ها تا ظرفیت مزرعه‌ای آبیاری شدند. در

(TW) اندازه‌گیری گیری شد. سپس نمونه‌ها درون آن ۸۰ درجه به مدت ۲۴ ساعت خشک و وزن خشک آن‌ها محاسبه شد (DW). نهایتاً RWC مطابق رابطه ۱ محاسبه شد:

$$RWC = \frac{Fw - Dw}{Tw - Dw} \quad \text{رابطه ۱:}$$

سرعت از دست دادن آب برگ. برای محاسبه سرعت از دست دادن آب برگ (RWL)، از برگ‌های جدا شده در ژنوتیپ‌های مورد آزمایش، نمونه از واحد گیاه آزمایشی، انتخاب و قبل از ظهور سنبله، برگ پرچم آن‌ها جدا شد. برگ‌ها داخل کیسه‌های نایلونی سریعاً به آزمایشگاه منتقل و توزین شدند. سپس نمونه‌های برگ‌ی روی کاغذی در اتاقک رشدی با دمای ۲۵ درجه سلسیوس قرار داده شدند و پس از دو ساعت نمونه‌ها مجدداً توزین و به آن ۷۰ درجه سلسیوس منتقل گردیدند. پس از ۴۸ ساعت نمونه‌ها از آن خارج و وزن خشک آن‌ها تعیین شد. در نهایت سرعت از دست دادن آب از برگ‌های جدا شده از رابطه ۲ محاسبه گردید:

$$RWL = \left[\frac{W_0 - W_1}{T \times W_d} \right] \times 100 \quad \text{رابطه ۲:}$$

در این معادله W_0 ، W_1 و W_d به ترتیب وزن اولیه، وزن پس از قرار دادن برگ‌ها در اتاقک رشد و وزن خشک برگ‌ها بر حسب میلی‌گرم ثبت شد. T مدت زمان قرار گرفتن نمونه‌ها در اتاقک رشد است (۵۰).

راندمان مصرف آب (WUE) و راندمان تبخیر و تعرق (ETE): این دو صفت توسط معادله‌های ارائه

شده توسط اهدایی و وینز (۱۹۹۳) محاسبه شد (۱۲). راندمان مصرف آب از نسبت عملکرد دانه به کل آب مصرفی (رابطه ۳) و راندمان تبخیر و تعرق از نسبت کل ماده خشک تولیدی به کل آب مصرفی (رابطه ۴) محاسبه گردید.

$$WUE(\text{gr} \cdot \text{Kg}) = \frac{Gy}{T \cdot W \cdot U} \quad \text{رابطه ۳:}$$

$$ETE(\text{gr} \cdot \text{Kg}) = \frac{T \cdot D \cdot M}{T \cdot W \cdot U} \quad \text{رابطه ۴:}$$

مساحت برگ پرچم: با استفاده از رابطه پیشنهادی راوسون و کلارک (۱۹۸۸) در مرحله گسترده‌افشانی با اندازه‌گیری طول و عرض برگ پرچم در سه بوته به صورت محاسبه شد (رابطه ۵) (۴۸):

رابطه ۵:

$$\text{طول برگ} \times \text{عرض برگ} \times 0.7 \times \text{مساحت برگ پرچم}$$

محاسبه وراثت‌پذیری: یکی از روش‌های مرسوم برای محاسبه وراثت‌پذیری و به‌دست آوردن اجزای واریانس با استفاده از امید ریاضی میانگین مربعات، در جدول تجزیه واریانس طرح‌های آزمایشی است. در این مطالعه از طرح بلوک کامل تصادفی استفاده شد که امید ریاضی واریانس‌های منابع تغییر طبق جدول ۲ برآورد گردید. به‌منظور اندازه‌گیری توارث‌پذیری صفات از روش پیشنهادی هالر و میرندا (۱۹۹۸) استفاده شد (۲۶). بدین منظور اجزای واریانس محیطی، ژنتیکی و فنوتیپی براساس امید ریاضی جدول تجزیه واریانس استفاده شد.

جدول ۲- جدول تجزیه واریانس طرح بلوک.

Table 2- Block design analysis of variance.

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات	امید ریاضی
S.O.V	df	MS	Mathematical Expectation
Block بلوک	r-1	MSr	$\sigma_{e+g}^2 + \sigma_r^2$
Treat ژنوتیپ	t-1	MSg	$\sigma_{e+r}^2 + \sigma_g^2$
Error خطا	(t-1)(r-1)	MSe	σ_e^2

جدول ۳- تجزیه واریانس برخی صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک ارقام گندم در شرایط آبیاری نرمال (۷۰ درصد ظرفیت زراعی).

Table 3- Variance analysis of characters under normal irrigation conditions (70% Field Capacity).

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	محتوای نسبی آب برگ RWC	محتوای نسبی آب برگ RWC	محتوای نسبی آب برگ RWC	راندام تصحیح و تعرق ETE	راندام تصحیح و تعرق ETE	راندام مصرف آب WUE	مساحت برگ پرچم FLA	عملکرد بیولوژیک Biological yield	عملکرد دانه در بوته Gram weight per plant
Treatments	9	448.11 ^{ns}	0.01 ^{**}	0.01 ^{**}	0.01 ^{**}	0.001 [*]	90.28 ^{**}	2.72 ^{**}	0.30 ^{**}	
Block	2	164.04	0.002	0.001	0.001	0.0006	7.35	0.14	0.15	
Error	18	573.17	0.002	0.003	0.003	0.0006	21.72	0.54	0.13	
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		47.30	5.45	11.44	11.44	9.46	22.40	11.23	10.13	

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

ns, * and **: به ترتیب غیرمعنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد.

جدول ۴- نتایج مقایسه میانگین صفات مورد مطالعه در شرایط آبیاری نرمال (۷۰٪ ظرفیت زراعی).

Table 4- Mean Comparison under normal irrigation conditions.

ژنوتیپ ها Genotypes	برگ نسبی از دست رفته RWL (%)	برگ (درصد) RWC (%)	محتوای نسبی آب RWC (%)	محتوای نسبی آب RWC (%)	راندام تصحیح و تعرق ETE (g/kg)	راندام تصحیح و تعرق ETE (g/kg)	راندام مصرف آب WUE (g/kg)	راندام مصرف آب WUE (g/kg)	مساحت برگ پرچم FLA (cm ²)	عملکرد بیولوژیک (گرم) Biological yield (g)	عملکرد دانه در بوته (گرم) Gram weight per plant (g)
DN11	47.22 ^a	0.79 ^c	0.49 ^{ab}	0.26 ^b	21.08 ^b	6.61 ^{abc}	3.47 ^{bc}				
Oxley	79.17 ^a	0.91 ^a	0.54 ^a	0.30 ^a	16.67 ^b	5.60 ^{cd}	3.42 ^{bc}				
Ehdaci81	63.51 ^a	0.79 ^c	0.39 ^{cd}	0.24 ^{bc}	15.17 ^b	7.56 ^a	3.51 ^{bc}				
Ehdaci79	43.06 ^a	0.87 ^{ab}	0.53 ^a	0.25 ^{bc}	34.57 ^a	7.55 ^a	4.20 ^a				
604	40.28 ^a	0.77 ^c	0.49 ^{ab}	0.25 ^{bc}	22.71 ^b	6.75 ^{abc}	3.45 ^{bc}				
Alvand	46.55 ^a	0.77 ^c	0.48 ^{abc}	0.25 ^{bc}	20.03 ^b	6.95 ^{ab}	3.70 ^{ab}				
Roshan	46.55 ^a	0.77 ^c	0.47 ^{abc}	0.25 ^{bc}	19.27 ^b	6.89 ^{ab}	3.56 ^b				
Chinese Spring	44.61 ^a	0.87 ^{ab}	0.50 ^a	0.26 ^b	22.69 ^b	6.90 ^{ab}	3.57 ^b				
Ehdaci82	55.24 ^a	0.77 ^c	0.33 ^d	0.21 ^c	16.24 ^b	5.88 ^{bc}	3.65 ^{ab}				
Back cross Roshan	44.84 ^a	0.77 ^c	0.40 ^{bed}	0.25 ^{bc}	19.62 ^b	4.47 ^d	2.90 ^c				

In each column, means having similar letters are not significantly different Using LSD test at 5 percent of probability.

در هر ستون میانگین های با حروف مشابه در سطح احتمال پنج درصد آزمون LSD اختلاف معنی داری ندارند.

جدول ۵- تجزیه واریانس برخی صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک ارقام گندم در شرایط تنش در مرحله میوز.
Table 5- Variance analysis of characters under water-stress (meiotic stress condition).

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		عملکرد دانه در بوته Grain weight per plant
		برگ RWL	برگ RWC	تورق ETE	راندمان تبخیر و WUE	اب WUE	برگ FLA	مساحت برگ FLA	عملکرد بیولوژیک Biological yield	عملکرد بیولوژیک Biological yield	عملکرد بیولوژیک Biological yield	عملکرد بیولوژیک Biological yield		
Treat	9	208.34 ^{ns}	0.02*	0.01**	0.002 ^{ns}	64.31**	3.19**	0.49*						
Block	2	376.08	0.007	0.004	0.00002	5.48	1.16	0.04						
Error	18	132.86	0.007	0.003	0.001	14.89	0.35	0.14						
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		24.68	9.74	12.00	15.59	18.94	10.37	12.95						

ns, * and **: Non-significant, Significant at 5% of probability level and Significant at 1% of probability level, respectively.
ns, * and **: به ترتیب غیرمعنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد.

جدول ۶- نتایج مقایسه میانگین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش در مرحله میوز.
Table 6- Mean Comparison under meiotic stress conditions.

ژنوتیپها Genotypes	محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		محتوای نسبی آب		عملکرد دانه در بوته (گرم) Grain weight per plant (g)
	آب نسبی از دست رفته برگ (درصد) RWL (%)	برگ (درصد) RWC (%)	تورق (گرم بر کیلوگرم) ETE (g/kg)	راندمان تبخیر و WUE (g/kg)	راندمان مصرف اب (گرم) بر کیلوگرم WUE (g/kg)	مساحت برگ پرچم (سانتی مترمربع) FLA (cm ²)	عملکرد بیولوژیک (گرم) Biological yield (g)	عملکرد بیولوژیک (گرم) Biological yield (g)	عملکرد بیولوژیک (گرم) Biological yield (g)	عملکرد بیولوژیک (گرم) Biological yield (g)	عملکرد بیولوژیک (گرم) Biological yield (g)		
DN11	48.54 ^{ab}	0.90 ^a	0.45 ^{abc}	0.23 ^{ab}	24.93 ^{ab}	5.67 ^{bc}	2.88 ^{bc}						
اهدایی ۸۱ Ehdaei81	60.56 ^a	0.91 ^a	0.37 ^{cd}	0.21 ^{ab}	12.40 ^d	4.42 ^d	2.54 ^{cd}						
اهدایی ۷۹ Ehdaei79	48.95 ^{ab}	0.70 ^b	0.48 ^{ab}	0.21 ^{ab}	29.17 ^a	6.59 ^{ab}	2.83 ^{bc}						
اکسلی Oxley	57.20 ^a	0.82 ^{ab}	0.51 ^a	0.27 ^a	20.55 ^{bc}	6.72 ^a	3.53 ^a						
604	37.08 ^b	0.88 ^a	0.47 ^{ab}	0.22 ^{ab}	16.99 ^{cd}	5.95 ^{abc}	2.74 ^{bcd}						
الوند Alvand	42.78 ^{ab}	0.87 ^a	0.48 ^{ab}	0.25 ^a	18.93 ^{bcd}	6.45 ^{abc}	3.29 ^{ab}						
روشن Roshan	42.78 ^{ab}	0.94 ^a	0.45 ^{abc}	0.22 ^{ab}	23.59 ^{abc}	5.97 ^{abc}	2.91 ^{abc}						
چایناسپرینگ Chinese Spring	50.10 ^{ab}	0.69 ^b	0.51 ^a	0.26 ^a	20.29 ^{bc}	6.55 ^{ab}	3.28 ^{ab}						
بک کراس روشن Back cross Roshan	33.33 ^b	0.88 ^a	0.41 ^{cd}	0.24 ^a	18.74 ^{bcd}	5.44 ^c	3.20 ^{ab}						
اهدایی ۸۲ Ehdaei82	45.77 ^{ab}	0.86 ^a	0.29 ^d	0.17 ^b	18.20 ^{bcd}	3.55 ^d	2.17 ^d						

In each column, means having similar letters are not significantly different Using LSD test at 5 percent of probability.
در هر ستون میانگین‌های با حروف مشابه در سطح احتمال پنج درصد آزمون LSD اختلاف معنی داری ندارند.

گردید. خصوصیات روزنه‌ای اندازه‌گیری شده شامل: فراوانی، طول، عرض و مساحت روزنه در سطح بالایی برگ می‌باشد. در این روش با استفاده از خمیر اسپدکس و ماده فعال‌کننده آن، خمیر ثانویه‌ای را تهیه و با کمک یک کاردک، روی بخش میانی سطح بالایی برگ کشیده شد. این خمیر پس از ۳-۵ دقیقه و بعد از خشک شدن، از سطح برگ جدا و برای انجام اندازه‌گیری‌های روزنه‌ای به آزمایشگاه منتقل شد. نقش روزنه بر روی خمیر حالت معکوس داشته و باید به حالت نسخه مستقیم برگ‌راندانه شود. برای این کار از لاک ناخن خیلی شفاف استفاده گردید. به این ترتیب لایه‌ای نازکی از لاک ناخن روی نسخه معکوس کشیده و پس از خشک شدن، به وسیله یک پنس نازک از نسخه معکوس جدا شد. به منظور بررسی صفات مذکور از میکروسکوپ نوری استفاده شد. در مطالعه میکروسکوپی، در سه میدان دید که به شکل تصادفی انتخاب شدند، تعداد روزنه‌ها به طور دقیق شمارش شده و سپس طول و عرض ۶ روزنه در سه میدان دید با لنز مدرج اندازه‌گیری شد. حاصل ضرب تعداد روزنه‌ها در متوسط طول و عرض، به عنوان مساحت روزنه‌ای در نظر گرفته شد. برای تبدیل واحد اندازه‌گیری به میلی‌متر از اسلاید استاندارد استفاده گردید. همچنین، قطر میدان دید با استفاده از اسلاید استاندارد، بر مبنای میلی‌متر اندازه‌گیری و بدین صورت امکان تعیین فراوانی روزنه‌ها بر حسب تعداد در میلی‌متر مربع و مساحت روزنه در سطح بالایی برگ، با استفاده از رابطه ۱۲ محاسبه شد (۳۹):

$$SA = SF * SL * SW \quad \text{رابطه ۱۲:}$$

که در آن SA مساحت روزنه‌ها در واحد سطح برگ، SF فراوانی روزنه‌ها و SL و SW به ترتیب طول و عرض روزنه‌ها می‌باشد. واحد مساحت روزنه برابر با میلی‌متر مربع روزنه در میلی‌متر مربع برگ است.

روابط استفاده شده به منظور برآورد وراثت‌پذیری:

$$\sigma^2_e = Mse \quad \text{رابطه ۶ (واریانس محیطی):}$$

$$\sigma^2_{ph} = \sigma^2_g + \sigma^2_e/r \quad \text{رابطه ۷ (واریانس فنوتیپی):}$$

$$\sigma^2_g = \frac{MSG - MSe}{r} \quad \text{رابطه ۸ (واریانس ژنوتیپی):}$$

$$h^2 = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_{ph}} \quad \text{رابطه ۹ (وراثت‌پذیری):}$$

$$CVP = \frac{\sqrt{Vp}}{\bar{x}} \times 100 \quad \text{رابطه ۱۰ (ضریب تنوع فنوتیپی):}$$

$$CVG = \frac{\sqrt{VG}}{\bar{x}} \times 100 \quad \text{رابطه ۱۱ (ضریب تنوع ژنوتیپی):}$$

$$CVE = \frac{\sqrt{VE}}{\bar{x}} \times 100 \quad \text{رابطه ۱۲ (ضریب تنوع محیطی):}$$

در روابط بالا V_G واریانس ژنوتیپی، V_E واریانس محیطی، V_p واریانس فنوتیپی، MSe میانگین مربعات خطای آزمایشی و MSG میانگین مربعات ژنوتیپ‌ها می‌باشد. همچنین، ضریب تغییرات فنوتیپی (PCV)، ضریب تغییرات ژنوتیپی (GCV) و ضریب تغییرات محیطی (ECV) به صورت نسبت انحراف معیار فنوتیپی و ژنوتیپی به میانگین صفت محاسبه شدند (۲۰).

ضریب تغییرات ژنوتیپی صفات نشان می‌دهد که تنوع موجود در صفات به چه میزان تحت تاثیر ژنوتیپ است. در بعضی از صفات تنوع زیاد و در بعضی تنوع کمی وجود دارد. هرچه تنوع موجود در صفات بیش تر باشد، امکان انتخاب و پاسخ به انتخاب دقیق‌تر است (۳۷).

آزمایش دوم: به‌منظور بررسی خصوصیات روزنه‌ای به عنوان گروه دیگری از صفات فیزیولوژیک و به دلیل پیچیدگی و حجم زیاد کار تعدادی از مواد ژنتیکی آزمایش اول پس از تجزیه و تحلیل نتایج انتخاب شده و در شرایطی مشابه شرایط کاشت آزمایش اول، کشت شدند.

خصوصیات روزنه‌ای: برای اندازه‌گیری این صفت از روش نسخه‌برداری معکوس^۱ وانگ و کلارک (۱۹۹۳) استفاده شد (۵۵). اندازه‌گیری این صفت در مرحله قبل از گلدهی و روی آخرین برگ توسعه یافته انجام

تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها

برای کلیه صفات اندازه‌گیری شده تجزیه واریانس و مقایسات میانگین با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS نسخه ۹/۰ انجام شد. برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون LSD در سطح احتمال ۱ درصد استفاده شد. همچنین، تجزیه رگرسیون به روش گام به گام با استفاده از نرم افزار آماری SAS نسخه ۹/۰ انجام شد.

نتایج و بحث

راندمان مصرف آب: با توجه به تجزیه واریانس در شرایط متفاوت تنش آبی (جدول ۳، ۵ و ۷)، ژنوتیپ‌های مختلف در شرایط آبیاری نرمال و تنش ۳۰٪ ظرفیت زراعی از نظر راندمان مصرف آب اختلاف معنی‌داری با یکدیگر نشان دادند. اما تنش در مرحله تقسیم زایشی اختلاف معنی‌داری بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی ایجاد نکرد. جدول ۴، ۶ و ۸ نشان داد که تنش خشکی موجب کاهش راندمان مصرف آب در ژنوتیپ‌ها نسبت به شرایط آبیاری نرمال شده است که با نتایج مطالعه مغانی (۲۰۱۸) مطابقت داشت (۳۷). وابستگی تولید به آب آبیاری در ایران زیاد است و عمده تولیدات غذایی کشور نیز از کشاورزی فاریاب می‌باشد. تنها در صورت بهینه‌سازی مصرف آب در بخش کشاورزی و افزایش کارایی مصرف آب در این بخش می‌توان به اهداف تولیدات کشاورزی دست یافت. از آنجا که در منابع مختلف راندمان مصرف آب بالا، به عنوان شاخصی از تحمل به تنش معرفی شده بنابراین ژنوتیپ اکسلی با دارا بودن راندمان بالا در شرایط متفاوت آبیاری نسبت به سایر ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر این صفت متحمل‌ترین ژنوتیپ بود (به ترتیب با مقادیر ۰/۳۰، ۰/۲۷ و ۰/۲۶ گرم بر کیلوگرم در شرایط آبیاری نرمال، تنش در مرحله میوز و تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی) و حساس‌ترین ژنوتیپ از نظر تحمل خشکی

در شرایط متفاوت آبی ژنوتیپ اهدایی ۸۲ بود. راندمان مصرف آب پایین در ژنوتیپ اهدایی ۸۲ مربوط به کم بودن عملکرد دانه نسبت به کیلوگرم آبی است که در این ژنوتیپ استفاده شده، بوده است. متحمل‌ترین ژنوتیپ در مطالعه محمدی (۲۰۰۲) عملکرد دانه و نیز راندمان مصرف آب بالایی را به خود اختصاص دادند که با نتایج مطالعه حاضر مطابقت دارد (۳۹).

راندمان تبخیر و تعرق: همان‌طوری که در جداول تجزیه واریانس (جدول ۳، ۵ و ۷) مشاهده می‌شود، راندمان مصرف آب و تبخیر و تعرق بین ژنوتیپ‌ها اختلاف معنی‌داری را نشان داد. بنابراین، برای راندمان مصرف آب و راندمان تبخیر و تعرق تنوع قابل قبولی وجود داشته و پتانسیل لازم برای استفاده در برنامه‌های به‌نژادی را دارا می‌باشند (۳۷، ۳۹). شرایط آبیاری نرمال (جدول ۴) نشان داد که بیش‌ترین میزان راندمان تبخیر و تعرق در ژنوتیپ اکسلی دیده شد و کم‌ترین میزان آن در ژنوتیپ اهدایی ۸۲ با مقدار ۰/۳۳ گرم بر کیلوگرم دیده شد. در شرایط تنش در مرحله تقسیم زایشی ژنوتیپ‌های اکسلی و چاینزاسپرینگ با داشتن ۰/۵۱ گرم بر کیلوگرم بیش‌ترین میزان راندمان تبخیر و تعرق را به خود اختصاص دادند (جدول ۶).

در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی بیش‌ترین میزان راندمان تبخیر و تعرق در ژنوتیپ چاینزاسپرینگ با مقدار ۰/۵۲ گرم بر کیلوگرم دیده شد (جدول ۸). روند افزایشی راندمان تبخیر و تعرق در مرحله ۳۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به تنش در مرحله میوز و شرایط نرمال با توجه به روند کاهش که در عملکرد دانه وجود دارد مربوط به زیاد شدن فاز رویشی و ماده خشک تولیدی در این ژنوتیپ می‌باشد. کم‌ترین میزان این راندمان در ژنوتیپ اهدایی ۸۲ در شرایط تنش در مرحله میوز و تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی می‌باشد.

جدول ۷- تجزیه واریانس برخی صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک ارقام گندم در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی.

Table 7- Variance analysis of characters under water-stress (30% of Field Capacity).

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	محتوای نسبی آب برگ		محتوای نسبی آب برگ		محتوای نسبی آب برگ		محتوای نسبی آب برگ		محتوای نسبی آب برگ		محتوای نسبی آب برگ		محتوای نسبی آب برگ		
		RWL	RWC	WUE	FLA	ETE	WUE	FLA	ETE	WUE	FLA	ETE	WUE	FLA	ETE	WUE
Treat	9	342.12 ^{ns}	0.01*	0.02**	0.004**	54.35*	3.22**	0.65*								
Block	2	662.61	0.003	0.002	0.001	36.97	0.36	0.19								
Error	18	204.37	0.005	0.004	0.001	16.42	0.59	0.19								
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		28.73	10.46	14.36	16.63	26.12	14.04	16.49								

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

جدول ۸- نتایج مقایسه میانگین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش ۳۰٪ ظرفیت زراعی.

Table 8- Mean Comparison under water stress (30% of field capacity).

ژنوتیپ‌ها Genotypes	آب نسبی از دست رشته برگ (درصد) RWL (%)		محتوای نسبی آب برگ (درصد) RWC (%)		راندمان تیخیر و تعرق (گرم بر کیلوگرم) ETE (g/kg)		راندمان مصرف آب تعرق (گرم بر کیلوگرم) WUE (g/kg)		مساحت برگ پرچم (مسانی متر مربع) FLA(cm ²)		عملکرد بیولوژیک (گرم) Biological yield (g)		عملکرد دانه در بوته (گرم) Grain weight per plant (g)	
DN11	45.00 ^{abc}	0.72 ^{ab}	0.40 ^c	0.19 ^{cd}	10.47 ^{cd}	5.29 ^a	2.48 ^{bc}							
Ehdaei81	57.50 ^{ab}	0.61 ^{bc}	0.29 ^d	0.16 ^d	11.92 ^{bcd}	3.80 ^b	2.10 ^c							
Ehdaei79	31.48 ^c	0.78 ^a	0.47 ^{abc}	0.19 ^{cd}	23.02 ^a	6.14 ^a	2.50 ^{bc}							
Oxley	55.23 ^{abc}	0.63 ^{bc}	0.50 ^{ab}	0.26 ^a	15.34 ^{bcd}	6.53 ^a	3.35 ^a							
604	47.00 ^{abc}	0.56 ^c	0.44 ^{abc}	0.20 ^{abcd}	16.04 ^{bc}	5.62 ^a	2.56 ^{bc}							
Alvand	48.33 ^{abc}	0.64 ^{bc}	0.46 ^{abc}	0.23 ^{abc}	18.63 ^{ab}	6.20 ^a	3.13 ^{ab}							
Roshan	40.51 ^{bc}	0.65 ^{bc}	0.44 ^{abc}	0.20 ^{bcd}	17.44 ^{abc}	5.90 ^a	2.65 ^{abc}							
Chinese Spring	66.67 ^a	0.68 ^{ab}	0.52 ^a	0.25 ^{ab}	18.82 ^{ab}	6.31 ^a	3.12 ^{ab}							
یک کراس روشن Roshan Back cross	43.45 ^{abc}	0.66 ^{bc}	0.41 ^{bc}	0.22 ^{abc}	13.94 ^{bcd}	5.47 ^a	2.97 ^{ab}							
Ehdaei82	62.50 ^{ab}	0.61 ^{bc}	0.27 ^d	0.14 ^d	8.90 ^d	3.51 ^b	1.90 ^c							

In each column, means having similar letters are not significantly different Using LSD test at 5 percent of probability.

محتوای نسبی آب برگ و میزان آب نسبی از دست رفته: جداول تجزیه واریانس (جداول ۳، ۵ و ۷) نشان داد تیمارهای مختلف از نظر محتوای نسبی آب برگ عکس‌العمل متفاوت از خود نشان می‌دهند و با یکدیگر اختلاف معنی‌داری نشان دادند به طوری که ژنوتیپ اکسلی در شرایط آبیاری نرمال (جدول ۴) بیش‌ترین میزان محتوای نسبی آب برگ را نشان داد. همچنین، در چنین شرایط آبی بیش‌ترین میزان آب نسبی از دست رفته برگ در ژنوتیپ اکسلی دیده شد. بنابراین، می‌توان نتیجه گرفت که ژنوتیپ اکسلی هرچند که دارای محتوای نسبی آب برگ بالایی بود اما قادر به نگهداری میزان آب نسبی موجود نبود. مقایسات میانگین در مرحله تنش آبی در مرحله تقسیم زایشی نشان داد که ژنوتیپ روشن بیش‌ترین میزان محتوای نسبی آب برگ و ژنوتیپ چاینز اسپرینک کم‌ترین مقدار محتوای نسبی آب برگ را از خود نشان داد. بررسی ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی نشان داد که بیش‌ترین میزان محتوای نسبی آب برگ در ژنوتیپ اهدایی ۷۹ و کم‌ترین مقدار آن در ژنوتیپ ۶۰۴ دیده شد. کاهش در محتوای نسبی آب برگ نشان‌دهنده کاهش تورژانس می‌باشد که خود سبب کاهش فرآیندهای فیزیولوژیکی از قبیل طویل شدن سلولی، باز شدن روزنه‌ها و فرآیندهای وابسته به فتوسنتز می‌گردد (۱۵). محتوای آب نسبی تمام لاین‌ها تحت تنش خشکی کاهش یافت. ارقام با محتوای آب نسبی بالا با بستن روزنه‌های خود و تعرق کم‌تر در شرایط تنش خشکی و یا به لحاظ داشتن سیستم ریشه‌ای قوی‌تر می‌توانند آب را از اعماق خاک جذب کرده و به اندام‌های هوایی منتقل کنند و محتوای آب نسبی خود را در سطح بالایی حفظ کنند.

مطالعه جداول تجزیه واریانس برای صفت میزان آب نسبی از دست رفته برگ نشان داد که در شرایط متفاوت آبی تیمارهای مختلف از نظر این صفت اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند. تنوع ژنتیکی در گندم برای صفت میزان آب نسبی از دست رفته برگ توسط محققین گزارش شده است (۵). مقایسات میانگین تیمارهای مورد بررسی در مرحله تنش زایشی نشان داد که ژنوتیپ اهدایی ۸۱ و بک کراس روشن با مقدار ۶۰/۵۶ و ۳۳/۳۳ درصد به ترتیب دارای بیش‌ترین و کم‌ترین میزان آب از دست رفته برگ هستند. در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی ژنوتیپ چاینز اسپرینک دارای بیش‌ترین میزان آب از دست رفته برگ است. پایین بودن میزان آب نسبی از دست رفته و بالا بودن محتوای نسبی آب برگ به عنوان مکانیسمی از بقا شناخته می‌شود. با توجه به اهمیت میزان آب نسبی بالا و کاهش کم میزان آب نسبی از دست رفته می‌توان ژنوتیپ اهدایی ۷۹ را به عنوان یک ژنوتیپ که از طریق پتانسیل اسمزی در کنترل مقاومت به خشکی نقش دارد، نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها گزارش نمود.

عملکرد بیولوژیک: برای برآورد عملکرد بیولوژیک کلیه ماده خشک در بالای سطح خاک در نظر گرفته می‌شود. این مقدار شامل کاه و کلش و دانه می‌باشد. تجزیه واریانس نشان‌دهنده معنی‌دار بودن اثر تیمار برای وزن کل ماده خشک (در سطح ۱ درصد)، در شرایط تنش و بدون تنش (جداول ۳، ۵ و ۷) می‌باشد. در مطالعه فانی (۲۰۰۹) گزارش شد که برای وزن کل ماده خشک ژنوتیپ‌های مختلف گندم در سطح ۵ درصد اختلاف معنی‌دار وجود داشت (۱۴) این در حالی است که در مطالعه رئیسی (۲۰۰۸) اختلاف معنی‌داری بین ژنوتیپ‌های مختلف گندم از نظر وزن خشک در سطوح مختلف آبیاری وجود نداشت (۴۶).

جدول ۹- برآورد اجزای واریانس، ضرایب تنوع فنوتیپی و توارث پذیری صفات مورد مطالعه در شرایط نرمال (۷۰٪ ظرفیت زراعی).

Table 9- Estimation of variance components, phenotypic diversity coefficients and heritability of studied traits under normal conditions.

صفات Traits	وراثت پذیری (درصد) H ² (%)	ضریب تنوع محیطی (درصد) ECV (%)	ضریب تنوع فنوتیپی (درصد) PCV (%)	ضریب تنوع ژنتیکی (درصد) GCV (%)	واریانس محیطی V _E	واریانس ژنوتیپی V _G	واریانس فنوتیپی V _P
عملکرد بیولوژیک	0.80	11.27	17.28	13.10	0.54	0.73	0.91
Grain Weight / Plant	0.6	0.10	0.09	0.07	0.13	0.06	0.10
FLA مساحت برگ پرچم	0.76	22.40	26.36	22.97	21.72	22.85	30.09
WUE راندامان مصرف آب	0.43	9.80	6.93	4.56	0.0006	.00013	0.003
ETE راندامان تیخیر و تعرق	0.70	11.91	11.91	9.72	0.003	.002	0.003
RWC محتوای نسبی آب برگ	0.75	5.52	7.81	6.76	0.002	.003	0.004
RWL آب نسبی از دست رفته برگ	0.18	42.30	30.14	12.76	573.17	41.69	232.75

جدول ۱۰- برآورد اجزای واریانس، ضرایب تنوع فنوتیپی و توارث پذیری صفات مورد مطالعه در شرایط تنش در مرحله میوز.

Table 10 - Estimation of variance components, phenotypic diversity coefficients and heritability of studied traits underwater stress (meiotic stress condition).

صفات Traits	وراثت پذیری (درصد) H ²	ضریب تنوع محیطی (درصد) ECV	ضریب تنوع فنوتیپی (درصد) PCV	ضریب تنوع ژنتیکی (درصد) GCV	واریانس محیطی V _E	واریانس ژنوتیپی V _G	واریانس فنوتیپی V _P
عملکرد بیولوژیک	0.89	10.32	18.05	17.01	0.35	0.95	1.07
Grain Weight / Plant	0.71	0.13	0.14	0.12	0.14	0.12	0.17
FLA مساحت برگ پرچم	0.77	18.93	22.71	19.91	14.89	16.47	21.43
WUE راندامان مصرف آب	0.50	13.75	10.65	7.53	0.001	0.0003	0.0006
ETE راندامان تیخیر و تعرق	1.00	12.45	10.16	10.16	0.003	0.002	0.002
RWC محتوای نسبی آب برگ	0.70	9.84	9.11	7.44	0.007	0.004	0.006
RWL آب نسبی از دست رفته برگ	0.19	24.68	17.84	10.74	132.86	25.16	69.45

جدول ۱۱- برآورد اجزای واریانس، ضرایب تنوع فنوتیپی و توارث پذیری صفات مورد مطالعه در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی.

Table 11- Estimation of variance components, phenotypic diversity coefficients and heritability of studied traits under water stress (30% of field capacity).

صفات Traits	وراثت پذیری (درصد) H^2	ضریب تنوع محیطی (درصد) ECV	ضریب تنوع فنوتیپی (درصد) PCV	ضریب تنوع ژنتیکی (درصد) GCV	واریانس محیطی V_E	واریانس ژنوتیپی V_G	واریانس فنوتیپی V_P
عملکرد بیولوژیک	0.81	14.02	18.96	17.12	0.59	0.88	1.08
Grain Weight / Plant	0.71	0.16	0.17	0.14	0.19	0.15	0.21
مساحت برگ پرچم FLA	0.77	24.93	29.90	26.22	14.89	16.47	21.43
راندمان مصرف آب WUE	0.50	15.81	12.25	8.66	0.001	0.0003	0.0006
راندمان تبخیر و تعرق ETE	0.83	15.06	18.44	16.84	0.004	0.005	0.006
محتوای نسبی آب برگ RWC	0.50	10.88	9.73	6.88	0.005	0.002	0.004
آب نسبی از دست رفته برگ RWL	0.40	28.72	21.49	13.67	204.37	46.28	114.40

تنش آبی کاهش مساحت برگ پرچم را به همراه دارد و تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی در این کاهش موثرتر است.

عملکرد دانه در بوته: تجزیه واریانس در سطوح متفاوت آبی نشان داد که بین ژنوتیپ‌های گندم از نظر عملکرد دانه در بوته هر سه سطح مورد بررسی تفاوت معنی‌دار وجود داشت (جداول ۳، ۵ و ۷). ارقامی که تحت تنش خشکی بتوانند آب بیش تری را در برگ‌های خود نگه دارند، عملکرد دانه بالاتری نیز خواهند داشت (جداول ۴، ۶ و ۸) (۴۵). در شرایط نرمال ژنوتیپ اهدایی ۷۹ (۲۰/۴ گرم) بیش‌ترین و بک‌کراس‌روشن (۲/۹۰ گرم) کم‌ترین میزان عملکرد دانه را داشتند. سایر نتایج نیز نشان داده‌اند که معمولاً کاهش در عملکرد دانه تحت شرایط تنش مشاهده می‌شود که این می‌تواند ناشی از کاهش فتوسنتز باشد. تنش خشکی در کاهش رشد و نمو گیاهان نقش مهمی دارد. کم‌ترین عملکرد موقعی است که تنش خشکی در مرحله گلدهی (*Flowering*) اعمال شود (۱۸). در شرایط تنش در مرحله تقسیم‌زایشی و تنش تا ۳۰ درصد ظرفیت زراعی به ترتیب بیش‌ترین میزان عملکرد دانه در ژنوتیپ اکسلی (۶/۷۲ گرم و ۶/۵۳ گرم) و کم‌ترین میزان عملکرد دانه در بوته در ژنوتیپ اهدایی ۸۲ (۳/۵۵ گرم و ۳/۵۱ گرم) مشاهده گردید.

برآورد اجزای واریانس، توارث‌پذیری و ضرایب تنوع صفات مورد بررسی: برای آزمایش مقاومت به خشکی در تعداد زیادی از ارقام گیاه برخی از تست-های غربال‌گری فیزیولوژیک مناسب هستند. با این حال مقاومت به خشکی پیچیده است با استفاده از تجزیه و تحلیل صفات، بیش‌تر برای ارزیابی و شناسایی گندم متحمل به خشکی صورت می‌پذیرد (۲۷، ۳۵، ۲۱). با توجه به رابطه مثبت بین میزان تنوع ژنتیکی و مقدار وقوع تغییرات تکاملی با افزایش تنوع

مقایسات ژنوتیپ‌ها برای صفت عملکرد بیولوژیک نشان داد که در شرایط نرمال بیش‌ترین عملکرد بیولوژیک در ژنوتیپ‌های اهدایی ۸۱ و اهدایی ۷۹ (۷/۵۶ و ۷/۵۵ گرم) دیده شد به نظر می‌رسد این رقم با افزایش وزن بیوماس و بافت سبزینه‌ای بیش‌ترین عملکرد را به خود اختصاص داده و در نهایت عملکرد بالای خود را از طریق افزایش تعداد پنجه در واحد سطح و نه تعداد دانه در سنبله یا وزن صد دانه به دست آورده است. در شرایط تنش میوز و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی بیش‌ترین عملکرد بیولوژیک در ژنوتیپ اکسلی و کم‌ترین میزان آن در ژنوتیپ اهدایی ۸۲ دیده می‌شود. با توجه به اینکه تنش خشکی باعث کاهش طول دوره‌گرد افشانی تا رسیدگی می‌شود پس تنش خشکی در این مرحله احتمال دارد از طریق کاهش رشد رویشی بر وزن بذر تاثیر گذاشته و باعث کاهش آن گردد (۱۴). نبی‌پور و همکاران (۲۰۰۳) گزارش کردند که کاهش عملکرد بیولوژیک در اثر تنش مداوم خشکی می‌تواند ناشی از تاثیر منفی بر تعداد پنجه و تعداد سنبله باشد (۴۴). تنش رطوبت در مراحل مختلف نموی گندم باعث کاهش معنی‌دار عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه گندم شده است (۲۳).

مساحت برگ پرچم: تجزیه واریانس (جداول ۳، ۵ و ۷) نشان‌دهنده معنی‌دار بودن اثر تیمار برای مساحت برگ پرچم در شرایط تنش و بدون تنش بود. شرایط متفاوت آبی نشان داد که (جداول ۴، ۶ و ۸) ژنوتیپ اهدایی ۷۹ در همه شرایط آبیاری به ترتیب با ۳۴/۵۷ و ۲۹/۱۷ و ۲۳/۰۲ سانتی‌متر مربع بیش‌ترین میزان مساحت برگ پرچم را به خود اختصاص داد و ژنوتیپ اهدایی ۸۱ در شرایط نرمال و تنش در مرحله زایشی و ژنوتیپ اهدایی ۸۲ در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی کم‌ترین مساحت برگ پرچم را به خود اختصاص دادند. بررسی‌ها نشان می‌دهد وقوع

ژنتیکی دست‌یابی به صفت مورد علاقه آسان‌تر است (۱). تفاوت‌های ژنوتیپی یکی از اجزای تنوع است که منجر به تنوع ژنتیکی میان افراد درون یک جمعیت یا بین جمعیت‌های درون یک گونه می‌شود و یکی از مهم‌ترین نیازهای اصلاح‌گران می‌باشد. تنوع فنوتیپی وجود تفاوت فیزیکی قابل مشاهده در یک جمعیت می‌باشد و اجزای ژنتیکی و محیطی را شامل می‌شود. نتایج نشان داد که بیش‌ترین و کم‌ترین واریانس ژنتیکی و فنوتیپی در شرایط متفاوت آبیاری به ترتیب برای صفات RWL و راندمان مصرف آب مشاهده شد. ضریب تغییرات ژنوتیپی صفات میزان تنوع موجود در صفات را نشان می‌دهد و براساس نتایج به‌دست آمده بالاترین تنوع ژنوتیپی در صفت مساحت برگ پرچم دیده شد و هرچه این تنوع بیش‌تر باشد امکان انتخاب و پاسخ به انتخاب دقیق‌تر خواهد بود. بیش‌ترین ضریب تنوع فنوتیپی در شرایط آبیاری نرمال در صفت RWL و در شرایط تنش در مرحله زایشی و تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی در صفت مساحت برگ پرچم و کم‌ترین ضریب تنوع ژنتیکی و فنوتیپی در شرایط آبیاری نرمال در صفت راندمان مصرف آب و در شرایط میوز و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی در صفت محتوای نسبی آب برگ دیده شد. نتایج حاصل از اجزای واریانس صفات مورد ارزیابی نشان می‌دهد برای بیش‌تر صفات واریانس ژنوتیپی و فنوتیپی در شرایط نرمال بیش‌تر از تنش بود. بنابراین، می‌توان نتیجه گرفت که در هنگام انتخاب صفات برای گزینش غیر مستقیم توجه به اجزا واریانس در هر دو محیط ضروری است. در واقع در شرایط نرمال امکان بروز تنوع ناشی از دسترسی آب در بین ژنوتیپ‌ها فراهم می‌شود.

وراثت‌پذیری از مهم‌ترین پارامترهای ژنتیکی است که نقش تعیین‌کننده‌ای در حاصل انتخاب و در طراحی روش اصلاحی دارد (۴۲). وراثت‌پذیری

تابعی از ژنوتیپ و محیط است و به‌طور کلی، قابلیت توارث سهمی از کل واریانس فنوتیپی یک جمعیت می‌باشد که تحت تأثیر آثار ژنی (یعنی وراثت‌پذیری) است و با علامت h^2 نشان داده می‌شود. از آنجا که عملکرد صفت کمی با وراثت‌پذیری پایین می‌باشد، انتخاب بر اساس آن به تنهایی نمی‌تواند قابل اطمینان باشد. از طرف دیگر، انتخاب بر اساس صفات فیزیولوژیک آسان و دقیق بوده و توارث‌پذیری این صفات نسبتاً بالا است. بنابراین، بازده ژنتیکی این صفات مطلوب بوده و انتخاب بر مبنای این صفات راه مطمئن و سریعی برای غربال جوامع گیاهی و بهبود عملکرد می‌باشد (۲۵). همچنین، شاخص‌های فیزیولوژیک دارای اهمیت حیاتی در بقا و سازگاری گیاه به تنش‌های محیطی هستند. از این‌رو، توجه به این شاخص‌ها یکی از جنبه‌های مهم، در مطالعات مربوط به تحمل خشکی در گیاهان به حساب می‌آید (۳۸). در مطالعه حاضر توارث‌پذیری صفات مورد نظر در سه سطح نرمال، تنش در مرحله میوز و تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی مورد ارزیابی قرار گرفت. با توجه به اطلاعات جداول ۹، ۱۰ و ۱۱ مشخص می‌شود که همه صفات به جز RWL از وراثت‌پذیری بالایی برخوردار بودند که نشان می‌دهد این صفات کم‌تر تحت تأثیر محیط قرار می‌گیرند و در این صفات ضریب تنوع فنوتیپی بالاتر از ضریب تنوع ژنوتیپی است که علت آن وجود جز محیطی است. با توجه به وجود تنوع ژنتیکی و میزان وراثت‌پذیری بالا برای صفات می‌توان از طریق گزینش و دورگ‌گیری اقدام به تولید ارقام مطلوب از نظر عملکرد و سایر صفات گیاهی نمود. محتوای آب به عنوان یکی از مهم‌ترین شاخص‌های گزینشی تحت شرایط تنش خشکی شناخته شده است. این صفت وراثت‌پذیری بالایی در ارقام گندم نشان داد و وراثت‌پذیری صفت RWL پایین بوده که با سایر منابع هم مطابقت دارد

نهایی، روش‌های مختلفی وجود دارد که یکی از آن‌ها روش گام به گام است. در رگرسیون گام به گام می‌توان طی مراحل نسبت به حذف یا افزودن متغیرها برای انتخاب مدل نهایی اقدام نمود. با استفاده از رگرسیون گام به گام به گام صفت عملکرد دانه به عنوان صفت تابع و سایر صفات به عنوان متغیر مستقل، مورد بررسی قرار گرفت (جدول ۱۲). معادله رگرسیون حاصل از تجزیه رگرسیون مرحله‌ای برای شرایط نرمال بدین صورت است:

$$Y=0.04 + 13.95X$$

که X در اینجا راندمان مصرف آب می‌باشد. همان‌طور که در مدل مشاهده می‌شود راندمان مصرف آب با ضریب مثبت (۱۳/۹۵) تنها صفتی است که وارد مدل شده و ۸۸ درصد از تغییرات عملکرد دانه را در شرایط آبیاری نرمال توجیه می‌کند. ضریب مثبت نشانه این است که هرچه راندمان مصرف آب بالاتر باشد عملکرد دانه بیش‌تر است. در شرایط تنش در مرحله زایشی معادله رگرسیون به صورت زیر بود:

$$Y = -0.02 + 0.08X_1 + 1.63X_2 - 0.12X_3 + 0.02 X_4 - 0.0003X_5$$

در این معادله اولین صفتی که وارد می‌شود آب نسبی از دست رفته برگ می‌باشد که ۹۳ درصد تغییرات عملکرد را توجیه می‌کند. بعد از آن به ترتیب راندمان مصرف آب، محتوای نسبی آب برگ عملکرد بیولوژیک و راندمان مصرف آب وارد معادله شده و در مجموع ۹۹ درصد تغییرات داده‌های ما را توجیه میکند. در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی صفت آب نسبی از دست رفته برگ با ضریب ۰/۰۸ وارد مدل شد و ۹۶ درصد تغییرات را توجیه کرد. تجزیه و تحلیل نتایج در شرایط متفاوت آبیاری نشان داد که دو صفت راندمان مصرف آب و آب نسبی از دست رفته برگ موثرترین صفات بر روی عملکرد دانه بودند و تاثیر معنی‌داری (P<۰/۰۱) بر این صفت داشتند.

(۵۲، ۵۴). بررسی وراثت‌پذیری محتوای نسبی آب نشان از تاثیر بسزای محیط بر توارث‌پذیری این صفات در شرایط تنش دارد، در حالی که در شرایط نرمال وراثت‌پذیری مطلوبی به‌دست آمد. نتایج آزمایش ملکی و همکاران (۲۰۰۶) مشخص کرد که محتوای نسبی آب برگ توسط اثرات افزایشی ژن کنترل شده و دارای وراثت‌پذیری خصوصی بالایی است؛ بنابراین، می‌توان بازده ژنتیکی نسبتاً بالایی را از گزینش برای این صفت، در شرایط دیم انتظار داشت (۳۳). در کل تنش خشکی باعث کاهش محتوای نسبی آب می‌گردد و صفت RWC برای گزینش بین ژنوتیپ‌های گندم برای مقاومت به خشکی صفت مهمی است (۴۱).

پارامترهای ژنتیکی مثل ضریب تنوع فنوتیپی (PCV)، ضریب تنوع ژنتیکی (GCV) و وراثت‌پذیری عمومی (H²) در تقسیم‌بندی ژنتیکی به ترکیبات قابل توارث و غیرقابل توارث کمک می‌کند. برنامه‌های به‌نژادی به دانش ویژگی‌های کلیدی، سیستم‌های ژنتیکی کنترل‌کننده توارث‌شان و عوامل ژنتیکی و محیطی که بر بیان‌شان تاثیر می‌گذارد بستگی دارد (۲۹). امبرین و همکاران (۲۰۰۲) در گندم نان، سطح برگ پرچم را تحت کنترل اثر فوق‌غالبیت ژن گزارش کردند و اثرات متقابل غیر اللی در سطح برگ گزارش کردند (۳).

تجزیه رگرسیون

همان‌طوری که در تجزیه همبستگی ممکن است برخی از صفات با عملکرد رابطه معنی‌داری نداشته باشند، در تجزیه رگرسیونی نیز ممکن است برخی از متغیرها تاثیر معنی‌داری روی تابع نداشته باشند (۱۸). در رگرسیون چند متغیره اثرات متقابل در بین متغیرها وجود دارد. به همین علت لازم است متغیرهای مهمی را که تاثیر معنی‌داری بر عملکرد دارند، انتخاب کنیم. برای حذف متغیرهای کم‌اهمیت در مدل و تصمیم‌گیری برای تشکیل مدل

جدول ۱۲- تجزیه رگرسیون مرحله‌ای بین عملکرد دانه در بوته و بقیه صفات در شرایط متفاوت آبیاری.

Table 12- Stepwise regression analysis between grain yield and other traits under different irrigation conditions.

صفات وارد شده	پارامترهای مدل	R ² جزء	R ² مدل	F
Variable Entered	Parameter Estimate	Partial R-Square	Model R-Square	
۷۰ درصد ظرفیت زراعی (70% FC)	Intersept	0.04		
	راندمان مصرف آب WUE	13.95	0.88	208.65**
	Intersept	-0.02		
	آب نسبی از دست رفته برگ RWL	0.08	0.93	346.15**
	راندمان مصرف آب WUE	1.63	0.03	14.33**
تنش در مرحله میوز	محتوای نسبی آب برگ RWC	0.12	0.05	319.57**
Stress in the mitotic stage	عملکرد بیولوژیک Biological yield	0.02	0.996	4.81*
	راندمان تبخیر و تعرق ETE	0.0003	0.0004	3.67 ^{ns}
تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی (Stress 30%FC)	Intersept	0.01		
	آب نسبی از دست رفته برگ RWL	0.08	0.96	767.08**

(جداول ۱۳، ۱۴، ۱۵). تنش در مرحله میوز و تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی به ترتیب باعث ایجاد اختلاف معنی دار در سطح ۵ درصد در صفت طول روزنه و اختلاف ۱ درصد در فراوانی روزنه شدند.

خصوصیات روزنه‌ای: نتایج تجزیه واریانس صفات مربوط به خصوصیات روزنه نشان داد که شرایط آبیاری نرمال باعث ایجاد اختلاف معنی دار در سطح یک درصد در صفات طول و عرض روزنه شد

جدول ۱۳- جدول تجزیه واریانس صفات مربوط به خصوصیات روزنه در شرایط آبیاری نرمال (۷۰ درصد ظرفیت زراعی).

Table 13- Variance analysis of Stomatal characters under normal irrigation conditions (70% Field Capacity).

منابع تغییر	درجه آزادی	فراوانی روزنه Stomatal frequency	طول روزنه Stomatal length	عرض روزنه Stomatal width	مساحت روزنه Stomatal area
S.O.V	df				
تیمار Treat	4	45.54 ^{ns}	0.0001**	0.00005**	0.0004 ^{ns}
بلوک Block	3	42.68	0.00001	0.00001	0.00002
خطا Error	12	28.99	0.00001	0.00001	0.0002
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		11.45	5.41	7.09	15.49

ns، * و **: به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد.

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

جدول ۱۴- جدول تجزیه واریانس صفات مربوط به خصوصیات روزنه در شرایط تنش در مرحله میوز.

Table 14- Variance analysis of Stomatal characters under water-stress (meiotic stress condition).

منابع تغییر	درجه آزادی	فراوانی روزنه	طول روزنه	عرض روزنه	مساحت روزنه
S.O.V	df	Stomatal frequency	Stomatal length	Stomatal width	Stomatal area
Treat تیمار	4	60.31 ^{ns}	0.0001*	0.00001 ^{ns}	0.0001 ^{ns}
Block بلوک	3	47.33	0.00002	0.00001	0.00004
Error خطا	12	39.82	0.00003	0.00001	0.0001
ضریب تغییرات (درصد)		12.14	9.84	7.33	11.29
CV (%)					

ns, * و **: به ترتیب غیرمعنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد.

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

جدول ۱۵- جدول تجزیه واریانس صفات مربوط به خصوصیات روزنه در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی.

Table 14- Variance analysis of Stomatal characters under water-stress (30% of Field Capacity).

منابع تغییر	درجه آزادی	فراوانی روزنه	طول روزنه	عرض روزنه	مساحت روزنه
S.O.V	df	Stomatal frequency	Stomatal length	Stomatal width	Stomatal area
Treat تیمار	4	223.03**	0.00003 ^{ns}	0.00001 ^{ns}	0.0005 ^{ns}
Block بلوک	3	61.74	0.00004	0.000001	0.0001
Error خطا	12	40.33	0.00002	0.00001	0.0004
ضریب تغییرات (درصد)		10.07	7.75	9.05	20.75
CV (%)					

ns, * و **: به ترتیب غیرمعنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد.

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

آب بیش تر و کاهش عملکرد گردید. ارتباط منفی بین فراوانی تعداد روزنه و تحمل به خشکی در گندم توسط محققین دیگر نیز گزارش شده است (۲۸، ۳۶، ۳۹). ژنوتیپ اهدایی ۸۱ با داشتن راندمان مصرف آب پایین در آزمایشات سال اول و فراوانی روزنه بالا در آزمایشات سال دوم تحمل کمتری به خشکی داشته و عملکرد دانه پایین این ژنوتیپ هم تأکیدی بر این نتایج می باشد. نتایج نشان داد که تغییرات طول روزنه در بین ژنوتیپ های گندم در شرایط نرمال و تنش خشکی بسیار بیشتر از عرض روزنه بود. در شرایط آبیاری نرمال ژنوتیپ های اهدایی ۸۲ و بک کراس روشن و در شرایط تنش در مرحله زایشی ژنوتیپ اهدایی ۸۲ بیش ترین طول روزنه را داشتند. با وقوع تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی بیش ترین طول روزنه در ژنوتیپ های اکسلی و الوند مشاهده شد. ژنوتیپ اهدایی ۸۱ بیش ترین عرض روزنه و کم ترین طول روزنه را در شرایط متفاوت آبیاری به

بر اساس نتایج به دست آمده در شرایط آبیاری نرمال و تنش در مرحله میوز ژنوتیپ اهدایی ۸۱ و در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی ژنوتیپ الوند بیش ترین فراوانی روزنه را به خود اختصاص دادند و ژنوتیپ اهدایی ۸۲ در شرایط آبیاری نرمال با میانگین ۴۲/۶۷ میلی متر مربع و ژنوتیپ اکسلی با میانگین ۴۶/۶۷ و ۵۲/۶۷ میلی متر مربع به ترتیب کم ترین فراوانی روزنه را در شرایط تنش در مرحله میوز و تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی به خود اختصاص دادند (جداول ۱۶، ۱۷، ۱۸). وقوع تنش خشکی موجب افزایش فراوانی روزنه در سطح رویی برگ پرچم شد. چون روزنه ها از یک طرف مسئول جذب CO₂ و از طرف دیگر با میزان تعرق و از دست دادن آب مرتبط هستند، تعداد بیش تر روزنه در شرایط عدم محدودیت آب به دلیل جذب بیش تر CO₂ سبب افزایش عملکرد شد، در حالی که در شرایط محدودیت آب تعداد بیش تر روزنه سبب از دست رفتن

درجه باز و بسته شدن روزنه‌ها وجود دارد این است که روزنه‌ها مدخل اصلی ورود گاز کربنیک به داخل گیاه هستند. به طوری که اگر انتخاب در جهت کوچک بودن یا کم‌تر بودن روزنه‌ها صورت گیرد، علاوه بر کاهش تلفات آب، به خاطر کندی ورود دی‌اکسید کربن و تقلیل فتوسنتز، عملکرد نیز کاهش می‌یابد. با این حال شواهد نشان داده‌اند که فراوانی روزنه نقش بیش‌تری در خصوص تلفات آب در مقایسه با ورود دی‌اکسید کربن در گیاه دارند (۴۷) راندمان مصرف آب بالا در سال اول و ابعاد و مساحت کم‌تر روزنه در سال دوم در ژنوتیپ‌های اکسلی و چاینزاسپرینگ باعث تحمل به خشکی و عملکرد دانه بالا در این ژنوتیپ‌ها شده است.

خود اختصاص داد و بیش‌ترین مساحت روزنه به ترتیب با میانگین ۰/۰۹۵، ۰/۰۸۸ و ۰/۱۱ در شرایط آبیاری نرمال، تنش در مرحله میوز و تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی دیده شد و کم‌ترین میزان آن در شرایط آبیاری نرمال و تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی در ژنوتیپ اهدایی ۸۲ و در شرایط تنش در مرحله میوز در ژنوتیپ اکسلی مشاهده شد. تغییرات عرض روزنه به نسبت طول آن بسیار کم‌تر بوده و عمده ژنوتیپ‌ها با یکدیگر اختلاف معنی‌داری نداشتند. راندمان مصرف آب به عنوان یک جز مهم سازگاری به خشکی در گیاهان تلقی می‌شود (۳۰) روزنه و تعداد آن‌ها از جمله صفاتی هستند که بر روی راندمان مصرف آب تاثیر می‌گذارند. مشکلی در راه اصلاح برای فراوانی روزنه‌ها، اندازه یا زمان و

جدول ۱۶- مقایسات میانگین صفات مربوط به خصوصیات روزنه در شرایط آبیاری نرمال (۷۰ درصد ظرفیت زراعی).

Table 15- Mean Comparison of Stomatal characters under normal irrigation conditions.

ژنوتیپ‌ها Genotypes	فراوانی روزنه (میلی‌مترمربع) Stomatal frequency (mm ²)	طول روزنه (میلی‌متر) Stomatal length (mm)	عرض روزنه (میلی‌متر) Stomatal width (mm)	مساحت روزنه (میلی‌مترمربع) Stomatal area (mm ²)
Ehdaei81 اهدایی ۸۱	51.34 ^a	0.05 ^b	0.038 ^a	0.095 ^a
Oxley اکسلی	47.00 ^{ab}	0.053 ^b	0.030 ^b	0.078 ^{ab}
Alvand الوند	45.01 ^{ab}	0.058 ^a	0.030 ^b	0.080 ^{ab}
بک کراس روشن Back cross Roshan	49.00 ^{ab}	0.060 ^a	0.030 ^b	0.085 ^{ab}
Ehdaei82 اهدایی ۸۲	42.67 ^b	0.060 ^a	0.030 ^b	0.068 ^b

در هر ستون میانگین‌های با حروف مشابه در سطح احتمال پنج درصد آزمون LSD اختلاف معنی‌داری ندارند.

In each column, means having similar letters are not significantly different Using LSD test at 5 percent of probability.

جدول ۱۷- مقایسات میانگین صفات مربوط به خصوصیات روزنه در شرایط تنش در مرحله میوز

Table 16- Mean Comparison of Stomatal characters under meiotic stress conditions

ژنوتیپ‌ها Genotypes	فراوانی روزنه (میلی‌مترمربع) Stomatal frequency (mm ²)	طول روزنه (میلی‌متر) Stomatal length (mm)	عرض روزنه (میلی‌متر) Stomatal width (mm)	مساحت روزنه (میلی‌مترمربع) Stomatal area (mm ²)
Ehdaei81 اهدایی ۸۱	56.34a	0.047b	0.033a	0.088a
Oxley اکسلی	46.67a	0.050b	0.030a	0.073b
Alvand الوند	51.84a	0.055ab	0.030a	0.080ab
چاینز اسپرینگ Chinese Spring	55.00a	0.050b	0.030a	0.078ab
Ehdaei82 اهدایی ۸۲	49.99a	0.060a	0.030a	0.083ab

در هر ستون میانگین‌های با حروف مشابه در سطح احتمال پنج درصد آزمون LSD اختلاف معنی‌داری ندارند.

In each column, means having similar letters are not significantly different Using LSD test at 5 percent of probability.

جدول ۱۸- مقایسات میانگین صفات مربوط به خصوصیات روزنه در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی.

Table 17- Mean Comparison of Stomatal characters under water stress (30% of field capacity).

ژنوتیپها Genotypes	فراوانی روزنه (میلی متر مربع) Stomatal frequency (mm ²)	طول روزنه (میلی متر) Stomatal length (mm)	عرض روزنه (میلی متر) Stomatal width (mm)	مساحت روزنه (میلی متر مربع) Stomatal area (mm ²)
Ehdaei81 اهدایی ۸۱	70.00 ^a	0.048 ^a	0.033 ^a	0.11 ^a
Oxley اکسلی	52.67 ^c	0.053 ^a	0.030 ^a	0.09 ^a
Alvand الوند	70.34 ^a	0.053 ^a	0.029 ^a	0.10 ^a
چاینز اسپرینگ Chinese Spring	59.33 ^{bc}	0.048 ^a	0.030 ^a	0.09 ^a
Ehdaei82 اهدایی ۸۲	63.00 ^{ab}	0.050 ^a	0.030 ^a	0.08 ^a

در هر ستون میانگین‌های با حروف مشابه در سطح احتمال پنج درصد آزمون LSD اختلاف معنی‌داری ندارند.

In each column, means having similar letters are not significantly different Using LSD test at 5 percent of probability.

نیز مورد بهره‌برداری قرار گیرند. حفظ مقادیر بالاتر محتوای نسبی آب برگ و کاهش کم‌تر در میزان آب نسبی برگ پرچم در شرایط تنش باعث شد تا رقم‌های متحمل پایداری عملکرد بالاتری در شرایط خشکی داشته باشند. بررسی نتایج برای صفات خصوصیات روزنه نشان داد که با وقوع تنش خشکی تعداد روزنه در واحد سطح افزایش و ابعاد روزنه کاهش می‌یابد. ارتباط منفی بین فراوانی تعداد روزنه و تحمل به خشکی در گندم وجود دارد اما رقمی متحمل‌تر است که تعداد روزنه بیش‌تر با اندازه کوچک‌تر داشته باشد.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج پژوهش حاضر نشان داد که تنش خشکی در همه انواع تنش‌های رطوبتی موجب کاهش مقادیر بیش‌تر صفات مورد ارزیابی گردید. تنش خشکی با ایجاد تغییرات فیزیولوژیک نظیر کاهش محتوای نسبی برگ پرچم، میزان آب نسبی از دست رفته برگ، راندمان مصرف آب و راندمان تبخیر و تعرق موجب افت عملکرد بیولوژیک در ژنوتیپ‌های گندم شد. با توجه به اهمیت صفات فیزیولوژیک در تولید محصول، برای استفاده از توان ژنتیکی ارقام پیشنهاد می‌گردد که در برنامه‌های اصلاحی این صفات در گیاه

References

1. AbdMishani, S., and Shah Nejata Bushehri, A. 1997. Supplementary plant breeding. University of Tehran Press, Pp: 169-143.
2. Abdoli, M., Saiedi, M., Jalali, S., Mansorifar, S., and IqbalGhobadi, 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. ESCS. 1: 6. 47-63. (In Persian)
3. Ambreen, A.M., Chowdhry, A., Khaliq, I., and Ahmad, R. 2002. Genetic determination for some drought related leaf traits in bread wheat. Asian, J. Plant Sci. 1: 2. 232-234.
4. Barss, H.D., and Weatherley, P.E. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. Aust. J. Biol. Sci. 15: 3. 413-428.
5. Bayles, B.B., Taylor, J.W., and Bartel, A.T. 1937. Rate of water loss in wheat varieties and resistance to artificial drought. Am Soc. Agron. J. 29: 1. 50-52.
6. Bayoumi, T.Y., Eid, M.H., and Metwali, E.M. 2008. Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat varieties. Afr. J. Biotechnol. 7: 14. 2341-2352.
7. Blum, A. 2011. Plant breeding for water-limited environments. Springer Verlag. 234 p.

8. Clarke, J.M., Romagosa, I., Jana, S., Srivastava, J.P., and McCaig, T.N. 1989. Relationship of excised leaf water loss rate and yield of durum wheat in diverse environments. *Can. J. Plant Sci.* 69: 1075-1081.
9. Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A., and Waines, J.G. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Sci.* 46: 2. 2093-2103.
10. Ehdaie, B., Whithus, R.W., and Waines, J.G. 2003. Root biomass water use efficiency and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring breed wheat. *Crop Sci.* 43: 2. 710-717.
11. Ehdaie, B., and Gwines, J. 1996. Genetic variation for contribution of preanthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *J. Genet. Breed.* 50: 2. 47-56.
12. Ehdaei, B., and Waines, J.G. 1993. Water requirement and transpiration efficiency of primitive wheats: A model for their use. Pp: 187-97. In: Damania, A.B. Biodiversity and wheat improvement. ICARDA.
13. Ehdaei, B., Hall, A.E., Farquhar, G.D., Nguyen, H.T., and Waines, J.G. 1991. Water Use Efficiency and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Sci.* 31: 5. 1282-1288.
14. Fani, A. 2009. Effect of water-stress on sterility in genotypes of wheat and its relationship with yield. Master of Science Thesis. Shahrekord University. (In Persian)
15. Farkhondeh, R., Nabizadeh, E., and Jalilnezhad, N. 2012. Effect of salinity stress on proline content, membrane stability and water relation in two sugar beet cultivars International. *J. Agric. Sci.* 2: 5. 358-392.
16. Farshadfar, E., Rasoli, V., Silva, J.A.T., and Farshadfar, M. 2011. Inheritance of drought tolerance indicators in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using a diallel technique. *Aust. J. Crop Sci.* 5: 7. 870-878.
17. Farshadfar, A., Gheitoli, M., Hagh Parast, R., Yaghoti Pour, A., and Aghaei, M. 2010. Determining chromosomal location and the relationship between field and laboratory indices of drought tolerance in lines with two additional chromosomes of wheat and barley. *Seed. Plant Breed J.* 17: 4. 402-421. (In Persian)
18. Farshadfar, A., and Mohammadi, R. 2006. Evaluation of drought tolerance of wheat genotypes using agronomic and physiological indices. *Sci J. Agric.* 29: 1. 87-97. (In Persian)
19. Farshadfar, E., Farshadfar, M., and Sutka, J. 2000. Combining ability analysis of drought tolerance in wheat over different water regimes. *Acta Agron Hung.* 48: 4. 353-361.
20. Farshadfar, E. 1997. Methodology of plant breeding. Kermanshah Razi University Publications. 615p.
21. Fu, M.L., Li, G.Z., Yang, Q.H., Yuan, X.Y., and Wang, J.Q. 2011. Drought tolerance identification of interspecific hybrids from *Brassica napus* and *Brassica juncea* by subordinate function values. *Chin. J. Oil Crop Sci.* 33:1. 368-373.
22. Galeshi, S., and Eschoee, B. 2001. Post anthesis responses of spring wheat to water limitation. *J. Agric. Nat. Resour. Sci.* 4: 8. 99-113. (In Persian)
23. Gholami, A., and Asadollahi Poor, A. 2008. Improving wheat grain yield under water stress by stem hydrocarbon reserve utilization. *Pak. J. Biol. Sci.* 11: 21. 2484-2489.
24. Golaktya, P.R., and Makne, V.G., 1991. Genetic diversity in Spanish bunch groundnut. *J Maharashtra Agric Univ.* 16: 3. 337-339.
25. Golestani Araghi, S., and Assad, M.T. 1998. Evaluation of four screening techniques for drought resistance and their relationship to yield reduction ratio in wheat. *Euphytica.* 103: 3. 293- 299.
26. Halluer, A.R., and Miranda, J.B. 1998. Quantitative genetic in maize breeding. Iowa State University Digital Press. 221p.

27. He, X.Y., Wen, R.L., Wu, C.R., and Zhou, J.G. 2008. Analysis of maize drought resistance at seeding stage by fuzzy subordination method. *Southwest Chin. J. of Agric. Sci.* 21: 1. 52-56.
28. Heichel, Gh. 1971. Genetic control of epidermal cell and stomatal frequency in maize. *Crop Sci.* 11: 6. 830-832.
29. Johansen, W. 1909. *Elements der exakten Erblchkeitslehre Deutsche wesentlich erw. Ausg. in funfundzwanzig Vorlesungen*, Germany, Pp: 663-672.
30. Khan, A.S., Salim, I., and Ali, Z. 2003. Heritability of various morphological traits in wheat. *Intl J. Agric. Biol.* 2: 5. 138-140.
31. Lucas, H. 2014. Wheat initiative: An international vision for wheat improvement [Online]. Available at www.wheatinitiative.org. Accessed on 31 March 2014.
32. Lugojan, C., and Ciulca, S. 2011. Analysis of excised leaves water loss in winter wheat. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 15: 2. 178- 182.
33. Maleki, A., Saba, J., and Shekari, F. 2009. Inheritance of relative leaf water content in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under dryland conditions. *J. Agric. Knowl.* 19: 2. 177-183. (In Persian)
34. Marti, J., and Slafer, G. A. 2014. Bread and durum wheat yields under a wide range of environmental conditions. *Field Crops Res.* 156: 258-271.
35. Meng, Q.L., Guan, Z.B., Feng, B.L., Chai, Y., and Hu, Y.G. 2009. Principal component analysis and fuzzy clustering on drought-tolerance related traits of foxtail millet (*Setaria italica*). *Sci. Agric. Sin.* 42: 8. 2667-2675.
36. Merah, O., Monneveux, P., and Deleens., E. 2001. Relationship between flag leaf carbon isotope discrimination and several morpho-physiological traits in durum wheat genotypes under Mediterranean conditions. *Environ. Exp. Bot.* 45: 1. 63-71.
37. Moghani Rahimi, Z. 2018. The study of relationships between amount of cuticular wax and stomatal characteristics with water relative content using regression analysis in *Vicia Faba* L. Master of Science Thesis. Faculty of Agriculture, Shahrekord University, Iran. (In Persian)
38. Mohammadi, R., Haghparast, R., Aghaee-Sarbarze, M., and Abdollahi, A.V. 2006. An evaluation of drought tolerance in advanced durum wheat genotypes based on physiologic characteristics and other related indices. *Iran. J. Agric. Sci.* 37: 561-567.
39. Mohammady, S. 2002. Inheritance of tolerance to water stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). Ph.D. Thesis. University of Newcastle, UK.
40. Mohammadi, R. 2001. Chromosomal Localization of the genes controlling drought tolerance in rye and agropyron. Master of Science Thesis. Razi University, Kermanshah, Iran. (In Persian)
41. Molnar, I., Dulai, S., Csernak, A., Pronay, J., and Lang, M.M. 2005. Photosynthetic responses to drought stress in different *Aegilops* species. *Acta Biol.* 49: 1. 141-142.
42. Mostajeran, M., Edriss, M.A., Ebadi, R., and Tahmasebi, G.H. 2000. Heritability estimates of morphological characters and honey yield of honeybee colonies in Isfahan. *JWSS.* 4: 1. 119-126. (In Persian)
43. Mujtahedi, M., and Lesani, H. 1989. *Green plant life*. University of Tehran Press. 578p. (In Persian)
44. Nabi Pur, A., Yazdi Samadi, B., Zali, A., Pustini, K. 2003. Investigation of the effect of drought on some morphological traits and the relationship between these traits and stress sensitivity index in several wheat genotypes. *Desert Mag.* 1: 7. 31-48. (In Persian)
45. Nouri, A., Etmnan, A., Silva, J.A.T.D., and Mohammadi, R. 2011. Assessment of yield, yield-related traits and drought tolerance of durum wheat varieties (*Triticum turjidum* var. durum Desf.). *Aust. J. Crop. Sci.* 5: 1. 8-16.
46. Raesi, A. 2008. Chromosomal location of genes controlling water-stress induced apical sterility of spike using candidate chromosomal substitution

- lines in wheat (*Triticum aestivum* L.). Master of Science Thesis. Shahrekord University. (In Persian)
47. Rasmussen, D.C., and Gengenbach, B.G. 1983. Breeding for physiological traits, in: Crop Breeding, Wood, D.R., (ed). American Society of Agronomy Crop Science, Madison, Wisconsin, USA.
48. Rawson, H.M., and Clarke, J.M. 1988. Nocturnal transpiration in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 3. 397-406.
49. Rouhi, V., Samson, R., Lemeur, R., and Van Damme, P. 2007. Photosynthesis gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environ. Exp. Bot.* 59: 2. 117-129.
50. Shadadn, A., Saba, J., and Shekari, F. 2013. Effect of wheat physiological traits on photosynthetic water use efficiency in rainfed conditions. *J. Cereal Res.* 2: 3. 131-141. (In Persian)
51. Siddique, M.R.B., Hamid, A., and Islam, M.S., 2000. Drought stress effects on water relations of wheat. *Bot. Bull. Acad. Sinica.* 41: 1. 35-39.
52. Sinclair, T.R., and Lodlow, M. M. 1985. Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential for mature and immature leaves under field conditions. *Ann. Bot.* 42: 3. 295-307.
53. Singh, M., Srivastava, J.P., and Kumar, A. 1990. Effect of water on water potential components in wheat genotypes. *Indian. J. Plant Physiol.* 33: 4. 312-317.
54. Siosemardeh, A., Ahmadi, A., Possini, K., and Ebrahimzadeh, H. 2004. Stomatal and non-stomatal factors controlling photosynthesis and its relationship with drought resistance in wheat cultivars. *Iran. J. Agric. Sci.* 1: 35. 93-106. (In Persian)
55. Wang, H., and Clarke, J.M. 1993. Relationship of excised-leaf water-loss and stomatal frequency in wheat. *Can. J. Plant Sci.* 73: 1. 93-99.
56. Zaharieva, M., Gaulin, E., Havaux, M., Acevedo, E., and Monneveux, P. 2001. Drought and heat responses in the wild wheat relative *Aegilops geniculata* Roth. *Crop Sci.* 41: 4. 1321-1329.