

تنوع ژنتیکی ژنوتیپ‌های گندم نان (*Triticum aestivum* L.) تحت تنش

خشکی

Genetic diversity of bread wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under drought stress

کبری عزیزیان^۱، محمدرضا بی‌همتا^{۱*}، علی پیغمبری^۱، علیرضا عباسی^۱

۱- به‌ترتیب دانشجوی دکتری، استاد، دانشیار، دانشکده‌گان کشاورزی و منابع طبیعی کرج دانشگاه تهران،

کرج، ایران

Azizyan K¹, Bihamta MR^{*1}, Peyghambari A¹, Abbasi AR¹

1- PhD Student, Professor, Professor, Associated Professor, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mrghanad@ut.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۹/۱۹ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۱۲/۱۳)

چکیده

خشکی یکی از جدی‌ترین استرس‌های تأثیرگذار بر محصولات زراعی است و بسته به شدت و زمان تنش، تولید گندم ممکن است تا ۵۰ درصد کاهش یابد. شدت اثرات خشکی به‌ویژه در مراحل پایانی رشد بسیار حاد است. به همین منظور، مطالعه‌ای با ۸۸ ژنوتیپ گندم در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه تهران به‌صورت فاکتوریل و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار در شرایط نرمال و تنش کم‌آبی انجام شد. برای ارزیابی تحمل به تنش خشکی ژنوتیپ‌های گندم، وزن خشک اندام هوایی و صفات فیزیولوژیکی اندازه‌گیری شدند. ابتدا همه ژنوتیپ‌ها در یک گروه آنالیز شدند. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها از نظر همه صفات مورد مطالعه اختلاف معنی‌دار وجود دارد. نتایج مقایسه میانگین نیز نشان داد که در شرایط نرمال و تنش، ژنوتیپ‌های بیات، DN11، بزوستایا، چمران و پیشتاژ که همگی جز ژنوتیپ‌های آبی بودند، بالاترین مقدار را برای اکثر صفات مورد مطالعه داشتند. در شرایط نرمال، ژنوتیپ‌های نوید (آبی) و ریژاو (دیم) و ریحانی (آبی) و در شرایط تنش، ژنوتیپ‌های دستجردی (دیم) و کویر (آبی) و آذر (دیم) و مغان (آبی) و کوهدشت (آبی) کمترین مقدار صفات مورد مطالعه را داشتند. سپس مقایسه ارتوگونال بین ژنوتیپ‌های آبی و دیم انجام شد. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها در شرایط نرمال از نظر اکثر صفات مورد مطالعه به جز محتوای نسبی آب، پروتئین و کلروفیل b و کاروتنوئیدها تفاوت معنی‌دار وجود داشت. در شرایط تنش نیز برای تمامی صفات به جز درجه سبزیگی برگ و کاروتنوئیدها اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. تجزیه واریانس جداگانه ژنوتیپ‌های آبی و دیم در شرایط نرمال بین ژنوتیپ‌ها برای تمام صفات مورد مطالعه به جز کاروتنوئیدها اختلاف معنی‌دار نشان داد و در شرایط تنش نیز، برای تمامی صفات مورد مطالعه تفاوت معنی‌دار مشاهده شد. نتایج مقایسه میانگین ژنوتیپ‌های آبی نشان داد که در شرایط نرمال و تنش، ژنوتیپ‌های بیات، DN11، بزوستایا، چمران، پیشتاژ و نیشابور بالاترین مقدار میانگین و ژنوتیپ‌های نوید، یاوروس، پارس، ریحانی و کوهدشت کمترین مقدار میانگین را برای اکثر صفات داشتند. در میان ژنوتیپ‌های دیم نیز، در شرایط نرمال، بیشترین مقدار میانگین برای اکثر صفات به ژنوتیپ‌های مارون، کرخه، کریم، فوتک و افلاک تعلق داشت و کمترین مقدار را ژنوتیپ‌های زاگرس، ریژاو، دهدشت، رشید و دستجردی داشتند. همچنین در شرایط تنش نیز، بیشترین مقدار میانگین برای اکثر صفات مورد مطالعه را ژنوتیپ‌های سیوند، بیستون و قابوس و کمترین مقدار را ژنوتیپ‌های دستجردی، ریژاو، آذر ۱ و ۲ و رشید داشتند. ارزیابی فنوتیپی ژنوتیپ‌های گندم نیز نشان داد که تنش کم‌آبی سبب کاهش وزن خشک اندام هوایی به میزان حدود ۵۱٪ شد. تجزیه رگرسیون صفات نشان داد که صفات وارد شده در مدل تحت شرایط نرمال و تنش به‌ترتیب ۵۷ و ۷۱ درصد از تغییرات وزن خشک را توجیه کردند. نتایج همبستگی نیز نشان داد که در شرایط نرمال و تنش وزن خشک زیست‌توده بیشترین مقدار همبستگی مثبت را با محتوای نسبی آب داشت. نتایج حاصل از تجزیه به مؤلفه‌ها نیز نشان داد که در شرایط نرمال و تنش به‌ترتیب سه مؤلفه نخست ۶۶/۳۴ و ۶۶/۴۵ درصد از کل تغییرات را توجیه کردند. با توجه به نتایج آنالیز تجزیه به مؤلفه‌های اصلی ژنوتیپ‌های بیات، DN11، بزوستایا، چمران هم در شرایط نرمال و هم در شرایط تنش با داشتن بالاترین مقدار برای اکثر صفات به‌عنوان ژنوتیپ‌های برتر در این تجزیه معرفی شدند. تجزیه خوشه‌ای نیز ژنوتیپ‌ها را در هر دو شرایط به چهار گروه طبقه‌بندی کرد.

واژه‌های کلیدی

تنوع ژنتیکی

تنش خشکی

تجزیه به مؤلفه‌های اصلی

گندم

صفات فیزیولوژیک

مقدمه

تقریباً بیش از نیمی از نیازهای غذایی مردم جهان و به ویژه آسیا به‌طور مستقیم از غلات تأمین می‌شود. در این میان، گندم (*Triticum aestivum* L.) با توجه به اینکه یک منبع ارزان انرژی است و بیش از یک سوم جمعیت جهان کالری روزانه، کربوهیدرات و پروتئین‌های مورد نیاز خود را از گندم و فرآورده‌های آن تأمین می‌کنند، به‌عنوان مهم‌ترین گیاه زراعی نقش زیادی را در میان غلات در تأمین امنیت غذایی جهان دارد (Bagge et al. 2007; Rauf et al. 2007; Shewry 2009; Prerna et al. 2013; Kim and Anderson 2015; Faostat 2018; Abid et al. 2018). گندم بیشترین سطح زیرکشت در میان محصولات زراعی را دارد. به‌طوری که در سال ۲۰۱۹، گندم با ۲۱۴/۷ میلیون هکتار در سطح جهان کشت شد که با بالاترین مقدار تولید در میان محصولات غلات بعد از ذرت (۱/۳ بلیون هکتار) در ردیف دوم قرار گرفت (FAO 2020). با وجود این روند تولید در محصولات کشاورزی و از جمله گندم، به‌دلیل افزایش سریع جمعیت، نیازهای غذایی این جمعیت فزاینده برآورده نخواهد شد (Shiferaw et al. 2013; Curtis and Halford 2014; Zandalinas et al. 2018). از طرفی، امنیت غذایی و تولید محصولات کشاورزی با تهدیدات جدی ناشی از رویدادهای شدید آب و هوایی مانند خشکی، شوری و گرما مواجه است. پیش‌بینی شده است که تنش‌ها گرما و تنش خشکی در آینده‌ی نزدیک شدیدتر و رایج‌تر خواهند شد. به‌طوری که این تنش‌ها ممکن است عملکرد گندم را تا ۴۰ درصد کاهش دهد (Flagella et al. 2010; Richards et al. 2014; Semenov et al. 2014; Hussain et al. 2015; Zampieri et al. 2017; Bezak and Mikos 2020). از طرفی بیشترین مقدار تولید گندم در دنیا (Blum 1998) و در ایران (Kamali et al. 2009; Najafian et al. 2011) به‌صورت دیم و کاملاً وابسته به بارندگی است. در اراضی آبی نیز محدودیت آبیاری اراضی گندم به‌دلیل رقابت زراعت‌های بهاره وجود دارد که این عوامل منجر به تنش کم‌آبی در مراحل پایانی رشد از جمله مرحله زایشی و پر شدن دانه می‌شوند و بسته به شدت و مدت تنش ممکن است عملکرد گندم را تا ۵۰ درصد کاهش دهد (Duysen 1975; Fischer 1979; Reynolds et al. 2007; Shamsi et al. 2011; Passioura 2012; Farooq et al.

2018; Habus et al. 2014). لذا به‌نژادی و اصلاح و معرفی ژنوتیپ‌هایی که با کمبود آب در پایان بارندگی‌ها و آبیاری‌های بهاره مواجه هستند، ضروری است که در برنامه‌های به‌نژادی مورد توجه قرار گیرد. برای نیل به این هدف، یک راهکار مطالعه صفاتی است که با تحمل خشکی ارتباط دارند و توسط تعداد زیادی ژن کنترل می‌شوند (Pessarakli 2002; Tondelli et al. 2006; Tambussi et al. 2007; Araus et al. 2008).

تحمل به تنش خشکی یک صفت پیچیده است و با ژنوتیپ گیاه، مرحله رشد، شدت و طول و زمان تنش، فرآیند رشد فیزیولوژیکی (Ma et al. 2020)، الگوهای بیان ژن (Laxa et al. 2019)، فعالیت تنفسی (Lal et al. 2021)، فتوسنتزی (Aliyeva et al. 2020) و تأثیرات محیطی (Qaseem et al. 2019) ارتباط دارد. همه این عوامل به‌وسیله‌ی ژن‌های مختلف، ارتباط بین ژن‌ها و سیگنال‌های محیطی که شامل بسیاری از مسیرهای مورفو-فیزیولوژیکی و متابولیک است، در گیاهان تنظیم می‌شود. در مقابله با تنش خشکی گیاهان استراتژی‌های مختلفی مانند حداکثر رساندن استفاده از آب، به حداقل رساندن از دست دادن آب، تنظیمات اسمزی، تجمع فعال مواد اسمولیت‌ها در سلول‌ها از جمله پرولین، کاهش اتلاف آب توسط کنترل روزنه‌ای، توسعه سیستم‌های آنتی اکسیدانی و همچنین مکانیسم‌های مختلف بیوشیمیایی، مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی را دارند (Ahmed et al. 2021). جلوگیری از رشد همراه با بسته شدن روزنه‌ها یکی از اولین واکنش‌های گیاهان به تنش خشکی است و نقصان در فتوسنتز به کاهش هدایت روزنه‌ای یا بسته بودن روزنه‌ها مرتبط است (Asadi 2021). کاهش پتانسیل آب در اثر تنش خشکی باعث کاهش تقسیم سلولی، کاهش رشد اندام‌های گیاه، کاهش فتوسنتز خالص و تغییر توازن هورمونی گیاه می‌شود (Mary et al. 2001). تنش کم‌آبی باعث فعال شدن مسیرهای متابولیک در پاسخ به تنش و در نتیجه افزایش غلظت مواد محلول در گیاه مانند پرولین، قند محلول و پروتئین می‌شود (Meena et al. 2019). این ترکیبات در تنظیم اسمزی سلول‌ها نقش مهمی ایفا می‌کنند. تنش خشکی موجب کاهش در مقدار کلروفیل برگ در گندم می‌شود. کاهش مقدار کلروفیل می‌تواند به‌دلیل اختلال در فعالیت آنزیم‌های مسئول سنتز رنگدانه‌ها، کاهش ساخت و یا احتمالاً

خشکی آخر فصل هنوز هم در اولویت قرار دارند و از اهداف جهانی به‌نژادی گندم است (Araus et al. 2008). بنابراین با توجه به شرایط اقلیمی حاکم و توضیحات فوق، هدف از این پژوهش، مطالعه تنوع ژنتیکی ژنوتیپ‌های گندم نان برای شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی آخر فصل و ارزیابی صفات فیزیولوژیکی مرتبط با این تنش و بررسی ارتباط این شاخص‌ها با بیوماس است.

مواد و روش‌ها

به‌منظور ارزیابی تنوع ژنتیکی و شناسایی ژنوتیپ متحمل به خشکی گندم تعداد ۸۸ ژنوتیپ (جدول ۱) به‌صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در گلخانه تحقیقاتی گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران انجام شد. برای انجام این آزمایش از گلدان‌های پلاستیکی استفاده شد. ظرفیت گلدان‌های مورد استفاده حدود ۲ کیلوگرم بود و بذرها در عمق دو سانتی‌متر کشت شدند و شرایط کنترل شده جهت رشد مطلوب گیاهچه‌ها شامل آبیاری صحیح و به موقع، دمای مناسب رشد ۲۵-۱۸ درجه سانتی‌گراد و نور کافی ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی بود. پس از کشت بذرها و سبز شدن، در هر گلدان در نهایت بعد از تنک کردن در مرحله دوبرگی ۴ بوته گندم نگه داشته شد. همچنین ظرفیت زراعی گلدان‌ها هم مشخص شد که برای تعیین درصد ظرفیت زراعی، ابتدا وزن گلدان‌های خالی که از قبل شسته شده بودند، مشخص، سپس به هر گلدان وزن مشخصی از بستر با ترکیب خاک مزرعه، ماسه، خاک برگ به نسبت ۱:۲:۱ ریخته شد. جهت تعیین درصد ظرفیت زراعی از روش وزنی استفاده شد (Ziai 2016; Rahbarian et al. 2011). همچنین بر اساس نتایج آزمون خاک و حدود بحرانی عناصر (جدول ۲) مقادیر محاسبه شده نیتروژن، فسفر و پتاس به خاک اضافه شد.

آبیاری تیمارهای شاهد در تمام طول دوره‌ی رشد بعد از اینکه سطح رطوبت به کمتر از ۹۰ درصد ظرفیت زراعی رسید، انجام می‌شد و آبیاری تیمارهای تنش خشکی تا زمان اعمال تنش به‌صورت یکسان و به‌طور منظم مانند شرایط نرمال انجام شد و در زمان اعمال تنش آبیاری به‌صورت کم‌آبیاری بود و رطوبت

تخریب رنگدانه‌ها باشد (Erdem et al. 2006). در یک پژوهش دیگر کاهش مقدار فتوسنتز، کاهش هدایت روزنه‌ای، کاهش رشد گیاه و کمبود مواد فتوسنتزی لازم برای پر کردن دانه، از اثرات مهم تنش خشکی در گندم گزارش شده است (Amar 1999). در پژوهشی دیگر که تحت تنش خشکی آخر فصل در گندم انجام شد، گزارش شد که تعداد دانه و عملکرد دانه و شاخص برداشت که از مهم‌ترین صفات در انتخاب ژنوتیپ با عملکرد بالا محسوب می‌شوند در مرحله گرده‌افشانی بیشتر کاهش می‌یابد (Ahmadi 2013). اگرچه ارزیابی و مقایسه عملکرد دانه تحت شرایط بدون تنش و تنش به‌عنوان مهمترین معیار گزینش برای تحمل به خشکی در برنامه‌های اصلاحی است اما با توجه به این نکته که کشت ژنوتیپ‌ها در شرایط گلخانه‌ای و تحت تنش خشکی، ممکن است عملکرد دانه را به‌طور قابل توجهی کاهش دهد و یا حتی به صفر برساند. در این موارد، بیوماس یک معیار جایگزین منطقی و قابل اعتماد برای ارزیابی تأثیر تنش بر رشد گیاهان است و می‌تواند به تجزیه و تحلیل دقیق‌تری از تأثیرات متفاوت تنش بر اجزای مختلف گیاه مانند ریشه، ساقه و برگ بپردازد و پیش‌بینی دقیق‌تری از عملکرد نهایی ارایه دهد و به محققان در شناسایی انتخاب گیاهان با ویژگی‌های بهتر برای مقاومت به تنش‌های محیطی کمک کند (Blum 2011; Liu et al. 2016; Zhang et al. 2020; Khan et al. 2019). گزینش در برنامه‌های به‌نژادی می‌تواند بر اساس صفات فیزیولوژیک که با تحمل به خشکی همبستگی بالایی دارند انجام شود (Siddique et al. 2000). همچنین ایران به‌عنوان یکی از خاستگاه‌ها و مراکز تنوع اولیه، گونه‌های گندم و توده‌های بومی و ژنوتیپ‌های فراوانی را شامل می‌شود که به‌دلیل دارا بودن تنوع ژنتیکی بسیار غنی، می‌تواند به‌عنوان منبع بسیار ارزشمندی برای اصلاح گندم و ایجاد ژنوتیپ پرمحصول و سازگار استفاده شوند (Salamini et al. 2002). لازمه بهره‌مندی از این ذخایر ژنتیکی، جمع‌آوری، نگهداری و ارزیابی تنوع ژنتیکی است (Pearce et al. 2000). بنابراین با وجود مطالعات فراوانی که در این زمینه صورت گرفته است، هنوز هم خلاءهای زیادی در رابطه با اثر تنش خشکی در گیاهان به چشم می‌خورد و پژوهش‌های اثرات تنش خشکی و ارزیابی و معرفی ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا در شرایط آبیاری کامل و تنش

گلدان‌ها به‌وسیله‌ی توزین منظم روزانه در حدود ۴۸ درصد ظرفیت زراعی نگهداری شد. اعمال تنش در مرحله‌ی زادوکس ۵۰ (ظهور سنبله) انجام شد. (Ehdaie et al. 2006; Farooq et al. 2017). پس از اعمال تنش صفات مورد بررسی به‌صورت زیر اندازه‌گیری شدند:

وزن خشک اندام هوایی: ریشه‌ها از محل طوقه جدا شدند، و قسمت بالایی و سبز گیاه به مدت ۷۲ ساعت در آون و در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک شدند و سپس وزن خشک محاسبه شد.

جدول ۱- شماره و اسامی ژنوتیپ‌های گندم نان

ژنوتیپ	شماره	ژنوتیپ	شماره	ژنوتیپ	شماره	ژنوتیپ	شماره
Genotype	Number	Genotype	Number	Genotype	Number	Genotype	Number
چمران ^۱	249	نیک‌نژاد ^۱	179	روشن ^۲	4	سیروان ^۱	117
زرین ^۱	256	فروناتا ^۱	181	Roshan	9	ماهدشت ^۱	122
شهریار ^۱	265	بهار ^۱	186	Tous	11	Marvdasht	123
شاریار ^۱	266	رسول ^۱	188	Moghan2	16	Gahar	126
عدل ^۱	267	RASOUL	193	شاهپسند ^۱	25	Naz	130
Adl	269	اترک ^۱	198	Hirmand	30	بیستون ^۱	133
پنجامو ^{۶۲}	272	Atrak	199	دهدشت ^۲	39	آذر ^۲	141
Panjamo62	274	بیات ^۱	202	Neishabour	46	Azar2	142
Pishgam	277	فلات ^۱	205	اکبر ^۱	49	شیراز ^۱	145
Sivand	281	داراب ^۲	208	Akbari	52	Mihan	147
Shahi	282	Darab2	210	آریا ^۱	55	Fong	150
مروارید ^۱	284	Tajan	212	Arya	58	سیمره ^۲	151
Morvarid	285	کویر ^۱	214	Mahdavi	59	Simre	152
Shangai	287	Kavir	217	شیرودی ^۱	60	دنا ^۱	154
کرچ ^۳	289	Bam	222	Shirodi	63	Denar	156
Karaj3	290	کاوه ^۱	224	Moghan3	72	هامون ^۲	159
Golestan	292	Kaveh	225	دستجردی ^۲	74	Hamoon	162
استار ^۱	294	MOGHAN1	228	Dastgerdi	80	الوند ^۱	163
Star	296	دریا ^۱	232	Tabasi	92	Alvand	166
Azadi	297	Darya	246	Rashid	97	Yavarous	171
Aflak ^۲	299	بزوستایا ^۱	247	دی ان ۱۱ ^۱	100	Pishtaz	172
Aflak	303	Bezostaya	248	DN11	107	آرتا ^۱	178
Khazar1		4820 ^۱		Homa		Arta	
Zagros		افق ^۱		Vee/Nac		اینیا ^۱	
Sison		Ofog		داراب ^۱		Inia	
Karkheh		آذر ^۱		Ghabous		ریحانی ^۱	
Ghods		Azar1		Sabalan		Reyhani	
Rijav		سیستان ^۲		Maroon		Karim	
Parsi		Sistan				کرچ ^۱	
		کوهدشت ^۱				Karaj1	
		Koohdasht				Dez	
		نوید ^۱				چمران ^۲	
		Navid				Chamran2	
		کرچ ^۲					
		Karaj2					

شماره ۱ و ۲ در جدول به‌ترتیب آبی و دیم است

جدول ۲- نتایج آنالیز خاک

ویژگی‌های اندازه‌گیری شده	SP	pH	EC (ds.m)	کربن آلی (%)	نیتروژن کل (%)	شن (%)	رس (%)	سیلت (%)	کلاس لوم رسی شنی	فسفر (mg/kg)	پتاسیم (mg/kg)
نمونه	40.6	8.2	3.12	1.95	0.22	52	21	27	لوم رسی شنی	20.8	218
مطلوب	-	6.5-7.5	<4	>1	>0.2	30-50	15-25	30-50	لوم	>15	>200

رابطه‌ی ۳- $[(12.7 \times A_{663}) - (2.69 \times A_{645})] \times V / 1000 \times$

W = میلی گرم کلروفیل a در هر گرم برگ تر

رابطه‌ی ۴- $[(22.9 \times A_{645}) - (4.69 \times A_{663})] \times V / 1000 \times$

W = میلی گرم کلروفیل b در هر گرم برگ تر

رابطه‌ی ۵- $[(20.2 \times A_{645}) + (8.02 \times A_{663})] \times V /$

$W \times 1000$ = میلی گرم کلروفیل کل در هر گرم برگ تر

رابطه‌ی ۶- $7.6 \times (A_{480}) - 14.9 \times (A_{510}) \times$

$V / 1000 \times W$ = میلی گرم کاروتنوئید در هر گرم برگ

در روابط بالا A مقدار جذب در طول موج موردنظر، V حجم نهایی استون ۸۰ درصد برحسب میلی‌لیتر و W اندازه برگ تازه برحسب گرم می‌باشد. (واحد اندازه‌گیری بر حسب میکروگرم بر میلی‌لیتر متانول)

سنجش پرولین: سنجش مقدار پرولین نیز با استفاده از روش Bates (1973) اندازه‌گیری شد.

برای تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها، ابتدا تجزیه کلی بین تمام ژنوتیپ‌ها انجام شد. سپس مقایسات ارتوگونال و مقایسه داخل ژنوتیپ‌های آبی و دیم به صورت جداگانه انجام شد. تجزیه واریانس بین ژنوتیپ‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS 9.4 انجام شد. همچنین برای سنجش مقدار تأثیر صفات فیزیولوژیکی بر وزن خشک اندام هوایی، تجزیه رگرسیون گام به گام در نرم‌افزار Minitab 18 مورد بررسی قرار گرفت. نمودار همبستگی بین صفات مورد بررسی در بسته ggcorrplot نرم‌افزار R4.2.2 ترسیم شد. تجزیه به مؤلفه‌های اصلی با استفاده از ماتریس همبستگی و تجزیه خوشه‌ای با استفاده از مربع فاصله اقلیدسی و به روش Ward در بسته آماری factoextra برنامه R اجرا شد.

درجه سبزی‌نگی برگ: مقدار سبزی‌نگی برگ با دستگاه اسپد (SPAD) اندازه‌گیری شد. این اندازه‌گیری بدون تخریب و از میانگین سه اندازه‌گیری برای هر ژنوتیپ به دست آمد.

محتوای آب نسبی (RWC): به منظور اندازه‌گیری محتوای آب نسبی از آخرین برگ توسعه یافته گیاه نمونه برداری انجام شد، به این صورت که برگ را در فویل آلومینیومی پیچیده شد و در داخل یک کیسه‌ی پلاستیکی قرار گرفت و در یخدان یونولیتی نگه‌داری شد. بلافاصله نمونه‌ها به آزمایشگاه منتقل شدند و برگ‌ها به قطعات یک سانتی‌متری تقسیم شدند و وزن تازه آن‌ها اندازه‌گیری شد. سپس برای اندازه‌گیری وزن آماس، قطعه‌های برگ‌ها به مدت ۱۸-۱۶ ساعت در دمای اتاق (تقریباً ۲۰ درجه سانتی‌گراد) در آب مقطر قرار داده شدند. پس از این مدت، این قطعه‌ها وزن‌شان تعیین شد. سپس قطعه‌های برگ‌ها به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد در داخل آون قرار گرفتند. وزن خشک آن‌ها نیز از طریق توزین به دست آمد. در نهایت محتوای آب نسبی از رابطه‌ی زیر محاسبه شد (رابطه‌ی ۱):

$$\text{رابطه‌ی ۱-} \quad \text{محتوای نسبی آب (\%)} = \frac{(\text{وزن خشک - وزن تر})}{(\text{وزن خشک - وزن آماس})} \times 100$$

شاخص نشت الکترولیت‌ها: به منظور ارزیابی خسارت به غشای سلولی گیاه از روش Lutts و همکاران (۱۹۹۶) استفاده شد. سپس مقدار نشت الکترولیت‌ها با استفاده از رابطه‌ی زیر محاسبه شد (رابطه‌ی ۲).

$$\text{رابطه‌ی ۲-} \quad \text{EL\%} = (EC1 / EC2) \times 100$$

سنجش محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی: اندازه‌گیری مقدار محتوای کلروفیل بر مبنای روش Arnon (۱۹۴۹) انجام شد سپس با استفاده از روابط زیر مقدار کلروفیل a (رابطه‌ی ۳)، کلروفیل b (رابطه‌ی ۴)، کلروفیل کل (رابطه‌ی ۵) و کاروتنوئیدها (رابطه‌ی ۶) محاسبه شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس صفات مورد بررسی در شرایط نرمال و تنش خشکی در حالتی که تمام ژنوتیپ در یک گروه قرار داشتند، نشان دهنده اختلاف معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها از نظر تمام صفات مورد بررسی در سطح احتمال یک درصد بود. این نتیجه بیانگر وجود تنوع فنوتیپی برای صفات ارزیابی شده در شرایط نرمال و تنش در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه است.

تجزیه واریانس مقایسات ارتوگونال در شرایط نرمال برای تمام صفات به جز محتوای نسبی آب، پرولین، کلروفیل a و کلروفیل b معنی‌دار شد. این مطلب بیانگر این است که بین دو گروه آبی و دیم از نظر این صفات تنوع وجود دارد. اما غیرمعنی‌دار بودن صفات ذکر شده در مقایسه ارتوگونال به این دلیل است که مقدار میانگین این صفات بین این دو گروه آبی و دیم بسیار نزدیک به هم و یا تفاوت بسیار ناچیز دارند که این تفاوت به حدی نبوده که این صفات برای دو گروه آبی و دیم معنی‌دار شوند.

همچنین تجزیه واریانس مجزا برای ژنوتیپ‌های آبی و دیم نشان داد که در شرایط نرمال، بین ژنوتیپ‌ها در تمام صفات مورد مطالعه به جز کاروتنوئیدها اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد وجود داشت. در شرایط تنش کم آبی نیز بین ژنوتیپ‌ها از نظر تمامی صفات مورد مطالعه اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. این اختلاف معنی‌دار بیانگر وجود تنوع فنوتیپی برای صفات مورد مطالعه در داخل ژنوتیپ‌های آبی و دیم است.

مقایسه نتایج تجزیه واریانس کلی و ارتوگونال و مقایسه ژنوتیپ‌های آبی و دیم به صورت مجزا نشان داد که در شرایط نرمال صفات وزن خشک اندام هوایی، شاخص نشت الکترولیت‌ها، درجه سبزی‌نگی برگ و کلروفیل a و کلروفیل کل برای این چهار مقایسه معنی‌دار شدند. این معنی‌داری نشان دهنده وجود تنوع برای این صفات در ژنوتیپ‌های آبی و دیم مورد مطالعه بود. برای این منظور مقایسات میانگین انجام شد و مشاهده شد که به عنوان مثال برای صفت وزن خشک اندام هوایی میانگین ژنوتیپ‌های آبی و دیم به ترتیب ۵/۴۹ و ۶/۰۲ بود که نشان دهنده اختلاف بین میانگین ژنوتیپ‌های آبی و دیم و در نتیجه سبب معنی‌داری این صفت در دو گروه مطالعه در مقایسه کتر است شده است.

اما برای صفت محتوای نسبی آب، همه مقایسات به جزء مقایسه ارتوگونال معنی‌دار شدند. این موضوع بیانگر این مطلب است که در شرایط نرمال ژنوتیپ‌های آبی و دیم از نظر محتوای نسبی آب دارای شرایط یکسانی بودند به عبارتی میانگین این صفت برای ژنوتیپ‌های آبی و دیم به ترتیب ۱۰۲/۶۶ و ۱۰۳/۵۹ بود که نزدیک به هم و تقریباً مساوی است و از نظر این صفت تفاوت چندانی نداشتند و در نتیجه باعث غیرمعنی‌دار شدن مقایسه ارتوگونال شده است. اما تجزیه واریانس جداگانه ژنوتیپ‌های آبی و دیم نشان داد که برای هر دو گروه صفت محتوای نسبی آب معنی‌دار بود که نشان دهنده وجود تنوع برای این صفت در داخل ژنوتیپ‌های آبی و دیم بود. مقایسه میانگین ژنوتیپ‌ها برای این صفت نشان داد که در شرایط نرمال در بین ژنوتیپ‌های آبی، بیشترین مقدار این صفت به ژنوتیپ DN11 با مقدار ۱۰۸/۶۷ و کمترین مقدار به ژنوتیپ پارس با مقدار ۸۸/۸ تعلق داشت. در بین ژنوتیپ‌های دیم، ژنوتیپ مارون بیشترین مقدار محتوای نسبی آب (۱۰۸/۶۳) و ژنوتیپ ریژاو کمترین (۸۸/۰۴) مقدار را برای این صفت نشان داد. برای صفت پرولین نیز در شرایط نرمال همه مقایسات به جز مقایسه ارتوگونال معنی‌دار نشد. این نشان دهندهی این مطلب است که میانگین این صفت برای ژنوتیپ‌های آبی و دیم (به ترتیب ۳/۱۷ و ۳/۱۶) نزدیک به هم و تقریباً مساوی بوده است. اما تجزیه واریانس جداگانه این صفت برای ژنوتیپ‌های آبی و دیم معنی‌دار بود که نشان دهنده وجود تنوع برای این صفت در داخل ژنوتیپ‌های آبی و همچنین در داخل ژنوتیپ‌های دیم بود. در مورد ژنوتیپ‌های آبی بیشترین مقدار پرولین به ژنوتیپ بزوستایا (۳/۶۲) و کمترین مقدار به ژنوتیپ کرخه با مقدار ۲/۳۲ تعلق داشت. در بین ژنوتیپ‌های دیم نیز، کریم بیشترین مقدار (۳/۴۵) و دهدشت کمترین مقدار (۳/۵۶) را داشت. در مورد صفت کلروفیل a تمامی مقایسات به جز ژنوتیپ‌های دیم معنی‌دار شدند. این مطلب بیانگر آن است که معنی‌داری حاصل از تجزیه کلی ژنوتیپ‌ها به دلیل تفاوتی که در ژنوتیپ‌های آبی بوده است، اتفاق افتاده است و ژنوتیپ‌های دیم در این معنی‌داری نقش نداشتند. معنی‌دار شدن مقایسه ارتوگونال به دلیل تفاوت در میانگین ژنوتیپ‌های آبی و دیم (به ترتیب ۰/۵۰۲ و ۰/۵۰۰) است. در مورد کاروتنوئیدها نیز فقط مقایسه

کلی ژنوتیپ‌ها (حالتی که تمام ژنوتیپ‌ها با هم آنالیز شدند) معنی‌دار بود. ولی مقایسات ارتوگونال و آنالیز جداگانه ژنوتیپ‌های آبی و دیم‌ها هیچ کدام معنی‌دار نشد. دلیل غیر معنی‌دار شدن مقایسه ارتوگونال به این دلیل است که میانگین ژنوتیپ‌های آبی و دیم به حدی نزدیک به هم است که مقایسات ارتوگونال معنی‌دار نشده است. اما معنی‌داری مقایسه کلی ژنوتیپ‌ها به این دلیل بوده است که تفاوت میان ژنوتیپ‌های آبی و همچنین در میان ژنوتیپ‌های دیم به مقدار کم وجود داشته است ولی این مقدار کم تفاوت به حدی بوده است که سبب معنی‌داری تجزیه کلی شده است.

تجزیه واریانس در شرایط تنش کم‌آبی نیز برای تمامی صفات به جز درجه سبزی‌نگی برگ و کاروتنوئیدها، در هر چهار مقایسه معنی‌داری شد که نشان دهنده وجود تنوع بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی و همچنین وجود تنوع بین این دو گروه آبی و دیم و همچنین وجود تنوع در داخل ژنوتیپ‌های آبی و ژنوتیپ‌های دیم است. اما در مورد درجه سبزی‌نگی برگ و کاروتنوئیدها، فقط مقایسات کنتراست معنی‌دار نشد که نمایانگر مساوی بودن میانگین دو گروه ژنوتیپ‌های آبی و دیم برای این دو صفت است. اما در داخل ژنوتیپ‌های آبی و دیم از نظر این صفات تنوع وجود داشت.

ارزیابی فنوتیپی در حالت کلی برای ژنوتیپ‌های گندم نان نشان داد بیشترین وزن خشک اندام هوایی در شرایط نرمال و تنش کم‌آبی به ژنوتیپ بیات تعلق داشت که به ترتیب ۱۰/۵۰ گرم و ۵/۶۹ گرم ثبت شد. کمترین مقدار وزن خشک اندام هوایی در شرایط نرمال مربوط به ژنوتیپ نوید و در شرایط تنش کم‌آبی مربوط به ژنوتیپ دستجردی بود که به ترتیب ۲/۷۸ و ۰/۷۸ گرم بودند. مقایسه میانگین ژنوتیپ‌ها در شرایط نرمال و تنش نشان داد که تنش کم‌آبی باعث کاهش وزن خشک اندام هوایی در ژنوتیپ‌ها به مقدار حدود ۵۱ درصد شد. از بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی بیشترین محتوای نسبی آب در شرایط نرمال، مربوط به ژنوتیپ DN11 با مقدار ۱۰۹/۷۵ درصد و کمترین مقدار مربوط به ژنوتیپ ریژا با مقدار ۸۵/۵۷ درصد بود. در شرایط تنش کم‌آبی نیز، بیشترین مقدار محتوای نسبی آب ۱۰۲/۹۹ درصد بود که متعلق به ژنوتیپ شماره کرج ۱ بود و کمترین مقدار را ژنوتیپ کویر با

مقدار ۶۲/۴۵ داشت. مقایسه میانگین ژنوتیپ‌ها برای صفت محتوای آب نسبی نشان داد که خشکی باعث کاهش محتوای نسبی آب به مقدار ۱۱/۲ شد. همچنین تنش کم‌آبی سبب کاهش در مقدار سبزی‌نگی برگ شد. در شرایط نرمال ژنوتیپ فونگ و در شرایط تنش ژنوتیپ بزوستایا بیشترین مقدار سبزی‌نگی برگ را داشتند و کمترین مقدار در شرایط نرمال و تنش مربوط به ژنوتیپ‌های نوید و کوه‌دشت بود. میانگین سبزی‌نگی برگ ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش حدود ۱۸/۶ درصد نسبت به شرایط نرمال کاهش نشان دادند. در رابطه با صفات کلروفیل نیز در شرایط نرمال بیشترین مقدار کلروفیل a و b و کل را به ترتیب ژنوتیپ‌های چمران، یاواروس و چمران و کمترین را به ترتیب ژنوتیپ‌های ریژا، سیروان، ریژا داشتند. در مورد کاروتنوئیدها نیز در شرایط نرمال به ترتیب ژنوتیپ‌های ریژا و کرج ۳ بیشترین و کمترین مقدار را داشتند و در تنش کم‌آبی ژنوتیپ‌های سیستان و قابوس به ترتیب بیشترین و کمترین مقدار را داشتند. در شرایط تنش کم‌آبی کاروتنوئیدها به مقدار ۴۵ درصد کاهش داشت. در مقابل تنش خشکی آخر فصل منجر به افزایش برخی از صفات مانند پرولین به مقدار ۳/۷ برابر و شاخص یونی الکترولیت به مقدار ۳/۶۲ برابر در ژنوتیپ‌ها شد که نشان می‌دهد این صفات نیز به شدت توسط سیگنال‌های ناشی از تنش خشکی آخر فصل تنظیم می‌شوند. در مورد صفت پرولین نیز هم در شرایط نرمال و هم تنش ژنوتیپ بزوستایا بیشترین مقدار را داشت ولی در شرایط نرمال ژنوتیپ سیسون کمترین مقدار را داشت و در شرایط تنش کمترین مقدار متعلق به ژنوتیپ آذر ۲ بود. برای نشأت یونی نیز بیشترین و کمترین مقدار در شرایط نرمال مربوط به ژنوتیپ ریحانی و DN11 و در شرایط تنش کم‌آبی مربوط به ژنوتیپ‌های دستجردی و نیشابور بود. بنابراین، با توجه به نتایج بالا، در شرایط نرمال، بیشترین مقدار صفات را ژنوتیپ‌های داشتند که در مناطق آبی کشت می‌شوند و جزء ژنوتیپ‌های آبی هستند.

با بررسی تغییرات ژنوتیپ‌ها در شرایط نرمال و تنش مشاهده شد که ژنوتیپ بیات هم در شرایط نرمال و هم تنش دارای بالاترین مقدار برای اکثر صفات مورد مطالعه و از جمله، وزن خشک اندام هوایی را داشت. بنابراین می‌توان گفت که این ژنوتیپ آبی با

توجه به داشتن مقدار بالا برای اکثر صفات مورد مطالعه، می‌تواند در گروه ژنوتیپ‌های متحمل قرار گیرد. همچنین ژنوتیپ‌های DN11، بزوستایا، چمران و یاواروس که در مناطق آبی کشت می‌شوند در هر دو شرایط برای اکثر صفات بالاترین مقدار را داشتند.

نتایج مقایسه میانگین ژنوتیپ‌های آبی نشان داد که در بین ژنوتیپ‌های آبی در شرایط نرمال، ژنوتیپ بیات بیشترین مقدار وزن خشک اندام هوایی با مقدار ۱۰/۲۸ گرم را داشت. همچنین ژنوتیپ DN11 در بین ژنوتیپ‌ها کمترین مقدار از شاخص نشت یونی الکترولیت (۲/۷) و بالاترین مقدار از محتوای نسبی آب (۱۰۸/۶۷) را داشت. ژنوتیپ چمران بیشترین مقدار کلروفیل a وکل را داشت. همچنین ژنوتیپ‌های بزوستایا، Vee/Nac، پیشتاژ و نیشابور به ترتیب بیشترین مقدار پرولین (۳/۶۲)، درجه سبزیگی برگ (۰/۴۸)، و کلروفیل b (۰/۴۷) و کاروتنوئیدها (۰/۵۶) را داشتند. در شرایط تنش ژنوتیپ بیات بالاترین مقدار وزن خشک اندام هوایی را داشت (۵/۶۴). بزوستایا بالاترین مقدار پرولین و درجه سبزیگی برگ را داشت. ژنوتیپ‌های قدس، توس، چمران و زرین به ترتیب بیشترین مقدار کلروفیل a و b و کل و کاروتنوئیدها را داشتند و ژنوتیپ کرج بالاترین محتوای نسبی آب (۱۰۲/۸۴) و نیشابور کمترین مقدار نشت یونی الکترولیت‌ها را داشت. در بین ژنوتیپ‌های آبی در شرایط نرمال نوید کمترین مقدار وزن خشک اندام هوایی و درجه سبزیگی برگ را داشت و ژنوتیپ ریحانی بیشترین مقدار نشت یونی الکترولیت را داشتند. ژنوتیپ‌های پارسی و کرخه به ترتیب کمترین مقدار برای محتوای آب نسبی (۸۸/۸) و پرولین (۲/۳۲) را نشان دادند. در شرایط تنش کم‌آبی ژنوتیپ‌های یاواروس کمترین مقدار وزن خشک اندام هوایی (۱/۱۱)، کویر کمترین مقدار محتوای نسبی آب (۶۳/۱۶)، ناز کمترین مقدار پرولین (۹/۸)، کوهدهشت کمترین مقدار درجه سبزیگی برگ (۲۴/۱) را نشان دادند. و ژنوتیپ نوید دارای بالاترین مقدار شاخص نشت یونی الکترولیت را داشت. اما با بررسی ژنوتیپ‌ها از نظر اکثر صفات مورد مطالعه مشاهده شد که در بین ژنوتیپ‌های آبی ژنوتیپ بیات بالاترین وزن خشک زیست توده را داشت و همچنین برای اکثر صفات مورد مطالعه هم مقدار بالایی داشت. همچنین ژنوتیپ

بزوستایا، چمران، DN11، پیشتاژ و نیشابور نیز هم در شرایط تنش نسبت به نرمال تغییر کمتری داشتند و به‌خوبی در شرایط تنش ظاهر شدند. اما ژنوتیپ‌های پارسی، توس، کوهدهشت یاواروس و مغان ۳ در شرایط تنش به خوبی ظاهر نشدند و کمترین مقدار صفات متعلق به این ژنوتیپ‌ها بود.

در بین ژنوتیپ‌های دیم نیز در شرایط نرمال، ژنوتیپ مارون بیشترین وزن خشک اندام هوایی و بیشترین محتوای نسبی آب را داشت. بیشترین مقدار پرولین، درجه سبزیگی برگ و کلروفیل مربوط به ژنوتیپ‌های کریم، فونگ و کرخه بود. کمترین مقدار وزن خشک اندام هوایی را ژنوتیپ زاگرس و کمترین محتوای نسبی آب و کلروفیل را ژنوتیپ ریژاو داشت. برای تنش کم‌آبی نیز، ژنوتیپ سیوند بالاترین مقدار برای اکثر صفات را نشان داد و ژنوتیپ دستجردی و ریژاو کمترین مقدار برای اکثر صفات مورد مطالعه را داشتند. با بررسی تغییرات ژنوتیپ‌ها از نظر صفات مورد مطالعه برای شرایط تنش، سیوند بیشترین زیست توده و بالاترین مقدار اکثر صفات را داشت و توانست در گروه متحمل‌ها قرار گیرد و ژنوتیپ دستجردی، رشید، آذر و ریژاو و قابوس از نظر اکثر صفات مقدار کمی داشتند.

نتایج بالا نشان می‌دهد که تنش خشکی بر وزن خشک اندام هوایی گندم تأثیر منفی دارد و تغییر وزن خشک اندام هوایی تحت تأثیر تنش خشکی است. این نتیجه توسط محققان دیگر نیز گزارش شده است که تنش خشکی در مراحل مختلف نمو، به‌ویژه در مراحل پایانی رشد، باعث کاهش وزن خشک اندام هوایی، عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه، شاخص برداشت و اجزای عملکرد دانه گندم می‌شود (Hay et al. 1989; Akbari Moghaddam et al. 2002; Emam et al. 2007; Pireivatlou et al. 2010). بنابراین، نتایج این مطالعات تأییدکننده‌ی نتایج ما در این پژوهش است. این پژوهش با یافته‌های موری و همکاران نیز مطابقت دارد که کاهش محتوای نسبی آب برگ پرچم و کاهش کلروفیل را گزارش کردند (Moori et al. 2012). از جمله دلایل این کاهش، نقش مهم شاخص محتوای نسبی آب در تنظیم هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز است. کاهش این عوامل موجب اختلال در تولید مواد فتوسنتزی و در نتیجه کاهش وزن گیاه و کاهش عملکرد و اجزای آن تحت شرایط تنش می‌شود

تجزیه رگرسیون

با توجه به اینکه در رگرسیون چندمتغیره اثرگذاری‌های متقابلی در بین متغیرها وجود دارد، ممکن است یک متغیر در کنار برخی از متغیرها معنی‌دار شود و در کنار برخی دیگر از متغیرها معنی‌دار نباشد، لذا لازم است متغیرهای مهمی را که تأثیر معنی‌داری بر روی عملکرد دارند، انتخاب کنیم و متغیرهای کم‌اهمیت را حذف کنیم و برای تشکیل مدل نهایی تصمیم‌گیری کنیم. بدین منظور روش‌های مختلفی وجود دارند که یکی از آنها روش گام به گام است. در روش رگرسیون گام به گام می‌توان طی مراحل نسبت به حذف یا افزودن متغیرها برای گزینش نهایی اقدام کرد (Zainali et al. 2004).

به این منظور، رگرسیون گام به گام برای وزن خشک اندام هوایی به‌عنوان متغیر تابع (در مرحله رسیدگی وزن خشک اندام هوایی به‌عنوان عملکرد گیاه محسوب شد) و سایر صفات اندازه‌گیری شده به‌عنوان متغیرهای مستقل انجام شد. نتایج حاصله از تجزیه رگرسیون در شرایط نرمال ۵ صفت در مدل قرار گرفتند. این مدل پیش‌گویی کننده شامل صفات محتوای نسبی آب، پرولین، نشت یونی و درجه سبزی‌نگی برگ و کلروفیل a بود. مقدار ضریب تبیین (R^2) نشان داد که تقریباً ۵۷ درصد از واریانس وزن خشک اندام هوایی توسط این صفات توجیه می‌شود. محتوای نسبی آب بیشترین اثر بر روی مقدار وزن خشک زیست توده داشت (جدول ۳). نتایج حاصله از تجزیه رگرسیون در شرایط تنش کم‌آبی نیز ۴ صفت در مدل قرار گرفتند که شامل صفات محتوای نسبی آب، درجه سبزی‌نگی برگ، پرولین و نشت یونی بود که بیانگر این مطلب است که این صفات بیشترین تأثیر را بر روی وزن خشک اندام هوایی داشتند به‌طوری که تقریباً ۷۱ درصد از واریانس زیست توده را توجیه کردند (جدول ۴). در تنش کم‌آبی نیز همانند شرایط نرمال محتوای نسبی آب بیشترین درصد تغییرات فنوتیپی را توجیه کرد. این نشان می‌دهد که ژنوتیپ‌هایی که از وضعیت آبی بهتری برخوردارند یا به عبارتی دیگر محتوای آب نسبی بالایی دارند از تعرق و فتوسنتز بالاتری نیز برخوردار بوده (Chandrasekar et al. 2000; Merah 2001) و مقاومت بیشتری به تنش خشکی دارند و در نهایت، عملکرد بیشتری را خواهند داشت (Carter and Patterson. 1985). در شرایط تنش

(Austin 1978; Albouchi et al. 2003; Manivannan et al. 2007). ارتباط تنش خشکی و غلظت کلروفیل‌ها نیز توسط پژوهشگران زیادی مورد بررسی قرار گرفته است. تحقیقات زیادی این امر را تأیید می‌کنند که تنش خشکی منجر به کاهش مقدار کلروفیل می‌شود (Kalaji et al. 2016; Faisal et al. 2017; Ahmed et al. 2019) و این نتایج با پژوهش ما همخوانی دارد. کاهش کلروفیل و تخریب رنگیزه‌های فتوسنتزی تحت تنش خشکی، می‌تواند به دلیل افزایش فعالیت آنزیم کلروفیل‌لاز، کاهش تجمع ۵-آمینو اسید لوولینیک (پیش‌ساز سنتز تراپیرول‌ها و پروتوکلروفیلیدها) و همچنین تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) باشد (Yamada and Osakabe. 2018; Qi et al. 2019). نتایج این پژوهش با پژوهشی که بیان کردند خشکی باعث افزایش پرولین در برگ گندم دوروم و گندم نان می‌شود، همخوانی دارد (Sadeghzadeh et al. 2014). در پژوهش‌های دیگر نیز این موضوع تأیید و بیان شده است که گیاهان برای مقابله با تنش کم‌آبی، غلظت اسمولیت‌های آلی، مانند پرولین، را از طریق تجزیه پروتئین‌ها و پلی‌زوم‌ها افزایش می‌دهند (Lee et al. 2019). پرولین نقش مهمی در بازسازی ترکیبات ثانویه و سازگاری اسمزی ایفا می‌کند و تحت تنش کم‌آبی افزایش می‌یابد (Azizyan and Abdollahi. 2023). پژوهش‌های دیگر نیز افزایش محتوای پرولین را تحت تنش خشکی در گندم نان گزارش کرده‌اند (Fatehi and Mohammadi. 2019). تنش خشکی از طریق تولید رادیکال‌های آزاد در گیاهان، سبب ایجاد خسارت به غشای سلول‌ها و افزایش نشت یونی می‌شود. این افزایش در مقدار نشت یونی در بسیاری از گیاهان تحت تنش خشکی گزارش شده است (Borsani et al. 2001; Ghoulam et al. 2002) و با نتایج پژوهش ما همخوانی دارد. افزایش نشت یونی موجب اختلال در غشاهای سلولی و غیرفعال کردن پمپ‌های یونی موجود در غشای سلول‌ها شده و باعث کاهش وزن خشک اندام هوایی گیاه می‌شود (Fahim et al. 2023). در پژوهش دیگری نیز نشان داده‌اند که تنش خشکی باعث افزایش معنی‌داری در مقدار پرولین و نشت یونی به میزان ۵۵ درصد و کاهش محتوای نسبی آب، تعداد سنبله و عملکرد دانه شده است (Naghizadeh and Kabiri. 2016).

خشکی به دلیل کمبود آب در خاک، جذب آب توسط ریشه‌ها کاهش می‌یابد و از طرفی گیاه از طریق تعریق آب از دست می‌دهد. محتوای نسبی آب که به‌طور مستقیم با فشار تورگر و پتانسیل آبی گیاه در ارتباط است، کاهش می‌یابد در نتیجه سبب بسته شدن روزنه‌های گیاه می‌شود. بنابراین، در زمان وقوع تنش، ارتباط نزدیکی بین کاهش آب درون سلول و محتوای نسبی آب و عملکرد گیاه وجود دارد (Yadav & Bhushan, 2001). محتوای نسبی آب، وراثت‌پذیری بالایی را در شرایط تنش خشکی نشان می‌دهد. (Al Hakimi et al. 1998). بنابراین، می‌توان گفت که صفت محتوای نسبی آب گیاه می‌تواند به‌عنوان معیار انتخاب برای اصلاح مقاومت به تنش خشکی آخر فصل استفاده شود (Siddique et al. 2000). درجه سبزیگی برگ‌ها بعد از محتوای نسبی آب بیشترین تأثیر را بر وزن خشک اندام هوایی دارد و بیشترین درصد واریانس وزن خشک اندام هوایی را توجیه می‌کند. سبزیگی برگ، شاخص مناسبی برای بررسی وضعیت تنش کم‌آبی است (Bhandari et al. 2012). در پژوهشی دیگر نیز این موضوع گزارش شده است که محتوای سبزیگی برگ یکی از عوامل کلیدی در تعیین سرعت فتوسنتز و در نتیجه تولید ماده‌ی خشک در شرایط تنش است (Ghosh 2004). این گزارش با نتایج این پژوهش مطابقت داشت. کاهش مقدار ماده‌ی خشک و عملکرد در شرایط تنش کم‌آبی ممکن است به‌دلیل کاهش عوامل لازم برای سنتز کلروفیل و پیری زودرس برگ‌ها ناشی از اختلالات هورمونی و کاهش محتوای آب باشد (Shubhra et al. 2004).

حفظ رطوبت و حفظ رنگیزه‌های فتوسنتزی، یکی از خصوصیات برتر گیاه برای مقابله با تنش و حفظ عملکرد محسوب می‌شود (Kalaji et al. 2016). بعد از محتوای نسبی آب و درجه سبزیگی برگ، پرولین بیشترین درصد تغییرات کل را توجیه کرد. بنابراین، پرولین به‌عنوان شاخص مهم دیگری می‌تواند برای سنجش مقاومت به خشکی در گندم استفاده شود. افزایش محتوای پرولین تحت تنش کم‌آبی توسط محققان دیگر تأیید شده است و بیان کردند که ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی پرولین بیشتری را نسبت به ژنوتیپ حساس به خشکی داشتند (Hasheminasab et al. 2012). دلیل این امر این‌گونه بیان شده است که هنگامی که گیاهان تحت تأثیر خشکی، شوری، دماهای پایین و سایر عواملی که باعث کاهش پتانسیل آب شیره سلولی می‌شوند قرار می‌گیرند، باید غلظت اسمولیت‌ها را افزایش دهند تا جذب آب تحت شرایط تنش ادامه یابد (تنظیم اسمزی). در بین اسمولیت‌های آلی از جمله پرولین احتمالاً فراوان‌ترین و عمومی‌ترین ماده‌ی حل شده‌ی سازگار است که تجمع می‌یابد (Kuznetsov and Shevyakova, 1999). حفظ غشا سلولی در طی تنش، نشانه‌ای از وجود مکانیزم‌های کنترلی در تحمل به پسابیدگی است. تنش خشکی باعث افزایش پراکسیداسیون چربی و در نهایت کاهش شاخص پایداری غشا سلولی می‌شود. در نتیجه، ژنوتیپ‌هایی که پایداری غشا بالایی دارند، تحمل به خشکی بالایی از خود نشان می‌دهند. که با نتایج مطالعه ما مطابقت داشت (Jalili 2005).

جدول ۳- تجزیه رگرسیون گام به گام برای بیوماس در شرایط نرمال در ژنوتیپ گندم

مرحله (step)	صفات (Trait)	a	b ₁	b ₂	b ₃	b ₄	b ₅	R Square
۱	محتوای آب نسبی (Relative Water Content)	-15.08**	.58**	-	-	-	-	.33
۲	شاخص نشت الکترولیت (Electrolyte Leakage Index)	-7.64*	.40**	-.36**	-	-	-	.43
۳	پرولین (Proline)	-10.36**	.31**	-.32**	.29**	-	-	.51
۴	درجه سبزیگی برگ (SPAD)	-12.09*	.25**	-.28**	.27**	.20**	-	.54
۵	کلروفیل a (Chlorophyll a)	54.54*	.25**	-.27**	.24**	.22**	.15*	.57

*, **, به ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

جدول ۴- تجزیه رگرسیون گام به گام برای بیوماس در شرایط تنش کم‌آبی در ژنوتیپ گندم

مرحله (step)	صفات (Trait)	a	b ₁	b ₂	b ₃	b ₄	R Square
۱	محتوای آب نسبی (Relative Water Content)	-3.75**	.70**	-	-	-	.48
۲	درجه سبزیگی برگ (SPAD)	-6.16**	.57**	.37**	-	-	.61
۳	پرولین (Proline)	-7.37**	.48**	.31**	.28**	-	.68
۴	شاخص نشت الکترولیت (Electrolyte Leakage Index)	-4.54**	.35**	.27**	.23**	-.26**	.71

*, **, به ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

در پژوهشی دیگر گزارش شده بود که در شرایط تنش رطوبتی، پایداری غشا سلولی جز اصلی تحمل به تنش خشکی است که از طریق اندازه‌گیری نشت الکترولیت‌ها در سلول سنجیده می‌شود (Khazaei 2002).

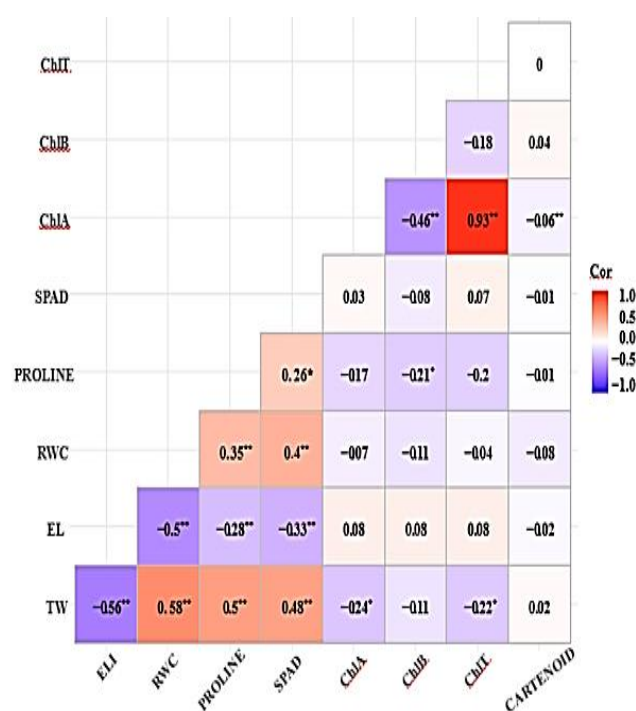
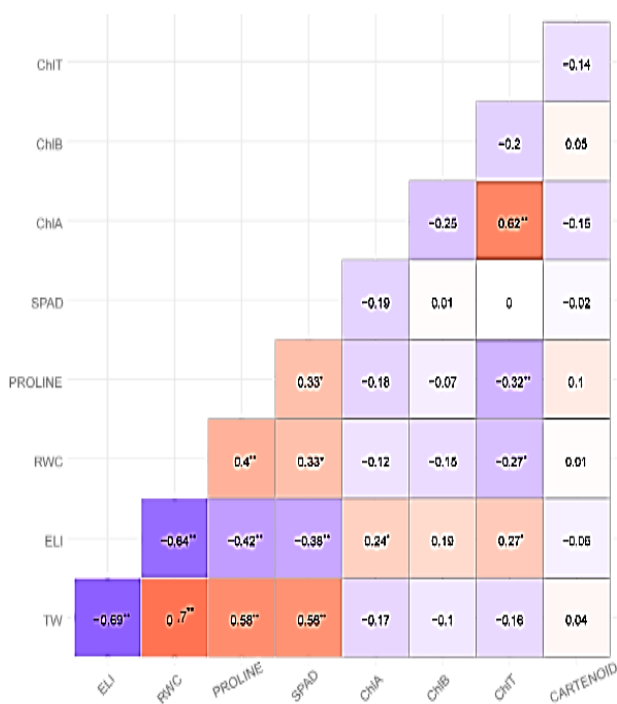
همبستگی

رابطه بین صفات با استفاده از تجزیه همبستگی نیز در شرایط نرمال و تنش خشکی آخر فصل نیز به صورت جداگانه مورد بررسی قرار گرفت. نتایج همبستگی (شکل ۱) در شرایط نرمال نشان داد که وزن خشک اندام هوایی بیشترین میزان همبستگی مثبت معنی‌دار را با محتوای نسبی آب به میزان ۰/۵۶ درصد داشت که نشان دهنده‌ی این است که با افزایش این صفت وزن خشک اندام هوایی نیز افزایش می‌یابد. همچنین همبستگی مثبت و معنی‌دار با پرولین میزان ۰/۵۰ درصد در سطح احتمال یک درصد داشت. بیشترین همبستگی منفی نیز با شاخص نشت یونی به میزان ۰/۵۶- درصد بود. علاوه بر این همبستگی بالایی بین محتوای نسبی آب و شاخص نشت یونی به میزان ۰/۵۰ درصد، کلروفیل a با کلروفیل کل به میزان ۰/۹۳ درصد و کلروفیل a با b به میزان ۰/۴۶- درصد مشاهده شد. میزان همبستگی صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی آخر فصل نسبت به نرمال افزایش یافته بود. محتوای نسبی آب در میان دیگر صفات فیزیولوژیکی مورد مطالعه بیشترین همبستگی مثبت معنی‌دار به میزان ۰/۷۰ درصد را با وزن خشک اندام هوایی داشت که این معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد بود و نشان دهنده‌ی این مطلب است که با افزایش شاخص محتوای نسبی آب بیوماس کل نیز افزایش

می‌یابد. نتایج پژوهش ما با پژوهش ارزانی مطابقت داشت. ارزانی در گزارش خود بیان کرده بود که محتوای آب نسبی برگ از شاخص‌های مرتبط با فتوسنتز است که با فتوسنتز و عملکرد بالا ارتباط قوی دارد (Arzani 2008). پژوهش‌های دیگری نیز انجام شد همبستگی قوی بین محتوای نسبی آب و عملکرد را نشان دادند که نتایج مطالعه ما را تأیید می‌کرد و بیان کردند که این صفت به دلیل همبستگی بالا با عملکرد و سهولت اندازه‌گیری می‌تواند به عنوان یک شاخص فیزیولوژیکی کلیدی در انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل در شرایط تنش باشد (Schonfield et al. 2017; Pour-Aboughadareh et al. 1988). همچنین این نتایج با نتایج سینکلایز و لودلاو مطابقت داشت و تأیید کننده‌ی نتایج پژوهش ما می‌باشد (Sinclair and Ludlow. 1985). از مهم‌ترین فرایندهای فیزیولوژی گیاه که به شدت تحت تأثیر تنش کم‌آبی قرار می‌گیرد کاهش رشد گیاه و در نتیجه کاهش بیوماس کل است. گسترش سلولی و رشد گیاه تنها زمانی اتفاق می‌افتد که فشار تورژسانس بیشتر از آستانه تحمل دیواره‌ی سلولی باشد و با کاهش فشار تورژسانس در طی تنش خشکی، رشد گیاه متوقف می‌شود در نتیجه میزان بیوماس کل نیز کاهش خواهد یافت (Karthikeyan et al. 2007). هر چقدر میزان کاهش محتوای نسبی آب در شرایط تنش کم‌آبی کمتر باشد، نشانگر مقاومت به تنش و عملکرد بیشتر است (Khalili et al. 2013). وزن خشک اندام هوایی همچنین با پرولین به میزان ۰/۵۸ و درجه سبزیگی برگ به میزان ۰/۵۶ درصد همبستگی مثبت معنی‌دار داشت. ارتباط قوی بین افزایش محتوای پرولین و افزایش بیوماس در

پژوهش دیگر که توسط سی و سه مرده و همکاران انجام شد، نشان داد که در شرایط تنش میزان خسارت به غشاء سلول ژنوتیپ مقاوم گندم کمتر از ژنوتیپ حساس است. شاخص محتوای نسبی آب با نشت یونی همبستگی منفی (-0.76) داشت که نشان دهنده این است که با کاهش محتوای آب تحت تنش خشکی فشار اسمزی کاهش می‌یابد و که این امر می‌تواند منجر به تغییر در ساختار غشاء سلولی و عملکرد غشا شود در نتیجه تغییرات اسمزی و آسیب به غشاء سلول، نشت یونی افزایش می‌یابد. افزایش نشت یونی و کاهش غلظت یون‌های ضروری می‌تواند منجر به اختلال در فرآیندهای متابولیکی و در نهایت کاهش رشد و عملکرد گیاه شود که این گزارش نیز نتایج این پژوهش را تأیید کرد (Khan et al. 2020).

گیاهان آرابیدوپسیس و برنج مشاهده شده است (Wu 2003 and Roosens) که با نتایج این پژوهش مطابقت دارند. بیشترین همبستگی منفی مربوط به شاخص نشت یونی با وزن خشک اندام هوایی با مقدار -0.79 درصد بود. خسارت به غشاء سلولی که از طریق تراوش نسبی یون بر آورد می‌شود معیاری از خسارت به غشاء در اثر پراکسیداسیون چربی‌ها توسط گونه‌های فعال اکسیژن است (Jiang and Huang 2001). پژوهش‌های دیگری نیز خسارت به غشاء سلول در اثر تنش خشکی را گزارش کردند و بیان کردند که همبستگی منفی بین میزان خسارت به غشاء سلولی و عملکرد در شرایط تنش وجود دارد، به‌طوری که هر چقدر غشاء سلولی نتواند در شرایط خشکی یکپارچگی خود را حفظ کند، عملکرد نیز کمتر خواهد بود. این گزارش‌ها نیز نتایج این پژوهش را تأیید کرد (Sairam et al. 1997; Singh M 1992).



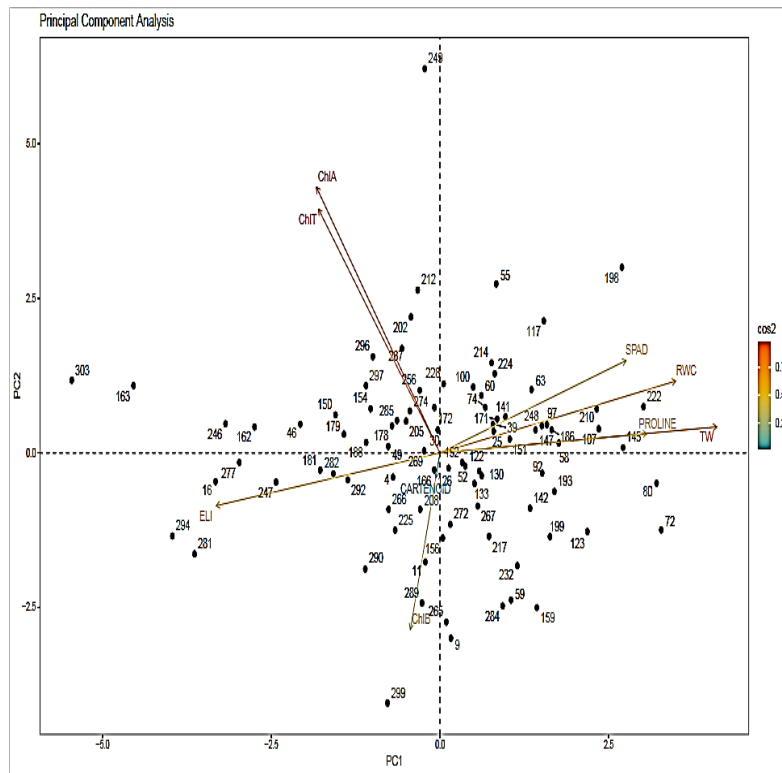
شکل ۱- ضرایب همبستگی صفات در ارقام مورد مطالعه. (a) بدون تنش و (b) تنش خشکی

در شکل بالا شاخص نشت الکترولیت (ELI)، محتوای آب نسبی (RWC)، پرولین (Proline)، درجه سبزیگی برگ (SPAD)، کلروفیل a (ChIA)، کلروفیل b (ChIB)، کلروفیل کل (ChIT)، کارتنوئید (CARTENOID)، وزن خشک اندام هوایی (SDW) است.

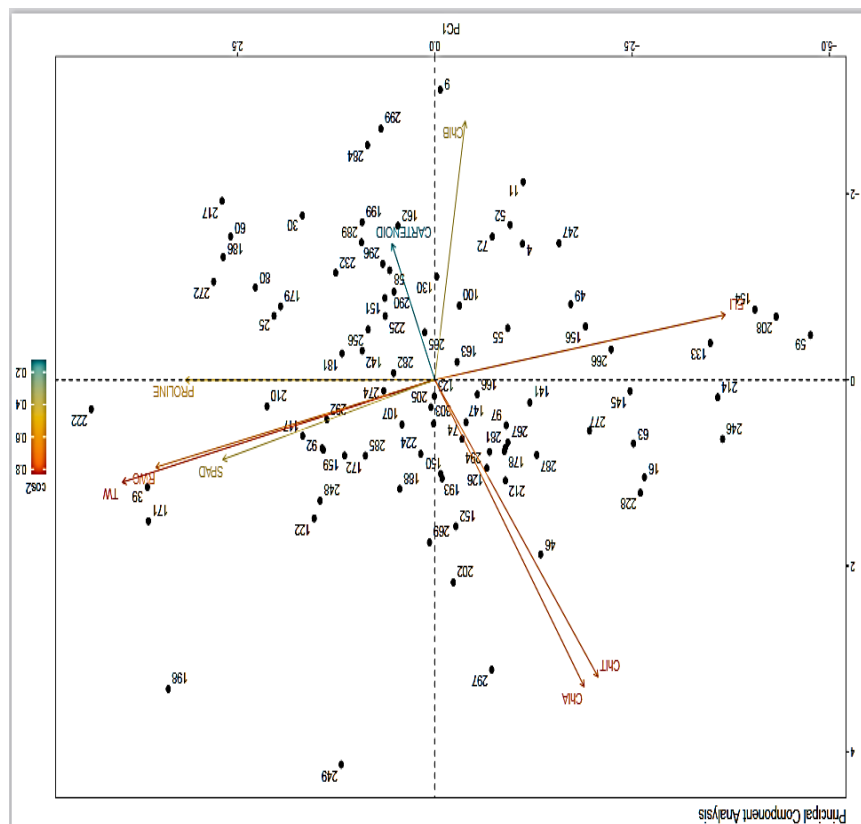
تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (PCA)

به‌منظور تفکیک واریانس کل مشاهده شده در ژنوتیپ‌های مورد بررسی به چندین مؤلفه‌ی اصلی و کاهش حجم داده‌ها و همچنین شناسایی ژنوتیپ‌های برتر در شرایط تنش خشکی از تجزیه به مؤلفه‌های اصلی استفاده شد. نتایج حاصل از تجزیه مؤلفه‌ای در شرایط نرمال نشان داد که سه مؤلفه‌ی نخست ۶۶/۳۴ درصد از تغییرات کل را توجیه کردند. مؤلفه اول (PC1) با توجیه ۳۱/۷۲ درصد از تغییرات کل، همبستگی مثبت و معنی‌داری با صفات وزن خشک اندام هوایی، شاخص نشت الکترولیت، محتوای آب نسبی، پرولین و درجه سبزیگی برگ داشت. مؤلفه اول تحت عنوان مؤلفه‌ی محتوای آب گیاه و تنش آبی نام‌گذاری شد. مؤلفه دوم ۲۳/۳۶ درصد از تغییرات کل را توجیه کرد و شامل صفات کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل بود این مؤلفه تحت عنوان مؤلفه‌ی محتوای فتوسنتزی نام‌گذاری شد. مؤلفه سوم ۱۱/۲۶ درصد تغییرات را توجیه کرد که این مؤلفه نیز همبستگی مثبت و معنی‌داری با کاروتنوئیدها داشت و تحت عنوان مؤلفه رنگیزه نام‌گذاری شد. در شرایط تنش خشکی آخر فصل نیز سه مؤلفه‌ی اول ۶۶/۴۵ درصد از کل تغییرات را توجیه کردند. مؤلفه‌ی اول با داشتن ۳۶/۶۳ درصد شامل صفات وزن خشک اندام هوایی، شاخص نشت الکترولیت، محتوای آب نسبی، پرولین و درجه سبزیگی برگ می‌باشد و تحت عنوان مؤلفه‌ی محتوای آب گیاه و تنش آبی نام‌گذاری شد. عامل دوم با ۱۸/۶۷ درصد از کل تغییرات را توجیه کرد و کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل است. این مؤلفه نیز تحت عنوان مؤلفه‌ی محتوای فتوسنتزی نام‌گذاری شد و مؤلفه سوم با ۱۱/۱۰ درصد از تغییرات کل شامل صفت کارتنوئیدها می‌باشد و تحت عنوان مؤلفه رنگیزه نام‌گذاری شد. از نتایج این تجزیه جهت به‌دست آوردن پراکنش و شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل و حساس در دستگاه مختصات استفاده شد. در شرایط نرمال، ژنوتیپ‌های بیات، بزوستایا، فونگ، بم، مارون، Vee/Nac، چمران، DN11 و سیروان در ناحیه‌ی اول قرار داشتند از نظر صفات وزن خشک اندام هوایی، محتوای نسبی آب، پرولین و درجه سبزیگی برگ در بالاترین سطح خود بودند و مقدار نشت یونی الکترولیت کمتری داشتند و بنابراین ژنوتیپ‌های این ناحیه با داشتن بیشترین وزن خشک اندام هوایی در گروه

ژنوتیپ‌های متحمل قرار گرفتند. در مقابل، ژنوتیپ‌های سیسون، شانگهای، ریحانی، شاهپسندس، مروارید، نوید، فروتانا، پارسی، کوهدشت و اینیا دارای بیشترین شاخص نشت یونی الکترولیت‌ها و کمترین مقدار وزن خشک کل اندام هوایی و سایر صفات در گروه ژنوتیپ‌های با تحمل ضعیف قرار گرفتند (شکل ۲). در شرایط تنش کم‌آبی، ژنوتیپ‌های سیروان، بیات، نیشابور، بزوستایا، چمران، ۱۲۲، داراب ۱ و بم که در ناحیه اول قرار داشتند، از نظر صفات محتوای نسبی آب، پرولین و درجه سبزیگی برگ، که جزء شاخص‌های تحمل به خشکی معرفی شدند، از بیشترین مقدار برخوردار بودند و در نتیجه بیشترین وزن خشک اندام هوایی را نیز داشتند. در مقابل از نظر شاخص حساسیت به تنش که شاخص نشت یونی بود، دارای کمترین مقدار بودند و در گروه ژنوتیپ‌های برتر و متحمل به خشکی قرار گرفتند. ژنوتیپ‌های کویر، دستجردی، یاواروس، قهار، کوهدشت، مغان، شاهپسند، آریا، رشید کمترین مقدار کلروفیل، پرولین، و محتوای نسبی آب و بیشترین مقدار نشت الکترولیت را داشتند. در نتیجه، با داشتن کمترین مقدار وزن خشک اندام هوایی، در گروه ژنوتیپ‌های حساس به تنش قرار گرفتند (شکل ۳). ژنوتیپ‌های بیات، بزوستایا، بم، سیروان و چمران هم در شرایط نرمال و هم در شرایط تنش به عنوان ژنوتیپ‌های برتر در این مطالعه معرفی شدند در مطالعه‌ای که توسط خداداد و همکاران (Khodadadi et al. 2011) نیز انجام شد، مطالعه بر روی ۳۶ رقم گندم بر روی تنوع ژنتیکی صورت گرفت، از تجزیه خوشه‌ای و تجزیه به مؤلفه‌های اصلی برای گروه‌بندی ژنوتیپ‌های استفاده کردند. که ۵ مؤلفه‌های اول ۹۷/۱ درصد داده‌ها رو توجیه کردند و تجزیه کلاستر نیز ژنوتیپ‌های را به ۶ گروه تقسیم کرد. مطالعه‌ای که توسط رحیمی و همکاران (Rahimi et al. 2019) انجام شد، هم در شرایط نرمال و هم در شرایط تنش، سه مؤلفه‌های اول به ترتیب ۷۸/۴ و ۷۲/۱۴ درصد از تنوع کل داده‌ها رو توجیه کردند. که مشابه نتایج ما در سه مؤلفه‌های اصلی گروه‌بندی شد و در مؤلفه‌ی دوم در شرایط تنش با شاخص سبزیگی برگ ارتباط داشت.



شکل ۲- نمودار بای‌پلات مربوط به مولفه‌های اول و دوم بر اساس صفات فیزیولوژیک در ژنوتیپ‌های گندم در شرایط بدون تنش



شکل ۳- نمودار بای‌پلات مربوط به مولفه‌های اول و دوم بر اساس صفات فیزیولوژیک در ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش خشکی

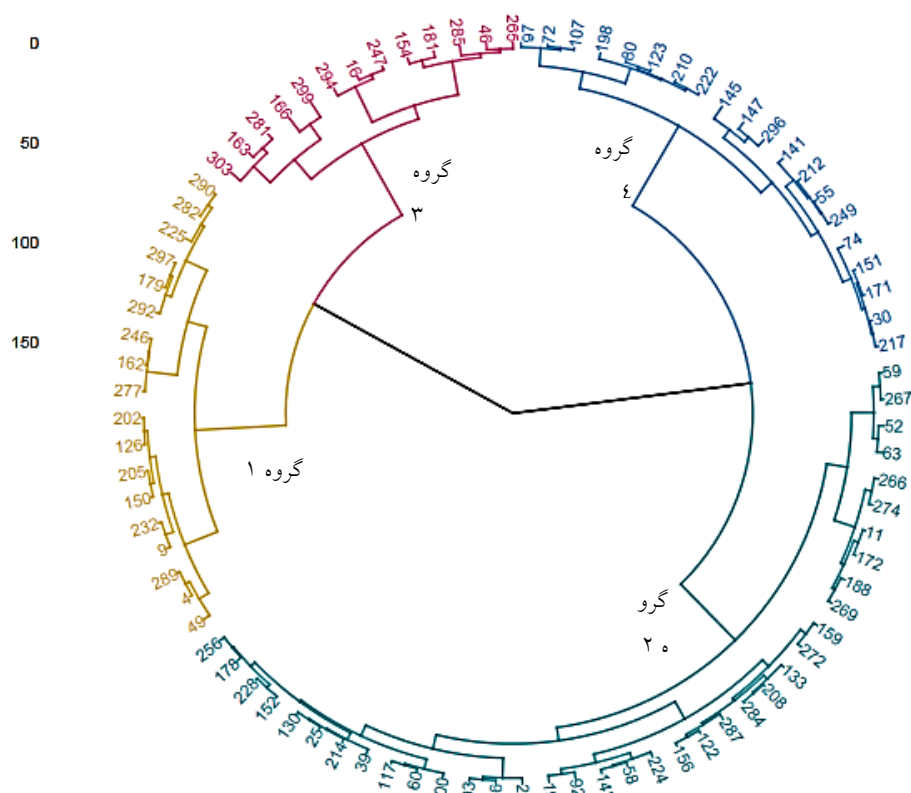
داشتند. لذا این گروه با داشتن کمترین مقدار وزن خشک اندام هوایی نشان دادند که جزء ژنوتیپ‌های حساس به خشکی هستند و در نتیجه برای کشت در شرایط تنش خشکی مناسب نیستند. در گروه سوم ژنوتیپ‌های داراب ۱، بم، Vee/Nac، سیوند، نیشابور، کرج ۱، بیات، بزوستایا و چمران قرار گرفتند. ژنوتیپ‌های این گروه نیز از نظر صفات مورد مطالعه در نقطه مقابل گروه چهارم بودند. این گروه با دارا بودن کمترین مقدار نشت یونی و بالاترین مقدار برای شاخص‌های تحمل به خشکی، از جمله محتوای نسبی آب، پرولین و درجه سبزیگی برگ، بیشترین وزن خشک اندام هوایی را داشتند. در نتیجه، ژنوتیپ‌های این گروه برای کشت در شرایط تنش خشکی مناسب هستند. بقیه ژنوتیپ‌هایی که در گروه اول و دوم قرار گرفتند، از نظر صفات مورد مطالعه تقریباً در حالت بینابین برای صفات مورد مطالعه بودند. بنابراین برای کشت در شرایط تنش خشکی می‌توانند نسبتاً مناسب باشند (شکل ۴ و ۵). نتایج تجزیه خوشه‌ای همساز با نتایج تجزیه به مؤلفه‌های اصلی بود. در تجزیه خوشه‌ای، ژنوتیپ‌های متحمل که در یک گروه قرار داشتند، به عنوان مثال گروه چهارم، در شرایط نرمال دارای بالاترین مقدار محتوای نسبی آب، پرولین، درجه سبزیگی برگ، وزن خشک اندام هوایی و کمترین مقدار نشت یونی الکترولیت بودند. از جمله تعدادی از ژنوتیپ‌هایی که در این گروه قرار داشتند می‌توان به ژنوتیپ‌های بیات، DN11، Vee/Nac، بزوستایا و چمران اشاره کرد. در تجزیه به مؤلفه‌های اصلی در شرایط نرمال، ژنوتیپ‌های بیات، بزوستایا، Vee/Nac، چمران و DN11 در ناحیه‌ی اول قرار داشتند و از نظر صفات وزن خشک اندام هوایی، محتوای نسبی آب، پرولین و درجه سبزیگی برگ در بیشترین سطح خود بودند و مقدار نشت یونی الکترولیت کمتری داشتند. بنابراین، ژنوتیپ‌های این ناحیه در گروه ژنوتیپ‌های با تحمل بالا قرار گرفتند. برای شرایط تنش نیز تقریباً نتایج مشابه یکدیگر بودند. بنابراین، همانند نتایج دیگر محققان، این روش‌ها می‌توانند به عنوان روشی مناسب برای شناسایی ارقام و لاین‌های متحمل مورد استفاده قرار گیرند (Rezaei et al. 2009).

در شکل‌های بالا شاخص نشت الکترولیت (ELI)، محتوای آب نسبی (RWC)، پرولین (Proline)، درجه سبزیگی برگ (SPAD)، کلروفیل a (ChlA)، کلروفیل b (ChlB)، کلروفیل کل (ChlT)، کارتنوئید (CARTENOID)، وزن خشک اندام هوایی (SDW) است.

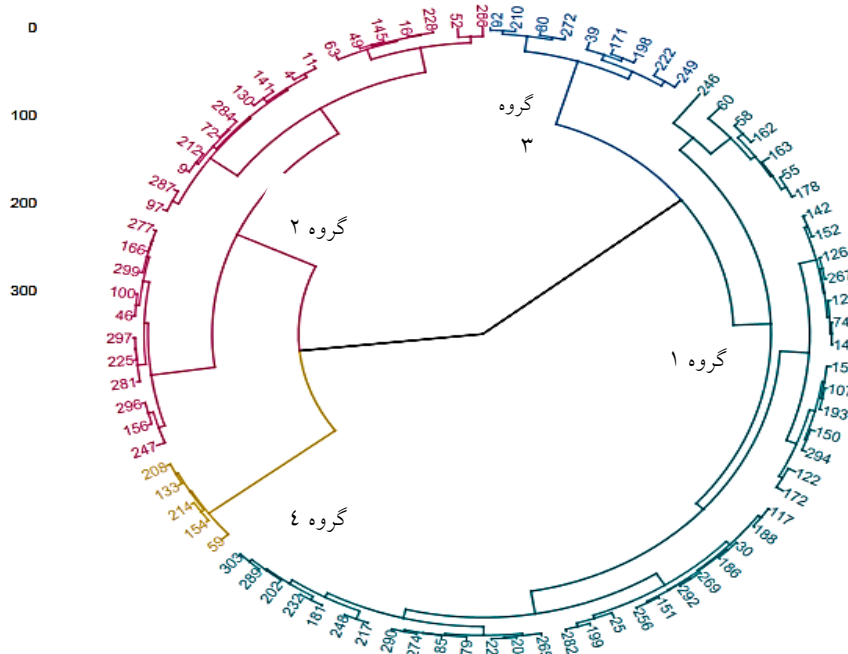
تجزیه خوشه‌ای

به‌منظور تعیین تنوع بین ژنوتیپ‌های مختلف و قرابت بین آن‌ها، تجزیه خوشه‌ای ژنوتیپ گندم نان با استفاده از مربع فاصله اقلیدسی و به روش Ward بر مبنای نه صفات مورد مطالعه صورت گرفت. تجزیه خوشه‌ای در شرایط نرمال منجر به شناسایی و طبقه‌بندی ژنوتیپ‌های گندم نان به چهار گروه شد. در شرایط نرمال بر اساس نتایج بین گروه‌ها، گروه‌های اول تا چهارم به ترتیب دارای ۱۸، ۳۷، ۱۳ و ۲۰ ژنوتیپ بودند. گروه چهارم بالاترین مقادیر محتوای نسبی آب، پرولین، درجه سبزیگی برگ و وزن خشک اندام هوایی را داشتند و کمترین مقدار نشت یونی الکترولیت را نیز نشان دادند.

تعدادی از ژنوتیپ‌هایی که در این گروه قرار داشتند، می‌توان به ژنوتیپ‌های شماره DN11، مارون، بیات، Vee/Nac، قهار، بم، کویر ۱، بزوستایا و چمران اشاره کرد. گروه سوم دارای بیشترین مقدار نشت یونی الکترولیت و کمترین مقدار صفات درجه سبزیگی برگ و پرولین و محتوای نسبی آب و در نتیجه کمترین مقدار وزن خشک را داشتند. در این گروه، همان‌طور که اشاره شد، ۱۳ ژنوتیپ قرار داشتند که ژنوتیپ‌های شماره پارس، ریحانی، شانگ‌های، کریم، ریژاو، سیسون، شاهپسند، نوید، یاوروس، فرونتانا، ستار، اکبری ۱ و شهریار در این گروه قرار داشتند که دقیقاً نقطه مقابل گروه چهارم از نظر تمام صفات مورد بررسی بودند. بقیه ژنوتیپ‌ها در گروه اول و دوم قرار داشتند و از نظر صفات مورد مطالعه دارای حد میانه بودند. تجزیه خوشه‌ای در شرایط تنش خشکی آخر فصل ژنوتیپ گندم نان را در چهار گروه طبقه‌بندی کرد. گروه‌های ۱ تا ۴ به ترتیب دارای ۲۸، ۴۶، ۹ و ۵ ژنوتیپ بودند. در گروه چهارم ژنوتیپ‌های کویر، آذر ۲، مغان ۱، یاوروس و دستجردی قرار داشتند که دارای کمترین مقدار برای صفات برای محتوای نسبی آب و پرولین و درجه سبزیگی برگ بودند و بیشترین مقدار نشت یونی الکترولیت‌ها را



شکل ۴- دندروگرام حاصل از گروه‌بندی‌های ژنوتیپ‌های گندم نان براساس صفات مورد مطالعه در شرایط بدون تنش با استفاده از روش Ward



شکل ۵- دندروگرام حاصل از گروه‌بندی‌های ژنوتیپ‌های گندم نان براساس صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی با استفاده از روش Ward

نتیجه‌گیری کلی

نتایج این تحقیق نشان داد که تنش خشکی بر اغلب صفات مورد مطالعه از جمله زیست توده خشک اثر بارزی داشت و باعث کاهش ۵۱ درصدی زیست توده خشک شد. بین ژنوتیپ‌ها از نظر همه صفات اختلاف بسیار معنی‌داری مشاهده شد که نشان می‌دهد تنوع ژنتیکی بالایی در خزانه ژنی گندم وجود دارد که می‌تواند به‌عنوان ذخایر ژنتیکی غنی در برنامه‌های به‌نژادی قرار گیرد. مقایسات از جهات مختلف نشان داد که هم بین گروه‌های آبی و دیم و هم در داخل گروه‌های آبی و دیم جداگانه، اختلاف معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها از نظر صفات مورد مطالعه وجود دارد. با توجه به نتایج حاصله، ژنوتیپ‌های بیات، DN11، بزوستایا، چمران و پیش‌تاز که همگی جز ژنوتیپ‌های آبی هستند، هم در شرایط نرمال و هم در شرایط تنش دارای بالاترین مقدار صفات مورد مطالعه از جمله وزن خشک اندام هوایی بودند. لذا، در بین ژنوتیپ‌های آبی در گروه ژنوتیپ‌های متحمل قرار گرفتند. ژنوتیپ‌های آبی نوید، ریحانی، پارسی، یاواروس و کوه‌دشت و

مغان ۳ کمترین مقادیر صفات مورد مطالعه در شرایط تنش را داشتند. در بین ژنوتیپ‌های دیم نیز سیوند، بیستون، فونگ، قابوس و سیستان در گروه متحمل‌ها و ژنوتیپ‌های دستجردی و آذر ۱ و ۲ در گروه ژنوتیپ‌های کمتر متحمل گروه‌بندی شدند. در این پژوهش صفت محتوای نسبی آب و پرولین و نشت یونی الکترولیت در میان دیگر صفات فیزیولوژیکی مورد مطالعه بیشترین درصد از تغییرات کل را هم در شرایط نرمال و هم تنش توجیه کردند و همچنین بیشترین همبستگی را در هر دو شرایط نرمال و تنش کم‌آبی با زیست توده خشک داشتند. بنابراین می‌توان گفت که این صفات می‌توانند به‌عنوان معیار فیزیولوژیکی مناسب برای انتخاب ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا در شرایط تنش خشکی باشد. نتایج تجزیه خوشه‌ای نیز همساز با نتایج تجزیه به مؤلفه‌های اصلی بود. ژنوتیپ‌های بیات، بزوستایا، بم، مارون و چمران و پیش‌تاز هم در شرایط نرمال و هم در شرایط تنش ژنوتیپ‌های برتر در این مطالعه بودند.

منابع

- Abid M, Tian Z, Zahoor R, Ata-Ul-Karim ST, Daryl C, Snider JL, Dai T (2018) Pre-drought priming: a key drought tolerance engine in support of grain development in wheat. *Advances in agronomy* 152:51-85.
- Ahmadi A (2013) Investigation of the relationships between performance of wheat genotypes and their components through causal analysis. *First National Electronic Conference on Sustainable Agriculture*, Mehr University of Higher Education, Tehran. In Farsi.
- Ahmed HGMD, LI MJ, Khan SH, Kashif M (2019) Early selection of bread wheat genotypes using morphological and photosynthetic attributes conferring drought tolerance. *Journal of Integrative Agriculture* 18:2483-2491.
- Ahmed U, Rao MJ, Qi C, Xie Q, Noushahi HA, Yaseen M, Zheng B (2021) Expression profiling of flavonoid biosynthesis genes and secondary metabolites accumulation in populus under drought stress. *Molecules* 26:5546.
- Akbari Moghaddam H, Etesam G, Koohkan R, Rostami S A, Keikha GA (2002) Effect of moisture stress in different growth stages on grain yield in wheat cultivars. In *Proceedings of the 7th Iranian Crop Science Congress*, Karaj, Iran. (in Farsi).
- Al Hakimi A, Monneveux P, Nachit MM (1998) Direct and indirect selection for drought tolerance in alien

- tetraploid wheat x durum wheat crosses. *Euphytica* 100:287-294.
- Albouchi A, Béjaoui Z, El Aouni MH (2003) Influence d 'un stress hydrique modéré ou sévère sur la croissance de jeunes plants de *Casuarina glauca* Sieb. *Science et changements planétaires/Sécheresse* 14:137-142.
- Aliyeva DR, Aydinli LM, Pashayeva AN, Zulfugarov IS, Huseynova IM (2020) Photosynthetic machinery and antioxidant status of wheat genotypes under drought stress followed by rewatering. *Photosynthetica* 58(5).
- Amar FB (1999) Genetic advances in grain yield of durum wheat under low-rainfall conditions.
- Araus JL, Slafer GA, Royo C, Serret MD (2008) Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *Critical Reviews in Plant Science* 27:377-412.
- Arnon DI (1949) Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant physiology* 24: 1.
- Arzani A (2008) Improving salinity tolerance in crop plants: a biotechnological view. In *Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant* 44:373-383.
- Asadi H, Hatami S, Akram M (2021) The effect of late-season drought stress on some physiological traits of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Process and Function* 10:115-128. (In Farsi).

- Austin RB (1978) Actual and potential yields of wheat and barley in the United Kingdom.
- Aziziyan, Abdollahi Mandolkani (2023) The effect of drought stress on some morphological, phytochemical, and biochemical properties of the medicinal plant wild sow thistle (*Sonchus arvensis* L.). Journal of Crop Improvement 15:41-55. (In Farsi).
- Bagge M, Xia X, Lübberstedt T (2007) Functional markers in wheat. Current opinion in plant biology 10:211-216.
- Bates LS, Waldren RPA, Teare ID (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and soil 39:205-207.
- Bezak N, Mikoš M (2020) Changes in the compound drought and extreme heat occurrence in the 1961–2018 period at the European scale. Water 12:3543.
- Bhandari AK, Kumar A, Singh GK (2012) Feature extraction using Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): A case study of Jabalpur city. Procedia technology 6:612-621.
- Blum A (2005) Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?. Australian journal of agricultural research 56:1159-1168.
- Blum A (2011) Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, disjointed, or mutually exclusive? Australian Journal of Agricultural Research 62:215-221.
- Borsani O, Valpuesta V, Botella MA (2001) Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in Arabidopsis seedlings. Plant physiology 126:1024-1030.
- Carter Jr JE, Patterson RP (1985) Use of relative water content as a selection tool for drought tolerance in soybean. In Fide Agron abstract 77th Annu Meeting (Vol. 77).
- Chandrasekar VK, Sairam R, Srivastava GC (2000) Physiological and biochemical responses of hexaploid and tetraploid wheat to drought stress. Journal of Agronomy and Crop Science 185:219-227.
- Curtis T, Halford NG (2014) Food security: the challenge of increasing wheat yield and the importance of not compromising food safety. Annals of applied biology 164:354-372.
- Duysen ME, Freeman TP (1975) Partial restoration of the high rate of plastid pigment development and the ultrastructure of plastids in detached water-stressed wheat leaves. Plant physiology 55:768-773.
- Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG (2006) Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. Crop science 46:735-746. (In Farsi).
- Emam Y, Ranjbar AM, Bahrani MJ (2007) Evaluation of yield and yield components in wheat genotypes under post-anthesis drought stress. JWSS-Isfahan University of Technology 11:317-328.
- Erdem Y, Şehirali S, Erdem T, Kenar D (2006) Determination of crop water stress index for irrigation scheduling of bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Turkish Journal of Agriculture and Forestry 30:195-202.
- Fahim S, Ghanbari A, Naji AM, Shokohian AA, Maleki Lajayer H (2023) Impact of drought stress on morphological and physiological traits in some Iranian grape cultivars. Journal of Plant Process and Function 11:249-266.
- Faisal S, Mujtaba SM, Khan MA, Mahboob WAJID (2017) Morpho-physiological assessment of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes for drought stress tolerance at seedling stage. Pak. J. Bot 49:445-452.
- FAO,2020:FAO (2020) <http://www.fao.org/worldfoodsituation/csdbe> Google Scholar FAOSTAT, F. (2018). FAO Statistics Division <http://www.fao.org/faostat/>. Accessed 28 Jan 2018.
- Farooq M, Hussain M, Siddique KH (2014) Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. Critical reviews in plant sciences 33:331-349.
- Farooq S, Hussain M, Jabran K, Hassan W, Rizwan MS, Yasir TA (2017) Osmopriming with CaCl₂ improves wheat (*Triticum aestivum* L.) production under water-limited environments. Environmental Science and Pollution Research 24:3638-13649.
- Fatehi F, Mohammadi (2019) Physiological response and expression of genes involved in drought tolerance in tolerant and sensitive bread wheat cultivars. Journal of Genetic Engineering and Biosafety 8:200-216. (In Farsi).
- Fischer RA, Wood JT (1979) Drought resistance in spring wheat cultivars. III.* Yield associations with morpho-physiological traits. Australian Journal of Agricultural Research 30:1001-1020.
- Flagella Z, Giuliani MM, Giuzio L, Volpi C, Masci S (2010) Influence of water deficit on durum wheat storage protein composition and technological quality. European Journal of Agronomy 33:197-207.
- Ghosh PK (2004) Growth, yield, competition and economics of groundnut/cereal fodder intercropping systems in the semi-arid tropics of India. Field crops research 88:227-237.
- Ghoulam C, Foursy A, Fares K (2002) Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars. Environmental and experimental Botany 47:39-50.
- Habuš-Jerčić I, Barić M, Kereša S, Bošnjak-Mihovilović A, Poljak M, Lazarević B (2018) Effect of terminal drought on yield and some physiological traits of winter wheat. Genetika 50:47-753.
- Hasheminasab H, Assad MT, Aliakbari A, Sahhafi SR (2012) Influence of drought stress on oxidative damage and antioxidant defense systems in tolerant and susceptible wheat genotypes. Journal of Agricultural Science 4: 20.
- Hay RK, Walker AJ (1989) Introduction to the physiology of crop yield (pp. 292-pp).
- Hussain S, Peng S, Fahad S, Khaliq A, Huang J, Cui K, Nie L (2015) Rice management interventions to mitigate greenhouse gas emissions: a review. Environmental Science and Pollution Research 22:3342-3360.
- Jalal Kamali, MR, Asadi H, Najafi Mirak T, Najafiyani G, Khademi Z, Vahhab Zadeh M, Aziz Pur Q (2009) Irrigated and Dryland Wheat Research Strategic Program (In Farsi).

- Jalili Mir (2005) Environmental stresses in plants. Noorbeksh Publications 230 pages. (In Farsi).
- Jiang Y, Huang B (2001) Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. *Crop science* 41:436-442.
- Kalaji HM, Jajoo A, Oukarroum A, Brestic M, Zivcak M, Samborska IA, Ladle RJ (2016) Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta physiologiae plantarum* 38:1-11.
- Karthikeyan N, Prasanna R, Nain L, Kaushik BD (2007) Evaluating the potential of plant growth promoting cyanobacteria as inoculants for wheat. *European Journal of Soil Biology* 43:23-30.
- Khalili M, Aboughadareh AP, Naghavi MR (2013) Screening of drought tolerant cultivars in barley using morpho-physiological traits and Integrated Selection Index under water deficit stress condition. *Advanced Crop Science* 3:462-471.
- Khan MA, et al. (2020) Impact of nitrogen application on dry matter production and yield of wheat. *Journal of Plant Nutrition* 43:558-570.
- Khan MIR, et al. (2020) Impact of Water Deficit Stress on the Physiological and Biochemical Responses of Plants." *Plants* 9:649.
- Khazaei (2002) Appropriate introduction and evaluation of sensitive and resistant wheat cultivars based on physiological traits and performance under drought stress. Master's Thesis, Ferdowsi University of Mashhad, Faculty of Agriculture, Department of Plant Physiology. (In Farsi).
- Kim KS, Anderson JD (2015) Forage yield and nutritive value of winter wheat varieties in the southern Great Plains. *Euphytica* 202:445-457.
- Khodadadi M, Fotokian MH, Miransari M (2011) Genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes based on cluster and principal component analyses for breeding strategies. *Australian Journal of Crop Science* 5: 17-24.
- Kuznetsov VV, Shevyakova NI (1999) Proline under stress: biological role, metabolism, and regulation.
- Lal MK, Tiwari RK, Gahlaut V, Mangal V, Kumar A, Singh MP, Zinta G (2021) Physiological and molecular insights on wheat responses to heat stress. *Plant cell reports* 1-18.
- Laxa M, Liebthal M, Telman W, Chibani K, Dietz KJ (2019) The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. *Antioxidants* 8:94.
- Lee BR, Islam MT, Park SH, Jung HI, Bae DW, Kim TH (2019) Characterization of salicylic acid-mediated modulation of the drought stress responses: Reactive oxygen species, proline, and redox state in *Brassica napus*. *Environmental and experimental botany* 157:1-10.
- Lee JJ (2011) The Causes of Individual Differences. Harvard University.
- Liu Y, et al. (2016) "Effects of drought stress on growth and dry matter accumulation in wheat." *Field Crops Research* 186:45-54.
- Lutts S, Kinet JM, Bouharmont J (1996) Effects of salt stress on growth, mineral nutrition and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. *Plant growth regulation* 19:207-218.
- Ma Y, Dias MC, Freitas H (2020) Drought and salinity stress responses and microbe-induced tolerance in plants. *Frontiers in plant science* 11:591911.
- Mahdinejad Mahmoud Gholami Touran Poshti (2014) Investigation of the effect of seed pre-treatment with salicylic acid on yield and its components. *Journal of Agricultural Ecology* 6:162-170. (In Farsi).
- Manivannan P, Jaleel CA, Sankar B, Kishorekumar A, Somasundaram R, Lakshmanan GA, Panneerselvam R (2007) Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 59: 141-149.
- Mary JG, Jeffrey CS, Katherine OB, Edward S (2001) Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. *Crop Science* 41: 327-335.
- Meena YK, Kaur N (2019) Towards an understanding of physiological and biochemical mechanisms of drought tolerance in plant. *Annual Research & Review in Biology* 31:1-13.
- Merah O (2001) Potential importance of water status traits for durum wheat improvement under Mediterranean conditions. *The Journal of Agricultural Science* 137:139-145.
- Moori S, Emam Y, Karimzadeh Sureshjani H (2012) Effect of cutting off irrigation at flowering stage on physiological characters, yield and yield components of wheat genotypes in Shiraz. *Isfahan University of Technology-Journal of Crop Production and Processing* 2:105-119.
- Naghizadeh M, Kabiri R (2017) Effect of foliar application of salicylic acid on some of Physiological characteristics of corn (*Zea mays* L.) under drought stress conditions. *Environmental Stresses in Crop Sciences* 9:317-327. (In Farsi).
- Najafian G, Jafarnejad A, Ghandi A, Nikooseresht R (2011) Adaptive traits related to terminal drought tolerance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under field conditions.
- O'Leary GJ, Christy B, Nuttall J, Huth N, Cammarano D, Stöckle C, Asseng S (2015) Response of wheat growth, grain yield and water use to elevated CO₂ under a Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) experiment and modelling in a semi-arid environment. *Global change biology* 21:2670-2686.
- Passioura JB (2012) Phenotyping for drought tolerance in grain crops: when is it useful to breeders?. *Functional Plant Biology* 39:851-859.
- Pearce SR, Knox M, Ellis THN, Flavell AJ, Kumar A (2000). Pea Ty1-copia group retrotransposons: transpositional activity and use as markers to study genetic diversity in *Pisum*. *Molecular and General Genetics* MGG 263:898-907.
- Pessarakli M (Ed.) (2002) Handbook of plant and crop physiology (No. 22137). New York: Marcel Dekker.
- Pirevatlou AS, Masjedlou BD, Aliyev RT (2010) Evaluation of yield potential and stress adaptive trait in wheat genotypes under post anthesis drought stress

- conditions. *African Journal of Agricultural Research* 5:2829-2836.
- Pour-Aboughadareh A, Omid M, Naghavi MR, Etminan A, Mehrabi AA, Pocza P, Bayat H (2019) Effect of water deficit stress on seedling biomass and physio-chemical characteristics in different species of wheat possessing the D genome. *Agronomy* 9:522.
- Prerna A, Kumar A, Sengar R (2013) Evaluation of heat and drought tolerance of wheat cultivars through physiological, biochemical and molecular approaches. *Res. J. Agric. Sci* 4:139-145.
- Qaseem MF, Qureshi R, Shaheen H (2019) Effects of pre-anthesis drought, heat and their combination on the growth, yield and physiology of diverse wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes varying in sensitivity to heat and drought stress. *Scientific reports* 9:6955.
- Qi J, Sun S, Yang L, Li M, Ma F, Zou Y (2019) Potassium uptake and transport in apple roots under drought stress. *Horticultural plant journal* 5:10-16.
- Rahbarian R, Khavari-Nejad R, Ganjeali A, Bagheri A, Najafi F (2011) Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water relations in tolerant and susceptible chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes. *Acta biologica Cracoviensia. Series botânica* 53(1).
- Rahimi Y, Bihanta MR, Taleei A, Alipour H (2019) Genetic variability assessment of Iranian wheat landraces in terms of some agronomic attributes under normal irrigation and rain-fed conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science* 50:1-16. (In Farsi).
- Rauf M, Munir M, ul Hassan M, Ahmad M, Afzal M (2007) Performance of wheat genotypes under osmotic stress at germination and early seedling growth stage. *African journal of biotechnology* 6(8).
- Rezaei R, Khorshidi Banam M, Roustayi M, Aou Farahmarzi (2009) Evaluation of drought stress tolerance in advanced lines of rainfed wheat. *Journal of Agricultural Sciences* 3:39-51. (In Farsi).
- Reynolds M, Dreccer F, Trethowan R (2007) Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *Journal of experimental botany* 58:177-186.
- Richards RA, Hunt JR, Kirkegaard JA, Passioura JB (2014) Yield improvement and adaptation of wheat to water-limited environments in Australia-a case study. *Crop and Pasture Science* 65:676-689.
- Roosens NH, Bitar FA, Loenders K, Angenon G, Jacobs M (2002) Overexpression of ornithine- δ -aminotransferase increases proline biosynthesis and confers osmotolerance in transgenic plants. *Molecular Breeding* 9:73-80.
- Sadeghzadeh Hajiblon, Sadeghzadeh (2014) Evaluation of drought tolerance in bread and durum wheat genotypes based on physiological traits. *Iranian Dryland Agriculture*, 3:21-32. (In Farsi).
- Sairam, R. K., Deshmukh, P. S., & Shukla, D. S. (1997). Tolerance of drought and temperature stress in relation to increased antioxidant enzyme activity in wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 178(3), 171-178.
- Salamini F, Özkan H, Brandolini A, Schäfer-Pregl R, Martin W (2002) Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east. *Nature Reviews Genetics* 3:429-441.
- Schonfeld MA, RC Johnson, BF Carver and DW Mornhinweg (1988) Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science* 28:526-531.
- Semenov MA, Stratonovitch P, Alghabari F, Gooding MJ (2014) Adapting wheat in Europe for climate change. *Journal of cereal science* 59:245-256.
- Seyyedi A (2003) Physiological aspects of growth and yield in wheat cultivars related to drought resistance. Doctoral Dissertation, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, University of Tehran. (In Farsi).
- Shamsi K, Petrosyan M, Noor-mohammadi G, Haghparast A, Kobraee S, Rasekhi B (2011) Differential agronomic responses of bread wheat cultivars to drought stress in the west of Iran. *African Journal of Biotechnology* 10:2708-2715.
- Shewry PR (2009) Wheat. *Journal of experimental botany* 60:1537-1553.
- Shiferaw B, Smale M, Braun HJ, Duveiller E, Reynolds M, Muricho G (2013) Crops that feed the world 10. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. *Food security* 5:291-317.
- Shubhra Dayal J, Goswami CL, Munjal R (2004) Influence of phosphorus application on water relations, biochemical parameters and gum content in cluster bean under water deficit. *Biologia Plantarum* 48:445-448.
- Siddique MRB, Hamid AIMS, Islam MS (2000) Drought stress effects on water relations of wheat. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 41.
- Sinclair TR, Ludlow MM (1985) Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. *Functional Plant Biology* 12:213-217.
- Singh M, Srivastava JP, Kumar A (1992) Cell membrane stability in relation to drought tolerance in wheat genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science* 168:186-190.
- Tambussi EA, Bort J, Araus JL (2007) Water use efficiency in C3 cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Annals of Applied Biology* 150:307-321.
- Tondelli A, Francia E, Barabaschi D, Aprile A, Skinner JS, Stockinger EJ, Pecchioni N (2006) Mapping regulatory genes as candidates for cold and drought stress tolerance in barley. *Theoretical and Applied Genetics* 112:445-454.
- Wu L, Fan Z, Guo L, Li Y, Zhang W, Qu LJ, Chen Z (2003) Over-expression of an Arabidopsis δ -OAT gene enhances salt and drought tolerance in transgenic rice. *Chinese Science Bulletin* 48:2594-2600.
- Yadav RS, Bhushan C (2001) Effect of moisture stress on growth and yield in rice genotypes. *Indian Journal of Agricultural Research* 35:104-107.
- Yamada K, Osakabe Y (2018, November). Sugar compartmentation as an environmental stress adaptation strategy in plants. In *Seminars in Cell & Developmental Biology* (Vol. 83, pp. 106-114). Academic Press.
- Zampieri M, Ceglar A, Dentener F, Toreti A (2017) Wheat yield loss attributable to heat waves, drought and water excess at the global, national and subnational scales. *Environmental Research Letters* 12:064008.

Zandalinas SI, Mittler R, Balfagón D, Arbona V, Gómez-Cadenas A (2018) Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiologia plantarum* 162:2-12.

Zhang H, et al. (2019) Dry matter accumulation and partitioning in wheat under different irrigation regimes. *Agricultural Water Management* 211:126-135.

Ziaei A, Moghaddam M, Kashefi B (2016) The effect of superabsorbent polymers on morphological traits of rosemary (*Rosmarinus officinalis*) under drought stress. (In Farsi).

Zainali H, Naser-Abadi E, Hossein-Zadeh H, Chugan RM, Sabokdast M (2004) Factor analysis on hybrid of cultivar grain maize. *Iranian Journal of Agriculture Science* 36:895-902. (In Farsi).