

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

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

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

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

منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج

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

تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۷/۱۰ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۲/۲

چکیده

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

به منظور بررسی صفات فیزیولوژیکی و زراعی موثر در تحمل به خشکی و ارتباط آن‌ها با عملکرد دانه و مطالعه شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی در جمعیت لاین‌های نوترکیب جو (ایگری × آریگاشار)، این آزمایش با استفاده از ۱۶۹ لاین نوترکیب در قالب طرح آلفا لاتیس با دو تکرار به مدت دو سال (۱۳۹۰-۹۲) در ایستگاه‌های تحقیقاتی یزد و بیرجند در دو شرایط قطع آبیاری در ۵۰٪ گلدهی و آبیاری کامل اجرا شد. در طول فصول زراعی لاین‌ها از نظر صفات فیزیولوژیکی و شاخص‌های مقاومت به خشکی مورد ارزیابی قرار گرفتند. تجزیه واریانس مركب صفات مورد مطالعه در دو شرایط، اثر معنی‌دار برای محیط، ژنتیک و محیط × ژنتیک × نشان داد. در بین صفات اندازه گیری شده در شرایط تنش خشکی، شاخص برداشت ($r = +0.753^{**}$)، عملکرد بیولوژیکی ($r = +0.572^{**}$)، دمای سایه‌انداز گیاه ($r = -0.522^{**}$)، محتوای آب نسبی ($r = +0.385^{**}$) و وزن هزاردانه ($r = +0.339^{**}$) و در شرایط بدون تنش عملکرد بیولوژیکی ($r = +0.762^{**}$) و شاخص برداشت ($r = +0.721^{**}$) بالاترین همبستگی را با عملکرد دانه نشان دادند. در بین صفات فیزیولوژیکی اندازه گیری شده، دمای سایه‌انداز گیاه با توجه به همبستگی بالا با عملکرد دانه گیاه و سهولت اندازه گیری آن در تمامی مراحل برنامه بهنژادی، می‌تواند به عنوان یک شاخص مهم در گزینش ژنتیک‌ها برای مقاومت به خشکی در نظر گرفته شود. با توجه به میانگین عملکرد در تنش (Ys) و بدون تنش (Yp) و شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی (Harm، STI، GMP، MP، TOL، SSI) لاین‌ها در چهار گروه شامل پتانسیل بالای عملکرد و متتحمل به خشکی، پتانسیل بالا و حساس به خشکی، نیمه متتحمل و پتانسیل عملکرد پایین و حساس به خشکی گروه‌بندی شدند.

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

مقدمه

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

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

خشکی حدود ۴۰ تا ۶۰ درصد اراضی کشاورزی دنیا را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Bray, 2002). ایران با متوسط نزولات آسمانی ۲۴۰ میلی‌متر در زمرة مناطق خشک و نیمه خشک دنیا قرار دارد. در این مناطق به علت کمبود آب، تنش خشکی امروزه بخش وسیعی از مطالعات بهنژادی را به خود اختصاص داده است و باعث توجه بیشتری به مطالعات و بررسی اثر تنش خشکی و تولید ارقام پایدار متحمل به خشکی شده است. مقاومت به خشکی می‌تواند با شناسائی صفاتی که اثر مهمی بر عملکرد دارند و عوامل ژنتیکی کنترل کننده آن‌ها مطالعه شود. برای این منظور گیاه جو به عنوان یک گیاه با مدل ژنتیکی ساده که دارای سازگاری مناسب به چندین تنش غیر زنده از جمله خشکی است، می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد (Ceccarelli, 1987).

جو (Hordeum vulgare L.) چهارمین غله مهم دنیا بعد از گندم، ذرت و برنج (Schulte *et al.*, 2009) و دومین غله بعد از گندم در ایران از نظر تولید و مصرف است. در حدود دو سوم از کل جو دنیا برای تغذیه دام استفاده می‌شود. مابقی آن برای استفاده در صنعت مالت و نوشابه‌سازی و تولید الکل به کار می‌رود.

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

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

محیطی محسوب می‌شود. در محیط‌های خیلی سخت (با تنفس شدید) کل بیomas عملکرد شاید شاخص مناسب‌تری برای بیان تحمل استرس در مقایسه با عملکرد دانه باشد (Ceccarelli and Grando, 1996). شواهد زیادی وجود دارد که نشان می‌دهد انتخاب برای صفات خاص سازگار به خشکی می‌تواند به طور معنی‌داری عملکرد را در زمانی که رطوبت خاک عامل محدود‌کننده محیطی است افزایش دهد (Olivares-Villegas *et al.*, 2007؛ Ceccarelli, 1989؛ Araus *et al.*, 2002 برای این که انتخاب بر اساس یک صفت فیزیولوژیکی در برنامه به نظر ایده‌آل باشد، آن صفت باید چندین ویژگی داشته باشد: با عملکرد دانه در شرایط خشکی از نظر ژنتیکی همبستگی داشته باشد، تنوع ژنتیکی و توارث پذیری بالائی داشته باشد، آسان، کم هزینه و سریع برای مشاهده و اندازه‌گیری باشد برای اندازه‌گیری آن‌ها به گیاه صدمه وارد نشود، در طول مدت اندازه‌گیری ثابت باشد و با کاهش عملکرد در شرایط بدون تنش مرتبط نباشد (Edmeades *et al.*, 1997). یک سیستم ریشه‌ای که بتواند آب قابل دسترس در پروفیل خاک را استخراج کند به طور آشکار با سازگاری به خشکی مرتبط است، اما اندازه‌گیری این توانائی به طور مستقیم مشکل است. در صورتی که اندازه‌گیری فوری صفاتی که به وسیله روابط آبی گیاه تحت تاثیر قرار می‌گیرند مانند هدایت روزنها، تغییر دمای

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

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

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

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

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

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی صفات مهم فیزیولوژیکی و زراعی مختلف متحمل به خشکی و ارتباط آن‌ها با یکدیگر و با عملکرد دانه و محاسبه شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی در لاین‌های نوترکیب جو، این آزمایش با تعداد ۱۶۹ لاین نوترکیب (RILs) حاصل از دورگ‌گیری دو ژنوتیپ آریگاشار (رقم محلی منطقه سیستان و بلوچستان ایران که دارای ویژگی‌هایی مانند تیپ سنبله شش ردیفه و فشرده، متحمل به تنفس شوری، گرما و خشکی و حساس به بیماری‌های لکه برگی به خصوص سفیدک پودری و خوابیدگی است) و ایگری (رقم اروپائی، تیپ سنبله دو ردیفه و نسبتاً بلند، مقاوم به سفیدک پودری و خوابیدگی و نسبتاً حساس به شوری، خشکی و گرما) انجام شد. لاین‌ها در نسل F_{10} بودند و با روش خودگشتنی متوالی تک گیاه در بخش تحقیقات غلات

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

.(Passioura, 1977)

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

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

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

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

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

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

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

موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر تهیه شده بودند. لاین‌ها در قالب طرح آلفا لاتیس با دو تکرار به مدت دو سال زراعی ۹۱-۹۰ و ۹۲-۹۱ در ایستگاه‌های یزد و بیرون‌جند در دو شرایط قطع آبیاری در زمان ۵۰٪ گلدهی و آبیاری کامل مورد مطالعه قرار گرفتند. هر ژنتیپ در دو خط روی یک پشته به طول یک متر (اندازه کرت برابر ۰/۶ مترمربع) کاشته شدند. تهیه زمین و عملیات کاشت بر اساس عرف اجرای آزمایش‌های غلات انجام شد. پس از رفع یخندهان آبیاری با توجه به نیاز گیاه و شرایط آب و هوایی انجام و در آزمایش با تنفس خشکی پس از ۵۰٪ گلدهی آبیاری قطع شد. در شرایط بدون تنفس آبیاری بر اساس نیاز گیاه تا پایان فصل انجام شد. میزان بذر مصرفی در هر کرت بر اساس ۳۵۰ دانه در هر مترمربع، با توجه به وزن هزار دانه ارقام بود. در طول دوره رشد و نمو ژنتیپ‌ها از نظر صفات فیزیولوژیکی و زراعی، دمای سایه‌انداز گیاه، محتوای کلروفیل و محتوای آب نسبی برگ، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه، شاخص برداشت و وزن هزار دانه مورد ارزیابی قرار گرفتند. برای اندازه‌گیری عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه، محصول کل کرت (۰/۶ مترمربع) برداشت و پس از توزین، عملکرد بیولوژیک حاصل شده و سپس با کوبیدن آن عملکرد دانه به دست آمد.

اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیکی مورد بررسی به شرح زیر انجام شد:

نتایج و بحث

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

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

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

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

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

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

ns, * and ** : Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

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

جدول ۲- تجزیه واریانس مرکب صفات مختلف در لاین‌های نوترکیب جو در شرایط تنش خشکی

Table 2. Combined analysis of variance for different traits in barley recombinant inbred lines under drought stress conditions

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

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

ns, * and ** : Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

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

شاخص برداشت ($r = -0.256^{**}$) و محتوای آب_{نسبی برگ}

دانه ($r = -0.25^{**}$) همبستگی منفی و معنی دار وجود

شاخص برداشت ($r = -0.330^{**}$)، وزن هزار

دانه ($r = -0.341^{**}$)، محتوای کلروفیل

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

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

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

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

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

دارد. همچنین همبستگی بین وزن هزار دانه با محتوای آب نسبی برگ ($r = 0.289^{**}$) و محتوای کلروفیل برگ ($r = 0.215^{**}$) مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۴). همبستگی بین شاخص برداشت با وزن هزار دانه ($r = 0.378^{**}$) مثبت و معنی‌دار بود.

در مطالعه‌ای که توسط سرآبادانی و همکاران (Sarabadani *et al.*, 2014) به منظور بررسی اثر تنفس خشکی انتهای فصل بر عملکرد دانه و برخی خصوصیات فیزیولوژیکی ارقام جو انجام شد، صفات عملکرد بیولوژیکی ($r = 0.78^{**}$ ، شاخص برداشت ($r = 0.75^{**}$ ، محتوای نسبی آب برگ ($r = 0.55^{*}$) و محتوای کلروفیل برگ پرچم ($r = 0.5^{*}$) همبستگی مثبت و معنی‌دار داشت و دماهی پوشش گیاهی

جدول ۴- ضرایب همبستگی بین صفات مختلف لاین‌های جو در شرایط تنش خشکی

Table 4. Correlation coefficients between different traits of barley lines under drought stress conditions

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

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

ns, * and ** : Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

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

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

همبستگی خوبی بین شاخص آبی و محتوای نسبی آب برگ ($R^2 = 0.55$) برای دامنه‌ای از گونه‌ها که در زمان‌های مختلف سال در محیط‌های طبیعی مدیترانه‌ای اندازه‌گیری شده است گزارش شده است (Penuelas *et al.*, 1997b). علاوه بر این همبستگی بین شاخص آبی و افت دمای سایه انداز گیاه در جو در تنش شوری نشان داده شد (Penuelas *et al.*, 1997a). همچنین همبستگی قوی بین دمای سایه انداز گیاه و شاخص آبی در گندم به دست آمده است

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

دانه ($r=-0.40^{**}$), کلروفیل برگ ($r=-0.22^{**}$) و ارتفاع گیاه ($r=-0.64^{**}$) مشاهده شد. بر اساس نتایج رینولدز و همکاران صفت دمای پوشش گیاهی تقریباً ۶۰ درصد تغییرات عملکرد را در لاین‌های نوترکیب (RILs) گندم در

تشنخشکی توجیه کرد (Reynolds *et al.*, 2007b). در نتیجه دمای پوشش گیاهی به عنوان یک پیش‌بینی کننده بسیار قوی برای عملکرد دانه در شرایط تنش گرمائی و خشکی نشان داده شده است (Reynolds *et al.*, 1994).

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

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

امروزه دمای پوشش گیاهی به عنوان معیار مناسبی برای گزینش ژنوتیپ‌های متتحمل از حساس غلات مورد استفاده قرار می‌گیرد (Reynolds *et al.*, 2007). در شرایط تنفس خشکی دمای پوشش گیاهی پایین در ژنوتیپ‌های متتحمل که توانمند به سازوکارهای بهتر برای جذب آب و کارآیی مصرف آب بیشتر هستند، متراffد با باز نگهداری روزنه‌ها و حفظ تبادلات گازی فتوسنتزی و به دنبال آن رشد و عملکرد دانه بالاتر است.

شاخص‌های تحمل به خشکی لاین‌های اینبرد جو

تعیین تحمل لاین‌های بررسی به تنفس خشکی، از عملکرد ژنوتیپ‌ها در محیط تنفس (Y_{S}) و محیط بدون تنفس (Y_{P}) استفاده و مقادیر

همکاران (۲۰۰۷)، رینولدز و همکاران (۲۰۰۷) و بلوم و همکاران (۱۹۸۹) مطابقت داشت. همبستگی معنی‌دار وزن هزار دانه با دمای سایه‌انداز گیاه در طول دوره پر شدن دانه ($R = -0.341^{**}$ ، پیشنهاد می‌کند که مکانیزم اجتناب از خشکی در کل دوره پر شدن دانه عمل کرده است. همبستگی معنی‌دار بین دمای پوشش گیاهی و محتوای کلروفیل برگ پرچم در تنفس خشکی نشان می‌دهد که کلروفیل کمتر ممکن است نشانه عدم توانائی در دسترسی به آب باشد.

با توجه به مطالب بالا می‌توان چنین نتیجه‌گیری کرد که گیاه در شرایط تنفس خشکی آخر فصل علاوه بر این که با انتقال مجدد آسیمیلات‌های ذخیره شده در ساقه به دانه می‌تواند بخشی از کاهش عملکرد دانه ناشی از تنفس خشکی را جبران کند با سیستم ریشه قوی خود قادر است آب بیشتری جذب و مانع عدم تناسب بین عمل تعرق و جذب آب توسط ریشه‌ها شده و باعث می‌شود پوشش گیاهی (کانوپی) خنک‌تر شده و از توقف فتوسنتز جلوگیری کند. کاهش نسبی دمای پوشش گیاهی در گیاهان در تنفس خشکی، پتانسیل ژنیکی بالا برای جذب رطوبت خاک یا نگهداری بهتر وضعیت آبی در گیاه را نشان می‌دهد. تعرق بیشتر برای گزینش پتانسیل عملکرد بیشتر یا سازگاری بهتر به تنفس خشکی متوسط (نه خیلی شدید) یک صفت مثبت تلقی می‌شود. کاهش دمای پوشش گیاهی (کانوپی)،

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

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

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

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

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

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

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

ns، * و ** : به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

ns, * and ** : Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

اساس لاین‌های مورد بررسی به چهار گروه مربوط به چهار گروه در جدول ۶ و شکل‌های ۲ و ۳ نشان داده شده است.

اساس لاین‌های مورد بررسی به چهار گروه اصلی (کلاستر) تقسیم‌بندی شدند (شکل ۱). میانگین عملکرد در تنش (Ys) و بدون تنش

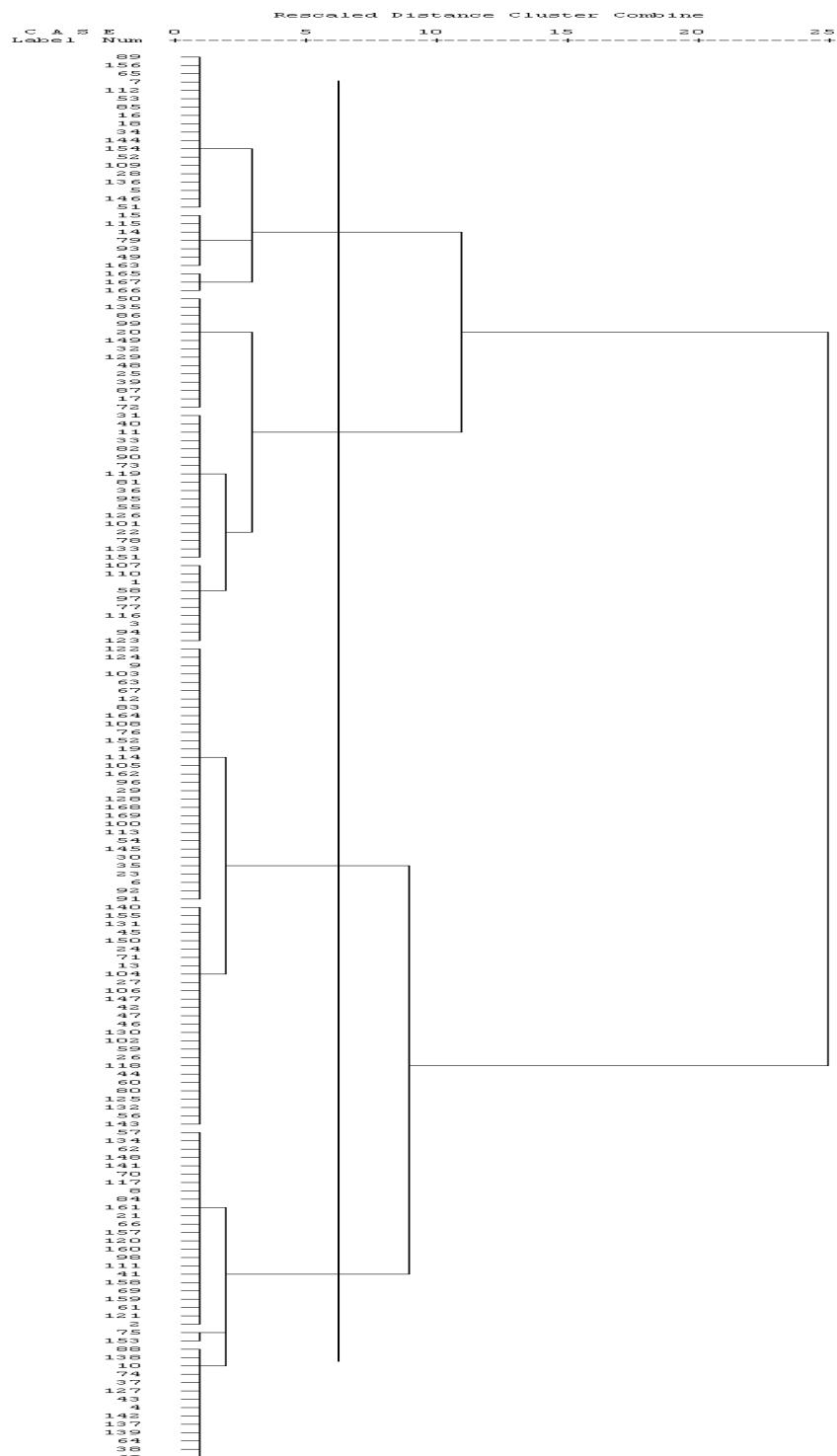
جدول ۶- میانگین شاخص‌های حساسیت و تحمل به خشکی برای گروه‌های مختلف

Table 6. Mean of indices for different clusters

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

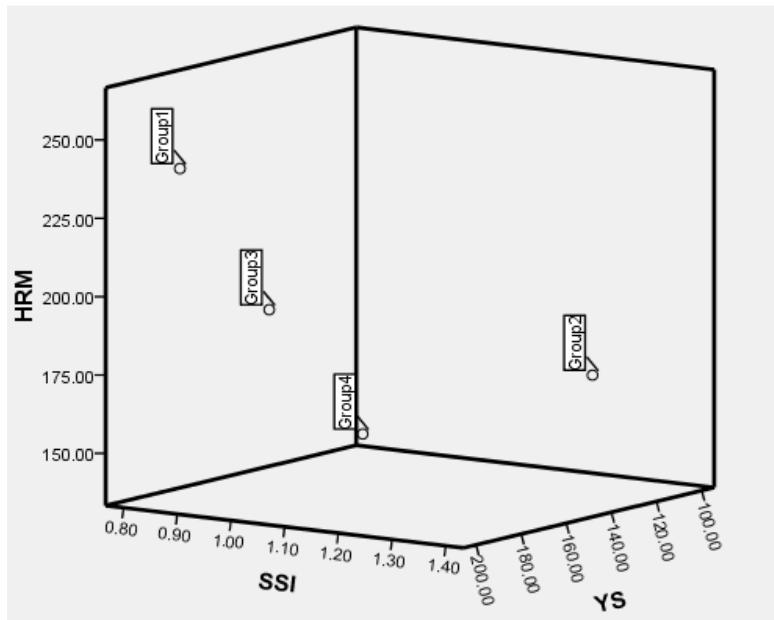
شرایط بدون تنش و عملکرد پایین در شرایط تنش خشکی بوده و مقادیر شاخص‌های TOL و MP آن‌ها بالا بود ولی شاخص‌های SSI، STI، GMP و Harm پایین داشتند. کلاستر سوم که بیشترین لاین را در خود جای داد به عنوان کلاستری شناخته شد که هم از نظر عملکرد دانه در دو شرایط و هم کلیه شاخص‌های محاسبه شده مقادیر متوسط را به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

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



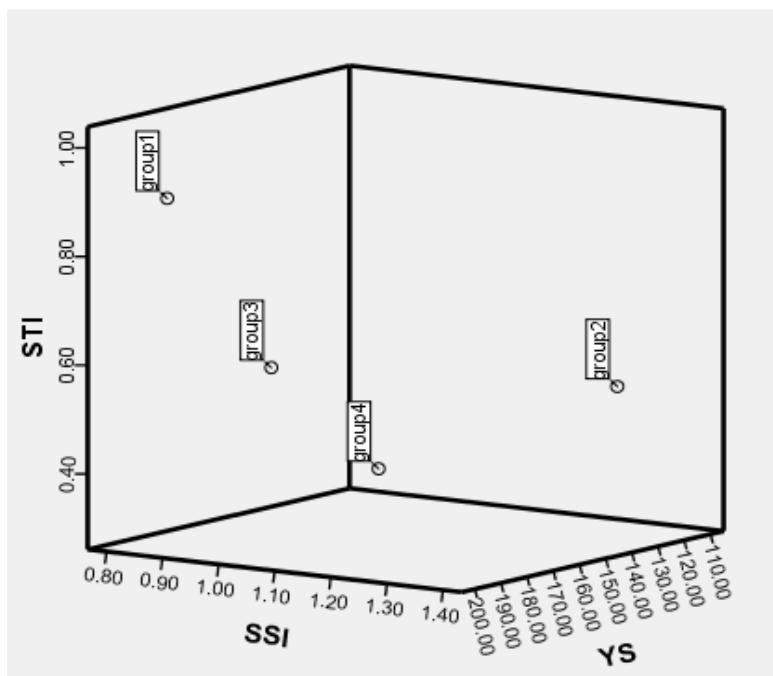
شکل ۱- دندروگرام گروه‌بندی لاین‌های نوترکیب جو بر اساس عملکرد دانه در شرایط تنش، بدون تنش و شاخص‌های تحمل به خشکی

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



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

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



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

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

سپاسگزاری

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

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

References

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

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

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

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

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

