

کارایی فتوستتزی و عملکرد دانه دو رقم گندم (*Triticum aestivum* L.) طی بروز تنش خشکی تحت کاربرد خارجی تیمارهای سیتوکینین و آبسیزیک اسید

محمد رضا سرافراز اردکانی^۱، رمضانعلی خاوری نژاد^۲، فواد مرادی^۳، فرزانه نجفی^۴

۱. استادیار گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه یزد، یزد، ایران.

۲. استاد گروه علوم گیاهی، دانشکده علوم زیستی، دانشگاه خوارزمی، تهران، ایران.

۳. استادیار موسسه بیوتکنولوژی و کشاورزی کرج (ABRI)، کرج، ایران.

۴. استادیار گروه علوم گیاهی، دانشکده علوم زیستی، دانشگاه خوارزمی، تهران، ایران.

تاریخ دریافت: ۹۵/۰۹/۱۳؛ تاریخ پذیرش: ۹۵/۱۱/۰۳

چکیده

علیرغم برخی کارکردهای مخالف همدیگر، هورمون‌ها نقش‌های مهمی در پاسخ گیاهان به تنش‌های محیطی بازی می‌کنند. بدین منظور در بررسی انجام‌شده، تأثیر کاربرد خارجی هورمون‌های سیتوکینین و آبسیزیک‌اسید - دو هورمون با عملکرد مخالف یکدیگر - و نیز ترکیب این دو هورمون بر محتوای نسبی آب، شاخص‌های فتوشیمیایی و هدایت روزنه‌ای در برگ پرچم دو رقم گندم نان متحمل (پیشگام) و حساس (MV-17) به تنش خشکی در رابطه عملکرد دانه این دو رقم در شرایط مزرعه در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در دو سطح آبیاری کامل و بروز تنش خشکی طی مرحله بعد از گرده‌افشانی ارزیابی و مقایسه گردید. در حالی که قطع آبیاری سبب کاهش معنی‌دار بیشتر محتوای نسبی آب، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II، شاخص خاموش‌سازی فتوشیمیایی، هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی، نرخ فتوستتزی و کارایی استفاده آب فتوستتزی و نیز افزایش بیشتر خاموش‌سازی غیرفتوشیمیایی و غلظت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای در رقم حساس نسبت به رقم متحمل شد، ترکیب دو هورمون سبب بیشترین افزایش معنی‌دار محتوای نسبی آب، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II، شاخص‌های خاموش‌سازی فتوشیمیایی و غیرفتوشیمیایی و نیز حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II به‌ویژه در رقم متحمل شد. آبسیزیک‌اسید بهترین تیمار هورمونی در کاهش تبادلات گازی در جهت مقابله با خشکی بود در حالی که ترکیب دو هورمون، نرخ فتوستتزی و کارایی استفاده آب فتوستتزی را به‌ویژه در رقم حساس افزایش داد. افت شاخص عملکرد دانه که در هر دو رقم طی بروز تنش خشکی مشاهده شد، طی تیمار ترکیبی سیتوکینین و آبسیزیک‌اسید و به‌ویژه در رقم حساس افزایش نشان داد. در یک نتیجه‌گیری کلی رقم حساس توانست در افزایش کارایی فتوستتزی و عملکرد دانه سود بیشتری از تیمارهای هورمونی به‌ویژه برهمکنش دو هورمون سیتوکینین و آبسیزیک‌اسید ببرد.

واژه‌های کلیدی: تبادلات گازی، رقم حساس به تنش خشکی، رقم متحمل به تنش خشکی، عملکرد دانه، کلروفیل فلورسانس.

مقدمه

کشت می‌شود - به علت تنوع ژنتیکی طبیعی در ویژگی‌های مرتبط به درجه‌های مختلف تحمل به خشکی، یک سیستم مطالعه جذاب برای این نوع تنش شمار می‌رود (Khanna-Chop and Selote, 2007). باین حال گندم به‌مانند سایر غلات به‌طور ویژه در مرحله ظهور سنبله یا آبستنی به کمبود آب بسیار حساس است (Turner, 2004; Caruso et al.,)

خشکی، یک تنش غیرزیستی مهم به شمار می‌رود که به‌شدت سیستم‌های کشاورزی و محصولات غذایی در جهان را تحت تأثیر قرار داده است. معمولاً آثار تنش خشکی برای گیاهان در مرحله زایشی یا پس از گرده‌افشانی زیان‌بارتر است (Chaves et al., 2003). در میان گیاهان زراعی، گندم (*Triticum aestivum* L.) - که اغلب در اقلیم‌های کم‌آب

برخی موارد توانسته آثار زیان‌بار تنش خشکی را تعدیل نماید (Pospisilova et al., 2005). در این راستا پژوهشی برای بررسی تأثیر کاربرد خارجی تیمارهای انفرادی و برهمکنش دو هورمون سیتوکینین و آبسزیک اسید- درحالی‌که دارای عملکرد متضادی هستند- بر دو رقم حساس (MV-17) و متحمل (پیشگام) گندم طی شرایط آبیاری کامل و قطع آبیاری (بروز تنش خشکی) اجرا شد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش به‌صورت آزمایش فاکتوریل و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار در ۲ سطح آبیاری کامل و خشکی و ۴ سطح تیمار هورمونی (بدون هورمون (شاهد)، سیتوکینین، آبسزیک اسید و ترکیب سیتوکینین و آبسزیک اسید) انجام گرفت. پژوهش مدنظر بر روی ۲ رقم حساس (MV-17) و متحمل به تنش خشکی (پیشگام- Pishgam) گندم در شرایط مزرعه انجام گرفت. مراحل مختلف آزمایش در موسسه بیوتکنولوژی و کشاورزی کرج، دانشگاه خوارزمی و دانشگاه یزد انجام شد. زمین موردنظر پس از انتخاب، در اوایل پاییز (۱۳۸۹) به عمق ۱۵ تا ۲۰ سانتیمتری شخم زده شد و پس از نرم کردن بستر، جوی و پشته‌هایی به فواصل ۵۰ سانتیمتر ایجاد شد و بذور در طرفین پشته‌ها با فواصل ردیف ۲۵ سانتیمتر کشت گردیدند. ابعاد هر کرت آزمایشی چهار متر در پنج متر بود.

تراکم مورد استفاده، ۴۰۰ بذر در مترمربع در نظر گرفته شد که بلافاصله بعد از کاشت آبیاری مزرعه انجام گرفت. مبارزه با علف‌های هرز و کوددهی زمین طبق روال معمول انجام شد. ایجاد تنش خشکی به‌صورت قطع آبیاری بود که از انتهای هفته دوم بعد از گرده‌افشانی شروع شد. برای کاربرد تیمارهای هورمونی، ابتدا سیتوکینین (بنزیل آدنین μM ۱۰۰) و در ادامه تیمار آبسزیک اسید (μM ۱۵۰) به مقدار کافی بر روی برگ‌ها پاشیده شد (غلظت‌های هورمونی بهینه در محیط گلخانه بین انواع غلظت‌ها انتخاب شده بود). کل سطح آزمایش به‌وسیله شیلتر پوشانیده شد. مقدار رطوبت در هر نوبت نمونه‌برداری -به‌منظور حصول و اطمینان از ظرفیت زراعی منطقه- در کرت‌های تحت آبیاری کامل و تنش خشکی

(2009)؛ بنابراین ایجاد مکانیسم‌های مقاومتی در گیاهان زراعی به تنش خشکی یک هدف اقتصادی مهم برای بهبود عملکرد و کاهش پشتوانه‌های کشاورزی به منابع آب کافی است. شاخص‌های متعددی مانند بهبود شرایط مورفولوژیکی، حفاظت اسمزی و قدرت آنتی‌اکسیدانی می‌توانند معیارهایی برای مقاومت رقم‌های مختلف گیاهان برای مقابله با تنش قرار بگیرند و بهبود این ویژگی‌ها از طریق مکانیسم‌های ژنتیکی و اپی‌ژنتیکی همواره مدنظر بوده است (Chaves and Oliveira, 2004). تنظیم فتوسنتز راهکار مهمی برای مقاومت گیاهان به تنش خشکی است. خشکی باعث بی‌نظمی غشاء تیلاکوئیدی می‌شود. تخریب رنگیزه‌ها و پروتئین‌های D_1 و D_2 در فتوسیستم II که توأم با محدودیت‌های فتوشیمیایی در محتویات فتوسیستم II است از دیگر اثرات خشکی بر سیستم نوری تیلاکوئیدی است که تأثیر قابل‌ملاحظه‌ای بر روی میزان عملکرد یک گیاه دارد (Valliyodan and Nguyen, 2006). از این رو کلروفیل فلورسانس و بررسی تبادلات گازی روش‌های مهمی هستند که به‌صورت گسترده برای بررسی عملکرد دستگاه فتوسنتزی و مطالعه پاسخ‌های فتوسنتزی گیاهان به تنش‌های محیطی استفاده می‌شوند (Massacci et al., 2008).

آسیب‌های فیزیولوژیک ناشی از تنش خشکی و فرآیند ترارسانی علامت تنش به‌طور نزدیکی با سطح درونی و تعادل هورمون‌ها در ارتباط است. در این بین، ساخت و انتقال هورمون‌هایی مانند سیتوکینین به علت عواملی از قبیل پیری و آسیب برگ‌ها و جوانه‌های رأسی و حتی تأثیر هورمون آبسزیک اسید می‌تواند نزول کند (Werner et al., 2009)؛ اما هورمونی مانند آبسزیک اسید به‌عنوان یک هورمون پیش‌قدم برای مقابله با انواع تنش‌های محیطی با توجه به افزایش سطح درونی این هورمون هنگام مواجهه گیاه با تنش و نقش‌هایی از جمله کاهش هدایت روزنه‌ای و افزایش بیان ژن آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی و نیز آنزیم‌های سازنده حفاظت‌کننده‌های اسمزی شناخته می‌شود (Pospisilova et al., 2003). علی‌رغم اینکه این دو هورمون در بسیاری از تأثیرات فیزیولوژیک در شرایط معمول و تنش کارکرد متضادی دارند، شواهد اخیر حاکی از این است که نسبت آبسزیک اسید به سیتوکینین در شیره خام برای ترارسانی علامت تنش بسیار مهم است (Schachtman et al., 2008)؛ همچنین کاربرد راهکارهای افزایش سطح سیتوکینین داخلی و کاربرد خارجی این هورمون در

اندازه‌گیری تبادل گازی قابل حمل^{۱۶} اندازه‌گیری شد. هدایت مزوفیلی^{۱۷} (MC)، (fischer et al., 1998) و کارایی استفاده آب فتوسنتزی^{۱۸} (PWFE)، (Ahmadi and Siosemardeh, 2005) از روابط ذیل تعیین شدند:

$$MC = \frac{A}{C_i} \quad [۵]$$

$$PWFE = \frac{A}{g_s} \quad [۶]$$

مرجع کلیه تبدلات گازی، برگ پرچم در نظر گرفته شد. اندازه‌گیری‌ها بین ساعت‌های ۱۰ الی ۱۲ تحت غلظت دی‌اکسید کربن اتمسفری و در روشی کامل نور خورشید اندازه‌گیری شد.

به‌منظور تعیین وزن هزار دانه و عملکرد دانه، ۳ مترمربع از هر تکرار نمونه انتخاب و با حذف اثرات حاشیه‌ای (۰/۵ متر از هر طرف) تعداد ۱۰ بوته انتخاب شد و سنبله‌ها جدا گردیدند. سپس دانه‌ها جدا و توزین شدند.

تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS (نسخه ۱۸) و مقایسه میانگین‌ها بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح خطای ۰/۵٪ انجام گردید. به‌منظور ارزیابی میزان تأثیرگذاری تیمارهای هورمونی بر روی ارتباط شاخص‌ها با یکدیگر و عملکرد دانه در دو رقم موردنظر، پس از آزمون نرمال بودن داده‌ها همبستگی مابین شاخص‌های مورد آزمایش در ارتباط با عملکرد دانه طی شرایط آبیاری کامل و قطع آبیاری (خشکی) تعیین شد.

نتایج و بحث

محتوای آب نسبی برگ‌ها (LRWC) طی بروز خشکی و با نسبت بیشتر در رقم حساس (MV-17) طی ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی کاهش یافت (شکل ۱). ابتدایی‌ترین تظاهرات درونی بروز تنش‌های اسمزی مانند خشکی در بسیاری از گیاهان سبب تقلیل پتانسیل آبی و در نتیجه افت LRWC می‌شود (Chaves et al., 2003). تیمارهای آب‌سبزیکاسید و ترکیب سیتوکینین و آب‌سبزیکاسید توانستند LRWC را

توسط بازتاب‌سنج منطقه‌ای^۱ (TDR) اندازه‌گیری شد. با توجه به اینکه برداشت‌های چهارم و پنجم کامل‌ترین برداشت‌ها از لحاظ تیمار هورمونی بودند و برداشت چهارم معنی‌دارترین نتایج را نشان داد، نتایج بر اساس برداشت چهارم ارائه شد.

محتوای نسبی آب برگ‌های پرچم^۲ (LRWC) با استفاده از فرمول زیر اندازه‌گیری شد (Turner, 1981):

$$LRWC (\%) = [(F.W - D.W) / (T.W - D.W)] \times 100 \quad [۱]$$

F.W: وزن تر، D.W: وزن خشک و T.W: وزن تورگر می‌باشند.

اندازه‌گیری کلروفیل فلورسانس به‌وسیله دستگاه فلورومتر^۳ انجام گرفت (Zhang et al., 2005). شاخص‌های خاموش‌سازی فتوشیمیایی^۴ (qP) و غیرفتوشیمیایی^۵ (NPQ) به ترتیب با استفاده از روش‌های بیان‌شده در مقالات (Dall'Osto et al., 2007; Bilger and Bjorkman, 1990) تعیین شدند. حداکثر محصول کوانتومی فتوسیستم II^۶ (F_v/F_m) و محصول کوانتومی فتوسیستم II^۷ (Φ_{PSII}) به‌وسیله فلورومتر با روابط ذیل تعیین شدند (Genty et al., 1989). تمام شاخص‌ها در درجه ۴ دستگاه فلورومتر اندازه‌گیری شدند.

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \quad [۲]$$

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m' \quad [۳]$$

$$NPQ = (F_m - F_m')/F_m' \quad [۴]$$

F_m^۸ حداکثر محصول فلورسانس در تاریکی سازگار یافته، F_m'^۹ حداکثر محصول فلورسانس در روشنایی سازگار یافته، F₀^{۱۰} حداقل محصول فلورسانس در تاریکی سازگار یافته و F_s^{۱۱} محصول فلورسانس پایدار می‌باشند.

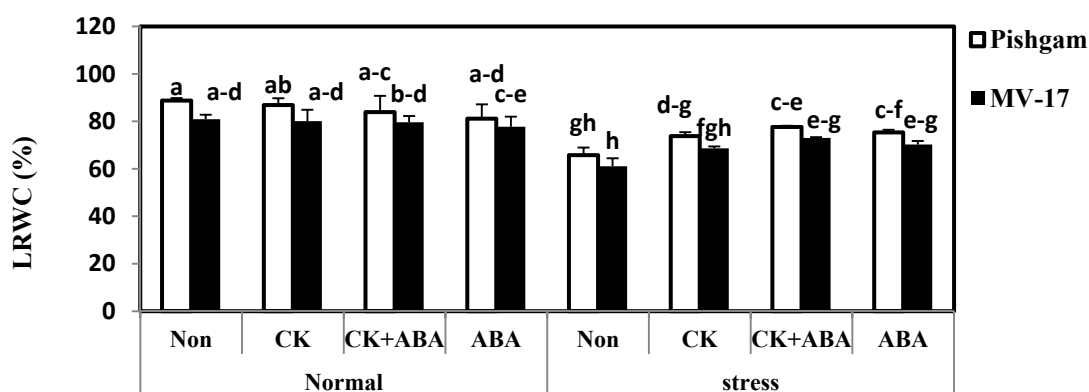
هدایت روزنه‌ای^{۱۲} (g_s)، فتوسنتز خالص^{۱۳} (A)، تفرق^{۱۴} (E) و غلظت CO₂ زیرروزنه‌ای^{۱۵} یا درون اتاقک روزنه‌ای (Ci) در مرحله پس از گرده‌افشانی با استفاده از دستگاه

8. maximum fluorescence yield in the dark adapted state
9. maximum fluorescence yield in the light adapted state
10. minimum fluorescence yield in the dark adapted state
11. steady-state fluorescence yield
12. Stomatal conductance
13. net photosynthesis
14. transpiration
15. sub-stomatal CO₂ concentration
16. model: Li 6400, Li-Cor, USA
17. Mesophyll conductance
18. photosynthetic water use efficiency

1. Time Domain Reflectometry (model: Anrissu MW970A Optical)
2. Leaf Relative Water Content
3. OS1-FL, a pulse modulated fluorometer (model: OptiScience Corporation, Tyngsboro, MA)
4. photochemical quenching
5. non-photochemical quenching
6. maximum quantum yield of photosystem II photochemistry
7. quantum yield of PS II photochemistry

توأم آن با سیتوکینین توانسته عدم تأثیر معنی‌دار کاربرد انفرادی این هورمون را جبران کند. نتایج شاخص‌های کلروفیل فلورسانس نشان داد که تنش خشکی در هر دو رقم متحمل و حساس تأثیر معنی‌داری بر حداکثر محصول کوانتومی فتوسیستم II ((Fv/Fm)) نداشت اما محصول کوانتومی فتوسیستم II ((ΦPSII)) و شاخص خاموش‌سازی فتوشیمیایی (qP) را به‌ویژه در رقم حساس کاهش داد (شکل ۲). عدم نزول Fv/Fm در مطالعات قبلی به‌ویژه در ارقام متحمل گیاهان مختلف مشاهده شده است (Yang et al., 2006). باین‌حال در یک مطالعه انجام‌شده بر روی چندین رقم لوبیا، تغییر معنی‌دار این پارامتر در هیچ‌کدام از رقم‌های حساس و متحمل طی بروز خشکی مشاهده نشد (Terzi et al., 2010). این مطالعات همگی دلالت بر مقاومت فتوسیستم II در بافت‌های برگ‌گی بسیاری از گیاهان در معرض کمبود آب دارد (Cornic and Fresneau, 2002).

در هر دو رقم طی شرایط بروز خشکی نسبت به تیمار فاقد هورمون به‌صورت معنی‌دار افزایش دهند علی‌رغم اینکه مابین تیمارهای هورمونی، تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. در این بین، ترکیب دو هورمون در بازیابی LRWC موفق‌تر عمل کرد و تأثیر تیمارها بر افزایش معنی‌دار این شاخص در رقم حساس اندکی بیشتر بود (افزایش ۱۸/۰۵٪ در رقم متحمل در برابر ۱۹/۵۴٪ در رقم حساس-شکل ۱). آبسزیک‌اسید در درجه اول با تحریک بستن روزنه‌ها از کاهش بیشتر آب برگ‌ها جلوگیری می‌کند. همچنین ژن‌های مسئول سنتز بسیاری از سازگارکننده‌های اسمزی در مسیر آبسزیک‌اسید قرار دارند که ازدیاد این ترکیبات در سبب بازیابی و نیز کاهش محتوای نسبی آب از دست‌رفته می‌شود (Chaves et al., 2003; Ghassemian et al., 2008). بنابراین تیمار انفرادی آبسزیک‌اسید تأثیر معنی‌داری بر LRWC طی شرایط تنشی داشته و کاربرد



شکل ۱. تأثیر تیمار فاقد هورمون (NON) و تیمارهای هورمونی CK، ABA و CK/ABA بر محتوای نسبی آب برگ پرچم (LRWC) دو رقم متحمل (پیشگام-Pishgam) و حساس (MV-17) گندم در شرایط خشکی و آبیاری کامل طی گذشت ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی. محاسبه میانگین‌ها و انحراف معیارها بر اساس ۳ تکرار در هر تیمار است (مقادیر میانگین \pm انحراف استاندارد است). بر اساس آزمون دانکن، حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح $P \leq 0/05$ است.

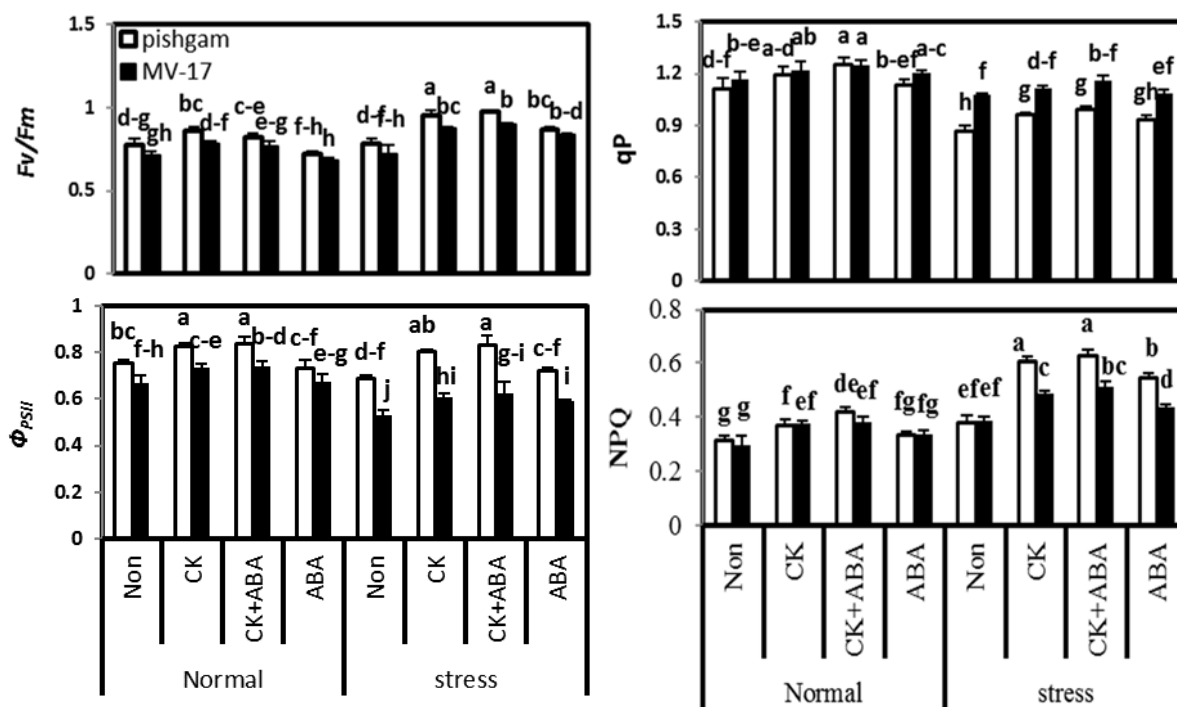
Fig. 1. Effect of hormonal treatments of CK, ABA and CK/ABA on Leaf relative water content (LRWC) under irrigation and drought condition in flag leaves in Pishgam (drought-tolerant) and MV-17 (drought-sensitive) wheat cultivars during 21 days after anthesis (Data are shown as mean \pm SD of three independent measurements. Means denoted by the same letter did not significantly differ at $P < 0.05$ according to Duncan's multiple range test).

با توجه به نتایج به‌دست‌آمده، تنش کم‌آبی منجر به کاهش محصول کوانتومی فتوسیستم II (Φ_{PSII}) گردید که این امر می‌تواند ناشی از افزایش حفاظت نوری طی شاخص خاموش‌سازی غیرفتوشیمیایی (NPQ) باشد (Demming-

Adams and Adams, 1996). کاهش بیشتر Φ_{PSII} در رقم‌های حساس گندم (Subrahmanyam et al., 2006) و لوبیا (Terzi et al., 2010) نسبت به رقم‌های متحمل، مشابه نتایج به‌دست‌آمده است. شاخص NPQ در رقم

افزایش NPQ در رقم متحمل طی کاربرد این تیمار هورمونی اندکی بیشتر بود. همچنین افزایش شاخص‌های F_v/F_m و Φ_{PSII} در هر دو رقم حساس و متحمل طی کاربرد خارجی ترکیب سیتوکینین و آبسزیکاسید مشاهده شد. تأثیر مثبت سیتوکینین بر سنتز و نگهداری رنگیزه‌ها و به‌ویژه کاروتنوئید را می‌توان دلیلی بر افزایش کارایی خاموش سازی غیرفتوشیمیایی دانست (Pospisilova et al., 2005). همچنین تأثیر آبسزیکاسید بر کاهش آثار تنشی با افزایش بیان آنتی‌اکسیدان‌ها و بنابراین ممانعت از تجزیه رنگیزه‌ها می‌تواند منجر به نگهداری بهتر رنگیزه‌ها در برابر خسارت‌های اکسیداتیو ناشی از تنش باشد (Lu et al., 2009). بسته شدن روزنه‌ها، مکانیسم مقاومتی ایجاد می‌کند که نیاز به مکانیسم‌های دفاعی NPQ و qP را کاهش می‌دهد که این نیز دلیلی برای عدم تغییر معنی‌دار این دو شاخص در تیمار آبسزیکاسید است (Lu et al., 2009).

متحمل تغییر معنی‌دار کمتری داشت؛ بنابراین، احتمالاً افت کمتر Φ_{PSII} در رقم متحمل می‌تواند مرتبط به کاهش بیشتر qP (افت ۲۲/۵۲٪ در رقم متحمل در برابر ۹/۰۹٪ در رقم حساس - شکل ۲) باشد. کاهش معنی‌دار مقدار qP در این پژوهش در تضاد با تأثیر تنش خشکی بر این پارامتر در بسیاری از مطالعات گذشته است. باین حال نتایج به‌دست‌آمده در برخی گزارش‌ها بر روی برخی از ارقام ذرت و جو حاکی از کاهش این پارامتر داشته است که در تائید نتایج به‌دست‌آمده است (Lu and Zhang, 1999). در بین تیمارهای هورمونی، سیتوکینین و ترکیب سیتوکینین و آبسزیکاسید شاخص‌های فتوشیمیایی را به‌صورت معنی‌دار تغییر دادند. اگرچه مابین تیمار ترکیبی دو هورمون و تیمار انفرادی هورمون سیتوکینین تفاوت معنی‌داری وجود نداشت، ولی ترکیب دو هورمون تأثیر بیشتری بر شاخص‌های موردبررسی داشت. ترکیب دو هورمون شاخص‌های NPQ و qP را در دو رقم حساس و متحمل افزایش داد که به‌ویژه



شکل ۲. تأثیر تیمار فاقد هورمون (NON) و تیمارهای هورمونی CK, ABA و CK/ABA بر شاخص‌های کلروفیل فلورسانس (F_v/F_m , Φ_{PSII} , qP , NPQ) برگ پرچم دو رقم متحمل (پیشگام-Pishgam) و حساس (MV-17) گندم در شرایط خشکی و آبیاری کامل طی گذشت ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی (مقادیر میانگین \pm تکرار \pm انحراف استاندارد است. بر اساس آزمون دانکن، حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح $P \leq 0/05$ است).

Fig. 2. Effect of hormonal treatments of CK, ABA and CK/ABA on chlorophyll fluorescence (F_v/F_m , Φ_{PSII} , qP , NPQ) under irrigation and drought condition in flag leaves in Pishgam (drought-tolerant) and MV-17 (drought-sensitive) wheat cultivars during 21 days after anthesis (Data are shown as mean \pm SD of three independent measurements. Means denoted by the same letter did not significantly differ at $P < 0.05$ according to Duncan's multiple range test).

یک همبستگی معنی‌دار و منفی مابین میزان فتوسنتز با غلظت دی‌اکسید کربن درون اتاقک روزنه‌ای، در هر دو رقم طی قطع آبیاری نشان داد (جدول ۲)؛ بنابراین نتایج نشان می‌دهند که در تحقیق انجام‌گرفته و به‌ویژه طی بروز خشکی، هر دو عامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای طی کاربرد تیمارهای هورمونی باعث افزایش نرخ فتوسنتز خالص گردیده است. در یک مقایسه مابین تیمارهای هورمونی، تیمار ترکیبی سیتوکینین و آبسزیک اسید توانسته است با تأثیر مثبت بر هر دو عامل روزنه‌ای (نقش بیشتر تأثیر آبسزیک اسید) و غیرروزنه‌ای (نقش بیشتر سیتوکینین) باعث کارایی بیشتر در افزایش نرخ فتوسنتز خالص گردد. کاهش بیشتر دی‌اکسید کربن درون اتاقک روزنه‌ای در تیمار ترکیبی سیتوکینین و آبسزیک‌اسید را می‌توان به تأثیر مستقیم هر دو هورمون بر بهبود دستگاه فتوسنتزی اعم از کمیت و کیفیت رنگیزه‌ها و کلروپلاست و کاهش خسارت‌های اکسیداتیو و در نتیجه افزایش هدایت مزوفیلی به‌واسطه افزایش میزان فتوسنتز در هر دو رقم و به‌ویژه رقم حساس، نسبت داد (Pospisilova, 2003, Pospisilova et al., 2005). همچنین آنالیز ضرایب همبستگی، یک همبستگی مثبت و معنی‌دار مابین میزان فتوسنتز و شاخص حفاظتی خاموش‌سازی غیرفتوشیمیایی (NPQ) طی بروز خشکی را نشان می‌دهد که در تأیید تأثیر مثبت تیمارهای هورمونی در نتایج به‌دست‌آمده است، اگرچه نزول همبستگی مثبت مابین F_v/F_m و Φ_{PSII} با میزان فتوسنتز (A) در شرایط بروز خشکی نسبت به آبیاری کامل مشاهده می‌شود (جداول ۱ و ۲).

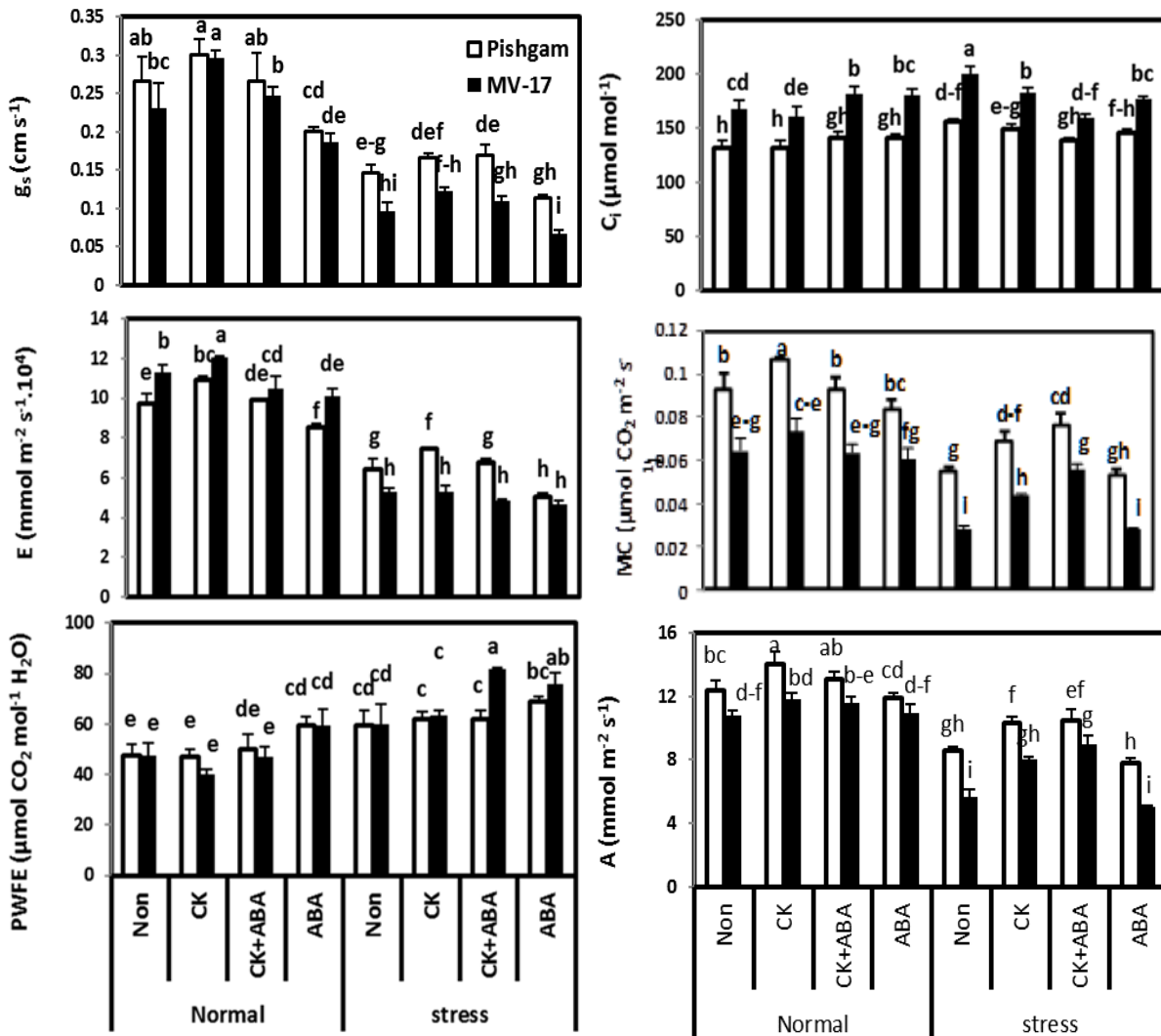
وزن هزار دانه و عملکرد دانه در هر دو رقم و با نسبت بیشتر در رقم حساس، طی بروز تنش خشکی کاهش یافت (میزان ۱۹/۰۶٪ در رقم متحمل در برابر کاهش ۲۹/۳۵٪ در رقم حساس-شکل ۴) که با توجه به کاهش میزان فتوسنتز خالص به علت محدودیت‌های روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای به‌ویژه رقم‌های حساس، قابل پیش‌بینی است (Mafakheri et al., 2010). در پژوهش‌های انجام‌گرفته قبلی، معمولاً رقم‌های حساس از نظر شاخص‌هایی مانند میزان محصول و وزن هزار دانه در سطح پایین‌تری نسبت به رقم‌های متحمل قرار گرفته‌اند (Valliyodan and Nguyen, 2006). مهم‌ترین علت افت میزان محصول در ارقام حساس را به افزایش شاخص‌های تنش اکسیداتیو و در نتیجه آسیب جدی دستگاه فتوسنتزی و نزول متابولیسم کربوهیدرات‌ها نسبت می‌دهند

ارزیابی نتایج همبستگی نشان داد که در بروز خشکی، شاخص NPQ بیشترین همبستگی معنی‌دار و مثبت با سایر شاخص‌های موردبررسی و به‌ویژه شاخص F_v/F_m داشته است که در شرایط آبیاری کامل مشاهده نشد. همچنین ارزیابی ضرایب همبستگی حاکی از بیشترین تأثیر معنی‌دار این دو شاخص بر بهبود LRWC است. این در حالی بود که کمترین تأثیر از جانب qP با سایر شاخص‌های کلروفیل فلورسانس طی هر دو شرایط آبیاری و خشکی در هر دو رقم تحت کاربرد تیمارهای فاقد هورمون و هورمون‌دار مشاهده شد (جداول ۱ و ۲).

کاهش تعرق، هدایت روزنه‌ای (g_s) و نیز افزایش غلظت دی‌اکسید کربن درون اتاقک روزنه‌ای (Ci) همراه با افت هدایت مزوفیلی (MC) در هر دو رقم و به‌ویژه در رقم حساس تحت تنش خشکی مشاهده شد که دلیلی بر کاهش بیشتر نرخ فتوسنتز (A) و نیز عدم‌تغییر معنی‌دار کارایی استفاده آب فتوسنتزی (PWUE) در رقم حساس بود (شکل ۳). کاهش مقدار فتوسنتز تحت تأثیر کاهش هدایت روزنه‌ای-اولین پاسخ به تنش خشکی- و نیز افزایش غلظت دی‌اکسید کربن درون اتاقک روزنه‌ای، نشان‌دهنده دخالت هر دو عامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای در این پدیده است که در برخی تحقیقات گذشته در خشکی‌های شدید در رقم‌های حساس مشاهده شده است (Chaves and Oliviera, 2004). تیمار ترکیبی سیتوکینین و آبسزیک‌اسید بیشترین تأثیر معنی‌دار را بر افزایش مقدار فتوسنتز خالص و استفاده از دی‌اکسید کربن موجود در فضای بین سلول‌های مزوفیلی- موازی با افزایش هدایت مزوفیلی و بنابراین کاهش غلظت دی‌اکسید کربن درون اتاقک روزنه‌ای - در هر دو رقم و با مقدار بیشتر در رقم حساس داشت، اگرچه تیمار انفرادی سیتوکینین برخلاف تیمار آبسزیک‌اسید نیز باعث افزایش معنی‌دار فتوسنتز گردید. این در حالی بود که تعرق و هدایت روزنه‌ای تحت تأثیر تیمار آبسزیک‌اسید در هر دو رقم بیشترین کاهش معنی‌دار را نشان دادند. همچنین تیمارهای آبسزیک‌اسید و ترکیب دو هورمون توانسته باعث بیشترین افزایش معنی‌دار بر کارایی استفاده آب فتوسنتزی به ترتیب در رقم‌های پیشگام و MV-17 گردد که می‌تواند افزایش LRWC در هر دو رقم تحت این تیمارها را توجیه نماید (شکل‌های ۱ و ۳).

ارزیابی ضرایب همبستگی، ارتباط معنی‌دار مثبت را مابین میزان فتوسنتز با هدایت مزوفیلی (MC) و تعرق (E) و نیز

Valliyan and Nguyen, 2006; Chaves et al.,)
(2003.



شکل ۳. تأثیر تیمار فاقد هورمون (NON) و تیمارهای هورمونی CK، ABA و CK/ABA بر شاخص‌های تبادل گاز (هدایت روزنه‌ای (g_s))، نرخ فتوسنتز (A)، تعرق (E)، غلظت دی‌اکسید کربن درون اتاقک روزنه‌ای (C_i))، هدایت مزوفیلی (MC) و کارایی استفاده آب فتوسنتزی (PWFE) برگ پرچم دو رقم متحمل (پیشگام-Pishgam) و حساس (MV-17) گندم در شرایط خشکی و آبیاری کامل طی گذشت ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی (مقادیر میانگین \pm تکرار \pm انحراف استاندارد است. بر اساس آزمون دانکن، حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح $P \leq 0/05$ است).

Fig. 3. Effect of hormonal treatments of CK, ABA and CK/ABA on gas exchange traits (Stomatal conductance (g_s), net photosynthesis (A), transpiration (E), mesophyll conductance (MC), sub-stomatal CO_2 concentration (C_i) and photosynthetic water use efficiency (PWFE)) under irrigation and drought condition in flag leaves in Pishgam (drought-tolerant) and MV-17 (drought-sensitive) wheat cultivars during 21 days after anthesis. (Data are shown as mean \pm SD of three independent measurements. Means denoted by the same letter did not significantly differ at $P < 0.05$ according to Duncan's multiple range test).

معنی‌دار افزایش دهد. درحالی‌که افزایش وزن هزار دانه طی کاربرد تیمار ترکیبی سیتوکینین و آبسیزیکاسید در رقم متحمل بیشتر بود، افزایش بیشتر عملکرد دانه در رقم حساس مشاهده شد. نتایج متعددی حاکی از درگیری هورمون‌ها در

ترکیب سیتوکینین و آبسیزیکاسید، مؤثرترین تیمار هورمونی در افزایش معنی‌دار وزن هزار دانه و عملکرد دانه طی بروز خشکی بود. در این بین سیتوکینین نیز توانست برخلاف آبسیزیکاسید مقدار این دو شاخص را به صورت

خارجی این هورمون‌ها پس از ورود به گیاه، به درون دانه‌ها مشاهده شده است (Wang et al., 2001). در تأیید نتایج به‌دست آمده، تأثیر آبسزیک‌اسید بر افزایش عملکرد علیرغم تأثیرات مفید بر کاهش زیان‌های ناشی از تنش‌های غیرزیستی در بسیاری از موارد بی‌معنی بوده است (Liang et al., 2001).

تأمین مخزن کربوهیدراتی و تعیین دانه‌بندی غلات دارد (Wang et al., 2001). سیتوکینین‌ها با افزایش قدرت مخزن در افزایش عملکرد دانه نقش ویژه‌ای دارند. در غلات، سطوح بالای سیتوکینین‌ها معمولاً در دانه‌های در حال نمو آندوسپرم یافت می‌شوند و ممکن است برای تقسیم سلول در طول مرحله اولیه پر شدن دانه مورد نیاز باشد به‌ویژه اینکه انتقال سریع سیتوکینین‌های ساخته‌شده درونی و نیز تیمار

جدول ۱. تأثیر کاربرد خارجی تیمارهای CK، ABA و CK/ABA بر ضریب همبستگی مابین مقادیر اندازه‌گیری شده محتوای نسبی آب (LRWC)، شاخص‌های کلروفیل فلورسانس (Fv/Fm، Φ_{PSII} ، qP، NPQ) و شاخص‌های کلروفیل فلورسانس (Fv/Fm، Φ_{PSII} ، qP، NPQ) و شاخص‌های تبادل گاز (هدایت روزنه‌ای (gs)، نرخ فتوسنتز (A)، تعرق (E)، غلظت CO₂ درون اتاقک روزنه‌ای (Ci)، هدایت مزوفیلی (MC) و کارایی استفاده آب فتوسنتزی (PWUE)) برگ پرچم در ارتباط با وزن هزار دانه و عملکرد دانه دو رقم متحمل (پیشگام - Pishgam) و حساس (MV-17) گندم تحت شرایط آبیاری کامل طی گذشت ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی.

Table 1. Exogenous application effect of CK, ABA and CK/ABA treatments on Correlation coefficient between contents of flag leaves relative water content (LRWC), chlorophyll florescence (Fv/Fm, Φ_{PSII} , qP, NPQ) and gas exchange (stomatal conductance (gs), net photosynthesis (A), transpiration (E), mesophyll conductance (MC), sub-stomatal CO₂ concentration (Ci) under irrigation condition in Pishgam (drought-tolerant) and MV-17 (drought-sensitive) wheat cultivars during 21 days after anthesis.

Trait	شاخص	LRWC	Fv/Fm	Φ_{PSII}	qP	NPQ	gs	A	E	Ci	MC	PWUE	1000 Grain W.	Yield W.
LRWC	محتوای نسبی آب	1												
Fv/Fm	حداکثر محصول کوآنتومی فتوسیستم ۲	0.660	1											
Φ_{PSII}	محصول کوآنتومی فتوسیستم ۲	0.629	0.908**	1										
qP	خاموش سازی فتوشیمیایی	-0.572	0.137	0.260	1									
NPQ	خاموش سازی غیرفتوشیمیایی	-0.004	0.637	0.747*	0.761*	1								
gs	هدایت روزنه‌ای	0.584	0.890**	0.667	-0.024	0.466	1							
A	نرخ فتوسنتز	0.752*	0.911**	0.935**	0.016	0.538	0.691	1						
E	تعرق	-0.153	0.263	-0.097	0.072	0.118	0.565	-0.064	1					
Ci	غلظت CO ₂ اتاقک زیرروزنه	-0.870**	-0.592	-0.667	0.394	-0.068	-0.459	0.788*	0.335	1				
MC	هدایت مزوفیلی	0.868**	0.783*	0.832*	-0.228	0.287	0.589	0.942**	-0.221	-0.946**	1			
PWUE	کارایی استفاده آب فتوسنتزی	-0.292	-0.589	-0.271	0.037	-0.254	-0.867**	-0.247	-0.784*	0.071	-0.147	1		
Grain W 1000	وزن هزاردانه	-0.665	-0.706	-0.557	0.226	-0.145	-0.536	-0.703	-0.122	-0.409	-0.613	0.288	1	
Yield	عملکرد دانه	0.504	0.716*	0.872**	0.226	0.588	0.438	0.854**	-0.235	-0.750*	0.837**	-0.001	-0.326	1

* و ** به ترتیب نشان‌دهنده معنی‌داری در سطوح ۵٪ و ۱٪ می‌باشند. اعداد بدون نشانه، بیانگر عدم معنی‌داری می‌باشند.

* and **: significant at the 5% and 1% levels of probability, respectively. Numbers without symbols are non-significant.

جدول ۲. تأثیر کاربرد خارجی تیمارهای CK، ABA و CK/ABA بر ضریب همبستگی مابین مقادیر اندازه‌گیری شده محتوای نسبی آب (LRWC)، شاخص‌های کلروفیل فلورسانس (Fv/Fm، Φ_{PSII} ، qP، NPQ) و شاخص‌های تبادل گاز (هدایت روزنه‌ای (gs)، نرخ فتوسنتز (A)، تعرق (E)، غلظت CO₂ درون اتاقک روزنه‌ای (Ci)، هدایت مزوفیلی (MC) و کارایی استفاده آب فتوسنتزی (PWUE) (برگ پرچم در ارتباط با وزن هزار دانه و عملکرد دانه دو رقم متحمل (پیشگام - Pishgam) و حساس (MV-17) گندم تحت شرایط خشکی طی گذشت ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی.

Table 2. Exogenous application effect of CK, ABA and CK/ABA treatments on Correlation coefficient between contents of flag leaves relative water content (LRWC), chlorophyll fluorescence (Fv/Fm, Φ_{PSII} , qP, NPQ) and gas exchange (stomatal conductance (gs), net photosynthesis (A), transpiration (E), mesophyll conductance (MC), sub-stomatal CO₂ concentration (Ci) under drought condition in Pishgam (drought-tolerant) and MV-17 (drought-sensitive) wheat cultivars during 21 days after anthesis.

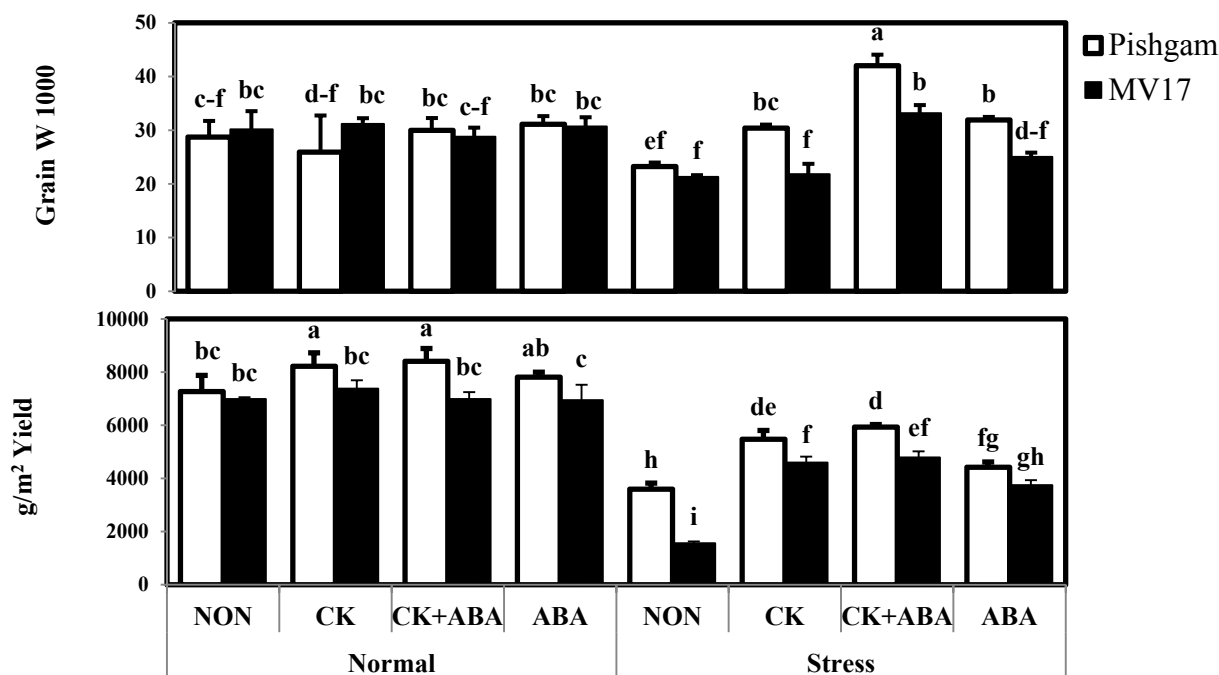
Trait	شاخص	LRWC	Fv/Fm	Φ_{PSII}	qP	NPQ	gs	A	E	Ci	MC	PWUE	1000 Grain Yield W.	
LRWC	محتوای نسبی آب	1												
	حد اکثر محصول کوآنتومی													
	فتوسیستم ۲	0.910**	1											
Fv/Fm	محصول کوآنتومی فتوسیستم ۲	0.784*	0.936**	1										
Φ_{PSII}	خاموش سازی فتوشیمیایی	-0.091	-0.001	-0.085	1									
qP	خاموش سازی غیر فتوشیمیایی	0.898**	0.950**	0.939**	-0.049	1								
NPQ	هدایت روزنه‌ای	0.409	0.599	0.784*	-0.528	0.599	1							
gs	نرخ فتوسنتز	0.622	0.771*	0.875**	-0.324	0.739*	0.926**	1						
A	تعرق	0.235	0.460	0.642	-0.608	0.458	-0.903**	0.743*	1					
E	غلظت CO ₂ اتاقک زیرروزنه	-0.840**	-0.738	-0.700	0.539	-0.719*	-0.662	-0.776*	-0.516	1				
Ci	هدایت مزوفیلی	0.719*	-0.797*	0.880**	-0.432	0.785*	0.905**	0.973**	0.744*	-0.886**	1			
MC	کارایی استفاده آب فتوسنتزی	0.335	0.152	-0.118	0.586	0.054	-0.566	-0.223	-0.658	-0.047	-0.195	1		
PWUE	وزن هزاردانه	0.875**	0.794*	0.805*	-0.089	0.838**	0.503	0.669	0.319	-0.805*	0.774*	0.203	1	
Grain W 1000	عملکرد دانه	0.902**	0.972**	0.884**	-0.091	0.875**	0.624	0.802**	0.450	-0.799*	0.823*	0.159	0.750*	1
Yield														

* و ** به ترتیب نشان‌دهنده معنی‌داری در سطوح ۵٪ و ۱٪ می‌باشند. اعداد بدون نشانه، بیانگر عدم معنی‌داری می‌باشند.

* and **: significant at the 5% and 1% levels of probability, respectively. Numbers without symbols are non significant.

همبستگی معنی‌دار مثبت و بالاتری با شاخص‌های کلروفیل فلورسانس (Φ_{PSII} و Fv/Fm، NPQ) نسبت به شاخص‌های تبادل گاز برقرار نمود. با این حال همبستگی معنی‌دار و مثبتی مابین نرخ فتوسنتز و هدایت مزوفیلی با عملکرد دانه در هر دو رقم طی بروز خشکی مشاهده شد در حالی که این همبستگی مابین غلظت دی‌اکسید کربن درون اتاقک روزنه‌ای (Ci) و عملکرد به صورت معنی‌دار و منفی بود (جدول ۲).

کاربرد خارجی ترکیب سیتوکینین و آبسزیزیک‌اسید بیشترین تأثیر معنی‌دار را بر نرخ فتوسنتز و کارایی استفاده از آب فتوسنتزی به‌ویژه در رقم حساس داشت که احتمالاً توجیهی برای افزایش بیشتر وزن هزار دانه و عملکرد دانه در این تیمار باشد. ارزیابی نتایج همبستگی تأثیر تیمارهای هورمونی بر شاخص‌های اندازه‌گیری شده بر عملکرد به‌ویژه در شرایط خشکی نشان داد که عملکرد دانه در هر دو رقم،



شکل ۴. تأثیر تیمار فاقد هورمون (NON) و تیمارهای هورمونی CK، ABA و CK/ABA بر عملکرد دو رقم متحمل (پیشگام - Pishgam) و حساس (MV-17) گندم در شرایط خشکی و آبیاری کامل طی گذشت ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی. (مقادیر میانگین \pm انحراف استاندارد است. بر اساس آزمون دانکن، حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح $P \leq 0/05$ است).

Fig. 4. Effect of hormonal treatments of CK, ABA and CK/ABA on 1000-grain weight and grain yield under irrigation and drought condition in flag leaves in Pishgam (drought-tolerant) and MV-17 (drought-sensitive) wheat cultivars during 21 days after anthesis after anthesis (Data are shown as mean \pm SD of three independent measurements. Means denoted by the same letter did not significantly differ at $P < 0.05$ according to Duncan's multiple range test).

به رقم حساس بهبود بیشتری بخشید. رقم حساس با استفاده از تیمارهای هورمونی توانست بازده عملکرد بهتری نسبت به رقم متحمل ایجاد کند. در بین تیمارهای هورمونی، کاربرد خارجی ترکیب سیتوکینین و آبسزیکاسید علی‌رغم کارکردهای متضاد یکدیگر، بهترین تأثیر معنی‌دار را ایجاد کرد.

نتیجه‌گیری

رقم MV-17 به‌عنوان یک رقم حساس در افزایش فتوسنتز و تبادلات گازی سود بیشتری از تیمارهای هورمونی برد، درحالی‌که تیمارهای هورمونی، شاخص‌های فتوشیمیایی دستگاه فتوسنتزی در رقم پیشگام (متحمل به تنش) را نسبت

منابع

- Ahmadi, A., Siosemardeh, A., 2005. Investigation on the physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photosynthetic rate, stomatal conductance and non stomatal limitation. *International journal of Agriculture and Biology*. 7, 807-811.
- Alvarez, S., Marsh, E.L., Schroeder, S.G., Schachtman, D.P., 2008. Metabolomic and proteomic changes in the xylem sap of maize under drought. *Plant, Cell and Environment*. 31, 325-340.
- Bilger, W., Bjorkman, O., 1990. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*. 25, 173-185.
- Caruso, G., Cavaliere, C., Foglia, P., Gubbiotti, R., Samperi, R., Lagana, A., 2009. Analysis of drought responsive proteins in wheat (*Triticum durum*) by 2D-PAGE and MALDI-TOF mass spectrometry. *Plant Science*. 177, 570-576.

- Chaves, M.M., Oliveira, M.M., 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*. 55, 2365-2384.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., 2003. Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Functional of Plant Biology*. 30, 239-264.
- Cornic, G., Fresneau, C., 2002. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for Photosystem II activity during a mild drought. *Annals of Botany*. 89, 887-894.
- Dall'Osto, L., Fiore, A., Cazzaniga, S., Giuliano, G., Bassi, R., 2007. Different roles of *a*- and *b*-branch xanthophylls in photosystem assembly and photoprotection. *Journal of Biological Chemistry*. 282, 35056-36068.
- Demming-Adams, B., Adams, W.W., 1996. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*. 198, 460-470.
- Fischer, R.A., Rees, D., Sayre, K.D., Lu, Z.M., Candon, A.G., Saaverda, A.L., 1998. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. *Crop Science*. 38, 1467-1475.
- Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*. 990, 87-92.
- Ghassemian, M., Lutes, J., Hur-Song, C., Lange, I., Chen, W., Zhu, T., Wang, X., Lange, M., 2008. Abscisic acid-induced modulation of metabolic and redox control pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*. 69, 2899-2911.
- Khanna-Chop, R., Selote, D.S., 2007. Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than-susceptible wheat cultivar under field conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 60, 276-283.
- Liang, J., Zhang, J., Cao, X., 2001. Singlet oxygen and photo-oxidative stress management in indica-japonica rice (*Oryza sativa*) hybrids. *Physiologiae Plantarum*. 112, 470-77.
- Lu, S., Su, W., Li, H., Guo, Z., 2009. Abscisic acid improves drought tolerance of triploid bermudagrass and involves H₂O₂- and NO-induced antioxidant enzyme activities. *Plant, Cell and Environment*. 31, 325-340.
- Lu, C., Zhang, J., 1999. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermo stability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*. 50, 1199-1206.
- Mafakheri, A., Siosemardeh, A., Bahramnejad, B., Struik, P.C., Sohrabi, Y., 2010. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian Journal of Crop Science*. 4, 580-585.
- Massacci, A., Nabiev, S.M., Pietrosanti, L., Nematov, S.K., Chernikova, T.N., Leipner, J., 2008. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry*. 46, 189-195.
- Pospisilova, J., Vagner, M., Malbeck, J., Travnickova, A., Batkova, P., 2005. Interactions between abscisic acid and cytokinins during water stress and subsequent rehydration. *Biologia Plantarum*. 49, 533-540.
- Pospisilova, J., 2003. Participation of phytohormones in the stomatal regulation of gas exchange during water stress. *Biologia Plantarum*. 46, 491-506.
- Schachtman, D.P., Goodger, J.Q., 2008. Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science*. 13, 281-287.
- Subrahmanyam D., Subash, Y.S., Haris, A., Sikka, A.K., 2006. Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica*. 44, 125-129.
- Terzi, R., Saglam A., Kutlu, N., Nar, H., Kadioglu, A., 2010. Impact of soil drought stress on photochemical efficiency of photosystem II and antioxidant enzyme activities of *Phaseolus vulgaris* cultivars. *Turkish Journal of Botany*. 34, 1-10.
- Turner, N.C., 2004. Sustainable production of crops and pastures under drought in a Mediterranean environment. *Annals of Applied Biology*. 144, 139-147.
- Turner, N.C., 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water stress. *Plant Soil*. 58, 339-366.
- Valliyodan, B., Nguyen, H.T., 2006. Understanding regulatory networks and

- engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology*. 9,189-195.
- wang, Z., Cao, W., Dai, T., Zhou, Q., 2001. Effects of exogenous hormones on floret development and grain set in wheat. *Plant Growth Regulation*. 40, 201-205.
- Werner, T., Schmulling, T., 2009. Cytokinin action in plant development. *Current Opinion in Plant Biology*. 12, 527-538.
- Yang, X., Chen, X., Ge, Q., Li, B., Tong, Y., Zhang, A., Li, Z., Kuang, T., Lu, C., 2006. Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: A comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions. *Plant Science*. 171, 389-397.
- Zhang, Y.J., Zhao, C.J., Lui, L.Y., Wang, J.H., Wang, R.C., 2005. Chlorophyll fluorescence detected passively by difference reflectance spectra of wheat (*Triticum aestivum* L.) leaf. *Journal of Integrative Plant Biology*. 47, 1228-1235.