



Agronomic, Physiological, and Biochemical Responses of Durum Wheat Genotypes to Drought Stress

Sepideh Ghotbzadeh-Kermani¹ , Azam Nikbakht-Dehkordi^{1,2} & Mahmood Maleki^{1,2}

¹ Research and Technology Institute of Plant Production, Afzalipour Research Institute, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran.

² Dept. of Biotechnology, Institute of Science and High Technology and Environmental Sciences, Graduate University of Advanced Technology, Kerman, Iran.

Corresponding author. E-mail: sghotbzadeh@uk.ac.ir, anikbakht@uk.ac.ir

ABSTRACT

Introduction: Drought is a major limitation to cereal production, particularly at the vegetative stage when canopy establishment and photosynthetic capacity determine the trajectory of yield formation. Physiological resilience under water deficit depends on pigment stability, antioxidant defenses, osmotic adjustment, and membrane integrity. This study aimed to (i) compare the responses of six durum wheat cultivars to controlled drought at the vegetative stage, (ii) identify reliable morphological and physiological indicators for early screening, and (iii) determine each genotype's position along the tolerance–susceptibility spectrum using multivariate analyses.

Materials and methods: Six cultivars (Arya, Behrang, Dena, Deh-Dasht, Shabrang, and Karkheh) were obtained from the Seed and Plant Improvement Institute. Seeds were surface-sterilized and sown in 15-cm pots containing an equal mixture of soil, sand, and well-decomposed farmyard manure. Plants were grown in a greenhouse, and drought stress was imposed from the 4–6-leaf stage by maintaining pots at 50% field capacity until heading; control plants were well-watered. Measured traits included flag-leaf length and width, stem diameter, tiller number per plant, plant height, fresh and dry biomass, chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll, carotenoids, electrolyte leakage, hydrogen peroxide (H₂O₂), malondialdehyde (MDA), guaiacol peroxidase (GPX), catalase (CAT), proline, and total phenolic content (TPC).

Results: Analysis of variance indicated that drought and genotype effects were significant ($p < 0.01$) for almost all traits. In mean comparisons, Behrang maintained the highest biomass under both regimes. Shabrang sustained biomass under drought and had the tallest plants in both environments. The highest tiller number occurred in Karkheh (control) and Behrang (drought). Stem diameter peaked in Dena under control and in Shabrang under drought conditions. Behrang showed the highest levels of photosynthetic pigments under control conditions; under drought, Behrang and Shabrang retained the highest pigment levels. For osmotic adjustment, proline was maximum in Deh-Dasht (control) and Behrang (drought), whereas the largest relative increases were observed in Shabrang and Dena. The greatest TPC increases under stress occurred in Dena, Deh-Dasht, and Shabrang, respectively. Antioxidant enzymes responded strongly to stress: GPX peaked in Behrang and Shabrang under drought, and CAT exhibited the largest relative increases in Shabrang, Dena, and Behrang. Oxidative-damage indicators differentiated genotypes: Arya showed the highest increases in oxidative indices, while Shabrang and Behrang showed the lowest. Principal component analysis (PCA) explained approximately 74% of the variance of the data under control conditions and approximately 76% under drought conditions. In both environments, pigments and biomass loaded strongly and positively on PC1, whereas oxidative-damage indices loaded oppositely; under drought, proline and the examined antioxidant enzymes also aligned with PC1 (drought tolerance). In this ordination space, Behrang and Shabrang aligned with the tolerance component, Arya and Deh-Dasht aligned with the sensitivity component, Karkheh occupied an intermediate–tolerant position, and Dena combined larger leaf dimensions and higher TPC with intermediate-to-sensitive membrane stability.

Conclusion: Convergent evidence across analyses indicates that Behrang and Shabrang are leading candidates for breeding and early-stage screening under water deficit. The proposed selection panel comprises: (a) stability of photosynthetic pigments, (b) biomass maintenance, (c) proline accumulation and high activities of antioxidant enzymes (CAT and GPX), and (d) low levels of oxidative-damage indices (electrolyte leakage, H₂O₂, and MDA). Karkheh is a complementary parent with stable antioxidant metrics; Dena combines favorable leaf architecture and higher phenolics but requires attention to membrane stability; Arya and Deh-Dasht serve as sensitive checks. Applying these indices at the vegetative stage can accelerate the identification of drought-tolerant parents and streamline selection process.

Keywords: Drought tolerance, Antioxidant defense, Proline, Membrane stability, Photosynthetic pigments, Principal component analysis.

Article Type: Research Article

Article history: Received: 30 Nov 2024, Revised: 21 Jan 2025, Accepted: 04 May 2025, Published online: 28 Jun 2025

Cite this article: Ghotbzadeh-Kermani, S., Nikbakht-Dehkordi, A. & Maleki, M. (2025). Agronomic, Physiological, and Biochemical Responses of Durum Wheat Genotypes to Drought Stress. *Cereal Biotechnology and Biochemistry*, 4(2), 219-240. DOI: [10.22126/cbb.2025.13002.1121](https://doi.org/10.22126/cbb.2025.13002.1121)



© The Author(s).

[10.22126/cbb.2025.13002.1121](https://doi.org/10.22126/cbb.2025.13002.1121)

Publisher: Razi University



بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات

شاپا الکترونیکی: ۵۱۷۰-۲۷۸۳

Homepage: <https://cbb.razi.ac.ir>



بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات

پاسخ‌های زراعی، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های گندم دوروم به تنش خشکی

سپیده قطب زاده کرمانی^۱، اعظم نیکبخت دهکردی^۱ و محمود ملکی^۲

^۱ پژوهشکده فناوری تولیدات گیاهی، پژوهشگاه افشلی پور، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران.

^۲ گروه بیوتکنولوژی، پژوهشگاه علوم و تکنولوژی پیشرفته و علوم محیطی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته کرمان، کرمان، ایران.

✉ نویسنده مسئول. رایانامه: sghotbzadeh@uk.ac.ir, anikbakht@uk.ac.ir

چکیده

مقدمه: خشکی یکی از مهم‌ترین محدودیت‌های تولید غلات است؛ به‌ویژه در مرحله رویشی که استقرار پوشش گیاهی و ظرفیت فتوسنتزی مسیر تشکیل عملکرد را تعیین می‌کند. تاب‌آوری فیزیولوژیک در کم‌آبی به پایداری رنگیزه‌ها، سازوکارهای آنتی‌اکسیدانی، تنظیم اسمزی و یکپارچگی غشا وابسته است. این پژوهش با هدف مقایسه پاسخ شش رقم گندم دوروم به خشکی کنترل‌شده در مرحله رویشی، شناسایی شاخص‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک قابل اتکا برای غربالگری زود هنگام، و جایگاه هر ژنوتیپ از نظر میزان تحمل تا حساسیت به خشکی با تحلیل‌های چندمتغیره تعیین شد.

مواد و روش‌ها: شش رقم گندم دوروم آریا، بهرنک، دنا، دهدشت، شبرنگ و کرخه از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر تهیه شدند. گیاهان در گلخانه رشد کردند و تنش خشکی از مرحله ۴-۶ برگی با نگه‌داشتن رطوبت گلدان‌ها تا ۵۰ درصد ظرفیت زراعی تا اتمام آزمایش اعمال شد. آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی و بصورت فاکتوریل (دو فاکتور ژنوتیپ و نحوه آبیاری) با سه تکرار انجام گرفت. صفات اندازه‌گیری‌شده شامل طول و عرض برگ، پرچم، قطر ساقه، تعداد پنجه در بوته، ارتفاع بوته، وزن تر و خشک، کلروفیل a، b، کل و کاروتنوئید، نش یونی، هیدروژن پراکسید، مالون دآلدئید، پراکسیداز، کاتالاز، پرولین، فنول کل بود.

یافته‌ها: تجزیه واریانس نشان داد اثر تنش و ژنوتیپ تقریباً برای همه صفات در سطح یک درصد معنی‌دار بود. در مقایسه میانگین‌ها، بهرنک در هر دو رژیم بالاترین بیوماس را حفظ کرد. شبرنگ در خشکی ضمن حفظ بیوماس، در هر دو محیط بلندترین بوته‌ها را داشت. بیشترین تعداد پنجه در شرایط نرمال مربوط به کرخه و در خشکی به بهرنک تعلق داشت. قطر ساقه در شاهد در دنا و در خشکی در شبرنگ به بیشینه رسید. بهرنک در شرایط نرمال بالاترین رنگیزه‌های فتوسنتزی را داشت؛ در خشکی نیز بهرنک و شبرنگ بیشترین سطح رنگیزه‌ها را حفظ کردند. در تنظیم اسمزی، پرولین در شاهد در دهدشت و در خشکی در بهرنک بیشینه بود؛ با این حال، بزرگ‌ترین افزایش نسبی پرولین در شبرنگ و دنا مشاهده شد. بیشترین مقدار افزایش فنول کل تحت تنش به ترتیب در دنا، دهدشت، و شبرنگ بود. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی پاسخ شدیدی به تنش داشتند، پراکسیداز در خشکی در بهرنک و شبرنگ به بیشینه رسید. کاتالاز بیشترین افزایش نسبی را در شبرنگ، دنا و بهرنک نشان داد. نشانگرهای آسیب اکسیداتیو بین ژنوتیپ‌ها تفکیک ایجاد کرد. آریا بیشترین افزایش شاخص‌های اکسیداتیو را داشت، در حالی که شبرنگ و بهرنک کمترین افزایش را نشان دادند. تجزیه به مولفه‌های اصلی در شرایط نرمال جمعا ۷۴ درصد و در خشکی ۷۶ درصد واریانس کل داده‌ها را توضیح دادند. در هر دو محیط، رنگیزه‌ها و بیوماس بار مثبت قوی روی مولفه اول داشتند و شاخص‌های آسیب اکسیداتیو در جهت مخالف بارگذاری شدند؛ در خشکی، پرولین و آنزیم‌های مورد بررسی نیز با مولفه اول (تحمل به خشکی) همسو شدند. در این فضا، بهرنک و شبرنگ با مولفه تحمل به خشکی، و آریا و دهدشت با شاخص‌های آسیب یا مولفه حساسیت به خشکی هم‌راستا بودند؛ کرخه موقعیتی میانی متمایل به تحمل داشت در حالی که دنا ابعاد برگ بزرگ و فنول کل بالاتر را با پایداری غشایی میانه تا حساس را نشان داد.

نتیجه‌گیری: نتایج نشان می‌دهد که بهرنک و شبرنگ گزینه‌های پیشنهادی برای اصلاح و غربالگری زود هنگام تحت کم‌آبی‌اند. شاخص‌های پیشنهادی انتخاب عبارت از (الف) پایداری رنگیزه‌های فتوسنتزی، (ب) حفظ بیوماس، تجمع پرولین و فعالیت بالای آنزیم‌های اکسیداتیو و در نهایت (ج) سطوح پایین شاخص‌های اکسیداتیو است. کرخه والد مکمل با ثبات آنتی‌اکسیدانی، دنا با ساختار برگ مطلوب و فنول بالاتر (نیازمند توجه به پایداری غشا)، و آریا همچنین دهدشت شاهد های حساس‌اند. به‌کارگیری این شاخص‌های انتخاب در مرحله رویشی می‌تواند شناسایی والدین متحمل و مسیر انتخاب را تسریع کند.

واژه‌های کلیدی: تحمل به خشکی، دفاع آنتی‌اکسیدانی، پرولین، پایداری غشا، رنگیزه‌های فتوسنتزی، تحلیل مؤلفه‌های اصلی.

نوع مقاله: مقاله پژوهشی

نوع مقاله دریافت: ۱۴۰۳/۰۹/۱۰ **اصلاح:** ۱۴۰۳/۱۱/۰۲ **پذیرش:** ۱۴۰۴/۰۲/۱۴ **انتشار آنلاین:** ۱۴۰۴/۰۴/۰۷

استناد: قطب زاده کرمانی، س.، نیکبخت دهکردی، ا. و ملکی، م. (۱۴۰۴). پاسخ‌های زراعی، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های گندم دوروم به تنش خشکی.

DOI: [10.22126/cbb.2025.13002.1121](https://doi.org/10.22126/cbb.2025.13002.1121) ۲۴۰-۲۱۹، (۲)۴، بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات، ۲۴۰-۲۱۹.



© نویسندگان

ناشر: دانشگاه رازی

مقدمه

گندم دوروم (*Triticum durum*) به‌عنوان یکی از گونه‌های پایه‌ای غلات، به‌ویژه در تولید سمولینا و فرآورده‌های ماکارونی، از اهمیت اقتصادی و تغذیه‌ای بالایی برخوردار است و در نواحی مدیترانه‌ای و نیمه‌خشک (از جمله بخش‌هایی از کشور ایران) گسترده کشت می‌شود (Grosse-Heilmann *et al.*, 2024). با تغییرات اقلیمی و تکرار رویدادهای خشکی، کاهش عملکرد دوروم و تهدید امنیت غذایی منطقه‌ای به یک مسأله حیاتی تبدیل شده است (Arriagada *et al.*, 2025)؛ بنابراین فهم دقیق سازوکارهای بیولوژیک تحمل به خشکی در این گونه، برای برنامه‌های اصلاحی ضروری است. تنش خشکی به‌طور پیچیده‌ای بر سیستم‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه اثر می‌گذارد: کاهش محتوای آب برگ، بسته شدن روزنه‌ها، افت جذب نور و کارایی فتوسنتزی، و افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن که همگی می‌توانند به آسیب غشاها، اکسیداسیون لیپیدی و اختلال در متابولیسم منجر شوند. مطالعه هم‌زمان صفات مورفولوژیک و شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی می‌تواند تصویر جامعی از راهبردهای سازگاری یا آسیب‌پذیری ژنوتیپ‌ها ارائه کند (Guizani *et al.*, 2023).

در سطح فیزیولوژیک، محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها) نشانگرهای حساسی برای ارزیابی عملکرد سیستم فتوسنتزی و وضعیت کلروپلاست‌ها در شرایط کم‌آبی‌اند؛ کاهش یا

تغییر نسبت این رنگیزه‌ها معمولاً با افت در جذب فوتون و راندمان تبدیل انرژی همراه است. همچنین، نشت یونی و تغییر در شاخص ثبات غشایی از جمله شاخص‌های معتبر تخریب غشایی ناشی از تنش اکسیداتیو و هیدرولیکی هستند (Laus *et al.*, 2021; Ahmed *et al.*, 2020).

در سطح بیوشیمیایی، تجمع متابولیت‌های سازگار مانند پرولین و تجمع ترکیبات فنولی و فلاونوئیدی جزو پاسخ‌های محافظتی و کلیدی هستند که علاوه بر کمک به تنظیم اسمزی، نقش آنتی‌اکسیدانی مستقیم و القای مسیرهای دخیل در بازسازی غشا و پروتئین‌ها را دارند (Amoah and Seo, 2021). به‌علاوه، سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی آنزیمی شامل سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسیدازها و اجزای چرخه آسکوربات-گلوتاتیون، خط اول مقابله با رادیکال‌های آزاد را تشکیل می‌دهند؛ عملکرد و هم‌افزایی این آنزیم‌ها با کاهش شاخص‌های اکسیداتیو مانند مالون دی‌آلدهید و بهبود نسبت‌های اکسیداسیون-احیا همبستگی دارد (Nyaupane *et al.*, 2024). مطالعه تغییرات این پارامترها می‌تواند نشان دهد که آیا پاسخ ژنوتیپ‌ها بیشتر متکی بر تقویت دفاع آنزیمی است یا بر تجمع متابولیت‌های حلال مانند فنول‌ها و فلاونوئیدها اتکا دارد (Laus *et al.*, 2021).

جمع‌بندی شواهد نشان می‌دهد که شناسایی ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی تنها از راه بررسی تک‌بعدی صفات میسر نیست؛ بلکه تحلیل یکپارچه صفات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی و یافتن همبستگی‌ها و شاخص‌های ترکیبی (مثلاً ارتباط بین نشت یونی، فعالیت

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و تجمع پرولین) ابزاری کارآمد برای انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم به شمار می‌آید (Kokebie *et al.*, 2024). در مطالعات اخیر روی گندم دوروم، کارهای چند-آمیکس و تحلیل‌های تلفیقی نشان داده‌اند که الگوهای مولکولی و فیزیولوژیک تحمل به خشکی می‌تواند در مرحله رویشی نیز رؤیت‌پذیر باشد و این مرحله برای غربال سریع ژنوتیپ‌ها در شرایط کنترل‌شده مناسب است (Arriagada *et al.*, 2025).

با توجه به آنچه گفته شد، مطالعه حاضر که در مرحله رویشی و در شرایط گلخانه‌ای طراحی شده است، هدف دارد تا به‌صورت جامع تغییرات در صفات مورفولوژی، فیزیولوژی و بیوشیمیایی را تحت تنش خشکی اندازه‌گیری و تحلیل نماید. هدف نهایی، تعیین صفات شاخص و ژنوتیپ‌های با عملکرد بهتر تحت کم‌آبی در مرحله رویشی است که می‌توانند کاندیدهای مناسب برای آزمون‌های بعدی در شرایط مزرعه‌ای و برنامه‌های به‌نژادی قرار گیرند.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و شرایط رشد

در این پژوهش از ۶ رقم گندم دوروم (آریا، بهرنگ، دنا، دهدشت، شبرنگ و کرخه) تهیه‌شده از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر استفاده شد. بذرها پیش از کاشت به روش کرمانی و همکاران (۲۰۱۵) ضدعفونی سطحی گردیدند (Kermani *et al.*, 2015). کشت بذرها در گلدان‌هایی با ارتفاع ۱۵ سانتی‌متر حاوی مخلوط خاک، ماسه و کود دامی پوسیده به نسبت مساوی انجام

شد. گلدان‌ها در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید باهنر تحت شرایط کنترل‌شده شامل دمای 25 ± 2 درجه سانتی‌گراد، و مدت زمان ۱۶ ساعت نور ۸ ساعت تاریکی نگهداری شدند. تنش خشکی در مرحله رویشی (۴-۶ برگه) اعمال گردید. برای تیمار شاهد آبیاری به‌طور کامل انجام شد، در حالی‌که در تیمار تنش، آبیاری بر اساس درصدی از ظرفیت زراعی خاک (۵۰ درصد ظرفیت مزرعه) محدود گردید و این شرایط تا زمان خوشه‌دهی و اتمام آزمایش ادامه داشت. این پژوهش تا مرحله خوشه‌دهی ادامه یافت و آزمایش به‌صورت بذر تا بذر طراحی نشد؛ زیرا هدف اصلی، ارزیابی پاسخ‌های مورفوفیزیولوژیک و بیوشیمیایی ژنوتیپ‌ها در مرحله رویشی بود. از این‌رو تمرکز مطالعه بر شاخص‌های رشد و فیزیولوژی مرحله رویشی به‌عنوان نشانگرهای زود هنگام تحمل به خشکی قرار گرفت. آزمایش به‌صورت فاکتوریل با دو فاکتور ژنوتیپ (۶ ژنوتیپ گندم دوروم) و سطح آبیاری (نرمال و کم آبیاری) در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار اجرا گردید.

صفات مورفولوژیک

صفات مورفولوژیک شامل طول و عرض برگ پرچم، قطر ساقه، تعداد پنجه در هر بوته، ارتفاع گیاه، وزن تر و وزن خشک اندام هوایی اندازه‌گیری شدند. برای این منظور، در زمان خوشه‌دهی یک بوته از هر گلدان (در هر گلدان سه بوته حفظ شد) به‌طور تصادفی انتخاب و صفات ذکرشده بر اساس استانداردهای فنوتیپی گندم ثبت گردیدند. برای هر تکرار آزمایش یک گلدان در نظر گرفته شد.

سنجش رنگیزه‌های فتوسنتزی

WPA Biowave II, UK) قرائت شد و غلظت رنگیزه‌ها

با استفاده از معادلات استاندارد زیر محاسبه گردید. در نهایت مقدار رنگیزه‌ها (کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید) بر اساس میلی گرم بر گرم ماده تر بیان شدند.

اندازه‌گیری کلروفیل a، b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها بر اساس روش لیچن تالر (Lichtenthaler, 1987) انجام شد. مقدار ۰/۲ گرم بافت برگي پس از ساییده شدن در ۱۵ میلی‌لیتر استن ۸۰ درصد همگن گردید. پس از سانتریفوژ، جذب محلول رویی در طول موج‌های ۶۶۳/۲، ۶۴۶/۸ و ۴۷۰ نانومتر توسط اسپکتروفتومتر (Biochrom

$$\text{Chl}_a (\mu\text{g/ml}) = 12.25 A_{663.2} - 2.79 A_{646.8}$$

معادله ۱

$$\text{Chl}_b (\mu\text{g/ml}) = 21.21 A_{646.8} - 5.1 A_{663.2}$$

معادله ۲

$$\text{Chl}_t (\text{Chl}_a + \text{Chl}_b) = 7.15 A_{663.2} + 18.71 A_{646.8}$$

معادله ۳

$$\text{Car} (\mu\text{g/ml}) = (1000A_{470} - 1.8 \text{Chl}_a - 85.02 \text{Chl}_b) / 198$$

معادله ۴

دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت شد. برای تعیین غلظت نهایی پراکسید هیدروژن از منحنی استاندارد بهره گرفته شد.

اندازه‌گیری پراکسیداسیون لیپیدها

میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی بر اساس روش هیت و پکر (۱۹۶۸) و با اندازه‌گیری مالون‌دی‌آلدئید (MDA) تعیین شد (Heath and Packer, 1968). اساس این روش، تشکیل کمپلکس MDA با تیوباربیوتوریک اسید (TBA) است که در طول موج ۵۳۲ نانومتر دارای جذب حداکثری می‌باشد. از آنجا که برخی ترکیبات مزاحم نیز در همین طول موج جذب نشان می‌دهند، میزان جذب در طول موج ۶۰۰ نانومتر نیز ثبت شد و مقدار آن از جذب در طول موج ۵۳۲ نانومتر کسر

سنجش پراکسید هیدروژن (H₂O₂)

تعیین میزان تجمع پراکسید هیدروژن بر اساس روش آلکسیوا و همکاران (۲۰۰۱) انجام شد (Alexieva et al., 2001). بدین منظور، ۰/۵ گرم از بافت تازه گیاه به‌طور جداگانه در هاون چینی حاوی تری‌کلرواستیک اسید (TCA) با غلظت ۰/۱ درصد و در شرایط حمام یخ همگن‌سازی گردید. عصاره حاصل پس از همگن‌سازی در دمای پایین و به‌وسیله سانتریفوژ یخچال‌دار (4000 g) به مدت ۱۵ دقیقه جداسازی شد. سپس ۰/۵ میلی‌لیتر از محلول رویی با ۰/۵ میلی‌لیتر بافر فسفات پتاسیم (۱۰۰ میلی‌مولار، pH=۷) و ۲ میلی‌لیتر محلول یدید پتاسیم یک مولار مخلوط گردید. پس از گذشت یک ساعت، میزان جذب نمونه‌ها در طول موج ۳۹۰ نانومتر توسط

گردید. برای انجام آزمایش، ۰/۲ گرم از بافت تازه گیاهی در ۱ میلی‌لیتر محلول TCA با غلظت ۰/۱ درصد همگن شد. عصاره به‌دست‌آمده به مدت ۱۰ دقیقه در 10000 g و دمای ۴ درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ گردید. سپس به ۲۵۰ میکرولیتر از مایع رویی شفاف، ۱ میلی‌لیتر محلول TCA (۲۰ درصد) حاوی TBA (۰/۵ درصد) افزوده شد. مخلوط واکنش به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۹۵ درجه سانتی‌گراد قرار گرفت و بلافاصله در یخ خردشده به مدت ۱۰ دقیقه سرد گردید. پس از آن مجدداً محلول به مدت ۱۰ دقیقه در 10000 g سانتریفیوژ شد و میزان جذب در طول موج‌های ۵۳۲ و ۶۰۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری گردید. در نهایت، غلظت MDA بر اساس ضریب خاموشی ویژه ($\epsilon = 155 \text{ mmol}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) محاسبه شد و نتایج به‌صورت نانومول بر گرم وزن تر بیان گردید.

اندازه‌گیری پرولین

تعیین میزان پرولین برگ‌ها بر اساس روش بیتس و همکاران (۱۹۷۳) انجام شد (Bates et al., 1973). برای این منظور، ۰/۲ گرم از بافت گیاهی فریز شده در ۱۰ میلی‌لیتر محلول سولفوسالسیلیک اسید ۳ درصد همگن گردید. عصاره حاصل به مدت ۵ دقیقه در 4000 g سانتریفیوژ شد و سپس ۲ میلی‌لیتر از مایع رویی با ۲ میلی‌لیتر معرف نینهیدرین و ۲ میلی‌لیتر استیک اسید خالص مخلوط گردید. مخلوط واکنش به مدت یک ساعت در حمام آب با دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد و بلافاصله پس از پایان واکنش در حمام یخ، سرد گردید.

سپس ۴ میلی‌لیتر تولوئن به نمونه اضافه و به‌خوبی تکان داده شد تا دو فاز مجزا تشکیل گردد. لایه رویی (حاوی تولوئن و پرولین رنگی‌شده) جدا گردید و میزان جذب آن در طول موج ۵۲۰ نانومتر توسط اسپکتروفتومتر قرائت شد. برای محاسبه غلظت پرولین، از منحنی استاندارد پرولین استفاده گردید. نتایج نهایی بر حسب میکرومول پرولین در گرم وزن تر بیان گردید.

اندازه‌گیری فعالیت آنزیم کاتالاز

فعالیت آنزیم کاتالاز بر اساس روش عسگری و همکاران (۲۰۱۵) سنجیده شد (Askari and Ehsanzadeh, 2015). واکنش آنزیمی در مخلوطی به حجم ۳ میلی‌لیتر شامل بافر فسفات پتاسیم ۵۰ میلی‌مولار (pH=7) و ۵۱/۴ میکرولیتر H_2O_2 آغاز گردید. با افزودن ۵۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی، کاهش جذب H_2O_2 در طول موج ۲۴۰ نانومتر طی بازه‌های زمانی ۳۰ ثانیه‌ای تا دو دقیقه اندازه‌گیری شد. فعالیت ویژه آنزیم بر اساس تغییر جذب، حجم واکنش، ضریب خاموشی ($\epsilon=39.4 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) و مقدار پروتئین محلول محاسبه و بر حسب واحد آنزیم بر میلی‌گرم پروتئین (U/mg protein) بیان گردید. یک واحد فعالیت کاتالاز برابر است با مقدار آنزیمی که یک میکرومول H_2O_2 را در دقیقه تجزیه نماید.

اندازه‌گیری فعالیت آنزیم پراکسیداز

فعالیت آنزیم پراکسیداز با استفاده از سوبسترای گایاکول و اندازه‌گیری تشکیل تتراگایاکول در طول موج ۴۷۰ نانومتر انجام شد (Plewa et al., 1991). واکنش در

مخلوطی شامل ۳ میلی‌لیتر بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار با اسیدیته ۷، هیدروژن پراکسید معادل ۴/۵۱ میکرولیتر، ۳/۳۵ میکرولیتر گایاکول و ۵۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد آغاز گردید. تغییرات جذب در بازه‌های ۳۰ ثانیه‌ای تا دو دقیقه ثبت شد. فعالیت ویژه آنزیم با استفاده از ضریب خاموشی تترایاگول ($\epsilon=25.5$ mM⁻¹cm⁻¹) و بر اساس مقدار پروتئین محلول محاسبه و بر حسب U/mg protein گزارش گردید.

نشت یونی

نشت یونی به‌منظور ارزیابی پایداری غشا به‌کار رفت (Cha-Um et al., 2010). برای هر تکرار، از برگ‌ها دیسک‌های هم‌اندازه تهیه و پس از شست‌وشوی ملایم با آب دیونیزه جهت زدودن یون‌های سطحی، در لوله‌های آزمایش حاوی ۱۰ میلی‌لیتر آب دیونیزه قرار داده شدند و روی شیکر در دمای اتاق به‌مدت ۵ ساعت انکوبه شدند؛ سپس هدایت الکتریکی اولیه (EC_1) با هدایت‌سنج اندازه‌گیری شد. برای آزادسازی کامل الکترولیت‌ها، همان لوله‌ها به‌مدت ۳۰ دقیقه در ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد در حمام آب گرم قرار گرفتند، پس از سرد شدن روی یخ به مدت ۱۰ دقیقه، هدایت نهایی (EC_2) سنجش شد و درصد نشت یونی طبق رابطه‌ی $EL(\%) = (EC_1/EC_2) \times 100$ محاسبه گردید.

فنول کل

مقدار فنول کل برگ پرچم بر اساس روش فولین-سیوکالتو و مطابق با دستورالعمل قطب‌زاده و همکاران (۲۰۱۹) اندازه‌گیری شد (Kermani et al., 2019). برای

استخراج ترکیبات فنولی، ابتدا ۰/۴ گرم از نمونه برگ‌ی با ۴ میلی‌لیتر متانول ۸۰ درصد مخلوط و ساییده شد و محلول حاصل به‌مدت ۱۲ ساعت در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد و با سرعت ۱۱۰ دور در دقیقه بر روی شیکر نگهداری گردید. سپس محلول صاف‌شده و ۵۰۰ میکرولیتر از عصاره متانولی حاصل با ۲/۵ میلی‌لیتر معرف فولین-سیوکالتو (با غلظت ۱۰ درصد حجمی) و ۲ میلی‌لیتر محلول کربنات سدیم ۷/۵ درصد در لوله آزمایش مخلوط شد. پس از اختلاط کامل، نمونه‌ها به‌مدت ۱۵ دقیقه در حمام آب گرم با دمای ۴۵ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند. در پایان، جذب محلول در طول موج ۷۶۵ نانومتر توسط اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد. برای رسم منحنی استاندارد، از اسید گالیک به‌عنوان استاندارد مرجع استفاده گردید و مقدار فنول کل به‌صورت میلی‌گرم معادل اسید گالیک در هر گرم نمونه تر ($mg\ GAE\ g^{-1}$) بیان شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس و مقایسه میانگین

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر ژنوتیپ برای تمامی صفات به‌جز کلروفیل b معنی‌دار بود، که بیانگر وجود تنوع ژنتیکی گسترده میان ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک است (جدول ۱). این تنوع ژنتیکی در صفات مرتبط با رشد، رنگ‌دهی فتوسنتزی، ترکیبات دفاعی و شاخص‌های آسیب اکسیداتیو نشان می‌دهد که ژنوتیپ‌های بررسی‌شده از پتانسیل متفاوتی در سازگاری با شرایط تنش خشکی

برخوردارند. اثر تنش خشکی برای کلیه صفات در سطح کم‌آبی بر فرآیندهای رشد و فیزیولوژی گیاه دارد. احتمال یک درصد معنی‌دار بود که دلالت بر تأثیر قوی

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات مورفولوژی اندازه گیری شده در ژنوتیپ‌های گندم دوروم تحت دو شرایط آبیاری
Table 1- Analysis of variance for measured morphological traits in durum wheat genotypes under two irrigation regimes.

منابع	درجه آزادی	طول برگ پرچم	عرض برگ پرچم	قطر ساقه	تعداد پنجه در بوته	ارتفاع بوته	وزن تر بوته	وزن خشک بوته
Source	df	Flag leaf length	Flag leaf width	Stem diameter	Number of tillers per plant	Plant height	Fresh weight	Dry weight
Genotype (G)	5	2.65**	0.13**	0.011**	2.73**	116.6**	1640.6**	113.9**
Irrigation (I)	1	11.80**	0.63**	0.056**	0.77**	140.1**	7577.5**	526.2**
G*I	5	3.71**	0.05**	0.0009 ^{ns}	1.67**	11.78**	1124.0**	78.08**
Error	24	0.20	0.008	0.0007	0.008	0.36	11.4	0.79
CV (%)		8.37	21.8	17.3	4.41	2.52	4.96	5.97

*: Significant at the 5% probability level; **: Significant at the 1% probability level; ^{ns}: Not-significant

به‌طوری‌که تنش تأثیر یکنواختی بر همه ژنوتیپ‌ها در این دو صفت داشته است. نتایج مذکور با گزارش‌های متعددی از پژوهشگران دیگر مطابقت دارد که تأکید کرده‌اند واکنش صفات فیزیولوژیک مانند فعالیت آنتی‌اکسیدانی، رنگیزه‌های فتوسنتزی و شاخص‌های آسیب‌غشایی در تنش کم‌آبی، به‌طور معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها متغیر بوده است (Nyaupane *et al.*, 2024; Pantha *et al.*, 2024).

همچنین، اثر متقابل ژنوتیپ × تنش خشکی برای همه صفات به‌جز قطر ساقه و کاروتنوئید معنی‌دار بود (جدول ۱). معنی‌دار بودن این برهم‌کنش نشان می‌دهد که ژنوتیپ‌ها در واکنش به تنش خشکی رفتارهای متفاوتی از خود نشان داده‌اند؛ به‌عبارت دیگر، پاسخ ژنتیکی به تنش وابسته به ژنوتیپ است و ژنوتیپ‌های مختلف از سازوکارهای متفاوتی برای مقابله با خشکی استفاده کرده‌اند (Pantha *et al.*, 2024). عدم معنی‌داری اثر متقابل برای قطر ساقه و کاروتنوئید حاکی از پایداری نسبی این صفات در دو محیط نرمال و تنش است،

ادامه جدول ۱- تجزیه واریانس صفات فیزیولوژی و بیوشیمی اندازه گیری شده در ژنوتیپ‌های گندم دوروم تحت دو شرایط آبیاری

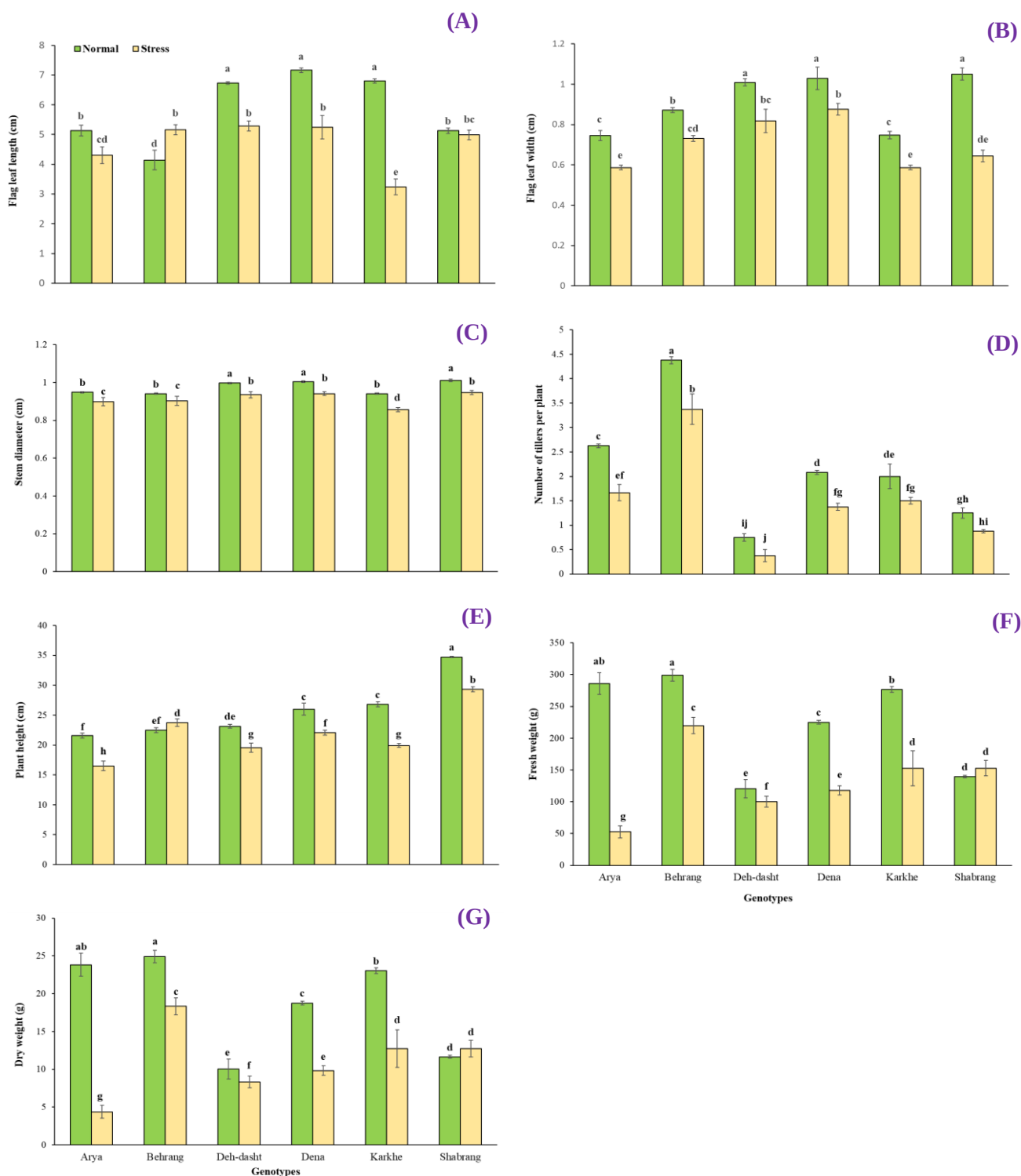
Table 1 (continued)- Analysis of variance for measured physiological and biochemical traits in durum wheat genotypes under two irrigation regimes.

منابع	درجه آزادی	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کاروتنوئید	پروлін	فنول کل	نش	هیدروژن پراکسید	مالون دآلدئید	کاتالاز	پراکسیداز
Source	df	Chla	Chlb	tChl	Car	Prolin	TPC	EL	H ₂ O ₂	MDA	CAT	GPX
Genotype (G)	5	4.62**	0.37 ^{ns}	5.01**	0.36*	164.8**	7.90**	70.73**	0.25**	0.01**	7.42**	5.52**
Irrigation (I)	1	75.03**	98.08**	360.3**	13.23**	1640.7**	173.7**	2657**	4.34**	0.04**	142.8**	43.76**
G*I	5	1.66**	2.12**	9.13**	0.25 ^{ns}	134.3**	7.04**	38.75	0.26**	0.005**	7.40**	4.87**
Error	24	0.26	0.45	1.14	0.12	2.17	1.50	2.15	0.00	0.0001	1.52	0.25
CV (%)		12.7	14.7	12.53	19.97	10.90	9.18	10.44	11.31	19.17	36.65	18.48

*: Significant at the 5% probability level; **: Significant at the 1% probability level; ^{ns}: Not-significant

طول و عرض برگ پرچم در هر دو محیط متعلق به دنا و دهدشت بود. بیشترین قطر ساقه در دومحیط نرمال و تنش برای دنا، دهدشت و شبرنگ ثبت شد (شکل ۱). افزون بر این، بهرنگ در تنش خشکی نسبت به نرمال کمترین کاهش را در قطر ساقه (۴/۱۳ درصد) و تعداد پنجه در بوته (۲۲/۸۶ درصد) نشان داد؛ در حالی که کمترین کاهش در طول برگ پرچم (۲/۷۰ درصد) و عرض برگ پرچم (۱۴/۷۹ درصد) به ترتیب به شبرنگ و دنا تعلق داشت (شکل ۱). اگرچه مقدار این تغییرات بزرگ نیست، اما نشانه‌ای از پایداری رشد و توان سازگاری بهتر این ژنوتیپ‌ها در خشکی است.

در مجموع، معنی‌دار بودن اثرات اصلی و متقابل نشان می‌دهد که تنوع ژنتیکی مؤثری میان ژنوتیپ‌ها وجود دارد و انتخاب ژنوتیپ‌های پایدار و کارآمد از نظر صفات کلیدی می‌تواند در برنامه‌های اصلاح گندم برای افزایش تحمل به خشکی بسیار مؤثر واقع شود. نتایج نشان داد که ژنوتیپ بهرنگ در هر دو محیط، بیشترین وزن تر و خشک بوته را داشت. ژنوتیپ شبرنگ نیز تحت تنش خشکی تغییر معنی‌داری در وزن تر و خشک نشان نداد اگرچه به طور قابل توجهی با بهرنگ متفاوت بود (شکل ۱). شبرنگ در هر دو محیط بیشترین ارتفاع بوته را داشت؛ بهرنگ بیشترین تعداد پنجه در بوته را در محیط نرمال و تنش خشکی نشان داد. بیشترین

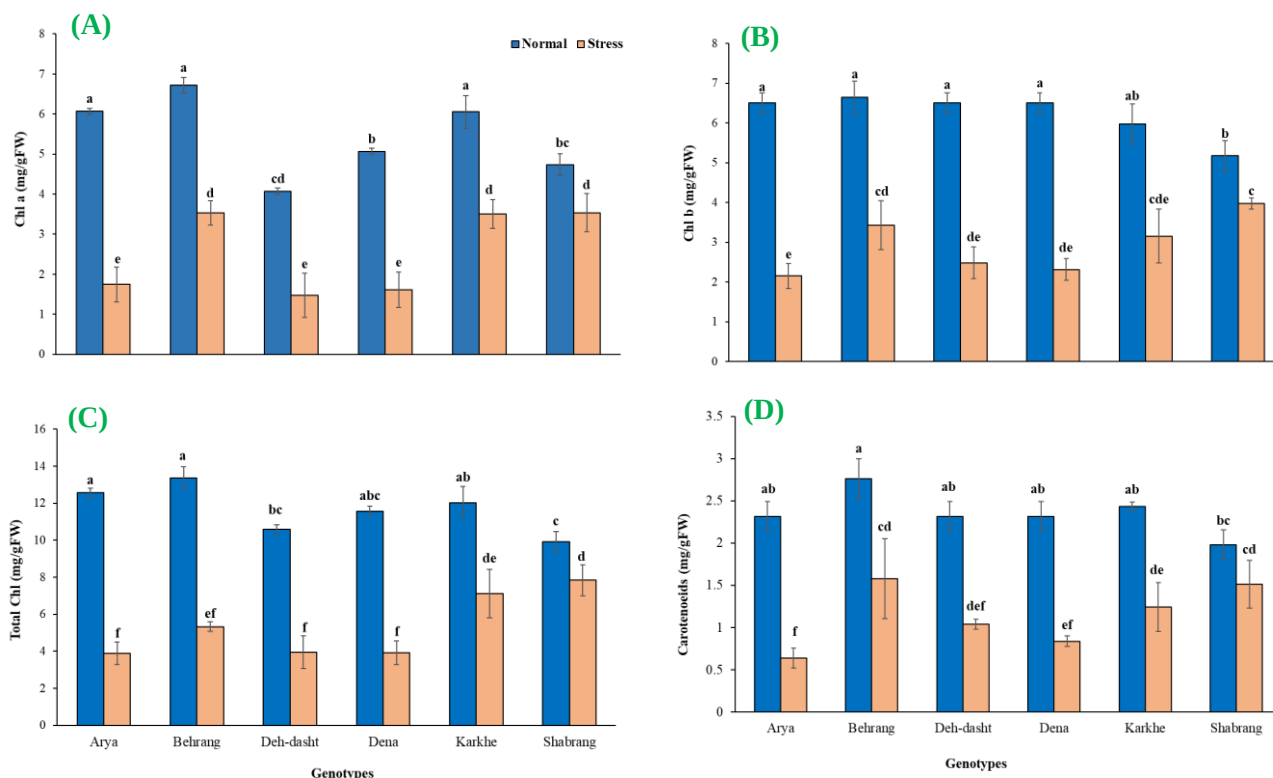


شکل ۱- مقایسه میانگین صفات مورفولوژی اندازه گیری شده در ژنوتیپ‌های گندم دوروم تحت دو شرایط آبیاری. (A) طول برگ پرچم، (B) عرض برگ پرچم، (C) قطر ساقه، (D) تعداد پنجه در بوته، (E) ارتفاع گیاه، (F) وزن تر گیاه، (G) وزن خشک گیاه.

Figure 1- Mean comparison of morphological traits in durum wheat genotypes under two irrigation regimes. (A) Flag-leaf length; (B) Flag-leaf width; (C) Stem diameter; (D) Tiller number per plant; (E) Plant height; (F) Plant fresh weight; (G) Plant dry weight.

جایگاه بهرنگ در بای پلات خشکی (در مجاورت صفات رشد، رنگیزه‌ها، پرولین و آنزیم‌ها و دور از شاخص‌های آسیب) نشان می‌دهد که این پاسخ الگوی سازگاری و نه نوسان تصادفی اندازه‌گیری است. با توجه به کوچک بودن دامنه تغییر در شرایط نرمال و تنش برای این دو صفت بهرنگ، تفاوت‌های جزئی در مرحله فنولوژیک نیز می‌تواند به تقویت این الگو کمک کرده باشد.

مشاهده افزایش طول برگ پرچم و ارتفاع بوته در ژنوتیپ بهرنگ تحت کم‌آبی را می‌توان ناشی از بازتخصیص منابع به ساقه‌ی اصلی در پی کاهش پنجه‌دهی، به‌علاوه‌ی حفظ فشار تورگور از طریق تنظیم اسمزی (پرولین) و کارکرد مؤثر سیستم آنتی‌اکسیدانی (CAT/GPX) دانست؛ به‌طوری‌که رشد طولی میان‌گره‌ها و برگ پرچم تداوم یافته است. این تغییر در راستای برگ‌های کشیده‌تر برای مدیریت تبخیر نیز قابل تفسیر است و در برخی گزارش‌های گندم تحت خشکی دیده شده است. هم‌خوانی

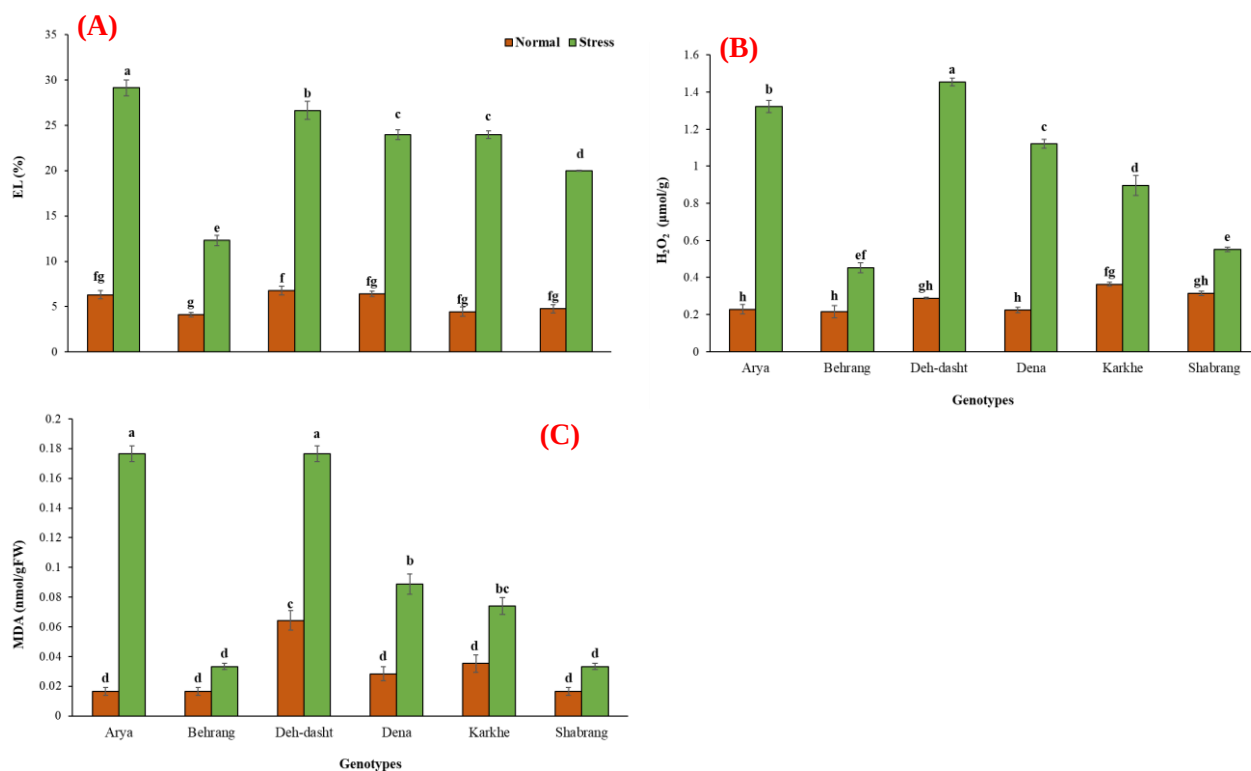


شکل ۲- مقایسه میانگین رنگیزه‌های فتوسنتزی اندازه‌گیری شده در ژنوتیپ‌های گندم دوروم تحت دو شرایط آبیاری. (A) کلروفیل a، (B) کلروفیل b، (C) کلروفیل کل، (D) کاروتنوئید.

Figure 2- Mean comparison of photosynthetic pigments in durum wheat genotypes under two irrigation regimes. (A) Chlorophyll a; (B) Chlorophyll b; (C) Total chlorophyll; (D) Carotenoids.

داشتند (شکل ۳). پس از این دو ژنوتیپ، کرخه در مورد هیدروژن پراکسید و مالون دآلدئید پایین‌تر و دنا مقدار پایین‌تر نشت یونی را دارا بود؛ آریا و دهدشت در مجموع بیشترین مقادیر شاخص‌های آسیب را نشان دادند (شکل ۳). به‌طور خلاصه، بهرنگ و شبرنگ از نظر حفظ رشد و رنگیزه‌های فتوسنتزی و فعالسازی سیستم آنتی‌اکسیدانی در تنش عملکرد برتری نشان دادند، در حالی‌که آریا و تا حدی دهدشت حساس‌تر بودند.

در شرایط نرمال، بیشترین مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی مربوط به بهرنگ بود (شکل ۲)؛ در تنش خشکی، شبرنگ بالاترین مقادیر رنگیزه‌های فتوسنتزی را حفظ کرد و در مقادیر کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئید بهرنگ تفاوت معنی‌داری با شبرنگ نداشت. همچنین کمترین درصد کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی نسبت به دیگر ژنوتیپ‌ها مربوط به شبرنگ بود (شکل ۲). افزایش نشت یونی، مالون دآلدئید، و هیدروژن پراکسید به‌عنوان نشانگر قرار گرفتن گیاه تحت تنش، در آریا بیشترین بود؛ در مقابل، شبرنگ و بهرنگ کمترین درصد افزایش این شاخص‌ها را



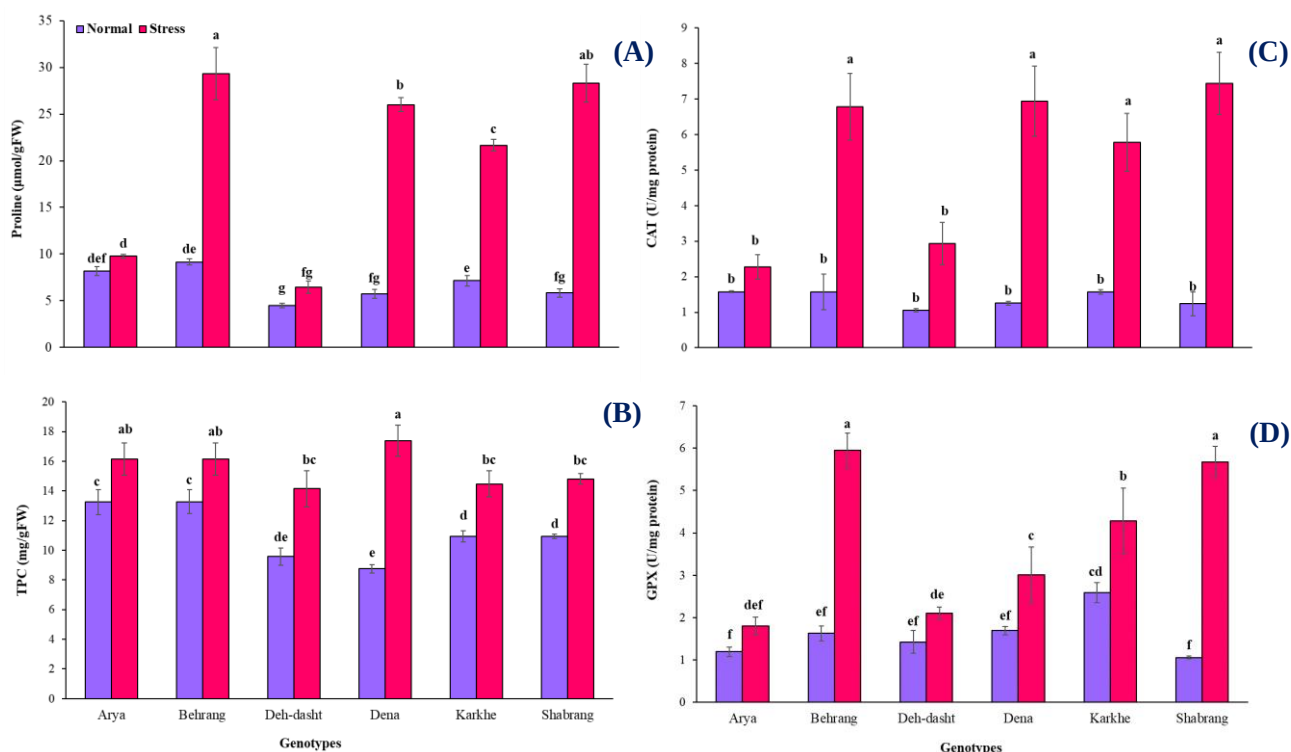
شکل ۳- مقایسه میانگین شاخص‌های اکسیداتیو اندازه گیری شده در ژنوتیپ‌های گندم دوروم تحت دو شرایط آبیاری. (A) نشت یونی، (B) هیدروژن پراکسید، (C) مالون دآلدئید.

Figure 3- Mean comparison of oxidative stress indicators in durum wheat genotypes under two irrigation regimes. (A) Electrolyte leakage (EL); (B) Hydrogen peroxide (H₂O₂); (C) Malondialdehyde (MDA).

تجزیه به مؤلفه های اصلی

به منظور بررسی الگوی تنوع صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک در ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط نرمال، تجزیه به مؤلفه‌های اصلی انجام شد. دو مؤلفه‌ی اول به ترتیب ۵۶/۲۴ و ۱۸/۰۳ درصد از کل واریانس داده‌ها را توجیه کردند و در مجموع ۷۴/۲۷ درصد از تغییرات کل صفات را تبیین نمودند (شکل ۵). پراکنش ژنوتیپ‌ها و صفات بر روی محورهای اصلی نشان‌دهنده‌ی وجود تنوع قابل توجه میان ژنوتیپ‌ها از نظر صفات اندازه‌گیری شده است. بر اساس بای‌پلات، صفات مرتبط با رشد و رنگیزه‌های فتوسنتزی شامل کلروفیل a، کلروفیل کل، کاروتنوئید، وزن تر، وزن خشک و تعداد پنجه در بوته بیشترین همبستگی مثبت را با مؤلفه‌ی اول (PC1) داشتند و در نیم صفحه‌ی مثبت محور قرار گرفتند. در همین راستا صفات پراکسیداز، کاتالاز، پرولین و تا حدی فنول کل نیز در همان جهت قرار گرفته و با صفات رشد و رنگیزه‌های فتوسنتزی هم‌راستایی نشان دادند که بیانگر ارتباط مثبت بین فعالیت آن‌تی‌اکسیدانی و وضعیت فتوسنتزی در شرایط نرمال است.

بیشترین پرولین در نرمال و تنش مربوط به بهرنگ و شبرنگ بود (شکل ۴)، با این حال بزرگ‌ترین افزایش نسبی پرولین در شبرنگ حدود ۳۸۶ درصد و سپس دنا حدود ۳۵۴ درصد مشاهده شد. دنا بیشترین مقدار فنول کل در تنش را دارا بود در حالی که در حالت نرمال بهرنگ و آریا بیشترین مقدار را نشان دادند (شکل ۴). بیشترین افزایش مقدار پرولین و فنول کل تحت تاثیر تنش در رقم شبرنگ (۳۸۶ درصد) و دنا (۹۸ درصد) مشاهده شد؛ در رتبه‌های بعدی، از نظر مقادیر بیشتر افزایش فنول کل نسبت به حالت نرمال دهدشت قرار داشت. در تنش خشکی، بیشترین پراکسیداز مربوط به بهرنگ و شبرنگ بود (شکل ۴) و بیشترین افزایش نسبت به حالت نرمال را نیز همین دو رقم نشان دادند. از نظر کاتالاز، بیشترین افزایش نسبی به شبرنگ (حدود ۵۰۳ درصد)، سپس دنا (حدود ۴۵۲ درصد) و بهرنگ (حدود ۳۳۲ درصد) تعلق داشت. در سطح مقایسه مقدار فعالیت کاتالاز در حالت تنش بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، ژنوتیپ‌های بهرنگ، دنا، کرخه و شبرنگ در گروه بالاتر قرار گرفتند و دهدشت و آریا مقادیر پایین‌تری داشتند.



شکل ۴- مقایسه میانگین پرولین (A)، فنول کل (B)، کاتالاز (C) و پراکسیداز (D) در ژنوتیپ‌های گندم دوروم تحت دو شرایط آبیاری.

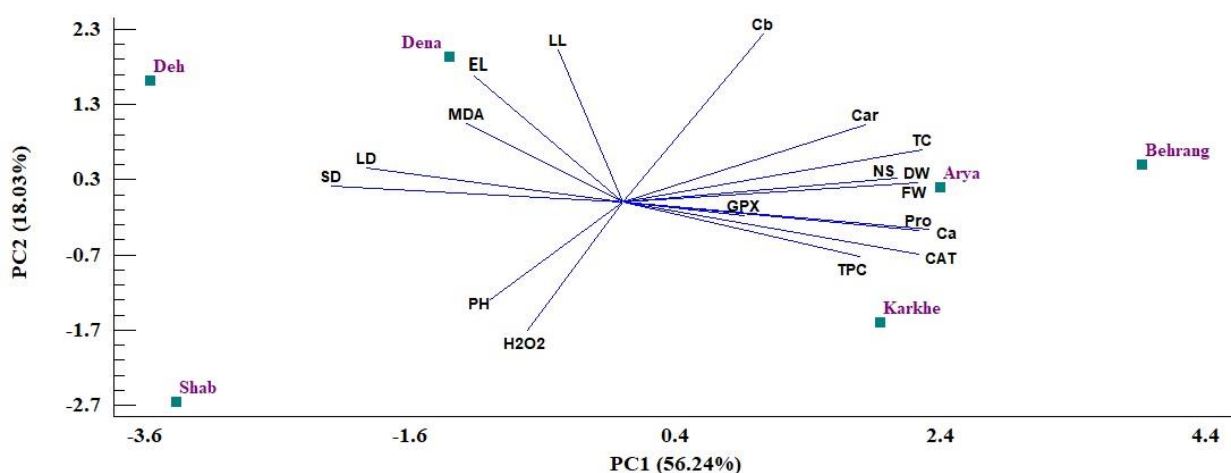
Figure 4- Mean comparison of proline (A), total phenolic content (B), catalase (C), and peroxidase (D) in durum wheat genotypes under two irrigation regimes.

از نظر پراکنش ژنوتیپ‌ها، ژنوتیپ به‌رنگ در بخش مثبت مولفه اول و در راستای صفات مرتبط با رشد و رنگیزه‌ها قرار گرفت و از این نظر برترین ژنوتیپ در شرایط نرمال محسوب می‌شود. ژنوتیپ آریا نیز در همین گروه و با فاصله‌ی کمتر از به‌رنگ قرار گرفت و از عملکرد فتوسنتزی و بیوماس مناسب برخوردار بود. کرخه نیز در نیم‌صفحه‌ی مثبت مولفه اول اما در بخش منفی مولفه دوم جای گرفت و بیشترین هم‌راستایی را با صفات کاتالاز و فنول کل نشان داد که بیانگر توان بالاتر این ژنوتیپ در سامانه‌های آنتی‌اکسیدانی است. در مقابل، ژنوتیپ‌های دنا و دهدشت در نیم‌صفحه‌ی منفی مولفه اول قرار گرفتند و در نزدیکی صفات مالون دآلدئید و نشت یونی مشاهده

در مقابل، صفاتی نظیر قطر ساقه، عرض برگ پرچم و طول برگ پرچم در نیم‌صفحه‌ی منفی مولفه اول قرار گرفتند و با صفات فتوسنتزی و بیوماس همبستگی منفی نشان دادند. همچنین صفات مرتبط با آسیب اکسیداتیو شامل مالون‌دی‌آلدئید، هیدروژن پراکسید و نشت یونی در سمت مخالف صفات رنگیزه‌های فتوسنتزی و بیوماس قرار گرفتند که دلالت بر رابطه‌ی منفی بین تجمع مواد اکسیداتیو و شاخص‌های رشد دارد. از میان رنگیزه‌های مورد مطالعه، کلروفیل b بیشترین بار عاملی را بر محور دوم (PC2) داشت و سهم عمده‌ای در تفکیک ژنوتیپ‌ها از نظر ویژگی‌های فتوسنتزی ایفا نمود.

شدند که نشان‌دهنده‌ی وضعیت ضعیف‌تر فیزیولوژیک و

آسیب‌پذیری بیشتر آن‌ها در شرایط نرمال است.



شکل ۵- تجزیه به مؤلفه‌های اصلی براساس صفات اندازه گیری شده (PH: ارتفاع گیاه، SD: قطر ساقه، LD: عرض برگ پرچم، NS: تعداد پنجه در بوته، DW: وزن خشک، FW: وزن تر، Ca: کلروفیل a، Cb: کلروفیل b، TC: کلروفیل کل، Car: کاروتنوئید، Pro: پرولین، GPX: پراکسیداز، CAT: کاتالاز، TPC: فنول کل، H_2O_2 : هیدروژن پراکسید، MDA: مالون دآلدهید، EL: نشت یونی) و ژنوتیپ‌های مورد بررسی (بهرنگ، آریا، کرخه، دنا، دهدشت (Deh) و شبرنگ (Shab)) در شرایط نرمال (شاهد).

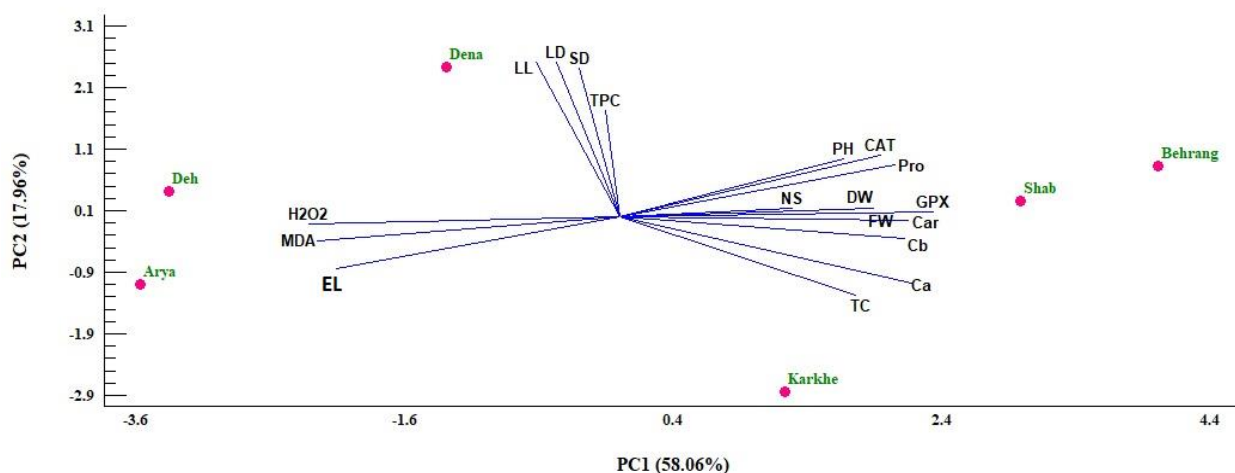
Figure 5- Principal component analysis (PCA) of measured traits (PH: plant height, SD: Stem diameter, LD: Flag-leaf width, LL: Flag-leaf length, NS: tiller number per plant, DW: dry weight, FW: fresh weight, Ca: chlorophyll a, Cb: chlorophyll b, TC: total chlorophyll, Car: carotenoid, Pro: proline, GPX: peroxidase, CAT: catalase, TPC: total phenol content, MDA: Malondialdehyde, EL: Electrolyte leakage, H_2O_2 : hydrogen peroxide) and studied genotypes (Behrang, Arya, Karkhe, Dena, Deh: Dehdasht, Shab: Shabrang) under normal (control) condition.

به‌منظور بررسی واکنش ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش خشکی (شکل ۶)، تجزیه به مؤلفه‌های اصلی بر اساس کلیه صفات اندازه گیری شده انجام گرفت. دو مؤلفه‌ی اول به‌ترتیب ۵۸/۰۶ و ۱۷/۹۶ درصد از کل واریانس داده‌ها را تبیین کردند که در مجموع ۷۶/۰۲ درصد از تغییرات کل داده‌ها را شامل می‌شود. این میزان واریانس بیانگر کفایت

ژنوتیپ شبرنگ نیز در ناحیه‌ی منفی مؤلفه اول و پایین مؤلفه دوم قرار گرفت و با صفات هیدروژن پراکسید و ارتفاع گیاه هم‌راستا بود که احتمالاً حاکی از رشد قامتی نسبتاً بالا ولی کارایی فتوسنتزی کمتر و تجمع بالاتر مواد اکسیداتیو است.

در نیم‌صفحه‌ی مثبت مولفه اول قرار گرفته‌اند که بیانگر نقش تعیین‌کننده‌ی آن‌ها در تمایز ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی است. هم‌راستایی صفات رشد با صفات آنتی‌اکسیدانی نشان می‌دهد که در پاسخ به خشکی، گیاهانی که از فعالیت آنتی‌اکسیدانی قوی‌تر و تجمع پرولین بیشتری برخوردارند، معمولاً وضعیت رشدی و فتوسنتزی بهتری نیز حفظ می‌کنند.

بالای دو مولفه اول در توصیف پراکنش ژنوتیپ‌ها و صفات در پاسخ به تنش خشکی است. بر اساس بای‌پلات، صفات مرتبط با رشد و رنگیزه‌های فتوسنتزی از جمله کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، کاروتنوئید، وزن تر، وزن خشک، تعداد پنجه در بوته، و همچنین صفات پرولین، کاتالاز و پراکسیداز بیشترین همبستگی مثبت را با مؤلفه‌ی اول نشان دادند. این صفات



شکل ۶- تجزیه به مولفه‌های اصلی براساس صفات اندازه گیری شده (PH: ارتفاع گیاه، SD: قطر ساقه، LD: عرض برگ پرچم، NS: تعداد پنجه در بوته، DW: وزن خشک، FW: وزن تر، Ca: کلروفیل a، Cb: کلروفیل b، TC: کلروفیل کل، Car: کاروتنوئید، Pro: پرولین، GPX: پراکسیداز، CAT: کاتالاز، TPC: فنول کل، H₂O₂: هیدروژن پراکسید، MDA: مالون دآلدئید، EL: نشت یونی) و ژنوتیپ‌های مورد بررسی (بهرنگ، آریا، کرخه، دنا، دهدشت (Deh) و شبرنگ (Shab)) در شرایط تنش خشکی.

Figure 6- Principal component analysis (PCA) of measured traits (PH: plant height, SD: Stem diameter, LD: Flag-leaf width, LL: Flag-leaf length, NS: tiller number per plant, DW: dry weight, FW: fresh weight, Ca: chlorophyll a, Cb: chlorophyll b, TC: total chlorophyll, Car: carotenoid, Pro: proline, GPX: peroxidase, CAT: catalase, TPC: total phenol content, MDA: Malondialdehyde, EL: Electrolyte leakage, H₂O₂: hydrogen peroxide) and studied genotypes (Behrang, Arya, Karkhe, Dena, Deh: Dehdasht, Shab: Shabrang) under drought stress condition.

در مقابل، صفات مالون‌دی‌آلدئید، هیدروژن پراکسید و شاخص نشت یونی در نیم‌صفحه‌ی منفی مولفه اول قرار گرفتند و بیشترین بار منفی را بر این محور داشتند. این صفات که نشان‌دهنده آسیب اکسیداتیو و تخریب غشا هستند، ارتباط معکوسی با رنگ‌های فتوسنتزی و بیوماس نشان دادند. همچنین صفات طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم و قطر ساقه در نزدیکی مولفه دوم و نسبتاً دور از صفات فتوسنتزی قرار گرفتند که بیانگر نقش کمتر آن‌ها در تبیین تفاوت ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش خشکی است.

از نظر پراکنش ژنوتیپ‌ها، به‌رنگ در راستای مثبت مولفه اول و نزدیک به صفات رشد، رنگ‌ها و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان قرار گرفت و به‌عنوان ژنوتیپ برتر از نظر تحمل به خشکی شناسایی شد. ژنوتیپ شبرنگ نیز در همین بخش از بای‌پلات و در مجاورت صفات فعالیت پراکسیداز، کاروتنوئید و پرولین مشاهده شد که نشان‌دهنده‌ی کارایی بالاتر در حفظ رنگ‌ها و پاسخ آنتی‌اکسیدانی است. ژنوتیپ کرخه با فاصله‌ی کمتر از مبدأ در راستای مثبت مولفه اول و منفی مولفه دوم قرار گرفت و با صفات کاتالاز و ارتفاع بوته هم‌راستا بود که بیانگر مقاومت نسبی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی قابل‌قبول آن است.

در مقابل، ژنوتیپ‌های آریا و دهدشت در بخش منفی مولفه اول و در نزدیکی شاخص‌های اکسیداتیو (مالون دآلدئید، هیدروژن پراکسید و نشت یونی) جای گرفتند، که بیانگر تجمع بیشتر رادیکال‌های آزاد و آسیب

اکسیداتیو بالاتر در این ژنوتیپ‌ها تحت تنش خشکی است. دنا نیز در نیم‌صفحه‌ی منفی مولفه اول و مثبت مولفه دوم مشاهده شد و با صفات مورفولوژیکی مانند قطر ساقه، طول و عرض برگ پرچم هم‌جهت بود که احتمالاً نشانگر رشد نسبی بیشتر برگ و ساقه در عین حساسیت فیزیولوژیکی بالاتر است.

مقایسه‌ی نتایج تجزیه به مؤلفه‌های اصلی در شرایط نرمال و تنش خشکی نشان داد که الگوی پراکنش ژنوتیپ‌ها و ارتباط بین صفات در دو محیط به‌طور معنی‌داری تغییر یافت. در شرایط نرمال، صفات مرتبط با رشد، بیوماس و رنگ‌های فتوسنتزی بیشترین سهم را در تبیین تنوع ژنوتیپ‌ها داشتند و ژنوتیپ‌های به‌رنگ، آریا و کرخه با مقادیر بالاتر این صفات در گروه برتر قرار گرفتند. اما در شرایط تنش خشکی، محور اصلی تغییرات علاوه بر صفات فتوسنتزی، تحت تأثیر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و پرولین قرار گرفت که بیانگر افزایش نقش مکانیسم‌های دفاعی در شرایط تنش است. در این حالت، ژنوتیپ‌های به‌رنگ و شبرنگ در مجاورت صفات آنتی‌اکسیدانی و پرولین قرار گرفتند و عملکرد بهتری در حفظ رنگ‌های فتوسنتزی و کاهش شاخص‌های آسیب اکسیداتیو (مالون دآلدئید و هیدروژن پراکسید) نشان دادند. در مقابل، ژنوتیپ‌های دنا، دهدشت و آریا که در شرایط نرمال از رشد مطلوب برخوردار بودند، تحت تنش با افزایش شاخص‌های تنش و کاهش رنگ‌ها مواجه شدند. تغییر جایگاه ژنوتیپ آریا از ناحیه مرتبط با صفات فتوسنتزی و بیوماس در شرایط نرمال به ناحیه هم‌راستا با شاخص‌های آسیب اکسیداتیو

متعدد درباره تشدید پراکسیداسیون لیپیدها و ناپایداری غشا در شرایط کم‌آبی سازگار است (Amoah and Seo, 2021).

افزایش پرولین و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در ژنوتیپ‌های متحمل‌تر (شبرنگ، بهرنگ و تا حدی دنا و کرخه) برجسته بود. پرولین در نقش اسمولیت سازگارکننده و فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز در جهت پاکسازی رادیکال‌های آزاد به عنوان اجزای اصلی شبکه آنتی‌اکسیدانی، محور حفظ تعادل اکسیداسیون-احیا و پایداری غشا را تشکیل می‌دهند. همچنین گزارش شده است که مقدار کلروفیل در شرایط نرمال و مقدار پرولین در شرایط تنش خشکی بالاترین ضرایب همبستگی با عملکرد دانه در گندم را نشان داده‌اند (Hadidi et al., 2023). در بسیاری از مطالعات، سطح بالاتر پرولین و فعالیت بیشتر کاتالاز و پراکسیداز با تحمل خشکی و حفظ رشد همبسته گزارش شده است (Qayyum et al., 2021). بنابراین، افزایش چندین درصدی کاتالاز در شبرنگ و دنا و نیز افزایش چشمگیر پرولین در شبرنگ و پس از آن دنا توجیه فیزیولوژیک روشنی برای کاهش شاخص‌های اکسیداتیو و حفظ بیوماس در این ژنوتیپ‌ها فراهم می‌کند.

افزایش فنول کل به‌ویژه در دنا و دهدشت، با بخش قابل توجهی از مطالعات که افزایش ترکیبات فنولی را در پاسخ به خشکی گزارش کرده‌اند هم‌راستاست، اگرچه در برخی گزارش‌ها کاهش یا الگوهای افزایش مرحله‌ای نیز دیده شده است؛ این تفاوت‌ها به شدت و مدت تنش، بافت

در شرایط تنش، بیانگر کاهش توان سازگاری فیزیولوژیک آن در خشکی است. این جابجایی نشان می‌دهد که آریا در غیاب تنش از ظرفیت فتوسنتزی مطلوب برخوردار است، اما با بروز خشکی، توانایی حفظ تعادل اکسیداسیون-احیا و پایداری غشا را از دست می‌دهد. ضعف در فعال‌سازی مؤثر سیستم آنتی‌اکسیدانی (کاتالاز، پراکسیداز) و تجمع ناکافی پرولین احتمالاً از دلایل اصلی افزایش شاخص‌های اکسیداتیو در این ژنوتیپ است. در نتیجه، تغییر موقعیت آریا در فضای مؤلفه‌ها بازتاب‌دهنده‌ی گذار آن از وضعیت کارآمد فتوسنتزی به وضعیت آسیب‌پذیری اکسیداتیو است که آن را در گروه ژنوتیپ‌های حساس به خشکی قرار می‌دهد. به‌طور کلی، نتایج بیانگر آن است که پایداری رنگیزه‌های فتوسنتزی همراه با فعالیت بالای آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و تجمع پرولین، معیارهای کلیدی در تمایز ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی محسوب می‌شوند و ژنوتیپ‌های بهرنگ، شبرنگ و تا حدودی کرخه بیشترین پایداری عملکردی را در دو شرایط نرمال و تنش از خود نشان دادند.

مطالعه حاضر نشان داد که حفظ رنگیزه‌های فتوسنتزی و بیوماس در ژنوتیپ‌های متحمل (بهرنگ و شبرنگ) مشاهده شد؛ این یافته با گزارش‌های گذشته هم‌راستاست که نشان دادند حفظ کلروفیل و کاروتنوئید در تنش خشکی برای تداوم فتوسنتز و عملکرد، معیار کلیدی تحمل است (Ahmed et al., 2020). هم‌زمان، در ژنوتیپ‌های حساس (آریا و دهدشت) کاهش رنگیزه‌ها و افزایش شاخص‌های اکسیداتیو ثبت شد که با گزارش‌های

می‌تواند به‌عنوان نشانگرهای انتخاب به‌کار رود؛ این رویکرد با پیشنهادهایی که در مطالعه مروری تاکاس و همکاران (۲۰۲۵) بیان شده است نیز سازگار است (Takács et al., 2025).

نتایج حاصل از تجزیه به مؤلفه‌های اصلی در شرایط نرمال نشان داد که بیشترین تنوع بین ژنوتیپ‌ها مربوط به صفات مرتبط با رنگیزه‌ها و وزن‌های گیاه بود که مؤلفه‌ی اول را تشکیل دادند. هم‌جهتی صفات رنگیزه‌ای با صفات بیوماس بیانگر نقش مستقیم رنگیزه‌های فتوسنتزی در رشد گیاه در محیط فاقد تنش است. حضور کاتالاز، پراکسیداز و پرولین در همین راستا نیز مؤید آن است که حتی در شرایط نرمال، ژنوتیپ‌های دارای فعالیت آنتی‌اکسیدانی بالاتر از وضعیت رشد و فتوسنتز بهتری برخوردارند. در میان ژنوتیپ‌ها، به‌رنگ و آریا با برخورداری از رنگیزه‌های فتوسنتزی و بیوماس بالاتر در گروه برتر قرار گرفتند، در حالی که کرخه با مقادیر بالاتر کاتالاز و فنول کل احتمالاً از ظرفیت آنتی‌اکسیدانی و متابولیسم ثانویه قوی‌تری برخوردار است. این ویژگی می‌تواند در شرایط تنش خشکی نقش محافظتی مهمی ایفا کند. از سوی دیگر، دنا، دهدشت و شبرنگ با مقادیر بالاتر شاخص‌های تنش اکسیداتیو و رنگیزه‌های پایین‌تر، پتانسیل رشد ضعیف‌تری در محیط نرمال نشان دادند. به‌طور کلی، نتایج تجزیه به مؤلفه‌های اصلی در شرایط نرمال نشان داد که رنگیزه‌های فتوسنتزی و صفات بیوشیمیایی نقش عمده‌ای در تفکیک ژنوتیپ‌ها دارند و می‌توانند به‌عنوان شاخص‌های کارآمد برای غربال ژنوتیپ‌های برتر در شرایط

نمونه‌برداری (برگ/خوشه/دانه)، مرحله رشد و زمینه ژنتیکی وابسته دانسته شده‌اند (Ma et al., 2014). ژنوتیپ‌های متحمل معمولاً کلروفیل پایدارتر، تجمع بیشتر پرولین و فعالیت آنتی‌اکسیدانی قوی‌تر داشته و در عوض مالون دآلدهید، هیدروژن پراکسید و نشت یونی پایین‌تری نشان می‌دهند؛ این الگو در به‌رنگ و شبرنگ دیده شد، در حالی که آریا و دهدشت الگوی معکوس را داشتند (Isgandarova et al., 2024).

در نتیجه، به‌رنگ به‌سبب حفظ بالای بیوماس، رنگیزه‌های فتوسنتزی، پرولین و کاتالاز در کنار پایین بودن شاخص‌های اکسیداتیو و همچنین شبرنگ به‌سبب افزایش پرنسب فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز و کمترین کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی می‌تواند به‌عنوان والدین یا ژنوتیپ‌های متحمل در برنامه‌های تلاقی و غربالگری معرفی شوند. کرخه نیز با ثبات نسبی در برخی صفات دفاعی گزینه مکمل مناسبی است. در مقابل، آریا و دهدشت که بیشترین افزایش شاخص‌های اکسیداتیو را نشان دادند، برای مطالعه سازوکارهای حساسیت یا به‌عنوان شاهد حساس مناسب هستند. این جمع‌بندی با شواهدی که ارتباط مثبت بین فعالیت آنتی‌اکسیدانی/اسمولیت‌ها و تحمل به خشکی و ارتباط منفی شاخص‌های آسیب اکسیداتیو با رشد رنگیزه‌ها را نشان می‌دهند، هم‌خوان است (Ren et al., 2016). برای غربالگری سریع در مرحله رویشی، حفظ کلروفیل و کاروتنوئید همراه با افزایش پرولین، کاتالاز و پراکسیداز و کاهش مالون دآلدهید، هیدروژن پراکسید و نشت یونی

نرمال و نیز پیش‌بینی رفتار آن‌ها تحت تنش خشکی مورد استفاده قرار گیرند.

نتیجه گیری کلی

در این پژوهش، تنش خشکی اثر معنی داری بر اغلب صفات داشت و پاسخ‌ها به‌طور واضح وابسته به ژنوتیپ بودند (به جز قطر ساقه و کاروتنوئید که پایدارتر بودند). مقایسه میانگین و تجزیه به مولفه‌های اصلی نتایج یکدیگر را تایید می‌کردند. به‌رنگ با حفظ بیشترین بیوماس در هر دو محیط و پایداری رنگیزه‌های فتوسنتزی و رشد متحمل‌ترین ژنوتیپ شناخته شد و شبرنگ با کمترین کاهش رنگیزه‌ها و فعالیت چشمگیر آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و پرولین عملکرد فیزیولوژیک برتری در خشکی نشان داد؛ کرخه از نظر شاخص‌های دفاعی باثبات بود، در حالی که آریا و تا حدی دهدشت با مقادیر بالاتر مالون دآلدهید، هیدروژن پراکسید و نشت یونی حساس‌تر بودند. دنا با وجود بیشترین طول و عرض برگ پرچم و افزایش فنول کل در خشکی، از منظر پایداری غشایی الگوی میانی تا حساس داشت. نتایج تجزیه به مولفه‌های اصلی نشان داد که رنگیزه‌های فتوسنتزی و بیوماس با شاخص-های اکسیداتیو همبستگی منفی دارند و کارآمدی شاخص‌های فیزیولوژیک برای غربالگری را تأیید کرد. بر این اساس، به‌رنگ و شبرنگ گزینه‌های اصلی برای اصلاح تحمل به خشکی (با حفظ کلروفیل/کاروتنوئید، افزایش پرولین و آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و کاهش شاخص‌های اکسیداتیو همراه با حفظ رشد و بیوماس پیشنهاد می‌شوند؛ کرخه گزینه مکمل و آریا و دهدشت شاهد‌های حساس مناسب هستند.

نتایج تجزیه به مولفه‌های اصلی در شرایط تنش خشکی نشان داد که رنگیزه‌های فتوسنتزی، بیوماس و آنزیم‌های آنتی اکسیدانی بیشترین تأثیر را در تفکیک ژنوتیپ‌ها ایفا کرده‌اند. هم‌راستایی آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و پرولین با صفات فتوسنتزی و بیوماس نشان می‌دهد که در شرایط تنش، فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و تجمع پرولین از عوامل کلیدی در حفظ رشد و کارایی فتوسنتزی هستند. در مقابل، شاخص‌های اکسیداتیو به‌عنوان شاخص‌های آسیب سلولی در جهت مخالف این صفات قرار گرفتند که بیانگر تخریب غشا و افزایش پراکسیداسیون لیپیدها در ژنوتیپ‌های حساس است. از این رو، فاصله‌ی زیاد ژنوتیپ‌های به‌رنگ و شبرنگ از این صفات نشان‌دهنده‌ی مقاومت نسبی بالاتر آن‌ها در برابر خشکی است.

در مجموع، ژنوتیپ‌های به‌رنگ، شبرنگ و تا حدودی کرخه با داشتن مقادیر بالاتر رنگیزه‌ها، وزن خشک، فعالیت آنتی اکسیدانی و پرولین، به‌عنوان ژنوتیپ‌های مقاوم‌تر به خشکی معرفی می‌شوند. در مقابل، ژنوتیپ‌های آریا، دهدشت و دنا با مقادیر بالاتر شاخص‌های اکسیداتیو آسیب‌پذیری بیشتری نسبت به تنش خشکی نشان دادند. این نتایج نشان می‌دهد که ترکیب رنگیزه‌های فتوسنتزی، پرولین و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی می‌تواند به‌عنوان شاخص‌های فیزیولوژیک مؤثر در شناسایی و گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی در مراحل رویشی گندم مورد استفاده قرار گیرد.

سپاسگزاری: این تحقیق با استفاده از اعتبارات شده است.

پژوهشگاه افصلی پور دانشگاه شهید باهنر کرمان انجام

References

- Ahmed, H., Zeng, Y., Yang, X., Anwaar, H., Mansha, M., Hanif, C., Ikram, K., Ullah, A. & Alghanem, S. . 2020. Conferring drought-tolerant wheat genotypes through morpho-physiological and chlorophyll indices at seedling stage. Saudi Journal of Biological Sciences, 27 (8):2116-2123. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.06.019>.
- Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S. & Karanov, E. 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. Plant, Cell & Environment, 24 (12):1337-1344. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00778.x>.
- Amoah, J.N. & Seo, Y.W. 2021. Effect of progressive drought stress on physio-biochemical responses and gene expression patterns in wheat. 3 Biotech, 11 (10):440. <https://doi.org/10.1007/s13205-021-02991-6>.
- Arriagada, O., Meneses, C., Pedreschi, R., Núñez-Lillo, G., Maureira, C., Reveco, S., Villarroel, V., Steinfert, U., Albornoz, F. & Cabas-Lühmann, P. 2025. Combined multi-omics and physiological approaches to elucidate drought-response mechanisms of durum wheat. Frontiers in Plant Science, 16:1540179. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1540179>.
- Askari, E. & Ehsanzadeh, P. 2015. Drought stress mitigation by foliar application of salicylic acid and their interactive effects on physiological characteristics of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) genotypes. Acta Physiologiae Plantarum, 37 (2):4. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1762-y>.
- Bates, L. Waldren, R. & Teare, I. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil, 39 (1):205-207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>.
- Cha-Um, S., Takabe, T. & Kirdmanee, C. 2010. Ion contents, relative electrolyte leakage, proline accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of oil palm seedlings in response to salt stress. Pakistan Journal of Botany, 42 (3):2191-2020. [Google Scholar link](#).
- Grosse-Heilmann, M., Cristiano, E., Deidda, R. & Viola, F. 2024. Durum wheat productivity today and tomorrow: A review of influencing factors and climate change effects. Resources, Environment and Sustainability, 17:100170. <https://doi.org/10.1016/j.resenv.2024.100170>.
- Guizani, A., Askri, H., Amenta, M.L., Defez, R., Babay, E., Bianco, C., Rapaná, N., Finetti-Sialer, M. & Gharbi, F. 2023. Drought responsiveness in six wheat genotypes: identification of stress resistance indicators. Frontiers in Plant Science, 14:1232583. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1232583>.
- Hadidi, M., Ghobadi, M., Saeidi, M., Ghobadi, M.E. 2023. Grain yield, its components and some physiologic characteristics of flag leaf in commercial wheat cultivars in response to post-anthesis drought stress, Cereal Biotechnology and Biochemistry, 2:153-169. [10.22126/cbb.2023.9328.1050](https://doi.org/10.22126/cbb.2023.9328.1050).
- Heath, R.L. & Packer, L. 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. Archives of Biochemistry and Biophysics, 125 (1):189-198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1).

- Isgandarova, T.Y., Rustamova, S.M., Aliyeva, D.R., Rzayev, F.H., Gasimov, E.K. & Huseynova, I.M. 2024. Antioxidant and ultrastructural alterations in wheat during drought-induced leaf senescence. *Agronomy*, 14 (12):2924. [Google Scholar link](#).
- Kermani, S.G., Saeidi, G., Sabzalian, M.R. & Gianinetti, A. 2019. Drought stress influenced sesamin and sesamolin content and polyphenolic components in sesame (*Sesamum indicum* L.) populations with contrasting seed coat colors. *Food Chemistry*, 289:360-368. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2019.03.004>.
- Kermani, S.Q., Pourseyyedi, S., Mohammadi, G.A. & Moeini, A. 2015. Regeneration of White top (*Cardaria draba* L.) using Tissue Culture. *Agricultural Biotechnology Journal*, 7 (1):133-154. <https://doi.org/10.22103/jab.2015.1356>.
- Kokebie, D., Enyew, A., Masresha, G., Fentie, T. & Mulat, E. 2024. Morphological, physiological, and biochemical responses of three different soybean (*Glycine max* L.) varieties under salinity stress conditions. *Frontiers in Plant Science*, 15:1440445. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1440445>.
- Laus, M.N., De-Santis, M.A., Flagella, Z. & Soccio, M. 2021. Changes in antioxidant defence system in durum wheat under hyperosmotic stress: A concise overview. *Plants*, 11 (1):98. <https://doi.org/10.3390/plants11010098>.
- Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148:350-382. [Google Scholar link](#).
- Ma, D., Sun, D., Wang, C., Li, Y. & Guo, T. 2014. Expression of flavonoid biosynthesis genes and accumulation of flavonoid in wheat leaves in response to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 80:60-66. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.03.024>.
- Nyaupane, S., Poudel, M.R., Panthi, B., Dhakal, A., Paudel, H. & Bhandari, R. 2024. Drought stress effect, tolerance, and management in wheat—a review. *Cogent Food & Agriculture*, 10 (1):2296094. <https://doi.org/10.1080/23311932.2023.2296094>.
- Pantha, S., Kilian, B., Özkan, H., Zeibig, F. & Frei, M. 2024. Physiological and biochemical changes induced by drought stress during the stem elongation and anthesis stages in the *Triticum* genus. *Environmental and Experimental Botany*, 228:106047. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.106047>.
- Plewa, M.J., Smith, S.R. & Wagner, E.D. 1991. Diethyldithiocarbamate suppresses the plant activation of aromatic amines into mutagens by inhibiting tobacco cell peroxidase. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 247 (1):57-64. [https://doi.org/10.1016/0027-5107\(91\)90033-K](https://doi.org/10.1016/0027-5107(91)90033-K).
- Qayyum, A., Al-Ayoubi, S., Sher, A., Bibi, Y., Ahmad, S., Shen, Z. & Jenks, M.A. 2021. Improvement in drought tolerance in bread wheat is related to an improvement in osmolyte production, antioxidant enzyme activities, and gaseous exchange. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 28 (9):5238-5249. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.040>.
- Ren, J., Sun, L.N., Zhang, Q.Y. & Song, X.S. 2016. Drought tolerance is correlated with the activity of antioxidant enzymes in *Cerasus humilis* seedlings. *BioMed Research International*, 2016 (1):9851095. <https://doi.org/10.1155/2016/9851095>.
- Takács, G., Gergely, I., Ördög, V., Vörös, L. & Iváncsics, J. 2025. Approaches to studying wheat and maize drought stress responses. *Plant and Soil*, 21:1-18. <https://doi.org/10.1007/s11104-025-07789-6>.