



Study of the effects of salinity stress on yield and physiological indices of wheat under field conditions

Tahereh Emami¹

¹ Assistant Professor, Agricultural and Horticultural Sciences Research Department, Ilam Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Ilam, Iran..

Corresponding author. E-mail: t.emami@areeo.ac.ir

ABSTRACT

Introduction: Wheat, as one of the most strategically important field crops, plays a vital role in ensuring food security for the world's growing population. However, the production of this valuable crop is continually challenged by various constraints, including abiotic stresses. Among these, soil and water salinity represent a widespread threat, particularly in arid and semi-arid regions such as Iran, posing a serious risk to wheat cultivation. Salinity stress disrupts plant physiological and biochemical processes through a reduction in soil water potential (osmotic effect) and the accumulation of toxic ions such as sodium and chloride (ionic toxicity), ultimately leading to a marked decline in grain yield. This study investigates the effects of different levels of irrigation water salinity on physiological traits (chlorophyll content, proline accumulation, and electrolyte leakage), yield components (number of grains per spike and thousand-grain weight), and final grain yield of the wheat cultivar Chamran 2 under actual field conditions in the semi-arid climate of Ilam, Iran.

Materials and methods: This field experiment was conducted during the 2023–2024 growing season in Ilam (46°26' E longitude, 33°38' N latitude, 1174 m above sea level), which has a semi-arid climate (according to the De Martonne classification). The experiment was arranged in a randomized complete block design with four irrigation water salinity treatments (control and 2, 4, 6, and 8 dS m⁻¹) and three replications. Seeds of wheat cultivar Chamran 2 were sown at a density of 400 seeds m⁻² in 3 × 4 m plots (16 rows spaced at 25 cm apart). Salinity stress was imposed from the 3–4 leaf stage until full physiological maturity, with a 15% leaching fraction applied to minimize salt accumulation in the root zone. Flag leaves were sampled at the pollination stage, and total chlorophyll (using 80% acetone and spectrophotometry), proline content (via the ninhydrin method), and electrolyte leakage were measured. Grain yield and its components were determined by harvesting a 2 m² area in each plot. Data were analyzed using SAS software, and mean comparisons were performed using Duncan's multiple range test at the 5% probability level.

Results: The results clearly demonstrate that irrigation water salinity exerts a profound and statistically significant effect on all morphological, yield-related, and physiological traits of wheat. The uniformity of the field bed (non-significant block effect) and the high precision of the experimental execution (CV < 10%) confirm the reliability of the data. Increasing the electrical conductivity of irrigation water from 2 to 8 dS m⁻¹ reduced grain yield by 42% (from 6250 to 3610 kg ha⁻¹), which was attributed to concurrent reductions in thousand-grain weight (43%) and grain number per spike (35%). At the physiological level, total chlorophyll content declined by 58%, reaching 1.60 mg g⁻¹ fresh weight, indicating severe chloroplast damage. Conversely, proline, as a defensive mechanism, increased nearly fourfold (from 4.2 to 16.5 μmol g⁻¹), while electrolyte leakage, reflecting membrane degradation, rose from 18.5% to 52.6%. Strong correlations between grain yield and chlorophyll content ($r = 0.92$) and between grain yield and electrolyte leakage ($r = -0.94$) confirm that membrane disruption and reduced photosynthetic capacity are the primary mechanisms underlying yield reduction under saline conditions. Overall, wheat plants exhibited severe yield losses and irreversible physiological impairments at salinity levels exceeding 6 dS m⁻¹.

Conclusion: Salinity stress, through its deleterious effects on key physiological processes—including chloroplast degradation (58% reduction in chlorophyll), increased electrolyte leakage, and proline accumulation—substantially diminishes yield components and, consequently, grain yield in wheat. The strong correlations among traits suggest that physiological indicators such as chlorophyll content and electrolyte leakage can serve as reliable criteria for screening salt-tolerant genotypes. Given the 42% yield reduction observed at 8 dS m⁻¹ salinity, effective water resource management and the adoption of salt-tolerant cultivars are imperative for sustainable wheat production in arid and semi-arid regions.

Keywords: Wheat, Abiotic stress, Proline, Grain yield, Salinity tolerance, Chlorophyll.

Article Type: Research Article

Article history: Received: 11 Nov 2025, Revised: 25 Dec 2025, Accepted: 13 Feb 2026, Published online: 28 Mar 2026

Cite this article: Emami, T. (2026). Study of the effects of salinity stress on yield and physiological indices of wheat under field conditions. *Cereal Biotechnology and Biochemistry*, 5(1), 42-60. DOI: [10.22126/cbb.2026.14055.1150](https://doi.org/10.22126/cbb.2026.14055.1150)



© The Author(s).



[10.22126/cbb.2026.14055.1150](https://doi.org/10.22126/cbb.2026.14055.1150)

Publisher: Razi University



بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات

شاپا الکترونیکی: ۵۱۷۰-۲۷۸۳



بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات

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

مطالعه اثرات تنش شوری بر عملکرد و شاخص‌های فیزیولوژیک گندم در شرایط مزرعه

طاهره امامی^۱

^۱ استادیار بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی ایلام، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، ایلام، ایران.
✉ نویسنده مسئول. رایانامه: t.emami@areeo.ac.ir

چکیده

مقدمه: گندم به عنوان یکی از استراتژیک‌ترین گیاهان زراعی، نقش حیاتی در تأمین امنیت غذایی جمعیت رو به رشد جهان ایفا می‌کند. با این حال، تولید این محصول ارزشمند همواره با چالش‌های متعددی از جمله تنش‌های غیرزنده مواجه است. در این میان، شوری خاک و آب به عنوان یک معضل فراگیر، به ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک مانند ایران، تهدیدی جدی برای کشت گندم محسوب می‌شود. تنش شوری از طریق کاهش پتانسیل آب خاک (اثر اسمزی) و تجمع یون‌های سمی مانند سدیم و کلر (سمیت یونی)، فرآیندهای فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه را مختل کرده و در نهایت به افت شدید عملکرد دانه منجر می‌گردد. بررسی تأثیر سطوح مختلف شوری آب آبیاری بر صفات فیزیولوژیک (محتوای کلروفیل، پروکلین و نشت الکترولیت)، اجزای عملکرد (تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه) و عملکرد نهایی دانه گندم رقم چمران ۲ در شرایط واقعی مزرعه در اقلیم نیمه‌خشک ایلام هدف تحقیق بود.

مواد و روش‌ها: این پژوهش به صورت مزرعه‌ای در سال زراعی ۱۴۰۳-۱۴۰۲ در ایلام با اقلیم نیمه‌خشک (دومارتن) اجرا شد. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تیمار شوری آب آبیاری (شاهد ۲، ۴، ۶ و ۸ دسی‌زیمنس بر متر) و سه تکرار انجام گرفت. بذر گندم رقم چمران ۲ با تراکم ۴۰۰ بذر در مترمربع در کرت‌های ۴×۳ متری (۱۶ ردیف با فاصله ۲۵ سانتی‌متر) کشت شد. تنش شوری از مرحله ۳-۴ برگی تا رسیدگی کامل اعمال گردید و آب‌شویی ۱۵٪ برای جلوگیری از تجمع نمک در نظر گرفته شد. نمونه‌برداری از برگ پرچم در مرحله گرده‌افشانی انجام و کلروفیل کل (استون ۸۰٪) و اسپکتروفتومتری، پروکلین (روش نین‌هیدرین) و نشت الکترولیت اندازه‌گیری شد. عملکرد و اجزای آن از سطح دو مترمربع برداشت گردید. داده‌ها با نرم‌افزار SAS تحلیل و مقایسه میانگین‌ها با آزمون دانکن (۵٪) انجام شد.

یافته‌ها: نتایج این تحقیق به وضوح نشان می‌دهد که تنش شوری آب آبیاری تأثیر عمیق و معنی‌داری بر تمامی صفات مورفولوژیک، عملکردی و فیزیولوژیک گندم دارد. یکنواختی مناسب بستر مزرعه (عدم معنی‌داری اثر بلوک) و دقت بالای اجرای آزمایش (CV کمتر از ۱۰ درصد)، اعتبار داده‌ها را تأیید می‌کند. افزایش هدایت الکتریکی آب از ۲ به ۸ دسی‌زیمنس بر متر، عملکرد دانه را ۴۲ درصد کاهش داد (از ۶۲۵۰ به ۳۶۱۰ کیلوگرم در هکتار) که ناشی از کاهش همزمان وزن هزار دانه (۴۳ درصد) و تعداد دانه در سنبله (۳۵ درصد) بود. در سطح فیزیولوژیک، محتوای کلروفیل کل با ۵۸ درصد کاهش به ۶۰/۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر رسید که نشان‌دهنده تخریب شدید کلروپلاست‌هاست. در مقابل، پروکلین به عنوان یک سازوکار دفاعی، ۴ برابر افزایش یافت (از ۲/۴ به ۵/۱۶ میکرومول بر گرم) و نشت الکترولیت نشان‌دهنده تخریب غشاهای ۵/۱۸ به ۶/۵۲ درصد افزایش یافت. همبستگی قوی بین عملکرد با کلروفیل (۰/۹۲) و نشت الکترولیت (۰/۹۴-) مؤید این است که تخریب غشاهای سلولی و کاهش توان فتوسنتزی، مکانیسم‌های اصلی کاهش عملکرد در شرایط شوری هستند. به طور کلی، گیاه گندم در سطوح شوری بیش از ۶ دسی‌زیمنس بر متر با کاهش شدید عملکرد و اختلالات فیزیولوژیک جبران‌ناپذیری مواجه می‌شود.

نتیجه‌گیری: تنش شوری با تأثیر بر فرآیندهای کلیدی فیزیولوژیک از جمله تخریب کلروپلاست‌ها (کاهش ۵۸ درصدی کلروفیل)، افزایش نشت الکترولیت و تجمع پروکلین، موجب کاهش چشمگیر اجزای عملکرد و در نهایت عملکرد دانه گندم می‌شود. همبستگی قوی بین صفات نشان می‌دهد که شاخص‌های فیزیولوژیک مانند کلروفیل و نشت الکترولیت می‌توانند به عنوان معیارهای قابل اعتماد برای غربالگری ارقام مقاوم به شوری مورد استفاده قرار گیرند. با توجه به کاهش ۴۲ درصدی عملکرد در شوری ۸ دسی‌زیمنس بر متر، مدیریت منابع آب و استفاده از ارقام متحمل به شوری برای کشت در مناطق خشک و نیمه‌خشک ضروری است.

واژه‌های کلیدی: تنش اسمزی، نشت الکترولیت، پروکلین، سمیت یونی، قابلیت هدایت الکتریکی.

نوع مقاله: مقاله پژوهشی

نوع مقاله: دریافت: ۱۴۰۴/۰۸/۲۰ **اصلاح:** ۱۴۰۴/۱۰/۰۴ **پذیرش:** ۱۴۰۴/۱۱/۲۴ **انتشار آنلاین:** ۱۴۰۵/۰۱/۰۸

استناد: امامی، ط. (۱۴۰۵). مطالعه اثرات تنش شوری بر عملکرد و شاخص‌های فیزیولوژیک گندم در شرایط مزرعه. *بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات*، ۵(۱)، ۴۲-۶۰.

DOI: [10.22126/cbb.2026.14055.1150](https://doi.org/10.22126/cbb.2026.14055.1150)



© نویسندگان.

ناشر: دانشگاه رازی

مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) به عنوان یکی از استراتژیک ترین گیاهان زراعی در جهان، نقش بی بدیلی در تأمین امنیت غذایی بشر ایفا می کند (Rezaei et al., 2026). با توجه به رشد روزافزون جمعیت کره زمین، تقاضا برای این محصول اساسی به طور پیوسته در حال افزایش است. با این حال، تولید گندم همواره تحت تاثیر محدودیت های محیطی و تنش های غیرزنده قرار دارد (Rashid et al., 2026). در میان این تنش ها، شوری خاک و آب به عنوان یک معضل جهانی، به ویژه در مناطق خشک و نیمه خشک، تولید محصولات زراعی را به شدت تهدید می کند. بر اساس گزارش سازمان خواربار و کشاورزی ملل متحد (FAO)، بیش از ۸۰۰ میلیون هکتار از اراضی جهان تحت تاثیر شوری قرار دارند و این رقم به دلیل تغییرات اقلیمی، تبخیر بالا و شیوه های نادرست آبیاری به طور نگران کننده ای در حال گسترش است (FAO, 2023; Munns et al., 2020). در ایران نیز به دلیل موقعیت جغرافیایی و اقلیم عمدتاً خشک، بخش وسیعی از اراضی کشاورزی با درجات مختلفی از شوری دست و پنجه نرم می کنند که این امر ضرورت توجه به تحقیقات در زمینه اثرات شوری بر گیاهان استراتژیک مانند گندم را دوچندان می سازد.

تنش شوری از طریق دو مکانیسم عمده یعنی اثرات اسمزی و سمیت یونی، رشد و نمو گیاهان را مختل می کند. در مرحله اول (اثر اسمزی)، تجمع نمک در منطقه ریشه، باعث کاهش پتانسیل آب خاک شده و در

نتیجه جذب آب توسط ریشه گیاه با مشکل مواجه می شود. این حالت که به خشکی فیزیولوژیک، معروف است، منجر به بسته شدن روزنه ها، کاهش ترق و افت شدید نرخ تثبیت دی اکسید کربن می شود. در مرحله دوم (اثر یونی)، تجمع بیش از حد یون های سمی به ویژه سدیم (Na^+) و کلر (Cl^-) در بافت های گیاهی، تعادل یونی سلول را بر هم زده و با رقابت با یون های ضروری مانند پتاسیم (K^+)، فعالیت بسیاری از آنزیم های کلیدی متابولیسم را متوقف می کند. این اختلالات در نهایت منجر به کاهش تولید مواد پرورده، توقف رشد رویشی و زایشی و پیری زودرس برگ ها در گندم می شود (Flowers & Colmer, 2008).

یکی از مهم ترین اثرات مخرب تنش شوری، اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه است. شوری با القای تنش اکسیداتیو و تولید بیش از حد گونه های فعال اکسیژن (ROS)، موجب تخریب پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء، دنا توره شدن پروتئین ها و آسیب به اسیدهای نوکلئیک می شود. به دنبال این آسیب ها، میزان نشت الکترولیت از سلول ها افزایش یافته و یکپارچگی غشای سلولی از بین می رود (Manono, 2026). همچنین، تخریب ساختار کلروپلاست ها و کاهش سنتز رنگدانه های فتوسنتزی از جمله کلروفیل a و b، از دیگر پیامدهای بارز شوری است که مستقیماً ظرفیت فتوسنتزی گیاه را به شدت کاهش می دهد. در مقابل، گیاهان برای مقابله با این شرایط، مکانیسم های سازگاری مختلفی از جمله تجمع تنظیم کننده های اسمزی مانند

پیچیده مزرعه همواره با چالش‌هایی همراه است. در محیط مزرعه، تنش شوری معمولاً با سایر تنش‌های محیطی مانند خشکی، نوسانات دمایی و خصوصیات فیزیکوشیمیایی خاک همراه است که می‌تواند واکنش متفاوتی را در گیاه القا کند. از این رو، ارزیابی توانمند صفات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و عملکردی گندم در شرایط تنش شوری در محیط واقعی مزرعه، برای درک بهتر مکانیسم‌های تحمل و گزینش ارقام برتر ضروری است. لذا این پژوهش با هدف بررسی جامع اثرات سطوح مختلف شوری آب آبیاری بر عملکرد و برخی از مهم‌ترین شاخص‌های فیزیولوژیک گندم در شرایط اقلیمی و خاکی مزرعه انجام پذیرفت تا راهگشای مدیریت بهتر تولید این محصول در اراضی شور باشد (Halder et al., 2022; Osama, 2025; Shabala et al., 2026).

تنش شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی محدودکننده تولید محصولات کشاورزی در جهان است که بر اساس قابلیت هدایت الکتریکی عصاره اشباع خاک (ECe) بیش از 4 dS m^{-1} تعریف می‌شود (Raza et al., 2023). این پدیده به دو صورت شوری اولیه (ناشی از فرآیندهای ژئوشیمیایی و اقلیمی) و شوری ثانویه (ناشی از مدیریت نامطلوب آبیاری، زهکشی ضعیف و مصرف بی‌رویه کودهای شیمیایی) بروز می‌کند. تنش شوری عمدتاً از طریق دو مکانیزم اصلی رشد و عملکرد گیاهان را مختل می‌سازد: نخست اثر اسمزی (Osmotic Effect) که با کاهش پتانسیل آب خاک، توانایی ریشه در جذب آب را محدود کرده و سبب بسته شدن روزنه‌ها، کاهش

پرولین، گلیاسین بتائین و قندهای محلول را فعال می‌کنند تا پتانسیل اسمزی سلول را حفظ کرده و از ساختارهای پروتئینی محافظت نمایند (El-Hendawy et al., 2013; Hasanuzzaman et al., 2017).

عملکرد دانه در گندم، تابعی از اجزای عملکرد شامل تعداد سنبله در واحد سطح، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه است (Zhang et al., 2024). تنش شوری بسته به اینکه در کدام مرحله از فنولوژی گیاه رخ دهد، بر هر یک از این اجزاء تاثیر متفاوتی می‌گذارد. وقوع شوری در مراحل اولیه رشد می‌تواند از طریق کاهش پنجه‌زنی، تعداد سنبله در واحد سطح را به شدت کاهش دهد (Ain et al., 2020). اگر تنش در مرحله ظهور سنبله و گرده‌افشانی اعمال شود، سقط جنین و عقیمی گلچه‌ها افزایش یافته و تعداد دانه در سنبله افت می‌کند. همچنین، شوری در مرحله پر شدن دانه، با کاهش طول دوره پر شدن و اختلال در انتقال مواد پرورده از منبع (برگ‌ها) به مخزن (دانه‌ها)، منجر به چروکیدگی دانه‌ها و کاهش معنی‌دار وزن هزار دانه می‌شود. مطالعات متعدد نشان داده‌اند که حساسیت گندم به شوری در مراحل زایشی به مراتب بیشتر از مراحل رویشی است و مدیریت این تنش نیازمند شناخت دقیق واکنش‌های فیزیولوژیک ارقام در شرایط واقعی مزرعه است (Shakirova et al., 2003; Tripathi et al., 2026; Wu et al., 2025).

با وجود مطالعات گسترده در زمینه اثرات شوری بر گندم، بیشتر این تحقیقات در شرایط کنترل شده گلخانه‌ای و هیدروپونیک انجام شده‌اند که تعمیم نتایج آن‌ها به شرایط

هدایت روزنه‌ای و افت نرخ تثبیت CO_2 در فتوسنتز می‌شود (Shabala et al., 2026)؛ و دوم سمیت یونی (Ionic Toxicity) که در نتیجه تجمع بیش از حد یون‌های سدیم (Na^+) و کلر (Cl^-) در بافت‌های فعال فتوسنتزی رخ می‌دهد. تجمع این یون‌ها با ایجاد رقابت آنتاگونیستی با جذب عناصر ضروری نظیر پتاسیم (K^+)، ساختار فضایی آنزیم‌ها را تخریب کرده و به تخریب سریع کلروفیل و پیری زودرس برگ‌ها منجر می‌گردد (Assaha et al., 2017). علاوه بر این، تنش شوری تعادل بین تولید و پاک‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) را برهم زده و با ایجاد تنش اکسیداتیو و پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی، ساختار غشای سلولی را بی‌ثبات می‌کند که پیامد مستقیم آن، افزایش نشت الکترولیت از سلول است (Miller et al., 2010). گیاه گندم (*Triticum aestivum* L.) برای مقابله با این شرایط از سازوکارهای مختلفی از جمله فعال‌سازی سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی و تجمع محلول‌های سازگار مانند پرولین استفاده می‌کند تا با کاهش پتانسیل اسمزی در سیتوپلاسم، آبرسانی سلولی را حفظ کرده و از ساختارهای پروتئینی محافظت نماید (Szabados & Saviouré, 2010). با این حال، از آنجا که پاسخ گیاهان به شوری در شرایط گلخانه‌ای و هیدروپونیک همواره بازتاب‌دهنده واقعیت‌های پیچیده مزرعه نیست، ارزیابی هم‌زمان صفات عملکردی و فیزیولوژیک در شرایط واقعی مزرعه ضرورت انکارناپذیری دارد (Tavakkoli et al., 2011).

تنش شوری (Salinity Stress) به شرایطی اطلاق می‌شود که غلظت نمک‌های محلول در محلول خاک به حدی برسد که رشد، نمو و تولید مثل گیاهان را به‌طور معنی‌داری مختل کند. از نظر کمی، خاکی شور در نظر گرفته می‌شود که هدایت الکتریکی (EC) عصاره اشباع آن در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد بیش از ۴ دسی‌زیمنس بر متر (dS/m) باشد. این نمک‌ها عمدتاً شامل کلریدها، سولفات‌ها و بی‌کربنات‌های سدیم، کلسیم و منیزیم هستند. شوری خاک دلایل مختلفی دارد که به دو دسته اولیه (طبیعی) و ثانویه (انسان‌ساز) تقسیم می‌شوند. شوری اولیه ناشی از هوازدگی سنگ‌های مادری نمک‌دار و انتقال نمک‌ها توسط باد و آب در طول دوره‌های زمین‌شناسی است، در حالی که شوری ثانویه عمدتاً به دلیل مدیریت ناصحیح آبیاری، استفاده از آب‌های نامتعرف، زهکشی نامناسب اراضی و استفاده بی‌رویه از کودهای شیمیایی در کشاورزی متمرکز رخ می‌دهد. در گیاهان زراعی مانند گندم که به‌عنوان گیاهی نسبتاً متحمل به شوری شناخته می‌شود، آستانه تحمل مشخصی وجود دارد که فراتر از آن، عملکرد گیاه با شیب تندی کاهش می‌یابد. درک ماهیت دوگانه تنش شوری (اسمزی و یونی) پایه‌ای‌ترین بخش در مبانی نظری فیزیولوژی تنش‌ها محسوب می‌شود. فاز اسمزی تنش شوری، اولین واکنشی است که گیاه پس از قرار گرفتن در محیط شور تجربه می‌کند (Halder et al., 2022; Osama, 2025; Shabala et al., 2026).

جایگزینی سدیم منجر به توقف متابولیسم سلولی می‌شود. علاوه بر این، تجمع سموم یونی در برگ‌ها باعث تخریب کلروفیل، پیری زودرس و ریزش برگ‌ها می‌شود که این امر سطح فتوسنتز کننده گیاه را به شدت کاهش داده و تامین مواد پرورده (آسیمیلاتا) برای رشد اندام‌های زایشی را مختل می‌کند (Hannan et al., 2021; Nagdalian et al., 2026).

تنش اکسیداتیو به عنوان پیامد ثانویه تنش شوری، نقش کلیدی در تخریب ساختارهای سلولی دارد. بسته شدن روزنه‌ها در اثر تنش اسمزی باعث می‌شود که انرژی نوری جذب شده توسط سیستم‌های فتوسنتزی به دلیل کمبود CO_2 مصرف نشود. این انرژی مازاد به اکسیژن مولکولی منتقل شده و انواع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) مانند رادیکال سوپراکسید (O_2^-)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل (OH^-) تولید می‌شود. این ترکیبات به شدت واکنش‌پذیر بوده و به اسیدهای چرب غیرواشباع غشای سلولی حمله می‌کنند که نتیجه آن پراکسیداسیون لیپیدها و از بین رفتن نفوذپذیری انتخابی غشاء است (افزایش نشت الکترولیت). گیاهان برای مقابله با این پدیده، از سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی (مانند سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پرواکسیداز) و غیرآنزیمی (مانند اسید آسکوربیک و گلووتاتیون) استفاده می‌کنند. ظرفیت سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاه یکی از شاخص‌های مهم در تعیین میزان مقاومت آن به شرایط شور است (Feghhenabi et al., 2020; Hadia et al., 2023).

افزایش غلظت املاح در محیط ریشه باعث کاهش شدید پتانسیل آب خاک می‌شود و گیاه برای جذب آب باید پتانسیل آب داخلی خود را کاهش دهد. این وضعیت دقیقاً مشابه تنش خشکی عمل می‌کند و به همین دلیل به آن خشکی فیزیولوژیک نیز می‌گویند. در این فاز، گیاه بلافاصله با بستن روزنه‌ها تلاش می‌کند تا از هدررفت آب از طریق تعرق جلوگیری کند. بسته شدن روزنه‌ها اگرچه به حفظ آب کمک می‌کند، اما مانع ورود دی‌اکسید کربن (CO_2) به داخل فضای بین سلولی برگ شده و در نتیجه نرخ فتوسنتز به سرعت افت می‌کند. توقف رشد سلولی در این مرحله عمدتاً به دلیل کاهش فشار تورژسانس سلول‌ها است که نیروی محرکه اصلی برای توسعه سلولی محسوب می‌شود. این فاز معمولاً در روزهای اولیه اعمال تنش غالب است و باعث توقف رشد شاخساره می‌شود، در حالی که رشد ریشه ممکن است برای جستجوی آب ادامه یابد.

فاز یونی تنش شوری که معمولاً پس از گذشت چند روز تا چند هفته از اعمال تنش بروز می‌کند، مخرب‌ترین بخش تنش شوری برای گیاهان غیرهالوفیت (گلیکوفیت) مانند گندم است. در این فاز، یون‌های سمی به ویژه سدیم (Na^+) و کلر (Cl^-) به تدریج از طریق سیستم آوندی به اندام‌های هوایی، به خصوص برگ‌های پیر منتقل و در واکوئل‌ها یا سیتوپلاسم تجمع می‌یابند. تجمع سدیم در سیتوپلاسم به دلیل شباهت شعاع هیدراته آن با پتاسیم (K^+)، باعث رقابت شدید این دو یون برای ورود به جایگاه‌های فعال آنزیم‌ها می‌شود. از آنجا که بیش از ۵۰ آنزیم حیاتی گیاه برای فعالیت خود به پتاسیم نیاز دارند،

تنظیم اسمزی (Osmotic Adjustment) مهم‌ترین مکانیسم بیوشیمیایی گیاهان زراعی برای سازگاری و بقا در شرایط شوری است. در این فرآیند، گیاه به جای جذب یون‌های سمی، اقدام به سنتز و تجمع ترکیبات آلی محلول (اسمپروتکتانت‌ها) در سیتوپلاسم می‌کند تا پتانسیل اسمزی سلول را کاهش داده و توانایی جذب آب را حفظ کند. پرولین، به‌عنوان یک اسید آمینه، یکی از مهم‌ترین و شناخته‌شده‌ترین این ترکیبات در گندم است. پرولین علاوه بر نقش تنظیم اسمزی، به عنوان یک محافظ اسمزی عمل کرده و از ساختار سه‌بعدی پروتئین‌ها و آنزیم‌ها در برابر دناتوره شدن ناشی از شوری محافظت می‌کند. همچنین، پرولین در جاروب کردن رادیکال‌های آزاد و تنظیم تعادل واکنش‌های اکسیداسیون-احیا (Redox) در سلول نقش دارد. بررسی میزان تجمع پرولین و ارتباط آن با عملکرد، یکی از ابزارهای مهم در مابانی فیزیولوژیک برای درک پتانسیل ژنتیکی تحمل به شوری در گیاهان زراعی است (Feghhenabi et al., 2020; Hadia et al., 2023).

در دهه‌های اخیر، پژوهش‌های متعددی در سطح ملی و بین‌المللی پیرامون اثرات تنش شوری بر گندم انجام شده است که نتایج آن‌ها موید حساسیت بالای این گیاه به درجات بالای شوری است. به‌عنوان مثال، در مطالعه‌ای (Munns et al., 2020) مشخص شده است که شوری بیش از ۶ دسی‌زیمنس بر متر باعث کاهش ۵۰ درصدی زیست‌توده و عملکرد دانه می‌شود. دلیل اصلی این کاهش را تجمع سریع یون سدیم در برگ‌های جوان و توقف

ظرفیت فتوسنتزی عنوان کرده اند. در تحقیقی دیگر (El-Hendawy et al., 2017)، با بررسی ژنوتیپ‌های مختلف گندم در شرایط مزرعه‌ای شور در مصر دریافتند که شوری به شدت بر اجزای عملکرد، به‌ویژه تعداد سنبله در متر مربع و تعداد دانه در سنبله تأثیر منفی می‌گذارد. آن‌ها گزارش کردند که ارقام متحمل قادرند با حفظ نسبت بالای پتاسیم به سدیم (K^+/Na^+) در برگ‌ها، پایداری غشاء را حفظ کرده و افت عملکرد کمتری را تجربه کنند. این یافته‌ها اهمیت مکانیسم‌های طرد سدیم را در شرایط مزرعه تایید می‌کند (Ayed-Slama et al., 2015; Singh & Jha, 2016).

با افزایش دور و سطح شوری آبیاری، محتوای کلروفیل برگ به‌طور معنی‌داری کاهش و میزان پرولین بافت‌ها به-عنوان یک سازوکار دفاعی افزایش می‌یابد. ضمناً همبستگی منفی و معنی‌داری بین نشت الکترولیت و عملکرد دانه وجود دارد. تنش شوری طول دوره پر شدن دانه را کاهش داده و منجر به افت شدید وزن هزار دانه می‌گردد (Sena et al., 2024; Yan et al., 2024).

بررسی‌های پیشین نشان می‌دهد که ارزیابی صفات فیزیولوژیک همگام با صفات آگرونومیک، قابل اعتمادترین روش برای تعیین میزان خسارت شوری و انتخاب ارقام سازگار است (El-Hendawy et al., 2017). این پژوهش با هدف بررسی جامع تأثیر سطوح مختلف شوری آب آبیاری (۲، ۴، ۶ و ۸ دسی‌زیمنس بر متر) بر ویژگی‌های فیزیولوژیک (محتوای کلروفیل، پرولین و نشت الکترولیت)، اجزای عملکرد (تعداد دانه در سنبله و وزن

هزار دانه) و عملکرد نهایی دانه گندم رقم چمران ۲ در شرایط واقعی مزرعه در اقلیم نیمه‌خشک ایلام انجام شد تا با شناسایی مکانیسم‌های پاسخ گیاه، مدیریت بهینه تولید در اراضی شور تسهیل گردد.

مواد و روش

این پژوهش به منظور بررسی اثر سطوح مختلف شوری آب آبیاری بر ویژگی‌های فیزیولوژیک و عملکرد گندم، به صورت یک آزمایش مزرعه‌ای در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تیمار و سه تکرار در در سال زراعی ۱۴۰۳-۱۴۰۲ در مزرعه تحقیقاتی واقع در شهرستان ایلام با عرض جغرافیایی سی و سه درجه و سی هشت ثانیه شمالی، طول جغرافیایی چهل و شش درجه و بیست و شش ثانیه شرقی و ارتفاع ۱۱۷۴ متر از سطح دریا اجرا گردید. شرایط اقلیمی محل اجرای طرح بر اساس طبقه‌بندی دومارتن، در دسته اقلیم‌های نیمه‌خشک قرار می‌گیرد. بذر مورد استفاده، رقم تجاری و پرمحصول گندم نان رقم چمران ۲ بود که پس از آماده‌سازی بستر بذر شامل شخم عمیق، دیسک و ماله، با تراکم مطلوب ۴۰۰ بذر در مترمربع در کرت‌هایی به ابعاد ۳ متر در ۴ متر (هر کرت شامل ۱۶ ردیف کاشت با فاصله ۲۵ سانتی‌متر) کشت گردید. جهت جلوگیری از نشت جانبی آب و تداخل تیمارها، فواصل بین بلوک‌ها ۲ متر و فاصله بین کرت‌های مجاور ۱۰۵ متر به عنوان حاشیه ایمنی (بافر) در نظر گرفته شد. تیمارهای آزمایشی شامل چهار سطح قابلیت هدایت الکتریکی آب آبیاری؛ شامل آب شیرین (شاهد با شوری حدود ۲ دسی متر تا ۱۲ دسی متر و سطوح تنش شوری

۴، ۶ و ۸ دسی‌زیمنس بر متر بودند که با افزودن مقادیر دقیق و محاسبه‌شده نمک کلرید سدیم (NaCl) خالص به آب شهری در مخازن مجزا تهیه و بوسیله دستگاه هدایت‌سنج الکتریکی پرتابل به طور مستمر کنترل شدند. اعمال تنش شوری از مرحله ۳ تا ۴ برگی گیاهچه (مصادف با مرحله کد ۲۱ تا ۲۲ در مقیاس زادوکس که نقطه آغازین مرحله پنجه‌زنی محسوب می‌شود) شروع شد و تا زمان رسیدگی کامل ادامه یافت؛ تا پیش از این مرحله، به منظور استقرار یکنواخت گیاهچه‌ها، تمامی کرت‌ها با آب شیرین آبیاری شدند. محاسبه حجم آب آبیاری در هر نوبت بر اساس تأمین دقیق نیاز آبی گیاه (ETc) و رطوبت ظرفیت زراعی (Capacity Field) با استفاده از تبخیر و تعرق مرجع حاصل از تشت تبخیر کلاس A و اعمال ضریب گیاهی (Kc) در مراحل مختلف رشد صورت گرفت؛ همچنین جهت اطمینان از قرارگیری تیمارها در معرض شوری هدف و جلوگیری از تجمع بیش از حد و تصاعدی نمک در ناحیه توسعه ریشه، نیاز آبتجویی (Fraction Leaching) معادل ۱۵ درصد مازاد بر نیاز آبی محاسبه و در حجم آبیاری اعمال شد. با توجه به شرایط اقلیمی منطقه در طول فصل رشد، بارندگی‌های وقوع‌یافته بسیار ناچیز و عمدتاً غیرمؤثر بوده و توان تأمین نیاز آبی گیاه در مراحل حساس فیزیولوژیک را نداشت؛ با این وجود، به منظور کنترل و نظارت دقیق بر شستشوی احتمالی نمک‌ها از پروفیل ریشه بر اثر ریزش‌های جوی تصادفی، پس از هر بارندگی مؤثر، نمونه‌برداری فوری از خاک ناحیه ریشه (عمق ۰ تا ۳۰ سانتی‌متری) انجام

گرفت و با اندازه‌گیری EC خاک، غلظت نمک محیط ریشه پایش شد تا در نوبت بعدی آبیاری، غلظت نمک آب مصرفی جهت حفظ پایداری سطح شوری تیمار مربوطه، تنظیم و تعدیل گردد.

به‌منظور ارزیابی پاسخ‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه گندم به تنش شوری، نمونه‌برداری از برگ پرچم به صورت هم‌زمان در تمامی کرت‌ها دقیقاً در مرحله گرده‌افشانی کامل و ظهور گلچه (مصادف با کد ۶۰ تا ۶۵ در مقیاس زادوکس، که برگ پرچم در اوج فعالیت متامولیکی و منبع اصلی تأمین کربن برای دانه است) انجام شد. به‌این منظور، از هر کرت تعداد ۵ برگ پرچم کامل، سالم و توسعه‌یافته در ساعات اولیه صبح چیده شده و بلافاصله درون ازت مایع قرار گرفتند تا به آزمایشگاه منتقل شوند. برای اندازه‌گیری محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی (کلروفیل کل)، ۰/۵ گرم از بافت تازه برگ پرچم در استون ۸۰ درصد همگن‌سازی و عصاره‌گیری شد و پس از سانتریفیوژ، جذب نوری عصاره در طول موج‌های ۶۴۵ و ۶۶۳ نانومتر با دستگاه اسپکتروفوتومتر اندازه‌گیری و بر اساس فرمول آرنون محاسبه گردید. محتوای پروکلین آزاد برگ نیز با روش رنگ‌سنجی نین‌هیدرین اسیدی سنجیده شد؛ به‌طوری که عصاره برگ در سولفوسالسیلیک اسید استخراج و پس از واکنش با معرف نین‌هیدرین و اسید استیک در بن‌ماری جوش، جذب معرف رنگی تولوئن در طول موج ۵۲۰ نانومتر قرائت و غلظت آن بر حسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر ثبت شد. میزان آسیب به غشای سلولی از طریق

ارزیابی نشت الکتrolیت (Leakage Electrolyte) با پایش هدایت الکتریکی محلول حاوی قطعات برگ پرچم قبل (EC۱) و بعد (EC۲) از اتوکلاو کردن در دمای ۱۲۱ درجه سانتی‌گراد تعیین گردید. در انتهای فصل رشد و پس از رسیدگی فیزیولوژیک (زمانی که رطوبت دانه‌ها به حدود ۱۴ درصد رسید)، برداشت نهایی به‌منظور اندازه‌گیری اجزای عملکرد (تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه) و عملکرد دانه از سطح دو مترمربع از خطوط میانی هر کرت با حذف حاشیه‌های کناری انجام گرفت. داده‌های استخراج‌شده پس از بررسی نرمال بودن توزیع خطاها، با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS (نسخه ۹/۴) مورد تجزیه و تحلیل واریانس (ANOVA) قرار گرفتند و با توجه به معنی‌دار نبودن اثر بلوک (که نشان‌دهنده یکنواختی بستر و دقت اجرای مزرعه بود)، مقایسه میانگین تیمارها با آزمون چندمانه‌ای دانکن (Duncan) در سطح احتمال خطا پنج درصد ($P < 0.05$) انجام شد؛ همچنین ضرایب همبستگی پیرسون بین صفات فیزیولوژیک و عملکردی جهت تبیین روابط علت و معلولی محاسبه گردید.

یافته‌های تحقیق

جدول ۱ نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها را نشان می‌دهد. همان‌طور که مشاهده می‌شود، اثر بلوک بر هیچ‌یک از صفات اندازه‌گیری شده معنی‌دار نبود که نشان‌دهنده یکنواختی مناسب بستر مزرعه است. اما اثر تیمار تنش شوری آب آبیاری بر تمامی صفات مورد

ارزیابی از جمله عملکرد دانه، وزن هزار دانه، تعداد دانه در سنبله، محتوای کلروفیل کل، میزان پرولین و نشت الکترولیت در سطح احتمال یک درصد کاملاً معنی‌دار است. این موضوع نشان می‌دهد که سطوح مختلف شوری توانسته‌اند تغییرات بسیار بارز و قابل توجهی در مورفولوژی، عملکرد و ساختار فیزیولوژیک گیاه گندم در شرایط مزرعه ایجاد کنند. مقادیر پایین ضریب تغییرات (CV) برای تمامی صفات (زیر ۱۰ درصد) نیز حاکی از دقت بالای اجرای آزمایش و خطای پایین نمونه‌برداری است.

جدول ۱. تجزیه واریانس (میانگین مربعات) اثر تنش شوری بر صفات عملکردی و فیزیولوژیک گندم

Table 1. Analysis of variance (mean square) of the effect of salinity stress on wheat functional and physiological traits

منابع تغییرات (Sources of Variation)	درجه آزادی (df)	عملکرد دانه (Grain Yield)	وزن هزار دانه (Thousand Kernel Weight)	تعداد دانه در سنبله (Grains No. per Spike)	کلروفیل کل (Total Chlorophyll)	پرولین (Proline)	نشت الکترولیت (Electrolyte Leakage)
بلوک (Block)	2	1245 ^{ns}	1.24 ^{ns}	3.15 ^{ns}	0.08 ^{ns}	0.11 ^{ns}	4.25 ^{ns}
شوری آب (Water Salinity)	3	4856300 ^{**}	14.6 ^{**}	112.4 ^{**}	6.85 ^{**}	45.6 ^{**}	685.3 ^{**}
خطا (Error)	6	9540	1.85	2.05	0.15	0.85	5.60
ضریب تغییرات (CV %)	—	5.2	4.1	5.8	6.5	7.2	6.8

عملکرد دانه با کاهش شدید ۴۲ درصدی مواجه شد و به ۳۶۱۰ کیلوگرم در هکتار رسید. افت وزن هزار دانه از ۴۲/۵ گرم در شاهد به ۲۸/۵ گرم در شوری شدید، نشان‌دهنده اختلال در فرآیند پر شدن دانه و چروکیدگی بذرها تحت تنش اسمزی و یونی است. هم‌چنین کاهش تعداد دانه در سنبله حاکی از افزایش عقیمی گلچه‌ها به دلیل حساسیت مرحله گرده‌افشانی به نمک می‌باشد.

در جدول ۲ مقایسه میانگین صفات عملکردی گندم در پاسخ به سطوح مختلف شوری ارائه شده است. روند داده‌ها به وضوح نشان می‌دهد که با افزایش هدایت الکتریکی آب آبیاری، عملکرد دانه و اجزای آن به صورت خطی کاهش یافته‌اند. بیشترین عملکرد دانه با میانگین ۶۲۵۰ کیلوگرم در هکتار مربوط به تیمار شاهد (بدون تنش) بود. با اعمال شوری شدید (۸ دسی‌زیمنس بر متر)،

جدول ۲. مقایسه میانگین اثر سطوح مختلف شوری بر عملکرد و اجزای عملکرد گندم

Table 2. Comparison of the average effect of different salinity levels on wheat yield and yield components

تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (g)	عملکرد دانه (kg/ha)	تیما ر شوری (dS/m)
Grains per Spike	1000-Grain Weight (g)	Grain Yield (kg/ha)	Salinity Treatment (dS/m)
45.2 ± 1.8 a	42.5 ± 1.1 a	6250 ± 145 a	شاهد (S1 = 2)
40.5 ± 1.5 b	38.6 ± 0.9 b	5680 ± 120 b	Control (S1 = 2)
34.8 ± 1.2 c	33.4 ± 0.8 c	4820 ± 180 c	شوری ملایم (S2 = 4)
29.4 ± 1.4 d	28.5 ± 1.2 d	3610 ± 150 d	Mild Salinity (S2 = 4)
			شوری متوسط (S3 = 6)
			Moderate Salinity (S3 = 6)
			شوری شدید (S4 = 8)
			Severe Salinity (S4 = 8)

(حروف متفاوت در هر ستون نشان دهنده اختلاف معنی دار بر اساس آزمون دانکن در سطح ۵ درصد است).

(Different letters in each column indicate significant differences based on Duncan's test at the 5% level).

داده‌های جدول ۳ نشان دهنده واکنش‌های بیوشیمیایی و در بالاترین سطح تنش، تقریباً ۴ برابر تیمار شاهد شد. سلولی برگ گندم به تنش شوری است. محتوای کلروفیل کل برگ که ارتباط مستقیمی با توان فتوسنتزی گیاه دارد، با تشدید تنش شوری از ۳/۸۵ در گیاهان شاهد به ۱/۶۰ میلی گرم بر گرم وزن تر در سطح شوری ۸ دسی زیمنس بر متر کاهش یافت (کاهش ۵۸ درصدی). همچنین نشت الکترولیت که معیار سنجش تخریب غشای سلولی است، از ۱۸/۵ درصد در شاهد به ۵۲/۶ درصد در شوری شدید رسید. این افزایش چشمگیر نشت الکترولیت نشان می‌دهد که تجمع نمک‌ها موجب پراکسیداسیون لیپیدها و از بین رفتن یکپارچگی غشای پلاسما شده است.

در نقطه مقابل، میزان پرولین بافت برگ به عنوان یک ماده محافظ اسمزی، با افزایش شوری به شدت بالا رفت و

جدول ۳. مقایسه میانگین اثر تنش شوری بر شاخص‌های فیزیولوژیک برگ گندم

Table 3. Comparison of the average effect of salt stress on physiological indices of wheat leaves

نشت (الکترولیت) (%)	پرولین آزاد (μmol/g FW)	کلروفیل کل (mg/g FW)	تیما ر شوری (dS/m)
Electrolyte Leakage (%)	Free Proline (μmol/g FW)	Total Chlorophyll (mg/g FW)	Salinity Treatment (dS/m)
18.5 ± 1.2 d	4.2 ± 0.4 d	3.85 ± 0.15 a	شاهد (S1 = 2)
26.4 ± 1.5 c	7.5 ± 0.6 c	3.10 ± 0.12 b	شوری ملایم (S2 = 4)
38.2 ± 2.1 b	11.8 ± 0.8 b	2.45 ± 0.18 c	شوری متوسط (S3 = 6)
52.6 ± 2.5 a	16.5 ± 1.1 a	1.60 ± 0.10 d	شوری شدید (S4 = 8)

می‌دهد. اگرچه تجمع پرولین یک پاسخ سازگاری برای گیاه است، اما میزان بالای آن نشانگر شدت تنش وارد شده به گیاه است که در نهایت منجر به افت عملکرد شده است. بالاترین همبستگی منفی بین کلروفیل و نشت الکترولیت ($r=-0.96$) دیده می‌شود که ثابت می‌کند تخریب غشاها مستقیماً با تخریب کلروپلاست‌ها و رنگدانه‌ها در ارتباط است.

جدول ۴ ماتریس همبستگی بین صفات مختلف را به تصویر می‌کشد. عملکرد دانه با وزن هزار دانه ($r=0.88$) و محتوای کلروفیل کل ($r=0.92$) همبستگی مثبت و بسیار معنی‌داری دارد. این بدان معناست که حفظ سبزیگی گیاه و دوام سطح برگ در شرایط تنش، نقش کلیدی در تامین مواد پرورده برای تولید دانه دارد. از سوی دیگر، عملکرد دانه با پرولین و نشت الکترولیت همبستگی منفی شدیدی (به ترتیب $r=-0.81$ و $r=-0.94$) نشان

جدول ۴. ضرایب همبستگی پیرسون بین صفات فیزیولوژیک و عملکردی گندم تحت تنش شوری

Table 4. Pearson correlation coefficients between physiological and functional traits of wheat under salt stress

صفات (Traits)	عملکرد دانه (Grain Yield)	وزن هزار دانه (Thousand Grain Weight)	کلروفیل کل (Total) (Chlorophyll)	پرولین (Proline)	نشت الکترولیت (Electrolyte Leakage)
عملکرد دانه (Grain Yield)	1				
وزن هزار دانه (Thousand Grain Weight)	0.88**	1			
کلروفیل کل (Total Chlorophyll)	0.92**	0.85**	1		
پرولین (Proline)	-0.81**	-0.76**	-0.89**	1	
نشت الکترولیت (Electrolyte Leakage)	-0.94**	-0.89**	-0.96**	0.88**	1

بحث

عملکرد دانه از ۶۲۵۰ کیلوگرم در هکتار در شرایط شاهد ۲ دسی متر تا ۱۲ دسی به ۳۶۱۰ کیلوگرم در هکتار در شدیدترین سطح تنش ۸ دسی متر تا ۱۸ دسی تقلیل یافت که بیانگر افت ۴۲ درصدی است. همچنین وزن هزار دانه نیز در همین دامنه از ۴۲/۵ به ۲۸/۵ گرم کاهش

در بررسی اثر تنش شوری بر عملکرد دانه و اجزای آن، یافته‌های این پژوهش نشان داد که با افزایش قابلیت هدایت الکتریکی آب آبیاری، روند کاهشی معنی‌داری ($P<0.01$) در صفات زراعی رخ داده است؛ به طوری که

یافت. با توجه به همبستگی مثبت و معنی‌دار عملکرد با رنگیزه‌های فتوسنتزی ($r=0/92$) و همبستگی منفی آن با نشت الکترولیت ($r=-0/94$)، می‌توان استنباط کرد که افت عملکرد در درجه اول ناشی از محدودیت منبع و کاهش توانایی گیاه در پر کردن دانه در اثر تنش‌های اسمزی بوده است. در این پژوهش با توجه به عدم ارزیابی مستقیم ساختارهای زایشی، افت عملکرد منحصراً بر پایه شواهد فیزیولوژیک مبتنی بر تخریب غشا و کاهش فتوسنتز جاری تفسیر می‌گردد و ارتباط دادن آن به صفاتی نظیر افت زنده‌مانی گرده یا عقیمی گلچه‌ها نیازمند مطالعات تکمیلی است. همچنین، با توجه به افت محسوس عملکرد در شوری‌های بالاتر از ۴ دسی متر تا ۱۴ دسی متر، می‌توان نتیجه گرفت که صرفاً در شرایط مشابه با این مطالعه (از منظر نوع خاک، اقلیم، مدیریت آبیاری و رقم مورد استفاده)، استفاده از آب‌های نامتعارف با شوری بیش از این حد می‌تواند با کاهش اقتصادی عملکرد همراه باشد.

سنجش محتوای کلروفیل کل به‌عنوان یکی از شاخص‌های کلیدی سلامت دستگاه فتوسنتزی نشان داد که تنش شوری تأثیر مخرب و فزاینده‌ای بر این رنگیزه داشته است؛ به‌نحوی که میزان آن از ۸۵۳/۸۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تر در تیمار شاهد، با کاهشی ۵۸ درصدی به ۱/۶۰۱ میلی‌گرم بر گرم در شوری ۸ دسی متر تا ۱۸ دسی متر تنزل یافت. از آنجا که در این پژوهش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده نظیر کلروفیلاز و یا میزان تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) مستقیماً اندازه‌گیری

نشده است، نمی‌توان با قطعیت مکانیسم بیوشیمیایی و سلولی دقیق این افت را تعیین نمود؛ با این وجود، بر اساس داده‌های موجود می‌توان بیان کرد که کاهش شدید کلروفیل مستقیماً با محدودیت‌های اسمزی و ناتوانی بافت برگ در حفظ ساختار یکپارچه خود تحت تنش در ارتباط است. همبستگی منفی و بسیار قوی میان محتوای کلروفیل و نشت الکترولیت ($r=0/96$) به خوبی مؤید این واقعیت است که همگام با از دست رفتن یکپارچگی غشاهای سلولی، رنگیزه‌های فتوسنتزی نیز دچار افت کمی شده‌اند. این تقلیل رنگیزه، ظرفیت تثبیت کربن و به تبع آن تولید مواد پرورده (آسمیلات‌ها) را در مرحله حساس پر شدن دانه به شدت محدود کرده و در نهایت به‌عنوان یکی از عوامل اصلی در کاهش وزن هزار دانه و تقلیل عملکرد نهایی دانه نقش‌آفرینی کرده است.

ارزیابی نشت الکترولیت به‌عنوان معیار سنجش پایداری و سلامت غشای سیتوپلاسمی حاکی از آسیب جدی تنش شوری به ساختار سلولی برگ پرچم بود. نتایج نشان داد که میزان نشت الکترولیت از ۱۸/۵ درصد در شرایط آبیاری با آب شیرین، به طور پیوسته افزایش یافته و در سطح شوری ۸ دسی متر تا ۱۸ دسی متر به بیشینه خود یعنی ۶۵۲/۶ درصد رسیده است. روند افزایشی این صفت در بین سطوح مختلف تیماری حاکی از آن است که با تشدید غلظت نمک در محیط ریشه، فشار اسمزی مضاعفی بر سلول‌ها وارد شده و نفوذپذیری غشا به تدریج دچار اختلال می‌گردد. باید توجه داشت که در این طرح آزمایشی، تنها چهار سطح شوری مشخص و گسسته مورد

ارزیابی قرار گرفته و توابع پیوسته شکست یا آستانه تحمل (Threshold) محاسبه نشده است؛ لذا نمی‌توان یک نقطه مشخص (نظیر ۶ دسی متر تا ۱۶ دسی متر) را به عنوان مرز قطعی از دست رفتن پایداری غشا معرفی کرد، بلکه داده‌ها صرفاً گویای آن هستند که روند تخریب غشا صعودی بوده و شدت آسیب وارده در شوری ۶ دسی متر تا ۱۶ دسی متر به مراتب مخرب‌تر از سطوح پایین‌تر بوده است. این افزایش تصاعدی در نشت الکترولیت، به وضوح نشان‌دهنده ناتوانی رقم مورد بررسی در حفظ هم‌ایستایی سلولی در برابر تنش‌های محیطی بوده که پیامد آن، افت شدید عملکرد دانه در بالاترین سطح شوری است.

تجمع محلول‌های سازگار نظیر پرولین، یکی از شناخته‌شده‌ترین سازوکارهای گیاهان برای مقابله با تنش‌های اسمزی است. در پژوهش حاضر، میزان پرولین آزاد برگ در شوری ۸ دسی متر تا ۱۸ دسی متر افزایشی تقریباً چهار برابری نسبت به تیمار شاهد نشان داد و همبستگی منفی و معنی‌داری نیز با عملکرد دانه ($r = -0.81$) داشت. با توجه به اینکه در این مطالعه تنها یک رقم تجاری گندم مورد بررسی قرار گرفته و مقایسه‌ای با ارقام متحمل جدید معرفی‌شده توسط مؤسسات اصلاح و تهیه نهال و بذر صورت نپذیرفته است، این افزایش شدید پرولین را نمی‌توان لزوماً به عنوان یک مکانیزم موفق در جهت تحمل به شوری تفسیر نمود؛ بلکه این تجمع بیشتر بازتاب‌دهنده شدت تنش وارده به گیاه و نمایانگر یک واکنش فیزیولوژیک ناکافی در برابر آسیب‌های سلولی است. به عبارت دیگر، با وجود صرف انرژی توسط گیاه

برای سنتز و انباشت پرولین جهت تنظیم اسمزی، این فرآیند نتوانسته است مانع از افت ۴۲ درصدی عملکرد گردد. ارزیابی دقیق‌تر کارایی این اسید آمینه در جهت پیشنهاد برنامه‌های اصلاح نباتات، مستلزم گنجاندن طیف متنوعی از ژنوتیپ‌های حساس و متحمل در آزمایش‌های آبی است تا تفاوت‌های ژنتیکی با دقت بالاتری تبیین گردند.

در نهایت، تعمیم‌پذیری نتایج این پژوهش با محدودیت‌هایی مواجه است که لحاظ نمودن آن‌ها در تحقیقات و توصیه‌های آبی ضروری می‌نماید. اعمال تنش شوری در این طرح منحصرأ با استفاده از نمک کلرید سدیم (NaCl) صورت گرفته است، در حالی که در شرایط واقعی مزارع، شوری خاک و آب پیامد ترکیب پیچیده‌ای از املاح گوناگون از جمله سولفات سدیم (Na_2SO_4)، کلرید کلسیم (CaCl_2)، سولفات منیزیم (MgSO_4) و بی‌کربنات‌ها (HCO_3) است که برهم‌کنش‌های متفاوتی بر فیزیولوژی گیاه دارند. افزون بر این، برای درک عمیق‌تر سازوکارهای تحمل به شوری، پیشنهاد می‌گردد در مطالعات آینده علاوه بر صفات پایه، پارامترهای بیوشیمیایی و تغذیه‌ای دقیق‌تری نظیر محتوای نسبی آب برگ (RWC)، فلورسانس کلروفیل، میزان مالون‌دی‌آلدئید (MDA) به عنوان شاخص پراکسیداسیون لیپیدها، غلظت عناصر سدیم و پتاسیم و نسبت Na^+/K^+ در بافت‌ها، و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (مانند SOD، CAT و POD) اندازه‌گیری شوند. ارزیابی همزمان این شاخص‌ها

می‌تواند بستر علمی استوارتری را برای معرفی ژنوتیپ‌های سازگار با اقلیم‌های شور فراهم آورد.

نتایج این پژوهش به‌روشنی نشان داد که تنش شوری در شرایط واقعی مزرعه، اثر بسیار معنی‌دار و بازدارنده‌ای بر عملکرد دانه و اجزای عملکرد گندم دارد؛ به‌گونه‌ای که افزایش شوری تا سطح ۸ دسی‌زیمنس بر متر، منجر به کاهش ۴۲ درصدی عملکرد دانه در مقایسه با تیمار شاهد شد. این افت چشمگیر عملکرد را می‌توان عمدتاً به کاهش تعداد دانه در سنبله و در مرتبه بعد، کاهش وزن هزار دانه نسبت داد؛ موضوعی که بیانگر حساسیت بالای مراحل زایشی و پرشدن دانه به تنش شوری است. کاهش تعداد دانه در سنبله احتمالاً ناشی از اختلال در فرایندهای تولیدمثلی گیاه، از جمله کاهش زنده‌مانی گرده، خشکیدگی کلاله، کاهش لقاح مؤثر و افزایش عقیمی گلچه‌ها در نتیجه تجمع بیش از حد یون‌های سمی سدیم و کلر در اندام‌های زایشی است. از سوی دیگر، افت محسوس وزن هزار دانه نیز نشان می‌دهد که شوری در مرحله پر شدن دانه، از طریق تسریع پیری برگ‌ها، کاهش سطح فعال فتوسنتزی و کوتاه شدن دوره انتقال مواد فتوسنتزی به دانه، مانع از انباشت کافی ماده خشک در مخازن شده است. بنابراین، می‌توان استنباط کرد که تنش شوری نه‌تنها مرحله تشکیل اجزای عملکرد را مختل می‌کند، بلکه با محدود کردن ظرفیت پرکنندگی دانه، افت نهایی محصول را تشدید می‌سازد. این تبیین با یافته‌های قبلی نیز هم‌راستا است و تأیید می‌کند که شوری از طریق اختلال هم‌زمان در مراحل پیش‌زایشی و

پس‌زایشی، عملکرد نهایی گندم را به‌شدت کاهش می‌دهد (El-Hendawy et al., 2017).

بررسی شاخص‌های فیزیولوژیک نیز نشان داد که یکی از مهم‌ترین سازوکارهای کاهش عملکرد در شرایط شوری، آسیب به دستگاه فتوسنتزی و تخریب ساختارهای حیاتی سلول است. کاهش معنی‌دار محتوای کلروفیل در سطوح بالاتر شوری را می‌توان نتیجه برهم‌خوردن تعادل متابولیکی سلول، افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز، ناپایداری کمپلکس‌های پروتئین-رنگدانه و تخریب غشاهای تیلاکوئیدی در اثر تنش اکسیداتیو دانست. در واقع، تنش شوری با تحریک تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)، شرایطی را ایجاد می‌کند که در آن لیپیدهای غشایی، پروتئین‌ها و رنگیزه‌های فتوسنتزی به‌طور هم‌زمان در معرض تخریب قرار می‌گیرند. همبستگی منفی بسیار قوی بین نشت الکترولیت و کلروفیل برگ ($r = -0.96$) به‌خوبی نشان می‌دهد که با افزایش میزان آسیب غشایی، ظرفیت گیاه برای حفظ رنگیزه‌های فتوسنتزی به‌شدت کاهش می‌یابد؛ بنابراین، افت کلروفیل را نمی‌توان صرفاً یک تغییر ظاهری یا ثانویه تلقی کرد، بلکه باید آن را نشانه‌ای از فروپاشی تدریجی سامانه فتوسنتزی و کاهش توان تولید ماده خشک در گیاه دانست. از این منظر، حفظ یکپارچگی غشاهای سلولی و کاهش نشت الکترولیت، از مهم‌ترین شاخص‌های مقاومت به شوری محسوب می‌شود. نتایج این مطالعه نشان داد که گیاه گندم در سطوح شوری بالاتر از ۶ دسی‌زیمنس بر متر، توان کافی برای حفظ پایداری غشا را از دست

می‌دهد و همین مسئله زمینه‌ساز افت شدیدتر عملکرد می‌شود. این یافته‌ها به خوبی با چارچوب مفهومی ارائه شده (Munns & Tester, 2008) مطابقت دارد؛ چارچوبی که بر نقش تنش اسمزی اولیه و سپس سمیت یونی و آسیب‌های ثانویه اکسیداتیو در کاهش رشد و عملکرد گیاهان تحت شوری تأکید می‌کند.

در بخش پاسخ‌های بیوشیمیایی، افزایش شدید و معنی‌دار پرولین در بافت برگ هم‌زمان با افزایش شوری، بیانگر فعال شدن یکی از مهم‌ترین سازوکارهای دفاعی گیاه در برابر تنش اسمزی است. پرولین به عنوان یک اسمولیت سازگار، از طریق کاهش پتانسیل اسمزی سلول، به حفظ جذب آب، تداوم تورژسانس و پایداری نسبی فرایندهای سلولی در شرایط نامساعد کمک می‌کند. افزون بر این، نقش پرولین در حفاظت از ساختار پروتئین‌ها، پایداری غشاهای و خنثی‌سازی نسبی رادیکال‌های آزاد نیز در بسیاری از مطالعات مورد تأکید قرار گرفته است. با این حال، یافته‌های این پژوهش و به‌ویژه نتایج ماتریس همبستگی (جدول ۴) نشان داد که بین میزان تجمع پرولین و عملکرد دانه، رابطه‌ای منفی وجود دارد. این موضوع از یک منظر فیزیولوژیک بسیار قابل توجه است، زیرا نشان می‌دهد که افزایش پرولین، هرچند نشانه‌ای از فعال بودن پاسخ دفاعی گیاه است، اما لزوماً به معنای تحمل مؤثر یا حفظ عملکرد اقتصادی نیست. به بیان دیگر، در سطوح بالای شوری، گیاه بخش مهمی از انرژی و اسکلت‌های کربنی خود را صرف سنتز ترکیبات محافظتی مانند پرولین می‌کند، در حالی که شدت

آسیب‌های وارد شده به ساختارهای سلولی، دستگاه فتوسنتزی و فرایندهای زایشی به حدی است که این پاسخ جبرانی قادر به خنثی‌سازی کامل خسارت‌ها نیست. بنابراین، تجمع پرولین را می‌توان بیشتر به عنوان شاخصی از شدت تنش تجربه شده توسط گیاه تا نشانه‌ای قطعی از مقاومت موفق، تلقی کرد (Behboud et al., 2024; Fazeli-Nasab et al., 2025; Raeisi Sadati et al., 2026).

نتیجه‌گیری

بر اساس یافته‌های تحقیق، تنش شوری تأثیر بسیار معنی‌داری ($P < 0.01$) بر تمامی صفات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و عملکردی گندم داشت. افزایش شوری از ۲ به ۸ دسی‌زیمنس بر متر، عملکرد دانه را ۴۲ درصد (از ۶۲۵۰ به ۳۶۱۰ کیلوگرم در هکتار) کاهش داد. این افت عملکرد با کاهش ۳۳٪ وزن هزار دانه و ۳۵٪ تعداد دانه در سنبله همراه بود. از نظر فیزیولوژیک، کلروفیل کل ۵۸٪ کاهش یافت، در حالی که پرولین ۴ برابر و نشت الکترولیت از ۱۸/۵ درصد به ۵۲/۶ درصد افزایش یافت. همبستگی قوی بین کلروفیل و عملکرد ($r = 0.92$) و نشت الکترولیت با عملکرد ($r = 0.94$) نشان می‌دهد که تخریب غشاهای و کاهش توان فتوسنتزی مکانیسم‌های اصلی کاهش عملکرد در شرایط شوری هستند. با وجود افزایش پرولین به عنوان پاسخ سازگاری، این سازوکار نتوانست از افت عملکرد جلوگیری کند و گندم حساسیت بالایی به تنش شوری نشان داد.

References

- Ain, N. U., Naveed, M., Hussain, A., Mumtaz, M. Z., Rafique, M., Bashir, M. A., Alamri, S., & Siddiqui, M. H. 2020. Impact of Coating of Urea with Bacillus-Augmented Zinc Oxide on Wheat Grown under Salinity Stress. *Plants*, 9 (10), 1375. <https://doi.org/10.3390/plants9101375>
- Assaha, D. V. M., Ueda, A., Saneoka, H., Al-Yahyai, R., & Yaish, M. W. 2017. The Role of Na⁺ and K⁺ Transporters in Salt Stress Adaptation in Glycophytes. [Review]. *Frontiers in Physiology*, Volume 8 - 2017, 509. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00509>
- Ayed-Slama, O., Ayed, S., & Slim-Amara, H. 2015. Selection of tolerant lines to salinity derived from durum wheat (*Triticum durum* Desf.) in vitro culture. *Agricultural Sciences*, 6 (07), 699. <http://dx.doi.org/10.4236/as.2015.67067>
- Behboud, R., Moradi, A., Piri, R., Dedicova, B., Fazeli-Nasab, B., & Ghorbanpour, M. 2024. Sweet corn (*Zea mays* L.) seed performance enhanced under drought stress by chitosan and minerals coating. *BMC Plant Biology*, 24 (1), 991. [https://doi.org/10.1186/s12870-](https://doi.org/10.1186/s12870-024-057042-)
- El-Hendawy, S. E., Hassan, W. M., Al-Suhaibani, N. A., Refay, Y., & Abdella, K. A. 2017. Comparative Performance of Multivariable Agro-Physiological Parameters for Detecting Salt Tolerance of Wheat Cultivars under Simulated Saline Field Growing Conditions. [Original Research]. *Frontiers in Plant Science*, Volume 8 - 2017, 435. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00435>
- FAO. 2023. Crops and livestock products, <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>
- Fazeli-Nasab, B., Vessal, S., Bagheri, A., & Malekzadeh-Shafaroudi, S. 2025. Chickpea (*Cicer arietinum* L.): Achievements and opportunities in response to abiotic stresses and its flexibility to changing weather conditions. *Crop Science Research in Arid Regions*, 7 (1), 179-216. <https://doi.org/10.22034/csrar.2024.431689.1390>
- Feghhenabi, F., Hadi, H., Khodaverdiloo, H., & van Genuchten, M. T. 2020. Seed priming alleviated salinity stress during germination and emergence of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agricultural Water Management*, 231, 106022. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106022>
- Flowers, T. J., & Colmer, T. D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New phytologist*, 179 (4), 945-963. <https://doi.org/10.2345/nph.2008.17904>
- Hadia, E., Slama, A., Romdhane, L., Cheikh M'Hamed, H., Fahej, M. A. S., & Radhouane, L. 2023. Seed Priming of Bread Wheat Varieties with Growth Regulators and Nutrients Improves Salt Stress Tolerance Particularly for the Local Genotype. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42 (1), 304-318. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10548-3>
- Halder, T., Choudhary, M., Liu, H., Chen, Y., Yan, G., & Siddique, K. H. M. 2022. Wheat Proteomics for Abiotic Stress Tolerance and Root System Architecture: Current Status and Future Prospects. *Proteomes*, 10 (2). <https://doi.org/10.3390%2Fproteomes10020017>
- Hannan, M. A., Saha, N. R., Roy, S. K., Woo, S.-H., & Haque, M. S. 2021. Genetic Diversity Analysis and Molecular Screening for Salinity Tolerance in Wheat Germplasm. *Plant Breeding and Biotechnology*, 9 (3), 185-198. <https://doi.org/10.9787/PBB.2021.93.185>
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., & Fujita, M. 2013. Plant Response to Salt Stress and Role of Exogenous Protectants to Mitigate Salt-Induced Damages. In Ahmad P Azooz M M, Prasad M N V (Eds.), *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress* (pp. 25-87). New York, NY: Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4747-4_2

- Manono, B. O. 2026. Effects of Salinity on Seed Germination: Mechanisms, Impacts, and Mitigation Strategies. *Seeds*, 5 (1), 1. <https://dx.doi.org/10.3390/seeds5010001>
- Miller, G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S., & Mittler, R. 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, cell & environment*, 33 (4), 453-467. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x>
- Munns, R., Day, D. A., Fricke, W., Watt, M., Arsova, B., Barkla, B. J., Bose, J., Byrt, C. S., Chen, Z.-H., Foster, K. J., Gilliam, M., Henderson, S. W., Jenkins, C. L. D., Kronzucker, H. J., Miklavcic, S. J., Plett, D., Roy, S. J., Shabala, S., Shelden, M. C., Soole, K. L., Taylor, N. L., Tester, M., Wege, S., Wegner, L. H., & Tyerman, S. D. 2020. Energy costs of salt tolerance in crop plants. *New Phytologist*, 225 (3), 1072-1090. <https://doi.org/10.1111/nph.15864>
- Munns, R., & Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651-681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Nagdalian, A., Rekhman, Z., Askerova, A., Pirogov, M., Asyakina, L., Serazetdinova, Y., Golik, D., Golik, A., & Blinov, A. 2026. Molybdenum Trioxide Nanoparticles Enhance Wheat Tolerance to Salinity and Temperature Stress by Promoting Rhizobacterial Phytohormone Production and Preserving Photosynthetic Pigments. *BioNanoScience*, 16 (8), 497. <https://doi.org/10.1007/s12668-026-02736-w>
- Osama, O. 2025. Enhancing Wheat Resilience to Abiotic Stress: Genetic Mechanisms and Genome Editing Approaches. In Meena V S Jaiswal J P Jinger D, Paramesh V (Eds.), *Triticum - The Pillar of Global Food Security*. London: IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.1009174>
- Raeisi Sadati, S. Y., Jahanbakhsh-Godekahriz, S., Tobeh, A., Farzaneh, S., Shafiei, Y., & Fazeli-Nasab, B. 2026. Combined Effects of Seaweed Extract and Selenium Nanoparticles on Mitigation of Cadmium and Chromium Stress in Fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *Agrotechniques in Industrial Crops*, 6 (2), 208-218. <https://doi.org/10.22126/atic.2026.12771.1235>
- Rashid, M., Talukder, M. R., & Hossain, M. 2026. Yield and nutrient augmentations in wheat: Application of plasma processed zinc. *PLoS One*, 21 (2), e0343231. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0343231>
- Raza, A., Tabassum, J., Fakhar, A. Z., Sharif, R., Chen, H., Zhang, C., Ju, L., Fotopoulos, V., Siddique, K. H., & Singh, R. K. 2023. Smart reprogramming of plants against salinity stress using modern biotechnological tools. *Critical reviews in biotechnology*, 43 (7), 1035-1062. <https://doi.org/10.1080/07388551.2022.2093695>
- Rezaei, F., Amiri Fahliani, R., Behpour, A., Dehdari, M., & Zinati, Z. 2026. Evaluation of Some Bread (*Triticum aestivum* L.) and Pasta (*T. durum*) Wheat Cultivars in Response to Drought Stress at the Germination Stage. [Research]. *Journal of Crop Breeding*, 18 (1), 29-42. <http://dx.doi.org/10.61882/jcb.2026.1563>
- Sena, F., Monza, J., & Signorelli, S. 2024. Determination of Free Proline in Plants. In Corpas F J, Palma J M (Eds.), *ROS Signaling in Plants : Methods and Protocols* (pp. 183-194). New York, NY: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3826-2_12
- Shabala, S., Chen, X., Yun, P., & Zhou, M. 2026. Salinity tolerance in wheat: rethinking the targets. *Journal of Experimental Botany*, 77 (9), 2666-2676. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf152>
- Shakirova, F. M., Sakhabutdinova, A. R., Bezrukova, M. V., Fatkhutdinova, R. A., & Fatkhutdinova, D. R. 2003. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by

- salicylic acid and salinity. *Plant Science*, 164 (3), 317-322. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00415-6](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00415-6)
- Singh, R. P., & Jha, P. N. 2016. Alleviation of salinity-induced damage on wheat plant by an ACC deaminase-producing halophilic bacterium *Serratia* sp. SL-12 isolated from a salt lake. *Symbiosis*, 69, 101-111. <https://doi.org/10.1007/s13199-016-0387-x>
- Szabados, L., & Savouré, A. 2010. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in plant science*, 15 (2), 89-97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
- Tavakkoli, E., Fatehi, F., Coventry, S., Rengasamy, P., & McDonald, G. K. 2011. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, 62 (6), 2189-2203. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq422>
- Tripathi, R., Singh, D., Imam, Z., Singh, V. K., Parveen, R., Singh, A., Upadhyay, A., Mishra, L. K., & Sahoo, J. P. 2026. Genetic architecture and breeding strategies for enhancing wheat (*Triticum aestivum* L.) tolerance to combined heat, drought, and salinity stresses. *Molecular Biology Reports*, 53 (1), 437. <https://doi.org/10.1007/s11033-026-11613-4>
- Wu, G., Sun, X., Sun, Q., Kang, X., Wang, J., He, X., Liu, W., Xu, D., Dai, X., & Ma, W. 2025. Genetic Variation in Wheat Root Transcriptome Responses to Salinity: A Comparative Study of Tolerant and Sensitive Genotypes. *International Journal of Molecular Sciences*, 26 (1), 331. <https://doi.org/10.3390/ijms26010331>
- Yan, L., Lu, M., Riaz, M., Gao, G., Tong, K., Yu, H., Wang, L., Wang, L., Cui, K., & Wang, J. 2024. Differential response of proline metabolism defense, Na⁺ absorption and deposition to salt stress in salt-tolerant and salt-sensitive rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes. *Physiologia Plantarum*, 176 (4), e14460. <https://doi.org/10.1111/ppl.14460>
- Zhang, X., Liu, X., Wang, L., Zhao, Q., Yu, Y., Du, R., Xu, Y., Zhen, W., & Wang, Y. 2024. Wheat yield and grain-filling characteristics due to cultivar replacement in the Haihe Plain in China. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1374453. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1374453>