Journal of
Plant Environmental Physiology
Print ISSN: 2423-7671
Online ISSN: 2783-4689
PSI
Phycological Society of Iran

The effect of water deficit stress on physiological, biochemical and antioxidant properties of wheat cultivars and lines

Ali Shabanzadeh[1], Esmail Nabizadeh[*2], Soleiman Mohammadi[3], Saman Yezdan seta[4], Aida Hossainzadeh Mahotchi[5]

[1] Department of Agrothechnology , Mahabad branch, Islamic Azad University, Mahabad.Iran, Email: ali_shabanzadeh@yahoo.com
[2]Department of Agrothechnology and Plant Breeding, Mahabad branch, Islamic Azad University, Mahabad, Iran, Email: Nabizadeh.Esmail@gmail.com
[3] Cereals Department, West Azarbaijan Agricultural and Natural Resources Research Center, AREEO, Urmia, Iran , Email: soleyman_45@yahoo.com
[4]Department of Agrothechnology and Plant Breeding, Mahabad branch, Islamic Azad University, Mahabad.Iran, Email: yezdan79@yahoo.com
[5] Higher Education Institute of Rab-Rashid, Tabriz, Iran, Email: aimahootchy@gmail.com

Article type:
Research article

Article history
Received: 20.06.2023
Revised: 10.09.2023
Accepted: 19.09.2023
Published:21.03.2025

Keywords
Antioxidant enzymes
Grain yield
Mineral Nutrients
Water deficit
Wheat

Abstract

An experiment was conducted to evaluate the effect of water stress on the physiological, biochemical, and antioxidant properties of wheat lines in the form of split plots in a randomized complete block design with three replications. The results showed that the water stress in the spike stage of wheat lines had significant effects on the studied traits, and there were genetic differences between the lines in terms of the studied traits except for carotenoid and soluble carbohydrates content. Water deficit stress significantly reduced grain yield (24.8%), and among the studied lines, line 5 had the highest grain yield. Lines 2, 5, and 8 showed the highest chlorophyll a, and b content under stress conditions. Increased malondialdehyde (MDA) and total protein accumulation in leaves of wheat lines were observed during water deficit stress, which was accompanied by increased antioxidant enzymes superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) activity, and the highest activity of antioxidant enzymes was observed in line 9. Also, potassium (K), calcium (Ca) and magnesium (Mg) uptake by wheat lines decreased in water deficit conditions, and there was a difference between wheat lines in terms of the amount of these elements uptake under stress conditions. In general, a decrease in chlorophyll content and nutrient uptake under water deficit stress can lead to loss of grain yield, and wheat lines can increase their tolerance to stress conditions by increasing antioxidant activity and reducing MDA accumulation.

Cite this article as: Shabanzadeh, A., Nabizadeh, E., Mohammadi, S., Yezdan seta, S., Hossainzadeh Mahotchi, A. (2025). The effect of water deficit stress on physiological, biochemical and antioxidant properties of wheat cultivars and lines.*Journal of Plant Environmental Physiology*, 77(1): 1-15.

©The author(s)
Publisher: Islamic Azad University, Gorgan branch
Doi: https://doi.org/10.71890/iper.2025.984009

فیزیولوژی محیطی گیاهی
شاپا چاپی: ۲۴۲۳-۷۶۷۱
شاپا الکترونیکی: ۲۷۸۳-۴۶۸۹
PSI
انجمن جلبک شناسی ایران
Phycological Society of Iran
دانشگاه آزاد اسلامی
واحد گرگان

تاثیر تنش کم آبی بر صفات فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و خصوصیات آنتی‌اکسیدانی ارقام و لاین‌های گندم

علی شعبان‌زاده[۱]، اسمعیل نبی‌زاده[۲*]، سلیمان محمدی[۳]، **سامان یزدان ستا[۴]، ایدا حسین‌زاده ماهوتچی[۵]**

[۱] گروه آگروتکنولوژی ، واحد مهاباد ، دانشگاه آزاد اسلامی،مهاباد، ایران، رایانامه:ali_shabanzadeh@yahoo.com

[۲]گروه آگروتکنولوژی، واحد مهاباد دانشگاه آزاد اسلامی، مهاباد، ایران، رایانامه: Nabizadeh.esmaeil@gmail.com

[۳] بخش غلات، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان آذربایجان غربی، ارومیه، ایران ،رایانامه:soleyman_45@yahoo.com

[۴] گروه آگروتکنولوژی ، واحد مهاباد ، دانشگاه آزاد اسلامی، مهاباد، ایران، رایانامه:yezdan79@yahoo.com

[۵] موسسه آمزش عالی ربع رشید، تبریز، ایران رایانامه:aimahootchy@gmail.com

نوع مقاله:
مقاله پژوهشی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۳/۳۰
تاریخ بازنگری: ۱۴۰۲/۰۶/۱۹
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۶/۲۸
تاریخ چاپ:۱۴۰۴/۰۱/۰۱

واژه‌های کلیدی:
آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان
کم آبی
گندم
عملکرد دانه
مواد مغذی

چکیده

آزمایشی به منظور تاثیر تنش کم آبی بر خصوصیات فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و آنتی‌اکسیدانی لاین‌های گندم به صورت طرح کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار طی دو سال زراعی انجام شد. نتایج نشان داد که تنش کم‌آبی پس از مرحله سنبله‌دهی لاین‌های گندم اثرات قابل‌توجهی بر صفات مورد بررسی داشت و اختلافات ژنتیکی بین لاین‌ها از نظر صفات مورد بررسی به جز محتوای کاروتنوئید و کربوهیدرات محلول وجود داشت. تنش کم آبی منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد دانه(۲۴/۸ درصد) شد و در بین لاین‌های مورد بررسی لاین شماره ۵ بالاترین عملکرد دانه را به خود اختصاص داد. لاین‌های ۲، ۵ و ۸ بیشترین مقدار کلروفیل a و b را در شرایط تنش نشان دادند. افزایش تجمع مالون دی‌آلدهید و پروتئین کل در برگ‌های لاین‌های گندم طی تنش کم آبی مشاهده شد که همراه با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان سوپراکسید دیسموتاز ، پراکسیداز و کاتالاز بود و بیشترین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در لاین ۹ مشاهده گردید. همچنین جذب عناصر پتاسیم، کلسیم و منیزیم نیز توسط لاین‌های گندم در شرایط کم آبی کاهش یافت و در بین لاین‌های گندم از نظر مقدار جذب این عناصر در شرایط تنش تفاوت وجود داشت. به طور کلی کاهش میزان کلروفیل و جذب عناصر غذایی تحت تنش کم آبی می‌تواند منجر به تلفات عملکرد دانه شود و لاین‌های گندم می‌توانند با افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان و کاهش تجمع مالون دی‌آلدهید تحمل خود به شرایط تنش بالا ببرند.

استناد: شعبان‌زاده، علی؛ نبی‌زاده، اسمعیل؛ محمدی، سلیمان؛ یزدان ستا، سامان؛ حسن‌زاده ماهوتچی، ایدا (۱۴۰۴). تاثیر تنش کم آبی بر صفات فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و خصوصیات آنتی‌اکسیدانی ارقام و لاین‌های گندم. *فیزیولوژی محیطی گیاهی*، ۷۷ (۱)، ۱۵-۱.

ناشر: دانشگاه آزاد اسلامی گرگان
DOI: https://doi.org/10.71890/iper.2025.984009
© نویسندگان.

مقدمه

تنش‌های محیطی بر رشد، نمو و عملکرد گیاهان تاثیر منفی می‌گذارد و امنیت غذایی جمعیت در حال گسترش جهان را به شدت تهدید می‌کند (Yadav et al., 2021). تنش کمبود آب یکی از انواع تنش‌های محیطی است که تولید محصولات کشاورزی در جهان را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Munns, 2011). طبق گزارش سازمان جهانی بهداشت، معیشت ۵۵ میلیون نفر در سراسر جهان تحت تاثیر تنش خشکسالی قرار می‌گیرد و تخمین زده می‌شود که در سال ۲۰۳۰ حدود ۷۰۰ میلیون نفر به دلیل خشکسالی در معرض خطر آوارگی قرار خواهند گرفت (Mishra et al., 2020). تنش خشکی و کم آبی در سطح مورفولوژیکی با کاهش اندام‌های ساقه، ریشه، برگ و گل در نهایت منجر به کاهش زیست توده و عملکرد می‌شود (Haddoudi et al., 2021). در سطح فیزیولوژیکی نرخ فتوسنتز و تعرق در نتیجه بسته شدن روزنه‌ها تحت شرایط کم آبی کاهش می‌یابد و منجر به کاهش محتوای نسبی آب برگ می‌شود. علاوه بر این، بسته شدن روزنه‌ها موجب کاهش آسمیلاسیون دی‌اکسید کربن، محتوای کلروفیل و کارتنوئیدها می‌شود (Yadav et al., 2021; Yang et al., 2021). در سطح بیوشیمیایی نیز تنش کم آبی موجب تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)، مالون دی‌آلدهید و نشت الکترولیت، پرولین و قند محلول می‌شود (Singhal et al., 2016). کلروپلاست و میتوکندری سلول‌های گیاهی از مهم‌ترین اندامک‌های تولیدکننده‌ی گونه‌های فعال اکسیژن هستند. این گونه‌های اکسیژن، با پراکسیداسیون لیپیدها و در نتیجه تخریب غشاء، تخریب پروتئین‌ها، غیرفعال کردن آنزیم‌ها، از بین بردن رنگیزه‌های فتوسنتزی و اختلال در عملکرد DNA تنش ثانویه اکسیداتیو ایجاد می‌کند که خسارت‌های جدی به ساختارهای سلولی و گیاه وارد می‌کند (Lau et al., 2021). گیاهان در مقابله با اثرات تنش، سازوکارهای حفاظتی متفاوتی مانند سازوکارهای آنزیمی و غیرآنزیم در برابر تنش اکسیداتیو ناشی از تنش دارند. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و گلوتاتیون ردوکتاز می باشند که گیاهان با تولید این آنزیم‌ها اکسیژن‌های فعال را خنثی می‌کنند (Jiao et al., 2012; Qayyum et al., 2021). توانایی سیستم آنتی‌اکسیدانی ممکن است از آسیب ناشی از تنش جلوگیری کند که این مسئله به مقاومت گیاهان به تنش مربوط می‌شود (Malekpoor et al., 2017). علاوه بر این‌ها، تنش کم آبی باعث کاهش پتانسیل خاک می‌باشد که منجر به کاهش جذب عناصر غذایی می‌شود (Nascimento Silva et al., 2020; Ghosh et al., 2020). بنابراین، درک بهتر واکنش گیاهان به تنش‌های محیطی و تحقیقات برای یافتن ژنوتیپ‌های متحمل که در شرایط کم آبی و خشکسالی رشد و عملکرد بهتری داشته باشند، به ویژه در مناطق خشک و نیمه خشک که دارای محدودیت آب هستند، ضرورت دارد و پیش‌نیازی برای بهبود تحمل به خشکی و عملکرد آنها در شرایط کم آبی است (Kumar et al., 2018; Ramanjulu & Bartels, 2002).

گندم (*Triticum aestivum* L.) یکی از مهم‌ترین منابع غذایی جهان است. با این حال، این محصول مهم اقتصادی همواره تحت تنش‌های محیطی نظیر کم آبی و خشکی قرار دارد (Jia et al., 2017)، و این تنش‌ها به صورت انفرادی و برهمکنش با سایر تنش‌های محیطی نظیر شوری، گرما و سرما باعث افت شدید عملکرد می‌شود. افت شدید عملکرد ناشی از کاهش سنتز کربوهیدرات‌ها و خسارت به رنگیزه‌ها (به علت تولید گونه‌های فعال اکسیژن، واسرشتگی

پروتئین، تخریب ساختارهای غشایی و غیرفعال شدن آنزیم‌ها) است که باعث کاهش فتوسنتز می‌گردد (Zhao et al., 2017). کمبود آب در مرحله زایشی یک گیاه (در غلات در مرحله سنبله رفتن) مهمترین تهدید برای ازدیاد محصول به حساب می‌آید (Farooq et al., 2014). Sattar و همکاران (۲۰۱۹) گزارش دادند که در شرایط کمبود آب در گندم، محتوای کلروفیل به طور معنی‌داری کاهش یافت و فعالیت آنزیمی آنتی اکسیدان‌ها افزایش قابل توجهی نشان داد. بررسی‌های انجام گرفته در محیط‌های کم آب و با آب کافی نشان می‌دهد که میزان حساسیت ارقام گندم به خشکی متفاوت بوده و این حساسیت به شدت تنش خشکی محیط دارد (Qaseem et al., 2019). Dugasa و همکاران (۲۰۱۹) گزارش دادند در ارقام متحمل گندم تحت تنش شوری تجمع کمتری از مالون دی‌آلدهید مشاهده شد، در حالی که فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز) در ارقام متحمل نسبت به ارقام حساس بیشتر بود. Gholamin و Khayatnezhad (۲۰۲۰) گزارش دادند که در ژنوتیپ‌های مختلف گندم فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید تحت تاثیر تنش کم آبی قرار گرفتند و فعالیت آنزیم کاتالاز تحت تنش افزایش یافت. همچنین میزان کلروفیل نیز در برگ پرچم کاهش معنی‌داری داشت. همچنین گزارش شده است که کاهش دسترسی به آب به دلیل تنش کم آبی، جذب مواد مغذی را در ریشه، اندام هوایی و برگ گندم را کاهش داد که این محدودیت در جذب مواد مغذی، سیستم دفاع آنتی اکسیدانی رقم مورد آزمایش را تضعیف و آن را در برابر تنش کم‌آبی حساس‌تر کرد (Ghosh et al., 2020).

تولید محصول در شرایط کم آبی، نیازمند درک واکنش‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی محصولات است که می‌تواند در عملیات زراعی مورد توجه قرار گیرد (Kumar et al., 2018; Haddoudi et al., 2021). علاوه بر این، با توجه به همزمانی مراحل انتهائی رشد فیزیولوژیکی گندم با خشکی و کم آبی، ضرورت دارد که ارقام و لاین‌های گندم با قابلیت تحمل به تنش کم آبی شناسایی و معرفی گردد. بنابراین، تحقیق حاضر به منظور یافتن ارقام و لاین‌هایی از گندم که در شرایط کم آبی از عملکرد مطلوب به واسطه واکنش‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مناسب برخوردار باشند، اجرا گردید.

مواد و روش‌ها

محل انجام، تیمارهای آزمایشی و نحوه اجرای طرح: به منظور بررسی عملکرد، اجزای عملکرد و انتقال مجدد ارقام و لاین‌های گندم تحت شرایط تنش کم‌آبی، آزمایش مزرعه‌ای در دو سال زراعی به ترتیب، ۱۳۹۹ و ۱۴۰۰ در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار در ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی میاندوآب، ایران (موقعیت جغرافیایی ۴۶ درجه و ۹۰ دقیقه طول شرقی و ۳۶ درجه و ۵۸ دقیقه عرض شمالی) به ارتفاع ۱۳۱۴ متر از سطح دریا اجرا شد.خصوصیات خاک محل اجرای آزمایش در جدول(۱) آورده شده است. در این تحقیق ۱۰ رقم و لاین گندم (جدول ۲) در دو سطح آبیاری شامل آبیاری مطلوب و قطع آبیاری در مرحله سنبله‌دهی مورد بررسی قرار گرفتند. هر کرت دارای شش خط کاشت به طول ۳ متر و فاصله ردیف ۲۰ سانتی‌متر (به ابعاد ۳ × ۱/۲ متر) بود. مطابق آزمایشات خاکشناسی، نیاز زمین به کودهای پیش‌کاشتی شامل فسفات آمونیوم (۱۵۰ کیلوگرم در هکتار)، سولفات پتاسیم (۱۵۰ کیلوگرم در هکتار) و اوره (۷۰ کیلوگرم در هکتار) با خاک مخلوط گردید. عملیات کاشت در تاریخ ۱۵ آبان سال‌های آزمایش با تراکم ۴۵۰ بذر در

متر مربع صورت گرفت و اولین آبیاری بلافاصله پس از کاشت بذرها جهت سبز نمودن بذور و استقرار آنها در خاک به صورت سطحی انجام شد. در مرحله پنجه‌زنی، مقدار ٤٠ گرم کود اوره ٤٦ درصد در هر کرت به صورت سرک استفاده شد. کنترل علف‌های هرز پهن‌برگ با استفاده از علف‌کش توفوردی (۲ لیتر در هکتار) در مرحله پنجه‌زنی صورت گرفت.

جدول ۱: مشخصات خاک محل اجرای آزمایش در مزرعه تحقیقاتی میاندوآب.

منطقه	بافت	pH	ماده آلی (٪)	کربنات کلسیم(٪)	نیتروژن (٪)	فسفر (قسمت در میلیون)	پتاسیم (قسمت در میلیون)
میاندوآب	لومی رسی	۷/۵	۰/٦۱	۲۱/۵	۰/۰٦۱	۹/٦	۲۸٦

pH (اسیدیته)، OM (ماده آلی)، OC (کربن آلی)، Mg (منیزیم)، K (پتاسیم)، P (فسفر)، N (نیتروژن)

جدول ۲: شجره ارقام و ژنوتیپ‌های گندم

ژنوتیپ‌ها	شجره
۱	Mihan
۲	Haydari
۳	Zarrineh
٤	Ghk"s"/Bow"s"//90Zhong87/3/Shiroodi/4/55.174/P101//Maya/3/Snb
٥	Ghk"s"/Bow"s"//90Zhong87/3/Shiroodi/4/55.174/P101//Maya/3/Snb
٦	Vorona//Milan/Sha7/3/MV17/4/Pehlivan
۷	Tam113
۸	Unknown/Zolotava/6/Jup/4/Cllf/3/II1453/Odin//Ci134431/Sel6425/Wa00477*2/5/Croc-1/Ae.Squarro1 (213)//Pgo
۹	Charger//CMH80A.768/3*Cno79
۱۰	MV35-13

عملکرد دانه: در زمان بلوغ فیزیولوژیکی بوته‌های گندم، برداشت با در نظر گرفتن اثر حاشیه‌ای انجام شد و عملکرد دانه بر حسب وزن دانه در متر مربع محاسبه شد.

محتوای کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها: مقدار کلروفیل a، b و کاروتنوئید در برگ گندم با استفاده از روش Moran (۱۹۸۲) محاسبه شد. بر اساس این روش ۰/۱ گرم از بافت برگ تازه وزن شده و رنگدانه‌ها با ۸۰ درصد استون استخراج شد. پس از فیلتر کردن عصاره با کاغذ صافی، جذب با دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل JENWAY 6300) به‌ترتیب در ٤٧٠، ٦٤٥ و ٦٦٣ نانومتر قرائت شد. با معادلات زیر، محتوای رنگدانه محاسبه و بر حسب میلی‌گرم در گرم وزن تر (FW) ثبت شد.

$$\text{Chlorophyll a} = 15.56\ A_{666} - 7.340\ A_{653}$$
$$\text{Chlorophyll b} = 27.05\ A_{653} - 11.21\ A_{666}$$
$$\text{Carotenoid} = (1000\ A_{470} - 2.860\ C_a - 129.2\ C_b) / 245$$

تعیین مالون دی آلدئید و کربوهیدارت‌های محلول: تجمع مالون دی آلدئید (MDA) با استفاده از معرف تیوباربیتوریک اسید (TBA) طبق روش Janer(۱۹۹۰) با تغییرات جزئی اندازه‌گیری شد. میزان جذب مایع رویی در طول موج‌های ٥۳۲، ٦۰۰ و ٤٥۰ نانومتر برآورد شد و با معادله زیر، محتوای MDA محاسبه و به صورت میکرومول در گرم وزن تازه(FW) بیان شد.

$$MDA\ content = 6.45 \times (OD_{532} - OD_{600}) - 0.56 \times OD_{450}.\ MDA\ content$$

اندازه‌گیری محتوای کربوهیدرات محلول به روش Huber و Israel (۱۹۸۲) انجام شد. مخلوط واکنش حاوی ۱ میلی‌متر فنل ۵ درصد، ۵ میلی‌متر اسید سولفوریک غلیظ و ۲ میلی‌متر عصاره فیلتر شده بود. محتوای کربوهیدارت‌های محلول توسط اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۳۵ نانومتر تعیین شد.

پروتئین کل و آنزیم‌های آنتی اکسیدانی: محتوای پروتئین کل توسط روش Bradford (۱۹۷۹) در طول موج ۵۹۵ نانومتر با اسپکتروفتومتر تعیین شد. اندازه‌گیری فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD) با روش Mittler (۲۰۰۲) در ٥٦٠ نانومتر، آنزیم کاتالاز (CAT) به روش Chance و Maehly (۱۹۵۵) در ۲٤۰ نانومتر و فعالیت آنزیم پراکسیداز (POD) به روش Gueta-Dahan و همکاران (۱۹۹۷) در ٤٧٠ نانومتر در ۱۸۰ ثانیه بر حسب جذب در دقیقه (Abs/min) توسط طیف‌سنج UV-Visible (Cary 300) انجام شد. فعالیت آنزیم‌ها به عنوان واحد آنزیمی در هر میلی گرم پروتئین بیان شد.

محتوای عناصر معدنی: برای اندازه‌گیری عناصر پتاسیم (K)، کلسیم (Ca) و منیزیم (Mg)، ۰/۵ گرم نمونه خشک و آسیاب شده دانه‌ها به مدت ۳ ساعت در آون با دمای ۵۵۰ درجه سانتیگراد قرار داده شد تا نمونه‌ها به خاکستر تبدیل شوند. سپس ۵ میلی‌متر اسید کلریدریک به هر نمونه اضافه شد و در نهایت با آب مقطر تا ۵۰ میلی‌متر رقیق شد. از این عصاره برای اندازه‌گیری عناصر استفاده شد. پتاسیم توسط دستگاه فلیم فتومتر (Corning-310 C, USA)، و عناصر کلسیم و منیزیم توسط طیف سنج جذب اتمی (مدل-Shimadzu AA670) اندازه‌گیری شد (Pratt and Chapman, 1961).

تحلیل آماری داده‌ها

آنالیز داده‌ها با استفاده از نرم افزار SAS (نسخه ۹/٤) انجام شد و میانگین‌ها با استفاده از آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال ۰/۰۵ مقایسه شدند.

نتایج

عملکرد دانه: عملکرد دانه گندم تحت تاثیر تنش کمبود آب و نوع لاین قرار گرفت ($p\leq0.05$)، ولی اثر متقابل تنش و لاین تاثیر معنی‌داری بر عملکرد دانه نداشت (جدول۳). اعمال تنش آبیاری بعد از مرحله سنبله‌دهی به طور معنی‌داری عملکرد دانه گندم را کاهش داد (جدول٤). در بین لاین‌های مورد بررسی، بیشترین (۵۳۷/۲۱ گرم در متر مربع) و کمترین (٤۱۱/٦۰ گرم در متر مربع) عملکرد به ترتیب در لاین‌های ۵ و ۸ مشاهده شد (جدول٤).

جدول ۳: تجزیه واریانس صفات اندازه‌گیری شده لاین‌های گندم در شرایط تنش

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات										
		عملکرد دانه	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئید	کربوهیدرات محلول	مالون دی آلدهید	پروتئین	سوپراکسید دیسموتاز	پراکسیداز	کاتالاز	پتاسیم	گلوتیم	منیزیم
سال	۱	۳۱۰۱۹/٦۱^{ns}	۵/۲۰٤**	۰/۷۸**	۲۱*	۰/۷۸^{ns}	۱/۰٦^{ns}	۷۵/۰۵**	٤٤/۹**	۱/۳۷**	۲/٤۵**	۱٤/۰۷^{ns}	٤٤/۵۳**	۱۰۱/۷۵**
تکرار (سال)	٤	٤٦۱۷/۳٤	۰/۰٤	۰/۳	۰/۰۳	٤/٦۷	۳/۵۸	۳۹/۱٦	۰/۰۳	۰/۰۹	۱/٦۳	۱٤۰/۵۸	۱٦/۸۷	۳۳/۵٤
تنش	۱	۵۱۰۲۹۹/۵۵**	۳/۱**	۲/۱**	۰/۵**	۹۵۷/۱۱**	٤۷۱/٦۳**	۵۹٦/۳**	۳۹/۷۳**	۱۲/۷۹**	۲۳/۷۲**	۲۷۹٦/۵۷**	٤۷۸/۰۰۲**	۵۰٤/۷۱**
تنش × سال	۱	۱۷۷۱۵۹۱/۵**	۰/۱۸^{ns}	۰/۰۳*	۰/۰٦^{ns}	۲۸/۷۱*	٦/۷٦^{ns}	۱۵/٤۸*	٤/۹۱*	۰/۱٤^{ns}	۰/۰۰۵^{ns}	۳۰/۱^{ns}	۳۵/۹۷*	۵/۳۲^{ns}
لاین	۹	۱۹۱٦۱/٦۵*	۰/۰۹*	۰/۰۲*	۰/۰۳^{ns}	٤/۸۸^{ns}	۱/۳٤**	۴/۹۱*	۰/٦۳*	۰/۱۱*	۰/٤۳**	۷/۷۵**	۳/۰۱*	۷/۸۹*
سال × لاین	۹	۵۷٤۰/۰۰۱^{ns}	۰/۱۷^{ns}	۰/۰۵*	۰/۰۳^{ns}	۵/۳۷^{ns}	۱/٤^{ns}	۳/۲۷^{ns}	۰/۲۳^{ns}	۰/۰٤^{ns}	۰/۳۲^{ns}	۱۷/۹۸^{ns}	٦/۸۷^{ns}	٦/۲^{ns}
لاین × تنش	۹	٤۳۵٦/۰۲^{ns}	۰/۱٦*	۰/۰٦**	۰/۰٤^{ns}	٦/۲۲^{ns}	۱/۲۱**	۲/۵۱**	۰/۳۷*	۰/۰۸^{ns}	۰/۲٦**	۳٦/۷٤*	۱/٦۱*	۳/۱۵**
سال × لاین × تنش	۹	۱۳۳۷۲/۰۵^{ns}	۰/۲۲^{ns}	۰/۰٤^{ns}	۰/۰۲^{ns}	۵/۸٦^{ns}	۱/٤۱^{ns}	۱/٤٤^{ns}	۰/۳۳^{ns}	۰/۱٦^{ns}	۰/۳۲^{ns}	۱۲/۵۲^{ns}	۵/۸۱^{ns}	۳/۵۸^{ns}
خطا	۷٦	۹٤٤۸/۳۳	۰/۲۷٦	۰/۰۷	۰/۰٤	٤/۷	۱/۸۳	۳/۸۱	۰/۵۳	۰/۰۶	۰/۳٦	۲۵/۰٦	۵/۲۳	۳/۳۱
ضریب‌تغییرات(٪)	-	۲۱/۱٦	۱۹/٤٤	۲۲/۲٤	۲۰/۵۵	۱۵/۵۸	۱/۳۵	۱٤/۸۸	۲۳/۳٦	۱۸/۲۵	۲۰/۷۱	۲۰/٤٦	۲۰/۱۲	۱۹/۱٦

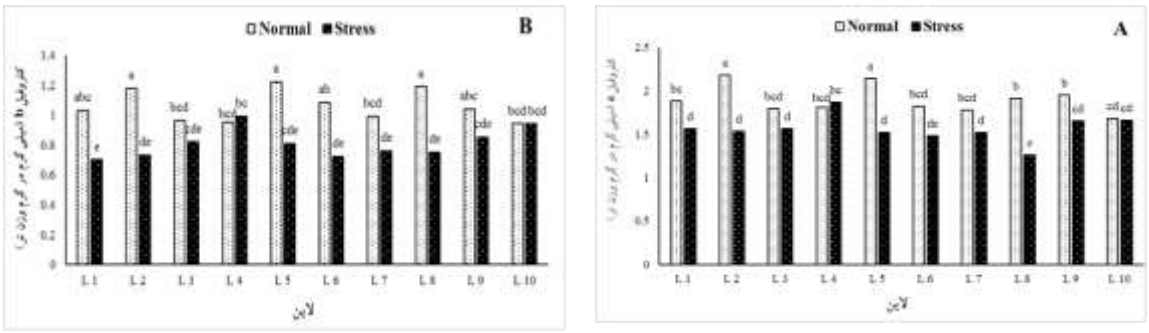
**، *: تفاوت معنی‌دار در سطوح احتمال ۱ و ۵ درصد و ns به ترتیب غیرمعنی دار.

جدول ٤: مقایسه میانگین اثرات تنش و لاین بر عملکرد دانه، کاروتنوئید، محتوای کربوهیدارت‌های محلول و فعالیت آنزیم پراکسیداز لاین‌های گندم.

تیمارها		عملکرد دانه (gr/m^2)	کاروتنوئیدها ($mg\ g^{-1}\ FW$)	کربوهیدرات محلول ($mg\ g^{-1}\ DW$)	آنزیم پراکسیداز ($U\ mg^{-1}\ protein$)
تنش	بدون تنش	٥٢٤/٥٤^{a}	٠/٥٥٦^{a}	٥/٦٥^{b}	٠/٦٠٧^{b}
	تنش	٣٩٤/١١^{b}	٠/٤٢٩^{b}	١١/٣١^{a}	١/٢٦١^{a}
لاین‌ها	١	٤٦٩/١٣^{abc}	٠/٤٤٥^{a}	٧/٧٦^{a}	٠/٨٥^{bc}
	٢	٤٧٦/٣٧^{abc}	٠/٤٩٧^{a}	٩/١٣^{a}	٠/٩١^{abc}
	٣	٤١٧/٩٥^{c}	٠/٤٩٠^{a}	٨/٠٣^{a}	٠/٩^{abc}
	٤	٤٧٣/٣٩^{abc}	٠/٥٠٧^{a}	٨/٥^{a}	٠/٨٩^{abc}
	٥	٥٣٧/٢١^{a}	٠/٥١٢^{a}	٨/٤٦^{a}	٠/٧٧^{c}
	٦	٤٥٥/٩٠^{bc}	٠/٤٦٢^{a}	٨/٣٨^{a}	٠/٩٥^{abc}
	٧	٤٣٧/٦٣^{bc}	٠/٤٨٣^{a}	٨/٣^{a}	٠/٩١^{abc}
	٨	٤١١/٦٠^{c}	٠/٦٠٧^{a}	٩/٩٥^{a}	١/٠٣^{ab}
	٩	٤١٦/٨١^{c}	٠/٤٨٢^{a}	٧/٩١^{a}	١/٠٧^{a}
	١٠	٤٩٧/٢٨^{ab}	٠/٤٥٤^{a}	٨/٣٦^{a}	١/٠٥^{ab}

حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی‌دار بین تیمارها بر اساس آزمون LSD است.

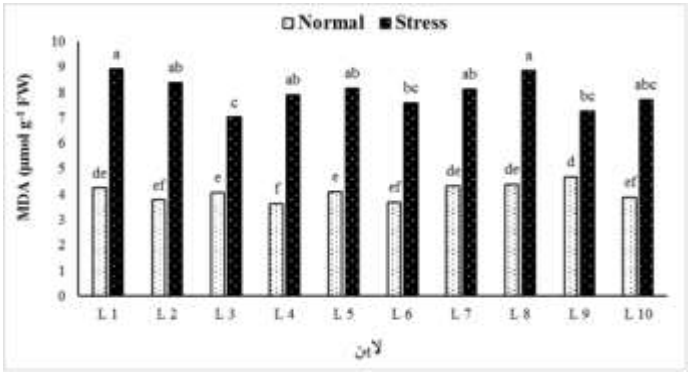
کلروفیل a، b و کاروتنوئید: اثر تنش کمبود آب، نوع لاین و برهمکنش این دو عامل بر محتوای کلروفیل a و b لاین‌های گندم معنی‌دار بود ($p\leq0.05$) (جدول۳). تنش کمبود آب موجب کاهش معنی‌دار محتوای کلروفیل a و b شد، و بیشترین مقدار کلروفیل a در شرایط نرمال در لاین‌های ۲ و ۵، و در شرایط تنش در لاین ٤ مشاهده شد (شکل ۱ A). بیشترین مقدار کلروفیل b نیز در شرایط نرمال در لاین‌های ۲، ۵ و ۸، و در شرایط تنش در لاین ٤ مشاهده گردید (شکل ۱ B). محتوای کاروتنوئید فقط تحت تاثیر تنش کمبود آب قرار گرفت و میزان آن به طور معنی‌داری تحت شرایط تنش کاهش یافت، ولی اثر نوع لاین و برهمکنش تنش و لاین تاثیر معنی‌داری بر میزان کاروتنوئید نداشت (جدول ۳).



شکل ۱: محتوای کلروفیل a (A) و کلروفیل b (B) لاین‌های گندم در شرایط تنش آبی.

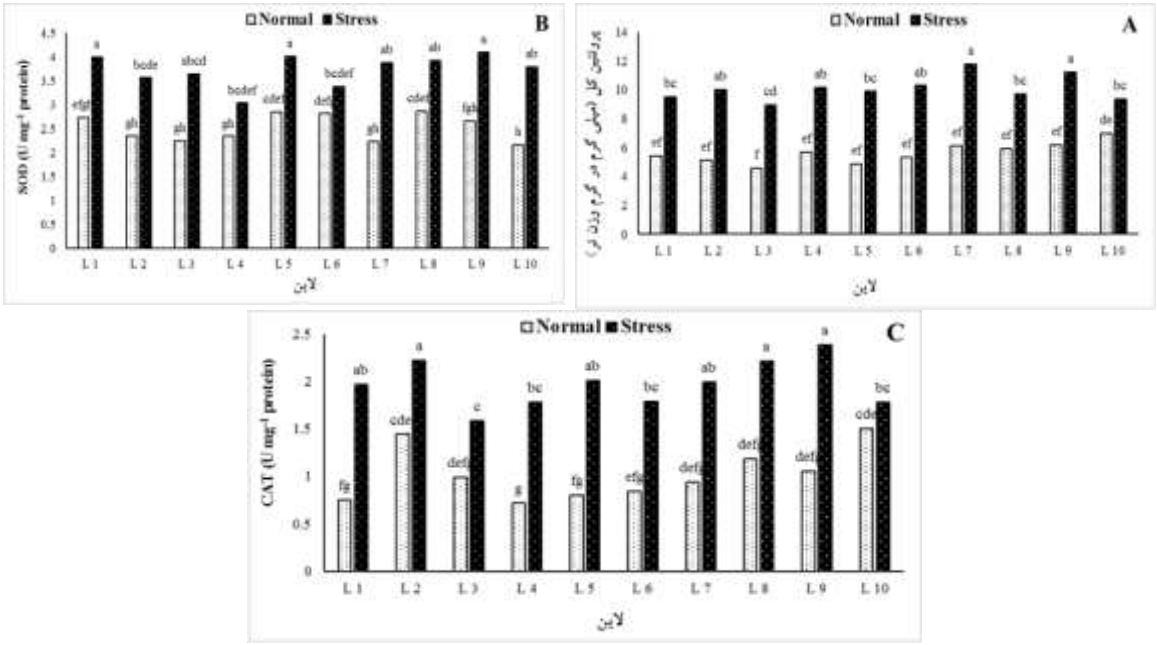
حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی دار بین تیمارها بر اساس آزمون LSD است.

تجمع مالون دی‌آلدهید (MDA) و کربوهیدرات محلول: تجمع کربوهیدارت‌های محلول فقط تحت تاثیر تنش کمبود آب قرار گرفت و میزان آن به طور معنی‌داری تحت شرایط تنش افزایش یافت (جدول٤)، ولی اثر نوع لاین و برهمکنش تنش و لاین تاثیر معنی‌داری بر میزان کربوهیدارت‌های محلول نداشت (جدول ۳). اثر تنش کمبود آب، نوع لاین و برهمکنش این دو عامل بر تجمع MDA در لاین‌های گندم معنی‌دار بود ($p\leq0.05$) (جدول۳). در شرایط تنش تجمع MDA در لاین‌های گندم افزایش معنی‌داری نشان داد و بیشترین مقدار تجمع MDA در لاین‌های ۱ و ۸، و کمترین مقدار تجمع MDA در لاین ۳ مشاهده گردید (شکل ۲).



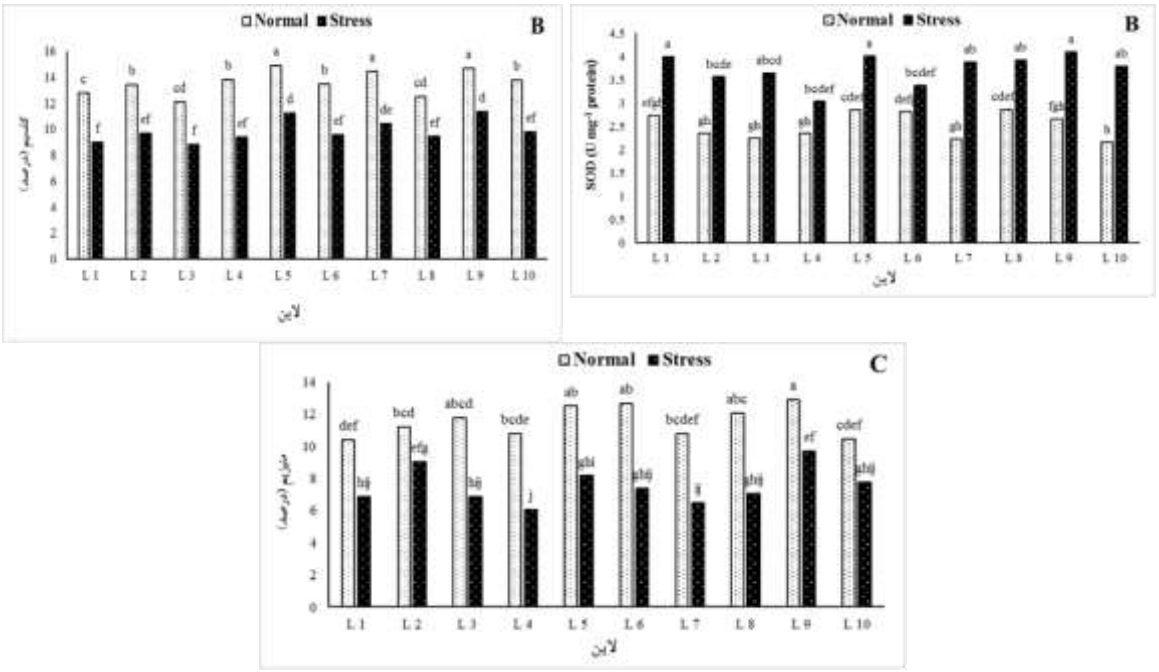
شکل۲: تجمع MDA در لاین‌های گندم در شرایط تنش آبی.

حروف مختلف نشان‌دهنده تفاوت معنی دار بین تیمارها بر اساس آزمون LSD است.



شکل ۳: محتوای پروتئین کل (A)، سوپراکسید دیسموتاز (B) و کاتالاز (C) لاین‌های گندم تحت تنش کم آبی.

حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی دار بین تیمارها بر اساس آزمون LSD است.



شکل ٤: محتوای پتاسیم، کلسیم و منیزیم لاین‌های گندم تحت تنش کم آبی.
حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی دار بین تیمارها بر اساس آزمون LSD است.

پروتئین کل و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان: اثر تنش کمبود آب و نوع لاین بر میزان پروتئین کل و فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و کاتالاز معنی‌دار بود، ولی برهمکنش این دو عامل بر میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز معنی‌دار نبود (جدول ۳). در بین لاین‌های مورد بررسی، بیشترین و کمترین فعالیت آنزیم پراکسیداز نیز به ترتیب در لاین‌های ۹ و ۵ مشاهده گردید (جدول ٤). در شرایط تنش میزان پروتئین کل و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان به طور معنی‌داری افزایش یافت. بیشترین میزان پروتئین کل در شرایط تنش در لاین‌های ۷ و ۹، و کمترین مقدار در لاین ۳ مشاهده گردید (شکل ۳ A). بیشترین فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در شرایط تنش در لاین‌های ۱، ۵ و ۹، و کمترین فعالیت در لاین ٤ مشاهده گردید (شکل ۳ B). بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز نیز در شرایط تنش در لاین‌های ۲، ۸ و ۹، و کمترین فعالیت در لاین ۳ مشاهده گردید (شکل ۳ B).

محتوای عناصر معدنی: اثر تنش کمبود آب و نوع لاین و برهمکنش این دو عامل بر میزان عناصر پتاسیم، کلسیم و منیزیم گندم معنی‌دار بود (جدول ۳). بیشترین میزان پتاسیم در شرایط نرمال در لاین‌های ٤، ۷، ۹ و ۱۰، و در شرایط تنش در لاین ۹ مشاهده گردید (شکل A٤). بیشترین میزان کلسیم در شرایط نرمال در لاین‌های ۵، ۷ و ۹، و در شرایط تنش در لاین ۵ و ۹ مشاهده گردید (شکل ٤ B). همچنین بیشترین میزان منیزیم در شرایط نرمال و تنش در لاین ۹ مشاهده شد (شکل ٤ C).

بحث

نتایج ما نشان داد که تنش کم آبی باعث کاهش عملکرد لاین‌های گندم شد که در تطابق با نتایج احمد و همکاران (۲۰۱۸) و Gholamin و Khayatnezhad (۲۰۲۰) بود. دلیل کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش می‌تواند ناشی از کاهش تعداد خوشه گیاه و تعداد دانه

در خوشه باشد (Kumar et al., 2018). تنش کم آبی در هر مرحله‌ی رشدی منجر به کاهش عملکرد می‌شود و در شرایط کم آبی، در دسترس بودن مواد تولید شده در فرآیند فتوسنتز برای افزایش پر کردن بذر اغلب به شدت کاهش می‌یابد. در چنین شرایطی، واریته‌ای که بتواند ذخایر کربوهیدرات‌ها را از ساقه تا دانه یا مخزن بهتر ارسال (mobilize) نماید، می‌تواند عملکرد بالاتری تولید کند.

کلروفیل جزء اصلی فتوسنتز است و یکی از فرآیندهای فیزیولوژیکی حساس به تنش می‌باشد (Hussain et al., 2019). کمبود آب ممکن است باعث ایجاد پراکسیداسیون لیپیدی و نشت الکترولیتی از غشاهای کلروپلاست و تیلاکوئید شود، که منجر به از دست دادن محتوای کلروفیل می‌شود (Herbinger et al. 2002). کاهش در میزان کلروفیل طی شرایط تنش نشان دهنده‌ی ظرفیت کمتر برگ برای فتوسنتز و تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) می‌باشد (Kumar et al. 2016). نتایج ما نشان داد که میزان کاهش محتوای کلروفیل a و b، در شرایط کمبود آب به طور قابل توجهی بین لاین‌های مورد مطالعه متفاوت بود، که نشان‌دهنده تنوع ژنتیکی احتمالی برای این صفات است، به گونه‌ای که لاین‌های ٤ و ١٠ تحمل بسیار بیشتری نسبت به سایر لاین‌ها به تنش کم آبی نشان دادند. واکنش متفاوت ژنوتیپ‌های گندم به تنش آبی از نظر میزان کلروفیل توسط Gholamin و Khayatnezhad (۲۰۲۰) گزارش شده است که در تطابق با نتایج ما است.

غشای سلول‌ها از نخستین قسمت‌های گیاه است که تحت تاثیر اثرات تنش ناشی از افزایش ROSها قرار می‌گیرد و میزان مالون دی‌آلدهید می‌تواند به عنوان محصول نهایی پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع غشا به عنوان نشانگر زیستی تنش اکسیداتیو استفاده شود، که تجمع آن سبب کاهش یکپارچگی غشا می‌شود (Hodges et al., 1999; Ghosh et al., 2020). افزایش تجمع MDA در مطالعه حاضر نشان‌دهنده آسیب شدید غشاء به دلیل تولید ROS بیشتر در اثر تنش کم‌آبی می‌باشد. تجمع کمتر MDA در برخی لاین‌ها مثل لاین ۳ نشان‌دهنده محافظت بیشتر در برابر تنش اکسیداتیو است. تجمع کمتر MDA در ارقام متحمل گندم تحت تنش شوری توسط Dugasa و همکاران (۲۰۱۹) گزارش شده است.

در مطالعه حاضر مشاهده شد که تجمع کربوهیدارت محلول طی شرایط تنش کم آبی در برگ لاین‌های گندم افزایش یافت. انباشت کربوهیدارت محلول در شرایط تنش علاوه بر نقش‌های فیزیولوژیکی مهمی که از نظر تامین انرژی و جلوگیری از مرگ حتمی ایفا می‌کند، می‌تواند باعث کاهش پتانسیل اسمزی سلول شده و از طریق تنظیم اسمزی موجب بالاتر نگه داشتن میزان آب نسبی در ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی شده و به این ترتیب در سازوکار تحمل به خشکی نقش مهمی داشته باشند (Kumar et al., 2015). نتایج ما با نتایج Echeverria و همکاران (۲۰۲۱) مطابقت دارد، که دریافتند سطوح بالاتری از محتوای کربوهیدرات می‌تواند به محافظت آنها در برابر تنش کمبود آب منجر شود، هر چند در مطالعه‌ی ما اختلاف معنی‌داری بین لاین‌های گندم از نظر محتوای کربوهیدرات محلول مشاهده نشد.

نتایج ما نشان داد که محتوای پروتئین و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان برگ‌ها در شرایط تنش کم آبی افزایش یافت. پاسخ محتوای پروتئین برگ به تنش متغیر می‌باشد و می‌تواند افزایشی، کاهشی و یا بدون تغییر باشد. فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به طور کلی در طول تنش افزایش می‌یابد و این با افزایش حفاظت سلولی در ارتباط است. افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان ممکن است مسئول تاخیر در پیری برگ

و پژمردگی برگ باشد. علاوه بر این، آسیب ناشی از ROSها به سلول ممکن است توسط فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان کاهش یا جلوگیری شود (Bal, 2021). افزایش توانایی لاین‌های گندم در بهبود فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان می‌تواند نشان‌دهنده‌ی بالا رفتن توانایی تحمل این لاین‌ها به اثرات تنش کم‌آبی باشد. افزایش غلظت آنزیم‌ها موجب می‌شود تا از پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء، تخریب پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک جلوگیری شده و در نهایت میزان ماده خشک گیاه بالا رفته و عملکرد محصول افزایش یابد (Soltys-Kalina et al., 2016). بنابراین ارقام مقاوم و با تحمل بالا با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان چنین نتایجی را نشان خواهند داد. تحقیقات مختلف نشان داده است که ارتباط قوی بین تحمل به تنش‌های اکسیداتیو که به دلیل تنش‌های محیطی ایجاد می‌شود و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاهان فتوسنتزکننده وجود دارد (Haddoudi, 2021). در تطابق با نتایج ما؛ Sattar و همکاران (۲۰۱۹) و Gholamin و Khayatnezhad (۲۰۲۰) گزارش دادند که فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در ژنوتیپ‌های گندم تحت تنش کم آبی افزایش یافت و افزایش پاسخ آنتی‌اکسیدانی با افزایش تحمل به تنش کم آبی مرتبط است.

کاهش جذب مواد مغذی، انتقال به قسمت‌های مختلف گیاه و توزیع مجدد آن به طور کلی در شرایط تنش کم آبی کاهش می‌یابد (Tripathi et al., 2018; Rouphael et al., 2012). نتایج ما نشان داد که میزان عناصر معدنی پتاسیم، کلسیم و منیزیم طی تنش کم آبی در برگ‌های لاین‌های گندم کاهش یافت. پتاسیم یک ماده مغذی اصلی است که در تنظیم روزنه، تنظیم اسمزی، تحریک فعال شدن مکانیسم‌های آنتی اکسیدانی و تحمل بیشتر به تنش کم آبی و دیگر تنش‌های غیرزنده نقش دارد (Tripathi et al., 2018). کاهش غلظت پتاسیم در برگ طی شرایط تنش کم آبی ناشی از محدودیت در جذب پتاسیم و انتقال آن به قسمت‌های هوایی گیاه است که موجب کاهش تحمل به کم آبی، اختلال در هدایت روزنه‌ای و تاثیر منفی بر تثبیت فتوسنتزی CO_2، انتقال و استفاده از آسمیلات‌ها می‌شود (Hasanuzzaman et al. 2018). مانندK، منیزیم به عنوان یک یون فعال اسمزی در تنظیم تورژیدی سلولی دخیل است (Maschner, 2012). علاوه براین، با توجه به اینکه کلسیم به صورت توده‌ای همراه آب در آوندهای چوبی انتقال می‌یابد، و بر اثر تنش خشکی روزنه‌ها بسته و تبخیر و تعرق کاهش می‌یابد، بنابراین جذب کلسیم کاهش می‌یابد (Nascimento Silva et al., 2020). در تطابق با نتایج ما Ghosh و همکاران (۲۰۲۰) گزارش دادند که کاهش دسترسی به آب به دلیل تنش کم آبی، جذب مواد مغذی را در ریشه، اندام هوایی و برگ گندم کاهش داد که این محدودیت در جذب مواد مغذی، موجب تضعیف ارقام گندم در برابر تنش کم-آبی گردید.

نتیجه‌گیری نهایی

نتایج ما نشان داد که تنش کم‌آبی در مرحله سنبله-دهی لاین‌های گندم اثرات قابل‌توجهی بر صفات مورد بررسی داشت و اختلافات ژنتیکی بین لاین‌ها از نظر صفات مورد بررسی به جز محتوای کاروتنوئید و کربوهیدرات محلول وجود داشت. مشخص شد که در بین لاین‌های مورد بررسی لاین شماره ۵ بالاترین عملکرد دانه را به خود اختصاص داد. بیشترین مقدار کلروفیل a و b در شرایط تنش در لاین‌های ۲، ۵ و ۸ مشاهده شد. طی تنش کم آبی افزایش تجمع مالون دی‌آلدهید و پروتئین کل در برگ‌های لاین‌های گندم مشاهده شد که همراه با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و

کاتالاز بود و بیشترین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در لاین ۹ مشاهده گردید. همچنین کاهش جذب عناصر معدنی پتاسیم، کلسیم و منیزیم نیز توسط لاین‌های گندم در شرایط کم آبی صورت گرفت. به طور کلی محدودیت دسترسی به مواد فتوسنتزی و تغذیه‌ای تحت تنش کم آبی ممکن است موجب کاهش تنظیم دفاع آنتی‌اکسیدانی شده که تنش اکسیداتیو بالا مخصوصاً در طی پر شدن دانه را منعکس می‌کند که نتیجه آن تلفات عملکرد است.

تشکر و قدردانی

بدین‌وسیله نگارندگان از دانشکده کشاورزی ، دانشگاه آزاد اسلامی واحد مهاباد و همچنین پردیس تحقیقات و آموزش کشاورزی میاندوآب (بخش غلات) که امکانات لازم برای انجام این تحقیق و بررسی را فراهم نمودند کمال تشکر و قدردانی می‌نمایند.

References

Ahmad, Z., Waraich, E. A., Akhtar, S., Anjum, S., Ahmad, T., Mahboob, W. and Rizwan, M. (2018). Physiological responses of wheat to drought stress and its mitigation approaches. Acta Physiologiae Plantarum, 40(4): 1-13.

Bal, E. (2021). Effect of melatonin treatments on biochemical quality and postharvest life of nectarines. Journal of Food Measurement and Characterization, 15(1): 288-295.

Bradford, M.M. (1979). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantites of protein utilizing the principles of protein dyebinding. Analytical Biochemistry 72: 248-254.

Chance, b. and Maehly, A.C. (1955). Assay of catalase and peroxidases. Methods Enzymology. 2: 764-775.

Nascimento Silva, A., Ramos, M. L. G., Júnior, W. Q. R., de Alencar, E. R., da Silva, P. C., de Lima, C. A. and Silva, M. A. V. (2020). Water stress alters physical and chemical quality in grains of common bean, triticale and wheat. Agricultural Water Management, 231: 106023.

Dugasa, M. T., Cao, F., Ibrahim, W. and Wu, F. (2019). Differences in physiological and biochemical characteristics in response to single and combined drought and salinity stresses between wheat genotypes differing in salt tolerance. Physiologia Plantarum, 165(2): 134-143.

Echeverria, A., Larrainzar, E., Li, W., Watanabe, Y., Sato, M., Tran, C. D. and Gonzalez, E. M. (2021). Medicago sativa and Medicago truncatula show contrasting root metabolic responses to drought. Frontiers in Plant Science, 12: 612.

Farooq, M., Hussain, M. and Siddique, K. H. (2014). Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. Critical reviews in plant sciences, 33(4): 331-349.

Gholamin, R. and Khayatnezhad, M. (2020). Study of bread wheat genotype physiological and biochemical responses to drought stress. Helix-The Scientific Explorer Peer Reviewed Bimonthly International Journal, 10(05): 87-92.

Ghosh, A., Agrawal, M. and Agrawal, S. B. (2020). Effect of water deficit stress on an Indian wheat cultivar (Triticum aestivum L. HD 2967) under ambient and elevated level of ozone. Science of The Total Environment, 714: 136837.

Gueta-Dahan Y., Yaniv Z., Zilinskas B.A., and Ben-Hayyim G. (1997). Salt and oxidative stress: similar and specific responses and their relation to salt tolerance in citrus. Planta, 203: 460–469.

Haddoudi, L., Hdira, S., Hanana, M., Romero, I., Haddoudi, I., Mahjoub, A. and Badri, M. (2021). Evaluation of the Morpho-Physiological, Biochemical and Molecular Responses of Contrasting *Medicago truncatula* Lines under Water Deficit Stress. Plants, 10(10): 2114.

Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. B., Nahar, K. and Hossain, M. S. Jubayer Al Mahmud, Md. Shahadat Hossen, Abdul Awal Chowdhury Masud, Moumita and Masayuki Fujita.(2018). Potassium: a vital regulator of plant responses and tolerance to abiotic stresses.

Herbinger, K., Tausz, M., Wonisch, A., Soja, G., Sorger, A. and Grill, D. (2002). Complex interactive effects of drought and ozone stress on the antioxidant defence systems of two wheat cultivars. Plant Physiology and Biochemistry, 40(6-8): 691-696.

Hodges, D. M., DeLong, J. M., Forney, C. F. and Prange, R. K. (1999). Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. Planta, 207(4): 604-611.

Huber, S. C. and Israel, D. W. (1982). Biochemical basis for partitioning of photosynthetically fixed carbon between starch and sucrose in soybean (*Glycine max* Merr.) leaves. Plant Physiology, 69(3): 691-696.

Hussain, H. A., Men, S., Hussain, S., Chen, Y., Ali, S., Zhang, S. and Wang, L. (2019). Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. Scientific Reports, 9(1): 1-12.

Janero ,D.R. (1990). Malondialdehyde and thiobarbituric acid-reactivity as diagnostic indices of lipid peroxidation and peroxidative tissue injury. Free Radical Biology and Medicine, 9: 515–540.

Jia, Q., Sun, L., Ali, S., Liu, D., Zhang, Y., Ren, X. and Jia, Z. (2017). Deficit irrigation and planting patterns strategies to improve maize yield and water productivity at different plant densities in semi-arid regions. Scientific Reports, 7(1): 1-13.

Jiao, Z., Li, Y., Li, J., Xu, X., Li, H., Lu, D. and Wang, J. (2012). Effects of exogenous chitosan on physiological characteristics of potato seedlings under drought stress and rehydration. Potato Research, 55(3): 293-301.

Kumar, A., Sharma, S. K., Lata, C., Sheokand, S. and Kulshreshta, N. (2015). Combined effect of boron and salt on polypeptide resolutions in wheat (*Triticum aestivum*) varieties differing in their tolerance. Indian Journal of Agricultural Sciences, 85(12): 1626-32.

Kumar, A., Lata, C., Kumar, P., Devi, R., Singh, K., Krishnamurthy, S. L. and Sharma, S. K. (2016). Salinity and drought induced changes in gas exchange attributes and chlorophyll fluorescence characteristics of rice (*Oryza sativa*) varieties. ICAR. Indian Journal of Agricultural Sciences 86 (6): 19–27.

Kumar, A. S. H. W. A. N. I., Sharma, S. K., Lata, C., Devi, R., Kulshrestha, N., Krishnamurthy, S. L. and Yadav, R. K. (2018). Impact of water deficit (salt and drought) stress on physiological, biochemical and yield attributes on wheat (*Triticum aestivum*) varieties. Indian Journal of Agricultural Science, 88: 1624-1632.

Lau, S. E., Hamdan, M. F., Pua, T. L., Saidi, N. B. and Tan, B. C. (2021). Plant nitric oxide signaling under drought stress. Plants, 10(2): 360.

Malekpoor, F., Salimi, A. and Ghasemi Pirbalouti, A. (2017). Effect of bio-elicitor chitosan on physiological and morphological properties in purpule basil (*Ocimum basilicum* L.) under water deficit. Journal of Plant Ecophysiology, 8(27): 56-71.

Mishra, A., Bruno, E. and Zilberman, D. (2021). Compound natural and human disasters: Managing drought and COVID-19 to sustain global agriculture and food sectors. Science of the Total Environment, 754: 142210.

Munns, R. (2011). Plant adaptations to salt and water stress: differences and commonalities. Advances in Botanical Research, 57: 1-32.

Pratt, P. and Chapman, H. (1961). Gains and losses of mineral elements in an irrigated soil during a 20-year lysimeter investigation. Hilgardia, 30(16): 445-467.

Qaseem, M. F., Qureshi, R. and Shaheen, H. (2019). Effects of pre-anthesis drought, heat and their combination on the growth, yield and physiology of diverse wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes varying in sensitivity to heat and drought stress. Scientific Reports, 9(1): 1-12.

Qayyum, A., Al Ayoubi, S., Sher, A., Bibi, Y., Ahmad, S., Shen, Z. and 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.

Ramanjulu, S. and Bartels, D. (2002). Drought- and desiccation- induced modulation of gene expression in plants. Plant, Cell & Environment, 25(2): 141-151.

Rouphael, Y., Cardarelli, M., Schwarz, D., Franken, P., and Colla, G. (2012). Effects of drought on nutrient uptake and assimilation in vegetable crops. In *Plant responses to drought stress* (pp. 171-195). Springer, Berlin, Heidelberg.

Sattar, A., Cheema, M. A., Sher, A., Ijaz, M., Ul-Allah, S., Nawaz, A. and Ali, Q. (2019). Physiological and biochemical attributes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings are influenced by foliar application of silicon and selenium under water deficit. Acta Physiologiae Plantarum, 41(8): 1-11.

Singhal, P., Jan, A. T., Azam, M. and Haq, Q. M. R. (2016). Plant abiotic stress: a prospective strategy of exploiting promoters as alternative to overcome the escalating burden. Frontiers in Life Science, 9(1): 52-63.

Soltys-Kalina, D., Plich, J., Strzelczyk-Żyta, D., Śliwka, J. and Marczewski, W. (2016). The effect of drought stress on the leaf relative water content and tuber yield of a half-sib family of 'Katahdin'-derived potato cultivars. Breeding Science, 66(2): 328-331.

Tripathi, A. M., Klem, K., Fischer, M., Orság, M., Trnka, M. and Marek, M. V. (2018). Water availability influences accumulation and allocation of nutrients and metals in short-rotation poplar plantation. Biomass and Bioenergy, 116: 151-160.

Yadav, B., Jogawat, A., Rahman, M. S. and Narayan, O. P. (2021). Secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: A review. Gene Reports, 23: 101040.

Yang, X., Lu, M., Wang, Y., Wang, Y., Liu, Z. and Chen, S. (2021). Response Mechanism of Plants to Drought Stress. Horticulturae, 7: 50.

Zhao, G., Xu, H., Zhang, P., Su, X, and Zhao, H. (2017). Effects of 2, 4-epibrassinolide on photosynthesis and Rubisco activase gene expression in *Triticum aestivum* L. seedlings under a combination of drought and heat stress. Plant Growth Regulation, 81(3): 377-384.