

Genotypic differences among maize cultivars in response to PEG and phosphate stresses

Z. Hajibarat, A. Saidi*, Z. Hajibarat

Department of Cell and Molecular Biology, Faculty of Life Sciences and Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran

Received 1 July 2023; Accepted 31 October 2023

Extended abstract

Introduction

Abiotic stresses can disrupt future food security, which simultaneously implies the importance of genotype screening in stressed environments. Drought and phosphorus stresses have great effects on the growth and development of maize. Soil dryness and phosphorus deficiency cause similar effects and illicit similar defence mechanisms in plants (Xia et al., 2021a). Drought and phosphorus stresses in the root zone can cause active oxygen accumulation in plants. In order to deal with excessive accumulation of active oxygen, plants activate their oxidative defence mechanisms through enzyme or non-enzymatic routes. Oxidative stress caused by excessive accumulation of reactive oxygen species is one of the important physiological factors affecting plant growth and development under stress conditions. The sensitivity of genotypes to water deficit is different and they can be classified into two groups, tolerant or sensitive. Maize (*Zea mays* L.) is one of the most important crops in the world for food security, as it feeds millions of people. Abiotic stress can create significant challenges in maize production. The present study aimed to determine the effects of phosphate and PEG stresses on the physiological and biochemical traits in the maize cultivars.

Materials and methods

Measured traits in leaf and root tissues were analysed among five maize cultivars under PEG and phosphate stresses. Also, analysis of biochemical traits such as chlorophyll a/b and carotenoids in maize seedlings under PEG 20% and low phosphate were analysed. The five maize cultivars were exposed to PEG 20% and low phosphate stresses and sampled at two-time points after treatment (24 and 48 h). This experiment was carried out as a factorial experiment in the form of a completely randomized design with three replications. In this study, antioxidant enzymes such as catalase, ascorbate peroxidase, and peroxidase activity were measured in leaf and root tissues. Further, PCA, dandraogram and correlation of physiological traits, biochemical and morphological traits were analysed. Statistical analysis was performed using SPSS. Differences across tissues were analysed using one-way ANOVA. Duncan's test was used to compare the treatment means at $P < 0.05$. Values represent the means of three replications per treatment. Principal Component Analysis (PCA) and correlations were performed using SPSS 22.

Results and discussion

Based on the cluster analysis, the cultivars were grouped into three classes. The cluster I included Fajr, Paya, and Dehghan whereas, Kosha and Taha cultivars were placed in the clusters II and III, respectively.

* Corresponding author: Abbas Saidi; E-Mail: abbas.saidi@gmail.com



Also, there was a significantly positive correlation at the probability level of one percent between the content of chlorophyll a/b and root anthocyanin and total chlorophyll content. Correlation between biochemical and physiological traits is shown in Figure 2. The chlorophyll a showed a positive and significant correlation with total chlorophyll and carotenoid contents. The chlorophyll b showed a positive and significant correlation with total chlorophyll content and root anthocyanin. PCA was performed on physiological and biochemical traits to fully investigate the various factors that play essential roles in the drought indices. The cumulative contribution rate of the total changes of PC3 reached 97%. According to PCA analysis measured by correlation matrix and biplot analysis method, it was found that these parameters can be used to evaluate the response of maize genotypes to abiotic stresses under different environments. The relationships between biochemical traits and genotypes is shown graphically in two segments of PC1 and PC2.

Conclusion

Principal component analysis (PCA) and measured traits showed that Fajr, Paya, and Kosha cultivars can show high performance under studied stress conditions. In the present study, the Kosha cultivar was shown to be relatively water stress and low phosphate tolerant due to improved antioxidant, chlorophyll, and carotenoids activities under abiotic stresses.

Keywords: Anthocyanin, Antioxidant enzymes, Biochemical traits, Chlorophyll content, Maize

تفاوت‌های ژنوتیپی ارقام ذرت در پاسخ به تنش‌های پلی اتیلن گلیکول و فسفات

زهره حاجی‌برات، عباس سعیدی، زهرا حاجی‌برات

زیست‌شناسی سلولی مولکولی، دانشکده علوم و فناوری زیستی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران

مشخصات مقاله	چکیده
واژه‌های کلیدی: آنتوسیانین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی ذرت صفات بیوشیمیایی محتوای کلروفیل	تنش‌های غیرزیستی می‌توانند امنیت غذایی آینده را مختل کنند. بررسی پاسخ گیاه تحت تنش غیرزیستی (خشکی و کمبود فسفات)، از اهمیت بالایی برخوردار است. غربال‌گری ارقام ذرت (<i>Zea mays</i> L.) در شرایط تحت استرس از اولویت‌های شناسایی ژنوتیپ‌های برتر است. ذرت، یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی جهان برای تأمین امنیت غذایی است، زیرا میلیون‌ها نفر را تغذیه می‌کند. تنش‌های غیرزیستی چالش‌هایی را برای تولید ذرت ایجاد می‌کنند. مطالعه حاضر با هدف تعیین اثرات تنش‌های فسفات و پلی‌اتیلن گلیکول بر صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در ارقام ذرت انجام شد. پنج رقم ذرت در معرض تیمار پلی‌اتیلن گلیکول ۲۰ درصد و تنش کمبود فسفات به مدت ۲۴ و ۴۸ ساعت قرار گرفتند و نمونه‌ها در این دو زمان و تحت شرایط نرمال برداشت شدند. آنالیز صفات فیزیولوژیکی مانند کلروفیل <i>a/b</i> و کاروتنوئیدها در گیاهچه‌های ذرت مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت در این مطالعه، فعالیت آنزیم-های آنتی‌اکسیدانی، (کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز) در بافت برگ و ریشه اندازه‌گیری شد. بین میزان کلروفیل <i>a/b</i> و آنتوسیانین ریشه و میزان کلروفیل کل همبستگی مثبت و معناداری در سطح احتمال یک درصد وجود داشت. تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (PCA) در صفات اندازه‌گیری شده نشان داد که ارقام فجر، پایا و کوشا می‌توانند در شرایط تنش مورد مطالعه عملکرد بالایی از خود نشان دهند. نتایج مطالعه حاضر نشان داد که رقم کوشا به دلیل پاسخ مناسب به تنش‌ها با استفاده از فعالیت‌های آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، میزان محتوای کلروفیل و کاروتنوئیدها، کارایی در حدود ۳۰ درصد به تنش خشکی و کمبود فسفات نشان داده است.
تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۴/۱۰	
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۸/۰۹	
تاریخ انتشار: زمستان ۱۴۰۳	
۱۷(۴): ۷۸۱-۷۹۹	

مقدمه

می‌توان آن‌ها را به دو گروه متحمل یا حساس طبقه‌بندی کرد (Obidiegwu et al., 2015). استراتژی‌های اجتناب از خشکی گیاهان متنوع بوده که شامل (الف) سازگاری‌های گسترده گیاه، (ب) سازگاری‌های مورفولوژیکی برای افزایش جذب آب و کاهش اتلاف آب تعرق، به‌عنوان مثال با توسعه سیستم‌های ریشه عمیق‌تر یا تغییر شکل برگ یا آناتومی و مکانیسم‌های تحمل به خشکی شامل (ج) سازگاری‌های متابولیکی و افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی برای مهار گونه‌های فعال اکسیژن ROS است (Bhargava and Sawant, 2013; Shavrukov et al., 2017).

تنش‌های خشکی و فسفر اثرات زیادی بر رشد و نمو ذرت دارند. خشکی خاک و تنش فسفر از برخی جهات اثرات مشابهی روی گیاهان دارند، گیاهانی که مکانیسم‌های دفاعی نشان می‌دهند (Xia et al., 2021a). تنش‌های خشکی و فسفر در ناحیه ریشه می‌تواند باعث تجمع اکسیژن فعال در گیاهان شود. به‌منظور مقابله با تجمع بیش‌ازحد اکسیژن فعال، گیاهان مکانیسم‌های دفاعی آنتی‌اکسیداتیو خود را از مسیرهای آنزیمی یا غیر آنزیمی فعال کنند. تنش اکسیداتیو ناشی از تجمع بیش‌ازحد گونه‌های فعال اکسیژن یکی از عوامل فیزیولوژیکی مهم مؤثر بر رشد و نمو گیاه در شرایط تنش است. حساسیت ژنوتیپ‌ها به کمبود آب متفاوت است و

بالقوه به تسریع فرآیند غربال‌گری و همچنین ارائه هرگونه اطلاعات موردنیاز برای شروع چرخه‌های اصلاحی سریع‌تر، به‌ویژه برای توسعه واریته‌های ذرت مقاوم به خشکی کمک می‌کند؛ بنابراین، پروتکل غربالگری مبتنی بر پلی‌اتیلن گلیکول با تسریع توسعه واریته‌های ذرت مقاوم به خشکی از طریق شناسایی سریع ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی برای استفاده به‌عنوان والدین و در ارزیابی نسل‌های امیدوارکننده، به نفع کاشت‌کنندگان ذرت در مناطق مستعد خشکی خواهد بود. ذرت به‌عنوان یک غذای اصلی با کاربردهای بیولوژیکی و صنعتی در نظر گرفته می‌شود (Cordell et al., 2011). ذرت یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی غلات در سرتاسر جهان است و به‌طور گسترده برای تهیه غذا، علوفه و مواد خام صنعتی استفاده می‌شود (Li et al., 2015).

در مطالعه‌ای که تنش خشکی در مرحله گلدهی گندم انجام شد نتایج نشان داد که این تنش منجر به کاهش محتوای کلروفیل می‌شود (Mihaljević et al., 2021). در مطالعه‌ای دیگری که در مرحله گیاهچه‌ای برنج تحت تنش خشکی گزارش شد مقدار کلروفیل کاهش یافت (Dalal and Tripathy, 2012). کاهش مقدار فتوسنتز رشد را کند می‌کند و بر پارامترهایی مانند مقدار ماده خشک و کارایی فتوسنتز در گیاهان تأثیر می‌گذارد (Lahlou et al., 2003). کمبود فسفات در مرحله گیاهچه به‌طور قابل توجهی محتوای فسفر گیاه را کاهش می‌دهد و از رشد گیاهچه جلوگیری می‌کند (Xia et al., 2021b). گیاه در مرحله گیاهچه‌ای به‌شدت به کمبود به فسفر حساس است. فسفات یک درشت مغذی ضروری است که نقش عمده‌ای در گیاهان، به‌ویژه در فتوسنتز دارد (Wissuwa et al., 2005). کربوهیدرات‌ها ۹۵ درصد وزن خشک گیاهان را تشکیل می‌دهند و تولید کربوهیدرات‌ها به سرعت فتوسنتز در برگ‌ها بستگی دارد؛ بنابراین، افزایش کارایی فتوسنتز باعث بهبود عملکرد کلی محصول می‌شود (Zhang et al., 2014). فسفر یک ماکرومولکول حیاتی است که در بیومولکول‌هایی مانند فسفولیپیدها و ATP به‌عنوان یک عامل ضروری عمل می‌کند و تقریباً در تمام فرآیندهای متابولیکی اصلی گیاهان، به‌ویژه فتوسنتز، نقش اصلی را ایفا می‌کند. برای افزایش بیشتر عملکرد، بهبود فتوسنتز ضروری است (Zhu et al., 2010)؛ بنابراین، استفاده کارآمد از فسفر در طول فتوسنتز یک عامل بالقوه مهم تعیین‌کننده رشد و عملکرد محصول است. گیاهان طیف وسیعی از استراتژی‌ها را برای مقابله با شرایط نامطلوب

تجمع ROS در نتیجه تنش‌های محیطی یکی از دلایل اصلی کاهش عملکرد محصول است (Lipiec et al., 2013). سطوح پایین فسفات همچنین می‌تواند باعث کاهش سنتز ATP و NADPH شود، در نتیجه تولید ROS را القا کند. مولکول‌های آنتی‌اکسیدانی مانند، کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX) با تقویت هموستاز ROS، این اثرات مضر را بر عملکرد گیاه کاهش می‌دهند (Hasanuzzaman et al., 2021). علاوه بر این، مطالعات نشان داده‌اند که استرس غیرزیستی را می‌توان با استفاده از استراتژی‌هایی از گونه‌های گیاهی کاهش داد (Li et al., 2021; Sheteiwy et al., 2021; Yang et al., 2021). واریته‌های متحمل زمانی که عملکرد متابولیسمی بیشتری برای تولید این مولکول‌ها داشته باشند با استرس محیطی بهتر پاسخ می‌دهند.

استفاده از محلول‌هایی مانند پلی‌اتیلن گلیکول (PEG) برای شبیه‌سازی تنش اسمزی شرایطی را برای کنترل دقیق درجه کم‌آبی در طیف وسیعی از پتانسیل‌های اسمزی فراهم می‌کند (Filek et al., 2012). پلی‌اتیلن گلیکول برای مطالعات آزمایشگاهی تنش اسمزی روی رشد سلولی در شرایط کنترل‌شده، ایجاد مدل‌های آزمایشگاهی و آزمایش-هایی برای غربالگری سریع‌تر برای تحمل خشکی بالاتر مناسب است (Kosturkova et al., 2008). بر اساس مطالعه‌ای نشان داده شد که خشکی فیزیولوژیکی ناشی از PEG، غربالگری قابل‌اعتماد ژنوتیپ‌های گندم زمستانه را در مرحله اول استقرار گیاهچه‌ها را امکان‌پذیر کرد (Persić et al., 2022). افزایش عملکرد اقتصادی و بهبود صفات فیزیولوژیکی مرتبط با آن از اساسی‌ترین خصوصیات موردنظر اصلاحگران در جهت شناسایی افراد برتر است. شناسایی ارقام از لحاظ صفات زراعی از قبیل عملکرد و اجزای عملکرد دانه به دلیل سهولت اندازه‌گیری، احتمالاً روشی آسان و سریع برای ارزیابی جوامع گیاهی برای بهبود عملکرد دانه است، در این راستا ارزیابی صفات فیزیولوژیکی نیز می‌تواند در جهت شناسایی افراد با کارایی بالا در کنار صفات زراعی نقش بسیار مهمی داشته باشد. استفاده از پلی‌اتیلن گلیکول در غربالگری برای تحمل به خشکی به‌طور گسترده در محصولات مختلف از جمله چغندر قند، جو و عدس استفاده شده است (Hernández-Pérez et al., 2021; Hellal et al., 2018; Muscolo et al., 2014). با استفاده از پلی‌اتیلن گلیکول، شناسایی تفاوت‌های بین ژنوتیپ‌ها در این مجموعه به‌طور

نگهداری شدند. آزمایش شامل پنج رقم ذرت (کوشا، پایا، طاه، دهقان و فجر) بود.

ویژگی‌های شاخص‌های فیزیولوژیکی

برای بررسی صفات فیزیولوژیکی، برگ‌ها و ریشه‌ها در مرحله گیاهچه‌ای ذرت تحت شرایط نرمال و تنش خشکی و کمبود فسفات در ۲۴ و ۴۸ ساعت بعد از اعمال تنش جمع‌آوری شدند. نمونه‌های برگ تازه با آب مقطر در آزمایشگاه شسته شدند. سپس در دمای اتاق (۱۸ درجه سانتی‌گراد) خشک شدند تا برای تعیین مقدار کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها مورد تجزیه و تحلیل قرار گیرند. فعالیت‌های کاتالاز (Ekinici et al., 2020)، آسکوربات پراکسیداز (Nakano and Asada, 1981) و پراکسیداز (Chance and Maehly, 1955) مورد سنجش قرار گرفتند. ۰/۵ گرم نمونه برگ تازه گیاه توزین شد و در هموژنایزر بافت با ۱۰ میلی لیتر حلال استخراج استون همگن شد. نمونه‌های هموژن شده با سرعت ۱۲۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۱۵ دقیقه در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ شدند. مایع رویی جدا شد و ۱ میلی لیتر از آن با ۴ میلی لیتر حلال استون مخلوط شد. مخلوط محلول از نظر محتوای کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئید در اسپکتروفوتومتر آنالیز شد. از معادلات زیر برای تعیین کمیت کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها استفاده شد.

$$[1] \quad a = 12.25A_{663.2} - 279A_{646.8} \text{ کلروفیل } a$$

$$[2] \quad b = 21.5A_{646.8} - 5.1A_{663.2} \text{ کلروفیل } b$$

$$[3] \quad \text{کاروتنوئید} = 1000A_{470} - 1.82Ca - 85.02Cb / 198$$

$$[4] \quad \text{کلروفیل کل (mg/g)} = [20.2 (A_{645}) + 8.02 (A_{663})]$$

اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی

در مقدار ۰/۵ گرم از بافت ریشه و برگ ذرت تازه جمع‌آوری شده در هاون چینی با نیتروژن مایع ساییده شد. ۱۰ میلی لیتر بافر فسفات سرد (۵۰ میلی مولار، pH=7/8) حاوی ۱۰٪ PVP (w/v) اضافه و همگن شد. مخلوط به مدت ۳۰ دقیقه در ۸۰۰۰ دور در دقیقه و ۴ درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ شد. مایع رویی به دست آمده برای سنجش‌های آنزیمی مورد استفاده قرار گرفت. فعالیت APX، CAT و POD به ترتیب توسط (Ekinici et al., 2020; Nakano and Asada, 1981; Chance and Machly, 1955)

فسفات و درعین حال حفظ تعادل مناسب سطوح داخلی فسفر تکامل داده‌اند (Elanchezhian et al., 2015). این ملاحظات عبارت‌اند از (۱) کاهش جذب فسفر توسط گیاه، (۲) افزایش بازیابی فسفر داخلی گیاه و (۳) بهبود استفاده از فسفر در مسیرهای متابولیک (Cheng et al., 2011; Plaxton and Tran, 2011). در شرایط تنش خشکی، لاین-های ذرت با پس‌زمینه‌های ژنتیکی و ریشه‌های مختلف قابلیت‌های تحمل به خشکی متفاوتی را نشان دادند و ویژگی-های ساختاری ریشه‌های متنوعی را در مرحله گیاهچه نشان دادند (Li et al., 2015). شناسایی ژرم‌پلاسم ذرت با صفات تحمل به تنش بهتر و غربالگری لاین‌های ذرت مقاوم به خشکی برای موفقیت برنامه‌های اصلاحی ضروری است. هدف از این مطالعه شناسایی پاسخ‌های فیزیولوژیکی متضاد به تنش‌های خشکی و فسفات در پنج هیبرید ذرت و (ب) ارزیابی اثرات این پاسخ‌ها بر تحمل به تنش‌های خشکی و فسفات بود. همچنین، پژوهش حاضر به منظور بررسی اثرات تنش‌های خشکی و فسفات بر برخی صفات مورفولوژیکی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در ارقام مختلف ذرت انجام شد.

مواد و روش‌ها

رشد گیاه و تنش غیرزیستی در ارقام ذرت

این مطالعه به منظور بررسی غربالگری ارقام ذرت در پاسخ به تنش خشکی و کمبود فسفات، پنج رقم از موسسه اصلاح تهیه و نهال و بذر کرج (SPII) دریافت گردید و آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در چهار مرحله انجام شد. بذرها از آزمایش از ظروف پتری استفاده شد. آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی و در سه تکرار انجام شد. آزمایش‌ها در اتاق کشت در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد با شدت نور ۳۰۰ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه با دوره‌های نور/تاریکی ۸/۱۶ ساعت انجام شد. دانه رست ذرت (دو هفته پس از جوانه‌زنی) از فلاسک‌های کشت بر اساس (Li et al., 2012) به شرایط فسفات نرمال و کمبود فسفات منتقل شدند. جهت ایجاد تنش خشکی از پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ در سطح ۲۰ درصد در دو زمان ۲۴ و ۴۸ ساعت استفاده گردید و همچنین ارقام ذرت تحت تنش کمبود فسفات در دو زمان ۲۴ و ۴۸ ساعت قرار گرفتند. برگ‌ها و ریشه‌های ذرت در ۲۴ و ۴۸ ساعت پس از اعمال تنش برداشت شدند و بلافاصله در دمای ۸۰- درجه سانتی‌گراد برای تجزیه و تحلیل بیشتر

جدول ۱. ادامه

منابع تغییرات S.O.V	DF درجه آزادی	Carteonide کارتنوئید	Total chl		Chlb کلروفیل b	Chla کلروفیل a	Plant height ارتفاع گیاه	Shoot length طول ساقه	Root length طول ریشه
			محتوای کلروفیل	محتوای کلروفیل					
Cultivar (C) رقم	4	184672	231.5	74.72	51.56	652.7**	0.53	504.7*	
Treatment (T) تیمار	4	219284	277.5	110.96	37.74	920.8**	00.68*	466.0*	
C * T رقم * تیمار	16	2377039**	2291.0**	803.94**	403.66**	1142.3**	0.93	581.4*	
Error خطا	50	31690438	1947.4	790.3	289.22	930.5	91.82	471.8	

* و **: سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪ معنی دار

* and **: significant 5% and 1% probability levels

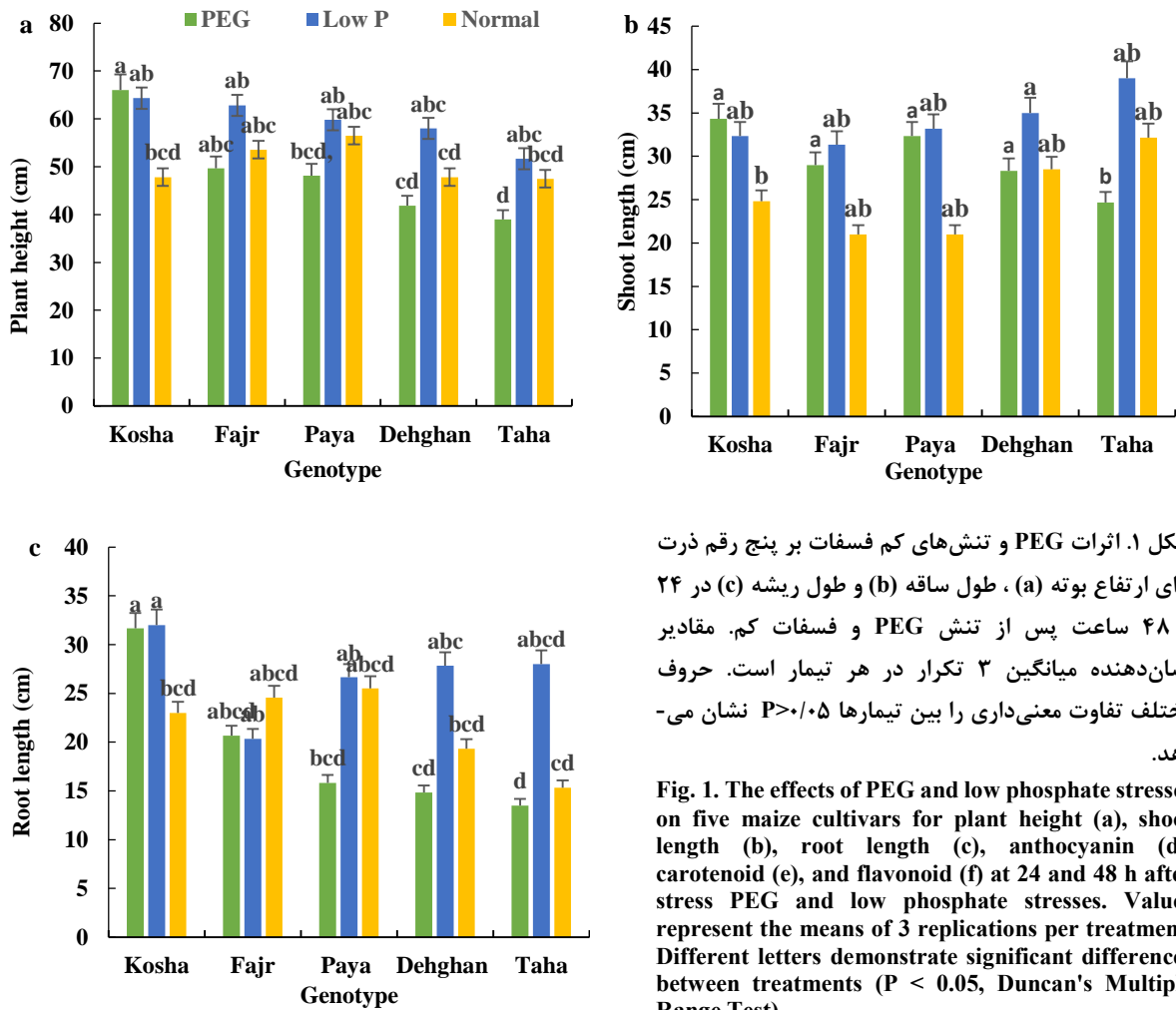
معنی‌داری نشان داد. آنزیم ریشه پلی فنول اکسیداز در رقم طاهها کاهش معنی‌داری نشان داد، درحالی‌که رقم دیگر تفاوت معنی‌داری نشان ندادند. در رقم کوشا پس از ۴۸ ساعت اعمال تنش فسفر نسبت به نرمال تفاوت معنی‌داری در آسکوربات پراکسیداز ریشه مشاهده شد.

همچنین در رقم دهقان در مقایسه با شرایط نرمال، پس از ۴۸ ساعت تیمار پلی اتیلن گلیکول، کاهش معنی‌داری در آسکوربات پراکسیداز ریشه و آنزیم کاتالاز ریشه مشاهده شد. در رقم طاهها در پاسخ به تمامی تنش‌ها کاهش معنی‌داری در آسکوربات پراکسیداز ریشه و آنزیم کاتالاز ریشه مشاهده شد. ارقام کوشا، طاهها و دهقان کاهش معنی‌داری در آنتوسیانین برگ در ۴۸ ساعت پس از اعمال تنش پلی اتیلن گلیکول نشان دادند. تنها رقم کوشا در پاسخ به ۴۸ ساعت پس از اعمال پلی اتیلن گلیکول مقدار کاروتنوئید و کلروفیل کل را افزایش داد تفاوت معنی‌داری با شرایط نرمال نشان داد. رقم کوشا نیز در ۴۸ ساعت پس از تنش پلی اتیلن گلیکول و در ۲۴ ساعت پس از تنش فسفر نسبت به شرایط عادی افزایش معنی‌داری در کلروفیل a و b نشان داد (جدول ۲).

به‌عنوان یک پاسخ خاص ژنوتیپ، تنش خشکی منجر به اختلال عملکرد فیزیولوژیکی ناشی از تغییرات ناگهانی غلظت املاح در اطراف سلول می‌شود و بر صفات مورفولوژیکی مانند طول ریشه و نسبت ریشه به ساقه تأثیر می‌گذارد (Rauf et al., 2007). به‌طور کلی گزارش‌ها بیانگر آن است که یک سیستم ریشه عمیق، گسترده و منشعب برای توسعه محصولات مقاوم به خشکی ضروری است (Jackson et al., 2000).

به گفته برخی از محققان، کاهش کلروفیل در پاسخ به تنش خشکی به دلیل افزایش تولید رادیکال‌های آزاد در سلول است و این رادیکال‌های آزاد باعث پراکسیداسیون و در نتیجه تجزیه این رنگ‌دانه می‌شوند (Schütz and Fangmier, 2001; Ji et al., 2014). بنابراین، تحت استرس شدید، مقدار کاروتنوئید به‌عنوان یک عامل محافظ در برابر اکسیداسیون نور افزایش می‌یابد تا از تخریب بیشتر کلروفیل جلوگیری شود؛ بنابراین، با جذب رادیکال‌های فعال اکسیژن، این رنگ‌دانه از کلروفیل در پاسخ به تنش‌ها محافظت می‌کند (Naderi et al., 2014; Ji et al., 2014). تفاوت معنی‌داری بین کلروفیل a, b و محتوای کلروفیل کل سایر ارقام در شرایط نرمال و تنش مشاهده نشد. این احتمالاً نشان‌دهنده تحمل بالای ارقام ذرت به تنش‌های مختلف است؛ زیرا در پاسخ به تنش هیچ تغییری روی گیاه اعمال نمی‌شود. صفات کاروتنوئید، فلاونوئید و آنتوسیانین تحت شرایط تنش فسفات کم و پلی اتیلن گلیکول افزایش یافت. نتایج ما نشان داد که به نظر می‌رسد رقم کوشا در پاسخ به تنش‌های مختلف سیستم‌های دفاعی متعددی به دست آورده است.

ارتفاع بوته و طول شاخساره رقم کوشا نسبت به شرایط عادی پاسخ بیشتری به تنش پلی اتیلن گلیکول نشان داد (شکل ۱). رقم پایا در پاسخ به ۲۴ و ۴۸ ساعت کمبود فسفر و پس از ۴۸ ساعت تنش پلی اتیلن گلیکول کاهش معنی‌داری آسکوربات پراکسیداز در برگ نشان داد. در رقم طاهها پس از ۲۴ و ۴۸ ساعت تنش فسفر، کاهش غلظت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در برگ مشاهده شد. همچنین آنزیم کاتالاز در برگ‌های رقم فجر پس از ۴۸ ساعت تنش فسفر افزایش



شکل ۱. اثرات PEG و تنش‌های کم فسفات بر پنج رقم ذرت برای ارتفاع بوته (a)، طول ساقه (b) و طول ریشه (c) در ۲۴ و ۴۸ ساعت پس از تنش PEG و فسفات کم. مقادیر نشان‌دهنده میانگین ۳ تکرار در هر تیمار است. حروف مختلف تفاوت معنی‌داری را بین تیمارها ($P > 0.05$) نشان می‌دهد.

Fig. 1. The effects of PEG and low phosphate stresses on five maize cultivars for plant height (a), shoot length (b), root length (c), anthocyanin (d), carotenoid (e), and flavonoid (f) at 24 and 48 h after stress PEG and low phosphate stresses. Values represent the means of 3 replications per treatment. Different letters demonstrate significant differences between treatments ($P < 0.05$, Duncan's Multiple Range Test).

همبستگی بین صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی در شکل ۲ نشان داده شده است. بر اساس نتایج همبستگی صفات در پاسخ به تنش پلی‌اتیلن گلیکول در ۲۴ ساعت نشان داد که آنزیم اسکوربات پراکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری با پلی فنول اکسیداز برگ نشان داد. آنزیم اسکوربات پراکسیداز برگ همبستگی منفی و معنی‌داری با پلی فنول اکسیداز و کاتالاز و اسکوربات پراکسیداز ریشه نشان داد همچنین با کاتالاز برگ نیز همبستگی منفی و معنی‌داری نشان داد. آنزیم پلی فنول اکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری با کارتنوئید نشان داد. کلروفیل b یا کلروفیل a و محتوای کل کلروفیل و کارتنوئید همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد اما با پلی فنول اکسیداز ریشه همبستگی منفی و معنی‌داری نشان داد. محتوای کل کلروفیل یا کلروفیل a و کارتنوئید همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان

به‌عنوان یک پاسخ اولیه، استرس اسمزی ناشی از پلی‌اتیلن گلیکول باعث می‌شود که نوک ریشه با گسترش مریستم نوک ریشه، آکسون‌ها را منبسط کند (Ji et al., 2014). پلی‌اتیلن گلیکول یک ترکیب رایج مورد استفاده در کشت هیدروپونیک است که پتانسیل اسمزی کمتری تولید می‌کند (Chazen and Neumann, 1994). در مطالعه قبلی، تنش اسمزی خفیف ناشی از پلی‌اتیلن گلیکول طول، تراکم و قطر موهای ریشه را کاهش داد (Robin et al., 2015). در کرچک، تنش اسمزی ناشی از پلی‌اتیلن گلیکول رشد گیاه را با کاهش طول ریشه، مساحت سطح، حجم ریشه و تعداد نوک ریشه سرکوب کرد و در نتیجه بر تجمع کادمیوم تأثیر گذاشت (Shi et al., 2015). همچنین گزارش شده است که طول زیاد ریشه می‌تواند بر کمبود فسفر در جو تأثیر بگذارد (Brown et al., 2012).

جدول ۲. مقایسه میانگین صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی ارقام ذرت.

Table 2. Mean comparison of physiological and biochemical traits of maize cultivars.

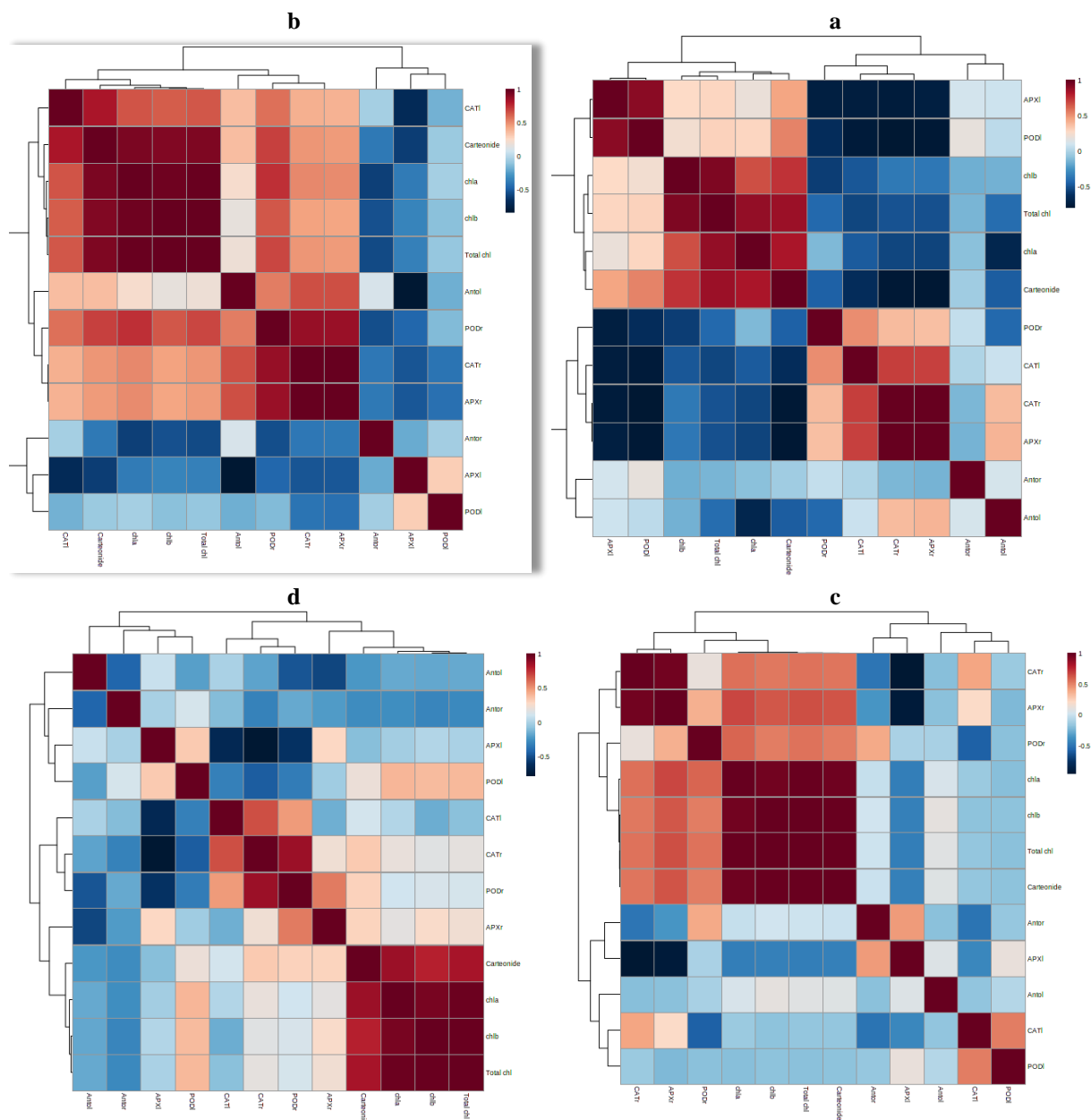
Measured traits صفات اندازه‌گیری شده	Treatment تیمار	Kosha کوشا	Fajr فجر	Paya پایا	Dehghan دهقان	Taha طاها
POD leaf	PEG 24h	0.065 ^{bcd}	0.065 ^{bcd}	0.065 ^{bcd}	0.065 ^{bcd}	0.065 ^{bcd}
POD leaf	PEG 48h	0.068 ^{bcd}	0.068 ^{bcd}	0.068 ^{bcd}	0.068 ^{bcd}	0.068 ^{bcd}
POD leaf	Low P 24h	0.07 ^{abc}	0.07 ^{abc}	0.07 ^{abc}	0.07 ^{abc}	0.07 ^{abc}
POD leaf	Low P 48h	0.07 ^{abc}	0.07 ^{abc}	0.07 ^{abc}	0.07 ^{abc}	0.07 ^{abc}
POD leaf	Normal	0.06 ^{bcd}	0.06 ^{bcd}	0.06 ^{bcd}	0.06 ^{bcd}	0.06 ^{bcd}
APX leaf	PEG 24h	1.09 ^{fgh}	1.09 ^{fgh}	1.09 ^{fgh}	1.09 ^{fgh}	1.09 ^{fgh}
APX leaf	PEG 48h	1.12 ^{efgh}	1.12 ^{efgh}	1.12 ^{efgh}	1.12 ^{efgh}	1.12 ^{efgh}
APX leaf	Low P 24h	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}
APX leaf	Low P 48h	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}
APX leaf	Normal	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}	1.11 ^{efgh}
CAT leaf	PEG 24h	8.30 ^{abcd}	8.30 ^{abcd}	8.30 ^{abcd}	8.30 ^{abcd}	8.30 ^{abcd}
CAT leaf	PEG 48h	8.33 ^{abc}	8.33 ^{abc}	8.33 ^{abc}	8.33 ^{abc}	8.33 ^{abc}
CAT leaf	Low P 24h	8.33 ^{abc}	8.33 ^{abc}	8.33 ^{abc}	8.33 ^{abc}	8.33 ^{abc}
CAT leaf	Low P 48h	8.34 ^{ab}	8.34 ^{ab}	8.34 ^{ab}	8.34 ^{ab}	8.34 ^{ab}
CAT leaf	Normal	8.24 ^{bcd}	8.24 ^{bcd}	8.24 ^{bcd}	8.24 ^{bcd}	8.24 ^{bcd}
POD root	PEG 24h	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}
POD root	PEG 48h	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}
POD root	Low P 24h	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}	0.008 ^{ab}
POD root	Low P 48h	0.002 ^c	0.002 ^c	0.002 ^c	0.002 ^c	0.002 ^c
POD root	Normal	0.007 ^{ab}	0.007 ^{ab}	0.007 ^{ab}	0.007 ^{ab}	0.007 ^{ab}
APX root	PEG 24h	1.12 ^b	1.12 ^b	1.12 ^b	1.12 ^b	1.12 ^b
APX root	PEG 48h	1.13 ^b	1.13 ^b	1.13 ^b	1.13 ^b	1.13 ^b
APX root	Low P 24h	1.11 ^{bc}	1.11 ^{bc}	1.11 ^{bc}	1.11 ^{bc}	1.11 ^{bc}
APX root	Low P 48h	1.11 ^d	1.11 ^d	1.11 ^d	1.11 ^d	1.11 ^d
APX root	Normal	1.15 ^b	1.15 ^b	1.15 ^b	1.15 ^b	1.15 ^b
CAT root	PEG 24h	12.37 ^{ab}	12.37 ^{ab}	12.37 ^{ab}	12.37 ^{ab}	12.37 ^{ab}
CAT root	PEG 48h	12.39 ^a	12.39 ^a	12.39 ^a	12.39 ^a	12.39 ^a
CAT root	Low P 24h	12.39 ^a	12.39 ^a	12.39 ^a	12.39 ^a	12.39 ^a
CAT root	Low P 48h	12.18 ^{bc}	12.18 ^{bc}	12.18 ^{bc}	12.18 ^{bc}	12.18 ^{bc}
CAT root	Normal	12.28 ^{abc}	12.28 ^{abc}	12.28 ^{abc}	12.28 ^{abc}	12.28 ^{abc}
Antocynine leaf	PEG 24h	28.88 ^b	20.41 ^{bc}	32 ^a	26.81 ^{ab}	26.54 ^{ab}
Antocynine leaf	PEG 48h	19.91 ^{cd}	28.59 ^{bc}	34.03 ^a	20.02 ^{bc}	10 ^d
Antocynine leaf	Low P 24h	30.67 ^{ab}	22.8 ^{ab}	27.62 ^{ab}	25.11 ^{ab}	30 ^{ab}
Antocynine leaf	Low P 48h	31.82 ^a	29.71 ^{ab}	23.33 ^{ab}	27.51 ^{ab}	30.62 ^{ab}
Antocynine leaf	Normal	28.59 ^{ab}	11.75 ^{bc}	26.72 ^{ab}	32.92 ^a	29.59 ^{ab}
Cartenoide	PEG 24h	1668.01 ^{ab}	1927.18 ^{ab}	1731.65 ^{ab}	1815.48 ^{ab}	2256.11 ^a
Cartenoide	PEG 48h	2240.36 ^a	1769.56 ^{ab}	1629.02 ^{ab}	1830.93 ^{ab}	1559.48 ^b
Cartenoide	Low P 24h	1957.86 ^{ab}	1883.86 ^{ab}	1821.60 ^{ab}	1671.12 ^{ab}	1437.11 ^b
Cartenoide	Low P 48h	1791.39 ^{ab}	1892.71 ^{ab}	1975.49 ^{ab}	1683.62 ^{ab}	1706.86 ^{ab}
Cartenoide	Normal	1422.99 ^b	1916.29 ^{ab}	1797.07 ^{ab}	1715.99 ^{ab}	1775.99 ^{ab}
Total chlorophyll	PEG 24h	33.26 ^{bc}	47.67 ^{abc}	41.38 ^{abc}	43.29 ^{abc}	50.08 ^{ab}
Total chlorophyll	PEG 48h	58.14 ^a	40.22 ^{abc}	34.74 ^{abc}	40.12 ^{abc}	37.46 ^{bc}
Total chlorophyll	Low P 24h	46.08 ^{ab}	41.98 ^{abc}	40.61 ^{abc}	33.34 ^{bc}	28.22 ^c
Total chlorophyll	Low P 48h	40.64 ^{abc}	42.46 ^{abc}	46.39 ^{abc}	34.34 ^{bc}	38.04 ^{bc}
Total chlorophyll	Normal	30.46 ^{bc}	40.86 ^{abc}	43.29 ^{abc}	38.53 ^{abc}	40.55 ^{abc}
chlorophyll b	PEG 24h	20.84 ^b	30.16 ^{ab}	27.8 ^{ab}	27.8 ^{ab}	29.89 ^{ab}
chlorophyll b	PEG 48h	36.03 ^a	24.79 ^{ab}	22.76 ^{ab}	25.66 ^{ab}	24.03 ^{ab}
chlorophyll b	Low P 24h	28.58 ^a	26.36 ^{ab}	25.46 ^{ab}	21.51 ^b	17.94 ^b
chlorophyll b	Low P 48h	25.46 ^{ab}	26.62 ^{ab}	29.2 ^{ab}	22.36 ^b	24.34 ^{ab}
chlorophyll b	Normal	19.09 ^b	25.44 ^{ab}	27.74 ^{ab}	24 ^{ab}	26 ^{ab}
chlorophyll a	PEG 24h	12.42 ^c	17.52 ^{abc}	14.07 ^{bc}	15.5 ^{abc}	20.21 ^{ab}
chlorophyll a	PEG 48h	22.12 ^a	15.44 ^b	11.98 ^{abc}	14.46 ^{abc}	13.44 ^{bc}
chlorophyll a	Low P 24h	17.51 ^{ab}	15.63 ^{abc}	15.04 ^{abc}	11.83 ^c	10.28 ^c
chlorophyll a	Low P 48h	15.18 ^{abc}	15.84 ^{abc}	17.20 ^{ab}	12.28 ^c	13.71 ^{bc}
chlorophyll a	Normal	11.37 ^c	15.43 ^{abc}	15.56 ^{abc}	14.53 ^{abc}	14.53 ^{abc}

میانگین‌هایی که یک حرف مشترک دارند تفاوت معنی‌داری نشان نمی‌دهند. POD: پراکسیداز. CAT: کاتالاز; APX: آسکوربات پراکسیداز.

Means that do not share a letter are significantly different. POD: Peroxidase; CAT: Catalase; APX: Ascorbate peroxidase.

منفی و معنی‌داری نشان داد. پلی فنول اکسیداز ریشه با کاتالاز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کاتالاز برگ با کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کاتالاز ریشه و آسکوربات پراکسیداز ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد (شکل ۲a).

داد اما با کاتالاز برگ همبستگی منفی و معنی‌داری نشان داد. کلروفیل a با کارتنوئید همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد اما با آنتوسیانین برگ، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز ریشه همبستگی منفی و معنی‌داری نشان داد. کارتنوئید با کاتالاز ریشه و برگ و آسکوربات پراکسیداز ریشه همبستگی



شکل ۲. ضرایب همبستگی صفات فیزیولوژیکی در بین پنج رقم ذرت در پاسخ به (a) PEG ۲۴ ساعت، (b) PEG ۴۸ ساعت، (c) فسفات ۲۴ ساعت و (d) فسفات ۴۸ ساعت؛ APXI: آسکوربات پراکسیداز برگ؛ PODr: پلی فنول اکسیداز برگ؛ CATI: کاتالاز برگ؛ PODr: پلی فنول اکسیداز ریشه؛ APXr: آسکوربات پراکسیداز ریشه؛ CATr: کاتالاز ریشه؛ Antol: آنتوسیانین برگ؛ Carboneide: کارتنوئید؛ Total chl: محتوای کل کلروفیل؛ Chlb: کلروفیل b؛ Chla: کلروفیل a.

Fig. 2. The correlation coefficients of physiological and biochemical traits among five maize cultivars in response to polyethylene glycol (PEG) 24h (a), polyethylene glycol (PEG) 48h (b), Phosphate 24h (c), and Phosphate 48h (d), APXI, leaf ascorbate peroxidase; PODr: leaf polyphenol oxidase; CATI: leaf catalase; PODr: root polyphenol oxidase; APXr: root ascorbate peroxidase; CATr: root catalase; Antol: leaf anthocyanin; Total chl: total chlorophyll content; Chlb: chlorophyll b; Chla: chlorophyll a.

بر اساس نتایج همبستگی صفات در پاسخ به تنش فسفات در ۴۸ ساعت نشان داد که آنتوسیانین برگ با آسکوربات پراکسیداز ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. آسکوربات پراکسیداز برگ با پلی فنول اکسیداز ریشه، کاتالاز ریشه و برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کاتالاز ریشه با کاتالاز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کاتالاز ریشه با پلی فنول اکسیداز ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. پلی فنول اکسیداز ریشه با آسکوربات پراکسیداز ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کارتئونید با کلروفیل a، کلروفیل b و محتوای کل کلروفیل همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد.

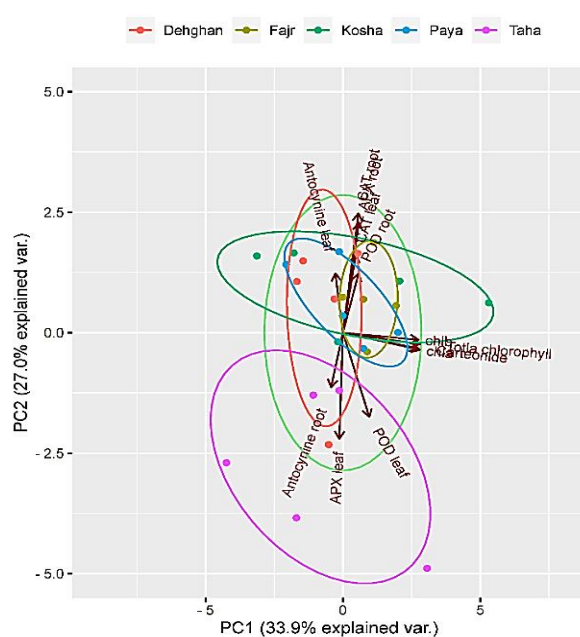
کلروفیل a با کلروفیل b و محتوای کل کلروفیل همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کلروفیل b با محتوای کل کلروفیل همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد (شکل ۲d). بین پارامترهای پایداری همبستگی مثبت و معنی‌داری وجود دارد که می‌تواند نقش مشابهی در انتخاب ژنوتیپ‌ها داشته باشد. یافته‌های ما با سایر محققان در زمینه محصولاتی مانند سیب‌زمینی و گندم مطابقت داشت (Hajibarat et al., 2022; Yaghotipoor et al., 2017).

تجزیه مؤلفه اصلی بر روی صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برای بررسی کامل عوامل مختلف که نقش اساسی در شاخص‌های خشکی دارند، انجام شد. نرخ مشارکت تجمعی کل تغییرات PC3 به ۹۷ درصد رسید. با توجه به آنالیز تجزیه به مؤلفه اصلی اندازه‌گیری شده به روش ماتریس همبستگی و آنالیز بای‌پلات، مشخص شد که از این پارامترها می‌توان برای ارزیابی پاسخ ژنوتیپ‌های ذرت به تنش‌های غیرزیستی در محیط‌های مختلف استفاده کرد. رابطه بین صفات بیوشیمیایی و ژنوتیپ‌ها به صورت گرافیکی در دو بخش PC1 و PC2 نشان داده شده است (شکل ۳). زوایای تیز شاخص‌ها نسبت به یکدیگر در نمودار بای‌پلات نشان‌دهنده همبستگی بالای این شاخص‌ها بود. ماتریس همبستگی محاسبه شد و تجزیه به مؤلفه اصلی بر اساس این ماتریس همبستگی رتبه‌ای انجام شد (Lipkovich and Smith, 2002). تجزیه و تحلیل مؤلفه‌های اصلی و گروه‌بندی خوشه‌ای نیز ابزارهای مفیدی برای غربالگری ژنوتیپ‌های متحمل هستند (Ansari and Gharaghani, 2019). برنامه‌های اصلاحی امکان بهبود محصول را در شرایط تنش خشکی فراهم می‌کند (Mallik et al., 2011). علاوه بر صفات مورفولوژیکی، سایر صفات مرتبط با عملکرد مانند صفات

بر اساس نتایج همبستگی صفات در پاسخ به تنش پلی‌اتیلن گلیکول در ۴۸ ساعت نشان داد که کاتالاز برگ با کلروفیل a، کلروفیل b، کارتئونید و محتوای کل کلروفیل، پلی فنول اکسیداز ریشه و آسکوربات پراکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کارتئونید با کلروفیل a، کلروفیل b و محتوای کل کلروفیل، پلی فنول اکسیداز ریشه و آسکوربات پراکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کلروفیل a با کلروفیل b و محتوای کل کلروفیل، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پلی فنول اکسیداز ریشه و آنتوسیانین ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کلروفیل b با محتوای کل کلروفیل، پلی فنول اکسیداز ریشه و آنتوسیانین ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. محتوای کل کلروفیل با پلی فنول اکسیداز ریشه و آنتوسیانین ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. آنتوسیانین ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. آنتوسیانین برگ با کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پلی فنول اکسیداز ریشه و آسکوربات پراکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. پلی فنول اکسیداز ریشه با کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز ریشه، آنتوسیانین ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کاتالاز ریشه با آسکوربات پراکسیداز ریشه و آسکوربات پراکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. آسکوربات پراکسیداز ریشه با آسکوربات پراکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد (شکل ۲b).

بر اساس نتایج همبستگی صفات در پاسخ به تنش فسفات در ۲۴ ساعت نشان داد که کاتالاز ریشه با آسکوربات پراکسیداز ریشه، کلروفیل a، کلروفیل b، کارتئونید و محتوای کل کلروفیل، آسکوربات پراکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کلروفیل a، کلروفیل b، کارتئونید و محتوای کل کلروفیل، آسکوربات پراکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. پلی فنول اکسیداز ریشه با کلروفیل a، کلروفیل b، کارتئونید و محتوای کل کلروفیل و کاتالاز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. با کلروفیل a با کلروفیل b، کارتئونید و محتوای کل کلروفیل همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کلروفیل b با کارتئونید و محتوای کل کلروفیل همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کارتئونید با محتوای کل کلروفیل همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد. کاتالاز برگ با پلی فنول اکسیداز برگ همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد (شکل ۲c).

اساس تجزیه مؤلفه‌های اصلی ارزیابی شدند. ارقامی که در رتبه‌بندی تغییرات کمتری دارند در برابر تنش پایداری بالایی دارند. بر اساس یک مطالعه، پارامترهای فیزیولوژیکی مانند شاخص سطح برگ و محتوای کلروفیل برای غربال‌گری تحمل به خشکی ژنوتیپ‌ها استفاده شده است (Lahlou et al., 2003).

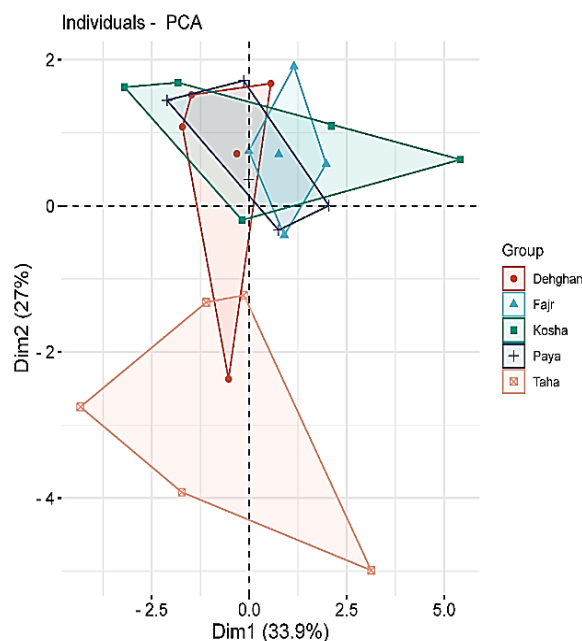


شکل ۳. تجزیه و تحلیل بای پلات PCA برای پنج رقم ذرت و صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی تحت تنش خشکی و فسفات.

Fig. 3. Biplot analysis of PCA for five maize cultivars and physiological and biochemical traits under drought and phosphate stresses.

خوشه I شامل کاروتنوئید و خوشه II شامل کاتالاز ریشه، آسکوربات پراکسیداز ریشه، آسکوربات پراکسیداز برگ، پلی فنول اکسیداز ریشه و پلی فنول اکسیداز برگ بود. خوشه III شامل chlb، chla، آنتوسیانین ریشه، آنتوسیانین برگ و کلروفیل کل بود. بر اساس نتایج بین تجزیه مؤلفه اصلی و نمودار بای پلات، مشاهده شد که ارقام متحمل به تنش تقریباً با الگوی خوشه‌بندی ارقام متحمل مطابقت دارند و ارقام حساس به تنش خشکی نیز با خوشه‌بندی ارقام حساس سازگار هستند. در واقع تنش خشکی با اثرات منفی آن بر صفاتی مانند ارتفاع بوته، طول ریشه و تعداد برگ گیاه منجر به کاهش عملکرد می‌شود (Ghassemi et al., 2019). گیاهان چندین سیستم آنتی‌اکسیدانی برای مقابله با این ترکیبات سمی ایجاد کرده‌اند، از جمله کاتالازها، پراکسیدازها، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز که در پاسخ بیوشیمیایی گیاهان در برابر تنش خشکی فعال می‌شوند

بیوشیمیایی نقش مهمی در انتخاب ژنوتیپ متحمل دارند؛ بنابراین، برای بررسی اثرات تنش خشکی بر کاهش عملکرد نسبت به شرایط عادی، برای غربال ژنوتیپ‌های متحمل به تنش، از شاخص‌های تحمل به تنش استفاده می‌شود (Mitra, 2001). تحمل ژنوتیپ‌ها در تمامی تنش‌ها برای صفات با استفاده از نمایش گرافیکی بای پلات انجام شد و ژنوتیپ‌ها بر

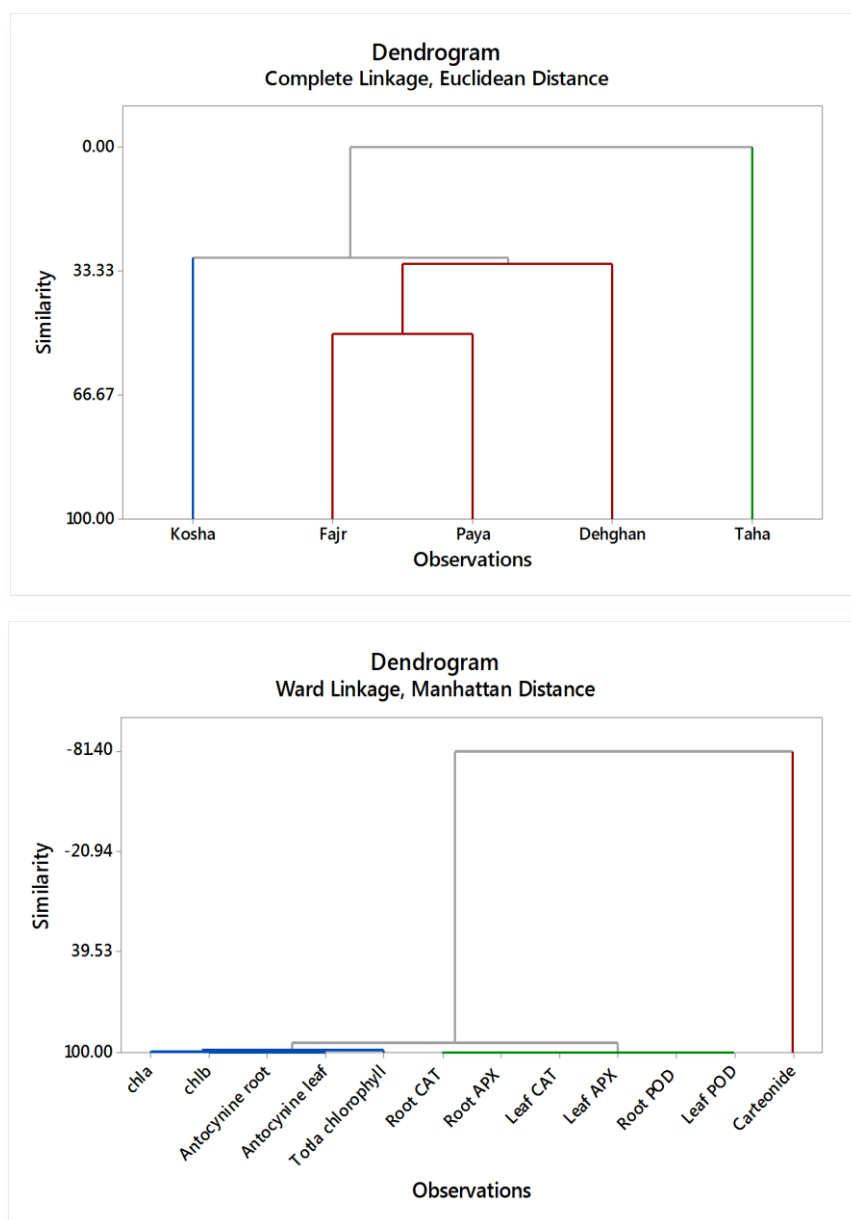


بر اساس تجزیه خوشه‌ای، ژنوتیپ‌ها در سه خوشه دسته‌بندی شدند. خوشه I شامل فجر، پایا و دهقان بود. ارقام کوشا و طاها به ترتیب در خوشه II و III قرار گرفتند (شکل ۴a). خوشه‌بندی ارقام نشان‌دهنده وجود تنوع ژنتیکی بر اساس خصوصیات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در بین ارقام است. با توجه به ارتباط بین اجزا و صفات مورد بررسی، ارقام کوشا، فجر و پایا در سمت راست بالای نمودار قرار گرفتند و به‌عنوان ارقام متحمل به تنش‌های نیتروژن و کمبود فسفات در نظر گرفته شدند. از سوی دیگر، ارقام دهقان و طاها واقع در سمت چپ نمودار به‌عنوان ژنوتیپ‌های حساس به تنش‌های غیرزیستی شناسایی شدند (شکل ۴a).

نتایج تجزیه مؤلفه‌های اصلی و تجزیه خوشه‌ای نشان داد که ژنوتیپ‌های متحمل و حساس در گروهی با الگوی مشابه تحت تنش خشکی قرار گرفتند. بر اساس تجزیه و تحلیل خوشه‌ای، صفات به سه خوشه دسته‌بندی شدند.

علوفه‌ای و صنعتی است، شناخت و معرفی گونه‌های مقاوم به این شرایط تنش‌های غیرزیستی مهم است. کمبود فسفات می‌تواند شدت آسیب ناشی از تنش‌های غیرزنده را افزایش دهد (Meng et al., 2021; Sardans and Penuelas, 2012). از سوی دیگر، تنش‌های غیرزیستی نیز با کمبود فسفر و کاهش فعالیت آنزیم‌های ATPase و فسفاتاز تحت تنش خشکی مشاهده شده است (Ge et al., 2012).

(Yang et al., 2017). شناخت مکانیسم‌های بیوشیمیایی و مورفولوژی مقاومت مهم‌ترین اهداف در تولید بهینه گیاهان به‌ویژه در شرایط تنش محیطی به‌منظور سازگاری گیاهان با این شرایط است. مقاومت در برابر تنش‌های مختلف به توانایی آنتی‌اکسیدانی گیاه بستگی دارد و تغییر در سطوح آنتی‌اکسیدانی می‌تواند با جلوگیری از آسیب استرس ایجاد شود. از آنجایی که گیاه ذرت دارای طیف وسیعی از مصارف



شکل ۴. دندروگرام‌های به‌دست‌آمده از روش وارد برای ارقام ذرت با استفاده از صفات اندازه‌گیری شده (الف) تحت تنش‌های خشکی و فسفات و خوشه‌بندی صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی (ب).

Fig. 4. Dendrograms obtained from Ward method for maize cultivars using measured traits (a) under drought and phosphate stresses and clustering of physiological and biochemical traits (b).

نرمال مشاهده شد. سایر ارقام در مقایسه با سایر تنش‌ها تفاوت معنی‌داری نشان ندادند. رقم طاها کاهش معنی‌داری در پلی فنول اکسیداز ریشه در پاسخ به تنش پلی‌اتیلن گلیکول به مدت ۲۴ ساعت پس از تنش پلی‌اتیلن گلیکول نشان داد. ۴۸ ساعت پس از اعمال تنش فسفات، میزان کاتالاز برگ افزایش بیشتری را در کوشا نسبت به طاها نشان داد. رقم کوشا تحت تمامی تنش‌ها نسبت به طاها افزایش معنی‌داری نشان داد. رقم پایا نیز در ۲۴ و ۴۸ ساعت تیمار پلی‌اتیلن گلیکول نسبت به رقم کوشا افزایش معنی‌داری نشان داد.

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، از جمله کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز، اولین خط دفاعی در برابر ROS را فراهم می‌کنند (Mallik et al., 2011). کاتالاز، پلی فنول اکسیداز و آسکوربات پراکسیداز یک سیستم اصلی مهار H_2O_2 را در سلول‌ها تشکیل می‌دهند و تغییرات در فعالیت‌های این آنزیم می‌تواند سطح H_2O_2 داخل سلولی را تنظیم کند (Mittler, 2002). گیاهان تعدادی آنزیم آنتی‌اکسیدانی مانند کاتالاز (CAT)، پراکسیداز (POD)، آسکوربات پراکسیداز (APX) تولید می‌کنند که برای محافظت در برابر اثرات بالقوه سیتوتوکسیک تحت محیط‌های استرس‌زا از سلول‌های خود آزاد می‌شوند (Liu et al., 2004). سیستم آنتی‌اکسیدانی آنزیمی یکی از مکانیسم‌های محافظتی در برابر ROS است. رابطه بین تنش خشکی و سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی در گونه‌های مختلف گیاهی مانند نان و گندم دوروم بررسی شده است (Caverzan et al., 2016). این گزارش‌ها اطلاعات قابل‌توجهی در مورد مکانیسم‌های حفاظتی در محصولات کشاورزی که از آسیب اکسیداتیو تحت شرایط تنش خشکی جلوگیری می‌کنند، ارائه می‌کند. سایر ام و همکاران (Sairam et al., 2002) تفاوت‌هایی را در سطح فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های مختلف در بین ژنوتیپ‌های متحمل گندم یافتند به طوری که یک ژنوتیپ متحمل دارای سطوح بسیار بالایی از اسید اسکوربیک و آسکوربات پراکسیداز بود. علاوه بر این، شائو و همکاران (Shao et al., 2005) تغییراتی را در فعالیت پلی فنول اکسیداز در ژنوتیپ‌های گندم تحت کمبود آب در گیاهچه مشاهده کردند و پیشنهاد کردند که تحمل به تنش آبی ارتباط نزدیکی با فعالیت پلی فنول اکسیداز دارد. علاوه بر این نادری و همکاران (Naderi et al., 2014) گزارش دادند که در بین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، فعالیت آسکوربات پراکسیداز در شرایط

گونه‌های فعال اکسیژن مواد اجتناب‌ناپذیری هستند که در هر دو شرایط عادی و استرس‌زا تولید می‌شوند، در حالی که در شرایط استرس‌زا سمی هستند. مطالعات مختلف نقش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را با تحمل به خشکی مرتبط دانسته‌اند (Guo et al., 2020). بسیاری از مطالعات به خوبی نشان دادند که گیاهان برای اطمینان از بقا و نفی اثرات نامطلوب ROS، سیستم دفاعی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را در پاسخ به مقدار زیاد ROS فعال می‌کنند (He et al., 2020). پلی فنول اکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز اجزای اصلی سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی آنزیمی هستند که به طور مؤثر ROS را از بین می‌برند و نقش مهمی در تحمل تنش خشکی ایفا می‌کنند (Fei et al., 2020). کاتالاز آنزیم اصلی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی است و آسکوربات پراکسیداز اجزای کلیدی مسیر آسکوربات گلوکاتایون است که اثرات مضر ROS را کاهش می‌دهد (Sharma and Shanker Dubey, 2005). یک مطالعه قبلی گزارش داد که گیاهان گندم آماده‌شده با خشکی سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی آنزیمی خود را به تنش گرمایی بعدی برای کاهش آسیب اکسیداتیو فعال می‌کنند (Kukreja et al., 2005). یافته‌های این مطالعه توسط کوکرجا و همکاران (Kukreja et al., 2005) تأیید شد زیرا سخت شدن خشکی سیستم دفاع آنزیمی گیاه را بهبود بخشید و در نتیجه تحمل به خشکی را اعطا کرد. در هنگام استرس، سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی از لیپیدهای غیراشباع غشاء، اسیدهای نوکلئیک، آنزیم‌ها و سایر ساختارهای سلولی در برابر اثرات منفی رادیکال‌های آزاد محافظت می‌کند؛ بنابراین سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی گیاهان توجه جامعه علمی را به خود جلب کرده است (Dumont and Rivoal, 2019). در رابطه با ارتفاع گیاهچه و صفات ارتفاع ساقه، تنها رقم کوشا افزایش معنی‌داری در پاسخ به تنش پلی‌اتیلن گلیکول نشان داد؛ اما سایر ارقام در ۲۴ و ۴۸ ساعت در پاسخ به تنش پلی‌اتیلن گلیکول و کمبود فسفات تفاوت معنی‌داری نشان ندادند. بیشترین طول ریشه مربوط به رقم کوشا در پاسخ به تنش پلی‌اتیلن گلیکول و کمبود فسفات به ترتیب ۳۱/۰۶ و ۳۲/۰۶ بود. کمترین طول ریشه مربوط به رقم طاها در پاسخ به تنش پلی‌اتیلن گلیکول و رقم فجر در پاسخ به کمبود فسفر بود. در تمامی ارقام وزن تر برگ و وزن تر ریشه در پاسخ به تیمارهای ۲۴ و ۴۸ ساعته تفاوت معنی‌داری نشان نداد. در رقم دهقان کاهش معنی‌داری در پراکسیداز در ۲۴ ساعت تنش پلی‌اتیلن گلیکول نسبت به

که ارقام فجر، پایا و کوشا در شرایط خشکی و تنش فسفات ارقام مناسبی هستند، بنابراین این ارقام دارای ویژگی‌های مناسبی برای تولید ذرت بودند. بر اساس نتایج ما نشان داده شد که فعالیت‌های آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کاهش معنی‌داری در پاسخ به تنش‌ها نشان دادند؛ اما رقم کوشا تقریباً در پاسخ به تنش‌ها کاهش معنی‌داری در فعالیت‌های آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نشان نداد. میزان محتوای کلروفیل و کارتنوئید در پاسخ به تنش‌ها افزایش یافته که نشان‌دهنده توانایی بالای رقم کوشا در پاسخ به شرایط نامناسب محیطی است. تفاوت‌های ژنوتیپی ذرت که کمترین جذب را داشت که احتمالاً بازتابی از اندازه ریشه کوچک‌تر آن بود و نشان‌دهنده کارایی پایین این هیبریدها برای جذب فسفر در گیاهچه‌های ذرت بود؛ اما در رقم کوشا ریشه در پاسخ به تنش کمبود فسفات و تنش PEG کارایی بالا برای جذب فسفر نشان داد و این هیبرید در پاسخ به تنش افزایش معنی‌داری در ریشه خود نشان داد. نقش و مکانیسم آنزیم‌های کاتالاز، پلی‌فنول اکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در پاسخ به تنش‌های فسفات و پلی‌اتیلن گلیکول مورد بحث قرار گرفته است. در شرایط غیرزیستی، تجزیه و تحلیل مؤلفه اصلی و خوشه‌بندی ژنوتیپ‌ها نشان داد که ژنوتیپ‌های متحمل و حساس در خوشه‌های مشابه دسته‌بندی شدند. انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل بر اساس ترکیبی از عوامل تحمل می‌تواند معیارهای مفیدی برای اصلاح ژنتیکی ارقام ذرت متحمل به تنش غیرزیستی فراهم کند. این نتایج به انتخاب غیرمستقیم ژنوتیپ‌ها در محیط‌های مختلف کمک می‌کند. رقم کوشا به‌طور کلی به تنش غیرزیستی مقاوم بود و می‌توان از آن در برنامه‌های تولید ذرت استفاده کرد. رقم کوشا در پاسخ به تنش‌های فسفات و پلی‌اتیلن گلیکول نسبت به شرایط عادی تغییرات معنی‌داری نشان نداد که نشان‌دهنده تحمل بالای این رقم در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی است. می‌توان نتیجه گرفت که در شرایط استرس‌زا عملکردها در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی تغییر یا کاهش نمی‌یابد.

استرس خشکی به شدت افزایش می‌یابد. این یافته‌ها نشان‌دهنده اهمیت تحقیق در مورد مکانیسم‌های تحمل تنش غیرزیستی، به‌ویژه مکانیسم‌های حذف ROS در گندم است. رابطه بین تنش خشکی و سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی در برخی از گونه‌های زراعی مانند گندم (Nadri et al., 2014) و ذرت (Kolarovic et al., 2009) بررسی شده است. گزارش شده است که فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به مقاومت گیاه در برابر تنش خشکی کمک می‌کند. مطالعات قبلی ارتباط بین افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی تحت تنش خشکی با رشد گیاه و تولید محصول را نشان داده است. برای مثال، شائو و همکاران (Shao et al., 2005) تغییراتی را در فعالیت پلی‌فنول اکسیداز در ژنوتیپ‌های گندم تحت کمبود آب خاک در مرحله بلوغ مشاهده کرد و پیشنهاد کرد که تحمل به تنش آبی ارتباط نزدیکی با فعالیت‌های پلی‌فنول اکسیداز دارد. مشابه یافته‌های ما، کاورزن و همکاران (Caverzan et al., 2016) گزارش دادند که فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به‌طور قابل‌توجهی تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفت، به‌طوری‌که تنش خشکی باعث افزایش قابل‌توجهی در فعالیت پلی‌فنول اکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز شد. باین‌حال، با گیاهان شاهد، گزارش‌های مربوط به فعالیت کاتالاز در شرایط تنش ناهمگن هستند. نتایج نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها تغییرات معنی‌داری برای فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در شرایط تنش خشکی و بدون تنش وجود دارد. تحت تنش خشکی، فعالیت‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز به میزان بیشتری افزایش می‌یابد که منجر به سطوح پایین‌تر تخریب غشای پلاسمایی و نشت الکترولیت در یک کلون مقاوم به خشکی در مقایسه با یک گیاه حساس به خشکی می‌شود (Lima et al., 2002).

نتیجه‌گیری نهایی

استرس غیرزیستی بر تمام صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ارزیابی‌شده تأثیر می‌گذارد. از آنجایی که یافته‌های ما نشان داد

منابع

Ansari, A., Gharaghani, A., 2019. A comparative study of genetic diversity, heritability and inter-relationships of tree and nut attributes between *Prunus scoparia* and *P. elaeagnifolia* using multivariate statistical analysis. International

Journal of Horticultural Science and Technology, 6, 137-150. <https://doi.org/10.22059/ijhst.2019.276425.282>

- Bhargava, S., Sawant, K., 2013. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding*. 132, 21-32. <https://doi.org/10.1111/pbr.12004>
- Brown, L.K., George, T.S., Thompson, J.A., Wright, G., Lyon, J., Dupuy, L., Hubbard, S.F., White, P.J., 2012. What are the implications of variation in root hair length on tolerance to phosphorus deficiency in combination with water stress in barley (*Hordeum vulgare*)?. *Annals of Botany*, 110, 319-328. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs085>
- Caverzan, A., Casassola, A., Brammer, S.P., 2016. Antioxidant responses of wheat plants under stress. *Genetics and molecular biology*. 39,1-6. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2015-0109>
- Chance, B., Maehly, A.C., 1955. Assay of Catalase and Peroxidase. *Methods in Enzymology*, 2, 764-775. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(55\)02300-8](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(55)02300-8)
- Chazen, O., Neumann, P.M., 1994. Hydraulic signals from the roots and rapid cell-wall hardening in growing maize (*Zea mays* L.) leaves are primary responses to polyethylene glycol-induced water deficits. *Plant Physiology*. 104, 1385-1392. <https://doi.org/10.1104/pp.104.4.1385>
- Cheng, L., Bucciarelli, B., Liu, J., Zinn, K., Miller, S., Patton-Vogt, J., Allan, D., Shen, J. and Vance, C.P., 2011. White lupin cluster root acclimation to phosphorus deficiency and root hair development involve unique glycerophosphodiester phosphodiesterases. *Plant Physiology*. 156, 1131-1148. <https://doi.org/10.1104/pp.111.173724>
- Cordell, D., Rosemarin, A., Schröder, J.J., Smit, A.L., 2011. Towards global phosphorus security: A systems framework for phosphorus recovery and reuse options. *Chemosphere*. 84, 747-758. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.02.032>
- Dalal, V.K., Tripathy, B.C., 2012. Modulation of chlorophyll biosynthesis by water stress in rice seedlings during chloroplast biogenesis. *Plant, Cell & Environment*. 35, 1685-1703. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02520.x>
- Dumont, S., Rivoal, J., 2019. Consequences of oxidative stress on plant glycolytic and respiratory metabolism. *Frontiers in Plant Science*. 10, 166. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00166>
- Ekinci, M., Ors, S., Yildirim, E., Turan, M.E.T.I.N., Sahin, U., Dursun, A., Kul, R., 2020. Determination of physiological indices and some antioxidant enzymes of chard exposed to nitric oxide under drought stress. *Russian Journal of Plant Physiology*. 67, 740-749. <https://doi.org/10.1134/S1021443720040056>
- Elanchezhian, R., Krishnapriya, V., Pandey, R., Rao, A.S., Abrol, Y.P., 2015. Physiological and molecular approaches for improving phosphorus uptake efficiency of crops. *Current Science*. 108, 1271-1279. <https://www.jstor.org/stable/24905488>
- Fei, X., Li, J., Kong, L., Hu, H., Tian, J., Liu, Y., Wei, A., 2020. miRNAs and their target genes regulate the antioxidant system of *Zanthoxylum bungeanum* under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 150, 196-203. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.01.040>
- Filek, M., Walas, S., Mrowiec, H., Rudolphy-Skórska, E., Sieprawska, A. and Biesaga-Kościelniak, J., 2012. Membrane permeability and micro-and macroelement accumulation in spring wheat cultivars during the short-term effect of salinity-and PEG-induced water stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 34, 985-995. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0895-5>
- Ge, T.D., Sun, N.B., Bai, L.P., Tong, C.L., Sui, F.G., 2012. Effects of drought stress on phosphorus and potassium uptake dynamics in summer maize (*Zea mays*) throughout the growth cycle. *Acta Physiologiae Plantarum*. 34, 2179-2186. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1018-7>
- Ghassemi, S., Ghassemi-Golezani, K., Salmasi, S.Z., 2019. Changes in antioxidant enzymes activities and physiological traits of ajowan in response to water stress and hormonal application. *Scientia Horticulturae*, 246, 957-964. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.11.086>
- Gomez, F.P., Oliva, M.A., Mielke, M.S., de Almeida, A.A.F., Leite, H.G., Aquino, L.A., 2008. Photosynthetic limitations in leaves of young Brazilian Green Dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. 'nana') palm under well-watered conditions or recovering from drought stress. *Environmental and Experimental Botany*. 62,

- 195-204.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.08.006>
- Guo, K., Li, Z., Tian, H., Du, X., Liu, Z., Huang, H., Wang, P., Ye, Z., Zhang, X., Tu, L., 2020. Cytosolic ascorbate peroxidases plays a critical role in photosynthesis by modulating reactive oxygen species level in stomatal guard cell. *Frontiers in Plant Science*, 11, 446. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00446>
- Hajibarat, Z., Saidi, A., Hajibarat, Z., 2022. Genome-Wide Identification of 14-3-3 Gene family and characterization of their expression in developmental stages of *Solanum tuberosum* under multiple biotic and abiotic stress conditions. *Functional & Integrative Genomics*, 6, 1377-1390. <https://doi.org/10.1007/s10142-022-00895-z>
- Hasanuzzaman, M., Parvin, K., Bardhan, K., Nahar, K., Anee, T.I., Masud, A.A.C., Fotopoulos, V., 2021. Biostimulants for the regulation of reactive oxygen species metabolism in plants under abiotic stress. *Cells*, 10, 2537. <https://doi.org/10.3390/cells10102537>
- He, Z., Zhao, T., Yin, Z., Liu, J., Cheng, Y., Xu, J., 2020. The phytochrome-interacting transcription factor CsPIF8 contributes to cold tolerance in citrus by regulating superoxide dismutase expression. *Plant Science*, 298, p.110584. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110584>
- Hellal, F.A., El-Shabrawi, H.M., Abd El-Hady, M., Khatab, I.A., El-Sayed, S.A.A. and Abdelly, C., 2018. Influence of PEG induced drought stress on molecular and biochemical constituents and seedling growth of Egyptian barley cultivars. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 16, 203-212.
- Hernández-Pérez, C.A., Gómez-Merino, F.C., Spinoso-Castillo, J.L., Bello-Bello, J.J., 2021. In vitro screening of sugarcane cultivars (*Saccharum* spp. hybrids) for tolerance to polyethylene glycol-induced water stress. *Agronomy*, 11, 598. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030598>
- Jackson, R.B., Sperry, J.S., Dawson, T.E., 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science*, 5, 482-488. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01766-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01766-0)
- Ji, H., Liu, L., Li, K., Xie, Q., Wang, Z., Zhao, X., Li, X., 2014. PEG-mediated osmotic stress induces premature differentiation of the root apical meristem and outgrowth of lateral roots in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 65, 4863-4872. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru255>
- Kolarovic, L., Valentovič, P., Luxová, M., Gašparíková, O., 2009. Changes in antioxidants and cell damage in heterotrophic maize seedlings differing in drought sensitivity after exposure to short-term osmotic stress. *Plant Growth Regulation*, 59, 21-26. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9384-x>
- Kosturkova, G., Todorova, R., Sakthivelu, G., Akitha Devi, M.K., Giridhar, P., Rajasekaran, T., Ravishankar, G.A., 2008. Response of Bulgarian and Indian soybean genotypes to drought and water deficiency in field and laboratory conditions. *General and Applied Plant Physiology*, 34, 239-250.
- Kukreja, S., Nandwal, A.S., Kumar, N., Sharma, S.K., Sharma, S.K., Unvi, V., Sharma, P.K., 2005. Plant water status, H₂O₂ scavenging enzymes, ethylene evolution and membrane integrity of *Cicer arietinum* roots as affected by salinity. *Biologia Plantarum*, 49, 305-308. <https://doi.org/10.1007/s10535-005-5308-4>
- Lahlou, O., Ouattar, S., Ledent, J.F., 2003. The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. *Agronomie*, 23, 257-268. <https://doi.org/10.1051/agro:2002089>
- Li, L., Zhao, X., Manthiram, A., 2012. A dual-electrolyte rechargeable Li-air battery with phosphate buffer catholyte. *Electrochemistry Communications*, 14, 78-81. <https://doi.org/10.1016/j.elecom.2011.11.007>
- Li, R., Zeng, Y., Xu, J., Wang, Q., Wu, F., Cao, M., Lan, H., Liu, Y., Lu, Y., 2015. Genetic variation for maize root architecture in response to drought stress at the seedling stage. *Breeding Science*, 65, 298-307. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.298>
- Lima, A.L.S., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., Totola, M.R., Loureiro, M.E., 2002. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 47, 239-247. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(01\)00130-7](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(01)00130-7)
- Lipiec, J., Doussan, C., Nosalewicz, A., Kondracka, K., 2013. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a

- review. *International Agrophysics*. 27. <https://doi.org/10.2478/intag-2013-0017>
- Lipkovich, I.A., Smith, E.P., 2002. Biplot and singular value decomposition macros for Excel©. *Journal of statistical software*, 7, 1-15. <https://doi.org/10.18637/jss.v007.i05>
- Liu, W.J., Zhu, Y.G., Smith, F.A., Smith, S.E., 2004. Do phosphorus nutrition and iron plaque alter arsenate (As) uptake by rice seedlings in hydroponic culture?. *New Phytologist*, 162, 481-488. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01035.x>
- Mallik, S., Nayak, M., Sahu, B.B., Panigrahi, A.K., Shaw, B.P., 2011. Response of antioxidant enzymes to high NaCl concentration in different salt-tolerant plants. *Biologia Plantarum*, 55, 191-195. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0029-3>
- Meng, X., Chen, W.W., Wang, Y.Y., Huang, Z.R., Ye, X., Chen, L.S., Yang, L.T., 2021. Effects of phosphorus deficiency on the absorption of mineral nutrients, photosynthetic system performance and antioxidant metabolism in *Citrus grandis*. *PLoS One*. 16, p.e0246944. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246944>
- Mihaljević, I., Viljevac Vuletić, M., Šimić, D., Tomaš, V., Horvat, D., Josipović, M., Zdunić, Z., Dugalić, K., Vuković, D., 2021. Comparative study of drought stress effects on traditional and modern apple cultivars. *Plants*. 10, 561. <https://doi.org/10.3390/plants10030561>
- Mitra, J., 2001. Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Current Science*. 758-763. <https://www.jstor.org/stable/24105661>
- Mittler, R., 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, 7, 405-410. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)
- Motamadi, M., Banisaidi, A., 2022. Evaluation of Yield, Some Physiological Properties and Drought Tolerance Evaluation of Barley (*Hordeum vulgare* L.) Cultivars in Khuzestan Province. *Journal of Plant Production Sciences*, 12, 211-193. [In Persian with English Summary]. <http://doi.org/10.22059/IJFCS.2019.264529.654518>
- Muscolo, A., Sidari, M., Anastasi, U., Santonoceto, C., Maggio, A., 2014. Effect of PEG-induced drought stress on seed germination of four lentil genotypes. *Journal of Plant Interactions*. 9, 354-363. <https://doi.org/10.1080/17429145.2013.835880>
- Naderi, R., Valizadeh, M., Toorchi, M., Shakiba, M.R., 2014. Antioxidant enzyme changes in response to osmotic stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedling. *Acta Biologica Szegediensis*. 58, 95-101.
- Nakano, Y., Asada, K., 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*. 22, 867-880. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
- Obidiegwu, J.E., Bryan, G.J., Jones, H.G., Prashar, A., 2015. Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Frontiers in Plant Science*. 6, 542. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00542>
- Peršić, V., Ament, A., Antunović Dunić, J., Drezner, G., Cesar, V., 2022. PEG-induced physiological drought for screening winter wheat genotypes sensitivity-integrated biochemical and chlorophyll a fluorescence analysis. *Frontiers in Plant Science*. 13, 987702.
- Plaxton, W.C., Tran, H.T., 2011. Metabolic adaptations of phosphate-starved plants. *Plant Physiology*. 156, 1006-1015. <https://doi.org/10.1104/pp.111.175281>
- Rauf, M., Munir, M., ul Hassan, M., Ahmad, M., Afzal, M., 2007. Performance of wheat genotypes under osmotic stress at germination and early seedling growth stage. *African Journal of Biotechnology*. 6.
- Robin, A.H.K., Uddin, M.J., Bayazid, K.N., 2015. Polyethylene glycol (PEG)-treated hydroponic culture reduces length and diameter of root hairs of wheat varieties. *Agronomy*. 5, 506-518. <https://doi.org/10.3390/agronomy5040506>
- Sairam, R.K., Rao, K.V., Srivastava, G.C., 2002. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Science*. 163, 1037-1046. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00278-9](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00278-9)
- Sardans, J., Peñuelas, J., 2012. The role of plants in the effects of global change on nutrient

- availability and stoichiometry in the plant-soil system. *Plant Physiology*. 160, 1741-1761. <https://doi.org/10.1104/pp.112.208785>
- Schütz, M., Fangmeier, A., 2001. Growth and yield responses of spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) to elevated CO₂ and water limitation. *Environmental Pollution*. 114, 187-194. doi: 10.1016/s0269-7491(00)00215-3
- Sharma, P., Dubey, R.S., 2005. Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminium toxicity and water stress: role of osmolytes as enzyme protectant. *Journal of Plant Physiology*. 162, 854-864. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.09.011>
- Shavrukov, Y., Kurishbayev, A., Jatayev, S., Shvidchenko, V., Zotova, L., Koekemoer, F., De Groot, S., Soole, K., Langridge, P., 2017. Early flowering as a drought escape mechanism in plants: how can it aid wheat production?. *Frontiers in Plant Science*. 8, 1950. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01950>
- Sheteiwy, M.S., Abd Elgawad, H., Xiong, Y.C., Macovei, A., Brestic, M., Skalicky, M., Shaghaleh, H., Alhaj Hamoud, Y., El-Sawah, A.M., 2021. Inoculation with *Bacillus amyloliquefaciens* and mycorrhiza confers tolerance to drought stress and improve seed yield and quality of soybean plant. *Physiologia Plantarum*. 172, 2153-2169. <https://doi.org/10.1111/ppl.13454>
- Shi, G., Xia, S., Ye, J., Huang, Y., Liu, C. and Zhang, Z., 2015. PEG-simulated drought stress decreases cadmium accumulation in castor bean by altering root morphology. *Environmental and Experimental Botany*. 111, 127-134. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.11.008>
- Wagner, G.J., 1979. Content and vacuole/extravacuole distribution of neutral sugars, free amino acids, and anthocyanin in protoplasts. *Plant Physiology*. 64, 88-93. <https://doi.org/10.1104/pp.64.1.88>
- Wissuwa, M., Gamat, G., Ismail, A.M., 2005. Is root growth under phosphorus deficiency affected by source or sink limitations? *Journal of Experimental Botany*. 56, 1943-1950. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri189>
- Xia, Z., Zhang, G., Zhang, S., Wang, Q., Fu, Y., Lu, H., 2021. Efficacy of root zone temperature increase in root and shoot development and hormone changes in different maize genotypes. *Agriculture*. 11, 477. <https://doi.org/10.3390/agriculture11060477>
- Xia, Z., Zhang, S., Wang, Q., Zhang, G., Fu, Y., Lu, H., 2021. Effects of root zone warming on maize seedling growth and photosynthetic characteristics under different phosphorus levels. *Frontiers in Plant Science*, 12, 746152. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.746152>
- Yaghotipoor, A., Farshadfar, E., Saeidi, M., 2017. Evaluation of phenotypic stability in bread wheat accessions using parametric and non-parametric methods. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 27, 1269-1275.
- Yang, S., Ulhassan, Z., Shah, A.M., Khan, A.R., Azhar, W., Hamid, Y., Hussain, S., Sheteiwy, M.S., Salam, A., Zhou, W., 2021. Salicylic acid underpins silicon in ameliorating chromium toxicity in rice by modulating antioxidant defense, ion homeostasis and cellular ultrastructure. *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 1001-1013. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.07.013>
- Yang, G., Yu, L., Zhang, K., Zhao, Y., Guo, Y., Gao, C., 2017. A ThDREB gene from *Tamarix hispida* improved the salt and drought tolerance of transgenic tobacco and *T. hispida*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 113, 187-197. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.02.007>
- Zhang, K., Liu, H., Tao, P., Chen, H., 2014. Comparative proteomic analyses provide new insights into low phosphorus stress responses in maize leaves. *PLoS One*, 9, e98215. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098215>
- Zhu, X.G., Long, S.P., Ort, D.R., 2010. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annual review of plant biology*, 61, 235-261. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112206>