

Original article

Evaluation of the response of sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes to drought stress

Sakineh Padyab¹, Rasool Asghari Zakaria^{2*}, Nasser Zare², Nooraddin Hosseinpour Azad³, Mohammad Zaeifzadeh⁴, Parisa Sheikhzadeh⁵

1. Ph.D. Student of Agricultural Biotechnology, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, Iran
2. Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, Iran
3. Associate Professor, Department of Plant Sciences and Medicinal Plants, Faculty of Agriculture, Meshginshahr, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, Iran
4. Associate Professor, Department of Biology, Ardabil Branch, Islamic Azad University, Ardabil, Iran
5. Associate Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, Iran

Received 19 May 2025; Revised 23 June 2025; Accepted 29 June 2025

Extended abstract

Introduction

Sesame (*Sesamum indicum* L.) is one of the world's most important oilseed crops and is highly susceptible to abiotic stresses, particularly drought. Drought reduces plant growth and yield and alters morphological and biochemical characteristics. This study aimed to evaluate the responses of different sesame genotypes to drought stress and identify drought-tolerant genotypes suitable for cultivation in arid regions.

Materials and methods

In 2023, an experiment was conducted in the growth chamber of the Faculty of Agriculture at Mohaghegh Ardabili University to evaluate the responses of 10 sesame genotypes (Halil, Dashtestan, Darab, Sardari, Line 24, Line 25, Line 26, Oltan, Naz-Tekshakheh, and Yellow White) to drought stress. The experiment was conducted as a factorial arrangement in a completely randomized design (CRD) with three replications under hydroponic conditions using perlite and Hoagland nutrient solution. Drought stress was imposed at the four-leaf stage using polyethylene glycol (PEG 6000) at three levels (0, -3, and -6 bar). Shoot samples were collected to assess morphological traits, biochemical parameters (proline, soluble carbohydrates, hydrogen peroxide, malondialdehyde, total phenolic content, and total flavonoid content), and polyphenol oxidase activity. Data were analyzed using STAR software, and treatment means were compared using the least significant difference (LSD) test at the 1% probability level. The yield stability index (YSI) and membership function value (MFV) were used to evaluate genotype stability under drought stress.

Results and discussion

Evaluation of sesame genotypes under drought stress showed that drought significantly reduced morphological traits, including seedling length and dry weight, in all genotypes. However, the Sardari genotype exhibited the smallest reductions and performed best under both drought stress levels. In contrast, proline and soluble carbohydrate contents increased with increasing drought intensity. The greatest proline accumulation was observed in the Yellow White and Darab genotypes, whereas Sardari exhibited the highest soluble carbohydrate content. Oxidative stress markers, including hydrogen

* Corresponding author: Rasool Asghari Zakaria; E-Mail: r-asghari@uma.ac.ir

peroxide (H_2O_2) and malondialdehyde (MDA), also increased under drought stress. Dashtestan and Line 25 exhibited the highest levels of oxidative stress markers, indicating greater oxidative damage, whereas Oltan and Darab had the lowest levels. Total phenolic and total flavonoid contents reached their highest levels under moderate drought stress. Yellow White, Darab, Sardari, and Line 24 exhibited greater accumulation of these metabolites, whereas Halil and Naz-Tekshakheh showed lower levels. Among the antioxidant enzymes, catalase activity was highest in Line 25, Line 26, and Sardari under drought stress. Moreover, Naz-Tekshakheh and Sardari exhibited the highest polyphenol oxidase activity under severe drought stress, whereas Yellow White and Halil exhibited the lowest activity. Analysis of YSI and MFV indicated that Sardari and Darab had the highest YSI and MFV values under both drought stress levels and were identified as the most drought-tolerant genotypes. In contrast, Line 25 and Halil performed poorly across most evaluated traits and were classified as drought-sensitive genotypes.

Conclusion

The findings demonstrated that drought stress significantly affected the morphological and biochemical characteristics of sesame genotypes, although the extent of these effects varied among genotypes. Sardari and Darab consistently exhibited superior performance under both moderate and severe drought stress, as evidenced by smaller reductions in morphological traits, greater accumulation of osmoprotectants (proline and soluble carbohydrates), lower levels of oxidative stress markers, and stronger antioxidant enzyme activities. These genotypes also had the highest values for the drought tolerance indices (YSI and MFV), indicating greater stability and adaptability under water-limited conditions. Conversely, Line 25 and Halil were more susceptible to drought stress, exhibiting greater growth inhibition and increased oxidative damage. Overall, Sardari and Darab can be recommended as promising candidates for cultivation and breeding programs aimed at enhancing drought tolerance in sesame, especially in arid and semi-arid regions.

Keywords: Defense mechanisms, Polyethylene glycol, Reactive Oxygen species,

بررسی واکنش ژنوتیپ‌های کنجد (*Sesamum indicum* L.) به تنش خشکی

سکینه پادیاب^۱، رسول اصغری زکریا^{۲*}، ناصر زارع^۳، نورالدین حسین پور آزاد^۴، محمد ضعیفی زاده^۵، پریسا شیخ زاده^۵

۱. دانشجوی دکتری بیوتکنولوژی کشاورزی، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل

۲. استاد، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل

۳. دانشیار، گروه علوم گیاهی و گیاهان دارویی، دانشکده کشاورزی مشگین شهر، مشگین شهر

۴. دانشیار، گروه زیست‌شناسی، واحد اردبیل، دانشگاه آزاد اسلامی، اردبیل

۵. دانشیار، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل

مشخصات مقاله	چکیده
واژه‌های کلیدی:	کنجد یکی از گیاهان روغنی مهم است که به شدت تحت تأثیر تنش‌های غیرزیستی از جمله خشکی قرار می‌گیرد.
پلی اتیلن گلیکول	هدف از این پژوهش ارزیابی واکنش ژنوتیپ‌های مختلف کنجد به تنش خشکی و شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل برای
تنش اسمزی	استفاده در مناطق خشک است. آزمایش در سال ۱۴۰۲ به منظور بررسی واکنش ۱۰ ژنوتیپ کنجد شامل هلیل،
سازوکارهای دفاعی	دشتستان، داراب، سرداری، لاین ۲۴، لاین ۲۵، لاین ۲۶، اولتان، ناز تک‌شاخه و یلووایت در برابر تنش خشکی، در
گونه‌های فعال اکسیژن	دانشگاه محقق اردبیلی انجام شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار و در شرایط
تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۲/۲۹	هیدروپونیک با استفاده از پرلیت و محلول غذایی هوگلند اجرا شد. تنش خشکی با استفاده از پلی اتیلن گلیکول
تاریخ بازنگری: ۱۴۰۴/۰۴/۰۲	۶۰۰۰ در سه سطح (شاهد، ۳- و ۶- بار) در مرحله چهار برگی اعمال شدند. نمونه برداری از اندام هوایی پس از ۷۲
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۴/۰۸	ساعت برای اندازه‌گیری صفات مورفولوژیک و بیوشیمیایی انجام گرفت. شاخص‌های تحمل YSI و MFV برای
تاریخ انتشار:	ارزیابی پایداری ژنوتیپ‌ها تحت تنش استفاده شدند. تنش موجب کاهش معنی‌دار در طول و وزن خشک گیاهچه در
	تمامی ژنوتیپ‌ها شد، با این حال ژنوتیپ سرداری در هر دو سطح تنش عملکرد بهتری داشت. از سوی دیگر، محتوای
	پروکلین و کربوهیدرات‌های محلول با افزایش شدت تنش افزایش یافت، به طوری که بیشترین میزان پروکلین در
	ژنوتیپ‌های یلووایت و داراب و بیشترین کربوهیدرات در ژنوتیپ سرداری مشاهده شد. شاخص‌های تنش اکسیداتیو
	شامل پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدئید نیز در اثر تنش افزایش یافتند؛ در این میان ژنوتیپ‌های دشتستان و لاین
	۲۵ بیشترین مقادیر را داشتند که نشان‌دهنده آسیب اکسیداتیو بالاتر در آن‌هاست. در حالی که ژنوتیپ‌های اولتان
	و داراب کمترین میزان را نشان دادند. تحلیل شاخص پایداری عملکرد (YSI) و تابع عضویت فازی (MFV) نیز نشان
	داد که ژنوتیپ‌های سرداری و داراب در هر دو سطح تنش خشکی دارای بیشترین مقدار این شاخص‌ها بوده و در
	مجموع به عنوان متحمل‌ترین ژنوتیپ‌ها شناخته شدند.

مقدمه

همکاران (Sun et al., 2010) گزارش دادند که کنجد در مرحله گلدهی به شدت به خشکی حساس است و با افزایش شدت خشکی، عملکرد آن به طور منفی تحت تأثیر قرار می‌گیرد. علاوه بر این، برخی گزارش‌ها تأثیر منفی خشکی را بر کیفیت و کمیت روغن کنجد نیز نشان داده‌اند (Ozkan and Kulak, 2013; Kadkhodaie et al., 2014). دانه کنجد به دلیل داشتن روغن گیاهی با کیفیت بالا بسیار

کنجد (*Sesamum indicum* L.) یکی از مقاوم‌ترین گیاهان زراعی نسبت به خشکی در میان محصولات زراعی محسوب می‌شود (Dossa et al., 2016). با وجود مقاومت نسبی کنجد در برابر خشکی، این گیاه در شرایط کم‌آبی شدید همچنان دچار افت رشد و عملکرد می‌شود (Bahrami et al., 2012). تنش خشکی یکی از مهم‌ترین محدودیت‌ها در تولید کنجد به شمار می‌رود (Pathak et al., 2014). سان و

است. از این‌رو، نیاز به درک بهتر سازوکارهای تحمل، سازگاری گیاه و راهکارهای کاهش اثرات تنش‌های غیرزیستی احساس می‌شود. در شرایط تنش خشکی، رشد گیاه متوقف شده و تغییرات مولکولی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی بسیاری در گیاه رخ می‌دهد (Manghwar et al., 2024). در شرایط خشکی شدید، گیاهان با کاهش شدید دسترسی به آب مواجه شده و رشد خود را متوقف می‌کنند، اما برای حفظ فشار تورژسانس سلولی و جلوگیری از پژمردگی، با انباشت مواد محلول مانند پرولین، قندهای محلول و سایر ترکیبات اسمولیت درون سلول‌ها، اقدام به پدیده‌ای به نام «تنظیم اسمزی» می‌نمایند. این فرایند با کاهش پتانسیل اسمزی، به جذب یا حفظ بهتر آب کمک کرده و به گیاه امکان می‌دهد ساختار سلولی خود را حفظ کرده و فعالیت‌های حیاتی را ادامه دهد. تنظیم اسمزی در بخش‌های مختلف گیاه از جمله ریشه، ساقه، برگ و میوه مشاهده می‌شود و یکی از سازوکارهای کلیدی در تحمل به تنش خشکی محسوب می‌شود (Muhammad et al., 2023).

این پژوهش با هدف شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی در کنجد، از طریق بررسی جامع صفات مورفولوژیکی، بیوشیمیایی و آنزیمی در مرحله گیاهچه‌ای، تحت دو سطح تنش خشکی ملایم (۳- بار) و شدید (۶- بار) در شرایط هیدروپونیک انجام شد. برای تلفیق نتایج و رتبه‌بندی ژنوتیپ‌ها از نظر سطح تحمل به خشکی، از مدل تصمیم‌گیری چندمعیاره مبتنی بر تابع عضویت فازی استفاده گردید. نتایج این مطالعه می‌تواند در انتخاب ژنوتیپ‌های مناسب برای برنامه‌های اصلاحی و افزایش پایداری تولید کنجد در مناطق خشک و نیمه‌خشک نقش مؤثری ایفا کند.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و طرح آزمایشی

در این مطالعه، از ۱۰ ژنوتیپ کنجد با نام‌های هلیل، دشتستان، داراب، سرداری، لاین ۲۴، لاین ۲۵، لاین ۲۶، اولتان، ناز تک شاخه و یلووایت استفاده گردید که از مؤسسه تحقیقات کشاورزی کرج تهیه شده بودند. این تحقیق در سال ۱۴۰۲ در اتاقک رشد دانشکده کشاورزی دانشگاه محقق اردبیلی انجام پذیرفت. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار و سه سطح تنش خشکی اعمال شده با پلی‌اتیلن گلیکول (PEG) و ۱۰ ژنوتیپ کنجد اجرا گردید. بذره‌های کنجد با محلول هیپوکلریت سدیم دو

ارزشمند است و از نظر میزان روغن (حدود ۵۵٪) یکی از بالاترین مقادیر را در بین گیاهان روغنی به خود اختصاص داده است (Pathak et al., 2014). روغن کنجد به دلایل آنتی‌اکسیدان‌هایی نظیر سزامین، سزامولین و سزامول است؛ بسیار پایدار بوده و ماندگاری طولانی دارد (Were et al., 2006). در سال ۲۰۲۳، تولید جهانی روغن کنجد حدود یک میلیون تن برآورد شده است. کشورهای چین (با ۳۳۳/۱۴۰ هزار تن)، میانمار (۱۴۱/۷۷۰ هزار تن) و نیجریه (۸۲/۶۸۰ هزار تن) به ترتیب بزرگ‌ترین تولیدکنندگان روغن کنجد در جهان هستند و در مجموع حدود ۴۹ درصد از تولید جهانی را به خود اختصاص دادند. در همین سال، ایران نیز با تولید حدود ۳۲/۹۳۰ تن روغن کنجد، جایگاه نسبتاً قابل قبولی در میان تولیدکنندگان این محصول داشته و این مقدار نسبت به میانگین پنج سال گذشته، رشد سالانه حدود ۱۰ درصدی را نشان می‌دهد (ReportLinker, 2024).

اصلاح ژنوتیپ‌های کنجد متحمل به خشکی بسیار مورد توجه به‌نژادگران قرار گرفته است (Dossa et al., 2016). رشد، نمو، عملکرد و تحمل گیاهان در برابر تنش‌های غیرزیستی، در حال حاضر از موضوعات کلیدی مورد توجه در کشاورزی و زیست‌فناوری گیاهی به شمار می‌روند. تنش‌های زیستی (مانند عوامل بیماری‌زای گیاهی، حشرات و علف‌های هرز) و غیرزیستی (مانند خشکی، شوری، افزایش سمیت عناصر و دماهای بسیار بالا یا پایین) موجب خسارات قابل‌توجهی در تولیدات کشاورزی می‌شوند (Fraire-Velázquez and Balderas-Hernández, 2013). در دهه‌های اخیر، پیشرفت‌های چشمگیری در درک سازوکارهای مقاومت یا تحمل گیاهان نسبت به تنش‌های زیستی و یا غیرزیستی حاصل شده است. علاوه بر این، واکنش گیاهان به انواع تنش‌ها و تأثیرات مثبت یا منفی آن‌ها بر رشد گیاه به‌طور جامع مورد بررسی قرار گرفته‌اند (Zhang et al., 2023). با این حال، گیاهانی که در طبیعت وجود دارند، ناگزیر باید هم‌زمان با تنش‌های مختلف و در تعامل با یکدیگر مقابله کنند، که این تنش‌ها معمولاً به‌صورت هم‌زمان یا پی‌درپی رخ می‌دهند (Pandey et al., 2015). گزارش شده است که خشکی و شوری دو تنش غیر زیستی اصلی هستند که عملکرد جهانی محصولات راهبردی را کاهش می‌دهند (Kaushal and Wani, 2016; Singh et al., 2018). با این حال، دانش فعلی ما درباره فرآیندهای کلیدی دخیل در سازگاری گیاه با شرایط تنش غیرزیستی همچنان محدود

درصد به مدت ۱۵ دقیقه ضد عفونی شده و سپس با آب مقطر استریل چندین بار شسته شدند. بذره‌های ضد عفونی شده در سینی‌های پلی‌استایرن ۲۲۰ سلولی پر از پرلیت و تحت شرایط هیدروپونیک با استفاده از محلول غذایی هوگلند کشت شدند. اتاق رشد دارای چرخه نوری ۸/۱۶ ساعت (روشنایی/تاریکی) در دمای 25 ± 2 درجه سانتی‌گراد بود. در مرحله چهار برگی، سطوح تنش خشکی شامل شاهد، ۳- بار و ۶- بار با استفاده از پلی‌اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ مطابق روش میشل و کافمن (Michel and Kaufmann, 1973) اعمال شد. نمونه‌های اندام هوایی برای تحلیل فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، صفات بیوشیمیایی و صفات مورفولوژی جمع‌آوری و بلافاصله در نیتروژن مایع فریز شدند و در دمای ۷۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند.

اندازه‌گیری صفات مورفولوژیک

طول گیاهچه‌ها (پنج نمونه در هر تکرار) از انتهای ریشه تا نوک ساقه با استفاده از خط‌کش میلی‌متری اندازه‌گیری شد، که به عنوان شاخصی برای ارزیابی رشد اولیه و توانایی گیاه در مقابله با شرایط تنش مورد استفاده قرار گرفت (Kaya et al., 2006). برای تعیین وزن خشک، گیاهچه‌ها ابتدا در دمای اتاق خشک شده و سپس به مدت ۴۸ ساعت در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند تا رطوبت آن‌ها به طور کامل تبخیر شود. وزن نمونه‌ها با استفاده از ترازو با دقت ۰/۰۰۱ گرم اندازه‌گیری شد، تا یک ارزیابی از زیست‌توده گیاه انجام شود (Reddy et al., 2004).

اندازه‌گیری صفات بیوشیمیایی و آنزیم‌های آنتی-اکسیدان

محتوای پرولین برگ‌ها با روش بیت و همکاران (Bate et al., 1973) اندازه‌گیری شد. برای این منظور، ۰/۵ گرم بافت برگ در ۵ میلی‌لیتر اسید سولفوسالسیلیک ۳ درصد آسیاب شده و محلول فیلتر شد. سپس سه میلی‌لیتر از عصاره فیلترشده با دو میلی‌لیتر محلول نین‌هیدرین و دو میلی‌لیتر اسید استیک مخلوط و به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد در شرایط کنترل شده نگهداری شدند. پس از آن، نمونه‌ها در حمام یخ قرار گرفتند و به آن‌ها شش میلی‌لیتر تولوئن اضافه شد. جذب فاز بالایی در طول موج ۵۲۹ نانومتر اندازه‌گیری شد و محتوای پرولین بر اساس

جدول استاندارد بر حسب میکرومول بر گرم وزن تازه تعیین گردید. برای تعیین محتوای کربوهیدرات، ۰/۲ گرم بافت تازه با ۱۰ میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد مخلوط شد و به مدت یک ساعت در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد در حمام آب قرار گرفت. سپس، یک میلی‌لیتر از محلول حاصل با یک میلی‌لیتر فنل ۰/۵ درصد و ۵ میلی‌لیتر اسید سولفوریک ۹۸ درصد مخلوط شد. واکنش منجر به ایجاد رنگ زرد شد که شدت آن با اسپکتروفتومتر در طول موج ۴۸۳ نانومتر اندازه‌گیری گردید. محتوای کربوهیدرات از طریق مقایسه جذب با منحنی استاندارد گلوکز محاسبه شد (Dubois et al., 1956).

محتوای پراکسید هیدروژن بر اساس روش ولیکوا و همکاران (Velikova et al., 2000) اندازه‌گیری گردید، برای این منظور، یک گرم از بافت تازه گیاهی در حمام یخ با پنج میلی‌لیتر TCA ۰/۱ درصد هموژنیزه گردید. سپس مخلوط حاصل به مدت ۱۵ دقیقه در دمای چهار درجه سانتی‌گراد و با سرعت ۱۲۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. از محلول رویی، ۰/۵ میلی‌لیتر برداشته و با ۰/۵ میلی‌لیتر بافر پتاسیم فسفات ۱۰ میلی‌مولار (pH=7.0) و یک میلی‌لیتر محلول پتاسیم یدید مخلوط شد. جذب نوری محلول در طول موج ۳۹۰ نانومتر توسط اسپکتروفتومتر UV-Vis 200 اندازه‌گیری گردید. در نهایت، محتوای پراکسید هیدروژن نمونه‌ها با استفاده از منحنی استاندارد H_2O_2 و بر حسب میکرومول در گرم وزن تر محاسبه شد.

پراکسیداسیون لیپیدی از طریق تعیین محتوای مالون‌دی‌آلدئید (MDA) به عنوان شاخص آسیب اکسیداتیو به غشاهای سلولی اندازه‌گیری شد. ابتدا، ۰/۲ گرم ماده گیاهی تازه در ۵ میلی‌لیتر TCA یک درصد آسیاب و محلول حاصل با سرعت ۱۰۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۲۰ دقیقه سانتریفیوژ شد. سپس یک میلی‌لیتر از محلول رویی با چهار میلی‌لیتر محلول TBA پنج درصد در ۲۰٪ TCA مخلوط گردید. مخلوط واکنش به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۹۵ درجه سانتی‌گراد گرم شد و پس از خنک‌سازی، مجدداً با سرعت ۱۰۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفیوژ شد. جذب محلول در طول موج‌های ۵۳۲ و ۶۰۰ نانومتر با استفاده از اسپکتروفتومتر SP-UV 200 اندازه‌گیری و محتوای مالون‌دی‌آلدئید بر اساس اختلاف جذب دو طول موج محاسبه شد (Heath and Packer, 1968).

برای سنجش میزان فنل کل، ۰/۵ گرم از وزن خشک بخش هوایی گیاه در ۱۰ میلی‌لیتر متانول ۸۰ درصد (v/v)

تجزیه و تحلیل آماری

آنالیز واریانس (ANOVA) نتایج حاصل از بررسی تأثیر عوامل مختلف (تنش و ژنوتیپ) بر روی صفات مورد مطالعه با استفاده از نرم افزار STAR^۱ انجام شد. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال یک درصد انجام شد. شاخص پایداری عملکرد (YSI) به عنوان معیاری برای تعیین کمیت پایداری ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش طبق فرمول پیشنهاد شده توسط بوسلاما و اسکاپاک (Bouslama and Schapaugh, 1984) محاسبه شد: $YSI = Y_p / Y_s$ در این معادله، Y_p نشان‌دهنده عملکرد در شرایط مطلوب و Y_s عملکرد در شرایط تنش است. مقدار میانگین تابع عضویت (MFV) با استفاده از روش ارزیابی جامع فازی تعیین شد (Chen et al., 2012). MFV برای هر صفت با فرمول زیر محاسبه می‌شود:

$$Xi = \frac{(X - X_{min})}{(X_{max} - X_{min})} \times 100\% \quad [1]$$

که در آن Xi نشان دهنده MFV است، X مقدار واقعی اندازه‌گیری شده است، X_{max} و X_{min} به ترتیب بالاترین و پایین‌ترین مقادیر صفات مشاهده شده در همه ژنوتیپ‌ها هستند. برای هر ژنوتیپ، میانگین MFV به عنوان میانگین MFV‌های مربوط به YSI از ۱۱ صفت محاسبه شد. MFV‌های بالاتر برای همه صفات غیر از H_2O_2 و MDA لحاظ شد ولی برای این دو صفت MFV‌های بالاتر نشان‌دهنده حساسیت به تنش است (که کمتر مطلوب است)، بنابراین از مقادیر $(100 - MFV)$ برای این صفات استفاده شد. بنابراین، هر ژنوتیپ دارای میانگین MFV خاص خود است و میانگین MFV بالاتر نشان‌دهنده ژنوتیپ مطلوب‌تری است.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس نتایج حاصل از تنش خشکی القاشده توسط پلی‌اتیلن گلیکول بر روی تمامی صفات مورفولوژیکی، بیوشیمیایی و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در ژنوتیپ‌های مختلف کنجد نشان داد که اثرات اصلی تنش، ژنوتیپ و برهم‌کنش ژنوتیپ × تنش (غیر از طول گیاهچه) معنی‌دار بودند (جدول ۱).

در هاون چینی ساییده شده و در دمای چهار درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۵ دقیقه با سرعت ۱۰,۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. به یک میلی‌لیتر از عصاره استخراجی، یک میلی‌لیتر معرف فولین سیوکالتو (رقیق شده با ۹ میلی‌لیتر آب مقطر) اضافه و مخلوط شد. پس از پنج دقیقه، ۲/۵ میلی‌لیتر سدیم کربنات هفت درصد به آن افزوده و به مدت ۹۰ دقیقه در دمای آزمایشگاه در شرایط کنترل شده کشت شد. جذب نمونه‌ها در طول موج ۷۵۰ نانومتر خوانده شد و منحنی استاندارد از غلظت‌های معلوم گالیک اسید برای تعیین میزان فنل کل تهیه گردید (معادله خط منحنی استاندارد $(Y=0.001X + 0.0031)$ (Marinova et al., 2005).

به منظور تعیین میزان فلاونوئید کل، روش رنگ‌سنجی آلومینیوم بر اساس دستورالعمل چانگ و همکاران (Chang et al., 2002) به کار رفت. در این روش، ۰/۱ گرم از وزن خشک بخش هوایی با آب دیونیزه در هاون ساییده و سپس به مدت ۱۵ دقیقه در سرعت ۵۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. به نیم میلی‌لیتر از محلول رویی، ۱/۵ میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد، ۰/۱ میلی‌لیتر آلومینیوم کلراید ۱۰ درصد، ۰/۱ میلی‌لیتر پتاسیم استات یک مولار و ۲/۸ میلی‌لیتر آب دیونیزه اضافه شد. مخلوط حاصل به مدت ۴۵ دقیقه در دمای آزمایشگاه (۲۵-۲۷ درجه سانتی‌گراد) در شرایط کنترل شده کشت و سپس جذب هر یک از نمونه‌ها در ۴۱۵ نانومتر خوانده شد. برای تعیین محتوای فلاونوئید کل، منحنی استاندارد از غلظت‌های معلوم کوئرستین تهیه گردید (معادله خط منحنی استاندارد $(Y=0.0158X + 0.0198)$).

برای اندازه‌گیری آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، پنج گیاهچه به‌طور تصادفی از هر تکرار جمع‌آوری و در نیتروژن مایع برای تحلیل فعالیت آنزیمی ذخیره شدند. سپس، محلول بافر استخراج تهیه و به نمونه‌ها اضافه شد. نمونه‌های همگن‌شده در دو مرحله سانتریفیوژ شدند و محلول رویی نهایی برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیمی ذخیره شد. فعالیت پلی‌فنل‌اکسیداز نیز طبق روش ریموند و همکاران (Raymond et al., 1993) اندازه‌گیری شد، به این صورت که مخلوط واکنش شامل بافر فسفات، پیروگالول و عصاره آنزیمی تهیه و جذب در طول موج ۴۳۰ نانومتر ثبت شد.

¹ Statistical Tool for Agricultural Research

جدول ۱. تجزیه واریانس نتایج حاصل از اثر تنش خشکی القاء شده با پلی اتیلن گلیکول بر روی صفات مورد مطالعه در ژنوتیپ‌های کنجد

Table 1. Analysis of variance (ANOVA) of the effects of drought stress induced by polyethylene glycol on traits studied in sesame genotypes.

S.O.V	df	Mean Squares				
		PL	PDW	Pro	CH	MDA
Stress (S)	تنش 2	370.539**	9575.232**	4.276**	308.018**	298.272**
Genotype(G)	ژنوتیپ 9	2.124**	328.295**	0.569**	65.582**	40.016**
S × G	18	0.511 ^{ns}	24.171*	0.124**	8.381**	9.316**
Error	اشتباه 60	0.440	11.949	0.006	1.674	4.124
CV (%)		8.95	6.81	5.64	9.30	12.33

Table 1. Continued

جدول ۱. ادامه

S.O.V	df	Mean Squares				
		TPHE	TFLA	H ₂ O ₂	CAT	PPO
Stress (S)	تنش 2	467.317**	2486.743**	6768.312**	32.256**	644.073**
Genotype(G)	ژنوتیپ 9	22.259**	212.677**	721.431**	11.869**	70.538**
S × G	18	6.397**	85.722**	126.805**	1.513**	10.511**
Error	اشتباه 60	1.595	12.534	11.540	0.619	3.591
CV (%)		9.61	5.98	4.65	24.26	6.92

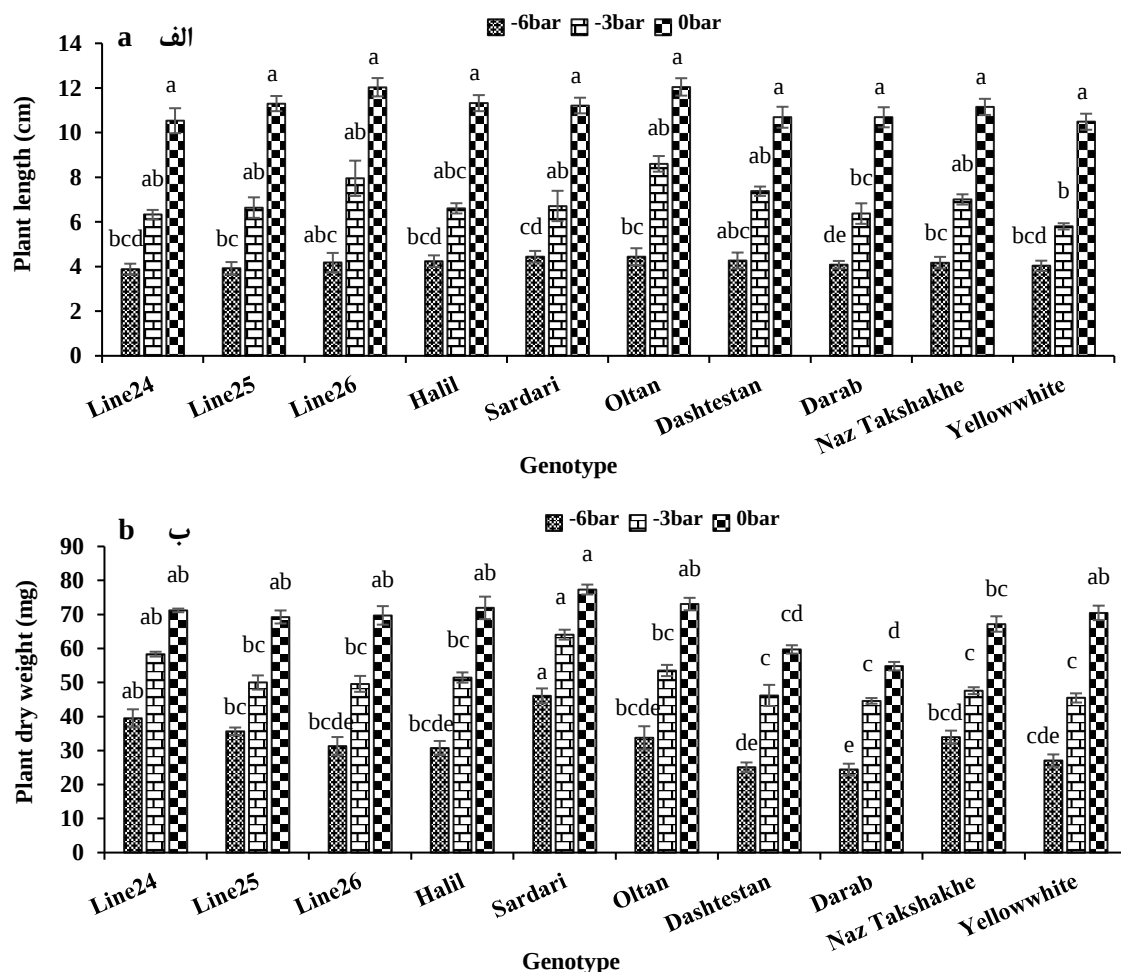
ns, *, and ** are non-significant and significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.
 PL: Seedling length; PDW: Seedling dry weight; Pro: Proline; CH: Carbohydrate; MDA: Malondialdehyde; TPHE: Total phenol; TFLA: Total Flavonoids; H₂O₂: CAT: Catalase; PPO: Polyphenol oxidase.

صفات مورفولوژی

نتایج نشان داد که با افزایش شدت تنش خشکی، طول و وزن خشک گیاهچه در تمامی ژنوتیپ‌ها نسبت به شاهد روند کاهشی دارد. بیشترین طول گیاهچه‌ها در تیمار شاهد و کمترین آن در تنش ۶- بار مشاهده شد. در شرایط تنش ملایم (۳- بار)، بیشترین طول گیاهچه مربوط به ژنوتیپ‌های اولتان و لاین ۲۶ بود، در حالی که کمترین مقدار در ژنوتیپ یلووایت (۵/۸ سانتی‌متر) مشاهده شد. در شرایط تنش خشکی شدید (۶- بار)، ژنوتیپ‌های اولتان و سرداری (هر دو با ۴/۴۴ سانتی‌متر) دارای بیشترین طول گیاهچه بودند و کمترین مقدار مربوط به ژنوتیپ لاین ۲۴ می‌باشد. در هر دو شرایط تنش خشکی ملایم و شدید، تفاوت معنی‌داری بین سایر ژنوتیپ‌ها مشاهده نشد و کاهش طول گیاهچه در همه‌ی ژنوتیپ تقریباً مشابه بود (شکل ۱- الف). همین روند در مورد وزن خشک گیاه نیز صادق بود، بیشترین وزن خشک گیاهچه‌ها در شرایط تیمار شاهد (بدون تنش) مشاهده شد و

کمترین مقدار وزن خشک در شرایط تنش خشکی شدید (۶- بار) ثبت گردید. در شرایط تنش ملایم (۳- بار)، بیشترین و کمترین وزن خشک مربوط به ژنوتیپ‌های سرداری و داراب بود، در شرایط تنش خشکی شدید (۶- بار) نیز، ژنوتیپ‌های سرداری و داراب بیشترین و کمترین مقدار وزن خشک را نشان دادند. در هر دو شرایط تنش خشکی ملایم و شدید، تفاوت معنی‌داری بین سایر ژنوتیپ‌ها وجود نداشت و کاهش وزن خشک گیاهچه در اکثر ژنوتیپ‌ها به طور مشابه اتفاق افتاد و ژنوتیپ سرداری کمترین کاهش را در هر دو صفت و تحت هر دو شرایط تنش را داشت (شکل ۱- ب).

حضور غلظت‌های بالاتر پلی اتیلن گلیکول در طی رشد گیاهچه، فرآیندهای رشد و نمو را مهار کرده و به‌طور منفی بر صفات گیاهچه‌ای تأثیر می‌گذارد. نتایج مشابهی در مطالعات دیگر نیز گزارش شده است که کاهش رشد گیاهچه



شکل ۱. تأثیر تنش خشکی بر طول گیاهچه (الف) و وزن خشک گیاه (ب) در ژنوتیپ‌های کنجد. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم تفاوت معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها در هر سطح تنش خشکی بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال یک درصد است.

Fig. 1. Effect of drought stress on plant length (a) and plant dry weight (b) in sesame genotypes. Similar letters indicate non-significant difference between genotypes at each level of drought stress based on the LSD test at a 1% probability level.

فرآیندهای غده‌سازی ناشی از تنش رطوبتی مربوط باشد که باعث توقف رشد گیاه می‌شود (Marmar et al., 2013). بررسی‌های پیشین نیز نشان داده‌اند که تنش خشکی تأثیر منفی قابل توجهی بر رشد گیاهچه‌های کنجد دارد؛ به‌ویژه در شرایط تنش شدید (مانند غلظت ۲۰ درصد پلی‌اتیلن گلیکول)، کاهش معنی‌داری در طول و وزن خشک گیاهچه در تمامی ژنوتیپ‌ها مشاهده شده است. همچنین، سایر صفات مرتبط با رشد اولیه مانند طول ریشه، طول ساقه، نسبت ریشه به ساقه و وزن تر اندام‌های زیرزمینی و هوایی نیز تحت تأثیر تنش خشکی کاهش یافتند. این یافته‌ها بیانگر حساسیت بالای صفات گیاهچه‌ای به تنش خشکی و کارآمدی آن‌ها در ارزیابی ژنوتیپ‌های متحمل به کم‌آبی است (Ahmed et al., 2022). یافته‌های ما با نتایج گزارش‌شده در برنج (Yang et

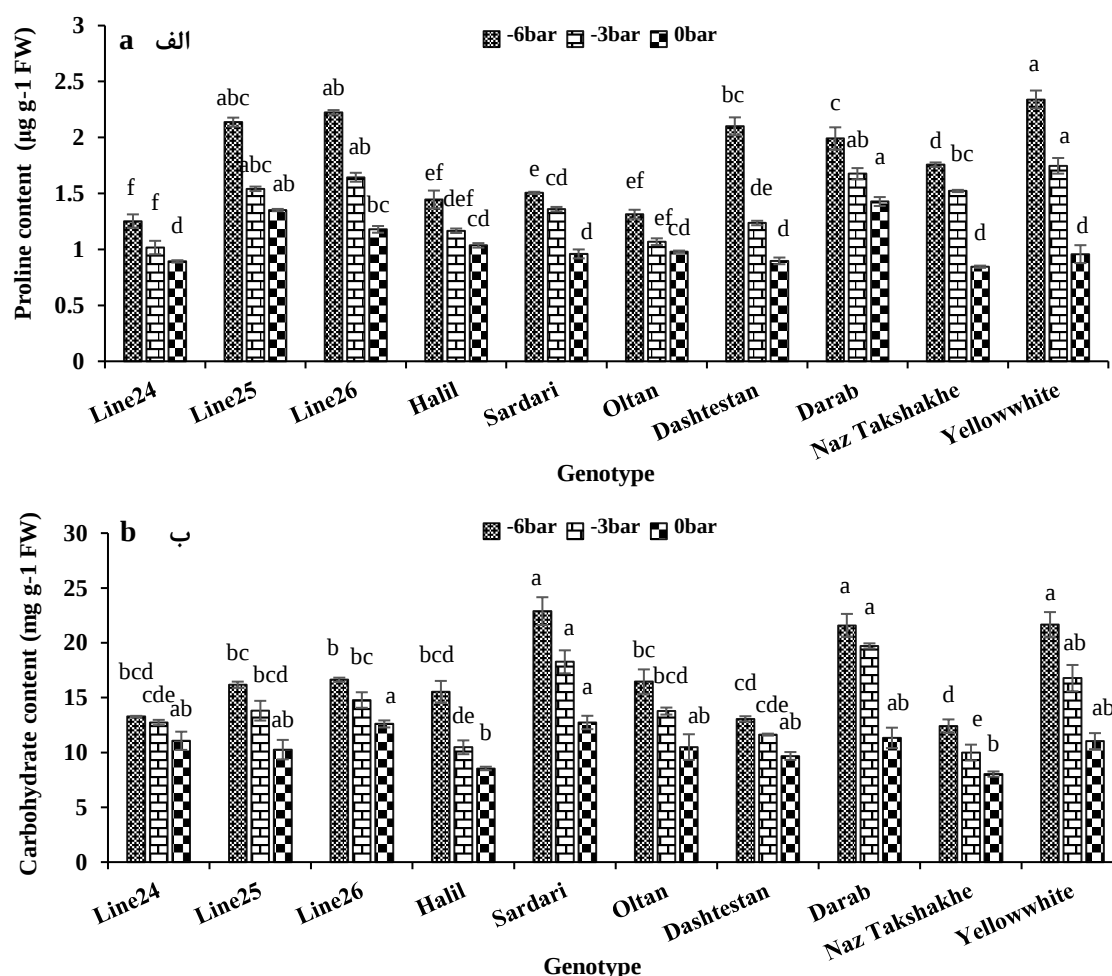
در گیاه جو (*Hordeum vulgare* L.) بر اثر تنش خشکی احتمال دارد ناشی از اثر تنش خشکی بر سلول‌های مریستمی گیاهچه باشد که منجر به اختلال در فرآیند تقسیم و طول شدن سلول‌ها می‌شود (Hellal et al., 2018). کاهش زیست‌توده خشک ساقه در سطوح بالاتر تنش خشکی به دلیل کاهش دسترسی به رطوبت و اختلال در انتقال محصولات فتوسنتزی (مانند قندهای محلول و نشاسته) از منبع (برگ) به مخزن (ساقه و ریشه) می‌باشد. این پدیده در مطالعات متعددی گزارش شده است و به تفاوت در ظرفیت تنظیم اسمزی، توانایی حفظ فعالیت فتوسنتزی، و کارایی انتقال مواد فتوسنتزی میان ژنوتیپ‌های مختلف نسبت داده می‌شود (Mahpara et al., 2022; Mohi-Ud-Din et al., 2021). کاهش طول ساقه ممکن است به اختلال در تقسیم سلولی و

al., 2019)، ذرت (Mi et al., 2018)، کانولا (Dreccer ; Hatzig et al., 2018) و گلرنگ (Singh et al., 2016) هم‌راستا است. خشکی به روش‌های مختلفی باعث کاهش رشد می‌شود. خشکی موجب مهار انبساط سلولی، کاهش باز شدن روزنه‌ها و کاهش تأمین کربوهیدرات می‌شود و در نهایت رشد و تولید را کاهش می‌دهد. افزون بر این، خشکی می‌تواند فرآیند تجزیه مواد آلی و در نتیجه در دسترس بودن مواد مغذی را کاهش دهد (Seleiman et al., 2021). دوره طولانی خشکسالی شدید منجر به کاهش طول ریشه در گندمیان و کاهش قطر میانگین ریشه در لگومها می‌شود (Sun et al., 2024).

محتوای پرولین و کربوهیدرات محلول

مقادیر اسید آمینه پرولین در برخی از ژنوتیپ‌ها با افزایش شدت تنش (از شاهد به ۳- بار و سپس به ۶- بار) به طور معنی‌داری افزایش یافت. نتایج نشان داد که ژنوتیپ‌ها در تولید پرولین تحت شرایط مشابه تنش تفاوت‌های قابل توجهی دارند. در شرایط تنش ملایم (۳- بار)، بیشترین میزان پرولین در ژنوتیپ‌های یلووایت و داراب و کمترین مقدار نیز متعلق به لاین ۲۴ بود. در شرایط تنش خشکی شدید (۶- بار)، بیشترین میزان پرولین در ژنوتیپ یلوایت مشاهده شد، در حالی که ژنوتیپ لاین ۲۴ کمترین مقدار را نشان داد (شکل ۲-الف). مقادیر کربوهیدرات نیز همانند پرولین در پاسخ به تنش خشکی در میان ژنوتیپ‌های مختلف تفاوت‌های معنی‌داری نشان داد. در شرایط تنش ملایم (۳- بار)، بیشترین میزان کربوهیدرات به ترتیب در ژنوتیپ‌های سرداری و داراب و کمترین مقدار در ژنوتیپ نازتک‌شاخه مشاهده شد. در شرایط تنش خشکی شدید (۶- بار)، بیشترین مقدار کربوهیدرات در ژنوتیپ سرداری و پس از آن در داراب و یلووایت مشاهده شد، در حالی که ژنوتیپ نازتک‌شاخه با مقدار ۱۲/۴۰ میلی گرم بر گرم وزن تر کمترین میزان را داشت (شکل ۲-ب). با توجه به معنی‌دار بودن اثر متقابل بین ژنوتیپ و تنش می‌توان گفت که پاسخ پرولین به تنش خشکی به نوع ژنوتیپ وابسته است (شکل ۲-ب).

در مطالعه ما، تجمع متابولیت‌های القایی خشکی مانند پرولین به‌طور معنی‌داری تحت شرایط تنش خشکی در کنبج افزایش یافت. پرولین سطح مواد مضر مانند پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدئید را کاهش داده و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان را در گیاهان ذرت افزایش داد (Khan et al., 2025). همچنین، این ماده باعث بهبود محتوای پروتئین گیاه، حفظ مواد مغذی و افزایش ذخایر داخلی اسمولیت‌ها از جمله پرولین و قندها شده و در نتیجه به حفظ تعادل خشکی کمک کرده است (Khan et al., 2025). مطالعات اخیر نشان داده‌اند که پرولین نقش‌های متعددی در طی تنش ایفا می‌کند؛ از جمله بهبود نرخ فتوسنتز و تعامل با مولکول‌های سیگنال‌دهنده مختلف نظیر گازتراسیمترها (مانند نیتروژن اکسید) و تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی برای فعال‌سازی مسیرهای سیگنالی مرتبط با تنش (Hanif et al., 2021; Rajametov et al., 2021; Singhal et al., 2021). مانند پرولین، قندهای محلول نیز به‌عنوان اسمولیت محافظ عمل کرده و در حفظ تعادل ردوکس سلولی، خنثی‌سازی ROS، محافظت از دستگاه فتوسنتزی، تنظیم مثبت ژن‌های مرتبط با تنش و همچنین نقش به‌عنوان مولکول سیگنال‌دهنده در شرایط تنش ایفای نقش می‌کنند (Ahmad et al., 2020; Afzal et al., 2021). در پژوهش حاضر، مشخص شد که میزان پرولین تحت شرایط تنش روند افزایشی دارد. ژنوتیپ‌ها پاسخ‌های فیزیولوژیکی متفاوتی را در شرایط مختلف نشان دادند. این یافته با مطالعه قبلی که بیان می‌کرد ژنوتیپ‌ها دارای مکانیسم‌های متفاوتی در پاسخ به تنش هستند (Kabbadj et al., 2017) هم‌راستا بود. همچنین این نتایج با یافته‌های دیو و همکاران (Du et al., 2020) که به بررسی تأثیر خشکی بر توزیع محتوای کربوهیدرات‌های محلول کل در برگ‌های سویا در مرحله ابتدایی پر شدن بذر پرداخته‌اند، مطابقت دارد. تحت شرایط خشکسالی شدید، ذخایر نشاسته ممکن است کاهش یابد، در حالی که غلظت قندهای محلول ممکن است در بالاتر از آستانه بحرانی برای انجام وظیفه تنظیم خشکی حفظ شود (Martínez-Vilalta et al., 2016; Wiley et al., 2019).



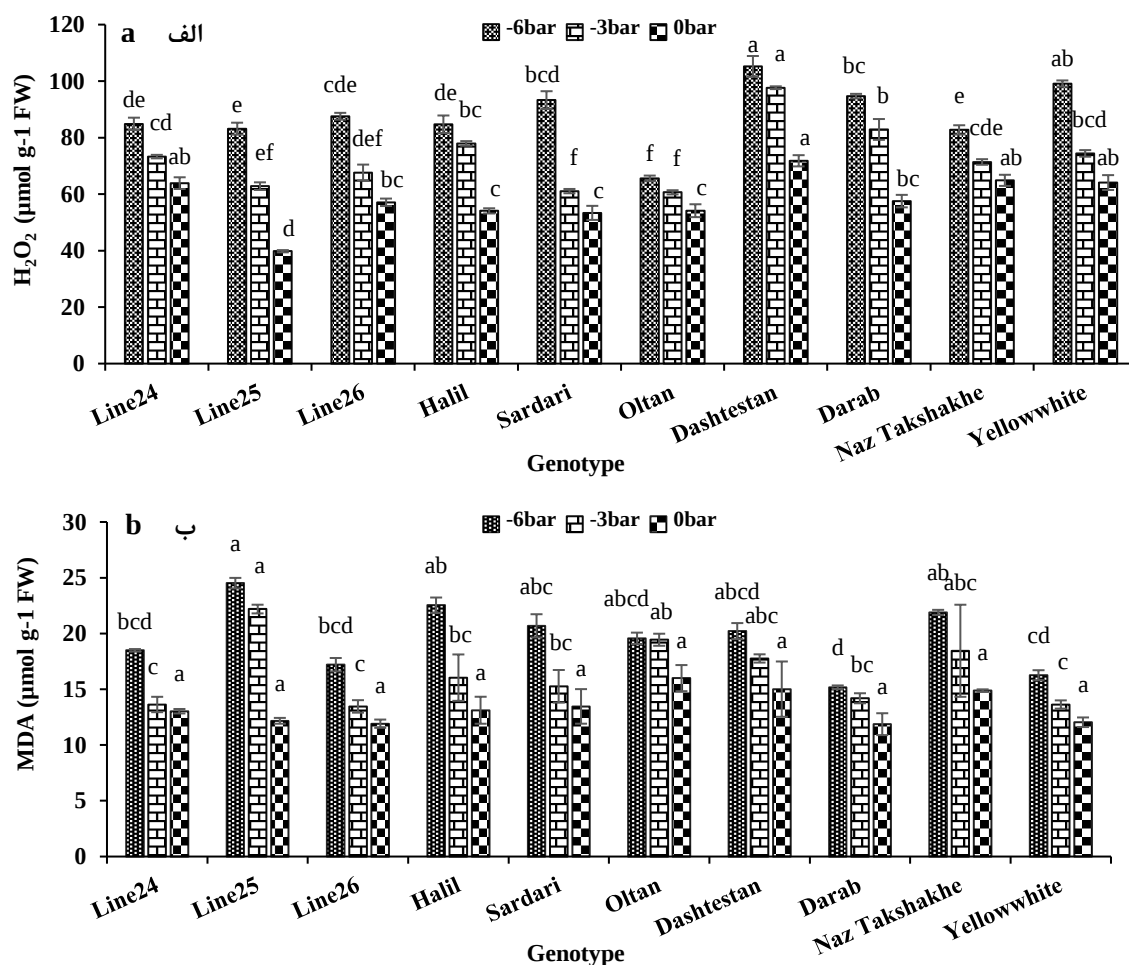
شکل ۲. تأثیر تنش خشکی بر محتوای پرولین (الف) و کربوهیدرات (ب) در ژنوتیپ‌های کنجد. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم تفاوت معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها در هر سطح تنش خشکی بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال یک درصد است.

Fig. 2. Effect of drought stress on proline (a) and carbohydrate (b) content in sesame genotypes. Similar letters indicate non-significant difference between genotypes at each level of drought stress based on the LSD test at a 1% probability level.

ژنوتیپ اولتان کمترین میزان را نشان داد. اختلاف بین ژنوتیپ‌ها نشان‌دهنده تنوع ژنتیکی در واکنش‌های اکسیداتیو تحت تنش خشکی است (شکل ۳-الف). در این تحقیق محتوای مالون‌دی‌آلدئید به‌عنوان شاخص پراکسیداسیون لیپیدی، با افزایش شدت تنش در تمامی ژنوتیپ‌ها افزایش یافت (شکل ۳-ب). در شرایط تنش ملایم (۳-بار)، ژنوتیپ لاین ۲۵ همچنان بیشترین میزان مالون‌دی‌آلدئید را داشت، در حالی که لاین ۲۴ و لاین ۲۶ کمترین سطوح را نشان دادند. در شرایط تنش شدید (۶-بار)، بیشترین میزان مالون‌دی‌آلدئید به ژنوتیپ لاین ۲۵ و کمترین به ژنوتیپ داراب تعلق داشت. ژنوتیپ‌های هلیل، سرداری و نازک‌شاخه نیز در سطح متوسطی قرار گرفتند (شکل ۳-ب).

محتوای پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و مالون دی‌آلدئید (MDA)

نتایج این تحقیق نشان‌دهنده تغییرات قابل‌توجهی در تولید پراکسید هیدروژن در ژنوتیپ‌های مختلف کجد در واکنش به تنش خشکی است. میزان پراکسید هیدروژن در ژنوتیپ‌های مختلف در پاسخ به تنش خشکی تغییرات معنی‌داری نشان داد. در شرایط تنش ملایم (۳-بار)، ژنوتیپ‌های دشتستان و داراب بیشترین تجمع پراکسید هیدروژن را داشتند، در حالی که سرداری و اولتان کمترین مقادیر را نشان دادند. در شرایط تنش شدید (۶-بار)، بیشترین مقدار پراکسید هیدروژن باز هم در ژنوتیپ دشتستان ثبت شد. در این شرایط، ژنوتیپ‌های یلووایت، داراب و سرداری نیز مقادیر نسبتاً بالایی داشتند.



شکل ۳. تأثیر تنش خشکی بر محتوای پراکسید هیدروژن (الف) و مالون دی آلدئید در ژنوتیپ‌های کجند. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم تفاوت معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها در هر سطح تنش خشکی بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال ۱٪ است.

Fig. 3. Effect of drought stress on H₂O₂ (a) and malondialdehyde (b) contents in sesame genotypes. Similar letters indicate no significant difference between genotypes at each level of drought stress based on the LSD test at a 1% probability level.

ملايم تا شديد خشكي با پلي اتيلن گليكول در سطوح ۵، ۱۰ و ۱۵ درصد و به مدت سه هفته گزارش شد (Rezayian et al., 2020). در مطالعه‌ای روی دو رقم ذرت (*Zea mays* L.)، تنش خشکی با ۵۰ درصد ظرفیت زراعی به مدت ۱۵ روز منجر به تولید بیش‌ازحد گونه‌های سمی ROS شد که با تجمع بیشتر MDA و بروز تنش اکسیداتیو همراه بود (Hussain et al., 2019). مجموعه این نتایج تأکید بر آن دارد که تنش خشکی از طریق افزایش گونه‌های فعال اکسیژن، به اختلال در تعادل اکسیداتیو، آسیب غشایی، و تخریب مولکولی در گیاهان منجر می‌شود و میزان این آسیب‌ها بسته به گونه و ظرفیت ژنتیکی رقم گیاهی متفاوت است (Hasanuzzaman et al., 2012). از این‌رو،

در سلول‌های گیاهی، تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) با کاهش اکسیژن در طی فرایندهای فتوسنتز و تنفس مرتبط است که در نهایت منجر به پراکسیداسیون لیپیدی غشای سلولی و تولید مالون‌دی‌آلدئید (MDA) می‌شود (Islam et al., 2014; Raza et al., 2017). در طی آزمایش‌های تجربی متعدد، اثرات تنش خشکی القاشده با پلي اتيلن گليكول بر شاخص‌های تنش اکسیداتیو در گونه‌های مختلف گیاهی بررسی شده است. در کلزا (*Brassica napus* L.) کاربرد پلي اتيلن گليكول ۶۰۰۰ در سطوح ۱۰ و ۲۰ درصد باعث افزایش قابل توجه در مقادیر H₂O₂ و MDA گردید (Hasanuzzaman et al., 2018). در سویا (*Glycine max*)، کاهش تدریجی در نشت الکترولیتی به میزان ۱۱، ۲۶ و ۴۷ درصد تحت تنش‌های

اندازه‌گیری مقادیر H_2O_2 و MDA می‌تواند شاخصی برای تعیین میزان آسیب به بافت و غشای سلولی باشد.

محتوای فنول و فلاونوئید کل

نتایج نشان می‌دهد که همه‌ی ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش ملایم، بالاترین مقادیر فنول و فلاونوئید را نشان دادند (شکل ۴ الف و ب). در شرایط تنش شدید، افزایش محتوای فنول و فلاونوئید کمتر از تنش ملایم است که به دلیل تخلیه ذخایر متابولیکی یا مهار مسیرهای پیوستن فنول و فلاونوئید به دلیل آسیب‌های ناشی از تنش می‌باشد (Apel and Hirt, 2004). نتایج مربوط به میزان فنول کل در ژنوتیپ‌های مختلف کنگد تحت سطوح متفاوت تنش خشکی (صفر، ۳- و ۶- بار) نشان‌دهنده تفاوت‌های معنی‌دار بین آن‌ها بود. با اعمال تنش ملایم (۳- بار)، همه ژنوتیپ‌ها افزایش قابل توجهی در محتوای فنول نشان دادند، به‌طوری‌که بیشترین مقادیر به ترتیب در ژنوتیپ‌های لاین ۲۴، یلووایت و اولتان به ثبت رسید. در حالی که کمترین مقدار متعلق به ژنوتیپ نازتک‌شاخه بود. تحت تنش شدید خشکی (۶- بار)، ژنوتیپ یلووایت بیشترین محتوای فنول را داشت، در حالی که ژنوتیپ‌های نازتک‌شاخه و هلیل کمترین مقدار را داشتند (شکل ۴-الف). ارزیابی محتوای فلاونوئید کل در ژنوتیپ‌های مختلف کنگد تحت سطوح متفاوت تنش خشکی نشان‌دهنده اختلافات معناداری بین آن‌ها بود. در تنش خشکی ملایم (۳- بار)، بیشترین میزان فلاونوئید به ترتیب در ژنوتیپ‌های داراب و نازتک‌شاخه ثبت شد و کمترین مقدار به ژنوتیپ یلووایت تعلق داشت. در شرایط تنش شدید (۶- بار)، ژنوتیپ لاین ۲۶ بالاترین و ژنوتیپ سرداری با ۵۱/۸۴ میلی‌گرم بر گرم وزن تر پایین‌ترین محتوای فلاونوئید را نشان داد. این تفاوت‌ها می‌تواند نشان‌دهنده توان ژنوتیپ‌ها در تنظیم پاسخ‌های آنتی‌اکسیدانی تحت تنش خشکی باشد (شکل ۴-ب).

اسیدهای فنولیک، آلکالوئیدها، فلاونوئیدها، کاروتنوئیدها، آلفا-توکوفرول، اسیدهای آمینه غیرپروتئینی و غیر از جمله ترکیبات آنتی‌اکسیدانی غیرآنزیمی هستند. در میان این ترکیبات، افزایش سطح ترکیبات فنولیک در طی تنش اکسیداتیو می‌تواند به‌طور بالقوه از آسیب اکسیداتیو در گیاهان جلوگیری کند (Dehghanian et al., 2022). سلول‌های گیاهی انواع مختلفی از ترکیبات فنولی (پلی‌فنول‌ها مانند فلاونوئیدها و تانن‌ها) را سنتز می‌کنند که به‌عنوان آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی عمل کرده و در خنثی‌سازی

گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) نقش دارند، که در نتیجه موجب کاهش پراکسیداسیون غشای سلولی می‌شود (Chen et al., 2022; Badea et al., 2023). شواهد نشان داده‌اند که تنش خشکی می‌تواند به‌طور قابل توجهی محتوای روغن، سطح پروتئین، سسامین، سسامولین، پلی‌فنول‌ها و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی دانه‌های کنگد را تحت تأثیر قرار دهد (Hoyos et al., 2024). تحقیقات بر روی کنگد نشان داده‌اند که خشکی می‌تواند منجر به کاهش محتوای اسیدهای چرب و افزایش محتوای فلاونوئیدها، فعالیت آنتی‌اکسیدانی و سایر ترکیبات پلی‌فنولی می‌شود (Ozkan and Kulak, 2013; Dossa et al., 2017; Ebrahimian et al., 2019; Mahdavi et al., 2019; Qureshi et al., 2023). مطالعه‌ای دیگر، افزایش محتوای ترکیبات فنولی کل و فلاونوئیدها تحت تنش خشکی گزارش شده است که بیانگر فعال شدن مسیرهای دفاعی گیاه کنگد در برابر شرایط نامساعد محیطی می‌باشد. همچنین برخی ژنوتیپ‌ها پاسخ بهتری به تنش خشکی نشان دادند و توانستند مقادیر بالاتری از این ترکیبات آنتی‌اکسیدانی تولید کنند که ظرفیت بالقوه آن‌ها را برای بهبود ارزش تغذیه‌ای و مقاومت به خشکی نشان می‌دهد (Kouighat et al., 2025). آرورا و همکاران (Arora et al., 2020) پیشنهاد کرده‌اند که گیاهان ممکن است برای مقابله با تنش، سازوکار تجمع ترکیبات فنولیک و فلاونوئیدها را در طی تکامل خود توسعه داده باشند.

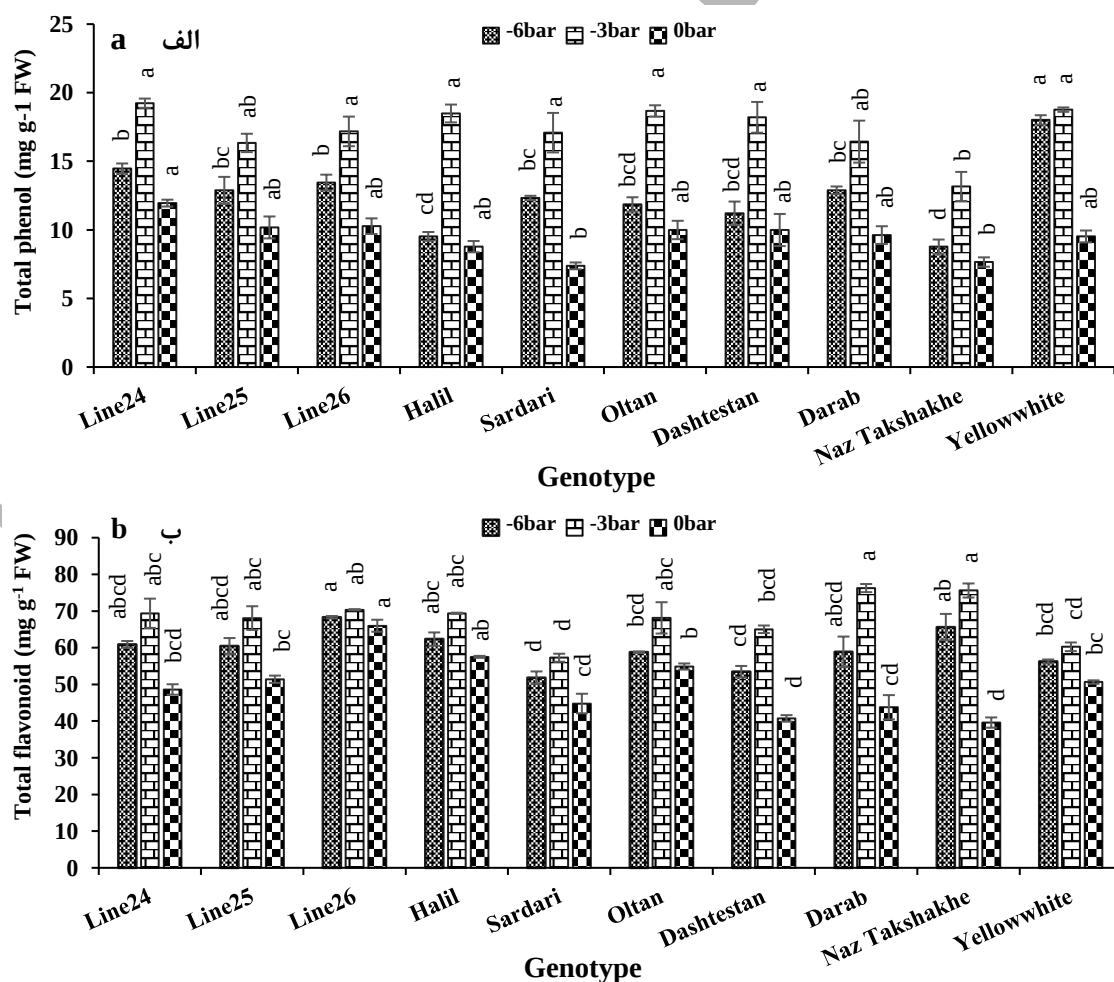
فعالیت آنزیم‌های کاتالاز (CAT) و پلی‌فنل اکسیداز (PPO)

بر اساس نتایج به‌دست‌آمده از اندازه‌گیری فعالیت آنزیم کاتالاز، ژنوتیپ‌های کنگد واکنش‌های متفاوتی به سطوح مختلف تنش خشکی نشان دادند که حاکی از تفاوت در سازوکارهای دفاع آنتی‌اکسیدانی آن‌هاست. در شرایط تنش ملایم (۳- بار)، تمامی ژنوتیپ‌ها افزایش قابل توجهی در فعالیت آنزیم کاتالاز نشان دادند، به‌طوری‌که بیشترین میزان فعالیت به ترتیب در ژنوتیپ‌های لاین ۲۵ و یلووایت مشاهده شد، در حالی که کمترین میزان فعالیت در ژنوتیپ‌های هلیل و دشتستان گزارش شد. تحت تنش شدید خشکی (۶- بار)، ژنوتیپ‌های لاین ۲۴، لاین ۲۶ و لاین ۲۵ بیشترین فعالیت کاتالاز را نشان داد، در حالی که ژنوتیپ‌های هلیل و سرداری کمترین فعالیت را داشتند (شکل ۵-الف). این افزایش در فعالیت کاتالاز می‌تواند به کارایی بالای سیستم آنتی‌اکسیدانی

به‌طور کلی، حفظ سطح بالای فعالیت این آنزیم در شرایط تنش شدید می‌تواند به‌عنوان یکی از شاخص‌های مهم تحمل به خشکی در نظر گرفته شود (شکل ۵-ب).

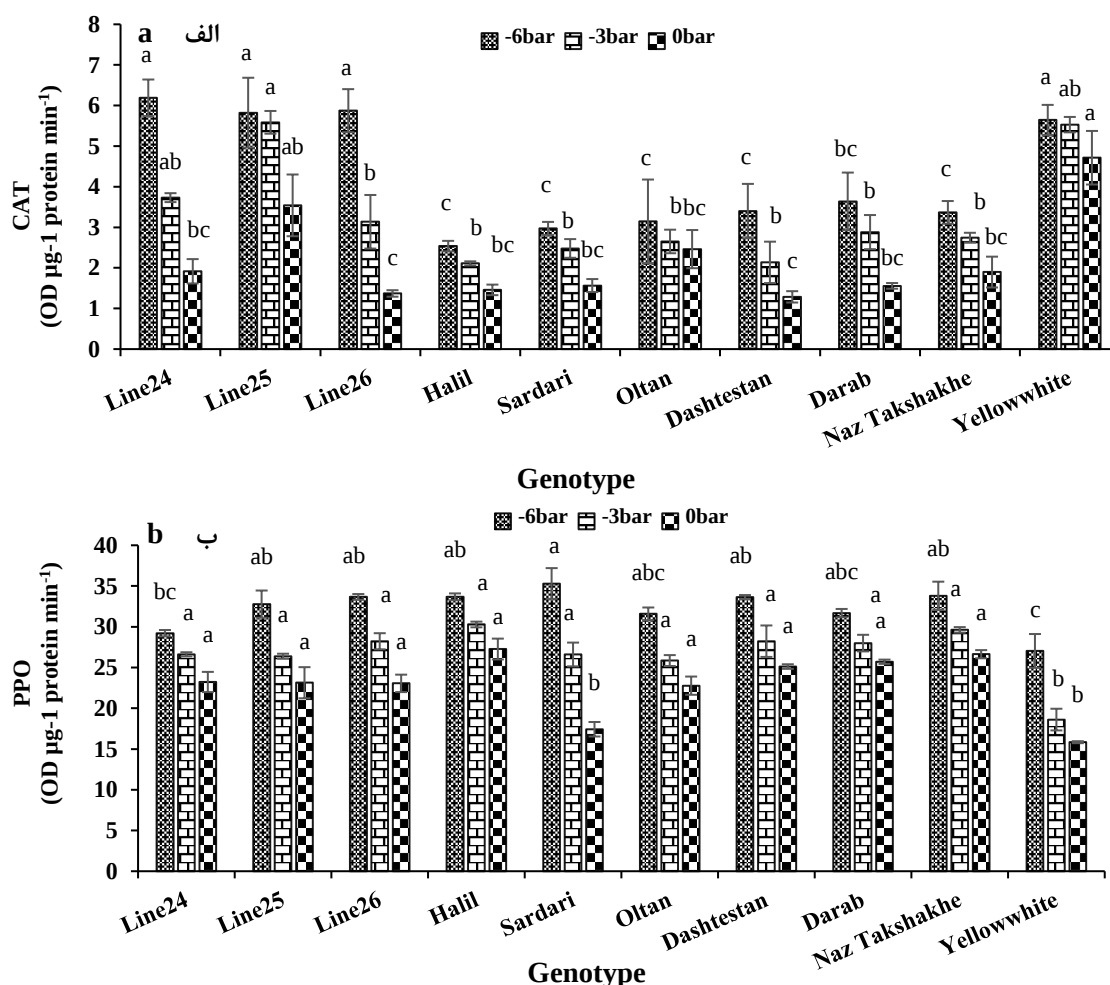
آنتی‌اکسیدان‌ها از سلول‌ها در برابر آسیب ناشی از رادیکال‌های آزاد محافظت می‌کنند. تنش خشکی می‌تواند تولید رادیکال‌های آزاد را در گیاهان افزایش دهد. گیاهان می‌توانند در پاسخ به تنش خشکی دفاع آنتی‌اکسیدانی خود را افزایش دهند (Shahzad et al., 2023). برای مقابله با آسیب‌های اکسیداتیو، گیاهان دارای مجموعه‌ای از سیستم‌های سم‌زدایی پیشرفته هستند که ROSهای بسیار مخرب را به ترکیبات غیرسمی تبدیل می‌کنند (Mohan et al., 2020).

این ژنوتیپ‌ها نسبت داده شود. بررسی فعالیت آنزیم پلی‌فنل‌اکسیداز در شرایط تنش خشکی نشان داد که ژنوتیپ‌ها پاسخ‌های متفاوتی از خود بروز دادند. در مرحله تنش ملایم (۳- بار)، ژنوتیپ‌های نازک‌شاخه و هلیل با فعالیت بالای این آنزیم عملکرد مطلوب‌تری را نشان دادند و احتمالاً از توان دفاعی بهتری برخوردار بودند. در مقابل، ژنوتیپ یلووایت با افزایش کمتری نسبت به شاهد، عملکرد ضعیف‌تری داشت. با افزایش شدت تنش به ۶- بار، بیشترین فعالیت آنزیم در ژنوتیپ‌های سرداری و نازک‌شاخه مشاهده شد، که بیانگر پایداری نسبی آنزیم آنتی‌اکسیدانی است. در این شرایط، یلووایت با کاهش قابل توجهی در فعالیت پلی‌فنل‌اکسیداز، در رده ژنوتیپ‌های آسیب‌پذیر قرار گرفت.



شکل ۴. تأثیر تنش خشکی بر محتوای فنول (الف) و فلاونوئید کل (ب) در ژنوتیپ‌های کنجد. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم تفاوت معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها در هر سطح تنش خشکی بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال ۱٪ است.

Fig. 4. Effect of drought stress on Phenol (a) and Flavonoid (b) contents in sesame genotypes. Similar letters indicate no significant difference between genotypes at each level of drought stress based on the LSD test at a 1% probability level.



شکل ۵. تأثیر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم کاتالاز (الف) و پلی فنل اکسیداز (ب) در ژنوتیپ‌های کنجد. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم تفاوت معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها در هر سطح خشکی بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال ۱٪ است.

Fig. 5. Effect of drought stress on catalase (a) and polyphenol oxidase (b) enzyme activities in sesame genotypes. Similar letters indicate no significant difference between genotypes at each drought level based on the LSD test at a 1% probability level.

سلولی، نقش بسیار مهمی در تحمل گیاه به تنش اکسیداتیو ایفا می‌کند. همچنین، به دلیل افزایش فعالیت PPO در گیاهان تحت تنش، برخی اثرات مضر ناشی از آن مانند کاهش مقدار H_2O_2 و حفظ یکپارچگی غشای سلولی، می‌توانند به حداقل برسند (Khazaei and Estaji, 2020).

در مطالعه کاظمی و همکاران (Kazemi et al., 2023)، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کاتالاز و پراکسیداز تحت تنش خشکی در تمامی ارقام کلزا افزایش یافت. این افزایش بدون توجه به نوع رقم مشاهده شد و نشان‌دهنده نقش مهم سیستم آنتی‌اکسیدانی در پاسخ گیاه به تنش خشکی است. همچنین مطالعات خان‌چوپرا و سلوت (Khanna-Chopra and Selote, 2007) در گندم، اوزکور و همکاران (Ozkur et al., 2009) در *Capparis ovata*، ژانگ و کرکه‌م

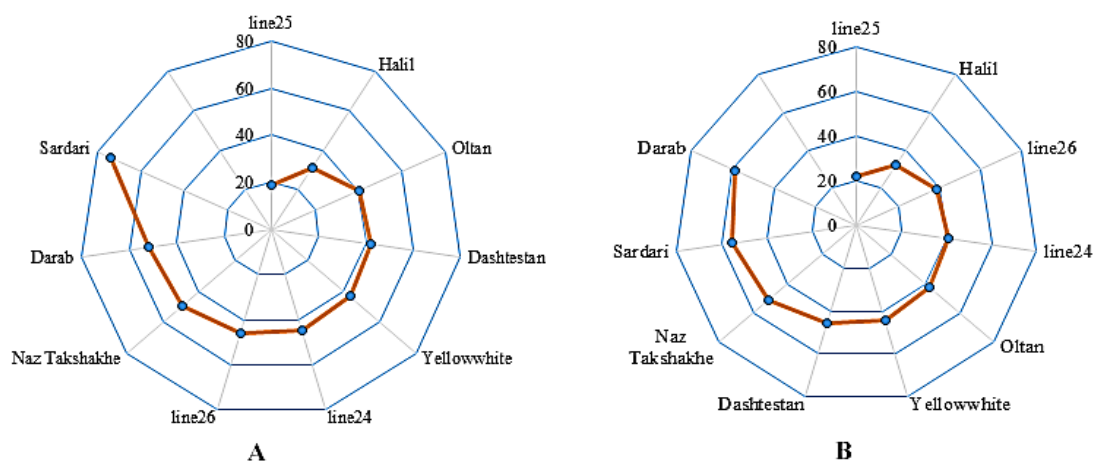
گیاهان با استفاده از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانند اسکوربات پراکسیداز (APX)، پراکسیداز (POX)، سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT) و پلی‌فنل‌اکسیداز (PPO) از سلول‌ها و زیرساخت‌های درون‌سلولی در برابر آسیب ROS محافظت می‌کنند (Rai et al., 2020). تغییرات قابل‌توجهی در سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی در واکنش به شرایط نامساعد محیطی رخ می‌دهد، که هم شامل آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و هم غیرآنزیمی است. هم‌افزایی بین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانند SOD، CAT و دیگر اجزاء باعث کاهش آسیب‌های اکسیداتیو به اجزای درون‌سلولی می‌شود (Ahmad et al., 2020). در طول دوره تنش، افزایش فعالیت آنزیم PPO علاوه بر پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) و کاهش آسیب

(Zhang and Kirkham, 1996) در سورگوم و آفتابگردان و چاکرابورتی و همکاران (Chakraborty et al., 2016) در بادام زمینی نیز افزایش فعالیت آنزیم‌های SOD، PPO و CAT را تحت تنش خشکی گزارش کرده‌اند.

شاخص پایداری صفات (YSI) و مقادیر تابع عضویت (MFV) ژنوتیپ‌ها

بر اساس میانگین مقادیر تابع عضویت (MFV) ژنوتیپ‌ها در سطح تنش خشکی ملایم ژنوتیپ‌های سرداری و داراب با مقادیر بالاتر از شاخص پایداری و دیگر صفات بیوشیمیایی عملکرد بهتری دارند و توانستند به خوبی با تنش خشکی مقابله کنند. این ژنوتیپ‌ها به واسطه فعال‌سازی سیستم‌های دفاعی مانند فلاونوئیدها، پرولین و پلی‌فنل‌اکسیداز، آسیب‌های اکسیداتیو کمتری دارند (شکل ۶-الف). نمودار (ب) که مربوط به شرایط تنش خشکی شدید است، گروه‌بندی مشابهی را نشان می‌دهد. در گروه متحمل به خشکی شدید، ژنوتیپ‌های داراب و سرداری با حفظ شاخص پایداری بالا و عملکرد مناسب در صفات مختلف برجسته هستند. این ژنوتیپ‌ها به خوبی توانستند واکنش‌های دفاعی خود را حفظ کرده و با کاهش آسیب‌های اکسیداتیو، عملکرد مطلوبی در برابر تنش خشکی شدید داشته باشند. در هر دو سطح تنش، ژنوتیپ‌های سرداری و داراب به عنوان ژنوتیپ‌های متحمل برجسته هستند (شکل ۶-ب). در هر دو سطح تنش، ژنوتیپ‌های لاین ۲۵ و هلیل همچنان در گروه حساس قرار

دارند که نشان‌دهنده ضعف در سیستم‌های دفاعی و آسیب‌های بیشتر به سلول‌ها در شرایط خشکی است. همچنین، ژنوتیپ‌های یلووایت و دشتستان که در گروه نیمه حساس قرار دارند، در شرایط خشکی عملکرد متوسطی دارند. یلووایت در شرایط تنش خشکی ملایم عملکرد نسبتاً خوبی از خود نشان داد، اما در تنش شدیدتر، ضعیف‌تر ظاهر شد. دشتستان نیز با وجود ویژگی‌های دفاعی مانند فلاونوئیدها و پرولین، در شرایط تنش خشکی شدید با کاهش عملکرد در دیگر شاخص‌ها مواجه می‌شود (شکل ۶-الف و ب). این امر نشان می‌دهد که این ژنوتیپ‌ها دارای سازوکارهای مؤثر فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برای مقابله با تنش خشکی هستند، که شامل حفظ رشد (وزن خشک و طول گیاهچه)، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (کاتالاز و پلی‌فنل‌اکسیداز)، و تجمع ترکیبات محافظت‌کننده مانند پرولین، فنول‌ها و فلاونوئیدها می‌باشد. از سوی دیگر، ژنوتیپ‌های هلیل و لاین ۲۵ که کمترین مقدار شاخص پایداری را در هر دو سطح تنش داشتند، احتمالاً فاقد سازوکارهای مؤثر دفاعی در برابر خشکی هستند و در نتیجه، تجمع بالاتر پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدئید (نشانه‌های تنش اکسیداتیو و آسیب غشایی) در آن‌ها مشاهده شده است. نکته جالب توجه این است که در شرایط تنش شدیدتر (۶-بار)، ژنوتیپ داراب توانست MFV بالاتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها نشان دهد، که نشان از توانایی آن در حفظ عملکرد در شرایط تنش شدید دارد. در مقابل، ژنوتیپ سرداری در تنش متوسط (۳-بار) بهترین عملکرد را داشته است.



شکل ۶. نمودار مقادیر میانگین MFV بر اساس شاخص پایداری صفات مورد بررسی در ژنوتیپ‌های کنجد در دو سطح تنش خشکی ۳- (الف) و ۶- (ب) بار

Fig. 6. Graph of average MFV values based on the stability index of the studied traits in sesame genotypes at two drought stress levels -3 bar (a) and -6 bar (b)

در سطح تنش خشکی ملایم ژنوتیپ‌ها به چهار خوشه تقسیم شدند که خوشه اول شامل ژنوتیپ سرداری، خوشه دوم شامل نازتک‌شاخه و یلووایت، خوشه سوم شامل ژنوتیپ لاین ۲۵ بودند و بقیه ژنوتیپ‌ها (داراب، هلیل، اولتان، لاین ۲۶، دشتستان و لاین ۲۴) در خوشه چهارم قرار گرفتند است. در خوشه اول، ژنوتیپ سرداری با مقادیر نسبتاً بالاتری از شاخص پایداری مربوط به آنزیم آنتی‌اکسیدانی پلی‌فنول اکسیداز، فنول کل، فلاوونوئید کل و پرولین و سطح پایین‌تر پراکسیداسیون لیپیدی و پراکسید هیدروژن نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها در سطح تنش ملایم توانست با سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی فعال، ترکیبات بیوشیمیایی بالا و رشد پایداری، به عنوان ژنوتیپ متحمل عمل کند. لاین ۲۵ در اکثر صفات کلیدی عملکردی و دفاعی، پایداری ضعیفی داشته است و شاخص پایداری هم در کمترین مقدار خود قرار داشت. درحالی‌که شاخص‌های آسیب سلولی مانند پراکسید هیدروژن و پراکسیداسیون لیپیدی در این ژنوتیپ لاین ۲۵ مقدار بالایی داشتند. به‌طور کلی، این ژنوتیپ با داشتن پاسخ‌های بیوشیمیایی ضعیف، عملکرد پایین، و سطح بالاتر آسیب سلولی، به عنوان ژنوتیپ حساس در برابر تنش خشکی ۳-بار محسوب شد.

در سطح تنش خشکی شدید (شکل ۷) ژنوتیپ‌ها در سه خوشه قرار گرفتند. خوشه اول شامل ژنوتیپ‌های سرداری و داراب؛ خوشه دوم شامل لاین ۲۵ و خوشه سوم شامل دو زیرخوشه بود که ژنوتیپ‌های یلووایت، هلیل و اولتان در زیرخوشه اول و ژنوتیپ‌های نازتک‌شاخه، دشتستان و لاین ۲۴ در زیرخوشه دوم قرار گرفتند. ژنوتیپ‌های داراب و سرداری در خوشه‌ای قرار گرفتند که ویژگی بارز آن، شاخص پایداری بالاتر برای صفات دفاعی مانند پلی‌فنل اکسیداز، پرولین، کربوهیدرات و ترکیبات فنولی و همچنین کاهش سطح پراکسید هیدروژن و پراکسیداسیون لیپیدی و همچنین وزن خشک و طول گیاهچه بالاتر بود. این ژنوتیپ‌ها در صفات مرتبط با دفاع آنتی‌اکسیدانی برتر بودند و دارای میانگین تابع عضویت بالایی بودند که نشانگر عملکرد بهتر این ژنوتیپ‌ها در مواجهه با تنش شدید است. ژنوتیپ سرداری در تنش متوسط ۳-بار نیز عملکرد بهتری نشان دارد و در یک گروه جداگانه دارای سطح بالای شاخص پایداری در صفاتی مانند وزن خشک و طول گیاهچه، کربوهیدرات و پلی‌فنل اکسیداز بود که نشان‌دهنده تحمل بالا، رشد مطلوب و پتانسیل فیزیولوژیک مناسب این ژنوتیپ بود. در خوشه دوم ژنوتیپ

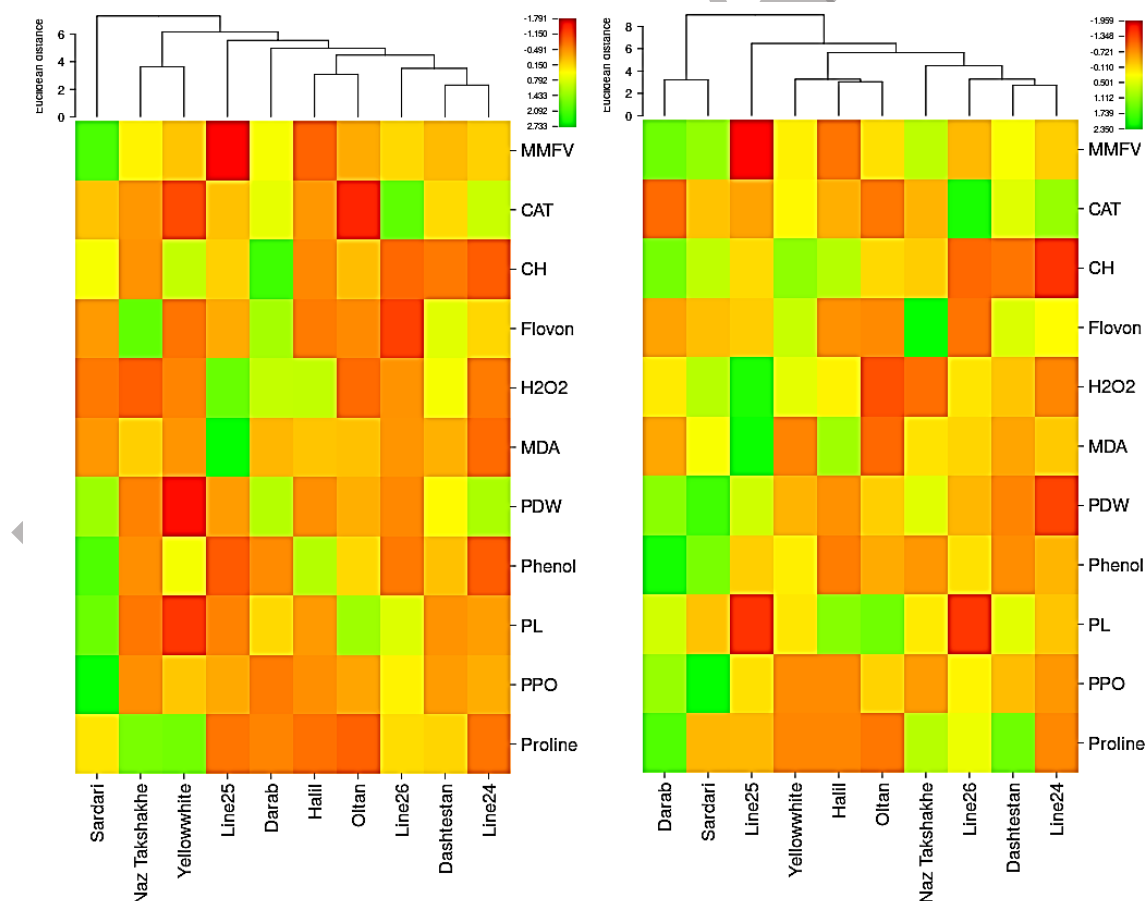
لاین ۲۵ به‌عنوان حساس‌ترین ژنوتیپ دارای میزان مالون‌دی‌آلدئید و پراکسید هیدروژن بیشتری بود و شاخص پایداری پایین در صفاتی مانند طول گیاهچه، وزن خشک گیاهچه فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پلی‌فنل اکسیداز، محتوای کربوهیدرات، پرولین، فلاوونوئید و فنول کل کمتری داشت. در مجموع، این ژنوتیپ با داشتن کمترین مقدار میانگین تابع عضویت در برابر تنش آسیب‌پذیر بود.

ژنوتیپ‌های موجود در خوشه سوم از لحاظ شاخص پایداری در بیشتر صفات مورد مطالعه مقادیر پایینی داشتند و مقدار میانگین تابع عضویت آنها غیر از ژنوتیپ نازتک‌شاخه متوسط و پایین بود که نشان می‌دهد پاسخ فیزیولوژیک این ژنوتیپ‌ها در برابر تنش خشکی در بسیاری از صفات پایین‌تر از ژنوتیپ‌های سرداری و داراب بود و تحمل کمتری به تنش خشکی دارند. این ژنوتیپ‌ها نسبت به تنش خشکی از حساسیت متوسط تا بالایی برخوردارند.

در این مطالعه، شاخص‌های مختلف تنش به‌منظور ارزیابی کارایی آن‌ها به‌عنوان نشانگرهای عملکرد ژنوتیپ‌ها تحت شرایط تنش خشکی مورد بررسی قرار گرفتند. مطالعات پیشین نشان داده‌اند که شاخص‌های تنش ابزارهای ضروری برای غربال‌گری و ارزیابی ژنوتیپ‌های متحمل به تنش‌های محیطی هستند (Jatav and Kandalkar, 2014; Mwadzingeni et al., 2016). تنش خشکی می‌تواند عملکرد گیاه را از طریق اختلال در فرآیندهای حیاتی مانند فتوسنتز، تسریع پیری برگ‌ها، کاهش سطح سبزینه و در نهایت افت اندازه، وزن و عملکرد نهایی تحت تأثیر قرار دهد (Liu et al., 2019). یکی از مهم‌ترین شاخص‌هایی که در سال‌های اخیر برای ارزیابی جامع تحمل به خشکی پیشنهاد شده، تابع عضویت فازی (MFV) است. این روش امکان ترکیب داده‌های چندین صفت مورفولوژی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی را فراهم کرده و با در نظر گرفتن هم‌زمان فاکتورهای مثبت و منفی، میزان نزدیکی هر ژنوتیپ به ژنوتیپ ایده‌آل را عددی بین ۰ تا ۱ نشان می‌دهد (Liu et al., 2015). در این مطالعه، از شاخص MFV برای ادغام نتایج چند شاخص عملکردی و فیزیولوژیکی استفاده شد تا از سوگیری ناشی از تکیه بر یک شاخص منفرد جلوگیری شود. یافته‌های ما مؤید آن است که MFV می‌تواند ابزار مفیدی برای انتخاب ژنوتیپ‌های برتر در برنامه‌های به‌نژادی مقاوم به خشکی باشد (Ku et al., 2013). در کنار MFV، شاخص

مقابل، کمترین مقدار YSI در ژنوتیپ لاین ۲۵ مشاهده شد که حاکی از حساسیت بالای آن به کم‌آبی است (Gholamhoseini, 2020). تفاوت واکنش ژنوتیپ‌ها در شدت‌های مختلف تنش (۳- بار و ۶- بار) نیز می‌تواند ناشی از تفاوت در سازوکارهای فیزیولوژیکی و ژنتیکی آن‌ها باشد (Zhu et al., 2024; Song et al., 2024). در مجموع، نتایج مطالعه حاضر و بررسی منابع مرتبط، بر نقش کلیدی شاخص‌های MFV و YSI در شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی تأکید دارند و کاربرد این شاخص‌ها را در برنامه‌های اصلاح نباتات برای توسعه ژنوتیپ‌های متحمل به تنش‌های محیطی تأیید می‌کنند.

پایداری عملکرد (Yield Stability Index = YSI) نیز به‌عنوان یک شاخص ساده و قابل‌فهم برای ارزیابی پایداری عملکرد ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش و بدون تنش به‌کار رفت. این شاخص که از نسبت عملکرد در شرایط تنش به عملکرد در شرایط نرمال به‌دست می‌آید، بیانگر پایداری نسبی عملکرد هر ژنوتیپ است. مطالعه نگومپ و همکاران (Ngompe et al., 2024) مختلفی نشان داد که YSI می‌تواند شاخصی مناسب و قابل‌اعتماد برای ارزیابی تحمل به خشکی در بسیاری از گونه‌های زراعی باشد. در تحقیق ما نیز بیشترین میانگین مقادیر YSI به ژنوتیپ‌های داراب و سرداری اختصاص یافت که نشان‌دهنده ظرفیت ژنتیکی زیاد این ژنوتیپ‌ها در حفظ عملکرد تحت تنش خشکی است. در



شکل ۷. نقشه حرارتی دوطرفه مقادیر شاخص پایداری صفات مورفولوژیک، بیوشیمیایی و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی ژنوتیپ‌های مختلف کنجد در دو سطح تنش خشکی ۳- بار (چپ) و ۶- بار (راست). طیف رنگی از سبز (مقدار زیاد) تا قرمز (مقدار کم) نمایانگر مقادیر استاندارد شده شاخص پایداری ویژگی موردنظر در هر ژنوتیپ است.

Fig. 7. Two-way heat map of stability index values of different sesame genotypes' morphological, biochemical, and antioxidant enzymes at two drought stress levels of -3 bar (left) and -6 bar (right). The color spectrum from green (high value) to red (low value) represents the standardized values of the stability index of the desired trait in each genotype.

نتیجه‌گیری نهایی

نتایج این مطالعه نشان داد که تنش خشکی تأثیر قابل توجهی بر ویژگی‌های مورفولوژیکی و بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های کنجد داشته و واکنش‌های متفاوتی در بین ژنوتیپ‌ها مشاهده شد. ژنوتیپ‌های سرداری و داراب به طور مداوم عملکرد بهتری تحت شرایط خشکی متوسط و شدید نشان دادند که این موضوع با کاهش کمتر در رشد مورفولوژیکی، تجمع بالاتر ترکیبات محافظ اسمزی (پرولین و کربوهیدرات‌ها)، سطوح پایین‌تر نشانگرهای تنش اکسیداتیو و فعالیت‌های بالاتر

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی تأیید شد. همچنین این ژنوتیپ‌ها بیشترین مقدار شاخص‌های تحمل خشکی (YSI و MFV) را کسب کردند که نشان‌دهنده پایداری و سازگاری بیشتر آن‌ها در شرایط محدودیت آب است. در مقابل، ژنوتیپ‌های ۲۵ و هلیل حساس‌تر بوده و کاهش رشد و آسیب اکسیداتیو بیشتری را تجربه کردند. به طور کلی، ژنوتیپ‌های سرداری و داراب به‌عنوان گزینه‌های مناسب برای کشت و برنامه‌های به‌نژادی به‌منظور افزایش تحمل به خشکی در کنجد، به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک، معرفی می‌شوند.

منابع

- Afzal, S., Chaudhary, N., Singh, N.K., 2021. Role of soluble sugars in metabolism and sensing under abiotic stress. In: Aftab, T., Hakeem, K.R. (Eds.), *Plant Growth Regulators*. Springer, Cham, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-030-61153-8_14
- Ahmad, F., Singh, A., Kamal, A., 2020. Osmoprotective role of sugar in mitigating abiotic stress in plants. In: Roychoudhury, A., Tripathi, D.K. (eds.), *Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives*. Wiley Online Library, pp. 53–70. <https://doi.org/10.1002/9781119552154.ch3>
- Ahmed, M., Kheir, A.M., Mehmood, M.Z., Ahmad, S., Hasanuzzaman, M., 2022. Changes in germination and seedling traits of sesame under simulated drought. *Phyton*. 91, 713–726. <https://doi.org/10.32604/phyton.2022.018552>
- Apel, K., Hirt, H., 2004. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*. 55, 373–399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>
- Arora, M., Saxena, P., Abdin, M.Z., Varma, A., 2020. Interaction between *Piriformospora indica* and *Azotobacter chroococcum* diminishes the effect of salt stress in *Artemisia annua* L. by enhancing enzymatic and non-enzymatic antioxidants. *Symbiosis*. 80, 61–73. <https://doi.org/10.1007/s13199-019-00656-w>
- Badea, A., Tucker, J.R., Sabra, A., Netticadan, T., Blackwell, B., Yu, L., O'Sullivan, D.M., 2023. Endogenic phenolic compounds of barley as potential biomarkers related to grain mycotoxin production and cultivar selection. *Biology*. 12, 1306. <https://doi.org/10.3390/biology12101306>
- Bahrami, H., Razmjoo, J., Jafari, A.O., 2012. Effect of drought stress on germination and seedling growth of sesame cultivars (*Sesamum indicum* L.). *International Journal of AgriScience*. 2, 423–428.
- Bate, N.J., Roth, S.A., 1973. The determination of proline in plant tissues. *Plant Physiology*. 51, 917–921. <https://doi.org/10.1104/pp.51.5.917>
- Bousslama, M., Schapaugh, W.T., 1984. Stress tolerance in soybean. Part 1: Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance. *Crop Science*. 24, 933–937. <https://doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183X002400050026x>
- Chakraborty, K., Bishi, S.K., Goswami, N., Singh, A.L., Zala, P.V., 2016. Differential fine-regulation of enzyme driven ROS detoxification network imparts salt tolerance in contrasting peanut genotypes. *Environmental and Experimental Botany*. 128, 79–90. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.05.001>
- Chang, C., Yang, M., Wen, H., Chern, J., 2002. Estimation of total flavonoid content in propolis by two complementary colorimetric methods. *Journal of Food and Drug Analysis*. 10, 178–182. <https://doi.org/10.38212/2224-6614.2748>
- Chen, D., Mubeen, B., Hasnain, A., Rizwan, M., Adrees, M., Naqvi, S.H., Batool, M., Kamran, M., El-Sappah, A.H., 2022. Role of promising secondary metabolites to confer resistance against environmental stresses in crop plants:

- Current scenario and future perspectives. *Frontiers in Plant Science*. 13, 881032. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.881032>
- Chen, W., Zhang, H., Zhang, G., Wu, F., Zhou, M., 2012. Screening of barley genotypes for salt tolerance based on germination, seedling growth and physiological responses. *Soil Science and Plant Nutrition*. 58, 219–230. <https://doi.org/10.1080/00380768.2012.669002>
- Dehghanian, Z., Habibi, K., Dehghanian, M., Aliyar, S., Lajayer, B. A., Astatkie, T., Minkina, T., Keswani, C., 2022. Reinforcing the bulwark: Unravelling the efficient applications of plant phenolics and tannins against environmental stresses. *Heliyon*. 8, e09094. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e09094>
- Dossa, K., Niang, M., Assogbadjo, A.E., Cissé, N., Diouf, D., 2016. Whole genome homology-based identification of candidate genes for drought resistance in *Sesamum indicum* L. *African Journal of Biotechnology*. 15, 1464–1475. <https://doi.org/10.5897/AJB2016.15420>
- Dossa, K., Yehouessi, L. W., Likeng-Li-Ngue, B. C., Diouf, D., Liao, B., Zhang, X., Cissé, N., Bell, J.M., 2017. Comprehensive screening of some West and Central African sesame genotypes for drought resistance: probing by agromorphological, physiological, Biochemical, and seed quality traits. *Agronomy*. 7, 83. <https://doi.org/10.3390/agronomy7040083>
- Drecker, M.F., Fainges, J., Whish, J., Ogonnaya, F.C., Sadras, V.O., 2018. Comparison of sensitive stages of wheat, barley, canola, chickpea, and field pea to temperature and water stress across Australia. *Agricultural and Forest Meteorology*. 248, 275–294. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.006>
- Du, Y., Zhao, Q., Chen, L., Yao, X., Zhang, H., Wu, J., Xie, F., 2020. Effect of drought stress during soybean R2–R6 growth stages on sucrose metabolism in leaf and seed. *International Journal of Molecular Sciences*. 21, 618. <https://doi.org/10.3390/ijms21020618>
- Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*. 28, 350–356. <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>
- Ebrahimian, E., Seyyedi, S.M., Bybordi, A., Damalas, C.A., 2019. Seed yield and oil quality of sunflower, safflower, and sesame under different levels of irrigation water availability. *Agricultural Water Management*. 218, 149–157. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.03.031>
- Eskandari, H., Zehtab-Salmasi, S., Ghassemi-Golezani, K., Gharineh, M.H., 2009. Effects of water limitation on grain and oil yields of sesame cultivars. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 7, 339–342.
- Fraire-Velázquez, S., Balderas-Hernández, V. E., 2013. Abiotic stress in plants and metabolic responses. In: Vahdati, K., Leslie, C. (Eds.), *Abiotic Stress – Plant Responses and Applications in Agriculture*. InTech Open. <https://doi.org/10.5772/54859>
- Gholamhoseini, M., 2020. Evaluation of sesame genotypes for agronomic traits and stress indices grown under different irrigation treatments. *Agronomy Journal*. 112, 1794–1804. <https://doi.org/10.1002/agj2.20167>
- Hanif, S., Saleem, M.F., Sarwar, M., Irshad, M., Shakoob, A., Wahid, M.A., Khan, M.A., 2021. Biochemically triggered heat and drought stress tolerance in rice by proline application. *Journal of Plant Growth Regulation*. 40, 305–312. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10095-3>
- Hasanuzzaman, M., Hossain, M.A., Teixeira da Silva, J.A., Fujita, M., 2012. Plant responses and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defense is a key factor. In: Bandi, V., Shanker, A.K., Shanker, C., Mandapaka, M. (eds.), *Crop Stress and Its Management: Perspectives and Strategies*. Springer, pp. 261–316.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Anee, T.I., Khan, M.I.R., Fujita, M., 2018. Silicon-mediated regulation of antioxidant defense and glyoxalase systems confers drought stress tolerance in *Brassica napus* L. *South African Journal of Botany*. 115, 50–57. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.12.006>
- Hatzig, S.V., Nuppenau, J.N., Snowdon, R.J., Schießl, S.V., 2018. Drought stress has transgenerational effects on seeds and seedlings in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *BMC Plant Biology*. 18, 297. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1531-y>
- Heath, R. L., Packer, L., 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and

- stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 125, 189–198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90028-4](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90028-4)
- Hellal, F.A., El-Shabrawi, H.M., El-Hady, A.M., Khatab, I.A., El-Sayed, S.A.A., 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. <https://doi.org/10.1016/j.jgeb.2017.10.009>
- Hoyos, B.E., Johnson, J.B., Mani, J.S., Batley, R.J., Trotter, T., Bhattarai, S.P., Naiker, M., 2024. The effect of water stress on bioactive compounds in Australian-grown black sesame. *Plants*. 13, 793. <https://doi.org/10.3390/plants13060793>
- Hussain, H.A., Men, S., Hussain, S., Chen, Y., Ali, S., Zhang, S., Zhang, K., Li, Y., Xu, Q., Liao, C., 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, 3890. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40362-7>
- Islam, F., Yasmeen, T., Ali, Q., Ali, S., Arif, M. S., Hussain, S., Rizvi, H., 2014. Influence of *Pseudomonas aeruginosa* as PGPR on oxidative stress tolerance in wheat under Zn stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 104, 285–293. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.03.008>
- Jatav, S.K., Kandalkar, V.S., 2014. Assessment of wheat genotypes for yield potential and stress adaptation. *Journal of Wheat Research*. 6, 29–36. <http://epubs.icar.org.in/ejournal/index.php/JWR>
- Kabbadj, A., Makoudi, B., Mouradi, M., Pauly, N., Frendo, P., Ghoulam, C., 2017. Physiological and biochemical responses involved in water deficit tolerance of nitrogen-fixing *Vicia faba*. *PLoS ONE*. 12, e0190284. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190284>
- Kadkhodaie, A., Razmjoo, J., Zahedi, M., Pessarakli, M., 2014. Oil content and composition of sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes as affected by irrigation regimes. *Journal of the American Oil Chemists' Society*. 91, 1737–1744. <https://doi.org/10.1007/s11746-014-2524-0>
- Kaushal, M., Wani, S.P., 2016. Rhizobacterial-plant interactions: Strategies ensuring plant growth promotion under drought and salinity stress. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 231, 68–78. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.031>
- Kaya, M.D., Okçu, G., Atak, M., Çıkılı, Y., Kolsarıcı, Ö., 2006. Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *European Journal of Agronomy*. 24, 291–295. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2005.08.001>
- Kazemi Oskuei, B., Bandehagh, A., Farajzadeh, D., Asgari Lajayer, B., Rajput, V.D., Astatkie, T., 2023. Morphological, biochemical, and physiological responses of canola cultivars to drought stress. *International Journal of Environmental Science and Technology*. 20, 13551–13560. <https://doi.org/10.1007/s13762-023-04928-3>
- Khan, P., Abdelbacki, A.M.M., Albaqami, M., Jan, R., Kim, K.-M., 2025. Proline promotes drought tolerance in maize. *Biology*. 14, 41. <https://doi.org/10.3390/biology14010041>
- Khanna-Chopra, R., Selote, D.S., 2007. Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than -susceptible wheat cultivars under field conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 60, 276–283. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.11.004>
- Khazaei, Z., Estaji, A., 2020. Effect of foliar application of ascorbic acid on sweet pepper (*Capsicum annuum*) plants under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 42, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s11738-020-03106-z>
- Kouighat, M., Moussaoui, F.E., Adiba, A., Hafid, A., Bouchyoua, A., Fechtali, M.E., Nabloussi, A., 2025. Evaluation and selection of sesame mutants (*Sesamum indicum* L.) for optimal nutritional profiles in seeds under field drought conditions. *Oilseeds and Fats Crops and Lipid-OCL*. 32. <https://doi.org/10.1051/ocl/2025004>
- Ku, Y.S., Au-Yeung, W.K., Yung, Y.L., Li, M.W., Wen, C.Q., Liu, X., Lam, H.M., 2013. Drought stress and tolerance in soybean. In: Board, J. (ed.), *A Comprehensive Survey of International Soybean Research: Genetics, Physiology, Agronomy and Nitrogen Relationships*. InTech. pp. 209–237. <https://doi.org/10.5772/45867>

- Liu, C., Yang, Z., Hu, Y.G., 2015. Drought resistance of wheat alien chromosome addition lines evaluated by membership function value based on multiple traits and drought resistance index of grain yield. *Field Crops Research*. 179, 103–112.
- Liu, Y.N., Xu, Q.Z., Li, W.C., Yang, X.H., Zheng, Q., Li, B., Li, Z.S., Li, H.W., 2019. Long-term high light stress induces leaf senescence in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Photosynthetica*. 57, 830–840. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.086>
- Mahdavi Khorami, A., Masoud Sinaki, J., Amini Dehaghi, M., Rezvan, S., Damavandi, A., 2019. Sesame (*Sesamum indicum* L.) biochemical and physiological responses as affected by applying chemical, biological, and nano-fertilizers in field water stress conditions. *Journal of Plant Nutrition*. 43, 456–475. <https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1683189>
- Mahpara, S., Zainab, A., Ullah, R., Kausar, S., Bilal, M., Latif, M.I., Zuan, A.T.K., 2022. The impact of PEG-induced drought stress on seed germination and seedling growth of different bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *PLoS ONE*. 17, e0262937. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0262937>
- Manghwar, H., Hussain, A., Alam, I., Khoso, M. A., Ali, Q., Liu, F., 2024. Waterlogging stress in plants: Unraveling the mechanisms and impacts on growth, development, and productivity. *Environmental and Experimental Botany*. 105824. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.105824>
- Marinova, D., Ribarova, F., Atanassova, M., 2005. Total phenolics and total flavonoids in Bulgarian fruits and vegetables. *Journal of the University of Chemical Technology and Metallurgy*. 40, 255–260. <https://doi.org/10.13140/2.1.1413.1841>
- Marmar, A., Baenziger, S., Dweikat, I., El Hussein, A. A., 2013. Preliminary screening for water stress tolerance and genetic diversity in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars from Sudan. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*. 11, 87–94. <https://doi.org/10.1016/j.jgeb.2013.08.004>
- Martínez-Vilalta, J., Sala, A., Asensio, D., Galiano, L., Hoch, G., Palacio, S., Piper, F.I., Lloret, F., 2016. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: A global synthesis. *Ecological Monographs*. 86, 495–516. <https://doi.org/10.1002/ecm.1231>
- Mi, N., Cai, F., Zhang, Y., Ji, R., Zhang, S., Wang, Y., 2018. Differential responses of maize yield to drought at vegetative and reproductive stages. *Plant, Soil and Environment*. 64, 260–267. <https://doi.org/10.17221/141/2018-PSE>
- Michel, B.E., Kaufmann, M.R., 1973. The osmotic potential of polyethyleneglycol 6000. *Plant Physiology*. 51, 914–916. <https://doi.org/10.1104/pp.51.5.914>
- Mohan, N., Kumari, N., Jattan, M., Avtar, R., Rathore, V., 2020. Aftermath of terminal heat stress on Indian mustard (*Brassica juncea* L.): A brief review. *Journal of Oilseed Brassica*, 11, 1–8.
- Mohi-Ud-Din, M., Hossain, M., Rohman, M., Uddin, M., Haque, M., Ahmed, J.U., Mostofa, M.G., 2021. Multivariate analysis of morpho-physiological traits reveals differential drought tolerance potential of bread wheat genotypes at the seedling stage. *Plants*. 10, 879. <https://doi.org/10.3390/plants10050879>
- Muhammad, M., Waheed, A., Wahab, A., Majeed, M., Nazim, M., Liu, Y.-H., Li, L., Li, W.-J., 2023. Soil salinity and drought tolerance: An evaluation of plant growth, productivity, microbial diversity, and amelioration strategies. *Plant Stress*. 11, 100319. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100319>
- Mwadingeni, L., Shimelis, H., Tesfay, S., Tsilo, T. J., 2016. Screening of bread wheat genotypes for drought tolerance using phenotypic and proline analyses. *Frontiers in Plant Science*. 7, 1276. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01276>
- Ngompe Deffo, T., Kouam, E.B., Mandou, M.S., Bara, R.A., Chotangui, A.H., Souleymanou, A., Beyegue Djonko, H., Tankou, C.M., 2024. Identifying critical growth stage and resilient genotypes in cowpea under drought stress contributes to enhancing crop tolerance for improvement and adaptation in Cameroon. *PLoS ONE*. 19, e0304674. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0304674>
- Ozkan, A., Kulak, M., 2013. Effects of water stress on growth, oil yield, fatty acid composition and mineral content of *Sesamum indicum*. *Journal of Animal and Plant Sciences*. 23, 1686–1690.

- Ozkur, O., Ozdemir, F., Bor, M., Turkan, I., 2009. Physiochemical and antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought. *Environmental and Experimental Botany*. 66, 487–492. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.04.003>
- Pandey, P., Ramegowda, V., Senthil-Kumar, M., 2015. Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: Physiological and molecular mechanisms. *Frontiers in Plant Science*. 6, 723. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00723>
- Pathak, N., Rai, A.K., Kumari, R., Thapa, A., Bhat, K.V., 2014. Sesame crop: An underexploited oilseed holds tremendous potential for enhanced food value. *Agricultural Sciences*. 5, 519–529. <https://doi.org/10.4236/as.2014.56054>
- Qureshi, M., Arslan, M., Golukcu, M., Bera, S. K., Uzun, B., Yol, E., 2023. Assessment of drought tolerance of sesame germplasm with agronomic and quality traits. *Crop Science*, 63, 2763–2777. <https://doi.org/10.1002/csc2.21047>
- Rai, K.K., Pandey, N., Rai, S.P., 2020. Salicylic acid and nitric oxide signaling in plant heat stress. *Physiologia Plantarum*. 168, 241–255. <https://doi.org/10.1111/ppl.12958>
- Rajametov, S.N., Yang, E.Y., Cho, M.C., Chae, S.Y., Jeong, H.B., Choi, K.Y., Lee, S.Y., Kim, Y.J., 2021. Heat tolerant hot pepper exhibits constant photosynthesis via increased transpiration rate, high proline content and fast recovery in heat stress condition. *Scientific Reports*. 11, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93697-5>
- Raymond, J., Rakariyatham, N., Azanza, J. L., 1993. Purification and some properties of polyphenol oxidase from sunflower seeds. *Phytochemistry*. 34, 927–931. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(93\)80039-T](https://doi.org/10.1016/0031-9422(93)80039-T)
- Raza, M.A.S., Shahid, A.M., Saleem, M.F., Khan, I.H., Ahmad, S., Ali, M., Iqbal, R., 2017. Effects and management strategies to mitigate drought stress in oilseed rape (*Brassica napus* L.): a review. *Zemdirbyste-Agriculture*. 104, 85–94. <https://doi.org/10.13080/z-a.2017.104.012>
- Reddy, A.R., Chaitanya, K.V., Vivekanandan, M., 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*. 161, 1189–1202. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.013>
- ReportLinker., 2024. Global Sesame Oil Market Size, Share and Trends Analysis Report. Retrieved from <https://www.reportlinker.com/p06487366/Global-Sesame-Oil-Market-Size-Share-Trends-Analysis-Report.html>
- Rezayian, M., Ebrahimzadeh, H., Niknam, V., 2020. Nitric oxide stimulates antioxidant system and osmotic adjustment in soybean under drought stress. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 16, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00198-x>
- Seleiman, M.F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H.H., Battaglia, M.L., 2021. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants (Basel)*. 10, 259. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>
- Shahzad, A., Gul, H., Ahsan, M., Ahmad, M., Khan, S.A., Iqbal, M., 2023. Comparative genetic evaluation of maize inbred lines at seedling and maturity stages under drought stress. *Journal of Plant Growth Regulation*. 42, 989–1005. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10608-2>
- Singh, S., Angadi, S.V., Grover, K., Begna, S., Auld, D., 2016. Drought response and yield formation of spring safflower under different water regimes in the semiarid southern high plains. *Agricultural Water Management*. 163, 354–362. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.10.010>
- Singh, V.K., Singh, A.K., Singh, P.P., Kumar, A., 2018. Interaction of plant growth promoting bacteria with tomato under abiotic stress: A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 267, 129–140. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.08.020>
- Singhal, R.K., Jatav, H.S., Aftab, T., Pandey, S., Mishra, U.N., Chauhan, J., Khan, M.I.R., 2021. Roles of nitric oxide in conferring multiple abiotic stress tolerance in plants and crosstalk with other plant growth regulators. *Journal of Plant Growth Regulation*. 40, 2303–2328. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10446-8>
- Song, R., Shi, P., Xiang, L., He, Y., Dong, Y., Miao, Y., Qi, J., 2024. Evaluation of barley genotypes for drought adaptability: based on stress indices and comprehensive evaluation as

- criteria. *Frontiers in Plant Science*. 15, 1436872.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1436872>
- Sun, J., Rao, Y., Le, Mei, Yan, T., Yan, X., Zhou, H., 2010. Effects of drought stress on sesame growth and yield characteristics and comprehensive evaluation of drought tolerance. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*. 32, 525–533.
- Sun, Y., Robert, C.A.M., Thakur, M.P., 2024. Drought intensity and duration effects on morphological root traits vary across trait type and plant functional groups: A meta-analysis. *BMC Ecology and Evolution*. 24, 92.
<https://doi.org/10.1186/s12862-024-02275-6>
- Velikova, V., Yordanov, I., Edreva, A., 2000. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*. 151, 59–66.
[https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00197-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00197-1)
- Were, B.A., Onkware, O.A., Gudu, S., Welander, M., Carlsson, A.S., 2006. Seed oil content and fatty acid composition in East African sesame (*Sesamum indicum* L.) accessions evaluated over 3 years. *Field Crops Research*. 97, 254–260.
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.10.009>
- Wiley, E., King, C.M., Landhäusser, S. M., 2019. Identifying the relevant carbohydrate storage pools available for remobilization in aspen roots. *Tree Physiology*. 39, 1109–1120.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpz051>
- Yang, X., Wang, B., Chen, L., Li, P., Cao, C., 2019. The different influences of drought stress at the flowering stage on rice physiological traits, grain yield, and quality. *Scientific Reports*. 9, 3742.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-40161-0>
- Zhang, J., Kirkham, M.B., 1996. Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seedlings. *New Phytologist*. 132, 361–373.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb01856.x>
- Zhang, Y., Xu, J., Li, R., Ge, Y., Li, Y., Li, R., 2023. Plants' response to abiotic stress: Mechanisms and strategies. *International Journal of Molecular Sciences*. 24, 10915.
<https://doi.org/10.3390/ijms241310915>
- Zhu, X., Liu, W., Wang, B., Yang, L., 2024. Molecular and physiological responses of two quinoa genotypes to drought stress. *Frontiers in Genetics*. 15, 1439046.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2024.1439046>