"نشریه علوم زراعی ایران"
جلد بیست و چهارم، شماره ۱، بهار ۱۴۰۱

مقاله مروری

DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5

سازوکارهای تحمل به تنش خشکی در علف‌های چمنی سردسیری

Mechanisms of drought stress tolerance in cool season grasses

فاطمه پیرنجم الدین[۱] و محمدمهدی مجیدی[۲]

چکیده

پیرنجم الدین، ف.، و م.م. مجیدی. ۱۴۰۱. سازوکارهای تحمل به تنش خشکی در علف‌های چمنی سردسیری. **نشریه علوم زراعی ایران. ۲۴ (۱): ۱۸ -۱.**

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزنده است که رشد، تولید و بقای گیاهان را در بسیاری از مناطق جهان محدود کرده و به‌دلیل تغییرات اقلیمی شدت و گسترش آن در حال افزایش است. انواع گونه‌های گندمیان برای پایداری سامانه‌های کشاورزی، تامین علوفه برای دام‌ها و فضای سبز حائز اهمیت هستند. علف‌های چمنی از طریق واکنش‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک مانند تغییر در رشد ریشه، رنگیزه‌های فتوسنتزی، فعال سازی آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و انباشته شدن ترکیبات اسمزی، به تنش خشکی سازگار شده و بعلاوه دارای ویژگی‌های اختصاصی دیگری مانند خواب تابستانه، برگشت پذیری پس از خشکی و دیرزیستی هستند که باعث سازگاری آن‌ها به تنش خشکی طولانی مدت می‌شود. خواب تابستانه یکی از سازوکارهای اجتناب از تنش خشکی در علف‌های چمنی سردسیری است که باعث کاهش عملکرد گیاه طی گرما و خشکی تابستان و افزایش برگشت پذیری و بقای آن‌ها پس از رفع خشکی طولانی مدت می‌شود. نتایج تحقیقات نشان داده است که اغلب صفات گیاهی در علف‌های چمنی دارای وراثت پذیری خصوصی بالا و همبستگی مثبت با تحمل به خشکی هستند، بنابراین می‌توان از آنها به عنوان شاخص برای شناسایی و انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی استفاده کرد. استفاده از روش‌های مولکولی در کنار روش‌های به‌نژادی متداول در علف‌های چمنی، باعث افزایش دقت و سرعت برنامه‌های به‌نژادی در تولید ارقام متحمل به خشکی شده است. این روش‌ها کمک شایانی به ارزیابی تنوع ژنتیکی، تعیین والد پدری در جوامع دگرگشن، تعیین مکان‌های ژنی، توالی یابی ژنوم و شناسایی ژن‌های مرتبط با تحمل به خشکی در علف‌های چمنی کرده است.

واژه‌های کلیدی: برگشت پذیری، خواب تابستانه، ریشه، دیرزیستی، ژنتیک و علف‌های چمنی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۷/۱۳ تاریخ پذیرش:۱۴۰۰/۱۱/۱۷

۱- پژوهشگر پسادکتری دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان
۲- استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: majidi@iut.ac.ir)

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

مقدمه

تغییرات آب و هوایی و گرمایش جهانی از عوامل مهم کاهش تولید محصولات کشاورزی در مناطق خشک و نیمه خشک هستند و به‌دلیل دوره‌های خشکی طولانی مدت، ممکن است آثار مخرب آنها افزایش یابد (IPCC, 2021). حدود یک سوم از اراضی جهان با کمبود بارندگی مواجه بوده و در نیمی از آنها بارندگی سالیانه کمتر از ۲۵۰ میلیمتر است. ایران با میانگین بارندگی کمتر از ۲۵۰ میلی‌متر و تبخیر و تعرق شدید (شش درصد بیش از حد متعارف جهانی)، از مناطق خشک و نیمه خشک دنیا محسوب می‌شود. (Emadodin *et al.*, 2019).

ایران یکی از مهم‌ترین مراکز تنوع علف‌های چمنی (turf grass) و علوفه‌ای (forage grass) بوده و دارای پتانسیل بالایی در تولید و توسعه این گیاهان است. بهره‌برداری از این پتانسیل نیاز به برنامه‌ریزی مناسبی دارد تا بتوان این تنوع کم نظیر را حفظ و از آن بهره‌برداری کرد (Mohamadi *et al.*, 2008). با این حال ایران هنوز در زمره کشورهای وارد کننده علوفه، فرآورده‌های دامی و بذر چمن برای فضای سبز بوده و سالانه میلیون‌ها دلار صرف آن می‌شود (Majidi *et al.*, 2016). دلیل این موضوع توجه کمتر به تولید، مدیریت و به‌نژادی گیاهان علوفه‌ای در مقایسه با سایر گیاهان زراعی است (Mohamadi *et al.*, 2008). یکی از راه‌های افزایش ظرفیت تولید علوفه مراتع کشور، اصلاح گونه‌های بومی متحمل است که علاوه بر عملکرد مناسب از کیفیت، ماندگاری، قدرت برگشت پذیری بالا و خواب در زمان وقوع تنش‌های دوره‌ای برخوردار باشند (Pirnajmedin *et al.*, 2020b; Pirnajmedin *et al.*, 2021).

گیاهان علوفه‌ای متداول در کشور شامل یونجه (*Medicago sativa*)، اسپرس (*Onobrychis sativa*) و شبدر (*Trifolium*) هستند که از لحاظ محتوای پروتئین غنی بوده، ولی به تنهایی انرژی مورد نیاز دام را تامین نمی‌کنند. بنابراین توسعه و ترویج کشت گندمیان علوفه‌ای متحمل به تنش‌های محیطی به عنوان منابع کربوهیدراتی مکمل بقولات تأثیر قابل ملاحظه‌ای در افزایش تولید فرآورده‌های دامی خواهد داشت (Mogadam, 1998). گندمیان (Gramineae) در مقایسه با سایر گیاهان گلدار به دامنه وسیعی از شرایط محیطی سازگاری داشته و به همین دلیل از پراکنش وسیعی در همه کشورها برخوردار هستند. هزاران گونه گندمیان علوفه‌ای و چمنی در دنیا وجود دارند، اما جنس‌های *Festuca*، *Lolium*، *Agrostis*، *Poa*، *Bromus*، *Dactylis*، *Agropyron* و *Cynodon* پر استفاده‌ترین انواع گندمیان در دنیا محسوب می‌شوند (Wang and Huang, 2004).

به‌نژادی علف‌های چمنی

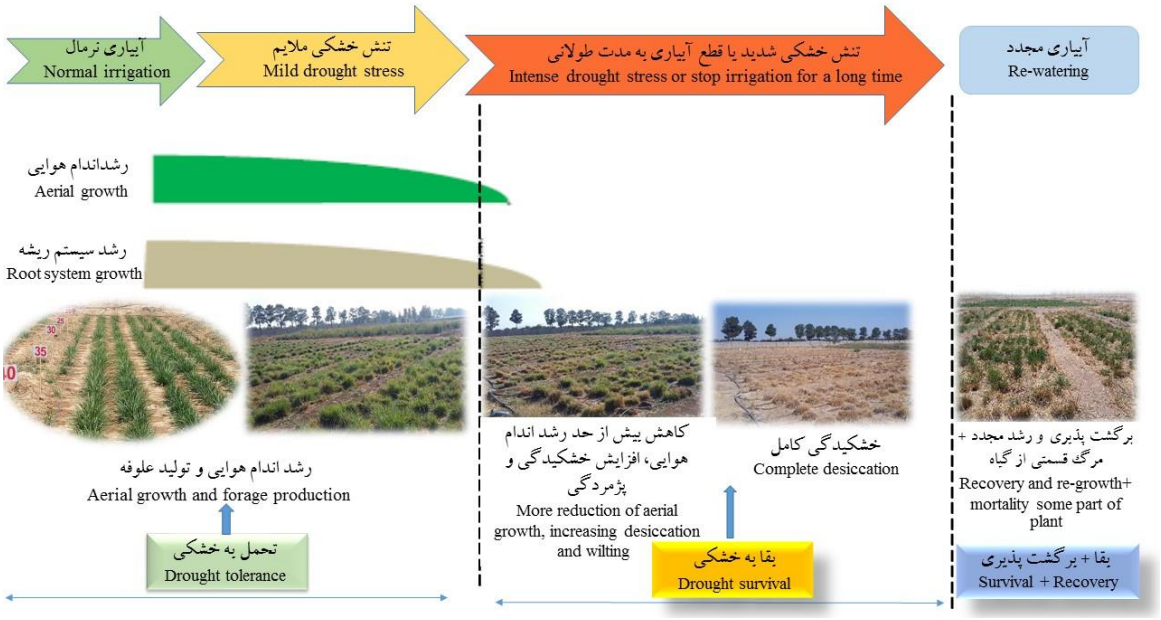
به‌نژادی علف‌های چمنی نیازمند داشتن اطلاعات کافی در مورد تنوع ژنتیکی و چگونگی القای پاسخ‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک آنها به‌عنوان معیارهای انتخاب، در شرایط تنش است. روش‌های متداول به‌نژادی بیشترین نقش را در بهبود ژنتیکی علف‌های چمنی علوفه‌ای جهت افزایش تولید آنها داشته است، اما پیچیدگی ژنتیکی، چند ساله بودن، دگرگشنی (عموماً ناشی از خودناسازگاری و نرعقیمی) و ریز بودن اندازه گل‌ها باعث شده که کارایی این روش‌ها در مقایسه با سایر گیاهان زراعی کمتر باشد (Gary *et al.*, 2017). بسیاری از علف‌های چمنی دگرگشن هستند و تولید ارقام ساختگی که با یک تا سه نسل زادآوری تصادفی تعدادی ژنوتیپ که بر اساس قدرت ترکیب پذیری عمومی بالا انتخاب می‌شوند، متداول‌ترین روش به‌نژادی در این گیاهان است (Welu, 2016). در این زمینه فامیل‌های نیمه خویشاوند حاصل از پلی کراس، تاپ کراس و گرده‌افشانی آزاد معمولا در برنامه‌های به‌نژادی گیاهان علوفه‌ای با هدف برآورد قدرت ترکیب پذیری عمومی، واریانس ژنتیکی افزایشی و وراثت پذیری خصوصی مورد استفاده قرار می‌گیرند

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

(Nguyen and Sleper, 1983).

اهداف مهم به‌نژادی در علف‌های چمنی علوفه‌ای شامل افزایش عملکرد و کیفیت علوفه و تحمل به تنش‌های زنده (بیماری‌ها) و غیر زیستی (خشکی، سرما و گرما) می‌باشند. افزایش و حفظ عملکرد و کیفیت علوفه در شرایط تنش از اهمیت ویژه‌ای برخوردار بوده و یکی از اهداف اصلی در اصلاح علف‌های چمنی علوفه‌ای محسوب می‌شود (Halluer *et al.*, 2010). درحالیکه در علف‌های چمنی مهم‌ترین اهداف به‌نژادی علاوه بر تحمل به تنش‌های زیستی و غیر زیستی، افزایش بقا، برگشت پذیری، افزایش نسبت ریشه به اندام‌های هوایی و کیفیت آن‌ها می‌باشد (Karcher *et al.*, 2008). در علف‌های چمنی که در مناطق خشک با تابستان گرم رشد می‌کنند، علاوه بر توانایی تحمل خشکی، باید از توانایی زنده ماندن، برگشت پذیری، تحمل گرمای تابستان و سرمای زمستان نیز برخوردار باشند. بنابراین لازم است گزینش ژنوتیپ‌های مناسب بصورت مصالحه‌ای (trade off) بین عملکرد مطلوب و بقا و برگشت پذیری مناسب گیاه بعد از رفع خشکی طولانی مدت انجام شود (شکل ۱).



شکل ۱- نمای کلی رشد و بقای گیاه در شرایط تنش خشکی متوسط و بسیار شدید

Fig. 1. Schematic representation of plant growth and survival under mild and sever water stress conditions (Pirnajmedin *et al.*, 2021)

تحمل به خشکی

نوع واکنش مشاهده شده در گیاه در پاسخ به تنش خشکی بسیار پیچیده است و به طول مدت و شدت خشکی، زمان وقوع تنش، فراوانی وقوع تنش، نوع گیاه، مرحله رشد و نمو گیاه، خصوصیات ذاتی خاک و عوامل ایجاد کننده تنش وابسته است (Farooq *et al.*, 2009). صفات مرتبط با تحمل به تنش خشکی بسیار پیچیده و با کنترل چند ژنی هستند و برهمکنش شدید بین مکان‌های ژنی و همچنین برهمکنش شدید بین ژنتیک و محیط برای آن‌ها وجود دارد (Varshney *et al.*, 2012)، از این رو اصلاح برای تحمل به خشکی در گیاهان زراعی به درک عمیقی از انواع سازوکارهای تحمل به خشکی شامل فرار از خشکی، اجتناب از خشکی (مانند صفات ریشه‌ای و

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

خواب تابستانه)، تحمل خشکی (مانند صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی) و بهبود بعد از رفع خشکی (Post drought recovery) نیاز دارد. درک این سازوکارها نیازمند تشخیص پاسخ‌های مورفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی در محیط‌های تنش هدف، به عنوان معیارهای انتخاب می‌باشند (Farooq *et al*., 2009)، بنابراین گزینش ژنوتیپ متحمل بر اساس یک صفت خاص امکانپذیر نیست.

ویژگی‌های اختصاصی تحمل به تنش خشکی در علف‌های چمنی

خواب تابستانه (Summer dormancy)

خواب تابستانه یکی از مهم‌ترین صفات مرتبط با اجتناب از خشکی در علف‌های چمنی در مناطق خشک و نیمه خشک جهان است که بقای تابستانه و برگشت پذیری پاییزه آنها را بهبود می‌بخشد. خواب تابستانه صفت پیچیده و با کنترل چند ژنی است که در شرایط محیطی خاصی مانند طول روز بلند و دمای بالا القا می‌شود. این صفت با زیست توده اندام هوایی، محتوای کربوهیدرات‌های محلول، محتوای آب برگ‌ها و پیری آن‌ها در تابستان در شرایط بدون تنش خشکی ارتباط دارد. گیاهانی که دارای خواب تابستانه هستند، حتی در صورت بارندگی‌های تابستانه و فراهم بودن مواد غذایی و رطوبت کافی، دچار توقف یا کاهش رشد می‌شوند. در گیاهان دارای خواب تابستانه، در مدت زمان کوتاه پس از آبیاری یا بارندگی‌های تابستانه، رشد القا نمی‌شود. البته سطح پایینی از خواب ممکن است به گیاه امکان رشد را بدهد. بر این اساس گیاهان به دو گروه دارای خواب تابستانه کامل و خواب ناقص تقسیم می‌شوند (Norton *et al*., 2006a; Norton *et al*., 2006b)

گیاهان دارای خواب تابستانه کامل در فصل تابستان، حتی با وجود آب و مواد غذایی کافی، رشد و تولید زیست توده آن‌ها به طور کامل متوقف می‌شود. در این گیاهان میزان از دست دادن آب بافت‌های باقی مانده از متوسط تا خشک شدگی کامل متغیر است و پیری یا پژمردگی کامل علوفه در آن‌ها رخ می‌دهد.

گیاهان دارای خواب تابستانه ناقص در دمای بالا و طول روز بلند در تابستان با وجود فراهم بودن آب و مواد غذایی کافی، تنها رشد و تولید زیست توده آن‌ها کاهش یاقته و ممکن است درجه‌ای از پیری یا پژمردگی علوفه در آن‌ها مشاهده شود، اما از دست دادن کامل آب در بافت‌ها و برگ‌های جوان دیده نمی‌شود (Norton *et al*., 2006a; Norton *et al*., 2006b).

خواب تابستانه علف‌های چمنی بیشتر در مناطق مدیترانه‌ای ارزیابی شده و ارقام شاهد دارای خواب و فاقد خواب تابستانه از جمله فستوکا و داکتی‌لیس برای این مناطق معرفی شده‌اند (Norton *et al*., 2006a; Norton *et al*., 2006b) (جدول ۱). فستوکا دارای خواب تابستانه ناقص بوده درحالیکه که در داکتی‌لیس ارقامی با خواب تابستانه کامل نیز مشاهده شده است. در خصوص ارزیابی این صفت در سایر مناطق جغرافیایی از جمله ایران، گزارشات اندکی وجود دارد.

نتایج تحقیقات نشان داده است که خواب تابستانه، بقا و برگشت پذیری سه عکس العمل متفاوت و موثر بر یکدیگر هستند. گرچه ارقام یا ژنوتیپ‌های دارای خواب تابستانه از رشد و عملکرد تابستانه کمتری نسبت به ژنوتیپ‌های فاقد خواب برخوردار هستند، اما بقا پس از تنش خشکی و عملکرد آنها در پاییز در مقایسه با ژنوتیپ‌های فاقد خواب تابستانه بیشتر است. نتایج مطالعات سعیدنیا و همکاران (Saeidnia *et al*., 2017; Saeidnia *et al*., 2018) درباره خواب تابستانه در گیاهان برموس و داکتی‌لیس در ایران نشان داد که ژنوتیپ‌های این ژرم پلاسم در اثر مهار تولید علوفه در طی تابستان و در شرایط آبیاری کامل، دارای خواب ناقص بودند. ژنوتیپ‌های دارای خواب تابستانه در مقایسه با ژنوتیپ‌های فاقد خواب، انعطاف پذیری بیشتری نسبت به تنش خشکی داشته و از توانایی بقاء و

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

دیرزیستی بهتری برخوردار بودند. نتایج تحقیق پیرنجم‌الدین و همکاران (Pirnajmedin *et al*., 2017b) نیز نشان داد که در گیاه فستوکا در شرایط آبیاری کامل، چین تابستانه عملکرد علوفه کمتری نسبت به چین پاییزه و بهاره داشت که نشان دهنده وجود خواب ناقص در ژرم پلاسم مورد بررسی بود.

جدول ۱- ارقام شاهد دارا و فاقد خواب تابستانه در گیاهان فستوکا و داکتی‌لیس در مناطق مدیترانه‌ای

Table 1. Control cultivars with and without summer dormancy in tall fescue and orchardgrass in Mediterranean area

گونه گیاهی Plant species	رقم Cultivar	وضعیت خواب تابستانه Summer dormancy status	وضعیت تحمل به خشکی Drought tolerance status
فستوکا *Festuca arundinacea*	Flecha	خواب ناقص Incomplete dormancy	متحمل به خشکی Drought tolerant
	Lunibell	عدم خواب Non-dormant	حساس به خشکی Drought susceptible
داکتی‌لیس *Dactylis glomerata*	Kasbah	خواب کامل complete dormant	متحمل به خشکی Drought tolerant
	Medly	عدم خواب Non-dormant	متحمل به خشکی Drought tolerant
	Ludac	عدم خواب Non-dormant	حساس به خشکی Drought susceptible

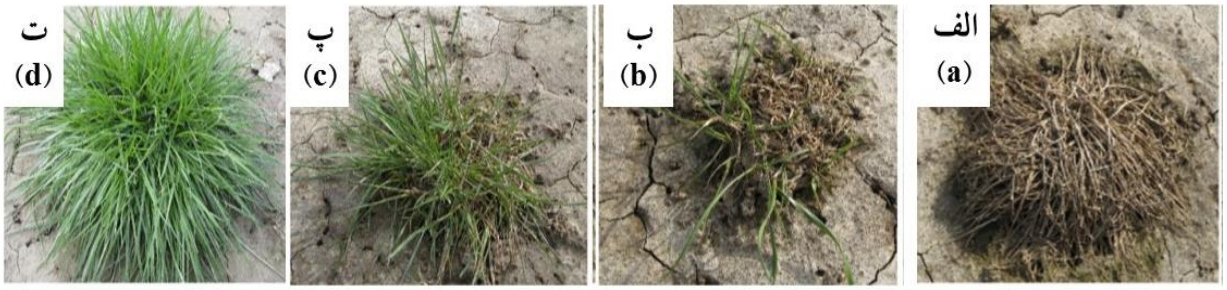
برگشت پذیری پس از تنش خشکی (Post drought recovery)

توانایی گیاه برای از سرگیری رشد و تولید محصول پس از سپری شدن دوره تنش با حداقل خسارت عملکرد، بهبود پس از خشکی نامیده می‌شود و از جمله سازوکارهایی است که در گیاهان چند ساله نظیر علف‌های چمنی علوفه‌ای و چمنی دیده شده است (Chai *et al*., 2010; Chapman *et al*., 2021). برگشت پذیری بعد از تنش خشکی، به طور عمده وابسته به برگشت پذیری بافت‌های برگ و باززایی بافت‌های جدید از ناحیه طوقه‌ها، استولون‌ها و ریزوم‌ها می‌باشد. جهت بررسی پدیده برگشت پذیری معمولا آبیاری به مدت طولانی (۳۰ تا ۶۰ روز بسته به جنس و گونه گیاهی) در تابستان قطع می‌شود، به طوری که درصد خشکیدگی یا از بین رفتن پوشش سبز گیاهی در کلیه ژنوتیپ‌ها به بیش از ۹۰ درصد برسد. پس از آن به مدت ۳۰ تا ۴۵ روز آبیاری مجدد انجام شده و صفات مرتبط با برگشت پذیری شامل روز تا برگشت پذیری ، امتیاز رشد و عملکرد علوفه بعد از برگشت پذیری، ارزیابی می‌شوند (Pirnajmedin *et al*., 2016). پس از آبیاری مجدد، بر اساس تنوع ژنتیکی ژرم پلاسم مورد بررسی، درجات متفاوتی از برگشت پذیری (از عدم رشد تا برگشت پذیری کامل) مشاهده خواهد شد (شکل ۲). سعیدنیا و همکاران (Saeidnia *et al*., 2020a; Saeidnia *et al*., 2020b) با ارزیابی دو جامعه خودگشن و دگرگشن در دو گیاه بروموس و داکتی‌لیس گزارش دادند که بین دو جامعه از نظر صفت برگشت پذیری تفاوت معنی‌داری وجود نداشت و به طور کلی بروموس برگشت پذیری و تحمل به خشکی بیشتری نسبت به داکتی‌لیس داشته و دلایل احتمالی آن را سیستم ریشه‌ای و ریزوم‌های گسترده این بروموس اعلام کردند. میزان وراثت پذیری خصوصی برای این صفت در جامعه دگرگشن و خودگشن بروموس به ترتیب ۰/۲۸ و ۰/۳۰ بود (Saeidnia *et al*., 2020b). در آزمایش دیگری در فامیل‌های نیمه‌خواهری حاصل از پلی کراس در گیاه داکتی‌لیس، میزان وراثت پذیری خصوصی

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

برای این صفت ۰/۴۴ گزارش شد (Pirnajmedin *et al.*, 2018). پیرنجم‌الدین و همکاران (Pirnajmedin *et al.*, 2016; Pirnajmedin *et al.*, 2017b) گزارش دادند که تنش شدید خشکی باعث افزایش زمان لازم برای برگشت پذیری و کاهش عملکرد علوفه خشک بعد از برگشت پذیری و امتیاز رشد ژنوتیپ‌های فستوکا شد. میزان وراثت پذیری خصوصی برای این صفت در فامیل‌های نیمه خویشاوند فستوکا در شرایط تنش ملایم و شدید خشکی به‌ترتیب ۰/۴۷ و ۰/۴۴ بود (Pirnajmedin *et al.*, 2021).



شکل ۲- درجات مختلف برگشت پذیری در علف‌های چمنی
الف- عدم برگشت پذیری (مرگ گیاه و عدم بقا)، ب- برگشت پذیری کم، پ- برگشت پذیری متوسط و ت- برگشت پذیری کامل

Fig. 2. A view of different levels of recovery in grasses. a: No recovery (Plant death and non-survival), b: Low recovery, c: Moderate recovery, and d: Complete recovery (Pirnajmedin *et al.*, 2021)

دیرزیستی (Persistence)

در گونه‌های چمنی در کشت متراکم، دیرزیستی معمولا به عنوان معیاری از درصد بقا، شادابی، اندازه سایه انداز و حفظ بنیه ظاهری گیاه پس از چند فصل زراعی یا چند سال متمادی در نظر گرفته می‌شود (Annicchiarico *et al.*, 2011). در گیاهان علوفه‌ای در کشت تک بوته یا کلون، دیرزیستی معمولا به توانایی گیاه در حفظ عملکرد آن پس از چند سال متمادی اطلاق می‌شود که از طریق تفاوت عملکرد در طول سال‌ها محاسبه می‌شود (Pirnajmedin *et al.*, 2017b and 2018). نتایج مطالعات سعیدنیا و همکاران (Saeidnia *et al.*, 2020a; Saeidnia *et al.*, 2020b) نشان داد که تنش خشکی باعث کاهش دیرزیستی ژنوتیپ‌های داکتی لیس و برموس می‌شود. از دلایل کاهش دیرزیستی طی سال‌های متمادی و در شرایط تنش خشکی می‌توان به کاهش رشد ریشه، قطر طوقه و نقاط رشدی گیاه اشاره کرد که در نهایت باعث کاهش قدرت رشد و دیرزیستی گیاه می‌شود. در آزمایشی روی سه گروه ژنوتیپ‌های زودرس، دیررس و میان‌رس فستوکا، بیشترین مقدار دیرزیستی در ژنوتیپ‌های دیررس مشاهده شد. در ژنوتیپ‌های زودرس با کاهش طول دوره رشد و نمو، زمان محدودی برای جذب کربن، فتوسنتز و گسترش سیستم ریشه‌ای وجود داشته که باعث کاهش رشد، عملکرد علوفه و دیرزیستی در آن‌ها می‌شود (Pirnajmedin *et al.*, 2017b). میزان وراثت پذیری خصوصی برای این صفت در فامیل‌های نیمه خویشاوند حاصل از پلی کراس داکتی‌لیس ۰/۵۴ (Pirnajmedin *et al.*, 2018) و در جوامع خودگشن و دگرگشن بروموس به ترتیب ۰/۱۶ و ۰/۲۰ گزارش شده است (Saeidnia *et al.*, 2020b). با این حال هنوز مطالعات انجام شده در زمینه تجزیه ژنتیکی و وراثت

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

پذیری این صفت اندک است.

صفات ریشه‌ای و نقش آن در اصلاح تحمل به خشکی، برگشت پذیری و دیرزیستی

ریشه اولین اندام مهم و خط دفاعی گیاه است که کمبود آب را احساس کرده و به آن واکنش نشان می‌دهد. بر اساس نظر برخی از محققان، ریشه در انقلاب سبز دوم نقش به‌سزایی خواهد داشت (Gewin, 2010). با این حال اطلاعات اندکی در مورد رشد ریشه و کنترل ژنتیکی صفات ریشه‌ای در گیاهان مختلف وجود دارد. بنابراین کسب اطلاعات کافی در مورد نحوه کنترل ژنتیکی و وراثت پذیری صفات ریشه‌ای و شناسایی ژنوتیپ‌های برتر، از عوامل موثر در اصلاح ارقام جدید با عملکرد مطلوب در شرایط تنش خشکی می‌باشد (Grossnicle, 2005). نتایج تحقیقات نشان داده است که عکس‌العمل ریشه در برابر تنش خشکی در لایه‌های مختلف خاک، ارقام گیاهی و سطوح تنش متفاوت است (Huang and Gao, 2000; Abtahi *et al*., 2017). نتایج تحقیقات انجام شده توسط هوآنگ و گائو (Huang and Gao, 2000) و پیرنجم‌الدین و همکاران (Pirnajmedin *et al*., 2015; Pirnajmedin *et al*., 2017a) در فستوکا نشان داد که بیشترین مقدار صفات ریشه‌ای شامل طول تجمعی ریشه، سطح ریشه، حجم ریشه و وزن خشک ریشه در بخش سطحی خاک در شرایط بدون تنش وجود داشت. در اعماق بیشتر (۴۰ تا ۶۰ سانتی‌متری) تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار این صفات نسبت به شرایط بدون تنش شد (شکل ۳). در شرایط تنش خشکی در گیاه فستوکا گسترش سیستم ریشه‌ای در لایه‌های مختلف خاک باعث افزایش جذب آب و مواد غذایی از اعماق خاک شده و افزایش تحمل و اجتناب از خشکی می‌شود (Ervin and Koski,1998; Pirnajmedin *et al*., 2016). در برخی از علفهای چمنی همبستگی بالایی بین عملکرد علوفه و صفات ریشه‌ای مشاهده شده است که نشان می‌دهد انتخاب بر اساس صفات ریشه‌ای باعث افزایش عملکرد علوفه می‌شود (Sokolovic *et al*., 2013; Abtahi *et al*., 2017; Pirnajmedin *et al*., 2017a).

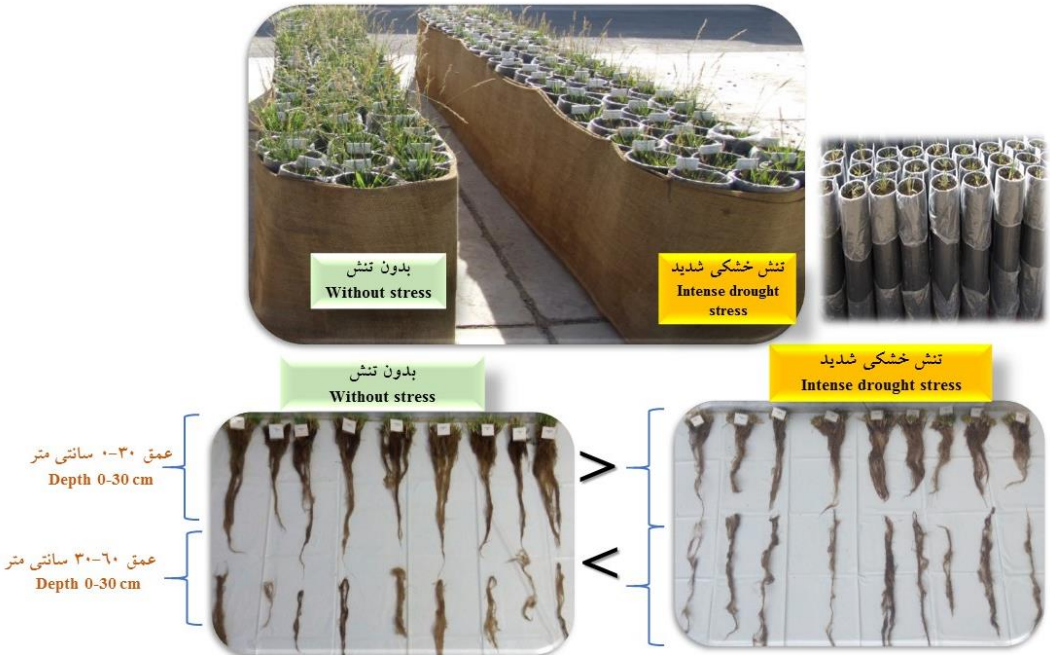
کراش و همکاران (Crush *et al*., 2006) جهت برآورد وراثت پذیری صفات ریشه‌ای در چچم چند ساله (*Lolium perenne* L.) از ۲۰ فامیل نیمه خویشاوند حاصل از آزادگرده‌افشانی استفاده کرده و صفات ریشه‌ای را از طریق تکثیر کلونی به صورت تکرار دار مورد بررسی قرار دادند. نتایج نشان داد که میزان وراثت پذیری خصوصی برای اکثر صفات ریشه‌ای پایین تا متوسط (۰/۳۵- ۰/۲۹) بود. در بنت گراس خزنده (*Agrostis palustris* L.)، وراثت پذیری خصوصی بالایی (۰/۸۲- ۰/۶۱) برای صفات تعداد ریشه، سطح ریشه و گسترش سیستم ریشه‌ای بر اساس رگرسیون والد- نتاج گزارش شده است (Lehman and Engelke, 1991). در آزمایش ابطحی و همکاران (Abtahi *et al*., 2017) در نتاج حاصل از پلی کراس، دامنه وراثت پذیری خصوصی برای صفات ریشه‌ای ۰/۴۵ برای ماده خشک ریشه تا ۰/۶۱ برای نسبت ریشه به اندام هوایی در شرایط بدون تنش و ۰/۴۹ برای ماده خشک ریشه تا ۰/۶۱ برای طول تجمعی ریشه در شرایط تنش شدید خشکی بود. پیرنجم‌الدین و همکاران (Pirnajmedin *et al*., 2017a) در آزمایشی در گیاه فستوکا نشان دادند که گزینش غیر مستقیم بر اساس صفات ریشه می‌تواند باعث بهبود ژنتیکی عملکرد علوفه فستوکا، بویژه در شرایط تنش خشکی شود، زیرا این صفات دارای وراثت پذیری خصوصی بیشتری نسبت به عملکرد بوده و همچنین همبستگی مثبت و بالایی با عملکرد علوفه داشتند.

نتایج تحقیقات نشان داده است که رشد ریشه نقش مهمی در تحمل به تنش خشکی، بقا و برگشت پذیری گیاه دارد (Pirnajmmedin *et al*., 2016; Karcher *et al*., 2008). نتایج آزمایش بونز و همکاران

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

(Bonos *et al*., 2004) نشان داد که انتخاب بر اساس تولید ریشه عمیق در گیاه فستوکا می‌تواند در بهبود تحمل به خشکی مؤثر باشد. پیرنجم‌الدین و همکاران (Pirnajmedin *et al*., 2016; Pirnajmedin *et al*., 2017b) در آزمایش‌هایی روی فستوکا گزارش کردند که گزینش بر اساس ترکیبی از شاخص تحمل به خشکی (STI) و سیستم ریشه‌ای گسترده، باعث بهبود تحمل به خشکی، دیرزیستی و برگشت پذیری گیاه می‌شود. محققان دیگری نیز گزارش کردند که صفات ریشه‌ای از جمله طول ریشه، همبستگی مثبت و بالایی با تحمل به خشکی، دیرزیستی، بقا و برگشت پذیری دارند، از این رو به نظر می‌رسد صفات ریشه‌ای می‌توانند بطور مؤثری در شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی مورد استفاده قرار گیرند (Abtahi *et al*., 2017; Bonos *et al*., 2004).



شکل ۳- مطالعه سیستم ریشه در ژنوتیپ‌های فستوکا در لوله‌های پلی اتیلنی

Fig. 3. Root system evaluation of tall fescue in PVC tubes (Pirnajmedin *et al*., 2015)

جنبه‌های فیزیولوژیک تحمل به تنش

صفات فیزیولوژیک اهمیت زیادی در واکنش گیاهان به تنش‌های محیطی دارند. از این رو توجه به شاخص‌های فیزیولوژیک به منظور مطالعه میزان تحمل به خشکی و همچنین اطلاع در مورد نحوه کنترل ژنتیکی این صفات از جنبه‌های مهم اصلاح تحمل به خشکی در گیاهان محسوب می‌شود (Blum, 1988). از جمله صفات فیزیولوژیک مرتبط با تحمل به خشکی که در علف‌های چمنی بیشتر مورد توجه قرار گرفته محتوای آب نسبی برگ، کلروفیل، پرولین و برخی از آنزیم‌های آنتی اکسیدان هستند (Pirnajmedin *et al*., 2015; Xu *et al*., 2010). محتوای آب نسبی برگ (RWC) به عنوان شاخصی برای شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی مورد استفاده قرار می‌گیرد. ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی معمولا دارای محتوای آب نسبی برگ بالاتری نسبت به ژنوتیپ‌های حساس هستند که این موضوع ناشی از توانایی بیشتر آن‌ها در جذب آب و یا از دست دادن آب کمتر از طریق روزنه‌ها می‌باشد (Jiang and Huang, 2001). هوآنگ و گائو

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

(Huang and Gao 1999) کاهش محتوای آب نسبی را در شش رقم فستوکا در شرایط تنش رطوبتی گزارش کردند. کاهش محتوای آب نسبی در شرایط تنش خشکی در گیاهان اسپرس، کنتاکی بلوگراس و داکتی‌لیس نیز گزارش شده که بر فتوسنتز و عملکرد گیاه نیز اثر منفی داشته است (Chai *et al.*, 2010; Irani *et al.*, 2015; Abtahi *et al.*, 2019). انتخاب ژنوتیپ‌های دارای محتوای کلروفیل بالا و پایدار در شرایط تنش خشکی نیز می‌تواند باعث جلوگیری از کاهش عملکرد و افزایش تحمل به تنش خشکی شود (Zimmerman, 1973).

گیاهان برای مقابله با تنش‌های اکسیداتیو از نظام دفاعی با کارایی بالا برخوردار هستند که رادیکال‌های آزاد را از بین برده و یا خنثی می‌کنند و باعث توقف فرآیند اکسایش می‌شوند (Srivalli *et al.*, 2003). سیستم دفاع آنتی اکسیدانی شامل سیستم آنزیمی و غیر آنزیمی است. آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی شامل کاتالاز (CAT)، پراکسیداز (POX)، آسکوربات پراکسیداز (APX)، سوپراکسید دیسموتاز (SOD) و گلوتاتیون ردوکتاز (GR) و سایر مولکول‌های آنتی اکسیدانی غیر آنزیمی مانند آلفا توکوفرول‌ها، فلاونوئیدها، کاروتنوئیدها، آسکوربیک و گلوتاتیون می‌باشد که نقش اساسی در خنثی کردن گونه‌های اکسیژن فعال دارند. نتایج تحقیقات نشان داده است که فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی با تحمل به تنش خشکی در گیاهان مرتبط است. گیاهان متحمل به تنش از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی ظرفیت بهتری برای مقابله با تنش دارند (Farooq *et al.*, 2009; Aalipour *et al.*, 2019). کاروتنوئیدها به عنوان یک آنتی اکسیدان غیر آنزیمی نقش مهمی در دریافت تابش و کاهش اثرات مخرب تنش اکسیداتیو در شرایط تنش خشکی دارد. کارتنوئیدها از طریق چرخه زانتوفیل، باعث مصرف اکسیژن و حفاظت از کلروفیل در مقابل فتواکسیدان‌ها می‌شود (Zimmerman, 1973). در شرایط تنش خشکی، از دست رفتن آب درون سلولی باعث افزایش تجمع تنظیم‌کننده‌های اسمزی مانند پرولین، کربوهیدرات‌های محلول، بتائین وگلایسین می‌شود. پرولین پایدارترین اسید آمینه عامل مقابله با تنش‌های اکسیداتیو بوده و کمترین اثر بازدارندگی را بر رشد سلول‌ها در بین تمام اسید آمینه‌ها دارد. افزایش پرولین در شرایط تنش به دلیل جلوگیری از اکسید شدن پرولین و یا شکسته شدن پروتئین‌ها است که این افزایش باعث افزایش بقا و عملکرد گیاهان در شرایط تنش می‌شود (Anjum *et al.*, 2011).

در یک آزمایش روی فستوکا محتوای کاروتنوئیدها، کلروفیل a، نسبت کلروفیل a به b و پرولین در شرایط تنش خشکی افزایش یافت که نشان دهنده نقش کارتنوئیدها در حفاظت از کلروفیل و پاک‌سازی رادیکال‌های آزاد اکسیژن و نقش پرولین در تنظیم اسمزی در گیاه می‌باشد (Pirnajmedin *et al.*, 2015). جیانگ و هوانگ (Jiang and Huang, 2001) در آزمایشی روی گیاهان فستوکا و کنتاکی بلوگراس مشاهده کردند که در مراحل اولیه تنش خشکی (تنش ملایم)، محتوای کلروفیل و فعالیت آنزیم پراکسیداز افزایش یافت، ولی تنش‌های شدید طولانی مدت، باعث کاهش فعالیت آنزیم پراکسیداز، محتوای کلروفیل و عملکرد گیاه شد. آن‌ها یکی از دلایل کاهش کلروفیل برگ را از بین رفتن آنتی‌اکسیدان‌ها در شرایط تنش خشکی دانستند. در آزمایش‌های انجام شده روی فستوکا و ری‌گراس چندساله، کاهش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربات پراکسیداز در شرایط تنش شدید خشکی مشاهده شد (Shahidi *et al.*, 2017; Pirnajmedin *et al.*, 2020b).

مطالعات در زمینه برآورد پارامترهای ژنتیکی و وراثت پذیری خصوصی صفات فیزیولوژیک در علف‌های چمنی محدود است. ایرانی و همکاران

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

(Irani *et al.*, 2015) در فامیل‌های نیمه خویشاوند اسپرس، میزان وراثت پذیری خصوصی صفات محتوای آب نسبی برگ، کلروفیل و پرولین را به ترتیب ۰/۸۳، ۰/۸۲ و ۰/۷۲ گزارش کردند. در ۲۵ فامیل نیمه خویشاوند داکتی‌لیس در شرایط تنش خشکی وراثت پذیری خصوصی برای صفات محتوای آب نسبی برگ، کلروفیل و پرولین به ترتیب ۰/۵۹، ۰/۶۴ و ۰/۷۳ گزارش شد (Abtahi *et al.*, 2019). این محققان بیان کردند که گزینش بر اساس صفات فیزیولوژیک دارای وراثت پذیری خصوصی بالا نسبت به عملکرد، شاخص‌های مناسب‌تری جهت افزایش تحمل به خشکی در علف‌های چمنی هستند. در ارزیابی ۱۶ فامیل نیمه خویشاوند فستوکا حاصل از پلی کراس، وراثت پذیری خصوصی بالایی برای صفات نسبت کلروفیل کل به کاروتنوئیدها، پرولین و محتوای آب نسبی برگ در شرایط تنش خشکی متوسط و شدید، نسبت به حالت عدم تنش، مشاهده شد (Pirnajmedin *et al.*, 2017a). این نتایج نشان می‌دهد که در صفات یاد شده احتمالا بخش قابل توجهی از واریانس ژنتیکی از نوع افزایشی بوده و در برنامه‌های به‌نژادی (بویژه در شرایط تنش خشکی)، انتخاب بر اساس این صفات می‌تواند مؤثر باشد.

جنبه‌های مولکولی اصلاح علف‌های چمنی

گرچه روش‌های به‌نژادی کلاسیک باعث بهبود عملکرد علف‌های چمنی شده است، اما استفاده از ابزارها و روش‌های مولکولی امکان کشف دقیق و سریع تنوع در ژنوم، شناسایی ژن‌های موثر در تحمل به انواع تنش‌های زنده و غیر زنده و افزایش بازده ژنتیکی را فراهم کرده است. روش‌های زیست فناوری باعث کاهش طول دوره انتخاب، تضمین دستاوردهای ژنتیکی و در نتیجه تولید ارقام مناسب و متحمل به انواع تنش‌ها می‌شوند (Talukder and Saha, 2017). با این حال هزینه‌بر بودن این روش‌ها از یک سو و پیچیدگی ژنوم اکثر علف‌های چمنی از سوی دیگر، باعث محدودیت استفاده از ابزارهای مولکولی در این گیاهان نسبت به سایر گیاهان زراعی شده است.

نتایج مطالعات نشان داده است که استفاده توام از نشانگرهای مولکولی و مورفولوژیک باعث افزایش کارایی بررسی تنوع ژنتیکی و انتخاب ژنوتیپ‌های برتر برای برنامه‌های به‌نژادی شده است (Kolliker *et al.*, 2005; Pirnajmedin *et al.*, 2020a). کولیکر و همکاران (Kolliker *et al.*, 2005) گزینش والدین با فاصله ژنتیکی زیاد (بر اساس نشانگرهای مولکولی) را برای تشکیل یک زیر مجموعه متنوع در گیاه ری‌گراس را روش مناسبی اعلام کردند. آن‌ها گزارش دادند که ارقام ترکیبی Syn1 و Syn2 حاصل از چنین والدینی نسبت به والدین با فاصله ژنتیکی نزدیک هتروزیس بیشتری داشتند. امینی و همکاران (Amini *et al.*, 2011) در آزمایشی روی گیاه فستوکا از ۲۳ آغازگر EST-SSR و ابطحی و همکاران (Abtahi *et al.*, 2018) در داکتی‌لیس از ۴۵ آغازگر ISSR و ۳۰ آغازگر SRAP جهت گزینش والدین مناسب برای تشکیل گروه‌های هتروتیک استفاده کردند و گزارش کردند که نشانگر EST-SSR در فستوکا و نشانگرهای SRAP و ISSR در داکتی‌لیس جهت پیش‌بینی تنوع ژنتیکی در نتاج حاصل از پلی کراس، گزینش والدین مناسب و پیشبرد برنامه‌های به‌نژادی مفید هستند.

با توجه به اینکه اکثر علف‌های چمنی دگرگشن هستند، در هنگام گرده‌افشانی دانه گرده جمعیت موجود (سایر والدین) با والد مادری لقاح می‌کند، در نتیجه نتاج حاصله (فامیل‌های نیمه خویشاوند) دارای والد مادری مشخص، ولی والد پدری نامشخص هستند. جهت تشخیص والد پدری و تشکیل فامیل‌های تمام خواهری در مطالعات به‌نژادی تکمیلی مانند تشخیص QTL صفات هدف می‌توان از نشانگرهای مولکولی استفاده کرد (Pauly *et al.*, 2012; Pirnajmedin *et al.*, 2020a). کارایی استفاده از

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

نشانگرهای مولکولی جهت تعیین والد پدری نتاج نیمه خویشاوند در تعدادی از گیاهان به اثبات رسیده است. پاولی و همکاران (Pauly *et al.*, 2012) با استفاده از ۸۲ جفت نشانگر SSR و EST-SSR، والد پدری ۱۹۱ ژنوتیپ نیمه خویشاوند ری‌گراس (حاصل از پلی‌کراس) را شناسایی کردند. شناسایی والد پدری باعث تشکیل ۱۵ فامیل تمام خواهری شد. در این تحقیق با استفاده از فامیل‌های تمام خواهری تشکیل شده، QTLهای مرتبط با صفات ارتفاع بوته و سرعت رشد بهاره در گیاه ری‌گراس شناسایی شدند. اگرچه در گذشته اغلب مطالعات QTL روی جمعیت‌های حاصل از تلاقی دو والد (با فاصله ژنتیکی زیاد) انجام می‌شد، اما در همه گیاهان تهیه این جمعیت‌ها به راحتی میسر نبوده و تنوع آن‌ها در مقایسه با جمعیت‌هایی که از طریق تلاقی چندین والد حاصل می‌شود، کمتر است. به همین دلیل اخیراً در برخی از گیاهان جهت تشخیص QTL و انتخاب به کمک نشانگر، از جمعیت‌های چند والدی استفاده می‌شود (Pauly *et al.*, 2016; Milner *et al.*, 2016) نتایج تحقیق پاولی و همکاران (Pauly *et al.*, 2012) نشان داد که در جمعیت‌های چند والدی گیاه ری‌گراس، امکان شناسایی QTL در مقایسه با جمعیت حاصل از تلاقی دو والد بیشتر است. آن‌ها بر اساس آنالیز چند جمعیت، ۳۳ QTL مرتبط با تحمل به زنگ را نیز در ری‌گراس شناسایی کردند. پیرنجم‌الدین و همکاران (Pirnajmedin *et al.*, 2020a) با استفاده از ترکیب چهار نشانگر EST-SSR به‌عنوان بهترین ترکیب‌های پرایمری والد پدری ۱۷۷ ژنوتیپ نیمه خویشاوند حاصل از پلی کراس فستوکا را شناسایی کردند. شناسایی والد پدری باعث تشکیل ۶۶ فامیل تمام خواهری شد. این فامیل‌های تمام خواهری جهت برآورد پارامترهای ژنتیکی و قابلیت ترکیب پذیری خصوصی عملکرد علوفه و اجزای آن استفاده شده و ژنوتیپ‌های برتر برای مطالعات بعدی نیز شناسایی شدند.

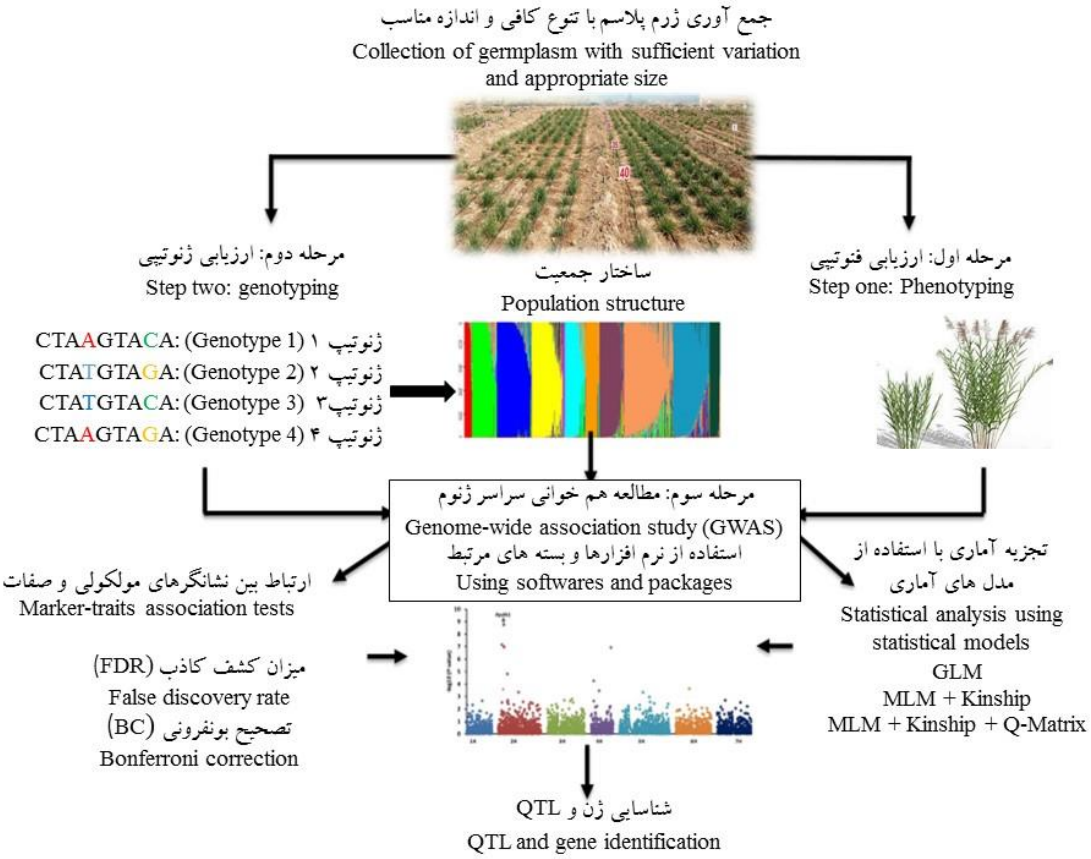
تاکنون در بین علف‌های چمنی سردسیری تنها توالی کامل ژنوم ری‌گراس چند ساله (*perennial ryegrass*) شناسایی شده است (Byrne *et al.*, 2015)، از این رو برای انجام مطالعات ژنتیکی در گیاهانی با سطح پلوئیدی بالا مانند فستوکا، کنتاکی بلوگراس، بنت گراس و داکتی‌لیس، معمولا از روش‌های de novo assembly (روشی از توالی‌یابی ژنوم که بدون داشتن ژنوم اولیه، قطعات کوتاه توالی (کانتیگ)، قطعات بزرگ را تشکیل داده و توالی ژنوم یا ترانسکریپتوم ساخته می‌شود) و یا توالی‌یابی RNA (RNA-sequencing) استفاده می‌شود. در آزمایشی دو ژنوتیپ حساس و متحمل به خشکی فستوکا مورد بررسی قرار گرفته و سپس از طریق روش de novo assembly و توالی‌یابی RNA، ژن‌ها و فاکتورهای رونویسی مرتبط با تحمل به خشکی و توالی‌های تکراری ساده یا ریز ماهواره‌ها (SSRs) و نشانگرهای SNP موثر در انتخاب شناسایی شدند (Talukder *et al.*, 2015).

مطالعه هم‌خوانی سراسر ژنوم (GWAS: Genome wide association studies) یکی از روش‌های موثر جهت شناسایی تنوع ژنتیکی مرتبط با صفات هدف، درک عملکرد ژنوم و ساختار آللی صفات پیچیده است (Talukder and Saha, 2017). در این روش لازم است سه مرحله اساسی دنبال شود (شکل ۴). جاسکونه و همکاران (Jaskune *et al.*, 2020) با ارزیابی ۱۹۷ ژنوتیپ ری‌گراس در شرایط تنش خشکی و با استفاده از روش GWAS موفق به کشف چند شکلی‌های تک نوکلئوتیدی (SNPs) در مجاورت ژن‌های کد کننده فیتوکروم بی (*PhyB*) و عامل رونویسی *MYB41* شدند. این محققان گزارش کردند که بیان ژن‌های یاد شده همبستگی معنی‌داری با کاهش اثرات منفی تنش و افزایش سطح برگ و عملکرد گیاه ری‌گراس در شرایط تنش خشکی داشت. از این رو نشانگرهای SNP منبع ارزشمندی برای مطالعات به‌نژادی جهت

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

افـزایش عملکـرد علف‌هـای چمنـی در شـرایط تـنش خشـکی محسـوب می‌شـوند. ایـن روش در ری-گـراس جهـت بررسـی ارتبـاط بـین ژن‌هـای کاندیـد بـا صفات تحمل به خشکی، بقای زمستانه و عملکرد بهـاره (Skøt *et al*., 2005; Yu *et al*., 2013; Yu *et al*., 2015) و در گیاه فستوکا جهت بررسی ارتباط بـین نشـانگرهای SSR بـا صـفات زراعـی نیـز اسـتفاده شـده اسـت (Lou *et al*., 2015).



شکل ۴- نمای کلی از سه مرحله مهم در مطالعات هم‌خوانی سراسر ژنوم (GWAS)

Fig. 4. Overview of three important stages of genome wide association studies (GWAS) (Alqudah *et al*., 2020)

نتیجه‌گیری

رشد، تولید، کیفیت و بقای علف‌های چمنی همانند سایر گیاهان تحت تـاثیر تـنش‌هـای محیطی بـویژه تـنش خشکی قرار گرفته و مدیریت آثار تـنش و بهبـود تحمـل گیـاه بـه خشـکی نیازمنـد درک عمیـق از سـازوکارهای تحمل به تنش خشکی و شناسایی پاسخ‌های دفـاعی گیـاه (مورفولوژیـک، فیزیولوژیـک، بیوشـیمیایی و مولکـولی) در محیط‌های تنش، به‌عنوان معیارهای انتخـاب مـی‌باشـد. ویژگی‌های مـرتبط بـا سـازش بـه خشـکی در علف‌هـای چمنی متنوع و در برخی موارد اختصاصی هسـتند. بـدیهی است که نمی‌توان تنها یک صفت خاص را برای گزینش ژنوتیپ متحمل بکار برد و لازم است بر اساس هدف بـه-نژادی در گیاه مورد نظر، مجموعه‌ای از صفات بـه عنـوان معیار گزینش در نظر گرفتـه شـوند. از مهـم‌تـرین صـفات موثر در تحمل به خشکی در علف‌های چمنی می‌توان بـه خواب تابسـتانه، برگشـت پـذیری پـس از تـنش خشـکی طـولانی مـدت، دیرزیسـتی، گسـترش ریشـه‌ها و صـفات فیزیولوژیک موثر در تنظیم پتانسـیل آب بـرگ، کـاهش

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

گونه‌های فعال اکسیژن (بواسطه افزایش فعالیت آنزیم-های آنتی اکسیدانت)، افزایش فعالیت فتوسنتزی و تنظیم اسمزی اشاره کرد. بر اساس نتایج مطالعات انجام شده، اغلب این صفات دارای وراثت پذیری خصوصی متوسط تا بالایی هستند، بنابراین می‌توان از آنها در شناسایی و انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی استفاده کرد. بر اساس مطالعات انجام شده بین سیستم ریشه‌ای، دیرزیستی و برگشت پذیری در برخی از علف‌های چمنی همبستگی مثبت وجود دارد. بعلاوه بین خواب تابستانه و برگشت پذیری نیز ارتباط مثبت گزارش شده است. با این وجود بین خواب تابستانه کامل با عملکرد علوفه همبستگی منفی وجود دارد. از این رو در به‌نژادی علف‌های چمنی علوفه‌ای که هدف عملکرد مطلوب در شرایط تنش و بقا و برگشت پذیری مناسب پس از خشکی طولانی مدت است، لازم است برنامه جامعی در زمینه تلاقی بین ژنوتیپ‌های دارای خواب و فاقد خواب تابستانه برای توسعه ارقامی با دامنه‌ای از خواب تابستانه و عملکرد مطلوب طراحی شده و ارقام جدید ضمن حفظ بقا و برگشت پذیری در شرایط تنش خشکی، از عملکرد مطلوب نیز برخوردار باشند. درحالیکه در علف‌های چمنی افزایش بقا، برگشت پذیری، نسبت ریشه به اندام هوایی و کیفیت به عنوان هدف به‌نژادی در شرایط تنش خشکی در نظر گرفته می‌شود. بنابراین تلاقی بین ژنوتیپ‌های دارای کیفیت ظاهری برتر و خواب تابستانه می‌تواند به تولید ارقام با کیفیت ظاهری، بقا و برگشت پذیری بالا کمک کند. استفاده از ابزارها و روش‌های مولکولی در کنار روش‌های مرسوم می‌تواند سرعت و دقت برنامه‌های به‌نژادی را افزایش دهد. گرچه به دلیل پیچیدگی ژنوم اغلب علف‌های چمنی و هزینه بر بودن روش‌های مولکولی استفاده از این روش‌ها در علف‌های چمنی نسبت به سایر گیاهان محدود است، با این حال اطلاعاتی در زمینه ارزیابی تنوع ژنتیکی ژنوتیپ‌ها به کمک نشانگرهای مولکولی، تعیین والد پدری نتاج نیمه خویشاوند، بررسی سازوکارهای تحمل به خشکی از جمله شناسایی مکان‌های ژنی و ژن‌های موثر در تحمل به خشکی وجود دارد که می‌توانند در برنامه‌های به‌نژادی پیشرفته جهت شناسایی و تولید ارقام متحمل به خشکی استفاده شوند.

منابع مورد استفاده

References

Aalipour, H., A. Nikbakht, M. Ghasemi and R. Amiri. 2019. Morpho-physiological and biochemical responses of two turfgrass species to arbuscular mycorrhizal fungi and humic acid under water stress condition. J. Soil Sci. Plant Nutr. 20: 566-576.

Abtahi, M., M.M. Majidi and A. Mirlohi. 2018. Marker-based parental selection to improve performance of orchadgrass polycross populations under water deficit environments. Euphytica. 214: 1-21.

Abtahi, M., M.M. Majidi and A. Mirlohi. 2017. Root characteristic system improves drought tolerance in orchardgrass. Plant Breed. 136: 1-9.

Abtahi, M., M.M. Majidi, F. Saeidnia, S. Bahrami and A. Mirlohi. 2019. Genetic and physiological aspects of drought tolerance in smooth bromegrass. Crop Sci. 59: 2601–2607.

Alqudah, A.M., A. Sallam, P.S. Baenziger and A. Borner. 2020. GWAS: Fast-forwarding gene identification and characterization in temperate Cereals: lessons from Barley-A review. J. Adv. Res. 22: 119–135.

Amini, F., A. Mirlohi and M.M. Majidi. 2011. Improved polycross breeding of tall fescue through marker- based parental selection. Plant Breed. 30: 701-707.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

Annicchiarico P., L. Pecetti, H. Bouzerzourb, R. Kallidac, A. Khedimd, C. Porqueddue, N.M. Simoesf, F. Volaire and F. Lelievre. 2011. Adaptation of contrasting cocksfoot plant types to agricultural environments across the Mediterranean basin. Environ. Exp. Bot. 74: 82-89.

Anjum, S.A., X.Y. Xie, L.C. Wang, M.F. Saleem, C. Man and W. Lie. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. Afr. J. Agric. Res. 6: 2026-2032.

Blum, A. 1988. Drought resistance. *In*: A. Blum (Ed.). Plant Breeding for Stress Environments. CRC Florida. USA.

Bonos, S.A., D. Rush, K. Hignigh, and W.A. Meyer. 2004. Selection for deep root production in tall fescue and perennial ryegrass. Crop Sci. 44: 1770–1775.

Byrne, S.L., I. Nagy, M. Pfeifer, L. Armstead, S. Swain and B. Studer. 2015. A synteny- based draft genome sequence of the forage grass *Lolium perenne*. Plant J. 84: 816–826.

Chai, Q., F. Jin, E. Merewitz and B. Hung. 2010. Growth and physiological traits associated with drought survival and post- drought recovery in perennial turfgrass species. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 135: 125-133.

Chapman, C., P. Burgess and B. Huang. 2021. Responses to elevated carbon dioxide for post drought recovery of turfgrass species differing in growth characteristics. Crop Sci. 61: 4436-4446.

Crush, J.R., H. S. Easton and J.E. Waller. 2006. Genetic variation in perennial ryegrass for root profile characteristics. P. 63-65. *In:* Mercer, C.F. (Ed.). New Zealand Grassland Association. New Zealand, Dunedin.

Emadodin, I., T. Reinsch and F. Taube. 2019. Drought and Desertification in Iran. Hydrology. 6: 66.

Ervin, E.H. and A.J. Koski. 1998. Drought avoidance aspects and crop coefficients of Kentucky bluegrass and tall fescue turfs in semiarid west. Crop Sci. 38: 788-795.

Farooq, M., A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita and S.M.A. Basra. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Review. Agron. Sustain. Dev. 29: 185-212.

Gary, N.A., J.E. Cairnsb and D. Biswanath. 2017. Rapid breeding and varietal replacement are critical to adaptation of cropping systems in the developing world to climate change. Glob. Food Secur. 12: 31–37.

Gewin, V. 2010. Food: an underground revolution. Nature, 466: 552-553.

Grossnicle, S.C. 2005. Importance of root growth in overcoming planting stress. New Forest. 30: 273-294.

Halluer, A.R., J.C. Marcelo and J.B. Miranda. 2010. Quantitative Genetic in Maize Breeding. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA.

Huang, B. and H. Gao. 1999. Physiological responses of diverse tall fescue cultivars to drought stress. Hort. Sci. 34: 897-901.

Huang, B. and H. Gao. 2000. Root physiological characteristics association with drought resistance in tall fescue cultivars. Crop Sci. 40: 196-203.

IPCC. Climate Change. 2021. The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press. In Press.

Irani, S., M.M. Majidi and A. Mirlohi. 2015. Half-Sib matting and genetic analysis of agronomic, morphological,

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

and physiological traits in sainfoin under non-stressed versus water-deficit conditions. Crop Sci. 55: 123–135.

Jaskune, K., A. Aleliunas, G. Statkeviciute, Y. Kemesyte, B. Studer and S. Yates. 2020. Genome-wide association study to identify candidate loci for biomass formation under water deficit in perennial ryegrass. Front. Plant Sci. 11: 1-10.

Jiang, Y. and B. Huang. 2001. Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrass in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. Crop Sci. 41: 436-442.

Karcher, D.E., M.D. Richardson, K. Hignight and D. Rush. 2008. Drought tolerance of tall fescue populations selected for high root/shoot ratios and summer survival. Crop Sci. 48: 771-777.

Kolliker, R.B. Boller and F. Widmer. 2005. Marker assisted polycross breeding to increase diversity and yield in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Euphytica. 146: 55-65.

Lehman, V.G. and M.C. Engelke. 1991. Heritability Estimates of creeping bentgrass root systems grown in flexible tubes. Crop Sci. 31: 1680-1684.

Lou, Y., L. Hu, L. Chen, X. Sun, Y. Yang. H. Liu. 2015. Association analysis of simple sequence repeat (SSR) markers with agronomic traits in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). Plos One. 10: 1-13.

Majidi, M.M. and A. Mirlohi. 2016. Impact of endophytic fungi on seed and seedling characteristics in tall and meadow fescues. Int. J. Plant Prod. 10: 469-478.

Milner, S.G., M. Maccaferri, B.E. Huang, P. Mantovani, A. Massi, E. Frascaroli, R. Tuberosa and S. Salvi. 2016. A multi-parental cross population for mapping QTL for agronomic traits in durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. durum). Plant Biotech. J. 14: 735–748.

Mohamadi, R., S.M. Khayyam Nekouei and A. Mirlohi. 2008. Genetic diversity and estimation of heritability for some quantitative traits in selected tall fescue. Iran. J. Rang. Forests Plant Breed. Genetic Res. 16: 254-272. (In Persian with English abstract).

Mogadam, M.R. 1998. Pasture and Rangeland. University of Tehran Press (In Persian).

Nguyen, H.T. and D.A. Sleper 1983. Theory and application of half sib mattings in forage grass breeding. Theor. Appl. Genet. 64: 187–196.

Norton, M.R., F. Lelievre and F. Volaire. 2006a. Summer dormancy in *Dactylis glomerata* L., the influence of season of sowing and a simulated mid-summer storm on two contrasting cultivars. Aust. J. Agric. Res. 57: 565-575.

Norton, M.R., F. Volaire and F. Lelievre. 2006b. Summer dormancy in *Festuca arundinacea* Schreb, the influence of season of sowing and a simulated mid-summer storm on two contrasting cultivars. Aust. J. Agric. Res. 57: 1267-1277.

Pauly, L., S. Flajoulot, J. Garon, B. Julier, V. Beguier and P. Barre. 2012. Detection of favorable alleles for plant height and crown rust tolerance in three connected populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Theor. Appl. Genet. 124: 1139–1153.

Pauly, L., S. Flajoulot, J. Garon, B. Julier, V. Beguier and P. Barre. 2016. Quantitative trait loci (QTL)

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

identification in the progeny of a polycross. Agronomy. 51: 1-13.

Pirnajmedin F. M.M. Majidi, P. Barre, R. Kolliker and G. Saeidi. 2020a. Enhanced polycross breeding of tall fescue through marker based paternity identification and estimation of combining ability. Euphytica. 216: 139.

Pirnajmedin, F., M.M. Majidi and M. Gheysari. 2015. Root and physiological characteristics associated with drought tolerance in Iranian tall fescue. Euphytica. 202: 141-155.

Pirnajmedin, F., M.M. Majidi snd M. Gheysari. 2016. Survival and recovery of tall fescue genotypes: association with root characteristics and drought tolerance, Grass Forage Sci. 71: 632-640.

Pirnajmedin, F., M.M. Majidi, F. Saeidnia, B. Hoseini, A. Mirlohi and M. Abdolahi. 2018. Genetics of post-drought recovery, persistence and summer dormancy in orchardgrass (*Dactylis glomerata*). Crop Pasture Sci. 69: 1140–1149.

Pirnajmedin, F., M.M. Majidi, G. Saeidi, M. Gheysari, V. Nourbakhsh and Z. Radan. 2017a. Genetic analysis of root and physiological traits of tall fescue in association with drought stress conditions. Euphytica. 213:135.

Pirnajmedin, F., M.M. Majidi, G. Saeidi, M. Gheysari, F. Volaire, P. Barre, A.H. Osivand, and D. Sarfaraz. 2017b. Persistence, recovery and root traits of tall fescue genotypes with different flowering date under prolonged water stress. Euphytica, 213: 1-15.

Pirnajmedin, F., M.M. Majidi, H. Taleb and S.A.M. Mirmohammady Maibody. 2021. Half-sib mating for inheritance analysis of post-drought recovery and productivity related traits in tall fescue. Agron. J. 113: 2314-2320.

Pirnajmedin, F., M.M. Majidi, H. Taleb, S.A.M. Mirmohammady Maibody and G. Saeidi. 2020b. Amelioration of high temperature stress by exogenously applied salicylic acid: Genotype-specific response of physiological traits. Agron. J. 12: 1573–1579.

Saeidnia, F., M.M. Majidi, A. Mirlohi and B. Ahmadi. 2018. Physiological responses of drought tolerance in orchardgrass (*Dactylis glomerata*) in association with persistence and summer dormancy. Crop Pasture Sci. 69: 515-526.

Saeidnia, F., M.M. Majidi, A. Mirlohi, M. Manafi. 2017. Productivity, persistence and traits related to drought tolerance in smooth bromegrass. Plant Breed. 136: 270–278.

Saeidnia, F., M.M. Majidi, A. Mirlohi, S. Spanani, Z. Karami and M. Abdollahi Bakhtiari. 2020a. A genetic view on the role of prolonged drought stress and mating systems on post-drought recovery, persistence and drought memory of orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.). Euphytica, 216: 1-17.

Saeidnia, F., M.M. Majidi, S. Spanani, M. Abdollahi Bakhtiari, Z. Karami and N. Hughes N. 2020b. Genotypic-specific responses caused by prolonged drought stress in smooth bromegrass (*Bromus inermis*): Interactions with mating systems. Plant Breed. 139: 1029-1041.

Shahidi, R., J. Yoshida, M. Cougnon, D. Reheul and M. C. Van Labeke. 2017. Morpho-physiological responses to dehydration stress of perennial ryegrass and tall fescue genotypes. Funct. Plant Biol. 44: 612-623.

Skøt, L., M.O. Humphreys, I. Armstead, S. Heywood, K.P. Skøt and R. Sanderson. 2005. An association

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

mapping approach to identify flowering time genes in natural populations of *Lolium perenne* (L.). Mol. Breed. 15: 233–245.

Sokolovic, D., S. Babic, J. Radovic, J. Milenkovic, Z. Lugic, S. Andjelkovic and T. Vasic. 2013. Genetic variation of root characteristics and deep root production in perennial ryegrass cultivars contrasting in field persistency. Breeding strategies for sustainable forage and turf grass improvement. Springer, Dordrecht, Netherland.

Srivalli, B., G. Sharma and R. Khannachopra. 2003. Antioxidative defense system in an upland rice cultivar subjected to increasing intensity of water stress followed by recovery. Plant Phsiol. 119: 503-512.

Talukder Shyamal, K. and C. Malay Saha. 2017. Toward genomics-based breeding in C3 cool-season perennial grasses. Front. Plant Sci. 8: 1-14.

Talukder, S., P. Azhaguvel, S. Mukherjee, C. Young, Y. Tang and N. Krom. 2015. De novo assembly and characterization of tall fescue transcriptome under water stress. Plant Genome. 8: 1–13.

Varshney, R.K., M.J. Paulo, S. Grando, F.A. Van Eeuwijk, L.C.P. Keizer, P. Guod, S. Ceccarelli, A. Kilian, M. Baum and A. Graner. 2012. Genome wide association analyses for drought tolerance related traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). Field Crops Res. 126: 171-180.

Wang, Z. and B. Huang. 2004. Physilogical recovery of kentucky bluegrass from simultaneous drought and heat stress. Crop Sci. 44: 1729-1736.

Welu, G. 2016. Development and applications of synthetic varieties in crop improvement. Adv. Life Sci. Tech. 32: 23-28.

Xu, Z., G. Zhou and H. Shimizu. 2010. Plant responses to drought and re-watering. Plant Signal Behav. 5: 649-654.

Yu, X., G. Bai, S. Liu, N. Luo, Y. Wang and D. S. Richmond. 2013. Association of candidate genes with drought tolerance traits in diverse perennial ryegrass accessions. J. Exp. Bot. 64, 1537–1551.

Yu, X., P. M. Pijut, S. Byrne, T. Asp, G. Bai and Y. Jiang. 2015. Candidate gene association mapping for winter survival and spring regrowth in perennial ryegrass. Plant Sci. 235: 37–45.

Zimmerman, L.H. 1973. Effect of photoperiod and temperature on rosette in safflower. Crop Sci. 13: 80-81.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]

Mechanisms of drought stress tolerance in cool season grasses

Pirnajmedin, F.[1] and M.M. Majidi[2]

ABSTRACT

Pirnajmedin, F. and M.M. Majidi. 2022. Mechanisms of drought stress tolerance in cool season grasses**. Iranian Journal of Crop Sciences. 24(1): 1-18. (In Persian).**

Drought stress is one of the most limiting abiotic stresses affecting growth, production and survival of plants in many areas of the world, and is expected to intensify considering the trend of climate change. Grass species are important for the sustainability of agricultural systems, forage resources for animal farming and landscapes. Grass species adapt to water deficit by different morphological and physiological responses such as changes in the root growth, photosynthetic pigments, activation of antioxidant enzymes and accumulation of osmotic compounds as well as other specific characteristics, such as summer dormancy, post drought recovery, and persistence, which lead to their drought adaptation following suffering prolonged water stresses. Summer dormancy is one of the important drought avoidance mechanisms in cool-season perennial grasses which lead to decreasing of forage yield during hot and dry summer, and increasing of recovery and survival potential of grasses after suffering from a prolonged drought stress. The results of the studies have indicated that most of plant traits in grasses have high narrow-sense heritability and positive correlation with drought tolerance, therefore can be considered as effective and useful indices in identification and selection of drought tolerance cool seasons grasses genotypes. Using molecular techniques and tools along with the conventional breeding methods in grasses have increased the accuracy and speed of breeding programs for producing drought tolerant cultivars. These techniques in grasses have been instrumental in assessing genetic diversity, molecular identification of paternal parents in the open pollinated populations, determining the gene loci, genome sequencing, and genes associated with drought tolerance.

Key words: Genetic, Grassess, Persistence, Recovery, Root and Summer dormancy

Received: October, 2021 Accepted: February, 2022

1. Post Doctoral Researcher, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran
2. Professor, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran (Corresponding author) (Email: majidi@iut.ac.ir))

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.1.4.5]