https://ijpb.ui.ac.ir/?lang=en

Journal of Plant Biological Sciences
E-ISSN: 3041-9603
Vol. 18, Issue 2, No. 68, 2026, pp. 63- 84
Received: 14/03/2026 Accepted: 12/09/2026
(Research Paper)

Antioxidant response of zinc-efficient and zinc-inefficient sunflower (*Helianthus annus* L.) cultivars to zinc deficiency conditions

Zhila ShokrNia[1], Mohsen Niazkhani *[1], Ali Reza Eivazi [2], Mahdi MohseniAzar[3]

[1] Faculty of Agriculture, Afagh Higher Education Institute, Urmia, Iran.

[2] Seed and Plant Department of Agricultural Research and Natural Resources of West Azarbaijan province, Agricultural Research, Education and Extension organization, (Areeo), Urmia, Iran.

[3] Horticulture department, faculty of agriculture, Urmia University, Urmia, Iran.

Abstract

Zinc (Zn) deficiency is one of the most limiting nutritional constraints in agricultural soils worldwide, including Iran, and can substantially reduce crop productivity. Sunflower is sensitive to soil Zn status, and genetic variation among cultivars makes it suitable for investigating mechanisms associated with Zn efficiency, including antioxidant responses. In this study, physiological and biochemical responses of Zn-efficient and Zn-inefficient sunflower cultivars to Zn deficiency were investigated. The experiment was conducted as a factorial experiment based on a completely randomized design (CRD) with three replications. The factors included two Zn levels (Zn application and non-application) and four sunflower cultivars: Zn-efficient (Diamantis and Suzuka) and Zn-inefficient (Shams and Master). Thirty days after planting, root and leaf samples were collected, and hydrogen peroxide, malondialdehyde, total phenolic compounds, flavonoids, total chlorophyll, and the activities of superoxide dismutase, catalase, guaiacol peroxidase, and ascorbate peroxidase were determined. Zn deficiency significantly increased hydrogen peroxide and flavonoid contents. The increase in hydrogen peroxide in the Zn-inefficient cultivar Shams was significantly greater than that in the Zn-efficient cultivar Suzuka. Total chlorophyll markedly decreased under Zn deficiency, but this reduction was less pronounced in Zn-efficient than in Zn-inefficient cultivars.

Analysis of variance showed that, except for guaiacol peroxidase, antioxidant enzymes exhibited no significant cultivar × Zn interaction. Zn deficiency significantly increased catalase, guaiacol peroxidase, and ascorbate peroxidase activities, while decreasing superoxide dismutase activity. Under Zn deficiency, guaiacol peroxidase (approximately 388% increase), catalase (150% increase), ascorbate peroxidase (31% increase), and superoxide dismutase (11.11% decrease) showed the greatest to lowest changes in activity, respectively.

Keywords: Antioxidant defense system, Hydrogen peroxide, Oxidative stress, guaiacol peroxidase, Reactive oxygen species, Zn efficiency.

*Corresponding Author: SM.Niazkhani@urmia.ac.ir

3041-9603 © University of Isfahan
This is an open access article under the CC BY-NC-ND/4.0/ License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).
doi: 10.22108/ijpb.2026.148584.1441

Introduction

Zinc (Zn) deficiency is a widespread nutritional constraint in agricultural soils worldwide, including Iran, particularly in calcareous and saline-alkaline soils with high pH, where Zn availability to plants is limited. This limitation can adversely affect plant growth, photosynthesis, and productivity, highlighting the importance of understanding genotypic variation in plant responses to Zn deficiency for improving crop adaptation to Zn-limited conditions. Sunflower is a suitable crop for investigating such variation because its growth and physiological processes are sensitive to Zn availability. Therefore, this study aimed to investigate and compare the physiological and biochemical responses of Zn-efficient and Zn-inefficient sunflower genotypes under Zn deficiency conditions, with the hypothesis that Zn-efficient genotypes would exhibit greater physiological and biochemical adaptation to Zn deficiency than Zn-inefficient genotypes.

Materials and Methods

The experiment was conducted as a factorial design in a completely randomized design (CRD) with three replications in spring and summer 2023 in the greenhouse of the Research Center for Natural Resources and Agriculture of West Azarbaijan Province. The first factor was two zinc levels — no Zn application and application of Zn at 5 mg kg^{-1} soil (elemental Zn), supplied as 21.94 mg $ZnSO_4.7H_2O$ per kg soil based on the nutrient solution composition — and the other factor was Zn-efficient (Diamantis and Suzuka) and Zn-inefficient (Shams and Master) sunflower cultivars. The planting substrate was prepared from the “Khaneh Arkh” River sand, sieved through a 2 mm sieve after preparation, and then washed five times with tap water. Subsequently, it was rinsed with deionized water to remove soluble salts, air-dried, and supplemented with the necessary nutrients for plant growth. It was then air-dried again. In addition to the aforementioned nutrients, half of the treatments received Zn from ($ZnSO_4.7H_2O$). Irrigation was performed daily to field capacity. Thirty days after planting, root and leaf samples were collected. Biochemical indices including hydrogen peroxide (H_2O_2), malondialdehyde (MDA), total phenol, flavonoid, total chlorophyll, and the activity of the enzymes catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD), guaiacol peroxidase (GPX), and ascorbate peroxidase (APX) were measured. The data were subjected to analysis of variance (ANOVA) using SAS software version 9.1, based on the factorial model in a completely randomized design. The effects of Zn level, cultivar, and their interaction were evaluated for each measured trait. When significant differences were detected, treatment means were separated using Duncan’s multiple range test (DMRT) at the 5% probability level ($P \leq 0.05$).

Results and Discussion

The results showed that zinc deficiency conditions increased the amount of hydrogen peroxide. This increase was significantly higher in the Zn-inefficient cultivar Shams than in the Zn-efficient cultivar Suzuka. The greater accumulation of hydrogen peroxide in Shams may indicate a higher oxidative burden under Zn deficiency, as excessive H_2O_2 accumulation can disrupt redox balance and cause oxidative damage. No significant difference was observed between cultivars with different zinc efficiencies in the

amount of phenol, either under sufficient zinc conditions or under zinc deficiency conditions. Zinc deficiency significantly increased flavonoid levels; however, cultivars were not differentially affected by zinc conditions. The contrasting responses of phenol and flavonoids suggest differential changes in phenolic metabolism under Zn deficiency, with increased flavonoid accumulation potentially contributing to ROS scavenging and stress adaptation. Total chlorophyll levels were severely reduced under zinc deficiency conditions. However, this reduction was much lower in Zn-efficient cultivars than in Zn-inefficient cultivars, suggesting a greater capacity of Zn-efficient cultivars to maintain chlorophyll stability under Zn limitation.

Variance analysis of antioxidant enzyme activity results showed that, except for guaiacol peroxidase, there was no interaction effect between cultivars and zinc conditions for any of the enzymes. Comparison of means revealed that zinc deficiency significantly increased the activities of catalase, guaiacol peroxidase, and ascorbate peroxidase, whereas superoxide dismutase activity significantly decreased under zinc-deficient conditions. The increase in catalase, guaiacol peroxidase, and ascorbate peroxidase activities may reflect activation of antioxidant defenses to enhance hydrogen peroxide detoxification under Zn deficiency. Among the antioxidant enzymes, guaiacol peroxidase showed the greatest increase in activity (approximately 388%), followed by catalase (150%) and ascorbate peroxidase (31%). In contrast, superoxide dismutase activity decreased by 11.11% under zinc deficiency, which may be associated with the dependence of Cu/Zn-Superoxide dismutase activity on adequate Zn availability.

Conclusion

These findings suggest that Zn-efficient cultivars can respond more effectively to oxidative stress caused by zinc deficiency by utilizing a more effective antioxidant system. Therefore, the selection and cultivation of Zn-efficient genotypes in Zn-deficient soils, particularly in arid and semi-arid regions of Iran, along with the utilization of their genetic resources in advanced breeding programs, including genetic engineering, can play a key role.

علوم زیستی گیاهی، سال هجدهم، شمارهٔ پیاپی شصت و هشتم، ۱۴۰۵، صفحهٔ ۶۳- ۸۴
تاریخ دریافت مقاله: ۱۴۰۴/۱۲/۲۳
تاریخ بررسی مجدد: ۱۴۰۵/۰۶/۱۸
تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۵/۰۶/۲۱
مقاله پژوهشی

واکنش آنتی‌اکسیدانی ارقام روی-کارا و روی-ناکارای آفتابگردان به شرایط کمبود روی

ژیلا شکرنیا [۱]، محسن نیازخانی *[۱]، علیرضا عیوضی [۲]، مهدی محسنی آذر [۳]

[۱] گروه میکروبیولوژی و مهندسی پزشکی، دانشکده کشاورزی، مؤسسه آموزش عالی آفاق، ارومیه، ایران.
[۲] بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و اموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان آذربایجان غربی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، ارومیه، ایران.
[۳] گروه باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران.

چکیده

کمبود روی یکی از محدودکننده‌ترین عوامل تغذیه‌ای در خاک‌های زراعی ایران و جهان است که موجب کاهش عملکرد گیاهان می‌شود. آفتابگردان از جمله محصول‌های زراعی حساس به وضعیت روی خاک است و وجود تفاوت ژنتیکی در پاسخ ارقام آن به کمبود روی، آن را به گیاهی مناسب برای بررسی سازوکارهای مرتبط با کارایی روی، از جمله واکنش‌های آنتی‌اکسیدانی، تبدیل می‌کند. در این پژوهش، واکنش فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ارقام روی-کارا و روی-ناکارای آفتابگردان نسبت به شرایط کمبود روی مورد بررسی قرار گرفت. آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی در سه تکرار اجرا شد. فاکتور نخست شامل دو سطح روی (کاربرد و عدم‌کاربرد روی) و فاکتور دوم شامل ارقام روی-کارا (Diamantis و Suzuka) و روی-ناکارای (Shams و Master) آفتابگردان بود. ۳۰ روز پس از کاشت، نمونه‌برداری از ریشه و برگ انجام و شاخص‌های بیوشیمیایی شامل پراکسید هیدروژن، مالون‌دی‌آلدئید، فنل کل، فلاونوئید، کلروفیل کل، و فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز اندازه‌گیری شد. نتایج یافته‌ها نشان دادند شرایط کمبود روی، سبب افزایش معنی‌دار مقدار پراکسید هیدروژن و فلاونوئید شد. افزایش پراکسید هیدروژن در رقم روی-ناکارای Shams به‌طور معنی‌داری بیشتر از رقم روی-کارای Suzuka بود. همچنین مقدار کلروفیل کل در شرایط کمبود روی شدیداً کاهش یافت، امّا این کاهش در ارقام روی-کارا کمتر از ارقام روی-ناکارا بود. نتایج تجزیه واریانس نشان داد، به‌غیر از آنزیم گایاکول پراکسیداز، در هیچ‌کدام از آنزیم‌ها اثر متقابلی بین ارقام و شرایط رویی مشاهده نشد. نتایج مقایسه میانگین نشان داد، کمبود روی سبب افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز و کاهش معنی‌دار فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز شد. مقایسه فعالیّت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مورد بررسی در اثر کمبود روی نشان داد، آنزیم‌های گایاکول پراکسیداز (نزدیک به ۳۸۸٪)، کاتالاز (۱۵۰٪)، آسکوربات پراکسیداز (۳۱٪) و سوپراکسید دیسموتاز (۱۱/۱۱ درصد کاهش فعالیت) به‌ترتیب دارای بیشترین تا کمترین فعالیت آنزیمی بودند.

واژه‌های کلیدی: تنش اکسیداتیو، پراکسید هیدروژن، سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانتی، کارایی روی، گایاکول پراکسیداز، گونه‌های فعال اکسیژن.

*Corresponding Author: alirezaeivazi@yahoo.com

3041-9603 © University of Isfahan
This is an open access article under the CC BY-NC-ND/4.0/ License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).
doi: 10.22108/ijpb.2026.148584.1441

مقدمه

روی (Zn) یکی از عناصر ریزمغذی ضروری برای رشد و نمو گیاهان است که به‌عنوان جزء ساختاری و کوفاکتور آنزیمی و نیز تنظیم‌کننده عملکرد بسیاری از پروتئین‌ها و آنزیم‌ها، در طیف گسترده‌ای از فرآیندهای سلولی و متابولیکی، از جمله سنتز پروتئین، متابولیسم کربوهیدرات، تنظیم بیان ژن، حفظ یکپارچگی ساختارهای سلولی، تعادل هورمونی و پاسخ به تنش‌های محیطی، نقش اساسی ایفا می‌کند (Saleem et al., 2022; Hendrix et al., 2022). کمبود روی یکی از محدودکننده‌ترین عوامل تغذیه‌ای در خاک‌های زراعی جهان و ایران محسوب می‌شود. حدود ۳۰ تا ۴۰ درصد خاک‌های زراعی دنیا و بیش از نیمی از خاک‌های زراعی ایران دارای مقادیر ناکافی از روی قابل جذب هستند. این مشکل در خاک‌های آهکی، شور-قلیایی و دارای pH بالا که غالباً در مناطق خشک و نیمه‌خشک یافت می‌شوند، شدیدتر است (FAO, 2020; Saleem et al., 2022). چنین شرایطی در بسیاری از اراضی کشاورزی ایران از جمله در استان‌های گلستان، فارس، آذربایجان‌غربی، خوزستان و اردبیل رایج است که همگی مناطق مستعد کشت آفتابگردان به‌شمار می‌روند (Malakouti, 2008). از جمله آنزیم‌های کلیدی وابسته به روی می‌توان به سوپراکسید دیسموتاز روی-مس (Cu/Zn-SOD)، کربنیک آنهیدراز، آلدهید دهیدروژناز و RNA پلی‌مراز اشاره کرد، که همگی در کنترل استرس اکسیداتیو، تنظیم pH سلولی، سنتز اسیدهای نوکلئیک و جلوگیری از آسیب‌های مولکولی در برابر رادیکال‌های آزاد نقش دارند (Hussain et al., 2025). در بین این آنزیم‌ها، آنزیم Cu/Zn-SOD به واسطه این‌که اولین خط دفاعی گیاه علیه گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) مانند سوپراکسیدها است دارای اهمیت ویژه‌ای است (Cakmak, 2000). آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) یکی از مهم‌ترین گیاهان روغنی است که به علت توانایی سازگاری با شرایط آب‌وهوایی متنوع و ارزش غذایی بالای روغن آن، در بسیاری از کشورها از جمله ایران کشت می‌شود. این گیاه حساسیت بالایی نسبت به کمبود روی دارد و کاهش سطوح روی در خاک می‌تواند موجب کاهش رشد رویشی، تأخیر در گلدهی، کاهش سطح برگ، اختلال در فتوسنتز، کاهش عملکرد دانه و روغن و نیز تضعیف سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی آن شود (Keerio et al., 2020; Hussain et al., 2025). در پاسخ به کمبود روی، گیاهان مجموعه‌ای از سازوکارهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی را فعال می‌کنند که یکی از مهم‌ترین آن‌ها فعال‌سازی سیستم آنتی‌اکسیدانی است. آنزیم‌هایی مانند سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT)، آسکوربات پراکسیداز (APX) و گایاکول پراکسیداز (GPX) در خنثی‌سازی گونه‌های فعّال اکسیژن نقش کلیدی دارند. پژوهش‌ها نشان داده‌اند که کمبود روی می‌تواند با کاهش بیان ژن‌های رمزکننده این آنزیم‌ها و در پی آن، کاهش فعالیت آن‌ها همراه باشد، وضعیتی که به افزایش پراکسیداسیون لیپیدها، تجمع H_2O_2 و آسیب به غشاهای سلولی منجر می‌شود (Saleem et al., 2022). در این بین، تفاوت‌های ژنتیکی بین ارقام مختلف آفتابگردان در توانایی مقابله با کمبود روی اهمیت زیادی دارد. ارقام روی-کارا (Zn-efficient) قادرند حتی در سطوح پائین روی خاک، توسط سازوکارهایی چون افزایش ترشح اسیدهای آلی، گسترش سطح ریشه، بیان بیشتر ناقل‌های فلزی و حفظ عملکرد آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، رشد و عملکرد مناسبی داشته باشند (Zhao et al., 2019).

در مقابل، ارقام روی-ناکارا (Zn-inefficient) حساس‌تر بوده، تحت تنش دچار افت رشد، کاهش فتوسنتز و اختلال در سیستم دفاعی می‌شوند (Keerio et al., 2020). پژوهش‌های اخیر نشان دادند تحت شرایط کمبود روی، در مقایسه با ارقام روی-ناکارا، ارقام روی-کارا دارای فعالیت بالاتری از سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز هستند که نشان‌دهنده پتانسیل بالای آن‌ها در مهار گونه‌های فعّال اکسیژن و حفاظت ساختار سلولی است (Hussain et al., 2025). این ویژگی می‌تواند ملاک مهمی برای انتخاب ارقام مقاوم به کمبود روی در برنامه‌های اصلاح نباتات و توصیه‌های زراعی باشد. در این پژوهش، واکنش فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی دو گروه ژنوتیپی آفتابگردان شامل ارقام روی-کارا و روی-ناکارا نسبت به شرایط کمبود روی مورد بررسی قرار گرفته است. تمرکز بر ارزیابی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و شاخص‌های تنش اکسیداتیو، به منظور درک بهتر سازوکار تحمل این ارقام، می‌تواند اطلاعات کاربردی برای انتخاب ژنوتیپ‌های مناسب در اراضی دچار کمبود روی و توسعه برنامه‌های اصلاحی فراهم آورد.

مواد و روش‌ها

خاک شنی مورد استفاده در پژوهش، از رودخانه فصلی خان ارخی ارومیه تهیه و بعد از اطمینان از فقر روی، ابتدا با الک دو میلی‌متری غربال و سپس پنج بار با آب معمولی کاملاً شسته شده و در نهایت با آب دوبار تقطیر آب‌کشی شدند. در مرحله بعد خاک شسته‌شده، به مدت دو روز در معرض هوا قرار داده شد تا خشک شود. در نهایت ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی آن ارزیابی و مقدار عناصر مهّم اندازه‌گیری شد. مقدار روی قابل‌جذب خاک توسط روش عصاره‌گیری DTPA (Lindsay & Norvell, 1978) تعیین و غلظت آن با دستگاه طیف‌سنج جذب اتمی (مدل Analytik Jena novAA 400، ساخت آلمان) بر حسب میلی‌گرم روی در کیلوگرم خاک ($mg\ Zn\ kg^{-1}$) اندازه‌گیری شد (جدول ۱).

جدول ۱- ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی بستر شنی مورد استفاده در آزمایش

Table 1- Physical and chemical properties of the sandy soil used in the current study

N	P	K	Zn	Fe	TOC	Silt	Clay	Sand	EC	pH
($mg\ kg^{-1}$)					(%)	(%)			($ds.m^{-1}$)	
0.10	3.60	26	0.12	58.32	0.09	0.40	2.60	97	0.83	8.10

N: Evalible Nitrogen: نیتروژن قابل جذب
P: Evalible phosphorus: فسفر قابل‌جذب
K: Evalible kalium: پتاسیم قابل جذب
Zn: Evalible zinc: روی قابل جذب
Fe: Evalible Ferro: آهن قابل جذب
TOC: Total organic carbon: کربن آلی
Silt: سیلت
Clay: رس
Sand: شن

مواد غذایی مورد نیاز گیاه به‌صورت محلول تهیه و با خاک آماده شده کاملاً مخلوط شد. علاوه بر مواد غذایی، به نیمی از گلدان‌ها عنصر روی به‌صورت $ZnSO_4.7H_2O$ افزوده شد، به‌طوری‌که بر اساس غلظت محلول غذایی، مقدار ۲۱/۹۴ میلی‌گرم $ZnSO_4.7H_2O$ در کیلوگرم خاک اعمال شد (Niazkhani, 2019). این مقدار سولفات روی معادل پنج میلی‌گرم روی خالص در کیلوگرم خاک بود (جدول ۲).

جدول ۲- ترکیب محلول غذایی مورد استفاده در آزمایش

Table 2- Composition of the nutrient solution used in the experiment

Amount (ml kg^{-1})	Concentration (gr L^{-1})	Ingredients
(3)	(48.407) / (30.242)	K_2SO_4 / KH_2PO_4
(1)	(93) / (147.016) / (20.5)	NH_4NO_3 / $CaCl_2.2H_2O$ / $MgSO_4.7H_2O$
(2)	(7.5) / (0.083) / (1.05) / (0.333)	$MnSO_4.H_2O$ / $Na_2MoO_4.2H_2O$ /$CuSO_4.5H_2O$ / H_3BO_3
(2)	(41.66)	Fe - EDTA
(1.67)	(13.14)	$ZnSO_4.7H_2O$

حدود چهار کیلوگرم از خاک شنی خشک شده، به گلدان‌های پلاستیکی به ارتفاع ۱۸ و قطر ۱۰ سانتی‌متر که قبلاً به همین منظور تهیه شده بودند ریخته شد تا بذور تهیه شده در آن‌ها کشت شوند. کاشت، اعمال تنش و انجام مراقبت‌های لازم در گلخانه تحقیقاتی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان آذربایجان‌غربی در بهار و تابستان سال ۱۴۰۲ انجام شد. آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی (CRD) در سه تکرار آزمایشی اجرا شد. فاکتورهای مورد نظر شامل کاربرد روی در دو سطح (بدون کاربرد و کاربرد پنج میلی‌گرم روی در یک کیلوگرم خاک) و چهار رقم آفتابگردان شامل Diamantis و Suzuka به‌عنوان ارقام روی-کارا و Shams و Master به‌عنوان ارقام روی-ناکارا بودند (Shokrnia, 2024). بذور تهیه شده ابتدا به مدت سه دقیقه با اتانول ۷۰ درصد و سپس به مدت ۵ دقیقه با آب اکسیژنه یک درصد ضدّعفونی شده و در نهایت با آب مقطّر آب‌کشی شدند. در هر یک از گلدان‌های آماده شده، تعداد ۱۰ عدد بذر کشت شدند و بعد از جوانه‌زنی و استقرار کامل گیاه، تعداد آن‌ها به ۵ عدد کاهش داده شد. آبیاری به صورت روزانه و توسط آب دوبار تقطیر در حدّ ظرفیت زراعی انجام شد. طول دوره روشنایی ۱۳-۱۴ ساعت بود و دمای گلخانه در حدّ ۲۸ تا ۳۰ درجه سلسیوس تنظیم شد. به‌منظور تأمین نیتروژن مورد نیاز گیاهان در طول فصل رشد، دو هفته بعد از کاشت، محلول نیترات آمونیوم به همراه آب آبیاری به گلدان‌ها اضافه شد. ۳۰ روز بعد از کشت، نمونه‌برداری از ریشه و برگ انجام گرفت و بلافاصله بعد از بسته‌بندی در فویل‌های آلومینیومی با استفاده از ازت مایع به یخچال ۸۰- °C منتقل شدند. اندازه‌گیری فاکتورهای بیوشیمیایی شامل پراکسید هیدروژن (Velikova et al., 2000)، مالون‌دی‌آلدئید (Popham & Slinkard & Singleton, 1977)، فنل کل (Novachy, 1991)، فلاونوئید (Shin et al., 2007)، محتوای پروتئین کل (Bradford, 1976) و کلروفیل کل (Lichtenthaler, 1987) و همچنین فعالیّت آنزیم‌های کاتالاز (Aebi, 1984)، سوپراکسید دیسموتاز (Beachamp & Fridovich, 1971)، گایاکول پراکسیداز (MacAdam et al., 1992)، آسکوربات پراکسیداز (Nakano & Asada, 1987) در آزمایشگاه باغبانی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه مورد ارزیابی و محاسبه قرار گرفت. قبل از تجزیه داده‌ها، آزمون نرمالیته داده‌ها و اشتباهات مدل به روش کلموگراف-اسمیرنوف توسط نرم‌افزار MINITAB (نسخه ۱۹) بررسی

شد، سپس تجزیه واریانس داده‌ها و مقایسه میانگین تیمارها (به روش دانکن در سطح ۵٪) توسط نرم‌افزار SAS 9.1، انجام گرفت. برای رسم نمودارها نیز از نرم‌افزار Microsoft Excel 2016 استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس داده‌های حاصل از پژوهش نشان می‌دهد، اثر متقابل روی در رقم بر صفات مقدار پراکسید هیدروژن، مقدار کلروفیل کل و فعالیّت آنزیم گایاکول پراکسیداز معنی‌دار بود. همچنین نتایج حاصل حاکی از آن است که اثر اصلی سطح روی بر صفات مقدار فنل کل، فلاونوئید، فعالیّت آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربات پراکسیداز معنی‌دار بود. از سوی دیگر، اثر اصلی رقم فقط بر مقدار فلاونوئید و فعالیّت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز معنی‌دار بود. از سوی دیگر نتایج حاصل از تجزیه واریانس گویای آن است که هیچ‌کدام از اثرات اصلی و متقابل بر مقدار مالون‌دی‌آلدئید و پروتئین از نظر آماری معنی‌دار نبود (جدول ۳).

جدول ۳- نتایج تجزیه واریانس عوامل بیوشیمیایی و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی ارقام روی-کارا و روی-ناکارای آفتابگردان در شرایط رویی متفاوت.

Table 3- Analyse of variance of the biochemical factors and anti oxidant enzymes under different Zn conditions in Zn-efficient and Zn-inefficient sunflower cultivars.

Mean Squares					df	SOV
PRT	FLV	PHN	MDA	H_2O_2		
7.04^{ns}	11575.1**	27857.7*	0.00009^{ns}	100.98**	1	Zn
4.15^{ns}	8685.4**	8393.07^{ns}	0.00007^{ns}	29.65**	3	Cul
2.70^{ns}	79.74^{ns}	4547.3^{ns}	0.00037^{ns}	16.63**	3	Zn × Cul
4.37	0.08	65722.9	0.0005	1.77	16	error
14.55	16.05	18.92	21.80	2.05		CV (%)
Mean Squares					df	SOV
APX	GPX	SOD	CAT	CHL		
0.055*	0.53**	0.033**	0.023*	3.13**	1	Zn
0.009^{ns}	0.25**	0.020**	0.010^{ns}	3.32**	3	Cul
0.012^{ns}	0.200**	0.0018^{ns}	0.006^{ns}	0.157**	3	Zn × Cul
0.006	0.005	0.002	0.004	0.025	16	error
24.69	30.32	8.26	95.46	7.34		CV (%)

^{ns}، ** و * به ترتیب نشان دهنده بدون اختلاف معنی‌دار و اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد ($P<0.01$) و پنج درصد ($P<0.05$)

^{ns}, * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

Zn: Zinc level: سطح روی

Cul: Cultivar: رقم

H_2O_2: Hydrogen peroxide: پراکسید هیدروژن

MDA: Malondialdehyde: مالون‌دی‌آلدئید

PHN: Phenol: فنل کل

FLV: Flavonoid: فلاونوئید

CHL: Chlorophyll: کلروفیل کل

PRT: Protein: پروتئین

CAT: Catalase: آنزیم کاتالاز

SOD: Superoxide dismutase: آنزیم سوپراکسید دیسموتاز

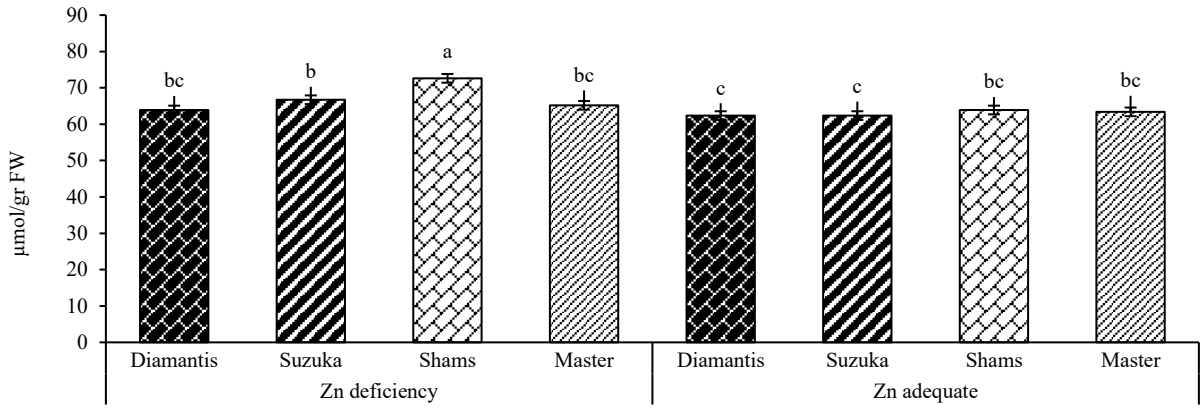
GPX: Guaiacol Peroxidase: آنزیم گایاکول پراکسیداز

APX: Ascorbate peroxidase: آنزیم آسکوربات پراکسیداز

ترکیبات بیوشیمیایی:

پراکسید هیدروژن (H_2O_2):

نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل روی در رقم بر مقدار پراکسید هیدروژن نشان می‌دهد، کمبود روی سبب افزایش مقدار پراکسید هیدروژن در همه ارقام مورد پژوهش شد. این افزایش در رقم روی-ناکارای Shams (۱۳/۶۳ درصد) و رقم روی-کارای Suzuka (۶/۹۹ درصد) از نظر آماری معنی‌دار بود (شکل ۱).



شکل ۱- مقایسه میانگین مقدار پراکسید هیدروژن ارقام روی-کارا و روی-ناکارای آفتابگردان در شرایط روی متفاوت. ستون هایی که دارای حروف مشابه هستند، از نظر آماری اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد ($P<0.05$) ندارند.

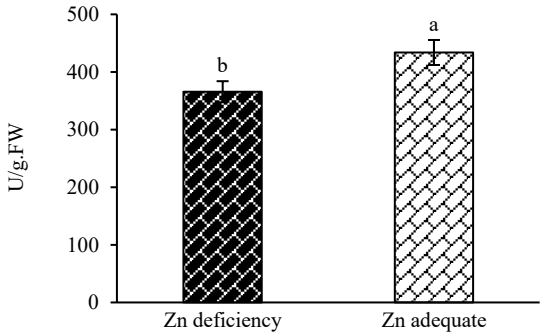
Figure 1– Comparison of hydrogen peroxide (H_2O_2) content in Zn-efficient and Zn-inefficient sunflower cultivars under different Zn conditions. Columns with the common letters are not significantly different at the 5% probability level ($P<0.05$).

نتایج حاصل از مقایسه میانگین نشان داد در شرایط روی کافی، ارقام روی-ناکارا دارای مقدار پراکسید هیدروژن بیشتری در مقایسه با ارقام روی-کارا بودند، هر چند این مقدار، از نظر آماری معنی‌دار نبود. از سوی دیگر، در شرایط کمبود روی، مقدار پراکسید هیدروژن در رقم روی-ناکارای Shams به‌طور معنی‌داری بیشتر از سایر ارقام بود. با این‌وجود بین سه رقم دیگر از نظر آماری تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. پراکسید هیدروژن یکی از گونه‌های فعال اکسیژن و از مولکول‌های مهم پیام‌رسان در مراحل اولیه پاسخ گیاه به تنش است. این مولکول در غلظت‌های کنترل‌شده می‌تواند توسط تنظیم مسیرهای پیام‌رسانی و فعال‌سازی سامانه‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی، در سازگاری گیاه با تنش نقش داشته باشد، درحالی‌که تجمّع بیش از حد آن موجب برهم‌خوردن تعادل بین فرایندهای اکسیداتیو و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی سلول و آسیب اکسیداتیو به پروتئین‌ها، لیپیدها و اسیدهای نوکلئیک می‌شود (Anjum et al., 2022; Raza et al., 2022). در همین راستا Pandey et al. (2012) معتقدند، عامل مهّم افزایش تولید گونه‌های فعّال اکسیژن در شرایط کمبود روی خاک به‌ویژه در ارقام روی-ناکارا، کاهش فعالیّت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مهّم مانند سوپراکسید دیسموتاز در آن‌ها به علّت کاهش روی قابل دسترس است که این وضعیت سبب آسیب اکسیداتیو در سلول‌های گیاهی و در نهایت سبب اختلال در رشد گیاهان می‌شود. نتایج پژوهش Gupta et al. (2011) نشان داد در شرایط کمبود روی غلظت پراکسید هیدروژن در گیاه نخود سیاه (*Vigna mungo*) به‌طور معنی‌داری افزایش می‌یابد. آن‌ها علت اصلی انباشت یون‌های سوپراکسید و آسیب اکسیداتیو

تحت شرایط کمبود روی در نخود سیاه را کاهش عملکرد آنزیم سوپراکسید دیسموتاز وابسته به روی (Cu/Zn-SOD) عنوان کردند. رادیکال‌های سوپراکسید ممکن است با پراکسید هیدروژن واکنش نشان دهند و رادیکال‌های بسیار سمّی ایجاد کنند که سبب افزایش شدید پراکسیداسیون لیپید و آسیب اکسیداتیو در گیاهان در شرایط کمبود روی مخصوصاً در ارقام روی-ناکارا می‌شود. در مطالعه Niazkhani et al. (2019) که با هدف بررسی تأثیر کمبود روی خاک بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و برخی شاخص‌های بیوشیمیایی در گندم نان انجام گردید، مشخص شد که کمبود روی موجب افزایش معنی‌دار محتوای پراکسید هیدروژن در ریشه و برگ ارقام روی-ناکارا می‌شود.

فنل کل:

نتایج مقایسه میانگین اثر اصلی روی نشان دادند شرایط کمبود روی سبب کاهش معنی‌دار (۳۵۶/۶۹ واحد بر گرم وزن تر) نسبت به شرایط روی کافی (۴۳۳/۸۲ واحد بر گرم وزن تر) شد. با این نتیجه مشخص می‌شود، مقدار فنل کل در شرایط کمبود روی ۸/۲۲ درصد در مقایسه با شرایط روی کافی کاهش پیدا کرد (شکل ۲).



شکل ۲- مقایسه میانگین محتوای فنل کل ارقام آفتابگردان در شرایط متفاوت روی. ستون‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، از نظر آماری اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد (P<0.05) ندارند.

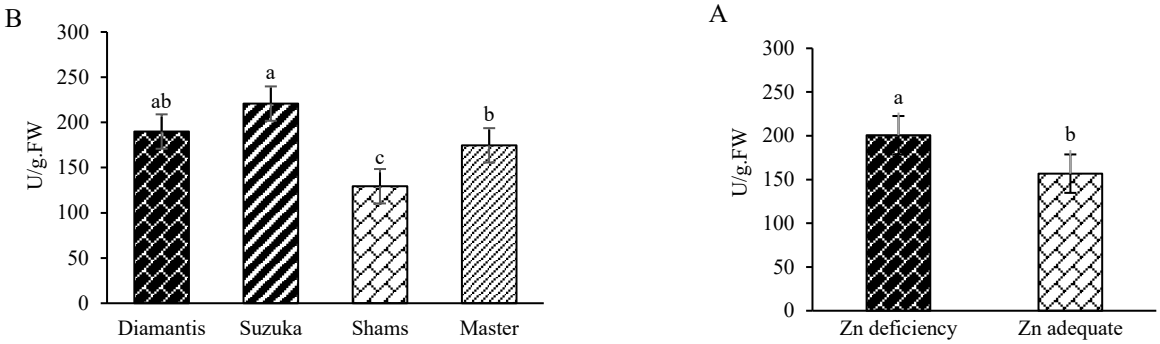
Figure 2– Comparison of the mean phenolic content in sunflower cultivars under different Zn conditions. Columns with the common letters are not significantly different at the 5% probability level (P<0.05).

ترکیبات فنلی از متابولیت‌های مهم گیاهی هستند که در رشد و نمو، دفاع در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی و حفظ ساختار سلولی نقش دارند. لیگنین و لیگنان‌ها از جمله ترکیبات مهم حاصل از متابولیسم فنیل‌پروپانوئیدی هستند و لیگنین با تقویت دیواره سلولی، در استحکام مکانیکی و مقاومت بافت‌های گیاهی نقش دارد. مسیر فنیل‌پروپانوئیدی با مسیر شیکیمات ارتباط متابولیکی نزدیکی دارد و فنیل‌آلانین حاصل از مسیر شیکیمات، پیش‌ساز طیف گسترده‌ای از ترکیبات فنلی، از جمله لیگنین و لیگنان‌ها است (Dong & Lin, 2021; Yao et al., 2021). از سوی دیگر پژوهش‌ها نشان داده‌اند، روی در افزایش فعالیّت آنزیم فنیل‌آلانین آمونیالیاز (PAL) نقش مستقیم دارد (Niazkhani et al., 2019). این آنزیم به‌عنوان آنزیم دروازه‌ای (Gateway enzyme) مسیر فنیل‌پروپانوئیدی، ارتباط متابولیکی بین متابولیسم فنیل‌آلانین و سنتز طیف گسترده‌ای از متابولیت‌های فنیل‌پروپانوئیدی را برقرار می‌کند. این آنزیم با تبدیل فنیل‌آلانین به اسید سینامیک، می‌تواند نقطه ورود کربن به مسیر فنیل پروپانوئیدی را کنترل کرده و از این روش بر تولید ترکیباتی مانند لیگنین، فلاونوئیدها و سایر ترکیبات فنلی اثر بگذارد (Dong & Lin, 2021; Rahim et al., 2023). در همین راستا، Hejazi Mehrizi et al. (2011)، گزارش کردند که با افزایش مقدار روی در گیاه رزماری (*Rosmarinus officinalis* L.)، غلظت ترکیبات فنلی نیز در گیاه بالا می‌رود.

فلاونوئید:

نتایج مقایسه میانگین اثر اصلی سطح روی بر مقدار فلاونوئید نشان دادند همانند مقدار فنل کل، میزان فلاونوئید نیز در شرایط کمبود روی (۲۰۰/۶۴ واحد بر گرم وزن تر) در مقایسه با شرایط روی کافی (۱۵۶/۷۱ واحد بر گرم وزن تر)

به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (شکل ۳-A). این نتیجه نشان می‌دهد، کمبود روی سبب افزایش ۲۸/۰۳ درصدی مقدار فلاونوئید شد. مقایسه میانگین مقدار فلاونوئید ارقام مورد بررسی نشان داد رقم روی-کارای Suzuka، دارای بیشترین (۲۲۰/۷۸ واحد بر گرم وزن تر) و رقم روی-ناکارای Shams دارای کمترین مقدار (۱۲۹/۴۱ واحد بر گرم وزن تر) در بین ارقام منتخب بودند (شکل ۳-B).



شکل ۳- مقایسه میانگین فلاونوئید در شرایط روی کافی و کمبود روی (A) و ارقام آفتابگردان (B). ستون‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، از نظر آماری اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد (P<0.05) ندارند.

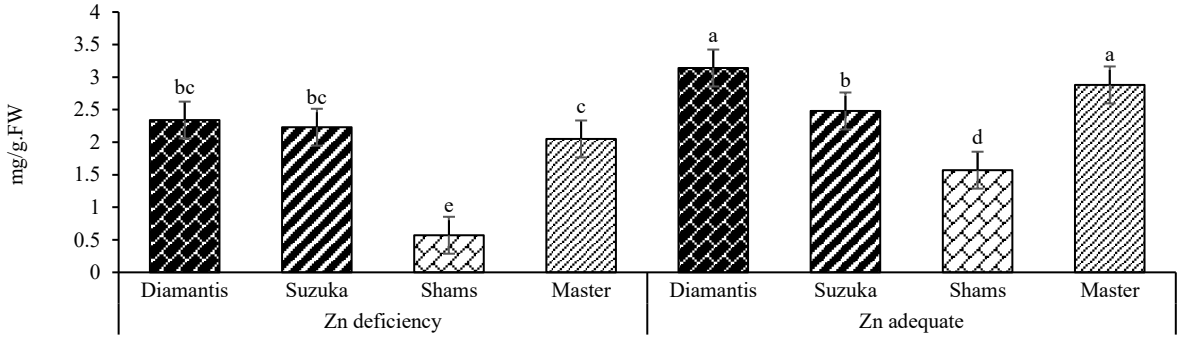
Figure 3– Comparison of mean flavonoid content under Zn adequate and Zn deficient conditions (A) and among sunflower cultivars (B).Columns with the common letters are not significantly different at the 5% probability level (P<0.05).

فنیل پروپانوئیدی‌ها در ساختار رنگیزه‌ها و آنتی‌اکسیدان‌ها به‌وفور یافت می‌شوند. این مواد در پاسخ به تنش‌ها نقش تنظیمی دارند. مسیر فنیل پروپانوئیدی، مسیر اولیه تولید بسیاری از ترکیبات طبیعی از جمله هیدروکسی سینامیک اسیدها و سپس فلاونوئیدها، ایزوفلاونوئیدها و تعداد زیادی از سایر مواد فنلی می‌باشد. آنزیم فنیل‌آلانین آمونیالیاز در تبدیل فنل به اسید ترانس‌سینامیک که پیش‌ماده اصلی تولید فلاونوئیدها و لینگین‌هاست نقش دارد. پژوهش‌ها نشان دادند تنش‌های زیستی و غیرزیستی موجب افزایش مقدار این آنزیم می‌شوند (Bagal et al., 2012). نتایج پژوهش حاضر نشان داد که کمبود روی موجب کاهش معنی‌دار محتوای فنل کل و در عین‌حال افزایش محتوای فلاونوئیدها شد. این پاسخ متفاوت را می‌توان با توجه به ماهیّت شاخه‌ای و تنظیم‌پذیر متابولیسم فنیل‌پروپانوئید تفسیر کرد. مسیر فنیل‌پروپانوئید یکی از مسیرهای اصلی متابولیسم تخصصی گیاه است که طیف گسترده‌ای از ترکیبات، از جمله فلاونوئیدها، اسیدهای فنلی و لیگنین را تولید می‌کند و در تنظیم رشد و سازگاری گیاه با تنش‌های محیطی نقش اساسی دارد (Li et al., 2024a; Liang et al., 2025). شواهد نشان می‌دهد که تنش‌های غیرزیستی می‌توانند تنظیم بیان ژن‌ها و فعالیت آنزیم‌های دخیل در این مسیر را تغییر داده و در نتیجه، الگوی تجمع زیرگروه‌های مختلف ترکیبات فنلی را دستخوش تغییر کنند، ازاین‌رو، افزایش یک گروه از ترکیبات فنلی الزاماً به افزایش هم‌زمان فنل کل منجر نمی‌شود (Ma et al., 2024; Liang et al., 2025). در این چارچوب، افزایش فلاونوئید مشاهده‌شده در شرایط کمبود روی در پژوهش حاضر می‌تواند بیانگر فعال‌شدن نسبی متابولیسم فلاونوئیدی به‌عنوان بخشی از پاسخ سازشی گیاه

به تنش باشد. فلاونوئیدها علاوه‌بر نقش‌های ساختاری و پیام‌رسانی، در تنظیم وضعیت اکسیداسیون-احیاء و حفاظت سلولی در برابر تنش اکسیداتیو مشارکت دارند و توانایی برخی از آن‌ها در مهار گونه‌های فعال اکسیژن و کاهش آسیب اکسیداتیو به اجزای سلولی، بخشی از نقش آن‌ها در تحمل تنش محسوب می‌شود (Wu et al., 2023; Ma et al., 2024; Liang et al., 2025). بنابراین، افزایش فلاونوئیدها در شرایط کمبود روی می‌تواند به‌عنوان یکی از پاسخ‌های متابولیکی احتمالی گیاه برای تقویت ظرفیت دفاع غیرآنزیمی در برابر پیامدهای تنش تلقی شود. با وجود این، از آنجایی‌که در پژوهش حاضر فعالیت آنزیم‌های مسیر فنیل‌پروپانوئید، بیان ژن‌های مرتبط با بیوسنتز فلاونوئیدها یا شار متابولیکی کربن اندازه‌گیری نشد، نمی‌توان افزایش فلاونوئید را به‌طور قطعی به افزایش فعالیت یک آنزیم یا تخصیص مجدد کربن نسبت داد. بنابراین، نتایج حاضر بیشتر نشان‌دهنده تغییر در الگوی تجمع ترکیبات فنلی و افزایش نسبی فلاونوئیدها در پاسخ به کمبود روی است. چنین تغییری می‌تواند بازتابی از بازتنظیم متابولیسم ثانویه گیاه تحت تنش باشد، نه الزاماً افزایش کلی تمام ترکیبات فنلی. در مجموع، یافته‌های این پژوهش نشان می‌دهد که پاسخ متابولیسم فنلی به کمبود روی، ماهیتی یکنواخت ندارد و ممکن است با تغییر نسبی در تجمع گروه‌های مختلف ترکیبات فنلی، به‌ویژه افزایش فلاونوئیدها، همراه باشد، موضوعی که اهمیت بررسی جداگانه زیرگروه‌های فنلی را در بررسی پاسخ گیاه به کمبود عناصر غذایی نشان می‌دهد.

مقدار کلروفیل کل:

نتایج مقایسه میانگین مقدار کلروفیل کل ارقام در شرایط متفاوت روی نشان می‌دهد، مقدار کلروفیل کل همه ارقام، در شرایط کمبود روی به‌طور قابل‌توجهی کاهش یافت. با وجود این، کاهش در همه ارقام به‌غیر از رقم روی-کارای Suzuka معنی‌دار بود. بیشترین کاهش محتوای کلروفیل در شرایط کمبود روی در ارقام روی-ناکارای Shams (۶۳/۶۹ درصد) و Master (۲۸/۸۲ درصد) مشاهده شد، در حالی‌که این کاهش در ارقام روی-کارای Diamantis (۲۵/۴۸ درصد) و Suzuka (۱۰/۰۸ درصد) کمتر بود (شکل ۴).



شکل ۴- مقایسه میانگین کلروفیل کل ارقام روی-کارا و روی-ناکارای آفتابگردان در شرایط روی متفاوت. ستون‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، از نظر آماری اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد ($P<0.05$) ندارند.

Figure 4– Comparison of total chlorophyll content in Zn-efficient and Zn-inefficient sunflower cultivars under different Zn conditions. Columns with the common letters are not significantly different at the 5% probability level ($P<0.05$).

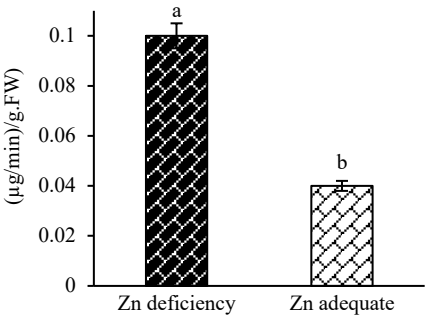
نتایج پژوهش حاضر نشان داد که کمبود روی موجب کاهش محتوای کلروفیل کل شد، اما شدت این کاهش در ارقام روی-کارا کمتر از ارقام روی-ناکارا بود. این تفاوت می‌تواند نشان‌دهنده توانایی بیشتر ارقام روی-کارا در حفظ وضعیت فیزیولوژیک برگ و پایداری اجزای مرتبط با دستگاه فتوسنتزی در شرایط محدودیت روی باشد. روی یک عنصر غذایی ضروری است که در طیف گسترده‌ای از فرایندهای سلولی و فیزیولوژیک، از جمله عملکرد ساختاری و کاتالیتیکی پروتئین‌ها و آنزیم‌ها، تنظیم متابولیسم و حفظ هم‌ایستایی سلولی، نقش دارد و اختلال در وضعیت تغذیه‌ای آن می‌تواند رشد و عملکرد گیاه را تحت تأثیر قرار دهد (Stanton et al., 2022; Saleem et al., 2022). از سوی دیگر، کلروفیل جزء اساسی دستگاه فتوسنتزی و عامل اصلی جذب انرژی نوری است و تغییر در متابولیسم و پایداری آن می‌تواند با تغییر در وضعیت فتوسنتزی گیاه همراه باشد (Li et al., 2024b; Yong et al., 2024). بنابراین، پایداری بیشتر محتوای کلروفیل در ارقام روی-کارا تحت کمبود روی می‌تواند به‌عنوان نشانه‌ای از حفظ بهتر ظرفیت بالقوه فتوسنتزی آن‌ها در شرایط تنش تفسیر شود. با وجود این، از آنجا که نرخ فتوسنتز در پژوهش حاضر مستقیماً اندازه‌گیری نشده است، این یافته را نمی‌توان به‌عنوان شواهد مستقیم افزایش یا حفظ نرخ فتوسنتز در نظر گرفت. تفاوت مشاهده‌شده میان ارقام روی-کارا و روی-ناکارا را می‌توان در چارچوب تفاوت ژنتیکی آن‌ها در پاسخ به محدودیت روی تفسیر کرد. کارایی بیشتر یک رقم در شرایط کمبود یک عنصر لزوماً به معنای جذب بیشتر آن عنصر نیست، بلکه می‌تواند ناشی از توانایی بیشتر گیاه در حفظ فرایندهای حیاتی و استفاده مؤثرتر از مقدار محدود عنصر جذب‌شده باشد (Saleem et al., 2022). از این دیدگاه، پایداری بیشتر محتوای کلروفیل در ارقام روی-کارا می‌تواند یکی از ویژگی‌های فیزیولوژیک همراه با کارایی بالاتر آن‌ها در شرایط کمبود روی باشد. این یافته با نتایج Pandey et al. (2012) در نخود فرنگی نیز هم‌خوانی دارد. آنان با مقایسه یک ژنوتیپ روی-کارا (IPFD-99-13) و یک ژنوتیپ روی-ناکارا (KPMR-500) نشان دادند که کمبود روی کاهش شدیدتری در تولید ماده خشک ژنوتیپ روی-ناکارا ایجاد کرد و ژنوتیپ روی-کارا توانست با حفظ کارایی بیشتر سامانه‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی، آسیب ناشی از کمبود روی را بهتر تحمل کند. همچنین، این پژوهش کاهش محتوای کلروفیل و افزایش شاخص‌های تنش اکسیداتیو را در شرایط کمبود روی بررسی کرد و تفاوت پاسخ دو ژنوتیپ را نشان داد. بنابراین، تفاوت مشاهده‌شده در پایداری کلروفیل میان ارقام آفتابگردان مورد بررسی می‌تواند در کنار سایر صفات اندازه‌گیری‌شده، بخشی از تفاوت فیزیولوژیک مرتبط با کارایی آن‌ها نسبت به روی را توضیح دهد. با وجود این، برای تعیین اینکه این پایداری کلروفیل تا چه اندازه به حفظ واقعی عملکرد فتوسنتزی منجر می‌شود، اندازه‌گیری مستقیم نرخ فتوسنتز، فاکتورهای تبادل گاز و شاخص‌های فلورسانس کلروفیل در پژوهش‌های آینده می‌تواند ضروری باشد.

فعالیّت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی:

آنزیم کاتالاز:

مقایسه میانگین اثر سطح روی بر فعالیّت آنزیم کاتالاز نشان می‌دهد، فعالیّت این آنزیم در شرایط کمبود روی به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. فعالیّت آنزیم در شرایط روی

کـافی ۰/۰۴ میکروگرم در دقیقـه بر گرم وزن تر بود، درحالی‌که در شرایط کمبود روی این مقدار با افزایش ۱۵۰ درصـدی، به ۰/۱ میکروگرم در دقیقه بر گرم وزن تر رسـید (شکل ۵).



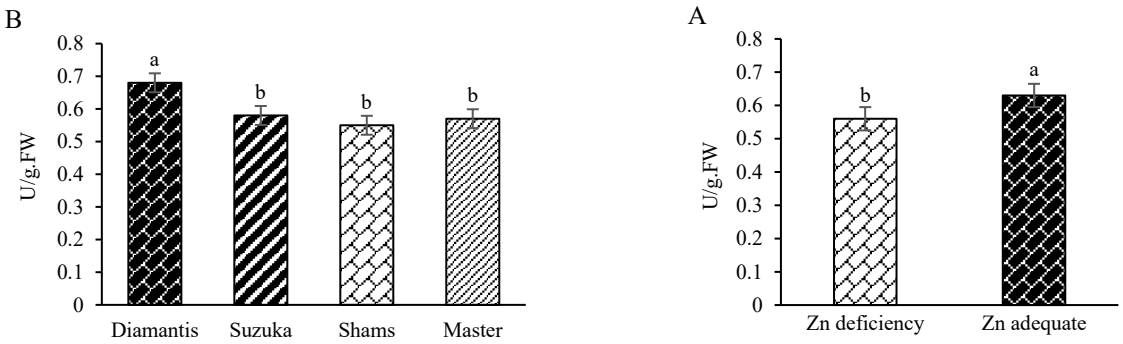
شکل ۵- مقایسه میانگین فعالیت کاتالاز ارقام آفتابگردان در شرایط روی متفاوت. ستون‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، از نظر آماری اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد (P<0.05) ندارند.

Figure 5– Comparison of the mean Catalase activity in sunflower cultivars under different Zn conditions. Columns with the common letters are not significantly different at the 5% probability level (P<0.05).

واکنش آنزیم‌ها و میزان فعالیت آن‌ها در گیاهان تحت تأثیر عواملی مانند شدت و مدت تنش، گونه و مرحله رشد و نمو گیاه قرار می‌گیرد (Akbari & Darvishzaeh, 2023). روی یکی از عناصر ضروری در ساختار و عملکرد بسیاری از پروتئین‌ها و آنزیم‌های گیاهی است و از طریق ایفای نقش ساختاری و کاتالیتیکی، در حفظ ساختار و عملکرد طبیعی آن‌ها مشارکت دارد (Stanton et al., 2022). کمبود ریزمغذی‌هایی مانند روی می‌تواند با افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن و تغییر در فعالیت سیستم‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی، تعادل اکسیداسیون—احیا در سلول را تحت تأثیر قرار دهد (Gupta et al., 2024). هم‌زمانی افزایش مقدار پراکسید هیدروژن (شکل ۱) و فعالیت آنزیم کاتالاز (شکل ۵) در شرایط کمبود روی می‌تواند نشان‌دهنده فعال‌شدن پاسخ آنتی‌اکسیدانی گیاه در مواجهه با افزایش تنش اکسیداتیو باشد. کاتالاز یکی از آنزیم‌های اصلی دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه است که عمدتاً در پراکسی‌زوم‌ها قرار دارد و با تجزیه پراکسید هیدروژن به آب و اکسیژن، در تنظیم هم‌ایستایی گونه‌های فعال اکسیژن و کاهش آسیب اکسیداتیو نقش دارد (Mishra et al., 2023).

آنزیم سوپراکسید دیسموتاز:

مقایسه میانگین اثر سطح روی بر فعالیّت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز نشان می‌دهد فعالیّت این آنزیم در شرایط کمبود روی نسبت به شرایط روی کافی به‌طور معنی‌داری کاهش پیدا کرد (شکل ۶-A). فعالیّت ثبت شده برای آنزیم در شرایط روی کافی ۰/۶۳ واحد بر گرم وزن تر بود، که این مقدار در شرایط کمبود روی با کاهش ۱۱/۱۱ درصدی به ۰/۵۶ واحد بر گرم وزن تر رسید.



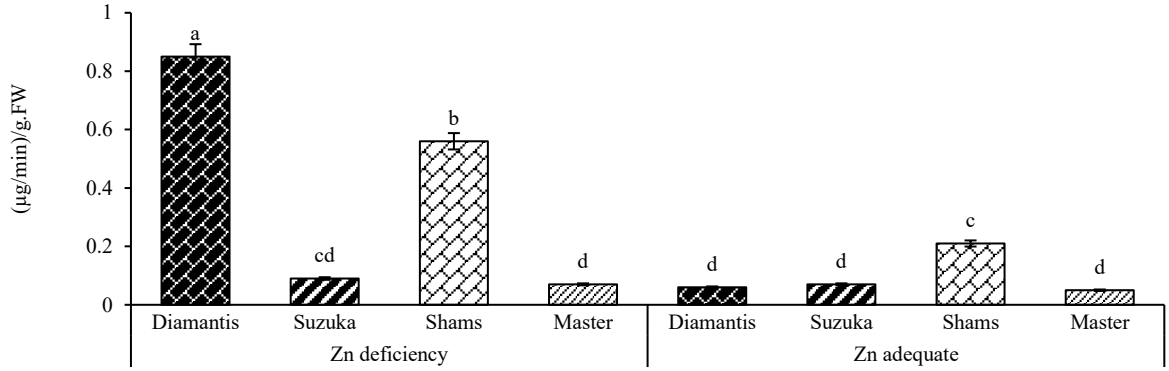
شکل ۶- مقایسه میانگین فعالیّت سوپراکسید دیسموتاز در شرایط روی متفاوت (A) و ارقام آفتابگردان (B). ستون‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، از نظر آماری اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد (P<0.05) ندارند.

Figure 6– Comparison of mean Superoxide dismutase activity under different Zn conditions (A) and among sunflower cultivars (B). Columns with the common letters are not significantly different at the 5% probability level (P<0.05).

آنزیم سوپراکسید دیسموتاز یک آنزیم محتوی روی است که برای برآورد قابلیّت و دسترسی روی فیزیولوژیکی هم استفاده می‌شود (Chen et al., 2009). با توجه به این‌که فعالیّت این آنزیم به روی وابسته است، فعالیّت آن می‌تواند به‌عنوان شاخصی برای ارزیابی روی‌کارایی گیاهان مورد استفاده قرار گیرد. روی با شرکت در ساختمان آنزیم Cu/Zn-SOD سبب فعالیّت این آنزیم می‌شود، بنابراین کمبود این عنصر در خاک سبب می‌شود، به‌طور قابل ملاحظه‌ای از فعالیّت این آنزیم کاسته شود. کاهش در فعالیّت سوپراکسید دیسموتاز در شرایط کمبود روی توسط Sharma et al. (2004)، در گیاه گندم گزارش شده است. بر اساس این گزارش با افزایش شدّت تنش کمبود روی، فعالیّت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز نیز بیشتر کاهش پیدا کرد. هم‌چنین افزایش مجدّد روی به محیط، سبب افزایش فعالیّت آنزیم شد. مقایسه میانگین اثر رقم بر فعالیّت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز نشان می‌دهد، ارقام Diamantic، Suzuka (ارقام روی-کارا)، Master و Shams (ارقام روی-ناکارا) به ترتیب با ۰/۶۸، ۰/۵۸، ۰/۵۷ و ۰/۵۵ واحد بر گرم وزن تر دارای بیشترین تا کمترین فعالیّت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز بودند. با این‌حال از نظر آماری تفاوت معنی‌داری بین دو رقم روی-ناکارا و رقم روی-کارای Suzuka وجود نداشت (شکل B-۶). این نتیجه نشان می‌دهد در تمامی محیط‌ها از لحاظ عنصر روی، فعالیّت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در ارقام روی-کارا بیشتر از ارقام روی-ناکارا است. پژوهش‌های اخیر نشان داده‌اند که کمبود روی می‌تواند با برهم‌زدن تعادل گونه‌های فعال اکسیژن، فعالیت سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه، از جمله آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز، را تحت تأثیر قرار دهد، ازاین‌رو، تغییرات فعالیت این آنزیم‌ها می‌تواند به‌عنوان یکی از شاخص‌های فیزیولوژیک پاسخ گیاه به کمبود روی مورد استفاده قرار گیرد (Lilay et al., 2024).

آنزیم گایاکول پراکسیداز:

مقایسه میانگین اثر متقابل سطح روی در رقم بر فعالیّت آنزیم گایاکول پراکسیداز نشان می‌دهد، شرایط کمبود روی موجب افزایش فعالیّت آنزیم شد (شکل ۷).



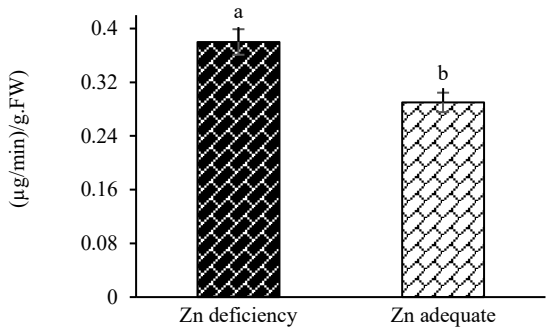
شکل ۷- مقایسه میانگین فعالیت گایاکول پراکسید ارقام روی-کارا و روی-ناکارای آفتابگردان در شرایط روی متفاوت. ستون‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، از نظر آماری اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد ($P<0.05$) ندارند.

Figure 7– Comparison of Guaiacol peroxidase activity in Zn-efficient and Zn-inefficient sunflower cultivars under different Zn conditions. Columns with the common letters are not significantly different at the 5% probability level ($P<0.05$).

فعالیت این آنزیم در ارقام روی-کارای Diamantis و Suzuka و ارقام روی-ناکارای Shams و Master، به‌ترتیب ۱۳۱۶/۶۷ درصد (بیش از ۱۳ برابر)، ۵۷/۲۸ درصد، ۱۶۶/۶۷ درصد (بیش از ۱/۶ برابر) و ۴۰ درصد افزایش یافت که این افزایش در Diamantis و Shams معنی‌دار، اما در Suzuka و Master از نظر آماری غیرمعنی‌دار بود. اگرچه میزان افزایش فعالیت این آنزیم در بین ارقام متفاوت بود، به‌طور میانگین، فعالیت آن در شرایط کمبود روی در مقایسه با شرایط کفایت روی، نزدیک به ۳۸۸ درصد افزایش یافت. گایاکول پراکسیداز یکی از آنزیم‌های مهم سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه است که توسط پراکسید هیدروژن به‌عنوان پذیرنده الکترون و ترکیبات فنلی مانند گایاکول به‌عنوان دهنده الکترون، در تنظیم سطح H_2O_2 و حفظ هموستازی اکسیداسیون–احیا نقش دارد. این آنزیم علاوه بر مشارکت در حذف H_2O_2، در فرایندهای مختلف رشد و نمو گیاه، متابولیسم اکسین، دفاع در برابر تنش‌ها و تشکیل و لیگنینی‌شدن دیواره سلولی نیز نقش دارد (Hasanuzzaman et al., 2021; Mittler et al., 2022). فعالیت پراکسیدازها در بخش‌های مختلف سلول گیاهی، از جمله سیتوزول، واکوئل و دیواره سلولی، گزارش شده است و تغییر فعالیت آن‌ها می‌تواند بازتابی از تغییرات وضعیت اکسیداتیو گیاه در شرایط تنش باشد (Hasanuzzaman et al., 2021). در پژوهش حاضر، فعالیت هر دو آنزیم کاتالاز و گایاکول پراکسیداز با کاهش سطح روی افزایش یافت. این افزایش فعالیت را می‌توان به فعال‌شدن سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی در پاسخ به افزایش فشار اکسیداتیو ناشی از کمبود روی نسبت داد.

آنزیم آسکوربات پراکسیداز:

نتایج حاصل از مقایسه میانگین اثر سطح روی بر فعالیّت آنزیم آسکوربات پراکسیداز نشان داد، فعالیّت این آنزیم در شرایط کمبود روی (۰/۳۸ میکروگرم در دقیقه بر گرم وزن تر) نسبت به شرایط روی کافی (۰/۲۹ میکروگرم در دقیقه بر گرم وزن تر) به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (شکل ۸). مقایسه دو شرایط کمبود روی و روی کافی نشان داد، فعالیّت این آنزیم در شرایط کمبود روی بیش از ۳۱٪ افزایش پیدا کرد.



شکل ۸- مقایسه میانگین فعالیت آسکوربات پراکسیداز ارقام آفتابگردان در شرایط متفاوت روی. ستون‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، از نظر آماری اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد ($P<0.05$) ندارند.

Figure 8– Comparison of the mean ascorbate peroxidase activity in sunflower cultivars under different Zn conditions. Columns with the common letters are not significantly different at the 5% probability level ($P<0.05$).

آسکوربات پراکسیداز یکی از اجزای مهم سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه و از آنزیم‌های اصلی چرخه آسکوربات–گلوتاتیون است که با استفاده از آسکوربات به‌عنوان دهنده الکترون، پراکسید هیدروژن را به آب تبدیل می‌کند و از تجمع بیش از حد آن و بروز آسیب اکسیداتیو جلوگیری می‌نماید. ایزوفرم‌های مختلف این آنزیم در بخش‌های گوناگون سلول، از جمله کلروپلاست، میتوکندری، پراکسی‌زوم و سیتوزول، حضور دارند و توسط

تنظیم موضعی پراکسید هیدروژن در حفظ تعادل اکسیداسیون–احیا و تنظیم پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی مشارکت می‌کنند (Li, 2023; Mishra et al., 2023). کمبود روی می‌تواند با برهم‌زدن تعادل تولید و حذف گونه‌های فعال اکسیژن، موجب افزایش فشار اکسیداتیو و در نتیجه فعال‌شدن اجزای مختلف سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی شود. در پژوهش حاضر، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در شرایط کمبود روی افزایش یافت که می‌تواند بیانگر فعال‌شدن این مسیر دفاعی در پاسخ به افزایش فشار اکسیداتیو و نیاز بیشتر به تنظیم سطح پراکسید هیدروژن باشد. افزایش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در شرایط کمبود روی در پژوهش حاضر، با نتایج Lu et al. (2023) هم‌خوانی دارد. آنان گزارش کردند که کمبود یا محدودیت روی در گیاه تنباکو با افزایش بیان ژن‌ها و پروتئین‌های مرتبط با سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی، از جمله چندین همولوگ ژن رمزگردان آسکوربات پراکسیداز، همراه بود. بنابراین، افزایش فعالیت آسکوربات پراکسیداز مشاهده‌شده در پژوهش حاضر می‌تواند با فعال‌شدن این بخش از سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی در پاسخ به کمبود روی مرتبط باشد. همچنین، در پژوهشی که اخیراً بر روی برنج و سویا انجام شده، مشخص شده است که کمبود روی با ایجاد تنش اکسیداتیو و تغییر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی همراه است و در شرایط کمبود روی، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در پاسخ به تیمار سیلیسیم افزایش یافت، این موضوع نیز بر نقش آنزیم آسکوربات پراکسیداز در تنظیم وضعیت اکسیداتیو گیاه تحت تنش کمبود روی تأکید دارد، هرچند جهت و شدت پاسخ آن می‌تواند به گونه گیاهی و شرایط آزمایش وابسته باشد (Felisberto et al., 2026).

بنابراین، افزایش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در ارقام آفتابگردان مورد پژوهش در شرایط کمبود روی را می‌توان بخشی از پاسخ دفاعی گیاه برای افزایش ظرفیت حذف پراکسید هیدروژن و محدودکردن پیامدهای تنش اکسیداتیو دانست. در همین راستا Cakmak & Marschner (1993) نشان دادند کمبود روی سبب کاهش فعالیّت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در گیاه لوبیا می‌شود. تأمین مجدّد روی برای گیاهان قرار گرفته در معرض تنش کمبود روی منجر به افزایش سه برابری فعالیّت این آنزیم در عرض ۷۲ ساعت شد. نتایج بدست آمده از پژوهش حاضر با نتایج بدست آمده از پژوهش ایشان یکسان نیست. پژوهش‌های انجام شده توسط Pandey et al. (2012) بر روی ارقام روی–ناکارای نخود فرنگی نشان می‌دهد میزان آسکوربات در شرایط روی ناکافی افزایش داشت. آن‌ها استدلال کردند که کاهش شدید فعالیّت کاتالاز در ژنوتیپ روی–ناکارا ممکن است به علّت غیرفعّال شدن کاتالاز توسط رادیکال‌های سوپراکسید به علّت مهار سنتز پروتئین باشد که مانع از کار افتادن تجزیه پراکسید هیدروژن می‌شود، بنابراین ممکن است از آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از تنش کمبود تنش روی جلوگیری کند. مقایسه افزایش فعالیّت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مورد پژوهش در اثر کمبود روی نشان می–دهد، بیشترین فعالیّت به‌ترتیب مربوط به آنزیم‌های گایاکول‌پراکسیداز (نزدیک به ۳۸۸٪)، کاتالاز (۱۵۰٪)، آسکوربات‌پراکسیداز (۳۱٪) و سوپراکسید دیسموتاز (۱۱/۱۱ درصد کاهش فعالیت) بود. افزایش فعالیّت زیادتر آنزیم گایاکول‌پراکسیداز نسبت به کاتالاز می‌تواند ناشی از نقش کلیدی این آنزیم در حذف پراکسید هیدروژن باشد، که به علت قدرت چسبندگی زیاد، میل ترکیبی و حساسیّت

بیشتری در مقایسه با کاتالاز به پراکسید هیدروژن داشته و نقش مهّمی در مدیریت گونه‌های فعّال اکسیژن در شرایط تنش ایفاء می‌کند (Gill & Tuteja, 2010).

نتیجه‌گیری

نتایج پژوهش حاضر نشان داد که کمبود روی موجب تغییر معنی‌دار در الگوی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی آفتابگردان شد و این پاسخ در ارقام دارای کارایی متفاوت نسبت به روی، یکسان نبود. در شرایط کمبود روی، افزایش فعالیت آنزیم‌های گایاکول پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز، همراه با کاهش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، بیانگر بازآرایی سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی در پاسخ به اختلال ناشی از کمبود روی بود. در مقایسه بین ارقام، ارقام روی-کارا ظرفیت آنتی‌اکسیدانی بالاتری نشان دادند و تغییرات فعالیت آنزیمی در آن‌ها عمدتاً با پاسخ مؤثرتر به شرایط کمبود روی همراه بود. این یافته‌ها نشان می‌دهد که توانایی تنظیم سامانه آنتی‌اکسیدانی می‌تواند یکی از مؤلفه‌های فیزیولوژیک مرتبط با عملکرد بهتر ارقام آفتابگردان در شرایط محدودیت روی باشد. با وجود این، تفاوت در فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان به‌تنهایی نمی‌تواند به‌عنوان معیاری مستقل برای تعیین کارایی روی در نظر گرفته شود، زیرا کارایی روی حاصل برهم‌کنش مجموعه‌ای از فرایندهای جذب، انتقال، توزیع، استفاده و سازگاری متابولیکی گیاه با وضعیت روی است. بنابراین، یافته‌های حاضر بیشتر از نقش سامانه آنتی‌اکسیدانی به‌عنوان یک شاخص فیزیولوژیک مکمل در ارزیابی پاسخ ارقام به کمبود روی حمایت می‌کند و تأیید این ارتباط در پژوهش‌های آینده، مستلزم بررسی هم‌زمان شاخص‌های مستقیم کارایی روی و سایر مؤلفه‌های فیزیولوژیک و مولکولی مرتبط با پاسخ به کمبود روی است. به عبارت دیگر، از دیدگاه کاربردی، شناسایی ارقامی که در شرایط کمبود روی، توانایی بیشتری برای حفظ یا تنظیم سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی دارند، می‌تواند در انتخاب ژنوتیپ‌های مناسب برای کشت در خاک‌های کمبود روی و در برنامه‌های اصلاحی مورد استفاده قرار گیرد. در ادامه، شناسایی مبانی ژنتیکی این تفاوت‌ها و بررسی نقش ژن‌های دخیل در جذب، انتقال و هم‌ایستایی روی، از جمله اعضای خانواده‌های *ZIP* و *CDF* و تنظیم‌کننده‌های رونویسی مرتبط با پاسخ به کمبود روی، می‌تواند درک دقیق‌تری از سازوکار کارایی روی فراهم کند و زمینه را برای بهره‌گیری از رویکردهای نوین اصلاح نباتات، از جمله ژنومیکس، انتخاب به کمک نشانگر و در صورت تأیید عملکرد ژن‌های هدف، ویرایش ژن، فراهم سازد.

References

Aebi, H. (1984). Catalase in vitro. *Methods in Enzymology*, *105,* 121-126. https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0076687984050163

Akbari, N., & Darvishzaeh, R. (2023). Recovery potential of sensitive and tolerant genotypes of sunflower post drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, *54*(4), 19-33. https://doi.org/10.22059/ijfcs.2023.354002.654975 [In Persian]

Anjum, N. A., Gill, S. S., Corpas, F. J., Ortega-Villasante, C., Hernandez, L. E., Tuteja, N., Sofo, A., Hasanuzzaman, M., & Fujita, M. (2022). Editorial: Recent insights into

the double role of hydrogen peroxide in plants. *Frontiers in Plant Science, 13*, 843274. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.843274

Bagal, U. R., Leebens-Mack, J. H., & Dean, J. F. (2012). The phenylalanine ammonia lyase (PAL) gene family shows a gymnosperm-specific line age. *BMC Genomics*, *13*(3), 1471-2164. https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-S3-S1

Beachamp, C., & Fridovich, I. (1971). Superoxide dismutase, improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, *44*(1), 276-287. https://doi.org/10.1016/0003-2697(71)90370-8

Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for quantitation of microgram of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistery Quantities*, *72*, 248-254. https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3

Cakmak, I. & Marschner, H. (1993). Effect of zinc nutritional status on activities of superoxide radical and hydrogen peroxide scavenging enzymes in bean leaves. *Plant Nutrition – from Genetic Engineering to Field Practice*, *155,* 127-130. https://doi.org/10.1007/BF00025000

Cakmak, I. (2000). Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. *The New Phytologist*, *146*(2), 185-205. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00630.x

Chen, W. R., He, Z. L., & Feng, Y. (2009). Zinc efficiency is correlated with root morphology, ultrastructure, and antioxidative enzymes in rice. *Journal of Plant Nutrition*, *32*(2), 287-305. https://doi.org/10.1080/01904160802608627

Dong, N. Q., & Lin, H. X. (2021). Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant–environment interactions. *Journal of Integrative Plant Biology*, *63*, 180–209. https://doi.org/10.1111/jipb.13054

FAO. (2020). *Status of the World's Soil Resources – Main Report*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Felisberto, G., de Souza Junior, J. P., de Mello Prado, R., Felisberto, P. A. C., & Gratão, P. L. (2026). Silicon reduces oxidative stress under zinc deficiency in a species-dependent manner in rice and soybean. *BMC Plant Biology, 26*, 1176. https://doi.org/10.1186/s12870-026-08958-0

Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology Biochemistry Journal*, *48*, 909-930. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Gupta, B., Pathak, G.., & Pandey, N. (2011). Induction of oxidative stress and antioxidant responses in Vigna mungo by Zinc stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, *58*(1), 85-91. https://doi.org/10.1134/S1021443711010079

Gupta, R., Verma, N., & Tewari, R. K. (2024). Micronutrient deficiency-induced oxidative stress in plants. *Plant Cell Reports, 43*(9), 213. https://doi.org/10.1007/s00299-024-03297-6

Hasanuzzaman, M., Raihan, M. R. H., Masud, A. A. C., Rahman, K., Nowroz, F., Rahman, M., Nahar, K., & Fujita, M. (2021). Regulation of reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under salinity. *International Journal of Molecular Sciences, 22*(17), 9326. https://doi.org/10.3390/ijms22179326

Hejazi Mehrizi, M., Shariatmadari, H., Khoshgoftarmanesh, A., & Moattar, F.

(2011). Effects of salinity and zinc nutrition on growth and antioxidant properties of *Rosmarinus officinalis* L. in a calcareous soil. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants Research*, *27*(1), 25-35. https://doi.org/10.22092/ijmapr.2011.6558 [In Persian]

Hendrix, S., Verbruggen, N., Cuypers, A., & Meyer, A. J. (2022). Essential trace metals in plant responses to heat stress. *Journal of Experimental Botany, 73*(6), 1775–1788. https://doi.org/10.1093/jxb/erab507

Hussain, S., Khalili, A., Qayyum, A., Khan, S. U., Mehmood, A., Ahmad, G., Ghazy, A. H., Al-Doss, A. A., Attia, K. A., & Zeng, Y. (2025). Optimizing sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids growth, achene and oil yield through soil applied sulphur and zinc. *Scientific Reports*, *15*, 13829. https://doi.org/10.1038/s41598-025-96800-2

Keerio, R. A., Soomro, N. S., Soomro, A. A., Siddiqui, M. A., Khan, M. T., Nizamani, G. S., Kandhro, M. N., Siddiqui, M., Khan, H., & Soomro, F. D. (2020). Effect of foliar spray of zinc on growth and yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Pakistan Journal of Agricultural Research*, *33*(2), 264–269. http://doi.org/10.17582/journal.pjar/2020/33.2.264.269

Li, C., Jiang, Y., Xu, C., & Mei, X. (2024a). Editorial: Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and stress responses. *Frontiers in Plant Science, 15*, 1456913. https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1456913

Li, S. (2023). Novel insight into functions of ascorbate peroxidase in higher plants: More than a simple antioxidant enzyme. *Redox Biology, 64*, 102789. https://doi.org/10.1016/j.redox.2023.102789

Li, X., Zhang, W., Niu, D., & Liu, X. (2024b). Effects of abiotic stress on chlorophyll metabolism. *Plant Science, 342*, 112030. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2024.112030

Liang, X. et al. (2025). Phenylpropanoids metabolism: recent insight into stress tolerance and plant development cues. *Frontiers in Plant Science*. *16*, 1571825. https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1571825

Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *In Methods in enzymology* (Academic Press), *148*, 350-382. https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1

Lilay, G. H., Thiébaut, N., du Mee, D., Assunção, A. G. L., Schjoerring, J. K., Husted, S., & Persson, D. P. (2024). Linking the key physiological functions of essential micronutrients to their deficiency symptoms in plants. *New Phytologist, 242*(3), 881–902. https://doi.org/10.1111/nph.19645

Lindsay, W. L., & Norvell, W. A. (1978). Development of a DTPA soil test for zinc, iron, manganese, and copper. *Soil Science Society of America Journal, 42*(3), 421–428. https://doi.org/10.2136/sssaj1978.03615995004200030009x

Lu, J., Ye, R., Qu, M., Wang, Y., Liang, T., Lin, J., Xie, R., Ke, Y., Gao, J., Li, C., Guo, J., Tang, W., Li, W., & Chen, S. (2023). Combined transcriptome and proteome analysis revealed the molecular regulation mechanisms of zinc homeostasis and antioxidant machinery in tobacco in response to different zinc supplies. *Plant Physiology and Biochemistry, 202*, 107919. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.107919.

Ma, D., Guo, Y., Ali, I., Lin, J., Xu, Y., & Yang, M. (2024). Accumulation characteristics of plant flavonoids and effects of

cultivation measures on their biosynthesis: A review. *Plant Physiology and Biochemistry, 215*, 108960. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108960

MacAdam, J. W., Nelson, C. J. & Sharp, R. E. (1992). Peroxidase activity in the leaf elongation zone of tall fescue : spatial distribution of ionically bound peroxidase activity in genotypes differing in length of the elongation zone. *Plant Physiology*, *99*(3), 872–878. https://doi.org/10.1104/pp.99.3.879

Malakouti, M. J. (2008). The effect of micronutrients in ensuring efficient use of macronutrients. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, *32*(3), 215–220. https://journals.tubitak.gov.tr/agriculture/vol32/iss3/7/

Mishra, S., Jiang, Y., Chen, X., Paul, S., Chatterjee, S., & Shen, G. (2023). Achieving abiotic stress tolerance in plants through antioxidative defense mechanisms. *Frontiers in Plant Science, 14*, 1110622. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1110622.

Mittler, R., Zandalinas, S. I., Fichman, Y., & Van Breusegem, F. (2022). Reactive oxygen species signalling in plant stress responses. *Nature Reviews Molecular Cell Biology, 23*(10), 663–679.
https://doi.org/10.1038/s41580-022-00499-2

Nakano,Y., & Asada, K. (1987). Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts; its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. *Plant and Cell Physiology*, *28*(1), 131-140. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.A077268

Niazkhani S. M, Abdollahi Mandoulakani, B., Jafari, M., & Rasouli-Sadaghiani M. (2019) Effect of soil Zn deficiency on antioxidant enzymes activity and biochemical parameters in bread wheat. *Crop Physiology Journal*, *11*(41), 5-27. https://www.sid.ir/paper/366447/en [In Persian]

Niazkhani, S. M. (2019) *Study the expression pattern of ZIP genes involved in Zn uptake under Zinc deficiency conditions in bread wheat* [Unpublished Doctoral dissertation]. Urmia University. [In Persian]

Pandey, N., Gupta, B., & Pathak, G. C. (2012). Antioxidant responses of pea (*Pisum sativum* L.) genotypes to zinc deficiency. *Russian Journal of Plant Physiology, 59*(2), 198–205. https://doi.org/10.1134/S1021443712010141

Popham, P. L., & Novacky, A. (1991). Use of dimethyl sulfoxide to detect hydroxyl radical during bacteria-induced hypersensitive reaction. *Plant Physiology*, *96 (4)*, 1157-1160. https://doi.org/10.1104/pp.96.4.1157

Rahim, M. A. A., Zhang, X., & Busatto, N. (2023). Editorial: Phenylpropanoid biosynthesis in plants. *Frontiers in Plant Science, 14*. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1230664

Raza, A., Salehi, H., Rahman, M. A., et al. (2022). Plant hormones and neurotransmitter interactions mediate antioxidant defenses under induced oxidative stress in plants. *Frontiers in Plant Science, 13*, 961872. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.961872

Saleem, M. H., Usman, K., Rizwan, M., Al Jabri, H., & Alsafran, M. (2022). Functions and strategies for enhancing zinc availability in plants for sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science, 13*, 1033092. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1033092

Sharma, P. N., Kumar, P., & Tewari, R. K. (2004). Early signs of oxidative stress in wheat plants subjected to Zinc deficiency. *Journal of Plant Nutrition*, *27*(3), 451-463. https://doi.org/10.1081/PLN-120028873

Shin, Y., Liu, R. H., & Holliday, D., (2007). Temperature and relative humidity effects

on quality, total ascorbic acid, phenolics and flavonoid concentrations, and antioxidant activity of strawberry. *Postharvest Biology and Technology*, *45*, 349-357. https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2007.03.007

Shokrnia, Zh. (2024). *The effect of soil zinc deficiency on antioxidant enzymes of sunflower (Helianthus annus L.) cultivars with different Zn-efficiency* [Unpublished Master thesis]. Higher Education Institute of Afagh. [In Persian]

Slinkard, K., & Singleton, V. L. (1977). Total phenol analysis automation and comparison with manual methods. *American Journal of Enology and Viticulture*, *28*, 49-55. https://doi.org/10.5344/ajev.1974.28.1.49

Stanton, C., Sanders, D., Krämer, U., & Podar, D. (2022). Zinc in plants: Integrating homeostasis and biofortification. *Molecular Plant, 15*(1), 65–85. https://doi.org/10.1016/j.molp.2021.12.008

Velikova, V., Yordanov, I., & Edreva, A. (2000). Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polypamines. *Plant Science*, *151*, 59-66. https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00197-1

Wu, J., Lv, S., Zhao, L., Gao, T., Yu, C., Hu, J., & Ma, F. (2023). Advances in the study of the function and mechanism of the action of flavonoids in plants under environmental stresses. Planta, 257(6), 108. https://doi.org/10.1007/s00425-023-04136-w

Yao, T., Feng, K., Xie, M., et al. (2021). Phylogenetic occurrence of the phenylpropanoid pathway and lignin biosynthesis in plants. *Frontiers in Plant Science*, 12, 704697. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.704697

Yong, S., Chen, Q., Xu, F., et al. (2024). Exploring the interplay between angiosperm chlorophyll metabolism and environmental factors. *Planta, 260*, 25. https://doi.org/10.1007/s00425-024-04437-8

Zhao, K., Liu, X., Xu, J., & Zhang, W. (2019). Mechanisms of zinc efficiency in plants: A review. *Plant and Soil*, *451*, 1–17.