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

A review of the effects of drought stress on plants and some effective strategies in crop management

Amin Fathi[1], Abbas Maleki[2], Rahim Naseri[3*]

[1] Department of Agriculture, Ayatollah Amoli Unit, Islamic Azad University, Amol, Iran, E-mail: dr.aminfathi@gmail.com
[2] Department of Agriculture, Ilam Branch, Islamic Azad University, Ilam, Iran, E-mail: maleki97@yahoo.com
[3] Department of Plant Production Technology, Dehlran Technical, Engineering and Agricultural College, Ilam University, Ilam, Iran, E-mail: r.naseri@ilam.ac.ir

Article type:
Research article

Article history
Received: 05.11.2021
Revised: 27.01.2022
Accepted: 02.02.2022
Published:20.03.2024

Keywords
Carbon dioxide
Growth-promoting bacteria
Salicylic acid
Photosynthesis
Yield

Abstract

The world faces significant challenges such as climate change, floods, population growth, and various environmental stresses. All of these can directly or indirectly affect agriculture. Drought is one of the most important abiotic stresses and a limiting factor in the successful production of plant products worldwide and has adverse effects on plants' morphological and physiological activities. Adaptation to the impact of drought stress results from changes in growth, and physiological and biochemical mechanisms that cause changes in growth rate, stomatal conductance, photosynthetic process, and enzymatic activities of plants. Drought stress disrupts photosynthesis in plants and gradually reduces carbon dioxide uptake due to closed stomata. In addition, drought stress affects the stability of cell membranes and disrupts plant water relationships by reducing water use efficiency. Plants adopt different mechanisms to deal with these conditions. Proper management is essential to prevent the adverse effects of drought stress. Today, researchers are trying to reduce the impact of drought stress by spraying the plants with hormones or hormone-like compounds, growth-promoting bacteria, mycorrhizae, and selecting resistant cultivars. This paper investigates the effects of drought stress on plants' morphological, physiological, and biochemical characteristics. Also, some crop management methods have been reviewed to overcome the destructive effects of drought stress.

Cite this article as: Fathi, A., Maleki, A., Naseri, R. (2024). A review of the effects of drought stress on plants and some effective strategies in crop management. *Journal of Plant Environmental Physiology*, 19(1): 121-145.

©The author(s)
Publisher: Islamic Azad University, Gorgan branch

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

مروری بر اثرات تنش خشکی در گیاهان و برخی راهکارهای موثر در مدیریت زراعی

امین فتحی[۱]، عباس ملکی[۲]، رحیم ناصری[۳]*

[۱] گروه زراعت، واحد آیت الله آملی، دانشگاه آزاد اسلامی، آمل، ایران، رایانامه: dr.aminfathi@gmail.com

[۲] گروه زراعت، واحد ایلام، دانشگاه آزاد اسلامی، ایلام، ایران، رایانامه: maleki97@yahoo.com

[۳] گروه تکنولوژی تولیدات گیاهی، آموزشکده فنی‌مهندسی و کشاورزی دهلران، دانشگاه ایلام، ایلام، ایران، رایانامه: r.naseri@ilam.ac.ir

نوع مقاله:
مقاله پژوهشی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۸/۱۴
تاریخ بازنگری: ۱۴۰۰/۱۱/۰۷
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۱۱/۱۲
تاریخ چاپ: ۱۴۰۳/۰۱/۰۱

واژه‌های کلیدی:
باکتری افزاینده رشد گیاه
دی اکسید کربن
سالیسیلیک اسید
فتوسنتز
عملکرد

چکیده

جهان با چالش‌های مهمی از قبیل تغییر اقلیم، سیل، افزایش روز افزون جمعیت و انواع تنش‌های محیطی روبرو است. همه این‌ها می‌تواند کشاورزی را به طور مستقیم یا غیر مستقیم تحت تاثیر قرار دهد. خشکی یکی از مهمترین تنش‌های غیر زیستی و عامل محدود کننده تولید موفقیت آمیز محصولات گیاهی در سراسر جهان محسوب می‌شود و اثرات نامطلوبی بر فعالیت‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی گیاهان دارد. سازگاری به اثرات تنش خشکی نتیجه تغییر در مکانیسم‌های رشدی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی است که سبب تغییراتی در سرعت رشد، هدایت روزنه‌ای، فرآیند فتوسنتز و فعالیت‌های آنزیمی گیاهان می شود. تنش خشکی فتوسنتز را در گیاهان مختل می‌کند و به تدریج به دلیل بسته بودن روزنه‌ها جذب دی اکسید کربن را کاهش می‌دهد. علاوه بر این، تنش خشکی بر پایداری غشای سلولی تأثیر می‌گذارد و روابط آبی گیاه را با کاهش در بهره وری مصرف آب مختل می‌کند. برای مواجهه با این شرایط، گیاهان مکانیسم‌های متفاوتی را اتخاذ می‌کنند. مدیریت صحیح برای جلوگیری از اثرات نامطلوب تنش خشکی بسیار مهم است. امروزه محققان با استفاده از محلول پاشی با هورمون یا شبه هورمون‌ها، باکتری‌های افزاینده رشد گیاه، میکوریزا، استفاده از ارقام مقاوم و به نژادی در تلاش هستند تا اثرات تنش خشکی را کاهش بدهند. در این مقاله، ما به بررسی اثرات تنش خشکی بر برخی ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان پرداخته ایم. همچنین برخی از روش‌های مدیریت زراعی برای غلبه بر اثرات مخرب تنش خشکی پیشنهاد شده است.

استناد: فتحی، امین؛ ملکی، عباس؛ ناصری، رحیم. (۱۴۰۳). مروری بر اثرات تنش خشکی در گیاهان و برخی راهکارهای موثر در مدیریت زراعی. *فیزیولوژی محیطی گیاهی*، ۱۹(۱)، ۱۴۵-۱۲۱.

ناشر: دانشگاه آزاد اسلامی، واحد گرگان

© نویسندگان.

مقدمه

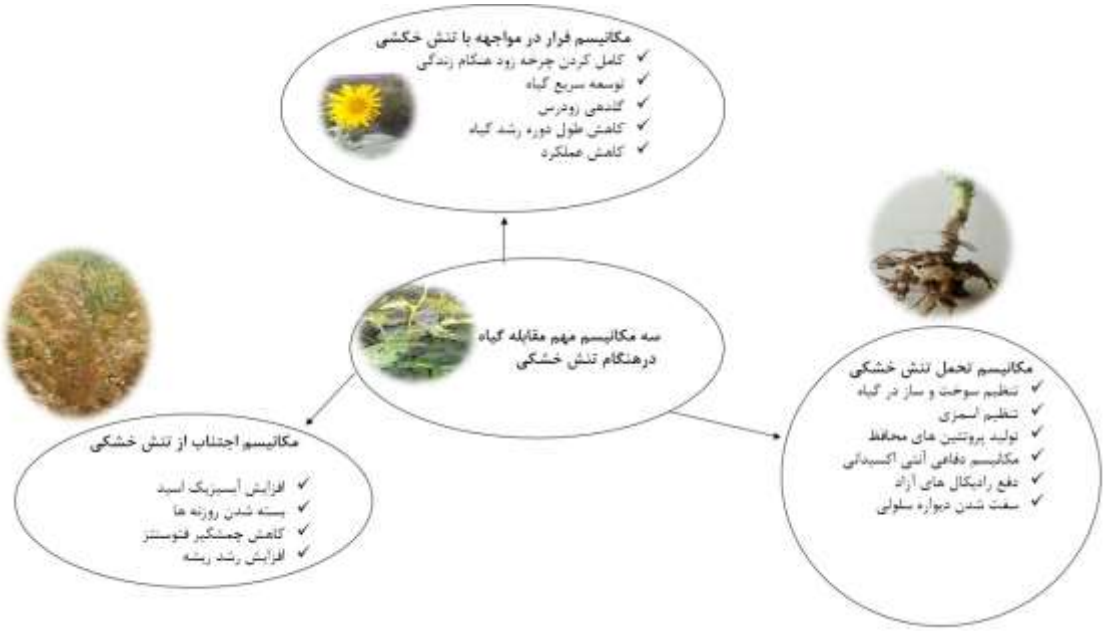
کمبود آب و تنش خشکی عامل مهمی برای کاهش محصول و به چالش کشیدن امنیت غذایی، به ویژه در مناطق خشک و نیمه خشک است. یکی از مهمترین چالش‌های کشاورزی تنش خشکی می‌باشد (Tardieu et al., 2014). منابع آب برای مصارف کشاورزی در جهان به ویژه در مناطق خشک و نیمه خشک محدود می‌باشد که می‌تواند امنیت غذایی را تحت تاثیر قرار دهد. اثرات تنش خشکی در کشاورزی به دلیل کاهش منابع آب و رشد نگران کننده جمعیت جهان، افزایش نیاز به مواد غذایی را تشدید می‌کند (Taheri et al., 2021; O'Connell et al., 2019). از طرفی حدود ۹۵-۸۵ درصد زیست توده گیاه از آب تشکیل شده است، که در فرآیندهایی مختلف فیزیولوژیکی از جمله بسیاری از جنبه‌های رشد، نمو و متابولیسم گیاه نقش حیاتی دارد (Seleiman et al., 2021). تنش خشکی هنگامی رخ می دهد که آب موجود در خاک کاهش یابد و شرایط جوی نیز به خروج آب از طریق تعرق و تبخیر کمک کند. اگر این کمبود آب در گیاه با استفاده از آبیاری جبران شود گیاه به حالت نرمال خود ادامه می‌دهد و اگر در مدت زمانی بیشتر از حالت معمول، آبیاری صورت گیرد محققان آن را در پژوهش‌ها به صورت قطع آبیاری یا افزایش دور آبیاری بیان می‌کنند. این در حالتی است که کشاورز به منابع آبی دسترسی ندارد و مدت زمان بیشتری طول می‌کشد که گیاه نیاز آبی خود را با استفاده از آبیاری تامین کند، در این مرحله تنش خشکی که در گیاه اتفاق می‌افتد عملکرد گیاه را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Salehi-Lisar and Bakhshayeshan-Agdam, 2020; Daryanto et al., 2017). کمبود آب در دسترس ریشه سبب می‌شود که گیاه پاسخ‌های متفاوتی از خود نشان می‌دهد. اولین نشانه کمبود آب در گیاه در حالت و شکل ظاهری برگ‌ها اتفاق می‌افتد. در این مرحله با آبیاری، گیاه به حالت اولیه خود بر می‌گردد. اگر مدت زمان تنش خشکی طولانی تر شود گیاه تغییرات بیشتری در برگ‌ها از خود نشان می‌دهد از جمله زرد شدن برگ‌ها و پژمردگی دائم. در حالت پژمردگی دائم علاوه بر شکل ظاهری برگ‌ها مکانیسم‌های درونی آن نیز مختل شده و در نتیجه گیاه از بین می‌رود. بهبود تحمل به خشکی در گیاهان زراعی بسیار ضروری می‌باشد. به نژادی گیاهان زراعی در تحمل به تنش خشکی یک رویکرد امیدوارکننده در جهان است. ایران در منطقه خشک و نیمه خشکی قرار دارد و میزان نزولات جوی در آن بسیار متغییر می‌باشد. در بین تنش‌های محیطی، تنش خشکی بسیاری از محصولات کشاورزی را تحت تاثیر قرار می‌دهد. همچنین برای پاسخگویی به تقاضای مواد غذایی در آینده برای جمعیت در حال رشد محققان به دنبال راهکارهایی هستند تا عملکرد تاثیر کمتری تحت شرایط تغییر اقلیم و تنش‌های محیطی به ویژه تنش خشکی قرار گیرد. بنابراین هدف این مقاله ترویج استفاده از گیاهان مقاوم به خشکی و راهکارهای اقتصادی و مقرون به صرفه برای کاهش اثرات ناشی از تنش خشکی با مدیریت صحیح زراعی می‌باشد. در ادامه بررسی مکانیسم‌های مقاومتی در گیاه و انواع آن بحث شده است.

مقاومت به تنش خشکی: با توجه به کاهش نزولات جوی، قرار گرفتن گیاهان در معرض تنش خشکی اجتناب‌پذیر است. توانایی ادامه رشد و فتوسنتز در تنش خشکی به پتانسیل ژنتیکی گیاه وابسته است که به‌صورت مکانیسم‌های فیزیولوژیکی و یا مولکولی نشان داده می‌شود (Maleki et al., 2020). مکانیسم‌های که باعث تحمل بیشتر گیاهان در برابر اثرات تنش خشکی می‌شود از طریق تکامل ایجاد شده است (Batool et al., 2020). پرهیز، فرار و تحمل به

تنش سه استراتژی اصلی برای بقا هستند که گیاهان هنگام مواجهه با تنش خشکی از آن‌ها استفاده می‌کنند بنابراین، پاسخ گیاهان به تنش خشکی از سطوح مولکولی تا سطح گیاه متفاوت است (Galindo et al., 2020; Seleiman et al., 2021). مقاومت به خشکی عبارت است از قدرت یک گیاه که بتواند بدون اثر منفی بر روی عمل فتوسنتز، تعرق کمتری داشته باشد یا به عبارت دیگر قدرت رشد یک گیاه که بتواند آب را با مقدار بالاتر و یا مساوی میزان تعرق گیاه از خاک جذب نماید. لذا گیاهان مقاوم به خشکی آن‌هایی هستند که قادرند در شرایط تنش خشکی رشد و از نظر اقتصادی محصول تولید کنند. مقاومت در گیاهان را با دو حالت می‌توان ارزیابی کرد. در حالت اول رشد و نمو گیاهان در شرایط خشکی نسبت به حالت عدم تنش عملکرد نسبی و قابل قبولی را تولید کند. حالت دوم توانایی گیاه برای زنده ماندن در شرایط تنش خشکی بدون توجه به عملکرد قابل قبول می‌باشد. بنابراین حالت اول بیشترین توجه محققان را به خود جلب کرده تا راهکارهایی برای افزایش عملکرد در شرایط تنش پیدا کنند. مکانیسم مقاومت در برابر خشکسالی، در میان گونه‌های گیاهی متفاوت است (Seleiman et al., 2021). توانایی گیاهان برای مقاومت به تنش‌های محیطی بستگی به نوع، شدت و مدت تنش و همچنین گونه گیاهی و مرحله وقوع تنش دارد (Maleki et al., 2011; Gray and Brady, 2016). گیاهان از طریق توانایی کاهش استفاده از منابع خود توانایی مقابله با شرایط نامساعد محیطی مانند خشکی را دارند (Osakabe et al., 2014; Bielach et al., 2017). بین رشد گیاه و در دسترس بودن آب یک ارتباط قوی وجود دارد. در شرایط تنش، رشد گیاهان دچار اختلال می‌شود در نتیجه قابلیت گسترش دیواره سلول و فشار تورگر کاهش پیدا می‌کند. برای مقابله با کمبود آب، تحت تاثیر تنظیم فشار اسمزی گیاهان از طریق افزایش قند ریشه و برگ حفظ می‌شود، و رشد نسبتاً بیشتر ریشه در مقایسه با شاخساره در گیاهان تحت تنش خشکی مشاهده شده است (Seleiman et al., 2019; Miranda et al., 2021). در شکل یک مکانیسم‌های گیاهان در برابر تنش خشکی را نشان می‌دهد.

مکانیسم فرار: برخی از گیاهان برای فرار از اثرات مخرب تنش خشکی بر گیاهان از مکانیزم‌هایی شامل توسعه سریع گیاه و کوتاه شدن چرخه زندگی استفاده می‌کنند (Álvarez et al., 2018). در میان این مکانیسم‌ها، شاید گلدهی زودرس بهترین سازگاری با فرار باشد (Tekle and Alemu, 2016) ، اگر چه این مکانیسم می‌تواند در برخی موارد به معنی کاهش قابل توجهی طول دوره رشد گیاه و عملکرد نهایی در گیاه باشد (Blum, 2011). این نوع مکانیسم بیشتر در مراتع و گیاهان علفی دیده می‌شود که سریعا رشد و نمو خود را با استفاده از مکانیسم فرار تکمیل می‌کنند.

مکانیسم اجتناب: در استراتژی اجتناب در مواجهه با تنش خشکی، پتانسیل آب گیاه از طریق هدایت روزنه‌ای در تلفات تعرق و افزایش جذب آب از سیستم‌های ریشه‌ای حفظ می‌شود (Dobra et al., 2010). ویژگی‌های دیگری نیز در برخی گیاهان هستند که به اجتناب از تنش خشکی کمک می‌کنند مانند وجود برگ‌های مویی و پوستی ممکن است به حفظ پتانسیل بالای آب در بافت‌های گیاه کمک کند (Boulard et al., 2017). مکانیسم اجتناب یک مکانیسم ژنتیکی است که این مکانیسم در بیشتر گیاهان زراعی دیده می‌شود. به طور مثال در ذرت در شرایط تنش خشکی مکانیسم اجتناب به صورت لوله‌ای شدن برگ‌ها برای کاهش سطح تعرق و افزایش در رشد ریشه خود سبب مقاومت به کمبود آب می‌شود.



شکل ۱: مکانیسم‌های گیاهان در برابر تنش خشکی

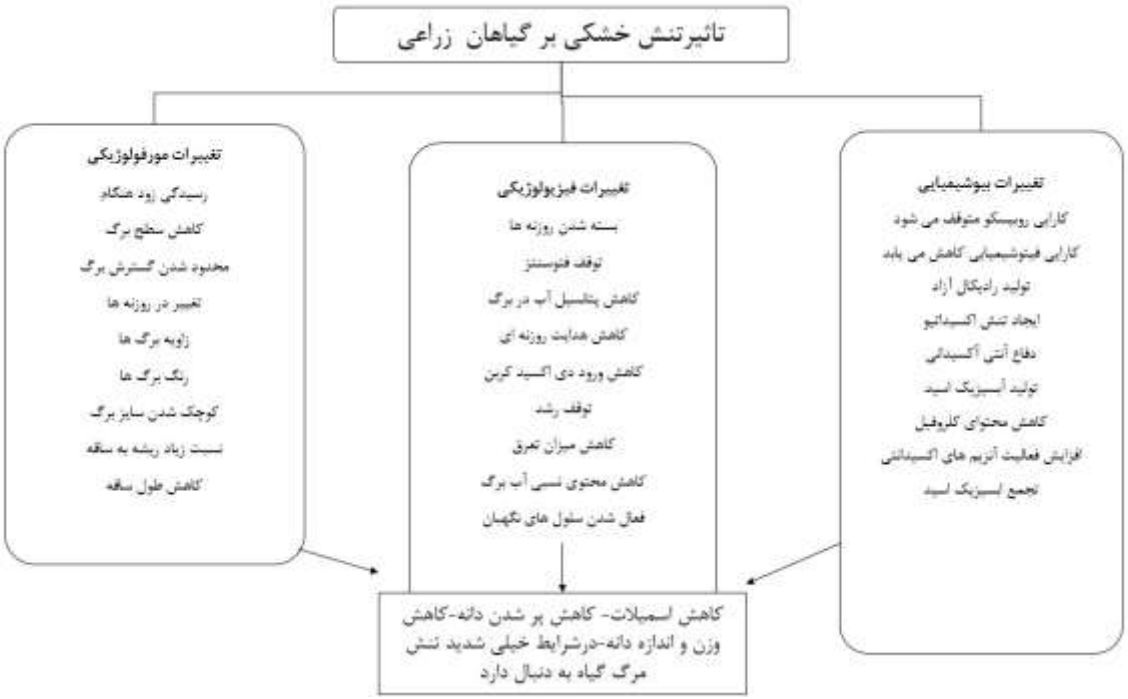
مکانیسم تحمل: مقاومت گیاه در برابر تنش خشکی با کاهش سطح و تعداد برگ همراه است که سبب کاهش تعرق، افزایش جذب آب از خاک و در نهایت افزایش مقاومت می شود. احتمالا کاهش در سطح برگ به دلیل کاهش تقسیم سلولی، پیری و ریزش برگ باشد (Setayesh-Mehr and Ganjeali, 2013; da Silva Lobato et al., 2008; Osuagwu et al., 2010). کمبود آب به دلیل کمبود رطوبت یا عدم وجود بارندگی که باعث کاهش محتوای رطوبت خاک یا پتانسیل کم آب در قسمت‌های هوایی گیاه از جمله برگ و ساقه اتفاق می‌افتد (Ristvey et al., 2019). وقتی که این حالت اتفاق می‌افتد، میزان از دست دادن آب از طریق تعرق از برگ‌ها از میزان جذب آب از طریق ریشه در محیط‌های خشک بیشتر است (Goche et al., 2020). در این وضعیت ریشه از طریق گسترش خود در تلاش برای جذب بیشتر آب است و این یک ویژگی سازگاری گیاهان است برای به حداقل رساندن از دست دادن آب زمانی که کمبود آب وجود دارد (Martínez- Vilalta et al., 2017).

مکانیسم تحمل سازگار در سطح سیستم فتوسنتز گیاه شامل کاهش در سطح برگ گیاه و محدودیت در گسترش برگ‌های جدید که به گیاه اجازه می‌دهد کمبود آب را در محیط‌های خشک تحمل کند (Zhang et al., 2019). این ساختارها با افزایش میزان بازتاب نور در برگ، دمای برگ را کاهش می‌دهند (Seleiman et al., 2019). از این رو میزان از دست دادن آب از طریق تعرق برگ کاهش می‌یابد (Tiwari et al., 2021). با این حال، به طور کلی پذیرفته شده است که تغییرات در سیستم ریشه، از جمله افزایش اندازه ریشه، تراکم، گسترش و سرعت رشد، طول ریشه‌ها، نشان دهنده استراتژی اصلی گیاهان متحمل به خشکی برای مقابله با کمبود آب است (Tzortzakis et al., 2020). مکانیسم‌های دیگری مانند تنظیم اسمزی، مکانیسم دفاعی آنتی اکسیدانی، تجمع املاح، پویایی متابولیکی و بیوشیمیایی بسته‌شدن روزنه و افزایش نسبت ریشه به شاخساره از دیگر راهکارهای رایج است که به گیاهان

اجازه می‌دهد تا میزان زیادی اثرات منفی تنش خشکی را تحمل کند (López-Galiano et al., 2019).

اثرات تنش خشکی بر مورفولوژیکی، فیزیولـوژی و بیوشیمیایی گیاهان

اثر مورفولوژیکی تنش خشکی: ریشه اولـین قسـمت از گیاه است که در معرض تنش خشکی (کمبـود آب) قرار دارد زیرا تنش آبی ناشی از کمبود یا بیش از حـد بودن آب در خاک اتفاق می‌افتـد (Kim et al., 2020). وظیفه ریشـه در خـاک جـذب آب و مـواد غـذایی و همچنین اسـتقرار گیـاه در خـاک مـی‌باشـد. بنـابراین شناخت خصوصـیات مورفولـوژیکی و فیزیولـوژیکی ریشه در جهت رشد سـاقه و در نهایـت تولیـد حـائز اهمیت می‌باشد (Ghosh and Xu, 2014). در شـرایط تنش خشکی نسبت ریشه به ساقه افزایش پیدا می‌کنـد که دلیل عمده آن کاهش اندام هوایی نسبت بـه ریشـه است. جذب آب توسط سیستم ریشه اهمیـت زیـادی دارد. سیستم‌های ریشه‌ای گسترده و عمیق قادر هستند که رطوبت را از بخش‌های پایینی خاک جـذب کننـد. بنابراین توسعه در سیسـتم ریشـه ای، باعـث افـزایش بهـره وری در جـذب آب از خـاک در شـرایط تـنش خشـکی مـی‌باشـد (Setayesh-Mehr and Ganjeali, 2013). در شرایط تـنش جـذب مـواد غـذایی توسـط ریشه‌ها و انتقال این مواد به طـرف سـاقه کـاهش پیـدا می‌کند که به دلیـل محـدود شـدن در سـرعت تعـرق، کاهش قابلیت نفوذ غشایی و آسیب رساندن بـه انتقـال فعال این کاهش اتفاق می‌افتد. با این حال جذب مـواد غـذایی در شـرایط تـنش خشـکی از خـاک بـا میـزان رطوبت خاک همبستگی دارد، به طوری که بـا کـاهش در میزان رطوبت خاک جریان انتشاری مواد غـذایی از خاک به سطح ریشه‌ها کاهش پیدا مـی‌کنـد (Arndt et al., 2001). افزایش نسـبت ریشـه بـه سـاقه و کـاهش سطح برگ دو پاسخ مهم گیاه به تـنش خشـکی اسـت. دسترسی بـه آب نقـش مهمـی در سـاختار بـرگ دارد بنابراین در شرایط تـنش خشـکی پاسـخ سـطح بـرگ نسبت به ریشه و ساقه بیشتر اسـت. (Setayesh-Mehr and Ganjeali, 2013). در شکل دو نمـودار شـماتیک از تـاثیر تـنش خشـکی بـر گیاهـان زراعـی را نشـان می‌دهد. تنش با تأثیر بر رشـد، پارامترهـای فنولـوژی، میزان فتوسنتز، باعث تاثیر بر روابـط تغذیـه‌ای و آبـی گیـاه و کـاهش تـنفس در گیـاه مـی‌شـود (Abid et al. 2016). تـنش خشـکی سـبب ایجـاد رادیکال‌های آزاد اکسیژن می‌شود که سبب افـزایش در میـزان پراکسیداسـیون چربـی و تـنش اکسـیداتیو در گیاهان می‌شود که اثرات آن در خصوصـیات ظـاهری برگ و ارتفاع گیاهان مشـاهده مـی‌شـود (Das et al., 2021). پژمردگـی، ریـزش و پـیچ خـوردن بـرگ‌هـا، بسته‌شدن روزنه‌ها و کاهش در بزرگ‌شـدن سـلول‌هـا می‌تواند دلیل کاهش سطح برگ تحـت شـرایط تـنش باشد. در هنگام اغاز تنش خشکی، کمبـود آب باعـث ممانعت از طویل‌شدن سلول در برگ می‌شود، و سطح پایین برگ منجر به کاهش جذب آب از خاک می‌شود و تعرق کاهش می‌یابـد (Thinley and Dorji, 2021; Fathi and Tari, 2016). بعضی از اثرات تنش خشکی بر گیاهان در جدول ۱ نشان داده شده است.



شکل ۲: اثرات تنش خشکی بر ویژگی‌های مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان زراعی

اثر فیزیولوژی تنش خشکی: بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی تعیین کننده عملکرد در گیاهان در پاسخ به تنش خشکی، عملکرد بسیاری از فرآیندها را به روشی پیچیده از عوامل فیزیولوژیکی را تحت تاثیر قرار می‌دهد. بنابراین، تفسیر نحوه تجمع، ترکیب و نمایش گیاهان در فرایندهای فیزیولوژیکی در حال تغییر و نامحدود در طول کل چرخه زندگی محصولات زراعی برای تنش آبی مشکل است (Farooq et al., 2009). گیاه در برخورد با تنش خشکی، در مرحله اول با جذب آب و تغییر پتانسیل آب، بین تعرق و جذب آب تعادل ایجاد می‌کند و با ادامه تنش با تغییر در رشد ریشه و افزایش نسبت ریشه به ساقه، افزایش ظرفیت نگهداری آب بافت‌ها، افزایش نفوذپذیری ریشه به آب و افزایش ضخامت کوتیکول برگ‌ها میزان آب خود را کنترل می‌کند و برای حفظ آب در سلول‌های خود تغییراتی در ساختمان و متابولیت‌های خود مانند سخت‌شدن دیواره سلولی، تجمع موادی مانند پرولین و گلایسین بتائین و ثابت نگهداشتن فشار تورگر انجام می‌دهد (Verslues et al., 2006). برگ‌ها اندام اصلی فتوسنتز کننده درگیاه می‌باشند، بنابراین افزایش شاخص سطح برگ موجب ایجاد مبدأ فیزیولوژیکی کافی جهت استفاده هر چه بیشتر از نور دریافتی و تأمین مواد پرورده لازم برای پر کردن دانه و افزایش عملکرد می‌گردد. کاهش شدید عملکرد و اجزای آن در شرایط تنش خشکی شدید ر ا می‌توان به علت کاهش شدید فتوسنتز و توقف کلروفیل سازی، کاهش فعایت آنزیم‌های احیا کننده نیترات و افزایش آنزیم‌های هیدرولیز کننده می‌شود (Maleki et al., 2020). کمبود آب یک تنش بحرانی است که سبب محدود شدن رشد می‌شود که در نهایت عملکرد محصول را کاهش می‌دهد (Nazim et al., 2021; Fathi and Kardoni, 2020). تنش خشکی باعث کاهش قابل توجه روند رشد، اجزای عملکرد، ماده خشک و عملکرد کمی و کیفی در انواع مختلف محصولات زراعی خشکی می‌شود. گزارش شده است که تنش خشکی سبب

کاهش عملکرد در محصولات مختلف ازقبیل گندم ٦٤ درصد، جو ٥٠ درصد، ذرت ٦٣ تا ٨٧ درصد، برنج ٥٣ تا ٩٢ درصد، سویا ٤٦ تا ٧١ درصد، نخود ٥٥-٦٥ درصد و آفتابگردان ٦٠ درصد می‌شود (Hussain et al., 2019). دسترسی به عناصر غذایی در خاک تحت تاثیر تنش خشکی کاهش پیدا می‌کند. بنابراین اثر تنش بر هر یک از اجزای تشکیل دهنده عملکرد گیاه زراعی می‌تواند منجر به کاهش در میزان عملکرد شود و در صورت نبود آب کافی نه تنها رشد گیاه به واسطه کمبود آب بلکه به دلیل کمبود در جذب عناصر غذایی قابل دسترس کاهش می‌یابد (Ezati et al., 2020).

فعالیت‌های بیوشیمیایی: تنش خشکی بسیاری از فعالیت‌های بیوشیمیایی در گیاهان را مختل می‌کند. تنش خشکی سبب ایجاد آسیب‌های اکسیداتیو توسط گونه‌های فعال اکسیژن شامل رادیکال هیدروکسیل، پراکسید هیدروژن و رادیکال سوپراکسید می‌باشد (Kheiri Sis et al., 2021). تولید گونه‌های اکسیژن فعال سبب تخریب کلروفیل به دلیل جدا شدن زنجیره فیتولی از حلقه پورفیرین، پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء و تخریب پروتئین‌ها می‌شود (Li-ping et al., 2006; Kovacik et al., 2014). با این حال مطالعات زیادی حاکی از افزایش تجمع گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط تنش خشکی گزارش شده است. در شرایط تنش خشکی تجمع گونه‌های فعال اکسیژن در سلول، سبب آسیب رساندن به لیپیدهای غشا، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک می‌شود(Kheiri Sis et al., 2021). در طی فتوسنتز تحت وضعیت کم آبی، نشت بالای الکترون به سمت O_2 اتفاق می‌افتد و انواع مختلف رادیکال‌های آزاد نظیر پراکسید هیدروژن، سوپراکسید، رادیکال هیدروکسیل و رادیکال اکسیژن تولید می‌کند. گیاهان جهت مقابله با تنش اکسیداتیو ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن، ساز و کارهای آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی دارند (Miller et al., 2010). سیستم آنزیمی شامل آنزیم‌های سوپراکساید دیسموتاز، گلوتاتیون ردوکتاز، پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز می‌باشد که در پاک‌سازی مولکول‌های هیدروژن پراکسیداز تولید شده در سلول، نقش ایفا می‌کنند (Ariano et al., 2005). گیاهان نمی‌توانند از تنش‌های محیطی مختلف فرار کنند بنابراین به مکانیسم‌هایی نیاز دارند که تنش‌ها را شناسایی و به آن‌ها واکنش نشان دهند (Ranjan et al., 2001). تنظیم اسمزی یکی از این مکانیسم‌ها می‌باشد. تنظیم اسمزی، نوعی سازگاری به تنش خشکی است که از طریق تجمع مواد محلول درون سلول‌ها، می‌تواند منجر به حفظ تورژسانس سلول‌ها و فرآیندهای وابسته به آن در پتانسیل‌های پایین آب شود (Turkan, 2011). پرولین یکی از اسیدآمینه‌های فعال در پدیده تنظیم اسمزی است که در تنظیم اسمزی درون سلول نقش به سزایی دارد (Mohammadi et al., 2011). پرولین سبب محافظت از ساختارهای سلولی و پایداری آنزیم‌ها می‌گردد (KaviKishor, et al., 2005). قندهای محلول یکی دیگر از محافظت کننده‌های اسمزی در جهت تنظیم اسمزی سلول می‌باشند (Patger et al., 2005). پژوهشگران گزارش کردند که میزان پرولین، قندهای محلول، فعالیت آنزیم کاتالاز، پلی فنل اکسیداز و پراکسیداز در گیاه جو تحت تنش خشکی افزایش یافت (Movludi et al., 2014). کمبود آب موجب تغییر در محتوای کلروفیل می‌شود، به طوری که در گیاه شوید تنش خشکی تاثیر معنی‌داری بر میزان کلروفیل a و b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدهای بخش هوایی داشته است، که با افزایش شدت تنش خشکی، کاروتنوئیدها و محتوای کلروفیل به طور معنی‌داری کاهش یافتند (Marcin´ska et al., 2013). تحت شرایط تنش خشکی فعالیت گونه‌های

فعال اکسیژن باعث بروز صدماتی مثل غیرفعال شدن آنزیم‌ها و تغییر ساختار پروتئین‌ها و از بین رفتن رنگدانه‌های کلروفیل می‌گردد (Kheiri Sis et al., 2021). میزان پروتئین برگ و غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی کاهش یافت، احتمالا کاهش سنتز یا تجزیه پروتئین‌ها در شرایط تنش به علت افزایش فعالیت آنزیم‌های پروتئاز باشد. غلظت بیشتر پروتئین با حفظ کلروفیل برگ موجب دوام فتوسنتز و افزایش مقاومت به خشکی می‌شود (Farooq et al., 2009; Kheiri Sis et al., 2021; Maleki et al., 2020).

فتوسنتز: فتوسنتز گیاهان، تحت تأثیر شرایط محیطی به ویژه تنش خشکی قرار می‌گیرد. بنابراین توانایی حیات گیاه و ادامه رشد تکاملی گیاه و فتوسنتز در تنش خشکی به پتانسیل ژنتیکی آن گیاه وابسته می‌باشد که به صورت واکنش‌هایی در سطح فیزیولوژیکی و مولکولی در گیاه بروز می‌کند (Maleki et al., 2020). تنش خشکی از طریق کاهش آب واکوئل و اندازه سلول سبب کاهش آب برگ می‌شود. علت کاهش آب برگ باز شدن روزنه‌ها و خروج آب به صورت تعرق از گیاه است و ازآنجایی که رطوبت در دسترس گیاه و ریشه‌ها کم است، رشد ریشه‌های گیاه افزایش می یابد تا جذب آب افزایش یابد ولی چون رطوبت خاک کم است این امر نمی‌تواند آب خارج شده از گیاه را تأمین نماید درنتیجه، آب برگ کاهش می یابد. بروز این فرایندها از فتوسنتز گیاه ممانعت نموده، باعث تغییر در محتوای کلروفیل و صدمه به ساختارهای فتوسنتزی می شود (Anjum et al., 2017; Per et al., 2018).

تنظیم تعرق برگ از طریق بسته شدن روزنه‌ها ممکن است به‌عنوان سازوکار مقاومت به خشکی عمل نماید، اما اجتناب از تنش که بدین ترتیب حاصل می‌شود ممکن است سبب توقف فتوسنتز شود و نامطلوب باشد، عدم کارایی دستگاه فتوسنتزی و آسیب دیدن آن در اثر کمبود آب به مصرف نشدن دی اکسیدکربن و افزایش غلظت آن منجر می‌شود (Ashraf and Harris, 2013). تعرق روزنه ای بالا احتمالاً منجر به اسیمیلاسیون بیشتر دی اکسیدکربن و در نهایت بیوماس و عملکرد بیش تر می‌شود (Zaharieva et al., 2001). با افزایش شدت تنش، هدایت مزوفیلی بیش از هدایت روزنه ای تحت تأثیر قرار می‌گیرد، لذا با وجود کاهش هدایت روزنه ای و محدود شدن ورود دی اکسیدکربن به داخل روزنه‌ها به علت افت کارایی کربوکسیلاسیون و کاهش مصرف دی اکسیدکربن، غلظت آن در زیر اتاقک روزنه‌ای افزایش می‌یابد (Yamori et al., 2014).

رنگیزه‌های فتوسنتزی: کلروفیل جزء اصلی کلروپلاست است که نقش بسزایی در فتوسنتز دارد. رنگدانه‌های کلروفیل برای گیاهان برای گرفتن نور و استفاده در عملکرد فتوسنتز ضروری هستند (Hussain et al., 2019). کلروفیل‌ها از عمده ترین ماکرومولکول‌ها و مهم‌ترین رنگدانه‌های جذب کننده نور در غشاهای تیلاکوئیدی می باشند که در تنش‌های محیطی از قبیل خشکی، شوری، نوری حرارتی و فلزات سنگین آسیب می‌بینند (Lichtenthaler and Babani, 2000). تحت تأثیر تنش خشکی محتوی کلروفیلی برگ تغییر و فعالیت آنزیم‌های چرخه کالوین در فرایند فتوسنتز کاهش می یابد (Hussain et al., 2019; Cruz de Carvalho, 2008; He et al., 2005). کاهش کلروفیل معمولاً به آسیب غشا سلولی و غشاهای تیلاکوئیدی و حساسیت برگ‌ها نسبت داده می شود (Zhao et al., 2007). اثر تنش خشکی بر غشای تیلاکوئیدی به طور قابل توجه ای سبب کاهش غلظت کلروفیل a و b در گیاهان تحت می‌شود (Anjum et al., 2017).

جدول ۱: اثرات تنش خشکی بر خصوصیات مورفولوژی، فیزیولوژی و بیوشیمیایی گیاهان

گونه گیاهی	تیمار تنش	اثرات تنش	منبع
سویا	آبیاری مطلوب، تنش ملایم، تنش متوسط و تنش شدید	نتایج نشان داد که اثر رژیم آبیاری بر عملکرد دانه، پروتئین، عملکرد پروتئین، روغن، عملکرد روغن، محتوای آب نسبی، معنی دار بود.	Ghanbari et al., 2019
نخود	۱۰۰، ۷۵، ۵۰ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی	تنش خشکی پتانسیل آب برگ و کارایی فتوسیستم II را کاهش و مقاومت روزنه‌ای، میزان پرولین و فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز را به طور معنی‌داری افزایش داد.	Ramazan Nejad et al., 2013
ذرت	تنش خشکی براساس ۴۰، ۶۰ و ۷۵ درصد تخلیه رطوبتی	تنش خشکی سبب تغییر در تعادل هورمونی گیاه ذرت شده و افزایش میزان پرولین، قندهای محلول و آبسزیک اسید و کاهش ایندول استیک اسید، جیبرلین و سیتوکینین را القاء می‌کند.	Ansari et al., 2015
کلپوره	تیمارهای رطوبتی ۱۰۰، ۷۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی	نتایج نشان داد صفات مورفولوژیکی شامل طول ساقه، وزن تر و خشک اندام هوایی با افزایش تنش خشکی کاهش یافت. همچنین تنش خشکی موجب افزایش طول ریشه، محتوای پرولین و ترکیبات فنلی، کاهش محتوای کلروفیل a ، b، کلروفیل کل و محتوای پروتئین گردید.	Tohidi et al., 2021
کلزا	آبیاری عادی یا شاهد، قطع آبیاری در مرحله ساقه‌رفتن، قطع آبیاری در آغاز گلدهی، قطع آبیاری در آغاز غلاف‌دهی	با به تاخیر افتادن اعمال تنش خشکی درصد روغن به طور معنی داری کاهش یافت. تاثیر تنش خشکی بر اسید چرب اشباع معنی دار بود ولی اسید چرب غیراشباع تحت تاثیر تنش خشکی قرار نگرفت. نتایج نشان داد که اثر تنش خشکی بر عملکرد دانه، پروتئین، شاخص برداشت، درصدروغن، عملکرد بیولوژیک معنی دار بود.	Ezati et al., 2020
بلندمازو	تنش کم‌آبی در سه سطح ۴۰، ۷۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی	نتایج نشان داد که تنش خشکی بر تبادلات گازی شامل فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق و نیز پتانسیل آبی برگ، رویش قطری و ارتفاعی و وزن خشک ریشه، ساقه تاثیر معنی داری داشت. کمبود آب تا ۴۰ درصد ظرفیت زراعی سبب کاهش ۵۱ و ۶۸ درصد به ترتیب در میزان فتوسنتز وهدایت روزنه‌ای شد.	Zoghi et al., 2019
مرزه	سطوح مختلف خشکی (۲۵،۵۰، ۷۵ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی)	افزایش سطوح تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه، محتوای کلروفیل و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، فنل، پرولین و درصد اسانس اندام هوایی گردید.	Danaee and Abdossi., 2021
درمنه دشتی	رژیم آبیاری (شاهد، ۳۰، ۵۰ و ۷۰ درصد ظرفیت زراعی	تنش خشکی سبب افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز، سوپر اکسیددیسموتاز و کاتالاز شد. بالاترین میزان فعالیت این آنزیم‌ها در تیمار خشکی ۳۰ درصد ظرفیت زراعی بدست آمد.	Abbasi et al., 2021
گندم	تنش خشکی در سه سطح (۸۵ درصد، ۶۵ درصد ظرفیت زراعی و شاهد)	تنش خشکی بر میزان پروتئین کل، قند محلول، رنگدانه آنتوسیانین و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (کاتالاز، پراکسیداز و پلی‌فنل‌اکسیداز) و پرولین تاثیر معنی داری داشت.	Kheiri Sis et al., 2021

تنش‌های کم آبی نیز بر بخش نوری فتوسنتز و سیستم رنگیزه ای مؤثر واقع می شود. در واقع با افزایش مقدار تنش و یا کاهش پتانسیل آب خاک، روند تخریب رنگیزه‌های کلروفیل با سرعت بیشتری انجام می شود (Mittler,2002). گیاه جهت حفظ آب سلول اندام‌های مختلف در شرایط تنش خشکی، روزنه‌های خود را می‌بندد و میزان فتوسنتز به دلیل کمبود میزان دی اکسید کربن کاهش می‌یابد در این حالت میزان تشکیل رادیکال‌های فعال اکسیژن به ویژه رادیکال‌های سوپر اکسید در کلروپلاست برگ افزایش زیادی پیدا می کند. تخریب ماکرومولکول‌ها و پراکسیداسیون لیپیدهای غشا توسط رادیکال‌های آزاد صورت می‌گیرد (Sofo et al.,2004). یکی از مهمترین عللی که سبب کاهش رشد و توانایی فتوسنتزی گیاه در تنش‌های محیطی به ویژه تنش خشکی می‌شود اختلالاتی است که در تعادل میان تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن و مکانیسم‌های دفاعی برطرف کننده این رادیکال‌ها است که سبب تجمع گونه‌های فعال اکسیژن و القای تنش اکسیداتیو، خسارت به لیپیدهای غشا، پروتئین‌ها و سایر اجزای سلولی منجر می‌شود (Per et al., 2018).

روابط آبی در گیاه: محتوای نسبی آب، پتانسیل آب برگ، مقاومت روزنه‌ای، میزان تعرق، دمای برگ ویژگی‌های مهمی هستند که بر میزان آب در گیاه تأثیر می‌گذارند. در واقع محتوای نسبی آب معیاری برای وضعیت آب گیاه است که منعکس کننده فعالیت متابولیکی بافت‌ها در گیاه است و به عنوان معنی دارترین شاخص برای تحمل کم آبی استفاده می‌شود. کاهش محتوای نسبی آب در پاسخ به تنش خشکی در طیف وسیعی از گیاهان مشاهده شده است (Sallam et al., 2019). گیاه در برخورد با تنش خشکی، در مرحله اول با جذب آب و تغییر پتانسیل آب، بین تعرق و جذب آب تعادل ایجاد می‌کند و با ادامه تنش با تغییر در رشد ریشه و افزایش نسبت ریشه به ساقه، افزایش ظرفیت نگهداری آب بافت‌ها، افزایش نفوذپذیری ریشه به آب و افزایش ضخامت کوتیکول برگ‌ها میزان آب خود را کنترل می‌کند و برای حفظ آب در سلول‌های خود تغییراتی در ساختمان و متابولیت‌های خود مانند سخت شدن دیواره سلولی، تجمع موادی مانند پرولین و گلایسین بتائین و ثابت نگهداشتن فشار تورگر انجام می‌دهد (Verslues et al., 2006). در شرایط کم آبی گیاه برای جلوگیری از هدر رفت بیشتر آب روزنه‌های خود را می بندد که سبب کاهش یا توقف جریان آب از خاک به گیاه و به دنبال آن کاهش فشار تورگر و محتوی رطوبت نسبی آب برگ می‌شود (Beck et al., 2007).

جذب مواد غذایی: به طور کلی کاهش آب در شرایط تنش خشکی سبب محدودیت در جذب مواد غذایی و کاهش غلظت آن‌ها در بافت گیاهان زراعی می‌شود. اثر مهم آب کمبود آن در به دست آوردن جذب مواد غذایی توسط ریشه و انتقال به شاخساره می‌باشد. کاهش جذب مواد غذایی معدنی می‌تواند ناشی از تداخل در جذب مواد غذایی و مکانیسم تخلیه و کاهش جریان تعرق در گیاهان زراعی باشد (Garg, 2003; McWilliams, 2003). با این حال، واکنش گونه‌های گیاهی و ژنوتیپ نسبت به جذب مواد معدنی ممکن است تحت تنش خشکی متفاوت باشد به طور کلی، تنش رطوبتی باعث ایجاد افزایش در جذب نیتروژن، کاهش میزان فسفر و هیچ اثر قطعی در میزان پتاسیم ندارد (Garg, 2003). کاهش جذب و انتقال عناصر پر مصرف در گونه‌های مختلف احتمالا به دلیل کاهش حجم ریشه در خاک‌های خشک شده است. با این حال با کاهش آب در خاک تحرک فسفر کاهش پیدا می‌کند در نتیجه سبب کاهش جذب میزان فسفر در گیاه می‌شود (Sallam et al., 2019). از آنجایی که نیاز به مواد مغذی و آب ارتباط نزدیکی با هم دارند، کاربرد کود

احتمالاً باعث افزایش کارایی در استفاده از آب موجود محصولات می‌شود. این نشان دهنده یک تعامل قابل توجه بین کمبود رطوبت خاک و جذب مواد مغذی است مطالعات نشان می‌دهد که محصولات کشاورزی به باروری در شرایط خشک و نیمه خشک خاک اصلاح شده پاسخ مثبت می‌دهند (Farooq et al. 2009). در حال حاضر، بدیهی است که با افزایش کارایی مواد غذایی گیاه تحت تنش خشکی می‌توان عملکرد محصول را به طور قابل ملاحظه‌ای بهبود بخشید (Garg, 2003). به طور خلاصه، تنش خشکی در دسترس بودن، جذب، جابجایی و متابولیسم مواد غذایی را کاهش می‌دهد. کاهش تعرق ناشی از کمبود آب باعث کاهش جذب مواد مغذی و بهره وری استفاده از آن‌ها در گیاهان زراعی می‌شود.

سیستم دفاع آنتی آکسیدانی: تولید رادیکال‌های آزاد واکنش اولیه گیاهان به خشکسالی است و به عنوان پیام رسان ثانویه عمل می‌کند تا پیام بعدی واکنش‌های دفاعی در گیاهان را فعال کند (Farooq et al. 2009). در زمان تنش، رادیکال‌های آزاد مانند آنیون سوپراکسید، هیدروکسیل، رادیکال‌های آلوکسی و اکسیژن تک ظرفیتی تجمع و انباشته می‌شود که به ساختارهای سلولی و درشت مولکول‌ها آسیب می‌رساند (Farooq et al., 2017). رادیکال‌های آزاد در گیاهان بسته به تعادل ظریف بین تولید و پاکسازی دو نقش متفاوت دارد آن‌ها به عنوان یک مولکول سیگنال در غلظت‌های کمتر عمل می‌کنند. رادیکال‌های آزاد واسطه پاسخ‌های متعددی در سلول‌های گیاهی در محیط کم آبی قرار دارند. وقتی غلظت آن‌ها فراتر از مکانیسم دفاعی باشد رادیکال‌های آزاد باعث اکسیداسیون و آسیب به لیپیدها، پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک و مواد وراثتی مانند DNA که منجر به تغییر خواص ذاتی آن می‌شود که در نهایت سبب از بین رفتن مولکول‌های زیستی و مرگ سلولی می‌شود (Foyer and Noctor, 2005;Farooq et al., 2017). سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی رادیکال‌های آزاد در داخل سلول با دو روش آنزیمی و غیر آنزیمی انجام می‌شود. در طول تنش خشکی حفظ سطوح بالای آنتی اکسیدان یا القای آنزیم‌های آنتی اکسیدانی مکانیسم‌های سازگاری اثبات شده‌ای هستند (Farooq et al., 2017). آنزیم‌های آنتی اکسیدانی شامل سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، گلوتاتیون پراکسیداز، مونو هیدرواسکوربات ردوکتاز، دهیدرواسکوربات ردوکتاز و گلوتاتیون ردوکتاز است. از سوی دیگر درون سلول‌ها، آسکوربات، گلوتاتیون، کاروتنوئیدها، توکوفرول‌ها، آسکوربیک اسید و فنولیک‌ها به عنوان آنتی اکسیدان‌های غیر آنزیمی قوی عمل می‌کنند (Farooq et al., 2017). از بین آنتی اکسیدان‌های آنزیمی، سوپراکسید دیسموتاز به عنوان اولین خط دفاع از طریق سم‌زدایی رادیکال‌های سوپراکسید و پراکسید هیدروژن به آب و اکسیژن مولکولی عمل می‌کند در نتیجه از آسیب اکسیداتیو جلوگیری می‌کند (Noctor et al., 2000). نیمه رادیکال سوپراکسید دارای نیمه عمر کمتر از ۱ ثانیه است و به سرعت توسط سوپراکسید دیسموتاز به پراکسید هیدروژن دفع می‌شود، محصولی که نسبتاً پایدار است و می‌تواند توسط کاتالاز و پراکسیداز سم‌زدایی شود (Apel and Hirt, 2004). آسکوربات پراکسیداز یک آنزیم کلیدی در مسیر آسکوربات گلوتاتیون است به بازسازی $NADP^+$ کمک می‌کند و پراکسید هیدروژن را به آب تبدیل می‌کند(Jiménez et al., 1998). پراکسید هیدروژن توسط آسکوربات پراکسیداز حذف می‌شود و گلوتاتیون ردوکتاز و دهیدرواسکوربات ردوکتاز با ارائه یک بستر به این واکنش کمک می‌کنند. کاروتنوئیدها و سایر ترکیبات آن، علیرغم ظرفیت رادیکال‌های پراکسی لیپیدی و همچنین برای مهار پراکسیداسیون چربی و تولید سوپراکسید تحت نیروهای کم آبی توجه کمی به آن‌ها شده است

(Farooq et al. 2009). رونویسی از برخی از ژن‌های آنتی اکسیدان مانند گلوتاتیون ردوکتاز یا آسکوربات پراکسیداز در دوره برگشت از دوران کمبود آب بیشتر بود و به نظر می‌رسد در حفاظت از ساختمان سلولی در برابر آسیب گونه‌های فعال اکسیژن نقش داشته باشد (Ratnayaka et al., 2003). آسیب اکسیداتیو که در نتیجه تنش خشکی ایجاد می‌شود در بافت گیاه با عملکرد هماهنگ سیستم‌های آنتی اکسیدانی آنزیمی و غیر آنزیمی کاهش می‌یابد. بنابراین، برآیندی از فعالیت‌های آنزیمی آنتی اکسیدانی و یا بیان تجزیه و تحلیل برای ارزیابی سیستم حفاظتی برای محافظت از گیاه در برابر اثرات سمی رادیکال آزاد در طول تنش خشکی مهم تلقی می‌شود.

راهکارهای مدیریتی در شرایط تنش خشکی

اصلاح نباتات و استفاده از ارقام مقاوم به تنش خشکی: بهبود مقاومت در برابر تنش خشکی در گونه‌های زراعی از طریق اصلاح نباتات یک استراتژی اثبات شده است و انتظار می‌رود روش اصلی برای بهبود عملکرد باقی بماند (Farooq et al. 2014). با این حال، پیشرفت اصلاح نباتات اغلب توسط ژنتیک کمی بر اساس صفت و درک ناقص از مبنای فیزیولوژیکی مانع از پاسخ عملکرد محصول در شرایط تنش خشکی می‌شود (Torres et al. 2010). مقاومت نسبت به خشکی صفتی کمی است و روش اندازه گیری مستقیمی برای آن وجود دارد این امر باعث دشواری شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی می‌شود (Takeda & Matsuoka, 2008). غربالگری و انتخاب انبوه ممکن است برای به دست آوردن ویژگی‌های فنوتیپی مطلوب بر اساس صفات مفید باشد که به با عملکرد همبستگی دارد. با این حال، اغلب اوقات انجام دقیق فنوتیپ گیاهان زراعی برای یک صفت هدف به عنوان اکثر صفات فیزیولوژیکی آن دشوار است صفات با ارتباط قوی با استانه تحمل خشکی به تکنیک‌های پیچیده‌ای نیاز دارد و فقط می‌تواند برای گروه کمی از ژنوتیپ‌ها باشد (Farooq et al., 2017). تحمل به خشکی با شناسایی یک صفت که می‌تواند برای اندازه گیری اثر تنش خشکی بر گیاهان استفاده شود. همچنین به نژادی مستلزم تغییرات اساسی در مجموعه ویژگی‌های مربوطه است که در نهایت به عنوان تحمل به خشکی ظاهر می‌شود (Sallam et al., 2019; Maleki et al., 2013). تنش خشکی می‌تواند در هر مرحله رشدی رخ دهد و به شرایط محیطی بستگی دارد. از این رو، ژنوتیپ‌ها ممکن است برای تحمل به خشکی در مراحل رشد مرتبط و اغلب متفاوت مورد آزمایش قرار گیرند زیرا برخی از ژنوتیپ‌ها ممکن است در مرحله جوانه‌زنی خشکی را تحمل کنند، اما ممکن است همین ژنوتیپ در مرحله گلدهی بسیار حساس به خشکی باشد و یا بالعکس. این ویژگی تمایز بین ژنوتیپ‌های متحمل و حساس به تنش خشکی را نشان می‌دهد. بنابراین، در هر آزمایشی برای تعیین صفت‌های مناسب که صفات متحمل به خشکی هستند بسیار مهم است. و در اخر، تحمل به خشکی و عملکرد باید به موازات آن بهبود یابد زیرا کشاورزان باید تحت تنش خشکی محصولات کشاورزی خود را سودآور تولید کنند(Sallam et al., 2019).

سالیسیلیک اسید: یکی از ترکیباتی که در ایجاد تحمل و مقاومت در برابر تنش خشکی در گیاه مؤثر است ترکیب شبه هورمونی اسید سالیسیلیک است. اسید سالیسیلیک از ترکیبات فنلی است که در تعداد زیادی از گیاهان به وسیله سلول‌های ریشه تولید می‌شود و نقش مهمی در رشد و نمو گیاهان ایفا می کند (Sharma et al., 2020; Kaya et al., 2020; Maleki and Fathi, 2019). در واقع مکانیسم عمل اسید سالیسیلیک در برابر تنش خشکی به نقش آن در تنظیم آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و ترکیبات دارای گونه‌های اکسیژن فعال در گیاه بر می‌گردد. گزارش

شده است که کاربرد اسید سالیسیلیک در شرایط تنش مقدار هورمون‌های گیاهی را تغییر داده و مکانیسم‌های محافظت گیاهان در برابر تنش را فعال میکند(Fahad et al.,2015). محققـان اظهـار داشـتند کـه اسـید سالیسیلیک به طور قابل توجهی سبب افـزایش تحمـل به خشکی می‌شود و می‌تواند بـرای افـزایش و تثبیـت تولید محصول در شرایط تنش استفاده شود (Sharma et al., 2017; Sahraei et al., 2018). اسـید سالیسیلیک ویژگـی‌هـای فیزیولـوژیکی و بیوشـیمیایی گیاهان تحت تنش‌های غیر زیستی را تنظـیم نمـوده و نیز سبب مقاومت آن‌ها در برابر بیمـاری‌هـا مـی‌شـود. اسید سالیسیلیک به عنوان یک سیگنال مولکـولی مهـم در نوسانات گیاهی در پاسـخ بـه تـنش‌هـای محیطـی شناخته شده است و در تنش‌های غیر زیستی به ویـژه تنش خشکی در گیاهان افزایش پیـدا نمـوده و سـبب افزایش محتوای رنگیزه‌ها در شـرایط تـنش مـی‌شـود. اسید سالیسـیلیک اثـر خـود را بـر فتوسـنتز از طریـق عوامل روزنـه‌ای، رنگیـزه‌هـا، سـاختار کلروپلاسـت و آنزیم‌های دخیل در مراحـل فتوسـنتز اعمـال مـی‌کنـد (Ghai et al., 2002; Karami Chame et al., 2016). بنابراین، کاربرد اسـید سالیسـیلیک مـی‌توانـد نقش مهمی در تحمل به تنش خشکی به عنـوان یـک مـــادۀ تنظـــیم کننـــدۀ فراینـــدهای بیوشـــیمیایی و فیزیولوژیکی داشته باشد که با اثر بر آنـزیم‌هـای آنتـی اکسیدانی و تنظیم کننده‌های اسـمزی اثـرات ناشـی از تنش خشکی را کاهش می‌دهـد (Senaratna et al., 2000). کـــاربرد سالیســـیلیک بـــا افـــزایش فعالیـــت آنـــزیم‌هـــای آنتـــی‌اکســـیدانی همچـــون آســـکوربات پراکسیداز، سـوپر اکسـید دیسـموتاز و کاتـالاز سـبب کاهش مقدار مالون دی آلدئیـد و پراکسـید هیـدروژن تحـت تـنش خشـکی مـی‌گـردد (Abbadi *et al.*, 2015). بعضی از اثرات کاربرد سالیسیلیک بر گیاهـان در جدول دو نشان داده شده است (جدول ۲).

سیلیکون: سیلیکون جزء یکی از عناصر فراوان موجود در خاک است. به دلیل اینکه در دسته عناصر ضروری برای رشد گیاهان قرار نگرفته توجه زیـادی بـه نقـش بیولوژیکی آن در گیاه نشده اسـت. سـیلیکون دومـین عنصر فراوان بعـد از اکسـیژن در خـاک اسـت. همـه گیاهان ریشه ای در خاک حاوی مقداری سیلیکون در سلول‌ها و بافت‌های خود هستند (Olle, 2014). این عنصر یکـی از فراوانتـرین عناصـر معـدنی در بافـت گیاهی اسـت و رسـوب زیـاد آن در بافـت‌هـا باعـث افزایش استحکام در آن‌ها می‌گردد. هر چنـد در مـورد نقش سیلیکون در بیولوژی گیاه هنوز اطلاعات زیادی به دست بدست نیامده اسـت امـا تحقیقـات حـاکی از تاثیر مثبت سیلیکون بر روی گیاه در مواجـه بـا تـنش خشکی است (Etesami and Jeong, 2018; Eneji et al., 2008; Nolla et al., 2012).

گیاهان برای مقابله با تنش خشکی استراتژی‌هـای مختلف مورفوفیزیولـوژیکی و بیوشـیمیایی را تکامـل داده اند (Ijaz et al., 2017). علاوه بر مکانیسم‌هـای داخلی که گیاهان از آن برای مقابله بـا تـنش خشـکی استفاده میکنند، با تأمین مواد مغـذی معـدنی نیـز مـی توان اثرات مضر خشکسالی را کاهش داد (Waraich et al., 2011). در مطالعات متعـددی گـزارش شـده است که کاربرد سیلیکون بـرای محصـولات زراعـی، تحمـل آن‌هـا را در برابـر خشـکی بهبـود مـی‌بخشـد (Gong et al., 2008; Chen et al., 2011; Amin et al., 2016). محققان اثرات سیلیکون را روی گندم تحت تنش خشکی بررسی کردند. طـی ایـن بررسـی مشخص شد که در مقایسه بـا تیمـار خشـکی کـاربرد سـیلیکون باعـث افـزایش فعالیـت آنـزیم‌هـای اکسیدکنندگی پراکسیداز، کاتالاز و دیسموتاز گردیـد. در اثر تنش خشکی میزان دی اکسید هیدروژن افزایش می‌یابد درحالیکه کاربرد سـیلیکون منجـر بـه کـاهش میزان فعالیت پراکسید هیدروژن و خسارت آن گردیـد (Gong et al.,2005).

جدول ۲: اثرات حفاظتی استفاده از سالیسیلیک اسید در شرایط تنش خشکی

گونه گیاهی	نام علمی	تیمار	اثرات حفاظتی	منبع
نخود	*Cicer arietinum*	تنش خشکی بر اساس ظرفیت زراعی (۱۰۰، ۷۵، ۵۰ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی) و تیمار اسید سالیسیلیک با غلظت‌های ۰ و ۰/۷ میلی‌مولار	مقاومت روزنه‌ای، کارایی فتوسیستم II و پتانسیل آب برگ، فعالیت آنزیم کاتالاز، پرولین برگ با استفاده از سالیسیلیک افزایش یافت.	Ramazan Nejad et al., 2013
گوار	*Cyamopsis tetragonoloba*	آبیاری شامل سه سطح (شش، نه و ۱۲ روزه) اسید سالیسیلیک شامل چهار غلظت (صفر، ۰/۵، یک و دو میلی مولار)	استفاده از اسید سالیسیلیک باعث افزایش تعداد برگ در بوته، افزایش ارتفاع بوته، کلروفیل a، b و کلروفیل کل در گیاه گوار شد.	Chamani et al., 2019
گلرنگی	*Carthamus tinctorius*	آبیاری در سه سطح، آبیاری کامل، قطع آبیاری در مرحله 50درصد گلدهی و قطع آبیاری در مرحله 50درصد تشکیل طی و محلول‌پاشی بوته‌های گلرنگی شامل (شاهد)، محلول‌پاشی با اسیدسالیسیلیک، محلول‌پاشی با سلنیوم و محلول‌پاشی با اسیدسالیسیلیک همراه با سلنیوم	محلول‌پاشی اسید سالیسیلیک سبب بهبود عملکرد، اجزای عملکرد و فعالیت سوپراکسید دیسموتاز نسبت به عدم‌محلول‌پاشی (شاهد) شد. محلول‌پاشی اسیدسالیسیلیک با عملکرد ۷۱۹۸ کیلوگرم در هکتار، بیش‌ترین ژیست توده را بلست آمد. محلول‌پاشی در شرایط عدم تنش و تنش خشکی سبب افزایش درصد روغن دانه شد، به‌طوری‌که در آبیاری کامل و تنش مرحله گلدهی به‌ترتیب محلول‌پاشی اسیدسالیسیلیک با ۲۴ درصد بیش‌ترین درصد روغن بلست آمد. اسیدسالیسیلیک موجب افزایش میزان پرولین در شرایط تنش نسبت به شاهد شد.	Usefirad and sharifi., 2019
ذرت علوفه ای	*Zea mays*	تنش خشکی شامل: بدون تنش، تنش ملایم و تنش شدید و نوع تنظیم کننده رشد (بدون تنظیم کننده رشد، اسید سالیسیلیک و اسید هیومیک)	استفاده از اسید سالیسیلیک در مقایسه با شاهد باعث افزایش معنی‌دار محتوای نسبی آب برگ (۶۱ درصد)، وزن برگ (۶۰ درصد)، وزن ساقه (۱۴ درصد)، وزن بلال (۱۳ درصد)، محتوای پرولین (۱۶ درصد)، عملکرد علوفه (۲۴درصد) و کارایی مصرف آب (۲۱ درصد) شد.	Dehghanzadeh and Adavi., 2019
کلزا	*Brassica napus*	سالیسیلیک اسید (صفر، ۰/۵، ۱، ۱/۵ و دو میلی‌مولار) و دو رقم کلزا (ساری گل و RGS) تحت شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی پایان فصل	در شرایط تنش تیمار دو میلی‌مولار سالیسیلیک اسید بیش‌ترین میزان عملکرد را در گیاه کلزا تولید کردند. استفاده از سالیسیلیک اسید به میزان دو میلی‌مولار توانسته تا ۱۳ درصد کاهش عملکرد را جبران کند.	Heydari et al., 2015
کدوی تخم کاغذی	*Cucurbita pepo*	محلول‌پاشی غلظت‌های صفر، ۰/۵، ۱ و ۵/۱ میلی‌مولار سالیسیلیک اسید شدند و ۱۵ روز پس از محلول‌پاشی، تحت تنش‌های رطوبتی ۳/۰-، ۲/۱- و ۸/۱- مگا پاسکال خاک قرار گرفتند.	محلول‌پاشی با سالیسیلیک اسید موجب افزایش و بهبود معنی‌دار محتوای نسبی رطوبت برگ، کاروتنوئید، محتوای کلروفیل، طول بوته، تعداد ساقه فرعی، تعداد گره، قطر میوه، عملکرد میوه، عملکرد دانه، تعداد دانه در میوه و وزن هزار دانه گردید. اثرات بهبود دهندگی سالیسیلیک اسید در غلظت ۱/۵ میلی مولار چشم‌گیرتر بود.	Biyare et al., 2020

میکوریزا و باکتری‌های افزاینده رشد گیاه« قارچ‌های میکوریز آربوسکولار مرتبط با گیاه ریشه‌های از شبکه‌های مشترک میکوریزی را در داخل و بین ریشه‌های گیاه تشکیل می‌دهند که ممکن است تحت شرایط تنش خشکی به دلیل افزایش جذب و انتقال آب و مواد مغذی به ویژه نیتروژن و فسفر بهره وری محصول را افزایش دهد (Farooq et al., 2017; Karami et al., 2018). به دلیل به دام افتادن ذرات خاک توسط هیف‌ها، قارچ‌های میکوریز آربوسکولار می‌تواند خواص خاک را از طریق تشکیل و تثبیت خاکدانه‌ها بهبود بخشد. گلومالین، یک گلیکوپروتئین تولید شده توسط قارچ‌های میکوریز آربوسکولار، به بهبود ساختار خاک کمک می‌کند (Farooq et al., 2017). میسلیوم‌های تولید شده توسط قارچ‌های میکوریز آربوسکولار می‌تواند حجم زیادی از خاک را برای جذب آب بیشتر از آن کمک کند. بنابراین، قارچ‌های میکوریز آربوسکولار به حفظ آب بافت کمک می‌کند این وضعیت، در واقع یک مکانیزم اجتنابی برای کاهش اثرات نامطلوب تنش خشکی بر رشد گیاه است (Habibzadeh, 2015). علاوه بر این، تلقیح گیاهان با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار می‌تواند به بهبود مقاومت به خشکی با افزایش پتانسیل آنتی اکسیدانی، و کاهش پراکسیداسیون لیپیدی (Sohrabi et al. 2012) و افزایش محافظت اسمزی در نهایت سبب افزایش عملکرد دانه شود (Habibzadeh 2015). باکتری‌های افزاینده رشد گیاه به بهبود رشد و بهره وری گیاه در حد مطلوب در شرایط تنش از طریق مکانیسم‌های مستقیم و غیر مستقیم مانند حل شدن فسفر، تثبیت نیتروژن، تولید سیدروفورها، مواد محرک رشد گیاه و اسیدها ارگانیک و همچنین محافظت توسط آنزیم‌هایی مانند ACC دآمیناز، کیتیناز و گلوکاناز کمک می‌کنند (Farooq et al., 2017; Naseri et al., 2020; Hayat et al., 2010). باکتری‌های افزاینده رشد گیاه می‌توانند انواع اصلی از فیتوهورمون‌ها مانند اکسین، جیبرلین، سیتوکینین، اتیلن و آبسیزیک اسید تولید و یا متابولیزه کند. کاربرد باکتری‌های افزاینده رشد گیاه می‌تواند اثرات مخرب تنش خشکی را برای بهبود عملکرد مطلوب کاهش دهد (Naseri et al., 2020; Karami et al., 2018). اکثر باکتری‌های افزاینده رشد گیاه که باعث رشد و توسعه گیاهان زراعی می‌شود اسید ایندول استیک تولید می‌کند که باعث افزایش طول سلول با افزایش در رشد ریشه همزمان می‌شود (Sabkia et al., 2021). تلقیح گونه‌های مختلف گیاهی با باکتری‌های افزاینده رشد گیاه ریشه جانبی و ریشه‌های مویی را بهبود می‌بخشد و در نتیجه سطح ریشه افزایش می‌یابد و در نتیجه به بهبود جذب مواد مغذی و آب کمک می‌کند و در نهایت عملکرد کمی و کیفی را افزایش می‌دهد (Zeidali et al., 2018; Mirzaei et al., 2018).

باکتری‌های حل کننده فسفات با تولید اسیدهای آلی توسط اکسیداسیون ناقص قندها، سبب کاهش pHو افزایش حلالیت فسفر می‌شوند و به واسطه واکنش‌های آنزیمی به ویژه آنزیم‌های گروه فسفاتاز تولید شده بر معدنی شدن فسفر نیز موثر می‌باشند (Fathi et al., 2016). باکتری‌های محرک رشد گیاه به طور مستقیم با تثبیت ازت و تولید هورمون‌های رشد، کاهش پتانسیل غشای ریشه، تولید بعضی از آنزیم‌های موثر در جذب عناصر غذایی و حل فسفر و به طور غیرمستقیم با کاهش یا پیشگیری از اثرات زیان آور بیماری‌زایی میکرو ارگانیسم‌های دیگر از طریق تولید انواع مواد آنتی بیوتیکی، ضد قارچ و سیدروفورها سبب افزایش رشد گیاهان می‌شوند (Fathi et al., 2016). میکوریزا و باکتری‌های افزاینده رشد گیاه، رشد و بهره وری گیاه را در شرایط تنش خشکی با تنظیم تغذیه‌ای و تعادل هورمونی، تولید تنظیم کننده‌های رشد گیاه و محلول سازی مواد غذایی ضروری گیاه افزایش می‌دهد (Farooq et al., 2017). بعضی از اثرات کاربرد میکوریزا و باکتری‌های افزاینده رشد گیاه بر گیاهان در جدول سه نشان داده شده است (جدول ۳).

جدول ۳: اثرات حفاظتی استفاده از میکوریزا و باکتری افزاینده رشد گیاه در شرایط تنش خشکی

گونه گیاهی	نام علمی	تیمار	اثرات حفاظتی	منبع
ذرت	*Zea maize*	۴۰، ۶۰ و ۷۵ درصد تخلیه رطوبتی و چهار سویه باکتری فلورسنت سودوموناداس (سویه‌های S4، S108، S153 و S169)	تنش خشکی سبب تغییر در تعادل هورمونی گیاه ذرت شده با این وجود تلقیح بذرهای ذرت با سویه‌های فلورسنت سودوموناداس منجر به افزایش میزان پرولین، آبسزیک‌اسید، ایندول استیک اسید و سیتوکینین نسبت به شاهد شد.	Ansari et al., 2015
سویا	*Glycine max Merrill*	۱۵، ۳۰، ۴۵ و ۶۰ درصد تخلیه رطوبت و باکتری شامل (شاهد یا بدون مصرف باکتری، تلقیح با *Azotobacter chroococcum*، تلقیح با *Pseudomonas putida* و تلقیح با هر دو باکتری)	باکتری‌های افزاینده رشد سبب افزایش اجزای عملکرد، عملکرد دانه، پروتئین و روغن دانه سویا شد.	Ghanbari et al., 2019
گندم	*Triticum aestivum*	آبیاری نرمال، تنش ملایم و تنش شدید و عوامل کود زیستی میکوریزی و محلول پاشی متانول شامل (بدون تلقیح میکوریزا + پاشش آب مقطر، کنترل؛ تلقیح میکوریزا + پاشش آب مقطر؛ بدون تلقیح میکوریزا + پاشش متانول؛ و تلقیح میکوریزا + پاشش متانول)	کاربرد میکوریز باعث بهبود فتوسنتز، تبادل گازهای برگ و عملکرد دانه می‌شود و می‌تواند به عنوان راهکارهای مدیریت زراعی برای کاهش خسارات تنش خشکی اواخر فصل در سیستم‌های کشت گندم آبی در نظر گرفته شود.	Sayyahfar et al., 2018
کنجد	*Sesamum indicum*	آبیاری معمولی، تنش ملایم و تنش شدید، پرایمینگ در سه سطح بدون پرایمینگ (شاهد)، هیدروپرایمینگ و اسمو پرایمینگ و عامل فرعی دیگر شامل قارچ‌های میکوریز بدون تلقیح (شاهد)، با استفاده از Glomus mosseae، Glomus intraradices	تلقیح با قارچ‌های میکوریز باعث افزایش میزان جذب شاخص کلروفیل، نیتروژن، فسفر، پتاسیم، روی، آهن و مس نسبت به عدم حضور قارچ‌های میکوریزی شد.	Askari et al., 2018
همیشه بهار	*Calendula officinalis*	میکوریزا در دو سطح (کاربرد و عدم کاربرد) به عنوان عامل اول و تنش خشکی در سه سطح (آبیاری بر اساس ۱۰۰٪، ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت زراعی)	کاربرد میکوریزا سبب افزایش پارامترهای رشدی و رنگیزه‌های فتوسنتزی در گیاهان میکوریزایی نسبت به گیاهان غیرمیکوریزایی شد. نتایج نشان داد که تلقیح میکوریزایی همیشه بهار از طریق کمک به جذب آب و یون‌های معدنی سبب افزایش تحمل به خشکی آن می‌شود.	Moghadasan et al., 2015
جو	*Hordeum vulgare*	عدم آبیاری یا زراعت دیم، آبیاری تکمیلی در ۵۰ درصد مراحل آبستنی و سنبله‌دهی و کاربرد کودهای زیستی (شاهد، کاربرد قارچ میکوریزا، ازتوباکتر، کاربرد توام ازتوباکتر و قارچ میکوریزا) بودند.	نتایج نشان داد که بیش‌ترین محتوای کلروفیل a و b، کارتنوئید، کلروفیل کل، فلورسانس حداکثر، فلورسانس متغیر و عملکرد کوانتومی، طول دوره پر شدن دانه و حداکثر وزن دانه در آبیاری تکمیلی در مرحله آبستنی با کاربرد توام قارچ میکوریزا و ازتوباکتر، و کم‌ترین مقادیر این صفات در شرایط دیم و بدون کاربرد کودهای زیستی به‌دست آمد.	Ebadi et al., 2021

خلاصه و نتیجه‌گیری

برای جمعیت رو به رشد تنش‌های محیطی تهدید جدی برای امنیت غذایی جهان و پایداری در تولیدات کشاورزی است. در بین تنش‌های غیر زنده، تنش خشکی به دلیل تأثیر نامطلوب آن بر رشد و نمو گیاهان بیشتر مورد توجه محققان قرار گرفته است و کاهش قابل توجه در عملکرد کمی و کیفی گیاه باعث بحران در امنیت غذایی جهانی می‌شود. در طول چرخه زندگی گیاهان تنش خشکی اغلب منجر به اثر سوء قابل توجهی در رشد و عملکرد محصولات زراعی می‌شود. تنش خشکی فرایندهای مختلف مورفولوژی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه را تحت تاثیر قرار می‌دهد. برای مقابله با اثرات نامطلوب تنش خشکی بر گیاهان، مکانیسم‌های خاصی توسط گیاهان اتخاذ می‌شود که تحمل به خشکی را افزایش می‌دهد. تنش خشکی ویژگی‌های فتوسنتزی و تبادلات گازی را مختل می‌کند. گیاهان به شرایط کمبود آب با اجتناب از خشکسالی و مکانیسم تحمل واکنش نشان می‌دهند به عنوان مثال، با تغییر برگ آن‌ها شکل، تعداد و اندازه برگ، چرخاندن برگ و جهت گیری برگ که به کاهش تلفات آب کمک می‌کند. از مهمترین مدیریت‌های زراعی استفاده از ارقام مقاوم به تنش است. ارقامی که به لحاظ ژنتیکی توانایی مقابله با تنش خشکی را دارند. استفاده از باکتری‌های افزاینده رشد گیاه و میکوریزا یکی دیگر از راهکاری مدیریتی است که توانایی گیاه را به جذب مواد غذایی از خاک را بیشتر می‌کند. در شرایط تنش جذب با اختلال مواجهه می‌شود و استفاده از کودهایی که توانایی همزیستی با گیاه را داشته باشند نقش مهمی را ایفا می‌کنند. سیلیکون یکی دیگر از راهکارهای مدیریتی است که با تاثیر بر آنزیم‌های اکسیدانی سبب افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی می‌شود.

References

Abbadi, A., Shekari, F. and Mustafavi, S. H. (2015). Effect of paclobutrazol and salicylic acid on antioxidants enzyme activity in drought stress in wheat. Idesia. 33: 5–13.

Abbasi, N., Mirzaie-Asl, A. and Khodaei, L. (2021). The effect of drought stress on antioxidant enzymes activity and artemisinin content in wormwood *(Artemisia siberi*). Journal of Plant Research (Iranian Journal of Biology).

Abid, M., Tian, Z., Ata-Ul-Karim, S. T., Liu, Y., Cui, Y., Zahoor, R. and Dai, T. (2016). Improved tolerance to post-anthesis drought stress by pre-drought priming at vegetative stages in drought-tolerant and-sensitive wheat cultivars. Plant Physiology and Biochemistry, 106:218-227.

Álvarez, S., Rodríguez, P., Broetto, F. and Sánchez-Blanco, M. J. (2018). Long term responses and adaptive strategies of Pistacia lentiscus under moderate and severe deficit irrigation and salinity: Osmotic and elastic adjustment, growth, ion uptake and photosynthetic activity. Agricultural Water Management, 202:253-262.

Amin, M., Ahmad, R., Ali, A., Hussain, I., Mahmood, R., Aslam, M. and Lee, D. J. (2018). Influence of silicon fertilization on maize performance under limited water supply. Silicon, 10(2):177-183.

Anjum, S. A., Ashraf, U., Tanveer, M., Khan, I., Hussain, S., Shahzad, B. and Wang, L. C. (2017). Drought induced changes in growth, osmolyte accumulation and antioxidant metabolism of three maize hybrids. Frontiers in Plant Science, 8.

Ansari, M.H., Ardakani, M.R., Asadi Rahmani, H., Paknejad, F. and Habibi, D. (2015). Effect of Pseudomonas fluorescent fluorescent strains on hormonal status, soluble sugars and proline of maize under drought stress. Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research, 10(39):42-54.

Apel, K., & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annu. Rev. Plant Biology, 55:373-399.

Ariano, S., Bartolomeo, D., Cristos, X. and Andras, M. (2005). Antioxidant defences in Olive tree during drought strees: changes in activity of some antioxidant enzymes. Functional plant Biology. 32:45-53.

Arndt, S. K., Clifford, S. C., Wanek, W., Jones, H. G. and Popp, M. (2001). Physiological and morphological adaptations of the fruit tree Ziziphus rotundifolia in response to progressive drought stress. Tree Physiology, 21(11):705-715.

Ashraf, M. H. P. J. C. and Harris, P. J. (2013). Photosynthesis under stressful environments: an overview. Photosynthetica, 51(2), 163-190.

Askari, A., Ardakani, M. R., Vazan, S., Paknejad, F. and Hosseini, Y. (2018). The effect of mycorrhizal symbiosis and seed priming on the amount of chlorophyll index and absorption of nutrients under drought stress in sesame plant under field conditions. Applied Ecology and Environmental Research, 16(1):335-357.

Batool, T., Ali, S., Seleiman, M. F., Naveed, N. H., Ali, A., Ahmed, K. and Mubushar, M. (2020). Plant growth promoting rhizobacteria alleviates drought stress in potato in response to suppressive oxidative stress and antioxidant enzymes activities. Scientific Reports, 10(1):1-19.

Beck, E. H., Fettig, S., Knake, C., Hartig, K. and Bhattarai, T. (2007). Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. Journal of Biosciences, 32(3):501-510.

Bielach, A., Hrtyan, M. and Tognetti, V. B. (2017). Plants under stress: involvement of auxin and cytokinin. International Journal of Molecular Sciences, 18(7):1427.

Biyare, V., Shekari, F., Seifzadeh, S., Zakerin, H. and Hadidi, E. (2020). Effect of Foliar Application of Salicylic Acid on Yield and Yield Components of Pumpkin under Different Water Deficienies. Journal of Crop Ecophysiology, 14(54(2)):173-192.

Blum, A. (2011). Plant water relations, plant stress and plant production. In Plant Breeding for Water-Limited Environments (pp. 11-52). Springer, New York, NY.

Boulard, T., Roy, J. C., Pouillard, J. B., Fatnassi, H. and Grisey, A. (2017). Modelling of micrometeorology, canopy transpiration and photosynthesis in a closed greenhouse using computational fluid dynamics. Biosystems Engineering, 158:110-133.

Chamani, F., Tohidi Nejad, E. and Mahiji, M. (2019). Effect of drought tension and salicylic acid on some morphophysiological and agronomic traits of guar (Cyamopsis tetragonoloba L.). Crop Physiology Journal.10 (40): 5-18

Chen, W., Yao, X., Cai, K. and Chen, J. (2011). Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. Biological Trace Element Research, 142(1):67-76.

Cruz de Carvalho, M. H. (2008). Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. Plant Signaling and Behavior, 3(3):156-165.

da Silva Lobato, A. K., de Oliveira Neto, C. F., dos Santos Filho, B. G., Da Costa, R. C. L., Cruz, F. J. R., Neves, H. K. B. and dos Santos Lopes, M. J. (2008). Physiological and biochemical behavior in soybean (Glycine max cv. Sambaiba) plants under water deficit. Australian Journal of Crop Science, 2: 25-32.

Danaee, E. and Abdossi, V. (2021). The effects of drought stress and sodium nitroprusside on growth indices and enzymatic activity of Satureja hortensis. Journal of Plant Research (Iranian Journal of Biology).

Daryanto, S., Wang, L. and Jacinthe, P. A. (2017). Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: A review. Agricultural Water Management, 179:18-33.

Das, D., Prakash, P., Rout, P. K. and Bhaladhare, S. (2021). Synthesis and Characterization of Superabsorbent Cellulose- Based Hydrogel for Agriculture Application. Starch- Stärke, 73(1-2):1900284.

Dehghanzadeh, H. and Adavi, Z. (2019). Effect of salicylic acid and humic acid on some physiological characteristics and yield of forage maize (*Zea mays* L.) under drought tension conditions. Crop Physiology Journal, 10(40): 35-54.

Dobra, J., Motyka, V., Dobrev, P., Malbeck, J., Prasil, I. T., Haisel, D. and Vankova, R. (2010). Comparison of hormonal responses to heat, drought and combined stress in tobacco plants with elevated proline content. Journal of Plant Physiology, 167(16):1360-1370.

Ebadi, N., Seyed Sharifi, R., Narimani, H. and Khalilzadeh, R. (2021). Effects of supplementary irrigation and application of mycorrhiza and azetobacter on grain filling components of rain fed barley (*Hordeum vulgare* L.). Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research, 16(61):64-79.

Eneji, A. E., Inanaga, S., Muranaka, S., Li, J., Hattori, T., An, P. and Tsuji, W. (2008). Growth and nutrient use in four grasses under drought stress as mediated by silicon fertilizers. Journal of Plant Nutrition, 31(2):355-365.

Etesami, H. and Jeong, B. R. (2018). Silicon (Si): Review and future prospects on the action mechanisms in alleviating biotic and abiotic stresses in plants. Ecotoxicology and Environmental Safety, 147:881-896.

Ezati, N., Maleki, A. and Fathi, A. (2020). Effect of drought stress and spraying of gibberellic acid and salicylic acid on the quantitative and qualitative yield of canola (*Brassica napus*). Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research, 14(56):94-109.

Fahad, S., Hussain, S., Bano, A., Saud, S., Hassan, S., Shan, D. and Huang, J. (2015). Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment. Environmental Science and Pollution Research, 22(7):4907-4921.

Farooq, M., Gogoi, N., Barthakur, S., Baroowa, B., Bharadwaj, N., Alghamdi, S. S. and Siddique, K. H. M. (2017). Drought stress in grain legumes during reproduction and grain filling. Journal of Agronomy and Crop Science, 203(2):81-102.

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

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N. S. M. A., Fujita, D. B. S. M. A. and Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Sustainable Agriculture, 153-188.

Fathi, A. and Kardoni, F. (2020). The importance of quinoa (*Chenopodium Quinoa willd*.) cultivation in developing countries: A review. Cercetari Agronomice în Moldova. 3 (183): 337-356.

Fathi, A. and Tari, D. B. (2016). Effect of drought stress and its mechanism in plants. International Journal of Life Sciences, 10(1):1-6.

Fathi, A., Farnia, A. and Maleki, A. (2016). Effects of biological nitrogen and phosphorus fertilizers on vegetative characteristics, dry matter and yield of corn. Applied Field Crops Research, 29(1):1-7.

Foyer, C. H. and Noctor, G. (2005). Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses. The Plant Cell, 17(7):1866-1875.

Galindo, A., Collado-González, J., Griñán, I., Corell, M., Centeno, A., Martín-Palomo, M. J. and Pérez-López, D. (2018). Deficit irrigation and emerging fruit crops as a strategy to save water in Mediterranean semiarid agrosystems. Agricultural Water Management, 202:311-324.

Garg, B. K. (2003). Nutrient uptake and management under drought: nutrient-moisture interaction. Current Agriculture, 27(1/2):1-8.

Ghai, N. Setia, R. C. and Setia, N. (2002). Effect of paclobutrazol and salicylic acid on chlorophyll content, hill activity and yield components in Brescia napus L. (cv. GSL-1) Phytomorphology. 52: 83- 87.

Ghanbari, M., Mokhtassi-Bidgoli, A. and Talebi-Siah Saran, P. (2019). The effect of bio-fertilizers on yield component, yield, protein and oil in soybean (*Glycine max* Merrill) under different irrigation regimes. Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research, 13(52):1-15.

Ghosh, D. and Xu, J. (2014). Abiotic stress responses in plant roots: a proteomics perspective. Frontiers in Plant Science, 5:6.

Goche, T., Shargie, N. G., Cummins, I., Brown, A. P., Chivasa, S. and Ngara, R. (2020). Comparative physiological and root proteome analyses of two sorghum varieties responding to water limitation. Scientific Reports, 10(1):1-18.

Gong, H. J., Chen, K. M., Zhao, Z. G., Chen, G. C. and Zhou, W. J. (2008). Effects of silicon on defense of wheat against oxidative stress under drought at different developmental stages. Biologia Plantarum, 52(3):592-596.

Gong, H., Zhu, X., Chen, K., Wang, S. and Zhang, C. (2005). Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. Plant Science, 169(2):313-321.

Gray, S. B. and Brady, S. M. (2016). Plant developmental responses to climate change. Developmental Biology, 419(1):64-77.

Habibzadeh, Y. (2015). Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of drought stress on grain yield and yield components of mungbean (*Vigna radiata* L.) plants. International Journal of Sciences, 4(03):34-40.

Hayat, R., Ali, S., Amara, U., Khalid, R. and Ahmed, I. (2010). Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. Annals of Microbiology, 60(4):579-598.

He, P., Osaki, M., Takebe, M., Shinano, T. and Wasaki, J. (2005). Endogenous hormones and expression of senescence-related genes in different senescent types of maize. Journal of Experimental Botany, 56(414):1117-1128.

Heydari, A., Bizhanzadeh, E., Naderi, R. and Emam, Y. (2015). Effect of late season drought tension and salicylic acid on grain yield and canopy temperature of two rapeseed cultivars. Crop Physiology Journal, 7(27):37-53.

Hussain, S., Hussain, S., Qadir, T., Khaliq, A., Ashraf, U., Parveen, A. and Rafiq, M. (2019). Drought stress in plants: An overview on implications, tolerance mechanisms and agronomic mitigation strategies. Plant Science Today, 6(4):389-402.

Ijaz, R., Ejaz, J., Gao, S., Liu, T., Imtiaz, M., Ye, Z. and Wang, T. (2017). Overexpression of annexin gene AnnSp2, enhances drought and salt tolerance through modulation of ABA synthesis and scavenging ROS in tomato. Scientific Reports, 7(1):1-14.

Jiménez, A., Hernández, J. A., Pastori, G., del Rıo, L. A. and Sevilla, F. (1998). Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves. Plant Physiology, 118(4):1327-1335.

Karami Chame, S., Khalil-Tahmasbi, B., ShahMahmoodi, P., Abdollahi, A., Fathi, A., Seyed Mousavi, S.J. and Bahamin, S. (2016). Effects of salinity stress, salicylic acid and Pseudomonas on the physiological characteristics and yield of seed beans (*Phaseolus vulgari*s). Scientia, 14(2): 234-238.

Karami, H., Maleki, A. and Fathi, A. (2018). Determination effect of mycorrhiza and vermicompost on accumulation of seed nutrient elements in maize (*Zea mays* L.) affected by chemical fertilizer. Journal of Crop Nutrition Science, 4(3):15-29.

KaviKishor, P.B., Sangam, S., Amrutha, R.N., Sri Laxmi, P., Naidu, K.R. and Rao, K. (2005). Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. Current Science, 88: 424-438.

Kaya, C., Ashraf, M., Alyemeni, M. N., Corpas, F. J. and Ahmad, P. (2020). Salicylic acid-induced nitric oxide enhances arsenic toxicity tolerance in maize plants by upregulating the ascorbate-glutathione cycle and glyoxalase system. Journal of Hazardous Materials, 399:123020.

Kheiri Sis, M., Jahanbakhsh Godehkahriz, S. and Raeesi sadati, S. (2021). Putrescine impact in increasing the tolerance of plants to drought stress on some of Biochemical Parameters in wheat. Journal of Plant Research (Iranian Journal of Biology), 34(2):464-478.

Kim, Y., Chung, Y. S., Lee, E., Tripathi, P., Heo, S. and Kim, K. H. (2020). Root response to drought stress in rice (Oryza sativa L.). International Journal of Molecular Sciences, 21(4):1513.

Kovacik, J., Klejdus, B., Babula, P. and Jarosova, M. (2014). Variation of antioxidants and secondary metabolites in nitrogen-deficient barely plants. Journal of Plant Physiology, 171: 260-268.

Lichtenthaler, H. K. and Babani, F. (2000). Detection of photosynthetic activity and water stressby imaging the red chlorophyll fluorescence. Plant Physiology and Biochemistry, 38(11):889-895.

Li-ping, B., Fang-Gong, S., Ti-Da, G., Zhao-Hui, S., Yin-Yan, L. and Guang-Sheng, Z. (2006). Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. Soil Science Society of China. 16(3): 326-332.

López-Galiano, M. J., García-Robles, I., González-Hernández, A. I., Camañes, G., Vicedo, B., Real, M. D. and Rausell, C. (2019). Expression of miR159 is altered in tomato plants undergoing drought stress. Plants, 8(7):201.

Maleki, A. and Fathi, A. (2019). Multivariate Statistical Analysis to Yield of Canola under Drought Stress and Spraying of Gibberellin and Salicylic Acid. Journal of Crop Nutrition Science, *5*(3), 1-11.

Maleki, A., Fathi, A. and Bahamin, S. (2020). The effect of gibberellin hormone on yield, growth indices, and biochemical traits of corn (Zea Mays L.) under drought stress. Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research, 15(59):1-16.

Maleki, A., Heidari, A., Siadat, A., Tahmasebi, A. and Fathi, A. (2011). Effect of supplementary irrigation on yield, yield components and protein percentages of chickpea cultivars in Ilam, Iran. Journal of Crop Ecophysiology 5(3): 65-75.

Maleki, A., Naderi, A., Naseri, R., Fathi, A., Bahamin, S. and Maleki, R. (2013). Physiological performance of soybean cultivars under drought stress. Bulletin of Environment, Pharmacology and Life Sciences, 2(6):38-44.

Marcin´ska, I., Czyczyło-Mysza, I., Skrzypek, E., Filek, M., Grzesiak, S., Grzesiak, M.T., Janowiak, F., Hura, T., Dziurka, M., Dziurka, K., Nowakowska, A. and Quarrie, S.A. (2013). Impact of osmotic stress on physiological and biochemical characteristics in drought-susceptible and drought-resistant wheat genotypes. Acta Physiology Plant, 35: 451-461.

Martínez- Vilalta, J. and Garcia- Forner, N. (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. Plant, Cell & Environment, 40(6):962-976.

McWilliams, D. (2003). Drought strategies for cotton, cooperative extension service circular 582, College of Agriculture and Home Economics. New Mexico State University, *USA*.

Miller, G., Suzuki, N. and Ciftci- Yilmaz, S. (2010). Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. Plant Cell and Enviro 33: 453-467.

Miranda, M. T., Da Silva, S. F., Silveira, N. M., Pereira, L., Machado, E. C. and Ribeiro, R. V. (2021). Root osmotic adjustment and stomatal control of leaf gas exchange are dependent on citrus rootstocks under water deficit. Journal of Plant Growth Regulation, 40(1):11-19.

Mirzaei, A., Naseri, R., Torab Miri, S. M., Soleymani Fard, A. and Fathi, A. (2018). Reaspose of Yield and Yield Components of Chickpea (Cicer arietinum L.) Cultivars to the Application of Plant Growth Promoting RhizohBacteria and Nitrogen Chemical Fertilizer under Rainfed Conditions. Journal of Crop Ecophysiology, 11(44 (4)):775-790.

Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in plant science, 7(9), 405-410.

Moghadasan, S., Safipour Afshar, A. and Saeid Nematpour, F. (2015). The Role of Mycorrhiza in Drought Tolerance of Marigold (Calendula officinalis L.). Journal of Crop Ecophysiology, 9(36(4)): 521-532.

Mohammadi, A., Habibi, D., Rohami, M. and Mafakheri, S. (2011). Effect of drought stress on antioxidant enzymes activity of some chickpea cultivars. American-Eurasian Journal Agricultural and Environmental Science, 11(6): 782-785.

Movludi, A., Ebadi, A., Jahanbakhsh, S., Davari, M. and Parmoon, G.H. (2014). The effect of water deficit and nitrogen on the antioxidant enzymes activity and quantum yield of barley (*Hordeum vulgare*). Notulae Botanicae Hortical Agrobotanici Cluj-Napoca, 42:398-404.

Naseri, R., Soleymani Fard, A., Mirzaei, A., Darabi, F. and Fathi, A. (2020). The effect of Plant Growth Promoting Rhizohacteria on activities of antioxidative enzymes, physiological characteristics and root growth of four chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars under dry land conditions of Ilam privince. Iranian Journal Pulses Research, 10(2):62-76.

Nazim, M., Ali, M., Shahzad, K., Ahmad, F., Nawaz, F., Amin, M. and Datta, R. (2021). Kaolin and Jasmonic acid improved cotton productivity under water stress conditions. Saudi Journal of Biological Sciences.

Noctor, G., Veljovic-Jovanovic, S. and Foyer, C. H. (2000). Peroxide processing in photosynthesis: antioxidant coupling and redox signalling. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 355(1402):1465-1475.

Nolla, A., de Faria, R. J., Korndoerfer, G. H. and da Silva, T. B. (2012). Effect of silicon on drought tolerance of upland rice. Journal of Food, Agriculture & Environment, 10(1 part 1):269-272.

O'Connell, E. (2017). Towards adaptation of water resource systems to climatic and socio-economic change. Water Resources Management, 31(10):2965-2984.

Olle, M. (2014). The effect of Silicon on the organically grown cucumber transplants growth and quality. In World Fertilizer Congress ,16: 90.

ki, K. and Tran, L. S. P. (2014). Response of plants to water stress. Frontiers in Plant Science, 5:86.

Osuagwu, G. G. E., Edeoga, H. O. and Osuagwu, A. N. (2010). The influence of water stress (drought) on the mineral and vitamin potential of the leaves of Ocimum gratissimum L. Recent Research in Science and Technology, 2(2):27-33.

Patger, M., Bragato, C. and Brix, H. (2005). Tolerance and physiological responses of phragmites australis to water deficit. Aquatic Botony, 81: 285-299.

Per, T. S., Khan, M. I. R., Anjum, N. A., Masood, A., Hussain, S. J. and Khan, N. A. (2018). Jasmonates in plants under abiotic stresses: Crosstalk with other phytohormones matters. Environmental and Experimental Botany, 145:104-120.

Pospisilova, J. 2011. Responses of Transgenic Tobacco Plants with Increased Proline Content to Drought and/or Heat Stress. American Journal of Plant Sciences. 2: 318–324.

Ramazan Nejad, R., Lahouti, M. and Ganjali, A. (2013).The effect of salicylic acid on some physiological and biochemical characteristics of two chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes in drought stress. Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research, 8 (31):1-11.

Ranjan, R., Bohra, S.P. and Jeet, A.M. (2001). Plant Senescence. Jodhpur, agrobios. 10: 18-4.

Ratnayaka, H. H., Molin, W. T. and Sterling, T. M. (2003). Physiological and antioxidant responses of cotton and spurred anoda under interference and mild drought. Journal of Experimental Botany, 54(391):2293-2305.

Ristvey, A. G., Belayneh, B. E. and Lea-Cox, J. D. (2019). A Comparison of irrigation-water containment methods and management strategies between two ornamental production systems to minimize water security threats. Water, 11(12):2558.

Sabkia, M. H., Ongb, P. Y., Ibrahimc, N., Leea, C. T., Klemešd, J. J., Lie, C. and Gaoe, Y. (2021). A Review on Abiotic Stress Tolerance and Plant Growth Metabolite Framework by Plant Growth-Promoting Bacteria for Sustainable Agriculture. Chemical Engineering Transactions, 83:367-372.

Sahraei, E. Maleki, A., Pazoki, A. and Fathi, A. (2018). The effect of Salicylic and Ascorbic Acid on Eco physiological Characteristics and German Chamomile Essences in Deficit of Water. Applied Research of Plant Ecophysiology. 5(1): 117-142.

Salehi-Lisar, S. Y. and Bakhshayeshan-Agdam, H. (2020). Agronomic crop responses and tolerance to drought stress. Agronomic Crops, 3:63-91.

Sallam, A., Alqudah, A. M., Dawood, M. F., Baenziger, P. S. and Börner, A. (2019). Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research. International Journal of Molecular Sciences, 20(13):3137.

Sayyahfar, M., Mirshekari, B., Yarnia, M., Farahvash, F. and Esmaeilzadeh Moghaddam, M. (2018). Effect of mycorrhiza inoculation and methanol spraying on some photosynthetic

characteristics and yield in wheat cultivars under end-season drought stress.Applied Ecology and Environmental Research, 16:3783-3803.

Seleiman, M. F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y. and Battaglia, M. L. (2021). Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. Plants, 10 (2):259.

Seleiman, M. F., Refay, Y., Al-Suhaibani, N., Al-Ashkar, I., El-Hendawy, S. and Hafez, E. M. (2019). Integrative effects of rice-straw biochar and silicon on oil and seed quality, yield and physiological traits of Helianthus annuus L. grown under water deficit stress. Agronomy, 9(10):637.

Senaratna, T., Touchell, D., Bunn, E. and Dixon, K. 2000. Acetyl salicylic acid (Aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants. Plant Growth Regulation, 30: 157–161.

Setayesh-Mehr, Z., Ganjeali, A. (2013). Effects of Drought Stress on Growth and Physiological Characteristics of Dill (*Anethum graveolens* L.). Journal of Horticultural Science, 27(1), 27-35.

Sharma, A., Sidhu, G. P. S., Araniti, F., Bali, A. S., Shahzad, B., Tripathi, D. K., & Landi, M. (2020). The role of salicylic acid in plants exposed to heavy metals. Molecules, 25(3), 540.

Sharma, M., Gupta, S. K., Majumder, B., Maurya, V. K., Deeba, F., Alam, A. and Pandey, V. (2017). Salicylic acid mediated growth, physiological and proteomic responses in two wheat varieties under drought stress. Journal of Proteomics, 163:28-51.

Sofo, A., Dichio, B., Xiloyannis, C. and Masia, A. (2004). Lipoxygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response to drought stress. Physiologia Plantarum, 121(1):58-65.

Sohrabi, Y., Heidari, G., Weisany, W., Ghasemi-Golezani, K. and Mohammadi, K. (2012). Some physiological responses of chickpea cultivars to arbuscular mycorrhiza under drought stress. Russian Journal of Plant Physiology, 59(6):708-716.

Taheri, F., Maleki, A. and Fathi, A. (2021). Study of different levels of nitrogen fertilizer and irrigation on quantitative and qualitative characteristics of quinoa grain yield. Crop Physiology Journal. 13(50):135-149.

Takeda, S. and Matsuoka, M. (2008). Genetic approaches to crop improvement: responding to environmental and population changes. Nature Reviews Genetics, 9(6):444-457.

Tardieu, F., Parent, B., Caldeira, C. F. and Welcker, C., (2014). Genetic and physiological controls of growth under water deficit. Plant Physiology. 164:1628–1635

Tekle, A. T . and Alemu, M. A. (2016). Drought tolerance mechanisms in field crops. World Journal of Biology and Medical Sciences, 3(2):15-39.

Thinley, J. and Dorji, C. (2021). Screening of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes for drought tolerance. bioRxiv.

Tiwari, P., Srivastava, D., Chauhan, A. S., Indoliya, Y., Singh, P. K., Tiwari, S. and Nautiyal, C. S. (2021). Root system architecture, physiological analysis and dynamic transcriptomics unravel the drought-responsive traits in rice genotypes. Ecotoxicology and Environmental Safety, 207:111252.

Tohidi, Z., Sobhanian, H. and baghizadeh, A. (2021). Evaluation and comparison of ten ecotypes of Teucrium polium L. in tolerance to drought stress. Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research, 16(62:23-138.

Torres, A. M., Avila, C. M., Gutierrez, N., Palomino, C., Moreno, M. T. and Cubero, J. I. (2010). Marker-assisted selection in faba bean (*Vicia faba* L.). Field Crops Research, 115(3):243-252.

Turkan, I. (2011). Plant responses to drought and salinity stress, Development in a post-Genomic era. Advances in Botanical Research, 593p.

Tzortzakis, N., Chrysargyris, A. and Aziz, A. (2020). Adaptive response of a native mediterranean grapevine cultivar upon short-term exposure to drought and heat stress in the context of climate change. Agronomy, 10(2), 249.

Usefirad, M., and sharifi, M. (2019). Effect of salicylic acid and selenium foliar application on physiological and agronomic characteristics of safflower (Carthamus tictorius L.) in drought stress conditions. Crop Physiology Journal. 11 (41): 29-46

Verslues, P. E., Agarwal, M., Katiyar- Agarwal, S., Zhu, J. and Zhu, J. K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. The Plant Journal, 45(4):523-539.

Waraich, E. A., Ahmad, R. and Ashraf, M. Y. (2011). Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. Australian Journal of Crop Science, 5(6):764-777.

Yamori, W., Hikosaka, K. and Way, D. A. (2014). Temperature response of photosynthesis in C_3, C_4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. Photosynthesis Research, 119(1):101-117.

Zaharieva, M., Gaulin, E., Havaux, M., Acevedo, E. and Monneveux, P. (2001). Drought and heat responses in the wild wheat relative Aegilops geniculata Roth: potential interest for wheat improvement. Crop Science, 41(4):1321-1329.

Zeidali, E., Naseri, R., Mirzaei, A., Fathi, A. and Darabi, F. (2018). Study the effect of plant nourishment with chemical, PGPR and manure fertilizers on agro-physiologic characteristics and weed density of maize. Journal of Plant Ecophysiology, 10(32):198-214.

Zhang, F., Wang, P., Zou, Y. N., Wu, Q. S. and Kuča, K. (2019). Effects of mycorrhizal fungi on root-hair growth and hormone levels of taproot and lateral roots in trifoliate orange under drought stress. Archives of Agronomy and Soil Science, 65(9):1316-1330.

Zhao, H., Dai, T., Jing, Q., Jiang, D. and Cao, W. (2007). Leaf senescence and grain filling affected by post-anthesis high temperatures in two different wheat cultivars. Plant Growth Regulation, 51(2):149-158.

Zlatev, Z. S. and Yordanov, I. T. (2004). Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. Bulgarian Journal of Plant Physiology, 30(3-4):3-18.

Zoghi, Z., Hosseini, S., Tabari Kouchaksaraei, M. and Kooch, Y. (2019). Effect of adding perlite in soil on some growth and physiology characteristics of Queues castanifolia seedlings under water deficit stress. Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research, 14(55):1-12.