



Drought stress and strategies to cope with it in crops

Esmaeil Gholinezhad^{1*}, Reza Darvishzadeh², Abbas Abhari³

¹ Department of Agricultural Sciences, Payame Noor University, Tehran, Iran, Email: e_gholinejad@pnu.ac.ir

² Department of Plant Production and Genetics, Urmia University, Urmia, Iran, Email: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

³ Department of Agricultural Sciences, Payame Noor University, Tehran, Iran, Email: abbasabhari@pnu.ac.ir

Serial 67, 17th year, Number 3, Autumn 2022 (152-184)

Abstract

Article type:
Review Full Paper

Article history
Received: 26.08.2022
Revised: 18.11.2022
Accepted: 10.12.2022

Keywords
Avoidance
Drought escape
Drought mechanism
Evapotranspiration
Osmotic potential
Stress
Tolerance

Drought stress affects various aspects of plant growth (vegetative growth, reproductive growth, flower formation, pollination, fertilization, and seed formation). To reduce the effects of drought stress on plants, it is important to determine the mechanisms of plant response to drought stress. In response to drought stress, plants experience morphophysiological, biochemical, cellular, and molecular changes with the ultimate result of improved root system, leaf structure, osmotic regulation, relative water content, and stomatal regulation. The phenotypic manifestations in plants facing drought stress include drought escape (early or short growing period, day length sensitivity, and tiller control), drought avoidance (developed root system, stomatal conductance, size and frequency of stomata, accumulation of abscisic acid, and cuticle thickness and waxy crust on the leaf), drought tolerance (osmotic pressure regulation, passive regulation, active regulation, proline accumulation, and displacement of sap phloem materials), and recovery (improvement). Management methods to improve drought stress tolerance include the development of tolerant cultivars, the use of external osmotic protectors such as glycine betaine and proline, spraying with plant hormones such as abscisic acid, salicylic acid (aspirin), gibberellic acid, jasmonic acid, brassinosteroids, and polyamines, application of foreign substances with antioxidants such as glutathione, ascorbic acid (vitamin C), tocopherol (vitamin E), and nitric oxide, foliar application of micronutrients such as iron and zinc, spraying with trace elements such as silicon and selenium, and microbial interactions of plants such as growth-promoting bacteria and fungi. This review article is a content analysis study that was carried out by searching related articles in reliable sites (Google scholar, Web of science, PubMed, Scopus, Sid) aiming to investigate the effects, mechanisms of tolerance, research methods, important measurable traits, drought stress management, and control.

تنش خشکی و راهکارهای مقابله با آن در گیاهان زراعی

اسماعیل قلی‌نژاد^{۱*}، رضا درویش‌زاده^۲، عباس ابهری^۳

۱. گروه علوم کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران، رایانامه: e_gholinejad@pnu.ac.ir

۲. گروه تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران، رایانامه: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

۳. گروه علوم کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران، رایانامه: abbasbahari@pnu.ac.ir

سال هفدهم، شماره ۶۷، پاییز ۱۴۰۱ / صفحات: ۱۸۴-۱۵۲

نوع مقاله:	چکیده
مقاله مروری	تنش خشکی روی جنبه‌های مختلف رشد و نمو گیاهان (رشد رویشی، زایشی، پیدایش و تشکیل گل، گرده افشانی و لقاح و تشکیل دانه) تاثیر می‌گذارد. برای کاهش اثرات تنش خشکی بر گیاهان، شناسایی مکانیسم‌های عکس‌العمل گیاه در برابر تنش خشکی بسیار مهم است. در پاسخ به تنش خشکی در گیاهان تغییرات مورفوفیزیولوژیکی، بیوشیمیایی، سلولی و مولکولی رخ می‌دهند که برآیند این تغییرات بهبود در سیستم ریشه، ساختار برگ، تنظیم اسمزی، محتوای نسبی آب و تنظیم روزنه و برخی عوامل دیگر است. نمود فنوتیپی مواجهه گیاهان با تنش خشکی به صورت فرار از خشکی (زودرسی یا دوره رشد کوتاه، حساسیت به طول روز و کنترل پنجه‌دهی)، اجتناب از خشکی (سیستم ریشه‌ای توسعه یافته، هدایت روزنه‌ای مطلوب، بهبود اندازه و فراوانی روزنه‌ها، تجمع آب‌سبزیک اسید و ضخامت کوتیکول و قشر مومی روی برگ)، تحمل خشکی (تنظیم فشار اسمزی، تنظیم غیر فعال، تنظیم فعال، تجمع پرولین و جابجایی مواد پرورده) و بازیافت بروز پیدا می‌کند. از روش‌های مدیریتی بهبود تحمل تنش خشکی می‌توان ایجاد ارقام متحمل، استفاده از اسمولیت‌های خارجی مانند گلیسین بتائین و پرولین، محلول‌پاشی با هورمون‌های گیاهی مانند آبسبزیک اسید، سالسیلیک اسید (آسپرین)، جیبرلیک اسید، جاسمونیک اسید، براسینو استروئیدها و پلی‌آمین‌ها، کاربرد خارجی آنتی‌اکسیدان‌هایی مانند گلوکاتینون، آسکوربیک اسید (ویتامین C)، توکوفرول (ویتامین E) و اکسید نیتریک، محلول‌پاشی با عناصر ریز مغذی مانند آهن و روی، محلول‌پاشی با عناصر کمیاب مانند سیلیکون و سلنیوم و برهمکنش‌های میکروبی گیاهان مانند باکتری‌های محرک رشد و قارچ‌ها اشاره کرد. مقاله حاضر یک مقاله مروری است که با جستجو در مقاله‌های مرتبط در سایت‌های معتبر (Google scholar, Web of science, PubMed, Scopus, sid) بدست آمده است و با هدف بررسی اثرات، مکانیسم‌های تحمل، روش‌های پژوهش، صفات مهم قابل اندازه‌گیری، مدیریت و کنترل تنش خشکی تهیه شده است.
تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۶/۰۴	
تاریخ بازنگری: ۱۴۰۱/۰۸/۲۷	
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۰۹/۱۹	
واژه‌های کلیدی:	
اجتناب	
پتانسیل اسمزی	
تبخیر و تعرق	
تحمل	
تنش	
فرار از خشکی	
مکانیسم خشکی	

مقدمه

مصنوعی تحت شرایط تنش آبی قرار گیرد؛ در این حالت واژه تنش کم آبی استفاده می‌شود. چنانچه در اثر خشکی هوا، رطوبت داخلی گیاه از ۵۰ درصد مقدار معمولی خود کمتر باشد در این صورت گیاه دچار آبکشیدگی^۱ شده و اگر رطوبت داخلی گیاه کمتر از مقدار معمولی ولی بیشتر از ۵۰ درصد باشد پسآیدگی^۲ اتفاق می‌افتد (Takahashi et al., 2020). تنش خشکی مهمترین و رایج‌ترین تنش محیطی است که هر ساله خسارت‌های هنگفتی به گیاهان زراعی در جهان و بخصوص ایران که به عنوان کشوری خشک و نیمه خشک محسوب می‌گردد، وارد می‌نماید (Hasani and Hasani, 2016). مطابق برآوردهای انجام شده در حدود ۴۰ درصد از اراضی کره زمین در مناطق نیمه خشک قرار دارند (Sinaki et al., 2007).

مواد و روش‌ها

مقاله حاضر یک مقاله مروری می‌باشد که با جستجو در مقاله‌های مرتبط در سایت‌های معتبر (Google scholar, Web of science, PubMed, Scopus, sid) بدست آمده است و با هدف بررسی اثرات، مکانیسم‌های تحمل، روش‌های پژوهش، صفات مهم قابل اندازه‌گیری، مدیریت و کنترل تنش خشکی ارائه می‌شود.

یافته‌ها

تاثیر و مقابله با تنش خشکی در گیاهان: تنش‌های غیر زنده همانند خشکی که در طول مراحل مختلف رشد گیاه اتفاق می‌افتد بسیاری از خصوصیات سبزینه گیاهی را نسبت به شرایط مطلوب رطوبتی تغییر داده و گاهی موجب کوچک شدن برگ‌ها می‌شود. عموماً گیاهان متحمل به خشکی دارای برگ‌هایی با عرض و طول کم می‌باشند. کوچک شدن سطح برگ در شرایط

تنش‌های غیرزیستی محدودیت‌های اساسی در برابر رشد و نمو گیاهان ایجاد می‌کنند (El-Badri et al., 2021). گرمایش سریع جهانی و تغییرات آب و هوایی باعث افزایش بروز تنش خشکی شده است که چالشی جدی برای تولید کشاورزی پایدار در سراسر جهان است (Hassan et al., 2021). تنش خشکی یکی از اصلی‌ترین تنش‌های غیرزیستی است که اثرات مخربی بر توسعه و بهره‌وری محصول دارد (Mehmood et al., 2021). تنش خشکی، نشت الکترولیت، سرعت تنفس و تولید گونه‌های فعال اکسیژن را افزایش می‌دهد (Sabagh et al., 2018). تنش همچنین جذب مواد معدنی، آب و ساخت مواد فتوسنتزی را مختل می‌کند و منجر به کاهش شدید عملکرد می‌شود (Hassan et al., 2020). تنش شدید پراکسیداسیون چربی‌ها را افزایش داده و بدین وسیله باعث آسیب به پروتئین‌ها، دستگاه فتوسنتزی، غشای سلولی و در نهایت مرگ سلولی برنامه‌ریزی می‌شود (Bhargava and Sawant, 2013).

خشکی یک واژه هواشناسی بوده و بیان‌گر حالتی است که در آن مقدار تبخیر و تعرق بالقوه از مقدار نزولات آسمانی بیشتر باشد. با افزایش گازهای گلخانه‌ای و ادامه گرم شدن زمین سرعت تغییر اقلیم (مثل افزایش دما و در ادامه آن خشکسالی و...) نیز سرعت خواهد یافت (Abhari, 2022). گرما تاثیر مستقیم بر میزان تبخیر و تعرق دارد. کمبود بارندگی، کمبود آب و افزایش دما به دلیل تغییرات آب و هوایی، سیاره را خشک‌تر می‌کند (Tang, 2020). افزایش خشکی بر جامعه انسانی، سلامت، اقتصاد، اکوسیستم و همچنین کشاورزی تأثیر می‌گذارد (Kim and Jehanzaib, 2020). اگر گیاه به طور

۲. Evaporative dehydration

۱. Water deficit stress

مصرف آب شده و در نتیجه کاهش کمتری در عملکرد حادث می‌شود (Yu et al., 2020).

کارایی مصرف آب یک صفت مطلوب برای استفاده در برنامه‌های بهبود محصول برای محیط‌های با آب محدود است (Wang et al., 2018; Zhao et al., 2020). در اصلاح نباتات به منظور شناسایی ژنوتیپ‌های کارآمد در مصرف آب در شرایط خشکی استفاده از صفت کارایی مصرف آب پیشنهاد شده است (Hatfield and Dold, 2019). ژن‌های کنترل کننده صفات ریشه و روزه‌ها و حرکات سلولی به شدت بر کارایی مصرف آب تأثیر می‌گذارند و بهترین اهداف را برای برنامه‌های اصلاح مولکولی تداعی می‌نمایند (Ruggiero et al., 2017).

محتوای نسبی آب برگ، پتانسیل آب برگ و سرعت تعرق پارامترهای مهمی است که بر روابط آبی گیاه تأثیر می‌گذارند. به‌طور کلی، تنش خشکی باعث کاهش محتوای نسبی آب برگ می‌شود. روابط آب گیاه تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد. تغییر دمای برگ ممکن است عامل مهمی در کنترل وضعیت آب برگ تحت تنش خشکی باشد. یکی دیگر از صفاتی که تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد پایداری غشای سلولی می‌باشد. عملکرد غشاء می‌تواند با تنظیم نور در کلروپلاست از طریق پاسخ‌های محافظت نوری حفظ شود (Zivcak et al., 2014).

پایداری غشای سلولی یک شاخص فیزیولوژیکی است که به طور گسترده برای ارزیابی تحمل به خشکی استفاده می‌شود. گزارش شده است که تغذیه پتاسیم عمدتاً به دلیل بهبود پایداری غشای سلولی باعث بهبود تحمل به خشکی می‌شود (Ines et al., 2021). در جدول ۱ اثرات تنش خشکی روی جنبه‌های مختلف گیاهان و عکس‌العمل گیاهان نسبت به تنش خشکی آورده شده است.

تنش خشکی، از کاهش آب برگ‌ها جلوگیری می‌کند (Feng et al., 2022). تنش رطوبتی همچنین مقدار تجمع مواد آلی در اندام برگ را به شدت تحت تأثیر قرار می‌دهد. در شرایط تنش رطوبتی تشکیل و توسعه دانه به ذخایر مواد آلی تجمع یافته در برگ وابسته است. بنابراین صفت سطح برگ دارای اهمیت بسیار است. تنش خشکی همچنین باعث ایجاد تغییراتی در رنگدانه‌ها و اجزای فتوسنتزی می‌شود (Trabelsi et al., 2019). کمبود آب سبب آسیب به رنگدانه‌ها و پلاستیدها می‌شود، حفظ غلظت کلروفیل تحت تنش به ثبات فتوسنتز در این شرایط کمک می‌کند (Kang et al., 2022).

گیاهان در مرحله رشد زایشی حساسیت بیشتری به تنش خشکی دارند. تنش خشکی در مرحله تولید آغازی‌های دانه و پر شدن دانه‌ها بسیار مهم است. هر تغییری در گرده‌افشانی و تجمع مواد فتوسنتزی در دانه در اثر تنش خشکی بر عملکرد تأثیر می‌گذارد. تجمع مواد ذخیره‌ای در دانه‌ها از طریق فتوسنتز خود دانه، فتوسنتز جاری سایر قسمت‌های فعال فتوسنتزی و انتقال مواد غذایی از سایر قسمت‌های گیاه به دانه تأمین می‌شوند (Edziri et al., 2021). تحت تنش خشکی جذب CO_2 توسط برگ‌ها عمدتاً با بسته شدن روزه، آسیب غشاء و اختلال در فعالیت آنزیم‌های مختلف، به‌ویژه آنزیم‌های تثبیت CO_2 کاهش می‌یابد. همچنین در این شرایط فتوسنتز به دلیل کاهش فعالیت رویه‌سکو محدود می‌شود. در شرایط تنش خشکی، کاهش فتوسنتز با کاهش فعالیت رویه‌سکو، سرعت بازسازی ریبولوز ۱ و ۵ بی فسفات و کاهش شدید راندامان کربوکسیلاسیون رویه‌سکو همراه می‌باشد که بیشتر به عنوان اکسیژناز در مقایسه با کربوکسیلاز عمل می‌کند. در شرایط تنش خشکی، کاهش میزان تعرق منجر به کاهش هدررفت آب و افزایش راندامان

تغییرات فیزیوشیمیایی در گیاهان در مقابله با تنش خشکی

۱- **شکل و ساختار برگ:** کاهش تعرق در گیاهان در شرایط کم‌آبی بسیار مهم است. ریزش و کاهش اندازه برگ باعث کاهش تعرق می‌شود (Fang and Xiong, 2015). در شرایط کمبود آب، برگ‌ها پژمرده، حاشیه برگ‌ها زرد و رشد شاخساره و برگ متوقف می‌شود، در نتیجه رشد و بهره‌وری گیاه تحت تأثیر قرار می‌گیرد (Fanizza and Ricciardi, 2015). برای سازگاری با تنش خشکی، گیاهان تعرق را از طریق ایجاد لایه کوتیکول و موم ضخیم در برگ کاهش می‌دهند (Ullah et al., 2017). همچنین در برگ‌های گیاهان برخی از تغییرات در جهت سازگارسازی با تنش خشکی از قبیل کاهش تعداد روزنه‌ها، کوچک شدن روزنه‌ها، ایجاد بافت‌های ضخیم نردبانی و برگ‌های ضخیم‌تر و ریزتر و بافت‌های آوندی توسعه‌یافته اتفاق می‌افتد و بدین ترتیب تحمل به تنش خشکی افزایش می‌یابد (Iqbal et al., 2013).

۲- **ساختار ریشه:** ریشه‌ها احتمالاً اولین اندامی هستند که تنش خشکی را درک می‌کنند بنابراین سیستم ریشه نقش مهمی در پاسخ به تنش خشکی دارد. برای حفظ بهره‌وری در شرایط کم‌آبی، به ریشه‌های بلند با تراکم بالا به ویژه زمانی که آب در قسمت‌های عمیق خاک یافت می‌شود نیاز هست (Comas et al., 2013). سیستم ریشه متراکم‌تر نیز نسبت به ریشه‌های نازک‌تر مقدار بیشتری آب جذب می‌کند زیرا تعداد ریشه‌های بیشتر ممکن است با آب بیشتری در خاک تماس پیدا کند (Abdelraheem et al., 2019).

۳- **روزنه‌ها:** در پاسخ به تنش خشکی، بسته شدن روزنه اولین گام برای کاهش تعرق است. یک رابطه معکوس بین تحمل به تنش خشکی و هدایت روزنه‌ای وجود دارد یعنی بسته شدن روزنه‌ها تعرق را کاهش

داده و تحمل به خشکی را افزایش می‌دهد، در حالی که باز شدن آن باعث افزایش تعرق و متعاقباً کاهش تحمل به تنش خشکی در گیاه می‌شود (Ullah et al., 2017). با این حال، نسبت مستقیمی بین هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز وجود دارد زیرا تنظیم روزنه در حفظ قابلیت فتوسنتزی گیاهان تحت تنش خشکی نقش دارد (Martin et al., 2014). باز شدن روزنه منجر به ورود CO_2 به بافت مزوفیل و ادامه فرآیند فتوسنتز شده؛ با این حال، بسته شدن روزنه‌ها به ترتیب فتوسنتز را کاهش می‌دهد (Urban et al., 2017). کاهش تعداد روزنه‌ها یکی دیگر از پاسخ‌های فیزیولوژیک به تنش خشکی است. خشکی ملایم تأثیر افزایشی بر تعداد روزنه‌ها دارد، در حالی که در شرایط خشکی شدید تعداد روزنه‌ها کاهش می‌یابد. داشتن ویژگی‌هایی مانند سرعت تعرق کمتر، کوتیکول ضخیم و روزنه کوچک باعث افزایش تحمل به تنش خشکی در گیاهان می‌شود (Ullah et al., 2018).

۴- **تغییرات مولکولی و بیوشیمیایی:** استراتژی‌های مختلف سازگاری در گیاهان جهت تقلیل اثرات منفی تنش خشکی تکامل یافته است. گیاهان موجودات ساکنی هستند که در محیط‌های تحت تنش، سازگاری‌هایی را در سطوح بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و مولکولی در محیط‌های شدید نشان می‌دهند (Amin et al., 2019). در سطح فیزیولوژیکی، تجمع فعال املاح در واکوئل به عنوان بازخورد رایج به تنش‌های غیرزیستی مختلف مانند خشکی، یخ زدگی و شوری دیده شده است (Harfouche et al., 2014). در سطح بیوشیمیایی، تنش خشکی باعث ایجاد تغییراتی در سطح متابولیت‌های اولیه (کربوهیدرات‌ها، اسیدهای آمینه، پلی‌آمین‌ها و غیره) و متابولیت‌های ثانویه (آنتی‌اکسیدان‌ها، مولکول‌های پیام‌دهنده) می‌شود. متابولیسم و تجمع کربوهیدرات‌ها در شرایط تنش ناشی از افزایش فعالیت β -آمیلاز است که منجر

پراکسیداز، کاتالاز، دهیدروآسکوربات ردوکتاز، سوپراکسید دیسموتاز، گلوکاتایون پراکسیداز، پراکسیداز و گلوکاتاز تشکیل شده است. همچنین این شبکه شامل ترکیبات غیر آنزیمی مانند ویتامین C، ویتامین E، گلوکاتایون، کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها است که توسط گیاهان برای کاهش این آسیب‌ها تجمع داده می‌شود (Gill and Tuteja, 2010, Anjum et al., 2016). پاسخ مولکولی گیاهان تحت تنش خشکی شامل القا بیان یک سری ژن‌ها و فعال شدن مسیرهای انتقال پیام است که گیاه را قادر می‌سازد زنده بماند و آن شامل تنظیم کننده‌های علامت‌ده تنش خشکی، انتقال پیام، هورمون‌ها، عوامل رونویسی و پروتئین‌های محافظ است. گیرنده‌هایی مانند کینازها که با یک دامنه سیتوزولی سرین/ترونین کیناز مشخص می‌شوند، به وسیله فسفوریلاسیون مستقیم با انتقال پیام در پروتئین‌های هدف خود مرتبط هستند و به عنوان تنظیم کننده در رشد و نمو تحت تنش خشکی در نظر گرفته می‌شوند و بدین ترتیب سازوکارهای تطبیقی را تشکیل می‌دهند (Osakabe et al., 2013). هیستیدین کینازها گیرنده‌های متصل به غشاء (غشای پلاسمایی / شبکه آندوپلاسمی) هستند که در فرآیندهای مختلف بیولوژیکی و همچنین پاسخ به تنش خشکی درگیر هستند (Pham et al., 2012). انتقال پیام شامل آبشارهای MAPK (پروتئین کیناز فعال شده با میتوزن) متشکل از MAPKK، MAPKKK و MAPK است که با فسفوریلاسیون متوالی فعال شده و در پاسخ به تنش خشکی نقش دارند (Rodriguez et al., 2009). هورمون‌های گیاهی مانند اسید آبسازیک، اسید جیبرلیک، اسید سالیسیلیک، اسید جاسمونیک، اتیلن و اکسین از طریق تنظیم رشد، نمو و یا تخصیص مواد مغذی نقش مهمی در پاسخ به تنش خشکی دارند (Ullah et al., 2018).

به ذخیره نشاسته و فروکتان‌ها در اندام‌هایی مانند ریشه، ساقه و آمیلوپلاست‌ها می‌شود تا گلوکز و فروکتوز تولید کنند و بنابراین به عنوان یک منبع انرژی ضروری عمل می‌کنند. ترهالوز، یک دی ساکارید، یک جاروب کننده گونه‌های فعال اکسیژن، مولکول‌های انتقال دهنده پیام است و علاوه بر این به عنوان یک سازگار ساز و یک مولکول ضد آپوپتوز عمل می‌کند (Fernandez et al., 2010). بسیاری از گونه‌های گیاهی اسیدهای آمینه مانند پرولین را در شرایط تنش غیرزیستی تجمع می‌نمایند. این مواد به عنوان اسمولیت عمل می‌کنند و به حفظ تعادل اسمزی سلول کمک می‌کنند و بخشی از دفاع آنتی‌اکسیدانی را تشکیل می‌دهند. متابولیت دیگری که در پاسخ به تنش خشکی در گیاهان انباشته شده است، گلیسین بتائین است. بیان القا شده توسط گلیسین بتائین ژن‌های آنزیم‌های مهارکننده گونه‌های فعال اکسیژن به سیستم گیاه کمک می‌کند یکپارچگی غشای سلولی محافظت شده را حفظ نماید و مانع از کار افتادن ماشین فتوسنتز، کانال یونی و نسخه‌برداری تحت تنش خشکی شود (Wani et al., 2013). پلی آمین‌هایی مانند پوترسین، اسپرمیدین و اسپرمین، مولکول‌های آلیفاتیک نیتروژن دار مشتق شده از آرژنین هستند که در تحمل تنش خشکی نقش دارند (Alet et al., 2012). کاروتنوئیدهای دارای عملکرد محافظتی در تثبیت غشاهای تیلاکوئید و عمل کننده به عنوان یک آنتی‌اکسیدان قوی و منبع ترکیبات سیگنالینگ فرار و غیرفرار مانند اسید آبسازیک، تحت تنش خشکی به وفور تولید می‌شوند (Espinoza et al., 2013). تنش خشکی منجر به تولید گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود که با ایجاد آسیب اکسیداتیو به سیستم سلولی، منجر به آسیب اختلال در فعالیت‌های سلول می‌شود (Ullah et al., 2017). شبکه پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن از آنزیم‌های سم‌زدایی مانند آسکوربات

آبسزیزیک مشارکت می‌کنند. عوامل رونویسی NAC حاوی دمین تنظیمی نسخه‌برداری بسیار متغیر در پایانه C، تغییراتی در الگوی بیان نشان می‌دهند که مشارکت آنها را در شبکه‌های علامت‌دهی پاسخ‌های تنش خشکی تایید می‌کند (Lv et al., 2016). سه گروه اصلی از عوامل رونویسی WRKY که دارای تفاوت‌های جزئی در هر دو دمین در پایانه N هستند، در فرآیندهای رشد و نمو گیاهان همراه با پاسخ به تنش خشکی مشارکت دارند. هر دو ژن NACs و WRKYs حاوی دمین‌هایی هستند که به اسید آسزیزیک پاسخ می‌دهند. همچنین مشخص شده است که عوامل رونویسی bZIP توسط اسید آسزیزیک القا می‌شود و بیان ژن‌های مرتبط با تنش را به روشی وابسته به اسید آسزیزیک کنترل می‌کند (Zou et al., 2008). خانواده AP2/EREBP یکی دیگر از خانواده‌های عوامل رونویسی است که به چهار زیر خانواده طبقه‌بندی می‌شوند، که از این میان زیر خانواده‌های ERF و DREB به دلیل مشارکت در تنش خشکی مورد مطالعه قرار گرفته‌اند (Wang et al., 2016). برخی از پروتئین‌های مؤثر پاسخ‌دهنده به تنش خشکی مانند پروتئین‌های فراوان در اواخر جنین زایی (LEA^۱)، پروتئین‌های شوک حرارتی (HSPs^۲) و سایر پروتئین‌ها با فعالیت چاپرونی نیز در مکانیسم‌های سازگاری به تنش خشکی نقش دارند و در طی پاسخ به تنش خشکی القا می‌شوند. LEA به دلیل ماهیت بسیار آبدوست خود دارای ظرفیت جدا سازی یون‌های تغلیظ شده در طی آب کشیدگی سلولی است. غیرفعال شدن و دناتوره شدن مجموعه پروتئین‌ها و اجزای سلولی در طی کمبود آب، یک محدودیت عمومی در طول تنش خشکی است که توسط LEA از آنها جلوگیری می‌شود (Goyal et al., 2005). HSPها با انجام وظیفه

فیتوهورمون‌ها نقش کلیدی در پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی دارند (جدول ۲). این فیتوهورمون‌ها نقش مهمی در تنظیم رشد گیاه و پاسخ به شرایط کم آبی دارند. تحت تنش خشکی، فیتوهورمون‌ها مسیرهای علامت‌دهی مختلفی را تحریک می‌کنند در نتیجه سطح تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، متابولیت‌های ثانویه و پروتئین‌های شوک حرارتی را افزایش می‌دهند (Ullah et al., 2017). همچنین تجمع اسید آسزیزیک در پی بسته شدن روزنه ناشی از تنش خشکی منجر به تولید گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود که باعث اکسیداسیون پروتئین، DNA، کلروفیل و لیپیدها می‌شوند و بدین ترتیب عملکرد گیاه را مختل می‌نمایند (Amin Kheradmand et al., 2014). کاهش قابل توجهی در عملکرد گیاهان زراعی به دلیل آسیب ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن در مقایسه با گیاهان عادی که تحت تأثیر اثرات مخرب گونه‌های فعال اکسیژن قرار نمی‌گیرند، گزارش شده است (Shahzad et al., 2021). عوامل رونویسی از دو دمین مجزا تشکیل شده‌اند؛ یکی دمین اتصال شونده به DNA و دیگری دمین تنظیم شونده در سطح نسخه‌برداری (فعال‌سازی/سرکوب) که سطح رونویسی از ژن‌های هدف را هدایت می‌کند. آنها در بیان ژن‌های مرتبط با هورمون‌ها و تنش خشکی مداخله می‌کنند (Roy, 2016). برخی از خانواده‌های TF (عوامل رونویسی) مانند MYB، WRKY، NAC، bZIP و AR2/EREBP به دلیل مداخله آنها در پاسخ به تنش‌ها در گیاهان بسیار مهم هستند. چهار گروه اصلی MYB-1R، TFs، R2R3، R1R2R3 و R4، دمین فعال‌سازی بسیار متنوعی در پایانه C دارند که آنها را قادر می‌سازد نقش‌های تنظیمی مختلفی را در طول پاسخ به تنش انجام دهند و در سیستم علامت‌دهی وابسته به اسید

2. Heat shock proteins

1. Late embryogenesis abundant proteins

نمودن به عنوان چاپرون‌های مولکولی برای انواع پروتئین‌ها در طی پاسخ به تنش خشکی نقش محوری در محافظت از گیاهان در برابر تنش خشکی دارند (Xiang et al., 2018).

سازوکارهای شناخته شده در گیاهان جهت مقابله با تنش خشکی: به‌طور کلی نمود فنوتیپی پاسخ گیاهان به تنش خشکی به چهار صورت اجتناب از خشکی، فرار از خشکی، تحمل خشکی و ترمیم و جبران اثرات خشکی بروز پیدا می‌کند (Fang and Xiong, 2015). تحمل به خشکی و اجتناب از خشکی از راهبردهای اصلی گیاهان جهت مقابله با تنش خشکی می‌باشند. اجتناب از خشکی تداوم فرآیندهای فیزیولوژیکی مانند تنظیم روزنه، توسعه سیستم ریشه و سایر فرآیندها در طول کمبود آب است. فرار از خشکی تنظیم چرخه زندگی گیاهان است (چرخه زندگی کوتاه برای جلوگیری از تنش خشکی). مکانیسم‌های مرتبط با تحمل به تنش خشکی شامل تولید پروتئین‌های فراوان در اواخر جنین زایی، پروتئین‌های شوک حرارتی، آنتی‌اکسیدان‌ها و قندهای خاص می‌باشد (Oliver et al., 2020). ترمیم و جبران اثرات تنش خشکی توانایی گیاه برای شروع رشد مجدد پس از قرار گرفتن در معرض تنش شدید خشکی است (Manavalan et al., 2009). در زیر به هر یک صفات قابل تامل در هر یک از سازوکارها پرداخته می‌شود.

فرار از خشکی

۱- زودرسی یا دوره رشد کوتاه: زودرسی معمول‌ترین صفت برای اصلاح مقاومت به خشکی است. زودرسی این قابلیت را به گیاه می‌دهد که پیش از شروع خشکی محصول تولید کند. وقوع تنش خشکی باعث زودرسی نسبی می‌گردد (Abreha et al., 2022).

۲- حساسیت به طول روز: حساسیت به طول روز صفت دیگری است که وراثت‌پذیری بالایی دارد. در مورد گیاهان روز بلند، چون افزایش طول روز همراه با دریافت تشعشع و دمای بالاتر است بنابراین حساسیت به طول روز به عنوان هشدار دهنده شروع تنش خشکی عمل می‌کند.

۳- کنترل پنجه دهی: صفت پنجه دهی تحت کنترل ژنتیکی است و دیده شده که بیشتر ژنوتیپ‌های غلات تنوع زیادی برای این صفت دارند و مواجهه با خشکی تعداد پنجه‌ها را کاهش می‌دهد (Abhari et al., 2007).

اجتناب

۱- سیستم ریشه‌ای توسعه یافته: سیستم ریشه‌ای فعال‌تر و گسترده‌تر سبب افزایش آب در دسترس گیاه می‌شود بنابراین در شرایط تنش نسبت وزن خشک ریشه به ساقه زیاد می‌شود که به دلیل اختصاص زیاد ماده خشک به ریشه جهت اجتناب از خشکی می‌باشد (Kocheki and Rashed Mohassel, 2014).

۲- هدایت روزنه‌ای: یکی از فاکتورهای مهم در از دست دادن آب گیاه روزنه‌ها بوده و در شرایط تنش گیاه جهت کاهش تلفات آب، روزنه‌های خود را می‌بندد و در بسته شدن آن آبسزیک اسید نقش اساسی دارد که در شرایط تنش‌های غیرزیستی مقدار آن زیاد می‌شود. با زیاد شدن پتانسیل فشاری سلول‌های محافظ روزنه‌ها نسبت به سلول‌های اطراف آن، روزنه‌ها باز می‌شود. بعضی از مواد شیمیایی مانند آترازین، سیمازین و دیورون نیز باعث مسدود شدن روزنه می‌شوند و باعث کاهش مصرف آب و رشد می‌گردند (Kocheki and Rashed Mohassel, 2014).

۳- اندازه و فراوانی روزنه‌ها: گیاهان نورپسند در مقایسه با گیاهان سایه پسند روزنه بیشتری در هر دو

کاهش می‌یابد (Zhang et al., 2022). تنظیم فشار اسمزی به دو طریق ذیل انجام می‌شود:

الف) تنظیم غیر فعال: که برآیند تحمل محتوای آب نسبی بافت است (Feng et al., 2022).

ب) تنظیم فعال: در این فرآیند یکسری مواد و متابولیت‌ها تجمع پیدا می‌کنند و حجم سلول کاهش پیدا می‌کند. در شرایط تنش‌های غیرزیستی مانند خشکی، فتو سنتز در مقایسه با مصرف آسمیلات‌ها در طول رشد کمتر تحت تاثیر قرار گرفته و قندها (اغلب به جزء نشاسته) و بقیه محصولات ساخته شده تجمع پیدا می‌کنند و اهمیت آنها در تنظیم اسمزی بستگی به گونه، بافت و سرعت خشکی دارد (Feng et al., 2022).

۲- **تجمع پرولین:** در اکثر گیاهان زراعی در واکنش به تنش خشکی پرولین آزاد تجمع پیدا می‌کند. محققان در تحقیقی گزارش کردند که تحت تنش خشکی گیاهان گلیسین، ساکارز، بتائین، والین، پرولین، آسپارژین و گلوتامین تجمع دادند که در این میان میزان تجمع پرولین بیشتر از بقیه بود (Zali et al., 2016). پرولین اسید آمینه‌ای است که در شرایط تنش خشکی در گیاهان تجمع پیدا کرده و در تنظیم اسمزی نقش موثری دارد. در جدول ۱-۱ سمولیت‌های مهم که در گیاهان در طول خشکی و شوری تجمع می‌یابند ارائه شده است.

۳- **جابجایی مواد پرورده:** در بعضی گیاهان مانند گندم در مرا حل قبل از گلدهی مقدار زیادی از کربوهیدرات‌های غیرساختمانی در ساقه ذخیره می‌شود که در پر شدن دانه در مراحل رشد زایشی و تشکیل دانه اهمیت زیادی پیدا می‌کند.

سطح برگ دارند. ۹۰ درصد تعرق از راه روزنه‌ها انجام می‌شود (Andrea et al., 2022). تاثیر تعداد و اندازه روزنه‌ها (متاثر از ژنوتیپ و محیط) روی تعرق، در مقایسه با باز و بسته شدنشان کمتر است (Rouhani et al., 2015; Atashkar et al., 2020).

۴- **تجمع آب سبزیک ۱ سید:** اسید آبسبزیک از طریق مسیر موالونیک اسید در برگ‌ها (کلروپلاست و سایر پلاستیدها) ساخته شده و با تنش‌های غیرزیستی مانند تنش خشکی تولید آن زیاد می‌شود. عواملی مانند بستن روزنه‌ها، علامت‌دهی تنش خشکی، افزایش تحمل در برابر تنش‌های خشکی، شوری و سرما، ریزش، رشد و زمین‌گرایی تحت تاثیر اسید آبسبزیک قرار می‌گیرد (Pirasteh-Anosheh and Emam, 2019).

۵- ضخامت کوتیکول و قشر مومی روی برگ: قشر مومی روی برگ نفوذپذیری آنرا برای آب و دی‌اکسیدکربن کاهش می‌دهد و نیز میزان تابش جذب شده را کم می‌کند. بسیاری از گیاهان در نواحی خشک، از نظر تشریحی برگ‌هایی با بشره ضخیم دارند. کوتیکول ضخیم بصورت عایقی در برابر تشعشع ورودی عمل می‌کند و در نتیجه تعرق را کاهش می‌دهد و به‌همراه آن از تبخیر کوتیکولی نیز می‌کاهد (Kocheiki and Rashed Mohassel, 2014).

تحمل به خشکی

۱- **تنظیم فشار اسمزی:** یکی از سازوکارهای پاسخ به کاهش پتانسیل آب تنظیم اسمزی است که باعث زیاد شدن تعداد مولکول‌های محلول درون سلول‌ها می‌شود و از این طریق جریان خروجی آب از سلول

جدول ۱: اسمولیت‌های مهم که در گیاهان در طول خشکی و شوری تجمع می‌یابند (Debnath et al., 2011).

اسید آلی	اگزالات - ملات
ترکیب نیتروژنی	پروتئین‌ها-بتائین-گلوتامین-آسپارات-گلیسین-پوترسین
کربوهیدرات	ساکاروز- سوربیتول- مانیتول- گلیسرول - آرابینیتول- پینیتول- دیگر پلی‌اول‌ها

روش‌های اعمال تنش خشکی در فعالیت‌های

تحقیقاتی و برخی از نتایج حاصل

تیمار تنش خشکی به روش‌های مختلفی روی گیاهان اعمال می‌شود (جدول ۲):

۱- **روش وزنی:** در روشی برای تعیین تیمارهای مقادیر آب در هر گلدان، ابتدا مقدار مشخصی خاک ریخته (بسته به اندازه گلدان) و در داخل آن در درجه حرارت ۱۰۳ درجه سانتی‌گراد قرار داده و پس از ۴۸ ساعت توزین شده و وزن خاک خشک تعیین می‌شود. سپس به گلدان‌ها به آرامی تا حد اشباع آب اضافه کرده و پس از خارج شدن کامل آب ثقلی، گلدان توزین شده و پس از کسر وزن گلدان و خاک خشک مقدار آب نگهداری شده در ظرفیت زراعی تعیین می‌شود (Amiri Deh Ahmadi et al., 2010).

۲- **روش آب قابل استفاده:** گاهی اوقات تنش خشکی بر اساس آب قابل استفاده اعمال می‌شود یعنی آبی که بین ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دائم قرار گرفته است. مثلاً آبیاری بر اساس ۵۰ درصد آب قابل استفاده به این معنی است که اگر ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دائم خاکی به ترتیب ۲۸ و ۱۲ درصد باشد (از طریق دستگاه صفحات فشار در آزمایشگاه تعیین می‌شود) آب قابل استفاده این خاک ۱۶ درصد می‌باشد موقعی که ۸ درصد این آب استفاده شد و ظرفیت زراعی به ۲۲ رسید آبیاری انجام شود (حالت نرمال)، در تنش ملایم وقتی ۷۰ درصد آب قابل استفاده مصرف شد یعنی ظرفیت زراعی خاک به ۱۶/۸ درصد رسید آبیاری انجام شود و در تنش خشکی

شدید وقتی ۹۰ درصد آب قابل استفاده مصرف شد یعنی ظرفیت زراعی خاک به ۱۳/۶ درصد رسید آبیاری انجام شود (Gholinezhad et al., 2015, Mousavi and Akhavan, 2008).

۳- **روش تبخیر و تعرق گیاه:** تنش خشکی بر اساس میزان تبخیر و تعرق گیاه بر اساس روابط زیر محاسبه می‌شود (Gholinezhad and Darvishzadeh, 2019, Mousavi and Akhavan, 2008):

رابطه ۱ $RAW = \frac{FC-PWP}{100} \times \rho \times D \times MAD$
 که در این رابطه؛ $RAW =$ آب سهل الوصول (میلی‌متر)،
 $FC =$ ظرفیت زراعی، $PWP =$ نقطه پژمردگی دائم $\rho =$
 $=$ وزن مخصوص ظاهری $D =$ عمق توسعه ریشه بر
 حسب میلی‌متر، $MAD =$ ضریب آب سهل الوصول
 هست. به‌عنوان مثال در خاکی که بافت آن لوم-لوم
 رسی است ظرفیت زراعی خاک ۲۵ و نقطه پژمردگی
 دائم ۱۲ و وزن مخصوص ظاهری خاک ۱/۳۷ می‌باشد.
 عمق توسعه ریشه به عنوان مثال در گیاهی مانند کنجد
 ۶۰۰ میلی‌متر در نظر گرفته می‌شود. ضریب آب سهل
 الوصول یا F یا MAD یا θ می‌باشد.

$RAW = \frac{25-12}{100} \times 1.37 \times 600 \times 0.65$
 $MAD =$ ضریب آب سهل الوصول همان آب قابل
 استفاده است که بین ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی
 دائم قرار گرفته است. این ضریب در آبیاری مطلوب
 ۰/۶۵ در تنش ملایم ۰/۸ و در تنش شدید ۰/۹۵ در نظر
 گرفته شد. در شرایط آبیاری مطلوب، تنش ملایم و تنش
 شدید خشکی آب سهل الوصول یا RAW به ترتیب
 برابر ۷۰، ۸۵ و ۱۰۰ میلی‌متر بدست آمده که معادل تبخیر
 و تعرق گیاه یا ET_c در نظر گرفته می‌شود.

- رابطه ۲ $ET_o = ET_p \times K_p$
- رابطه ۳ $ET_c = ET_o \times K_c$
- در روابط بالا ET_o تبخیر و تعرق پتانسیل گیاه، ET_p تبخیر و تعرق تشتک تبخیر، ET_c تبخیر و تعرق گیاه، K_c ضریب گیاهی کنجد و K_p ضریب تشتک تبخیر می‌باشد.
- ۴- روش تبخیر و تعرق تشتک تبخیر: تیمارهای تنش خشکی بر اساس میزان تبخیر از تشتک کلاس A انتخاب می‌شوند.
- ۵- روش حجم آب آبیاری: یکی از روش‌های اعمال تنش خشکی در گیاهان بر اساس حجم آبیاری است و تیمارهای آبیاری بر اساس حجم‌های مختلف انتخاب می‌شوند (Richard et al., 1998).
- ۶- روش قطع آبیاری: تنش خشکی گاهی بر اساس قطع آبیاری از زمان‌های خاص فنولوژیکی انجام می‌شود.
- ۷- روش تانسیموتر: گاهی اوقات برای تعیین زمان اعمال تنش خشکی گاهی از دستگاه TDR و تانسیموتر استفاده می‌شود (Topp and Davies, 1985).
- ۸- روش دور آبیاری: گاهی تیمارهای تنش خشکی بر اساس دور آبیاری انجام می‌گیرد یعنی آبیاری هر تیمار بر اساس تعداد روز در نظر گرفته می‌شود (Gholinezhad, 2016).
- ۹- روش پلی اتیلن گلیکول: گاهی تیمارهای تنش خشکی در آزمایشگاه بر اساس پلی اتیلن گلیکول طراحی می‌شود.
- به‌عنوان مثال، تیمار مورد بررسی سطوح مختلف تنش خشکی از پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ (PEG 6000) که پتانسیل صفر بار به عنوان شاهد در نظر گرفته شد. برای ایجاد تنش خشکی از محلول پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ بر اساس روش (Michel and Kaufmann, 1973) استفاده می‌شود و غلظت پلی اتیلن گلیکول از رابطه ۴ بدست می‌آید:
- رابطه ۴
- $$S = (1.18 \times 10^{-2})C - (1.18 \times 10^{-4})C^2 + (2.67 \times 10^{-4})CT + (8.39 \times 10^{-7})C^2T$$
- در این رابطه: C غلظت پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ بر حسب گرم در لیتر، T درجه حرارت بر حسب درجه سانتیگراد و S پتانسیل آب بر حسب بار است. در جدول ۲ نمونه‌هایی از روش‌های مختلف اعمال تنش خشکی و اثرات آن روی گونه‌های مختلف گیاهی آورده شده است.
- ۱۰- روش مراحل فنولوژیکی گیاه: یکی از روش‌های اعمال تنش خشکی در گیاهان بر اساس مراحل فنولوژیکی گیاه است و تیمارهای آبیاری در دوره‌های مختلف مانند آبیاری فقط در زمان رشد رویشی، آبیاری در زمان گلدهی و آبیاری در زمان زایشی و ... انتخاب می‌شوند (Akbari Nodehi, 2012; Enayat, 2012; Sarshad et al., 2020; Gholizadeh et al., 2013).
- در جدول ۲ روش‌های اعمال تنش بر روی برخی از گیاهان که توسط نویسندگان این مقاله انجام شده آورده شده است. با توجه به ذکر منابع نتایج درصد افزایش کاهش صفات مربوطه محاسبه شده است. این جدول بیشتر راه و مسیر برای انجام مطالعات تنش را هموار می‌کند و کسانی که علاقه داشته باشند در مورد اثرات تنش‌های غیرزیستی روی گیاهان مختلف کار کنند می‌توانند هر یک از این آزمایش‌ها را بصورت ریز و دقیق‌تر بررسی و آزمایشات تکمیلی انجام دهند.
- برخی صفات مهم در ارزیابی واکنش گیاهان به تنش خشکی:** برخی از صفات که در ارزیابی اثرات تنش خشکی موثر هستند و اندازه‌گیری آنها به تولید ارقام متحمل کمک می‌کند در زیر جدول ۳ خلاصه شده است. برخی از صفات از جمله اسید آمینه پرولین به عنوان شاخص تنش شناخته شده است و افزایش آن مساوی با مواجهه قطعی گیاه با تنش است (Abhari et al., 2006).

جدول ۲: نمونه‌هایی از نحوه اعمال تنش خشکی، صفات مهم برای اندازه‌گیری در شرایط تنش خشکی و مدیریت آنها

منبع	اثرات تنش خشکی	گونه گیاهی	نحوه اعمال تنش خشکی
Gholinezhad et al., 2009	کاهش ۴۴ درصدی عملکرد دانه، کاهش ۲۲ درصدی وزن ۱۰۰۰ دانه، کاهش ۴۵ درصدی تعداد دانه در طبق، کاهش ۱۷ درصدی RWC، کاهش ۶۸ درصدی LAI در شرایط تنش خشکی شدید	<i>Helianthus annuus</i>	انجام آبیاری بعد از تخلیه ۵۰، ۷۰ و ۹۰ درصد ظرفیت زراعی
Qaseem et al., (2019)	کاهش ۳۷ درصدی عملکرد دانه، کاهش ۲۴ درصدی طول پانیکول، کاهش ۹ درصدی ارتفاع بوته، کاهش ۱۶ درصدی تعداد دانه در سنبله، کاهش ۲ درصدی وزن ۱۰۰۰ دانه، کاهش ۲۶ درصدی عملکرد بیولوژیک، کاهش ۲۱ درصدی طول سنبله، کاهش ۱۶ درصدی تعداد سنبله‌چه در هر سنبله، کاهش ۸ درصدی تعداد روز تا گلدهی، کاهش ۱۰ درصد تعداد روز تا رسیدگی، کاهش ۴۶ درصدی طول ریشک، کاهش ۲۹ درصدی سطح برگ، کاهش ۱۱ درصدی تعداد پنجه در گیاه و کاهش ۵۲ درصدی شاخص برداشت	<i>Triticum aestivum</i>	تنش خشکی از سنبله دهی تا رسیدگی (آبیاری تا ۳۰ درصد FC)
Anwaar et al., (2019)	کاهش ۱۳ درصد وزن ۱۰۰۰ دانه، کاهش ۳ درصد تعداد پنجه بارور، کاهش ۱۷ درصد عملکرد بیولوژیک، افزایش ۱۲ درصد شاخص برداشت و کاهش ۵ درصد عملکرد دانه	<i>Triticum aestivum</i>	قطع آبیاری در مرحله پر شدن دانه
Mammabi et al., (2020)	تنش خشکی شدید (۱۳۰ میلی متر تیخیر) باعث افزایش ۷۳ درصدی فعالیت آنزیم‌های PPO، ۹۲ درصدی آنزیم CAT، ۹۴ درصدی آنزیم POX، ۸۶ درصدی آنزیم SOD، ۶۷ درصدی MDA، ۲۵ درصدی قندهای محلول، ۵۳ درصدی محتوای پروتئین و ۳۸ درصد دمای برگ شد اما باعث کاهش ۶۷ درصدی محتوای کلروفیل a، کاهش ۱۹ درصدی محتوای کلروفیل b، کاهش ۴۹ درصدی کلروفیل کل، کاهش ۲۲ درصدی محتوای آب برگ و کاهش ۴۹ درصدی هدایت روزنه‌ای شد.	<i>Brassica napus</i>	آبیاری بعد از ۷۰، ۱۰۰، ۱۳۰ و ۱۶۰ میلی متر تیخیر از تشتک تیخیر
Habib et al., (2020)	تنش خشکی به طور معنی داری عملکرد دانه، رنگدانه‌های فتوسنتزی، محتوای فنل کل، کل پروتئین‌های محلول، پتانسیل آب برگ، محتوای رطوبت نسبی، پتانسیل تورگر برگ و پتانسیل اسمزی را کاهش داد و باعث افزایش فعالیت آنزیم‌ها، پروتئین، گلاسیسین بتائین، اسید آسکوربیک برگ، MDA و H ₂ O ₂ شد.	<i>Triticum aestivum</i>	آبیاری تا ۶۰ درصد FC

Behboudi et al., (2018)	کاهش ۶۰ درصدی سطح برگ، RWC و وزن ۱۰۰۰ دانه، کاهش ۱۰ درصدی شاخص کلروفیل، کاهش ۳ درصدی ارتفاع بوته، کاهش ۶۷ درصدی عملکرد دانه و کاهش ۱۰ درصدی بیوماس، افزایش ۱۲ درصدی پروتئین، افزایش ۱۸ درصدی پتاسیم و افزایش ۱۶ درصدی فسفر	<i>Triticum aestivum</i>	قطع آبیاری به مدت ۱۵ روز بعد از گرده افشانی
Majlesi and Gholinezhad, (2014)	کاهش ۱۰ درصدی سطح برگ پرچم، کاهش ۱۰ درصدی ارتفاع بوته، کاهش ۹ درصدی RWC، کاهش ۷ درصدی طول بلال، کاهش ۱۲ درصدی قطر بلال، کاهش ۱۳ درصدی عملکرد تازه علوفه، افزایش ۳۱ پروتئین ساقه.	<i>Zea mays L.</i>	آبیاری کامل و قطع آبیاری
Vahdi and Gholinezhad, (2016)	کاهش ۲۴ درصدی RWC، کاهش ۶۳ درصدی عملکرد دانه، کاهش ۶۲ درصدی عملکرد روغن، کاهش ۷۱ درصدی عملکرد پروتئین در شرایط تنش خشکی شدید	<i>Glycine max</i>	آبیاری مطلوب: ۲۰ میلی متر تبخیر از تشک تبخیر تنش خشکی ملایم: ۱۱۰ میلی متر تبخیر از تشک تبخیر تنش خشکی شدید: ۱۶۰ میلی متر تبخیر از تشک تبخیر
(Gholinezhad, 2017)	کاهش وزن خشک گیاهچه در تنش خشکی ۴- و ۳- بار به ترتیب ۹۵ و ۸۷ درصد	<i>Anethum graveolens</i>	پنج سطح تنش خشکی (۰، ۱، ۲، ۳- و ۴- بار) با پلی اتیلن گلیکول
(Gholinezhad, 2018)	کاهش کارایی اقتصادی و زیستی مصرف آب به ترتیب ۶۲ و ۴۹ درصد، کاهش ۶۳ درصدی عملکرد دانه و ۷۰ درصدی تعداد دانه در واحد سطح در شرایط تنش خشکی شدید	<i>Sesamum indicum</i>	آبیاری مطلوب: ۷۰ میلی متر تبخیر از تشک تبخیر (ETc)
Gholinezhad et (al., 2013)	کاهش ۱۴ و ۲۳ درصدی محتوای کلروفیل، کاهش ۹ و ۱۷ درصدی نسبت مغز به دانه، کاهش ۴۹ و ۲۵ درصدی عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی ملایم و شدید	<i>Helianthus annuus L.</i>	آبیاری مطلوب: آبیاری بعد از تخلیه ۵۰ درصد آب قابل استفاده، تنش خشکی ملایم: آبیاری بعد از تخلیه ۷۰ درصد آب قابل استفاده، تنش خشکی شدید: آبیاری بعد از تخلیه ۹۰ درصد آب قابل استفاده
Gholinezhad and Eyyazi,	تنش خشکی در مقایسه با آبیاری مطلوب، عملکرد دانه، شاخص کلروفیل، شاخص برداشت،	<i>Triticum aestivum</i>	آبیاری مطلوب: ۷۵ میلی متر تبخیر از تشک تبخیر

(2019)	عملکرد بیولوژیک و محتوای نسبی آب برگ را به ترتیب به میزان ۲۲، ۲۴، ۲۶ و ۲۸ درصد کاهش داد	تنش خشکی: ۲۲ میلی متر تبخیر از تشتک تبخیر
Gholinezhad et al., 2020	کاهش ۲۷ درصدی طول ریشه چه، کاهش ۲۸ درصدی طول ساقه چه، کاهش ۲۷ درصدی طول گیاهچه، کاهش ۳۲ درصدی وزن خشک ریشه چه، کاهش ۴۰ درصدی وزن خشک ساقه چه، کاهش ۳۹ درصدی وزن خشک گیاهچه، کاهش ۱۷ درصدی ضریب آلومتری، کاهش ۴۲ درصدی شاخص مقاومت به خشکی، کاهش ۳۸ درصدی شاخص تحمل ریشه، کاهش ۳۰ درصدی شاخص تحمل ساقه، کاهش ۴ درصدی آب یافت گیاهچه، کاهش ۵۰ درصدی شاخص پایداری غشا، کاهش ۲۴ درصدی شاخص سرعت جوانه زنی، کاهش ۲۲ درصدی شاخص میزان جوانه زنی، کاهش ۲۲ درصدی ضریب سرعت جوانه زنی، افزایش ۱۹ درصدی هدایت الکتریکی و افزایش ۲۴ درصدی میانگین مدت جوانه زنی در شرایط تنش خشکی شدید	آبیاری مطلوب: ۷۰ میلی متر تبخیر از تشتک تبخیر تنش خشکی ملایم: ۱۱۰ میلی متر تبخیر از تشتک تبخیر تنش خشکی شدید: ۱۵۰ میلی متر تبخیر از تشتک تبخیر
Danir et al., (2020)	کاهش ۲۵ درصدی عملکرد بیولوژیک، کاهش ۳۴ درصدی وزن ۱۰۰۰ دانه، کاهش ۳۲ درصدی ارتفاع بوته، کاهش ۲۴ درصدی تعداد غلاف در بوته، کاهش ۱۷ درصدی تعداد دانه در غلاف، کاهش ۴۴ درصدی عملکرد دانه، کاهش ۲۶ درصدی شاخص برداشت در شرایط تنش خشکی شدید	آبیاری مطلوب: ۶۰ میلی متر تبخیر از تشتک تبخیر تنش خشکی ملایم: ۹۰ میلی متر تبخیر از تشتک تبخیر تنش خشکی شدید: ۱۲۰ میلی متر تبخیر از تشتک تبخیر
(Gholinezhad, 2018)	کاهش ۸۴ درصدی عملکرد دانه، کاهش ۳۵ درصدی وزن ۱۰۰۰ دانه، کاهش ۵۳ درصدی تعداد دانه در بوته، کاهش ۲۶ درصدی شاخص برداشت، کاهش ۸۲ درصدی بیوماس، کاهش ۴۷ درصدی تعداد شاخه ثانویه، کاهش ۴۸ درصدی تعداد گره در هر بوته، کاهش ۸۶ درصدی عملکرد اسانس	دور آبیاری ۵، ۷، ۹، ۱۱ و ۱۳ روز
Abhari and Gholinezhad, (2019a)	در مطالعه‌ای روی نخود نشان دادند که کاربرد ۷/۵ میلی گرم اسید هیومیک اثر تنش خشکی را با افزایش اسید آمینه پرولین کاهش داد.	آبیاری کامل و تنش خشکی (۲۰ درصد آبیاری کامل از گلدهی تا برداشت)

<p>بررسی تاثیر سالیسیک اسید بر کارایی مصرف آب و برخی خصوصیات فیزیولوژیکی جو در شرایط تنش خشکی نشان داد که کمترین کارایی مصرف آب (۰/۳۸) در شرایط قطع آبیاری و بدون مصرف سالیسیک اسید حاصل شد و با مصرف سالیسیک اسید تا شش میلی مولار کارایی مصرف آب افزایش یافت. همچنین با افزایش مصرف سالیسیک اسید در شرایط قطع آبیاری در مقایسه با عدم قطع آبیاری، کارایی مصرف آب افزایش بیشتری یافت. کمبود آب از یک طرف با تاثیر بر ساختار غشای سلول سبب افزایش نفوذپذیری غشا نسبت به یون‌ها و ماکرو مولکول‌ها شد (نشت الکترولیت برگ در شرایط آبیاری کامل و قطع آبیاری به ترتیب ۰/۴۵ و ۰/۵۸ بود) و از طرف دیگر، با افت شاخص کلروفیل، فتوسنتز را کاهش داد که در نهایت کاهش عملکرد و اجزای آن را به همراه داشت. از طرفی، اسید سالیسیک موجب تعدیل تنش خشکی از طریق کاهش نشت یونی (عدم مصرف و مصرف سالیسیک اسید شش میلی مولار در شرایط قطع آبیاری به ترتیب ۰/۳۸ و ۰/۳۱ بود)، افزایش غلظت پروتئین و شاخص کلروفیل در نتیجه بهبود عملکرد دانه گندم در شرایط قطع آبیاری در مقایسه با عدم قطع آبیاری گردید.</p>	<p>قطع آبیاری (قطع آبیاری از مرحله آبتنی (کد ۴۹ زادوکس) تا برداشت) و عدم قطع آبیاری و تیمار محلول پاشی سالیسیک اسید در چهار سطح صفر (شاهد)، دو، چهار و شش میلی مولار در مرحله ساقه- <i>Hordeum vulgare L.</i></p>	<p>دهی (کد ۳۹ زادوکس) روی جو</p>
<p>استفاده از سوپر جاذب باعث تعدیل اثرات تنش خشکی بر عملکرد و اجزای عملکرد نخود شد. بیشترین عملکرد و اجزای عملکرد در استفاده از ۱۰۰ کیلوگرم سوپر جاذب حاصل شد. مقدار سوپر جاذب تاثیر معنی داری بر درصد پروتئین نداشت. ولی میزان پروتئین دانه در تیمار قطع آبیاری در مرحله گلدهی با ۱۱۵/۲۳ کیلوگرم در هکتار بیشتر از تیمار قطع آبیاری در مرحله غلاف دهی با ۷۷/۲۹ کیلوگرم پروتئین در هکتار بود.</p>	<p>تنش خشکی در سه سطح شاهد (بدون تنش)، قطع آبیاری در مرحله شروع گلدهی و قطع آبیاری در مرحله شروع غلاف دهی به عنوان عامل اصلی، و مصرف سوپر جاذب در سه سطح صفر، ۱۰۰ و ۵۰ کیلوگرم در هکتار به عنوان عامل فرعی <i>Cicer arietinum L.</i></p>	<p>قطع آبیاری (قطع آبیاری از مرحله آبتنی (کد ۴۹ زادوکس) تا برداشت) و عدم قطع آبیاری و تیمار محلول پاشی سالیسیک اسید در چهار سطح صفر (شاهد)، دو، چهار و شش میلی مولار در مرحله ساقه- <i>Hordeum vulgare L.</i></p>
<p>موجب تعدیل تنش خشکی از طریق افزایش کارایی فیزیولوژیکی و انتقال مجدد نیتروژن باعث</p>	<p>دهی (کد ۳۹ زادوکس) روی جو</p>	

Abhari and
Gholinezhad,
(2019b)

Abhari et al.,)
(2017)

Abhari and)
(Radman, 2020)

بهبود عملکرد دانه جو در شرایط تنش در مقایسه با آبیاری کامل گردید.

Abhari et al., (2007)	مقایسه سطوح تنش خشکی نشان داد، میزان اسید آمینه پرولین در تیمارهای تنش نسبت به تیمار شاهد افزایش یافته است.	<i>Triticum aestivum</i>	تیمار تنش خشکی از مرحله کامل شدن برگ پرچم (۸۰ درصد تخلیه از ظرفیت گلدانی) ۲- از مرحله بعد از گرده افشانی تا انتهای فصل رشد آبیاری (۸۰ درصد تخلیه از ظرفیت گلدانی).
Abhari et al., (2019)	مصرف سالیسیک اسید عملکرد ریشه و عیار قند را افزایش و نیتروژن و سدیم مضر را کاهش داد	<i>Beta Vulgaris</i>	آبیاری (آبیاری کامل: هر هشت روز یک بار ۱۳۰ لیتر در متر مربع) و تنش (۰.۵۰/آبیاری) و تیمار اسیدسالیسیک در سه سطح صفر (عدم محلول پاشی)، محلول پاشی با غلظت‌های ۲/۵ و ۵ میلی مولار
Abhari et al., (2006)	مقایسه سطوح تنش خشکی نشان می دهد تنش خشکی قبل از گرده افشانی باعث کاهش fv/fm (عملکرد فلورسانس) نسبت به تنش خشکی بعد از گرده افشانی شد. در تنش خشکی قبل از گرده افشانی تنش بیشتری به گیاه وارد شده است که باعث کاهش fv/fm و افزایش بازداری نوری می شود	<i>Triticum aestivum</i>	تیمار تنش خشکی از مرحله کامل شدن برگ پرچم (۸۰ درصد تخلیه از ظرفیت گلدانی) ۲- از مرحله بعد از گرده افشانی تا انتهای فصل رشد آبیاری (۸۰ درصد تخلیه از ظرفیت گلدانی).
Timachi et al., (2020)	تحت شرایط آبیاری کامل مقدار کلروفیل a و b، کاروتنوئیدها، پرولین و گلاسیسین بتائین، فعالیت آنزیم های کاتالاز، سوپر اکسید دسموتاز و گایاکول پراکسیداز افزایش یافت در حالی که مقدار پراکسید هیدروژن در گیاه زیره سبز کاهش یافت.	<i>Cuminum cyminum L.</i>	آبیاری کامل و دیم

جدول ۳: بررسی برخی صفات موثر در تنش خشکی (Abhari 2020, 2022)

صفات مورفولوژیکی			
نام صفت	اندازه گیری صفت	واحد صفت	حساسیت صفت به تنش خشکی
ارتفاع بوته	مراحل فنولوژیکی	سانتیمتر	رابطه غیر مستقیم خطی
تعداد برگ	مراحل فنولوژیکی	تعداد	رابطه غیر مستقیم خطی
تعداد گره	مراحل فنولوژیکی	تعداد	رابطه غیر مستقیم خطی
صفات کیفی			
شاخص کلروفیل	قبل و بعد از اعمال تنش	اسپاد	همبستگی بالا
کلروفیل a	قبل و بعد از اعمال تنش	(میلی گرم بر میلی لیتر)	همبستگی بالا
کلروفیل b	قبل و بعد از اعمال تنش	(میلی گرم بر میلی لیتر)	همبستگی بالا
کلروفیل c	قبل و بعد از اعمال تنش	(میلی گرم بر میلی لیتر)	همبستگی بالا
صفات بیوشیمیایی			
اسید آمینه پرولین	قبل و بعد از اعمال تنش	میلی مول پرو لین بر کیلو گرم وزن برگ	شاخص تنش هست
لیزین	قبل و بعد از اعمال تنش	میکرو گرم برگرم وزن تر	همبستگی بالا
متیونین	قبل و بعد از اعمال تنش	میکرو گرم برگرم وزن تر	همبستگی بالا
آنزیم کاتالاز	قبل و بعد از اعمال تنش	واحد بین المللی بر میلی لیتر	همبستگی بالا
سوپراکسید دسموتاز	قبل و بعد از اعمال تنش	واحد بین المللی بر میلی لیتر	همبستگی بالا
پراکسید هیدروژن	قبل و بعد از اعمال تنش	میکرومول بر گرم وزن تر	همبستگی بالا
قند محلول	قبل و بعد از اعمال تنش	میلی گرم بر گرم وزن خشک	همبستگی بالا
صفات فیزیولوژیکی			
نشست الکترولیت	قبل و بعد از اعمال تنش	(درصد)	همبستگی بالا
محتوای نسبی آب برگ	قبل و بعد از اعمال تنش	درصد	همبستگی بالا
عملکرد بیولوژیکی	پس از برداشت	گرم	همبستگی بالا
پروتئین	قبل و بعد از اعمال تنش	درصد	همبستگی بالا
پروتئین محلول	قبل و بعد از اعمال تنش	میلی گرم بر گرم وزن تر	همبستگی بالا
روغن	قبل و بعد از اعمال تنش	درصد	همبستگی بالا
صفات عملکرد			
تعداد دانه	پس از برداشت	تعداد	همبستگی بالا
وزن دانه	پس از برداشت	گرم	همبستگی پایین - رابطه معکوس با تعداد دانه

روش‌های مدیریتی جهت بهبود تحمل به تنش خشکی

- ۱- ایجاد ارقام متحمل با روش‌های به‌نژادی کلاسیک، مولکولی و مهندسی ژنتیک
- ۲- استفاده از محافظ‌های اسمزی خارجی مانند گلیسین بتائین و پرولین: گلیسین بتائین یک جزء مهم برخی گیاهان از جمله تاج خروس، گندم، اسفناج و

کینوا است (Ross et al., 2014). بین تنظیم اسمزی و محافظ اسمزی تفاوت وجود دارد، تنظیم اسمزی به مفهوم متعادل سازی آب در گیاهان جهت جلوگیری از رقیق یا غلیظ شدن بیش از حد مایعات است. تنظیم اسمزی در کشاورزی اهمیت زیادی دارد، زیرا آب عامل محدود کننده اصلی در بهره وری محصول است.

روغن دانه را بهبود می بخشد (Ali et al., 2013). بنابراین، کاربرد خارجی پرولین به عنوان یک اسمولیت مهم و عملکرد به عنوان مهار کننده گونه های اکسیژن فعال، تنش را کاهش می دهد. به عنوان مثال، کاربرد خارجی گلیسین بتائین و پرولین در کاهش اثر مضر تنش اسمزی بر گیاهان پنبه مؤثر بوده است (Noreen et al., 2013).

۳- محلول پاشی با هورمون های گیاهی مانند آبسزیک اسید، سالسیلیک اسید (آسپرین)، جیبرلیک اسید، جاسمونیک اسید، براسینو استروئیدها و پلی آمین ها. در جدول ۴ به برخی مطالعات انجام شده در مورد اثرات هورمون های گیاهی در افزایش تحمل به تنش خشکی در گیاهان نشان داده شده است.

۴- کاربرد مواد خارجی با آنتی اکسیدان ها مانند گلوکاتیون، آسکوربیک اسید (ویتامین C)، توکوفرول (ویتامین E) و اکسید نیتریک: کاربرد خارجی مواد باعث افزایش تحمل گیاه در تنش های مختلف مانند خشکی می شود (Tanveer et al., 2018). این مواد برونزا باعث تجمع مواد آنتی اکسیدانی برای سم زدایی گونه های فعال اکسیژن و کاهش تنظیم اسمزی برای افزایش فشار اسمزی می شوند، بنابراین ترکیب ساختار غشا، ماکرومولکول و آنزیم ها را در طول تنش اسمزی حفظ می کنند (Anjum et al., 2011).

۵- محلول پاشی با عناصر ریز مغذی مانند آهن و روی: آهن نقش مستقیمی در فتوسنتز، تنفس و تثبیت نیتروژن و همچنین در فعالیت آنزیم ها و انتقال الکترون دارد و به عنوان یک فعال کننده یا کوفاکتور آنزیم در تولید کلروفیل عمل می کند (Hatami et al., 2023). روی یک ریزمغذی است که برای تشکیل و تولید اندازه مناسب میوه مورد نیاز است. این عنصر در بخشی از آنزیم های کربنیک انیدراز در تمام بافت های فتوسنتزی وجود دارد که برای بیوسنتز کلروفیل مورد نیاز است. عنصر روی همچنین در تولید تریپتوفان، پیش ساز اکسین در سنتز

جذب ترکیبات محافظ اسمزی، یعنی ترکیباتی که می توانند به عنوان املاح سازگار عمل کنند یا به آنها تبدیل شوند، می تواند منجر به تجمع املاح کافی برای ایجاد هموستاز اسمزی برای سلول ها شود. با توجه به اینکه فشار بالای تورژسانس سلولی برای رشد سلول و حرکات روزنه ای ضروری است در چنین شرایطی گیاه به منظور ادامه جذب آب از طریق تجمع ترکیبات یا محافظ های اسمزی (متابولیسیم طبیعی گیاه را مختل نمی کند)، پتانسیل اسمزی خود را کاهش می دهد و تنظیم اسمزی اتفاق می افتد (Kebert et al., 2022). گلیسین بتائین با حفظ تعادل آب و تثبیت ساختار پروتئین ها، از اجزای سلولی در برابر تنش های مختلف محافظت می کند و رشد گیاه را افزایش می دهد و از مواد مضر تولید شده توسط تنش خشکی جلوگیری می کند. کاربرد خارجی گلیسین بتائین از تجمع اکسیژن فتوسنتزی محافظت می کند و بیان ژن های پاسخ تنش اکسیداتیو را تنظیم می کند، پراکسیداسیون لیپیدی و تجمع گونه های اکسیژن فعال را کاهش می دهد (Banu et al., 2010). پرولین هم یک اسید آمینه ضروری برای متابولیسیم اولیه است. مطالعات متعدد نشان داد که کاربرد خارجی پرولین در تحمل گیاهان به تنش های خشکی و شوری مفید است. پرولین ژن های مسئول تحمل تنش را تنظیم می کند و اثرات مضر ناشی از تنش خشکی را کاهش می دهد (Moustakas et al., 2011). همچنین آسیب های تنش را از طریق تثبیت سیستم آنتی اکسیدانی با تنظیم اسمزی بازیابی می کند، اثرات گونه های اکسیژن فعال را کاهش می دهد و از یک پارچگی غشا پلاسمایی محافظت می کند (Szabados and Savoure, 2010). پرولین با مسیرهای علامت دهی قندهای محلول کل و پالایش گونه های اکسیژن فعال به هم مرتبط است. پرولین پارامترهای فیزیولوژیکی گیاه را محدود کرده و کیفیت و عملکرد

آن نقش دارد (Azadi and Gharaghani, 2016). اثرات نامطلوب تنش خشکی باشد. آهن و روی از محلول پاشی ریز مغذی‌ها به انتقال سریع آنها کمک می‌کند و تنش گیاه را کاهش می‌دهد. محلول پاشی با آهن و روی می‌تواند یک استراتژی مفید برای کاهش

جدول ۴: برخی مطالعات انجام شده در مورد اثرات هورمون‌های گیاهی در افزایش تحمل به تنش خشکی در گیاهان

نام هورمون	سطح هورمون	نام گونه گیاهی	شرایط محیطی	اثرات مفید	منبع
اسید آبسزیک	۴۰۰ مول	<i>Triticum aestivum</i> (Wheat)	گلخانه	افزایش طول ریشه، نسبت ساقه به ریشه، بیان ژن‌های مرتبط با تنش	(Zhou et al. 2019)
اسید آبسزیک	۱۰۰ میکرومول	<i>Fragaria ananassa</i> (Octoploid strawberry)	گلخانه	تسریع در رسیدن میوه، افزایش قطر ریشه	(Li et al. 2019)
اکسین	۱۰ ^{-۵} مول	<i>Oryza sativa</i> (Rice)	نهالستان	کاهش پراکسیداسیون چربی، سطح رادیکال-های اکسیژن و پراکسید هیدروژن به‌طور معنی‌داری کاهش یافت.	(Sharma et al. 2018)
اکسین	۰/۴ میلی‌گرم بر لیتر	<i>Malus domestica</i>	آزمایشگاه	تنظیم ژن‌های آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، فعالیت آنزیم سوپراکسید را تقویت کرد و غلظت H ₂ O ₂ را کاهش داد.	(Torres et al. 2017)
سیتوکینین	پیکومول بر میلی‌لیتر	<i>Lens culinaris</i> (Lentil)	آزمایشگاه	تنفس کاهش یافت. محتوای کلروفیل افزایش یافت.	(Lemes et al. 2019)
سیتوکینین	۱۰۰ میکرومول	<i>Agrostis stolonifera</i> (Creeping Bentgrass)	اتاقک رشد	فعالیت آنزیم‌های سوپر اکساید دسموتاز، کاتالاز، پر اکسیداز و آسکوربیت پراکسیداز افزایش یافت.	(Chang et al. 2016)
سالیسیلیک اسید	۰/۵ میلی مول	<i>Brassica juncea</i> (Mustard)	گلخانه	تولید پرولین افزایش یافت، فعالیت پرولین اکسیداز کاهش یافت و تشکیل اتیلن بهبود یافت.	(Nazar et al. 2015)
اتیلن	۰/۱ میکرومول	<i>Triticum aestivum</i> (Wheat)	گلخانه	سرعت رشد نسبی ساقه افزایش یافت افزایش گلاکتوز، کاهش مالتوز در ساقه.	(Valluru et al. 2016)
جاسمونیک اسید	۰/۵ میلی مول	<i>Mentha spicata</i> (Spearmint)	مزرعه	غلظت بتا کاربوفیلین افزایش یافت. فعالیت آنزیم‌های سوپر اکساید دسموتاز، کاتالاز، پر اکسیداز، ردوکتاز، دی هیدرو	(Zheljazkov et al. 2013)
براسینواستروئیدها	تیمارهای مختلف ۱۰ ^{-۶} ، ۱۰ ^{-۹} و ۱۰ ^{-۱۲} مول	<i>Brassica juncea</i> (brown mustard)	آزمایشگاه	آسکوربات ردوکتاز، مونو دی هیدرو آسکوربات ردوکتاز و آسکوربیت پراکسیداز افزایش یافت.	(Kaur et al. 2018)

غرقابی و سمیت مواد مغذی مانند نیترات پذیرفته شده است (Kapoor et al., 2022). سلنیوم به‌عنوان یک ماده مغذی معدنی بالقوه در گیاهان عالی شناخته شده است (Lyons et al., 2009). محققان فعالیت زیستی

۶- محلول پاشی با عناصر کمیاب مانند سیلیکون و سلنیوم: کاربردهای سلنیوم و سیلیکون به‌عنوان جایگزینی برای افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش‌های غیرزیستی مختلف مانند شوری، خشکی، گرما،

میکروب‌های ریزوسفری که در مجاورت یک گیاه زندگی می‌کنند چندین عامل کنترل زیستی و مواد محرک رشد گیاه تولید می‌کنند (Ullah et al., 2018). علاوه بر این، آنها دسترسی به مواد مغذی، تغییر ساختار خاک، حاصلخیزی، pH و دسترسی اکسیژن را افزایش می‌دهند (Finkel et al., 2017). میکروب‌های مختلف مانند باکتری‌های محرک رشد گیاه و قارچ‌های میکوریزا به رشد و نمو گیاه تحت تنش‌های زیستی و غیرزیستی کمک می‌کنند (Nadeem et al., 2014). استفاده از این میکروب‌ها قابلیت تحمل به خشکی گیاهان را از طریق فرآیندهای متعددی که در ریزوسفر انجام می‌شود افزایش می‌دهد. در جدول ۵ برخی مطالعات انجام شده در مورد اثرات مثبت میکروب‌ها در افزایش تحمل به تنش خشکی در گیاهان نشان داده شده است.

در جدول ۶ نمونه‌هایی از محصولات مدرن و محصولات فراموش شده که می‌توانند برای بهبود تحمل کمبود آب اصلاح شوند، و گیاهان احیاکننده که می‌توانند به عنوان مدل‌هایی برای القای تحمل خشکی رویشی مورد استفاده قرار گیرند، ارائه شده‌اند (Farrant and Hilhorst, 2022).

در جدول ۷ مؤلفه‌های استراتژی‌های مقابله و مقاومت کشاورزی در محصولات زراعی و گیاهان مدل نشان داده شده است (Bandurska, 2022).

سلنیوم را بر اساس غلظت آن به سه دسته طبقه‌بندی کرده‌اند: (الف) غلظت‌های کم برای بهبود رشد و نمو گیاه، (ب) غلظت‌های متوسط برای عملکرد متعادل هموستاتیک و (ج) غلظت‌های بالاتر که می‌توانند به گیاهان آسیب برسانند (Hamilton, 2004). سلنیوم نقش اساسی در کاهش تنش‌های زیستی (بیماری‌زا و گیاهخواری) و غیر زنده (اکسیداتیو) در گیاهان ایفا می‌کند (Gupta and Gupta, 2017). سلنیوم بخشی جدایی‌ناپذیر حدود ۳۰ سلنوآنزیم است. سلنوآنزیم‌ها نقش مهمی در محافظت از سلول در برابر آسیب‌های ناشی از رادیکال‌های آزاد دارند و در عین حال آسیب اکسیداتیو در گیاهان را کاهش می‌دهند. همچنین نقش مهمی در کنترل میزان آب در سلول و جلوگیری از اثرات نامطلوب گونه‌های فعال اکسیژن غشای سلولی ایفا می‌کند و در نتیجه به عنوان یک تنش‌زدا برای گیاهان عمل می‌کند. سلنیوم رادیکال‌های پراکسیل و آلکوکسیل را سم‌زدایی و مکانیسم‌های محافظت از آنتی‌اکسیدان را فعال می‌کند (Mozafariyan et al., 2017). سلنیوم در تنظیم وضعیت آب گیاهان تحت تنش رطوبتی و همچنین فعال شدن هورمون‌های گیاهی که مسئول گسترش و بزرگ شدن سلول هستند، نقش دارد (Nawaz et al., 2013).

۷- برهمکنش‌های میکروبی گیاهان مانند باکتری‌های محرک رشد و قارچ‌ها: میکروارگانیسم‌ها همه جا وجود دارند زیرا زیستگاه آنها از دمای زیر صفر تا شرایط بیابانی متغیر است (Xue et al., 2015).

جدول ۵: برخی مطالعات انجام شده در مورد اثرات مثبت میکروب‌ها در افزایش تحمل به تنش خشکی در گیاهان

نام میکروب	گیاه میزبان	بخش گیاهی استفاده شده	گیاهان تلقیح شده	اثرات مثبت مشاهده شده	منبع
باکتری					
<i>Bacillus subtilis</i>	<i>Cicer arietinum</i> (chickpea)	برگ‌ها	نخود	محتوای پرولین، پراکسیداسیون چربی‌ها، فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز و سوپراکسیداز دسموتاز در پاسخ به تنش خشکی افزایش یافت.	(Khan et al. 2019)
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	<i>Setaria italica</i> L	ریشه‌ها	<i>Setaria italica</i> L	به طور موثری کلونیزاسیون ریشه افزایش یافت، رطوبت خاک را افزایش داد و نسبت خاک به بافت ریشه چسبیده ریشه را افزایش داد.	(Niu et al. 2018)
<i>Sphingomonas</i>	<i>Tephrosia apollinea</i>	برگ‌ها	سویا	محتوای اسید آبسزیک و اسید جاسمونیک افزایش یافت. بیوماس خشک گیاه، گلوکاتایون، گلوکتامین، رنگدانه‌های فتوسنتزی، گلاسیسین و پرولین افزایش یافت.	(Asaf et al. 2017)
<i>Pantoea alhagi</i>	<i>Alhagi sparsifolia</i>	برگ‌ها	گندم	افزایش قندهای محلول، اسید ایندول استیک، سیدروفور، آمونیاک و تولید پروتاز، کاهش تجمع پرولین و مالون دی آلدئید و تخریب کلروفیل	(Chen et al. 2017)
قارچ‌ها					
<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Zea Mays</i> (Maiz)	ریشه‌ها	ذرت	افزایش بیوماس ریشه، افزایش هدایت روزنه، کاهش آسیب اکسیداتیو و افزایش هدایت هیدرولیکی	(Quiroga et al. 2017)
<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Cicer arietinum</i> (Check pea)	ریشه‌ها	نخود	بهبود طول ساقه و ریشه، تعداد شاخه‌های اولیه و تراکم ریشه	(Hashem et al. 2018)
<i>Funneliformis mosseae</i>	<i>Poncirus trifoliata</i> (Orange)	ریشه‌ها	<i>Poncirus trifoliata</i>	افزایش تراکم، طول و قطر موهای ریشه و ریشه، سطح اسید ایندول استیک	(Liu et al. 2018)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Foeniculum vulgare</i>	ریشه	<i>Foeniculum vulgare</i>	محتوای مواد مغذی برگ و پارامترهای تنظیم اسمزی بالاتر بود	(Zardak et al. 2018)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Cicer arietinum</i>	ریشه	نخود	افزایش رشد و عملکرد در شرایط تنش خشکی از طریق افزایش جذب مواد مغذی و آب	(Weisany et al. 2018)

جدول ۶: نمونه‌هایی از محصولات مدرن و محصولات فراموش شده برای بهبود تحمل کمبود آب

۰ درصد	۲۵ درصد	محتوای نسبی آب برگ	۷۵ درصد	۱۰۰ درصد
مقاوم به پساایدگی		مقاوم به خشکی		
گیاهان مقاوم یا احیا شونده (محتوای آب نسبی برگ به کمتر از ۱۰ درصد برسد ماه‌ها و سال‌ها زنده می‌مانند)		بسیاری از گیاهان فراموش شده (محتوای آب نسبی برگ به کمتر از ۴۰ درصد برسد از بین می‌روند)		
مدل‌های تک لپه‌ای‌ها (<i>E. nindensis</i> ; <i>X. schelecteri</i>)		تک لپه‌ای‌ها (ارزن انگشتی و برخی غلات)		
مدل‌های دو لپه‌ای‌ها (<i>B. hygrosopia</i> ; <i>C. plantagineum</i>)		دو لپه‌ای‌ها (بامبارا و سیب زمینی شیرین)		
		تک لپه‌ای‌ها (برنج، ذرت و سورگوم)		
		دو لپه‌ای‌ها (حبوبات و سیب زمینی)		

جدول ۷: مؤلفه‌های استراتژی‌های مدیریت و مقاومت زراعی در محصولات زراعی و گیاهان مدل (Bandurska, 2022).

منبع	مقاومت زراعی	مؤلفه‌های استراتژی‌های مدیریت تنش	اعمال تنش (سطح تنش)	گونه یا ژنوتیپ گیاهی
Yang et al., 2016b	بهبود در کارایی مصرف آب و رشد	افزایش بیان گیرنده ABA کاهش هدایت روزنه‌ای با نگهداری از جذب کربن بیان بیش از حد ABA	آزمایش گلخانه، نگهداشتن آب ۸ هفته تنش شدید -RWC انجام نشده است	<i>Arabidopsis thaliana</i>
Abid et al., 2018	فئوستتر بالا، تثبیت کربن بالا، شاخص مقاومت به خشکی بالا و شاخص برداشت بالا	تنظیم اسمزی (پرولین، قندها) بسته شدن روزنه فعال سازی سیستم آنتی اکسیدانی	آزمایش گلخانه، آبیاری متوقف شده در مرحله پنجم زنی و طولی شدن ساقه به مدت ۱۰ روز، تنش متوسط RWC ۸۵-۸۹ درصد	گندم (لوهان ۷)
Ghotbi-Ravandi et al., 2014	کاهش کمتر در سرعت ساخت کربن و شاخص عملکرد در رقم یوسف	سطح بالای دهیدرین و آلفا توکوفرول در حفاظت از فئوستتم PSII در رقم یوسف	آزمایش گلخانه، قطع آب در دو هفته مرحله گیاهچه تنش خفیف -RWC ۸۸ درصد	چمر (یوسف و مراکش)
Saeedipour, 2013	شاخص برداشت بیشتر و کاهش کمتر عملکرد دانه در رقم زاگرس نسبت به مرودت	ABA بیشتر و تجمع پرولین بالاتر در زاگرس نسبت به مرودت	آزمایش گلخانه، رطوبت خاک در حدود ۵۰ درصد از ظرفیت زراعی -RWC انجام نشده است روز ۳۱	گندم رقم زاگرس و مرودت
Frimpong et al., 2021	حفظ سرعت فئوستتری بالا و WUE، بهره‌وری نهایی دانه بالاتر	سنبله و سطح پرولین برگ به طور قابل توجهی بالاتر نسبت به سایر لاین‌ها	آزمایش گلخانه، کاهش آبیاری در مرحله آبیستی تنش خفیف ۱۵ روزه RWC ۸۳ درصد	چمر
Frimpong et al., 2021	افزایش سرعت جذب خالص	ریشه طویل تر و محتوای پرولین ساقه بیشتر نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها، علامت خشکسالی با شدت کمتر، هدایت روزنه‌ای بهتر، RWC بالاتر، رشد ریشه	آزمایش مزرعه‌ای، ریزویاکس های پر از خاک محتوای آب خاک کاهش یافت از ۴۰ درصد، در ابتدا پس از ۱۷ روز به ۶ درصد می‌رسد (گیاهچه سه برگی) تنش شدید	چمر
Yang et al., 2016a	بدون کاهش عملکرد	افزایش یافته است	-RWC ۵۹ درصد	کتیوا (رقم تینیکاکا)
Onyemaobi et al., 2021	کاهش عملکرد کمتر در کران بروی	مهار فئوستتر در رقم هالبرد تاخیر در بسته شدن روزنه و فعال سازی پاسخ دفاعی سرکوب سنتز ABA غنی سازی ژن‌های دخیل در متابولیسم AUX، CK و ET علامت‌دهی در رقم کران بروی	آزمایش گلخانه، اتفک رشد نکه داشتن آب تنش خشکی در مرحله میکروسپور -RWC انجام نشده است	گندم (رقم مقام به تنش خشکی هالبر) و رقم حساس به تنش خشکی (کران بروی)
Kuppu et al., 2013	بهبود عملکرد و کیفیت دانه، بهبود فئوستتر و تجمع ماده خشکی	اصلاح روابط منبع و مخزن، تاخیر در پیری افزایش بیان ژن‌های مرتبط با BR	آزمایش گلخانه، در گلخانه و اتفک رشد کاهش آبیاری -RWC انجام نشده است	برنج تراریخته

RWC محتوای نسبی آب برگ، ABA اسید آبسینزیک، WUE کارایی مصرف آب، PSII فئوستتم ۲، AUX اکسین، CK سیتو کینین، ET اتیلن

نتیجه‌گیری

اگرچه انقلاب سبز تولید گیاهی را به شدت افزایش داد. با این حال، افزایش روزافزون جمعیت جهان و گرمایش جهانی (که باعث تنش خشکی می‌شود) بار دیگر توانایی انسان برای تغذیه جهان را به چالش می‌کشد. بنابراین، به دلیل کاهش شدید تولید محصول در چند دهه اخیر به دلیل تنش خشکی، افزایش عملکرد و تحمل به خشکی گیاه در جهان اهمیت زیادی دارد. هدف از مطالعه حاضر جمع‌آوری اطلاعات مربوط به مکانیسم‌های مختلف تحمل به خشکی و بهبود بیشتر این فرآیندها بود. گیاهان به طور کلی به تنش خشکی در قالب فرآیندهای مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی پاسخ می‌دهند. تنش‌ها در پاسخ به ناهنجاری‌های محیطی در گیاهان بروز می‌کنند. از جمله تنش‌های گیاهی می‌توان تنش خشکی، تنش شوری و تنش عناصر سنگین را نام برد. تنش گیاهی شرایطی است که گیاه در محیط رشدی غیرآیده‌آل قرار دارد. تأثیر تنش ممکن است منجر به کاهش رشد و عملکرد، آسیب دائمی یا حتی مرگ گیاه شود. کمبود آب، و همچنین سایر شرایط استرس‌زا، دارای مجموعه‌ای پیچیده از اثرات مضر مانند اختلال در تغییر نفوذپذیری غشاء و تعادل اسمزی سلولی، ایجاد استرس اکسیداتیو با افزایش سطوح گونه‌های اکسیژن فعال و مهار فعالیت‌های مختلف آنزیم بر گیاهان است که باعث بازدارندگی رشد می‌شوند. به عنوان صفات هدف برای اصلاح نژاد و مهندسی ژنتیک، صفاتی مانند محتوای نسبی آب، کارایی مصرف آب و توسعه ریشه

پیشنهاد می‌شوند که با روابط آب مرتبط هستند. محققان حالت‌های مختلف مواجهه با خشکی را به مکانیسم‌های گریز از خشکی، اجتناب از خشکی و تحمل به خشکی تقسیم نمودند. فرار از خشکی (گیاه فعالیت‌های خود را در زمان‌هایی که آب در دسترس است محدود می‌کند)، اجتناب از خشکی (سازش‌هایی نشان می‌دهند که منجر به بدست آوردن حداکثر مقدار آب می‌گردد)، تحمل خشکی (قابلیت جبران خسارت پس از رفع تنش خشکی و بازیافت (بهبودی) می‌باشند. از مکانیسم‌های تحمل به خشکی نیز به تنظیم فشار اسمزی، تجمع پرولین و جابجایی مواد پرورده می‌توان اشاره کرد. در پژوهش‌ها از روش‌های (روش وزنی گلدان، آب قابل استفاده، میزان تبخیر و تعرق گیاه، میزان تبخیر از تشتک کلاس A، حجم آبیاری، مراحل فنولوژیک گیاه، تانسومتر، قطع آبیاری، دور آبیاری و پلی اتیلن گلیکول) برای اعمال تنش خشکی استفاده می‌شود (جدول ۲). برای مدیریت و کاهش اثرات تنش خشکی از روش‌هایی مانند استفاده از محافظ‌های اسمزی خارجی مانند پرولین و گلیسین بتاین، هورمون‌های گیاهی مانند آبسزیک اسید، سالیسیلیک اسید، آسپرین، جیبرلیک اسید، جاسمونیک اسید، براسینو استروئیدها و پلی‌آمین‌ها، آنتی‌اکسیدان‌ها مانند گلوکاتایون، آسکوربیک اسید (ویتامین C) و توکوفرول (ویتامین E)، عناصر ریز مغذی مانند آهن و روی، عناصر کمیاب مانند سیلیکون و سلنیوم) استفاده می‌شود. استفاده از موارد فوق محققان را قادر می‌سازد تا تحمل به خشکی را در محصولات اصلی درک و بهبود بخشند.

References

Abdelraheem, A., Esmaili, N., O'Connell, M. and Zhang, J. (2019). Progress and perspective on drought and salt stress tolerance in cotton. *Industrial Crops and Products*. 130:118-129

Abhari, A. (2020). Predicting factors affecting on grain number of wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of plant Ecophysiology*. 11(37): 63-73.

Abhari, A. (2022). Terminal physiologic heat stress adjustment and changes during developmental stages of wheat

- with the use of humic acid in two soil types. *Journal of Plant Research*. Online publication from 28 October 2021.
- Abhari, A., Aziziy, E. and Haresabadi, B. (2017).** The effect of super absorbent on yield and yield components of chickpea under season terminal drought stress conditions. *Journal of Crop Production*. 10(1): 191-202.
- Abhari, A., Galshi, S., Latifi, N. and Kalateh, M. (2006).** Effect of terminal drought stress on yield and amino acid proline of wheat genotypes. *Journal of Agricultural Science and Technology*. 20(6): 57-67.
- Abhari, A., Galeshi, S., Latifi, N. and Kalateh, M. (2007).** The effects of some growth parameters on grain yield of wheat genotypes yield under drought stress conditions. *Journal of Agricultural Sciences and Natural Resources*. 14(6): 81-92.
- Abhari, A. and Gholinezhad, E. (2019a).** Effect of humic acid on grain yield and yield components in chickpea under different irrigation levels. *Journal of Plant Physiology and Breeding*. 9(2): 19-29.
- Abhari, A. and Gholinezhad, E. (2019b).** Effect of salicylic acid foliar application on barley water use efficiency in cut-off condition. *Iranian Journal of Field Crops Research*. 17(1): 157-167.
- Abhari, A., Seyed Abadi, M. and Kermani, M. (2019).** Physiological study of sugar beet cultivars under drought stress. 2nd International Conference on Medicinal Plants, Organic Agriculture, Natural and Medicinal Materials.
- Abhari, A. and Radman, A.R. (2020).** Effect of salicylic acid on physiological N efficiency and water use efficiency of barley in cut irrigation condition. *Journal of Plant Production Research*. 27(2): 187-200.
- Abid, M., Ali, S., Qi, L.K., Zahoor, R., Tian, Z., Jiang, D., Snider, J.L. and Dai, T. (2018).** Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*. 8: 4615.
- Abreha, K.B., Enyew, M., Carlsson, A.S., Vetukuri, R.R., Feyissa, T., Motlhaodi, T., Ng'uni, D. and Geleta, M. (2022).** Sorghum in dryland: morphological, physiological, and molecular responses of sorghum under drought stress. *Planta*. 255:20. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03799-7>.
- Akbari Nodehi, D. (2012).** The effect of drought stress at different stages of growth on yield and efficiency of soybean water consumption in Mazandaran. *Agricultural Science and Sustainable Production*. 22(1): 13-23.
- Alet, A.I., S'anchez, D.H., Cuevas, J.C., Marina, M., Carrasco, P., Altabella, T., Tiburcio, A. F. and Ruiz, O.A. (2012).** New insights into the role of spermine in *Arabidopsis thaliana* under long-term salt stress. *Plant Science*. 182:94-100.
- Ali, Q., Anwar, F., Ashraf, M., Saari, N. and Perveen, R. (2013).** Ameliorating effects of exogenously applied proline on seed composition, seed oil quality and oil antioxidant activity of maize (*Zea mays* L.) under drought stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 14: 818-835.
- Amin, A.B., Rathnayake, K.N., Yim, W.C., Garcia, T.M., Wone, B., Cushman, J.C. and Wone, B.W. (2019).** Crassulacean acid metabolism abiotic stress-responsive transcription factors: a potential genetic engineering approach for improving crop tolerance to abiotic stress. *Frontiers in Plant Science*. 10:129.
- Amin Kheradmand, M., Shahmoradzadeh Fahraji, S., Fatahi, E. and Mahdi Raooft, M. (2014).** Effect of water stress on oil yield and some characteristics of *Brassica napus*. *International Research Journal of Applied and Basic Sciences*. 8:1447-1453.
- Amiri Deh Ahmadi, S.R., Parsa, M. and Ganjali, A. (2010).** The effects of drought stress at different phenological stages on morphological traits and yield components of a chickpea (*Cicer arietinum* L.) under greenhouse

- conditions. Iranian Journal of Field Crops Research. 8(1): 157-166.
- Andrea, C., Maud, H. and Mathieu, J. (2022).** Impacts of soil conductivity loss on plant transpiration regulation under drought. Conference of Young Soil Scientists Day (Bruxelles). <http://hdl.handle.net/2078.1/259876>.
- Anjum, S.A., Tanveer, M., Ashraf, U., Hussain, S., Shahzad, B., Khan, I. and Wang, L. (2016).** Effect of progressive drought stress on growth, leaf gas exchange, and antioxidant production in two maize cultivars. Environmental Science and Pollution Research. 23:17132–17141
- Anjum, S.A., Wang, L.C., Farooq, M., Hussain, M., Xue, L.L. and Zou, C.M. (2011).** Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. Journal of Agronomy and Crop Science. 197:177–185
- Anwaar, H.A., Perveen, R., Mansha, M.Z., Abid, M., Sarwar, Z.M., Aatif, H.M., Umar, U.D., Sajid, M., Aslam, H.M.U., Alam, M.M., Rizwan, M., Ikram, R.M., Alghanem, S.M.S., Rashid, A. and Khan, K.A. (2019).** Assessment of grain yield indices in response to drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). Saudi Journal of Biological Sciences. In Press. 1-6.
- Asaf, S., Khan, A.L., Khan, M.A., Imran, Q.M., Yun, B.W. and Lee, I.J. (2017).** Osmoprotective functions conferred to soybean plants via inoculation with *Sphingomonas* sp LK11 and exogenous trehalose. Microbiology Research. 205:135–145.
- Atashkar, D. and Dodangeh Balakhani, M. (2020).** Drought stress and its evaluation indices in fruit trees. Press of Horticultural Research Institute, Mild and Cold Fruits Research Institute, 42.
- Azadi, S., Gharaghani, A. (2016).** Effect of calcium and boron spray application on fruit's quantitative and qualitative characteristics of 'Golab-e Kohanz' apple. Journal of Horticultural Science. 47(4); 811-822.
- Bagheri Kamar Alia, M. (1996).** Investigation of effective physiological indicators in the evaluation of drought tolerant wheat. Master Thesis, Islamic Azad University of Karaj.
- Bandurska, H. (2022).** Drought Stress Responses: Coping Strategy and Resistance. Plants. 11: 922. <https://doi.org/10.3390/plants11070922>.
- Banu, M.N.A., Hoque, M.A., Watanabe-Sugimoto, M., Islam, M.M., Uraji, M., Matsuoka, K. and Murata, Y. (2010).** Proline and glycinebetaine ameliorated NaCl stress via scavenging of hydrogen peroxide and methylglyoxal but not superoxide or nitric oxide in tobacco cultured cells. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. 74:2043–2049
- Behboudi, F., Tahmasebi Sarvestani, Z., Zaman Kassaei, M., Modares Sanavi, S.A.M. and Sorooshzadeh, A. (2018).** Improving growth and yield of wheat under drought stress via application of SiO₂ nanoparticles. Journal of Agricultural Science and Technology. 20: 1479-1492.
- Bhargava, S. and Sawant, K. (2013).** Drought stress adaptation: Metabolic adjustment and regulation of gene expression. Plant Breeding. 132:21–32.
- Chang, Z., Liu, Y., Dong, H., Teng, K., Han, L. and Zhang, X. (2016).** Effects of cytokinin and nitrogen on drought tolerance of creeping bent- grass. PLoS ONE. 11:e0154005
- Chen, J., Nolan, T.M., Ye, H., Zhang, M., Tong, H., Xin, P. and Yin, Y. (2017).** Arabidopsis WRKY46, WRKY54, and WRKY70 transcription factors are involved in brassinosteroid-regulated plant growth and drought responses. Plant and Cell. 29:1425–1439.
- Comas, L., Becker, S., Cruz, V.M.V., Byrne, P.F. and Dierig, D.A. (2013).** Root traits contributing to plant productivity under drought. Frontiers in Plant Science. 4:442
- Danir, S., Sharafi, S. and Gholinezhad, E. (2020).** Effect of different levels of drought stress and growth regulators on yield and yield components of common

- bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Iranian Journal of Pulses Research. 10(1): 63-74.
- Debnath, M., Pandey, M. and Bisen P.S. (2011).** An Omics Approach to Understand the Plant Abiotic Stress. OMICS A Journal of Integrative Biology. 15(11): 739-762.
- Edziri, H., Chehab, H., Aissaoui, F., Boujnah, D. and Mastouri, M. (2021).** Photosynthetic, anatomical and biochemical responses of olive tree (*Olea europaea*) cultivars under water stress. Plant Biosystems. 155 (4):740-6.
- El-Badri, A.M., Batool, M., Mohamed, I., Wang, Z., Khatab, A., Sherif, A., Ahmad, H., Khan, M.N., Hassan, H.M., Elrewainy, I.M., Kuai, J., Zhou, G. and Wang, B. (2021).** Antioxidative and metabolic contribution to salinity stress responses in two rapeseed cultivars during the early seedling stage. Antioxidants. 10(8):1227-1248.
- Enayat Gholizadeh, M., Bakhshandeh, A., Qaryneh, M., Alemi, S.K. and Siadat, A. (2013).** Response of phenological characteristics of maize hybrids to drought stress. Crop Physiology. 5(18): 5-17.
- Espinoza, A., San Martín, A., López-Climent, M., Ruiz-Lara, S., Gómez-Cadenas, A. and Casaretto, J.A. (2013).** Engineered drought-induced biosynthesis of α -tocopherol alleviates stress-induced leaf damage in tobacco. Journal of Plant Physiology. 170(14):1285-1294.
- Fang, Y. and Xiong, L. (2015).** General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. Cellular and Molecular Life Sciences. 72:673-689.
- Fanizza, G. and Ricciardi, L. (2015).** Influence of drought stress on shoot, leaf growth, leaf water potential, and stomatal resistance in wine grape genotypes (*Vitis vinifera* L.). Vitis. 29:371
- Farrant, J.M. and Hilhorst, H. (2022).** Crops for dry environments. Current Opinion in Biotechnology. 74: 84-91.
- Feng, H., Chen, L., Ding, Y.C., Ma, X.J., How, S.W. and Wu, D. (2022).** Mechanism on the microbial salt tolerance enhancement by electrical stimulation. Bioelectrochemistry. 147:108206.
- Feng, X., Zhong, L., Tian, Q. and Zhao, W. (2022).** Leaf water potential-dependent leaflet closure contributes to legume leaves cool down and drought avoidance under diurnal drought stress. Tree Physiology. tpac075, <https://doi.org/10.1093/treephys/tpac075>
- Fernandez, O., B'ethencourt, L., Quero, A., Sangwan, R.S. and Clément, C. (2010).** Trehalose and plant stress responses: friend or foe? Trends in Plant Science. 15(7):409-417.
- Finkel, O.M., Castrillo, G., Paredes, S.H., González, I.S. and Dangl, J.L. (2017).** Understanding and exploiting plant beneficial microbes. Current Opinion in Plant Biology. 38:155-163.
- Frimpong, F., Anokye, M., Windt, C.W., Naz, A.A., Frei, M., Van Dusschoten, D. and Fiorani, F. (2021).** Proline mediated drought tolerance in the barley (*Hordeum vulgare* L.) isogenic line is associated with lateral root growth at the early seedlings stage. Plants. 10: 2177.
- Gholinezhad, E. (2016).** Effect of symbiosis of two species mycorrhiza fungi with Sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes on seed yield, economic and biotic water use efficiency in different levels of drought stress. Journal of Oil Plants Production. 3(1): 71-84.
- Gholinezhad, A. (2017).** The effect of different levels of drought stress on the traits associated with germination and early growth of dill seedlings (*Anethum graveolens* L.). Seed Research. 6(21): 71-57.
- Gholinezhad, A. (2018).** Effect of drought stress and nano-fertilizer on grain yield, yield components and water use efficiency in dill (*Anethum graveolens* L.). Journal of Agricultural Science and Sustainable Production. 27(4): 93-105.
- Gholinezhad, E., Ayneband, A., Hassanzadeh Ghorttaped, A., Noormohammadi, Gh. and Bernousi, I. (2009).** Study of the effect of drought stress on yield, yield components and harvest index of sunflower hybrid Iroflor at different levels of nitrogen and plant

- population. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 37(2): 85-94.
- Gholinezhad, E., Darvishzadeh, R. and Bernousi, I. (2013)**. Effects of drought stress on grain qualitative traits of Iranian confectionary sunflower landraces. *Iranian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2(2): 9-20.
- Gholinezhad, E., Darvishzadeh, R. and Bernousi, I. (2015)**. Evaluation of sunflower grain yield components under different levels of soil water stress in Azerbaijan. *Genetika*. 47(2): 581-598.
- Gholinezhad, E. and Darvishzadeh, R. (2019)**. Effect of mycorrhizal fungi on sesame productivity under water stress in low-input agriculture system. *Turkish Journal of Field Crops*. 24(1): 46-53.
- Gholinezhad, E. and Eyvazi, A.R. (2019)**. The effect of super absorbent polymer and manure fertilizer on water use efficiency of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under different irrigation regimes. *Journal of Crops Improvement*. 21(3): 275-288.
- Gholinezhad, E., Samsami, N. and Abhari, A. (2020)**. Effect of drought stress, mycorrhiza and bacteria on mother plant on produced seed vigor and its related traits in soybean (*Glycine max* cv. Kosar). *Iranian Journal of Seed Research*. 7(1): 99-119.
- Ghotbi-Ravandi, A.A., Shahbazi, M., Shariati, M. and Mulo, P. (2014)**. Effects of mild and severe drought stress on photosynthetic efficiency in tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 200: 403-415.
- Gill, S.S. and Tuteja, N. (2010)**. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 48(12):909-930.
- González, J.A., Bruno, M., Valoy, M. and Prado, F.E. (2011)**. Genotypic variation of gas exchange parameters and leaf stable carbon and nitrogen isotopes in ten quinoa cultivars grown under drought. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 197: 81-93.
- Goyal, K., Walton, L.J. and Tunnacliffe, A. (2005)**. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress. *Biochemistry*. 388(1):151-157.
- Guo, P.G., Baum, M., Grando, S., Ceccarelli, S., Bai, G., Li, R., Von Korff, M., Varshney, R.K., Graner, A. and Volkoun, J. (2009)**. Differentially expressed genes between drought-tolerant and drought-sensitive barley genotypes in response to drought stress during the reproductive stage. *Journal of Experimental Botany*. 60, 3531-3544.
- Gupta, M. and Gupta, S. (2017)**. An overview of selenium uptake, metabolism, and toxicity in plants. *Frontiers in Plant Science*. 7:2074.
- Habib, N., Ali, Q., Ali, S., Javed, M.T., Haider, M.Z., Perveen, R., Shahid, M.R., Rizwan, M., Abdel-Daim, M.M., Elkelish, A. and Bin-Jumah, M. (2020)**. Use of nitric oxide and hydrogen peroxide for better yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit conditions: growth, osmoregulation, and antioxidative defense mechanism. *Plants*. 9(285): 1-24.
- Hamilton, S.J. (2004)**. Review of selenium toxicity in the aquatic food chain. *Science of the Total Environment*. 326:1-31.
- Harfouche, A., Meilan, R. and Altman, A. (2014)**. Molecular and physiological responses to abiotic stress in forest trees and their relevance to tree improvement. *Tree Physiology*. 34(11):1181-1198.
- Hassan, M.U., Aamer, M., Chattha, M.U., Tang, H., Shahzad, B., Barbanti, L., Rasheed, A., Afzal, A., Liu, Y. and Huang, G. (2020)**. The critical role of zinc in plants facing the drought stress. *Agriculture*. 10(9):396.
- Hassan, M.U., Chattha, M.U., Khan, I., Chattha, M.B., Barbanti, L., Aamer, M., Iqbal, M.M., Nawaz, M., Mahmood, A., Ali, A. and Aslam, M.T. (2021)**. Heat stress in cultivated plants: Nature, impact, mechanisms, and mitigation strategies-A review. *Plant Biology*. 155(2):211-234.
- Hasani, A. and Hasani, M. (2016)**. The effect of drought stress on functional and morphological characteristics of rapeseed. *Studies of*

- Natural Resources, Environment and Agriculture. 6(3): 35-41.
- Hashem, A., Alqarawi, A.A., Radhakrishnan, R., Al-Arjani, A.B.F., Aldehaish, H.A., Egamberdieva, D. and Abd Allah, E.F. (2018).** Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L. Saudi Journal of Biological Sciences. 25(6):1102-1114.
- Hatami, A., Aboutalebi Jahromi, A., Ejraei, A., Mohammadi Jahromi, S.A. and Hassanzadeh Khankahdani, H. (2023).** Study of biochemical traits and mineral elements in date palm fruits under preharvest foliar application of organic fertilizers and micronutrients. International Journal of Horticultural Science and Technology. 10(3): 125-140.
- Hatfield, J.L., and Dold, C. (2019).** Water-use efficiency: advances and challenges in a changing climate. Frontiers in Plant Science. 10:103-17.
- Ines, S., Talbi, O., Nasreddine, Y., Rouached, A., Gharred, J., Jdey, A., Hanana, M. and Abdelly, C. (2021).** Drought tolerance traits in Medicago species: A review. Arid Land Research and Management. <https://doi.org/10.1080/15324982.2021.1936289>.
- Iqbal, H.M.N., Kyazze, G. and Keshavarz, T. (2013).** Advances in the valorization of Lignocellulosic materials by biotechnology: an overview. Bioresource Technology. 8: 3157-3176
- Kang, J., Chu, Y., Ma, G., Zhang, Y., Zhang, X., Wang, M., Lu, H., Wang, L., Kang, G., Ma, D., Xie, Y. and Wang, C. (2022).** Physiological mechanisms underlying reduced photosynthesis in wheat leaves grown in the field under conditions of nitrogen and water deficiency. The Crop Journal. In Press, Corrected Proof.
- Kapoor, B., Kumar, P., Gill, N.S., Sharma, R., Thakur, N. and Irfan, M. (2022).** Molecular mechanisms underpinning the silicon-selenium (Si-Se) interactome and cross-talk in stress-induced plant responses. Plant and Soil. 1-24.
- Kaur, H., Sirhindi, G., Bhardwaj, R., Alyemeni, M.N., Siddique, K.H. and Ahmad, P. (2018).** 28-homobrassinolide regulates antioxidant enzyme activities and gene expression in response to salt- and temperature-induced oxidative stress in Brassica juncea. Scientific Reports. 8:8735.
- Kebert, M., Vuksanović, V., Stefels, J., Bojović, M., Horák, R., Kostić, S. and Rapparini, F. (2022).** Species-Level Differences in Osmoprotectants and Antioxidants Contribute to Stress Tolerance of *Quercus robur* L., and *Q. cerris* L. Seedlings under Water Deficit and High Temperatures. Plants. 11(13):1744.
- Khan, N., Bano, A., Rahman, M.A., Guo, J., Kang, Z. and Babar, M.A. (2019).** Comparative physiological and metabolic analysis reveals a complex mechanism involved in drought tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) induced by PGPR and PGRs. Scientific Reports. 9:2097.
- Kim, T.W. and Jehanzaib, M. (2020).** Drought risk analysis, forecasting and assessment under climate change. Water. 12(7):1862. doi:10.3390/w12071862.
- Kocheki, A. and Rashed Mohassel, M.H. (2014).** Principles and operations of demining. University Jihad Publications Ferdowsi University of Mashhad. 200 pages.
- Kuppu, S., Mishra, N., Hu, R., Sun, L., Zhu, X., Blumwald, E., Payton, P. and Zhang, H. (2013).** Water-deficit inducible expression of a cytokinin biosynthetic gene IPT improves drought tolerance in cotton. PLoS ONE. 8: e64190.
- Lemes, J.G., Kisiala, A., Morrison, E., Aoki, M., Nogueira, A.P.O. and Neil Emery, R. (2019).** Endosymbiotic *Methylobacterium oryzae* mitigates the impact of limited water availability in lentil (*Lens culinaris*) by increasing plant cytokinin levels. Environmental and Experimental Botany. 162: 525-540.
- Li, D., Mou, W., Xia, R., Li, L., Zawora, C., Ying, T. and Luo, Z. (2019).** Integrated analysis of high-throughput

- sequencing data shows abscisic acid-responsive genes and miRNAs in strawberry receptacle fruit ripening. *Horticulture Research*. 6:26.
- Liu, C.Y., Zhang, F., Zhang, D.J., Srivastava, A.K., Wu, Q.S., Zou, Y.N. (2018).** Mycorrhiza stimulates root-hair growth and IAA synthesis and transport in trifoliolate orange under drought stress. *Scientific Reports*. 8:1978.
- Lv, Z., Wang, S., Zhang, F., Chen, L., Hao, X., Pan, Q., Fu, X., Li, L., Sun, X. and Tang, K. (2016).** Overexpression of a novel NAC domain-containing transcription factor gene (AaNAC1) enhances the content of artemisinin and increases tolerance to drought and *Botrytis cinerea* in *Artemisia annua*. *Plant and Cell Physiology*. 57(9):1961-1971.
- Lyons, G.H., Genc, Y., Soole, K., Stangoulis, J.C.R., Liu, F. and Graham, R.D. (2009).** Selenium increases seed production in *Brassica*. *Plant and Soil*. 318:73-80.
- Majlesy, A. and Gholinezhad, E. (2014).** Phenotype and quality variation of forage maize (*Zea mays* L.) with potassium and micronutrient application under drought stress conditions. *Research in Field Crops*. 1(2): 44-55.
- Mannabi, S., Nasrollahzadeh, S., Ghassemi-Golezani, K. and Raei, Y. (2020).** Improving yield-related physiological characteristics of spring rapeseed by integrated fertilizer management under water deficit conditions. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 27(3): 797-804.
- Manavalan, L.P., Guttikonda, S.K., Tran, L.S.P. and Nguyen, H.T. (2009).** Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. *Plant and Cell Physiology*. 50:1260-1276.
- Martin, P.A., Michelazzo, C., Torres-Ruiz, J.M., Flexas, J., Fernández, J.E., Sebastiani, L. and Diaz-Espejo, A. (2014).** Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees: correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins. *Journal of Experimental Botany*. 65:3143-3156.
- Mehmood, M., Khan, I., Chattha, M.U., Hussain, S., Ahmad, N., Aslam, M.T. and Hafeez, M.B. (2021).** Thiourea application protects maize from drought stress by regulating growth and physiological traits. *Pakistan Journal of Science*. 73:355-363.
- Michel, B.E. and Kaufmann, M.R. (1973).** The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology*. 51(5): 914-916.
- Mousavi, S.F. and Akhavan, S. (2008).** *Irrigation Principles*. Kankash Press. Pp: 414.
- Moustakas, M., Sperdouli, I., Kouna, T., Antonopoulou, C.I. and Therios, I. (2011).** Exogenous proline induces soluble sugar accumulation and alleviates drought stress effects on photosystem II functioning of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Journal of Plant Growth Regulation*. 65:315.
- Mozafariyan, M., Pessarakli, M. and Saghafi, K. (2017).** Effects of selenium on some morphological and physiological traits of tomato plants grown under hydroponic condition. *Journal of Plant Nutrition*. 40:139-144.
- Nadeem, S.M., Ahmad, M., Zahir, Z.A., Javai, A. and Ashraf, M. (2014).** The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Biotechnology Advances*. 32: 429-448.
- Nawaz, F., Ashraf, M.Y., Ahmad, R. and Waraich, E.A. (2013).** Selenium (Se) seed priming induced growth and biochemical changes in wheat under water deficit conditions. *Biological Trace Element Research*. 151:284-293
- Nazar, R., Umar, S., Khan, N.A. and Sareer, O. (2015).** Salicylic acid supplementation improves photosynthesis and growth in mustard through changes in proline accumulation and ethylene formation under drought stress. *South African Journal of Botany*. 98:84-94
- Niu, X., Song, L., Xiao, Y. and Ge, W. (2018).** Drought-tolerant plant growth-

- promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi- arid agroecosystem and their potential in alleviating drought stress. *Frontiers in Microbiology*. 8: 2580.
- Noreen, S., Athar, H. and Ashraf, M. (2013).** Interactive effects of watering regimes and exogenously applied osmoprotectants on earliness indices and leaf area index in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) crop. *Pakistan Journal of Botany*. 45: 1873-1881
- Oliver, M.J., Farrant, J.M., Hilhorst, H.W.M., Mundree, S., Williams, B. and Bewley, J.D. (2020).** Desiccation tolerance: avoiding cellular damage during drying and rehydration. *Annual Review of Plant Biology*. 71: 435-460.
- Onyemaobi, O., Sangma, H., Garg, G., Wallace, X., Kleven, S., Suwanchaikasem, P., Roessner, U. and Dolferus, R. (2021).** Reproductive stage drought tolerance in wheat: Importance of stomatal conductance and plant growth regulators. *Genes*. 12: 1742.
- Osakabe, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K. and Tran, L.S.P. (2013).** Sensing the environment: key roles of membrane-localized kinases in plant perception and response to abiotic stress. *Journal of Experimental Botany*. 64(2):445-458.
- Peleg, Z., Reguera, M., Tumimbang, E., Walia, H. and Blumwald, E. (2011).** Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress. *Plant Biotechnology Journal*. 9: 747-758.
- Pham, J., Liu, J., Bennett, M.H., Mansfield, J.W. and Desikan, R. (2012).** Arabidopsis histidine kinase 5 regulates salt sensitivity and resistance against bacterial and fungal infection. *New Phytologist*. 194(1):168-180.
- Pirasteh-Anosheh, H. and Emam, Y. (2019).** The role of plant growth regulators in enhancing crop yield under saline conditions: from theory to practice. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 21(3): 188-209.
- Qaseem, M.F., Qureshi, R. and Shaheen, H. (2019).** Effects of pre-anthesis drought, heat and their combination on the growth, yield and physiology of diverse wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes varying in sensitivity to heat and drought stress. *Scientific Reports*. 9: 55-69.
- Quiroga, G., Erice, G., Aroca, R., Chaumont, F. and Ruiz-Lozano, J.M. (2017).** Enhanced drought stress tolerance by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in a drought-sensitive maize cultivar is related to a broader and differential regulation of host plant aquaporins than in a drought-tolerant cultivar. *Frontiers in Plant Science*. 8:1056.
- Richard, G.A., Pereira, L., Raes, D. and Smith, M. (1998).** Crop evapotranspiration Guidelines for computing crop water requirements. Food and Agriculture organization of the United Nations, Rome, Italy, 304p.
- Rodriguez, R.J., White Jr., J.F., Arnold, A.E. and Redman, A.R.A. (2009).** Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist*. 182(2):314-330.
- Ross, A.B., Zangger, A. and Guiraud, S.P. (2014).** Cereal foods are the major source of betaine in the Western diet—analysis of betaine and free choline in cereal foods and updated assessments of betaine intake. *Food Chemistry*. 145:859-865
- Rouhani, L., Zamani, M.J. and Fotoot, R. (2015).** Variation in pore size and density of barley genotypes under drought stress and normal conditions. *Journal of Plant Research*. 28(5): 986-994.
- Rout, G.R. and Sahoo, S. (2015).** Role of iron in plant growth and metabolism. *Reviews in Agricultural Science*. 3:1-24.
- Ruggiero, A., Punzo, P., Landi, S., Costa, A., Van Oosten, M.J. and Grillo, S. (2017).** Improving plant water use efficiency through molecular genetics. *Horticulturae*. 3(2): 31.
- Roy, S. (2016).** Function of MYB domain transcription factors in abiotic stress and epigenetic control of stress response in plant genome. *Plant Signaling and Behavior*. 11(1):e1117723.
- Sabagh, I.E., Abdelaal, K., Omra, R., Hafez, Y.M. and Esmail, S. (2018).**

- Anatomical, biochemical and physiological changes in some Egyptian wheat cultivars inoculated with *Puccinia graminis* f.Sp. Tritici. Fresenius Environmental Bulletin Fresenius. 27:296-305.
- Saeedipour, S. (2013).** Relationship of grain yield, ABA and proline accumulation in tolerant and sensitive wheat cultivars as affected by water stress. Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B. 83: 311-315.
- Sarmadnia, Gh. (1993).** The importance of environmental stresses in agriculture. Collection of key papers of the First Iranian Congress of Agriculture and Plant Breeding, Faculty of Agriculture. University of Tehran. Pp: 169-157.
- Sarshad, A., Talei, D., Torabi, M., Rafiei, F. and Nejatkhah, P. (2020).** Effect of irrigation cessation at different growth stages on yield, yield components and grain quality of different grain sorghum cultivars. Crop Physiology. 12(1): 61-75.
- Shahzad, B., Rehman, A., Tanveer, M., Wang, L., Park, S.K. and Ali, A. (2021).** Salt Stress in Brassica: Effects, tolerance mechanisms, and management. Journal of Plant Growth Regulation. 41(4):1-15.
- Sharma, L., Dalal, M., Verma, R.K., Kumar, S.V., Yadav, S.K., Pushkar, S. and Chinnusamy, V. (2018).** Auxin protects spikelet fertility and grain yield under drought and heat stresses in rice. Environmental and Experimental Botany. 150: 9-24
- Sinaki, M.J., Majidi Heravan, E., Shiranirad, H., Noormohammadi, G. and Zarei, G.H. (2007).** The effects of water deficit during growth stages of canola (*Brassica napus* L.). American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Science. 2:417-422.
- Szabados, L. and Savoure, A. (2010).** Proline: a multifunctional amino acid. Trends in Plant Science. 15:89-97.
- Takahashi, F., Kuromori, T., Urano, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. and Shinozaki, K. (2020).** Drought Stress Responses and Resistance in Plants: From Cellular Responses to Long-Distance Intercellular Communication. Frontiers in Plant Science. 11:556972. doi: 10.3389/fpls.2020.556972
- Tang, Q. (2020).** Global change hydrology: Terrestrial water cycle and global change. Science China Earth Sciences. 63(3):459-62.
- Tanveer, M., Shahzad, B., Sharma, A., Biju, S. and Bhardwaj, R. (2018).** 24-Epi-brassinolide; an active brassinolide and its role in salt stress tolerance in plants: a review. Plant Physiology and Biochemistry. 130: 69-79.
- Thompson, A.J., Andrews, J., Mulholland, B.J., McKee, J.M.T., Hilton, H.W., Horridge, J.S., Farquhar, G.D., Smeeton, R.C., Smillie, I.R.A., Black, C.R. and et al. (2007).** Overproduction of abscisic acid in tomato increases transpiration efficiency and root hydraulic conductivity and influences leaf expansion. Plant Physiology. 143: 1905-1917.
- Timachi, F., Armin, M., Jamimoeini, M. and Abhari, A. (2020).** Physiological response of cumin to times and type of stress modulator in rain-fed and irrigated conditions. Russian Journal of Plant Physiology. 67(6): 1163-1172
- Topp, G.G. and Davies, J.L. (1985).** Time domain reflectometry (TDR) and its application to irrigation scheduling. Advances in Irrigation. 3: 107-127.
- Torres, C.A., Sepúlveda, G. and Kahlaoui, B. (2017).** Phytohormone interaction modulating fruit responses to photooxidative and heat stress on apple (*Malus domestica* Borkh.). Frontiers in Plant Science. 8:2129
- Trabelsi, L., Gargouri, K., Ben Hassena, A., Mbadra, C. and Gargouri, R. (2019).** Impact of drought and salinity on olive water status and physiological performance in an arid climate. Agricultural Water Management. 213: 749-59.
- Ullah, A., Mushtaq, H., Fahad, S., Shah, A. and Chaudhary, H.J. (2017).** Plant growth promoting potential of bacterial endophytes in novel association with *Olea ferruginea* and *Withania coagulans*. Microbiology. 86: 119-127

- Ullah, A., Sun, H., Yang, X. and Zhang, X. (2018).** A novel cotton WRKY gene, GhWRKY6-like, improves salt tolerance by activating the ABA signaling pathway and scavenging of reactive oxygen species. *Physiologia Plantarum*. 162:439–454
- Urban, J., Ingwers, M., McGuire, M.A. and Teskey, R.O. (2017).** Stomatal conductance increases with rising temperature. *Plant Signaling & Behavior*. 12:e1356534
- Vahdi, N. and Gholinezhad, E. (2016).** Evaluation of drought tolerance of some soybean cultivars. *Journal of Water Research in Agriculture*. 29(1): 1-9.
- Valluru, R., Davies, W.J., Reynolds, M.P. and Dodd, I.C. (2016).** Foliar abscisic acid-to-ethylene accumulation and response regulate shoot growth sensitivity to mild drought in wheat. *Frontiers in Plant Science*. 7:461
- Wang, H., Wang, H., Shao, H. and Tang, X. (2016).** Recent advances in utilizing transcription factors to improve plant abiotic stress tolerance by transgenic technology. *Frontiers in Plant Science*. 7:67.
- Wani, S.H., Singh, N.B., Haribhushan, A. and Mir, J.I. (2013).** Compatible solute engineering in plants for abiotic stress tolerance-role of glycine betaine. *Current Genomics*. 14(3):157–165.
- Weisany, W., Sohrabi, Y., Heidari, G. and Ghassemi-Golezani, K. (2018).** Effects of mycorrhiza fungi species application on growth and yield of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress. *Environmental Stresses in Crop Sciences*. 12:507–524.
- Xiang, J., Chen, X., Hu, W., Xiang, Y., Yan, M. and Wang, J. (2018).** Overexpressing heat-shock protein OsHSP50.2 improves drought tolerance in rice. *Plant Cell Reports*. 37(11):1585–1595.
- Xue, J., Yu, Y., Bai, Y., Wang, L. and Wu, Y. (2015).** Marine oil-degrading micro-organisms and biodegradation process of petroleum hydrocarbon in marine environments: a review. *Current Microbiology*. 71:220–228
- Yang, A., Akhtar, S.S., Amjad, M., Iqbal, S. and Jacobsen, S.E. (2016a).** Growth and physiological responses of quinoa to drought and temperature stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 202: 445–453.
- Yang, Z., Liu, J., Tischer, S.V., Christmann, A., Windisch, W., Schnyder, H. and Grill, E. (2016b).** Leveraging abscisic acid receptors for efficient water use in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 113: 6791–6796.
- Yu, L., Zhao, X., Gao, X. and Siddique, K.H.M. (2020).** Improving/maintaining water-use efficiency and yield of wheat by deficit irrigation: A global meta-analysis. *Agricultural Water Management*. 228:105906.
- Zali, H., Hasanloo, T., Sofalian, O., Asghari, A. and Zeinalabedini, M. (2016).** Drought stress effect on physiological parameter and amino acids accumulations in canola. *Journal of Crop Breeding*. 8(18): 191-203.
- Zardak, S.G., Dehnavi, M.M., Salehi, A. and Gholamhoseini, M. (2018).** Effects of using arbuscular mycorrhizal fungi to alleviate drought stress on the physiological traits and essential oil yield of fennel. *Rhizosphere*. 6: 31–38.
- Zhang, Y., Zhu, J., Khan, M., Wang, Y., Xiao, W., Fang, T., Qu, J., Xiao, P., Li, C. and Liu, J. (2022).** Transcription factors ABF4 and ABR1 synergistically regulate amylase-mediated starch catabolism in drought tolerance. *Plant Physiology*.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac428>
- Zhao, W., Liu, L., Shen, Q., Yang, J., Han, X., Tian, F. and Wu, J. (2020).** Effects of water stress on photosynthesis, yield, and water use efficiency in winter wheat. *Water*. 12:2127.
- Zheljzakov, V.D., Astatkie, T. and Jeliaskova, E. (2013).** Effect of foliar application of methyl jasmonate and extracts of juniper and sagebrush on essential oil yield and composition of 'Native'spearmint. *HortScience*. 48: 462–465

- Zhou, Y., He, R., Guo, Y., Liu, K., Huang, G., Peng, C. and Duan, L. (2019).** A novel ABA functional analogue B2 enhances drought tolerance in wheat. *Scientific Reports*. 9:2887
- Zivcak, M., Kalaji, H.M., Shao, H.B., Olsovska, K. and Brestic, M. (2014).** Photosynthetic proton and electron transport in wheat leaves under prolonged moderate drought stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B, Biology*. 137: 107–15.
- Zou, M., Guan, Y., Ren, H., Zhang, F. and Chen, F. (2008).** A bZIP transcription factor, OsABI5, is involved in rice fertility and stress tolerance. *Plant Molecular Biology*. 66(6):675–683.