
بسم الله الرحمن الرحیم

وزارت جهاد کشاورزی
سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر

زراعت دانه‌های روغنی در شرایط محیطی دشوار

تألیف:
نویسندگان:

بهمن پاسبان اسلام[۱]، مهدی غفاری[۲]، رقیه صلحی خواجه‌مرجان [۳] و حامد معبودی بیله سوار[۳]

۱- دانشیار بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان آذربایجان شرقی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تبریز، ایران

۲- دانشیار موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

۳ - پژوهشگر بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان آذربایجان شرقی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تبریز، ایران

۱٤۰۵

عنوان و نام پدیدآور	:	زراعت دانه‌های روغنی در شرایط محیطی دشوار/نویسندگان بهمن پاسبان‌اسلام ...[و دیگران] ؛ ویراستار حسن امیری‌اوغان، ابوالفضل فرجی؛ [برای] موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر.
مشخصات نشر	:	تهران : سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، نشر آموزش کشاورزی، ۱۴۰۵.
مشخصات ظاهری	:	س ، ۴۶۵ص.: مصور ، جدول.
شابک	:	978-622-363-161-0
وضعیت فهرست نویسی	:	فیپا
یادداشت	:	نویسندگان بهمن پاسبان‌اسلام ، مهدی غفاری، رقیه صلحی‌خواجه‌مرجان و حامد معبودی‌بیله‌سوار.
یادداشت	:	کتابنامه.
موضوع	:	دانه‌های روغنی —ایران — Oilseeds -- Iran
		دانه‌های روغنی -- ایران -- اصلاح نژاد — Oilseeds -- Iran – Breeding
		انه‌های روغنی -- ایران -- بیماری‌ها و آفت‌ها — Oilseeds -- Iran -- Diseases and pests
شناسه افزوده	:	پاسبان‌اسلام، بهمن، ۱۳۴۹ -
شناسه افزوده	:	موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر
شناسه افزوده	:	سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی. معاونت آموزش و ترویج. نشر آموزش کشاورزی
رده بندی کنگره	:	۹ الف/۲۹۸/۵ SB — رده بندی دیویی:۸۵ /۶۳۳
شماره کتابشناسی ملی	:	۱۰۵۹۶۳۷۳ — اطلاعات رکورد کتابشناسی: فیپا

ISBN: 978-622-363-161-0

شابک:۰-۱۶۱-۳۶۳-۶۲۲-۹۷۸

زراعت دانه‌های روغنی
در شرایط محیطی دشوار

نویسندگان: بهمن پاسبان اسلام، مهدی غفاری، رقیه صلحی خواجه‌مرجان و حامد معبودی بیله سوار

ویراستار: دکتر حسن امیری اوغان، دکتر ابوالفضل فرجی

ناشر: نشر آموزش کشاورزی – معاونت ترویج و آموزش کشاورزی

شمارگان: ۱۰۰نسخه

چاپ اول: ۱۴۰۵

قیمت:

مسئولیت درستی مطالب کتاب با نویسندگان است

این کتاب تحت شماره **۳۱۴۰۵۳۳** مورخ **۱۴۰۵/۰۵/۳۱**در مرکز فناوری اطلاعات و اطلاع‌رسانی کشاورزی به ثبت رسیده است.

نشانی: کرج، بلوار شهید فهمیده، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر،

تلفن: ۳-۳۲۷۰۰۰۴۲-۰۲۶

پیشگفتار:

بخش گسترده‌ای از کشتزارهای ایران در پهنه‌های خشک و نیمه خشک جای دارند. این کشتزارها همواره با تنش‌های پیرامونی گسترده رو در رو هستند. این تنگنا دستیابی به فرآورده‌های بهینه را دچار دشواری نموده است. بنابراین برای فراهم نمودن خوراک مردم کشور بایستی فراهمی فرآورده‌های برزگری را به‌گونه‌ای سرپرستی نمود که پی‌آمدهای این تنش‌ها کاهش یابند. بزرگ‌ترین تنش‌های پیرامونی پیش روی برزگری کشور تنش کمبود آب، شوری، سرما، گرما و با گسترش صنایع، تنش فلزهای سنگین می‌باشند. دانه‌های روغنی بخش گران‌سنگی از فرآورده‌های برزگری هستند که روغن خوراکی کاربردی کشور را فراهم می‌سازند. امروزه بخش بزرگ آن از کشورهای دیگر وارد می‌گردد. گسترش کشت دانه‌های روغنی و بهبود بازده آنها در سایه سرپرستی کشت و کار در شرایط پیرامونی دشوار، امکان پذیر خواهد بود. در این نوشته کشت و کار دانه‌های روغنی کلزا، گلرنگ، سویا، کرچک و آفتابگردان در کشتزارهای دچار تنش‌های پیرامونی نامبرده و بازتاب آنها در برابر این تنش‌ها در دوران رشدی گوناگون بیان گردیده است. همچنین به چگونگی سرپرستی کشتزار در شرایط رویارویی با هر یک از تنش‌ها در راستای افزایش بردباری گیاه و کمینه کردن کاهش فرآورده، پرداخته شده است. امید است این نوشته یاری‌گر پژوهشگران، کارشناسان و بهره برداران برزگری دست‌اندرکار فراهمی دانه‌های روغنی کشور بوده باشد. این نوشته به پشتوانه دستاوردهای پژوهشی نگارندگان آن، پژوهشگران، استادان دانشگاه و دانشجویان رشته‌های کشاورزی جهان و به‌ویژه ایران به‌دست آمده است.

جا دارد از پشتیبانی‌ها و دیدگاه‌های ارزشمند داوران بزرگواری که بدون راهنمایی گرانمایه ایشان این نگاشته به‌دست نمی‌آمد، سپاسگزاری گردد. از پشتیبانی آقایان بزرگوار دکتر محمد زمانیان رییس، دکتر محسن اسماعیل‌زاده مقدم معاون پژوهش، فناوری و انتقال یافته‌ها و دکتر رحیم احمدوند معاون برنامه ریزی و پشتیبانی موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر قدردانی می‌گردد. نگارندگان از پشتیبانی آقای دکتر احمد بایبوردی رییس بزرگوار مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان آذربایجان شرقی سپاسگزاری می‌نمایند. از تلاش‌های ارزشمند سرکار خانم دکتر مریم محمودی و همکاران ایشان در شورای انتشارات موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر بسیار سپاسگزاری می‌گردد. نگارندگان از شکیبایی خانواده خویش در دوران نگارش این نوشته به‌مهر قدردانی می‌نمایند. باشد که پرتو مهر ایزدی گرمی بخش خاک میهن بوده و باران پرمهرش این خاک پاک را پربار سازد.

نگارندگان

خرداد۱۴۰۵

فهرست مطالب

عنوان **صفحه**

پیشگفتار ۵

فصل یکم: کلزا ۱

۱-۱- کلیات ۳

۱-۲- گیاه‌شناسی ۶

۱-۳- اکولوژی ۷

۱-۴- فیزیولوژی ۸

۱-۵- تنش کمبود آب ۱۰

۱-۵-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۱۱

۱-۵-۲- مرحله رشد رویشی ۱۱

۱-۵-۳- مرحله گل‌دهی ۱۲

۱-۵-۴- مرحله پرشدن دانه ۱۳

۱-۵-۵- تولید و کیفیت بذر ۱۴

۱-۵-۶- کمیت و کیفیت روغن ۱۶

۱-۵-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب ۱۸

۱-۶- تنش شوری ۲۱

۱-۶-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۲۳

۱-۶-۲- مرحله رشد رویشی ۲۳

۱-۶-۳- مرحله گل‌دهی ۲۶

۱-۶-۴- مرحله پرشدن دانه ۲۶

۱-۶-۵- تولید و کیفیت بذر ۲۸

۱-۶-۶- کمیت و کیفیت روغن ۲۸

۱-۶-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری ۲۹

۱-۷- تنش سرما ۳۲

۱-۷-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۳۳

۱-۷-۲- مرحله رشد رویشی ۳۴
۱-۷-۳- مرحله گل‌دهی ۳۴
۱-۷-۴- مرحله پرشدن دانه ۳۵
۱-۷-۵- تولید و کیفیت بذر ۳۵
۱-۷-۶- کمیت و کیفیت روغن ۳۶
۱-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما ۳۷
۱-۸- تنش گرما ۴۲
۱-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۴۴
۱-۸-۲- مرحله رشد رویشی ۴۴
۱-۸-۳- مرحله گل‌دهی ۴۵
۱-۸-۴- مرحله پرشدن دانه ۴۶
۱-۸-۵- تولید و کیفیت بذر ۴۷
۱-۸-۶- کمیت و کیفیت روغن ۴۸
۱-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما ۴۹
۱-۹- تنش فلزات سنگین ۵۱
۱-۹-۱- پاسخ فیزیولوژیک به تنش فلزات سنگین ۵۲
۱-۹-۲- مدیریت مزرعه در شرایط تنش فلزات سنگین ۵۳
خلاصه فصل یک ۵۴
منابع ۵۶
فصل دوم: گلرنگ ۷۷
۲-۱- کلیات ۷۹
۲-۲- گیاه‌شناسی ۸۲
۲-۳- اکولوژی ۸۶
۲-۴- فیزیولوژی ۸۸
۲-۵- تنش کمبود آب ۸۹
۲-۵-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۹۷

۲-۵-۲- مرحله رشد رویشی ۱۰۰
۲-۵-۳- مرحله گل‌دهی ۱۰۱
۲-۵-۴- مرحله پرشدن دانه ۱۰۲
۲-۵-۵- تولید و کیفیت بذر ۱۰۳
۲-۵-۶- کمیت و کیفیت روغن ۱۰۴
۲-۵-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب ۱۰۶
۲-۶- تنش شوری ۱۱۰
۲-۶-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۱۱۰
۲-۶-۲- مرحله رشد رویشی ۱۱۱
۲-۶-۳- مرحله گل‌دهی ۱۱۲
۲-۶-۴- مرحله پرشدن دانه ۱۱۳
۲-۶-۵- تولید و کیفیت بذر ۱۱۳
۲-۶-۶- کمیت و کیفیت روغن ۱۱۴
۲-۶-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری ۱۱۴
۲-۷- تنش سرما ۱۱۹
۲-۷-۱ مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۱۲۰
۲-۷-۲- مرحله رشد رویشی ۱۲۴
۲-۷-۳- مرحله گل‌دهی ۱۲۵
۲-۷-۴- مرحله پرشدن دانه ۱۲۸
۲-۷-۵- تولید و کیفیت بذر ۱۳۰
۲-۷-۶- کمیت و کیفیت روغن ۱۳۵
۲-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما ۱۳۶
۲-۸- تنش گرما ۱۳۸
۲-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۱۳۹
۲-۸-۲- مرحله رشد رویشی ۱۴۰

۲-۸-۳- مرحله گل‌دهی ۱۴۱
۲-۸-۴- مرحله پرشدن دانه ۱۴۲
۲-۸-۵- تولید و کیفیت بذر ۱۴۴
۲-۸-۶- کمیت و کیفیت روغن ۱۴۶
۲-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما ۱۵۳
۲-۹- تنش فلزات سنگین ۱۵۵
۲-۹-۱- پاسخ فیزیولوژیک به فلزات تنش سنگین ۱۵۹
۲-۹-۲- مدیریت مزرعه در شرایط تنش فلزات سنگین ۱۶۷
خلاصه فصل ۱۷۰
منابع ۱۷۱
فصل سوم : سویا ۲۱۳
۳-۱- کلیات ۲۱۵
۳-۲- گیاه‌شناسی ۲۱۶
۳-۳- اکولوژی ۲۲۳
۳-۴- فیزیولوژی ۲۲۴
۳-۵- تنش کمبود آب ۲۲۵
۳-۵-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۲۲۶
۳-۵-۲- مرحله رشد رویشی ۲۲۶
۳-۵-۳- مرحله گل‌دهی ۲۲۷
۳-۵-۴- مرحله پرشدن دانه ۲۲۷
۳-۵-۵- تولید و کیفیت بذر ۲۲۷
۳-۵-۶- کمیت و کیفیت روغن ۲۲۸
۳-۵-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب ۲۲۸
۳-۶- تنش شوری ۲۳۰
۳-۶-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۲۳۱
۳-۶-۲- مرحله رشد رویشی ۲۳۱

۳-۶-۳- مرحله گل‌دهی ۲۳۳
۳-۶-۴- مرحله پرشدن دانه ۲۳۳
۳-۶-۵- تولید و کیفیت بذر ۲۳۴
۳-۶-۶- کمیت و کیفیت روغن ۲۳۴
۳-۶-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری ۲۳۵
۳-۷- تنش سرما ۲۳۸
۳-۷-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۲۳۹
۳-۷-۲- مرحله رشد رویشی ۲۳۹
۳-۷-۳- مرحله گل‌دهی ۲۴۰
۳-۷-۴- مرحله پرشدن دانه ۲۴۱
۳-۷-۵- تولید و کیفیت بذر ۲۴۱
۳-۷-۶- کمیت و کیفیت روغن ۲۴۱
۳-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما ۲۴۲
۳-۸- تنش گرما ۲۴۴
۳-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۲۴۵
۳-۸-۲- مرحله رشد رویشی ۲۴۵
۳-۸-۳- مرحله گل‌دهی ۲۴۶
۳-۸-۴- مرحله پرشدن دانه ۲۴۷
۳-۸-۵- تولید و کیفیت بذر ۲۴۸
۳-۸-۶- کمیت و کیفیت روغن ۲۴۹
۳-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما ۲۴۹
۳-۹- تنش فلزات سنگین ۲۵۱
۳-۹-۱- پاسخ فیزیولوژیک به تنش فلزات سنگین ۲۵۲
۳-۹-۲- مدیریت مزرعه در شرایط تنش فلزات سنگین ۲۵۴
خلاصه فصل ۲۵۶
منابع ۲۵۷

فصل چهارم: کرچک ۲۷۵
۴-۱- کلیات ۲۷۷
۴-۲- گیاه‌شناسی ۲۸۰
۴-۳- اکولوژی ۲۸۵
۴-۴- فیزیولوژی ۲۸۶
۴-۵- تنش کمبود آب ۲۸۷
۴-۵-۱ مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۲۸۸
۴-۵-۲- مرحله رشد رویشی ۲۹۰
۴-۵-۳- مرحله گل‌دهی ۲۹۲
۴-۵-۴- مرحله پرشدن دانه ۲۹۳
۴-۵-۵- تولید و کیفیت بذر ۲۹۵
۴-۵-۶- کمیت و کیفیت روغن ۲۹۸
۴-۵-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب ۳۰۱
۴-۶- تنش شوری ۳۰۴
۴-۶-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۳۰۷
۴-۶-۲- مرحله رشد رویشی ۳۱۰
۴-۶-۳- مرحله گل‌دهی ۳۱۱
۴-۶-۴- مرحله پرشدن دانه ۳۱۱
۴-۶-۵- تولید و کیفیت بذر ۳۱۲
۴-۶-۶- کمیت و کیفیت روغن ۳۱۲
۴-۶-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری ۳۱۳
۴-۷- تنش سرما ۳۱۵
۴-۷-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۳۱۵
۴-۷-۲- مرحله رشد رویشی ۳۱۷
۴-۷-۳- مرحله گل‌دهی ۳۱۹
۴-۷-۴- مرحله پرشدن دانه ۳۱۹

۴-۷-۵- تولید و کیفیت بذر ۳۲۰
۴-۷-۶- کمیت و کیفیت روغن ۳۲۰
۴-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما ۳۲۱
۴-۸- تنش گرما ۳۲۳
۴-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۳۲۴
۴-۸-۲- مرحله رشد رویشی ۳۲۴
۴-۸-۳- مرحله گل‌دهی ۳۲۵
۴-۸-۴- مرحله پرشدن دانه ۳۲۵
۴-۸-۵- تولید و کیفیت بذر ۳۲۶
۴-۸-۶- کمیت و کیفیت روغن ۳۲۷
۴-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما ۳۲۸
۴-۹- تنش فلزات سنگین ۳۳۰
۴-۹-۱- پاسخ فیزیولوژیک به تنش فلزات سنگین ۳۳۱
۴-۹-۲- مدیریت مزرعه در شرایط تنش فلزات سنگین ۳۳۶
خلاصه فصل ۳۴۰
منابع ۳۴۲
فصل پنجم: آفتابگردان ۳۶۳
۵-۱-کلیات ۳۶۵
۵-۲- گیاه‌شناسی ۳۶۶
۵-۳-اکولوژی ۳۶۸
۵-۴- فیزیولوژی ۳۶۸
۵-۵- تنش کمبود آب ۳۷۴
۵-۵-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۳۷۹
۵-۵-۲- مرحله رشد رویشی ۳۷۹
۵-۵-۳- مرحله گل‌دهی ۳۸۱
۵-۵-۴- مرحله پرشدن دانه ۳۸۳

۵-۵-۵- تولید و کیفیت بذر ۳۸۵
۵-۵-۶- کمیت و کیفیت روغن ۳۸۷
۵-۵-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب ۳۹۰
۵-۶- تنش شوری ۳۹۷
۵-۶-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۴۰۰
۵-۶-۲- مرحله رشد رویشی ۴۰۰
۵-۶-۳- مرحله گل‌دهی ۴۰۱
۵-۶-۴- مرحله پرشدن دانه ۴۰۱
۵-۶-۵- تولید و کیفیت بذر ۴۰۱
۵-۶-۶- کمیت و کیفیت روغن ۴۰۲
۵-۶-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری ۴۰۲
۵-۷- تنش سرما ۴۰۹
۵-۷-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۴۱۰
۵-۷-۲- مرحله رشد رویشی ۴۱۱
۵-۷-۳- مرحله گل‌دهی ۴۱۱
۵-۷-۴- مرحله پرشدن دانه ۴۱۱
۵-۷-۵- تولید و کیفیت بذر ۴۱۱
۵-۷-۶- کمیت و کیفیت روغن ۴۱۲
۵-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما ۴۱۲
۵-۸- تنش گرما ۴۱۴
۵-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه ۴۱۵
۵-۸-۲- مرحله رشد رویشی ۴۱۵
۵-۸-۳- مرحله گل‌دهی ۴۱۵
۵-۸-۴- مرحله پرشدن دانه ۴۱۶
۵-۸-۵- تولید و کیفیت بذر ۴۱۶
۵-۸-۶- کمیت و کیفیت روغن ۴۱۷

۵-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما ۴۱۷
۵-۹- تنش فلزات سنگین..... ۴۱۸
۵-۹-۱- پاسخ فیزیولوژیک به تنش فلزات سنگین..... ۴۲۲
۵-۹-۲- مدیریت مزرعه در شرایط تنش فلزات سنگین..... ۴۲۸
خلاصه فصل..... ۴۳۰
منابع ۴۳۲


فصل اول
کلزا

۱-۱- کلیات

دانه روغنی کلزا به‌خاطر داشتن ویژگی‌های زراعی مناسب، امروزه به‌عنوان دومین گیاه روغنی جهان مورد توجه است. از این ویژگی‌ها می‌توان به ارزش تناوبی بالا، توانایی مهار علف‌های هرز، داشتن تیپ‌های بهاره و پاییزه، درصد روغن بالا و کیفیت مطلوب روغن و کنجاله اشاره کرد (فائو، ۲۰۲۴).

براساس آمار وزارت جهاد کشاورزی در سال زراعی ۱۴۰۳-۱۴۰۲ سطح زیر کشت کلزا در ایران ۱۷۳۲۲۲ هکتار بود. از این مقدار ۱۲۸۷۵۲ هکتار به کشت آبی و ۴۴۴۷۰ هکتار به کشت دیم اختصاص داشت (آمار نامه وزارت جهاد کشاورزی، ۱۴۰۳). اتحادیه اروپا، کانادا و چین به‌ترتیب ۲۳، ۲۲ و ۱۸ درصد از کلزای جهان را تولید می‌کنند (فائو، ۲۰۱۸).

امروزه کلزا (*Brassica napus* L.؛ ژنوم AACC، 2n=38) بیشترین گونه کشت شده از تیره چلیپاها (*Brassicaceae*) می‌باشد. این گونه در حال حاضر به دو زیرگونه سوئدی (*B. napus* ssp. napobrassica) و *B. napus ssp* تقسیم می‌شود. napus شامل دانه‌های روغنی پاییزه، بهاره و علوفه‌ای گیاه کلزا است. گونه سوئدی شامل اشکال متمایز کلزای برگی (*B. napus* ssp. napus var. pabularia) است که به‌عنوان یک سبزی یک‌ساله پاییزه در بسیاری از نقاط جهان مورد استفاده قرار می‌گیرد. این گونه از راه دورگ‌گیری بین گونه‌ای شلغم روغنی (*Brassica rapa* L., syn. campestris; genome AA,2n = 20) و کلم (*Brassica oleracea* L.; genome CC, 2n = 18) به وجود آمده و به یک ژنوم آمفی دیپلوئیدی رسیده است که مکمل کروموزوم کامل دو والد خود را دارد. چون هیچ گونه وحشی *B. napus* شناخته شده‌ای نیست، فرض بر این است که این گونه اخیراً در منطقه مدیترانه به وجود آمده باشد، جایی که هر دو گونه پدری و مادری آن با هم وجود دارند. دو برابر شدن کروموزوم خود به خودی در میان گونه‌های دیپلوئید Brassica

خویشاوند وجود دارد. آمفی دیپلوئیدهای مرتبط با خردل هندی یا قهوه‌ای (*B. juncea*; genome AABB, 2n = 36) و خردل حبشی یا اتیوپیایی (*B. carinata*; genome BBCC, 2n = 34) به‌ترتیب پس از تلاقی خردل سیاه (*B. nigra*, genome BB, 2n = 16) با *B. rapa* و *B. oleracea*، حاصل شده‌اند (لی و همکاران، ۲۰۰۷).

در هند اسنادی شناسایی شده است که نشان می‌دهد دانه‌های روغنی *Brassica* (شاید *B. rapa*) در ۴۰۰۰ سال پیش از میلاد مسیح استفاده می‌شدند و ۲۰۰۰ سال پیش استفاده از آن در چین و ژاپن گسترش یافته است. انواع سوئدی (*B. napus ssp.* napobrassica) در زمان رومیان در اروپا شناخته شده بودند و تصور می‌شود استفاده از آن‌ها برای تولید سوخت در شمال اروپا در حدود قرن سیزدهم آغاز شده است و تا قرن شانزدهم کلزا منبع اصلی روغن چراغ در اروپا بود. در قرن ۱۸ میلادی مناطق کشت قابل توجهی از این محصول ثبت شدند (کرول، ۱۹۹۴؛ کیمبر و مک گرگور، ۱۹۹۵). امروزه، کلزا بین دانه‌های روغنی بیشترین مقدار تولید را در اروپا دارد. امروزه بخش بزرگی از تولید دانه روغنی کلزا در دست آمریکای شمالی (به‌ویژه کانادا)، اروپای غربی و چین است. البته این محصول در اروپای شرقی، شبه قاره هند و استرالیا به‌میزان قابل توجهی کشت می‌شود.

کلزا تنها در سه دهه گذشته به یک محصول عمده بین المللی تبدیل شده است (لاس و فرید، ۱۹۹۴). در اواخر قرن نوزدهم استفاده از روغن کلزا برای سوخت چراغ به‌عنوان جایگزینی برای نفت مطرح شد و همچنین کیفیت بالای روغن کلزا به‌عنوان روان‌کننده برای ماشین‌های صنعتی دلیل اصلی افزایش سطح زیر کشت این گیاه در طول قرن بیستم بود.

روغن گونه‌های اصلاح نشده کلزا حاوی مقدار زیادی اروسیک‌اسید (cis 13-docosenoic acid, 22:1n-9) بود که در مقادیر بالای مصرف می‌تواند باعث آسیب قلبی شود. اروسیک‌اسید همچنین طعم تلخی دارد. به‌طور کلی در گذشته روغن

گونه‌های وحشی کلزا فقط در جیره غذایی مردم فقیر مورد استفاده قرار می‌گرفت. زمانی که بحران و قحطی بین مردم بیشتر می‌شد، چنین جنبه‌های منفی بر ضرورت غلبه می‌کرد. بنابراین تولید کلزا به‌طور قابل توجهی در جنگ‌های اروپا در قرن بیستم به اوج خود رسید. در جنگ جهانی دوم روغن کلزا برای تولید مارگارین استفاده شد. شهرت روغن کلزا به‌عنوان یک ماده غذایی با توسعه انواع کلزای یک صفر و دو صفر (صفر اول مربوط به اسیدچرب اروسیک است که بایستی در روغن کلزا کمتر از یک درصد باشد و صفر دوم مربوط به ماده گلوکوزینولات است که برای تولید روغن و بذر به‌ترتیب بایستی کمتر از ۱۸ و ۲۰ میکروگرم بر گرم ماده خشک کنجاله باشد)، در دهه ۱۹۷۰ برطرف شد (استفانسون، ۱۹۸۳؛ داونی و روبلن، ۱۹۸۹؛ داونی، ۱۹۹۰). اولین پیشرفت چشمگیر تولید کلزا با ارقام اصلاح شده نخستین یک صفر با سطوح اروسیک‌اسید کمتر از یک درصد بود (استفانسون و هوگن، ۱۹۶۴). ارقام نخستین کلزا ۵۰ درصد اروسیک‌اسید در روغن دانه داشتند.

اولین رقم عاری از اروسیک‌اسید از راه جهش خود به خودی رقم کلزای بهاره آلمانی لیهو[1] به‌دست آمد و در اوایل دهه ۱۹۷۰ در کانادا منتشر شد (فریدت و همکاران، ۲۰۰۹). ارزش این رقم به‌دلیل وجود مقادیر بالای گلوکوزینولات در دانه و کاهش کیفیت کنجاله کلزا به‌عنوان خوراک دام پایین بود. در حیوانات تک معده، هضم گلوکوزینولات‌ها منجر به آزاد شدن محصولات فرعی سمی می‌شود که می‌تواند باعث آسیب به کبد و کلیه همراه با اختلال عملکرد لنفاوی شود. در سال ۱۹۶۹ واریته کلزای بهاره لهستانی با نام برونویسکی[2] به‌عنوان یک رقم با میزان پایین گلوکوزینولات شناسایی شد و مبنایی برای یک برنامه بین‌المللی بک‌کراس برای معرفی این صفت چند ژنی (برونوویسکی دارای حداقل سه ژن مغلوب برای محتوای گلوکوزینولات کم است) برای تولید کلزای با کمینه

1- Liho
2- Bronowski

اروسیک‌اسید استفاده شد. در سال ۱۹۷۴ اولین رقم کلزای بهاره با دو صفر به‌نام تاور[1] معرفی گردید. بدین‌ترتیب با معرفی ارقام پیشرفته و جدید دانه روغنی کلزا، این گیاه به یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی روغنی دنیا تبدیل شد (بروین و مالا، ۲۰۱۴).

ارزش ویژه روغن کلزا در کاربردهای متنوع آن نهفته است. روغن کلزا علاوه‌بر استفاده به‌عنوان یک روغن خوراکی با کیفیت، ماده خامی برای مجموعه‌ای شگفت‌انگیز از محصولات متیل استر کلزا (بیودیزل) گرفته تا روان کننده‌های صنعتی، مواد شوینده و تولید صابون و پلاستیک‌های زیستی تجزیه‌پذیر است (لی و همکاران، ۲۰۰۷).

۱-۲- گیاه‌شناسی

دانه روغنی کلزا در اروپا و آسیا عمدتاً در پاییز کشت می‌شود، درحالی که در کانادا، شمال اروپا و استرالیا فقط گونه‌های بهاره برای کشت مناسب هستند. تمایز به اشکال پاییزه و بهاره توسط یک مکانیسم ژنتیکی کنترل می‌شود که نیاز به بهاره شدن[2] را برای شروع گل‌دهی کنترل می‌کند. بذرهای روغنی بهاره کلزا نیازی به بهاره شدن نداشته و البته به سرمای زمستان نیز مقاوم نیستند. در تیپ‌های بهاره رشد ساقه بلافاصله پس از جوانه‌زنی آغاز می‌شود. کلزای پاییزه در اوایل پاییز کشت شده و زمستان را به‌شکل روزت سپری می‌کند. در بهار سال بعد یک ساقه عمودی بلند ایجادشده و پیش از شروع گل‌دهی شاخه‌های فرعی تشکیل می‌شوند. شروع گل‌دهی دهه دوم تا سوم بهار رخ می‌دهد و رشد خورجین و رسیدگی آن در یک بازه زمانی ۶ تا ۸ هفته‌ای تا اوایل تابستان به وقوع می‌پیوندد.

کلزا دارای یک گل شعاعی می‌باشد که از چهار گلبرگ به شکل متقاطع چلیپایی معمولی و متناوب با چهار کاسبرگ تشکیل شده است. گل‌آذین خوشه‌ای است و گل‌دهی نامحدود از پایین‌ترین جوانه اصلی آغاز می‌شود و سپس به سمت بالا ادامه می‌یابد. کلاله از حدود ۳ روز پیش تا ۳ روز پس از باز شدن گل می‌تواند گرده را پذیرا

1- Tower
2- Vernalization

باشد. گل‌های زرد معمولاً دارای یک جفت برچه جانبی با رشته‌های کوتاه و چهار پرچم میانی با رشته‌های بلندتر هستند. بساک‌های چهار پرچم بلندتر، پس از باز شدن گل‌ها به حالت برجسته دیده می‌شوند. برخلاف بیشتر ارقام *B. rapa* و *B. oleracea* که دگر گرده‌افشان هستند، اجداد دیپلوئید آن‌ها یک گونه دگر گرده‌افشان اختیاری با درجه بالایی از خود گرده‌افشانی می‌باشند. هنگامی که حشرات گرده‌افشان زیاد باشند، نسبت بیشتری از دگر گرده‌افشانی ممکن است رخ دهد. اگرچه با لقاح هدفمند (به‌عنوان مثال استفاده از سیستم‌های نرعقیمی برای گونه‌های هیبرید) می‌توان تا ۱۰۰ درصد دگر گرده‌افشانی را به‌دست آورد (لی و همکاران، ۲۰۰۷).

۱-۳- اکولوژی

کلزا در انواع خاک‌ها با زهکشی خوب رشد می‌کند. pH این گیاه بین ۵/۳ تا ۵/۵ را ترجیح می‌دهد و نسبت به خاک‌های شور نسبتاً متحمل است. براساس نتایج بررسی شده حد آستانه تحمل به شوری برای ۵۰ درصد کاهش عملکرد، تحمل شوری کلزا در مراحل ۵ برگی، ساقه رفتن و گل‌دهی به‌ترتیب معادل ۱/۲، ۲/۹ و ۷/۵ دسی‌زیمنس بر متر است (کاظمینی و همکاران، ۱۳۹۵). خاک‌هایی با زهکشی ضعیف یا غرقابی به‌ویژه در هنگام استقرار بوته مناسب این گیاه نمی‌باشند. اگر مزرعه دارای خاک‌های شنی، خشک، زهکشی نشده و اسیدی باشد، امکان کشت کلزا وجود ندارد. کلزا در خاک‌های لومی نرم رشد مناسبی دارد. پتانسیل تولید کلزا زمانی افزایش می‌یابد که به مقدار مناسبی از هوموس، کلسیم و نیتروژن مورد نیاز آن فراهم شود. خاک بستری است که تمام فرایند-های زیستی در آن آغاز می‌شود، بنابراین مراقبت خوب خاک در بهار زمانی که بیشترین نیاز به آب وجود دارد، باعث افزایش عملکرد خواهد شد.

کلزا قادر است در دمای نسبتاً پایین رشد کند. حداقل دمای خاک برای کاشت ۷ درجه سانتی‌گراد و حداکثر آن ۳۰ درجه سانتی‌گراد است. اگر گیاهان قبل از اولین یخبندان به اندازه روزت مناسب (شش تا هشت برگ) برسند، مقاومت به سرمای زمستان افزایش می‌یابد (پاسبان اسلام و نراقی، ۱۴۰۳). اگر کلزا پیش از رسیدن به مرحله روزت

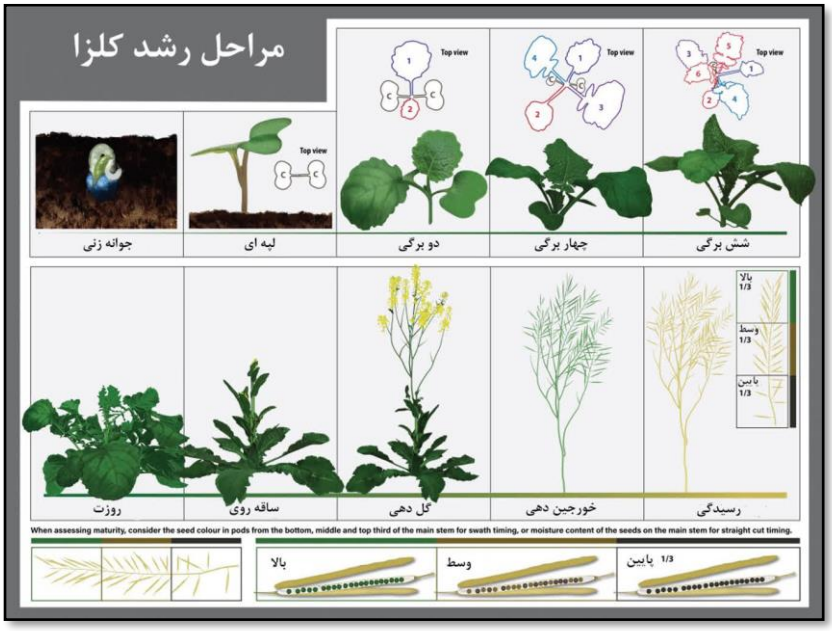
سرمای سخت یا خاک مرطوب را تجربه کند، احتمال تلفات بوته‌ها افزایش می‌یابد. ریشه کوچک گیاهچه‌های جوان بیشتر در معرض خطر سرمازدگی قرار دارند.

کلزا به تاریخ کاشت بسیار حساس است. کشت دیم کلزا باید در مناطقی صورت بگیرد که بارندگی کافی و به‌هنگام دارد. میزان بارندگی باید بین ۶۰۰ تا ۷۰۰ میلی‌متر در سال با توزیع زمانی مناسب باشد. کلزا به خاک حاصلخیز و حاوی مواد مغذی نیاز دارد. بهترین خاک برای رشد کلزا خاکی است که قبلا تحت کشت غلات باشد. پاسبان اسلام (۱۳۹۸) در آزمایشی نشان داد که مناسب‌ترین تاریخ کشت کلزای بهاره در اقلیم نیمه-خشک و با زمستان‌های سرد و یخبندان دشت تبریز تاریخ ۱۰ فروردین و مقدار بذر مصرفی ۶ کیلوگرم در هکتار می‌باشد. به‌عبارتی در تاریخ کاشت مناسب گیاهان با داشتن فرصت کافی برای سبز شدن و رشد از عوامل محیطی حداکثر استفاده را کرده و به عملکرد دانه و روغن بالاتری دست می‌یابند.

۱-٤- فیزیولوژی

مسیر فتوسنتزی (C_3) کلزا در مرحله زایشی تأثیر زیادی بر شکل‌گیری عملکرد دانه و کیفیت روغن دانه دارد. تولید و تجمع ماده خشک در گیاه به‌طور خطی با تعداد خورجین در بوته و تراکم دانه در هر خورجین مرتبط است. آغاز رشد با کاشت و آبیاری بذر شروع می‌شود. سپس در یک دوره زمانی مشخص برگ‌ها، ساقه‌ها، گل‌ها، خورجین‌ها و دانه‌ها شکل گرفته و رشد می‌کنند. طول هر مرحله رشدی تحت تأثیر رقم، حاصلخیزی خاک، تغذیه گیاه، رطوبت خاک، دمای خاک و هوا، طول روز (دوره نوری) و شدت نور خورشید می‌باشد. مراحل نمو گیاه کلزا به آسانی قابل تشخیص و تقسیم‌بندی است (شکل ۱-۱). کلزا با تقسیم سلولی، تجمع زیست‌توده، تمایز و توسعه اندام‌های زایشی، بسته به شرایط محیطی که در آن رشد می‌کند، ممکن است رشد سریع‌تر یا کندتری داشته باشد. کلزا چهار تا هشت روز پس از سبز شدن گیاهچه‌ها، نخستین برگ‌های حقیقی خود را ایجاد می‌کند. اولین برگ حقیقی وقتی که رشد کرده و توسعه پیدا می‌کند، ظاهری پرزدار دارد. گیاه به‌سرعت حالت روزت ایجاد می‌کند که در این مرحله برگ‌های مسن‌تر

در پایه افزایش یافته و برگ‌های کوچک‌تر و جوان‌تر در مرکز رشد می‌کنند. یک گیاه کلزا در شرایط رشد مطلوب به‌طور معمول ۹ تا ۳۰ برگ روی ساقه اصلی بسته به رقم و شرایط محیطی تولید می‌کند که از این تعداد در حالت بهینه ۶ تا ۸ عدد در مرحله روزت دیده می‌شوند (اسکندری کردلر و همکاران، ۱۳۹۲). پس از گل‌دهی، خورجین‌ها به‌سرعت توسعه می‌یابند و سطح برگ‌ها کاهش می‌یابد. در نهایت سطح خورجین‌ها با سطح برگ مساوی یا بیشتر می‌شود. خورجین در حال رشد حدود ۸۰ درصد از تشعشعات خورشیدی را جذب می‌کند، میزان دی‌اکسید کربن (CO_2) تثبیت شده توسط خورجین‌ها بیش از میزان دی‌اکسید کربن تثبیت شده توسط برگ‌ها در دو هفته پس از گرده‌افشانی است. حدود ۸۰ تا ۹۵ درصد از کل تثبیت دی‌اکسید کربن فتوسنتزی در خورجین‌ها توسط فرایند فتوسنتز در خود آن‌ها صورت می‌گیرد (گاملویند، ۱۹۹۶).



شکل ۱-۱- مراحل نمو کلزا (اووه، ۲۰۰۱).

۱-۵- تنش کمبود آب

گرم شدن کره زمین، افزایش جمعیت انسانی و کمبود منابع آبی به‌شدت بر تولیدات کشاورزی تأثیر می‌گذارد. کم‌آبی یکی از عوامل غیرزیستی است که باعث کاهش عملکرد گیاه گردیده و حتی منجر به از بین رفتن کل محصول زراعی می‌شود (پلانیا و همکاران، ۲۰۱۶). افزایش مقاومت به کم‌آبی و اصلاح ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا در شرایط تنش کمبود آب، باعث کاهش اثرات منفی خشکی می‌شوند. اصلاح واریته‌های مقاوم به تنش کمبود آب به‌دلیل ماهیت پیچیده و چند بعدی پاسخ‌های گیاه و مکانیسم‌های فیزیولوژیکی و مولکولی مربوطه در شرایط تنش، دشوار می‌باشد (میر و همکاران، ۲۰۱۲). بنابراین، تجزیه و تحلیل جامع مکانیسم‌های مقاومت به خشکی در گیاهان به انتخاب و اصلاح گونه‌های جدید مقاوم خواهد نمود (پورقیومی و همکاران، ۲۰۱۷). مقاومت به کم‌آبی در گیاه یک صفت پیچیده است که به‌عنوان برهمکنش‌های عوامل ریخت‌شناسی، فیزیولوژیکی و مولکولی در طول دوره تنش تعریف می‌شود (ژو، ۲۰۰۲؛ فانگ و شیونگ، ۲۰۱۵).

اثرات اولیه کم‌آبی شامل کاهش محتوای آب سلول، بافت و اندام است (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹). بررسی مکانیسم‌های مقاومت به کم‌آبی در گونه‌های زراعی برای انتخاب و کشت ارقام مقاوم کلزا ضروری است. زوو و همکاران (۲۰۲۱) با مطالعه دو ژنوتیپ کلزا با عناوین P287 (متحمل به کم‌آبی) و T88 (حساس به کم‌آبی) آن‌ها را تحت تأثیر سطوح مختلف تنش کمبود آب قرار دادند. در مرحله چهار برگی، محتوای نسبی آب، محتوای کلروفیل، پروتئین، مالون‌دی‌آلدهید و فعالیت‌های پراکسیداز و کاتالاز در P287 به‌خصوص در شرایط تنش کمبود آب شدید، به‌طور معنی‌داری بیشتر از T88 بود. پس از آبیاری مجدد، تمام شاخص‌های فیزیولوژیکی به‌ویژه در P287 به‌سرعت افزایش یافتند. همچنین در تنش کمبود آب، رقم T88 در مقایسه با رقم P287 دارای بافت اسفنجی نازک‌تر، نسبت طول کلروپلاست به عرض کلروپلاست بیشتر، تراکم روزنه‌ای بیشتر و بسته‌تر بود.

۱-۵-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

وقوع تنش خشکی در تمامی مراحل رشد و نمو باعث کاهش عملکرد دانه و روغن کلزا می‌شود. یکی از حساس‌ترین مراحل رشدی گیاه کلزا به تنش کمبود آب، مرحله جوانه‌زنی بذور و سبز شدن گیاهچه‌ها است. در این مرحله در شرایط خشکی استقرار بوته در مزرعه دچار مشکل می‌شود. رشد اندک و ضعیف بودن گیاهچه تحت تأثیر تنش کم‌آبی در نهایت منجر به کاهش عملکرد دانه کلزا خواهد گردید. مجیدی (۱۳۹۱) گزارش کرد که تنش کم‌آبی نه‌تنها قدرت جوانه‌زنی کلزا را کاهش می‌دهد، بلکه باعث کاهش رشد ریشه‌چه و ساقه‌چه نیز می‌گردد.

۱-۵-۲- مرحله رشد رویشی

کاهش فتوسنتز در شرایط تنش خشکی معمولا به‌دلیل بسته شدن روزنه‌ها یا توقف متابولیت‌ها است. برخی از گیاهان برای مقابله با تنش کم‌آبی درصد باز شدن روزنه را کاهش می‌دهند، بسته شدن روزنه سرعت تعرق را کاهش داده و منجر به افت میزان تثبیت کربن می‌شود. در نتیجه سرعت فتوسنتز در برگ‌ها کمتر می‌گردد. تحت تنش کم‌آبی کاهش تعداد برگ‌ها باعث کاهش از دست دادن آب از راه تعرق در گیاه می‌شود و همچنین می‌تواند به‌عنوان راهی برای توزیع مجدد مواد مغذی از برگ‌ها و ساقه‌های مسن پیش از ریزش آن‌ها به بخش‌های جوان‌تر در نظر گرفته شود. تنش کمبود آب در مرحله روزت باعث افزایش دمای برگ، کاهش مقدار نسبی آب برگ و هدایت روزنه‌ای می‌شود (پاسبان اسلام، ۱۳۹۲). مشخص است که روزنه‌ها اغلب در پاسخ به تنش خشکی قبل از مشاهده هرگونه تغییر در مقدار نسبی آب برگ بسته می‌شوند. یکی از عوامل اصلی در فرایند بسته شدن روزنه میزان هورمون آبسیزیک‌اسید است (ویلکینسون و دیویس، ۲۰۰۲). آبسیزیک‌اسید در ریشه تولید می‌شود که به احتمال زیاد اولین واکنش گیاه به تنش خشکی تولید آبسیزیک‌اسید باشد. تجمع سریع آبسیزیک‌اسید و واکنش‌های فیزیولوژیکی درون سلولی در فرایند بسته شدن روزنه به‌دنبال تجمع آبسیزیک‌اسید ثابت شده است. آبسیزیک‌اسید از راه مکانیسم‌های سیگنالینگ پیچیده، جریان آنیون‌ها و پتاسیم را از طریق

کانال‌های یونی غشای پلاسمایی سلول نگهبان روزنه‌ایجاد می‌کند. این امر باعث کاهش فشار تورمی در سلول‌های نگهبان و بسته شدن روزنه‌ها می‌شود. تنظیم درجه باز بودن روزنه‌ها تحت تأثیر تنش خشکی و میزان تولید آبسیزیک‌اسید در شرایط تنش کم‌آبی بین گیاهان متفاوت است (پیلای، ۲۰۱۱). تولید ترکیبات با اکسیژن فعال مانند رادیکال‌های آزاد (ROS) نیز در برخی از گیاهان تحت شرایط تنش کم‌آبی اتفاق می‌افتد. تعادل بین ساخت و تخریب ROS در خشکی حفظ نمی‌شود. از این رو، ROS در سلول‌ها تجمع می‌یابد که منجر به ایجاد اختلال در عملکرد غشای سلولی می‌شود. پراکسیداسیون لیپیدی ناشی از تنش خشکی میزان تولید ROS را افزایش می‌دهد و اسیدهای چرب غیراشباع را تجزیه می‌کند. تولید مالون‌دی‌آلدهید (MDA) محصول پراکسیداسیون لیپیدی است و پرولین یکی از آنتی‌اکسیدان‌هایی است که باعث افزایش فشار تورمی سلولی با تنظیم اسمزی می‌شود. گیاه کلزا با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان ازجمله سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز در برابر رادیکال‌های آزاد به سطوح مختلف تنش کم‌آبی واکنش نشان می‌دهد. مالون‌دی‌آلدهید، هیدروژن پراکسید، محتوای قندهای محلول، پروتئین محلول، گلایسین بتائین و پرولین نیز در واکنش به تنش کم‌آبی افزایش می‌یابد (معبودی بیله‌سوار، ۱۳۹۹).

۱-۵-۳- مرحله گل‌دهی

تنش خشکی در مرحله گل‌دهی باعث عقیم شدن دانه‌های گرده، اختلال در فتوسنتز و انتقال مواد ذخیره شده به دانه می‌شود. کمبود آب در بسیاری از مراحل نموی، عملکرد دانه کلزا را کاهش می‌دهد ولی اثرات منفی تنش در طی مراحل گل‌دهی و پرشدن دانه خیلی بارزتر است (پاسبان اسلام، ۱۳۹۵). وقوع تنش کم‌آبی در اواخر مرحله رشد رویشی موجب کاهش تعداد خورجین‌ها و تعداد دانه در خورجین می‌شود. تنش کم‌آبی در مرحله گل‌دهی باعث ایجاد اختلال در رشد دانه گرده می‌شود. دانه‌های گرده

مرحله میکروسپور جوان[1] تماس خود را با تاپتوم[2] از دست می‌دهند، رشته بساک تخریب شده و دانه‌های گرده نشاسته را ذخیره نمی‌کنند (جی، ۲۰۱۰). تأثیر عمده تنش خشکی در آغاز مرحله رشد زایشی بر تعداد خورجین در بوته و در ادامه بر تعداد دانه در خورجین می‌باشد. در نهایت تنش در این مرحله عامل اصلی کاهش عملکرد دانه در اثر کمبود آب در نظر گرفته می‌شود (پاسبان اسلام، ۱۳۹۳). تنش کمبود آب در مرحله گل‌دهی همچنین باعث ریزش خورجین‌های تازه تشکیل یافته شده و از این طریق عملکرد دانه را کاهش می‌دهد (پاسبان اسلام، ۱۳۹۳؛ خانی و همکاران، ۱۳۹۶).

۱-۵-٤- مرحله پرشدن دانه

در گیاهان با رشد محدود، ساقه، برگ و ریشه در مرحله رویشی، و دانه یا میوه در مرحله زایشی به‌عنوان مخزن‌های فعال شناخته می‌شوند که میزان ماده فتوسنتزی بیشتری را نسبت به سایر اندام‌ها جذب می‌کنند، ولی در گیاهان با رشد نامحدود مانند کلزا به‌دلیل هم زمانی رشد زایشی با رشد رویشی، بین اندام‌ها در جذب مواد فتوسنتزی رقابت وجود دارد و تنش کمبود آب در مراحل گل‌دهی و توسعه خورجین‌ها بر میزان تخصیص مواد فتوسنتزی بین اندام‌های زایشی و رویشی اثر می‌گذارد (صادقی بختوری و همکاران، ۱۳۹۸). تنش کمبود آب با اثر کاهشی روی همه اجزای عملکرد دانه کلزا، باعث افت عملکرد می‌شود (پاسبان اسلام، ۱۳۹۷). عملکرد دانه از سه منبع: فتوسنتز جاری، انتقال فرآورده‌های فتوسنتزی ذخیره شده قبل از گل‌دهی به دانه و فرآورده‌های فتوسنتزی ذخیره شده موقت در ساقه بعد از گل‌دهی تأمین می‌شود. تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه باعث پیری زودرس، افزایش سرعت پرشدن دانه و افزایش انتقال دوباره مواد از منبع ساقه و برگ به مخزن دانه می‌شود. برگ‌ها و خورجین‌ها اصلی‌ترین اندام‌های فتوسنتزی هستند که مواد را برای پرشدن دانه‌ها فراهم می‌کنند (وانگ و همکاران، ۲۰۲۳). والتون و

1- Young Microspore

۲ – تاپتوم عمیق‌ترین لایه بساک است که بافت هاگ‌زا را در بر می‌گیرد. بافت هاگ‌زا میکروسپورهایی تولید می‌کند که آنزیم‌ها و تغذیه برای رشد گرده را تأمین می‌کند. تاپتوم عمدتاً به دلیل تقسیم سلولی میتوزی چند هسته‌ای است.

همکـاران (۱۹۹۹) با بررسـی ارقام کلـزا نشان دادند کـه انتقال مجدد مـواد فتوسـنتزی در پرشدن دانه‌ها نقش بسزایی دارد و واکنش اندام‌های هـوایی در انتقال دوبـاره مواد پـرورده ذخیره شده به دانه متفاوت بوده و ساقه‌ها و برگ‌ها نقش بیشتری در انتقال دوبـــــاره ماده خشک و نیتروژن دارند. میزان این انتقال که یـک شاخص مطلوب فیزیولـوژیکی محسوب می‌شود، به عوامل مختلفی از جمله ژنوتیپ، تناوب و شدت تنش خشکی بسـتگی دارد. در شرایط تـنش کم‌آبـی انتقال مواد فتوسـنتزی از برگ‌ها، ساقه‌ها و ریشه‌ها به دانه در حـدود ۱۲ درصد وزن نهایی دانه را تشکیل می‌دهد (هبکوت، ۱۹۹۳). حساس‌ترین مرحله رشـدی کلزا به کم‌آبی، مرحله پر شدن دانه بوده و مرحله رشد رویشی کلزا مقاوم‌تـرین مرحلـه بـه تنش کم‌آبـی اسـت. بنـابراین آبیـاری در مرحلـه گـل‌دهی و پـرشـدن دانـه باعـث افـزایش عملکـرد دانـه خواهـد شـد (شـفیقی و همکـاران، ۲۰۲۱). در آزمایشـی پاسـبان اسـلام و همکاران (۲۰۱۷) نشان دادند که تنش خشکی در مرحله پرشدن دانـه کلـزا باعـث افـزایش دمای تاج پوشش برگی و کـاهش هـدایت روزنـه‌ای و مقـدار نسـبی آب بـرگ مـی‌شـود. همچنین تنش کمبود آب در مرحله گل‌دهی باعث ریزش خورجین‌های تازه تشـکیل یافتـه گردیده و از این راه عملکرد دانه را کاهش می‌دهد (پاسبان اسلام، ۱۳۹۳).

۱-۵-۵- تولید و کیفیت بذر

بذور ارقام کلزا را می‌توان در دو گروه بـذور دورگ[1] و بـذور آزاد گرده‌افشـان[2] قـرار داد. هیبریـدها اولـین بـار در سـال ۱۹۸۸ منتشـر شـدند. واریتـه‌هـای هیبریـد بـا اسـتفاده از گرده‌افشانی کنترل شـده والـدین مـاده توسـط والـدین نـر (منبـع گـرده) تولیـد مـی‌شـوند. واریته‌های هیبرید معمولاً بـا بـذرهای درشـت‌تـر، قـدرت جوانـه‌زنـی، سـبز شـدن و تولیـد زیست‌توده بیشـتر همـراه هسـتند. بـرای تولیـد ارقـام هیبریـد در کلـزا از سیسـتم نـرعقیمـی سیتوپلاسمی استفاده می‌گردد. ارقامی که اصطلاحا آزاد گرده‌افشـان نامیـده مـی‌شـوند، در

1- Hybrid
2- Open Pollination

واقع مخلوطی از توده‌های پایدار هستند که از نظر برخی صفات ظاهری با یکدیگر مشابه می‌باشند (لیو و همکاران، ۲۰۰۵).

تنش خشکی از طریق کاهش جذب آب توسط بذر و کاهش کمیت و کیفیت ترکیبات داخل بذر باعث کاهش توان جوانه‌زنی آن می‌شود (المنصوری و همکاران، ۲۰۰۱). وقوع تنش خشکی در دوره‌های تشکیل و پرشدن دانه، باعث کاهش کیفیت بذر می‌شود. خلوص ژنتیکی و فیزیکی، قوه نامیه یا نیروی زیست[1]، قدرت بذر[2]، سلامت، میزان رطوبت بذر، کیفیت انبارمانی[3] و طول عمر بذر[4]، مهم‌ترین شاخص‌های تعیین‌کننده کیفیت بذر هستند (الیاس و همکاران، ۲۰۱۲). قدرت بذر مجموعه‌ای از ویژگی‌های بذر اعم از سرعت و یکنواختی جوانه‌زنی، رشد گیاهچه و توانایی جوانه‌زنی بذر و خروج گیاهچه از خاک در شرایط نامساعد محیطی است که نقش مهمی در تعیین کیفیت بذر دارد. قدرت بذر می‌تواند باعث مقاومت بذر دربرابر شرایط نامساعد محیطی در مرحله جوانه‌زنی و سبز شدن گیاهچه شود (پاول، ۲۰۰۷).

عوامل محیطی مانند خاک، دمای محیط، رطوبت نسبی و بارندگی در دوران پرشدن دانه و رسیدن بذر و عملیات زراعی در دوره رشد و نمو گیاه مادری از کاشت تا برداشت و دوره پس از برداشت، بر کیفیت بذر تأثیر می‌گذارند (دورنبوس، ۲۰۰۲). شرایط نامساعد محیطی ازجمله کاهش رطوبت خاک و رطوبت نسبی هوا در دوره رشد و نمو بذر روی گیاه مادری در مزرعه، می‌تواند سبب کاهش درصد جوانه‌زنی و قدرت بذر شود. کمبود آب خاک در زمان تشکیل و نمو بذر و وقوع تنش خشکی در زمان رسیدگی بذر با تغییر در بافت‌های مادری اطراف بذر می‌تواند بر قابلیت جوانه‌زنی بذر اثر بگذارد. وقوع تنش خشکی در زمان رسیدگی بذر می‌تواند با فعال شدن سازوکار مقاومت به کم‌آبی از طریق الگوهای پروتئینی و mRNA باعث تغییر از سیستم نمو بذر به رسیدگی

1- Viability
2- Vigour
3- Storability
4- Longevity

فیزیولوزیک و دارا شدن توان جوانه‌زنی در بذر گردد (گاترمن، ۲۰۰۰). تسریع فرایند پیری بذر ناشی از افزایش تخریب و کاهش انسجام غشای سلولی و تشکیل پروتئین‌های دارای نقش محافظ ازجمله پروتئین‌های شوک گرمایی (HSPs)[1] و پروتئین‌های فراوان شونده در اواخر دوره رشد جنین از مهم‌ترین سازوکارهای حفاظت کننده بذر در برابر اثرات منفی تنش خشکی بر کیفیت آن محسوب می‌شوند (هی و همکاران، ۲۰۱۴). در بذر سویا مشاهده شد که تنش خشکی سبب افزایش میزان پروتئین‌هایی شبیه دی‌هایدرین[2] بذرها گردید (سماره، ۲۰۰۰).

باتوجه به شرایط اقلیمی کشور و رخ داد تغییرات جهانی اقلیمی، بروز اثرات منفی تنش خشکی در طول مدت تشکیل و نمو بذر روی گیاه مادر اجتناب‌ناپذیر به‌نظر می‌رسد. بنابراین در مدیریت مزرعه، تولید بذر باید به‌نحوی باشد که اثر وقوع هر گونه تنش زنده و غیرزنده مدیریت گردد تا کیفیت بذر کلزای تولید شده نگهداری شود.

۱-۵-٦- کمیت و کیفیت روغن

دانه‌های کلزا با داشتن حدود ۴۰ تا ۴۵ درصد روغن ارزش بالایی در تولید روغن‌های خوراکی دارند. تجمع روغن در دانه‌های کلزا در حدود ۱۰ تا ۱۵ روز پس از گل‌دهی آغاز شده و بسته به رقم گیاه تا ۷۰ روز پس از گل‌دهی می‌تواند ادامه داشته باشد. معمولاً بیشترین تجمع روغن ۲۰ تا ۳۵ روز پس از گل‌دهی رخ‌می‌دهد. پاسبان اسلام (۲۰۱۲) گزارش کرد که مقدار عملکرد دانه و روغن کلزا تحت تأثیر ارتفاع بوته و تعداد دانه در خورجین می‌باشد. مقدار روغن دانه کلزا و کیفیت آن تحت تأثیر عوامل محیطی ازجمله تنش خشکی قرار می‌گیرد. اعمال تنش خشکی در مراحل مختلف رشدی گیاه کلزا اثرات متفاوتی در مقدار روغن و پروتئین آن دارد. گزارش‌های موجود حاکی از پاسخ متفاوت گیاه کلزا به تنش خشکی در رابطه با تولید روغن در دانه است (پاسبان اسلام و همکاران، ۲۰۰۰). گزارش‌هایی که در مورد اثر تنش خشکی بر مقدار روغن و پروتئین

1- Heat Shock Proteins (HSPs)
2- Dehydrin-like proteins

دانه وجود دارد عمدتاً نشان‌دهنده اثر منفی خشکی بر محتوای روغن و پروتئین دانه می‌باشد (ساجن وهمکاران، ۲۰۰۴). تنش خشکی سبب کاهش درصد روغن در دانه‌ها گردیده و مقدار روغن به‌دلیل کاهش درصد روغن و عملکرد دانه به‌شدت افت می‌کند (محمدی و همکاران، ۲۰۱۸). تنش کمبود آب در مرحله پرشدن دانه‌ها با کاهش تعداد دانه در خورجین و وزن هزار دانه، باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه و به دنبال آن عملکرد روغن می‌شود (پاسبان اسلام، ۱۳۹۴). اثرات مخرب تنش کم‌آبی بر رشد و عملکرد کلزا باعث کاهش تولید بذر و روغن در گیاهان کلزا می‌شود (قاسمی گلعذانی و همکاران، ۲۰۱۹). کاهش درصد روغن دانه و عملکرد روغن ارقام کلزا در شرایط تنش خشکی می‌تواند به واسطه اکسیداسیون برخی اسیدهای چرب غیراشباع چندگانه و کاهش تبدیل کربوهیدرات‌ها به روغن در شرایط تنش خشکی باشد (توحیدی مقدم و همکاران، ۲۰۱۱).

ویژگی‌های کیفی روغن بستگی زیادی به ترکیب اسیدهای چرب آن دارد و کیفیت روغن دانه یکی از مهم‌ترین صفات برای اهداف اصلاحی جنس براسیکا در شرایط تنش خشکی می‌باشد (آنجالبرت و همکاران، ۲۰۱۳). ترکیب اسیدهای چرب روغن کلزا شامل ۷ درصد اسیدهای چرب اشباع (پالمیتیک‌اسید و استئاریک‌اسید)، ۶۶ درصد اسیدهای چرب غیراشباع با یک بند دوگانه (اولئیک‌اسید) و ۲۷ درصد اسیدهای چرب غیراشباع با چند بند دوگانه (لینولئیک‌اسید و لینولنیک‌اسید) می‌باشند. ارقام کلزا از نظر ترکیب اسیدهای چرب روغن دانه تفاوت معنی‌داری با هم دارند. کیفیت روغن دانه کلزا به‌طور عمده براساس مقدار اسیدهای چرب اولئیک، لینولئیک و لینولنیک تعیین می‌گردد. همچنین تا حدودی تحت تأثیر شرایط محیطی و نوع رقم قرار دارد. نتایج بررسی بازتاب کیفیت اسیدهای چرب روغن دانه کلزا به تنش خشکی حاکی از آن است که میزان لینولئیک‌اسید تحت شرایط تنش کم‌آبی کاهش چشمگیری پیدا می‌کند (آنجالبرت و همکاران، ۲۰۱۳). معبودی بیله‌سوار (۱۳۹۹) در مورد گیاه کلزا تحت تنش خشکی گزارش کرد که درصد پالمیتیک‌اسید و استئاریک‌اسید (اسیدهای چرب اشباع) از تنش

کمبود آب تأثیر معنی‌داری نمی‌گیرند. بااین‌حال، وقوع تنش کم‌آبی باعث کاهش اسیدهای چرب غیراشباع مانند اسیدهای لینولئیک و لینولنیک شده ولی میزان اولئیک‌اسید موجود در روغن دانه را تا حدودی افزایش می‌دهد.

۱-۵-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید کلزا در بسیاری از مناطق جهان به‌ویژه در اقلیم‌های خشک و نیمه‌خشک، محسوب می‌شود. به‌منظور کاهش اثرات منفی کم‌آبی و افزایش پایداری عملکرد، روش‌ها و راهکارهای متعددی در مدیریت مزرعه کلزا مورد استفاده قرار گرفته است. ازجمله این روش‌ها می‌توان به کاربرد نانوذرات، تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی، هیدروژل‌های فوق‌جاذب، بیوچار و استفاده از واریته‌ها و ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی اشاره کرد که نقش مؤثری در افزایش تحمل گیاه به تنش کم‌آبی بازی می‌کنند.

گیاهان برای رویارویی با تنش کمبود آب از مجموعه سازوکارهای فیزیولوژیکی و ریخت شناسی بهره می‌گیرند. این سازوکارها شامل تنظیم اسمزی، تغییر در ساخت و تعادل هورمون‌های گیاهی، کاهش تعرق از راه تنظیم روزنه‌ها و تولید ترکیبات حفاظتی نظیر پلی‌ساکاریدها می‌باشد (ساهو و همکاران، ۲۰۱۳). علاوه بر این، پیشرفت‌های حاصل از اصلاح نباتات و زیست فناوری منجر به شناسایی و نقشه‌برداری صدها مکان صفات کمی[1] مرتبط با تحمل به تنش خشکی شده است. دستکاری این ژن‌ها می‌تواند عملکرد پروتئین‌ها، فاکتورهای رونویسی و پیش‌سازهای آنزیمی دخیل در مسیرهای سیگنال‌دهی و تنظیمی را تغییر داده و از این طریق مقاومت گیاه به خشکی را افزایش دهد. اصلاح چنین پروتئین‌هایی با افزایش تولید هورمون‌های گیاهی و بهبود تنظیم اسمزی، نقش مهمی در بهبود تحمل به خشکی دارد (هو و شیونگ، ۲۰۱۴).

1- QTL

نتایج پژوهش‌های انجام‌شده در زمینه تنوع ژنتیکی کلزا نشان‌دهنده تفاوت قابل توجه ژنوتیپ‌ها از نظر تحمل به تنش کمبود آب است. منجم و همکاران (۱۳۹۰) با بررسی ۱۴ ژنوتیپ کلزا تحت تنش کمبود آب و استفاده از شاخص‌های گزینش ازجمله متوسط عملکرد، متوسط هندسی عملکرد و شاخص تحمل به تنش[1]، گزارش کردند که رقم‌های اکاپی و PF متحمل‌ترین و رقم هایولا ۶۰ حساس‌ترین ژنوتیپ‌ها به تنش خشکی آخر فصل بودند. همچنین پاسبان اسلام و همکاران (۲۰۱۷) رقم‌های اکاپی و لیکورد را ارقام مقاوم نسبت به تنش خشکی معرفی کردند. در مطالعه‌ای دیگر، پاسبان اسلام (۲۰۰۹) بیان کرد که ژنوتیپ‌های اکاپی و SLM046 برای کشت در مناطقی که با تنش کم‌آبی در اواخر فصل رشد مواجه هستند، مناسب‌تر می‌باشند. این یافته‌ها بیانگر وجود تنوع ژنتیکی مطلوب در بین ژنوتیپ‌های کلزا بوده و امکان گزینش و معرفی ارقام متحمل به خشکی، متناسب با شرایط اقلیمی مختلف کشور را فراهم می‌سازد.

علاوه‌بر اصلاح ژنتیکی، استفاده از ترکیبات شیمیایی و زیستی نیز در افزایش تحمل گیاه به خشکی مؤثر است. نتایج یک مطالعه نشان داد که پیش‌تیمار بذور خردل هندی (*Brassica juncea* L.) با سالیسیلیک‌اسید و کاربرد ۰/۴ لیتر در هکتار کلوپیرالید برای کنترل علف‌های هرز و کاهش رقابت برای آب در شرایط دیم، موجب بهبود عملکرد دانه گردید (حسن‌نژاد و همکاران، ۱۴۰۰). این نتایج اهمیت مدیریت تلفیقی تنش کمبود آب و علف‌های هرز را در سیستم‌های زراعی دیم نشان می‌دهد.

نانوذرات به‌دلیل دارا بودن خواص فیزیکوشیمیایی ویژه ازجمله سطح ویژه بالا، واکنش‌پذیری زیاد و قابلیت تنظیم اندازه منافذ، به‌عنوان رویکردی نوین در مدیریت تنش خشکی مطرح شده‌اند (ساکنا و همکاران، ۲۰۱۶). مطالعات مختلف نشان داده‌اند که نانوذراتی نظیر سیلیکون، نقره، روی، دی‌اکسید تیتانیوم، منیزیم و آهن می‌توانند ازطریق افزایش سرعت فتوسنتز، کاهش محتوای مالون‌دی‌آلدهید (به‌عنوان شاخص آسیب

1- STI

غشایی)، افزایش محتوای آب نسبی برگ، تقویت سیستم ریشه‌ای و اندام هوایی و بهبود رشد و نمو گیاه، تحمل به خشکی را افزایش دهند (اشکاوند و همکاران، ۲۰۱۸؛ قاسمی گلعذانی و همکاران، ۲۰۲۵). مکانیسم‌های القای تحمل به خشکی توسط نانوذرات پیچیده بوده و هنوز به‌طور کامل شناخته نشده است. بااین‌حال، شواهد علمی نشان می‌دهد که نانوذرات می‌توانند فعالیت آکواپورین‌ها، یعنی پروتئین‌های کانال دهنده آب، را تنظیم کنند. آکواپورین‌ها با افزایش نفوذپذیری غشا نسبت به آب، نقش مهمی در جذب آب توسط بذر و افزایش سرعت جوانه‌زنی، حتی در شرایط تنش کمبود آب، ایفا می‌کنند (خداکوفس کایا و همکاران، ۲۰۱۱، لی و همکاران، ۲۰۲۰). در میان نانوذرات مورد مطالعه، دی‌اکسید تیتانیوم (TiO_2) بیشترین توجه را به خود اختصاص داده است. این نانوذرات به‌واسطه فعالیت فتوکاتالیستی خود قادرند انتقال بار الکترونی بین فتوسیستم II و ذرات TiO_2 را تسهیل کرده و در نتیجه سرعت فتوسنتز را افزایش دهند. زی و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند که نانوذرات دی‌اکسید تیتانیوم از طریق افزایش جذب نور توسط کلروپلاست‌ها، تنظیم تعادل الکترونی بین فتوسیستم‌های I وII، تسریع تبدیل انرژی خورشیدی به انرژی الکتریکی و مشارکت در تولید آب و اکسیژن، نقش مهمی در بهبود فرایند فتوسنتز ایفا می‌کنند. همچنین گزارش شده است که محلول‌پاشی نانوکودهای کلات آهن و روی می‌تواند تحمل گیاه کلزا به تنش خشکی را افزایش دهد (اردشیری و جهان‌بین، ۱۳۹۷).

یکی دیگر از راهکارهای مؤثر در افزایش تحمل گیاه به تنش کمبود آب، استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی است. در این میان، سالیسیلیک‌اسید به‌عنوان یکی از مهم‌ترین تنظیم‌کننده‌های رشد، نقش حفاظتی قابل توجهی در گیاهان تحت تنش‌های محیطی دارد. معبودی بیله‌سوار (۱۳۹۹) گزارش کرد که سالیسیلیک‌اسید با تأثیر بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نظیر کاتالاز و پراکسیداز و افزایش ترکیبات تنظیم‌کننده اسمزی ازجمله پرولین و گلایسین بتائین، موجب کاهش اثرات منفی تنش کمبود آب در گیاه کلزا می‌شود. علاوه‌بر این، سالیسیلیک‌اسید با دخالت در بیوسنتز اتیلن، باعث به‌تعویق افتادن

پیری گیاه شده و از طریق تحریک گل‌دهی و افزایش طول عمر گل، به بهبود عملکرد کمک می‌کند. این هورمون همچنین در تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها، محتوای کلروفیل برگ، سرعت تعرق و تنفس گیاه نقش بسزایی دارد. گزارش شده است که کاربرد برگی سالیسیلیک‌اسید موجب کاهش نشت الکترولیت در گیاهان کلزا تحت تنش خشکی می‌شود. چرا که این ترکیب با تجزیه قندهای نامحلول و افزایش کربوهیدرات‌های محلول، پایداری غشاهای سلولی را افزایش می‌دهد (معبودی و همکاران، ۲۰۲۲؛ محمدی و همکاران، ۱۳۹۷).

از دیدگاه مدیریت مزرعه، زمان کاشت مناسب، مدیریت بقایای گیاهی، تراکم بوته و مدیریت کوددهی نقش تعیین‌کننده‌ای در افزایش کارایی مصرف آب در کلزا دارند. دیرکرد یا زودکشت می‌تواند موجب هم‌پوشانی مراحل حساس رشد گیاه با دوره‌های کم‌آبی و تنش حرارتی شود. همچنین، حفظ بقایای گیاهی در سطح خاک، با کاهش تبخیر و بهبود ساختمان خاک، به افزایش رطوبت قابل استفاده برای گیاه کمک می‌کند. مدیریت متعادل کودهای نیتروژن و پتاسیم نیز با تقویت رشد ریشه و تنظیم تعرق، می‌تواند تحمل گیاه به تنش کمبود آب را افزایش دهد (بلوم، ۲۰۱۱؛ فاروق و همکاران، ۲۰۱۴). در مجموع، به‌کارگیری هم‌زمان اصلاح ژنتیکی، مدیریت زراعی مناسب و استفاده از ترکیبات نوین نظیر نانوذرات و تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی، می‌تواند راهبردی مؤثر و پایدار برای مدیریت مزرعه کلزا تحت شرایط تنش کمبود آب فراهم آورد.

۱-٦- تنش شوری

شوری خاک یک تهدید جهانی می‌باشد و ۱۱۰۰ میلیون هکتار از خاک‌های کشاورزی را تحت تأثیر قرار می‌دهد و خاک‌های شور حدود هفت درصد اراضی کره زمین را شامل می‌شوند (فائو، ۲۰۲۳). به‌عنوان یک پدیده چند عاملی، شوری خاک از راه فرایندهای ژئوشیمیایی طبیعی و فعالیت‌های مخرب انسانی در سطح خاک رخ می‌دهد. رخداد شوری در خاک تحت تأثیر رسوبات، ارتفاع از سطح دریا، نفوذ آب شور به سفره‌های آب شیرین و افزایش دما بوده و بر بخش قابل توجهی از اراضی زیر کشت تأثیر

منفی گذاشته است. تخمین زده می‌شود ۳۰ درصد از اراضی آبی به‌دلیل استفاده بی‌رویه از کودهای شیمیایی، شیوه‌های ضعیف مدیریت کشاورزی دچار شوری شدید باشند. کمبود آب شیرین برای آبیاری از یک سو و تخریب مداوم زمین‌های کشاورزی تحت تنش شوری از سوی دیگر باعث آسیب‌های قابل توجهی در بخش کشاورزی به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک گردیده است (اختر، ۲۰۱۹).

شوری خاک یک تنش غیرزیستی می‌باشد که بر رشد و نمو گیاهان تأثیر منفی می‌گذارد و منجر به ایجاد اختلال در واکنش‌های فیزیولوژیکی در گیاه شده و در نهایت عملکرد محصول را به‌طور قابل ملاحظه‌ای کاهش می‌دهد. در شرایط تنش شوری وجود یون‌های Na^+ و Cl^- بیش از حد طبیعی می‌تواند باعث ایجاد تغییراتی در عملکرد سلول گردد و باعث ایجاد اختلال در فرایندهای متابولیکی ازجمله جوانه‌زنی بذر و فتوسنتز شود. درنهایت شوری باعث ایجاد آسیب شدید به بافت‌های گیاهی و حتی مرگ گیاه می‌شود (احمد و همکاران، ۲۰۱۳).

تنش اسمزی در مرحله اولیه قرار گرفتن گیاه در معرض نمک به‌دلیل جذب تدریجی نمک‌ها و در پی آن کاهش پتانسیل آب در اطراف ناحیه ریشه رخ می‌دهد. این امر هدایت آب را در سلول‌های گیاهی کاهش می‌دهد و نخست باعث اختلال در رشد گیاه می‌شود. قرار گرفتن طولانی‌مدت گیاه تحت تنش شوری شدید باعث تجمع یون‌های سمی ازجمله Na^+، Cl^- و SO_4^{-2} می‌شود و در نتیجه باعث ایجاد سمیت یونی و اختلال در جذب مواد غذایی توسط گیاه می‌گردد. در نهایت سلول‌ها و بافت‌های گیاهی به‌شدت آسیب می‌بینند (احمد و همکاران، ۲۰۱۳). اثرات منفی تنش شوری بر گیاهان در ریخت‌شناسی (توقف رشد، کلروز و اختلال در جوانه‌زنی بذر)، فیزیولوژی (جلوگیری از فتوسنتز و عدم جذب عناصر غذایی) و خواص بیوشیمیایی (تنش اکسیداتیو، نشت الکترولیت، و عدم سازماندهی غشا) نمایان می‌شود. اثرات نامطلوب شوری در مرحله گل‌دهی بیشتر می‌باشد. به‌طور کلی در گیاهان عالی دو مکانیسم جهت مقاومت به شوری شناخته شده است: در مکانیسم اول، گیاه در عکس‌العمل به تنش شوری، یون‌های سمی

ازجمله سدیم و کلر را از برگ‌های خود دفع می‌کند. در مکانیسم دوم، یون‌های جذب شده توسط سلول‌ها در واکوئل انباشته می‌شوند. وجود غلظت بالای یون سدیم تعادل جذب مواد غذایی را بهم زده و باعث ایجاد سمیت یونی و اختلال در تنظیم اسمزی می‌گردد (پریهار و همکاران، ۲۰۱۵).

۱-٦-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

مرحله جوانه‌زنی یکی از حساس‌ترین مراحل رشدی گیاه به تنش شوری است. در گیاهان تنش شوری با کاهش دادن پتانسیل آب و ایجاد سمیت یونی (از قبیل سدیم و کلر) و همچنین با کاهش جذب عناصر غذایی مورد نیاز (مانند کلسیم و پتاسیم) روی جوانه‌زنی بذر و رشد آن تأثیر می‌گذارد. با افزایش شدت تنش شوری درصد جوانه‌زنی، طول ساقه‌چه، ریشه‌چه و وزن خشک آن‌ها همراه با کاهش نسبت طول ساقه‌چه به طول ریشه‌چه کاهش می‌یابد. بایبوردی و طباطبایی (۲۰۰۹) جوانه‌زنی و رشد اولیه گیاهچه‌های ارقام کلزا را در سطوح مختلف تنش شوری مورد بررسی قرار دادند و گزارش کردند که درصد و سرعت جوانه‌زنی و همچنین طول و وزن تر ریشه‌چه و ساقه‌چه، با افزایش شدت تنش شوری به‌طور معنی‌داری کاهش می‌یابد.

۱-٦-۲- مرحله رشد رویشی

همانند بسیاری از تنش‌های غیرزیستی دیگر، تنش شوری باعث کاهش رشد گیاه می شود و درصد این کاهش به عوامل مختلفی ازجمله گونه گیاهی، مرحله رشدی و غلظت نمک موجود در بستر خاک بستگی دارد. توقف رشد یک مکانیسم تطبیقی برای بقای گیاه است که به گیاه اجازه می‌دهد با تنش شوری مقابله کند. تنش شوری ممکن است بیان ژن‌های تنظیم‌کننده کلیدی مرتبط با رشد سلولی را تحت تأثیر قرار دهد (سیکلین و کیناز وابسته به سیکلین) و در نتیجه منجر به کاهش تعداد سلول‌ها در مریستم و توقف رشد گیاه شود که این پدیده بر توانایی گیاه برای جذب موثر مواد غذایی و آب توسط ریشه تأثیر می‌گذارد (کیتسیوس و دونون، ۲۰۱۱). برخی از گیاهان بلافاصله پس از قرار گرفتن در معرض تنش شوری واکنش شدیدی نشان می‌دهند و رشد خود را متوقف

می‌کنند. درحالی‌که برخی واکنش چندانی نشان نمی‌دهند و با ادامه رشد تحت شرایط تنش شوری شدید با خطر مرگ مواجه می‌شوند (چینوسامی، ۲۰۰۳).

فتوسنتز شناخته‌شده‌ترین و مهم‌ترین ویژگی گیاهان است که انرژی خورشیدی را به انرژی شیمیایی تبدیل می‌کند. عوامل مختلفی ازجمله اختلال در ساخت کلروفیل، تغییر در فعالیت آنزیم‌ها، بسته شدن روزنه، کاهش تثبیت دی‌اکسید کربن (CO_2) و آسیب به سیستم فتوسنتزی باعث کاهش سرعت فتوسنتز تحت شرایط تنش شوری می‌شوند. کاهش محتوای کلروفیل در شرایط تنش شوری به‌دلیل افزایش اکسیداسیون و تخریب کلروفیل که با تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) آغاز می‌شود و کاهش کلروفیل متناسب با افزایش سطوح شوری است. انتقال الکترون شبه حلقه‌ای ناشی از مهار زنجیره انتقال الکترون باعث تولید بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود. تولید گونه‌های فعال اکسیژن باعث ایجاد تغییر در سیستم فتوسنتزی و فتوسیستم‌ها می‌گردد. علاوه‌بر این، قرار گرفتن گیاه در معرض تنش کوتاه مدت شوری در غلظت‌های بالاتر، باعث ایجاد تورم تیلاکوئید و تجمع نشاسته در غشا می‌شود و در نتیجه ساختار کلروپلاست از بین می‌رود. در شرایط تنش شوری بدلیل کاهش دسترسی ریشه‌ها به مواد غذایی در خاک، رشد گیاه دچار مشکل می‌شود. کاهش توانایی ریشه در جذب مواد معدنی تحت شرایط تنش شوری به‌دلیل رقابت با یون‌های اصلی (کلر و سدیم) است. چنین تعاملی اغلب باعث کمبود کلسیم، پتاسیم و منیزیم قابل دسترسی در محیط اطراف ریشه می‌شود (احمد و همکاران، ۲۰۱۳).

رابطه بین تنش شوری و جذب مواد معدنی ضروری ازجمله نیتروژن، فسفر و پتاسیم پیچیده است. نیتروژن یک عنصر معدنی ضروری و تشکیل‌دهنده اجزای سلولی گیاه است. در شرایط تنش شوری، افزایش جذب و تجمع کلر می‌تواند جذب نیتروژن را توسط اندام هوایی به‌دلیل برهم‌کنش منفی بین عنصر نیتروژن و کلر کاهش دهد. تنش شوری همچنین بر جذب عنصر فسفر که برای فتوسنتز، ذخیره‌سازی و انتقال انرژی ضروری است نیز تأثیر منفی می‌گذارد. هنگامی که کلر و سولفات خاک بیش از حد

مورد نیاز گیاه باشد، جذب فسفر کاهش می‌یابد. احتمالاً دلیل آن قدرت یونی بالای محیط خاک و حلالیت کم کانی‌های کلسیم و فسفر است (بالاسوبرامانیام و همکارام، ۲۰۲۳).

پتاسیم یک عنصر معدنی ضروری است که در ساخت پروتئین و روابط آبی داخل گیاه نقش اساسی دارد. در شرایط تنش شوری، رقابت شدیدی بین عنصر سدیم و پتاسیم برقرار می‌گردد. وجود تعادل یونی بین غلظت سدیم و پتاسیم برای بقای گیاه بخصوص در شرایط خاک شور ضروری است. بااین‌حال، هر دو عنصر شباهت‌های مولکولی دارند که باعث جایگزینی پتاسیم توسط سدیم می‌گردد. البته سدیم نمی‌تواند وظیفه پتاسیم را در فرایندهای سلولی به‌عهده بگیرد (بالاسوبرامانیام و همکارام، ۲۰۲۳). افزایش غلظت سدیم، باعث کاهش غلظت پتاسیم و منیزیم می‌شود، زیرا پتاسیم و سدیم در مکان‌های جذب ریشه با هم رقابت می‌کنند. کاهش جذب پتاسیم در گیاهان ناشی از وجود سدیم، یک فرایند رقابتی است (گراتان، ۱۹۹۸). مرادی (۱۳۹۵) در مطالعات خود نشان داد که تنش شوری سبب کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز، محتوای کلروفیل برگ و وزن خشک اندام هوایی در کلزا می‌شود. در واقع تنش شوری با تأثیر منفی بر صفاتی همچون هدایت روزنه‌ای، غلظت کلروفیل و مقدار آب نسبی برگ سبب کاهش سرعت فتوسنتز برگ در کلزا گردید. این شرایط در نهایت منجر به کاهش معنی‌دار وزن خشک اندام هوایی، ارتفاع بوته، وزن دانه در بوته و عملکرد دانه در کلزا گردید.

جذب سریع یون باعث تجمع یون‌ها در سلول‌های گیاهی می‌شود که بر روابط گیاه تأثیر منفی می‌گذارد. تحت تنش شوری، پتانسیل اسمزی سلول‌های گیاهی به‌دلیل وجود غلظت بالای نمک در خاک، منفی‌تر می‌شود. این امر باعث خروج آب از سلول‌های گیاه شده و در نتیجه فشار تورمی کاهش می یابد. پتانسیل اسمزی در محیط رشد ریشه و تنش شوری، میزان کاهش پتانسیل آب برگ و پتانسیل اسمزی سلول‌های گیاهی را تعیین می‌کند.

به‌طور کلی آب از طریق یک مسیر آپوپلاستی توسط یک پتانسیل فشار هیدرواستاتیک در شرایط تعرق برگ از خاک به سمت آوند چوبی ریشه حرکت می‌کند. بااین‌حال زمانی که تعرق تحت تنش شوری کاهش می‌یابد، آب عمدتاً از طریق مسیر سلول به سلول در غشاها جریان می‌یابد (شاهن، ۲۰۱۳).

تنش شوری در کلزا ظهور برگ‌ها و تشکیل اولین میانگره را به تأخیر می‌اندازد و در صورت تداوم تنش در مراحل بعدی رشد، موجب کاهش ارتفاع بوته، تعداد خورجین در بوته و تعداد دانه در خورجین می‌شود. از بارزترین اثرات تنش شوری در مرحله رشد رویشی، کاهش سطح برگ است (وانگ و همکاران، ۲۰۲۲).

۱-٦-۳- مرحله گل‌دهی

گیاهان در واکنش به رخ‌داد تنش شوری، مکانیسم‌های متعددی را برای کاهش اثرات منفی آن به‌کار می‌برند. یکی از این مکانیسم‌ها، تشکیل ناقص تخمک یا دانه گرده است که در نتیجه آن حرکت منابع غذایی از اندام‌های زایشی به‌طرف واکنش‌های متابولیکی انجام شده و موجب تحمل به تنش می‌گردد (محمودزاده، ۱۳۹۰). تنش شوری همچنین می‌تواند باعث تحریک پیری اندام‌های زایشی شود. تنش شوری در مرحله شروع گل‌دهی کلزا باعث کاهش تعداد دانه‌های گرده در بساک می‌گردد. اگر چه گلچه‌ها ظاهر طبیعی دارند ولی رشد بساک‌ها عادی نخواهد بود و بعضی از بساک‌ها چروکیده و بیرنگ و کوچک می‌شوند. از دیگر اثرات تنش شوری مشاهده شده در کلزا در طی مراحل مختلف رشدی می‌توان به تخریب زود هنگام دیواره بساک، تحلیل رفتن دانه‌های گرده و ایجاد گرده‌هایی با شکل و ویژگی‌های غیرطبیعی اشاره کرد. کاهش تعداد دانه‌های گرده و غیرطبیعی شدن شکل و ساختار تعداد قابل توجهی از گرده‌ها می‌تواند از عوامل اصلی کاهش عملکرد دانه باشد (محمودزاده، ۱۳۹۰).

۱-٦-٤- مرحله پرشدن دانه

وزن دانه و سرعت پر شدن دانه با نسبت پتاسیم به سدیم تحت تنش شوری همبستگی معنی‌داری دارد. تغییرات در روابط آب، تعرق، عدم تعادل تغذیه‌ای، هدایت روزنه‌ای و

آسیب اکسیداتیو ناشی از تنش شوری، همگی منجر به کاهش عملکرد دانه می‌شوند. به‌طور کلی شوری با ایجاد تغییر در فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی باعث کاهش عملکرد می‌شود. علاوه‌بر این فعالیت فتوسنتزی، تجمع ماده خشک و فعالیت منبع- مخزن را کاهش می‌دهد و باعث تسریع پیری اندام‌های زایشی می‌گردد (احمد وهمکاران، ۲۰۱۳).

نتایج مطالعات نشان داده است (جدول ۱-۱) که تنش شوری در گیاه کلزا باعث کاهش عملکرد دانه در بوته بین ۳۰ تا ۷۰ درصد می‌شود. تنش شوری تأثیر قابل‌ملاحظه‌ای بر پرشدن دانه و اجزای عملکرد دارد که منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد دانه می‌شود (پروین و همکاران، ۲۰۱۷). کلزا جزو گیاهان نیمه‌مقاوم به تنش شوری بوده و آستانه تحمل به شوری آن ۹ دسی‌زیمنس بر متر می‌باشد. تنش شوری اثر منفی بر عملکرد بیولوژیکی، عملکرد دانه، وزن هزار دانه، تعداد خورجین در بوته و تعداد دانه در خورجین کلزا دارد (ولی‌الله، ۲۰۱۳).

جدول ۱-۱- اثرات تنش شوری روی عملکرد دانه در گیاهان زراعی مختلف.

گیاهان زراعی	کاهش عملکرد (درصد)	منبع
برنج (*Oryza sativa*)	۳۰-۵۰	اینارد و همکاران، ۲۰۱۵؛ هانگ بت و همکاران، ۲۰۱۵
جو (*Hordeum vulgare*)	۱۰-۶۰	عبدل‌منعم و همکاران، ۲۰۱۳
گندم (*Triticum aestivum*)	۱۰-۵۰	پانتا و همکاران، ۲۰۱۴؛ زورب و همکاران، ۲۰۱۸
ارزن مروارید (*Pennisetum glaucam*)	۵-۲۵	یاداو و همکاران، ۲۰۲۰
سورگوم (*Sorghum bicolor*)	۱۵-۵۰	دانیلز و همکاران، ۲۰۰۱؛ کنت و نیلژه، ۲۰۰۲
ذرت (*Zea mays*)	۵۰-۶۰	زورب و همکاران، ۲۰۱۸
نخود (*Cicer arietinum*)	۱۰-۳۰	آتینو و همکاران، ۲۰۱۷

ادامه جدول ۱- ۱

گیاهان زراعی	کاهش عملکرد (درصد)	منبع
کلزا (*Brassica napus*)	۳۰-۷۰	پاولوویچ و همکاران، ۲۰۱۹؛ سینگ و همکاران، ۲۰۲۱
نیشکر (*Saccharum offocinarum*)	۵-۶۰	پـــلات و همکـــاران، ۲۰۰۰؛ رائـــو و همکاران، ۲۰۱۵؛ کومـار و همکـاران، ۲۰۲۳
بادام زمینی (*Arachis hypogaea*)	۲۵-۵۰	اوتیتولجو، ۲۰۱۴؛ زورب و همکـاران، ۲۰۱۸
پنبه (*Gossypium sp.*)	۱۰-۲۰	زورب و همکاران، ۲۰۱۸

۱-٦-۵- تولید و کیفیت بذر

بخشی از مزارع زیر کشت کلزا در کشور در معرض تنش شوری کم تا متوسط هستند (ده‌شیری و مدرس ثانوی، ۱۳۹۴). مزارع تولید بذر هیبرید در بعضی استان‌ها با آب شور با هدایت الکتریکی حدود ۵ دسی‌زیمنس بر متر آبیاری می‌شوند که قطعا مقدار تنش شوری در محیط ریشه بیشتر از این خواهد بود و باتوجه به هم‌راستا بودن اثرات تنش شوری و کم‌آبی، افزایش شدت تنش شوری می‌تواند اثرات تنش کم‌آبی در کلزا را تشدید کند (رضا، ۲۰۲۱). ده‌شیری و مدرس ثانویی (۱۳۹۴) نشان دادند که در کلزا تنش شوری روی گیاه مادری اثر معنی‌داری بر نیروی زیست و قدرت بذور حاصل از آن ندارد.

۱-٦-٦- کمیت و کیفیت روغن

عملکرد دانه در واحد سطح و درصد روغن دانه‌ها، دو مولفه مهم اقتصادی در رشد و فراوری دانه‌های روغنی است که می‌توان آن‌ها را به‌عنوان عملکرد روغن در واحد سطح خلاصه کرد. عملکرد دانه در واحد سطح نتیجه تراکم بوته، تعداد خورجین در تک بوته، تعداد دانه در خورجین و وزن هزار دانه است. علاوه‌بر این، محتوای روغن دانه یک گیاه روغنی نیز تحت تأثیر ویژگی‌های رقم و همچنین عوامل محیطی، طول دوره رشد و زمان برداشت است. کیفیت روغن دانه کلزا به‌طور عمده براساس میزان اسیدهای چرب

اولئیک، لینولئیک، لینولنیک و اروسیک تعیین می‌گردد و به‌میزان قابل توجهی تحت تأثیر شرایط محیطی و نوع رقم قرار می‌گیرد (مقدم و همکاران، ۲۰۲۲). گزارش شده است در شرایط تنش شوری کیفیت روغن و کنجاله کلزا کاهش معنی‌داری نشان می‌دهد. علت این امر افزایش معنی‌دار محتوای گلوکوزینولات کنجاله و اسیدهای چرب اشباع (اسیدهای پالمتیک و آراشیدیک) در روغن و همچنین کاهش معنی‌دار اسیدهای چرب غیراشباع (لینولنیک و اولئیک‌اسید) روغن می‌باشد (احمد، ۲۰۱۷).

۱-٦-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری

شوری خاک یکی از مهم‌ترین محدودیت‌های تولید دانه‌های روغنی در بسیاری از مناطق جهان به‌شمار می‌رود. اغلب گیاهان دانه روغنی، ازجمله کلزا، توانایی محدودی در مقابله با شوری بالای خاک دارند و تاکنون پیشرفت‌های اندکی در توسعه ژنوتیپ‌های متحمل به شوری از طریق اصلاح نژاد کلاسیک یا مهندسی ژنتیک حاصل شده است. ازاین‌رو، به‌کارگیری راهکارهای مدیریتی و زراعی نقش تعیین‌کننده‌ای در کاهش اثرات نامطلوب تنش شوری بر رشد و عملکرد کلزا ایفا می‌کنند. انتخاب الگوی مناسب کاشت می‌تواند توزیع نمک، آب، مواد غذایی و رشد ریشه را تحت تأثیر قرار دهد. روش کاشت به‌ویژه سیستم جوی و پشته[1] باعث تغییر حرکت آب و نمک در خاک می‌شود. در این سیستم، آب در جوی‌ها تجمع یافته و نمک از ناحیه ریشه دور می‌شود و شرایط بهتری برای رشد گیاه فراهم می‌گردد (سان و همکاران، ۲۰۱۷). در نتیجه هدایت الکتریکی (EC) در منطقه ریشه کاهش یافته، جذب آب افزایش می‌یابد و رشد و عملکرد گیاه بیشتر می‌شود. در سیستم کاشت پشته‌ای ساختمان خاک بهبود می‌یابد و موجب افزایش فعالیت زیستی خاک، جذب عناصر غذایی، رشد ریشه، فعالیت آنزیمی و متابولیکی و تحمل به تنش‌های محیطی از جمله شوری می‌شود (هان و همکاران، ۲۰۲۵). محققان دریافتند که روش کاشت جوی و پشته در کلزا با افزایش فتوسنتز و افزایش کارایی مصرف آب

1- Ridge–Furrow

موجب افزایش عملکرد تا حدود ۱۱ تا ۱۵ درصد نسبت به کشت مسطح می‌شود (وانگ و همکاران، ۲۰۲۵). نشان داده شده است کاشت روی پشته در خاک‌های شور با کاهش شوری در ناحیه پراکنش ریشه، باعث افزایش رطوبت قابل استفاده گیاه و بهبود رشد ریشه می‌گردد (هان و همکاران، ۲۰۲۵) در این شرایط آب آبیاری در جوی تجمع پیدا کرده و نمک به سمت پایین و اطراف منتقل شده و ناحیه رشد ریشه نمک کمتری دریافت می‌کند. همچنین استفاده از ترکیبات تنظیم‌کننده اسمزی نظیر پرولین و گلایسین بتائین به‌عنوان یکی از اقدامات زراعی مؤثر، می‌تواند با کاهش اثرات مضر تنش شوری بر واکنش‌های فیزیولوژیکی و زایشی گیاه کلزا، موجب بهبود رشد و عملکرد آن شود. یکی از شاخص‌های مهم در گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به شوری در کلزا، نسبت تجمع یون‌های کلسیم و سدیم در اندام هوایی به مقدار یون پتاسیم گزارش شده است که به‌عنوان معیاری مناسب برای ارزیابی تحمل به شوری مطرح می‌باشد (رامعه و همکاران، ۲۰۰۴).

نتایج ارزیابی ژنوتیپ‌های مختلف کلزا در اراضی شور حاشیه دریاچه ارومیه نشان داد که تنوع معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها از نظر تحمل به شوری و دستیابی به عملکرد اقتصادی قابل قبول در دامنه شوری ۴ تا ۶/۵ دسی‌زیمنس بر متر وجود دارد (ایمان‌طلب و همکاران، ۱۴۰۳). این نتایج بیانگر ظرفیت بالای ژنوتیپ‌های کلزا برای سازگاری با شرایط شور و امکان گزینش و معرفی ارقام مناسب برای کشت در این اراضی می‌باشد. در همین زمینه، پاسبان اسلام و علیزاده (۱۳۹۸) با بررسی ژنوتیپ‌های کلزا در اراضی شور دشت تبریز گزارش کردند که ژنوتیپ WRL-96-01 نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها از تحمل بیشتری به شوری برخوردار است.

از دیگر راهکارهای زراعی مؤثر در کاهش اثرات تنش شوری، رعایت تاریخ کاشت بهینه و تنظیم مقدار بذر مصرفی می‌باشد. انتخاب تاریخ کاشت مناسب باعث بهره‌گیری بهتر از بارش‌های اوایل بهار و استفاده از آب باران و از سوی دیگر، با قرار گرفتن بخش بیشتری از دوره رشد گیاه در فصل خنک سال، شدت اثرات تنش شوری کاهش می‌یابد.

نتایج مطالعه رضایی و همکاران (۲۰۲۴) نشان داد که محلول‌پاشی آمینواسیدهای ضروری در شرایط کشت کلزا در اراضی شور، با کاهش اثرات تنش شوری، منجر به بهبود نسبی عملکرد دانه و روغن گردید. همچنین پاسبان اسلام (۱۳۹۹) گزارش کرد که در اراضی شور و کم‌بازده حاشیه دریاچه ارومیه، مناسب‌ترین تاریخ کاشت برای کلزای بهاره ۱۰ فروردین ماه و مقدار بذر مصرفی ۶ کیلوگرم در هکتار است و تأخیر در کاشت موجب کاهش عملکرد دانه، عملکرد روغن و درصد روغن می‌شود.

از دیگر روش‌های نوین در مدیریت تنش شوری، پرایمینگ بذر به‌ویژه پرایمینگ لیزری می‌باشد. پرایمینگ لیزری بذر یک تیمار فیزیکی پیش از کاشت است که در آن بذرها قبل از کاشت، برای مدت مشخصی در معرض تابش لیزر با طول موج، توان و زمان کنترل شده قرار می‌گیرند تا فعالیت‌های متابولیکی اولیه آن‌ها تحریک شود. این کار می‌تواند سرعت جوانه‌زنی، استقرار گیاهچه و تحمل به تنش‌ها را افزایش دهد. اجرای این روش در سطح مزرعه از طریق تیمار بذر پیش از کاشت و استفاده از دستگاه‌های لیزری ثابت امکان‌پذیر است (آلوکدی و همکاران، ۲۰۲۱). گزارش‌ها نشان می‌دهد که پرایمینگ لیزری بذر کلزا با افزایش ارتفاع بوته، تعداد شاخه‌های فرعی، تعداد خورجین و تعداد دانه در بوته، نقش مؤثری در کاهش اثرات منفی تنش شوری ایفا می‌کند. گیاهانی که دارای تعداد و سطح برگ بیشتری هستند، معمولاً توانایی فتوسنتزی بالاتری داشته و می‌توان آن‌ها را به‌عنوان هیبریدهای مقاوم‌تر به تنش شوری در نظر گرفت.

علاوه‌بر این، محلول‌پاشی تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی نظیر آمینولوتینیک‌اسید[1]، آسکوربیک‌اسید، پیریدوکسین، تیامین، توکوفرول و نیکوتین‌آمید با افزایش فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی و کاهش آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از شوری، موجب افزایش پتانسیل تحمل گیاهان روغنی در برابر تنش شوری می‌شوند. به‌طور مشابه، براسینواستروئیدها که گروهی از پلی‌هیدروکسی استروئیدهای گیاهی با ساختاری مشابه

1- 5-aminolevulinic acid

هورمون‌های استروئیدی جانوران و حشرات هستند، می‌توانند اثرات بازدارنده شوری بر جوانه‌زنی بذر را کاهش داده و به بهبود رشد اولیه گیاهچه کلزا کمک کنند (نایدو، ۲۰۱۳).

بهبود ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک نقش مهمی در کاهش اثرات تنش شوری دارد. کاربرد مواد آلی، کود دامی پوسیده و کمپوست از طریق افزایش ظرفیت نگهداشت آب، بهبود ساختمان خاک و کاهش غلظت یون‌های سمی در ناحیه ریشه، می‌تواند تحمل کلزا به شوری را افزایش دهد. همچنین مصرف گچ کشاورزی در خاک‌های سدیمی با جایگزینی یون کلسیم به‌جای سدیم تبادلی، باعث بهبود نفوذپذیری خاک و کاهش اثرات منفی شوری و سدیمی می‌شود (بللو و همکاران، ۲۰۲۱). مدیریت تغذیه‌ای مناسب، به‌ویژه تأمین کافی پتاسیم و کلسیم، نقش کلیدی در حفظ تعادل یونی و کاهش جذب سدیم در گیاه کلزا دارد. پتاسیم با تنظیم فشار اسمزی، فعالیت آنزیمی و باز و بسته شدن روزنه‌ها، تحمل گیاه به شوری را افزایش می‌دهد، درحالی‌که کلسیم با تثبیت غشاهای سلولی، از نشت الکترولیت‌ها در شرایط تنش جلوگیری می‌کند (مونس و تستر، ۲۰۰۸). همچنین، استفاده از سامانه‌های آبیاری مناسب نظیر آبیاری قطره‌ای می‌تواند با کاهش تجمع نمک در ناحیه ریشه و افزایش کارایی مصرف آب، شرایط مطلوب‌تری برای رشد کلزا در اراضی شور فراهم آورد. ترکیب این راهکارها با انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل، می‌تواند رویکردی مناسب جهت مدیریت مزرعه کلزا در شرایط تنش شوری باشد. از بین ارقام تجاری موجود در کشور، رقم اکاپی تحمل نسبی به شوری

۱-۷- تنش سرما

تنش سرما که شامل آسیب سرما (در دماهای کمتر از ۲۰ درجه سانتی‌گراد) و آسیب یخ‌زدگی (در دماهای کمتر از صفر درجه سانتی‌گراد) می‌باشد، یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی محسوب می‌شود که بر رشد، نمو و عملکرد گیاه تأثیر می‌گذارد. تنش سرما یکی از عوامل مهم در تعیین توزیع طبیعی گیاهان در گستره جغرافیا، فنولوژی و پتانسیل عملکرد محصولات کشاورزی است. معمولا واکنش‌های بیوشیمیایی می‌توانند با

منحنی‌های پاسخ دما به شکل عادی با کمینه، بیشینه و بهینه به‌وضوح مدل‌سازی شوند. بنابراین دما بسته به موقعیت نسبی بهینه بر سرعت رشد و بسیاری از واکنش‌های فیزیولوژیکی دیگر در گیاهان تأثیر می‌گذارد (فیلر و واسوا، ۲۰۱۴).

بسیاری از گونه‌های گیاهی گرمسیری و نیمه‌گرمسیری هنگامی که در معرض دمای کمتر از مقدار بهینه قرار می‌گیرند، به‌طور قابل توجهی دچار آسیب‌های جدی تنش سرما می‌شوند. تنش سرما بر هر دو مرحله رشد رویشی و زایشی گیاه تأثیر می‌گذارد البته مرحله زایشی حساس‌تر می‌باشد. وقوع تنش سرما در مرحله رشد زایشی منجر به آسیب‌های جدی در گیاه می‌شود زیرا مرحله زایشی اصلی‌ترین نقش را در تولید عملکرد اقتصادی دارد (تاکور و همکاران، ۲۰۱۰).

۱-۷-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

تنش سرما موجب کاهش سرعت سبز شدن گیاهچه‌ها و درنتیجه طولانی‌تر شدن زمان سبز شدن و استقرار بوته‌ها می‌گردد. شدت بروز علایم سرمازدگی به گونه، رقم، مرحله رشدی، درجه بلوغ، سن و مدت زمان سرمادهی بستگی دارد. بیشترین صدمات ناشی از تنش سرما در گیاهان هنگامی است که گیاه به‌مدت زیادی در معرض تنش سرما قرار می‌گیرد. دماهای زیر صفر که از آستانه تحمل بوته‌های کلزا پایین‌تر می‌باشند، موجب یخ‌زدگی قسمت‌های گوناگون گیاه ازجمله طوقه و ریشه گردیده و در نهایت منجر به مرگ گیاه می‌گردند. اگر بذر کلزا دیرتر جوانه بزند رشد اندام هوایی گیاهچه کمتر شده و سیستم ریشه‌ای ضعیفی خواهد داشت. بنابراین، به‌علت عدم دستیابی به‌موقع به روزت محتمل به سرما (شش تا هشت برگی) بیشتر در معرض خطر سرمای زمستان قرار خواهد گرفت (خو و همکاران، ۲۰۲۲). یکی از روش‌ها برای کاهش اثرات سرما در مرحله استقرار بوته‌ها رعایت تاریخ کاشت می‌باشد که درصد سرمازدگی بوته‌های کلزا را کاهش می‌دهد (پاسبان اسلام و علیزاده، ۱۳۹۶).

۱-۷-۲- مرحله رشد رویشی

تنش سرما بر فتوسنتز و متابولیسم تنفسی گیاه کلزا تأثیر می‌گذارد و در نهایت باعث توقف رشد گیاه می‌شود. تنش انجماد باعث تشکیل بلورهای یخ درون سلولی و خارج سلولی می‌گردد و باعث آسیب مکانیکی و مرگ گیاه می‌شود. سرما واسطه یک سری تغییرات فیزیولوژیکی و متابولیتی مانند تغییرات در گونه‌های فعال اکسیژن، مالون‌دی‌آلدهید، ساکارز، پراکسیدهای لیپیدی، پرولین و سایر متابولیت‌ها بوده و مقادیر هورمون‌های درونی گیاه شامل آبسیزیک‌اسید (ABA) و جیبرلین‌اسید (GA3) را تغییر می‌دهد (شی و همکاران، ۲۰۱۵). مقدار پرولین طی دماهای پایین در برگ کلزا افزایش یافته و می‌تواند به‌عنوان یک شاخص تحمل به سرما باشد. افزایش سطح پرولین در طی تنش می‌تواند بخاطر تغییراتی است که در سطوح نسخه‌برداری و ترجمه در فعالیت آنزیم-های درگیر در بیوسنتز و تجزیه پرولین اتفاق می‌افتند (لی و همکاران، ۲۰۱۹).

۱-۷-۳- مرحله گل‌دهی

دماهای پایین عامل بروز تلفات بزرگ کشاورزی به‌ویژه در محصولات نیمه‌گرمسیری و معتدله هستند. دوره زایشی یک مرحله حیاتی در چرخه زندگی همه گیاهان یک‌ساله بوده و تعیین‌کننده عملکرد محصول است. گیاهانی که در مرحله زایشی در معرض دمای پایین قرار می‌گیرند، فرایندهای متابولیکی در آن‌ها کاهش یافته و بنابراین، عملکرد دانه افت پیدا می‌کند. دمای پایین خاک باعث سقط گل، گرده و ناباروری تخمک شده و درنتیجه باعث از بین رفتن لقاح می‌شود. این امر در کلزا پرشدن دانه را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد. نتیجه نهایی این وقایع کاهش معنی‌دار عملکرد دانه و روغن خواهد بود (کین وهمکاران، ۲۰۲۳). کلزا در مقایسه با غلات حساسیت کمتری به سرما در مرحله گل‌دهی دارد. گل‌دهی کلزا نامحدود است و در یک دوره طولانی ۳۰ تا ۴۰ روزه ادامه پیدا می‌کند و تشکیل خورجین‌ها پس از رفع سرما ادامه خواهد داشت. بنابراین گیاه خواهد توانست تاحدودی گل‌های از دست رفته را بازیابی و ترمیم کند (یزدان‌دوست همدانی، ۱۳۹۸).

۱-۷-٤- مرحله پرشدن دانه

در این مرحله سرما به‌ندرت اتفاق می‌افتد ولی بروز سرماهای نزدیک صفر درجه، ممکن است تا حدودی باعث پژمردگی برگ‌ها و مختل شدن فتوسنتز گردیده و در نهایت روند پرشدن دانه را تحت تأثیر قرار دهد. گل‌های باز شده بیشترین حساسیت به تنش سرما را دارند، درحالی‌که خورجین‌هایی که زودتر تشکیل شده‌اند و غنچه‌هایی که هنوز باز نشده‌اند معمولا حساسیت کمتری دارند (یزدان‌دوست همدانی، ۱۳۹۸).

۱-۷-۵- تولید و کیفیت بذر

کلزا در مرحله پرشدن دانه تحت تنش سرما قرار نمی‌گیرد ولی وقوع تنش سرما در بقیه مراحل رشد کلزا می‌تواند بر پرشدن دانه تأثیر بگذارد. غشاهای سلولی اولین مکان گیاه هستند که مستقیماً تحت تأثیر تنش سرما قرار می‌گیرند و تنش باعث سایر تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی می‌شود (لی و همکاران، ۲۰۱۹).

تنش سرما باعث ایجاد تغییرات فراساختاری در بسیاری از گونه‌های گیاهی حساس به سرما می‌شود (کراتش و وایز، ۲۰۰۰) عدم تعادل محتوای غشا و نفوذپذیری آن از این دست موارد هستند که منجر به اختلال در همه فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مرتبط با غشاهای سلولی می‌گردند (لس و همکاران، ۲۰۱۳). اغلب این اثرات نامطلوب با تغییرات ساختاری غشاهای سلولی و ارگانل‌ها و آرایش ساختمانی چربی‌های غشاء همراه است. نتیجه چنین رخ‌دادهایی نشت سلولی الکترولیت‌ها و آمینه‌اسیدها، انحراف جریان الکترون به‌سمت مسیرهای متناوب، تغییر در جریان پروتوپلاسمی و توزیع مجدد یون‌های کلسیم داخل سلولی می‌باشد (سئو و همکاران، ۲۰۱۰).

بذور تولید شده در شرایط تنش سرما به‌علت آسیب به ساختار غشاء و نشت الکترولیتی زیاد از کیفیت پایینی برخوردار خواهند بود. تغییرات ناشی از سرما در گیاهان زراعی منجر به کاهش فعالیت آنزیم ATP سنتاز و به دنبال آن مهار بازسازی روبیسکو و فتوفسفوریلاسیون می‌شود (یوردانوا و پوپووا، ۲۰۰۷). مهار جذب نور ناشی از تنش سرما باعث کاهش فعالیت فتوسنتزی می‌شود. اگر دوام تنش سرما کوتاه مدت باشد، گیاهان

می‌توانند حالت طبیعی خود را بازیابی کنند، ولی اثرات چنین وضعیتی در دوره طولانی برگشت‌ناپذیر خواهد بود.

۱-۷-٦- کمیت و کیفیت روغن

ترکیب اسیدهای چرب تحت تأثیر شرایط محیطی به‌ویژه دما قرار می‌گیرند. باکس و همکاران (۲۰۰۸) نشان دادند که دمای پایین در طول ۶۰ روز پس از شروع گل‌دهی با محتوای آلفا لینولنیک‌اسید بالاتر در روغن دانه همراه بود. وقتی پرشدن دانه در دماهای پایین‌تر اتفاق می‌افتد، اسیدهای چرب غیراشباع بیشتری تولید می‌شوند. این امر در واریته‌های کلزای آزاد گرده‌افشان و برای گونه‌ای با لینولنیک کم (رقم استلار) توسط دنگ و اسکارث (۱۹۹۸) گزارش شده است. اطلاعات کمی در مورد مکانیسم‌های مولکولی متاثر از دما روی کمیت و کیفیت روغن وجود دارد. نتایج مطالعه‌ای روی تنباکوی تراریخته نشان داده است که افزایش اسیدهای چرب تری‌نوئیک، تحمل به دماهای پایین و سرد را افزایش داده است (کوداما و همکاران، ۱۹۹۴). مک‌کان و همکاران (۱۹۹۴) وجود یک مکان ژنی به‌نام FAD8 در گیاه آرابیدوپسیس (Arabidopsis) را گزارش کردند که باعث تغییرات موضعی چربی غشای کلروپلاست[1] در اثر دماهای پایین می‌شود. ماتسودا و همکاران (۲۰۰۵) نشان دادند که در گیاه آرابیدوپسیس تولید اسیدهای چرب ترینوئیک از طریق یک مکانیسم پس از ترجمه تنظیم می‌شود که باعث کاهش پایداری اسیدچرب امگا ۳ غیراشباع FAD8 در دماهای بالا می شود. مکان ژنی مشابه در گیاه کلزا FAD3 می‌باشد که باعث تولید لینولنیک‌اسید بیشتر در دمای پایین‌تر می‌گردد (دیر و همکاران، ۲۰۰۱). افزایش محتوای اسیدهای چرب غیراشباع ناشی از دمای‌های سرد در قسمت‌های رویشی کلزا (داخما و همکاران، ۱۹۹۵) نیز مشاهده شده است.

1- Chloroplast-localized desaturase

۱-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما

یکی از مهم‌ترین مکانیسم‌های مقاومت گیاهان به سرما، فرایند سازگاری به سرما[1] است. این فرایند موجب افزایش تحمل گیاه به یخزدگی در شرایطی می‌شود که گیاه پیش از مواجهه با دماهای یخبندان، در معرض دماهای پایین اما غیریخبندان قرار گیرد. در طی این سازگاری، مجموعه‌ای از ژن‌های پاسخ‌دهنده به سرما موسوم به ژن‌های (COR)[2] فعال می‌شوند که پروتئین‌های محافظ در برابر سرما را رمزگذاری کرده و از سلول‌های گیاهی در برابر آسیب‌های ناشی از تنش سرما محافظت می‌کنند. یکی از شناخته‌شده‌ترین مسیرهای مولکولی در این زمینه، مسیر سیگنال‌دهی رونویسی CBF-COR است. در این مسیر، فاکتورهای اتصال به عناصر تکراری سرما ((CBFs) (C-repeat) (CRT))، که از خانواده عناصر اتصال‌دهنده پاسخ به کم‌آبی (DREBs)[3] هستند، به‌سرعت در پاسخ به سرما القا شده و با اتصال به نواحی پروموتور ژن‌های COR، فرایند رونویسی آن‌ها را فعال می‌کنند (شای و همکاران، ۲۰۱۵). در همین راستا، محققان نشان داده‌اند که ژن COLD1 در برنج نقش مهمی در ایجاد تحمل به سرما ایفا می‌کند و احتمالاً به‌عنوان یک حسگر دماهای پایین عمل می‌نماید (ما و همکاران، ۲۰۱۵). این یافته‌ها نشان‌دهنده پیچیدگی پاسخ گیاهان زراعی به تنش سرما و اهمیت تنظیم دقیق مسیرهای سیگنال‌دهی مولکولی در ایجاد تحمل سرمایی است. ارقام کلزای معرفی شده برای کشت در اقلیم‌های سرد و معتدل سرد کشور در دو گروه ارائه می‌شوند: الف) ارقام معرفی شده از منابع خارجی شامل: اکاپی، لیکورد، اپرا، مودنا، الایت، ابونیت، نپتون، ناتالی، دانوب، اس ال ام ۰۴۶ و آرشیتکت می‌باشد. ب) ارقام تولیدی داخل کشور شامل: زرفام، احمدی، نیما، نفیس و نیلوفر است (یزدان‌دوست همدانی، ۱۴۰۰).

1- acclimation

2- Cold responsive

3- Cold Dehydration responsive element binding factors

مطالعات انجام‌شده روی کلزا نیز تفاوت‌های ژنتیکی قابل توجهی را در پاسخ به تنش سرما نشان داده‌اند. نتایج تحقیق هوانگ و همکاران (۲۰۱۷) بیانگر آن است که میزان مالون‌دی‌آلدهید (MDA) و فعالیت آنزیم پراکسیداز (POD) در رقم Longyou7 تحت تنش سرما به‌طور معنی‌داری بیشتر از رقم Tianyou4 بوده است. همچنین زنگ و همکاران (۲۰۱۸) گزارش کردند که هشت RNA پیام‌بر حفظ‌شده و دو RNA پیام‌بر جدید به‌طور متفاوتی در برگ‌های رقم Longyou7 تحت تنش سرما بیان شدند. دو و همکاران (۲۰۱۶) با بررسی کلزا تحت تنش سرما، فاکتور رونویسی از خانواده 132 AP2/ELFرا شناسایی کردند و نشان دادند که بیان ژن CBF4 در سطح رونویسی به‌وسیله سرما القا می‌شود. افزون‌بر این، مکان‌های ژنی BnCOR6.6، BnCOR15 و BnCOR25 نقش مهمی در پاسخ و تحمل کلزا به تنش سرما دارند (چن و همکاران، ۲۰۱۱).

مدیریت صحیح مزرعه و اجرای به‌موقع عملیات زراعی، مؤثرترین راهکار برای تضمین بقای زمستانه کلزا و کاهش خسارات ناشی از تنش سرما محسوب می‌شود. در این میان، رعایت تاریخ کاشت مناسب مهم‌ترین عامل مدیریتی است. کشت کلزا در زمان بهینه موجب رشد مطلوب بوته‌ها شده و گیاهان با استقرار در مرحله روزت کامل (۶ تا ۸ برگی)، تشکیل اندام هوایی کافی، ذخیره مواد غذایی در ناحیه طوقه و توسعه سیستم ریشه‌ای گسترده، وارد دوره زمستان‌گذرانی می‌شوند و در این شرایط بیشترین مقاومت را در برابر سرمای زمستان خواهند داشت.

پاسبان اسلام (۱۳۹۰) با بررسی ژنوتیپ‌های کلزا در اقلیم سرد دشت تبریز گزارش کرد که تأخیر در کاشت کلزای پاییزه منجر به کاهش معنی‌دار تعداد برگ در بوته و قطر طوقه در زمان افت میانگین دمای روزانه به کمتر از صفر درجه سانتی‌گراد شد. این وضعیت با افزایش معنی‌دار درصد سرمازدگی گیاهان در طول فصل سرد و یخبندان همراه بود. در نهایت، تنش سرما از طریق کاهش تعداد بوته در واحد سطح و تعداد خورجین در بوته، موجب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه و روغن گردید. براین‌اساس، مناسب‌ترین زمان

کاشت کلزا در اقلیم سرد دشت تبریز و مناطق با شرایط اقلیمی مشابه (سرد و نیمه‌خشک، سیستم پهنه‌بندی دومارتن) ۱۵ تا ۲۰ شهریورماه توصیه شده است.

پاسبان اسلام و نراقی (۱۴۰۳) نشان دادند که یکی از راهکارهای مؤثر در کاهش اثرات تنش سرما در کشت‌های دیرهنگام اقلیم‌های سرد، استفاده از بذور تیمار شده با قارچ تریکودرما (*Trichoderma harzianum* L.) است. همزیستی این قارچ با گیاهچه‌های کلزا موجب تسریع رشد بوته‌ها و رسیدن آن‌ها در مدت زمان کوتاه‌تر به مرحله روزت ۶ تا ۸ برگی متحمل به سرما می‌شود. نتایج این پژوهش نشان داد که کاربرد تریکودرما به‌صورت بذرمال در کاشت دیرهنگام ۱۹ مهرماه در اقلیم سرد و نیمه‌خشک دشت تبریز، عملکرد دانه را از ۲۷۰۳ کیلوگرم در هکتار در تیمار شاهد به ۴۱۲۸ کیلوگرم در هکتار افزایش داد.

تراکم مناسب بوته در واحد سطح از دیگر عوامل مهم در افزایش بقای زمستانه و مقاومت کلزا به سرما به‌شمار می‌رود. مصرف بیش از حد بذر و ایجاد تراکم بالا موجب تشدید رقابت بین بوته‌ها برای نور، آب و عناصر غذایی شده و رشد رویشی گیاهان را به‌شدت کاهش می‌دهد. تضعیف رشد گیاه در پاییز، حساسیت آن را نسبت به سرمازدگی افزایش خواهد داد.

مصرف متعادل کودهای پایه در زمان کاشت نیز نقش تعیین‌کننده‌ای در کاهش خطر سرمازدگی دارد (جدول ۱-۲). مصرف پاییزه نیتروژن در حد متعادل موجب افزایش رشد پاییزه و در نتیجه افزایش مقاومت کلزا به سرما می‌شود. کمبود نیتروژن در اوایل فصل رشد، رشد رویشی پاییزه را محدود کرده و مانع رسیدن گیاه به مرحله روزت کامل می‌گردد. از سوی دیگر، مصرف بیش از حد نیتروژن پاییزه به‌دلیل افزایش رشد رویشی، می‌تواند مقاومت گیاه به سرما را کاهش داده و آن را مستعد سرمازدگی نماید. کمبود فسفر نیز رشد کلزا در مرحله روزت را به‌شدت محدود می‌کند؛ درحالی‌که تأمین کافی فسفر برای توسعه اندام هوایی و سیستم ریشه‌ای در مراحل اولیه رشد ضروری بوده و اثر مثبتی بر مقاومت به سرما دارد. همچنین، مصرف کافی پتاسیم با افزایش تحمل گیاه به تنش‌های محیطی، به‌ویژه سرمازدگی، ضروری است. مصرف کودهای شیمیایی باید

براساس نتایج آزمون خاک انجام گیرد و در صورت نبود آزمون خاک، توصیه عمومی مصرف کودهای پایه برای دستیابی به عملکرد دانه حدود ۴ تن در هکتار مطابق جدول ۱-۲ می‌باشد (یزدان دوست همدانی، ۱۳۹۸).

ازجمله راهکارهای تکمیلی مدیریت تنش سرما در کلزا می‌توان به استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی مانند سالیسیلیک‌اسید و براسینواستروئیدها اشاره کرد. این ترکیبات با افزایش فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی، تثبیت غشاهای سلولی و تنظیم بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به سرما، موجب کاهش آسیب‌های ناشی از یخ‌زدگی می‌شوند (تئوچاریس و همکاران، ۲۰۱۲). همچنین، مدیریت بقایای گیاهی و حفظ پوشش سطح خاک با کاهش نوسانات دمای خاک، نقش مؤثری در افزایش بقای زمستانه کلزا دارد (توماس هاو، ۲۰۱۰). انتخاب ارقام متحمل به سرما در کنار مدیریت تلفیقی زراعی، می‌تواند راهبردی پایدار برای کاهش خسارت سرمازدگی در کشت پاییزه کلزا فراهم آورد.

جدول ۱-۲- مصرف کودهای پایه در زمان کاشت برای جلوگیری از خطر سرمازدگی.

نام کود	نوع کود و مقدار مصرف (کیلوگرم در هکتار)	زمان مصرف
نیتروژن پایه	۷۰ کیلوگرم در هکتار کود اوره	در زمان کاشت یا همراه با آبیاری دوم
کود فسفر	۱۵۰ کیلوگرم در هکتار سوپر فسفات تریپل یا فسفات آمونیوم (معادل ۷۰ کیلوگرم در هکتار (P_2O_5))	در زمان کاشت
کود پتاس	۲۰۰-۱۵۰ کیلو گرم در هکتار سولفات پتاسیم (معادل ۷۰-۱۰۰ کیلوگرم در هکتار پتاس خالص)	در زمان کاشت

در شرایط معمول توصیه می‌شود پس از زمستان دو نوبت کود سرک نیتروژن بدین ترتیب مصرف شود: با شروع رشد بهاره و در ابتدای ساقه‌دهی مقدار ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار، در مرحله غنچه‌دهی کامل نیز مقدار ۸۰ کیلوگرم در هکتار کود اوره مصرف شود.

پس از وقوع سرمازدگی برای جبران خسارت وارد شده به اندام‌های هوایی گیاه که طی زمستان از بین رفته‌اند، لازم است با شروع رشد بهاره برای تقویت گیاه اقدام شود. به همین منظور توصیه می‌شود کود سرک نیتروژن در مراحل ساقه رفتن و غنچه‌دهی ۱۰ تا ۱۵ درصد بیشتر مصرف شود. همچنین برابر توصیه‌های مدیریت تغذیه برای عملکرد بهتر کلزا پس از سرمازدگی بهتر است طبق جدول ۱-۳ عمل شود (یزدان‌دوست همدانی، ۱۳۹۸). باتوجه به احتمال سرمازدگی و همچنین عدم استفاده از کودهای ماکرو در زمان کاشت همانند فسفر یا پتاس و همچنین تأمین نیاز کلزا به عناصر میکرو، یک یا دو مرحله محلول‌پاشی مزرعه کلزا به شرح ذیل ضرورت دارد: محلول‌پاشی اول با فرمول کود ترکیبی شامل: ۲ لیتر کود مایع فسفر بالا + ۲ کیلوگرم کود پتاسیم بالا + یک لیتر اسیدآمینه + ۱ لیتر کود کامل عناصر ریزمغذی + ۲۰۰ سی سی مایع ظرفشویی در ۴۰۰ الی ۵۰۰ لیتر آب در یک هکتار در مرحله روزت. محلول‌پاشی دوم با فرمول کود ترکیبی شامل: ۳ کیلوگرم سولوپتاس + ۲ کیلوگرم کود کامل + یک کیوگرم کود کامل ریزمغذی + یک لیتر اسیدآمینه + ۲۰۰ سی سی مایع ظرفشویی در ۴۰۰ الی ۵۰۰ لیتر آب در یک هکتار در مراحل ساقه رفتن و غنچه‌دهی کامل (رضایی‌زاد و همکاران، ۱۴۰۴).

جدول ۱-۳- مصرف کودها پس از سرمازدگی کلزا.

نوع کود مصرفی	مقدار کود	نوع و زمان مصرف
استفاده از محرک‌های رشد گیاهی مانند هیومیک‌اسید و آمینه‌اسید	۵ تا ۶ لیتر در هکتار (بهتر است در دو نوبت ۳ لیتری مصرف شود)	در آب آبیاری در مرحله ساقه رفتن
مصرف کودهای قابل حل با پتاسیم و فسفر زیاد (مانند سولوپتاس یا نیترات پتاسیم و ...)	۵ تا ۱۰ کیلو گرم در هکتار	همراه با آب آبیاری در زمان خروج از روزت
مصرف کودهای ریز مغذی به‌ویژه سولفات روی، سولفات منگنز و سولفات آهن	با غلظت ۳ تا ۵ در هزار	در اوایل مرحله گل‌دهی محلول‌پاشی شود.

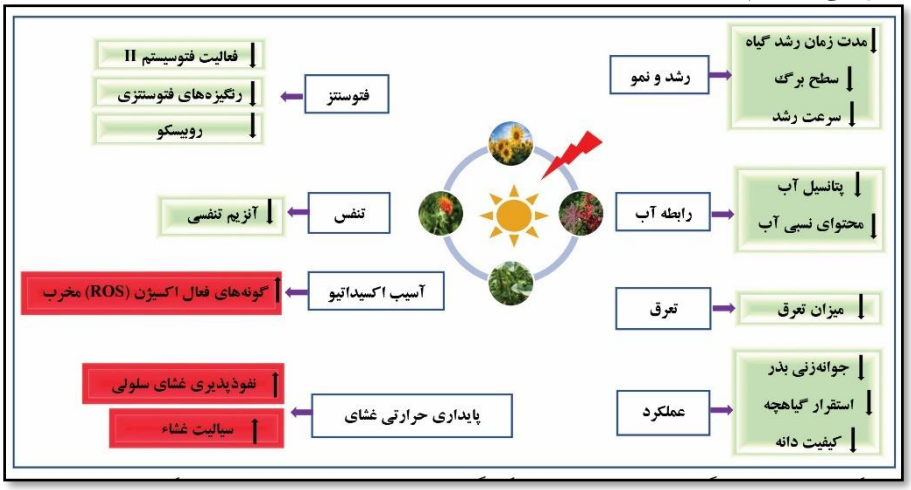
۱-۸- تنش گرما

دمای بالا یک تنش غیرزیستی عمده است که رشد و تولید گیاهان را محدود می‌کند. بااین‌حال، پاسخ گیاه به تنش دمایی شامل واکنش‌های فیزیولوژیکی پیچیده و بازتاب شبکه‌های مولکولی یا ژنی است که به‌طور کامل شناخته نشده است. گیاهان به‌عنوان موجودات غیرمتحرک نمی‌توانند درصورت روبه‌رو شدن با تنش‌های غیرزیستی یا زیستی به محیط‌های بهتر بروند. در نتیجه رشد، نمو و عملکرد گیاه به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر تنش قرار می‌گیرد. پدیده گرم شدن کره زمین و افزایش دمای هوا در دهه‌های اخیر، تنش گرما و اثرات آن را بیشتر نشان داده و بر اهمیت مدیریت آن افزوده است. بنابراین مکانیسم‌هایی که توسط آن‌ها گیاهان به دمای بالا پاسخ می‌دهند، بسیار مورد توجه است. گیاهانی که در معرض دمای بالا (تنش گرمایی) قرار دارند، از اثرات نامطلوب تنش رنج می‌برند. برای مقابله با چنین شرایطی، گیاهان مکانیسم‌های پیچیده‌ای را تکامل داده‌اند. به‌عنوان مثال چندین فرایند فیزیولوژیکی مهم در گیاهان ازجمله فتوسنتز، تنفس و متابولیسم آب به تنش گرما پاسخ می‌دهند. پیشرفت‌های زیادی در شناسایی ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش گرما، RNA های غیرکدکننده، متیلاسیون DNA و تغییرات هیستون صورت گرفته است (ژائو و همکاران، ۲۰۲۰). انواع فرایندهای فیزیولوژیکی ازجمله فتوسنتز، تنفس، تعرق، پایداری حرارتی غشاء و تنظیم اسمزی تحت تأثیر تنش گرما قرار می‌گیرند. برخی از اثرات اصلی تنش گرما بر واکنش‌های فیزیولوژیکی گیاه، رشد و نمو و عملکرد آن در شکل ۱-۲ نشان داده شده است.

به‌طور کلی، تنش گرما سرعت فتوسنتز را کاهش می‌دهد، بنابراین چرخه زندگی گیاه را کوتاه می‌کند و در نهایت باعث کاهش عملکرد محصول می‌شود. فتوسنتز یکی از حساس‌ترین فرایندهای فیزیولوژیکی به دمای بالا است. در تنش گرما، واکنش‌های فتوشیمیایی در لاملاهای تیلاکوئید[1] و متابولیسم کربن در استرومای کلروپلاست‌ها آسیب

1- Thylakoid lamellae

می‌بینند. تنش گرما باعث اختلال در غشاهای تیلاکوئید می‌شود و در نتیجه فعالیت حامل‌های الکترون و آنزیم‌های مرتبط با غشاء را مهار کرده و سرعت فتوسنتز را کاهش می‌دهد. به‌طور کلی، فعالیت سیستم نوری دو (PSII) تحت تنش گرما تا حد زیادی کاهش می‌یابد و حتی متوقف می‌شود. زیرا کمپلکس PSII کمترین میزان تحمل به تنش گرما را دارد. علاوه‌بر این، تنش گرما بر ساختار کلروپلاست و پایداری حرارتی اجزای سیستم فتوسنتزی تأثیر می‌گذارد. تنش گرما فعالیت ریبولوز-۱،۵- بیس فسفات کربوکسیلاز/ اکسیژناز (روبیسکو)، مقدار رنگدانه‌های فتوسنتزی و ظرفیت تثبیت کربن را کاهش می‌دهد. این عوامل به‌طور قابل توجهی باعث کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط تنش می‌شوند (پردومو و همکاران، ۲۰۱۷).



شکل ۱-۲- اثرات تنش گرمایی بر پاسخ های فیزیولوژیکی گیاه. فلش‌های رو به بالا شاخص‌های فیزیولوژیکی فعال/تنظیم شده را نشان می‌دهند. فلش‌های رو به پایین نشان‌دهنده شاخص‌های فیزیولوژیکی غیرفعال تنظیم شده است. اختصارات HS: استرس گرمایی،PSII : سیستم نوری دو، Rubisco (روبیسکو): ریبولوز-۱،۵- بیس فسفات کربوکسیلاز/ اکسیژناز و (ROS(Reactive Oxygen Species: گونه‌های فعال اکسیژن (ژو و همکاران، ۲۰۲۰).

۱-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

در تنش گرما، تشعشعات بیش از حد نور خورشید یکی دیگر از عوامل محدودکننده اصلی رشد و نمو گیاهان است. دمای بالا بر تمام مراحل رشد گیاه ازجمله مرحله جوانه‌زنی تأثیر می‌گذارد. دمای بالا ممکن است باعث سوزاندن شاخه‌ها و برگ‌ها همراه با علائم ظاهری آفتاب سوختگی، پیری برگ‌ها، کاهش رشد و تغییر رنگ برگ‌ها و میوه‌ها شود (ولنوایدرد و گانتارد، ۲۰۰۵). رخ داد دمای بالا در مرحله جوانه‌زنی و سبز گیاهچه‌ها می‌تواند درصد جوانه‌زنی بذرها را کاهش دهد یا فرایند جوانه‌زنی را به تأخیر بیندازد که در آن صورت استقرار گیاهچه‌ها ضعیف خواهند شد (جوهکان و همکاران، ۲۰۱۱).

نتایج برخی از مطالعات نشان داده‌ند که تعداد بذرهای جوانه‌زده با افزایش دما به تراز بهینه به‌صورت خطی افزایش می‌یابد و سپس با افزایش دما به بالای مقدار مجاز، به‌صورت خطی کاهش می‌یابد. علاوه‌بر این، دما تأثیر قابل توجهی بر فرایندهای بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی دارد. همچنین می‌تواند فعالیت آنزیمی و واکنش‌های بیوشیمیایی را در طول فرایند شروع جوانه‌زنی تنظیم کند. دمای بالا فعالیت آنزیم‌ها را کاهش می‌دهد و حرکت مواد غذایی را تحت تأثیر قرار می‌دهد و فرایندهای متابولیکی لازم برای جوانه‌زنی و رشد را محدود می‌کند (سزربا و همکاران، ۲۰۲۱). حاج‌سقیر و همکاران (۲۰۲۲) در تحقیقی روی کلزا گزارش کردند که دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد مناسب‌ترین دما برای جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه‌های کلزا می‌باشد.

۱-۸-۲- مرحله رشد رویشی

پاسخ به تنش گرما در میان گونه‌های گیاهی در طول چرخه زندگی آن‌ها متفاوت است. اثر تنش گرما روی گیاه نخست بر واکنش‌های فنولوژیکی در مراحل رشد گیاه بروز می‌کند (حسن‌الزمان و همکاران، ۲۰۱۳). برای هر گونه گیاهی، محدوده تعریف شده ای از بیشینه و کمینه دما، مرزهای رشد قابل مشاهده را تشکیل می‌دهد. رشد رویشی (نرخ ظهور گره و برگ) با افزایش دما به سطح بهینه افزایش می‌یابد. برای اکثر گونه‌های

گیاهی رشد رویشی معمولا دمای مطلوب بالاتری نسبت به رشد زایشی دارد. دمای بالا با تسریع در روند پیری برگ باعث کاهش سطح سبز برگ در طول مراحل زایشی و در نتیجه کاهش عملکرد کلزا می‌شود (هاتفیلد و همکاران، ۲۰۱۱). دماهای بالا به‌صورت موقتی و یا دائمی باعث تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی و در نتیجه کاهش رشد و نمو و در نهایت افت عملکرد گیاه می‌شوند (توسکانو و همکاران، ۲۰۱۹).

۱-۸-۳- مرحله گل‌دهی

تنش گرما مراحل نموی گیاه را سرعت بخشیده و این امر در گیاهان یک‌ساله باعث کوتاه‌تر شدن چرخه زندگی می‌گردد. در نتیجه گیاهان کوچک‌تر، طول دوره رشد زایشی کوتاه‌تر و عملکرد کمتر می‌شود. دماهای بالا در دوره‌های بحرانی رشد گیاه اگر از حد آستانه بالاتر باشند، می‌توانند به‌طور قابل توجهی بر عملکرد گیاه تأثیر بگذارند. محصولات حساس به دوره نوری، مانند سویا، نیز با دما در تعامل هستند و تنش گرما باعث ایجاد اختلال در بروز فرایندهای فنولوژیکی آن‌ها می‌شود (هاتفیلد و همکاران، ۲۰۱۱).

به‌طور کلی، دمای بسیار بالا در طول مرحله زایشی بر زنده ماندن دانه گرده، لقاح و تشکیل دانه یا میوه تأثیر معنی‌داری می‌گذارد (هاتفیلد و همکاران، ۲۰۱۱). قرار گرفتن مداوم در معرض دمای بالا در مرحله گرده‌افشانی، تولید دانه یا میوه و به‌طور کلی پتانسیل عملکرد را کاهش می‌دهد. قرار گرفتن دراز مدت در معرض دماهای بالا ممکن است در طول مراحل زایشی اثرات زیان‌بخش زیادی داشته باشد. هنگامی که گیاهان تحت تنش گرمایی اندک (۱ تا ۴ درجه سانتی‌گراد بالاتر از دمای بهینه رشد) قرار می‌گیرند عملکرد به‌طور نسبی کاهش می‌یابد (ساتو، ۲۰۰۶). در گیاهان ۷ تا ۱۵ روز قبل از گرده‌افشانی، همزمان با رشد گرده، حساسیت به تنش گرما افزایش می‌یابد. قرار گرفتن گیاهان در معرض تنش گرمایی شدیدتر (معمولاً بیشتر از ۴ درجه سانتی‌گراد بالاتر از حد بهینه) باعث کاهش شدید عملکرد و حتی از بین رفتن کل محصول می‌شود (گوته و پاگان،

۲۰۰۹؛ تسفندریاس و همکاران، ۲۰۱۰). درنهایت تنش گرمایی باعث کاهش طول دوره پر شدن دانه و بنابراین عملکرد دانه می‌شود.

از دست رفتن توان باروری گیاه در شرایط تنش گرمایی در دوره گل‌دهی و باروری، می‌تواند ناشی از مشکلات در گل‌های نر، جوانه‌زنی گرده، رشد لوله گرد و یا نقص مگاگامتوفیت باشد. به‌همین ترتیب، اثرات بر تولید گل، مجموعه دانه، تقسیم آندوسپرم، فتوسنتز منبع و انتقال و تقسیم بندی فراورده‌های فتوسنتزی، همگی می‌توانند به کاهش عملکرد و وزن نهایی دانه ختم شوند. مطالعات اخیر اغلب در تلاش برای تعریف فرایندهای حساس به حرارت در گونه‌های مختلف گیاهی هستند. راجا و همکاران (۲۰۱۹) گزارش کردند که گل‌دهی حساس‌ترین مرحله به تنش گرما است که احتمالاً به‌دلیل آسیب‌پذیری فرایندهای رشد دانه گرده و گرده‌افشانی بوده باشد. نشان داده شده است که وقوع تنش گرما در مرحله رشد زایشی کلزا باعث سقط گل و خورجین و کاهش معنی‌دار عملکرد دانه شده است (رائو و همکاران، ۱۹۹۲). افزایش دما در طول دوره گل‌دهی تأثیر زیادی بر عملکرد دانه دارد به‌طوری‌که افزایش ۳ درجه سانتی‌گراد در بیشینه دمای روزانه (۲۴-۲۱ درجه سانتی‌گراد) در طول دوره گل‌دهی باعث کاهش ۴۳۰ کیلوگرم در هکتار عملکرد دانه کلزا شده است (ناتال و همکاران، ۱۹۹۲).

۱-۸-٤- مرحله پرشدن دانه

آکسو حراج و همکاران (۲۰۰۶) در تحقیقی روی کلزا گزارش کردند وقوع تنش گرما (افزایش میانگین دمای روزانه به بالاتر از دمای بهینه) در طول دوره پرشدن دانه باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه و روغن گردید. گان و همکاران (۲۰۰۴) آزمایش‌هایی را انجام دادند که در آن گیاهان کلزا در معرض سه رژیم دمایی و سطوح آبیاری مختلف در اتاق‌کهای رشد قرار گرفتند. تنش دمایی منجر به کاهش معنی‌دار تعداد خورجین در بوته شد. همچنین اندازه بوته‌ها نیز کوچک‌تر از بوته‌های پرورش یافته در شرایط دمایی عادی بودند. موریسون و استوارت (۲۰۰۲) عملکرد دانه کلزا را متناسب با واحدهای تنش گرمایی انباشته شده در طول دوره گل‌دهی اندازه‌گیری کرده و به این

نتیجه رسیدند که کاهش تعداد گل در بوته کلزا زمانی رخ می‌دهد که گیاهان در دمای بالاتر رشد می‌کنند. علاوه‌بر این، نتایج پژوهش مذکور نشان داد که دمای بالا در مرحله گل‌دهی باعث کاهش عملکرد دانه گردید و ۲۹/۵ درجه سانتی‌گراد به‌عنوان دمای آستانه شناسایی شد. این کاهش عمدتاً ناشی از تعداد کمتر گل و دانه و کاهش اندازه آن‌ها بود. باتوجه به این‌که نوسانات اقلیمی در دوره حاضر از یک سو و گرمایش جهانی از سوی دیگر بروز تنش‌های گرمایی بخصوص در دوره گل‌دهی و پرشدن دانه را افزایش داده است، بنابراین به کلزا کاران توصیه می‌شود برای کاشت، ارقامی را انتخاب کنند که تحمل بیشتری نسبت به تغییرات دمایی و وقوع دماهای خارج از دامنه معمول داشته باشند. پایداری عملکرد در شرایط محیطی مختلف و نوسانات دمایی از مولفه‌های اصلی یک رقم محسوب می‌گردد.

۱-۸-۵- تولید و کیفیت بذر

بذر با کیفیت، یک نهاده اساسی و حیاتی برای تولید موفق محصول به‌ویژه در شرایط آب و هوایی دشوار است. اصطلاح کیفیت بذر شامل خلوص فیزیکی و ژنتیکی، جرم بذر، نیروی زیست بذر، قدرت بذر، رطوبت و سلامت بذر می‌باشد (همپتون، ۲۰۰۲). هر یک از اجزای کیفیت بذر می‌تواند تحت تأثیر متغیرهای آب و هوایی در طول دوره رشد زایشی قرار بگیرد، اگرچه تنش گرما و رطوبت بیشترین تأثیر را بر کیفیت بذر دارند.

وقوع تنش دمایی در مرحله زایشی می‌تواند عملکرد دانه (پراساد و همکاران، ۲۰۱۵) و کیفیت بذر(رشید و همکاران، ۲۰۱۷) را کاهش دهد. اثر تنش گرما بر وزن، نیروی زیست و قدرت بذر مورد بررسی قرار گرفته است (همپتون و همکاران، ۲۰۱۳). روند افزایش وزن بذر در طول دوره پرشدن دانه با افزایش دما کاهش می‌یابد (اسپیرس و همکاران، ۱۹۹۷) چرا که در این شرایط سرعت رشد بذر (انباشت ماده خشک) افزایش یافته و در نتیجه دوره پرشدن دانه کاهش می‌یابد. بااین‌حال، وزن بذر ممکن است الزاما با جوانه‌زنی و قدرت بذر مرتبط نباشد (کاسترو و همکاران، ۲۰۰۶). رخداد تنش گرما در طول دوره رشد بذر ممکن است قدرت بذر را کم کند (همپتون و همکاران، ۲۰۱۳). تنش گرما قبل

از رسیدن بذرها به بلوغ فیزیولوژیکی[1] ممکن است با تأثیر منفی بر انتقال ماده خشک به مخزن (دانه) قدرت بذر را کاهش دهد (شینوهارا و همکاران، ۲۰۰۶).

تنش دمای بالا پس از رسیدگی فیریولوژیکی منجر به فروپاشی ساختار غشای سلولی می‌شود که به از دست دادن محتویات سلولی ختم خواهد شد. این رخداد به‌عنوان اولین نشانه آغاز فرسودگی بذر شناخته می‌شود (پاول، ۱۹۸۵). رشید و همکاران (۲۰۱۷) گزارش کردند که تنش گرما در بذور حاصل از گیاهان کلزا باعث کاهش درصد جوانه‌زنی می‌شود. درنهایت گیاهچه‌های غیرعادی ایجادشده و بذور یا فاقد قدرت لازم برای سبز و استقرار در مزرعه خواهند بود و یا ساختاری غیرطبیعی خواهند داشت.

ماکووا (۲۰۲۲) در تحقیقی روی کلزا، گزارش کرد که در دماهای بالا رشد جنین تسریع شده و جنین نارس خواهد بود. همچنین کاهش عملکرد دانه در دمای بالا به‌دلیل کاهش سرعت لقاح، افزایش سرعت سقط جنین، رشد جنینی معیوب و جوانه‌زنی قبل از برداشت[2] است. کاهش سطح اکسین در بذرهای جوان و سطوح پایین آبسیزیک‌اسید و اکسین در بذرهای بالغ به‌ترتیب ممکن است باعث نقص الگوی زیستی جنین و کاهش خواب بذر شود.

۱-۸-٦- کمیت و کیفیت روغن

دمای بالا در طول دوره رشد دانه با کاهش عملکرد کل روغن همراه است. در شرایط مزرعه‌ای اگر تنش رطوبتی نیز وجود داشته باشد، اثر منفی دمای بالا تشدید می‌شود. وقوع همزمان تنش گرما و رطوبت بالای هوا باعث کاهش معنی‌دار عملکرد روغن در کلزا می‌گردد (سچی و همکاران، ۲۰۲۳). در دماهای بالا، درصد لینولئیک‌اسید به‌طور معنی‌داری کاهش نشان داده است. علت این امر کاهش فعالیت آنزیم‌های غیراشباع مورد نیاز برای تبدیل اسیدچرب اولئیک به لینولئیک‌اسید می‌باشد (ویتوویچ و ویتوویچ، ۲۰۲۰).

1- Physiological maturity
2- Sprouting

امروزه به‌خوبی روشن شده است که بروز تنش گرما بخصوص طی دوره پرشدن دانه در دانه‌های روغنی باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه و تغییر در ترکیب اسیدهای چرب روغن محصول می‌گردد. طیف وسیعی از تغییرات متابولیک که تحت شرایط دمای بالا رخ می‌دهند، بر فرایند ساخت اسیدهای چرب در اغلب دانه‌های روغنی تأثیر منفی می‌گذارد (واحید و همکاران، ۲۰۱۲). دمای بالا باعث تغییر در محتوای روغن دانه و فعالیت فتوسنتزی می‌شود. به‌عنوان مثال، آسیب به سیستم نوری دو و مهار مسیر ساخت اسیدهای چرب که توسط فاکتور رونویسی BnWRI1 کنترل می‌شود، ممکن است دلیل اصلی کاهش محتوای روغن دانه‌های کلزا باشد که تحت تأثیر تنش گرما قرار دارند (هوانگ و همکاران، ۲۰۱۹).

۱-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما

در طبیعت، گونه‌های گیاهی، جمعیت‌ها و حتی ارگانیسم‌های مختلف، از راهبردهای متفاوتی برای حفظ رشد، بقا و تولیدمثل در مواجهه با تنش گرما استفاده می‌کنند. گیاهان در روند تکاملی خود مجموعه‌ای از سازوکارهای ریخت‌شناسی، فیزیولوژیکی و سلولی را برای مقابله با دماهای بالا توسعه داده‌اند. این سازوکارها شامل تغییر در معماری گیاه، تنظیم تعرق، پایداری غشاهای سلولی، افزایش بیان پروتئین‌های محافظ و تعدیل فعالیت‌های متابولیکی می‌باشد.

در شرایط زراعی، موفق‌ترین راهبردهای سازگاری با تنش گرما عمدتاً مبتنی بر مکانیسم‌های اجتنابی بوده‌اند. این مکانیسم‌ها اغلب از طریق تغییر زمان‌بندی مراحل فنولوژیک، به‌ویژه جابه‌جایی دوره رشد زایشی به بازه‌هایی با دمای معتدل‌تر، عمل می‌کنند. به‌عبارت دیگر، گیاه با کوتاه‌کردن یا جابه‌جایی مرحله گل‌دهی و پرشدن دانه، از مواجهه مستقیم با دماهای بحرانی جلوگیری می‌کند (سونستبی و همکاران، ۲۰۰۸). این راهبرد در بسیاری از محصولات زراعی، ازجمله کلزا، نقش کلیدی در پایداری عملکرد تحت شرایط دمایی بالا ایفا می‌کند.

با پیشرفت علوم مولکولی، استفاده از تکنیک‌های نوین نظیر ژنومیکس و پروتئومیکس همراه با تجزیه‌وتحلیل‌های ژنتیکی، افق‌های جدیدی را در شناسایی مکانیسم‌های تحمل به تنش گرما و توسعه ژنوتیپ‌های سازگارتر فراهم کرده است. این رویکردها امکان شناسایی ژن‌ها، پروتئین‌ها و مسیرهای تنظیمی دخیل در پاسخ گیاه به گرما را فراهم می‌سازند و می‌توانند نقش مهمی در بهبود تحمل حرارتی گیاهان زراعی ایفا کنند (سینگ و همکاران، ۲۰۱۹). در کشت کلزا، کاربرد ارقامی که دارای عملکرد دانه و روغن پایدار در شرایط اقلیمی ناپایدار و وقوع تنش گرما هستند، به‌ویژه در مراحل حساس رشد مانند گل‌دهی و پرشدن دانه، از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. تنش گرما در این مراحل می‌تواند با کاهش تلقیح، افزایش ریزش گل، کاهش مدت پرشدن دانه و اختلال در سنتز روغن، به افت شدید عملکرد منجر شود. ازاین‌رو، انتخاب و کشت ارقام متحمل به گرما یکی از ارکان اساسی مدیریت مزرعه کلزا برای دستیابی به عملکرد اقتصادی پایدار محسوب می‌شود. از ارقام متحمل به گرما می‌توان به دلگان، هایولا ۵۰ و ۳۰۸ (متوسط عملکرد ۳/۵ تن در هکتار)، RGS003 (۲/۶ تن در هکتار) و دلگان (۲/۳ تن در هکتار) اشاره کرد. ارقام جدید کلزا بهاران و پیشرو با هدف کاهش هزینه تولید دانه برای کشاورزان توصیه می‌شود (جعفرنژادی و همکاران، ۱۴۰۴).

از دیدگاه مدیریت مزرعه، تنظیم تاریخ کاشت یکی از مؤثرترین راهکارها برای کاهش اثرات تنش گرما در کلزا است. انتخاب تاریخ کاشت مناسب به‌گونه‌ای که مراحل حساس گل‌دهی و پرشدن دانه با دماهای بالای اواخر بهار یا اوایل تابستان هم‌زمان نشود، می‌تواند به‌طور قابل توجهی از خسارت ناشی از تنش گرما بکاهد. زمان نامناسب در تاریخ کاشت، احتمال مواجهه گیاه با دماهای بحرانی را افزایش داده و پایداری عملکرد را کاهش می‌دهد (هاتفیلد و پروگر، ۲۰۱۵). مدیریت بهینه آبیاری نیز نقش مهمی در کاهش تنش گرما ایفا می‌کند. تأمین رطوبت کافی خاک در دوره‌های گرم، از طریق افزایش تعرق و خنک‌سازی اندام‌های هوایی، موجب کاهش دمای برگ و بهبود کارایی فتوسنتز می‌شود. به‌ویژه در شرایطی که تنش گرما و کم‌آبی به‌صورت هم‌زمان رخ می‌دهند،

مدیریت تلفیقی آب می‌تواند نقش تعیین‌کننده‌ای در حفظ عملکرد کلزا داشته باشد (لوبل و همکاران، ۲۰۱۴).

تغذیه متعادل گیاه، به‌خصوص تأمین کافی پتاسیم و کلسیم، از دیگر عوامل مؤثر در افزایش تحمل کلزا به تنش گرما است. پتاسیم با تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها و افزایش کارایی مصرف آب، و کلسیم با حفظ پایداری غشاهای سلولی، نقش مهمی در کاهش آسیب‌های ناشی از دماهای بالا دارند (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۲). همچنین گزارش شده است که کاربرد برخی تنظیم‌کننده‌های رشد و ترکیبات محافظ نظیر سالیسیلیک‌اسید و براسینواستروئیدها می‌توانند از طریق افزایش فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی و تثبیت ساختارهای سلولی، تحمل گیاه به تنش گرما را افزایش دهد (حسن‌الزمان و همکاران، ۲۰۱۳). مدیریت موفق مزرعه کلزا تحت تنش گرما نیازمند رویکردی تلفیقی شامل انتخاب رقم مناسب، تنظیم تاریخ کاشت، مدیریت آبیاری و تغذیه متعادل گیاه است. ترکیب این راهکارها با دستاوردهای اصلاح نباتات و فناوری‌های نوین مولکولی، می‌تواند زمینه دستیابی به تولید پایدار کلزا در شرایط افزایش دما و تغییر اقلیم را فراهم سازد.

۱-۹- تنش فلزات سنگین

امروزه یکی از مشکلات زیست محیطی عمده در جوامع بشری آلودگی خاک به انواع فلزات سنگین می‌باشد که صنعتی شدن، کشاورزی مدرن و شهر نشینی ورود فلزات سنگین به خاک را افزایش و مسایل جدی زیست محیطی را ایجاد می‌کند. آلودگی فلزات سنگین عمدتاً به محتوای بیش از حد فلزات سنگین از جمله کادمیوم و سرب در آب، خاک و هوا اشاره دارد. طبق گزارش ملی آلودگی خاک که توسط وزارت حفاظت از محیط زیست و وزارت زمین و منابع در سال ۲۰۱۴ منتشر شد، میزان بیش‌بود نقطه‌ای هشت عنصر فلز سنگین در خاک، یعنی کادمیوم (Cd)، جیوه (Hg)، آرسنیک (As)، مس (Cu)، سرب (Pb)، کروم (Cr)، روی (Zn) و نیکل (Ni)، به ترتیب ۰/۷، ۱/۶، ۲/۷، ۲/۱، ۱/۵، ۱/۱، ۰/۹ و ۴/۸ درصد بود (لی و همکاران، ۲۰۲۴). درحال حاضر، به دلیل جمعیت زیاد و محدود بودن زمین‌های قابل کشت، استفاده از زمین‌های کشاورزی با آلودگی

خفیف فلزات سنگین ضروری است. بااین‌حال، فلزات سنگین بر محیط زیست، رشد و نمو گیاهان و سلامت انسان تأثیر می‌گذارند (دالیوال و همکاران، ۲۰۲۱؛ گونگ و همکاران، ۲۰۲۲).

۱-۹-۱-پاسخ فیزیولوژیک به تنش فلزات سنگین

آلودگی فلزات سنگین بر فعالیت‌های زیستی و خاصلخیزی خاک، متابولیسم گیاهان،تنوع زیستی و نیز سلامت انسان در مقیاس بسیار بزرگ تاثیز منفی دارد. این فلزات در سلول‌های گیاهی تجمع یافته و به اختلال در فعالیت‌های متابولیکی از جمله فعالیت‌های زیستی، فیریولوژیکی، فتوسنتز و مهار تنفس، زوال اجزای اولیه سلولی، تاخیر رشد، کلروز، کاهش عملکرد، ریزش زودرس یرگ، به تعویق افتادن هاگ‌زای، پیری، از دست دادن فعالیت آنزیم‌ها و حتی مرگ گیاه منجر می‌شود (شارما و همکاران، ۲۰۲۰).

فلزات سنگین به دلیل انباشت زیاد در بخش سطحی خاک به راحتی در دسترس گیاهان قرار می‌گیرند و با جذب از طریق ریشه‌ها موجب تغییر در برخی فرآیندهای متابولیکی گیاه و اختلال در رشد و نمو آن‌ها می‌شوند. فلزات سنگین سبب اختلال در سیستم فتوسنتزی گیاهان از طریق کاهش بیوسنتز کلروفیل ناشی از کاهش غلظت عناصر ضروری منیزیم و آهن در برگ‌ها، ایجاد کمپلکس با پروتئین‌های فتوسنتزی و افزایش فعالیت کلروفیلاز جهت تجزیه کلروفیل بر فتوسنتز گیاهان اثر منفی می‌گذارد (شارما و دوبی، ۲۰۰۵). بسیاری از مطالعات نشان داده‌اند که وقتی گیاهان تحت تأثیر فلزات سنگین قرار می‌گیرند، تولید بیش از حد ROS مرتبط با آن باعث آسیب جدی می‌شود (یانگ و همکاران، ۲۰۲۰؛ منیر و همکاران، ۲۰۲۰). برای کاهش آسیب سلولی ناشی از ROS اضافی، گیاهان معمولاً سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی را برای حذف ROS اضافی فعال می‌کنند (هوانگ و همکاران، ۲۰۱۹). SOD، CAT وPOD آنزیم‌های مهمی در سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاه هستند و در سم‌زدایی O^{2-} و H_2O_2 و مهار تشکیل رادیکال‌های OH^- نقش دارند. در مطالعه لی و همکاران (۲۰۲۵)، دریافتند که کلزا می‌تواند آنزیم‌های

آنتی‌اکسیدانی را برای پاسخ به تنش فلزات سنگین فعال کند، اما وقتی تنش فلزات سنگین خیلی زیاد باشد، این مکانیسم عمل نمی‌کند.

تعیین روش‌های ترمیم و استفاده از خاک آلوده به فلزات سنگین، به ویژه در کشورهای در حال توسعه، اهمیت یافته است (جاوید و همکاران، ۲۰۲۰). درحال حاضر، روش‌های اصلی ترمیم خاک آلوده به فلزات سنگین شامل اصلاح فیزیکی و شیمیایی و اصلاح زیستی است. اصلاح فیزیکی شامل شستشوی خاک، پوشش سطحی، جایگزینی خاک و غیره است (فنگ و همکاران، ۲۰۲۰؛ احمد و همکاران، ۲۰۲۱) و اصلاح شیمیایی شامل تکنیک شیشه‌سازی، آبشویی شیمیایی، تبادل یونی و غیره است (وانگ و همکاران، ۲۰۲۱؛ یانگ و همکاران، ۲۰۲۱). هر دوی این دو روش اصلاح، مشکلات یکسانی دارند، ازجمله هزینه بالای اصلاح و دشواری در اعمال اصلاح خاک در مقیاس بزرگ (راجندران و همکاران، ۲۰۲۲؛ دالیوال و همکاران، ۲۰۲۰؛ جایسوال و شوکلا، ۲۰۲۰). زیست‌پالایی به استفاده از گیاهان و میکروارگانیسم‌ها برای کاهش محتوای فلزات سنگین در خاک اشاره دارد (خوو و همکاران.، ۲۰۲۱). در مقایسه با پالایش فیزیکی و شیمیایی، زیست‌پالایی، به‌ویژه گیاه‌پالایی، به دلیل هزینه کم، برای پالایش خاک در مناطق وسیع مناسب‌تر است (گونک و گلیک، ۲۰۱۷؛ راجندران و همکاران، ۲۰۲۲). بسیاری از محققان نشان داده‌اند که کلزا می‌تواند به عنوان یک گیاه عالی برای پاکسازی خاک آلوده به فلزات سنگین مورد استفاده قرار گیرد (یو و همکاران، ۲۰۱۴؛ زنگ و همکاران، ۲۰۲۰؛ یوان و همکاران، ۲۰۲۰؛ کائو و همکاران، ۲۰۲۱). مطالعات نشان داده‌اند که کلزا می‌تواند به راحتی فلزات سنگین را هنگام رشد در خاک آلوده به فلزات سنگین جذب کند و به رشد خود ادامه بدهد، بنابراین توجه محققان را به خود جلب کرده است (لیانگ و هوانگ، ۲۰۲۱). مشخص شده روغن کلزا حتی زمانی که از گیاهان کلزا برای ترمیم خاک آلوده به فلزات سنگین استفاده می‌شود، حاوی فلزات سنگین نبودند (یوان و همکاران، ۲۰۲۰). بنابراین، کلزا نه تنها می‌تواند خاک را ترمیم کند، بلکه محدودیت عرضه روغن خوراکی در بسیاری از مناطق را کاهش دهد. کلزا به عنوان تجمع‌کننده

متوسط تا خوب فلزات سنگین شناخته می‌شود. ارقام مختلف کلزا تفاوت زیادی در تحمل و انباشت دارند. بعضی ارقام با فعال سازی سریع تر آنزیم‌ها و انتقال به واکوئل آسیب کمتری می‌بینند.

اصلاح کننده‌های خاک مانند پلی آمین‌ها، پرولین، ملاتونین، بیوچار، ورمی کمپوست، EDTA، فسفات‌ها، اسید سالسیلیک و سیلیکات‌ها دسترسی به فلزات سنگین را نیز کاهش می‌دهند. سلطان و همکاران (۲۰۲۵) در گیاه کلزا نشان دادند که استفاده از اسید سالسیلیک آسیب ناشی از سرب را کاهش می‌دهد و صفات مورفولوژیکی مانند طول ریشه (۵۸٪)، طول ساقه (۱۶٪)، وزن تر ریشه (۷۳٪)، وزن تر ساقه (۷۹٪) و وزن خشک ریشه (۶۶٪) و ساقه (۷۴٪)، تعداد برگ (۸۷٪)، سطح برگ (۶۱٪) و عملکرد (۷۸٪) در مقایسه با تنش سرب بهبود می‌یابد. همچنین ویژگی‌های آناتومیکی مانند ضخامت اپیدرم (۴۶-۶۳٪)، سطح بافت آوندی (۴۲-۵۴٪)، ضخامت سلولی (۲۷-۵۹٪) گیاه نیز با تیمار سالسیلیک اسید در مقایسه با تنش سرب بهبود می‌یابد.

خلاصه فصل

کلزا به‌عنوان دومین دانه روغنی مهم جهان، به‌دلیل ویژگی‌های مطلوب زراعی نظیر سازگاری با شرایط آب و هوایی گوناگون، تناوب زراعی، کنترل علف‌های هرز، درصد روغن بالا و کیفیت مناسب کنجاله، جایگاه ویژه‌ای بین دانه‌های روغنی دارد. منشأ آن به دورگه‌گیری طبیعی بین *B. rapa* و *B. oleracea* در مدیترانه باز می‌گردد و امروزه به دو تیپ پاییزه و بهاره تقسیم می‌شود. اصلاح ارقام "دو صفر" (کم اروسیک‌اسید و گلوکوزینولات) در دهه ۱۹۷۰، کاربرد غذایی آن را گسترش داد. کلزا گیاهی سه کربنه، با گل‌آذین خوشه‌ای و دگرگشن اختیاری است که در خاک‌های لومی با زهکشی خوب و pH حدود ۵/۳ تا ۵/۵ رشد بهینه دارد. مدیریت تاریخ کاشت و تأمین رطوبت (۶۰۰ تا ۷۰۰ میلی‌متر بارش سالانه) برای عملکرد مطلوب ضروری است. این گیاه در صنایع غذایی، بیودیزل و روان‌کننده‌ها نیز کاربرد دارد. کلزا به‌عنوان یک گیاه روغنی مهم، در معرض تنش‌های مختلفی مانند کم‌آبی، شوری، سرما و گرما قرار دارد که هرکدام اثرات

مخربی بر مراحل رشد و عملکرد آن دارند. کم‌آبی باعث کاهش جوانه‌زنی، اختلال در فتوسنتز و کاهش کیفیت روغن می‌شود، درحالی که شوری با سمیت یونی و کاهش جذب عناصر غذایی عملکرد دانه و روغن کلزا را محدود می‌کند. تنش‌های دمایی (سرما و گرما) نیز با آسیب به غشاهای سلولی، اختلال در فتوسنتز و کاهش تعداد خورجین، عملکرد را تحت تأثیر قرار می‌دهند. پاسخ‌های فیزیولوژیک اصلی گیاهان کلزا به تنش‌های محیطی شامل تجمع اسمولیت‌ها (مانند پرولین)، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و تغییر در ترکیب اسیدهای چرب است. مدیریت این تنش‌ها از طریق انتخاب ارقام متحمل به تنش، تنظیم تاریخ کاشت بهینه، استفاده از مواد با کاربرد نوین مانند: نانوذرات و تنظیم‌کننده‌های رشد (مانند سالیسیلیک‌اسید) امکان‌پذیر است. بااین‌حال، پیچیدگی مکانیسم‌های تحمل به تنش، لزوم مطالعات بیشتر برای توسعه راهکارهای مؤثر را نشان می‌دهد.

منابع

آمارنامه وزارت جهاد کشاورزی، ۱۴۰۳. گزارش سطح، تولید و عملکرد محصولات زراعی. ۱۱۹ صفحه.

اردشیری، ط. و جهان‌بین، ش. ۱۳۹۷. اثر محلول‌پاشی نانو کود کلات آهن و روی بر عملکرد، اجزای عملکرد و شاخص برداشت کلزا در شرایط تنش خشکی. به زراعی کشاورزی، ۲۰(۱): ۴۳-۳۱.

اسگندری کردلر، م.، پاسبان اسلام، ب.، موسوی‌زاده، س. و رشدی، م. ۱۳۹۲. اثر برخی از خصوصیات مورفوفیزیولوژیکی مرتبط با عملکرد و اجزای عملکرد دانه ارقام کلزا. نشریه علمی- پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی، ۳(۲۷): ۳۰۰-۲۸۷.

ایمان‌طلب، ع. ر.، حضرتی، س. و پاسبان اسلام، ب. ۱۴۰۳. ارزیابی ویژگی‌های ریخت‌شناسی، فیزیولوژیک وزراعی مرتبط با محصول‌دهی در برخی ژنوتیپ‌های امید بخش کلزا در اراضی شور. پژوهش نامه اصلاح گیاهان زراعی، ۱۶(۲): ۱۳۵-۱۱۸.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۰. بررسی امکان کشت تأخیری کلزا (*Brassica napus* L.) در آذربایجان شرقی. به‌زراعی نهال و بذر، ۲۷(۳): ۲۶۹-۲۸۴.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۲. بررسی برخی شاخص‌های فیزیولوژیک، عملکرد دانه و اجزای عملکرد ارقام کلزا تحت تأثیر تنش خشکی. نشریه پژوهش‌های تولید گیاهی، ۲۰(۴): ۱۴۹-۱۶۲.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۳. ارزیابی عملکرد و اجزای عملکرد ژنوتیپ‌های پاییزه کلزا (*Brassica napus* L.) تحت تأثیر کمبود آب در شرایط آب و هوایی آذربایجان شرقی. پژوهش در گیاهان زراعی، ۲(۲): ۳۲-۲۱.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۴. پایداری عملکرد و اجزای عملکرد دانه و روغن کلزا (*Brassica napus* L.) تحت تأثیر خشکی ابتدا و انتهای فصل. دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۲۵(۴): ۱۸۷-۱۷۸.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۵. ارزیابی عملکرد دانه و روغن ژنوتیپ‌های بهاره کلزا (*Brassica napus* L.) تحت سطوح مختلف کمبود آب. دانش کشاورزی وتولید پایدار، ۲۶(۲۴): ۸۹-۸۱.

پاسبان اسلام، ب. و علیزاده، ب. ۱۳۹۶. معرفی زمان کاشت پاییزه ژنوتیپ‌های متحمل به سرمای کلزا (*Brassica napus* L.) برای اقلیم آذربایجان شرقی. دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۲۸(۳): ۱۹-۲۸.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۷. ارزیابی ویژگی‌های فیزیولوژیک و زراعی مرتبط با تحمل به خشکی در کلزای بهاره. پژوهش‌های زراعی ایران، ۱۶(۲): ۳۹۳-۴۰۴.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۸. تعیین زمان کاشت و میزان بذر کلزای بهاره (*Brassica napus* L.) در دشت تبریز. دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۲۹(۲): ۹۵-۷۹.

پاسبان اسلام، ب. و علیزاده، ب. ۱۳۹۸. پاسخ عملکرد دانه و روغن ژنوتیپ‌های کلزا (*Brassica napus* L.) در اراضی شور دشت تبریز. اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی، ۳(۵۱): ۴۹۸-۴۸۵.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۹. تاریخ کاشت و مقدار بذر بهینه کلزای بهاره در اراضی شور و کم بازده حاشیه دریاچه اورمیه. دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۳۰(۳): ۷۷-۸۶.

پاسبان اسلام، ب. و نراقی، لاله. ۱۴۰۳. اثرات قارچ تریکودرما بر رشد و محصول‌دهی کلزا در کشت‌های دیرهنگام اقلیم سرد آذربایجان شرقی. مجله علوم گیاهان زراعی ایران، ۵۵(۳): ۸۹-۹۸.

جعفرنژادی، ع.ر.، گوشه، م.، مسکینی ویشکایی، ف.، رفیع، م.ر.، آزادی، ا.، اصلاحی، م.ر.، فارسی، ا.، ثابت زنگنه، ح.، بهنام‌فر، ک.، اکبرآبادی، ع.، عنافچه، ز.، حبیبی اصل، ج.، عزیزی، آ.، سلامتی، ن. و لویمی، ن. ۱۴۰۴. دستنامه ترویجی مدیریت کلزا- جنوب استان خوزستان. سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، معاونت ترویج و آموزش، نشر آموزش کشاورزی. ۵۸ صفحه.

حسن‌نژاد، س.، قهرمانی، ب.، پاسبان اسلام، ب. و علیزاده، خ. ۱۴۰۰. عملکرد خردل هندی (*Brassica juncea* L.) در پاسخ به سالیسیلیک‌اسید و کلوپیرالید در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی. نشریه زراعت دیم ایران، ۱۰(۱): ۱۹-۱.

ده‌شیری، ع. و مدرس ثانوی. س. ۱۳۹۴. بررسی ویژگی‌های جوانه‌زنی بذر و رشد اولیه گیاهچه‌های کلزای تولید شده از گیاهان مادری در معرض تنش شوری. نشریه علوم و فناوری بذر ایران، ۴(۲): ۱۰۶-۹۷.

رضایی‌زاد، ع.، قادری، ج.، توحیدی، م.ت.، شیخ‌الاسلامی، م.، ویسی، م. و آژند، م. ۱۴۰۴. دستنامه ترویجی مدیریت تولید کلزا - استان کرمانشاه. سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، معاونت ترویج و آموزش، نشر آموزش کشاورزی. ۵۲ صفحه.

صادقی بختوری، ا.، قهرمانی بکتاش، ب.، پاسبان اسلام، ب.، سرابی، و. و حضرتی، س. ۱۳۹۸. ارزیابی تحمل به تنش کم‌آبیاری ژنوتیپ‌های مختلف کلزا در استان آذربایجان شرقی. پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی، ۱۱(۳۱): ۶۵-۷۷.

علیزاده، ف.، زعفریان، ف.، ترابی، ب. و عباسی، ر. ۱۴۰۰. بررسی اثر تراکم بوته بر شاخص‌های رشدی ارقام مختلف کلزا (*Brassica napus* L.). در شرایط آب و هوایی مازندران. تولید گیاهان زراعی، ۱۴(۳): ۱۰۷-۱۲۴.

کاظمینی، س.ع.، البرزی حقیقی، م.ح. و پیرسته انوشه، هادی. ۱۳۹۵. بررسی تحمل به شوری در مراحل مختلف رشدی در کلزا (*Brassica napus*) رقم طلایه. تنش‌های محیطی در علوم زراعی، ۹(۲): ۱۸۵-۱۹۳.

مجیدی، م. ۱۳۹۱. شناسایی ارقام کلزا برای تحمل به خشکی از طریق شاخص‌های مرحله جوانه‌زنی و رشد گیاهچه براساس روش تجزیه به مولفه‌های اصلی. مجله تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی، ۲(۴): ۵۱-۴۱.

محمدی، ح.، جوادزاده، ر.، پاسبان اسلام، ب. و پرویزی، ل. ۱۳۹۷. بررسی اثرات تنش خشکی و سالیسیلیک‌اسید بر رشد و پارامترهای فیزیولوژیک چهار رقم کلزای بهاره. پژوهش‌های زراعی ایران، ۱۶(۴): ۸۱۹-۸۰۷.

محمودزاده، ه. ۱۳۹۰. اثرات تنش شوری در شروع گلدهی بر تکوین گامتوفیت نر در کلزا (*Brassica napus* L.). همایش ملی دستاوردهای نوین در زراعت، دانشگاه آزاد اسلامی واحد شهرقدس، تهران، ایران.

مرادی، م.، ابراهیمی، آ. و قدرتی، غ. ۱۳۹۵. بررسی اثر تنش شوری بر رشد، ویژگی‌های فیزیولوژیکی و عملکرد دانه ارقام بهاره کلزا (*Brassica napus* L.). فصلنامه علوم به زراعی گیاهی، ۶: ۱-۱۲.

معبودی بیله‌سوار، ح. ۱۳۹۹. برخی تغییرات فیزیولوژیکی و کیفیت روغن کلزا (*Brassica napus* L.) تحت تنش تدریجی آب در واکنش به سالیسیلیک‌اسید و پوترسین. رساله دکترا رشته زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز.

منجم، س.، محمدی، و. احمدی، ع. ۱۳۹۰. ارزیابی تحمل به خشکی در برخی ار ارقام زراعی کلزا با استفاده از شاخص‌های ارزیابی تنش. تولید گیاهان زراعی، ۴(۱): ۱۵۱-۱۶۹.

یزدان‌دوست همدانی، م. ۱۳۹۸. سرمازدگی در کلزا و راهکارهای مقابله با آن. مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان همدان، دفتر شبکه دانش و رسانه‌های ترویجی، ۳۶ صفحه.

یزدان‌دوست همدانی، م. ۱۴۰۰. معرفی ارقام داخلی کلزا مناسب کاشت در اقلیم سرد و معتدل سرد کشور. معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، دفتر شبکه دانش و رسانههای ترویجی. ۲۰ صفحه.

Abd El-Monem, A.A., El-Habbasha, S.F., Hozayn, M. 2013. Mitigation salinity stress effects on barley (*Hordeum vulgare* L.) growth, yield and some physiological aspects by hemin. Journal of Applied Sciences Research, 9(3): 2411-2421.

Ahmad, P. 2017. Oilseed crops, yield and adaptations under environmental stress. John Wiley & Sons, 312 p.

Ahmad, P., Azooz, M.M. and Prasad, M.N.V. 2013. Salt stress in plants. New York, Springer, Pp. 1-978.

Ahmed, S.F., Mofijur, M., Nuzhat, S., Chowdhury, A.T., Rafa, N., Uddin, M.A., Inayat, A., Mahlia, T.M.I., Ong, H.C., Chia, W.Y. and Show, P.L. 2021. Recent developments in physical, biological, chemical, and hybrid treatment techniques for removing emerging contaminants from wastewater. Journal of hazardous materials, 416: p.125912.

Akhtar, M.S. 2019. Salt stress, microbes, and plant interactions: mechanisms and molecular approaches. Springer Singapore, Pp. 1-300.

Aksouh-Harradj, N.M., Campbell, L.C. and Mailer, R.J. 2006. Canola response to high and moderately high temperature stresses during seed maturation. Canadian Journal of Plant Science, 86: 967-980.

Almansoori, M., Kinet, M. and Lutts, Y. 2001. Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* des). Plant and Soil, 231: 243-254.

Alukedi, A.O., Almarie, A.A., Alalousi, M.A., Farhan, S.S. and Almehemdi, A.F. 2021. Effect of laser exposure as pre sowing seed paiming in three flax cultivars (*Linum usitatissimum* L.). Plant Cell Biotechnol. Molecular Biology, 22: 43-52.

Ashkavand, P., Tabari, M., Zarafshar, M., Tomásková, I. and Struve, D. 2015. Effect of SiO_2 nanoparticles on drought resistance in hawthorn seedlings. Leśne Prace Badawcze, 76(4). 350-359.

Atieno, J., Li, Y., Langridge, P., Dowling, K., Brien, C., Berger, B., Varshney, R.K. and Sutton, T. 2017. Exploring genetic variation for salinity tolerance in chickpea using image-based phenotyping. Scientific Reports, 7(1): 1-11.

Balasubramaniam, T., Shen, G., Esmaeili, N. and Zhang, H. 2023. Plants' response mechanisms to salinity stress. Plants, 12(12): 1-22.

Baux, A., Hebeisen, T. and Pellet, D. 2008. Effects of minimal temperatures on low-linolenic rapeseed oil fatty-acid composition. European Journal of Agronomy, 29(2-3), 102-107.

Blum, A. 2011. Plant breeding for water-limited environments. New York, NY, USA, Springer Science & Business Media. 249 p.

Brewin, D. and Malla, S. 2014. "Canola." *In*: Handbook on Agriculture, Biotechnology and Development, Edward Elgar Publishing, Pp. 621-641.

Bybordi, A. and Tabatabaei, J. 2009. Effect of salinity stress on germination and seedling properties in canola cultivars (*Brassica napus* L.). Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 37(2): 71-76.

Cao, X., Wang, X., Lu, M., Hamid, Y., Lin, Q., Liu, X., Li, T., Liu, G., He, Z. and Yang, X. 2021. The Cd phytoextraction potential of hyperaccumulator Sedum Alfredia-oilseed rape intercropping system under different soil types and comprehensive benefits evaluation under field conditions. Environmental Pollution, 285: p.117504.

Castro, J., Hodar, J.A. and Gomez, J.M. 2006. Seed size. *In*: Basra AS (Ed.), Handbook of seed science and technology. New York, NY, Food Products Press, Pp. 119-152.

Chen, L., Zhong, H., Ren, F., Guo, Q.Q., Hu, X.P. and Li, X.B. 2011. A novel cold-regulated gene, COR25, of *Brassica napus* is involved in plant response and tolerance to cold stress. Plant Cell Reports, 30: 463-471.

Chinnusamy, V. and Zhu, J.K. 2003. Plant salt tolerance. *In*: Plant responses to abiotic stress, Springer, Berlin/Heidelberg, Germany, Pp. 241-270.

Dakhma, W., Zarrouk, M. and Cherif, A. 1995. Effects of drought-stress on lipids in rape leaves. Phytochemistry, 40(5): 1383-1386.

Daniells, I.G., Holland, J.F., Young, R.R., Alston, C.L. and Bernardi, A.L. 2001. Relationship between yield of grain sorghum (*Sorghum bicolor*) and soil salinity under field conditions. Australian Journal of Experimental Agriculture, 41: 211-217.

Deng, X. and Scarth, R. 1998. Temperature effects on fatty acid composition during development of low-linolenic oilseed rape (*Brassica napus* L.). Journal of the American Oil Chemists' Society, 75(7): 759-766.

Dhaliwal, S.S., Sharma, V., Taneja, P.K., Shukla, A.K., Kaur, L., Verma, G., Verma, V. and Singh, J. 2022. Effect of cadmium and ethylenediamine tetra acetic acid supplementation on cadmium accumulation by roots of Brassica species in Cd spiked soil. Environmental Science and Pollution Research, 29(4): 6000-6009.

Dhaliwal, S.S., Singh, J., Taneja, P.K. and Mandal, A. 2020. Remediation techniques for removal of heavy metals from the soil contaminated through different sources: a review. Environmental Science and Pollution Research, 27(2):1319-1333.

Dornbos, D.L. 2002. Production environment and seed quality. *In*: Basra AS (Ed.), Seed quality, basic mechanisms and agricultural implications, Food Products Press, Pp.119-152.

Downey, R.K. 1990. Brassica oilseed breeding: achievements and opportunities. Plant Breeding Abstracts, 60: 1165-1170.

Downey, R.K. and Robbelen, G. 1989. Brassica species. *In*: Robbelen G, Downey R and Ashri A (Eds.), Oil Crops of the World, McGraw-Hill, New York, Pp. 339-382.

Du, C., Hu, K., Xian, S., Liu, C., Fan, J., Tu, J. and Fu, T. 2016. Dynamic transcriptome analysis reveals AP2/ERF transcription factors responsible

for cold stress in rapeseed (*Brassica napus* L.). Molecular Genetics and Genomics, 291: 1053-1067.

Dyer, J., Chapital, D., Cary, J. and Pepperman, A. 2001. Chilling-sensitive, post-transcriptional regulation of a plant fatty acid desaturase expressed in yeast. Biochemical and Biophysical Research Communications, 282: 1019-1025.

Elias, S.G., Copeland, L.O., McDonald, M.B. and Baalbaki, R.Z. 2012. Seed Testing. Michigan State University Press, East Lansing, 364 p.

Enjalbert, J.N., Zheng, S., Johnson, J.J., Mullen, J.L., Byrne, P.F. and McKay, J.K. 2013. Brassicaceae germplasm diversity for agronomic and seed quality traits under drought stress. Industrial Crops and Products, 47: 176-185.

Eynard, A., Lal, R. and Wiebe, K. 2005. Crop response in salt-affected soils. Journal of Sustainable Agriculture, 27: 5-50.

Fang, Y.J. and Xiong, L.Z. 2015. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. Cellular and Molecular Life Sciences, 72: 673-689.

FAO. 2023. Global Soil Partnership. Available online: https://www.fao.org/global-soil partnership/resources/highlights/detail/en/c/1412475/.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. and Basra, S.M.A. 2009. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development, 29: 185-212.

Feller, U. and Vaseva, I.I. 2014. Extreme climatic events: impacts of drought and high temperature on physiological processes in agronomically important plants. Frontiers in Environmental Science, 2: 1-17.

Feng, W., Zhang, S., Zhong, Q., Wang, G., Pan, X., Xu, X., Zhou, W., Li, T., Luo, L. and Zhang, Y. 2020. Soil washing remediation of heavy metal from contaminated soil with EDTMP and PAA: Properties, optimization, and risk assessment. Journal of hazardous materials, 381: p.120997.

Finch-Savage, W.E. and Bassel, G.W. 2016. Seed vigour and crop establishment: Extending performance beyond adaptation. Journal of Experimental Botany, 67: 567-591.

Friedt, W. and Snowdon, R. 2009. Oilseed rape. *In*: Vollmann J and Rajcan I (Eds.), Handbook of plant breeding, oil crops, Springer, New York, Pp. 91–126.

Gammelvind, L.H., Schjoerring, J.K., Mogensen, V.O., Jensen, C.R. and Bock, J.G.H. 1996. Photosynthesis in leaves and siliques of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). Plant Soil, 186: 227-236.

Gan, Y., Angadi, S.V., Cutforth, H., Potts, D., Angadi, V.V. and McDonald, C.L. 2004. Canola and mustard response to short periods of temperature and water stress at different developmental stages. Canadian Journal of Plant Science, 84: 697-704.

Ghassemi-Golezani, K., Mabudi Bilasvar, H. and Dabbagh Mohammadi Nassab, A. 2019. Improving rapeseed (*Brassica napus* L.) plant performance by exogenous salicylic acid and putrescine under gradual water deficit. Acta Physiologiae Plant, 41: 192.

Ghassemi-Golezani, K., Solhi-Khajehmarjan, R. and Abdoli, S. 2025. Improving chamomile plant performance by enriched biochars under salinity. Russian Journal of Plant Physiology, 72: 165.

Gong, Z.G., Zhao, Y., Wang, Z.Y., Fan, R.F., Liu, Z.P. and Wang, L. 2022. Epigenetic regulator BRD4 is involved in cadmium-induced acute kidney injury via contributing to lysosomal dysfunction, autophagy blockade and oxidative stress. Journal of hazardous materials, 423: p.127110.

Gote, G.N. and Padghan, P.R. 2009. Studies on different thermal regimes and thermal sensitivity analysis of tomato genotypes. Asian Journal of Environmental Science, 3(2): 158-161.

Grattan, S.R. and Grieve, C.M. 1998. Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. Scientia Horticulturae, 78: 127-157.

Gutterman, Y. 2000. Maternal effects on seeds during development. *In*: Fenner M (Ed.), Seeds, The ecology of regeneration in plant communities, Pp. 59-84.

Habekotté, B. 1993. Quantities analysis of pod formation, seed set and seed filling in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) under field conditions. Field Crops Research, 35: 21-33.

Haj Sghaier, A., Tarnawa, Á., Khaeim, H., Kovács, G.P., Gyuricza, C. and Kende, Z. 2022. The effects of temperature and water on the seed

germination and seedling development of rapeseed (*Brassica napus* L.). Plants, 11(21): 2819.

Hall, A.E. 1992. Breeding for heat tolerance. Plant Breeding Reviews, 10: 129-168.

Hampton, J.G. 2002. What is seed quality? Seed Science and Technology, 30: 1-10.

Hampton, J.G., Boelt, B., Rolston, M.P. and Chastain, T.G. 2013. Effects of elevated CO_2 and temperature on seed quality. Journal of Agricultural Science, 151: 154-162.

Han, K., Yao, G., Li, Z., Wang, Y., Li, M., Ning, T. and Kuzyakov, Y. 2025. Ridge and furrow cultivation raise water and nitrogen use efficiency and crop climate adaptability. Agricultural Water Management, 317: p.109657.

Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M.M., Roychowdhury, R. and Fujita, M. 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. International journal of molecular sciences, 14(5): 9643-9684.

Hatfield, J.L., Boote, K.J., Kimball, B.A., Ziska, L.H., Izaurralde, R.C., Ort, D., Thomson, A.M. and Wolfe, D. 2011. Climate impacts on agriculture: implications for crop production. Agronomy journal, 103(2): 351-370.

Hatfield, J.L. and Prueger, J.H. 2015. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. Weather and Climate Extremes, 10: 4-10.

He, H., De Souza Vidigal, D., Snoek, L.B., Schnabel, S., Nijveen, H., Hilhorst, H. and Bentsink, L. 2014. Interaction between parental environment and genotype affects plant and seed performance in Arabidopsis. Journal of Experimental Botany, 65(22): 6603-6615.

Hoang, T.M.L., Moghaddam, L., Williams, B., Khanna, H., Dale, J. and Mundree, S.G. 2015. Development of salinity tolerance in rice by constitutive-overexpression of genes involved in the regulation of programmed cell death. Frontiers in Plant Science, 6: 1-14.

Hu, H. and Xiong, L. 2014. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. Annual review of plant biology, 65: 715-741.

Huang, R., Liu, Z., Xing, M., Yang, Y., Wu, X., Liu, H. and Liang, W. 2019. Heat stress suppresses *Brassica napus* seed oil accumulation by

inhibition of photosynthesis and BnWRI1 pathway. Plant and Cell Physiology, 60: 1457-1470.

Huang, H., Rizwan, M., Li, M., Song, F., Zhou, S., He, X., Ding, R., Dai, Z., Yuan, Y., Cao, M. and Xiong, S. 2019. Comparative efficacy of organic and inorganic silicon fertilizers on antioxidant response, Cd/Pb accumulation and health risk assessment in wheat (*Triticum aestivum* L.). Environmental Pollution, 255: p.113146.

Huang, Z., Zhang, X., Jiang, S., Qin, M., Zhao, N., Lang, L., Liu, Y., Tian, Z., Liu, X., Wang, Y., Zhang, B. and Xu, A. 2017. Analysis of cold resistance and identification of SSR markers linked to cold resistance genes in *Brassica rapa* L. Breeding Science, 67: 213-220.

Jaiswal, S. and Shukla, P. 2020. Alternative strategies for microbial remediation of pollutants via synthetic biology. Frontiers in microbiology, 11: p.808.

Jawed, A., Saxena, V. and Pandey, L.M. 2020. Engineered nanomaterials and their surface functionalization for the removal of heavy metals: A review. Journal of Water Process Engineering, 33: p.101009.

Ji, X., Shiran, B., Wan, J., Lewis, D.C., Jenkins, C.L., Condon, A.G., Richards, R.A. and Dolferus, R. 2010. Importance of pre-anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat. Plant, Cell & Environment, 33(6): 926-942.

Johkan, M., Oda, M., Maruo, T. and Shinohara, Y. 2011. Crop production and global warming. Global warming impacts-case studies on the economy, Human health, and on Urban and Natural Environments. *In*: Casalegno S (Ed.), IntechOpen, Rijeka, Croatia, London, UK, Pp. 139-152.

Kenneth, K. and Neeltje, C. 2002. Agricultural drainage water management in arid and semi-arid areas (Rome: FAO Irrigation and Drainage Paper), 61.

Khodakovskaya, M.V., de Silva, K., Nedosekin, D.A., Dervishi, E., Biris, A.S., Shashkov, E.V., Galanzha, E.I. and Zharov, V.P. 2011. Complex genetic, photothermal, and photoacoustic analysis of nanoparticle-plant interactions. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(3): 1028-1033.

Khoo, K.S., Chia, W.Y., Chew, K.W. and Show, P.L. 2021. Microalgal-bacterial consortia as future prospect in wastewater bioremediation,

environmental management and bioenergy production. Indian Journal of Microbiology, 61(3): 262-269.

Kimber, D. and McGregor, D.I. 1995. Brassica Oilseeds: Production & Utilisation. CAB, Wallingford, UK, 394 p.

Kitsios, G. and Doonan, J.H. 2011. Cyclin dependent protein kinases and stress responses in plants. Plant signaling & behavior, 6(2): 204-209.

Kodama, H., Hamada, T., Horiguchi, G., Nishimura, M. and Iba, K. 1994. Genetic enhance- ment of cold tolerance by expression of a gene for chloroplast omega-3 fatty acid desaturase in transgenic tobacco. Plant Physiology, 105(2): 601-605.

Kong, Z. and Glick, B.R. 2017. The role of plant growth-promoting bacteria in metal phytoremediation. Advances in microbial physiology, 71: 97-132.

Kratsch, H.A. and Wise, R.R. 2000. The ultrastructure of chilling stress. Plant, Cell & Environment, 23: 337-350.

Kroll, H. 1994. Ein archäologischer Rapsfund des 16. Jahrhunderts, entdeckt in Heide in Holstein, Norddeutschland, Journal of Agronomy and Crop Science, 173: 17-21.

Kumar, R., Dhansu, P., Kulshreshtha, N., Meena, M.R., Kumaraswamy, M.H., Appunu, C., Chhabra, M.L. and Pandey, SK. 2023. Identification of salinity tolerant stable sugarcane cultivars using AMMI, GGE and some other stability parameters under multi environments of salinity stress. Sustainability, 15: 1119.

Lee, G.J., Wu, X., Shannon, J.G., Sleper, D.A. and Nguyen, H.T. 2007. Genome mapping and molecular breeding in plants. *In*: Kole C (Ed.), Oilseeds, Pp. 21-53.

Lei, Y.A.N., Shah, T., Cheng, Y., Yan, L.Ü., Zhang, X.K. and Zou, X.L. 2019. Physiological and molecular responses to cold stress in rapeseed (*Brassica napus* L.). Journal of Integrative Agriculture, 18(12): 2742-2752.

Li, L., Fan, Z., Gan, Q., Xiao, G., Luan, M., Zhu, R. and Zhang, Z. 2025. Conservative mechanism through various rapeseed (Brassica napus L.) varieties respond to heavy metal (Cadmium, Lead, Arsenic) stress. Frontiers in Plant Science, 15: p.1521075.

Li, H., Guo, Q., Jing, Y., Liu, Z., Zheng, Z., Sun, Y. and Lai, H. 2020. Application of *Streptomyces pactum* Act12 enhances drought resistance in wheat. Journal of Plant Growth Regulation, 39: 122-132.

Li, Y.L., Liu, M. and Guo, W. 2024. The determination of arsenic, cadmium, lead and chromium in fertilizer by inductively coupled plasma mass spectrometer method. Soil and Fertilizer Sciences in China, 235-243.

Liu, Z., Guan, C., Zhao, F. and Chen, S. 2005. Inheritance and mapping of a restorer gene for the rapeseed cytoplasmic male sterile line 681A. Plant breeding, 124(1): 5-8.

Lobell, D.B., Schlenker, W. and Costa-Roberts, J. 2014. Climate trends and global crop production since 1980. Science, 333: 616-620.

Los, D.A., Mironov, K.S. and Allakhverdiev, S.I. 2013. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions. Photosynthesis Research, 116: 489-509.

Lühs, W. and Friedt, W. 1994. Major oil crops. *In*: Murphy DJ (Ed.), Designer Oil Crops. VCH, Weinheim, Germany, Pp. 5-71.

Ma, Y., Dai, X., Xu, Y., Luo, W., Zheng, X., Zeng, D., Pan, Y., Lin, X., Liu, H., Zhang, D., Xiao, J., Guo, X., Xu, S., Niu, Y., Jin, J., Zhang, H., Xu, X., Li, L., Wang, W., Qian, Q., Ge, S. and Chong, K. 2015. COLD1 confers chilling tolerance in rice. Cell, 160: 1209-1221.

Mabudi Bilasvar, H., Ghassemi-Golezani, K. and Mohammadi Nassab, A.D. 2022. Seed development, oil accumulation and fatty acid composition of drought stressed rapeseed plants affected by salicylic acid and putrescine. Gesunde Pflanzen, 74(2): 333-345.

Mácová, K., Prabhullachandran, U., Štefková, M., Spyroglou, I., Pěnčík, A., Endlová, L. and Robert, H.S. 2022. Long-term high-temperature stress impacts on embryo and seed development in Brassica napus. Frontiers in Plant Science, 13: 844292.

Matsuda, O., Sakamoto, H., Hashimoto, T. and Iba, K. 2005. A temperature-sensitive mechanism that regulates post-translational stability of a plastidial omega-3 fatty acid desaturase (FAD8) in Arabidopsis leaf tissues. Journal of Biological Chemistry, 280(5): 3597-3604.

McConn, M., Hugly, S., Browse, J. and Somerville, C. 1994. A mutation at the fad8 locus of Arabidopsis identifies a second chloroplast [omega]-3 desaturase. Plant physiology, 106(4): 1609-1614.

Meier, U. 2001. BBCH Monograph: Growth stages of mono-and dicotyledonous plants. 2th Edition. Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry, 204 p.

Mir, R.R., Zaman-Allah, M., Sreenivasulu, N., Trethowan, R. and Varshney, R.K. 2012. Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. Theoretical and Applied Genetics, 125: 625-645.

Moghadam, M.S.K., Rad, A.H.S., Khodabin, G., Jalilian, A. and Bakhshandeh, E. 2022. Application of silicon for improving some physiological characteristics, seed yield, and oil quality of rapeseed genotypes under late-season drought stress. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 22(3): 2872-2890.

Mohammadi, M., Ghassemi-Golezani, K., Chaichi, M.R. and Safikhani, S. 2018. Seed oil accumulation and yield of safflower affected by water supply and harvest time. Agronomy journal, 110: 586-93.

Morrison, M.J. and Stewart, D.W. 2002. Heat stress during flowering in Summer Brassica. Crop Science, 42: 797-803.

Munir, M.A.M., Liu, G., Yousaf, B., Mian, M.M., Ali, M.U., Ahmed, R., Cheema, A.I. and Naushad, M. 2020. Contrasting effects of biochar and hydrothermally treated coal gangue on leachability, bioavailability, speciation and accumulation of heavy metals by rapeseed in copper mine tailings. Ecotoxicology and environmental safety, 191: p.110244.

Munns, R. and Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 59: 651-681.

Naidoo, G. 2013. The role of brassinosteroids in salt stress tolerance in plants. Journal of Plant Growth Regulation, 32: 1-12.

Nayidu, N., Bollina, V. and Kagale, S. 2013. Oilseed Crop Productivity Under Salt Stress. *In*: Ahmad P, Azooz M and Prasad M (Eds.), Ecophysiology and responses of plants under salt stress. Springer, New York, NY, Pp. 249-265.

Nuttall, W.F., Moulin, A.P. and Townley-Smith, L.J. 1992: Yield response of canola to nitrogen, phosphorus, precipitation and temperature. Agronomy Journal, 84: 765-768.

Otitoloju, K. 2014. Growth, yield and seed nutritional composition of groundnut (*Arachis hypogaea* LINN) under elevated level of soil salinity. Molecular Soil Biology, 5(5). 1-12.

Panta, S., Flowers, T., Lane, P.A., Doyle, R., Haros, G. and Shabala, S.N. 2014. Halophyte agriculture: Success stories. Environmental and Experimental Botany, 107: 71-83.

Parihar, P., Singh, S., Singh, R., Singh, V.P. and Prasad, S.M. 2015. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. Environmental science and pollution research, 22: 4056-4075.

Parvin, K. and Haque, M.N. 2017. Protective role of salicylic acid on salt affected broccoli plant. Journal of Agriculture and Ecology Research, 10(2): 1-10.

Paseban Eslam, B. 2009. Evaluation of physiological indices, yield and its components as screening techniques for water deficit tolerance in oilseed rape cultivars. Journal of Agricultural Science and Technology, 11: 413-422.

Pasban Eslam, B. 2013. Evaluation of seed and oil yields and their components and relationships in oilseed rape genotypes under East Azarbaijan conditions in Iran, 3(1): 53-59.

Pasban Eslam, B., Monirifar, H. and Sadeghi Bakhtavari, A.R. 2017. Morpho-physiological response of rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes to drought stress. Crop Breeding Journal, 7(2): 49-56.

Pavlović, I., Mlinarić, S., Tarkowská, D., Oklestkova, J., Novák, O., Lepeduš, H., Bok, V.V., Brkanac, S.R., Strnad, M. and Salopek-Sondi, B. 2019. Early *Brassica* crops responses to salinity stress: a comparative analysis between chinese cabbage, white cabbage, and kale. Frontiers in Plant Science, 10: 450.

Perdomo, J.A., Capó-Bauçà, S., Carmo-Silva, E. and Galmés, J. 2017. Rubisco and rubisco activase play an important role in the biochemical limitations of photosynthesis in rice, wheat, and maize under high temperature and water deficit. Frontiers in plant science, 8: 240508.

Pillai, B.V., Kagale, S. and Chellamma, S. 2011. Enhancing productivity and performance of oil seed crops under environmental stresses. *In*: crop stress and its management, Perspectives and Strategies. Dordrecht, Springer Netherlands, Pp. 139-161.

Plaut, Z., Meinzer, F.C. and Federman, E. 2000. Leaf development, transpiration and ion uptake and distribution in Sugarcane cultivars grown under salinity. Plant Soil, 218: 59-69.

Polania, J.A., Poschenrieder, C., Beebe, S. and Rao, I.M. 2016. Effective use of water and increased dry matter partitioned to grain contribute to yield of common bean improved for drought resistance. Frontiers in Plant Science, 7: 660.

Pourghayoumi, M., Bakhshi, D., Rahemi, M., Kamgar-Haghighi, A.A. and Aalami, A. 2017. The physiological responses of various pomegranate cultivars to drought stress and recovery in order to screen for drought tolerance. Scientia Horticulturae, 217: 164-172.

Powell, A.A. 1985. Impaired membrane integrity: A fundamental cause of seed quality differences in peas. *In*: Hebblethwaite PD, Heath MC and Dawkins TCK (Eds.), The Pea Crop, A basis for improvement. London, Butterworths, Pp. 383-395.

Powell, A.A. 2007. Seed vigour and its assessment. *In*: Basra AS (Ed.), Handbook of seed science and technology, Scientific Publishers, India, Pp. 603-648.

Prasad, P., Djanaguiraman, M., Perumal, R. and Ciampitti, I. 2015. Impact of high temperature stress on floret fertility and individual grain weight of grain sorghum: Sensitive stages and thresholds for temperature and duration. Frontiers in Plant Science, 6: 1-11.

Qadir, M., Oster, J.D., Schubert, S., Noble, A.D. and Sahrawat, K.L. 2007. Phytoremediation of sodic and saline-sodic soils. Advances in Agronomy, 96: 197-247.

Qin, M., Li, H., Guo, Z., Zhu, Y., Wang, R., Zhang, M., Zhang, Q., Xu, Y., Song, J., Huang, Zh. and Xu, A. 2023. Phenotypic damage and transcriptomic responses of flower buds in rapeseed (*Brassica napus* L.) under low-temperature stress. Industrial Crops and Products, 198: 116669.

Raja, M.M., Vijayalakshmi, G., Naik, M.L., Basha, P.O., Sergeant, K., Hausman, J.F. and Khan, P.S.S.V. 2019. Pollen development and

function under heat stress: from effects to responses. Acta Physiologiae Plantarum, 41(4): 47.

Rajendran, S., Priya, T.A.K., Khoo, K.S., Hoang, T.K., Ng, H.S., Munawaroh, H.S.H., Karaman, C., Orooji, Y. and Show, P.L. 2022. A critical review on various remediation approaches for heavy metal contaminants removal from contaminated soils. Chemosphere, 287: p.132369.

Rameeh, V., Rezai, A. and Saeidi, G. 2004. Study of salinity tolerance in rapeseed. Communications in soil science and plant analysis, 35(19-20): 2849-2866.

Rao, G.U., Jain A. and Shivanna, K.T. 1992: Effect of high temperature stress on Bassica pollan: viability, germination and ability to set fruits and seeds. Annals of Botany, 69: 193-198.

Rao, V.P., Sengar, R.S., Singh, S. and Sharma, V. 2015. Molecular and metabolic perspectives of sugarcane under salinity stress pressure. Progressive Agriculture, 15: 77-84.

Rashid, M., Hampton, J.G., Rolston, M.P., Khan, K.M. and Saville, D.J. 2018. Heat stress during seed development affects forage brassica (*Brassica napus* L.) seed quality. Journal of agronomy and crop science, 204(2): 147-154.

Raza, A. 2021. Eco-physiological and biochemical responses of rapeseed (*Brassica napus* L.) to abiotic stresses: consequences and mitigation strategies. Journal of Plant Growth Regulation, 40(4): 1368-1388.

Rezaei, B., Azizpour, K. and Pasban Eslam, B. 2024. Evaluation of yield components, seed yield, and oil content of promising winter oilseed rape genotypes in response to the foliar application of essential amino acids in low salinity lands around Lake Urmia. Journal of Plant Physiology and Breeding, 14(2): 115-127.

Sahoo, K.K., Tripathi, A.K., Pareek, A. and Singla-Pareek, S.L. 2013. Taming drought stress in rice through genetic engineering of transcription factors and protein kinases. Plant Stress, 7(1): 60-72.

Sajan, A.S., Pawar, K.N., Dhanaleppagol, M.S. and Briadar, B.D. 2004. Influence of water stress treatment on seed quality of sorghum genotypes. Crop Research Hisar, 27: 46-49

Samarah, N.H. 2000. Soybean yield, yield components, seed quality, dehydrin-like proteins, soluble sugars, and mineral nutrients in response to drought stress imposed prior to severe stress. A dissertation submitted to the graduate faculty in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy, Iowa State University.

Saxena, R., Tomar, R.S. and Kumar, M. 2016. Exploring nanobiotechnology to mitigate abiotic stress in crop plants. Journal of Pharmaceutical Sciences and Research, 8(9): 974.

Secchi, M.A., Fernandez, J.A., Stamm, M.J., Durrett, T., Prasad, P.V., Messina, C.D. and Ciampitti, I.A. 2023. Effects of heat and drought on canola (*Brassica napus* L.) yield, oil, and protein: A meta-analysis. Field Crops Research, 293: 108848.

Seo, P.J., Kim, M.J., Park, J.Y., Kim, S.Y., Jeon, J., Lee, Y.H., Kim, J. and Park, C.M. 2010. Cold activation of a plasma membrane-tethered NAC transcription factor induces a pathogen resistance response in Arabidopsis. The Plant Journal, 61: 661-671.

Shafighi, A., Ardakani, M.R., Rad, A.H.S., Alavifazel, M. and Rafiei, F. 2021. Grain yield and associated physiological traits of rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars under different planting dates and drought stress at the flowering stage. Italian Journal of Agronomy, 16(1): 1648.

Shaheen, S., Naseer, S., Ashraf, M. and Akram, N.A. 2013. Salt stress affects water relations, photosynthesis, and oxidative defense mechanisms in *Solanum melongena* L. Journal of Plant Interactions, 8: 85-96.

Sharma, P. and Dubey, R.S. 2005. Lead toxicity in plants. Brazilian journal of plant physiology, 17: 35-52.

Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Ramakrishnan, M., Singh Sidhu, G.P., Bali, A.S., Handa, N., Kapoor, D., Yadav, P., Khanna, K. and Bakshi, P. 2020. Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review. Journal of Plant Growth Regulation, 39(2):509-531.

Shi, Y., Ding, Y. and Yang, S. 2015. Cold signal transduction and its interplay with phytohormones during cold acclimation. Plant Cell Physiology, 56: 7-15.

Shinohara, T., Hampton, J.G. and Hill, M.J. 2006. Effects of the field environment before and after seed physiological maturity on hollow heart

occurrence in garden pea (*Pisum sativum*). New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 34: 247-255.

Singh, J., Chander Sharma, P. and Singh, V. 2021. Breeding mustard *(Brassica juncea*) for salt tolerance: problems and prospects. Brassica Breeding and Biotechnology, 3: 69-85.

Singh, B., Salaria, N., Thakur, K., Kukreja, S., Gautam, S. and Goutam, U. 2019. Functional genomic approaches to improve crop plant heat stress tolerance. f1000research, 8: 1721.

Sønsteby, A. and Heide, O.M. 2008. Temperature responses, flowering and fruit yield of the June-bearing strawberry cultivars Florence, Frida and Korona. Scientia Horticulturae, 119(1): 49 54.

Spears, J., TeKrony, D. and Egli, D. 1997. Temperature during seed filling and soybean seed germination and vigour. Seed Science and Technology, 25: 233-244.

Stefansson, B.R. 1983. *In*: Kramer JKG, Sauer FD and Pigden WJ (Eds.), High and Low Erucic Acid Rapeseed Oils. Academic, New York, Pp. 143-160.

Stefansson, B.R. and Hougen, F.W. 1964. Selection of rape plants (*Brassica napus*) with seed oil practically free of erucic acid. Canadian Journal of Plant Science, 44: 359-364

Sultan, A., Haseeb, A., LATIF, I. and GHAFOOR, A. 2025. Ameliorative role of salicylic acid on morpho-anatomy and physiology of rapeseed (Brassica napus L.) under lead stress. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 53(3): 14703-14703.

Sun, C., Feng, D., Mi, Z., Li, C., Zhang, J., Gao, Y. and Sun, J. 2017. Impacts of ridge-furrow planting on salt stress and cotton yield under drip irrigation. Water, 9: p.49.

Szczerba, A., Płażek, A., Pastuszak, J., Kopeć, P., Hornyák, M. and Dubert, F. 2021. Effect of low temperature on germination, growth, and seed yield of four soybean (*Glycine max* L.) cultivars. Agronomy, 11(4): 800.

Tesfaendrias, M.T., McDonald, M.R. and Warland, J. 2010. Consistency of long-term marketable yield of carrot and onion cultivars in muck (organic) soil in relation to seasonal weather. Canadian Journal of Plant Science, 90(5): 755-765.

Thakur, P., Kumar, S., Malik, J.A., Berger, J.D. and Nayyar, H. 2010. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. Environmental and Experimental Botany, 67(3): 429-443.

Theocharis, A., Clément, C. and Barka, E.A. 2012. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. Planta, 235: 1091-1105.

Thomashow, M.F. 2010. Molecular basis of plant cold acclimation: Insights gained from studying the CBF cold response pathway. Plant Physiology, 154: 571-577.

Tohidi-Moghaddam, H.R., Zahedi, H. and Ghooshchi, F. 2011. Oil quality of canola cultivars in response to water stress and super absorbent polymer application. Pesquisa Agropecuária Tropical. Agricultural Research in the Tropics, 41: 579-586.

Toscano, S., Ferrante, A. and Romano, D. 2019. Response of Mediterranean ornamental plants to drought stress. Horticulturae, 5(1): 6.

Valiollah, R. 2013. Effect of salinity stress on yield, component characters and nutrient compositions in rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes. Agricultura Tropica et Subtropica, 46(2): 58-63.

Vollenweider, P. and Gunthardt-Goerg, M.S. 2005. Diagnosis of abiotic and biotic stress factors using the visible symptoms in foliage. Environmental Pollution, 137: 455-465.

Wahid, A., Farooq, M., Hussain, I., Rasheed, R. and Galani, S. 2012. Responses and management of heat stress in plants. Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change, Pp. 135-157.

Walton, G., Mendham, N., Robertson, M. and Potter, T. 1999. Phenology, Physiology and Agronomy.10th international rapeseed congress, Canberra, Australia.

Wang, H., Hu, W., Wu, Q., Huang, B., Zong, L., Wang, A. and Siebecker, M.G. 2021. Effectiveness evaluation of environmentally friendly stabilizers on remediation of Cd and Pb in agricultural soils by multi-scale experiments. Journal of Cleaner Production, 311: p.127673.

Wang, X., Li, L., Wang, C., Wang, Z., Li, M., Tan, X., Zhang, L., Wang, T., Zhou, Y., Xie, X. and Qiu, S. 2025. Micro-ridge-furrow planting increases rapeseed yield and resource utilization efficiency through

optimizing field microenvironment and light-nitrogen matching. The Crop Journal, 13(2): 587-596.

Wang, C., Yang, J., Chen, W., Zhao, X. and Wang, Z. 2023. Contribution of the leaf and silique photosynthesis to the seeds yield and quality of oilseed rape (*Brassica napus* L.) in reproductive stage. Scientific Reports, 13(1): 4721.

Wang, L., Zuo, Q., Zheng, J., You, J., Yang, G. and Leng, S. 2022. Salt stress decreases seed yield and postpones growth process of canola (*Brassica napus* L.) by changing nitrogen and carbon characters. Scientific Reports, 12(1): 17884.

Waraich, E.A., Ahmad, R., Halim, A. and Aziz, T. 2012. Alleviation of temperature stress by nutrient management in crop plants: A review. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 12: 221-244.

Wilkinson, S. and Davies, W.J. 2002. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. Plant Cell Environ, 25: 195-210

Wójtowicz, M. and Wójtowicz, A. 2020. The effect of climate change on linolenic fatty acid in oilseed rape. Agronomy, 10(12): 2003.

Xu, Q.Q., Sami, A., Zhang, H., Jin, X.Z., Zheng, W.Y., Zhu, Z.Y., Wu, L.L., Lei, Y.H., Chen, Z.P., Li, Y. and Yu, Y. 2022. Combined influence of low temperature and drought on different varieties of rapeseed (*Brassica napus* L.). South African Journal of Botany, 147: 400-414.

Yadav, T., Kumar, A., Yadav, R.K., Yadav, G., Kumar, R. and Kushwaha, M. 2020. Salicylic acid and thiourea mitigate the salinity and drought stress on physiological traits governing yield in pearl millet-wheat. Saudi Journal of Biological Sciences, 27(8): 2010-2017.

Yang, C., Qiu, W., Chen, Z., Chen, W., Li, Y., Zhu, J., Rahman, S.U., Han, Z., Jiang, Y., Yang, G. and Tian, J. 2020. Phosphorus influence Cd phytoextraction in Populus stems via modulating xylem development, cell wall Cd storage and antioxidant defense. Chemosphere, 242: p.125154.

Yang, L., Wei, T., Li, S., Lv, Y., Miki, T., Yang, L. and Nagasaka, T. 2021. Immobilization persistence of Cu, Cr, Pb, Zn ions by the addition of steel slag in acidic contaminated mine soil. Journal of Hazardous Materials, 412: p.125176.

Yordanova, R. and Popova, L. 2007. Effect of exogenous treatment with salicylic acid on photosynthetic activity and antioxidant capacity of chilled wheat plants. General and Applied Plant Physiology, 33: 155-170.

Yu, L., Zhu, J., Huang, Q., Su, D., Jiang, R. and Li, H. 2014. Application of a rotation system to oilseed rape and rice fields in Cd-contaminated agricultural land to ensure food safety. Ecotoxicology and environmental safety, 108: 287-293.

Yuan, T., Gu, J., Zhou, H., Huang, F., Yang, W., Wang, S., Zhang, J., Huo, Y. and Liao, B. 2020. Translocation and accumulation of cadmium and lead in the tissues of 39 rape cultivars grown in a polluted farmland. Environmental Science and Pollution Research, 27(13): 15888-15900.

Ze, Y., Zheng, L., Zhao, X., Gui, S., Sang, X., Su, J. and Hong, F. 2013. Molecular mechanism of titanium dioxide nanoparticles-induced oxidative injury in the brain of mice. Chemosphere, 92(9): 1183-1189.

Zeng, X., Xu, Y., Jiang, J., Zhang, F., Ma, L., Wu, D., Wang, Y. and Sun, W. 2018. Identification of cold stress responsive microRNAs in two winter turnip rape (*Brassica rapa* L.) by high throughput sequencing. BMC Plant Biology, 18: 52.

Zeng, X., Zou, D., Wang, A., Zhou, Y., Liu, Y., Li, Z., Liu, F., Wang, H., Zeng, Q. and Xiao, Z. 2020. Remediation of cadmium-contaminated soils using Brassica napus: effect of nitrogen fertilizers. Journal of environmental management, 255: p.109885.

Zhao, J., Lu, Z., Wang, L. and Jin, B. 2020. Plant responses to heat stress: physiology, transcription, noncoding RNAs, and epigenetics. International journal of molecular sciences, 22(1): 117.

Zhu, J.K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. Annual Review of Plant Biology, 53: 247-273.

Zhu, J., Cai, D., Wang, J., Cao, J., Wen, Y., He, J., Zhao, L., Wang, D. and Zhang, S. 2021. Physiological and anatomical changes in two rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes under drought stress conditions. Oil Crop Science, 6: 97-104.

Zorb, C., Geilfus, C.M., Dietz, K.J. 2018. Salinity and crop yield. Plant biology, 21: 31-38.

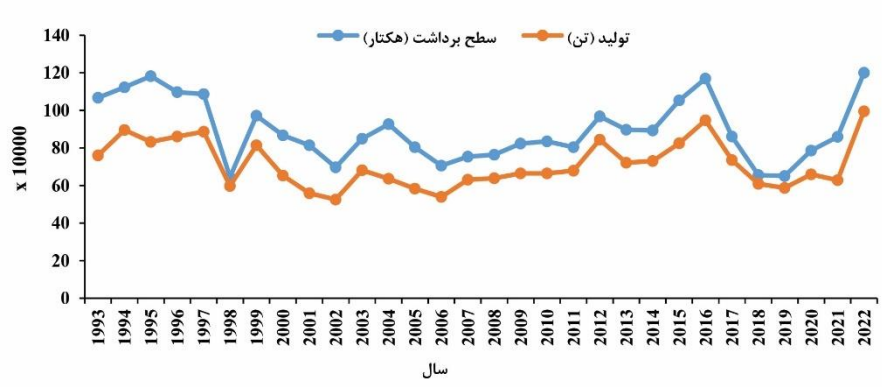

فصل دوم
گلرنگ

۲-۱ -کلیات

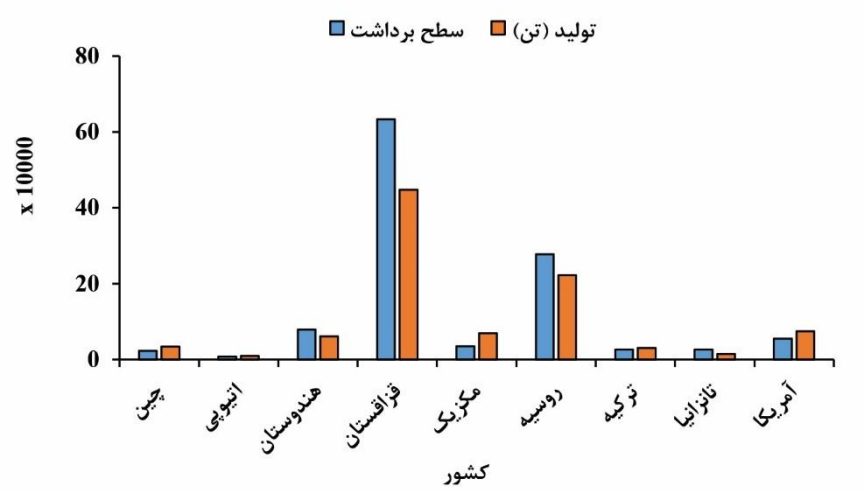
دانه روغنی گلرنگ با نام علمی *Carthamus tictorius* L. متعلق به تیره مرکبان بوده و شامل گونه‌هایی است که از ارزش دارویی و غذایی بالایی برخوردار هستند. منشأ اولیه آن عربستان است و کشت گلرنگ در ایران و کشورهایی همچون هند، پاکستان و افغانستان از قدمت بالایی برخوردار می‌باشد (زهری و هاپف، ۲۰۰۰). نام گلرنگ بسته به کشور، منطقه، زبان و کاربرد متفاوت است. Carthamus نام لاتین کلمه عربی کوآرتوم[1] یا گورتوم[2] است که اشاره به رنگ استخراج شده از گل‌های گلرنگ دارد. نام انگلیسی آن Safflower است که از اشکال مختلف Usfar، Affore، Asfiore و Saffiore به Safflower تغییر پیدا کرده است. گلرنگ از زمان‌های قدیم در هند کشت می‌شده و در کتب مقدس هند از آن به کاسومبا[3] نام برده شده است. به‌طور کلی در هند و پاکستان، کاسوم[4] و در چین، هانقوآ[5] (گل قرمز) نامیده می‌شود (ویس، ۱۹۸۳).

سطح تولید و برداشت گلرنگ در طول ۳۰ سال گذشته دچار نوسانات زیادی بوده است (شکل ۲-۱) بیشترین سطح برداشت و تولیدآن به قزاقستان، روسیه و آمریکا اختصاص دارد (شکل ۲-۲).

1- Quartum
2- Gurtum
3- Kusumba
4- Kusum
5- Hunghua

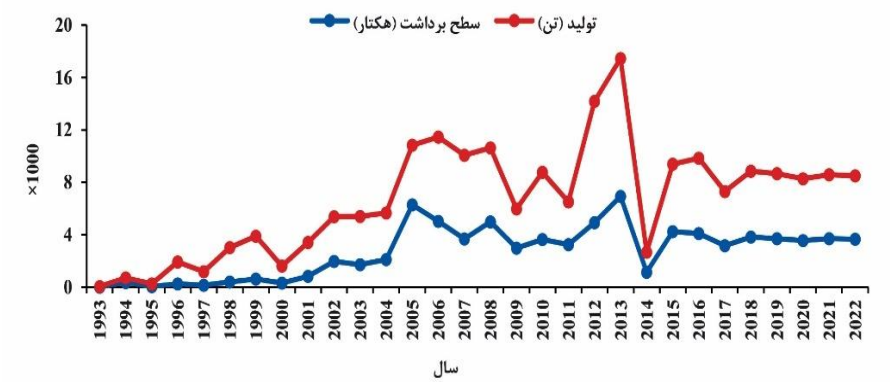


شکل ۲-۱- تغییرات سطح برداشت و تولید جهانی دانه گلرنگ در طول سال‌های ۱۹۹۳ تا ۲۰۲۲



شکل ۲-۲- برترین کشورهای تولیدکننده بذر گلرنگ

برابر آمار فائو (فائو، ۲۰۲۳) تولید گلرنگ در ایران از ۳۵۱ تن در سال ۱۳۷۳ به ۴۸۵۰ تن در سال ۱۴۰۱ رسیده است (شکل ۲-۳). ایران ازجمله کشورهایی است که کاشت برخی از دانه‌های روغنی مثل آفتابگردان، کنجد، کرچک و گلرنگ در آن قدمتی طولانی دارد. ولی باوجود آن به‌دلایل گوناگونی همچون وابستگی به واردات، عدم توجیه اقتصادی برای کشاورزان و عدم حمایت کافی دولت، مقدار تولید در سطح جهانی مطرح نبوده است.



شکل ۲-۳- تغییرات سطح برداشت و تولید بذر گلرنگ در کشور ایران طی سال‌های ۱۹۹۳ تا ۲۰۲۲

گلرنگ از حدود سه تا چهار هزار سال قبل برای استفاده از گلچه‌های آن در کشور مصر کشت می‌شده است. در قرن هجدهم از گلرنگ در ایتالیا، فرانسه و بریتانیا برای رنگ آمیزی پنیر و طعم دادن به سوسیس استفاده می‌شد. گلرنگ از زمان‌های قدیم در هند کشت می‌شده و در کتب مقدس هند از آن به کاسومبا[1] نام برده شده است. گلرنگ در هند و پاکستان، کاسوم[2] و در چین، هانقوآ[3] (گل قرمز) نامیده می‌شود (ویس، ۱۹۸۳). رنگ کارتأمین تا قرن نوزدهم، زمانی که رنگ‌های ارزان قیمت آنیلین در دسترس قرار گرفت، به‌طور گسترده برای رنگ آمیزی پارچه‌ها استفاده می‌گردید. گلرنگ در خاورمیانه، هند و آفریقا برای اثرات پاکسازی و الکسی فارمیک (پادزهر) و همچنین در روغن‌های دارویی برای تقویت تعریق و درمان تب استفاده شده است (یونژو، ۱۹۹۷؛ ویس، ۱۹۷۱).

1- Kusumba
2- Kusum
3- Hunghua

۲-۲- گیاه‌شناسی

گلرنگ گیاهی روز بلند، علفی، یک‌ساله، دیپلوئید (2n=24)، خودسازگار و متعلق به تیره آستراسه[1] و جنس *Carthamus* است. این جنس دارای ۲۵ گونه می‌باشد که به‌دلیل داشتن خارهای زیاد در برگ‌ها و برگچه‌ها، ظاهری خار مانند دارد. والدین گونه کشت شده *Carthamus tinctorius*، گونه‌های *C. oxyacanthus* و *C. persicus* هستند. مولد این دو گونه وحشی *Carthamus palaestinus* می‌باشد که محدود به صحرای فلسطین و غرب عراق است (اشری و نولز، ۱۹۶۰). گلرنگ می‌تواند ارتفاعی به طول ۳۰ تا ۱۵۰ سانتی‌متر داشته باشد. هر شاخه در این گیاه به یک ساختار کروی به نام طبق (کاپیتولوم) ختم می‌شود (داجوئه و موندل، ۱۹۹۶).

گلرنگ ریشه قوی و عمیق دارد که می‌تواند تا عمق ۲ متری در خاک نفوذ کند. این ویژگی به گیاه امکان می‌دهد تا رطوبت و عناصر غذایی را از عمق نسبتا زیاد خاک جذب کند. گلرنگ به‌دلیل داشتن ریشه عمیق، گیاهی مقاوم به خشکی است (زینلی، ۱۹۹۹). ساقه اصلی گلرنگ ایستاده، خشبی و دارای خطوط باریک طولی، توپر، کرک‌دار یا بدون کرک و در منطقه یقه تا حدودی ضخیم است. رنگ ساقه در اوایل رشد سبز بوده ولی به تدریج کم‌رنگ شده و در مرحله بلوغ به رنگ خاکستری یا کرم درمی‌آید. ساقه‌های گلرنگ پیش از مرحله طویل شدن دارای مرحله‌ای به‌صورت رزت می‌باشند که مقاومت ویژه‌ای را در برابر سرما داشته و به دمای پایین متحمل هستند (داجوئه و موندل، ۱۹۹۶).

برگ‌های گلرنگ پهن، دندانه‌دار و بدون دمبرگ است. رگبرگ‌ها در قسمت زیرین برگ کاملاً نمایان هستند (شکل ۲-۴). در بسیاری از ارقام برگ‌های اصلی واقع در بخش تحتانی بزرگ، کنگره‌دار و بدون خار می‌باشند. درصورتی‌که برگ‌های انتهایی بوته در حالت کلی کوچک، کشیده و عاری از کنگره و معمولاً خاردار هستند. البته خاردار بودن یکی از ویژگی‌های هر رقم است (داجوئه و موندل، ۱۹۹۶).

1- Asteraceae or Compositae



شکل ۲-٤- برگ گیاه گلرنگ

انتهای انشعابات ساقه به یک گل‌آذین ختم می‌شود. گل‌آذین از نوع طبق یا کاپیتول است (شکل ۲-۵) که تعداد کاپیتول‌ها و اندازه آن‌ها بسته به رقم، تراکم، حاصل‌خیزی خاک و سایر عوامل می‌تواند متغیر باشد. سطح خارجی آن پوشیده از براکت‌های فلس مانند خارداری است که حافظ گل‌ها هستند. تعداد گل‌ها در هر طبق بین ۱۰۰-۴۰ عدد گزارش شده است که این گل مرکب برعکس گیاه آفتابگردان گل‌های کناری یا زبانه‌ای ندارد. ارقام زراعی این گیاه خودبارور هستند ولی دامنه‌ای از دگرباروری نیز در این گیاه ملاحظه شده است (سینگ و نیمبکار، ۲۰۰۶).



شکل ۲-۵-گل‌آذین گیاه گلرنگ (جی‌آردی‌سی، ۲۰۱۵)

میوه این گیاه دارای یک بذر با رنگ سفید (شکل ۲-۶)، خاکستری روشن یا نقره‌ای با حدود ۳۰ تا ۴۰ درصد روغن خوراکی و ۱۵ تا ۲۰ درصد پروتئین می‌باشد (بتچارت، ۱۹۷۵). این گیاه معمولا برای تولید دانه کشت می‌شود و وزن هزار دانه آن از حدود ۳۰ تا ۴۰ گرم متغییر است. برخی از ارقام در قاعده بذر دارای رشته‌های کرک مانند به نام پاپوس هستند که وظیفه حفاظت از بذر در مقابل خسارت پرندگان را بر عهده دارند (چاماش و همکاران، ۲۰۰۵؛ موریس، ۱۹۶۸).



شکل ۲-٦- میوه گیاه گلرنگ (جی‌آردی‌سی، ۲۰۱۵).

گلرنگ دارای ارقام داخلی و خارجی می‌باشد. به‌طور کلی ارقام داخلی و محلی نسبت به ارقام خارجی دارای مقاومت بیشتر به بوته‌میری، خاردار و یا بدون خار بوده ولی دوره رشد طولانی‌تری دارند. ارقام زودرس و بدون خار برای سازگاری با شرایط خشکسالی و برداشت آسان مناسب هستند. از ارقام داخلی می‌توان به رقم محلی اصفهان، پدیده، سینا، گلدشت، صفه، فرامان، گل‌مهر، پرنیان، امیر و امید اشاره کرد. ارقام خارجی شامل ژیلا، نبراسکا ۱۰، پاسفیک، یوت، فریو، US 10، US 1، Oleic Leed و ارقام هندی نیز Dsh-129، Mkh-11، Nari-nh-1 و Nari-nh-15 می‌باشند.

روغن گلرنگ حدود ۵۰ سال است که به‌صورت تجاری و صادراتی تولید می‌شود، ابتدا به‌عنوان منبع روغن برای صنعت رنگ تولید می‌شد. امروزه به‌عنوان روغن خوراکی برای پخت و پز، مارگارین و روغن سالاد در بیش از ۶۰ کشور جهان تولید می‌شود. بیش از ۲۰۰ ترکیب در روغن گونه *C. tinctorius* شناسایی شده است و رایج‌ترین آن‌ها فلاونوئیدها، گلیکوزیدهای فنیل اتانوئیدی، کومارین‌ها، اسیدهای چرب، استروئیدها و پلی‌ساکاریدها هستند (فان، ۲۰۰۹). محتوای روغن دانه‌ها مشابه روغن زیتون است و براساس جدول ۲-۱ شامل لینولئیک‌اسید، اولئیک‌اسید و لینولنیک‌اسید است (ارسلان و کوچوک، ۲۰۰۵). لینولئیک‌اسید روغن گلرنگ به‌طور قابل توجهی بیشتر از روغن‌های آفتابگردان، ذرت، سویا، پنبه‌دانه، بادام‌زمینی و روغن زیتون است (وایت، ۲۰۰۷). این روغن عمدتاً برای محصولات روغن خوراکی مانند روغن سالاد و مارگارین، حاوی اسیدهای چرب غیراشباع زیاد، کمک به کاهش کلسترول خون و مشکلات مربوط به قلب و گردش خون استفاده می‌شود (گوپتا و سینگ، ۲۰۲۴). گونه‌های گلرنگ دارای اولئیک‌اسید بالا ممکن است به‌عنوان روغن پخت و پز پایدار در برابر حرارت و برای سرخ کردن چیپس سیب‌زمینی و سیب‌زمینی سرخ‌کرده استفاده شوند (ادجونو و همکاران، ۲۰۲۵).

جدول ۲-۱- ترکیبات اسیدچرب موجود در روغن دانه گلرنگ.

ترکیبات	درصد
لینولئیک‌اسید	۸۰-۷۰
اولئیک‌اسید	۸-۶
لینولنیک‌اسید	۶-۱
پالمیتیک‌اسید	۸-۵
استئاریک‌اسید	۳-۲

۲-۳- اکولوژیکی

گلرنگ محصولی با پتانسیل بالا و سازگاری جهانی است که می‌توان آن را در بیشتر مناطق زراعی جهان بین عرض‌های جغرافیایی ۵۰ تا ۲۳ درجه در هر دو نیمکره شمالی و جنوبی کشت کرد. توانایی گلرنگ در تولید علوفه، استفاده بهینه از رطوبت خاک با داشتن ریشه قوی، محتوای روغن بهبود یافته و قابلیت آن برای تولید درصد بالاتری از روغن‌های لینولئیک و اولئیک، دانه روغنی گلرنگ را به زراعتی مناسب در زمینه تولید دانه‌های روغنی تبدیل کرده است (جیلبرت، ۲۰۰۸؛ کریستو و الکسوپولو، ۲۰۱۲). گزارش شده است که کشت مخلوط نواری گلرنگ و باقلا ضمن افزایش ارزش برابری زمین نسبت به تک کشتی هر یک از اجزای ترکیب مخلوط، باعث کاهش مصرف کود شیمیایی نسبت به تک کشتی آن‌ها گردید (سعیدی و همکاران، ۲۰۱۸). بنابراین کشت مخلوط به‌عنوان روشی برای پایداری تولید و کاهش ریسک زراعت قابل توصیه به‌نظر می‌رسد.

به‌طور کلی روند رشد گلرنگ نسبتاً کند است. کمینه دمای موردنظر برای جوانه‌زنی بذر گلرنگ ۴/۴ درجه سانتی‌گراد و دمای بهینه برای جوانه‌زنی ۱۵/۶ درجه سانتی‌گراد گزارش شده است (کوچ، ۲۰۲۵). این دوره رشد کند به نام دوره رزت نامیده می‌شود که می‌تواند از ۲۰ تا ۳۵ روز متغیر باشد که در آن برگ‌های متعددی در پایه ساقه تولید می‌شوند. در مرحله روزت (شکل ۲-۷)، نقطه رشد گیاه گلرنگ جوان توسط لایه‌های متعدد برگ‌های جوان و پریموردیای برگ از سرما محافظت می‌شود و دمای پایین تا ۷- درجه سانتی‌گراد را تحمل می‌کند (امونگور و همکاران، ۲۰۱۷). واریته‌هایی که بی‌خار هستند، برای برداشت دستی از قسمت‌های گل و دانه‌ها در مناطق جغرافیایی خاص (مانند چین، مناطق غیرسنتی هند) ایجادشده‌اند (داجوئه و موندل، ۱۹۹۶). گلرنگ عموماً از نظر طول روز خنثی است. بااین‌حال، منشأ واریته‌ها در این رابطه بسیار مهم می‌باشد. گونه‌های تابستانی از مناطق معتدل که در روزهای کوتاه‌تر به‌عنوان محصول زمستانه در مناطق نیمه گرمسیری یا گرمسیری کاشته می‌شوند، دارای دوره رزت بسیار طولانی (چند

ماه) با دوره رشد طولانی هستند. تا زمانی که ذخایر رطوبتی خاک در دسترس گیاه باشد، گلرنگ تراکم کاشت پایین را با افزایش شاخه‌ها و سایر اجزای عملکرد جبران می‌کند (داجوئه و موندل، ۱۹۹۶). پس از اتمام این دوره (رزت)، رشد ساقه و شاخه‌ها شروع می‌شود. هر شاخه سرهای گل‌دار تولید می‌کند که طبق یا کاپیتول نامیده می‌شود و دارای یک نوع گل آذین مرکب است. هر کاپیتول از چندین گل تشکیل شده است که تعداد آن‌ها از ۲۰ تا ۲۵۰ عدد متغیر است (سینگ و نیمبکار، ۲۰۰۶).



شکل ۲-۷- مرحله روزت گیاه گلرنگ (بایتیکن و بابااوغلو، ۲۰۲۱)

دوره گل‌دهی در گلرنگ به مدت حدود یک ماه ادامه دارد. گل‌های کارتاموس زرد کم‌رنگ تا متمایل به نارنجی هستند (محمدی و توکلی، ۲۰۱۵) و گل‌ها توسط براکته‌ها محصور شده‌اند. گلچه‌ها خود گرده‌افشان هستند اما زنبورها یا سایر حشرات می‌توانند میزان دگرگرده‌افشانی را افزایش دهند (داجوئه و موندل، ۱۹۹۶). استفاده از گلبرگ‌ها به‌عنوان رنگ طبیعی خوراکی مرسوم است. این گیاه دانه‌های سفید، براق و صاف تولید می‌کند که دارای پریکارپ ضخیم به نام آکن هستند (سینگ و نیمبکار، ۲۰۰۶). کاپیتول رشد یافته حاوی ۱۵ تا ۳۰ و یا بیشتر آکن است که از ۴ تا ۵ هفته پس از گل‌دهی به بلوغ می‌رسند. یک آکن بالغ واریته‌های معمولی حدودا از ۳۳ تا ۶۰ درصد پوسته و ۴۰ تا ۶۷ درصد هسته تشکیل شده است و محتوای روغن از ۲۰ تا ۴۵ درصد متغیر است. گلرنگ در

۳۰ تا ۳۵ روز از زمان پایان گل‌دهی به بلوغ می‌رسد. گلرنگ دارای سیستم ریشه‌ای است که در خاک‌هایی با عمق مناسب درحدود دو متر رشد می‌کند و به استخراج آب و مواد مغذی از لایه‌های عمیق‌تر خاک کمک می‌کند (داجوئه و موندل، ۱۹۹۶). حداقل دوره رشد لازم برای زراعت گلرنگ بهاره ۱۴۰-۱۱۰ روز و در زراعت پاییزه بیش از ۲۰۰ روز می‌باشد (جباری و همکاران، ۱۴۰۲).

۲-٤- فیزیولوژی

تیپ متابولیک گلرنگ سه کربنه (C_3) بوده و متحمل به‌خشکی و تنش شوری است (جاوید و همکاران، ۲۰۱۳). گلرنگ سازگاری بالایی به شرایط محیطی مختلف دارد. دلایل آن داشتن قابلیت ریشه‌زایی عمیق، توان بالا در جذب آب از خاک و تجمع اسمولیت‌های مختلف است. در گلرنگ نقش فتوسنتزی برگ‌های یک سوم بالایی بوته و طبق‌ها در پرشدن دانه برجسته‌تر از سایر لایه‌های برگی و بخش‌های گیاه است (حضرتی و همکاران، ۱۴۰۱). بنابراین بروز تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه با آسیب به عملکرد فتوسنتزی بخش‌های مذکور گیاه، بیشترین کاهش را در عملکرد دانه باعث می‌شود. آستانه تحمل به شوری گلرنگ بالا بوده (۷/۵ دسی‌زیمنس بر متر) و آستانه کاهش عملکرد آن حدود ۶ دسی‌زیمنس بر متر می‌باشد (امیدی و جاویدفر، ۱۳۹۱). ریشه‌های قوی، مستقیم و توسعه یافته و همچنین تعداد زیاد ریشه‌های جانبی در گیاه گلرنگ یکی از عوامل مهم در ایجاد تحمل به‌خشکی در این گیاه می‌باشد (فنایی و اکبری‌مقدم، ۱۳۹۵). همچنین دوری قسمت فعال ریشه‌ها از محل تجمع املاحی که در سطح خاک در نتیجه تعرق جمع شده‌اند، باعث افزایش توان گیاه گلرنگ در برابر تنش شوری می‌گردد. گلرنگ نسبت به سایر گیاهان دانه روغنی، تحمل بیشتری در برابر تنش‌های خشکی و شوری دارد. گلرنگ گیاهی متحمل به فلزات سنگین است و می‌تواند به‌عنوان گیاه بیش انباشتگر[1] برای سرب، کادمیم و روی معرفی شود. بدیهی است که تنش‌های غیرزیستی و

1- Hyperaccumulator plant

زیستی بر رشد، نمو و عملکرد محصول گلرنگ اثر معنی‌داری دارند. تنش‌های غیرزیستی که به بهره‌وری محصول اثر دارند شامل دماهای شدید (گرما و سرما)، خشکی، شوری، کمبود مواد مغذی و سمیت فلزات سنگین هستند. تخمین زده می‌شود این تنش‌ها عملکرد محصول را بیش از ۵۰ درصد کاهش دهند (هوشمندفر و طهرانی، ۱۳۸۷).

۲-۵- تنش کمبود آب

خشکی شایع‌ترین تنش محیطی است که به‌طور تقریبی ۲۵ درصد از اراضی زراعی جهان را دچار محدودیت کرده است (اولاگونجو و همکاران، ۲۰۱۵). گیاهان از روش‌های گوناگونی برای مقابله با شرایط کمبود آب مانند فرار[1]، اجتناب[2] و تحمل[3] استفاده می‌کنند (فانگ و شیونگ، ۲۰۱۵). اثرات اولیه خشکی کاهش محتوای آب در سطوح سلولی، بافتی و اندام گیاه است. همچنین تنش خشکی باعث واکنش‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ازجمله مهار تقسیم سلولی، بسته شدن روزنه‌ها، کاهش فتوسنتز و القای گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) می‌شود (آنجوم و همکاران، ۲۰۱۱). گلرنگ به‌دلیل داشتن ریشه‌های طویل و توانایی جذب رطوبت از اعماق خاک به‌عنوان یک گیاه متحمل به کم‌آبی شناخته شده است (پاسبان اسلام و همکاران، ۲۰۲۴). تنش غرقابی به‌عنوان یکی از تنش‌های غیرزیستی محدودکننده رشد و عملکرد گیاهان زراعی در بسیاری از مناطق جهان است. این تنش با تأثیر بر تبادلات گازی، انتشار دی‌اکسید کربن به برگ و همچنین تعرق را کاهش داده و به‌دنبال آن جذب غیرفعال آب نیز کاهش می‌یابد (بوربوری و لاکووا، ۲۰۲۵). جذب ناکافی عناصر غذایی توسط ریشه منجر به پیری زودرس برگ و کاهش ظرفیت فتوسنتزی گیاه می‌شود (زنگ و همکاران، ۲۰۱۵). در همین حال، اختلال در انتقال مواد فتوسنتزی سبب کوتاه شدن دوره پرشدن و درنهایت کاهش عملکرد دانه می‌شود (گراسینیت و همکاران، ۲۰۰۷). علاوه‌بر این، گیاه به‌منظور

1- Drought escape
2- Drought avoidance
3- Drought tolerance

حفظ بقای خود مسیر مصرف انرژی برای رشد را تغییر می‌دهد و این امر منجر به کاهش رشد، ارتفاع بوته و عملکرد دانه گیاهان گلرنگ می‌گردد (تیان و همکاران، ۲۰۲۱). نتایج مطالعه اثرات تنش خشکی در طول دوره پرشدن دانه گلرنگ نشان داد که تنش با کاهش معنی‌دار مقدار نسبی آب برگ، قطر طبق، تعداد طبق در بوته و تعداد دانه در طبق باعث کاهش عملکرد دانه گردید (پاسبان اسلام، ۱۳۹۰). در این بررسی بین ارقام و ژنوتیپ‌های مورد مطالعه تنوع معنی‌داری از نظر حفظ نسبی عملکرد دانه در شرایط کمبود آب دیده شد و رقم پدیده و ورامین از عملکرد دانه و روغن قابل قبولی برخوردار بودند. آب ازعوامل محیطی کلیدی موثر بر جوانه‌زنی بذر و استقرار گیاهچه است و نقش مهمی در تعیین توزیع پوشش گیاهی دارد. در میان تنش‌های غیرزیستی، تنش خشکی به‌عنوان دسترسی ناکافی به آب برای مدت طولانی تعریف می‌شود. برای مقابله با این تنش، اولین واکنش یک گونه گیاهی، درک سیگنال‌های تنش توسط سلول‌های گیاهی است (یانگ و همکاران، ۲۰۲۱). سیگنال‌ها عموماً با ژن‌های متعدد و مسیرهای سیگنال‌دهی سلولی مرتبط هستند که پاسخ‌های مولکولی و فیزیو- مورفولوژیکی را بیشتر تعدیل می‌کنند. مسیرهای سیگنال‌دهی با دریافت تنش توسط هیستیدین کیناز (گیرنده غشای پلاسمایی) شروع می‌شود (نونگپیور و همکاران، ۲۰۱۲). در گلرنگ، هیستیدین کیناز حاوی پروتئین CtHCT است که بیان ژن را فعال می‌کند و باعث ایجاد اختلال در سطح کلسیم (Ca^{2+}) درون سلولی و فعال شدن فرایند فسفوریلاسیون[۱] می‌شود (سان و همکاران، ۲۰۲۱). کلسیم به‌عنوان پیام‌رسان ضروری در مسیرهای سیگنالینگ، گونه‌های گیاهی را قادر می‌سازد تا با تغییرات محیط اطراف خود سازگار شوند. گیاهان با افزایش غلظت Ca^{2+} داخل سلولی تغییرات را درک می‌کنند. افزایش غلظت Ca^{2+} داخل سلولی به‌طور لحظه‌ای یا پس از یک تأخیر زمانی، در بخش‌هایی مانند سیتوسول، کلروپلاست، میتوکندری و هسته رخ می‌دهد. تغییرات غلظت Ca^{2+} سلولی توسط حسگرهای کلسیم،

۱ – یک فرایند انتقال انرژی است. انرژی مورد نیاز از مولکولی به نام ATP (آدنوزین تری فسفات) که نتیجه نهایی فرایند تنفس سلولی است به‌دست می‌آید.

ازجملـه کالمودولین‌هـا[1] (CaMs) شناسـایی می‌شـوند. پروتئین‌هـای شـبه کـالمودولین (CMLs)، پروتئین‌های شبه کلسینورین (CBLs) و پروتئین‌های وابسـته بـه کلسـیم کینازهـا (CDPKs/CPKs) بیشـتر رویـدادهای بیـان ژن و فسفوریلاسـیون پـروتئین را هـدف قـرار می‌دهنـد. CaMs هـا، CBL هـا و CML هـا گـروه‌هـایی از پـروتئین‌هـای حسـگر هسـتند، درحالی که CPK ها به‌عنوان پاسخ دهنده حسگر عمل می‌کنند و دارای فعالیت‌های اتصال به Ca^{2+} و کینازها هستند (سالیان و همکاران، ۲۰۱۵). CaMs پروتئین‌های کوچکی هستند (~۱۷ کیلو دالتون) که در سطح سـاختاری بـه خـوبی مـورد مطالعـه قـرار گرفتـه‌انـد (دای، ۲۰۰۳). CMLs و CaMs نقش عملکردی در فراینـد رشـد و پاسـخ بـه تنش‌هـای مختلـف دارند. در شرایط خشـکی، شـوری و سـرما، سـطح بیـان CamMs و CMLs در گونـه‌های گیاهی به‌طور قابل توجهی افزایش نشان داده است. علاوه‌بر این، شواهدی وجود دارد کـه CaMs و CMLs با پروتئین‌های هدف تعامل دارند تا سازگاری‌های تنش را به‌طور مثبـت یا منفی تنظیم کنند (عبدالحمیـد و همکـاران، ۲۰۲۴). CAMTA بـه‌عنـوان یـک پـروتئین پاسخگو به سـیگنال عمـل کـرده و بـه دمـای بـالا، تـنش یـونی و اسـمزی حسـاس هسـتند. CAMTA توالی ژن هدف را از طریق دامنه CG-1 تشخیص داده و مسـتقیماً بـه آن متصـل می‌شـود و درنتیجـه بیـان آن را تنظـیم مـی‌کنـد (داس و همکـاران، ۲۰۲۵). CPK سـومین قسمت کمپلکس‌های حسـگر کلسـیم در گیاهـان هسـتند. همچنـین آن‌هـا پاسـخ‌دهنـدگان حسگر با توانایی خود اصلاحی از طریق عمل آنزیمی نیز می‌باشند. این نشان مـی‌دهـد کـه CPK در سنجش کلسیم نقش دارد. به‌علاوه به فراینـد فسفوریلاسـیون پاسـخ مـی‌دهنـد تـا نشانه‌های تنش را رمزگذاری کنند (یانگ و همکاران، ۲۰۲۱). CPK پروتئین‌هـای مونـومر و بسیار حفاظت شده هستند که در رشـد و نمـو گیـاه، دفـاع، سـیگنال‌دهـی تـنش و تنظـیم پروتئازوم‌ها نقش دارند (دکوما و همکـاران، ۲۰۲۲). ایـن پـروتئین‌هـا تنش‌هـای شـوری و خشکی را به‌طور مثبت یا منفی تنظیم می‌کنن. در گیاه کلزا، ۲۵ پروتئین مونـومری (CPK)

۱ – پروتئین تنظیم‌کننده کلسیم می‌باشد.

شناسایی شده است و BnCPK4 با پروتئین فسفاتاز (PP2C) برای تنظیم فاکتورهای رونویسی پاسخگو به ABA، مانند ABF1 و ABF4 در طول تنش خشکی تعامل دارد. CPK مسئول کنترل مسیرهای سیگنالینگ ABA و Ca^{2+} به‌منظور تنظیم حرکات روزنه‌ای تحت تنش خشکی هستند. بیان بیش از حد CPK4 موجب افزایش حساسیت ABA در طول جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه نیز می‌شود (آتیف و همکاران، ۲۰۱۹).

نقش سیستم یوبیکوئیتین[1] در تنظیم ساختار پروتئین به‌عنوان استراتژی بقای گیاه و بهبود سازگاری با تنش‌های مختلف محیطی شناسایی شده است. مطالعات مرتبط با تنش در گیاه گلرنگ نشان داد که بسیاری از لیگازهای یوبیکوئیتین بیان صفات را در گیاهانی که به تنش‌های غیرزیستی، عمدتاً خشکی متحمل هستند، کنترل می‌کنند (هوانگ و همکاران، ۲۰۲۳). یوبیکوئیتین، مکانیسمی است که در آن مولکول یوبیکوئیتین با یک بستر پروتئینی متصل و ترکیب می‌شود. اتصال پروتئین با یوبیکوئیتین با کمک سه آنزیم انجام می‌شود: E_1 (فعال‌سازی)، E_2 (ترکیب) و E_3 (بسته شدن). آنزیم E_1 مسئول فعال‌شدن یوبیکوئیتین است، E_2 یک آنزیم مزدوج‌کننده است درحالی‌که E_3 آنزیم لیگاز است (جانسون و همکاران، ۲۰۰۴؛ کسترو وهمکاران، ۲۰۱۲). لیگازهای E_3 ممکن است با هدف قرار دادن فاکتورهای رونویسی (TFs)، فعالیت رونویسی را مهار کنند و در غیاب تنش، تخریب آن‌ها را تحریک کنند. E_3 ها برخی ژن‌های مسئول در تنش خشکی مانند Ring-Domain-Ligase 1 (RGLG1) RGLG2 (مسئول القای اتیلن) را تنظیم می‌کنند (چنگ و همکاران، ۲۰۱۲) E3 همچنین با تنظیم سطح آکواپورین[2] در گیاهان، نقش حیاتی در تحمل به خشکی ایفا می‌کنند (لی و همکاران، ۲۰۰۹). ژن جهش یافته Eceriferum9 (cer9) در لیگاز یوبیکوئیتین E_3 به‌دلیل افزودن کوتین، یک ماده مومی شکل در کوتیکول گیاهان تولید و به کاهش تعرق آب کمک می‌کند تا تحمل به‌خشکی

1- Ubiquitin

۲ – آکواپورین‌ها یا منافذ آبی خانواده‌ای از پروتئین‌های غشایی سرتاسری هستند که عمدتاً منافذی برای عبور مولکول‌های آب از غشای سلول فراهم می‌کنند.

بهتری داشته باشند (ژائو و همکاران، ۲۰۱۴). تعدادی از مطالعات ثابت کردند که ارتباط قوی بین یوبیکوئیتین، سیگنال‌دهی ABA و تحمل به خشکی وجود دارد. محققان دریافتند که یوبیکوئیتینین نقش مثبتی بر بیوسنتز آبسیزیک‌اسید دارد که تحمل به خشکی را افزایش می‌دهد (هوانگ و همکاران، ۲۰۲۳).

آلدوز ردوکتاز[1] یکی از آنزیم‌های کلیدی مسیر متابولیک پلیول[2] (Polyol) وابسته به NADPH است که شکل آلدهیدی گلوکز به سوربیتول را کاتالیز می‌کند و نقش فعالی در ساخت تنظیم‌کننده‌های اسمزی، سرکوب پراکسیداسیون لیپیدی و سم‌زدایی ROS در شرایط تنش را دارد (تانگ و همکاران، ۲۰۱۲). کمبود آب در گیاه گلرنگ با ایجاد اختلال در تمام اجزای اصلی فتوسنتز، تأثیر مستقیمی بر کارآیی فتوسنتز دارد و سایر فرایندهای متابولیکی اولیه مانند متابولیسم کربوهیدرات را تحت تأثیر قرار می‌دهد (دآلمیدا سیلوا و همکاران، ۲۰۲۳). کاهش فعالیت ATPase باعث خاموش شدن غیرفتوشیمیایی می‌شود که از دستگاه فتوسنتزی در برابر آسیب نوری ناشی از تنش خشکی محافظت می‌کند (تامبارینو و همکاران، ۲۰۱۷). بااین‌حال، ژنوتیپ‌های مقاوم گلرنگ ممکن است ساخت ATP لازم را با افزایش جریان الکترون حلقوی علیرغم کاهش تجمع ATPase در شرایط تنش فراهم کنند. افزایش فعالیت ATPase به‌دنبال آبیاری مجدد، نقش احتمالی آن‌ها را در فرایند سلولی برای برآوردن تقاضای انرژی و کاهش اثر تنش با افزایش عرضه ATP نشان می‌دهد. همچنین، افزایش فراوانی این آنزیم‌ها به‌دنبال آبیاری مزرعه، می‌تواند با نیاز به انرژی اضافی برای ترمیم آسیب‌های ناشی از تنش مرتبط باشد (چولها اردال و همکاران، ۲۰۲۱). متابولیسم پروتئین با تجمع متفاوت در تیمارها از پروتئین‌های دخیل در ساخت پروتئین (رونویسی و ترجمه)، ذخیره‌سازی و پروتئولیز تشکیل شده است. تجمع سیستئین سنتاز-CS که مرحله نهایی بیوسنتز سیستئین را کاتالیز می‌کند، در خشکی ۷۴ درصد کاهش می‌یابد درحالی‌که در

1- ALR

۲ – به مولکول‌هایی که حاوی دو یا تعداد بیشتری گروه هیدروکسیل باشند، اطلاق می‌شود.

پس از آبیاری مجدد، حدود ۳ برابر افزایش نشان داده است (تامبورینو و همکاران، ۲۰۱۷). کاهش بیوسنتز پروتئین سیستئین می‌تواند از کاهش جذب گوگرد و تشکیل گلوتاتیون، متیونین و متابولیت‌های ثانویه سولفوره در شرایط خشکی پشتیبانی کند (هونگ و همکاران، ۲۰۲۱). در شرایط تنش ممکن است برخی پروتئین‌ها به‌جای تجزیه در واکوئل برای استفاده در صورت نیاز ذخیره شوند (بادووایس و وینر، ۲۰۱۴). همچنین، این پروتئین‌ها ممکن است برای تولید انرژی مورد نیاز و یا برای ترمیم هرگونه آسیب پس از آبیاری به‌کار روند. پروتئین‌های مرتبط با پروتئولیز که برای حفظ هموستاز پروتئین سلولی ضروری هستند، پروتئین‌های آسیب دیده در تنش را تجزیه می‌کنند (زادرازنیک و همکاران، ۲۰۱۳). تجمع پروتئازوم ممکن است به نقش کلیدی در تخریب پروتئین‌های آسیب دیده یا ناکارآمد در رقم متحمل دلالت کند. هنگامی که گیاهان در معرض تنش‌های محیطی مانند خشکی قرار می‌گیرند، مکانیسم‌های پیچیده‌ای ایجاد می‌کنند و متابولیسم و رشد خود را براساس تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی دوباره برنامه‌ریزی می‌کنند (کلایز و اینزه، ۲۰۱۳). ویژگی‌های تحمل به‌خشکی در گیاه گلرنگ از طریق صفات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی و وزن تر اندام هوایی، تحت تنش خشکی تضعیف می‌شوند. این امر ممکن است با سرکوب گسترش و رشد سلولی ناشی از کاهش فشار تورژسانسی همراه باشد.

آبسیزیک‌اسید (ABA) یک کاروتنوئید کوچک مشتق شده از سزکوئی‌ترپن‌ها است و مسیرهای بیوسنتزی و سیگنالینگ آن تقریباً در تمام مراحل آنزیمی از طریق رویکردهای مولکولی- ژنتیکی، بیوشیمیایی و دارویی به‌طور گسترده مورد مطالعه قرار گرفته است (نامبارا و ماریونپول، ۲۰۰۵). علاوه‌بر گیاهان، ABA توسط قارچ‌های بیماریزای گیاهی نیز با استفاده از دو مسیر مجزا ساخته می‌شود. مسیر مستقیم توسط قارچ‌های بیماری‌زای گیاهی از طریق مسیرهای موالونات و مسیر کاروتنوئید برای ساخت ABA در گیاهان استفاده می‌شود که به‌عنوان مسیری غیرمستقیم شناخته شده است (لیونز و همکاران، ۲۰۱۷). ABA نقش حیاتی در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی دارد، به‌ویژه در محیط‌های

خشک که گونه‌های گیاهی سطح سلولی ABA را برای مقابله با تنش خشکی بالا می‌برند. تحت تنش خشکی، ژن NCED3 یکی از عوامل اصلی تولید ABA در گیاهان می‌باشد (ساتو و همکاران، ۲۰۱۸). در گیاهان گلرنگ، برای مقابله با شرایط کمبود آب، ABA به‌عنوان یک جزء تنظیم‌کننده مرکزی عمل کرده و حرکت روزنه‌ها را تنظیم می کند (چن و همکاران، ۲۰۲۵). برای غلبه بر اختلالات ناشی از خشکی، گیاهان می‌توانند به سرعت ABA تولید کنند که موجب بسته شدن روزنه‌ها می‌شود. حساسیت ABA توسط آنزیم Farnesyl-Transferase (FTA)، که تنظیم‌کننده اساسی سلول‌های محافظ می‌باشد تنظیم می‌شود (سنتری و همکاران، ۲۰۰۸). تنش‌های محیطی باعث ایجاد پروتئین‌های متصل به DREB[1]، پاسخ‌دهنده به کم‌آبی می‌شوند که اعضای فاکتورهای رونویسی خانواده AP2/ERF هستند (یوفی و همکاران، ۲۰۲۴). در گیاه گلرنگ، ۱۸۷ ژن AP2/ERF شناسایی شده است که DREB2A نقشی اساسی در القای بسیاری از ژن‌های کدکننده پروتئین‌هایی دارد که تحمل گیاهان را در برابر تنش‌های غیرزیستی افزایش می‌دهند (چن و همکاران، ۲۰۰۷).

گیاهان مکانیسم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی را برای از بین بردن اکسیژن‌های فعال (ROS) ناشی از خشکسالی فعال می‌کنند. چن و همکاران (۲۰۲۵) گزارش کردند که فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در ارقام گلرنگ مقاوم به‌خشکی در طول تنش خشکی بیشتر بوده است. فلاونوئیدها گروهی از متابولیت‌های ثانویه هستند که از طریق مسیر فنیل پروپانوئید ساخته می‌شوند. فلاونوئیدها نقش کلیدی در حفاظت از تنش در گیاهان گلرنگ دارند. این ترکیبات به‌عنوان عوامل آنتی‌اکسیدانی با از بین بردن ROS در سلول‌ها عمل می‌کنند. توانایی آنتی‌اکسیدانی آن‌ها به پتانسیل کاهش رادیکال‌های آزاد بستگی دارد (خیان و همکاران، ۲۰۲۲). برخی از انواع رنگدانه‌های محلول در آب که از فلاونوئیدها با مسیر شیکیمیک‌اسید[2] تولید می‌شوند، آنتوسیانین هستند. گیاهان گلرنگ در

۱ – یکی از بزرگترین خانواده‌های فاکتورهای رونویسی در گیاهان می‌باشند.

2 - Shikimic acid

شرایط تنش‌زا به منظور محافظت از سلول، آنتوسیانین تولید می‌کنند (شاکی و همکاران، ۲۰۱۸). محققان با ارزیابی اثرات تنش خشکی روی گلرنگ دریافتند که کربوهیدرات‌ها نیز در بافت‌های این گیاه در شرایط تنش انباشته می‌شوند. عملکردهای اصلی کربوهیدرات‌ها ذخیره کربن، مهار رادیکال‌های آزاد و تنظیم اسمزی است (ماولیان و همکاران، ۲۰۲۱). محتوای کربوهیدرات بالا در شرایط تنش از آسیب اکسیداتیو در سلول‌ها جلوگیری می‌کند. آن‌ها همچنین به حفظ ساختار پروتئین‌ها نیز کمک می‌کنند (حسن‌پور و همکاران، ۲۰۱۳).

تنش اسمزی به‌دلیل کاهش توانایی جذب آب توسط گیاهان در شرایط تنش خشکی ایجاد می‌شود. تجمع پرولین ممکن است به‌دلیل ساخت یا تخریب پروتئین در سلول اتفاق بیفتد. جاوید و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند که کاهش محتوای کلروفیل باعث افزایش تجمع پرولین در گیاه گلرنگ تحت شرایط تنش خشکی گردید. لازم به توضیح است که پرولین و کلروفیل دارای پیش‌سازهای یکسانی (سنتز شده از گلوتامات) هستند (یو و همکاران، ۲۰۱۰). نتایج نشان داده‌اند که محتوای مالون‌دی‌آلدهید (MDA)، قندهای محلول، آنتی‌اکسیدآن‌های آنزیمی و غیرآنزیمی و هیدروژن‌پراکسید (H_2O_2) ژنوتیپ‌های گلرنگ به‌طور قابل توجهی با تنش خشکی افزایش می‌یابند (خسروشاهی و همکاران، ۲۰۱۸). مسیر اصلی گیاهان برای حفظ فعالیت‌های متابولیکی طبیعی در شرایط تنش خشکی، تنظیم اسمزی است. برخی از محققان (خیری و همکاران، ۲۰۲۰؛ تیپسوامی و همکاران، ۲۰۱۳) بیان پروتئین‌های مختلفی ازجمله دهیدرین (DHN) و پروتئین‌های جنین‌زایی (LEA) را به‌عنوان تنظیم‌کننده هموستازی سلول در گیاه گلرنگ گزارش کرده‌اند. تحت تنش خشکی، LEA در حفظ اجزای سلولی نقش دارد (ماگوانگا و همکاران، ۲۰۱۸). پرولین و گلایسین بتائین مهم‌ترین املاح آلی هستند که نقش چند عملکردی در دفاع گیاهان برای مقابله با تنش‌ها دارند. ثابت شده است که گلرنگ به‌دلیل داشتن پرولین و گلایسین بتائین بیشتر به تنش خشکی مقاوم است (نظر و همکاران، ۲۰۲۰).

هنگـامی کـه تـنش خشـکی رخ مـی‌دهـد، ژن‌هـای مختلفـی در انتقـال سـیگنال‌هـای خشکسالی القا می‌شوند که شامل شبکه‌های پیچیده‌ای از واکنش‌هـای پـروتئین- پـروتئین، فاکتورهای رونویسی (TFs) و پروموترها هستند (لیـو و همکـاران، ۲۰۱۵). پـروتئین‌هـای DELLAشامل یک کلاس از سرکوبگرهای سـیگنال GA ماننـد Repressor of Gal-3 (RGA)، GA-Insensitive (GAI)،RGA-Like1 (RGL1)، RGA-Like2 (RGL2) و RGA-Like3(RGL3) هستند (چـن و همکـاران، ۲۰۱۲). مطالعـات نشـان داده اسـت کـه تجمع DELLA با محدودیت رشد در مواجهه با تنش غیرزیستی مـرتبط اسـت و از تجمـع گونه‌های اکسیژن فعال که تحت تنش‌های زیستی و غیرزیستی تجمع می‌یابنـد، جلـوگیری می‌کنـد. اخیـراً ژن‌هـای کدکننـده چنـدین پـروتئین Gly-Asp-Ser-Leu (GDSL) کـه ژن‌هـای کاهش‌دهنـده اسـیدچرب دانـه (SFAR) نامیـده می‌شـوند توسـط پروتئین‌هـای DELLA شناسـایی شـده‌انـد. پروتئین‌هـای DELLA بـا سـرکوب بیـان ژن‌هـای SFAR، ذخیره‌سـازی اسـیدهای چـرب را تسـهیل می‌کننـد (چـن و همکـاران، ۲۰۱۲؛ هوانـگ و همکاران، ۲۰۱۵). تخریب پروتئین‌های DELLA ناشی از GA از طریق سیسـتم پروتئـازوم Ubiquitin-26S گـزارش شـده اسـت (سیلورسـتون و همکـاران، ۲۰۰۱). کاروناراتنـا و همکاران (۲۰۲۰) دریافتنـد کـه محتـوای روغـن دانـه پـس از حـذف اعضـای خـانواده ژن BnSFAR4 و BnSFAR5 به‌طور قابل توجهی افزایش نشان داده است. دینگ و همکاران (۲۰۱۹) دریافتند که بیان بـیش از حـد ژن‌هـای AtGDSL1 و BnGDSL1 باعـث افـزایش کاتابولیسم لیپیدی و کاهش محتوای روغن دانه می‌شود.

۲-۵-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

تنش خشکی می‌تواند تمام مراحل رشـد گیـاه را تحـت تـأثیر قـرار دهـد. در ایـن میـان جوانه‌زنی بذر حساس‌ترین مرحله به تنش‌های محیطی ازجمله خشکی است. تنش خشـکی روند جوانه‌زنی بذر گلرنگ را کند می‌کند و هر چه درجه تنش بیشتر باشد، کندی بـارزتر است. درصد و سرعت جوانه‌زنی گلرنگ تحت تنش خشـکی کـاهش مـی‌یابـد. مهم‌تـرین عامل موثر بر جوانه‌زنی بذر جـذب آب مـی‌باشـد. بسـیاری از واکـنش‌هـای بیوشـیمیایی و

فیزیولوژیکی وابسته به آب است. بنابراین تنش خشکی جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهد. این تنش با کاهش درصد و سرعت جوانه‌زنی موجب افت رشد اولیه گیاهچه‌های گلرنگ می‌شود (اشرفی و رزم‌جو، ۲۰۱۵). در شرایط تنش خشکی خواب بذر یک صفت تطبیقی است که بذر را زنده نگه می‌دارد و جوانه‌زنی آن را در شرایط محیطی نامساعد محدود می‌کند (کلوپچینسکا و همکاران، ۲۰۲۱). مکانیسم خواب و جوانه‌زنی بذر تحت کنترل دو هورمون گیاهی درون‌زا قرار دارد: جیبرلین‌ها (GA) و آبسیزیک‌اسید (ABA). ABA در القا و حفظ خواب بذر نقش اصلی را بازی می‌کند و GA جوانه‌زنی بذر را افزایش می‌دهد. تغییر سطح و حساسیت نسبت ABA به GA مکانیسم تنظیمی اصلی حفظ خواب و جوانه‌زنی بذر است (شو و همکاران، ۲۰۱۶). به‌خوبی شناخته شده است که تعادل نسبت ABA/GA را می‌توان با بیان ژن‌های دخیل در متابولیسم و سیگنال‌دهی GA و ABA تنظیم کرد (شو و همکاران، ۲۰۱۷). بررسی‌های مختلف نشان داده است که سیتوکنین و جیبرلین نقش مهمی را در جوانه‌زنی بذر بر عهده دارند. عدم حضور جیبرلین جوانه‌زنی بذر گیاهان را متوقف می‌کند. محتوای ABA در دانه‌ها توسط فرایندهای بیوسنتز و کاتابولیسم تنظیم می‌شود. درواقع، بیوسنتز ABA یک فرایند چند مرحله‌ای است که ژن 9-Cis-Epoxycarotenoid Deoxygenase (NCED) عامل محدودکننده سرعت سنتز آن و ژن CYP707A کاتابولیسم ABA را کد می‌کند که به‌موجب آن هیدروکسیلاسیون ABA رخ می‌دهد (ما و همکاران، ۲۰۱۸). بنابراین، بیان ژن‌های NCED و CYP707A نقش مهمی در تنظیم سطح ABA در دانه‌های خفته دارد (وانگ و همکاران، ۲۰۱۶). سیگنال‌دهی جیبرلین زمانی آغاز می‌شود که GA توسط گیرنده آن، Gibberellin Insensitive Dwaef1 (GID1) دریافت شود. این فرایند باعث تخریب بیشتر پروتئین‌های DELLA[1] (تنظیم‌کننده مسیرهای سیگنالینگ GA) می‌شود. GA به گیرنده GID1 (GA-Insensitive Dwarf1) متصل شده و موجب تشکیل

۱ – پروتئین‌های اساسی که در مرحله جوانه‌زنی بذر می‌باشند.

کمپلکس GA-GID1-DELLA می‌شود که به نوبه خود با پروتئین‌های F-box[1] مرتبط است و پروتئین DELLA را از طریق مسیرهای پروتئازوم یوبیکوئیتین (UPP) تجزیه می‌کند (بیلووا و همکاران، ۲۰۱۶). ABA بسیاری از جنبه‌های مهم رشد گیاه ازجمله ساخت پروتئین‌های ذخیره‌سازی بذر و لیپیدها، تحمل خشکی بذر، بلوغ و خواب بذر را تنظیم می‌کند. تحت تنش خشکی، ABA در طول بلوغ بذر تجمع می‌یابد و رشد و جوانه‌زنی بذر را کنترل می‌کند. همچنین موجب بسته شدن روزنه‌ها در سلول‌های نگهبان برای حفظ آب در گیاه می‌شود (کرموده، ۲۰۰۵). فیدلر و همکاران (۲۰۱۶) نشان دادند که ژن‌های NCED6 و NCED9 برای بیوسنتز ABA در طول رشد بذر مورد نیاز هستند. حدود ۳۲۸۰ و ۲۲۶۰ ژن با بیان متفاوت به‌ترتیب در شرایط کمبود آب و عادی در گلرنگ شناسایی شده‌اند. ژن‌های ABA2، ALDH3F1GST23، Cu-ZnSOD1، CYP707A4، GolS1، GST3، GSTL1، MYB2، MYB62، NECD4، OEE2، P5CS1 و ZDS مقاومت به خشکی را در گیاه گلرنگ تعیین می‌کنند. ژن‌های خانواده MYB2، MYB62 و WRKY اصلی‌ترین ژن‌های پاسخ دهنده مقاومت به خشکی هستند (وی و همکاران، ۲۰۱۹). در گلرنگ، پس از رسیدن دانه، بیان برخی ژن‌ها افزایش می‌یابد و در نتیجه تولید GA_1 را بهبود می‌بخشد که این حالت موجب شکستن خواب بذر می‌شود. GA با غلبه بر موانع مکانیکی احاطه‌کننده جنین، جوانه‌زنی بذر را تقویت می‌کند و در نتیجه پتانسیل رشد جنین را افزایش می‌دهد (کائور و همکاران، ۲۰۲۳). مطالعات پیشین پروتئین PP2C را به‌عنوان یک تنظیم‌کننده سیگنالینگ ABA شناسایی کرده‌اند که با تعدیل متابولیسم GA و ژن‌های سیگنال‌دهی، جوانه‌زنی بذر را افزایش می‌دهد. در واقع پروتئین PP2C به‌عنوان واسطه‌ای بین GA و ABA عمل می‌کند (وانگ و همکاران، ۲۰۲۳)، ولی مطالعات بیشتری برای روشن شدن نقش PP2C مورد نیاز است. تحت تنش خشکی پروتئین DELLA بیان ژن XERICO را تقویت کرده و موجب افزایش رونویسی AB15

۱ – یک ساختار پروتئینی متشکل از تقریباً ۵۰ آمینه‌اسید است که به عنوان محل تعامل پروتئین–پروتئین عمل می‌کنند.

شده و درنهایت سطح ABA را برای مهار جوانه‌زنی بذر افزایش می‌دهد (کو و همکاران، ۲۰۰۶).

۲-۵-۲- مرحله رشد رویشی

تنش خشکی در مرحله رشد رویشی با کاهش شاخص سطح برگ باعث کاهش ماده خشک و عملکرد دانه گلرنگ می‌شود (پاسبان اسلام، ۱۴۰۱). گلرنگ در مرحله رشد رویشی به کمبود آب مقاوم‌تر است و کمبود آب در این مرحله باعث گسترش سیستم ریشه‌ای گیاه و افزایش مقاومت نسبت به شرایط خشک می‌شود. تنش خشکی مقدار آب بافت را کاهش می‌دهد که از رشد برگ جلوگیری می‌کند و پیری و ریزش برگ‌ها را تسریع می‌بخشد (خواجه‌پور، ۱۹۹۱). درنهایت جذب نور کاهش یافته و کربوکسیلاسیون نوری افت معنی‌داری نشان می‌دهد. تنش ناشی از محدودیت آب و بسته شدن روزنه‌ها تأثیر منفی بر دستگاه فتوسنتزی می‌گذارد و به غشاهای تیلاکوئیدی آسیب می‌زند. بسته شدن روزنه‌ها به‌دلیل کمبود آب باعث محدودیت تدریجی جذب کربن در فتوسنتز با ایجاد تغییراتی در محتوای کلروفیل و فروپاشی دستگاه فتوسنتزی می‌شود (پاسبان اسلام، ۱۳۹۹؛ حضرتی و همکاران، ۱۴۰۱). در دسترس بودن محدود دی‌اکسیدکربن (CO_2) به‌دلیل بسته شدن روزنه، ممکن است باعث افزایش آسیب‌پذیری فتوسیستم II شود. علاوه‌بر این، عدم تعادل بین گونه‌های فعال اکسیژن و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی بر پتانسیل فتوسنتزی گیاهان از طریق اکسیداسیون بالاتر پروتئین‌ها، لیپیدهای غشایی و سایر ویژگی‌های سلولی تأثیر می‌گذارد (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹). در جریان تنش خشکی، تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) و عدم تعادل بین ROS و دفاع آنتی‌اکسیدانی، تنش اکسیداتیو تشدید می‌شود. بسته شدن روزنه‌ها در اثر خشکی بر نفوذ دی‌اکسیدکربن تأثیر می‌گذارد (مدیا و همکاران، ۲۰۲۳). کاهش دی‌اکسیدکربن نه تنها کربوکسیلاسیون را به‌طور مستقیم کاهش می‌دهد، بلکه الکترون‌های بیشتری را برای تشکیل ROS هدایت می‌کند. همچنین، تحت تنش خشکی فسفوریلاسیون نوری کاهش می‌یابد زیرا انتقال الکترون غیر حلقوی افت می‌کند تا نیازهای کاهش یافته تولید NADPH را برآورده کند

(جلیل و همکاران، ۲۰۱۷). کلروفیل، رنگدانه‌های گزانتوفیل و کاروتنوئیدها شاخص‌های مهمی هستند که از آن‌ها برای اندازه‌گیری کاهش کلروفیل در گیاهان تحت تنش‌های محیطی استفاده می‌شود. خشکی نه‌تنها بر دستگاه فتوشیمیایی بلکه بر محتویات رنگیزه‌های فتوسنتزی نیز تأثیر می‌گذارد (مستکاس و همکاران، ۲۰۲۲). دلیل کاهش محتوای کلروفیل می‌تواند تخریب مولکول‌های کلروفیل در جریان تولید ROS و ایجاد آسیب ساختاری در کلروپلاست‌ها باشد (سرکیرا و همکاران، ۲۰۲۳). از طرف دیگر تجمع آنتوسیانین یکی از راه‌های محافظت در برابر عدم جذب نور است. باتوجه به تغییرات محتویات رنگیزه‌ها، ممکن است آنتوسیانین نقش موثری در محافظت از کلروفیل‌ها داشته باشد (استین و همکاران، ۲۰۰۲).

۲-۵-۳- مرحله گل‌دهی

آبیاری در مرحله گل‌دهی به‌منظور بهبود عملکرد دانه و روغن ارقام گلرنگ حیاتی است. به‌طور کلی مشخص شده است که ارقام گلرنگ به تنش آبی به‌ویژه در مراحل زایشی حساس بوده و درصد روغن و عملکرد روغن این محصول به‌دلیل تغییر نوع اختلال در آبیاری متفاوت است. طیبی و همکاران (۲۰۱۲) اعلام کرد که تیمارهای مختلف آبیاری در گلرنگ در مراحل رشد سریع ساقه، گلدهی و تجمع باعث افزایش چشمگیر عملکرد دانه می‌گردد و حساس‌ترین مرحله در گلرنگ از نظر نیاز آبی، مرحله گل‌دهی و پر شدن دانه است. پاسبان اسلام (۱۴۰۰) با بررسی تنش خشکی بر گلدهی گلرنگ دریافت که بروز کمبود آب در مرحله گل‌دهی در گلرنگ باعث کاهش معنی‌دار تعداد دانه در طبق و عملکرد دانه و روغن می‌گردد. میرشکاری و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند که کمترین تعداد دانه در طبق زمانی مشاهده شد که تنش خشکی در مراحل تشکیل طبق، گلدهی و پر شدن دانه اتفاق افتاد. این امر احتمالاً به‌دلیل پیر شدن برگ‌ها باشد که با کاهش منبع کربوهیدرات، باعث سقط دانه و کاهش تعداد دانه در طبق می‌گردد. نشان داده شده است کاهش تعداد دانه در طبق در شرایط تنش خشکی ممکن است به‌دلیل خشک شدن و ریزش برگ‌ها و بنابراین کاهش تولید مواد فتوسنتزی باشد

(پاسبان اسلام و همکاران، ۱۴۰۰). طیبی و همکاران (۲۰۱۲) نشان دادند که برخی از عوامل اصلی مانند کمبود آب، دمای بالا و کاهش تولید مواد فتوسنتزی می‌توانند در کاهش تعداد طبق بارور نقش داشته باشند.

۲-۵-٤- مرحله پرشدن دانه

انتقال دوباره فرآورده‌های فتوسنتزی به دانه‌ها که پیش از مرحله گرده‌افشانی ذخیره شده‌اند، یک فرایند فیزیولوژیکی حیاتی در طول مرحله پرشدن دانه‌های گلرنگ به‌ویژه در شرایط خشکی است. سرعت بالای پرشدن دانه ویژگی بسیار با ارزش برای گزینش ژنوتیپ‌های گلرنگ در راستای افزایش عملکرد دانه در مناطق خشک است. سرعت پر شدن دانه به فتوسنتز جاری، توزیع مجدد ماده خشک ذخیره شده و اندازه سینک (مخزن) بستگی دارد (هوشمند و همکاران، ۲۰۲۲). ذخیره‌سازی مواد جذب شده قبل از گرده‌افشانی برای به‌دست آوردن عملکرد بالاتر اهمیت زیادی دارد (ایزاکس و همکاران، ۲۰۱۷). شیوع شرایط گرم و خشک در مرحله بلوغ بر میزان فتوسنتز، جذب نیتروژن و اندازه سینک دانه‌های گلرنگ تأثیرگذار است. در نتیجه، تنش‌های زیستی و غیرزیستی فتوسنتز و جذب نیتروژن گیاهی را کاهش می‌دهند و تولید محصول در گلرنگ را محدود می‌کنند (کوتروباس و پاپاکوستا، ۲۰۱۰). گرده‌افشانی یک مرحله بسیار حساس به خشکی است. هر دوره خشکی در طول دوره گل‌دهی، صرف نظر از زمان کاشت، ممکن است باعث کاهش قابل توجهی در عملکرد دانه شود. نتایج پژوهشی نشان داد که در اقلیم‌های خشک و نیمه‌خشک کشور، کاشت‌های تأخیری گلرنگ با مواجه نمودن دوره پرشدن دانه با فصل خشک باعث کاهش تعداد دانه در بوته، تعداد گل در گل‌آذین، کاهش باروری طبق‌ها و عملکرد دانه می‌گردد (پاسبان اسلام و همکاران، ۱۴۰۵؛ میرشکاری و همکاران، ۲۰۱۲). عملکرد دانه گلرنگ به‌ویژه در مرحله گل‌دهی تحت تأثیر خشکی قرار می‌گیرد، به‌طور مشابه، خشکسالی در مرحله گل‌دهی باعث کاهش میزان کلروفیل شاخ و برگ همراه با عملکرد دانه و روغن می‌شود (موسوپیمنگ و همکاران، ۲۰۲۲). خشکسالی که در مراحل پایان گل‌دهی و پرشدن دانه در ژنوتیپ‌های گلرنگ بهاره رخ می‌دهد،

باعث کاهش تولید دانه و روغن می‌شود که عمدتاً با کاهش اجزای عملکرد مانند تعداد دانه در طبق، وزن هزار دانه و شاخص برداشت همراه است (پاسبان اسلام، ۱۳۹۰).

۲-۵-۵- تولید و کیفیت بذر

در شرایط تنش خشکی وزن هزار دانه کاهش یافته و بذرهای ریزی تولید می‌شوند، این موضوع باعث کاهش کیفیت و ویگور بذر گلرنگ می‌شود (سهیلی‌موحد و همکاران، ۲۰۱۹). به‌طور معمول دانه‌های گلرنگ حاوی ۳۰ تا ۴۰ درصد روغن، ۵ تا ۲۰ درصد پروتئین و ۳۰ تا ۳۵ درصد پوسته هستند. روغن دانه گلرنگ حاوی مقدار زیادی اسیدهای چرب اشباع (پالمتیک و استئاریک) و غیراشباع (اولئیک، لینولئیک و لینولنیک) و ترکیبات آن است که تحت تأثیر تنش‌های غیرزیستی همچون خشکی قرار می‌گیرند (ظفری و همکاران، ۲۰۲۰). فهد و همکاران (۲۰۱۷) دریافتند که تحت تنش خشکی، فعالیت‌های آنزیمی گیاهان کاهش یافته و باعث افت عملکرد و کیفیت دانه‌ها می‌گردد. اثر خشکی روی کاهش محتوای روغن دانه در گلرنگ توسط پاسبان اسلام (۱۳۹۰) نیز گزارش شده است. مفاخری و همکاران (۲۰۱۱) اظهار داشتند که افزایش سطح کربوهیدرات‌های محلول و پرولین در بسیاری از گونه‌های گیاهی ناشی از خشکی با کاهش محتوای پروتئین و افزایش فعال‌سازی آنزیم‌های پروتئولیتیک[1] همراه بوده است که باعث افزایش مقدار پروتئین دانه می‌شود. تنش خشکی ممکن است با ایجاد تغییراتی در نیتروژن کل، در محتوا و ترکیبات روغن دانه گلرنگ تغییراتی ایجاد کند (گلکار و همکاران، ۲۰۲۱). کاهش پروتئین دانه‌ها در مرحله پرشدن دانه نشان‌دهنده این است که در زمان افت شدت فتوسنتز در اثر تنش خشکی، انتقال فرآورده‌های فتوسنتزی از منبع به بافت‌های مخزن، کاهش می‌یابد (جاناگویرامان و همکاران، ۲۰۲۴). چولها اردال و همکاران (۲۰۲۱) گزارش کردند که تغییرات در پروتئین‌های دخیل در متابولیسم

۱- آنزیم‌های پروتئولیتیک به عنوان گروهی از آنزیم‌ها تعریف می‌شوند که مولکول‌های زنجیره‌ای طولانی پروتئین را به قطعات کوتاه‌تر (پپتیدها) و در نهایت به اجزای تشکیل‌دهنده آن، آمینه‌اسید تقسیم می‌کنند. گاهی اوقات آنزیم‌های پروتئولیتیک پروتئاز، پروتئیناز یا پپتیداز نیز نامیده می‌شوند.

کربوهیدرات با کاهش پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز در گلرنگ همراه است. موسوپیمنگ (۲۰۲۴) با بررسی تیمار کمبود آب بر گیاهان گلرنگ دریافت که تنش کم‌آبی با تغییر در ترکیب و فرایندهای بیوسنتز اسیدهای چرب باعث کاهش عملکرد و ترکیب روغن دانه گلرنگ گردید. درحالی‌که ذوالفقاری و همکاران (۲۰۱۹) اظهار داشتند که کمبود آب ملایم بر ترکیب پروتئین دانه‌های روغنی اثر مثبت داشته است. نشان داده شده است که افزایش درصد پروتئین و کاهش محتوای روغن در گیاهان با تغییراتی در جنین و آندوسپرم دانه مرتبط است (هنری و مک دونالد، ۱۹۷۸). پاسبان اسلام (۱۴۰۰) گزارش نمود که شرایط محیطی و شیوه‌های مدیریتی بر محتوای روغن ارقام گلرنگ موثر بوده است. علاوه‌بر این، خشکسالی باعث کاهش محتوای اسیدهای پالمیتیک، استئاریک، اولئیک و لینولئیک می‌شود (اشرفی و رزمجو، ۲۰۱۵).

۲-۵-٦- کمیت و کیفیت روغن

کیفیت و خواص تغذیه‌ای روغن گلرنگ مانند اکثر چربی‌ها و روغن‌های دیگر، ارتباط زیادی با ویژگی‌های شیمیایی آن به‌ویژه ترکیب اسیدهای چرب دارد. رابطه بین یک اسیدچرب غیراشباع با چند بند دوگانه و اسیدچرب اشباع شده به‌عنوان شاخص P/S بیان می‌شود. این مقدار یک پارامتر مهم برای تعیین ارزش غذایی روغن‌های خاص با شاخص P/S بالاتر از مقدار در نظر گرفته شده برای ارزش غذایی است. برخی مشخصات اسیدهای چرب ارقام گلرنگ در جدول ۲-۲ ثبت شده است.

مطالعات متعدد نشان داده‌اند که مقادیر بالاتر شاخص P/S به‌معنای رسوب کمتر لیپیدها در بدن است (کوستیک و همکاران، ۲۰۱۳). نظری و همکاران (۲۰۱۷) با بررسی اثرات تنش خشکی بر ویژگی‌های روغن گلرنگ دریافتندکه لینولئیک‌اسید بیشتر از سایر اسیدهای چرب تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفت. درحالی‌که درصد روغن دانه کمترین حساسیت را به تنش خشکی داشت. همچنین این محققان گزارش کردند که تنش خشکی موجب افزایش اولئیک‌اسید و کاهش لینولئیک‌اسید در گلرنگ می‌شود. توزیع و

جدول ۲-۲- مشخصات اسیدهای چرب ارقام گلرنگ تهیه شده از یک مجموعه بین‌المللی بذر

اسیدهای چرب	استرالیا	پاکستان	فرانسه	ایران	ژاپن	ترکیه	هندوستان	سودان	آمریکا	افغانستان	چین
پالمیتیک	۸/۱	۵/۳	۶/۱	۵/۶	۴/۳	۵/۴	۵/۶	۵/۹	۵/۶	۹/۷	۴/۹
استاریک	۲/۵	۲/۱	۲/۱	۱/۷	۲/۲	۲/۲	۲/۲	۲/۳	۱/۸	۱/۹	۲/۱
اولئیک	۱۲/۳	۱۳/۱	۱۱/۱	۱۱/۶	۱۱/۷	۱۰/۹	۱۰/۸	۸/۴	۸/۷	۸/۱	۸/۲
لینولئیک	۷۵/۲	۷۸/۱	۷۹/۶	۷۹/۷	۷۹/۹	۸۰/۳	۸۰/۴	۸۲/۲	۸۲/۷	۸۳/۱	۸۳/۷
آراشیدیک	۰/۳	۰/۳	۰/۳	۰/۳	۰/۴	۰/۳	۰/۳	۰/۳	۰/۳	۰/۳	۰/۳
ایکوزونیک	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲
بهنیک	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۷	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲	۰/۲

برگرفته از میلر و همکاران، ۲۰۰۸

ترکیب اسیدهای چرب در دانه‌های گلرنگ حاوی حدود ۲ تا ۳ درصد استاریک‌اسید، ۱۶ تا ۲۰ درصد اولئیک‌اسید، ۶ تا ۸ درصد پالمیتیک‌اسید و ۷۱ تا ۷۵ درصد لینولئیک‌اسید است. در مقام مقایسه، واریته‌های گلرنگ با لینولئیک‌اسید بالا حاوی ۸۷ تا ۸۹ درصد لینولئیک‌اسید و گونه‌های با اولئیک‌اسید بالا بیش از ۸۵ درصد اولئیک‌اسید دارند. در سال‌های اخیر، گلرنگ به یک محصول عمده دانه روغنی با ترکیب روغن و اسیدهای چرب خوب تبدیل شده است (لیو و همکاران، ۲۰۱۶). روغن گلرنگ حاوی مقدار زیادی از اسیدهای چرب غیراشباع است. نظری و همکاران (۲۰۱۷) گزارش کردند که خشکی موجب کاهش محتوای اسیدهای استاریک، اولئیک و لینولئیک روغن دانه گلرنگ گردید. در شرایط تنش کمبود آب، دوره پرشدن دانه کوتاه شده و زمان کوتاه‌تری برای تبدیل اولئیک به لینولئیک‌اسید وجود دارد. این موضوع می‌تواند دلیل اصلی کاهش نسبت لینولئیک‌اسید نسبت به سایر اسیدهای چرب در شرایط تنش خشکی باشد (نظری و همکاران، ۲۰۱۷). پتکو و همکاران (۲۰۰۱) گزارش کردند که محتوای استاریک‌اسید و پالمیتیک‌اسید با افزایش سطح خشکسالی کاهش می‌یابد. اما محتوای لینولئیک‌اسید در شرایط تنش خشکی تا ۱۴ درصد افزایش نشان داده است. اسیدهای اولئیک و لینولئیک

بیشتر و اسیدهای استئاریک و پالمتیک کمتر تحت تنش خشکی قرار دارند. کمپلکس سنتاز در شرایط تنش در افزایش طول زنجیره اسیدهای چرب شرکت می‌کند (الله و همکاران، ۲۰۲۲). همچنین در تجزیه اسیدهای چرب، اکسیداز آسیل کوآ (ACX) اولین و مهم‌ترین مرحله کنترل آنزیم‌های دخیل در اکسیداسیون اسیدهای چرب بتا است (کیم و همکاران، ۲۰۲۶). MFP2 یک ایزوآنزیم پراکسیزومال[1] چند عملکردی است که H2O را به پیوند دوگانه 2-Trans-Enoyl-CoA اضافه می‌کند و L-3-Hydroxyacyl-CoA را توسط NAD^+ به 3-Keto-Acyl-CoA در چرخه اکسیداسیون β، اکسید می‌کند (آرنت و همکاران، ۲۰۱۰). آخرین مرحله از چرخه اکسیداسیون β به یک آنزیم KAT نیاز دارد که کتوآسیل کوآنزیم A اسیدهای چرب را کاتالیز می‌کند تا یک مولکول استیل کوآنزیم A تولید کند (لی و همکاران، ۲۰۲۴). الکل دهیدروژناز اولین آنزیم و یک آنزیم محدودکننده سرعت در اکسیداسیون اسیدهای چرب در پراکسید شدن است و در تبدیل اتانول به استالدئید در طی فرایند تجزیه اسیدهای چرب یک آنزیم کلیدی محسوب می‌شود (شی و همکاران، ۲۰۱۲). افزایش بیان ژن‌ها و پروتئین‌های ADH و ALDH ممکن است باعث افزایش تخریب اسیدهای چرب و در نتیجه کاهش محتوای روغن شود (لی و همکاران، ۲۰۲۵). برخی نتایج نشان داده است که تنش خشکی باعث کاهش محتوای روغن با کاهش عملکرد ژن‌ها و پروتئین‌های مرتبط با اسیدهای چرب و تنظیم مثبت ژن‌ها و پروتئین‌های مرتبط با تجزیه اسیدهای چرب در گلرنگ شده است (اکبری و همکاران، ۲۰۲۴).

۲-۵-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب

مدیریت صحیح مزرعه یکی از مؤثرترین راهکارها برای کاهش اثرات نامطلوب تنش خشکی بر رشد، عملکرد و پایداری تولید محصولات زراعی به‌ویژه گلرنگ به‌شمار می‌رود. انتخاب ارقام متحمل به کم‌آبی که از توان سازگاری فیزیولوژیکی بالاتری

1- Peroxisomal

برخوردارند، نقش تعیین‌کننده‌ای در حفظ عملکرد در شرایط تنش خشکی دارد. در این زمینه پاسبان اسلام (۲۰۱۱) با ارزیابی شاخص‌های فیزیولوژیکی پاسخ‌دهنده به تنش کمبود آب در گلرنگ بهاره گزارش کرد که شاخص‌هایی نظیر محتوای نسبی آب برگ، هدایت روزنه‌ای و تنظیم اسمزی، معیارهای مناسبی برای گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی در این گیاه محسوب می‌شوند.

تنظیم تاریخ کاشت به‌گونه‌ای که مراحل حساس رشد گیاه با بارندگی‌های طبیعی بیشتر و دماهای معتدل‌تر هم‌زمان شود، از دیگر راهکارهای مؤثر در کاهش شدت تنش خشکی است. علاوه‌بر این، آماده‌سازی مناسب خاک و بهبود ویژگی‌های فیزیکی آن از طریق افزودن مواد آلی نظیر کودهای دامی و کمپوست، با افزایش ظرفیت نگهداری رطوبت خاک، می‌تواند شرایط رشد مطلوب‌تری را برای گلرنگ فراهم آورد (خادمیان و همکاران، ۲۰۱۹).

استفاده از مالچ‌های آلی یا پلاستیکی به‌منظور کاهش تبخیر از سطح خاک و حفظ رطوبت نیز به‌عنوان یکی از راهکارهای مدیریتی مؤثر در شرایط کم‌آبی گزارش شده است (زریبی و همکاران، ۲۰۱۵). همچنین مصرف متعادل کودها، به‌ویژه کودهای پتاسه، از طریق بهبود تنظیم اسمزی، افزایش کارایی مصرف آب و تقویت سیستم دفاعی گیاه، مقاومت گلرنگ را در برابر تنش خشکی افزایش می‌دهد (احمد و همکاران، ۲۰۱۸). از سوی دیگر، علف‌های هرز با مصرف بخش قابل‌توجهی از منابع آب خاک، تنش خشکی را تشدید می‌کنند؛ بنابراین، کنترل به‌موقع آن‌ها در شرایط کم‌آبی ضروری است.

در سال‌های اخیر، استفاده از محرک‌های زیستی به‌عنوان راهکاری مؤثر برای کاهش اثرات تنش‌های زیستی و غیرزیستی و بهبود عملکرد و کیفیت محصول مورد توجه قرار گرفته است. در این میان، ترکیبات الیسیتوری (القاکننده پاسخ دفاعی گیاه در برابر تنش‌های محیطی) نظیر کیتوزان با القای مکانیسم‌های دفاعی گیاه در برابر تنش‌های محیطی، نقش مهمی در افزایش تحمل به خشکی ایفا می‌کنند. کیتوزان به‌دلیل دارا بودن خواص آنتی‌اکسیدانی، با کاهش تجمع رادیکال‌های آزاد اکسیژن و افزایش فعالیت

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، سبب بهبود رشد رویشی و کیفیت دانه در گیاهان مختلف ازجمله گلرنگ شده است (امیری و همکاران، ۱۳۹۴). افزایش وزن خشک اندام هوایی و ریشه، بهبود جوانه‌زنی، افزایش شاخص سطح برگ و محتوای کلروفیل ازجمله اثرات گزارش‌شده کاربرد کیتوزان در گلرنگ است (گوان و همکاران، ۲۰۰۹). کاربرد عصاره جلبک دریایی و کینتین به‌صورت محلول‌پاشی در شرایط تنش خشکی، با بهبود وضعیت فیزیولوژیکی گیاه و کاهش اثرات تنش، موجب افزایش نسبی عملکرد دانه گلرنگ شده است (بهرادفر و همکاران، ۲۰۱۵). به‌طور کلی، استفاده از مواد بیولوژیک و تنظیم‌کننده‌های رشد در شرایط کمبود آب می‌تواند نقش مثبتی در افزایش سازگاری گلرنگ ایفا کند. تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی نظیر سالیسیلیک‌اسید، ۲۴- اپی براسینولید و پلی‌آمین‌هایی مانند پوترسین نیز به‌عنوان ابزارهای مؤثر در کاهش اثرات تنش خشکی معرفی شده‌اند (صلحی خواجه‌مرجان و قاسمی گلعذانی، ۲۰۲۳؛ گونزالس- هرناندز و همکاران، ۲۰۲۲؛ ظفری و همکاران، ۲۰۲۰؛ قاسمی گلعذانی و همکاران، ۱۴۰۲). سالیسیلیک‌اسید با تنظیم فرایندهایی نظیر تقسیم و طویل شدن سلولی، بسته شدن روزنه‌ها، افزایش فتوسنتز، تنظیم تعادل بین رشد و پیری و فعال‌سازی سیستم آنتی‌اکسیدانی، نقش مهمی در کاهش خسارت ناشی از تنش خشکی ایفا می‌کند (پیوا و همکاران، ۲۰۰۳؛ قاسمی گلعذانی و صلحی خواجه‌مرجان، ۲۰۲۱).

پلی‌آمین پوترسین نیز از طریق تحریک تقسیم سلولی، ایفای نقش به‌عنوان منبع نیتروژن و کاهش پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی، موجب افزایش تحمل گلرنگ به تنش‌های محیطی ازجمله خشکی و گرما می‌شود (یی و همکاران، ۲۰۰۹؛ گونزالس- هرناندز و همکاران، ۲۰۲۲). براسینولیدها نیز با تحریک فرایندهای فیزیولوژیکی و متابولیکی مانند فتوسنتز، سنتز پروتئین، تجمع پرولین و تنظیم بیان ژن‌ها، موجب بهبود عملکرد دانه و روغن در شرایط تنش خشکی می‌شوند (آنجوم و همکاران، ۲۰۱۱؛ ظفری و همکاران، ۲۰۲۰).

در دهه‌های اخیر، کاربرد محرک‌های رشد آلی نظیر عصاره جلبک دریایی، قارچ‌های تریکودرما، مایکوریزا و مخمر به‌منظور افزایش مقاومت گیاهان به تنش خشکی و بهبود عملکرد کمی و کیفی محصولات مورد توجه ویژه قرار گرفته است (طاها، ۲۰۲۱؛ پاسبان اسلام و همکاران، ۱۴۰۵؛ اسدپور و همکاران، ۱۴۰۱). عصاره جلبک دریایی به‌دلیل دارا بودن هورمون‌های رشد، عناصر کم‌مصرف، ویتامین‌ها و آمینواسیدها، اثرات مثبتی بر رشد و عملکرد گیاهان زراعی دارد و از نظر زیست‌محیطی نیز ایمن تلقی می‌شود (زنگ و واروین، ۲۰۰۴؛ احمدپور و همکاران، ۱۴۰۰). همچنین محلول‌پاشی مخمر در شرایط تنش خشکی از طریق افزایش پاسخ دفاعی گیاه، بهبود وضعیت آب برگ و افزایش جذب عناصر غذایی، موجب افزایش عملکرد دانه شده است (کرامتی و همکاران، ۱۴۰۰؛ یعقوب‌نژاد و همکاران، ۱۴۰۲).

یکی دیگر از راهکارهای مؤثر در کاهش اثرات تنش خشکی، استفاده از ارقام سازگار و متحمل است. پاسبان اسلام و همکاران (۲۰۲۴) با بررسی شاخص‌های فیزیولوژیکی مرتبط با خشکی آخر فصل در ژنوتیپ‌های گلرنگ گزارش کردند که کاهش محتوای نسبی و پتانسیل آب برگ، منجر به افت تبادلات گازی و کاهش فتوسنتز و در نهایت کاهش عملکرد دانه می‌شود. آن‌ها شاخص‌هایی نظیر پتانسیل آب برگ، شاخص تنش خشکی گیاه زراعی و کارایی مصرف آب را به‌عنوان معیارهایی مناسب برای گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی معرفی کردند. پاسبان اسلام (۱۴۰۱) نیز گزارش نمود که برخی ژنوتیپ‌های گلرنگ ازجمله گل‌مهر، مکزیک ۱۴، مکزیک ۲۴۸ و مکزیک ۲۹۵ در اراضی شور و کم‌بازده مناطق سرد و نیمه‌خشک، از عملکرد دانه و روغن بالاتری برخوردارند و می‌توانند در اراضی شور و کم‌آب حاشیه دریاچه ارومیه و مناطق با شرایط اقلیمی مشابه، عملکرد اقتصادی قابل قبولی تولید کنند. همچنین مطالعات مختلف نشان داده‌اند که تنش خشکی در دوره زایشی با کاهش تعداد دانه در طبق و وزن هزار دانه، موجب افت معنی‌دار عملکرد دانه و روغن گلرنگ می‌شود (پاسبان اسلام و امیدی،

۱۳۹۸؛ فرخی‌نیا و همکاران، ۱۳۹۰). بنابراین رعایت این عوامل نقش مهمی در جلوگیری از متروکه شدن اراضی کشاورزی منطقه ایفا می‌کند.

۲-٦- تنش شوری

شوری خاک یکی از عمده‌ترین تنش‌های غیرزیستی کاهش دهنده تولیدات کشاورزی در جهان است. حدود ۱۰ درصد از زمین‌های کشاورزی جهان به‌طور قابل ملاحظه‌ای شور هستند (فائو، ۲۰۲۴). گلرنگ درمقایسه با سایر گیاهان دانه روغنی، مقاومت بیشتری نسبت به شوری دارد ولی این گیاه در مرحله جوانه‌زنی، سبز شدن و استقرار گیاهچه نسبت به تنش شوری آب و خاک حساس‌تر است (ویس، ۲۰۰۰؛ مس، ۱۹۸۶). به‌طورکلی ارقام خاردار گلرنگ در مقایسه با ارقام بدون خار به تنش شوری متحمل‌تر هستند (دمیر و همکاران، ۲۰۰۳). نمک زیاد در خاک باعث کاهش پتانسیل آب می‌شود و در نتیجه جذب آب و مواد غذایی برای بذر مشکل می‌گردد. همچنین برهم خوردن توازن یونی ناشی از کاهش جذب یون‌های ضروری و انباشتگی یون‌های مضر و سمیت یونی در نهایت باعث کاهش درصد جوانه‌زنی و سبز شدن بذر می‌شود (دمیر و همکاران، ۲۰۰۶). باسیل و کافکا (۲۰۰۲) تخمین زدند که حد آستانه تحمل گلرنگ در برابر شوری ۷/۲ دسی‌زیمنس بر متر و آستانه کاهش عملکرد آن ۶ دسی‌زیمنس بر متر می‌باشد. بنابراین می‌توان از آب شور در تا استانه شوری مذکور برای آبیاری گلرنگ استفاده کرد بدون این که سبب کاهش مشهود در عملکرد دانه شود. به‌طور کلی بایستی سطوح موثر شوری آب و خاک در کمتر از حد ۸ دسی‌زیمنس بر متر باشد.

۲-٦-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

گلرنگ گیاهی نسبتا متحمل به شوری است و در شرایط دیم از لحاظ تحمل به شوری مشابه جو است (کورتین و همکاران، ۱۹۹۳). تنش شوری درجاتی از بازدارندگی روی جوانه‌زنی بذرهای گلرنگ دارد از این موارد می‌توان به کاهش درصد جوانه‌زنی، طولانی شدن زمان جوانه‌زنی و کاهش قدرت جوانه‌زنی بذرها اشاره کرد (کوکریچ و همکاران، ۲۰۲۳). نتایج مطالعات نشان داده است که تنش ملایم شوری تأثیر معنی‌داری بر جوانه‌زنی

بذر گلرنگ نداشته و حتی می‌تواند باعث تحریک جوانه‌زنی گردد. غلظت کم نمک، تنظیم اسمزی غشای سلولی را بهبود بخشیده و در نتیجه جوانه‌زنی بذر تقویت می‌شود (زائو و همکاران، ۲۰۲۱). تنش شدید شوری جوانه‌زنی بذر را مهار می‌کند. هر چه شدت تنش بیشتر باشد، آثرات مهارکنندگی آن روی جوانه‌زنی بیشتر خواهد بود. بااین‌حال، غلظت زیاد نمک باعث ایجاد تنش اسمزی در بذرها می‌شود و در نتیجه پتانسیل آب خارج سلولی کاهش یافته و بر جذب آب و تورم دانه‌ها تأثیر می‌گذارد. درنهایت بذرها جوانه نخواهند زد (حسن‌الزمان و همکاران، ۲۰۱۳). شوری در مرحله جوانه‌زنی بذرها، موجب آسیب به غشاهای سلولی شده که نتیجه آن افزایش تراوایی غشاها به‌دلیل جایگزینی کلسیم توسط سدیم است که باعث افزایش از دست رفتن پتاسیم می‌گردد (نادم و همکاران، ۲۰۱۹). البته اثرات بازدارندگی شوری بر جوانه‌زنی می‌تواند به‌دلیل تأثیر مستقیم نمک بر رشد جنین نیز باشد (الخطیب، ۲۰۰۶). در یک مطالعه بذرهایی که در غلظت‌های مختلف نمک جوانه نزده بودند، در شرایط آبرسانی مجدد قرار گرفته و در شرایط جوانه‌زنی قرار داده شدند. نتایج نشان داد که برخی از بذرها می‌توانند جوانه‌زنی را از سر بگیرند. مطالعات نشان داده‌اند که تنش نمک از دو جنبه اصلی شامل: ایجاد فشار اسمزی ناشی از نمک بیش از حد خاک و مسمومیت یونی ناشی از تجمع یون نمک می‌تواند ایجاد آسیب کند(مونس، ۲۰۰۲). این آسیب‌ها تقریباً کل دوره زندگی گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهند. به‌عنوان مثال تنش اسمزی و مسمومیت یونی پتانسیل آب خاک را کاهش داده و جذب آب توسط بذرها را دشوار کرده و باعث خشکی فیزیولوژیکی می‌شود. این امر در نهایت باعث عدم جوانه‌زدن بذرها خواهد شد. همچنین شوری باعث اختلال در عملکرد غشای سلولی، ایجاد عدم تعادل یونی درون سلولی، تأثیر بر متابولیسم طبیعی و در نهایت باعث مهار رشد یا حتی مرگ گیاه می‌شود (وانگ و همکاران، ۲۰۲۲).

۲-۶-۲- مرحله رشد رویشی

آثار شوری بر گیاهان ممانعت از رشد و تولید، کاهش فتوسنتز، تنفس و سنتز پروتئین‌ها و درنهایت در سطوح بالاتر تنش شوری، مرگ است. افزایش غلظت نمک در

محیط باعث عدم تعادل یونی سلولی می‌شود که در نهایت منجر به سمیت یونی، تنش اسمزی و تولید گونه‌های فعال اکسیژن می‌گردد. گونه‌های فعال اکسیژن مانند سوپراکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال‌های آزاد به‌طور معمول در کلروپلاست و میتوکندری تولید می‌شوند و موجب تخریب کلروفیل، پروتئین، DNA، لیپیدها و سایر ماکرومولکول‌های مهم می‌گردند (ژو و همکاران، ۲۰۲۴؛ احمد و همکاران، ۲۰۱۹). این امر سوخت و ساز گیاهی و رشد و عملکرد آن را تحت تأثیر قرار می‌دهد. گیاهان مختلف راهکارهای متفاوتی برای مقابله با تنش شوری در پیش می‌گیرند که می‌تواند شامل فعال‌سازی سیستم نقل و انتقالات یونی در فرایند تنظیم اسمزی، ایجاد آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و یا ترکیبی از سازوکارهای فوق باشد (مونس و تستر، ۲۰۰۸؛ جیمز و همکاران، ۲۰۱۱؛ رحمان و همکاران، ۲۰۱۱). ریشه‌های قوی و توسعه یافته در گلرنگ نه‌تنها یکی از عوامل مهم در ایجاد تحمل به خشکی است بلکه به‌علت دوری از تجمع املاحی که در سطح خاک در نتیجه تبخیر بیش از اندازه اتفاق افتاده است، منجر به افزایش توان گیاه گلرنگ در برابر تنش شوری نیز می‌گردد. این امر خسارت شوری بر گیاه از طریق کاهش پتانسیل آب خاک و ایجاد خشکی فیزیولوژیکی را به تعویق می‌اندازد.

۲-٦-۳- مرحله گل‌دهی

گیاهان گلرنگی که تحت تنش شوری رشد می‌کنند، به‌دلیل سمیت سدیم و کمبود مواد مغذی، دچار تسریع گل‌دهی و رسیدگی دانه می‌شوند. علاوه‌بر این، تعداد گل و تعداد دانه در طبق نیز کاهش می‌یابد (کافکا و کرنی، ۱۹۹۸). نشان داده شده است که بین شروع تنش شوری در اثر شور شدن آب در فصل خشکی که با زمان گل‌دهی گلرنگ هم‌زمان بوده است تا افزایش شدت شوری به بیش از حد آستانه تحمل گیاه (۷/۵ دسی‌زیمنس بر متر، شانون، ۱۹۹۷) فاصله زمانی وجود دارد. این امر باعث فرار گل‌دهی از تنش شدید شده و بنابراین تعداد طبق در بوته کاهش معنی‌داری نشان نداده است (جامی‌الاحمدی و همکاران، ۱۳۸۸).

۲-٦-٤- مرحله پرشدن دانه

به‌طور کلی عامل محدودکننده شوری بیشتر تشکیل دانه را تحت تأثیر قرار می‌دهد و پس از گلدهی موجب عقیمی گل‌ها می‌گردد (فراج و همکاران، ۲۰۱۳). گزارش شده است که بروز تنش شوری در مرحله پرشدن دانه گلرنگ اثرات شدیدتری نسبت به تنش در مرحله گل‌دهی داشته و باعث افت معنی‌دار وزن هزار دانه و درنهایت عملکرد دانه و روغن گردیده است (جامی‌الاحمدی و همکاران، ۱۳۸۸). نشان داده شده است که اثر تنش‌های محیطی که در اواخر فصل رشد گلرنگ رخ می‌دهند، روی وزن هزار دانه بیشتر از تعداد طبق در بوته و یا تعداد دانه در طبق بوده است (احسان‌زاده و زارعیان بغدادی، ۲۰۰۳).

۲-٦-٥- تولید و کیفیت بذر

شور شدن خاک‌های کشاورزی یک عامل تنش محیطی مهم است که عملکرد دانه را محدود می‌کند. اگرچه گلرنگ گیاهی متحمل به شوری است ولی عبور از یک آستانه شوری معین می‌تواند باعث کاهش رشد و عملکرد دانه شود. به‌طور کلی کاهش عملکرد دانه درگلرنگ تحت تنش شوری از طریق افت وزن هزار دانه، تعداد دانه در طبق و تعداد طبق در بوته رخ می‌دهد. همچنین برخی از شاخه‌های گلرنگ تحت تنش شوری موفق به رشد و تولید برگ نمی‌شوند که باعث کاهش قابل توجه تعداد برگ در بوته شده و با افت سطح منبع، عملکرد دانه نیز کاهش می‌یابد (حقیقت‌نیا و طالبی، ۲۰۲۴). بذرهای کوچک در معرض تنش شوری محتوای سدیم و کلر بالایی نشان می‌دهند ولی بذور درشت این یون‌ها را در مقادیر کمتر داشته و گیاهچه آن‌ها در شرایط شوری، بهتر رشد می‌کنند. بنابراین، در صورت کشت گلرنگ در خاک‌های شور، بهتر است از بذرهای بزرگ استفاده گردد (کایا و همکاران، ۲۰۱۱). فرهودی و معتمدی (۲۰۱۰) اظهار داشتند که بذرهای کوچک نیز در شرایط شور سرعت جوانه‌زنی و رشد قابل قبولی دارند. السعید (۱۹۶۶) گزارش کرد که بیشترین مقدار روغن (۳۷ درصد) از دانه‌های کوچک به ثبت رسیده است و این رابطه معکوس بین اندازه دانه و درصد روغن آن به افزایش نسبت پوسته

در دانه‌های بزرگ بستگی دارد. تأثیر منفی تنش شوری بر رشد و عملکرد گیاه را می‌توان به کاهش جذب آب، سمیت یونی در اثر جذب بیش از حد سدیم و کلر و عدم تعادل تغذیه نسبت داد (ایساینکو و متیوس، ۲۰۱۹). تنش شوری با استرس اکسیداتیو نیز مرتبط است که عمدتاً به‌دلیل تولید گونه‌های فعال اکسیژن ایجاد می‌شود (ایساینکو، ۲۰۱۲).

۲-٦-٦- کمیت و کیفیت روغن

هزینه‌های اضافی گیاه در زمان مواجه شدن با تنش شوری، مانند هزینه تعدیل اسمزی تخصیص مواد به ریشه از یک سو و تأثیرپذیری منفی فتوسنتز از سوی دیگر، موجب کاهش ساخت مواد، به‌ویژه موادی مانند روغن که تولید آن‌ها انرژی بیشتری می‌طلبد، می‌شود (شانون، ۱۹۹۷). مقدار این کاهش بسته به زمان و شدت اعمال تنش متفاوت خواهد بود. عملکرد روغن گیاهان روغنی از طریق کاهش عملکرد دانه و درصد روغن دانه تحت تأثیر شوری قرار می‌گیرد. به‌طور معمول افزایش شدت تنش شوری به کاهش درصد روغن دانه گلرنگ ختم می‌شود (هانس هنینگ و همکاران، ۲۰۰۴). دیده شده است که افزایش تراز شوری به غلظت‌های زیاد نمک موجب کاهش درصد روغن دانه از ۳۸/۴ به ۳۴ درصد در گلرنگ شده است. هر چند به‌نظر می‌رسد که در شرایط تنش شوری نسبت اسیدهای چرب زیاد تغییر نمی‌کند، ولی درصد پوسته بذر نسبت به کل بذر افزایش می‌یابد (هانس هنینگ و همکاران، ۲۰۰۴). هدف اصلی از کشت گلرنگ تولید روغن می‌باشد، بنابراین تأثیر شوری بر عملکرد روغن بسیار حائز اهمیت است. شوری سبب ایجاد نوساناتی در محتوای روغن بذر گلرنگ می‌گردد (هانس هنینگ و همکاران، ۲۰۰۴). به‌نظر می‌رسد علاوه‌بر عوامل ژنتیکی، مرحله رشدی گیاه از نظر تأثیرگذاری شوری نیز در این امر دخیل باشد که نیاز به بررسی و تعیین حساس‌ترین مرحله رشدی گیاه جهت اجتناب از تأثیر منفی شوری دارد.

۲-٦-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری

یکی از راه‌هایی که گیاهان در مواجهه با تنش‌های غیرزیستی به‌کار می‌برند، استفاده از مواد تنظیم‌کننده اسمزی است. این مواد بیشتر شامل آمینه‌اسیدهای، قندها، هورمون‌ها و

پروتئین‌ها هستند (علی و همکاران، ۲۰۲۵). قندهای محلول در شرایط تنش شوری در گیاه گلرنگ تجمع می‌یابند که موجب تنظیم اسمزی، نگهداری تورژسانس سلولی و پایدار کردن غشا و پروتئین‌ها می‌شوند. البته گیاه برای تولید قندهای محلول انرژی بیشتری صرف می‌کند و درنتیجه رشد اندام‌های هوایی کاهش نشان می‌دهد (چاوشی و همکاران، ۲۰۱۹). پرولین نیز آمینه‌اسیدی فعال در تنظیم اسمزی می‌باشد که در ایجاد و حفظ فشار اسمزی در گیاه گلرنگ نقش مهمی دارد (مانولیان و همکاران، ۲۰۲۱). گیاه تحت تنش شوری برای ایجاد تعادل پتانسیل آب بین واکوئل و سیتوپلاسم ماده آلی مانند پرولین را تولید می‌کند که این آمینه‌اسید گیاه را در برابر رادیکال‌های آزاد حفظ می‌کند (آکوستا موتوس و همکاران، ۲۰۱۷). در گیاهان یک مکانیزم عمده در ترابری سدیم سیتوسولی و کاهش اثرات سمی آن وجود دارد که باعث جایگذاری مقادیر اضافی یون‌های سدیم در واکوئل‌ها یا بافت‌هایی با حساسیت کمتر می‌شود که این کار توسط آنتی پورتر غشای واکوئلی (NHX) صورت می‌گیرد. برای حفظ نسبت بهینه سدیم به پتاسیم در سیتوسول، گیاهان گلرنگ سدیم اضافی را از طریق اکستروژن سدیم به آپوپلاست یا واکوئل‌ها انتقال می‌دهند (شاکی و همکاران، ۲۰۱۸). اکستروژن فعال سدیم از سیتوسول توسط پروتئین‌های انتقال غشایی مانند آنتی‌پورتر غشای پلاسما Na^+/H^+انجام می‌شود که توسط ژن حساس SOS_1 و آنتی‌پورتر Na^+/H^+ واقع در غشای واکولی توسط مبدل سدیم/ پروتون (NHX_1) کدگذاری می‌شود. گزارش شده است که بیان ژن SOS_1 و NHX_1 در پاسخ به تنش شوری در بسیاری از گونه‌های گیاهی رخ می‌دهد (عبده‌پور و همکاران، ۲۰۲۵). ترکیبات مختلفی در سلول‌های گیاهی وجود دارد که عمدتاً در پاسخ به شرایط تنش به‌عنوان سیگنال عمل می‌کنند. پنکونازول (PEN)، نوعی ترکیب تری آزولیک است که با تنظیم فرایندهای فیزیولوژیکی از طریق سیگنال‌دهی، مقاومت به شوری را در گیاهان گلرنگ القا می‌کند (شاکی و همکاران، ۲۰۱۸). این ترکیب باعث کاهش آسیب ROS، افزایش پتانسیل آنتی‌اکسیدانی و القای رشد در ریشه می‌شود که نشان‌دهنده نقش مهم آن در افزایش مقاومت گیاه تحت تنش است (مراتیت و همکاران،

۲۰۱۴). دانش تغییرات در این فرایندها با واسطه PEN ممکن است زمینه‌ای برای افزایش رشد و بهره‌وری گلرنگ در مناطق آسیب دیده از نمک را فراهم کند. مطالعه‌ای روی گیاه گلرنگ نشان داد که فعالیت آنتی‌اکسیدآن‌های غیرآنزیمی بهتر از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی توانسته است آن‌ها را از آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از تنش شوری حفظ کند. توسعه محصولات متحمل به نمک برای آینده، متکی بر شناسایی مکانیسم‌های جدید تحمل خواهد بود. مسیرهای شناسایی مکانیسم‌های جدید تحمل به نمک از طریق مطالعات مکانیسم ژنتیکی و فیزیولوژیکی امکان‌پذیر می‌گردد.

بخش عمده‌ای از اقلیم‌های زراعی ایران در محدوده خشک و نیمه‌خشک قرار دارند و به‌طور هم‌زمان با تنش‌های غیرزیستی متعددی ازجمله شوری خاک و آب آبیاری مواجه هستند. ازاین‌رو، شوری خاک و آب آبیاری یکی از مهم‌ترین محدودیت‌های تولید محصولات زراعی، به‌ویژه دانه‌های روغنی نظیر گلرنگ، در کشور به‌شمار می‌رود. شوری از طریق ایجاد تنش اسمزی، سمیت یونی و برهم زدن تعادل عناصر غذایی، رشد رویشی، اجزای عملکرد و در نهایت عملکرد دانه و روغن گلرنگ را به‌طور معنی‌داری کاهش می‌دهد.

نتایج پژوهش‌های انجام‌شده در اراضی شور و کم‌بازده نشان داده است که تنظیم آرایش کاشت نقش مهمی در افزایش کارایی استفاده از منابع و کاهش اثرات شوری دارد. در این راستا، گزارش شده است که که در اراضی شور و کم‌بازده برای دستیابی به حداکثر عملکرد دانه گلرنگ پاییزه، کاشت با فاصله ردیف ۲۴ سانتی‌متر و مقدار بذر ۲۵ تا ۳۰ کیلوگرم در هکتار مناسب می‌باشد و این شرایط می‌تواند به بهبود استقرار گیاه و افزایش پوشش سبز مزرعه کمک کند؛ به‌گونه‌ای که ضمن کاهش تبخیر سطحی و رقابت علف‌های هرز، رشد اولیه و بقای بوته‌ها نیز بهبود یابد (پاسبان اسلام، ۱۳۹۲؛ پاسبان اسلام، ۱۳۹۳). چنین رویکردی در زراعت گلرنگ نیز به‌عنوان یکی از ابزارهای مدیریتی مؤثر برای افزایش تحمل به شوری قابل توصیه است.

برای کاهش اثرات منفی شوری بر عملکرد گلرنگ، راهبردهای مدیریتی متعددی پیشنهاد شده است. ازجمله این راهبردها می‌توان به کاربرد مواد آلی مانند بیوچار اشاره کرد که با بهبود ویژگی‌های فیزیکی، شیمیایی و زیستی خاک، ظرفیت نگهداشت آب و تبادل کاتیونی را افزایش داده و در نتیجه شدت تنش شوری را کاهش می‌دهد (صلحی خواجه‌مرجان و همکاران، ۲۰۲۵). همچنین، افزودن عناصری نظیر کلسیم و پتاسیم در خاک‌های شور، از طریق کاهش جذب سدیم و حفظ تعادل یونی، نقش مهمی در افزایش تحمل گیاه به شوری ایفا می‌کند (گرجی و همکاران، ۱۳۸۸). در کنار این روش‌ها، استفاده از تکنیک‌های اصلاح نباتات و مهندسی ژنتیک به‌منظور افزایش مقاومت به شوری نیز مورد توجه قرار گرفته است، هرچند این راهکارها اغلب زمان‌بر و پرهزینه هستند (کوشمن و بوهنر، ۲۰۰۰). در سال‌های اخیر، استفاده از روش‌های ساده، کم‌هزینه و مؤثر برای مدیریت تنش شوری مورد توجه بیشتری قرار گرفته است. یکی از این روش‌ها، پرایمینگ بذر پیش از کاشت است. پرایمینگ بذر با فراهم‌کردن هیدراتاسیون کنترل‌شده، موجب فعال‌سازی فرایندهای اولیه جوانه‌زنی بدون خروج ریشه‌چه از پوشش بذر می‌شود و توان بذر را برای جوانه‌زنی، سبز شدن یکنواخت و استقرار موفق گیاهچه در خاک‌های شور افزایش می‌دهد. کارآیی این تکنیک در بهبود استقرار محصول در شرایط شور به‌خوبی گزارش شده است (بصره، ۲۰۰۳). علاوه‌بر این، استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی به‌عنوان ابزاری کارآمد در کاهش اثرات منفی تنش شوری مطرح شده است. این ترکیبات که شامل مواد طبیعی یا مصنوعی هستند، با اثرگذاری بر الگوهای رشد و فرایندهای فیزیولوژیکی، نقش مهمی در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی ایفا می‌کنند (نیر و همکاران، ۲۰۰۹). نتایج پژوهش‌ها نشان داده است که کاربرد تنظیم‌کننده‌های رشد می‌تواند اثرات منفی شوری بر رشد و عملکرد گیاهان روغنی ازجمله گلرنگ را کاهش دهد (شاکی و همکاران، ۲۰۱۸؛ توپچی خسروشاهی، ۲۰۱۸؛ ظفری و همکاران، ۲۰۲۰).

در این زمینه، محلول‌پاشی عصاره جلبک دریایی به‌عنوان یک محرک رشد طبیعی، در کاهش اثرات شوری و بهبود عملکرد دانه گزارش شده است. نتایج پژوهش پاسبان اسلام (۱۴۰۴) نشان داد که محلول‌پاشی ژنوتیپ‌های کشت‌شده در اراضی شور (با شوری خاک ۵ تا ۸/۶ دسی‌زیمنس بر متر) در دو مرحله رشد رویشی و زایشی، موجب افزایش معنی‌دار ارتفاع بوته، اجزای عملکرد و در نهایت عملکرد دانه گردید. همچنین، استفاده از عوامل بیولوژیک نظیر قارچ‌های همزیست ازجمله *Trichoderma harzianum* L. به‌عنوان یکی از راهکارهای مؤثر در مدیریت تنش شوری معرفی شده است. پاسبان اسلام و نظری (۱۴۰۳) نشان دادند که تیمار بذر با قارچ تریکودرما در اراضی شور و کم‌بازده، از طریق افزایش اجزای عملکرد، باعث افزایش معنی‌دار عملکرد دانه گردید. این یافته‌ها نشان می‌دهد که کاربرد مواد بیولوژیک محرک رشد می‌تواند در کاهش اثرات تنش شوری در زراعت گلرنگ مؤثر باشد. از دیگر ترکیبات مؤثر در مدیریت تنش شوری می‌توان به تریازول‌ها اشاره کرد. این ترکیبات علاوه‌بر خاصیت قارچ‌کشی، به‌عنوان تنظیم‌کننده رشد نیز عمل کرده و موجب تغییرات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی مانند افزایش محتوای کلروفیل، ضخیم‌شدن برگ‌ها و بهبود متابولیسم کربوهیدرات‌ها می‌شوند (جلیل و همکاران، ۲۰۰۹). پنکونازول به‌عنوان یکی از ترکیبات تریازولی، نقش مثبتی در افزایش تحمل گیاه به شوری گزارش شده است (حسن‌پور و همکاران، ۲۰۱۲). شاکی و همکاران (۱۳۹۷) اثرات تعدیل‌کننده سالیسیلیک‌اسید و پنکونازول را در کاهش اثرات تنش شوری مثبت ارزیابی کردند. همچنین گزارش شده است که کاربرد خارجی سالیسیلیک‌اسید می‌تواند با بهبود فتوسنتز و رشد، تحمل گیاه به شوری را افزایش دهد (خان و همکاران، ۲۰۰۳). در نهایت، مدیریت موفق مزرعه گلرنگ تحت تنش شوری مستلزم به‌کارگیری مجموعه‌ای از اقدامات مدیریتی شامل: انتخاب ارقام متحمل به شوری، پایش مستمر شوری خاک و آب آبیاری (EC)، ایجاد و حفظ زهکشی مناسب، استفاده از آب آبیاری با کیفیت قابل قبول و آبیاری عمیق برای شستشوی نمک‌ها، تنظیم تاریخ کاشت هم‌زمان با دوره‌های بارندگی و شستشوی طبیعی خاک، رعایت فاصله کاشت بهینه برای کاهش

رقابت ریشه‌ها و کاشت بذر در محل داغ‌آب در سیستم‌های آبیاری سطحی به‌منظور کاهش تماس بذر با نمک‌های تجمع‌یافته که اجرای تلفیقی این راهکارها می‌تواند نقش مهمی در افزایش پایداری تولید گلرنگ در اراضی شور و کاهش خسارت ناشی از تنش شوری ایفا کند.

۲-۷- تنش سرما

براساس نظریه مولیش (۱۸۹۷) تنش سرما درجه حرارتی است که در آن دمای محیط از دمای مطلوب برای فعالیت‌های بیولوژیکی گیاه در هر مرحله از رشد، کمتر باشد (لیونز، ۱۹۷۳). تنش سرما به دو صورت سبب بروز خسارت در گیاه می‌شود: اول خسارت مستقیم ناشی از سرمازدگی‌های ناگهانی است که به‌سرعت رخ می‌دهند و تحت عنوان شوک سرمایی بیان می‌شود. شوک سرمایی موجب تغییرات فیزیکی در گیاه می‌شود. دوم خسارت غیرمستقیم که در اثر تغییرات کمی در سرعت واکنش‌های شیمیایی متابولیسم گیاه رخ می‌دهد (سینگ و همکاران، ۲۰۲۰). تنش سرما یا تنش یخ‌زدگی ازجمله مهم‌ترین تنش‌های زمستانه است که با صدمات شدیدی که به سلول‌ها و بافت‌های گیاهی وارد می‌کند، سبب بروز خسارت‌های جبران‌ناپذیر و حتی نابودی کامل گیاه می‌شود. سرمازدگی[1] با یخ‌زدگی[2] سلول‌های گیاهی تفاوت دارد. به‌طوری که در یخ‌زدگی آب موجود در سلول‌های گیاه به کریستال‌های یخ تبدیل می‌شود و این کریستال‌ها منجر به آسیب دیواره سلولی خواهند شد. این در حالی است که سرمازدگی در دماهای بالاتر اتفاق می‌افتد و اگر گیاه متحمل به سرما باشد منجر به مرگ گیاه نخواهد شد (ایمری و همکاران، ۲۰۰۹). ارقام متحمل به سرمای گلرنگ می‌توانند به‌عنوان یک محصول پاییزه در مناطق سردسیر ایران کشت شوند. بیشترین خسارت در کشت‌های پاییزه مربوط به یخ‌زدگی گیاهچه‌ها در طول زمستان است. در فرایند یخ‌زدگی، تشکیل یخ و خسارت‌های ناشی از آن اثر جدی بر رشد گیاه دارد. به‌طوری که تشکیل بلورهای یخ در

1- Chilling
2- Freezing

اطراف سلول‌های گیاه سبب تخریب غشا، نشت الکترولیت‌ها و ایجاد لکه‌های نکروزه در گیاه می‌شود. تحقیقات نشان داده است که در مناطق سرد هنگامی که گیاهان در پاییز با کاهش طول روز و دماهای کمتر مواجه می‌شوند به‌تدریج به سرما خو[1] می‌گیرند. خو گرفتن به سرما یکی از عواملی است که روی تحمل یخزدگی گیاهان در کاشت پاییزه، نقش بارزی دارد (پرستون و ساندو، ۲۰۱۳).

۲-۷-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

دمای پایین می‌تواند سرعت جذب آب و جوانه‌زنی بذر را کاهش دهد. انتخاب تاریخ کاشت براساس حداقل دمای توصیه شده خاک برای جوانه‌زنی گلرنگ ۵ درجه سانتی‌گراد می‌باشد (خواجه‌پور، ۱۳۸۳). جوانه‌زنی سریع و قوی بذر برای رشد بهینه گیاه و درنهایت عملکرد محصول بسیار مهم است. در طول جوانه‌زنی، بذر می‌تواند در معرض عوامل بسیاری قرار گیرد که ممکن است رشد گیاهچه و تولید گیاه را تشویق یا مهار کند. قدرت بذر توسط عوامل ژنتیکی و محیطی (فینچ ساویج و باسل، ۲۰۱۷) مانند دما (ترابی و همکاران ۲۰۱۳)، در دسترس بودن آب (هلدزورث، ۱۹۸۱)، اکسیژن، کیفیت و کمیت نور تعیین می‌شود (فلارس و همکاران، ۲۰۰۶). این عوامل محیطی متابولیسم هورمون‌ها را نیز تنظیم می‌کنند (فینچ- سوج و لوبنر متزگر ۲۰۰۶). همچنین بذوری که قدرت بیشتری دارند، در شرایط دشوار محیطی بهتر جوانه‌زده و گیاهچه آن‌ها در خاک مستقر می‌شود. جوانه‌زنی بذر شامل فرایندهای فیزیکی و فیزیولوژیکی است که با جذب آب توسط بذرهای خشک شروع می‌شود و با ظهور ریشه‌چه پایان می‌یابد (بیولی، ۱۹۹۷). به‌کارگیری ذخایر بذری یکی از حیاتی‌ترین رویدادها در فرایند جوانه‌زنی است که هم پیش‌سازها و هم منبع انرژی برای فرایندهای بیوسنتزی را فراهم می‌کند. اگرچه ذخایر بذری ممکن است پیش نیازی برای جوانه‌زنی نباشد (پینفیلد ولز و همکاران، ۲۰۰۵)، ولی برای بهبود کارآیی جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه‌ها ضروری هستند (استموند و همکاران،

1- Acclimation

۲۰۰۰). اثرات تنش سرما در طول جوانه‌زنی طی سه فرایند فیزیولوژیکی تأثیرگذار مشخص می‌گردد. نخست، در طول ذخیره‌سازی بذر، اثر رطوبت بیش از حد و دمای پایین می‌تواند باعث از بین رفتن حیات بذر شود (رانی و همکاران، ۲۰۱۳). دوم، دمای بالا به‌طور کلی باعث خواب بذور می‌شود، ولی دمای پایین نیز می‌تواند در برخی موارد باعث خواب بذر گردد (روبرتز، ۱۹۸۸). دمای مطلوب برای جوانه‌زنی بذر گلرنگ ۱۸ تا ۲۵ درجه سانتی‌گراد گزارش شده است (خلیل و همکاران، ۲۰۱۰). البته دمای پایه رشد (صفر گیاهی) گلرنگ ۵ درجه سانتی‌گراد می‌باشد (لامیچه و همکاران، ۲۰۲۰). نلی و همکاران (۲۰۰۵) دریافتند که دما تنها عامل کنترل‌کننده جوانه‌زنی نبوده و مدت زمانی که بذرهای گلرنگ در معرض آن قرار می‌گیرند نیز مهم است. در نهایت، سرعت جوانه‌زنی بذرهایی که خواب خود را از دست داده‌اند، یک رابطه خطی مثبت بین دمای پایه و دمای بهینه، و یک رابطه خطی منفی بین دمای بهینه و دمای بیشینه نشان می‌دهد (رابرتز، ۱۹۸۸). دماهای کمتر یا بالاتر از دمای مطلوب منجر به درجات گوناگون کاهش در جوانه‌زنی بذر می‌شوند (باتاچاریا، ۲۰۲۲). مرحله اول جذب سریع آب برای سازماندهی مجدد غشاها که ساختار خود را در دانه‌های خشک شده از دست می‌دهند، بسیار مهم است (سیمون، ۱۹۷۴). کم‌آبی طبیعی و ناشی از یخ‌زدگی باعث انتقال فاز لایه‌ای سلول‌ها به فرم شش ضلعی در غشای پلاسمایی می‌شود که به اختلاط اجزای غشای پلاسمایی و سیتوپلاسمی منجر می‌گردد. در شرایط عادی، غشاها بلافاصله پس از هیدراتاسیون دوباره از فرم شش ضلعی به فرم لایه‌ای سازمان‌دهی می‌شوند تا عملکرد مناسب خود را به‌عنوان یک مانع نیمه‌تراوا بازیابند (گوردون کام استپونکوس و لینچ، ۱۹۸۹). جذب آب سرد سازماندهی مجدد سلول‌ها را در طول آبرسانی مجدد مختل می‌کند و سرعت جوانه‌زنی را کاهش می‌دهد (اوبندورف و هابز، ۱۹۷۰). اثر اصلی دماهای پایین در طول جوانه‌زنی، آسیب به غشای سلولی و تغییرات در ترکیب غشای پلاسمایی است این غشاها به حفظ یا بازیابی ساختارهای سلولی کمک می‌کند (یوشیدا و همکاران، ۱۹۸۹). نوبلت و همکاران (۲۰۱۷) در دانه‌های ذرت (*Zea mays*) نشان دادند که توانایی جوانه‌زنی در تنش سرما با بازسازی

فسفولیپیدها مرتبط است. فرایند سازگاری به سرما، که درجه تحمل انجماد را در پاسخ به دماهای پایین و غیر انجماد افزایش می‌دهد، شامل تغییراتی در ترکیب غشای پلاسمایی است که تحمل به تنش را افزایش داده و نشت محتویات سلولی را کاهش می‌دهد (پوسمیک و همکاران، ۲۰۰۱). علاوه‌بر تغییرات در ترکیب غشا، مکانیسم‌های متعدد دیگری مانند تجمع قندها و دهیدرین‌ها نیز به تحمل یخ‌زدگی در نتیجه سازگاری کمک می‌کنند (جانسکا و همکاران، ۲۰۱۰). اثر کنش متقابل بین دمای محیط و ژنوتیپ بر درصد جوانه‌زنی نیز قابل توجه است و برخی از جنبه‌های ترکیب غشای پلاسمایی منحصر به‌فرد در ژنوتیپ‌های مقاوم به سرما، در داشتن خصوصیت تحمل به‌سرما دخیل هستند. به‌عنوان مثال، نتایج گزارشی نشان داده است که تجمع فسفاتیدیک‌اسید با واسطه فسفولیپاز D- (PLD) در تحمل آسیب سرما در ارقام حساس دانه روغنی سویا نقش دارد (زنگ و همکاران، ۲۰۲۱). همچنین نشان داده شده است که تجمع لیپیدهای اشباع یا غیراشباع ضعیف در طول جذب آب توسط بذر با حساسیت بذر به شرایط دمایی در گلرنگ مرتبط است (روشه و همکاران، ۲۰۱۹). قرار گرفتن در معرض تنش سرما در طول جوانه‌زنی باعث می‌شود که غشاها نفوذپذیری انتخابی خود را از دست داده و بسیاری از اجزای سلولی ازجمله لیپیدها، پروتئین‌ها و یون‌ها را آزاد کنند و لایه‌های سلولی عمیق‌تر در معرض برخی از تنش‌های ثانویه مانند خشکی و حمله میکروبی به‌دلیل از دست دادن عملکرد اپیدرم قرار می‌گیرند (باتاچاریا، ۲۰۲۲). مواد مغذی نشت‌شده از سلول‌های آسیب‌دیده باعث رشد میکروارگانیسم‌ها می‌شوند که متعاقباً اثرات نامطلوب بیشتری بر جوانه‌زنی دارند (نیسی و همکاران، ۲۰۰۴). تعداد زیادی QTL[1] مرتبط با تحمل غرقابی و صفات مربوط به تحمل سرما در طول جوانه‌زنی و سبز شدن بذر شناسایی شده است. این مطالعات نشان می‌دهد که تحمل سرما در طول فرایند جوانه‌زنی شامل ترکیبی از تحمل به سرما، بقای بذر در دمای پایین و جوانه‌زنی است (کیو و همکاران، ۲۰۰۷). در مجموع ۱۸

۱ – مکان‌های ژنی صفات کمی

QTL برای تحمل به خشکی و ۲۳ QTL برای تحمل به دمای پایین شناسایی شده‌اند که از این تعداد ۱۲ QTL (یعنی Satt253، Satt513، Satt693، Satt240، Satt323، Satt255، Satt557، Satt31، Satt31، Satt557، Satt31 و Satt45) هم با خشکی و هم با تحمل به دمای پایین مرتبط بودند. یین و همکاران (۲۰۰۸) گزارش کردند که فراساختاری اندامک‌های گلرنگ در دماهای پایین به‌طور قابل توجهی در مقایسه با دمای بهینه تغییر کرده است که منجر به عدم وجود کریستای میتوکندری، بی‌نظمی لایه سیتوپلاسمی و ساختارهای شبکه آندوپلاسمی توسعه نیافته می‌شود. بهبود عملکرد غشای میتوکندری از طریق اسموپرایمینگ[1] دانه‌های گلرنگ باعث بهبود پاسخ به آسیب سرمایی می‌شود (سان و همکاران، ۲۰۱۱). به‌طور معمول، بذرها مکانیسم‌هایی دارند که برای محدود کردن آسیب‌های ناشی از جذب آب واکنش نشان می‌دهند (دوریا و همکاران، ۲۰۱۹). اختلال عملکرد فیزیولوژیکی ناشی از سرمازدگی درصورتی‌که بافت قبل از وقوع آسیب جدی به دمای طبیعی بازگردد، قابل ترمیم است. این اختلالات باعث آسیب قابل مشاهده در سرعت رشد و نمو نمی‌شوند. چون اختلالات در فرایندهای فیزیولوژیکی می‌توانند پیش از اینکه پایدار شوند، روند معکوس به خود بگیرند (لیونز و همکاران، ۱۹۷۹). بااین‌حال، آسیب جبران ناپذیر ناشی از سرمازدگی طولانی مدت ممکن است از تجمع متابولیت‌های سمی ایجاد شود (گراهام و پترسون، ۱۹۸۲). بحرانی‌ترین زمان برای جذب آب توسط بذر، ۲۴ ساعت پس از کاشت است (پولاک و تول، ۱۹۶۶). بنابراین، هنگامی که بذرها در خاک‌های سرد کاشته شوند، اثرات سرما شدیدتر خواهد بود. رطوبت اولیه بذرها در هنگام کاشت نیز بر میزان آسیب ناشی از سرما تأثیر می‌گذارد. عموما رطوبت بالاتر نقش محافظتی ایفا می‌کند (اوبندورف و هابز، ۱۹۷۰). پس از سبز شدن، دانه‌های گلرنگ در مقایسه با ذرت و گندم بیشتر در معرض آسیب سرمازدگی هستند، زیرا نقاط رویشی گلرنگ در بالای سطح زمین قرار دارد. لپه‌ها می‌توانند در ابتدا از نقطه رشد بلافاصله پس

1- Osmopriming

از ظهور محافظت کنند (هوم و جکسون، ۱۹۸۱). بااین‌حال، همان‌طور که برگ‌های اولیه منبسط می‌شوند و نقاط رشد در معرض سرما قرار می‌گیرند، دمای پایین صفر درجه سانتی‌گراد یا کمتر، حالت کشنده خواهد داشت. آسیب سرما همچنین می‌تواند گیاهچه‌ها را مستعد از بین رفتن کند (سرانو و رابرتسون، ۲۰۱۸). متأسفانه تنش‌های محیطی به‌ندرت به‌تنهایی رخ می‌دهند و این در مورد تنش سرما نیز صادق است. در کانادا، دمای سرد در بهار اغلب همراه با رطوبت بیش از حد به‌دلیل متراکم شدن رطوبت جو و باران رخ می‌دهد. سرما مستقیماً آسیب ناشی از غرقابی را نیز تشدید می‌کند (ووبکر و همکاران، ۲۰۰۱). به‌عنوان مثال، از نظر تلفات در جوانه‌زنی، یک ساعت غرقابی در دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد معادل نزدیک به ۳۶ ساعت غرقابی در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد است. درنهایت دمای سرد پاییز در تأخیر رسیدگی بذرها و کاهش عملکرد دانه نقش اساسی دارد (گاس و همکاران، ۱۹۹۶؛ کوروساکی و یوموتو، ۲۰۰۳). در طول جوانه‌زنی دانه سویا، تنش اسمزی اغلب یک عامل تنش‌زا در دماهای پایین است. پاسخ‌های گیاه به ترکیبی از تنش‌ها می‌تواند پیچیده باشد و ممکن است باعث تغییرات مشابه در بیان ژن، ترجمه و پردازش پروتئین و متابولیسم‌ها شود (لامرز و همکاران، ۲۰۲۰). به‌طور کلی میانگین عملکرد دانه در مناطق گرم‌تر بیشتر از مناطق سرد است (ژائو و همکاران، ۲۰۲۰). در نتیجه، ارقام مقاوم به سرما، در مناطق سرد خطرات آسیب اقتصادی را کاهش می‌دهند (بالاسوبرامانیان و همکاران، ۲۰۰۴). گزارش‌ها نشان می‌دهد که تنوع ژنتیکی در گلرنگ برای تحمل سرما را می‌توان براساس زمان جوانه‌زنی بذر و ظهور گیاهچه و توانایی تشکیل طبق در دماهای پایین (بارونچلی و همکاران، ۲۰۱۵) ارزیابی کرد. همچنین جوانه‌زنی دانه‌های گلرنگ در خاک سرد یک شاخص فیزیولوژیکی بالقوه برای قضاوت در مورد میزان بقای گیاهچه‌ها در دماهای پایین می‌باشد.

۲-۷-۲- مرحله رشد رویشی

پاسخ‌های بی‌شماری در واکنش به تنش سرما در گیاه فعال می‌شود که منجر به تحمل تنش سرما می‌گردد. پروتئین‌های متصل شونده به RNA غنی از گلایسین (GR-RBPs)

در پاسخ گیاه به تنش سرما نقش مهمی را ایفا می‌کنند و پروتئین GR-RBPs با نام atRZ-1a برای افزایش تحمل سرما در آرابیدوپسیس شناسایی شده است (کیم و همکاران، ۲۰۰۵). محققان دریافتند که ژن GmCHI یک ژن القاکننده تنش بسیار سرد است که در یک مسیر سیگنالینگ وابسته به ABA نقش دارد. این مطالعه نقش فرایندهای متابولیکی متعدد، مانند دفاع سلولی، متابولیسم انرژی، سنتز پروتئین، رشد و تقسیم سلولی، انتقال، ذخیره‌سازی و رونویسی را در پاسخ به سرما نشان می‌دهد. به‌نظر می‌رسد افزایش بیان برخی از آنزیم‌های کلیدی درگیر در چرخه تری‌کربوکسیلیک (مانند مالات دهیدروژناز و فسفوانول پیروات کربوکسیلاز) بقای بذر را در شرایط تنش بهبود می‌بخشد. الکل دهیدروژناز I و RAB21 (واکنش به ABA 21) احتمالاً توانایی دانه‌های روغنی برای مقابله با تنش دمای پایین با کاهش علائم سرمازدگی را بهبود می‌بخشند (چن و همکاران، ۲۰۱۰). هو و همکاران (۲۰۱۷) گزارش کردند که یک پاسخ همپوشانی در فراوانی پروتئین تحت تیمارهای تنش سرما و اسمزی القا می‌شود که تأیید می‌کند این تنش‌ها توسط یک مدار تنظیم می‌شوند و پروتئین‌های خاص فقط زمانی که تحت تأثیر قرار می‌گیرند، تغییرات بیان ژن را نشان می‌دهند. فرض بر این است که تنظیم دگرگونی پروتئین‌های متصل‌کننده RNA مانند RZ-1a (At3g26420) تحمل سرما را در طول جوانه‌زنی از طریق تثبیت ساختار ثانویه RNA افزایش می‌دهد (کیم و همکاران، ۲۰۰۵). بیان GmWIN1-5 (Glycine max Wax Inducer1-5)، همولوگ AtWIN1 (At1g15360) اخیراً نشان داده است که تحمل سرما در ریشه‌های مویی تغییر شکل یافته گیاه دانه روغنی سویا را افزایش می‌دهد. GmWIN1-5 یک فاکتور رونویسی را رمزگذاری می‌کند که بیان ژن‌های بیوسنتزی لیپیدی را تنظیم کرده و ترجیحاً در گل‌ها و دانه‌های در حال رشد بیان می‌شود (کای و همکاران، ۲۰۲۲).

۲-۷-۳- مرحله گل‌دهی

گلدهی بخش مهمی از چرخه زندگی گیاه گلرنگ برای تولید بذر و روغن به‌شمار می‌آید. مراحل شروع گلدهی و تشکیل کاپیتول حساس‌ترین بخش‌های رشد این گیاه

هستند که هرگونه تنش محیطی در این دوره می‌تواند اثرات منفی شدیدی بر باروری، گلدهی و تشکیل دانه داشته باشد. در این دوره، فرایندهای میتوز و میوز در اندام‌های زایشی، تشکیل گرده، رشد لوله گرده و لقاح، نیازمند تنظیم دقیق متابولیسم و انتقال انرژی هستند. تنش سرما می‌تواند اختلالات عمده‌ای در این فرایندها ایجاد کند، همین باعث می‌شود که آسیب‌های سرما در مرحله زایشی بیشتر از مراحل دیگر رشد باشد. مطالعات نشان داده‌اند که تنش سرما می‌تواند باعث کاهش باروری، کاهش قدرت گرده و نارسایی در تشکیل میوه یا بذر شود، به‌طوری که کاهش دما در دوره‌های حساس می‌تواند منجر به کاهش شدید عملکرد بذر و روغن شود (تاکور و همکاران، ۲۰۱۰). مدت زمان گلدهی در بین ارقام گلرنگ به شدت متفاوت است که به دما و دوره نوری بستگی دارد، درحالی که مرحله پس از گلدهی عمدتاً تحت تأثیر دما قرار دارد (ترابی و همکاران، ۲۰۲۰). واکنش گلدهی به دما معمولاً براساس دمای پایه (Tb)، دمای بهینه (To) و دمای سقف (Tc) خلاصه می‌شود که به اصطلاح دماهای کاردینال نامیده می‌شوند (سیل و همکاران، ۲۰۱۷). براساس یک مطالعه اختصاصی روی گیاه گلرنگ، مشخص شده‌است که تحمل گیاه به سرما با توجه به مرحله رشد آن متفاوت است. درحالی‌که گیاه در مراحل اولیه رشد (مثلاً مرحله روزت یا برگ‌سبز اولیه) می‌تواند تا حدودی سرما و حتی دماهای زیر صفر را تحمل کند، در مرحله بلومینگ (گلدهی) بروز آسیب سرما به‌وضوح مشهود است. در این مرحله، قرار گرفتن گلرنگ در دماهای پایین‌تر از ۴ سانتی‌گراد به‌مدت بیش از چند ساعت سبب بروز آسیب می‌شود[1]، و اگر دما به صفر درجه سانتی‌گراد برسد یا بیشتر از ۸-۱۲ ساعت طول بکشد، خسارت شدیدتر شده و می‌تواند کیفیت گلدهی و عملکرد نهایی محصول را کاهش دهد (کریلوه و همکاران، ۲۰۲۳). کاهش تعداد و کیفیت گل‌ها، کاهش باروری و تشکیل بذر به‌دلیل آسیب به اندام‌های زایشی موجب کاهش عملکرد و روغن می‌شود. گلرنگ برای شروع گلدهی به طول روز و دما پاسخ می‌دهد، و در برخی

1- Chilling injury

رقم‌ها حتی پاسخ به سرما برای تسریع گلدهی دیده شده‌است. در ارقام سردسیر / زمستانه، قرار گرفتن بذر یا جوانه‌ها در دوره‌های طولانی سرما پیش از رشد گیاهی می‌تواند زمان رسیدن به گلدهی را کاهش داده و باعث تغییرات در القای ژن‌های گلدهی می‌شود که می‌تواند زمان‌بندی زایندگی را تحت تأثیر قرار دهد (کولرن و همکاران، ۲۰۲۱). تنش سرمایی در دوره گلدهی با دو مسیر مهم بر عملکرد نهایی گلرنگ تأثیر می‌گذارد: کاهش فتوسنتز و انتقال اسمیلات‌ها به بخش‌های زایشی که نتیجه‌اش کاهش انرژی برای تشکیل دانه است و آسیب مستقیم به ساختار گل‌ها و اندام‌های زایشی که باعث کاهش باروری، کاهش دانه و نهایتاً پایین آمدن عملکرد بذر و روغن می‌شود. فعالیت بسیاری از آنزیم‌ها در دماهای پایین کاهش می‌یابد، به‌خصوص آنزیم‌هایی که در مسیرهای متابولیکی مانند فتوسنتز و تنفس شرکت دارند. کاهش فعالیت آنزیمی انتقال قندها به اندام‌های زایشی را مختل کرده و در نتیجه انرژی کافی برای تشکیل گرده و رشد لوله گرده فراهم نمی‌شود، که در نهایت منجر به کاهش باروری می‌شود (رویچودوری و همکاران، ۲۰۲۵).گرده و اندام تولیدکننده گرده بسیار حساس به سرما هستند که تنش سرما می‌تواند باعث نارسایی و اختلال در توسعه گرده و کاهش زنده‌مانی گرده‌ها می‌شود. سرما می‌تواند احیای مرحله PCD (مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلول‌های پوشاننده گرده) را به تأخیر اندازد که پیامد آن نقص در ساختار دیواره گرده و عدم توانایی تخمک‌زایی طبیعی است (هوانگ و همکارن، ۲۰۲۲). همچنین تغییرات هورمونی ناشی از سرما، مانند افزایش آبسیزیک‌اسید یا کاهش جبرلین، می‌تواند بر توسعه اندام‌های جنسی و انتقال قندها به بافت‌های زایشی تاثیر منفی بگذارد (رویچودوری و همکاران، ۲۰۲۵). سرما باعث کاهش انعطاف‌پذیری غشاهای پلاسمایی می‌شود که پیامد آن افزایش نشت الکترولیت‌ها، آسیب به سلول‌های گرده و بافت‌های گل است. کاهش دمای محیط می‌تواند سبب جامد شدن اجزای غشایی شده و به دنبال آن انتقال یون‌ها کاهش یافته و در فرآیندهای متابولیک کلیدی اختلال ایجاد می‌شود. باعث افزایش تجمع ROS در سلول‌های گیاهی می‌شود، که منجر به پراکسیداسیون لیپیدی، افزایش مالوندی‌آلدهید و آسیب به پروتئین‌ها و اسیدهای

نوکلئیک می‌گردد از پیامدهای دیگر تنش سرما می‌باشد. این آسیب‌ها به‌ویژه در بافت‌های زایشی جبران‌ناپذیر بوده و می‌تواند باعث کاهش دوام گرده و کاهش توانایی لقاح گردند (رویچودوری و همکاران، ۲۰۲۵). این اثرات در مجموع باعث کاهش کیفیت و مقدار محصول می‌شوند، به‌ویژه در شرایط مزرعه‌ای که سرمازدگی غیرمنتظره یا طولانی در دوره گلدهی رخ می‌دهد.

۲-۷-٤- مرحله پرشدن دانه

بروز تنش سرما در طول دوره پرشدن دانه گلرنگ تاثیر بسزایی در قدرت بذر و رفتار بعدی آن به‌هنگام جوانی‌زنی دارد. چن و همکاران (۲۰۲۱) دریافتند که مقاومت بذرها به سرما به توانایی آن‌ها در سنتز مقادیر زیادی اسیدهای چرب غیراشباع در طول مراحل اولیه جوانه‌زنی بستگی دارد. دالیوال و همکاران (۲۰۲۴) نشان دادند که آسیب سرما باعث پراکسیداسیون لیپیدی در دانه‌ها و در نتیجه از بین رفتن اسیدهای چرب غیراشباع می‌شود. بنابراین توانایی دانه‌ها در کنترل پراکسیداسیون لیپیدی نشان‌دهنده تحمل آن‌ها در برابر آسیب سرما است. در دمای معمولی یا گرم، بذرهایی با نسبت‌های بالاتر اسیدهای چرب اشباع از کل انرژی شیمیایی بالاتری بهره می‌برند که می‌توانند برای رشد و در نهایت جوانه‌زنی جنین تولید شود. بااین‌حال، در دماهای پایین‌تر، اسیدهای چرب اشباع چسبناک‌تر می‌شوند. بنابراین تراز واکنش‌های شیمیایی مورد نیاز برای کاتابولیسم اسیدهای چرب را کاهش می‌دهند و به‌طور قابل توجهی جوانه‌زنی را به تأخیر می‌اندازند. در مواردی که جوانه‌زنی به‌تأخیر افتاده و کند می‌شود، پتانسیل انرژی بالاتری که با کاتابولیزاسیون اسیدهای چرب اشباع تولید می‌شود نه تنها برای بذرها سود کمتری دارد بلکه موجب هدر رفت انرژی بذر خواهد شد. در مقابل، بذرهایی با نسبت‌های بالاتر اسیدهای چرب غیراشباع به‌دلیل دمای ذوب پایین‌تر آن‌ها، درصورت جوانه‌زنی در دماهای پایین‌تر از دمای بهینه، جوانه‌زنی و سبز سریع‌تری خواهند داشت (دالیوال و همکاران، ۲۰۲۴). در گیاه پنبه، تغییرات ژنتیکی برای تولید نسبت‌های بالاتر استئاریک‌اسید اشباع شده در دانه‌ها نیز به‌طور قابل توجهی سرعت جوانه‌زنی را در دماهای

پایین‌تر کاهش داده است (لیو و همکاران، ۲۰۰۲). در مجموع، این مطالعات مکانیسم تطبیقی را در گیاهان برای داشتن مقدار بیشتری از اسیدهای چرب غیراشباع برای شانس بهتر بقا در دماهای پایین‌تر نشان می‌دهد.

گزارش شده است که در طی جوانه‌زنی، جذب آب سرد توسط بذرها باعث آسیب‌های غیرقابل برگشت سرمایی می‌شود که می‌تواند بر رشد و بلوغ بعدی گیاهان تأثیر منفی بگذارد (کروز و همکاران، ۲۰۱۳). براساس برخی مشاهدات، به‌نظر می‌رسد دوره بحرانی که دانه‌ها به آسیب‌های سرمایی حساس‌تر هستند، با انتقال فاز لیپیدهای غشایی از ساختار شش‌ضلعی به لایه‌ای منطبق است. در دانه‌های سویا یا ذرت، دمای پایین در طول این انتقال فاز بحرانی، لیپیدهای غشایی را به تشکیل یک سازمان ژل گونه سفت‌تر وادار می‌کند. این امر به‌طور قابل‌توجهی ایجاد مجدد ساختار لایه‌ای و سیال‌تر لازم برای عملکردهای فیزیولوژیکی طبیعی دانه را به تأخیر می‌اندازد. بازیابی کندتر فاز لایه‌ای لیپیدهای غشا، بذرها را در برابر سرما آسیب‌پذیرتر می‌کند، که می‌تواند برای جوانه‌زنی مضر باشد (سانچز و همکاران، ۲۰۱۹). بیش از ۵۰ درصد روغن گلرنگ از لینولئیک‌اسید تشکیل شده است که آن را بسیار غیراشباع می‌کند. افزایش سطح لینولئیک‌اسید به‌طور موثر دمای ذوب تجمعی لیپیدهای ذخیره‌سازی را کاهش داده و کاتابولیسم چربی سریع‌تر را حتی در دماهای پایین تسهیل می‌کند. به این ترتیب انرژی مورد نیاز بذر برای جوانه‌زنی سریع‌تر فراهم می‌گردد. مکانیسم تنظیمی سیالیت غشای زیستی یکی از مکانیسم‌های اصلی است که گیاهان با تغییرات دمایی به آن سازگار می‌شوند. این امر تحت تأثیر نسبت توزیع لیپیدهای مختلف و غیراشباع بودن غشاء قرار دارد. هنگامی که گیاهان بادام‌زمینی تحت تنش سرما قرار گرفتند، لیپیدهای غشاء از حالت کریستالی مایع به حالت ژله‌ای تغییر پیدا کرد (موراتا و همکاران، ۱۹۸۲) که باعث توقف جریان پروتوپلاست، افزایش نفوذپذیری غشاء و در نتیجه نشت الکترولیت و بر هم خوردن تعادل یون‌های داخل سلولی گردید (هوانگ و همکاران، ۲۰۱۵).

۲-۷-۵- تولید و کیفیت بذر

در دماهای پایین، جذب آب سرد توسط دانه‌ها باعث می‌شود که لیپیدهایی با دمای ذوب بالا (به‌دلیل اشباع زیاد در زنجیره اسیدهای چرب) جامد شده و از غشای سلولی جدا شوند (یو و همکاران، ۲۰۱۵). این پدیده باعث از دست دادن سیالیت و نفوذپذیری انتخابی می‌شود که سازماندهی مجدد غشاء را مختل می‌کند و در نتیجه موجب تشدید نشت سیتوپلاسمی می‌شود (پلازک و همکاران، ۲۰۱۸). مگر اینکه یکپارچگی ساختاری غشاها دوباره برقرار شود. نشت بیش از حد املاح می‌تواند باعث اختلال در عملکرد متابولیکی، رشد غیرطبیعی نوک ریشه‌چه و حتی مرگ جنین شود. این تغییرات تا حدی توسط فعالیت اسیدهای چرب غیراشباع[1] انجام می‌شود (میکل و براوز، ۱۹۹۴). پیوندهای دوگانه سیس ایجادشده توسط دساتورازها مانع بسته شدن زنجیره‌های مولکولی اسیدهای چرب می‌شوند و در نتیجه غشاها را سیال نگه می‌دارند و به پروتئین‌های متصل به غشاء اجازه می‌دهند تا در میان آن‌ها حرکت کنند (ریکین و همکاران، ۱۹۹۳). تحت تنش سرما، نگهداری انعطاف‌پذیری غشاء از طریق افزایش اسیدهای چرب غیراشباع در ترکیب آن‌ها، امکان حفظ یک محیط هموستاتیک را فراهم می‌کند که برای عملکرد سلول ضروری است (آپچرچ، ۲۰۰۸). اهمیت افزایش سطوح اسیدهای چرب غیراشباع چندگانه، از طریق غیراشباع شدن اسیدهای چرب مانند اسیدهای پالمیتیک، استئاریک و اولئیک، به‌منظور افزایش توانایی گیاهان عالی برای سازگاری با کاهش دما، در چندین مطالعه نشان داده شده است. به‌عنوان مثال، گیاهان تنباکوی تراریخته با بیان بیش از حد اسیدچرب غیراشباع ۷ (FAD7) آسیب‌های تنش سرمای کمتری را نشان می‌دهند. در برخی مطالعات افزایش تحمل سرمای گیاهان، به افزایش تولید لینولنیک‌اسید در برگ‌ها نسبت داده شده است (کوداما و همکاران، ۱۹۹۵). در برنج، بیان بیش از حد اسیدچرب دساتوراز که تبدیل اولئیک‌اسید به لینولئیک‌اسید را کاتالیز می‌کند، منجر به تجمع اسیدچرب در بافت‌های برگ گردیده است. این امر با تولید بیشتر لینولئیک‌اسید در

1- Fatty acid desaturases

بافت‌های گیاهی، تحمل به سرمای گیاهان تراریخته را در مراحل رویشی و زایشی به‌ترتیب پس از قرار گرفتن در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۸ روز افزایش داد (شی و همکاران، ۲۰۱۲). مطالعات روی زیتون نشان داد که قرار گرفتن میوه‌ها در دمای پایین‌تر از ۱۵ درجه سانتی‌گراد، بیان پروتئین غیراشباع را افزایش داده و همزمان محتوای اسیدهای چرب غیراشباع را افزایش می‌دهد (هرناندز و همکاران، ۲۰۱۹). دیده شده است که در دانه‌های تراریخته کلزا که سه برابر بیشتر استئاریک‌اسید تولید می‌کنند، افزایش ۳۰ درصدی سطح استئاریک‌اسید اشباع‌شده و افزایش ۴۰ درصدی نسبت کل اسیدهای چرب اشباع‌شده در بذرهای تراریخته نسبت به بذرهای غیرتراریخته، منجر به جوانه‌زنی ضعیف حتی در دمای محیط ۲۵ درجه سانتی‌گراد گردید(تامسون و لی، ۱۹۹۷). مطالعات روی غشای سلولی نشان می‌دهد که ترکیب اسیدهای چرب غیراشباع در لیپیدهای غشاء در طول جذب آب سرد به‌طور موثر سیالیت غشای سلولی را افزایش می‌دهد. کاتابولیسم سریع‌تر اسیدهای چرب غیراشباع انرژی را برای جنین در حال رشد در دمای پایین فراهم می‌کند. لیپیدها علاوه‌بر انعطاف‌پذیری غشا، به‌عنوان منبع انرژی برای رشد جنین در مراحل اولیه جوانه‌زنی نیز عمل می‌کنند (کائور، ۲۰۲۳). بررسی ترکیب روغن بذر بیش از ۷۰۰ گونه از گیاهان گل‌دار نشان می‌دهد که تعادل بین محتویات اسیدهای چرب اشباع و غیراشباع در بذرها به‌عنوان یک مکانیسم تطبیقی در پاسخ به فشار انتخابی که توسط دمای جوانه‌زنی تحمیل می‌شود، تکامل یافته است (لیندر، ۲۰۰۰). انرژی مورد نیاز برای سنتز اسیدهای چرب اشباع و غیراشباع و انرژی که می‌تواند توسط هر یک در هنگام کاتابولیسم از طریق مسیر β- اکسیداسیون تولید شود، از یکدیگر متمایز هستند. اسیدهای چرب اشباع شده هزینه کمتری برای ساخته شدن دارند اما پس از اکسیداسیون در مقایسه با اسیدهای چرب غیراشباع (برپایه کربن) کربن، انرژی بیشتری تولید می‌کنند.

به‌طور کلی، تحت تنش سرما محتوای اسمولیت‌ها شامل پرولین، قندهای محلول و پروتئین‌های محلول در سیتوسول ارقام حساس افزایش می‌یابد. پیرولین- ۵ -کربوکسیلات سنتتاز (P5CS) یک آنزیم کلیدی در مسیر گلوتامات بیوسنتز پرولین است. بیان بیش از

حد ژن P5CS منجر به افزایش محافظت سلولی و تحمل در گیاهان می‌شود. cDNA ژن P5CS منجر به سطوح بالای آنزیم P5CS و افزایش ۱۰ تا ۱۸ برابری در محتوای پرولین می‌شود که از راه افزایش تولید زیست‌توده به تحمل سرما و خشکی کمک می‌کند (باناواس و همکاران، ۲۰۱۸). با کشف cDNA برای ژن‌های P5CS و P5CR، تحقیقات آینده می‌تواند به درون ژن و تأثیر آن بر عملکرد گیاهان تحت شرایط تنش سرما هدایت شود. فاکتور رونویسی APETALA2، فاکتور پاسخ به اتیلن (AP2/ERF) نقش تنظیمی مهمی در انتقال سیگنال پاسخ گیاه به تنش‌های مختلف ازجمله دمای پایین ایفا می‌کند (ساکوما و همکاران، ۲۰۰۲)، که با افزایش گردش پلی‌آمین‌ها و آنتی‌اکسیدآن‌ها، تحمل به تنش سرما را افزایش می‌دهد. تجمع پرولین گیاهان دارای بیان بیش از حد ERF1 فعالیت آنتی‌اکسیدانی بالاتری دارند که به بیان ژن‌هایی مانند CAT1، CAT2، CAT3 و cpAPX نسبت داده می‌شود و انباشته شدن پرولین بیشتر با P5CS القایی و کاهش رونویسی PROX2 مرتبط است.

آسیب سیستم غشای زیستی گیاه در دمای پایین نیز به پراکسیداسیون لیپیدی غشاء و تخریب پروتئین ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن مرتبط است (گرنت و همکاران، ۲۰۱۴). پراکسیداسیون لیپیدی غشایی به مجموعه‌ای از واکنش‌های رادیکال آزاد روی پیوندهای دوگانه اسیدچرب غیراشباع روی غشاء اشاره دارد که با قرار گرفتن اکسیژن روی اسیدهای چرب غیراشباع در لیپیدها آغاز می‌شود (توماس و همکاران، ۲۰۱۶). تحت تنش سرما مقدار ROS به‌سرعت افزایش می‌یابد و بسیار فراتر از توانایی مهار سیستم آنتی‌اکسیدانی می‌گردد که حالت تعادل اولیه ROS را از بین می‌برد. در این مرحله، ROS حمله به ماکرومولکول‌های بیولوژیکی، مانند لیپیدهای غشایی، اسیدهای نوکلئیک و پروتئین‌ها را آغاز می‌کند. ساختار سیستم غشایی از بین رفته و در نتیجه باعث کاهش سرعت فتوسنتز، ایجاد اختلالات متابولیکی و تجمع گسترده مواد سمی در گیاهان می‌شود (لیو و همکاران، ۲۰۱۳؛ هوانگ و همکاران، ۲۰۱۶). مالون‌دی‌آلدهید محصول پراکسیداسیون لیپیدی غشاء است که در ژنوتیپ‌های حساس نسبت به ژنوتیپ‌های متحمل

به غلظت‌های بالاتری انباشته می‌شود (ژونگ و همکاران، ۲۰۱۸). ارقام مقاوم به سرما می‌توانند با تکیه بر سیستم آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، رادیکال‌های آزاد تولید شده در سلول‌های گیاهی را نابود کنند. این رادیکال‌های آزاد عموما شامل: سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، آسکوربات پراکسیداز (APX)، کاتالاز (CAT)، گلوتاتیون پراکسیداز (GPX)، مونودیدروآسکوربات ردوکتاز (MDHAR)، دهیدروآسکوربات ردوکتاز (DHAR)، گلوتاتیون ردوکتاز (GR) و گلوتاتیون S-ترانسفراز (GST) هستند. درنهایت این کنش باعث ایجاد مقاومت در برابر تنش‌های محیطی می‌گردد (تیان و همکاران، ۲۰۱۵). آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در مکان‌های مختلف سلول‌های گیاهی قرار دارند و با مسیرهای تولید کننده ROS برای حفظ هموستاز ROS فعالیت می‌کنند (نجات و مانتری، ۲۰۱۷). لیپیدهای غشایی گیاهان عمدتاً از فسفولیپیدها (PL) تشکیل شده‌اند که شامل فسفاتیدیل کولین (PC)، فسفاتیدیل اتانول آمین (PE)، فسفاتیدیل اینوزیتول‌اسید (PA)، گلیکولیپیدها (GLs) که از دی‌گلیسرید مونو گالاکتوز (MGDG) و دی‌گالاکتوز دی‌گلیسرید (DGDG) و مقدار کمی سولفولیپید (SLs) و لیپیدهای خنثی (NLs)، مانند کلسترول تشکیل شده است. تغییرات در اجزای لیپیدی ارتباط نزدیکی با تنش‌های غیرزیستی دارد. نسبت توزیع لیپیدها روی غشای زیستی ارقام با درجات مختلف تحمل به تنش، تحت تنش‌های مختلف تغییر می‌کند (سوئی و همکاران، ۲۰۱۸). محتوای فسفولیپیدها با تحمل به سرما در گیاهان همبستگی مثبت دارد و تحمل به سرما هنگامی که ساخت PL مسدود شود، کاهش خواهد یافت (سایتا و همکاران، ۲۰۱۶). اگرچه فسفاتیدیل گلیسرول فقط ۳ تا ۵ درصد از چربی‌های غشای تیلاکوئیدی را تشکیل می‌دهد، ولی عامل اصلی تعیین‌کننده انتقال فاز لیپیدی غشا است. MGDG و DGDG اجزای مهم لیپیدهای غشای تیلاکوئیدی هستند که ارتباط نزدیکی با فتوسنتز دارند و محتویات آن‌ها نیز به‌صورت دینامیکی در دمای پایین تغییر می‌کند (کوبیاشی، ۲۰۱۶). پروتئین انتقال لیپید (LTP) به‌عنوان یک حامل لیپید در میان غشاهای سلولی مختلف عمل می‌کند. تغییرات در فعالیت LTP می‌تواند منجر به تغییر در ترکیب چربی غشاء شود و بر تحمل دربرابر سرما تأثیر

بگذارد (سان و همکاران، ۲۰۱۵). LTP های غیراختصاصی (nsLTPs)، پروتئین‌های مولکولی کوچک، مسئول حمل و نقل بین غشایی فسفولیپیدها با تغییر ترکیب لیپیدهای غشایی، دچار مشکل در عملکرد خود می‌شوند (لیو و همکاران، ۲۰۱۵). ایستایی و سیالیت غشاهای سلول‌های گیاهی می‌تواند با تغییر میزان اسیدهای چرب غیراشباع در لیپیدهای غشایی تغییر یابد. این موضوع برای حفظ فتوسنتز طبیعی و متابولیسم تنفسی و مقاومت در برابر تنش سرما اهمیت زیادی دارد (کارابوداک و همکاران، ۲۰۱۴). به‌طور کلی محتوای اسیدهای چرب غیراشباع در غشاهای لیپیدی با کاهش دما افزایش می‌یابد. علاوه‌بر این در مقایسه با ارقام حساس به سرما، محتوای و درجه (تعداد پیوندهای مضاعف) اسیدهای چرب غیراشباع لیپیدها در ارقام مقاوم به سرما بیشتر است (نژاد صادقی و همکاران، ۱۳۹۴). غشای زیستی ژنوتیپ‌های حساس به سرما حتی در دمای اتاق به‌دلیل اشباع زیاد اسیدهای چرب، تحت یک انتقال فاز از کریستال مایع به ژل تبدیل می‌شوند. درحالی‌که ژنوتیپ‌های متحمل به سرما می‌توانند دمای انتقال فاز را پایین‌تر از دمای سرد نگه داشته و از انتقال فاز جلوگیری کنند (پان و همکاران، ۲۰۱۵). در سلول‌های گیاهی، اسیدهای چرب اشباع‌شده توسط سیستم ساخت اسیدچرب نوع II با کمک یک پروتئین حامل آسیل (ACP) سنتز می‌شوند. بیوسنتز اسیدهای چرب غیراشباع با غیراشباع شدن اسیدهای چرب اشباع بسته به دو نوع آسیل لیپاز انجام می‌شود که شامل گلیسرول ۳- فسفاتاسیل ترانسفراز (GPAT) بوده و مسئول لیپیدی شدن در موقعیت C-1 اسکلت گلیسرول است. مونوآسیل-گلیسرول- ۳ - فسفاتاسیل ترانسفراز (MGAT) مسئول لیپیدی شدن در موقعیت C-2 و همچنین دساتورازهای اسیدهای چرب مختلف (FAD) است (گونگ و همکاران، ۲۰۲۳). پروتئین حامل آسیل یک پروتئین کوچک و اسیدی است که با طویل شدن زنجیره اسیدهای چرب نقش اساسی در ساخت اسیدهای چرب دارد. GPAT اولین آسیل لیپیداز در بیوسنتز فسفاتیدیل گلیسرول (PG) است که می‌تواند آسیل آلیفاتیک را به موقعیت C-1 گلیسرول ۳- فسفات (G-3-P) برای ساخت ۱-آسیل-گلیسرول- ۳ - فسفریک‌اسید (GPA) منتقل کند. بیان GPAT تحت تنش سرما ارتباط نزدیکی با تحمل

به سرما دارد (لی و همکاران، ۲۰۱۸). AhGPAT3 و AhGPAT5 دو ژنی هستند که پروتئین GPAT را کد کرده و نقش برجسته‌ای در ساخت اسیدهای چرب دارند. البته عملکرد آن‌ها در سرما نامشخص است (هائو و همکاران، ۲۰۱۸).

۲-۷-٦- کمیت وکیفیت روغن

لیپیدهای ذخیره شده منبع انرژی قابل توجهی برای جنین در حال رشد هستند. ذخایر لیپیدی در دانه‌ها معمولاً به‌صورت تری‌گلیسرول در بخش‌های روغنی ذخیره می‌شوند. در مقایسه با کربوهیدرات‌هایی که به‌شدت هیدراته هستند، لیپیدها بی‌آب هستند، بنابراین وقتی به آب و دی‌اکسیدکربن تبدیل می‌شوند انرژی بیشتری را بر پایه جرم تولید می‌کنند (جونز و همکاران، ۲۰۱۲). ذخایر لیپیدی به‌عنوان منبع انرژی برای جنین در حال رشد با هیدرولیز تری‌آسیل‌گلیسرول (TAG) به اجزای گلیسرول و اسیدچرب آن از طریق فعالیت آنزیم لیپاز عمل می‌کنند. سپس گلیسرول در سیتوسول به تریوز فسفات تبدیل می‌شود و از طریق گلوکونئوژنز برای ساخت ساکارز استفاده می‌گردد. از طرف دیگر، اسیدهای چرب به پراکسی‌زوم وارد شده و از طریق فرایند چرخه‌ای β-اکسیداسیون تجزیه می‌شوند (سانچز و همکاران، ۲۰۱۹). این فرایند به اکسیداسیون کربن دوم (یا کربن β) زنجیره اسیدهای چرب نیاز دارد، که β- اکسیداسیون نامیده می‌شود. پیش از شروع واکنش اکسیداسیون، اسیدهای چرب با افزودن کوآنزیم A فعال می‌شوند. دو واحد کربن اسیدهای چرب در یک چرخه حذف می‌شوند و ترکیب باقی‌مانده دوباره برای تجزیه بیشتر به چرخه β-اکسیداسیون وارد می‌شود (جونز و همکاران، ۲۰۱۲). در طول چرخه‌های تکرارشونده β- اکسیداسیون، نیکوتین آمید آدنین دی‌نوکلئوتید هیدرید (NAD) از NAD^+ تولید می‌شود و به زنجیره انتقال الکترون می‌پیوندد تا انرژی به شکل آدنوزین تری فسفات (ATP) تولید شود (شرتل و براون، ۲۰۱۴). همان‌طور که در آرابیدوپسیس نشان داده شده است، استیل کوآنزیم به‌عنوان محصول نهایی β-اکسیداسیون، ممکن است در تنفس از طریق چرخه تری‌کربوکسیلیک‌اسید میتوکندری استفاده یا به سوکسینات تبدیل شود و به‌عنوان بستری برای تولید به‌کار رود (گراهام و

ایستموند، ۲۰۰۲). آرابیدوپسیس جهش یافته که در تولید آنزیم تیولاز مورد نیاز خود برای چرخه اکسیداسیون بتا کمبود دارد، باعث توقف رشد گیاهچه می‌شود. این نشان‌دهنده اهمیت لیپیدهای ذخیره به‌عنوان منبع انرژی برای رشد گیاهچه است (استریجبیس و دیستل، ۲۰۱۰). اشباع نشدن لیپیدی، یکپارچگی غشای سلولی را در طول جذب آب سرد تضمین می‌کند. تغییرات دینامیکی در ترکیب لیپیدی غشای بذرها برای حفظ تعادل ساختاری غشاهای دخیل در جوانه‌زنی بهینه بذر مورد نیاز است.

۲-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما

مدیریت مزرعه گلرنگ در شرایط تنش سرما به‌دلیل حساسیت نسبی این گیاه به نوسانات دمایی، نیازمند برنامه‌ریزی دقیق و به‌کارگیری هم‌زمان راهکارهای زراعی، تغذیه‌ای و ژنتیکی است. گلرنگ به‌طور عمده در مناطق خشک و نیمه‌خشک کشت می‌شود و اگرچه در مقایسه با برخی گیاهان زراعی از تحمل نسبی به سرما برخوردار است، اما بروز تنش‌های شدید سرما، به‌ویژه در مراحل ابتدایی رشد و دوره‌های حساس فنولوژیک، می‌تواند موجب کاهش رشد، افت عملکرد دانه و کاهش کیفیت محصول گردد.

انتخاب تاریخ کاشت مناسب، نخستین گام در مدیریت مزرعه گلرنگ تحت تنش سرما به‌شمار می‌رود. زمان کاشت باید به‌گونه‌ای تنظیم شود که گیاهچه‌های تازه سبز شده تا رسیدن به مرحله روزت کامل (۶ تا ۸ برگی) با تنش سرما مواجه نشوند (پاسبان اسلام و همکاران، ۱۴۰۵). این موضوع در کشت‌های پاییزه از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. رعایت تاریخ کاشت بهینه، علاوه‌بر کاهش خسارت سرما در دوره روزت، موجب می‌شود مرحله پرشدن دانه با فصل گرم و خشک هم‌زمان نگردد و در نتیجه از افت عملکرد جلوگیری شود. در کشت‌های بهاره، رعایت تاریخ کاشت به‌هنگام ضمن کاهش اثرات تنش سرما در اوایل فصل رشد، باعث پیش‌افتادن زراعت در رقابت با علف‌های هرز می‌شود. براین اساس، مناسب‌ترین زمان کاشت گلرنگ بهاره برای دستیابی به حداکثر عملکرد دانه و روغن در اقلیم سرد و نیمه‌خشک دشت تبریز و مناطق با شرایط اقلیمی

مشابه، اوایل فروردین‌ماه گزارش شده است (پاسبان اسلام، ۱۳۹۴؛ جباری و همکاران، ۱۴۰۲). کاربرد مالچ‌های گیاهی در مزرعه می‌تواند نقش مؤثری در تعدیل دمای خاک و محافظت از ریشه و طوقه گیاه در برابر کاهش شدید دمای شبانه داشته باشد. مالچ با کاهش اتلاف حرارت خاک و حفظ رطوبت، شرایط مناسب‌تری برای ادامه رشد گیاه در دوره‌های سرد فراهم می‌کند. گزارش شده است که استفاده از بقایای گیاهی به‌عنوان مالچ، نوسانات دمایی خاک را کاهش داده و بقای گیاهان را در شرایط سرما افزایش می‌دهد (لال، ۲۰۱۵). استفاده از ارقام متحمل به سرما یکی از مؤثرترین راهکارها برای کاهش خسارت‌های ناشی از تنش سرما در زراعت گلرنگ است. ارقام متحمل با برخورداری از توانایی رشد بهتر در دماهای پایین و حفظ ساختار اندام‌های هوایی و ریشه‌ای، پایداری بیشتری در برابر سرما نشان می‌دهند. از ارقام اقلیم‌های سرد و معتدل سرد کشور می‌توان به گل‌مهر (متوسط عملکرد ۲۹۰۰–۲۷۰۰ کیلوگرم در هکتار)، پدیده (۲۲۰۰–۲۵۰۰ کیلوگرم در هکتار)، صفه برای کشت بهاره (۱۵۰۰–۱۷۰۰ کیلوگرم در هکتار)، گلدشت برای کشت بهاره (۲۰۰۰–۱۷۰۰ کیلوگرم در هکتار)، امیر (۲۸۰۰–۳۰۰۰ کیلوگرم در هکتار) و پرنیان (۳۰۰۰–۲۸۰۰ کیلوگرم در هکتار) اشاره نمود (جباری و همکاران، ۱۴۰۲). علاوه‌بر تولید دانه روغنی، گلرنگ به‌دلیل ارزش غذایی بالا، قابلیت استفاده به‌عنوان علوفه سبز یا سیلویی را نیز داراست. برداشت این گیاه در مرحله غنچه‌دهی برای تهیه سیلو، می‌تواند به‌عنوان جایگزین مناسبی برای سیلوی غلات در جیره غذایی دام مورد استفاده قرار گیرد. گلرنگ در مقایسه با گیاهان علوفه‌ای رایج مانند اسپرس، شبدر، سورگوم و ارزن، از نظر پروتئین خام و ارزش غذایی در سطح مطلوبی قرار دارد و قابلیت توسعه به‌عنوان گیاه علوفه‌ای را داراست. در این راستا، پاسبان اسلام و همکاران (۱۴۰۳) با بررسی ۱۷ ژنوتیپ امیدبخش گلرنگ علوفه‌ای در اراضی شور و کم‌بازده حاشیه دریاچه ارومیه گزارش کردند که ژنوتیپ‌های PI407613، گل‌مهر، PI304455، PI407605، PI407624 و PI237539 از نظر تولید علوفه، پتانسیل بالایی برای کشت در اقلیم سرد و

نیمه‌خشک آذربایجان شرقی به‌ویژه در خاک‌های شور دارند. این نتایج نشان‌دهنده امکان استفاده دومنظوره از گلرنگ (دانه و علوفه) در مناطق سرد و کم‌بازده کشور است.

آبیاری در دوره‌های سرمای شدید باید با دقت فراوان انجام شود، زیرا رطوبت بیش‌ازحد خاک در دماهای پایین می‌تواند موجب یخ‌زدگی خاک و آسیب به ریشه‌ها شود. تنظیم دور و مقدار آبیاری به‌گونه‌ای که از اشباع خاک جلوگیری شود، نقش مهمی در کاهش خسارت سرما دارد. مطالعات نشان داده‌اند که خاک‌های با زهکشی مناسب و مدیریت صحیح آبیاری، آسیب‌پذیری گیاهان نسبت به تنش سرما را کاهش می‌دهند (بلوم، ۲۰۱۱). همچنین تغذیه صحیح گیاه یکی دیگر از عوامل کلیدی در افزایش تحمل گلرنگ به تنش سرما است. مصرف متعادل عناصر غذایی به‌ویژه فسفر و پتاسیم، موجب تقویت رشد ریشه، بهبود استقرار گیاه و افزایش مقاومت در برابر تنش‌های محیطی ازجمله سرما می‌شود. فسفر نقش مهمی در توسعه سیستم ریشه‌ای و انتقال انرژی داشته و پتاسیم با تنظیم تعادل یونی و افزایش استحکام دیواره سلولی، مقاومت گیاه در برابر سرمازدگی را افزایش می‌دهد (مارچنر، ۲۰۱۲). از دیگر اقدامات مؤثر در مدیریت تنش سرما می‌توان به استفاده از تیمارهای بذر، کاربرد محرک‌های زیستی و تنظیم‌کننده‌های رشد اشاره کرد. گزارش شده است که استفاده از ترکیباتی نظیر سالیسیلیک‌اسید و براسینواستروئیدها می‌تواند با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و بهبود وضعیت فیزیولوژیک گیاه، تحمل آن را به سرما افزایش دهد (فاروق و همکاران، ۲۰۱۴). همچنین، کاربرد کودهای آلی و افزایش ماده آلی خاک، با بهبود ظرفیت نگهداری آب و تعدیل دمای خاک، نقش غیرمستقیمی در کاهش خسارت سرما ایفا می‌کند.

۲-۸- تنش گرما

دمای بالا باعث ایجاد مجموعه‌ای از تغییرات ریخت‌شناسی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاهان می‌شود که بر رشد و نمو آن‌ها تأثیر می‌گذارد و در نتیجه منجر به کاهش شدید عملکرد اقتصادی گیاه می‌شود. تنش گرمایی ممکن است باعث آسیب مستقیم یا غیرمستقیم به گیاه شود. آسیب مستقیم: شامل تجمع و دناتوره شدن پروتئین‌ها و

همچنین افزایش سیالیت غشاها است. آسیب غیرمستقیم: غیرفعال شدن آنزیم‌ها در کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها، مهار ساخت پروتئین، افزایش تخریب پروتئین و از دست دادن یکپارچگی غشاء است (هوارث، ۲۰۰۵). همه این تغییرات منجر به آسیب سلولی یا حتی مرگ سلول در عرض چند دقیقه می‌شود که درنهایت به فروپاشی ساختار سلولی ختم می‌شود. تنش گرمایی در گیاهان، فتوسنتز را کاهش می‌دهد چرا که این حساس‌ترین بخش عملکرد گیاه به حرارت است (کیم و پورتیس، ۲۰۰۵). دماهای بالا باعث تولید گونه‌های فعال اکسیژن می‌شوند که در سطوح بسیار بالا ممکن است منجر به آسیب شدید سلولی و حتی مرگ سلولی شود. فرایندهای تولید مثلی شامل: جوانه‌زنی گرده و رشد لوله گرده، زنده ماندن تخمک، موقعیت‌های کلاله، تعداد دانه‌های گرده حفظ شده توسط کلاله، فرایندهای لقاح و پس از لقاح و رشد آندوسپرم، دوره پیش جنینی و جنین بارور شده از تنش گرما متاثر می‌شوند.

۲-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

فرایندهای جوانه‌زنی و رشد رویشی بسته به شدت، مدت و مرحله قرار گرفتن در معرض تنش گرمایی می‌تواند بر سرعت رشد و نمو گیاهان تأثیر منفی بگذارد. اثرات طولانی مدت تنش گرمایی بر بذرهای در حال رشد ممکن است شامل: تأخیر در جوانه‌زنی یا از دست دادن قدرت بذر باشد که در نهایت باعث کاهش سبز شدن و استقرار گیاهچه می‌شود. کاهش جوانه‌زنی بذر در بسیاری از دانه‌های روغنی ازجمله گلرنگ گزارش شده است (بیدگولی و همکاران، ۲۰۱۸). زمانی که بذور گلرنگ تحت تیمار ۵۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند، درصد جوانه‌زنی و قدرت بذر به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (الوی و همکاران، ۲۰۲۴). اسمین و همکاران (۲۰۱۰) مهار جوانه‌زنی توسط تنش گرمایی (۴۵ درجه سانتی‌گراد) را به مرگ سلولی و آسیب جنین در طول دوره رشد اولیه نسبت دادند. گزارش‌های متناقضی در مورد رشد گیاهچه پس از سبز شدن در ذرت تحت تنش گرمایی وجود دارد. مومسیلوویچ و ریستیک (۲۰۰۷) در مطالعات خود نشان دادند که کولئوپتیل ذرت در تمام مراحل رشد گیاهچه به گرما متحمل بوده است درحالی‌که در

مطالعه دیگری قرار گرفتن در معرض دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد به‌طور قابل ملاحظه‌ای رشد کولئوپتیل ذرت را کاهش داده و در دمای ۴۵ درجه سانتی‌گراد رشد به‌طور کامل متوقف گردید (آکمان، ۲۰۰۹).

۲-۸-۲- مرحله رشد رویشی

بخش‌های رویشی گیاه ممکن است در پاسخ به تنش گرمایی علائم ریخت‌شناسی گوناگونی مانند آفتاب سوختگی برگ‌ها، شاخه‌ها، ساقه‌ها، پیری و بریدگی برگ‌ها، مهار رشد شاخساره و ریشه، تغییر رنگ میوه و آسیب‌هایی مربوطه را نشان دهند. این خسارت‌ها درنهایت باعث کاهش عملکرد محصول می‌گردد (وولن‌ویدر و گانتارد-گورگ، ۲۰۰۵). به‌عنوان مثال ارتفاع بوته در گلرنگ تحت تنش گرما به‌طور قابل توجهی کاهش نشان داد (صالحی و همکاران، ۲۰۱۹). همچنین قرار گرفتن طولانی مدت در معرض تنش گرمایی رشد اولیه را در گلرنگ مهار می‌کند (رهنما و همکاران، ۲۰۲۴). تأثیر عمده دمای بالا بر رشد ساقه، کاهش معنی‌دار طول اولین میانگره است که باعث تغییرات ریخت‌شناسی، فیزیولوژیکی، متابولیکی و زایشی در گیاهان تحت تنش گرما شده و می‌تواند به مرگ زودرس بوته‌ها ختم شود (هال، ۱۹۹۲). معمولا تنش گرمایی از طریق کاهش آب بافت‌های گیاهی باعث افت مقدار آب گیاه می‌گردد که با تنش ثانویه خشکی همراه ممی‌گردد (سیموئز آراجو و همکاران، ۲۰۰۳). تنش گرمایی بر دسترسی، جذب و جابجایی آب همراه با یون‌ها و املاح آلی در غشای پلاسمایی تأثیر گذاشته و با کاهش پتانسیل اسمز در گیاهان، باعث اختلال در فرایند فتوسنتز (به‌ویژه آسیب به PSII) می‌شود (هووه و همکاران، ۲۰۰۵). به‌علت بالاتر بودن تعرق و کاهش بیشتر پتانسیل آب گیاه در طول روز افت آب برگ بیشتر از شب است (تسوکاگوچی و همکاران، ۲۰۰۳). تنش گرمایی ارتباط نزدیکی با سرعت تعرق دارد. تعرق از سطح برگ باعث افزایش خنک شدن برگ می‌شود. برگ‌هایی که تحت تنش گرمایی قرار می‌گیرند، پس از رسیدن به دمای آستانه تحمل، تعرق بیشتری از خود نشان می‌دهند (لویت، ۱۹۸۰). توانایی حفظ هدایت روزنه‌ای در حد بهینه در دماهای بالاتر، تحمل به‌گرما را تقویت می‌کند. بااین‌حال

تحت تنش گرمای شدید، از دست دادن هدایت روزنه‌ای در گیاه تنباکو گزارش شده است (تان و همکاران، ۲۰۱۱). هنگامی که رطوبت خاک کافی باشد، گیاهان روابط آبی تقریباً پایدار را بدون توجه به دما (در دامنه قابل قبول دمایی) حفظ می‌کنند. ولی زمانی که آب در دسترس محدود باشد، دمای بالا به‌شدت بر روابط آبی گیاه تأثیر می‌گذارد. از این رو، خشکی و تنش گرمایی در ترکیب باهم، اثرات مخرب بیشتری بر رشد و نمو گیاهان زراعی ازجمله گلرنگ خواهد داشت.

۲-۸-۳- مرحله گل‌دهی

دوره زایشی در گیاه به‌شدت به تنش گرمایی حساس است و فرآیندهای تولید مثلی تحت تأثیر دمای بالا قرار داشته و دچار تغییرات ساختاری و عملکردی می‌شوند. تنش گرما گل‌دهی را با کاهش تعداد و اندازه گل تحت تأثیر قرار می‌دهد و باعث تغییر شکل اندام‌های گل می‌شود (جاگاویش، ۲۰۲۰) که منجر به از دست دادن گل‌ها و در نتیجه کاهش عملکرد دانه می‌گردد. تنش گرمایی در طول فاز تولید مثلی در گلرنگ با کاهش یا عدم گرده‌افشانی و از بین رفتن جوانه‌های گل و طبق همراه بوده و به افت عملکرد ختم می‌شود (صالحی و همکاران، ۲۰۲۳). محمود و همکاران (۲۰۲۵) دریافتند اگر چه دانه‌های گرده قرار گرفته در معرض دمای بالا شکل طبیعی دارند، ولی برخی از عملکردهای تاپتال و چسبندگی گرده به کلاله و جوانه‌زنی بعدی آن‌ها دچار اختلال شده‌اند. تنش حرارتی غلظت قندهای محلول را در دیواره بساک دانه‌های گرده در حال رشد و بالغ کاهش داده و باعث افت لقاح می‌شود. مادگی بافت اسپوروفیتی است که برای گامتوفیت‌های نر و ماده در حال رشد منبع تغذیه به‌شمار می‌رود. کمبود مواد مغذی به‌دلیل عدم انتقال آن‌ها، ممکن است به اختلال در رشد لوله گرده منجر شود (اسنایدر و همکاران، ۲۰۱۱). در مطالعه‌ای دیگر تحت تنش گرما کاهش ذخایر کربوهیدرات و تولید ATP منجر به کاهش فتوسنتز در گیاه گلرنگ گردید (صالحی و همکاران، ۲۰۲۳). تحت دمای بالا کیسه جنینی ایجادشده ناهنجار خواهد بود که این امر به نوبه خود از جوانه‌زنی گرده و در نتیجه از روند تولید مثل جلوگیری می‌کند (واحید و همکاران، ۲۰۰۷). رشد

غیرطبیعی کیسه جنین باعث کاهش تشکیل دانه در کلزاهای تحت تنش گرما (۳۲ درجه سانتی‌گراد) نیز شده است (پولویک و همکاران، ۱۹۸۸). یانگ و همکاران (۲۰۰۴) واکنش میکروگامتوفیت‌ها و مگاگامتوفیت‌ها را به تنش گرمایی (۲۳/۶ درجه سانتی‌گراد) در کلزا مورد مطالعه قرار دادند. هنگامی که گامت‌های نر تحت تنش گرمایی (۱۸/۳۵ درجه سانتی‌گراد) قرار گرفتند و گامت‌های ماده بدون تنش بودند، تولید بذر بوته‌ها ۸۸ درصد کاهش یافت. تنش گرما بسته به مدت دوام و شدت آن با آسیب به عملکرد گامتوفیت نر (جین و همکاران، ۲۰۰۷) و ماده (اسنایدر و همکاران، ۲۰۰۹) باعث کاهش معنی‌دار تلقیح و عملکرد دانه می‌گردد. توسعه تنش گرما در اثر افزایش تخریب اکسیداتیو راندمان لقاح را کاهش می‌دهد و ممکن است پر شدن دانه را تسریع بخشد. در نتیجه مدت این مرحله کاهش یافته و پتانسیل عملکرد محدود می‌گردد (فاروق و همکاران، ۲۰۱۷). حساسیت نسبی مراحل زایشی مانند گل‌دهی و پرشدن دانه به تنش گرمایی ممکن است بسته به گونه‌های گیاهی متفاوت باشد. فتوسنتز حساس‌ترین بخش عملکردی گیاه به حرارت است. بنابراین دماهای فراتر از بهینه تأثیر نامطلوبی بر رشد گیاه می‌گذارد. دمای ۳۰ تا ۳۵ درجه سانتی‌گراد برای فتوسنتز دمای مطلوبی است ولی دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد تأثیر منفی بر آن اعمال می‌کند (شوستر و مانسون، ۱۹۹۰). دانه روغنی گلرنگ از مناطق نیمه‌خشک سرچشمه می‌گیرند بنابراین برای رشد به آب و هوای نسبتا گرم نیاز دارند. نتایج یک مطالعه نشان داد که عملکرد دانه گلرنگ با افزایش ۱ درجه سانتی‌گراد دما به فراتر از دامنه بهینه، ۱۳ درصد کاهش یافت (لوبل و فیلد، ۲۰۰۷). افزایش درصد پوکی بذر به‌دلیل تأخیر در تاریخ کاشت، شاید به افزایش دما و مواجهه دوره گلدهی و گرده‌افشانی با درجه حرارت بالا و تبخیر و تعرق زیاد مرتبط باشد.

۲-۸-٤- مرحله پرشدن دانه

این مرحله یکی از مراحل حساس به تنش‌های محیطی است. بروز تنش گرما در این مرحله از رشد گلرنگ معمولا با سبک بودن دانه‌ها و یا به بیان دیگر کاهش وزن هزار دانه همراه است. درصورت شدید بودن تنش گرما و بخصوص همراه شدن آن با تنش خشکی،

پدیده پوکی دانه دور از انتظار نخواهد بود. در فرایند فتوسنتز استرومای کلروپلاست و غشاهای تیلاکوئید در اثر دماهای بالا آسیب می‌بینند (تیلور و کریک، ۱۹۷۱). فتوسیستم II (PSII) در واکنش‌های نوری و آنزیم روبیسکو (ریبولوز ۱،۵- بیس فسفات کربوکسیلاز/ اکسیژناز) در چرخه کالوین هر دو حساس به حرارت هستند (هکاثورن و همکاران، ۲۰۰۲)، بنابراین تنش گرما انتقال الکترون را در واکنش‌های نوری فتوسنتز مختل کرده و بر فعالیت آنزیم روبیسکو تأثیر می‌گذارد (احمد و همکاران، ۲۰۱۹). با آن- که فتوسیستم I و II در دمای بالا آسیب می‌بینند، PSII به تنش گرمایی حساس‌تر است و همه این موارد ممکن است منجر به تولید ROS شود (کامجو و همکاران، ۲۰۰۵) که در سطوح بسیار بالا می‌تواند باعث آسیب سلولی شدید و حتی مرگ سلولی گردد. هوشمند و همکاران (۲۰۲۲) مشاهده کردند که میانگین نرخ فتوسنتز در برگ‌های گلرنگ با افزایش دما کاهش یافت. این امر به بسته شدن روزنه‌ها نسبت داده می‌شود. تنش طولانی مدت در دمای بالا (۴۵ روز، ۳۰/۴۰ درجه سانتی‌گراد روز/ شب) باعث کاهش سرعت فتوسنتز و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در برگ سورگوم شد (بو و همکاران، ۲۰۲۴). در برگ‌های تنباکو (Nicotiana tabacum L.)، تنش گرمایی (۴۳ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲ ساعت) سرعت فتوسنتز را تا ۳۸ درصد در مقایسه با دمای بهینه ۲۵ درجه سانتی‌گراد کاهش داد (تان و همکاران، ۲۰۱۱).

غشاهای پلاسمایی یک سلول گیاهی حساس‌ترین بخش به تنش گرما بوده و نخستین محل آسیب به‌شمار می‌آیند (هافمن، ۲۰۰۹). در طی آسیب حرارتی، غشای گیاهان حساس از ساختار جامد- ژل به ساختار مایع- کریستالی انعطاف‌پذیر تغییر فاز می‌دهند. دناتوره شدن پروتئین‌ها یا افزایش اسیدهای چرب غیراشباع باعث افزایش سیالیت غشا می‌گردد (ساوچنکو و همکاران، ۲۰۰۲). اسیدهای چرب غیراشباع به‌دلیل غیرخطی بودن زنجیره‌های اسیدهای چرب که با حضور پیوندهای دوگانه ایجاد می‌گردند، به‌شدت در غشا درگیر می‌شوند (هوروواث و همکاران، ۲۰۱۲)، این موضوع عموما به فعال شدن آبشارهای سیگنالینگ مبتنی بر چربی، افزایش هجوم Ca^{2+} و سازماندهی مجدد اسکلت

سلولی منجر می‌گردد (بیتا و گراتس، ۲۰۱۳). در طول تنش گرمایی، آسیب به سلول‌ها را می‌توان با از دست دادن یکپارچگی غشاء که در نشت یون‌های آلی و معدنی از سلول‌ها منعکس می‌شود، ارزیابی کرد (سالوچی و کرافتز برندنر، ۲۰۰۴). آسیب سلولی شدید و حتی مرگ سلولی ممکن است در عرض چند دقیقه تحت تنش گرمایی رخ دهد که علت آن به از بین رفتن سازمان سلولی نسبت داده شده است (شوفل و همکاران، ۱۹۹۹). بنابراین نشت الکترولیت معیاری برای کاهش پایداری حرارتی غشای سلولی است و تغییرات ناشی از تنش را منعکس می‌کند (لیو و همکاران، ۲۰۰۶). نشت الکترولیت غشا تحت تأثیر سن گیاه، اندام نمونه‌برداری شده، مرحله رشدی، فصل رشد، درجه سخت شدن و گونه گیاهی قرار دارد. بنابراین حفظ پایداری حرارتی غشاء با تحمل حرارتی مرتبط است (هوارث و همکاران، ۱۹۹۷). در گیاه گلرنگ تنش حرارتی، نفوذپذیری غشا و نشت الکترولیت را افزایش می‌دهد که این رخ داد توانایی غشای پلاسمایی برای حفظ املاح و آب را کاهش می‌دهد (صالحی و همکاران، ۲۰۲۳). تنش گرمایی بر تنفس تأثیر می‌گذارد زیرا فعالیت میتوکندری از حالت عادی خارج شده و بسته به نوع گیاه کند یا تندتر خواهد شد (استون، ۲۰۰۱). با افزایش دما نخست سرعت تنفس به‌طور تصاعدی بالا می‌رود ولی فراتر از دمای آستانه تحمل، تنفس به‌دلیل آسیب دیدن مکانیسم‌های تنفسی شدیدا کاهش می‌یابد (پراساد و همکاران، ۲۰۰۸). کاهش تنفس در دمای بالا در گلرنگ گزارش شده است که به احتمال زیاد به‌دلیل اختلال در ساختار و عملکرد میتوکندری‌ها، پروتئین‌ها و تأثیر بر سرعت انتقال الکترون بوده است (استبان و همکاران، ۲۰۰۴؛ شارکی و ژانگ، ۲۰۱۰). پراساد و همکاران (۱۹۹۹) دریافتند که افزایش تنفس به‌خصوص در طول شب می‌تواند ROS را افزایش داده و درنتیجه آسیب سلولی و کاهش زنده ماندن گرده را به همراه داشته باشد.

۲-۸-۵- تولید و کیفیت بذر

بذرهایی که روی گیاه مادری تحت تنش گرما رشد و نمو می‌یابند، از نظر توان جوانه‌زنی، قدرت بذر و تولید گیاهچه‌های سالم و نرمال تاثیر خواهند پذیرفت. اثرات و

پاسخ‌های فیزیولوژیک گیاه مادری روی کیفیت بذور تولید شده اثرات معنی‌دار و تعیین کننده‌ای خواهد داشت. گیاهان مکانیسم‌های حسی روی غشاهای خود دارند تا در شرایط تنش گرما، درصورت افزایش اندک دما، تنش را تشخیص دهند (ویس و همکاران، ۲۰۰۴). تحت تنش گرما سیالیت غشا افزایش می‌یابد. بنابراین حسگرهای موجود در غشاها انتقال فاز فیزیکی غشا را تشخیص می‌دهند که در نهایت باعث تغییرات ساختاری و رویدادهای فسفوریلاسیون یا دفسفوریلاسیون در هنگام تغییر دما می‌شود (پلیث و همکاران، ۱۹۹۹). محرک شوک حرارتی توسط چهار حسگر درک می‌شود (میتلر و همکاران، ۲۰۱۲) که شامل کانال‌های Ca^{2+} متصل به غشای پلاسمایی (سعیدی و همکاران، ۲۰۰۹) و حسگرهای هیستون در هسته (کومار و ویگ، ۲۰۱۰)، حسگرهای پروتئینی در شبکه آندوپلاسمی (شریعتی و همکاران، ۲۰۲۲) و حسگرهایی که در سیتوپلاسم محلول (سوگیو و همکاران، ۲۰۰۹) قرار دارند. غشاء نقش کلیدی در حسگرهای حرارت ایفا می‌کند. چرا که آن‌ها برای اولین بار تنش دمایی را حس کرده و باعث فعال شدن کانال‌های کلسیمی برای القای هجوم Ca^{2+} در غشای پلاسما می‌شوند که منجر به واکنش شوک گرمایی می‌گردد (لیو و همکاران، ۲۰۰۶). غلظت Ca^{2+}در سیتوپلاسم افزایش می‌یابد و با کالمودولین[۱] (Calmodulin) در کینازهای وابسته به کلسیم (CaM3) ترکیب می‌شود که به نوبه خود فاکتورهای رونویسی مختلفی مانند MAPKs و CDPKs یا NADPH اکسیداز تولیدکننده ROS را فعال می‌کند (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۹). سیگنال‌دهی این ترکیبات در سطح هسته‌ای باعث تولید آنتی‌اکسیدآن‌ها و اسمولیت‌های سازگار برای تعادل آب سلولی و تنظیم اسمزی می‌شوند. تولید ROS برای سیگنال‌دهی و همچنین تولید آنتی‌اکسیدآن‌ها مهم است (بوهنر و همکاران، ۲۰۰۶). افزایش سیالیت غشاء در پاسخ به دمای بالا همچنین باعث ایجاد سیگنالینگ لیپیدی می‌شود که در آن فسفولیپاز (PLD) و فسفاتیدیلینوزیتول-۴،۵- بیس فسفات کیناز

۱ – پروتئین تنظیم‌کننده کلسیم

(PIPK) فعال شده و باعث تولید فسفاتیدیک‌اسید (PA) و اینوزیتول می‌شود. این مولکول‌های لیپیدی انباشته شده نیز فعال شدن بیشتر کانال‌های Ca^{2+} و شار Ca^{2+} به داخل سلول را باعث می‌شوند. همچنین افزایش تحمل شوک حرارتی را می‌توان با تجمع متابولیت های دیگر مانند NO و H_2O_2 ناشی از حرارت دانست، که ممکن است آبشارهای سیگنالینگ مشابه یا مکانیسم‌های مولکولی دیگر را فعال کنند (هوا، ۲۰۰۹). تغییرات در غشای پلاسمایی باعث تجمع ROS و در نتیجه هجوم بیشتر Ca^{2+} به سلول‌ها می‌شود. تنش گرمایی باعث فعال شدن پروتئین‌های بدون تا خوردگی (UPR) موجود در شبکه آندوپلاسمی (ER-UPR) و سیتوسول (Cyt-UPR) می‌شود (دنگ و همکاران، ۲۰۱۳). ER-UPR فعال شده فاکتور رونویسی bZIP را که وارد هسته شده و منجر به بیان ژن‌های خاص برای سیگنال‌دهی BR می‌شود را به هم متصل می‌کند (دنگ و همکاران، ۲۰۱۳). در روشی دیگر، Cyt-UPR توسط فاکتورهای شوک حرارتی (HSF، HSFA2) فعال می‌شوند که قادر به اتصال HSF در ناحیه پروموتر ژن‌های HSR است (سوگیو و همکاران، ۲۰۰۹). تنش گرمایی با جایگزینی H2A توسط H2A.Z در نوکلئوزوم بر هیستون تأثیر گذاشته درنهایت با فعال شدن برخی پروتئین‌ها تنش گرامایی را برای گیاه قابل تحمل می‌کند (ارکینا و همکاران، ۲۰۱۰).

۲-۸-٦- کمیت و کیفیت روغن

اثرات گرما روی بذور در حال شکل گیری روی گیاه مادری بر میزان تبدیل کربوهیدرات به چربی و ترکیب اسیدهای چرب روغن می‌باشد. بازتاب‌های فیزیولوژیک گیاه مادری روی کیفیت روغن دانه در حال رشد و نمو خواهد بود. افزایش تولید ROS یکی از ویژگی‌های کلی تنش‌های غیرزیستی مانند دمای شدید، نور زیاد و خشکی است (ساچدف و همکاران، ۲۰۲۱). ازجمله این مواد اکسیژن منفرد (O_2)، رادیکال سوپراکسید (O^{-2})، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل (OH^-) هستند که در سطوح بالا عامل آسیب شدید و حتی مرگ سلولی می‌باشند(پوترز و همکاران، ۲۰۰۷؛ آپل و هیرت، ۲۰۰۴). اثرات نامطلوب تنش اکسیداتیو به‌عنوان پی‌آمد رایج تنش گرما عموما ناشی از

تولید سوپراکسیدها، پراکسیدهای چربی و پراکسید هیدروژن می‌باشد (یین و همکاران، ۲۰۰۸). مکان‌های اصلی تولید ROS تحت تنش گرمایی شامل: PSI و PSII کلروپلاست‌ها، غشای پلاسمایی، میتوکندری‌ها، پراکسی‌زوم‌ها، آپوپلاست‌ها و شبکه آندوپلاسمی است، درحالی که مقدار کمی از ROS نیز در میکروبادی‌ها (سلیمان و همکاران، ۲۰۱۱) تولید می‌شود. ROS دارای اثرات بالقوه سمی نیز می‌باشد و می‌تواند اکسیداسیون پروتئین، آسیب DNA، پراکسیداسیون لیپیدی غشاها (محتوای مالون‌دی‌آلدهید) و تخریب رنگیزه‌ها را القا کند (آپل و هیرت، ۲۰۰۴؛ حسن‌الزمان و همکاران، ۲۰۱۲).

گیاهان متحمل به تنش گرما، با القای یک سیستم آنتی‌اکسیدانی متشکل از اجزای آنزیمی و غیرآنزیمی از راه تولید ROS با تنش مقابله می‌کنند. سیستم آنزیمی شامل سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT)، پراکسیداز (POX)، گلوتاتیون ردوکتاز (GR) و آسکوربات پراکسیداز (APX) و سیستم غیرآنزیمی شامل گلوتاتیون احیا شده (GSH)، آسکوربیک‌اسید (ASA)، توکوفرول‌ها و کاروتنوئیدها می‌باشند (داش و همکاران، ۲۰۲۵). SOD یک آنزیم آنتی‌اکسیدانی اولیه است که O^{-2} را به H_2O_2 و O_2 تبدیل می‌کند، آنزیم کاتالاز H_2O_2 را تجزیه می‌کند، APX از آسکوربات به‌عنوان سوبسترا برای خنثی کردن H_2O_2 استفاده می‌کند و GR گلوتاتیون دی‌سولفید (GSSG) را به سولفیدریل کاهش می‌دهد (ایگودارو و همکاران، ۲۰۱۷). صالحی و همکاران (۲۰۲۳) مشاهده کردند که فعالیت SOD، APX، CAT، GR و POX در تمام مراحل رشد در گندم در پاسخ به تنش گرمایی به‌طور قابل توجهی افزایش یافت.

گیاهان با استفاده از مکانیسم‌های دفاعی مختلفی برای بقای خود در دامنه تحمل فیزیولوژیکی، با تنش گرمایی مبارزه می‌کنند. گیاهان بسته به شدت، مدت و سرعت تغییر دما واکنش‌های متفاوتی به تنش گرمایی نشان می‌دهند (واحید، ۲۰۰۷). مکانیسم‌های مختلف شامل تغییرات در سطوح مولکولی، سلولی، بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و کل ساختار گیاه می‌باشد (سانگ، ۲۰۰۳؛ واحید، ۲۰۰۷). به‌طور کلی ثابت شده است که

گیاهان می‌توانند به تنش گرمایی واکنش دفاعی نشان دهند. تیمار اولیه گیاهان با دمای نسبتاً بالا و غیرکشنده می‌تواند به‌طور موقت گیاهان را در برابر شوک حرارتی بالقوه کشنده بعدی مقاوم‌تر کند و این پدیده به‌عنوان سازگاری حرارتی شناخته می‌شود. تحمل و سازگاری به تنش گرمایی برای محصولات مهم است. داشتن تحمل حرارتی به‌ویژه برای گیاهانی که نوسانات دمایی روزانه را تجربه می‌کنند، دارای اهمیت است. مکانیسم‌های کوتاه‌مدت اجتناب یا سازگاری شامل: تغییر جهت برگ، تغییر ترکیب چربی غشاء سلولی بخصوص در سلول‌های پوست، انعکاس تابش خورشیدی، سایه‌اندازی برگ‌ها روی بافت‌های حساس به آفتاب سوختگی و ریشه‌زایی گسترده است (لمان و انگلکه، ۱۹۹۳؛ واحید، ۲۰۰۷). تحت تنش گرمایی بروز بلوغ زودرس، همبستگی معنی‌داری با کاهش عملکرد محصول دارد (آدامز و همکاران، ۲۰۰۱؛ توکر و همکاران، ۲۰۰۷). سایر مکانیسم‌های اصلی تحمل ازجمله عملکرد انتقال دهنده‌های یون، محافظت‌کننده‌های اسمزی، جاروکننده‌های رادیکال‌های آزاد، پروتئین‌ها و فاکتورهای جنین‌زایی (LEA)، یوبی‌کوئیتین، دهیدرین‌های دخیل در سیگنال‌دهی و کنترل رونویسی در القای تحمل به تنش گرما نقش موثری دارند. این مکانیزم‌ها اساساً برای مقابله با اثرات تنش گرما مهم هستند. پروتئین‌های LEA می‌توانند از تجمع پروتئین جلوگیری کرده و از گیاه دربرابر تنش گرما و خشکی محافظت کنند. هنگامی که گیاه در معرض خشکی و یا تنش گرمایی قرار می‌گیرد، بیان پروتئین‌های دهیدرین در آن‌ها افزایش یافته و درنتیجه تحمل گیاه به تنش افزایش نشان می‌دهد (گویال و همکاران، ۲۰۰۵).

ساخت یوبیکوئیتین مزدوج به‌عنوان یکی دیگر از مکانیسم‌های مهم تحمل به تنش گرما گزارش شده است (هوانگ و زو، ۲۰۰۸). این تنش ثبات، بخش‌بندی، محتوا و هموستازی بسیاری از مولکول‌ها به‌خصوص هورمون‌ها را تغییر می‌دهد (ماستری و همکاران، ۲۰۰۲). تحمل به گرما توسط بسیاری از هورمون‌های گیاهی دیگر مانند سالیسیلیک‌اسید (SA)، آبسیزیک‌اسید (ABA)، پلی‌آمین‌ها (PA)، براسینوستروئیدها (BRs) و اتیلن (Eth) و اجزای سیگنالینگ احتمالی مانند اکسید نیتریک (NO) القا

می‌شود. سطح ABA تحت تنش گرمایی افزایش می‌یابد که به تحمل حرارت از راه تنظیم ژن‌های مختلف کمک می‌کند. افزایش ABA بیشتر باعث افزایش تولید پروتئین‌های شوک حرارتی (HSPs) می‌شود (پاریک و همکاران، ۱۹۹۸). HSPs به‌عنوان جانشین‌های مولکولی عمل می‌کنند و برای دستیابی به تاخوردگی مناسب پروتئین‌های نادرست یا انباشته شده و جلوگیری از تا شدن اشتباه پروتئین‌ها بسته به سطح و مدت تنش گرمایی عمل می‌کنند (هارتل و همکاران، ۲۰۱۱). هنگامی که گیاهان در معرض دماهای بالا قرار می‌گیرند، HSPs ممکن است القا یا تقویت شوند (ویرلینگ، ۱۹۹۱). بیان HSPs همبستگی مثبتی با تحمل حرارتی دارد و بیان بیشتر ژن‌های مرتبط با پروتئین‌های شوک حرارتی اغلب باعث افزایش تحمل حرارتی می‌شود (شوفل و همکاران، ۱۹۹۹). درنهایت پارامترهای فیزیولوژیکی مانند فتوسنتز و بخش‌بندی جذب را همراه با کارآیی آب و مواد مغذی گیاهان بهبود می‌بخشد (مومسیلوویچ و ریستیک، ۲۰۰۷). پروتئین‌های شوک حرارتی به‌عنوان جانشین مولکولی عمل می‌کنند زیرا نقش حیاتی در محافظت از سلول‌های گیاهی در برابر اثرات مضر تنش گرما دارند (روسش و همکاران، ۲۰۰۴). تحت تنش گرما ساخت، رونویسی و ترجمه HSPs چند برابر افزایش می‌یابد. HSPs در همه گروه‌های موجودات زنده یافت شده و براساس وزن مولکولی به پنج نوع مختلف طبقه‌بندی می‌شوند که شامل پروتئین‌هایی با وزن مولکولی ۱۰۰، ۹۰، ۷۰، ۶۰ کیلو دالتون و کمتر هستند (ترنت، ۱۹۹۶). در پاسخ به قرار گرفتن ناگهانی در معرض دمای بالا، تولید پروتئین‌های گیاهی طبیعی کاهش می‌یابد درحالی‌که تولید HSPs در تمام مراحل رشد گیاه افزایش می‌یابد. HSPs در تحمل حرارتی اکتسابی، حفظ یکپارچگی سلولی، جلوگیری از دناتوره شدن پروتیین و محافظت از PSII ایفای نقش می‌کنند (ویرلینگ، ۱۹۹۱). تحمل گرما را می‌توان با قرار گرفتن در معرض دماهای نسبتاً بالا در یک گیاه ایجاد کرد که گیاه را قادر می‌سازد تا به‌هنگام قرار گرفتن در معرض حرارت‌های بعدی و بالقوه کشنده، شرایط را تحمل کرده و زنده بماند.

گیاهان در مواجهه با تنش‌های غیرزیستی از تجمع مواد آلی مختلف مثل پرولین، گلایسین بتائین و قندها جهت تنظیم اسمزی سیتوپلاسمی استفاده می‌کنند. ساخت مواد آلی یک فرایند انرژی‌خواه است و اگر تنظیم اسمزی سلول تنها به وسیله مواد آلی صورت گیرد، بیشر فعالیت فتوسنتز صرف تولید این مواد خواهد شد. پرولین یک آمینواسید غیر-ضروری می‌باشد که در سلول در پاسخ به تنش‌های مختلف افزایش می‌یابد و باعث حرکت آب به سلول‌های برگ و افزایش فشار تورژسانس می‌شود. بسیاری از مطالعات رابطه مثبت بین تجمع پرولین و تحمل به تنش‌های غیرزیستی در گیاهان را نشان داده‌اند (دار و همکاران، ۲۰۱۶؛ قاسمی گلعذانی و صلحی خواجه‌مرجان، ۲۰۲۵). با این وجود استدلال‌هایی هستند که افزایش تولید پرولین تحت تنش، یک محصول بوده و پاسخ انطباقی به تنش نیست (اشرف و فولاد، ۲۰۰۵). نتایج یک پژوهش نشان داد گلرنگ‌هایی که در شرایط تنش رشد کردند، پرولین را در سلول‌های خود انباشت کردند که این عامل موجب آسیب کمتر به غشاهای سلولی و ارگانلی گردیده و محتوای کلروفیل و آب را به‌ویژه در دمای ۴۰ تا ۴۵ درجه سانتی‌گراد بهبود بخشید. علاوه‌بر این، آسیب اکسیداتیو همراه با افزایش سطح آنتی‌اکسیدآن‌های آنزیمی و غیرآنزیمی به‌طور قابل توجهی کاهش یافت (صالحی و همکاران، ۲۰۲۳). در شرایط تنش شدید گرما غلظت کلروفیل در گیاه گلرنگ در اثر تخریب ساختار کلروپلاست‌ها کاهش یافته و به دنبال آن اخذ نور و فتوسنتز نیز کاهش می‌یابد (صالحی و همکاران، ۲۰۲۳). یکی از مهم‌ترین دلایل کاهش کلروفیل این است که در شرایط تنش گلوتامات (هم در تولید کلروفیل و هم ساخت پرولین نقش دارد) بیشتر صرف ساخت پرولین می‌شود و میزان تولید کلروفیل کاهش می‌یابد (وانگ و همکاران، ۲۰۰۷). علت دیگر آن احتمالاً سست شدن اتصال کلروفیل با پروتئین‌های کلروپلاستی از طریق افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز (متلاشی‌کننده ساختار کلروپلاست) تحت تنش باشد (گوساور و انگل، ۱۹۹۶).

گلایسین بتائین به‌عنوان یک ترکیب آمونیوم چهارتایی، یکی از موثرترین اسمولیت‌ها است (چن و موراتا، ۲۰۰۲). گلایسین بتائین معمول‌ترین محلول آلی سازگار می‌باشد که

در گیاهان عالی و حیوانات وجود داشته و از بین بسیاری از ترکیبات آمونیومی چهار ظرفیتی شناخته شده، بیشترین و فراوان‌ترین ترکیب تولید شده در پاسخ به تنش‌ها است (اشرف و فولاد، ۲۰۰۷). در شرایط تنش، گلایسین بتائین از منابع مهم نیتروژن در گیاه محسوب شده و موجب افزایش فعالیت فتوسنتزی از طریق افزایش تجمع کلروفیل‌ها، افزایش جذب دی‌اکسید کربن، تسهیل انتقال الکترون، محافظت از فعالیت پروتئین‌ها و لیپیدهای غشا تیلاکوئیدی می‌شود (کیائو و همکاران، ۲۰۲۴). گلایسین بتائین سبب افزایش رشد، بهبود وزن خشک و فعالیت‌های بیوشیمیایی مرتبط با تحمل تنش در بسیاری از گونه‌های گیاهی شده است. هادی و کلانتر (۱۳۹۴) نشان دادند که کاربرد گلایسین بتائین از راه القای سازوکار تحمل، سبب افزایش میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شده و در نتیجه عملکرد گیاه تحت تنش را بهبود می‌بخشد.

تنش‌های محیطی سیستم‌های هورمونی گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهند. ممکن است تنش سطح هورمون‌ها را در گیاه تغییر داده و موجب افزایش آن شود یا حساسیت گیاه به تنش‌های محیطی را تحت تأثیر قرار دهد. هورمون‌ها در واقع به‌عنوان مکمل‌هایی برای فراهم نمودن بستر لازم برای القای مقاومت به تنش‌ها در گیاهان عمل می‌کنند. یکی از هورمون‌های گیاهی مؤثر در کاهش اثرات منفی تنش‌های محیطی بر رشد و نمو گیاهان، سالیسیلیک‌اسید است. سالیسیلیک‌اسید در گیاهانی که تحت تأثیر تنش‌های محیطی قرار دارند، نقش حفاظتی دارد. گیاهان در پاسخ به تنش‌های محیطی و ازجمله تنش شوری ترکیباتی همچون آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و پرولین تولید می‌کنند که القا و تحریک تولید آن‌ها توسط سالیسیلیک‌اسید صورت می‌گیرد (خان و همکاران، ۲۰۱۵). این ترکیب شیمیایی در گیاهانی که تحت تنش قرار دارند، تولید شده و تجمع یافته و سبب افزایش مقاومت گیاه به تنش می‌شود.

آبسیزیک‌اسید (ABA) یک ترکیب طبیعی است که به تنظیم رشد و نمو گیاه کمک می‌کند. سطوح ABA تحت تنش‌های غیرزیستی مختلف مانند گرما، سرما، شوری، خشکی و تابش زیاد افزایش می‌یابد (پوسپیسیلووا و همکاران، ۲۰۰۹). باوجود

گزارش‌هایی مبنی بر افزایش سطح ABA در گیاهانی که در معرض دمای بالا قرار دارند، اطلاعات کمی در مورد تجمع ABA در گیاهان در طول سازگاری بهگرما وجود دارد (پنفیلد، ۲۰۰۸). این هورمون با تحریک ژن‌های دخیل در مسیر پیام‌رسانی تنظیم شیمیایی، نقش عمده‌ای در فرایندهای فیزیولوژیکی، نموی به‌ویژه واکنش‌های سازگاری گیاه به تنش‌های محیطی را بر عهده دارد. آبسیزیک‌اسید بیان پروتئین‌های LEA را در اواخر بلوغ بذر افزایش می‌دهد. افزایش پروتئین‌های آبدوست LEA سبب محافظت از ساختار ماکرومولکول‌ها در تنش گرما می‌شود. این هورمون همچنین به‌عنوان یک واسطه در انتقال پیام و ایجاد واکنش‌پذیری گیاه به محرک‌های محیطی عمل کرده و سب القای برخی پاسخ‌های فیزیولوژیکی ازجمله تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها در شرایط تنش می‌شود (گارسیاماتا و لاماتینا، ۲۰۰۲؛ هوانگ و زو، ۲۰۰۸).

اتیلن به‌عنوان یکی از هورمون‌های تنظیم‌کننده رشد گیاهی محسوب می‌شود که در مراحل رسیدگی میوه، تنظیم سرعت و مقدار ریزش برگ‌ها، فتوسنتز، تنفس، تعرق، جنین‌زایی، ریشه‌زایی، تکامل اندام‌های جنسی و بسیاری خصوصیات دیگر گیاه نقش دارد. همچنین نقش اتیلن در فرایند گره‌زایی در همزیستی ریزوبیوم- لگوم نیز به اثبات رسیده است (فهیمی، ۱۳۷۶؛ گریچکو و گلیگ، ۲۰۰۱). معمولاً در شرایط طبیعی اتیلن در بافت‌های گیاه بسیار کم است ولی در شرایطی که گیاه تحت یکی از عوامل تنش‌زا قرار می‌گیرد، مقدار اتیلن در گیاه به‌میزان قابل توجهی افزایش پیدا می‌کند. اتیلن تولید شده، اتیلن تنشی نامیده شد و از طویل شدن ریشه و ساقه و گل‌دهی در گیاهان جلوگیری می‌کند (بلیکر و کند، ۲۰۰۰). اتیلن از راه انتشار آزاد در بافت‌های گیاهی حرکت می‌کند. وقتی غلظت اتیلن در گیاه بسیار زیاد شود، به‌دلیل داشتن فاز گازی از گیاه خارج و روی گیاهان مجاور نیز اثر می‌گذارد (فهیمی، ۱۳۷۶؛ گریچکو و گلیگ، ۲۰۰۱). تولید اتیلن به‌مقدار اکسین موجود در گیاه نیز بستگی دارد. گسترش طولی ساقه تحت تأثیر اکسین صورت می‌گیرد و اتیلن از گسترش طولی ساقه جلوگیری می‌کند و باعث توسعه عرضی ساقه می‌گردد. ۲ و ۴- دی‌کلروفنوکسی به‌عنوان یک ماده بازدارنده رشد گیاه، تحت

شرایط تنش سبب افزایش تولید اتیلن و کندی سرعت رشد می‌گردد. اگر ساقه گیاهی را به‌طور افقی روی سطح خاک قرار دهیم اکسین به قسمت پایین ساقه که مجاور خاک است منتقل می‌گردد و در اثر افزایش غلظت اکسین در بخش پایینی، اتیلن تولید می‌شود که به بخش بالایی منتقل می‌گردد. اتیلن در قسمت رأسی (مریستم‌ها) باعث کند شدن رشد در طرف بالایی ساقه و اکسین موجب تحریک رشد در قسمت پایینی ساقه می‌گردد (گلیک و باشان، ۱۹۹۷).

۲-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما

تنش گرما یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید محصولات زراعی در بسیاری از مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان به‌شمار می‌رود. مدیریت مزرعه گلرنگ تحت تنش گرما از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است، زیرا این گیاه روغنی ارزشمند اگرچه نسبت به کم‌آبی تا حدی متحمل است، اما در مراحل حساس رشدی به‌ویژه گلدهی و پرشدن دانه، به دماهای بالا واکنش منفی نشان می‌دهد. افزایش دمای هوا در فصل رشد می‌تواند موجب کاهش فتوسنتز، اختلال در گرده‌افشانی، کاهش تشکیل دانه و در نهایت افت عملکرد دانه و روغن شود (بلوم، ۲۰۱۱). برای مدیریت بهتر مزرعه گلرنگ تحت تنش گرما می‌توان موارد زیر را مدنظر قرار داد:

انتخاب ارقام متحمل به گرما یکی از مؤثرترین راهبردها برای کاهش اثرات منفی تنش حرارتی در گلرنگ است. ارقام متحمل معمولاً دارای ویژگی‌هایی نظیر پایداری بیشتر فتوسنتز، کارایی بالاتر مصرف آب و توانایی حفظ رشد زایشی در شرایط دمای بالا هستند. مطالعات نشان داده‌اند که تنوع ژنتیکی قابل توجهی از نظر تحمل به گرما در میان ژنوتیپ‌های گلرنگ وجود دارد و استفاده از این تنوع می‌تواند نقش مهمی در پایداری تولید ایفا کند (ویس، ۲۰۰۰). مطلوب‌ترین‌زمانک‌اشت‌ارقامگ‌لرنگ در مناطق گ‌رمایران،از اواسط آبان تا اواسط آذرماهاست. زمان مناسب کشت ارقام گلرنگ در مناطق گرم کشور از اواسط آبان تا اواسط آذر ماه می‌باشد. کشت ارقام بهاره گلرنگ در مناطق گرم کشور را می‌توان براساس همزمانی با شروع بارندگی‌ها تنظیم نمود. عدم

همزمانی دوره گلدهی با درجه حرارت‌های زیاد نیز یکی از موارد تعیین‌کننده زمان کاشت گلرنگ به‌خصوص در مناطق گرم است. ارقام مناسب کشت پاییزه در مناطق گرم ارقام گلدشت و پرنیان هستند (جباری و همکاران، ۱۴۰۲).

برنامه‌ریزی مناسب تاریخ کاشت از مهم‌ترین ابزارهای مدیریتی برای اجتناب از تنش گرما به‌شمار می‌رود. زمان کاشت باید به‌گونه‌ای انتخاب شود که مراحل حساس رشد گیاه، به‌ویژه گلدهی و تشکیل دانه، در دوره‌های معتدل‌تر فصل رشد قرار گیرد. کاشت زودهنگام در بسیاری از مناطق گرم می‌تواند سبب شود گیاه بخش عمده رشد رویشی و زایشی خود را پیش از فرا رسیدن اوج دماهای بالا تکمیل نماید و بدین ترتیب از خسارت گرمای شدید در امان بماند (فاروق و همکاران، ۲۰۱۴).

آبیاری منظم و به‌موقع، به‌ویژه در مراحل گلدهی و پرشدن دانه، نقش کلیدی در کاهش اثرات تنش گرما دارد. تنش گرما معمولاً همراه با افزایش تبخیر و تعرق است و کمبود رطوبت خاک می‌تواند اثرات منفی گرما را تشدید کند. تأمین رطوبت کافی خاک باعث حفظ تعادل دمایی گیاه، افزایش هدایت روزنه‌ای و بهبود انتقال مواد فتوسنتزی به دانه می‌شود در این شرایط، استفاده از روش‌های آبیاری کارآمد می‌تواند به افزایش بهره‌وری مصرف آب و کاهش خسارت گرما کمک نماید (بلوم، ۲۰۱۱).

تنش گرما موجب تضعیف عمومی گیاه شده و مقاومت آن را در برابر علف‌های هرز، آفات و بیماری‌ها کاهش می‌دهد. رقابت علف‌های هرز برای آب و عناصر غذایی در شرایط دمای بالا، فشار مضاعفی بر گیاه وارد می‌کند. ازاین‌رو، کنترل به‌موقع علف‌های هرز و اجرای برنامه‌های پیشگیرانه برای مدیریت آفات و بیماری‌ها، از اجزای ضروری مدیریت مزرعه گلرنگ تحت تنش گرما محسوب می‌شود (اورکه، ۲۰۰۶).

کاربرد مالچ‌های آلی یکی از راهکارهای مؤثر برای کاهش دمای سطح خاک و حفظ رطوبت آن در شرایط گرم است. مالچ با کاهش تبخیر از سطح خاک، به پایداری رطوبت در ناحیه ریشه کمک کرده و نوسانات دمایی خاک را کاهش می‌دهد. پژوهش‌ها نشان

داده‌اند که استفاده از بقایای گیاهی به‌عنوان مالچ می‌تواند رشد گیاه و عملکرد محصولات زراعی را در شرایط تنش گرما بهبود بخشد (لال، ۲۰۱۵).

رعایت فاصله مناسب بین بوته‌ها و تنظیم آرایش کاشت، نقش مهمی در بهبود تهویه مزرعه و کاهش دمای محیط اطراف گیاه دارد. تراکم بیش‌ازحد بوته‌ها می‌تواند موجب افزایش دمای تاج گیاه و تشدید تنش گرما شود. در مقابل، آرایش کاشت بهینه با افزایش گردش هوا، کاهش دمای میکروکلیما و بهبود کارایی فتوسنتز، شرایط مناسب‌تری برای رشد گلرنگ فراهم می‌کند (هاتفیلد و پروگر، ۲۰۱۵).

تغذیه متعادل گیاه، به‌ویژه تأمین کافی پتاسیم، نقش مهمی در افزایش تحمل گلرنگ به تنش گرما دارد. پتاسیم با افزایش کارایی مصرف آب و تنظیم تعادل اسمزی مقاومت آن را در برابر دماهای بالا افزایش می‌دهد. همچنین استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد و ترکیباتی نظیر سالیسیلیک‌اسید می‌تواند از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، اثرات منفی تنش گرما را کاهش دهد (مارچنر، ۲۰۱۲).

۲-۹- تنش فلزات سنگین

آلودگی فلزات سنگین در خاک می‌تواند گیاهان را تحت تأثیر قرار داده و باعث مسمومیت شود. فلزات سنگین می‌توانند بر فرایندهای بیوشیمیایی مختلف در گیاهان ازجمله تولید آنزیم و آنتی‌اکسیدآن‌ها، پروتئین و فتوسنتز تأثیر بگذارند. زباله‌های شیمیایی ناشی از فعالیت‌های صنعتی و پساب‌های کشاورزی مانند کود، علف‌کش‌ها و آفت‌کش‌ها به افزایش تجمع فلزات سنگین در خاک کمک می‌کنند (رشید و همکاران، ۲۰۲۳). ازآنجایی‌که فلزات سنگین تجزیه‌ناپذیر هستند، می‌توانند اثرات مضر طولانی مدتی بر سلامت اکوسیستم داشته باشند. مس (Cu)، آرسنیک (As) و کادمیوم (Cd) فلزات سنگین عمده موجود در مواد شیمیایی کشاورزی هستند درحالی‌که جیوه (Hg)، کروم (Cr)، سرب (Pb) در خاک‌های آلوده صنعتی شیوع بیشتری دارند (راملان و همکاران، ۲۰۲۲). کادمیوم، جیوه، سرب، مس و آرسنیک از سمی‌ترین فلزات سنگین یا متالوئیدهای موجود در خاک هستند. به‌عنوان مثال کادمیوم برای فعالیت‌های متابولیکی گیاه ضروری نیست و

یک سم گیاهی شناخته شده است (گونچاروک و زاگوسکینا، ۲۰۲۳). نیمه‌عمر طولانی بیولوژیکی کادمیوم به خواص جهش‌زایی، سیتوتوکسیک و سرطان‌زایی آن کمک می‌کند (سانچز ویروستا، ۲۰۱۵). جیوه، که یکی از قوی‌ترین فلزات سنگین سمی است، عمدتاً از فعالیت‌های معدنی آزاد می‌شود. مقادیر کمی از جیوه را می‌توان در مواد شیمیایی کشاورزی نیز یافت (کلارکسون، ۱۹۹۷). مس از چندین فعالیت صنعتی و استفاده بیش از حد از قارچ‌کش‌ها آزاد می‌شود. قارچ‌کش‌ها و باکتری‌کش‌های حاوی مس به‌طور گسترده برای کنترل بیماری در بسیاری از محصولات زراعی استفاده می‌شوند. سرب فلزی است که می‌تواند هزاران سال در خاک باقی بماند (پترسون و همکاران، ۱۹۸۷)، این ماده از طریق فعالیت‌های معدنی و سایر فرایندهای صنعتی به محیط زیست رها می‌شود (سینگ و لی، ۲۰۱۴). اگرچه برخی از فلزات سنگین به‌عنوان ریزمغذی‌ها (مس، روی، منگنز و ...) می‌باشند، ولی بسیاری از فلزات و متالوئیدها (Hg، Pb، Cd، As و ...) بسیار سمی بوده و نقشی در تغذیه گیاه هم ندارند (سنویرتنا و همکاران، ۲۰۱۹). مواد آلی و محتوای خاک رس و اسیدیته خاک عوامل اصلی موثر بر کنش فلزات سنگین در خاک هستند (زنگ و همکاران، ۲۰۱۱). نسبت بالایی از مواد آلی مرطوب شده (OM) مانند کمپوست می‌تواند فراهمی زیستی فلزات سنگین را کاهش دهند (سلیم و همکاران، ۲۰۲۴). همچنین سطح ویژه بالای کانی‌های رسی به تثبیت بیشتر فلزات سنگین در خاک کمک می‌کند. با افزایش pH خاک، تثبیت بسیاری از فلزات سنگین به‌ویژه آن دسته از فلزاتی که به‌صورت کاتیونی مانند سرب، کادمیوم و کروم در خاک وجود دارند، افزایش می‌یابد (اپل و ما، ۲۰۰۲).

جوانه‌زنی بذر یکی از مهم‌ترین مراحل رشد گیاه است که به شرایط شیمیایی و فیزیکی ریزوسفر خاک حساس می‌باشد (شارما و کومار، ۲۰۲۳). پوشش بذر می‌تواند به‌عنوان یک مانع اصلی برای محدود کردن اثرات مضر فلزات سنگین عمل کند، درصد جوانه‌زنی و قدرت بذرها تحت تنش فلزات سنگین کاهش نشان می‌دهند (سنویراتنه و همکاران، ۲۰۱۹). مطالعات اخیر نشان داده است که فلزات سنگین با جلوگیری از

ذخیره‌سازی مواد غذایی، اختلال در تنظیم اسمزی سلولی و تخریب فعالیت‌های پروتئولیتیک، باعث مهار جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه می‌شوند (ادریس و همکاران، ۲۰۱۵). هنگامی که مراحل اولیه چرخه زندگی گیاه مانند جوانه‌زنی بذر و استقرار گیاهچه تحت تأثیر فلزات سنگین قرار بگیرد، می‌تواند پیامدهای ماندگاری در سطح تک بوته و یا مزرعه داشته باشد. فلزات سنگین از راه‌های گوناگونی ایجاد سمیت می‌کنند. در این مورد می‌توان به ذخیره‌سازی مواد غذایی، فتوسنتز و تنظیم اسمزی گیاه اشاره کرد (سنویراتنه و همکاران، ۲۰۱۹). میزان این سمیت بسته به نوع فلز سنگین، pH خاک، گونه‌های گیاهی و توان تحرک‌کنندگی فلز می‌تواند متفاوت باشد. به‌منظور غلبه بر سمیت‌های ناشی از فلزات سنگین، گیاهان از مکانیسم‌های متعددی ازجمله فعال‌سازی سیستم آنتی‌اکسیدانی، تولید پرولین، تولید پروتئین‌های شوک حرارتی و استیل سالیسیلیک‌اسید و غیره استفاده می‌کنند. هیدرولیز پروتئین یکی از فرایندهای کلیدی در جوانه‌زنی بذر می‌باشد. تداخل فلزات سنگین با پروتئین‌های کلیدی مرتبط با جوانه‌زنی در سطح پروتئوم به‌خوبی بررسی نشده است. تولید GA توسط جنین گام مهمی در جوانه‌زنی بذر است. سیستم پروتئازوم یوبیکوئیتین (Ub) یک مسیر پروتئولیتیک غیرلیزوزومی مهم است که در تخریب پروتئین‌های داخل سلولی تحت تنش‌های زیستی و غیرزیستی نقش دارد. بااین‌حال در مورد اثرات فلزات سنگین روی لایه آلرون دانه، بخشی که آنزیم‌های هیدرولیزکننده در آن تولید می‌شوند، مطالعات کافی وجود ندارد. بااین‌حال روشن است که فلزات سنگین جذب آب در بذرهای در حال جوانه‌زنی را کاهش می‌دهند (سنویراتنه و همکاران، ۲۰۱۹). مکانیسم دقیق تنش اسمزی ناشی از فلزات سنگین نامشخص است. مطالعات بیشتری برای کشف مکانیسم‌های تنظیم اسمزی ناشی از فلزات سنگین در بذر در حال جوانه‌زنی مورد نیاز است. تاکنون بیشتر مطالعات روی محصولات غلات به‌ویژه برنج انجام شده است. بنابراین انجام مطالعات بیشتر روی طیف وسیعی از گیاهان ضروری است (سنویراتنه و همکاران، ۲۰۱۹). درک روش‌های متعددی که فلزات سنگین بر مراحل حیاتی در رشد و نمو گیاهان تأثیر می‌گذارند، برای پیشرفت علوم گیاهی و توسعه

شیوه‌های بهتر مدیریت در کشاورزی و جنگل‌داری ضروری می‌باشد. در حضور فلزات سنگین، نشاسته به‌عنوان ذخیره غذایی بخش عمده‌ای از نقش خود را از دست می‌دهد. علاوه‌بر این، کاهش فعالیت آنزیم پروتئولیتیک و افزایش محتوای پروتئین و آمینه‌اسید را می‌توان تحت تنش فلزات سنگین مشاهده کرد. آنزیم‌های هیدرولیزکننده نقش عمده‌ای در جوانه‌زنی بذر دارند. آنزیم‌هایی مانند اسید فسفاتازها، پروتئازها و α- آمیلازها هم جوانه‌زنی بذر و هم رشد گیاهچه را با افزایش مشارکت مواد مغذی در آندوسپرم تسهیل می‌کنند. همچنین مکانیسم‌های داخلی نیز وجود دارد که می‌تواند برهمکنش فلزات سنگین در متابولیسم گیاه را محدود کند (سنویراتنه و همکاران، ۲۰۱۹). فیتوکلاتین‌ها و متالوتیونین‌ها ازجمله پروتئین‌هایی هستند که ممکن است نقش حیاتی در سم‌زدایی فلزات سنگین در میکروارگانیسم‌ها و گیاهان داشته باشند (گوپتا و همکاران، ۲۰۱۳). فلزات سنگین بر جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه تأثیر منفی می‌گذارند. همان‌طور که توسط چندین مطالعه مستند شده است، کادمیوم منجر به مهار جوانه‌زنی می‌شود. به‌عنوان مثال، هنگامی که بذور گلرنگ با غلظت‌های مختلف کادمیوم تیمار شدند، کاهش قابل توجهی در جوانه‌زنی آن‌ها مشاهده شد (هوشمندفر و مراقبی، ۲۰۱۸). به‌نظر می‌رسد کاهش درصد جوانه‌زنی بذر ناشی از مهار فعالیت‌های فیزیولوژیکی و متابولیکی بذر باشد. کادمیوم قادر است تحمل به تنش آبی در گیاهان را کاهش دهد (بارسلو و همکاران، ۱۹۸۶). ازآنجایی‌که جذب آب یک نیاز اصلی برای جوانه‌زنی بذر است، تأثیر منفی فلزات سنگین به‌ویژه کادمیوم بر محتوای آب بذر قابل توجه است (بارسلو و پوشنریدر، ۱۹۹۰). به‌طور مشابه، مهار رشد ریشه و اندام هوایی در گیاهچه‌های گلرنگ نیز تحت تنش کادمیوم مشاهده شده است (مرادی و احسان‌زاده، ۲۰۱۵). به‌نظر می‌رسد کادمیوم باعث مهار هیدرولیز کربوهیدرات و جابجایی قندهای هیدرولیز شده گردیده و در نتیجه رشد گیاهچه را کاهش داده است (سنویران و همکاران، ۲۰۱۹). همچنین جیوه (Hg) بر جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه تأثیر منفی دارد (محمد و همکاران، ۲۰۱۵). باوجود اینکه نقره (Ag) اغلب در در نانوکودها مورد استفاده قرار می‌گیرد، تعداد کمی از مطالعات

برای ارزیابی اثرات نقره بر رشد گیاهچه‌ها انجام شده است. مطالعه‌ای در مورد بررسی اثرات نانوذرات نقره پوشش داده شده با پلی وینیل پیرولیدون (PVP-AgNP) روی ۱۱ گیاه تالابی (*Carex lurida*، *Panicum virgatum*، *Lolium multiflorum*، *C. scoparia*، *C. vulpinoidea*، *C. crinita*، *Eupatorium fistulosum*، *Phytolacca americana*، *Scirpus cyperinus*، *Lobelia cardinalis* و *Juncus effusus*) نشان دادند که نانوذرات نقره هیچ تأثیری بر جوانه‌زنی آن‌ها نداشته است، درحالی‌که قرار گرفتن در معرض نانوذرات نقره پوشش‌داده شده با صمغ عربی (GA-AgNP) به‌میزان ۴۰ میلی‌گرم در لیتر، سرعت جوانه‌زنی را در دو گونه (*S. cyperinus* و *J. effusus*) کاهش و در یک گونه (*E. fistulosum*) افزایش داد (یین و همکاران، ۲۰۱۲).

۲-۹-۱- پاسخ فیزیولوژیک به تنش فلزات سنگین

نتایج مطالعات صورت گرفته حاکی از آن است که تیمار نقره روی رشد و نمو و تحمل به تنش گیاه گلرنگ اثرات مثبتی داشته است. زری و همکاران (۲۰۱۵) نشان دادند که پرایمینگ دانه‌های گلرنگ با نانو ذرات نقره در غلظت‌های مختلف (۲۰، ۴۰ و ۶۰ پی‌پی‌ام) باعث بهبود رشد گیاهچه‌ها گردید و بیشترین عملکرد دانه و روغن گلرنگ با تیمار ۲۰ پی‌پی‌ام به دست آمد. آرسنیک (As) یکی دیگر از متالوئیدهای سمی برای سرکوب رشد گیاه شناخته شده است (هان و همکاران، ۲۰۱۵). آرسنیک اثرات منفی قابل توجهی بر طول ریشه و اندام هوایی و زیست‌توده ریشه و اندام هوایی گیاهچه‌های گلرنگ داشته است (سالاری و همکاران، ۲۰۲۴). کوریاکوز و پراساد (۲۰۰۸) مشاهده کرده‌اند که در شرایط تنش ملایم کادمیوم (غلظت ۰/۵ میلی‌مولار)، دانه‌های نشاسته ذخیره شده با سرعت بیشتری کاهش یافتند. این رخداد نشان‌دهنده تحرک بیشتر نشاسته در شرایط مذکور است. درحالی‌که بخش عمده نشاسته در بذرهای تیمار شده با غلظت بالای کادمیوم (۲ میلی‌مولار) بدون شکست مولکولی به کربوهیدرات‌های محلول در آب، باقی مانده و نتوانستند ماده غذایی و انرژی لازم برای فرایند جوانه‌زنی و تکمیل آن را فراهم کنند. جالب توجه است که اثر کادمیوم بر گلوتاتیون (GSH) گلرنگ وابسته به دوز آن

بود. محتوای GSH تا غلظت ۷۵ میکرومولار کادمیوم افزایش و سپس کاهش نشان داد. همچنین محتوای α- توکوفرول با افزایش غلظت کادمیوم افزایش معنیداری نشان داد و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی تا غلظت ۷۵ میکرومولار کادمیوم به‌طور قابل توجهی افزایش یافت. افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در کالوس‌های تیمار شده با کادمیوم نشان می‌دهد که سم‌زدایی و تجمع کادمیوم در کالوس گلرنگ ممکن است با کارآیی این مکانیسم‌ها مرتبط باشد (نامجویان و همکاران، ۲۰۱۲). استیل سالیسیلیک‌اسید (ASA) یکی دیگر از اقدامات محافظتی است که توسط گیاهان برای از بین بردن رادیکال‌های آزاد اکسیژن استفاده می‌شود. در غلظت‌های پایین آرسنیک (As)، محتوای ASA افزایش می‌یابد، درحالی‌که با افزایش غلظت As، میزان رادیکال‌های آزاد اکسیژن افزایش می‌یابد (لی و همکاران، ۲۰۰۷). با افزایش بیشتر غلظت As، محتوای ASA در برگ گیاهچه‌های گندم به‌منظور از بین بردن رادیکال‌های آزاد اکسیژن کاهش می‌یابد (لی و همکاران، ۲۰۰۷). تیمار آرسنیک اثر معنی‌داری بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان کاتالاز (CAT)، آسکوربات پراکسیداز(APX) و گایاکول پراکسیداز (GPX) در گیاه گلرنگ داشته است. مقایسه میانگین داده‌های این مطالعه نشان داد که میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز و گایاکول پراکسیداز همراه با افزایش غلظت آرسنیک در محیط ریشه افزایش یافته است. به‌طوری که بیشترین میزان فعالیت این آنزیم‌ها در تیمار ۹۰ میلی‌گرم آرسنیک در هر کیلوگرم خاک حاصل گردید (حیدری و محمدی، ۲۰۱۵).

تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی نقش مهمی در جوانه‌زنی بذر دارند. جیبرلیک‌اسید (GA) هورمون گیاهی است که جوانه‌زنی بذر را کنترل می‌کند (آتیا و همکاران، ۲۰۲۲) و آبسیزیک‌اسید (ABA) اثر جیبرلیک‌اسید را کاهش می‌دهد. همچنین سیتوکینین‌ها قادر به معکوس کردن اثر ABA هستند (آکتر و همکاران، ۲۰۱۴). فلزات سنگین می‌توانند بر سطوح تنظیم‌کننده‌های رشد درون زا (PGRs) در جوانه‌زنی بذر تأثیر بگذارند. مسیر موالونیک‌اسید مسیر اصلی بیوسنتزی برای تولید GA است (شی و همکاران، ۲۰۱۰). مطالعات متعددی افزایش محتوای GA را در طول جوانه‌زنی بذر گزارش کرده‌اند (شو و

همکاران، ۲۰۱۵؛ شو و همکاران، ۲۰۱۷؛ ویشال و کومار، ۲۰۱۸). کاهش محتوای GA در دانه‌های گلرنگ در حضور نیکل و سرب گزارش شده است (چلیکتاش و بورلو، ۲۰۲۳؛ رضوان و همکاران، ۲۰۱۷). مکانیسم کاهش تولید GA ناشی از فلزات سنگین هنوز به‌خوبی بررسی نشده است. آبسیزیک‌اسید هورمون دیگری است که فرایند جوانه‌زنی بذر را کنترل می‌کند و تا حد زیادی مسئول خواب و جوانه‌زنی بذر است (فوجی و همکاران، ۲۰۰۷). مشخص شده است که سطوح ABA در گیاهان با قرار گرفتن در معرض تنش‌های محیطی افزایش می‌یابد (رحمان و همکاران، ۲۰۲۲). علاوه‌بر این، ABA باعث کاهش سرعت تعرق شده و به کاهش تجمع کادمیوم در اندام هوایی کمک کرده و تنش اکسیداتیو ناشی از فلزات سنگین را کاهش می‌دهد (حیدر و همکاران، ۲۰۲۱). اثر فلزات سنگین بر فعالیت آنزیم‌های هیدرولیزکننده (α-آمیلاز) که توسط لایه آلرون دانه تولید می‌شوند، نقش عمده‌ای در جوانه‌زنی بذر ایفا می‌کند (انور و همکاران، ۲۰۲۱). آنزیم‌هایی مانند فسفاتازهای اسیدی (ACPs)، پروتئازها و α-آمیلازها هم جوانه‌زنی بذر و هم استقرار و رشد موفق گیاهچه را تسهیل می‌کنند (یان و همکاران، ۲۰۱۴). نشاسته، پروتئین‌ها و چربی منابع غذایی ذخیره شده در یک دانه هستند و نشاسته به‌عنوان فراوان‌ترین منبع غذایی بیشتر دانه‌های آندوسپرم‌دار است (دوا و ساونی، ۱۹۹۱). هیدرولیز نشاسته می‌تواند از طریق یک مسیر آمیلولیتیک یا فسفرولیتیک رخ دهد. آمیلازها آنزیم‌های اصلی مسئول فرایند تجزیه نشاسته هستند. نیکل یکی دیگر از فلزات سنگین سمی است. نتایج مطالعه‌ای نشان داده است که گیاهچه‌های گلرنگ تیمار شده با نیکل، کاهش ۳۹ درصدی در آنزیم آمیلاز را نشان داده و نشاسته موجود در بذر آن‌ها بدون تجزیه باقی ماند (باران و همکاران، ۲۰۲۴). کاهش تولید ۶- فسفوگلوکونات دهیدروژناز (G6PDH) و افزایش تولید هگزوکیناز (HXK) در ریشه و شاخساره نهال‌های تحت تنش نشان می‌دهد که هگزوزها می‌توانند برای گلیکولیز بیشتر از مسیر پنتوز فسفات استفاده کنند (دوی و همکاران، ۲۰۱۳). فلز کروم با ایجاد اثرات مضر روی آنزیم‌های هیدرولیزکننده نشاسته، جوانه‌زنی بذر را کاهش می‌دهد (دوا و ساونی، ۱۹۹۱). با افزایش غلظت کروم،

فعالیت آمیلاز کل کاهش یافته و باعث افت درصد جوانه‌زنی بذور نخود گردید. به‌طور کلی کاهش غلظت α- آمیلاز نسبت به β- آمیلاز با افزایش سطوح کروم بسیار بیشتر بود. این امر نشان‌دهنده آن است که فعالیت بازیابی β- آمیلاز نقش مهمی در بازسازی فعالیت کل آنزیم ایفا می‌کند. علاوه‌بر این کروم بدون اینکه اثرات قابل توجهی بر آمیلاز و پروتئاز داشته باشد، دارای اثرات مهارکننده روی اسید فسفاتازهای فیتاز و ریبونوکلئاز است (دوا و ساونی، ۱۹۹۱). کاتابولیسم پروتئین‌ها منبع دیگر انرژی برای جوانه‌زنی بذر هستند. ترکیبات پروتئینی در دانه‌ها هم به‌عنوان مواد ذخیره‌سازی و هم به‌عنوان آنزیم یافت می‌شوند. در طول رشد و بلوغ بذر، پروتئین‌ها ساخته می‌شوند و درون ساختار پروتئینی متصل به غشاء قرار می‌گیرند. در طول جوانه‌زنی بذر، پروتئین‌های ذخیره شده هیدرولیز گردیده و به نقاط رشد جنین منتقل می‌شوند. پروتئازها و پپتیدها پروتئین‌ها را به مخلوطی از آمینه‌اسیدهای آزاد و پپتیدهای کوچک هیدرولیز می‌کنند (رانکی و همکاران، ۱۹۹۰). غلظت کادمیوم در دانه‌های برنج در معرض فلزات سنگین با کاهش فعالیت پروتئازی همراه بود و افزایش جذب کادمیوم در محورهای جنینی نسبت به آندوسپرم بالا بود (شاه و دوبی، ۱۹۹۸). علاوه‌بر این، کاهش ۳۰ تا ۵۰ درصدی در فعالیت آمینو پپتیداز لوسین، که هیدرولیز باقیمانده‌های لوسین را کاتالیز می‌کند و افزایش قابل توجهی در فعالیت کربوکسی پپتیداز که آزاد شدن باقی‌مانده‌های آرژنین یا لیزین از پلی‌پپتیدها در آندوسپرم را کاتالیز می‌کند، وجود داشت. بااین‌حال همواره کاهشی در فعالیت پپتیداز در محورهای جنینی بذرهای جوانه‌زده وجود داشته است (شاه و دوبی، ۱۹۹۸). اثر تنشی فلز مس بر رشد جنین و فعالیت پروتئاز گیاهچه‌ها محرز می‌باشد (کارموس و همکاران، ۲۰۱۴) به‌طوری که فعالیت‌های سیستئین، آسپارتیک و متالوپروتئاز تحت تنش مس با افزایش فعالیت سرین پروتئاز کاهش می‌یابد. در جریان جوانه‌زنی بذر تنش مس آزادسازی نیتروژن از بافت ذخیره‌ساز را مختل کرده و باعث آسیب بر فرایند جوانه‌زنی می‌گردد. RNase یکی از آنزیم‌های نشانگر کلیدی برای شرایط تنش است. تغییرات در فعالیت RNase نشانگر شرایط تنش است (شاه و دوبی، ۱۹۹۵). چون گیاه

برنج به As حساس است، اثرات As_2O_3 بر فعالیت‌های RNase، پروتئاز، پپتیدازها و همچنین روی سطوح RNA، پروتئین‌ها، آمینه‌اسیدهای آزاد و پرولین در گیاهچه‌های برنج افزایش نشان داده است. کاهش هیدرولیز RNA و پرولین می‌تواند به‌دلیل مهار فعالیت RNase و پروتئاز ناشی از As باشد. مهار پروتئاز و ریبونوکلئاز تحت تنش نیکل ثبت شده است (ماهشواری و دوبی، ۲۰۰۸). در زمینه ساخت و تجزیه شدن ماکرومولکول‌هایی مانند RNA و پروتئین‌ها در سطح سلولی تعادلی وجود دارد (شاه و دوبی ۱۹۹۵). این ممکن است به‌دلیل کاهش فعالیت RNase تحت تنش فلزی باشد. ازآنجایی‌که سطوح RNA سلولی و ساخت پروتئین فرایندهای اصلی هستند که رشد سلولی را حفظ می‌کنند، تنش فلزات سنگین می‌تواند بیوشیمی سلولی را مختل کند (شاه و دوبی، ۱۹۹۵). تنش‌های غیرزیستی می‌توانند اشکال مختلف پروتئازها را القا یا سرکوب کنند. یک رابطه بین فعالیت آنزیمی متابولیسم پروتئین و سطح آمینه‌اسیدهای و پروتئین‌های آزاد در گیاهان تحت تیمار گزارش شده است (میشرا و دوبی، ۲۰۰۶). آسیب به بخش پروتئینی گیاه یکی از اثرات مهم تنش اکسیداتیو است. اکسیداسیون زنجیره‌های جانبی آمینه‌اسید باقیمانده و تشکیل پیوندهای متقاطع کووالانسی بین پروتئین‌ها می‌تواند پروتئین‌های سلولی را دناتوره کند. حذف سریع آن پروتئین‌ها برای جلوگیری از سمیت در طول متابولیسم سلولی ضروری است. سیستم پروتئازوم یوبیکوئیتین یک مسیر پروتئولیتیک غیر لیزوزومی مهم است که در تخریب پروتئین‌های درون سلولی تحت تنش زیستی و غیرزیستی نقش دارد (جکسون و دوروچر، ۲۰۱۳).

پرولین آمینه‌اسیدی است که نقش مهمی در حفظ هموستات سلولی از طریق تنظیم اسمزی ایفا می‌کند (بالانتاین و چمبرلین، ۲۰۲۰). نتایج مطالعات نشان داده است که محتوای پرولین در برگ‌های گلرنگ تحت تنش‌های محیطی مختلف افزایش یافته است (جاوید و همکاران، ۲۰۱۳؛ مرادی و احسان‌زاده، ۲۰۱۵). تصور می‌شود که پرولین قادر است رادیکال‌های آزاد تولید شده توسط انواع تنش‌های غیرزیستی ازجمله تنش فلزات سنگین را از بین ببرد (ذوالفقار و اشرف، ۲۰۲۳). بین تجمع پرولین گیاهی و شرایط تنش

همبستگی مثبت و با وزن تر گیاه گلرنگ نسبت معکوس گزارش شده است که نشان می‌دهد از عناصر مورد استفاده برای رشد گیاه برای تولید پرولین استفاده شده است (صدیقی و همکاران، ۲۰۱۱). به‌نظر می‌رسد کادمیوم موثرترین فلز سنگین در تحریک تولید پرولین باشد (سرادهی، ۱۹۹۱). در مطالعه مذکور غلظت پرولین در برگ‌های اکوتیپ متحمل به فلز ۵ تا ۶ برابر بیشتر از اکوتیپ غیرمتحمل بود. در گیاه *Silene vulgaris*، مس موثرترین القاکننده پرولین بود (شات و همکاران، ۱۹۹۷). پرولین عملکردهای حفاظتی متنوعی را در میتوکندری فراهم می‌کند. در شرایط تنش سلولی، پرولین از طریق تأمین انرژی مورد نیاز، برای بهبود تنش کمک می‌کند. این پتانسیل کاهش میتوکندری را با دادن الکترون به اکسیداسیون زنجیره تنفسی توسط پرولین دهیدروژناز (PDH) و پرولین- ۵ -کربوکسیله دهیدروژناز (P5CDH) افزایش می‌دهد (چلیک و اونسال، ۲۰۱۳). همچنین تجمع بالای پرولین تحت تنش فلزات سنگین باعث افزایش بیوسنتز پرولین، کاهش سنتز پروتئین و هیدرولیز پروتئین‌ها می‌شود (کیشور و همکارن، ۲۰۰۵).

پروتئین‌ها نقش مهمی در تمام سیستم‌های زنده دارند. هرگونه تغییر فیزیولوژیکی یا بیوشیمیایی، چه منفی و چه مثبت با تغییراتی در فعالیت پروتئین منعکس خواهد شد. گلوبولین با ۴۲ تا ۵۰ درصد پروتئین اصلی در گیاهان گلرنگ می‌باشد که حاوی مقادیر بالایی از آمینه‌اسیدهای دارای گوگرد است (کورکماز ، ۲۰۲۴) سایر پروتئین‌های واریته‌های مختلف گلرنگ در جدول ۲-۳ درج شده است. تجزیه و تحلیل پروتئوم بذر حضور گلوبولین و پیش‌ساز آن را در گلرنگ نشان می‌دهد که این پروتئین‌ها نقش مهمی در فرایندهای سلولی پایه در جنین‌زایی و جوانه‌زنی نشان داده‌اند (کوماتسو و همکاران، ۲۰۰۵).

جدول ۲-۳- محتوای پروتئین بذر ژنوتیپ‌های مختلف گلرنگ

واریته	آلبومین (٪)	گلوبولین (٪)	پرولامین (٪)	گلوتلین (٪)
Rancho	۱/۱۶	۲/۲۵	۰/۰۸	۰/۹۳
Cartamar	۱/۱۴	۱/۷۰	۰/۰۷	۰/۸۸
Cartafri	۱/۰۸	۱/۴۷	۰/۰۷	۰/۸۷
Sharda	۱/۰۶	۱/۴۳	۰/۰۹	۰/۸۱

به‌طور مشابه، افزایش تنظیم پیش‌سازهای گلوبولین در دانه‌های ذرت جوانه‌زده با دی‌کرومات پتاسیم نیز مشاهده شده است که نشان‌دهنده فعال شدن ذخیره‌سازی پروتئین می‌باشد (لابرا و همکاران، ۲۰۰۶). درنهایت نتایج بررسی‌ها نشان‌دهنده آن است که فلزات سنگین ممکن است مسیرهای گلیکولیتیک در دانه‌های در حال جوانه‌زنی را مختل کنند (ریضوان، ۲۰۱۷).گیاهچه‌های گلرنگ که در معرض سلنیوم قرار گرفتند، مقادیر قابل توجهی از پروتئین‌های تجمع یافته را به‌موازات کاهش ارتفاع بوته نشان دادند (فتاحیان و همکاران، ۲۰۲۵). این موضوع نشان‌دهنده مهار کاتابولیسم پروتئین ذخیره با قرار گرفتن بذور در معرض فلز سنگین سلنیوم در طول دوره جوانه‌زنی بود. پروتئین‌های شوک حرارتی[1] (Hsps) در حفاظت از فتوسنتز و فرایندهای فیزیولوژیکی در جریان بیشتر تنش‌های غیرزیستی نقش دارند (باسیل و همکاران، ۲۰۱۳). مطالعات نقش محافظتی پروتئین‌های کلروپلاست (smHsps) بر زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی در طول تنش‌های گرما، اکسیداتیو و بازدارندگی نوری را تایید کرده‌اند (آن و همکاران، ۲۰۲۵). علاوه‌بر این، تولید smHsps یک پاسخ اولیه در گیاهان به تجمع فلزات سنگین است که نوعی محدود کردن آسیب روی فرایند فتوسنتز می‌باشد. ساخت Hsps در پاسخ به تنش فلزات سنگین در گیاهان گلرنگ رخ می‌دهد که Hsps از غشای سلولی در برابر فلزات سنگین در طول دوره تنش محافظت می‌کنند (سوداکار، ۲۰۱۹).

1- Heat-shock proteins

فلزات سنگین به‌عنوان مواد مخرب در فرایند فتوسنتز توصیف می‌شوند (پراساد و استرزالکا، ۱۹۹۹). آن‌ها در برهم زدن فعالیت آنزیم‌ها، اکسید کردن فتوسیستم II (PS) و به‌هم ریختن زنجیره انتقال الکترون و متابولیسم مواد معدنی نقش دارند. افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نیز با تیمار کادمیوم در گیاه گلرنک مشاهده شده است (نامجویان و همکاران، ۲۰۱۲). ممانعت از آنزیم‌های مهارکننده رادیکال‌های آزاد از طریق تجمع پراکسید لیپید ممکن است دلیلی برای کاهش سطح کلروفیل گیاه گلرنگ تحت تنش کادمیوم باشد (خسروشاهی و همکاران، ۲۰۲۰). به‌طور مشابه، کاهش رشد، مهار محتوای کلروفیل و فتوسنتز در گلرنگ تحت تنش کادمیوم توسط ارسلان و همکاران (۲۰۲۲) گزارش شده است. اثر غیرمستقیم کادمیوم بر فتوسنتز می‌تواند از راه جلوگیری از جذب عناصر غذایی ضروری در گیاه گلرنگ باشد (فاروق و همکاران، ۲۰۱۳). مولکول کلروفیل شامل منیزیم با بالاترین ظرفیت آزادسازی الکترون در حالت برانگیخته است. ازآنجایی‌که اتم منیزیم مرکزی کلروفیل با فلزات سنگین مانند جیوه، مس، کادمیوم، نیکل، سرب جایگزین می‌شود، در این صورت از برداشت نور در فرایند فتوسنتزی جلوگیری شده و به کاهش فتوسنتز می‌انجامد (کوپر و همکاران، ۱۹۹۶). تحت تابش نور کم، مقداری از کلروفیل جایگزین شده با فلزات سنگین پایدارتر از کلروفیل حاوی منیزیم خواهد بود. در نتیجه گیاهان حتی زمانی که زیست خود را از دست داده باشند، می‌توانند سبز باقی بمانند (کوپر و همکاران، ۱۹۹۶). کاهش سمیت فلزات سنگین در محصولات تولید شده را می‌توان به‌طور غیرمستقیم با تثبیت فلزات سنگین در خاک و جلوگیری از تحرک‌پذیری آن‌ها عملی کرد. این کار عمدتاً با استفاده از مواد آلی و غیرآلی مختلف انجام می‌شود. بیوچار، کمپوست حاصل از زباله گیاهی و برخی از مواد آلی می‌توانند برای تثبیت فلزات سنگین در خاک استفاده شوند (برانزینی و زوبیلاگا، ۲۰۱۲؛ پارک و همکاران، ۲۰۱۱؛ گدپال و همکاران، ۲۰۰۷).

۲-۹-۲- مدیریت مزرعه در شرایط تنش فلزات سنگین

مدیریت مزرعه گلرنگ تحت تنش فلزات سنگین مستلزم به‌کارگیری رویکردی تلفیقی، هدفمند و مبتنی بر شناخت دقیق شرایط خاک و گیاه است، زیرا حضور غلظت‌های بالای فلزات سنگین می‌تواند رشد، عملکرد و کیفیت محصول را به‌طور جدی تحت تأثیر قرار دهد. به‌منظور کاهش اثرات منفی این عناصر، مجموعه‌ای از راهکارهای مدیریتی زراعی، تغذیه‌ای، زیستی و اصلاح خاک باید به‌صورت هم‌زمان مورد استفاده قرار گیرد.

پایش و ارزیابی اولیه خاک: شناسایی نوع و میزان فلزات سنگین موجود در خاک و بررسی ویژگی‌هایی نظیر pH و مقدار ماده آلی خاک از اهمیت بالایی برخوردار است، زیرا تغییرات شیمیایی وابسته به pH و ماده آلی می‌توانند دسترسی عناصر غذایی ضروری را محدود کرده و هم‌زمان جذب فلزات سنگین را افزایش دهند (هالیر و روتر گلن، ۲۰۰۵). این ارزیابی، مبنای انتخاب راهکارهای اصلاحی مناسب در مزرعه محسوب می‌شود.

انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل گلرنگ: یکی دیگر از راهبردهای مؤثر در مدیریت تنش فلزات سنگین انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل تحت تنش فلزات سنگین است. برخی ارقام گلرنگ نسبت به این تنش مقاومت بیشتری از خود نشان داده‌اند؛ ازجمله واریته‌های سینا، گلدشت و اصفهان که توانایی حفظ رشد و عملکرد بهتری در خاک‌های آلوده دارند. استفاده از این ژنوتیپ‌ها می‌تواند ریسک کاهش عملکرد را در شرایط آلودگی خاک کاهش دهد.

اصلاح خاک و افزودن مواد آلی: اصلاح خاک و کاهش قابلیت دسترسی فلزات سنگین از مهم‌ترین اقدامات مدیریتی در این زمینه به‌شمار می‌رود. اصلاحات شیمیایی نظیر کاربرد آهک ($CaCO_3$)، فسفات‌ها (مانند سوپرفسفات) و ترکیبات طبیعی همچون هیومیک‌اسید و فولویک‌اسید، نقش مؤثری در تثبیت فلزات سنگین در خاک ایفا می‌کنند. همچنین، استفاده از مواد آلی ازجمله کود دامی پوسیده، کمپوست و بیوچار موجب کاهش جذب فلزات سنگین از طریق تثبیت آن‌ها و افزایش ظرفیت تبادل کاتیونی خاک

می‌شود. باتوجه به سطح ویژه و ظرفیت جذبی بالای جاذب‌های کربنی نظیر بیوچار، کربن سیاه و کربن فعال، کاربرد این مواد می‌تواند فلزات سنگین را تثبیت کرده و از ورود آن‌ها به ساختار گیاه جلوگیری نماید. مطالعات متعددی کارایی بیوچار در کاهش جذب فلزات سنگین در مزارع گلرنگ را تأیید کرده‌اند (احمد و همکاران، ۲۰۲۴؛ قاسمی گلعذانی و فرهنگی آبریز، ۲۰۱۹). افزودن مواد آلی به خاک نقش عمده‌ای در جذب و بی‌حرکت‌سازی فلزات سنگین دارد (دیویس، ۱۹۸۴). بررسی‌ها نشان داده‌اند که توان جذب بالای مواد آلی عمدتاً به دلیل ظرفیت تبادل کاتیونی بالای آن‌ها است (باستا و همکاران، ۱۹۹۳). ازاین‌رو، استفاده از اصلاح‌کننده‌های آلی می‌تواند به‌طور غیرمستقیم سمیت بالقوه فلزات سنگین بر بذر و گیاه گلرنگ را کاهش دهد (آنجلوا و همکاران، ۲۰۱۵). غلظت بالای فلزات سنگین در خاک موجب بروز اثرات زیان‌باری نظیر تأخیر در رشد، تخریب کلروفیل، اختلال در فعالیت‌های بیوشیمیایی، مسمومیت یونی، بروز جهش‌های ژنتیکی و اختلالات تولیدمثلی در گیاهان می‌شود (شوتزندوبل و پول، ۲۰۰۲). کلمنت و همکاران (۲۰۰۵) گزارش کردند که کاربرد اصلاح‌کننده‌های آلی نظیر کمپوست و ورمی‌کمپوست سبب بی‌حرکت شدن فلزات سنگین و بهبود وضعیت خاک‌های آلوده می‌شود. اسیدهای هیومیک تمایل به تشکیل کمپلکس با فلزات سنگین دارند که شدت این واکنش به نوع فلز و شرایط خاک ازجمله pH، ظرفیت تبادل کاتیونی و درصد رس وابسته است (بارانچیکووا و ماکانویکوا، ۲۰۰۳). ماده آلی از طریق تشکیل کمپلکس، فلزات را روی خود نگه می‌دارد؛ به‌طوری‌که برخی از فلزات به شکل غیرقابل دسترس تثبیت شده و برخی دیگر همچنان قابلیت جذب دارند (کونونوا، ۱۹۶۶). نتایج پژوهش آنجلوا و همکاران (۲۰۱۱) نشان داد که غنی‌سازی خاک با مواد آلی موجب کاهش گونه‌های فلزی در دسترس زیستی از طریق کمپلکس شدن یون‌های آزاد می‌شود که این امر بیانگر نقش مؤثر کمپوست و ورمی‌کمپوست در تثبیت فلزات سنگین است. افزون‌بر این، هیومیک‌اسید توانایی بالایی در بهبود کارایی گیاه‌پالایی خاک‌های آلوده به فلزات سنگین دارد و می‌تواند دسترسی محیطی این عناصر را کنترل نماید.

کاربرد عناصر غذایی رقابتی: افزودن عناصر پرمصرف و کم‌مصرفی نظیر روی، آهن و منگنز می‌تواند از طریق رقابت یونی، جذب فلزات سنگین سمی را کاهش دهد. همچنین، استفاده از محرک‌های زیستی و میکروارگانیسم‌های مفید مانند قارچ‌های میکوریزا و باکتری‌های محرک رشد گیاه از جنس Pseudomonas وBacillus، با افزایش رشد ریشه، بهبود جذب عناصر غذایی و کاهش انتقال فلزات سنگین به اندام‌های هوایی، نقش مؤثری در افزایش تحمل گلرنگ به این تنش ایفا می‌کنند.

مدیریت آبیاری: استفاده از آب سالم و پرهیز از آبیاری با منابع آلوده به فلزات سنگین می‌تواند از تجمع این عناصر در ناحیه ریشه و انتقال آن‌ها به گیاه جلوگیری کند. در مناطق آلوده، پایش کیفیت آب آبیاری و خاک باید به‌صورت مستمر انجام شود.

استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی: تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی نظیر سالیسیلیک‌اسید به‌عنوان یکی از ابزارهای کارآمد در کاهش سمیت فلزات سنگین مطرح است. شواهد نشان می‌دهد که کاربرد خارجی سالیسیلیک‌اسید می‌تواند اثرات سمی فلزات سنگین را از طریق تغییر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و افزایش تحمل گیاه به تنش‌های غیرزیستی کاهش دهد (سانگ و همکاران، ۲۰۲۳). این ترکیب با تعدیل اجزای سیستم آنتی‌اکسیدانی و کاهش پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی، آسیب‌های ناشی از تنش اکسیداتیو القاشده توسط فلزات سنگین را به‌طور مؤثری بهبود می‌بخشد.

در صورت کشت گلرنگ در خاک‌های آلوده به فلزات سنگین، ضروری است که محصول دانه از نظر میزان آلودگی فلزی مورد بررسی قرار گیرد. در صورت بالا بودن غلظت فلزات سنگین، استفاده از محصول برای مصارف خوراکی، روغن‌کشی یا دارویی توصیه نمی‌شود و می‌توان آن را برای مصارف صنعتی نظیر تولید بیودیزل به کار گرفت. امروزه گیاه‌پالایی به‌عنوان یک فناوری سبز، اقتصادی و دوستدار محیط زیست برای کاهش آلودگی‌های فلزی مطرح است و گلرنگ به دلیل تحمل نسبی و تولید زیست‌توده قابل توجه، پتانسیل بالایی در این زمینه دارد (آلووی، ۲۰۱۳؛ خان و همکاران، ۲۰۱۵).

خلاصه فصل

گلرنگ *(Carthamus tinctorius* L.*)* گیاهی یک‌ساله، مقاوم به خشکی و شوری، با قدمت تاریخی در ایران، هند، چین و مصر است. ریشه‌های عمیق آن (تا ۳ متر) امکان جذب رطوبت از اعماق خاک را فراهم کرده و گلرنگ را برای مناطق خشک زراعتی مناسب می‌سازد. میوه گیاه دارای ۳۵ تا ۴۰ درصد روغن و ۱۵ تا ۲۰ درصد پروتئین است. در سال‌های اخیر، روسیه و قزاقستان بزرگ‌ترین تولیدکنندگان جهانی بذر گلرنگ بوده‌اند و تولید آن در ایران نیز روندی افزایشی داشته است. ارقام داخلی گلرنگ شامل: محلی اصفهان، امید، صفه، پدیده، پرنیان، سینا، گلدشت، گل‌مهر و امیر هستند. روغن گلرنگ سرشار از اسیدهای چرب غیراشباع به‌ویژه لینولئیک است که برای کاهش کلسترول خون مفید است. این گیاه نسبت به تنش‌های محیطی مقاومت خوبی داشته و یک زراعت متحمل به خاک‌های کم‌بازده و مواجه با تنش‌های محیطی است.. در برابر تنش خشکی و شوری، با تولید اسمولیت‌ها، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و تنظیم هورمون‌هایی چون آبسیزیک‌اسید وجبرلین واکنش تحملی نشان می‌دهد. مرحله گل‌دهی و پر شدن دانه حساس‌ترین مراحل به تنش‌های محیطی در گلرنگ هستند که باعث کاهش عملکرد دانه و روغن می‌شوند. تنش‌های زیستی و غیرزیستی ازجمله خشکی، شوری، غرقابی و فلزات سنگین می‌توانند با کاهش معنی‌دار جوانه‌زنی، سبز شدن و استقرار گیاهچه‌ها و رشو و نمو بوته‌های گلرنگ، باعث افت عملکرد دانه و روغن به‌عنوان محصول نهایی گردند. مسیرهای مولکولی مانند سیگنال‌دهی کلسیمی، پروتئین‌های تنظیمی (CPK، CAMTA) و ژن‌های مرتبط با مقاومت، نقش مهمی در سازگاری گلرنگ به محیط‌های مواجه با تنش های محیطی دارند. به‌طور کلی می‌توان با اتخاذ تدابیر مدیریتی گوناگون مانند کشت به‌هنگام، استفاده از کودهای زیستی و مواد بیولوژیک و رعایت اصول به‌زراعی از یک سو و کاربرد ارقام مقاوم به تنش‌های محیطی چه به شکل عمومی و چه به شکل اختصاصی با تنش‌های غیر زیستی مواجه گردیده و اثرات آن‌ها را به حداقل رساند.

منابع

اسدپور، ه.، حضرتی، س.، صادقی بختوری، ا.ر. و پاسبان اسلام، ب. ۱۴۰۱. تأثیر قارچ مایکوریزا آربسکولار روی عملکرد و برخی از شاخص‌های فیزیولوژیک گلرنگ در شرایط کم‌آبی. مجله به‌زراعی کشاورزی، ۲۴(۲): ۳۷۹ -۳۹۲.

امیدی، ا.ح. و جاویدفر، ف. ۱۳۹۱.گیاه روغنی گلرنگ. نشر آموزش کشاورزی، ۱۲۸ صفحه.

امیری، ا.، مهر، س. و اسماعیل‌زاده بهابادی، ص. ۱۳۹۴. اثر محلول‌پاشی سالیسیلیک‌اسید و کیتوزان بر عملکرد گیاه گلرنگ در شرایط تنش خشکی. مجله پژوهش‌های گیاهی (مجله زیست‌شناسی ایران)، ۲۸(۴): ۷۲۵-۷۱۲.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۰. تأثیر تنش خشکی بر عملکرد دانه و روغن ژنوتیپ‌های پاییزه گلرنگ. مجله علوم گیاهان زراعی ایران، ۴۲(۲): ۲۸۳-۲۷۵.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۲. اثر آرایش کاشت روی عملکرد و اجزای عملکرد دانه گلرنگ پاییزه. نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۲۳(۴): ۱۶۹- ۱۷۷.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۳. اثر فاصله کاشت و میزان بذر بر عملکرد دانه و اجزای آن در گلرنگ رقم پدیده در منطقه تبریز. مجله به‌زراعی نهال و بذر، ۳۰(۲): ۲۳۶-۲۲۳.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۴. اثرات زمان کاشت روی عملکرد دانه و میزان روغن ارقام بهاره گلرنگ در تبریز. نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۲۵(۲): ۱۶۴-۱۵۵.

پاسبان اسلام، ب. ۱۳۹۹. برخی بازتاب‌های اکوفیزیولوژیک و زراعی چند رقم گلرنگ متحمل به شوری تحت تنش کمبود آب. نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۳۰(۲): ۱۵۵-۱۴۵.

پاسبان اسلام، ب. ۱۴۰۰. ارزیابی محصول‌دهی ژنوتیپ‌های زمستانه برتر گلرنگ تحت شرایط کمبود آب طی مراحل روزت و پرشدن دانه در دشت تبریز. دانش کشاورزی وتولید پایدار، ۳۱(۴): ۶۷ -۷۷.

پاسبان اسلام، ب. ۱۴۰۱. اثرات تنش کمبود آب روی واکنش‌های فیزیولوژیک و زراعی شش ژنوتیپ گلرنگ متحمل به شوری (*Crthamus tinctorius* L.). نشریه دانش آب و خاک، ۳۲(۴): ۱۰۷ -۱۱۶.

پاسبان اسلام، ب. ۱۴۰۱. اثر تنش خشکی ابتدا و انتهای فصل بر خصوصیات زراعی، عملکرد دانه و روغن ژنوتیپ‌های گلرنگ (*Crthamus tinctorius* L.) در خاک‌های کم‌بازده و شور اطراف دریاچه ارومیه. مجله نهال و بذر، ۳۸(۱): ۹۱- ۱۰۸. (الف).

پاسبان اسلام، ب. ۱۴۰۱. بازتاب‌های اکوفیزیولوژیک و زراعی ژنوتیپ‌های پاییزه گلرنگ در شرایط تنش خشکی در مراحل استقرار بوته و پرشدن دانه. نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۳۲(۲): ۳۰-۱۹. (ب).

پاسبان اسلام، ب. ۱۴۰۴. اثرات کاربرد جلبک دریایی روی اجزای عملکرد، عملکرد دانه و روغن ژنوتیپ‌های گلرنگ پاییزه در خاک‌های شور دشت تبریز. نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۳۵(۱): ۲۱۳- ۲۲۴.

پاسبان اسلام، ب. و امیدی، ا.م. ۱۳۹۸. ارزیابی اجزای عملکرد، عملکرد دانه و روغن ژنوتیپ‌های گلرنگ پاییزه تحت تنش کمبود آب در دوره زایشی. دانش کشاورزی وتولید پایدار، ۲۹(۳): ۸۴-۷۳.

پاسبان اسلام، ب.، صادقی بختوری، ا.ر.، جباری، ح. و بابیوردی، ا. ۱۴۰۰. پاسخ فیزیولوژیک و زراعی ژنوتیپ‌های امید بخش گلرنگ به تنش کمبود آب آخر فصل. علوم گیاهان زراعی ایران، ۵۲(۱): ۱۳۰-۱۲۳.

پاسبان اسلام، ب.، صلحی خواجه‌مرجان، ر.، جبّاری، ح.، نیکپور، ب. و معبودی بیله‌سوار، حامد. ۱۴۰۵. پاسخ عملکرد ژنوتیپ‌های امید بخش گلرنگ به تاریخ‌های کاشت مختلف در اراضی کم‌بازده اقلیم سرد دشت تبریز. دانش کشاورزی وتولید پایدار، ۳۶ (۱).

پاسبان اسلام، ب. و نظری، م.ر. ۱۴۰۳. اثر قارچ تریکودرما بر صفات زراعی، عملکرد دانه و روغن گلرنگ (*Crthamus tinctorius* L.) در خاک‌های شور حاشیه دریاچه ارومیه. نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۳۴(۱): ۶۴-۵۳.

پاسبان اسلام، ب.، نظری، م.ر. و صلحی خواجه‌مرجان، ر. ۱۴۰۳. ارزیابی قابلیت تولید علوفه لاین‌های گلرنگ علوفه‌ای در اراضی شور و کم‌بازده حاشیه دریاچه ارومیه. مجله ترویجی علوفه و خوراک دام، ۵(۱): ۴۲-۳۶.

جامی الاحمدی، م.، بهدانی، م.ع . و رحیمی، ع. ۱۳۸۸. واکنش عملکرد و اجزای عملکرد سه رقم گلرنگ بهاره به تنش شوری در مراحل مختلف رشد. تولید گیاهان زراعی (مجله الکترونیک تولید گیاهان زراعی)، ۲(۴): ۱۳۴-۱۱۳.

جباری،ح.، نظری، م.ر.، پورداد، س.، کیهانیان، ع.ا.، پیغامی آشنایی، س.، صادقی گرمارودی، ح.، اسدی، م.ا.، نورقلی‌پور، ف.، تافته، ا.، پاسبان اسلام، ب.، شهسواری، م.ر.، ولی‌پور، م.ب.، جمشیدی مقدم، م.، شریف‌نسب، ه.، صفری، م.، کرمی‌نژاد، م.ر. و اکبری، م. ۱۴۰۲. دستنامه فنی زراعت گلرنگ آبی و دیم. وزارت جهاد کشاورزی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، ۷۶-۱.

حضرتی، س.، صالح‌نیا، ن.، صادقی بختوری، ا.ر.، اسدپور، ه. و پاسبان اسلام، ب. ۱۴۰۱. بررسی نقش فتوسنتزی برگ و گل‌آذین گلرنگ در عملکرد و محتوای روغن تحت تنش کم‌آبی. تحقیقات علوم زراعی در مناطق خشک، ۴(۱): ۷۶-۶۱.

حمدپور، ر.، سلیمی، ا.، زیدی، ه. و آرمند، ن. ۱۴۰۰. استفاده از عصاره جلبک دریایی (*Ascophyllum nodosum*) در بهبود اثرات منفی ناشی از تنش کم‌آبی در گیاه نخود با تأکید بر شاخص‌های مورفوفیزیولوژیک. پژوهش های حبوبات ایران، ۱۲(۲): ۱۹۹-۲۱۳.

خانی، ر.، صادقی بختوری، ا.م.، پاسبان اسلام، ب. و سرابی، و. ۱۳۹۶. تأثیر تنش خشکی بر عملکرد و اجزای آن در ژنوتیپ‌های مختلف کلزای پاییزه (*Brassica napus* L.). نشریه پژوهش‌های زراعی ایران، ۱۵(۴): ۹۲۴-۹۱۴.

خواجه‌پور، م.ر. ۱۳۸۳. گیاهان صنعتی. انتشارات جهاد دانشگاهی دانشگاه صنعتی اصفهان، ۵۶۴ صفحه.

زینلی، ا. ۱۳۷۸. گلرنگ (شناخت، تولید و مصرف). انتشارات دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، ۱۴۴ صفحه.

شکی، ف.، ابراهیم‌زاده، م. و نیکنام، و. ۱۳۹۷. بررسی اثر برهمکنش سالیسیلیک‌اسید و پنکونازول بر پاسخ های فیزیولوژیکی و بیوشیمیائی گلرنگ (*Carthamus tinctorius* L.) تحت تنش شوری. مجله پژوهش‌های گیاهی (مجله زیست شناسی ایران)، ۳۱(۲): ۳۸۲-۳۷۰.

ظفری، م.، عبادی، ع.، جهانبخش گده کهریز، س. و صدقی، م. ۱۳۹۶. ارزیابی برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک ارقام گلرنگ تحت تنش کم‌آبی و کاربرد براسینواستروئید. نشریه علمی پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی، ۱۱(۴): ۷۵۸-۷۴۳.

فرخی‌نیا، م.، رشدی، م.، پاسبان اسلام، ب. و ساسان دوست، ر. ۱۳۹۰. بررسی برخی از ویژگی‌های فیزیولوژیک و عملکرد گلرنگ بهاره تحت تنش کمبود آب. مجله علوم گیاهان زراعی ایران، ۴۳(۳): ۵۵۳-۵۴۵.

فنایی، ح.ر. و اکبری مقدم، ح. ۱۳۹۵. جنبه‌های فنی وکاربردی کاشت و تولید گلرنگ در استان سیستان و بلوچستان وزارت جهاد کشاورزی سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی سیستان، ۵۹ صفحه.

فهیمی، ح. ۱۳۷۶. تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی. انتشارات دانشگاه تهران، ۱۷۲ صفحه.

قاسمی گلعذانی، ک.، عباسی، ل. و صلحی خواجه‌مرجان، ر. ۱۴۰۲. تغییرات صفات فیزیولوژیکی، محصول دانه و روغن خردل سیاه (*Brassica nigra* L.) در واکنش به محلول‌پاشی پوترسین تحت تنش خشکی. نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۳۳(۱): ۱۱۱-۹۷.

کرامتی، س.، غالمی، ا.، برادران فیروزآبادی، م. و عباس‌دخت، ح. ۱۴۰۰. تأثیر عصار مخمر بر شاخص‌های فیزیویولوژیکی و بیوشیمیایی لوبیا چشم بلبلی در شرایط تنش خشکی. به زراعی کشاورزی، ۲۳(۲): ۲۶۱-۲۴۷.

گرجی، م.، زاهدی، م. و خوشگفتارمنش، ا.ح. ۱۳۸۹. تأثیر پتاسیم و کلسیم بر پاسخ گلرنگ به شوری ناشی از کلرید سدیم در محیط آبکشت. علوم آب و خاک، ۱۴(۵۳): ۷-۱.

هوشمندفر، ع. و طهرانی، م.م. ۱۳۸۷. بررسی پتانسیل استخراج سرب و روی خاک به وسیله گیاه گلرنگ. مجله علمی گیاه و زیست بوم، ۱۴: ۸۶-۷۷.

یعقوب‌نژاد، آ.، طالبی، ر. و پاساری، ب. ۱۴۰۲. اثر محلول‌پاشی عصاره مخمر و جلبک دریایی بر عملکرد و کیفیت دانه گلرنگ (*Carthamus tinctorius*) تحت شرایط تنش خشکی. فصلنامه گیاه و زیست فناوری ایران، ۱۸(۱): ۵۸-۴۷.

Abdel-Hameed, A.A., Liao, W., Prasad, K.V. and Reddy, A.S. 2024. CAMTAs, a family of calmodulin-binding transcription factors, are versatile regulators of biotic and abiotic stress responses in plants. Critical Reviews in Plant Sciences, 43(3): 171-210.

Acosta-Motos, J.R., Ortuño, M.F., Bernal-Vicente, A., Diaz-Vivancos, P., Sanchez-Blanco, M.J. and Hernandez, J.A. 2017. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms. Agronomy, 7(1): 18.

Adams, S.R., Cockshull, K.E. and Cave, C.R.J. 2001. Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. Annals of Botany, 88: 869-877.

Adjonu, R., Prenzler, P.D. and Ayton, J. 2025. The Performance of the Super-High-Oleic Acid Safflower (*Carthamus tinctorius*) Oil During Intermittent Frying. Foods. 14(5): 729.

Adrees, M., Ali, S., Rizwan, M., Ibrahim, M., Abbas, F., Farid, M., Zia-Ur-Rehman, M., Kashif Irshad, M., Aslam Bharwana, S. 2015. The effect of excess copper on growth and physiology of important food crops: A review. Environmental Science and Pollution Research, 22 (11): 8148-8162.

Ahmad, P., Ahanger, M.A., Alyemeni, M.N. and Alam, P. 2019. Photosynthesis, productivity, and environmental stress. John Wiley & Sons, 352 p.

Ahmad, M., Al-Swadi, H.A., Ahmad, J., Usama, M., Mousa, M.A., Lubis, N.M., Rafique, M.I., Al-Wabel, M.I. and Al-Farraj, A.S. 2024. Silica-embedded nutrient-doped biochar improves nutrient availability and safflower (*Carthamus tinctorius* L.) growth in cadmium-and lead-contaminated soil. Journal of Soils and Sediments, 24: 615-629.

Ahmad, Z., Anjum, S., Waraich, E.A., Ayub, M.A., Ahmad, T., Tariq, R.M.S., Ahmad, R. and Iqbal, M.A. 2018. Growth, physiology, and biochemical activities of plant responses with foliar potassium application under drought stress-a review. Journal of Plant Nutrition, 41(13): 1734-1743.

Ahmad, M., Rafique, M.I., Akanji, M.A., Al-Wabel, M.I., Al-Swadi, H.A. and Al-Farraj, A.S. 2023. Silica modified biochar mitigates the adverse effects of salt and drought stress and improves safflower (*Carthamus tinctorius* L.) growth. Journal of Soils and Sediments, 23(1): 92-172.

Akbari, G.A., Heshmati, S., Soltani, E. and Amini Dehaghi, M. 2020. Influence of seed priming on seed yield, oil content and fatty acid composition of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) grown under water deficit. International Journal of Plant Production, 14(2): 245-258.

Akman, Z. 2009. Comparison of high temperature tolerance in maize, rice and sorghum seeds by plant growth regulators. Journal of Animal and Veterinary Advances, 8: 358-361.

Akter, N., Rafiqul Islam, M., Abdul Karim, M. and Hossain, T. 2014. Alleviation of drought stress in maize by exogenous application of gibberellic acid and cytokinin. Journal of Crop Science and Biotechnology, 17: 41-48.

Ali, B., Arshad, A., Javed, M.A., Kaplan, A., Suleman, F., Hafeez, A., Ali, S., Khan, M.N., Singh, N., Garhwal, V. and Fahad, S. 2025. Biochar-induced regulation on primary and secondary metabolites in plants under abiotic stress. In Biochar in Mitigating Abiotic Stress in Plant, 119-133.

Alia-Saradhi, P.P. 1991. Proline accumulation under heavy metal stress. Journal of Plant Physiology, 138: 554558.

Alloway, B.J. 2013. Heavy metals in soils: Trace metals and metalloids in soils and their bioavailability, 3rd Edition. Springer.

An, W., Wang, G., Dou, J., Zhang, Y., Yang, Q., He, Y., Tang, Z. and Yu, J. 2025. Protective mechanisms of exogenous melatonin on chlorophyll metabolism and photosynthesis in tomato seedlings under heat stress. Frontiers in Plant Science, 16: p.1519950.

Angelova, V.R., Akova, V.I., Krustev, S.V. and Ivanov, K.I. 2015. Potential of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) for phytoremedation of soils contaminated with heavy metals. Contaminated Soils, Sediments, Water and Energy, 9(6): 1-8.

Angelova, V., Ivanova, R., Todorov, J., Ivanov, K., Perifanova-Nemska, M., Uzunova, G. and Ivanova, V. 2011. The effect of organic amendments on uptake on heavy metals in safflower (*Carthamus tinctorius* L.), in Proceeding 6th Symposium on recycling technologies and sustainable development, September 18 - 21, Soko Banja, Srbija.

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(3): 177-185.

Anonymous. 2011. Konya Bahri Dağdaş International Agricultural Research Institute meteorological station data, Turkey.

Anwar, S., Shafiq, F., Nisa, Z.U., Usman, U., Ashraf, M.Y. and Ali, N. 2021. Effect of cadmium stress on seed germination, plant growth and hydrolyzing enzymes activities in mungbean seedlings. Journal of Seed Science, 43: e202143042.

Apel, K. and Hirt, H. 2004. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annual Review of Plant Biology, 55: 373-399.

Appel, C. and Ma, L. 2002. Concentration, pH, and surface charge effects on cadmium and lead sorption in three tropical soils. Journal of environmental quality, 31(2): 581-589.

Arent, S., Christensen, C.E., Pye, V.E., Nørgaard, A. and Henriksen, A. 2010. The multifunctional protein in peroxisomal β-oxidation: structure and substrate specificity of the *Arabidopsis thaliana* protein MFP2. Journal of Biological Chemistry, 285(31): 24066-24077.

Arslan, Ö., Çulha Erdal, Ş. and Ekmekçi, Y. 2022. Salt pretreatment-mediated alleviation of boron toxicity in safflower cultivars: growth, boron accumulation, photochemical activities, antioxidant defense response. Plants, 11(17): p.2316.

Arslan, B. and Küçük, M. 2005. Oil content and fatty acids composition of some safflower cultivars in Van (Turkey), 20093139543.

Arteca, R.N. 1996. Plant growth substances: Principles and applications, New York, Chapman and Hall Inc.

Ashraf, M.A. 2012. Waterlogging stress in plants: A review. African Journal of Agricultural Research, 7: 1976-1981.

Ashraf, M.F.M.R. and Foolad, M.R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environmental and experimental botany, 59(2): 206-216.

Ashraf, M. and Harris, P.J.C. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. Plant Science, 166(1): 3-16.

Ashrafi, E. and Razmjoo, J. 2015. Seed treatment to overcome salt and drought stresses during germination in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). Journal of Plant Nutrition, 38(14): 2151-2158.

Ashri, A. and Knowles, P.F. 1960. Cytogenetics of safflower (*Carthamus* L.) species and their hybrids. Agronomy Journal, 52(1): 7-11.

Assefa, Y., Prasad, P.V.V., Foster, C., Wright, Y., Young, S., Bradley, P., Stamm, M. and Ciampitti, I.A. 2018. Major management factors determining spring and winter canola yield in north America. Crop Science, 58: 1-16.

Atif, R.M., Shahid, L., Waqas, M., Ali, B., Rashid, M.A.R., Azeem, F., Nawaz, M.A., Wani, S.H. and Chung, G. 2019. Insights on calcium-dependent protein kinases (CPKs) signaling for abiotic stress tolerance in plants. International journal of molecular sciences, 20(21): p.5298.

Attia, H., Alamer, K., Algethami, B., Zorrig, W., Hessini, K., Gupta, K. and Gupta, B. 2022. Gibberellic acid interacts with salt stress on germination,

growth and polyamine gene expression in fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) seedlings. Physiology and Molecular Biology of Plants, 28(3): 607-622.

Baker, A.J.M. 1987. Metal tolerance. New Phytologist, 106: 93-111.

Balasubramanian, P.M., Vandenberg, A. and Hucl, P.J. 2004. Seedling emergence of common bean accessions under suboptimal temperature. Journal of the American Society for Horticultural Science, 129(4), pp.503-508.

Ballantyne, J.S. and Chamberlin, M.E. 2020. Regulation of cellular amino acid levels. In Cellular and molecular physiology of cell volume regulation. CRC Press, Pp. 111-122.

Banavath, J.N., Chakradhar, T., Pandit, V., Konduru, S., Guduru, K.K., Akila, C.S., Podha, S. and Puli, C.O.R. 2018. Stress inducible overexpression of AtHDG11 leads to improved drought and salt stress tolerance in peanut (*Arachis hypogaea* L.). Frontiers in Chemistry, 6: 34.

Baran, U., Tanık, S., Vardar, M.C., Ülger, G. and Aksoy, A. 2024. Nickel toxicity to safflower seed germination and seedling morpho-anatomy. Turkish Journal of Botany, 49(6): 464-477.

Barancikova, G. and Makovnikova, J. 2003. The influence of humic acid quality on sorption and mobility of heavy metals. Plant, Soil and Environment, 49: 565-571.

Barcelo, J. and Poschenrieder, C. 1990. Plant water relations as affected by heavy metal stress: A review. Journal of Plant Nutrition, 13(1): 1-37.

Barcelo, J., Poschenrieder, C., Andreu, I. and Gunse, B. 1986. Cadmium-induced decrease of water stress resistance in bush bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Contender). Effects of Cd on water potential, relative water content, and cell wall elasticity. Journal of plant physiology, 125(1-2): 17-25.

Baroncelli, R., Sarrocco, S., Zapparata, A., Tavarini, S., Angelini, L.G. and Vannacci, G. 2015. Characterization and epidemiology of Colletotrichum acutatum sensu lato (*C. chrysanthemi*) causing *Carthamus tinctorius* anthracnose. Plant Pathology, 64(2): 375-384.

Barrett-Lennard, E.G. 2003. The interaction between waterlogging and salinity in higher plants. Plant and Soil, 253(1): 35-54.

Basile, A., Sorbo, S., Conte, B., Cardi, M. and Esposito, S. 2013. Ultrastructural changes and heat shock proteins 70 induced by atmospheric pollution are similar to the effects observed under in vitro

heavy metals stress in *Conocephalum conicum* (Marchantiales-Bryophyta). Environmental Pollution, 182: 209-216.

Basra, S.M.A., Ehsanullah, E.A., Warraich, M.A. and Afzal, I. 2003. Effect of storage on growth and yield of primed canola (*Brassica napus*) seeds. International Journal of Agriculture Biology, 5: 117-120.

Basta, N.T., Pantone, D.J. and Tabatabai, M.A. 1993. Path analysis of heavy metal adsorption by soil. Agronomy Journal. 85(5): 1054-1057.

Baytekin, Ö. and Babaoğlu, M. 2021. Tarla koşullarında yetiştirilen oleik tip Aspir genotiplerinin Alternaria yaprak lekesi hastalığına karşı dayanıklılıklarının belirlenmesi. Muş Alparslan University Journal of Agriculture and Nature, 1(1): 1-9.

Behradfar, A., Amirnia, R., Zardashti, R. and Pasban Eslam, B. 2015. Effect of cycocel, kinetin and seaweed extract on yield and its components of spring safflower (*Crthamus tinctorius* L.) under different irrigation regimes. Silvae Genetica, 57(1): 1-9.

Bello, S.K., Alayafi, A.H., Al-Solaimani, S.G. and Abo-Elyousr, K.A. 2021. Mitigating soil salinity stress with gypsum and bio-organic amendments: A review. Agronomy, 211(9):1735.

Betschart, A.A. 1975. Factors influencing the extractability of safflower protein (*Carthamus tinctorius* L.). Journal of Food Science, 40(5): 1010-1013.

Bewley, J.D. 1997. Seed germination and dormancy. The Plant Cell, 9(7): 1055.

Bewley, J.D., Bradford, K., Hilhorst, J. and Nonogaki, H. 2013. Seeds, Physiology of development, germination and dormancy, 3rd Edition, Springer, New York, NY, USA.

Bhattacharya, A. 2022. Effect of low-temperature stress on germination, growth, and phenology of plants: a review. *In*: Physiological processes in plants under low temperature stress. Springer Singapore, Singapore, 106 p.

Bidgoly, R.O., Balouchi, H., Soltani, E. and Moradi, A. 2018. Effect of temperature and water potential on *Carthamus tinctorius* L. seed germination: Quantification of the cardinal temperatures and modeling using hydrothermal time. Industrial Crops and Products, 113: 121-127.

Bilova, T.E., Ryabova, D.N. and Anisimova, I.N. 2016. Molecular basis of the dwarfism character in cultivated plants. I. Growth distortions due to

mutations of gibberellin metabolism and signaling. Agricultural biology, 51(1): 3-16.

Bita, C.E. and Gerats, T. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. Frontiers in Plant Science, 4: 1-18.

Bleecker, A.B. and Kende, H. 2000. Ethylene: A gaseous signal molecule in plants. Annual Review of Cell and Developmental Biology, 16: 1-18.

Blum, A. 2011. Plant breeding for water-limited environments. New York, NY, USA, Springer Science & Business Media. 249 p.

Bo, Y., Xing, Y., Wang, Y., Gu, W., Jiang, X., Yu, J., Shi, X., Liu, C., Liu, C. and Zhou, Y. 2024. Exogenous melatonin modulates photosynthesis and antioxidant systems for improving drought tolerance of Sorghum seedling. Current Issues in Molecular Biology, 46(9): 9785-9806.

Bohnert, H.J., Gong, Q., Li, P. and Ma, S. 2006. Unraveling abiotic stress tolerance mechanisms-getting genomics going. Current Opinion in Plant Biology, 9: 180-188.

Boorboori, M.R. and Lackóová, L., 2025. *Arbuscular mycorrhizal* fungi and salinity stress mitigation in plants. Frontiers in Plant Science, 15: 1504970.

Branzini, A. and Zubillaga, M.S. 2012. Comparative use of soil organic and inorganic amendments in heavy metals stabilization. Applied and Environmental Soil Science, 2012(1): 721032.

Cai, G., Liu, B., Zhou, Y., Gao, H., Xue, J., Ji, C., Zhang, L., Jia, X. and Li, R. 2022. Functional characterization of transcription factor WIN1 genes associated with lipid biosynthesis and stress tolerance in soybean (*Glycine max*). Environmental and Experimental Botany, 200: p.104916.

Çamaş, N., Ayan, A.K. and Çırak, C. 2005. Relationships between seed yield and some characters of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivars grown in the Middle Black Sea Conditions. 6th International Safflower Conference, 6-10 June, Istanbul.

Camejo, D., Rodrı´guez, P., Morales, M.A., Dell'Amico, J.M., Torrecillas, A. and Alarco´n, J.J. 2005. High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility. Journal of Plant Physiology, 162: 281-289

Celik, O. and Unsal, S.G. 2013. Expression analysis of proline metabolism-related genes in salt-tolerant soybean mutant plants. Plant Omics, 6(5): 364-370.

Çeliktaş, V. and Borlu, H.O. 2023. Germination potential of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) against nickel heavy metal. ISPEC Journal of Agricultural Sciences, 7(2): 367-374.

Cerqueira, J.V.A., De Andrade, M.T., Rafael, D.D., Zhu, F., Martins, S.V., Nunes-Nesi, A., Benedito, V., Fernie, A.R. and Zsögön, A. 2023. Anthocyanins and reactive oxygen species: a team of rivals regulating plant development?. Plant molecular biology, 112(4): 213-223.

Chavoushi, M., Manoochehri Kalantari, K. and Arvin, M.J. 2019. Effect of salinity stress and exogenously applied methyl jasmonate on growth and physiological traits of two *Carthamus tinctorius* varieties. International Journal of Horticultural Science and Technology, 6: 39-49.

Chen, X., Karnovsky, A., Sans, M.D., Andrews, P.C. and Williams, J.A. 2010. Molecular characterization of the endoplasmic reticulum: insights from proteomic studies. Proteomics, 10(22): 4040-4052.

Chen, T.H. and Murata, N. 2002. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. Current opinion in plant biology, 5(3): 250-257.

Chen, Y., Tian, L., Wan, L., Xia, J., Liu, F., Zhao, R., Wang, T. and Han, C. 2021. The cold resistance of cottonseed during germination is related to the content of unsaturated fatty acids. Crop Science, 61(5): 3598-3609.

Chen, D., Wu, J., Zhao, M., Ma, X., Zhang, W., Xia, G. and Wang, M. 2017. A novel wheat cysteine-rich receptor-like kinase gene CRK41 is involved in the regulation of seed germination under osmotic stress in *Arabidopsis thaliana*. Journal of Plant Biology, 60(6): 571-581.

Chimiya, M., Chang, S. and Klasson, K.T. 2011. Screening biochars for heavy metal retention in soil: role of oxygen functional groups. Journal of Hazardous Materials, 19: 432-441

Christou, M. and Alexopoulou, E. 2012. The terrestrial biomass: formation and properties (crops and residual biomass). *In*: Aresta M, Dibenedetto A and Dumeignil F (Eds.), Biorefinery, From biomass to chemicals and fuels. De Gruyter, Inc, Pp. 64-65.

Clarkson, T.W. 1997. The toxicology of mercury. Critical reviews in clinical laboratory sciences, 34(4): 369-403.

Clemente, R., Walker, D.J. and Bernal, M.P. 2005. Uptake of heavy metals and As by Brassica juncea grown in a contamination soil in Arnalcollar (Spain): The effect of soil amendments. Environmental Pollution, 136: 46-58.

Cook, R., Lupette, J. and Benning, C. 2021. The role of chloroplast membrane lipid metabolism in plant environmental responses. Cells, 10(3): 706.

Cruz, R.P.D., Sperotto, R.A., Cargnelutti, D., Adamski, J.M., de FreitasTerra, T. and Fett, J.P. 2013. Avoiding damage and achieving cold tolerance in rice plants. Food and energy security, 2(2): 96-119.

Çulha Erdal, Ş., Eyidoğan, F. and Ekmekçi, Y. 2021. Comparative physiological and proteomic analysis of cultivated and wild safflower response to drought stress and re-watering. Physiology and Molecular Biology of Plants, 27(2): 281-295.

Cullerne, D.P., Fjellheim, S., Spriggs, A., Eamens, A.L., Trevaskis, B. and Wood, C.C. 2021. A vernalization response in a winter safflower (*Carthamus tinctorius*) involves the upregulation of homologs of FT, FUL, and MAF. Frontiers in Plant Science, 12: p.639014.

Cushman, J.C. and Bohnert, H.J. 2000. Genomic approaches to plant stress tolerance. Current Plant Biology, 3: 117-124.

Dajue, L. and Mündel, H.H. 1996. Safflower *Carthamus tinctorius* L. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. 7th Edition, Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben/International Plant Genetic, Rome.

Dar, M.I., Naikoo, M.I., Rehman, F., Naushin, F. and Khan, F.A. 2016. Proline accumulation in plants, Roles in stress tolerance and plant development. *In*: Iqbal N, Nazar R and Khan AN (Eds.), Osmolytes and plants acclimation to changing environment, Emerging Omics Technologies. Springer, New Delhi, Pp. 155-166.

Das, R., Pandey, A. and Pandey, G.K. 2013. Role of calcium/calmodulin in plant stress response and signaling. *In*: Approaches to plant stress and their management. New Delhi: Springer India, Pp. 53-84.

Dash, L., Singh, A. and Roychoudhury, A. 2025. Non-enzymatic antioxidant defense systems in plants. In Role of Antioxidants in Mitigating Plant Stress, Academic Press, Pp. 51-61.

Davis, J.A. 1984. Complexation of trace metals by adsorbed natural organic matter. Geochimica et Cosmochimica Acta. 48: 679-691.

Dekomah, S.D., Bi, Z., Dormatey, R., Wang, Y., Haider, F.U., Sun, C., Yao, P. and Bai, J. 2022. The role of CDPKs in plant development, nutrient and stress signaling. Frontiers in genetics, 13: p.996203.

Deng, Y., Srivastava, R. and Howell, S.H. 2013. Endoplasmic reticulum (ER) stress response and its physiological roles in plants. International Journal of Molecular Sciences, 14: 8188-8212.

Devi, R., Munjral, N., Gupta, A.K. and Kaur, N. 2013. Effect of exogenous lead on growth and carbon metabolism of pea (*Pisum sativum* L) seedlings. Physiology and Molecular Biology of Plants, 19(1): 81-89.

Dhaliwal, L.K., Shim, J., Auld, D. and Angeles-Shim, R.B. 2024. Fatty acid unsaturation improves germination of upland cotton (*Gossypium hirsutum*) under cold stress. Frontiers in Plant Science, 15: p.1286908.

Djanaguiraman, M., Prasad, P.V. and Seppanen, M. 2010. Selenium protects sorghum leaves from oxidative damage under high temperature stress by enhancing antioxidant defense system. Plant Physiology and Biochemistry, 48(12): 999-1007.

Djanaguiraman, M., Priyanka, A.S., Vaishnavi, S.J., Perumal, R., Ciampitti, I.A. and Prasad, P.V. 2024. Impact of drought and high-temperature stresses on growth and development stages, physiological, reproductive, and yield traits on pearl millet. Pearl Millet: A Resilient Cereal Crop for Food, Nutrition, and Climate Security, 249-276.

Doria, E., Pagano, A., Ferreri, C., Larocca, A.V., Macovei, A., Araújo, S.D.S. and Balestrazzi, A. 2019. How does the seed pre-germinative metabolism fight against imbibition damage? Emerging roles of fatty acid cohort and antioxidant defence. Frontiers in Plant Science, 10: p.1505.

Dua, A. and Sawhney, S.K. 1991. Effect of chromium on activities of hydrolytic enzymes in germinating pea seeds. Environmental and Experimental Botany, 31(2): 133-139.

Eastmond, P.J., Hooks, M.A., Williams, D., Lange, P., Bechtold, N., Sarrobert, C., Nussaume, L. and Graham, I.A. 2000. Promoter trapping of a novel medium-chain Acyl-CoA oxidase, which is induced transcriptionally during Arabidopsis seed germination. Journal of Biological Chemistry, 275: 34375-34381.

Ehsanzadeh, P. and Zareian Baghdad-Abadi, A. 2003. Yield and yield components and growth characteristics of two safflower genotypes under varying plant densities. the Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources, 7: 129-140.

El-Saeed, E.A.K. 1966. Effects of seed size on oil content and seedling emergence in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) grown in the Sudan. Experimental Agriculture, 2: 299-304.

Emongor, V., Oagile, O., Phuduhudu, D. and Oarabile, P. 2017. Safflower production. Gaborone: Botswana University of Agriculture and Natural Resources. Impression House Publishers. Industrial West, Gaborone, Botswana.

Erkina, T.Y., Zou, Y., Freeling, S., Vorobyev, V.I. and Erkine, A.M. 2010. Functional interplay between chromatin remodeling complexes RSC, SWI/SNF and ISWI in regulation of yeast heat shock genes. Nucleic Acids Research, 38: 1441-1449.

Essemine, J., Ammar, S. and Bouzid, S. 2010. Impact of heat stress on germination and growth in higher plants: Physiological, biochemical and molecular repercussions and mechanisms of defence. Journal of Biological Sciences, 10(6): 565-72.

Esteban, A.B., Sicardo, M.D., Mancha, M. and Martínez-Rivas, J.M. 2004. Growth temperature control of the linoleic acid content in safflower (*Carthamus tinctorius*) seed oil. Journal of agricultural and food chemistry, 52(2): 332-336.

Fahad, S., Bajwa, A.A., Nazir, U., Anjum, S.A., Farooq, A., Zohaib, A., Sadia, S., Nasim, W., Adkins, S., Saud, S. and Ihsan, M.Z. 2017. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. Frontiers in plant science, 8: p.1147.

Fan, L., Zhao, H.Y., Xu, M., Zhou, L., Guo, H., Han, J., Wang, B.R. and Guo, D.A. 2009. Qualitative evaluation and quantitative determination of 10 major active components in *Carthamus tinctorius* L. by high-performance liquid chromatography coupled with diode array detector. Journal of Chromatography A, 1216(11): 2063-2070.

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(4): 673-89.

FAO. 2024. https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL.

FAO. 2023. https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL.

Farhoudi, R. and Motamedi, M. 2010. Effect of salt stress and seed size on germination and early seedling growth of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). Seed Science and Technology, 38: 73-78.

Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A. and Siddique, K.H.M. 2014. Drought and heat stress in plants: mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development, 29: 185-212.

Farooq, M., Nadeem, F., Gogoi, N., Ullah, A., Alghamdi, S.S., Nayyar, H. and Siddique, K.H. 2017. Heat stress in grain legumes during reproductive and grain-filling phases. Crop and Pasture Science, 68(11): 985-1005.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N.S.M.A., Fujita, D.B.S.M.A. and Basra, S.M. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *In*: Sustainable agriculture. Dordrecht: Springer Netherlands, Pp. 153-188.

Farooq, M.A., Ali, S., Hameed, A., Ishaque, W., Mahmood, K. and Iqbal, Z. 2013. Alleviation of cadmium toxicity by silicon is related to elevated photosynthesis, antioxidant enzymes; suppressed cadmium uptake and oxidative stress in cotton. Ecotoxicology and Environmental Safety, 96: 242-249.

Fatahiyan, F., Najafi, F. and Shirkhani, Z. 2025. Enhancing salt stress tolerance in *Carthamus tinctorius* L. through selenium soil treatment: anatomical, biochemical, and physiological insights. BMC Plant Biology, 25(1): 100.

Fidler, J., Zdunek-Zastocka, E., Prabucka, B. and Bielawski, W. 2016. Abscisic acid content and the expression of genes related to its metabolism during maturation of triticale grains of cultivars differing in pre-harvest sprouting susceptibility. Journal of Plant Physiology, 207: 1-9.

Finch-Savage, W.E. and Footitt, S. 2017. Seed dormancy cycling and the regulation of dormancy mechanisms to time germination in variable field environments. Journal of Experimental Botany, 68: 843-856.

Finch-Savage, W.E. and Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. New Phytologist, 171: 501-523.

Flores, J., Jurado, E. and Arredondo, A. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. Seed Science Research, 16: 149-155.

Flowers, T.J. and Yeo, A.R. 1995. Breeding for salinity resistance in crop plants. Australian Journal of Plant Physiology, 22(6): 875-84.

Fraj, M.B., Al-Dakheel, A.J., McCann, I.R., Shabbir, G.M., Rumman, G.A. and Al Gailani, A.Q. 2013. Selection of high yielding and stable safflower (*Carthamus tinctorius* L.) genotypes under salinity stress. Agricultural Science Research Journal, 3: 273-83.

Fujii, H., Verslues, P.E. and Zhu, J.K. 2007. Identification of two protein kinases required for abscisic acid regulation of seed germination, root

growth, and gene expression in Arabidopsis. The Plant Cell, 19(2): 485-494.

Gadepalle, V.P., Ouki, S.K., Herwijnen, R.V. and Hutchings, T. 2007. Immobilization of heavy metals in soil using natural and waste materials for vegetation establishment on contaminated sites. Soil and Sediment Contamination: An International Journal, 16(2): 233-251.

Garcia-Mata, C. and Lamattina, L. 2002. Nitric oxide and abscisic acid cross talk in guard cells. Plant Physiology, 128: 790-792.

Gass, T., Schori, A., Fossati, A., Soldati, A. and Stamp, P. 1996. Cold tolerance of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) during the reproductive phase. European Journal of Agronomy, 5(1-2): 71-88.

Ghassemi-Golezani, K. and Farhangi-Abriz, S. 2019. Biochar alleviates fluoride toxicity and oxidative stress in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) seedlings. Chemosphere, 223: 406-415.

Ghassemi-Golezani, K. and Solhi-Khajemarjan, R. 2021. Changes in growth and essential oil content of dill (*Anethum graveolens*) organs under drought stress in response to salicylic acid. Journal of Plant Physiology and Breeding, 11(1): 33-47.

Ghassemi-Golezani, K. and Solhi-Khajehmarjan, R. 2025. Combination of magnesium and iron nanoparticles with biochar mitigated salt toxicity and altered antioxidant activity and essential oil production of chamomile. International Journal of Phytoremediation, 27(10): 1-12.

Gilbert, J. 2008. International safflower production-an overview. 7th International Safflower Conference, 3-6 November, Wagga Wagga, New South Wales, Australia.

Giorno, F., Wolters-Arts, M., Mariani, C. and Rieu, I. 2013. Ensuring reproduction at high temperatures: the heat stress response during anther and pollen development. Plants, 2(3): 489-506.

Glick, B.R. and Bashan, Y .1997. Genetic manipulation of plant growth-promoting bacteria to enhance biocontrol of phytopathogens. Biotechnology Advances, 15: 353-378.

Golkar, P., Hamzeh, E., Mirmohammadi Maibody, S.A. and Taghizadeh, M. 2021. Safflower's (*Carthamus tinctorius* L.) physio-biochemical mechanisms to improve its drought tolerance. Acta Physiologiae Plantarum, 43(5): p.82.

Goncharuk, E.A. and Zagoskina, N.V. 2023. Heavy metals, their phytotoxicity, and the role of phenolic antioxidants in plant stress responses with focus on cadmium. Molecules, 28(9): p.3921.

Gong, W., Chen, W., Gao, Q., Qian, L., Yuan, X., Tang, S. and Hong, Y. 2023. Glycerol-3-Phosphate Acyltransferase GPAT9 Enhanced Seed Oil Accumulation and Eukaryotic Galactolipid Synthesis in *Brassica napus*. International Journal of Molecular Sciences, 24(22): p.16111.

González-Hernández, A.I., Scalschi, L., Vicedo, B., Marcos-Barbero, E.L., Morcuende, R. and Camañes, G. 2022. Putrescine: a key metabolite involved in plant development, tolerance and resistance responses to stress. International journal of molecular sciences, 23(6): 2971.

Gordon-Kamm, W.J. and Steponkus, P.L. 1984. Lamellar-to-hexagonal II phase transitions in the plasma membrane of isolated protoplasts after freeze-induced dehydration. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 81: 6373-6377.

Gossauer, A. and Engel, N. 1996. Chlorophyll catabolism-structures, mechanisms, conversions. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 32(3): 141-151.

Goyal, K., Walton, L.J. and Tunnacliffe, A. 2005. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress. Biochemical Journal, 388: 151-157.

Graham, I.A. and Eastmond, P.J. 2002. Pathways of straight and branched chain fatty acid catabolism in higher plants. Progress in Lipid Research Journal, 41: 156-181

Graham, D. and Patterson, B.D. 1982. Responses of plants to low, nonfreezing temperatures: proteins, metabolism, and acclimation.

Grant, O.M., Brennan, D., Mellisho, P., Salas, C.D. and Dix, C.J. 2014. Impact of enhanced capacity to scavenge reactive oxygen species on cold tolerance of tobacco. International Journal of Plant Sciences, 175: 544-554.

Grassini, P., Indaco, G.V., Pereira, M.L., Hall, A.J. and Trápani, N. 2007. Responses to shortterm waterlogging during grain filling in sunflower. Field Crops Research, 101: 352-363.

Grichko, V.P. and Glick, B.R. 2001. Ethylene and flooding stress in plants. Plant Physiology and Biochemistry. 39: 1-9.

Guan, Y.J., Hu, J., Wang, X.J. and Shao, C.X. 2009. Seed priming with chitosan improves maize stress germination and seedling growth in

relation to physiology changes under low temperature. Journal of Zhejiang UniversityScience, 10: 427-433.

Gupta, G. and Singh, P. 2024. Oils and fats in the food industry. Oils and Fats as Raw Materials for Industry, 29: 85-116.

Gupta, D.K., Vandenhove, H. and Inouhe, M. 2013. Role of phytochelatins in heavy metal stress and detoxification mechanisms in plants. *In*: Heavy metal stress in plants. Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg, Pp. 73-94.

Hadi, H. and Kalantar, A. 2015. Effects of mycorhizal symbiosis, application of super absorbant gel, glycine-betain and sugar beet extract on physiological traits and seed yield of castor bean (*Ricinus communis* L.) in drought stress conditions. Iranian Journal of Crop Sciences, 17: 236-250.

Haghighatnia, H. and Talebi, E. 2024. Performance evaluation of novel safflower (*Carthamus tinctorius* L.) genotypes under salinity stress conditions. Journal of Aridland Agriculture. 10: 150-6.

Haider, F.U., Liqun, C., Coulter, J.A., Cheema, S.A., Wu, J., Zhang, R., Wenjun, M. and Farooq, M. 2021. Cadmium toxicity in plants: Impacts and remediation strategies. Ecotoxicology and environmental safety, 211: p.111887.

Hall, A.E. 1992. Breeding for heat tolerance. *In*: Janick J (Ed.), Plant breeding reviewers. New York, NY, Wiley, Pp. 129-168.

Han, D., Xiong, S., Tu, S., Liu, J. and Chen, C. 2015. Interactive effects of selenium and arsenic on growth, antioxidant system, arsenic and selenium species of *Nicotiana tabacum* L. Environmental and Experimental Botany, 117: 12-19.

Hans-Henning, M., Blackshaw, R.E., Byers, J.R., Huang, H.C., Johnson, D.L., Keon, R., Kubik, J., McKenzie, R., Otto, B., Roth, B. and Stanford, K. 2004. Safflower production on the Canadian prairies. Agriculture and Agri-Food Canada. Lethbridge, Alberta, 43 p.

Hao, C.C., Liang, C.W., Shi, L., Li, H.Y., Chen, M.N. and Pan, L.J. 2018. Cloning and expression analysis of glycerol-3-phosphate acyltransferase (GPAT) genes in peanut. Peanut Science, 47: 10-18.

Hartl, F.U., Bracher, A. and Hayer-Hartl, M. 2011. Molecular chaperones in protein folding and proteostasis. Nature, 475: 324-332.

Hasanuzzaman, M., Hossain, M.A., da Silva, J.A. and Fujita, M. 2012. Plant responses and tolerance to abiotic oxidative stress, Antioxidant defences

is a key factor. *In*: Venkateswarlu B, Shanker AK, Shanker C and Maheswari M (Eds.), Crop stress and its management: Perspectives and strategies. Berlin, Springer, Pp. 261-315.

Hassanpour, H., Khavari-Nejad, R.A., Niknam, V., Najafi, F. and Razavi, Kh. 2012. Effects of penconazole and water deficit stress on physiological and antioxidative responses in pennyroyal (*Mentha pulegium* L.). Acta Physiologia Plantarum, 34: 1537-1549.

Hatfield, J.L. and Prueger, J.H. 2015. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. Weather and Climate Extremes, 10: 4-10.

Heckathorn, S.A., Ryan, S.L., Baylis, J.A., Wang, D., Hamilton, E.W., Cundiff, L. and Luthe, D.S. 2002. In vivo evidence from an Agrostis stolonifera selection genotype that chloroplast small heat-shock proteins can protect photosystem II during heat stress. Functional Plant Biology, 29: 933-944

Heidari, M. and Mohammadi, S. 2015. Effects of nitrogen and arsenic on photosynthetic pigments, antioxidant enzyme activities and nutrient elements content in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) Se. Journal of Crop Production, 8(4): 105-120.

Hernández, M.L., Sicardo, M.D., Alfonso, M. and Martínez-Rivas, J.M. 2019. Transcriptional regulation of stearoyl-acyl carrier protein desaturase genes in response to abiotic stresses leads to changes in the unsaturated fatty acids composition of olive mesocarp. Frontiers in Plant Science, 10: 251.

Hofmann, N.R. 2009. The plasma membrane as first responder to heat stress. The Plant Cell, 21(9): 2544-2544.

Holdsworth, D.K. 1981. Yield and macronutrient content of water from the snow tussock grassland zone of Eastern and Central Otago. Unpublished Ph.D. Thesis, University of Otago.

Hollier, C. and Rutherglen, R.M. 2005. Acid soils. Agricultural Notes, AG 1182.

Horváth, I., Glatz, A., Nakamoto, H., Mishkind, M.L., Munnik, T. and Saidi, Y. 2012. Heat shock response in photosynthetic organisms: Membrane and lipid connections. Progress in Lipid Research, 51: 208-220.

Hou, Q., Ufer, G. and Bartels, D. 2016. Lipid signalling in plant responses to abiotic stress. Plant, cell & environment, 39(5): 1029-48.

Houshmand, P., Shirani, M. and Ehsanzadeh, P. 2022. Insights into temperature and soil moisture-induced alterations in safflower

physiological, seed filling, quality, and yield attributes. International Journal of Plant Production, 16(1): 181-193.

Houshmandfar, A. and Moraghebi, F. 2011. Effect of mixed cadmium, copper, nickel and zinc on seed germination and seedling growth of safflower. African Journal of Agricultural Research, 6(5): 1182-1187.

Howarth, C.J., Pollock, C.J. and Peacock, J.M. 1997. Development of laboratory-based methods for assessing seedling thermotolerance in pearl millet. New Phytologist, 137: 129-139.

Hu, W., Ding, Z., Tie, W., Yan, Y., Liu, Y., Wu, C., Liu, J., Wang, J., Peng, M., Xu, B. and Jin, Z. 2017. Comparative physiological and transcriptomic analyses provide integrated insight into osmotic, cold, and salt stress tolerance mechanisms in banana. Scientific Reports, 7(1): p.43007.

Hua, J. 2009. From freezing to scorching, transcriptional responses to temperature variations. Genetic improvements of tolerance to high temperature. *In*: Ashraf M and Harris PJC (Eds.), Abiotic stresses plant resistance through breeding and molecular approaches. New York NY, Howarth Press, Pp. 568-573.

Huang, X., Chen, M.H., Yang, L.T., Li, Y.R. and Wu, J.M. 2015. Effects of exogenous abscisic acid on cell membrane and endogenous hormone contents in leaves of sugarcane seedlings under cold stress. Sugar Tech, 17: 59-64.

Huang, B., Fan, Y., Cui, L., Li, C. and Guo, C. 2022. Cold stress response mechanisms in anther development. International Journal of Molecular Sciences, 24(1): p.30.

Huang, S., Van, A.O., Schwarzl, A.M., Belt, K. and Millar, A.H. 2016. Roles of mitochondrial reactive oxygen species in cellular signaling and stress response in plants. Plant Physiology, 171: 1551-1559.

Huang, B. and Xu, C. 2008. Identification and characterization of proteins associated with plant tolerance to heat stress. Journal of Integrative Plant Biology, 50: 1230-1237.

Hume, D. and Jackson, A.K. 1981. Frost tolerance in soybeans. Crop Science, 21(5): 689-692.

Huve, K., Bichele, I., Tobias, M. and Niinemets, U. 2005. Heat sensitivity of photosynthetic electron transport varies during the day due to changes in sugars and osmotic potential. Plant Cell & Environment, 29: 212-218.

Ianutsevich, E.A., Danilova, O.A., Groza, N.V. and Tereshina, V.M. 2016. Membrane lipids and cytosol carbohydrates in *Aspergillus niger*, under osmotic, oxidative, and cold impact. Microbiology, 85: 302-310.

Ighodaro, O.M. and Akinloye, O.A. 2018. First line defence antioxidants-superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and glutathione peroxidase (GPX): Their fundamental role in the entire antioxidant defence grid. Alexandria journal of medicine, 54(4): 287-293.

Imray, C., Grieve, A., Dhillon, S. and Caudwell Xtreme Everest Research Group. 2009. Cold damage to the extremities: frostbite and non-freezing cold injuries. Postgraduate medical journal, 85(1007): 481-488.

Inyang, M.I., Gao, B., Yao, Y., Xue, Y., Zimmerman, A., Mosa, A., Pullammanappallil, P., Ok, Y.S. and Cao, X. 2016. A review of biochar as a low-cost adsorbent for aqueous heavy metal removal. Critical Reviews in Environmental Science and Technology, 46: 406-433

Iqbal, N., Nazar, R. and Umar, S. 2016. Evaluating the importance of proline in cadmium tolerance and its interaction with phytohormones. *In*: Osmolytes and plants acclimation to changing environment: Emerging omics technologies. New Delhi, Springer India, Pp. 129-153.

Isaacs, R., Williams, N., Ellis, J., Pitts-Singer, T.L., Bommarco, R. and Vaughan, M. 2017. Integrated crop pollination: combining strategies to ensure stable and sustainable yields of pollination-dependent crops. Basic and Applied Ecology, 22: 44-60.

Isayenkov, S.V. 2012. Physiological and molecular aspects of salt stress in plants. Cytology and Genetics, 46(5): 302-318.

Isayenkov, S.V. and Maathuis, F.J. 2019. Plant salinity stress: many unanswered questions remain. Frontiers in Plant Science, 10: 80.

Jackson, S.P. and Durocher, D. 2013. Regulation of DNA damage responses by ubiquitin and SUMO. Molecular Cell, 49(5): 795-807.

Jagadish, S.K. 2020. Heat stress during flowering in cereals-effects and adaptation strategies. New Phytologist, 226(6): 1567-1572.

Jain, M, Prasad, K.J., Boote, A.L., Hartwell, Jr. and Chourey, P.S. 2007. Effects of seasonlong high temperature growth conditions on sugar-to-starch metabolism in developing microspores of grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). Planta, 227: 67-79.

Jaleel, C.A., Zhao, C., Mohamed, S., Al- Juburi, H.J., Moussa, H.R., Gomathinayagam, M. and Panneerselvam, R. 2009. Alterations in sucrose metabolizing enzyme activities and total phenol content of

Curcuma longa L. as affected by different triazole compounds. Frontiers of Biology in China, 4(4): 419-423.

Janská, A., Maršík, P., Zelenková, S. and Ovesná, J. 2010. Cold stress and acclimation-what is important for metabolic adjustment?. Plant Biology, 12(3): 395-405.

Javed, S., Yasin Ashraf, M., Meraj, M., Anwer Bukhari, S. and Zovia, I. 2013. Salinity and drought induced antioxidant responses in different cultivars of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). Current Pharmaceutical Biotechnology, 14(9): 814-819.

Jones, R.L., Ougham, H., Thomas, H. and Waaland, S. 2012. Seed to seedling: Germination and mobilization of food reserves. *In*: The Molecular Life of Plants, John Wiley and Sons, Ltd, West Sussex, UK, Pp. 181-217.

Jouhet, J. 2013. Importance of the hexagonal lipid phase in biological membrane organization. Frontiers in plant science, 4: 494.

Kaffka, S.R. and Kearney, T.E. 1998. Safflower production in California. University of California, Agriculture and Natural Resources Publication 21565, Oakland, 29 p.

Karabudak, T., Bor, M., Ozdemir, F. and Turkan, I. 2014. Glycine betaine protects tomato (*Solanum lycopersicum*) plants at low temperature by inducing fatty acid desaturase7 and lipoxygenase gene expression. Molecular Biology Reports, 41: 1401-1410.

Karmous, I., Jaouani, K., El Ferjani, E. and Chaoui, A. 2014. Responses of proteolytic enzymes in embryonic axes of germinating bean seeds under copper stress. Biological Trace Element Research, 160(1): 108-115.

Kaur, L. 2023. Seed lipid composition as a breeding target to improve cold germination ability in upland cotton (*Gossypium hirsutum*). Ph.D. Faculty of Texas Tech, University in Partial Fulfillment of the Requirements.

Kaya, D.M., Bayramin, S., Kaya, G. and Uzun, O. 2011. Seed vigor and ion toxicity in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) seedlings produced by various seed sizes under NaCl stress. Archives of Biological Sciences, 63(3): 723-729.

Kereilwe, D., Emongor, V.E. and Malambane, G. 2023. Temperature and duration of exposure on chilling injury of safflower. European Journal of Agriculture and Food Sciences, 5(2): 23-26.

Kermode, A.R. 2005. Role of abscisic acid in seed dormancy. Journal of Plant Growth Regulation, 24(4): 319-344.

Khademian, R., Ghassemi, S. and Asghari, B. 2019. Bio-fertilizer improves physio-biochemical characteristics and grain yield of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) under drought stress. Russian Agricultural Sciences, 45: 458-463.

Khalil, S.K., Mexal, J.G., Rehman, A., Khan, A.Z., Wahab, S., Zubair, M., Khalil, I.H. and Mohammad, F. 2010. Soybean mother plant exposure to temperature stress and its effect on germination under osmotic stress. Pakistan Journal of Botany, 42: 213-225.

Khan, M.I.R., Fatma, M., Per, T.S., Anjum, N.A. and Khan, N.A. 2015. Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. Frontiers in plant science, 6: 462.

Khan, W., Prithiviraj, B. and Smith, D.L. 2003. Photosynthetic response of corn and soybean to foliar application of salicylates. Journal of Plant Physiology, 160: 485-492.

Kim, S.C., Kim, W.Y., Wang, X. and Suh, M.C. 2026. Circadian and diurnal regulation of plant lipid metabolism. Journal of Experimental Botany, p. erag019.

Kishor, P.K., Sangam, S., Amrutha, R.N., Laxmi, P.S., Naidu, K.R., Rao, K.S., Rao, S., Reddy, K.J., Theriappan, P. and Sreenivasulu, N. 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.

Klempova, T., Mihalik, D. and Certik, M. 2013. Characterization of membrane-bound fatty acid desaturases. General Physiology and Biophysics, 32: 639-645.

Klupczyńska, E.A. and Pawłowski, T.A., 2021. Regulation of seed dormancy and germination mechanisms in a changing environment. International journal of molecular sciences, 22(3): p.1357.

Ko, J.H., Yang, S.H. and Han, K.H. 2006. Upregulation of an Arabidopsis RING-H2 gene, XERICO, confers drought tolerance through increased abscisic acid biosynthesis. The Plant Journal, 47(3): 343-355.

Kobayashi, K. 2016. Role of membrane glycerolipids in photosynthesis, thylakoid biogenesis and chloroplast development. Journal of Plant Research, 129: 565-580.

Koç, H. 2025. The effects of seasonal climate change on the safflower genotypes productivity under Central Anatolian conditions. Journal of the American Oil Chemists' Society, 102(2): 295-304.

Kodama, H., Horiguchi, G., Nishiuchi, T., Nishimura, M. and Iba, K. 1995. Fatty acid desaturation during chilling acclimation is one of the factors involved in conferring low-temperature tolerance to young tobacco leaves. Plant Physiology, 107: 1177-1185.

Komatsu, S., Abbasi, F., Kobori, E., Fujisawa, Y., Kato, H. and Iwasaki, Y. 2005. Proteomic analysis of rice embryo: An approach for investigating Gα protein-regulated proteins. Proteomics, 5(15): 3932-3941.

Komatsu, S. and Hashiguchi, A. 2018. Subcellular proteomics: application to elucidation of flooding-response mechanisms in soybean. Proteomes, 6(1): 13.

Komatsu, S., Hiraga, S. and Yanagawa, Y. 2012. Proteomics techniques for the development of flood tolerant crops. Journal of Proteome Research, 11(1): 68-78.

Kononova, M.M. 1966. Soil Organic Matter. Pergamon Press, Oxford, 2nd Edition.

Korkmaz, F. 2024. Safflower protein as a potential plant protein powder, optimization of extraction and spray-drying process parameters and determination of physicochemical and functional properties. Journal of the Science of Food and Agriculture, 104(12): 7408-7416.

Kostik, V., Memeti, S. and Bauer, B. 2013. Fatty acid composition of edible oils and fats. Journal of Hygienic Engineering and Design, 4: 112-116.

Kumar, S.V. and Wigge, P.A. 2010. H2A.Z-Containing nucleosomes mediate the thermosensory response in arabidopsis. Cell, 140: 136-147.

Küpper, H., Küpper, F. and Spiller, M. 1996. Environmental relevance of heavy metal substituted chlorophylls using the example of water plants. Journal of Experimental Botany, 47(295): 259-266.

Kuriakose, S.V. and Prasad, M. 2008. Cadmium stress affects seed germination and seedling growth in *Sorghum bicolor* (L.) Moench by changing the activities of hydrolyzing enzymes. Plant Growth Regulation, 54(2): 143-156.

Kurosaki, H. and Yumoto, S., 2003. Effects of low temperature and shading during flowering on the yield components in soybeans. Plant Production Science, 6(1): 17-23.

Labra, M., Gianazza, E., Waitt, R., Eberini, I., Sozzi, A., Regondi, S., Grassi, F. and Agradi, E. 2006. *Zea mays* L. protein changes in response to potassium dichromate treatments. Chemosphere, 62(8): 1234-1244.

Lal, R. 2015. Restoring soil quality to mitigate soil degradation. Sustainability, 7(5): 5875-5895.

Lamers, J., Van Der Meer, T. and Testerink, C. 2020. How plants sense and respond to stressful environments. Plant Physiology, 182(4): 1624-1635.

Lamichhane, J.R., Constantin, J., Schoving, C., Maury, P., Debaeke, P., Aubertot, J.N. and Dürr, C. 2020. Analysis of soybean germination, emergence, and prediction of a possible northward establishment of the crop under climate change. European Journal of Agronomy, 113: 125972.

Lee, J., Lee, J.Y. and Kang, H. 2025. Excessive alcohol consumption: a driver of metabolic dysfunction and inflammation. Frontiers in Toxicology, 7: p.1670769.

Lehman, V.G. and Engelke, M.C. 1993. Heritability of creeping bentgrass shoot water content under soil dehydration and elevated temperatures. Crop Science, 33: 1061-1066.

Leshem, Y.A.Y. and Shewfelt, R.L. 1992. Response of plant membranes to chilling and freezing. Plant membranes: a biophysical approach to structure, development and senescence, Dordrecht, Boston, Kluwer Academic, 266 p.

Levitt, J. 1980. Freezing resistance-Types, measurement and changes. *In*: Responses of plants to environmental stress, chilling, freezing, and high temperature stress. New York, NY, Academic Press, Pp. 137-141.

Li, C.X., Feng, S.L., Yun, S., Jiang, L.N., Lu, X.Y. and Hou, X.L. 2007. Effects of arsenic on seed germination and physiological activities of wheat seedlings. Journal of Environmental Sciences, 19(6): 725-732.

Li, L., Liu, Z., Pan, X., Yao, K., Wang, Y., Yang, T., Huang, G., Liao, W. and Wang, C. 2024. Genome-wide identification and characterization of tomato fatty acid β-oxidase family genes KAT and MFP. International Journal of Molecular Sciences, 25(4): p.2273.

Li, X., Liu, P., Yang, P., Fan, C., Sun, X. and Zhang, J. 2018. Characterization of the glycerol-3-phosphate acyltransferase gene and its real-time expression under cold stress in Paeonia lactiflora pall. PLoS One, 13: e0202168.

Linder, C.R. 2000. Adaptive evolution of seed oils in plants: accounting for the biogeographic distribution of saturated and unsaturated fatty acids in seed oils. The American Naturalist, 156(4): 442-458.

Liu, L., Guan, L.L. and Yang, Y.X., 2016. A review of fatty acids and genetic characterization of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) seed oil. World Journal of Traditional Chinese Medicine, 2(2): 48-52.

Liu, Y.F., Han, X.R., Zhan, X.M., Yang, J.F., Wang, Y.Z., Song, Q.B. and Chen, X.C. 2013. Regulation of calcium on peanut photosynthesis under low night temperature stress. Journal of Integrative Agriculture, 12: 2172-2178.

Liu, J.X., Liao, D.Q., Oane, R., Estenor, L., Yang, X.E., Li, Z.C. and Bennett, J. 2006. Genetic variation in the sensitivity of anther dehiscence to drought stress in rice. Field Crops Research, 97: 87-100.

Liu, H.L., Shen, H.T., Chen, C., Zhou, X.R., Liu, H. and Zhu, J.B. 2015. Identification of a putative stearoyl acyl-carrier-protein desaturase gene from Saussurea involucrate. Plant Biology, 59: 316-324.

Liu, Q., Singh, S.P. and Green, A.G. 2002. High-stearic and high-oleic cottonseed oils produced by hairpin RNA-mediated post-transcriptional gene silencing. Plant Physiology, 129: 1732-1743.

Lobell, D.B. and Field, C.B. 2007. Global scale climate-crop yield relationships and the impacts of recent warming. Environmental Research Letters, 2(1): 014002.

Lv, T., Li, J., Zhou, L., Zhou, T., Pritchard, H.W., Ren, C., Chen, J., Yan. J. and Pei, J. 2024. Aging-Induced Reduction in Safflower Seed Germination via Impaired Energy Metabolism and Genetic Integrity Is Partially Restored by Sucrose and DA-6 Treatment. Plants, 13(5): 659.

Lyons, J.M. 1973. Chilling Injury in Plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 24: 445-466

Ma, Y., Cao, J., He, J., Chen, Q., Li, X. and Yang, Y. 2018. Molecular mechanism for the regulation of ABA homeostasis during plant development and stress responses. International journal of molecular sciences, 19(11): p.3643.

Maestri, E., Klueva, N., Perrotta, C., Gulli, M., Nguyen, T. and Marmiroli, N. 2002. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals. Plant Molecular Biology, 48: 667-681.

Mafakheri, A., Siosemardeh, A., Bahramnejad, B., Struik, P.C. and Sohrabi, Y. 2011. Effect of drought stress and subsequent recovery on protein,

carbohydrate contents, catalase and peroxidase activities in three chickpea (*Cicer arietinum*) cultivars. Australian Journal of Crop Science, 5(10): 1255-1260.

Maheshwari, R. and Dubey, R.S. 2008. Inhibition of ribonuclease and protease activities in germinating rice seeds exposed to nickel. Acta Physiologiae Plantarum, 30(6): 863-872.

Mailer, R.J., Potter, T.D., Redden, R. and Ayton, J. 2008. Quality evaluation of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivars. 7th International Safflower Conference, 3-6 November, Wagga Wagga, New South Wales, Australia.

Manvelian, J., Weisany, W., Tahir, N.A.R., Jabbari, H. and Diyanat, M. 2021. Physiological and biochemical response of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivars to zinc application under drought stress. Industrial Crops and Products, 172: 114069.

Marschner, P. 2012. Rhizosphere biology. *In*: Marschner's mineral nutrition of higher plants. Academic Press, Pp. 369-388.

Meddya, S., Meshram, S., Sarkar, D., S, R., Datta, R., Singh, S., Avinash, G., Kumar Kondeti, A., Savani, A.K. and Thulasinathan, T. 2023. Plant stomata: An unrealized possibility in plant defense against invading pathogens and stress tolerance. Plants, 12(19): p.3380.

Mehmood, M., Tanveer, N.A., Joyia, F.A., Ullah, I. and Mohamed, H.I. 2025. Effect of high temperature on pollen grains and yield in economically important crops: a review. Planta, 261(6): p.141.

Miquel, M.F. and Browse, J.A. 1994. High-oleate oilseeds fail to develop at low temperature. Plant Physiology, 106: 421-427.

Mirshekari, M., Majnounhosseini, N., Amiri, R., Moslehi, A. and Zandvakili, O.R. 2012. Effects of sowing date and limited irrigation water stress on spring safflower (*Carthamus tinctorius* L.) quantitative traits. 8(2): 100-112.

Mishra, S. and Dubey, R.S. 2006. Inhibition of ribonuclease and protease activities in arsenic exposed rice seedlings: Role of proline as enzyme protectant. Journal of Plant Physiology, 163(9): 927-936.

Mittler, R., Finka, A. and Goloubinoff, P. 2012. How do plants feel the heat? Trends in Biochemical Sciences, 37: 118-125.

Mohammadi, M. and Tavakoli, A. 2015. Effect of harvest time of spring safflower (*Carthamus tinctorius* L.) florets on the production of red and

yellow pigments. Quality Assurance and Safety of Crops & Foods, 7(5): 581-588.

Momcilovic, I. and Ristic, Z. 2007. Expression of chloroplast protein synthesis elongation factor, EF-Tu, in two lines of maize with contrasting tolerance to heat stress during early stages of plant development. Journal of Plant Physiology, 164: 90-99.

Moradi, L. and Ehsanzadeh, P. 2015. Effects of Cd on photosynthesis and growth of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) genotypes. Photosynthetica, 53: 506-518.

Morris, C. 1968. Contributions to the morphology of *Carthamus tinctorius* L. Ph.D. The Ohio State University.

Mosupiemang, M. 2024. Safflower growth, development, yield and oil content as influenced by genotype and environment interaction under onfarm conditions, Ph.D. Thesis, Botswana University of Agriculture & Natural Resources.

Mosupiemang, M., Emongor, V.E. and Malambane, G. 2022. A review of drought tolerance in safflower. International Journal of Plant & Soil Science, 34(10): 140-149.

Moustakas, M., Sperdouli, I. and Moustaka, J. 2022. Early drought stress warning in plants: Color pictures of photosystem II photochemistry. Climate, 10(11): p.179.

Muhammad, Z.I., Maria, K.S., Mohammad, A., Muhammad, S., Zia-Ur-Rehman, F. and Muhammad, K. 2015. Effect of mercury on seed germination and seedling growth of Mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). Journal of Applied Sciences and Environmental Management, 19(2): 191-199.

Munns, R. and Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 59(1): 651-81.

Murata, N., Sato, N., Takahashi, N. and Hamazaki, Y. 1982. Compositions and positional distribution of fatty acids in phospholipids from leaves of chillingsensitive and chilling-resis-tant plants. Plant and Cell Physiology, 23: 1071-1079.

Nair, V.D., Jaleel, C.A., Gopi, R. and Panneerselvam, R. 2009. Changes in growth and photosynthetic characteristics of Ocimum sanctum under growth regulator treatments. Frontiers of Biology in China, 4(2): 192-199.

Namjooyan, S., Khavarinejad, R., Bernard, F., Namdjoyan, S. and Piri, H. 2012. The effect of cadmium on growth and antioxidant responses in the

safflower (*Carthamus tinctorius* L.) callus. Turkish Journal of Agriculture and Forestry, 36(2): 145-152.

Nazari, M., Mirlohi, A. and Majidi, M.M. 2017. Effects of drought stress on oil characteristics of Carthamus species. Journal of the American Oil Chemists' Society, 94(2): 247-56.

Nejadsadeghi, L., Reza, M.A., Hassan, Z., Sanaz, R. and Behzad, S. 2015. Membrane fatty acid compositions and cold-induced responses in tetraploid and hexaploid wheats. Molecular Biology Reports, 42: 363-372.

Nejat, N. and Mantri, N. 2017. Plant immune system: crosstalk between responses to biotic and abiotic stresses the missing link in understanding plant defence. Current Issues in Molecular Biology, 23: 1-16.

Nijsse, J., Walther, P. and Hoekstra, F.A. 2004. Cold-induced imbibition damage of lettuce embryos: a study using cryo-scanning electron microscopy. Seed Science Research, 14: 117-26.

Nleya, T., Ball, R.A. and Vandenberg, A. 2005. Germination of common bean under constant and alternating cool temperatures. Canadian journal of plant science, 85(3): 577-585.

Noblet, A., Leymarie, J. and Bailly, C. 2017. Chilling temperature remodels phospholipidome of *Zea mays* seeds during imbibition. Scientific Reports, **7**(1): 8886.

Nongpiur, R., Soni, P., Karan, R., Singla-Pareek, S.L. and Pareek, A. 2012. Histidine kinases in plants: cross talk between hormone and stress responses. Plant signaling & behavior, 7(10): 1230-1237.

Obendorf, R.L. and Hobbs, P.R. 1970. Effect of seed moisture on temperature sensitivity during imbibition of soybean Crop Science, 10: 563-566

O'Day, D.H. 2003. CaMBOT: profiling and characterizing calmodulin-binding proteins. Cellular signalling, 15(4): 347-354.

Oerke, E.C. 2006. Crop losses to pests. Journal of Agricultural Science, 144(1): 31-43.

Pan, Y., Zhang, H., Zhang, D., Li, J., Xiong, H., Yu, J., Li, J., Rashid, M.A.R., Li, G., Ma, X. and Cao, G. 2015. Genetic analysis of cold tolerance at the germination and booting stages in rice by association mapping. PLoS One, 10(3): p.e0120590.

Pareek, A., Singla, S.L. and Grover, A. 1998. Proteins alterations associated with salinity, desiccation, high and low temperature stresses and abscisic

acid application in seedlings of Pusa 169, a high-yielding rice (*Oryza sativa* L.) cultivar. Current Sciences, 75: 1023-1035.

Park, J.H., Lamb, D., Paneerselvam, P., Choppala, G., Bolan, N. and Chung, J.W. 2011. Role of organic amendments on enhanced bioremediation of heavy metal(loid) contaminated soils. Journal of Hazardous Materials, 185(2-3): 549-574.

Pasban Eslam, B. 2011. Evaluation of physiological indices for improving water deficit tolerance in spring safflower. Journal of Agriculture Science and Technology, 13: 327-338.

Pasban Eslam, B., Chenari Bouket, A., Oszako, T. and Belbahri, L. 2024. Physiological indices for the selection of drought-tolerant safflower genotypes for cultivation in marginal areas. Applied Science, 14: 1-11.

Pasban Eslam, B., Shakiba, M.R., Neyshabouri, M.R., Moghaddam, M. and Ahmadi, M.R. 2000. Evaluation of physiological indices as a screening technique for drought resistance in oilseed rape. Proceedings, 37(2): 143-152.

Patterson, C.C., Shirahata, H. and Ericson, J.E. 1987. Lead in ancient human bones and its relevance to historical developments of social problems with lead. Science of the total environment, 61: 167-200.

Penfield, S. 2008. Temperature perception and signal transduction in plants. New Phytologist, 179: 615-628.

Petcu, E., Arsintescu, A. and Stanciu, D. 2001. The effect of drought stress on fatty acid composition in some Romanian sunflower hybrids. Romanian Agricultural Research, 15: 39-43.

Pinfield-Wells, H., Rylott, E.L., Gilday, A.D., Graham, S., Job, K., Larson, T.R. and Graham, I.A. 2005. Sucrose rescues seedling establishment but not germination of Arabidopsis mutants disrupted in peroxisomal fatty acid catabolism. The Plant Journal, 43: 861-872.

Plażek, A., Dubert, F., Kopeć, P., Dziurka, M., Kalandyk, A., Pastuszak, J. and Wolko, B. 2018. Seed hydropriming and smoke water significantly improve low-temperature germination of *Lupinus angustifolius* L. International Journal of Molecular Sciences, 19: 992.

Plieth, C., Hansen, U.P., Knight, H. and Knight, M.R. 1999. Temperature sensing by plants: The primary characteristics of signal perception and calcium response. Plant Journal, 18: 465-576.

Pollock, B. and Toole, V.K. 1966. Imbibition period as the critical temperature sensitive stage in germination of lima bean seeds. Plant physiology, 41(2): 221-229.

Polowick, P.L. and Sawhney, V.K. 1988. High temperature induced male and female sterility in canola (*Brassica napus* L.). Annals of Botany, 62: 83-86.

Popova, L., Ananieva, V., Hristova, V., Christov, K., Georgieva, K., Alexieva, V. and Stoinova, Zh. 2003. Salicylic acid-and Methyl jasmonate-induced protection on photosynthesis to paraquat oxidative stress. Biology, Environmental Science, 133-152.

Popova, L., Pancheva, T. and Uzunova, A. 1997. Salicylic acid: properties, biosynthesis and physiological role. Journal of Review Plant Physiology, 23(1-2): 85-93.

Posmyk, M.M., Corbineau, F., Vinel, D., Bailly, C. and Côme, D. 2001. Osmoconditioning reduces physiological and biochemical damage induced by chilling in soybean seeds. Physiologia Plantarum, 111(4): 473-482.

Pospisilova, J., Synkova, H., Haisel, D. and Batkova, P. 2009. Effect of abscisic acid on photosynthetic parameters during ex vitro transfer of micropropagated tobacco plantlets. Biologia Plantarum, 53: 11-20.

Potters, G., Pasternak, T.P., Guisez, Y., Palme, K.J. and Jansen, M.A.K. 2007. Stress-induced morphogenic responses: Growing out of trouble? Trends in Plant Science, 12: 98-105.

Prasad, P.V.V., Craufurd, P.Q. and Summerfield, R.J. 1999. Fruit number in relation to pollen production and viability in groundnut exposed to short episodes of heat stress. Annals of Botany, 84: 381-386.

Prasad, P.V.V., Staggenborg, S.A. and Ristic, Z. 2008. Impacts of drought and/or heat stress on physiological, developmental, growth, and yield processes of crop plants. *In*: Ahuja LH and Saseendran SA (Eds.), Response of crops to limited water: Understanding and modeling water stress effects on plant growth processes (Advances in agricultural systems modeling series 1). Madison, WI: ASA, CSSA, Pp. 301-355.

Prasad, M.N.V. and Strzalka, K. 1999. Impact of heavy metals on photosynthesis. In: Prasad MNVJ and Hagemeyer J (Eds.) Heavy metal stress in plants: from molecules to ecosystems. Springer, Berlin, Pp 117-138.

Preston, J.C. and Sandve, S.R. 2013. Adaptation to seasonality and the winter freeze. Frontiers in plant science, 4: 167.

Qiao, M., Hong, C., Jiao, Y., Hou, S. and Gao, H. 2024. Impacts of drought on photosynthesis in major food crops and the related mechanisms of plant responses to drought. Plants, 13(13): p.1808.

Qiu, F., Zheng, Y., Zhang, Z. and Xu, S. 2007. Mapping of QTL associated with waterlogging tolerance during the seedling stage in maize. Annals of botany, 99: 1067-81.

Rahnama, A., Salehi, F., Meskarbashee, M., Mehdi Khanlou, K., Ghorbanpour, M. and Harrison, M.T. 2024. High temperature perturbs physicochemical parameters and fatty acids composition of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). BMC Plant Biology, 24(1): 1080.

Ramlan, Basir-Cyio, M., Napitupulu, M., Inoue, T., Anshary, A., Mahfudz, Isrun, Rusydi, M., Golar, Sulbadana and Bakri, R., 2022. Pollution and contamination level of Cu, Cd, and Hg heavy metals in soil and food crop. International journal of Environmental Science and Technology, 19(3): 1153-1164.

Rani, P.R., Chelladurai, V., Jayas, D.S., White, N.D.G. and Kavitha-Abirami, C.V. 2013. Storage studies on pinto beans under different moisture contents and temperature regimes. Journal of Stored Products Research, 52: 78-85.

Ranki, H., Sopanen, T. and Voutilainen, R. 1990. Localization of carboxypeptidase I in germinating barley grain. Plant Physiology, 93(4): 1449-1452.

Rashid, A., Schutte, B.J., Ulery, A., Deyholos, M.K., Sanogo, S., Lehnhoff, E.A. and Beck, L. 2023. Heavy metal contamination in agricultural soil: environmental pollutants affecting crop health. Agronomy, 13(6): p.1521.

Rauf, S. 2008. Breeding sunflower (*Helianthus annuus* L.) for drought tolerance. Communications in Biometry and Crop Science, 3: 29-44.

Rehman, R.S., Ali, M., Ali Zafar, S., Hussain, M., Pasha, A., Saqib Naveed, M., Ahmad, M. and Waseem, M. 2022. Abscisic acid mediated abiotic stress tolerance in plants. Asian Journal of Research in Crop Science, 7(1): 1-17.

Rikin, A., Dillwith, J.W. and Bergman, D.K. 1993. Correlation between the circadian rhythm of resistance to extreme temperatures and changes in fatty acid composition in cotton seedlings. Plant Physiology, 101: 31-36.

Rizwan, M. 2017. Heavy metal-induced oxidative stress on seed germination and seedling development: a critical review. Geochemistry and Health, 41(4): 1813-1831.

Rizwan, M., Ali, S., Abbas, F., Adrees, M., Zia-ur-Rehman, M., Farid, M., Gill, R.A. and Ali, B. 2017. Role of organic and inorganic amendments in alleviating heavy metal stress in oilseed crops. Oilseed crops, Yield and adaptations under environmental stress, Pp. 224-235.

Roberts, E.H. 1988. Temperature and seed germination. *In*: Long SP and Woodward FI (Eds.), Plants and temperature. Cambridge, Symposia of the Society for Experimental Biology, Company of Biologists, Pp. 109-132.

Roche, J., Mouloungui, Z., Cerny, M. and Merah, O. 2019. Effect of sowing dates on fatty acids and phytosterols patterns of *Carthamus tinctorius* L. Applied Sciences. 9: 2839.

Rousch, J.M., Bingham, S.E. and Sommerfeld, M.R. 2004. Protein expression during heat stress in thermo-intolerant and thermo-tolerant diatoms. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 306: 231-243.

Roychowdhury, R., Das, S.P., Sarkar, P., Khan, Z., Kumar, A., Sarker, U. and Sajeevan, R.S. 2025. Physiological, biochemical and molecular signaling basis of cold stress tolerance in plants. Frontiers in Plant Science, 16: p.1707204.

Sachdev, S., Ansari, S.A., Ansari, M.I., Fujita, M. and Hasanuzzaman, M. 2021. Abiotic stress and reactive oxygen species: Generation, signaling, and defense mechanisms. Antioxidants, 10(2): 277.

Sadighfard, S., Pasban Eslam, B., Amirnia, R. and Zanghani, E. 2022. Evaluation of photosynthetic role of different canopy strata and capitulum on seed yield and its components of spring safflower (*Crthamus tinctorius* L.). Turkish Journal of Agriculture-Food and Technology, 10(8): 1382-1389.

Saeidi, M., Rezaei, Y., Amini, R., Taghizadeh, A. and Pasban Eslam, B. 2018. Changes in fatty acid and protein of safflower as response to bio-fertilizers and cropping system. Turkish Journal Field Crops, 23(2): 117-126.

Saidi, Y., Finka, A., Muriset, M., Bromberg, Z., Weiss, Y.G., Maathuis, F.J. and Goloubinoff, P. 2009. The heat shock response in moss plants is regulated by specific calcium-permeable channels in the plasma membrane. The Plant Cell Online, 21: 2829-2843.

Saita, E., Albanesi, D. and Mendoza, D. 2016. Sensing membrane thickness: lessons learned from cold stress. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids, 1861(8): 837-846.

Sakuma, Y., Liu, Q., Dubouzet, J.G., Abe, H., Shinozaki, K. and Yamaguchi Shinozaki, K. 2002. DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of Arabidopsis DREBs, transcription factors involved in dehydration- and coldinducible gene expression. Biochemical and Biophysical Research Communications, 290: 998-1009.

Salari, H., Amooaghaie, R., Mozafari, H., Ghorbanpour, M. and Sedaghati, E. 2024. Impact of two arbuscular mycorrhizal fungi species on arsenic tolerance and accumulation in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). BMC Plant Biology, 24(1): 1-17.

Saleem, A., Ur Rahim, H., Khan, U., Irfan, M., Akbar, W.A., Akbar, Z. and Alatalo, J.M., 2024. Organic materials amendments can improve NPK availability and maize growth by reducing heavy metals stress in calcareous soil. International Journal of Environmental Science and Technology, 21(3): 2533-2546.

Salehi, F., Rahnama, A., Meskarbashee, M., Mehdi Khanlou, K. and Ghorbanpour, M. 2023. Physiological and metabolic changes of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivars in response to terminal heat stress. Journal of Plant Growth Regulation, 42(10): 6585-6600.

Salehi, F., Rahnama Ghahfarokhi, A., Meskarbashee, M. and Mehdikhanlou, K. 2019. Effect of terminal heat stress on some agronomic, physiological and oil yield traits of safflower cultivars (*Carthamus tinctorius* L.) under Ahvaz conditions. Iranian Journal of Field Crops Research, 3: 491-502.

Salvucci, M.E. and Crafts-Brandner, S.J. 2004. Inhibition of photosynthesis by heat stress: The activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. Physiologia Plantarum, 120: 179-186.

Sanchez, J., Mangat, P.K. and Angeles-Shim, R.B. 2019. Weathering the cold: modifying membrane and storage fatty acid composition of seeds to improve cold germination ability in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). Agronomy, 9(11): 684.

Sanyal, S.K., Pandey, A. and Pandey, G.K. 2015. The CBL-CIPK signaling module in plants: a mechanistic perspective. Physiologia plantarum, 155(2): 89-108.

Saradhi, P.P. 1991. Proline accumulation under heavy metal stress. Journal of Plant Physiology, 138(5): 554-558.

Savchenko, G., Klyuchareva, E., Abramchik, L. and Serdyuchenko, E. 2002. Effect of periodic heat shock on the inner membrane system of etioplasts. Russian Journal of Plant Physiology, 49: 349-359.

Schat, H., Sharma, S.S. and Vooijs, R. 1997. Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris*. Physiologia plantarum, 101(3): 477-482.

Schertl, P. and Braun, H.P. 2014. Respiratory electron transfer pathways in plant mitochondria. Frontiers in Plant Science, 5: 163.

Schoffl, F., Prandl, R. and Reindl, A. 1999. Molecular responses to heat stress. *In*: Shinozaki K and Yamaguchi-Shinozaki K (Eds.), Molecular responses to cold, drought, heat and salt stress in higher plants, Austin, TX, Landes, R.G, Pp. 81-98.

Schuster, W.S. and Monson, R.K. 1990. An examination of the advantages of C_3-C_4 intermediate photosynthesis in warm environments. Plant, Cell & Environment, 13:903-912.

Schu¨tzendu¨bel, A. and Polle, A. 2002. Plant responses to abiotic stresses: Heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. Journal of Experimental Botany. 53: 1351-1365.

Seal, C.E., Daws, M.I., Flores, J., Ortega-Baes, P., Galíndez, G., León-Lobos, P., Sandoval, A., Ceroni Stuva, A., Ramírez Bullón, N., Dávila-Aranda, P. and Ordoñez-Salanueva, C.A. 2017. Thermal buffering capacity of the germination phenotype across the environmental envelope of the Cactaceae. Global Change Biology, 23(12): 5309-5317.

Seneviratne, M., Rajakaruna, N., Rizwan, M., Madawala, H.M.S.P., Ok, Y.S. and Vithanage, M. 2019. Heavy metal-induced oxidative stress on seed germination and seedling development: a critical review. Environmental Geochemistry and Health, 41: 1813-1831.

Serrano, M. and Robertson, A.E. 2018. The effect of cold stress on damping-off of soybean caused by *Pythium sylvaticum*. Plant Disease, 102(11): 2194-2200.

Shah, K. and Dubey, R. 1998. Cadmium elevates level of protein, amino acids and alters activity of proteolytic enzymes in germinating rice seeds. Acta Physiologiae Plantarum, 20(2): 189-196.

Shaki, F., Maboud, H.E. and Niknam, V. 2018. Growth enhancement and salt tolerance of Safflower (*Carthamus tinctorius* L.), by salicylic acid. Current Plant Biology, 13: 16-22.

Shannon, M.C. 1997. Adaptation of plants to salinity. Advances in Agronomy, 60: 75-120.

Shariati, K., Zhang, Y., Giubbolini, S., Parra, R., Liang, S., Edwards, A., Hejtmancik, J.F., Ratto, G.M., Arosio, D. and Ku, G. 2022. A

superfolder green fluorescent protein-based biosensor allows monitoring of chloride in the endoplasmic reticulum. ACS sensors, 7(8): 2218-2224.

Sharkey, T.D. and Zhang, R. 2010. High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis. Journal of integrative plant biology, 52(8): 712-722.

Sharma, P.K. and Kumar, S. 2023. Soil Physical Environment and plant growth. berlin/heidelberg, Germany, Springer.

Shi, J., Cao, Y., Fan, X., Li, M., Wang, Y. and Ming, F.A. 2012. Rice microsomal delta-12 fatty acid desaturase can enhance resistance to cold stress in yeast and *Oryza sativa*. Molecular Breeding, 29: 743-757.

Shi, L., Ren, A., Mu, D. and Zhao, M. 2010. Current progress in the study on biosynthesis and regulation of ganoderic acids. Applied microbiology and biotechnology, 88: 1243-1251.

Shu, K., Qi, Y., Chen, F., Meng, Y., Luo, X., Shuai, H., Zhou, W., Ding, J., Du, J., Liu, J. and Yang, F. 2017. Salt stress represses soybean seed germination by negatively regulating GA biosynthesis while positively mediating ABA biosynthesis. Frontiers in plant science, 8:1372.

Shu, K., Meng, Y.J., Shuai, H.W., Liu, W.G., Du, J.B., Liu, J. and Yang, WY. 2015. Dormancy and germination: How does the crop seed decide?. Plant biology, 17(6): 1104-1112.

Siddiqi, E.H., Ashraf, M., Al-Qurainy, F. and Akram, N.A. 2011. Salt-induced modulation in inorganic nutrients, antioxidant enzymes, proline content and seed oil composition in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). Journal of the Science of Food and Agriculture, 91(15): 2785-2793.

Simoes-Araujo, J.L., Rumjanek, N.G. and Margis Pinheiro, M. 2003. Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean. Brazilian Journal of Plant Physiology, 15: 37-41.

Simon, E.W. 1974. Phospholipids and plant membrane permeability. New Phytologist, 73: 377-420.

Singh, A.K., Dhanapal, S. and Yadav, B.S. 2020. The dynamic responses of plant physiology and metabolism during environmental stress progression. Molecular Biology Reports, 47(2): 1459-1470.

Singh, N. and Li, J.H. 2014. Environmental impacts of lead ore mining and smelting. Advanced Materials Research, 878: 338-347.

Singh, V. and Nimbkar, N. 2006. Safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *In*: Singh RJ (Ed.), Genetic resources chromossome engineering, and crop improvement, Oil crops, CRC Press, New York, Pp. 168-194.

Snider, J.L., Oosterhuis, D.M. and Kawakami, E.M. 2011. Diurnal pollen tube growth rate is slowed by high temperature in field-grown Gossypium hirsutum pistils. Journal of plant physiology, 168(5): 441-448.

Snider, J.L., Oosterhuis, D.M., Skulman, B.W. and Kawakami, E.M. 2009. Heat stress-induced limitations to reproductive success in *Gossypium hirsutum*. Physiologia Plantarum, 137(2): 125-138.

Soheili-Movahhed, S., Khomari, S., Sheikhzadeh, P. and Alizadeh, B. 2019. Improvement in seed quantity and quality of spring safflower through foliar application of boron and zinc under end-season drought stress. Journal of Plant Nutrition, 42(8): 942-53.

Solhi-Khajehmarjan, R. and Ghassemi-Golezani, K. 2023. Foliar spray of salicylic acid improved yield parameters and essential oil production of dill under water deficit. Poljoprivreda i Sumarstvo, 69(4): 253-63.

Solhi-Khajehmarjan, R., Ghassemi-Golezani, K. and Alizadeh Salteh, S. 2025. The efficacy of solid and enriched biochars with magnesium and iron nanoparticles on growth and essential oil composition of *German chamomile* under salt stress. Journal of Plant Physiology and Breeding, 15(1): 1-15.

Soliman, W.S., Fujimori, M., Tase, K. and Sugiyama, S. 2011. Oxidative stress and physiological damage under prolonged heat stress in C_3 grass *Lolium perenne*. Grassland Science, 57: 101-106.

Song, W., Shao, H., Zheng, A., Zhao, L. and Xu, Y. 2023. Advances in roles of salicylic acid in plant tolerance responses to biotic and abiotic stresses. Plants, 12(19): p.3475.

Srivastava, R., Deng, Y. and Howell, S.H. 2014. Stress sensing in plants by an ER stress sensor/transducer, bZIP28. Frontiers in Plant Science, 5: 59.

Steyn, W.J., Wand, S.J.E., Holcroft, D.M. and Jacobs, G.J.N.P. 2002. Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. New Phytologist, 155(3): 349-361.

Stone, P. 2001. The effects of heat stress on cereal yield and quality. *In*: Basra AS (Ed.), Crop responses and adaptations to temperature stress. New York, NY, Food Products Press, Binghamton, Pp. 243-291.

Strijbis, K. and Distel, B. 2010. Intracellular acetyl unit transport in fungal carbon metabolism. Eukaryotic Cell, 9(12): 1809-1815.

Sudhakar, C. 2019. In-silico identification, Characterization, cloning of heat shock proteins/chaperons from drought responsive Ests in safflower

(*Carthamus tinctorius* L.). International Journal of Biotechnology & Bioengineering, 5: 5-79.

Sugio, A., Dreos, R., Aparicio, F. and Maule, A.J. 2009. The cytosolic protein response as a subcomponent of the wider heat shock response in Arabidopsis. The Plant Cell Online, 21: 642-654.

Sui, N., Wang, Y., Liu, S., Yang, Z., Wang, F. and Wan, S. 2018. Transcriptomic and physiological evidence for the relationship between unsaturated fatty acid and salt stress in peanut. Frontiers in Plant Science, 9: 7.

Sun, H., Li, L., Wang, X., Wu, S. and Wang, X. 2011. Ascorbate-glutathione cycle of mitochondria in osmoprimed soybean cotyledons in response to imbibitional chilling injury. Journal of Plant Physiology, 168(3): 226-232.

Sun, W., Li, Y., Zhao, Y. and Zhang, H. 2015. The TsnsLTP4, a nonspecific lipid transfer protein involved in wax deposition and stress tolerance. Plant Molecular Biology Reporter, 33: 962-974.

Szabados, L. and Savouré, A. 2009. Proline: a multifunctional aminoacid, Trends in Plant Science, 15(2): 89-97.

Taha, S.R., Seleiman, M.F., Alhammad, B.A., Alkahtani, J., Alwahibi, M.S. and Mahdi, A.H.A. 2021. Activated yeast extract enhances growth, anatomical structure, and productivity of *Lupinus termis* l. plants under actual salinity conditions. Agronomy, 11(74): 1-13.

Tan, W., wei Meng, Q., Brestic, M., Olsovska, K. and Yang, X. 2011. Photosynthesis is improved by exogenous calcium in heat-stressed tobacco plants. Journal of Plant Physiology, 168(17): 2063-2071.

Tayebi, A., Afshari, H., Farahvash, F., Masood, S.J. and Nezarat, S. 2012. Effect of drought stress and different planting dates on safflower yield and its components in Tabriz region. Iranian Journal of Plant Physiology, 2(3): 445-453.

Taylor, A.O. and Craig, A.S. 1971. Plants under climatic stress: II. Low temperature, high light effects on chloroplast ultrastructure. Plant Physiology, 47(5): 719-725.

Thakur, P., Kumar, S., Malik, J.A., Berger, J.D. and Nayyar, H. 2010. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. Environmental and Experimental Botany, 67(3): 429-443.

Thomas, A.H., Catala, A. and Vignoni, M. 2016. Soybean phosphatidylcholine liposomes as model membranes to study lipid

peroxidation photoinduced by pterin. Biochimica et Biophysica Acta (BBA), 1858: 139-145.

Thompson, G.A. and Li, C.Y. 1997. Altered fatty acid composition of membrane lipids in seeds and seedling tissues of high-saturate canolas. *In*: Physiology, biochemistry, and molecular biology of plant lipids. *In*: Williams JP, Khan MU and Lem NW (Eds.), Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, Pp. 313-315.

Tian, X., Liu, Y., Huang, Z., Duan, H., Tong, J., He, X., Gu, W., Ma, H. and Xiao, L. 2015. Comparative proteomic analysis of seedling leaves of cold-tolerant and -sensitive spring soybean cultivars. Molecular Biology Reports, 42: 581-601.

Tian, L., Zhang, Y., Chen, P., Zhang, F., Li, J., Yan, F., Dong, Y. and Feng, B. 2021. How does the waterlogging regime affect crop yield? A global meta-analysis. Frontiers in Plant Science. 12: 634898.

Toker, C., Lluch, C., Tejera, N.A., Serraj, R. and Siddique, K.H.M. 2007. Abiotic stress. *In*: Yadav SS, Redden RJ, Chen W and Sharma B (Eds.), Chickpea breeding and management. Wallingford, CABI, Pp. 474-496.

Torabi, B., Adibnya, M., Rahimi, A. and Azari, A. 2020. Modeling flowering response to temperature and photoperiod in safflower. Industrial Crops and Products, 151: p.112474.

Torabi, B., Attarzadeh, M. and Soltani, A. 2013. Germination response to temperature in different safflower (*Carthamus tinctorius*) cultivars. Seed Technology, 47-59.

Toupchi Khosroshahi, Z., Salehi-Lisar, S.Y., Ghassemi-Golezani, K., Motafakkerazad, R. and Javanmard, A. 2018. Effect of foliar application of putrescine on free proline, soluble and insoluble carbohydrates in spring safflower (*Carthamus tinctorius* L.) under water deficit. Medbiotech Journal, 2(04): 167-71.

Trent, J.D. 1996. A review of acquired thermotolerance, heat-shock proteins, and molecular chaperones in Archaea. FEMS Microbiology Reviews, 18: 249-258.

Tsukaguchi, T., Kawamitsu, Y., Takeda, H., Suzuki, K. and Egawa, Y. 2003. Water status of flower buds and leaves as affected by high temperature in heat tolerant and heat-sensitive cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Plant Production Science, 6: 4-27.

Ullah, S., Khan, M.N., Lodhi, S.S., Ahmed, I., Tayyab, M., Mehmood, T., Din, I.U., Khan, M., Sohail, Q. and Akram, M. 2022. Targeted

metabolomics reveals fatty acid abundance adjustments as playing a crucial role in drought-stress response and post-drought recovery in wheat. Frontiers in Genetics, 13: p.972696.

Upchurch, R.G. 2008. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress. Biotechnology Letters, 30: 967-977.

Vierling, E. 1991. The roles of heat shock proteins in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 42: 579241-579276.

Vishal, B. and Kumar, P.P. 2018. Regulation of seed germination and abiotic stresses by gibberellins and abscisic acid. Frontiers in plant science, 9: 838.

Vollenweider, P. and Gunthardt-Goerg, M.S. 2005. Diagnosis of abiotic and biotic stress factors using the visible symptoms in foliage. Environmental Pollution, 137: 455-465.

Wahid, A. 2007. Physiological implications of metabolites biosynthesis in net assimilation and heat stress tolerance of sugarcane (*Saccharum officinarum*) sprouts. Journal of Plant Research, 120: 219-228.

Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M. and Foolad, M. 2007. Heat tolerance in plants: An overview. Environmental and Experimental Botany, 61: 199-223.

Wang, Z.Q., Yuan, Y.Z., Ou, J.Q., Lin, Q.H. and Zhang, C.F. 2007. Glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase contribute differentially to proline accumulation in leaves of wheat (*Triticum aestivum*) seedlings exposed to different salinity. Journal of Plant Physiology, 164(6): 695-701.

Wang, Q.Y., Yang, L., Ge, N., Jia, J.S., Huang, R.M., Chen, C., Meng, Z.G., Li, L.G. and Chen, J.W. 2023. Exogenous abscisic acid prolongs the dormancy of recalcitrant seed of Panax notoginseng. Frontiers in plant science, 14: 1054736.

Wei, B., Hou, K., Zhang, H., Wang, X. and Wu, W. 2019. Integrating transcriptomics and metabolomics to studies key metabolism, pathways and candidate genes associated with drought-tolerance in *Carthamus tinctorius* L. under drought stress. Industrial crops and products, 151: 112465.

Weiss, E.A. 1971. Castor, Sesame and Safflower. Barnes and Noble, Inc, New York, Pp. 529-744.

Weiss, E.A. 1983. Oilseed crops. Safflower. Longman Group Limited, Longman House, London, UK, Pp. 216-281.

Weiss, E.A. 2000. Oilseed Crops. 2nd Edition. Blackwell Science, Oxford.

White, P.J. 2007. Fatty acids in oilseeds (vegetable oils). InFatty acids in foods and their health implications. CRC Press, Pp. 241-276.

Wise, R.R., Olson, A.J., Schrader, S.M. and Sharkey, T.D. 2004. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in fi eld-grown Pima cotton plants at high temperature. Plant, Cell & Environment, 27: 717-724.

Xiong, L., Lee, H., Ishitani, M. and Zhu, J.K. 2002. Regulation of osmotic stress-responsive gene expression by the LOS6/ABA1 locus in Arabidopsis. Journal of Biological Chemistry, 277: 8588-8596.

Yan, D., Duermeyer, L., Leoveanu, C. and Nambara, E. 2014. The functions of the endosperm during seed germination. Plant and Cell Physiology, 55: 1521-1533.

Yin, H., Chen, Q. and Yi, M. 2008. Effects of short-term heat stress on oxidative damage and responses of antioxidant system in Lilium longiflorum. Plant Growth Regulation, 54: 45-54.

Yin, L., Colman, B.P., McGill, B.M., Wright, J.P. and Bernhardt, E.S. 2012. Effects of Silver Nanoparticle Exposure on Germination and Early Growth of Eleven Wetland Plants. PLoS ONE, 7(10): e47674.

Yiu, J.C., Juang, L.D., Fang, D.Y., Liu, C.W. and Wu, S.J. 2009. Exogenous putrescine reduces flooding-induced oxidative damage by increasing the antioxidant properties of Welsh onion. Scientia Horticulturae, 120(3): 306-14.

Yoshida, S. and Uemura, M. 1989. Alterations of plasma membranes related to cold acclimation of plants. Low temperature stress physiology in crops. *In*: Paul HL (Ed.), CRC Press. Boca Raton, FL, Pp. 41-51.

Young, L.W., Wilen, R.W. and Bonham-Smith, P.C. 2004. High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro-and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production. Journal of experimental botany, 55(396): 485-495.

Yu, X., Li, A. and Li, W. 2015. How membranes organize during seed germination: three patterns of dynamic lipid remodelling define chilling resistance and affect plastid biogenesis. Plant, Cell & Environment, 38: 1391-1403.

Yunzhou, H. 1997. Appraisal of corolla. Proceedings of the 4th International Safflower Conference, Bari, Italy.

Zafari, M., Ebadi, A., Sedghi, M. and Jahanbakhsh, S. 2020. Alleviating effect of 24-epibrassinolide on seed oil content and fatty acid

composition under drought stress in safflower. Journal of Food Composition and Analysis, 92: 103544.

Zari, H., Babak, P. and Asad, R. 2015. The effect of priming with nano-sliver on agronomic traits of safflower cultivars. Journal of Essential Oil-Bearing Plants, 18(5): 1148-1156.

Zhang, G.L., Chen, L.Y., Zhang, S.T., Zheng, H. and Liu, G.H. 2009. Effects of high temperature stress on microscopic and ultrastructural characteristics of mesophyll cells in flag leaves of rice. Rice Science, 16: 65-71.

Zhang, X. and Ervin, E.H. 2004. Cytokinin-containing seaweed and humic acid extracts associated with creeping bentgrass leaf cytokinins and drought resistance. Crop Science, 44: 1737-1745.

Zhang, Y., Song, X., Yang, G., Li, Z., Lu, H., Kong, X., Eneji, A.E. and Dong, H. 2015. Physiological and molecular adjustment of cotton to waterlogging at peak-flowering in relation to growth and yield. Field Crops Research, 179: 164-172.

Zhang, G., Yang, J., Chen, X., Zhao, D., Zhou, X., Zhang, Y., Wang, X. and Zhao, J. 2021. Phospholipase D-and phosphatidic acid-mediated phospholipid metabolism and signaling modulate symbiotic interaction and nodulation in soybean (*Glycine max*). The Plant Journal. 106: 142-58.

Zhao, S., Xu, X., Wei, D., Lin, X., Qiu, S., Ciampitti, I. and He, P. 2020. Soybean yield, nutrient uptake and stoichiometry under different climate regions of northeast China. Scientific reports, 10(1): p.8431.

Zhong, P., Liu, J., Wang, J. and Chang, B. 2018. Physiological responses and cold resistance evaluation of peanut under low-temperature stress. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 32: 1195-1202.

Zohary, D. and M. Hopf. 2000. Domestication of plants in the old world. 3rd Edition. Oxford University Press, U.K.

Zolfaghari Gheshlaghi, M., Pasari, B., Shams, K., Rokhzadi, A. and Mohammadi, K. 2019. The effect of micronutrient foliar application on yield, seed quality and some biochemical traits of soybean cultivars under drought stress. Journal of Plant Nutrition, 42(20): 2715-2730.

Zribi, W., Aragüés, R., Medina, E. and Faci, J.M. 2015. Efficiency of inorganic and organic mulching materials for soil evaporation control. Soil and Tillage Research, 148: 40-45.

Zulfiqar, F. and Ashraf, M. 2023. Proline alleviates abiotic stress induced oxidative stress in plants. Journal of Plant Growth Regulation, 42(8): 4629-4651.


فصل سوم
سویا

۳-۱-کلیات

سویا با نام علمی *Glycine max* (L.) Merril یک گیاه روغنی از تیره *Leguminosae* می‌باشد. مبدا تولید این گیاه آسیای شرقی است. سویا از حبوبات با ارزش اقتصادی بالا بوده و دانه آن سرشار از پروتئین (حدود ۴۰ درصد) و روغن (حدود ۲۰ درصد) می‌باشد. سویا هزاران سال است که به‌عنوان یک محصول غذایی در چین و سایر کشورهای آسیای شرقی و جنوب شرقی کشت می‌شود و سهم مهمی از رژیم غذایی رایج در این مناطق را تشکیل می‌دهد (کوبر و همکاران، ۲۰۱۰).

امروزه ایالات متحده آمریکا، برزیل، آرژانتین و چین بیشترین میزان تولید سویا در جهان را به خود اختصاص داده‌اند و در مجموع بیش از ۸۰ درصد از سویای جهان را تولید می‌کنند. در سال زراعی ۱۴۰۳ سطح زیر کشت سویا در ایران ۲۵۹۴۰ هکتار بود و استان‌های گلستان، اردبیل و مازندارن به‌ترتیب بیشترین سطح زیر کشت را داشتند. سویا در درجه اول یک گیاه صنعتی است که برای تولید روغن و پروتئین کشت می‌شود. باوجود محتوای روغن نسبتاً کم دانه، دانه‌های سویا یکی از بزرگترین منابع روغن خوراکی هستند و تقریباً ۵۰ درصد از کل تولید دانه‌های روغنی جهان را تشکیل می‌دهند.

کشت سویا، پروتئین و روغن گیاهی بیشتری نسبت به بسیاری از دانه‌های روغنی فراهم می‌کند. هر ۱۰۰ گرم دانه سویا دارای ۴۴۶ کیلوکالری انرژی، ۳۶/۵ گرم پروتئین، ۳۰/۲ گرم کربوهیدرات، ۱۹/۹ گرم چربی، ۹/۳ گرم فیبر، ۳۷۷ میلی‌گرم کلسیم، ۷۰۴ میلی گرم فسفر و ۱۵/۷ میلی گرم آهن است (خدار و همکاران، ۲۰۰۸). امروزه سویا به‌دلیل داشتن مواد مغذی ازجمله فسفولیپیدها، ساپونین‌ها، ایزوفلاون‌ها، الیگوساکاریدها و الیاف

خوراکی مورد توجه بیشتری قرار گرفته است. ایزوفلاون‌های سویا دارای نقش ضد سرطانی وآنتی‌اکسیدانی هستند و تأثیر مثبتی بر عروق قلبی و مغزی دارند (لویی، ۲۰۰۴).

سویا نقش مهمی در بهبود حاصلخیزی خاک از طریق تثبیت بیولوژیکی نیتروژن دارد. این گیاه می‌تواند ۵۰ تا ۶۰ درصد نیتروژن مورد نیاز خود را به‌وسیله تثبیت بیولوژیکی نیتروژن تأمین کند (سالواگوتی و همکاران، ۲۰۰۸). درشرایط مناسب، همزیستی سویا با باکتری ریزوبیوم[1] می‌تواند باعث تثبت حدود ۳۰۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار شود (کیسر و لی، ۱۹۹۲).

سویا به‌عنوان یک گیاه مکمل خوراکی با پروتئین بالا جهت تغذیه دام استفاده می‌شود. با هر تن روغن خام سویا، تقریباً ۴/۵ تن کنجاله روغن سویا با محتوای پروتئین حدود ۴۴ درصد تولید می‌شود. به ازای هر تن سویای فرآوری شده، ارزش تجاری کنجاله به‌دست آمده معمولاً بیشتر از روغن است. بنابراین، کنجاله روغن سویا را نمی‌توان محصول جانبی تولید روغن در نظر گرفت (پستانا کالسا و همکاران، ۲۰۱۲).

۳-۲- گیاه‌شناسی

سویا گیاهی یک‌ساله، خودکشن مخصوص مناطق گرمسیری و نیمه‌گرمسیری می‌باشد و شباهت زیادی به لوبیا دارد. این گیاه یک‌ساله بوده و دارای ریشه‌های راست، عمیق و انشعابات جانبی زیادی است که روی آن‌ها غده‌ها یا گره‌های تثبیت‌کننده نیتروژن قرار دارد. ساقه سویا معمولاً راست است و تعداد انشعابات آن بسته به گونه گیاهی متفاوت می‌باشد. ارتفاع ساقه بین ۴۰ تا ۲۰۰ سانتی‌متر بوده و پوشیده از کرک است. کرک‌ها به رنگ قهوه‌ای، خاکستری و کوتاه هستند. برگ‌ها روی ساقه به‌طور متناوب قرار گرفته و هر برگ مرکب معمولاً از سه برگچه نسبتاً بزرگ تشکیل شده است. برگ مرکب سویا روی یک دم‌برگ بلند قرار دارد. گل سویا به‌صورت خوشه کوچکی می‌باشد که از محل محور برگ بوجود می‌آید. هر خوشه از ۳ تا ۵ گل تشکیل شده است و تعداد زیادی از

1- Soybean–*Bradyrhizobium*

این گل‌ها، قبل از میوه‌دهی ریزش می‌کنند. گل‌ها به رنگ سفید یا ارغوانی هستند که رنگ ارغوانی از نظر ژنتیکی به سفید غالب است. همچنین هر گل سویا ۶ تا ۷ میلی‌متر طول دارد. هر گل از ۵ کاسبرگ، ۵ گلبرگ، ۱۰ پرچم و ۱ مادگی تشکیل شده است. میوه به‌صورت غلاف می‌باشد که معمولاً دارای ۲ تا ۳ بذر است. بعضی از ارقام تا ۵ بذر هم ممکن است داشته باشند (پرسل و همکاران، ۲۰۱۴).

سویا از نظر تیپ رشدی به سه نوع رشد نامحدود[1]، محدود[2] و نیمه‌محدود[3] تقسیم می‌شود. تیپ‌های رشد نامحدود، هنگامی شروع به گل دادن می‌کنند که هنوز نیمی از گره‌های ساقه اصلی تشکیل نشده‌اند. بنابراین تکامل اندام‌های رویشی و زایشی گیاه در بخش قابل توجهی از دوره رشد هم‌زمان انجام می‌گیرد. در این تیپ تشکیل غلاف و دانه از قسمت پایین بوته آغاز می‌شود و هم‌زمان با تشکیل گره‌های جدید در راس ساقه، به‌طرف بالا ادامه می‌یابد. در نوع رشد محدود گل‌دهی هنگامی آغاز می‌شود که گره انتهایی ساقه اصلی تشکیل شده و یا در آستانه تشکیل شدن باشد. تکامل غلاف و دانه در سراسر طول یک بوته به‌طور همزمان صورت می‌گیرد. در تیپ نیمه‌محدود گل‌دهی هنگامی شروع می‌شود که همانند تیپ رشد نامحدود نیمی از گره‌های ساقه اصلی تشکیل شده باشد. ولی رشد اصلی در این تیپ زودتر از تیپ رشد نامحدود پایان می‌یابد (تاناکا و شیرایوا، ۲۰۰۹) .

بذر سویا هنگامی که حدود ۵۰ درصد وزن خود آب جذب کند، شروع به جوانه‌زنی می‌کند (شکل ۳-۱). ریشه‌چه اولین بخشی است که از بذر خارج می‌شود سپس هیپوکوتیل یا ساقه‌چه به‌سمت سطح خاک رشد می‌کند. این مرحله از رشد رویشی تحت تأثیر عوامل محیطی گوناگون مانند شوری و خشکی قرار می‌گیرد. به‌طور متوسط این دوره بین ۷ تا ۱۲ روز طول می‌کشد.

1- Indeterminate
2- Determinate
3- Semi-Determinate



شکل ۳-۱- بذر در حال جوانه‌زنی سویا (VE)

مرحله گیاهچه: این مرحله هنگامی آغاز می‌شود که برگ‌های اولیه لپه‌ای کاملاً گسترش یافته باشند (شکل ۳-۲). این برگ‌های لپه‌ای وظیفه تأمین غذای گیاهچه را بر عهده دارند. تقریباً ۷۰ درصد از وزن خشک لپه‌ها صرف تغذیه گیاهچه جوان در این مرحله می‌شود.



شکل ۳-۲- مرحله رشد لپه‌ای سویا (VC)

مرحله سه برگچه اول (V_1): در این مرحله اولین برگ‌های مرکب سه برگچه‌ای کاملاً ظاهر و باز شده‌اند (شکل ۳-۲).



شکل ۳-۳- مرحله رشد سه برگچه اول و دوم سویا (V1 & V2)

مرحله سه برگچه دوم (V_2): در این مرحله روی ساقه اصلی سه گره با دو برگچه نسبتاً توسعه یافته قابل مشاهده است (شکل ۳-۳). تثبیت نیتروژن در این مرحله به‌صورت فعال انجام می‌گیرد. گره‌هایی که به رنگ صورتی یا قرمز هستند، در تثبیت نیتروژن نقش ایفا می‌کنند. گره‌های سفید و سبز کارآیی چندانی در تثبیت نیتروژن ندارند. در این مرحله از رشد گیاه، ریشه‌های جانبی به‌سرعت گسترش می‌یابند.

مرحله سه برگچه سوم تا پنجم (V_3-V_5): در مرحله V_3 چهار گره با سه برگچه سوم و در مرحله V_5، شش گره با سه برگچه پنجم توسعه یافته و روی ساقه اصلی قابل مشاهده هستند (شکل ۳-۴). در این مرحله تولید شاخه‌های جانبی نیز انجام می‌گیرد. البته تعداد شاخه‌های جانبی تحت تأثیر عوامل زراعی مانند فاصله ردیف‌های کاشت، رقم و تراکم کاشت قرار می‌گیرد. مرحله V_5 یک هفته تا ده روز مانده به مرحله گل‌دهی است.



شکل ۳-٤- مرحله سه برگچه سوم تا پنجم سویا (V3-V5)

مرحله سه برگچه ششم (V6): روی ساقه اصلی هفت گره با برگچه‌های نسبتاً توسعه یافته قابل مشاهده است. با خاتمه این مرحله، گل‌دهی گیاه آغاز می‌شود.

مراحل زایشی:

مرحله شروع گل‌دهی (R1): این مرحله، اولین مرحله زایشی است که حدود هفت روز طول می‌کشد. در این مرحله حداقل یک گل روی ساقه اصلی بوته وجود دارد. گل‌دهی سویا معمولاً از گره سوم تا گره ششم ساقه اصلی آغاز می‌شود (شکل ۳-۵).



شکل ۳-۵- مرحله شروع گلدهی سویا (R1)

مرحله گل‌دهی کامل (R_2): در این مرحله یک گل باز شده در یکی از دو گره فوقانی ساقه اصلی قابل مشاهده است. ارتفاع بوته گیاه سویا در این مرحله به حدود ۵۰ درصد ارتفاع نهایی خود می‌رسد. تجمع بسیار سریع عناصر نیتروژن، فسفر و پتاسیم و همچنین ماده خشک در این مرحله اتفاق می‌افتد. ظهور گل‌های جدید روی بوته گیاه سویا از مرحله R_3 تا R_5 ادامه پیدا می‌کند.

مرحله شروع نمو نیام (R_3): نیام‌ها در یکی از چهار گره فوقانی دارای برگ‌های کاملاً توسعه یافته قابل مشاهده هستند (شکل ۳-۶). تنش‌های محیطی مانند شوری خاک، دمای زیاد یا کمبود رطوبت در این مرحله می‌تواند محصول را از طریق تحت تأثیر قرار دادن تعداد کل نیام، تعداد دانه در نیام و اندازه دانه کاهش دهد.



شکل ۳-٦- مرحله شروع نمو نیام در سویا (R3).

مرحله تکمیل رشد نیام (R4): در این مرحله رشد نیام‌ها سریع بوده و وزن خشک آن‌ها افزایش می‌یابد و بحرانی‌ترین مرحله برای محصول دانه سویا به حساب می‌آید. در این مرحله حداقل طول نیام یکی از ۴ گره فوقانی ساقه اصلی به ۲ سانتی‌متر می‌رسد. کاهش محصول در این مرحله بیشتر ناشی از کاهش تعداد نیام است.

مرحله شروع تشکیل دانه (R_5): در این مرحله هر گونه تنش می‌تواند از راه کاهش تعداد دانه در نیام یا وزن دانه باعث کاهش محصول گردد. در اواسط این مرحله گیاه سویا به حداکثر ارتفاع، تعداد گره روی ساقه اصلی و سطح برگ می‌رسد. پایان این مرحله

مصادف با به اوج رسیدن تجمع مواد غذایی در برگ‌ها و سپس شروع انتقال مجدد آن‌ها به دانه‌های در حال رشد است (شکل ۳-۷).



شکل ۳-۷- مرحله شروع تشکیل دانه سویا (R5).

مرحله تکمیل دانه‌بندی (R6): در این مرحله رشد دانه‌ها بسیار سریع بوده و وزن نیام‌ها به حداکثر مقدار خود می‌رسد. زرد شدن برگ‌ها شروع شده و برگ‌های مرکب از گره‌های پایین ساقه ریزش می‌کنند (شکل ۳-۸).



شکل ۳-۸- مرحله تکمیل دانه‌بندی سویا (R6)

مرحله آغاز رسیدگی دانه (R7): این مرحله با قهوه‌ای شدن رنگ حداقل یک نیام روی ساقه اصلی آغاز می‌شود. دانه‌ها در هنگام رسیدگی فیزیولوژیک، رطوبت بالایی دارند. پس از این مرحله تنش‌ها هیچ تأثیری بر محصول دانه سویا ندارند، مگر این‌که نیام‌ها ریزش یافته یا دانه‌های داخل نیام‌ها ریزش کنند.

مرحله رسیدگی کامل (R8): در این مرحله ۹۵ درصد از نیام‌های روی بوته به رنگ قهوه‌ای در آمده و تنها حدود ۵ تا ۱۰ روز هوای خشک نیاز است تا دانه‌های سویا به رطوبت کمتر از ۱۵ درصد برسند. اگر دانه‌های سویا برای مدت طولانی نگه داشته شوند، هنگام برداشت بایستی رطوبت آن‌ها کمتر از ۱۳ درصد باشد. در مناطق خشک با دمای بالا که دانه‌ها رطوبت خود را سریع‌تر از دست می‌دهند، بایستی برای جلوگیری از ریزش آن‌ها برداشت زودتر انجام گیرد.

۳-۳- اکولوژی

سویا از تحمل نسبی در برابر خشکی برخوردار است. طول دوره رشد رویشی این گیاه که بسته به رقم ۳ تا ۴ ماه طول می‌کشد به حداقل ۴۰۰ میلی‌متر بارندگی با توزیع مناسب نیاز دارد (کیانی، ۱۳۸۹). تأمین رطوبت بالا در زمان جوانه‌زنی، گل‌دهی و غلاف‌دهی ضروری است. برای کشت دیم مناطقی که دارای عرض‌های جغرافیایی بالا و هوای خنک یا نواحی با طول فصل رشد کوتاه، واریته‌های زودرس سویا توصیه می‌شوند (رزمی، ۱۴۰۱). در زمان رسیدگی دانه، این گیاه به هوای خشک نیاز دارد. سویا در شرایط گرم و مرطوب به‌خوبی رشد می‌کند. برای جوانه‌زنی بهینه دمای خاک باید بالای ۱۵ درجه سانتی‌گراد و برای رشد رویشی و زایشی ۲۰ تا ۲۵ درجه سانتی‌گراد باشد. سویا می‌تواند در دامنه گسترده‌ای از خاک‌ها رشد کند ولی در خاک‌های شنی، لومی رسی و خاک‌های آبرفتی با حاصلخیزی خوب بهترین رشد را دارد. برای رشد مناسب، خاک باید زهکشی مناسبی داشته باشد. همچنین حاصل‌خیز و غنی از کلسیم بوده و در محدوده اسیدیته pH = ۵/۶-۷ قرار بگیرد. سویا در ارتفاع بین صفر تا ۲۰۰۰ متر بالاتر از سطح آب‌های آزاد به‌خوبی کشت و کار می‌شود.

۳-٤- فیزیولوژی

سویا یک کالای کلیدی جهانی و محصول دانه روغنی پیشرو در جهان است. این محصول بخش جدایی‌ناپذیری از محصولات غذایی، خوراک دام و صنعتی است. در مقایسه با دانه‌های ذرت که عمدتاً نشاسته هستند، سویا به عنوان یک جزء مهم پروتئین و روغن برای خوراک دام و مصرف انسان می‌باشد. سویا بیش از ۶۰ درصد از مصرف جهانی روغن نباتی و پروتئین را تشکیل می‌دهد و از نظر حجم چهارمین محصول زراعی بزرگ است (وزارت کشاورزی ایالات متحده، سرویس تحقیقات کشاورزی[1] (۲۰۱۹)).

یافته‌های تحقیقات نشان می‌دهد همبستگی مثبت بین فتوسنتز و عملکرد سویا وجود دارد. طبق تعریف مانتیث، عملکرد گیاه در یک مکان مشخص محصول میزان تابش فعال فتوسنتزی و راندمان نور برخوردی (εi)، مقدار تبدیل PAR دریافت شده به بیوماس (εc) و راندمان تسهیم بیوماس به دانه (εp) که شاخص برداشت نیز نامیده می‌شود می‌باشد. کانوپی ارقام جدید سویا در حدود ۹۰ درصد نور برخوردی را جذب می‌کنند و راندمان تسهیم آن به سمت دانه حدود ۹۰ درصد می‌باشد. بنابراین در زمینه دریافت و تسهیم جای کمی برای افزایش و بهبود وجود دارد. در مورد راندمان دریافت نور اگر طول فصل رشد بیشتر گردد این شاخص نیز افزایش می‌یابد ولی در برخی مناطق شرایط نامساعد جوی از جمله خشکی یا دما این کار را محدود می‌کند. بنابراین اصلاح گیاهانی مقاوم به خشکی و دمای انتهای فصل می‌تواند در این زمینه کمک کند. در غیاب افزایش طول فصل رشد، تنها مورد قابل بهبود، بهبود راندمان تبدیل به بیوماس می‌باشد (ژو و همکاران، ۲۰۱۰).

پژوهش‌های اخیر نشان می‌دهد که راندمان تبدیل انرژی در سویا و دیگر گیاهان سه کربنه از نظر تئوریک در دمای ۳۰ درجه سانتی‌گراد و غلظت کنونی CO_2 از ۴/۱ تا ۴/۶ درصد متغیر است. مطالعات اخیر در زمینه افزایش راندمان تبدیل نشان می‌دهد که پتانسیل

1- U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service (USDA)

عملکرد می‌تواند از این طریق تا ۵۰ درصد افزایش یابد (ژو و همکاران، ۲۰۱۰). یکی از مهم‌ترین عوامل برای افزایش سرعت فتوسنتز در سویا بهبود ویژگی های مربوط به افزایش فعالیت آنزیم روبیسکو است که یکی از مهم‌ترین آنزیم‌های دخیل در فتوسنتز در گیاهان سه کربنه می‌باشد. از راهکارهای افزایش فتوسنتز افزایش میل ترکیبی آنزیم روبیسکو با دی اکسید کربن در مقایسه با اکسیژن می‌باشد. درنتیجه کاهش میزان تنفس نوری باعث افزایش راندمان فتوسنتز می‌شود.

۳-۵- تنش کمبود آب

تنش کمبود آب یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده عملکرد در گیاهان است (لورتو و سنتریتو، ۲۰۰۸). این تنش باعث جلوگیری از تقسیم و رشد سلولی می‌شود (پراساد و همکاران، ۲۰۰۸). در شرایط خشکی روزنه‌های برگ بسته شده و با کاهش جریان دی‌اکسید کربن به درون سلول‌های مزوفیل فتوسنتز دچار افت شدید می‌شود (آروه و همکاران، ۲۰۱۱). در ادامه توقف بازسازی ریبولوز ۱و ۵- بیس فسفات، کاهش میزان پروتئین و فعالیت آنزیم روبیسکو و بازداری از واکنش فسفریلاسیون نوری و ساخت ATP رخ داده و در نهایت عملکرد دانه را به‌طور معنی‌داری متاثر نموده و کاهش می‌دهد (برتولی و همکاران، ۲۰۱۲). تنش کمبود آب همچنین دسترسی گیاه به نیتروژن، توانایی جذب نیتروژن و نیز فعالیت آنزیم‌های تثبیت‌کننده نیتروژن ازجمله نیترات ردوکتاز و گلوتأمین سنتتاز را کاهش می‌دهد (آریا و همکاران، ۲۰۱۰). چون ظرفیت فتوسنتزی گیاه با میزان نیتروژن موجود در برگ در ارتباط است، بنابراین کاهش میزان فتوسنتز و رشد گیاه در اثر تنش کم‌آبی می‌تواند به‌دلیل کاهش میزان نیتروژن برگ و همچنین کاهش میزان دسترسی گیاه به این عنصر باشد (پرساد و همکاران، ۲۰۰۸). اثرات تنش کم‌آبی بر فرایندهای فیزیولوژیک گیاه ازجمله تأثیر بر رشد (زلاتیو و لیدون، ۲۰۱۲)، بیان ژن (بارگاوا و سوانت، ۲۰۱۳)، مسیرهای سیگنالی (چاوس و همکاران، ۲۰۰۳)، فتوسنتز (پینهیرو و چاوس، ۲۰۱۱) و تنفس میتوکندریایی (گالی و همکاران، ۲۰۱۰) به‌طور گسترده مطالعه شده است.

در شرایط تنش کم‌آبی، محتوای نسبی آب برگ در گیاه سویا از دست رفته و این فرایند باعث پژمردگی و افتادگی برگ‌ها، کاهش پتانسیل آب سلولی و فشار تورمی می‌شود (ژانگ و همکاران، ۲۰۲۰). اگر گیاه برای مدت زمان زیادی در این شرایط قرار بگیرد، آسیب غیرقابل برگشت به بافت‌های آن وارد می‌گردد که در نهایت باعث از بین رفتن کل گیاه خواهد شد (شن و همکاران، ۲۰۱۷).

۳-۵-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

بیشترین اثر تنش کمبود آب روی محصول نهایی سویا درصورتی خواهد بود که تنش در دو مرحله جوانه‌زنی و گل‌دهی رخ دهد. بذر سویا برای شروع جوانه‌زنی باید حداقل ۵۰ درصد وزن خود آب جذب کند و مقدار بیشتری از این آب برای سبز شدن در سطح خاک مورد نیاز است. ساختار سیستم ریشه‌ای می‌تواند بر رشد گیاهچه سویا در شرایط کم‌آبی تأثیر بگذارد زیرا نقش به‌سزایی در فرایند جذب آب از خاک دارد. کاهش میزان رطوب در خاک در زمان جوانه‌زنی باعث سبز شدن غیریکنواخت گیاه می‌شود. بنابراین، در مناطق خشک بایستی عمق کاشت را در حدود ۱/۵ سانتی‌متر در نظر گرفت (کو و همکاران، ۲۰۱۳). نتیجه تحقیقات کاکاتی و همکاران (۲۰۲۲) نشان داد که جوانه‌زنی سویا به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر تنش آبی قرار می‌گیرد و با افزایش شدت تنش آبی، درصد جوانه‌زنی کاهش می‌یابد.

۳-۵-۲- مرحله رشد رویشی

میزان تحمل سویا به تنش کمبود آب در مراحل رویشی بیشتر از سایر مراحل است. کمبود آب در این مرحله رشد ساقه را بیشتر از ریشه کاهش می‌دهد. در این شرایط توانایی ریشه برای جذب آب از اعماق خاک افزایش می‌یابد. کاشت زود هنگام برای کاهش اثرات نامطلوب تنش کمبود آب می‌تواند مناسب باشد. چون گیاهان ریشه‌های عمیق‌تری برای استخراج رطوبت از اعماق خاک خواهند داشت و این موضوع باعث رشد رویشی بیشتر گیاه می‌شود (چون و همکاران، ۲۰۲۱). استاتون (۲۰۲۰) نشان داد گیاهان

سویا که زودتر کاشته شده بودند نسبت به گیاهانی که کشت دیرتری داشتند، تنش خشکی و دمای بالا را بهتر تحمل کردند.

۳-۵-۳- مرحله گل‌دهی

حساس‌ترین مرحله رشدی سویا به تنش کمبود آب مرحله گل‌دهی و اوایل غلاف‌بندی می‌باشد. پودل و همکاران (۲۰۲۳) گزارش کردند که تنش کمبود آب در مرحله گل‌دهی سویا باعث کاهش ۱۷ درصد در جوانه‌زنی گرده‌ها می‌شود. همچنین کمبود آب در این مراحل (R_1-R_8) با تأثیر بر باروری گرده، اندازه مخزن‌ها و اجزای عملکرد (تعداد دانه در هر غلاف و شاخه) را به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر قرار می‌دهد.

۳-۵-٤- مرحله پرشدن دانه

وزن دانه یکی از اجزای مهم عملکرد سویا می‌باشد که توسط سرعت و مدت پرشدن دانه تعیین می‌شود. سرعت پرشدن بیشتر تحت تأثیر ژنوتیپ قرار می‌گیرد، ولی مدت پرشدن دانه تحت تأثیر عوامل محیطی است. بروز تنش کمبود آب در مرحله گل‌دهی و تشکیل دانه دوره پر شدن دانه را به‌طور معمول ۱۰ تا ۱۱ روز کوتاه‌تر می‌کند. این امر باعث تسریع پیری، کاهش وزن و عملکرد دانه می‌شود (برویدان و اگلی، ۲۰۰۳).

۳-۵-۵- تولید و کیفیت بذر

رخ‌داد کمبود آب در مناطق تولید بذر سویا طی دوره‌های تشکیل و پرشدن دانه، سبب کاهش عملکرد و کیفیت بذر می‌شود. عوامل محیطی ازجمله خاک و دمای محیط، رطوبت نسبی و بارندگی در طول دوره پرشدن و رسیدن دانه، عملیات زراعی در دوره رشد و نمو گیاه مادری از کاشت تا برداشت و همچنین پس از برداشت بر کیفیت بذر تأثیر می‌گذارند (دورنبوس، ۲۰۰۲). شرایط نامناسب محیطی ازجمله رطوبت در دسترس خاک، دما و رطوبت نسبی هوا در طول دوره رشد و نمو دانه در مزرعه می‌تواند سبب کاهش جوانه‌زنی و قدرت بذر سویا گردد (ایگلی و همکاران، ۲۰۰۵؛ خلیل و همکاران، ۲۰۱۰). میزان رطوبت موجود در زمان تشکیل و نمو دانه و وقوع تنش کمبود آب در زمان رسیدگی دانه با تغییر در بافت‌های مادری اطراف بذر می‌تواند بر قابلیت جوانه‌زنی بذر اثر

بگذارد. قاسمی و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند که کمبود آب در طول دوره پرشدن دانه سبب کاهش معنی‌دار کیفیت بذر سویا گردید. مرتضوی و همکاران (۱۳۹۶) نیز نشان دادند که بروز تنش خشکی در مرحله شکل‌گیری بذر باعث کاهش ۱۰ درصد جوانه‌زنی نسبت به تیمارهای شاهد گردید. سکیا و یانو (۲۰۰۲) گزارش کردند که وقوع کمبود آب پس از رسیدگی فیزیولوژیکی و در زمان پیش از برداشت، باعث کاهش جوانه‌زنی و قدرت بذر نیام‌داران شده و در طی دوره تکامل بذر به‌طور معمول مانع تکامل بذرها و درنتیجه کوچک‌تر شدن بذرهای برداشت شده می‌گردد. همچنین گالش و بیات (۲۰۰۶) گزارش کردند که وقوع تنش کمبود آب در گیاه مادری هم‌زمان با تشکیل دانه باعث ایجاد بذرهای چروکیده و کوچک می‌شود و قدرت بذر و عملکرد گیاهان حاصل را کاهش می‌دهد. قاسمی گلعذانی و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند با تعویق آبیاری گیاه مادری سویا در مراحل مختلف رسیدگی بذر، درصد و سرعت جوانه‌زنی و وزن خشک گیاهچه‌ها کاهش می‌یابند.

۳-۵-٦- کمیت و کیفیت روغن

درصد روغن دانه سویا تحت تأثیر ویژگی‌های ژنتیکی رقم است. چون منشأ تولید روغن از ترکیبات حاصل از فرایند فتوسنتز (قندها) بوده و این فرایند در شرایط وقوع تنش کمبود آب در مراحل بحرانی رشد، به‌شدت کاهش می‌یابد، بنابراین خشکی باعث کاهش درصد روغن دانه از راه کاهش عملکرد دانه می‌شود (اودا و همکاران، ۲۰۰۸). تنش کمبود آب روی کیفیت روغن نیز تأثیر می‌گذارد. کویی و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند که تحت تنش کمبود آب محتوای اولئیک‌اسید دانه سویا کاهش یافته و مقدار لینولئیک‌اسید و لینولنیک‌اسید افزایش می‌یابد.

۳-۵-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب

تولید سویا در کشور طی سال‌های اخیر به‌شدت تحت تأثیر تنش کمبود آب قرار گرفته است، به‌گونه‌ای که این تنش یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده عملکرد و پایداری تولید این محصول محسوب می‌شود. شدت تأثیر تنش خشکی بر عملکرد سویا به

مرحله رشدی گیاه بستگی دارد و گزارش شده است که کمبود آب می‌تواند موجب کاهش ۹ تا ۸۸ درصدی عملکرد دانه شود (اک و همکاران، ۱۹۸۷). علاوه‌بر این، تغییرات اقلیمی از طریق افزایش دما، کاهش بارندگی مؤثر و افزایش فراوانی دوره‌های خشکی، این شرایط را تشدید کرده و ضرورت اتخاذ راهکارهای مدیریتی و اصلاحی کارآمد را بیش از پیش آشکار ساخته است.

برای مقابله با تنش کمبود آب در سویا، رویکردهای مرسوم اصلاح نباتات در کنار روش‌های ژنومی نوین و ابزارهای بیوانفورماتیک به‌منظور درک مکانیسم‌های تحمل به خشکی مورد استفاده قرار می‌گیرند. یکی از راهبردهای مؤثر در این زمینه، انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی بر اساس صفات فیزیولوژیکی و ریخت‌شناسی، با بهره‌گیری از اطلاعات ژنومی، می‌باشد. در میان ویژگی‌های مورد توجه، ساختار و گسترش سیستم ریشه و نیز توانایی تثبیت نیتروژن در شرایط تنش کمبود آب، به‌طور گسترده برای شناسایی و انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی مورد استفاده قرار گرفته است.

با ورود به قرن بیست و یکم و در دسترس قرار گرفتن نقشه‌های ژنتیکی، شناسایی نواحی QTL[1] مرتبط با صفات مختلف و انتشار اطلاعات توالی ژنوم سویا، فرایندهای به‌نژادی این گیاه شتاب بیشتری یافته است. اگرچه نتایج برخی مطالعات نقشه‌برداری QTL از شفافیت کافی برخوردار نیست، اما توسعه نشانگرهای مولکولی متعدد نظیر SNP[2]ها و به‌کارگیری روش‌های نوینی مانند "Meta QTL" امکان استفاده مؤثر از این اطلاعات را در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر فراهم کرده و چشم‌اندازهای امیدوارکننده‌ای را برای اصلاح سویا ایجاد نموده است (واسیستا و همکاران، ۲۰۲۴).

شناسایی ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش خشکی، عوامل رونویسی کلیدی و توسعه سویای تراریخته، افق‌های جدیدی را برای افزایش تحمل به کم‌آبی فراهم ساخته است. در این

1 - Quantitative Trait Loci
2 - Single-nucleotide polymorphism

راستا، فاکتورهای رونویسی متعددی ازجملهDREBs [1]، ERFs [2]، ZIP [3]، WRKY و MYB در سویا شناسایی شده‌اند که در گونه‌های گیاهی مدل و زراعی، با بیش‌بیان آن‌ها، نقششان در پاسخ به تنش کم‌آبی مورد ارزیابی قرار گرفته است. باوجوداین، گزارش‌های مربوط به تولید سویای تراریخته با تحمل بالا به خشکی همچنان محدود است. ازجمله مطالعات انجام‌شده می‌توان به انتقال ژن P5CR و فاکتور رونویسی DREB1D از گیاه آرابیدوپسیس (*Arabidopsis thaliana*) و همچنین ژن NTR1 رمزکننده کربوکسیل‌متیل‌ترانسفراز جاسمونیک‌اسید از گونه *Brassica campestris* به سویا اشاره کرد که منجر به بهبود تحمل گیاه به شرایط کم‌آبی شده است (شاهن و همکاران، ۲۰۱۶).

در کنار رویکردهای ژنتیکی و مولکولی، مدیریت مزرعه نقش تعیین‌کننده‌ای در کاهش اثرات تنش خشکی بر عملکرد سویا دارد. تنظیم تاریخ کاشت متناسب با الگوی بارندگی، استفاده از روش‌های خاک‌ورزی حفاظتی، حفظ بقایای گیاهی در سطح خاک، افزایش ظرفیت نگهداری آب خاک و به‌کارگیری سامانه‌های آبیاری کارآمد ازجمله راهکارهایی هستند که می‌توانند با بهبود وضعیت رطوبتی خاک و کاهش تبخیر، تنش کم‌آبی را تعدیل کنند. همچنین، مدیریت تغذیه گیاهی به‌ویژه تأمین متعادل عناصر غذایی نظیر پتاسیم، فسفر و روی، نقش مهمی در حفظ فعالیت فتوسنتزی، تنظیم اسمزی و افزایش کارایی مصرف آب در گیاه سویا ایفا می‌کند (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹؛ تعز و همکاران، ۲۰۱۵؛ پاسیورا، ۲۰۰۷).

۳-۶- تنش شوری

تنش شوری یکی از عوامل محیطی بسیار مهم در کاهش عملکرد گیاهان در سراسر جهان می‌باشد که حدود ۲۰ درصد از زمین‌های کشاورزی زیر آبیاری را تحت تأثیر قرار داده است (سلواکومار و همکاران، ۲۰۱۴). تنش شوری به دو دلیل ایجاد می‌شود:

1 - Dehydration-Responsive Element-Binding Proteins
2 - Ethylene-Responsive Factors
3 - Zinc-Finger Proteins

۱- حاصل فعالیت‌های انسانی ازجمله استفاده بی‌رویه و نادرست از کودهای شیمیایی و آبیاری با آب شور در کشاورزی ۲- فرایندهای طبیعی ازجمله تغییرات آب و هوایی و تبخیر شدید آب‌ها بر اثر گرم شدن کره زمین. خاک‌های شور خاک‌هایی هستند که غلظت نمک‌های محلول در ناحیه ریشه تا حدی بالا باشد که مانع از رشد بهینه گیاه شود. املاح این خاک‌ها بیشتر از کلرورها، سولفات‌ها و گاهی هم نیترات‌ها تشکیل شده‌اند. برای تعیین درجه شوری از هدایت الکتریکی گل اشباع یا عصاره گل اشباع استفاده می‌شودکه رابطه نزدیکی با غلظت نمک‌ها دارد (مونز و تستر، ۲۰۰۸).

۳-٦-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

تنش شوری می‌تواند تمام مراحل رشد و نمو گیاه ازجمله جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه را تحت تأثیر قرار دهد. میزان جوانه‌زنی بذر در اکثر گیاهان بر اثر تنش شوری کاهش می یابد. جوانه‌زنی نقش تعیین‌کننده‌ای در استقرار مناسب گیاه دارد. اثر منفی شوری در خاکی با میزان رطوبت پایین در مقایسه با خاکی رطوبت بالا شدیدتر است. زیرا پتانسیل مکش منفی خاک و فشار اسمزی اثرات شوری را تشدید می‌کنند (کانکو وهمکاران، ۲۰۱۵). تنش شوری با کاهش پتانسیل آب در محیط رشد گیاهچه موجب کاهش سرعت و درصد جوانه‌زنی بذرها می‌شود. تنش شوری می‌تواند با ایجاد تنش‌های یونی، اسموتیکی و اکسیداتیو باعث کاهش قدرت گیاهچه‌های تولیدی شده و در نهایت عملکرد دانه در شرایط مزرعه با ضعیف شدن بوته‌ها، کاهش می‌یابد (آدم و همکاران، ۲۰۱۴؛ الوزی و همکاران، ۲۰۱۴). تادوانی و همکاران (۱۳۹۷) با بررسی اثرات تنش شوری بر صفات مرتبط با جوانه‌زنی گیاه سویا گزارش کردند که با افزایش شدت تنش شوری درصد جوانه‌زنی، سرعت جوانه‌زنی، طول ریشه‌چه، وزن تر و خشک ریشه‌چه، طول ساقه‌چه و وزن تر و خشک ساقه‌چه کاهش معنی‌داری نشان داد.

۳-٦-۲- مرحله رشد رویشی

اثرات تنش شوری روی اکثر گیاهان باتوجه به شرایط محیطی، نوع گیاه و رقم، مرحله رشدی گیاه و شدت تنش متغیر است. به‌طور کلی، اثرات مخرب شوری در گیاه به سه

دسته تقسیم می‌شوند: اولین اثر مخرب شوری مربوط به کاهش فشار اسمزی در محیط ریشه است. غلظت بالای نمک در خاک با کاهش پتانسیل آب گیاه موجب ایجاد تنش کم‌آبی در خواهد شد. دومین اثر شوری در گیاهان از بین بردن تعادل یونی مطلوب در آن‌ها است که این مورد به‌دلیل عدم توانایی گیاه در جذب عناصر غذایی ازجمله پتاسیم و کلسیم تحت شرایط غلظت زیاد سدیم در محیط اتفاق می‌افتد. آخرین تأثیر مخرب شوری بر گیاهان مربوط به تخریب ساختارهای سلولی توسط گونه‌های فعال اکسیژن حاصل از تنش اکسیداتیو تحت شرایط تنش شوری می‌باشد (مونز و تستر، ۲۰۰۸؛ یو و همکاران، ۲۰۱۵). در سویا جذب بیش از حد Na^+ در شرایط شور باعث کاهش جذب پتاسیم (K^+) می‌شود که تنظیم‌کننده حیاتی باز و بسته شدن روزنه‌ها و تبادلات گازی در فرایند فتوسنتز است. علاوه‌بر این، تنش شوری طولانی مدت منجر به از بین رفتن کلروفیل و زردی و کاهش محتوای رنگدانه‌های مختلف فتوسنتزی در سویا می‌گردد (سیمایی و همکاران، ۲۰۱۲).

تنش شوری در لگوم‌ها با تأثیر نامناسب بر رشد گیاه میزبان، باکتری‌های همزیست، پیشرفت همزیستی و نهایتا ظرفیت تثبیت نیتروژن، رشد و تولید محصول را محدود می‌کند. به‌طور کلی سه دلیل اصلی برای اثر منفی تنش شوری بر فرایند نیتروژن گزارش شده است: ۱- تأثیر بر فرایند آلودگی ریشه به‌وسیله ریزوبیوم همزیست ۲- تأثیر بر فرایند شکل‌گیری و تکامل گره‌ها و ۳- تأثیر مستقیم شوری بر فعالیت گره‌ها (آقاجانی و بشارتی، ۱۳۹۳). تنش شوری با محدود ساختن مراحل اولیه همزیستی بین گیاه سویا و باکتری، میزان گره‌بندی را کاهش می‌دهد. گزارش شده است که در شرایط تنش شوری به‌علت کاهش حجم تارهای کشنده سویا و کاهش میزان کلونی‌های باکتری در سطح ریشه، میزان گره‌بندی و در نهایت تثبیت نیتروژن به‌طور قابل توجهی کاهش می‌یابد (وانگ و همکاران، ۲۰۲۲).

۳-٦-۳- مرحله گل‌دهی

تنش شوری باعث تغییرات ریخت‌شناسی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاه می‌شود که در نهایت اثرات منفی بر مراحل زایشی گیاه و به دنبال آن عملکرد محصول نهایی دارد (حسن‌الزمان و همکاران، ۲۰۲۱). اثر اولیه تنش شوری کمبود آب است که یک عنصر حیاتی برای گل‌دهی و دانه‌بندی سویا می‌باشد. همچنین شوری می‌تواند باعث تسریع پیری اندام‌های زایشی شود.

۳-٦-٤- مرحله پرشدن دانه

شوری باعث کاهش عملکرد دانه در اکثر گیاهان می‌شود (مونز و گیلمن، ۲۰۱۵). واکنش گیاهان به سطوح مختلف تنش شوری یکسان نبوده و بسته به گونه گیاهی و رقم مورد کشت این واکنش متفاوت خواهد بود (فحد و همکاران، ۲۰۱۵). بنابراین، برای کمّی کردن اثر تنش شوری بر میزان عملکرد دانه باید برای هر گیاه حدی را تعیین کرد که از آن به بعد کاهش عملکرد آغاز می‌گردد. به‌طور کلی تولید لگوم‌ها در خاک‌های شور به‌علت عدم تشکیل گره‌های تثبیت‌کننده نیتروژن در ریشه و در نتیجه کندی رشد و نمو گیاه با کاهش مواجه می‌گردد (آنجوم، ۲۰۱۶). سویا برای رسیدن به عملکرد بالا باید بتواند در طول دوره رشد و نمو از همه عوامل تأثیرگذار در تولید ازجمله آب، عناصر غذایی، نور و دی‌اکسید کربن حداکثر استفاده را به‌عمل آورد. سرعت رشد دانه بین ارقام مختلف و شرایط محیطی گوناگون متفاوت است. این تفاوت در سرعت رشد دانه، به شرایط رشد و نمو گیاه در طول دوره گل‌دهی تا شروع دوره پرشدن دانه بستگی دارد (جانسون و همکاران، ۲۰۱۵). قاسمی و همکاران (۲۰۱۰) با مطالعه روی سویا گزارش کردند که شوری با کوتاه کردن طول دوره پرشدن دانه و تسریع رسیدگی دانه‌ها موجب کاهش وزن تک دانه شده و در نهایت افت عملکرد دانه را باعث می‌شود. دو و همکاران (۲۰۱۶) گزارش کردند که وزن تک دانه سویا در اثر تنش شوری کاهش می‌یابد. همچنین افت وزن دانه بر اثر تنش می‌تواند به‌دلیل کوتاه شدن دوره پرشدن دانه، زرد شدن برگ‌ها و ریزش آن‌ها تحت شرایط تنش شوری باشد که این عوامل درنهایت باعث

کاهش تولید و انتقال مواد فتوسنتزی به دانه‌ها می‌شود. فاروق و همکاران (۲۰۱۷) نیز در مطالعات خود روی گیاه سویا نشان دادند که افزایش شدت تنش شوری می‌تواند موجب ریزش نیام‌ها در سویا شده و در نتیجه سبب کاهش عملکرد دانه شود.

۳-٦-۵- تولید و کیفیت بذر

غلظت نمک بالاتر باعث ایجاد آسیب‌هایی ازجمله تنش شوری، از دست دادن آب، هموستاز[1] (حفظ شرایط پایدار) و عدم تعادل یونی می‌شود. از نظر ریخت‌شناسی نیز تنش شوری در گیاه سویا باعث کلروز، نکروز و سوزاندن برگ‌ها می‌شود. همه این آسیب‌ها در نهایت منجر به کاهش عملکرد و کیفیت بذر می‌گردد. اگر میزان شوری خاک بیش از ۵ دسی‌زیمنس بر متر باشد، عملکرد دانه سویا به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر قرار می‌گیرد. گزارش شده است که تنش شوری کیفیت و کمیت آمینه‌اسیدهای آزاد، پروتئین، ساکارز و محتوای نشاسته را در بذر رسیده سویا کاهش می‌دهد (دو و همکاران، ۲۰۱۸؛ ال سباخ و همکاران، ۲۰۱۵) و باعث ایجاد بذرهای با کیفیت کمتر می‌شود.

۳-٦-٦- کمیت و کیفیت روغن

دانه سویا با داشتن حدود ۱۵ تا ۲۰ درصد روغن ارزش بالایی در صنایع تولید روغن جهان دارد. مقدار روغن دانه سویا و کیفیت این روغن تحت تأثیر عوامل محیطی ازجمله شوری قرار می‌گیرد. تنش شوری سبب افزایش درصد روغن در دانه‌ها می‌شود ولی مقدار روغن به‌دلیل کاهش عملکرد دانه کمتر می‌شود (قاسمی گلعذانی و فرهنگی آبریز، ۲۰۱۸). کاهش تولید دانه و روغن سویا تحت تنش شوری مربوط به اثرات مخرب این تنش بر رشد و عملکرد گیاه است (پی و همکاران، ۲۰۱۶؛ قاسمی گلعذانی و فرهنگی آبریز، ۲۰۱۸). ترکیب اسیدهای چرب روغن سویا شامل ۱۶ درصد از اسیدهای چرب اشباع (پالمیتیک و استئاریک‌اسید)، ۲۴ درصد اسیدچرب غیراشباع با یک پیوند دوگانه (اولئیک‌اسید) و حدود ۶۰ درصد از اسیدهای چرب با چند پیوند دوگانه (لینولئیک و

1 - Homeostasis

لینولنیک‌اسید) می‌باشد (هاون و همکاران، ۲۰۱۴). تنش شوری می‌تواند ترکیب اسیدهای چرب را دچار تغییر کند. تنش شوری سبب کاهش درصد اسیدهای چرب لینولئیک و لینولنیک در دانه سویا گردیده ولی مقدار اولئیک‌اسید را افزایش داده است (قاسمی گلعذانی و فرهنگی آبریز، ۲۰۱۸). نتایج مشابهی در مورد ترکیب روغن در گلرنگ نیز تحت تنش شوری گزارش شده است (ییلاقی و همکاران، ۲۰۱۲).

۳-٦-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری

به‌طور کلی گیاهان در مواجهه با تنش شوری دو دسته از واکنش‌های فیزیولوژیکی را نشان می‌دهند که شامل واکنش‌های اجتناب و تحمّل در برابر شوری می‌باشد (پاریهار و همکاران، ۲۰۱۵).

در برخی از گیاهان نفوذپذیری ریشه نسبت به یون‌های نمک کم بوده و ریشه‌ها اجازه ورود نمک زیاد به بافت‌ها را نمی‌دهند و بدین صورت از تنش اجتناب می‌کنند. برخی دیگر از گیاهان از روش دفع نمک برای اجتناب از تنش شوری استفاده می‌کنند. در این حالت یون‌های سدیم وارد شده به داخل سلول‌های گیاهی را دوباره به خارج از سلول‌ها پمپ می‌کنند. بعضی از گیاهان نیز با جذب بیشتر آب و رقیق سازی نمک، غلظت یون‌های مخرب را در بافت‌های خود کاهش می‌دهند (دینلین و همکاران، ۲۰۱۴؛ روی و همکاران، ۲۰۱۴).

منظور از تحمل شوری، توانایی گیاه برای رشد و نمو در محیطی با غلظت بالای نمک است. در این روش گیاهان یون‌های سدیم وارد شده به سلول‌های خود را توسط پمپ‌های سلولی خاصی وارد واکوئل‌ها کرده و بدین طریق باعث جلوگیری از اثر مخرب آن بر متابولیسم می‌شوند. اگر تنش ثانویه ایجادشده موجب بر هم زدن تعادل عناصر غذایی در گیاه شود، گیاهان با کاهش جذب سدیم و افزایش جذب پتاسیم می‌توانند در برابر تنش شوری مقاومت نشان دهند (قاسمی گلعذانی و نیک‌پور رشید آباد، ۲۰۱۷). همچنین گیاهان از طریق ساخت تنظیم‌کننده‌های اسمزی ازجمله پرولین و قندهای محلول در آب،

نسبت مقابل تنش آبی ایجادشده بر اثر نمک مقاومت می‌کنند (فرهنگی آبریز و قاسمی گلعذانی، ۲۰۱۸).

شیوه‌های مختلف مدیریت زراعی می‌توانند تحمل گیاه سویا را نسبت به تنش شوری، مشابه بسیاری از گیاهان زراعی دیگر، به‌طور قابل توجهی افزایش دهند. این شیوه‌های مدیریتی عمدتاً شامل انتخاب تاریخ کاشت بهینه، استفاده از مالچ، مدیریت صحیح آبیاری، مدیریت خاک‌ورزی، اصلاح خاک و مدیریت تغذیه گیاهی می‌باشند. رعایت تاریخ کاشت مناسب اهمیت ویژه‌ای دارد، زیرا در صورت کاشت زودهنگام، بوته‌های سویا پیش از افزایش شوری آب آبیاری یا خاک، سبز شده و استقرار اولیه بهتری خواهند داشت. اجرای صحیح عملیات زراعی می‌تواند به‌طور معنی‌داری بر تحمل سویا به شوری اثرگذار باشد، چرا که غلظت نمک در محیط ریشه به‌شدت تحت تأثیر شرایط محیطی نظیر دما، بارندگی و رطوبت خاک قرار دارد.

در این زمینه، آن و همکاران (۲۰۰۱) گزارش کردند که رطوبت بالای خاک موجب افزایش تحمل سویا در برابر شوری شدید (۱۲۰ میلی‌مولار NaCl به مدت ۳ هفته) می‌شود. رطوبت مناسب خاک با جلوگیری از تجمع بیش از حد سدیم در ناحیه ریشه، بهبود فعالیت ریشه و افزایش هدایت روزنه‌ای، شرایط فیزیولوژیکی مطلوب‌تری را برای گیاه فراهم کرده و در نتیجه، تحمل به تنش شوری را افزایش می‌دهد.

مدیریت عناصر غذایی نیز نقش اساسی در افزایش تحمل سویا به تنش شوری ایفا می‌کند. در میان عناصر غذایی، پتاسیم نقش فعالی در افزایش رشد، نمو و بهره‌وری سویا تحت شرایط شوری دارد (پروین و همکاران، ۲۰۱۶). محلول‌پاشی برگی پتاسیم در سویا تحت تنش شوری از طریق بهبود ویژگی‌های رشدی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه، موجب افزایش عملکرد و بهبود کیفیت بذر می‌شود. گزارش شده است که مصرف پتاسیم سبب بهبود بیش از ۵۰ درصدی طول ساقه، افزایش عملکرد ماده خشک، تعداد برگ، سطح برگ و غلظت کل کلروفیل و کاروتنوئیدها می‌گردد. این بهبود عمدتاً به دلیل افزایش تجمع پتاسیم (۴۷ درصد)، کاهش تجمع سدیم (۶۹ درصد) و کلر (۵۹ درصد) و

همچنین افزایش قابل توجه نسبت پتاسیم به سدیم (۳۶۱ درصد) در گیاه گزارش شده است (طاها و همکاران، ۲۰۲۰).

کاربرد پتاسیم در گیاهان تحت تنش شوری با افزایش محتوای قندهای محلول، پرولین و α- توکوفرول و همچنین تقویت سیستم آنتی‌اکسیدانی، موجب مهار گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)[1]، کاهش آسیب‌های غشایی و بهبود وضعیت آبی گیاه می‌شود. افزون‌بر این، در شرایط مزرعه‌ای سویا تحت تنش شوری، مصرف پتاسیم باعث افزایش عملکرد دانه (۹۲ درصد)، محتوای پروتئین دانه (۶۳ درصد) و درصد روغن دانه (۵۹ درصد) شده است. ازاین‌رو، استفاده از پتاسیم به‌عنوان یک راهکار پایدار برای تولید سویا در شرایط شوری مورد توجه ویژه قرار دارد (طاها و همکاران، ۲۰۲۰).

کلسیم یکی دیگر از عناصر غذایی ضروری است که نقش فعالی در واکنش‌های سیگنال‌دهی گیاه برای افزایش تحمل به شوری در گیاهانی نظیر سویا ایفا می‌کند (یین و همکاران، ۲۰۱۵). نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل پروتئومی نشان داده است که کاربرد خارجی کلسیم موجب فعال‌سازی پروتئین‌های شماره ۷۱ و ۸۰ در لپه و جنین سویا می‌شود. این پروتئین‌ها در فرایندهایی نظیر انتقال سیگنال، کارایی مسیرهای انرژی، حمل‌ونقل مواد و ساخت پروتئین نقش دارند. علاوه بر این، کلسیم با مهار فعالیت پروتئازها و افزایش تجمع گاما آمینوبوتیریک‌اسید (GABA)[2]، پلی‌آمین‌ها، اسمولیت‌ها و متابولیت‌های ثانویه، موجب افزایش تحمل سویا به شوری به‌ویژه در مرحله جوانه‌زنی می‌شود(یین و همکاران، ۲۰۱۵).

در کنار مدیریت عناصر غذایی، استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی ازجمله سالیسیلیک‌اسید نیز می‌تواند به‌عنوان ابزاری مؤثر در افزایش مقاومت گیاهان در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی مورد استفاده قرار گیرد. سالیسیلیک‌اسید یا ارتوهیدروکسی‌بنزوئیک‌اسید یک ترکیب فنلی است که در تنظیم بسیاری از فرایندهای

1- Reactive oxygen species
2- Gamma-aminobutyric acid

فیزیولوژیکی گیاه ازجمله جوانه‌زنی، رشد رویشی، فتوسنتز و جذب یون‌ها نقش دارد. این ترکیب همچنین موجب القای گل‌دهی، افزایش جذب عناصر غذایی، پایداری غشاهای سلولی، بهبود روابط آبی، تنظیم عملکرد روزنه‌ها، کاهش سنتز اتیلن، افزایش رشد و کاهش آسیب‌های ناشی از تنش اکسیداتیو می‌شود.

از آنجا که یکی از پیامدهای ثانویه تنش شوری، کاهش جذب آب و بروز تنش خشکی فیزیولوژیک است، کاهش محتوای آب گیاه در شرایط شوری عمدتاً به افت پتانسیل آب و کاهش توان جذب آب توسط ریشه‌ها نسبت داده می‌شود. در این راستا، فرهنگی آبریز و قاسمی گلعذانی (۲۰۱۸) گزارش کردند که تیمار سویا با سالیسیلیک‌اسید تحت شرایط تنش شوری، موجب افزایش جذب آب و بهبود وضعیت آبی گیاه می‌شود.

۳-۷- تنش سرما

گیاه سویا از مرحله سبز شدن گیاهچه تا رسیدگی دانه به نوسانات دمایی حساس است. مرحله گل‌دهی در سویا از نظر حساسیت به دماهای پایین، بحرانی می‌باشد. در این مرحله حداقل محدوده دمایی بیولوژیک ۱۷ تا ۱۸ درجه سانتی‌گراد در نظر گرفته می‌شود. دمای بهینه رشد سویا ۲۲ تا ۲۵ درجه سانتی‌گراد است (گس و همکاران، ۱۹۹۶) است. کاهش دمای هوا به پایین‌تر از ۱۵ درجه سانتی‌گراد باعث تأخیر در رشد و ممانعت از تولید برگ و شاخه فرعی در سویا می‌شود. درحالی‌که افت دما به کمتر از ۱۰ درجه سانتی‌گراد ممکن است باعث جلوگیری از رشد زایشی در گیاه شود (کامارا و همکاران، ۱۹۹۷). اوهنیشی و همکاران (۲۰۱۰) در مطالعات خود گزارش کردند که دمای پایین (۱۰ و ۱۵ درجه سانتی‌گراد به‌ترتیب برای روز و شب) ۳ تا ۴ روز قبل از گل‌دهی تأثیر منفی روی تشکیل غلاف و عملکرد دانه دارد. در مطالعه‌ای که توسط ناوراکالا (۲۰۰۱) انجام شد، تعداد گل‌های سویا و شاخه اصلی به درجه حرارت در طول دوره تشکیل گل‌آذین بستگی داشت. سویا به دمای ۳۲ تا ۳۸ درجه سانتی‌گراد در طول فصل رشد واکنش مطلوبی نشان می‌دهد. همچنین دمای بسیار بالا در طول دوره گل‌دهی، باعث کاهش تعداد و وزن دانه در بوته و در نتیجه کاهش عملکرد دانه می‌شود (شلنکر و همکاران، ۲۰۰۸).

۳-۷-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

مرحله جوانه‌زنی سویا شامل جذب بسیار سریع آب (فاز جذب[1]) و سپس جذب بسیار کندتر آب (فاز اسمزی[2]) می‌باشد. سرمازدگی در مرحله اول می‌تواند مشکلات زیادی ایجاد کند زیرا آب در این مرحله باید از غشای سلولی عبور کرده و لپه‌ها و جنین را برای جوانه‌زنی آماده کند. فاز جذب معمولاً به‌علت خشک بودن بذر خیلی طولانی نیست (کمتر از ۲۴ ساعت) و می‌تواند با رطوبت نسبتاً کم خاک انجام شود. بنابراین، بارش باران سرد تا ۲۴ ساعت پس از کاشت می‌تواند منجر به تنش سرما در سویا شود. البته اگر دمای خاک در زمان کاشت کمتر از ۴/۵ درجه سانتی‌گراد باشد، ممکن است آسیب تنش سرما بیشتر از زمانی باشد که وقوع سرما یک روز پس از کاشت اتفاق می‌افتد. هر چقدر بذر قبل از وقوع تنش سرما مدت بیشتری در دمای بالای خاک قرار بگیرد، احتمال آسیب ناشی از تنش سرما کمتر می‌شود. در مرحله دوم جوانه‌زنی، به‌دلیل ایجاد پتانسیل اسمزی در غشای سلولی، آب به داخل سلول‌های زنده پمپ می‌شود. اگر دمای خاک پایین باشد جذب آب نیز کندتر خواهد بود. دمای پایین در این مرحله باعث آسیب مستقیم به گیاهچه در حال جوانه‌زنی و کاهش سرعت جوانه‌زنی می‌شود. کامارا و همکاران (۱۹۹۷) بیان کردند که در طول فصل رشد میانگین دمای روزانه نباید کمتر از ۱۵ درجه سانتی‌گراد باشد. چرا که دمای پایین، رشد گیاهان سویا را کند کرده و باعث جلوگیری از تولید برگ‌ها، شاخه‌ها و غلاف‌های جدید می‌شود.

۳-۷-۲- مرحله رشد رویشی

نوسانات دمایی یکی از عوامل محیطی است که بیشترین خسارت را بر گیاهان زراعی در طول دوره رشد وارد می‌کند. تنش سرما در اثر کاهش دما در سلول‌ها بروز می‌کند. این تنش باعث کاهش سوخت و ساز، انجماد غشای سلولی و کاهش عملکرد غشای سلولی می‌گردد. در دماهای پایین، به‌دلیل حساسیت سیستم فتوسنتزی انرژی نورانی جذب

1- Imbibitional phase
2- Osmotic phase

شده توسط رنگیزه‌ها نمی‌تواند در واکنش‌های فتوسنتزی به‌کار گرفته شود. بنابراین، واکنش‌های اکسیداسیون نوری را به دنبال داشته و منجر به تخریب رنگیزه‌ها به‌ویژه در غشای تیلاکوئیدی می‌شود. جنابیان و همکاران (۱۳۹۳) گزارش کردند که تنش سرما در سویا باعث کاهش میزان کلروفیل a و a+b (به‌ترتیب ۱۷ و ۱۴ درصد) و افزایش نشت الکترولیت (۴۲ درصد) می‌گردد. منافی و همکاران (۱۳۹۳) نیز در مورد گیاه سویا گزارش کردند که تنش سرما محتوی نسبی آب برگ، محتوی کلروفیل، هدایت روزنه‌ای و میزان فتوسنتز را به‌طور معنی‌داری کاهش داده و باعث افزایش تجمع پرولین و نشت الکترولیت از سلول‌ها می‌شود.

۳-۷-۳- مرحله گل‌دهی

در سویا قرار گرفتن طولانی مدت در دمای پایین پیش از مرحله گل‌دهی، درصد لقاح و تشکیل غلاف را در اثر آسیب به پرچم‌ها کاهش می‌دهد (سایتو و همکاران، ۱۹۷۰؛ گوتو و یاماموتو، ۱۹۷۲). کوروساکی و همکاران (۲۰۰۳) گزارش کردند که قرار گرفتن طولانی مدت گیاهان سویا در معرض دمای پایین به‌دلیل کاهش درصد گل‌های بارور شده، باعث آسیب به روند تشکیل غلاف می‌شود. اوهانشی و همکاران (۲۰۱۰) در مطالعات خود روی گیاه سویا مشاهده کردند که دو مرحله حساس به دمای پایین وجود دارد. اولین مرحله ۱۲/۵ روز پیش از گرده‌افشانی گل‌های منفرد و مرحله دوم ۳ تا ۴ روز پیش از گرده‌افشانی است. بررسی تعداد دانه گرده روی کلاله نیز نشان داد تحت تنش دمای پایین، گرده‌افشانی ناکافی باعث کاهش تعداد غلاف در بوته‌های سویا می‌شود. هنگامی که گل‌ها در اولین مرحله حساس در معرض دمای پایین قرار گرفتند، دانه‌های گرده غیرطبیعی تتراد شکل[1] مشاهده شدند. بنابراین، این مرحله ممکن است مرحله تتراد یا مرحله پیش از تشکیل تتراد باشد. در این مطالعه رشد ناکافی دانه گرده طی اولین مرحله حساس سویا، یکی از دلایل ایجاد غلاف ضعیف تحت شرایط دمای پایین بود.

1- Tetrad-shaped

۳-۷-٤- مرحله پرشدن دانه

چون دمای پایین باعث سقط گل، گرده، ناباروری تخمک و جلوگیری از لقاح گردیده و پر شدن دانه را تحت تأثیر قرار می‌دهد، بنابراین، در چنین شرایط محیطی کاهش تعداد دانه در بوته و در نهایت افت معنی‌دار عملکرد رخ خواهد داد (تاکور و همکاران، ۲۰۱۰). هام و جکسون (۱۹۸۱) با بررسی ۳۶ ژنوتیپ سویا تحت تیمار دماهای پایین گزارش کردند که در دمای روز و شب به‌ترتیب ۱۵ و ۱۳ درجه سانتی‌گراد، غلاف تشکیل نمی‌گردد.

۳-۷-٥- تولید و کیفیت بذر

بروز دماهای پایین در مرحله تشکیل و پرشدن دانه، می‌تواند با آسیب بر غشای سلولی و ترکیبات ذخیره‌ای بذر باعث کاهش کیفیت آن شود. نییر و همکاران (۲۰۰۷) گزارش کردند که در بذرهای حاصل از تنش سرما تجمع نشاسته، پروتئین، چربی، فیبر خام و ترکیبات پروتئین (آلبومین‌ها، گلوبولین‌ها، پرولامین‌ها و گلوتلین‌ها) کاهش می‌یابد. آن‌ها نشان دادند که تحت تنش سرما تجمع ساکارز و سطح فعالیت آنزیم‌هایی ازجمله نشاسته سنتاز، ساکارز سنتاز و اینورتاز به‌طور قابل توجهی در بذرها به‌دلیل اختلال در تجمع ساکارز کاهش می‌یابد. همچنین مواد معدنی نیز ازجمله کلسیم، فسفر، آهن و چندین آمینه‌اسید (فنیل آلانین، تیروزین، ترئونین، تریپتوفان، والین و هیستیدین) در بذرهای تحت تنش سرما کاهش می‌یابند.

۳-۷-٦- کمیت و کیفیت روغن

ترکیب شیمیایی بذر سویا به ویژگی‌های ژنتیکی رقم و عوامل محیطی ازجمله طول فصل رشد، نوع خاک، شرایط آب و هوایی و تنش‌های زیستی و غیرزیستی بستگی دارد. محتوای پروتئین و روغن تا حد زیادی تحت تأثیر رطوبت و دما در طول دوره رشد رویشی قرار می‌گیرد (یاکلیچ و وینیارد، ۲۰۰۴). پاتیل و همکاران (۲۰۰۷) وجود همبستگی منفی و معنی‌داری بین محتوای پروتئین و روغن و عملکرد دانه در سویا را گزارش کردند. مورتزینیس و همکاران (۲۰۱۷) افزایش محتوای روغن خام در بذرهای

سویا تحت شرایط دمای بالاتر را نشان دادند. درحالی‌که کومار و همکاران (۲۰۰۶) از نتایج مطالعات خود وجود یک رابطه مثبت و معنی‌دار بین دما و محتوای پروتئین و یک رابطه منفی و معنی‌دار بین دما و محتوی روغن در سویا را گزارش کردند. استانیاک و همکاران (۲۰۲۱) نشان دادند که تنش سرما در مرحله گل‌دهی باعث افزایش معنی‌دار محتوای پروتئین (۴/۱ درصد) و مقدار خاکستر (۳/۸ درصد) و کاهش محتوای چربی (۶/۹ درصد) در دانه‌های سویا می‌شود.

۳-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما

در شرایط طبیعی، گیاهان معمولاً از راه سازگاری با سرما یعنی قرار گرفتن تدریجی در معرض دمای پایین و غیریخبندان به دمای پایین تحمل نشان می‌دهند (توماشو، ۱۹۹۹). این فرایند با مکانیسم‌های متعددی مرتبط است که شامل تغییرات در بیان ژن، ساختار غشای سلولی، افزایش آبسیزیک‌اسید یا تجمع قندهای محلول در آب می‌باشد (یوآنیوان، ۲۰۰۹؛ لیویگستون و همکاران، ۲۰۰۹).

به‌منظور کاهش اثرات منفی تنش سرما در گیاهان زراعی ازجمله سویا، می‌توان از راهکارهای مدیریتی متنوعی نظیر کاربرد تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی، به‌کارگیری ابزارهای ژنتیکی و اجرای برنامه‌های اصلاح نباتات بهره گرفت. در این میان، تنظیم‌کننده‌های رشدی نظیر سالیسیلیک‌اسید، آبسیزیک‌اسید و جاسمونیک‌اسید نقش کلیدی در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های دمایی ایفا می‌کنند. سالیسیلیک‌اسید به‌عنوان یکی از مهم‌ترین تنظیم‌کننده‌های رشد، در پاسخ به تنش سرما در بافت‌های گیاهی افزایش یافته و از طریق فعال‌سازی مسیرهای دفاعی و تنظیم بیان ژن‌های مرتبط با تنش، موجب بهبود تحمل گیاهان نسبت به دماهای پایین می‌شود. علاوه بر این، تنظیم بیان ژن‌های مرتبط با پاسخ به تنش سرما می‌تواند نقش مؤثری در افزایش پایداری فیزیولوژیکی گیاهان داشته باشد و سایر تنظیم‌کننده‌های رشد نیز در این فرایند مشارکت دارند.

یکی دیگر از ترکیبات مؤثر در پاسخ گیاهان به تنش سرما، ۵- آمینولوولینیک‌اسید است. این ترکیب پیش‌ساز کلیدی در بیوسنتز ترکیبات پورفیرینی ازجمله کلروفیل، هم و

فیتوکروم‌ها به شمار می‌رود (ونگ و همکاران، ۲۰۰۴). بااین‌حال، میزان کلروفیل و کارایی فتوسنتزی گیاهان تحت تأثیر تنش سرما به‌شدت کاهش می‌یابد (کوک و همکاران، ۲۰۱۰). اثربخشی ۵-آمینولولینیک‌اسید به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر غلظت و زمان مصرف آن قرار دارد، به‌طوری که در غلظت‌های بالا (بیش از ۵ میلی‌مولار) دارای خاصیت علف‌کشی بوده، اما در غلظت‌های پایین (کمتر از ۳ میلی‌مولار) سبب افزایش تحمل گیاهان به تنش سرما (کورکمز و کورکمز، ۲۰۰۹) و تنش شوری (ژنگ و همکاران، ۲۰۰۶) می‌شود. پاسخ گیاهان به دماهای پایین یا بالا می‌تواند با مسدود شدن مسیر بیوسنتز ۵-آمینولولینیک‌اسید مرتبط باشد، زیرا این مسیر بیوشیمیایی به‌شدت وابسته به دما است.

مطالعات متعددی کاربرد خارجی ۵-آمینولولینیک‌اسید را به‌عنوان محرک رشد و بهبوددهنده عملکرد در گیاهان مختلف بررسی کرده‌اند. نتایج این پژوهش‌ها نشان می‌دهد که مصرف این ماده در غلظت‌های پایین موجب افزایش عملکرد محصولاتی نظیر جو، سیر، سیب‌زمینی، لوبیا و ترپچه شده است. همچنین، کاربرد ۵-آمینولولینیک‌اسید باعث افزایش بیوسنتز کلروفیل و ارتقای ظرفیت فتوسنتزی در کاهوی چینی گزارش گردیده است (ممون آمبرین و همکاران، ۲۰۰۹). منافی و همکاران (۱۳۹۳) نیز بیان کردند که کاربرد ۵-آمینولولینیک‌اسید با غلظت ۰/۳ میلی‌مولار در گیاه سویا با افزایش محتوای کلروفیل، هدایت روزنه‌ای، محتوای نسبی آب برگ و نرخ فتوسنتز، موجب بهبود مقاومت گیاه به تنش سرما می‌شود. علاوه‌بر این، استفاده از این ترکیب سبب افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نظیر کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز، به‌ویژه تحت شرایط تنش سرما، می‌گردد. به‌طور کلی، کاربرد خارجی شبه‌هورمون ۵-آمینولولینیک‌اسید نقش مؤثری در کاهش آسیب‌های ناشی از تنش سرما بدون ایجاد اثرات منفی بر رشد و نمو گیاه سویا دارد.

در چارچوب مدیریت مزرعه سویا تحت تنش سرما، علاوه‌بر کاربرد تنظیم‌کننده‌های رشد، توجه به تاریخ کاشت مناسب، انتخاب ارقام متحمل به سرما، مدیریت بقایای گیاهی

برای کاهش نوسانات دمای خاک و تغذیه متعادل گیاه، به‌ویژه تأمین عناصر غذایی نظیر پتاسیم و فسفر، اهمیت ویژه‌ای دارد. این اقدامات با بهبود وضعیت فیزیولوژیکی گیاه، پایداری غشاهای سلولی و افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی، می‌توانند اثرات منفی تنش سرما را کاهش داده و عملکرد نهایی سویا را بهبود بخشند.

۳-۸- تنش گرما

تنش گرما یکی از آسیب‌رسان‌ترین تنش‌های غیرزیستی است که رشد و نمو و عملکرد گیاهان زراعی را مختل می‌کند (ناکاگاوا و همکاران، ۲۰۲۰). تنش گرمایی شدید در ایالات متحده آمریکا منجر به کاهش عملکرد و بروز خسارت در حدود ۷/۱ میلیارد دلار در سویا شده است (میتلر، ۲۰۰۶). گیاه سویا در مناطق گرمسیری و نیمه-خشک اغلب در معرض تنش گرما قرار می‌گیرد. نتایج تحقیقات متعددی اثرات منفی تنش گرما بر رشد، عملکرد و کیفیت محصول سویا را گزارش کرده‌اند (کوهن و همکاران، ۲۰۲۱). بسیاری از مطالعات کاهش عملکرد سویا هنگام قرار گرفتن در معرض درجه حرارت‌های بالای کوتاه مدت (هتفیلد و دالد، ۲۰۱۹؛ تامی و همکاران، ۲۰۱۹؛ زندالیناس و همکاران، ۲۰۲۰) و بلند مدت (رویز و همکاران، ۲۰۱۳) را گزارش کرده‌اند. به ازای افزایش هر یک درجه سانتی‌گراد دما، عملکرد سویا به‌میزان ۱۶ تا ۱۷ درصد کاهش می‌یابد (کوچاریک و سربین، ۲۰۰۸؛ لوبل و آسنر، ۲۰۰۳).

شلنکر و رابرتز (۲۰۰۹) اثر منفی دمای بالا را با سطح آستانه ۳۰ سانتی‌گراد برای دانه سویا شناسایی کردند. عملکرد سویا در دمای به‌ترتیب روز و شب ۱۸و ۱۲ تا ۲۶ و ۲۰ درجه سانتی‌گراد افزایش یافته و در دماهای بالاتر از ۲۶ و ۲۰ درجه سانتی‌گراد به‌ترتیب برای روز و شب شروع به کاهش می‌کند (سیونیت و همکاران، ۱۹۸۷) و اگر دما در مرحله پرشدن دانه به دمای روز و شب به‌ترتیب ۲۹ و ۲۰ تا ۳۴ و ۲۰ درجه سانتی‌گراد افزایش یابد، عملکرد دانه سویا به‌طور معنی‌داری کاهش می‌یابد (دورنبوس و مولن، ۱۹۹۱).

۳-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

دمای مطلوب برای جوانه‌زنی سویا ۱۵ تا ۲۲ درجه سانتی‌گراد است (لیو و همکاران، ۲۰۰۸). تنش گرما به‌طور قابل توجهی روی جوانه‌زنی بذر سویا تأثیر می‌گذارد و درنتیجه باعث جوانه‌زنی ضعیف شده (ویس و همکاران، ۲۰۲۱؛ همایون و همکاران، ۲۰۲۱) و افزایش آسیب‌پذیری بذر در برابر حمله پاتوژن‌ها و کاهش ارزش اقتصادی آن می‌شود (وانگ و همکاران، ۲۰۱۸). چبرلو و همکاران (۲۰۱۶) ژنوتیپ‌های حساس و متحمل به گرما در گیاه سویا را در شرایط تنش گرمایی ارزیابی نموده و مشاهده کردند که تنش گرما (۴۲ درجه سانتی‌گراد) به‌طور قابل توجهی بر جوانه‌زنی بذرهای حساس به گرما تأثیر می‌گذارد. درحالی‌که در بذور متحمل به گرما، تنش اثر معنی‌داری نشان نمی‌دهد.

۳-۸-۲- مرحله رشد رویشی

تنش گرمایی باعث کاهش رشد ریشه، تغییر در ریخت‌شناسی و اختلال در رشد گیاه سویا می‌شود (دی موراس و گوسمائو، ۲۰۲۱). تنش گرما جذب کربن توسط گیاه را کاهش داده و باعث بسته شدن روزنه‌ها، آسیب به غشاء سلولی و کاهش فعالیت آنزیم‌های فتوسنتزی می‌گردد (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹). گرما واکنش‌های متابولیکی گیاه را مختل کرده (کوسووا و همکاران، ۲۰۲۱) و باعث کاهش رشد می‌شود (لیو و همکاران، ۲۰۱۴). انتظار می‌رود که تغییرات آب و هوایی رخ داده در سال‌های اخیر، باعث افزایش شدت تنش گرما در مناطق کشت سویا شود (سان و همکاران، ۲۰۲۲؛ بالفاگون و همکاران، ۲۰۲۲؛ اولاه و همکاران، ۲۰۲۲) بنابراین تأثیر تنش گرما بر رشد گیاهان زراعی و ازجمله سویا گسترده‌تر خواهد بود (حیدر و همکاران، ۲۰۲۲). وانگ و همکاران (۲۰۱۸) گزارش کردند هنگامی که گیاهان سویا به مدت ۲۴ ساعت در معرض تنش گرما قرار بگیرند، تنش باعث آسیب به برگ‌ها شده و محتوای قند و پرولین محلول در آن‌ها را کاهش می‌دهد. با افزایش دما به ۴۰ درجه سانتی‌گراد، تثبیت نیتروژن و تولید اتیلن در ریشه سویا متوقف می‌شود. با افزایش مدت زمان قرار گرفتن در دمای بالا از ۲ ساعت به ۶ ساعت، فعالیت تثبیت نیتروژن کاهش می‌یابد. سرعت تثبیت نیتروژن پس از ۲ ساعت قرار گرفتن

در دمای بالا، ۱۵ درصد و پس از ۴ تا ۶ ساعت ۷۰ درصد کاهش می‌یابد. در مقابل، ظرفیت تثبیت نیتروژن بین ۲۴ تا ۱۴۴ ساعت پس از پایان تنش گرما بهبود نشان می‌دهد (کیریو و همکاران، ۲۰۰۱). سینکلر و وایز (۱۹۸۵) گزارش کردند که در سویا دمای خاک بالای ۳۴ درجه سانتی‌گراد بر تثبیت نیتروژن تأثیر منفی می‌گذارد. مونور و وولوم (۱۹۸۲) نشان دادند که سرعت بهینه تثبیت نیتروژن در سویا در دمای ۲۸ درجه سانتی‌گراد بوده و کمترین میزان آن در دمای ۳۸ درجه سانتی‌گراد دیده شد.

۳-۸-۳- مرحله گل‌دهی

بقا و ادامه حیات در گیاهان زراعی با تولید مثل موفقیت‌آمیز تضمین می‌شود و مرحله زایشی یکی از حساس‌ترین مراحل رشد و نمو می‌باشد که تحت تأثیر شرایط محیطی قرار می‌گیرد (ناکاموتو و همکاران، ۲۰۰۱؛ ژنگ و همکاران، ۲۰۰۲). گیاه سویا به تنش گرما در مرحله زایشی بسیار حساس است. تنش دمای بالا مانع گل‌دهی شده و رشد گل‌ها را مختل می‌کند. دمای بالا (۳۲ تا ۳۸ درجه سانتی‌گراد) در طول دوره گل‌دهی، کمیت اجزای عملکرد دانه سویا را کاهش می‌دهد (دورنبوس و مولن، ۱۹۹۱؛ گیبسون و مولن، ۱۹۹۶). تحت تنش گرما به‌دلیل کاهش سرعت فتوسنتز، ریزش و سقط گل‌ها، کاهش رشد دانه‌ها و غلاف‌های جوان عملکرد دانه به‌شدت کاهش می‌یابد (پراساد و همکاران، ۲۰۰۶؛ پراساد و همکاران، ۲۰۰۸). دمای بالا باعث از بین رفتن نیروی زیست دانه گرده و پذیرش کلاله شده و درنهایت منجر به کاهش تشکیل دانه می‌شود (پراساد و همکاران، ۲۰۰۶؛ اسنایدر و همکاران، ۲۰۰۹). لیندی و تامسون (۲۰۱۲) گزارش کردند که دمای مطلوب رشد سویا از ۲۵ تا ۲۹ درجه سانتی‌گراد متغیر است و رشد غلاف در دمای بالای ۳۷ درجه سانتی‌گراد به‌شدت تحت تأثیر قرار می‌گیرد. کوتی و همکاران (۲۰۰۵) در مطالعات خود نتیجه گرفتند که در مقایسه با دمای شاهد (روز و شب به‌ترتیب ۳۰ و ۲۲ درجه سانتی‌گراد)، دمای بالا (روز و شب به‌ترتیب ۳۸ و ۳۰ درجه سانتی‌گراد) به‌شدت بر رشد گرده در سویا تأثیر گذاشته و گرده‌هایی که تحت شرایط تنش گرما ایجاد شده‌اند، بدون روزنه و چروکیده بوده و شکل ظاهری متفاوتی داشتند.

جاناگویرامان و همکاران (۲۰۱۱) گیاه سویا را در مرحله گل‌دهی به مدت ۱۴ روز در معرض دمای روز و شب به‌ترتیب ۳۸ و ۲۸ درجه سانتی‌گراد قرار دادند. مشاهدات نشان داد که تنش گرما در مقایسه با شاهد (به‌ترتیب دمای روز و شب ۲۸ و ۱۸ درجه سانتی‌گراد)، به‌دلیل افزایش ریزش گل، درصد غلاف را کاهش می‌دهد. سیونیت و همکاران (۱۹۸۷) گزارش کردند که کاهش تعداد غلاف در سویا ناشی از کاهش گرده‌افشانی و لقاح ناشی از تنش گرما می‌باشد. کاهش تولید گرده تا ۳۴ درصد، جوانه‌زنی گرده تا ۵۶ درصد و طویل شدن لوله گرده تا ۳۳ درصد تحت تأثیر دمای روز و شب به‌ترتیب ۳۸ و ۳۰ درجه سانتی‌گراد در مقایسه با دمای روز و شب به‌ترتیب ۳۰ و۲۲ درجه سانتی‌گراد بوده است (سالم و همکاران، ۲۰۰۷). دمای بالا به‌دلیل کاهش فسفولیپیدهای اشباع شده و فسفاتیدیک‌اسید در دانه‌های گرده سویا باعث کاهش زنده‌مانی و جوانه‌زنی گرده شده (دی جاناگورامان و همکاران، ۲۰۱۳) و مقدار غلاف‌دهی را به‌طور معنی‌داری کاهش می‌دهد (پراساد و همکاران، ۲۰۰۱). کوهن و همکاران (a ۲۰۲۱) اثرات تنش گرما بر اندام‌های تولید مثلی سویا مانند کلاله، تخمدان‌ها، گرده‌ها و گل‌ها را مورد مطالعه قرار داده و گزارش کردند که به‌دلیل اثر منفی تنش گرما بر این اندام‌ها، در شرایط تنش تولید بذر به‌طور معنی‌داری کاهش می‌یابد.

۳-۸-٤- مرحله پرشدن دانه

تنش گرما با کاهش متابولیسم برگ‌ها در سویا دسترسی دانه‌ها به مواد غذایی را کاهش می‌دهد (ارگو و همکاران، ۲۰۱۸). شریفی و همکاران (۲۰۲۲) دریافتند که بروز تنش گرما در گیاهان سویا باعث کاهش وزن خشک اندام هوایی و ریشه، آسیب اکسیداتیو و کاهش هدایت روزنه‌ای برگ‌ها می‌شود. نتیجه این امر کاهش معنی‌دار عملکرد دانه سویا می‌باشد. به‌طوری‌که امواج گرمایی با شدت بالا با تأثیر بر مراحل گل‌دهی و پرشدن غلاف باعث کاهش عملکرد دانه سویا می‌شوند (تومی و همکاران، ۲۰۱۹). دمای روز و شب به‌ترتیب ۲۶ و ۱۸ درجه سانتی‌گراد برای مدت طولانی در طول فصل رشد، باعث افزایش وزن تک دانه و عملکرد دانه سویا در واحد سطح می‌شود

(سیونیت و همکاران، ۱۹۸۷). تغییر یا کاهش توزیع فرآورده‌های فتوسنتزی تحت تنش گرما در طول دوره گل‌دهی و مراحل رشد غلاف، منجر به سقط گل‌ها، غلاف‌های جوان و دانه‌ها شده و در نتیجه عملکرد دانه کاهش می‌یابد (اگلی و برونینگ، ۲۰۰۶). در حالت کلی بروز تنش گرما طی دوره پرشدن دانه در سویا باعث کوتاه شدن طول دوره پرشدن دانه گردیده و با محدودیت در تأمین فرآورده‌های فتوسنتزی، عملکرد دانه کاهش معنی‌داری نشان می‌دهد.

۳-۸-۵- تولید و کیفیت بذر

در گیاه سویا تنش گرما باعث کاهش وزن، کیفیت، نیروی زیست و قدرت بذر گردیده و افزایش چین و چروک بذر، آسیب به پوشش غیرقابل نفوذ بذر و گاهی اوقات افزایش بیشتر نفوذ عوامل پاتوژن را باعث می‌شود (اسمیث و همکاران، ۲۰۰۸؛ چبرولو و همکاران، ۲۰۱۶). کریشنان و همکاران (۲۰۲۰) در مطالعات خود روی ارقام مختلف سویا مشاهده کردند که در ارقام حساس به گرما، تنش گرمایی باعث ایجاد تغییرات ساختاری چشمگیری در سلول‌های پارانشیم ذخیره‌ای می‌شود. تنش گرمای شدید ساختار و یکپارچگی غشای واکوئل سلول‌های مسئول ذخیره‌سازی پروتئین و اندامک‌هایی که پروتئین‌های ذخیره‌سازی بذر در آن انباشته می‌شود را مختل می‌کند. البته این تغییرات ساختاری در رقم سویای متحمل به گرمای به‌کار رفته در این مطالعه کمتر مشخص بود و حتی تحت تأثیر تنش گرمای شدید نیز سلول‌ها در اکثر موارد یکپارچگی ساختاری خود را حفظ کردند. این امر اهمیت انتخاب درست رقم بخصوص برای کشت در محیط‌های مواجه با تنش‌های محیطی را روشن می‌ساد.

چبرلو و همکاران (۲۰۱۶) گزارش کردند که تنش گرما بر محتوای پروتئین دانه و واکوئل‌های مسئول ذخیره‌سازی پروتئین سویا تأثیر می‌گذارد. تنش گرما ساختار واکوئل و یکپارچگی غشایی را مختل می‌کند (کریشنان و همکاران، ۲۰۲۰). به‌همین ترتیب، در مطالعه دیگری، مشاهده گردید که تنش گرمای شدید باعث کاهش محتوای سالیسیلیک‌اسید (SA) در سویا پس از قرار گرفتن در معرض تنش گرما شد (خان و

همکاران، ۲۰۲۰). همچنین تنش گرما بر فعالیت متابولیت‌ها و آمینه‌اسیدهای مختلف در سویا تأثیر می‌گذارد. کربوهیدرات‌ها، لیپیدها، پروتئین‌ها و متابولیت‌های ثانویه در شرایط تنش گرما تحت تأثیر قرار گرفته و غلظت آن‌ها زمانی که گیاهان در معرض تنش گرمای شدید قرار داشتند، کاهش یافت (داس و همکاران، ۲۰۱۷).

۳-۸-۶- کمیت و کیفیت روغن

پروتئین و روغن دو ماده اصلی ذخیره‌ای دانه سویا هستند. دانه‌های سویا معمولا ۳۶ تا ۴۰ درصد پروتئین و حدود ۲۰ درصد روغن دارند و این دو قسمت مهم در ساختارهای ویژه دانه سویا ذخیره می‌شوند. پروتئین (PSV) [1] در واکوئل‌های ذخیره‌ساز پروتئین‌ها در دانه تجمع می‌یابد. درحالی‌که روغن در بدنه لیپیدی ذخیره می‌شود (گریشنان، ۲۰۰۸). ولوف و همکاران (۱۹۸۲) گزارش کردند که ترکیب اسیدهای چرب به‌شدت تحت تأثیر تنش گرما قرار می‌گیرد. در این شرایط اسیدهای چرب لینولنیک و لینولئیک به‌طور قابل توجهی کاهش یافته و اسیدچرب اولئیک افزایش می‌یابد. همچنین اسیدهای چرب پالمیتیک و استئاریک بسیار کمتر از تنش گرما متاثر می‌شوند. بلالویی و همکاران (۲۰۱۹) گزارش کردند در دمای روز و شب به‌ترتیب ۲۵ و ۲۰ درجه سانتی‌گراد مقدار روغن در ارقام مختلف به‌طور میانگین ۲۰۰ گرم بر کیلوگرم وزن دانه بود. ولی در دمای روز و شب به‌ترتیب ۳۶ و ۲۸ درجه سانتی‌گراد به‌طور متوسط ۲۴۰ گرم بر کیلوگرم وزن دانه بود. به‌عبارتی تحت تنش گرما مقدار روغن در بذر افزایش یافت. در این مطالعه ترکیب روغن نیز تحت تنش گرما قرار گرفته و مقدار استئاریک‌اسید و اولئیک‌اسید افزایش یافته و میزان پالمتیک‌اسید، لینولنیک‌اسید و لینولئیک‌اسید کاهش یافت.

۳-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما

تغییرات آب و هوایی و افزایش دمای کره زمین، عرضه جهانی غذا و امنیت غذایی را تهدید می‌کند. برای توسعه ژنوتیپ‌های مقاوم سویا نسبت به تنش گرما، به زمان زیادی

1- Protein storage vacuoles

نیاز است. تکنیک‌های مولکولی مختلفی برای بهبود تحمل به تنش گرما در سویا ایجاد شده‌اند. تاکنون مکانیسم ژنتیکی سویا به‌طور کامل شناخته نشده است. روش‌های مولکولی مختلف ازجمله نقشه‌برداری مکان‌های صفات کمی (QTL)، مهندسی ژنتیک، فاکتورهای رونویسی (TFs) و تکرارهای کوتاه پالیندرومی با فاصله منظم خوشه‌ای (CRISPR)[1]، برای ترکیب تحمل حرارتی در سویا تحت تنش گرمای شدید، استفاده می‌شوند. این تکنیک‌های مولکولی به‌طور قابل توجهی باعث افزایش تحمل به تنش گرما در سویا شده است. علاوه‌بر این، می‌توان از روش‌های خاص اصلاحی کلاسیک و هورمون‌های مختلف برای کاهش اثرات مضر امواج گرما روی سویا استفاده کرد. در آینده، استفاده یکپارچه از این ابزارهای مولکولی نتایج قابل توجهی در افزایش تحمل به گرما در سویا به همراه خواهد داشت.

نقشه‌برداری مکان‌های صفات کمی (QTL) یکی از کارآمدترین و قوی‌ترین رویکردها در شناسایی نواحی ژنومی مرتبط با تحمل به تنش گرما در سویا محسوب می‌شود (بازر و پرسل، ۲۰۲۰؛ گیلمن و همکاران، ۲۰۲۱). مطالعات انجام‌شده بر روی گیاهان سویا که در معرض تنش گرمای شدید قرار گرفته‌اند، منجر به شناسایی QTLهای معناداری شده است که امکان شبیه‌سازی و انتقال آن‌ها به ارقام حساس‌تر از طریق برنامه‌های به‌نژادی را فراهم می‌سازد. این یافته‌ها زمینه توسعه ارقام متحمل به گرما را در برنامه‌های اصلاحی مدرن به‌طور قابل توجهی تقویت کرده‌اند.

در کنار روش‌های کلاسیک به‌نژادی، مهندسی ژنتیک نقش اساسی در افزایش تحمل سویا به تنش گرما ایفا می‌کند (رحمان و همکاران، ۲۰۲۲؛ ویتال و همکاران، ۲۰۲۲). این فناوری‌ها، به‌ویژه در حوزه زیست‌شناسی مولکولی، نتایج ارزشمندی را به همراه داشته و امکان شناسایی مسیرهای مولکولی و ژن‌های کلیدی دخیل در پاسخ گیاه به تنش گرما را فراهم کرده‌اند (زو و همکاران، ۲۰۱۹). به‌عنوان مثال، با استفاده از تکنیک‌های رونویسی[2]،

1- Clustered regularly interspaced short palindromic repeats
2- Transcriptomics

چندین ژن مؤثر در مکانیسم‌های تحمل به گرما در سویا شناسایی شده‌اند که نقش آن‌ها در تنظیم پروتئین‌های شوک حرارتی، پایداری غشای سلولی و تنظیم تعادل اکسیداتیو گزارش شده است (وانگ و همکاران، ۲۰۱۸؛ کاتام و همکاران، ۲۰۲۰).

در سال‌های اخیر، فناوری ویرایش ژن CRISPR/Cas9 به‌عنوان ابزاری نوین و بسیار دقیق، چشم‌انداز جدیدی در اصلاح ژنتیکی سویا ایجاد کرده است. این فناوری به‌طور بالقوه قادر است هر ژن هدف را در ژنوم سویا ویرایش نموده و از این طریق تنوع ژنتیکی جدیدی در جهت توسعه ارقام متحمل به گرما فراهم سازد (دوآن و همکاران، ۲۰۲۱). بااین‌حال، کاربرد گسترده این ابزار در سویا همچنان نیازمند تحقیقات تکمیلی، به‌ویژه در زمینه پایداری صفات و ارزیابی اثرات خارج از هدف است. انتظار می‌رود با توسعه و استفاده از انواع مختلف Cas9، امکان ایجاد طیف وسیعی از جهش‌های هدفمند در ژنوم سویا فراهم گردد (کیم، ۲۰۱۷؛ هوآنگ و همکاران، ۲۰۱۹). در کنار اقدامات به‌نژادی و توسعه ارقام متحمل به تنش گرما رعایت اصول به‌زراعی در شرایط تنش‌های محیطی همچون گرما اثرات چشمگیری در حفظ نسبی عملکرد محصول خواهد داشت. رعایت تاریخ کاشت بهینه و جلوگیری از دیرکاشت از مواجهه دوره‌های رشدی حساس به گرما مانند گل‌دهی و پرشدن دانه در سویا با تنش گرما پیش‌گیری کرده و مانع اثرات شدید تنش خواهد شد. اجرای برنامه‌های آبیاری هماهنگ با نیاز رطوبتی گیاه از طریق پایش مداوم رطوبت گیاه و خاک یکی دیگر از راه‌های کاهش اثرات تنش گرما می‌باشد.کاربرد مالچ بین ردیف‌های کاشت از گرم شدن خاک جلوگیری خواهد کرد. در سیستم‌های آبیاری بارانی توصیه می‌شود از آبیاری مزرعه در ساعات گرم و شدیدا آفتابی خودداری گردد.

۳-۹- تنش فلزات سنگین

تنش‌های محیطی تهدیدی مداوم برای تولیدات کشاورزی است. در حال حاضر، آلودگی محیط زیست با فلزات سنگین به سرعت در حال افزایش است. تجمع فلزات سنگین در محیط زیست، نگرانی جدی در سطح جهانی برای محققان است زیرا آن‌ها

اثرات سمی طولانی مدتی بر اکوسیستم‌ها دارند (دی استورم و جیلن، ۲۰۱۴؛ پسراکلی و همکاران، ۲۰۱۵). تنش فلزات سنگین جز تنش غیرزیستی است که برای سیستم اکولوژیکی نگران‌کننده است و اجزای زیستی و غیرزیستی سیستم‌های اکولوژیکی را مختل می‌کند. به همین ترتیب، بافت خاک، pH و محتوای معدنی را تخریب می‌کند. علاوه بر این، فلزات سنگین باعث سمیت در گیاهان می‌شود و بهره‌وری محصول را کاهش می‌دهد. صنعت کشاورزی با فشار برای برآورده کردن نیاز جمعیت بدون گرسنگی مواجه است و جمعیت انسان در حال افزایش است و تخمین زده می‌شود که تا سال ۲۰۵۰ به ۱۰ میلیارد نفر در سراسر جهان برسد. بنابراین زراعت باید در شرایط تنش‌های غیرزیستی، مانند تنش فلزات سنگین، که شایع‌ترین تنش در سطح جهان است انجام شود (کونفورتی، ۲۰۱۱؛ الکساندراتوس و بروینسما، ۲۰۱۲؛ استاوت، ۲۰۱۲). گیاهان عالی ذاتاً بی‌حرکت هستند، بنابراین باید با استرس‌های محیطی مداوم روبرو شوند. سمیت فلزات سنگین علت اصلی کاهش بهره‌وری محصولات کشاورزی در بین تنش‌های غیرزیستی مختلف است. تنش فلزات سنگین را می‌توان به عنوان فلزی با چگالی ویژه بیش از ۵ گرم بر سانتی‌متر مکعب تعریف کرد (ماکسیمیک، ۲۰۰۷؛ بلال و همکاران، ۲۰۲۰). بارزترین ویژگی‌های فلزات سنگین، چگالی بالا و عدد اتمی بیشتر آن‌ها بیش از ۲۰ است. در بین ۹۰ فلز، تنها ۱۷ فلز به عنوان مفید شناخته می‌شوند، درحالی که ۵۳ فلز دیگر به عنوان عوامل استرس‌زای فلزات سنگین تعیین شده‌اند (پل و سچتزیندوبیل، ۲۰۰۳؛ توتیجا و همکاران، ۲۰۱۱).

۳-۹-۱- پاسخ فیزیولوژیک به تنش فلزات سنگین

استفاده از مواد شیمیایی در کشاورزی، صنعتی شدن، فعالیت‌های انسانی و تغییرات اقلیمی باعث انتشار گازهایی می‌شوند که از طریق آن‌ها فلزات سنگین به سیستم‌های اکولوژیکی (اجزای زنده و غیرزنده) منتقل می‌شوند (سرکار، ۲۰۰۲؛ سینگ و همکاران، ۲۰۱۱). فلزات سنگین، از جمله کادمیوم (Cd)، آرسنیک (As)، مولیبدن (Mo)، کبالت (Co)، نیکل (Ni) و مس (Cu)، از طریق آب و هوا به محیط زیست منتقل می‌شوند. برخی

از فلزات سنگین، حتی در مقادیر بسیار کم، باعث سمیت در سلول‌های گیاهی می‌شوند. فلزات سنگین در سلول‌های گیاهی تجمع می‌یابند و باعث ایجاد اثرات مخرب در گیاه می‌شوند (ناگاجیوتی و همکاران، ۲۰۱۰; اساطی و همکاران، ۱۳۹۵). گیاهان تجمع‌دهنده‌های زیستی فلزات سنگین هستند. آن‌ها غلظت فلزات سنگین را در خاک کاهش می‌دهند و آن‌ها را تجمع می‌دهند، اگرچه به آن‌ها نیازی ندارند (اسمیکال و همکاران، ۲۰۰۸). گیاهان، تا حد مشخصی مکانیسم ذاتی برای تحمل به تنش را دارند پس از آن، گیاهان علائم سمیت مانند کلروز، قهوه‌ای شدن ریشه‌ها، کاهش رشد و مرگ را نشان می‌دهند. پاسخ به فلزات سنگین در بین گونه‌های مختلف گیاهی متفاوت است (لا کامرا و همکاران، ۲۰۰۴؛ دبنات و همکاران، ۲۰۱۱؛ زهرا و همکاران، ۲۰۲۲). هر زمان که گیاهان در معرض فلزات سنگین قرار می‌گیرند، تولید رادیکال‌های آزاد مانند گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)، پراکسید و سوپراکسید افزایش می‌یابد (خی و همکاران، ۲۰۱۹). این مولکول‌های دو اتمی بسیار واکنش‌پذیر، سلول‌ها و اندامک‌های سلولی را تخریب می‌کنند. ROS منجر به آسیب اکسیداتیو به سلول‌های گیاهی می‌شود (آرورا و همکاران، ۲۰۰۲؛ دمیدچیک، ۲۰۱۵). متیل گلیوکسال[1] (CH3CCHO) یک ترکیب آلی است که تحت تنش فلزات سنگین تولید می‌شود. هنگامی که گیاهان در معرض فلزات سنگین قرار می‌گیرند، تجمع سریع این مواد منجر به تولید ROS می‌شود که باعث تنش اکسیداتیو و تجزیه کربوهیدرات‌ها می‌شود (حسین و همکاران، ۲۰۱۲؛ لی، ۲۰۱۶؛ یانگ و همکاران، ۲۰۲۳). تجزیه کربوهیدرات در نهایت منجر به تولید مشتق احیا شده اسید پیرورویک می‌شود که باعث سمیت سلولی می‌شود. متیل گلیوکسال همچنین تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان را مهار می‌کند و در نتیجه تنش اکسیداتیو در گیاه را افزایش می‌دهد (کاور و همکاران، ۲۰۱۴؛ مصطفی و همکاران، ۲۰۱۸). زمان که مقدار فلزات سنگین به حد خاصی برسد، مکانیسم دفاعی در برابر تنش فعال می‌شود و ترشحات ریشه از جذب فلزات

1- Methylglyoxal

سنگین جلوگیری می‌کنند (دلوی و بالیراو، ۲۰۱۳؛ غوری و همکاران، ۲۰۱۹). سویا در برابر تنش فلزات سنگین مقاوم نیست. از این رو، تنش ناشی از فلزات به طور قابل توجهی بر رشد آن از جوانه زنی تا تولید مثل تأثیر می‌گذارد (شفیق و همکاران، ۲۰۲۳).

۳-۹-۲- مدیریت مزرعه در شرایط تنش فلزات سنگین

در مدیریت مزرعه سویا در شرایط تنش فلزات سنگین، راهکارهای مختلفی وجود دارد که به حفظ رشد گیاه و افزایش عملکرد کمک می‌کند. براساس تحقیقات، روش‌های زیر می‌توانند مؤثر باشند:

استفاده از میکروارگانیسم‌های زنده (ریزوبیوم‌ها، قارچ‌های میکوریز و باکتری‌های محرک رشد گیاه): این میکروارگانیسم‌ها نقش مهمی در افزایش تحمل گیاه به تنش فلزات سنگین ایفا می‌کنند. آن‌ها می‌توانند از طریق تولید هورمون‌های گیاهی، تقویت بیان ژن‌ها و تولید متابولیت‌های ثانویه، مقاومت گیاه را در برابر فلزات سنگین افزایش دهند. کوددهی با این میکروارگانیسم‌ها می‌تواند به طور قابل توجهی سمیت فلزات را کاهش داده و رشد سویا را بهبود بخشد. شیعتی و همکاران (۱۴۰۱) در پژوهش خود بر روی کاربرد قارچ میکوریز و ریزوبیوم در گیاه سویا مشاهده کردند که استفاده از این میگروارگانیسم‌ها در شرایط سمت مس باعث کاهش اثرات منفی تنش می‌شود، به‌طوری که بیشترین میزان فعالیت آنریمی، محتوای قند محلول، وزن تر و خشک و رنگیزه‌های فتوسنتزی و کمترین میزان مالون دی آلدهید از تیمار دوجانبه میکوریز + ریزوبیوم بدست آمد.

اصلاح خاک از طریق کربن فعال(بیوچار): استفاده از کربن فعال می‌تواند باعث کاهش جذب فلزات سنگین در خاک توسط گیاه شود. بیوچار همچنین از طریق غیر قابل دسترس کردن فلزات سنگین باعث بهبود رشد در گیاهان می‌شود. ویژگی‌های منحصر به فرد بیوچار ازجمله pH، ترکیبات عنصری، سطح ویژه بالا، تخلل گسترده، توزیع اندازه منافذ، ظرفیت تبادل کاتیونی بالا و حضور گروه‌های عاملی اکسیژن‌دار فراوان، آن را به یک جاذب موثر برای آلاینده‌های آلی و معدنی تبدیل کرده است (آخیل و همکاران،

۲۰۲۱؛ یاشیکا و همکاران، ۲۰۲۰). سوپادیت و همکاران (۲۰۱۲) نشان دادند که بیشترین عملکرد سویا از نظر تعداد گره‌ها، ارتفاع بوته، تجمع ماده خشک، عملکرد کل و کیفیت دانه زمانی حاصل شد که از بیوچار استفاده شده بود. بنابراین بکارگیری کربن فعال می‌تواند به‌عنوان یک روش کارآمد و پایدار برای پاکسازی خاک‌های آلوده به فلزات سنگین و افزایش رشد در گیاهان در نظر گرفته شود.

انتخاب ارقام مقاوم: برخی ارقام سویا ممکن است تحمل بیشتری به فلزات سنگین خاص داشته باشند. انتخاب این ارقام می‌تواند یک راهکار مؤثر باشد. وجود تنوع ژنتیکی بین گونه‌ها و ارقام گیاهی از لحاظ تجمع فلزات سنگین و پاسخ‌های مقاومتی، امکان استفاده از روش‌های اصلاحی جهت انتخاب ژنوتیپ‌هایی با میزان تجمع پایین این فلزات را میسر می‌سازد (گریگیر و لوفستیدا، ۲۰۰۴). هاشمی و محمد حسنی (۱۳۹۸) در مطالعه خود بر روی سه رقم سویا در شرایط تیمار کادمیوم مشاهده کردند که رقم تلار تحت تنش حساسیت بیشتری نسبت به رقم‌های کاسپین و DPX دارد. در یک آزمایش دیگر میزان تجمع کادمیوم، کروم، کبالت، مس، نیکل، سرب و روی بر روی سه ژنوتیپ سویای (Onix ، Felix، Cristina) انجام شد و نتایج نشان داد که رقم Onix نسبت به دو رقم دیگر بیشتر مستعد تجمع فلزات سنگین می‌باشد (میچالیسکی و همکاران، ۲۰۲۰).

مدیریت آبیاری: اجتناب از آبیاری با پساب‌های صنعتی یا فاضلاب‌های آلوده به فلزات سنگین بسیار مهم است. استفاده از منابع آبی سالم و مدیریت صحیح آبیاری می‌تواند به کاهش جذب فلزات سنگین توسط گیاه کمک کند.

تقویت سیستم دفاعی گیاه: فلزات سنگین باعث تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) شده و به سلول‌ها آسیب می‌رسانند. گیاهان با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT) و پراکسیداز (POD) به این نوع تنش پاسخ می‌دهند.

خلاصه فصل

سویا یکی از مهم‌ترین گیاهان روغنی و پروتئینی از تیره حبوبات می‌باشد که خاستگاه آن آسیای شرقی است. این گیاه به‌دلیل دارا بودن حدود ۴۰ درصد پروتئین و ۲۰ درصد روغن در دانه خود، نقش چشمگیری در صنایع غذایی، خوراک دام و بهبود حاصلخیزی خاک (از طریق تثبیت بیولوژیک نیتروژن) دارد. کشورهای آمریکا، برزیل، آرژانتین و چین بیش از ۸۰ درصد تولید جهانی سویا را در اختیار دارند. در ایران، استان‌های گلستان، اردبیل و مازندران عمده‌ترین مناطق کشت سویا هستند. سویا به‌عنوان یک گیاه استراتژیک، به‌شدت تحت تأثیر تنش‌های محیطی مانند کم‌آبی، شوری، سرما و گرما قرار می‌گیرد. تنش کم‌آبی با کاهش فعالیت آنزیم روبیسکو و اختلال در فتوسنتز، می‌تواند تا ۸۸ درصد عملکرد را کاهش دهد. تنش شوری با ایجاد سمیت یونی و اختلال در جذب مواد غذایی، عملکرد دانه را تا ۳۰ درصد و یا بیشتر کم می‌کند. تنش‌های دمایی نیز اثرات شدیدی روی این گیاه دارند. تنش سرما با کاهش کلروفیل‌ها و اختلال در تشکیل غلاف، و تنش گرما با سقط گل‌ها و دانه‌ها همراه است. پاسخ‌های فیزیولوژیک سویا به این تنش‌ها شامل تجمع اسمولیت‌ها (مانند پرولین)، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز) و تغییر در ترکیب اسیدهای چرب روغن می‌باشد. برای کاهش اثرات تنش‌های محیطی روی زراعت سویا، راهکارهای مدیریتی متعددی وجود دارد. ازجمله می‌توان به استفاده از ارقام مقاوم، کاربرد تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی (سالیسیلیک‌اسید و براسینواستروئیدها)، مدیریت بهینه آبیاری و تغذیه به‌ویژه با کودهای پتاسیم و کلسیم اشاره کرد. این راهبردها نه‌تنها تحمل گیاه به تنش‌های محیطی را افزایش می‌دهند، بلکه کیفیت و کمیت محصول را نیز بهبود می‌بخشند. باتوجه به تغییرات اقلیمی و افزایش تنش‌های محیطی، توسعه این روش‌ها برای حفظ تولید پایدار سویا ضروری می‌باشد.

منابع

آقاجانی، آ. و بشارتی، ح. ۱۳۹۳. تأثیر تنش شوری بر فرایند تثبیت بیولوژیک نیتروژن و شاخص‌های رشد دو رقم سویا در مراحل مختلف فنولوژیک. پژوهش های خاک، ۲۸(۲): ۲۸۷-۲۹۳.

تادوانی، ح.، بابائیان جلودار، ن. و باقری، ن. ۱۳۹۷. بررسی اثرات تنش شوری بر صفات مرتبط با جوانه‌زنی در تعدادی ژنوتیپ متنوع گیاه سویا (*Glycine max* L.). پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی، ۱۰(۲۸): ۱۸۱-۱۸۹.

جنابیان، م.، پیردشتی، ه. و یعقوبیان، ی. ۱۳۹۳. اثر تنش سرما و نور بر رنگیزه های فتوسنتزی گیاه سویا (*Glycine max* L.). کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران.

رزمی، ن. ۱۴۰۱. تولید سویا. معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، دفتر شبکه دانش و رسانه‌های ترویجی، نشر آموزش کشاورزی. ۷۲ صفحه.

شیعتی، ش.، خارا، ج.، حسینی سرقین، س. و حسن زاده قورت تیه، ع. ۱۴۰۱. تاثیرات تلقیح مایکوریزایی وریزوبیوم بر برخی صفات فیزیولوژیکی وبیوشیمیایی کیاه سویا'تحت سمیت مس. تولیدات گیاهی، ۴۵(۴): ۶۱۵-۶۰۳.

کیانی، ع.ر. ۱۳۸۹. برنامه‌ریزی آبیاری سویا. موسسه تحقیقات فنی و مهندسی کشاورزی. ۳۱ صفحه.

مرتضوی، س.، دانشیان، ج.، حمیدی، آ. و میرهادی، س. ۱۳۹۶. اثر سطح خشکی در بوته مادری بر خصوصیات جوانه‌زنی بذر و سبز شدن گیاهچه ارقام سویا. نشریه تحقیقات علوم زراعی در مناطق خشک، ۱(۲): ۱۵۴-۱۴۳.

منافی، ا.، مدرس ثانوی، س.ع.، آقاعلیخانی، م. و مدرس وامقی، س.م. ۱۳۹۳. تأثیر روش‌های کاربرد و غلظت‌های مختلف ۵ -آمینولوولینیک اسید بر القای مقاومت به سرما در گیاهچه‌های سویا (*Glycine max* L.)، مجله تولید گیاهان زراعی، ۷(۲): ۱۵۷- ۱۷۴.

هاشمی، ش. و محمد حسنی، ف. ۱۳۹۸. بررسی شاخص‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برخی رقم‌های سویا تحت تنش کادمیوم. زیست شناسی کاربردی، ۳۲(۳): ۱۷۳-۱۵۹.

Adem, G.D., Roy, S.J., Zhou, M., Bowman, J.P. and Shabala, S. 2014. Evaluating contribution of ionic, osmotic and oxidative stress components towards salinity tolerance in barley. BMC Plant Biology, 14: 113.

Akhil, D., Lakshmi, D., Kartik, A., Vo, D.V.N., Arun, J. and Gopinath, K.P. 2021. Production, characterization, activation and environmental applications of engineered biochar: a review. Environmental Chemistry Letters, 19(3): 2261-2297.

Alexandratos, N. and Bruinsma, J. 2012. World agriculture towards 2030/2050: the 2012 revision.

An, P., Inanaga, S., Kafkafi, U., Lux, A. and Sugimoto, Y. 2001. Different effect of humidity on growth and salt tolerance of two soybean cultivars. Biologia plantarum, 44: 405-410.

Anjum, N.A. 2016. Book Review: Legumes under Environmental Stress: Yield, Improvement and Adaptations. Frontiers in Plant Science, 7: 798.

Araya, T., Noguchi, K. and Terashima, I. 2010. Effect of nitrogen nutrition on the carbohydrate repression of photosynthesis in leaves of *Phaseolus vulgaris* L. Journal of Plant Research, 123: 371-379.

Arora, A., Sairam, R.K. and Srivastava, G.C. 2002. Oxidative stress and antioxidative system in plants. Current science, 1227-1238.

Arve, L.E., Torre, S., Olsen, J.E. and Tanino, K.K. 2011. Stomatal responses to drought stress and air humidity. *In*: Shanker AK and Venkateswarlu B (Eds.), Abiotic stress in plants mechanisms and adaptations. InTech, Hyderabad, India, Pp. 267-280.

Asati, A., Pichhode, M. and Nikhil, K. 2016. Effect of heavy metals on plants: an overview. International Journal of Application or Innovation in Engineering & Management, 5(3): 56-66.

Bazzer, S.K. and Purcell, L.C. 2020. Identification of quantitative trait loci associated with canopy temperature in soybeanScientific Reports, 10: 17604.

Bellaloui, N., Reddy, K.N. and Mengistu, A. 2015. Drought and heat stress effects on soybean fatty acid composition and oil stability. *In*: Processing and impact on active components in food. Academic Press, Pp. 377-384.

Bertolli, S.C., Rapchan, G.L. and Souza, G.M. 2012. Photosynthetic limitations caused by different rates of water-deficit induction in *Glycine max* and *Vigna unguiculata*. Photosynthetica, 50: 329-336.

Bhargava, S. and Sawant, K. 2013. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. Plant Breeding, 132: 21-32.

Bilal, S., Shahzad, R., Imran, M., Jan, R., Kim, K.M. and Lee, I.J. 2020. Synergistic association of endophytic fungi enhances *Glycine max* L.

resilience to combined abiotic stresses: Heavy metals, high temperature and drought stress. Industrial Crops and Products, 143: p.111931.

Brevedan, R.E. and Egli, D.B. 2003. Short periods of water stress during seed filling, leaf senescence, and yield of soybean. Crop Science, 43(6): 2083-2088.

Câmara, G.M.S., Sediyama, T., Dourado-Neto, D. and Bernardes, M.S. 1997. Influence of photoperiod and air temperature on the growth, flowering and maturation of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). Scientia Agricola, 54: 149-154.

Chaves, M.M., Maroco, J.P. and Pereira, J. 2003. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. Functional Plant Biology, 30: 239-264.

Chebrolu, K.K., Fritschi, F.B., Ye, S., Krishnan, H.B., Smith, J.R. and Gillman, J.D. 2016. Impact of heat stress during seed development on soybean seed metabolome. Metabolomics, 12: 1-14.

Chun, H.C., Sanghun, L.E.E., Choi, Y.D., Gong, D.H. and Jung, K.Y. 2021. Effects of drought stress on root morphology and spatial distribution of soybean and adzuki bean. Journal of Integrative Agriculture, 20(10): 2639-2651.

Cober, E.R., Cianzio, S.R., Pantalone, V.R. and Rajcan, I. 2010. Soybean. *In*: Vollmann J and Rajcan I (Eds.), Oil Crops. Handbook of Plant Breeding. New York, USA, Springer Nature Switzerland AG, Pp. 57-90.

Cohen, I., Zandalinas, S.I., Fritschi, F.B., Sengupta, S., Fichman, Y., Azad, R.K. and Mittler, R. 2021. The impact of water deficit and heat stress combination on the molecular response, physiology, and seed production of soybean. Physiologia Plantarum, 172: 41-52.

Cohen, I., Zandalinas, S.I., Huck, C., Fritschi, F.B. and Mittler, R. 2021. Meta-analysis of drought and heat stress combination impact on crop yield and yield components. Physiologia Plantarum, 171: 66-76.

Conforti, P. 2011. Looking ahead in world food and agriculture: perspectives to 2050 (xviii+-539).

Cui, W.J., Chang, Z.Y. and Li, N. 2012: Effect of drought stress on physiology ecology and yield of soybean. Journal of Water Resource and Water Engineering, 24: 20-24.

Dalvi, A.A. and Bhalerao, S.A. 2013. Response of plants towards heavy metal toxicity: an overview of avoidance, tolerance and uptake mechanism. Annals of Plant Sciences, 2(9): 362-368.

Das, A., Rushton, P.J. and Rohila, J.S. 2017. Metabolomic profiling of soybeans (*Glycine max* L.) reveals the importance of sugar and nitrogen metabolism under drought and heat stress. Plants, 6: 21.

Debnath, M., Pandey, M. and Bisen, P.S. 2011. An omics approach to understand the plant abiotic stress. Omics: Journal of Integrative Biology, 15(11): 739-762.

Deinlein, U., Stephan, A.B., Horie, T., Luo, W., Xu, G. and Schroeder, J.I. 2014. Plant salt-tolerance mechanisms. Trends in Plant Science, 19: 371-379.

Demidchik, V. 2015. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. Environmental and experimental botany, 109: 212-228.

De Moraes, M.T. and Gusmao, A.G. 2021. How do water, compaction and heat stresses affect soybean root elongation? A review. Rhizosphere, 19: 100403.

De Storme, N. and Geelen, D. 2014. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms. Plant, cell & environment, 37(1): 1-18.

Djanaguiraman, M., Prasad, P.V.V. and Al-Khatib, K. 2011. Ethylene perception inhibitor 1-MCP decreases oxidative damage of leaves through enhanced antioxidant defense mechanisms in soybean plants grown under high temperature stress. Environmental and Experimental Botany, 71: 215-223.

Djanaguiraman, M., Prasad, P.V.V. and Schapaugh, W.T. 2013. High day- or nighttime temperature alters leaf assimilation, reproductive success, and phosphatidic acid of pollen grain in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. Crop Science, 53: 1594-1604.

Do, T.D., Chen, H., Hien, V.T.T., Hamwieh, A., Yamada, T., Sato, T., Yan, Y., Cong, H., Shono, M., Suenaga, K. and Xu, D. 2016. Ncl synchronously regulates Na^+, K^+, and Cl^- in soybean and greatly increases the grain yield in saline field conditions. Scientific Reports, 6: p.19147.

Do, T.D., Vuong, T.D., Dunn, D., Smothers, S., Patil, G., Yungbluth, D.C., Chen, P., Scaboo, A., Xu, D., Carter, T.E., Nguyen, H.T. and Shannon, jG. 2018. Mapping and confirmation of loci for salt tolerance in a novel soybean germplasm. Theoretical and Applied Genetics, 131: 513-524.

Dornbos, D.L. 2002. Production environment and seed quality. *In*: Basra AS (Ed.), Seed quality, basic mechanisms and agricultural implications. Food Products Press, Pp.119-152.

Dornbos, D.L. and Mullen, R.E. 1991. Influence of stress during soybean seed fill on seed weight, germination, and seedling growth rate. Journal of Plant Sciences, 71: 373-383.

Duan, K., Cheng, Y., Ji, J., Wang, C., Wei, Y. and Wang, Y. 2021. Large chromosomal segment deletions by CRISPR/LbCpf1-mediated multiplex gene editing in soybean. Journal of Integrative Plant Biology, 63: 1620-1631.

Eck, H.V., Mathers, A.C. and Musick, J.T. 1987. Plant water stress at various growth stages and growth and yield of soybeans. Field Crops Research, 17(1): 1-16.

Egli, D.B. and Bruening, W.P. 2006. Fruit development and reproductive survival in soybean: position and age effects. Field Crops Research, 98: 195-202.

Egli, D.B., TeKrony, D.M., Heitholt, J.J. and Rupe, J. 2005. Air Temperature during Seed Filling and Soybean Seed Germination and Vigor. Crop Science, 45: 1329-1335.

Ellouzi, H., Hamed, K.B., Hernández, I., Cela, J., Müller, M., Magné, C., Abdelly, C. and Munné-Bosch, S. 2014. A comparative study of the early osmotic, ionic, redox and hormonal signaling response in leaves and roots of two halophytes and a glycophyte to salinity. Planta, 240: 1299-1317.

El-Sabagh, S.S., Ueda, A. and Saneoka, H. 2015. Evaluation of salinity stress effects on seed yield and quality of three soybean cultivars. Azarian journal of Agriculture, 2: 138-141.

Ergo, V.V., Lascano, R., Vega, C.R., Parola, R. and Carrera, C.S. 2018. Heat and water stressed field-grown soybean: A multivariate study on the relationship between physiological-biochemical traits and yield. Environmental and Experimental Botany, 148: 1-11.

Fahad, S., Hussain, S., Matloob, A., Khan, F.A., Khaliq, A., Saud, S., Hassan, S., Shan, D., Khan, F., Ullah, N. and Faiq, M. 2015. Phytohormones and plant responses to salinity stress: a review. Plant Growth Regulation, 75: 391-404.

Farhangi-Abriz, S. and Ghassemi-Golezani, K. 2018. How can salicylic acid and jasmonic acid mitigate salt toxicity in soybean plants? Ecotoxicology and Environmental Safety, 147: 1010-1016.

Farooq, M., Gogoi, N., Hussain, M., Barthakur, S., Paul, S., Bharadwaj, N., Migdadi, H.M., Alghamdi, S.S. and Siddique, K.H. 2017. Effects, tolerance mechanisms and management of salt stress in grain legumes. Plant Physiology and Biochemistry, 118: 199-217.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. and Basra, S. 2009. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development, 29: 185-212.

Galesh, S.A. and Bayati, Z. 2006. Effect of post-anthesis drought stress on seed vigor in two wheat cultivars, Iranian journal of field crop science, 12(6): 113-119.

Galle, A., Florez-Sarasa, I., Thameur, A., de Paepe, R., Flexas, J. and Ribas-Carbo, M. 2010. Effects of drought stress and subsequent rewatering on photosynthetic and respiratory pathways in *Nicotiana sylvestris* wild type and the mitochondrial complex ideficient CMSII mutant. Journal of Experimental Botany, 61: 765-775.

Gass, T., Schori, A., Fossati, A., Soldati, A. and Stamp, P. 1996. Cold tolerance of soybean (*Glycine Max* L. Merr.) during the reproductive phase. European Journal of Agronomy, 5: 71-88.

Ghori, N.H., Ghori, T., Hayat, M.Q., Imadi, S.R., Gul, A., Altay, V. and Ozturk, M. 2019. Heavy metal stress and responses in plants. International journal of environmental science and technology, 16(3): 1807-1828.

Ghassemi-Golezani, K. and Farhangi-Abriz, S. 2018. Changes in oil accumulation and fatty acid composition of soybean seeds under salt stress in response to salicylic acid and jasmunic acid. Russian Journal of Plant Physiology, 2: 229-236.

Ghassemi-Golezani, K., Lotfi, R. and Norouzi, M. 2012. Seed quality of soybean cultivars affected by pod position and water stress at reproductive stages. International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences, 2(2): 119-125.

Ghassemi-Golezani, K. and Nikpour-Rashidabad, N. 2017. Seed pretreatment and salt tolerance of dill: Osmolyte accumulation, antioxidant enzymes activities and essence production. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 12: 30-35.

Ghassemi-Golezani, K., Taifeh-Noori, M., Oustan, S., Moghaddam, M. and Seyyed-Rahmani, S. 2010. Oil and protein accumulation in soybean grains under salinity stress. Notulae Scientia Biologicae, 2: 64-67.

Gibson, L.R. and Mullen, R.E. 1996. Influence of day and night temperature on soybean seed yield. Crop Science, 36: 98-104.

Gillman, J.D., Chebrolu, K. and Smith, J.R. 2021. Quantitative trait locus mapping for resistance to heat-induced seed degradation and low seed phytic acid in soybean. Crop Science, 61: 2023-2035.

Goto, K. and Yamamoto, T. 1972. Studies on cool injury in bean plants. Abnormalities in the reproductive processes relating to pod dropping as affected by cool tem- perature before anthesis in soybean plants. research bulletin of the naro Hokkaido. National Agricultural Library Stat, 100: 14-19.

Greger, M. and Löfstedt, M. 2004. Comparison of uptake and distribution of cadmium in different cultivars of bread and durum wheat. Crop Science, 44(2): 501-507.

Haider, S., Raza, A., Iqbal, J., Shaukat, M. and Mahmood, T. 2022. Analyzing the regulatory role of heat shock transcription factors in plant heat stress tolerance: A brief appraisal. Molecular Biology Reports, 49: 5771-5785.

Hamayun, M., Hussain, A., Iqbal, A., Khan, S. A., Gul, S., Khan, H., Rehman, K.U., Bibi, H. and Lee, I.J. 2021. Penicillium glabrum acted as a heat stress relieving endophyte in soybean and sunflower. Polish Journal of Environmental Studies, 30: 3099-3110.

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

Hatfield, J.L. and Dold, C. 2019. Water-use efficiency: Advances and challenges in a changing climate. Frontiers in Plant Science, 10: 103.

Haun, W., Coffman, A., Clasen, B.M., Demorest, Z.L., Lowy, A., Ray, E., Retterath, A., Stoddard, T., Juillerat, A., Cedrone, F. and Mathis, L. 2014. Improved soybean oil quality by targeted mutagenesis of the fatty acid desaturase 2 gene family. Plant Biotechnology Journal, 12: 934-940.

Hossain, M.A., Piyatida, P., da Silva, J.A.T. and Fujita, M. 2012. Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation. Journal of botany, 2012(1): p.872875.

Huang, Y., Xuan, H., Yang, C., Guo, N., Wang, H., Zhao, J. and Xing, H. 2019. GmHsp90A2 is involved in soybean heat stress as a positive regulator. Plant Science, 285: 26-33.

Hume, D.J. and Jackson, A.K. 1981. Pod formation in soybeans at low temperatures. Crop Science, 21(6): 933-937.

Johnson, L.A. White, P.J. and Galloway, R. 2015. Soybeans, chemistry, production, processing, and utilization. Elsevier, 850 p.

Kakati, J.P., Fallen, B., Bridges, W. and Narayanan, S. 2022. Characterization of a Soybean (*Glycine max* L. Merr.) population for germination and seedling root traits under Water Stress. Agronomy, 12(8): 1944.

Kaneko, T., Horie, T., Nakahara, Y., Tsuji, N., Shibasaka, M. and Katsuhara, M. 2015. Dynamic regulation of the root hydraulic conductivity of barley plants in response to salinity/osmotic stress. Plant and Cell Physiology, 56: 875-882.

Katam, R., Shokri, S., Murthy, N., Singh, S.K., Suravajhala, P., Khan, M.N., Katsumi Sakata, M.B. and Reddy, K.R. 2020. Proteomics, physiological, and biochemical analysis of cross tolerance mechanisms in response to heat and water stresses in soybean. PLoS One, 15: e0233905.

Kaur, C., Singla-Pareek, S.L. and Sopory, S.K. 2014. Glyoxalase and methylglyoxal as biomarkers for plant stress tolerance. Critical reviews in plant sciences, 33(6): 429-456.

Keerio, M.I., Chang, S.Y., Mirjat, M.A., Lakho, M.H. and Bhatti, I.P. 2001. The rate of nitrogen fixation in soybean root nodules after heat stress and recovery period. International Journal of Agriculture and Biology, 3: 512-514.

Keyser, H.H. and Li, F. 1992. Potential for increasing biological nitrogen fixation in soybean. Developments in Plant and Soil Sciences, 141: 119-135.

Khalil, S.K., Mexal, J.G., Rehman, A.Z. Khan, S., Wahab, M., Zubair, I.H., Khalil Li, R., Chen, L., Wu, Y., Zhang, R., Baskin, C.C., Baskin, J.M. and Hu, X. 2017. Effects of cultivar and maternal environment on seed quality in vicia sativa. Frontiers in Plant Science, 8(1411): 1-9.

Khan, M.A., Asaf, S., Khan, A.L., Jan, R., Kang, S.M., Kim, K.M. and Lee, I.J. 2020. Thermotolerance effect of plant growth-promoting Bacillus cereus SA1 on soybean during heat stress. BMC Microbiol, 20: 175.

Khedar, O.P., Singh, R.V., Shrimali, M. and Singh, N.P. 2008. Pulses: Status and cultivation technology. Aavishkar Publishers, Jaipur, 198 p.

Kim, H. 2017. CRISPR system-mediated soybean genome editing. Journal of the Korean Society for Horticultural Science, 2017: 27.

koç, E., işlek, C. and üstün, A.S. 2010. Effect of cold on protein, proline, phenolic compounds and chlorophyll content of two pepper (*Capsicum annum* L.) varieties. Gujarat Council of Science City, 23: 1-6.

Korkmaz, A. and Korkmaz, Y. 2009. Promotion by 5-aminolevulinic acid of pepper seed germination and seedling emergence under low-temperature stress. Scientia Horticulturae, 119: 98-102.

Kosová, K., Vítámvás, P., Prášil, I. T. and Renaut, J. 2011. Plant proteome changes under abiotic stress-contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. Journal of Proteomics, 74: 1301-1322.

Koti, S., Reddy, K.R., Reddy, V.R., Kakani, V.G. and Zhao, D. 2005. Interactive effects of carbon dioxide, temperature, and ultraviolet-B radiation on soybean (*Glycine max* L.) flower and pollen morphology, pollen production, germination, and tube lengths. Journal of Experimental Botany, 56: 725-736.

Krishnan, H.B. 2008. Preparative procedures markedly influence the appearance and structural integrity of protein storage vacuoles in soybean seeds. Journal of agricultural and food chemistry, 56(9): 2907-2912.

Krishnan, H.B., Kim, W.S., Oehrle, N.W., Smith, J.R. and Gillman, J.D. 2020. Effect of heat stress on seed protein composition and ultrastructure of protein storage vacuoles in the cotyledonary parenchyma cells of soybean genotypes that are either tolerant or sensitive to elevated temperatures. International Journal of Molecular Sciences, 21(13): 4775.

Ku, Y.S., Au-Yeung, W.K., Yung, Y.L., Li, M.W., Wen, C.Q., Liu, X. and Lam, H.M. 2013. Drought stress and tolerance in soybean. A comprehensive survey of international soybean research-Genetics, physiology, agronomy and nitrogen relationships, 209-237.

Kucharik, C.J. and Serbin, S.P. 2008. Impacts of recent climate change on wisconsin corn and soybean yield trends. Environmental Research Letters, 3: 034003.

Kumar, V., Rani, A., Solanki, S. and Hussain, S.M. 2006. Influence of growing environment on the biochemical composition and physical

characteristics of soybean seed. Journal of Food Composition and Analysis, 19: 188-195.

Kurosaki, H., Yumoto, S. and Matsukawa, I. 2003. Pod setting pattern during and after low temperature and the mechanism of cold-weather tolerance at the flowering stage in soybeans. lant Production Science, 6: 247-254.

La Camera, S., Gouzerh, G., Dhondt, S., Hoffmann, L., Fritig, B., Legrand, M. and Heitz, T. 2004. Metabolic reprogramming in plant innate immunity: the contributions of phenylpropanoid and oxylipin pathways. Immunological reviews, 198(1): 267-284.

Li, Z.G. 2016. Methylglyoxal and glyoxalase system in plants: old players, new concepts. The Botanical Review, 82(2): 183-203.

Lindey, L. and Thomson, P. 2012. High temperature effects on corn and soybean. Corn Newsletter, 2012: 23-26.

Liu, X., Jian, J., Guanghua, W. and Herbert, S.J. 2008. Soybean yield physiology and development of high-yielding practices in Northeast China. Field Crops Research, 105: 157-171.

Liu, G.T., Ma, L., Duan, W., Wang, B.C., Li, J.H., Xu, H.G., Yan, X.Q., Yan, B.F., Li, S.H. and Wang, L.J. 2014. Differential proteomic analysis of grapevine leaves by iTRAQ reveals responses to heat stress and subsequent recovery. BMC Plant Biology, 14: 110.

Livingston, D.P., Hincha, D.K. and Heyer, A.G. 2009. Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. Cellular and Molecular Life Sciences, 66: 2007-2023.

Lobell, D.B. and Asner, G.P. 2003. Climate and management contributions to recent trends in U.S. agricultural yields. Science, 299: 1032.

Loreto, F. and Centritto, M. 2008. Leaf carbon assimilation in a water-limited world. Plant Biosystems, 142: 154-161.

Lui, K. 2004. Soybeans as a powerhouse of nutrients and phytochemicals. *In*: Lui K (Ed.), Soybeans as functional foods and ingredients. AOCS Press, Champaign, IL, Pp. 1-53.

Maksymiec, W. 2007. Signaling responses in plants to heavy metal stress. Acta Physiologiae Plantarum, 29(3): 177-187.

Memon Ambreen, S., Hou, X., Wang, L. and Li, Y. 2009. Promotive effect of 5-amino levulenic acid on chlorophyll, antioxidative enzymes and photosynthesis of pakchoi (*Brassica campestris* ssp. Chinensis var. communis Tsen et Lee). Acta Physiologiae Plantarum, 31: 51-57.

Michalski, R., Duda, M.M., ŞERDEAN, P.N., Kernert, J., Grygoyc, K., Pecyna, P. and Muntean, E. 2020. Heavy Metals in Several Soybean Varieties Cultivated in the Transylvanian Plain, Romania. Bulletin UASVM Food Science and Technology, 77: p.1.

Mittler, R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. Trends in Plant Science, 11: 15-19.

Mostofa, M.G., Ghosh, A., Li, Z.G., Siddiqui, M.N., Fujita, M. and Tran, L.S.P. 2018. Methylglyoxal-a signaling molecule in plant abiotic stress responses. Free Radical Biology and Medicine, 122: 96-109.

Mourtzinis, S., Gaspar, A.P., Naeve, S.L. and Conley, S.P. 2017. Planting date, maturity, and temperature effects on soybean seed yield and composition. Journal of Agronomy, 109: 2040-2049.

Munevar, F. and Wollum, A.G. 1982. Response of soybean plants to high root temperature as affected by plant cultivar and Rhizobium strain. Agronomy Journal, 74: 138-142.

Munns, R. and Gilliham, M. 2015. Salinity tolerance of crops–what is the cost?. New Phytologist, 208: 668-673.

Munns, R. and Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 59: 651-681.

Nagajyoti, P.C., Lee, K.D. and Sreekanth, T.V.M. 2010. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. Environmental chemistry letters, 8(3): 199-216.

Nakagawa, A.C., Ario, N., Tomita, Y., Tanaka, S., Murayama, N., Mizuta, C., Iwaya-Inoue, M. and Ishibashi, Y. 2020. High temperature during soybean seed development differentially alters lipid and protein metabolism. Plant Production Science, 23: 504-512.

Nakamoto, H., Zheng, S., Furuya, T., Tanaka, K., Yamazaki, A. and Fukuyama, M. 2001. Effects of long-term exposure to atmospheric carbon dioxide enrichment on flowering and poding in soybeanJournal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University, 46: 23-29.

Nawracała, J. 2001. Efficiency of flowering of varied soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) genotypes in the environmental conditions of Wielkopolska. Oilseed Crop, 2001, 26: 27-44.

Nayyar, H., Kaur, G., Kumar, S. and Upadhyaya, H. D. 2007. Low temperature effects during seed filling on chickpea genotypes (*Cicer arietinum* L.): probing mechanisms affecting seed reserves and yield. Journal of agronomy and crop science, 193(5): 336-344.

Ohnishi, S., Miyoshi, T. and Shirai, S. 2010. Low temperature stress at different flower developmental stages affects pollen development, pollination, and pod set in soybean. Environmental and experimental botany, 69(1): 56-62.

Ouda, S.A., Khalil, F.A., Ashrhy, M.R.K. and Yousef, K.M. 2008. Effect of water stress on soybean yield and water relations. In 12th International Conference of Water Technology, Egypt.

Parihar, P., Singh S., Singh, R., Singh, V.P. and Prasad, S.M. 2015. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. Environmental Science and Pollution Research, 22: 4056-4075.

Parveen, P., Muhammad Anwar-ul-Haq, M.A.U.H., Javaid Akhtar, J.A. and Basra, S.M.A. 2016. Interactive effect of salinity and potassium on growth, biochemical parameters, protein and oil quality of soybean genotypes. Pakistan Journal of Agricultural Sciences, 53(1): 69-78.

Passioura, J. 2007. The drought environment, Physical, biological and agricultural perspectives. Journal of Experimental Botany, 58(2): 113-117.

Patil, G., Mian, R., Vuong, T., Pantalone, V., Song, Q., Chen, P., Shannon, J., Carter, T.C. and Nguyen, H.T. 2017. Molecular mapping and genomics of soybean seed protein: A review and perspective for the future. Theoretical and Applied Genetics, 130: 1975-1991.

Pessarakli, M., Haghighi, M. and Sheibanirad, A. 2015. Plant responses under environmental stress conditions. Advances in Plants & Agriculture Research, 2(6): 276-286.

Pestana-Calsa, M.C., Pacheco, C.M., de Castro, R.C., de Almeida, R.R., de Lira, N.P. and Junior, T.C. 2012. Cell wall, lignin and fatty acid-related transcriptome in soybean: achieving gene expression patterns for bioenergy legume. Genetics and Molecular Biology, 35: 322-330.

Pi, E., Qu L., Hu, J., Huang, Y., Qiu, L., Lu, H., Jiang, B., Liu, C., Peng, T., Zhao, Y. and Wang, H. 2016. Mechanisms of soybean roots' tolerances to salinity revealed by proteomic and phosphoproteomic comparisons between two cultivars. Molecular & Cellular Proteomics, 15: 266-288.

Pinheiro, C. and Chaves, M.M. 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?. Journal of Experimental Botany, 62: 869-882.

Polle, A. and Schützendübel, A. 2003. Heavy metal signaling in plants: linking cellular and organismic responses. In: Plant responses to abiotic stress. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, Pp. 187-215.

Poudel, S., Vennam, R.R., Shrestha, A., Reddy, K.R., Wijewardane, N.K., Reddy, K.N. and Bheemanahalli, R. 2023. Resilience of soybean cultivars to drought stress during flowering and early-seed setting stages. Scientific reports, 13(1): 1277.

Prasad, P.V.V., Boote, K.J., Allen, L.H., Sheehy, J.E. and Thomas, J.M.G. 2006. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. Field Crops Research, 95: 398-411.

Prasad, P.V.V., Craufurd, P.Q. and Kakani, V.G. 2001. Influence of high temperature during pre-and post-anthesis stages of floral development on fruit-set and pollen germination in peanut. Australian journal of plant physiology, 28: 233-240.

Prasad, P.V.V., Pisipati, S.R., Mutava, R.N. and Tuinstra, M.R. 2008. Sensitivity of grain sorghum to high temperature stress during reproductive development. Crop Science, 48: 1911-1917.

Prasad, P.V.V., Staggenborg, S.A. and Ristic, Z. 2008. Impacts of drought and/or heat stress on physiological, developmental, growth, and yield processes of crop plants. *In*: Ahuja LR, Reddy VR, Saseendran SA and Yu Q (Eds.), Response of crops to limited water: understanding and modeling water stress effects on plant growth processes. American Society of Agronomy, Crop Science Society of American, Soil Science Society of American, Madison, USA, Pp. 301-355

Purcell, L.C., Salmeron, M. and Ashlock, L. 2014. Soybean growth and development. Arkansas soybean production handbook, 197: 1-8.

Rahman, S.U., Mccoy, E., Raza, G., Ali, Z., Mansoor, S. and Amin, I. 2022. Improvement of soybean; A way forward transition from genetic engineering to new plant breeding technologies. Molecular Biotechnology, 65(2): 162-80.

Roy, S.J., Negrão, S. and Tester, M. 2014. Salt resistant crop plants. Current Opinion in Biotechnology, 26: 115-124.

Ruiz-Vera, U.M., Siebers, M., Gray, S.B., Drag, D.W., Rosenthal, D.M., Kimball, B.A., Ort, D.R. and Bernacchi, C.J. 2013. Global warming can negate the expected CO_2 stimulation in photosynthesis and productivity for soybean grown in the Midwestern United States. Plant Physiology, 162: 410-423.

Saito, M., Yamamoto, T., Gotou, K. and Hashimoto, K. 1970. The Influence of cool temperature before and after anthesis, on pod-setting and nutrients in soybean plants. Crop Science Society of Japan, 39: 511-519.

Salem, M.A., Kakani, V.G., Koti, S. and Reddy, K.R. 2007. Pollen-based screening of soybean genotypes for high temperature. Crop Science, 47: 219-231.

Salvagiotti, F., Cassman, K.G., Specht, J.E., Walters, D.T., Weiss, A. and Dobermann, A. 2008. Nitrogen uptake, fixation and response to fertilizer N in soybeans: a review. Field Crops Research, 108: 1-13.

Sarkar, B. 2002. Heavy metals in the environment, Boca Raton: CRC press. 712 p.

Schlenker, W. and Roberts, M.J., 2009. Nonlinear temperature effects indicate severe damages to U.S. crop yields under climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106: 15594-15598.

Schlenker, W. and Roberts, M.J. 2008. Estimating the impact of climate change on crop yields: The importance of nonlinear temperature effects; Working Paper; National Bureau of Economic Research: Cambridge, MA, USA, 13799.

Sekia, N. and Yano, K. 2002. Water acquisition from rainfall and ground water by legume developing deep rooting systems determined with stable hydrogen isotope composition of xylem waters. Field Crops Research, 78: 133-139.

Selvakumar, G., Kim, K., Hu, S. and Sa, T. 2014. Effect of salinity on plants and the role of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria in alleviation of salt stress. *In*: Physiological mechanisms and adaptation strategies in plants under changing environment, Springer New York, Pp. 115-144.

Shaffique, S., Hussain, S., Kang, S.M., Imran, M., Kwon, E.H., Khan, M.A. and Lee, I.J. 2023. Recent progress on the microbial mitigation of heavy metal stress in soybean: overview and implications. Frontiers in Plant Science, 14: p.1188856.

Shaheen, T., Riaz, M.S. and Zafar, Y. 2016. Soybean production and drought stress. *In*: Abiotic and biotic stresses in soybean production, Academic Press, Pp. 177-196.

Sharifi, P., Amirnia, R. and Shirani Bidabadi, S. 2022. Role of silicon in mediating heat shock tolerance in soybean. Journal of Crop Health, 74: 397-411.

Shen, S.Y., Wu, Y.X., and Zheng, Y.S. 2017. Review on drought response in plants from phenotype to molecular. Current Biotechnology, 7: 169-176.

Simaei, M., Khavari-Nejad, R.A. and Bernard, F. 2012. Exogenous application of salicylic acid and nitric oxide on the ionic contents and enzymatic activities in NaCl-stressed soybean plants, 3(10): 1495-1503.

Sinclair, T.R. and Weisz, P.R. 1985. Response to soil temperature of dinitrogen fixation (acetylene reduction) rates by field grown soybean. Agronomy Journal, 77: 685-688.

Singh, R., Gautam, N., Mishra, A. and Gupta, R. 2011. Heavy metals and living systems: An overview. Indian journal of pharmacology, 43(3): 246-253.

Sionit, N., Strain, B.R. and Flint, E.P. 1987. Interaction of temperature and CO_2 enrichment on soybean: growth and dry matter partitioning. Canadian Journal of Plant Science, 67: 59-67.

Smical, A.I., Hotea, V., Oros, V., Juhasz, J. and Pop, E. 2008. Studies on transfer and bioaccumulation of heavy metals from soil into lettuce. Environmental Engineering and Management Journal, 7(5): 609-615.

Smith, J.R., Mengistu, A., Nelson, R.L. and Paris, R.L. 2008. Identification of soybean accessions with high germinability in high-temperature environments. Crop science, 48(6): 2279-2288.

Snider, J.L., Oosterhuis, D.M., Skulman, B.W. and Kawakami, E.M. 2009. Heat-induced limitations to reproductive success in *Gossypium hirsutum*. Physiologia Plantarum, 137: 125-138.

Staniak, M., Czopek, K., Stępień-Warda, A., Kocira, A. and Przybyś, M. 2021. Cold stress during flowering alters plant structure, yield and seed quality of different soybean genotypes. Agronomy, 11(10): 2059.

Staton, M. 2020. Moisture stress and high temperature effects on soybean yields. Eric Anderson, Michigan State University Extension.

Stout, B.A. 2012. Handbook of energy for world agriculture. Elsevier.

Suppadit, T., Phumkokrak, N. and Poungsuk, P. 2012. The effect of using quail litter biochar on soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) production, 72(2): 244-251.

Taha, R.S., Seleiman, M.F., Alotaibi, M., Alhammad, B.A., Rady, M.M. and Mahdi, A. 2020. Exogenous potassium treatments elevate salt tolerance and performances of *Glycine max* L. by boosting antioxidant defense system under actual saline field conditions. Agronomy, 10(11): 1741.

Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I.M. and Murphy, A. 2015. Plant physiology and development, 6th Edition. Sinauer Associates.

Tanaka, Y. and Shiraiwa, T. 2009. Stem growth habit affects leaf morphology and gas exchange traits in soybean. Annals of Botany, 104(7): 1293-1299.

Thakur, P., Kumar, S., Malik, J.A., Berger, J.D. and Nayyar, H. 2010. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. Environmental and Experimental Botany, 67(3): 429-443.

Thomashow, M.F. 1999. Plant cold acclimation: Freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 50: 571-599.

Thomey, M.L., Slattery, R.A., Köhler, I.H., Bernacchi, C.J. and Ort, D.R. 2019. Yield response of field-grown soybean exposed to heat waves under current and elevated [CO_2]. Global Change Biology, 25: 4352-4368.

Tuteja, N., Gill, S.S. and Tuteja, R. 2011. Plant responses to abiotic stresses: shedding light on salt, drought, cold and heavy metal stress. Omics and plant abiotic stress tolerance, 1: 39-64.

U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service (USDA) (2019). Food Data Central. Available online at: fdc.nal.usda.gov (accessed September 30, 2021).

Vasistha, N.K., Sharma, V., Singh, S., Kaur, R., Kumar, A., Ravat, V.K., Kumar, R. and Gupta, P.K. 2024. Meta-QTL analysis and identification of candidate genes for multiple-traits associated with spot blotch resistance in bread wheat. Scientific Reports, 14(1): 13083.

Veas, R.E., Ergo, V.V., Vega, C.R., Lascano, R.H., Rondanini, D.P. and Carrera, C.S. 2021. Soybean seed growth dynamics exposed to heat and water stress during the filling period under field conditions. Journal of Agronomy and Crop Science, 208: 472-485.

Vital, R.G., Müller, C., Freire, F.B.S., Silva, F.B., Batista, P.F., Fuentes, D., Rodrigues, A.A., Moura, L.M.F., Daloso, D.M., Silva, A.A., Merchant, A. and Costa, A.C. 2022. Metabolic, physiological and anatomical responses of soybean plants under water deficit and high temperature condition. Scientific Reports, 12(1): 16467.

Wang, X., Chen, K., Zhou, M., Gao, Y., Huang, H., Liu, C., Fan, Y., Fan, Z., Wang, Y. and Li, X. 2022. GmNAC181 promotes symbiotic nodulation and salt tolerance of nodulation by directly regulating GmNINa expression in soybean. New Phytologist, 236(2): 656-670.

Wang, L.J., Jiang, W.B. and Huang, J. 2004. Promotion of 5-aminolevulinic acid on photosynthesis of melon (*Cucumis melo*) seedlings under low light and chilling stress conditions. Physiologia Plantarum, 121: 258-264.

Wang, L., Liu, L., Ma, Y., Li, S., Dong, S. and Zu, W. 2018. Transcriptome profilling analysis characterized the gene expression patterns responded to combined drought and heat stresses in soybean. Computational Biology and Chemistry, 77: 413-429.

Wolf, R.B., Cavins, J.F., Kleiman, R. and Black, L.T. 1982. Effect of temperature on soybean seed constituents: oil, protein, moisture, fatty acids, amino acids and sugars. Journal of the American Oil Chemists' Society, 59(5): 230-232.

Xie, X., He, Z., Chen, N., Tang, Z., Wang, Q. and Cai, Y. 2019. The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plant. BioMed research international, 2019(1): p.9732325.

Xu, C., Xia, Z., Huang, Z., Xia, C., Huang, J., Zha, M., Wang, S., Imran, M., Casteel, S., Jiang, Y. and Zhanget, C. 2019. Understanding the physiological and transcriptional mechanism of reproductive stage soybean in response to heat stress. Crop Breeding, Genetics and Genomics, 2: e200004.

Yaashikaa, P.R., Kumar, P.S., Varjani, S. and Saravanan, A.J.B.R. 2020. A critical review on the biochar production techniques, characterization, stability and applications for circular bioeconomy. Biotechnology reports, 28: p.e00570.

Yaklich, R.W. and Vinyard, B.T.A. 2004. method to estimate soybean seed protein and oil concentration before harvest. Journal of the American Oil Chemists' Society, 81: 1021-1027.

Yang, Y., Dou, Y., Wang, B., Xue, Z., Wang, Y., An, S. and Chang, S.X. 2023. Deciphering factors driving soil microbial life-history strategies in restored grasslands. Imeta, 2(1): p.e66.

Yeilaghi, H., Arzani, A., Ghaderian, M., Fotovat, R., Feizi, M. and Pourdad, S.S. 2012. Effect of salinity on seed oil content and fatty acid composition of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) genotypes. Food Chemistry, 130: 618-625.

Yin, Y., Yang, R., Han, Y. and Gu, Z. 2015. Comparative proteomic and physiological analyses reveal the protective effect of exogenous calcium on the germinating soybean response to salt stress. Journal of Proteomics, 113: 110-126.

Yuanyuan, M., Yali, Z., Jiang, L. and Hongbo, S. 2009. Roles of plant soluble sugars and their responses to plant cold stress. African Journal of Biotechnology, 8: 2004-2010.

Zahra, N., Hafeez, M.B., Ghaffar, A., Kausar, A., Al Zeidi, M., Siddique, K.H. and Farooq, M. 2023. Plant photosynthesis under heat stress: Effects and management. Environmental and Experimental Botany, 206: p.105178.

Zandalinas, S.I., Fichman, Y., Devireddy, A.R., Sengupta, S., Azad, R.K. and Mittler, R. 2020. Systemic signaling during abiotic stress combination in plants. Proceedings of the National Academy of Sciences, 117:13810-13820.

Zhang, Z.J., Li, H.Z., Zhou, W.J., Takeuchi, Y. and Yoneyama, K. 2006. Effect of 5-aminolevulinic acid on development and salt tolerance of potato (*Solanum tuberosum* L.) microtubers in vitro. Plant Growth Regulation, 49: 27-34.

Zhang, K., Ruben, G.B., Li, X., Li, Z., Yu, Z., Xia, J. and Dong, Z. 2020. A comprehensive assessment framework for quantifying climatic and anthropogenic contributions to streamflow changes: a case study in a typical semi-arid North China basin. Environmental Modelling & Software, 128: 104704.

Zheng, S., Nakamoto, H., Yoshikawa, K., Furuya, T. and Fukuyama, M. 2002. Influences of high night temperature on flowering and pod setting in soybean. Plant Production Science, 5: 215-218.

Zhu, X.G., Long, S.P. and Ort, D.R. 2010. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. Annual review of plant biology, 61(1): 235-261.

Zlatev, Z. and Lidon, F.C. 2012. An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. Emirates Journal of Food and Agriculture, 24: 57-72.


فصل چهارم
کرچک

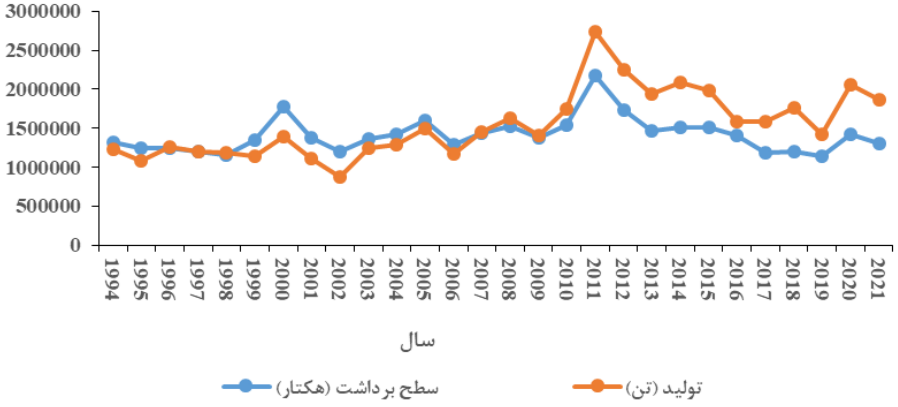
٤-١- کلیات

کاربرد گیاه کرچک توسط آلبرتوس ماگنوس اسقف راتیسون[1] در اواسط قرن سیزدهم کشف شد (ایروین، ۱۹۸۸). همچنین کرچک به‌عنوان گیاهی باغی در سال ۱۵۵۱ میلادی شناخته شده است. کرچک به‌صورت گیاهی با کاربرد پزشکی در اروپا طی قرن هفدهم مورد استفاده قرار می‌گرفته است (وانگ و وو، ۱۹۳۶). پیدایش دانه کرچک به ۴۰۰۰ سال قبل از میلاد مسیح بر می‌گردد که در مصر باستان از ساقه توخالی آن برای ذخیره کردن سرمه (ماده سیاه رنگ آرایشی) استفاده می‌شد. این گیاه عموما در مناطق گرم پراکنش داشته ولی زیستگاه اصلی آن آفریقای شمالی و اتیوپی است. کرچک در مناطق سردسیر به شکل گیاهی علفی و یک‌ساله است که ارتفاع آن می‌تواند به ۲ تا ۳ متر برسد. درحالی‌که در مناطق گرمسیری به‌شکل درختچه‌ای و چندساله می‌باشد و ارتفاع آن به بیش از ۳ متر می‌رسد (مارتر، ۱۹۸۱). این گیاه متحمل به خشکی و نسبتا متحمل به شوری است (شهسواری، ۱۳۹۱). کرچک گیاهی روغنی با نام علمی *Ricinus communis* L. و نام انگلیسی Castor به تیره فرفیون[2] تعلق دارد. نام ریسینوس[3] برگرفته از یک اصطلاح لاتین به معنای "کنه سگی" می‌باشد. شباهت میان دانه این گیاه و کنه‌هایی که معمولا در سگ‌ها دیده می‌شوند، علت این نامگذاری است. تیره فرفیون حدود ۲۰ جنس و ۴۵۰۰ گونه در جهان دارد که ۱۰۰۰ گونه آن در جنس فرفیون، ۵۰ گونه در

1- Albertus Magnus Sgef Ratysvn
2- Euphorbiaceae
3- Ricinus

جنس کروتون و حدود ۵۰ گونه در جنس فیلانتوس و بقیه گونه‌ها در سایر جنس‌ها قرار دارند (ایران‌نژاد و همکارن، ۱۳۸۶).

سطح برداشت و تولید گیاه کرچک در طول ۳۰ سال گذشته دچار نوسانات زیادی شده است که سطح برداشت و تولید بذر آن از سال ۱۹۹۴ تا ۲۰۱۱ سیر افزایشی را تجربه کرده است. به‌طوری که از تولید یک میلیون و ۲۳۰ هزار تن در سال ۱۹۹۴ به دو میلیون و ۷۴۲ هزار تن در سال ۲۰۱۱ رسید. ولی از سال ۲۰۱۱ تا سال ۲۰۲۱ میزان تولید بذر و سطح برداشت آن به‌ترتیب به یک میلیون و ۸۶۱ هزار تن و یک میلیون و ۲۹۶ هزار هکتار (شکل ۴-۱) کاهش یافته است (فائو، ۲۰۲۳).



شکل ٤-١- تغییرات سطح برداشت و تولید جهانی بذر کرچک طی سال‌های ۱۹۹٤ تا ۲۰۲۰

قاره آسیا با داشتن ۹۰ درصد از تولید جهانی بذر کرچک رتبه اول را به خود اختصاص داده است. طبق گزارش فائو (۲۰۲۳) کشور هند بزرگترین تولید کننده بذر کرچک می‌باشد که با بیشترین سطح برداشت جهانی (یک میلیون هکتار، ۶۵ درصد جهانی)، دارای میانگین تولید بذر ۱/۹۴ تن در هکتار است. کشورهای چین (۱۱ درصد جهانی)، برزیل (۱۰ درصد جهانی) و موزامبیک (۸ درصد جهانی) در رتبه‌های بعدی تولید بذر قرار دارند (شکل ۴-۲). برابر گزارش سازمان فائو تولید کرچک در ایران طی سال ۱۹۶۱ مقدار ۷۸۰۰ تن بوده که از ۱۳ هزار هکتار به‌دست آمده بود. بنابراین میانگین

تولید هکتاری در تاریخ مذکور ۰/۶ تن در هکتار بوده است. این تولید طی سال ۲۰۲۳ به ۲۵۶۰۰ تن رسید که از سطحی معادل با ۱۶۰۰۰ هکتار با میانگین تولید ۱/۶ تن در هکتار بود. ایران ازجمله کشورهایی است که کاشت برخی از دانه‌های روغنی مثل آفتابگردان، کنجد، کرچک و گلرنگ در آن قدمتی طولانی دارد. ولی باوجود این سابقه دیرینه، به‌دلایل گوناگون تولید کرچک، کنجد و آفتابگردان سیر نزولی داشته است.



شکل ٤-۲- سطح برداشت و تولید بذر کرچک توسط کشورهای تولیدکننده

روغن کرچک با نام یو اس پی (USP) یکی از روغن‌های گیاهی کمتر مورد توجه قرار گرفته است که خواص منحصر به‌فردی دارد و علاوه‌بر کاربرد دارویی و بهداشتی در صنعت دارای کاربردهای گوناگونی است (حاجی عبدالحمید، ۱۳۸۶). روغن به‌دست آمده از بذر کرچک با اثر مسهل و ملین در پزشکی استفاده می‌شود. هچنین به‌عنوان قطره چشم برای برطرف کردن تحریکات مواد خارجی در چشم و عامل ضد قارچ همراه برخی از داروها کاربرد دارد (علیرضالو و همکاران، ۱۳۸۹). روغن کرچک به‌شکل خوراکی در القای زایمان در خانم‌های باردار به‌صورت گسترده به‌کار می‌رود (بوئل و همکاران، ۲۰۰۹). امروزه توانسته‌اند از دهیدارسیون و ایزومریزاسیون روغن کرچک، لینولئیک‌اسید کونژوگه (CLA) تولید کنند که این ایزومرها نقش مهمی در سلامتی انسان و حیوان دارند (کیشینو و همکاران، ۲۰۰۲). تحقیقات ثابت کرده است که افزایش ایزومرهای

کونژوگه در بافت‌های پستانداران موجب کاهش سرطان سینه و سرطان پروستات می‌شود (ایپ و همکاران، ۱۹۹۷؛ دلاتوره و همکاران، ۲۰۰۵). از سوی دیگر روغن این گیاه به‌عنوان حلال در صنایع داروسازی، آرایشی، بهداشتی، تولید عطر و سوخت‌های بیودیزل مورد استفاده قرار می‌گیرد (زارع و همکارن، ۱۳۹۵). همچنین در صنعت برای تولید فوم‌های نیمه‌سخت، لاستیک، روان کننده‌ها (روان کننده موتورهای جت و موتورهای احتراقی هوا خنک)، پوشش‌های محافظ، روغن‌های صنعتی، جوهر چاپ، چرم‌سازی، رنگ‌سازی، ساخت واکس و کاغذ کاربن کاربرد دارد (موبوفو، ۲۰۱۶؛ ابراهیم، ۲۰۱۹؛ داگتری، ۲۰۱۸).

٤-۲- گیاه‌شناسی

کرچک دارای ریشه راست و بسیار قوی است (شکل ۴-۳) که خصوصیتی مثبت تلقی می‌شود به‌طوری که می‌تواند تا عمق ۳ متری خاک نفوذ کند. در کرچک‌های پابلند سیستم ریشه کاملا نمو یافته و طول آن می‌تواند به بیش از ۳ متر برسد. ریشه دارای انشعابات جانبی است ولی در انواع پاکوتاه این گیاه بر حسب کشت آبی یا دیم ریشه عمودی رشد کمتری داشته و ریشه‌های فرعی بر حسب مقدار رطوبت خاک نمو زیادتری دارند (کول، ۲۰۱۱؛ موریس و همکاران، ۲۰۱۱).



شکل ٤-۳- ریشه گیاه کرچک (سالیهو و همکاران، ۲۰۱٤)

کرچک دارای ساقه‌ای توخالی، چوبی و چند شاخه است. ساقه کرچک صاف و بدون کرک بوده و از یک لایه موم خاکستری رنگ پوشیده شده است که مقاومت گیاه در برابر افزایش دما در اثر تابش خورشید را افزایش می‌دهد. رنگ ساقه سبز مایل به زرد یا قرمز است (بارنتون، ۲۰۰۳). در حالت طبیعی کرچک یک گیاه چند شاخه می‌باشد و روی شاخه‌های اولیه، شاخه‌های بعدی ایجاد می‌شوند و در طول حیات گیاه این مرحله ادامه می‌یابد که از نظر تولید مکانیزه این ویژگی نامطلوبی محسوب می‌شود زیرا هر چه تعداد شاخه‌ها کمتر باشد دوره رشد کوتاه‌تر و رسیدگی محصول یکنواخت‌تر خواهد بود (کول، ۲۰۱۱).

برگ‌های این گیاه بزرگ، پهن، براق و پنجه‌ای بوده و بریدگی‌های عمیقی داشته و ۵ تا ۱۲ برگ‌چه دارد. رگبرگ‌های برجسته در زیر برگ نمایان هستند (شکل ۴-۴). رنگ برگ‌ها در واریته‌های مختلف متفاوت بوده و از قرمز، سبز تا ارغوانی می‌باشند. برگ‌های بزرگ به رنگ سبز تیره هستند اما در واریته‌های زینتی رنگ برگ‌ها بسته به‌میزان تجمع رنگ آبی مایل به قرمز در بافت‌ها، از سبز روشن تا قرمز تیره متغییر است. دو برگ اولیه متقارن و سایر برگ‌ها متناوب بوده و دمبرگی بلند و قوی همراه با استیپول‌های زود افت دارند (ویس، ۲۰۰۰).



شکل ٤-٤- برگ گیاه کرچک (ایزدی، ۱۳۹۲)

کرچک گیاهی دگرگشن (آلوگام) است و آرایش گل‌های آن خوشه‌ای می‌باشد (شکل ۴-۵). طول گل‌آذین می‌تواند به ۱۰۰ سانتی‌متر برسد. چون در فاصله بین گل‌ها

تفاوت زیادی وجود دارد، تعداد دانه در گل‌آذین با طول آن همبستگی معنی‌داری ندارد. گل‌های نر در قسمت پایین خوشه و گل‌های ماده در قسمت بالاتر قرار دارند. گل‌های کرچک سفید و کوچک می‌باشند و هر گل از یک کاسه گل که حاوی ۵ کاسبرگ مخملی و ۵ گلبرگ سفید می‌باشد، شکل گرفته است. گرده‌ها معمولا از ۲ تا ۳ ساعت قبل از طلوع آفتاب تا بعد از ظهر ظاهر می‌شوند و بهترین شرایط دمایی برای آن‌ها ۲۶ تا ۲۹ درجه سانتی‌گراد و رطوبت ۶۰ درصد می‌باشد (ایران‌نژاد و همکارن، ۱۳۸۶).



شکل ٤-٥- گل‌آذین گیاه کرچک (نیک‌نشان، ١٣٩٤)

میوه کرچک کپسول سرپوش‌داری است که می‌تواند خاردار یا بدون خار باشد (شکل ۴-۶). هر کپسول دارای سه دانه است و در موقع رسیدن کپسول‌ها ممکن است شکفته شوند (شکوفا) یا همچنان بسته (ناشکوفا) باقی بمانند (رستگار، ۱۳۸۴). زمان رسیدن میوه‌ها در یک خوشه یکنواخت نبوده و میوه‌های پایین گل‌آذین زودتر می‌رسند. عدم یکنواختی رسیدگی و نبود دستگاه مکانیکی مناسب برداشت در توسعه کشت این گیاه خلل وارد می‌کند (ویجیل، ۱۹۷۰).



شکل ٤-٦- میوه گیاه کرچک (جوکار، ۱۳۹۵)

دانه‌های داخل هر کپسول، درشت و تخم‌مرغی شکل هستند. پوسته دانه براق، سخت و رنگی است. پوسته بذر دو رنگ است و حالت موزائیک مانند با زمیته تیره دارد. بذرها به رنگ خاکستری، قهوه‌ای و قرمز دیده می‌شوند (شکل ۴-۷). همچنین می‌توانند به رنگ‌های سفید، سبز، شکلاتی، زرد و سیاه نیز دیده شوند. این رنگ‌ها به‌صورت خال‌هایی روی پوسته نمایان هستند. طول بذرها از چند میلی‌متر تا ۲۵ میلی‌متر و عرض‌شان از ۵ تا ۱۶ میلی‌متر متغییر است. دانه دارای مغز سفید و حاوی روغن است. وزن صد دانه کرچک از ۱۰ تا ۱۰۰ گرم متغییر می‌باشد و به‌طور متوسط در اکثر واریته‌ها ۳۰ گرم است (کول، ۲۰۱۱). بذر برخی از واریته‌های کرچک دارای رکود می‌باشد که با خراش دادن پوسته خارجی می‌توان جوانه‌زنی آن را تسریع کرد. کرچک از ۴۰ تا ۵۵ درصد روغن، ۱۲ تا ۱۶ درصد پروتئین،۳ تا ۷ درصد کربوهیدرات، ۲۳ تا ۲۷ درصد فیبر، ۲/۵ درصد فنول و ۲ درصد خاکستر تشکیل شده است (ایران‌نژاد و همکاران، ۱۳۸۶).



شکل ٤-۷- تصویر دانه کرچک (دمیرچی، ۲۰۱۱)

کنجاله کرچک سرشاز از نیتروژن و مواد کانی می‌باشد و به‌دلیل وجود ترکیبات سمی در آن برای مصارف خوراکی مناسب نیست. کنجاله کرچک را به جز در برخی ماکیان آن هم تحت شرایطی، نمی‌توان بدون اثرات جانبی زیان‌آور برای تغذیه دام‌ها مصرف نمود و عمدتا به‌عنوان کود آلی به‌کار می‌رود. کنجاله آن از ۶ درصد نیتروژن، ۲۵ درصد فسفر پنتا اکسید (P_2O_5) و ۱/۵ درصد اکسید پتاسیم (K_2O) تشکیل شده است (ایران‌نژاد و همکاران، ۱۳۸۶).

کرچک از تیره فرفیون بوده و دو نوع دائمی و یک‌ساله دارد. مهم‌ترین واریته‌های کرچک به‌شرح زیر می‌باشند (ایران‌نژاد و همکاران، ۱۳۸۶):

- *Ricinus communis* L.: نژاد آسیایی و حاوی ۴۹/۵ درصد روغن
- *Ricinus sunguineus* L.: بومی آفریقای شمالی و حاوی ۵۰ درصد روغن
- *Ricinus viridis* L.: گیاهی پاکوتاه و علفی و حاوی ۴۲ تا ۴۷ درصد روغن
- *Ricinus brezil* L.: دانه‌ها پهن و کتابی و حاوی ۵۰ درصد روغن
- *Ricinus zanaibzrius* L.: بومی آفریقای شرقی و حاوی ۵۰ درصد روغن

دانه کرچک حاوی یک آلکالوئید سمی به نام ریسینین ($C_8H_8O_2N_2$) می‌باشد. همچنین دارای یک عامل آلرژی‌زای مقاوم در برابر دما است که در انسان ایجاد حساسیت می‌کند. این ترکیبات سمی در هنگام استخراج روغن در کنجاله باقی‌می‌مانند (کوروین،

۱۹۶۶). میزان ریسین کنجاله از ۸۷ تا ۱۵۰ میلی‌گرم در ۱۰۰ گرم کنجاله متغییر است (والر و همکاران، ۱۹۶۶). همچنین محتوای عامل آلرژی‌زا (CB-IA) متعلق به خانواده پروتئین‌های ذخیره‌ای (آلبومین‌های 2S) بوده و ۱۲ تا ۱۴ درصد می‌باشد (یول و هانک، ۱۹۷۸). ریسین یک سم گیاهی بوده و از مواد پروتئینی بسیار سمی تشکیل شده است. اثر آن شبیه اثر سم عامل بیماری کزاز و مسمومیت‌های غذایی حاد و دیفتری می‌باشد. مسمومیت آن در انسان بیشتر در اثر تنفس غبار حاوی ریسین یا بلعیدن دانه کرچک است. علائم و نشانه‌های مسمومیت ناشی از تنفس در انسان‌ها شامل تب، ضعف، سرفه و اختلال در تنفس است که طی ۳۶ تا ۷۲ ساعت بعد از استنشاق می‌تواند موجب مرگ شود. غلظت سم ریسینین در دانه و برگ کرچک از عوامل محیطی مانند خشکی و شوری تأثیر می‌پذیرد. این ماده در برگ‌های جوان زیاد و در برگ‌های پیر بسیار کم‌تر است (سورینو و همکاران، ۲۰۱۲).

٤-۳- اکولوژی

کرچک گیاهی گرمادوست و دیرس است که رشد و شاخه‌بندی آن مداوم بوده و نیازمند رطوبت می‌باشد. این گیاه به ۱۸۰ روز دور از سرما و یخبندان در طول دوره رشد و نمو خود نیاز دارد. کرچک در گستره وسیعی ارتفاع از سطح دریا تا ارتفاعات حدود ۲۰۰۰ متر رشد و نمو می‌کند. کشت آن از ۴۰ درجه جنوبی تا ۵۲ درجه شمالی انجام می‌گیرد و اساسا گیاهی روزبلند است. کرچک به گرمای نسبتا زیاد ۲۰ تا ۲۶ درجه سانتی‌گراد همراه با رطوبت کم نیاز دارد و حرارت کمتر از ۱۵ درجه سانتی‌گراد باعث کاهش روغن و حرارت‌های بالاتر از ۳۵ درجه سانتی‌گراد نیز باعث کاهش روغن و پروتئین دانه آن می‌گردد. این گیاه خاک‌های سبک با اسیدیته برابر با ۵ تا ۶/۵ را ترجیح می‌دهد و قابلیت رشد در خاک‌های فقیر را دارد (مجنون حسینی و دوازده امامی، ۱۳۸۶). جوانه‌زنی کرچک در دمای ۱۲ تا ۱۴ درجه سانتی‌گراد انجام می‌شود و خروج جوانه‌ها از خاک ۲۰ روز یا بیشتر طول می‌کشد. تراکم بوته‌ها در زمین‌هایی که رطوبت کافی دارند ۴۵ تا ۵۰ هزار بوته در هکتار و در زمین‌هایی با رطوبت کمتر ۳۸ تا ۴۰ هزار بوته در هکتار می‌باشد.

برای کاشت کرچک به‌طور معمول فاصله بین ردیف‌ها ۹۰ تا ۱۲۰ سانتی‌متر و فاصله بوته‌ها روی ردیف ۴۰ سانتی‌متر در نظر گرفته می‌شود (سلطانی و همکاران، ۱۳۹۶؛ شولز و سیلوا، ۲۰۰۸). تولید محصول بذر و روغن از اهداف اصلی کشت گیاه کرچک می‌باشد. بنابراین برای عملکرد بالا در واحد سطح رعایت دور آبیاری و تراکم مطلوب بوته‌ها و به‌طور کلی رعایت اصول به‌زراعی ضرورت دارد. براساس گزارش محققان نیاز آبی کرچک به رقم، مرحله رشدی، زمان آبیاری و شرایط محیطی بستگی دارد که دور آبیاری یک هفته در میان و تراکم ۴ بوته در مترمربع جهت عملکرد بالای گیاه کرچک در شرایط اقلیمی مشهد (نیمه‌خشک) بهترین ترکیب تیماری معرفی شده است (رضوانی مقدم و همکاران، ۱۳۸۳). بوته‌های کرچک به سرما حساس هستند و جوانه‌ها در حرارت یک درجه سانتی‌گراد و بوته‌های بالغ در حرارت ۳ درجه سانتی‌گراد از بین می‌روند (بکول استون، ۲۰۲۴).

٤-٤- فیزیولوژی

گیاه کرچک در مناطق مرطوب حاره‌ای به‌صورت چندساله (درختچه‌ای) و در سایر مناطق به‌صورت یک‌ساله رشد می‌کند. گیاهی نیمه‌گرمسیری، روز خنثی ولی با تعدادی رقم روز بلند می‌باشد و جز گیاهان C_3 طبقه‌بندی می‌شود (مجنون حسینی و دوازده امامی، ۱۳۸۶؛ آنجانی، ۲۰۱۲). روغن کرچک طعم ملایم و رنگ کهربایی دارد که شبیه روغن آفتابگردان است (ارشاد و امجد، ۲۰۱۲؛ اوگوننی، ۲۰۰۶). مطالعات مقایسه‌ای ترکیب اسیدهای چرب دانه روغنی کرچک با برخی روغن‌های گیاهی در جدول ۴-۱ ارائه شده است. در این جدول دیده می‌شود که ترکیبات اسیدهای چرب اشباع (SFA) روغن کرچک به هسته خرما و آفتابگردان نزدیک است. وجود مقدار بالای اسیدهای چرب با یک بند دوگانه (MUFA) روغن این گیاه را شبیه روغن زیتون نموده است. به‌طورکلی می‌توان گفت که ویژگی‌های اسیدهای چرب روغن کرچک با هسته خرما، زیتون و آفتابگردان شباهت دارد. بنابراین، درصد پایین اسیدهای چرب با چند بند دوگانه (PUFA) در روغن کرچک نیز ممکن است به پایداری آن کمک کند. بااین‌حال،

اسیدچرب غیراشباع آن یعنی ریسینولئیک‌اسید منحصر به کرچک است و آن را برای طیف وسیعی از کاربردها مناسب می‌کند.

جدول ٤-١- مقایسه اسیدهای چرب دانه روغنی کرچک با چند گیاه روغنی دیگر (یبو و همکاران، ۲۰۲۰)

روغن گیاهی	نام علمی	درصد اسیدهای چرب اشباع (SFA)	درصد اسیدهای چرب با یک بند دوگانه (MUFA)	درصد اسیدهای چرب با چند بند دوگانه (PUFA)
کرچک	*Ricinus communis*	۵/۱۰–۲/۹۵	۷۸/۸۳–۲۹/۳۵	۹/۱۱–۵۴/۴۱
هسته خرما	*Elaeis guineensis*	۵۲/۸۵–۱/۰۱	۱۴/۳۸–۶/۶	۲/۱۱–۴/۶
آفتابگردان	*Helianthus annuus*	۸/۱۱–۸/۳	۲۱/۳۰–۱/۰	۵۹/۷۰–۰/۰
سویا	*Glycine max*	۱۰/۱۸–۴۰/۷۰	۱۷/۲۶–۷۰/۱۰	۵۵/۶۶–۳۰/۶۰
کلزا	*Brassica napus*	۷/۸–۲/۶	۵۸/۶۸–۵/۰	۲۴/۳۳–۷/۹
زیتون	*Olea europaea*	۱۳/۱۶–۲/۰	۷۳/۸۳–۰/۰	۵/۱۳–۱/۰
فندق	*Corylus avellana*	۶/۱۶–۳۰/۷	۵۵/۶۰–۰/۱	۱۴/۳۳–۸/۴
ماکادمیا	*Macadamia tetraphylla*	۱۳/۲۱–۲/۷۷	۷۵/۸۲–۶۹/۴	۲/۴–۲/۷

٤-٥- تنش کمبود آب

یکی از مهم‌ترین عواملی که موجب کاهش عملکرد محصولات کشاورزی می‌شود، تنش‌های محیطی هستند. تنش خشکی به‌دلیل عدم ذخیره کافی رطوبت ناشی از کاهش بارندگی یا کاهش رطوبت خاک، در روند رشد گیاه اختلال ایجاد می‌کند. این شرایط به‌علت اثر متقابل خاک، گیاه و عوامل جوی می‌باشد.کمبود آب اثر مستقیمی بر رشد، بهره‌وری و کیفیت گیاهان گذاشته و فشارهای گوناگونی را بر تولید محصولات کشاورزی ایجاد می‌کند. کمبود آب از عوامل مهم موثر بر رشد رویشی گیاهان است. در واقع این تنش باعث کاهش تعداد و اندازه سلول‌ها شده و در نتیجه رشد و نمو گیاه به‌طور معنی‌داری کاهش می‌یابد (آنجوم و همکاران، ۲۰۱۷). کمبود آب یکی از نگران

کننده‌ترین مسائل زیست محیطی در جهان است. علاوه‌بر کشاورزی که اصلی‌ترین بخش مصرف‌کننده آب شیرین است، عوامل متعدد دیگری نیز مانند تغییرات آب و هوایی، صنعتی شدن، رشد سریع جمعیتی و شهرنشینی، توسعه اقتصادی، آلودگی محیطی و غیره وجود دارند که فشار قابل توجهی بر ذخایر آبی موجود وارد می‌کنند (اسلام و کریم، ۲۰۱۹). بااین‌حال چون کشاورزی عامل اصلی تأثیرگذار بر مصرف آب است، یافتن راه‌هایی برای کاهش مصرف آب در این بخش ضرورت دارد. یک راه‌حل، شناسایی، اصلاح و گزینش محصولات مقاوم به خشکی می‌باشد که گیاه کرچک یک کاندید مهم برای این شرایط است.

٤-٥-١- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

خشکی عامل مهمی است که بر جوانه‌زنی و رشد اولیه و سرعت نمو گیاه تأثیرگذار بوده و در اثر کاهش استقرار اولیه بوته‌ها، عملکرد اقتصادی محصول کاهش می‌یابد. بوته‌های کرچک در مراحل اولیه رشد نسبت به تنش آبی حساس‌تر هستند. تمامی گونه‌های گیاهی و ازجمله کرچک نیازمند رطوبت مطلوب برای جوانه‌زنی و سبزشدن در طی مراحل نمو هستند (زیفلدت و همکاران، ۲۰۰۲). رطوبت مطلوب برای جوانه‌زنی در زمان کاشت، روی استقرار موفق گیاه بسیار موثر است. واکنش جوانه‌زنی در پاسخ به رطوبت به عواملی نظیر گونه، رقم، ناحیه رشد، کیفیت بذر و عمر بذر بستگی دارد (قادری و همکاران، ۲۰۰۸). دانه کرچک در طول جوانه‌زنی و مراحل اولیه رشد گیاهچه به تنش خشکی حساس است. بنابراین برای دستیابی به تراکم بوته مناسب و یکنواخت و درنهایت محصول اقتصادی، وجود رطوبت مناسب در بستر کشت حیاتی است (ژو و همکاران، ۲۰۱۰). مطالعه انجام شده توسط سانگ و همکاران (۲۰۲۱) نشان داد که تنش خشکی باعث کاهش شاخص‌های جوانه‌زنی و رشد گیاهچه کرچک شامل درصد جوانه‌زنی، طول ریشه‌چه و وزن تر گیاهچه گردید. همچنین نتایج مشابهی در یافته‌های ژو و همکاران (۲۰۱۰) درخصوص بذر کرچک گزارش شده است. کاهش درصد جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه در درجه اول ناشی از کاهش پتانسیل اسمزی محلول خاک است که باعث تأخیر

در جذب آب توسط بذر و گیاهچه تحت تیمارهای خشکی می‌شود (چاوز و همکاران، ۲۰۰۹). هورمون‌های مختلف گیاهی به‌ویژه جیبرلیک‌اسید، اکسین، سیتوکنین و آبسیزیک‌اسید عملکردهای ضروری در جوانه‌زنی بذر را پشتیبانی می‌کنند (گیلفویل و همکاران، ۲۰۱۵؛ لیو و هو، ۲۰۱۸). در طول جوانه‌زنی بذر، جنین در حال رشد از آندوسپرم ماده و انرژی دریافت می‌کند (جونز و جاکوبسن، ۱۹۹۱؛ بوسنس و همکاران، ۱۹۹۲). جیبرلیک‌اسید به‌عنوان یک عامل تحریک‌کننده در ساخت و تولید هیدرولازهای مختلف ازجمله پروتئازها، α-آمیلاز، و β-آمیلاز عمل می‌کند که در آمیلولیز و متابولیسم پروتئین در جریان جوانه‌زنی بذر نقش دارد (اپلفورد و لنتون، ۱۹۹۷؛ یاماگوچی، ۲۰۰۸). ایندول استیک‌اسید در نوک ریشه‌چه وجود دارد و عملکردهای حیاتی را در رشد ریشه گیاهچه‌های در حال ظهور بر عهده دارد (تیان و همکاران، ۲۰۱۴). سیتوکنین طیف وسیعی از فرایندهای فیزیولوژیکی را در طول جوانه‌زنی بذر به‌ویژه برای کنترل تقسیم سلولی و رشد ساقه تنظیم می‌کند (رایفلر و همکاران، ۲۰۰۶؛ چیووچا و همکاران، ۲۰۰۵). نتایج مطالعات پیشین نشان داده‌اند که سیتوکنین می‌تواند جوانه‌زنی بذر را با کاهش اثرات نامطلوب فلزات سنگین و تنش نمک و خشکی، بهبود بخشد (خان و اونگار، ۱۹۹۷؛ آتیکی و همکاران، ۲۰۰۵؛ ایسوند و همکاران، ۲۰۱۰). آبسیزیک‌اسید یک هورمون اولیه است که باعث خواب بذر در شرایط تنش خشکی می‌شود (دیویس و جونز، ۱۹۹۱). بذرهای تازه برداشت شده کرچک دارای درجه‌ای از خفتگی[1] می‌باشند که باعث کاهش درصد و سرعت جوانه‌زنی و جوانه‌زنی غیریکنواخت بذرها می‌شود و این یکی از محدودیت‌های مهم برای تولیدکرچک است (سورینو، ۲۰۲۳). درصورت کشت این بذور در شرایط کمبود آب، این امر تشدید خواهد شد.

1- Dormancy

٤-٥-٢- مرحله رشد رویشی

خشکی یک تنش چند بعدی است که گیاهان را در سطوح مختلف تحت تأثیر قرار می‌دهد. تنش کمبود آب طولانی مدت در بسیاری از گونه‌های گیاهی باعث پیری و ریزش برگ‌های مسن‌تر می‌شود. این مکانیسم به‌عنوان اولین خط دفاعی در برابر تنش خشکی در نظر گرفته می‌شود، زیرا تلفات تنفسی را کاهش می‌دهد (حسن و همکاران، ۲۰۱۳). در گیاهان کرچک ریزش برگ‌های پیرتر تحت تنش کم‌آبی به حفظ آب بافت‌ها کمک می‌کند. یکی دیگر از روش‌های سازگاری ریخت‌شناسی گیاهان با شرایط مختلف محیطی، تغییر شکل و اندازه برگ‌های آن‌ها می‌باشد. برگ عضو اصلی گیاه است که نسبت به سایر اندام‌ها مانند ساقه و ریشه به شرایط محیطی با شدت بیشتری بازتاب نشان می‌دهد (بانو و همکاران، ۲۰۱۹). بنابراین مساحت برگ یک ویژگی حیاتی طی فرایند رشد در نظر گرفته می‌شود. به‌طور کلی به‌هنگام مقابله با تنش کمبود آب، گیاهان به‌منظور به حداقل رساندن تلفات آب از راه تعرق، سطح برگ خود را کاهش می‌دهند (بلوم، ۲۰۰۹). کاهش سطح برگ عمدتاً در اثر کاهش اندازه برگ‌ها است. در واقع کاهش اندازه برگ معمولاً علت اصلی تغییرات شاخص سطح برگ می‌باشد و تعداد برگ‌ها که عموما از یک الگوی ژنتیکی پیروی می‌کنند، نقش چندانی ندارد (خلیفه، ۱۹۷۳). تنش خشکی می‌تواند به‌سرعت رشد برگ را در کرچک کاهش دهد (تادیون و همکاران، ۲۰۱۸). به‌عنوان مثال، تنش کمبود آب میزان افزایش طول سلول در برگ‌های مسن و سرعت تقسیم سلولی در برگ‌های جوان را کاهش می‌دهد. این اثر را می‌توان با اثرات کمبود آب بر متابولیت‌ها و جذب نور و بر مکانیسم‌های حیاتی مانند افزایش طول سلول و تقسیم میتوزی که منجر به نرخ رشد کمتری می‌شوند، مرتبط دانست (تادیون و همکاران، ۲۰۱۸). ویژگی‌های روزنه برگ به‌شدت تحت تأثیر شرایط محیطی قرار دارند. تنش خشکی باعث بسته شدن روزنه‌های برگ به‌منظور کنترل تلفات آب گیاه و در نتیجه کاهش سرعت تعرق می‌شود. ریتم باز و بسته شدن روزنه‌های برگ در شرایط تنش خشکی و بازتاب آن بر مقاومت روزنه‌ای با متاثر نمودن میزان تبادلات گازی، نقش

معنی‌داری در تحمل به خشکی گیاه دارد (باکلی، ۲۰۱۹). بنابراین برای گزینش گیاهان کرچک متحمل به خشکی، سنجش مقاومت روزنه‌ای روشی کارآمد خواهد بود. ساوزن و رزا (۲۰۱۰) دریافتند که تحت شرایط عرضه محدود آب، گیاهان کرچک کنترل روزنه‌ای خود را به‌شکل کارآمدی حفظ کرده و در عین حال تثبیت خالص دی‌اکسیدکربن را در سطح بالایی نگه می‌دارند. درنهایت با تنظیم بسته شدن به‌هنگام روزنه‌ها از دست دادن آب از طریق تعرق به حداقل می‌رسد. مشاهده شده است که تحت تنش خشکی دستگاه فتوسنتزی گیاهان کرچک حفظ شده و محدودیت‌های فتوسنتزی ایجادشده بیشتر به‌دلیل مقاومت در برابر انتشار گازی بوده است (ساوزن و رزا، ۲۰۱۰). بنابراین گیاهان کرچک توانسته‌اند تا حدودی عملکرد فتوسنتزی خود را حفظ کنند. این گیاهان پس از دریافت آب قادر بودند عملکرد طبیعی فتوسنتزی خود را در عرض ۲۴ ساعت بازیابی کنند (فانک و زاخاری، ۲۰۱۰). گیاه کرچک در شرایط کمبود آب، به‌منظور تحمل تنش مقدار قابل توجهی از قندهای محلول و پرولین را تجمع می‌دهد (لاندونی و همکاران، ۲۰۲۳) و سطح رافینوز و ساکارز برگ‌ها طی دوره گل‌دهی به‌طور قابل توجهی در شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابد (گالمس و همکاران، ۱۹۱۳).

کرچک به هیپوکسی[1] (کمبود اکسیژن) خاک بسیار حساس است. سورینو و همکاران (۲۰۰۵) گزارش کردند که در طی ۲ تا ۶ ساعت پس از قرار دادن گیاهان کرچک در شرایط غرقابی، کاهش هدایت روزنه‌ای، تعرق، جذب دی‌اکسیدکربن و تولید آبسیزیک‌اسید از ریشه‌های غرقاب شده اتفاق افتاده است و بوته‌های کرچکی که در معرض سیل مداوم قرار گرفتند پس از ۳ روز آسیب دایمی دیده و پس از ۴ روز از بین رفتند (سورینو و همکاران، ۲۰۰۵).

1- Hypoxia

٤-٥-٣- مرحله گل‌دهی

واکنش گیاه کرچک به تنش خشکی در مراحل مختلف رشدی متفاوت است. چون رشدگیاه نامحدود است و توسعه گل‌آذین در دامنه زمانی گسترده‌ای رخ می‌دهد، بنابراین باتوجه به مرحله تشکیل یا پرشدن دانه، بازتاب عملکردی گیاه متفاوت خواهد بود. کیتوک و همکاران (۱۹۶۷) در طی یک مطالعه گزارش کردند که عملکرد دانه کرچک بین تیمارهای مختلف خشکی در دامنه خشکی‌های ملایم تا متوسط اختلاف زیادی نداشته است. ولی کوتروباس و همکاران (۲۰۰۰) دریافتند که با افزایش مقدار آبیاری، عملکرد دانه و تجمع ماده خشک در کرچک افزایش یافته است. عده‌ای از محققان نیز بر این باور هستند که سطوح مختلف تنش خشکی موجب کاهش عملکرد دانه و بخصوص وزن هزاردانه در گیاه کرچک می‌شود (کوتروباس و همکاران، ۱۹۹۹؛ لاورتی و همکاران، ۱۹۹۵). مقدار روغن دانه کرچک به رقم، اقلیم و برهم‌کنش اقلیم و رقم بستگی دارد و درصد آن ۴۷ تا ۵۳ درصد گزارش شده است. دمای بالای ۳۵ درجه سانتی‌گراد و تنش خشکی در طی دوره گل‌دهی و شکل‌گیری روغن می‌تواند اثر کاهشی بر عملکرد روغن داشته باشد (لاورتی و همکاران، ۱۹۹۵). واکنش گیاهان با رشد محدود و نامحدود به تنش خشکی متفاوت است. در گیاهان رشد محدود، گیاه در واکنش به تنش خشکی واقع شده پیش از گرده‌افشانی، تعداد دانه خود را کاهش داده و اگر خشکی بعد از گرده‌افشانی رخ دهد، وزن دانه کاهش می‌یابد. ولی واکنش گیاه کرچک به تنش خشکی متفاوت است زیرا گیاهی با رشد نامحدود می‌باشد. هر گل‌آذین می‌تواند تعداد دانه و وزن دانه را براساس شرایط محیطی و وضعیت منبع و مخزن تنظیم نماید (سوریونا و اوئلد، ۲۰۱۳). مطالعه رضوانی مقدم و همکاران (۱۳۸۳) نشان داد با افزایش میزان آبیاری در کرچک، تعداد گل‌آذین افزایش یافت. نرسیدن گیاه به رشد لازم در بخش‌های رویشی در زمان گل‌دهی، می‌تواند ظرفیت فتوسنتزی آن را کاهش دهد و فرآورده‌های فتوسنتزی جذب شده در دوره زایشی به‌جای انتقال به دانه، صرف رشد رویشی گل‌آذین گردد (کمپل و همکاران، ۲۰۱۴). عدالت‌پیشه و همکاران (۲۰۰۹) گزارش کردند که تنش خشکی در

زمان گرده‌افشانی باعث خشک شدن دانه گرده می‌شود. بنابراین تعداد دانه‌های گرده زنده و فعال که می‌توانند در تلقیح به‌کار روند، کاهش معنی‌داری داشته و تعداد مادگی‌های لقاح یافته کاهش می‌یابند. همچنین تنش خشکی جوانه‌زدن دانه گرده و رشد لوله گرده در داخل کلاله و تخمدان را نیز با اختلال مواجه می‌کند. کاهش عملکرد دانه، مرتبط با کاهش دوره رشد رویشی و مرحله پرشدن دانه بوده و شروع خشکی بعد از گرده‌افشانی به‌طور معنی‌داری محصول دانه کرچک را کاهش می‌دهد. درنهایت گفتنی است که حساسیت بالای این مرحله از رشد و نمو گیاهان و ازجمله کرچک به تنش کمبود آب یک امر بدیهی است (عباسی صدر و همکاران، ۱۳۹۷).

٤-٥-٤- مرحله پرشدن دانه

کاهش وزن دانه‌ها در شرایط تنش خشکی عمدتا به‌دلیل کاهش جذب آب و املاح معدنی و کاهش ساخت و انتقال مواد فتوسنتزی به دانه‌ها می‌باشد. براساس نتایج تحقیقات امبرپا (۲۰۰۷)، بذور سبک‌تر تحت تنش خشکی درصد روغن کم‌تری دارند. روغن در بخش آندوسپرم کرچک ذخیره می‌شود که افزایش تنش محیطی موجب کاهش نسبت آندوسپرم به کل دانه می‌شود (بود و همکاران، ۲۰۱۰). دمای بالای ۳۵ و پایین‌تر از ۱۵ درجه سانتی‌گراد موجب کاهش عملکرد روغن کرچک می‌گردد. کرچک گیاهی سه کربنه، گرمسیری و دارای ظرفیت فتوسنتزی بالایی است. تنش خشکی در اواخر دوره رشد گیاه موجب کاهش تولید ماده خشک می‌گردد. زیرا نخستین پاسخ گیاه به تنش خشکی بسته شدن روزنه‌ها، کاهش تولید مواد فتوسنتزی و کاهش توسعه و عملکرد برگ‌ها است که موجب کاهش وزن کل گیاه کرچک می‌گردد (تومبسی و همکاران، ۲۰۱۸؛ پاپازغلو و همکاران، ۲۰۲۰). براساس یافته‌های ایزدی و تدین (۱۳۹۲) در مرحله گل‌دهی، گیاه کرچک به بیشینه سرعت رشد خود می‌رسد ولی تنش خشکی در این مرحله موجب کاهش شدید سرعت رشد و در نهایت عمکرد دانه و روغن می‌گردد. کومار و همکاران (۱۹۹۷) اظهار داشتند که خوشه‌های اولیه در گیاه کرچک به‌میزان ۵۹ درصد در عملکرد دانه مشارکت می‌نمایند. درصورتی که این خوشه‌های اولیه از تنش

خشکی متاثر شده و دچار پوکی شوند، رشد و نمو خوشه‌های بعدی (خوشه‌های رده دومی و سومی) این کمبود را تاحدودی جبران می‌کنند ولی درنهایت عملکرد اقتصادی کاهش خواهد یافت. شیدفر و همکاران (۱۳۹۰) گزارش کردند با کاهش دور آبیاری در مرحله پرشدن دانه تعداد کپسول در بوته تغییر معنی‌داری نشان نداد ولی تعدادی از کپسول‌ها پوک بودند و تعداد دانه در بوته کاهش معنی‌داری نشان داد. همچنین آن‌ها نشان دادند که تعداد دانه در بوته شاخص بهتری برای بررسی اثرات خشکی واقع شده در مرحله گل‌دهی برای کرچک می‌باشد. جباری و همکاران (۱۳۸۶) با بررسی اثر خشکی بر گیاه کرچک دریافتند که تنش خشکی تعداد دانه در بوته کرچک را کاهش داده است که یکی از علل آن افزایش پوکی دانه در اثر کامل نشدن فرایند باروری است. سرعت و دوره پرشد دانه دو جز مهم در تشکیل وزن نهایی آن است که کم شدن وزن دانه تحت تنش خشکی به‌دلیل کاهش جذب آب و املاح توسط گیاه و کاهش ساخت و انتقال فرآورده‌های فتوسنتزی به دانه‌ها می‌باشد (قاسمی گلعذانی و صلحی خواجه‌مرجان، ۲۰۲۱). اثر تنش خشکی در مرحله پرشدن دانه‌ها بسیار زیاد است زیرا پتانسیل عملکرد با وزن دانه‌ها و تجمع فرآورده‌های فتوسنتزی در دانه‌ها تعیین می‌شود. باتوجه به این‌که تنش خشکی فرایند رسیدگی دانه‌ها را تسریع می‌نماید، کاهش فتوسنتز در اثر خشکی نیز به کاهش عملکرد دانه و روغن کرچک می‌انجامد (نوری و همکاران، ۲۰۲۲). در بین اجزای عملکرد دانه کرچک، تغییرات وزن هزار دانه به مقدار زیادی تحت تأثیر اجزای دیگر عملکرد قرار می‌گیرد (حسن‌زاده قرتپه و نایبی، ۲۰۱۶). وزن هزار دانه به مقدار کربوهیدرات‌های ذخیره شده در طی دوران پر شدن دانه بستگی دارد. اندازه نهایی دانه تحت شرایط محیطی مختلف متغیر است (بیولی و همکاران، ۲۰۱۳). به‌طور کلی رخ‌داد تنش خشکی در مراحل مختلف رشد زایشی، بسته به این‌که در چه مرحله زایشی رخ دهد، با اثر منفی بر یکی از اجزای عملکرد باعث کاهش عملکرد دانه و روغن در کرچک می‌گردد.

٤-٥-٥- تولید و کیفیت بذر

نشان داده شده است که با اعمال کم‌آبی به بوته‌های کرچک تعداد کپسول در بوته کاهش یافت و در نتیجه تعداد دانه در بوته نیز کم شد. تنش مذکور باعث پوکی بسیاری از کپسول‌ها گردید (رضوانی مقدم و همکاران، ۱۳۸۳). باتوجه به این‌که در واقع تلقیح گل‌ها و هسته اولیه تشکیل بذر در مرحله گل‌دهی و تشکیل کپسول صورت می‌گیرد، می‌توان گفت که تنش خشکی در این مراحل از طریق کاهش باروری گل‌ها و سقط آن‌ها، موجب کاهش شدید تعداد دانه در بوته می‌گردد (میرزایی و همکاران، ۱۳۹۹). نتایج یک مطالعه نشان داد اختلافی در عملکرد دانه کرچک بین تیمارهای مختلف تنش خشکی ملایم وجود ندارد (خان و همکاران، ۲۰۱۰)، نتایج پژوهش دیگری حاکی از آن بود که با افزایش مقدار آبیاری، عملکرد دانه و تجمع ماده خشک در کرچک افزایش یافته است (کیم و همکاران، ۲۰۱۰). همچنین گزارش شده است بین وزن هزاردانه و درصد روغن در کرچک همبستگی مثبت و معنی‌داری وجود دارد (کیوتک و همکاران، ۱۹۶۷).کوتروباس و همکاران (۱۹۹۹) معتقد هستند که کاهش عملکرد دانه با کاهش آبیاری حاصل کاهش تعداد گل‌آذین و کپسول در گیاه کرچک می‌باشد. کاهش در شاخص‌های عملکردی گیاه کرچک با افزایش فاصله زمانی آبیاری را می‌توان به کاهش شاخص‌های رشدی، محتوای کلروفیل وکاهش در جذب عناصر غذایی مانند پتاسیم و کلسیم نسبت داد. به‌طوری‌که با کاهش شاخص‌های رشدی گیاه، تعداد گل و دانه در بوته کاهش می‌یابد (چارلز، ۲۰۱۴). تنش خشکی به‌طور قابل توجهی بر رشد و نمو گیاهان از طریق اختلال در فرایندهای فیزیولوژیکی و متابولیکی تأثیر می‌گذارد (لی و همکاران، ۲۰۱۴؛ ابید و همکاران، ۲۰۱۸). گیاهان فرایندهای بیولوژیکی پیچیده‌ای را برای پاسخ به کمبود آب بازتاب می‌دهند که شامل تغییرات زیادی در سطوح فیزیولوژیکی، متابولیکی و مولکولی می‌باشد. آبسیزیک‌اسید (ABA) یک هورمون کلیدی است که وضعیت آب و باز و بسته شدن روزنه‌ها را تنظیم می‌کند. در شرایط خشکی، گیاه کرچک مقادیر بیشتری از ABA را در سلول‌های نگهبان روزنه انباشت کرده و این امر باعث بسته شدن روزنه‌ها برای حفظ آب می‌شود (السی و همکاران، ۲۰۰۱). بیوسنتز و کاتابولیسم ABA به‌عنوان

عوامل اصلی تعیین‌کننده سطح ABA در سلول‌های گیاهی شناخته شده‌اند. سطح ABA نقش تنظیم‌کننده روی کانال‌های انتقال یون در غشاهای سلولی‌های محافظ روزنه را دارد. همچنین این کانال‌های یونی از عوامل محیطی مانند نور، خشکی، سطح دی‌اکسیدکربن و دما متاثر می‌شوند (داشکوفسکاگولک و سارجکو، ۲۰۱۳). در شرایط تنش کم‌آبی، گیاهان آن دسته از مکانیسم‌های تطبیقی را نشان می‌دهند که به آن‌ها اجازه دهد در این شرایط زنده بمانند. بسته شدن روزنه‌ها نخستین خط دفاعی در برابر کمبود آب است. بنابراین، تنظیم هدایت روزنه‌ای یک پدیده کلیدی در گیاهان برای جلوگیری از کم‌آبی در طول دوره تنش می‌باشد. تنش خشکی و به‌دنبال آن بسته شدن روزنه‌ها باعث قرار گرفتن گیاه در معرض انرژی اضافی می‌شود. اگر انرژی مازاد به‌طور ایمن مدیریت نشود، می‌تواند باعث تحریک بیش از حد در مراکز واکنش سیستم نوری دو فتوسنتز و تورم غشای تیلاکوئیدی کلروپلاست‌ها گردیده و کارکرد آن‌ها را دچار آسیب نماید (پینیرو و چاوز، ۲۰۱۱). چنین پدیده‌ای منجر به مهار جذب نور می‌شود (تاکاهاشی و بادگر، ۲۰۱۱). تنظیم اسمزی به‌عنوان یکی از سازوکارهای سازگاری گیاه در برابر تنش خشکی در نظر گرفته شده است که از طریق تجمع مواد محلول مانند پروتئین، قندهای محلول و آمینه‌اسیدهای در اندام‌های هوایی و ریشه می‌تواند باعث حفظ تورژسانس سلول‌ها و فرایندهای وابسته به آن در پتانسیل پایین آب گردد (شولر و کاسترو، ۲۰۱۰؛ رامپینو و همکاران، ۲۰۰۶). تنش خشکی سطوح پروتئینی گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد. پروتئین‌های محلول برگ به‌عنوان یکی از عوامل غیرروزنه‌ای محدودکننده فتوسنتز گیاه محسوب می‌شوند. افزایش غلظت پروتئین‌های برگ ممکن است نشان‌دهنده فعال شدن مکانیسم‌های تحمل گیاه باشد (کیم و همکاران، ۲۰۰۵). همچنین پرولین به‌عنوان منبع نیتروژن و کربن برای گیاهان تحت تنش شدید خشکی عمل می‌کند و تحمل گیاه در برابر تنش را افزایش می‌دهد (امینی و همکاران، ۲۰۱۵). افزایش محتوای پرولین در شرایط تنش باعث محافظت غشای سلولی، پروتئین‌ها، آنزیم‌های سیتوپلاسمی و مهار گونه‌های فعال اکسیژن و حذف رادیکال‌های آزاد می‌شود (لیانگ و همکاران، ۲۰۱۳). تجمع پرولین در سلول به‌دلیل القاء فعالیت آنزیم‌های دلتا-۱- پرولین- ۵ کربوکسیالت سنتتاز

(P5CS) و پرولین ۵-کربوکسیلات ردوکتاز (P5CR) در چرخه تولید این ماده و نیز ممانعت از فعالیت آنزیم‌های اکسیدکننده پرولین مانند پرولین دهیدروژناز (ProDH) و پرولین ۵- کربوکسیلات دهیدروژناز (P5CDH) در سلول است. شکستن سریع پرولین بعد از پایان یافتن شرایط تنش، ممکن است خود تأمین‌کننده عوامل مورد نیاز فسفوریلاسیون اکسیداتیو میتوکندریایی و تولید ATP برای ترمیم صدمات ناشی از تنش باشد (دلونی و همکاران، ۱۹۹۳). براساس گزارش‌های سلطانی و همکاران (۱۴۰۱) روی گیاه کرچک قرار گرفته در شرایط تنش خشکی، مشخص گردید که محتوای اسمولیت‌ها، پروتئین و قندهای محلول، در واکنش به تنش خشکی افزایش یافته است.

کاروتنوئیدها گروهی از مولکول‌های بزرگ ایزوپرونوئیدی هستند که در اندامک‌های فتوسنتزکننده و بسیاری از اندام‌های غیرفتوسنتزکننده ساخته می‌شوند. کاروتنوئیدها به کاروتن‌های هیدروکربنی مثل لیکوپن و بتاکاروتن یا گزانتوفیل‌ها تقسیم می‌شوند که نمونه‌ای از آن لوتئین است. آسیب اکسیدی تنش خشکی در بافت‌های گیاهی معمولا توسط عمل مربوط به سیستم‌های ضد اکسیدکنندگی آنزیمی و غیرآنزیمی فرونشانده می‌شود. این ضد اکسیدکننده‌ها شامل کاروتن‌ها، آسکوربات‌ها (AA) آلفا-توکوفرول، گلوتاتیون احیایی (GSH) و آنزیم‌هایی شامل سوپراکسید دیسموتازها، پراکسیدازها، آسکوربیک پراکسیدازها، کاتالاز، پلی‌فنول اکسیدازها و گلوتاتیون رداکتاز می‌باشند. کاروتن‌ها یک بخش کلیدی سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی گیاه را تشکیل می‌دهند ولی به تخریب اکسیدکننده‌ها خیلی حساس هستند. بتاکاروتن‌ها در کلروپلاست‌های همه گیاهان سبز وجود دارند. این رنگ‌دانه‌ها به‌طور اختصاصی به هسته مرکزی کمپلکس‌های PSI و PSIIاتصال دارند. حفاظت از اثرات زیان‌آور اکسیژن‌های فعال در این مکان برای وظایف کارکردی کلروپلاست‌ها ضروری است (هاووکس، ۱۹۹۸). کاهش عملکرد گیاه کرچک در شرایط خشکی می‌تواند به‌دلیل کاهش سطح فتوسنتز، کاهش تولید کلروفیل، افزایش انرژی مصرفی گیاه برای بالا بردن غلظت شیره سلولی و تغییر در مسیرهای تنفسی و فعال شدن مسیر پنتوز فسفات و یا افزایش حجم ریشه و غیره باشد (سیلوا و همکاران، ۲۰۱۵؛ پوک و همکاران، ۲۰۱۵). طایفه افشاری و همکاران (۲۰۲۴) با بررسی اثرات تنش

خشکی روی گیاه کرچک نشان دادند که با افزایش فاصله زمانی آبیاری، میزان قندهای محلول برگ کرچک افزایش یافته است. افزایش میزان قندهای محلول گیاهان پاسخی به تنش خشکی برای سازگاری با تنش‌ها می‌باشد. گروه‌های هیدروکسیل قندها ممکن است به‌منظور حفظ و ادامه واکنش‌های آبدوست در غشاها و نیز پروتئین‌های موجود در گیاه در طی دهیدراسیون جایگزین آب شوند. از این رو قندها از طریق پیوندهای هیدروژنی با پروتئین‌ها و غشاها واکنش نشان داده و از تغییر در ساختار پروتئین‌ها جلوگیری می‌کنند (تروری و همکاران، ۲۰۰۳). نتایج مطالعه‌ای روی دانه روغنی کرچک نشان داد که فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، گایاکول پراکسیداز، محتوای مالون‌دی‌آلدهید و پرولین در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط آبیاری نرمال افزایش معنی‌داری داشته است (شریفی سلطانی و همکاران، ۲۰۲۱).

٤-٥-٦- کمیت و کیفیت روغن

روغن کرچک در بین روغن‌های گیاهی منحصر به فرد است زیرا تنها منبع تجاری اسیدچرب هیدروکسیل (ریسینولئیک‌اسید) است. اسیدهای چرب موجود در روغن کرچک عبارتند از: ریسینولئیک، اولئیک، استئاریک، پالمیتیک، لینولئیک، لینولنیک‌اسید و غیره. در بین آن‌ها، ریسینولئیک‌اسید، یک اسیدچرب غیراشباع وغالب است که حدود ۷۵ تا ۹۰ درصد از کل ترکیب روغن را تشکیل می دهد (پانوار و همکاران، ۲۰۱۶؛ بروک و همکاران، ۲۰۱۸). هیچ روغن گیاهی تجاری دیگری چنین مقدار بالایی از یک اسیدچرب را تولید نمی‌کند. دانه کرچک دارای ۴۰ تا ۶۰ درصد روغن بوده (ویس، ۲۰۰۰) و این روغن نقش تعیین‌کننده‌ای در ارزش اقتصادی کشت کرچک دارد. میزان محصول روغن همانند محصول بذر به عواملی مثل رقم، اقلیم، عرض جغرافیایی و برهم‌کنش آن‌ها بستگی دارد. مقدار تولید اسیدهای چرب غیراشباع در مناطق سرد بیشتر از مناطق گرم می‌باشد (بلگین و همکاران، ۲۰۰۷). مقدار هر یک از اسیدهای چرب موجود در روغن کرچک کشت شده در مناطق مختلف، باتوجه به شرایط آب و هوایی و خاکی هر منطقه، می‌تواند متفاوت باشد.ترکیب اسیدهای چرب دانه کرچک برخی از مناطق دنیا در جدول ۴-۲ آمده است.

جدول ٤-۲- ترکیب اسیدهای چرب موجود در روغن کرچک در مناطق مختلف

اسیدهای چرب	هندوستان	چین	برزیل	اتیوپی	پاکستان	عربستان سعودی	نیجریه	تانزانیا	ایران
ریسینولئیک (C18:1-OH)	۸۷/۳	۹۰/۸۵	۸۸/۲	۹۱/۰۶	۹۴/۵۹	۷۵/۷۷	۸۶/۹۶	۸۷/۸	۸۱/۵۵
اولئیک (C18:1)	۴/۶۹	۲/۸۲	۳/۸	۲/۹۳	۲/۰۵	۷/۴۰	۵/۱۰	۴/۱	۵/۵۷
لینولئیک (C18:2)	۴/۹۲	۳/۷۴	۴/۹	۳/۴۸	۱/۸۴	۸/۹۴	–	۴/۳	۶/۷۷
استئاریک (C18:0)	۱/۲۴	۰/۶۴	۰/۹	۰/۹۱	۰/۴۵	۳/۰۵	–	۱/۴	۱/۰۹
پالمیتیک (C16:1)	۱/۰۱	۰/۷۲	۱/۴	۱/۰۸	۰/۳۱	۲/۷۷	۰/۵۶	۲/۴	۲/۰۸
لینولنیک (C18:3)	۰/۶۳	–	۰/۳	۰/۳۱	–	–	–	–	–

برگرفته از یبو و همکاران، ۲۰۲۰؛ رضایی و همکاران، ۲۰۲۴

رهبری و همکاران (۱۳۹۸) با ارزیابی اثر تنش خشکی روی گیاه کرچک، دریافتند که تنش باعث کاهش به‌ترتیب ۲۴/۹۴ و ۵۱/۷ درصدی روغن و عملکرد روغن دانه گردید. نشان داده شده است که تنش خشکی مقدار روغن دانه کرچک را کاهش می‌دهد (هادی و کلانتر، ۲۰۱۵). به‌طوری که تیمار آبیاری مطلوب با میانگین ۵۲ درصد، بیشترین و تنش قطع آبیاری در مرحله پر شدن دانه با میانگین ۴۵/۹ درصد کمترین مقدار روغن دانه را داشتند اثر منفی تنش خشکی بر میزان روغن دانه در مرحله گل‌دهی و گرده‌افشانی، به‌علت اثر منفی بر فرایندهای متابولیکی دانه، اختلال در انتقال مواد پرورده به دانه‌ها و احتمالا تولید ترکیبات ثانویه نامطلوب در تولید روغن می‌باشد. عملکرد روغن تابعی از عملکرد دانه و درصد روغن آن است. بنابراین با افزایش عملکرد دانه، عملکرد روغن نیز افزایش می‌یابد. وجود همبستگی بالا بین عملکرد دانه و روغن نشان‌دهنده آن است که هر چه عملکرد دانه افزایش یابد، عملکرد روغن نیز افزایش پیدا خواهد کرد (رهبری و همکاران، ۱۳۹۸). این رابطه در پژوهش سایر محققان نیز گزارش شده است (موسوی و همکاران، ۲۰۱۴). متابولیسم اسیدهای چرب نقش مهمی در پاسخ گیاهان به تنش خشکی ایفا می‌کند. در شرایط تنش خشکی سطوح اسیدهای چرب غیراشباع در کرچک بالا می‌رود. افزایش سطح اسیدهای چرب غیراشباع به حفظ سیالیت و یکپارچگی غشای سلولی در گیاه کرچک کمک می‌کند. متابولیسم اسیدهای چرب نقش محافظتی روی غشای سلولی بوته‌های کرچک در شرایط تنش خشکی ایفا نموده و از آسیب اکسیداتیو جلوگیری می‌کنند (ژائو و همکاران، ۲۰۲۴). ریسینولئیک اصلی‌ترین اسیدچرب غیراشباع در دانه کرچک است. متوالی و همکارن (۲۰۱۴) با ارزیابی تیمار خشکی بر کیفیت روغن کرچک گزارش نمودند که اعمال تنش خشکی در کرچک موجب کاهش لینولیک و اولئیک‌اسید نسبت به بوته‌های شاهد گردید. تحت تنش خشکی شدید بیشترین افزایش در اسیدهای ریسینولئیک و هگزسنوئیک به‌دست آمد. به‌طور کلی، گیاهان شاهد دارای بالاترین پالمیتیک‌اسید و کمترین هگزاسنوئیک‌اسید بودند. برای به وجودآمدن دانه، گیاه نیاز به رشد رویشی مناسب و تولید اندام‌های تشکیل‌دهنده آن در مراحل

مختلف رشد رویشی و زایشی را دارد. تأثیر خشکی بر هر یک از اجزای عملکرد، می‌تواند در نهایت منجر به تغییر در عملکرد دانه تولید شده در کرچک شود. برخی محققان کاهش فراهمی کربوهیدرات برای ساخت روغن را عامل اصلی کاهش درصد روغن دانه گزارش کرده‌اند (راتکه و همکاران، ۲۰۰۵). به نظر می‌رسد که بین درصد روغن و مقدار آب مصرفی گیاه در طی فصل رشد رابطه وجود داشته باشد. به‌طوری‌که با افزایش آب مصرفی طی دوره رشد، درصد روغن دانه افزایش یافته است (پاسبان اسلام و همکاران، ۲۰۰۱). نشان داده است که تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار درصد و عملکرد روغن دانه در کرچک شده است. ولی اثر عامل عملکرد دانه برجسته‌تر است (رهبری و همکاران، ۲۰۱۹).

٤-٥-٧- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب

تنش کمبود آب یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید در کشت و کار دانه روغنی کرچک به‌شمار می‌رود و بروز آن می‌تواند به‌طور مستقیم و غیرمستقیم بر رشد رویشی، اجزای عملکرد و کیفیت محصول اثرگذار باشد. از آنجا که کرچک غالباً در مناطق گرم، خشک و نیمه‌خشک کشت می‌شود، ارائه راهکارهایی به‌منظور تعدیل اثرات تنش خشکی و یا افزایش تحمل گیاه به کم‌آبی، نقش مهمی در توسعه سطح زیرکشت و پایداری تولید این محصول ایفا می‌کند. در سال‌های اخیر، رویکردهای مدیریتی مبتنی بر بهبود تغذیه گیاهی، اصلاح عملیات زراعی و استفاده از نهاده‌های نوین، به‌عنوان ابزارهایی مؤثر برای کاهش خسارات ناشی از تنش کمبود آب مورد توجه قرار گرفته‌اند.

نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار صفاتی نظیر وزن صد دانه، عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیکی، درصد و عملکرد روغن کرچک می‌شود (اوسطی و همکاران، ۱۳۹۸). رهبری و همکاران (۲۰۱۹) گزارش کردند که اعمال تنش خشکی در مقایسه با شرایط آبیاری عادی باعث افت چشمگیر صفات عملکردی کرچک گردید، درحالی‌که محلول‌پاشی نانوکلات آهن توانست با بهبود وضعیت تغذیه‌ای گیاه، وزن صد دانه و عملکرد دانه و روغن را افزایش دهد. همچنین نتایج

مطالعه‌ای دیگر نشان داد که بروز تنش کمبود آب شدید در مرحله پرشدن دانه، سبب کاهش معنی‌دار ارتفاع بوته، تعداد برگ سبز، هدایت روزنه‌ای برگ‌ها، تعداد شاخه‌های گل‌دهنده و در نهایت افت حدود ۴۰ درصدی عملکرد دانه در واحد سطح شد (اوسطی و همکاران، ۱۳۹۹).

مدیریت تغذیه‌ای، به‌ویژه تأمین عناصر پرمصرف و کم‌مصرف، یکی از مؤثرترین راهکارها برای افزایش تحمل کرچک به تنش خشکی است. زینالی و همکاران (۲۰۱۸) گزارش کردند که کاربرد ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن به‌همراه ۶۰ کیلوگرم گوگرد در هکتار، بیشترین مقدار زیست‌توده، عملکرد دانه و روغن کرچک را فراهم نمود. در پژوهشی دیگر، کاربرد کودهای نیتروژن، پتاسیم و گوگرد موجب افزایش تعداد شاخه‌های فرعی، درصد روغن و عملکرد روغن کرچک تحت شرایط تنش خشکی گردید (اوسطی و همکاران، ۲۰۲۲). موسوی و همکاران (۱۳۹۴) نیز نشان دادند که محلول‌پاشی نیتروژن در مراحل گل‌دهی و پرشدن دانه، به‌طور معنی‌داری اثرات منفی تنش کمبود آب بر تعداد دانه در بوته، وزن هزار دانه و عملکرد دانه را کاهش داد. براین‌اساس، در شرایط محدودیت منابع آب، به‌ویژه در مراحل زایشی، محلول‌پاشی نیتروژن نسبت به مصرف خاکی آن از اولویت بالاتری برخوردار است.

استفاده از بذرهای پرایم‌شده، رویکرد مدیریتی دیگری برای کاهش اثرات تنش خشکی در کرچک محسوب می‌شود. پرایمینگ بذر شامل تیمارهایی است که از طریق تأثیر بر ویژگی‌های متابولیکی، بیوشیمیایی و آنزیمی بذر، موجب افزایش سرعت و یکنواختی جوانه‌زنی و بهبود استقرار گیاهچه می‌گردد (فرخ و همکاران، ۲۰۰۶). هدف اصلی این روش، دستیابی به سبزشدن یکنواخت و رشد سریع گیاهچه‌ها است که می‌تواند موجب استقرار زودهنگام بوته‌ها، افزایش توان رقابتی با علف‌های هرز و رسیدن گیاه به مراحل حساس پیش از بروز تنش خشکی شود (برادفورد، ۱۹۹۵). عباسی‌صدر و همکاران (۱۳۹۷) نشان دادند که پرایمینگ بذر کرچک با سالیسیلیک‌اسید تحت تنش خشکی، موجب بهبود اجزای عملکرد و افزایش عملکرد دانه گردید.

از دیگر عوامل مهم در مدیریت زراعی کرچک، تنظیم تراکم بوته متناسب با شرایط رطوبتی منطقه است. ازآنجاکه کرچک اغلب در نواحی گرم و خشک کشت می‌شود، رابطه بین میزان آب آبیاری و تراکم بوته اهمیت ویژه‌ای دارد. در شرایط بدون محدودیت آب، تراکم ۳۰ تا ۴۰ هزار بوته در هکتار برای کرچک مناسب گزارش شده است، اما در شرایط تنش خشکی، افزایش تراکم موجب تشدید رقابت بین بوته‌ها برای آب، کاهش رشد رویشی، مرگ زودرس بوته‌ها در تنش‌های اوایل فصل و کاهش تعداد و وزن دانه در تنش‌های انتهای فصل می‌شود (ویس، ۲۰۰۰). رضوانی‌مقدم و همکاران (۱۳۸۳) پیشنهاد کردند که در شرایط اقلیمی خشک مشهد، دور آبیاری یک هفته و تراکم چهار بوته در متر مربع می‌تواند عملکرد دانه و روغن قابل قبولی را در کرچک فراهم کند.

محلول‌پاشی عناصر غذایی در مراحل حساس رشد، به‌ویژه در دوره پرشدن دانه، یکی دیگر از راهکارهای مؤثر برای کاهش خسارات ناشی از کمبود آب است. اوسطی و همکاران (۱۳۹۸) گزارش کردند که محلول‌پاشی گوگرد، پتاسیم و نیتروژن در شرایط تنش خشکی متوسط(آبیاری پس از ۸۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک)، اثرات منفی تنش بر ارتفاع بوته، تعداد غلاف در بوته و عملکرد دانه را به‌طور معنی‌داری کاهش داد. محلول‌پاشی عناصر مذکور در شرایط آبیاری عادی با افزایش ۱۳/۵ درصدی شاخص کلروفیل برگ‌ها و ۳۸ درصدی شاخص سطح برگ درمقایسه با شاهد عدم کاربرد کودهای مذکور، منجر به افزایش ۴۱/۷ درصد در عملکرد دانه گردیده و مقدار آن در اراضی شور و کم‌بازده دشت تبریز به ۱/۱۹ تن در هکتار رسید. بنابراین پیشنهاد می‌گردد در شرایط قرار گرفتن مزرعه کرچک به‌خصوص طی دوره پرشدن دانه در معرض کمبود آب، از محلول‌پاشی عناصر غذایی گوگرد، پتاسیم و نیتروژن استفاده گردد.

در سال‌های اخیر، استفاده از مواد بهبوددهنده خاک نظیر پلیمرهای سوپرجاذب به‌منظور افزایش ظرفیت نگهداری آب و بهبود بهره‌وری مصرف آب در کشاورزی مورد توجه قرار گرفته است. این مواد با افزایش ظرفیت نگهداری آب و عناصر غذایی، کاهش دور آبیاری، بهبود رشد ریشه و کاهش آبشویی مواد غذایی، نقش مهمی در افزایش

پایداری تولید در شرایط تنش خشکی ایفا می‌کنند (اسلام و همکاران، ۲۰۱۱؛ فاضلی‌رستم‌پور و همکاران، ۲۰۱۳). همچنین کاربرد میکروارگانیسم‌های مفید خاکزی، به‌ویژه باکتری‌های محرک رشد گیاه، از دیگر راهکارهای زیستی برای مقابله با تنش کم‌آبی محسوب می‌شود. این باکتری‌ها با ترشح ترکیبات زیستی فعال، توسعه سیستم ریشه، جذب عناصر غذایی و تثبیت بیولوژیکی نیتروژن را بهبود می‌بخشند (کومار و همکاران، ۲۰۱۷؛ فاسوسی و همکاران، ۲۰۲۱). طایفه افشاری و همکاران (۱۴۰۲) نشان دادند که تلقیح بذر کرچک با سیتروباکتر، به‌طور معنی‌داری موجب افزایش تعداد کپسول در بوته، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیکی و درصد روغن دانه شد و اثر متقابل آن با سوپرجاذب‌ها، عملکرد روغن و شاخص برداشت را تحت تنش خشکی بهبود بخشید.

در نهایت، استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی به‌عنوان ابزاری مدیریتی برای کاهش خسارات ناشی از کم‌آبی مورد توجه قرار گرفته است. موادی نظیر سالیسیلیک‌اسید، جاسمونیک‌اسید، جیبرلین‌ها و پلی‌آمین‌ها می‌توانند از طریق تنظیم فرآیندهای فیزیولوژیکی، حفظ پایداری غشاهای سلولی و کاهش سرعت پیری، تحمل گیاه به تنش خشکی را افزایش دهند (ابوکپاوه و همکاران، ۲۰۰۲؛ فاطما و همکاران، ۲۰۱۵). ایزدی و تدین (۱۳۹۴) نشان دادند که کاربرد سالیسیلیک‌اسید و اسپرمین موجب کاهش اثرات تنش شوری و خشکی و افزایش عملکرد دانه کرچک گردید. نتایج مطالعات متعدد نیز اثرات مثبت تنظیم‌کننده‌های رشد بر بهبود رشد و عملکرد کرچک تحت تنش کمبود آب را تأیید کرده‌اند (گالوان کاماچو و همکاران، ۲۰۲۲؛ رضا و همکاران، ۲۰۲۳).

٤-٦- تنش شوری

با توسعه زمین‌های شور در اثر عوامل طبیعی و دست‌کاری‌های بشر و گسترش آن به زمین‌های زراعی، امروزه شوری خاک به یک تهدید جدی برای تولید محصولات کشاورزی در سراسر جهان تبدیل شده است. باوجود زمین‌های وسیع برای تولید محصولات کشاورزی در ایران، تنش‌های غیرزیستی به‌ویژه شوری آب و خاک به‌عنوان

عاملی محدودکننده برای تولید به‌حساب می‌آیند. تنش شوری یک تنش غیرزیستی است که بیشتر بر رشد و نمو گیاهان تأثیر می‌گذارد. این تنش باعث ایجاد تنش‌های ثانویه خشکی (اسمزی) و اکسیداتیو، سمیت یونی و تغییر در بیان ژن به‌دلیل سطح بالای نمک می‌شود. در این شرایط رشد گیاه مهار شده و فرایندهای فیزیولوژیکی طبیعی مختل می‌گردند (رسول و همکاران، ۲۰۲۲). گیاهان یک سری مکانیسم‌های فیزیولوژیکی و مولکولی را برای مقابله با آسیب ناشی از تنش نمک مانند تجمع تنظیم‌کننده‌های اسمزی (مانند قندهای محلول و پرولین) و گونه‌های فعال اکسیژن، حفظ تعادل یونی و تغییر در نفوذپذیری غشای سلول‌ها و ارگانل‌ها را به‌کار می‌گیرند (ژو و همکاران، ۲۰۲۰). به‌طور کلی تحمل نمک همواره یک صفت پیچیده است که توسط عوامل ژنتیکی کنترل می شود. در سال‌های اخیر، گیاه کرچک در فرایند اصلاح خاک‌های شور در شمال شرقی چین مورد استفاده قرار گرفته است (سارولا و همکاران، ۲۰۲۱). بااین‌حال، مکانیسم تحمل به نمک آن هنوز به‌طور کامل مشخص نیست. در چنین شرایطی ارتباط بین لپه‌ها و ریشه‌چه در مراحل اولیه جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه، تنظیم رونویسی ژن‌های دخیل در فرایند مواجهه با شوری و متابولیسم‌های بیوشیمیایی نقش مهمی در پاسخ گیاه به تنش، نقش دارند. این عوامل بایستی مطالعه گردند. تنش نمکی همیشه به‌عنوان یک تنش غیرزیستی عمده در نظر گرفته می‌شود. گیاهان با تغییرات ریخت‌شناسی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی و تنظیم ژن‌های متعدد به تنش شوری پاسخ می دهند. گیاهان کرچک توانایی سازگاری به تنش شوری را دارند (هانگ و همکاران، ۲۰۲۲). فتوسنتز ازجمله فرایندهای فیزیولوژیکی است که میزان آن تحت تأثیر شرایط تنش کاهش می‌یابد (گوسگنوا و همکاران، ۲۰۰۶). در مطالعه‌ای روی گیاه کرچک نشان داده شده است که فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای تا ۶۶ درصد و میزان کلروفیل کل تا ۲۴ درصد تحت تنش شوری کاهش می‌یابد (ژو و همکاران، ۲۰۱۰). مطالعات جان‌محمدی و همکاران (۲۰۱۲) بیانگر آن است که تنش شوری موجب کاهش محتوای کلروفیل برگ‌های گیاه کرچک شده ولی محتوای پرولین برگ تا ۳ برابر افزایش یافته است. آن‌ها معتقد هستند که تنش شوری با

تحریک فعالیت کلروفیلاز و تخریب کلروفیل موجب کاهش مقدار کلروفیل برگ می‌گردد.

بهبود توانایی تنظیم اسمزی مکانیسم مهمی برای گیاهان در سازگاری با تنش است. گیاهان می‌توانند پتانسیل اسمزی درون سلولی را کاهش دهند و با تجمع املاح آلی مانند قندهای محلول، پروتئین‌های محلول و پرولین تعادل پتانسیل آب گیاه را تا حدودی حفظ کنند. گیاهان همیشه از طریق مکانیسم‌های فیزیولوژیکی و مولکولی پیچیده به تنش شوری پاسخ می‌دهند. در چنین شرایطی برای بررسی اثرات تنش شوری بر گیاهان و مکانیسم های تنظیمی آن‌ها، از نسخه‌برداری ژن‌ها استفاده می‌شود. TFs [1] (فاکتورهای رونویسی) در تعدیل تحمل به تنش‌های غیرزیستی در گیاهان بسیار مهم هستند. بسیاری از TFs ها، مانند MYB (میلوبلاستوز)، NAC[2]، WRKY[3]، ERF[4](AP2/ERF)، bZIP (زیپ پایه لوسین) و bHLH[5] ارتباط نزدیکی با دفاع در برابر تنش‌های غیرزیستی، ازجمله تنش شوری دارند (ژو و همکاران، ۲۰۰۲؛ لی و همکاران، ۲۰۲۱). مطالعات محققان بیانگر آن است که تجمع قندهای محلول و پرولین می‌تواند ثبات غشای سلولی را برای کاهش تنش شوری کنترل کند (ژو و همکاران، ۲۰۱۶). چون نخست ریشه‌ها تحت تأثیر تنش شوری قرار می‌گیرند، ممکن است برای مقابله با اثرات نامطلوب، مواد اسمزی بیشتری در آن قسمت جمع کنند. شفیع و همکاران (۲۰۱۵) گزارش کردند که PAL (فنیل آلانین آمونیاک لیاز)، CAOMT، CL-۴ (لیگاز ۴-کومارات-کوآنزیم آ)، و CCR (سیناموئیل

1- Transcription factors

۲ – این خانواده مختص گیاهان است و در تنظیم ژن‌های دفاعی نقش دارند و با مسیرهای سیگنالینگ شامل هورمون‌های مختلف گیاهی و سایر سیگنال‌ها مانند گونه‌های فعال اکسیژن مرتبط هستند.

۳ – فاکتورهای رونویسی که یکی از بزرگترین گروه‌های تنظیم‌کننده‌های رونویسی هستند که فقط در گیاهان یافت می‌شوند.

۴ – این خانواده برای پاسخ‌های گیاه به تنش‌های مختلف، از جمله خشکسالی، شوری و عفونت‌های پاتوژن، بسیار مهم است. دامنه ERF برای اتصال DNA ضروری است و در بسیاری از پروتئین‌ها ERF یافت می‌شود.

۵- فاکتورهای رونویسی مارپیچ- حلقه- مارپیچ که در طیف وسیعی از فرآیندها، از جمله پاسخ به تنش‌ها، سیگنالینگ هورمونی و بیوسنتز متابولیت‌های ثانویه نقش دارند.

کوآنزیم ردوکتاز) آنزیم‌های اصلی در لیگنیکاسیون گیاهان هستند. این نتایج نشان می‌دهند که فاکتورهای رونویسی ژن‌های مربوط به ساخت لیگنین این پدیده را تنظیم کرده و محتوای لیگنین را افزایش می‌دهند. با افزایش مقدار لیگنین در ریشه گیاهان کرچک، تحمل به شوری در ریشه طی مرحله گیاهچه‌ای افزایش می‌یابد (دنگ و همکاران، ۲۰۲۳).

٤-٦-١- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

جوانه‌زنی بذر کرچک به‌صورت اپی‌ژل (خروج لپه‌ها از خاک به‌هنگام جوانه‌زنی و سبز شدن گیاهچه) است ابتدا لپه‌ها از سطح خاک بالا آمده و ظاهر می‌شوند و برگ‌های سبز خود را توسعه می‌دهند. کاتابولیسم نشاسته که توسط α-آمیلاز و β-آمیلاز کنترل می‌شود، فرایند فیزیولوژیکی اصلی در جوانه‌زنی بذر بوده و قندهای محلول (محصولات انرژی) را برای جوانه‌زنی و رشد دانه‌ها تأمین می‌کند (اپلفورد و لنتون، ۱۹۹۷؛ یاماگوچی، ۲۰۰۸). هنگامی که دانه‌ها در برابر آسیب یونی و اسمزی قرار می‌گیرند، متابولیت‌های تجزیه نشاسته مانند قندهای محلول برای تنظیم اسمزی و تأمین انرژی نقش بسیار مهمی بازی می‌کنند (لی و همکاران، ۲۰۱۴). گزارش شده است که تنش اسمزی مانند شوری به‌دلیل بلوکه شدن کاتابولیسم نشاسته، موجب کاهش جوانه‌زنی بذرها می‌شود (کیم و همکاران، ۲۰۰۶؛ لی و همکاران، ۲۰۱۴). در طول جوانه‌زنی بذر، α-آمیلاز در یک لایه خاص به نام آلرون تولید می‌شود. در مقابل، β-آمیلاز به‌صورت خشک در دانه‌ها به‌عنوان یک پیش ماده فاقد فعالیت کاتالیزوری وجود دارد و در نتیجه توالی پپتیدی در طول فرایند جوانه‌زنی فعال می‌شود (کاتوس و همکاران، ۲۰۱۲). برگ‌های لپه‌ای کرچک بیضی شکل با لبه‌های صاف هستند و به‌طور مشخص متفاوت از برگ‌های حقیقی ستاره‌ای و دندانه‌دار می‌باشند. تا زمانی که لپه‌ها شروع به فتوسنتز کنند، منابع بذر تنها تأمین‌کننده رشد ریشه، طویل شدن هیپوکوتیل و توسعه کوتیلدون هستند. برگ‌های بزرگ لپه‌ای باعث استقرار سریع گیاه زراعی می‌شوند. هر آسیبی به لپه‌ها باعث استقرار ضعیف گیاه‌چه می‌شود (سورینو، ۲۰۱۲). گزارش شده است که بروز تنش شوری، باعث کاهش مساحت

کل برگ‌های لپه‌ای از ۲۵/۳ به ۸/۲ سانتی‌متر مربع در هر گیاهچه گردیده است (ژو و همکاران، ۲۰۱۰).

افزایش شوری ظهور دانه‌های کرچک را با تأخیر مواجه می‌کند (سیلوا و همکاران، ۲۰۰۵). مرحله اولیه گیاهچه کرچک به‌ویژه در شرایط تنش، آسیب‌پذیرترین دوره رشدی است. حد آستانه شوری برای ظهور و رشد گیاهچه‌های کرچک ۷/۱ دسی‌زیمنس بر متر گزارش شده است (ژو و همکاران، ۲۰۱۰). زمانی که شوری به ۱۳/۶ دسی‌زیمنس بر متر برسد، ظهور گیاهچه‌ها ۹ روز به تأخیر می‌افتد و رشد آن‌ها ۵۰ درصد کاهش خواهد یافت. به‌منظور تولید بذر اقتصادی، کشت کرچک در خاک‌هایی با هدایت الکتریکی بیش از ۴ دسی زیمنس بر متر توصیه نمی‌شود زیرا کرچک جزو گیاهان نیمه متحمل (مک‌کال، ۱۹۸۰) و در مواردی حساس در برابر شوری طبقه‌بندی شده است (هافمن، ۲۰۱۰). به‌طور کلی، مرحله اولیه گیاهچه یکی از مهم‌ترین و همچنین حساس‌ترین مراحل رشد گیاه در شرایط تنش شوری است (ابوگادالله، ۲۰۱۰). پاسخ لپه و برگ واقعی به چنین تنش‌های نامطلوب غیرزیستی به‌ویژه برای روشن شدن استراتژی‌های سازگاری فیزیولوژیکی استقرار کرچک در مرحله گیاهچه بسیار مهم است. تحمل بالاتر لپه‌ها به تنش نمکی ممکن است یک استراتژی تطبیقی این گونه گیاهی برای مقابله با عوامل محیطی نامطلوب و تضمین تداوم رشد طبیعی برگ باشد. میزان فتوسنتز یکی از مهم‌ترین شاخص‌های حساسیت فیزیولوژیکی به تنش‌های غیرزیستی است. تنش شوری ظرفیت فتوسنتزی لپه‌ها و برگ‌های واقعی را کاهش می‌دهد. البته لپه‌های کرچک می‌توانند مقدار زیادی Na^+ را در خود جمع کرده و انتقال Na^+ به برگ‌های واقعی را محدود کنند. این ویژگی میزان آسیب ناشی از یون‌های سمی به سیستم فتوسنتز برگ‌های اصلی را کاهش می‌دهد. همچنین محتوای کلروفیل a و کاروتنوئید در لپه‌ها تحت تنش شوری کاهش می‌یابد. اختلالات متابولیکی ناشی از برخی یون‌های نمک مانند Na^+ باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده کلروفیل شده و نیز ساخت آن را مهار می‌کنند. نتایج پژوهشی روی کرچک نشان داد که با افزایش غلظت شوری در برگ‌های اصلی، محتوای

رنگدانه‌های فتوسنتزی تغییر معنی‌داری نکردند. توانایی لپه‌ها در کاهش محتویات برخی از یون‌های سمی مانند سدیم علت اصلی این امر بیان شده است. درنهایت این ویژگی باعث گردید تا تخریب رنگدانه‌های فتوسنتزی و مهار ساخت آن‌ها که در اثر اختلال یونی در برگ‌های اصلی رخ داده بود،کاهش نشان دهد (بیکر و روزنکویست، ۲۰۰۴؛ گومز و همکاران، ۲۰۱۷). لپه‌ها نه تنها اجزای اصلی دانه، بلکه اندام‌های اتوتروف قبل از ظهور اولین برگ حقیقی هستند. آن‌ها نقش بسیار مهمی در استقرار گیاهچه‌ها دارند. لپه‌ها می‌توانند فتوسنتز انجام دهند و در نتیجه مواد مغذی و انرژی کافی برای رشد گیاهچه را فراهم کنند (هی و همکاران، ۲۰۱۶). مطالعات پیشین نشان داده‌اند که حذف لپه‌ها باعث کاهش رشد و فتوسنتز گیاهچه‌های کرچک تحت تنش شوری می‌شود (وانگ و همکاران، ۲۰۱۹؛ ژو و همکاران، ۲۰۱۴). تنش شوری همچنین موجب کاهش طول ریشه‌چه و ساقه‌چه و همچنین وزن خشک این اندام‌ها در کرچک گردید. کاهش مقدار این صفات می‌تواند با کاهش فعالیت آنزیم α-آمیلاز مرتبط باشد که سبب کاهش متابولیسم ذخایر غذایی بذر و در نتیجه کاهش رشد و طول گیاهچه می‌شود (مک دونالد، ۱۹۹۹). ازجمله دلایل کاهش وزن خشک ریشه‌چه و ساقه‌چه تحت تنش شوری از بین رفتن تعادل یونی و اسمزی در گیاه می‌باشد. ریشه اولین اندامی است که به‌دلیل جذب عناصر معدنی به‌طور مستقیم با تنش مواجه می‌گردد (گوا و همکاران، ۲۰۱۹). کاهش وزن ساقه‌چه می‌تواند ناشی از هزینه انرژی متابولیک مربوط به فاز سازگاری به شرایط تنش، کاهش میزان فتوسنتز در گیاه و جذب کربن باشد. این روند تا رسیدن گیاه به بیشینه غلظت نمکی که قادر است آن را تحمل کند، ادامه یابد (ژو و همکاران، ۲۰۱۰).

کاهش فشار تورژسانس و رشد و توسعه سلول‌ها ناشی از تنش شوری نیز می‌تواند از دلایل کاهش وزن ساقه‌چه و ریشه‌چه باشد (صفرنژاد و همکاران، ۱۹۹۶). با افزایش تنش اسمزی در محیط بذر، پتانسیل آب بذور در حال جوانه‌زنی، کاهش می‌یابد و آب کمتری در اختیار آن‌ها قرار می‌گیرد. جذب کمتر آب نیز کاهش تورژسانس سلول‌های جنینی بذر را به‌دنبال دارد. چون یکی از فاکتورهای تقسیم سلولی تورژسانس سلول می‌باشد،

بنابراین با کاهش آب در دسترس بذر در اثر تنش شوری، رشد گیاهچه دچار افت شده (زیرونگ و همکاران، ۲۰۰۲) و در نهایت زراعت بخصوص در رقابت با علف‌های هرز عقب خواهد افتاد.

٤-٦-٢- مرحله رشد رویشی

در شرایط رو به رو شدن با تنش شوری، جذب آب راهی سریع برای تنظیم تعادل اسمزی به‌عنوان پاسخی به تنش اسمزی در گیاهان است. ریشه‌های کرچک می‌توانند توانایی جذب آب را برای تثبیت محیط درون سلولی حفظ کنند (چن و همکاران، ۲۰۰۵؛ لین و همکاران، ۲۰۱۴). گیاهچه‌های کرچک در شرایط تنش شوری با افزایش سطح اسیدیته سلول‌های ریشه، توان جذب آب ریشه‌های اولیه را بالا برده و با حفظ نسبی متابولیسم خود در برابر تنش مقاومت می‌کنند (چن و همکاران، ۲۰۰۵؛ لین و همکاران، ۲۰۱۴). محمدخانی و همکاران (۱۳۹۲) دریافتند که با افزایش سطوح تنش شوری، میزان سدیم و پتاسیم در دو بخش اندام هوایی و ریشه کرچک افزایش نشان داده است. البته افزایش سدیم در اندام هوایی شدیدتر از ریشه بوده و غلظت سدیم در بالاترین سطح شوری نسبت به تیمار شاهد در اندام هوایی حدود سه برابر و در ریشه این مقدار دو برابر افزایش نشان داده است. وجود مقدار بیشتر سدیم در اندام‌های هوایی ممکن است با ناتوانی حلقه کاسپارین در جلوگیری از ورود یون سدیم به داخل بافت‌های گیاه مرتبط باشد. همچنین اگر محلول خاک دارای نمک‌هایی غیر از کلرید سدیم باشد، رقابت سایر کاتیون‌ها مانند Ca^{2+} و Mg^{2+} نیز سبب کاهش جذب سدیم می‌شود. عقیده بر آن است که هنگام تنش، میزان سدیم بافت‌ها افزایش می‌یابد و گیاه برای جلوگیری از سمیت یون سدیم بخشی از آن را به داخل واکوئل می‌فرستند (علی‌اصغرزاده و همکاران، ۲۰۰۲). کاهش پتاسیم ریشه گیاه کرچک می‌تواند به‌دلیل رقابت سدیم روی مکان‌های اتصال به ناقل‌های غشای پلاسمایی بوده و یا نشت پتاسیم به‌دلیل عدم ثبات غشای پلاسمایی باشد (فریاسیلوا و همکاران، ۲۰۰۸).

٤-٦-٣- مرحله گل‌دهی

در گیاهان دامنه بردباری به تنش‌های محیطی در مرحله زایشی کوتاه‌تر بوده و نسبت به مراحل رویشی بیشتر مستعد آسیب‌های ناشی از تنش‌های محیطی هستند. تنشی که در زمان گل‌دهی و گرده‌افشانی ظاهر می‌شود به‌دلیل کاهش عملکرد گرده و تخمک‌ها و مهار رشد و عقیمی گرده منجر به شکست لقاح می‌شوند (سگال و همکاران، ۲۰۱۹). کاهش تعداد گل‌ها و وزن دانه را می‌توان به تأخیر در سرعت جذب خالص کربن در مراحل گل‌دهی و میوه‌دهی مرتبط دانست. علت آن اثرات اسمزی و تجمع یون‌های بالقوه سمی در بافت‌های گیاهی و به‌ویژه Na^+ و Cl^- می‌تواند باشد. این یون‌ها ظرفیت پایینی برای تنظیم اسمزی و تقلیل اثرات کاهش پتانسیل آب کل ناشی از افزایش غلظت نمک دارند(اسیس جونیور و همکاران، ۲۰۰۷). برخلاف آرابیدوپسیس و بسیاری از گیاهان دیگر که در شرایط شوری زمان گل‌دهی آن‌ها به تعویق می‌افتد (کازان و همکارن، ۲۰۱۶)، گیاهان کرچک با گل‌دهی زودتر و تکمیل چرخه زندگی خود پیش از آن‌که سطح نمک بر رشد آن‌ها اثر منفی بیشتری بگذارد، تاحدودی از رویارویی با تنش فرار می‌کنند (مک گی و همکاران، ۲۰۰۵). لیما و همکاران (۲۰۱۶) گزارش کردند که گیاهان کرچک آبیاری شده با آب سدیمی، زودتر از گیاهان آبیاری شده با آب حاوی کلسیم گل دادند. آلو و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادند گیاهان کرچک برای زنده ماندن در شرایط تنش شوری با تسریع رشد رویشی و ورود سریع به مراحل زایشی، با اجرای یک مکانیسم سازگاری بقای خود را تضمین می‌کنند.

٤-٦-٤- مرحله پرشدن دانه

اندازه و وزن دانه تابعی از میزان پرشدن آن‌ها در طول دوره رشد و نمو بوده و از اجزای مهم عملکرد می‌باشد. بروز تنش در این مرحله با کاهش وزن دانه‌ها عملکرد دانه را تحت تأثیر قرار می‌دهد (وارداو و همکاران، ۱۹۹۴). گزارش شده است با افزایش فواصل آبیاری بوته‌های کرچک در اراضی شور، با بروز تنش ثانویه خشکی، کپسول‌ها پوک شده و تعداد دانه در بوته به‌شدت دچار افت می‌گردد (شیدفر و همکاران، ۱۳۹۰) .

کاهش تعداد دانه‌ها در گل‌آذین کرچک در اثر شوری واقع شده در مراحل گل‌دهی و پرشدن دانه، می‌تواند ناشی از اثر بازدارنده نمک بر فتوسنتز جاری و انتقال ذخایر موقت از ساقه‌ها به دانه‌ها باشد. بنابراین گل‌های موجود در هر گل‌آذین به‌علت اثرات مستقیم و غیرمستقیم شوری مانندکمبود عناصر غذایی تکامل نیافته و دانه‌ها پرنشده و کوچک می‌مانند (نبی‌زاده و همکاران، ۲۰۰۳). پژوهشگران دریافتند که تنش شوری رقابت بین دانه‌ها و سایر اندام‌های گیاه بر سر فرآورده‌های فتوسنتزی را تشدید کرده و درنتیجه سبب کاهش مواد و انرژی لازم برای باروری و پرشدن دانه‌ها می‌شود. این رخ‌داد موجب افزایش سقط دانه‌ها گردیده و باعث کاهش تعداد دانه در بوته می‌گردد (فرانسوا و همکاران، ۱۹۹۴).

٤-٦-٥- تولید و کیفیت بذر

تنش‌های محیطی می‌توانند در طول دوره رشد گیاه مادری بر کیفیت بذر در حال تکامل موثر باشند. چون دوره پرشدن دانه روی گیاه مادری از دید تولید محصول دانه بسیار مهم است، بنابراین رخ‌داد تنش در این دوره می‌تواند مقدار و کیفیت بذرهای حاصل از گیاه مادری را به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر قرار دهد. نتایج پژوهش‌های محمدخانی و همکاران (۱۳۹۲) نشان داده است که افزایش سطح تنش شوری در دوره پرشدن دانه کرچک، با سقط دانه‌های تازه تشکیل شده و نیز عدم تکامل دانه‌ها روی گیاه مادری، عملکرد دانه را به‌طور معنی‌داری کاهش داده است. تأمین نشدن فراورده‌های فتوسنتزی لازم برای دانه‌ها از علل این رخ‌داد بیان شده است. همچنین نتایج تحقیق دیگری نشان داد تنش شوری در طول دوره پرشدن دانه، با مهار رشد و نمو طبیعی گل‌آذین، تعداد دانه در بوته و در نهایت عملکرد دانه را در بوته‌های کرچک به‌طور معنی‌داری کاهش داد (فرانکوئیس و همکاران، ۱۹۹۴).

٤-٦-٦- کمیت و کیفیت روغن

اگر چه مقدار روغن کرچک تحت کنترل عوامل ژنتیکی قرار دارد، ولی تنش‌های محیطی مانند شوری با اثر بر وزن دانه و تغییر نسبت وزنی اجزای تشکیل دهنده دانه و

ذخیره روغن آن، درصد و عملکرد روغن را به‌شدت تحت تأثیر قرار می‌دهند (زمانی و همکاران، ۲۰۰۲). چاکرابارتی و همکاران (۲۰۲۱) اثر تنش شوری روی محتوای روغن و آلکالوئید ریسین کرچک را مورد بررسی قرار داده و مشاهده کردند که کلرید سدیم باعث کاهش قابل توجه مقدار این شاخص‌ها گردید. چنین به‌نظر می‌رسد که رخ‌داد تنش شوری به‌خصوص در دوره تشکیل و پرشدن دانه‌ها در کرچک علاوه‌بر کاهش مقدار روغن دانه از طریق کاهش عملکرد دانه، ترکیب اسیدهای چرب و تناسب آن‌ها را هم دستخوش تغییر می‌کند.

٤-٦-٧- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری

به‌کارگیری روش‌های مدیریتی مناسب نقش تعیین‌کننده‌ای در بهبود رشد و نمو گیاهان زراعی در خاک‌های شور دارد. شیوه‌هایی نظیر نوع و شدت شخم، شست‌وشوی بستر کشت، اصلاحات شیمیایی خاک، انتخاب روش‌های کاشت مناسب و به‌کارگیری ترکیب‌های کودی متعادل، ازجمله راهکارهایی هستند که می‌توانند شرایط فیزیکی و شیمیایی خاک‌های شور را برای رشد گیاه بهبود بخشند. باوجود آن‌که کرچک به‌عنوان یک گیاه روغنی و دارویی دارای کاربردهای صنعتی و اقتصادی گسترده‌ای است، این محصول زراعی تاکنون کمتر مورد توجه قرار گرفته و غالباً در اراضی حاشیه‌ای، شور و کم‌بازده کشت می‌شود (چما و همکاران، ۲۰۱۳).

مدیریت آب یکی از مؤثرترین راهبردهای کشاورزی برای تضمین کمیت و کیفیت تولید در شرایط تنش شوری به‌شمار می‌رود. در سال‌های اخیر، افزایش تبخیر و تعرق به‌همراه کاهش بارندگی، موجب تشدید فرایند شور شدن خاک‌ها در بسیاری از مناطق کشاورزی شده است (لیما و همکاران، ۲۰۱۴). در این راستا، استفاده از مواد آلی به‌عنوان یک استراتژی مؤثر برای کاهش اثرات منفی شوری خاک توصیه شده است (میراندا و همکاران، ۲۰۱۱). افزودن مواد آلی به خاک با بهبود ساختمان خاک، افزایش حرکت و نفوذپذیری آب، ارتقای هوادهی و بهبود فعالیت زیستی خاک، شرایط مناسب‌تری را برای رشد ریشه و جذب عناصر غذایی فراهم می‌آورد (آیدین و همکاران، ۲۰۱۲).

از دیگر راهکارهای مؤثر در مدیریت تنش شوری، استفاده از تکنیک‌های آماده‌سازی فیزیولوژیکی بذر است. این تکنیک‌ها می‌توانند با افزایش قدرت بذر، استقرار بهتر گیاهچه‌ها را در بسترهای شور تضمین کرده و نیاز به واکاری مزرعه را کاهش دهند (کوبالا و همکاران، ۲۰۱۵). در این میان، پرایمینگ بذر به‌عنوان روشی ساده، کم‌هزینه و کم‌خطر، به‌طور گسترده برای غلبه بر مشکلات ناشی از شوری در اراضی کشاورزی مورد استفاده قرار می‌گیرد. تیمارهای تقویت بذر می‌توانند به‌صورت روش‌های فیزیکی یا شیمیایی اعمال شوند (آراجو و همکاران، ۲۰۱۶).

پرایمینگ بذر براساس عامل مورد استفاده به انواع مختلفی طبقه‌بندی می‌شود که ازجمله آن‌ها می‌توان به هیدروپرایمینگ، اسموپرایمینگ، هالوپرایمینگ، پرایمینگ هورمونی، سخت‌سازی بذر، پرایمینگ ماتریس جامد، مرطوب‌سازی و شوک حرارتی اشاره کرد (ابراهیم، ۲۰۱۶). دسوزا لوپس و همکاران (۲۰۱۸) گزارش کردند که پرایمینگ بذر کرچک با $CaCl_2$، $NaNO_3$ و PEG-6000 موجب افزایش معنی‌دار درصد جوانه‌زنی و تعداد گیاهچه‌های نرمال در شرایط تنش شوری شد. براساس نتایج این تحقیق، درصد جوانه‌زنی بذرها در شرایط شوری حدود ۹۰ درصد افزایش یافت، درحالی‌که درصد بذرهای جوانه‌نزده به‌طور متوسط ۴۷ درصد کاهش و درصد گیاهچه‌های نرمال حدود ۵۰ درصد افزایش نشان داد.

روش کاشت و مدیریت تغذیه‌ای نیز نقش مهمی در کاهش اثرات تنش شوری بر رشد و عملکرد کرچک ایفا می‌کند. جمیل و همکاران (۲۰۱۷) با بررسی روش‌های مختلف کاشت شامل کاشت پشته‌ای[1]، مته‌ای[2] و پخشی[3] به‌همراه کاربرد کود نیتروژنه، دریافتند که بیشترین ارتفاع بوته، تعداد شاخه در بوته، تعداد گره، وزن ۱۰۰ دانه و عملکرد دانه کرچک از روش کاشت پشته‌ای همراه با مصرف ۹۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار حاصل

1- Ridge
2- Drill
3- Broadcast

شد. این نتایج بیانگر اهمیت انتخاب روش کاشت مناسب و تأمین متعادل عناصر غذایی در شرایط خاک شور است.

علاوه‌بر مدیریت زراعی، استفاده از منابع ژنتیکی برای افزایش تحمل به شوری در کرچک نیز مورد توجه قرار گرفته است. نتایج مطالعات متعدد نشان می‌دهد که گونه‌های گیاهی وحشی در مقایسه با گونه‌های زراعی، از توان سازگاری و تحمل بیشتری نسبت به تنش‌های محیطی ازجمله شوری برخوردارند (جیائو و همکاران، ۲۰۱۹؛ لی و همکاران، ۲۰۲۱). در این راستا، انواع کرچک وحشی به‌عنوان منابع ژنتیکی ارزشمند، پتانسیل بالایی برای بهبود عملکرد، کیفیت دانه و روغن کرچک زراعی دارند و می‌توانند در برنامه‌های اصلاحی به‌طور مؤثری مورد استفاده قرار گیرند (ولاسکو و همکاران، ۲۰۱۵).

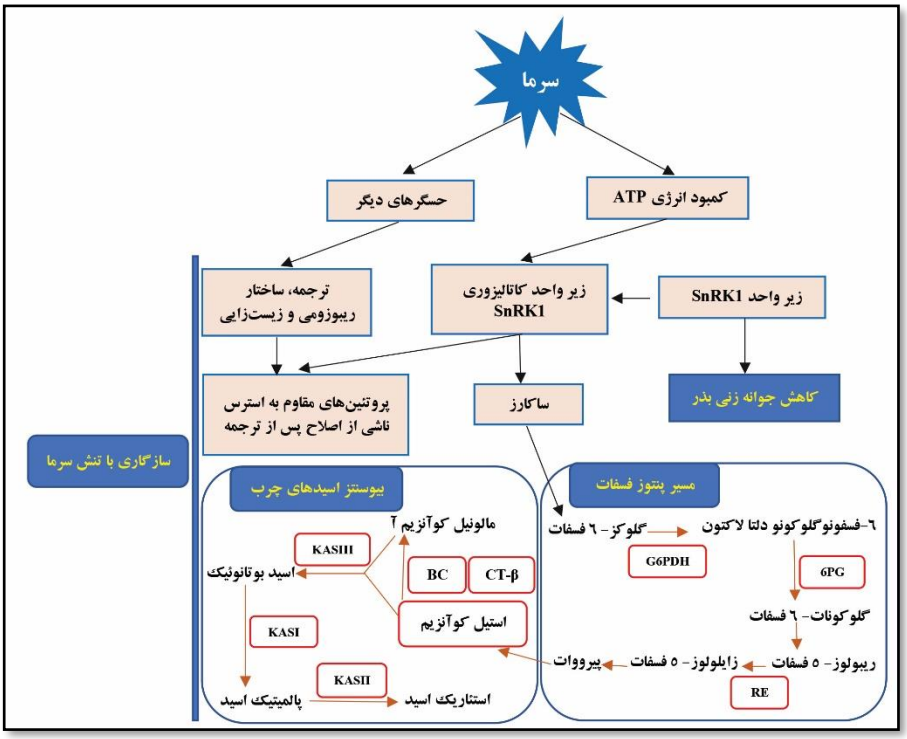
٤-۷- تنش سرما

تنش سرما یکی از تهدیدهای اصلی رشد، توزیع مکانی، توسعه کشت، بهره‌وری کشاورزی و عملکرد محصول است (وانگ و همکاران، ۲۰۱۶). اکثر گیاهان مناطق معتدل، مانند گندم، چاودار و جو می‌توانند به سرما عادت کنند و تشکیل یخ را در بافت‌های خود تحمل کنند. بااین‌حال، بسیاری از محصولات زراعی مانند برنج، ذرت، سویا و کرچک به تنش سرما حساس هستند و قادر به سازگاری با سرماهای شدید و یا حتی ملایم نیستند (چینوسامی و همکاران، ۲۰۰۷).

٤-۷-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

کاهش دما اثر منفی بر جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه دارد. کاهش سرعت جوانه‌زنی در دماهای پایین موجب سبز نشدن به‌هنگام بذور شده و این بذرها در معرض خطر آلودگی به بیماری‌ها و پاتوژن‌های خاکزی قرار می‌گیرند. در نتیجه سطح سبز مزرعه به‌طور قابل توجهی کاهش می‌یابد. دامنه دمایی مطلوب برای جوانه‌زنی بذر کرچک بین ۲۵ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد است (سورتینو و همکاران، ۲۰۱۱). حداقل دمای بحرانی برای جوانه‌زنی و فصل رشد کرچک به‌ترتیب ۱۲/۷ و ۱۶/۱ درجه سانتی‌گراد گزارش شده است (جیانگ و همکاران، ۲۰۱۳). جوانه‌زنی کرچک کند و نامنظم بوده و حساسیت آن به سرما در این

مرحله قابل توجه است. بذر کرچک در خاک‌هایی با دماهای پایین خیلی کند جوانه می‌زند. تنوع ژنتیکی معنی‌داری بین ژنوتیپ‌های کرچک از نظر حساسیت به سرما در مرحله جوانه‌زنی بذر گزارش شده است (سورینو، ۲۰۲۳). دمای پایین خاک همچنین می‌تواند ظهور گیاهچه را در بسیاری از گیاهان دانه روغنی همچون کتان، بادام‌زمینی، کلزا، کنجد و آفتابگردان به تأخیر اندازد (کاروالهو و همکاران، ۲۰۰۱؛گی و همکاران، ۱۹۹۱؛ پراساد و همکاران، ۲۰۰۶؛ سعیدی و رولند، ۱۳۷۸؛ ترودگیل و همکاران، ۲۰۰۰). جوانه‌زنی کند بذر در خاک‌های سرد به‌طور معمول با ترکیب اسیدهای چرب بذر به‌ویژه با میزان اسیدهای چرب اشباع شده ارتباط دارد (دالیوال و همکاران، ۲۰۲۴). اسیدهای چرب با تحمل به سرما مرتبط هستند و اسیدهای چرب اشباع شده در مقایسه با اسیدهای چرب غیراشباع در دماهای بالاتر زودتر منجمد می‌شوند. بنابراین درصورت غالبیت اسیدهای چرب اشباع در ترکیب روغن، سیالیت غشای سلولی کاهش می‌یابد و اسیدهای چرب جامد در شرایط سرد باعث آسیب می‌شوند (تیکو و همکاران، ۱۹۹۶). آیا دلیل جوانه‌زنی کند بذر کرچک ترکیب و نوع اسیدهای چرب آن می‌تواند باشد؟ حدود ۹۰ درصد ترکیب اسیدهای چرب بذر کرچک از ریسینولئیک‌اسید تشکیل شده است. این اسیدچرب نقطه انجماد پایین‌تری در مقایسه با اکثر اسیدهای چرب دارد (رامانجانیولو و همکاران، ۲۰۱۷). البته ممکن است جوانه‌زنی کند بذرهای کرچک در خاک‌های سرد علل دیگری هم داشته باشد. پوسته ضخیم بذر با جوانه‌زنی کند در کرچک می‌تواند ارتباط داشته باشد. چون بذور اسکاریفه شده قادر هستند سریع‌تر از بذور دست شاهد در دماهای پایین جوانه بزنند (مندس و همکاران، ۲۰۰۹).



شکل ٤-٨- مدل پیشنهادی برای جوانه‌زنی دانه کرچک در پاسخ به سرما (وانگ و همکاران، ۲۰۱۹)
SnRK1: کیناز غیرتخمیری ساکارز، 6PG: ٦ فسفوگلوکونیک اسید، G6PDH: گلوکز ٦ فسفات دهیدروژناز، RE: ، KAS: سنتازهای پروتئین حامل بتا- کتواسیل، BC: بیوتین کربوکسیلاز، β-CT: کربوکسیل ترانسفراز

٤-٧-٢- مرحله رشد رویشی

انواع مختلف گونه‌های گیاهان زراعی برای عملکرد طبیعی به محدوده دمایی خاصی نیاز دارند. علاوه‌بر نوع رقم، این دماها به مرحله رشدی گیاه نیز بستگی دارد (سالا و همکاران، ۲۰۱۲). انحراف از محدوده دمای بهینه باعث ایجاد تنش دمایی شده و عملکرد گیاه را مختل می‌کند. دو نوع تنش دمای پایین وجود دارد: تنش سرما و تنش انجماد (کولاکسازوف و همکاران، ۲۰۱۳). تنش دمای پایین با متوقف کردن بسیاری از واکنش‌های متابولیکی موجب کاهش رشد، زرد و سفید شدن برگ‌ها، کاهش توسعه برگ‌ها و پلاسیده شدن بافت‌ها می‌شود (چینوسامی و همکاران، ۲۰۰۷؛ سولانک و شارما،

۲۰۰۸). دما یک عامل محیطی مهم است که بر سرعت رشد و نمو گیاهان تأثیر می‌گذارد. بنابراین، رشد و نمو گیاه بیشتر با زمان حرارتی[1] مرتبط است. رویکرد درجه- روز[2] روشی است که به‌طور گسترده برای تعیین کمیت زمان حرارتی استفاده می‌شود. فرض بر این است که رشد در زیر دمای معین متوقف می‌شود (دمای پایه) و رشد به‌صورت خطی در پاسخ به افزایش تدریجی دما افزایش می یابد (یانگ و همکاران، ۱۹۹۵). برایدنباخ و همکاران (۱۹۷۴) با بررسی اثر سرمادهی (Chilling) روی گیاه کرچک دریافتند که استفاده از تیمار ۲۴ ساعته سرما در طول ۵ روز اول رشد، انتقال ماده خشک از آندوسپرم به لپه‌ها و گیاهچه‌ها را به‌شدت مختل می‌کند. همچنین طویل شدن ریشه نیز تحت تنش سرما متوقف می‌گردد. اثر تیمار مذکور در روزهای اول جوانه‌زنی شدیدتر بوده است. علاوه‌بر این، نکروز عمومی بخشی از ریشه در اثر این تنش اتفاق افتاده بود. طی تحقیق مذکور بدشکل و متورم شدن لپه‌ها تحت تنش سرما نیز گزارش شده است. دانه کرچک به ۴۶۴ درجه روز پس از گرده‌افشانی نیاز دارد تا به مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی برسد. بنابراین، تخمین زده شده است که دانه کرچک در عرض ۹۳ روز پس از گرده‌افشانی با دمای هوای به‌طور متوسط ۲۰ درجه سانتی‌گراد به بلوغ فیزیولوژیکی برسد (سورینو ۲۰۱۲). انواع پابلند کرچک درصورتی‌که به اندازه کافی رشد کرده باشند، در برابر سرما و یخبندان مقاوم هستند. اگرچه قسمت‌های آب‌دار گیاه ممکن است تا حدی آسیب ببینند (ویس، ۲۰۰۰). براساس گزارش سورینو (۲۰۱۲) گیاهان کرچک دمای انجماد سبک (۹۰ دقیقه در ۰/۶- درجه سانتی‌گراد) و یک دوره طولانی با دمای کمتر از ۴ درجه سانتی‌گراد را بدون هیچ گونه آسیب ظاهری سرما تحمل کردند و برگ‌ها و دانه‌ها آسیب ندیدند. پس از گرم شدن دما نیز دوباره رشد از سر گرفته شد. نتایج مطالعه صیادی و نبی‌زاده (۱۴۰۱) کاهش وزن خشک ریشه‌چه و ساقه‌چه در اثر تنش سرما در دوره جوانه‌زنی بذر در گیاه کرچک را گزارش کردند.آن‌ها نشان دادند که کاهش رشد در

1- Thermal time
2- Degree-days

دمای ۱۵ درجه سلسیوس می‌تواند به‌علت تجزیه آهسته‌تر مواد آندوسپرم و در نتیجه کاهش یا عدم انتقال مواد غذایی از بافت‌های ذخیره‌ای بذر به جنین باشد.

٤-٧-٣- مرحله گل‌دهی

بین مراحل مختلف فنولوژیک رشد گیاه، مرحله زایشی در برابر تنش سرما آسیب پذیری بیشتری دارد (نیشیاما، ۱۹۹۵). شروع گل‌دهی نقش مهمی در نمو گیاه کرچک ایفا می‌کند. پیدایش اولین گل‌آذین، آغاز مرحله زایشی است. ایجاد گل مرحله نموی است که شدیدا تحت تأثیر شرایط محیطی قرار می‌گیرد. در نمو گل‌آذین، تعداد گل‌های ماده و بیان ژنی گل دارای اهمیت خاصی است. تغییر جنسی گل‌آذین به‌سمت گل‌های نر عاملی است که باعث کاهش عملکرد بذر می‌شود. گل‌های ماده در شرایط مطلوب و گل‌های نر در شرایط تنش‌زا نمو می‌یابند. تعداد گل‌های نر در کرچک تحت دماهای بالا یا طول روز کوتاه افزایش می‌یابد و تعداد گل‌های ماده در دماهای مطلوب و روزهای طولانی زیاد می‌شود. در این گیاهان، اولین گل‌آذین تنها گل‌های ماده تولید می‌کنند ولی دمای هوای بیشتر از ۳۲ درجه سانتی‌گراد محرک تولید گل‌های نر است (لاوانیا، ۲۰۰۲). انجانی (۲۰۱۰) گزارش کرد که ریزش گل‌ها در واکنش به دمای پایین موجب کاهش عملکرد گیاه کرچک می‌گردد. میزان ایزوآنزیم‌های پراکسیداز با بیان جنسی در بسیاری از گونه‌ها ارتباط دارد که احتمالا به خاطر این است که این آنزیم‌ها در تنظیم هورمون‌های گیاهی نقش ایفا می‌کنند. فعالیت چنین آنزیم‌هایی می‌تواند پیش از نمو گل‌آذین رخ دهد (میگر، ۱۹۸۸).

٤-٧-٤- مرحله پرشدن دانه

تنش دمای پایین در مرحله زایشی اثرات اقتصادی مهمی را به‌دنبال دارد. افت عملکرد بسیاری از گیاهان زراعی در دمای پایین یک پدیده معمول می باشد. تنش سرما باعث ایجاد کوتولگی در گیاهان کرچک می‌شود و رشد را به تأخیر می اندازد. به‌طوری که دانه‌ها نمی‌توانند قبل از وقوع یخبندان مرحله رسیدگی فیزیولوژیک خود را طی کنند. بااین‌حال، اطلاعات کمی در مورد مکانیسم‌های تنظیمی مولکولی تحمل به سرما در

کرچک وجود دارد (وانگ و همکاران، ۲۰۲۲). وقوع سرما در مزراعی که بذر گیاهان کرچک رشد کرده ولی هنوز رسیدگی فیزیولوژیک رخ نداده است، می‌تواند باعث کاهش معنی‌دار نیروی زیست بذر روی گیاه مادری گردد. گریمر و کومور (۱۹۹۹) نشان دادند که گیاهان کرچک هنگامی که در معرض دی‌اکسید کربن زیاد قرار می‌گیرند، جذب کربن افزایش یافته و کربوهیدرات‌ها در برگ‌ها تجمع می‌یابند زیرا مواد فتوسنتزی را نمی‌تواند متناسب با سرعت جذب، صادر کند. دو مثالی که در آن‌ها می‌توان عملکرد دانه کرچک را توسط مخزن محدود کرد عبارتند از: کندی پرشدن دانه ناشی از دماهای پایین و کاهش تعداد بذر ناشی از آفات و بیماری‌ها که این فاکتورها موجب افت عملکرد دانه کرچک می‌گردد (سورینو، ۲۰۱۲).

٤-۷-۵- تولید و کیفیت بذر

کرچک گیاهی گرمسیری بوده و نسبتا گرما دوست است. نشان داده شده است پایین بودن دما به‌هنگام پرشدن دانه باعث کاهش عملکرد دانه می‌گردد (سورینو، ۲۰۱۲). این افت عملکرد در اثر کاهش وزن دانه‌ها بوده است.

٤-۷-٦- کمیت و کیفیت روغن

در مورد دانه‌های روغنی شرایط دمایی در مرحله پرشدن دانه‌ها، اهمیت بسیاری در میزان ساخت روغن و عملکرد دانه دارد (کونر و سدراس، ۱۹۹۲). کاهش درجه حرارت در این مرحله موجب کاهش سرعت فتوسنتز خالص می‌گردد. در این حالت، درصد کمتری از کربوهیدرات‌ها به روغن تبدیل می‌شوند. زمانی‌که مرحله تشکیل و پرشدن دانه‌ها با کاهش دمای محیط مصادف گردد، میزان ساخت روغن تحت تأثیر قرار گرفته و درصد روغن دانه‌ها کاهش خواهد یافت (فرهادی و همکاران، ۱۳۹۱). جوز و همکاران (۱۹۹۹) دریافتند که میزان اسیدهای چرب غیراشباع در مناطق سرد بیشتر از مناطق گرم و میزان اسیدهای چرب اشباع در مناطق گرم بیشتر از مناطق سرد می‌باشد. فرهادی و همکاران (۱۳۹۱) گزارش نمودند چون افزایش اسیدهای چرب غیراشباع در گیاهان متأثر از دمای پایین است، بنابراین تشکیل روغن در بذر کرچک در شرایط کاهش

دمای محیط باعث تولید مقادیر بالای ریسینولئیک‌اسید می‌گردد. در مرحله رسیدگی دانه‌ها با کاهش دما، بر مقدار لینولئیک‌اسید افزوده شده ولی از مقدار اولئیک‌اسید بذور کرچک کاسته می‌شود.

٤-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما

گیاه کرچک به‌عنوان یک گیاه گرمادوست، حساسیت بالایی به تنش سرما به‌ویژه در مراحل ابتدایی رشد از خود نشان می‌دهد. این حساسیت در مناطق معتدل که نوسانات دمایی و بروز دماهای پایین در اوایل فصل رشد شایع است، نمود بیشتری دارد. گزارش شده است که کاهش دما به کمتر از ۲۰ درجه سانتی‌گراد می‌تواند به‌طور معنی‌داری قابلیت جوانه‌زنی بذر کرچک را کاهش داده و استقرار اولیه گیاهچه‌ها را با اختلال مواجه سازد (شولز و سیلوا، ۲۰۰۸). ازاین‌رو، بهبود جوانه‌زنی بذر و استقرار یکنواخت گیاهچه‌ها در شرایط دمای پایین، به‌عنوان یکی از اهداف اصلی برنامه‌های اصلاحی کرچک مطرح می‌شود.

در سال‌های اخیر، استفاده همزمان از اصلاح کلاسیک و رویکردهای مولکولی به‌عنوان یک استراتژی کارآمد برای تولید ژنوتیپ‌های متحمل به تنش سرما مورد توجه قرار گرفته است (جیانگ و ونگ، ۲۰۰۸). بااین‌حال، مطالعات انجام‌شده در زمینه اصلاح کرچک متحمل به سرما همچنان محدود بوده و نیاز به تحقیقات گسترده‌تری در این حوزه احساس می‌شود.

در این زمینه، وانگ و همکاران (۲۰۱۹) با بررسی پاسخ‌های پروتئومی بذر کرچک در شرایط تنش سرما، موفق به شناسایی ۱۲ پروتئین تجمع‌یافته متفاوت (DAPS)[1] در مرحله جوانه‌زنی شدند. این پروتئین‌ها در فرآیندهایی نظیر متابولیسم کربوهیدرات‌ها و تأمین انرژی، ترجمه و ساختار ریبوزومی، بیوژنز ریبوزوم، اصلاحات پس از ترجمه، گردش و تاخوردگی پروتئین‌ها، انتقال و متابولیسم لیپیدها و مسیرهای انتقال سیگنال نقش دارند.

1- Differential Abundance Protein Species

نتایج این پژوهش منجر به شناسایی مجموعه‌ای از پروتئین‌ها شد که پیش از این، ارتباط آن‌ها با پاسخ به تنش سرما در کرچک گزارش نشده بود. افزایش تجمع پروتئین‌های درگیر در فرآیند ترجمه ژن می‌تواند از طریق القای سنتز پروتئین‌های حفاظتی، به بهبود تحمل به سرما کمک کند. این پروتئین‌ها احتمالاً با حفظ پایداری ساختارهای سلولی، از آسیب‌های ناشی از تنش سرما جلوگیری می‌نمایند. علاوه‌بر این، افزایش تجمع DAPS کلیدی مرتبط با بیوسنتز اسیدهای چرب می‌تواند با افزایش نسبت اسیدهای چرب غیراشباع در غشاهای سلولی، انعطاف‌پذیری غشا را افزایش داده و در نتیجه مقاومت یا سازگاری گیاهچه‌های کرچک در برابر دماهای پایین را تسهیل کند (وانگ و همکاران، ۲۰۱۹).

علاوه‌بر اصلاح ژنتیکی، به‌کارگیری راهکارهای مدیریتی مناسب در مزرعه نقش مهمی در کاهش خسارت‌های ناشی از تنش سرما در کرچک دارد. یکی از مؤثرترین اقدامات، انتخاب تاریخ کاشت مناسب است؛ به‌طوری که مرحله جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه‌ها با بروز دماهای پایین همزمان نشود. تأخیر در کاشت تا عبور از خطر سرماهای بهاره می‌تواند استقرار بهتر بوته‌ها را تضمین نماید (ویس، ۲۰۰۰).

استفاده از بذرهای درشت، سالم و با بنیه بالا نیز نقش مهمی در بهبود جوانه‌زنی در شرایط تنش سرما دارد، زیرا این بذور به‌دلیل ذخایر غذایی بیشتر، توانایی بالاتری برای رشد در شرایط نامساعد دارند (برادفورد، ۱۹۹۵). در این راستا، پرایمینگ بذر به‌عنوان یک روش مدیریتی کم‌هزینه می‌تواند موجب تسریع جوانه‌زنی، افزایش یکنواختی سبز شدن و بهبود تحمل گیاهچه‌ها به دماهای پایین گردد (فارخ و همکاران، ۲۰۰۶).

مدیریت تغذیه‌ای نیز نقش قابل توجهی در افزایش تحمل به تنش سرما ایفا می‌کند. تأمین متعادل عناصر غذایی به‌ویژه فسفر و پتاسیم می‌تواند با تقویت رشد ریشه، افزایش انتقال مواد فتوسنتزی و بهبود پایداری غشاهای سلولی، مقاومت گیاهچه‌های کرچک را در برابر سرما افزایش دهد (مارشتر، ۲۰۱۲). همچنین کاربرد عناصر ریزمغذی نظیر روی و بور در مراحل ابتدایی رشد، در بهبود فعالیت‌های آنزیمی و تنظیم متابولیسم گیاه در

شرایط تنش سرما مؤثر گزارش شده است (هاوانگ و همکاران، ۲۰۱۸). از دیگر راهکارهای مدیریتی، می‌توان به بهبود شرایط فیزیکی خاک از طریق افزودن مواد آلی اشاره کرد. مواد آلی با افزایش ظرفیت نگهداری آب و بهبود ساختار خاک، سبب افزایش دمای بستر بذر در ساعات شب و کاهش نوسانات دمایی خاک می‌شوند که این امر به استقرار بهتر گیاهچه‌ها کمک می‌کند (آیدین و همکاران، ۲۰۱۲). همچنین استفاده از مالچ‌های آلی یا پلاستیکی می‌تواند با کاهش اتلاف حرارتی خاک، شدت تنش سرما در مراحل اولیه رشد را کاهش دهد (لمینز و همکاران، ۲۰۱۶).

٤-۸- تنش گرما

پرورش گیاهان در محیط‌های باز با چالش‌های متعددی همچون گرما، خشکسالی، سرما، غرقابی و شوری مواجه است (اشرف و همکاران، ۲۰۱۸). افزایش دما یکی از نگرانی‌های اصلی جهان است. سناریوهای گوناگون افزایش دما و گرمایش کره زمین در اثر افزایش دی‌اکسیدکربن اتمسفر را نشان می‌دهند (نوا[1]، ۲۰۱۷). این پدیده پیامدهای شدیدی بر تولید کشاورزی خواهد داشت. گروه‌های بین دولتی تغییرات آب و هوایی (IPCC) تخمین می‌زنند که دمای جهانی از سال ۲۰۳۰ تا ۲۰۵۲ به‌میزان ۱/۵ درجه سانتی‌گراد افزایش خواهد یافت (آی‌پی‌سی‌سی[2]، ۲۰۱۸). به‌طور ویژه تنش گرمایی یک تهدید جدی برای کشت و کار دانه‌های روغنی است زیرا مقدار و کیفیت محصول روغن را به‌شدت تحت تأثیر قرار می‌دهد. برای مثال در یک سناریو که افزایش دما را پیش‌بینی می‌کند، عملکرد دانه در کاملینا تا ۳۹ درصد و در کلزا تا ۳۸ درصد کاهش نشان می‌دهد (جمرانی و بهاتیا، ۲۰۱۸؛ احمد و همکاران، ۲۰۲۱).

1- NOAA
2- IPCC

٤-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

مرحله جوانه‌زنی بذر، به دمای خاک حساس می‌باشد. دما به‌عنوان بارزترین عامل محیطی تنظیم‌کننده جوانه‌زنی بذر و سرعت پیشرفت آن به‌سمت رشد گیاهچه در نظر گرفته می‌شود (بیتا و گراتس، ۲۰۱۳). بسیاری از گیاهان علفی یک‌ساله به دمای معینی از خاک نیاز دارند تا جوانه‌زنی آن‌ها آغاز شود. این امر عامل توزیع زمانی رویش گونه‌های علفی از اوایل تا اواخر فصل رشد در اراضی کشاورزی می‌باشد (برادی و ویل، ۲۰۰۲). می‌توان گفت بهترین دما برای به حداکثر رسیدن سرعت جوانه‌زنی بذر کرچک، ۲۰ درجه سلسیوس می‌باشد که بالا بودن دمای خاک، مدت زمان میان کاشت تا خروج گیاهچه‌ها را کاهش داده و پایین بودن دما این زمان را افزایش می‌دهد (صیادی و نبی‌زاده، ۱۴۰۱). نتایج مطالعات صیادی و نبی‌زاده (۱۴۰۱) در گیاه کرچک نشان داد که بالاترین میزان رشد ریشه‌چه و ساقه‌چه گیاهچه‌ها در دمای ۲۰ درجه سلسیوس می‌باشد. دماهای بالاتر و پایین‌تر از دمای ذکرشده، رشد ریشه‌چه و ساقه‌چه را کاهش داند. چون درجه حرارت اثرات قابل توجهی بر ویژگی‌های جوانه‌زنی ازجمله شروع، درصد و سرعت جوانه‌زنی و در نتیجه استقرار و رشد سریع بوته‌ها دارد، بنابراین دما می‌تواند عاملی برای افزایش طول ریشه‌چه و ساقه‌چه باشد (جامی الحمدی و کافی، ۲۰۰۷). تویوماسو و همکاران (۱۹۹۳) اظهار داشتند که دمای بالا جوانه‌زنی بذر را توسط حفظ محتوای بالای آبسیزیک‌اسید بذر، بدون تحت تأثیر قراردادن محتوای جیبرلیک‌اسید آن محدود می‌کند.

٤-۸-۲- مرحله رشد رویشی

حرارت به‌طور قابل توجهی فیزیولوژی و متابولیسم گیاه را تغییر می‌دهد (چودری و سیدهوس، ۲۰۲۲). این تنش رشد محصول را سرعت داده و اجازه نمی‌دهد مراحل رشد به‌طور مناسب و با روند طبیعی خود تکمیل شود. گرما با مختل کردن جذب کربن منجر به نارسی محصول می‌شود (رحمان و همکاران، ۲۰۱۸). توزیع جغرافیایی گونه‌های گیاهی تا حد زیادی به سازگاری آن‌ها با مناطق مختلف دمایی بستگی دارد. تنش گرما به جنبه‌های ریخت‌شناسی گیاه آسیب می‌زند. آسیب‌های تنش گرما شامل علائمی مانند آفتاب

سوختگی برگ‌ها، شاخه‌ها، جوانه‌ها، ساقه‌ها و میوه‌ها، تغییر نسبت ریشه به ساقه، از بین رفتن مناطق مریستمی گیاه و پیری برگ ظاهر می‌شود (دلاهابا و همکاران، ۲۰۱۴). با افزایش دما، رشد گیاه تا حد معینی افزایش یافته و سپس کاهش می‌یابد (واحید و همکاران، ۲۰۰۷). علائم اختلال رشد و نمو در کلمیان (آنگادی و همکاران، ۲۰۰۰)، سویا (پیرامیلا و همکاران، ۲۰۱۲)، و بزرک (گوستا و همکاران، ۱۹۹۷) تحت تنش دمای بالا مشاهده شده است. احمد و همکاران (۲۰۲۱) گزارش کردند که دمای بالا (۳۵ درجه سانتی‌گراد) در طول دوره گل‌دهی باعث کاهش محتوای کلروفیل، سرعت فتوسنتز و آب برگ در ژنوتیپ‌های کاملینا و کلزا گردید این امر باعث کاهش رشد گیاه و عملکرد دانه شد. رشد کلزا در دمای بالای ۲۸ درجه سانتی‌گراد با کاهش ارتفاع بوته، طول ریشه و تجمع زیست‌توده به‌دلیل اختلال در سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای، محدود می‌شود (وارایچ و همکاران، ۲۰۲۱).

٤-۸-۳- مرحله گل‌دهی

رخ‌داد دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد و یا بیشتر در مرحله گل‌دهی، حتی در یک زمان کوتاه منجر به سوختن گل‌ها و افت کیفیت بذرهای تولید شده در کرچک می‌شود. حتی این مقدار دما در مدت کوتاهی باعث ریزش گل‌ها می‌شود (سینگ، ۲۰۰۱). اگرچه ماهیت ژنتیکی والدین در بیان ژن‌های مرتبط با تحمل به گرما بسیار مهم است، ولی بسیاری از عوامل محیطی مانند در دسترس بودن مواد مغذی خاک، دمای روز (< ۳۲ درجه سانتی‌گراد)، دوره نوری، سن گیاه، رطوبت خاک و غیره نیز نقش مهمی روی تحمل به گرما در گیاه کرچک دارند (لاوانیا، ۲۰۰۲؛ لاوانیا و همکاران، ۲۰۱۹). هگده و همکاران (۲۰۰۳) نشان دادند میانگین دمای ۳۲ درجه سانتی‌گراد باعث تغییرات اساسی در توان باروری گیاهان کرچک می‌گردد.

٤-۸-٤- مرحله پرشدن دانه

درجه حرارت بالا یکی از عوامل مهم محیطی است که رشد و نمو دانه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. گرمای بالاتر از آستانه تحمل گیاه اعمال فیزیولوژیکی را مختل و طول

مراحل نمو را کوتاه‌تر می‌کند. این پدیده در نهایت باعث افت عملکرد دانه می‌شود. افزایش درجه حرارت در مرحله رسیدگی دانه به بیش از ۳۰ درجه سانتی‌گراد، باعث تأثیر نامطلوب روی طول دوره پرشدن دانه می‌گردد (موسوی و پزشک‌پور، ۲۰۰۶). تمام مراحل رشد گیاه می‌تواند تحت تأثیر تنش حرارتی قرار بگیرند، ولی مرحله زایشی بحرانی‌ترین مرحله است. بخش عمده تأمین غذای جهان از راه تولید مثل جنسی گیاهان گل‌دار تأمین می‌شود. چند ساعت اول فاز تولید مثل در لقاح مهم است، زیرا یک تنش گرمایی کوتاه می‌تواند برای کل فرایندهای گیاه کشنده باشد (شی، ۱۹۹۱). به‌طور مشابه، مرحله تولیدمثل حساس‌ترین مرحله تحت تأثیر تنش گرمایی در کلزا در نظر گرفته می‌شود (یانگ و همکاران، ۲۰۰۴). اختلال در عملکردهای متابولیک گیاه به‌دلیل دمای بالا با کاهش متعاقب دوره دریافت نور و جریان فعال فتوسنتز و در نهایت افت رشد و نمو همراه است (مستریک و همکاران، ۲۰۰۲). تنش گرمایی در قسمت‌های تولید مثلی نر و ماده باعث کاهش زنده‌مانی و جوانه‌زنی دانه گرده، مهار رشد لوله‌های گرده، اختلال در پذیرش و عملکرد کلاله و تخمدان، توقف لقاح، مهار جنین‌زایی، اختلال در زنده‌مانی تخمک می‌شود (پراساد و همکاران، ۱۹۹۹). عملکرد روغن در اغلب دانه‌های روغنی در هنگام قرار گرفتن در معرض دمای بالای شب در طول مرحله تولید مثل به‌شدت کاهش می‌یابد (پوخارل و همکاران، ۲۰۲۰).

٤-۸-٥- تولید و کیفیت بذر

شدت آسیب‌پذیری گیاهان در برابر تنش گرمایی در مراحل مختلف رشد متفاوت است. در این میان، مرحله زایشی و به بیان دیگر تولید محصول دانه حساسیت بیشتری دارد.تنش گرمایی ظرفیت فتوسنتزی گیاه را کاهش داده و در بافت‌های زایشی کمبود منبع ماده و انرزی برای فرایند تولید مثل ایجاد می‌شود (احمد و همکاران، ۲۰۲۱). برخی از علل نارسایی تولیدمثلی و نرعقیمی در گیاهان به ژن‌های مسئول عملکرد گرده مربوط می‌شوند که با بروز تنش گرما و تخریب آن‌ها تغییر می‌کنند. آنزیم‌های متابولیک کربوهیدرات، ازجمله ساکارز سنتاز و ناقل‌های قند، تحت تأثیر تنش گرمایی کاهش

می‌یابند (زندالینا و همکاران، ۲۰۱۸). همچنین تجمع کربوهیدرات‌های محلول در گرده کاهش نشان می‌دهد. علت آن جریان کاهش یافته تبدیل نشاسته به ساکارز در اثر کاهش آنزیم‌های ساکارز سنتاز و اینورتاز می‌باشد (هدلی، ۲۰۱۱). تحت تنش گرمایی، توقف تکثیر سلولی باعث ایجاد تغییراتی در رشد کلروپلاست، میتوکندری و واکوئل‌ها می‌شود (ساکاتا و همکاران، ۲۰۱۰؛ وانی و کومار، ۲۰۲۰). در بافت‌های کلالـه‌دار و دانه‌های گرده، تجمع کربوهیدرات‌ها به‌دلیل تغییر در تقسیم مواد جذب شده بین آپوپلاست و پرشدن مسیر آبکش سیمپلاستیک مختل می‌شود. این امر زنده‌مانی دانه گرده را با چالش مواجه می‌سازد. تنش دمای بالا باعث مهار تولید نشاسته در دانه‌های روغنی می‌شود (توزار و همکاران، ۲۰۱۰) که با تولید روغن همبستگی معنی‌داری دارد. کاهش شدید وزن دانه به‌طور مستقیم با نشت الکترولیت و آسیب به غشاء سلولی مرتبط است که باعث عملکرد پایین دانه تحت تنش گرمایی در گیاهان کرچک می‌شود (کاویتا و پاندی، ۲۰۱۷).

٤-٨-٦- کمیت و کیفیت روغن

محتوای روغن دانه کرچک تحت تنش گرما تغییر می‌یابد. در دمای بیش از ۳۵ درجه سانتی‌گراد میزان روغن و پروتئین دانه کاهش می‌یابد. میانگین دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد موجب کاهش محتوای روغن و تغییر در کیفیت روغن می‌شود (ویس، ۲۰۰۰). داده‌های برخی محققان ژاپنی نشان می‌دهد که شدت نور بیش از درجه حرارت بر اندازه بذور و محتوای روغن دانه تأثیر می‌گذارد و دمای بالا با افزایش دادن میزان اسیدهای چرب آزاد سبب کاهش کیفیت روغن دانه می‌شود (اوگونیا، ۲۰۰۶). دما یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی موثر در مقدار روغن دانه کرچک است و زیاد بودن میانگین دما در دامنه مطلوب گیاه سبب افزایش مقدار روغن دانه می‌گردد، ولی دماهای رشد بالای ۳۵ و پایین‌تر از ۱۵ درجه سانتی‌گراد سبب کاهش عملکرد دانه و روغن در کرچک می‌گردد (امیدبیگی و همکاران، ۱۳۸۸). اجسام روغنی و مولکول‌های تری‌گلیسرول (TAG) در پلاستیدها ساخته شده و در شبکه آندوپلاسمی (ER) تجمع می‌یابند. قرار گرفتن در معرض دوره‌های گرمایی اثرات مضری بر اندامک‌های سلولی (پلاستیدها و ER) دارد. همچنین

باعث دناتوره شدن آنزیم‌ها می‌شود که می‌تواند منجر به اختلال در مکانیسم ساخت روغن شود (هانگ و همکاران، ۲۰۱۹b). در شرایط تنش گرما محتوای کربوهیدرات دانه افزایش یافته و تجمع روغن کاهش می‌یابد. علت این امر اختلال در روند تبدیل کربوهیدرات‌ها به روغن است (هانگ و همکاران، ۲۰۱۹b). تنش گرمایی نقش تعدادی از ژن‌های مرتبط با تبدیل کربوهیدرات به روغن را کم‌رنگ کرده و منجر به ترکیب ناقص کربوهیدرات‌ها در واحدهای تری گلیسرول می‌شود. به‌طور کلی اختلالات در مکانیسم فتوسنتز دانه، ادغام کربوهیدرات‌ها در تری‌گلیسرول و تنظیم‌زدایی رونویسی مسیر BnWRI1 به‌دلیل تنش گرمایی، دلایل اصلی تجمع کمتر روغن در دانه هستند (هانگ و همکاران، ۲۰۱۹a). رابطه غلظت روغن دانه با دما در دامنه دمایی قابل قبول برای رشد و نمو کرچک خطی است. با افزایش دما، غلظت اولئیک‌اسید به‌صورت خطی افزایش می‌یابد و در همان زمان لینولئیک‌اسید به‌صورت خطی کاهش می‌یابد (توماس و همکاران، ۲۰۰۳؛ لانا و همکاران، ۲۰۰۵). علاوه‌بر این با افزایش دما مقدار نسبی اسیدهای لینولئیک و لینولنیک و میزان ایزوفلاون نیز کاهش نشان داده است (لانا و همکاران، ۲۰۰۵).

٤-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما

یکی از راهکارهای اساسی برای جلوگیری از هم‌زمانی مراحل رشدی حساس زراعت کرچک با تنش گرما، رعایت دقیق تاریخ کاشت و انجام کشت به‌هنگام می‌باشد. در مناطق گرم و یا نواحی‌ای که در اثر تغییرات اقلیمی با افزایش زودهنگام دمای بیشینه روزانه مواجه هستند، توصیه می‌شود کاشت کرچک در اولین فرصت مناسب و به‌صورت زودهنگام انجام گیرد تا مراحل حساس رشد، به‌ویژه گل‌دهی و پرشدن دانه، پیش از وقوع دماهای بالا سپری شود. این راهبرد نقش مهمی در کاهش خسارت‌های ناشی از تنش گرما و حفظ پتانسیل عملکرد گیاه دارد (ویس، ۲۰۰۰). در شرایط بروز تنش گرما، به‌ویژه در مراحل رشدی حساس نظیر گل‌دهی و پرشدن دانه، مدیریت صحیح آبیاری از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. تنظیم مناسب دور و مقدار آبیاری می‌تواند از ایجاد تنش ثانویه

خشکی جلوگیری کند. توصیه می‌شود آبیاری مزرعه در ساعات خنک شبانه‌روز انجام گیرد تا از بسته‌شدن نابهنگام روزنه‌های برگ که ناشی از فشار تورژسانس بالا در ساعات گرم روز است، جلوگیری شود. بسته‌شدن روزنه‌ها منجر به کاهش تعرق، افزایش دمای برگ و تشدید اثرات منفی تنش گرما می‌گردد (تعز و همکاران، ۲۰۱۵).

تغذیه متعادل گیاه و استفاده از کودهای زیستی و عوامل بیولوژیک نیز نقش مؤثری در افزایش تحمل کرچک به تنش گرما ایفا می‌کنند. به‌ویژه کاربرد کودهای فسفره و پتاسه از طریق توسعه سیستم ریشه، افزایش جذب آب و بهبود تنظیم باز و بسته‌شدن روزنه‌ها، موجب حفظ جریان تعرق و خنک‌سازی اندام‌های هوایی گیاه در شرایط دمایی بالا می‌شود (مارچنر، ۲۰۱۲). پتاسیم با تنظیم اسمزی و افزایش کارایی مصرف آب، نقش کلیدی در پایداری فیزیولوژیکی گیاهان تحت تنش گرما دارد (ظهور و همکاران، ۲۰۱۷).

استفاده از ارقام سازگار و متحمل به تنش گرما که قادر به حفظ فرایند گرده‌افشانی، تشکیل دانه و پرشدن دانه‌ها در دماهای بالا هستند، یکی دیگر از راهکارهای مؤثر برای کاهش اثرات نامطلوب تنش گرما در زراعت کرچک به‌شمار می‌رود. این ارقام معمولاً دارای سیستم ریشه‌ای قوی‌تر، پایداری بیشتر غشاهای سلولی و کارایی بالاتر فتوسنتزی در شرایط دمای بالا می‌باشند (ردی و همکاران، ۲۰۱۷).

علاوه‌بر موارد فوق، به‌کارگیری مالچ‌های آلی یا بقایای گیاهی روی سطح خاک می‌تواند با کاهش دمای خاک، کاهش تبخیر سطحی و حفظ رطوبت، شرایط مساعدتری برای رشد ریشه کرچک در دوره‌های گرم فراهم آورد (لال، ۲۰۱۵). همچنین گزارش شده است که کاربرد محرک‌های رشد گیاهی نظیر سالیسیلیک‌اسید و جاسمونیک‌اسید با افزایش فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی، کاهش آسیب‌های اکسیداتیو و حفظ پایداری غشاها، تحمل گیاه به تنش گرما را افزایش می‌دهند (حسن‌الزمان و همکاران، ۲۰۱۳).

مدیریت تراکم بوته نیز از عوامل مهم در کاهش اثرات تنش گرما محسوب می‌شود. تراکم‌های بالا با افزایش رقابت بین بوته‌ها برای آب و عناصر غذایی، می‌توانند شدت

تنش گرما را تشدید نمایند. بنابراین تنظیم تراکم مناسب، به‌ویژه در مناطق گرم و خشک، به حفظ تعادل رویشی و زایشی گیاه کمک کرده و موجب پایداری بیشتر عملکرد دانه می‌گردد (ویس، ۲۰۰۰).

٤-۹- تنش فلزات سنگین

یکی از معضلات مهم زیست محیطی آلودگی خاک‌ها به فلزات سنگین می‌باشد. این مشکل زیست محیطی امکان انتقال آن‌ها به زنجیره‌های غذایی انسان و حیوانات را فراهم می‌کنند (دوئان و همکاران، ۲۰۲۱). معادن، لجن فاضلاب‌ها و آبیاری مزارع با فاضلاب، ضایعات فلزات، کمپوست زباله شهری، آفتکش‌ها، کودهای شیمیایی و آلی و توسعه صنایع بدون کنترل پساب آن‌ها، تجمع فلزات سنگین در خاک را افزایش می‌دهد (صدقیانی و سپهر، ۲۰۱۱). فلزات سنگین به عناصری گفته می‌شودکه جرم اتمی آن‌ها بین ۶/۵۴۶ تا ۲۰۰/۵۹ بوده و وزن مخصوص آن‌ها بیشتر از ۵ گرم بر سانتی‌متر مکعب باشد. از بین عناصر طبیعی ۵۳ عنصر جزو فلزات سنگین محسوب می‌شوند (علی و همکاران، ۲۰۱۳). عناصری از قبیل سرب، کادمیوم، کروم، کبالت، جیوه، روی، مس، نیکل، آرگون و بریلیوم شامل فلزات سنگین هستند (لاساته، ۲۰۰۰). کادمیوم در بین فلزات سنگین سمی‌ترین عنصر برای گیاه، انسان و دام شناخته می‌شود به‌طوری که سمیت کادمیوم ۲ تا ۱۰ برابر بیشتر از برخی از فلزات سنگین دیگر گزارش شده است (هوانگ و همکاران، ۲۰۱۷). گیاه پالایی[1] به معنی اصلاح یا حذف یک عامل مزاحم و خارجی می‌باشد (تقی‌زاده و همکاران، ۱۳۸۶). در سال‌های اخیر گیاه پالایی به‌صورت یک استراتژی مفید و مقرون به صرفه برای کاهش آلودگی خاک‌ها به فلزات سنگین پیشنهاد شده است (لاسته، ۲۰۰۲). گیاه پالایی به استفاده از گیاهان سبز و بیش‌اندوز برای پاکسازی محیط زیست از آلاینده‌ها گفته می‌شود. گیاهان بیش‌اندوز توانایی جذب مقادیر بالای فلزات سنگین و نگهداری آن‌ها در ریشه، ساقه و برگ را دارند. برای مثال حداقل غلظت منگنز

1- Phytoremediation

یا روی در گیاهان بیش‌اندوز ۱۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم، فسفر، مس، کروم و کبالت یک میلی‌گرم بر کیلوگرم و کادمیوم و آرسنیک ۰/۱ میلی‌گرم بر کیلوگرم گزارش شده است (ماری، ۲۰۰۷). از میان گیاهان پهن برگ مناسب برای گیاه پالایی می‌توان به کرچک اشاره کرد. در ارتباط با توانایی کرچک در پالایش خاک‌های آلوده مطالعات ناکافی است. نتایج برخی از مطالعات نشان می‌دهند که این گیاه توانایی استخراج و تحمل فلزات سنگین مانند کادمیوم، نیکل و آرسنیک را دارد (هی و همکارن، ۲۰۲۰؛ ملو و همکاران، ۲۰۰۹؛ پالانیول و همکاران، ۲۰۲۰). گیاه مناسب برای انباشتن فلزات باید ضریب تغلیظ زیستی بیشتر از یک داشته باشد. یعنی غلظت فلز در گیاه بایستی بیشتر از غلظت آن در خاک باشد (زاید و همکاران، ۱۹۹۸). مطابق با نتایج مارکویل و همکاران (۲۰۰۷) و نایو و همکاران (۲۰۰۷) میزان ضریب تغلیظ زیستی برای سرب و کادمیوم در گیاهان آفتابگردان، کرچک، خردل و یونجه کمتر از یک است این امر ممکن است ناشی از خصوصیات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی گیاهان، غلظت فلز و یا شرایط کشت باشد. کرچک غیرخوراکی به‌دلیل تحمل فلزات سنگین و داشتن قابلیت‌های فوق غنی‌سازی سرب، روی، کادمیوم و سایر فلزات سنگین شناخته شده است. بنابراین، آن را کارخانه غنی‌سازی فلزات سنگین می‌نامند و به‌طور گسترده در اصلاح خاک‌های آلوده به فلزات سنگین استفاده می‌شود. می‌توان چنین نتیجه‌گیری نمود که علاوه‌بر متحمل بودن کرچک دربرابر تنش فلزات سنگین، می‌تواند برای گیاه پالایی این فلزات از خاک نیز به‌کار رود.

٤-۹-۱- پاسخ فیزیولوژیک به تنش فلزات سنگین

جوانه‌زنی بذر و رشد ریشه گیاهچه مراحل مهم رشد گیاه و حساس‌ترین مرحله گیاهان به تغییرات محیط اطراف آن‌ها هستند (لیو و همکاران، ۲۰۱۱). پژوهش‌های پال و همکارن (۲۰۱۳) روی دانه کرچک تحت تنش سرب بیانگر آن است که جوانه‌زنی بذر این گیاه تحت تنش فلز سنگینی مثل سرب کاهش می‌یابد. وانگ و همکاران (۲۰۲۲) گزارش نمودند که تحت تنش کادمیوم و روی، طول ریشه، تعداد ریشه و وزن ریشه بوته‌های کرچک در مقایسه با گروه شاهد بیشتر بود. این برخلاف مطالعه قبلی است که

نشان می‌داد رشد ریشه بوته‌ها در واکنش به درجات مختلف تنش فلزات سنگین مهار می‌شود. در نهایت، بوته‌های کرچک تحمل خوبی به تنش‌های کادمیم و روی دارند که ثابت می‌کند کرچک یک گیاه پالای امیدوارکننده است. سرزندگی ریشه نشان‌دهنده تعداد بالاتر سلول‌های زنده در ریشه و درجه مناسب متابولیسم آن می‌باشد (زنگ و همکارن، ۲۰۱۹). قدرت ریشه بوته‌های کرچک در اثر تنش کادمیوم و روی کاهش نشان می‌دهد. بنابراین کاهش قدرت ریشه ثابت می‌کند که ریشه کرچک از تنش فلزات سنگین آسیب می‌بیند (وانگ و همکاران، ۲۰۲۲). یک پدیده جالب در این مطالعه رشد عمودی به‌سمت پایین ریشه‌های کرچک در گروه شاهد و تمایل به گسترش افقی در ریشه بوته‌های تحت تیمار شده با تنش فلزات سنگین بود. همچنین تحت تنش کادمیوم و روی ریشه‌های جانبی کرچک رشد بیشتری داشتند و با غلظت‌های بالا (کادمیوم ۲۵ و روی ۳۸۰ میلی‌گرم در کیلوگرم خاک) رشد ریشه به‌طور چشمگیری کاهش یافت (وانگ و همکارن، ۲۰۲۲).

توانایی گیاهان برای رشد و زنده ماندن در حضور عناصر آلاینده و جذب آن‌ها و همچنین حلالیت آلاینده و قابل دسترس بودن آن‌ها توسط گیاه، ازجمله فاکتورهای موثر بر رشد گیاهان می باشند. بررسی‌ها روی دانه روغنی کرچک تحت تنش فلزات سنگین (سرب و کادمیم) نشان داده است که با افزایش سطوح فلزات سنگین در محیط، غلظت این عناصر در بافت‌های هوایی و ریشه گیاهان کرچک نیز بالا می‌رود (دسوزا کوستا و همکاران، ۲۰۱۲). هیبو و همکاران (۲۰۲۳) طی تحقیقاتی دریافتند که با افزایش تنش کادمیوم، غلظت کادمیوم شناسایی شده در ریشه، ساقه و برگ کرچک نیز افزایش یافت. ولی مقدار افزایش محتوای کادمیوم در ساقه و برگ معنی‌دار نبود. در مقابل، کادمیوم به‌طور قابل توجهی در ریشه کرچک انباشته شد و محتوای کادمیوم به‌ترتیب ۲۵/۶ و ۳۳/۵ برابر ساقه‌ها و برگ‌ها بود. این موضوع نشان می‌دهد که تحت تنش کادمیوم، سیستم ریشه که ابتدا با آلاینده‌های خاک تماس پیدا می‌کند، اولین اندام گیاهی است که کادمیوم را انباشت می‌کند. این بخش از گیاه مانع مؤثری برای انتقال کادمیوم به اندام‌های

هوایی و به‌خصوص دانه است. این نتیجه با مطالعات جان و همکاران (۲۰۰۹) مطابقت دارد. ازآنجایی‌که کادمیوم در ابتدا در ریشه کرچک تجمع می‌یابد، تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای ریشه‌های کرچک برای درک مکانیسم پاسخ به تنش کادمیوم از اهمیت بالایی برخوردار است. براساس تحقیقات انجام شده ارتفاع بوته و زیست‌توده گیاه کرچک تحت شرایط تنش کادمیوم در مقایسه با شاهد به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. افزایش سطح کادمیوم در خاک می‌تواند غلظت آن را در تمام بخش‌های گیاه افزایش دهد. محققان دریافتند که تنش کادمیوم رشد گیاهچه‌های کرچک را در غلظت‌های بالاتر (۰/۶ و ۰/۸ میلی‌مولار) مهار می‌کند (سریواشتاو و همکاران، ۲۰۲۴). طول ریشه‌چه در کرچک‌های تحت تیمار سطوح مختلف کادمیوم از ۹/۱ تا ۲۸/۴۰ درصد کاهش یافت. مقدار کاهش طول ریشه‌چه و ساقه‌چه به‌طور مستقیم با غلظت تنش کادمیم اعمال شده متناسب بود (سریواشتاو و همکاران، ۲۰۲۴). فرایندهای رشد مانند تقسیم سلولی و طویل شدن به‌دلیل سمیت فلزات سنگین از طریق تأثیر آن بر پمپ پروتون و پتانسیل غشاء مهار می‌شوند (احمد و همکاران، ۲۰۱۷). نتایج سایر مطالعات کاهش طول ریشه‌چه و اندام‌های هوایی را با افزایش غلظت کادمیوم به‌ترتیب بین ۲۷/۷ تا ۵۰ و ۲۴/۳ تا ۳۶/۶ درصد گزارش کرده‌اند (یهو و همکاران، ۲۰۲۱). در جریان فرایند جذب شدن کادمیوم توسط سلول‌های کرچک، در اثر تغییر در هموستاز یونی و سایر عوامل، ساختار دیواره سلولی و غشای سلولی گیاه آسیب می بیند. علاوه‌بر این، میزان فردوکسین ردوکتاز، سیترات ۱و۲ اکسیژناز و تجمع سایر پروتئین‌های دخیل در فتوسنتز و متابولیسم انرژی، کاهش می‌یابد. همچنین تنش کادمیوم باعث تغییراتی در فتوسیستم‌ها و مهار فرایندهای مرتبط با متابولیسم انرژی می‌شود.

تنش کادمیوم ممکن است با تولید ترکیبات اکسیژنه فعال (ROS) به سلول‌ها آسیب برساند. فعالیت سوپراکسید دیسموتاز (SOD) و کاتالاز (CAT) در ریشه گیاه کرچک روند کاهشی تدریجی را با افزایش تنش کادمیوم نشان داده است. تحت تنش کادمیوم، SOD بالا و فعالیت آنزیم CAT، با افزایش شدت تنش، غلظت کادمیوم شناسایی شده در

ریشه، ساقه و برگ کرچک نیز افزایش یافت. ولی افزایش مقدار کادمیوم در ساقه و برگ معنی‌دار نبود. تحت سطوح پایین تنش کادمیوم، رشد طبیعی گیاهان کرچک حفظ می‌گردد. با افزایش شدت تنش، میزان آسیب به پروتئین‌های دخیل در فرایندهای اکسیداسیون و احیا تشدید شده و به کاهش توانایی سم‌زدایی کرچک منجر می‌شود (حسن و همکاران، ۲۰۲۱). علاوه‌بر این با افزایش تنش کادمیوم، فعالیت گلوتاتیون اس ترانسفراز (GST) و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل (T-AOC) ابتدا افزایش و سپس کاهش می‌یابد. GST به‌عنوان یک آنتی‌اکسیدان غیرآنزیمی، بخشی از سیستم آنتی‌اکسیدانی را با SOD، CAT و سایر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی تشکیل می‌دهد و نقش مهمی در ارتقاء رشد گیاه و بهبود توانایی آن در تحمل به تنش ایفا می‌کند (حسن و همکاران، ۲۰۲۱). فعالیت بالای GST و T-AOC نشان‌دهنده آن است که کرچک می‌تواند در برابر آسیب ناشی از ROS با بهبود ظرفیت آنتی‌اکسیدانی خود تحت تنش غلظت‌های کم کادمیوم مقاومت کند. پروتئین‌های اتصال‌دهنده ریبوزوم 40S-S2، پروتئین اتصال ریبوزوم 60S-L3، پروتئین‌های شوک حرارتی و سایر پروتئین‌های مرتبط با ترمیم سلول‌ها تحت تنش افزایش می‌یابند. افزایش مقادیر این پروتئین‌ها نشان می‌دهد که در گیاه کرچک با بهبود کارآیی ترجمه ریبوزوم و اطمینان از تاخوردگی صحیح پروتئین در ترمیم آسیب سلولی، تاحدودی امکان تحمل تنش فراهم است. در این روند اپوکسی هیدرولاز، سوکسینات دهیدروژناز، پروتئین سیتوکروم b5 (Cyt-b5)، سیتوکروم C اکسیداز و سایر پروتئین‌های دخیل در چرخه تری‌کربوکسیلیک‌اسید و فسفوریلاسیون اکسیداتیو سلولی و سایر مسیرها نیز به‌طور معنی‌داری عملکرد خود را حفظ می‌کنند. همچنین این پروتئین‌ها در واکنش‌های اکسیداسیون و احیای گوناگون در سلول برای تنظیم تعادل ROS در گیاهان کرچک ایفای نقش می‌کنند. این مولکول‌ها می‌توانند در مسیر فسفوریلاسیون اکسیداتیو سلولی نیز مشارکت کرده و ATP را برای استفاده مستقیم توسط گیاهان تدارک ببینند. احتمالاً این فرایندها در کرچک نقش مهمی در مقاومت به تنش کادمیوم ایفا می‌کند. افزایش فعالیت این پروتئین‌ها لیگنین مانند O- متیل ترانسفراز و اپی‌مراز به‌طور خاص

تنظیم می‌شوند. مطالعات نشان داده‌اند که لیگنین جزء مهمی از دیواره سلولی ثانویه گیاه است. لیگنین نه‌تنها می‌تواند از عملکرد طبیعی گیاهان محافظت کند، بلکه می‌تواند با افزایش استحکام مکانیکی دیواره‌های سلولی گیاه، مقاومت گیاه را در برابر تنش افزایش دهد (دینگ و همکاران، ۲۰۱۶؛ ژو و همکاران، ۲۰۲۰؛ گو و همکاران، ۲۰۲۰). تحت تنش ۷۰۰ میلی‌گرم در لیتر کادمیوم، تعداد پروتئین‌های درگیر در شکل‌دهی ساختار سلولی، ردوکس، متابولیسم انرژی، ترمیم آسیب DNA و جلوگیری از بیان اشتباه پروتئین در ریشه کرچک به‌طور قابل توجهی افزایش یافت. کرچک ممکن است تحمل خود به تنش کادمیوم را به‌وسیله بهبود تجمع مواد مغذی افزایش دهد (هویبو و همکاران، ۲۰۲۳). مشخص شده است که ریشه‌هایی که در معرض تنش کادمیوم قرار می‌گیرند، یون‌های پتاسیم را انباشته می‌کنند. در همان زمان، کادمیوم جذب کلسیم را مهار کرده و مسیر انتقال سیگنال سلول‌ها را از بین می‌برد (وانگ و همکاران، ۲۰۱۳). در این مورد، افزایش سطح بیان پروتئین کانال K^+ نقش مهمی در ارتقاء جذب K^+، رشد گیاه و سرعت فتوسنتز دارد (زنگ و همکاران، ۱۹۷۹). نتایج یک مطالعه نشان داد که پلی‌آمین اگزوژن (PA) به‌عنوان یک پایه نیتروژنی برای ترویج رشد و نمو گیاه، نقش مهمی در بهبود مقاومت آن در برابر تنش‌های نامساعد دارد. اسپرمین سنتاز یکی از آنزیم‌های کلیدی در متابولیسم پلی‌آمین است (یو و همکاران، ۲۰۱۵). ناقل آمونیوم، به‌عنوان یک پروتئین مهم حمل و نقل مواد در گیاهان، رشد و نمو گیاه را با مشارکت در جذب موثر NH_4^+ و سایر ترکیبات نیتروژن معدنی برای مقابله با انواع عوامل تنش‌زای غیرزنده ارتقا می‌دهد (لی و همکاران، ۲۰۲۰). مشخص شده است که ریشه‌هایی که در معرض تنش کادمیوم قرار می‌گیرند یون‌های پتاسیم را انباشته می‌کنند. در همان زمان، Cd^{2+} جذب شده، Ca^{2+} را مهار کرده، هموستاز Ca^{2+} را تغییر داده و مسیر انتقال سیگنال سلول‌ها را از بین می برد (وانگ و همکاران، ۲۰۱۳). در این مورد، افزایش سطح بیان پروتئین کانال K^+ نقش مهمی در ارتقاء جذب K^+ ، رشد گیاه و سرعت فتوسنتز دارد (زنگ و همکاران، ۱۹۷۹). همچنین نشان داده شد که β- هگزوزامیناز و سایر پروتئین‌های دخیل در هیدرولیز پلی ساکاریدها

به‌طور قابل توجهی کاهش یافته است. ازآنجایی‌که پلی‌ساکاریدها به‌طور گسترده در اسکلت سلولی و دیواره سلولی گیاهان وجود دارند، گیاهان کرچک ممکن است مقاومت خود را در برابر تنش کادمیوم با افزایش استحکام مکانیکی دیواره سلولی بهبود بخشند. به‌نظر می‌رسد وجود کادمیوم بیش از حد باعث تولید تعداد زیادی ROS شده است. بنابراین، به‌شدت به سیستم واکنش نوری در فتوسنتز آسیب رساتده و منجر به تجمع مقدار زیادی دی‌اکسید کربن در سلول‌ها می شود. الکل دهیدروژناز، به‌عنوان یک آنزیم کلیدی در مسیر متابولیک بی‌هوازی، ممکن است به‌نوعی در تثبیت دی‌اکسید کربن نقش داشته و در پاسخ کرچک به تنش کادمیوم شرکت کند. افزایش مقدار پروتئین‌های تنش اکسیداتیو مانند پروتئین شبه CASP1D1 و پروتئین ناشی از زخم، ممکن است به این دلیل باشد که وقتی گیاهان کرچک به‌شدت آسیب می بینند، با فعال کردن سیستم دفاعی ایمنی خود به تنش کادمیوم پاسخ می‌دهند (تانگ و همکاران، ۲۰۲۰).

٤-۹-۲- مدیریت مزرعه در شرایط تنش فلزات سنگین

در دهه‌های اخیر، آلودگی خاک‌های کشاورزی به فلزات سنگین به یکی از چالش‌های جدی زیست‌محیطی و کشاورزی پایدار تبدیل شده است. توسعه صنعتی، گسترش شهرنشینی، تخلیه پساب‌های صنعتی و استفاده بی‌رویه از کودها و سموم شیمیایی، از مهم‌ترین عوامل افزایش غلظت فلزات سنگین در خاک‌های زراعی به‌ویژه در حاشیه کلان‌شهرها به شمار می‌روند. فلزاتی نظیر سرب، کادمیوم، مس و کروم به دلیل تجزیه‌ناپذیری، قابلیت تجمع زیستی و سمیت بالا، خطرات جدی برای اکوسیستم‌های کشاورزی و سلامت انسان ایجاد می‌کنند (آلووی، ۲۰۱۳). خاک‌های آلوده به فلزات سنگین، از طریق انتقال این عناصر به گیاهان زراعی، به‌طور مستقیم وارد زنجیره غذایی می‌شوند. انباشت فلزات سنگین در اندام‌های گیاهی می‌تواند موجب اختلال در فرایندهای فیزیولوژیک گیاه، کاهش رشد و عملکرد محصول و در نهایت افزایش ریسک‌های بهداشتی برای مصرف‌کنندگان شود. از این‌رو، شناسایی و به‌کارگیری روش‌های مؤثر،

کم‌هزینه و سازگار با محیط زیست برای کاهش آلودگی خاک، اهمیت ویژه‌ای یافته است.

مدیریت زراعی گیاه کرچک در خاک‌های آلوده به فلزات سنگین مستلزم به‌کارگیری مجموعه‌ای از اقدامات هماهنگ است که علاوه بر کاهش سمیت فلزات، شرایط رشد گیاه و کارایی گیاه‌پالایی را نیز بهبود بخشد. در این راستا، استفاده از اصلاح‌کننده‌های خاک، نهاده‌های زیستی و مدیریت صحیح تغذیه و آبیاری، نقش تعیین‌کننده‌ای در کاهش اثرات منفی تنش فلزات سنگین بر رشد و عملکرد این گیاه ایفا می‌کند.

یکی از رویکردهای نوین و پایدار در این زمینه، گیاه‌پالایی است. گیاه‌پالایی به استفاده هدفمند از گیاهان برای جذب، تثبیت یا استخراج آلاینده‌ها از خاک و آب اطلاق می‌شود. این روش در مقایسه با روش‌های فیزیکی و شیمیایی پاکسازی خاک، از نظر اقتصادی مقرون‌به‌صرفه‌تر بوده و کمترین آسیب را به ساختار خاک و زیست‌بوم وارد می‌کند (سالت و همکاران، ۱۹۹۸). بااین‌حال، موفقیت گیاه‌پالایی به شدت به ویژگی‌های گیاه مورد استفاده، شرایط محیطی و مدیریت زراعی وابسته است. در میان گیاهان مورد استفاده در گیاه‌پالایی، کرچک به دلیل رشد سریع، تولید زیست‌توده بالا، سیستم ریشه‌ای قوی و تحمل نسبی به تنش‌های محیطی، توجه پژوهشگران را به خود جلب کرده است. مطالعات متعددی نشان داده‌اند که کرچک توانایی بالایی در جذب و تجمع فلزات سنگین به‌ویژه سرب و مس دارد و می‌تواند به‌عنوان یک گیاه مناسب برای پالایش خاک‌های آلوده مورد استفاده قرار گیرد (سوزا و همکاران، ۲۰۱۵). بااین‌حال، قرارگیری گیاه در معرض تنش فلزات سنگین موجب افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن و بروز تنش اکسیداتیو می‌شود که در صورت عدم کنترل، به تخریب غشاهای سلولی، کاهش فتوسنتز و اختلال در متابولیسم گیاه منجر خواهد شد. در این شرایط، استفاده از ترکیبات تنظیم‌کننده رشد و مواد آلی می‌تواند نقش مهمی در افزایش تحمل گیاه و بهبود کارایی گیاه‌پالایی ایفا کند.

مطالعه‌ای با هدف بررسی نقش بالقوه گلوتاتیون (GSH) به‌عنوان یک تنظیم‌کننده رشد گیاه، در افزایش تحمل به تنش سرب و پتانسیل گیاه پالایی گیاهان کرچک رشد یافته در شرایط تنش سرب انجام شه است. نتایج آزمایش مذکور نشان داد که استفاده از GSH نشانگرهای تنش اکسیداتیو را کاهش داده و موجب افزایش رشد، زیست‌توده، رنگیزه‌های فتوسنتزی، ویژگی‌های تبادل گاز و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی گیاهان کرچک تحت تنش سرب می‌شود. تیمار GSH موجب افزایش جذب سرب در اندام هوایی تا ۴۸ درصد و در ریشه تا ۴۶ درصد گردید (باماگوس و همکاران، ۲۰۲۲). گلوتاتیون (GSH) یکی از ترکیبات کلیدی در سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاهان است که در تنظیم تعادل ردوکس سلولی و خنثی‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن نقش اساسی دارد.

علاوه‌بر گلوتاتیون، استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی نظیر سالیسیلیک‌اسید نیز به‌عنوان راهکاری مؤثر در کاهش اثرات منفی فلزات سنگین گزارش شده است. سالیسیلیک‌اسید با تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها، بهبود کارایی مصرف آب و تقویت پاسخ‌های دفاعی گیاه، نقش مهمی در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های غیرزیستی ایفا می‌کند (حیات و همکاران، ۲۰۱۰). مطالعات انجام‌شده روی گیاه کرچک نشان داده‌اند که کاربرد سالیسیلیک‌اسید می‌تواند پاسخ‌های فیزیولوژیک گیاه به تنش کادمیوم را تعدیل کرده و کارایی مصرف آب را افزایش دهد (لی و همکاران، ۲۰۱۱). استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد مانند سالیسیلیک‌اسید در پاسخ به تنش کادمیوم موجب افزایش محدودیت روزنه‌ای و راندمان مصرف آب در کرچک گردید (لی و همکاران، ۲۰۱۱). بنابراین اگر چه کشت کرچک به‌عنوان یک گیاه با توان خاک پالایی در زمین‌های آلوده به فلزات سنگین سودمند می‌باشد، ولی باتوجه به جذب بالای فلزات سنگین توسط این گیاه، کشت آن در اراضی دچار فلزات سنگین برای تولید دانه و روغن قابل توصیه نیست. در صورت لزوم کشت و کار این گیاه در مناطق آلوده به فلزات سنگین، علاوه‌بر کنترل

سلامت محصول نهایی، اجرای تمهیداتی همچون استفاده از گلوتاتیون و سایر روش‌هایی که در ادامه بیان می‌شوند، ضرورت داشته و از اثرات تنش روی محصول خواهد کاست.

در مدیریت خاک‌های آلوده، استفاده از اسیدهای آلی کم‌مولکول مانند سیتریک‌اسید نیز مورد توجه قرار گرفته است. سیتریک‌اسید با افزایش حلالیت فلزات سنگین در خاک، جذب آن‌ها توسط ریشه را تسهیل کرده و همزمان با فعال‌سازی سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاه، از بروز خسارت‌های ناشی از تنش جلوگیری می‌نماید. ملحی و همکاران (۲۰۱۹) نشان دادند که کاربرد خارجی سیتریک‌اسید در گیاهان کرچک تحت تنش سرب، موجب بهبود فتوسنتز، افزایش رشد و کاهش سمیت سرب در بافت‌های گیاهی شده است. این نتایج نشان می‌دهد که سیتریک‌اسید می‌تواند ابزاری کارآمد برای افزایش کارایی استخراج گیاهی فلزات سنگین باشد.

تغذیه مناسب گیاه نیز نقش تعیین‌کننده‌ای در موفقیت گیاه‌پالایی دارد. استفاده از کودهای فسفاته و نیتروژنه به‌عنوان راهبردی مدیریتی، می‌تواند رشد گیاه، تولید زیست‌توده و جذب فلزات سنگین را افزایش دهد. استفاده از کودها برای تأمین عناصر غذایی مناسب به یک استراتژی ضروری کشاورزی برای افزایش کارآیی گیاه پالایی در خاک‌های آلوده به فلزات سنگین تبدیل شده است. ارزیابی اثرات سه نوع کود فسفاته (سنگ فسفات فعال شده با اگزالیک‌اسید (APR)، کلسیم فسفات و سدیم فسفات) روی رشد دانه کرچک تحت تنش مس نشان داد که با افزودن کودهای فسفر، وزن خشک کرچک و غلظت مس در ریشه به‌طور معنی‌داری افزایش یافته و در نتیجه استخراج مس از خاک افزایش یافت. همچنین غلظت فسفر در اندام هوایی و ریشه نسبت به شاهد افزایش نشان داد. در این مطالعه تیمار کلسیم فسفات بیشترین تأثیر را روی رشد گیاهان کرچک داشته است (هانگ و همکاران، ۲۰۱۸). ژو و همکارن (۲۰۲۰) نیز اثرات مثبت کود نیتروژنه را بر گیاه پالایی کرچک تحت تنش مس تایید کرده‌اند.

از دیگر اصلاح‌کننده‌های خاک که در سال‌های اخیر مورد توجه قرار گرفته است، خاکستر بادی[1] می‌باشد. خاکستر بادی با بهبود ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک و تأمین برخی عناصر غذایی، می‌تواند تحمل گیاهان به تنش فلزات سنگین را افزایش دهد. پاندا و همکاران (۲۰۲۰) نشان دادند که استفاده از خاکستر بادی در کشت کرچک، باعث افزایش زیست‌توده، شاخص تحمل فلزات سنگین و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شده است. در مجموع، اگرچه گیاه کرچک به دلیل توان بالای جذب فلزات سنگین، گزینه‌ای مناسب برای گیاه‌پالایی خاک‌های آلوده محسوب می‌شود، اما کشت آن در این اراضی برای تولید دانه و روغن خوراکی با محدودیت‌های جدی همراه است. از این‌رو، در صورت استفاده از کرچک در مناطق آلوده، باید اهداف گیاه‌پالایی به‌طور شفاف مشخص شده و مدیریت مزرعه با بهره‌گیری از تنظیم‌کننده‌های رشد، اسیدهای آلی، کودها و اصلاح‌کننده‌های خاک به‌گونه‌ای انجام گیرد که ضمن افزایش کارایی پالایش، خطرات زیست‌محیطی و بهداشتی به حداقل برسد.

خلاصه فصل

گیاه کرچک (*Ricinus communis* L.) از تیره فرفیون بوده و خاستگاه اصلی آن آفریقای شمالی و اتیوپی است. این گیاه هزاران سال پیش در مصر باستان به‌عنوان گیاه دارویی و آرایشی استفاده می‌شده است. هند با داشتن حدود ۹۰ درصد تولید جهانی دانه کرچک، بزرگ‌ترین تولیدکننده جهانی به‌شمار می‌رود. در ایران نیز کرچک سابقه کشت طولانی دارد، ولی سطح زیر کشت آن در سال‌های اخیر کاهش یافته است. این گیاه در مناطق گرمسیری به‌شکل درختچه‌ای و چندساله رشد می‌کند. کرچک در مناطق معتدل گیاهی یک‌ساله است. روغن کرچک به‌عنوان مهم‌ترین فرآورده این گیاه، دارای خواص دارویی، صنعتی و خوراکی است و دانه‌های آن حاوی ترکیبات سمی همچون ریسین می‌باشند که مصرف خوراکی آن را محدود می‌کند. از لحاظ اکولوژیکی، کرچک به

1- Fly ash

تنش کم‌آبی مقاومت زیادی نداشته و به‌ویژه در مراحل جوانه‌زنی، گل‌دهی و پر شدن دانه‌ها حساسیت بیشتری دارد و تنش موجب کاهش عملکرد دانه و روغن و کیفیت آن می‌شود. همچنین، تنش موجب تجمع اسمولیت‌ها و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به‌عنوان ساز وکارهای دفاعی می‌گردد. وجود استراتژی‌های متنوع در گیاهان، تسهیل‌کننده تولید گیاهان زراعی تحت شرایط تنش به‌ویژه تولید رقم‌های جدید زراعی با افزایش مقاومت به انواع تنش‌ها می‌باشد. بهبود ژنتیکی گیاهان برای مقاومت به تنش‌ها تلاش بلند مدتی خواهد بود که نیازمند دسترسی به منابع مقاومت ژنتیکی با به‌کارگیری ژرم‌پلاسم کرچک می‌باشد.

منابع

اکبرزاده شرفی، آ.، عیسوند، ح.، اکبری، ن. و گودرزی، د. ۱۳۹۹. کاربرد جیبرلین و آسکوربیک‌اسید به منظور کاهش خسارت زوال بذر آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) تحت دو شرایط قبل و بعد از زوال. علوم گیاهان زراعی ایران، ۵۱(۲): ۱۲۱-۱۳۱.

امید بیگی، ر.، علی رضالو، ا.، علی رضالو، ک. و حبیبی نوده، ف. ۱۳۸۸. ارزیابی کیفیت و خصوصیات فیزیک وشیمیایی روغن کرچک در آذربایجان شرقی. پژوهش‌های صنایع غذایی، ۱۹(۲): ۷۸-۶۹.

اوسطی، ف.، میرمحمودی، ت.، پاسبان اسلام، ب.، یزدان ستا، س. و منیری‌فر، ح. ۱۳۹۸. اثر دور آبیاری و محلول‌پاشی کودهای شیمیایی بر برخی صفات فیزیولوژیک و عملکرد دانه در کرچک (*Ricinus communis* L.). نشریه پژوهش تنش‌های محیطی در علوم زراعی، ۱۲(۳): ۷۶۲-۷۴۷.

اوسطی، ف.، میرمحمودی، ت.، پاسبان اسلام، ب.، یزدان ستا، س. و منیری‌فر، ح. ۱۳۹۹. اثر محلول‌پاشی عناصر غذایی بر خصوصیات مورفوفیزیولوژیک کرچک (*Ricinus communis* L.) در سطوح مختلف آبیاری. نشریه علمی اوفیزیولوزی گیاهان زراعی، ۱۴(۴): ۵۱۸-۴۹۹.

اوسطی، ف.، میرمحمودی، ت. و صفرپور، ح. ۱۴۰۲. ارزیابی خصوصیات کمی، کیفی و مقدار فعالیت آنتی‌اکسیدانی کرچک (*Ricinus communis* L.) در شرایط تنش خشکی و تیمارهای کودی. علوم گیاهان زراعی ایران، ۵۴(۴): ۱۸۷-۲۰۰.

ایران‌نژاد، ح.، پشتکوهی، م.، پیری، پ. و جوانمردی، ز. ۱۳۸۶. زراعت گیاهان زراعی و روغنی. انتشارات آییژ. چاپ اول، صفحات ۱۱۴-۸۵.

ایزدی، ز. و تدین، م.ر. ۱۳۹۳. اثر کم آبیاری بر رشد و عملکرد دانه کرچک در تیمارهای محلول‌پاشی سالیسیلیک‌اسید و اسپرمین. فرآیند و کارکرد گیاهی، ۳(۱۰): ۹۲-۸۳.

ایزدی، ز. و تدین، م.ر. ۱۳۹۴. اثر سالیسیلیک‌اسید و اسپرمین بر عملکرد و اجزاء عملکرد دانه کرچک تحت شرایط خشکی. مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی، ۸(۲): ۱۶۷-۱۵۹.

پاسبان اسلام، ب.، شکیبا، م.ر.، نیشابوری مقدم، م. و احمدی، م.ر. ۱۳۷۹. اثرات تنش کم‌آبی بر ویژگی های کمی و کیفی کلزا. مجله علوم کشاورزی، ۱۰(۴): ۷۸-۷۵.

جباری، ح.، اکبری، ع.، دانشیان، ج.، اله دادی، ا. و شهبازیان، ن. ۱۳۸۶. اثرات تنش کم‌آبی بر خصوصیات زراعی هیبریدهای آفتابگردان. مجله دانش کشاورزی، ۹(۱): ۲۲-۱۳.

حاجی عبدالحمید، ف. ۱۳۸۶. جایگزینی برای روغن کرچک. پیام تهران، جلد ۱۸. صفحات ۱۵-۱۷.

رضوانی مقدم، پ.، نباتی، ج.، نوروزپور، ق. و محمدآبادی، ع.ا. ۱۳۸۳. بررسی خصوصیات مورفولوژیک، عملکرد دانه و روغن کرچک در تراکم‌های مختلف گیاهی و فواصل مختلف آبیاری. پژوهش‌های زراعی ایران، ۲(۱): ۱۲-۱.

رهبری، ع.، سینکی، ج.م.، دماوندی، ع. و رضوان، ش. ۱۳۹۸. بازتاب کرچک (*Ricinus communis* L.) به محلول‌پاشی نانو کلات روی و هیومیک‌اسید در شرایط محدودیت آبیاری. نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار، ۲۹(۲): ۱۷۱-۱۵۳.

زارع، س.، نجفی، م.ع.، براتعلی، ف. و جعفری، علی‌اشرف. ۱۳۹۵. ارزیابی کیفیت و خصوصیات فیزیک وشیمیایی روغن کرچک (*Ricinus communis* L.) در ارقام وحشی ومقایسه آن‌ها با رقم زراعی. مجله علوم و صنایع غذایی ایران، ۱۳(۶۱): ۱۳۱-۱۴۰.

زینالی، ع. ۱۳۸۶. گلرنگ. انتشارات دانشگاه گرگان، ۴۲۰ صفحه.

زینالی، ع.، صادقی بختوری، ا.ر. و سرابی، و. ۱۳۹۷. بررسی تأثیر سطوح کودی نیتروژن و گوگرد بر ویژگی‌های کمّی و کیفی دان کرچک (*Ricinus communis* L.). علوم گیاهان زراعی ایران، ۴۹(۱): ۴۳-۲۹.

زمانی، س.، نظامی، م.ت.، حبیبی، د. و بابیوردی، ا. ۱۳۸۷. عملکرد و اجزای عملکرد در کلزای زمستانه. مجله تحقیقات علمی، ۸(۱): ۶۹-۷۵.

سلطانی، م.، مرادی، ع.، توکل افشاری، ر. و بلوچی، ح. ۱۳۹۶. تأثیر شرایط مختلف محیط نگهداری بر جوانه‌زنی و تغییرپذیری بیوشیمیایی بذر کرچک (*Ricinus communis* L.). علوم گیاهان زراعی ایران، ۴۸(۱): ۹۱-۱۰۵.

شریفی سلطانی، س.، کاظمی تبار، ک.، رنجبر، غ.ع.، پاکدین پاریزی، ع. و نجفی زرینی، ح. ۱۴۰۱. اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، محتوای پرولین و برخی صفات مورفولوژیک اکوتیپ‌های مختلف کرچک (*Ricinus communis* L.). فرایند و کارکرد گیاهی، ۱۱(۴۷): ۲۶۷-۲۸۱.

شهسواری، م.ر. ۱۳۹۱. اثر فواصل بین و روی ردیف کاشت بر برخی صفات زراعی کرچک قرمز. به‌زراعی نهال و بذر، ۲۸(۲): ۱۴۵-۱۵۵.

شیدفر، ر.، تاجبخش، م.، حسن‌زاده قورت تپه، ع. و رشدی م. ۱۳۹۰. بررسی برخی صفات زراعی ژنوتیپ‌های مختلف کرچک در منطقه آذربایجان غربی. تولید گیاهان زراعی، ۴(۴): ۱۹۵-۲۰۳.

صیادی، ر. و نبی‌زاده، ا. ۱۴۰۱. بررسی تأثیر شوری و دما بر شاخص‌های جوانه‌زنی، رشد گیاه‌چه و روابط یونی در کرچک (*Ricinus communis* L.). علوم و تحقیقات بذر ایران، ۹(۴): ۷۴-۵۹.

طایفه افشاری، ه.، میرشکاری، ب.، حسن‌زاده قورت‌تپه، ع.، فرحوش، ف. و یارنیا، م. ۱۴۰۲. تأثیر کاربرد کودهای بیولوژیکی و سوپرجاذب بر خصوصیات زراعی گیاه کرچک (*Ricinus communis* L.) تحت شرایط تنش کم‌آبی. تنش‌های محیطی در علوم زراعی، ۱۶(۳): ۸۶۹-۸۵۳.

عباسی صدر، س.، شرفی، س. و حسن‌زاده قورت تپه، ع. ۱۳۹۷. اثر تنش خشکی و پرایمینگ بذر بر خصوصیات رویشی و زایشی بذر کرچک (*Ricinus communis* L.) رقم محلی اصفهان. اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی، ۱۲(۱): ۷۵-۸۸.

علیرضالو، ک.، فتحی آچاچلویی، ب. و حبیبی نوده، ف. ۱۳۸۹. اثر شرایط محیطی روی مقدار روغن، ویژگی‌های فیزیکی شیمیایی و اسیدچرب روغن کرچک. پژوهش‌های صنایع غذایی، ۲۲(۲): ۱۰۳-۱۱۲.

فرهادی، ن.، سوری، م.ک. و امید بیگی، ر. ۱۳۹۱. تأثیر تاریخ کاشت بر عملکرد، درصد روغن و ترکیب اسیدهای چرب گیاه کرچک. تولید گیاهان زراعی، ۵(۱): ۱۰۴-۸۹.

قادری‌فر، ا.، کامیار، ب. و سلطانی، ا. ۱۳۹۳. علوم و تکنولوژی بذر. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد، ۵۱۲ صفحه.

کاوه، آسیه. و محمدخانی، ع. ۱۳۹۳. اثر متقابل هیومیک‌اسید و تنش خشکی روی برخی صفات فیزیولوژیکی گیاه دارویی کرچک. اولین کنگره سراسری فناوری‌های نوین ایران با هدف دستیابی به توسعه پایدار، تهران.

کریم‌زاده اصل، خ.، مظاهری، د. و پیغمبری، س.ع. ۱۳۸۲. اثر چهار دور آبیاری بر عملکرد و صفات کمی سه رقم آفتابگردان. علوم کشاورزی ایران، ۳۴(۲): ۳۰۱-۲۹۳.

مجنون حسینی، ن. و دوازده امامی، س. ۱۳۹۲. زراعت و تولید برخی گیاهان دارویی و ادویه ایی. انتشارات دانشگاه تهران.

محمدخانی، ع.، عطار، ف.، صالحی، م.ح. و هوشمند، س. ۱۳۹۲. اثر شوری کلریدسدیم بر عملکرد دانه، جذب و انتقال برخی عناصر در سه توده گیاه دارویی کرچک (*Ricinus communis* L.). پژوهش آب ایران، ۷(۱): ۱۰۹-۹۹.

موسوی، س.ک. و پزشک‌پور، پ. ۱۳۸۴. ارزیابی ارقام نخود کابلی براساس تاریخ کاشت بر عملکرد و اجزای آن در شرایط دیم ارقام نخود. مجله تحقیقات زراعی ایران، ۲: ۱۲۸-۱۱۱.

موسوی، م.، صادقی بختوری، ا.ر.، پاسبان اسلام، ب.، سامع اندابجدید، س. و محمدی، ح. ۱۳۹۴. اثرات محلول‌پاشی گوگرد، نیتروژن و فسفر بر عملکرد و اجزای عملکرد کرچک در شرایط کمبود آب. نشریه علمی اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی، ۹(۲):۳۳۶-۳۲۳.

نیک‌نشان، پ.، تدین، ع.، رفیعی‌الحسینی، م. و بحرینی‌نژاد، ب. ۱۳۹۴. پاسخ اکوتیپ‌های مختلف کرچک به تنش کم‌آبی در شرایط آب و هوایی اصفهان و شهرکرد. به‌زراعی کشاورزی، ۱۷(۴): ۱۰۳۳-۱۰۱۵.

نایبی حاجیلار، س. و حسن‌زاده قورت تپه، ع. ۱۳۹۵. تأثیر جمعیت و الگوی فضایی کاشت بر خصوصیات رویشی و زایشی گیاه کرچک (*Ricinus communis* L.). پژوهش‌های کاربردی زراعی، ۲۹(۲): ۱-۱۰.

هادی، ه. و کلانتر، ع. ۱۳۹۴. اثر همزیستی میکوریزا، مصرف ژل سوپرجاذب و گلایسین بتائین و عصاره چغندرقند بر صفات فیزیولوژیک و عملکرد دانه کرچک (*Ricinus communis* L.) در شرایط تنش خشکی. علوم زراعی ایران، ۱۷(۳): ۲۳۶-۲۵۰.

Afkari Bajebaj, A. 2011. Effects of drought stress and different densities on oil yield and biomass yield of sunflower varieties. African Journal of Biotechnology, 10(2): 5608-5613.

Ahmad, P., Ahanger, M.A., Alyemeni, M.N., Wijaya, L. and Alam, P. 2017. Exogenous application of nitric oxide modulates osmolyte metabolism, antioxidants, and enzymes of ascorbate-glutathione cycle and promotes growth under Cd stress in tomato, Protoplasma, 255(1): 79-93.

Aliasgharzadeh, N., Saleh Rastin, N., Towfigh, H. and Alizadeh, A. 2002. Effect of mycorrhization on yield and nutrient uptake by barley in saline conditions. In: 17th World Congress of Soil Science. 14-21 August. Bangkok, Thailand.

Alikhan, E. and Sajad, N.A. 2013 Phytoremediation of heavy metal concept and applications. Chemosphere, 91(7): 869-881.

Allu, A.D., Soja, A.M., Wu, A., Szymanski, J. and Balazadeh, S. 2014. Salt stress and senescence: Identification of cross-talk regulatory components. Journal of Experimental Botany, 65: 3993-4008.

Amini, S., Ghobadi, C. and Yamchi, A. 2015. Proline accumulation and osmotic stress: an overview of P5CS gene in plants. Journal of Plant Molecular Breeding, 3: 44-55.

Anjani, K. 2012. Castor genetic resources: A primary gene pool for exploitation. Industrial Crops and Products, 35: 1-14.

Anjum, S.A., Ashraf, U., Zohaib, A., Tanveer, M., Naeem, M., Ali, I., Tabassum, T. and Nazir, U. 2017. Growth and development responses of crop plants under drought stress, 104: 267-276.

Assis Júnior, J.O., Lacerda, C.F., Silva, F.B., Silva, F.L.B., Bezerra, M.A. and Gheyi, H.R. 2007. Produtividade do cowpea e acúmulo de Sais no solo me função da fração de lixiviação e da salinidade da água de irrigação. Engenharia Agrícola, Piracicaba, 27: 702-713.

Aydın, M., Yılmaz, Ş. and Kara, E. 2012. Effects of organic matter applications on soil physical properties and crop yield under stress conditions. Soil & Tillage Research, 123: 1-7.

Azadmard-Damirchi, S.O., Achachlouei, B.f., Alirezalu, K., Alirezalu, A., Hesari, J. and Emami, S. 2011. Physiological and medicinal properties of castor oil. Book: Recent Progress in Medicinal Plants, 2011: 323-327.

Azizi, M., Soltani, A. and Khavari, S. 2008. Canola, physiology, Agronomy Journal, plant breeding and biotechnology. Publications Jihad Mashhad University, 230 p.

Baker, N.R. and Rosenquist, E. 2004. Applications of cholorophyll fluoresences can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. Journal of Experimental Botany, 55: 1607-1621.

Bakewell-Stone, P. *Ricinus communis* (castor bean). CABI

Bano, C., Amist, N. and Singh, N.B. 2019. Morphological and anatomical modifications of plants for environmental stresses. Molecular plant abiotic stress: Biology and biotechnology, 12: 29-44.

Barnett, G.R and jeronimidis, G. 2003. Wood Quality and Its Biological Basis. Blackwell Scientific publisher, oxford, 226 p.

Baud, S. and Lepiniec, L. 2010. Physiological and developmental regulation of seed oil production. Progress in Lipid Research, 49: 235-249.

Belgin, C., Bilal, G. and Mostafa, K. 2007. Oil content and fatty acid composition on some safflower (*Carthamus tinctorius* L.) varieties sown in spring and winter. International Journal of Natural and Engineering Science, 1: 11-15.

Beruk, A.B., Abel, W.O., Assefa, A.T. and Sintayehu, S.H. 2018. Studies on Ethiopian castor seed (*Ricinus communis* L.): extraction and characterization of seed oil. Journal of Natural Production Resource, 4(2): 188-190.

Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W.M. and Nonogaki, H. 2013. Seeds: physiology of development, germination and dormancy, 3rd Edition. Springer, New York.

Bita, C. and Gerats, T. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. Frontiers in plant science, 4: 273.

Blum, A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. Field crops research. 112(2-3): 119-123.

Boel, M.E., Lee, S.J., Rijken, M.J., Paw, M.K., Pimanpanarak, M., Tan, S.O., Singhasivanon, P., Nosten, F. and McGREADY, R. 2009. Castor oil for induction of labour: not harmful, not helpful. Australian and New Zealand journal of obstetrics and gynaecology, 49(5): 499-503.

Bradford, K.J. 1995. Water relations in seed germination. *In*: Kigel J and Galili G (Eds.), Seed development and germination, Marcel Dekker Inc, New York, Pp. 351-396.

Brady, N.C. and Weil, R.R. 2002. The nature and properties of soils. 13th Edition, Prentice Hall, USA, 935 p.

Breidenbach, R.W., Wade, N.L. and Lyons, J.M. 1974. Effect of chilling temperatures on the activities of glyoxysomal and mitochondrial enzymes from castor bean seedlings. Plant Physiology, 54(3): 324-327.

Buckley, T.N. 2019. How do stomata respond to water status?. New Phytologist, 224(1): 21-36.

Carvalho, P.G.B., Borghetti, F., Buckeridge, M.S., Morhy, L. and Ferreira Filho, E.X. 2001. Temperature-dependent germination and endo-b-mannanase activity in sesame seeds. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 13: 139-148.

Catusse, J., Job, C. and Job, D. 2012. Proteomics reveals a potential role of the perisperm in starch remobilization during sugarbeet seed germination. Seed Development: OMICS Technologies toward

Improvement of Seed Quality and Crop Yield: OMICS in Seed Biology, 27-41.

Chakrabarty, S. 2021. Castor (*Ricinus communis*): An underutilized oil crop in the South East Asia. Agroecosystems-Very Complex Environmental Systems; IntechOpen: London, UK, 7: 61.

Charles, O.O. 2014. Effect of intercropping castor with maize and beans on growth, yield and seed oil content, Ph.D. Thesis, Egerton University.

Chaves, M.M., Flexas, J. and Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany, 103: 551-560.

Chiwocha, S.D., Cutler, A.J., Abrams, S.R., Ambrose, S.J., Yang, J., Ross, A.R. and Kermode, A.R .2005. The etr1-2 mutation in Arabidopsis thaliana affects the abscisic acid, auxin, cytokinin and gibberellin metabolic pathways during maintenance of seed dormancy, moist-chilling and germination. The Plant Journal, 42: 35-48

Connor, D.J. and Sadras, V.O. 1992. Physiology of yield expression in sunflower. Field Crops Research, 30: 333-389.

Corwin, H.A. 1966. Annual review of plant physiology, Ann. Reviews, Palo Alto, California, USA.

Daszkowska-Golec, A. and Szarejko, I. 2013. Open or close the gate-stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. Frontiers in plant science, 4: 138.

De la Torre, A., Debiton, E., Durand, D., Chardigny, J.M., Berdeaux, O., Loreau, O., Barthomeuf, C., Bauchart, D. and Gruffat, D. 2005. Conjugated linoleic acid isomers and their conjugated derivatives inhibit growth of human cancer cell lines. Anticancer Research, 25: 3943-3949.

Delauney, A., Hu, C., Kishor, P. and Verma, D. 1993. Cloning of ornithine delta -aminotransferase cDNA from Vigna aconitifolia by Trans - complementation in Escherichia coli and regulation of proline biosynthesis. Journal of Biological Chemistry, 268:18673-18678

De Souza Costa, E.T., Guilherme, L.R.G., de Melo, É.E.C., Ribeiro, B.T., Euzelina dos Santos, B.I., da Costa Severiano, E. and Hale, B.A. 2012. Assessing the tolerance of castor bean to Cd and Pb for phytoremediation purposes. Journal of Biological Trace Element Research, 145(1): 93-100.

Deng, X., Ma, Y., Cheng, S., Jin, Z., Shi, C., Liu, J., Lin, J. and Yan, X. 2023. Castor plant adaptation to salinity stress during early seedling stage by physiological and transcriptomic methods. Agronomy, 13(3): 693.

Dhaliwal, L.K., Shim, J., Auld, D. and Angeles-Shim, R.B. 2024. Fatty acid unsaturation improves germination of upland cotton (*Gossypium hirsutum*) under cold stress. Frontiers in Plant Science, 15: p.1286908.

Ding, X., Cao, C.R. and Li, P.B. 2016. Advances in synthesis and regulation of lignin from plants. Shanxi Agricultural Sciences, 44(9): 1406-1411.

Duan, K., Zhao, B., Zhang, S. and Ma, Y. 2021. Contamination characteristics, source analysis, and ecological risk assessment of toxic metals and metalloid in agricultural soil in Yuzhong, China, 50: 122-133.

Else, M.A., Coupland, D., Dutton, L. and Jackson, M.B. 2001. Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to shoots in xylem sap. Physiologia Plantarum, 111(1): 46-54.

Embrapa. 2007. Cultivo da Mamona. Sistemas de Product¸ ão 11. Embrapa Clima Temperado. Available at ww.cnpt.embrapa.br/ culturas/canola/p _ sp03_2007.pdf. Brazil.

FAO. 2023. https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL.

Farooq, M., Basra, S.M. and Ahmad, A.N. 2006. Imporoving the performance of transplanted rice by seed priming. Plant Growth Regulation, 51: 129-137.

Farooq, M., Basra, S.M.A., Wahid, A. and Khaliq, A. 2006. Physiological role of seed priming in improving emergence and seedling growth under stress conditions. Journal of Agronomy and Crop Science, 192(5): 341-349.

Fasusi, O.A., Cruz, C. and Babalola, O.O. 2021. Agricultural sustainability: Microbial biofertilizers in rhizosphere management. Agriculture, 11: 163-175.

Fazeli Rostampour, M., Yarnia, M. and Rahimzadeh Khoee, F. 2013. Physiological response of forage sorghum to polymer under water deficit conditions. Agronomy Journal, 105: 951-959.

Ferreira-Silva, S.L., Silveira, J., Voigt, E., Soares, L. and Viegas, R. 2008. Changes in physiological indicators associated with salt tolerance in two contrasting cashew rootstocks. Brazilian Journal of Plant Physiology, 20(1): 51-59.

Francois, L.E., Grieve, C.M., Mass, E.V. and Lesch, S.M. 1994. Time of salt stress effects growth and yield component of irrigated wheat. Agronomy Journal, 86: 100-107.

Funk, J.L. and Zachary, V.A. 2010. Physiological responses to short-term water and light stress in native and invasive plant species in southern California. Biological Invasions, 12:1685-1694.

Galmés, J., Ochogavía, J.M., Gago, J., Roldán, E.J., Cifre, J. and Conesa, M.A. 1913. Leaf responses to drought stress in Mediterranean accessions of Solanum lycopersicum: Anatomical adaptations in relation to gas exchange parameters. Plant Cell Environ, 36: 920-935.

Galván-Camacho, L.A., Feregrino-Pérez, A.A., De Moure-Flores, F.J., Morales-Hernández, L.A., Campos-Guillen, J., Rodríguez-Morales, J.A., Flores-Macias, A., Quezada-Morales, D.L., Zavala-Gomez, C.E. and Ramos-Lopez, M.A. 2022. Assessment of salicylic acid in castor oil content increase in emissions of its biodiesel blends. Energies, 15(24): 9463.

Gay, C., Corbineau, F. and Côme, D. 1991. Effects of temperature and oxygen on seed germination and seedling growth in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Environmental and Experimental Botany, 31:193-200.

Ghassemi-Golezani, K. and Solhi-Khajemarjan, R. 2021. Changes in growth and essential oil content of dill (*Anethum graveolens*) organs under drought stress in response to salicylic acid. Journal of Plant Physiology and Breeding, 11(1): 33-47.

Gomes, M.A.D.C., Pestana, I.A., Santa-Catarina, C., Hauser-Davis, R.A. and Suzuki, M.S. 2017. Salinity effects on photosynthetic pigments, proline, biomass and nitric oxide in Salvinia auriculata Aubl. Acta Limnologica Brasiliensia, 29: 9.

Grimmer, C. and Komor, E. 1999. Assimilate export by leaves of *Ricinus communis* L. growing under normal and elevated carbon dioxide concentrations: the same rate during the day, a different rate at night. Planta, 209:275-281.

Guo, Y.Y., Xu, H.M. and Zhao, Y.Y. 2020. Research progress in plant lignification process and its regulation. Science in China, 000(2):111-122.

Guo, X., Zhou, G., Zhu, G. and Jiao, X. 2019. Effects of calcium on emergence and seedling growth of castor bean under salinity stress. Current Science, 116: 2028-2035.

Gusegnova, I.M., Suleymanov, S.Y. and Aliyev, J.A. 2006. Protein composition and native state of pigments of thylakoid membrane of Wheat genotypes differently tolerant to water stress. Biochemistry, 71: 223-228.

Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M.M., Roychowdhury, R. and Fujita, M. 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. International Journal of Molecular Sciences, 14(5): 9643-9684.

Hassan, F., Ali, E.F. and El -Zahrany, O.M. 2013. Effect of amino acids application and different water regimes on the growth and volatile oil of *Rosmarinus officinalis* L. plant under Taif region conditions. European Journal of Scientific Research, 101: 346-359.

Hassanzadeh Ghorttapeh, A. and Naibi, S. 2016. Effects of plant population and planting pattern on vegetative and reproductive characteristics of castor bean (*Ricinus communis* L) plant. Agronomy Journal, 111(2): 1-10.

Havaux, M. 1998. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. Trends in Plant Science, 3: 147-151.

He, D., Damaris, R.N., Fu, J., Tu, J., Fu, T., Xi, C., Bin, Y. and Yang, P. 2016. Differential molecular responses of rapeseed cotyledons to light and dark reveal metabolic adaptations toward autotrophy establishment. Frontiers in plant science, 7: 988.

He, C., Zhao, Y., Wang, F., Oh, K., Zhao, Z., Wu, C., Zhang, X., Chen, X. and Liu, X. 2020. Phytoremediation of soil heavy metals (Cd and Zn) by castor seedlings: Tolerance, accumulation and subcellular distribution. Chemosphere, 252: p.126471.

Hegde, D.M., Sujatha, M. and Singh, N.B. 2003. Castor in India. Directorate of oilseeds research, Hyderabad.

Hoffman, G.J. 2010. Crop salt tolerance in the southern sacramento-san joaquin river delta. Final Report for California Environmental Protection Agency State Water Resources Control Board Divison of Water Rights.

Huang, Y., Chen, Y. and Liu, D. 2018. Role of micronutrients in improving plant tolerance to low temperature stress. Journal of Plant Nutrition, 41(10): 1234-1245.

Huang, Y., He, C., Shen, C., Guo, J., Mubeen, S., Yuan, J. and Yang, Z. 2017. Toxicity of cadmium and its health risks from leafy vegetable consumption. Food & function, 8(4): 1373-1401.

Huang, F.L., Jiang, Y.X., Zhang, S.B., Liu, S., Eh, T.J., Meng, F.J. and Lei, P.A. 2022. Comparative analysis on morphological and physiological characteristics between Castor varieties (*Ricinus communis* L.) under salt stress. Sustainability, 14: 10032.

Huibo, Z., Yong, Z., Rui, L., Guorui, L., Jianjun, D., Qi, W., Xiaotian, L., Mingda, Y., Yanpeng, W., Zhiyan, W. and Fenglan, H. 2023. Analysis of the mechanism of *Ricinus communis* L. tolerance to Cd metal based on proteomics and metabolomics. Plos one, 18(3): e0272750.

Hussain, M.I. and Reigosa, M.J. 2011. A chlorophyll fluorescence analysis of photosynthetic efficiency, quantum yield and photon energy dissipation in PSII antennae of *Lactuca sativa* L. leaves exposed to

cinnamic acid. Journal of Plant Physiology and Biochemistry, 49(2): 1290-1298.

Ibrahim, H. 2019. Nigerian Research Journal of Chemical Sciences. 6.

Ip, C. and Scimeca, J.A. 1997. Conjugated linoleic acid and linoleic acid are distinctive modulators of mammary carcinogenesis. Nutrition and Cancer, 27: 131-135.

Irvine, F.R. 1988. Plants of the Gold Coast. Oxford University Press London. United Kingdom, Pp. 522.

Islam, S.M.F. and Karim, Z. 2019. World's demand for food and water: The consequences of climate change. Desalination-challenges and opportunities.

Islam, M., Xue, X., Mao, S., Ren, C., Eneji, A. and Hu, Y. 2011. Effects of water saving superabsorbent polymer on antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation in corn (*Zea mays* L.) under drought stress. Journal of the Science of Food and Agriculture, 91: 813-819.

Jami Al-hmadi, M. and Kafi, M. 2007. Cardinal temperatures for germination of *Kochia scoparia* L. Journal of Arid Environments, 68: 308-314.

Janmohammadi, M., Abbasi, A. and Sabaghnia, N. 2012. Influence of NaCl treatments on growth and biochemical parameters of castor bean (*Ricinus communis* L.). Acta Agriculturae Slovenica, 99(1): 31-40.

Jiang Cui, H.T., Wang, Z., Zhang, T., Long, R., Cui, H. and Yang, Q. 2020. Cloning of MsNST from alfalfa and functional analysis of lignin and cellulose synthesis. Scientia Agriculturally, 53(18): 199-213.

John, R.P., Ahmad, P., Gadgil, K. and Sharma, S. 2009. Heavy metal toxicity: Effect on plant growth, biochemical parameters and metal accumulation by *Brassica juncea* L. International Journal of Plant Production, 3 (3):37-41.

Karimi, S., Abbaspour, H., Masoud Sinaki, J. and Makarian, H. 2012. Effects of water deficit and chitosan spraying on osmotic adjustment and soluble protein of cultivars castor bean (*Ricinus communis* L.). Journal of Stress Physiology & Biochemistry, 8(3): 160-169.

Kazan, K. and Lyons, R. 2016. The link between flowering time and stress tolerance. Journal of Experimental Botany, 67: 47-60.

Khalifa, M.A. 1973. Effects of nitrogen on leaf area index, leaf area duration, net assimilation rate, and yield of Wheat. Agronomy Journal, 65(2): 253-256.

Khan, N.A., Shabian, S., Masood, A., Nazar, A. and Iqbal, N. 2010. Application of salicylic acid increases contents of nutrients and

antioxidative metabolism in mung bean and alleviates adverse effects of salinity stress. International Journal of Plant Biology, 88: 1687-1695.

Khodary, S.E.A. 2004. Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt stressed maize plants. International Journal of Agriculture and Biology, 6(1): 5-8.

Kim, M., Lim, J., Kim, G.H., Yang, C., Jeong, Y., Lee, J.A. and Kim, S. 2007. Abiotic and biotic stresses tolerance in Arabidopsis overexpressing the multi protein bridging factorla (MBFla) transcriptional co-activator gene. Biochemical and Biophysical Research Communications, 354: 440-446.

Kim, S.Y., Lim, J.H., Parkm, M.R., Kimm, Y.J., Park, T.I., Seo, Y.W., Choi, K.G. and Yun, S.J. 2005. Enhanced antioxidant enzymes are associated with reduced hydrogen peroxide in barley roots under saline stress. Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 38: 218-224.

Kishino, S., Ogawa, J., Ando, A., Omura, Y. and Shimizu, S. 2002. Ricinoleic acid and castor oil as substrates for conjugated linoleic acid production by washed cells of *Lactobacillus plantarum*. Bioscience, biotechnology, and biochemistry, 66(10): 2283-2286.

Kittock, D.L., Williams, J.H. and Hanway, D.G. 1967. Castor bean yield and quality as influenced by irrigation schedules and fertilization rates. Agronomy Journal, 59: 463-467.

Kole, C. 2011. Wild crop relatives: Genomic and breeding resources oilseeds. Institute of Nutraceutical Research Clemson University 109 Jordan Hall.

Koutroubas, S.D., Papakosta, D.K. and Doitsinis, A. 1999. Adaptation and yielding ability of castor plant (*Ricinus communis* L.) genotypes in a Mediterranean climate. European Journal of Agronomy, 11: 227-237.

Koutroubas, S.D., Papakosta, D.K. and Doitsinis, A. 2000. Water requirements for castor oil crop (*Ricinus communis* L.) in a Mediterranean climate. Journal of Agronomy and Crop Science, 184: 33-41.

Kumar, S.R., Arumugam, T., Anandakumar, C., Balakrishnan, S. and Rajavel, D. 2013. Use of plant species in controlling environmental pollution-A, 2(2): 52.

Kumar, R., Kumawat, N. and Sahu, Y.K. 2017. Role of biofertilizers in agriculture. Popular Kheti, 5: 63-66.

Kumar, V., Singh, J. and Kumar, P. 2019. Heavy metals accumulation in crop plants: Sources, response mechanisms, stress tolerance and their effects. Contaminants in Agriculture and Environment: Health Risks and Remediation, 1: 38.

Lal, R. 2015. Restoring soil quality to mitigate soil degradation. Sustainability, 7(5): 5875-5895.

Lasat, M.M. 2002. Phytoextraction of metals from contaminated soil: A review of plant. Soil. Metal interaction and assessment. Of pertinent agronomic issues. Hazardous Substances Research, 3: 1-25.

Laureti, D. and Marras, G. 1995. Irrigation of castor (*Ricinus communis* L.) in Italy. European Journal of Agronomy, 4: 229-235.

Lavanya, C. 2002. Sensitivity of sex expression and sex variation in castor (*Ricinus communis* L) to environmental changes. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 62(3): 232-237.

Lavanya, C., Vishnuvardhan Reddy, A., Dutta, B. and Bandopadhyay, R. 2018. Classical genetics, cytogenetics, and traditional breeding in castor bean. *In*: Kole C and Rabinowicz P (Eds.), the castor bean genome, Compendium of Plant Genomes, Springer, Cham, Pp. 33-65.

Lemmens, C.M.H.M., De Boeck, H.J., Zavalloni, C., Nijs, I. and Ceulemans, R. 2016. How soil temperature affects plant growth and phenology, A review. Plant Biology, 18(6): 876-885.

Liang, X., Zhang, L., Natarajan, S.K. and Becker, D.F. 2013. Proline Mechanisms of Stress Survival. Antioxid Redox Signal, 19: 998-1011.

Lima, G.S.D., Gheyi, H.R., Nobre, R.G., Xavier, D.A., Soares, L.A.D.A., Cavalcante, L.F. and Santos, J.B.D. 2016. Emergence, growth, and flowering of castor bean as a function of the cationic composition of irrigation water. Journal of Agricultural Science, 37: 651-664.

Lasat, M.M. 2002. Phytoextraction of metals from contaminated soil: A review of plant. Soil. Metal interaction and assessment of pertinent agronomic issues. Hazardous Substances Research, 3: 1-25.

Marchiol, L., Fellet, G., Perosa, D. and Zerbi, G. 2007. Removal of trace metals by Sorghum bicolor and Helianthus annuus in a site polluted by industrial wastes: a field experience. Journal of Plant Physiology and Biochemistry, 45(5): 379-387.

Marry, V., Vuilleumier, R., Malikova, N., Simon, C. and Turq, P. 2007. Water and ions in clays: Unraveling the interlayer/micropore exchange using molecular dynamics. Geochimica ET Cosmochimica Acta, 71(21): 5089-5101.

Marschner, P. 2012. Rhizosphere biology. In: Marschner's mineral nutrition of higher plants. Academic Press, Pp. 369-388.

Marter, A.D. 1981. Castor: Markets, Utilization and Prospects. Tropical Products Institute, 152: 55-78.

McCall, W.W. 1980. The salt tolerance of plants. University of Hawaii Cooperative Extension Service College of Tropical Agriculture and

Human Resources University Hawaii. (General Home Garden Series: No.21).

McDonald, M.B. 1999. Seed deterioration. Physiology, repair and assessment. Seed Science and Technology, 27: 177- 237.

McGhie, S. and Ryan, M.2005. Salinity indicator plants. in local government salinity initiative-booklet No. 8. Department of Infrastructure, Planning, and Natural Resources; Department of Infrastructure, Planning and Natural Resources: New South Wales, Australia.

Melo, M.T., Nickel, S. and Saldanha-Da-Gama, F. 2009. Facility location and supply chain management–A review. European journal of operational research, 196.2: 401-412.

Metwally, S.A., Mohamed, S.L.M., Abou-Leila, B.H. and Aly, M.S. 2014. Effect of drought stress and helium neon (He-Ne) laser rays on growth, oil yield and fatty acids content in Caster bean (*Ricinus communis* L.). Agriculture, Forestry and Fisheries, 3(3): 203-208.

Morris, J., Wang, M., Morse, S. and Kole, C. 2011. Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources Oilseeds, Chapter15.

Mosavi, S.Y., Tajbakhsh, M. and Ghobadian, B. 2014. Investigating the yield of Iranian Castor beans varieties by compound variance analysis method. Journal of Plant Productions, Agronomy, Breeding Horticulture, 36(4): 121-135.

Mubofu, E.B. 2016. Castor oil as a potential renewable resource for the production of functional materials. Sustainable Chemical Processes, 4: 1-12.

Muniandi, S.K.M., Hossain, M.A., Abdullah, M.P. and Shukor, N.A.A. 2018. Gibberellic acid (GA_3) affects growth and development of some selected kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) cultivars. Industrial Crops and Products, 118: 180-187.

Nabizadeh Marvdast, M.R., Kafi, M. and Rashed Mohasel, M.H. 2003. Salinity effects on growth, yield, oil concentration of salts and cumin. Journal of Agricultural Research, 1(1): 53-60.

Niu, Z., Sun, T., Li, Y. and Wang, H. 2007. Evaluation of phytoextracting cadmium and lead by Sunflower, Ricinus, Alfalfa and Mustard in hydroponic culture. Journal of Environmental Sciences, 19: 961-967.

Onwueme, I.C. and Sinha, T.D. 2001. Field crop production in tropical africa.tech. centre agric of rural crops. ACP-EEC Lome Convention Lome Convention, 159-175.

Osati, F., Mir Mahmoudi, M., Pasban Eslam, B., Yazdanseta, S.Y. and Monirifar, H. 2022. Effect of irrigation levels and foliar application of

fertilizers on some agronomic and oil characteristics of castor bean (*Ricinus communis* L.). Plant Science Today, 9(1): 1-8.

Palanivel, T.M., Pracejus, B. and Victor, R. 2020. Phytoremediation potential of castor (*Ricinus communis* L.) in the soils of the abandoned copper mine in Northern Oman: implications for arid regions. Environmental Science and Pollution Research, 27: 17359-17369.

Panhwar, T., Mahesar, S.A., Mahesar, A.W., Kandhro, A.A., Talpur, F.N., Laghari, Z.H., Chang, A.S. and Hussain Sherazi, S.T. 2016. Characteristics and composition of a high oil yielding castor variety from Pakistan. Journal of Oleo Science, 65(6): 471-476.

Papazoglou, E.G., Alexopoulou, E., Papadopoulos, G.K. and Economou-Antonaka, G. 2020. Tolerance to drought and water stress resistance mechanism of castor bean. Agronomy, 10(10): p.1580.

Petridis, A., Therios, I., Samouris, G., Koundouras, S. and Giannakoula, A. 2012. Effect of water deficit on leaf phenolic composition, gas exchange, oxidative damage and antioxidant activity of four Greek olive (*Olea europaea* L.) cultivars. Journal of Plant Physiology and Biochemistry, 60: 1- 11.

Peuke, A.D., Gessler, A., Trumbore, S., Windt, C.W., Homan, N., Gerkema, E. and Van As, H. 2015. Phloem flow and sugar transport in *Ricinus communis* L. is inhibited under anoxic conditions of shoot or roots. Plant Cell Environ, 38: 433-447.

Pinheiro, C. and Chaves, M.M. 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?. Journal of experimental botany, 62(3): 869-882.

Popovic, V., Vidić, M., Jocković, D., Ikanović, J., Jakšić, S. and Cvijanović, G. 2012. Variability and correlations between yield components of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. Genetika, 44(1): 33-45.

Prasad, P.V.V., Boote, K.J., Thomas, J.M.G., Allen, Jr.L.H. and Gorbet, D.W. 2006. Influence of soil temperature on seedling emergence and early growth of peanut cultivars in field conditions. Journal of Agronomy and Crop Science, 192:168-177.

Rahbari, A., Masoud Sinaki, J., Damavandi, A. and Rezvan, S.H. 2019. Responses of castor (*Ricinus communis* L.) to foliar application of zinc nano-chelate and humic acid under limited irrigation. Agricultural Science and Sustainable Production, 2(29): 153-171.

Rahbari, A., Sinaki, J.M., Damavandi, A. and Rezvan, S. 2021. Castor bean (*Ricinus communis* L.) responses to drought stress and foliar application of Zn-nano fertilizer and humic acid: grain yield, oil content, antioxidant activity, and photosynthetic pigments. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 49(4): 12003.

Rampino, P., Pataleo, S., Gerardi, C., Mita, J. and Perrotta, C. 2006. Drought stress response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes. Plant Cell and Environment, 29: 2143-2152.

Rasool, A., Shah, W.H., Mushtaq, N.U., Saleem, S., Hakeem, K.R. and ul Rehman, R. 2022. Salinity-induced changes on different physiological and biochemical features of plants. Plant Abiotic Stress Physiology. Apple Academic Press, 201-224.

Rathke, G.W., Christen, O. and Diepenbrock, W. 2005. Effects of nitrogen source and rate on productivity and quality of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) grown in different crop rotations. Field Crops Research, 94: 103-113.

Raza, H., Mubeen, K., Shehzad, M.A., Arshad, S.F., Ghaffar, A., Hammad, H.M., Aziz, M., Ahmad, M., Khaliq, A. and Usman, M. 2023. Effect of seed priming with salicylic acid on yield of castor bean genotypes (*Ricinus communis* L.) under drought stress. Pure and Applied Biology (PAB), 12(1): 93-102.

Reddy, A.R., Chaitanya, K.V. and Vivekanandan, M. 2017. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. Journal of Plant Physiology, 161(11): 1189-1202.

Rezaei, S., Mohtasebi, S.S., Ghobadian, B., Nouri, B. and Namdari, M. 2024. Application of the box-behnken design for optimizing biodiesel output from castor oil: Analysis and Characterization. Biomechanism and Bioenergy Research, 3(1): 94-107.

Riefler, M., Novak, O., Strnad, M. and Schmülling, T. 2006. Arabidopsis cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism. Plant Cell, 18:40-54.

Rizwan, M., Ali, S., Ali, B., Adrees, M., Arshad, M., Hussain, A., Rehman, M.Z. and Waris, A.A. 2018. Zinc and iron oxide nanoparticles improved the plant growth and reduced the oxidative stress and cd concentration in wheat, 214:269-277.

Saeidi, G. and Rowland, G.G. 1999. The effect of temperature, seed colour and linolenic acid concentration on germination and seed vigour in flax. Canadian Journal of Plant Science, 79:315-319.

Safarnejad, A., Colin, H.A., Bruce, K.D. and McNeily, T. 1996. Characterization of alfalfa following in vitro selection for salt tolerance. Euphytica, 92: 55-61.20.

Salihu, B.Z., Gana, A.K. and Apuyor, B.O. 2014. Castor oil plant (*Ricinus communis* L.): botany, ecology and uses. International Journal of Science and Research, 3(5): 1333-1341.

Sausen, T.L. and Rosa, L.M.G. 2010. Growth and carbon assimilation limitations in *Ricinus communis* (Euphorbiaceae) under soil water stress conditions. Acta Botanica Brasilica, 24: 648-654.

Scholz, V. and Silva, J.N.D. 2008. Prospect and risks of the use of castor oil as a fuel. Biomass Bioenergy, 32: 95-100.

Sedghiani, M. and Sepehr, E. 2011. The effect of application of sewage sludge and livestock fertilizers on nitrogen mining and rhizosphere characteristics of corn and sunflower plants. Journal of Water and Soil, 25: 327-337.

Seefeldet, S.S., Kidwell, K.K. and Waller, J.E. 2002. Base growth temperature, germination rates and growth responses of contemporary spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars from the USA pacific North West. Field Crops Research, 75: 47-52.

Sehgal, A., Kumari, S., Kalpna, B., Shiv, K., Jitendra, K., Vara Prasad, P.V., Kadambot Siddique, H. and Harsh Nayyar, M. 2019. Influence of drought and heat stress, applied independently or in combination during seed development, on qualitative and quantitative aspects of seeds of lentil (*Lens culinaris* Medikus) genotypes, differing in drought sensitivity. Plant Cell and Environment, 42(1): 198-211.

Severino, B.A. 2012. Studies on yield components and seed physiology of castor (*Ricinus communis* L.).

Severino, L.S. 2023. Single-seed selection of fast-germinating genotypes of castor (*Ricinus communis*). Industrial Crops and Products, 194: 116307.

Severino, L.S., Lima, C.L.D., Beltrão, N.E.M., Cardoso, G.D. and Far-ias, V.A. 2005. Comportmentdamamoneira sob encharcamento do solo. EmbrapaAlgodão, Campina Grande, Brasilia, Brazil.

Showler, A.T. and Castro, B.A. 2010. Influence of drought stress on Mexican rice borer (Lepidoptera: Crambidae) oviposition preference in sugarcane. Crop Protection, 28: 722-727.

Silva, S.M.S., Alves, A.N., Ghey, H.R., Beltrão, N.E.M., Severino, L.S. and Soares, F.A.L. 2005. Germination and initial growth of two cultivars of castor bean under saline stress. Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental Supplement, 347-352.

Silva, F.V.D.F., Mendes, B.D.S., Rocha, M.D.S., Brito, J.F.D., Beltrão, N.E.D.M. and Sofiatti, V. 2015. Photosynthetic pigments and gas exchange in castor bean under conditions of above the optimal temperature and high CO2. Acta Scientiarum. Agronomy, 37(3): 331-337.

Singh, C. 2001. Modern techniques of raising field crops. 14th Edition, Oxford and IBH Publishing, Pp. 290-230.

Song, X., Zhou, G., Shi, L., Ahmad, I., Shi, X., Zhu, G. and Jiao, X. 2021. Comparative effects of salinity and drought on seed germination, seedling growth, photosynthetic productivity, pigments content and antioxidant enzymes of castor bean (*Ricinus communis*). Crop and Pasture Science, 72(7): 541-550.

Sortino, O., Cosentino, L. and Sidella, S. 2011. Ricino (*Ricinus communis* L.). In Lo Sviluppo delle Colture Energetiche in Italia, ISBN 9788490225370.

Srivashtav, V., Verma, D., Kansara, R. and Singh, A. 2024. Effect of cadmium toxicity on growth, physiochemical parameters and antioxidant system of castor seedlings. Heliyon, 10(16).

Tadayyon, A., Nikneshan, P. and Pessarakli, M. 2018. Effects of drought stress on concentration of macro-and micro-nutrients in Castor (*Ricinus communis* L.) plant. Journal of plant nutrition, 41(3): 304-310.

Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I.M. and Murphy, A. 2015. Plant physiology and development, 6th Edition. Sinauer Associates.

Takahashi, S. and Badger, M.R. 2011. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. Trends in plant science, 16(1): 53-60.

Tang, L., Sun, M.L., Yang, Z., Qiao, F. and Li, X. 2020. Identification and expression analysis of Metacaspases family genes in banana. Genomics and Applied Biology, 39(1): 191-204.

Tayfa Afshari, H., Mirshekari, B., Hasanzadeh Ghorttapeh, A., Farahvas, F. and Yarnia, M. 2024. Physiological response of castor (*Ricinus communis* L.) to the application of biofertilizers and superabsorbents under water deficit stress conditions. Environmental Stresses in Crop Sciences, 17(2): 209-227.

Tian, H., De Smet, I. and Ding, Z. 2014. Shaping a root system: regulating lateral versus primary root growth. Trends in Plant Science, 19: 426-431.

Tiku, P.E., Gracey, A.Y. and Macartney, A.I. 1996. Cold-induced expression of delta9-desaturase in carp by transcriptional and posttranslational mechanisms. Science, 271: 815-818.

Tombesi, S., Frioni, T., Poni, S. and Palliotti, A. 2018. Effect of water stress "memory" on plant behavior during subsequent drought stress. Environmental and Experimental Botany, 150: 106–114.

Toyomasu, T., Tsuji, H., Yamane, H., Nakayama, M., Yamaguchi, I., Murofushi, N., Takahashi, N. and Inoue, Y. 1993. Light effects on endogenous levels of gibberellins in photoblastic lettuce seeds. Journal of Plant Growth Regulation, 12: 85-90.

Trudgill, D.L., Squire, G.R. and Thompson, K. 2000. A thermal time basis for comparing the germination requirements of some British herbaceous plants. New Phytologist, 145: 107-114.

Trouverie, J., Theveno, C., Rocher, J.P., Sotta, B. and Prioul, J.L. 2003. The role of abscisic acid in the response of a specific vacuolar invertase to water stress in the adult maize leaf. Journal of Experimental Botany, 54: 2177-2186.

Yeboah, A., Lu, J., Gu, S. and Liu, H. 2021. Evaluation of two wild castor (*Ricinus communis* L.) accessions for Cd tolerance in relation to antioxidant systems and lipid peroxidation. Environmental Science and Pollution Research, 28 (39): 5534-55642.

Yeboah, A., Ying, S., Lu, J., Xie, Y., Amoanimaa-Dede, H., Boateng, K.G.A., Chen, M. and Yin, X. 2020. Castor oil (*Ricinus communis*): a review on the chemical composition and physicochemical properties. Food Science and Technology, 41: 399-413.

You, E. 2015. Cloning of tea plant spermidine synthase gene and its expression analysis under low temperature stress. Qingdao Agricultural University.

Youle, R.J. and Huang, A.H.C. 1978. Evidence that the castor allergens are the albumin storage proteins in the protein bodies of castor. Plant Physiology, 61: 1040-1042.

Vigil, E.L. 1970. Cytochemical and developmental changes in microbodies (glyoxysomes) and related organelles of castor bean endosperm. The Journal of Cell Biology, 46: 435-454.

Wang, L.X., Chen, H., Guo, F., Zhang, X., Fan, Z. and Wan, S. 2013. Effects of cadmium on peanut growth and mineral nutrient uptake. Journal of Agro-Environment Science, 32(6): 1106-1110.

Waller, G.R., Gupta, B.R. and Smith, J.D. 1966. Estimation of toxic and hemaglutinating activity of ricin from different varieties of Castor bean. Tech. Bull. 119. Oklahoma - Agricultural Experimental Stations. USA.

Wang, F., Yang, L., Zhao, Y., Zhao, Z., Oh, K. and He, C. 2022. Response of castor seedling roots to combined pollution of cd and zn in soils. Sustainability, 14(17): 10702.

Wang, X., Wu, Y., Sun, M., Wei, X., Huo, H., Yu, L. and Zhang, J. 2022. Dynamic transcriptome profiling revealed key genes and pathways associated with cold stress in castor (*Ricinus communis* L.). Industrial Crops and Products, 178: 114610.

Wang, Y., Xu, Y., Peng, X., Yan, J., Yan, X., Zhou, Z. and Lin, J. 2019. Cotyledon removal decreases salt tolerance during seedling

establishment of Ricinus communis, an oilseed energy crop species. Industrial Crops and Products, 142: 111857.

Wardlaw, I.F., Sofield I. and Cartwright, P.M. 1994. Factors limiting the rate of dry matter accumlation in the grain of wheat grown at high temperature. Australian journal of plant physiology, 7: 387-400.

Weiss, E.A. 2000. Oilseed Crops. 2nd Edition. Blackwell Science, Oxford.

Wong, K.C. and Wu, L.T. 1936. History of Chinese Medicine, being a chronicle of medical happenings in China from ancient times to the present period, 2nd Edition. Shanghai, National Quarantine Service, Pp. 233-234.

Xirong, O., Voorthuysen, T.V., Toorop, P.E. and Henkw, M.H. 2002. Seed vigor, aging and osmopriming affect anion and sugar leakage during imbibitions of maize (*Zea mays* L.) caryopses. International Journal of Plant Sciences, 163(1): 107-112.

Zahoor, R., Dong, H., Abid, M., Zhao, W., Wang, Y. and Zhou, Z. 2017. Potassium fertilizer improves drought stress tolerance in cotton by enhancing photosynthesis and antioxidant capacity. Environmental and Experimental Botany, 137: 73-85.

Zayed, A., Gowthaman, S. and Terry, N. 1998. Phytoaccumulation of toxic trace elements by wetland plants: I. Duckweed (*Lemna minor* L.). Journal of Environment Quality, 27: 715-721.

Zhang, Q.D., Lou, S.Q. and Li, T.Z. 1979. Structure and function of chloroplast membrane. Effects of potassium ions and magnesium ions on absorption spectra and photosystem function of two types of chloroplast membrane. Journal of Integrative Plant Biology, 3: 54-62.

Zhang, G.W., Yang, C.Q., Liu, R.X. and Ni, W.C. 2019. Effects of three phenolic compounds on mitochondrial function and root vigor of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedling roots. Acta Physiol. Plant, 41: 60.

Zhao, Y., Lei, P., Zhao, H., Luo, R., Li, G., Di, J., Wen, L., He, Z., Tan, D., Meng, F. and Huang, F. 2024. Physiological, biochemical, and transcriptomic alterations in Castor (*Ricinus communis* L.) under polyethylene glycol-induced oxidative stress. BMC Plant Biology, 24(1): 973.

Zhao, C., Zhang, H., Song, C., Zhu, J.K. and Shabala, S. 2020. Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity. Innovations. 1: 100017.

Zhou, G., Ma, B.L., Li, J., Feng, C., Lu, J. and Qin, P. 2010. Determining salinity threshold level for castor bean emergence and stand establishment. Crop Science, 50: 2030-2036.

Zhou, J.C., Zhao., W.W., Yin, C.H., Song, J., Wang, B.S., Fan, J.L. and Feng, G. 2014. The role of cotyledons in the establishment of Suaeda

physophora seedlings. Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology, 148: 584-590.

Zhu, J.K. 2016. Abiotic stress signaling and responses in plants. Cell. 167: 313-324.


فصل چهارم
آفتابگردان

۵-۱- کلیات

آفتابگردان با سطح کاشت جهانی ۳۰ میلیون هکتار و عملکرد ۱۹۴۳ کیلوگرم در هکتار (فائو، ۲۰۲۳) یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی- روغنی سازگار به مناطق مختلف دنیا و ازجمله ایران است که بیشتر به منظور تولید روغن کشت می‌شود. بااین‌حال انواع آجیلی و در سال‌های اخیر انواع زینتی آفتابگردان نیز توسعه یافته‌اند. در ایران نخستین بار انواع آجیلی آفتابگردان در سال‌های ابتدایی دهه ۱۲۹۰ به کشور وارد شد و کشت انواع روغنی از سال ۱۳۴۶ آغاز و به سرعت توسعه یافت. بیشترین سطح کشت آفتابگردان در سال ۱۳۷۲ حدود ۱۰۷ هزار هکتار با میانگین عملکرد دانه ۶۹۰ کیلوگرم در هکتار بوده است. در سال ۱۴۰۳ سطح کشت آفتابگردان روغنی ۱۱۲۹۴ هکتار (۶۰۷۰ هکتار آبی با عملکرد ۱۴۲۴ کیلوگرم در هکتار و ۵۲۲۴ هکتار دیم با عملکرد ۸۳۹ کیلوگرم در هکتار) گزارش شده است (بی‌نام، ۱۴۰۴). ایران ازجمله سازگارترین مناطق برای کشت آفتابگردان است. قابلیت کشت بهاره و تابستانه آفتابگردان در مناطق معتدل و مرطوب شمال، سرد و معتدل- سرد و قابلیت کشت پاییزه و زمستانه در مناطق گرمسیر جنوب کشور نشان‌دهنده قابلیت و اهمیت بالای این گیاه در تناوب زراعی مناطق مختلف کشور است و می‌تواند بسته به مناطق مذکور جایگاه ویژه‌ای را برای خود تثبیت نماید. طول دوره رویش کم (حدود ۱۰۰ روز)، تحمل به خشکی نسبی، مصرف آب کمتر در مقایسه با گیاهانی مانند سویا، ذرت، درصد روغن بالا و سازگاری وسیع به مناطق مختلف آب و هوایی ازجمله مزایایی است که اهمیت حفظ آفتابگردان در سبد تولید روغن کشور را توجیه می‌کند.

براساس شواهد تاریخی کشت آفتابگردان حداقل سه هزار سال قبل از میلاد توسط سرخ‌پوستان بومی آمریکای شمالی صورت می‌گرفت (هیزر، ۱۹۵۵). بعد از کشف آمریکا

در سال ۱۵۱۰، بذر آفتابگردان جمع‌آوری شده از نیومکزیکو به اسپانیا منتقل شد. در اواخر قرن ۱۶ تا اوایل قرن ۱۷ میلادی آفتابگردان در ایتالیا، فرانسه و انگلستان و سپس در شرق اروپا در کشورهای آلمان و مجارستان توسعه یافت. در قرن هجده در سال ۱۷۶۹ آفتابگردان به روسیه وارد شد و از سال ۱۷۷۹ برای تهیه روغن مورد استفاده قرار گرفت. کشت آفتابگردان برای تهیه روغن به سرعت در روسیه افزایش یافت به‌طوری‌که به ۹۰۰ هزار هکتار در سال ۱۹۱۵ رسید (سورین، ۱۹۳۵). با توسعه آفتابگردان در روسیه اصلاح آن از سال ۱۹۱۰ آغاز شد. فعالیت‌های اصلاحی متمرکز بر ایجاد ارقام زودرس، پر روغن و مقاومت به پروانه دانه‌خوار آفتابگردان بود. فعالیت محقق روسی پوستویت منجر به افزایش درصد روغن از ۳۳٪ در سال ۱۹۴۰ به ۵۵٪ درصد در سال ۱۹۶۵ شد (فیک و میلر، ۱۹۹۷).

درایران نخستین بار انواع آجیلی آفتابگردان در طی سال‌های ۱۲۹۳ تا ۱۲۹۷ شمسی همزمان با جنگ جهانی اول در مناطقی از آذربایجان (خوی، مشکین شهر و مرند) وارد شد و تا سال ۱۳۰۷ کشت این نوع از آفتابگردان در این منطقه توسعه یافت (غفاری و همکاران، ۲۰۲۰). در سال ۱۳۴۴ کشت انواع روغنی با واردات بذر از شوروی سابق آغاز و در مازندران کشت شد ولی نتایج حاصل رضایت بخش نبود. در سال ۱۳۴۵ بذر آفتابگردان از رومانی وارد و در گرگان و مازندران کشت شد و نتیجه مناسبی حاصل شد. در سال ۱۳۴۶ با شروع فعالیت شرکت توسعه کشت دانه‌های روغنی، زراعت آفتابگردان روغنی با سطح زیر کشت ۱۷۱۹ هکتار و تولید ۱۴۴۷ تن دانه به‌صورت رسمی شروع شد. براساس گزارش‌های موجود سطح کشت آفتابگردان در اوایل دهه ۱۳۷۰ به بیش از ۱۰۷ هزار هکتار افزایش یافت.

۵-۲- گیاه‌شناسی

آفتابگردان زراعی (*Helianthus annuus var macrocarpus* L.) گیاهی یک‌ساله از رده گیاهان گل‌دار، راسته میناسانان، تیره گل ستارگان[1] و جنس هلیانتوس است

1- Astraceae

(فرناندز- لوکانو و همکاران، ۲۰۱۴). جنس هلیانتوس شامل ۱۴ گونه یک‌ساله و ۳۷ گونه چند ساله با سطوح پلوئیدی دیپلوئید، تتراپلوئید و هگزاپلوئید و تعداد کروموزوم پایه ۱۷ است (سلیر، ۲۰۰۷). منشأ آفتابگردان آمریکای شمالی است که بعد از کشف آمریکا در قرن ۱۶ به‌عنوان گیاه زینتی به اروپا معرفی شد و به دنبال افزایش درصد روغن از ۳۰٪ به ۵۰٪ توسط اصلاحگران روس به‌عنوان گیاه روغنی در سراسر دنیا توسعه پیدا کرد. ساقه آفتابگردان اکثرا تک شاخه با قطر ۱۰-۱ و ارتفاع ۵۰ تا ۵۰۰ سانتی‌متر است. برگ‌های ابتدایی متقابل ولی بعدی متناوب بوده و به اشکال نیزه‌ای، تخم‌مرغی، بیضوی، گرد و معمولا قلبی‌شکل با لبه‌های صاف یا دندانه‌دار و با کرک‌داری متنوع ظاهر می‌شوند. گل‌آذین آفتابگردان کاپیتول یا طبق به قطر ۷۵-۶ سانتی‌متر و به اشکال صاف، مقعر، محدب و شیپوری و نامنظم بوده و دارای ۱۰۰۰-۳۰۰ گل است. گل‌های زرد- نارنجی در حلقه خارجی گل‌های شعاعی یا زبانه‌ای یا تسمه‌ای نامیده شده و به‌علت نداشتن پرچم عقیم هستند. گل‌های مرکزی بارور بوده و دارای یک جام گل لوله‌ای مرکب از پنج گلبرگ و پنج پرچم چسبیده به هم هستند. مادگی درون لوله پرچم واقع شده و به کلاله دو شاخه منتهی می‌شود. باز شدن گل از حلقه خارجی به سمت مرکز طبق پیش رفته و در مدت ۷-۵ روز کامل می‌شود. میوه آفتابگردان یا آکن از مغز (دانه حقیقی) و پوسته (پریکارپ) تشکیل شده است. طول آکن از ۶ تا ۲۵ و عرض آن از ۳ تا ۱۳ میلی‌متر متغیر است. آفتابگردان گیاهی دگربارور با سیستم ناسازگاری اسپوروفیتی است و دو نوع نرعقیمی ژنتیکی و سیتوپلاسمی در این گیاه گزارش شده است. گرده‌افشانی آفتابگردان عمدتا توسط حشرات صورت می‌گیرد و به‌علت سنگینی گرده کمتر توسط باد منتقل می‌شود. دارای سیستم ریشه‌ای عمیق و منشعب است. ریشه اصلی تا عمق ۲۷۰-۱۵۰ سانتی‌متر نفوذ می‌کند. حدود ۸۰-۷۰ درصد تراکم عمودی ریشه در عمق ۲۰-۰ سانتی‌متری، ۹۰ درصد آن در عمق صفر تا ۴۰ سانتی‌متری و حداکثر تراکم افقی در ۱۰ تا ۳۰ سانتی‌متری حول محور ریشه اصلی است (انگادی و انتز، ۲۰۰۲).

۵-۳- اکولوژیکی

آفتابگردان یکی از سازگاترین گیاهان به شرایط مختلف آب و هوایی ازجمله نواحی گرم با طول فصل رشد طولانی است (جانستون و همکاران، ۲۰۰۲). در مناطق معتدله دنیا در ارتفاع کمتر از ۱۵۰۰ متر به خوبی رشد می‌کند ولی تا ارتفاع ۲۵۰۰ متر نیز قابل کشت است. حداقل دما برای جوانه‌زنی آفتابگردان ۱۰- ۸ و برای رشد و نمو آن ۲۶-۲۰ درجه سانتی‌گراد است. آفتابگردان گیاهی بی‌تفاوت نسبت به طول روز است ولی در روزهای کوتاه گلدهی آن تسریع می‌شود (رابینسون، ۱۹۷۸). گیاهچه‌های آن یخبندان خفیف اوایل فصل را تحمل می‌کنند اما بعد از مرحله ۶-۴ برگی یخبندان به گیاه صدمه می‌زند (بی‌شاپ و همکاران،۱۹۸۳). دانه آفتابگردان دارای ۴۵-۴۰٪ روغن است که ۹۵-۸۵٪ آن را اسیدهای چرب غیراشباع ازجمله لینولئیک‌اسید و اولئیک تشکیل می‌دهند (فرانچیس، ۱۹۹۶).

۵-٤- فیزیولوژی

جوانه‌زنی و ظهور سریع گیاهچه جهت تأمین پوشش گیاهی مناسب ضروری است. هرچه طول دوره استقرار محصول بیشتر باشد، خطر از بین رفتن گیاهچه به‌دلیل عوامل مختلف محیطی (مانند آسیب آفات یا بیماری‌ها) بیشتر می‌شود. محیط (شامل رطوبت و دمای خاک) و مدیریت زراعی (مانند آماده‌سازی بستر بذر) همراه با برخی از عوامل مرتبط با بذر (مانند قوه نامیه بذر، قدرت جوانه‌زنی و بنیه آن) بر جوانه‌زنی بذر و ظهور گیاهچه های آفتابگردان تأثیر می‌گذارد. ترکیب بذر تا حدی بر توانایی آن در جوانه‌زنی در شرایط مختلف محیطی تأثیرگذار است. بنابراین، برای دستیابی به زراعت مطلوب، لازم است ضمن اطمینان از تأمین آب، تاریخ کاشت باتوجه به دمای خاک انتخاب و کشت بذر در بستر مناسب صورت گیرد.

عملکرد اصلی برگ‌ها جذب تابش خورشیدی و دی‌اکسیدکربن هوای مورد نیاز برای فرایند فتوسنتز است. در شرایط بدون محدودیت آب و مواد معدنی، سرعت ظهور، ظهور و گسترش برگ تا حد زیادی به دما بستگی دارد. دمای پایه در طی فصل زراعی برای

گسترش برگ آفتابگردان حدود ۵ درجه سانتی‌گراد است (گرانیر و تاردیو، ۱۹۹۸). ریشه‌ها مسئول جذب آب و مواد مغذی هستند. ساختار سیستم ریشه در مراحل اولیه رشد تعیین می‌شود و دمای خاک بر سرعت ظهور و طویل شدن ریشه‌ها در مراحل اولیه تأثیر می‌گذارد (آگویرزابال و همکاران، ۱۹۹۶). میزان رشد سیستم ریشه آفتابگردان حساسیت بالایی به استحکام خاک دارد، بنابراین آماده‌سازی نامناسب خاک می‌تواند بر جذب آب و مواد مغذی معدنی در مراحل بعدی چرخه محصول تأثیر بگذارد. نتایج یک پژوهش نشان داد که محلول‌پاشی عناصر روی و آهن روی آفتابگردان روغنی باعث افزایش معنی‌دار عوامل آنتی‌اکسیدان گردید (ابراهیمیان و همکاران، ۲۰۱۰). این عوامل در کاهش اثرات تنش روی عملکرد گیاه در محیط‌های مواجه با تنش‌های محیطی، موثر می‌باشند.

اجزای اکوفیزیولوژیکی برای درک تغییرات عملکرد به‌منظور مدیریت مناسب مزرعه و بهبود راندمان ژنتیکی مفید هستند. دو منبع انرژی: تابش خورشیدی و آب برای تولید زیست‌توده استفاده می‌شود. در مورد تابش خورشیدی، عملکرد، به‌عنوان وزن کل دانه (Y)، تابعی از تابش خورشیدی دریافتی (IR)، راندمان استفاده از تابش (RUE) و شاخص برداشت (HI) تعریف شده است (مونتیث، ۱۹۷۷) که به شرح معادله ۱ می‌باشد:

$$Y=IR \times RUE \times HI \qquad \text{(معادله ۱)}$$

کارآیی مصرف نور (RUE) به‌عنوان زیست‌توده تولیدی به ازای واحد کل تابش خورشیدی یا تابش فعال فتوسنتزی (PAR) جذب شده توسط تاج پوشش تعریف می‌شود (سینکلر و ماچو، ۱۹۹۹) و شاخص برداشت نسبت عملکرد دانه به ماده خشک اندام هوایی است.

تابش خورشیدی جذب‌شده از طریق قانون لامبرت- بیر مدل‌سازی می‌شود. خاموشی نور در یک سایبان به‌عنوان تابعی از دو پارامتر (۱) شاخص سطح برگ و (۲) ضریب خاموشی (k) توصیف می‌شود. ضریب خاموشی می‌تواند بسته به گونه و معماری گیاه متفاوت باشدو k پایین‌تر با برگ‌های راست‌تر مرتبط است (مونسی و همکاران، ۲۰۰۵) که

می‌توانند نور را به‌طور مؤثرتری در لایه‌های سطح برگ در داخل سایبان توزیع کنند. رابطه بین این متغیرها را می‌توان به‌صورت معادله۲ بیان کرد:

$$IR = 1 - e^{-kLAI} \qquad \text{(معادله ۲)}$$

در مورد رطوبت پاسیورا (۱۹۷۷) پیشنهاد کرد که Y در شرایط محدودیت آب با مصرف آب (WU)، راندمان مصرف آب فصلی (WUE) و شاخص برداشت (HI) مرتبط است (معادله۳):

$$Y = WU \times WUE \times HI \qquad \text{(معادله ۳)}$$

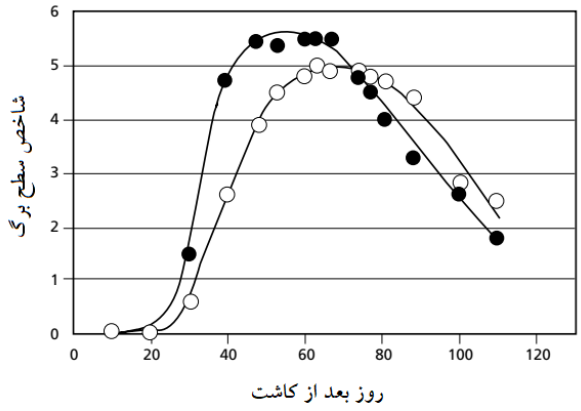
از راندمان مصرف آب برای توصیف نسبت زیست‌توده به تعرق استفاده می‌شود و عملکرد را با تبخیر و تعرق مرتبط می‌کند. این اجزا مستقل از یکدیگر هستند، بنابراین افزایش هر یک از آن‌ها باعث افزایش عملکرد می‌شود.

کارآیی مصرف نور تا حد زیادی با شاخص سطح برگ مرتبط است. شاخص سطح برگ نتیجه تعامل بین پویایی ظهور، گسترش و پیری برگ است و با مرحله رشد و شرایط محیطی تغییر می‌کند و در طول مراحل رویشی با ظهور و گسترش برگ‌ها افزایش می‌یابد و در مراحل زایشی (عمدتاً پس از خاتمه گلدهی) به‌دلیل پیری برگ‌ها کاهش می‌یابد. دما مستقیماً از طریق تأثیر بر فنولوژی محصول و سرعت رشد برگ، بر شاخص سطح برگ و سرعت رشد محصول تأثیر می‌گذارد. تعداد برگ‌ها یک صفت ژنتیکی ثابت است و کمی تحت تأثیر عوامل محیطی قرار می‌گیرد. سرعت شروع و ظهور برگ به دما بستگی دارد. مدت زمان مرحله رشد رویشی، که در طی آن برگ‌ها شروع می‌شوند، نیز به دما بستگی دارد و با افزایش آن کاهش می‌یابد. مدت زمان مرحله رشد رویشی نیز به دوره نوری بستگی دارد اما واکنش آن به خوبی شناخته نشده است و منابع در مورد این نکته متناقض هستند (هال، ۲۰۰۱).

سرعت رشد فیتومرها (واحد رشد رویشی شامل یک برگ و گره فرعی آن، میانگره، ریشه‌های گره‌ای و جوانه پنجه در ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد- روز نخست پس از شروع برگ‌دهی (دمای پایه ۴/۸ درجه سانتی‌گراد) بالا است (دوزیو و همکاران، ۲۰۰۳). این

مرحله معمولاً با یک مرحله نمایی دوم دنبال می‌شود که شامل گسترش برگ است. با گذشت زمان، مدت زمان بین ظهور هر فیتومرها، که در واحد زمان حرارتی بیان می‌شود، افزایش می‌یابد. گسترش برگ تحت تأثیر کمبود آب و مواد مغذی قرار می‌گیرد. کمبود آب با کاهش سرعت گسترش برگ (بین ۴۴ تا ۶۷ درصد) و افزایش مدت زمان رشد (بین ۲ تا ۲۶ درصد)، رشد برگ را تغییر می‌دهد. این عامل بر شاخص سطح برگ تأثیر می‌گذارد؛ بنابراین، برکارآیی مصرف نور نیز مؤثر است. همچنین با تأثیر بر مصرف آب بر عملکرد نهایی حاصل از آن تأثیر می‌گذارد. کمبود مواد مغذی، مانند کمبود نیتروژن، سطح برگ را به‌طور قابل توجهی کاهش می‌دهد، اما در مقایسه با کمبود آب، تأثیر کمی بر سرعت گسترش برگ دارد (تارپانی و هال، ۲۰۰۱).

مدیریت محصول نیز بر شاخص سطح برگ تأثیر می‌گذارد (شکل ۱-۵). به‌عنوان مثال، تراکم بالا، شاخص سطح برگ را افزایش می‌دهد و اغلب مدت زمان سطح برگ فتوسنتزی فعال را در مرحله پس از گلدهی کاهش می‌دهد (آگویرزابال و همکاران، ۱۹۹۶). در آفتابگردان با برگ‌های افقی، شاخص سطح برگ بحرانی (زمانی که تاج پوشش ۹۵ درصد از تابش خورشیدی را دریافت می‌کند) کمتر (۲/۵تا ۳) از محصولات با برگ عمودی مانند ذرت (۴/۵تا۵) است، زیرا ثابت k بالاتر است. همچنین، مدیریت محصول می‌تواند زمان رسیدن به سطح برگ بحرانی را تعیین کند.

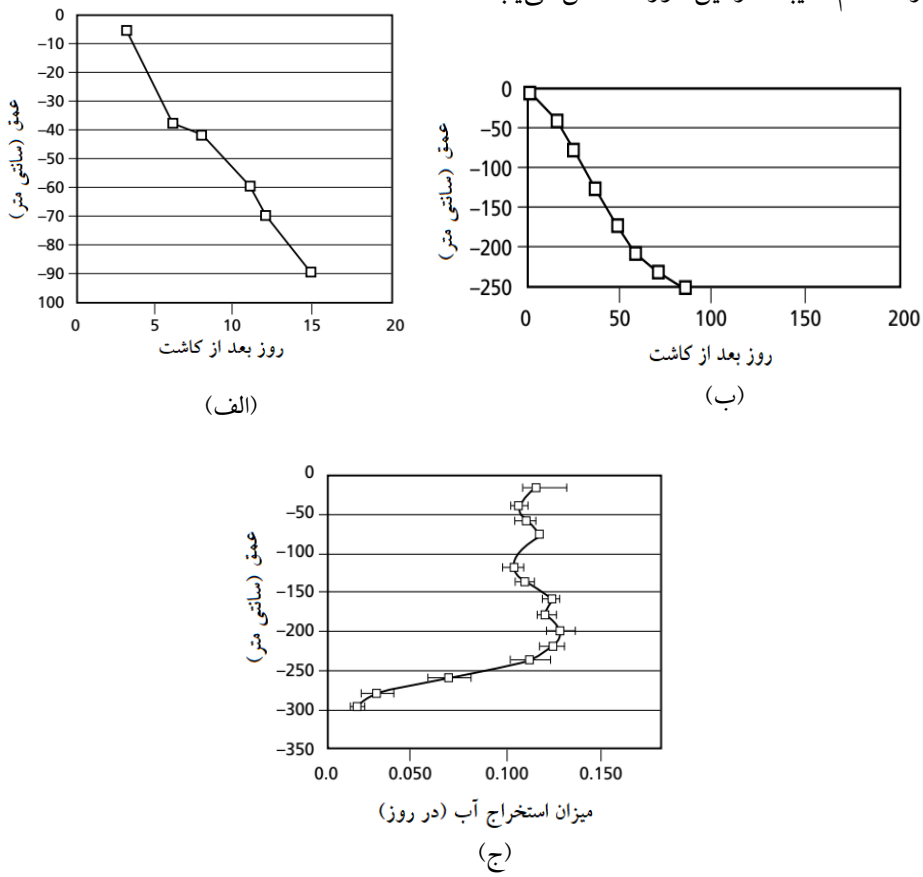


شکل ۵-۱- شاخص برداشت آفتابگردان در طی زمان‌های بعد از کاشت

کارآیی مصرف تابش در مراحل مختلف رشد آفتابگردان متفاوت است و در طول مرحله رشد رویشی به‌دلیل کارآیی بالای تثبیت دی‌اکسید کربن بالا است. کارآیی مصرف تابش در طول مرحله زایشی به شدت کاهش می‌یابد زیرا (۱) ترکیب شیمیایی ماده خشک سنتز شده تغییر می‌کند (سنتز لیپیدهای دانه به هزینه انرژی بالاتری نسبت به کربوهیدرات‌ها یا سنتز پروتئین نیاز دارد)، (۲) پیری برگ افزایش می‌یابد، بنابراین کارآیی فتوسنتز برگ کاهش می‌یابد) و (۳) تابش جذب شده توسط لایه‌های پایینی برگ کم است. این امر دلیل پایین بودن k گونه‌های با برگ‌های افقی است که منجر به دریافت نور کم در لایه‌های پایینی سطح سایبان می‌شود (تارپانی و همکاران، ۱۹۹۲). شاخص برداشت در آفتابگردان در مقایسه با سایر محصولات مانند ذرت کاملاً پایدار است. شاخص برداشت در نتیجه تنش‌های محیطی اعمال شده از مراحل اولیه تا رسیدگی فیزیولوژیک، کمی تغییر می‌کند. مزرعه آفتابگردان که کمی قبل از گلدهی تحت تأثیر یک دوره تنش قرار می‌گیرند، اغلب به قیمت از دست رفتن اندام‌های رویشی، طبق تقویت می‌شود و در محصولاتی که در طول گلدهی یا پر شدن دانه تحت تأثیر تنش‌های محیطی قرار می‌گیرند، کاهش شاخص برداشت عمدتاً به‌دلیل کاهش تعداد یا وزن دانه اتفاق می‌افتد (صادقی بختوری و همکاران، ۱۳۹۷).

آفتابگردان می‌تواند یک سیستم ریشه عمیق ایجاد کند. رشد سیستم ریشه آفتابگردان در مقایسه با رشد برگ سریع‌تر است. هنگامی که مقاومت خاک در برابر رشد ریشه کم باشد (به‌عنوان مثال، در خاک دست خورده)، سرعت طویل شدن ریشه اصلی می‌تواند به ۱۲ سانتی‌متر در روز برسد در خاک دست نخورده، سیستم ریشه می‌تواند به سرعت به رشد۳ سانتی‌متر در روز برسد. علاوه‌بر این، تحت شرایط غیرمحدودکننده، ریشه‌ها می‌توانند برای استخراج آب به عمقی بیش از ۳ متر برسند (شکل ۲-۵). جذب آب و مواد مغذی بیشتر با معماری سیستم ریشه (تعداد، طول و موقعیت هر محور ریشه) مرتبط است تا با طول کل ریشه. ازآنجایی‌که ساختار ریشه در اوایل چرخه رشد گیاه مشخص می‌شود، شخم ضعیف خاک، می‌تواند بر جذب آب و مواد مغذی گیاه در مراحل بعدی چرخه

تـأثیر بگـذارد (آگویرزابـال و همکـاران، ۱۹۹۶). در شـرایط مناسـب دسترسـی بـه آب در خاک، آفتابگردان به‌دلیل مصرف بالای آب در مرحله رشد رویشی و نرخ رشـد پـایین در مرحله زایشی، کارآیی مصرف آب پایینی دارد. مصرف بالای آب در مرحله رشد رویشی نتیجه افزایش سریع IR (به‌دلیل افزایش سـریع LAI) و مقاومـت کـم گیـاه آفتـابگردان در برابر جریان آب از خاک به جو است. راندمان مصرف آب در مراحل زایشی بـه‌دلیل نـرخ رشد کم سایبان در این دوره کاهش می‌یابد.



شکل ۲-۵- (الف) طول ریشه اولیه به‌عنوان تابعی از زمان پس از کاشت در ۱۵ روز اول ، (ب) طول سیستم ریشه آفتابگردان به‌عنوان تابعی از زمان از کاشت در طول دوره رویشی، (ج) و ظرفیت استخراج آب سیستم ریشه. گیاهان تحت هیچ شرایط محدودکننده‌ای رشد نکردند

۵-۵- تنش کمبود آب

خشکی اصلی‌ترین تنش غیرزیستی در یک سوم اراضی دنیا و یک چهارم اراضی قابل آبیاری است. با پدیده گرم شدن کره زمین اثرات خشکی در آینده بیشتر نیز خواهد شد. پیش‌بینی می‌شود تا سال ۲۰۵۰ خشکی به همراه شوری در بیش از ۵۰٪ اراضی زراعی دنیا عامل اصلی محدودکننده تولیدات کشاورزی خواهد شد (اشرف و وو، ۱۹۹۴). در ایران ۵۰٪ از ۱۳/۲ میلیون هکتار اراضی زراعی به‌صورت دیم کشت می‌شود (بی‌نام، ۱۴۰۴) که نشان از غالبیت خشکی در بخش بزرگی از اراضی زراعی دارد. آفتابگردان یکی از منابع اصلی تأمین روغن گیاهی در دنیا و ایران است. علیرغم تحمل نسبی این گیاه در برابر خشکی، کمبود آب یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده کشت آفتابگردان در ایران و دنیا است (صادقی بختوری و همکاران، ۱۳۹۷). در سال‌های اخیر با افزایش محدودیت آبی کشت آفتابگردان بیشتر به سمت اراضی دیم گسترش یافته است و افزایش تولید آفتابگردان مستلزم تهیه ارقامی سازگار برای شرایط خشک و نیمه‌خشک است. برنامه‌های اصلاحی آفتابگردان عمدتا در جهت افزایش عملکرد اقتصادی است و برای اصلاح ارقام متحمل به خشکی بهره‌برداری از مکانیسم‌های سازگاری طبیعی گیاه به شرایط تنش خشکی لازم است. تحقیقات بنیادی زیادی در زمینه درک پاسخ‌های فیزیولوژیک و مولکولی گیاهان در برابر تنش خشکی انجام شده است، بااین‌حال هنوز شکاف بزرگی بین عملکرد در شرایط آبیاری مطلوب و محدود وجود دارد. کاهش این شکاف و افزایش پایداری عملکرد در شرایط مختلف تنش اهمیت زیادی به لحاظ تأمین غذای نسل آینده به خصوص در زمینه روغن خوراکی دارد.

تنش خشکی به‌صورت عدم توانایی گیاه برای جبران نیاز تبخیر و تعرق نیز بیان شده است (بلوم، ۱۹۸۸). به‌عبارت دیگر تنش خشکی هنگامی در گیاه رخ می‌دهد که میزان تبخیر از میزان جذب آب بیشتر باشد (بری، ۱۹۹۷). از نظر کشاورزی خشکی زمانی است که کمبود منابع آبی باعث خسارت به عملکرد می‌شود. از نظر فیزیولوژیکی خشکی زمانی اتفاق می‌افتدکه به‌دلیل پتانسیل اسمزی کم خاک در اثر وجود نمک‌ها گیاه قادر به جذب

آب نباشد. خشکی می‌تواند موقت یا دائم باشد. در خشکی موقت به‌دلیل وزش باد یا دمای بالا سرعت جذب آب از ریشه در مقایسه با تلفات آن در اثر تعرق کمتر بوده و برگ‌ها به‌صورت موقت پژمرده می‌شوند. درصورتی‌که پژمردگی دائم در اثر مسدود شدن بافت‌های آوندی توسط میکرو ارگانیسم‌ها و به‌دلیل خشکی بلند مدت ناشی می‌شود (رئوف، ۲۰۰۸).

عملکرد هر گیاه زراعی یک خصوصیت پیچیده و تابع اثرات محیطی و ژنتیکی است. عملکرد آفتابگردان در شرایط تنش در مرحله رشد رویشی یا دانه‌بندی کاهش می‌یابد. شدت کاهش عملکرد در پاسخ به تنش خشکی به مرحله رشد گیاه، شدت خشکسالی و توانایی تحمل به خشکی ژنوتیپ‌ها بستگی دارد. میزان مصرف آب در زراعت آفتابگردان بسته به مناطق مختلف در محدوده ۲۰۰ الی ۹۰۰ میلی‌مترگزارش شده است که ناشی از تفاوت در میزان تبخیر و تعرق در نواحی مختلف کشت آفتابگردان است (آنگر، ۱۹۹۰). برآوردهای متوسط دلالت بر مصرف حدود ۵۶۰ میلی‌متر آب توسط آفتابگردان در شرایط مطلوب دارد (راجرز، ۱۹۹۰). بر طبق گزارش پاتال و سینگ (۱۹۸۳) عملکرد آفتابگردان زمانی حداکثر است که رطوبت خاک بیش از ۰/۸-۰/۷ رطوبت قابل دسترس حفظ شود. مشخص شده است که مقدار و توزیع رطوبت تأثیر معنی‌داری بر عملکرد آفتابگردان به جای می‌گذارد (ردی و همکاران، ۲۰۰۳).

توانایی آفتابگردان برای استخراج رطوبت از عمق‌های زیاد خاک امکان تولید این محصول در شرایط کم باران را فراهم کرده است. آفتابگردان نسبتا متحمل به خشکی است، بااین‌حال عملکرد آن تا حد زیادی تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد (پاساد و دیپنبروک، ۱۹۹۰). برگ‌های جوان آفتابگردان در مقایسه با برگ‌های مسن حساسیت زیادتری به تنش خشکی دارند (سچین و همکاران، ۲۰۱۰). الیزوندو (۱۹۹۱) پرمحصولی آفتابگردان در شرایط تنش خشکی را با صفات رشد سریع فنولوژیکی همراه با دوره رشد طولانی، ساقه‌های ضخیم در زمان گرده‌افشانی و قابلیت بالای انتقال مواد فتوسنتزی به دانه مرتبط دانسته و دسترسی به این حالت را از طریق بیوماس بالا در زمان رسیدگی، ارتفاع و

قطر طبق زیاد امکان‌پذیر دانسته است. کاهش ارزش خصوصیات مورفولوژیکی مانند ارتفاع بوته، قطر طبق و ساقه، تعداد دانه در طبق، وزن دانه و عملکرد دانه آفتابگردان در شرایط تنش خشکی در بررسی‌های مختلف گزارش شده است (حسین و همکاران، ۲۰۱۰). مهم‌ترین تأثیر خشکی کاهش میزان رشد آفتابگردان است که در خصوصیات مورفولوژیکی آن مانند ارتفاع بوته منعکس می‌شود. تنش خشکی پتانسیل آب سلول‌های ساقه را به کمتر از سطح لازم برای طویل شدن آن‌ها تقلیل می‌دهد در نتیجه فاصله میانگره‌ها و ارتفاع بوته کاهش می‌یابد (نظامی و همکاران، ۲۰۰۸).

در اثر تنش خشکی میزان رطوبت نسبی(RWC)[1] برگ آفتابگردان کاهش می‌یابد (اونیایار و همکاران، ۲۰۰۴؛ حسین و همکاران،۲۰۱۰). نظرلی و زردشتی(۲۰۱۰) کاهش RWC برگ آفتابگردان از ۸۴٪ به ۵۰٪ در شرایط آبیاری محدود را گزارش کردند. پورمحمد کیانی و همکاران (۲۰۰۷) RWC را در محدوده ۹۲-۸۰ برای شرایط آبیاری مطلوب و ۸۱-۶۰ برای شرایط تنش خشکی در لاین‌های نوترکیب آفتابگردان ذکر کردند. با کاهش RWC و پتانسیل آب برگ (LWP)[2] ظرفیت فتوسنتزی آفتابگردان کاهش می‌یابد. ارقام مختلف آفتابگردان استراتژی‌های متفاوتی برای حفظ فشار آماس مثبت دارند. به‌عنوان مثال در ارقام استاندارد توانایی استخراج آب از خاک و به دنبال آن تنظیم اسمزی و تنظیم روزنه و در کولتیوارهای پاکوتاه تنظیم اسمزی و روزنه برای حفظ پتانسیل آب برگ مهم است (انگادی و انتز، ۲۰۰۲). براساس نتایج رئوف و همکاران (۲۰۰۹) لاین‌های متحمل آفتابگردان در مقایسه با لاین‌های حساس از پتانسیل اسمزی کمتری (منفی‌تری) در شرایط تنش خشکی برخوردار بودند. همچنین لاین‌های متحمل تنظیم اسمزی بالاتری داشتند. مورای و همکاران (۲۰۰۰) کاهش پتانسیل اسمزی را مرتبط با کاهش پتانسیل آب برگ دانستند. آن‌ها گیاهان متحمل آفتابگردان را با خصوصیاتی مانند تأخیر در بسته شدن روزنه همراه با حفظ فرایندهای فتوشیمیایی در پتانسیل آب کم

1- Relative Water Content
2- Leaf Water Potential

تعریف کردند. جونز و ترنر (۱۹۸۰) گزارش کردند که آفتابگردان‌های پیش تیمار شده با خشکی در مقایسه با گیاهان پیش تیمار نشده حتی ۷ روز بعد از آبیاری مجدد پتانسیل اسمزی بالاتر داشتند. ارزش تنظیم اسمزی در حفظ عملکرد آفتابگردان نیز در شرایط تنش خشکی ثابت شده است و این به خاطر نقش آن در حفظ تورم سلولی است (رئوف، ۲۰۰۸). براساس نتایج چیمنتی و همکاران (۲۰۰۲) در شرایط تنش خشکی قبل از گلدهی تنظیم اسمزی از طریق کمک به استخراج رطوبت بیشتر خاک نقش مهمی در حفظ عملکرد ژنوتیپ‌های مشابه آفتابگردان داشته است. ژنوتیپ‌های آفتابگردان با تنظیم اسمزی بالا در طی دوره تنش خشکی توانستند حدود دو برابر (۱۱۷ میلی‌متر) رطوبت بیشتری را از خاک جذب کنند و با داشتن بیوماس هوایی بالا و شاخص برداشت بیشتر حدود ۳۰٪ عملکرد بیشتری را تولید کردند. به‌غیر از تعداد دانه، اندازه دانه نیز از تنظیم اسمزی تا حد زیادی متأثر شد. آن‌ها نتیجه گرفتند که تنظیم اسمزی معیار خوبی برای تحمل به خشکی آفتابگردان است و بر لزوم شناسایی نشانگر برای شناسایی ارقام با تنظیم اسمزی بالا تأکید کردند. تنظیم اسمزی و حفظ فشار اسمزی مستقیما به هم مربوط نیستند. تغییر در میزان الاستیسیته دیواره سلولی و اجزای آب آپوپلاستی و سیمپلاستی نیز می‌تواند در حفظ فشار اسمزی موثر باشند. در برخی از ژنوتیپ‌های آفتابگردان سازگاری به خشکی همراه با تبادل آب آپوپلاستی و سیمپلاستی همراه بوده است (تایری و جرویس، ۱۹۸۲). مورای و همکاران (۲۰۰۰) با تأیید این مطلب اعلام کردند که در آفتابگردان حفظ فشار اسمزی در پتانسیل کم آب که مناسب فرایندهای فتوسنتزی است نه تنها به تنظیم اسمزی وابسته است بلکه به اثرات متقابل بین روابط آبی نیز مرتبط است. لذا تنوع در میزان آب آپوپلاستی و الاستیسیته سلول می‌تواند اثرات تنظیم اسمزی بر فشار اسمزی را بی اثر کند. لذا بهتر است تحمل به خشکی درون سلولی براساس حفظ فشار اسمزی در RWC کم که بتواند کارکرد کلروپلاست در طی تنش را حفظ کند تعریف شود (گوپتا و برکویتز، ۱۹۸۷).

مولکول‌های مختلفی به‌عنوان نمک‌های سازگاری مطرح هستند ولی بررسی‌ها نشان داده است که پرولین مهم‌ترین آن‌ها در آفتابگردان است (سچین و همکاران، ۲۰۱۰). در شرایط تنش، تجمع اسیدآمینه پرولین افزایش می‌یابد (اونجل و همکاران، ۲۰۰۰). احتمالا پرولین در کاهش پتانسیل اسمزی نقش ندارد بلکه آنزیم‌ها را در مقابل پسابیدگی و تجمع نمک محافظت می‌کند (توماس،۱۹۹۰). اونیایار و همکاران (۲۰۰۴) نیز اعلام کردند که در شرایط تنش میزان آبسیزیک‌اسید و پرولین در آفتابگردان افزایش و RWC کاهش می‌یابد و رابطه نزدیکی بین تغییرات میزان پرولین و RWC وجود دارد.

تنش خشکی باعث کاهش فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق در برگ‌های جوان و بالغ آفتابگردان می‌شود ولی میزان کاهش بستگی به سن برگ دارد (سچین و همکاران، ۲۰۱۰). کاهش فتوسنتز در اثر تنش خشکی غالبا به بسته شدن روزنه بستگی دارد بااین‌حال عوامل غیرروزنه‌ای نیز می‌توانند فتوسنتز را تحت تأثیر قرار دهند. هیراساوا و همکاران (۱۹۹۵) نشان دادند که با کاهش پتانسیل آب برگ هدایت روزنه‌ای کاهش می‌یابد درحالی‌که ظرفیت فتوسنتزی برگ تغییر نمی‌کند ولی با کاهش بیشتر پتانسیل آب برگ ظرفیت فتوسنتزی هم هرچند به مقدار کمتر از هدایت روزنه‌ای کاهش می‌یابد لذا نتیجه گرفتند که در آفتابگردان در شرایط کمبود آب محدودیت‌های روزنه‌ای مقدم بر محدودیت‌های غیرروزنه‌ای است. براساس نتایج کوکس و جولیف (۱۹۸۷) میزان تبادل کربن و هدایت روزنه‌ای با کاهش پتانسیل آب برگ آفتابگردان کاهش یافت که بیانگر نقش اصلی محدودیت روزنه‌ای در کاهش فتوسنتز در شرایط تنش خشکی بود، بااین‌حال ماتیوس و بویر (۱۹۸۴) نشان دادند که کاهش فعالیت کلروپلاستی در مقایسه با بسته شدن روزنه نقش بیشتری در کاهش فتوسنتز در شرایط کمبود رطوبت دارد. آن‌ها نشان دادند که علیرغم کاهش هدایت برگ و فتوسنتز در شرایط تنش خشکی، بسته شدن روزنه کاهش غلظت بین سلولی دی‌اکسید کربن را در پی نداشت و لذا نتیجه گرفتند که کاهش فتوسنتز بواسطه فرایندهایی در سطح کلروپلاست صورت می‌گیرد. به نظر وایز و همکاران (۱۹۹۰) کاهش پتانسیل آب برگ می‌تواند بر بیوشیمی کلروپلاست تأثیر گذاشته و نقش

بیشتری از محدودیت روزنه‌ای داشته باشد. آن‌ها دریافتند که در آفتابگردان کاهش فتوسنتز در شرایط تنش خشکی نوعی پاسخ سازگاری است و نمایانگر کاهش تقاضا برای دی‌اکسید کربن و هماهنگ با ضرورت حفظ رطوبت در شرایط تنش خشکی است. این امر منجر به محدودیت متعادل فتوسنتز می‌شود که از هر دو نوع عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای متأثر می‌شود.

۵-۵-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

بررسی‌ها در زمینه اعمال تنش خشکی در مرحله جوانه‌زنی و سبز شدن (تا ۸ روز بعد از کاشت) بر روی دو لاین حساس و متحمل آفتابگردان نشان داده است که ۶ روز بعد از قطع آبیاری ریشه آفتابگردان بیش از سایر اجزا یعنی هیپوکوتیل، برگ و ساقه از تنش خشکی متأثر می‌شود. بررسی الگوی تغییرات بیان پروتئین در دو لاین حساس و متحمل با استفاده از الکتروفورز دو بعدی نشان داد که در لاین حساس ۸۱٪ ولی در لاین متحمل ۵۲٪ پروتئین‌های شناسایی شده کاهش بیان داشتند. کاهش سطح پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز و متابولیسم (فسفو گلیسرات موتاز غیر وابسته به۳،۲- بیس فسفوگلیسرات و مالات دهیدروژناز) در هر دو لاین حساس و متحمل حاکی از وجود یک استراتژی عمومی برای کاهش سوخت و ساز سلولی و در جهت سازگاری آفتابگردان در مقابله با خشکی بود. در این بررسی حفظ وضعیت رطوبتی مناسب از طریق تغییرات مورفو- فیزیولوژیکی با حفظ متابولیسم سلولی طبیعی و تغییرات پروتئین‌های درگیر در متابولیسم انرژی و دفاع ضد اکسیدان از مهم‌ترین عوامل ایجاد سازگاری و تحمل آفتابگردان در برابر تنش خشکی شناسایی شدند (غفاری و همکاران، ۲۰۱۳).

۵-۵-۲- مرحله رشد رویشی

تنش در مرحله گیاهچه‌ای منجر به هدایت ذخایر غذایی به سمت توسعه ریشه می‌شود تا امکان استخراج رطوبت از عمق‌های زیاد عملی شود. این تغییر مقصد به اقتضای شرایط و به ضرر رشد شاخه اما رشد بیشتر ریشه صورت می‌گیرد. بااین‌حال پاسخ گیاهان بالغ بسته به ژنوتیپ متفاوت بوده است. سطح برگ، اندازه شاخه و تجمع ماده خشک

گیاهچه‌های آفتابگردان در اثر تنش خشکی کاهش یافته و منجر به افزایش نسبت ریشه به شاخه می‌شود. این امر نشان می‌دهد که برای گیاه جوان، بقا در درجه اول اولویت است و به‌عنوان مقصد اصلی تعیین می‌شود. درحالی‌که در مراحل نهایی رویشی پاسخ متمایزی نسبت به تنش خشکی در ژنوتیپ‌های مختلف دیده می‌شود که نشان می‌دهد برای گیاهان بالغ مقصد اصلی عملکرد است. هر چند تولید ماده خشک آفتابگردان در اثر تنش خشکی کاهش می‌یابد ولی به نظر می‌رسد برگ‌ها و شاخه‌ها در مقایسه با ریشه بیشتر از خشکی متأثر می‌شوند (پتکو و همکاران، ۲۰۰۱). این امر دلیلی برای افزایش نسبت ریشه به شاخه به شمار می‌رود. در واقع افزایش این نسبت تظاهر کلی سازگاری به خشکی به شمار می‌رود (بلوم، ۱۹۸۸).

تنش خشکی در مرحله رشد رویشی عمکرد نهایی بیولوژیکی و اقتصادی را تحت تأثیر قرار داده و باعث کاهش ارتفاع بوته، قطر ساقه، تعداد برگ و سطح برگ و افزایش طول ریشه به بهای کاهش ماده خشک اندام هوایی می‌شود. این امر افزایش نسبت ریشه به شاخه را در پی دارد (تورهان و باصر، ۲۰۰۴). با افزایش محدودیت روزنه‌ای در اثر تنش خشکی به منظور جلوگیری از تلفات آب، شاخص سطح برگ آفتابگردان و در نتیجه انتقال اسیمیلات‌ها از برگ کاهش می‌یابد (نیکو و همکاران، ۱۹۹۶). کاهش بیوماس رویشی منجر به کاهش سطح کانوپی و کاهش کارآیی استفاده از تشعشعات نوری و فعالیت‌های فتوسنتزی می‌شود (جرم و همکاران، ۲۰۰۵). این امر کاهش اسیمیلات‌های فتوسنتزی در مرحله زایشی را به دنبال خواهد داشت که در نتیجه آن قطر طبق نیز کاهش خواهد یافت. کاهش قطر طبق نیز به نوبه خود باعث کاهش تعداد دانه در طبق می‌شود (رئوف و صداقت، ۲۰۰۷). تنش در مرحله رشد رویشی می‌تواند ۲۵-۱۵٪ کاهش عملکرد را در پی داشته باشد.

ماهیت تحمل به خشکی آفتابگردان به‌علت سیستم ریشه‌ای آن است که می‌تواند رطوبت خاک را حتی از اعماق ۳ متری جذب کند (جونز و جانسون، ۱۹۸۳). به‌دلیل سیستم ریشه‌ای گسترده، کشت آفتابگردان در شرایط دیم رایج‌تر است (بلیمی و

همکاران، ۱۹۹۷). کونور و سدرس (۱۹۹۲) اعلام کردند که آفتابگردان با سیستم ریشه‌ای عمیق و گسترده می‌تواند آب را از عمق ۲۷۰ سانتی‌متری جذب کند. سرعت رشد ریشه و عمق آن از عوامل موثر برای استفاده موثر از رطوبت ذخیره شده خاک و اجتناب از خشکی آفتابگردان است. استون و همکاران (۲۰۰۱) با ذکر متوسط ۲۴۹ سانتی‌متر برای طول ریشه آفتابگردان، حداکثر افزایش طول ریشه در فاصله ۲۰ تا ۶۰ روز بعد از سبز شدن (تا گلدهی) را ۴۱ میلی‌متر و در فاصله ۶۰ تا ۹۰ روز (بعد از گلدهی) ۶ میلی‌متر در روز گزارش کردند. آن‌ها اعلام کردند که افزایش سریع عمق ریشه به تحمل خشکی آفتابگردان کمک می‌کند. براساس آزمایش‌های مختلف مشخص شده است که افزایش طول ریشه و نسبت ریشه به شاخه و کاهش طول ریشه‌های جانبی یک پاسخ سازگاری به تنش خشکی است (رئوف و صداقت، ۲۰۰۸). داندریا و همکاران (۱۹۹۵) گزارش کردند که توانایی آفتابگردان برای استخراج آب از اعماق خاک زمانی‌که تنش خشکی در مراحل اولیه رویشی اتفاق افتد به واسطه ریشه‌های عمیق امکان پذیر می‌شود.

۵-۵-۳- مرحله گل‌دهی

شروع گلدهی و گرده‌افشانی مراحل مهم رشد هستند که عملکرد دانه را تعیین می‌کنند. تنش خشکی در این مرحله بسیار مهم است زیرا با دمای بالا همراه است که منجر به ناباروری گرده، قطر کم طبق و کاهش عملکرد می‌شود (بنلوچ -گونزالز و همکاران، ۲۰۱۵). اجزای مختلف عملکرد شامل تعداد دانه در هر طبق، وزن دانه در هر طبق و وزن هزار دانه به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرند (جدول های ۵-۱ تا ۵-۳). هرچند تنش خشکی در مراحل مختلف رویشی، گلدهی و پرشدن دانه باعث کاهش قابل ملاحظه عملکرد دانه شده است (رازی و اسد، ۱۹۹۹)، ولی مراحل گلدهی و پر شدن دانه حساس‌ترین مراحل نموی آفتابگردان به خشکی است (کونور و سدراس، ۱۹۹۲). ردی و همکاران (۲۰۰۳) نیز مرحله زایشی را حساس‌ترین مرحله نموی آفتابگردان ذکر کرده‌اند. طلحه و عثمان (۱۹۷۵) بحرانی‌ترین زمان کمبود رطوبت برای آفتابگردان را سه هفته قبل و سه هفته بعد از گلدهی گزارش کرده‌اند.

ردی و همکاران (۲۰۰۳) کاهش ۵۰ درصدی عملکرد در اثر تنش خشکی مرحله زایشی را به کاهش سطح برگ و طول دوره رویش نسبت دادند. اختلال در دانه‌بندی به‌دلیل افزایش عقیمی دانه‌های گرده و کاهش باروری (ردی و همکاران، ۲۰۰۳) وآسیب به اندام فتوسنتزکننده در اثر ریزش زود هنگام برگ‌ها (رئوف و صداقت، ۲۰۰۷) از دلایل اصلی کاهش عملکرد در شرایط تنش خشکی در مرحله زایشی ذکر شده است. به نظر می‌رسد با اعمال تنش خشکی در مرحله زایشی خصوصیاتی از آفتابگردان که رابطه مستقیم با عملکرد دانه دارند مانند سطح برگ به‌عنوان اندام فتوسنتزکننده و دانه‌بندی به‌طور منفی تحت تأثیر قرار گرفته و کاهش عملکرد آفتابگردان را سبب می‌شوند. اگرچه محدودیت دسترسی به آب در مراحل اولیه رشد آفتابگردان، عملکرد دانه را به شدت کاهش می‌دهد، اما تنش در مراحل زایشی مخرب‌تر است (گارسیا-لوپز و همکاران، ۲۰۱۴). تنش خشکی در مرحله گل‌دهی باعث عقیم شدن گرده می‌شود که منجر به تعداد کمتر دانه در هر طبق با وزن کمتر می‌شود که به شدت عملکرد دانه را کاهش می‌دهد (حسین و همکاران، ۲۰۰۸). با اعمال تنش خشکی در مرحله گل‌دهی در دو لاین حساس و متحمل آفتابگردان بیشترین تأثیر خشکی در پتانسیل آب برگ و میزان پرولین مشاهده شد. اجزای عملکرد دانه، سطح برگ و تولید ماده خشک تا حد قابل توجهی ولی دوره رویشی، شاخص برداشت و قطر ریشه به‌میزان کمتر از خشکی متأثر شدند. عملکرد دانه در لاین حساس به‌میزان ۶۱ درصد و در لاین متحمل ۳۴ درصد کاهش یافت. به‌نظر می‌رسد در لاین‌های برخوردار از میزان رطوبت نسبی کم و زیاد به‌ترتیب خسارت بیوشیمیایی به عملکرد کوانتوم و محدودیت روزنه‌ای باعث کاهش بیشتر عملکرد در شرایط محدودیت آب می‌شود. نتایج نشان داد که حفظ وضعیت رطوبتی مناسب از طریق حفظ سطح برگ تأثیر اصلی بر تحمل خشکی دارد و این به واسطه برخورداری از ریشه‌های طویل و توان تنظیم اسمزی بالا صورت می‌گیرد (غفاری و همکاران، ۲۰۱۲).

۵-۵-٤- مرحله پرشدن دانه

تنش خشکی در مراحل مختلف نموی آفتابگردان تأثیر قابل توجهی بر عملکرد آفتابگردان می‌گذارد بااین‌حال آبیاری حداقل در مراحل گلدهی و پرشدن دانه منجر به تولید عملکردهای مشابه با شرایط آبیاری کامل می‌شود (آنگر، ۱۹۹۰). تنش خشکی خفیف در مرحله پرشدن دانه سبب کاهش وزن خشک بوته (۵۰٪) و ارتفاع بوته (۶٪) (اسلامی، ۲۰۱۵) و عملکرد دانه (۱۵٪) (مبصر و توسلی، ۲۰۱۳) شده است. تأثیر تنش خفیف (جدول ۵-۱)، متوسط (جدول ۵-۲) و شدید (جدول ۵-۳) بر خصوصیات زراعی آفتابگردان در جدول‌های ۵-۱ نمایش داده شده است.

جدول ۵-۱- تأثیر تنش خشکی خفیف بر خصوصیات زراعی آفتابگردان در مراحل مختلف (حسین و همکاران، ۲۰۱۸)

شدت تنش	مرحله تنش	صفت	درصد کاهش
تنش خفیف	سه برگی	شاخص سطح برگ	۳۱
	غنچه‌دهی	ارتفاع بوته	۱۳
		قطر ساقه	۱۰
	کل فصل زراعی	میزان رشد نسبی	۱۰
		نسبت جذب خالص	۵
		حجم ریشه	۵
		طول ریشه اصلی	۶
		وزن خشک برگ	۳۱
		وزن خشک ساقه	۲۱
		وزن خشک کل	۱۲
		شاخص سطح برگ	۱۷
		میزان کلروفیل	۱۰
		ارتفاع بوته	۶
	رویشی	ارتفاع بوته	۱۲
		رشد ساقه	۱۲

ادامه جدول ۵-۱

شدت تنش	مرحله تنش	صفت	درصد کاهش
تنش خفیف	گلدهی	ارتفاع بوته	۶
	گرده‌افشانی	وزن خشک	۵۰
	دانه‌بندی	ارتفاع بوته	۶
	دانه‌بندی	وزن خشک	۵۰

جدول ۵-۲- تأثیر تنش خشکی متوسط بر خصوصیات زراعی آفتابگردان در مراحل مختلف (حسین و همکاران، ۲۰۱۸)

شدت تنش	مرحله تنش	صفت	درصد کاهش
تنش متوسط	غنچه دهی	ارتفاع بوته	۲۶
	غنچه دهی	رشد ساقه	۲۳
	دوره رشد	میزان رشد نسبی	۷
		میزان جذب نسبی	۱۲
		حجم ریشه	۱۲
		طول ریشه اصلی	۱۷
		وزن خشک برگ	۳۹
		وزن خشک ساقه	۴۹
		وزن خشک کل	۴۷
		وزن خشک برگ	۵۲
		وزن خشک ساقه	۳۹
		وزن خشک	۲۸
		شاخص سطح برگ	۲۸-۵۰
		کلروفیل a	۱۵
		کلروفیلb	۱۸
		کارتنوئید	۴۵

جدول ۵-۳ - تأثیر تنش خشکی شدید بر خصوصیات زراعی آفتابگردان در مراحل مختلف (حسین و همکاران، ۲۰۱۸)

شدت تنش	مرحله تنش	صفت	درصد کاهش
تنش شدید	گلدهی	ارتفاع بوته	۱۱
		قطر طبق	۱۴
	زایشی	ارتفاع بوته	۳۱
		قطر ساقه	۳۶
	کل فصل	میزان رشد نسبی	۳۷
		میزان جذب خالص	۷
		حجم ریشه	۳۲
		طول ریشه اصلی	۳۷
		وزن خشک برگ	۶۶
		وزن خشک ساقه	۴۵
		وزن خشک کل	۴۶
		شاخص سطح برگ	۶۲
		میزان کلروفیل	۱۵
		کلروفیل a	۲۴
		کلروفیل b	۲۵
		کارتنوئید	۶۰

۵-۵-۵- تولید و کیفیت بذر

خشکی عامل اصلی کاهش عملکرد آفتابگردان و ناپایداری آن از سالی به سال دیگر است (مونته، ۱۹۸۶؛ دراگویچ و ماکسیمویچ، ۱۹۹۵). شواهد کافی وجود دارد که عملکرد دانه آفتابگردان و اجزای آن و خصوصیات مورفولوژیکی مانند قطر طبق، قطر ساقه، ارتفاع بوته و شاخص برداشت در اثر تنش خشکی در مرحله رشد رویشی، گلدهی یا پر شدن دانه آسیب می‌بیند (حسین و همکاران، ۲۰۱۰). تنش خشکی در هر مرحله نموی آفتابگردان تأثیر منفی بر عملکرد دانه می‌گذارد ولی شدت آن بستگی به مرحله نموی دارد. بیشترین کاهش عملکرد زمانی است که تنش خشکی در فاصله گلدهی تا پرشدن

دانه اتفاق افتد (اسکوریچ، ۲۰۰۹). پتکو و همکاران (۲۰۰۱) کاهش ۱۳-۱۰ درصدی عملکرد دانه را در اثر تنش خشکی در مرحله گل‌دهی با ۴۰٪ رطوبت مزرعه گزارش کردند. میزان کاهش عملکرد در آفتابگردان با شدت‌های مختلف تحت تنش خشکی اعمال شده در مراحل رویشی و در مراحل زایشی گزارش شده است (جدول ۵-۴). از جدول مشخص است که عملکرد دانه بسته به شدت تنش خشکی و مرحله بحرانی رشد محصول کاهش می‌یابد. کاهش عملکرد نتیجه اختلال در ویژگی‌های فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی است که در نهایت بر صفات مؤثر بر عملکرد آفتابگردان تأثیر می‌گذارد و منجر به کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی می‌شود. بررسی های یگاپان و همکاران (۱۹۸۲) نشان دادکه تنش خشکی می‌تواند تأثیر متفاوتی بر وزن دانه‌ها بسته به موقعیت آن‌ها در طبق داشته باشد زیرا بافت آوندی در مرکز طبق در مقایسه با کناره‌های طبق توسعه کمتری دارد و تنش خشکی این عامل را تشدید می‌کند لذا دانه‌های جوان واقع در مرکز طبق در مقایسه با دانه‌های کناری به‌میزان بیشتری از خشکی متأثر می‌شوند. آن‌ها اعلام کردند که تنش خشکی به‌دلیل محدود کردن بافت آوندی لازم برای تأمین رطوبت گل‌آذین در مراحل قبل و بعد از گرده‌افشانی باعث کاهش وزن دانه آفتابگردان می‌شود. نظامی و همکاران (۲۰۰۸) با کاهش رطوبت نسبی خاک به ۳۰٪ ظرفیت مزرعه کاهش ۳۳ درصدی در وزن ۱۰۰ دانه مشاهده کردند (نظامی و همکاران، ۲۰۰۸). به نظر بیلوریا و هاپمن (۱۹۷۵) بسته شدن روزنه در اثر تنش خشکی باعث کاهش سطح برگ و فتوسنتز شده و با محدود شدن دوره پر شدن دانه تأمین کربوهیدرات برای دانه‌های در حال پرشدن کاهش می‌یابد. با افزایش تنش خشکی دانه‌بندی آفتابگردان مختل شده و تعداد دانه‌های تشکیل شده کاهش می‌یابد (کازی و همکاران، ۲۰۰۲). اصل و همکاران (۲۰۰۳) نیز گزارش کردند که با افزایش فاصله آبیاری تعداد دانه‌های غیربارور افزایش می‌یابد. بررسی‌ها در کرج نشان داده است که با اعمال تنش خشکی در مرحله زایشی زمان رسیدگی فیزیولوژیکی تسریع شده و عملکرد دانه، تعداد دانه در طبق و وزن هزار دانه به‌ترتیب ۳۰، ۲۲ و ۱۱ درصد کاهش می‌یابد. با اعمال تنش خشکی در مرحله زایشی

عملکرد دانه از ۲/۷ تن در هکتار به ۱/۸ تن در هکتار کاهش یافت (غفاری و همکاران، ۲۰۲۳).

جدول ٥-٤ - تأثیر تنش خشکی بر عملکرد دانه آفتابگردان در مراحل مختلف (حسین و همکاران، ۲۰۱۸)

شدت تنش	مرحله تنش	درصد کاهش عملکرد
تنش خفیف	غنچه‌دهی	۱۶-۲۰
	رویشی	۳-۵
	کل فصل زراعی	۶-۳۵
	گلدهی	۲۷
	دانه‌بندی	۱۵
تنش متوسط	غنچه‌دهی	۱۲-۲۸
	فصل زراعی	۲۹-۳۸
تنش شدید	گلدهی	۲۲-۲۷
	فصل زراعی	۱۰-۸۳
	رویش	۱۹
	زایشی	۲۳-۴۴

٥-٥-٦- کمیت و کیفیت روغن

بررسی‌ها حاکی از آن است که تنش خشکی سبب کاهش کیفیت روغن آفتابگردان می‌شود. تنش خشکی سبب افزایش اسیدهای چرب پالمیتیک و لینولئیک (به‌ترتیب ۱۱ و ۳ درصد) و کاهش اسیدهای چرب استئاریک و اولئیک (به‌ترتیب ۶ و ۱۱ درصد) شد (غفاری و همکاران، ۲۰۲۳). این واکنش سازگاری در جهت کاهش عملکرد دانه و کیفیت روغن آفتابگردان می‌شود. زیرا اولئیک‌اسید باتوجه به این‌که سبب پایداری روغن می‌شود یکی از عوامل مهم در تعیین کیفیت آفتابگردان به شمار می‌رود.

خشکی باعث کاهش رشد برگ آفتابگردان می‌شود و لذا سطح برگ کاهش می‌یابد (اونیایارو همکاران، ۲۰۰۴). در آفتابگردان با کاهش پتانسیل آب برگ رشد برگ سریع‌تر و شدیدتر از فتوسنتز یا تنفس متأثر می‌شود. هر چند کاهش فتوسنتز در درجه اول به بسته شدن روزنه ربط داده می‌شود ولی رشد سلول‌ها نتیجه تغییر وضعیت آبی خود این سلول‌ها است (بویر، ۱۹۷۰). یگاپان و همکاران (۱۹۸۲) اعلام کردند که تنش خشکی پیری برگ را تسریع کرده و تعداد و سطح آن را بسته به مرحله نموی و موقعیت خود کاهش می‌دهد. حسین و همکاران (۲۰۱۰) نیز گزارش کردند که با افزایش سطح تنش خشکی شاخص سطح برگ آفتابگردان در زمان گلدهی از ۲/۱۶ به ۱/۴۹ کاهش می‌یابد. آن‌ها اعلام کردند که تنش خشکی بیش از آن‌که بر فتوسنتز اثر کند سطح برگ را تحت تأثیر قرار داده و از آن طریق باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود.

تجمع ماده خشک نتیجه تبادل دی‌اکسید کربن بین گیاه و محیط است. عملکرد نهایی آفتابگردان عمدتا توسط میزان جذب خالص، سطح برگ و طول دوره رویش تعیین می‌شود. با کاهش سطح برگ و طول دوره رویش در نتیجه خشکی مواد فتوسنتزی کمتری در تشکیل عملکرد مشارکت خواهند کرد (ردی و همکاران، ۲۰۰۳). دسترسی کم به آب موجب افزایش بازدارنده‌هایی مانند آبسیزیک‌اسید و کاهش تنظیم‌کننده‌های رشد می‌شود (نظامی و همکاران، ۲۰۰۸). افزایش شاخص برداشت در افزایش عملکرد آفتابگردان نقش داشته است. ردی و همکاران (۲۰۰۳) گزارش کردندکه ارقام آفتابگردان با طول دوره رویش متوسط (۱۱۰-۱۰۰ روز) در مقایسه با ارقام زودرس و دیررس از شاخص برداشت بالاتری برخوردارند. ژنوتیپ‌هایی که پیری برگ در آن‌ها دیرتر اتفاق می‌افتد دوام سطح برگ بالایی داشته و شاخص برداشت آن‌ها بالاست. ژنوتیپ‌هایی که انتقال ماده خشک آن‌ها به ساقه کم بود و یا در مرحله بعد از گلدهی بیوماس بالایی را داشتند از عملکرد و شاخص برداشت بالایی برخوردار بودند. تعداد دانه و وزن دانه‌ها و تراکم دانه به‌عنوان مقاصد نهایی در افزایش شاخص برداشت موثر بودند و می‌توان از این خصوصیات به‌عنوان معیارهای گزینش استفاده نمود. آن‌ها اعلام کردند که به‌دلیل انبار

شدن بخش بزرگی از بیوماس تولیدی در اندام‌های رویشی درصورتی‌که بتوان مواد فتوسنتزی را از بخش‌های رویشی به سمت طبق هدایت کرد می‌توان به افزایش بیشتر شاخص برداشت امیدوار بود. تنظیم‌کننده‌های رشد و مصرف کودهای حاوی بور در این جابجایی موثر بودند (ردی و همکاران، ۲۰۰۳). شاخص برداشت رابطه مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی دارد و لذا برای بهبود تحمل خشکی صفتی مناسب است (بالدینی و همکاران، ۱۹۹۹). در اثر تنش خشکی شاخص برداشت آفتابگردان کاهش می‌یابد ولی پاسخ ژنوتیپ‌های مختلف متمایز است و میزان کاهش در ژنوتیپ‌های متحمل کمتر از حساس است (فرز و همکاران ، ۱۹۸۶). شاخص برداشت بالا در شرایط تنش خشکی نشان‌دهنده انتقال بهتر مواد فتوسنتزی به اندام‌های زایشی است و برتری ژنوتیپ‌های با تنظیم اسمزی بالا در شرایط تنش به‌دلیل شاخص برداشت بالاتر بوده است (رئوف و صداقت، ۲۰۰۸).

جرم و همکاران (۲۰۰۵) تنوع در میزان فلورسانس کلروفیل ارقام آفتابگردان تحت شرایط تنش خشکی را اعلام کردند و آن را معیاری مناسب برای ارزیابی تغییرات در ظرفیت فتوسنتزی گیاهان در شرایط تنش دانستند. نتایج آن‌ها نشان داد که با جدا کردن برگ آفتابگردان در تنش ملایم عملکرد مطلوب کوانتوم (Fv/Fm) به‌عنوان معیاری از کارآیی تبدیل انرژی در فتوسیستم II تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد که حاکی از تحمل کوتاه مدت فرایندهای فتوسنتزی به کمبود آب است. درحالی‌که با اعمال تنش شدید عملکرد کوانتوم در برخی ژنوتیپ‌ها (حساس) کاهش یافت ولی در برخی کاهش نیافت. این امر نشان می‌دهد که اولا تنش ملایم تأثیری در عملکرد اپتیمال کوانتوم ندارد و ثانیا تمایز ژنوتیپ‌ها از نظر پایداری عملکرد کوانتوم فقط در شرایط تنش شدید مشخص می‌شود. پانکویچ و همکاران (۱۹۹۹) عدم تأثیرپذیری عملکرد مطلوب کوانتوم از تنش خشکی را ذکر کرده درحالی‌که میاشیتا و همکاران (۲۰۰۴) کاهش Fv/Fm را در اثر تنش شدید گزارش کردند.

۵-۵-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش کمبود آب

درصورتی‌که عملیات مزرعه‌ای از انتخاب زمین، انتخاب رقم، مراحل کاشت تا داشت شامل رعایت تراکم مناسب، کنترل علف‌های هرز، کنترل آفات و بیماری‌ها و تغذیه طبق اصول فنی صورت گیرد این امر به استقرار مناسب گیاهچه‌ها و رشد مطلوب در شرایط تنش کمک خواهد کرد. آفتابگردان نسبت به خشکی نسبتا متحمل است (کیللی و همکاران، ۲۰۱۷). بااین‌حال مراحل گلدهی و پرشدن دانه نسبت به خشکی حساس است (هوزی، ۲۰۰۶). روش‌های مختلفی برای مقابله با خشکی وجود دارد ازجمله اصلاح ارقام متحمل به خشکی، استفاده از تنظیم‌گرهای رشد و کشت زودهنگام برای اجتناب از دوره خشکی (هومنات و همکاران، ۲۰۱۶).

شناسایی خصوصیات مرتبط با تحمل خشکی یکی از مهم‌ترین چالش‌های اصلاحگران در بهبود تحمل به خشکی است. به‌دلیل این‌که عملکرد و مقاومت به خشکی توسط مکان‌های ژنی جداگانه کنترل می‌شود لذا شناسایی و انتقال خصوصیات فیزیولوژیکی مؤثر در تحمل خشکی به کولتیوارهای پرمحصول می‌تواند به بهبود تحمل خشکی کمک کند. بسیاری از روش‌های غربال فیزیولوژیکی زمان‌بر و سخت بوده و مناسب ارزیابی تعداد زیادی ژنوتیپ نیستند اما درصورت شناسایی این خصوصیات در مراحل اولیه نموی امکان ارزیابی تعداد زیادی لاین در شرایط کنترل شده فراهم آمده و با کاهش تغییرات محیطی امکان بکارگیری گزینش بر مبنای نشانگر نیز فراهم می‌آید (چیمنتی و همکاران، ۲۰۰۲). به‌دلیل غیرقابل پیش‌بینی بودن دسترسی به آب و حساسیت زیاد آفتابگردان به خشکی در مرحله گل‌دهی، ایجاد تحمل به خشکی در مرحله گل‌دهی از اهمیت زیادی برخوردار است. همبستگی مثبت با عملکرد دانه، وراثت‌پذیری متوسط تا زیاد، سهولت، کم هزینه بودن اندازه‌گیری و شناسایی در مراحل قبل از گلدهی از معیارهای لازم برای انتخاب صفاتی است که بتوانند منجر به تحمل خشکی در مرحله گل‌دهی شوند (رئوف، ۲۰۰۸). رئوف و صداقت (۲۰۰۷) اعلام کردند که گزینش در نتاج در حال تفرق حاصل از تلاقی بین لاین‌هایی با تحمل خشکی مناسب با لاین‌هایی با پتانسیل عملکرد بالا

می‌تواند منجر به ایجاد لاین‌های پرمحصول و متحمل به خشکی آفتابگردان شود. در اصلاح آفتابگردان برای مقاومت به خشکی بهترین نتایج با پدیده دوام سبزینگی حاصل شده است. ارقام با دوام سطح برگی بالا به‌دلیل سطوح بالای روبیسکو از میزان فتوسنتز و عملکرد کوانتوم بالاتری برخوردار بوده‌اند (اسکوریچ، ۲۰۰۹). میزان رطوبت نسبی، پتانسیل آب برگ، شاخص کلروفیل، سطح مخصوص برگ[1]، میزان پرولین، پتانسیل اسمزی و تنظیم اسمزی، فلورسانس کلروفیل، ابعاد ریشه ازجمله خصوصیات مرتبط با تحمل خشکی در گیاهان هستند.

میزان رطوبت نسبی معیاری منطقی برای ارتباط دادن وضعیت آبی سلول به متابولیسم و شاخصی آسان و معتبر برای استاندارد کردن میزان رطوبت براساس آماس کامل است. این خصوصیت معیاری نسبی از تغییرات حجم سلول بوده و برای اندازه‌گیری کمبود آب در یک زمان مشخص قابل استفاده است و از آنجا که به حجم سلول مرتبط است منعکس‌کننده تعادل بین رطوبت تأمین‌شده و میزان تعرق است (سینکلر و لادلاو، ۱۹۸۵). پتانسیل آب برآیند تورژسانس سلولی و پتانسیل اسمزی است. لذا بستگی به غلظت مواد محلول و استحکام دیواره سلولی دارد و ارتباط مستقیمی با حجم سلول ندارد (لاولار، ۱۹۹۵).

شاخص کلروفیل که با SPAD[2] (گاهی به‌صورت SCMR[3]) بیان می‌شود معیاری برای اندازه‌گیری خصوصیت انتقال نور فعال از نظر فتوسنتزی در برگ است و مرتبط با میزان کلروفیل در واحد سطح برگ است (ریچاردسون و همکاران، ۲۰۰۲). نتایج متناقضی در مورد تأثیر تنش خشکی بر میزان کلروفیل برگ وجود دارد. احمدی و بیکر (۲۰۰۰) اعلام کردند که تنش ملایم باعث کاهش میزان کلروفیل برگ می‌شود. نظرلی و زردشتی(۲۰۱۰) نیز کاهش میزان کلروفیل برگ آفتابگردان در اثر تنش خشکی را

1-Specific leaf area
2- Soil plant analysis development (SPAD)
3- SPAD chlorophyll meter reading (SCMR)

گزارش کردند. نظامی و همکاران (۲۰۰۸) دریافتند که در آفتابگردان با کاهش رطوبت مزرعه به ۶۰٪ مقدار SPAD در مقایسه با شاهدکاهش ولی با کاهش بیشتر رطوبت مزرعه به ۳۰٪ ظرفیت مزرعه این عدد افزایش غیرمعنی‌دار می‌یابد.

برگ‌های ضخیم با سطح مخصوص (SLA) کم معمولا دارای مقدار زیادی کلروفیل در واحد سطح برگ بوده و در مقایسه با برگ‌های نازک از ظرفیت فتوسنتزی بالاتری برخوردارند. براساس نتایج سانگسری و همکاران (۲۰۰۹) مشارکت SLA در کارآیی مصرف آب با افزایش شدت تنش خشکی افزایش یافت. آن‌ها مشاهده کردند که در شرایط مطلوب SLA نقشی در تشکیل عملکرد ندارد ولی در تنش ملایم ۱۰٪ و تنش شدید ۵۳٪ در تشکیل عملکرد نقش دارد. به نظر باروس و همکاران (۲۰۰۴) هرچه دوام سطح برگی آفتابگردان بیشتر باشد SLA نیز بیشتر خواهد بود.

پرولین مهم‌ترین نمک سازگار سیتوپلاسمی است که تجمع آن در شرایط تنش خشکی به‌صورت گسترده‌ای مشاهده شده است (وحید و کلوزه، ۲۰۰۷). تجمع پرولین در شرایط مختلف تنش نظیر شوری، خشکی، دمای بالا، کمبود مواد غذایی و سمیت عناصر سنگین به خوبی شناخته شده است (اونجل و همکاران، ۲۰۰۰). احتمال می‌رود که نقش پرولین تنها کاهش پتانسیل اسمزی نباشد بلکه مهم‌تر از آن آنزیم‌ها را در مقابل پسابیدگی و تجمع نمک محافظت کند (توماس، ۱۹۹۰).

تنظیم اسمزی یکی از فرایندهای حیاتی در سازگاری گیاهان به خشکی است که مرتبط با سنتز و تجمع نمک‌های سازگار نظیر پرولین، گلایسین بتائین، قندها و یون‌های معدنی است (چاوز و همکاران، ۲۰۰۳). این ترکیبات به حفظ یکپارچگی غشا در شرایط تنش خشکی کمک می‌کنند. این مولکول‌ها در سیتوپلاسم در غلظت‌های بالا تجمع می‌یابند بدون این‌که اثر منفی بر متابولیسم طبیعی داشته باشند و می‌توانند نقش اولیه در حفظ آماس، تثبیت پروتئین‌ها و ساختارهای سلولی داشته باشند. تنظیم اسمزی به‌عنوان معیار بالقوه برای حفظ عملکرد آفتابگردان در شرایط محدودیت آب شناخته شده است (چیمنتی و همکاران، ۲۰۰۲).

فلورسانس کلروفیل که به‌صورت Fv/Fm نشان داده می‌شود معیاری غیرتخریبی و مناسب برای ارزیابی سریع عملکرد کوانتوم در فتوسیستم II است که به گستردگی برای تشخیص تنش خشکی در گیاهان به کار گرفته شده است (ردی و همکاران، ۲۰۰۴). این معیار همبستگی مثبتی با عملکرد کوانتوم فتوسیستم II داشته و معیاری غیرمستقیم از وضعیت فیزیولوژیکی گیاه است (ماکسول و جانسون، ۲۰۰۰). برای گستره وسیعی از گیاهان سازگار شده با تاریکی Fv/Fm حدود ۰/۸۳–۰/۸ است و هرگونه انحراف از این نسبت نشانی از وارد شدن تنش به گیاه گزارش شده است (اسکریبر و همکاران، ۱۹۹۵). مقادیر SPAD حدود ۲۵ نقطه شروع آسیب به فتوسیستم II است و در مقادیر کمتر از ۰/۶ برای Fv/Fm که با SPAD ۲۰–۱۵ همراه است کاهش ارتفاع، نکروزه شدن و به‌طور کلی کاهش حیات گیاه رخ می‌دهد (پرسیوال، ۲۰۰۸).

اجتناب از خشکی به‌علت سیستم ریشه‌ای عمیق که گیاه را قادر به جذب آب می‌کند مکانیسم سازگاری اساسی در مواجهه با خشکی است. توسعه سیستم ریشه‌ای جذب آب را افزایش داده و از طریق سطح بالای پرولین فشار اسمزی مناسب را حفظ می‌کند (نوکتور و همکاران، ۲۰۰۲). بررسی‌ها نشان داده است که نسبت ریشه به شاخه در شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابد تا جذب آب سهل‌تر شود (میهایلوف، ۲۰۲۴).

زودرسی یکی از مکانیسم‌های تحمل خشکی است. در مناطقی که مراحل دانه‌بندی آفتابگردان با محدودیت آب مواجه است با کشت ارقام زودرس و صرفه‌جویی در تعداد آبیاری می‌توان عملکرد قابل قبولی تولید کرد. ارقام آفتابگردان از نظر طول دوره رشد به ارقام خیلی زودرس، زودرس، نسبتا متوسطرس، نسبتا دیررس و دیررس (به‌ترتیب طول دوره رویش کمتر از ۸۰ روز، ۹۰–۸۰ روز، ۱۰۰–۹۰ روز، ۱۱۵–۱۰۰ روز و ۱۳۰–۱۱۵ روز) تقسیم می‌شوند (اسکوریچ، ۲۰۱۲). در ایران ارقام خیلی زودرس وجود ندارد ولی ارقام هیبرید زودرس با طول دوره رویش ۱۰۰–۹۰ روز مانند هیبریدهای قاسم، فرخ، زرین و گلسا وجود دارد. کشت این ارقام بخصوص در شرایط کشت تابستانه می‌تواند در مقابله با خشکی مؤثر باشد.

بررسی‌ها نشان داده است که کشت زود هنگام آفتابگردان در شرایط دیم از طریق افزایش میزان آب مصرفی و افزایش کارآیی مصرف آب موجب افزایش عملکرد می‌شود، بااین‌حال تأثیر تاریخ کاشت برشاخص برداشت بسته به الگوی تنش که غیرقابل پیش‌بینی است بسیار متغیر است (سوریانو و همکاران، ۲۰۲۴).

بسته به اهمیت عملکرد یا درآمد اقتصادی و با در نظر گرفتن این‌که آب یا زمین محدودترین منبع است، مقدار بهینه آب مصرفی براساس حداکثر عملکرد محصول در واحد زمین یا در واحد آب تعیین و منجر به حداکثر بازده آبیاری می‌شود. کم‌آبیاری باعث افزایش راندمان آب بدون کاهش شدید عملکرد می‌گردد (عسکرعلیف و همکاران، ۲۰۲۴). در شرایط مزرعه آبیاری و خشک شدن مزرعه یک پدید مستمر است. الگوهای محتوای آب خاک در این مورد نیز به کنترل آب، تعداد قطره چکان‌ها، محل قطره چکان‌ها، محتوای اولیه آب خاک و موقعیت جانبی نسبت به مسیر گیاه بستگی دارد. بررسی‌ها نشان می‌دهد که تأمین آب در مرحله رشد رویشی در مقایسه با مراحل میانی و نهایی از کارآیی بیشتری برای افزایش عملکرد برخوردار است (محمود و همکاران، ۲۰۱۹). کارآیی مصرف آب آفتابگردان برای ۱۰۰٪ و ۶۰٪ تبخیر و تعرق به‌ترتیب ۰/۶۴ و ۰/۸۶ کیلوگرم بر مترمکعب گزارش شده است (کارا و همکاران، ۲۰۰۷). کم‌آبیاری خفیف به‌صورت ۱۰۰٪ و ۶۰٪ ETc برنامه کم‌آبیاری مناسب برای آفتابگردان پیشنهاد شده است (کاویا و همکاران، ۲۰۱۸).

در شرایط خاک رسی استفاده از یک خط جانبی از قطره چکان‌های با دبی ۴ لیتر در هکتار به ازای دو ردیف کاشت و آبیاری براساس ۸۰٪ تبخیر و تعرق گیاه می‌تواند منجر به کاهش ۵۰٪ هزینه و صرفه‌جویی آب به‌میزان ۲۰٪ شود (مصطفی و همکاران، ۲۰۲۱). آبیاری تکمیلی یکی از روش‌های مؤثر برای بهبود عملکرد آفتابگردان در شرایط تنش خشکی است. بخصوص آبیاری در مرحله دانه‌بندی می‌تواند به پرشدن دانه کمک کرده و تولید عملکرد قابل قبول را توجیه کند.

تنظیم‌گرهای رشد گیاهی و فیتوهورمون‌ها در مقادیر بسیار کم بر فرایندهای فیزیولوژیکی گیاه اثر می‌کنند. در شرایط تنش تولید درونی اکسین‌ها، جیبرلین‌ها و سیتوکینین‌ها کاهش ولی اتیلین و آبسیزیک‌اسید افزایش می‌یابد (نیلسن و ارکوت، ۱۹۹۶). به نظر می‌رسد فیتوهورمون‌ها نقش اساسی در تحمل خشکی داشته باشند. اکسین‌ها با شکستن غالبیت انتهایی القا شده توسط سیتوکینین‌ها باعث القای تشکیل ریشه جدید می‌شوند و به لحاظ اهمیت ریشه‌ها در شرایط تنش خشکی می‌توانند نقش کلیدی در تحمل خشکی داشته باشند (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹). تقریبا تمام گیاهان با تجمع آبسیزیک‌اسید به‌عنوان هورمون تنش به خشکی واکنش نشان می‌دهند. این هورمون در تنظیم بیان ژن نقش داشته و به‌عنوان علامتی برای آغاز فرایندهای مربوط به سازگاری در برابر تنش خشکی عمل می‌کند. افزایش آبسیزیک‌اسید و کاهش سیتوکینین در بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تلفات آب از طریق تعرق نقش دارد (مورگان، ۱۹۹۰). افزایش سطح آبسیزیک‌اسید با تأثیر بر میزان رشد نسبی اندام‌های مختلف باعث افزایش نسبت ریشه به شاخه، ممانعت از توسعه سطح برگ و تولید ریشه‌های نیرومند و عمیق می‌شود (شارپ و همکاران، ۱۹۹۴).

تیمار بذر به‌عنوان یک روش برای کاهش اثر خشکی پیشنهاد شده است. تیمار بذر با گلایسین بتائین به‌عنوان یک عامل طبیعی برای افزایش مقاومت آفتابگردان در برابر تنش خشکی پیشنهاد شده است. در بررسی‌های انجام شده تیمار بذر آفتابگردان با ۳۰ میلی‌گرم بر لیتر گلایسین بتائین اثر بخشی بهتری در بهبود پاسخ حفاظتی به تنش خشکی نشان داده است (توران و همکاران، ۲۰۲۵). صادقی بختوری و همکاران (۱۳۹۷) با بررسی بذور آفتابگردان آجیلی به این نتیجه رسیدند که در اراضی مواجه با تنش کمبود آب، پرایمینگ بذر با آب و نیتروکسین، به‌طور معنی‌داری باعث افزایش درصد سبز شدن و استقرار گیاهچه‌ها می‌گردد.

جاسمونیک‌اسید، یک تنظیم‌کننده رشد گیاهی، نقش مهمی در کاهش اثرات نامطلوب تنش خشکی بر ویژگی‌های مورفولوژیکی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی

محصولات کشاورزی ایفا می‌کند. کاربرد برگی جاسمونیک‌اسید با غلظت ۸۰ پی‌پی‌ام با بهبود خصوصیات مورفولوژیکی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی آفتابگردان، پتانسیل افزایش تحمل به خشکی را دارد. کاربرد خارجی جاسمونیک‌اسید پارامترهای رشد، طول ساقه و ریشه (۲۰-۲٪)، وزن تر ساقه و ریشه (۲۵-۱۸٪)، محتوای کلروفیل (۳۶٪)، سرعت فتوسنتز (۲۲٪)، سرعت تعرق (۴۰٪)، کارآیی مصرف آب (۲۰٪)، مالون‌دی‌آلدهید (۶.۵٪)، فنل‌ها (۱۹٪)، پراکسید هیدروژن (۷٪) پرولین (۲۸٪) و گلایسین بتائین (۱۵-۳۰٪) را در شرایط تنش آبی افزایش داد، که ارتباط نزدیکی با افزایش فعالیت روزنه‌های تحریک شده توسط جاسمونیک‌اسید دارد (اشرف و همکاران، ۲۰۲۴). لذا محلول‌پاشی این تنظیم‌گر برای کاهش تنش خشکی در آفتابگردان توصیه می‌شود.

تنش خشکی از طریق کاهش جذب مواد غذایی توسط ریشه و انتقال آن به قسمت‌های هوایی گیاه باعث کاهش عملکرد نهایی آفتابگردان در شرایط تنش خشکی می‌شود (نورقلی پور و میرزاپور، ۱۳۹۵). کاهش جذب توسط ریشه می‌تواند ناشی از تداخل در جذب مواد غذایی و سازوکارهای بارگیری مواد غذایی و کاهش جریان تعرق باشد. همچنین تأثیر خشکی بر جذب مواد غذایی ممکن است مرتبط با محدود شدن قابلیت دسترسی انرژی برای آلی‌سازی نیترات، آمونیوم، فسفات و سولفات باشد (فاروق و همکاران، ۲۰۲۴). مدیریت مصرف نیتروژن، پتاسیم و فسفر، پرایمینگ بذر برای جوانه‌زنی مطلوب، کاربرد کودهای زیستی، تنظیم‌گرهای رشد و محافظت‌کننده‌های اسمزی به‌عنوان برخی راهکارها برای مقابله با خشکی محسوب می‌شود. نیتروژن اثرات متعددی بر رشد و عملکرد گیاه دارد. تعدادی از فرایندهای اساسی مانند جذب آب و مواد مغذی، متابولیسم پروتئین، فتوسنتز، تقسیم کربن و فعالیت‌های آنزیمی و هورمونی گیاه توسط نیتروژن تنظیم می‌شوند. مشخص شده است که جذب مواد مغذی گیاهان در خاک‌های خشک مهار می‌شود و با کمبود مواد مغذی مورد انتظار، عملکرد طبیعی گیاهان تحت تأثیر قرار می‌گیرد. مصرف نیتروژن چه از طریق خاک و چه از طریق تغذیه برگی، یک استراتژی مهم برای کاهش اثرات نامطلوب خشکی است. مصرف مکمل نیتروژن

به‌عنوان کود برگی علاوه‌بر کودهای مصرف شده در خاک، در شرایطی که تأمین مواد مغذی از طریق خاک محدود می‌شود، مهم است (احمد و همکاران، ۲۰۱۴).

تیمار سلنیوم باعث بهبود راندمان فتوسنتز، رشد گیاه، فعالیت‌های آنزیمی، تنظیم اسمزی، ویژگی‌های بیوشیمیایی و تعادل مواد مغذی شد. نتایج بررسی‌ها نشان داده است که مکمل‌های سلنیوم در غلظت‌های پایین‌تر (۶۰ و ۹۰ ppm) رشد، نمو و ویژگی‌های بیوشیمیایی گل‌های آفتابگردان را در شرایط کنترل شده و کمبود آب بهبود بخشیدند. براساس نتایج بررسی صورت گرفته، استفاده از سلنیوم مکمل به‌طور قابل توجهی محتوای سلنیوم شاخساره (۹۳/۸۶٪) را افزایش داد و یون‌های کلسیم (Ca^{+2})، پتاسیم (K^{+}) و سدیم (Na^{+}) را در ریشه‌ها به‌ترتیب ۳۶/۱۶٪، ۴۲/۶۸٪ و ۶۳/۴۰٪ بهبود بخشید (امین و همکاران، ۲۰۲۴).

۵-٦- تنش شوری

آفتابگردان گونه‌ای نسبتاً متحمل به تنش شوری است و در مناطق خشک که شوری می‌تواند یک تهدید باشد کشت می‌شود (فلاژلا و همکاران، ۲۰۰۴). عملکرد آفتابگردان تحت تأثیر شوری خاک تا ۴/۸ دسی‌زیمنس بر مترمربع تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد (فرانکویز، ۱۹۹۶). بااین‌حال، تنش شوری به‌دلیل بارندگی ناکافی و عدم شستشوی نمک از ناحیه ریشه و تبخیر و تعرق زیاد که اغلب بیش از بارندگی است، همچنان یک محدودیت اصلی در تولید آفتابگردان است (نولان و همکاران، ۲۰۰۷) و در برخی منابع آفتابگردان در گروه گیاهان نسبتا حساس به شوری واقع شده است هر چند برخی از ارقام آن نسبت به بقیه تحمل بیشتری نسبت به شوری دارند (لویت، ۱۹۸۰). آستانه تحمل به شوری آفتابگردان ۲/۳ دسی‌زیمنس بر متر می‌باشد. این گیاه در هدایت الکتریکی ۳/۲، ۴/۷ و ۶/۳ دسی‌زیمنس بر متر به‌ترتیب ۱۰، ۲۵ و ۵۰ درصد کاهش عملکرد نشان داده است اما آستانه شوری آب آبیاری در مورد آفتابگردان در خاک‌های شنی، لومی و رسی به‌ترتیب ۷/۵ ، ۳/۴ ،و ۲/۵ دسی‌زیمنس بر متر گزارش شده است (ماس و هافمن، ۱۹۷۷). براساس گزارش خواجه پور (۱۳۸۵) عملکرد آفتابگردان در شوری حدود ۵ دسی‌زیمنس

بر متر آسیبی نمی‌بینند ولی شوری حدود ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر موجب کاهش ۵۰ درصدی عملکرد می‌شود. براساس نتایج بررسی‌های پیرزاد و همکاران (۱۳۹۲) در شرایط شوری خاک در سطوح ۲، ۴، ۶ و ۸ دسی‌زیمنس بر متر افزایش شوری تأثیر محدودکننده بر تظاهر خصوصیات زراعی آفتابگردان ازجمله قطر ساقه و طبق، وزن هزار دانه، درصد روغن، میزان کلروفیل برگ و عملکرد دانه و روغن آفتابگردان داشت. فلاژلا و همکاران (۲۰۰۴) در آزمایشی اثر سطح شوری آب آبیاری شامل ۰/۶، ۳، ۶، ۹ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر را بر عملکرد دو واریته آفتابگردان بررسی کردند. نتایج آن‌ها نشان داد که با افزایش هر واحد شوری آب آبیاری به‌طور متوسط عملکرد دانه آفتابگردان ۷ درصد کاهش یافت و عملکرد روغن نیز بصورت معنی‌داری با افزایش شوری آب آبیاری تحت تأثیر قرار گرفت و از ۳/۴ گرم در هر طبق با قطر یکسان کاهش داشت. نتایج یک تحقیق در منطقه رودشت اصفهان بر رقم زاریا نشان داد که عملکرد آفتابگردان در شرایط آبیاری با هدایت الکتریکی ۶/۱ و ۱۰/۵ دسی‌زیمنس بر متر به‌ترتیب ۳۸ و ۸۰ درصد نسبت به آبیاری غیرشور کاهش داشت (فیضی، ۱۳۷۸). براساس نتایج دهقانی و همکاران (۱۳۹۳) در رودشت اصفهان و با اعمال تیمار شوری در سطوح ۲، ۵، ۸ و ۱۱ دسی‌زیمنس بر متر تأثیر شوری آب آبیاری و احتمالا وجود نسبتا زیاد برخی از املاح در آب آبیاری به‌ویژه یون سدیم بر قطر طبق، در سطح یک درصد و بر ارتفاع بوته، قطر ساقه، وزن صد دانه، عملکرد دانه و آب مصرفی در سطح ۵ درصد معنی‌دار بود. هیبریدهای مورد مطالعه از نظر قطر طبق، عملکرد روغن، ارتفاع بوته، قطر ساقه، وزن صد دانه و کارآیی آب آبیاری در سطح یک درصد و از نظر عملکرد دانه در سطح ۵ درصد اختلاف معنی‌دار داشتند. از نظر عملکرد دانه هیبریدهای هایسان ۳۳، آذرگل و آلستار به‌ترتیب بیشترین عملکرد دانه و روغن تولید کرده و کارآیی آب آبیاری بیشتری را داشتند. براساس بررسی‌هایی که در شرایط آبیاری با آب شور در اصفهان صورت گرفته است عملکرد روغن و دانه لاین‌های اینبرد آفتابگردان به‌ترتیب با ۳۴ و ۳۱ درصد کاهش بیشترین خسارت را از تنش شوری متحمل شدند. خصوصیات فنولوژیک در مقایسه با خصوصیات زراعی به‌میزان کمتری

تحت تأثیر تنش شوری قرار گرفتند. در بین اجزای عملکرد دانه و روغن تعداد دانه در طبق به‌طور قابل توجهی بیش از دو جزء وزن هزاردانه و درصد روغن از تنش شوری آسیب دیدند (غفاری و همکاران، ۱۳۹۷).

ارقام آفتابگردان تنوع زیادی را از نظر تحمل تنش شوری نشان می‌دهند و می‌توانند بسیار حساس، نسبتا حساس یا نیمه‌متحمل به تنش شوری باشند. براساس بررسی‌های انجام شده با استفاده از شاخص تنش آبی محصول آفتابگردان به‌عنوان یک محصول نیمه‌متحمل به شوری طبقه‌بندی شده است (کاترجی و همکاران، ۲۰۰۰). در یک بررسی به‌منظور ارزیابی خصوصیات زراعی هیبریدهای آفتابگردان در شرایط تنش شوری در سال ۱۳۹۸ در اصفهان و زابل تنش شوری از طریق آبیاری با آب ۸ دسی‌زیمنس بر متر پس از استقرار بوته‌ها اعمال شد. در هر دو مکان تنش شوری باعث کاهش میانگین خصوصیات زراعی به‌غیر از درصد روغن شد. بیشترین میزان کاهش در اصفهان برای عملکرد دانه (۲۳ ٪) و در زابل برای قطر ساقه (۳۶ ٪) مشاهده شد. هیبرید SUN97-H1 با برخورداری از شاخص تحمل تنش (۰/۹۸)، شاخص حساسیت به تنش (۰/۹۱) و شاخص تحمل (۲۵۹) مطلوب به‌عنوان هیبرید متحمل به شرایط تنش شوری شناسایی شد (غفاری و همکاران، ۱۳۹۹). بررسی‌ها نشان می‌دهد که غلظت نمک کمتر از ۴۰ میلی‌مولار تأثیر قابل‌توجهی بر کاهش رشد آفتابگردان ندارد، درحالی‌که ۸۰ یا ۱۶۰ میلی‌مولار نمک با تأثیر منفی همراه است، لذا آفتابگردان نسبت به تنش شوری نسبتاً متحمل است (باتلا و همکاران، ۲۰۲۱).

در شرایط تنش شوری به‌دلیل وقوع تنش خشکی هدایت روزنه‌ای و تبخیر و تعرق سبب کاهش راندمان استفاده از آب می‌شود. بافت خاک از طریق تأثیر آن بر توزیع و اندازه منافذ، رشد ریشه و جریان آب کاپیلاری، بر هدایت روزنه، تبخیر و تعرق، رشد باعث کاهش عملکرد دانه در حدود ۴۰ درصد می‌شود (کاترجی، ۱۹۹۶). بررسی‌ها نشان داده است که شکل دانه یک پیش‌بینی‌کننده بالقوه برای تحمل نمک در آفتابگردان است (ونگ و همکاران، ۲۰۱۶).

تنش شوری سبب قهوه‌ای شدن نوک ریشه‌ها، کاهش رشد ریشه، سطح برگ، تجمع ماده خشک، کاهش جذب CO_2 سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای، ظرفیت فتوسنتزی و عملکرد و درصد روغن دانه آفتابگردان می‌شود. شوری باعث افزایش سطح اتیلن در ریزوسفر ریشه می‌شود. ریزوباکترهای محرک رشد گیاه دارای ACC دآمیناز توانایی کاهش اثرات نامطلوب افزایش سطح اتیلن را دارند. در شرایط شوری خاک ۷/۵ دسی‌زیمنس بر متر تیمار بذر به‌صورت پوشش‌دهی سبب افزایش حدود ۱۱۰ درصد عملکرد دانه نسبت به شاهد شده است (کیانی و همکاران، ۲۰۱۶).

۵-٦-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

شاخص جوانه‌زنی و شاخص قدرت جوانه‌زنی دو صفت مهم با تحمل به شوری در مرحله جوانه‌زنی بذر آفتابگردان هستند (لی و همکاران، ۲۰۲۰). در مراحل جوانه‌زنی و سبز شدن تنش شوری باعث کاهش درصد سبز شدن و رشد می‌شود. لذا با افزایش میزان بذر می‌توان تعداد بوته سبز شده را جبران کرد. در شرایط شور، گیاهان سعی می‌کنند عناصر ضروری مانند یون‌های پتاسیم و کلسیم را جذب و یون‌های سمی مانند سدیم و کلر را دفع کنند. بررسی‌ها نشان می‌دهد که بافت خاک تأثیری بر سبز شدن آفتابگردان ندارد. بااین‌حال در مراحل اولیه، شوری و بافت خاک بر رشد گیاهچه‌ها که علائم تنش آبی را به شکل کاهش پتانسیل آب برگ، هدایت روزنه‌ای و تبخیر و تعرق نشان می‌دهند، تأثیر می‌گذارد. هر چه میزان شوری بیشتر باشد سطح برگ و میزان تولید ماده خشک، رشد برگ، ساقه و ریشه کمتر می‌شود. تأثیر شوری از طریق اعمال تنش خشکی در بافت لوم- شنی بیشتر از رسی- شنی گزارش شده است (کاترجی، ۱۹۹۴).

۵-٦-۲- مرحله رشد رویشی

تنش شوری در مراحل اولیه رشد رویشی سبب تأخیر در رشد آفتابگردان می‌شود. به ازای هر دسی‌زیمنس بر متر افزایش شوری آب آبیاری ۱-۰/۶ درصد از ارتفاع بوته کاسته می‌شود (چن و همکاران، ۲۰۰۹).

۵-۶-۳- مرحله گل‌دهی

مرحله غنچه‌دهی (از R_3) تا خاتمه گلدهی (R_6) حساس‌ترین مرحله آفتابگردان به تنش شوری است. آبیاری با آب شور در مراحل غنچه‌دهی تا پایان گلدهی تأثیر بیشتری بر کاهش عملکرد آفتابگردان دارد (میلا و همکاران، ۲۰۲۳). بیشترین حساسیت به تنش شوری در مرحله گرده‌افشانی گزارش شده است. بااین‌حال در مقایسه با تنش شوری، تنش آب تأثیر قابل توجهی بر عملکرد روغن آفتابگردان در این مرحله دارد (زین و همکاران، ۲۰۱۶).

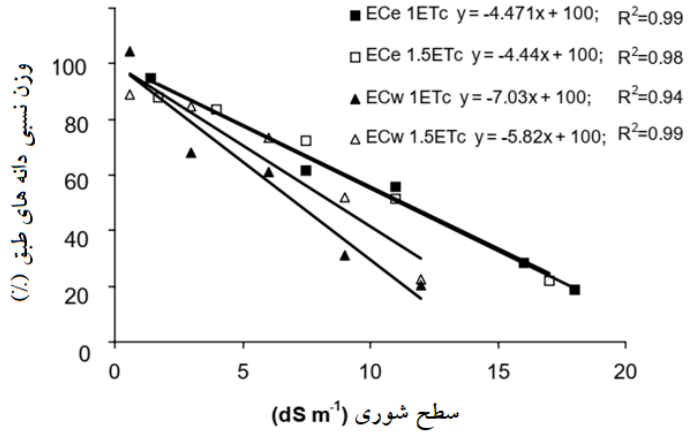
۵-۶-۴- مرحله پرشدن دانه

مرحله پر شدن دانه در آفتابگردان کم‌ترین حساسیت را به تنش شوری دارد. کاهش عملکرد عمدتا به‌دلیل کاهش تعداد دانه پر است و با افزایش شوری از ۴ تا ۸ دسی‌زیمنس مساحت منطقه پوکی طبق افزایش می‌یابد و سمیت یون سدیم از طریق کاهش دسترسی به مواد فتوسنتزی باعث کاهش عملکرد می‌شود (میلا و همکاران، ۲۰۲۳). به ازای هر دسی‌زیمنس بر متر افزایش شوری آب آبیاری در مرحله پرشدن دانه عملکرد دانه به‌میزان ۱/۸ درصد کاهش یافته است. بااین‌حال کارآیی مصرف آب آبیاری با افزایش سطح شوری آب آبیاری افزایش نشان داده است (چن و همکاران، ۲۰۰۹).

۵-۶-۵- تولید و کیفیت بذر

در شرایط آزمایش گلدانی با افزایش غلظت شوری وزن نسبی دانه‌های طبق و در نتیجه عملکرد آفتابگردان کاهش می‌یابد (شکل ۳-۵). میزان کاهش عملکرد در شرایط آبیاری معادل یک برابر میزان تبخیر و تعرق در مقایسه با ۱/۵ برابر میزان تبخیر و تعرق به‌ترتیب ۷ و ۵/۸ درصد گزارش شده است (فلاژلا و همکران، ۲۰۰۴). این امر به‌دلیل شوری زیاد، وضعیت نا مناسب آب برگ و تجمع بیشتر نمک در آبیاری اول ذکر شده است. میزان کاهش عملکرد به ازای هر واحد افزایش شوری در این دو رژیم آبیاری مشابه و به‌طور متوسط ۴/۵٪ بوده است. فرانکویز (۱۹۹۶) کاهش عملکرد به‌میزان ۵٪ به

ازای هر واحد افزایش سطح شوری بیشتر از ۴/۸ دسی‌زیمنس بر متر را در شرایط مزرعه گزارش کرده است.



شکل ۵-۳- تأثیر شوری بر وزن دانه‌های طبق.

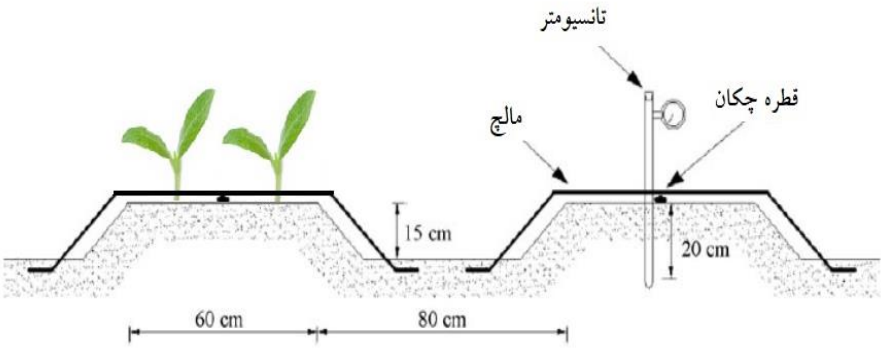
۵-٦-٦- کمیت و کیفیت روغن

نتایج متفاوتی از تأثیر شوری بر ترکیب اسیدهای چرب آفتابگردان گزارش شده است. در یک بررسی با ارقام اولئیک زیاد در شرایط شوری ۰/۶، ۳، ۶، ۹ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر میزان اولئیک‌اسید از ۸۲/۸٪ به ۸۶/۸ درصد افزایش و میزان لینولئیک‌اسید از ۶/۹ درصد به ۲/۸ درصد کاهش یافت (فلاژلا و همکاران، ۲۰۰۴). در این بررسی عملکرد روغن کاهش قابل ملاحظه‌ای یافت و از ۳۸/۳ گرم در طبق به ۳/۴ گرم کاهش یافت. این امر به مفهوم افزایش پایداری بیشتر روغن در مقابل شرایط محیطی است. تنش شوری عملکرد و محتوای روغن و همچنین لینولئیک‌اسید و δ-توکوفرول آفتابگردان را کاهش داد، درحالی که سطوح اسیدهای چرب لینولنیک، پالمیتیک و استئاریک‌اسید و همچنین محتوای α- و γ-توکوفرول افزایش یافت (نورین و اشرف، ۲۰۱۰).

۵-٦-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش شوری

توزیع نمک‌های محلول از الگوی جریان آب تبعیت می‌کند و میزان تجمع در حاشیه منطقه مرطوب خاک و عمدتا در سطح خاک است (کساب و همکاران، ۲۰۱۲). آبیاری

قطره‌ای، کشت در پشته های عریض[1]، مالچ با پلی‌اتیلن سیاه قبل از کاشت و حفظ پتانسیل ماتریکس ۲۰ کیلوپاسکال در فاصله ۲۰ سانتی‌متری زیر قطره چکان (شکل۴-۵) ازجمله روش‌های توصیه شده برای کاهش اثر شوری سطحی خاک است (چن و همکاران، ۲۰۰۹).



ابعاد پشته ها در شرایط کشت در پشته های بلند در شرایط شوری

شکل ٤-٥- روش پیشنهادی برای کشت آفتابگردان در شرایط شوری خاک.

پیش تیمار بذر با کیتوزان[2] غلظت ۵۰ میلی‌گرم در لیتر ضمن کاهش اثرات تنش شوری باعث رشد بیشتر و افزایش عملکرد آفتابگردان در شرایط تنش شوری می‌شود (باخوم و همکاران، ۲۰۲۰).

ترکیب زهکش‌های سطحی (عمق ۱۰۰ سانتی‌متر با فواصل ۱/۸ متر) و زیرسطحی (عمق نیم‌متر با فواصل ۴/۵ متر) با کاهش تنش شوری- غرقابی در اوایل فصل و افزایش آب خاک در اواخر فصل باعث افزایش پتانسیل اسمزی، کاهش نسبت یون سدیم به پتاسیم در برگ و در نهایت بهبود عملکرد آفتابگردان می‌شود (اسلام و همکاران، ۲۰۲۲).

1- Raised beds
2 - Chitosan

سالیسیلیک‌اسید در چندین مرحله از رشد گیاه، از جوانه زدن بذرها تا رسیدگی وجود دارد و در ترمیم DNA و تحمل به تنش‌های غیرزیستی نقش دارد (کو و همکاران، ۲۰۲۰). علاوه‌بر این به‌عنوان یک پیام‌رسان شیمیایی در تنظیم فرایندهای بیولوژیکی در غلظت‌های نسبتاً پایین عمل می‌کند (پاسترناک و همکاران، ۲۰۱۹). در واقع، غلظت‌های کم سالیسیلیک‌اسید برای کاهش اثرات سمی تنش‌های غیرزیستی گزارش شده است، در-حالی که در غلظت‌های بالاتر باعث ایجاد تنش اکسیداتیو می‌شود (میارا و تادا، ۲۰۱۴). کاربرد سالیسیلیک‌اسید با افزایش جذب پتاسیم و کاهش سدیم و کلر در گیاه، افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز در برگ‌ها و همچنین افزایش کلروفیل a و b، فشار تورژسانس برگ و غلظت یون کلسیم برگ و ریشه، رشد آفتابگردان را در شرایط تنش شوری بهبود می‌بخشد.

محلول‌پاشی سالیسیلیک‌اسید در ۲۰۰ میلی‌گرم در لیتر در مرحله رشد رویشی، با محلول Tween-20 به‌عنوان یک افزودنی، باعث افزایش بیوماس و نرخ فتوسنتز دو لاین آفتابگردان حتی در شرایط شور شد (نورین و اشرف، ۲۰۱۰). به‌طور مشابه، محلول‌پاشی سالیسیلیک‌اسید در ۳۰۰ میلی‌گرم در لیتر در مرحله رشد رویشی، با ۰/۱ درصد Tween-20 به‌عنوان یک افزودنی، به‌طور قابل توجهی فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز را در برگ‌های آفتابگردان تحت تنش شوری افزایش داد (نورین و همکاران، ۲۰۱۹). محلول‌پاشی سالیسیلیک‌اسید دو بار با دز ۳۰۰ میلی‌گرم در لیتر با ۱ میلی لیتر Tween-20 به‌عنوان یک افزودنی ۲۰ روز پس از کاشت و سه روز پس از اولین کاربرد، باعث افزایش عملکرد آکن شد. حداکثر وزن ۱۰۰ آکن و وزن کاپیتولوم در دو لاین آفتابگردان تحت شوری با محلول‌پاشی سالیسیلیک‌اسید به‌میزان ۳۰۰ میلی‌گرم شد.

کاربرد سالیسیلیک‌اسید به تنهایی و همراه تلقیح با ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه Azospirillum و Pseudomonas اثرات بازدارندگی تنش شوری را بر عملکرد آفتابگردان به حداقل رساند (ناز و بانو، ۲۰۱۳). کاربرد سالیسیلیک‌اسید باعث افزایش بقای آزوسپیریلوم و سودوموناس تحت تنش شوری در مقایسه با تیمار نمک به تنهایی شد.

اثرات نامطلوب تنش شوری با استفاده از محلول‌پاشی سالیسیلیک‌اسید به تنهایی و به‌طور موثرتر با تلقیح آزوسپیریلوم و سودوموناس کاهش یافت. تحمل آفتابگردان به شوری با افزایش محتوای نسبی آب، کاروتنوئیدها، پرولین، آبسیزیک‌اسید و القای نوارهای پلی‌پپتیدی جدید همراه بود. کاربرد سالیسیلیک‌اسید در غلظت ۱۰-۴ مول چهار ساعت پس از تیمار نمک به تنهایی یا همراه با آزوسپیریلوم باعث ایجاد چهار باند پلی‌پپتیدی جدید شد که نشان‌دهنده سنتز پروتئین‌های جدید در پاسخ به کاربرد ترکیبی سالیسیلیک‌اسید و آزوسپیریلوم تحت تنش شوری است که ممکن است تحمل هیبریدهای آفتابگردان به تنش شوری را افزایش دهد. بااین‌حال، محلول‌پاشی سالیسیلیک‌اسید به‌میزان ۲۰۰ میلی‌گرم در لیتر همراه با ۰/۱ درصد Tween-80 (v/v) به‌عنوان یک افزودنی ۳۰ روز پس از کاشت، اثرات نامطلوب نمک‌ها را کاهش داد و عملکرد بیولوژیکی را در شرایط شور و غیرشور بهبود بخشید. محلول‌پاشی SA مقادیر کلروفیل را بازیابی کرد درحالی که جذب K^+ از محیط خاک را افزایش داد (نورین و همکاران، ۲۰۱۳). تنش شوری (۱۵۰ میلی‌مولار) تا حد زیادی تجمع بیوماس آفتابگردان را تا ۵۰ درصد کاهش داد، درحالی که این صفت با محلول‌پاشی سالیسیلیک‌اسید به‌میزان ۲۰۰ میلی‌گرم در لیتر در ترکیب با Tween-20 (0.1) در مرحله رشد رویشی در دو تقسیم با فاصله زمانی شش روز ۸۰ درصد بهبود یافت (نورین و همکاران، ۲۰۱۹).

نتایج نشان می‌دهد که تنش شوری در آفتابگردان تا حدی با تلقیح با سویه‌هایی که ایندول‌ها و سیدروفورها را تولید می‌کنند، کاهش یافت و همچنین تأثیر مثبتی بر نسبت یون پتاسیم به سدیم در اندام هوایی داشت، علاوه‌بر این، گیاهان با ریشه‌های توسعه یافته مشخص شدند. بررسی‌ها نشان می‌دهد که غلظت بالای نمک (۱۰۰ میلی‌مولار NaCl) در محلول آبیاری باعث کاهش قابل توجه رشد آفتابگردان می‌شود. بااین‌حال، هنگامی که گیاهان تحت شرایط شور با سوسپانسیون *P. fluorescens* بیوتیپ F یا *P. fluorescens* CECT 378T تیمار شدند، اثرات منفی شوری کاهش یافت (شیلو و همکاران، ۲۰۱۲). مشخص است که بوته‌های آفتابگردان از تجمع یون سدیم در برگ‌ها جلوگیری می‌کنند

(اشرف و اولری، ۱۹۹۶). این امر در نتیجه تعادل بین انتقال یون سدیم به اندام هوایی از طریق آوند چوبی و انتقال مجدد یون سدیم از شاخه به ریشه از طریق آبکشی است (کینترو و همکاران، ۱۹۹۸). بااین‌حال، مشخص است که نسبت پتاسیم به سدیم بالا در شاخساره برای بسیاری از گونه‌ها مهم‌تر از حفظ غلظت پایین سدیم است (ماتیوس و آمتمان، ۱۹۹۹). لذا در صورت آبیاری با آب غیرشور در مراحل غنچه‌دهی تا پایان گلدهی میزان خسارت را کاهش می‌دهد. آب کمی شور یا شوری متوسط را می‌توان در سایر مراحل رشد محصول با اثرات نامطلوب کمتر بر عملکرد دانه استفاده کرد (میلا و همکاران، ۲۰۲۳).

رویکردهای مدیریتی و اصلاحی متعددی برای کاهش اثر شوری در زمین‌های زراعی پیشنهاد شده است. بهبود خاک‌های شور- سدیمی با استفاده از مواد شیمیایی، مانند گچ ($CaSO_4.2H_2O$)، سولفوریک‌اسید (H_2SO_4) و کلرید کلسیم ($CaCl_2$)، برای احیای خاک‌های نمکی- سدیمی تایید شده است (آمزکتا و همکاران، ۲۰۰۵). گچ به‌دلیل حلالیت نسبتاً بالا، سهولت حمل و نقل و قیمت کم، بیشترین استفاده را در بهبود وضعیت شیمیایی خاک دارد. استفاده از گچ ممکن است از پراکندگی خاک به‌دلیل حفظ نسبت بالای یون‌های کلسیم به سدیم جلوگیری کند، در نتیجه متراکم شدن ذرات رس را افزایش داده و استحکام فیزیکی خاک را بهبود می‌بخشد. بااین‌حال، اصلاح خاک با گچ به تنهایی دلیل ناتوانی آن در بهبود خواص بیولوژیکی و فیزیکی خاک که برای تولید محصول، به‌ویژه در شرایط شور مهم هستند نمی‌تواند خاک‌های از قبل تخریب شده را احیا کند (سرور، ۲۰۱۱). این امر به‌دلیل آن است که اثربخشی کاربرد گچ بیشتر توسط ویژگی‌های مکان خاص آب و هوا، خاک و غلظت نمک‌های محلول در یک نمونه خاک مشخص می‌شود. این عوامل باعث کاهش کارآیی گچ به تنهایی برای احیای این خاک‌ها می‌شود و نحوه تأمین عناصر غذایی نیز مهم است. افزودنی‌های ارگانیک متعددی مانند کود حیوانی، کمپوست‌ها و ضایعات جامد شهری، از نظر تأثیر بهبود کنندگی بر اصلاح خاک‌ها و تولید محصول مورد بررسی قرار گرفته‌اند (مصطفی و همکاران، ۲۰۲۰).

استفاده از مواد آلی برای بهبود خواص شیمیایی، بیولوژیکی و فیزیکی زمین‌های آسیب‌دیده توسط تنش شوری در اولویت قرار دارد. علاوه‌بر این، استفاده از مواد آلی جذب مواد مغذی (مانند نیتروژن، فسفر، پتاسیم) توسط گیاهان را افزایش می‌دهد، محتوای کربن آلی، زیست‌توده میکروبی، تجمع خاک و پایداری سنگدانه‌ها را بهبود می‌بخشد و از این رو ساختار آن را برای رشد بهتر محصول بهبود می‌بخشد. علاوه‌بر این، افزودن مواد غنی از کربن به همراه گچ در کاهش تنش نمک روی گیاهان مؤثرتر است (وانگ و همکاران، ۲۰۰۹).

بررسی‌ها کاربرد ترکیبی گچ و کود گاوی کمپوست شده را برای تولید بهتر آفتابگردان در خاک‌های متاثر از نمک و افزایش رشد، عملکرد، فیزیولوژی، بیوشیمی و ارزش غذایی در دانه‌های آفتابگردان پیشنهاد می‌کند. گزارش شده است که تیمار با کود گاوی کمپوست شده و گچ باعث کاهش شدید فعالیت آنزیم آنتی‌اکسیدانی (APX، GPX، CAT و SOD) و نسبت سدیم به پتاسیم در دانه‌ها تا ۹۰، ۷۵ و ۷۱ درصد نسبت به شاهد در سطح شوری ۱/۸، ۶ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر می‌شود (نوید و همکاران، ۲۰۲۱).

آنچه که آبیاری مزراع آفتابگردان در شرایط شوری را با اهمیت می‌کند بافت خاک است. بافت خاک تأثیر مهمی در تولید آفتابگردان در شرایط تنش خشکی و شوری دارد. اگر خاک شنی است، امکان آبیاری با آب نسبتا شور وجود دارد. بااین‌حال، اگر خاک رسی یا ارگانیک است، انجام این کار توصیه نمی‌شود. در شرایط آبیاری با آب شور، حجم آبیاری ممکن است بر عملکرد و ویژگی‌های کیفی تأثیر بگذارد. ازآنجایی که با از بین رفتن آب خاک در اثر تبخیر و تعرق، نمک‌ها در ناحیه ریشه تجمع می‌یابند، می‌توان از حجم آبیاری بالاتر از میزان نیاز گیاه استفاده کرد تا از تجمع بیش از حد نمک در خاک جلوگیری شود (روادس و همکاران، ۱۹۹۲). در این شرایط حجم آبیاری نیز ممکن است بر عملکرد و ویژگی‌های کیفی تأثیر بگذارد. نمک‌ها در ناحیه ریشه آبیاری شده با از دست رفتن آب خاک در اثر تبخیر و تعرق تجمع می‌یابند. درصورت افزایش شوری آب به بیش از ۶/۳ دسی‌زیمنس بر متر سبز شدن آفتابگردان به تأخیر خواهد افتاد به

ازای هر دسی‌زیمنس درصد جوانه‌زنی و عملکرد دانه ۲ درصد و ارتفاع بوته حدود یک درصد کاهش می‌یابد. با افزایش شوری آب آبیاری پس از آبیاری قطره‌ای با آب شور در ابتدا، شوری خاک افزایش می‌یابد، اما شوری خاک در نیمرخ خاک از عمق ۰ تا ۱۲۰ سانتی‌متر را می‌توان در آبیاری سال‌های بعدی با آب شور در سطح ثابتی حفظ کرد. از نقطه نظر عملکرد و تعادل نمک خاک، با استفاده از آبیاری قطره‌ای می‌توان سطح شوری آب آبیاری تا ۱۰/۹ دسی‌زیمنس بر متر را برای آبیاری آفتابگردان استفاده کرد (چن و همکاران، ۲۰۰۹).

آبیاری قطره‌ای می‌تواند آب را با دبی کم و متوالی در مدت زمان طولانی در اختیار گیاه قرار دهد و در نتیجه رطوبت لازم در ناحیه ریشه را تأمین می‌کند. این امر سطح شوری در آب خاک را به‌دلیل شستشو به حداقل می‌رساند (کلر و بلیسنر، ۱۹۹۰). در این روش آبیاری، نمک‌ها به سمت حاشیه‌های منطقه مرطوب رانده شده و یک ناحیه غیرشور در مرکز منطقه مرطوب، در مجاورت قطره چکان تشکیل می‌شود. آبیاری قطره‌ای به‌طور گسترده‌ای به‌عنوان یک سیستم مناسب برای آبیاری در شرایط شوری آب و خاک قابل استفاده است (مالاش و همکاران، ۲۰۰۵). باتوجه به این موارد آبیاری قطره‌ای روشی مناسب برای آبیاری مزرعه آفتابگردان در شرایط تنش شوری است (چن و همکاران، ۲۰۰۹).

بررسی ها نشان داده است که محلول‌پاشی عناصر غذایی می‌تواند برای بهبود تحمل گیاه به شوری با کاهش اثرات نامطلوب شوری بر رشد و عملکرد زایشی مورد استفاده قرار گیرد. محلول‌پاشی ترکیب KNO_3 + H_3BO_3+Fe-EDTA در سه نوبت (۴۵، ۷۵ و ۹۵ روز بعد از کاشت تأثیر مطلوبی برکاهش اثرات شوری از طریق افزایش بیوماس، وزن دانه و درصد روغن آفتابگردان داشت (جابین و احمد، ۲۰۱۲).

به‌طور کلی، آبیاری و کوددهی می‌تواند اثرات هم‌افزایی یا متضاد بر رشد محصول داشته باشد. به‌طور خاص، یک اثر هم‌افزایی در شرایطی اتفاق می‌افتد که هم آبیاری و هم کوددهی در محدوده مناسب باشند. در غیر این صورت، یک اثر متضاد ممکن است رخ

دهد و تولید محصول را کاهش دهد (سدراس و ریچاردز، ۲۰۱۴). در این میان، آبیاری و کوددهی نیز با هم تعامل دارند. به‌عنوان مثال، آبیاری رطوبت خاک را تغییر می‌دهد که بر تغییر شکل کود تأثیر می‌گذارد. عامل دیگر نیتروژن است که ثابت شده است بر جذب آب ریشه و راندمان مصرف آب محصول تأثیر می‌گذارد (مورگان، ۱۹۸۴). بررسی‌ها نشان می‌دهد که تأمین آب کافی پس از غنچه‌دهی و مصرف میزان معقول نیتروژن (۱۳۵ کیلوگرم نیتروژن در هکتار) می‌تواند اثرات نامطلوب بر رشد تولیدمثلی آفتابگردان تحت شرایط مختلف شور را کاهش دهد (میا و همکاران، ۲۰۱۶).

۵-۷- تنش سرما

آفتابگردان یکی از منحصربه‌فردترین گیاهان زراعی است که از نواحی بسیار گرم تا نواحی بسیار سرد قابل رشد است و نشان‌دهنده سازگاری وسیع و تحمل بالای این گیاه به شرایط سرد و گرم است (خلیفه و همکاران، ۲۰۰۰). تنش سرما شامل آسیب‌های ناشی از دمای کم و یخبندان است و بیان ژن و متابولیسم گیاه را با تأثیر بر عملکردهای بیولوژی کاهش می‌دهد (جان‌محمدی و همکاران، ۲۰۱۵). تخریب غشای پلاسمایی، تغییر سنتز پروتئین و محدود شدن تنفس، فتوسنتز و تثبیت دی‌اکسید کربن ازجمله آثار تنش سرما است (لیو و همکاران، ۲۰۱۲). آسیب یخ‌زدگی در اثر تشکیل کریستال‌های یخ ناشی می‌شود (بک و همکاران، ۲۰۰۷) که در فضاهای بین سلولی سبب تخلیه آب پروتوپلاستی و در نتیجه دهیدراسیون سلول‌ها می‌شود. دمای کم در مرحله زایشی می‌تواند اجزای اکوفیزیولوژیک تعیین‌کننده عملکرد آفتابگردان را تحت تأثیر قرار دهد. در شرایط معمولی شاخص برداشت افزایش خطی در طی زمان دارد، بااین‌حال در دمای کمتر از ۹ درجه سانتی‌گراد در مرحله پرشدن دانه رابطه پایداری وجود ندارد (بنگ و همکاران، ۱۹۹۸). این امر می‌تواند به‌دلیل محدودیت تجمع بیوماس و میزان انتقالات باشد.

براساس برآوردهای دمایی، میانگین دمای جهانی در قرن آینده به‌میزان یک الی ۳/۵ درجه سانتی‌گراد افزایش خواهد یافت (کریستنسن و همکاران، ۲۰۰۷) و لذا زراعت آفتابگردان در مناطق معتدل و گرم در مرحله زایشی در معرض دمای زیاد قرار خواهد

گرفت. به‌دلیل آن‌که طبق آفتابگردان به‌طور مستقیم در معرض نور خورشید است، در روزهای آفتابی دمای دانه ۵ درجه سانتی‌گراد از دمای هوا بیشتر است (پولچاک و هال، ۱۹۹۵). درصورتی‌که طبق آفتابگردان به مدت چند روز در معرض دمای بیشتر از ۳۴ درجه سانتی‌گراد قرار گیرد وزن دانه و کیفیت آن کاهش می‌یابد (روندانینی و همکاران، ۲۰۰۳). تأثیر دمای زیاد بر وزن دانه و درصد روغن با افزایش دوره بعد از مرحله گرده‌افشانی کاهش می‌یابد. در مقابل درصورتی‌که دمای زیاد در مراحل اولیه یا میانی پرشدن دانه اتفاق افتد ترکیب اسیدهای چرب تثبیت می‌شود (روندانینی و همکاران، ۲۰۰۶). بااین‌حال تأثیر دمای زیاد بر خصوصیات زراعی آفتابگردان تابع ژنوتیپ و شرایط اقلیمی است.

۵-۷-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

حداقل دما برای جوانه‌زنی و رشد آفتابگردان حدود ۶ درجه سانتی‌گراد است ولی گیاهچه‌ها در مرحله لپه‌ای می‌توانند یخبندان خفیف را تحمل کنند. با توسعه برگ‌های حقیقی در اثر یخبندان برگ‌ها آسیب دیده و به‌دلیل آسیب به جوانه انتهایی شاخه‌دهی افزایش می‌یابد (ویر، ۲۰۱۰). دمای پایه برای جوانه‌زنی آفتابگردان در ارقام مختلف در محدوده ۶/۷-۳/۳ گزارش شده است (خلیفه و همکاران، ۲۰۰۰). در مراحل اولیه گیاهچه‌های جوان آفتابگردان متحمل به یخبندان است به‌طوری‌که بوته‌ها در مرحله سبز شدن و ظهور لپه‌ها دمای منفی پنج درجه سانتی‌گراد را تحمل می‌کنند. رشد و نمو آفتابگردان در دماهای کم محدود می‌شود. در دمای کم بین ژنوتیپ‌های آفتابگردان از نظرمیزان جوانه‌زنی و سرعت جوانه‌زنی در مرحله گیاهچه‌ای تنوع ژنتیکی وجود دارد (سالا و همکاران، ۱۹۹۱). دمای شبانه منفی سه درجه سانتی‌گراد در طول ۱۰ ساعت باعث کاهش فوری و معنی‌دار فلورسانس کلروفیل شد. در برخی ارقام، دمای انجماد با افزایش قابل توجه در نشت الکترولیت همراه بود. اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیکی پس از ۵ روز دوره احیا، نشان‌دهنده تجدید یکپارچگی ساختارهای سلولی و افزایش کارآیی مرکز واکنش فتوسیستم در همه ژنوتیپ‌های تحت بررسی بود (نیلیچکوا و همکاران، ۲۰۱۷).

۵-۷-۲- مرحله رشد رویشی

تنش سرما در مرحله رشد رویشی می‌تواند توسعه ریشه را محدود کرده و در نتیجه میزان جذب عناصر غذایی را کاهش دهد. با تولید و توسعه برگ‌ها حساسیت آفتابگردان نسبت به یخبندان افزایش می‌یابد و در مراحل اولیه توسعه برگی یخبندان با آسیب به جوانه انتهایی می‌تواند سبب ایجاد بوته‌های چند شاخه شود. در یک بررسی گیاهچه‌های از گونه‌های وحشی و زراعی آفتابگردان در شرایط گلخانه مزرعه در مرحله دو تا چهار برگی به مدت ۴-۲ ساعت در معرض دمای ۴- تا ۲/۵- سانتی‌گراد قرار گرفتند. علیرغم عدم مشاهده تفاوت‌های زیاد نتایج نشان داد که انواع وحشی نسبت به یخبندان و انواع زراعی نسبت به دمای زیاد تحمل بیشتری دارند (هرناندز و همکاران، ۲۰۲۰).

۵-۷-۳- مرحله گل‌دهی

آفتابگردان در مرحله شروع تا پایان گلدهی به یخبندان کاملا حساس است. بازه زمانی بحرانی برای تعیین تعداد دانه در آفتابگردان از زمان شروع گلدهی شروع می‌شود و ۲۰ روز پس از اولین گرده‌افشانی به پایان می‌رسد. مشخص شده است که تعداد دانه در طول بازه زمانی بحرانی، واکنش منفی به دما نشان می‌دهد (چیمنتی و هال، ۲۰۰۱). لذا دمای کم در اوایل مرحله گل‌دهی می‌تواند به‌دلیل کاهش تعداد دانه سبب کاهش چشمگیر عملکرد دانه شود.

۵-۷-٤- مرحله پرشدن دانه

در مرحله پرشدن دانه از میزان حساسیت کاسته می‌شود به‌طوری‌که در مراحل نهایی پرشدن دانه بوته‌ها دمای ۲- درجه را تحمل می‌کنند (رابینسون، از عرشی). بااین‌حال تنش سرما و یخبندان در این مرحله تأثیر نامطلوب بر کیفیت بذر از نظر جوانه‌زنی و درمانسی دارد (زیمرمن و زیمر، ۱۹۷۸).

۵-۷-۵- تولید و کیفیت بذر

تنش سرما در مرحله دانه‌بندی منجر به تولید بذرهایی می‌شود که قادر به جوانه‌زنی نیستند. یخبندان در زمان دانه‌بندی (۴۲ روز بعد از گلدهی) سبب توقف یا اختلال در

فرایندهای فیزیولوژیک مؤثر بر جوانه‌زنی آفتابگردان می‌شود. درصورت وقوع یخبندان و برداشت زودتر از موعد علاوه‌بر کاهش میزان جوانه‌زنی دوره خواب بذر آفتابگردان نیز افزایش می‌یابد (زیمرمن و زیمر، ۱۹۷۸). دمای کم شبانه در محیط کنترل‌شده سبب کاهش میزان اولئیک‌اسید آفتابگردان شده است (کورول و همکاران، ۲۰۲۴).

۵-۷-٦- کمیت و کیفیت روغن

کیفیت روغن آفتابگردان در درجه اول براساس ترکیب اسیدهای چرب آن تعیین می‌شود. ترکیب اسیدهای چرب آفتابگردان می‌تواند تحت تأثیر محیط قرار گیرد و در بین عوامل محیطی تأثیر دما بیش از سایر عوامل است به‌طوری‌که با دمای پایین در طول سنتز روغن، نسبت لینولئیک‌اسید/اولئیک را افزایش می‌دهد (سیلور و همکاران، ۱۹۸۴).

۵-۷-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش سرما

اجتناب و تحمل دو استراتژی برای مقابله با دمای کم در گیاهان هستند. اجتناب سبب ممانعت از یخ‌زدگی بافت‌های حساس می‌شود. در یک حالت از طریق فوق خنک شدن[1] از تشکیل هسته‌های یخ در سلول ممانعت می‌شود (جانسکا و همکاران، ۲۰۱۰). بررسی الگوی پروتئوم لاین‌های اینبرد حساس و متحمل آفتابگردان نسبت به تنش سرما مشخص کرده است که پروتئین‌های حساس به سرما در فرایندهای متابولیسم، سنتز، انرژی و دفاع درگیر هستند (بالبوئنا و همکاران، ۲۰۱۱). سازگاری به‌عنوان یکی از مکانیسم‌های تحمل تدریجی در مقابله با سرما است. نتایج یک بررسی نشان داده است که تحمل یخ‌زدگی جمعیت‌های مربوط به عرض‌های شمالی بیشتراست و افزایش تحمل از طریق سازگاری با شرایط سرد امکان‌پذیر است (تترالت و همکاران، ۲۰۱۶). در اثر دمای ۳- درجه شب به مدت ۱۰ ساعت کاهش کارآیی کوانتوم فتوسیستم II (Fv/Fm) و افزایش نسبی لیکاژ الکترولیت[2] مشاهده شده است درحالی‌که در این شرایط تغییری در پتانسیل اسمزی

1- Supercooling
2- Relative electrolyte leakage

مشاهده نشد. قابلیت احیا بعد از تنش سرما از طریق احیای یکپارچگی سلول و افزایش واکنش فتوسیستم II صورت می‌گیرد (هیلیچکوا و همکاران، ۲۰۱۷).

اصلاح برای تحمل به خشکی می‌تواند گیاهچه‌ها را از سرما در کشت‌های زودهنگام حفظ کند. این خسارت می‌تواند مرتبط با جوانه‌زنی و بقای گیاهچه‌ها و درنتیجه افزایش پایداری بوته‌ها در مراحل گلدهی و دانه‌بندی در شرایط سرد باشد. گونه‌های وحشی مانند *H. petiolaris*، *H nuttallii*، *H. arizonensis*، *H. ciliaris*، *H. pumilus*، *H. Cusickii*، *H. maximiliani* و *H. pauciflorus* که در عرض‌های شمالی و کوهستان‌ها رشد می‌کنند و می‌توانند حاوی ژن‌های تحمل در برابر سرما باشند (اسکوریچ، ۲۰۰۹). تحمل زیاد *H. maximiliani* به سرما که در مناطق سرد کانادا رشد می‌کند گزارش شده است. همچنین گونه‌های *H. maximiliani* و *H. tuberosus* که به شرایط بسیار سرد آمریکا سازگار هستند به‌عنوان منابع ژنی مناسب در اصلاح برای تحمل به سرمای آفتابگردان قابل استفاده هستند (تیترالت و همکاران، ۲۰۱۶). نتایج جالبی با ایجاد لاین‌های موتان با تحمل به دمای ۲۰- درجه سانتی‌گراد در شرایط کشت اواخر پاییز- اوایل زمستان گزارش شده است (کالادزیان و همکاران، ۲۰۰۹). ارقام هیبرید شمس (متوسط عملکرد ۳۵۰۰ کیلوگرم)، فرخ (۳۰۰۰-۳۵۰۰ کیلوگرم در هکتار)، گلسا (۲۵۰۰-۳۰۰۰ کیلوگرم در هکتار)، لاکومکا (۳۵۰۰-۳۰۰۰ کیلوگرم در هکتار)، گابور (۲۸۰۰-۳۲۰۰ کیلوگرم در هکتار) به‌عنوان ارقام مناطق سرد و معتدل سرد معرفی شده‌اند (غفاری، ۱۳۹۷).

کشت به موقع یکی از بهترین راهکارهای زراعی برای جلوگیری از آسیب صدمات سرما است. نتایج بررسی‌ها در کرمانشاه نشان داد که تاریخ کاشت‌های ۲۵ فروردین و ۱۰ اردیبهشت (تاریخ کاشت‌های بهینه در مناطق معتدل سرد) بالاترین عملکرد دانه و شاخص‌های بهره‌وری فیزیکی و اقتصادی آب را داشت، بااین‌حال کاشت زودهنگام در تاریخ‌های ۲۵ اسفند، ۱۰ فروردین و ۲۵ فروردین با کاهش مصرف آب بهره‌وری اقتصادی قابل قبولی را نشان داد. اهمیت کاشت زودهنگام آفتابگردان در شرایط خشکسالی و همچنین موقعی که قیمت آب مصرفی در کشاورزی به‌صورت واقعی محاسبه

گردد بیشتر نمایان می‌شود. براساس نتایج این مطالعه، اگرچه ممکن است کاشت زودهنگام آفتابگردان با عملکرد دانه بالاتری همراه نباشد، اما به‌دلیل این‌که بهره‌وری اقتصادی بیشتری در تاریخ کاشت زودهنگام وجود دارد، می‌تواند یک راه‌حل عملی و مؤثر در صرفه‌جویی در مصرف آب در زراعت آفتابگردان باشد(رضائی‌زاد و همکاران، ۱۴۰۳). بین تحمل سرما با میزان کلروفیل و سطح ویژه برگ همبستگی مثبت گزارش شده است و براساس تجزیه جایگاه صفت کمی (QTL)[1] مشخص شده است که برخی نواحی ژنومی در تحمل آفتابگردان به سرما درگیر هستند (آلین و همکاران، ۲۰۰۹). گیاهان مکانیسم‌های تنظیمی زیادی را در پاسخ به تنش سرما، همراه با بیان القایی ژن‌های خاص برای مقاومت در برابر تنش‌های محیطی، تکامل داده‌اند. این مکانیسم‌ها نقش زیادی در سازگاری گیاهان ازجمله آفتابگردان به شرایط اقلیمی مختلف دارد.

۵-۸- تنش گرما

تنش گرما یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی در دنیا و ازجمله در آسیا است. انتشارات گازی از منابع مختلف سبب افزایش اثرات گلخانه‌ای شده و منجر به افزایش دمای اتمسفر می‌شود که تهدیدی برای تنوع ژنتیکی در دنیا است. تنش گرما به‌عنوان دمای زیاد در یک زمان معین که بتواند موجب کاهش معنی‌دار عملکرد در مقایسه با پتانسیل ژنتیکی گیاه در شرایط معمولی شود تعریف می‌شود (سینگ، ۲۰۰۴). این امر منجر به افزایش دی‌اکسید کربن از ۳۵۰ به حدود ۳۷۸ میکرومول بر مول از سال ۱۹۸۰ تاکنون شده است (سینگ و همکاران، ۲۰۰۷). هر ۱۰ سال متوسط دمای دنیا تا ۰/۳ درجه سانتی‌گراد افزایش می‌یابد و نشان‌دهنده افزایش حدود ۳ درجه‌ای متوسط دمای هوا در سال ۲۱۰۰ است (وحید و همکاران، ۲۰۰۷). در آفتابگردان، آستانه دمایی ۲۶ تا ۲۹ درجه سانتی‌گراد تعیین شده است، درحالی‌که دماهای بالاتر از سطح آستانه، تنش گرمایی ایجاد می‌کنند (روندانینی و همکاران، ۲۰۰۶).

1- Quantitative Trait Loci

۵-۸-۱- مرحله سبز شدن و استقرار گیاهچه

حداقل دما (دمای پایه) برای جوانه‌زنی و رشد و نمو آفتابگردان ۷/۲ درجه سانتی‌گراد است. دمای پایه برای رشد و نمو در مراحل مختلف متفاوت است و به‌عنوان مثال برای توسعه برگی ۴/۷ درجه سانتی‌گراد است (گرانیر و تاردیو، ۱۹۹۸). در مراحل اولیه رشد گیاهچه‌ای به‌خصوص درتاریخ‌های کشت زودهنگام دمای کم و یخبندان موجب خسارت می‌شود. دمای کم سبب آسیب فیزیکی شده و فرایندهای فیزیولوژی را تحت تأثیر قرار می‌دهد (زیونگ و همکاران، ۲۰۰۲). در نتیجه بقاء، رشد و تولید مثل گیاه تحت تأثیر قرار می‌گیرد و در برخی موارد به‌دلیل مرگ گیاهچه‌ها و از بین رفتن غالبیت جوانه انتهایی استقرار نامنظم گیاهی مشاهده می‌شود. تحمل دمای کم با تجمع مواد اسمزی افزایش می‌یابد (تاپا و همکاران، ۲۰۲۴).

۵-۸-۲- مرحله رشد رویشی

دمای بهینه برای رشد آفتابگردان ۲۱ (شب) تا ۲۵ (روز) درجه سانتی‌گراد است و در شرایط کنترل‌شده دمای شب در محدده ۲۰-۱۸ درجه سانتی‌گراد و دمای روز ۲۶-۲۴ درجه سانتی‌گراد در مقایسه با دمای ۴۰-۳۸ درجه سانتی‌گراد عملکرد دانه و روغن و درصد روغن بیشتری را نشان داده است. حداقل دما که امکان توسعه برگ‌های آفتابگردان را امکان‌پذیر می‌کند ۴/۷ درجه سانتی‌گراد است (گرانیر و تاردیو، ۱۹۹۸) و افزایش دما سبب افزایش رشد و نمو آفتابگردان می‌شود. دمای بهینه در طی دوره رشد رویشی سبب تولید بیوماس مطلوب در آفتابگردان می‌شود.

۵-۸-۳- مرحله گل‌دهی

آستانه دمایی در مراحل مختلف رشدی آفتابگردان متفاوت و در محدوده ۲۶ الی ۲۹ درجه سانتی‌گراد است و اثر منفی دمای بالا بر آفتابگردان در مرحله گرده‌افشانی نسبت به سایر مراحل رشدی بیشتر است (موربندو و همکاران، ۲۰۱۱). در مرحله گل‌دهی دمای بیش از ۳۷ درجه علاوه‌بر آسیب به دانه‌های گرده و کلاله باعث کاهش فعالیت حشرات گرده‌افشان شده و میزان دانه‌بندی را کاهش می‌دهد. دمای بالا در مرحله گل‌دهی بر

باروری و دانه‌بندی و در نتیجه عملکرد دانه آفتابگردان تأثیر منفی می‌گذارد. دمای بیشتر از ۳۱ درجه در مرحله گرده‌افشانی به‌دلیل این‌که تولید گرده و باروری را کاهش می‌دهد سبب کاهش عملکرد دانه می‌شود (چیمنتی و هال، ۲۰۰۱). به ازای هر درجه افزایش دمای محیطی گلدهی آفتابگردان ۶-۴ روز تسریع می‌شود (گیلونی و همکاران، ۲۰۱۰).

۵-۸-٤- مرحله پرشدن دانه

گرما مراحل نموی آفتابگردان را تسریع می‌کند و همان‌طور که باعث تسریع گلدهی می‌شود افزایش دما در مرحله پرشدن دانه می‌تواند رسیدگی فیزیولوژیکی را تسریع کند و در نتیجه سبب زودرسی شود. به این دلیل وزن هزار دانه و نسبت مغز به دانه می‌تواند کاهش یافته و عملکرد دانه کاهش یابد. به ازای هر درجه افزایش دمای محیطی زمان رسیدگی آفتابگردان ۱۲-۷ روز تسریع می‌شود (گیلونی و همکاران، ۲۰۱۰). در مرحله دانه‌بندی بیشترین درصد روغن از دمای ثابت ۲۱ درجه در مقایسه با سه دمای ۱۰، ۱۶ و ۲۶ درجه حاصل شده است. با افزایش دما از ۲۵ تا ۴۰ درجه سانتی‌گراد رشد جنین کاهش می‌یابد (چیمنتی و همکاران، ۲۰۰۱).

گرمای زیاد در مرحله زایشی عملکرد کمی و کیفی آفتابگردان را کاهش می‌دهد. در طی دوره پر شدن دانه دماهای ۳۵، ۳۷ و ۴۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۷ روز متوالی سبب کاهش وزن دانه و محتوای روغن، افزایش درصد پریکارپ و تغییر ترکیب اسیدهای چرب شده است. بیشترین کاهش وزن دانه در اثر تنش گرما، ۱۲ تا ۱۹ روز پس از گلدهی و بیشترین حساسیت اجزای کیفیت روغن به تنش گرما، ۱۹ تا ۲۶ روز پس از گلدهی گزارش شده است (روندانینی و همکاران، ۲۰۰۳).

۵-۸-۵- تولید و کیفیت بذر

تنش گرما در مرحله پرشدن دانه روند نموی آفتابگردان را تسریع کرده و در نتیجه فرصت پرشدن دانه محدود می‌شود. این امر سبب پرشدن ناقص دانه می‌شود که می‌تواند بر قدرت بذر تأثیر منفی بگذارد. از این‌رو در تولید بذر آفتابگردان لازم است تاریخ کاشت طوری تنظیم شود تا مرحله پرشدن دانه با گرمای شدید مواجه شود. افزایش دما تا

۲۵ درجه سانتی‌گراد، سرعت رشد جنین آفتابگردان را افزایش می‌دهد و کاهش متوسط ۱/۲ درصد وزن جنین به ازای هر درجه سانتی‌گراد گزارش شده است (چیمنتی و همکاران، ۲۰۰۱).

۵-۸-٦- کمیت و کیفیت روغن

دمای بالا در طول دوره رشد دانه منجر به کاهش کل عملکرد روغن آفتابگردان می‌شود. در دمای بیشتراز ۳۵ درجه درصد روغن کاهش می‌یابد و با افزایش دمای شبانه در این مرحله (۲۶ درجه سانتی‌گراد) میزان اولئیک‌اسید افزایش می‌یابد (ایزکویردو همکاران، ۲۰۰۲). نتایج متناقضی در مورد تأثیر دما بر کیفیت اسیدهای چرب گزارش شده است. براساس یک گزارش قدیمی (هریس و همکاران، ۱۹۷۸) دمای بالا و به‌ویژه دمای بالای شبانه، باعث کاهش قابل توجه درصد لینولئیک‌اسید آفتابگردان می‌شود و این امر به‌دلیل تأثیر دما بر فعالیت آنزیم‌های دساچوراز که مسئول تبدیل اولئیک به لینولئیک‌اسید هستند اتفاق می‌افتد. در یک بررسی جدیدتر(واندر مروه و لابوس چان، ۲۰۱۴) دمای زیاد در مرحله پرشدن دانه منجر به افزایش میزان لینولئیک‌اسید آفتابگردان شده است. باتوجه به همبستگی منفی لینولئیک‌اسید با اولئیک این امر کیفیت روغن آفتابگردان را کاهش می‌دهد. تأثیر دمای شب در دوره‌های کوتاه پر شدن دانه بر میزان توکوفرول روغن و نسبت توکوفرول/لینولئیک‌اسید در آفتابگردان بررسی شده است. غلظت توکوفرول با افزایش دمای شب در اوایل پر شدن دانه کاهش یافت. دما عمدتاً با تأثیر بر وزن روغن در هر دانه، بر غلظت توکوفرول تأثیر گذاشت. نسبت توکوفرول/لینولئیک‌اسید تحت تأثیر دما قرار نگرفت (ایزکوردو و همکاران، ۲۰۰۷).

۵-۸-۷- مدیریت مزرعه در شرایط تنش گرما

اصلاح و معرفی ارقام متحمل به تنش گرما یکی از راهکارهای اساسی برای کاهش اثرات منفی تنش گرمایی در آفتابگردان به شمار می‌رود. برخی ویژگی‌های مورفولوژیکی برگ، ازجمله وجود کرک‌های نقره‌ای‌رنگ که در گونه وحشی *H. argophyllus* مشاهده می‌شود، با انعکاس بخشی از تابش خورشیدی، کاهش دمای سطح برگ و

محدود کردن تبخیر و تعرق، نقش مؤثری در افزایش تحمل گیاه به دماهای بالا ایفا می‌کنند (واربورتون و همکاران، ۲۰۱۷). علاوه‌بر این، گونه‌های وحشی نظیر *H. anomalus*، *H. deserticola*، *H. nuttallii* و *H. petiolaris* به‌عنوان منابع ژنتیکی ارزشمند در برنامه‌های اصلاحی آفتابگردان با هدف افزایش تحمل به دمای بالا معرفی شده‌اند (سیلر، ۲۰۱۲). در اقلیم‌های گرم کشور مانند استان خوزستان در دوره کشت زمستانه و تابستانه می‌توان نسبت به کشت آفتابگردان اقدام نمود. از ارقام هیبرید متحمل به گرما می‌توان به آذرگل (متوسط عملکرد ۴۰۰۰-۳۵۰۰ کیلوگرم در هکتار)، فرخ (۳۵۰۰-۴۰۰۰ کیلوگرم در هکتار)، قاسم (۳۵۰۰-۴۰۰۰ کیلوگرم در هکتار)، اسکار (۳۵۰۰-۳۰۰۰ کیلوگرم در هکتار)، فانتازیا (۳۰۰۰-۳۵۰۰ کیلوگرم در هکتار) و دوکات (۲۵۰۰-۳۰۰۰) اشاره کرد (کلانتر احمدی و قاسمی‌نژاد، ۱۳۹۶).

از دیدگاه مدیریتی، تنظیم تاریخ کاشت آفتابگردان به‌گونه‌ای که مرحله پر شدن دانه با دماهای بالای محیطی همزمان نشود، اهمیت ویژه‌ای دارد. در مناطق معتدل و معتدل سرد، کشت در اولین فرصت ممکن، از اواخر اسفند تا اواخر فروردین، می‌تواند خطر بروز خسارت‌های ناشی از دمای بالای تابستان را به میزان قابل توجهی کاهش دهد. در شرایط کشت تابستانه، دماهای بالا در مراحل رویشی ممکن است موجب آسیب به برگ‌ها و بروز آفتاب‌سوختگی شود؛ از این‌رو، ضروری است تاریخ کاشت به‌گونه‌ای تنظیم شود که مرحله گل‌دهی آفتابگردان، که حساس‌ترین مرحله رشد محسوب می‌شود، با اوج دمای محیطی تلاقی نداشته باشد. همچنین گزارش شده است که ارقام دارای برگ‌های رو به بالا در مقایسه با ارقام دارای برگ‌های رو به پایین، به‌دلیل حفظ دمای کمتر برگ در ساعات بعد از ظهر، تحمل بیشتری نسبت به تنش گرما نشان داده و آسیب کمتری متحمل می‌شوند (کالیار و همکاران، ۲۰۱۴).

۵-۹- تنش فلزات سنگین

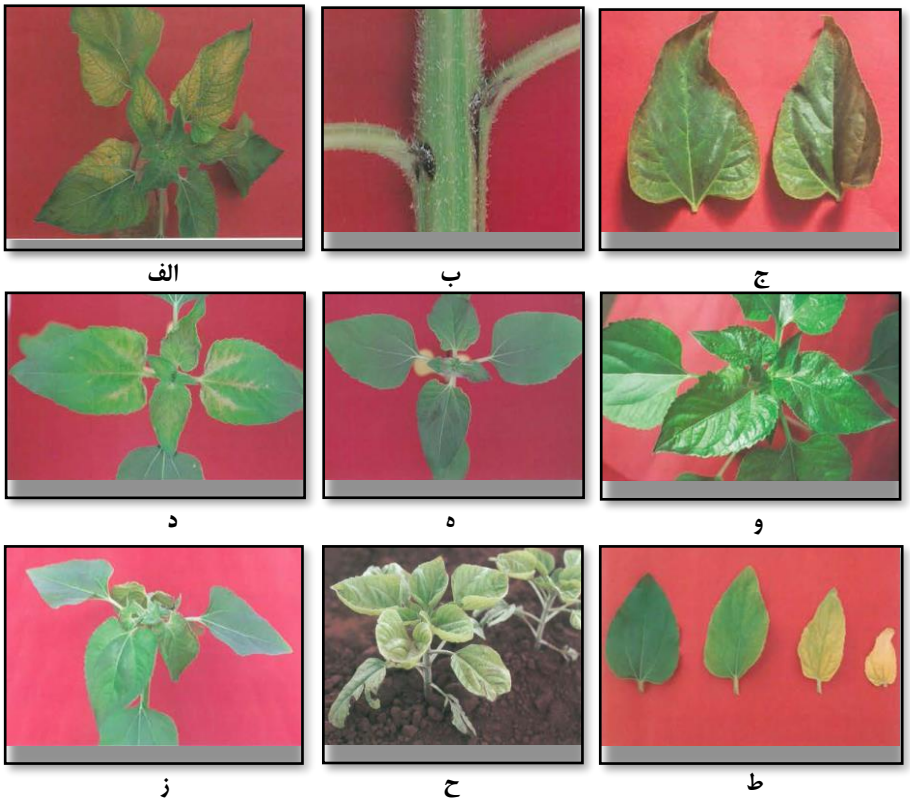
آفتابگردان به‌عنوان یکی از گیاهان فوق تجمع‌کننده نمک و مقاوم در برابر فلزات سنگین شناخته شده است که توانایی ثابت شده‌ای برای تجمع زیستی فلزات سنگین دارد

(کورنو و همکاران، ۲۰۱۶). میزان جذب این عناصر توسط آفتابگردان بستگی به خواص خاک، غلظت عناصر در خاک و نوع رقم دارد (کولباس و همکاران، ۲۰۱۴). این گیاه برای تصفیه فلز کادمیوم خاک مورد استفاده قرار گرفته است، اما کارآیی انتقال کادمیوم به بخش‌های بالایی آفتابگردان کم است (چیبوکو اوبیورا، ۲۰۱۴). علیرغم نیاز به برخی عناصر سنگین همه عناصر سنگین در غلظت‌های بالا برای گیاه سمی هستند و سبب کاهش رشد و عملکرد می‌شوند (آنگون و همکاران، ۲۰۲۴). یکی از مکانیسم‌های تأثیر عناصر سنگین مانند روی افزایش نفوذپذیری غشاهای ریشه است که انتقال عناصر غذایی به یا درون گیاه را سبب می‌شود (کاباتا و پندیاس، ۱۹۹۲). عناصر سنگین مانند مس و روی در مقادیر کم برای رشد گیاه ضروری هستند ولی برخی مانند کادمیوم ضروری نیستند. عناصر سنگین شامل کادمیم، کبالت، کروم، جیوه، نیکل و تالیم می‌توانند سبب مسمویت در گیاهان زراعی ازجمله آفتابگردان شوند. منشأ آلودگی با این عناصر می‌تواند آلودگی هوا یا آبیاری با فاضلاب باشد. جذب بیشتر عناصر ریزمغذی مانند آلومینیوم، منگنز، آهن، روی و مس نیز می‌تواند سبب مسمویت شود. اسیدی شدن خاک به‌دلیل افزایش قابلیت جذب آن‌ها یکی از عوامل اصلی مسمویت عناصر خاک است. گزارشی از مسمومیت عناصر سنگین یا سلنیوم در مورد آفتابگردان گزارش نشده است. غلظت بالای عناصر سنگین می‌تواند عملکرد روزنه‌ها را مختل کند لذا پژمردگی یکی از عمومی‌ترین علایم مسمومیت به شمار می‌رود.

مسمومیت با روی ابتدا با کلروز بین رگبرگ‌ها در برگ‌های در حال توسعه بالایی گیاه ظاهر می‌شود (۵-۵ الف). این حالت ممکن است فقط در قسمتی از برگ دیده شود و یا شدت متفاوتی در قسمت‌های مختلف یک برگ داشته باشد. در مرحله بعد ممکن است نقاط نکروز قهوه‌ای در محل اتصال دمبرگ به ساقه مشاهده شود و می‌تواند به سمت پایین بوته توسعه یابد (شکل ۵-۵ ب). غلظت بالای کبالت سبب فنجانی‌شدن و کلروز مشخص در حاشیه برگ‌های وسطی بوته می‌شود (شکل ۵-۵ ج). حالت کلروز به‌صورت نواری در مجاورت رگبرگ اصلی دیده می‌شود. در برگ‌های بالایی مسمومیت کبالت

سبب کلروز بین رگبرگ‌ها و به دنبال آن نکروز طولی بین رگبرگ‌ها می‌شود (شکل ۵-۵ د).

سمیت کروم باعث مهار جوانه‌زنی بذر، تخریب وضعیت رنگدانه‌ها، اختلال در تعادل مواد مغذی، کاهش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و القای استرس اکسیداتیو در گیاهان می‌شود (ظفر و همکاران، ۲۰۲۴). مسمومیت کروم در برگ‌های مسن آفتابگردان که به رنگ سبز تیره تبدیل می‌شوند مشاهده می‌شود. در برگ‌های جوان رنگ خاکستری و تغییر شکل دیده می‌شود (شکل ۵-۵ ه). مقدار زیاد نیکل سبب پژمردگی و مرگ گیاهچه‌های آفتابگردان می‌شود. مسمویت با کبالت به‌دلیل کاهش شدید ارتفاع بوته سبب کاهش بیوماس گیاه به‌میزان ۵۰ درصد می‌شود بااین‌حال علایم مشخصی از مسمومیت در برگ دیده نمی‌شود و برگ‌ها، ساقه‌ها و ریشه‌ها سالم به نظر می‌رسند. مسمویت با سلنیوم سبب کلروز مشخص بین رگبرگ‌ها در کل برگ شده و مقداری چروکیدگی برگ دیده می‌شود (شکل ۵-۵ و). در مسمومیت شدید برگ‌های مسن سبز متمایل به خاکستری می‌شوند و برگ‌های بالایی پلاسیده می‌شوند (شکل ۵-۵ ز). پلاسیدگی با نکروز در طول حاشیه برگ و به سمت انتهای رگبرگ اصلی همراه است. علایم کلروز، فنجانی شدن و محدود شدن رشد از علایم عمومی مسمویت با سلنیوم است که در صورت اضافه کردن گوگرد به خاک کاهش می‌یابد (شارماو جنگاور، ۱۹۸۵). تشخیص دقیق مسمویت ناشی از عناصر غذایی بدون تجزیه بافت گیاهی مشکل است زیرا بسیاری از مسمویت‌ها سبب پژمردگی گیاه می‌شود (بزاز و همکاران، ۱۹۷۴). مسمومیت با کبالت ممکن است با کمبود مولیبدن اشتباه گرفته شود و تفاوت این دو در آن است که در صورت کمبود مولیبدن کلروز در همه قسمت‌های گیاه دیده می‌شود (شکل ۵-۵ ح). علایم مسمومیت روی ممکن است با علایم کمبود آهن مشابه باشد که در آن علاوه‌بر کلروز بین رگبرگ‌ها مناطق کلروز تقریبا سفید شده و نکروز شدید رخ می‌دهد (شکل۵-۵ ط).



شکل ۵-۵- علایم ناشی از مسمومیت آفتابگردان با عناصر سنگین.

آفتابگردان نسبت به کمبود بور حساس و به زیاد بود آن تا حد زیادی متحمل است و معمولا مسمویت ناشی از بور بوجود نمی‌آید. براساس گزارش موجود غلظت ۱۸۰ میلی‌گرم در هر کیلوگرم بور منجر به کاهش عملکرد دانه نشده است (بلارنی و چاپم، ۱۹۷۹) و لذا مسمومیت آفتابگردان با بور برخلاف گیاهانی مانند سویا و بادام‌زمینی غیر محتمل است. مسمومیت با بور در اثر آبیاری با آب غنی از بور یا از کوددهی زیاد بور ناشی می‌شود (مینارسی، ۲۰۲۵) و در این صورت بیشتر متوجه گیاهانی است که بعد از آفتابگردان در تناوب زراعی کشت می‌شوند. نخستین علایم مسمومیت با بور ظهور کلروز خفیف در حاشیه برگ‌های پایین بوته است (شکل ۶-۵ الف، ب و ج). با افزایش غلظت بور مناطق کلروزه بخصوص در حاشیه برگ‌ها و ناحیه بین رگبرگ اصلی و دو رگبرگ

منشعب از قاعده برگ نکروزه می‌شوند. ناحیه نکروزه می‌تواند توسط یک حاشیه کلروزه زرد احاطه شود. سایر برگ‌ها که این علایم را نشان نمی‌دهند به رنگ سبز تیره درآمده و فنجانی شکل می‌شوند. علایم مسمومیت از برگ‌های پایین به برگ‌های بالایی سرایت می‌کند.



الف ب ج

شکل٦-٥- علایم مسمومیت آفتابگردان با بور الف) کلروز اولیه در حاشیه برگ (راست) و سپس نکروز حاشیه همراه با کلروز و نکروز بین رگبرگ‌ها (چپ) در اثر مسمویت با بور. ب) نکروز متوسط (چپ) و شدید همراه با نکروز بین رگبرگ‌ها (راست). ج) نکروز شدید حاشیه و بین برگ‌ها در اثر مسمومیت با بور.

٥-٩-١-پاسخ فیزیولوژیک به تنش فلزات سنگین

مسمومیت ناشی از عناصر سنگین در نتیجه فعالیت‌های انسانی است. اصلاح خاک از طریق اضافه کردن آهک می‌تواند جذب این عناصر را کاهش دهد. در اثر غلظت بالای عناصر سنگین کادمیم، نیکل و سرب کاهش عملکرد به‌میزان ۵۰ درصد گزارش شده است (بزاز و همکاران، ۱۹۷۴). همچنین با افزایش غلظت سلنیوم از ۴ به ۳۳ میلی‌گرم در هر گرم بافت گیاهی کاهش ماده خشک آفتابگردان به‌میزان ۴۷٪ گزارش شده است (شارما و جنگاور، ۱۹۸۵). مسمویت با روی در رقم هایسان ۳۱ سبب کاهش عملکرد به‌میزان ۱۰ درصد شده است (بلیمی و همکاران، ۱۹۸۷). علایم مسمومیت با بور مشابه علایم ناشی از بالا بودن کلرید سدیم یا سولفات سدیم در ناحیه ریشه است. در مرحله گل‌دهی غلظت بیش از ۵۰۰ میلی‌گرم در کیلوگرم در چهارمین برگ از برگ‌های لپه‌ای کاهش عملکرد به‌میزان ۳۰ درصد گزارش شده است، ولی گاهی کاهش عملکرد تا ۹۰ درصد نیز می‌تواند برسد (بلیمی و همکاران، ۱۹۸۷).

برای توصیف کمی اثر نسبی غلظت‌های فلزات سنگین (مانند کادمیوم، سرب، روی و نیکل) بر جوانه‌زنی و رشد نشاء گیاهان، آزمایش‌های جوانه‌زنی بذر با استفاده از بذرهای آفتابگردان تیمار شده با فلزات سنگین مختلف انجام شد و یک مدل ریاضی برای برآورد شاخص قوت نشاء (SVI) ارائه گردید. نتایج آزمایش‌های جوانه‌زنی نشان داد که درصد جوانه‌زنی با افزایش غلظت فلزات سنگین کاهش می‌یابد و مهار رشد نشاء به وضوح بالاتر از غلظت‌های بحرانی خاص (برای مثال ۵۰ میلی‌گرم کادمیوم در لیتر، ۵۰ میلی‌گرم نیکل در لیتر، ۱۰۰ میلی‌گرم روی در لیتر و ۱۰۰۰ میلی‌گرم سرب در لیتر) قابل تشخیص است. ترتیب سمیت زیستی فلزات سنگین بر جوانه‌زنی بذر آفتابگردان به شکل کادمیوم < نیکل < روی < سرب زیر بود (ژائو و همکاران، ۲۰۱۶).

جوانه‌زنی بذر آفتابگردان به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر نوع و غلظت فلزات سنگین قرار می‌گیرد (چاکراوارتی و سریوساستاوا، ۱۹۹۲). نتایج بررسی‌ها نشان‌دهنده کاهش طول ریشه و ساقه با افزایش غلظت فلزات سنگین است (ژائو و همکاران، ۲۰۲۵). از آنجا که غلظت‌های مؤثر فلزات سنگین برای میزان مشخصی از مهار متفاوت است، نرخ‌های مختلف کاهش یافته جوانه‌زنی بذر و میزان متفاوت مهار رشد ریشه و ساقه با افزایش غلظت‌ها مشاهده شده است.

توانایی جوانه‌زنی و انتقال فلز آفتابگردان برای شناسایی اثرات آن بر خصوصیات زراعی در مواجهه با آلودگی فلزی در مرحله گیاهچه‌ای با تیمارهای فلزات سنگین شامل غلظت‌های ۰، ۵۰، ۱۰۰، ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی‌مول نیکل، کادمیم و سرب بر رقم هایسان ۳۳ مقایسه شده است. تیمارهای سرب و کادمیم ویژگی‌های رشد نشاءهای ۲۰ روزه هر دو رقم را کاهش دادند. انتقال نیکل به‌طور مؤثری بیوماس ساقه و ریشه هایسان ۳۳ را افزایش داد. غلظت‌های بالای ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی‌مول کادمیم و سرب به‌طور چشمگیری محتویات منگنز و پتاسیم توانایی گیاهی، طول و بیوماس آفتابگردان را کاهش داد. در میان سه فلز سنگین، کادمیم سمی‌تر از سرب و نیکل تشخیص داده شد. ریشه گیاهچه‌های ۲۰ روزه رقم هایسان ۳۳ توانستند مقدار بیشتری کادمیم را نگهداری کرده و انتقال آن به

بخش‌های هوایی را متوقف کنند. اگرچه اثرات نیکل با غلظت‌های ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی‌مول بر جوانه‌زنی و توانایی گیاهی ارقام آفتابگردان بیشتر از ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مول بود، اما نسبت به کادمیم و سرب سمیت کمتری داشت. تجمع کادمیم در ریشه‌ها نشان می‌دهد که ریشه‌ها به‌عنوان مخزنی فیزیولوژیکی فعال‌تر برای فلزکادمیم عمل می‌کنند، درحالی که بخش‌های هوایی آفتابگردان‌ها محل تجمع سرب و نیکل هستند، زیرا ساقه‌های این ارقام محتویات بالایی از این دو فلز را انباشته می‌کنند (صدیق و همکاران، ۲۰۱۹).

تنش عناصر سنگین می‌تواند بر جذب عناصر غذایی تأثیر منفی بگذارد. اعمال تنش با عنصر کروم ۳۰ روز بعد از جوانه‌زنی منجر به کاهش وزن خشک و تر اندام‌های هوایی و ریشه آفتابگردان شده و باعث کاهش جذب عناصر نیتروژن- فسفر- پتاسیم شده است (اسلام و همکاران، ۲۰۱۳). مشخص شده است که کادمیوم و روی خاک در غلظت‌های ۴۰ و ۸۰ میلی‌گرم در دسی‌متر مکعب خاک سبب کاهش معنی‌دار ارتفاع بوته و غلظت بالای روی (۸۰ میلی‌گرم در دسی‌متر مکعب خاک) سبب کاهش سطح برگ آفتابگردان شده و تجمع آن‌ها در ساقه، برگ و ریشه این گیاه افزایش می‌یابد (چاوز و همکاران، ۲۰۱۱). نتایج بررسی اثرات گرد و غبار کارخانه سیمان شامل اکسید سیلیس، اکسید آلومینیوم، اکسید آهن، اکسید منیزیوم، سولفات و سولفید روی ویژگی‌های رشدی آفتابگردان روغنی نشان داد که تنش مذکور باعث کاهش معنی‌دار تعداد برگ سبز و قطر ساقه شده و باعث تغییر شکل و زردی برگ‌ها گردید (شکل ۷-۵). شدت این آسیب‌ها بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه متفاوت بوده و ژنوتیپ آرماویرسکی تحمل به‌تنش بالاتری نشان داد (زرگری و همکاران، ۲۰۰۸).



شکل ۷-۵- علایم ناشی از مسمومیت برگ‌های آفتابگردان. الف: اپیناستی، ب: دفرمه شدن برگ‌ها، ج: نکروزه، د: کلروزه

نتایج بررسی‌های چن و همکاران (۲۰۲۱) نشان داده است که آلودگی خاک به اورانیوم و کادمیوم در مرحله گل‌دهی تا پر شدن دانه سبب کاهش بیوماس شاخه و ریشه و میزان کلروفیل آفتابگردان می‌شود. نتایج این بررسی نشان داده است که در شرایط آلودگی کادمیوم و اورانیوم فعالیت سوپراکسیددیسموتاز کاهش و فعالیت پراکسیداز، کاتالاز وآسکوربات پراکسیداز در برگ‌های آفتابگردان افزایش می‌یابد. آلودگی با عناصر سنگین در مرحله گل‌دهی و پر شدن دانه سبب ایجاد اشکال فعال اکسیژن و آسیب ناشی از اکسیداسیون به بافت‌های آفتابگردان می‌شود. آلودگی با این عناصر سبب افزایش پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدهید به‌ترتیب به‌میزان ۲۱ و ۳۸٪ در مقایسه با شاهد شده است. مالون‌دی‌آلدهید محصول نهایی تجزیه لیپید یا شاخص غیر مستقیم تنش اکسیداتیو ناشی از فلزات سنگین است (تاکر و همکاران، ۲۰۱۶). استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد

مانند اکسین غلظت پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدهید را که در اثر آلودگی خاک با اورانیوم و کادمیوم ایجاد می‌شود را به‌میزان ۳۰-۲۰ درصد کاهش داده است (چن و همکاران ۲۰۲۱).

استفاده گسترده از روغن آفتابگردان در صنعت غذا و محصولات جانبی آن مانند کنجاله و پوسته در تغذیه دام، نیازمند نظارت مستمر بر کیفیت و ایمنی زیستی ماده خام، یعنی دانه‌های آفتابگردان است. نبود نظارت اجباری بر ایمنی زیستی دانه‌های آفتابگردان در اوکراین، خطر رشد دانه‌ها با استفاده بیش از حد از کودهای معدنی و آفت‌کش‌ها را افزایش می‌دهد و این موضوع، براساس مطالعه زیمارویوا و همکاران (۲۰۲۱)، می‌تواند به تجمع فلزات سنگین، آفت‌کش‌ها، نیترات‌ها و رادیونوکلئیدها در دانه‌های آفتابگردان منجر شود که این مواد می‌توانند در چربی‌های گیاهی تجمع یافته و بر سلامت انسان تأثیر منفی گذاشته و محصولات دامی را آلوده کنند.

در میان همه دانه‌های روغنی، آفتابگردان دارای ویژگی‌های تغذیه‌ای مطلوبی است و قیمت بالای فروش دانه‌های آفتابگردان و سازگاری آن‌ها با شرایط رشد، باعث افزایش مساحت زیرکشت آفتابگردان شده است. خطر تجمع فلزات سنگین به‌ویژه سرب، کادمیوم، مس، روی و جیوه، نیترات‌ها و رادیونوکلئیدها در خاک و دانه‌های آفتابگردان در حال افزایش است. براساس مطالعات احمد و همکاران (۲۰۲۱) و هان و همکاران (۲۰۲۲)، نرخ‌های علمی کاربرد کودهای معدنی برای کشت آفتابگردان به‌صورت $N_{60}P_{60}K_{60}$ است. اما اگر چرخه تناوب آن کاهش یابد، میزان مصرف کود می‌تواند ۱/۵ تا ۲ برابر افزایش یابد. در چنین شرایطی، حجم کودهای معدنی با کیفیت پایین که با فناوری‌های ناقص تولید می‌شوند افزایش می‌یابد که خطر سمیت ناشی از استفاده آن‌ها را بالا می‌برد. این موضوع، طبق نتایج شفیق و همکاران (۲۰۲۱)، منجر به کاهش کیفیت بذر و ایمنی زیستی می‌شود. نیترات‌ها، فلزات سنگین (سرب، کادمیوم، روی، مس، جیوه و کبالت) و باقی‌مانده آفت‌کش‌ها می‌توانند عوامل اصلی آلودگی زیستی بذر باشند. به‌طور معمول، آفتابگردان گیاهی است که می‌تواند کادمیوم را در غلظت‌های بالا جذب کند و

بنابراین مسئله کنترل کیفیت و ایمنی زیستی دانه‌های آفتابگردان در کشاورزی فشرده به‌طور روزافزون اهمیت پیدا می‌کند. ضریب محاسبه‌شده تجمع فلزات سنگین توسط دانه‌های آفتابگردان نشان داده است که سطح قابل توجهی از انتقال مواد سمی از خاک به دانه‌ها برای مس مشاهده شد که ۱/۷ برابر بیشتر از محتوای آن در خاک است و برای روی که ۱/۸ برابر بیشتر از محتوای آن در خاک است. در عین حال، سطح انتقال سرب و کادمیوم از خاک به دانه‌های آفتابگردان بسیار کمتر از محتوای آن‌ها در خاک است و به‌ترتیب ۰/۰۶ و ۰/۱ کمتر از خاک بود. طبق هدف تحقیق، هیچ تجمعی از مواد سمی (فلزات سنگین، رادیونوکلئیدها و نیترات‌ها) در خاک و دانه‌های آن در طول کشت آفتابگردان مشاهده نشد. این امر نشان‌دهنده گیاه‌پالایی قدرتمند آفتابگردان با تولید همزمان دانه‌های سازگار با محیط زیست از نظر فلزات سنگین و نیترات است. نتایج یک بررسی نشان می‌دهد در مقایسه با کادمیوم، جیوه، کبالت و مولیبدن، جذب مس و روی در دانه آفتابگردان بیشتر از عناصر دیگر و سرب کمتر صورت می‌گیرد. یافته‌ها نشان می‌دهد که چون هیچ‌گونه افزایش بیش از حد مجاز فلزات سنگین و نیترات‌ها در دانه‌های آفتابگردان مشاهده نشده است، احتمال تجمع بیشتر آن‌ها در محصولات جانبی آفتابگردان شامل پوست دانه‌ها، ساقه‌ها، برگ‌ها، دمبرگ‌ها و ریشه‌ها بیشتر است. نتایج این مطالعه می‌تواند در کشت ارگانیک آفتابگردان مورد استفاده قرار گیرد (تکاچوک و همکاران، ۲۰۲۴). تنش عناصر سنگین با آسیب به کلروفیل و کاهش بیوماس باعث افت عملکرد دانه و روغن آفتابگردان می‌شود (چن و همکاران، ۲۰۲۱).

آفتابگردان قادر است مقادیر زیادی از اورانیوم و کادمیم را در بافت‌های خود تجمیع کند (رضوان و همکاران، ۲۰۱۶). تجمع فلزات سنگین سبب ایجاد تنش اکسیداتیو در گیاهان و ازجمله آفتابگردان می‌شود که با افزایش اشکال فعال اکسیژن ازجمله مالون‌دی‌آلدهید همراه است (چن و همکاران، ۲۰۲۱) که به نوبه خود سبب تجزیه لیپید و کاهش درصد روغن و عملکرد روغن آفتابگردان می‌شود.

۵-۹-۲- مدیریت مزرعه در شرایط تنش فلزات سنگین

هورمون‌ها و تنظیم‌گرهای رشد به‌عنوان پیام‌رسان شیمیایی در تنظیم رشد معمولی گیاهان نقش دارند و برای افزایش تحمل گیاهان در برابر سمیت عناصر سنگین مورد استفاده قرار می‌گیرند. استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد به‌عنوان یک روش مؤثر و ارزان استخراج عناصر سنگین خاک است. کاربرد ۵۰۰ میلی‌گرم در لیتر ایندول استیک‌اسید سبب افزایش جذب اورانیوم و کادمیم خاک به‌ترتیب به‌میزان ۴۸۴ و ۲۳۹ درصد در مقایسه با شاهد شده است. استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد مانند اکسین غلظت پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدهید را که در اثر آلودگی خاک با اورانیوم و کادمیوم ایجاد می‌شود را به‌میزان ۲۰-۳۰ درصد کاهش داده است (چن و همکاران ۲۰۲۱).

استفاده از فیتوهورمون‌ها می‌تواند اثر منفی سمیت کروم را از طریق حفظ تعادل هورمونی را کاهش دهد. نقش مثبت اکسین‌ها و سیتوکینین‌ها در کاهش اثر سمت عناصر سنگین گزارش شده است. جیبرلیک‌اسید رشد گیاه در شرایط تنش با عنصر کروم را از طریق بهبود سطح آنتی‌اکسیدانی و حفظ فعالیت آنزیمی برای جذب نیتروژن بهبود می‌بخشد و لذا اثرات سمی کروم را کاهش می‌دهد (عالم و همکاران، ۲۰۲۲).

مواد ارگانیک مانند کمپوست نیشکر، کنجاله سویا، پوست برنج، کودهای حیوانی در کاهش اثرات فلزات سنگین مانند کروم از طریق کاهش تحرک آن‌ها در خاک نقش دارند (چیو و همکاران، ۲۰۰۹). این مواد آلی سبب تعادل اسیدیته خاک شده و جذب عناصر سنگین را کاهش می‌دهند. همچنین با تأمین گروه‌های کربوکسیل، فنوکسیل و هیدروکسیل سبب کمپلکس شدن و جذب سطحی عناصر سنگین در خاک می‌شوند (محمود، ۲۰۱۰).

در مرحله سبز شدن آفتابگردان، کاربرد جیبرلیک‌اسید با غلظت 10^{-4} مول در شرایط آلودگی خاک با غلظت ۱۲ تا ۲۴ میلی‌گرم بر هر کیلوگرم کروم، موجب کاهش اثرات منفی این عنصر سنگین بر رشد و عملکرد گیاه شده است. این بهبود عمدتاً به کاهش قابلیت جذب کروم توسط گیاه و تثبیت بیشتر آن در خاک نسبت داده می‌شود (سلیم و

همکاران، ۲۰۱۵). آفتابگردان به‌دلیل توانایی بالای خود در جذب و انباشت عناصر سنگین خاک، به‌عنوان یکی از گیاهان مناسب برای گیاه‌پالایی و تصفیه خاک‌های آلوده مورد توجه قرار گرفته است. بااین‌حال، به‌منظور حفظ عملکرد گیاه و دستیابی به برداشت قابل توجه عناصر سنگینی مانند جیوه و کادمیوم، به‌ویژه در شرایط تنش شوری، توصیه می‌شود از مدیریت تغذیه‌ای مناسب استفاده شود. در این راستا، مصرف عناصر کودی در مقادیر توصیه‌شده، به‌ویژه کودهای پتاسه هیومات همراه با زئولیت، می‌تواند نقش مؤثری در بهبود رشد گیاه و افزایش کارایی جذب عناصر سنگین ایفا کند (وادیول و پیچاموتا، ۲۰۱۹).

باکتری های موجود در کمپوست قارچ خوراکی قادر به افزایش حلالیت عناصر کبالت، سرب و روی در محدوده ۴۵-۲۵ درصد هستند و در زراعت آفتابگردان سبب رشد بیشتر آفتابگردان (۲۸-۲۵ درصد) در شرایط آلوده به عناصر فوق می‌شوند. در صورت استفاده از کمپوست قارچ دگمه ای میزان انتقال عناصر سنگین از ریشه به اندام‌های هوایی آفتابگردان افزایش می‌یابد. لذا این روش برای تصفیه بیولوژیکی خاک‌های آلوده به عناصر سنگین کبالت، سرب و روی مؤثر می‌باشد (کیونگ و همکاران، ۲۰۱۴).

اجتناب از آبیاری با غلظت زیاد بور یا اجتناب از مصرف زیاد بور برای رفع مسمومیت بور توصیه شده است. در صورت مشاهده علایم مسمومیت شستشوی ناحیه ریشه با آبیاری مکرر، پخش آهک، یا مصرف کود نیتروژن‌دار بخصوص نیترات کلسیم قابل رفع است (برادفورد، ۱۹۶۶).

خلاصه فصل

آفتابگردان زراعی گیاهی یک‌ساله از تیره گل ستارگان و جنس هلیانتوس و یکی از مهم‌ترین گیاهان روغنی سازگار به مناطق معتدل دنیا و ازجمله ایران است که بیشتر به‌منظور تولید روغن کشت می‌شود. آفتابگردان بومی ایران نبوده و سابقه کشت انواع آجیلی بیش از ۱۱۰ سال و انواع روغنی حدود ۶۰ سال است. بیشترین سطح کشت آفتابگردان روغنی در سال ۱۳۷۲ حدود ۱۰۷ هزار هکتار با میانگین عملکرد دانه ۶۹۰ کیلوگرم در هکتار بوده است. کشور ایران ازجمله سازگارترین مناطق برای کشت آفتابگردان است. قابلیت کشت بهاره و تابستانه آفتابگردان در مناطق معتدل و مرطوب شمال، سرد و معتدل سرد و قابلیت کشت پاییزه و زمستانه در مناطق گرمسیر جنوب کشور نشان‌دهنده جایگاه و اهمیت بالای این گیاه در تناوب زراعی مناطق مختلف کشور است. آفتابگردان می‌تواند بسته به مناطق مذکور جایگاه ویژه‌ای را برای خود داشته باشد. طول دوره رویشی کم (حدود ۱۰۰ روز)، تحمل به‌خشکی نسبی، مصرف آب کمتر در مقایسه با گیاهانی مانند سویا و ذرت، درصد روغن بالا (۴۵-۵۰ درصد)، کیفیت مناسب روغن به‌خاطر درصد بالای اسیدهای چرب غیراشباع و سازگاری وسیع به مناطق مختلف آب و هوایی ازجمله مزایایی است که اهمیت حفظ آفتابگردان در الگوی کشت مناطق مناسب ایران را توجیه می‌کند. هر دو نوع آفتابگردان روغنی و آجیلی در ایران قابل کشت و تولید دارند و در سال‌های اخیر به‌دلایل اقتصادی سطح کشت نوع آجیلی در مقایسه با نوع روغنی افزایش قابل توجهی پیدا کرده است، به‌طوری‌که امروزه سطح کشت نوع آجیلی حدود ۵۰ هزار هکتار و نوع روغنی حدود ۱۰ هزار هکتار است. استان‌های آذربایجان غربی و کرمانشاه مهمترین مناطق کشت نوع آجیلی و استان‌های گلستان، سمنان و خراسان شمالی مهمترین مناطق کشت نوع روغنی در ایران هستند. تاکنون ۱۴ رقم هیبرید مناسب روغنی در ایران اصلاح و معرفی شده است ولی انواع آجیلی محدود به توده های بومی و ارقام هیبرید وارداتی است. متوسط عملکرد آفتابگردان در ایران در مقایسه با متوسط جهانی کمتر است و عوامل متعدد محیطی و اقتصادی در این امر تأثیر دارد. تغییرات

اقلیمی و گسترش تنش های محیطی ازجمله خشکی، شوری، گرما و سرما و تنش ناشی از فلزات سنگین از مهمترین عوامل تهدیدکننده تولید آفتابگردان در ایران است. مدیریت زراعی در شرایط تغییر اقلیم و به‌کارگیری روش‌های بهینه مدیریت زراعی می‌تواند خلأ عملکرد آفتابگردان در ایران را کاهش داده و به افزایش تولید این دانه روغنی در ایران کمک کند. در این فصل تنش‌های محدودکننده تولید آفتابگردان، مراحل حساس، روش‌های مدیریت زراعی شامل تغذیه، آبیاری، استفاده از تنظیم‌گرهای رشد، تیمار بذر و استفاده از رقم مناسب و پیشنهادهای زراعی برای بهبود عملکرد و کیفیت آن در شرایط تنش‌های محیطی ارایه شده است.

منابع

بی‌نام. ۱۴۰۴. آمارنامه کشاورزی ۱۴۰۳-۱۴۰۲. مرکز آمار، فناوری اطلاعات و ارتباطات وزارت جهاد کشاورزی.

پیرزاد، ع.، قادرنژاد آذر، ر.، هاشمی، ه. و طوسی، پ.۱۳۹۲. تأثیر تنش شوری خاک بر برخی صفات رویشی و زایشی ارقام آفتابگردان روغنی در شرایط آب و هوایی مهاباد. مجله دانش زراعت، ۶(۹): ۶۶-۵۵.

دهقانی، م.غ.، شیراسماعیلی، ح. و پارسادوست، ف.۱۳۹۳. بررسی تأثیر شوری آب آبیاری بر روی سه هیبرید تجارتی آفتابگردان. نشریه پژوهش آب در کشاورزی، ۲۸(۱): ۱۹۹-۱۹۱.

رضایی‌زاد، ع.، غفاری، م.، نعمتی،ع. وآژند، م. ۱۴۰۳. تأثیر کاشت زودهنگام آفتابگردان بر عملکرد دانه و بهره‌وری آب در مناطق معتدل سرد کرمانشاه. مجله تولید گیاهان زراعی، ۱۷(۳): ۱۲۲-۱۰۷.

خواجه‌پور، م. ۱۳۸۵. گیاهان صنعتی، چاپ دوم. انتشارات جهاد دانشگاهی واحد صنعتی اصفهان، ۲۵۰ صفحه.

صادقی بختوری، ا.ر.، پاسبان اسلام، ب. و حاجی‌زاده اصل، ن. ۱۳۹۷. بررسی اثرات پرایمینگ و تنش کم‌آبی بر رشد و عملکرد آفتابگردان آجیلی (*Helianthus annuus* L.). نشریه بوم شناسی کشاورزی، ۱۰(۳): ۷۴۷-۷۶۳.

غفاری، م. ۱۳۹۷. آشنایی با آفتابگردان رقم هیبرید شمس. موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، دفتر شبکه دانش و رسانه‌های ترویجی، نشر آموزش کشاورزی. ۴۰ صفحه.

غفاری، م.، فنایی، ح. و شیر اسماعیلی، غ. ۱۳۹۷. غربال لاین های اینبرد آفتابگردان از نظر تحمل به شوری. گزارش نهایی پروژه تحقیقاتی موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر (۵۳۷۹۲ — ۱۳۹۷/۳/۲۷). ۲۷ صفحه.

غفاری، م.، فنایی، ح. و شیر اسماعیلی، غ. ۱۳۹۹. ارزیابی تحمل شوری هیبریدهای حاصل از تلاقی لاین های متحمل به شوری آفتابگردان. گزارش نهایی پروژه تحقیقاتی موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر (۵۸۱۸۱ — ۱۳۹۹/۶/۱۷)، ۳۴ صفحه.

فیضی، م. ۱۳۷۸. بررسی تأثیر مدیریت‌های مختلف استفاده از آب شور بر عملکرد محصول آفتابگردان. مرکز اسناد و مدارک علمی کشاورزی، ۷۹/۵۳۸.

کلانتر احمدی، ا. و قاسمی‌نژاد، م. ۱۳۹۶. زراعت آفتابگردان. مدیریت هماهنگی ترویج کشاورزی، معاونت بهبود تولیدات گیاهی. ۱۷ صفحه.

نورقلیپور، ف. و میرزاپور، م.ه. ۱۳۹۵. دستورالعمل مدیریت تلفیقی حاصلخیزی خاک و تغذیه آفتابگردان. مؤسسه تحقیقات خاک و آب و مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی قم، ۵۰ صفحه.

Aguirrezabal, L.A.N. and Tardieu, F. 1996. An architectural analysis of the elongation of field-grown sunflower root systems. Elements for modelling the effects of temperature and intercepted radiation. Journal of Experimental Botany, 47(3): 411-420.

Ahmad, R., Waraich, E.A., Ashraf, M.Y., Ahmad, S. and Aziz, T. 2014. Does nitrogen fertilization enhance drought tolerance in sunflower? A review. Journal of plant nutrition, 37(6): 942-963.

Ahmed, M.A., Hassan, T.H. and Zahran, H.A. 2021. Heterosis for seed, oil yield and quality of some different hybrids sunflower. OCL (Oilseeds, Crops, fats & Lipids), 28: p 25.

Alam, P., Azzam, M.A., Balawi, T.A., Raja, V., Bhat, J.A. and Ahmad, P. 2022. Mitigation of negative effects of chromium (VI) toxicity in faba bean (*Vicia faba*) plants through the supplementation of kinetin (KN) and gibberellic acid (GA3). Plants, 11(23): 3302.

Allinne, C., Maury, P., Sarrafi, A. and Grieu, P. 2009. Genetic control of physiological traits associated to low temperature growth in sunflower under early sowing conditions. Plant Science, 177(4): 349-359.

Ameen, M., Zia, M.A., Najeeb Alawadi, H.F., Naqve, M., Mahmood, A., Shahzad, A.N., Khan, B.A., Alhammad, B.A., Aljabri, M. and Seleiman, M.F. 2024. Exogenous application of selenium on sunflower (*Helianthus annuus* L.) to enhance drought stress tolerance by morpho-physiological and biochemical adaptations. Frontiers in Plant Science, 15: 1427420.

Amezketa, E., Aragüés, R. and Gazol, R. 2005. Efficiency of sulfuric acid, mined gypsum, and two gypsum by-products in soil crusting prevention and sodic soil reclamation. Agronomy Journal, 97(3): 983-989.

Angadi, S.V. and Entz, M.H. 2002. Root system and water use patterns of different height sunflower cultivars. Agronomy Journal, 94(1): 136-145.

Angon, P.B., Islam, M.S., Das, A., Anjum, N., Poudel, A. and Suchi, S.A. 2024. Sources, effects and present perspectives of heavy metals contamination: Soil, plants and human food chain. Heliyon, 10(7).

Ashraf, M. and O'leary, J.W. 1996. Effect of drought stress on growth, water relations, and gas exchange of two lines of sunflower differing in degree of salt tolerance. International Journal of Plant Sciences, 157(6): 729-732.

Ashraf, F. and Siddiqi, E.H. 2024. Mitigation of drought-induced stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.) via foliar application of Jasmonic acid through the augmentation of growth, physiological, and biochemical attributes. BMC Plant Biology, 24(1): 592.

Ashraf, M. and Wu, L. 1994. Breeding for salinity tolerance in plants. Critical Reviews in Plant Sciences, 13(1): 17-42.

Askaraliev, B., Musabaeva, K., Koshmatov, B., Omurzakov, K. and Dzhakshylykova, Z. 2024. Development of modern irrigation systems for improving efficiency, reducing water consumption and increasing yields. Machinery & Energetics, 15(3).

Asl, K.K., Mazaheri, D. and Peighambari, S.A. 2003. Effect of four irrigation intervals on the seed yield and quantitive characteristics of sunflower cultivars. Iranian Journal Agricultural Science, 34: 293-301.

Aslam, U., Ahmad, I., Hussain, M., Khan, A., Ghani, A., Mustafa, I., Jalal, S., Aqeel, M.A., Asif, S. and Ahmed, H. 2014. Effect of heavy metal pollution on mineral absorption in sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids. Acta Physiologiae Plantarum, 36: 101-108.

Bakhoum, G.S., Sadak, M.S. and Badr, E.A.E.M. 2020. Mitigation of adverse effects of salinity stress on sunflower plant (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of chitosan. Bulletin of the National Research Centre, 44: 1-11.

Balbuena, T.S., Salas, J.J., Martinez-Force, E., Garces, R. and Thelen, J.J. 2011. Proteome analysis of cold acclimation in sunflower. Journal of Proteome Research, 10(5): 2330-2346.

Bange, M.P., Hammer, G.L. and Rickert, K.G. 1998. Temperature and sowing date affect the linear increase of sunflower harvest index. Agronomy Journal, 90(3): 324-328.

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.

Benlloch-González, M., Quintero, J.M., García-Mateo, M.J., Fournier, J.M. and Benlloch, M. 2015. Effect of water stress and subsequent re-

watering on K^+ and water flows in sunflower roots. A possible mechanism to tolerate water stress. Environmental and Experimental Botany, 118: 78-84.

Bhatla, S.C., Gogna, M., Jain, P., Singh, N., Mukherjee, S. and Kalra, G. 2021. Signaling mechanisms and biochemical pathways regulating pollen-stigma interaction, seed development and seedling growth in sunflower under salt stress. Plant Signaling & Behavior, 16(11): 1958129.

Bielorai, H. and Hopmans, P.A.M. 1975. Recovery of leaf water potential, transpiration, and photosynthesis of cotton during irrigation cycles. Agronomy Journal, 67(5): 629-632.

Bishop, D.D., Carter, L.P., Chapman, S.R. and Bennett, W.F. 1983. Crop science and food production, Mc Grow-Hill, 390 p.

Blamey, F.P.C. and Chapman, J. 1979. Soil amelioration effects on boron uptake by sunflowers. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 10(7): 1057-1066.

Blamey, F.P.C., Mould, D. and Chapman, J. 1979. Critical boron concentrations in plant tissues of two sunflower cultivars. Agronomy Journal, 71(2): 243-247.

Bazzaz, F.A., Carlson, R.W. and Rolfe, G.L. 1974. The effect of heavy metals on plants: Part I. Inhibition of gas exchange in sunflower by Pb, Cd, Ni and Tl. Environmental Pollution, 7(4): 241-246.

Blamey, F.P.C., Edwards, D.G. and Asher, C.J. 1987. Nutritional disorders of sunflower.

Blum, A. 1988. Plant breeding for stress environments. CRC Press Inc, Florida, 223 p.

Bradford, G.R. 1966: Boron. *In*: Chapman HD (Ed.), Diagnostic criteria for plants and soils. Riverside, University of California, Pp. 33-61.

Cechin, I., Corniani, N., Fumis, T.D.F. and Cataneo, A.C. 2010. Differential responses between mature and young leaves of sunflower plants to oxidative stress caused by water deficit. Ciência Rural, 40: 1290-1294.

Chakravarty, B. and Srivastava, S. 1992. Toxicity of some heavy metals in vivo and in vitro in Helianthus annuus. Mutation research letters, 283(4): 287-294.

Chaves, L.H.G., Estrela, M.A. and de Souza, R.S. 2011. Effect on plant growth and heavy metal accumulation by sunflower. Journal of Phytology, 3(12):

Chen, L., Hu, W.F., Long, C. and Wang, D. 2021. Exogenous plant growth regulator alleviates the adverse effects of U and Cd stress in sunflower

(*Helianthus annuus* L.) and improve the efficacy of U and Cd remediation. Chemosphere, 262: 127809.

Chen, M., Kang, Y., Wan, S. and Liu, S.P. 2009. Drip irrigation with saline water for oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.). Agricultural water management, 96(12): 1766-1772.

Chibuike, G.U. and Obiora, S.C. 2014. Heavy metal polluted soils: effect on plants and bioremediation methods. Applied and Environmental Soil Science, 2014(1): 752708.

Chimenti, C.A. and Hall, A.J. 2001. Grain number responses to temperature during floret differentiation in sunflower. Field Crops Research, 72(3): 177-184.

Chimenti, C.A., Hall, A.J. and Lopez, M.S. 2001. Embryo-growth rate and duration in sunflower as affected by temperature. Field Crops Research, 69(1): 81-88.

Chimenti, C.A., Pearson, J. and Hall, A.J. 2002. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. Field Crops Research, 75(2-3): 235-246.

Chiu, C.C., Cheng, C.J., Lin, T.H., Juang, K.W. and Lee, D.Y. 2009. The effectiveness of four organic matter amendments for decreasing resin-extractable Cr (VI) in Cr (VI)-contaminated soils. Journal of Hazardous Materials, 161(2-3): 1239-1244.

Christensen, J.H., Carter, T.R., Rummukainen, M. and Amanatidis, G. 2007. Evaluating the performance and utility of regional climate models: the Prudence project. Climatic Change, 81(1): 1-6.

Connor, D.J. and Hall, A.J. 1997. Sunflower physiology. Sunflower technology and production, 35: 113-182.

Connor, D.J. and Sadras, V.O. 1992. Physiology of yield expression in sunflower. Field Crops Research, 30(3-4): 333-389.

Cornu, J.Y., Bakoto, R., Bonnard, O., Bussiere, S., Coriou, C., Sirguey, C., Sterckeman, T., Thunot, S., Visse, M.I. and Nguyen, C. 2016. Cadmium uptake and partitioning during the vegetative growth of sunflower exposed to low Cd^{2+} concentrations in hydroponics. Plant and Soil, 404(1): 263-275.

Cox, W.J. and Jolliff, G.D. 1987. Crop-Water relations of sunflower and soybean under irrigated and dryland conditions. Crop science, 27(3): 553-557.

D'Andria, R., Chiarandà, F.Q., Magliulo, V. and Mori, M. 1995. Yield and soil water uptake of sunflower sown in spring and summer. Agronomy journal, 87(6): 1122-1128.

Dosio, G.A., Rey, H., Lecoeur, J., Izquierdo, N.G., Aguirrezabal, L.A., Tardieu, F. and Turc, O. 2003. A whole-plant analysis of the dynamics of expansion of individual leaves of two sunflower hybrids. Journal of Experimental Botany, 54(392): 2541-2552.

Dragovic, S. and Maksimovic, L. 1995. Drought phenomenon and impact on crop yields in the Vojvodina Province, Yogoslavia. *In*: Proceedings of the Int. Workshop on Drought in the Carpathian Region, Budapest, Yogoslavia, Pp. 207-217.

Ebrahimi, E., Bybordi, A. and Pasban Eslam, B. 2010. Efficiency of zinc and iron application methods on sunflower. Journal of Food, Agriculture and Environment, 8(3 and 4): 783-789.

Elizondo-Barron, J. 1991. A factor analysis of plant variables relatbd to yield in sunflowbr under water stress. Helia, 14(15): 55-64.

Eslami, M., Deghanzadeh, H. and Najafi, F. 2015. The effect of drought stress on oil percent and yield and the type of sunflower (*Helianthus annuus* L.) fatty acids. Agricultural Science Development, 4(1): 1-3.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N.S.M.A., Fujita, D.B.S.M.A. and Basra, S.M. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *In*: Sustainable agriculture. Dordrecht: Springer Netherlands, Pp. 153-188.

Fernández-Luqueño, F., López-Valdez, F., Miranda-Arámbula, M., Rosas-Morales, M., Pariona, N. and Espinoza-Zapata, R. 2014. An introduction to the sunflower crop. Sunflowers, Growth and development, environmental influences and pests/diseases. Valladolid, Spain: Nova Science Publishers, Pp.1-18.

Fick, G.N. and Miller, J.F. 1997. Sunflower breeding.Sunflower technology and production, 35: 395-439.

Flagella, Z., Giuliani, M.M., Rotunno, T., Di Caterina, R. and De Caro, A. 2004. Effect of saline water on oil yield and quality of a high oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrid. European Journal of Agronomy, 21(2): 267-272.

Francois, L.E. 1996. Salinity effects on four sunflower hybrids. Agronomy Journal, 88(2): 215-219.

García-López, J., Lorite, I.J., García-Ruiz, R. and Domínguez, J. 2014. Evaluation of three simulation approaches for assessing yield of rainfed sunflower in a Mediterranean environment for climate change impact modelling. Climatic change, 124(1): 147-162.

Granier, C. and Tardieu, F. 1998. Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development? Plant, Cell & Environment, 21(7): 695-703.

Ghaffari, M., Andarkhor, S.A., Homayonifar, M., Kalantar Ahmadi, S.A., Shariati, F., Jamali, H. and Rahmanpour, S. 2020. Agronomic attributes and stability of exotic sunflower hybrids in Iran. Helia, 43(72): 67-81.

Ghaffari, M., Toorchi, M., Valizadeh, M. and Komatsu, S. 2013. Differential response of root proteome to drought stress in drought sensitive and tolerant sunflower inbred lines. Functional Plant Biology, 40(6): 609-617.

Ghaffarı, M., Toorchı, M., Valızadeh, M. and Shakıba, M.R. 2012. Morpho-physiological screening of sunflower inbred lines under drought stress condition. Turkish Journal of Field Crops, 17(2): 185-190.

Granier, C. and Tardieu, F. 1998. Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development? Plant, Cell & Environment, 21(7): 695-703.

Guilioni, L., Brisson, N. and Levrault, F. 2010. Eléments surle changement climatique et la culture de tournesol. Livre Vert du projet Climator (2007–2010). Angers (France), ADEME Editions, Pp. 201-212.

Hall, A.J. 2001. Sunflower ecophysiology, Some unresolved issues. Oleagineux Corps gras Lipides, 8: 15-21.

Han, J.L., Pan, X.D. and Chen, Q., 2022. Distribution and safety assessment of heavy metals in fresh meat from Zhejiang, China. Scientific Reports, 12(1): 3241.

Harris, H.C., McWilliam, J.R. and Mason, W.K. 1978. Influence of temperature on oil content and composition of sunflower seed. Australian Journal of Agricultural Research, 29(6): 1203-1212.

Heiser, C.B. 1955. The origin and development of the cultivated sunflower. The American Biology Teacher, 17(5): 161-167.

Hernández, F., Poverene, M., Mercer, K.L. and Presotto, A. 2020. Genetic variation for tolerance to extreme temperatures in wild and cultivated sunflower (*Helianthus annuus*) during early vegetative phases. Crop and Pasture Science, 71(6): 578-591.

Hewezi, T., Léger, M., El Kayal, W. and Gentzbittel, L. 2006. Transcriptional profiling of sunflower plants growing under low temperatures reveals an extensive down-regulation of gene expression associated with chilling sensitivity. Journal of Experimental Botany, 57(12): 3109-3122.

Hirasawa, T., Wakabayashi, K., Touya, S. and Ishihara, K. 1995. Stomatal responses to water deficits and abscisic acid in leaves of sunflower plants (*Helianthus annuus* L.) grown under different conditions. Plant and cell physiology, 36(6): 955-964.

Hniličková, H., Hejnák, V., Němcová, L., Martinková, J., Skalický, M., Hnilička, F. and Grieu, P. 2017. The effect of freezing temperature on physiological traits in sunflower. Plant, Soil and Environment, 63(8): 375-380.

Hossain, M.I., Khatun, A., Talukder, M.S.A., Dewan, M.M.R. and Uddin, M.S. 2010. Effect of drought on physiology and yield contributing characters of sunflower. Bangladesh Journal of Agricultural Research, 35(1): 113-124.

Hussain, M., Farooq, S., Hasan, W., Ul-Allah, S., Tanveer, M., Farooq, M. and Nawaz, A. 2018. Drought stress in sunflower: Physiological effects and its management through breeding and agronomic alternatives. Agricultural water management, 201: 152-166.

Hussain, M., Malik, M.A., Farooq, M., Ashraf, M.Y. and Cheema, M.A. 2008. Improving drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower. Journal of Agronomy and Crop Science, 194(3): 193-199.

Islam, M.N., Bell, R.W., Barrett-Lennard, E.G. and Maniruzzaman, M. 2022. Growth and yield responses of sunflower to drainage in waterlogged saline soil are caused by changes in plant-water relations and ion concentrations in leaves. Plant and Soil, 479(1): 679-697.

Izquierdo, N., Mascioli, S., Aguirrezábal, L.A.N. and Nolasco, S.M. 2007. Temperature influence during seed filling on tocopherol concentration in a traditional sunflower hybrid. Grasas y Aceites, 58(2): 170-178.

Jabeen, N. and Ahmad, R. 2012. Improving tolerance of sunflower and safflower during growth stages to salinity through foliar spray of nutrient solutions. Pakistan Journal of Botany, 44(2): 563-572.

Janmohammadi, M., Zolla, L. and Rinalducci, S. 2015. Low temperature tolerance in plants: changes at the protein level. Phytochemistry, 117: 76-89.

Janská, A., Maršík, P., Zelenková, S. and Ovesná, J. 2010. Cold stress and acclimation–what is important for metabolic adjustment? Plant Biology, 12(3): 395-405.

Jones, O.R. and Johnson, W.C. 1983. Cropping practices: Southern great plains. *In*: Dregne HE and Willis WO (Eds.), Dryland agriculture. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI, Pp. 365-385.

Kabata-Pendias, A. and Pendias, H. 1992. Trace elements in soils and plants. 2th Edition. CRC Press, Boca Raton. 413 p.

Kalaydzhyan, A.A., Neshchadim, N.N., Osipyan, V.O. and Škori´c, D. 2009. Kuban sunflower gift to the world. Monograph. Ministry of Russian Agriculture-Russian Academy of Agriculture-Kuban State Agrarian University, Krasnodar. Russia, 498 p.

Kalyar, T., Rauf, S., Teixeira da Silva, J.A. and Shahzad, M. 2014. Erratum to handling sunflower (*Helianthus annuus* L.) populations under heat stress. Archive of Agronomy and Soil Science, 60: 1029.

Karami, E. 1972. Sunflower production and problems in Iran. p, 486-489. *In*: 5th Int. Sunflower Conf. Clermont-Ferrand, France.

Katerji, N., Van Hoorn, J.W., Hamdy, A., Karam, F. and Mastrorilli, M. 1994. Effect of salinity on emergence and on water stress and early seedling growth of sunflower and maize. Agricultural water management, 26(1-2): 81-91.

Katerji, N., Van Hoorn, J.W., Hamdy, A., Karam, F. and Mastrorilli, M. 1996. Effect of salinity on water stress, growth, and yield of maize and sunflower. Agricultural Water Management, 30(3): 237-249.

Katerji, N., Van Hoorn, J.W., Hamdy, A. and Mastrorilli, M. 2000. Salt tolerance classification of crops according to soil salinity and to water stress day index. Agricultural water management, 43(1): 99-109.

Kazi, B.R., Oad, F.C., Jamro, G.H., Jamal, L.A. and Oad, N.L. 2002. Effect of water stress on the growth, yield and oil content of sunflower. Pakistan journal of applied sciences, 2: 550-552.

Keller, J. and Bliesner, R.D. 1990. Sprinkle and trickle irrigation. Reinhold VN (Ed.), New York, Pp. 463-465.

Khalifa, F.M., Schnetter A.A. and El-tayeb E.I. 2000. Temperature-Germination response of sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotypes. Helia, 23(33): 97-104.

Kiani, M.Z., Sultan, T., Ali, A. and Rizvi, Z.F. 2016. Application of ACC-deaminase containing PGPR improves sunflower yield under natural salinity stress. Pakistan Journal of Botany, 48(1): 53-56.

Kolbas, A., Marchand, L., Herzig, R., Nehnevajova, E. and Mench, M. 2014. Phenotypic seedling responses of a metal-tolerant mutant line of sunflower growing on a Cu-contaminated soil series: potential uses for biomonitoring of Cu exposure and phytoremediation. Plant and Soil, 376(1): 377-397.

Korol, L.V., Topchii, O.V., Prysiazhniuk, L.M., Dikhtiar, I.O., Ivanytska, A.P., Shytikova, Y.V., Bezprozvana, I.V., Piskova, O.V. and Smulska,

I.V. 2024. Quality indicators of new sunflower (*Helianthus annuus* L.) varieties for high oleic and oilseed use under different growing conditions. Plant varieties studying and protection, 20(3): 158-165.

Koo, Y.M., Heo, A.Y. and Choi, H.W. 2020. Salicylic acid as a safe plant protector and growth regulator. The plant pathology journal, 36(1): 1

Kyeong, K.C., Kim, Y.G., Lee, C.J., Lee, B.E., Lee, H.H. and Yoon, M.H. 2014. Effect of button mushroom compost on mobilization of heavy metals by sunflower. Journal of Mushroom, 12(3): 163-170.

Levit, J. 1980. Responses of plants to environmental stress, Water, Radiation, Salt and other stress, Academic Press, U.S.A, 607 p.

Li, W., Zhang, H., Zeng, Y., Xiang, L., Lei, Z., Huang, Q., Li, T., Shen, F. and Cheng, Q. 2020. A salt tolerance evaluation method for sunflower (*Helianthus annuus* L.) at the seed germination stage. Scientific Reports, 10(1): 10626.

Liu, Y.F., Qi, M.F. and Li, T.L. 2012. Photosynthesis, photoinhibition, and antioxidant system in tomato leaves stressed by low night temperature and their subsequent recovery. Plant Science, 196: 8-17.

Ma, T., Zeng, W., Li, Q., Wu, J. and Huang, J. 2016. Effects of water, salt and nitrogen stress on sunflower (*Helianthus annuus* L.) at different growth stages. Journal of soil science and plant nutrition, 16(4): 1024-1037.

Maas, E.V. and Hoffman, G.J. 1977. Crop salt tolerance-current assessment. Journal of the irrigation and drainage division, 103(2): 115-134.

Maathuis, F.J. and Amtmann, A.N.N.A. 1999. K^+ nutrition and Na^+ toxicity: the basis of cellular K^+/Na^+ ratios. Annals of botany, 84(2): 123-133.

Mahmood, T.J.S.E. 2010. Phytoextraction of heavy metals-the process and scope for remediation of contaminated soils. Soil Environ, 29(2): 91-109.

Malash, N., Flowers, T.J. and Ragab, R. 2005. Effect of irrigation systems and water management practices using saline and non-saline water on tomato production. Agricultural water management, 78(1-2): 25-38.

Mateja, G.E.R.M., Berčič, O.U. and Ačko, D.K. 2005. The response of sunflower to acute disturbance in water availability. Acta Agriculturae Slovenica, 85(1): 135-141.

Matthews, M.A. and Boyer, J.S. 1984. Acclimation of photosynthesis to low leaf water potentials. Plant physiology, 74(1): 161-166.

Mihaylov, B. 2024. Response of winter canola (*Brassica Napus* L.) to treatment with growth regulators and biostimulators-a review. Scientific Papers. Series A. Agronomy, 67(1).

Mila, A.J., Bell, R.W., Barrett-Lennard, E.G., Kabir, E. and Dell, B. 2023. Flowering is the critical growth stage for adverse effects of salinity on the grain yield of sunflower. Plant and Soil, 492(1): 285-299.

Minareci, O. 2025. Determination of boron toxicity in vineyards of manisa, Türkiye. Applied Ecology and Environmental Research, 23(4).

Miura, K. and Tada, Y. 2014. Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid. Frontiers in plant science, 5: 4.

Mobasser, H.R. and Tavassoli, A. 2013. Effect of water stress on quantitative and qualitative characteristics of yield in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Journal of Novel Applied Sciences, 2(9): 299-302.

Monsi, M. and Saeki, T. 2005. On the factor light in plant communities and its importance for matter production. Annals of botany, 95(3): 549-567.

Monte, L.M. 1986. Breeding plants for drought resistance-the problem and its relevance. Drought resistance in plants-Physiological and genetic aspects. Amalfi. October 19th to 23rd, Pp.1-11.

Monteith, J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. Philosophical transactions of the royal society of London. B, Biological Sciences, 281(980): 277-294.

Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annual review of plant physiology, 35(1): 299-319.

Mostafa, H.M. 2021. Water stress management for sunflower under heavy soil conditions. Agricultural Engineering International: CIGR Journal, 23(2): 76-84.

Mustafa, A., Minggang, X., Shah, S.A.A., Abrar, M.M., Nan, S., Baoren, W., Zejiang, C., Saeed, Q., Naveed, M., Mehmood, K. and Núñez-Delgado, A. 2020. Soil aggregation and soil aggregate stability regulate organic carbon and nitrogen storage in a red soil of southern China. Journal of Environmental Management, 270: 10894.

Naveed, M., Aslam, M.K., Ahmad, Z., Abbas, T., Al-Huqail, A.A., Siddiqui, M.H., Ali, H.M., Ashraf, I. and Mustafa, A. 2021. Growth responses, physiological alterations and alleviation of salinity stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.) amended with gypsum and composted cow dung. Sustainability, 13(12): 6792.

Naz, R. and Bano, A. 2013. Influence of exogenously applied salicylic acid and plant growth promoting rhizobacteria inoculation on the growth and

physiology of sunflower (*Helianthus annuus* L.) under salt stress. Pakistan Journal of Botany, 45(2): 367-373.

Nezami, A., Khazaei, H.R., Boroumand, R.Z. and Null, N. 2008. Effects of drought stress and defoliation on sunflower. Desert, 12: 99-104.

Nicco, C., Piqemal, M., Latche, J.C., Cavalie, G. and Merrien, A. 1996. Effect of water stress on sunflower physiology. Process. ISA Symposium II, Drought tolerance in sunflower, Beijing. China, Pp. 17-26.

Nolan, B.T., Healy, R.W., Taber, P.E., Perkins, K., Hitt, K.J. and Wolock, D.M. 2007. Factors influencing ground-water recharge in the eastern United States. Journal of Hydrology, 332(1-2): 187-205.

Noreen, S. and Ashraf, M. 2010. Modulation of salt (NaCl)-induced effects on oil composition and fatty acid profile of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of salicylic acid. Journal of the Science of Food and Agriculture, 90(15): 2608-2616.

Noreen, S., Faiz, S., Akhter, M.S. and Shah, K.H. 2019. Influence of foliar application of osmoprotectants to ameliorate salt stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Sarhad Journal of Agriculture, 35: 1316-1325.

Pasda, G. and Dipenbrock, W. 1990. The physiological yield analysis of sunflower. Part II Climate factors. Wissenschfat Technology, 93: 155-168.

Pasternak, T., Groot, E.P., Kazantsev, F.V., Teale, W., Omelyanchuk, N., Kovrizhnykh, V., Palme, K. and Mironova, V.V. 2019. Salicylic acid affects root meristem patterning via auxin distribution in a concentration-dependent manner. Plant physiology, 180(3): 1725-1739.

Patel, J.C. and Singh, R.M. 1983. Yield and nutrient-uptake of sunflower (*Helianthus annuus* L.) as affected by irrigation, mulch and cycocel. Indian Journal of Agronomy, 28(3): 205-210.

Petcu, E., Arsintescu, A. and Stanciu, D. 2001. The effect of hydric stress on some characteristics of sunflower plants. Romanian Agricultural Research, 16(1): 15-22.

Ploschuk, E.L. and Hall, A.J. 1995. Capitulum position in sunflower affects grain temperature and duration of grain filling. Field Crops Research, 44(2-3): 111-117.

Putt, E.D. 1997. Early history of sunflower. Sunflower technology and production, 35: 1-19.

Quintero, J.M., Fournier, J.M., Ramos, J. and Benlloch, M. 1998. K^+ status and ABA affect both exudation rate and hydraulic conductivity in sunflower roots. Physiologia Plantarum, 102(2): 279-284.

Rauf, S. 2008. Breeding sunflower (*Helianthus annuus* L.) for drought tolerance. Communications in Biometry and Crop Science, 3(1): 29-44.

Rauf, S. and Sadaqat, H.A. 2007. Sunflower (*Helinathus annuus* L.) germplasm evaluation for drought tolerance. Communications in Biometry and Crop Science, 2(1): 8-16.

Razi, H. and Assad, M.T. 1998. Evaluating variability of important agronomic traits and drought tolerant criteria in sunflower cultivars. Isfahan University of Technology-Journal of Crop Production and Processing, 2(1): 31-44.

Reddy G.K.M., Dangi K.S., Kumar S.S. and Reddy A.V. 2003. Effect of moisture stress on seed yield and quality in sunflower. Journal of Oilseeds Research, 20: 282-283.

Rhoades, J.D., Kandiah, A. and Mashali, A.M. 1992. The use of saline waters for crop production. In: FAO Irrigation and Drainage Paper no. 48. Rome, Italy.

Rizwan, M., Ali, S., Rizvi, H., Rinklebe, J., Tsang, D.C., Meers, E., Ok, Y.S. and Ishaque, W., 2016. Phytomanagement of heavy metals in contaminated soils using sunflower: a review. Critical Reviews in Environmental Science and Technology, 46(18): 1498-1528.

Robinson, R.G. 1978. Production and culture. *In*: Schneiter AA (Ed.), Sunflower science and technology, Agronomy Monograph. ASA Inc, Madison, WI, Pp. 55-87.

Severin, G. 1935. The trade in sunflower seed. International Review of Agricultural, 26: 281S-284S.

Rogers, D.H. 1999. Irrigation management Kansas, High Plains Sunflower Production Handbook.

Rondanini, D., Mantese, A., Savin, R. and Hall, A.J. 2006. Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night high temperature regimes during grain filling: effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. Field Crops Research, 96(1): 48-62.

Rondanini, D., Savin, R. and Hall, A.J. 2003. Dynamics of fruit growth and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling. Field Crops Research, 83(1): 79-90.

Sadras, V.O. and Richards, R.A. 2014. Improvement of crop yield in dry environments: benchmarks, levels of organization and the role of nitrogen. Journal of experimental botany, 65(8): 1981-1995.

Sala, C., Andrade, F. and Pereyra, V. 1991. Variabilidad para la tolerancia a las bajas temperaturas durante la germinación y la emergencia del girasol. Reunión Nacional De Oleaginosas, 1: 366-371.

Saleem, M., Asghar, H.N., Khan, M.Y. and Zahir, Z.A. 2015. Gibberellic acid in combination with pressmud enhances the growth of sunflower and stabilizes chromium (VI)-contaminated soil. Environmental Science and Pollution Research, 22(14): 10610-10617.

Sarwar, G., Ibrahim, M., Tahir, M.A., Iftikhar, Y., Haider, M.S., Noor-Us-Sabah, N.U.S., Han, K.H., Ha, S.K. and Zhang, Y.S. 2011. Effect of compost and gypsum application on the chemical properties and fertility status of saline-sodic soil. Korean Journal of Soil Science and Fertility, 44: 510-516.

Seiler, G. J. 2007. The potential of wild sunflower species for industrial uses. Helia, 30: 175-198.

Seiler, G.J. 2012. Utilization of wild Helianthus species in sunflower breeding. Sunflower genetics and breeding. Int. Monography. Serbian Acad. of Sci. and Arts, Branch in Novi Sad, 520. Pp. 355-413.

Seiler, G.J., Qi, L.L. and Marek, L.F. 2017. Utilization of sunflower crop wild relatives for cultivated sunflower improvement. Crop science, 57(3): 1083-1101.

Shafiq, B.A., Nawaz, F., Majeed, S., Aurangzaib, M., Al Mamun, A., Ahsan, M., Ahmad, K.S., Shehzad, M.A., Ali, M., Hashim, S. and ul Haq, T. 2021. Sulfate-based fertilizers regulate nutrient uptake, photosynthetic gas exchange, and enzymatic antioxidants to increase sunflower growth and yield under drought stress. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 21(3): 2229-2241.

Sharma, R.K. and Gangwar, M.S. 1985. Selenium-sulphur relationship on the growth and composition of sunflower. Journal of the Indian Society of Soil Science, 33(4): 821-825.

Shilev, S., Sancho, E.D. and Benlloch-González, M. 2012. Rhizospheric bacteria alleviate salt-produced stress in sunflower. Journal of Environmental Management, 95: S37-S41.

Silver, J.G., Rochester, C.P., Bishop, D.G. and Harris, H.C. 1984. Unsaturated fatty acid synthesis during the development of isolated sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds. Journal of experimental botany, 35(10): 1507-1514.

Sinclair, T.R. and Muchow, R.C. 1999. Radiation use efficiency. Advances in agronomy, 65: 215-265.

Singh, B.D. 2000. Plant breeding, Principles and methods. Kalyani Publishers, New Delhi, India.

Singh, B.D. 2004. Textbook of plant breeding. New Delhi, Kalyani Publihers, Pp. 123-125.

Singh, R.P., Prasad, P.V., Sunita, K., Giri, S.N. and Reddy, K.R. 2007. Influence of high temperature and breeding for heat tolerance in cotton: a review. Advances in agronomy, 93: 313-385.

Skoric, D. 2009. Sunflower breeding for resistance to abiotic stresses. Helia, 32: 1-15.

Stone, L.R., Goodrum, D.E., Jaafar, M.N. and Khan, A.H. 2001. Rooting front and water depletion depths in grain sorghum and sunflower. Agronomy Journal, 93(5): 1105-1110.

Talha, M. and Osman, F. 1975. Effect of soil water stress on water economy and oil composition in sunflower (*Helianthus annuus* L.). The Journal of Agricultural Science, 84(1): 49-56.

Tauqeer, H.M., Ali, S., Rizwan, M., Ali, Q., Saeed, R., Iftikhar, U., Ahmad, R., Farid, M. and Abbasi, G.H. 2016. Phytoremediation of heavy metals by *Alternanthera bettzickiana*: growth and physiological response. Ecotoxicology and environmental safety, 126: 138-146.

Tetreault, H.M., Kawakami, T. and Ungerer, M.C. 2016. Low temperature tolerance in the perennial sunflower *Helianthus maximiliani*. The American Midland Naturalist, 175(1): 91-102.

Thapa, U., Ansari, Z.G., Ramesh, S., Anbalagan, K. and Rabi, A. 2024. Plant hormones and growth regulators: Mechanisms, interactions, and agricultural applications. Agricultur Architecture & Interior journal, 3: 11-20.

Tkachuk, O., Gucol, G., Mazur, O., Verhelis, V. and Titarenko, O. 2024. Ecological safety of sunflower seeds in the conditions of agricultural intensification. Scientific Horizons, 27(1): 71-79.

Trapani, N. and Hall, A.J. 1996. Effects of leaf position and nitrogen supply on the expansion of leaves of field grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). Plant and Soil, 184(2): 331-340.

Trapani, N., Hall, A.J., Sadras, V.O. and Vilella, F. 1992. Ontogenetic changes in radiation use efficiency of sunflower (*Helianthus annuus* L.) crops. Field Crops Research, 29(4): 301-316.

Turan, F. and Yağci, E. 2025. The effect of sunflower seed priming in reducing drought stress on antioxidant and morphological characteristics during the germination stage. Journal of Plant Growth Regulation, 1-12.

Turhan, H. and Baser, I. 2004. In vitro and in vivo water stress in sunflower (*Helianthus Annuus* L.). Helia, 27(40): 227-236.

Unger, P.W. 1990. Sunflower. *In*: Stewart BA and Nielsen DR (Eds.), Irrigation of agricultural crops, Vol. 30. American Society of Agronomy, Madison, Pp. 775-794.

Vadivel, V. and Pitchamuthu, S. 2019. Accumulation efficiency of sunflower for lead and cadmium along with sustainable crop productivity under soil stress. Journal of Applied & Natural Science, 11(3).

Van der Merwe, R. and Labuschagne, M. 2014. Effects of temperature on oleic acid percentage during grain-filling in sunflowers and other oil crops. Oleic Acid, 99 p.

Vear, F. 2010. Classic genetics and breeding. *In*: Hu J, Seiler G and Kole C (Eds.), Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower, Pp. 51-77.

Wang, J., Zhao, Y., Pang, H., Zhang, L. and Li, Y. 2016. Grain shape as a predictor of salt tolerance in sunflower. Agronomy Journal, 108(6): 2280-2288.

Warburton, M.L., Rauf, S., Marek, L., Hussain, M., Ogunola, O. and de Jesus Sanchez Gonzalez, J. 2017. The use of crop wild relatives in maize and sunflower breeding. Crop Science, 57(3): 1227-1240.

Wise, R.R., Frederick, J.R., Alm, D.M., Kramer, D.M., Hesketh, J.D., Crofts, A.R. and Ort, D.R. 1990. Investigation of the limitations to photosynthesis induced by leaf water deficit in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). Plant, Cell & Environment, 13(9): 923-931.

Wong, V.N., Dalal, R.C. and Greene, R.S. 2009. Carbon dynamics of sodic and saline soils following gypsum and organic material additions: a laboratory incubation. Applied Soil Ecology, 41(1): 29-40.

Xin, H., Peiling, Y., Shumei, R., Yunkai, L., Guangyu, J. and Lianhao, L. 2016. Quantitative response of oil sunflower yield to evapotranspiration and soil salinity with saline water irrigation. International Journal of Agricultural and Biological Engineering, 9(2): 63-73.

Xiong, L., Schumaker, K.S. and Zhu, J.K., 2002. Cell signaling during cold, drought, and salt stress. The plant cell, 14(1): S165-S183.

Yegappan, T.M., Paton, D.M., Gates, C.T. and Müller, W.J. 1982. Water stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.) 3. Responses of cypsela size. Annals of Botany, 69-75.

Zafar, S., Khan, I.M., Ashraf, M.A., Zafar, M., Ahmad, M., Rasheed, R., Mehmood, A. and Ahmad, K.S. 2024. Insights into trehalose mediated

physiological and biochemical mechanisms in *Zea mays* L. under chromium stress. BMC Plant Biology, 24(1): 783.

Zargari, F., Hekmatshoar, H., Dilmaghani, A. and Pasban Eslam, B. 2008. Chemical and physical properties of Soofian's cement dust and its effect on some aspects of growth in two cultivars sunflowers (*Helianthus annuus* L.). Journal of Environmental Research and development, 3(1): 20-29.

Zhao, S., Zhao, S. and Wang, B. 2025. Combined application of biochar and PGPB on crop growth and heavy metals accumulation: A meta-analysis. Environmental Pollution, 7: 126626.

Zimaroieva, A., Zhukov, O.V., Fedoniuk, T., Pinkina, T. and Vlasiuk, V. 2021. Edaphoclimatic factors determining sunflower yields spatiotemporal dynamics in northern Ukraine. Oilseeds and fats, crops and lipids, 28(26): 1-13.

Zimmerman, D.C. and Zimmer, D.E. 1978. Influence of harvest date and freezing on sunflower seed germination. Crop Science, 18(3): 479-481.

Ministry of Agriculture-Jahad
Agricultural Resaerch, Education and Extensin Organization
Seed and Plant Improvement Institute

Oilseed Crops Production under Challenging Environmental Conditions

By:

Bahman Pasban Eslam
Mehdi Ghaffari
Roghayeh Solhi-Khajehmarjan
Hamed Mabudi Bilasvar

2026