Archive of SID

INTERNATIONAL CONFERENCE ON
RESEARCH IN SCIENCE AND TECHNOLOGY
14 December 2015, Kualalumpur –Malaysia

اثر تنش خشکی بر خصوصیات فیزیولوژیکی گیاهان

زهرا توحیدی
عضو هیئت علمی گروه زیست شناسی دانشگاه پیام نور ایران
z.tohidi@yahoo.com

چکیده

تنش‌های محیطی مهم‌ترین عامل کاهش دهنده عملکرد محصولات کشاورزی در سطح جهان هستند. چنانچه تنش‌های محیطی حادث نمی‌شدند، عملکردهای واقعی باید برابر با عملکردهای پتانسیل گیاهان می‌بود. در حالی‌که در بسیاری از گیاهان زراعی متوسط عملکرد واقعی گیاهان ۱۰-۲۰ درصد عملکرد پتانسیل آنان است. در نقاط خاصی از کره زمین به دلیل موقعیت خاص جغرافیایی، عوامل تنش‌زا در تولید محصولات کشاورزی تاثیر منفی بیشتری دارند و کشاورزی در آن مناطق با تحمل هزینه بیشتر و بازده کمتر صورت می‌گیرد. ایران یکی از این کشورهاست که در اکثر نقاط آن تنش‌های غیر زنده مهمی نظیر خشکی، شوری، باد، دما و تنش‌های زنده موجب کاهش عملکرد و از بین رفتن حاصلخیزی خاک و در مواردی عدم امکان تداوم کشاورزی گردیده است. از آنجائیکه خشکی به عنوان یکی از مهم ترین عوامل محدود کننده رشد و تولید، گیاهان زراعی شناخته شده است، بنابراین هنوز عمده ترین محدودیت در تولید محصولات زراعی است. شناخت مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی مقاومت به خشکی در بهبود مشکلات ایجاد شده تحت شرایط خشکی از اهمیت زیادی برخوردار می باشد

واژگان کلیدی: تنش خشکی ، گیاهان زراعی ، فتوسنتز ، تنفس ، میزان کاروتنوئیدها

www.SID.ir

Archive of SID

مقدمه

آب عامل بسیار مهمی در توزیع گونه‌های گیاهی در سطح زمین است تعریف یا تعیین خشکی ساده نیست مدت زمان کوتاه(ده روز)بدون بارندگی به عنوان مدت کم خشک یا خشک در نظر گرفته می‌شود. هنگامی که زمان بدون بارندگی بیش از ۱۰ روز باشد به عنوان دوره خشک به حساب می‌آید

خشکی یک پدیده هواشناسی است و بایستی بین خشکی و خشکسالی فرق قائل شویم خشکی یک واژه اقلیمی است که هر وقت بارندگی کمتر از میزان متوسط باشد، بکار می‌رود. البته اگر چنانچه این روند پایدار باشد.

خشکسالی و تنش ناشی از آن مهمترین و رایج‌ترین عوامل تنش‌زای محیطی غیرزنده است که تولیدات کشاورزی و باغی را با محدودیت مواجه ساخته و هرساله خسارات هنگفتی به این محصولات در جهان و به خصوص ایران که به عنوان کشوری خشک و نیمه خشک محسوب می‌گردد وارد می‌نماید و بازده استفاده از مناطق نیمه خشک و دیم خیز را کاهش می‌دهد. آثار این عوامل زمانی بروز می‌کند که ترکیبی از عوامل فیزیکی و محیطی باعث ایجاد تنش در فیزیولوژی رشد گیاه و درنتیجه باعث کاهش تولید می‌شود.(حسیبی، پ.۱۳۸۸)

کمبود آب یکی از عوامل محدود کننده تولید گیاهان زراعی در سراسر جهان است میزان کم نزولات آسمانی و پراکنش نامنظم آن سبب بروز تنش خشکی در طول دوره رشد گیاهان زراعی می‌شود

کمبود یا تنش رطوبتی هنگامی افزایش می‌یابد که تقاضای تبخیر اتمسفری بالای برگ(تبخیروتعرق پتانسیل) از ظرفیت توانایی ریشه‌ها برای استخراج آب از خاک(تبخیروتعرق واقعی)تجاوز نموده و فراتر رود. از نظر یک فیزیولوژیست گیاهی، خشکسالی چیزی فراتر از فقدان بارندگی است.(فنایی ، ح.۱۳۸۷)

تنش خشکی با کاهش سطح برگ، انسداد روزنه‌ها، کاهش فعالیت‌های پروتوپلاسمی و تثبیت گاز کربنیک، کاهش سنتز پروتئین و کلروفیل سبب تقلیل فرایند فتوسنتز می‌گردد

پتانسیل آب برگ میزان فتوستز را مستقیماً تحت تاثیر قرار می‌دهد با افزایش تنش آب فتوسنتز تا نقطه فتوسنتز کاهش می-یابد و به طور مستقیم بر فرایندهای بیوشمیایی مربوط به فتوسنتز اثر گذاشته و به طور غیر مستقیم ورود گاز کربنیک به داخل روزنه‌ها را که به علت تنش آب مسدود باشند را کاهش می‌دهد. شرایط تنش شدید تنفس، جذب گازکربنیک، انتقال مواد فتوسنتزی و انتقال مواد خام در آوندهای چوبی به سرعت به حد بسیار کم نزول کرده و در نهایت کاهش فتوسنتز را در پی خواهد داشت و گرسنگی اتفاق خواهد می‌افتد.

تولید پایه های مقاوم در مقابل تنش های خشکی ، از طریق بکارگیری روش های بیوتکنولوژی و مهندسی ژنتیک و انتقال ژن های مقاوم ، اهمیت بسزایی در حفظ منابع طبیعی کشور دارد . برای مثال انتقال ژن های القا پذیر در مقابل تنش کم آبی و ... به گیاهان که بتوانند شرایط کمبود آب را تحمل کنند ، قابل ذکر می باشد . این مهم در حوزه ی فعالیت های بیوتکنولوژی قابل دستیابی است ، که می توان به انتقال ژن هایی همچون اسموتین اشاره کرد که به منظور اصلاح و تولید گونه هایی که در شرایط کمبود آب ، بهتر مستقر شده و رشد و نمو کنند ، راه حلی پویا و عملی در مبارزه با عارضه ی خشکی و عاری از پوشش شدن عرصه هایی است که مقدار بارندگی در آن ها کم است .(کافی ، م.ع.۱۳۷۹)

مکانسیم‌های سازگاری گیاهان به خشکی

گیاهان از طریق مکانسیم‌های مختلفی در برابر خشکی مقاومت می‌کنندمحققان فیزیولوژی و اصلاح نباتات برای مقاومت نباتات با محیط خشک از پنج واژه زیر استفاده می‌کنند.(سعیدیان ، ف، ۱۳۷۵)

www.SID.ir

Archive of SID

مقاومت به خشکیDrought resistance

توانایی یک گیاه برای تداوم رشد و تولید عملکرد در حد رضایت بخش و در شرایط محدودیت ذخیره آب و یا تحت کمبودهای متوالی استاز نظر تکامل، مقاومت به خشکی عبارت است از توان زنده ماندن از نسلی به نسل دیگر تحت شرایط محدودیت آبیاری.

گریز از خشکی Drought escape

فرار از خشکی بنا به تعریف توانایی گیاه زراعی برای تکمیل سیکل زندگی خود قبل از وقوع کمبود آب اطلاق می-گرددداستفاده ازاین مکانیسم بیشتر درمناطقی که شرایط خشکی دراواخر فصل رشد بروز می‌کند اهمیت دارد.

تحمل خشکی Drought tolerance

تحمل خشکی به قابلیت گیاه برای تحمل نوعی از کم آبی که به تدریج بروز کرده و با پتانسیل آبی گیاه بطور موازی ادامه می‌یابد، گفته می‌شوددر مکانیسم تحمل سلول‌های گیاه با کمبود آب مواجه می‌شوند ولی چون پروتوپلاسم آنها در برابر هیدراسیون متحمل می‌باشند گیاه تغییرات و صدمه‌های ناشی از تنش را تحمل نموده و یا آنها را به حداقل می‌رساند.

اجتناب از خشکی Drought avidance

توانایی یک گیاه در نگهداری پتانسیل بالای آب در طی مدت خشکی را اجتناب از خشکی می‌گویندبه بیان دیگر توانایی نبات در نگهداری حالت‌های آزاد آب در نسوج خود در طول دوره خشکی گفته می‌شود

بهبود از خشکی Drought recovery

توانایی گیاه برای از سرگیری رشد و جبران عملکرد با حداقل خسارت بعد از اتمام دوره تنش را بهبود از خشکی می-گویند

تنش خشکی

میزان کم نزولات آسمانی و پراکنش نامنظم آن سبب بروز تنش خشکی در طول دوره رشد گیاهان زراعی می شود.(Gupta,1986). خشکسالی و تنش ناشی از آن مهم ترین و رایج ترین تنش محیطی است که هر ساله خسارت های هنگفتی به این محصولات در جهان به خصوص ایران که به عنوان کشوری خشک و نیمه خشک محسوب می گردد،وارد می نماید.(صباغ پور،۱۳۸۲)

تنش خشکی بر روی سه مرحله مهم از رشد اثرات شدیدی می گذارد. این مراحل عبارتند از:

الف) پیدایش و تشکیل گل

ب) گرده افشانی و لقاح

ج) تشکیل دانه

در مرحله زایشی،گیاه حساسیت خاصی نسبت به تنش آب دارد. دلایل زیادی وجود دارد که تنش محدودیت خشکی از میزان ظهور سلول های بنیادی گل جلوگیری می کند. معهذا ثابت شده است که با رفع تنش سلول های بنیادی در مقایسه با گیاهان آبیاری شده با سرعت بیشتری تشکیل می گردند. (سرمدنیا،۱۳۷۲)

www.SID.ir

Archive of SID

تنش در مرحله گرده افشانی و لقاح، تعداد دانه ها را به علت پسابیدگی دانه های گرده کاهش می دهد. به علاوه تنش خشکی رشد دانه های گرده و رشد لوله گرده در خامه و بافت تخمدان و تخمک را نیز تحت تاثیر قرار می دهد. همچنین پژمردگی کلاله مانع رشد لوله گرده می شود. اثر تنش در مرحله پر شدن دانه ها بسیار بارز است. چون عملکرد بالقوه بستگی به وزن و تعداد دانه دارد که این امر مستلزم گرده افشانی کامل و تجمع مواد فتوسنتزی در دانه می باشد. مواد جمع شونده در دانه ها از طریق فتوسنتز در خود دانه و انتقال مواد غذایی از سایر قسمت های گیاه به دانه تامین می شوند.

یکی از تغییرات فیزیولوژیکی که به هنگام خشکی ممکن است روی دهد، تنظیم فشار اسمزی می باشد. هر نوع افزایش در فشار اسمزی سلول ناشی از تنش، به حفظ حالت تورژسانس کمک می کند و در حقیقت تغییرات اندک در وضعیت تورژسانس گیاه متحمل وسیله ای است که تنش از طریق آن متابولیسم گیاه را متاثر می سازد و لازم است در نظر گرفته شوند.(حسینی ، ع.۱۳۸۶)

بروز شرایط نامساعد محیطی مثل خشکی، شوری، گرما بر گیاهان تنش وارد نموده و تاثیرات نامطلوبی را بر رشد و عملکرد گیاهان زراعی می گذراند در اکثر نقاط دنیا از جمله ایران بروز تنش خشکی که نتیجه کمبود بارندگی مخصوصاً در مراحلی که نیاز آبی گیاهان و پتانسیل تبخیر او تعرق افزایش یافته می باشد همچنین مهم ترین عاملی است که در مراحل حساس تر رشد گیاهان زراعی حتی در مناطق خشکی که آبیاری صورت می گیرد با ایجاد محدودیت در رشد دست یابی به عملکرد بالا را دشوار می سازد مطابق برآورد های انجام شده در حدود ۴۰ درصد از اراضی کرده زمین در مناطق نیمه خشک قرار دارند. (Siddique 1999)

اثرات تنش خشکی بر فرایند فتوسنتز ، تنفس ، انتقال مواد در گیاه

ارگانیزه های فتوسنتز کننده هوازی در طول دوره زندگی در معرض میزان متفاوتی از سمومی هستند که این سمیت در گیاهان عالی از کمبود آب حادتر است(Sairam,Saxena ,2000). نتایج مطالعات نشان می دهد در شرایط تنش و حتی تحت غلظت های بالای co2 محیطی، باز هم فتوسنتز کاهش می یابد که بیان کننده این امر است که دستگاه فتوسنتز صرف نظر از بسته شده روزنه ها، تحت تاثیر قرار گرفته است. در شرایط تنش کمبود آب روزنه ها در گیاه بسته می شود و متعاقب آن غلظت CO2 در بافت مزوفیل کاهش می یابد و به دنبال این وضعیت واکنش های تاریکی فتوسنتز مختل شده و محصولات حاصل از واکنش های روشنایی، که شامل NADPH,ATP است، مصرف نمی شود. در چنین شرایطی به دلیل عدم اکسید شدن مولکول NADPH، مصرف +NADPH جهت دریافت الکترون کاهش می یابد. بنابراین مولکول اکسیژن در مسیر زنجیره انتقال الکترون به عنوان پذیرنده جانشین الکترون عمل می کند و منجر به شکل گیزی رادیکال سوپر اکسید(O-2)، پر اکسید هیدروژن(H2O2) و رادیکال هیدروسیکل (+OH) می گردد(Turkan,2005).

فعالیت گونه های فعال اکسیژن1(ROS) ممکن است سبب بروز صدماتی همچون اکسید شدن لیپیدها،(در نتیجه منجر به تغییر ساختار غشاء و در نتیجه از هم پاشیدگی یکپارچگی آن می شود)، تغییر ساختمان پروتئین ها و اکسید شدن گروه های سولفیدریل(SH-)، غیر فعال شدن آنزییم ها، بی رنگ شدن و یا از بین رفتن رنگدانه هایی مانند کلروفیل و سایر ترکیبات رنگیزه ای و هم چنین حمله مداوم به مولکول های آلی مثلDNA و در نتیجه اختلال در رشته های DNA گردد(حبیبی و همکاران،۱۳۸۳).

تنش آب از بزرگ شدن سلول‌ها بیش تر از تقسیم سلولی جلوگیری می‌کند و با تأثیر بر فرآیندهای فیزیولوژیکی و زیست‌شیمیایی مثل فتوسنتز، تنفس، انتقال مجدد، جذب یونی، کربوهیدرات‌ها، سوخت‌وساز مواد اندوخته‌ای و سازمان‌یابی رشد، موجب کاهش رشدگیاه می‌شود(Jaleel et al., 2008)

ثابت شده است که تنش خشکی یک عامل محدود کننده با اهمیتی در مرحله اولیه رشد گیاه و استقرار آن باشد. تنش خشکی هم در ارتفاع وهم در رشد گیاه تأثیر می‌گذارد. (حبیبی و همکاران ۱۳۸۳) درمیان گیاهان زراعی، برنج به عنوان یک گیاه

www.SID.ir

Archive of SID

زراعی غرقابی، احتمالاً از
آسیب‌پذیرترین گیاهان نسبت به سایر گونه‌ها در مقابل تنش خشکی است . طول ساقه سویا در مواجه با شرایط کمبود آب، کاهش می‌یابد(Siddique 1999). ارتفاع گیاه در تنش کم آبی گیاهچه‌های مرکبات تا ۲۵ درصد کاهش می‌یابد. طول ساقه در سیب‌زمینی، سویا و جعفری به طور معنی‌داری تحت تأثیر تنش قرار می‌گیرد.

تنش‌آبی با پایین آوردن فشار تورگر به مقدار زیادی جلوی انبساط سلولی و رشد آن را می‌گیرد. تنظیم اسمزی می‌تواند قابلیت حفظ فشار تورگر را برای ادامه حیات یا برای کمک رساندن به رشد ارزن مرواریدی در شرایط خشکی شدید فراهم سازد. کاهش ارتفاع گیاه با کم شدن اندازه سلول و پیری بیش‌تر برگ گیاهان تحت شرایط تنش آبی همراه شد. توسعه سطح برگ اپتیمم برای فتوسنتز و عملکرد ماده خشک اهمیت به سزایی دارد. اغلب، تنش کم‌آبی در گونه‌های زیادی از گیاهان مثل Populus، سویا و در تعدادی از گونه‌های دیگر، رشد برگ را برعکس سطح برگ کاهش می‌دهد. اختلاف بین‌گونه‌ای در Populus هم‌بوم، در تعداد کل برگ، سطح کل برگ و بیوماس کل برگ تحت تنش خشکی، معنی‌دار بوده است. این اثر رشد برگ در گندم حساس‌تر از ذرت و آفتابگردان بوده است.

وزن تر و خشک گیاهان بزرگ که تحت شرایط محدودیت آب قرار داشته‌اند، متناسب بوده‌است. برعکس‌آن، درگیاهان زراعی کاهش تولید بیوماس تر و خشک تحت تأثیر تنش آب مشاهده شده است (Frooq et al., 2009) . توانمندهای تولیدی گیاه در مواجه با تنش خشکی به‌طورشدید به فرآیندهای جزءبندی ماده خشک و توزیع بیوماس، بستگی‌دارد. کاهش بیوماس ناشی از تنش آب تقریبا در همه زادمون‌های (ژنوتیپ) آفتابگردان مشاهده می‌شود. اما، بعضی از زادمون‌ها تحمل تنش بهتر از سایرین را نشان دارند. تنش کم‌آبی در وزن خشک شاخ و برگ تأثیر دارد. درحالی‌که، وزن خشک اندام‌های هوایی گیاه بیش‌تر از وزن خشک ریشه کاهش یافت. در سویا، گیاهچه‌های Poncirus trifoliatae، لوبیا معمولی و Petroselinum crispum در اثر تنش کم‌آبی مشاهده‌شد که بیوماس آن‌ها کاهش می‌یابد. تحمل تنش ملایم برحسب جرم خشک اندام‌های هوایی گیاهان در برنج اعلام شده است.

نش خشکی تغییراتی را در نسبت کلروفیل a، bو کاروتنوئیدها تحمیل می‌کند. کاهش محتویات کلروفیل گیاه‌زراعی پنبه و کاتارانتوس روزوس در مقابل تنش خشکی نیز گزارش شده‌است. مقدار کلروفیل در گیاه آفتابگردان و Vaccinium myrtillus در اثر کمبود شدت آب در سطح معنی‌داری کاهش یافت. سرعت فتوسنتزی برگ گیاهان عالی با کاهش مقدار نسبی آب و پتانسیل آب برگ، کم می‌شود (Lawlor & Cronic, 2002)

کاروتنوئیدها

کاروتنوئیدها گروهی از مولکول‌های بزرگ ایزوپرونوئیدی هستند که در اندامک‌های فتوسنتزکننده و بسیاری از غیرفتوسنتزکننده‌ها، سنتز می‌شوند. کاروتنوئیدها به کاروتن‌های هیدروکربنی مثل لیکوپن و بتاکاروتن یا زانتوفیل‌ها تقسیم می‌شوند که نمونه‌ای از آن لوتئین است. آسیب اکسیدی تنش‌خشکی در بافت‌های گیاهی معمولاّ توسط عمل مربوط به سیستم‌های ضداکسیدکنندگی آنزیمی و غیر آنزیمی فرونشانده می‌شود. این ضداکسیدکننده‌ها شامل کاروتن‌ها، آسکوربات‌ها (AA) آلفا – توکوفرول، گلوتاتیون احیایی (GSH) و آنزیم‌هایی شامل سوپر اکسید دیسموتازها، پراکسیدازها (POD)، آسکوربیک پراکسیدازها (APX)، کاتالاز (CAT) پلی فنول اکسیدازها (PPO) و گلوتاتیون رداکتاز. کاروتن‌ها یک بخش کلیدی سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی گیاه را تشکیل می‌دهند. ولی، به تخریب اکسیدکننده‌ها خیلی حساسند. بتاکاروتن‌ها در کلروپلاست‌های همه گیاهان سبز وجود دارند، که به طور اختصاصی به هسته مرکزی کمپلکس‌های PSI و PSII اتصال دارند (Havaux, 1998). حفاظت از اثرات زیان‌آور ROS در این مکان برای وظایف کارکردی کلروپلاست ضروری است.

اصلاح سنتز رنگیزه‌ها

www.SID.ir

Archive of SID

تنش آبی در میان سایر تغییرات، دارای توانایی کاهش‌دهندگی غلظت کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدهای بافت‌های گیاهی است که در درجه اول با تولید ROS در تیلاکوئیدها مؤفق به این کار می‌شود. در رابطه با مدیریت‌های اصلاح محتویات رنگیزه ای در تنش‌آبی، گزارش‌های اندکی وجود دارد. این گزارش‌ها نشان می‌دهند، به کاربردن خارجی براسینولیدها، یونی‌کونازول‌ها و متیل جاسمونات، تحمل به خشکی را با افزایش فعالیت SOD، CAT و APX، ABA و محدود کردن مقدار کل کاروتنوئیدها را در ذرت اصلاح می‌کند (Siddiqe 1999). درحالی‌که، متیل جاسمونات سنتز بتاکاروتن را تا سه برابر افزایش و به همان اندازه محتویات کلروفیل را در لایه اپیدرمی، تجزیه می‌کند.(سعیدیان ، ف، ۱۳۷۵) به همین منوال، یک نقش مهم توکوفرول‌ها و لیپیدهای محلول دارای خاصیت آنتی اکسیدانی در کلروپلاست‌ها، برای اصلاح محتویات رنگیزه‌ها تحت شرایط تنش در اندامک‌های فتوسنتزی توتون پیشنهاد شده‌است. این اطلاعات دلیل قانع کننده‌ای مبنی بر القاء سنتز رنگیزه‌ها یا تغییر بیوسنتز آن‌ها در جهت افزایش تحمل به خشکی گیاهان بوده‌است.

نتیجه‌گیری

تنش خشکی بر میزان رشد، ماده خشک و عملکر قابل برداشت تعدادی از گونه‌های گیاهی اثر می‌گذارد. ولی، تحمل هریک از گونه‌ها در این بازداری به طورقابل توجهی متفاوت است. یک سیستم ریشه‌ای منشعب با تحمل خشکی در گیرشده و در درجه اول تولید بیوماس بالایی دارد که ناشی از توانایی جذب آب بیش‌تر و انتقال آن به بخش‌های بالایی خاک به منظور انجام فتوسنتز می‌باشد. به اضافه برای عوامل دیگر، تغییرات رنگیزه‌های فتوسنتزی برای تحمل به خشکی از اهمیت بالایی برخوردار هستند. از میان دوگروه رنگیزه‌های فتوسنتزی، در تحمل خشکی شامل: برداشت نوری و حفاظت از آسیب اکسیدی ناشی از اثر خشکی، نقش‌های متنوعی دارند. بنابراین، محتویات افزایش یافته کاروتنوئیدها برای تحمل تنش خشکی اهمیت به سزایی دارد.

منابع

- حسیبی،پ.(۱۳۸۸)، تاثیر تنش کمبود آب بر عملکرد اقتصادی و برخی خصوصیات فیزیولوژیکی ارقام مختلف کلزا مجموعه مقالات فیزیولوژی یازدهمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران، صص ۳۷۹۰-۳۷۹۳.

- حسینی،ع.(۱۳۸۶)، تاثیر تنش خشکی در مراحل مختلف رشدی بر عملکرد و اجزای عملکرد کلزا.

- سرمدنیا،غ،ح.(۱۳۷۲). اهمیت تنش های محیطی در زراعت، مقالات کلیدی اولین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران، دانشگاه کشاورز کرج، دانشگاه تهران، صص ۱۶۹-۱۵۷.

- سعیدیان،ف.،(۱۳۷۵)، بررسی مقاومت به خشکی و کارایی مصرف آب در دو گونه مرتعی،پایان نامه کارشناسی ارشد مرتعداری دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران.

- صباغ پور،س،ح.(۱۳۸۲)، ساز و کارهای تحمل به خشکی در گیاهان. فصل نامه خشکی و خشکسالی کشاورزی، شماره ۱۳، صص ۲۱-۳۲.

www.SID.ir

Archive of SID

- فنایی،ح.(۱۳۸۷). بررسی عملکرد و برخی صفات زراعی تحت تاثیر پتاسیم و تنش خشکی، مجموعه مقالات فیزیولوژی یازدهمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران،۴۰۴۷-۴۰۵۰.

- کافی،م.ع. مهدوی دامغانی. (۱۳۷۹). مکانیسم های مقاومت گیاهان به تنش محیطی(ترجمه). انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد.

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

- Gupta,P.C. and Otoole,J.C.(1986).Upland rice,global perspective.IRRI,PP 149.

Havaux , M . 1998. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts Trends Plant Sci. 3:147-151

Jaleel , C .A., Manhvannan , P., Kishorekumar , A., Sankar , B. , Gopi , R., Somasundaram , R., Panneerselvam , R. 2007. Altrations in osmasundaram , antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in Catharanthus roseus exposed to water deficit. Colloids surf. B. 59, 150-157

-Lawler, D. W. and Cornic, G . 2002. Photosynthetic carbon assimilation and metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant Cell Environ. 25: 275-294.

Sairam RK and Saxena DC (2000) Oxidative stress and antioxidant in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. Journal of Agronomy and Crop Science. 184: 55-61.

-Türkan, I., Bor, M., Özdemir, F. and Koca, H. 2005. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. Plant Science. 168: 223–231.

- Siddique,M.R.C.,A.Hamid,and M.S.islam.1999.Drrought stress effects on photosynthetic rate and leaf gas exchange of wheat.Bot.Bull.Acad.Sin.,40:141-145.

www.SID.ir