مقاله علمی مروری
مجله دوفصل نامه
مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی
ISSN 2588-5073 چاپی
ISSN 2588-5081 الکترونیکی online
دوره ۱٤، شماره ۱، بهار و تابستان ۱٤۰٤
صفحه ۱٦٤-۱٤۷

Research Article
Genetic Engineering and Biosafety Journal 2025
Volume 14, Number 1, Pages: 147-164

http://gebsj.ir/

https://ecc.isc.ac/showJournal/23064

10.61882/gebsj.14.1.12

آثار و پیامدهای تنش خشکی و مکانیسم‌های بهبود تحمل تنش در پنبه

Effects and consequences of drought stress and mechanisms for improving stress tolerance in cotton

فاطمه سعیدنیا*[۱] و رسمیه حمید[۲]
Fatemeh Saeidnia[1*], Rasmieh Hamid[2]

۱- بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مشهد، ۸۳٦٤۱-۹۱۷٦۹، ایران.
۲- بخش تحقیقات به نژادی، مؤسسه تحقیقات پنبه کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی،گرگان، ٤۹۱٦٦-۸۵۹۱۵، ایران.

1. Agricultural and Horticultural Science Research Department, Khorasan Razavi Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Mashhad, 91769-83641, Iran.
2. Plant Breeding Department, Cotton Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Gorgan, 49166-85915, Iran.

*Corresponding Author, Email: f.saeidnia@areeo.ac.ir
* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی:

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۸/۲۷ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۱۰/۲۷- تاریخ انتشار: ۱۴۰۴/۱۰/۲۷)
Received: 2025/11/18 | Accepted: 2026/01/17 | Published: 2026/01/17

Abstract

Cotton, a strategic and economically vital fiber crop, holds a unique position in global agriculture, particularly in Iran. As a glycophyte, cotton demonstrates relatively higher tolerance to abiotic stresses than many other major crops; however, extreme environmental conditions, particularly drought, markedly impact the growth, productivity, and quality of cotton fibers. Thus, identifying resilient cultivars suited to arid and semi-arid regions has become a crucial objective for breeders to mitigate yield and quality losses. Consequently, research efforts have been intensified to elucidate the mechanisms underpinning cotton's drought adaptation. In this review, we delineate the critical morphological (reduction of cell growth, development of the plant root system, and the effect of drought stress on fiber development, the relationship between source and sink, fruiting branches, and the reproductive system), physiological (stomatal regulation, reduced photosynthesis, osmotic balance, abscisic acid, jasmonic acid, reactive oxygen species), and molecular responses (activation of drought response signaling pathways, transcription factors, and stress-responsive genes) of cotton to drought stress. Additionally, we review strategies by which breeders can improve drought tolerance in cotton, including the use of laser biostimulants, organic and inorganic supplements, the application of nanotechnology to combat drought stress, and genetic and molecular modification of cotton to improve drought tolerance of this species.

Keywords: Molecular mechanisms, Osmotic adjustment, Photosynthesis, Root system, Yield.

چکیده

رفرانس دهی این مقاله Citation

Saeidnia F, Hamid R. (2025). Effects and consequences of drought stress and mechanisms for improving stress tolerance in cotton. Genetic Engineering and Biosafety Journal, 14 (1): 147-164. Doi: 10.61882/gebsj.14.1.12
URL: http://gebsj.ir/article-1-537-en.html

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 14, Number 1, 2025

خلاصه

پنبه به‌عنوان گیاهی راهبردی و مهم‌ترین گیاه لیفی، یکی از پرارزش‌ترین گیاهان زراعی است که اهمیت اقتصادی، موقعیت کشاورزی و تجاری ویژه‌ای در جهان و ایران دارد. به‌عنوان یک گلیکوفیت، نسبت به سایر محصولات اصلی تحمل بیشتری نسبت به تنش‌های غیرزنده نشان می‌دهد. با این حال، شرایط محیطی مانند خشکسالی بر رشد، بهره‌وری و کیفیت الیاف پنبه تأثیر می‌گذارد. بنابراین شناسایی ارقام مقاوم و سازگار با شرایط محیطی خشک و نیمه‌خشک باید اولویت مهمی برای تولیدکنندگان ارقام زراعی باشد تا از افت عملکرد و کیفیت جلوگیری شود. در این مقاله مروری، قصد داریم پاسخ‌های مورفولوژیک (کاهش رشد سلولی، توسعه سیستم ریشه‌ای گیاه، و تأثیر تنش خشکی بر توسعه الیاف، رابطه بین منبع و مخزن، شاخه‌های میوه‌دهنده، و سیستم زایشی)، فیزیولوژیک (تنظیم روزنه‌ای، کاهش فتوسنتز، تعادل اسمزی، اسید آبسیزیک، جاسمونیک اسید و گونه‌های فعال اکسیژن) و مولکولی (فعال‌سازی مسیرهای سیگنال‌دهی پاسخ به خشکی، فاکتورهای رونویسی و ژن‌های پاسخ‌گر به تنش) اصلی گیاه پنبه به تنش خشکی شفاف‌سازی شود. بعلاوه، استراتژی‌هایی را که به‌وسیله آن به‌نژادگران می‌توانند تحمل خشکی را در پنبه بهبود بخشند، از جمله استفاده از محرک‌های زیستی لیزری، مکمل‌های آلی و غیرآلی، کاربرد نانوتکنولوژی در مقابله با تنش خشکی و اصلاح ژنتیکی و مولکولی پنبه برای بهبود تحمل تنش مورد بررسی قرار می‌گیرد.

کلمات کلیدی: تعادل اسمزی، سیستم ریشه‌ای، عملکرد، فتوسنتز، مکانیسم‌های مولکولی.

مقدمه Introduction

پنبه از جنس *Gossypium* و متعلق به خانواده Malvaceae یکی از گیاهان لیفی پیشرو در سرتاسر جهان است که به‌طور تجاری در مناطق معتدل و گرمسیر بیش از ۵۰ کشور دنیا کشت می‌شود. کشورهای عمده تولید کننده پنبه ایالات متحده آمریکا، هندوستان، چین، خاورمیانه و استرالیا هستند. در بین پنج کشور اصلی تولید کننده پنبه، چین بیشترین میزان تولید این گیاه را به خود اختصاص داده است و ایالات متحده آمریکا، ازبکستان، پاکستان و هندوستان به‌ترتیب در رده‌های بعدی قرار دارند. در حال حاضر حدود ۵۰ گونه پنبه شناخته شده است که ٤ گونه آن زراعی هستند. از بین گونه‌های زراعی، دو گونه *G. arboreum* و *G. herbaceum* دیپلوئید هستند و دو گونه *G. hirsutum* و *G. barbadense* تتراپلوئید می‌باشند. در حال حاضر ارقام متداول پنبه از دسته تتراپلوئید هستند و پنبه‌های دیپلوئید که به پنبه‌های دنیای قدیم نیز معروف هستند، بیشتر در آسیا و منطقه خاورمیانه کشت و کار می‌شوند (Dorman *et al.* 2022).

این گیاه ۳۵ درصد از کل الیاف تولید شده در سرتاسر جهان را تأمین می‌کند (Abdelraheem *et al.* 2019). طبق اعلام کمیته شورای بین المللی پنبه (ICAC) در بیش از ۱۰۰ کشور پرورش داده می‌شود و منبع درآمدی حدود ۲۵۰ میلیون نفر است. بعلاوه، تخمین زده شده است که حدود ۲۵ میلیون کشاورز در سطح جهان برای زندگی خود متکی به پنبه هستند. کشت و کار پنبه به‌دلیل تغییر شرایط اقلیمی با چالش‌های متعددی روبه رو است که در نهایت مانع رشد، توسعه و تولید پنبه می‌شود (Hussain *et al.* 2019b; Zahra *et al.* 2021). در میان تنش‌های غیرزیستی، تنش خشکی به‌طور شدیدی عملکرد پنبه کشت شده در مزرعه را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Zafar *et al.* 2023; Naseer *et al.* 2023).

پنبه به‌عنوان یک گلیکوفیت تحمل تنش بالاتری در مقایسه با سایر محصولات نشان می‌دهد. با این وجود، تحت شرایط تنش شدید، رشد و تولید آن به‌طور منفی تحت تأثیر قرار می‌گیرد (Ullah *et al.* 2022). تغییر سریع شرایط محیطی، اثرات زیادی بر روی فرآیندهای رشد و توسعه گیاه پنبه دارد (Rehman and Farooq 2019). تنش خشکی که در هر مرحله‌ای از رشد و نمو گیاه رخ می‌دهد، منجر به کاهش قابل توجه محصول پنبه می‌شود (Mehmood *et al.* 2022). برآوردها نشان می‌دهد که تنش خشکی منجر به کاهش بیش از ٦٧ درصدی عملکرد

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

پنبه می‌شود، که نشان‌دهنده اثرات شدیدتر این تنش در مقایسه با سایر تنش‌های محیطی است (Tokel *et al.* 2022). پنبه یک گیاه معمول کشت شده در مناطق گرمسیر و نیمه‌گرمسیر است، که این ویژگی به آن تحمل در برابر خشکی را در هر مرحله‌ای از رشد رویشی اعطا می‌کند. با این وجود، تنش خشکی در مرحله زایشی اثر منفی بر روی عملکرد آن دارد (Singh *et al.* 2022). طبق یک برآورد، حدود ۲۰ درصد از سطح زمین، که عمدتاً توسط محصولات زراعی اصلی پوشانده شده است، تحت تأثیر کمبود آب قرار گرفته است (Hussain *et al.* 2019a). در نتیجه، درک بهتر پاسخ گیاه به تنش خشکی، در توسعه ارقام متحمل به خشکی ضروری است.

آب یک عنصر ضروری برای فرآیندهای مختلف گیاه، به‌ویژه جوانه‌زنی و استقرار گیاه می‌باشد (Ahmad *et al.* 2022). پنبه به‌عنوان یک گیاه دارای عادت رشدی نامحدود نسبت به تنش خشکی حساس‌تر است که این امر منجر به کاهش معنی‌دار در تولید آن می‌شود. مطالعات مختلف نشان داده‌اند که در میان مراحل رشدی پنبه، مراحل گلدهی و گلدهی تا حداکثر غنچه‌دهی، شدیداً نسبت به تنش خشکی حساس هستند. خشکی در این مراحل می‌تواند منجر به گل‌های ناقصی شود که بر توسعه و ساختار بخش‌های میوه‌دهنده تأثیر می‌گذارد و منجر به کاهش شدید عملکرد غوزه و بذر می‌گردد. اخیراً اثبات شده است که در مراحل بعدی، تنش خشکی به‌دلیل کاهش فرآیندهای فیزیولوژیک در گیاهان منجر به کاهش معنی‌داری در تولید می‌شود (Maqsood *et al.* 2022). پنبه در پاسخ به تنش خشکی واکنش‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک مختلفی مانند سرعت رشد کم، تحمل خشکی به‌واسطه عوامل آنتی اکسیداتیو برای سم‌زدایی خسارت اکسیداتیو، تنظیم روزنه‌ای، کاهش فتوسنتز، توسعه سیستم ریشه‌ای، افزایش آبسیزیک اسید، جاسمونیک اسید و گونه‌های فعال اکسیژن برای مقابله با خشکی را نشان می‌دهد. با این وجود، هنوز مطالعه جامعی در خصوص عکس‌العمل‌های مورفوفیزیولوژیکی و مولکولی پنبه تحت شرایط تنش خشکی وجود ندارد. بنابراین، این مطالعه مروری به‌طور جامعی اثرات مورفوفیزیولوژیک و بیوشیمیایی و همچنین مکانیسم‌های مولکولی تحمل را برای مواجهه پنبه با تنش خشکی مورد بررسی قرار می‌دهد. بعلاوه، رویکردهای زراعی، فیزیولوژیک و مولکولی متعددی برای بهبود کارایی گیاه پنبه تحت شرایط تنش خشکی مورد بحث و بررسی قرار می‌گیرند (Zafar *et al.* 2023).

مهم‌ترین اثرهای تنش خشکی بر گیاه پنبه

اثر بر شاخه‌های میوه‌دهنده و سیستم زایشی

توزیع گل و شاخه‌های میوه‌دهنده نقش مهمی در جذب نور خورشید، انتشار آسمیلات‌ها و عملکرد نهایی پنبه دارد. شاخه‌های گیاه براساس خصوصیات میوه‌دهی به مونوپودیال و سیمپودیال تقسیم می‌شوند، و شاخه‌های جانبی که از محور پایین‌تر و بالاتر برگ سرچشمه می‌گیرند نیز به دو گروه مونوپودیال و سیمپودیال تقسیم‌بندی می‌گردند (Rehman and Farooq 2019). تنش خشکی مراحل رویشی و زایشی پنبه را به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر قرار می‌دهد. در زمان شروع فاز زایشی، تنش خشکی فاصله بین گره‌ها را کاهش می‌دهد و منجر به کاهش طول شاخه‌های مونوپودیال و سیمپودیال و همچنین تعداد غوزه‌های کمتر می‌شود (Saeidnia and Najjar,2024). کاهش سطح برگ تحت تنش خشکی منجر به توقف فتوسنتز و کاهش تولید آسمیلات‌ها شده، و در نهایت موجب کاهش عملکرد بذر و غوزه می‌شود (Ergashovich *et al.* 2020). بنابراین، درک استراتژی‌های مختلف بکار برده شده توسط گیاهان، مانند تبادل گازی، تعدیل اسمزی و متابولیسم برای بهبود و تقویت تحمل خشکی در پنبه ضرورت دارد (Iqbal *et al.* 2019; Zhao *et al.* 2020). تحت شرایط تنش خشکی گیاهان معمولاً برای حفظ آب هدایت روزنه‌ای را کاهش می‌دهند، که این امر مساحت سطح برگ و پتانسیل آبی را تحت تأثیر قرار می‌دهد و منجر به کاهش فتوسنتز و توانایی کربوکسیلاسیون گیاهی می‌شود (Saeidnia *et al.* 2017; Meeks *et al.* 2019).

هگزوزها منوساکاریدهایی هستند که شش اتم کربن در مولکول‌های خود دارند. مولکول‌های این ماده علاوه بر شش اتم کربن، شش اتم اکسیژن نیز دارند. این ترکیبات دارای فرمول $C_6H_{12}O_6$ هستند. هگزوزها با توجه به گروه عامل خود طبقه‌بندی می‌شوند. به عنوان مثال آلدوهگزوزها که دارای گروه آلدئید در موقعیت ۱ هستند و کتوهگزوزها که دارای گروه کتون در موقعیت ۲ می‌باشند. گلوکز، گالاکتوز، و

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

مانوز، که در طبیعت فراوان‌اند، هگزوز به‌شمار می‌آیند. تنش خشکی تجمع نشاسته را در بساک تغییر می‌دهد و منجر به تجزیه نشاسته به هگزوزها می‌شود، که این امر متعاقباً سنتز ATP را کاهش می‌دهد. کاهش سطح ATP منجر به توسعه ضعیف دانه گرده، کاهش زنده‌مانی دانه گرده، افزایش ریزش گل و جوانه و کاهش تولید زیست توده می‌شود (Hu *et al.* 2020). تنش خشکی کارایی روزنه، سنتز نشاسته و فعالیت AGPase (فسفوریلاسیون گلوکز- ADP) را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد، که این امر فتوسنتز و در نتیجه تشکیل غوزه را کاهش می‌دهد. کاهش نقل و انتقال سوکروز، و همچنین سنتز سوکروز و فعالیت‌های آنزیمی در مادگی، نیز تحت شرایط تنش خشکی اثبات شده است (Hu *et al.* 2020). به‌دلیل ناکافی بودن آب در دسترس، ریزش بالای غوزه نیز در پنبه متداول است (Iqbal *et al.* 2019). به‌طور خلاصه، تنش خشکی به‌دلیل کاهش فعالیت فتوسنتزی، اختلال در کارکرد لوله گرده، محدودیت در تشکیل کربوهیدرات، و تغییر فعالیت متابولیک تحت تنش خشکی، به شدت توسعه فاز زایشی را در پنبه تحت تأثیر قرار می‌دهد. بعلاوه، کاهش متابولیسم کربوهیدرات منجر به کاهش مساحت سطح برگ نیز می‌شود که این امر موجب کاهش فتوسنتز و تولید ناکافی آسمیلات‌ها طی مراحل رشد و نمو در پنبه می‌شود (Zafar *et al.* 2023; Shareef *et al.* 2018).

اثر بر توسعه الیاف

فرآیند توسعه الیاف به ٤ مرحله تقسیم می‌شود: آغازش، طویل شدن سلول، رسوب دیواره سلولی ثانویه، و بلوغ گرده‌افشانی (Zafar *et al.* 2023; Rehman and Farooq 2019). در این مراحل، توسعه الیاف نسبت به تنش خشکی حساس‌تر است. تنش خشکی باعث ایجاد اختلال در توانایی رشد سلول و توسعه الیاف می‌شود (Abdelraheem *et al.* 2020). تحت شرایط تنش خشکی، کاهش پتانسیل اسمزی منجر به بسته شدن روزنه‌ها می‌شود، که به نوبه خود، فتوسنتز و جذب کربوهیدرات را محدود می‌سازد و توسعه غوزه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. در توسعه الیاف بذر، سنتز سوکروز ضروری است و این فرآیند به‌طور منفی تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد (Ahmed *et al.* 2018). تنش خشکی پتانسیل آب برگ را نیز کاهش می‌دهد و بین پتانسیل آب برگ و طویل شدن الیاف رابطه‌ای قوی اثبات شده است. زمانی که دسترسی به آب محدود می‌شود، پتانسیل آب برگ برای توسعه الیاف در پنبه ضروری است. تورژسانس سلولی برای طویل شدن الیاف مهم است، با این وجود، تنش خشکی بر قابلیت تورژسانس سلولی تأثیر می‌گذارد، که این امر به نوبه خود می‌تواند استحکام، طول و یکنواختی الیاف را تحت تأثیر قرار دهد. خشکی در مرحله گلدهی تشکیل غوزه را تحت تأثیر قرار می‌دهد و تعداد بذر و طول الیاف را کاهش می‌دهد. در نتیجه، تنش خشکی در هر مرحله‌ای از رشد گیاه کاهش شدیدی را در تشکیل غوزه سبب می‌شود. با این وجود، تنش خشکی طی مرحله تشکیل غنچه شدیدتر است و تأثیر بیشتری بر عملکرد غوزه دارد (Snowden *et al.* 2014).

اثر بر رابطه بین منبع و مخزن

مشخص شده است که تنش خشکی رشد رویشی گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد، و بدین وسیله بر روی رابطه بین منبع و مخزن، که برای رشد و توسعه اندام‌های زایشی حیاتی است، اثر می‌گذارد (Chattha *et al.* 2022). این بدین دلیل است که در نتیجه فتوسنتز، نشاسته و سوکروز تولید می‌شوند و سپس به بافت‌های مخزن انتقال یافته و به فرم هگزوز مورد استفاده قرار می‌گیرند تا در رشد و نمو گیاه نقش ایفا کنند (Rehman and Farooq 2019). تنش خشکی با کاهش در تجمع اسید اینورتاز محلول و فسفات سنتتاز سوکروز، تولید سوکروز، هگزوز، نشاسته و ATP را کاهش می‌دهد (Geng *et al.* 2022). در پنبه، تنش خشکی با تأثیر بر روی فتوسنتز به‌طور مستقیم و با کاهش پتانسیل آب برگ به‌طور غیرمستقیم تولید انرژی مورد نیاز برای رشد گیاه را کاهش می‌دهد (Hemati *et al.* 2022). کاهش نرخ تعرق، تنفس، و نقل و انتقال در گیاهان پنبه قرار گرفته در معرض تنش خشکی گزارش شده است (Griffith and Einhorn 2023; Zafar *et al.* 2023).

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

مکانیسم‌های تحمل خشکی در گیاهان زراعی

فهم مکانیسم‌های تحمل خشکی موضوع اصلی بسیاری از تحقیقات است و توسعه ارقام متحمل به خشکی هدف اصلی برنامه‌های اصلاحی می‌باشد (Saeidnia and Hamid, 2024). آگاهی از اثر متقابل این مکانیسم‌ها و نقش آنها در کارکرد کمّی گیاه قابل توجه است. مکانیسم‌های مختلفی در گیاهان به‌منظور تحمل اثرات نامطلوب تنش خشکی توسعه یافته‌اند. فرار از خشکی، اجتناب از خشکی و تحمل خشکی سه راهبرد اساسی برای مقابله با تنش خشکی محسوب می‌شوند (Hamid and Saeidnia, 2024; Batool *et al.* 2020).

فرار از خشکی: توانایی گیاه برای تکمیل چرخه زندگی خود قبل از ایجاد کمبود آب را فرار از خشکی گویند. در فرار از خشکی گیاه در مراحل اولیه تنش به مرحله زایشی می‌رسد، یعنی در مدت کوتاهی دانه تولید می‌کند. زودرسی معمول‌ترین و ساده‌ترین صفت برای تحمل خشکی است که این امکان را به گیاه می‌دهد که عملکرد خود را پیش از شروع خشکی ارائه نماید (Saeidnia *et al.* 2018). با این وجود این مکانیسم می‌تواند منجر به کاهش شدید طول دوره رشد گیاه شده و در نتیجه بهره‌وری و تولید گیاه را کاهش می‌دهد (Malik and Rasheed 2022).

اجتناب از خشکی: اجتناب از خشکی از طریق افزایش جذب رطوبت از خاک به کمک ریشه‌های کاملاً توسعه یافته و یا محدود کردن اتلاف آب ناشی از تعرق روزنه‌ای و در نتیجه حفظ آب سلول امکان‌پذیر است. اجتناب از خشکی در نتیجه به حداکثر رساندن جذب آب از طریق افزایش رشد ریشه و یا به حداقل رساندن اتلاف آب از طریق بسته شدن روزنه‌ها، کرک‌های گیاهی، کاهش سطح برگ و غیره می‌باشد (Malik and Rasheed 2022).

تحمل خشکی: مکانیسم‌هایی نظیر تنظیم اسمزی در گیاهان، مکانیسم عمده اجتناب از تنش‌های آبی هستند (Zhang *et al.* 2019). در طی این پدیده، سلول‌های گیاهی غلظت یون‌هایی مانند سدیم، پتاسیم، کلسیم، نیترات و کلر را در واکوئل خود، و برخی متابولیت‌ها مانند اسیدهای آمینه (مثل پرولین)، قندها، پلی‌آمین‌ها، و اسیدهای آلی را در سیتوسول افزایش می‌دهند و با کاهش پتانسیل اسمزی، فشار تورژسانس سلول‌ها را تحت شرایط تنش حفظ می‌کنند (Tiwari *et al.* 2021).

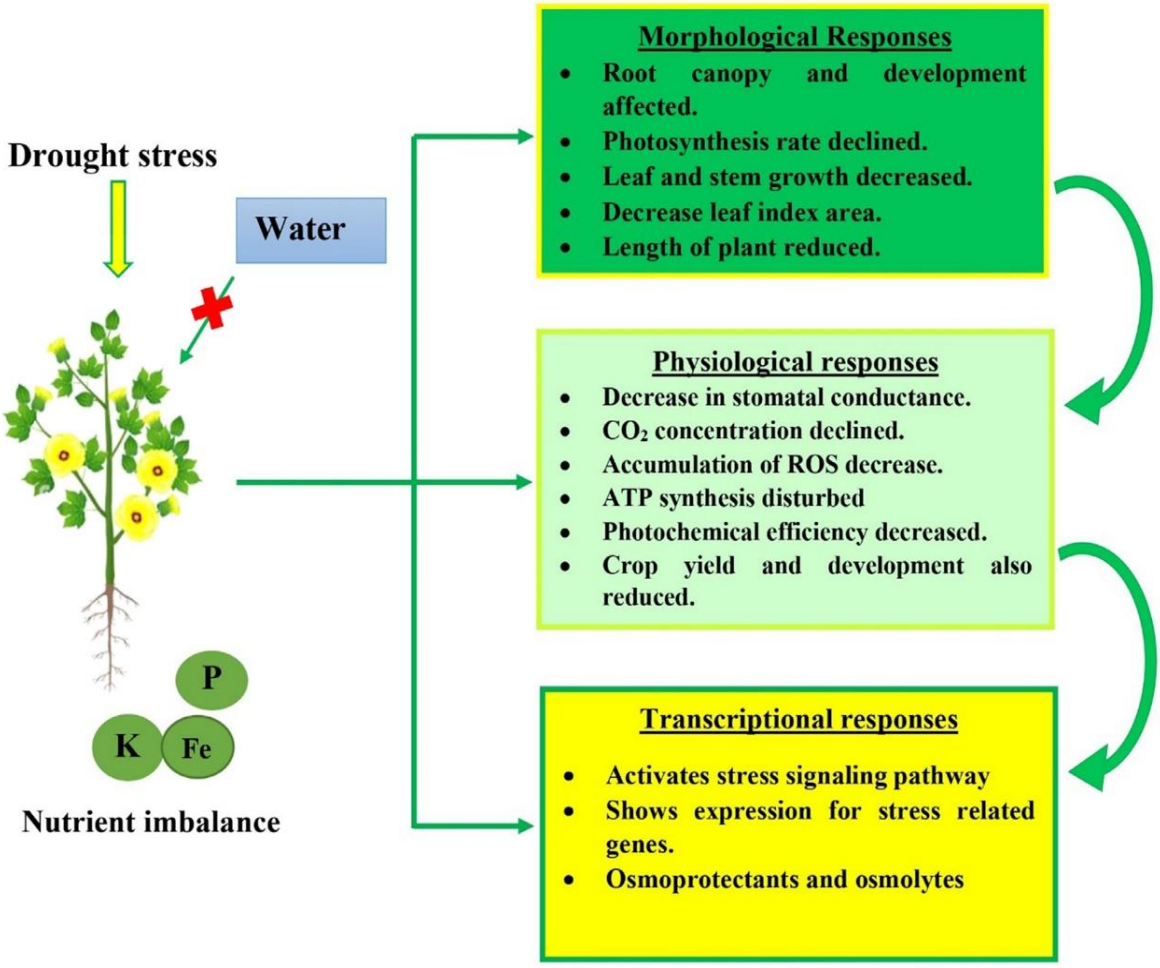
پاسخ‌های مورفوفیزیولوژیک پنبه در برابر تنش خشکی

رشد پنبه با طیف وسیعی از تغییرات مورفو–فیزیولوژیکی و متابولیکی ایجاد شده به‌وسیله تنش خشکی تحت تأثیر قرار می‌گیرد. تنش شدید ارتفاع گیاه، تولید ماده خشک و شاخص سطح برگ و همچنین تعداد گره‌ها را کاهش می‌دهد (شکل ۱). کاهش کانوپی ریشه، فتوسنتز، تنفس، فعالیت روزنه‌ای و پتانسیل آب برگ‌های پنبه پیامدهای اصلی تنش خشکی هستند (Zafar *et al.* 2023; Fadiji *et al.* 2022). نجار و سعیدنیا (۲۰۲٤) در بررسی اثر سطوح مختلف آبیاری (بدون تنش، ۲۵، ۵۰ و ۷۵ درصد کم آبیاری نسبت به شاهد) بر عملکرد و اجزای عملکرد لاین‌های امیدبخش پنبه مشاهده کردند که سطوح مختلف آبیاری بر کلیه صفات مورد بررسی تأثیر معنی‌دار داشت و موجب کاهش صفات وزن تک غوزه، عملکرد وش، تعداد شاخه‌های رویا و زایا و تعداد غوزه باز، و افزایش معنی‌دار تعداد غوزه بسته و درصد زودرسی شد. صفت وزن تک غوزه در سطح آبیاری ۲۵، ۵۰ و ۷۵ درصد به‌ترتیب به میزان ۷، ۲٤ و ۳۲ درصد نسبت به سطح آبیاری بدون تنش کاهش یافت. صفت عملکرد کل نیز به‌ترتیب به میزان ۳، ۳٤ و ٤۸ درصد کاهش یافت. مقایسه میانگین صفات در چهار سطح آبیاری نشان داد که با کاهش سطوح آبیاری از ۲۵ به ۷۵ درصد، میانگین کلیه صفات کاهش یافت و بیشترین کاهش در سطح آبیاری ۷۵ درصد تش مشاهده شد.

تحت شرایط تنش، گیاه پنبه مکانیسم‌های تحمل مختلفی را اتخاذ می‌کند که به چهار دسته تقسیم می‌شوند: اجتناب، فرار، تحمل و بازیابی (Naikwade 2023). اجتناب از خشکی شدیداً با بهبود فرآیندهای فیزیولوژیکی مانند تنظیم روزنه‌ها و توسعه ریشه مرتبط می‌باشد. تحمل خشکی توانایی گیاهان برای توقف شرایط کم‌آبی شدید با اتخاذ تغییرات فیزیولوژیکی معین می‌باشد. به همین ترتیب، فرار از خشکی توانایی گیاهان برای تعدیل چرخه زندگی‌شان از طریق تکمیل مراحل رشدشان قبل از آن که تنش خشکی شدید رخ دهد، می‌باشد. بازیابی از خشکی

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

به توانایی گیاهان برای از سر گرفتن رشد پس از مواجهه با تنش خشکی شدید اشاره دارد (Perlikowski *et al.* 2022). گیاه پنبه استراتژی‌های مورفوفیزیولوژیک متعددی شامل تنظیم روزنه‌ای، توسعه ریشه و تعادل اسمزی را در برابر تنش خشکی نشان می‌دهد (Gholami *et al.* 2022).



شکل ۱- پاسخ‌های فیزیولوژیک، مورفولوژیک و رونویسی گیاه پنبه به تنش خشکی

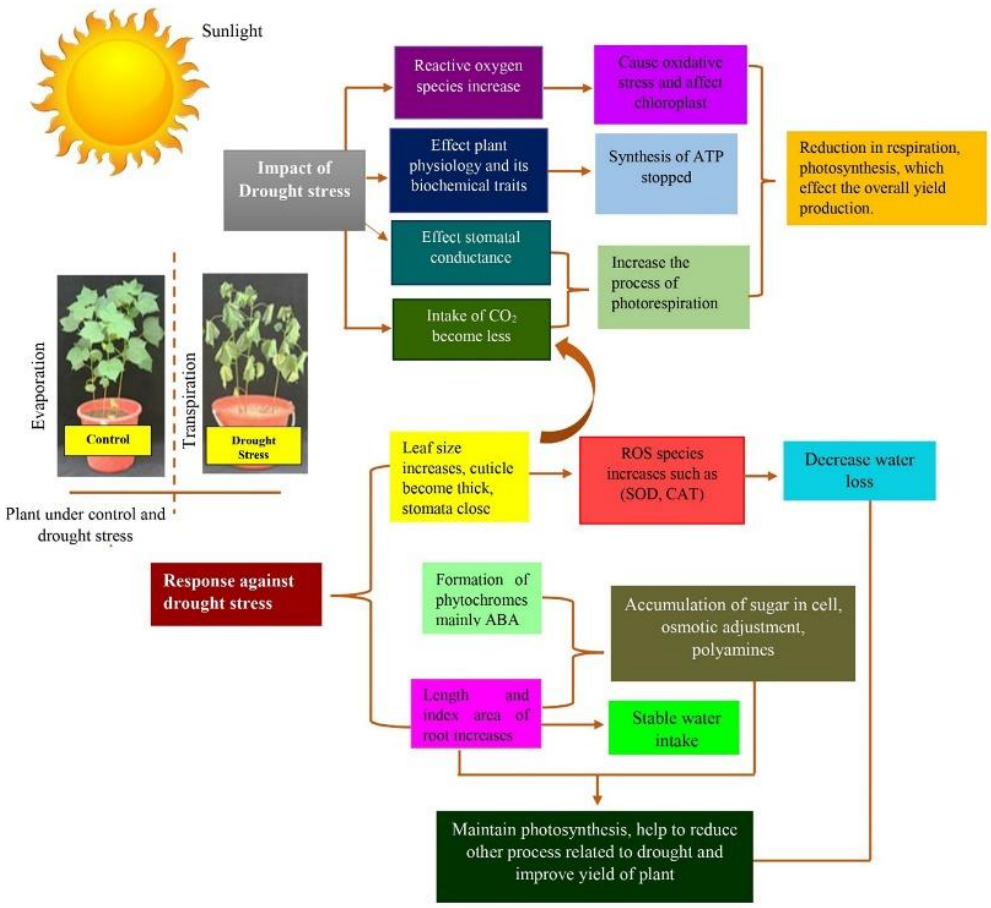
Fig 1. Various physiological, morphological, and transcriptional responses of cotton crop to drought stress (Zafar *et al.* 2023).

تنظیم روزنه‌ای: تحت شرایط تنش خشکی، گیاهان پنبه استراتژی‌های سازگاری مختلفی را برای مقاومت در برابر تنش طولانی مدت بکار می‌برند. یکی از مکانیسم‌های اولیه بسته شدن روزنه‌ها است، که با به حداقل رساندن تعرق از آب سلول محافظت می‌کند (Asif *et al.* 2022). بعلاوه، گیاهان پنبه خصوصیات زرومورفیک مختلفی را نشان می‌دهند که به توانایی آنها برای رشد تحت شرایط کمبود آب کمک می‌کنند. این ویژگی‌ها، شامل برگ‌های نازک‌تر و کوچک‌تر، کوتیکول اپیدرمی نازک‌تر، حضور تریکوم‌های اپیدرمی و همچنین تراکم روزنه بالاتر می‌باشند (Ariano *et al.* 2022; Zafar *et al.* 2023). تحت تنش خشکی، تنظیم روزنه‌ای برای تبادل گازها بین بافت‌ها و محیط ضروری است. تنظیم روزنه‌ای بهتر به گیاهان کمک می‌کند تا انرژی بیشتری را برای حفظ کارکرد سلولی حتی تحت دوره تنش، تولید و ذخیره نمایند. طبق نظر روی و همکاران (Rui *et al.* 2022)، گیاه دربردارنده‌ی حدود ۹۰ درصد آب است که بیشتر آن از طریق تعرق از دست می‌رود. در گیاه پنبه، اولین عکس‌العمل در برابر تنش خشکی کاهش اتلاف آب از طریق بسته شدن روزنه‌ها می‌باشد. هدایت روزنه‌ای می‌تواند به‌عنوان یک نشانگر زیستی بالقوه برای تحمل خشکی در پنبه بکار رود (Anwar *et al.* 2022).

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

توسعه ریشه: مطالعات پیشین نشان داده‌اند که سیستم ریشه گیاهان بقای آنها را تحت شرایط تنش خشکی تعیین می‌کند. ریشه‌های بیشتر، متراکم‌تر و عمیق‌تر خصوصیات معمول گیاه پنبه برای سازگاری به خشکی می‌باشند (Baldi *et al.* 2022). لئو و همکاران (Luo *et al.* 2016) نیز بیان کردند که تنش خشکی در مراحل ابتدایی و حدواسط طول ریشه را در پنبه افزایش می‌دهد، اما هنگامی که کمبود آب برای دوره طولانی‌تری رخ دهد، فعالیت ریشه را کاهش می‌دهد. گیاهان تراریخته نسبت به تنش خشکی متحمل‌تر هستند. سیستم ریشه گیاهان تراریخته در شرایط تنش در مقایسه با گیاهان وحشی از نظر طول و حجم ریشه بیشتر توسعه یافته و منجر به تحمل بیشتر گیاهان در برابر تنش خشکی می‌شود (Su *et al.* 2022).

فتوسنتز: تنش خشکی به‌دلیل کاهش جذب دی‌اکسیدکربن موجب بسته شدن روزنه‌ها می‌شود، که این امر بر فرآیند فتوسنتز تأثیر می‌گذارد و بنابراین رشد و عملکرد گیاه را کاهش می‌دهد (شکل ۲) (Gowtham *et al.* 2022). هدایت روزنه‌ای همیشه مرتبط با فتوسنتز نیست اما این امر نیاز به شفاف‌سازی دارد (Heimoana *et al.* 2022). کمبود آب در گیاه پنبه اثر معنی‌داری بر روی رشد، نمو و فتوسنتز دارد و منجر به پیامدهای شدیدی برای گیاه می‌شود. پژوهش‌ها نشان می‌دهد که شرایط خشکی در گیاهان پنبه منجر به کاهش نرخ تعرق و فتوسنتز می‌شود (Chattha *et al.* 2022). بعلاوه مشخص شده است که برگ‌های بالغ پنبه از لحاظ فتوسنتز نسبت به برگ‌های جوان‌تر تحمل کمتری نسبت به تنش خشکی دارند. تنش خشکی فتوسنتز برگ‌های بالغ را در مقایسه با برگ‌های جوان به میزان ٦٧ درصد بیشتر کاهش می‌دهد (Latif *et al.* 2022). در مجموع، همه این مطالعات نشان دادند که تنش خشکی فتوسنتز را تحت تأثیر قرار می‌دهد که این امر به نوبه خود رشد، عملکرد و کیفیت پنبه را کاهش می‌دهد (Zafar *et al.* 2023).



شکل ۲- اثر تنش خشکی و مکانیسم‌های مختلف برای مواجهه با شرایط تنش در پنبه

Fig 2. Impact of drought stress and various mechanisms in cotton to cope with stress conditions (Zafar *et al.* 2023).

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

تعادل اسمزی: کمبود آب منجر به اختلال در تورژسانس سلول شده و عدم تعادل اسمزی در سلول ایجاد می‌کند (شکل ۲) (Sajid *et al.* 2023). در گیاهان زراعی، تحت تنش خشکی تعادل اسمزی نقش مهمی در مواجهه با تنش ایفا می‌نماید. عوامل محافظ تعادل اسمزی، معروف به اسمولیت‌ها، عناصر ضروری مکانیسم دفاعی گیاه هستند که به حفظ همئوستازی تحت شرایط کمبود آب کمک می‌کنند. تنش اسمزی تعادل اسمزی گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد و منجر به تولید ترکیبات مختلف آلی و غیرآلی می‌شود و پتانسیل اسمزی را کاهش می‌دهد (Fang *et al.* 2015). هم مواد محافظ تعادل اسمزی یا اسمولیت‌ها و هم یون‌های آلی مانند اسیدهای آمینه، آمین‌ها، قندها، الکل‌ها و پلی‌آمین‌ها می‌توانند پتانسیل اسمزی را در گیاهان زراعی کاهش دهند (Hussain *et al.* 2019a). این اسمولیت‌ها با افزایش مقدار یون‌های غیرآلی به حفاظت از پروتئین‌های غشایی در برابر آسیب‌های ایجاد شده به‌وسیله تنش خشکی کمک می‌کنند (Ozturk *et al.* 2021). پرولین و گلایسین مواد محافظت کننده تعادل اسمزی خارجی هستند که برای کاهش اثر منفی تنش خشکی در گیاه پنبه مؤثر می‌باشند (Drwish *et al.* 2022).

پاسخ‌های مولکولی و بیوشیمیایی تحمل خشکی در پنبه

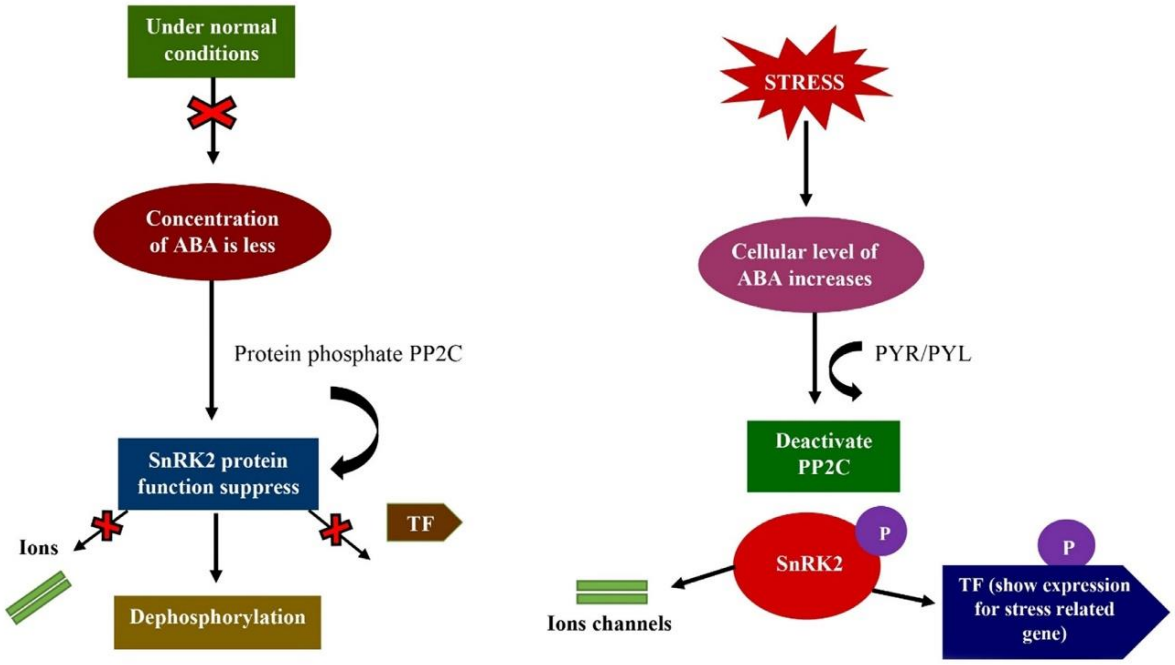
گیاهان واجد یک سیستم دفاعی منحصر بفرد در برابر تنش‌های محیطی هستند، و تحمل خشکی از طریق ترکیبی از فرآیندهای مختلف فیزیولوژیک، مولکولی، متابولیک و مورفولوژیک حاصل می‌شود. پنبه در پاسخ به تنش خشکی مکانیسم‌های سیگنال‌دهی متعددی را نشان می‌دهد.

اسید آبسیزیک: اسید آبیسزیک (ABA) یک هورمون تنش است که در فعالیت‌های فیزیولوژیکی مختلفی که در طی چرخه زندگی گیاه رخ می‌دهد، نقش حیاتی ایفا می‌کند. مشابه سایر تنش‌های غیرزیستی، تنش خشکی تنش اسمزی را در گیاه پنبه القاء می‌نماید (Naikwade 2023; Zafar *et al.* 2023). تنش اسمزی منجر به افزایش سنتز ABA می‌شود که عمدتاً در پلاستیدها رخ می‌دهد و متعاقباً منجر به تحریک بیان ژن‌های پاسخ‌گو در برابر تنش می‌شود و بنابراین سازگاری‌های فیزیولوژیک را افزایش می‌دهد. سنتز ABA عمدتاً در ریشه‌ها رخ می‌دهد و سپس از طریق آوندهای چوبی و آبکش به مجاورت روزنه‌ها در سلول‌های نگهبان منتقل می‌شود. در پنبه انتقال ABA دو مرحله اصلی را دربرمی‌گیرد: نقل و انتقال وابسته به ABA و نقل و انتقال مستقل از ABA. طی تنش خشکی، مسیرهای سیگنال‌دهی ABA بیان ژن مسئول القای تحمل تنش اسمزی را فعال می‌کنند. انتقال سیگنال ABA نیازمند یک عنصر ضروری به نام پذیرنده ABA است که در اندام‌های درون سلولی مانند سیتوزول، هسته و غشای پلاسمایی یافت شده است (Priya *et al.*, 2019). تحت شرایط تنش، پروتئین فسفات‌ها عملکرد پروتئین کیناز ۲ (SnRK2) را سرکوب کرده و منجر به دفسفوریلاسیون می‌شود. در شرایط تنش، سطح سلولی ABA افزایش می‌یابد و با *PYR* پیوسته می‌باشد و سپس به *PPC2* متصل شده و آن را غیرفعال می‌سازد. *SnRK2* به‌طور مستقل از *PP2Cs* فعال شده و بدین وسیله تحمل خشکی در گیاهان پنبه را افزایش می‌دهد. ABA نیز بسیاری از ژن‌های مرتبط با تنش را کنترل می‌کند (شکل ۳) (Zhang *et al.* 2022). این فیتوهورمون در آغاز پاسخ تطبیقی به تنش خشکی از طریق تنظیم هدایت روزنه‌ای نقش دارد. برای این منظور ABA با سایر هورمون‌های گیاهی مانند اسید سالیسیلیک، اکسین، جیبرلین، اتیلن، براسینواستروئید، اسید جاسمونیک و غیره به‌طور هماهنگ عمل می‌کند. مسیرهای تحمل تنش خشکی با واسطه ABA و مسیرهای بدون وساطت ABA به‌وسیله miRNAها تنظیم می‌شوند (Zafar *et al.* 2023).

اکثر ژن‌های هدف miRNA پاسخ‌گر به تنش خشکی، فاکتورهای رونویسی مانند *NYB*، *NF-Y*، *NAC* و *HDZIP* هستند. به‌عنوان مثال، مودل *miR159-MYB* و مودل *miR169-NFYA* در یک مسیر وابسته به ABA مشارکت می‌نمایند. با این وجود، مودل‌های هدف متعددی (شامل *miR156-SPL*، *miR393-TIR1*، *miR160-ARF10*، *miR160-ARF16*، *miR160-ARF17*، *miR167-ARF6*، *miR167-ARF8*، *miR390-ARF2*، *miR390-ARF3* و *miR390-ARF4*) وجود دارند که در یک مسیر غیروابسته به ABA مشارکت دارند (Singroha *et al.*, 2021). در ذرت miRNAهای متعددی (مانند *miR159*، *miR160*، *miR167*، *miR389a*، *miR393*، *miR397b*، *miR402* و *miR474*) برای تنظیم دقیق بیان ژن هدف خود به‌منظور القای تحمل تنش خشکی شناسایی شده‌اند، و تنظیم کننده‌های متعددی مانند *MYC/MYB*، *NAC*، *DREB/CBF*، *ABRE*،

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

ZF-HD و *PDH* در تحمل تنش خشکی نقش دارند. بیان *miR398a-MYB101/MYB33* و *miR164-NAC* کاهش یافته بود، در حالی که بیان *miR393-MYB101/MYB33* و *miR402-MYB101/MYB33* افزایش یافته بود. هر دو آن‌ها به مسیرهای پاسخ وابسته به ABA مربوط بودند (Zhang *et al.*, 2022). شایان ذکر است که بیان *miR167-PLD* در شرایط تنش خشکی به‌وسیله مسیرهای وابسته به ABA در ذرت و برنج کاهش یافته بود اما در آرابیدوپسیس بیان آن افزایش یافته بود (Das and Mondal 2021). تاکنون گزارشی در این زمینه در پنبه وجود ندارد.



شکل ۳- مسیرهای سیگنال‌دهی ABA تحت شرایط نرمال و تنش خشکی. تحت شرایط نرمال، غلظت ABA کاهش می‌یابد و کارکردهای پروتئین کیناز SnRK2 به‌وسیله پروتئین فسفاتاز PP2C مهار می‌شود. تحت شرایط تنش، سطح سلولی ABA افزایش می‌یابد زیرا ABA با PYR/PYL که به PP2C می‌پیوندد و آن را غیرفعال می‌سازد، متصل است.

Fig 3. ABA signaling pathways under stress and normal conditions. Under normal condition, the concentration of ABA is reduced, and the SnRK2 protein kinase functions are suppressed by protein phosphatase PP2C. During stress condition, the cellular level of ABA increased as it linked with PYR/PYL which bind and deactivate PP2C (Zafar *et al.* 2023).

اسید جاسمونیک: اسید جاسمونیک (JA) فیتوکروم دیگری است که منشأ آن به آلفالینولنیک اسید برمی‌گردد. اسید جاسمونیک و مشتقات کارکردی آن جاسمونات‌ها نامیده می‌شوند که با تنظیم پاسخ به تنش در گیاهان نقش قابل ملاحظه‌ای را در چندین تنش زیستی و غیرزیستی ایفا می‌نمایند. اسید جاسمونیک در رشد و نمو گیاهان، رسیدگی میوه‌ها و تولید دانه گرده دخیل است (Zahid *et al.* 2023). این هورمون با فعال کردن ژن‌های مختلف مرتبط با مسیرهای سیگنال‌دهی اسید جاسمونیک که تحمل خشکی را افزایش می‌دهند، نقش اساسی در پاسخ به تنش خشکی ایفا می‌نماید. وانگ و همکاران (Wang *et al.* 2021) نشان دادند که کاربرد اسید جاسمونیک می‌تواند از طویل شدن الیاف در پنبه ممانعت نماید. با این وجود، این امر به خوبی اثبات شده است که استعمال خارجی اسید جاسمونیک می‌تواند به‌طور مؤثری تحمل تنش خشکی را در گیاهان افزایش دهد. بعلاوه، مشابه با ABA، اسید جاسمونیک نیز بر تنظیم هدایت روزنه‌ای تأثیر می‌گذارد (Rao *et al.* 2022).

دامنه Jasmonate Zim (JAZ) یک پذیرنده پروتئین است که تحت شرایط تنش خشکی نقش مهمی را در مسیرهای سیگنال‌دهی اسید جاسمونیک ایفا می‌نماید. پروتئین *JAZ* فاکتورهای رونویسی‌ای مانند *MYC2* و ژن‌های مختلف پاسخ‌گو به تنش را که به تقویت تحمل تنش کمک می‌کنند، فعال‌سازی می‌نماید (Zhang *et al.* 2022). ژن‌های *JAZ* اجزای اصلی در مسیر سیگنال‌دهی اسید جاسمونیک هستند و فرض

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

بر این است که به‌وسیله اسید جاسمونیک و متیل جاسمونات القاء می‌شوند (Zhang *et al.* 2015). تجزیه و تحلیل‌های سیستماتیک رونویسی و شواهد ژنتیکی اخیراً نقش‌های تنظیمی بالقوه‌ای را برای ژن‌های گروه *JAZ* در مقابله با تنش‌های غیرزیستی مختلف پیشنهاد کرده‌اند. به عنوان مثال، بیان بیش از حد *GaJAZ5* در پنبه منجر به کاهش اتلاف آب شد و احتمالاً این ژن در افزایش تحمل تنش خشکی در آرابیدوپسیس نقش داشته باشد (Zhao *et al.* 2016).

گونه‌های فعال اکسیژن: گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) یا واسطه‌های فعال اکسیژن (ROI) عموماً تحت محیط‌های تنش القاء می‌شوند. طی تنش خشکی، گونه‌های فعال اکسیژن در اندامک‌های درون سلولی مانند میتوکندری و غشای پلاسمایی تولید می‌شوند. تجمع بیش از حد ROS می‌تواند به اجزای سلولی مانند لیپیدها، پروتئین‌ها، DNA و RNA آسیب وارد سازد (Fang *et al.* 2015). شرایط تنش باعث کاهش تثبیت CO_2 (بازسازی $NADP^+$) همراه با نشت سلولی بیشتر الکترون‌ها می‌شود و این امر منجر به کاهش فعالیت فتوسنتز می‌گردد. کاهش فتوسنتز ممکن است تولید H_2O_2 را در مقایسه با مقدار H_2O_2 تولید شده طی تنفس نوری بیشتر کاهش دهد (Zafar *et al.* 2023). علاوه براین، تحت شرایط تنش خشکی، شرایط کمبود CO_2 باعث کاهش فتوسنتز شده و تولید ROS را افزایش می‌دهد. فعال شدن تنفس نوری با افزایش سطح تشکیل رادیکال‌های آزاد به‌دلیل کمبود آب در سلول‌های گیاهی رخ می‌دهد (Gowtham *et al.* 2022) ROS وارد زنجیره انتقال الکترون می‌شود و مولکول‌های فعال اکسیژن مانند رادیکال‌های سوپراکسید را تشکیل می‌دهد که این رادیکال‌ها می‌توانند پس از مصرف توسط فردوکسین به لیپیدها یا پروتئین‌ها آسیب بزنند. در شرایط تنش خشکی، گیاهان معمولاً فتوسنتز خود را کاهش می‌دهند و بخش زیادی از کربن تولید شده را منحرف کرده (Carvalho 2008) و منجر به واکنش Mehler می‌شوند که این واکنش عامل اصلی تولید ROS می‌باشد. مهار نوری عامل اصلی کاهش فتوسنتز طی دوره کمبود آب می‌باشد. کمبود آب منجر به عدم تعادل بین عرضه و تقاضای اکسیژن می‌شود. تحت تنش خشکی نشت بیش از حد الکترون‌ها به اکسیژن در طول فتوسنتز رخ می‌دهد، که منجر به تنفس نوری می‌شود و تنفس نوری تولید ROS را افزایش داده و تولید بیومس را کاهش می‌دهد (Carvalho 2008). فرآیند کاهش ROS با متابولیسم سوبستراهای مختلف، از جمله گلوکز و اسیدهای آمینه، مکانیسم حفاظتی در برابر خسارت اکسیداتیو است. گیاهان مکانیسم‌های متعددی را برای مقابله با تولید بیشتر ROS تکامل داده‌اند، از جمله تجمع آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند *CAT*، *SOD*، *POX* و *APX* (Hussain *et al.* 2021).

راهبردهای مقابله با تنش خشکی

استفاده از محرک زیستی لیزری: استفاده از محرک‌های زیستی یکی از رویکردهای مناسب برای کاهش اثرات تنش خشکی می‌باشد. تحریک زیستی عمدتاً به‌عنوان یک فرآیند فیزیکی شناخته شده است که بر توانایی بذر یا گیاه برای جذب نور لیزر کم توان و تبدیل آن به انرژی شیمیایی برای استفاده جانبی متکی است (Zafar *et al.* 2023). انرژی جذب شده ممکن است فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی متعددی را در بذور آغاز کند که این فرآیندها می‌توانند کارکرد کلی آنها را بهبود بخشند. تأثیر مثبت این رویکرد بر رشد و بقای بذر یا گیاه در مطالعات متعددی بیان شده است. محققان استفاده از لیزر را برای افزایش تولید بذر و گیاه از طریق تحریک زیستی به‌طور کامل مورد بررسی قرار داده‌اند (Hernandez *et al.* 2010). تیمارهای لیزری تأثیرات مختلفی بر عملکرد بذر یا گیاه دارند، از جمله تأثیر بر روی ظهور، نمو، رشد و کاربردهایی در زمینه تحمل عوامل تنش‌زای مختلف. افزایش تحمل تنش خشکی کاربرد مهم تیمارهای لیزر بذر است. زمانی که تنش خشکی و لیزر درمانی با هم ترکیب شدند (LTDS)، پارامترهای گیاهی شامل رشد گیاهچه در مقایسه با تنش خشکی به تنهایی بهبود یافتند. بعلاوه تحت LTDS، غلظت‌های بالاتر پروتئین و رنگیزه‌های فتوسنتزی، و محتوی نسبی آب برگ در مقایسه با تنش خشکی گزارش شدند. بعلاوه، برخی مطالعات نشان داده‌اند که تفاوت معنی‌داری در بیان ژن گیاهچه‌های گندم رشد یافته تحت شرایط LTDS و تنش خشکی وجود دارد (Gao *et al.* 2018). متأسفانه تاکنون مطالعه‌ای در این زمینه در پنبه و گیاهان مشابه صورت نگرفته است و پیشنهاد می‌شود جهت بررسی اثربخشی روش فوق در پنبه این مسأله در طرح‌های تحقیقاتی آینده مؤسسات و مراکز تحقیقاتی گنجانده شود.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

مکمل‌های آلی و غیرآلی: طی تنش خشکی گیاهان مواد آلی و غیرآلی را به‌عنوان یک استراتژی طبیعی سازگاری ذخیره می‌کنند. استعمال خارجی کودهای آلی و غیرآلی نیز تحمل گیاهان را در برابر تنش خشکی تعیین می‌کند. دخالت مستقیم کودها در افزایش تحمل خشکی هنوز اثبات نشده است. با این وجود، تصور می‌شود که کودها دسترسی به مواد غذایی خاک را بهبود می‌بخشند، و بدین‌وسیله رشد و نمو گیاه را برای بقای بهتر تحت محیط‌های تنش تقویت می‌کنند (Guo *et al.* 2023; Han *et al.* 2023; Zafar *et al.* 2023).

کودهای زیستی با تلقیح‌های میکروبی نیز گزارش شده است که تأثیر مثبتی بر عملکرد گیاه تحت محیط‌های تنش دارند (Ahmad *et al.* 2022). این کودها به دسته‌های مختلفی مانند کودهای زیستی تثبیت کننده نیتروژن، کودهای زیستی فسفاته و کودهای زیستی کمپوست دسته‌بندی می‌شوند. کودهای زیستی تثبیت کننده نیتروژن شامل نوستوک و ازتوباکتر، محتوی نیتروژن خاک را افزایش می‌دهند و به تثبیت بیشتر نیتروژن اتمسفر برای رشد و نمو بهتر کمک می‌کنند. کودهای زیستی فسفاته اسید آلی آزاد کرده و pH خاک را تثبیت می‌کنند. بعلاوه، کودهای کمپوست نیز با فراهم آوردن مواد غذایی کافی برای رشد بهتر تحت شرایط تنش‌زا به بقای بهتر گیاهان کمک می‌کنند. کمپوست یا کود آلی به‌عنوان کود طبیعی، سبب رشد و نمو گیاه می‌شود. کاربرد آنها با افزایش فعالیت بتا دی گلوکوزیداز و پروتئاز فعالیت میکروبی خاک را افزایش می‌دهد و بدین ترتیب دسترسی به مواد غذایی را افزایش می‌دهد. در نتیجه استعمال کودها، بویژه کودهای آلی، رشد و نمو گیاه را به‌طور غیرمستقیم با کمک کردن به گیاهان برای رشد خوب تحت شرایط کمبود آب، تقویت می‌کند.

میکوریزا در افزایش توانایی گیاه میزبان برای جذب آب و عناصر غذایی غیرمتحرک، به‌خصوص فسفر و چندین ریزمغذی دیگر تأثیر مفیدی دارد. بنابراین قارچ‌های میکوریزا دارای کارکرد چند منظوره‌ای در بوم نظام‌های زراعی هستند به‌طوری که سبب بهبود کیفیت فیزیکی خاک (از طریق گسترش ریسه‌های قارچ)، کیفیت شیمیایی خاک (از طریق افزایش جذب عناصر غذایی) و کیفیت بیولوژیکی خاک (از طریق شبکه غذایی خاک) می‌گردند (Moosavi 2020). هیومیک اسید نیز به‌عنوان یک کود آلی باعث بهبود ساختار خاک، کمک به ریشه‌زایی بهتر، نگهداری بیشتر آب در خاک، کمک به رشد سریع باکتری‌های مفید در خاک، کمک به انحلال و آزادسازی عناصر ماکرو و میکرو و در نتیجه کاهش نیاز به کودهای شیمیایی به نحو محسوس، افزایش تحمل کم آبی و کاهش سمیت کودها می‌شود (Oveysi and Ghoshchi 2012). رادی و همکاران (Rady *et al.* 2016) در بررسی تأثیر کاربرد هیومیک اسید در پنبه گزارش نمودند که با کاربرد ۱۵ کیلوگرم در هکتار هیومیک اسید نسبت به شرایط عدم استفاده از آن ارتفاع بوته از ۸۳/۷ به ۹۹/۹ سانتی‌متر افزایش یافت. با کاربرد هیومیک اسید تولید رادیکال آزاد اکسیژن کاهش می‌یابد و در نهایت با کاهش اثرات منفی تنش کم‌آبی منجر به افزایش تولید می‌شود. موسوی (Moosavi 2020) در بررسی تأثیر میکوریزا و هیومیک اسید بر صفات مورفولوژیک و عملکرد پنبه تحت تنش خشکی گزارش کرد که استفاده از میکوریزا و اسید هیومیک اثرات منفی تنش کم‌آبی را به‌خصوص در شرایط تنش متوسط کاهش می‌دهد.

کاربرد نانوتکنولوژی

کاربرد کودهای نانو برای افزایش تحمل خشکی در سال‌های اخیر توجه زیادی را به خود جلب کرده است. ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی منحصر بفرد ذرات نانو اشکال مواد مغذی را برای استفاده کارآمد فراهم می‌کند و منجر به رشد و نمو بهتر گیاه می‌شود. با این وجود، فاکتورهای مختلفی مانند روش کاربرد و سرعت استعمال می‌توانند بر روی کارایی کودهای نانو اثر بگذارند (Zulfiqar *et al.* 2019). ذرات نانو رشد و نمو گیاه را به‌طور مؤثرتری نسبت به سایر منابع غذایی تحت شرایط تنش تقویت می‌کنند (Zhao *et al.* 2020). این ذرات با کمک به برداشت مؤثر نور تحت شرایط تنش فتوسنتز را افزایش می‌دهند (Liu *et al.* 2019). ذرات نانوی مبتنی بر مواد آلی محبوبیت بیشتری را در افزایش عملکرد گیاه تحت تنش خشکی بدست آورده‌اند (Javed *et al.* 2022; Kausar *et al.* 2023). طبق نظر شنگ و همکاران (Shang *et al.* 2019)، ذرات نانوی مبتنی بر کیتوزان و کربن در حفاظت گیاهان در برابر تنش‌های محیطی مؤثرتر هستند. این کودهای نانو راه‌حلی پایدار را برای افزایش تحمل در برابر تنش در گیاهان زراعی ارائه می‌دهند (Kandil *et al.* 2023). تحت محیط تنش، ذرات نانو به بهبود فعالیت‌های متابولیک شامل انتقال انرژی، سیگنال‌دهی، کاتالیز آنزیمی، بیوسنتز ماکرومولکول‌ها و تولید رنگدانه‌های فتوسنتزی و تغییرات بیوشیمیایی کمک

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

می‌کنند (Zhao *et al.* 2020). بعلاوه، با مداخله ژن‌های مختلفی که در رشد و نمو سریع گیاهان مشارکت دارند، منجر به تغییرات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی می‌شوند. تجمع بالای آنتی اکسیدانت‌های آنزیمی در نتیجه کاربرد ذرات نانو پیش از این به خوبی اثبات شده است. به‌طور خلاصه، ذرات نانو به گسترش رشد، نمو، ویژگی‌های فیزیولوژیک، فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی کمک می‌کنند و بنابراین منجر به بهبود تحمل تنش خشکی می‌شوند (Zafar *et al.* 2023).

ژائو و همکاران (Zhao *et al.* 2019) نانو ذرات پتاسیم را بر روی گیاهان پنبه در شرایط تنش خشکی بکار بردند و گزارش نمودند که کاربرد پتاسیم سهم پتاسیم و مالات را در پتانسیل اسمزی افزایش می‌دهد و منجر به بهبود تعادل اسمزی می‌گردد. تیمار قبل از گلدهی گیاهان پنبه با ذرات دی اکسید تیتانیوم (TiO_2) به میزان ۵۰ میلی‌گرم در لیتر منجر به افزایش اجزای عملکرد تحت شرایط تنش خشکی شد (Javed *et al.* 2022). تغذیه با فسفر نقش بسزایی در افزایش تحمل خشکی در گیاهان زراعی دارد. استفاده از کود فسفر منجر به افزایش جذب و راندمان نقل و انتقال فسفر شده و زیست توده (بیومس) و محتوی کلروفیل برگ‌ها را افزایش داد، اما نسبت ریشه به ساقه را کاهش داده و در نتیجه تحمل خشکی را در گیاهان پنبه افزایش داد (Jun *et al.* 2017).

اصلاح ژنتیکی

توسعه ژنوتیپ‌های متحمل به تنش یکی از مؤثرترین رویکردها برای بهبود کارایی گیاه تحت شرایط تنش خشکی در نظر گرفته شده است (Saeidnia *et al.* 2019; Mahmood *et al.* 2021). مطالعه صفات تحمل خشکی مانند صفات فیزیولوژیک (عدم تعادل آب، شیره سلولی و محدودیت آب)، مورفولوژیک، بیوشیمیایی (آمین‌ها، آمیدها و پلی‌آمین‌ها) و تغییرات ساختاری برای برنامه‌های اصلاحی اهمیت دارند (Ergashovich *et al.* 2020). مسیرهای سیگنال‌دهی و فعال‌سازی پاسخ‌های گیاه به خشکی، دو مکانیسم اصلی هستند که گیاهان برای القای تحمل خشکی به کار می‌گیرند. این پاسخ‌ها از طریق فاکتورهای رونویسی و ژن‌های مختلف تنظیم و کنترل می‌شوند (Shinwari *et al.* 2020; Iqbal *et al.* 2019). از میان این روش‌ها، مهندسی ژنتیک که شامل انتقال ژن‌های خاص به گیاهان است، در توسعه گیاهان متحمل به تنش نقشی حیاتی ایفا می‌کند. برای مثال، در گیاه پنبه، فاکتور رونویسی *BZIP* (*GhABF2*) شناسایی شده که با تنظیم ABA باعث افزایش تحمل خشکی در گیاهان تراریخته می‌شود (Mahmood *et al.* 2022b). همچنین، فاکتور رونویسی *AtEDT1* با تقویت رشد و ایجاد مکانیسم‌های اکسیداتیو قوی، تجمع گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) را کاهش داده و در نتیجه تحمل خشکی را افزایش می‌دهد (Yu *et al.* 2016). مطالعات نشان داده‌اند که بیان ژن‌هایی مانند *TsVP* تحت شرایط خشکی، نرخ فتوسنتز در پنبه را بهبود می‌بخشد. همچنین، بیش بیان ژن‌های *AVP1* و *AtNHX1* باعث افزایش ۲۵ تا ۳۶ درصدی عملکرد پنبه تراریخته نسبت به نمونه‌های غیرتراریخته شده است (Shen *et al.* 2015).

مهندسی ژنتیک روش مؤثری برای انتقال صفات تحمل خشکی از یک موجود به موجودی دیگر است (Mahmood *et al.* 2022a). مهندسی ژنتیک به دانشمندان اجازه می‌دهد تا ساختار ژنتیکی گونه را متنوع سازند، و منجر به ژنوتیپ‌های متحمل‌تری شوند که می‌توانند در محیط‌های سخت و خشن بقاء یابند (Mahmood *et al.* 2023; Saeidnia *et al.* 2021, 2022). بیش بیان *TsVP* و *PP2A* می‌تواند اثر مثبتی بر روی معماری ریشه، بقای گیاهچه و رشد پنبه تحت شرایط تنش داشته باشد. بعلاوه، بیان *ScALDH21* تحمل خشکی و رشد را در پنبه بهبود می‌بخشد (Yang *et al.* 2016). ژن‌های خانواده *NAC*، نظیر *SNAC1* و *OsNAC10*، در سویا و برنج برای بهبود تحمل خشکی و افزایش عملکرد در شرایط تنش مورد استفاده قرار گرفته‌اند. این ژن‌ها با تقویت توسعه ریشه و کاهش تبخیر از طریق روزنه‌ها، گیاهان را در برابر تنش‌های خشکی متحمل نموده‌اند (Li *et al.* 2019; Jeong *et al.* 2010). بیان ژن *CspB* از باکتری *Bacillus subtilis* در 'گندم باعث بهبود تحمل خشکی و افزایش عملکرد دانه در شرایط مزرعه‌ای شده است. این ژن با بهبود پایداری RNA در سلول‌ها و تنظیم بیان ژن‌های مرتبط با تنش، توانایی گیاه برای مقابله با خشکی را افزایش داده است (Yu *et al.* 2017). بیان ژن *ScALDH21* از گیاه *Suaeda corniculata* در پنبه، تحمل گیاه به خشکی را به‌طور قابل‌توجهی افزایش داده است. این ژن از طریق کاهش آسیب‌های اکسیداتیو و تقویت مکانیسم‌های اسمزی، رشد و بقای گیاه در شرایط خشکی را بهبود بخشیده است (Yang *et al.* 2016). ژن *IPT* که در سنتز سیتوکینین نقش دارد، در

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

گیاهان ذرت و گوجه‌فرنگی تراریخته بیان شده است که این ژن باعث تأخیر در پیری برگ‌ها و حفظ فتوسنتز در شرایط خشکی شده و در نهایت منجر به بهبود عملکرد در شرایط کم‌آبی گردیده است (Hai *et al.* 2020). ژن *DREB1A* که از آرابیدوپسیس به دست آمده، در گندم و برنج تراریخته بیان شده است. این ژن از طریق تنظیم فاکتورهای رونویسی مرتبط با پاسخ به خشکی، منجر به افزایش قابل‌توجه عملکرد در شرایط تنش خشکی شده است. این گیاهان با توانایی حفظ تعادل آب و کاهش تبخیر، کارایی بهتری در استفاده از منابع آبی نشان داده‌اند (Cui *et al.* 2011).

علاوه بر ژن‌های منفرد مرتبط با تحمل خشکی، برخی خانواده‌های ژنی نظیر *CER* و *CKX* نیز در گیاه پنبه شناسایی شده‌اند که نقش مهمی در افزایش تحمل خشکی ایفا می‌کنند. خانواده ژنی *CER* (*Cuticular Wax Synthesis Genes*) به‌طور ویژه در تنظیم و تولید موم کوتیکولی نقش دارند، که این لایه محافظتی با کاهش تبخیر آب از سطح برگ، یک مکانیسم حیاتی برای مقابله با خشکی فراهم می‌کند (Hamid *et al.* 2024a). کاهش بیان ژن‌های این خانواده منجر به کاهش ضخامت موم و افزایش حساسیت گیاه به تنش خشکی می‌شود، که بر اهمیت این خانواده ژنی در حفظ تعادل آبی گیاه تأکید دارد.

همچنین، خانواده ژنی *CKX* (*Cytokinin Oxidase/Dehydrogenase*) که مسئول تجزیه سیتوکینین‌ها هستند، در تنظیم رشد و پاسخ‌های گیاه تحت شرایط خشکی نقشی کلیدی دارند. این خانواده ژنی با تنظیم دقیق سطوح هورمون سیتوکینین، به تعادل بین رشد رویشی و بقای گیاه کمک می‌کند. کاهش بیش از حد فعالیت ژن‌های *CKX* ممکن است حساسیت گیاه به خشکی را افزایش دهد، در حالی که تنظیم مناسب آن‌ها باعث تقویت مکانیسم‌های پاسخ به خشکی، از جمله رشد بهتر ریشه و کاهش آسیب ناشی از تنش می‌شود (Hamid *et al.* 2024b).

در بررسی خانواده ژنی *FORMIN* (formin homology; *FH*) که نقش کلیدی در سازمان‌دهی اکتین و پویایی اسکلت سلولی دارند، مشخص شد که ناحیه پروموتر این ژن‌ها دارای عناصر تنظیمی مرتبط با رشد، سیگنال‌دهی هورمونی و پاسخ به تنش‌های غیرزیستی به‌ویژه خشکی است. نتایج حاصل از qRT-PCR نشان داد که ژن‌های *GhFH* در شرایط تنش خشکی و اسمزی افزایش بیان داشته و در تحمل تنش و سازگاری گیاه پنبه با محیط‌های خشک نقش مؤثری ایفا می‌کنند (Hamid *et al.* 2024c).

علاوه بر این در مطالعه‌ای حمید و همکاران (۲۰۲۵) خانواده ژنی *EDS1* را در چهار گونه پنبه شناسایی کردند، نتایج این مطالعه نشان داد که این ژن‌ها در مسیرهای پاسخ به تنش خشکی و سازگاری وابسته به ABA نقش برجسته‌ای دارند. تحلیل پروموتر وجود عناصر تنظیمی مرتبط با هورمون‌های ABA، JA و تنش خشکی را تأیید کرد. همچنین *ghr-miR414* به‌عنوان تنظیم‌کننده کلیدی چندین نسخه از ژن *GhEDS1* شناسایی شد. نتایج RNA-seq و qRT-PCR نشان داد که *GhEDS1A-13*، *GhEDS1D-57* و *GhEDS1D-48* در شرایط خشکی افزایش بیان داشته‌اند، که بیانگر نقش کلیدی آن‌ها در تحمل خشکی است (Hamid *et al.* 2025a). در مطالعه‌ای دیگر این محققین در یک تحلیل جامع در سطح ژنوم، تعداد ۹۱ ژن *DUF789* را در چهار گونه پنبه شناسایی کردند. نتایج تحلیل پروموتر این ژن‌ها نشان داد که ژن‌های *GhDUF789* دارای عناصر تنظیمی مرتبط با هورمون‌ها، رشد، نور و تنش‌های غیرزیستی به‌ویژه خشکی هستند. نتایج RNA-seq و qRT-PCR نشان داد که چندین ژن *GhDUF789* در طی رشد الیاف و به‌ویژه در شرایط تنش خشکی، افزایش بیان داشته و نقش مهمی در تحمل خشکی و سازگاری گیاه ایفا می‌کنند (Hamid *et al.* 2025b). تمرکز بر این خانواده‌های ژنی در برنامه‌های اصلاح ژنتیکی می‌تواند راه‌حل‌های مؤثرتری برای توسعه گیاهان متحمل به خشکی ارائه دهد. تحقیقات بیشتر در این حوزه به درک بهتر عملکرد این خانواده‌ها و چگونگی تأثیر آن‌ها بر مکانیسم‌های تحمل خشکی کمک خواهد کرد.

با وجود موفقیت‌های حاصل شده، بیشتر مطالعات در شرایط گلخانه‌ای انجام شده و کارایی این گیاهان در شرایط مزرعه‌ای کمتر بررسی شده است. عوامل محیطی مانند دما، خاک و تعاملات زیستی می‌توانند بر نتایج تأثیرگذار باشند. بنابراین، ارزیابی‌های دقیق‌تر در شرایط واقعی مزرعه، به‌ویژه در مناطقی با محدودیت منابع آبی، ضروری است. همچنین، جنبه‌های اخلاقی و پذیرش عمومی گیاهان تراریخته باید به دقت

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

مورد توجه قرار گیرد تا بتوان از این فناوری به‌طور گسترده استفاده کرد. مهندسی ژنتیک با ارائه ابزارهای پیشرفته، امکان توسعه گیاهان متمل به خشکی را فراهم کرده است، اما بهره‌گیری از این دستاوردها نیازمند ترکیب علم و تجربه در سطح آزمایشگاه و مزرعه است تا بتواند تأثیر واقعی در بهبود امنیت غذایی جهانی داشته باشد.

نتیجه‌گیری کلی

Conclusion

تنش خشکی با تحت تأثیر قرار دادن رشد، نمو، ساختار تولید مثلی، ساختارهای زیست مولکولی و در نهایت عملکرد، تأثیر نامطلوبی بر گیاه پنبه دارد. کاهش صفات مختلف در اثر تنش خشکی عمدتاً با کاهش در فتوسنتز، آسمیلاسیون مواد مغذی، و عدم تعادل هورمونی تحت شرایط تنش مرتبط می‌باشد. تأثیر غیرمستقیم بر روی عملکرد با افزایش تولید ROS مرتبط است که به نوبه خود به ماکرومولکول‌ها در طی تنش اکسیداتیو خسارت می‌زند و عملکرد را کاهش می‌دهد. برای دستیابی به توسعه ارقام متحمل به خشکی، شناسایی اجزای اصلی شبکه تحمل خشکی گیاه ضرورت دارد. در سال‌های اخیر، ژنتیک نوین و رویکردهای مولکولی به‌طور موفقیت‌آمیزی برای کشف و شناسایی اجزای متعددی از تحمل خشکی بکار برده شده‌اند که شامل شناسایی و معرفی ژن‌های مختلف تحمل خشکی شامل *BZIP*، *MYC* و پروتئین-کینسیس که پتانسیل تحمل خشکی را دارند، می‌باشند.

منابع

References

Abdelraheem, A., Adams, N., & Zhang, J. (2020). Effects of drought on agronomic and fiber quality in an introgressed backcross inbred line population of Upland cotton under field conditions. Field Crops Research, 254, 107850. **https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107850**

Abdelraheem, A., Esmaeili, N., O' Connell, M., & Zhang, J. (2019). Progress and perspective on drought and salt stress tolerance in cotton. Industrial Crops and Products, 130, 118–129. **https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.12.070**

Ahmad, A., Aslam, Z., Hussain, S., Bibi, A., Khaliq, A., Javed, T., Hussain, S., Alotaibi, S. S., Kalaji, H. M., Telesinski, A., & Iwai, C. B. (2022). Rice straw vermicompost enriched with cellulolytic microbe sameliorate the negative effect of drought in wheat through modulating the morpho-physiological attributes. Frontiers in Environmental Science, 10, 902999. **https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.902999**

Ahmed, M., Shahid, A. A., Akhtar, S., Latif, A., udDin, S., Fanglu, M., Rao, A. Q., Sarwar, M. B., Husnain, T., & Xuede, W. (2018). Sucrose synthase genes: A way forward for cotton fiber improvement. Biologia, 73 (7), 703–713. **https://doi.org/10.2478/s11756-018-0078-6**

Anwar, M., Saleem, M. A., Dan, M., Malik, W., Ul-Allah, S., Ahmad, M. Q., & Hu, Z. (2022). Morphological, physiological and molecular assessment of cotton for drought tolerance under field conditions. Saudi Journal of Biological Sciences, 29 (1), 444–452. **https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107861**

Ariano, A. P. R., Pessoa, M. J. G., Ribeiro-Junior, N. G., Eisenlohr, P. V., & da Silva, I. V. (2022). Structural leaf attributes indicate different degrees of xeromorphism: New discoveries in co-occurring species of savanna and forest formations. Flora, 286, 151972. **https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151972**

Asif, M., Khan, A. A., Cheema, H. M. N., Khan, S. H., & Iqbal, Z. (2022). Genetic variability in diverse cotton germplasm for drought tolerance. Pakistan Journal of Agricultural Sciences, 59 (1), 63–74. **https://doi.org/10.21162/PAKJAS/22.531**

Baldi, P., & La Porta, N. (2022). Toward the genetic improvement of drought tolerance in conifers: An integrated approach. Forests, 13 (12), 2016. **https://doi.org/10.3390/f13122016**

Batool, T., Ali, S., Seleiman, M. F., Naveed, N. H., Ali, A., Ahmed, K., Abid, M., Rizwan, M., Shahid, M. R., & Alotaibi, M. (2020). Plant growth promoting rhizobacteria alleviates drought stress in potato in response to suppressive oxidative stress and antioxidant enzymes activities. Scientific Reports, 10, 1-19. **https://doi.org/10.1038/s41598-020-73489-z**

Carvalho, M. D. (2008). Drought stress and reactive oxygen species. Plant Signaling and Behavior, 3, 156–165. **https://doi.org/10.4161/psb.3.3.5536**

Chattha, M. S., Ali, Q., Haroon, M., Afzal, M. J., Javed, T., Hussain, S., Mahmood, T., Solanki, M. K., Umar, A., Abbas, W., & Nasar, S. (2022). Enhancement of nitrogen use efficiency through agronomic and molecular based approaches in cotton. Frontiers in Plant Science, 13, 994306. **https://doi.org/10.3389/fpls.2022.994306**

Cui, M., Zhang, W., Zhang, Q., Xu, Z., Zhu, Z., Duan, F., & Wu, R. (2011). Induced over-expression of the transcription factor OsDREB2A improves drought tolerance in rice. Plant Physiology and Biochemistry, 49, 1384-1391. **https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.09.012**

Das, R., & Mondal, S. K. (2021). Plant miRNAs: Biogenesis and its functional validation to combat drought stress with special focus on maize. Plant Gene, 27, 100294. **https://doi.org/10.1016/j.plgene.2021.100294**

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

Dorman, S. J., Taylor, S. V., Malone, S., Roberts, P. M., Greene, J. K., Reisig, D. D., & Huseth, A. S. (2022). Sampling optimization and crop interface effects on *Lygus lineolaris* populations in southeastern USA cotton. Insects, 13 (1), 88. **https://doi.org/10.3390/insects13010088**

Drwish, A. S., Fergani, M. A., Hamoda, S. A., & El-temsah, M. E. (2022). Effect of drought tolerance inducers on growth, productivity and some chemical properties of cotton under prolonging irrigation intervals. Egyptian Journal of Botany, 63 (1), 113-127. **https://doi.org/10.21608/ejbo.2022.150010.2041**

Ergashovich, K. A., Azamatovna, B. Z., Toshtemirovna, N. U., & Rakhimovna, A. K. (2020). Ecophysiological effects of water deficiency on cotton varieties. Journal of Critical Review, 7 (9), 244–246. **DOI: http://dx.doi.org/10.31838/jcr.07.09.52**

Fadiji, A. E., Orozco-Mosqueda, M. D. C., Santos-Villalobos, S. D. L., Santoyo, G., & Babalola, O. O. (2022). Recent developments in the application of plant growth-promoting drought adaptive rhizobacteria for drought mitigation. Plants, 11 (22), 3090. **https://doi.org/10.3390/plants11223090**

Fang, Y., Liao, K., Du, H., Xu, Y., Song, H., Li, X., & Xiong, L. (2015). A stress responsive NAC transcription factor SNAC3 confers heat and drought tolerance through modulation of reactive oxygen species in rice. Journal of Experimental Botany, 66, 6803–6817. **https://doi.org/10.1093/jxb/erv386**

Gao, L., Li, Y., Shen, Z., & Han, R. (2018). Responses of He-Ne laser on agronomic traits and the crosstalk between UVR8 signaling and phytochrome B signaling pathway in *Arabidopsis thaliana* subjected to supplementary ultraviolet-B (UV-B) stress. Protoplasma, 255, 761–771. **https://doi.org/10.1007/s00709-017-1184-y**

Geng, K., Zhang, Y., Lv, D., Li, D., & Wang, Z. (2022). Effects of water stress on the sugar accumulation and organic acid changes in Cabernet Sauvign on grape berries. Horticultural Science, 49 (3), 164–178. **https://doi.org/10.17221/23/2021-HORTSCI**

Gholami, R., Fahadi Hoveizeh, N., Zahedi, S. M., Gholami, H., & Carillo, P. (2022). Effect of three water-regimes on morpho-physiological, biochemical and yield responses of local and foreign olive cultivars under field conditions. BMC Plant Biology, 22 (1), 477. **https://doi.org/10.1186/s12870-022-03855-8**

Gowtham, H. G., Singh, S. B., Shilpa, N., Aiyaz, M., Nataraj, K., Udayashankar, A. C., & Sayyed, R. Z. (2022). Insight into recent progress and perspectives in improvement of antioxidant machinery upon PGPR augmentation in plants under drought stress: A review. Antioxidants, 11 (9), 1763. **https://doi.org/10.3390/antiox11091763**

Griffith, C., & Einhorn, T. C. (2023). The effect of plant growth regulators on xylem differentiation, water and nutrient transport, and bitter pit susceptibility of apple. Scientia Horticulturae, 310, 111709. **https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111709**

Guo, R., Qian, R., Han, F., Khaliq, A., Hussain, S., Yang, L., Zhang, P., Chen, X., & Ren, X. (2023). Managing straw and nitrogen fertilizer based on nitrate threshold for balancing nitrogen requirement of maize and nitrate residue. Journal of Environmental Management, 329, 117084. **https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.117084**

Hai, N. N., Chuong, N. N., Tu, N. H. C., Kisiala, A., Hoang, X. L. T., & Thao, N. P. (2020). Role and regulation of cytokinins in plant response to drought stress. Plants, 9, 422. **https://doi.org/10.3390/plants9040422**

Hamid, R., Ghorbanzadeh, Z., Jacob, F., Khayyam Nekouei, M., Zeinalabedini, M., Mardi, M., Sadeghi, A., & Ghaffari, M. R. (2024a). Decoding drought resilience: a comprehensive exploration of the cotton Eceriferum (CER) gene family and its role in stress adaptation. BMC Plant Biology, 24, 468. **https://doi.org/10.1186/s12870-024-05172-8**

Hamid, R., Jacob, F., Ghorbanzadeh, Z., Khayyam Nekouei, M., Zeinalabedini, M., Mardi, M., Sadeghi, A., Kumar, S., & Ghaffari, M. R. (2024b). Genomic insights into CKX genes: key players in cotton fiber development and abiotic stress responses. PeerJ, 12. **https://doi.org/10.7717/peerj.17462**

Hamid, R., Panahi, B., Nezarat, A., Ghorbanzadeh, Z., Jacob, F., Lakhani, K. G., & Ghaffari, M. R. (2025a). Genome-wide identification of GhEDS1 gene family members in cotton and expression analysis in response to biotic and abiotic stresses. BMC Plant Biology, 25 (1), 1229. **https://doi.org/10.1186/s12870-025-07243-w**

Hamid, R., Panahi, B., Ghorbanzadeh, Z., Jacob, F., Zeinalabedini, M., & Ghaffari, M. R. (2025b). Genome-wide identification and characterization of DUF789 genes in cotton: implications for fiber development. BMC Plant Biology, 25 (1), 1192. **https://doi.org/10.1186/s12870-025-07258-3**

Hamid, R., Jacob, F., Ghorbanzadeh, Z., Mardi, M., Ariaeenejad, S., Zeinalabedini, M., & Ghaffari, M. R. (2024c). Genome-wide identification and characterization of FORMIN genes in cotton: implications for abiotic stress tolerance. Plant Gene, 40, 100474. **https://doi.org/10.1016/j.plgene.2024.100474**

Hamid, R., & Saeidnia, F. (2024). The role of stress memory in the adaptation of plants to drought stress conditions: Molecular approaches and perspectives. Genetic Engineering and Biotechnology, 13 (1), 128-140. **DOI: 10.61186/gebsj.13.1.5**

Han, F., Guo, R., Hussain, S., Guo, S., Cai, T., Zhang, P., Jia, Z., Naseer, M. A., Saqib, M., Chen, X., & Ren, X. (2023). Rotation of planting strips and reduction in nitrogen fertilizer application can reduce nitrogen loss and optimize its balance in maize-peanut intercropping. European Journal of Agronomy, 143, 126707. **https://doi.org/10.1016/j.eja.2022.126707**

Heimoana, S. C., Wilson, L. J., Constable, G. A., & George, D. L. (2022). Do phloem feeders affect gas exchange? A case study of *Aphis gossypii* (Glover) on cotton. Crop Science, 63 (2), 912-920. **https://doi.org/10.1002/csc2.20893**

Hemati, A., Moghiseh, E., Amirifar, A., Mofidi-Chelan, M., & Asgari Lajayer, B. (2022). Physiological effects of drought stress in plants. Plant stress mitigators. Springer, Singapore.

Hernandez, A. C., Dominguez, P. A., Cruz, O. A., Ivanov, R., Carballo, C. A., & Zepeda, B. R. (2010). Laser in agriculture. International Agrophysics, 24, 407–422.

Hu, W., Cao, Y., Loka, D. A., Harris-Shultz, K. R., Reiter, R. J., Ali, S., Liu, Y., & Zhou, Z. (2020). Exogenous melatonin improves cotton (*Gossypium hirsutum* L.) pollen fertility under drought by regulating carbohydrate metabolism in male tissues. Plant Physiology and Biochemistry, 151, 579–588. **https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.04.001**

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

Hu, W., Liu, Y., Loka, D. A., Zahoor, R., Wang, S., & Zhou, Z. (2019). Drought limits pollen tube growth rate by altering carbohydrate metabolism in cotton (*Gossypium hirsutum*) pistils. Plant Science, 286, 108–117. **https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.06.003**

Hussain, S., Hussain, S., Qadir, T., Khaliq, A., Ashraf, U., Parveen, A., Saqib, M., & Rafiq, M. (2019a). Drought stress in plants: An overview on implications, tolerance mechanisms and agronomic mitigation strategies. Plant Science Today, 6 (4), 389–402. **https://doi.org/10.14719/pst.2019.6.4.578**

Hussain, S., Hussain, S., Ali, B., Ren, X., Chen, X., Li, Q., Saqib, M., & Ahmad, N. (2021). Recent progress in understanding salinity tolerance in plants: story of Na^+/K^+ balance and beyond. Plant Physiology and Biochemistry, 160, 239–256. **https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.01.029**

Hussain, S., Khaliq, A., Ali, B., Hussain, H. A., Qadir, T., & Hussain, S. (2019b). Temperature extremes: Impact on rice growth and development. Pp. 153-171. In: Hasanuzzaman, M., Hakeem, K., Nahar, K. and Alharby, H. (eds.) Plant Abiotic Stress Tolerance. Springer, Cham.

Iqbal, M., Khan, M. A., Chattha, W. S., Abdullah, K., & Majeed, A. (2019). Comparative evaluation of *Gossypium arboreum* L. and *Gossypium hirsutum* L. genotypes for drought tolerance. Plant Genetic Resources: Characterisation and Utililisation, 17, 506–513. **https://doi.org/10.1017/S1479262119000340**

Javed, T., Shabbir, R., Hussain, S., Naseer, M. A., Ejaz, I., Ali, M. M., Ahmar, S., & Yousef, A. F. (2022). Nanotechnology for endorsing abiotic stresses: are view on the role of nanoparticles and nanocompositions. Functional Plant Biology, 50 (11), 831-849. **https://doi.org/10.1071/FP22092**

Jeong, J. S., Kim, Y. S., Baek, K. H., Jung, H., Ha, S-H., Do Choi, Y., Kim, M., Reuzeau, C., & Kim, J-K. (2010). Root-specific expression of OsNAC10 improves drought tolerance and grain yield in rice under field drought conditions. Plant Physiology, 153, 185-197. **https://doi.org/10.1104/pp.110.154773**

Jun, W., Ping, L., Zhiyong, L., Zhansheng, W., Yongshen, L., & Xinyuan, G. (2017). Dry matter accumulation and phosphorus efficiency response of cotton cultivars to phosphorus and drought. Journal of Plant Nutrition, 40, 2349–2357. **https://doi.org/10.1080/01904167.2017.1346123**

Kandil, E. E., Lamlom, S. F., Gheith, E. S. M., Javed, T., Ghareeb, R. Y., Abdelsalam, N. R., & Hussain, S. (2023). Biofortification of maize growth, productivity and quality using nano-silver, silicon and zinc particles with different irrigation intervals. The Journal of Agricultural Science, 161 (3), 339-355. **https://doi.org/10.1017/s0021859623000345**

Kausar, A., Hussain, S., Javed, T., Zafar, S., Anwar, S., Hussain, S., Zahra, N., & Saqib, M. (2023). Zinc oxide nanoparticles as potential hallmarks for enhancing drought stress tolerance in wheat seedlings. Plant Physiology and Biochemistry, 195, 341–350. **https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.01.014**

Latif, A., Azam, S., Shahid, N., Javed, M. R., Haider, Z., Yasmeen, A., & Rao, A. Q. (2022). Over-expression of the *AGL42* gene in cotton delayed leaf senescence through downregulation of NAC transcription factors. Scientific Reports, 12 (1), 21093. **https://doi.org/10.1038/s41598-022-25640-1**

Li, X., Chang, Y., Ma, S., Shen, J., Hu, H., & Xiong, L. (2019). Genome-wide identification of SNAC1-targeted genes involved in drought response in rice. Frontiers in Plant Science, 10, 982. **https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00982**

Liu, Y., Yue, L., Wang, Z., & Xing, B. (2019). Processes and mechanisms of photosynthesis augmented by engineered nanomaterials. Environmental Chemistry, 16 (6), 430–445. **https://doi.org/10.1071/EN19046**

Luo, H. H., Zhang, Y. L., & Zhang, W. F. (2016). Effects of water stress and rewatering on photosynthesis, root activity, and yield of cotton with drip irrigation under mulch. Photosynthetica, 54 (1), 65–73. **https://doi.org/10.1007/s11099-015-0165-7**

Mahmood, U., Fan, Y., Wei, S., Niu, Y., Li, Y., Huang, H., Chen, Y., Tang, Z., Liu, L., Qu, C., & Zhang, K. (2021). Comprehensive analysis of polygalacturonase genes offers new insights into their origin and functional evolution in land plants. Genomics, 113 (1), 1096–1108. **https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.11.006**

Mahmood, U., Li, X., Fan, Y., Chang, W., Niu, Y., Li, J., Qu, C., & Lu, K. (2022a). Multi-omics revolution to promote plant breeding efficiency. Frontiers in Plant Science, 13, 1062952. **https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1062952**

Mahmood, T., Iqbal, M. S., Li, H., Nazir, M. F., Khalid, S., Sarfraz, Z., & Du, X. (2022b). Differential seedling growth and tolerance indices reflect drought tolerance in cotton. BMC Plant Biology, 22 (1), 331. **https://doi.org/10.1186/s12870-022-03724-4**

Mahmood, U., Li, X., Qian, M., Fan, Y., Yu, M., Li, S., Shahzad, A., Qu, C., Li, J., Liu, L., & Lu, K. (2023). Comparative transcriptome and co-expression network analysis revealed the genes associated with senescence and polygalacturonase activity involved in pod shattering of rapeseed. Biotechnology for Biofuels and Bioproducts, 16 (1), 20. **https://doi.org/10.1186/s13068-023-02275-6**

Malik, A., & Rasheed, M. U. (2022). An overview of breeding for drought stress tolerance in cotton. Bulletin of Biological and Allied Sciences Research, 7, 22. **https://doi.org/10.54112/bbasr.v2022il.22**

Maqsood, M. F., Shahbaz, M., Kanwal, S., Kaleem, M., Shah, S. M. R., Luqman, M., Iftikhar, I., Zulfiqar, U., Tariq, A., Naveed, S. A., & Inayat, N. (2022). Methionine pro-motes the growth and yield of wheat under water deficit conditions by regulating the antioxidant enzymes, reactive oxygen species, and ions. Life, 12 (7), 969. **https://doi.org/10.3390/life12070969**

Meeks, C. D., Snider, J. L., Babb-Hartman, M. E., & Barnes, T. L. (2019). Evaluating the mechanisms of photosynthetic inhibition under growth-limiting, early-season water deficit stress in cotton. Crop Science, 59 (3), 1144–1154. **https://doi.org/10.2135/cropsci2018.07.0432**

Mehmood, H. Z., Abbas, A., Hassan, S., & Ullah, R. (2022). Socio-economic, farm, and information variables influencing farmer's decision to adopt a sustainable way of cotton production. International Journal of Agricultural Extension, 10 (1), 149-159. **https://doi.org/10.33687/ijae.010.01.4010**

Moosavi, S. G. H. (2020). Effect of humic acid and mycorrhiza application on morphological traits and yield of cotton under drought stress. Journal of Agricultural Science and Sustainable Production, 30 (1), 121-139. (in Persian). **DOR: 20.1001.1.24764310.1399.30.1.8.9**

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

Naikwade, P. V. (2023). Plant responses to drought stress: morphological, physiological, molecular approaches, and drought resistance. Pp. 149-183. In: Desai, N. M., Patil, M., and Pawar, U. R. (eds.) Plant Metabolites Under Environmental Stress. Apple Academic Press.

Naseer, M. A., Nengyan, Z., Ejaz, I., Hussain, S., Asghar, M. A., Farooq, M., Rui, Q., Ullah, A., Xiaoli, C., & Xiaolong, R. (2023). Physiological mechanisms of grain yield loss under combined drought and shading stress at the post-silking stage in maize. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 23 (1), 1125–1137. **https://doi.org/10.1007/s42729-022-01108-z**

Oveysi, M., & Ghoshchi, F. (2012). Study of humic acid role on reduction of water deficit stress effects on crops. Agriculture and Sustainable Development, 43, 12-16. (in Persian).

Ozturk, M., Turkyilmaz Unal, B., García-Caparros, P., Khursheed, A., Gul, A., & Hasanuzzaman, M. (2021). Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. Physiologia Plantarum, 172 (2), 1321–1335. **https://doi.org/10.1111/ppl.13297**

Perlikowski, D., Skirycz, A., Marczak, L., Lechowicz, K., Augustyniak, A., Michaelis, A., & Kosmala, A. (2022). Metabolism of crown tissue is crucial for drought tolerance and recovery after stress cessation in Lolium/Festuca forage grasses. Journal of Experimental Botany, 74 (1), 394-414. **https://doi.org/10.1093/jxb/erac398**

Priya, M., Dhanker, O. P., Siddique, K. H., Hanumantha Rao, B., Nair, R. M., Pandey, S., Singh, S., Varshney, R. K., Prasad, P. V., & Nayyar, H. (2019). Drought and heat stress-related proteins: An update about their functional relevance in imparting stress tolerance in agricultural crops. Theoretical and Applied Genetics, 132, 1607–1638. **https://doi.org/10.1007/s00122-019-03331-2**

Rady, M. M., Abd El-Mageed, T. A., Abdurrahman, H. A., & Mahdi, A. H. (2016). Humic acid application improves field performance of cotton (*Gossypium barbadense* L.) under saline conditions. The Journal of Animal and Plant Sciences, 26 (2), 487-493.

Rao, S., Tian, Y., Zhang, C., Qin, Y., Liu, M., Niu, S., & Chen, J. (2022). The JASMONATEZIM-domain-OPENSTOMATA1 cascade integrates jasmonic acid and abscisic acid signaling to regulate drought tolerance by mediating stomatal closure in poplar. Journal of Experimental Botany, 74 (1), 443-457. **https://doi.org/10.1093/jxb/erac418**

Rehman, A., & Farooq, M. (2019). Morphology, physiology and ecology of cotton. Pp. 23-46. In Jabran, K., & Chauhan, B. S. (eds.) Cotton Production. John Wiley and Sons Ltd.

Rui, M., Jing, Y., Jiang, H., & Wang, Y. (2022). Quantitative system modeling bridges the gap between macro-and microscopic stomatal model. Advanced Biology, 6 (10), 2200131. **https://doi.org/10.1002/adbi.202200131**

Saeidnia, F., & Hamid, R. (2024). Drought stress memory and its relationship with morpho-physiological, biochemical and molecular changes in crop plants. Iranian Journal of Crop Sciences, 26 (1), 71-93. (In Persian). **DOR: 20.1001.1.23223243.2021.19.1.29.0.**

Saeidnia, F., Majidi, M. M., & Mirlohi, A. (2021). Marker-trait association analysis for drought tolerance in smooth bromegrass. BMC Plant Biology, 21, 116. **https://doi.org/10.1186/s12870-021-02891-0**

Saeidnia, F., Majidi, M. M., Mirlohi, A., & Ahmadi, B. (2022). Association analysis revealed loci linked to post-drought recovery and traits related to persistence of smooth bromegrass (*Bromus inermis*). PLoS ONE, 17 (12), e0278687. **https://doi.org/10.1371/journal.pone.0278687**

Saeidnia, F., Majidi, M. M., Mirlohi, A., & Ahmadi, B. (2018). Physiological responses of drought tolerance in orchardgrass (*Dactylis glomerata*) in association with persistence and summer dormancy. Crop and Pasture Science 69, 515-526. **https://doi.org/10.1071/CP17314**

Saeidnia, F., Majidi, M. M., Mirlohi, A., & Bahrami, S. (2019). Inheritance and combining ability of persistence and drought recovery in smooth bromegrass (*Bromus inermis* L.). Euphytica, 215, 177. **https://doi.org/10.1007/s10681-019-2500-8**

Saeidnia, F., Majidi, M. M., Mirlohi, A., & Soltan, S. (2017). Physiological and tolerance indices useful for drought tolerance selection in smooth bromegrass. Crop Science, 57, 1-8. **https://doi.org/10.2135/cropsci2016.07.0636**

Saeidnia, F., & Najjar, H. (2024). Effect of different irrigation levels on yield and yield components of some promising lines of cotton. Journal of Soil and Plant Interactions, 14, 67-84. (in Persian). **https://doi.org/10.47176/jspi.14.4.20922**

Sajid, M., Amjid, M., Munir, H., Ahmad, M., Zulfiqar, U., Ali, M. F., Abul Farah, M., Ahmed, M. A., & Artyszak, A. (2023). Comparative analysis of growth and physiological responses of sugarcane elite genotypes to water stress and sandy loam soils. Plants, 12 (15), 2759. **https://doi.org/10.3390/plants12152759**

Shareef, M., Gui, D., Zeng, F., Ahmed, Z., Waqas, M., Zhang, B., Iqbal, H., & Fiaz, M. (2018). Impact of drought on assimilates partitioning associated fruiting physiognomies and yield quality attributes of desert grown cotton. Acta Physiologiae Plantarum, 40 (4), 71. **https://doi.org/10.1007/s11738-018-2646-3**

Shang, Y., Hasan, M. K., Ahammed, G. J., Li, M., Yin, H., & Zhou, J. (2019). Applications of nanotechnology in plant growth and crop protection: A review. Molecules, 24 (14), 2558. **https://doi.org/10.3390/molecules24142558**

Shen, G., Wei, J., Qiu, X., Hu, R., Kuppu, S., Auld, D., Blumwald, E., Gaxiola, R., Payton, P., & Zhang, H. (2015). Co-overexpression of *AVP1* and *AtNHX1* in cotton further improves drought and salt tolerance in transgenic cotton plants. Plant Molecular Biology Report, 33 (2), 167-177. **https://doi.org/10.1007/s11105-014-0739-8**

Shinwari, Z. K., Jan, S. A., Nakashima, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2020). Genetic engineering approaches to understanding drought tolerance in plants. Plant Biotechnology Reports, 14, 151–162. **https://doi.org/10.1007/s11816-020-00598-6**

Singh, S. B., Meshram, J., Prakash, A. H., & Amudha, J. (2022). Drought tolerant compact genotypes of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) for varied agro-ecosystem. Asian Journal of Research and Review in Agriculture, 4 (2), 1–11.

Singroha, G., Sharma, P., & Sunkur, R. (2021). Current status of microRNA mediated regulation of drought stress responses in cereals. Physiologia Plantarum, 172, 1808–1821. **https://doi.org/10.1111/ppl.13451**

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]

Snowden, M. C., Ritchie, G. L., Simao, F. R., & Bordovsky, J. P. (2014). Timing of episodic drought can be critical in cotton. Agronomy Journal, 106, 452–458. **https://doi.org/10.2134/agronj2013.0325**

Su, A., Qin, Q., Liu, C., Zhang, J., Yu, B., Cheng, Y., & Si, W. (2022). Identification and analysis of stress-associated proteins (SAPs) protein family and drought tolerance of *ZmSAP8* in transgenic Arabidopsis. International Journal of Molecular Science, 23 (22), 14109. **https://doi.org/10.3390/ijms232214109**

Tiwari, P., Srivastava, D., Chauhan, A. S., Indoliya, Y., Singh, P. K., Tiwari, S., Fatima, T., Mishra, S. K., Dwivedi, S., & Agarwal, L. (2021). Root system architecture, physiological analysis and dynamic transcriptomics unravel the drought-responsive traits in rice genotypes. Ecotoxicology and Environmental Safety, 207, 111252. **https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111252**

Tokel, D., Genc, B. N., & Ozyigit, I. I. (2022). Economic impacts of Bt (*Bacillus thuringiensis*) cotton. Journal of Natural Fibers, 19 (12),4622–4639. **https://doi.org/10.1080/15440478.2020.1870613**

Ullah, A., Shakeel, A., Ahmed, H. G. M. D., Naeem, M., Ali, M., Shah, A. N., & Hasan, M. E. (2022). Genetic basis and principal component analysis in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) grown under water deficit condition. Frontiers in Plant Science, 13, 981369. **https://doi.org/10.3389/fpls.2022.981369**

Wang, N. N., Li, Y., Chen, Y. H., Lu, R., Zhou, L., Wang, Y., & Li, X. B. (2021). Phosphorylation of *WRKY16* by *MPK3-1* is essential for its transcriptional activity during fiber initiation and elongation in cotton (*Gossypium hirsutum*). Plant Cell, 33 (8), 2736–2752. **https://doi.org/10.1093/plcell/koab153**

Yang, H., Zhang, D., Li, X., Li, H., Zhang, D., Lan, H., Wood, A. J., & Wang, J. (2016). Overexpression of *ScALDH21* gene in cotton improves drought tolerance and growth in greenhouse and field conditions. Molecular Breeding, 36, 34. **https://doi.org/10.1007/s11032-015-0422-2**

Yu, L. H., Wu, S. J., Peng, Y. S., Liu, R. N., Chen, X., Zhao, P., Xu, P., Zhu, J. B., Jiao, G. L., Pei, Y., & Xiang, C. B. (2016). Arabidopsis *EDT1/HDG11* improves drought and salt tolerance in cotton and poplar and increases cotton yield in the field. Plant Biotechnology Journal, 14, 72–84. **https://doi.org/10.1111/pbi.12358**

Yu, T-F., Xu, Z-S., Guo, J-K., Wang, Y-X., Abernathy, B., Fu, J-D., Chen, X., Zhou, Y-B., Chen, M., & Ye, X-G. (2017). Improved drought tolerance in wheat plants overexpressing a synthetic bacterial cold shock protein gene SeCspA. Scientific Reports, 7, 44050. **https://doi.org/10.1038/srep44050**

Zafar, S., Afzal, H., Ijaz, A., Mahmood, A., Ayub, A., Nayab, A., Hussain, S., UL-Hussan, M., Ṣābir, M., Zulfiqar, U., Zulfiqar, F., & Moosa, A. (2023). Cotton and drought stress: An updated overview for improving stress tolerance. African Journal of Botany, 161, 258-268. **DOI: 10.1016/j.sajb.2023.08.029**

Zahid, G., Iftikhar, S., Shimira, F., Ahmad, H. M., & Kacar, Y. A. (2023). An overview and recent progress of plant growth regulators (PGRs) in the mitigation of abiotic stresses in fruits: A review. Scientia Horticulturae, 309, 111621. **https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111621**

Zahra, N., Hafeez, M. B., Shaukat, K., Wahid, A., Hussain, S., Naseer, R., Raza, A., Iqbal, S., & Farooq, M. (2021). Hypoxia and Anoxia Stress: plant responses and tolerance mechanisms. Journal of Agronomy and Crop Science, 207 (2), 249–284. **https://doi.org/10.1111/jac.12471**

Zhang, F., Wang, P., Zou, Y. N., Wu, Q. S., & Kuča, K. (2019). Effects of mycorrhizal fungi on root-hair growth and hormone levels of taproot and lateral roots in trifoliate orange under drought stress. Archives of Agronomy and Soil Science, 65, 1316-1330. **https://doi.org/10.1080/03650340.2018.1563780**

Zhang, F., Yang, J., Zhang, N., Wu, J., & Si, H. (2022). Roles of micro RNAs in abiotic stress response and characteristics regulation of plant. Frontiers in Plant Science, 13, 919243. **https://doi.org/10.3389/fpls.2022.919243**

Zhang, F., Yao, J., Ke, J., Xu, H. E., Melcher, K., & He, S. Y. (2015). Structural basis of repression of MYC transcription factors in jasmonate signaling. Nature, 525, 269–273. **https://doi.org/10.1038/nature14661**

Zhao, W., Dong, H., Zahoor, R., Zhou, Z., Snider, J. L., Chen, Y., Siddique, K. H. M., & Wang, Y. (2019). Ameliorative effects of potassium on drought-induced decreases in fiber length of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) are associated with osmolyte dynamics during fiber development. The Crop Journal, 7, 619–634. **https://doi.org/10.1016/j.cj.2019.03.008**

Zhao, L., Lu, L., Wang, A., Zhang, H., Huang, M., Wu, H., Xing, B., Wang, Z., & Ji, R. (2020). Nano-biotechnology in agriculture: Use of nanomaterials to promote plant growth and stress tolerance. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 68 (7), 1935–1947. **https://doi.org/10.1021/acs.jafc.9b06615**

Zhao, G., Song, Y., Wang, C., Butt, H. I., Wang, Q., Zhang, C., Yang, Z., Liu, Z., Chen, E., & Zhang, X. (2016). Genome-wide identification and functional analysis of the *TIFY* gene family in response to drought in cotton. Molecular Genetics and Genomics, 291, 2173–2187. **https://doi.org/10.1007/s00438-016-1248-2**

Zulfiqar, F., Navarro, M., Ashraf, M., Akram, N. A., & Munne Bosch, S. (2019). Nanofertilizer use for sustainable agriculture: Advantages and limitations. Plant Science, 289, 110270. **https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110270**

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.14.1.12]