



## Anatomical Evaluation of Recovery Capacity in Two DM-2 and H158A/H543R Oilseed Sunflower Lines under Drought Stress

Nasrin Akbari<sup>1</sup> | Reza Darvishzadeh<sup>2</sup>✉

1. Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran.
2. Corresponding Author, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran. E-mail: [r.darvishzadeh@urmia.ac.ir](mailto:r.darvishzadeh@urmia.ac.ir)

### Article Info

**Article type:**

Research Article

**Article history:**

Received: February 29, 2024

Received in revised form:

May 21, 2024

Accepted: May 22, 2024

Published online: December 21, 2024

**Keywords:**

Drought tolerance,  
parenchyma tissue,  
recovery,  
stem anatomy structure,  
sunflower.

### ABSTRACT

Today, climate change and its main consequence, drought stress, beside the increase in the world's population, have faced a serious challenge in establishing food security in most of the world's countries; therefore, the need to pay attention to drought stress studies in order to identify resistance mechanisms in plant varieties that lead to maintaining the production potential in agricultural products is very vital. In this study, the anatomical evaluation of two sunflower lines DM-2 and H158A/H543R was done based on a completely randomized design with three replications at the 8-leaf stage under normal and drought stress of 30% of the pot capacity. For this purpose, the thickness of the collenchyma, epidermis, brain parenchyma and skin parenchyma tissues of the stem was measured after staining using a reticulated lens and optical microscope in each one of normal and drought stress conditions and the number of cells in collenchyma tissue layer was counted. The anatomical comparison of two tolerant and sensitive lines of sunflower was also done after recovery. The results of analysis of variance showed the influence of stem anatomy from stress conditions. Epidermal and brain parenchyma tissues showed the highest thickness in the tolerant line under normal conditions. The highest thickness of skin parenchyma tissue was observed in the tolerant line under drought stress conditions as well as in the sensitive line under normal conditions. In the recovery conditions, a significant difference was observed in the thickness of epidermis, brain parenchyma, and skin parenchyma tissues of studied lines. The results showed that the tolerant line had the highest thickness of skin parenchyma tissue, so the increase of skin parenchyma tissue is confirmed as part of the important mechanisms of irreversible resistance.

**Cite this article:** Akbari, N., & Darvishzadeh, R. (2024). Anatomical evaluation of recovery capacity in two DM-2 and H158A/H543R oilseed sunflower lines under drought stress. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 55(4), 65-76. Doi: [10.22059/ijfcs.2024.373233.655066](https://doi.org/10.22059/ijfcs.2024.373233.655066).



© The Authors.

Publisher: University of Tehran Press.

DOI: <http://doi.org/10.22059/ijfcs.2024.373233.655066>



انتشارات دانشگاه تهران

علوم گیاهان زراعی ایران

شاپا الکترونیکی: ۸۰۸۲-۲۴۲۳

Homepage: <https://ijfcs.ut.ac.ir/>

## ارزیابی آناتومیک توان احیاء دو لاین DM-2 و H158A/H543R آفتابگردان دانه روغنی تحت تنش خشکی

نسربین اکبری<sup>۱</sup>، رضا درویش زاده<sup>۲\*</sup>

۱. گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران.

۲. نویسنده مسئول، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران. رایانامه: [r.darvishzadeh@urmia.ac.ir](mailto:r.darvishzadeh@urmia.ac.ir)

اطلاعات مقاله	چکیده
نوع مقاله: پژوهشی	امروزه تغییرات اقلیمی و پیامد اصلی آن، تنش خشکی، به موازات افزایش جمعیت جهان، تأمین امنیت غذایی را در اکثر کشورهای جهان با چالش جدی مواجه کرده است؛ بنابراین ضرورت توجه به مطالعات تنش خشکی، در راستای شناسایی مکانیسم‌های مقاومت در ارقام گیاهی که منتهی به حفظ پتانسیل تولید در محصولات کشاورزی می‌شوند، انکارناپذیر است. در این مطالعه، ارزیابی آناتومیک دو لاین DM-2 و H158A/H543R آفتابگردان در شرایط نرمال و تنش خشکی ۳۰ درصد ظرفیت گلدانی به صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در مرحله هشت-برگی انجام شد. بدین منظور، ضخامت لایه‌های بافت‌های کلانشیم، اپیدرم، پارانشیم مغز و پارانشیم پوستی بافت ساقه در هر یک از شرایط نرمال و تنش خشکی بعد از رنگ‌آمیزی با استفاده از عدسی مشبک و مدرج میکروسکوپ نوری اندازه‌گیری و تعداد سلول در ضخامت لایه بافت کلانشیم شمارش شد. در ادامه مقایسه آناتومیک دو لاین متحمل و حساس آفتابگردان بعد از احیا نیز انجام گرفت. نتایج تجزیه واریانس نشان از تأثیرپذیری آناتومی ساقه از شرایط تنش داشت. بافت اپیدرم و پارانشیم مغز بیشترین ضخامت را در لاین متحمل تحت شرایط نرمال نشان دادند. بیشترین ضخامت بافت پارانشیم پوست در لاین متحمل تحت شرایط تنش خشکی و در لاین حساس تحت شرایط نرمال مشاهده شد. در شرایط احیا بین لاین‌های مورد مطالعه اختلاف معنی‌دار در ضخامت بافت اپیدرم، پارانشیم مغز و بافت پارانشیم پوست مشاهده شد. نتایج نشان داد لاین متحمل بیشترین ضخامت بافت پارانشیم پوستی را دارد، بنابراین افزایش بافت پارانشیم پوستی به‌عنوان جزئی از مکانیسم‌های مهم مقاومت برگشت‌ناپذیر تأیید می‌شود.
تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۱۲/۱۰	
تاریخ بازنگری: ۱۴۰۳/۰۳/۰۱	
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۳/۰۲	
تاریخ انتشار: ۱۴۰۳/۱۰/۰۱	
<b>کلیدواژه‌ها:</b> آفتابگردان، بازیابی، بافت پارانشیم، تحمل خشکی، ساختار آناتومی ساقه.	

**استناد:** اکبری، ن.، و درویش زاده، ر. (۱۴۰۳). ارزیابی آناتومیک توان احیاء دو لاین DM-2 و H158A/H543R آفتابگردان دانه روغنی

تحت تنش خشکی. علوم گیاهان زراعی ایران، ۵۵(۴)، ۶۵-۷۶. Doi: 10.22059/ijfcs.2024.373233.655066



© نویسندگان

ناشر: موسسه انتشارات دانشگاه تهران.

## ۱. مقدمه

تنش به شرایط فیزیولوژیکی که سبب ایجاد تغییرات، برهم خوردن تعادل و گندشدن یا توقف عملکرد نظام‌های طبیعی می‌شود، اشاره دارد. کمبود یا بیش‌بود آب، شوری خاک و آب آبیاری، درجه حرارت بالا و پایین، تجمع فلزات سنگین (Jaleel *et al.*, 2009) و شدت زیاد و کم نور از مهمترین عوامل تنش‌زای محیطی هستند. در این میان تنش خشکی به‌عنوان مؤثرترین عامل بر کشاورزی جهان (Hayano-Kanashiro, 2009)، مهمترین عامل کاهش‌دهنده عملکرد در عمده محصولات زراعی از جمله آفتابگردان در بسیاری از کشورها است (Rauf, 2008).

تنش کم‌آبی در نتیجه عدم تأمین کامل نیاز آبی گیاه حاصل می‌شود. این امر به نسبت نرخ تعرق به آب جذب‌شده توسط ریشه وابسته است و خود ناشی از بارش ناکافی، کاهش سطح آب زیرزمینی یا احتباس آب توسط ذرات خاک می‌باشد. بر این اساس تنش خشکی هنگامی تظاهر می‌یابد که تقاضای بالای تبخیر اتمسفری برگ‌ها (تبخیر- تعرق بالقوه) از ظرفیت و توانایی ریشه‌ها برای استخراج آب از خاک (تبخیر- تعرق حقیقی) فراتر می‌رود، که رایج‌ترین تعریف ارائه‌شده به تنش خشکی نیز می‌باشد (Lambers *et al.*, 2008; Salehi-Lisar & Bakhshayeshan-Agdam, 2016). اما از بُعد زراعی، تنش عبارت است از شرایطی که آب از نظر مقدار و توزیع به اندازه‌ای نیست که گیاه توان تولید عملکرد بالقوه خود را داشته باشد. در واقع این امر سبب آسیب به گیاه و محدودیت در بروز پتانسیل ژنتیکی عملکرد می‌شود (Blum, 2011). تغییرات در ساختار آناتومی گیاهان به منظور غلبه بر تنش یک مکانیسم دفاعی است (Makbul *et al.*, 2011) که بسته به نوع گیاه، ژنوتیپ (Kisman *et al.*, 2022)، بافت مورد بررسی (Mustafa *et al.*, 2019)، فصل رشد (Sorkhi, 2017) و شدت تنش (Mustafa *et al.*, 2019) می‌تواند متفاوت باشند.

تحت تنش کم‌آبی سیستم حمل و نقل آب گیاهان که شامل شبکه پیچیده‌ای از مجراهای آوند چوبی است تحت تأثیر قرار می‌گیرد. در این سیستم، آب تحت فشار منفی (کشش) حاصل از تعرق در برگ‌ها، از طریق ستون ممتد آب که تا ریشه‌ها امتداد یافته (جایی که کاهش فشار منجر به جذب آب از خاک می‌شود) حرکت می‌کند (Wheeler & Stroock, 2008; Trifilo *et al.*, 2014). علیرغم وجود فشار منفی، ستون‌های آب در گیاهان باید کاملاً حاوی مایع و عاری از حباب هوا باشند. این حالت مایع، ناپایدار و مستعد حباب‌زایی است؛ تغییر فاز از فرم مایع به بخار آب، سبب تشکیل حباب‌های گازی (آمبولی هوا) می‌شود که این امر از حرکت آب جلوگیری می‌کند. تشکیل آمبولی در آوند چوبی مانع از رسیدن شیره آوندی به سطوح بالقوه کشش می‌شود. بنابراین آمبولی آوند چوبی ناشی از تنش کم‌آبی یکی از علل اصلی مرگ و میر گیاهان است (Ahmad *et al.*, 2017).

تغییرات آناتومیکی ناشی از کمبود آب در گیاهان شامل افزایش رسوبات چوب یا چوب‌پنبه در سلول‌های پوستی، آندودرم و لایه‌های سلولی که در مجاورت کورتکس و مدولا واقع هستند، می‌باشند. این چنین تغییراتی، از خشک‌شدن و مرگ سلول‌های کورتکس محافظت می‌کنند (Hiroyuki *et al.*, 2004; Emanuel *et al.*, 1982; Mostajeran *et al.*, 2008). تحت تنش نسبت آوند چوب و آبکش، ساختار دیواره، اندازه لومن و منطقه لومن (Child *et al.*, 2003)، اندازه و تعداد آوندهای چوبی بر نرخ انتقال آب تأثیر می‌گذارند (Lynch *et al.*, 2021; Stroock *et al.*, 2021). وجود دستجات آوند چوبی بزرگ و افزایش قطر آوند چوبی و تعداد متاگزیم‌ها در محیط‌های با محدودیت آب، عامل عملکرد خوب ژنوتیپ‌های سویا است (Prince *et al.*, 2017). همچنین در زیتون، آوند چوبی بزرگ، هدایت ریشه را در طول تنش خشکی افزایش و امکان ریشه‌زایی عمیق و جذب آب از مسافت طولانی را فراهم می‌کند (Tan *et al.*, 2020).

یکی از صفات ظاهری که نشان از مقاومت به تنش خشکی در گیاهان دارد، ویژگی‌های ساختاری و رشدی ریشه است. ریشه تأثیر قابل توجهی بر جذب آب دارد (Maurel *et al.*, 2020). همچنین ریشه‌ها ساختار خود را در پاسخ به خشکسالی برای افزایش نفوذ، توزیع و تماس با خاک برای بهبود جذب آب و مواد مغذی سازگار می‌سازند (Uga *et al.*, 2013). این سازگاری‌های ساختاری، تغذیه و جذب آب لازم برای حفظ فعالیت‌های فیزیولوژیکی و بهره‌وری گیاه در طول خشکسالی را تضمین می‌کنند. در نتیجه تغییر ساختار مکانیکی خاک که به واسطه کم‌آبی حاصل می‌شود، نفوذ ریشه به عمق خاک محدود می‌شود. این محدودیت به نوبه خود، مانع جذب منابع و در نتیجه کاهش بهره‌وری محصول می‌شود (Lynch *et al.*, 2022). در چنین شرایطی سازگاری آناتومیکی ریشه باعث بهبود نفوذ ریشه در خاک خشک می‌شود. به‌عنوان مثال، سلول‌های کوچک‌تر قشر بیرونی ریشه را در برابر بیضی‌شدن تثبیت

و از فروپاشی آن جلوگیری می‌کنند. همچنین اجازه نفوذ مطلوب ریشه در خاک را فراهم می‌کنند. در مقابل، سلول‌های قشر مزودرم بزرگ و ریشه‌های محوری ضخیم با آثرنشیم بیشتر، هزینه متابولیک اکتشاف خاک را کاهش داده و اجازه رشد ریشه در خاک‌های سخت را می‌دهند (Chimungu et al., 2015).

گزارشی از تغییرات آناتومی برگ گیاه طی تنش خشکی نیز ارائه شده است؛ چنانچه برگ‌های گیاهان به مدت هشت روز آب دریافت نکنند (محتوای نسبی آب، ۰.۲۴٪)، به حدی کوچک می‌شوند که فضای بین سلولی کمی در پارانشیم اسفنجی آنها مشاهده می‌شود. بافت آوندی چنین برگ‌هایی فشرده شده و برخی از انواع مختلف سلول‌ها متلاشی می‌شوند. انواع مشابهی از تغییرات در مقاطع ساقه، به‌ویژه فشرده‌سازی بافت قشر و آوندی مشاهده می‌شود (Todd et al., 1974). در بررسی اثر تنش خشکی بر بافت گندم مشخص شد که توسعه سلول‌های مزوفیل، بافت آوندچوبی، دستجات آوندی و دستجات غلاف حرکت سریع‌تر آب و نمک‌های معدنی از ریشه تا ساقه را تسهیل کرده و تعداد تریکوم‌های بیشتر به کاهش سرعت تعرق آب از برگ‌های اپیدرمی کمک می‌کنند و بر این اساس ارقام متحمل به خشکی معرفی شدند (David et al., 2017). مطالعه اثر تنش خشکی بر آناتومی بافت‌ها در جو (Sorkhi, 2017)، سویا (Makbul et al., 2011; Mangena, 2018; Kisman et al., 2022)، لاسیروس (Mustafa et al., 2019)، زیتون (Ahmad et al., 2023) و گل جعفری (Zulfiqar et al., 2020) انجام شده است.

تنش ضمن اینکه اثرات سوء بر فعالیت‌های فیزیولوژی، بیوشیمیایی، و نهایتاً رشد و توسعه و عملکرد گیاه می‌گذارد (Anjum et al., 2011; Seleiman et al., 2021)، منجر به تجمع گونه‌های فعال اکسیژن نیز می‌شود. گیاهان با صرف انرژی از مکانیسم‌های مختلفی از جمله تجمع پروتئین کینازهای وابسته به میتوزن مانند دهیدرین‌ها و افزایش فعالیت سیستم‌های آنتی-اکسیدانی (Akbari & Darvishzadeh, 2023)؛ به‌عنوان سیستم دفاعی، جهت غلبه یا تعدیل اثرات تجمع گونه‌های فعال استفاده می‌کنند. در نقطه مقابل با رفع شرایط تنش و آبیاری مجدد، لازم است سطح فعالیت مکانیسم‌های فوق تعدیل شده و گیاه بتواند با مکانیسم‌های جبرانی با کمترین آسیب به وضعیت قبل از تنش برگردد که از آن به احیاء یا بازیابی یاد می‌شود. البته زمان لازم برای بازیابی کامل در محصولات مختلف متفاوت است. مثلاً در گندم و ذرت توان احیاء بعد از آبیاری مجدد، با شدت قرار گرفتن در معرض تنش خشکی مرتبط است (Abid et al., 2018; Zhang et al., 2018). توانایی گیاه برای حفظ عملکرد در طول خشکسالی (تحمل) و بهبود سریع پس از آبیاری مجدد (احیاء) در طول دوره‌های رویشی بر تعیین بهره‌وری نهایی محصول مؤثر و مهم است (Abid et al., 2018). بر اساس مطالعات انجام‌شده در گندم و ذرت، ارقام متحمل از توان احیاء بالاتری برخوردارند (Abid et al., 2018; Zhang et al., 2018)، البته بیان نظر قطعی نیاز به مطالعات و تحقیقات بیشتری دارد.

در مطالعه حاضر با توجه به واکنش مشخص تحمل به تنش خشکی دو لاین DM-2 و H158A/H543R (Akbari & Darvishzadeh, 2023)، سعی شد تا با مقایسه تغییرات آناتومی در ساختار ساقه لاین‌های متحمل و حساس تحت تنش خشکی، بینش دقیق‌تری از مکانیسم تحمل از بُعد تغییرات آناتومی در آفتابگردان به‌دست آید. از سوی دیگر پتانسیل احیاء یا به عبارتی برگشت‌پذیری تغییرات آناتومی حاصل از تنش، بعد از رفع شرایط تنش در دو لاین متحمل و حساس مورد بررسی قرار گرفت. در نهایت ساختار آناتومی مطلوب ویژه ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی در آفتابگردان جهت گزینش ارقام متحمل ارائه شد.

## ۲. روش‌شناسی پژوهش

### ۲-۱. مواد گیاهی

دو لاین DM-2 و H158A/H543R به‌ترتیب تهیه‌شده از مراکز تحقیقاتی USDA (آمریکا) و ASGROW (فرانسه) در آزمایشی فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار تحت شرایط نرمال (شاهد) و تنش خشکی ۳۰ درصد ظرفیت گلدانی در مرحله هشت برگی بر اساس ویژگی‌های آناتومی و برخی صفات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی از قبیل ارتفاع بوته (سانتیمتر)، محتوای نسبی آب (درصد)، نشت یونی (درصد) و کلروفیل (میلی‌گرم بر گرم) ارزیابی شدند. جهت سنجش نشت یونی از روش شی و همکاران (Shi et al., 2014) و محتوای نسبی آب (RWC) از روش فرات و لوا (Ferrat & Lova, 1999) استفاده شد. در ادامه ویژگی‌های آناتومی دو لاین در شرایط احیاء (۲۴ ساعت بعد از آبیاری نمونه‌هایی که تحت تنش خشکی ۳۰ درصد ظرفیت گلدانی قرار داشتند) ارزیابی شد. کشت در گلدان‌های ۱۰ کیلوگرمی (۲۳/۸ در ۲۳/۷ سانتیمتر) حاوی خاک تقویت‌شده با کود دامی (به

نسبت یک ماسه، دو خاک) انجام گرفت. گیاهان در شرایط محیطی کنترل شده (متوسط دمای ۲۶ درجه سانتی گراد، رطوبت ۴۷٪ با شدت نور ۱۲۰۰۰ لوکس و دوره شبانه‌روزی ۱۶ ساعت روشنایی و هشت ساعت تاریکی) پرورش یافتند. اعمال تنش خشکی در مرحله هشت‌برگی به صورت تدریجی آغاز و تا سطح ۳۰ درصد ظرفیت گلدانی ادامه یافت. سه روز گیاهان تحت تنش ۳۰ درصد گلدانی نگهداری شدند. دوره تنش به مدت ۱۸ روز به طول انجامید. جهت مقایسه بافت کلانشیم، اپیدرم، پارانشیم مغز و پارانشیم پوستی تشکیل‌دهنده ساختار ساقه، تحت شرایط نرمال (شاهد) و تنش خشکی ۳۰ درصد گلدانی، و همچنین تحت شرایط احیاء دو لاین متحمل و حساس، از تازه‌ترین بخش ساقه که طی دوره اعمال تیمار تشکیل شده، نمونه‌گیری شد و نمونه‌ها در محلول تثبیت‌کننده افای‌ای (پنج درصد اسیداستیک، پنج درصد فرمالین، ۹۰ درصد الکل ۷۰ درصد) قرار داده شده و در یخچال چهار درجه سانتی‌گراد تا زمان مطالعه نگهداری شدند.

## ۲-۲. برش و رنگ‌آمیزی نمونه‌ها

برای تشریح ساختار ساقه، مقاطع برش‌داده‌شده به روش کارمن زاچی - سبز متیل، رنگ‌آمیزی شدند و با میکروسکوپ نوری مورد بررسی قرار گرفتند (Hosseini Sarghein et al., 2011). در نهایت بررسی بخش‌های مختلف مورد نظر ساختار ساقه در زیر میکروسکوپ مدل زایس که مجهز به عدسی مشبک و مدرج بود، انجام شد و عکسبرداری با دوربین دیجیتال SONY مدل DSC-W35 نصب‌شده روی میکروسکوپ انجام گرفت. با استفاده از عدسی مشبک و مدرج ضخامت لایه‌های بافت‌های اپیدرم، پارانشیم مغز و پارانشیم پوستی برای هر تیمار در سه تکرار اندازه‌گیری و تعداد سلول در ضخامت لایه بافت کلانشیم شمارش شد. برای انجام تجزیه واریانس و مقایسه میانگین‌ها به روش توکی از نرم‌افزار SAS 9.4 استفاده شد. جهت محاسبه درصد تغییرات صفت نسبت به شاهد از نرم‌افزار اکسل استفاده شد.

## ۳. نتایج پژوهش و بحث

### ۳-۱. بررسی اثر تنش خشکی بر ژنوتیپ‌های آفتابگردان

تغییرات قابل توجهی در صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیک لاین‌های مذکور تحت شرایط تنش خشکی در مقایسه با شرایط نرمال مشاهده شد. به‌عنوان نمونه تحت شرایط تنش خشکی ارتفاع بوته و محتوای نسبی آب برگ در مقایسه با شرایط نرمال کاهش و نشت یونی افزایش یافت (جدول ۱). افزایش نشت یونی نشان از حساسیت ژنوتیپ و توان مقاومتی پایین آن است (Ahmadikhah & Marufinia, 2016; Cox & Jolliff, 1986; Sairam et al., 2002). همچنین در میانگین صفات آناتومیکی تحت شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط نرمال و شدت رنگ‌پذیری در نمونه‌هایی که تحت شرایط تنش قرار گرفتند (شکل ۱ و ۲)، اختلاف مشاهده شد که همه این موارد می‌تواند مؤید حضور و اعمال شرایط تنش بر گیاه در مطالعه حاضر باشد (جدول ۱).

جدول ۱. تاثیر تنش خشکی ۳۰٪ بر صفات آناتومیکی ساقه در آفتابگردان دانه روغنی.

Character (Micrometer)	Mean		Mean percentage of trait changes compared to control
	Normal conditions	Drought stress conditions	
Epidermal tissue thickness	33.33±1.54	28.33± 0.18	15
Cortex Parenchymal tissue thickness	55.83±1.70	47.08±0.78	15.7
Pith parenchymal tissue thickness	104.17±2.11	87.5±0.15	60.20
Plant height	41.67 ±0.90	32 ±1.27	23.2
RWC (%)	85.13 ±0.95	78.42 ±0.94	7.88
Ion leakage (%)	60.36 ±0.90	81.12 ±1.65	-34.38
Chlorophyll content	32.09 ±0.21	34.39 ± 0.36	-7.17

### ۳-۲. بررسی تغییرات آناتومی

در تجزیه واریانس روی داده‌های مرتبط با بافت پارانشیم پوستی، بین شرایط مختلف آبیاری (نرمال و تنش خشکی) و ژنوتیپ‌ها

اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. همچنین اثر متقابل شرایط آبیاری  $\times$  ژنوتیپ روی این صفت معنی‌دار بود (جدول ۲، ۳، ۴). بافت اپیدرم و بافت پارانشیم مغز بیشترین ضخامت را در لاین متحمل تحت شرایط نرمال نشان دادند. کمترین ضخامت بافت پارانشیم مغز در لاین متحمل و در لاین حساس تحت شرایط تنش خشکی مشاهده شد. بیشترین ضخامت بافت پارانشیم پوست در لاین متحمل تحت شرایط تنش و در لاین حساس تحت شرایط نرمال مشاهده شد. کمترین ضخامت بافت پارانشیم پوست در لاین حساس تحت شرایط تنش خشکی مشاهده شد. در رابطه با بافت اپیدرم، بین ژنوتیپ‌ها اختلاف معنی‌دار مشاهده نشد، اما اختلاف بین شرایط مختلف آبیاری معنی‌دار بود. در رابطه با این صفت نیز اثر متقابل شرایط آبیاری  $\times$  ژنوتیپ در سطح  $0/001$  معنی‌دار بود (جدول ۲، ۳، ۴) (شکل ۱). در رابطه با صفت کلانشیم بین ژنوتیپ‌ها و تیمارها (شرایط آبیاری) اختلاف معنی‌دار مشاهده نشد. در رابطه با بافت پارانشیم مغز، بین ژنوتیپ‌ها و همچنین بین شرایط مختلف آبیاری اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. همچنین، اثر متقابل شرایط آبیاری  $\times$  ژنوتیپ روی این صفت نیز معنی‌دار بود. تحت شرایط تنش خشکی  $30\%$  در مقایسه با شرایط نرمال، میانگین تغییرات در صفات بافت اپیدرم، پارانشیم پوستی و بافت پارانشیم مغز، ارتفاع و محتوای نسبی آب کاهشی بود. کاهش یا فشرده‌شدن بافت پارانشیم مغز از مکانیسم‌های دفاعی در مقابله با تنش خشکی محسوب می‌شود. فشردگی مغز به جلوگیری از هدررفت آب کمک می‌کند (Mustafa et al., 2019).

نتایج جدول ۱، ۲ و ۳ تأییدی بر حضور تنش و واکنش آناتومی گیاه به تنش است. در تیمار احیاء، بین ژنوتیپ‌ها در رابطه با بافت اپیدرم و بافت پارانشیم مغز در سطح احتمال  $0/001$  اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. در رابطه با بافت پارانشیم پوستی نیز بین ژنوتیپ‌ها در سطح احتمال  $0/01$  اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. مقایسه میانگین‌ها در شرایط احیاء نشان داد، لاین متحمل DM-2 در مقایسه با لاین حساس از بیشترین مقدار برای پارانشیم پوست برخوردار بود. در مقابل، لاین حساس بیشترین مقادیر را برای اپیدرم و بافت پارانشیم مغزی نشان داد. به گزارش Baruch et al. (1995) سلول‌های پوستی، آندودرم و لایه‌های سلولی که در مجاورت کورتکس و مدولا هستند، عموماً تحت تنش، کاهش اندازه نشان می‌دهند، در مقابل میزان بافت‌های آوندی و ضخامت دیواره سلولی (چوبی‌شدن) افزایش می‌یابد. بنابراین در دو فرآیندی که منتهی به رشد می‌شود، فرآیند طولیل‌شدن سلول‌ها نسبت به فرآیند تقسیم دچار آسیب بیشتری می‌شود (Baruch et al., 1995).

با وجود اینکه بین ژنوتیپ‌ها اختلافی از نظر ضخامت بافت اپیدرمی مشاهده نشد؛ اما در رابطه با این صفت بین شرایط مختلف آبیاری اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. از آنجایی که بافت اپیدرم پایدارترین پارامتر تشریحی در پاسخ به تنش خشکی در برخی گیاهان معرفی شده است که در شدت‌های بالای تنش ضخامت آن تغییر می‌یابد (Mustafa et al., 2019)؛ بنابراین تغییرات مشاهده شده بین بافت‌ها نشان‌دهنده اثرگذاری تنش بر آناتومی ساقه گیاه آفتابگردان است. بیشترین ضخامت بافت اپیدرمی تحت شرایط نرمال مشاهده شد که با نتایج ارائه‌شده در گیاه گل همیشه‌بهار (Zulfiqar et al., 2020) و سویا (Kisman et al., 2022) مطابقت دارد. البته در لازیوروس سیندیکوس<sup>۱</sup> که گیاه مقاوم به خشکی است افزایش ضخامت بافت اپیدرمی تحت تنش گزارش شده است (Mustafa et al., 2019). در رابطه با صفات ضخامت بافت پارانشیم پوستی و مغز بیشترین مقدار در لاین متحمل DM-2 مشاهده شد (شکل ۱ و ۲). همچنین در مقایسه بین شرایط مختلف آبیاری، در رابطه با هر سه صفت بافت اپیدرم، بافت پارانشیم پوست و مغز بیشترین ضخامت تحت شرایط آبیاری نرمال مشاهده شد (شکل ۱). در مطالعه انجام‌شده در سویا تفاوت معنی‌داری در ضخامت بافت پارانشیم پوست تحت شرایط نرمال و تنش خشکی گزارش نشد؛ با این وجود بیان شد که تحت تنش خشکی ضخامت این قشر روند کاهشی دارد (Kisman et al., 2022). اما در مطالعه مشابه، کاهش معنی‌دار در ضخامت بافت پارانشیم پوست تحت شرایط تنش خشکی در مقایسه با شرایط نرمال مشاهده شد (Mangena, 2018). به گزارش Shafqat et al. (2021) تحت تنش شدید خشکی، طول سلول‌های اپیدرمی و دسته‌های عروقی کاهش یافته و ضخامت آوند چوبی و قشر نازک‌تر می‌شود. با توجه به کاهش ارتفاع بوته و محتوای نسبی آب (RWC) هم‌راستا با کاهش در ضخامت بافت پارانشیم مغز و افزایش پارانشیم پوست تحت شرایط تنش خشکی، به نظر می‌رسد با کاهش محتوای نسبی آب، در بافت پارانشیم مغز کاهش حجم (ضخامت) رخ می‌دهد و جهت جلوگیری از تشدید کاهش در ضخامت بافت پارانشیم مغز، در نتیجه از دست‌دادن بیشتر آب، بر ضخامت بافت پارانشیم پوست،

افزوده می‌شود. همچنین ارتفاع بوته جهت جلوگیری از آمبولی و گسستگی در محتوای آب در بافت آوندی رشدش متوقف می‌شود. در بررسی میانگین اثرات متقابل (جدول ۴)، بیشترین ضخامت بافت اپیدرم و بافت پارانشیم مغزی در لاین متحمل و شرایط نرمال و بیشترین ضخامت بافت پارانشیم پوستی در لاین متحمل تحت شرایط تنش خشکی و لاین حساس تحت شرایط نرمال مشاهده شد (شکل ۱ و ۲). لاین حساس تحت تنش خشکی، کمترین ضخامت را برای هر سه صفت نشان داد. ضخامت بافت پارانشیم مغز در لاین متحمل و حساس تحت شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط نرمال کاهش نشان داد و بیشترین کاهش و فشردگی در لاین متحمل مشاهده شد (شکل ۲). بر اساس نتایج تجزیه برش‌دهی اثرات متقابل، بین سطوح آبیاری (آبیاری معمول و تنش خشکی) اختلاف معنی‌دار برای صفات پارانشیم پوست و پارانشیم مغز در هر یک از سطوح فاکتور اول (لاین‌های آفتابگردان) مشاهده شد. در رابطه با بافت اپیدرم بین سطوح فاکتور آبیاری (آبیاری معمول و تنش خشکی) اختلاف معنی‌دار در لاین متحمل مشاهده شد (جدول ۵). نتایج مقایسه میانگین ضخامت بافت اپیدرم لاین متحمل در دو شرایط نرمال و تنش حاکمی از تأثیرپذیری این صفت از شرایط آبیاری و کاهش ضخامت آن تحت تنش خشکی بود (جدول ۶). در رابطه با بافت پارانشیم پوست، مشاهده بیشترین اختلاف معنی‌دار بین لاین حساس تحت تنش با لاین متحمل تحت شرایط نرمال و تنش همچنین لاین حساس تحت شرایط نرمال نشان از اهمیت بالابودن ضخامت بافت اپیدرم پوست در مقابله با تنش خشکی است. در رابطه با بافت پارانشیم مغز اختلاف معنی‌دار در هر یک از لاین‌ها بین شرایط نرمال با تنش مشاهده شد (جدول ۶).

جدول ۲. تجزیه واریانس صفات مرتبط با آناتومی ساقه در شرایط مختلف آبیاری.

Source of variation	Degree of freedom	Character (Micrometer)		
		Epidermal tissue thickness	Cortex Parenchymal tissue thickness	Pith Parenchymal tissue thickness
Genotype	1	8.33 <sup>ns</sup>	150.521 <sup>***</sup>	52.08 <sup>*</sup>
Irrigation conditions	1	75 <sup>***</sup>	229.688 <sup>***</sup>	833.33 <sup>***</sup>
Genotype × Irrigation conditions	1	75 <sup>***</sup>	567.188 <sup>***</sup>	52.08 <sup>*</sup>
Experimental error	8	2.604	2.604	6.771
Coefficient of variation (CV)		5.234	3.136	2.715

<sup>ns</sup> غیر معنی‌دار؛ \*، \*\*، \*\*\* معنی‌دار در سطح احتمال پنج، یک و ۰/۱ درصد.

<sup>ns</sup> not significant; \*, \*\*, \*\*\* significant at the level of 5, 1, and 0.1%.

جدول ۳. مقایسات میانگین صفات مرتبط با آناتومی ساقه در شرایط مختلف آبیاری.

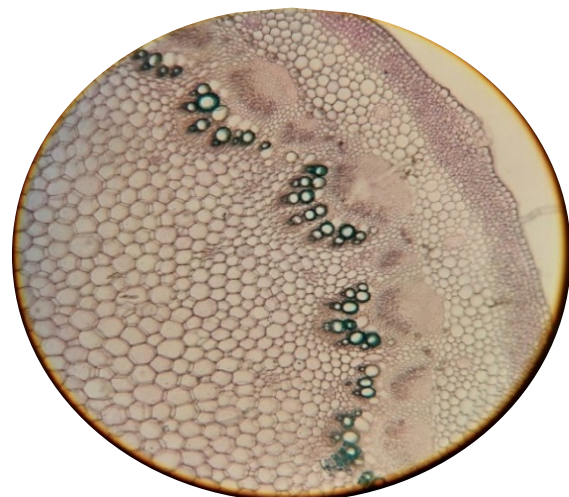
Character (Micrometer)	Genotype		Treatment	
	Tolerant line	Susceptible line	Normal conditions	Drought stress
Epidermal tissue thickness	31.66 <sup>a</sup>	30 <sup>a</sup>	33.33 <sup>a</sup>	28.33 <sup>b</sup>
Cortex_Parenchymal tissue thickness	55 <sup>a</sup>	47.92 <sup>b</sup>	55.83 <sup>a</sup>	47.08 <sup>b</sup>
Pith Parenchymal tissue thickness	97.92 <sup>a</sup>	93.75 <sup>b</sup>	104.17 <sup>a</sup>	87.50 <sup>b</sup>

جدول ۴. مقایسه میانگین اثرات متقابل صفات مرتبط با آناتومی ساقه در آفتابگردان دانه روغنی در شرایط مختلف آبیاری.

Character (Micrometer)	Normal-Tolerant line	Drought stress-Tolerant line	Normal-Susceptible line	Drought stress - Susceptible line
Epidermal tissue thickness	36.667 <sup>a</sup>	26.667 <sup>b</sup>	30 <sup>b</sup>	30 <sup>b</sup>
Cortex_Parenchymal tissue thickness	52.50 <sup>b</sup>	57.50 <sup>a</sup>	59.167 <sup>a</sup>	36.667 <sup>c</sup>
Pith Parenchymal tissue thickness	108.33 <sup>a</sup>	87.500 <sup>c</sup>	100 <sup>b</sup>	87.500 <sup>c</sup>

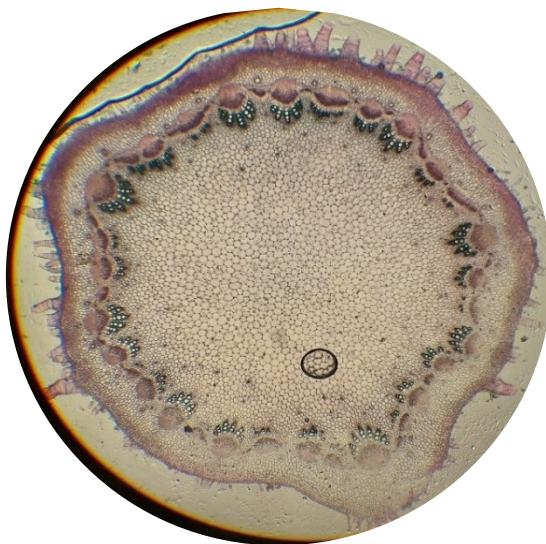


Normal irrigation -Susceptible line (H158A/H543R)

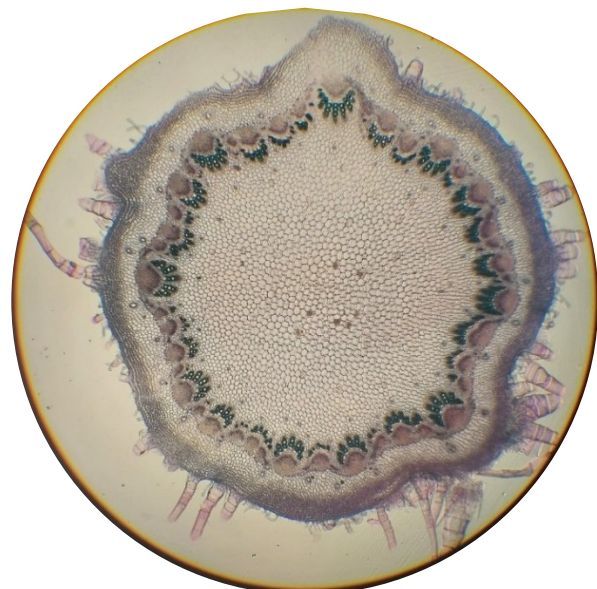


Normal irrigation -Tolerant line (DM-2)

شکل ۱. ساختار آناتومی ساقه در دو لاین متحمل و حساس آفتابگردان دانه روغنی در شرایط آبیاری نرمال.



Drought stress-Susceptible line (H158A/H543R)



Drought stress-Tolerant line (DM-2)

شکل ۲. ساختار آناتومی ساقه در دو لاین متحمل و حساس آفتابگردان دانه روغنی در شرایط محدودیت آبیاری (تنش خشکی).

جدول ۵. برش دهی اثرات متقابل ژنوتیپ در شرایط آبیاری برای صفات مرتبط با آناتومی ساقه در آفتابگردان.

Sunflower line	Irrigation conditions	Degree of freedom	Mean square		
			Epidermal tissue thickness	Cortex Parenchymal tissue thickness	Pith Parenchymal tissue thickness
Tolerant line	Normal-drought stress	1	150***	37.50**	651.04***
Susceptible line	Normal-drought stress	1	2.958E-29 <sup>ns</sup>	759.37***	375.23***

<sup>ns</sup> غیر معنی دار؛ \*، \*\*، \*\*\* معنی دار در سطح احتمال پنج، یک و ۰/۱ درصد.

<sup>ns</sup> not significant; \*, \*\*, \*\*\* significant at the level of 5, 1, and 0.1%.



جدول ۶. مقایسه میانگین اثرات متقابل صفات مرتبط با آناتومی ساقه در آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط مختلف آبیاری.

Character (Micrometer)	Normal irrigation - Tolerant line (DM-2)	Drought stress-Tolerant line (DM-2)	Normal irrigation - Susceptible line (H158A/H543R)	Drought stress-Susceptible line (H158A/H543R)
	36.667	26.667	30	30
Epidermal tissue thickness	Normal irrigation -Tolerant line (DM-2)	-	**	**
	Drought stress-Tolerant line (DM-2)	***	-	*
	Normal irrigation -Susceptible line (H158A/H543R)	**	*	-
	Drought stress-Susceptible line (H158A/H543R)	**	*	ns
	52.50	57.50	59.167	36.667
Cortex Parenchymal tissue thickness	Normal irrigation -Tolerant line (DM-2)	-	**	***
	Drought stress-Tolerant line (DM-2)	**	-	***
	Normal irrigation -Susceptible line (H158A/H543R)	**	ns	-
	Drought stress-Susceptible line (H158A/H543R)	***	***	***
	108.33	87.500	100	87.500
Pith Parenchymal tissue thickness	Normal irrigation -Tolerant line (DM-2)	-	**	***
	Drought stress-Tolerant line (DM-2)	***	-	***
	Normal irrigation -Susceptible line (H158A/H543R)	**	***	-
	Drought stress-Susceptible line (H158A/H543R)	***	ns	***

ns غیر معنی‌دار؛ \*، \*\*، \*\*\* معنی‌دار در سطح احتمال پنج، یک و ۰/۱ درصد.

ns not significant; \*, \*\*, \*\*\* significant at the level of 5, 1, and 0.1%.

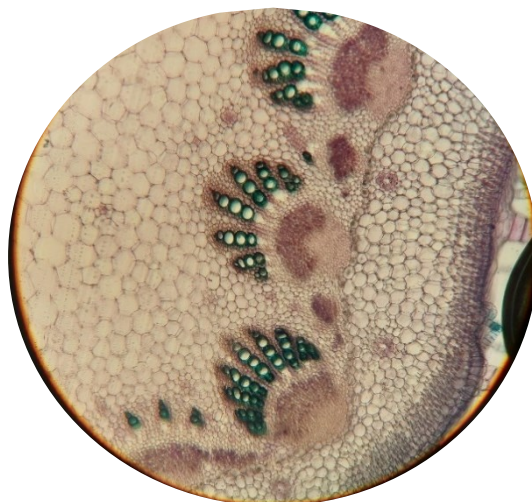
با توجه به نتایج تجزیه واریانس و مقایسه میانگین‌ها در شرایط احیاء (جدول ۷ و ۸)، به نظر می‌رسد برخی تغییرات در آناتومی گیاه آفتابگردان بعد از برطرف شدن تنش به سرعت رفع می‌شوند که کاملاً موید و در راستای نتایج مطالعه Baruch *et al.* (1995) می‌باشند که بیان داشتند طی تنش فرآیند طویل شدن (رشد) سلول‌ها نسبت به فرآیند تقسیم دچار آسیب بیشتری می‌شود. در واقع بخش قابل توجهی از تغییرات آناتومی در نتیجه توقف رشد یا از دست دادن آب و پلاسمولیزه شدن سلول‌ها می‌باشد که با دریافت آب جبران می‌شود. البته به نظر شدت و ضعف آن بسته به سطح تحمل گیاه و نوع بافت متفاوت است. چنانچه در شرایط احیاء ضخامت بافت پارانشیم مغز و اپیدرم در لاین حساس بیشتر از لاین متحمل است و بیشترین مقدار ضخامت پارانشیم پوست در لاین متحمل مشاهده شد (شکل ۳).

جدول ۷. میانگین مربعات صفات مرتبط با آناتومی در آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط احیاء.

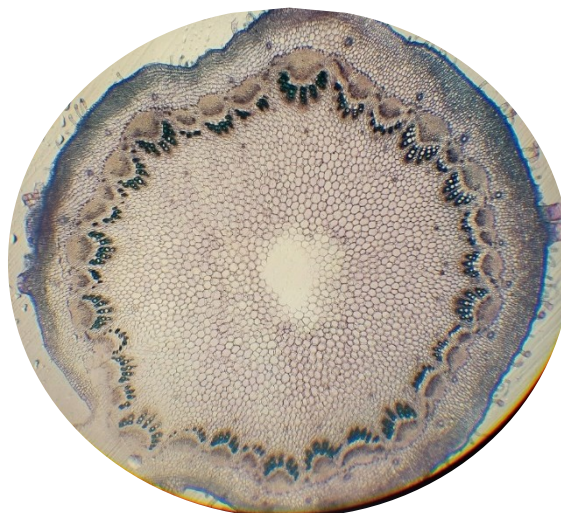
Source of variation	Degree of freedom	Character (Micrometer)		
		Epidermal tissue thickness	Cortex Parenchymal tissue thickness	Pith Parenchymal tissue thickness
Treatment	1	9.37***	337.50**	1504.16***
Experimental error	4	0.00	14.58	1.04
Coefficient of variation (CV)		0.00	7.05	0.93

جدول ۸. مقایسات میانگین صفات مرتبط با آناتومی در شرایط احیاء در آفتابگردان دانه روغنی.

Character (Micrometer)	Genotype	
	Tolerant line	Susceptible line
Epidermal tissue thickness	27.5 <sup>b</sup>	30 <sup>a</sup>
Cortex parenchyma tissue thickness	61.66 <sup>a</sup>	46.66 <sup>b</sup>
Pith Parenchymal tissue thickness	93.33 <sup>b</sup>	125 <sup>a</sup>



Recovery conditions - Susceptible line  
(H158A/H543R)



Recovery conditions - Tolerant line (DM-2)

شکل ۳. ساختار آناتومی ساقه در دو لاین متحمل و حساس آفتابگردان دانه روغنی در شرایط احیاء (۲۴ ساعت بعد از آبیاری نمونه‌هایی که تحت تنش خشکی ۳۰ درصد ظرفیت گلدانی قرار داشتند).

#### ۴. نتیجه‌گیری

بررسی تغییرات آناتومی به منظور ارزیابی توان تحمل و سازش‌پذیری ژنوتیپ‌ها به تنش‌های غیر زیستی مؤثر بوده و در برنامه‌های اصلاحی می‌تواند مفید واقع شود. این تغییرات تحت تنش خشکی در جهت حفظ آب نقش مهم و حیاتی ایفا می‌کنند. بیشترین ضخامت برای هر سه بافت مورد بررسی در لاین متحمل و در شرایط نرمال آبیاری مشاهده شد. تحت شرایط تنش خشکی بیشترین کاهش، در بافت پارانشیم مغز مشاهده شد. باتوجه به نتایج برش دهی‌ثرات متقابل، ژنوتیپ‌های آفتابگردان که دارای بافت پارانشیم پوستی ضخیم و اما بافت پارانشیم مغز و اپیدرم با ضخامت کمتری باشند از توان تحمل بالا تحت تنش خشکی برخوردار می‌باشند؛ ویژگی‌هایی که در لاین متحمل DM-2 آفتابگردان مشاهده شد. بر اساس نتایج، تغییرات آناتومی می‌توانند برگشت‌پذیر و غیر برگشت‌پذیر باشند. بر اساس بررسی مقایسات میانگین کاهش ضخامت بافت اپیدرم و همچنین بافت پارانشیم مغز و افزایش ضخامت بافت پارانشیم پوست جزء مکانیسم‌های مقاومت و پاسخ به تنش در آفتابگردان است.

#### ۵. سپاسگزاری

بدین‌وسیله از معاونت محترم پژوهش و فناوری دانشگاه ارومیه به خاطر تأمین هزینه‌های مالی و از همکاری خانم سرور عارفیان در انجام پژوهش تشکر و قدردانی می‌شود.

#### ۶. منابع

- Abid, M., Ali, S., Kang Qi, L., Zahoor, R., Tian, Z., Jiang, D., Snider, J.L., & Dai, T. (2018). Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*, 8, 4615. DOI:10.1038/s41598-018-21441-7.
- Ahmad, I., Sohail, M., Hameed, M., Fatima, S., Ahmad, M.S.A., Ahmad, F., Mehmood, A., Basharat, S., Asghar, A., Raza Shsh, S.M., & Ahmad, K.S. (2023). Morphoanatomical determinants of yield potential in *Olea europaea* (L.) cultivars belonging to diversified origin grown in semi-arid environments. *Plos One*, 18(6), e0286736. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0286736>.
- Ahmad, H.B., Lensb, F., Capdevillea, G., Burletta, R.J., Lamarquea, L., & Delzona, S. (2017). Intraspecific variation in embolism resistance and stem anatomy across four sunflower (*Helianthus annuus* L.) accessions. *Physiologia Plantarum*, 163(1), 59-72. Doi: 10.1111/ppl.12654.
- Ahmadikhah, A., & Marufinia, A. (2016). Effect of reduced plant height on drought tolerance in rice. *3 Biotech.*, 6, 21.

- Akbari, N., & Darvishzaeh, R. (2023). Recovery potential of sensitive and tolerant genotypes of sunflower post drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 54(4), 19-33. DOI: 10.22059/ijfcs.2023.354002.654975. (In Persian).
- Anjum, S.H., Xie, X.Y., Wang, L.C., Saleem, M.F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6, 2026-2032.
- Baruch, Z., & Merida, T. (1995). Effects of drought and flooding on root anatomy in four tropical forage grasses. *International Journal of Plant Sciences*, 156(4), 514-521.
- Blum, A. (2011). Plant breeding for water-limited environments. Springer, New York.
- Child, R.D., Summers, J.E., Babij, J., Farrent, J.W., & Bruce, D.M. (2003). Increased resistance to pod shatter is associated with changes in the vascular structure in pods of a resynthesized *Brassica napus* line. *Journal of Experimental Botany*, 54, 1919-1930.
- Chimungu, J.G., Loades, K.W., & Lynch, J.P. (2015). Root anatomical phenes predict root penetration ability and biomechanical properties in maize (*Zea mays*). *Journal of Experimental Botany*, 66, 3151-3162.
- Cox, W.J., & Jolliff, G.P. (1986). Growth and yield of sunflower and soybean under soil water deficits. *Agronomy Journal*, 18, 226-230.
- David, O.A., Osonubi, O., Olaiya, C.O., Agbolade, J.O., Ajiboye, A.A., Komolafe, R.J., Chukwuma, D.M., & Akomolafe, G.F. (2017). Anatomical response of wheat cultivars to drought stress. *Ife Journal of Science*, 19(2), 323-331.
- Emanuel, M.E., & Wilson, C.W. (1982). Identification of a Casparian band in the hypodermis of onion and corn roots. *Canadian Journal of Botany*, 60, 1529-1535.
- Ferrat, I.L., & Lova, C.J. (1999). Relation between relative water content, nitrogen pools and growth of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray during water deficit. *Crop Science*, 39, 467-474.
- Hayano-Kanashiro, C., Calderón-Vázquez, C., Ibarra-Laclette, E., Herrera-Estrella, L., & Simpson, J. (2009). Analysis of gene expression and physiological responses in three mexican maize landraces under drought stress and recovery irrigation. *Plos One*, 4(10), e7531. Doi: 10.1371/journal.pone.0007531.
- Hosseini Sarghein, S., Carapetian, J., & Khara, J. (2011). The effects of UV radiation on some structural and ultrastructural parameters in pepper (*Capsium longum* A. DC). *Turkish Journal of Biology*, 35, 69-77.
- Hiroyuki, S.H., Hasegawa, T., Fujimura, S.H., & Iwama, K. (2004). Responses of leaf photosynthesis and plant water status in rice to low water temperature at different growth stages. *Field Crops Research*, 89, 71-83.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H.J., Somasundaram, R., & Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology*, 11(1), 100-105.
- Sairam, R.K., Rao, K.V., & Srivastava, G.C. (2002). Differential response of wheat genotypes to longterm salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Science*, 163, 1037-1046.
- Kisman, S., Hemon, A.F., Dewi, S.M., Susilowati, L.E., & Gunawan, B.W. (2022). Changes in the anatomical characters of root and stem of three large-seeded soybean (*Glycine max* L. Merrill) under drought stress. *2nd International Conference on Environmental Ecology of Food Security*, 1107(1), 012031. Doi:10.1088/1755-1315/1107/1/012031.
- Lambers, H., Chapin, F.S., & Pons, T.L. (2008). *Plant Physiological Ecology*, Springer: New York, NY, USA.
- Lynch, J.P., Mooney, S.J., Strock, C.F., & Schneider, H.M. (2022). Future roots for future soils. *Plant Cell Environ.*, 45, 620-636.
- Lynch, J.P., Strock, C.F., Schneider, H.M., Sidhu, J.S., Ajmera, I., Galindo-Castañeda, T., Klein, S.P., & Hanlon, M.T. (2021). Root anatomy and soil resource capture. *Plant and Soil*, 466, 21-63.
- Makbul, S., Güler, N.S., Durmuş, N., & Güven, S. (2011). Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. *Turkish Journal of Botany*, 35, 369-377.
- Mangena, P. (2018). Water stress: Morphological and anatomical changes in soybean (*Glycine max* L.). *Plants*, <https://www.intechopen.com/chapters/58553>.
- Maurel, C., & Nacry, P. (2020). Root architecture and hydraulics converge for acclimation to changing water availability. *Nature Plants*, 6(7), 744-749.
- Mostajeran, A., & Rhimi-Eichi, V. (2008). Drought stress effect on root anatomical characteristics of rice cultivars (*Oryza sativa* L.). *Pakistan Journal of Biological Science*, 11(18), 2173-2183. Doi: 10.3923/pjbs.2008.2173.2183.
- Mustafa, F., Ahmad, F., Hameed, M., & Sadia, B. (2019). Anatomical adaptations for drought tolerance in *Lasiurus scindicus* from Punjab, *Pakistan International Journal of Agriculture and Biology*, 22, 290-298.
- Prince, S.J., Murphy, M., Mutava, R.N., Durnell, L.A., Valliyodan, B., Shannon, J.G., & Nguyen, H.T. (2017). Root xylem plasticity to improve water use and yield in water-stressed soybean. *Journal of Experimental Botany*, 68, 2027-2036.

- Rauf, S. (2008). Breeding sunflower (*Helianthus annuus* L.) for drought tolerance. *Communications in Biometry and Crop Science*, 3(1), 29–44.
- Salehi-Lisar, S.Y., & Bakhshayeshan-Agdam, H. (2016). Drought stress in plants: Causes, consequences, and tolerance. In *Drought Stress Tolerance in Plants*, Springer: Cham, Switzerland. 11-16.
- Seleiman, M.F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H.H., & Battaglia, M.L. (2021). Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants*, 10, 259. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>.
- Shafqat, W., Mazrou, Y.S.A., Sami-ur-Rehman, Nehela, Y., Ikram, S., Bibi, S., Naqvi, S.A., Hameed, M., & Jaskani, M.J. (2021). Effect of three water regimes on the physiological and anatomical structure of stem and leaves of different citrus rootstocks with distinct degrees of tolerance to drought stress. *Horticulturae*, 7, 554.
- Shi, Q., Bao, Z., Zhu, Z., Ying, Q., & Qian, Q. (2014). Effects of different treatments of salicylic acid on heat tolerance, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzyme activity in seedlings of *Cucumis sativa* (L.). *Plant Growth Regulation*, 48, 127-135.
- Sorkhi, F. (2017). Effects of drought stress on some anatomical characteristics of barley leaves. *Journal of Plant Physiology and Breeding*, 7(2), 11-21.
- Strock, C.F., BurrIDGE, J.D., Niemiec, M.D., Brown, K.M., & Lynch, J.P. (2021). Root metaxylem and architecture phenotypes integrate to regulate water use under drought stress. *Plant Cell Environment*, 44, 49–67.
- Tan, J., Ben-Gal, A., Shtein, I., Bustan, A., Dag, A., & Erel, R. (2020). Root structural plasticity enhances salt tolerance in mature olives. *Environmental and Experimental Botany*, 179, 104224.
- Todd, G.W., Richardson, P.E., & Sengupta, S.P. (1974). Leaf and stem anatomical anomalies in a drought-susceptible species, *Impatiens balsamina*, under conditions of drought stress. *Botanical Gazette*, 135(2), 121-126.
- Trifilò, P., Raimondo, F., Lo Gullo, M.A., Barbera, P.M., Salleo, S., & Nardini, A. (2014). Relax and refill: Xylem rehydration prior to hydraulic measurements favours embolism repair in stems and generates artificially low PLC values. *Plant Cell Environ.*, 37, 2491-2499.
- Uga, Y., Sugimoto, K., Ogawa, S., Rane, J., Ishitani, M., Hara, N., Kitomi, Y., Inukai, Y., Ono, K., Kanno, N., Inoue, H., Takehisa, H., Motoyama, R., Nagamura, Y., Wu, J., Matsumoto, T., Takai, T., Okuno, K., & Yano, M. (2012). Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics*, 45, 1097–1102.
- Wheeler, T.D., & Strock, A.D. (2008). The transpiration of water at negative pressures in a synthetic tree. *Nature*, 455, 208-212.
- Zhang, X., Lei, L., Lai, J., Zhao, H., & Song, W. (2018). Effects of drought stress and water recovery on physiological responses and gene expression in maize seedlings. *BMC Plant Biology*, 18, 68 <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1281-x>.
- Zulfiqar, F., Younis, A., Akram, N.A., Riaz, A., Mansoor, F., Hameed, A., & Abideen, Z. (2020). Morpho-anatomical adaptations of two *Tagetes erecta* (L.) cultivars with contrasting response to drought stress. *Pakistan Journal of Botany*, 52(3), 801-810.