

Chickpea (*Cicer arietinum* L.): Achievements and opportunities in response to abiotic stresses and its flexibility to changing weather conditions

Bahman Fazeli-Nasab ^{*a}, Saeedreza Vessal ^a, Abdolreza Bagheri ^a, Saeid Malekzadeh-Shafaroudi ^a

^a Department of Biotechnology and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran

*Corresponding Author: bfazelinasab@gmail.com

Received: 25 December 2023

Accepted: 26 June 2024

DOI: 10.22034/CSRAR.2024.431689.1390

How to cite this article:

Fazeli-Nasab, B., Vessal, S., Bagheri, A. and Malekzadeh-Shafaroudi, S., 2025. Chickpea (*Cicer arietinum* L.): Achievements and opportunities in response to abiotic stresses and its flexibility to changing weather conditions. *Crop Science Research in Arid Regions*, 7(1), 179-216. <https://doi.org/10.22034/csrar.2024.431689.1390>

Abstract

Introduction: Chickpea (*Cicer arietinum* L.) is the second most important leguminous crop that is cultivated in 59 countries of the world with an area of 13.98 million hectares and a production of 13.73 million tons. Chickpeas are cultivated throughout the Mediterranean basin, Central Asia, East Africa, Europe, Australia and North and South America, but mainly in developing countries, where more than 90% of chickpea production is consumed locally. Annual chickpea varieties are obtained from interspecies crosses with cultivated chickpeas and are classified into three gene pools (primary, secondary and tertiary), which indicate their genetic distance from cultivated varieties. Chickpeas have two types of white and usually large Kabuli seeds and colored and usually small desi seeds. In addition to the importance of chickpeas as an important food source in human diet and animal fodder, this plant can have significant importance in soil fertility, especially in rainfed areas and in rotation with cereals. Chickpea is very valuable due to its nutritional quality and health benefits and its ability to improve soil fertility and sustainability of agricultural systems. Due to the fact that chickpeas are often cultivated in marginal lands in a dry land and completely dependent on the moisture stored in the soil and rainfall during the growing season, it is affected by various abiotic stresses during its life cycle. In most cases, such tensions have overlapped each other, resulting in a significant decrease in crop growth and productivity. Plants undergo abiotic stresses through a series of morphological, physiological, biochemical and molecular changes in an attempt to compensate for such adversities.

Materials and Methods: In this article, an attempt has been made to review the method of content analysis by searching the keywords of chickpea, drought stress, living stress, etc., proteomics, genomics, transcriptome analysis, RNA sequencing, hybridization, microarray, chain reaction. Polymerase chain reaction in related articles in Google scholar, Web of science, PubMed and Scopus websites.

Results and Discussion: The extracellular signals that pea plants respond to, such as inositol phosphate, sugars, reactive oxygen species (ROS), calcium ions (Ca²⁺), cyclic nucleotides (cAMP and cGMP), and nitric oxide (NO), are coupled to particular receptors in the plant's stress sensing system.



As a result of these signals being sent to additional cells, the plant's reaction to stress expands. Chickpea plants have benefited greatly from the activation of crucial antioxidant enzymes by SA, which has helped to reduce oxidative damage brought on by stress. Simultaneously, the development of stress tolerance by SA has also been demonstrated to be significantly influenced by the management of stress effects, particularly in roots where proline and sugar buildup occurs. In chickpea, eight HSP genes—flowering time regulators (efl1, FLD, GI, Myb, SFH3, bZIP, bHLH, and SBP)—have been identified. These genes are critical for the plant's ability to withstand heat stress. QTLs that account for 22.6–48.5% of the phenotypic variations have been found in the genomic areas of LG4 that are related to salinity performance. A QTL responsible for 11.5 to 48.4% of the phenotypic variations in cold stress tolerance has been found in LG8. The primary detrimental impact of cold stress on pea plants is that it results in freezing during cold stress, which severely damages membranes owing to cellular dehydration.

Conclusion: To produce pea plants that can withstand harsh environmental conditions, various genetic improvement techniques must be integrated, and our understanding of the molecular, biochemical, and physiological mechanisms involved in abiotic stress response must be improved. With consideration for the effects of climate change, a more precise and efficient screening/selection of genotypes and/or genes/alleles may help boost grain yield with medium- and long-term implications on chickpea production.

Keywords: Chickpea breeding, Drought stress, Proline, Salicylic acid, Seed priming

نخود (*Cicer arietinum* L.): دستاوردها و فرصت‌ها در تحمل به تنش‌های غیرزنده و

انعطاف‌پذیری در شرایط متغیر آب و هوایی

بهمن فاضلی نسب^{۱*}، سعیدرضا وصال^۱، عبدالرضا باقری^۱، سعید ملک زاده شفاوردی^۱

۱- گروه بیوتکنولوژی و به نژادی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران

* مسئول مکاتبه: bfazelinasab@gmail.com

DOI: 10.22034/CSRAR.2024.431689.1390

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۴/۰۶

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۱۰/۰۴

چکیده

در مقاله حاضر، تلاش شده است تا مروری به شیوه تحلیل محتوا با جستجوی کلید واژه‌های نخود، تنش خشکی، تنش‌های زنده و غیره زنده، پروتئومیکس، ژنومیکس، تجزیه ترانسکریپتوم، توالی‌یابی RNA، هیبریداسیون و ریزآرایه در مقاله‌های مرتبط در پایگاه‌های اینترنتی PubMed، Web of science، Google scholar، Scopus و انجام شود. مکانیسم درک تنش در گیاه نخود، شامل، گیرنده‌های خاصی است که به سیگنال‌های برون سلولی خاص (مانند اینوزیتول فسفات، قندها، گونه‌های فعال اکسیژن (Reactive Oxygen Species)، یون‌های کلسیم (Ca^{2+})، نوکلئوتیدهای حلقوی (cAMP و cGMP) و اکسید نیتریک (Nitric oxide)) متصل می‌شوند و از طریق انتقال این سیگنال‌ها به سایر سلول‌ها، نیز پاسخ به تنش فراگیرتر خواهد شد. فعال‌سازی آنزیم‌های آنتی اکسیدانی کلیدی توسط سالیسیلیک اسید (Salicylic acid) نقش مهمی در بهبود تنش اکسیداتیو ناشی از تنش در گیاهان نخود داشته است. به موازات آن، مدیریت اثرات تنش، به ویژه در ریشه‌ها با تجمع قندها و پرولین، نیز ثابت شده است که بخشی جدایی ناپذیر از توسعه تحمل به تنش توسط SA است. هشت ژن پروتئین‌های شوک حرارتی (Heat Shock Proteins)، تنظیم‌کننده زمان گلدهی (bHLH, bZIP, SFH3, Myb, GI, FLD, efl1) و SBP) در نخود گزارش شده اند که نقش اساسی در تحمل تنش گرمایی دارند. QTL‌هایی در مناطق ژنومی LG4 و LG8 به ترتیب برای عملکرد در شرایط شوری و سرما، شناسایی شده‌اند که به ترتیب بین ۲۲/۶ تا ۴۸/۵ و ۱۱/۵ تا ۴۸/۴ درصد از تغییرات فنوتیپی را توجیه می‌نمایند. ادغام رویکردهای مختلف بهبود ژنتیکی، درک بهتر مکانیسم‌های مولکولی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی درگیر در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی، تولید گیاه نخود متحمل به شرایط محیطی تنش‌زا را ممکن می‌سازد.

واژه‌های کلیدی: اصلاح نخود، پرایمینگ بذر، پرولین، تنش خشکی، سالیسیلیک اسید

مقدمه

زراعی، به دست آمده‌اند و به سه خزانه ژنی (نخست، دوم و سوم) دسته‌بندی می‌شوند که نشان‌دهنده فاصله ژنتیکی آن‌ها از گونه‌های کشت‌شده است (Croser et al., 2003). مخزن ژنی نخست، شامل نخود زراعی و نیز گونه‌های اولیه آن (C. reticulatum) است که به راحتی با یکدیگر قابل تلاقی است. نتایج آن‌ها به دلیل جفت شدن کروموزومی خوب کاملاً بارور هستند (Toker et al., 2021). بنابراین، به عنوان منبع بالقوه‌ای برای گسترش پایه ژنتیکی و افزایش اجزای عملکرد و صفات تحمل به تنش در خزانه ژنی کشت‌شده عمل می‌کند (Bajaj et al., 2015). مخزن ژن دوم، شامل C. echinospermum است که قابل تلاقی با گونه‌های زراعی است، اما با کاهش باروری هیبریدهای حاصل و نتایج مواجه می‌شوند. در نتیجه، این گونه‌ها اهداکنندگان بالقوه آلل‌های ارزشمند برای بهبود نخود هستند. مخزن ژن سوم شامل گونه‌های باقی‌مانده Cicer

نخود زراعی (Cicer arietinum L.)، گیاهی صد درصد خودگرد افشان، دیپلوئید (Fazeli-Nasab et al., 2025)، دارای $2n=2x=16$ کروموزوم و ژنوم نسبتاً کوچکی با حدود ۷۵۰ Mbp است که شامل ۴۹/۴۱ درصد ترانسپوزون و مناطق تکراری (با تکرارهای ۷۴، ۱۰۰ و ۱۶۳ بازی با بیشترین فراوانی به ترتیب با میزان ۱۳، ۳۰ و ۱۸ درصد) می‌باشد (Varshney et al., 2013b; et al., 2009a). خانواده بقولات، ۱۸۰۰۰ گونه و ۶۵۰ جنس دارد (Varshney et al., 2009a; Varshney et al., 2013b) که نخود زراعی، متعلق به جنس Cicer با ۱۰ گونه یک‌ساله و ۳۶ گونه چندساله است. در میان گونه‌های یک‌ساله، C. arietinum تنها گونه اهلی و کشت شده در سراسر جهان است (Toker et al., 2021). گونه‌های یک‌ساله نخود، از تلاقی‌های بین گونه‌ای با نخود

(Varshney et al., 2019b). در مطالعه‌ای، بیشترین میزان تنوع ژنتیکی در جمعیت‌های جنوب آسیا گزارش شده است، در حالی که کمترین میزان آن در جمعیت‌های آمریکا دیده می‌شود که مطابق با روند پیدایش و مهاجرت نخود است (Singh et al., 2021). علاوه بر این، جمعیت‌های هلال حاصلخیز، دارای تنوع ژنتیکی بیشتری نسبت به جمعیت‌های آسیای مرکزی بوده‌اند (Shan et al., 2007).

نخود دارای دو نوع بذر دانه سفید و معمولاً درشت کابلی^۴ و نیز دانه رنگی و معمولاً ریز دسی^۵ بوده که نوع دسی بیشتر در مناطق جنوب شرقی آسیا و خاورمیانه اما نوع کابلی در تمام مناطق دنیا کشت می‌شود (Varshney et al., 2013b). نخود، به دلیل کیفیت تغذیه‌ای و مزایای سلامتی و توانایی در بهبود حاصلخیزی خاک و پایداری سیستم‌های زراعی بسیار ارزشمند است. این محصول منبع عالی پروتئین (۲۰ تا ۳۰ درصد)، کربوهیدرات (۴۰ درصد)، فیبرهای غذایی، اسیدهای چرب غیراشباع چندان، مواد معدنی و ویتامین‌ها است. همچنین به عنوان یک غذای پر انرژی و سرشار از پروتئین در رژیم غذایی حیوانات در نظر گرفته می‌شود (Gaur et al., 2019).

در ایران همانند سایر کشورهای در حال توسعه، نخود نقش مهمی در نظام کشت سنتی ایفا می‌کند (Kanooni and Malhotra, 2003). علاوه بر اهمیت نخود به عنوان یک منبع غذایی مهم در رژیم غذایی انسان و علوفه دام، این گیاه می‌تواند اهمیت چشمگیری در حاصلخیزی خاک به‌ویژه در مناطق دیم و در تناوب با غلات داشته باشد (Grabherr et al., 2011).

نخود در ۵۵ کشور دنیا و در سراسر حوزه مدیترانه، آسیای مرکزی، شرق آفریقا، اروپا، استرالیا و آمریکای شمالی و جنوبی اما عمدتاً در کشورهای در حال توسعه کشت می‌شود، جایی که بیش از ۹۰ درصد تولید نخود به صورت محلی مصرف می‌شود (Arriagada et al., 2022). طی سال‌های ۲۰۰۴ تا ۲۰۱۶، تولید کلی نخود در جهان، با ۲۳ درصد افزایش در سطح و ۱۷ درصد افزایش در عملکرد، در کل ۴۴ درصد افزایش یافته است. در میان ۱۲ کشور برتر تولیدکننده نخود، افزایش قابل توجه تولید نخود در روسیه (۱۱۸۹٪)، استرالیا (۳۲۶٪)، تانزانیا

شامل گونه‌های یک‌ساله مانند *C. judaicum*، *C. bijugum* و *C. pinnatifidum* که نمی‌توان آن‌ها به راحتی با نخودهای زراعی از طریق روش‌های مرسوم تلاقی داد (Singh et al., 2021).

مجموعه جهانی ژرم پلاسسم نخود؛ شامل ۹۹۸۷۷ توده و ۱۴۷۶ نوع Cicer وحشی گزارش شده است که در ۱۲۰ بانک ژن پراکنده در ۶۴ کشور نگهداری می‌شوند (Raina et al., 2019). در کل سه بانک اصلی ژرم پلاسسم نخود عبارت‌اند از: موسسه تحقیقات بین‌المللی محصولات زراعی برای مناطق استوایی نیمه‌خشک (ICRISAT)^۱ با ۱۸۹۶۳ توده در هند، دفتر ملی منابع ژنتیکی گیاهی (NBPGR)^۲ در هند با ۱۵۹۸۶ توده و مرکز بین‌المللی تحقیقات کشاورزی در مناطق خشک (ICARDA)^۳ در لبنان با ۱۳۰۶۵ توده (Waqas et al., 2019). این تعداد زیاد توده‌ها، منبع بزرگی از آلل‌های مطلوب هستند که می‌توانند در برنامه‌های اصلاحی مربوط به عملکرد دانه و تحمل تنش غیر زیستی گنجانده شوند (Raina et al., 2019). در نخود، صدها رقم پر محصول متحمل به تنش‌های غیر زیستی، به‌طور عمده از طریق روش‌های اصلاحی مرسوم توسعه یافته‌اند (Chaturvedi et al., 2014). می‌توان به فهرستی منتشرشده از ژنوتیپ‌های نخود متحمل به خشکی، گرما، سرما، شوری و سایر تنش‌ها در کارهای قبلی (Jha et al., 2020; Rani et al., 2020) مراجعه کرد.

واویلوف، هلال حاصلخیز (در حال حاضر جنوب شرقی ترکیه و سوریه، غرب ایران و شرق عراق؛ شکل ۱) و منطقه مدیترانه را به عنوان مراکز اولیه انتشار نخود پیشنهاد کرده است (Vavilov, 1926). در حالی که مراکز ثانویه انتشار آن، آسیای جنوبی و ایتوبی معرفی شده‌اند (Van der Maesen, 1987). مطالعه جامعی بر اساس توالی یابی مجدد کل ژنوم، از ۴۲۹ لاین نمونه‌برداری شده از ۴۵ کشور، نشان داده است که مسیر مهاجرت نخود از منطقه مدیترانه/هلال حاصلخیز به جنوب آسیا (هند) و سپس به شرق آفریقا و آسیای مرکزی و به موازات اتفاق افتاده است. مهاجرت به آمریکا نیز از آسیای مرکزی یا شرق آفریقا به جای حوضه مدیترانه به تنهایی رخ داد

³ International Center for Agricultural Research in the Dry Areas

⁴ Kabuli

⁵ desi

¹ International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics

² National Bureau of Plant Genetic Resources

چشمگیری داشته‌اند. منطقه اصلی تولید و مصرف نخود، شبه‌قاره هند (هند، پاکستان، میانمار، بنگلادش و نپال) است که تقریباً ۷۰ درصد از تولید جهان را به خود اختصاص می‌دهد. علاوه بر این، ترکیه، استرالیا، اتیوپی، ایران، مکزیک، کانادا و آمریکا از دیگر کشورهایی هستند که تولید نخود بالایی دارند (شکل ۲ و ۳) (Arriagada et al., 2022).

(۲۲۲٪)، اتیوپی (۱۴۱٪)، ایالات متحده (۱۴۱٪)، میانمار (۱۰۶٪) و هند (۴۷٪) رخ داده است (Gaur et al., 2019). همچنین، برخی از این کشورها در عملکرد و بهره‌وری نخود مانند اتیوپی (۲ تن در هکتار)، کانادا (۱/۸ تن در هکتار)، مکزیک (۱/۷ تن در هکتار)، میانمار (۱/۵ تن در هکتار)، استرالیا (۱/۳ تن در هکتار) و ترکیه (۱/۲ تن در هکتار)، پیشرفت



شکل ۱- مبدأ نخود زراعی (*C. arietinum* L.) و انتشار بعدی آن در سراسر جهان (Croser et al., 2003). (○) مراکز اولیه انتشار بر اساس وایلیوف (Vavilov, 1926)، (●) مرکز ثانویه انتشار بر اساس وایلیوف (Vavilov, 1926)، (—) مسیرهای مهاجرت بر اساس مطالعات وارشنی و همکاران (Varshney et al., 2019b).

Figure 1- The origin of field pea (*C. arietinum* L.) and its subsequent distribution around the world (Croser et al., 2003), (○); primary centers of diffusion based on Vavilov (Vavilov, 1926), (●); secondary centers of diffusion based on Vavilov (Vavilov, 1926), (—); migration routes based on the studies of Varshani et al. (Varshney et al., 2019b).

زیر کشت نسبتاً بالا (۶۶۰ هزار هکتار)، عملکرد آن از میانگین جهانی بسیار پایین‌تر (متوسط عملکرد ۴۹۵ کیلوگرم در هکتار) است (FAO, 2023).

تنش، با برهم زدن تعادل بین تولید و حذف گونه‌های فعال اکسیژن (Reactive Oxygen Species (ROS)) که متابولیسم طبیعی گیاه نخود را از طریق آسیب غشا، پراکسیداسیون لیپیدی و دنا توره شدن پروتئین‌ها تغییر می‌دهد، هموستاز ردوکس را مختل می‌کند. برای کاهش این ROS، گیاهان آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی خود مانند سوپر اکسید دیسموتاز^۱ (SOD)، کاتالاز^۲ (CAT)، گواپاکول پراکسیداز^۳ (GPOX)،

نخود، با سطح زیر کشت جهانی ۱۴/۸۴ میلیون هکتار، تولید ۱۵/۰۸ میلیون تن و میانگین عملکرد ۱/۰۱ تن در هکتار در سال ۲۰۲۰، دومین محصول مهم حبوبات در سراسر جهان (در ۵۹ کشور تولیدکننده نخود) گزارش شده است (Roorkiwal et al., 2020). نخود در شرایط دیم (با وجود تنش‌های زیستی و غیر زیستی) با میانگین عملکرد حدود یک تن در هکتار، بسیار کمتر از پتانسیل آن (۶ تن در هکتار در شرایط بهینه) تولید می‌شود. اثرات منفی و ترکیبی خشکی، گرما، سرما و شوری بر بهره‌وری گونه‌های نخود تأثیر منفی می‌گذارد (Arriagada et al., 2022). در ایران نیز به‌رغم سطح

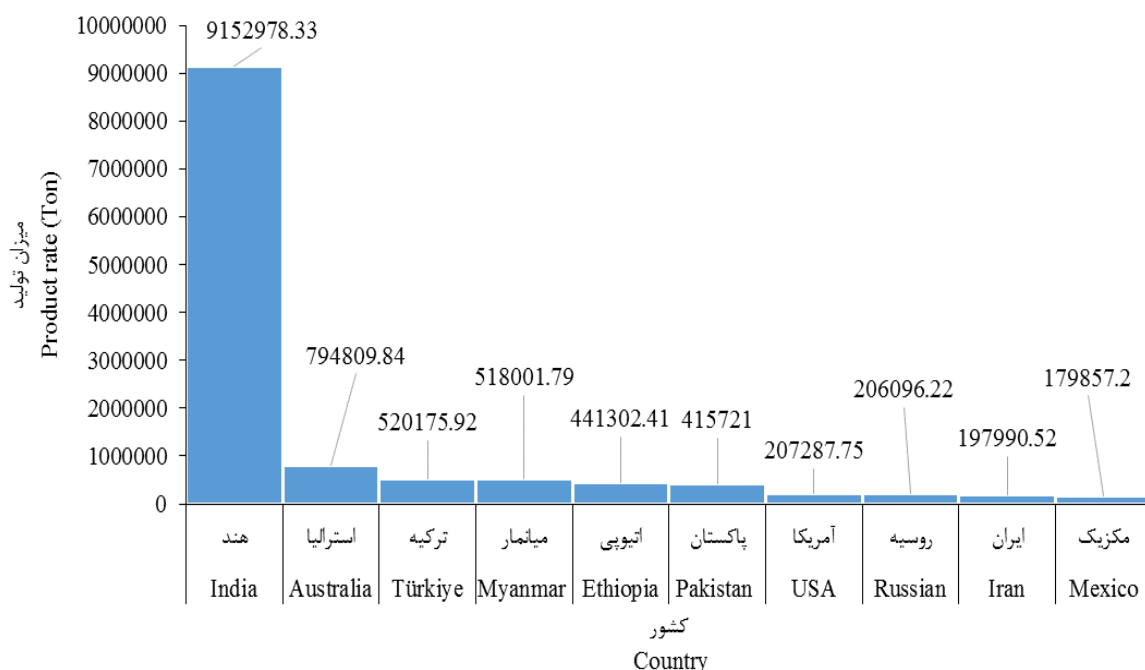
³ Guaiacol Peroxidase (GPOX)

¹ Superoxide Dismutase (SOD)

² Catalase (CAT)

ردوکتاز، MDHAR و دهیدروآسکوربات ردوکتاز؛ DHAR، آنتی اکسیدان‌ها (GSH و آسکوربات) و آمینو اسیدهای پاسخگو به تنش (سیستئین و پرولین) را افزایش داده است (Kumar et al., 2021). در تحقیقی، پرایمینگ بذر اسید سالیسیلیک (SA) و قارچ‌های میکوریزی آربوسکولار (AM) با حفظ تعادل ردوکس، تحمل تنش را در نخود ایجاد کرده است (Bharti and Garg, 2019). هر چند، مکانیسم‌های اساسی پشت پاسخ‌های دفاعی با واسطه SA تحت تنش غیرزیستی، به‌ویژه در نخود، نامشخص است (Kaur et al., 2022). با این حال، پیش خیساندن (پرایمینگ) در SA باعث حفظ زیست‌توده، کارایی فتوسنتزی، توقف پیری گره و کاهش تنش اکسیداتیو از طریق مهار ROS شده و در نتیجه بهره‌وری را به شیوه‌ای وابسته به ژنوتیپ افزایش داده است. در کل، استفاده از پرایمینگ بذر با SA به‌عنوان یک رویکرد سازگار با محیط‌زیست برای بهبود تحمل به تنش غیرزیستی و تولید پایدار ژنوتیپ‌های نخود تأکید شده است (Kaur et al., 2022).

آنزیم‌های چرخه آسکوربات-گلوتاتیون^۱ (ASA-GSH)، آسکوربات پراکسیداز^۲ (APOX)، مونودوکسیل آسکوربات^۳ (MDHAR)، دهیدروآسکوربات ردوکتاز^۴ (DHAR) و گلوتاتیون ردوکتاز^۵ (GR) را تولید می‌کنند (Bharti and Garg, 2019). گلوتاردوکسین‌ها (Grxs)، اکسیدوردوکتازهایی با واسطه گلوتاتیون (GSH) کوتاه و غنی از سیستئین هستند. در تحقیقی (Kumar et al., 2021)، یک ژن گلوتاردوکسین [LOC101493651 (CaGrx)] نخود (*C. arietinum* L) بر اساس آزمایش‌های غربالگری با دو رقم متضاد نخود، PUSA-362 (محمل به خشکی) و ICC-1882 (حساس به خشکی) انتخاب شده است. در شرایط تنش خشکی، رقم محمل، بیان ژن CaGrx بالاتری را در مقایسه با رقم حساس نشان داده است. بیان بیش‌ازحد CaGrx باعث افزایش فعالیت گلوتاردوکسین شده که آنزیم‌های آنتی اکسیدانی (گلوتاتیون ردوکتاز، GR، گلوتاتیون پراکسیداز، GPX، کاتالاز، CAT، آسکوربات پراکسیداز، APX، گلوتاتیون-S-ترانسفراز، GST، مونوکسیداز، سوپراکسیداز، GR، گلوتاتیون پراکسیداز، کاتالاز،



شکل ۲- میانگین تولید نخود (تن) در طول سال‌های ۲۰۱۰ تا ۲۰۲۱ در کشورهای برتر تولیدکننده نخود (FAOSTAT, 2023)

Figure 2- Average chickpea production (tons) during the years 2010 to 2021 in the top chickpea producing countries (FAOSTAT, 2023)

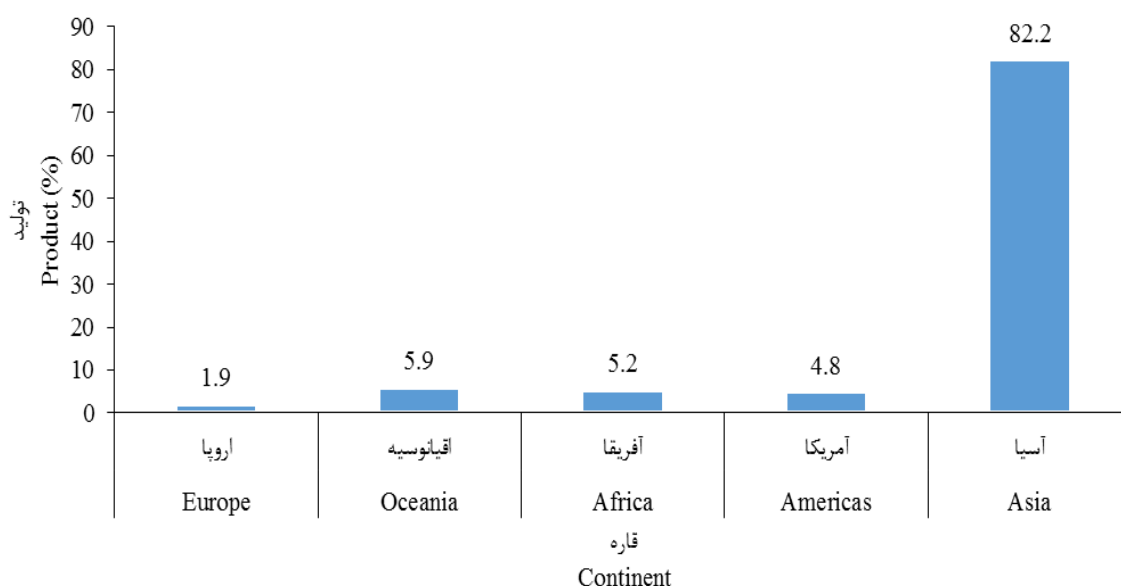
⁴ Dehydroascorbate Reductase (DHAR)

⁵ Glutamine Reductase (GR)

¹ Ascorbate–Glutathione (ASA-GSH)

² Ascorbate Peroxidase (APOX)

³ Monodehydroascorbate Reductase (MDHAR)



شکل ۳- میانگین تولید نخود در طول سال‌های ۲۰۱۰ تا ۲۰۲۱ در قاره‌های مختلف (FAOSTAT, 2023)

Figure 3- Average chickpea production during the years 2010 to 2021 in different continents (FAOSTAT, 2023)

سنگین و pH نامطلوب خاک و غیره) و یا زنده (بیمارگرها، آفات و علف‌ها) باشند (Raza et al., 2023; Soln and Koce, 2022). کشاورزی پایدار مدیریت و بهره‌برداری از تنوع زیستی، بهره‌وری و بازسازی اکوسیستم کشاورزی است به‌طوری‌که ظرفیت، قدرت و توانایی عملکرد آن به‌گونه‌ای حفظ شود که در شرایط فعلی و آتی در سطح زیست‌محیطی، اقتصادی و اجتماعی در سطح محلی و جهانی به اکوسیستم و به دیگران آسیب وارد نشود. ازجمله چالش‌هایی که در این راستا در سال‌های اخیر ایجاد شده، عبارت‌اند از: الف) رشد سریع جمعیت انسانی، ب) تغییر آب‌وهوای جهانی، ج) افزایش هزینه‌های غیرقابل احیاء منابع محیط‌زیست، و د) جهانی‌سازی. بنابراین مهم است که برای افزایش عملکرد و بهبود کیفیت محصول، روش‌های جایگزینی بکار گرفته شوند که ضمن کنترل تنش‌های زنده و غیرزنده آسیبی به محیط‌زیست وارد نشود (Abbass et al., 2022; Wang et al., 2022).

تنش‌های محیطی و رشد نخود

گرم شدن کره زمین و تغییرات آب و هوایی به دلیل وابستگی شدید انسان به منابع طبیعی بوده که این وابستگی، بر بهره‌وری محصولات کشاورزی تأثیر می‌گذارد و حتی ممکن است زمین‌های قابل کشت را تخریب کند و نهایت این امر،

بهره‌وری نخود در طول سال‌های مختلف (از سال ۱۹۶۱ به بعد) به‌طور پیوسته افزایش یافته است، اما حساسیت آن به تنش‌های زیستی و غیر زیستی نیز افزایش یافته است که احتمالاً به دلیل استفاده تکراری و محدود از ژرم‌پلاسماها و والدین اهداکننده باشد (Upadhyaya et al., 2017). تنش‌های خشکی و گرمایی می‌توانند عملکرد نخود را تا ۷۰ درصد کاهش دهند (Varshney et al., 2014). نخود، همچنین به تنش‌های زیستی (مانند پوسیدگی ریشه، پوسیدگی طوقه، پژمردگی فوزاریوم، سوختگی آسکوشیتا، کپک خاکستری بوتریتیس، Helicoverpa و علف‌های هرز فصلی) حساس است (Li et al., 2015). در کل چالش‌های ناشی از تنش‌های مختلف زیستی و غیر زیستی باید به‌منظور افزایش بهره‌وری نخود مورد توجه قرار گیرد.

تنش

تنش به هرگونه تغییر فیزیکی و شیمیایی گفته می‌شود که به‌وسیله عوامل برهم زننده تعادل ایجاد می‌شود تا بین عملکرد بالقوه و واقعی تفاوت محسوسی مشاهده شود. عواملی که در کاهش عملکرد سهیم هستند به نام عوامل تنش‌ی خوانده می‌شوند. ماهیت این عوامل می‌تواند غیرزنده (خشکی، شوری، دمای بالا، سرما، یخ‌زدگی، کمبود مواد مغذی، آلودگی فلزات

پروتئین در بافت‌های مختلف گیاهی تحت شرایط تنش مورد استفاده قرار گرفته‌اند. پروتئین‌ها، محصول عملکردی یک ژن هستند و مطالعه در سطح پروتئین برای درک مکانیسم و یافتن پروتئین و ژن مناسب برای بهبود بیشتر محصول مفید است (Keerthi Sree et al., 2023).

در حالت کلی، گیاهان در شرایط مزرعه با ترکیبی از تنش‌های غیر زیستی مختلف مواجه می‌شوند که برای رشد و تولید گیاه مضر است. وقوع هم‌زمان تنش‌های سرما و خشکی در گیاهان به دلیل تغییرات شدید و سریع آب و هوای جهانی، می‌تواند واکنش‌های مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و مولکولی را تغییر دهد. این دو تنش به دلیل آسیب‌های فیزیکی، اختلالات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی و تغییرات مولکولی بر رشد و عملکرد گیاه تأثیر منفی می‌گذارند. به‌طور کلی وقوع هم‌زمان سرما و خشکی، شرایط را برای تولید محصول وخیم‌تر می‌نماید. گیاهان به رویکردهای حفاظتی فیزیولوژیکی و مولکولی متداول و متفاوتی برای تحمل به تنش‌های سرما و خشکی روی می‌آورند. با این وجود، واکنش‌های گیاه به ترکیبی از تنش‌های سرما و خشکی نسبت به هر یک از آن‌ها به تنهایی متفاوت است (Hussain et al., 2018).

بسیاری از محققان تنش را حاصل شرایطی در نظر می‌گیرند که برای رشد گیاه از شرایط مطلوب به‌طور قابل توجهی فاصله دارد و این تغییرات، واکنش‌هایی را در فعالیت‌های زیستی آن ایجاد می‌کند که در شرایط مناسب محیط، برگشت‌پذیر هستند ولی ممکن است بعداً برگشت‌ناپذیر شوند. شرایط تنش‌زای طولانی‌مدت، بازیابی و قابلیت زیست گیاه را کاهش می‌دهد (Raza et al., 2023; Wijerathna-Yapa and Hiti- 2023). تنش‌های محیطی مهم‌ترین عوامل در کاهش عملکرد گیاهان زراعی به شمار می‌آیند و معمولاً باعث می‌شوند متوسط عملکرد گیاهان زراعی فقط ۲۰-۱۰ درصد عملکرد پتانسیل آن‌ها باشد (Basra, 1997). تنش‌های غیرزنده نظیر تنش شوری، تولید و تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) را القاء می‌کنند که در غلظت‌های بالا برای سلول زیان‌آور هستند. تولید این ترکیبات باعث پراکسیداسیون چربی‌ها، غیرفعال شدن آنزیم‌ها، خسارت به اسیدهای نوکلئیک و تخریب غشاهای سلول می‌شود. نتایج حاصل از پراکسیداسیون لیپید شامل از دست دادن اسیدهای چرب غیراشباع، کاهش

چالش بزرگی برای انسان ایجاد می‌کند (Gaur et al., 2013). تنش‌های محیطی مانند خشکی، دمای بالا، سرما، شوری، قلیایی‌ات، اشعه ماوراءبنفش و عوامل بیماری‌زای گیاهان، باعث ایجاد اثرات جدی مختلف، بر روی گیاهان می‌شود و این تنش‌ها عامل اصلی تلفات محصول در سراسر جهان به میزان بیش از ۵۰ درصد می‌باشند (Bulgari et al., 2019). در بسیاری از مناطق، تنش خشکی یا کمبود آب مانع زیست محیطی قلیل توجهی برای عملکرد بسیاری از محصولات غذایی مهم اقتصادی است (Gupta et al., 2020). میزان تأثیر واقعی تنش خشکی نامشخص است زیرا به عوامل متعددی از جمله میزان بارندگی و میزان تبخیر بستگی دارد (Keerthi Sree et al., 2023). کمبود آب در گیاهان، با ایجاد اختلال در روابط آبی، رشد منظم گیاهان را مختل کرده و بر میزان مصرف آب گیاهان تأثیر می‌گذارد. عوامل محدودکننده آب، منجر به اختلال در طول رشد سلول می‌شوند که عمدتاً به دلیل جریان ضعیف آب از آوند چوبی به سلول‌های مجاور است (Fahad et al., 2017). شرایط کمبود آب با جلوگیری از رشد کمی و کیفی، الگوی رشد گیاه را تغییر می‌دهد (Keerthi Sree et al., 2023).

خشکی بر تمام مراحل رشد و نمو گیاه از مرحله جوانه‌زنی تا مراحل انتهایی آن تأثیر منفی داشته و در نهایت در عملکرد و کیفیت دانه با از دست دادن ۴۰ تا ۵۰ درصد در بهره‌وری محصول آشکار می‌شود. تخمین زده می‌شود که ۳۳ درصد از تولید نخود در جهان در نتیجه تنش خشکی از بین می‌رود (Varshney et al., 2009b). اثرات منفی این تنش بر رشد نخود توسط برخی محققان با پارامترهای مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی آشکار شده است (Rashid et al., 2021). گیاه نخود با برنامه‌ریزی مجدد پروتئین‌های خود، به تنش واکنش نشان می‌دهد تا از وضعیت پایدار فرآیندهای متابولیکی حیاتی اطمینان حاصل کنند. علی‌رغم توانایی گیاه نخود جهت رشد در شرایط تنش، نیاز به افزایش ویژگی‌های تحمل به خشکی نخود برای افزایش کارایی گیاه در کم‌آبی وجود دارد. اقداماتی که در مولکول‌های عملکردی مهم، مانند پروتئین‌ها انجام می‌شود باید به‌منظور جمع‌آوری اطلاعات بیشتر برای درک مکانیسم‌های مولکولی تحمل به تنش کم‌آبی باشد. در سال‌های اخیر، روش‌های مختلف مولکولی، به‌عنوان ابزاری قوی برای بررسی تغییرات تجمع

سیالیت و پتانسیل غشاء لیپیدی، تغییر در نفوذپذیری غشاء سلولی، تأثیر بر روی آنزیم‌های غشایی و رهاسازی مواد داخل سلول می‌باشد (Li et al., 2019; de Mendoza and Pilon, 2020).

پیامدهای تنش

تنش امری ناگزیر یا نوسان‌های شدید غیرقابل پیش‌بینی تحمیل شده بر روی الگوهای سوخت و سازی منظم است که سبب خسارت به محصول در اثر تنش یا ناهنجاری فیزیولوژیکی می‌شود. اصولاً تنش‌ها، عواملی هستند که به‌نوعی روند زندگی و زیستی گیاهان را دچار اختلال می‌کنند (Shao et al., 2022; Zhu et al., 2023).

سازوکارهای دفاعی نخود در برابر تنش

بر خلاف سایر موجودات زنده که می‌توانند از طریق حرکت از شرایط تنش‌زا اجتناب کنند و از خود محافظت کنند، گیاهان مکانیسم‌های تحمل یا سازگاری متفاوتی را ایجاد کرده‌اند که به آن‌ها اجازه می‌دهد در برابر عوامل تنش‌زا از خود دفاع کنند و از رشد و نمو آن‌ها حمایت کنند (Giordano et al., 2021). پاسخ‌های گیاه به تنش‌های غیر زیستی بر اساس گونه گیاهی متفاوت و ممکن است باعث تغییرات برگشت‌پذیر یا غیرقابل برگشت در فیزیولوژی و متابولیسم گیاه شود (Bhattacharyya et al., 2020). این پاسخ‌ها، همچنین می‌تواند به مرحله فنولوژیکی، شدت و مدت تنش و همچنین بافت یا اندام درگیر در مکانیسم پاسخ یا تحت تنش، وابسته باشد (Seymen, 2021).

پاسخ‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی محصولات زراعی به خشکی، درجه حرارت بالا و شوری ممکن است مسیرهای مشترک مقاومت در برابر تنش/تحمل را داشته باشند و علائم مشابهی را نشان دهند (Forni et al., 2017). تنش اسمزی می‌تواند پیامد/واکنش رایج شوری، خشکی و تنش دمای بالا باشد (Forni et al., 2017). مطالعات فیزیولوژیکی و مولکولی گیاه مدل و سایر گیاهان زراعی، پاسخ‌های مشابهی را در گیاهان تحت شرایط گرما، خشکی و تنش شوری مانند: کم‌آبی سلولی، عدم تعادل اسمزی، مهار فعالیت فتوسنتز و تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) نشان می‌دهد (Forni et al., 2017; Forni et al., 2017).

(Pushpavalli et al., 2020). از سوی دیگر، تعدادی از مطالعات علمی تفاوت‌هایی، بین سه تنش غیر زیستی یاد شده، را برجسته کردند که در آن تنش نمک و گرما می‌تواند بر متابولیسم و فیزیولوژی تأثیر بگذارد و در نتیجه منجر به از دست دادن یکپارچگی غشاء و بسته شدن روزنه شود، درحالی‌که تنش نمک می‌تواند تجمع را افزایش دهد. سدیم و کلر، منجر به کاهش رشد و کاهش عملکرد محصول می‌شود (Forni et al., 2017; Pushpavalli et al., 2020).

برای غلبه بر تنش خشکی، گیاهان سه مکانیسم پاسخ به خشکی را توسعه داده‌اند: اجتناب از خشکی، تحمل به خشکی و فرار از خشکی (Carraro and Di Iorio, 2022). اجتناب از خشکی که عمدتاً در شرایط خشک‌سالی ملایم یا متوسط رخ می‌دهد، شامل واکنش‌های مختلف مربوط به حفظ سطح آب برای رشد پایه است. این پاسخ‌ها شامل بسته شدن روزنه، چرخاندن برگ، تجمع متابولیت‌های قابل نگهداری در آب، افزایش رشد ریشه و افزایش ظرفیت ذخیره آب است. از سوی دیگر، تحمل به خشکی توانایی گیاهان را برای حفظ سطح مشخصی از فعالیت فیزیولوژیکی تحت شرایط خشکی شدید با کاهش خسارات اکسیداتیو و اسمزی ناشی از خشکی توصیف می‌کند. در نهایت، فرار از خشکی یک استراتژی است که در آن گیاهان چرخه زندگی خود را قبل از شروع تنش خشکی کامل می‌کنند. بر اساس خروجی فیزیولوژیکی، تمایز آوند چوبی ناشی از خشکی و افزایش محتوای لیگنین را می‌توان به‌عنوان مکانیسم‌های اجتناب از خشکی یا تحمل طبقه‌بندی کرد. گیاهان همچنین می‌توانند از بیش از یکی از این مکانیسم‌ها برای غلبه بر تنش خشکی بسته به مرحله رشد خود و شدت خشکی استفاده کنند.

به لطف پیشرفت‌های علوم اومیکس (ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس) و استفاده از آرایه‌دوپسیس به‌عنوان یک گیاه مدل (Razzaq et al., 2019)، برخی مکانیسم‌های دفاع از تنش، امکان شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل را در هر گونه ممکن ساخته‌اند. علاوه بر این، نشانگرهای مولکولی و مهندسی ژنتیک، ردیابی ژن‌های دخیل در پاسخ‌های گیاه به عوامل تنش‌زا را ممکن کرده‌اند (Raza et al., 2019). برای همه تنش‌های غیر زیستی، مکانیسم درک تنش در گیاه، شامل، گیرنده‌های خاصی است که به سیگنال‌های برون سلولی

از ریشه‌ها با لیگنیکاسیون، نیز ثابت شده است که بخشی جدایی‌ناپذیر از توسعه تحمل به تنش توسط SA است. ژنوتیپ نخود همراه با سویه ریزوبی میزان گره‌زایی را تعیین می‌کند، بنابراین فعل‌وانفعالات نخود و ریزوبیا باید در شرایط تنش ارزیابی شود و مطلوب‌ترین ترکیب انتخاب شود (Kaur et al., 2022).

ROS به‌طور مداوم در سطوح پایه تحت شرایط مساعد تولید می‌شود و به دلیل عملکرد مکانیسم‌های آنتی‌اکسیدانی مختلف موجود در نخود نمی‌تواند باعث آسیب شود. از طرفی، کاروتنوئیدها نقش مهمی در فتوسنتز دارند و همچنین در مکانیسم‌های دفاعی در هنگام تنش اکسیداتیو شرکت می‌کنند. مکانیسم CaGrx ⁶ در پاسخ‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی در برابر تنش خشکی و شوری در نخود به‌خوبی شناخته نشده است، اما بر اساس تحقیقات قبلی، فرضیه‌ای برای عملکردهای احتمالی CaGrx مطرح شده و به‌عنوان یک مکانیسم محافظتی ممکن، CaGrx تولید بیش‌ازحد ROS را محدود می‌کند، در سیگنال‌دهی ردوکس شرکت می‌کند و سیستم‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی مستقیم یا غیرمستقیم را تقویت می‌کند (Kumar et al., 2021). با این وجود، ROS همچنین می‌تواند به‌عنوان مولکول‌های سیگنال در غلظت کم عمل کند و مکانیسم‌های تحمل در گیاه نخود را واسطه کند. واکنش نخود به تنش‌های غیرزنده چندوجهی است و زمانی که گیاه نخود تنش را تجربه می‌کند، تولید بیش‌ازحد ROS در شرایط تنش، گیاه نخود آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی خود مانند SOD، CAT، پراکسیداز⁷ (POX) و غیره را تسریع می‌کند. بنابراین، تجمع این مواد محافظت‌کننده اسمزی یک مکانیسم دفاعی مهم در گیاه نخود است که می‌تواند در تنظیم متابولیسم طبیعی سلولی کمک کند (Kaur et al., 2022).

قرار گرفتن در معرض تنش، باعث تجمع اسمزی‌های سازگار، مانند قندهای محلول کل⁸ (TSS) و پرولین در اندام‌های مختلف هر دو ژنوتیپ نخود شده است. تجمع

خاص (مانند اینوزیتول فسفات، قندها، گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)، یون‌های کلسیم (Ca^{2+})، نوکلئوتیدهای حلقوی (cAMP و cGMP¹) و اکسید نیتریک² (NO) متصل می‌شوند و از طریق انتقال این سیگنال‌ها به سایر سلول‌ها، نیز پاسخ به تنش فراگیرتر خواهد شد (Novaković et al., 2018). پس از انتقال، سیگنال‌ها مسیرهای خاصی را فعال می‌کنند که بیشتر پاسخ‌های گیاه را تعیین می‌کند (Newton et al., 2016). علاوه بر این، پروتئین کینازها، فسفاتازها، پروتئین کینازهای فعال شده با میتوز³ (MAPKs) و پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم⁴ (CDPKs)، اغلب در این مسیرها دخیل هستند (Rayapuram et al., 2018) ضمناً عامل‌های رونویسی، ژن‌های خاص تنش را فسفریله یا دفسفریله می‌کنند، بنابراین یا فعال می‌شوند و یا رونویسی آن‌ها مهار می‌گردد (Zandalinas et al., 2018). برخی از عوامل رونویسی برای محصولات مختلف شناسایی شده است. به‌عنوان مثال، برای گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum*) bZIP یک فاکتور رونویسی است که ژن *SlbZIP1* را در مسیری که باعث تحمل گیاه به تنش شوری و خشکی می‌شود، فعال می‌کند (Zhu et al., 2018).

اگرچه، برخی ادبیات در مورد تأثیر تیمارهای SA/AM در مبارزه با تنش اکسیداتیو در نخود موجود است، اما تا به امروز هیچ تحقیقی در مورد تأثیرات نسبی و ترکیبی تلقیح SA و AM در حبوبات ذکر نشده است. از این‌رو، آشکار کردن نقش سیگنال مولکول SA در ترکیب با تلقیح AM یک گام حیاتی است که ممکن است مکانیسم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی را تقویت کند و تحمل تنش‌های غیرزنده را در نخود ایجاد کند. تیمارهای ترکیبی تلقیح SA و AM مکمل عملکردی را از طریق توانایی‌های تجمعی خود برای تعدیل مکانیسم‌های دفاعی مختلف تحت تنش غیرزنده فراهم کرده‌اند (Bharti and Garg, 2019). فعال‌سازی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کلیدی توسط SA نقش مهمی در بهبود تنش اکسیداتیو ناشی از تنش در گیاهان نخود داشته است. به‌موازات آن، مدیریت اثرات تنش، به‌ویژه در ریشه‌ها با تجمع قندها و پرولین یا افزایش محافظت

⁶ Chickpea glutaredoxin (CaGrx)

⁷ peroxidase (POX)

⁸ total soluble solid (TSS)

¹ cyclic AMP (cAMP)

² cyclic GMP (cGMP)

³ Nitric oxide (NO)

⁴ Mitogen-activated protein kinases (MAPKs)

⁵ calcium-dependent protein kinases (CDPKs)

درجه سانتی‌گراد بالاتر از دمای بهینه رشد (۳۰ درجه سانتی‌گراد) تخمین زده شده است (Upadhyaya *et al.*, 2011).

تنش خشکی

سناریوی تغییرات آب و هوایی، مانند افزایش دما و کاهش بارندگی، شرایط خشکی را افزایش داده است (Trenberth *et al.*, 2014). خشکی، عامل ۸۳ درصد از کل ضررهای اقتصادی کشاورزی است که حدود ۲۹ میلیارد دلار هزینه دارد (Gupta *et al.*, 2020). گزارش شده است که تا پایان قرن بیست و یکم، محصولات متعددی مانند برنج (۱۸/۱ تا ۱۹/۴ درصد)، ذرت (۳/۶ تا ۵/۳ درصد)، گندم (۹ تا ۱۲ درصد) و سویا (۱۵/۱ تا ۱۶/۱ درصد) با خطر کاهش عملکرد، مواجه خواهند شد (Leng and Hall, 2019). تنش خشکی یا کمبود آب یک محدودیت عمده محیطی برای بهره‌وری کشاورزی بسیاری از محصولات غذایی مهم اقتصادی در چندین منطقه است (Farooq *et al.*, 2017).

خشکی، به عوامل متعددی از جمله فراوانی بارندگی، سطح تبخیر و قابلیت حفظ رطوبت خاک بستگی دارد (Bodner *et al.*, 2015) و تغییرات فیزیولوژیکی و مولکولی از جمله از دست دادن فشار تورژسانس، کاهش فتوسنتز، تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)، آسیب اسید نوکلئیک و تغییرات در بیان ژن/پروتئین، در گیاهان ایجاد می‌کند (Tiwari *et al.*, 2016). گیاهان برای محافظت از خود در برابر چنین شرایط نامطلوبی، تغییراتی در مورفولوژی، فیزیولوژی و متابولیسم خود ایجاد کرده‌اند که فرآیند پیچیده‌ای، شامل تجمع املاح سازگار، افزایش غلظت آنتی‌اکسیدان‌ها، تولید پروتئین‌های تنشی، فعال‌سازی/غیرفعال‌سازی رونویسی ژن‌های خاص می‌باشد (Hussain *et al.*, 2018).

نخود، عمدتاً در نواحی خشک و نیمه‌خشک کشت می‌شود و به دلیل معماری ریشه‌اش می‌تواند تنش خشکی را تا حدی تحمل کند، درحالی‌که عملکرد کل به دلیل تنش خشکی متوسط تا شدید ۴۰ تا ۵۰ درصد کاهش می‌یابد (Sinha *et al.*, 2016). به دلیل تماس مستقیم ریشه‌ها با ذرات خاک، آن‌ها به‌عنوان اولین مبدل سیگنال تنش خشکی عمل می‌کنند (Agrawal *et al.*, 2016). ریشه در شرایط رشد طبیعی، آب و

اسمولیت‌ها در شرایط بدون تنش و همچنین شرایط تنش، به‌طور قابل توجهی در مهار ROS، تنظیم اسمزی، تثبیت غشاء و چندین عملکرد حیاتی دیگر در گیاهان نخود تحت تنش‌های غیر زنده ایفا می‌کند. تحمل به تنش یک مکانیسم پیچیده به دلیل پاسخ‌های متفاوت در سطوح فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه است (Kaur *et al.*, 2022).

تأثیر تنش‌های غیرزنده

نخود عمدتاً در محیط‌های خشک و نیمه‌خشک در اراضی حاشیه‌ای و با کیفیت کشاورزی ضعیف کشت می‌شود. در این مناطق، تنش‌های غیر زیستی، مانند دماهای شدید و خشکی در مراحل مختلف رشد در طول فصل تولید، از عوامل محیطی نامطلوب عمده‌ای هستند که تولید آن را محدود می‌کنند. در واقع، خشکی و دمای شدید به ترتیب تا ۵۰٪ و ۲۰٪ از کاهش عملکرد نخود را در جهان تشکیل می‌دهند. تحت این سناریو، شناسایی و/یا توسعه ژنوتیپ‌های نخود با تولید بالا توسط اصلاح‌کنندگان - از طریق ترکیبی از رویکردهای اصلاحی - بسیار ضروری است. این ارقام جدید نخود، باید نسبت به تغییرات آب و هوایی انعطاف‌پذیر، دارای تنوع ژنتیکی، کارآمد و به‌طور گسترده‌ای سازگار با طیف وسیعی از محیط‌ها، برای حفظ امنیت غذایی در آینده نزدیک و میان‌مدت باشند (Arriagada *et al.*, 2022).

خشکی و شوری جزو تنش‌های مهم غیر زیستی هستند که بیشترین کاهش تولید سالانه محصولات را موجب می‌شوند. نخود نیز به‌عنوان یکی از محصولات مهم زراعی، اغلب از خشکی آخر فصل رنج می‌برد که این عامل سبب تأخیر گلدهی می‌شود و تخمین زده شده است که عملکرد آن تا ۵۰٪ کاهش می‌دهد (جدول ۱) (Sachdeva *et al.*, 2018).

میانگین دمای کره زمین تقریباً ۱۴ درجه سانتی‌گراد است و طبق گزارش‌های به‌دست‌آمده، در مورد تغییرات آب و هوایی، میانگین دمای جهانی در طول قرن آینده بین ۱/۸ تا ۴ درجه افزایش خواهد یافت (IPCC, 2013). این افزایش دما، باعث تغییر فصول می‌شود که به‌طور قابل توجهی، بر تولید نخود تأثیر می‌گذارد. به‌عنوان مثال، دماهای بهینه برای رشد نخود بین ۱۰ درجه سانتی‌گراد و ۳۰ درجه سانتی‌گراد است (Gaur *et al.*, 2014)، و کاهش عملکرد بین ۱۰ تا ۱۵ درصد برای هر یک

مواد مغذی را از خاک مهار کرده و به کل گیاه می‌رساند و نقش اساسی در حفظ هموستازی دارد. اما در شرایط خشکی، این هموستازی تغییر کرده و منجر به اصلاح ساختاری و عملکردی می‌شود (Ghosh and Xu, 2014). علاوه بر این، تجزیه و تحلیل ترانسکریپتومیک و نقشه برداری مکان‌های کنترل‌کننده صفات کمی^۱ (QTL) نشان داده است که صفات مرتبط با ریشه در تحمل به خشکی نقش بسزایی دارند (Sahebi et al., 2018). چندین مطالعه بر روی بیان افتراقی ژن‌ها، برای ریشه و شاخساره نخود، تحت تنش خشکی انجام شده است (Garg et

al., 2016; Mahdavi Mashaki et al., 2018). برای درک مکانیسم تحمل به خشکی، پیوند تحقیقات پروتئومی با ژنومی می‌تواند اطلاعات ارزشمندتری ارائه دهد. در سال‌های اخیر، روش‌های مختلف ژنومیکس و پروتئومیکس به‌عنوان، تکنیک‌هایی قوی برای مطالعه تغییرات در تجمع پروتئین در بافت‌های مختلف گیاهی تحت شرایط تنش مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Barua et al., 2019; Li et al., 2019; Vessal et al., 2020).

جدول ۱- پاسخ نخود (*C. arietinum* L.) به تنش‌های غیرزیستی و انعطاف‌پذیری آن در برابر شرایط آب و هوایی متغیر

Table 1- The response of chickpea (*C. arietinum* L.) to abiotic stresses and its flexibility to changing weather conditions

تنش‌های غیر زنده	تاثیر بر نخود	انعطاف پذیری و سازگاری	استراتژی‌های اصلاحی
Abiotic stress	Impact on chickpea	Flexibility and adaptation	Breeding strategies
خشکی Drought	بازده را ۴۰ تا ۴۵ درصد کاهش می‌دهد Reduces yields by 40-45%	شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل و اصلاح برای تحمل به خشکی Tolerant genotypes identified; breeding for drought tolerance	تنوع ژنتیکی، انتخاب ژنومی، نشانگرهای مولکولی و ابزارهای بیوتکنولوژیکی Genetic variability, genomic selection, molecular markers, and biotechnological tools
گرمای Heat	دمای بالا در مراحل تولید مثل و پر شدن غلاف باعث کاهش قابل توجه محصول می شود High temperatures during reproductive and pod filling stages cause significant yield losses	شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل و اصلاح برای تحمل به گرما Tolerant genotypes identified; breeding for heat tolerance	تنوع ژنتیکی، انتخاب ژنومی، نشانگرهای مولکولی و ابزارهای بیوتکنولوژیکی Genetic variability, genomic selection, molecular markers, and biotechnological tools
سرما Cold	دمای پایین در مرحله تولید مثل باعث از بین رفتن قابل توجه گل‌ها و غلاف‌ها می‌شود Low temperatures during reproductive stage cause substantial loss of flowers and pods	شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل و اصلاح برای تحمل به سرما Tolerant genotypes identified; breeding for cold tolerance	تنوع ژنتیکی، انتخاب ژنومی، نشانگرهای مولکولی و ابزارهای بیوتکنولوژیکی Genetic variability, genomic selection, molecular markers, and biotechnological tools
کمبود نور Low Light	پارتیشن بندی زیست توده را مختل می‌کند و بر رشد ریشه و ساقه تأثیر می‌گذارد Disrupts biomass partitioning, affecting root and shoot development	شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل و اصلاح برای تحمل به کمبود نور Tolerant genotypes identified; breeding for low light tolerance	تنوع ژنتیکی، انعطاف پذیری فنولوژیکی و پرورش برای تحمل به خشکی Genetic diversity, phenological plasticity, and breeding for drought tolerance
ترکیبی از استرهای مختلف Combination of Stresses	ارقام نخود باید توسعه یابند که بتوانند محیط های تنش متعدد را تحمل کنند Chickpea cultivars need to be developed that can tolerate multiple stress environments	اصلاح برای تحمل به استرهای مختلف Breeding for multiple stress tolerance	تنوع ژنتیکی، انتخاب ژنومی، نشانگرهای مولکولی و ابزارهای بیوتکنولوژیکی Genetic variability, genomic selection, molecular markers, and biotechnological tools

کمبود آب یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی محدودکننده تولید در محصولات زراعی است. این کمبود در بسیاری از اشکال مانند خشکی، شوری و درجه حرارت شدید معمول است که وضعیت آب را تغییر می‌دهند (Romo et al., 2001). تنش

آبی ممکن است توسعه محصول را به تأخیر بی‌اندازد یا تحریک کند، اما به نظر می‌رسد سطح متوسط تنش آبی تأثیر مستقیمی بر توسعه ندارد. لازم به ذکر است، دوره نوری بحرانی در نخود باید بیشتر از ۱۵ ساعت باشد. سرعت رشد به سمت گلدهی

¹ Quantitative trait locus (QTL)

به‌عنوان تابعی از میانگین دما و دوره نوری توصیف شده است، اگرچه گزارش شده است که محیط‌هایی با حداکثر دمای روزانه ۳۸ درجه سانتی‌گراد منجر به تأخیر قابل‌توجهی در گلدهی می‌شوند. در کل، رشد خطی نخود به سمت گلدهی در محدوده دمایی ۱۱ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد و محدوده دوره نوری بین ۱۱ تا ۱۶ ساعت روشنایی در روز می‌باشد (Soltani *et al.*, 2006). نخود، در مرحله زایشی خود به تنش آبی حساس است و در شرایط تنش آبی، گل‌ها و غلاف‌ها را سقط می‌کند و در نتیجه پتانسیل عملکرد را کاهش می‌دهد. لازم به ذکر است که نخود دارای دو نوع کابلی (دانه بزرگ، قوچ شکل و قهوه‌ای روشن) و دسی (دانه‌ریز، زاویه‌ای و قهوه‌ای تیره) بوده که به‌طور نسبی، نوع "کابلی" نسبت به "دسی" حساس‌تر به تنش آبی گزارش شده است اما مکانیسم‌های اساسی مرتبط با حساسیت متضاد به تنش آب، در سطح متابولیک به‌خوبی شناخته نشده است. لذا فرض شده است که یکی از دلایل متضاد حساسیت به تنش آبی، در دو نوع نخود، ممکن است تغییر در آسیب اکسیداتیو باشد (Nayyar *et al.*, 2006).

تنش آبی باعث ایجاد واکنش‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی مانند مهار رشد، در گیاهان می‌شود. تعدادی از ژن‌هایی که به تنش خشکی در نخود، پاسخ می‌دهند توصیف‌شده و الگوهای بیان آن‌ها به‌منظور ارائه رویکردی از عملکرد آن‌ها مورد مطالعه قرار گرفته است. به نظر می‌رسد ژن‌های کد کننده پروتئین‌های انتقال چربی^۱ (LTP) و پروتئین‌های بیان شده در اواخر مرحله جنین‌زایی^۲ (LEA) در پاسخ به تنش آبی نخود، مهم باشند. القای این ژن‌ها، منحصر به تنش اسمزی ناشی از پلی‌اتیلن گلیکول نیست، زیرا آن‌ها همچنین در پاسخ به تنش شوری بالا واکنش نشان می‌دهند. CapLTP^۳ عمدتاً در بافت‌های جوان بیان می‌شود زیرا پیام‌رسان‌ها در نهال‌ها نسبت به گیاهان بالغ، فراوان‌تر هستند و سطح رونوشت، به‌تدریج با افزایش سن اپیکوتیل‌ها کاهش می‌یابد. از این نظر، LTP‌ها در مراحل اولیه رشد، در سنتز کوتیکول نقش دارند. CapLEA-1 و CapLEA-2 به‌طور قابل‌توجهی توسط تیمار NaCl در هر بخش گیاه تنظیم می‌شوند. پاسخ این ژن‌ها به شوری بالا، نشان‌دهنده نقش آن‌ها

در محافظت از عملکرد سلولی، از آسیب غلظت یون بالا است. نتایج حاضر با نقش فرضی گروه سوم LEA در جداسازی یون‌ها، در نتیجه اثرات سمی NaCl را تسکین می‌دهد. وجود LEAs در بافت‌های رویشی که به‌خوبی آبیاری شده‌اند، عملکرد جدیدی را برای این پروتئین‌ها نشان می‌دهد. سایر cDNA هایی که گلیوکسالاها، پروتئین‌های غنی از پرولین و سنتازهای رافینوز را کد می‌کنند نیز به‌عنوان عوامل ناشی از تنش آب شناسایی شده‌اند (Romo *et al.*, 2001).

علاوه بر اصلاح سنتی، به نظر می‌رسد رویکردهای ژنومی برای بهبود تحمل به تنش گیاه، بسیار مهم است. طیف گسترده‌ای از روش‌ها و استراتژی‌های مهندسی ژنتیک، امکان شناسایی ژن‌های دخیل در پاسخ به تنش مولکولی را فراهم کرده است (Cushman and Bohnert, 2000). درواقع، مطالعات بر روی پاسخ‌های مولکولی به کمبود آب، تغییراتی را در بیان ژن نشان داده و تعداد زیادی از ژن‌های ناشی از خشکی شناسایی شده‌اند (Shinozaki and Yamaguchi, 1996). بسیاری از این ژن‌ها نیز در اثر کاربرد اگزوزن ABA القا می‌شوند. شباهت بین پیامدهای کمبود آب و کاربرد ABA نشان می‌دهد که پاسخ‌های گیاه می‌تواند، حداقل تا حدی، با تغییرات در سطوح ABA درون‌زا باشد (Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki, 1997). ژن‌های ناشی از تنش خشکی، پروتئین‌هایی را کدگذاری می‌کنند که قرار است نقش مهمی در پاسخ به تنش آبی ایفا کنند. آن‌ها تحمل خشک شدن را ایجاد می‌کنند، از ساختارهای سلولی محافظت می‌کنند، یا در مسیر انتقال سیگنال که منجر به القای ژن در این شرایط می‌شود، درگیر می‌شوند. باین‌حال، عملکرد چندین پروتئین ناشی از القا ABA، مانند LEAs، LTPs، RABs هنوز ناشناخته باقی مانده‌اند (Bajaj *et al.*, 1999).

برای مقابله نخود با تنش خشکی، چندین استراتژی می‌توان به کار گرفت، از جمله توسعه واریته‌های مقاوم به خشکی، استفاده از اسموپرایمینگ و بهینه‌سازی شیوه‌های زراعی. توسعه واریته‌های نخود مقاوم به خشکی را می‌توان از طریق شناسایی و استفاده از ژن‌های مرتبط با تحمل به خشکی به دست آورد. این ژن‌ها را می‌توان از طریق برنامه‌های اصلاحی به ارقام نخبه

³ Cap lipid transfer protein (CapLTP)

¹ lipid-transfer protein (LTP)

² Late embryogenesis abundant (LEA)

رویدادهای تولیدمثلی، به‌ویژه در هنگام لقاح، تشکیل غلاف و پر شدن غلاف در نخود شود (Jha et al., 2021b). در کل، حدود ۴۰ تا ۶۰ درصد تولید جهانی نخود، در اثر تنش‌های زیستی و غیر زیستی از بین می‌رود (Varshney et al., 2009a) که در صورت شناسایی ارقام نخود متحمل به تنش‌های زیستی و غیر زیستی، تولید جهانی به میزان قابل توجهی بهبود می‌یابد.

یکی از پیامدهای اصلی تنش گرمایی، تولید بیش‌ازحد ROS است که منجر به تنش اکسیداتیو می‌شود (Hasanuzzaman et al., 2013). مکانیسم‌های مختلفی برای به حداقل رساندن آسیب تنش گرمایی در طول گلدهی در گیاهان شناسایی شده است، مانند: الف) فرار از گرما؛ جایی که شروع گل و بلوغ گیاه، زود و سریع اتفاق می‌افتد به‌طوری‌که گیاهان قبل از شروع دماهای بالا بالغ می‌شوند. ب) اجتناب از گرما؛ از طریق خنک‌سازی ترقق، بازتاب برگ و جهت‌گیری، برای جلوگیری از تأثیر مستقیم خورشید و ج) تحمل گرما؛ از طریق فرآیندهای تولیدمثلی و تولید گیاهان مقاوم یا متحمل (Prasad et al., 2017). گیاهان جهت پاسخ به تنش گرمایی، مکانیسم تحمل گرما، پروتئین‌ها و ساختارهای سلولی را سازمان‌دهی می‌کنند، فشار تورژسانس سلولی را با تنظیم اسمزی حفظ نموده و سیستم آنتی‌اکسیدانی را برای برقراری مجدد تعادل اکسیداسیون و کاهش سلولی و هموستاز اصلاح می‌کنند (Hasanuzzaman et al., 2013). اخیراً به تفصیل مکانیسم‌های پاسخ نخود، به تنش گرمایی پرداخته شده و تأکید شده است که بیشتر مطالعات بر روی بهبود تحمل گرما در کشت زود هنگام نخود متمرکز شده‌اند تا از تنش جلوگیری شود. با این حال، با تغییر سریع شرایط محیطی، تلاش بیشتری برای دستیابی به تحمل حرارت واقعی به‌جای اجتناب لازم است (Jeffrey et al., 2021). در مقابل، نخود زمانی که با سرما (۳ تا ۸ درجه سانتی‌گراد) یا حتی دمای انجماد مواجه می‌شود، نیز از تنش سرما رنج می‌برد که منجر به توقف فرآیند جوانه‌زنی و تأثیر منفی بر بنیه گیاهچه در طول استقرار اولیه رشد می‌شود (Jha et al., 2020).

قرار گرفتن در معرض تنش گرمایی (بیش از ۳۵ درجه سانتی‌گراد) در طول رشد تولیدمثلی، به‌طور چشمگیری باعث کاهش محصول شده و در نتیجه به دلیل تأثیر منفی، عملکرد بافت تولیدمثل (گرده و بساک) تا ۳۹ درصد از دست خواهد

وارد کرد و منجر به توسعه واریته‌هایی با تحمل به خشکی بهتر شد (Sachdeva et al., 2022). اسموپرایمینگ تکنیکی است که شامل استفاده از عوامل اسمزی مانند مانیتول برای پیش تیمار بذرها قبل از کاشت است. نشان داده شده است که این روش عملکرد جوانه‌زنی بذر را بهبود می‌بخشد و به خشکی و مقاومت گرمایی گیاهان رشد یافته کمک می‌کند (Karalija et al., 2022). پرایمینگ بذر با استفاده از اسید جیبرلیک می‌تواند به تحمل بهتر خشکی در نخود کمک کند. این امر با بهبود رویش و رشد از طریق افزایش فعالیت α -آمیلاز حاصل می‌شود که منجر به بنیه گیاهچه و تحمل بهتر تنش خشکی می‌شود (Karalija et al., 2022). بهینه‌سازی شیوه‌های زراعی، مانند زمان و میزان آبیاری، می‌تواند به کاهش اثرات تنش خشکی بر گیاهان نخود کمک کند. به عنوان مثال، استفاده از سیستم‌های آبیاری قطره‌ای می‌تواند به صرفه‌جویی در آب و کاهش تبخیر کمک کند، که منجر به بهبود راندمان مصرف آب و کاهش تنش خشکی می‌شود (Peter et al., 2019). ادغام صفات زراعی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در برنامه‌های اصلاحی می‌تواند منجر به افزایش نرخ بهره ژنتیکی و توسعه واریته‌هایی با بهبود تحمل به خشکی شود. این را می‌توان از طریق شناسایی و اعتبارسنجی نشانگرهای مولکولی مرتبط با ژن‌های کنترل‌کننده صفات مختلف تحت تنش به دست آورد که می‌تواند کارایی برنامه‌های اصلاحی را افزایش دهد (Peter et al., 2019). شناسایی و استفاده از QTL ها برای صفات تحمل به خشکی می‌تواند به بهبود بهره‌وری نخود تحت تنش خشکی کمک کند. این را می‌توان از طریق استفاده از تکنیک‌های اصلاح مولکولی، مانند انتخاب به کمک نشانگر، برای هدف قرار دادن QTL های مرتبط با تحمل به خشکی به دست آورد.

تنش گرمایی

خشکی و گرما به‌عنوان دو عامل مهم محیطی می‌توانند بیش از ۷۰ درصد کاهش عملکرد را در نخود ایجاد کنند (Varshney et al., 2019b). به‌طور سنتی، نخود برای رشد و کشت بهتر، به زمستان‌های ملایم نیاز دارد. افزایش دمای هوای محیط (≥ 35 درجه سانتی‌گراد) که هم‌زمان با فرآیندهای تولیدمثلی باشد، می‌تواند منجر به ناهنجاری‌های مختلف در

پاسخ به خشکی و تنش گرمایی در نهال‌های سویا نقش دارند (Liu et al., 2019). خانواده‌های ژن HSP90 در اکثر حبوبات و در نخود در مواجهه با تنش خشکی و گرما قبلاً گزارش شده است (Agarwal et al., 2016). علاوه بر این، هشت ژن تنظیم‌کننده زمان گلدهی (SFH3, Myb, GI, FLD, efl1, bZIP, bHLH, و SBP) در نخود گزارش شد (Upadhyaya et al., 2015). ژن‌های extensin-like شماره یک، در مناطق QTL که دارای تکرارهای غنی از لوسین بوده و خاص گرده است، شناسایی شده و گزارش شد که به‌طور هم‌افزایی، یکپارچگی دیواره سلول‌ی لوله گرده را حفظ می‌کنند. بنابراین، آن‌ها نقش مهمی در جوانه‌زنی گرده و رشد لوله گرده دارند (Wang et al., 2018). طی ساله‌ای گذشته، کلون کردن SHY (یک پروتئین ۳۸/۴ کیلو دالتون را با یک توالی N ترمینال آبریز ۲۱ اسید آمینه و ۱۰ تکرار غنی از لوسین^۲ (LRR) پشت سر هم، را کد می‌کند) در گوجه‌فرنگی، به‌عنوان یک ژن اختصاصی گرده که پروتئین LRR را کد می‌کند، نقش خود را در مسیر انتقال سیگنال واسطه رشد لوله گرده نشان داده است (Guyon et al., 2004).

تحولات ژنومی، طی دو دهه گذشته، درک پاسخ‌های پیچیده به تنش‌های زنده و غیرزنده را در چندین گیاه زراعی ساده کرده است (Roorkiwal et al., 2020). توالی‌یابی ژنوم نخود و ارزیابی تغییرات گسترده ژنومی در بین ژنوم‌های مختلف در سطح توالی (Varshney et al., 2019b)، منجر به توسعه انواع نخود مقاوم به تغییرات مختلف آب‌وهوایی شده است (Bharadwaj et al., 2021). روش ژنوتیپ‌سنجی به کمک توالی‌یابی (GBS) به‌طور گسترده برای کشف و نقشه‌برداری صفات چندشکلی تک نوکلئوتیدی^۳ (SNP) در چندین محصول برای تحقیقات ژنتیکی و کاربردهای اصلاحی (Chung et al., 2017)، از جمله نخود (Jaganathan et al., 2015) استفاده شده است. علاوه بر رویکردهای پروتئومی و متابولومیکی برای درک مکانیسم مولکولی تحمل گرما (Parankusam et al., 2017)، تلاش‌هایی برای نقشه‌برداری QTL ها و نشانگرهای مرتبط با تحمل گرما در نخود انجام شده است (Thudi et al., 2014).

رفت (Devasirvatham et al., 2012). تنش گرمایی بر مراحل مختلف رشد، از جوانه‌زنی تا عملکرد دانه تأثیر می‌گذارد (Jha et al., 2014). علاوه بر این، انواع فرآیندهای فیزیولوژیکی مانند فتوسنتز، تنفس، تعرق، پایداری حرارتی غشا و تنظیم اسمزی تحت تأثیر تنش گرمایی قرار می‌گیرند (Zhao et al., 2020).

مکانیسم ژنتیکی تنش گرمایی در گیاهان زراعی مختلف به‌طور گسترده مورد بررسی قرار گرفته است (Janni et al., 2020). به‌طور کلی، تأثیر تنش گرمایی به‌شدت، مدت‌زمان در معرض قرار گرفتن و درجه حرارت بالا بستگی دارد. در مورد حبوباتی مانند نخود، تنش گرمایی اثرات مضر بر مورفولوژی، فیزیولوژی و رشد تولیدمثلی دارد (Sita et al., 2017). اثرات تنش گرمایی بر رشد بافت‌های مختلف نر و ماده در گونه‌های مختلف حبوبات اخیراً بررسی شده است (Liu et al., 2019). در مورد محصولات حبوبات، تأثیر پروتئین‌های شوک حرارتی^۱، خانواده‌های ژن HSP و متابولیت‌های مختلف برای کنترل پاسخ تنش گرمایی گزارش شده‌اند (Janni et al., 2020). تنش گرمایی بر زنده ماندن گرده و نمو بذر تأثیر منفی می‌گذارد که در نتیجه منجر به کاهش شاخص برداشت می‌شود و این رویدادها به‌شدت بر عملکرد نخود تأثیر می‌گذارد. در فصل سرد، حبوباتی مانند نخود، عدس و باقلا، دمای بالای ۳۰ درجه سانتی‌گراد منجر به کاهش عملکرد می‌شود (Bhandari et al., 2017). از آنجایی که تنش گرمایی یک صفت پیچیده است که توسط بسیاری از ژن‌ها/QTL ها کنترل می‌شود، بهبود رشد و تولید، با ایجاد تحمل تنش گرمایی در نخود همچنان چالش برانگیز است (Devasirvatham et al., 2013)؛ بنابراین، درک اثرات تنش گرمایی بر رشد، نمو و عملکرد نخود با مشاهده صفات زراعی برای توسعه ارقام متحمل به دمای بالا مهم است. ژن‌های HSP نقش اساسی در تحمل تنش گرمایی دارند. در تحقیقی (Jha et al., 2021b)، ۳۲ ژن در نواحی QTL های CaLG01, CaLG02, CaLG04 و CaLG07 شناسایی شده‌اند. همچنین به‌طور مشابه، در مورد سویا، ۳۸ عدد Hsfs شناسایی شده که روی ۱۵ کروموزوم سویا قرار گرفته‌اند (Li et al., 2014). گزارش شده است که خانواده‌های ژنی HSP در

³ Single nucleotide polymorphisms (SNPs)

¹ Heat Shock Proteins (HSP)

² Leucine-Rich Repeat (LRR)

حرارت، استفاده از اسموپرایمینگ و بهینه‌سازی شیوه‌های زراعی. توسعه واریته‌های نخود مقاوم به گرما را می‌توان از طریق شناسایی و استفاده از ژن‌های مرتبط با تحمل گرما به دست آورد. این ژن‌ها را می‌توان از طریق برنامه‌های اصلاحی به ارقام نخبه وارد کرد که منجر به توسعه واریته‌هایی با تحمل گرما بهبود یافته می‌شود (Peter et al., 2019). پرایمینگ بذر با استفاده از اسید جیبرلیک می‌تواند به تحمل بهتر گرما در نخود کمک کند. این امر با بهبود ظهور و رشد از طریق افزایش فعالیت α -آمیلاز حاصل می‌شود که منجر به بنیه بهتر گیاهچه و تحمل تنش گرمایی می‌شود (Ray et al., 2022). استفاده از پرولین: پرولین، یک اسید آمینه، اثر محافظتی بر روی گیاهان نخود تحت تنش گرمایی نشان داده است. کاربرد پرولین خارجی ممکن است تحمل در برابر تنش گرمایی را بهبود بخشد و گیاهان تیمار شده با پرولین کاهش آسیب اکسیداتیو، سطوح بالای آنتی اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی و بهبود فعالیت آنزیم‌های متابولیسم کربن را تحت تنش گرمایی نشان داده‌اند (Kaushal et al., 2011). استفاده از نشانگرهای ژنتیکی مرتبط با QTL‌های مرتبط با صفات تحمل گرما می‌تواند به بهبود بهره‌وری نخود تحت تنش گرمایی کمک کند. این را می‌توان از طریق استفاده از تکنیک‌های اصلاح مولکولی، مانند انتخاب به کمک نشانگر، برای هدف قرار دادن QTL‌های مرتبط با تحمل گرما به دست آورد (Peter et al., 2019).

تنش سرما

اثرات فنوتیپی، مانند جوانه‌زنی ضعیف، کاهش رشد گیاهچه‌ها، زرد شدن برگ‌ها (کلروز)، کاهش انبساط و پژمردگی برگ و مرگ بافت (نکروز)، از علائم قرار گرفتن گیاه نخود، در معرض تنش سرما هستند (Yadav, 2010). در مرحله زایشی، سقط گل و ممانعت از رشد لوله‌گرده نیز از اثرات تنش سرما است (Nayyar et al., 2005). باین‌حال، اصلی‌ترین اثر منفی تنش سرما بر گیاه نخود، این است که باعث آسیب شدید غشاء به دلیل کم‌آبی سلولی، همراه با یخ‌زدگی در طول تنش سرما می‌شود (Yadav, 2010). بنابراین جلوگیری از تشکیل بلورهای یخ درون سلولی، برای گیاهان برای تحمل تنش سرما از اهمیت بالایی برخوردار است. از طرفی، اولین شاخص‌هایی که تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرند، رشد و فتوسنتز بوده و برای

با توجه به اینکه نخود عمدتاً با تکیه بر رطوبت باقیمانده خاک در محیط‌های حاشیه‌ای کشت می‌شود (Gaur et al., 2014)، بنابراین، درک ماهیت، تأثیر و مکانیسم‌های مولکولی تحمل تنش گرمایی به طراحی استراتژی‌هایی برای غلبه بر تلفات تولید کمک می‌کند. در مورد نخود، قبلاً، مطالعات بسیار کمی بر درک ماهیت، تأثیر و تنوع موجود در ژرم‌پلاسما و همچنین شناسایی مناطق ژنومی مسئول تا حدی متمرکز بوده است. در مطالعه‌ای، QTL‌های اصلی و ژن‌های جدید در این مناطق ژنومی گزارش شده است که مسئول تحمل تنش گرمایی هستند (جهت مطالعه بیشتر (Jha et al., 2021b)).

تنش گرمایی در طول مراحل تولیدمثل می‌تواند به‌شدت بر عملکرد دانه نخود تأثیر بگذارد (Jha et al., 2019a). از این نظر، شناسایی و ورود (اینترگرسیون) QTL‌های مرتبط با تحمل گرما می‌تواند روند اصلاحی را تسریع کند و ترکیب صفات مختلف مورد نظر را در یک ژنوتیپ واحد تسهیل کند. اصلاح ژنتیکی تحمل تنش گرمایی، به‌طور گسترده در نخود مورد مطالعه قرار گرفته است (Jha et al., 2021a). چهار QTL کنترل‌کننده صفات عملکرد غلاف و دانه نخود، تحت تنش گرمایی بر روی LG5 و LG6 شناسایی شده‌اند که بیش از ۵۰ درصد از تغییرات فنوتیپی این صفات را شامل می‌شوند (Paul et al., 2018). علاوه بر این، یک QTL مرتبط با محتوای کلروفیل در LG6 نخود در فاصله ۱۰۰ سانتی‌مورگانی، گزارش شده است (Jha et al., 2021a) که ۱۷/۲ درصد از تغییرات فنوتیپی را تحت تنش گرمایی شامل می‌شود. در مجموع ۳۷ QTL اصلی در سراسر ژنوم برای ۱۲ صفت مختلف مربوط به تحمل گرما شناسایی شده‌اند (Jha et al., 2021a). سرانجام ۱۳ QTL پایدار را برای ۷ صفت مختلف، از جمله روزهای تا گلدهی، نیز شناسایی شده‌اند (Kushwah et al., 2021). QTL‌های پایدار برای روز تا گلدهی می‌تواند یکی از عوامل اصلی برای ایجاد تحمل گرما باشد، زیرا گلدهی زودرس یک مکانیسم فرار است که اجازه می‌دهد بذرها در مقایسه با گیاهان با چرخه طولانی‌تر زودتر تولید شوند (Kushwah et al., 2021) که نشان‌دهنده سرعت و سهولت رشد اولیه در نخود است.

برای مقابله با تنش گرمایی نخود، چندین استراتژی می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد، از جمله توسعه انواع مقاوم به

مطالعه، QTL یکسانی در LG3 شناسایی شده که می‌تواند یک منطقه ژنومی مورد علاقه مرتبط با تحمل سرما و پاسخ بهارسازی در نخود باشد.

مقابله نخود در برابر تنش سرما شامل چندین استراتژی است، از جمله استفاده از ژنوتیپ‌های مقاوم به سرما، اصلاح نژاد برای تحمل سرما و مکانیسم‌های سازگاری به سرما. ژنوتیپ‌های نخود از نظر حساسیت به تنش سرما متفاوت هستند. برخی از ژنوتیپ‌ها، مانند ژنوتیپ‌هایی که در خویشاوندان وحشی نخود یافت می‌شوند، نشان داده‌اند که در دمای ۸- و ۱۲- درجه سانتی‌گراد در مراحل اولیه رشد زنده می‌مانند. غربالگری این ژنوتیپ‌ها از نظر تحمل سرما و استفاده از آنها در برنامه‌های اصلاحی می‌تواند به توسعه ارقام مقاوم به سرما کمک کند (Mir et al., 2021). برنامه‌های اصلاحی می‌توانند با انتخاب صفاتی مانند سازگاری به سرما، تغییرات غشایی، تجمع محافظت‌کننده اسمزی، افزایش تنظیم آنتی‌اکسیدانی و تغییر در بیان ژن این مسیرها، روی رشد ارقام با تحمل بهتر سرما تمرکز کنند (Rani et al., 2021). سازگاری با سرما فرآیندی است که طی آن گیاهان با تغییر فیزیولوژی و بیوشیمی خود با دمای سرد سازگار می‌شوند. این فرآیند شامل مکانیسم‌های مختلفی از جمله تغییرات غشایی، انباشته شدن محافظ اسمزی، تنظیم بالای آنتی‌اکسیدانی و تغییر در بیان ژن این مسیرها می‌شود. سازگاری با سرما می‌تواند به گیاهان نخود کمک کند تا در دماهای خیلی سرد با اصلاح ساختار فتوسنتزی خود، قادر باشند سرمای شدید را تحمل کنند و زنده بمانند (Rani et al., 2021). پرایمینگ سرد، فرآیندی است که بذر نخود را قبل از کاشت در معرض تنش خفیف سرما قرار می‌دهد و نشان داده شده است که این فرآیند تحمل سرمای زایشی را به گیاهان نخود منتقل می‌کند و در نتیجه باعث از بین رفتن قابل توجه غلاف‌های بالقوه می‌شود (Thakur et al., 2020). همچنین استفاده از خویشاوندان وحشی نخود مانند *C. reticulatum* و *C. echinospermum* باعث مقاومت نسبی نسبت به سرما شده و قابل تلاقی با ژنوتیپ‌هایی هستند که آنها را به منابعی ایده‌آل برای تحمل به سرما تبدیل می‌کند (Mir et al., 2021). از طرفی، شیوه‌های مدیریتی مانند کشت پاییزه می‌تواند زمان

به حداقل رساندن این تأثیرات و تلفات عملکرد بایستی مهم‌ترین پارامترهای رشد از جمله شاخص کلروفیل، ارتفاع گیاه، محتوای نسبی آب^۱ (RWC)، شاخص پایداری غشاء^۲ (MSI)، زیست‌توده، وزن صد دانه و عملکرد گیاه ارزیابی و همچنین درک بهتری از شاخص‌های متنوع مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی مرتبط با عملکرد به دست آید (Sachdeva et al., 2018). بر این اساس، بایستی از طریق گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی فرآیند اصلاحی نهایی پیگیری شود. متوسط بهره‌وری از نخود بسیار کم است و دلیل مهم آن تنش‌های مختلف زیستی و غیر زیستی و تنوع کم در بین ارقام زراعی است (Sachdeva et al., 2018). از طرفی تنوع ژنتیکی کم نخود زراعی، باعث دشواری فرآیند اصلاحی شده است لذا تولید ارقام برتر با مقاومت بیشتر، به تنش‌های زیستی و غیر زیستی از طریق روش‌های متداول مقدور گردیده است (Lim et al., 2007). همچنین میانگین نسبتاً پایین (۱/۰۱) تن در هکتار در سال ۲۰۲۰ عملکرد دانه نخود (Arriagada et al., 2022)، نشان‌دهنده نیاز به بهبود ژنتیکی عملکرد و دستیابی به اهداف تولیدی مورد نظر توسط اصلاح‌گران است (Raina et al., 2019). آگاهی از سطح تنوع ژنتیکی در داخل و بین جمعیت نخود برای هر برنامه اصلاحی ضروری است. در واقع، تنوع ژنتیکی طبیعی، کلید پاسخگویی به اثرات تغییرات آب و هوایی بر عملکرد محصول است (Fischer et al., 2013).

با توجه به اینکه، منابع ژنومی محدودی برای تحمل سرما در نخود گزارش شده است؛ اما ذکر گردیده است که توده‌های نخود وحشی، وقتی در معرض دمای پایین قرار می‌گیرند باعث گلدهی زودرس می‌شوند (Abbo et al., 2002). یک QTL اصلی مرتبط با پاسخ بهارسازی در LG3 شناسایی شده است که ۵۵ درصد از تنوع فنوتیپی این صفت را توضیح داد (Samineni et al., 2016). علاوه بر این، دو QTL قابل توجه و پایدار مرتبط با تحمل سرما را شناسایی شده است. یک QTL در LG3 در ۴۳/۸ سانتی‌مورگان شناسایی شد که ۷/۱۵ تا ۳۴/۶ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه می‌کند، درحالی‌که QTL دیگر در LG8 شناسایی شده و ۱۱/۵ تا ۴۸/۴ درصد از تغییرات را توضیح می‌دهد (Mugabe et al., 2019). در هر دو

² Membrane Stability Index (MSI)

¹ Relative Water Content (RWC)

(۷ میلی‌متر) در شوری محلول نسبتاً بالا (16.3 dS.m^{-1}) کوتاه‌تر (۳/۸ روز) از بذر بزرگ (۹ میلی‌متر؛ ۴/۷ روز) بوده است. هر سه ژنوتیپ، ۱۰۰ درصد جوانه‌زنی را در این غلظت از شوری نشان داده‌اند (Kaya et al., 2008)، در غیاب نمک، میانگین زمان جوانه زدن بذر کوچک نیز در ۲/۷ روز، کمی کوتاه‌تر از بذر بزرگ (۳/۳ روز) بوده است (Flowers et al., 2010).

آزمایش‌های جوانه‌زنی معمولاً با استفاده از NaCl یا به همراه Na_2SO_4 و گاهی اوقات در مخلوط‌های پیچیده‌تر با CaCl_2 و MgCl_2 انجام می‌شود. شواهدی وجود دارد که نشان می‌دهد Na_2SO_4 نسبت به NaCl، KCl یا K_2SO_4 برای جوانه‌زنی بازدارنده‌تر است، اگرچه تا آنجا که مشخص شده است، تأثیر همه این نمک‌های مختلف، تنها بر روی یک ژنوتیپ منفرد (C-214) مقایسه شده است (Sheoran and Garg, 1983). با نمک‌های مخلوط، مانند نمک‌های منفرد، تنوع ژنوتیپی زیادی در اثر غلظت روی جوانه‌زنی، چه در محلول و چه در خاک وجود دارد (Kathiria et al., 1997). برخی از ژنوتیپ‌ها قادر به جوانه زدن در 32 dS.m^{-1} هستند (مانند ILC-205 و ILC-206) (Zurayk et al., 1998)، درحالی‌که برای برخی ژنوتیپ‌های دیگر، سرعت و درصد جوانه‌زنی را می‌توان در EC فقط برابر با 4 dS.m^{-1} کاهش داد (شوری با افزودن مخلوطی از NaCl، Na_2SO_4 و CaCl_2 به نسبت ۲:۱:۱، تنظیم گردیده است) (Mer et al., 2000). سرعت جوانه‌زنی، همان‌طور که برای نمک‌های منفرد گزارش شده است، توسط نمک‌های مخلوط کند می‌شود (Yadav et al., 1989)، اگرچه درصد نهایی جوانه‌زنی همیشه کاهش نمی‌یابد (Dua, 1992). نشان داده شده است که جوانه‌زنی و سبز شدن از خاک شور شده (آبیاری شده با محلول شور) کندتر و با درصد نهایی کمتر، از جوانه‌زنی و سبز شدن در محلول‌هایی با شوری مشابه است (Esechie et al., 2002) که نشان می‌دهد رشد اولیه گیاهچه ممکن است نسبت به نمک حساس‌تر باشد.

تلاش‌های متعددی برای بررسی اساس ژنتیکی مرتبط با تحمل به شوری در نخود انجام شده است (Flowers et al., 2010). یک QTL برای عملکرد دانه در LG3 شناسایی شده است که ۱۹ درصد از تغییرات در شرایط شوری را توضیح

بیشتری را برای رشد گیاهان نخود فراهم کند و در نتیجه عملکرد بالاتر و تحمل بهتری نسبت به تنش یخ زدگی داشته باشد. با اجرای این راهکارها، خودکاران می‌توانند تأثیر تنش سرما بر تولید نخود را کاهش دهند و بهره‌وری و انعطاف‌پذیری گیاه نخود را در برابر دمای سرد افزایش دهند (Nabati et al., 2023).

تنش شوری

شوری خاک حدود ۸۰ میلیون هکتار از زمین‌های قابل کشت در سراسر جهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد و این مناطق در حال گسترش هستند. تخمین کاهش عملکرد نخود، به دلیل شوری خاک در دسترس نیست. با این حال، با توجه به حساسیت آن و اینکه غلظت نمک در خاک با خشک شدن خاک در پایان فصل رشد افزایش می‌یابد، کاهش عملکرد سالانه نخود، ناشی از نمک بین ۸ تا ۱۰ درصد در سطح جهانی، برآورد شده است (Flowers et al., 2010).

شوری (به‌صورت NaCl)، سرعت و میزان جوانه‌زنی بذر نخود را کاهش می‌دهد، اما تنوع زیادی بین ژنوتیپ‌های گیاهی در پاسخ به آن وجود دارد. برای مثال، در تحقیقی، ژنوتیپ ILC-482 حدود ۸ روز طول کشیده تا در 120 dS.m^{-1} به ۷۰ درصد جوانه‌زنی برسد، درحالی‌که ژنوتیپ بومی بارکا^۱ پس از حدود ۱۰ روز در همان غلظت نمک، به ۴۰ درصد جوانه‌زنی رسیده است در صورت عدم وجود نمک، ILC-482 پس از ۶ روز به ۹۷ درصد جوانه‌زنی رسیده است، درحالی‌که بارکا حدود ۸ روز طول کشیده است تا به جوانه‌زنی ۹۶ درصد برسد (Esechie et al., 2002). برخی از ژنوتیپ‌ها در غلظت‌هایی از NaCl جولنه می‌زنند که EC آن‌ها حدود 32 dS.m^{-1} بوده است، درحالی‌که جوانه‌زنی سایر ژنوتیپ‌ها در نصف غلظت نمک، به ۱۵ درصد کاهش یافته است. اینکه آیا چنین تفاوت‌هایی می‌تواند مربوط به نوع بذر باشد (کابلی در مقابل دسی)، به‌طور دقیق آزمایش نشده است، اگرچه مقایسه بین یک ژنوتیپ کابلی و یک ژنوتیپ دسی (به ترتیب جام و کاکا) هیچ تفاوتی در اثرات شوری بر جوانه‌زنی نشان نداده‌اند (Soltani et al., 2002). در سه ژنوتیپ کابلی (AKN-97، Gokce و Uzunlu-99)، میانگین زمان جوانه‌زنی بذر کوچک

¹ Barka

می‌دهد. QTL دیگری برای زمان گلدهی در LG4 قرار داشته و ۱۸/۵ تا ۳۴/۴ درصد از تغییرات فنوتیپی را توجیه می‌کند. در نهایت، یک خوشه از QTL‌ها برای اجزای عملکرد دانه در LG6 شناسایی شده، از جمله یک QTL برای تعداد دانه که ۳۷٪ از تغییرات را توضیح می‌دهد (Vadez et al., 2012). پس‌از آن، دو منطقه ژنومی مهم در LG5 در ۲۸/۶ سانتی‌متر و در LG7 در ۱۹/۴ سانتی‌متر حاوی QTL برای صفات مختلف مربوط به عملکرد تحت شوری ثبت شد که بین ۱۲ تا ۱۷ درصد از تنوع فنوتیپی را توضیح می‌دهد (Pushpavalli et al., 2015). اخیراً، دو دسته QTL در LG3 و LG6 حاوی QTL‌های اصلی برای صفات عملکرد و اجزای عملکرد تحت تنش شوری شناسایی شده که از ۸/۸ تا ۲۸/۴ درصد از تغییرات واریانس فنوتیپی را برای این صفت توجیه می‌کند (Soren et al., 2020). علاوه بر این، مناطق ژنومی در LG4 با QTL‌های اصلی برای عملکرد در شرایط شوری همراه بوده که بین ۲۲/۶ تا ۴۸/۵ درصد از تغییرات فنوتیپی را توجیه می‌نماید (Atieno et al., 2021). همچنین گزارش شده است که این مناطق در LG4 با تحمل به خشکی در نخود مرتبط هستند (Kosgei et al., 2017). بنابراین، آن‌ها برای برنامه‌های اصلاحی نخود از نظر انتخاب به کمک نشانگر جهت تولید ارقام بسیار پربار و مقاوم به تغییرات مختلف آب و هوایی دارای اهمیت زیادی می‌باشند.

رویکردهای اصلاحی در نخود

طی دهه‌های گذشته، جایگاه پایین مطالعات ژنومیک در تلاش‌های اصلاحی، چرخه‌های اصلاحی طولانی‌مدت، تأخیر در پذیرش فناوری‌های مدرن و سیستم‌های توزیع جزئی بذر، تحویل دستاوردهای ژنتیکی در مزارع کشاورزان را محدود کرده است (Varshney et al., 2018). از طرفی، افزایش تنوع ژنتیکی، یک پیش‌نیاز برای پرداختن به چالش‌های پایدار تشریح کمی صفات است. به‌عنوان مثال، چندین QTL برای صفات مربوط به مورفولوژی، مقاومت به بیماری، عملکرد و اجزای آن با استفاده از یک جمعیت دو والدینی در نخود ترسیم شده است (Roorkiwal et al., 2018). با توجه به مسائل مربوط به تنوع

کم و محدود ژنتیکی و ناتوانی جمعیت دو والدینی در برنامه‌های اصلاحی با صفات چندگانه، جمعیت‌های نخود چند والدینی با ترکیب و مشارکت‌های ژنتیکی متنوع با سطح بالایی از نوترکیبی ایجاد شده‌اند (Varshney et al., 2019a). این جمعیت‌های چند والدینی، تنوع آلی را افزایش داده و گنجاندن نوترکیب‌های جدید را امکان‌پذیر ساخته‌اند (Huang et al., 2012).

در عمل، استفاده از ابزارهای ژنومیک در برنامه‌های اصلاحی امکان توسعه ارقام جدید نخود را از طریق رویکردهایی مانند تلاقی برگشتی به کمک نشانگر^۱ (MABC)، انتخاب مکرر به کمک نشانگر^۲ (MARS) و انتخاب ژنومی^۳ (GS) با MABC فراهم کرده است. این رویکردی است که به‌طور گسترده برای توسعه ارقام بهبود یافته نخود با عملکرد بالاتر و تحمل به تنش‌های غیر زیستی در سال‌های اخیر مورد استفاده قرار گرفته است (Roorkiwal et al., 2020). MABC به فرد اجازه می‌دهد تا ژن‌های اصلی/QTL‌های مطلوب را از یک والد اهداکننده در یک رقم نخبه یا خط تولیدمثل (ولاد مکرر) ادغام کند و تقریباً کل پس‌زمینه ژنتیکی ولاد برگشتی (دوره‌ای) را حفظ کند (Gaur et al., 2012). در این زمینه، منطقه "Hotspot QTL" به روش MABC به چندین رقم نخود وارد شده است. به‌عنوان مثال، ژن‌ها/QTL‌ها از ICC 4958 با موفقیت در ارقام هندی نخبه مانند Pusa 362، Pusa 372، DCP 92-3 و JG 11 وارد شده‌اند (Kosgei et al., 2017) که باعث بهبود تحمل به خشکی و افزایش عملکرد دانه تا ۱۶ درصد نسبت به شاهد تحت شرایط تنش خشکی شده‌اند (Jha et al., 2019b). درواقع رقم Pusa Chickpea 10216 (برگرفته از Pusa 372) برای کشت تجاری در هند منتشر شده است (Jha et al., 2019b). به‌طور مشابه، منطقه "Hotspot QTL" از ICC 4958 به ارقام کنیایی - Chania Desi II و LDT 068 و ICCV 92318، Chania Desi 1 و ICCV 92318 وارد شده - که باعث افزایش تحمل به خشکی و عملکرد ۲/۵ تن در هکتار شده است (Arriagada et al., 2022). در اتیوپی، یک رقم نخود پر محصول و مقاوم به خشکی به نام Geletu از تلاقی بین ICC 4958 × JG 11 تولید و برای

³ Genomic Selection (GS)

¹ Marker-Assisted Back-crossing (MABC)

² Marker-assisted recurrent selection (MARS)

هم زمینه زیادی برای افزایش بهره‌وری وجود دارد. پیش‌بینی می‌شود که ادغام منابع ژنومی مدرن با تلاش‌های اصلاحی سنتی به تولید و تحویل واریته‌های نخود مقاوم به شرایط نامساعد زیستی و آب و هوایی، در زمان نسبتاً کوتاه‌تر کمک کند (Roorkiwal et al., 2020).

محدودیت‌ها در برنامه‌های اصلاحی نخود

اطلاع از ساختار ژنتیکی صفات مورد علاقه، مانند میزان وراثت‌پذیری، تعاملات ژنتیکی و همبستگی ژنتیکی بین صفات، برای توسعه یک برنامه اصلاحی موفق مورد نیاز است (Priyadarshan, 2017). در نخود، وراثت‌پذیری متوسط تا کم، برای اکثر صفات مرتبط با عملکرد، مانند عملکرد دانه، تعداد غلاف در بوته، تعداد دانه در غلاف و ارتفاع بوته گزارش شده است (Joshi et al., 2018; Tuba Bıçer and Şakar, 2008). علاوه بر این، وراثت‌پذیری متوسط تا کم، برای صفات مربوط به تحمل به تنش‌های غیر زیستی، مانند ساختار سیستم ریشه، هدایت روزنه‌ای و دمای تاج پوشش، در میان سایرین برآورد شده است (Li et al., 2018; Sivasakthi et al., 2018). درواقع، به‌طور گسترده‌ای مشخص شده است که صفات مربوط به اجزای عملکرد و تحمل به تنش‌های غیر زیستی، پیچیده هستند و شامل ژن‌های متعدد مرتبط با تنظیم آنها می‌شوند. بنابراین، بیان فنوتیپی صفات مورد نظر تا حد زیادی تحت تأثیر ژنوتیپ (G)، محیط (E)، و برهمکنش آنها ($G \times E$) قرار می‌گیرد (Krishnamurthy et al., 2010). باوجود این، طی ۵۰ سال گذشته، بهبود قابل توجهی در عملکرد و تحمل به تنش‌های غیر زیستی در نخود مشاهده شده است (Gupta et al., 2010; Rani et al., 2020). این پیشرفت، عمدتاً با استفاده از رویکردهای اصلاحی مرسوم مانند معرفی گیاه، هیبریداسیون و جهش حاصل‌شده است که امکان ترکیب ژن‌ها و آلل‌های مرتبط با اجزای عملکرد و تحمل به تنش غیر زیستی را در ارقام نخود فراهم می‌کند (Acquaah, 2015). والد دهنده این ژن‌ها و آلل‌ها که برخی از صفات مورد نظر را اعطا می‌کنند، را می‌توان در بین ارقام، مجموعه ژرم‌پلاسِم، جهش‌یافته‌های خودبه‌خودی یا القاشده و یا خویشاوندان وحشی یافت (Gorafi

کشت آزاد شده است. این رقم دارای میانگین عملکرد ۱۵ درصد بیشتر از رقم شاهد تکتای بوده است (Varshney et al., 2013a). توسعه ارقام نخود با استفاده از رویکرد MABC، به تفصیل مورد بحث قرار گرفته است (Roorkiwal et al., 2020). درنهایت، ابزارهای ژنومی برای شناسایی نواحی ژنومی (QTL) مرتبط با ژن‌های مرتبط با عملکرد دانه و تحمل غیر زیستی مفید هستند که می‌توانند در اصلاح ژنومی کمکی نخود استفاده شوند.

معرفی ابزارها و تکنیک‌های مدرن در اصلاح ژنتیکی محصولات برای پاسخگویی به تقاضای فزاینده برای غذا و تغییرات شدید محیطی ضروری است. به‌طور سنتی، اصلاح نژاد و نقشه‌برداری ژنتیکی صفات مهم زراعی، به جمعیت‌های هاپلوئید دو والدینی و دوگانه وابسته است. با این حال، این نوع جمعیت‌ها تنوع آلی کم و وضوح مکان‌یابی محدودی^۱ را ارائه می‌دهند (Samantara et al., 2021). برای نخود، مکان‌یابی ارتباطی آشیانه‌ای (متوالی) (NAM)^۲ و جمعیت‌های حاصل از تلاقی نسل پیشرفته چند والدینی (MAGIC)^۳ برای ایجاد الگوهای متنوعی از نوترکیب با ایجاد تلاقی بین لاین‌های متعدد (۴، ۸ یا ۱۶ والدین) با منشأ متنوع در حال توسعه هستند.

مبنای اعمال هر استراتژی بهبود ژنتیکی، استفاده از تنوع ژنتیکی موجود در گونه، برای صفات هدف و توسعه روش‌های اصلاحی با استفاده از اصول ژنتیکی مندلی و کمی برای انتخاب کارآمد است (Acquaah, 2015). روش‌های اصلاحی مبتنی بر روش‌های نو ترکیبی (هیبریداسیون)، جهش و روش‌های تراریخته، باهدف ایجاد تنوع ژنتیکی جدید در محصولات و سپس معرفی ژن‌ها و آلل‌های مرتبط با صفات مورد علاقه در ارقام جدید بوده است (Gangashetty et al., 2016)؛ بنابراین ایجاد تنوع ژنتیکی، انتخاب فنوتیپی افراد مورد نظر و ارزیابی بعدی لاین‌های انتخابی، سه مرحله اساسی یک برنامه اصلاحی است (Raina et al., 2019).

انتظار می‌رود اجرای فناوری‌های اصلاحی جدید به بهبودهای قابل توجهی در بهره‌وری محصول نخود کمک کند. درحالی‌که روش‌های به نژادی مرسوم (سنتی)، منجر به توسعه بیش از ۲۰۰ گونه بهبودیافته نخود در گذشته شده است، هنوز

³ multi-parent advanced generation intercross

¹ limited mapping resolution

² nested association mapping

ضروری است.

هیبریداسیون و روش‌های مکمل اصلاحی نخود

تکنیک‌های هیبریداسیون درون‌گونه‌ای و گسترده عمدتاً برای بهبود نخود زراعی بکار گرفته شده است (Waqas et al., 2019). لازم به ذکر است، چندین ژن از طریق هیبریداسیون به نخود زراعی وارد شده است. برای مثال، ژن‌هایی از گونه‌های *C. echinospermum* و *C. reticulatum* را به گونه *C. arietinum* وارد کرده و تا ۳۹ درصد، افزایش در عملکرد دانه مشاهده شده است (Singh and Ocampo, 1997).

ورود ژن‌هایی از گونه *C. reticulatum* به نخود زراعی باعث افزایش عملکرد دانه به میزان ۶/۱-۱۷ درصد شده است (Croser et al., 2003). با توجه به تحمل به تنش‌های غیر زیستی، سطح قابل توجهی از تحمل به خشکی در *C. pinnatifidum* و *C. reticulatum* یافت شده است (Canci and Toker, 2009). گزارش شده است که *C. reticulatum* و *C. pinnatifidum* تا دمای ۴۱/۸ درجه سانتی‌گراد در برابر تنش گرمایی مقاومت می‌کنند. به‌موازات آن، *C. C. bijugum*، *C. reticulatum* و *C. echinospermum* تحمل بالایی نسبت به دماهای پایین نشان داده‌اند (Singh et al., 2007; Toker et al., 1995). باین‌حال تا به امروز هیچ گزارشی برای توصیف ژن‌های مرتبط با تحمل سرما از نخود وحشی به نخود زراعی وجود ندارد (Arriagada et al., 2022). به دلیل ناسازگاری ژنتیکی در نخود، استفاده از دو گونه وحشی *Cicer* (*C. reticulatum* و *C. echinospermum*)، جهت هیبریداسیون بین‌گونه‌ای محدود بوده است (Gaur et al., 2009). گونه *C. reticulatum* به دلیل داشتن آلل‌های مقاومت به بیماری، خشکی و تنش گرمایی (Canci and Toker, 2009) و داشتن اجزای عملکرد مناسب (Croser et al., 2003) به‌طور گسترده به‌عنوان والد اهدا کننده مورد استفاده قرار گرفته و به‌راحتی می‌تواند با نخود کشت شده *C. arietinum* تلاقی یابد.

رویکردهای جدیدتر برای هیبریداسیون، مانند توسعه جمعیت‌های متقاطع نسل پیشرفته چند والدینی (MAGIC)^۳،

(and Tsujimoto, 2016). ضمناً توجه به این نکته مهم است، که انتخاب والدین مناسب، کلید موفقیت در هر برنامه هیبریداسیون، از طریق آزمایش‌های نتاج است (Jeffrey et al., 2021). اگرچه نخود یک گونه خودگرده‌افشان است، اما میزان گرده‌افشانی متقاطع طبیعی بین ۱۰ تا ۵۰ درصد است (Raina et al., 2019).

محدودیت اصلی در هر برنامه اصلاح نژاد نخود، پایه ژنتیکی آن است که تولید ارقام جدید نخود برتر با تحمل طولانی‌مدت به اکثر تنش‌های غیر زیستی را برای زارعین دشوار می‌کند (Jha, 2018). جنلیرلین، برای مؤثرتر کردن تلاش‌های اصلاحی، گسترش پایه ژنتیکی نخود بسیار مورد نیاز است (Raina et al., 2019). در این زمینه، نشانگرهای مولکولی (از جمله SSRs^۱) یا ژن‌های مرتبط با مقاومت/تحمل به تنش‌های زیستی یا غیر زیستی (مانند استفاده از EST^۲ و SNPs) باید توسط تکنیک‌های مختلف از جمله انتخاب با کمک نشانگر شناسایی و مورد استفاده قرار گیرند (Lim et al., 2007; Tuberosa and Salvi, 2004). از طرفی، از زمان شروع گزینش نخود برای بهبود ژنتیکی، انتخاب نژادهای بومی یا معرفی شده توسط پرورش‌دهندگان برای توسعه ارقام جدید نخود استفاده شده است، درحالی‌که جدیدترین ارقام از طریق هیبریداسیون توسعه یافته‌اند (Gaur et al., 2012). باین‌حال، این پیشرفت‌ها، با استفاده از روش‌های اصلاحی مرسوم، هنوز برای تضمین امنیت غذایی جمعیت رو به رشد انسانی، رضایت‌بخش نیستند. اتخاذ فناوری‌های مدرن و استراتژی‌های مختلف اصلاحی می‌تواند نقش مهمی در افزایش نرخ بهره ژنتیکی برای صفات مربوط به عملکرد دانه در شرایط محیطی تنش‌زا ایفا کند (Maphosa et al., 2020).

در این زمینه، توسعه منابع ژنتیکی و ژنومی برای نخود، مانند در دسترس بودن بسیاری از نشانگرهای مولکولی، نقشه‌های ژنتیکی متراکم، و شناسایی QTLها، همراه با فناوری‌های "omics"، بهبود عملکرد دانه و سازگاری نخود با تنش‌های غیر زیستی، لازم می‌باشد (Devasirvatham and Tan, 2018). بنابراین، ادغام بین تکنیک‌های اصلاحی مرسوم و مدرن برای تسریع دستاوردهای ژنتیکی برنامه‌های پرورش نخود

³ Multi-parent advanced generation intercross

¹ sequence repeat (SSR)

² expressed sequence tag (EST)

ژن‌های خاص کنترل‌کننده صفات مورد نظر، در حبوبات مورد استفاده قرار گیرد (Gangashetty *et al.*, 2016). بنابراین، ادغام بین این رویکردهای اصلاحی، کلید توسعه ارقام نخود پر محصول است که در برابر پیامدهای تغییرات آب و هوایی مقاوم هستند. انواع مختلف اومیکس، ملنند ژنومیکس، ترانس کریپتومیکس، پروتئومیکس، و متابولومیکس، برای توصیف پاسخ گیاه، در سطوح مولکولی مختلف، به شرایط محیطی تنش‌زا مانند خشکی استفاده شده است. از طرفی شناسایی ژن‌های القاشده در شرایط تنش خشکی نه تنها برای درک مکانیسم‌های مولکولی تحمل به خشکی ضروری است، بلکه در توسعه گیاهان متحمل اهمیت دارد.

تغییرات در الگوهای بارندگی و تنش گرمایی، احتمالاً عواملی هستند که بیشترین تأثیر را بر عملکرد و کیفیت نخود زراعی دارند. در این زمینه، یکی از چالش‌های اصلی به نژادگران گیاهی، تولید ارقام پر محصول است که بتوانند با سناریوهای تغییرات آب و هوایی مقابله کنند. از این نظر، پیش اصلاحی به دلیل وجود پایه ژنتیکی باریک گونه‌های زراعی، نقش اساسی در بهبود ژنتیکی نخود دارد. معرفی و ورود ژن‌ها و آلل‌های مطلوب از ژرم‌پلاسما وحشی به نخود زراعی می‌تواند سطوح تحمل به تنش غیر زیستی و عملکرد آنها را بهبود بخشد که برای حفظ امنیت غذایی در سال‌های آینده مورد نیاز است. از این رو تلاش‌های زیادی برای توسعه ارقام نخود متحمل به تنش‌های غیر زیستی مختلف صورت گرفته است که از طریق ترکیب روش‌های اصلاحی مرسوم و مولکولی (اومیکس) حاصل شده است. با این حال، هنوز تلاش‌هایی وجود دارد که باید انجام شود. در آینده، انتخاب ارقام جدید باید بر اساس یک توصیف کامل فنوتیپی و ژنتیکی از مواد مورد استفاده به عنوان ماده والدین در برنامه‌های اصلاحی باشد. این می‌تواند بر اساس تکنیک‌های جدید فنوتیپ‌یابی با بازده بالا (Mir *et al.*, 2019)، مانند توصیف دمای تاج پوشش گیاه و معماری سیستم ریشه در آزمایش‌های گرما و تنش خشکی (Brunel-Saldias *et al.*, 2020) باشد.

روش‌های تعیین توالی DNA باید سریع‌تر، دقیق‌تر و ارزان‌تر باشد تا اطلاعات ژنتیکی گیاهان مورد استفاده در برنامه‌های اصلاحی به دست آید. علاوه بر این، با توجه به افزایش استفاده از داده‌های ژنومیک و محیطی، استفاده از

می‌تواند برای ترکیب آلل‌های مطلوب برای تحمل تنش‌های غیر زیستی و سایر صفات مورد نظر استفاده شود (Huang *et al.*, 2015). در نخود، یک جمعیت MAGIC در ICRISAT با استفاده از هشت رقم اصلاح‌شده و لاین‌های اصلاح‌شده به‌طور گسترده توسعه یافته است. چندین ژنوتیپ از جمعیت MAGIC، عملکرد و تحمل به تنش خشکی و گرمایی بالاتری را نسبت به بهترین نمونه نشان داده‌اند؛ بنابراین، این ژنوتیپ‌ها، منبع ژرم‌پلاسما مفیدی را، با ترکیبات آللی متنوع، برای بهبود برنامه‌های جهانی اصلاح نخود فراهم می‌کنند (Samineni *et al.*, 2021).

روش‌های جهش‌زایی در شرایطی که محصولات دارای تنوع ژنتیکی محدود، گل‌های کوچک و زمانی که هیبریداسیون آنها بسیار دشوار است، مفید خواهد بود. برخی از این جهش‌یافته‌ها، مستقیماً به عنوان ارقام، آزاد می‌شوند یا به عنوان اهدا کننده، برای بهبود یک صفت خاص مورد استفاده قرار می‌گیرند (Oladosu *et al.*, 2016). از جهش‌زایی، برای بهبود تحمل به تنش‌های غیر زنده، استفاده شده است. به عنوان مثال، ۱۰ گونه از گونه‌های Cicer تحت تابش اشعه گاما قرار گرفته تا تحمل به خشکی، گرما و تنش شوری را بهبود بخشند و بیشتر لاین‌های جهش‌یافته نسبت به والدین خود نسبت به تنش‌های مربوطه متحمل‌تر بوده‌اند (Toker, 2014). علاوه بر این، از اشعه گاما برای بهبود تحمل سرما در دو ژنوتیپ نخود (MCC495 و MCC741) استفاده شده است (Keykha-*et al.*, 2011). با آنکه، امروزه از روش‌های اصلاحی مرسوم، عملکرد و تحمل به تنش‌های غیر زیستی را افزایش داده‌اند؛ اما محدودیت اصلی این روش‌ها، این است که صرفاً برای صفاتی با وراثت‌پذیری بالا مناسب هستند (Maphosa *et al.*, 2020). صفات مرتبط با تحمل به تنش‌های غیر زیستی و عملکرد، چندژنی هستند و وراثت‌پذیری پایینی دارند و به شدت تحت تأثیر محیط قرار می‌گیرند (Dormatey *et al.*, 2020). اصلاح تضمینی برای رسیدن به سطح عملکرد دانه نخود مورد نیاز برای امنیت غذایی جمعیت رو به رشد جهان، در محیط‌های شدید و پرتنش به دلیل تغییرات آب و هوایی به راحتی مقدور نیست (Maphosa *et al.*, 2020). در رسیدن به این مرحله، روش‌های اصلاحی مدرن (omics) می‌تواند به عنوان مکملی برای افزایش کارایی انتخاب، کاهش زمان پرورش، و شناسایی

به طور کل می‌توان نتیجه گرفت که فعال‌سازی آنزیم‌های آنتی اکسیدانی کلیدی، توسط SA، نقش مهمی در بهبود تنش اکسیداتیو ناشی از تنش در گیاهان نخود داشته است. به موازات آن، مدیریت اثرات تنش، به ویژه در ریشه‌ها با تجمع قندها و پرولین، نیز ثابت شده است که بخشی جدایی ناپذیر از توسعه تحمل به تنش توسط SA است. هشت ژن HSP، تنظیم‌کننده زمان گلدهی (bHLH, bZIP, SFH3, Myb, GI, FLD, efl1) و SBP) در نخود گزارش شده‌اند که نقش اساسی در تحمل تنش گرمایی دارند. QTL‌هایی در مناطق ژنومی LG4 برای عملکرد در شرایط شوری همراه شناسایی شده که بین ۲۲/۶ تا ۴۸/۵ درصد از تغییرات فنوتیپی تحمل به تنش سرمایی را کنترل می‌کند. تنش‌های غیر زیستی بر رشد گیاه تأثیر منفی می‌گذارند و در نتیجه باعث کاهش قابل توجه بهره‌وری محصول می‌شوند. برای کاهش بازیابی اثرات مخرب چنین شرایط محیطی نامطلوب، گیاهان استراتژی‌های سازگاری مختلفی را در سطوح سلولی و متابولیک ایجاد کرده‌اند. ادغام رویکردهای مختلف بهبود ژنتیکی، درک بهتر مکانیسم‌های مولکولی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی درگیر در پاسخ، تولید گیاه نخود متحمل به شرایط محیطی تنش‌زا را ممکن می‌سازد. انتخاب/غربال دقیق‌تر و مؤثرتر ژنوتیپ‌ها و/یا ژن‌ها/آلل‌ها، با در نظر گرفتن اثرات تغییرات آب و هوایی می‌تواند با تأثیر میان‌مدت و بلندمدت بر تولید نخود، به افزایش عملکرد دانه کمک می‌کند.

رویکردهای محیطی که شامل استفاده از روش‌های محیطی برای توصیف عملکرد یک گیاه در گستره متنوعی از متغیرهای محیطی که گیاه در طول چرخه رشد خود در معرض آن‌ها قرار می‌گیرد مهم و کلیدی است (Resende et al., 2021).

با توجه به اینکه اثرات زیست‌محیطی گرمایش جهانی در مناطق مختلف جغرافیایی متغیر است، در برنامه‌های اصلاح نژاد مدرن بسیار مفید است. علاوه بر این، تلاش برای بهبود غلظت مواد مغذی در غلات، به‌ویژه ریزمغذی‌ها مانند آهن و روی نیز بلید مورد توجه و افزایش قرار گیرد. یک ابزار قدرتمند برای این منظور، انتخاب دانه‌ها با استفاده از روش‌های یونومیک است، به‌عنوان مثال، با استفاده از طیف‌سنجی فلورسانس اشعه ایکس میکرو می‌توان تعیین و نقشه‌برداری از غلظت عناصر غذایی و توزیع آنها در دانه‌ها را انجام داد (Ramos et al., 2016). هم‌زمان، داده‌کاوی باید سریع‌تر و کاربر پسندتر باشد، به‌طوری‌که پرورش‌دهندگان گیاه بتوانند مستقیماً اطلاعات را تجزیه و تحلیل و تفسیر کنند تا در طول فرآیند پیش انتخاب تصمیم بگیرند که کدام ماده گیاهی باید در مراحل بعدی اصلاح استفاده شود. استفاده از هوش مصنوعی برای پیوند دادن اطلاعات به‌دست‌آمده در مقیاس‌های مختلف نیز در حال پیشرفت است و باید یکی از اهداف دهه حاضر باشد (Harfouche et al., 2019). علاوه بر این، حفظ منابع ژنتیکی گیاهی باید در اولویت قرار گیرد زیرا استفاده از تنوع ژنتیکی برای مقابله با ناملایمات اقلیمی آینده دارای اهمیت وافر است.

نتیجه‌گیری کلی

References

- Abbass, K., Qasim, M.Z., Song, H., Murshed, M., Mahmood, H. and Younis, I., 2022. A review of the global climate change impacts, adaptation, and sustainable mitigation measures. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(28), pp.42539–42559. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-19718-6>
- Abbo, S., Lev-Yadun, S. and Galwey, N., 2002. Vernalization response of wild chickpea. *New Phytologist*, 154(3), pp.695–701. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00405.x>
- Acquaah, G., 2015. Conventional plant breeding principles and techniques. In J. M. Al-Khayri, S. M. Jain, & D. V. Johnson (Eds.), *Advances in Plant Breeding Strategies: Breeding, Biotechnology and Molecular Tools* (pp.115–158). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-22521-0_5
- Agarwal, G., Garg, V., Kudapa, H., Doddamani, D., Pazhamala, L.T., Khan, A.W., Thudi, M., Lee, S.H. and Varshney, R.K., 2016. Genome-wide dissection of AP2/ERF and HSP90 gene families in five legumes and

- expression profiles in chickpea and pigeonpea. *Plant Biotechnology Journal*, 14(7), pp.1563–1577. <https://doi.org/10.1111/pbi.12520>
- Agrawal, L., Gupta, S., Mishra, S.K., Pandey, G., Kumar, S., Chauhan, P.S., Chakrabarty, D. and Nautiyal, C.S., 2016. Elucidation of complex nature of PEG induced drought-stress response in rice root using comparative proteomics approach. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1466. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01466>
- Arriagada, O., Cacciuttolo, F., Cabeza, R.A., Carrasco, B. and Schwember, A.R., 2022. A comprehensive review on chickpea (*Cicer arietinum* L.) breeding for abiotic stress tolerance and climate change resilience. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(12), 6794. <https://doi.org/10.3390/ijms23126794>
- Atieno, J., Colmer, T.D., Taylor, J., Li, Y., Quealy, J., Kotula, L., Nicol, D., Nguyen, D.T., Brien, C. and Langridge, P., 2021. Novel salinity tolerance loci in chickpea identified in glasshouse and field environments. *Frontiers in Plant Science*, 12, 667910. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.667910>
- Bajaj, D., Das, S., Badoni, S., Kumar, V., Singh, M., Bansal, K.C., Tyagi, A.K. and Parida, S.K., 2015. Genome-wide high-throughput SNP discovery and genotyping for understanding natural (functional) allelic diversity and domestication patterns in wild chickpea. *Scientific Reports*, 5(1), 12468. <https://doi.org/10.1038/srep12468>
- Bajaj, S., Targolli, J., Liu, L.F., Ho, T.H.D. and Wu, R., 1999. Transgenic approaches to increase dehydration-stress tolerance in plants. *Molecular Breeding*, 5, pp.493–503. <https://doi.org/10.1023/a:1009660413133>
- Barua, P., Lande, N.V., Subba, P., Gayen, D., Pinto, S., Keshava Prasad, T., Chakraborty, S. and Chakraborty, N., 2019. Dehydration-responsive nuclear proteome landscape of chickpea (*Cicer arietinum* L.) reveals phosphorylation-mediated regulation of stress response. *Plant, Cell & Environment*, 42(1), pp.230–244. <https://doi.org/10.1111/pce.13334>
- Basra, A., 1997. *Mechanisms of environmental stress resistance in plants*. CRC Press.
- Bhandari, K., Sharma, K.D., Hanumantha Rao, B., Siddique, K.H., Gaur, P., Agrawal, S.K., Nair, R.M. and Nayyar, H., 2017. Temperature sensitivity of food legumes: A physiological insight. *Acta Physiologiae Plantarum*, 39, 2361. <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2361-5>
- Bharadwaj, C., Tripathi, S., Soren, K.R., Thudi, M., Singh, R.K., Sheoran, S., Roorkiwal, M., Patil, B.S., Chitikineni, A. and Palakurthi, R., 2021. Introgression of “QTL-hotspot” region enhances drought tolerance and grain yield in three elite chickpea cultivars. *Plant Genome*, 14(1), e20076. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20076>
- Bharti, A. and Garg, N., 2019. SA and AM symbiosis modulate antioxidant defense mechanisms and asada pathway in chickpea genotypes under salt stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 178, pp.66–78. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.04.025>
- Bhattacharyya, P., Pathak, H. and Pal, S., 2020. Impact of climate change on agriculture: Evidence and predictions. In P. Bhattacharyya, H. and Pathak, S. Pal (Eds.), *Climate smart agriculture: Concepts, challenges, and opportunities* (pp.17–32). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-15-9132-7_2
- Bıçer, T. and Şakar, D., 2008. Heritability and gene effects for yield and yield components in chickpea. *Hereditas*, 145(5), pp.220–224. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2008.02061.x>

- Bodner, G., Nakhforoosh, A. and Kaul, H.-P., 2015. Management of crop water under drought: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2), pp.401–442. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0283-4>
- Brunel-Saldias, N., Ferrio, J.P., Elazab, A., Orellana, M. and Del Pozo, A., 2020. Root architecture and functional traits of spring wheat under contrasting water regimes. *Frontiers in Plant Science*, 11, 581140. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.581140>
- Bulgari, R., Franzoni, G. and Ferrante, A., 2019. Biostimulants application in horticultural crops under abiotic stress conditions. *Agronomy*, 9(6), 306. <https://doi.org/10.3390/agronomy9060306>
- Canci, H. and Toker, C., 2009. Evaluation of yield criteria for drought and heat resistance in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(1), pp.47–54. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037x.2008.00345.x>
- Carraro, E. and Di Iorio, A., 2022. Eligible strategies of drought response to improve drought resistance in woody crops: A mini-review. *Plant Biotechnology Reports*, 16(3), pp.265–282. <https://doi.org/10.1007/s11816-021-00733-x>
- Chaturvedi, S., Singh, N., Gaur, P., Varshney, R. and Mishra, N., 2014. New challenges in breeding chickpea under changing climate. *Indian Society of Pulses Research and Development*, 102–113.
- Chung, Y.S., Choi, S.C., Jun, T.H. and Kim, C., 2017. Genotyping-by-sequencing: A promising tool for plant genetics research and breeding. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 58, pp.425–431. <https://doi.org/10.1007/s13580-017-0297-8>
- Croser, J., Clarke, H., Siddique, K. and Khan, T., 2003. Low-temperature stress: Implications for chickpea (*Cicer arietinum* L.) improvement. *CRC Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(2), pp.185–219. <https://doi.org/10.1080/713610855>
- Cushman, J.C. and Bohnert, H.J., 2000. Genomic approaches to plant stress tolerance. *Current Opinion in Plant Biology*, 3(2), 117–124. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(99\)00052-7](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(99)00052-7)
- de Mendoza, D. and Pilon, M., 2019. Control of membrane lipid homeostasis by lipid-bilayer associated sensors: A mechanism conserved from bacteria to humans. *Progress in Lipid Research*, 76, 100996. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2019.100996>
- Devasirvatham, V. and Tan, D.K., 2018. Impact of high temperature and drought stresses on chickpea production. *Agronomy*, 8(8), 145. <https://doi.org/10.3390/agronomy8080145>
- Devasirvatham, V., Gaur, P.M., Mallikarjuna, N., Raju, T.N., Trethowan, R.M. and Tan, D.K., 2013. Reproductive biology of chickpea response to heat stress in the field is associated with the performance in controlled environments. *Field Crops Research*, 142, pp.9–19. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.11.011>
- Devasirvatham, V., Tan, D., Gaur, P., Raju, T. and Trethowan, R., 2012. High temperature tolerance in chickpea and its implications for plant improvement. *Crop and Pasture Science*, 63(5), pp.419–428. <https://doi.org/10.1071/cp11218>

- Dormatey, R., Sun, C., Ali, K., Coulter, J.A., Bi, Z. and Bai, J., 2020. Gene pyramiding for sustainable crop improvement against biotic and abiotic stresses. *Agronomy*, 10(9), 1255. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091255>
- Dua, R., 1992. Differential response of chickpea (*Cicer arietinum*) genotypes to salinity. *The Journal of Agricultural Science*, 119(3), pp.367–371. <https://doi.org/10.1017/s002185960001220x>
- Esechie, H., Al-Saidi, A. and Al-Khanjari, S., 2002. Effect of sodium chloride salinity on seedling emergence in chickpea. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 188(3), pp.155–160. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037x.2002.00554.x>
- Fahad, S., Bajwa, A.A., Nazir, U., Anjum, S.A., Farooq, A., Zohaib, A., Sadia, S., Nasim, W., Adkins, S. and Saud, S., 2017. Crop production under drought and heat stress: Plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1147. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01147>
- FAO., 2023. *Faostat*. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
- Farooq, M., Rizwan, M., Nawaz, A., Rehman, A. and Ahmad, R., 2017. Application of natural plant extracts improves the tolerance against combined terminal heat and drought stresses in bread wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 203(6), pp.528–538. <https://doi.org/10.1111/jac.12214>
- Fazeli-Nasab, B., Vessal, S., Bagheri, A. and Malekzadeh-Shafaroudi, S., 2025. Evaluation of drought-tolerant chickpea genotypes (*Cicer arietinum* L.) using morphophysiological and phytochemical traits. *Frontiers in Plant Science*, 16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1529177>
- Fischer, M.C., Rellstab, C., Tedder, A., Zoller, S., Gugerli, F., Shimizu, K.K., Holderegger, R. and Widmer, A., 2013. Population genomic footprints of selection and associations with climate in natural populations of *Arabidopsis halleri* from the Alps. *Molecular Ecology*, 22(22), pp.5594–5607. <https://doi.org/10.1111/mec.12521>
- Flowers, T.J., Gaur, P.M., Gowda, C.L., Krishnamurthy, L., Samineni, S., Siddique, K.H., Turner, N.C., Vadez, V., Varshney, R.K. and Colmer, T.D., 2010. Salt sensitivity in chickpea. *Plant, Cell & Environment*, 33(4), pp.490–509. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02051.x>
- Forni, C., Duca, D. and Glick, B.R., 2017. Mechanisms of plant response to salt and drought stress and their alteration by rhizobacteria. *Plant and Soil*, 410, pp.335–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3007-x>
- Gangashetty, P.I., Motagi, B.N., Pavan, R. and Roodagi, M.B., 2016. Breeding crop plants for improved human nutrition through biofortification: Progress and prospects. In J.M. Al-Khayri, S.M. Jain, & D.V. Johnson (Eds.), *Advances in plant breeding strategies: Agronomic, abiotic and biotic stress traits* (pp.35–76). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-22518-0_2
- Garg, R., Shankar, R., Thakkar, B., Kudapa, H., Krishnamurthy, L., Mantri, N., Varshney, R.K., Bhatia, S. and Jain, M., 2016. Transcriptome analyses reveal genotype-and developmental stage-specific molecular responses to drought and salinity stresses in chickpea. *Scientific Reports*, 6(1), 19228. <https://doi.org/10.1038/srep19228>
- Gaur, P.M., Jukanti, A.K. and Varshney, R.K., 2012. Impact of genomic technologies on chickpea breeding strategies. *Agronomy*, 2(3), pp.199–221. <https://doi.org/10.3390/agronomy2030199>

- Gaur, P.M., Jukanti, A.K., Samineni, S., Chaturvedi, S.K., Basu, P.S., Babbar, A., Jayalakshmi, V., Nayyar, H., Devasirvatham, V. and Mallikarjuna, N., 2013. Climate change and heat stress tolerance in chickpea. In *Climate change and plant abiotic stress tolerance* (pp.837–856). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9783527675265.ch31>
- Gaur, P.M., Mallikarjuna, N., Knights, T., Beebe, S., Debouck, D., Mjía, A., Malhotra, R.S., Imtiaz, M., Sarker, A. and Tripathi, S., 2009. Gene introgression in grain legumes. In S. Gupta, M. Ali, & B. B. Singh (Eds.), *Grain legumes: Genetic improvement, management and trade* (pp.1–17). Indian Society of Pulses Research and Development (IIPR).
- Gaur, P.M., Samineni, S., Thudi, M., Tripathi, S., Sajja, S.B., Jayalakshmi, V., Mannur, D.M., Vijayakumar, A.G., Ganga Rao, N.V. and Ojiewo, C., 2019. Integrated breeding approaches for improving drought and heat adaptation in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Plant Breeding*, 138(4), pp.389–400. <https://doi.org/10.1111/pbr.12641>
- Gaur, P., Samineni, S. and Varshney, R., 2014. Drought and heat tolerance in chickpea. *Legume Perspectives*, 3, pp.15–17.
- Ghosh, D. and Xu, J., 2014. Abiotic stress responses in plant roots: A proteomics perspective. *Frontiers in Plant Science*, 5, 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00006>
- Giordano, M., Petropoulos, S.A. and Roupahel, Y., 2021. Response and defence mechanisms of vegetable crops against drought, heat and salinity stress. *Agriculture*, 11(5), 463. <https://doi.org/10.3390/agriculture11050463>
- Gorafi, Y.S.A. and Tsujimoto, H., 2016). *Leymus racemosus*: A potential species of gene pool enrichment for wheat improvement. In V. R. Rajpal, S. R. Rao, & S. N. Raina (Eds.), *Gene pool diversity and crop improvement: Volume 1* (pp.1–15). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27096-8_1
- Grabherr, M.G., Haas, B.J., Yassour, M., Levin, J.Z., Thompson, D.A., Amit, I., Adiconis, X., Fan, L., Raychowdhury, R. and Zeng, Q., 2011. Full-length transcriptome assembly from RNA-Seq data without a reference genome. *Nature Biotechnology*, 29(7), 644. <https://doi.org/10.1038/nbt.1883>
- Gupta, P., Kumar, J., Mir, R. and Kumar, A., 2010. Marker-assisted selection as a component of conventional plant breeding. In J. Janick (Ed.), *Plant breeding reviews* (pp.217–289). <https://doi.org/10.1002/9780470535486.ch4>
- Gupta, S., Mishra, S.K., Misra, S., Pandey, V., Agrawal, L., Nautiyal, C.S. and Chauhan, P.S., 2020. Revealing the complexity of protein abundance in chickpea root under drought-stress using a comparative proteomics approach. *Plant Physiology and Biochemistry*, 151, pp.88–102. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.03.005>
- Guyon, V., Tang, W.-h., Monti, M.M., Raiola, A., Lorenzo, G.D., McCormick, S. and Taylor, L.P., 2004. Antisense phenotypes reveal a role for SHY, a pollen-specific leucine-rich repeat protein, in pollen tube growth. *The Plant Journal*, 39(4), pp.643–654. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02162.x>
- Harfouche, A.L., Jacobson, D.A., Kainer, D., Romero, J.C., Harfouche, A.H., Mugnozza, G.S., Moshelion, M., Tuskan, G.A., Keurentjes, J.J. and Altman, A., 2019. Accelerating climate resilient plant breeding by applying

- next-generation artificial intelligence. *Trends in Biotechnology*, 37(11), pp.1217–1235. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2019.05.007>
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M.M., Roychowdhury, R. and Fujita, M., 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(5), pp.9643–9684. <https://doi.org/10.3390/ijms14059643>
- Huang, B.E., George, A.W., Forrest, K.L., Kilian, A., Hayden, M.J., Morell, M.K. and Cavanagh, C.R., 2012. A multiparent advanced generation inter-cross population for genetic analysis in wheat. *Plant Biotechnology Journal*, 10(7), pp.826–839. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00702.x>
- Huang, B.E., Verbyla, K.L., Verbyla, A.P., Raghavan, C., Singh, V.K., Gaur, P., Leung, H., Varshney, R.K. and Cavanagh, C.R., 2015. MAGIC populations in crops: Current status and future prospects. *Theoretical and Applied Genetics*, 128(6), pp.999–1017. <https://doi.org/10.1007/s00122-015-2506-0>
- Hussain, H.A., Hussain, S., Khaliq, A., Ashraf, U., Anjum, S.A., Men, S. and Wang, L., 2018. Chilling and drought stresses in crop plants: Implications, cross talk, and potential management opportunities. *Frontiers in Plant Science*, 9, 393. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00393>
- IPCC., 2013). *Climate change 2013: The physical science basis* (Vol. 1535). Geneva, Switzerland: IPCC Secretariat; Cambridge, UK: Cambridge University.
- Jaganathan, D., Thudi, M., Kale, S., Azam, S., Roorkiwal, M., Gaur, P.M., Kishor, P.K., Nguyen, H., Sutton, T. and Varshney, R.K., 2015. Genotyping-by-sequencing based intra-specific genetic map refines a "QTL-hotspot" region for drought tolerance in chickpea. *Molecular Genetics and Genomics*, 290, pp.559–571. <https://doi.org/10.1007/s00438-014-0932-3>
- Janni, M., Gullì, M., Maestri, E., Marmioli, M., Valliyodan, B., Nguyen, H.T. and Marmioli, N., 2020. Molecular and genetic bases of heat stress responses in crop plants and breeding for increased resilience and productivity. *Journal of Experimental Botany*, 71(13), pp.3780–3802. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa034>
- Jeffrey, C., Trethowan, R. and Kaiser, B., 2021. Chickpea tolerance to temperature stress: Status and opportunity for improvement. *Journal of Plant Physiology*, 267, 153555. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2021.153555>
- Jha, U.C., 2018. Current advances in chickpea genomics: Applications and future perspectives. *Plant Cell Reports*, 37(7), pp.947–965. <https://doi.org/10.1007/s00299-018-2305-6>
- Jha, U.C., Bohra, A. and Singh, N.P., 2014. Heat stress in crop plants: its nature, impacts and integrated breeding strategies to improve heat tolerance. *Plant Breeding*, 133(6), pp.679–701. <https://doi.org/10.1111/pbr.12217>
- Jha, U.C., Bohra, A., Nayyar, H., Rani, A., Devi, P., Saabale, P.R. and Parida, S.K., 2019a. Breeding and genomics approaches for improving productivity gains in chickpea under changing climate. In C. Kole (Ed.), *Genomic designing of climate-smart pulse crops* (pp.135–164). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96932-9_3
- Jha, U.C., Kole, P.C. and Singh, N.P., 2019b. Nature of gene action and combining ability analysis of yield and yield related traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under heat stress. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 89, pp.500–508. <https://doi.org/10.56093/ijas.v89i3.87596>

- Jha, U.C., Kole, P.C. and Singh, N.P., 2021a. QTL mapping for heat stress tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Legume Research - An International Journal*, 44, pp.382–387.
- Jha, U.C., Nayyar, H., Jha, R., Nath, C.P. and Datta, D., 2020. Chickpea breeding for abiotic stress: Breeding tools and 'omics' approaches for enhancing genetic gain. In S.S. Gosal & S.H. Wani (Eds.), *Accelerated plant breeding, Volume 3: Food legumes* (pp.211–234). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-47306-8_8
- Jha, U.C., Nayyar, H., Palakurthi, R., Jha, R., Valluri, V., Bajaj, P., Chitikineni, A., Singh, N.P., Varshney, R.K. and Thudi, M., 2021b. Major QTLs and potential candidate genes for heat stress tolerance identified in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Frontiers in Plant Science*, 12, 655103. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.655103>
- Joshi, P., Yasin, M. and Sundaram, P., 2018. Genetic variability, heritability and genetic advance study for seed yield and yield component traits in a chickpea recombinant inbred line (RIL) population. *International Journal of Pure & Applied Bioscience*, 6(2), pp.136–141. <https://doi.org/10.18782/2320-7051.6231>
- Kanooni, H. and Malhotra, R., 2003. Genetic variation and relationships between traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.) lines under dryland conditions. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 5(3), 185–194. [In Persian].
- Karalija, E., Vergata, C., Basso, M.F., Negussu, M., Zaccari, M., Grossi-de-Sa, M.F. and Martinelli, F., 2022. Chickpeas' tolerance of drought and heat: Current knowledge and next steps. *Agronomy*, 12(10), 2248. <https://doi.org/10.3390/agronomy12102248>
- Kathiria, K., Nayagapara, D., Vaddoria, M. and Poshia, V., 1997. Screening of chickpea genotypes for salinity tolerance during germination and early seedling growth. *Gujarat Agricultural University Research Journal*, 22, pp.28–32.
- Kaur, H., Hussain, S.J., Kaur, G., Poor, P., Alamri, S., Siddiqui, M.H. and Khan, M.I.R., 2022. Salicylic acid improves nitrogen fixation, growth, yield and antioxidant defence mechanisms in chickpea genotypes under salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(5), pp.2034–2047. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10592-7>
- Kaushal, N., Gupta, K., Bhandhari, K., Kumar, S., Thakur, P. and Nayyar, H., 2011. Proline induces heat tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) plants by protecting vital enzymes of carbon and antioxidative metabolism. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 17(3), pp.203–213. <https://doi.org/10.1007/s12298-011-0078-2>
- Kaya, M., Kaya, G., Kaya, M.D., Atak, M., Saglam, S., Khawar, K.M. and Ciftci, C.Y., 2008. Interaction between seed size and NaCl on germination and early seedling growth of some Turkish cultivars of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Zhejiang University Science B*, 9, pp.371–377. <https://doi.org/10.1631/jzus.b0720268>
- Keerthi Sree, Y., Lakra, N., Manorama, K., Ahlawat, Y., Zaid, A., Elansary, H.O., Sayed, S.R.M., Rashwan, M.A. and Mahmoud, E.A., 2023. Drought-induced morpho-physiological, biochemical, metabolite responses and protein profiling of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Agronomy*, 13(7), 1814. <https://doi.org/10.3390/agronomy13071814>

- Keykha-Akhar, F., Bagheri, A., Moshtaghi, N. and Nezami, A., 2011. The effect of gamma radiation on freezing tolerance of chickpea (*Cicer arietinum* L.) at in vitro culture. *Journal of Biological and Environmental Sciences*, 5(14).
- Kosgei, A., Kimurto, P., Gaur, P., Yeboah, M., Offei, S., Danquah, E., Muriuki, R., Thudi, M. and Varshney, R., 2017. Introgression of drought tolerance traits into adapted Kenyan chickpea varieties using marker assisted backcrossing (MABC). *Inter Drought-V: Hyderabad, India*, 32.
- Krishnamurthy, L., Kashiwagi, J., Gaur, P.M., Upadhyaya, H.D. and Vadez, V., 2010. Sources of tolerance to terminal drought in the chickpea (*Cicer arietinum* L.) minicore germplasm. *Field Crops Research*, 119(2), pp.322–330. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.08.002>
- Kumar, A., Kumar, V., Dubey, A.K., Ansari, M.A., Narayan, S., Meenakshi, Kumar, S., Pandey, V., Pande, V. and Sanyal, I., 2021. Chickpea glutaredoxin (CaGrx) gene mitigates drought and salinity stress by modulating the physiological performance and antioxidant defense mechanisms. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 27(5), pp.923–944. <https://doi.org/10.1007/s12298-021-00999-z>
- Kushwah, A., Bhatia, D., Singh, I., Thudi, M., Singh, G., Bindra, S., Vij, S., Gill, B., Bharadwaj, C. and Singh, S., 2021. Identification of stable heat tolerance QTLs using inter-specific recombinant inbred line population derived from GPF 2 and ILWC 292. *Plos One*, 16(8), e0254957. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254957>
- Leng, G. and Hall, J., 2019. Crop yield sensitivity of global major agricultural countries to droughts and the projected changes in the future. *Science of the Total Environment*, 654, pp.811–821. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.434>
- Li, H., Rodda, M., Gnanasambandam, A., Aftab, M., Redden, R., Hobson, K., Rosewarne, G., Materne, M., Kaur, S. and Slater, A.T., 2015. Breeding for biotic stress resistance in chickpea: progress and prospects. *Euphytica*, 204(2), pp.257–288. <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1462-8>
- Li, J., Liu, L.N., Meng, Q., Fan, H. and Sui, N., 2020. The roles of chloroplast membrane lipids in abiotic stress responses. *Plant Signaling & Behavior*, 15(11), 1807152. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1807152>
- Li, L., Wang, Y., Li, H., Jiang, W., Wang, T., Zhang, C.-C., Wang, F. and Garmestani, H., 2019. Effect of the Zener-Hollomon parameter on the dynamic recrystallization kinetics of Mg-Zn-Zr-Yb magnesium alloy. *Computational Materials Science*, 166, pp.221–229. <https://doi.org/10.1016/j.commatsci.2019.05.015>
- Li, P.S., Yu, T.F., He, G.H., Chen, M., Zhou, Y.B., Chai, S.C., Xu, Z.S. and Ma, Y.Z., 2014. Genome-wide analysis of the Hsf family in soybean and functional identification of GmHsf-34 involvement in drought and heat stresses. *BMC Genomics*, 15(1), 1009. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1009>
- Li, Y., Ruperao, P., Batley, J., Edwards, D., Khan, T., Colmer, T.D., Pang, J., Siddique, K.H. and Sutton, T., 2018. Investigating drought tolerance in chickpea using genome-wide association mapping and genomic selection based on whole-genome resequencing data. *Frontiers in Plant Science*, 9, 190. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00190>
- Lim, K.J., Junttila, S., Fey, V. and Rudd, S., 2007. Genomeless genomics in crop improvement. In *Genomics-Assisted Crop Improvement* (pp.151–176). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6295-7_7

- Liu, Y., Li, J., Zhu, Y., Jones, A., Rose, R.J. and Song, Y., 2019. Heat stress in legume seed setting: effects, causes, and future prospects. *Frontiers in Plant Science*, 10, 938. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00938>
- Mahdavi Mashaki, K., Garg, V., Nasrollahnezhad Ghomi, A.A., Kudapa, H., Chitkineni, A., Zaynali Nezhad, K., Yamchi, A., Soltanloo, H., Varshney, R.K. and Thudi, M., 2018. RNA-Seq analysis revealed genes associated with drought stress response in kabuli chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Plos One*, 13(6), e0199774. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199774>
- Maphosa, L., Richards, M.F., Norton, S.L. and Nguyen, G.N., 2020. Breeding for abiotic stress adaptation in chickpea (*Cicer arietinum* L.): A comprehensive review. *Crop Breeding, Genetics and Genomics*, 4(3), pp.1–39. <https://doi.org/10.20900/cbgg20200015>
- Mer, R., Prajith, P., Pandya, D.H. and Pandey, A., 2000. Effect of salts on germination of seeds and growth of young plants of *Hordeum vulgare*, *Triticum aestivum*, *Cicer arietinum* and *Brassica juncea*. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 185(4), pp.209–217. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037x.2000.00423.x>
- Mir, A.H., Bhat, M.A., Dar, S.A., Sofi, P.A., Bhat, N.A. and Mir, R.R., 2021. Assessment of cold tolerance in chickpea (*Cicer* spp.) grown under cold/freezing weather conditions of North-Western Himalayas of Jammu and Kashmir, India. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 27(5), pp.1105–1118. <https://doi.org/10.1007/s12298-021-00997-1>
- Mir, R.R., Reynolds, M., Pinto, F., Khan, M.A. and Bhat, M.A., 2019. High-throughput phenotyping for crop improvement in the genomics era. *Plant Science*, 282, pp.60–72. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.01.007>
- Mugabe, D., Coyne, C.J., Piaskowski, J., Zheng, P., Ma, Y., Landry, E., McGee, R., Main, D., Vandemark, G. and Zhang, H., 2019. Quantitative trait loci for cold tolerance in chickpea. *Crop Science*, 59(2), pp.573–582. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.08.0504>
- Nabati, J., Nezami, A., Hasanfard, A., Nemati, Z. and Kahrom, N., 2023. Prolonged exposure to freezing stress reduces the ability of chickpea seedlings to effectively tolerate extremely low temperatures. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1239008. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1239008>
- Nayyar, H., Bains, T. and Kumar, S., 2005. Low temperature induced floral abortion in chickpea: Relationship to abscisic acid and cryoprotectants in reproductive organs. *Environmental and Experimental Botany*, 53(1), pp.39–47. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.02.011>
- Nayyar, H., Singh, S., Kaur, S., Kumar, S. and Upadhyaya, H.D., 2006. Differential sensitivity of macrocarpa and microcarpa types of chickpea (*Cicer arietinum* L.) to water stress: Association of contrasting stress response with oxidative injury. *Journal of Integrative Plant Biology*, 48(11), pp.1318–1329. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2006.00350.x>
- Newton, A.C., Bootman, M.D. and Scott, J.D., 2016. Second messengers. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 8(8), a005926. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a005926>
- Novaković, L., Guo, T., Bačić, A., Sampathkumar, A. and Johnson, K.L., 2018. Hitting the wall—Sensing and signaling pathways involved in plant cell wall remodeling in response to abiotic stress. *Plants*, 7(4), 89. <https://doi.org/10.3390/plants7040089>

- Oladosu, Y., Rafii, M.Y., Abdullah, N., Hussin, G., Ramli, A., Rahim, H.A., Miah, G. and Usman, M., 2016. Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: A review. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 30(1), pp.1–16. <https://doi.org/10.1080/13102818.2015.1087333>
- Parankusam, S., Bhatnagar-Mathur, P. and Sharma, K.K., 2017. Heat responsive proteome changes reveal molecular mechanisms underlying heat tolerance in chickpea. *Environmental and Experimental Botany*, 141, pp.132–144. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.07.007>
- Paul, P.J., Samineni, S., Thudi, M., Sajja, S.B., Rathore, A., Das, R.R., Khan, A.W., Chaturvedi, S.K., Lavanya, G.R. and Varshney, R.K., 2018. Molecular mapping of QTLs for heat tolerance in chickpea. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(8), 2166. <https://doi.org/10.3390/ijms19082166>
- Peter, K., Viola, D. and Daniel, K.Y.T., 2019. Chickpea abiotic stresses: Combating drought, heat and cold. In O. A.B. de Oliveira (Ed.), *Abiotic and Biotic Stress in Plants* (Ch. 10). IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.83404>
- Prasad, P.V., Bheemanahalli, R. and Jagadish, S.K., 2017. Field crops and the fear of heat stress—Opportunities, challenges and future directions. *Field Crops Research*, 200, pp.114–121. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.024>
- Priyadarshan, P.M., 2017. Genetics of traits. In *Biology of Hevea Rubber* (pp.127–129). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-54506-6_8
- Pushpavalli, R., Berger, J.D., Turner, N.C., Siddique, K.H., Colmer, T.D. and Vadez, V., 2020. Cross-tolerance for drought, heat and salinity stresses in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 206(3), pp.405–419. <https://doi.org/10.1111/jac.12393>
- Pushpavalli, R., Krishnamurthy, L., Thudi, M., Gaur, P.M., Rao, M.V., Siddique, K.H., Colmer, T.D., Turner, N.C., Varshney, R.K. and Vadez, V., 2015. Two key genomic regions harbour QTLs for salinity tolerance in ICCV 2× JG 11 derived chickpea (*Cicer arietinum* L.) recombinant inbred lines. *BMC Plant Biology*, 15, Article 124. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0491-8>
- Raina, A., Khan, S., Wani, M.R., Laskar, R.A. and Mushtaq, W., 2019. Chickpea (*Cicer arietinum* L.) cytogenetics, genetic diversity and breeding. In J.M. Al-Khayri, S.M. Jain, & D.V. Johnson (Eds.), *Advances in Plant Breeding Strategies: Legumes: Volume 7* (pp.53–112). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-23400-3_3
- Ramos, I., Pataco, I.M., Mourinho, M.P., Lidon, F., Reboredo, F., Pessoa, M.F., Carvalho, M.L., Santos, J.P. and Guerra, M., 2016. Elemental mapping of biofortified wheat grains using micro X-ray fluorescence. *Spectrochimica Acta Part B: Atomic Spectroscopy*, 120, pp.30–36. <https://doi.org/10.1016/j.sab.2016.03.014>
- Rani, A., Devi, P., Jha, U.C., Sharma, K.D., Siddique, K.H. and Nayyar, H., 2020. Developing climate-resilient chickpea involving physiological and molecular approaches with a focus on temperature and drought stresses. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1759. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01759>
- Rani, A., Kiran, A., Sharma, K.D., Prasad, P.V.V., Jha, U.C., Siddique, K.H.M. and Nayyar, H., 2021. Cold tolerance during the reproductive phase in chickpea (*Cicer arietinum* L.) is associated with superior cold

- acclimation ability involving antioxidants and cryoprotective solutes in anthers and ovules. *Antioxidants* (Basel), 10(11), 1693. <https://doi.org/10.3390/antiox10111693>
- Rashid, K., Akhtar, M., Cheema, K.L., Rasool, I., Zahid, A., Hussain, A., Aqeel, M., Anwar, S.A., Amin, M. and Qadeer, Z., 2021. Development of selection criteria for assessment of chickpea (*Cicer arietinum* L.) on physio-morphic attributes under drought stress at seedling stage and maturity. *Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology*, 22(3&4), pp.98–109.
- Ray, M., Sahoo, K., Prusty, M., Mishra, N. and Mishra, P., 2022. Temperature stress in chickpea and its improvement strategies. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 11, 4173–4183.
- Rayapuram, N., Bigeard, J., Alhoraibi, H., Bonhomme, L., Hesse, A.-M., Vinh, J., Hirt, H. and Pflieger, D., 2018. Quantitative phosphoproteomic analysis reveals shared and specific targets of Arabidopsis mitogen-activated protein kinases (MAPKs) MPK3, MPK4, and MPK6. *Molecular & Cellular Proteomics*, 17(1), pp.61–80. <https://doi.org/10.1074/mcp.ra117.000135>
- Raza, A., Charagh, S., Abbas, S., Hassan, M.U., Saeed, F., Haider, S., Sharif, R., Anand, A., Corpas, F.J., Jin, W. and Varshney, R.K., 2023. Assessment of proline function in higher plants under extreme temperatures. *Plant Biology (Stuttgart)*, 25(3), pp.379–395. <https://doi.org/10.1111/plb.13510>
- Raza, A., Mehmood, S.S., Shah, T., Zou, X., Yan, L., Zhang, X. and Khan, R.S.A., 2019. Applications of molecular markers to develop resistance against abiotic stresses in wheat. In M. Hasanuzzaman, K. Nahar, & M.A. Hossain (Eds.), *Wheat Production in Changing Environments: Responses, Adaptation and Tolerance* (pp.393–420). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7_15
- Razzaq, A., Sadia, B., Raza, A., Khalid Hameed, M. and Saleem, F., 2019. Metabolomics: A way forward for crop improvement. *Metabolites*, 9(12), 303. <https://doi.org/10.3390/metabo9120303>
- Resende, R.T., Piepho, H.P., Rosa, G.J., Silva-Junior, O.B., e Silva, F.F., de Resende, M.D.V. and Grattapaglia, D., 2021. Enviromics in breeding: Applications and perspectives on envirotypic-assisted selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 134, pp.95–112. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03684-z>
- Romo, S., Labrador, E. and Dopico, B., 2001. Water stress-regulated gene expression in *Cicer arietinum* seedlings and plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 39(11), pp.1017–1026. [https://doi.org/10.1016/s0981-9428\(01\)01318-3](https://doi.org/10.1016/s0981-9428(01)01318-3)
- Roorkiwal, M., Bharadwaj, C., Barmukh, R., Dixit, G.P., Thudi, M., Gaur, P.M., Chaturvedi, S.K., Fikre, A., Hamwieh, A. and Kumar, S., 2020. Integrating genomics for chickpea improvement: Achievements and opportunities. *Theoretical and Applied Genetics*, 133(5), pp.1703–1720. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03584-2>
- Roorkiwal, M., Jain, A., Kale, S.M., Doddamani, D., Chitikineni, A., Thudi, M. and Varshney, R.K., 2018. Development and evaluation of high-density Axiom® Cicer SNP Array for high-resolution genetic mapping and breeding applications in chickpea. *Plant Biotechnology Journal*, 16(4), pp.890–901. <https://doi.org/10.1111/pbi.12836>

- Sachdeva, S., Bharadwaj, C., Patil, B.S., Pal, M., Roorkiwal, M. and Varshney, R.K., 2022. Agronomic performance of chickpea affected by drought stress at different growth stages. *Agronomy*, 12(5), 995. <https://doi.org/10.3390/agronomy12050995>
- Sachdeva, S., Bharadwaj, C., Sharma, V., Patil, B., Soren, K., Roorkiwal, M., Varshney, R. and Bhat, K., 2018. Molecular and phenotypic diversity among chickpea (*Cicer arietinum*) genotypes as a function of drought tolerance. *Crop & Pasture Science*, 69(2), pp.142–153. <https://doi.org/10.1071/cp17284>
- Sahebi, M., Hanafi, M.M., Rafii, M., Mahmud, T., Azizi, P., Osman, M., Abiri, R., Taheri, S., Kalhori, N. and Shabanmofrad, M., 2018. Improvement of drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.): Genetics, genomic tools, and the WRKY gene family. *BioMed Research International*, 2018, Article ID 3158474. <https://doi.org/10.1155/2018/3158474>
- Samantara, K., Reyes, V.P., Agrawal, N., Mohapatra, S.R. and Jena, K.K., 2021. Advances and trends on the utilization of multi-parent advanced generation intercross (MAGIC) for crop improvement. *Euphytica*, 217(10), 189. <https://doi.org/10.1007/s10681-021-02925-6>
- Samineni, S., Kamatam, S., Thudi, M., Varshney, R.K. and Gaur, P.M., 2016. Vernalization response in chickpea is controlled by a major QTL. *Euphytica*, 207, pp.453–461. <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1571-4>
- Samineni, S., Sajja, S.B., Mondal, B., Chand, U., Thudi, M., Varshney, R.K. and Gaur, P.M., 2021. MAGIC lines in chickpea: Development and exploitation of genetic diversity. *Euphytica*, 217(7), pp.1–12. <https://doi.org/10.1007/s10681-021-02874-0>
- Seymen, M., 2021. Comparative analysis of the relationship between morphological, physiological, and biochemical properties in spinach (*Spinacea oleracea* L.) under deficit irrigation conditions. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 45(1), pp.55–67. <https://doi.org/10.3906/tar-2004-79>
- Shan, F., Clarke, H., Yan, G., Plummer, J. and Siddique, K., 2007. Identification of duplicates and fingerprinting of primary and secondary wild annual Cicer gene pools using AFLP markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54(3), pp.519–527. <https://doi.org/10.1007/s10722-006-0008-2>
- Shao, J., Huang, K., Batool, M., Idrees, F., Afzal, R., Haroon, M., Noushahi, H.A., Wu, W., Hu, Q., Lu, X., Huang, G., Aamer, M., Hassan, M.U. and El Sabagh, A., 2022. Versatile roles of polyamines in improving abiotic stress tolerance of plants. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1003155. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1003155>
- Sheoran, I. and Garg, O., 1983. Effect of different types of salinities on gram. *Indian Journal of Plant Physiology*, 26(4), pp.363–369.
- Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K., 1996. Molecular responses to drought and cold stress. *Current Opinion in Biotechnology*, 7(2), pp.161–167. [https://doi.org/10.1016/S0958-1669\(96\)80007-3](https://doi.org/10.1016/S0958-1669(96)80007-3)
- Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K., 1997. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiology*, 115(2), 327. <https://doi.org/10.1104/pp.115.2.327>
- Singh, K. and Ocampo, B., 1997. Exploitation of wild Cicer species for yield improvement in chickpea. *Theoretical and Applied Genetics*, 95(3), pp.418–423. <https://doi.org/10.1007/s001220050578>

- Singh, K., Malhotra, R. and Saxena, M., 1995. Additional sources of tolerance to cold in cultivated and wild *Cicer* species. *Crop Science*, 35(5), pp.1491–1497. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183x003500050037x>
- Singh, M., Malhotra, N. and Singh, K., 2021. Broadening the genetic base of cultivated chickpea following introgression of wild *Cicer* species-progress, constraints and prospects. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 68(6), pp.2181–2205. <https://doi.org/10.1007/s10722-021-01173-w>
- Sinha, R., Gupta, A. and Senthil-Kumar, M., 2016. Understanding the impact of drought on foliar and xylem invading bacterial pathogen stress in chickpea. *Frontiers in Plant Science*, 7, 902. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00902>
- Sita, K., Sehgal, A., Kumar, J., Kumar, S., Singh, S., Siddique, K.H. and Nayyar, H., 2017. Identification of high-temperature tolerant lentil (*Lens culinaris* Medik.) genotypes through leaf and pollen traits. *Frontiers in Plant Science*, 8, 744. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00744>
- Sivasakthi, K., Thudi, M., Tharanya, M., Kale, S.M., Kholová, J., Halime, M.H., Jaganathan, D., Baddam, R., Thirunalasundari, T. and Gaur, P.M., 2018. Plant vigour QTLs co-map with an earlier reported QTL hotspot for drought tolerance while water saving QTLs map in other regions of the chickpea genome. *BMC Plant Biology*, 18(1), pp.1–18. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1245-1>
- Soln, K. and Koce, J.D., 2022. Oxidative stress in roots: Detection of lipid peroxidation and total antioxidative capacity. *Methods in Molecular Biology*, 2447, pp.221–231. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-2079-3_18
- Soltani, A., Galeshi, S., Zeinali, E. and Latifi, N., 2002. Germination, seed reserve utilization and seedling growth of chickpea as affected by salinity and seed size. *Seed Science and Technology*, 30(1), 51–60.
- Soltani, A., Hammer, G.L., Torabi, B., Robertson, M.J. and Zeinali, E., 2006. Modeling chickpea growth and development: Phenological development. *Field Crops Research*, 99(1), pp.1–13. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.02.004>
- Soren, K.R., Madugula, P., Kumar, N., Barmukh, R., Sengar, M.S., Bharadwaj, C., Sharma, P.C., Singh, S., Bhandari, A. and Singh, J., 2020. Genetic dissection and identification of candidate genes for salinity tolerance using Axiom® *Cicer*SNP array in chickpea. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(14), 5058. <https://doi.org/10.3390/ijms21145058>
- Thakur, A., Sharma, K.D., Siddique, K.H.M. and Nayyar, H., 2020. Cold priming the chickpea seeds imparts reproductive cold tolerance by reprogramming the turnover of carbohydrates, osmo-protectants and redox components in leaves. *Scientia Horticulturae*, 261, 108929. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108929>
- Thudi, M., Upadhyaya, H.D., Rathore, A., Gaur, P.M., Krishnamurthy, L., Roorkiwal, M., Nayak, S.N., Chaturvedi, S.K., Basu, P.S. and Gangarao, N., 2014. Genetic dissection of drought and heat tolerance in chickpea through genome-wide and candidate gene-based association mapping approaches. *Plos One*, 9(5), e96758. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175609>
- Tiwari, S., Lata, C., Chauhan, P.S. and Nautiyal, C.S., 2016. *Pseudomonas putida* attunes morphophysiological, biochemical and molecular responses in *Cicer arietinum* L. during drought stress and recovery. *Plant Physiology and Biochemistry*, 99, pp.108–117. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.11.001>

- Toker, C., 2014. Mutagenesis for resistance to abiotic stresses: Chickpea as model crop. In N.B. Tomlekova, M.I. Kozgar, & M.R. Wani (Eds.), *Mutagenesis: Exploring novel genes and pathways* (pp.215–238). Wageningen Academic Publishers. https://doi.org/10.3920/978-90-8686-787-5_11
- Toker, C., Berger, J., Eker, T., Sari, D., Sari, H., Gokturk, R.S., Kahraman, A., Aydin, B. and von Wettberg, E.J., 2021. *Cicer turcicum*: A new *Cicer* species and its potential to improve chickpea. *Frontiers in Plant Science*, 12, 662891. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.662891>
- Toker, C., Canci, H. and Yildirim, T., 2007. Evaluation of perennial wild *Cicer* species for drought resistance. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54(8), 1781–1786. <https://doi.org/10.1007/s10722-006-9197-y>
- Trenberth, K.E., Dai, A., van der Schrier, G., Jones, P.D., Barichivich, J., Briffa, K.R. and Sheffield, J., 2014. Global warming and changes in drought. *Nature Climate Change*, 4(1), pp.17–22. <https://doi.org/10.1038/nclimate2067>
- Tuberosa, R. and Salvi, S., 2004. Markers, genomics and post-genomics approaches—will they assist in selecting for drought tolerance. Paper presented at the *New Directions for a Diverse Planet* Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, Brisbane.
- Upadhyaya, H.D., Bajaj, D., Das, S., Saxena, M.S., Badoni, S., Kumar, V., Tripathi, S., Gowda, C., Sharma, S. and Tyagi, A.K., 2015. A genome-scale integrated approach aids in genetic dissection of complex flowering time trait in chickpea. *Plant Molecular Biology*, 89, pp.403–420. <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0377-z>
- Upadhyaya, H.D., Dronavalli, N., Gowda, C. and Singh, S., 2011. Identification and evaluation of chickpea germplasm for tolerance to heat stress. *Crop Science*, 51(5), pp.2079–2094. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.01.0018>
- Upadhyaya, H.D., Dwivedi, S.L. and Sharma, S., 2017. Managing and discovering agronomically beneficial traits in chickpea germplasm collections. In *The Chickpea Genome* (Springer), pp.43-52. https://doi.org/10.1007/978-3-319-66117-9_2
- Vadez, V., Krishnamurthy, L., Thudi, M., Anuradha, C., Colmer, T.D., Turner, N.C., Siddique, K.H., Gaur, P.M. and Varshney, R.K., 2012. Assessment of ICCV 2× JG 62 chickpea progenies shows sensitivity of reproduction to salt stress and reveals QTL for seed yield and yield components. *Molecular Breeding*, 30, pp.9–21. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9594-6>
- Van der Maesen, L.J.G., 1987. Origin, history and taxonomy of chickpea. In M.C. Saxena & K.B. Singh (Eds.), *The Chickpea* (pp.11–34). Wallingford, UK. <https://edepot.wur.nl/304694>
- Varshney, R.K., Gaur, P.M., Chamarthi, S.K., Krishnamurthy, L., Tripathi, S., Kashiwagi, J., Samineni, S., Singh, V.K., Thudi, M. and Jaganathan, D., 2013a. Fast-track introgression of "QTL-hotspot" for root traits and other drought tolerance traits in JG 11, an elite and leading variety of chickpea. *The Plant Genome*, 6(3). <https://doi.org/10.3835/plantgenome2013.07.0022>
- Varshney, R.K., Hiremath, P.J., Lekha, P., Kashiwagi, J., Balaji, J., Deokar, A.A., Vadez, V., Xiao, Y., Srinivasan, R. and Gaur, P.M., 2009a. A comprehensive resource of drought-and salinity-responsive ESTs for gene

- discovery and marker development in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *BMC Genetics*, 10(1), 523. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-523>
- Varshney, R.K., Hiremath, P.J., Lekha, P., Kashiwagi, J., Balaji, J., Deokar, A.A., Vadez, V., Xiao, Y., Srinivasan, R. and Gaur, P.M., 2009b. A comprehensive resource of drought-and salinity-responsive ESTs for gene discovery and marker development in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *BMC Genomics*, 10(1), pp.1–18. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-523>
- Varshney, R.K., Pandey, M.K., Bohra, A., Singh, V.K., Thudi, M. and Saxena, R.K., 2019a. Toward the sequence-based breeding in legumes in the post-genome sequencing era. *Theoretical and Applied Genetics*, 132(3), pp.797–816. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3252-x>
- Varshney, R.K., Song, C., Saxena, R.K., Azam, S., Yu, S., Sharpe, A.G., Cannon, S., Baek, J., Rosen, B.D. and Tar'an, B., 2013b. Draft genome sequence of chickpea (*Cicer arietinum*) provides a resource for trait improvement. *Nature Biotechnology*, 31(3), 240. <https://doi.org/10.1038/nbt.2491>
- Varshney, R.K., Thudi, M., Nayak, S.N., Gaur, P.M., Kashiwagi, J., Krishnamurthy, L., Jaganathan, D., Koppolu, J., Bohra, A. and Tripathi, S., 2014. Genetic dissection of drought tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 127(2), pp.445–462. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2230-6>
- Varshney, R.K., Thudi, M., Pandey, M.K., Tardieu, F., Ojiewo, C., Vadez, V., Whitbread, A.M., Siddique, K.H., Nguyen, H.T. and Carberry, P.S., 2018. Accelerating genetic gains in legumes for the development of prosperous smallholder agriculture: integrating genomics, phenotyping, systems modelling and agronomy. *Journal of Experimental Botany*, 69(13), pp.3293–3312. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery088>
- Varshney, R.K., Thudi, M., Roorkiwal, M., He, W., Upadhyaya, H.D., Yang, W., Bajaj, P., Cubry, P., Rathore, A. and Jian, J., 2019b. Resequencing of 429 chickpea accessions from 45 countries provides insights into genome diversity, domestication and agronomic traits. *Nature Genetics*, 51(5), pp.857–864. <https://doi.org/10.1038/s41588-019-0401-3>
- Vavilov, N.I., 1926. Centres of origin of cultivated plants (Vol. 16). Bull. Appl. Bot. Genet. Plant Breed.
- Vessal, S., Arefian, M. and Siddique, K.H.M., 2020. Proteomic responses to progressive dehydration stress in leaves of chickpea seedlings. *BMC Genomics*, 21(1), 523. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-06930-2>
- Wang, L., Mehmood, U., Agyekum, E.B., Uhunamure, S.E. and Shale, K., 2022. Associating renewable energy, globalization, agriculture, and ecological footprints: Implications for sustainable environment in South Asian countries. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 19(16). <https://doi.org/10.3390/ijerph191610162>
- Wang, X., Wang, K., Yin, G., Liu, X., Liu, M., Cao, N., Duan, Y., Gao, H., Wang, W. and Ge, W., 2018. Pollen-expressed leucine-rich repeat extensins are essential for pollen germination and growth. *Plant Physiology*, 176(3), pp.1993–2006. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01241>
- Waqas, M., Azhar, M.T., Rana, I.A., Arif, A. and Atif, R.M., 2019. Drought stress in chickpea: Physiological, breeding, and omics perspectives. In S.H. Wani (Ed.), *Recent Approaches in Omics for Plant Resilience to*

- Climate Change* (pp.189–227). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-21687-0_9
- Wijerathna-Yapa, A. and Hiti-Bandaralage, J., 2023. Tissue culture—a sustainable approach to explore plant stresses. *Life (Basel)*, 13(3). <https://doi.org/10.3390/life13030780>
- Yadav, H., Yadav, O., Dhankar, O. and Oswal, M., 1989. Effect of chloride salinity and boron on germination, growth and mineral composition of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Annals of Arid Zone*, 28(1 & 2).
- Yadav, S.K., 2010. Cold stress tolerance mechanisms in plants: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 30(3), pp.515–527. <https://doi.org/10.1051/agro/2009050>
- Zandalinas, S.I., Mittler, R., Balfagón, D., Arbona, V. and Gómez-Cadenas, A., 2018. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiologia Plantarum*, 162(1), pp.2–12. <https://doi.org/10.1111/ppl.12540>
- Zhao, J., Lu, Z., Wang, L. and Jin, B., 2020. Plant responses to heat stress: Physiology, transcription, noncoding RNAs, and epigenetics. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(1), 117. <https://doi.org/10.3390/ijms22010117>
- Zhu, F., Sun, Y., Jadhav, S.S., Cheng, Y., Alseekh, S. and Fernie, A.R., 2023. The plant metabolic changes and the physiological and signaling functions in the responses to abiotic stress. *Methods in Molecular Biology*, 2642, pp.129–150. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3044-0_7
- Zhu, M., Meng, X., Cai, J., Li, G., Dong, T. and Li, Z., 2018. Basic leucine zipper transcription factor SlbZIP1 mediates salt and drought stress tolerance in tomato. *BMC Plant Biology*, 18, Article 14. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1299-0>
- Zurayk, R., Adlan, M., Baalbaki, R. and Saxena, M., 1998. Interactive effects of salinity and biological nitrogen fixation on chickpea (*Cicer arietinum* L.) growth. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 180(4), pp.249–258. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037x.1998.tb00531.x>