

نقش منابع خارجی محافظ‌های گیاهی در تعدیل اثرات مخرب تنش‌های غیر زیستی

علی نامور^{۱*}، هاشم هادی^۲، رئوف سیدشریفی^۳

^۱گروه فیزیولوژی گیاهان زراعی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران

^۲گروه زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران

^۳گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل، ایران

تاریخ دریافت: ۹۵/۱۲/۱۲ تاریخ پذیرش: ۹۶/۳/۱۶

چکیده

گیاهان همواره در معرض عوامل نامساعد محیطی مختلف نظیر؛ شوری، خشکی، دماهای بالا/پایین، سمیت فلزات سنگین، غرقابی، تابش ماوراء بنفش و ازن قرار می‌گیرند. تنش‌های غیر زیستی سبب ایجاد اختلال در رشد، فیزیولوژی و عملکرد گیاهان شده و یک چالش بسیار مهم در تولید محصولات زراعی و امنیت غذایی به شمار می‌روند. راهکارهای مختلفی برای بهبود عملکرد گیاهان زراعی در شرایط تنش پیشنهاد شده است ولی بیشتر تلاش‌های صورت گرفته در زمینه افزایش تولید گیاهان زراعی در حضور عوامل تنش‌زا ناموفق بوده است. با این وجود در سال‌های اخیر استفاده از منابع خارجی محافظ‌های گیاهی مانند؛ محافظ‌های اسمزی (مانند؛ پرولین و گلیسین بتائین)، هورمون‌های گیاهی (نظیر؛ آبسزیک اسید، سالیسیلیک اسید، جیبرلیک اسید، جاسمونیک اسید، براسینو استروئیدها و پلی‌آمین‌ها)، آنتی‌اکسیدان‌ها (از جمله؛ گلوکاتایون، آسکوربیک اسید و توکوفرول)، عناصر ریز مغذی (مانند؛ آهن و روی) و عناصر کمیاب (نظیر؛ سیلیکون و سلنیوم) در تعدیل خسارات ایجاد شده توسط تنش‌های غیر زیستی در گیاهان بسیار موثر شناخته شده‌اند. این استراتژی به دلیل کارایی بالا، سهولت استفاده، کم هزینه بودن و عدم نیاز به تجهیزات پیشرفته توجهات زیادی را به خود جلب نموده است. از سوی دیگر استفاده از منابع خارجی محافظ‌های گیاهی ظرفیت قابل قبولی را برای افزایش رشد، عملکرد و ارتقای توانایی تحمل گیاه در شرایط نامساعد محیطی نشان داده است. با توجه به اهمیت کاربرد منابع خارجی محافظ‌های گیاهی در شرایط تنش‌زا، در این مقاله به بررسی عکس‌العمل‌های گیاه در برابر این ترکیبات در حضور عوامل محدود کننده‌ی رشد پرداخته خواهد شد.

واژه‌های کلیدی: محافظ‌های گیاهی، تنش‌های غیر زیستی، تحمل تنش، افزایش عملکرد

مقدمه

پیچیده از تنش‌های محیطی زیستی^۲ و غیر زیستی^۳ هستند که گیاه باید با استفاده از مکانیسم‌های جبرانی خود، قادر به محدود یا اصلاح کردن اثرات چنین تنش‌هایی باشد. تنش‌های غیر زیستی مهم‌ترین عوامل محیطی هستند که با تحت تاثیر قرار دادن فرآیندهای

گیاهان موجودات بسیار حساسی هستند که مجبورند برای زنده ماندن، رشد و توسعه، خود را در برابر بسیاری از عوامل محرک بیرونی و در حال تغییر، تنظیم نمایند. عوامل محرک بیرونی شامل مجموعه‌ای

2. Biotic Stresses
3. Abiotic Stresses

*نویسنده مسئول: namvar_a60@yahoo.com

گیاهان زراعی مطرح گردد (Azooz and Ahmad, 2013; Ahmad et al., 2015). عموماً چنین ترکیباتی یا به صورت پیش‌تیمار بذر قبل از کشت و یا به صورت محلول‌پاشی گیاه در مراحل مختلف رشد به کار برده می‌شوند. از این رو با توجه به نقش بسیار مهم کاربرد منابع خارجی محافظ‌های گیاهی در تعدیل اثرات مخرب ناشی از تنش‌های مختلف، در این مقاله به انواع مختلف این مواد و چگونگی کارکرد آن‌ها در شرایط مختلف پرداخته می‌شود.

محافظ‌های اسمزی: گیاهان به منظور ایستادگی در برابر صدمات حاصل از تنش اسمزی مکانیسم‌های متعددی را به کار می‌گیرند که از مهم‌ترین این مکانیسم‌ها می‌توان به سنتز و تجمع محلول‌های سازگار^۲ یا محافظ‌های اسمزی^۳ اشاره نمود. این ترکیبات به بالا بردن فشار اسمزی در گیاهان کمک شایانی نموده و موجب حفظ فشار تورگر و گرادیان جذب آب می‌گردند. به علاوه، چنین ترکیباتی در محافظت از ساختار آنزیم‌ها، هورمون‌های گیاهی، غشاهای پلاسمایی و سایر اجزای سلولی موثر بوده و نقش فعالی در تنظیف^۴ گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)^۵ ایفا می‌کنند (Ma et al., 2007; Hussain et al., 2012; Rahman et al., 2008). حضور اسمولیت‌های آلی در تنظیم تعادل کربن-نیتروژن، پتانسیل ردوکس و pH و همچنین در انتقال سیگنال‌ها نیز بسیار موثر است از این رو چنین ترکیباتی در ارتقای توانایی گیاه در مقابله با تنش‌های غیرزیستی دارای اهمیت زیادی هستند (Yan et al., 2011). در شرایطی که گیاه با محدودیت شدید منابع آبی روبرو باشد، برخی از اسمولیت‌ها می‌توانند جایگزین آب در واکنش‌های بیوشیمیایی ضروری شوند. از سوی دیگر،

مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی نقش قابل توجهی در تعیین پتانسیل عملکرد و تولید گیاهان دارند (Pessarakli, 2011; Tuteja and Gill, 2013). این مساله با کاهش زمین‌های قابل کشت و افزایش جمعیت، جدی‌تر نیز می‌شود. گیاهان در طول دوران حیات همواره با تنش‌های غیر زیستی متعددی نظیر؛ خشکی، شوری، دماهای بالا و پایین، سمیت فلزات سنگین و غرقابی روبرو می‌شوند که موجب چالش‌های جدی در رشد، متابولیسم و تولید می‌گردد. به منظور حل نمودن این معضل و یا حداقل، کاهش اثرات این محدودیت‌ها باید تدابیر ویژه‌ای اتخاذ گردد. در اولین قدم بایستی دلایل کاهش عملکرد توسط تنش‌های محیطی مختلف شناسایی شده و عکس‌العمل گیاه در برابر این محدودیت‌ها مورد ارزیابی قرار گیرد. در این راستا لازم است که علل مقاومت بیشتر برخی از گیاهان در مقابل عوامل تنش‌زا بررسی و مکانیسم‌های دخیل در ارتقای تحمل گیاه به صورت جزئی مشخص شود. در قدم بعدی باید به دنبال راه‌حلی بود تا با استفاده از آن‌ها بتوان نقاط ضعف گیاهان را پوشش داده و تولید و عملکرد را در شرایط حاضر بالا برد (Ahmad et al., 2013). استفاده از منابع خارجی محافظ‌های گیاهی^۱ نظیر؛ محافظ‌های اسمزی، هورمون‌های گیاهی، آنتی‌اکسیدان‌ها، مولکول‌های علامت‌دهنده و برخی عناصر از روش‌هایی است که اخیراً در جهت بالا بردن توان مقاومتی گیاهان در شرایط محیطی تنش‌زا مورد توجه بسیاری قرار گرفته است. این محافظ‌های گیاهی قادرند در کنار ارتقای توان تحمل تنش‌ها، رشد و عملکرد گیاه را نیز افزایش دهند. بنابراین می‌توان اظهار داشت استفاده مناسب از این دسته مواد می‌تواند به عنوان یکی از راه‌کارهای مدیریتی بسیار مهم در افزایش توان تحمل تنش‌های گوناگون در

2. Compatible Solutes
3. Osmo-Protectants
4. Scavenging
5. Reactive Oxygen Species

1. Phytoprotectants

نمی‌کنند و به همین دلیل تحت عنوان محلول‌های سازگار نیز شناخته می‌شوند (Pessarakli, 2011). در منابع متعددی ذکر شده است که استفاده از منابع خارجی اسمولیت‌های آلی در شرایط تنش‌زای محیطی، موجب تعدیل اثرات مخرب تنش‌ها در گیاهان می‌شود (جدول ۱).

تعدادی از اسمولیت‌های آلی قادرند تا پس از برطرف شدن تنش به‌عنوان عوامل احیایی و یا منابعی برای کربن و نیتروژن عمل نمایند (Taiz and Zeiger, 2006; Pessarakli, 2011). عمده‌ترین اسمولیت‌های آلی شامل؛ آمینو اسیدها، پلی‌ال‌ها، قندها و متیل‌آمین‌ها می‌باشند. این ترکیبات حتی در غلظت‌های بالا نیز بی‌ضرر بوده و با سیستم‌های درون سلولی تداخل پیدا

جدول ۱: اثرات حفاظتی استفاده از منابع خارجی محافظ‌های اسمزی در شرایط تنش

منبع	اثرات حفاظتی	عامل تنش‌زا	تیمار	گونه گیاهی
Ali et al. (2007)	<ul style="list-style-type: none"> • بهبود رشد و کارایی فتوسنتز • افزایش هدایت روزنه‌ای و غلظت درون سلولی دی‌اکسیدکربن • افزایش محتوای کلروفیل • افزایش وزن تر و خشک ریشه و اندام‌های هوایی 	خشکی؛ ۶۰ درصد ظرفیت زراعی	محلول‌پاشی ۳۰ و ۶۰ میلی‌مولار پرولین	<i>Zea mays</i>
Kamran et al. (2009)	<ul style="list-style-type: none"> • افزایش ارتفاع بوته و عملکرد دانه • بالا رفتن سطح برگ به‌ازای هر بوته • افزایش وزن خشک و تر اندام‌های هوایی • افزایش محتوای کلروفیل، فتوسنتز خالص و کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II 	خشکی؛ ۶۰ درصد ظرفیت زراعی	پیش‌تیمار بذر با ۲۰ و ۴۰ میلی‌مولار پرولین	<i>Triticum aestivum</i>
Yan et al. (2011)	<ul style="list-style-type: none"> • کاهش سوپراکسید و پراکسید هیدروژن • افزایش فعالیت آن‌تی‌اکسیدان‌ها • بهبود فعالیت Ca^{2+}-ATPase 	شوری؛ ۱۰۰ میلی‌مولار کلوروسدیم، ۵ روز	۰/۲ میلی‌مولار پرولین	<i>Cucumis melo</i>
Zhao et al. (2007)	<ul style="list-style-type: none"> • بهبود فعالیت واکنش هیل • بالا رفتن محتوای کلروفیل و تبادلات گازی • بهبود ترکیب لیپیدهای غشاهای تیلاکوئیدی • بهبود رشد گیاه و فتوسنتز • افزایش هدایت روزنه‌ای و فعالیت فتوسیستم II 	خشکی؛ ۴۵/۹ درصد محتوای آب در خاک	محلول‌پاشی ۱۰۰ میلی‌مولار گلیسین بتابین	<i>Triticum aestivum</i>
Ma et al. (2007)	<ul style="list-style-type: none"> • بهبود تنظیم اسمزی و پتانسیل آب گیاه • جلوگیری از صدمات وارد شده به تیلاکوئیدها توسط شوری • حفاظت از ساختار گرانها • ممانعت از تخریب میتوکندری 	خشکی؛ ۵۰ درصد ظرفیت زراعی	محلول‌پاشی ۸۰ میلی‌مولار گلیسین بتابین	<i>Nicotiana tabacum</i>
Rahman et al. (2012)	<ul style="list-style-type: none"> • جلوگیری از صدمات وارد شده به تیلاکوئیدها توسط شوری • حفاظت از ساختار گرانها • ممانعت از تخریب میتوکندری 	شوری؛ ۱۵۰ میلی‌مولار کلوروسدیم، ۵ روز	۵ میلی‌مولار گلیسین بتابین	<i>Oryza sativa</i>

اکسیداتیو موثر می‌باشد. تجمع اسمولیت‌هایی نظیر پرولین به‌عنوان مکانیسم سازگاری شناخته شده‌ای در گیاهان، تحت شرایط تنش مطرح گردیده و پیشنهاد

پرولین یک ترکیب آمینو اسیدی است که در تعدیل بسیاری از تنش‌های محیطی نظیر؛ شوری، خشکی، فلزات سنگین، تابش ماوراء بنفش و

و کاهش گونه‌های فعال اکسیژن، نقشی حفاظتی در برابر تنش‌های محیطی ایفا نماید (Taiz and Zeiger, 2006; Ahmad et al., 2013). نقش گلیسین بتاین در حفاظت از کمپلکس جدا کننده اکسیژن فتوسیستم II به واسطه جلوگیری از تغییر حالت پروتئین‌های هسته-ی مرکزی این کمپلکس در شرایط تنش‌زا به اثبات رسیده است. حفاظت از ساختارهای سلولی مانند؛ غشاهای پلاسمایی و تیلاکوئیدها از دیگر اثرات حضور این اسمولیت در گیاهان قرار گرفته در معرض عوامل محدود کننده محیطی می‌باشد (Rahman et al., 2012). به علاوه، بیان شده است که استفاده از منابع خارجی گلیسین بتاین موجب بیان برخی از ژن‌های ارتقاء دهنده‌ی توان تحملی گیاه در برابر تنش‌های غیر زیستی می‌گردد. خواص ویژه‌ای که موجب می‌شوند تا گلیسین بتاین به‌عنوان یک متابولیت محافظتی موثر در برابر تنش‌های مختلف غیر زیستی مطرح باشد به اندازه‌ی مولکولی کوچک، غیر سمی بودن، قابلیت انحلال‌پذیری بالا در آب، عدم تداخل با سایر متابولیت‌ها و پایداری بسیار بالای آن مربوط می‌شود (Ahmad et al., 2013; Azooz and Ahmad, 2015). این ویژگی‌ها موجب می‌گردند تا هنگامی که این متابولیت به‌صورت محلول‌پاشی مورد استفاده قرار می‌گیرد، به‌راحتی از اپیدرم برگ عبور کرده و به سایر قسمت‌های گیاه انتقال یابد. در مطالعه‌ای که توسط Hussain و همکاران (2008) بر روی آفتابگردان انجام شد ثابت گردید که استفاده از منابع خارجی گلیسین بتاین در تنش خشکی موجب افزایش قطر طبق، تعداد دانه در طبق، وزن هزار دانه و درصد روغن دانه‌ها می‌شود. همچنین، گلیسین بتاین به نگهداری آب توسط سلول‌ها کمک نموده و از دهیدراته شدن آن‌ها جلوگیری می‌نماید.

هورمون‌های گیاهی: گیاهان عالی موجودات پیچیده‌ای هستند که به‌منظور کنترل رشد و نمو طبیعی

شده است که تجمع پرولین می‌تواند به‌عنوان ملاک گزینش ارقام مقاوم در اکثر گونه‌ها مد نظر قرار گیرد. در آزمایشی که توسط Deivanai و همکاران (2011) انجام گردید مشخص شد که پیش‌تیمار بذور گیاه برنج با پرولین موجب کاهش اثرات بازدارندگی شوری شده و امکان رشد گیاهچه‌ها در حضور غلظت‌های بالای نمک (300 و 400 میلی‌مولار کلرورسدیم) را فراهم می‌کند. در کنار حفاظت اسمزی، مشخص گردیده که حضور پرولین در ارتقای سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی، فعال‌سازی مسیرهای سم‌زدایی¹، حفظ هومئوستازی سلولی از طریق تعادل ردوکس و مسیرهای علامت‌دهی تنش‌ها موثر است (Pesarakli, 2011; Yan et al., 2011). به‌علاوه، این اسمولیت به‌عنوان پیش‌ماده تولید پروتئین عمل نموده و یک منبع انرژی در فرآیندهای ترمیمی پس از تنش به‌شمار می‌رود (Pesarakli, 2011). Xu و همکاران (2009) اظهار داشتند که کاربرد منابع خارجی پرولین می‌تواند به‌واسطه کاهش دادن تولید گونه‌های فعال اکسیژن و محافظت از غشاهای پلاسمایی، توانایی گیاه را در مقابله با اثرات سمی کادمیوم افزایش دهد. فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی نظیر؛ آسکوربات پراکسیداز و گلوکاتیون ردوکتاز در حضور پرولین افزایش می‌یابد. به‌علاوه، تجمع گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط تنش توسط پرولین کاهش داده می‌شود که این امر می‌تواند در حفاظت از جریان الکترون فتوسنتزی در کلروپلاست و کاهش بازدارندگی نوری بسیار تاثیرگذار باشد (Ali et al., 2007; Yan et al., 2011).

گلیسین بتاین مولکول آلی (یک ترکیب آمونومی چهارگانه) محلول در آب کوچکی است که می‌تواند با حفاظت از سلول‌های گیاهی به‌وسیله تنظیم اسمزی، پایدار کردن پروتئین‌ها، حفاظت از دستگاه فتوسنتزی

1. Detoxification

چنین ترکیباتی برای رشد، نمو و علامت‌دهی تنش‌ها و همچنین، توسعه شبکه‌ی دفاعی بسیار مهم و ضروری هستند و قادرند فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه را به شکل افزایشی یا کاهش‌ی تحت تاثیر قرار دهند (Kaya et al., 2009). هومئوستازی و علامت‌دهی هورمون‌های گیاهی برای بهبود کارایی گیاهان در محیط‌های تنش‌زا، لازم و حیاتی است و کاربرد منابع خارجی این ترکیبات در تعدیل شرایط محیطی نامساعد به‌عنوان محافظ گیاهی بسیار موثر می‌باشد (جدول ۲).

و همچنین، تنظیم پاسخ‌ها در برابر محرک‌های خارجی نیازمند هماهنگی دقیق بین اجزای گیاهی، از سطح سلولی تا سطح بافت‌ها و اندام‌ها می‌باشند. سیستم هماهنگ‌کننده‌ی گیاه در واقع هورمون‌های گیاهی هستند که به‌عنوان پیام‌رسان‌های شیمیایی وظیفه‌ی انتقال و تبادل اطلاعات بین سلول‌ها و بافت‌ها را بر عهده دارند. هورمون‌های گیاهی ترکیبات شیمیایی هستند که می‌توانند در غلظت‌های پایین اثرات چشم‌گیری در سرتاسر چرخه‌ی زندگی گیاه داشته باشند (Pessaraki, 2002; Davies, 2004).

جدول ۲: اثرات حفاظتی استفاده از منابع خارجی هورمون‌های گیاهی در شرایط تنش

منبع	اثرات حفاظتی	عامل تنش‌زا	تیمار	گونه‌ی گیاهی
Lu et al. (2009)	<ul style="list-style-type: none"> • افزایش محتوای آب نسبی • بهبود فعالیت کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز • افزایش سطح پراکسید هیدروژن و نیتریک اکسید • کاهش میزان مالون‌دی‌آلدید و نشت الکترولیت‌ها 	خشکی؛ قطع آبیاری	محلول‌پاشی ۱۰۰ میکرومولار آبسیزیک اسید	<i>Cynodon dactylon</i>
Saleh (2007)	<ul style="list-style-type: none"> • کاهش محتوای مالون‌دی‌آلدید و پراکسید هیدروژن • افزایش محتوای کلروفیل و کربوهیدرات‌ها • افزایش فعالیت کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز 	دمای پایین؛ ۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۰ ساعت	۱ میلی‌مولار آبسیزیک اسید، ۲۴ ساعت	<i>Vigna radiata</i>
Yusuf et al. (2012)	<ul style="list-style-type: none"> • بهبود رشد گیاه • کاهش نشت الکترولیت‌ها • بهبود شاخص‌های فتوسنتز و میزان تعرق • افزایش فعالیت کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز 	شوری؛ ۱۵۰ میلی‌مولار کلرورسدیم، ۳ روز	محلول‌پاشی ۱۰ میکرومولار سالیسیک اسید	<i>Brassica juncea</i>
Imami et al. (2011)	<ul style="list-style-type: none"> • افزایش محتوای آب نسبی و کلروفیل • کاهش نشت الکترولیت‌ها 	دمای پایین؛ ۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت	۵۰۰ و ۱۰۰۰ میکرومولار سالیسیک اسید	<i>Cicer arietinum</i>
Zhang et al. (2011)	<ul style="list-style-type: none"> • کاهش محتوای TBARS، پراکسید هیدروژن و سوپراکسید • کاهش نشت الکترولیت‌ها • افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربات پراکسیداز • کاهش فعالیت کاتالاز 	فلزات سنگین؛ ۵۰ میکرومول کادمیوم، ۳ روز	۱۰۰ میکرومولار سالیسیک اسید، ۱۶ ساعت	<i>Phaseolus aureus</i>
Ayub et al. (2000)	<ul style="list-style-type: none"> • بهبود رشد و عملکرد • افزایش وزن غلاف در بوته و وزن اندام‌های هوایی 	خشکی؛ قطع آبیاری ۷۵ و ۸۸ روز پس از کاشت	محلول‌پاشی ۱۰ ^{-۶} مولار جیبرلیک اسید و آبسیزیک اسید	<i>Vigna radiata</i>
Ahmad (2010)	<ul style="list-style-type: none"> • افزایش وزن خشک و تر بوته • افزایش بیوستز پرولین و گلوسین بتائین • کاهش پراکسیداسیون لیپیدها و نشت الکترولیت‌ها • افزایش محتوای کلروفیل 	شوری؛ ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی-مولار کلرورسدیم، ۴۵ روز	محلول‌پاشی ۷۵ میلی‌گرم در لیتر جیبرلیک اسید	<i>Brassica juncea</i>
Pandey et al. (2003)	<ul style="list-style-type: none"> • بهبود شاخص‌های فتوسنتزی • افزایش هدایت روزنه‌ای و میزان تعرق • بهبود عملکرد لیف در بوته 	خشکی؛ قطع آبیاری	محلول‌پاشی ۵ میلی‌مولار ایندول استیک اسید، آبسیزیک اسید و جیبرلیک اسید	<i>Gossypium hirsutum</i>

ادامه جدول ۲-

منبع	اثرات حفاظتی	عامل تنش‌زا	تیمار	گونه گیاهی
Poonam et al. (2013)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش درصد جوانه‌زنی، طول ریشه، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها کاهش محتوای مالون‌دی‌آلدید کاهش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز افزایش تجمع ماده خشک و عملکرد دانه افزایش محتوای کلروفیل، فتوستتیز خالص و کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II 	فلزات سنگین؛ ۵ میلی مولار مس، ۱۲ روز	۱ میکرومولار جاسمونیک اسید، ۱۲ روز	<i>Cajanus cajan</i>
Zhang et al. (2008)	<ul style="list-style-type: none"> بهبود فعالیت روبیسکو بالا رفتن پتانسیل آب برگ افزایش تجمع قندهای محلول و پرولین افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز افزایش سرعت رشد نسبی (RGR)، سرعت جذب خالص (NAR) و نسبت سطح برگ (LAR) بالا رفتن کارایی فتوستتیز و هدایت روزنه‌ای افزایش کارایی مصرف آب 	خشکی؛ ۳۵ و ۸۰ درصد ظرفیت زراعی	محلول پاشی ۰/۱ میلی گرم در لیتر براسینولید	<i>Glycine max</i>
Samira et al. (2012)	<ul style="list-style-type: none"> بهبود فتوستتیز خالص بهبود وضعیت آبی برگ‌ها و کارایی مصرف آب افزایش تجمع پرولین، آنتوسیانین‌ها و ترکیبات فنولی کاهش صدمات اکسیداتیو 	شوری؛ ۷۰ میلی مولار کلوروسدیم، ۲۱ روز	۱۰ میکرومولار ۲۴-اپی‌براسینولید، ۲۱ روز	<i>Capsicum annum</i>
Farooq et al. (2009)	<ul style="list-style-type: none"> کاهش فعالیت گلوتامات اگزوالوستات ترانسفراز و گلوتامات پیرووات ترانسفراز افزایش مقادیر RNA، DNA و پروتئین‌ها بهبود رشد گیاه افزایش پایداری غشاء بهبود نسبت پتاسیم به سدیم کاهش مقادیر مالون‌دی‌آلدید بهبود شاخص‌های پایداری غشاء 	خشکی؛ ۰/۲، ۰/۴، ۰/۶ و ۰/۸ مگاپاسکال	پیش تیمار بذر و محلول پاشی با ۱۰ میکرومولار پلی‌آمین (پوترسین، اسپرمیدین و اسپرمین)	<i>Oryza sativa</i>
Zeid and Shedeed (2007)	<ul style="list-style-type: none"> کاهش فعالیت گلوتامات اگزوالوستات ترانسفراز و گلوتامات پیرووات ترانسفراز افزایش مقادیر RNA، DNA و پروتئین‌ها بهبود رشد گیاه افزایش پایداری غشاء بهبود نسبت پتاسیم به سدیم کاهش مقادیر مالون‌دی‌آلدید بهبود شاخص‌های پایداری غشاء 	شوری؛ ۳ دسی‌زیمنس بر متر، ۹۰ روز	خیساندن بذر در ۰/۰۱ میلی مولار پوترسین	<i>Medicago sativa</i>
Salceethong et al. (2011)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش محتوای آب نسبی، فتوستتیز و رنگدانه‌های فتوستتیزی افزایش مقادیر پرولین افزایش رشد گیاه بالا رفتن کارایی سیستم آنتی‌اکسیدانی افزایش کارایی مصرف آب 	شوری؛ ۱۵۰ میلی مولار کلوروسدیم، ۷ روز	۱ میلی مولار اسپرمیدین، ۲۴ ساعت	<i>Oryza sativa</i>
Sharma et al. (2011)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش محتوای آب نسبی، فتوستتیز و رنگدانه‌های فتوستتیزی افزایش مقادیر پرولین افزایش رشد گیاه بالا رفتن کارایی سیستم آنتی‌اکسیدانی افزایش کارایی مصرف آب 	شوری؛ ۳ دسی‌زیمنس بر متر، ۹۰ روز	۵۰ میلی گرم در لیتر پوترسین	<i>Citrus karna</i>
Chai et al. (2010)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش محتوای آب نسبی، فتوستتیز و رنگدانه‌های فتوستتیزی افزایش مقادیر پرولین افزایش رشد گیاه بالا رفتن کارایی سیستم آنتی‌اکسیدانی افزایش کارایی مصرف آب 	شوری؛ ۱۸۰ میلی مولار کلوروسدیم، ۷ روز	۰/۲۵ میلی مولار اسپرمین	<i>Sorghum bicolor</i>

ترپنوئیدها^۱ است، ارتباط تنگاتنگی با میزان عملکرد گیاهان زراعی دارد. نقش و مشارکت این هورمون گیاهی در تحریک توسعه‌ی ریشه نیز به‌خوبی شناخته شده است (Li et al., 2014). آبسزیزیک اسید در ادراک شرایط محیطی و نشان دادن عکس‌العمل‌های سازگاری در برابر تنش‌های غیر زیستی به‌عنوان یک

آبسزیزیک اسید (ABA) یکی از مهم‌ترین هورمون‌های گیاهی است که در بسیاری از فرآیندهای بیولوژیکی گیاه از جمله؛ تنظیم رسیدگی بذر، خواب بذر، تقسیم سلولی، پیری و ریزش برگ‌ها، کنترل تحرکات روزنه‌ای و عکس‌العمل‌های تنش‌ی گیاه دخالت می‌کند (Pessaraki, 2002; Taiz and Zeiger, 2006). این هورمون گیاهی که متعلق به گروه

1. Terpenoids

می‌باشد. گزارش شده است که استفاده از منابع خارجی آبسیزیک اسید (۲/۵ میکرومولار) در تنش دماهای بالا (۳۵/۳۰، ۴۰/۳۵ و ۴۵/۴۰ درجه سانتی‌گراد)، سطوح داخلی آبسیزیک اسید و اسمولیت‌ها را در گیاه نخود تنظیم نموده و خسارات ناشی از تنش اکسیداتیو را با کاهش دادن مقادیر مالون‌دی‌آلدید^۱ و پراکسید هیدروژن^۲ (H₂O₂) کمتر می‌کند (Kumar et al., 2012). در آزمایشی که توسط لی و همکاران (Li et al., 2014) انجام شد مشخص گردید که تنش ناشی از کلرید کادمیوم (۱، ۳، ۵، ۷ و ۹ میکرومولار) توسعه‌ی ریشه‌های نابجا در گیاهچه‌های ماش را متوقف می‌کند، ولی استفاده از آبسیزیک اسید (۱، ۵، ۱۰ و ۱۵ میکرومولار) با تعدیل اثرات مضر این تنش، تعداد و وزن تر این ریشه‌ها را افزایش می‌دهد.

سالیلیک اسید یکی از ترکیبات فنولی گیاهان است که نقشی تنظیم کننده در فرآیندهای فیزیولوژیکی و متابولیکی گیاه ایفا می‌نماید. به نقش سالیلیک اسید در جوانه‌زنی بذور، رشد، گل‌دهی و عملکرد میوه گیاهان در منابع بسیاری اشاره شده است. به‌علاوه، این ترکیب بر روی فرآیندهای فیزیولوژیکی پایه‌ای گیاه نظیر؛ جذب یون‌ها و انتقال، فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق و گلیکولیز نیز تاثیرگذار است. حضور سالیلیک اسید در طیف وسیعی از گونه‌های گیاهی و نقش آن در فرآیندهای اساسی گیاه، سالیلیک اسید را به‌عنوان یک هورمون اساسی در عکس‌العمل به تنش‌های محیطی مطرح می‌کند (Davies, 2004; Kaya et al., 2009; Ahmad et al., 2013). افزایش فعالیت کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز، گلو‌تاتیون ردوکتاز و آسکوربات پراکسیداز در نتیجه‌ی تیمار گیاهان قرار

پیک درونی عمل می‌کند. این هورمون، تنظیم‌کننده‌ی اصلی وضعیت آبی گیاه می‌باشد که قادر است به‌صورت خاص سلول‌های محافظ را هدف قرار داده و روزنه‌ها را تنگ‌تر نماید و در کمبودهای آبی شدید با علامت‌دهی سیستماتیک شرایط تطبیق را فراهم کند (Pessarakli, 2011). سیگنال‌های ایجاد شده توسط آبسیزیک اسید در طول چرخه‌ی زندگی گیاه، برای کنترل فرآیندهای رشد و نمو، هم در شرایط طبیعی و مطلوب و هم در شرایط تنش‌زا بسیار حیاتی‌اند. ژن‌های عکس‌العمل نشان‌دهنده در برابر تنش‌ها می‌توانند به دو صورت وابسته به آبسیزیک اسید و مستقل از آبسیزیک اسید بیان شوند. به‌عنوان مثال، در گیاه آرابیدوپسیس حدود ۷۰ درصد از ژن‌هایی که در شرایط محیطی تنش‌زا بیان می‌شوند تحت کنترل آبسیزیک اسید و وابسته به این هورمون گیاهی هستند (Azooz and Ahmad, 2015). ژن‌هایی که توسط آبسیزیک اسید بیان می‌گردند منجر به تولید طیف وسیعی از پروتئین‌های تنظیمی (نظیر؛ عوامل رونویسی و فاکتورهای علامت‌دهی) و پروتئین‌های کارکردی (مانند؛ آنزیم‌های متابولیکی و آنزیم‌های تطبیق‌کننده‌ی گونه‌های فعال اکسیژن) می‌شوند که نقش اساسی در سازگاری و یا مقاومت در برابر تنش‌های محیطی بر عهده دارند. این‌ها دلایلی هستند که موجب می‌گردند تا آبسیزیک اسید به‌عنوان هورمون تنش در گیاهان شناخته شود (Saleh, 2007; Lu et al., 2009; Pessarakli, 2002). نتایج به‌دست آمده در بیشتر مطالعات حاکی از آن است که تیمار گیاهان با مقادیر مناسبی از آبسیزیک اسید می‌تواند نقش غیر قابل انکاری در ارتقای توان مقاومتی گیاه در مقابل تنش‌های غیر زیستی داشته باشد. Fricke و همکاران (۲۰۰۴) مشاهده نمودند که استفاده از منابع خارجی آبسیزیک اسید قادر به افزایش دادن پتانسیل آب آوندهای چوبی و جذب آب در شرایط تنش

1. Malondialdehyde
2. Hydrogen Peroxide

آسکوربیک اسید پراکسیداز و پراکسید دیسموتاز و با تجمع آسکوربیک اسید و پرولین صورت می‌گیرد.

جیبرلین‌ها (GAs) گروه وسیعی از هورمون‌های گیاهی هستند که بسیاری از فرآیندهای نمو را در گیاهان عالی هدایت می‌کنند. این دسته از هورمون‌های گیاهی در بسیاری از جنبه‌های رشد و توسعه گیاه از جمله؛ جوانه‌زنی بذر، رشد رویشی، طول شدن ساقه، القاء گل‌دهی و توسعه میوه‌ها به صورت گسترده‌ای مشارکت می‌نمایند. جیبرلین‌ها در تعیین اندازه و شکل برگ نیز نقش مهمی دارند. در حدود ۱۳۶ جیبرلین مختلف از گیاهان و قارچ‌های گوناگون استخراج شده است ولی با این وجود، فقط تعداد کمی از این ترکیبات از لحاظ بیولوژیکی فعال هستند. با توجه به اهمیتی که GA_3 در گیاهان دارد، این ترکیب تحت عنوان جیبرلیک اسید شناخته می‌شود (Pessaraki, 2002; Taiz and Zeiger, 2006; Kaya et al., 2009).

مطالعاتی که بر روی گیاهان مختلف صورت گرفته نشان می‌دهد که استفاده از منابع خارجی جیبرلیک اسید می‌تواند مقاومت گیاه در برابر تنش‌های غیر زیستی را ارتقاء داده و سبب افزایش عملکرد و اجزای عملکرد شود (جدول ۲). اثرات تعدیل‌کنندگی جیبرلیک اسید در شرایط تنش می‌تواند به تنظیم سطوح سایر هورمون‌های درونی گیاه مربوط باشد به طوری که، بیان شده است به کار بردن منابع خارجی جیبرلیک اسید، میزان جاسمونیک اسید درونی گیاه را افزایش داده و محتوای آبسزیک اسید و سالسیلیک اسید را کاهش می‌دهد (Azooz and Ahmad, 2015).

تعادل و هم‌نوسازی هورمونی به‌هنگام وقوع تنش‌های محیطی تاثیر به‌سزایی در ارتقای توان تحملی گیاه دارد. در کنار برقراری این هم‌نوسازی هورمونی، جیبرلین‌ها می‌توانند در مسیرهای علامت‌دهی سایر هورمون‌های گیاهی (نظیر؛ آبسزیک اسید و براسینو استروئیدها) دخالت نموده و سبب

گرفته در معرض تنش با سالسیلیک اسید در مطالعات زیادی گزارش شده است (Zhang et al., 2011; Yusuf et al., 2012). ارتقای فعالیت این آنتی‌اکسیدان‌ها در کنار افزایش محتوای پرولین که عموماً در گیاهان تیمار شده با سالسیلیک اسید مشاهده می‌شود، منجر به حفاظت از غشاهای پلاسمایی در مقابل اثرات مخرب تنش‌های محیطی می‌گردد. پایداری ساختار غشاها نیز به نوبه‌ی خود موجب کاهش نشت الکترولیت‌ها و حفظ کارکرد موثر آن‌ها در حضور عوامل تنش‌زا می‌شود.

Umehese و Bankole (۲۰۱۳) گزارش نمودند که بوته‌های لوبیا چشم بلبلی که در معرض تنش کم آبی (به مدت هفت روز) قرار داشتند، در مراحل رشد رویشی و زایشی به ترتیب دارای پتانسیل آبی برگ $-1/9$ و $-2/01$ مگاپاسکال بودند. تقریباً تمام پارامترهای مورد مطالعه تحت تاثیر این تنش کاهش یافت. در حالی که، محلول‌پاشی سالسیلیک اسید موجب افزایش پتانسیل آب برگ (۲۷ درصد)، میزان کلروفیل (۹۴ درصد)، بیوماس گیاهی (۷۵ درصد)، فعالیت نترات ردوکتاز (۷ درصد) و میزان پرولین (۳۸ درصد) در مرحله رشد رویشی گردید. روندی مشابه ولی با اثرات جبرانی کمتر، در مرحله‌ی رشد زایشی نیز مشاهده شد. از سوی دیگر، افزایش تولید ترکیبات محافظ اسمزی و ارتقای فعالیت سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی موجب حفظ ساختار غشاهای پلاسمایی و افزایش شاخص پایداری غشاء گردید که در افزایش توان تحملی گیاه در برابر تنش خشکی نقش به‌سزایی دارد (Umehese and Bankole, 2013).

Zhou و همکاران (۲۰۰۹) مشاهده نمودند که استفاده از $0/2$ میلی مولار سالسیلیک اسید، اثرات سمیت جیوه (10 میکرومول) را کاهش داده و از ریشه‌های گیاه یونجه در برابر تنش اکسیداتیو محافظت می‌نماید. این اثر حفاظتی با افزایش فعالیت NADH اکسیداز،

در بیشتر گیاهان یافت می‌شوند و جاسمونیک اسید (JA) فراوان‌ترین ترکیب متعلق به این گروه می‌باشد. علاوه بر جاسمونیک اسید، فرم متیل استر آن نیز (MeJA) از اهمیت بالایی در گیاهان برخوردار است (Davies, 2014; Azooz and Ahmad, 2015). جاسمونیک اسید تنظیم‌کننده رشدی است که فرآیندهای نمو گیاه را تحت تاثیر قرار داده و با عمل نمودن به‌عنوان یک مولکول علامت‌دهنده، عکس‌العمل‌های فیزیولوژیکی و متابولیکی گیاه در برابر تنش‌ها را تنظیم می‌کند (Ahmad et al., 2013). شرایط محیطی تنش‌زا نظیر؛ خشکی، شوری و دماهای بالا و پایین منجر به افزایش تجمع جاسمونیک اسید و بیان ژن‌های عکس‌العملی جاسمونیک اسید شده و در نتیجه، بیوستز پروتئین‌های وابسته به تنش‌ها افزایش می‌یابد. ثابت شده که حضور این هورمون گیاهی در تنظیم و بهبود روابط آبی گیاه در شرایط تنش بسیار حایز اهمیت است. استفاده از منابع خارجی جاسمونیک اسید سبب تنظیم میزان تبادلات گازی و تعرق در شرایط تنش می‌گردد (Kaya et al., 2009; Tuteja and Gill, 2013). به‌علاوه، تیمار گیاهان با جاسمونیک اسید سبب کاهش قابل توجهی در پراکسیداسیون لیپیدها و مقادیر مالون‌دی‌آلدید در شرایط تنش می‌شود که این امر نقش مهمی در حفاظت از ساختار غشاهای پلاسمایی و کاهش نشت الکترولیت‌ها دارد (Poonam et al., 2013). Sheteawi (۲۰۰۷) بیان نمود که تیمار بوته‌های سویا با مقادیر مناسبی از جاسمونیک اسید موجب افزایش ۱۵۷ درصدی عملکرد در شرایط شوری می‌شود. همچنین، Alam و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادند که کاربرد منابع خارجی جاسمونیک اسید (۰/۵ میلی‌مولار) می‌تواند به‌عنوان عامل موثری در القاء مقاومت‌های کوتاه مدت به خشکی در گونه‌های براسیکا عمل نماید.

بروز عکس‌العمل‌های تنشی گردند (Kaya et al., 2009; Ahmad et al., 2013). به‌علاوه، مشاهده شده است که تیمار گیاهان با جیبرلیک اسید فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی نظیر؛ کاتالاز، پراکسیداز و پراکسید دیسموتاز را بالا می‌برد که این امر می‌تواند نقش بسیار موثری در کاهش صدمات اکسیداتیو (از جمله؛ پراکسیداسیون لیپیدها) ایفا نماید (Ahmad, 2010). از این‌رو، کاربرد منابع خارجی جیبرلیک اسید در غلظت‌های مناسب می‌تواند در بروز عکس‌العمل‌های تنشی و بالا رفتن ظرفیت مقاومتی گیاه در مقابل عوامل نامساعد غیر زیستی موثر باشد. گزارش شده است که افزایش تدریجی دما از ۳۰ درجه سانتی‌گراد به ۴۰ درجه سانتی‌گراد، میزان فعالیت آنزیم آلفا-آمیلاز را در گیاهچه‌های ژنوتیپ‌های مختلف ماش کاهش می‌دهد. این کاهش در دمای بحرانی ۵۰ درجه سانتی‌گراد بیشتر بود اما، استفاده از GA_3 (۱۰۰ میکرومول) اثرات تنش گرمایی را با افزایش فعالیت آلفا-آمیلاز تعدیل نمود (Mansoor and Naqvi, 2012). کادمیوم (۲۰ میلی‌گرم در کیلوگرم، کلرید کادمیوم) و سرب (۱۰۰ میلی‌گرم در کیلوگرم، استات سرب) محتوای کلروفیل، کربوهیدرات‌های محلول و پروتئین‌ها را در باقلا و لوبین کاهش می‌دهد. استفاده از ۱۰۰ پی‌پی‌ام جیبرلیک اسید در بوته‌های باقلا، فعالیت کاتالاز و پراکسید دیسموتاز را در تنش سرب و فعالیت آمیلاز را در تنش کادمیوم افزایش داد. در لوبین نیز به‌کار بردن جیبرلیک اسید فعالیت آمیلاز، کاتالاز و پراکسیداز را در تنش کادمیوم افزایش داد و میزان فعالیت کاتالاز و آمیلاز را تحت شرایط تنش سرب بهبود بخشید (Sharaf et al., 2009). جاسمونات‌ها (جاسمونیک اسید و ترکیبات وابسته به آن) تنها گروه از هورمون‌های گیاهی هستند که از اسیدهای چرب سنتز می‌گردند. جاسمونات‌ها

استفاده از منابع خارجی براسینو استروئیدها بیان‌گر نقش این ترکیبات در حفظ ساختار و پایداری غشاهای پلاسمایی در حضور عوامل تنش‌زا می‌باشد. از دیگر اثرات براسینو استروئیدها بر افزایش توان تحملی گیاهان در تنش‌های غیر زیستی می‌توان به بهبود کارایی فتوسنتز، افزایش محتوای کلروفیل و تنظیم هدایت روزنه‌ای اشاره نمود (Sasse, 2003; Pessarkli, 2011; Azooz and Ahmad, 2015). بسیاری از منابع بیان گردیده که استفاده از براسینو استروئیدها در شرایط تنش موجب ارتقای پارامترهای رشدی گیاه و در نتیجه بالا رفتن عملکرد و اجزای عملکرد در گیاهان زراعی می‌شود. به‌عنوان مثال، محلول‌پاشی با براسینو استروئیدها (۲۵ و ۵۰ میلی‌گرم در لیتر) می‌تواند رشد رویشی، عملکرد کل، کیفیت غلاف‌ها و میزان اسیدهای فنولیک غلاف‌های لویا چیتی را تحت شرایط تنش گرمایی (۳۴/۷ تا ۳۵/۲ درجه سانتی‌گراد) افزایش دهد (El-Bassiony et al., 2012). به‌علاوه، گزارش شده است که محلول‌پاشی بوته‌های ماش قرار گرفته در معرض آلومینیوم (۱ و ۱۰ میلی‌مولار) با 10^{-8} مول، ۲۴-پی براسینولید یا ۲۸-هومو براسینولید، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، محتوای پرولین، رشد و پارامترهای فیزیولوژیکی را در حضور و عدم حضور آلومینیوم بهبود می‌بخشد (Ali et al., 2008).

پلی‌آمین‌ها (PAs) شامل آلیفاتیک آمین‌هایی با جرم مولکولی پایین و پلی‌کاتیون‌های آلی هستند که به میزان چند میکرومولار (در حدود ۱۰ میکرومولار) تا چند میلی‌مولار در گیاهان حضور دارند. وجود گروه آمین در ترکیب این مولکول‌ها امکان تداخل آن‌ها با ماکرومولکول‌هایی نظیر؛ اسیدهای نوکلئیک، پروتئین‌ها و لیپیدها را فراهم می‌سازد. این گروه از هورمون‌های گیاهی در فرآیندهای متفاوتی مانند؛ رونویسی، ترجمه، تکثیر DNA، تقسیم سلولی،

براسینو استروئیدها (BRs) گروهی از پلی‌هیدروکسی استروئیدهای گیاهی‌اند که به تازگی به‌عنوان هورمون گیاهی معرفی شده‌اند و دارای نقشی اساسی در رشد و نمو گیاهان می‌باشند. این دسته از ترکیبات، ساختاری شبیه به هورمون‌های استروئیدی جانوران دارند (Sasse, 2003). بررسی‌های صورت گرفته بر روی براسینو استروئیدها مشخص ساخته است که این ترکیبات در طیف وسیعی از فرآیندهای فیزیولوژیکی و عکس‌العمل‌های مورفولوژیکی نظیر؛ طویل شدن ساقه و ریشه، پیچش و اپیناستی برگ‌ها، القای بیوسنتز اتیلن، فعال‌سازی پمپ‌های پروتونی، سنتز نوکلئیک اسید و پروتئین‌ها، تنظیم آسیمیلایسیون و تخصیص کربن، فعال‌سازی فتوسنتز، فتومورفوزن، تمایز بافت‌های آوندی، آغازش گل‌ها و نمو و توسعه گل‌ها و میوه‌ها مشارکت می‌نمایند (Sasse, 2003; Davies, 2004; Taiz and Zaiger, 2006). به‌علاوه، براسینو استروئیدها می‌توانند از طریق فعال نمودن مکانیسم‌های مختلف از گیاهان در مقابل صدمات ناشی از تنش‌های غیر زیستی مانند؛ شوری، خشکی و دمای بالا محافظت کنند (Pessarakli, 2011). بیان شده است که فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی مانند؛ کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و گلوکاتایون ردوکتاز در حضور براسینو استروئیدها افزایش می‌یابد (Ali et al., 2008; Zhang et al., 2008). فعالیت برخی دیگر از آنزیم‌های گیاهی نیز (از جمله؛ نترات ردوکتاز و کربونیک آنیدریداز) در اثر به‌کار بردن منابع خارجی این هورمون‌های گیاهی بالا می‌رود که می‌تواند در تحمل شرایط تنش‌زا کمک شایانی به گیاه نماید. همچنین، براسینو استروئیدها می‌توانند نقش فعالی در تجمع پروتئین‌های شوک گرمایی (HSPs) ایفا کنند. کاهش میزان مالون‌دی‌آلدید و نشت الکترولیت‌ها در اثر

1. Polyhydroxysteroids

پلی آمین ها می گردد به نحوی که، در غالب موارد تجمع پوترسین در ارقام حساس به خشکی صورت می گیرد در حالی که ارقام مقاوم به خشکی، بیشتر اسپرمیدین و اسپرمین را تجمع می دهند (Tuteja and Gill, 2013). قابلیت اتصال پلی آمین ها به پروتئین ها، اسیدهای نوکلئیک و لیپیدها می تواند از ساختار این ماکرومولکول ها در مقابل تنش های غیر زیستی محافظت نموده و سبب پایداری آن ها گردد. به عنوان مثال، بیان شده است که تیمار گیاهان قرار گرفته در معرض تنش با پلی آمین ها موجب پایداری پروتئین های D1 و D2 تیلاکوئیدها، سیتوکروم ها و روبیسکو می شود (Ahmad et al., 2013; Azooz and Ahmad, 2015). در نتیجه پایداری ساختار غشاهای پلاسمایی و همچنین کاهش مقادیر گونه های فعال اکسیژن در حضور پلی آمین ها، نشت الکترولیت ها در گیاهان تحت شرایط تنش کاهش چشم گیری پیدا می کند. گزارش شده است که استفاده از منابع خارجی تترا آمین اسپرمین سبب تغییر در متابولیسم آنتی اکسیدان ها و میزان آبسزیک اسید در سویا می گردد که می تواند اثرات تنش اسمزی را تعدیل نماید. هنگامی که بوته های سویا در مرحله گل دهی در معرض تنش اسمزی (۹ درصد پلی اتیلن گلیکول) قرار می گیرند، وزن تر غلاف ها و دانه ها و محتوای پروتئین به صورت معنی داری کاهش می یابد. با این وجود، منابع خارجی تترا آمین اسپرمین (۰/۱ میلی مولار) موجب افزایش وزن تر غلاف ها و دانه ها و محتوای پروتئین در شرایط تنش اسمزی می شود. عموماً، استفاده از منابع خارجی تترا آمین اسپرمین می تواند فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان را افزایش داده و مقادیر مالون دی آلدید را کاهش دهد که نشان دهنده نقش تترا آمین اسپرمین در سیستم دفاع آنتی اکسیدانی سویا می باشد (Radhakrishnan and Lee, 2013).

آنتی اکسیدان ها: سیستم دفاع آنتی اکسیدانی غیر

جنین زایی غیرجنسی، جوانه زنی بذور، رشد و ریخت زایی، تمایز، توسعه گل ها و میوه ها و همچنین در مرگ برنامه ریزی شده سلول ها دخیل هستند (Davies, 2004; Taiz and Zeiger, 2006; Pessaraki, 2011). به علاوه، پلی آمین ها در ثبات غشاهای پلاسمایی، تنظیم کانال های یونی، حفظ تعادل کاتیون ها و آنیون ها و هماهنگ سازی فعالیت های آنزیمی نیز مشارکت می کنند (Ahmad et al., 2013). اگر چه غلظت پلی آمین ها در گیاه در مقایسه با سایر هورمون های گیاهی بالاتر است ولی، کارکرد چندگانه این ترکیبات و دخالت آن ها در بسیاری از فرآیندهای رشد و نمو در کنار افزایش توان تولیدی گیاه در شرایط نامساعد موجب شده است تا بسیاری از محققین این ترکیبات را جزو هورمون های گیاهی طبقه بندی نمایند. خصوصیات چربی دوستی پلی آمین ها نقش ویژه ای در تعادل یونی سلول و تنش شوری ایفا می کند. عمده ترین پلی آمین هایی که در گیاهان یافت می شوند شامل؛ دی آمین پوترسین^۱ (Put)، تری آمین اسپرمیدین^۲ (Spd) و تترا آمین اسپرمین^۳ (Spm) می باشند. پلی آمین ها به هنگام وقوع تنش های محیطی، نقش حفاظتی قابل ملاحظه ای در گیاه ایفا می کنند. این ترکیبات می توانند به عنوان اسمولیت عمل نموده و با اتصال به فسفولیپیدهای غشایی، موجب پایداری غشاهای پلاسمایی شوند (Sharma et al., 2011). پلی آمین ها با تحت تاثیر قرار دادن فعالیت H^+ -ATPase و H^+ -PPase قادرند تا در تنظیم pH در شرایط تنش مشارکت نمایند. ترکیب و مقادیر پلی آمین های تجمع یافته در گیاه به گونه ی گیاهی و همچنین شدت و نوع تنش بستگی دارد. مشاهده گردیده است که تنش خشکی سبب تجمع انتخابی

1. Diamine Putrescine
2. Triamine Spermidine
3. Tetraamine Spermine

Noctor, 2011). گلوتاتیون به دلیل دخیل بودن در فعالیت سنتز کلات‌های گیاهی، اهمیت ویژه‌ای در کاهش اثرات سمی فلزاتی مانند؛ کادمیوم و نیکل دارد. این آنتی‌اکسیدان یک تنظیم‌کننده‌ی موثر برای سینگلت اکسیژن و پراکسید هیدروژن و همچنین یکی از مخرب‌ترین گونه‌های فعال اکسیژن یعنی هیدروکسیل به‌شمار می‌رود. گزارش شده است که استفاده از منابع خارجی گلوتاتیون در گیاه ماش تحت شرایط شوری با کاهش دادن سطوح پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدید موجب کاهش صدمات تنش اکسیداتیو می‌گردد. کاهش اثرات مخرب تنش اکسیداتیو توسط گلوتاتیون از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های اکسیداتیو، محتوای درونی گلوتاتیون و آسکوربیک اسید و نسبت گلوتاتیون احیا شده به گلوتاتیون اکسید شده و کاهش میزان گلوتاتیون اکسید شده انجام می‌گیرد (Nahar et al., 2012).

آسکوربیک اسید یکی از ترکیبات کلیدی سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی است که به‌عنوان بافر ردوکس در سلول‌های گیاهی عمل می‌نماید. این ترکیب محلول در آب، نقشی اساسی در فرآیندهای رشد، نمو، متابولیسم و عکس‌العمل به تنش‌ها ایفا می‌کند. آسکوربیک اسید گیاه را در برابر خسارات ناشی از تنش اکسیداتیو محافظت نموده و پیش‌ماده‌ی سنتز برخی از متابولیت‌ها محسوب می‌گردد (Foyer and Noctor, 2011; Pessaraki, 2011).

به‌علاوه، آسکوربیک اسید به بازسازی آلفا-توکوفرول و زنازانتین و فعالیت فتوسیستم II کمک شایانی می‌نماید و در کنترل توالی چرخه‌های سلولی و رشد و توسعه‌ی ریشه‌ها موثر است (Shafiq et al., 2014).

آنزیمی از ترکیباتی با وزن مولکولی پایین تشکیل شده است که نقش بسیار موثری در تخفیف اثرات تنش اکسیداتیو دارند. تعدادی از ترکیبات نظیر؛ آسکوربیک اسید و گلوتاتیون در فاز مایع و در حضور آب عمل می‌نمایند در حالی‌که، آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی چربی‌دوست مانند؛ توکوفرول و بتاکاروتن در غشاهای پلاسمایی و در کنار ترکیبات لیپیدی فعال هستند. آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی با مشارکت در بسیاری از فعالیت‌های فیزیولوژیکی، قادرند تا واکنش گیاه در برابر شرایط تنش‌زا را تحت تاثیر قرار دهند. ثابت شده است که استفاده از منابع خارجی آنتی‌اکسیدان‌ها به‌هنگام وقوع تنش‌های غیر زیستی می‌تواند نقش به‌سزایی در ارتقای توان تحملی گیاه داشته باشد (جدول ۳).

گلوتاتیون (γ -Glu-Cys-Gly) یک ترکیب تیولی غیر پروتئینی محلول در آب است که کارکردهای بیوشیمیایی وسیعی در اغلب اندامک‌های سلولی دارد. این ترکیب به‌همراه سیستئین^۱ در جذب و آسیمپلاسیون سولفور مشارکت می‌کند. از سوی دیگر، گلوتاتیون پیش‌ماده‌ی سنتز گلوتاتیون-اس-ترانسفراز است که واکنش‌های اتصال به‌منظور حذف زنونبوتیک‌ها^۲ را کاتالیز نموده و در اتصال گلوتاتیون به آنتوسیانین‌ها و سایر متابولیت‌های ثانویه به‌منظور انتقال به واکوئل‌ها مشارکت می‌کند (Foyer and Noctor, 2011; Pessaraki, 2011). به‌دلیل ویژگی‌های بیوشیمیایی خاصی که گلوتاتیون دارد (نظیر؛ قابلیت بالای حل شدن در آب، پایداری نسبی، توانایی تشکیل پیوندهای مرکاپتیدی با فلزات و واکنش‌پذیری با مولکول‌های الکترون دوست خاص)، قادر است از گیاهان در مقابل تنش‌های غیر زیستی متفاوت محافظت نماید (Kattab, 2007; Foyer and

1. Cysteine
2. Xenobiotics

جدول ۳: اثرات حفاظتی استفاده از منابع خارجی آنتی‌اکسیدان‌ها در شرایط تنش

منبع	اثرات حفاظتی	عامل تنش‌زا	تیمار	گونه‌ی گیاهی
Azzedine et al. (2011)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش سطح برگ افزایش محتوای کلروفیل و کاروتنوئید بالا رفتن تجمع پرولین کاهش محتوای پراکسید هیدروژن 	شوری؛ ۱۵۰ میلی-مولار کلروسدیم، ۲ هفته	محلول پاشی ۰/۷ میلی‌مولار آسکوربیک اسید	<i>Triticum durum</i>
Munir and Aftab (2011)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش رشد ریشه افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی افزایش میزان پروتئین‌های محلول 	شوری؛ ۱۰۰، ۱۲۰ و ۱۴۰ میلی‌مولار کلروسدیم، ۳۰ روز	۰/۵ میلی‌مولار آسکوربیک اسید، ۲۴ ساعت	<i>Saccharum sp.</i>
Shafiq et al. (2014)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش وزن تر ریشه و اندام‌های هوایی افزایش محتوای فسفر ریشه و اندام‌های هوایی ارتقای فعالیت پراکسیداز و کاتالاز افزایش محتوای درونی پرولین کاهش مقادیر مالون‌دی‌آلدیید افزایش میزان کلروفیل <i>a</i> و کارآیی فتوشیمیایی 	خشکی؛ ۶۰ درصد ظرفیت زراعی	محلول پاشی ۱۰۰، ۵۰ و ۱۵۰ میلی‌گرم در لیتر آسکوربیک اسید	<i>Brassica napus</i>
Kattab (2007)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش رشد افزایش محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی 	شوری؛ ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار کلروسدیم، ۳ هفته	۱۰۰ میلی‌گرم در لیتر گلوکاتینون، ۲۴ ساعت	<i>Brassica napus</i>
Rady et al. (2011)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی بهبود جذب عناصر غذایی 	شوری؛ ۱/۵۶، ۷/۸۳ و ۴/۶۸ دسی‌زیمنس بر متر	۲۵ و ۵۰ میلی‌گرم در لیتر آلفا توکوفرول، ۱۲ ساعت	<i>Helianthus annuus</i>
Farouk (2011)	<ul style="list-style-type: none"> کاهش مقادیر درونی سدیم و کلر افزایش مقادیر درونی پتاسیم، کلسیم و منیزیم ارتقای فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی کاهش محتوای پراکسید هیدروژن و پراکسیداسیون لیپیدها افزایش رشد کاهش صدمات غشایی 	شوری؛ ۰/۱۲، ۰/۳۵ و ۰/۷۰ درصد کلروسدیم، ۶۵ روز	محلول پاشی ۱۰۰ میلی‌گرم در لیتر آلفا توکوفرول	<i>Triticum aestivum</i>
Kumar et al. (2013)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش محتوای کلروفیل و کارآیی فتوشیمیایی فتوسنتز بهبود فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی کاهش محتوای پراکسید هیدروژن، مالون‌دی‌آلدیید و پراکسیداسیون لیپیدها 	دمای بالا؛ ۳۰ و ۳۵ درجه سانتی‌گراد	۵ میکرومولار آلفا توکوفرول	<i>Triticum aestivum</i>

متفاوت در تنش خشکی اشاره نموده‌اند (جدول ۳). این آنتی‌اکسیدان اثرات عمده‌ای بر روی حفاظت از تیلاکوئید و پروتئین‌های موجود در آن نشان می‌دهد. تنش شوری (۱۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار، کلرور سدیم) در لوبیا سبب افزایش تنش اکسیداتیو می‌شود. استفاده

کاربرد منابع خارجی آسکوربیک اسید و اثراتی که این ترکیب بر روی گیاهان در شرایط تنش دارد، می‌تواند گواهی بر مشارکت موثر آسکوربیک اسید در ارتقای توان تحملی گیاه باشد. منابع مختلفی به تاثیرات کاربرد آسکوربیک اسید بر روی گیاهان

دهد. به علاوه، آسکوربیک اسید تولید آبسیزیک اسید را در این شرایط کاهش می‌دهد. تحت تنش شوری، سطوح مختلف آسکوربیک اسید می‌تواند حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسینتیم II را نسبت به گیاهان تیمار نشده بهبود بخشد (Dolatabadian and Jouneghani, 2009).

از منابع خارجی آسکوربیک اسید (۲۵، ۵۰ و ۱۰۰ میلی مولار) فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (پراکسیداز، گلوکاتایون ردوکتاز، آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز) را ارتقاء بخشیده، اثرات تنش اکسیداتیو را کاهش داده، از پراکسیداسیون لیپیدها جلوگیری نموده و تولید مالون‌دی‌آلدید را کاهش می‌دهد لذا، قادر است تا تحمل به شوری را افزایش

جدول ۴: اثرات حفاظتی استفاده از منابع خارجی عناصر ریزمغذی در شرایط تنش

منبع	اثرات حفاظتی	عامل تنش‌زا	تیمار	گونه گیاهی
Movahhedy-Dehnavy et al. (2009)	• افزایش سرعت و درصد جوانه‌زنی	خشکی؛ توقف آبیاری در فاز رویشی، گل‌دهی و پر شدن دانه	محلول پاشی روی و منگنز به میزان ۳۰۰۰ میلی‌گرم در لیتر	<i>Carthamus tinctorius</i>
	• افزایش وزن خشک گیاهچه		۳۰۰ میلی‌گرم در لیتر	
Thalooth et al. (2006)	• افزایش محتوای روی و منگنز	دوره‌ی آبیاری در دوران رویشی، گل‌دهی و تشکیل غلاف‌ها	Zn-EDTA، ۲ درصد KNO ₃ و ۵۰ میلی‌گرم در لیتر MgSO ₄	<i>Vigna radiata</i>
	• افزایش محتوای پروتئین‌ها و اسیدهای چرب (لینولئیک اسید و اولئیک اسید)		۳۰۰ میلی‌گرم در لیتر	
Kumari et al. (2011)	• بهبود سطح، تعداد و وزن برگ‌ها	فلزات سنگین؛ ۰/۲ میلی‌گرم در لیتر کادمیوم، ۱۰ روز	۶/۳، ۷/۳ و ۸/۳ میلی‌گرم در لیتر روی، ۳ بار	<i>Vigna radiata</i>
	• افزایش وزن و تعداد غلاف‌ها		۰/۲ میلی‌گرم در لیتر	
	• افزایش ارتفاع بوته، تعداد شاخه در بوته و وزن خشک ساقه	گلو تامات سینتاز، گلو تامات دهیدروژناز		
	• افزایش ارتفاع بوته، وزن تر، تعداد گره‌های ریشه‌ای و محتوای کلروفیل			
	• افزایش فعالیت نترات ردوکتاز، گلو تامات سینتاز، گلو تامات دهیدروژناز			
	• افزایش محتوای پروتئین			

زنجیره‌های ایزوپرنوئیدی آب‌گریز هستند (Munne-Bosch, 2005; Pessaraki, 2011; Azooz and Ahmad, 2015). توکوفرول به همراه سایر آنتی‌اکسیدان‌ها در کنترل گونه‌های فعال اکسیژن و حفظ پایداری ردوکس در سلول‌ها دخیل است. محتوای توکوفرول درونی گیاه بسته به مرحله رشد و نموی و یا هنگام عکس‌العمل به تنش‌ها، تغییر می‌کند. سنتز توکوفرول در ارتباط با سطوح هورمون‌های تنشی مختلف مانند؛ جاسمونیک اسید، سالیسیلیک اسید و آبسیزیک اسید می‌باشد. لذا عقیده بر این است که توکوفرول‌ها نیز در علامت‌دهی تنش‌ها نقش دارند

گیاهان ترکیبات ایزوپرنوئیدی^۱ مختلفی را در پلاستیدهای خود سنتز می‌کنند. برخی از این ترکیبات مانند؛ پلاستوکوئینون‌ها در انتقال الکترون و ادراک وضعیت ردوکس زنجیره انتقال الکترون کلروپلاست ایفای نقش می‌نمایند. همچنین، ترکیبات متعلق به این گروه (نظیر؛ کاروتنوئیدها) می‌توانند در حفاظت نوری مشارکت نموده و یا به‌عنوان آنتی‌اکسیدان (از جمله؛ توکوفرول‌ها، توکوتری‌انول‌ها و کاروتنوئیدها) عمل نمایند. چنین مولکول‌هایی به دلیل داشتن

1. Isoprenoid

آلفا توکوفرول با افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و گلوتاتیون ردوکتاز همبستگی نشان می‌دهد (Bafeel and Ibrahim, 2008).

عناصر ریز مغذی: بر حسب نیاز گیاه، عناصر غذایی در دو گروه عناصر پرمصرف^۲ و عناصر کم‌مصرف^۳ یا ریز مغذی تقسیم‌بندی می‌شوند. این تقسیم‌بندی نمایان‌گر میزان اهمیت عناصر نمی‌باشد و صرفاً نشان‌دهنده‌ی مقادیری است که گیاهان معمولاً مورد مصرف قرار می‌دهند. عناصر ریز مغذی دربرگیرنده‌ی منگنز، مس، روی، مولیبدن، بر، کلر و آهن است. این عناصر در تشکیل ساختارهای آلی گیاهان، فعالیت‌های آنزیمی، کارکرد ناقل‌ها، تنظیمات اسمزی، متابولیسم‌های ثانویه و کارکرد هورمون‌های گیاهی تاثیرگذار هستند (Pessaraki, 2002; Taiz and Zeiger, 2006). اگر چه نقش اصلی عناصر ریز مغذی تامین سلامت و تضمین دوام چرخه حیات گیاه است ولی، مدیریت صحیح عناصر ریز مغذی در گیاهان می‌تواند عامل موثری در توسعه تحمل گیاه در برابر تنش‌های غیر زیستی باشد. آنزیم‌هایی که از اثرات کوفاکتوری عناصر ریز مغذی استفاده می‌کنند، بخشی از سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی می‌باشند که از اثرات مخرب تولید گونه‌های فعال اکسیژن طی انتقال الکترون در کلروپلاست و میتوکندری می‌کاهند. به‌عنوان مثال، سوپراکسید دیسموتاز که از کوفاکتور عناصر ریز مغذی بهره می‌برد (Mn-SOD, Fe-SOD, Cu-Zn SOD)، نقش قابل توجهی در تنظیم گونه‌های فعال اکسیژن ایفا می‌کند (Pessaraki, 2011; Azooz and Ahmad, 2015). از سوی دیگر، گزارش شده است که بوته‌های سویای رشد کرده تحت شرایط غرقابی که با محلول‌پاشی بور تیمار شده

(Lushchak and Semchuk, 2012; Kumar et al., 2013). توکوفرول در چهار شکل مختلف آلفا، بتا، گاما و سیگما یافت می‌شود. تفاوت اشکال مختلف توکوفرول در تعداد و محل قرارگیری گروه متیل بر روی حلقه‌ی آروماتیک (کرومانول)^۱ می‌باشد. در بین این ترکیبات، آلفا توکوفرول فراوان‌ترین فرم این آنتی‌اکسیدان است که در عین حال بالاترین فعالیت بیولوژیکی را نیز نشان می‌دهد. فعالیت بالای بیولوژیکی این ترکیب به دلیل حضور سه گروه متیل در ساختار مولکولی آن است (Munne-Bosch, 2005; Lushchak and Semchuk, 2012). توکوفرول یک ترکیب آنتی‌اکسیدانی است و بنابراین نقش بارزی در ارتقای توان تحملی گیاه در مقابل تنش‌های غیر زیستی ایفا می‌کند. با این وجود، میزان اثرات حفاظتی ایجاد شده توسط توکوفرول به گونه‌ی گیاهی، شدت تنش و وضعیت فیزیولوژیکی گیاه بستگی دارد. ثابت شده است گیاهانی که قادر به بیوستت توکوفرول بیشتری در شرایط حضور عوامل محدود کننده‌ی محیطی هستند، قابلیت بالاتری در تحمل تنش‌های غیر زیستی نشان می‌دهند (Munne-Bosch, 2005; Farouk, 2011; Rady et al., 2011). به دلیل این‌که گونه‌های فعال اکسیژن و توکوفرول در یک محل تولید می‌شوند، این امکان وجود دارد که با ارتقای بیوستت توکوفرول‌ها، حفاظت موثرتری از گیاهان (از جمله؛ سیستم فتوستتزی) در مقابل تنش‌های مختلف فراهم گردد. تنش سرما (۱۰ درجه سانتی‌گراد) پراکسیداسیون لیپیدها، مالون‌دی‌آلدید و تجمع پراکسید هیدروژن را در برگ‌های یونجه افزایش می‌دهد. با این وجود، ویژگی‌های ردوکسی آلفا توکوفرول در فرو نشانی رادیکال‌های آزاد دخیل هستند. همچنین آلفا-توکوفرول موجب حفاظت آنتی‌اکسیدانی نیز می‌گردد به طوری که، سطوح بالای

2. Macronutrient Elements

3. Micronutrient Elements

1. Chromanol

افزایش مقاومت در برابر شرایط محدود کننده محیطی به‌شمار می‌رود. از سوی دیگر، استفاده از منابع خارجی آهن در گیاهانی که در معرض تنش قرار گرفته‌اند، منجر به افزایش توان فتوسنتزی و تثبیت بیشتر دی‌اکسیدکربن می‌گردد. ارتقای محتوای کلروفیل گیاهان در اثر محلول‌پاشی آهن در منابع بسیاری گزارش شده است (Pessaraki, 2011; Azooz and Ahmad, 2015). در مجموع می‌توان به‌صورت کلی اظهار داشت، با توجه به کارکردهایی که آهن در گیاهان دارد، تامین منابع کافی این عنصر در شرایط تنش‌های محیطی می‌تواند در ارتقای توان تحملی گیاه موثر باشد.

روی یک عنصر ضروری برای موجودات زنده محسوب می‌گردد. این عنصر فلزی می‌تواند در گیاهان نقشی ساختاری و یا کارکردی داشته باشد. بیش از ۳۰۰ آنزیم شناسایی گردیده که دارای کوفاکتور روی هستند. این عنصر نقش بسیار مهمی در افزایش تحمل فلزات سنگین، جلوگیری از تنش‌های آبی، حفاظت از صدمات گونه‌های فعال اکسیژن و ارتقای مقاومت در مقابل محدودیت‌های محیطی ایفا می‌نماید. حضور روی برای فعال‌سازی بسیاری از آنزیم‌ها (مانند؛ هیدروژناز، کربونیک آنیدریداز و سوپراکسید دیسموتاز) ضروری است. از سوی دیگر این عنصر در تثبیت و تداوم فرآیندهای ریبوزومی و سنتز سیتوکروم‌ها نقش غیر قابل انکاری دارد (Pessaraki, 2002; Taiz and Zeiger, 2006; Broadley et al., 2012). دخالت روی در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاه ثابت گردیده و اثرات مثبت کاربرد منابع خارجی روی در تنش‌های محیطی مختلف نظیر؛ دمای بالا، شوری و به‌خصوص خشکی در بسیاری از تحقیقات مشخص شده است (جدول ۴). بیان شده است که میزان فعالیت سوپراکسید

بودند، پروتئین، روغن، اسید چرب و متابولیسم نیتروژن دانه بهتری از بوته‌های تیمار نشده با بور داشتند (Bellaloui, 2011).

آهن سومین عنصر فراوان در پوسته زمین است که به دو فرم فریک^۱ (Fe^{3+}) و فروس^۲ (Fe^{2+}) یافت می‌شود. تبدیل آسان این دو فرم به‌یکدیگر بیان‌گر مشارکت این عنصر فلزی در واکنش‌های اکسیداسیون-احیا و انتقال‌ات الکترونی می‌باشد. آهن فعالیت بیولوژیکی بالایی در پیوندهای پروتئینی دارد. پروتئین‌های آهن‌دار می‌توانند در نقش دهنده و یا گیرنده‌ی الکترون ظاهر شوند. اشکال مختلف آهن می‌توانند به‌عنوان کوفاکتور و یا گروه پروستتیک^۳ آنزیم‌ها عمل نمایند. آنزیم‌های حاوی آهن در متابولیسم اسیدهای چرب و بیوسنتز تریپنوییدها، هورمون‌های رشد و مولکول‌های علامت‌دهنده مشارکت می‌کنند. حضور آهن، هم در تولید و هم در حذف گونه‌های فعال اکسیژن دخیل است. همچنین، هومئوستازی این عنصر برای پایداری متابولیسم ضروری می‌باشد. دخالت آهن در بیوسنتز جاسمونیک اسید و اتیلن، نقش این عنصر در انتقال سیگنال‌ها را نشان می‌دهد (Pessaraki, 2002; Taiz and Zeiger, 2006; Broadley et al., 2012). شواهد زیادی مبنی بر اثرات آهن در ارتقای توان تحملی گیاه تحت شرایط تنش‌های غیر زیستی موجود می‌باشد. فعالیت کاتالاز و پراکسیداز در حضور این عنصر بالا می‌رود که این امر تاثیر به‌سزایی در محافظت از گیاه در برابر صدمات اکسیداتیو ایجاد شده در اثر تنش‌های غیر زیستی نشان می‌دهد. ثابت شده است که فعالیت H^{+} ATPase نیز در اثر محلول‌پاشی آهن افزایش می‌یابد (Ahmad et al., 2013). ارتقاء و بهبود فعالیت‌های آنزیمی گیاه در شرایط تنش، عامل بسیار مهمی در

1. Ferric
2. Ferrous
3. Prosthetic Group

عناصر کمیاب: منظور از عناصر کمیاب^۱ عناصری هستند که به طور طبیعی در پیکره گیاه حضور ندارند و یا در مقادیر بسیار ناچیز یافت می‌شوند و هنوز نقش فیزیولوژیکی مشخص و قابل توجهی برای این گونه از عناصر شناخته نشده است. فعالیت‌های انسانی نظیر کشاورزی و استخراج معادن از منابع اصلی پراکنده شدن عناصر کمیاب و نیز ایجاد آلودگی‌های محیطی توسط این دسته از مواد می‌باشند. از جمله این عناصر می‌توان به آرسنیک، کادمیوم، جیوه، سیلیکون و سلنیوم اشاره نمود (Azooz and Ahmad, 2015). البته اخیراً مشاهده گردیده است که حضور برخی از این عناصر قادر به تغییر، تحریک و یا بازداشتن تعدادی از فعالیت‌ها و کارکردهای گیاهی می‌باشد. هرچند مکانیسم عمل این گونه از تاثیرات هنوز به صورت کامل شناخته نشده ولی، ثابت شده است که در برخی موارد می‌توان از حضور این دسته از عناصر به نفع گیاه بهره برد.

لزوم حضور سیلیکون به عنوان عاملی ضروری در کارکردهای گیاه تا کنون اثبات نشده است. سیلیکون در طبیعت به صورت آزاد یافت نمی‌شود و به صورت ترکیبی در ساختمان مواد معدنی و سنگ‌ها حضور دارد. مواد معدنی که در ساختمان خود سیلیکون دارند در برابر فرسایش، هوازدگی و تجزیه بسیار مقاوم هستند بنابراین، معمولاً مقدار سیلیکون در محلول خاک بسیار اندک و ناچیز می‌باشد (Ma and Yamaji, 2008). با این حال، برخی از گونه‌های گیاهی از جمله؛ برنج، این عنصر را در مقادیر بالایی (حتی در مواردی بیشتر از عناصر ضروری) جذب نموده و تجمع می‌دهند. به طور کلی می‌توان اظهار داشت سیلیکون به عنوان عنصری سودمند برای رشد گیاهان در شرایط نامساعد محیطی مطرح گردیده است. گزارشات فراوانی مبنی بر تعدیل اثرات مخرب

در گیاه دارد. به علاوه، روی در تنظیم میزان هدایت روزنه‌ای و روابط آبی گیاه در شرایط تنش بسیار حایز اهمیت است. این ویژگی روی در شرایط تنش می‌تواند به این دلیل باشد که این عنصر کوآنزیم مهمی برای تولید تریپتوفان (یکی از پیش ماده‌های تولید اکسین) محسوب می‌شود. افزایش محتوای اکسین در گیاه با به کار بردن منابع خارجی روی در مطالعات بسیاری گزارش گردیده است. از سوی دیگر روی قادر است تا ظرفیت جذب و انتقال آب توسط گیاه را بهبود بخشد که این امر نیز به نوبه خود سبب بهبود وضعیت آبی گیاه در شرایط تنش می‌شود (Ahmad et al., 2013; Azooz and Ahmad, 2015).

لذا به طور کلی می‌توان بیان نمود که محلول‌پاشی روی در شرایط تنش (به خصوص تنش خشکی) می‌تواند نقش عمده‌ای در حفاظت گیاه ایفا نماید. هنگامی که ترکیب‌های تیماری مختلف روی (۱ تا ۱۰ میکرومولار) و بور (۱ تا ۵ میکرومولار) در شرایط شوری به کار گرفته شد، اثرات منفی شوری به صورت نسبی تعدیل گردید و رشد گیاه بهبود یافت. غلظت ۴ میکرومولار روی و ۳ میکرومولار بور به منظور کاهش صدمات ناشی از تنش شوری در گیاه ماش بسیار مناسب تشخیص داده شد (Arora et al., 2012). Patel و همکاران (۲۰۱۳) گزارش نمودند که به کار بردن منابع خارجی روی در گیاه *P. aureus* به صورت نسبی می‌تواند رشد گیاهچه‌ها را بهبود بخشیده و تنش اکسیداتیو بذور را در غلظت‌های پایین فلزات سنگین کادمیوم و آرسنیک (۲۵ و ۵۰ میلی‌گرم در کیلوگرم) کاهش دهد. اثرات محافظتی روی در مقابل سمیت کادمیوم و آرسنیک مربوط به افزایش میزان پرولین آزاد، بهبود فعالیت کلاته شدن فلزات و ارتقاء سیستم آنتی‌اکسیدانی در گیاهچه‌های *P. aureus* بود.

هدایت پتاسیم به درون ریشه و در نتیجه بهبود نسبت پتاسیم به سدیم می‌گردد (Ahmad et al., 2013). سلنیوم (Se) به دلیل اهمیتی که در سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی و تعادل هورمونی و در نتیجه سلامت انسان‌ها و حیوانات دارد، به صورت گسترده‌ای مورد بررسی قرار گرفته است. اگر چه در گیاهان نیز مطالعات وسیعی بر روی سلنیوم صورت پذیرفته و اثرات مفید آن به خوبی شناخته شده است ولی تا کنون نقش سلنیوم به عنوان یک عنصر ضروری برای گیاه مشخص نگردیده است (Navneet et al., 2014). برخی از گونه‌های گیاهی که با سلنیوم تیمار می‌شوند تحمل بالایی در برابر تنش‌های غیر زیستی خاص نظیر؛ شوری، خشکی، دمای بالا و تابش ماوراء بنفش نشان می‌دهند (جدول ۵). گزارشات متعددی حاکی از این نکته است که سلنیوم سبب ارتقای مقاومت گیاه در مقابل تنش اکسیداتیو می‌گردد. Feng و همکاران (۲۰۱۳) اظهار نمودند که سلنیوم میزان گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط تنش را به سه طریق کاهش می‌دهد؛ (۱) با تحریک نمودن تغییر خود به خودی رادیکال‌های آزاد اکسیژن به پراکسید هیدروژن، (۲) با واکنش مستقیم بین ترکیبات حاوی سلنیوم و گونه‌های فعال اکسیژن و (۳) با تنظیم نمودن فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان. مکانیسم احتمالی دیگر می‌تواند این مورد باشد که سلنیوم بر تجمع کمپلکس‌های فتوستنتزی اثر گذاشته و موجب تنظیم مقادیر گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود. گزارش شده است که محلول‌پاشی این عنصر در شرایط تنش منجر به افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز و پراکسیداز در برگ‌ها می‌شود. فعالیت این آنتی‌اکسیدان‌ها موجب ارتقای کارایی فتوستنتز و حفاظت از غشاهای پلاسمایی می‌شود (Yao et al., 2009; Hasanuzzaman et al., 2012).

تنش‌هایی نظیر؛ خشکی، شوری، دمای بالا و پایین، تابش ماوراء بنفش و عدم تعادل عناصر غذایی توسط سیلیکون موجود می‌باشد (جدول ۵). حضور سیلیکون کمک شایانی به ارتقای سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی و در نتیجه تنظیف گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط تنش می‌نماید که این امر می‌تواند منجر به حفظ کارکرد غشاها، افزایش میزان رنگدانه‌های فتوستنتزی و بالا رفتن کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II شود (Liang et al., 2008; Song et al., 2009). محلول‌پاشی سیلیکون در شرایط تنش تاثیر به‌سزایی در افزایش محتوای آب نسبی گیاه بر عهده دارد. گزارش شده است که حضور سیلیکون موجب حفاظت و پایداری تونوپلاست‌های ریشه و در نتیجه ثبات عملکرد آن‌ها در تنش‌های محیطی می‌گردد. حضور سیلیکون تبادل گازهای فتوستنتزی را نیز تحت تاثیر قرار می‌دهد که نهایت منجر به افزایش فتوستنتز خالص در گیاه مختلف می‌گردد (Parveen and Ashraf, 2010). همچنین مشاهده شده است که محلول‌پاشی این عنصر در شرایط تنش موجب بهبود ویژگی‌های فیزیو-هورمونی گیاه می‌شود که می‌تواند سبب تعدیل اثرات شرایط نامساعد محیطی بر روی گیاه گردد. استفاده از منابع خارجی سیلیکون قادر است تا میزان سطوح داخلی جیبرلیک اسید را افزایش و در عین حال مقادیر آبسزیک اسید را کاهش دهد. وقوع این حالت تعادلی در شرایط تنش، در نهایت منجر به تعدیل اثرات مخرب تنش‌ها بر روی تولید و عملکرد گیاه خواهد شد. گذشته از این موارد مشاهده شده است که حضور سیلیکون در تنش شوری موجب کاهش معنی‌داری در مقادیر یون سدیم در ریشه می‌شود در حالی که میزان یون پتاسیم در برگ‌ها و اندام‌های هوایی افزایش می‌یابد. این امر می‌تواند مربوط به افزایش فعالیت پمپ‌های H^+ -ATPase در غشاهای پلاسمایی ریشه باشد که سبب افزایش

جدول ۵: اثرات حفاظتی استفاده از منابع خارجی عناصر کمیاب (سیلیکون و سلنیوم) در شرایط تنش

منبع	اثرات حفاظتی	عامل تنش‌زا	تیمار	گونه گیاهی
Bybord (2012)	• افزایش سطح برگ، وزن تر برگ و عملکرد دانه • بهبود فتوسنتز • افزایش فعالیت آسکوربات پراکسیداز و نترات ردوکتاز • افزایش محتوای کلروفیل • بهبود رشد	شوری؛ ۳۰۰ میلی- مولار کلرورسدیم	۲ و ۴ میلی‌مولار K_2SiO_3	<i>Brassica napus</i>
Parveen and Ashraf (2010)	• افزایش میزان آسیمیلایسیون CO_2 و غلظت CO_2 • درونی • بهبود جذب پتاسیم، نسبت پتاسیم به سدیم و محتوای کلسیم • بهبود هدایت روزنه‌ای و تعرق • افزایش فتوسنتز خالص	شوری؛ ۱۵۰ میلی‌مولار کلرورسدیم	۰/۴، ۰/۸، ۱/۲، ۱/۶، ۲/۰، ۲/۴، ۲/۸ و ۳/۲ میلی‌مولار $Si(OH)_4$	<i>Zea mays</i>
Ahmed et al. (2011)	• افزایش نسبت ریشه به اندام‌های هوایی از طریق افزایش رشد ریشه • کاهش نشت الکترولیت‌ها	خشکی؛ قطع آبیاری	۲۰۰ میلی‌گرم در لیتر Si	<i>Sorghum bicolor</i>
Agarie et al. (1998)	• افزایش سطح پلی‌ساکاریدها در دیواره سلولی و بالا رفتن نسبت پلی‌ساکاریدها به کل کربوهیدرات‌ها در دیواره‌های سلولی • افزایش محتوای آب برگ‌ها	دمای بالا؛ ۴۲ درجه سانتی‌گراد	۲۰، ۴۰ و ۱۰۰ میلی‌گرم در لیتر SiO_2	<i>Oryza sativa</i>
Liang et al. (2008)	• بهبود فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز • بالا رفتن مقادیر درونی گلوکاتینون احیا شده و آسکوربیک اسید در گیاه • کاهش پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدید • افزایش بیوماس ریشه و اندام‌های هوایی • کاهش جذب و انتقال کادمیوم	انجماد؛ -۵ درجه سانتی‌گراد	۰/۱ و ۱ میلی‌مولار K_2SiO_3	<i>Triticum aestivum</i>
Song et al. (2009)	• افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز • کاهش پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدید • افزایش نسبت ریشه به اندام‌های هوایی	فلزات سنگین؛ ۰/۵ و ۵/۰ میلی‌گرم در لیتر کادمیوم	۱/۵ میلی‌مولار K_2SiO_3	<i>Brassica chinensis</i>
Shen et al. (2010)	• افزایش فتوسنتز خالص و هدایت روزنه‌ای • کاهش محتوای پراکسید هیدروژن • افزایش محتوای آسکوربیک اسید و گلوکاتینون • افزایش نسبت گلوکاتینون احیا شده به اکسید شده	ماوراء بنفش؛ ۲۹۰ تا ۳۲۰ نانومتر	۱/۷ میلی‌مولار Si	<i>Glycine max</i>
Hasanuzzaman et al. (2011)	• بهبود فعالیت آسکوربات پراکسیداز، گلوکاتینون ردوکتاز، گوآیکل پراکسیداز، دهیدرو آسکوربات ردوکتاز، مونو دهیدرو آسکوربات ردوکتاز و کاتالاز • کاهش پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدید • کاهش محتوای پراکسید هیدروژن، TBARS، دهیدرو آسکوربات و گلوکاتینون	شوری؛ ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار کلرورسدیم، ۴۸ ساعت	۲۵ میکرومولار Na_2SeO_4 ، ۴۸ ساعت	<i>Brassica napus</i>
Wang et al. (2011)	• افزایش محتوای آسکوربیک اسید و گلوکاتینون • افزایش نسبت آسکوربیک اسید به دهیدرو آسکوربات و گلوکاتینون احیا شده به اکسید شده • بهبود فعالیت گلوکاتینون ردوکتاز و دهیدرو آسکوربات ردوکتاز • افزایش فعالیت ریشه	خشکی؛ PEG- 6000 (۱- مگاپاسکال)، صفر تا ۵ روز	۵ میکرومولار Na_2SeO_4 ، صفر تا ۵ روز	<i>Trifolium repens</i>
Xiaoqin et al. (2009b)	• افزایش فعالیت ریشه • افزایش کلروفیل، کاروتنویید و پرولین • افزایش فعالیت پراکسیداز و کاتالاز • کاهش محتوای مالون‌دی‌آلدید	خشکی؛ ۳۰ درصد ظرفیت زراعی	۱، ۲ و ۳ میلی‌گرم در گیلوگرم Na_2SeO_3 ، ۲۰ روز	<i>Triticum aestivum</i>

Djanaguiraman et al. (2010)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش محتوای آنتی اکسیدان‌های آنزیمی کاهش ROS و صدمات غشایی بهبود سیستم دفاع آنتی اکسیدانی افزایش عملکرد دانه 	دمای بالا؛ ۳۰/۴۰ تا ۲۸ درجه سانتی گراد، ۷ تا ۲۸ روز	محلول پاشی ۷۵ میلی گرم در لیتر Na_2SeO_4 ، ۷ تا ۲۸ روز	<i>Sorghum bicolor</i>
Chu et al. (2010)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش تولید بیوماس افزایش محتوای کلروفیل، آنتوسیانین‌ها، فلاونوئیدها و ترکیبات فنولی افزایش فعالیت پراکسیداز و کاتالاز 	دمای پایین؛ ۴ درجه سانتی گراد، ۷۲ ساعت	۳ و ۲، ۱، ۰/۵ میلی گرم در کیلوگرم Na_2SeO_3 ، ۷۲ ساعت	<i>Triticum aestivum</i>
Hasanuzzaman et al. (2012b)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش محتوای آسکوربیک اسید و گلوتاتیون بهبود نسبت گلوتاتیون احیا شده به اکسید شده افزایش فعالیت آسکوربات پراکسیداز، گلوتاتیون ردوکتاز، گوآیکل پراکسیداز، دهیدرو آسکوربات ردوکتاز، مونو دهیدرو آسکوربات ردوکتاز و کاتالاز کاهش محتوای پراکسید هیدروژن 	فلزات سنگین؛ ۰/۵ و ۱ میلی مولار کلرید کادمیوم، ۴۸ ساعت	خیساندن بذور در ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار Na_2SeO_4 ، ۲۴ ساعت	<i>Brassica napus</i>
Yao et al. (2009)	<ul style="list-style-type: none"> افزایش وزن و فعالیت ریشه افزایش محتوای فلاونوئیدها و پرولین افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز کاهش تولید مالون‌دی‌آلدید و سوپراکسید 	ماوراء بنفش؛ UV-305 nm، 40W، B، ۸ ساعت	۱ و ۲ میلی گرم در کیلوگرم سلنیوم، ۸ ساعت	<i>Triticum aestivum</i>

شده در این زمینه شامل؛ بهبود سیستم دفاع آنتی اکسیدانی، کاهش جذب فلزات سنگین، تشکیل کمپلکس‌های غیر سمی فلز سلنیوم و دخالت در فعالیت کلات‌های گیاهی هستند. وقتی بوته‌هایی که در معرض تنش آرسنیک بودند با سلنیوم (۵ میکرومول) تیمار گردیدند، رشد گیاه بهبود یافت که بیانگر وجود یک رابطه آنتاگونیستی بین دو عنصر آرسنیک و سلنیوم می‌باشد. حضور سلنیوم سبب بروز صدمات کمتری بر غشاها، کلروفیل و بقاء سلول‌ها شد. به‌علاوه، خسارات اکسیداتیو ناشی از آرسنیک با به‌کار بردن سلنیوم کاهش یافت که می‌تواند مربوط به ارتقاء سیستم آنزیم‌های آنتی اکسیدانی مانند سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، گلوتاتیون ردوکتاز و گلوتاتیون اس‌ترانسفراز، در کنار افزایش سنتز آنتی اکسیدان‌های محلول در آب نظیر آسکوربیک اسید و گلوتاتیون باشد (Malik et al., 2012).

پراکسیداسیون لیپیدها در حضور سلنیوم کاهش چشم‌گیری می‌یابد که این امر با کاهش محتوای مالون‌دی‌آلدید که محصول پراکسیداسیون لیپیدها می‌باشد، قابل اثبات است (Xiaoqin et al. 2009). از سوی دیگر بیان گردیده که استفاده از منابع خارجی سلنیوم موجب افزایش محتوای گلوتاتیون و آسکوربیک اسید و جلوگیری از کاهش نسبت آسکوربات به دهیدروآسکوربات و همچنین، گلوتاتیون احیا شده به گلوتاتیون اکسید شده در شرایط تنش می‌شود (Hasanuzzaman et al., 2011). لذا می‌توان اظهار داشت که سلنیوم با دخالت در سیستم دفاع آنتی اکسیدانی آنزیمی و غیر آنزیمی موجب کاهش مقادیر درون سلولی گونه‌های فعال اکسیژن می‌گردد. به‌علاوه، سلنیوم از طریق بهبود روابط آبی گیاه سبب کارایی فتوسنتزی گیاه می‌شود (Navneet et al., 2014). در تعدادی از منابع اشاره گردیده است که حضور سلنیوم می‌تواند در تعدیل صدمات ایجاد شده توسط فلزات سنگین موثر باشد. مکانیسم‌های پیشنهاد

جمع‌بندی و نتیجه‌گیری

ناشی از تنش‌های محیطی در گیاهان می‌باشد. بسیاری از مطالعات نشان می‌دهند که اگر محافظ‌های گیاهی به درستی انتخاب شده و در غلظت و مرحله‌ی مناسب رشدی گیاه به‌کار گرفته شوند، می‌توانند اثرات جبرانی قابل قبولی بر روی عملکرد گیاهان در شرایط تنش داشته باشند. هر چند کارکرد سودمند محافظ‌های گیاهی در غلبه گیاه بر اثرات تنش‌ها یا ارتقای مقاومت گیاه در برابر تنش‌های غیر زیستی توسط محققان زیادی به اثبات رسیده است ولی، پیچیدگی مکانیسم‌های خاص گونه‌ای و خاص تنشی در گیاهان به معنای لزوم تحقیقات بیشتر در این زمینه می‌باشد. از این‌رو، مطالعات مزرعه‌ای که قادر باشند توانایی استعمال منابع خارجی محافظ‌های گیاهی مختلف را در تعدیل اثرات مخرب تنش‌های غیر زیستی به اثبات رسانده و راه حل‌های مناسبی را جهت گسترش استفاده عملی از این ترکیبات به‌منظور افزایش میزان تولید گیاهان زراعی ارایه نمایند، می‌تواند مورد توجه تحقیقات آینده قرار گیرد.

تنش‌های غیر زیستی مانند شوری، خشکی، غرقابی، دمای بالا، دمای پایین، فلزات سمی، ازن، تابش ماوراء بنفش و کمبود عناصر غذایی از جمله مهم‌ترین تنش‌های طبیعی محیطی محسوب می‌گردند که مسئول کاهش بیش از ۵۰ درصد تولید محصولات زراعی هستند. اگر چه تنش‌های محیطی عامل اصلی کاهش دهنده‌ی عملکرد گیاهان زراعی محسوب می‌گردند ولی، مکانیسم‌های تحمل تنش‌ها هنوز به‌طور کامل شناخته نشده است. تلاش‌های صورت گرفته توسط اصلاح گیاهان به‌منظور بهبود عملکرد تحت شرایط تنش‌زای محیطی نیز به‌دلیل کنترل عکس‌العمل‌های سازگاری توسط ژن‌های متعدد، عموماً ناموفق بوده است. یافتن راه حل‌های مناسب و کاستن اثرات تنش‌ها، یکی از چالش‌های مهم فیزیولوژیست‌های گیاهی به‌شمار می‌رود. نتایج بسیاری از تحقیقات نشان دهنده اثرات سودمند کاربرد منابع خارجی محافظ‌های گیاهی در تعدیل خسارات

References

- Agarie, S., Hanaoka, N., Ueno, O., Miyazaki, A., Kubota, F. and Agata, W. (1998).** Effects of silicon on tolerance to water deficit and heat stress in rice plants (*Oryza sativa* L.), monitored by electrolyte leakage. *Plant Production Science*. 1:96-103.
- Ahmad, P. (2010).** Growth and antioxidant responses in mustard (*Brassica juncea* L.) plants subjected to combined effect of gibberellic acid and salinity. *Archive of Agronomy and Soil Science*. 56:575-588.
- Ahmad, P., Azooz, M.M. and Prasad, M.N.V. (2013).** *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress*. Published by Springer.
- Ahmed, M., Hassen, F., Qadeer, U. and Aslam, M.A. (2011).** Silicon application and drought tolerance mechanism of sorghum. *African Journal of Agricultural Research*. 6:594-607.
- Alam, M.M., Nahar, K., Hasanuzzaman, M. and Fujita, M. (2014).** Exogenous jasmonic acid modulates the physiology, antioxidant defense and glyoxalase system in imparting drought stress tolerance in different *Brassica* species. *Plant Biotechnology Report*. 8:279-293.
- Ali, B., Hasan, S.A. and Hayat, S. (2008).** A role for brassinosteroids in the amelioration of aluminium stress through antioxidant system in mung bean (*Vigna radiata* L. Wilczek). *Environmental and Experimental Botany*. 62:153-159.
- Ali, Q., Ashraf, M. and Athar, H.R. (2007).** Exogenously applied proline at different growth stages enhances growth of two maize cultivars grown under water deficit conditions. *Pakistan Journal of Botany*. 39:1133-1144.
- Arora, A.S., Umer, S. and Mishra, S.N. (2012).** Boron and zinc response on growth in *Vigna radiata* L. Wilczek var.

- Pusa Vishal under salinity. *International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences*. 2:131-138.
- Ayub, N., Bano, A., Ramzan, S. and Usman, M. (2000).** Effect of VAM on drought tolerance and growth of plant in comparison with the effect of growth regulators. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 3:957-959.
- Azooz, M.M. and Ahmad, P. (2015).** Legumes under Environmental Stress: Yield, Improvement and Adaptations. Published by John Wiley & Sons, Ltd.
- Azzedine, F., Gherroucha, H. and Baka, M. (2011).** Improvement of salt tolerance in durum wheat by ascorbic acid application. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*. 7:27-37.
- Bafeel, S.O. and Ibrahim, M.M.(2008).** Antioxidants and accumulation of α -tocopherol induce chilling tolerance in *Medicago sativa*. *International Journal of Agriculture and Biology*. 10:593-598.
- Bellaloui, N. (2011).** Effect of water stress and foliar boron application on seed protein, oil, fatty acids, and nitrogen metabolism in soybean. *American Journal of Plant Sciences*. 2:692-701.
- Broadley, M., Brown, P., Cakmak, I., Ma, J.F., Rengel, Z. and Zhao, F. (2012).** Beneficial Elements. In: Marschner, P. (Ed.), *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*, 3rd edition Elsevier, Amsterdam, pp. 249-269.
- Bybordi, A. (2012).** Effect of ascorbic acid and silicium on photosynthesis, antioxidant enzyme activity, and fatty acid contents in canola exposure to salt stress. *Journal of Integrative Agriculture*. 11:1610-1620.
- Chai, Y.Y., Jiang, C.D., Shi, L., Shi, T.S. and Gu, W.B.(2010).** Effects of exogenous spermine on sweet sorghum during germination under salinity. *Biologia Plantarum*. 54:145-148.
- Chu, I., Yao, X. and Zhang, Z.(2010).** Responses of wheat seedlings to exogenous selenium supply under cold stress. *Biological Trace Element Research*. 136:355-363.
- Davies, P.J.(2004).** Plant Hormones, Biosynthesis, Signal Transduction, Action. Kluwer, Dordrecht.
- Deivanai, S., Xavier, R., Vinod, V., Timalata, K. and Lim. O.F. (2011).** Role of exogenous proline in ameliorating salt stress at early stage in two rice cultivars. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*. 7:157-174.
- Djanaguiraman, M., Prasad, P.V.V. and Seppanen, M. (2010).** Selenium protects sorghum leaves from oxidative damage under high temperature stress by enhancing antioxidant defense system. *Plant Physiology and Biochemistry*. 48:999-1007.
- Dolatabadian, A. and Jouneghani, R.S. (2009).** Impact of exogenous ascorbic acid on antioxidant activity and some physiological traits of common bean subjected to salinity stress. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 37:165-172.
- El-Bassiony, A.M., Ghoname, A.A., El-Awadi, M.E., Fawzy, Z.F. and Gruda, N. (2012).** Ameliorative effects of brassinosteroids on growth and productivity of snap beans grown under high temperature. *Gesunde Pflanzen*. 64:175-182.
- Farooq, M., Wahid, A. and Lee, D.J. (2009).** Exogenously applied polyamines increase drought tolerance of rice by improving leaf water status, photosynthesis and membrane properties. *Acta Physiologiae Plantarum*. 31, 937-945.
- Farouk, S. (2011).** Ascorbic acid and Tocopherol minimize salt-induced wheat leaf senescence. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*. 7:58-79.
- Feng, R., Wei, C. and Tu, S. (2013).** The roles of selenium in protecting plants against abiotic stresses. *Environmental and Experimental Botany*. 87:58-68.
- Foyer, C.H. and Noctor, G. (2011).** Ascorbate and glutathione: The heart of the redox hub. *Plant Physiology*. 155:2-18.
- Fricke, W., Akhiyarova, G., Veselov, D. and Kudoyarova, G. (2004).** Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in response to salinity in barley leaves. *Journal of Experimental Botany*. 55:1115-1123.

- Hasanuzzaman, M., Hossain, M.A. and Fujita, M. (2011).** Selenium-induced up-regulation of the antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system reduces salinity-induced damage in rapeseed seedlings. *Biological Trace Element Research*. 143:1704-1721.
- Hasanuzzaman, M., Hossain, M.A. and Fujita, M. (2012).** Exogenous selenium pretreatment protects rapeseed seedlings from cadmium-induced oxidative stress by upregulating the antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems. *Biological Trace Element Research*. 149:248-261.
- Hussain, M., Malik, M.A., Farooq, M., Ashraf, M.Y. and Cheema, M.A. (2008).** Improving drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower. *Journal of Agronomy and Crop Sciences*. 194:193-199.
- Imami, S., Jamshidi, S. and Shahrokhi, S. (2011).** Salicylic acid foliar and soil application effect on chickpea resistance to chilling stress. *International Proceedings of Chemical, Biological and Environmental Engineering*. 24:403-407.
- Kamran, M., Shahbaz, M., Ashraf, M. and Akram, N.A. (2009).** Alleviation of drought induced adverse effects in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) using proline as a presowing seed treatment. *Pakistan Journal of Botany*. 41:621-632.
- Kattab, H. (2007).** Role of glutathione and polyadenylic acid on the oxidative defense systems of two different cultivars of canola seedlings grown under saline condition. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*. 1:323-334.
- Kaya, C., Tuna, A.L. and Yokas, I. (2009).** The role of plant hormones in plants under salinity stress. In: Ashraf, M., Ozturk, M., Athar, HR. (eds) *Salinity and water stress: improving crop efficiency*. Springer, Berlin.
- Kumar, S., Kaushal, N., Nayyar, H. and Gaur, P. (2012).** Abscisic acid induces heat tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) seedlings by facilitated accumulation of osmoprotectants. *Acta Physiologiae Plantarum*. 34:1651-1658.
- Kumar, S., Singh, R. and Nayyar, H. (2013).** α -Tocopherol application modulates the response of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings to elevated temperatures by mitigation of stress injury and enhancement of antioxidants. *Journal of Plant Growth Regulation*. 32(2):307-314.
- Kumari, M., Sinhal, V.K., Srivastava, A. and Singh, V.P. (2011).** Zinc alleviates cadmium induced toxicity in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Journal of Phytology*. 3:43-46.
- Li, S.W., Leng, Y., Feng, L. and Zeng, Z.Y. (2014).** Involvement of abscisic acid in regulating antioxidative defense systems and IAA oxidase activity and improving adventitious rooting in mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] seedlings under cadmium stress. *Environmental Science and Pollution Research*. 21:525-537.
- Liang, Y., Zhu, J., Li, Z., Chu, G., Ding, Y. and Zhang, J., (2008).** Role of silicon in enhancing resistance to freezing stress in two contrasting winter wheat cultivars. *Environmental and Experimental Botany*. 64:286-294.
- Lu, S., Sub, W., Li, H., and Guo, Z. (2009).** Abscisic acid improves drought tolerance of triploid bermudagrass and involves H₂O₂-and NO-induced antioxidant enzyme activities. *Plant Physiology and Biochemistry*. 47:132-138.
- Lushchak, V.I. and Semchuk, N.M. (2012).** Tocopherol biosynthesis: chemistry, regulation and effects of environmental factors. *Acta Physiologiae Plantarum*. 34:1607-1628.
- Ma, J.F. and Yamaji, N. (2008).** Functions and transport of silicon in plants. *Cellular and molecular life sciences*. 65:3049-3057.
- Ma, X.L., Wang, Y.J., Xie, S.L., Wang, C. and Wang, W. (2007).** Glycinebetaine application ameliorates negative effects of drought stress in tobacco. *Russian Journal of Plant Physiology*. 54:472-479.
- Malik J.A., Goel, S., Kaur, N., Sharma, S., Singh, I. and Nayyar, H. (2012).** Selenium antagonises the toxic effects of arsenic on mung bean (*Phaseolus aureus*

- Roxb.) plants by restricting its uptake and enhancing the antioxidative and detoxification mechanisms. *Environmental and Experimental Botany*. 77:242-248.
- Mansoor, S. and Naqvi, F.N. (2012).** Effect of gibberellic acid on amylase activity in heat stressed mung bean (*Vigna radiata* L.) seedlings. *African Journal of Biotechnology*. 11: 11414-11419.
- Movahhedy-Dehnavy, M., Modarres-Sanavy, S.A.M. and Mokhtassi-Bidgolia, A. (2009).** Foliar application of zinc and manganese improves seed yield and quality of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) grown under water deficit stress. *Industrial Crops Production*. 30:82-92.
- Munir, N. and Aftab, F.(2011).** Enhancement of salt tolerance in sugarcane by ascorbic acid pretreatment. *African Journal of Biotechnology*. 10:18362-18370.
- Munne-Bosch, S.(2005).** The role of α -tocopherol in plant stress tolerance. *Journal of Plant Physiology*. 162:743-748.
- Nahar, K., Hasanuzzaman, M., Alam, M.M. and Fujita, M.(2012).** Exogenous glutathione alleviates short-term abiotic stress by modulating antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system in *V. radiata* seedlings. Annual Meeting of the Society for Experimental Biology, June 29–July 02, 2012. Salzburg, Austria.
- Navneet, K., Sharma, Sh., Kaur, S. and Nayyar, H.(2014).** Selenium in agriculture: a nutrient or contaminant for crops? *Archives of Agronomy and Soil Science*. 60(12):1593-1624.
- Pandey, D.M., Goswami, C. and Kumar, B.(2003).** Physiological effects of plant hormones in cotton under drought. *Biologia Plantarum*. 47:535-540.
- Parveen, N. and Ashraf, M.(2010).** Role of silicon in mitigating the adverse effects of salt stress on growth and photosynthetic attributes of two maize (*Zea mays* L.) cultivars grown hydroponically. *Pakistan Journal of Botany*. 42: 1675-1684.
- Patel, H.V., Parmar, S.R., Chudasama, C.J. and Mangrola, A.V.(2013).** Interactive studies of zinc with cadmium & arsenic on seed germination and antioxidant properties of *Phaseolus aureus* Roxb. *International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences*. 3:166-174.
- Pessarakli, M.(2002).** Hand book of Plant and Crop Physiology, 2nd edn. Marcel Dekker, Inc.
- Pessarakli, M.(2011).** Hand book of Plant and Crop Stress, 3rd edn. Published by Taylor & Francis Group.
- Poonam, S., Kaur, H. and Geetika, S.(2013).** Effect of jasmonic acid on photosynthetic pigments and stress markers in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. seedlings under copper stress. *American Journal of Plant Science*. 4:817-823.
- Radhakrishnan, R. and Lee, I.J.(2013).** Ameliorative effects of spermine against osmotic stress through antioxidants and abscisic acid changes in soybean pods and seeds. *Acta Physiologiae Plantarum*. 35:263-269.
- Rady, M.M., Sadak, M.S., El-Bassiouny, H.M.S. and Abd El-Monem, A.A.(2011).** Alleviation the adverse effects of salinity stress in sun flower cultivars using nicotinamide and Tocopherol. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*. 5:342-355.
- Rahman, M.S., Miyake, H. and Takeoka, Y.(2012).** Effect of exogenous glycinebetaine on growth and ultrastructure of salt-stressed rice seedlings (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science*. 5:33-44.
- Saleethong, P., Sanitchon, J., Kong-ngern, K. and Theerakulpisut, P.(2011).** Pretreatment with spermidine reverses inhibitory effects of salt stress in two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity tolerance. *Asian Journal of Plant Science*. 10:245-254.
- Saleh, A.A.H.(2007).** Amelioration of chilling injuries in mung bean (*Vigna radiata* L.) seedlings by paclobutrazol, abscisic acid and hydrogen peroxide. *American Journal of Plant Physiology*. 2:318-322.
- Samira, IM-H., Dridi-Mouhanded, B., ben Mansour-Gueddes, S. and Denden, M.(2012).** 24-Epibrassinolide ameliorates the adverse effect of salt stress (NaCl) on

- pepper (*Capsicum annuum* L.). Journal of Stress Physiology and Biochemistry. 8:232-240.
- Sasse, J.M.(2003).** Physiological actions of brassinosteroids: an update. Journal of Plant Growth Regulation. 22:276-288.
- Shafiq, S., Akram, N.A., Ashraf, M. and Arshad, A.(2014).** Synergistic effects of drought and ascorbic acid on growth, mineral nutrients and oxidative defense system in canola (*Brassica napus* L.) plants. Acta Physiologiae Plantarum. 36:1539-1553.
- Sharaf, A.E.M., Farghal, I.I. and Sofy, M.R.(2009).** Role of gibberellic acid in abolishing the detrimental effects of Cd and Pb on broad bean and lupin plants. Research Journal of Agriculture and Biological Sciences. 5: 668-673.
- Sharma, D.K., Dubey, A.K., Srivastav, M., Singh, A.K., Sairam, R.K., Pandey, R.N., Dahuja, A. and Kaur, C.(2011).** Effect of putrescine and paclobutrazol on growth, physiochemical parameters, and nutrient acquisition of salt-sensitive citrus rootstock Karna khatta (*Citrus karna* Raf.) under NaCl Stress. Journal of Plant Growth Regulation. 30:301-311.
- Shen, X., Zhou, Y., Duan, L., Li, Z., Eneji, A.E. and Li, Z.(2010).** Silicon effects on photosynthesis and antioxidant parameters of soybean seedlings under drought and ultraviolet-B radiation. Journal of Plant Physiology. 167:1248-1252.
- Sheteawi, S.(2007).** Improving growth and yield of salt-stressed soybean by exogenous application of jasmonic acid and ascorbin. International Journal of Agriculture and Biology. 9:473-478.
- Song, A., Li, Z., Zhang, J., Xue, G., Fan, F. and Liang, Y. (2009).** Silicon-enhanced resistance to cadmium toxicity in *Brassica chinensis* L. is attributed to Si-suppressed cadmium uptake and transport and Si-enhanced antioxidant defense capacity. Journal of Hazardous Materials. 172:74-83.
- Taiz, L. and Zeiger, E.(2006).** Plant Physiology. 4th edn. Sinauer Associates, Sunderland.
- Thalooth, A.T., Tawfik, M.M. and Mohamed, H.M.(2006).** A comparative study on the effect of foliar application of zinc, potassium and magnesium on growth, yield and some chemical constituents of mung bean plants grown under water stress conditions. World Journal of Agricultural Science. 2:37-46.
- Tuteja, N. and Gill, S.S.(2013).** Crop Improvement under Adverse Conditions. Published by Springer.
- Umebese, C.E. and Bankole, A.E.(2013).** Impact of salicylic acid on antioxidants, biomass and osmotic adjustments in *Vigna unguiculata* L. Walp. during water deficit stress. African Journal of Biotechnology. 12:5200-5207.
- Wang, C.Q., Xu, H.J. and Liu, T.(2011).** Effect of selenium on ascorbate-glutathione metabolism during PEG induced water deficit in *Trifolium repens* L. Journal of Plant Growth Regulation. 30:436-444.
- Xiaoqin, Y., Jianzhou, C. and Guangyin, W. (2009).** Effects of selenium on wheat seedlings under drought stress. Biological Trace Element Research. 130:283-290.
- Xu, J., Yin, H.X. and Li, X., (2009).** Protective effects of proline against cadmium toxicity in micro propagated hyper accumulator, *Solanum nigrum* L. Plant Cell Reports. 28:325-353.
- Yan, Z., Guo, S., Shu, S., Sun, J. and Tezuka, T., (2011).** Effects of proline on photosynthesis, root reactive oxygen species (ROS) metabolism in two melon cultivars (*Cucumis melo* L.) under NaCl stress. African Journal of Biotechnology. 10:18381-18390.
- Yao, X., Chu, J. and Wang, G.(2009).** Effects of selenium on wheat seedlings under drought stress. Biological Trace Element Research. 130:283-290.
- Yusuf, M., Fariduddin, Q., Varshney, P. and Ahmad, A.(2012).** Salicylic acid minimizes nickel and/or salinity-induced toxicity in Indian mustard (*Brassica juncea*) through an improved antioxidant system. Environmental Science and Pollution Research. 19:8-18.
- Zeid, I.M. and Shedeed, Z.A., (2007).** Alterations in nitrogen metabolites after putrescine treatment in alfalfa under drought stress. Pakistan Journal of Biological Science. 10:1513-1518.

- Zhang, F., Zhang, H., Xia, Y., Wang, G., Xu, L. and Shen, Z. (2011).** Exogenous application of salicylic acid alleviates cadmium toxicity and reduces hydrogen peroxide accumulation in root apoplasts of *Phaseolus aureus* and *Vicia sativa*. *Plant Cell Reports*. 30:1475-1483.
- Zhang, M., Zhai, Z., Tian, X., Duan, L. and Li, Z.(2008).** Brassinolide alleviated the adverse effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.). *Plant Growth Regulation*. 56:257-264.
- Zhao, X.X., Ma, Q.Q., Liang, C., Fang, Y., Wang, Y.Q. and Wang, W.(2007).** Effect of glycinebetaine on function of thylakoid membranes in wheat flag leaves under drought stress. *Biologia Plantarum*. 51:584-588.
- Zhou, Z.S., Guo, K., Elbaz, A.A. and Yang, Z.M. (2009).** Salicylic acid alleviates mercury toxicity by preventing oxidative stress in roots of *Medicago sativa*. *Environmental and Experimental Botany*. 65:27-34.