



تنش های زنده و غیرزنده در گیاهان زراعی و دارویی

مهدی ملک پور^{۱*}، عبدالمجید لیاقت^۱

۱- گروه مهندسی آبیاری و آبادانی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران (نویسنده مسئول: m.malekpour61@yahoo.com)

شناسه مقاله	چکیده
تاریخ دریافت مقاله: فروردین ۱۴۰۲	زمانی که گیاهان در معرض انواع تنش های محیطی قرار می گیرند، سبب کاهش بهره-وری محصولات کشاورزی می شود. تنش های محیطی بر دو نوع تنش های زنده و غیرزنده تقسیم بندی می شود. تنش های غیرزنده شامل تنش دما، سرما، اشعه ماوراء بنفش، شوری، غرقابی، خشکسالی (کم آبی) و فلزات سنگین است که منجر به از بین رفتن گیاهان زراعی در سطح جهان می شود. در حالی که تنش زنده به آسیب های ناشی از حشرات، گیاه خواران، نماتدها، قارچ ها، باکتری ها و علف های هرز اشاره دارد. گیاهان به همه این عوامل محیطی واکنش نشان می دهند. برای مقابله با این تنش ها استراتژی ها و راهکارهایی توسط گیاهان ایجاد می شود. گیاهان زمانی که تنش های محیطی فعال می شوند، پاسخ های سلولی لازم را ایجاد می کنند. تحقیقات متعددی برای تعیین و درک تحمل به تنش در گیاهان انجام شده است که برای درک پیچیدگی پاسخ گیاه به تنش های زنده و غیرزنده ضروری می باشد.
تاریخ پذیرش مقاله: خرداد ۱۴۰۲	
نوع مقاله: مروری	
موضوع: به باغی	

واژگان کلیدی: بهره‌وری محصول، تنش زنده، تنش غیر زنده، عملکرد.

۱. مقدمه

تنش را می توان به عنوان هرگونه محدودیت خارجی و داخلی تعریف کرد که میزان فتوسنتز را محدود و توانایی تبدیل انرژی گیاه به زیست توده را کاهش می دهد (Atafar et al., 2010). عکس العمل گیاهان به تنش متفاوت می باشد، به طوری که در برخی از گیاهان به صورت تغییر در بیان ژن، تغییر در متابولیسم سلولی، کاهش سرعت رشد، کاهش عملکرد محصول و غیره نمایان می شود. بنابراین تنش گیاه در نتیجه واکنش آن به شرایط محیطی متفاوت است. با این حال قرار گرفتن در معرض یک تنش خاص توسط گونه های گیاهی مقاوم به تنش منجر به ایجاد مقاومت با گذشت زمان در برابر یک تنش خاص می شود (Fahad et al., 2017). انواع اصلی تنش هایی که گیاهان با آن مواجه هستند تنش های زنده^۱ و غیرزنده^۲ هستند. تنش های غیرزنده عمده ترین عوامل

^۱ Biotic

^۲ Abiotic

محدود کننده عملکرد گیاهان زراعی می باشد (Zörb et al., 2019). دماهای شدید، خشکسالی، غرقابی بودن خاک، شوری آب یا خاک و وجود فلزات سنگین نه تنها بر رشد گیاه، بلکه روی عملکرد گیاهان زراعی اثر می گذارد (Vaughan et al., 2018; Zafar et al., 2018). حدود ۹۰ درصد از اراضی کشاورزی مستعد یک یا تعدادی از تنش های فوق هستند، که تا ۷۰ درصد عملکرد گیاهان زراعی را کاهش می دهد (Mantri et al., 2012). برآوردهای مبتنی بر ادغام تغییرات آب و هوایی و مدل های عملکرد محصول کاهش بیشتری در بهره وری محصولات عمده از جمله برنج گندم و ذرت را پیش بینی می کند که ممکن است عواقب جدی برای امنیت غذایی داشته باشد (Tigchlaar et al., 2018). مطالعه ای روی تحلیل داده های هواشناسی، افزایش ۲ تا ۴/۹ درجه سانتی گراد دمای متوسط جهانی را تا سال ۲۱۰۰ نشان داد (Raftery et al., 2017). افزایش آلودگی اراضی کشاورزی به فلزات سنگین نه تنها بهره وری محصول را کاهش می دهد، بلکه خطرات جدی برای سلامت انسان و محیط زیست به همراه دارد (Rehman et al., 2018).

در حالی که تنش زنده عواملی مانند بیماری ها، حشرات و سایر آفات است که در مجاورت گیاه زراعی قرار می گیرد (Fich et al., 2016). برخی از تنش ها سبب آسیب به گیاه و بروز مشکلات متابولیکی می شود. تنش زنده در گیاهان توسط موجودات زنده مانند ویروس ها، باکتری ها، قارچ ها، نماتدها، حشرات، عنکبوتیان و علف های هرز ایجاد می شود (Fahad et al., 2017). عواملی که باعث تنش زنده می شوند، ضمن رقابت با گیاه از مواد مغذی آن استفاده کرده که می تواند سبب مرگ گیاهان شود. به دلیل عدم وجود سیستم ایمنی سازگار، گیاهان روش های پیچیده ای برای مقابله با تنش زنده دارند. این تنش ها توسط کدهای ژنتیکی گیاه کنترل می شود. از این رو نیاز به مقابله با انواع تنش در محصولات زراعی وجود دارد تا از امنیت غذایی در فصول رشد بعدی اطمینان حاصل شود.

اگر تنش وارد شده به گیاه خفیف باشد یا مدت زمان کوتاه باشد گیاه می تواند از صدمات تنش جلوگیری کند. ولی تنش های شدید سبب کاهش شدید عملکرد گیاه می شود. با این حال بسیاری از گیاهان زراعی مانند گیاهان زودگذر ۳ می توانند به طور کلی از تنش دوری کنند. هدف از این تحقیق معرفی بیشتر تنش های زنده و غیرزنده در گیاهان و مکانیسم دفاعی گیاهان در مواجهه با این تنش ها می باشد.

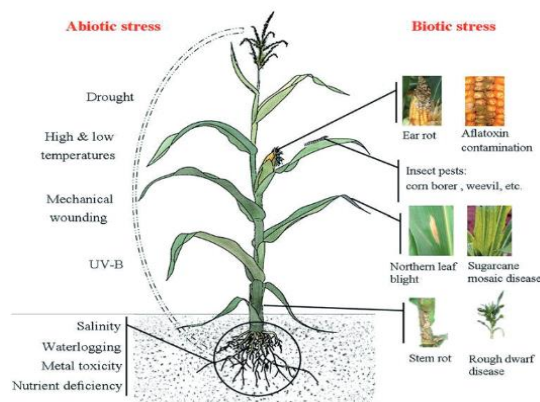
۲. تنش های غیرزنده در گیاهان زراعی

گیاهان در معرض انواع تنش های غیرزنده قرار دارند که همگی بر عملکرد محصول در سراسر جهان تاثیر دارند (شکل ۱). مهم ترین این تنش ها، تنش خشکی، تنش غرقابی، تنش شوری، تنش نوری، تنش گرما، تنش سرما، تنش فلزات سنگین می باشد.

- خشکسالی

رشد یکی از حساس ترین مراحل فیزیولوژیکی گیاه است که تحت تأثیر تنش خشکی قرار می گیرد، زیرا تنش خشکی باعث کاهش فشار تورژسانس سلول می شود. تحت تأثیر تنش شدید خشکی تقسیم سلولی نیز به واسطه محدودیت جریان آب به درون سلول محدود می شود. بنابراین توقف میتوز، طولی شدن سلول و گسترش آن و در نتیجه کاهش ارتفاع گیاه، سطح برگ، سبزینه، کاهش فرایند فتوسنتز و در نهایت کاهش تولید ماده خشک، عملکرد گیاه را به شدت کاهش می دهد.

³ Ephemerals plants



شکل ۱. تنش های زنده و غیرزنده

کمبود آب یک محدودیت زیست محیطی قابل توجه در بهره‌وری گیاهان است. کاهش محصول ناشی از خشکسالی احتمالاً از سایر تنش‌ها بیشتر است زیرا هم شدت و هم مدت تنش عامل تاثیرگذار می‌باشد (Gull et al., 2019). شدت خشکسالی به وقوع و توزیع بارندگی، تقاضای تبخیر و ظرفیت ذخیره رطوبت خاک بستگی دارد که همگی غیر قابل پیش‌بینی هستند. امروزه آب و هوا در سراسر جهان با افزایش مداوم دما و سطوح دی اکسید کربن جوی تغییر کرده است. توزیع بارندگی در نتیجه تغییرات اقلیمی نابرابر است که به عنوان تنش اصلی در قالب خشکسالی عمل می‌کند. به دلیل شرایط خشکی شدید، مقدار آب خاک در دسترس گیاه به طور پیوسته در حال کاهش است و باعث مرگ زودرس گیاهان می‌شود. بنابراین، پس از تحمیل خشکی به گیاهان زراعی، رشد گیاه متوقف می‌شود. شرایط خشکی باعث می‌شود گیاهان رشد ساقه خود و همچنین نیازهای متابولیکی خود را کاهش دهند (Grime et al., 1997).

تنش خشکی باعث القای کمبود آب در گیاه، تغییر در وضعیت تغذیه گیاه، تغییر pH شیره آوند چوبی، اختلال در فعالیت فarnesyl ترانسفراز^۴ و کاهش اختلاف فشار بخار بین برگ و هوا شده و بر اثر این تغییرات روزنه‌های برگ بسته می‌شوند (Qi et al., 2019). در اثر این فرایند قابلیت دسترسی به دی اکسید کربن جهت فتوسنتز کاهش می‌یابد. لذا در چنین شرایطی ضمن کاهش فعالیت فتوسیستم II در اثر تابش نور خورشید، سرعت تولید پتانسیل ردوکس^۵ (احیایی) بالاتر از اکسیداسیون آن از طریق احیای دی اکسید کربن و ضمن انتقال الکترون فتوستتزی به اکسیژن باعث تولید مقادیر بالای گونه‌های فعال اکسیژن^۶ (ROS) مانند آنیون سوپراکسید^۷ (O_2^-)، هیدروکسیل^۸ (OH^-)، پراکسید هیدروژن^۹ (H_2O_2)، اکسیژن تکی^{۱۰} (O_2^{-1}) و رادیکال‌های آلکوکسی^{۱۱} (RO) به ویژه در کلروپلاست‌ها می‌گردد. البته گونه‌های فعال اکسیژن با قرار گرفتن در معرض تنش‌هایی مانند درجه حرارت، شدت نور بالا، شوری، تنش غرقابی و پاتوژن‌ها نیز تولید می‌شود (Foyer and Noctor, 2005). گونه‌های فعال اکسیژن می‌توانند به غشا پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک حمله کرده و باعث پراکسیداسیون و استریفیکاسیون چربی‌های غشاء، تجزیه کامل

⁴ Farnesyl transferase

⁵ Redox potential

⁶ Reactive Oxygen Species

⁷ Super oxide anion

⁸ Hydroxyl

⁹ Hydrogen peroxide

¹⁰ Singlet oxygen

¹¹ Alkoxy radicals

کلروفیل، اکسیداسیون اسیدهای آمینه و پروتئین‌ها و در نتیجه غیر طبیعی شدن پروتئین‌ها و یا جهش در DNA گردند (Yang et al., 2009).

در برابر سمیت ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن، گیاهان دو مکانیسم دفاعی آنزیمی و غیر آنزیمی را فعال می‌کنند که در این بین، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی^{۱۲} دارای موثرترین و کاراترین نقش در برابر تنش‌های اکسیداتیو می‌باشند و نقش موثری را در سازگاری به شرایط تنش دارند. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شامل آنزیم کاتالاز^{۱۳} (CAT)، پراکسیداز^{۱۴} (POX)، سوپر اکسید دیسموتاز^{۱۵} (SOD) و آسکوربات پراکسیداز^{۱۶} (APX) می‌باشند (Farooq et al., 2009; Estrada et al., 2013). سیستم آنتی‌اکسیدانی غیر آنزیمی شامل کارتنوئیدها می‌باشد که شامل کاروتن‌ها^{۱۷} و زانتوفیل‌ها^{۱۸}، آسکوربیک اسید^{۱۹}، آلفا توکوفرول^{۲۰} و گلوکانیون احیا شده می‌باشد که نقش کلیدی را در سم زدایی ROS و پایداری کمپلکس‌های فتوسنتزی ایجاد می‌کند (Farooq et al., 2009; Dinaka et al., 2012).

- شوری

یکی دیگر از عوامل محدود کننده رشد و بهره‌وری محصول تنش شوری است. شوری خاک یک خطر جهانی برای کشاورزی جهان است زیرا باعث کاهش عملکرد محصول و در نهایت بهره‌وری محصول می‌شود. شوری ناشی از تجمع نمک در خاک یا آب‌های زیرزمینی در یک دوره زمانی طولانی در نتیجه فرآیندهای طبیعی (هوازگی سنگ‌ها) و فعالیت‌های انسانی (استفاده از آب شور و زهکشی ناکافی) به وجود می‌آید (He M et al., 2018). وجود نمک در آب آبیاری و خاک دو اثر عمده تنش اسمزی و سمیت یونی برای گیاهان زراعی دارد. این اثرات اولیه تنش شوری باعث ایجاد برخی اثرات ثانویه مانند کاهش تولید جذب، کاهش انبساط سلولی و عملکرد غشا و همچنین کاهش متابولیسم سیتوزولی می‌شود (Fahad et al., 2017). گیاهان به وسیله خروج یون‌ها از برگ یا به وسیله جایگزینی یون‌ها در واکنش از خسارت شوری اجتناب می‌کنند. در میان گیاهانی که به شوری حساس هستند، مقاومت به سطح متوسط شوری خاک بستگی به توانایی ریشه‌ها برای جلوگیری از رسیدن یون‌های خسارت‌زا به برگ‌ها دارد. یون‌های سدیم می‌توانند به طور غیر فعال با حرکت در جهت شیب پتانسیل الکتروشیمیایی منفی وارد ریشه‌ها شود؛ لذا سلول‌های ریشه باید برای انتقال فعال یون سدیم به خارج از محیط ریشه یعنی محلول خاک از انرژی استفاده کند. برعکس کلر به علت نفوذ پذیری کم غشای پلاسمایی ریشه نسبت به این یون وارد نمی‌شود. حرکت سدیم به داخل برگ‌ها با جذب سدیم از جریان تعرق (شیره آوندی) در طول حرکت آنها از ریشه‌ها به اندام هوایی به حداقل می‌رسد (He M et al., 2018).

برخی از گیاهان مقاوم به شوری مانند درخت سدر نمک (گز^{۲۱}) و بوته‌های شورزی (گونه‌های آتریکس^{۲۲}) مانع نفوذ یون‌ها به ریشه نمی‌شوند، ولی در عوض، در سطح برگ‌های آن‌ها غده‌های نمک وجود دارد و نمک و پس از انتقال به این غده‌ها

¹² Antioxidant enzymes

¹³ Catalase

¹⁴ Peroxidase

¹⁵ Super oxide dismutase

¹⁶ Ascorbate peroxidase

¹⁷ Carotenes

¹⁸ Xanthophyll

¹⁹ Ascorbic acid

²⁰ α -Tocopherol

²¹ Tamarisk

متبلور می شود و دیگر خسارت زان نیستند. وقتی نمکها از برگها خارج می شوند گیاهان از مواد عالی برای کاهش پتانسیل محلول سیتوپلاسم و واکوئل استفاده می کنند و پتانسیل آب برگ نیز کاهش می یابد. این ترکیبات عالی که در غلظت های زیاد در متابولیسم سلولی دخالت نمی کنند، شامل گلايسین^{۲۳}، بتائین^{۲۴}، پرولین، سوربیتول^{۲۵} و ساکاروز^{۲۶} می باشند. هر یک از خانواده های گیاهی یک یا دو تا از این ترکیبات را نسبت به دیگر مواد ترجیح می دهند. مقدار کربن استفاده شده برای ساخت این محلول های آلی می تواند زیاد باشد (حدود ۱۰ درصد وزن گیاه). در پوشش های طبیعی این تغییر کاربری کربن تاثیری برای بقاء گیاه ندارد ولی در محصولات زراعی عملکرد را کاهش می دهد (Tekdal and Centiner, 2018).

بسیاری از هالوفیت ها بیشتر از آنکه یون ها را خارج کند آنها را جذب کرده و در برگ ها ذخیره می کنند. اما این یون ها در واکوئل سلول های برگ جایگزین شده و در آنجا می توانند بدون آنکه به کلروپلاست (حساس به شوری) و آنزیم های سیتوزولی آسیب برسانند در ایجاد پتانسیل اسمزی سلول شرکت کنند. در این برگ ها تعادل آب بین سیتوپلاسم در واکوئل ها به وسیله تجمع مواد آلی مانند پرولین یا ساکاروز در سیتوپلاسم حفظ می شود. به علت اینکه حجم سیتوپلاسم یک سلول بالغ در مقایسه با حجم واکوئل کوچک است مقدار کربن مورد نیاز برای ساخت مواد آلی کمتر از کربن مصرفی گیاهان است که نمک را از خود خارج می کند (Niklajc et al., 2018).

شوری در برگ گیاهان، متابولیسم اسیدهای نوکلئیک را تحت تاثیر قرار می دهد و سبب کاهش رشد گیاه می شود. در گیاهان زراعی و دارویی میزان DNA و RNA در غلظت زیاد نمک کاهش می یابد (Aghaei and Komatsu, 2013). علت این کاهش جلوگیری از سنتز اسیدهای نوکلئیک و افزایش تجزیه آنها می باشد. شوری فرایند همانندسازی و رونویسی را تحت تاثیر قرار می دهد. تنش شوری ناشی از NaCl سنتز خالص DNA را ۶۰ درصد و RNA را ۹۰ درصد کاهش می دهد. با افزایش شوری سرعت تقسیم سلولی و تبدیل شدن سلول و سنتز RNA و پروتئین کاهش می یابد. علت کاهش در اسید های نوکلئیک احتمالاً فعالیت هیدرولیز ای کاهش سنتز یا افزایش تجزیه می باشد؛ همچنین افزایش فعالیت آنزیم های RNAase و DNAase بر اثر شوری نشان داده شده است (Wagner et al., 2004).

آنزیم های آنتی اکسیدانی مهمترین ترکیبات در سیستم های گونه های اکسیژن واکنش گر هستند و نخستین راه مقابله با تنش های اکسیداتیو می باشد (Pan et al., 2006). در گیاهان عالی سیستم جاروب گر از آنزیم های آنتی اکسیدانی نظیر کاتالاز، سوپر اکسید دیسموتاز، پلی فنل اکسیداز و آسکوربات پراکسیداز تشکیل شده اند، که می توانند گونه های فعال اکسیژن تولید شده در شرایط تنش را از بین ببرد. آنزیم های آنتی اکسیدانی از غشاها در مقابل اثرات مخرب گونه های فعال اکسیژن که در اثر تنش های غیر زنده تولید می شود، محافظت نموده و موجب پایداری و مقاومت گیاه در برابر تنش هایی همانند شوری می شود (Shabla, 2000).

- سرما

دماهای پائین اغلب بر روی رشد و عملکرد تاثیر می گذارد و میزان محصول گیاهان مختلف را به طور چشمگیری تحت تاثیر قرار می دهد. عکس العمل گیاهان در میزان تحمل دماهای پائین و یخ زدگی (زیر صفر درجه سانتی گراد) متفاوت می باشد. تنش سرما به عنوان یک تنش غیرزنده سبب تغییر کیفیت محصول و کاهش ماندگاری محصول پس از برداشت می شود. مشخص

²² Atriplex

²³ Glycine

²⁴ Betaine

²⁵ Sorbitol

²⁶ Sucrose

شده است که بسیاری از گونه‌های زراعی اگر در دوره رشد با تنش سرما مواجه شوند به طور قابل توجهی از بین می‌روند؛ مانند کاهش عملکرد شدید برنج که در هنگام گرده افشانی در معرض دمای سرد قرار می‌گیرد (Jiang et al., 2010). گیاهان در طبیعت راه‌های منحصر به فردی را برای مقابله با تغییرات دما در زیستگاه خود ایجاد می‌کنند (Jones, 2021).

اصولاً در تنش سرمایی انرژی متابولیکی کمتری در دسترس گیاه زراعی قرار می‌گیرد و جذب آب و عناصر غذایی محدود، آسیمیلاسیون کاهش و رشد متوقف می‌شود. گیاهان دارای دامنه‌های دمای مشخصی برای رشد و نمو بینه می‌باشد که در خارج از آن تولید و پراکنش آن‌ها محدود می‌شود. بنابراین، دمای پائین به عنوان یک عامل تنش‌زا در محیط پیرامون گیاهان می‌تواند سرعت فرآیندهای بیوشیمیایی سلول را به طور متفاوتی تحت تاثیر قرار دهد (Parsil et al., 2007). میزان دوام گیاهان در چنین دمایی، بستگی به ظرفیت و توانایی آنها به خوگیری و سرما، مرحله نمو، نوع اندام، کمینه و بیشینه دما دریافت کرده و طول دوره دارد (Janska et al., 2010).

تنش سرما همراه با تنش‌های خشکی و شوری از مهمترین عوامل محیطی محدود کننده تولید و گسترش گیاهان در کره زمین هستند (Poirier et al., 2010) که عدم سازگاری به سرما حتی در برابر سرمای ملایم نیز باعث مرگ سلول‌های تعداد زیادی از اندام‌های گیاه می‌شود (Eriksem and Weeb, 2011).

واکنش گیاهان به سرما را می‌توان به سه مرحله تقسیم کرد. اولین مرحله سازگاری به سرما، که در دماهای قبل از مقاوم سازی^{۲۷} و در دماهای بالای صفر درجه سانتی‌گراد ایجاد می‌شود. مرحله دوم مقاوم سازی^{۲۸} که بیشترین مقدار تحمل به تنش سرما در گیاه ایجاد می‌شود و در دمای زیر صفر درجه سانتی‌گراد اتفاق می‌افتد و مرحله نهایی بازگشت گیاهان از تنش در پایان زمستان است (Janska et al., 2010). سازگاری به تنش سرما در نتیجه مکانیزم‌های پیچیده بیوشیمیایی است که منجر به افزایش تجمع پروتئین‌های پاسخ دهنده به تنش (پروتئین‌های هیدرین)، افزایش قندهای محلول، افزایش مکانیزم‌های ضد اکسیداسیون، تغییر در ترکیبات لیپیدی غشاء و مانند آن است (Cao et al., 2014; Glaszmann et al., 1990). دهیدراسیون یکی از مهم‌ترین تنش‌ها در سلول‌های یخ زده است که به دنبال آن افزایش غلظت مواد درون سلولی بیش از حد سمیت، رسوب پروتئین و تغییر در نفوذپذیری غشاء باعث کاهش حجم سلول و تغییر در pH آن می‌گردد (Al-Fageeh and Mark Smales, 2006; Yoon et al., 2017).

غشاهای گیاهی به خصوص غشای پلاسمایی حساس‌ترین بخش در برابر تنش سرما می‌باشند. ترکیبات غشای پلاسمایی از اواخر تابستان تا پاییز به شکل قابل توجهی تغییر می‌یابد. نتیجه این تغییرات حفاظت در برابر از دست دادن آب (دهیدراسیون)، آسیب اکسیداسیون و دیگر فرایندهای تحت تأثیر تنش می‌باشد. یکی از مکانیزم‌های اولیه در برابر تنش سرما انتقال یون‌ها در بین غشای سلولی است، که به دلیل اختلال در سیستم انتقال یون پتاسیم و هیدروژن اتفاق می‌افتد (Bartolozzi et al., 2001; Gusta and Wisniewski, 2013).

اولین پیامد دماهای زیر صفر تشکیل بلورهای یخ در آوند های گیاه است. این بلورها به سرعت تمام آوندهای گیاهی را در بر گرفته و سپس یخ به فضای بین سلولی نفوذ و باعث ایجاد تفاوت در فشار اسمزی درون و بیرون سلول می‌گردد، که سبب نشت آب از سلول می‌شود. فرآیند بازگشت از یخ زدگی در کنار تشکیل حباب‌های هوا در بافت آوندی به شکل قابل توجهی باعث ایجاد آسیب و از بین رفتن بخش بخش هوایی گیاه می‌گردد (Schrieber et al., 2013).

²⁷ Pre- Hardening

²⁸ Hardening

در اثر سرما و یخبندان، گونه‌های فعال اکسیژن در کلروپلاست و میتوکندری گیاهان تولید می‌شود که اثرات نامطلوب این تنش‌ها می‌تواند اختلال در متابولیسم سلول از طریق پراکسیداسیون لیپیدی غشا، اکسید شدن پروتئین‌ها، خسارت به اسیدهای نوکلئیک و در نهایت مرگ سلول را در پی داشته باشد (Jackson et al., 2009). گیاهان برای کاهش این اثرات نامطلوب و کنترل سطح گونه‌های فعال اکسیژن جهت محافظت سلول‌ها، مکانیزم‌های حفاظتی مختلفی از جمله سیستم آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیر آنزیمی دارند که در سطوح مختلف تنش موثر است (Shi et al., 2007; Wan et al., 2014). آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند سوپر اکسید دیسموتاز، پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز از برجسته‌ترین مکانیزم‌های حفاظتی جهت حذف ROSها هستند که رادیکال‌های آزاد سوپر اکسید (O_2^-) را به H_2O_2 و در نهایت H_2O_2 را به اکسیژن و آب تبدیل می‌کنند (Tanou et al., 2009). همچنین سطح بالای فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز می‌تواند سطوح اکسیژن آزاد و در دسترس برای تولید آثار ROS را در مدت تنش کاهش دهد (Ortega et al., 2009).

- گرما

افزایش دما در سراسر جهان به یک مشکل بزرگ تبدیل شده است که نه تنها بر رشد گیاهان بلکه بر بهره‌وری گیاهان به ویژه محصولات کشاورزی تاثیر می‌گذارد. تنش گرمایی به عنوان مهمترین عامل محدود کننده تولید محصول و در نهایت امنیت غذایی تبدیل شده است (Liliane and Charles, 2020). هنگامی که گیاهان تحت تنش گرمایی قرار می‌گیرند سرعت جوانه‌زنی بذر، کارایی فتوسنتز و عملکرد آنها همگی از بین می‌رود. تحت تنش گرمایی در طول دوره رشد، تولید مثل و عملکرد سلول کاهش یافته و سلول چروکیده می‌شود. به عنوان مثال زمانی که گیاه ذرت در معرض دمای بیشتر از ۲۹ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد قرار می‌گیرند عملکرد آن به شدت کاهش یافت (Liu et al., 2018).

- فلزات سنگین

فلزات سنگین در نتیجه افزایش مصرف کودهای شیمیایی و آبیاری با آب فاضلاب و صنعتی شدن جوامع به خاک‌های کشاورزی اضافه شده است که پیامدهای زیانباری بر سیستم خاک و گیاه دارد (Nievola et al., 2017). این فلزات در یک دوره زمانی معین از طریق هوا، آب و زنجیره غذایی به آرامی وارد گیاهان می‌شوند (Rauwane, 2020). فلزات سنگین به عناصری با عدد اتمی بزرگتر از ۲۴ و چگالی بیشتر از ۵ گرم بر سانتی‌متر مکعب گفته می‌شود. تعدادی از آنها (مس، روی، نیکل، مولیبدن، منگنز و آهن) عناصر کم مصرف ضروری هستند که در رشد طبیعی، واکنش‌های اکسایش-کاهش، انتقال الکترون و بسیاری از فرآیندهای متابولیکی دیگر شرکت می‌کنند ولی مقدار اضافی آنها در خاک سبب ایجاد اختلالات متابولیکی و بازدارندگی رشد در بیشتر گونه‌های گیاهی می‌شود. تعداد دیگری از آنها مانند سرب، کادمیوم، کروم و جیوه غیر ضروری بوده و حتی در غلظت‌های کم نیز برای گیاه سمی است (Muszynska et al., 2018; Rubio et al., 2012; Sebastani et al., 2004). اثرات سمی فلزات سنگین مربوط به تنش اکسیداتیو ثانویه است که سبب افزایش تولید ROS می‌شود و ممکن است باعث تنش اکسیدکننده در سلول های گیاهی گردد (Kovascik and Backor, 2008; saad et al., 2018; Kavascik et al., 2009). اجزای اصلی حساس پذیر توسط ROS لیپیدها (پراکسیداسیون اسید چرب اشباع در غشاء)، پروتئین‌ها (دنا توره شدن)، کربوهیدرات‌ها و اسید نوکلئیک (DNA و RNA) می‌باشد (Kintlova et al., 2017; Blokhina et al., 2003). به عنوان مثال مس عنصری ریز مغذی و ضروری در گیاهان است و ضروری در آنزیم‌های متعدد انتقال الکترون بوده و در تسریع واکنش‌های ردوکس درون میتوکندری و

کلروپلاست شرکت می کند. با این وجود این عنصر در غلظت های بالاتر از معمول باعث سمیت در بافت گیاهی می شود (Hall, 2002; Subramanian et al., 2012). تجمع زیاد مس در برگ ها می تواند تغییرات نسبی را در فرایند فتوسنتز و تنفس، فعالیت آنزیم ها، یکپارچگی غشاء و تمامیت DNA باعث شود که همه این موارد سبب کند شدن رشد گیاه می شود (Nas and Ali, 2018; Schutzenduble and Polle, 2002).

- تنش نوری

تنش نوری به عنوان یک فاکتور محیطی یکی از عوامل مهمی است که بر رشد و توسعه گیاه اثر می گذارد (Gomez-Aparicio et al., 2006). علاوه بر این تحت شرایط طبیعی تنش ناشی از تابش شدید نور خورشید به ندرت یک پدیده جداگانه است به طوری که این فرآیند با افزایش دما همراه می باشد (Braun et al., 2002). علاوه بر این ممکن است تنش خشکی ناشی از کمبود آب به وجود آمده باشد که معمولاً با افزایش درجه حرارت بالا و تابش نور خورشید همراه است (Xu et al., 2014). در واقع اگر برگ تابش دریافت کند در ادامه دمای آن افزایش و تعرق در برگ گیاه نیز افزایش می یابد (Jones, 2014). به طور کلی انتظار می رود که رشد گیاه با افزایش شدت تابش افزایش می یابد (Daun et al., 2005). با این حال کاهش رشد گیاه نیز در شرایط تابش مستقیم نور نیز مشاهده می گردد (Korner, 1991). در اثر یک تابش مشخص، گونه های گیاهی ممکن است در میزان رشد نسبی خود متفاوت باشند (Poorter, 1999). به طور کلی شدت تابش نور^{۲۹} (PGR)، سرعت جذب خالص^{۳۰} (NAR)، میزان تولید ماده خشک در واحد سطح و شاخص سطح برگ^{۳۱} (LAI) را تحت تاثیر قرار می دهد (Daun et al., 2005).

۳. تنش های زنده در گیاهان زراعی

گیاهان با چندین مکانیسم مورفولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی به این تنش ها پاسخ می دهند و شواهد نشان می دهد که برهمکنش هایی بین مسیرهای سیگنال دهی مربوطه آنها وجود دارد (Netjat and Mantri, 2017). تنش های زنده در گیاهان توسط آفات، انگل ها و عوامل بیماری زا ایجاد می شود که از زمان های قدیم شناخته شده اند. قارچ ها، باکتری ها، نماتدها و ویروس ها عامل اصلی بیماری های گیاهی هستند. دو نوع انگل قارچی با نام های نکتروتروف ها^{۳۲} (که سلول های میزبان را با استفاده از سموم می کشند) و بیوتروف ها^{۳۳} وجود دارد. آنها همراه با باکتری ها باعث ایجاد لکه روی برگ می شوند و می توانند قسمت های مختلف گیاه را آلوده کنند. نماتدها محتویات سلول های گیاهی را خارج و می توانند از تمام قسمت های گیاه تغذیه کنند؛ اما نماتدهای انگلی گیاهی عمدتاً باعث بیماری های ناشی از خاک می شوند و به سیستم ریشه گیاهان حمله می کنند (Monaco et al., 2017). ویروس ها نه تنها ضایعات موضعی، بلکه آسیب های سیستمیک نیز ایجاد می کنند که باعث رشد کوتاه قدی، رنگ پریدگی گیاه و ناهنجاری هایی می شود که بر قسمت های مختلف گیاه تأثیر می گذارد؛ ولی به ندرت میزبان خود را می کشند. از سوی دیگر، حشرات و کنه ها آفاتی هستند که از طریق تغذیه یا تخم گذاری به گیاهان آسیب می رسانند (Netjat and Mantri, 2017).

²⁹ Relative Growth Rate

³⁰ Net Assimilation Rate

³¹ Leaf Area Index

³² Nectrotrophs

³³ Biotrophs

به منظور مقابله با تنش های زیستی، گیاهان سیستم ایمنی پیشرفته ای دارند. اولین مکانیزم دفاعی در گیاهان افزایش ضخامت کوتیکول می باشد که سبب عدم ورود حشرات و عوامل بیماری زا به داخل گیاه می شود؛ از طرفی، جذب انرژی می تواند به وسیله پرزهای سطح گیاه و یا توسط لایه های روی کوتیکول کاهش یابد و این کرک ها به دلیل بازتاب تابش خورشیدی برگ را خنک تر نگه می دارد (Chishoil et al., 2006). کرک ها با کند نمودن سرعت حرکت هوا باعث کاهش تعرق می شوند و نیز مسافتی را که بخار هوا در حین تعرق طی می کند را افزایش می دهد. همچنین کرک ها، سرعت باد در نزدیکی سطح تعرق را کاهش می دهند و بدین وسیله موجب افزایش مقاومت در برابر انتشار بخار آب می گردند (Monaco et al., 2017). علاوه بر این، ایمنی در گیاهان به دو حالت دیده می شود. در حالت اول شناسایی بیمارگرها (و به طور کلی میکروب) توسط گیرنده هایی ویژه موسوم به گیرنده های شناساگر الگو^{۳۴} (PRR) که در غشای پلاسمایی سلول های گیاهی قرار دارد، صورت می گیرد. این گیرنده ها مولکول های ویژه ای از میکروب را شناسایی کرده و پیام های داخلی سلول را تولید و واکنش های دفاعی را شروع می کنند. به مولکول های ویژه ای از میکروارگانیسم ها که توسط گیرنده ها شناسایی می شوند به اصطلاح الگوی مولکولی مرتبط با پاتوژن ها^{۳۵} (PAMP) گفته می شود. به ایمنی که بعد از شناسایی PAMP ها ایجاد می شود به اصطلاح ایمنی ناشی از MAMP گفته می شود (Chishoil et al., 2006; Jones and Dangl, 2006). سطح دوم سیستم ایمنی گیاه توسط پروتئین های مقاومت گیاهی^{۳۶} (PR) انجام می شود که عوامل خاصی را از پاتوژن ها یا آفات تشخیص می دهند و مکانیسم های دفاعی گیاه را به روشی بسیار موثرتر فعال می کنند (Kaloshian, 2004).

۴. نتیجه گیری

پیش بینی می شود که دمای زمین در ۵۰ سال آینده بین ۳ تا ۵ درجه سانتیگراد افزایش یابد. با افزایش مداوم دما و توزیع مکانی و زمانی نامناسب بارش، سیل و خشکسالی رو به افزایش می باشد. از طرفی فعالیت های انسانی مانند استفاده بی رویه از کودهای شیمیایی، آبیاری نامناسب و بهره برداری از منابع فلزی می تواند تا حد زیادی منجر به تنش شوری در گیاه شود. در این شرایط، گیاهان احتمالاً به طور همزمان با تنش زنده و غیر زنده مواجه خواهند شد. کاهش تنش های غیرزنده وظیفه اصلاح کنندگان بذور است که ارقام مقاوم به تنش را به منظور تامین امنیت غذایی و اطمینان از ایمنی کشاورزان توسعه دهند؛ تا مکانیسم هایی در گیاهان ایجاد شود تا از انواع مختلف شرایط تنش جلوگیری شود. تا زمانی که مکانیسم های پاسخ دهنده در برابر تنش های زنده و غیرزنده ایجاد نشود، گیاهان به طور مداوم در معرض چنین تنش هایی قرار می گیرند که تهدید بزرگی برای کشاورزی و امنیت غذایی جهان خواهند بود.

³⁴ Pattern Recognition Receptors

³⁵ Pathogen Associated Molecular

³⁶ Plant resistance

۵. منابع

- Aghaei, K. and Komatsu, S. 2013. Crop and medicinal plants proteomics in response to salt stress. *Frontiers in Plant Science*, 4: 8.
- Al-Fageeh, M.B. and Smales, C.M. 2006. Control and regulation of the cellular responses to cold shock: the responses in yeast and mammalian systems. *Biochemical Journal*, 397(2): 247-259.
- Atafar, Z., Mesdaghinia, A., Nouri, J., Homaeae, M., Yunesian, M., Ahmadimoghaddam, M. and Mahvi, A.H. 2010. Effect of fertilizer application on soil heavy metal concentration. *Environmental monitoring and assessment*, 160: 83-89.
- Bartolozzi, F., Mencuccini, M. and Fontanazza, G. 2001. Enhancement of frost tolerance in olive shoots in vitro by cold acclimation and sucrose increase in the culture medium. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 67(3): 299-302.
- Blokhina, O., Virolainen, E. and Fagerstedt, K.V. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of botany*, 91(2): 179-194.
- Braun, V., Buchner, O. and Neuner, G. 2002. Thermotolerance of photosystem 2 of three alpine plant species under field conditions. *Photosynthetica*, 40: 587-595.
- Cao, Y.Y., Yang, M.T., Li, X., Zhou, Z.Q., Wang, X.J. and Bai, J.G. 2014. Exogenous sucrose increases chilling tolerance in cucumber seedlings by modulating antioxidant enzyme activity and regulating proline and soluble sugar contents. *Scientia Horticulturae*, 179: 67-77.
- Estrada, B., Aroca, R., Barea, J.M. and Ruiz-Lozano, J.M. 2013. Native arbuscular mycorrhizal fungi isolated from a saline habitat improved maize antioxidant systems and plant tolerance to salinity. *Plant science*, 201: 42-51.
- Fahad, S., Bajwa, A.A., Nazir, U., Anjum, S.A., Farooq, A., Zohaib, A., Sadia, S., Nasim, W., Adkins, S., Saud, S. and Ihsan, M.Z. 2017. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Frontiers in plant science*, 8: 1147.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N.S.M.A., Fujita, D.B.S.M.A. and Basra, S.M.A., 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29: 185-212.
- Fich, E.A., Segerson, N.A. and Rose, J.K. 2016. The plant polyester cutin: biosynthesis, structure, and biological roles. *Annual review of plant biology*, 67: 207-233.
- Foyer, C.H. and Noctor, G. 2005. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant, Cell & Environment*, 28(8): 1056-1071.
- Glaszmann, J.C., Kaw, R.N. and Khush, G.S. 1990. Genetic divergence among cold tolerant rices (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 45: 95-104.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F. and Zamora, R. 2006. Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology*, 26(7): 947-958.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., Band, S.R. and Booth, R.E. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 79(2): 259-281.
- Gull, A., Lone, A.A. and Wani, N.U.I., 2019. Biotic and abiotic stresses in plants. *Abiotic and biotic stress in plants*, 1-19.
- Gusta, L.V. and Wisniewski, M. 2013. Understanding plant cold hardiness: an opinion. *Physiologia plantarum*, 147(1): 4-14.
- Hall, J.Á. 2002. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *Journal of experimental botany*, 53(366): 1-11.
- He, M., He, C.Q. and Ding, N.Z. 2018. Abiotic stresses: general defenses of land plants and chances for engineering multistress tolerance. *Frontiers in plant science*, 9: 1771.
- Jackson, M.B., Ishizawa, K. and Ito, O., 2009. Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. *Annals of Botany*, 103(2): 137-142.
- Janská, A., Maršik, P., Zelenková, S. and Ovesná, J. 2010. Cold stress and acclimation—what is important for metabolic adjustment? *Plant Biology*, 12(3): 395-405.
- Jiang, S.Y., Ma, Z. and Ramachandran, S. 2010. Evolutionary history and stress regulation of the lectin superfamily in higher plants. *BMC evolutionary biology*, 10(1): 1-24.
- Jones, H.G. 2014. Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology., 3rd edn. (Cambridge University Press: Cambridge, UK).
- Jones, J.D. and Dangl, J.L. 2006. The plant immune system. *nature*, 444(7117): 323-329.

- Kaloshian, I. 2004. Gene-for-gene disease resistance: bridging insect pest and pathogen defense. *Journal of chemical ecology*, 30: 2419-2438.
- Kintlová, M., Blavet, N., Cegan, R. and Hobza, R. 2017. Transcriptome of barley under three different heavy metal stress reaction. *Genomics data*, 13: 15-17.
- Korner, C.H. 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional ecology*, 5(2): 162-173.
- Kováčik, J. and Bačkor, M. 2008. Oxidative status of Matricaria chamomilla plants related to cadmium and copper uptake. *Ecotoxicology*, 17: 471-479.
- Kováčik, J., Klejdus, B. and Bačkor, M. 2009. Phenolic metabolism of Matricaria chamomilla plants exposed to nickel. *Journal of plant physiology*, 166(13): 1460-1464.
- Liliane, T.N. and Charles, M.S., 2020. Factors affecting yield of crops. *Agronomy-climate change & food security*, 9.
- Mantri, N., Patade, V., Penna, S., Ford, R. and Pang, E. 2012. Abiotic stress responses in plants: present and future. *Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability*, 1-19.
- Monaco, F., Zasada, I., Wascher, D., Glavan, M., Pintar, M., Schmutz, U., Mazzocchi, C., Corsi, S. and Sali, G. 2017. Food production and consumption: City regions between localism, agricultural land displacement, and economic competitiveness. *Sustainability*, 9(1): 96.
- Muszyńska, E., Labudda, M., Róžańska, E., Hanus-Fajerska, E. and Znojek, E. 2018. Heavy metal tolerance in contrasting ecotypes of Alyssum montanum. *Ecotoxicology and environmental safety*, 161: 305-317.
- Nas, F.S. and Ali, M. 2018. The effect of lead on plants in terms of growing and biochemical parameters: a review. *MOJ Ecol. Environ. Sci*, 3(4): 265-268.
- Nejat, N. and Mantri, N. 2017. Plant immune system: crosstalk between responses to biotic and abiotic stresses the missing link in understanding plant defence. *Current Issues in Molecular Biology*, 23(1): 1-16.
- Nikalje, G.C., Srivastava, A.K., Sablok, G., Pandey, G.K., Nikam, T.D. and Suprasanna, P. 2018. Identification and validation of reference genes for quantitative real-time PCR under salt stress in a halophyte, Sesuvium portulacastrum. *Plant Gene*, 13: 18-24.
- Ortega-García, F. and Peragon, J. 2009. The response of phenylalanine ammonia-lyase, polyphenol oxidase and phenols to cold stress in the olive tree (*Olea europaea* L. cv. Picual). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 89(9): 1565-1573.
- Pan, Y., Wu, L.J. and Yu, Z.L. 2006. Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch). *Plant Growth Regulation*, 49: 157-165.
- Poirier, M., Lacoite, A. and Ameglio, T., 2010. A semi-physiological model of cold hardening and dehardening in walnut stem. *Tree Physiology*, 30(12), pp.1555-1569.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional ecology*, 13(3): 396-410.
- Prášil, I.T., Prášilová, P. and Mařík, P. 2007. Comparative study of direct and indirect evaluations of frost tolerance in barley. *Field Crops Research*, 102(1): 1-8.
- Qi, J., Sun, S., Yang, L., Li, M., Ma, F. and Zou, Y. 2019. Potassium uptake and transport in apple roots under drought stress. *Horticultural plants journal*. 5(1): 10-16.
- Rehman, K., Fatima, F., Waheed, I. and Akash, M.S.H. 2018. Prevalence of exposure of heavy metals and their impact on health consequences. *Journal of cellular biochemistry*, 119(1): 157-184.
- Rubio, C., Lucas, J.R.D., Gutiérrez, A.J., Glez-Weller, D., Marrero, B.P., Caballero, J.M., Revert, C. and Hardisson, A. 2012. Evaluation of metal concentrations in mentha herbal teas (*Mentha piperita*, *Mentha pulegium* and *Mentha* species) by inductively coupled plasma spectrometry. *Journal of pharmaceutical and biomedical analysis*, 71: 11-17.
- Saad, R.B., Hsouna, A.B., Saibi, W., Hamed, K.B., Brini, F. and Ghneim-Herrera, T. 2018. A stress-associated protein, LmSAP, from the halophyte *Lobularia maritima* provides tolerance to heavy metals in tobacco through increased ROS scavenging and metal detoxification processes. *Journal of plant physiology*, 231: 234-243.
- Schreiber, S.G., Hamann, A., Hacke, U.G. and Thomas, B.R. 2013. Sixteen years of winter stress: an assessment of cold hardiness, growth performance and survival of hybrid poplar clones at a boreal planting site. *Plant, Cell & Environment*, 36(2): 419-428.
- Schutzendubel, A. and Polle, A. 2002. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *Journal of experimental botany*, 53(372): 1351-1365.
- Sebastiani, L., Scebbia, F. and Tognetti, R., 2004. Heavy metal accumulation and growth responses in poplar clones Eridano (*Populus deltoides* × *maximowiczii*) and I-214 (*P.* × *euramericana*) exposed to industrial waste. *Environmental and Experimental Botany*, 52(1): 79-88.

- Shabala, S. 2000. Ionic and osmotic components of salt stress specifically modulate net ion fluxes from bean leaf mesophyll. *Plant, Cell & Environment*, 23(8): 825-837.
- Shi, Q., Ding, F., Wang, X. and Wei, M. 2007. Exogenous nitric oxide protect cucumber roots against oxidative stress induced by salt stress. *Plant physiology and biochemistry*, 45(8): 542-550.
- Subramanian, R., Gayathri, S., Rathnavel, C. and Raj, V. 2012. Analysis of mineral and heavy metals in some medicinal plants collected from local market. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*, 2(1): S74-S78.
- Tanou, G., Molassiotis, A. and Diamantidis, G. 2009. Induction of reactive oxygen species and necrotic death-like destruction in strawberry leaves by salinity. *Environmental and experimental botany*, 65(2-3): 270-281.
- Tekdal, D. and Cetiner, S. 2018. Investigation of the effects of salt (NaCl) stress and cadmium (cd) toxicity on growth and mineral acquisition of *Vuralia turcica*. *South African Journal of Botany*, 118: 274-279.
- Tigchelaar, M., Battisti, D.S., Naylor, R.L. and Ray, D.K. 2018. Future warming increases probability of globally synchronized maize production shocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(26): 6644-6649.
- Vaughan, M.M., Block, A., Christensen, S.A., Allen, L.H. and Schmelz, E.A. 2018. The effects of climate change associated abiotic stresses on maize phytochemical defenses. *Phytochemistry Reviews*, 17: 37-49.
- Wagner, D., Przybyla, D., op den Camp, R., Kim, C., Landgraf, F., Lee, K.P., Wursch, M., Laloi, C., Nater, M., Hideg, E. and Apel, K. 2004. The genetic basis of singlet oxygen induced stress responses of *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 306(5699): 1183-1185.
- Wan, Y.Y., Chen, S.Y., Huang, Y.W., Li, X., Zhang, Y., Wang, X.J. and Bai, J.G. 2014. Caffeic acid pretreatment enhances dehydration tolerance in cucumber seedlings by increasing antioxidant enzyme activity and proline and soluble sugar contents. *Scientia Horticulturae*, 173: 54-64.
- Yang, F., Hu, J., Li, J., Wu, X. and Qian, Y. 2009. Chitosan enhances leaf membrane stability and antioxidant enzyme activities in apple seedlings under drought stress. *Plant Growth Regulation*, 58: 131-136.
- Yoon, Y.E., Kuppasamy, S., Cho, K.M., Kim, P.J., Kwack, Y.B. and Lee, Y.B. 2017. Influence of cold stress on contents of soluble sugars, vitamin C and free amino acids including gamma-aminobutyric acid (GABA) in spinach (*Spinacia oleracea*). *Food Chemistry*, 215: 185-192.
- Zafar-Ul-Hye, M., Shahjahan, A., Danish, S., Abid, M. and Qayyum, M.F. 2018. Mitigation of cadmium toxicity induced stress in wheat by ACC-deaminase containing PGPR isolated from cadmium polluted wheat rhizosphere. *Pakistan Journal of Botany*, 50(5): 1727-1734.
- Zhu, J.K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual review of plant biology*, 53(1): 247-273.
- Zörb, C., Geilfus, C.M. and Dietz, K.J. 2019. Salinity and crop yield. *Plant biology*, 21: 31-38.