

پایداری، توسعه و محیط زیست، دوره ششم، شماره ۲، تابستان ۱۴۰۴ (۸۶-۵۳)

تنش سرما و راهکارهای مقابله با آن در گیاهان زراعی

اسماعیل قلی نژاد^{۱*}

e_gholinejad@pnu.ac.ir

رضا درویش زاده^۲

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۹/۱۴

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۷/۶

چکیده

زمینه و هدف: تنش سرما یکی از تنش‌های غیرزیست مضر است و از نظر جغرافیایی عملکرد گیاهان را محدود می‌کند. سازگاری با سرما فرآیندی است که باعث ایجاد مقاومت در برابر تنش سرما در گیاهان مناطق معتدل می‌شود. تغییرات ساختاری و مورفولوژیکی مختلفی در این فرآیند دخیل هستند. همچنین عوامل آنزیمی و غیر آنزیمی در سازگاری به سرما نقش دارند. تجمع اجزای فعال زیستی، بیوسنتز فیتوهورمون‌ها، تعادل یونی، تجمع اسمولیت‌ها (املاح سازگارساز) و تغییرات در جذب مواد مغذی، اصلاح سیستم ریشه و مقاومت سیستمیک از تحقیقات جدیدی است که در این بررسی مورد توجه قرار گرفته است. مقاله حاضر با هدف بررسی پژوهش‌های علمی مرتبط با اثرات، مدیریت و کنترل تنش سرما در گیاهان زراعی انجام شده است.

روش بررسی: مقاله حاضر یک مقاله مروری است که با جستجو در مقاله‌های مرتبط در پایگاه‌های معتبر (Google Scholar, Web of Science, PubMed, Scopus, SID) تهیه شده است و هدف آن بررسی اثرات، سازوکارهای تحمل، روش‌های پژوهش، صفات مهم قابل اندازه‌گیری، مدیریت و کنترل تنش سرما می‌باشد.

یافته‌ها: سرما و انجماد که به ترتیب در دمای کمتر از ۱۵ و ۰ درجه سانتی‌گراد رخ می‌دهد، هر دو از مهمترین تنش‌های غیرزیستی هستند که بر بهره‌وری گیاهان با کاهش جوانه‌زنی، غیر طبیعی شدن گیاهچه، کاهش انبساط برگ، پژمردگی، کلروز و نکروز برگ، و آسیب به اندام‌های تولید مثل تأثیر می‌گذارند. علاوه بر این سرما باعث تغییر رژیم آب، توزیع مواد مغذی معدنی، فتوسنتز و سرعت تنفس، کاهش تشکیل میوه، افزایش ریزش گل و انحراف لوله‌گرده می‌شود که در نهایت منجر به کاهش تولید محصول در گیاهان می‌شود. تنش سرما با تخریب کلروفیل و کاهش بازده کوانتومی فتوسیستم ۲ باعث افت فتوسنتز می‌شود. سرما همچنین باعث افزایش محتوای مالون دی آلدئید، پروتئین محلول کل، نشت الکترولیت، فعالیت پراکسیدازها، گونه‌های اکسیژن فعال و تخریب پروتئین می‌شود. عمده‌ترین اثر نامطلوب تنش سرما در گیاهان آسیب وارده به غشای پلاسمایی است که به دلیل کم آبی ناشی از تنش سرما است. در مجموع، تنش سرما منجر به از بین رفتن یکپارچگی غشا می‌شود که نتیجه آن نشت املاح است.

۱- دانشیار، گروه علمی علوم کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران. * (مسوول مکاتبات)

۲- استاد، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه. ارومیه.

بحث و نتیجه گیری: گیاهان به تنش سرما از طریق مکانیسم‌های مختلف مانند تنظیم مثبت بیان ژن‌های مرتبط با سازگاری به سرما مانند ژن‌های کدکننده دهیدرین، پروتئین‌های تنظیم‌شده با سرما، افزایش پایداری غشای سلولی با تجمع قندها و پروتئین‌های ضد یخ مانند دهیدرین‌ها، اصلاح ترکیب لیپیدی برای افزایش نسبت اسیدهای چرب غیراشباع به اشباع، افزایش برخی از هورمون‌های گیاهی مانند اسید سالیسیلیک، اسید جاسمونیک، اتیلن و اسید آبسزیک، افزایش فعالیت آن‌تی‌اکسیدان‌ها، تجمع املاح سازگار ساز مانند اسیدهای آمینه، قندها، کربوهیدرات‌ها، پرولین و گلیسین بتائین (ترکیبات نیتروژن با وزن مولکولی کم) به عنوان تنظیم کننده‌های اسمزی، تغییر در مقدار عناصر غذایی و افزایش تولید متابولیت‌های ثانویه پاسخ می‌دهند.

واژه‌های کلیدی: اجتناب، پتانسیل اسمزی، تحمل، تنش، مکانیسم تحمل سرما.

Cold Stress and Strategies to cope with it in Crops

Esmail Gholinezhad^{1*}

e_gholinejad@pnu.ac.ir

Reza Darvishzadeh²

Date of Acceptance: December 4, 2024

Date of Submission: September 27, 2024

Abstract

Background and Objective: Cold stress is one of the harmful abiotic stresses and geographically limits the performance of plants. Adaptation to cold is a process that causes resistance to cold stress in temperate plants. Various structural and morphological changes are involved in this process. Enzymatic and non-enzymatic factors also play a role in cold adaptation. Accumulation of bioactive components, biosynthesis of phytohormones, ionic balance, osmolyte accumulation (compatible solutes) and changes in nutrient absorption, root system modification and systemic resistance are some of the new researches that are considered in this review. The purpose of this article is to review scientific research related to the effects, management and control of cold stress in agricultural plants.

Material and Methodology: The present article is a review paper that has been prepared by searching for related articles in reputable databases (Google Scholar, Web of Science, PubMed, Scopus, SID). Its aim is to investigate the effects, mechanisms of tolerance, research methods, important measurable traits, and management and control of cold stress.

Findings: Cold and freezing, which occur at temperatures below 15°C and 0°C, respectively, are both of the most important abiotic stresses that affect plant productivity by reducing germination, seedling abnormality, reduced leaf expansion, wilting, leaf chlorosis and necrosis, and damage to reproductive organs. In addition, the cold changes the water regime, distribution of mineral nutrients, photosynthesis and respiration rate, decreases fruit formation, increases flower shedding and pollen tube deviation, which ultimately leads to a decrease in plants productions. Cold stress causes a decrease in photosynthesis by destroying chlorophyll and reducing the quantum efficiency of photosystem 2. Cold also increases the content of malondialdehyde, total soluble protein, electrolyte leakage, peroxidase activity, reactive oxygen species and protein degradation. The main adverse effect of cold stress in plants is damage to the plasma membrane due to dehydration caused by cold stress. In general, cold stress leads to the loss of membrane integrity, which results in solute leakage.

Discussion and Conclusion: Plants respond to cold stress through different mechanisms, such as positive regulation of the expression of genes related to cold adaptation, such as genes encoding dehydrin, cold-regulated proteins, increasing the stability of the cell membrane by accumulating sugars and antifreeze proteins such as dehydrins, modifying the lipid composition for increasing the ratio of unsaturated to saturated fatty acids, increasing some plant hormones such as salicylic acid, jasmonic

1- Associate Professor, Department of Agricultural Sciences, Payame Noor University, Tehran, Iran.
*(Corresponding Author)

2- Professor, Department of Plant Production and Genetics, Urmia University, Urmia, Iran.

acid, ethylene and abscisic acid, increasing the activity of antioxidants, accumulation of compatible solutes such as amino acids, sugars, carbohydrates, proline and glycine. Betaine (nitrogen compounds with low molecular weight) respond as osmotic regulators, changing the amount of nutrients and increasing the production of secondary metabolites.

Keywords: Avoidance, Cold tolerance mechanism, Osmotic potential, Stress, Tolerance.

مقدمه

امنیت غذایی یکی از چالش برانگیزترین جنبه‌ها در سراسر جهان به ویژه در کشورهای در حال توسعه است (۱). در حال حاضر هفت میلیارد روی زمین زندگی می‌کنند و با نرخ رشد فعلی این تعداد در ۵۰ آینده سال به ۱۰ میلیارد خواهد رسید (۲) و افزایش تقاضا برای غذا را بیشتر خواهد نمود (۳). در کنار افزایش جمعیت، تغییرات آب و هوایی می‌تواند وضعیت را بحرانی‌تر نماید (۴) به طوریکه برای تامین مواد غذایی فشار بر بخش کشاورزی بیشتر خواهد شد و در نتیجه استفاده بیشتر و بیشتر از آفت-کش‌ها و کودهای شیمیایی سرعت تخریب خاک افزایش خواهد یافت (۵). تنش‌های غیرزیستی بر رشد و بهره‌وری محصولات تأثیر منفی می‌گذارند و باعث ایجاد یک سری تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان می‌شوند. در میان تنش‌های غیرزیستی مختلف، دمای پایین یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده بهره‌وری و توزیع گیاهان است. دمای پایین اغلب بر رشد گیاه و بهره‌وری محصولات تأثیر می‌گذارد و باعث افت قابل توجهی در آنها می‌شود (۶). گیاهان برای زنده ماندن در شرایط تنش در سطوح مولکولی و سلولی به این تنش واکنش نشان می‌دهند و با آن سازگار می‌شوند (۷). واکنش تحمل گیاهان به سرما (۱۵-۰ درجه سانتی‌گراد) و یخ-زدگی (کمتر از ۰ درجه سانتی‌گراد) متفاوت هست. دمای پایین عامل اصلی محدود کننده بهره‌وری کشاورزی در مناطق مرتفع است (۷). قرار گرفتن کوتاه گیاهان در معرض تنش دمای پایین ممکن است باعث تغییرات گذرا در آنها شود و آنها زنده بمانند. اما قرار گرفتن طولانی مدت در معرض تنش دمای پایین باعث نکروز، پژمردگی و کلروز و در نهایت منجر به مرگ گیاهان می‌شود. به طور کلی گیاهان مناطق آب و هوایی معتدل با درجه متغییر به سرما متحمل می‌شوند و می‌توانند تحمل یخ‌زدگی خود را با قرار گرفتن در معرض دماهای سرد و غیر یخبندان افزایش

دهند، فرآیندی که به عنوان عادت به سرما شناخته می‌شود (۸) و با تغییرات متعدد بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی همراه است (۹). در مقابل، گیاهان با منشا گرمسیری و نیمه گرمسیری نسبت به تنش سرما حساس هستند و مکانیسم سازگاری با سرما را ندارند. مقاومت در برابر دمای پایین در گیاهان از لحاظ ژنتیکی یک صفت بسیار پیچیده است که در آن مسیرهای مختلف متابولیکی و بخش‌های مختلف سلولی درگیر است (۱۰).

مواد و روش‌ها

مقاله حاضر یک مقاله مروری می‌باشد که با جستجو در مقاله‌های مرتبط در سایت‌های معتبر (Google scholar, Web of science, PubMed, Scopus, sid) تهیه شده است و با هدف بررسی اثرات، مکانیسم‌های تحمل، روش‌های پژوهش، صفات مهم قابل اندازه‌گیری، مدیریت و کنترل تنش سرما ارائه می‌شود.

یافته‌ها

اثرات تنش سرما بر گیاهان

تنش‌های غیرزیستی مانند سرما و یخبندان می‌توانند عملکرد محصول را تا ۷۰ درصد کاهش دهند (۱). این تنش‌ها به دلیل اثرات منفی‌شان بر بهره‌وری محصولات، چالشی مهم در کشاورزی به شمار می‌آیند (۱۱). سرما و انجماد، که به ترتیب در دماهای کمتر از ۱۵ و ۰ درجه سانتی‌گراد رخ می‌دهند، باعث کاهش جوانه‌زنی، غیر طبیعی شدن گیاهچه، کاهش انبساط برگ، پژمردگی، کلروز و نکروز برگ‌ها و آسیب به اندام‌های تولیدمثل می‌شوند (۱۲). سرما همچنین بر فتوسنتز تأثیر گذاشته و منجر به کاهش تشکیل میوه، افزایش ریزش گل و انحراف لوله‌گرده می‌شود. این تنش با تخریب کلروفیل و کاهش بازده کوانتومی فتوسنتز ۲، فتوسنتز را کاهش می‌دهد و همچنین باعث

۸- تغییر فعالیت‌های آنزیمی

تغییرات در غشای سلولی گیاهی

کاهش دما باعث کاهش سیالیت غشاها می‌شود و به‌نظر می‌رسد که این حسگر مستقیم سرما در سیانوباکتری‌ها و گیاهان است. افزایش سیالیت غشاها با افزایش تعداد اسیدهای چرب غیراشباع همراه است که به ایجاد غشاهای سازگار با سرما کمک می‌کند (۱۷). تثبیت غشاها در طول تنش سرما از آسیب به غشاهای سلولی و اندامک‌های متصل به غشاء و مرگ آن‌ها جلوگیری می‌کند. تغییرات در ساختار تیلاکوئید کلروپلاست، محتوای کلروفیل، فعالیت آنزیم‌های فتوسنتزی و انتقال الکترون با سختی زمستان مرتبط است، هرچند ارتباط دقیق این تغییرات فیزیولوژیکی نامشخص است. تحقیقات نشان داده‌اند که تغییرات در ترکیب و بسته‌شدن روزنه‌ها تا حد زیادی مسئول کاهش فتوسنتز خالص در زمستان هستند (۱۸). قندها به‌عنوان محافظ اسمزی عمل کرده و در حفاظت از غشاهای سلولی در برابر آسیب ناشی از کم‌آبی و یخ‌زدگی از طریق تعامل با لایه‌های لیپیدی نقش دارند (۱۵). جدول ۱ فهرستی از مطالعات مختلف در مورد اثر تنش سرما بر گیاهان مختلف را نشان می‌دهد. در جدول ۲ صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مرتبط با تحمل به تنش سرما ارائه شده است.

افزایش مالون‌دی‌آلدئید، نشت الکترولیت و تخریب پروتئین می‌شود (۱۳). محصولات مهم کشاورزی مانند ذرت، برنج و میوه‌هایی نظیر موز و انبه به سرما حساس هستند (۱۴). شدت تأثیر سرما به میزان تنش و زمان قرارگیری در معرض آن بستگی دارد. علائم سرما شامل تغییر رنگ، خشک‌شدن و تولید اتیلن در برگ‌ها است (۱۵). دمای پایین می‌تواند باعث کم‌آبی و آسیب به غشاء شود و یخ‌زدگی نیز می‌تواند به دناتوره‌شدن پروتئین‌ها و اختلال در سلول‌ها منجر شود (۱۷). تلاش‌های مختلف برای بهبود عملکرد و بهره‌وری محصول تحت تنش دمای پایین، به دو دلیل اصلی موفقیت‌آمیز نبوده است: (۱) درک ناقص از مکانیسم‌های اساسی تحمل تنش و (۲) عدم آگاهی در مورد تعاملات عوامل تنش‌زای مختلف. تحت تنش سرما گیاهان تغییرات مشخصی را در عملکردهای بیوشیمیایی و سلولی همچون موارد زیر نشان می‌دهند:

۱- تغییر ترکیب لیپیدی

۲- تجمع سازگارسازهای مولکولی

۳- تجمع اسیدهای آمینه

۴- تغییرات بیان ژن

۵- نشت سلولی الکترولیت‌ها

۶- توزیع مجدد یون‌های کلسیم داخل سلولی

۷- تغییر جریان الکترون به صورت متناوب

جدول ۱- فهرستی از مطالعات مختلف در گیاهان تحت تنش سرما

Table 1. List of different studies on plants under cold stress

منبع	پارامترهای مهم مطالعه شده	گونه گیاهی	تنش‌های غیرزیستی
(۱۸)	تغییر بیان ژن	<i>Arabidopsis</i>	تنش سرما
(۱۴)	بررسی علامت‌دهی هورمون	<i>Arabidopsis</i>	تنش سرما
(۱۹)	بررسی تجمع دهیدرین	Blue berry	تنش سرما
(۲۰)	بررسی میزان فتوسنتز	Hibiscus	تنش سرما
(۲۱)	بررسی محتوای کربوهیدرات‌های فتوسنتز	Candyleaf	تنش سرما
(۲۲)	بررسی فعالیت سیستم آنتی اکسیدانی / انتقال الکترون	Wheat	تنش سرما
(۲۳)	بررسی بیان فاکتور رونویسی WRKY	Grapevine	تنش سرما
(۲۴)	بررسی پروتئوم هسته‌ای	<i>Arabidopsis</i>	تنش سرما
(۲۵)	تجزیه و تحلیل ریزآرایه (ژنومیکس و پروتئومیکس)	Rapeseed	تنش سرما
(۲۶)	بررسی متیلاسیون DNA	Rice	تنش سرما

جدول ۲- صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مرتبط با تحمل تنش سرما در گیاهان

Table 2. Physiological and biochemical traits related to cold stress tolerance in plants

فرآیند	اثر سرما	دمای پایین و میزان آن	شرایط رشد	تغییرات ناشی از سرما در مقایسه با شاهد	منبع
فتوسنتز	فعالیت فتوسنتزی ضعیف	دمای کمتر از ۵ درجه سانتی‌گراد در مرحله رویشی به مدت یک روز (تیمار شاهد ۲۰ درجه سانتی‌گراد)، دمای کمتر از ۴ درجه سانتی‌گراد در مرحله رویشی به مدت ۷ روز (تیمار شاهد ۲۲ درجه سانتی‌گراد)، در مرحله زایشی دما ۲- تا ۶- درجه بیشتر از ۲ روز و دمای تیمار شاهد ۶ درجه سانتی‌گراد	شرایط کنترل شده (اتاقک رشد و فیتوترون)	کاهش سطح برگ، کاهش محتوای آب برگ، کاهش سنتز کلروفیل a, b، کاهش راندمان کوانتومی PSII، کاهش هدایت روزنه‌ای، کاهش زنجیره انتقال الکترون، کاهش فعالیت آنزیمی، بازدارندگی نوری و عدم تعادل منبع و مخزن	(۲۷)
تنفس	کاهش سرعت تنفس	۱۲-۴ درجه سانتی‌گراد در ابتدای فاز رویشی (<۱۲ ساعت)، تیمار شاهد ۲۲ درجه سانتی- $\leq 5^{\circ}\text{C}$ در مرحله رویشی (۱ روز) و تیمار شاهد ۲۰ درجه سانتی‌گراد. ۲-۶ درجه سانتی‌گراد در زمان فاز زایشی (≤ 2 روز)، تیمار شاهد ۶ درجه سانتی‌گراد	شرایط کنترل شده (انکوباتور و فیتوترون)	ساختار میتوکندری آسیب دیده، کاهش جریان انرژی جنبشی، کاهش تبادل گازی، کاهش فعالیت آنزیمی، کاهش تولید ATP، اختلال در متابولیسم ذخایر انرژی	(۲۸)
روابط تغذیه	کاهش جذب و انتقال مواد غذایی			خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک مختل شده است اختلال در فعالیت میکروبی کاهش سطح ریشه، ضخیم شدن محور ریشه اولیه و بدون انشعاب جانبی، کاهش هدایت هیدرولیک، عدم تعادل در روابط آبی، منجر به تنش خشکی و کاهش فعالیت آوندهای آبکش	(۲۹)

آسیب ناشی از تنش سرما را کنترل و به تحمل گیاهان کمک می‌کنند (۳۰ و ۳۱).

اثرات تنش سرما بر فیزیولوژی گیاهان

هر گیاه به مجموعه‌ای از دماهای بهینه برای رشد و نمو نیاز دارد که ممکن است برای گیاهان دیگر تنش‌زا باشد. گیاهان بومی

قرار گرفتن در معرض تنش سرما باعث ایجاد اختلالات فیزیکی و شیمیایی مختلف و منجر به مهار رشد می‌شود. واکنش به تنش سرما توسط گیاهان از طریق یک انتقال علامت که منجر به فعال شدن فاکتورهای رونویسی و ژن‌های پاسخ‌دهنده به سرما می‌شود، درک می‌شود. این گونه فاکتورها و ژن‌های رونویسی

مانند تجمع پرولین به عنوان محافظ‌های اسمزی عمل کرده و ممکن است به تنظیم بیان ژن‌ها در پاسخ به تنش سرما کمک کنند (۴۰).

مکانیسم‌های پاسخ گیاهان به تنش سرما

گیاهان به تنش سرما از طریق مکانیسم‌های مختلف پاسخ می‌دهند:

۱) تنظیم مثبت بیان ژن‌های مرتبط با سازگاری به سرما مانند ژن‌های کدکننده دهیدرین، پروتئین‌های تنظیم‌شده با سرما، پروتئین‌های بازدارنده تبلور مجدد یخ، فروکتوزیل ترانسفراز و فاکتورهای اتصال C-repeat، (۴۱)

۲) افزایش پایداری غشای سلولی با تجمع قندها و پروتئین‌های ضد یخ مانند دهیدرین‌ها (۴۲) و اصلاح ترکیب لیپیدی برای افزایش نسبت اسیدهای چرب غیراشباع به اشباع (۱۲)

۳) افزایش برخی از هورمون‌های گیاهی مانند اسید سالیسیلیک، اسید جاسمونیک، اتیلن و اسید آبسزیک (۴۳).

۴) افزایش فعالیت آن‌تی اکسیدان‌ها (۴۴)

۵) تجمع املاح سازگار مانند اسیدهای آمینه، قندها، کربوهیدرات‌ها، پرولین و گلیسین بتائین (ترکیبات نیتروژن با وزن مولکولی کم) به عنوان تنظیم کننده‌های اسمزی (۴۵)

۶) تغییر در مقدار عناصر غذایی (۴۶)

۷) افزایش تولید متابولیت‌های ثانویه (۴۷).

بیوسنتز فیتوهورمون‌ها تحت تنش سرما

فیتوهورمون‌ها نقش مهمی در سازگاری گیاهان با شرایط تنش سرمایی دارند و به مقدار کمی در سلول‌ها تجمع می‌یابند (۴۸). این هورمون‌ها آبخارهای بیولوژیکی را آغاز می‌کنند که به عنوان علامت‌های ثانویه عمل کرده و به تنظیم ژن‌های پاسخگو به سرما و تغییرات در سطح سلولی کمک می‌کنند (۴۹).

فیتوهورمون‌هایی مانند اسید آبسزیک، اکسین، سیتوکینین، اتیلن، اسید جاسمونیک، اسید سالیسیلیک و اسید جیبرلیک در فرآیندهای حیاتی گیاهان نقش دارند (۴۳). به عنوان مثال، در مواجهه با دماهای پایین، گیاهان معمولاً سرعت رشد خود را کاهش می‌دهند که این واکنش تحت تأثیر اکسین، سیتوکینین و اسید جیبرلیک است (۵۲). اسید جیبرلیک می‌تواند ژن‌های

مناطق گرم معمولاً پس از قرار گرفتن در معرض دماهای پایین غیر یخبندان علائم آسیب را نشان می‌دهند (۳۰). به عنوان مثال، گیاهانی مانند ذرت (*Zea mays*)، سویا (*Glycine max*)، پنبه (*Gossypium hirsutum*)، گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon esculentum*) و موز (*Musa sp*) در مواجهه با دماهای کمتر از ۱۰ تا ۱۵ درجه سانتی‌گراد آسیب می‌بینند (۳۰). ظهور علائم آسیب به حساسیت گیاه به تنش سرما بستگی دارد و ممکن است پس از ۴۸ تا ۷۲ ساعت قرارگیری در معرض تنش ظاهر شود. این علائم شامل کاهش انبساط برگ، پژمردگی و کلروز (زرد شدن برگ‌ها) است و ممکن است منجر به نکروز (مرگ بافت) شود. تنش سرما همچنین تأثیر منفی بر رشد تولیدمثلی گیاهان دارد، به‌ویژه در برنج در زمان گرده‌افشانی، که می‌تواند به عقیقه گل‌ها منجر شود (۳۲).

تنش سرما به‌طور کلی منجر به جوانه‌زنی ضعیف، زرد شدن برگ‌ها و کاهش پنجه‌زنی می‌شود. آسیب‌های ناشی از تنش سرما عمدتاً به غشای پلاسمایی و کم‌آبی ناشی از آن مربوط می‌شود (۳۳). غشای پلاسمایی از لیپیدها و پروتئین‌ها تشکیل شده است و نسبت اسیدهای چرب غیراشباع و اشباع در آن سیالیت غشا را تعیین می‌کند. گیاهان حساس به سرما معمولاً نسبت بیشتری از اسیدهای چرب اشباع دارند و در نتیجه دمای انتقال بالاتری دارند. برعکس، گیاهان مقاوم به سرما نسبت بیشتری از اسیدهای چرب غیراشباع و دمای انتقال پایین‌تری دارند.

تشکیل یخ ناشی از سرما علت اصلی آسیب به گیاهان است و این یخ در بافت‌های گیاهی کم‌آبی ایجاد می‌کند. این امر منجر به ایجاد فشار مکانیکی بر روی دیواره سلولی و غشای پلاسمایی و در نهایت پارگی سلول می‌شود (۳۴). تغییر در ترکیب لیپیدی غشاها و سنتز املاح سازگار و پروتئین‌های ناشی از سازگاری با سرما به افزایش تحمل گیاهان کمک می‌کند (۳۶).

تنش سرما همچنین به کاهش فتوسنتز، تجمع پروتئین و اختلال در فرآیندهای متابولیک منجر می‌شود. تحقیقات اخیر نشان داده‌اند که تنش سرما بر متابولوم گیاهان تأثیر دارد و در آرابیدوپسیس، ۷۵ درصد از ۴۳۴ متابولیت مورد بررسی تحت تأثیر این تنش افزایش یافته‌اند (۳۸). برخی از این متابولیت‌ها

از قسمت‌های مختلف (مانند فرآیندهای تولید مثل) به اندام‌های حیاتی منتقل می‌کنند که این امر بر بهره‌وری آن‌ها تأثیر منفی دارد (۶۵).

گیاهان دو نوع واکنش به تنش‌ها نشان می‌دهند:

پاسخ‌های عمومی: پاسخ‌های اساسی که حفاظت اولیه را برقرار می‌کنند و در همه گیاهان رخ می‌دهد، مانند تنظیم محتوای آب سلول‌ها (۶۶).

پاسخ‌های سازگاری خاص تنش: شامل تغییر اندازه و شکل برگ‌ها و تولید لایه ضخیم مومی روی اپیدرم برگ برای محافظت از پژمردگی (۶۷ و ۶۸).

تنش سرما، بسته به زمان و شدت قرارگیری در معرض سرما، تأثیرات متفاوتی بر گیاهان دارد. مرحله دانه‌ال حساس‌ترین مرحله به تنش سرما است و علائمی مانند تغییر رنگ، افزایش سطح اتیلن و تسریع پیری را نشان می‌دهد (۸). تنش سرما همچنین جذب آب ریشه را کاهش می‌دهد و منجر به کم‌آبی و آسیب شدید غشا می‌شود (۱۵). تولید گونه‌های اکسیژن فعال تحت هر دو تنش سرما و یخ‌زدگی ممکن است منجر به مرگ گیاه شود. با این حال، گیاهان می‌توانند از طریق تغییرات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی به دماهای پایین پاسخ دهند و تنش‌های سرما و یخ‌زدگی را تحمل کنند (۶۹).

تغییرات در سیستم ریشه گیاهان

سیستم ریشه گیاهان آب و مواد مغذی را جذب و انتقال می‌دهد (۷۰). دمای پایین رشد و توسعه ریشه را محدود می‌کند. متابولیسم ریشه همچنین می‌تواند تحت تأثیر تنش سرما قرار گیرد (۷۱). تنش سرما با تأثیر بر فعالیت و متابولیسم ریشه جذب آب و مواد مغذی را کاهش می‌دهد که می‌تواند منجر به اختلال در رشد و نمو طبیعی گیاهان شود (۷۲). به عنوان مثال، طول، رشد و گسترش حجم ریشه در گیاه فلفل تحت تأثیر سرما مهار می‌شود (۷۳). در شرایط سرد فعالیت ریشه تغییر کرده و مقاومت‌های مختلفی در برابر آسیب سرما ایجاد می‌کند. متاثر شدن توسعه سلول‌ها در سیستم ریشه از دمای پایین منجر به مهار رشد سلول‌های ریشه می‌شود (۷۴). سرعت رشد ریشه‌های اولیه و ثانویه به شدت با دما مرتبط است. دمای پایین می‌تواند

پاسخگو به سرما را در گیاهانی مانند گوجه‌فرنگی، موز و پاپایا تعدیل کند (۵۴). همچنین، کاربرد خارجی این اسید می‌تواند واکنش گیاهان به سرما را بهبود بخشد.

اسید سالیسیلیک نیز در تنظیم فرآیندهای اصلی سلول‌های گیاهی مانند فتوسنتز و تنفس نقش دارد (۵۵). کاربرد خارجی اسید سالیسیلیک می‌تواند به بهبود تحمل دمای پایین کمک کند (۵۶). اسید آسبیزیک به عنوان یک هورمون القا کننده تنش شناخته می‌شود و تحت شرایط تنش‌زا تجمع می‌یابد و می‌تواند مسیرهای علامت‌دهی را فعال کند (۵۷). کاربرد خارجی این اسید می‌تواند تجمع ترکیبات محافظ را افزایش دهد و از دهیدراتاسیون سلولی جلوگیری کند (۵۹). کاربرد خارجی اسید آسبیزیک تنظیم اسمزی را در شرایط تنش‌زا تنظیم می‌کند، بنابراین می‌تواند تحمل گیاهان را به شرایط نامطلوب افزایش دهد (۶۰). به طور کلی اسید آسبیزیک می‌تواند مکانیسم دفاعی گیاهان را در شرایط تنش سرما افزایش دهد (۶۱). بسیاری از مطالعات نقش اسید آسبیزیک را در تعدیل تنش سرما ثابت کرده‌اند (جدول ۱).

نقش اتیلن در تحمل تنش سرما بحث‌برانگیز است؛ در حالی که برخی مطالعات افزایش سطح اتیلن را تحت تنش سرما نشان داده‌اند، در مواردی نیز اثر منفی آن بر تحمل سرما مشاهده شده است (۶۲). بنابراین، تأثیر اتیلن به گونه گیاهی بستگی دارد (۶۳). به طور کلی، شناسایی ژن‌های مرتبط با فیتوهورمون‌ها برای افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های غیرزیستی اهمیت دارد (۶۴).

فیزیولوژی گیاهان تحت تنش سرما

فتوسنتز، تنفس و رشد از جنبه‌های فیزیولوژیکی اصلی گیاهان هستند که نشان‌دهنده توانایی آن‌ها برای زنده ماندن در شرایط دمای پایین می‌باشند. دما و در دسترس بودن آب دو عامل اصلی تأثیرگذار بر توزیع گیاهان روی زمین هستند، لذا درک اثرات تنش سرما بر فیزیولوژی گیاهان اهمیت دارد (۱۸). تنش دماهای پایین شامل تنش سرما (دمای ۰ تا ۱۵ درجه سانتی‌گراد) و یخ‌زدگی (زیر ۰ درجه سانتی‌گراد) بر متابولیسم ماکرومولکول‌ها و ثبات غشای سلولی تأثیر می‌گذارد و مانع رشد تولید مثلی گیاهان می‌شود. گیاهان در پاسخ به تنش سرمایی منابع خود را

گیاهان برای مقابله با تنش سرما از دو استراتژی اصلی اجتناب و تحمل استفاده می‌کنند. در استراتژی اجتناب، به‌عنوان مثال با بسته‌شدن روزنه‌ها برای کاهش از دست دادن آب گیاهان از مواجهه با دماهای پایین جلوگیری می‌کنند (۸۰). گیاهان با بافت ضخیم و محتوای آب فراوان می‌توانند گرما را در طول روز حفظ کرده و در شب‌های سرد آزاد کنند (۸۱). همچنین، گیاهان یکساله می‌توانند به‌صورت دانه یا اندام‌های خفته زنده بمانند و مرستم ساقه توسط برگ‌ها محافظت می‌شود (۸۲). در استراتژی تحمل سرما، گیاهان به تنظیم فشار اسمزی و جلوگیری از تشکیل هسته یخ (فراسرمایش) می‌پردازند (۸۰). این استراتژی به گیاهان کمک می‌کند تا در شرایط انجماد زنده بمانند. گیاهان به دوره‌های سرد از طریق سه مرحله متمایز واکنش نشان می‌دهند: سازگاری (در دماهای بالای صفر)، سخت شدن (در دماهای زیر صفر) و بازیابی پس از انجماد (۸۳). حساسیت به سرما در اندام‌های مختلف گیاه متفاوت است؛ به‌عنوان مثال، سیستم‌های ریشه حساس‌تر از تاج‌ها هستند (۱۶). ترکیبات نیتروژن‌دار با وزن مولکولی کم و قندهای محلول در گیاهان مناطق معتدل در پاییز انباشته می‌شوند و به تثبیت پروتئین‌ها و فسفولیپیدهای غشایی کمک می‌کنند (۸۴). افزایش فعالیت آنزیم‌ها و ترکیبات غیر آنزیمی مانند گلوکاتایون و ویتامین C در سازگاری گیاهان به سرما مؤثر است (۸۵). همچنین، استفاده از اسید سالیسیلیک با غلظت کم می‌تواند تحمل گیاهان به دماهای پایین را بهبود بخشد (۸۵). تأثیر سازگاری با سرما بر حفظ غشای سلولی بسیار مهم است و اسیدهای چرب غیراشباع می‌توانند انعطاف‌پذیری غشا را افزایش دهند (۸۶). پروتئین‌های ضد یخ در سازگاری افزایش یافته و از هسته‌زایی یخ جلوگیری می‌کنند و به شرایط انجماد که توسط Ca^{+2} کنترل می‌شود، پاسخ می‌دهند (۸۷).

۳- تغییر در جذب مواد مغذی معدنی

بهره‌وری پایین مواد غذایی می‌تواند به کیفیت پایین خاک و تأمین ناکافی مواد مغذی معدنی مرتبط باشد. تأمین مواد مغذی کافی برای فرآیندهای فیزیولوژیکی کلیدی بسیار مهم است. به‌عنوان مثال، پتاسیم برای فعالیت آنزیم‌ها و تنظیم اسمزی

ظهور ریشه‌ها را پس از جوانه‌زنی به تعویق بیندازد و باعث استقرار ضعیف گیاهچه شود (۱۶). همچنین دمای ریشه بر پاسخ به دمای پایین در برگ‌ها تأثیر می‌گذارد. در واقع، دمای محیط ریشه یکی از عوامل مهمی است که نشان دهنده حساسیت برگ‌ها به تنش سرما است (۷۵).

مقاومت سیستمیک القایی

۱- سازگاری با سرما

گیاهان از طریق انتخاب طبیعی می‌توانند با شرایط سرما سازگار شوند. آنها می‌توانند برخی از ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی را برای زنده ماندن در دوره‌های سرد طولانی مدت ایجاد کنند (۷۶). گیاهان با توانایی سازگاری بالا در برابر تنش سرما معمولاً نسبت ریشه به ساقه بالا و سطح برگ کم دارند. گیاهانی که در معرض دمای انجماد پایین قرار می‌گیرند، ابتدا آب اضافی را از سلول خود خارج کرده و به فضای خارج سلولی وارد می‌کنند. تشکیل یخ در این فضا ایمن‌تر از تشکیل یخ در داخل سلول است (۷۷). ترکیب برخی از ترکیبات محافظ مانند پروتئین‌ها و قندهای خاص و تولید برخی آنزیم‌های آنتی-اکسیدانی در برابر گونه‌های فعال اکسیژن از دیگر مکانیسم‌های سازگاری گیاهان تحت تنش سرما می‌باشد. تغییر ترکیب غشای سلولی و تولید برخی از اجزای ضد یخ دو مورد از تغییرات تکاملی حیاتی در گیاهان است که می‌توانند باعث تحمل به تنش یخبندان شوند (۷۷). خاک دیرتر از هوا گرمای خود را از دست می‌دهد، زمانی که دمای هوا کاهش می‌یابد، گیاهان می‌توانند گرمای ضروری خود را از زمین بگیرند (۷۸). گیاهان C_3 سازگار با سرما هستند و می‌توانند قند را در بافت‌های خود ذخیره کنند. در طول فصل رشد گرم، گیاهان سازگار با داشتن سیستم تنفسی کارآمد، مخازن ذخیره شده را به سرعت متابولیزه می‌کنند. شناسایی ژن‌های مؤثر در فرآیندهای فیزیولوژیکی و تکاملی تحت شرایط تنش بسیار مهم است (۷۹). آنزیم‌هایی وجود دارند که در سازگاری گیاه با دماهای پایین نقش دارند. به عنوان نمونه، ژن WsSGTL1 که در تولید استرول‌ها و گلیکوزیلات با آنولیدها نقش دارد.

۲- دوری از تنش و تحمل

ضروری است، منیزیم جزء اساسی کلروفیل برای فتوسنتز است و فسفر در سنتز پروتئین و تولید انرژی در سلولها نقش دارد (۴۶). وضعیت تغذیه گیاه تأثیر زیادی بر توانایی سازگاری آن با تنش سرما دارد. در شرایط تنش، عدم تعادل بین تعرق برگ و جذب آب توسط ریشه، عامل اصلی پژمردگی گیاهان است و در این شرایط، تنظیم جذب آب از ریشه مهمتر از تعرق برگ می شود (۸۸). در شرایط تنش سرما، توانایی سیستم ریشه برای جذب عناصر غذایی کاهش می یابد (۷۴) و به دلیل محدودیت رشد ریشه و سرعت انتشار آهسته، دسترسی به مواد مغذی کم محلول مانند فسفر، آمونیوم، پتاسیم، آهن، روی، منگنز و مس محدود می شود (۸۹). عوامل دیگری مانند گونه های فعال اکسیژن و تولید هورمون های گیاهی نیز جذب آب توسط ریشه را در شرایط تنش سرما تنظیم می کنند. اسید آسزیک، یک فیتوهورمون حیاتی، نقش کلیدی در تنظیم پاسخ به تنش ایفا کرده و باعث تولید کینازها و فسفاتازها می شود که جذب یون های معدنی مختلف را تنظیم می کنند.

درشت مغذی ها

نیتروژن: نیتروژن نقش مهمی در تحمل گیاهان به تنش سرما دارد، زیرا متابولیسم کربن فتوسنتزی و استفاده از انرژی نور جذب شده می تواند تحت تأثیر نیتروژن قرار گیرد (۹۰). نیتریک اکساید می تواند به عنوان یک آنتی اکسیدان عمل کند و گیاه را از اثرات نامطلوب تنش ها محافظت کند (۹۱). تنش سرما باعث کاهش سیالیت غشا و تغییر ساختار آن می شود (۹۲). تنش سرما همچنین بر فعالیت روبیسکو، فرآیند تثبیت دی اکسید کربن، فتوسنتز، تنفس و هدایت روزه تأثیر می گذارد (۹۳).

پتاسیم: پتاسیم مهمترین عنصر درشت مغذی در حفاظت از گیاهان در شرایط نامطلوب محسوب می شود (۴۶). تنش سرما باعث آسیب اکسیداسیون نوری می شود که می تواند در شرایط کم پتاسیم افزایش یابد. مقدار زیاد پتاسیم می تواند از گیاهان در برابر آسیب های ناشی از تنش سرما محافظت کند. مقدار ناکافی پتاسیم در گیاهان می تواند میزان تولید اکسیژن وابسته به نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید فسفات^۱ را کاهش دهد و این

منجر به آسیب بیشتر گونه های فعال اکسیژن و سایر اکسیدان ها در شرایط دمای پایین می شود (۴۶).

کلسیم: کلسیم می تواند بر سرعت رشد و کیفیت واکنش گیاهان تحت شرایط تنش سرما تأثیر بگذارد، زیرا نقش مهمی در تنظیم برخی متابولیسم های فیزیولوژیکی در سطوح سلولی گیاهان دارد. بسیاری از گیاهان می توانند پتانسیل آب بالایی را در برگ ها از طریق بسته بودن روزه ها و از دست ندادن آب منتقل شده به دلیل بسته بودن روزه ها حفظ کنند (۹۴). کلسیم برای القای بسته شدن روزه بسیار مهم است. استفاده اضافی از کلسیم در تغذیه گیاهان باعث بسته شدن روزه ها در گیاهانی می شود که تحت تنش سرما رشد می کنند. کلسیم از آپوپلاست آزاد می شود و باعث بسته شدن روزه می شود (۹۴). همچنین، اسید آسزیک می تواند روزه ها را از طریق تجمع در داخل سلول های نگهبان ببندد (۹۴). بنابراین، کلسیم یک عامل کمک کننده مهم برای افزایش مقاومت در برابر کم آبی و تحمل سرما است. ATPase یک آنزیم حیاتی است که مواد مغذی از دست رفته را بازایی می کند. تحت شرایط تنش در داخل سلول ها بازایی کلسیم فعال می شود (۹۵). کلسیم رشد و نمو گیاه را در شرایط تنش سرما کنترل می کند. کالمدولین یک پروتئین حاوی کلسیم است که فعالیت های متابولیکی گیاهان را کنترل می کند (۴۶).

منیزیم: کمبود و بیشبود این عنصر هر دو اثرات منفی بر روی قسمت های مختلف گیاهان دارد. فتوسنتز، صفات فیزیولوژیکی، فرایندهای بیوشیمیایی و متابولیک همه تحت تأثیر کمبود و بیشبود منیزیم قرار می گیرند (۴۶). منیزیم تحت شرایط تنش در تولید گونه های فعال اکسیژن مؤثر است. این عوامل اکسیداتیو به کربوهیدرات ها، پروتئین ها، DNA و لیپید های سلول آسیب می رساند. تمام این آسیب ها می تواند منجر به کاهش بهره وری و حتی مرگ سلولی شود (۶۶). از آنجایی که منیزیم سطح ریشه و رشد ریشه را افزایش می دهد، می تواند جذب مواد مغذی ریشه ها را افزایش دهد (۴۶). مالون دی آلدئید که یک پراکسیداتور لیپیدی غشایی قوی است می تواند در گیاهان دارای کمبود منیزیم افزایش یابد (۹۶).

ریز مغذی‌ها

بر: این عنصر در طول رشد و نمو گیاه نقش‌های زیادی؛ از عملکردهای بیوشیمیایی گرفته تا فیزیولوژیکی، دارد. متابولیسم نیتروژن، تقسیم و طویل شدن سلول، حفظ ساختار غشاء و عملکرد، سنتز دیواره سلولی، فتوسنتز برخی از عملکردهای مهم در سلول‌های گیاهی هستند که عنصر بُر در آنها شرکت می‌کند (۹۲). گونه‌های فعال اکسیژن، پراکسیدهای هیدروژن و رادیکال‌های سوپراکسید از خطرناک‌ترین اکسیدان‌ها هستند که به اجزای مختلف سلول آسیب می‌رسانند. بُر می‌تواند آسیب‌های گونه‌های فعال اکسیژن ناشی از دمای پایین را با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کاهش دهد. استفاده از بُر اثرات منفی گونه‌های فعال اکسیژن را کاهش می‌دهد. با این حال، بُر می‌تواند غلظت ترکیبات فنلی را در برگ‌های گیاهان تحت تنش سرما کاهش دهد. علاوه بر این، این ریز مغذی تشکیل دانه و بهره‌وری گیاهان را با بهبود انتقال قند بهبود می‌بخشد (۴۶).

منگنز: متابولیسم نیتروژن و فتوسنتز دو فرآیند حیاتی در سلول‌های گیاهی هستند که منگنز در آنها شرکت می‌کند. منگنز فعالیت آنزیم‌های اکسیدان را افزایش می‌دهد (۹۷). منگنز ممکن است در سم‌زدایی گونه‌های فعال اکسیژن نقش داشته باشد. نقش مستقیم منگنز در مقاومت به تنش سرما ثابت نشده است. با این حال، نقش مستقیمی در برخی فرآیندهای حیاتی در گیاهان دارد و به طور کلی می‌توان گفت گیاهان دارای کمبود منگنز در برابر تنش سرما مقاومت ضعیف‌تری دارند (۱۶).

سلنیوم: از آنجایی که سلنیوم یکی از اجزای آنزیم‌های گلوکاتایون پراکسیداز است، می‌تواند فرآیندهای فیزیولوژیکی را به عنوان یک عنصر ضروری تحت تاثیر قرار دهد (۹۸). تنش دما در نهایت می‌تواند باعث پیری برگ شود که خود منجر به کاهش سرعت فتوسنتزی می‌شود. تنش دما نیز اثر مضر بر غشا دارد. دمای بالا و پایین هر دو نه تنها تجمع گونه‌های فعال اکسیژن را افزایش می‌دهند، بلکه می‌توانند آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را در کلروپلاست‌ها غیرفعال کنند. سلنیوم در فعالیت آنزیم گلوکاتایون پراکسیداز نقش دارد. این آنزیم از آسیب‌هایی که می‌تواند توسط عوامل اکسیداتیو در سلول‌ها ایجاد شود، جلوگیری می‌کند (۹۹).

سلنیوم همچنین، می‌تواند عرضه کربن در دانه‌های در حال توسعه را افزایش دهد و توسعه سطح برگ را در گیاهان در معرض دمای پایین به تاخیر بیندازد؛ زیرا نقش آنتی‌اکسیدانی داشته و در بیان ژن‌های دفاعی شرکت می‌کند (۱۰۰).

عناصر دیگر در سلول‌های گیاهی ممکن است تحت تنش دمای پایین، عوامل اکسیداتیو تولید کرده، فرآیندهای متابولیکی را اصلاح نموده و با آسیب‌هایی همچون اختلالات غشایی مقابله کنند. همه اینها می‌توانند بر بهره‌وری گیاهان تأثیر بگذارند (۱۰۱). دمای پایین باعث افزایش سطح اکسیدان پراکسید هیدروژن در سلول‌ها می‌شود، همچنین فعالیت کاتالاز را کاهش می‌دهد، بنابراین در نهایت حساسیت گیاهان را به دمای پایین افزایش می‌دهد (۱۰۲). بهبود وضعیت ریزمغذی‌ها می‌تواند حداقل تا حدی توانایی گیاهان را برای حفظ وضعیت هورمونی متعادل (سیتوکینین، جیبرلین و اکسین) افزایش دهد که باعث بازیابی رشد گیاه و به ویژه رشد ریشه می‌شود و بدین ترتیب امکان جذب بیشتر مواد مغذی را فراهم می‌کند. بهبود وضعیت ریزمغذی‌ها همچنین به افزایش بیان سیستم‌های دفاعی آنزیمی (سوپراکسید دسموتاز و پراکسیداز) و غیر آنزیمی (آنتی‌اکسیدان‌های فنلی) در برابر تنش اکسیداتیو ناشی از سرما کمک می‌کند (۱۰۳).

تغییرات زراعی و فیزیولوژیکی در گیاهان

از آنجایی که دمای پایین اثرات منفی بر رشد و نمو گیاهان دارد، می‌تواند بهره‌وری بخش کشاورزی را به میزان قابل توجهی کاهش دهد (۷). گیاهان واکنش‌های متفاوتی به دمای سرد و انجماد نشان می‌دهند. تغییرات بیان ژن، تجمع مولکول‌های کوچک و تغییر ترکیب لیپیدی غشای زیستی برخی از پیامدهایی هستند که به این پاسخ‌های مختلف کمک می‌کنند (۱۰۴). گیاهان در مراحل زایشی و گیاهچه‌ای بسیار بیشتر از سایر مراحل تحت تأثیر دمای پایین قرار می‌گیرند. تنش سرما برخی از فرآیندهای فیزیولوژیکی را تغییر می‌دهد و سرعت تولید بذر را کاهش می‌دهد (۱۰۵). جوانه‌زنی، فتوسنتز و سرعت تشکیل بذر در گیاهان تحت تنش سرما تغییر می‌کند. دمای پایین می‌تواند استقرار گیاهچه را کند کند.

فتوسنتز

کلروپلاست و فتوسنتز به دمای پایین بسیار حساس هستند و می‌توانند به راحتی تحت تنش سرما آسیب ببینند. فتوسنتز یکی از فرآیندهای حیاتی است که لازم است با تنش سرما در گیاهان متحمل سازگار شود. کاهش حساسیت به دمای پایین در گیاهان متحمل دیده شده که ممکن است مربوط به آنزیم‌هایی باشد که باعث تحمل تنش سرما در این گیاهان می‌شود (۱۲). مسیر کلرو تنفسی^۱ یک مسیر جایگزین است که می‌تواند زمانی رخ دهد که مسیر اصلی انتقال الکترون تحت شرایط تنش مسدود شود. در واقع مسیر کلرو تنفسی نوعی مکانیسم پاسخ در گیاهان تحت تنش است (۱۰۶). اکسیداز و کمپلکس دهیدروژناز دو آنزیم مهم در مسیر کلرو تنفسی هستند.

تجمع املاح سازگار (اسمولیت‌ها) در گیاهان

گیاهان از اسمولیت‌های مختلف برای تحمل تنش‌های مختلف استفاده می‌کنند. اسمولیت‌ها محلول در آب بوده و وزن مولکولی کمی دارند و تجمع آنها در سلول‌های گیاهی در شرایط تنش‌زا پدیده‌ای رایج است. این اجزاء نقش مهمی در ساختار سلولی و تثبیت پروتئین‌ها دارند (۱۲). کربوهیدرات‌های محلول به عنوان اسمولیت نقش زیرلایه‌ای برای تنفس سلولی و سیگنال‌دهی دارند (۱۰۷). با این حال، آنها به شرایط مختلف محیطی بسیار حساس هستند. غشای سلولی یکی از حساس‌ترین اندام‌ها به تنش سرما در گیاهان است (۱۰۸). غشاهای عمدتاً از اسیدهای چرب اشباع و غیراشباع تشکیل شده‌اند و نسبت آنها ممکن است در شرایط دمای پایین تغییر کند. این تغییر می‌تواند نشان دهنده وضعیت تحمل گیاهان به تنش سرما باشد (۱۰۹).

القای ژن‌های مقاوم به تنش سرما در گیاهان

غشای پلاسمایی اولین عضوی است که دمای پایین را درک می‌کند (۱۱۰). پس از درک تنش سرما، سفت شدن غشا و سپس فسفوریلاسیون پروتئین‌ها رخ می‌دهد که منجر به کاهش فعالیت پروتئین فسفاتاز می‌شود و این فرآیند درک تنش سرما را تسهیل می‌کند (۱۵). درک تنش سرما شامل علامت‌دهی است که نهایتاً

فاکتورهای رونویسی ژن‌های پاسخ‌دهنده به سرما را تنظیم می‌کند. توسعه گیاهان جدید که قادر به تحمل شرایط شدید هستند، سریع‌ترین راه برای مقابله با تنش دما است. اولین گام در این راستا پایش ژن‌هایی است که تحمل سرما را القا می‌کنند (۱۱۱). مهندسی فاکتورهای رونویسی می‌تواند بهترین گزینه برای مهندسی گیاهان باشد. ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش می‌توانند پروتئین‌هایی تولید کنند که به صورت متابولیکی عمل کرده و به تنظیم بیان ژن کمک کنند و در نهایت صفت تحمل سرما را ایجاد کنند (۱۱۲). تجزیه و تحلیل عملکردی فاکتورهای رونویسی می‌تواند اطلاعات بیشتری درباره شبکه‌های ژنی کنترل‌کننده تحمل تنش‌های غیرزیستی مانند دمای پایین ارائه دهد. آنزیم‌های دخیل در متابولیسم و پروتئین‌های متصل شونده به کالמודولین از دیگر پروتئین‌های مهم در این شبکه‌ها هستند. با توجه به گرم شدن کره زمین، گیاهان به‌طور فزاینده‌ای با تنش دما مواجه می‌شوند که بر توزیع جغرافیایی و بهره‌وری آنها تأثیر می‌گذارد و امنیت غذایی را تهدید می‌کند. به‌عنوان مثال، به ازای هر ۱ درجه سانتی‌گراد تغییر متوسط دمای جهانی، عملکرد جهانی گندم، برنج، ذرت و سویا به ترتیب ۶، ۳، ۷ و ۳ درصد کاهش می‌یابد (۱۱۴). در مناطق معتدل، تنش سرما مسئول ۳۰ تا ۴۰ درصد کاهش عملکرد گیاهانی مانند برنج است (۱۶). گیاهان می‌توانند سیگنال‌های دما را از طریق علامت‌دهی کلسیم (Ca^{2+}) و گونه‌های اکسیژن فعال منتقل کنند و این سیگنال‌ها برای فعال‌سازی ژن‌های پاسخگو به دما ضروری هستند (۱۱۵). انتقال علامت‌های دما از اندام‌ها به هسته نیز برای سازگاری گیاه با تنش دما بسیار مهم است (۱۱۷). پاسخ‌های تنش و مهار رشد دو استراتژی مکمل هستند که به گیاهان کمک می‌کند تا به‌طور مؤثر از خود در برابر تنش دفاع کنند (۱۱۸). مهار رشد ناشی از سرما به دلیل کاهش فعالیت آنزیم‌ها و پروتئین‌های دخیل در گسترش و تقسیم سلولی اتفاق می‌افتد (۱۱۸). درک مکانیسم مبادله بین رشد و پاسخ به تنش، پایه و اساس مهندسی محصولات مقاوم به تنش و محصولات پرمحصول است.

1- Chlororespiration, a respiratory process within chloroplasts, can play a role in plant responses to cold stress.

جدول ۳- گیاهان تراریخته‌ای که با بیان ژن‌های عامل‌های باند شونده به C تکراری (C-repeat) ایجاد شده‌اند

Table 3. Transgenic plants created by expressing C-repeat binding factor genes

ژن	گونه	تکنیک تراریخته	گیاه تراریخته	اثرات	منبع
DICBF1-3	<i>D. longan</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>A. thaliana</i>	تحمل تنش سرما	(۱۱۹)
PpyCBF1-3	<i>P. pyrifolia</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>A. thaliana</i>	تحمل سرما	(۱۲۰)
IbCBF3	<i>Sweet potato</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>S. tuberosum</i>	تحمل سرما	(۱۲۱)
AtCBF3	<i>A. thaliana</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>S. melongena</i> L.	تحمل تنش سرما	(۱۲۲)
EgCBF3	<i>E. guineensi</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>L. esculenta</i>	تحمل یخ‌زدگی	(۱۲۳)
PpCBF3	<i>P. pratensis</i> L.	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>A. thaliana</i>	تحمل یخ‌زدگی	(۱۲۴)
GmDREB1B	<i>G. max</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>G. max</i>	تحمل سرما	(۱۲۵)
DaCBF7	<i>D. antarctica</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>O. sativa</i>	تحمل سرما	(۱۲۶)
PpCBF1V	<i>P. pratensis</i> L.	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>M. domestica</i>	تحمل سرما	(۱۲۷)
AtCBF1	<i>A. thaliana</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>S. lycopersicum</i>	تحمل یخ‌زدگی	(۱۲۸)
OsDREB1B	<i>O. sativa</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>N. tabacum</i>	تحمل سرما	(۱۲۹)
HvCBF4	<i>H. vulgare</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>O. sativa</i>	تنظیم تنش سرما	(۱۳۰)
TaDREB2	<i>T. aestivum</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>Hordeum vulgare</i>	تحمل یخ‌زدگی	(۱۳۰)
BnCBF5/17	<i>B. napus</i>	انتقال با واسطه آگروباکتریوم	<i>Brassica napus</i>	تحمل یخ‌زدگی	(۱۳۱)

تشخیص علامت‌های تنش دما

غشای سلولی اولین خط دفاعی در برابر تنش دما است، بنابراین احتمالاً مکان اصلی برای سنجش علامت‌های دما است (۱۳۲). مجموعه شواهد نشان می‌دهد که هسته نیز یک اندامک مهم در سنجش دما است.

حس در غشای سلولی

تنش سرما و گرما هر دو می‌توانند سیالیت غشاهای فسفولیپیدی سلولی را تغییر دهند. تغییرات در سیالیت غشای سلولی و ترکیب اسید چرب غشاء برای تحمل سرما و گرما گیاه ضروری است (۱۳۲). تغییرات در سیالیت غشای سلولی ممکن است توسط پروتئین‌های موضعی غشایی احساس شود (۱۳۳)، که منجر به تغییرات در ساختار و فعالیت ساختاری آنها می‌شود.

حس در هسته

مطالعات اخیر نشان داده است که چندین پروتئین هسته‌ای در حسگر حرارتی نقش دارند. گیرنده‌های نوری فیتوکروم‌ها،

کریپتوکروم‌ها و فوتوتروپین‌ها به ترتیب مسئول درک نور قرمز، آبی و فرابنفش هستند و در سیتوزول و هسته در حسگر حرارتی شرکت می‌کند (۱۳۴).

انتقال سیگنال‌های تنش دما

پس از سنجش سیگنال‌های تنش دما، یک مسیر انتقال سیگنال خاص گرما یا سرما به سرعت در گیاهان آغاز می‌شود. این فرآیند شامل اجزای مختلفی مانند پیام‌رسان‌های دوم (Ca^{2+} , ROS) و تنظیم‌کننده‌هایی است که بیان ژن پاسخ‌دهنده به دما و هموستاز پروتئین را وساطت می‌کنند (۱۱۵).

متعادل کردن رشد و پاسخ‌های تنش دما

پاسخ‌های تنش دما برای ارتقای بقای گیاه تحریک می‌شوند، اما به طور کلی رشد گیاه را در سطوح مختلف، به عنوان مثال، با کاهش تقسیم و گسترش سلولی، مختل می‌کنند. یک مطالعه نشان داد که آسیب DNA سرنوشت سلولی را در طول تنش سرما تنظیم می‌کند (۱۳۵). تنش سرمایی به DNA در سلول‌های بنیادی ریشه آسیب می‌زند و باعث مرگ سلول‌های بنیادی دختر می‌شود که نتیجه آن القا مجدد اکسین و حفظ فعالیت سلول‌های بنیادی عملکردی است. این مکانیسم برای بقای تنش سرمایی، نه تنها از جوانه انتهایی ساقه و ریشه در برابر تنش سرما محافظت می‌کند، بلکه پس از افزایش دما، بهبود سریع‌تر گیاه را تضمین می‌کند (۱۳۵).

بهبود تحمل تنش دما در محصولات زراعی

مهندسی ژنتیک

برای مقابله با تغییرات نامطلوب آب و هوا و افزایش جمعیت جهانی، کشت محصولات مقاوم در برابر تنش‌های غیر زیستی بسیار مهم است. با پیشرفت روزافزون در شناسایی ژن، برنامه‌های اصلاح ژنتیکی محصولات تسریع یافته است. محصولات مقاوم در برابر دما را می‌توان با افزایش یا کاهش بیان عوامل کلیدی، ایجاد نمود. علاوه بر این، با افزایش خواص کاتالیزوری آنزیم تثبیت کننده دی‌اکسیدکربن (روبیسکو) یا معرفی ژن‌هایی برای شکل بهینه تیلاکوئیدها می‌توان بازده فتوسنتز را با هدف بهبود بهره‌وری محصولات کشاورزی افزایش داد (۱۳۶).

براسینواستروئیدها و تنش سرما

تنش سرما بر فرآیندهای فتوسنتزی گیاه تأثیر می‌گذارد و باعث کاهش سرعت جذب CO_2 ، مهار نور در PSI و PSII، و کاهش فعالیت آنزیمی چرخه بنسون-کالوین می‌شود (۱۳۷). این تنش همچنین موجب تجمع گونه‌های فعال اکسیژن می‌گردد که می‌تواند از طریق پراکسیداسیون لیپیدی به غشاهای زیستی آسیب برساند (۱۳۷). توسعه گیاهان جهش‌یافته با قابلیت حذف گونه‌های فعال اکسیژن یا بیش‌بیان ژن‌های آنزیم‌های مهارکننده این گونه‌ها، می‌تواند تحمل بهتری نسبت به تنش سرما ایجاد کند. کمبود براسینواستروئیدها تحمل سرما را کاهش می‌دهد،

در حالی که کاربرد خارجی این هورمون یا بیش‌بیان ژن‌های مرتبط در گیاهان گوجه‌فرنگی، تحمل سرما را با کاهش آسیب اکسیداتیو افزایش می‌دهد (۱۴۱). براسینواستروئیدها همچنین به عنوان علامت در میانجی‌گری پاسخ‌های تنظیم‌شده با براسینواستروئیدها تحت تنش سرما عمل می‌کنند (۵۳).

کاربرد خارجی براسینواستروئیدها (0.1 میکرومولار) جذب CO_2 را بهبود می‌بخشد و مهار نور PSII را تحت تنش سرما کاهش می‌دهد. همچنین، این هورمون چرخه آسکوربات-گلوتاتیون را تعدیل می‌کند که منجر به افزایش تحمل سرما در نهال‌های انگور (*Vitis vinifera*) می‌شود (۱۳۹). در ذرت، پیش‌تیمار با براسینواستروئیدها (0.1 میکرومولار) می‌تواند ارتفاع گیاه، زیست‌توده و غلظت کلروفیل، پروتئین و قند را تحت تنش سرما افزایش دهد (۱۴۰). برای جلوگیری از بازداری نوری تحت تنش سرما، گیاهان استراتژی محافظت از نور را اتخاذ می‌کنند. براسینواستروئیدها در این زمینه نقش دارند و پس از قرارگیری در معرض دماهای سرد، انباشته می‌شوند و BZR1 را فعال می‌کنند که به افزایش سطوح رونوشت RBOH1 و تولید H_2O_2 آپوپلاستیک منجر می‌شود (۱۴۱). براسینواستروئیدها نه تنها می‌توانند تحمل به تنش را تقویت کنند، بلکه پاسخ‌های تنش را نیز کاهش می‌دهند (۱۴۲). این هورمون‌ها همچنین می‌توانند کیفیت پس از برداشت سبزیجات و میوه‌ها را تحت تنش دمای پایین بهبود بخشند (۱۴۳). به عنوان مثال، تیمار ۶ میکرومولار براسینواستروئید می‌تواند آسیب‌های ناشی از سرما را در میوه‌های گوجه‌فرنگی کاهش دهد (۱۴۳). در مورد انبه، تیمار با ۱۰ میکرومولار براسینواستروئید می‌تواند از میوه‌ها در برابر آسیب‌های ناشی از سرما محافظت کند (۱۴۵). تحقیقات نشان داده‌اند که ۱۵ میکرومولار براسینواستروئید مؤثرترین غلظت برای بهبود آسیب‌های ناشی از سرما در میوه‌های فلفل سبز است (۱۴۶). این تیمار همچنین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و سطوح کلروفیل و اسید ال-آسکوربیک را در میوه‌ها افزایش می‌دهد و پراکسیداسیون لیپیدی و نشت الکترولیت را تحت تنش سرما به حداقل می‌رساند.

مبانی مورفوفیزیولوژیکی تحمل سرما

مناطق معتدل و خنک مناطقی هستند که ارتفاع آنها بین ۱۶۰۰-۲۵۰۰ متر بالاتر از سطح متوسط دریا و دما در طول دوره رشد محصول از ۵ تا ۲۰ درجه سانتی‌گراد متغیر است (۱۴۷). در مناطق معتدل، دمای پایین بالاتر از صفر درجه سانتی‌گراد تنش غیرزیستی اولیه است که بهره‌وری محصول را محدود می‌کند. طیف وسیعی از تنش سرما در مناطق معتدل مشاهده می‌شود که هم از نظر زمان و هم از نظر شدت متفاوت است. زمانی که تنش سرما در مرحله تولیدمثلی / گرده‌افشانی در گیاهان اتفاق می‌افتد، تلفات عملکرد به دلیل عقیمی سنبلیچه‌ها شدیدتر است (۱۴۸). توانایی ژنوتیپ‌ها / لاین‌ها برای زنده ماندن / ارایه عملکرد بهتر در دمای پایین نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها به عنوان تحمل سرما نامیده می‌شود. تحمل سرما شامل افزایش تجمع کلروفیل، کاهش حساسیت فتوسنتز، بهبود جوانه‌زنی، باروری گرده و مجموعه بذر است.

افزایش تجمع کلروفیل

دمای پایین از تجمع کلروفیل در برگ‌های در حال رشد جلوگیری می‌کند. به عنوان مثال، در برنج، لاین‌های مقاوم به سرما، برای مثال ژاپونیکا، کلروفیل بیشتری را تحت تنش سرما نسبت به لاین‌های حساس به سرما، مانند برنج ایندیکا، انباشته می‌کنند (۱۴۹).

کاهش حساسیت فتوسنتز

کلروپلاست و فتوسنتز محل اصلی آسیب سرما است. کاهش حساسیت فتوسنتز به سرما در ارقام ذرت سازگار با دمای پایین مشاهده شده است که تا حدی به آنزیم‌های خاص این فرآیند مربوط می‌شود (۱۵۰).

بهبود باروری گرده و مجموعه بذر

تحمل سرما در مرحله تولیدمثل به صورت بهبود مجموعه بذر و باروری گرده بیان می‌شود که تا حد زیادی تابعی از ساختار گل و عملکرد آن تحت تنش است. گزارش شده است که تحمل گیاه به سرما در گیاهان با اندازه بساک، تعداد دانه گرده، قطر دانه‌های گرده بارور در مرحله گل کردن مرتبط است (۱۵۱).

چشم‌انداز ژن‌های مقاوم به سرما

سرما به عنوان یک عامل محیطی، توزیع جغرافیایی و فصل رشد بسیاری از گونه‌های گیاهی را محدود کرده و اغلب بر کیفیت و بهره‌وری محصول تأثیر منفی می‌گذارد (۱۶). اکثر گیاهان قادرند با قرار گرفتن در معرض دمای پایین غیر یخبندان، که به آن سازگاری سرما گفته می‌شود، دمای انجماد را تحمل کنند (۱۲). گیاهان با منشأ گرمسیری و نیمه گرمسیری به دمای سرد (۰-۱۰ درجه سانتی‌گراد) حساس بوده و نمی‌توانند با سرما سازگار شوند. ژن‌های دخیل در تحمل تنش به دو گروه تقسیم می‌شوند: ژن‌های کدکننده پروتئین‌های تنظیم‌کننده (عمدتاً فاکتورهای رونویسی) و ژن‌های کدکننده پروتئین‌هایی که مستقیماً در مکانیسم‌های پاسخ دخالت دارند. هر دو گروه اهمیت دارند و تغییرات در بیان تنظیم‌کننده‌ها می‌تواند به ایجاد وضعیت محافظتی قبل از ظهور تنش منجر شود. یافتن ژن‌های کلیدی جدید مسئول فنوتیپ‌های تحمل تنش غیرزیستی برای درک بهتر پاسخ‌های تنش و بهبود آینده محصول اهمیت بالایی دارد. مطالعات نشان داده‌اند که بیان ژن‌های تنظیم‌شده تحت تنش سرما برای تحمل سرما و سازگاری به آن حیاتی است (۱۵۳). ژن‌های پاسخ‌دهنده به سرما، پروتئین‌هایی مانند آنزیم‌های دخیل در تنفس و متابولیسم کربوهیدرات‌ها، لیپیدها، فنیل پروپانویدها و آنتی‌اکسیدان‌ها را رمزگذاری می‌کنند (۱۵۴). تغییر در بیان ژن در طی سازگاری با سرما رخ می‌دهد و این فرآیند منجر به افزایش تحمل می‌شود (۸۷). در نهایت، تنش دمای پایین نه تنها محل کشت محصولات را محدود می‌کند، بلکه بسته به آب و هوا در یک فصل خاص، عملکرد را نیز کاهش می‌دهد.

تغییرات ناشی از تنش سرما در پروتئین و رنگدانه‌های**فتوسنتزی**

در میان ساختارهای زیر سلولی، کلروپلاست تنها اندامک است که در طول تنش سرما سریع‌تر و عمیق‌تر تحت تأثیر قرار می‌گیرد (۳۰). در مرحله گیاهچه تأثیر تنش سرما به شدت غلظت کلروفیل b، رنگدانه‌های کمکی و کاروتنوئیدها را در مقایسه با کلروفیل a افزایش می‌دهد تا جذب فوتون افزایش یابد. گزارش‌ها نشان داده است که فتوسیستم ۱ نسبت به فتوسیستم ۲ حساسیت بیشتری به سرما دارد. نشان داده شده

است که در شرایط تنش سرما، فعالیت فتوسنتز ۱ به میزان بیشتری نسبت به فتوسنتز ۲ کاهش می‌یابد (۱۵۵).

تأثیر تنش سرما بر تثبیت دی اکسید کربن

دمای پایین بر جنبه‌های مختلف فتوسنتز مانند سنتز ساکارز در سیتوزول تأثیر می‌گذارد و منجر به تخلیه فسفات معدنی موجود و کاهش چرخه فسفات معدنی بین سیتوزول و کلروپلاست می‌شود (۱۶). این امر به نوبه خود مانع سنتز ATP ضروری می‌شود. برای بازسازی ریبولوز ۱،۵ بیس فسفاتاز برای حمایت از تثبیت دی‌اکسیدکربن گزارش شده است که متابولیسم کربوهیدرات نسبت به سایر اجزای فتوسنتز حساسیت بیشتری به دمای پایین دارد (۱۶). سنتز نشاسته نسبت به سنتز ساکارز و فروکتوز در گونه‌های مقاوم به سرما به دمای پایین حساس‌تر است. تنش دمای پایین باعث مهار سنتز ساکارز در سیتوزول می‌شود و بدین ترتیب فعالیت چرخه فسفات معدنی بین سیتوزول و کلروپلاست کاهش می‌یابد (۱۸). گندم زمستانه سازگار با سرما در مقایسه با گیاهان تحت تنش سرما همزمان با افزایش متابولیسم کربن، تحریک صادرات کربن از برگ را نیز نشان می‌دهد. گفته شده است که سرما به خود پروتئین روبیسکو آسیب می‌رساند.

مکانیسم حفاظتی احتمالی

نقش قندها در احساس سرما و دفاع در مقابل سرما

تصور می‌شود که تجمع مقادیر قابل توجهی از املاح، مانند قندهای محلول، اسیدهای آمینه و گلیسین بتائین، نقش کلیدی در محافظت از سلول‌ها در برابر آسیب یخ‌زدگی ایفا می‌کنند. در پاسخ به تنش سرما، غلظت‌های بالایی از قندها مانند فروکتوز و قندهای مشتق از آن، در گیاهان تجمع می‌یابد (۱۵۶). قندها بر برنامه‌های رشدی از جنین‌زایی تا پیری تأثیر می‌گذارند که این امر تحقیقات را پیچیده می‌کند. از نظر نظری در طول عادت به سرما، قندهای محلول انباشته شده و تأثیر نامطلوب بر فتوسنتز گذاشته و پیری را القا می‌کنند. به نظر می‌رسد که سنجش قندها بخشی از مکانیسم‌های نظارتی پیچیده باشد (۱۵۷).

اسمولیت‌ها

تجمع اسمولیت‌ها در گیاهان در پاسخ به تنش‌های محیطی مختلف، یعنی خشکی، شوری، دمای بسیار پایین، تابش اشعه

ماوراء بنفش و فلزات سنگین، گزارش شده است (۱۵۸). نقش عمده اسمولیت‌ها در حفاظت از گیاهان در برابر تنش‌های غیرزیستی توسط مکانیسم‌های دفاعی مختلف مانند تنظیم فشار اسمزی سلول، سم‌زدایی گونه‌های فعال اکسیژن، حفظ یکپارچگی غشاء و تثبیت آنزیم‌ها و پروتئین‌ها است. علاوه بر این، آنها از اندامک‌های سلولی در برابر آسیب ناشی از کم آبی محافظت می‌کنند. اسمولیت‌های اصلی شامل قندها (گلوکز، فروکتوز، ساکارز، ترهالوز و رافینوز)، الکلی‌های قند و ترکیبات حاوی نیتروژن مانند پرولین و ترکیبات آمینه چهارتایی مانند گلیسین بتائین، آلانین بتائین، پرولین بتائین و پلی آمین‌ها هستند (۱۵۹). قندهای محلول که در طول تحمل به یخ‌زدگی در گیاهان عالی انباشته می‌شوند به شکل الیگوساکارید نقش کلیدی در جلوگیری از کریستالیزه شدن ساکارز در داخل سلول بازی می‌کنند و در نهایت منجر به محافظت از فسفولیپیدهای غشایی می‌شوند. به طور کلی، تجمع قندهای محلول به افزایش انجماد پذیری غشاهای سلولی کمک می‌کند. بی‌ثباتی غشای سلولی ناشی از یخ‌زدگی علت اصلی آسیب در گیاهان است. قندهای محلول به عنوان هورمون‌های مهم مانند پیام رسان‌های اولیه در انتقال علامت عمل می‌کنند (۱۶۰).

گلیسین بتائین

ترکیبات آمینه مانند گلیسین بتائین در بسیاری از گیاهان زراعی مانند چغندر قند (*Beta vulgaris*)، اسفناج (*Spinacia oleracea*)، جو (*Hordeum vulgare*)، گندم (*Triticum aestivum*) و سورگوم (*Sorghum bicolor*) در پاسخ به تنش انباشته می‌شوند (۱۶۱). کاربرد خارجی گلیسین بتائین در گیاهان ممکن است به کاهش اثرات نامطلوب تنش‌های محیطی کمک کند (۱۰۹).

پروتئین‌های ضد یخ

مشخص شده است در چاودار زمستانه تجمع پروتئین‌های ضد یخ باعث افزایش تحمل به تنش سرما می‌شود. ژن‌های پاسخ‌دهنده به دمای پایین یک خانواده ژنی مهم هستند که پروتئین‌های ضد یخ را سنتز می‌کنند. مسیر تنظیم تولید پروتئین‌های ضد یخ مستقل از اسید آبسزیک است (۸۷).

دهیدرین‌ها گروه دیگری از پروتئین‌ها بوده و محافظت کننده سرما به شمار می‌روند (۱۶۲). پروتئین‌های جنین‌زای تاخیری به عنوان چپرون در تحمل به کم‌آبی عمل می‌کنند. بیان چاپرونین و فعالیت آن تحت تأثیر دمای پایین قرار می‌گیرد. شناسایی ژن‌های کلیدی جدید مسئول فنوتیپ‌های تحمل تنش غیرزیستی نه تنها برای درک بهتر پاسخ‌های تنش، بلکه برای بهبود محصول از اهمیت بالایی برخوردار هستند.

جدول ۴- تعدیل تأثیر تنش سرما در گیاهان بوسیله فیتوهورمون‌ها

Table 4. Modulation of the effect of cold stress in plants by phytohormones

فیتوهورمون	گونه گیاهی	پاسخ	منبع
اسید جاسمونیک	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	افزایش	(۱۶۳)
اسید جاسمونیک	<i>Musa acuminata</i> L.	افزایش	(۱۶۴)
اسید جاسمونیک	<i>Eriobotrya japonica</i> L.	افزایش	(۱۶۵)
اسید جاسمونیک	<i>Punica granatum</i> L.	افزایش	(۱۶۶)
اسید جاسمونیک	<i>Actinidia delicosa</i> L.	افزایش	(۳۰)
اسید جاسمونیک	<i>Caragana jubata</i> L.	افزایش	(۱۶۷)
اسید سالیسیلیک	<i>Capsicum annuum</i> L.	افزایش	(۱۶۸)
اسید سالیسیلیک	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	افزایش	(۱۶۹)
اسید سالیسیلیک	<i>Musa acuminata</i> L.	افزایش	(۱۷۰)
اسید سالیسیلیک	<i>Citrus limón</i> L.	افزایش	(۱۷۰)
اسید سالیسیلیک	<i>Punica granatum</i> L.	افزایش	(۱۶۶)
اسید سالیسیلیک	<i>Stevia rebaudiana</i> L.	افزایش	(۱۷۱)
اسید آبسیزیک	<i>Fragaria × ananassa</i>	افزایش	(۱۷۲)

جدول ۵- نمونه‌هایی از نحوه اعمال تنش سرما و صفات مهم برای بررسی تأثیر آن در گیاهان

Table 5. Examples of how to apply and investigate the important traits under cold stress in plants

نحوه اعمال تنش سرما	گونه گیاهی	اثرات تنش سرما	منبع
کشت نرمال در تاریخ ۱۳۹۷/۶/۱۰ و کشت تاخیری ۱۳۹۷/۶/۲۵	<i>Brassica napus</i> L.	در رقم L957 کاهش ۵۹ درصدی عملکرد دانه، کاهش ۳ درصدی کلروفیل a، کاهش ۸ درصدی کلروفیل b و افزایش ۱۳ درصدی پرولین در شرایط تنش یخ زدگی در مقایسه با شرایط نرمال	(۱۷۳)
دمای یخ‌زدگی در شش سطح صفر، ۴-، ۸-، ۱۲-، ۱۶- و ۲۰- درجه سانتی‌گراد	<i>Triticum aeustivum</i>	با کاهش دما از صفر تا ۲۰- درجه سانتی‌گراد، درصد نشت الکترولیت‌های غشا به‌طور معنی‌داری به میزان ۷۱ درصد افزایش یافت. تاخیر در تاریخ کاشت از ۲۴ مهر به ۲۲ آبان و ۱۴ آذر عملکرد دانه را به‌ترتیب ۱۹ و ۳۰ درصد کاهش داد.	(۱۷۴)

(۱۷۵)	افزایش ۳۶ درصدی آنزیم SOD، افزایش ۴۴ درصدی آنزیم CAT، افزایش ۳۸ درصدی آنزیم POX، افزایش ۳۸ درصدی نشت یونی، افزایش ۶ درصدی قندهای محلول، افزایش ۶۲ درصدی پرولین در شرایط تنش سرما، کاهش ۲۳ درصدی کاروتنوئید در شرایط تنش سرما در مقایسه با شاهد	<i>Lathyrus sativus</i> L.	سرما در دو سطح (۲۵ و ۳- درجه سلسیوس)
(۱۷۶)	افزایش ۶۶ درصدی محتوی اسپرمیدین و ۹۶ اسپرمین در هر دو ژنوتیپ تحت تنش سرما و کاهش ۲۶ درصدی بیوسنتز اتیلن تحت تنش سرما در ژنوتیپ حساس	<i>Cicer arietinum</i> L.	روزهای اول و ششم پس از آغاز تنش سرما 4C° در مقایسه با شرایط کنترل
(۱۷۷)	کاهش ۳۴ درصدی سنبله بارور، کاهش ۲۵ درصدی ارتفاع گیاه، کاهش ۳۵ درصدی تعداد دانه در هر سنبله، کاهش ۲۵ درصدی وزن ۱۰۰۰ دانه و کاهش ۴۴ درصدی عملکرد دانه در تاریخ کاشت پنجم (۱ دسامبر) در مقایسه با بهترین تاریخ کاشت (تاریخ کاشت دوم، ۱۵ اکتبر)	<i>Scale cereale</i> L.	زمان‌های مختلف کاشت (۱ اکتبر، ۱۵ اکتبر، ۱ نوامبر، ۱۵ نوامبر و ۱ دسامبر)
(۱۵۱)	به ازای افزایش هر ۱۰ درجه سانتی‌گراد روز در CDD در مرحله بوتینگ (گلدهی)، عملکرد دانه در بوته و باروری سنبلچه به ترتیب (۵ تا ۱۳ درصد و ۴ تا ۱۱ درصد) و (۲ تا ۵ و ۲ تا ۵ درصد) کاهش یافت.	<i>Oryza sativa</i> L.	سه سطح دمایی (۲، ۱۵ و ۱۸ درجه سانتی‌گراد) و سه دوره سرمایی (۲، ۴ و ۶ روز)
(۱۵۵)	کاهش ۴۷ درصدی وزن خشک برگ، کاهش ۴۰ درصدی وزن خشک ساقه، کاهش ۵۰ درصدی وزن خشک پانیکول، کاهش ۴۳ درصدی وزن خشک بلال	<i>Zea mays</i> L.	تیمار سرما به مدت ۴ روز در اتاق سرد با دمای هوا ۵-۶ درجه سانتی‌گراد با کاهش کوتاه مدت دمای شبانه به ۱/۲- درجه سانتی-گراد
(۱۷۸)	تنش سرمای شش روزه در مقایسه با شاهد باعث کاهش ۱۵ درصدی تعداد برگ در بوته، کاهش ۱۶ درصدی تعداد گره در ساقه، کاهش ۸ درصدی قطر ساقه، کاهش ۱۲ درصدی ارتفاع بوته، کاهش ۱۷ درصدی محتوای نسبی آب برگ شد.	<i>Phaseolus vulgaris</i>	شاهد، سه و شش روز دمای ۵ درجه سانتی‌گراد
(۱۷۹)	کاهش ۳۰ درصدی تعداد برگ، کاهش ۵۹ درصدی سطح سبز، کاهش ۶۵ درصدی وزن خشک، در شرایط تنش سرمای ۹- درجه سانتی‌گراد نسبت به شاهد	<i>Nigella sativa</i> L.	تنش سرما در سطوح (۰، ۱/۵، ۳-، ۴/۵-، ۶-، ۷/۵- و ۹-) درجه سانتی‌گراد
(۱۸۰)	کاهش ۵۳ درصدی عملکرد کل، کاهش ۴۵ درصدی شاخص سطح برگ در تاریخ ۱۹ مهرماه در مقایسه با ۲۰ شهریورماه	<i>Solanum tuberosum</i> L.	۴ تاریخ کاشت (۲۰ شهریور، ۳۰ شهریور، ۹ مهرماه، ۱۹ مهرماه)

(۱۸۱)	در دمای ۱۵- در مقایسه با ۵ درجه سانتی‌گراد، درصد بقا، ارتفاع بوته، سطح برگ تک بوته، وزن خشک تک بوته ۱۰۰ درصد کاهش یافت.	<i>Trigonella foenum-graceum</i>	دماهای یخ زدگی (۵، ۰، ۳-، ۶-، ۹-، ۱۲- و ۱۵- درجه سانتی‌گراد)
(۱۸۲)	افزایش ۷۹ درصدی نشت الکترولیت در دمای ۲۱- درجه سانتی‌گراد در مقایسه با شاهد (۰ درجه سانتی‌گراد)	<i>Allium sativum</i> L.	دماهای یخ زدگی (۰، ۳-، ۶-، ۹-، ۱۲-، ۱۵-، ۱۸- و ۲۱- درجه سانتی‌گراد)
(۱۸۳)	در دمای ۸- در مقایسه با ۰ درجه سانتی‌گراد، درصد بقا، ارتفاع بوته، وزن خشک ۱۰۰ درصد کاهش یافت.	<i>Kochia scoparia</i>	دماهای یخ زدگی (۰، ۲-، ۴-، ۶-، ۸- درجه سانتی‌گراد)

نتیجه‌گیری و چشم‌انداز آینده

تنش سرما یک عامل محیطی است که بر توزیع جغرافیایی و فصل رشد بسیاری از گونه‌های گیاهی تأثیر منفی می‌گذارد و باعث کاهش کیفیت و بهره‌وری محصول می‌شود (۱۶). این تنش می‌تواند بر فرآیندهای فیزیولوژیکی، مورفولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان تأثیر بگذارد و موجب بروز اثرات مضر شود. عوامل کلیدی در مقاومت گیاهان به تنش سرما شامل سیستم‌های سم‌زدایی، یکپارچگی غشاء و دیواره سلولی، وضعیت تغذیه، و ژن‌های القا کننده مقاومت به تنش هستند. مواجهه گیاهان با دمای پایین، به ویژه در گونه‌های حساس، می‌تواند منجر به آسیب‌های جدی شود. متابولیت‌های ثانویه و سم‌زدایی غیر آنزیمی و آنزیمی نقش مهمی در واکنش‌های گیاهان به تنش سرما دارند و نیاز به بررسی بیشتری در این زمینه احساس می‌شود. با وجود افزایش دمای جهانی، شدت سرما و وقوع آب و هوای غیرعادی در حال افزایش است، که این امر نیاز به توسعه ارقام زراعی مقاوم به سرما را اجتناب‌ناپذیر می‌سازد. دستکاری ژنتیکی تنظیم‌کننده‌های تنش سرمایی و شناسایی جایگاه‌های صفت کمی می‌تواند به شناسایی ژن‌های جدید مرتبط با مقاومت گیاهان به دماهای پایین کمک کند. فیتوهورمون‌ها براسینواسترئوئید نقش مهمی در میانجی‌گری پاسخ‌های گیاه به تنش‌ها دارد و با تنظیم ژن‌های خاص، تحمل تنش را افزایش می‌دهد. اثرات مثبت براسینواسترئوئیدها در شرایط تنش‌زا به خوبی شناخته شده است و بهبود جذب دی‌اکسیدکربن، محافظت از نور و پتانسیل آنتی‌اکسیدانی را شامل می‌شود.

روش‌های اعمال تنش سرما

روش‌های مختلفی برای اعمال تنش سرما استفاده می‌شود. در جدول ۵ روش‌های اعمال تنش سرما بر روی برخی از گیاهان جمع‌آوری و ارائه شده است.

روش‌های اصلاحی تحمل به تنش سرما

روش‌های اصلاحی متداول شامل هیبریداسیون بین گونه‌ای یا بین ژنی موفقیت‌های محدودی در بهبود تحمل به سرما در گیاهان زراعی داشتند. علاوه بر این، تغییرات القا شده در شرایط آزمایشگاهی نیز برای بهبود تحمل تنش غیرزیستی گیاهان زراعی مختلف استفاده شده است، اما موفقیت چندانی نداشت. رویکردهای اصلاحی متداول به دلیل پیچیدگی صفت تحمل به تنش، واریانس ژنتیکی محدود برای عملکرد در شرایط تنش و عدم معیارهای انتخاب کارآمد بازده مطلوب ندارند. بنابراین، مهم است که استراتژی‌های جایگزین برای توسعه محصولات مقاوم به تنش سرما استفاده شوند. بیوتکنولوژی راهبردهای جدیدی را ارائه می‌دهد که می‌تواند برای توسعه گیاهان زراعی تراریخته متحمل به تنش سرما مورد استفاده قرار گیرد. پیشرفت سریع در فناوری DNA نو ترکیب و توسعه پروتکل‌های انتقال دقیق و کارآمد ژن منجر به تولید لاین‌های تراریخته کارآمد در تعدادی از گونه‌های زراعی شده است (۱۸۴). تعدادی از ژن‌ها جدا شده و مشخص شده‌اند که به تنش سرما پاسخ می‌دهند. بسیاری از مطالعات نشان داده‌اند که بیان ژن تنظیم شده با سرما در گیاهان برای تحمل سرما و سازگاری به سرمایی است (۱۸۵).

5. Gupta, A., Singh, K., Charles, M. & Pathak, N. (2022). Role of ACC Deaminase producing plant growth promoting rhizobacteria in ameliorating the salinity stress conditions: A review. *Era's Journal of Medical Research*, 9 (1), 60-77.
6. Devi, V., Kaur, A., Sethi, M. & Avinash, G. (2023). Effect of Low-Temperature Stress on Plant Performance and Adaptation to Temperature Change.
7. Popov, V. & Deryabin, A. (2023). Effect of Photoperiod Duration on Efficiency of Low-Temperature Hardening of *Arabidopsis thaliana* Heynh.(L.). *Russian Journal of Plant Physiology*, 70 (3), 56.
8. Aslam, M., Fakher, B., Ashraf, M. A., Cheng, Y., Wang, B. & Qin, Y. (2022). Plant low-temperature stress: Signaling and response. *Agronomy*, 12 (3), 702.
9. Wang, L., Wang, S., Tong, R., Wang, S., Yao, J., Jiao, J., et al. (2022). Overexpression of PgCBF3 and PgCBF7 transcription factors from pomegranate enhances freezing tolerance in *Arabidopsis* under the promoter activity positively regulated by PgICE1. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (16), 9439.
10. Luo, Z., Zhou, Z., Li, Y., Tao, S., Hu, Z.-R., Yang, J.-S., et al. (2022). Transcriptome-based gene regulatory network analyses of differential cold tolerance of two tobacco cultivars. *BMC Plant Biology*, 22 (1), 1-16.
11. Zahid, G., Iftikhar, S., Shimira, F., Ahmad, H. M. & Kaçar, Y. A. (2023). An overview and recent progress of plant growth regulators (PGRs) in the mitigation of abiotic stresses in fruits:

با این حال، درک مکانیسم‌های علامت‌دهی دما و نحوه واکنش گیاهان به ترکیب تنش‌ها، مانند تنش گرمایی و خشکی، هنوز محدود است. اطلاعات کمی در مورد واکنش‌های مولکولی گیاهان به ترکیب تنش‌ها وجود دارد. به عنوان مثال، تنش گرمایی معمولاً با تنش خشکی همراه است و این ترکیب می‌تواند آسیب‌های جدی‌تری به گیاهان وارد کند. بنابراین، رمزگشایی مکانیسم‌های مولکولی زیربنایی پاسخ‌های گیاه به تنش دما و سایر تنش‌های محیطی و همچنین تعیین نحوه هماهنگی این مکانیسم‌ها بسیار مهم است، زیرا چنین اطلاعاتی می‌تواند راه را برای استراتژی‌های جدید برای بهبود محصول هموار کند.

References

1. Etesami, H. (2018). Can interaction between silicon and plant growth promoting rhizobacteria benefit in alleviating abiotic and biotic stresses in crop plants? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 253, 98-112.
2. Mumtaz, M. Z., Ahmad, M., Mehmood, K., Sheikh, A. S., Malik, A., Hussain, A., et al. Role of plant growth-promoting rhizobacteria in combating abiotic and biotic stresses in plants. *Microbial BioTechnology for Sustainable Agriculture Volume 1: Springer*; 2022. p. 43-104.
3. Kumar, S., Sharma, S. K., Thakral, S. K., Bhardwaj, K. K., Jhariya, M. K., Meena, R. S., et al. (2022). Integrated nutrient management improves the productivity and nutrient use efficiency of *Lens culinaris* Medik. *Sustainability*, 14 (3), 1284.
4. Delangiz, N., Varjovi, M. B., Lajayer, B. A. & Ghorbanpour, M. (2019). The potential of biotechnology for mitigation of greenhouse gasses effects: solutions, challenges, and future perspectives. *Arabian Journal of Geosciences*, 12, 1-14.

- Overview of cold stress regulation in plants. *The Botanical Review*, 1-29.
19. Rugienius, R., Vinskienė, J., Andriūnaitė, E., Morkūnaitė-Haimi, Š., Juhani-Haimi, P. & Graham, J. Genomic Design of Abiotic Stress-Resistant Berries. *Genomic Designing for Abiotic Stress Resistant Fruit Crops*: Springer; 2022. p. 197-249.
 20. Paredes, M. & Quiles, M. J. (2015). The effects of cold stress on photosynthesis in Hibiscus plants. *PLoS One*, 10 (9), e0137472.
 21. Hajjhashemi, S., Noedoost, F., Geuns, J. M., Djalovic, I. & Siddique, K. H. (2018). Effect of cold stress on photosynthetic traits, carbohydrates, morphology, and anatomy in nine cultivars of *Stevia rebaudiana*. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1430.
 22. Li, X., Cai, J., Liu, F., Dai, T., Cao, W. & Jiang, D. (2014). Cold priming drives the sub-cellular antioxidant systems to protect photosynthetic electron transport against subsequent low temperature stress in winter wheat. *Plant Physiology and Biochemistry*, 82, 34-43.
 23. Wang, L., Zhu, W., Fang, L., Sun, X., Su, L., Liang, Z., et al. (2014). Genome-wide identification of WRKY family genes and their response to cold stress in *Vitis vinifera*. *BMC Plant Biology*, 14, 1-14.
 24. Tilak, P., Kotnik, F., Née, G., Seidel, J., Sindlinger, J., Heinkow, P., et al. (2023). Proteome-wide lysine acetylation profiling to investigate the involvement of histone deacetylase HDA5 in the salt stress response of *Arabidopsis* leaves. *The Plant Journal*.
 25. Raza, A., Su, W., Jia, Z., Luo, D., Zhang, Y., Gao, A., et al. (2022). A review. *Scientia Horticulturae*, 309, 111621.
 12. Petruccielli, R., Bartolini, G., Ganino, T., Zelasco, S., Lombardo, L., Perri, E., et al. (2022). Cold stress, freezing adaptation, varietal susceptibility of *Olea europaea* L.: A review. *Plants*, 11 (10), 1367.
 13. Altaf, M. A., Shahid, R., Kumar, R., Altaf, M. M., Kumar, A., Khan, L. U., et al. (2022). Phytohormones mediated modulation of abiotic stress tolerance and potential crosstalk in horticultural crops. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-27.
 14. Waadt, R., Seller, C. A., Hsu, P.-K., Takahashi, Y., Munemasa, S. & Schroeder, J. I. (2022). Plant hormone regulation of abiotic stress responses. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 23 (10), 680-94.
 15. Adhikari, L., Baral, R., Paudel, D., Min, D., Makaju, S. O., Poudel, H. P., et al. (2022). Cold stress in plants: Strategies to improve cold tolerance in forage species. *Plant Stress*, 4, 100081.
 16. Bhattacharya, A. (2022). Effect of low-temperature stress on germination, growth, and phenology of plants: A review. *Physiological Processes in Plants under Low Temperature Stress*, 1-106.
 17. Watanabe, E., Kondo, M., Kamal, M. M., Uemura, M., Takahashi, D. & Kawamura, Y. (2022). Plasma membrane proteomic changes of *Arabidopsis* DRP1E during cold acclimation in association with the enhancement of freezing tolerance. *Physiologia Plantarum*, 174 (6), e13820.
 18. Manasa S, L., Panigrahy, M., Panigrahi, K. C. & Rout, G. R. (2022).

33. Atta, K., Adhikary, S., Mondal, S., Mukherjee, S., Pal, A., Mondal, S., et al. (2022). A review on stress physiology and breeding potential of an underutilized, multipurpose legume: Rice bean (*Vigna umbellata*). *Developing Climate Resilient Grain and Forage Legumes*, 235-53.
34. Cheong, B. E., Yu, D., Martinez-Seidel, F., Ho, W. W. H., Rupasinghe, T. W., Dolferus, R., et al. (2022). The Effect of Cold Stress on the Root-Specific Lipidome of Two Wheat Varieties with Contrasting Cold Tolerance. *Plants*, 11 (10), 1364.
35. Liang, Y., Huang, Y., Liu, C., Chen, K. & Li, M. (2023). Functions and interaction of plant lipid signalling under abiotic stresses. *Plant Biology*, 25 (3), 361-78.
36. Zhang, H., Zhu, J., Gong, Z. & Zhu, J.-K. (2022). Abiotic stress responses in plants. *Nature Reviews Genetics*, 23 (2), 104-19.
37. Zainy, Z., Fayyaz, M., Yasmin, T., Hyder, M. Z., Haider, W. & Farrakh, S. (2023). Antioxidant enzymes activity and gene expression in wheat-stripe rust interaction at seedling stage. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 124, 101960.
38. Bhat, K. A., Mahajan, R., Pakhtoon, M. M., Urwat, U., Bashir, Z., Shah, A. A., et al. (2022). Low temperature stress tolerance: An insight into the omics approaches for legume crops. *Frontiers in Plant Science*, 13, 888710.
39. Weiszmman, J., Walther, D., Clauw, P., Back, G., Gunis, J., Reichardt, I., et al. (2023). Metabolome plasticity in 241 *Arabidopsis thaliana* accessions reveals evolutionary cold adaptation processes. *Plant Physiology*, kiad298.
- Mechanistic insights into trehalose-mediated cold stress tolerance in rapeseed (*Brassica napus* L.) seedlings. *Frontiers in plant science*, 13, 857980.
26. Verma, N., Giri, S. K., Singh, G., Gill, R. & Kumar, A. (2022). Epigenetic regulation of heat and cold stress responses in crop plants. *Plant Gene*, 29, 100351.
27. Liu, Y., Dang, P., Liu, L. & He, C. (2019). Cold acclimation by the CBF-COR pathway in a changing climate: Lessons from *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Reports*, 38, 511-9.
28. Li, X., Jiang, H., Liu, F., Cai, J., Dai, T., Cao, W., et al. (2013). Induction of chilling tolerance in wheat during germination by pre-soaking seed with nitric oxide and gibberellin. *Plant Growth Regulation*, 71, 31-40.
29. Zhou, X., Muhammad, I., Lan, H. & Xia, C. (2022). Recent advances in the analysis of cold tolerance in maize. *Frontiers in Plant Science*, 13, 866034.
30. Raza, A., Charagh, S., Najafi-Kakavand, S., Abbas, S., Shoaib, Y., Anwar, S., et al. (2023). Role of phytohormones in regulating cold stress tolerance: physiological and molecular approaches for developing cold-smart crop plants. *Plant Stress*, 100152.
31. Yadav, S. K. (2010). Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 30 (3), 515-27.
32. Aslam, M. M., Rashid, M. A. R., Siddiqui, M. A., Khan, M. T., Farhat, F., Yasmeen, S., et al. (2022). Recent insights into signaling responses to cope drought stress in rice. *Rice Science*, 29 (2), 105-17.

- after cold acclimation in Nordic red clover (*Trifolium pratense* L.) accessions with contrasting levels of freezing tolerance. *Physiologia Plantarum*, e13953.
48. Boinot, M., Karakas, E., Koehl, K., Pagter, M. & Zuther, E. (2022). Cold stress and freezing tolerance negatively affect the fitness of *Arabidopsis thaliana* accessions under field and controlled conditions. *Planta*, 255 (2), 39.
 49. Debnath, B., Akhi, M. Z., Rob, M. M., Sikder, A., Rahman, M. M., Islam, M. S., et al. Role of Phytohormones in Plant Responses to Acid Rain. *Plant Hormones and Climate Change*: Springer; 2023. p. 95-124.
 50. Yao, T., Xie, R., Zhou, C., Wu, X. & Li, D. (2023). Roles of Brossinosteroids Signaling in Biotic and Abiotic Stresses. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*.
 51. Jan, M., Mir, T. A., Khare, R. K. & Saini, N. Adaptation strategies of medicinal plants in response to environmental stresses. *Environmental Challenges and Medicinal Plants: Sustainable Production Solutions under Adverse Conditions*: Springer; 2022. p. 133-51.
 52. Lado, J., Rey, F. & Manzi, M. Phytohormones and Cold Stress Tolerance. *Plant Hormones and Climate Change*: Springer; 2023. p. 207-26.
 53. Wang, R., Yu, M., Xia, J., Ren, Z., Xing, J., Li, C., et al. (2023). Cold stress triggers freezing tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) via hormone regulation and transcription of related genes. *Plant Biology*, 25 (2), 308-21.
 40. Dubrovna, O., Mykhalska, S. & Komisarenko, A. (2022). Using proline metabolism genes in plant genetic engineering. *Cytology and Genetics*, 56 (4), 361-78.
 41. Schubert, M., Grønvold, L., Sandve, S. R., Hvidsten, T. R. & Fjellheim, S. (2017). Evolution of cold acclimation in temperate grasses (Pooideae). *bioRxiv*, 210021.
 42. Ahad, A., Gul, A., Batool, T. S., Huda, N.-u., Naseer, F., Abdul Salam, U., et al. (2023). Molecular and genetic perspectives of cold tolerance in wheat. *Molecular Biology Reports*, 1-19.
 43. Prerostova, S. & Vankova, R. Phytohormone-mediated regulation of heat stress response in plants. *Plant Hormones and Climate Change*: Springer; 2023. p. 167-206.
 44. Yaqoob, U., Jan, N., Raman, P. V., Siddique, K. H. & John, R. (2022). Crosstalk between brassinosteroid signaling, ROS signaling and phenylpropanoid pathway during abiotic stress in plants: Does it exist? *Plant Stress*, 4, 100075.
 45. Masouleh, S. S. S., Aldine, N. J. & Sassine, Y. N. (2020). The role of organic solutes in the osmotic adjustment of chilling-stressed plants (vegetable, ornamental and crop plants). *Ornamental Horticulture*, 25, 434-42.
 46. Noor, H., Hao, R., Wang, P., Ren, A., Noor, F., Sun, M., et al. (2022). Effects of nutrient management strategies on yield formation of dryland wheat in the Loess Plateau of China. *J Food Nutr Res*, 10 (3), 188-99.
 47. Zanutto, S., Bertrand, A., Purves, R. W., Olsen, J. E., Elessawy, F. M. & Ergon, Å. (2023). Biochemical changes

- Antioxidant Defense System. *Forests*, 13 (11), 1864.
61. Singh, A. & Roychoudhury, A. (2023). Absciscic acid in plants under abiotic stress: Crosstalk with major phytohormones. *Plant Cell Reports*, 1-14.
 62. Huang, J., Zhao, X., Bürger, M., Chory, J. & Wang, X. (2023). The role of ethylene in plant temperature stress response. *Trends in Plant Science*, 28 (7), 808-24.
 63. Lado, J. & Manzi, M. (2017). Metabolic and hormonal responses of plants to cold stress. *Medicinal plants and environmental challenges*, 137-58.
 64. Bielach, A., Hrtyan, M. & Tognetti, V. B. (2017). Plants under stress: involvement of auxin and cytokinin. *International Journal of Molecular Sciences*, 18 (7), 1427.
 65. Lu, Z., Hu, W., Ye, X., Lu, J., Gu, H., Li, X., et al. (2022). Potassium regulates diel leaf growth of *Brassica napus* by coordinating the rhythmic carbon supply and water balance. *Journal of Experimental Botany*, 73 (11), 3686-98.
 66. Zandalinas, S. I., Balfagón, D., Gómez-Cadenas, A. & Mittler, R. (2022). Plant responses to climate change: metabolic changes under combined abiotic stresses. *Journal of Experimental Botany*, 73 (11), 3339-54.
 67. Zhu, X.-G., Treves, H. & Zhao, H., editors. Mechanisms controlling metabolite concentrations of the Calvin Benson Cycle. *Seminars in Cell & Developmental Biology*; 2023: Elsevier.
 68. Rahman, S., Iqbal, M. & Husen, A. (2023). Medicinal plants and abiotic
 54. Wang, L., Wu, B., Chen, G., Chen, H., Peng, Y., Sohail, H., et al. (2023). The essential role of jasmonate signaling in *Solanum habrochaites* rootstock-mediated cold tolerance in tomato grafts. *Horticulture Research*, 10 (1), uhac227.
 55. Li, A., Sun, X. & Liu, L. (2022). Action of salicylic acid on plant growth. *Frontiers in Plant Science*, 13, 878076.
 56. Lafuente, M. T. & Romero, P. (2022). Hormone profiling and heat-induced tolerance to cold stress in citrus fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 194, 112088.
 57. Wang, C.-K., Zhao, Y.-W., Han, P.-L., Yu, J.-Q., HAO, Y.-J., Qian, X., et al. (2022). Auxin response factor gene MdARF2 is involved in ABA signaling and salt stress response in apple. *Journal of Integrative Agriculture*, 21 (8), 2264-74.
 58. Zhao, G., Cheng, Q., Zhao, Y., Wu, F., Mu, B., Gao, J., et al. (2023). The abscisic acid-responsive element binding factors MAPKKK18 module regulates abscisic acid-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Journal of Biological Chemistry*, 299 (4).
 59. Kumar, S., Shah, S. H., Vimala, Y., Jatav, H. S., Ahmad, P., Chen, Y., et al. (2022). Absciscic acid: Metabolism, transport, crosstalk with other plant growth regulators, and its role in heavy metal stress mitigation. *Frontiers in Plant Science*, 13, 972856.
 60. Su, M., Zhang, M., Liu, Y. & Han, Z. (2022). Absciscic Acid, Paclobutrazol, and Salicylic Acid Alleviate Salt Stress in *Populus talassica* × *Populus euphratica* by Modulating Plant Root Architecture, Photosynthesis, and the

75. Ali, K., Zaghumi, M. J., Ali, Z., Javaid, M. U., Qayyum, M. U. & Raza, A. (2022). Chilling stress effects on structure, function and development of different plant processes. *Acta Scientific Agriculture (ISSN: 2581-365X)*, 6 (2).
76. Chahal, G. K., Ghai, M. & Kaur, J. (2022). Stress mechanisms and adaptations in plants. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 11 (2), 109-14.
77. Yang, X., Yu, H., Duncan, S., Zhang, Y., Cheema, J., Liu, H., et al. (2022). RNA G-quadruplex structure contributes to cold adaptation in plants. *Nature Communications*, 13 (1), 6224.
78. Gaikwad, D. J., Ubale, N. B., Pal, A., Singh, S., Ali, M. A. & Maitra, S. (2022). Abiotic stresses impact on major cereals and adaptation options-A review. *Research on Crops*, 23 (4), 896-915.
79. Raza, A., Charagh, S., García-Caparrós, P., Rahman, M. A., Ogwugwa, V. H., Saeed, F., et al. (2022). Melatonin-mediated temperature stress tolerance in plants. *GM Crops & Food*, 13 (1), 196-217.
80. Mo, F., Xue, X., Meng, L., Zhang, Y., Cui, Y., Liu, J., et al. (2023). Genome-wide identification and expression analysis of SLAC1 gene family in tomato (*Solanum lycopersicum*) and the function of SLSLAC1-6 under cold stress. *Scientia Horticulturae*, 313, 111904.
81. Kruglova, N. & Zinatullina, A. (2022). In Vitro Culture of Autonomous Embryos as a Model System for the Study of Plant Stress Tolerance to Abiotic Factors (on the Example of stress: an overview. *Medicinal Plants: Their Response to Abiotic Stress*, 1-34.
69. Tyagi, S., Shah, A., Karthik, K., Rathinam, M., Rai, V., Chaudhary, N., et al. (2022). Reactive oxygen species in plants: An invincible fulcrum for biotic stress mitigation. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 106 (18), 5945-55.
70. Barbosa Júnior, M. R., Moreira, B. R. d. A., Brito Filho, A. L. d., Tedesco, D., Shiratsuchi, L. S. & Silva, R. P. d. (2022). UAVs to monitor and manage sugarcane: integrative review. *Agronomy*, 12 (3), 661.
71. Ma, W., Tang, S., Dengzeng, Z., Zhang, D., Zhang, T. & Ma, X. (2022). Root exudates contribute to belowground ecosystem hotspots: a review. *Frontiers in Microbiology*, 13, 937940.
72. Li, D., Li, X., Dong, J., Gruda, N. S. & Duan, Z. (2023). Warm root-zone temperature ensures the mineral concentrations in cucumber plants under elevated [CO₂] by improving the migration pathways of mineral elements from the soil to plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*.
73. Sheibanirad, A., Haghighi, M. & Pessarakli, M. (2023). The effect of root zone temperature at low nitrogen level of nutrient solution on sweet pepper. *Journal of Plant Nutrition*, 1-18.
74. Zhang, H., Sun, X. & Song, W. (2023). Physiological and Growth Characteristics of Tomato Seedlings in Response to Low Root-zone Temperature. *HortScience*, 58 (4), 442-8.

88. Nicolas-Espinosa, J., Garcia-Ibañez, P., Lopez-Zaplana, A., Yepes-Molina, L., Albaladejo-Marico, L. & Carvajal, M. (2023). Confronting secondary metabolites with water uptake and transport in plants under abiotic stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 24 (3), 2826.
89. Singhal, R. K., Fahad, S., Kumar, P., Choyal, P., Javed, T., Jinger, D., et al. (2023). Beneficial elements: New Players in improving nutrient use efficiency and abiotic stress tolerance. *Plant Growth Regulation*, 100 (2), 237-65.
90. Ihtisham, M., Hasanuzzaman, M., El-Sappah, A. H., Zaman, F., Khan, N., Raza, A., et al. (2023). Primary plant nutrients modulate the reactive oxygen species metabolism and mitigate the impact of cold stress in overseeded perennial ryegrass. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1149832.
91. Arikan, B., Ozfidan-Konakci, C., Yildiztugay, E., Turan, M. & Cavusoglu, H. (2022). Polystyrene nanoplastic contamination mixed with polycyclic aromatic hydrocarbons: Alleviation on gas exchange, water management, chlorophyll fluorescence and antioxidant capacity in wheat. *Environmental Pollution*, 311, 119851.
92. Sun, C., Sun, N., Ou, Y., Gong, B., Jin, C., Shi, Q., et al. (2022). Phytomelatonin and plant mineral nutrition. *Journal of Experimental Botany*, 73 (17), 5903-17.
93. Tiwari, M., Kumar, R., Subramanian, S., Doherty, C. J. & Jagadish, S. K. (2023). Auxin-cytokinin interplay shapes root functionality under low-temperature stress. *Trends in Plant Science*. Cereals). *Biology Bulletin Reviews*, 12 (2), 201-11.
82. Elakhdar, A., Slaski, J. J., Kubo, T., Hamwieh, A., Hernandez Ramirez, G., Beattie, A. D., et al. (2023). Genome-wide association analysis provides insights into the genetic basis of photosynthetic responses to low-temperature stress in spring barley. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1159016.
83. Vu, H. S., Shiva, S., Samarakoon, T., Li, M., Sarowar, S., Roth, M. R., et al. (2022). Specific Changes in Arabidopsis thaliana Rosette Lipids during Freezing Can Be Associated with Freezing Tolerance. *Metabolites*, 12 (5), 385.
84. Trono, D. & Pecchioni, N. (2022). Candidate Genes Associated with Abiotic Stress Response in Plants as Tools to Engineer Tolerance to Drought, Salinity and Extreme Temperatures in Wheat: An Overview. *Plants*, 11 (23), 3358.
85. Liu, J., Qiu, G., Liu, C., Li, H., Chen, X., Fu, Q., et al. (2022). Salicylic acid, a multifaceted hormone, combats abiotic stresses in plants. *Life*, 12 (6), 886.
86. Kameniarová, M., Černý, M., Novák, J., Ondrisková, V., Hrušková, L., Berka, M., et al. (2022). Light quality modulates plant cold response and freezing tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 13, 887103.
87. Zinta, G., Singh, R. K. & Kumar, R. (2022). Cold adaptation strategies in plants—An emerging role of epigenetics and antifreeze proteins to engineer cold resilient plants. *Frontiers in Genetics*, 13, 909007.

- International Journal of Molecular Sciences*, 22 (20), 11060.
100. Li, S. & Liu, C. (2022). Use of Selenium Accumulators and Hyperaccumulators in Se-Phytoremediation Technologies: Recent Progress and Future Perspectives. *Selenium and Nano-Selenium in Environmental Stress Management and Crop Quality Improvement*, 365-81.
 101. Hosseinifard, M., Stefaniak, S., Ghorbani Javid, M., Soltani, E., Wojtyla, L. & Garnczarska, M. (2022). Contribution of exogenous proline to abiotic stresses tolerance in plants: A review. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (9), 5186.
 102. Sangwan, S., Shameem, N., Yashveer, S., Tanwar, H., Parray, J. A., Jatav, H. S., et al. (2022). Role of salicylic acid in combating heat stress in plants: Insights into modulation of vital processes. *Frontiers in Bioscience-landmark*.
 103. Thakur, A., Singh, A., Tandon, A. & Sharma, V. (2023). Insights into the molecular mechanisms of uptake, phytohormone interactions and stress alleviation by silicon: a beneficial but non-essential nutrient for plants. *Plant Growth Regulation*, 1-13.
 104. Kidokoro, S., Shinozaki, K. & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2022). Transcriptional regulatory network of plant cold-stress responses. *Trends in Plant Science*.
 105. Bhat, T. A., Kanth, R. H., Jan, B., Nazir, A., Ahanger, S. A., Mir, M. S., et al. (2022). Real-Time nitrogen application of rice varieties based on leaf colour chart under system of rice
 94. Antonietta, M., de Felipe, M., Rothwell, S. A., Williams, T. B., Skilleter, P., Albacete, A., et al. (2023). Prolonged low temperature exposure de-sensitises ABA-induced stomatal closure in soybean, involving an ethylene-dependent process. *Plant, Cell & Environment*.
 95. Remigante, A., Spinelli, S., Basile, N., Caruso, D., Falliti, G., Dossena, S., et al. (2022). Oxidation stress as a mechanism of aging in human erythrocytes: Protective effect of quercetin. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (14), 7781.
 96. Jin, X., Ackah, M., Wang, L., Amoako, F. K., Shi, Y., Essoh, L. G., et al. (2023). Magnesium Nutrient Application Induces Metabolomics and Physiological Responses in Mulberry (*Morus alba*) Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 24 (11), 9650.
 97. Hafeez, A., Rasheed, R., Ashraf, M. A., Rizwan, M. & Ali, S. (2022). Effects of exogenous taurine on growth, photosynthesis, oxidative stress, antioxidant enzymes and nutrient accumulation by *Trifolium alexandrinum* plants under manganese stress. *Chemosphere*, 308, 136523.
 98. Lanza, M. G. D. B. & Dos Reis, A. R. (2021). Roles of selenium in mineral plant nutrition: ROS scavenging responses against abiotic stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 164, 27-43.
 99. Wolfram, T., Weidenbach, L. M., Adolf, J., Schwarz, M., Schädel, P., Gollowitz, A., et al. (2021). The trace element selenium is important for redox signaling in phorbol ester-differentiated THP-1 macrophages.

- thaliana*. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (17), 9827.
112. Jiang, W., Tong, T., Chen, X., Deng, F., Zeng, F., Pan, R., et al. (2022). Molecular response and evolution of plant anion transport systems to abiotic stress. *Plant Molecular Biology*, 110 (4-5), 397-412.
 113. Sharma, G. S. Structural and functional role of plant dehydrins in enhancing stress tolerance. *Plant Stress: Challenges and Management in the New Decade*: Springer; 2022. p. 111-21.
 114. Zhao, C., Liu, B., Piao, S., Wang, X., Lobell, D. B., Huang, Y., et al. (2017). Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114 (35), 9326-31.
 115. Ding, Y., Shi, Y. & Yang, S. (2020). Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures. *Molecular Plant*, 13 (4), 544-64.
 116. Ling, Y., Mahfouz, M. M. & Zhou, S. (2021). Pre-mRNA alternative splicing as a modulator for heat stress response in plants. *Trends in Plant Science*, 26 (11), 1153-70.
 117. Liu, X. H., Lyu, Y. S., Yang, W., Yang, Z. T., Lu, S. J. & Liu, J. X. (2020). A membrane-associated NAC transcription factor OsNTL3 is involved in thermotolerance in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 18 (5), 1317-29.
 118. Zhang, H., Zhao, Y. & Zhu, J.-K. (2020). Thriving under stress: how plants balance growth and the stress response. *Developmental Cell*, 55 (5), 529-43.
 - intensification in temperate climate. *Agronomy*, 12 (9), 2229.
 106. Taghvaei, M., Nasrolahizadehi, A. & Mastinu, A. (2022). Effect of Light, Temperature, Salinity, and Halopriming on Seed Germination and Seedling Growth of Hibiscus sabdariffa under Salinity Stress. *Agronomy*, 12 (10), 2491.
 107. Gao, C., Mumtaz, M. A., Zhou, Y., Yang, Z., Shu, H., Zhu, J., et al. (2022). Integrated transcriptomic and metabolomic analyses of cold-tolerant and cold-sensitive pepper species reveal key genes and essential metabolic pathways involved in response to cold stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (12), 6683.
 108. Rastgoo, M., Nezami, A., Hasanfard, A., Nabati, J. & Ahmadi-Lahijani, M. J. (2023). Freezing stress induces changes in the morphophysiological of chickpea and wild mustard seedlings. *Legume Science*, 5 (2), e173.
 109. Denaxa, N.-K., Tsaftouros, A., Ntanos, E. & Roussos, P. A. (2023). Role of glycine betaine in the protection of plants against environmental stresses. *Plant stress mitigators*: Elsevier; p. 127-58.
 110. Ding, Y. & Yang, S. (2022). Surviving and thriving: How plants perceive and respond to temperature stress. *Developmental Cell*.
 111. Li, X., Liang, X., Li, W., Yao, A., Liu, W., Wang, Y., et al. (2022). Isolation and functional analysis of MbCBF2, a *Malus baccata* (L.) Borkh CBF transcription factor gene, with functions in tolerance to cold and salt stress in transgenic *Arabidopsis*

- et al. (2015). Soybean DREB 1/CBF-type transcription factors function in heat and drought as well as cold stress-responsive gene expression. *The Plant Journal*, 81 (3), 505-18.
126. Byun, M. Y., Lee, J., Cui, L. H., Kang, Y., Oh, T. K., Park, H., et al. (2015). Constitutive expression of DaCBF7, an Antarctic vascular plant *Deschampsia antarctica* CBF homolog, resulted in improved cold tolerance in transgenic rice plants. *Plant Science*, 236, 61-74.
 127. Wisniewski, M., Norelli, J., Bassett, C., Artlip, T. & Macarasin, D. (2011). Ectopic expression of a novel peach (*Prunus persica*) CBF transcription factor in apple (*Malus domestica*) results in short-day induced dormancy and increased cold hardiness. *Planta*, 233, 971-83.
 128. Gutha, L. R. & Reddy, A. R. (2008). Rice DREB1B promoter shows distinct stress-specific responses, and the overexpression of cDNA in tobacco confers improved abiotic and biotic stress tolerance. *Plant molecular biology*, 68, 533-55.
 129. Oh, S. J., Kwon, C. W., Choi, D. W., Song, S. I. & Kim, J. K. (2007). Expression of barley HvCBF4 enhances tolerance to abiotic stress in transgenic rice. *Plant Biotechnology Journal*, 5 (5), 646-56.
 130. Skinner, J. S., von Zitzewitz, J., Szűcs, P., Marquez-Cedillo, L., Filichkin, T., Amundsen, K., et al. (2005). Structural, functional, and phylogenetic characterization of a large CBF gene family in barley. *Plant molecular biology*, 59, 533-51.
 131. Ke, L., Lei, W., Yang, W., Wang, J., Gao, J., Cheng, J., et al. (2020). Genome-wide identification of cold
 119. Yang, X., Wang, R., Jing, H., Chen, Q., Bao, X., Zhao, J., et al. (2020). Three novel c-repeat binding factor genes of *dimocarpus longan* regulate cold stress response in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1026.
 120. Ahmad, M., Li, J., Yang, Q., Jamil, W., Teng, Y. & Bai, S. (2019). Phylogenetic, molecular, and functional characterization of PpyCBF proteins in Asian pears (*Pyrus pyrifolia*). *International Journal of Molecular Sciences*, 20 (9), 2074.
 121. Jin, R., Kim, B. H., Ji, C. Y., Kim, H. S., Li, H. M. & Kwak, S.-S. (2017). Overexpressing IbCBF3 increases low temperature and drought stress tolerance in transgenic sweetpotato. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118, 45-54.
 122. An, D., Ma, Q., Yan, W., Zhou, W., Liu, G. & Zhang, P. (2016). Divergent regulation of CBF regulon on cold tolerance and plant phenotype in cassava overexpressing *Arabidopsis* CBF3 gene. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1866.
 123. Ebrahimi, M., Abdullah, S. N. A., Aziz, M. A. & Namasivayam, P. (2016). Oil palm EgCBF3 conferred stress tolerance in transgenic tomato plants through modulation of the ethylene signaling pathway. *Journal of Plant Physiology*, 202, 107-20.
 124. Zhuang, L., Yuan, X., Chen, Y., Xu, B., Yang, Z. & Huang, B. (2015). PpCBF3 from cold-tolerant kentucky bluegrass involved in freezing tolerance associated with up-regulation of cold-related genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*, 10 (7), e0132928.
 125. Kidokoro, S., Watanabe, K., Otori, T., Moriwaki, T., Maruyama, K., Mizoi, J.,

- Brassinosteroids in Plant Developmental Biology and Stress Tolerance: Elsevier; 2022. p. 189-99.
139. Chen, Z.-Y., Wang, Y.-T., Pan, X.-B. & Xi, Z.-M. (2019). Amelioration of cold-induced oxidative stress by exogenous 24-epibrassinolide treatment in grapevine seedlings: toward regulating the ascorbate–glutathione cycle. *Scientia Horticulturae*, 244, 379-87.
 140. Talaat, N. B., Ibrahim, A. S. & Shawky, B. T. (2022). Enhancement of the expression of ZmBZR1 and ZmBES1 regulatory genes and antioxidant defense genes triggers water stress mitigation in maize (*Zea mays* L.) plants treated with 24-epibrassinolide in combination with spermine. *Agronomy*, 12 (10), 2517.
 141. Fang, P., Yan, M., Chi, C., Wang, M., Zhou, Y., Zhou, J., et al. (2019). Brassinosteroids act as a positive regulator of photoprotection in response to chilling stress. *Plant Physiology*, 180 (4), 2061-76.
 142. Nolan, T. M., Vukašinović, N., Liu, D., Russinova, E. & Yin, Y. (2020). Brassinosteroids: multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses. *The Plant Cell*, 32 (2), 295-318.
 143. Hu, S., Wang, T., Shao, Z., Meng, F., Chen, H., Wang, Q., et al. (2022). Brassinosteroid biosynthetic gene SlCYP90B3 alleviates chilling injury of tomato (*Solanum lycopersicum*) fruits during cold storage. *Antioxidants*, 11 (1), 115.
 144. Li, P., Yin, F., Song, L. & Zheng, X. (2016). Alleviation of chilling injury in tomato fruit by exogenous application responsive transcription factors in *Brassica napus* L. *BMC Plant Biology*, 20 (1), 1-13.
 132. Ding, Y., Shi, Y. & Yang, S. (2019). Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants. *New Phytologist*, 222 (4), 1690-704.
 133. Chen, X., Ding, Y., Yang, Y., Song, C., Wang, B., Yang, S., et al. (2021). Protein kinases in plant responses to drought, salt, and cold stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, 63 (1), 53-78.
 134. Qi, L., Shi, Y., Terzaghi, W., Yang, S. & Li, J. (2022). Integration of light and temperature signaling pathways in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 64 (2), 393-411.
 135. Hong, J. H., Savina, M., Du, J., Devendran, A., Ramakanth, K. K., Tian, X., et al. (2017). A sacrifice-for-survival mechanism protects root stem cell niche from chilling stress. *Cell*, 170 (1), 102-13. e14.
 136. Sharwood, R. E., Ghannoum, O., Kapralov, M. V., Gunn, L. H. & Whitney, S. M. (2016). Temperature responses of Rubisco from Paniceae grasses provide opportunities for improving C3 photosynthesis. *Nature Plants*, 2 (12), 1-9.
 137. Fritz, V., Tereucán, G., Santander, C., Contreras, B., Cornejo, P., Ferreira, P. A. A., et al. (2022). Effect of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and fungicide application on the secondary metabolism of *Solanum tuberosum* leaves. *Plants*, 11 (3), 278.
 138. Rehman, A., Shahzad, B., Im, S. Y. & Lee, D.-J. Brassinosteroids and cold stress tolerance in plants.

- tolerance to chilling in booting and flowering stages: An experiment in Northeast China. *Journal of Agronomy and Crop Science*.
152. Jahed, K. R., Saini, A. K. & Sherif, S. M. (2023). Coping with the cold: unveiling cryoprotectants, molecular signaling pathways, and strategies for cold stress resilience. *Frontiers in Plant Science*, 14.
 153. Wang, L., Di, T., Peng, J., Li, Y., Li, N., Hao, X., et al. (2022). Comparative metabolomic analysis reveals the involvement of catechins in adaptation mechanism to cold stress in tea plant (*Camellia sinensis* var. *sinensis*). *Environmental and Experimental Botany*, 201, 104978.
 154. Storey, J. M. & Storey, K. B. (2022). Chaperone proteins: universal roles in surviving environmental stress. *Cell Stress and Chaperones*, 1-12.
 155. Ratajczak, K., Sulewska, H., Panasiewicz, K., Faligowska, A. & Szymańska, G. (2023). Phytostimulator Application after Cold Stress for Better Maize (*Zea mays* L.) Plant Recovery. *Agriculture*, 13 (3), 569.
 156. Shen, J., Liu, J., Yuan, Y., Chen, L., Ma, J., Li, X., et al. (2022). The mechanism of abscisic acid regulation of wild *Fragaria* species in response to cold stress. *BMC Genomics*, 23 (1), 1-17.
 157. Bich, L. & Bechtel, W. (2022). Control mechanisms: Explaining the integration and versatility of biological organisms. *Adaptive Behavior*, 30 (5), 389-407.
 158. Aqeel, U., Aftab, T., Khan, M. M. A. & Naeem, M. (2022). Regulation of essential oil in aromatic plants under changing environment. *Journal of* of oxalic acid. *Food Chemistry*, 202, 125-32.
 145. Zhang, L., Cao, X., Wang, Z., Zhang, Z., Li, J., Wang, Q., et al. (2022). Brassinolide alleviated chilling injury of banana fruit by regulating unsaturated fatty acids and phenolic compounds. *Scientia Horticulturae*, 297, 110922.
 146. Wang, X., Yuan, S., Shi, J., Zhao, Y., Lu, H., Jiang, X., et al. (2023). Hydroxypropyl cellulose reduces chilling injury in green bell pepper (*Capsicum annuum* L.) by regulating the activity and gene expression of enzymes involved in antioxidant and membrane lipid metabolism. *Scientia Horticulturae*, 312, 111884.
 147. Al-hashimi, A. M. (2023). A Review: Growing Rice in the Controlled Environments. *Biosciences Biotechnology Research Asia*, 20 (1), 13-28.
 148. Jia, Y., Wang, J., Qu, Z., Zou, D., Sha, H., Liu, H., et al. (2019). Effects of low water temperature during reproductive growth on photosynthetic production and nitrogen accumulation in rice. *Field Crops Research*, 242, 107587.
 149. Zhao, Y., Han, Q., Ding, C., Huang, Y., Liao, J., Chen, T., et al. (2020). Effect of Low Temperature on Chlorophyll Biosynthesis and Chloroplast Biogenesis of Rice Seedlings during Greening. *Int J Mol Sci*, 21 (4).
 150. Liu, X., Zhou, Y., Xiao, J. & Bao, F. (2018). Effects of Chilling on the Structure, Function and Development of Chloroplasts. *Front Plant Sci*, 9, 1715.
 151. Ma, H., Zhu, X., Cao, T., Li, S., Guo, E., Shi, Y., et al. (2023). Responses of rice cultivars with different cold

165. Cao, H.-X., Sun, C.-X., Shao, H.-B. & Lei, X.-T. (2011). Effects of low temperature and drought on the physiological and growth changes in oil palm seedlings. *African Journal of Biotechnology*, 10 (14), 2630-7.
166. Mirdehghan, S. & Ghotbi, F. (2014). Effects of salicylic acid, jasmonic acid, and calcium chloride on reducing chilling injury of pomegranate (*Punica granatum* L.) fruit. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 16 (1), 163-73.
167. Dai, P., Zhai, M., Wang, A., Ma, H. & Lyu, D. (2023). Exogenous methyl jasmonate enhanced the antioxidant capacity of *Malus baccata* by stimulating jasmonate signalling under suboptimal low root-zone temperature. *Scientia Horticulturae*, 321, 112292.
168. Fung, R. W., Wang, C. Y., Smith, D. L., Gross, K. C. & Tian, M. (2004). MeSA and MeJA increase steady-state transcript levels of alternative oxidase and resistance against chilling injury in sweet peppers (*Capsicum annuum* L.). *Plant Science*, 166 (3), 711-9.
169. Gharib, F. & Hegazi, A. (2010). Salicylic acid ameliorates germination, seedling growth, phytohormone and enzymes activity in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under cold stress. *Journal of American Science*, 6 (10), 675-83.
170. Kang, G.-Z., Wang, Z.-X., Xia, K.-F. & Sun, G.-C. (2007). Protection of ultrastructure in chilling-stressed banana leaves by salicylic acid. *Journal of Zhejiang University Science B*, 8, 277-82.
171. Soufi, S., Rezgui, S., Bettaieb, T., Sellami, S. & Tounsi, S. (2015). Early effects of chilling stress on the morphological and physiological statut *Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 100441.
159. Anjum, N. A., Thangavel, P., Rasheed, F., Masood, A., Pirasteh-Anosheh, H. & Khan, N. A. (2023). Osmolytes: Efficient Oxidative Stress-Busters in Plants. *Global Climate Change and Plant Stress Management*, 399-409.
160. Salvi, P., Agarrwal, R., Kajal, Gandass, N., Manna, M., Kaur, H., et al. (2022). Sugar transporters and their molecular tradeoffs during abiotic stress responses in plants. *Physiologia Plantarum*, 174 (2), e13652.
161. Khalid, M., Rehman, H. M., Ahmed, N., Nawaz, S., Saleem, F., Ahmad, S., et al. (2022). Using exogenous melatonin, glutathione, proline, and glycine betaine treatments to combat abiotic stresses in crops. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (21), 12913.
162. Sun, Z., Li, S., Chen, W., Zhang, J., Zhang, L., Sun, W., et al. (2021). Plant Dehydrins: Expression, Regulatory Networks, and Protective Roles in Plants Challenged by Abiotic Stress. *Int J Mol Sci*, 22 (23).
163. Wang, F., Guo, Z., Li, H., Wang, M., Onac, E., Zhou, J., et al. (2016). Phytochrome A and B function antagonistically to regulate cold tolerance via abscisic acid-dependent jasmonate signaling. *Plant Physiology*, 170 (1), 459-71.
164. Zhao, M. L., Wang, J. N., Shan, W., Fan, J. G., Kuang, J. F., Wu, K. Q., et al. (2013). Induction of jasmonate signalling regulators MaMYC2s and their physical interactions with MaICE1 in methyl jasmonate-induced chilling tolerance in banana fruit. *Plant, Cell & Environment*, 36 (1), 30-51.

- Agriculture Veterinary and Life Sciences*, 13 (1), 9-16.
178. Alizadeh Frutan, M., Pirdashti, H., Yaghoubian, Y. & Babaeizad, V. (2016). Effect of paclobutrazol and priformospora indica inoculation on antioxidant enzymes activity and morphological characteristics of green beans (*Phaseoluse vulgaris* L.) in chilling stress. *Plant Process and Function*, 5 (15), 133-46.
 179. Khorsandi, T., Nezami, A., Kafi, M. & Goldani, M. (2015). Effects of spring late frost on black seed (*Nigella sativa* L.) under controlled conditions. *Iranian Journal of Field Crops Research*, 12(4), 665-676.
 180. Darini, A., Fathi, Q., Qarineh, M., Saied, K., Khodadadi, M. & Siadat, S. (2013). Effect of planting date and application of anti-freeze on the yield and yield components of potato cultivars under cold stress (case study: fall planting of potatoes in the tropics of Iran). *International Journal of Agronomy and Plant Production*, 4 (11), 3028-38.
 181. Mirmiran, S., Nezami, A. & Kafi, M. (2018). Evaluation of freezing tolerance in fenugreek (*Trigonella foenum-graceum* L.). *Iranian Journal of Field Crops Research*, 16 (2), 299-315.
 182. Pazireh, S., Nezami, A., Kafi, M. & Goldani, M. (2017). The effect of ecotype and planting date on freezing tolerance in garlic medicinal plant (*Allium sativum* L.) under controlled conditions. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 10 (1), 151-62.
 183. Kamandy, A., Nezami, A., Kafi, M. & Nabati, J. (2016). Effect of Hexaconazole and Penconazole on of pretreated *Stevia rebaudiana* Bert. seedlings. *Journal of New Sciences*, 14.
 172. Alaei, S. & Mahna, N. (2023). Influence of Exogenous Application of Glycine Betaine on Growth and Ion Accumulation in Strawberry Plants under Saline Condition. *International Journal of Horticultural Science & Technology*, 10 (1).
 173. Abdollahi Hesar, A., Sofalian, O., Alizadeh, B., Asghari, A. & Zali, H. (2022). Investigation of frost stress on yield, yield components and a number of biochemical traits in rapeseed genotypes. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 15 (2), 551-63.
 174. Karimaan, M., Kafi, M., Nezami, A. & Sadeghzadeh Hemayati, S. (2023). The effect of different levels of paclobutrazol on alleviation of freezing stress of two winter wheat cultivars under controlled and field condition. *Crop Science Research in Arid Regions*, -.
 175. Jafarinasab, A. s., Maddah hosseini, S. & Azari, A. (2023). Cold stress effect on some physiological characteristics and antioxidant systems in some grass pea (*Lathyrus sativus*) ecotypes. *Plant Process and Function*, 12 (53), 299-314.
 176. Amini, S., Maali Amiri, R. & Zeinali, H. (2023). Improvment of cold tolerance of chickpea through heavy polyamines catabolism and ethylene phytohormone. *Agricultural Biotechnology Journal*, 15 (1), 1-26.
 177. Yağmur, M. (2023). Effects of Seeding Rates and Sowing Times on Grain Yield and Yield Components in Rye (*Scale cereale* L.) Under Dry Condition. *Manas Journal of*

185. Khatun, N., Shinozawa, A., Takahashi, K., Matsuura, H., Jahan, A., Islam, M., et al. (2023). Absciscic acid-mediated sugar responses are essential for vegetative desiccation tolerance in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Physiologia Plantarum*, 175 (2), e13898.
- Kochia (*Kochia scoparia*) Freezing Tolerance. *Iranian Journal of Field Crops Research*, 14 (1), 21-36.
184. Ganapati, R. K., Naveed, S. A., Zafar, S., Wang, W. & Xu, J. (2022). Saline-alkali tolerance in rice: Physiological response, molecular mechanism, and QTL identification and application to breeding. *Rice Science*, 29 (5), 412-34.