



سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
معاونت آموزش و ترویج کشاورزی

برهمکنش گیاه – محیط: پاسخ‌ها و رویکردهای کاهش تنش

Plant-Environment Interactions: Responses and Approaches to Mitigate Stress

مؤلفان:

محمد محبوب عزیز، پرویز احمد

۱۴۰۰

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ



سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
معاونت آموزش و ترویج کشاورزی

برهمکنش گیاه – محیط، پاسخ‌ها و رویکردهای کاهش تنش

Plant-Environment Interactions: Responses and Approaches to Mitigate Stress

مؤلفان:

محمد محبوب عزیز، پرویز احمد

مترجمان:

دکتر امیر میرزایی (استادیار بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان ایلام، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی، ایلام، ایران)،
دکتر مظفر روستایی (دانشیار مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مراغه – ایران)،
دکتر رحیم ناصری (استادیار دانشگاه ایلام)، دکتر محمود رستمی‌نیا (استادیار دانشگاه ایلام).

عنوان و نام پدیدآور	برهمکنش گیاه- محیط، پاسخ‌ها و رویکردهای کاهش تنش/ مولفان [صحیح: ویراستاران] محمد محبوب‌عزیز، پرویز احمد؛ مترجمان امیر میرزایی... [و دیگران]؛ ویراستار رامین لطفی، مهدی گراوندی؛ تهیه شده در معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، دفتر شبکه دانش و رسانه‌های ترویجی.
مشخصات نشر	تهران : سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، نشر آموزش کشاورزی، ۱۴۰۰.
مشخصات ظاهری	۸۹۱ ص: مصور.
شابک	۹۷۸-۹۶۴-۵۲۰-۸۸۰-۴
وضعیت فهرست نویسی:	فیبا
یادداشت	عنوان اصلی: Plant-Environment interactions: responses and approaches to mitigate stress, 2016.
یادداشت	مترجمان امیر میرزایی، مظفر روستایی، رحیم ناصری، محمود رستمی‌نیا.
یادداشت	کتابنامه: ص. ۸۷۸-۸۹۱.
موضوع	گیاهان -- اثر تنش فیزیولوژیکی
موضوع	Plants -- Effect of stress on
موضوع	فیزیولوژی بوم‌شناختی گیاهان
موضوع	Plant ecophysiology
شناسه افزوده	آزوز، مهگوب محمد، ویراستار
شناسه افزوده	Azooz, M. M
شناسه افزوده	احمد، پرویز، ویراستار
شناسه افزوده	Ahmad, Parvaiz
شناسه افزوده	میرزایی، امیر، ۱۳۵۳-، مترجم
شناسه افزوده	سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، دفتر شبکه دانش و رسانه‌های ترویجی
شناسه افزوده	سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، نشر آموزش کشاورزی
رده بندی کنگره	SB۱۱۲/۵
رده بندی دیویی	۶۳۲/۱
شماره کتابشناسی ملی	۸۳۰۲۰۳۳
اطلاعات رکورد کتابشناسی:	فیبا

ISBN: 978-964-520-880-4

شابک: ۹۷۸-۹۶۴-۵۲۰-۸۸۰-۴



عنوان: برهمکنش گیاه- محیط، پاسخ‌ها و رویکردهای کاهش تنش

Plant-Environment Interactions: Responses and Approaches to Mitigate Stress

مؤلف: محمد محبوب‌عزیز، پرویز احمد

مترجمان: دکتر امیر میرزایی، دکتر مظفر روستایی، دکتر رحیم ناصری، دکتر محمود رستمی‌نیا

ویراستار: رامین لطفی، مهدی گراوندی

مدیر داخلی: فتح‌اله بهرامی

تهیه شده در: معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، دفتر شبکه دانش و رسانه‌های ترویجی

ناشر: نشر آموزش کشاورزی، مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور

صفحه آرا: نرگس بهادر

نوبت چاپ: اول، ۱۴۰۰

قیمت: رایگان

مسئولیت درستی مطالب با نویسندگان است.

شماره ثبت در مرکز فن آوری اطلاعات و اطلاع رسانی کشاورزی ۲۰-۴۴۰۰ ک به تاریخ ۱۴۰۰/۰۴/۲۷ است.

نشانی: تهران، خیابان آزادی، بین نواب و رودکی، پلاک ۲۰۵، معاونت آموزش و ترویج کشاورزی

تلفن: ۶۶۴۳۰۴۶۵ | تلفکس: ۶۶۴۳۰۴۶۴ | کد پستی: ۱۴۵۷۸۹۶۶۸۱

فهرست

عنوان

صفحه

فصل ۱: کاربردهای بیوتکنولوژی برای اصلاح گندم در تنش شوری.....	۷
فصل ۲: سویا تحت تنش غیر زیستی: رویکرد پروتئومومیک.....	۷۵
فصل ۳: تجزیه و تحلیل پروتئومیکس محصولات غذایی تحت تنش‌های غیر زنده در شرایط تغییر اقلیم.....	۱۱۵
فصل ۴: تغییرات ترانسکریپتوم در برنج تحت تنش کم آبی.....	۱۹۱
فصل ۵: گوگرد، نقش در کاهش تنش محیطی در گیاهان زراعی.....	۲۲۵
فصل ۶: پرولین و گلايسين بتائين تحمل تنش اكسيداتيو ناشی از كادميوم را در گیاهان متعادل می‌کنند: مکانیسم‌های بیولوژیکی و مولکولی.....	۲۶۱
فصل ۷: افزایش رشد و عملکرد سبزیجات و میوه‌ها با استفاده از براسینواستروئیدها تحت تنش‌های غیرزنده.....	۳۲۳
فصل ۸: مکانیسم‌های فیزیولوژیکی تحمل تنش شوری در گیاهان.....	۳۶۹
فصل ۹: تنش گرما در گندم و روش‌های به حداکثر رساندن عملکرد.....	۴۲۱
فصل ۱۰: اثر CO_2 بالا و تنش دما روی غلات.....	۴۷۷
فصل ۱۱: متابولیسم لیپید و اکسیداسیون در گیاهان تحت تنش‌های غیرزیستی.....	۵۳۱
فصل ۱۲: واکنش‌های فیزیولوژیکی هم‌زیستی مایکوریزا در خاک آلوده.....	۵۵۷
فصل ۱۳: فیتوهورمون‌های مشتق‌شده از میکروب‌ها در سازگاری گیاه در مقابل تنش غیرزیستی.....	۶۰۷
فصل ۱۴: برهمکنش‌های هم‌افزا بین باکتری مرتبط با ریشه، ریزوبیا و نخود در شرایط تنش.....	۶۴۵
فصل ۱۵: متابولیت‌های ثانویه گیاه: از بیولوژی مولکولی تا استفاده به عنوان محصولات سلامتی.....	۶۷۷
فصل ۱۶: گیاهان دارویی تحت تنش غیرزیستی.....	۷۷۷
فصل ۱۷: نقش پیام‌رسانی متیل‌گلی‌اوکسال و درگیری سیستم گلی‌کسالاز در واکنش‌های تنش غیرزیستی و تحمل.....	۸۰۹
فصل ۱۸: نقش جگن‌ها (Cyperaceae) در تالاب‌ها، لایروبی محیط زیست و به عنوان مواد غذایی: فرصت‌ها و چشم‌اندازهای آینده.....	۸۵۵



فصل ۱:

کاربردهای بیوتکنولوژی برای اصلاح گندم در تنش شوری

سمیع الله جان، غلام کبرا، مهرین ناز، افراح شفقت،
محمد اسیف شهزادی، فکیحا افضل و الوینا گل کازی

۱-۱- مقدمه

انسان‌ها برای غذا تقریباً به ۲۷۵ نوع محصول زراعی متکی هستند (تیلمن و همکاران، ۲۰۱۱). از میان این گیاهان سه محصول غالب گندم، ذرت و برنج، محصولات غله‌ای می‌باشند که در تأمین رژیم غذایی اصلی انسان‌ها به‌عنوان غذاهای اساسی کمک می‌کنند - دلیلی که آن‌ها را سه محصول غله‌ای بزرگ در نظر می‌گیرند (شوری، ۲۰۰۹). در مقایسه محصولات زراعی، گندم مهم‌ترین محصول غله‌ای است که بخش عمده‌ای از رژیم غذایی روزانه انسان‌ها را تشکیل می‌دهد (سلد و همکاران، ۲۰۱۲). در سطح جهانی برآورد شده‌است که گندم منبع یک پنجم کل کالری مورد استفاده توسط انسان‌ها است (ونیز و اهدیه، ۲۰۰۷). دانه گندم شامل ترکیبات حیاتی مانند کربوهیدرات‌ها، از جمله ۶۰-۷۰ درصد نشاسته (سلد و همکاران، ۲۰۱۲) و ۱۵-۸ درصد پروتئین مانند گلوتنین^۱ (شوری و همکاران، ۱۹۹۵) و گلیادین^۲ (دی اودیو و ماسکی، ۲۰۰۴) است. در سطح جهان از کل دانه گندم ۶۵ درصد به‌عنوان غذا انسان‌ها مصرف می‌شود، در حالی که ۳۵ درصد باقی‌مانده بین خوراک دام (۲۱ درصد)، ماده بذری (۸ درصد)، مواد خام (۶ درصد) در صنعت مانند تولید ویتامین‌ها و آنتی‌بیوتیک‌ها، تولید کاغذ، و همچنین به‌عنوان یک ماده فرعی در تولید چسب در محصولات مختلف استفاده می‌شود (شوری و جونز، ۲۰۰۵).

1. Glutenin

2. Gliadin

۱-۱-۱- تاریخچه گندم از اهلی سازی تا انقلاب کشاورزی

در دوران باستان، گندم محصولی برای فعالیت‌های شکارچیان^۱ بود ولی در حدود ۱۰۰۰۰ سال پیش، انقلاب نوسنگی^۲ منجر به زمینه‌ای برای اهلی کردن محصولات مختلف گردید (ونیز و اهدیی، ۲۰۰۷). فرآیند اهلی کردن عمدتاً روی محصولات غله‌ای متمرکز بود و گندم به عنوان محصولی که بنیان‌گذار اهلی کردن محصولات در نظر گرفته می‌شود (پلگ و همکاران، ۲۰۱۱). با گذشت زمان، دانشمندان مجبور به تجزیه و تحلیل نگرانی‌های ناشی از اهلی کردن محصولات مانند شرایط محلی، حداکثر سازی عملکرد، توسعه ارقام اصلاح‌شده و تکنیک‌های ذخیره‌سازی شدند (کاوانگ و همکاران، ۲۰۱۳). در نهایت این یافته‌ها منجر به رویدادهای عمده مانند انقلاب کشاورزی در قرن ۱۹ (گودفری و همکاران، ۲۰۱۰) و انقلاب سبز در قرن ۲۰ شد (ونیز و اهدیی، ۲۰۰۷).

اهلی کردن گندم و به دنبال آن انقلاب‌های عمده و دستاوردهای علمی در ایجاد گونه و شروع ایجاد واریته‌های جدید نقش داشتند (شوری، ۲۰۰۹). عواملی که در ایجاد گونه و واریته مؤثر هستند شامل بررسی سازگاری به شرایط اکولوژیکی منطقه هستند، به طوری که واریته‌های گندم وحشی برای اهداف اهلی کردن به این روش ارزیابی شدند (چادهری، ۲۰۱۳). این سازگاری‌ها تحت اثر اپی ژنتیک فرصتی را برای انتخاب صفات مورد نظر مانند عملکرد، کیفیت دانه، اندازه دانه و بسیاری از صفات فنوتیپی دیگر ارائه داد (برگر و همکاران، ۲۰۰۸). بنابراین، گندم در واکنش به روش‌های کشت انسان، روش‌های انتخاب و پدیده‌های اپی ژنتیک متنوع شده است (فولر، ۲۰۰۷).

از زمان انقلاب سبز، تکنولوژی به شیوه‌های مختلف در فعالیت‌های به‌نژادی خصوصاً در گندم وارد شده است (اسچمیدهور و توبیللو، ۲۰۰۷). این امر باعث توسعه موفقیت آمیز هیبریداسیون با افزایش صفات مورد نظر شده است، از جمله این تغییرات توسعه مقاومت گیاه به پاتوژن، افزایش عملکرد، بهبود محتویات مواد

1. Hunter-Gatherers

2. Neolithic

مغذی، نیازهای مناسب کودی و بهبود نیازهای آبیاری می‌باشند (گودفری و همکاران، ۲۰۱۰). پیشرفت‌های ناشی از انقلاب سبز، تولید را برای تأمین نیازهای غذایی جهان افزایش داد (تیلمن و همکاران، ۲۰۱۱).

۲-۱-۱- ژنوم گندم

گندم امروزی دارای شش مجموعه ژنوم است که هگزاپلوئیدی^۱ نامیده می‌شود و نتیجه فرآیندهای علمی اهلی‌سازی توسط انسان است. ژنوم‌های پلوئید واریته‌های گندم بعد از کراسینگ^۲ یا هیبریداسیون^۳، روش‌های انتخاب و شیوه‌های کشت در اهلی‌شدن تکامل یافتند. اجداد گندم وحشی *Triticum turgidum* sp. *Dicoccoides* به‌عنوان اولین گونه گندم اهلی شده در منطقه خاورمیانه در نظر گرفته می‌شود (میمر، ۱۹۹۶). این گونه‌های گندم در سراسر اروپا گسترش یافتند و باعث به وجود آمدن واریته‌های جدیدی مانند *Triticum turgidum* sp. *dicoccum* و *Triticum turgidum* sp. *durum* شدند. گندم دوروم^۴ هنوز در منطقه خاورمیانه در اطراف دریای مدیترانه به‌طور گسترده مورد کشت و کار قرار می‌گیرد (تویللت و همکاران، ۲۰۰۵).

گندم نان معمولی، آنوپلوئیدی متشکل از سه ژنوم به نام A، B و D است که منشأ آن‌ها از گندم وحشی گونه *Triticum* و *Aegilops* است (زوهری و همکاران، ۱۹۶۹). گندم امروزی هگزاپلوئید متشکل از سه مجموعه ژنوم A، ژنوم B و ژنوم D است. اجداد ژنوم A گندم *Triticum urartu* شامل ۱۴ کروموزوم در دو مجموعه که با *Aegilops speltoides* (ژنوم B) تلاقی یافته و منجر به ایجاد یک هیبرید حاوی هر دو ژنوم (AB) شد که پس از ۲ برابر شدن آن یک تتراپلوئید قابل رویش که شامل ۲۸ کروموزوم (AABB) است به‌دست آمد. این هیبرید، به‌عنوان ایمر^۵ وحشی

1. Hexaploidy
2. Crossing
3. Hybridization
4. Durum Wheat
5. Emmer

(چن و همکاران، ۲۰۱۳)، بعد از تلاقی با *Aegilops squarrosa* (یک علفی دیپلوئید)، یک هیبرید جدید با ۲۱ کروموزوم (۴۲ کروموزوم در فرم دیپلوئید) تولید کرد. هیبرید نهایی هگزاپلوئید گندم امروزه استفاده می‌شود و ژنوم آن از سه نوع (AABBDD) تشکیل یافته است (لوی و فلدمن، ۲۰۰۲).

۳-۱-۱- تولید گندم و نگرانی‌ها

در طول ۵۰ سال گذشته، تحقیقات و کاربردهای تکنولوژی در کشت گندم عملکرد آن را با نرخ سالانه ۴۱ کیلوگرم در هکتار افزایش داده است (اورت و همکاران، ۲۰۰۵). با این وجود، جمعیت جهان همیشه در حال افزایش است (گودفری و همکاران، ۲۰۱۰). اگر این امر تا اواسط قرن آینده ادامه پیدا کند، جمعیت جهان ۱۰-۹ میلیارد نفر برآورد می‌شود (دی لونگ و همکاران، ۲۰۱۰). هم‌زمان، تقاضا برای مواد غذایی و منابع انرژی نیز بیش‌تر خواهد شد، به‌طوری‌که تا اواسط قرن، تولید مواد غذایی ضروری دو برابر حال حاضر نیاز خواهد بود (ری و همکاران، ۲۰۱۳). به صورت عددی، افزایش مورد نیاز در میزان تولید مواد غذایی تا سال ۲۰۵۰ در مقایسه با تولید فعلی ۱۰۰-۱۱۰ درصد خواهد بود (تیلمن و همکاران، ۲۰۰۱). گندم حدود ۶۰۰ میلیون تن در سال در سراسر جهان تولید می‌شود، اما با افزایش جمعیت تا سال ۲۰۲۰ نیاز به تولید یک میلیارد تن در سال خواهیم داشت (شوری، ۲۰۰۹). در سال ۲۰۰۵، عملکرد گندم ۲/۵ تن در هکتار بوده که پیش‌بینی می‌شود تا سال ۲۰۲۰ به ۴ تن در هکتار برسد (راجارم، ۲۰۰۵).

با وجود این حقایق مهم، تنها سه میلیارد هکتار زمین از ۱۳/۴ میلیارد هکتار برای کشت محصولات زراعی در دسترس است (اسمیت و همکاران، ۲۰۱۰). یک راه حل برای فایق آمدن به نیازهای غذایی جهان افزایش سطح زمین‌های زراعی است تا تولید جهانی گندم را افزایش داد (گریگوری و همکاران، ۲۰۰۲). برآورد می‌شود با استفاده از تنها ۲۰ درصد زمین‌های ساحلی، بتوان محصول را تا ۶۷ درصد افزایش داد (برونشیم، ۲۰۰۳). در سال ۲۰۰۷، کل عملکرد محصولات غله‌ای ۳/۲۳ تن در هکتار بود که در صورت افزایش سطح زیر کشت تا ۲۵ درصد

می‌توان عملکرد را تا ۴/۳۴ تن در هکتار افزایش داد (برونیشما، ۲۰۰۹). سطح زمین قابل کشت به علت صنعتی‌شدن، مسکن و وضعیت زیستی و هم‌چنین برخی نگرانی‌های زیست محیطی به‌طور مداوم در حال کاهش است (گریگوری و جورج، ۲۰۱۱). از طرفی، عوامل نامساعد محیطی به نوبه خود باعث کاهش عملکرد می‌شوند به‌طوری‌که تنها ۵۰ تا ۸۰ درصد عملکرد بالقوه حاصل می‌شود (لوبل و همکاران، ۲۰۰۹). جوامع مختلف علمی به کاهش فاصله بین عملکرد واقعی و بالقوه کمک می‌کنند (جاگارد و همکاران، ۲۰۱۰)، اما عوامل محیطی هم‌چون تنش‌های غیرزیستی (شوری، خشکی، دما) و زیستی نیز هنوز در تولید عملکرد مهم هستند.

۲-۱- تنش شوری تهدید قابل توجهی برای گیاهان است

تولید کشاورزی در سرتاسر جهان به‌دلیل تنش شوری محدود می‌شود و در حال تبدیل شدن به یک مسئله جدی در سطح جهانی است که تقریباً ۲۰ درصد از زمین‌های کشت‌شده در سطح جهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد (فلورس و یئو، ۱۹۹۵). از نظر کشاورزی، شوری، تجمع نمک‌های محلول در خاک یا آب در حدی است که بر رشد گیاه اثر منفی گذارد (گورهام، ۱۹۹۲). شوری بالا با اثر روی سازوکارهای فیزیولوژیکی گیاه بر رشد و نمو آن تأثیر منفی دارد، در نتیجه مطالعه کامل سازوکارهای تحمل شوری ضروری است (ابوگادالا، ۲۰۱۰). تنش القاشده توسط شوری باعث افزایش تجمع نمک در ریشه‌های گیاه می‌شود (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۴). این تجمع بیش از حد نمک در ریشه‌ها، جذب آب از سطح خاک را محدود می‌کند، بنابراین، علی‌رغم آب قابل دسترس در منطقه ریشه، تنش ثانوی کمبود آب ایجاد می‌شود. جذب آب از خاک‌های شور نیازمند مصرف انرژی است. بنابراین، شوری بالا منجر به کاهش سطح آب و ایجاد تنش‌های مشابه مانند تنش آبی و اسمزی می‌شود (بائودر و بروک، ۱۹۹۲).

۱-۲-۱- آمار زمین‌های تحت تأثیر تنش شوری

خاک‌های شور در مناطق خشک و نیمه‌خشک، به‌ویژه در مناطقی با آبیاری سنگین یا کوددهی بیش از حد رایج است (رینولدس و همکاران، ۲۰۰۵). برآورد شده‌است که ۹۳۰-۸۰۰ میلیون هکتار (۷ درصد) از کل زمین‌های زراعی جهان تحت تأثیر تنش شوری قرار دارند (شانون، ۱۹۹۷؛ سزابولس، ۱۹۹۴)، ۲۳۰ میلیون هکتار از زمین‌های آبیاری‌شده تحت تأثیر شوری هستند (اولدمان و همکاران، ۱۹۹۱). به علت رخدادهای طبیعی مانند باران حاوی نمک و همچنین روش‌های آبیاری و استفاده از کودها، نمک‌های فراوانی به خاک اضافه کرده و منجر به کاهش کیفیت آب می‌شوند (رینولدس و همکاران، ۲۰۰۵).

۱-۲-۲- علل تنش شوری

شوری یک تنش غیرزنده اولیه است که مانع رشد گیاه می‌شود. دلایل متعددی باعث شوری می‌شوند که برخی از علل مهم عبارتند از: زمین‌های تحت آبیاری مکرر، استفاده از آب‌های نامناسب، زهکشی ناکارآمد، اجرای آبیاری نامناسب، ایستادگی آب برای مدت زمان طولانی و نفوذ آب از مخازن. نشت یا نفوذ آب از مخازن زیرزمین موجب افزایش سطح آب شده که باعث جابه‌جایی نمک و بنابراین ایجاد شوری می‌شود (آواد، ۱۹۸۴). علاوه بر این، افزایش سطح آب شور تا دو متر، با افزایش فرآیند تبخیر نمک بیش از حدی را در خاک تجمع می‌دهد. با توجه به اکسیژن محدود در خاک‌های غرقاب شده، بقای گیاهان به خطر می‌افتد. از دلایل مهم دیگر شوری، بارش باران سنگین است که نمک‌ها را با خود جابجا کرده و ممکن است زمین‌های کشت‌شده را تحت شوری قرار دهد.

علی‌رغم علل مختلف، دلایل اصلی شوری عبارتند از: (۱) شوری طبیعی (اولیه)، و (۲) شوری القا شده توسط انسان (ثانویه).

شوری اولیه یا شوری طبیعی ناشی از افزایش طبیعی طولانی مدت نمک در آب یا خاک است که به واسطه فرآیند طبیعی تجزیه سنگ‌های حاوی SO_4^{2-} ،

Ca^{2+} ، CO_3^{2-} ، Cl^- ، Na^+ و Mg^{2+} رخ می‌دهد. علاوه بر این، شواهدی وجود دارد که نمک اقیانوسی که توسط باد و باران منتقل می‌شود نیز دلیلی برای شوری اولیه یا طبیعی خاک است.

به‌طور ویژه، دلیل اصلی شوری طبیعی تجمع بیش از حد نمک‌ها در سطح خاک است. مطالعات نشان داده‌اند که نمک‌هایی که تجمع یافته و باعث ایجاد تنش شوری می‌شوند از یک مجموعه خاص یون‌ها شامل Na^+ ، K^+ ، Ca^{2+} ، Mg^{2+} و Cl^- تشکیل شده‌اند. با این حال، در میان این یون‌ها، Na^+ غالب‌تر بوده و میزان بیش از حد آن خاک را سدیمی می‌کند. خاک سدیمی بیش‌تر چالش‌برانگیز است، زیرا ساختار ضعیفی دارد. بنابراین نفوذ آب و همچنین زهکشی را محدود و یا متوقف می‌کند. برخی از خاک‌ها دارای مقادیر زیادی نمک هستند که به همراه باران یا زهکشی آب آبیاری از بین می‌روند. تجمع نمک در نتیجه باران یا ناشی از تغییرات آب و هوایی و همچنین تخریب مواد معدنی منجر به شوری می‌شود. تجمع نمک در اراضی دیم بسیار رایج است و به سرعت موجب ایجاد شرایط شور می‌شود (برینکمان، ۱۹۸۰).

شوری ثانویه یا شوری القاشده توسط انسان ناشی از فعالیت‌های انسانی است که مانع از ثبات هیدرولوژیکی خاک در ارتباط با آب (سیستم آبیاری یا بارش) و آب مورد استفاده برای گیاهان می‌شود (گارج و مانچاندا، ۲۰۰۸). شوری سطح خاک با توجه به مقدار زیاد مصرف آب در زمین‌های با سیستم‌های زهکشی ضعیف افزایش می‌یابد. در کل، تمام سیستم‌های آبیاری اشتباه ممکن است منجر به ایجاد تنش شوری ثانویه شوند (گارج و مانچاندا، ۲۰۰۸).

۳-۲-۱- انواع تنش شوری

تنش شوری را می‌توان بر اساس عامل ایجاد آن، ابزار و حالت جابه‌جایی و همچنین اثرات آن‌ها طبقه‌بندی کرد. صرف نظر از منابع یا انواع شوری، اثرات تنش شوری بر رشد گیاه تحمیل شده و این اثرات با توجه به غلظت نمک متغیر است. طبقه‌بندی جامع شوری به شرح زیر است:

۱-۲-۳-۱- تنش شوری در اراضی دیم

شوری اراضی دیم به نوعی از شوری اشاره دارد که در زمین‌های آبیاری نشده رخ می‌دهد. چنین زمین‌هایی معمولاً توسط گیاهان با ریشه سطحی به جای گیاهان با ریشه عمیق احاطه می‌شوند، این گیاهان در برابر آب مقاومت کم‌تری دارند و چرخه رشد آن‌ها کوتاه است. اراضی دیم در مقایسه با زمین معمول یا مرطوب میزان نشت نمک به آب زیرزمینی بیش‌تری دارند و موجب جابه‌جایی نمک‌های از قبل ذخیره‌شده در خاک می‌گردند. در مناطق کم عمق یا دامنه‌ها، آب سطحی همراه با نمک‌های موجود در آن در معرض تبخیر قرار می‌گیرد و نمک‌ها در سطح خاک تجمع می‌یابند و در نتیجه باعث افزایش اثرات شوری روی گیاه می‌شوند. از طرفی، آب سطحی حاوی عناصر نمک ممکن است به رودها و رودخانه‌ها اضافه شود. در این صورت غلظت نمک در منابع آبی افزایش می‌یابد و زمانی که این منابع برای اهداف آبیاری مورد استفاده قرار می‌گیرند، باعث تنش شوری در گیاهان می‌شوند (دیاس و توماس، ۱۹۹۷).

شوری اراضی دیم بستگی به نوع و ترکیب خاک دارد. برای مثال، خاک سدیمی در دسته اراضی شور قرار می‌گیرد که ممکن است در صورت جابه‌جایی خاک با هر وسیله‌ای یا اختلاط با خاک‌های دیگر، گسترش یابد. با این حال، هنگامی که خاک سدیمی مرطوب می‌شود، پراکنده شده و حفره‌های داخل خاک که راه‌های معمولی نفوذ به آب‌های زیرزمینی هستند را مسدود می‌کند. در حالت دیگر، هنگامی که خاک سدیمی خشک است متراکم و سخت شده و لایه‌ای را در سطح خاک تشکیل می‌دهد. در مورد دوم، ساختار خاک ظرفیت نفوذ آب خود را از دست می‌دهد. در برخی شرایط، خاک‌های سدیمی به دلیل از دست دادن ظرفیت نفوذ آب باعث ایجاد غرقاب در منطقه ریشه می‌شوند. با توجه به چنین شرایطی، اگر مقادیر آب زیادی برای آبیاری استفاده شود، سطح آب زیرزمینی افزایش می‌یابد که در نهایت باعث شور شدن خاک می‌شود. اگر در چنین خاک‌هایی، محصولات که میزان آب کمی مصرف می‌کنند کشت شوند، مشکل غرقاب افزایش خواهد یافت. در صورت استفاده از آب‌های شور زیرزمینی یا رودخانه‌های شور برای آبیاری ممکن است بدترین حالت شوری آبیاری رخ دهد (دومسدی و همکاران، ۱۹۸۳).

۲-۳-۱- تنش شوری شهری

شوری ناشی از فعالیت‌های شهری شامل مواردی است که در شهرنشینی و توسعه آن و نیز استفاده بیش از حد از آب برای باغ‌ها و سایر کشت‌ها و از زیرساخت‌های شهری ایجاد می‌شود. این زیر ساخت‌ها شامل نشت از خطوط لوله، مخازن و سیستم‌های زهکشی یا تغییر مسیر جریان آب از مسیرهای عادی آن می‌شوند. این عوامل سبب افزایش نمک در سطح آب زیرزمینی می‌شوند. منابع نمکی ناشی از این فرآورده‌ها شامل مواد استفاده شده در ساختمان‌ها، پسماند صنایع، مواد شیمیایی و کودها، فاضلاب‌ها و همچنین ایجاد طبیعی نمک است.

پسماندهای صنعتی و فاضلاب‌ها از مناطق صنعتی و برخی مناطق خانگی دفع می‌شوند و آن‌هایی که دارای غلظت نمک بالا هستند در مقایسه با سایر دسته‌های شوری شهری، خطرناک‌ترند. کاربرد ذغال سنگ در صنایع برای آتش نیز سبب استفاده مقادیر زیادی آب با هدف خنک‌کنندگی می‌شود که منجر به تبخیر آب می‌گردد، در حالی که نمک‌ها رسوب می‌کنند و در نهایت به خاک اضافه می‌شوند. به‌طور مشابه، فعالیت‌های معدنی نیز نقش مهمی در ایجاد شوری‌های شهری دارند (مورای، ۱۹۹۹).

۳-۳-۱- تنش شوری رودخانه

رودخانه‌ها منبع اصلی آبیاری هستند، اما این منابع بسیار آلوده به نمک شده‌اند. تمام زهکش حاصل از سیستم‌های خانگی و صنعتی و همچنین زهکش متأثر از اراضی دیم، در نهایت به یک رودخانه ختم می‌شوند. همان آب نیز برای اهداف آبیاری بازیافت شده و باعث ایجاد محیطی تنش‌زا برای گیاهان می‌شود. با گذشت زمان، میزان بیش‌تری از آب با کیفیت پایین رودخانه‌های شور مورد استفاده برای آبیاری منجر به اختلال در بقای گیاهان می‌شود (آوانگ و همکاران، ۱۹۹۳).

۴-۳-۱- تنش شوری ناشی از آبیاری

هنگامی که منبع آب مورد استفاده برای گیاهان یک مخزن آب شور است، شرایطی به وجود می‌آید که به نام شوری آبیاری شناخته می‌شود و متفاوت از

شوری رودخانه است، زیرا شوری رودخانه به شوری ناشی از آب رودخانه‌ای اشاره دارد که برای اهداف آبیاری استفاده می‌شود، در حالی که شوری آبیاری شامل شوری ناشی از هر گونه منبع آب استفاده شده برای گیاهان است (آیرس و وستکوت، ۱۹۸۵). منابع نمک در چنین شرایطی عمدتاً مشابه شوری رودخانه‌ها و اراضی دیم شور است. با این حال، علاوه بر موارد فوق، آب و هوا و مسیرهای سیستم آبیاری نیز سطوح شوری آبیاری را تعیین می‌کنند (بائودر و بروک، ۲۰۰۱).

۳-۱- اثرات تنش شوری بر گندم

گندم شوری را تا حد زیادی تحمل می‌کند، اما با افزایش غلظت شوری احتمال بروز آسیب‌های جدی بیش‌تر می‌شود. حد بحرانی ناشی از تنش شوری روی گندم و سایر گیاهان، به صورت دامنه‌ای از اثر شوری بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی تا اثر بر مسیرهای بیوشیمیایی و آرایش ژنتیکی آن‌ها است. این اثرات شامل ممانعت از جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه و تجمع ماده خشک در گندم (شیرازی و همکاران، ۲۰۰۱؛ سورور و همکاران، ۲۰۱۴)، اختلال در مسیرهای بیوشیمیایی (رادی و همکاران، ۲۰۱۳) و بی‌نظمی الگوهای بیان ژن می‌شوند. بسیاری از محققان ارقام گندم متعددی از جمله ارقام متحمل به شوری را برای ارزیابی اثرات و تغییرات حاصل از شوری در سطوح مختلف رشد غربال نموده‌اند (مانس و ترمات، ۱۹۸۶). بعضی از الگوهای اثرات شوری بر تعداد زیادی از صفات گندم در ادامه بحث شده است.

۳-۱-۱- اثرات تنش شوری بر ویژگی‌های فنولوژیکی گندم

به‌منظور بررسی اثر شوری بر برخی از ویژگی‌های فیزیولوژیکی (یانگ و همکاران، ۲۰۱۴) و فنولوژیکی گندم دوروم، مطالعه‌ای در زمان طویل شدن ساقه، زمان سنبله‌دهی و نمو انجام شد و محتوای کلروفیل و فلورسانس کلروفیل برگ مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که شوری باعث افزایش زمان سنبله‌دهی ارقام PGS و 61130 شد (کاهریزی و همکاران، ۲۰۱۴). درآزمایش مزرعه‌ای صفاتی

همانند تعداد دانه در مترمربع، عملکرد دانه، وزن هزار دانه، محتوای یون K^+ و Na^+ برگ و ارتفاع بوته گندم نان اندازه‌گیری شدند. تعداد زیادی از مکان‌های صفات کمی (QTL) از طریق روابط اکولوژیکی که نشان‌دهنده صفات فنولوژیکی مختلف برای مقاومت به شوری هستند، تعیین شدند. تعداد زیادی QTL برای زیست‌توده گیاهچه‌ها و تجمع Na^+ در آزمایشات مزرعه‌ای و هیدروپونیک مکان‌یابی شدند (جنک و همکاران، ۲۰۱۳).

شوری بیش از حد نمو، عملکرد و اجزای عملکرد، صفات فتوسنتزی (ماتور و همکاران، ۲۰۱۳)، مواد یونی و فعالیت‌های بیوشیمیایی را در تمام ارقام گندم کاهش داده است. با وجود این، استفاده از کمپوست‌های پتاسه در خاک و همچنین محلول‌پاشی برگی، اثرات نامطلوب تنش شوری بر تمام ارقام گندم را تقلیل داده و کاربرد سولفات پتاس (SOP) در خاک و محلول‌پاشی روی برگ، تحمل تنش شوری را بیش‌تر می‌کند. اثر نامطلوب کلرید بر رشد گیاهان مشاهده نشده است. در مطالعه‌ای، بین ارقام بررسی شده، 'S-24' و 'Sehar' رشد، عملکرد و فعالیت بیوشیمیایی مورد توجهی را نشان دادند و توانستند برای دستیابی به عملکرد بهتر تحت شرایط شوری به‌عنوان مواد والدینی مورد استفاده قرار گیرند (اشرف و همکاران، ۲۰۱۳).

۲-۳-۱- اثرات تنش شوری بر ویژگی‌های مورفولوژیکی گندم

از نظر مورفولوژیک، تنش شوری باعث کاهش در رشد کل گیاه می‌شود، اما اندام‌های هوایی بیش‌تر از ریشه‌ها تحت تأثیر قرار می‌گیرند و نسبت بین آن‌ها (اندام هوایی/ریشه) افزایش می‌یابد (آلن، ۱۹۹۵). تنش شوری همچنین باعث کاهش عملکرد ماده خشک کل و ظهور تعداد بیش‌تری پنجه در گندم می‌شود (مس و پوس، ۱۹۸۹). تنش شوری سبب کوتاه ماندن اندام‌های هوایی نیز می‌شود (والکر و همکاران، ۱۹۸۱). دو دلیل برای کاهش رشد گیاهان با افزایش سطوح شوری گزارش شده است: (۱) توانایی گیاهان برای جذب آب از خاک به علت عدم تعادل یونی کاهش می‌یابد (تنش اسمزی) و (۲) وقتی که نمک‌ها از طریق هر مسیر ممکن مانده جریان تعرق به درون سلول‌های برگ نفوذ می‌کنند، در نهایت باعث آسیب سلول‌ها می‌شوند (تنش سمیت سدیمی) (مونس، ۲۰۰۵).

شوری سبب تنش آبی در گیاهان نیز شده و موجب کاهش توانایی گسترش برگ می‌شود. یکی دیگر از مشکلات مرتبط با این موضوع، تنش اسمزی است که در گیاهانی که در معرض تنش شوری قرار گرفته‌اند نیز مشاهده شده و می‌تواند منجر به توقف تقسیم سلولی، گسترش و عملکرد روزنه‌ها شود (مونس، ۲۰۰۲).

شوری خاک باعث تشکیل Na^+ و Cl^- می‌شود که بر جذب ترکیبات یونی توسط گیاهان تأثیر می‌گذارد (رنگاسامی، ۲۰۰۶). تنش شوری به‌طور مستقیم بر رشد گیاه از طریق تنش اسمزی و سمیت یونی ناشی از یون‌های Na^+ و Cl^- که عدم تعادل در متابولیسم مواد غذایی در گیاه را گسترش می‌دهند، تأثیرگذار است (روول، ۱۹۹۴). اثرات جانبی تنش شوری بر مورفولوژی سلول شامل تجمع یون‌های سمی است که باعث اختلال در اجزای درون و برون سلولی مانند DNA، آنزیم‌ها، غشاها، میتوکندری‌ها، کلروپلاست‌ها و بسیاری دیگر از طریق توسعه گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) می‌شود (آلن، ۱۹۹۵؛ ساقیب و همکاران، ۲۰۱۲).

۳-۱-۳- اثر تنش شوری بر صفات فیزیولوژیک گندم

تنش شوری اثرات متعددی بر جوانه‌زنی دارد. جوانه‌زنی به علت غلظت بالای نمک در خاک و ایجاد فشار اسمزی بالا منجر به کاهش جذب آب توسط دانه‌ها و تأخیر در جوانه‌زنی می‌شود (خان و وبر، ۲۰۰۸)، یا ممکن است باعث اختلال در متابولیسم اسید نوکلئیک (گومز-فیلهو و همکاران، ۲۰۰۸)، تغییر در متابولیسم پروتئین (دنتاس و همکاران، ۲۰۰۷) و تغییرات هورمونی (خان و ریزوی، ۱۹۹۴) و نیز کاهش توانایی استفاده از ذخایر دانه شود (اوتمن و همکاران، ۲۰۰۶). همچنین ممکن است ساختار سلول‌ها، بافت‌ها و اندام‌ها را تحت تأثیر قرار دهد (آل-ماسکری و همکاران، ۲۰۱۴؛ رشید، ۲۰۰۹). با این حال، شوری جنبه‌های مختلف دورن بذر و عوامل محیطی مؤثر شامل پوشش بذر، سکون بذر، قدرت گیاهچه، چندشکلی بذر، سن بذر، آب، گازها (موگویس و همکاران، ۲۰۱۳)، نور و دما را تحت تأثیر قرار می‌دهد (وحید و همکاران، ۲۰۱۱) و جوانه‌زنی بذر در شرایط شوری را با مشکل مواجه می‌سازد. مرگ گیاه در غلظت بالای شوری به علت تنش تجمع یونی بیش از حد^۱ و

فشار اسمزی بیش از حد^۱ اتفاق می‌افتد. شوری ممکن است منجر به آسیب به لایه‌های غشاء، عدم تناسب مواد غذایی، اختلال سطوح ممانعت آنزیمی، تنظیم‌کننده‌های رشدی و اختلالات متابولیکی از جمله فتوسنتز شود و در نهایت منجر به مرگ می‌شود (حسن‌زمانی و همکاران، ۲۰۱۲؛ ماهاجان و توتجا، ۲۰۰۵). نتایج مشابهی در ارقام محصولات مختلف در جهان از جمله در *Triticum aestivum* (اکبری مقدم و همکاران، ۲۰۱۱)، *Brassica spp.* (اولفت و همکاران، ۲۰۰۷)، *Zea mays* (خدارحمپور و همکاران، ۲۰۱۲)، *Oryza sativa* (ژو و همکاران، ۲۰۱۱)، *Vigna spp.* (جابین و همکاران، ۲۰۰۳)، *Helianthus annuus* (موتلو و بوزکوک، ۲۰۰۷) و *Glycine max* (اسا، ۲۰۰۲) مشاهده شده‌است. در مجموع جوانه‌زنی بذور با شوری رابطه منفی دارد (رحمان و همکاران، ۲۰۰۰). شوری بالاتر باعث سرکوب جوانه‌زنی بذر می‌شود، در حالی که خواب بذر با سطوح پایین‌تر تنش شوری تحریک می‌شود (خان و وبر، ۲۰۰۸).

یون‌های که باعث بروز اثرات فیزیولوژیکی مختلف در گیاهان می‌شوند، Na^+ و Cl^- هستند (توکلی و همکاران، ۲۰۱۰). بسیاری از تنش‌های زنده و غیرزنده، فتوسنتز را که یک فرآیند پیچیده شامل اجزای بسیاری مانند رنگدانه‌های فتوسنتزی، فتوسیستم‌ها، سیستم انتقال الکترون، مسیرهای احیای CO_2 و غیره است تحت تأثیر قرار می‌دهند. هر نوع تنشی می‌تواند بر هر یک از این اجزا تأثیر بگذارد و ظرفیت فتوسنتزی گیاهان را کاهش دهد. برای مقابله با این آسیب، گیاهان معمولاً از پروتئین کینازها به‌عنوان مثال، MAPKها و عوامل رونویسی استفاده می‌کنند (اشرف و همکاران، ۲۰۱۳؛ ساد و همکاران، ۲۰۱۳؛ ژانگ لی و همکاران، ۲۰۱۲).

تحقیق انجام شده توسط راجندران و همکاران (۲۰۰۹) اثرات ناشی از تبادلات یونی تحت تنش شوری بر مراحل پیشرفته نمو گیاه را نشان داد. آن‌ها مشاهده کردند که پس از ۲ تا ۴ هفته قرار گرفتن در معرض تنش شوری یون‌های خطرناک در گیاه انباشته می‌شوند. تنش ناشی از یون‌ها (Na^+ و Cl^-) با اثرات اسمزی همپوشانی دارد و تنوع وراثتی بیش‌تری را نسبت به اثرات اسمزی نشان می‌دهد (مونس و همکاران، ۲۰۰۲).

۴-۳-۱- اثرات تنش شوری بر صفات بیوشیمیایی گندم

از دیدگاه بیوشیمیایی، مسیرهای تداوم زندگی^۱ مانند تنفس (شکوفای و همکاران، ۲۰۱۳)، فتوسنتز و همچنین آنزیمهای مرتبط با آنها، تحت تأثیر سطوح بالای شوری قرار می گیرند، در حالی که سلول ها بیش تر در سطوح آنزیمی به این نمک ها واکنش نشان می دهند (واکر و همکاران، ۱۹۸۱). در چنین شرایطی، تنش شوری با تحریک فشار اسمزی بیش از حد آماس سلولی را کاهش داده، ROها تشکیل می شود و در سطح مورفولوژیکی اندازه روزه ها به حداقل می رسند (پریس و هندری، ۱۹۹۱). در نهایت این شرایط مجموعاً ممکن است رشد گیاه را محدود کنند. به عنوان مثال NaCl به عنوان ترکیب واقعی شوری خاک منجر به تجمع ذرات Na^+ و Cl^- تا سطوح سمی می شود (کودی و همکاران، ۲۰۱۳). میزان سمیت Na^+ اندام هوایی با کاهش هدایت روزه ای مرتبط است، در حالی که سطوح بالای Cl^- اندام هوایی بلافاصله روی کلروفیل تأثیر می گذارند و فعالیت فتوسیستم II را سرکوب می کند (اشرف و اشرف، ۲۰۱۲؛ توکلی و همکاران، ۲۰۱۱).

Na^+ و Cl^- بالا در سلول های گیاهی به عنوان اجزای کلیدی آسیب یونی محسوب می گردند (کوبین و همکاران، ۲۰۰۹؛ مونس و تستر، ۲۰۰۸؛ راجندران و همکاران، ۲۰۰۹). مطالعات و ارزیابی های مختلفی وجود دارد که در مورد ارتباط یکنواخت Na^+ ، K^+ و K^+/Na^+ با تحمل تنش شوری در گیاهان بحث می کنند (هوری و همکاران، ۲۰۰۹). یافته ها در مورد اثر عمومی Cl^- در تحمل شوری بسیار کم است (تیاکل و تیرمن، ۲۰۱۰). سطوح بالای Cl^- که تحت شرایط شوری در برگ های در حال رشد گیاه تجمع می یابد، بر کل گیاه مؤثر است (وایت و برودلی، ۲۰۰۱). از این رو تحقیقات حداقل انجام شده روی اثرات محتوای Cl^- در ارتباط با تحمل شوری قابل توجه اند. با این حال، هیچ گزارشی درباره کنترل وراثتی این ویژگی وجود ندارد. چند مطالعه نشان داده اند که تیمار با Cl^- ممکن است برای تحمل شوری در چند محصول از جمله غلات ضروری باشد (توکلی و همکاران، ۲۰۱۰؛ توکلی و همکاران، ۲۰۱۰؛ تیکل و تیرمن، ۲۰۱۰).

مقادیر بالای Na^+ که از لحاظ متابولیکی مضر هستند، به دلیل ظرفیت بالای Na^+ برای اتصال به ترکیبات حیاتی سلول در مقایسه با K^+ است. نسبت بالای Na^+/K^+ می‌تواند در مسیرهای فعالیت مختلف آنزیمی در سیتوپلاسم اختلال ایجاد کند (تستر و دونپورت، ۲۰۰۳). تنش ناشی از یون‌ها با کاهش محتوای کلروفیل همراه است و باعث محدود شدن فتوسنتز، تحریک پیری برگ و سقوط برگ اولیه می‌شود. تنش یونی در نهایت سبب کاهش میزان فتوسنتز، زیست‌توده و عملکرد می‌شود (تستر و دونپورت، ۲۰۰۳).

در یک مطالعه، اثر محلول‌پاشی اسید سالیسیلیک یا اسید ایندولاستیک (IAA) روی رشد اندام‌های مختلف ژنوتیپ‌های *Triticum aestivum* تحت سطوح شوری مورد بررسی قرار گرفت. نتیجه به دست آمده این بود که در چنین شرایطی، آنزیم‌های سلولی با خواص آنتی‌اکسیدانی مانند کاتالاز، پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و تولیدات فتوسنتزی، اسیدهای آمینه، پرولین در اندام هوایی و ریشه افزایش یافتند (نثار و همکاران، ۲۰۱۳).

شوری با افزایش تولید رادیکال‌های سوپراکسید (O_2)، هیدروکسیل (OH) و پراکسید هیدروژن (H_2O_2) از طریق ROS موجب تنش اکسیداتیو می‌شود. همان‌طور که تجمع ROS بیش‌تر می‌شود، پاکسازها^۱ مکانیسم‌های حفاظت گیاهان از آسیب‌های ناشی از شوری را آغاز می‌کنند (آل-قرآن و همکاران، ۲۰۱۳؛ حیات و همکاران، ۲۰۱۴). گیاهان دارای یک سازوکار دفاعی آنتی‌اکسیدانی شامل یون‌ها (عسگری و همکاران، ۲۰۱۲)، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و شرایط هموستازی اسمزی هستند که در شرایط شوری برای غلبه بر تنش اکسیداتیو ناشی از ROS، فعال می‌گردند. هموستازی یونی تحت تنش شوری برای حفظ شرایط فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه است، زیرا تعادل یونی، غلظت یون‌های ضروری را سریع‌تر از یون‌های سمی تنظیم می‌کند (گوپا و هوانگ، ۲۰۱۴؛ حاجی‌بلند، ۲۰۱۲). گیاهان دارای پتانسیل خاصی برای به حداکثر رساندن غلظت محلول سازگار اسمزی در سطح سلول هستند. این محلول‌های سازگار اسمزی می‌توانند هموستازی یونی مربوط به غلظت آب را تعدیل کنند و در نهایت منجر به کاهش تأثیر غلظت‌های یونی

بر پروتئوم سلولی از جمله آنزیم‌ها، مجموعه‌های پروتئینی و پروتئین‌های غشایی و دیگر پروتئین‌های مورد نیاز در استحکام سلول در شرایط تنش شوند (ما و همکاران، ۲۰۱۲). نقش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان برای مثال APX (آسکوربات پراکسیداز)، SOD (سوپراکسید دیسموتاز) و POD (پراکسیداز) در کاهش تنش اکسیداتیو/احیاء آسیب در طول تنش شوری با اهمیت می‌باشد.

در مطالعه ای در شرایط شور، فعالیت‌های سیستم آنتی‌اکسیدانی سلول مانند SOD (سوپراکسید دیسموتاز) و CAT (کاتالاز) در ارقام حساس در مقایسه با مقاوم کم‌تر بود و APX تفاوت قابل توجهی بین شرایط شوری و شاهد وجود نداشت. در شرایط تنش شوری، MSI (شاخص پایداری غشاء) دو رقم مورد آزمایش به مقدار زیاد تحت تأثیر قرار گرفت. محتوای پراکسید هیدروژن (H_2O_2) ارقام حساس به شوری بیش‌تر از شاهد بود. ارقام متحمل به شوری در شرایط شور سطوح K^+ و نسبت Na^+ ، مقدار آب نسبی، عملکرد و کلروفیل بیش‌تری داشتند و ارقام حساس دارای بیش‌ترین مقدار Na^+ در مرحله پنجه‌زنی بودند. در این مطالعه به دلیل پراکسیداسیون کم لیپید، تغییرات کم‌تر در پایداری غشای سلول، به دلیل اجتناب از Na^+ و فعال‌سازی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان انجام گرفت (رائو و همکاران، ۲۰۱۳). تحمل شوری در گیاهان به توانایی آن‌ها برای تغییر اسمزی به‌منظور کاهش پتانسیل آب خاک و همچنین حفظ سطوح درون سلولی ROS تحت کنترل بستگی دارد. هر دو مکانیسم بسته به تجمع اسمولیت‌های طبیعی پذیرفته می‌شوند. در یک مطالعه، تجمع NaCl خارجی با پویایی در Na^+ برگ مرتبط بود. این تجمع در برگ‌های پیر و جوان بیش‌تر بود. زمانی که تیمار NaCl ۲۰۰ میلی‌مولار استفاده شد، سه یون معدنی (IC^- ، K^+ و Na^+) در برگ‌های پیر به‌طور جداگانه ۷۰/۴٪ و ۶۷/۷٪ از پتانسیل اسمزی برگ و دانه گندم را موجب شدند، در حالی که در برگ‌های جوان و شاهد آن‌ها به صورت جداگانه ۴۶/۸٪ و ۴۳/۹٪ بود. پیشنهاد شده‌است که شوری افزایش اسمولیت‌های طبیعی مربوط به تحریک تحمل تنش اکسیداتیو در دانه و برگ‌های گندم را تسریع می‌بخشد و تأییدی بر یک سیستم تحمل متقابل^۱ بین این دو تنش ارائه می‌کند (پونیران-هارتلی و همکاران، ۲۰۱۴).

به‌منظور ممانعت از غلبه ROS درون سلولی، گیاهان دارای چارچوب‌های حفاظتی آنتی‌اکسیدانی سلولی هستند که به آن‌ها کمک می‌کند تا سطوح ROS را مدیریت کنند. گیاهان از ترکیبات مختلفی برای حفاظت خود از اثرات شوری استفاده می‌کنند (ژانگ وای و همکاران، ۲۰۱۲). گیاهان به شوری بیش از حد با افزایش سطوح اسمزی از جمله پرولین و قند واکنش نشان می‌دهند (گورمانی و همکاران، ۲۰۱۳).

هورمون‌های گیاهی اثرات ویژه‌ای بر تقسیم و توسعه سلولی گیاهان دارند. کاهش رشد تحت تنش شوری نشان‌دهنده سطوح هورمونی نامنظم درون سلولی است (اقبال و اشرف، ۲۰۱۳).

۴-۱- تحمل طبیعی گندم و دفاع در برابر شوری

گندم دارای سازوکارهای خاصی است که برای مقابله با اثرات سوء تنش اولیه و ثانویه شوری با تولید اسمولیت‌ها و آنتی‌اکسیدان‌ها کمک می‌کند (احمد و همکاران، ۲۰۱۰؛ احمد و همکاران، ۲۰۱۰؛ اشرف و فولاد، ۲۰۰۷؛ دوی و پراساد، ۱۹۹۸؛ فویر و همکاران، ۱۹۹۴). آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان اصلی عبارتند از پراکسیداز، سوپر اکسید دیسموتاز، کاتالاز و گلوکاتین ردوکتاز که به گیاهان برای مقاومت در برابر تنش‌های محیطی مختلف کمک می‌کنند. این آنزیم‌ها به‌صورت مرتبط باهم فعال هستند، به‌عنوان مثال سوپراکسید دیسموتاز آنیون‌های سوپراکسید را به H_2O_2 تبدیل می‌کند (آلسچر و همکاران، ۲۰۰۲). سپس، کاتالاز با تبدیل H_2O_2 به اکسیژن مولکولی و آب، به‌عنوان خط دفاعی دوم در مقابل تنش‌های مختلف قرار گرفته است. با توجه به پتانسیل آن‌ها در حذف رادیکال‌های آزاد، تجزیه و تحلیل میزان آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی برای تعیین اثربخشی سازوکارهای دفاع اکسیداتیو در گیاهان استفاده می‌شوند (جیلین و همکاران، ۲۰۰۲).

به‌طور کلی تحمل تنش شوری با توجه به زیست‌توده‌ی تولید شده در شرایط شور در مقایسه با رشد در شرایط کنترل شده در یک دوره زمانی مناسب ارزیابی می‌شود (مانس، ۲۰۰۲). سطوح تحمل در گیاهان نیز بسته به پتانسیل ژنتیکی و

ویژگی‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی بسیار متفاوت‌اند. یک گیاه متحمل به شوری شورپسند^۱ به محض قرار گرفتن ناگهانی در معرض شوری غالب یا شوک شوری، راهبردهای متنوعی را ایجاد می‌کند که می‌تواند بسته به مراحل نموی و حساسیت گیاهان منجر به خوپذیری تدریجی شود. در مقابل، سازوکار تحمل توسط تعامل بین محیط و گونه‌های گیاهی تعیین می‌شود. برخی از گونه‌های گیاهی ممکن است حساسیت در مرحله خاص^۲ نشان دهند و در مرحله جوانه‌زنی حساسیت بیش‌تری نسبت به شوری داشته باشند، در حالی که برخی دیگر ممکن است در مرحله زایشی حساس‌تر باشند (محمودزاده و همکاران، ۲۰۱۳). تکامل نیز در این زمینه مهم است و سازوکارهای متعددی در گیاهان برای دفاع در برابر تنش شوری ایجاد شده است.

۱-۴-۱- سازوکارهای تحمل شوری در گندم

شوری در گیاهان توسط ترکیبات مختلفی تقلیل می‌یابد (مس، ۱۹۸۶). گلیکوفیت‌ها حساسیت بیش‌تری نسبت به سطوح بالای غلظت‌های نمک دارند. در حالی که گونه‌های شورپسند بسیار متحمل به شوری هستند و حتی در سطوح شوری بیش از آب دریا نیز می‌توانند زنده بمانند و رشد خود را حفظ کنند. با این وجود، این گیاهان نمی‌توانند بیش از ۲۵ درصد از سطوح نمک را بدون کاهش عملکرد و اختلال در رشد تحمل کنند. تحمل شوری بالا در هالوفیت‌ها به تنظیمات ریخت‌شناسی و مورفولوژیکی خاص یا تکنیک‌های اجتناب از تنش وابسته است (مانس و گرینوی، ۱۹۸۰). با این حال، هالوفیت‌ها در میان ۲۵۰۰۰۰ نوع گیاه استثنایی هستند (فلاورز و فلاورز، ۲۰۰۵). گیاهان از نظر تحمل به تنش شوری به دو طبقه گروه‌بندی شده است: نگهدارندگان نمک و اجتناب‌کنندگان از نمک^۳. نگهدارندگان نمک یا گروه تجمع‌دهنده، یون‌های سدیم (Na^+) به اندام‌هوایی، جایی که نمک در تحمل واسطه‌ای مواد اسمزی در واکوئل مورد استفاده قرار می‌گیرد، منتقل می‌شوند و به دنبال آن اجتناب‌کنندگان

1. Halophytic

2. Stage-specific sensitivity

3. Salt includes and salt excluders

از نمک در شرایط شور این یون‌ها را با استفاده از ممانعت از جذب یون‌های Na^+ تعدیل می‌کنند (میان و همکاران، ۲۰۱۱). به‌طور کلی پاسخ گیاه به شوری در سه دسته طبقه‌بندی می‌شود: (۱) تحمل تنش اسمزی، (۲) حذف Na^+ از برگ‌ها و (۳) تحمل در سطح بافت (مانز و تستر، ۲۰۰۸).

گونه‌های هالوفیتی سیستم‌هایی مانند جداسازی کارآمد Na^+ در واکوئل که سدیم سیتوپلاسمی را در سطح کمی حفظ می‌کنند و از Na^+ به‌عنوان یک ماده اسمزی برای نگهداری آماس و رشد سلول استفاده می‌کنند. بر این اساس جذب Na^+ بیش‌تر می‌تواند منجر به رشد سریع شورپسندها شود (بلوم‌والد، ۲۰۰۰). تغییر تحمل شوری در گلکوفیت‌ها مانند برنج و گندم دوروم با اصلاح ارقام با سازگار سدیم کم در اندام‌هوایی یا نسبت بالای K^+/Na^+ به دست آمده است (مانس و همکاران، ۲۰۱۲؛ تامسون و همکاران، ۲۰۱۰).

گیاهان به سه روش استاندارد برای تحمل شوری استفاده می‌کنند (راجندرام و همکاران، ۲۰۰۹): تغییر اسمزی، تأیید مناسبی برای جذب Na^+ از طریق ریشه‌ها و محدود کردن ورود آن به درون بافت حساس و تحمل بافت است (ترکیب Na^+ ، جداسازی Na^+). این سیستم‌ها توسط مسیرهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی یکپارچه کنترل می‌شوند (ژائو و همکاران، ۲۰۱۲). تغییر اسمزی شامل ترکیب و تجمع محلول‌های کامل داخل سیتوپلاسم می‌باشد. محلول‌های سازگار، ذرات کوچک‌تر قابل حل در آب هستند که شامل ترکیبات حاوی نیتروژن به‌عنوان مثال بتائین، اسیدهای آمینه، قندهای طبیعی اضافی، پولیول‌ها و اسیدها می‌باشند (چن و همکاران، ۲۰۰۷). توانایی محلول‌های سازگار به حفظ تعادل اسمزی محدود نمی‌شود، بلکه محلول‌های سازگار آب دوست ممکن است پتانسیل انتقال آب در سطح پروتئین پیش‌برنده به سمت چاپرون‌های با وزن اتمی کم‌تر را داشته باشند (کاریلو و همکاران، ۲۰۱۱). به‌علاوه، این محلول‌ها با پاکسازی ROS توانایی حفظ ساختار سلولی را نیز دارند (هاسگاو و همکاران، ۲۰۰۰).

مقادیر بالای Na^+ و Cl^- برای تمام سلول‌های گیاهی کشنده است. توانایی گیاهان برای حفظ نسبت بالای K^+/Na^+ در سیتوزول یک عامل مهم در مقاومت به شوری

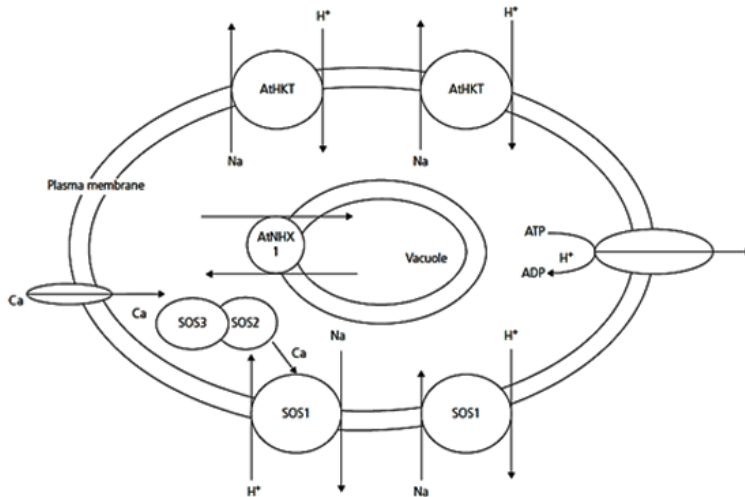
گیاه است. ژن‌ها و ناقلین مختلفی که گیاهان برای حفظ نسبت بالای K^+/Na^+ استفاده می‌کنند (جمیل و همکاران، ۲۰۱۱) عبارتند از:

۱- آنتی‌پورترهای Na^+/H^+ در غشای پلاسمایی Na^+ را از سیتوزول به‌عنوان محل اصلی مسیر SOS خارج می‌کنند (ژو، ۲۰۰۱). سه پروتئین (SOS) (3، 2، 1) یک بخش سازمان‌دهی شده در ارتباط با ناقلین ذرات برای حفظ مقادیر کم Na^+ سیتوپلاسمی تحت تنش شوری را به وضوح نشان می‌دهند (لو و همکاران، ۲۰۱۴). ژو (۲۰۰۳) پیشنهاد کرد که مجموعه‌ی پروتئین کیناز متشکل از پروتئین متصل به کلسیم (SOS3) و پروتئین کیناز سرین/تریونین (SOS2) به وسیله تنش ناشی از پیام‌های کلسیم به واسطه‌ی شوری فعال می‌شود. در نتیجه، ناقلین ذرات مانند غشای پلاسمایی Na^+/H^+ و آنتی‌پورترهای SOS1 همان‌طور که در شکل ۱-۱ نشان داده شده‌است، توسط پروتئین کینازها فسفریله می‌شوند.

۲- آنتی‌پورترهای واکوئلی Na^+/H^+ (NHXs) و تأمین‌کنندگان انرژی این NHXها (مانند پمپ‌های H^+ : HVA/68 و Hvp1) (بلوم‌والد و همکاران، ۲۰۰۰؛ لیگابا و کاتسوهارا، ۲۰۱۰). پروتئین‌های NHX جدا کننده‌ی Na^+ در واکوئل‌ها هستند و ترکیب مؤثری برای جلوگیری از اثرات مضر Na^+ در سیتوزول فراهم و تعادل اسمزی را حفظ می‌کنند (گلن و همکاران، ۱۹۹۹). بنابراین، Cl^- احتمالاً به وسیله ناقلین آنیونی، به‌عنوان مثال، پروتئین‌های CLC به واکوئل منتقل می‌شود (تیکل و تیرمان، ۲۰۱۰؛ زیفارلی و پوسچ، ۲۰۱۰).

۳- ناقلین K^+ با تمایل زیاد و کم (HKT). خانواده HKT شامل دو کلاس است که به‌عنوان ناقلین خاص Na^+ و یا همچنین ناقلین Na^+ و K^+ هستند (هائوسر و هوری، ۲۰۱۰، شابالا و همکاران، ۲۰۱۰). HKT21 با بهبود جذب Na^+ و سطوح بالاتر Na^+ در آوند آبکش (هادی نمک) نشان داد که با تحمل زیاد به شوری مرتبط است (میان و همکاران، ۲۰۱۱). محققان متعددی پیشنهاد کردند که اجتناب از Na^+ در اندام هوایی در ارتباط با تحمل شوری است و ژن‌های زیرخانواده HKT1 به‌عنوان مثال HKT1;4 و HKT1;5 نقش دارند (جیمز و همکاران، ۲۰۱۱؛ مانس و همکاران، ۲۰۱۲). شابالا و همکاران (۲۰۱۰) نشان دادند که هر دو سازوکار اجتناب از جذب نمک و مقابله

با نمک جذب شده برای تحمل نمک ضروری هستند. از آنجایی که رشد و تحمل بذر با خواص شورپسندی و گلیکوفیتی گیاه حاصل از آن مرتبط است لذا مطالعه بذر یک مدل مناسب را برای ارزیابی گیاهان گلیکوفیت و شورپسند فراهم می کند (میان و همکاران، ۲۰۱۱ب).



شکل ۱-۱- مسیر SOS نشان دهنده آنتی پورترهای Na^+/H^+ در لایه های پلاسما که Na^+ را از سیتوزول خارج می کنند.

۲-۴-۱- سازوکارهای معمولی برای افزایش تحمل تنش شوری

ابزار و روش های مختلفی برای بهبود تحمل شوری و تولید محصول بیش تر توسط بسیاری از محققان در سراسر جهان طراحی شده اند. شایع ترین سازوکار برای افزایش القای تحمل شوری در گیاهان، پیش تیمار^۱ بذر است که نیاز به انرژی کمتری دارد و در کاهش اثرات مضر شوری بر گیاهان بسیار موفق است (فرچا و همکاران، ۲۰۱۲؛ هو و همکاران، ۲۰۱۳). افزایش سرعت و میزان جوانه زنی در بذور تیمار شده تحت تنش شوری گزارش شده است. روش پیش تیمار قبل از کاشت با تنظیم کننده های مختلف رشد، محافظان اسمزی و میکروارگانیسم های

غیر پاتوژنی هالوتولرنت^۱ (رامادوس و همکاران، ۲۰۱۳) و همچنین آب، به دلیل ایجاد کمک به جوانه‌زنی، حمایت از توسعه‌ی تحمل شوری در گیاهان در سطح مزرعه را اثبات کرد (کیو و همکاران، ۲۰۱۴). بذوری که در ابتدا با CaCl_2 و پس از آن با NaCl و KCl تیمار شدند، در کاهش اثرات نامطلوب شوری در گندم مؤثر بودند، زیرا این گیاهان سطوح هورمون‌های گیاهی مختلف را تغییر می‌دهند. صفات فیزیولوژیکی گیاهان نیز پس از پیش تیمار بذر در سطح آزمایشگاهی و مزرعه‌ای بهبود نشان دادند. این روش همچنین بروز کامل سازوکار تحمل شوری در گیاهان را نشان می‌دهد (کانتلیف، ۲۰۰۳).

برخی از سازوکارهای دیگر مورد استفاده برای به حداقل رساندن اثرات القاشده توسط شوری روی گیاهان، به‌ویژه در گندم، در مناطقی که بارندگی کمی رخ می‌دهد، شامل حذف نمک‌های اضافی از سطح خاک یا برداشت قسمت‌های هوایی حاوی نمک‌های انباشته شده و استفاده از روش‌هایی بهبود احیای خاک شور است (باسیلیو و همکاران، ۲۰۰۴).

۵-۱- کاربردهای بیوتکنولوژی برای اصلاح تنش شوری در گندم

پیشرفت در بیوتکنولوژی کشاورزی برای غلبه بر مشکلات متعدد مربوط به گیاهان از جمله شوری مورد استفاده قرار می‌گیرد. به حداقل رساندن هزینه تولید از طریق حذف نهاده‌هایی مانند نیاز به آفت‌کش‌ها و مواد غذایی در اقلیم‌های مختلف از اهداف اصلی بیوتکنولوژی کشاورزی هستند. هدف اصلی، افزایش کیفیت گیاه از طریق تولید نژادهایی است که با حداقل نهاده عملکرد بهتری دارند، همچنین بتوانند تناوب گیاهی مناسبی برای حفظ منابع طبیعی داشته باشند و نیز محصولات غذایی بیش‌تری را که برای ذخیره طولانی مدت یا انتقال مناسب هستند و برای مصرف کننده هزینه‌های خرید پایینی دارند را تولید کنند.

پس از سال‌ها مطالعات فشرده، امروزه بیوتکنولوژی کشاورزی تولید تجاری گیاهان تراریخته را ممکن ساخته است. در سال ۱۹۹۰، تخمین زده شد که ۴۰ میلیون هکتار

1. Halotolerant

از اراضی برای رشد ۲۰ گونه مهم از جمله ذرت، کلزا، سویا و پنبه مورد استفاده قرار گرفته است (ISAAA، ۱۹۹۹). اما به دلیل انتقاد و مخالفت گسترده در آغاز قرن بیست و یکم، کشت و تجاری سازی گندم تراریخته مورد پذیرش واقع نشد. با این وجود، در سال ۲۰۰۹ NAWG (انجمن ملی تولیدکنندگان گندم^۱) نشان داد که ۷۶ درصد از تولیدکنندگان از کشت گندم تراریخته برای مقاصد تجاری در مقیاس بزرگ حمایت می کنند.

در طی دهه های گذشته روش های متنوعی برای افزایش مقاومت به شوری در محصولات گیاهی استفاده شده است (مونز و همکاران، ۲۰۰۶). هیبریدهای جدید متحمل به شوری در توتون (هو و همکاران، ۲۰۱۲)، برنج و گندم در مناطق وسیع پاکستان، هند و فیلیپین استفاده شدند (بنیت و خوش، ۲۰۰۳). غربال قابل توجهی (افزایش تا حدود ۵۰۰۰) از توده های گندم معمولی در استرالیا و ۴۰۰ کیسه مخلوط گندم ایرانی در کالیفرنیا برای تحمل شوری، لاین هایی را شناسایی نمود که بذوری در شرایط غلظت زیاد نمک (نصف آب دریا) تولید کردند. تاکنون هیچ رقم جدیدی از این لاین های متحمل ایجاد نشده است (مونز و همکاران، ۲۰۰۶).

برای غلبه بر مشکلات ناشی از تنش شوری می توان دو نوع روش متفاوت را به کار گرفت. خاک تحت تأثیر شوری قابل مدیریت است و می توان آن را از طریق تغییر یا تبدیل زیر کشت برد. از سوی دیگر روش های بیوتکنولوژیکی جدید به منظور بهره برداری از ژرم پلاسما برای ایجاد ارقام متحمل به شوری استفاده شده اند (فرشادفر و همکاران، ۲۰۰۸).

در میان ژرم پلاسماهای مرسوم، یک رقم/ نژاد هندی به نام خارچیا ۲۶۵ از نظر تنش شوری مورد آزمایش قرار گرفت و مشخص شد که تا سطح خاصی از نمک مقاوم بود (مجیب- کازی و همکاران، ۲۰۰۸) و این امر اصلاح کنندگان را قادر به انتخاب این ارقام برای کشت نمود. مثال ها/ نژادهای متعددی از گندم با پتانسیل تحمل شوری از مناطق مختلف پاکستان، ایران و نپال گزارش شده اند (مارتین و همکاران، ۱۹۹۴). علاوه بر این، چندین رقم دیگر گندم مانند KRL1-4 و

1. National Association of Wheat Growers

2. *Kharchia* 65

19 KRL (هند)، LU26 S و SARC-1 (پاکستان) و 8 Sakha (مصر) نیز به عنوان ارقام متحمل به شوری مورد توجه قرار گرفتند (مونز و همکاران، ۲۰۰۶).

ژن های متعددی کنترل کننده ویژگی های دخیل در تحمل شوری هستند. این ژن ها در تمام طول دوره رشد گیاه به طور متنوع ارتباط دارند و متأثر از متغیرهای اکولوژیکی متعددی هستند (روی و همکاران، ۲۰۱۱). محققان حوزه کشاورزی برای یافتن روش های معتبرتر از نشانگرهای مولکولی یا روش تراریخت استفاده می کنند (ارزانی، ۲۰۰۸).

اغلب ژن هایی که ممکن است به تحمل شوری کمک کنند، حتی در گیاهان مدل مانند Arabidopsis و برنج همچنان به صورت ناشناخته باقی مانده اند. به این ترتیب، تحمل شوری یک ویژگی چندژنی است؛ در نتیجه، انجام تغییر گسترده متمرکز بر جایگزینی یک تک ژن محتمل به نظر نمی رسد (کولمر و همکاران، ۲۰۰۵). شواهد مختلفی در مورد ویژگی های جدید مناسب و امیدوار کننده برای تحمل شوری از طریق روش مرسوم انتخاب در شرایط تنش و یا تمرکز برای بررسی های نقشه یابی QTL امکان پذیر است (هلند، ۲۰۰۷). در حال حاضر، به نظر می رسد نقشه یابی ارتباطی روشی مؤثر برای تشخیص دیگر ژن های مؤثر در ایجاد نظم تغییرات برای تحمل شوری در ارقام، نژادها و خویشاوندان محصولات باشد. پیش از این، اساس مولکولی خصوصیتی که به تحمل شوری کمک می کنند تعیین شده است: انتخاب با کمک نشانگر (مونز و همکاران، ۲۰۱۲). این امر ممکن است به منظور بهره مندی از ویژگی ها و ژن های جدید یا برای ایجاد سازگاری ارثی مورد استفاده قرار گیرد که می تواند محصولات مهندسی ژنتیکی شده با ژن های جدید سطوح بالایی از تحمل شوری را نشان دهند.

روش مناسب برای غربال جمعیت های گسترده نقشه یابی و تهیه اطلاعات دقیق در مورد ویژگی ها به منظور شناسایی خصوصیات و ژن ها برای کمک به تحمل شوری بسیار حیاتی است (رمضانی و همکاران، ۲۰۱۳). این امر درک در مورد نزدیکی / دوری متغیر وراثت پذیر برای صفات تحمل، نحوه وراثت آن ها و دامنه همکاری ژنوتیپ و محیطی را فراهم می سازد.

۱-۵-۱- تعیین فنوتیپ گیاه به منظور نشان دادن فرض وراثت

ویژگی‌های پیچیده مانند تحمل شوری، مهم است که اطلاعات نشانگر ژنوتیپی به اطلاعات مرتبط به تعیین فنوتیپ کمک کند. تعیین دقیق فنوتیپ، پایه‌ای برای شناسایی و ارائه ژن‌های جدید برای تحمل شوری در گیاهان تولید کننده است (مونز و همکاران، ۲۰۰۶). به تازگی، پیشرفت در شناسایی نشانگرهای DNA و پیشرفت‌های توالی‌یابی ژنوم، تعیین ژنوتیپ سریع گیاهان متعدد را به راحتی فراهم نموده است. روش‌های سریع برای بررسی ژنوتیپ‌های زیاد به منظور دستیابی کامل به پیشرفت سریع سیستم‌های بیوتکنولوژیکی و برای تقویت بررسی وراثت‌پذیری ویژگی‌های پیچیده، ضرورت دارد.

انتخاب مرسوم برای انجام کشت و تولید تحت شرایط مزرعه‌ای شور از طریق متغیرهای طبیعی مثلاً غیریکنواختی خاک و شرایط اقلیمی باعث اختلالات مختلفی می‌شود (چن و همکاران، ۲۰۰۵؛ ایسلا و همکاران، ۱۹۹۸؛ مونز و همکاران، ۲۰۰۶). خصوصیات فیزیولوژیکی به تحمل شوری کمک می‌کنند و ژن‌هایی که این ویژگی‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهند می‌توانند به‌طور معقول‌تری تحت شرایط طبیعی تشخیص داده شوند (کوپن و همکاران، ۲۰۰۸). سیستم‌های غربالگری مؤثری که اخیراً برای ارزیابی پاسخ بذور گیاه به شوری استفاده شدند، در محیط هیدروپونیک (چن و همکاران، ۲۰۰۵؛ مونز و جیمز، ۲۰۰۳) یا روی شن و همچنین بر بسترهای بر مبنای خاک (مونز و همکاران، ۲۰۰۲؛ توکلی و همکاران، ۲۰۱۰) مورد بررسی قرار گرفتند. محتوای $\text{Na}^+(\text{Cl})$ اندام هوایی و میزان K^+/Na^+ به عنوان ویژگی‌های قابل اطمینان برای تعیین تحمل شوری در محصولات توصیه می‌شوند (مونز و تستر، ۲۰۰۸؛ مونز و همکاران، ۲۰۰۲؛ تستر و داوونپورت، ۲۰۰۳). تحقیقات وراثت‌پذیری از ویژگی‌هایی استفاده می‌کنند که تحت تأثیر همگنی ذرات، QTL‌های مشخص شده توسط ناقلین Na^+ و K^+ که تحمل شوری در برنج (بونیا و همکاران، ۲۰۰۲؛ رن و همکاران، ۲۰۰۵) و گندم مونز و همکاران، ۲۰۱۲) را تسهیل می‌کنند را تشخیص می‌دهند. (مطالعات

مقایسه‌ای در جو، با وجود اینکه جودوسر متحمل‌ترین گیاه به شوری است، هنوز ژن‌های تحمل شوری را آشکار نکرده‌اند. شابالا و همکاران (۲۰۱۰) و میان و همکاران (۲۰۱۱) نشان دادند که هر دوی جداسازی و مقابله با ذرات در تحمل نمک در دانه‌ها کمک می‌کنند. ممکن است برای فراهم کردن ارزیابی مراحل مختلف تنش شوری در تمام چرخه زندگی جو، سازوکارهای غربالگری دقیق و مناسب بیش‌تری نیاز باشد. همچنین، این فرآیندها باید امکان بررسی سنتز و اثرات مشارکتی بین خصوصیات مختلف و خطر ترکیب با Cl^- چون Cl^- یک "دشمن نادیده گرفته شده" برای تحقیقات تحمل شوری است را فراهم کنند (مونز و تستر، ۲۰۰۸؛ تیکل و تیرمان، ۲۰۱۰).

۲-۵-۱- نقشه‌یابی QTL

نقشه‌یابی QTL یک ابزار کلیدی در مطالعه ساختار ژنتیکی برای مهندسی خصوصیات پیچیده در گیاهان است (کرسی، ۱۹۹۸). بیش‌تر ویژگی‌های مهم زراعی، به‌عنوان مثال عملکرد، کیفیت دانه و تحمل تنش‌های زنده و غیرزنده از نوع صفات کمی هستند (آزادی و همکاران، ۲۰۱۴). تغییرات ژنتیکی بر مناطق ژنومی مختلف با ژن‌های مؤثر بر ویژگی‌ها، میزان تأثیرگذاری و تضاد نسبی، اثرات غالبیت و همپوشانی امکان پذیر است (هولاند، ۲۰۰۷). شناسایی QTL‌های مهم زراعی و ژن‌های مربوطه درک ما از پیچیدگی صفات را به‌طور قابل توجهی گسترش داده است (سالوی و توبروزا، ۲۰۰۵).

پیشرفت در QTL‌های که ویژگی‌های متفاوت را ایجاد می‌کنند، اساساً از طریق انتخاب به کمک نشانگر (کولارد و ماکیل، ۲۰۰۸) و گردآوری چندین آلل مناسب در یک ژنوتیپ به به‌نژادی کمک خواهد کرد (یانگ و همکاران، ۲۰۱۲). نقشه‌یابی با استفاده از جمعیت دو والدی (معمولی) QTL متمرکز بر یک جمعیت در حال تفرق حاصل از دو ژنوتیپ والدی هموزیگوت روش کاربردی برای بررسی ژنتیکی تحمل شوری در برنج (لی و همکاران، ۲۰۰۶)، گندم (گنک و

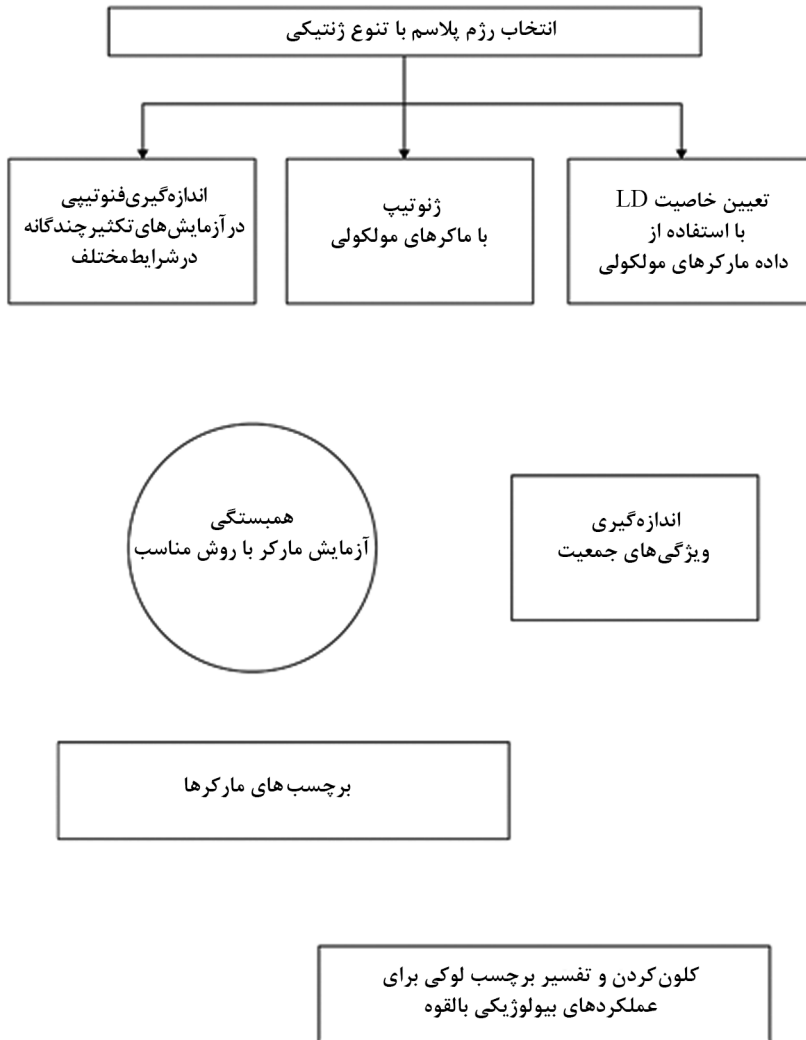
همکاران، ۲۰۱۰) و جو (ژو و همکاران، ۲۰۰۹) است. چندین مکان رمزکننده ناقلین HKT ذرات یافت شدند که همگی مانند جایگاه Kna1 در گندم معمولی (دوبکوسکی و همکاران، ۱۹۹۶) و Nax1 به علاوه Nax2 در گندم دوروم (مونز و همکاران، ۲۰۱۲) تحمل شوری را افزایش دادند. در عین حال، نقشه‌یابی QTL با استفاده از جمعیت‌های دو والدی به علت داشتن محدودیت‌هایی مانند تنوع کم آللی موجود در خزانه ژنی برای هر جایگاه ژنی، عدم خلوص برای برخی از خصوصیات و قدرت تعیین ضعیف دارای محدودیت‌هایی هستند (راک گارسیا، ۲۰۰۳). نقشه‌یابی QTL با استفاده از جمعیت‌های دو والدی مناطق ژنومی خصوصیات مرتبط را با دقت در محدوده طبیعی از ۱۰ تا ۳۰ سانتی‌مورگان (cm) مشخص می‌کند (برناردو، ۲۰۰۸). این چنین مکان‌های کروموزومی می‌توانند تا چند هزار ژن را جای دهند (اینگوارسون و همکاران، ۲۰۱۰)، بنابراین اثبات می‌شود که QTL‌های مؤثر کلون شده توسط بیش از یک ژن تحت تأثیر قرار می‌گیرند (مکای و پاول، ۲۰۰۷). تحقیقات بیش‌تری برای تعیین نیازهای نقشه‌یابی به‌منظور غلبه بر کاربرد تنوع وراثتی برای تحمل شوری ضروری است.

۳-۵-۱- نقشه‌یابی ارتباطی

نقشه‌یابی ارتباطی نوعی نقشه‌یابی عدم تعادل لینکاژی است که بعنوان سیستمی برای نقشه‌یابی QTL‌ها نیز شناخته می‌شود و این روش عدم تعادل پیوستگی را با ارتباط فنوتیپ (صفات قابل درک) به ژنوتیپ‌ها تفسیر می‌کند. به تازگی، نقشه‌یابی ارتباطی به‌عنوان روشی برای تشخیص مکان‌های ژنی درگیر در وراثت‌پذیری صفات پیچیده در ژنتیک مورد حمایت قرار گرفته است. این روش شامل نشانگرهای متمایز مرتبط با فنوتیپ‌های مورد نظر در میان گروهی از افراد غیر خویشاوند است (پریتچارد و همکاران، ۲۰۰۰). نقشه‌یابی ارتباطی به تازگی در ژنتیک گیاهی ارائه شده (کلوت و همکاران، ۲۰۱۲) و نویدی برای استفاده از ظرفیت دقیق نشانگرهای مولکولی جدید و پیشرفت توالی‌یابی نشان داده است (ژو و همکاران، ۲۰۰۸). نقشه‌یابی ارتباطی بستگی به ویژگی‌های محلی مربوط به عدم تعادل لینکاژی

در تجمع ژرمپلاسماهای طبیعی دارد (مکای و پاول، ۲۰۰۷). این امر استفاده پویا از تمام حوادث نوترکیبی که در طول تاریخ تکاملی طولانی یک گونه گیاهی به وقوع پیوسته است را فراهم می‌سازد و موانع پیوستگی ضعیف همانند آنچه در مطالعات نقشه‌یابی QTL با استفاده از جمعیت‌های دو والدی یافت می‌شود را ممکن می‌سازد (نوردبورگ و تاوار، ۲۰۰۲). علاوه بر این، نقشه‌یابی ارتباطی با تمام انواع آلل‌های واقعی QTL‌ها که صفت مورد مطالعه را تحت تأثیر قرار می‌دهند در ارتباط است و زمانی که با یک جمعیت نقشه‌یابی مناسب انجام شود به مقدار چشمگیری نتایج مطالعه را تحت تأثیر قرار می‌دهد (شکل ۱-۲).

در نقشه‌یابی ارتباطی، عدم تعادل پیوستگی (LD) عامل مهمی است. LD جزئی برای ارتباط غیر تصادفی بین آلل‌های مکان‌های چندشکل متمایز است. تخریب LD در میان نشانگرهای مجاور، ضخامت نشانگر و طرح آزمایشی مورد نیاز برای اجرای نقشه‌یابی ارتباطی را به‌طور مؤثری تعیین می‌کند. پیوستگی، انتخاب، تغییر شکل و طبقه‌بندی، همگی بر سطح LD اثر گذارند. علاوه بر این، LD به چارچوب ارتباط بستگی دارد و از این‌رو در میان جمعیت‌ها از گونه‌ای به گونه‌ای دیگر متفاوت است (روستوکس و همکاران، ۲۰۰۶).



شکل ۱-۲- نمایش شماتیک نقشه‌یابی ارتباطی.

یک گروه نقشه‌یابی ارتباطی به علت وابستگی‌های خویشاوندی قادر است تا به طور مستقیم تاریخ تکاملی را به نمایش بگذارد و ممکن است انواع مشخصی از ساختار را نشان دهد (پریتچارد و همکاران، ۲۰۰۰). این مساله ممکن است وابستگی‌های کیفی نشانگر تقلبی را نشان دهد (ژائو و همکاران، ۲۰۰۷). به این ترتیب، این روش برای داشتن پیش‌نیازها و روش‌های آماری مناسب به‌منظور

کشف چنین پیچیدگی‌هایی ضروری است (پاترسون و همکاران، ۲۰۰۶). این روش مشخص‌ترین شیوه جمع‌آوری اجزای وابسته به قطعه نقشه‌یابی است و داده‌ها را در مدل‌های قابل اندازه‌گیری تلفیق می‌کند که در این مدل‌ها نشانگرها درون زیر مجموعه‌های آشنا کشف شده‌اند (بالدینگ و همکاران، ۲۰۰۶).

از سایر روش‌های مهم برای کنترل ساختار جمعیت می‌توان به استفاده از مدل‌های ترکیبی برای اثبات تضاد در روابط ژنتیکی بین نمایندگان قطعه (ماتریس خویشاوندی) اشاره کرد (مالوستی و همکاران، ۲۰۰۷). در ارزیابی ساختار جمعیت روش محاسباتی مهم است. پترسون و همکاران (۲۰۰۶) با استفاده از تجزیه و تحلیل مولفه‌های اصلی^۱ (PCA) برای بررسی پیوستگی‌های نامرتبط، روشی را ارائه دادند که این روش سریع و ساده بوده و به خوبی با مجموعه‌های اطلاعاتی بزرگ کار می‌کند.

۴-۵-۱- روش پروتئومیکس

پروتئومیکس پیشرفته‌ترین روش برای طبقه‌بندی پروتئین‌های متنوع است که در ساختارهای منحصر به فرد و یا تغییر شکل یافته گنجانده شده‌اند (مالکی و همکاران، ۲۰۱۴). ژن‌های خاص یا خانواده‌های ژنی ممکن است چندین نوع پروتئین را برای کنترل ویژگی‌های خاص تنظیم کنند. پیشرفت در پروتئومیکس برای طبقه‌بندی اطلاعات روی بخش‌هایی که ویژگی‌های ذاتی پیچیده را مدیریت می‌کنند استفاده شده است (کاپریوتی و همکاران، ۲۰۱۴). پنگ و همکاران (۲۰۰۹) تشخیص دادند که از ژل الکتروفورز دو بعدی و طیف‌سنجی جرمی^۲ می‌توان برای تهیه پروفیل پروتئین ارقام گندم شانرونک^۳ و جینان^۴ استفاده کرد. نتیجه‌گیری نشان داد که به ترتیب ۶ و ۳۴ پروتئین در برگ‌ها (مالکی و همکاران، ۲۰۱۴) و ریشه‌ها به شکل متفاوتی حفظ شدند.

می‌توان چندین پروتئین انحصاری محافظت شده را به وسیله ظرفیت‌های آن‌ها در

1. Principal component analysis

2. Mass spectroscopy

3. Shanrong 3

4. Jinan 177

مطالعه متابولومیک یا سایر شاخص‌ها برای ارتباط تلاقی متقابل در سیستم‌های تحمل شوری در گیاهان تفسیر کرد. این موضوع در مورد گیاهچه‌های گندم نیز زمان تیمار با اسید سالیسیلیک (۵/۰ میلی‌مولار) و کلرید سدیم NaCl (۲۵۰ میلی‌مولار) به مدت ۳ روز مورد استفاده قرار گرفت. در تجزیه و تحلیل هر دوی اسید سالیسیلیک و شوری، ۳۹ پروتئین توسط الکتروفورز دو بعدی نشان داده شدند و MALDITOF/TOF-MS برای کنترل ۳۸ پروتئین استفاده شد (کانگ و همکاران، ۲۰۱۲). این تحقیق پیشنهاد کرد که پروتئین‌های مرتبط در سلول‌های گوناگون نیز همزمان با روش‌های متابولیکی مانند متابولیسم، حفاظت تنش، انتقال پیام و فتوسنتز مورد بررسی قرار گیرند.

۵-۱-۵- تحمل شوری- ژن‌های مرتبط

افزایش تحمل شوری توسط ژن‌های کنترل می‌شود که می‌توان آن‌ها را به شرح زیر در سه دسته تقسیم‌بندی کرد:

جدول ۱-۱- ژن‌های تحمل شوری در گندم

ردیف	طبقه ژن	ژن‌ها	منابع
۱	ژن‌های کد کننده کانال‌های K^+	AKT1، AKT2، KATI (کدکننده کانال‌های درونی تک منفذی نوع (Shaker)، SKOR (کانال خارجی نوع (Shaker)، KCOI (کانال دو منفذی نوع KCO)، آن‌تی پورترهای یون پتاسیم مانند CPA، KEA (آن‌تی پورتر KVIf)، انتقال دهنده یون پتاسیم مانند HKTI و KUPI-A، HAKI-IO	مسر و همکاران، ۲۰۰۲
۲	آن‌تی پورترهای Na^+	SOS I و NHXI-5 و پمپ‌های پروتئینی مانند AVPI و AIIA2 کد کننده $H^+-ATPase$ و $H^+-PPase$ ، ژن‌های برای خروج یون سدیم، Nax 1 و Nax 2	مسر و همکاران، ۲۰۰۲؛ مونس و جیمس، ۲۰۰۳
۳	ژن خانواده HKT	HKT7(HKT1;4)، HKT8 (HKT1;5)، TmHKT7 (TmHKT1;4-A2)، TmHKT8(TmHKT1;5-A) منشأ گرفته از T. monococcum	هانگ و همکاران، ۲۰۰۶؛ بیرت و همکاران، ۲۰۰۷
۴	ژن خانواده HKT	AtHKT1;1، TaHKT8(TaHKT1;5-D) (منشأ گرفته از T. aestivum)	بیرت و همکاران، ۲۰۰۷

۱-۵-۵-۱- ژن‌ها برای جذب و انتقال نمک

مطالعات زیادی در سطح جهانی برای بررسی فرآیندها و درک کنش متقابل بین ژنوم و پروتئوم در سلول گیاهی که در طی تنش شوری رخ می‌دهد، انجام شده‌است (هیرایاما و شینوزاکی، ۲۰۱۰). یکی از این فرآیندها، فاز اولیه بیان ژن یعنی رونویسی است که یک پروسه مهمی باشد، زیرا تولید یک پروتئین قوی، یک ویژگی امیدبخش برای تولید پروتئین بهتر است و فعالیت‌های سلولی را تثبیت می‌کند (چو و هالیدی، ۲۰۱۱). تنش شوری الگوهای بیان ژن و ژنوم را تحت تأثیر قرار می‌دهد، در نتیجه منجر به یک پروتئوم متفاوت می‌شود (ناکاشیما و همکاران، ۲۰۰۹).

محققان سازمان تحقیقات علمی و صنعتی مشترک المنافع (CSIRO) دو ژن گندم متحمل به شوری Nax1 و Nax2 را از یک خویشاوند قدیمی گندم *Triticum monococcum* جدا کرده‌اند. هر دو ژن مسئول محدود کردن عبور سدیم سمی از ریشه به اندام هوایی بودند، بنابراین باعث مهار سدیم سمی تجمع یافته می‌شوند. در یک مطالعه که ژن Nax2 را در آزمایشات میدانی ارزیابی کردند، واریته با ژن Nax2 ۲۵ درصد عملکرد بیش‌تر از واریته بدون Nax2 تحت شرایط محیط شور نشان داد (جیمز و همکاران، ۲۰۰۶). پروتئین‌هایی که در داخل دو لایه لیپید غشا سلول ریشه قرار می‌گیرند، در کنترل جذب یون‌های Na^+ از خاک و در انتقال آن‌ها در کل اندام گیاه دخالت دارند. یون Na^+ ممکن است توسط یون ناقل K^+ و کانال مستقیماً تنظیم شوند، زیرا آن‌ها کاملاً برای یون‌های پتاسیم انتخابی نیستند چراکه سلول را برای یون‌های سدیم با هموستازی شدید یون پتاسیم بافر می‌کند (مونس، ۲۰۰۵). کانال‌های انتخابی یون در انتقال یون‌ها به صورت غیر فعال و براساس شیب الکتروشیمیایی قرار دارند. کانال‌های غیر انتخابی اجازه انتقال Na^+/K^+ را می‌دهند (دمنیدچیک و همکاران، ۲۰۰۲). انتقال فعال ذرات از طریق سیمپورترها^۱ و آنتی‌پورترها^۲ رخ می‌دهد. انتقال یک محلول ترکیبی^۳ (عموماً H^+) در شرایط اختلاف پتانسیل الکتروشیمیایی اتفاق می‌افتد.

1. Symporters

2. Antiporters

3. Conjugated

ژن‌های متعددی به طور قابل ملاحظه‌ای هموستازی Na^+ یا K^+ در گیاهان عالی را حفظ می‌کنند در حالی که احتمالاً برای کنترل ژنتیکی امیدوار کننده باشند (مونس، ۲۰۰۵). ژن‌های مختلفی مانند AKTI، AKT2 و KATI برای کانال‌های یون K^+ مانند KEA، SKOR (کانال بیرونی KATI، AKT2 (که برای کانال داخلی نوع shaker با یک منفذ منفرد)، KCOI (کانال دو منفذ خانواده KCO): آنتی پورتر K^+ مانند CPA، (آنتی پورتر KVif)، انتقال دهنده K^+ مانند HAKI IO، KUPI4 و SOS I، HKTI؛ آنتی پورتر Na^+ مانند NHXI-5 و پروتون پمپ‌های مانند AVPI برای H^+ -ATPase کدگذاری می‌کنند. AIIA2 به علاوه H^+ -PPase (مسر و همکاران، ۲۰۰۲) می‌توانند برای افزایش تحمل شوری استفاده شوند.

۲-۵-۱- ژن‌ها برای عملکرد اسمزی

ترکیباتی که اثرات حفاظتی اسمزی را تعیین می‌کنند به چهار دسته تقسیم می‌شوند: ۱- ترکیبات شامل نیتروژن مانند گلیسین بتائین و پرولین؛ ۲- قندها از جمله سوکروز و رافینوز؛ ۳- الکل‌های راست زنجیری پلی هیدریک مانند مانیتول و سوربیتول و ۴- الکل‌های حلقه‌ای پلی هیدریک مانند، میواینوزیتول^۱، پینیتول^۲ و اونونیتول^۳. ژن‌های متعددی شناسایی شده‌اند که ترکیبات اسمزی مهم را کد می‌کنند مانند ژن P5CS پرولین (هونگ و همکاران، ۲۰۰۰)، mtID مانیتول، otsA و S6PDH سوربیتول (گاو و همکاران، ۲۰۰۱)، codA گلیسین بتائین، ots8 تتراهالوز (گونگ و همکاران، ۲۰۰۲) و imtl میواینوزیتول را کد می‌کنند. این ژن‌ها به طور عمده در تولید گیاهان زراعی مدل با ارزش^۴ اقتصادی زیاد و همچنین سایر گیاهان نیازمند به دستکاری به دنبال آزمایشات مزرعه برای تولید ارقام با تجاری سازی آسان، مقرون به صرفه و عملکرد بالا هستند (یاماگوچی و بلوموالد، ۲۰۰۵).

1. Myoinositol

2. Pinitol

3. Ononitol

4. Cash Crop

۳-۵-۱- ژن‌ها برای رشد سلول

برخی از ژن‌ها شناسایی شده‌اند که نقش مهمی در رشد گیاه مانند رشد ریشه‌های جدید و یا برگ‌ها ایفا می‌کنند و یا ممکن است در مسیرهای بیوشیمیایی متابولیسم مانند فتوسنتز باشند. هنگامی که چنین ژن‌هایی به خوبی شناسایی شوند، می‌تواند منجر به بهبود تقسیم سلولی، سرعت رشد و سایر صفات در شرایط محیطی متنوع شود. به طور مشابه میزان فتوسنتز، بسته شدن روزنه‌ها و یا اندازه سلول‌های مزوفیل، مسیرهای پیامرسانی (چوی و همکاران، ۲۰۱۴؛ اسچمیدت و همکاران، ۲۰۱۴) هرومون‌ها، پروتئین‌ها و آنزیم‌های مختلف (کهریزی و همکاران، ۲۰۱۲) مانند کیناز و فسفاتاز به راحتی از طریق ارزیابی دقیق از چنین ژن‌های مطالعه و تنظیم می‌شوند (چاوز و همکاران، ۲۰۰۳). پیشنهاد شده است که چنین ژن‌هایی به طور همزمان در تنش کمبود آب نیز آزمایش شوند. برخی دیگر از فاکتورها مانند CBFs (فاکتورهای متصل تکرار C) و ABFs (فاکتورهای اتصال ABRE) در افزایش تحمل برای تنش‌های مختلف محیطی را ثابت کرده است (اوزتور و همکاران، ۲۰۰۲).

۴-۵-۱- ژن‌ها برای کاهش تجمع Na^+

محصولات زراعی غلات مانند گندم دوروم (کوبین و همکاران، ۲۰۱۰؛ مونس و جیمز، ۲۰۰۳)، برنج (هاک و همکاران، ۲۰۱۰)، ارزن مرواریدی (کریشنامورتی و همکاران، ۲۰۰۷)، یونجه، (کاسترولونا و همکاران، ۲۰۱۴) و سایر غلات (شاروکوو و همکاران، ۲۰۱۰) همگی دارای الگوی تحمل شوری با دفع از برگ‌های گیاه هستند. از سوی دیگر، اجداد گندم وحشی مانند *Triticum tauschii* (اسکچتمن و همکاران، ۱۹۹۱)، گندم دوروم (پاستا) (*Triticum turgidum*) گندم علفی بلند^۱ (کولمر و همکاران، ۲۰۰۶) و گونه‌های جو به دلیل کم بودن پتانسیل دفع Na^+ بیش‌تر به تنش شوری نسبت به *Triticum aestivum* (گندم نان) حساس هستند (مونس و جیمز، ۲۰۰۳).

به‌منظور دستیابی به گندم دوروم متحمل به شوری، ژنوتیپ‌های دوروم یا گندم مرتبط با دوروم از سراسر جهان جمع‌آوری شد. مطالعات اولیه نشان داد که ژنوتیپ ۱۴۹ در میان ژنوتیپ‌های جمع‌آوری شده به‌طور خاصی دارای ویژگی‌های برای اجتناب

از Na^+ است. پس از بررسی‌های دقیق مشخص شد که دو ژن Nax1 و Nax2 از لاین ۱۴۹ هر دو مسئول خروج Na^+ هستند (جیمز و همکاران، ۲۰۱۱). تجزیه و تحلیل QTL نشان داد که Nax1 روی کروموزوم 2A واقع شده‌است که با نقشه یا بدون نقشه‌برداری به‌عنوان یون Na^+ ناقل HKT7 (HKT1:4) ژن خانواده HKT از بقیه تمیز داده شد (هانگ و همکاران، ۲۰۰۶). Nax2 بر کروموزوم 5A با HKT8 (HKT1:5) واقع است (بیرت و همکاران، ۲۰۰۷). در حال حاضر گندم ژن‌های Nax را بروز نمی‌دهد اما هر دو ژن Nax1 و Nax2 همراه با هم به لاین ۱۴۹ بعد از تلاقی *Triticum monococcum* (C68 101) با گندم دوروم با قصد تبادل ژن‌های مقاومت به زنگ منتقل شد (جیمز و همکاران، ۲۰۰۶). بعد از آن، این ژن‌ها به‌ترتیب به‌عنوان *Triticum monococcum* در TmHKT7 (TmHKT; 4-A2) و TnHKT8 (TmHKT; 5-A) نامگذاری شدند.

این ژن‌ها در گندم دروم در جداسازی یون سدیم از آوند چوبی نقش ایفا می‌کنند، لذا برگ‌ها ممکن است مقدار کم‌تری یون‌های سدیم دریافت کنند (جیمز و همکاران، ۲۰۰۶). به‌طور خاصی، Nax1 یون‌های سدیم را از ریشه‌ها و قسمت‌های تحتانی برگ‌ها و آوند چوبی خارج می‌کند، در حالی که Nax2 همان نقش در آوند چوبی ریشه ایفا می‌کند. Nax2 فنوتیپی برای خروج یون سدیم دارد و انتخاب K^+/Na^+ را در *Triticum aestivum* (گندم نان) افزایش می‌دهد، در حالی که Nax1 با غلظت یون سدیم در غلاف آوندی در ارتباط است (دوارک و همکاران، ۲۰۰۴). نشان داده شده‌است که در *Triticum aestivum*، Nax2 همولوگ Kna1 به‌خصوص Tahkt8 (Tahkt1:5-D) است (بیرت و همکاران، ۲۰۰۷). ژن خانواده HKT نیز در جذب و انتقال یون سدیم و پتاسیم از اپوپلاست غشای پلاسمایی کدگذاری می‌کند (هاوسر و هوری، ۲۰۱۰). این امر برای هموستازی سلول در ارتباط با یون سدیم و یون پتاسیم بسیار مهم است و اگر به بافت آوندی، به‌ویژه خط پارانشیم درون آوند چوبی منتقل شود، آن‌ها یون‌های سدیم را از مسیر تعرق بازیابی می‌کنند، بنابراین برگ‌ها را از یون‌های سدیم محافظت می‌کنند (هاوسر و هوری، ۲۰۱۰؛ مونس و تستر، ۲۰۰۸). مشخص شده‌است اگر ژن‌های دخیل بیش‌تر بیان شوند انتقال یون سدیم به برگ‌ها کاهش می‌یابد و لذا تحمل نمک در *Arabidopsis* افزایش می‌یابد (مولر و همکاران، ۲۰۰۹).

این ژن های Nax با *Triticum monococcum*، جد گندم دیپلوئید همراه هستند، در حالی که آن ها از ارقام گندم امروز حذف شده اند (هانگ و همکاران، ۲۰۰۸). این ژن ها با تلاقی معمول گندم تتراپلوئید به گندم نان آورده شدند به عنوان مثال، گندم هگزاپلوئید و نسل F1 حاصل از آن، به عنوان مثال پنتاپلوئید دوباره به گندم نان بک کراس شد. نتاج گندم هگزاپلوئید حاوی یک یا هر دو ژن Nax به عنوان چهار رقم استرالیایی گندم انتخاب شدند. ژن های نزدیک ژن Nax برای افزایش دفع یون سدیم ارزیابی و هم چنین توان فتوسنتزی در ۱۵۰ میلی مولار NaCl مورد بررسی قرار گرفتند (کولمار و همکاران، ۲۰۰۵).

۶-۵-۱- نشانگرهای مولکولی

نشانگرهای مولکولی عمدتاً به ارزیابی چندشکلی در آرایش DNA (یعنی لغو، جایگزینی، تقویت یا الگوهای پایه) مرتبط هستند. نشان گرهای مولکولی یکی از مؤثرترین ابزارها برای ارزیابی ژنوم ها است و اجازه تعیین رابطه ویژگی های قابل توارث با تنوع ژنومی مرتبط با آن را می دهد (جدول ۱-۲) سیستم نشانگرهای که به طور گسترده ای برای ارزیابی تنوع ژنتیکی در گندم استفاده شده اند عبارتند از: SNP ها (چندشکلی های تک نوکلئوتید^۱)، SSR ها (تکرار توالی ساده^۲)، ISSR ها (نواحی بین تکرار توالی ساده^۳)، AFLP (چندشکلی طولی قطعه تکثیر شده^۴)، RFLP (چندشکلی طولی قطعه برش یافته شده^۵)، RAPD (چندشکلی DNA تصادفی^۶ تکثیر یافته)، EST ها (توالی نشانمند بیان شده^۷)، و تکنولوژی ریزآرایه^۸. همه روش های

-
1. Single nucleotide polymorphism
 2. simple sequence repeat
 3. Inter-simple sequence repeat
 4. amplified fragment length polymorphism
 5. Restriction fragment length polymorphism
 6. Random amplified polymorphism DNA
 7. Expressed sequence tags
 8. Microarray

نشانگرهای مولکولی می‌توانند برای کاربرد متنوع از جمله بررسی ویژگی‌های ژرم‌پلاست، تشخیص توارث^۱، شناسایی کردن ترانسفورم‌ها^۲، بررسی ارتباط ژنوم، انتخاب به کمک مارکر (MAS) و جداسازی فیلوژنی مورد استفاده قرار گیرند (میشرا و همکاران، ۲۰۱۴).

جدول ۱-۲- مزایا و معایب برخی از نشانگرهای DNA که به‌طور معمول استفاده می‌شوند

ردیف	مارکر مولکولی	مزایا	معایب	منابع
۱	RFLP	قدرتمند، قابل اعتماد، قابل انتقال در بین جمعیت‌ها	زمان بر، پر زحمت، گران، مقدار زیادی DNA نیاز دارد، چندشکلی محدود	بکمن و سولر، ۱۹۸۶؛ کوچکرن، ۱۹۹۱
۲	RAPD	سریع و ساده، ارزان، تکثیر چند لوکس با یک آغازگر امکان پذیر است	تکرارپذیری کم، عموماً غیرقابل انتقال	پنر، ۱۹۹۶؛ ویلیامس و همکاران، ۱۹۹۰
۳	SSR	مقدار کمی DNA نیاز دارد، از لحاظ فنی ساده است، قدرتمند و قابل اعتماد است، قابل انتقال بین جمعیت‌ها	زمان و کار زیاد برای تولید آغازگرها نیاز دارد، معمولاً نیاز به PAGE دارد	مک کوچ و همکاران، ۱۹۹۷؛ رودکر و همکاران، ۱۹۹۵
۴	AFLP	چند لوکسی، تولید مقدار زیاد چندشکلی	مقدار زیادی DNA نیاز دارد، متدلوژی پیچیده	ووس و همکاران، ۱۹۹۵
۵	SNP	تعداد فراوان، مقایسه‌های مقدماتی آسان، نرخ جهش کم، آسان برای تایپ	برای جداسازی گران است، محتوای کم اطلاعات یک SNP، میزان قابل توجهی ناهمگنی در میان جایگاه‌ها	

۱-۵-۶-۱- چندشکلی‌های تک نوکلئوتیدی

چندشکلی تک نوکلئوتیدی (SNPها) تغییر یک باز یا اضافه‌شدگی کوچک یا پایان‌دهی‌ها در بخش‌های همولوگ‌های DNA است. در توالی‌یابی ژنوم انسان، ۳۰-۱۰ میلیون SNP شناسایی شده‌است و منبع عظیمی از چندشکلی (کولیس و همکاران، ۱۹۹۸) در محل‌های^۱ کدکننده و غیرکدکننده بود (ارتس و همکاران، ۲۰۰۲). در میان مارکرها، SNPها نسبت به دیگر نشانگرهای دارای چهارچوب، به دلیل ماهیت متوالی و پیوسته آن‌ها، ماهیت همبازی و اتصالات موقعیتی با پیشرفت‌های مورفولوژیکی بیش‌تر مورد توجه هستند (لیندبلد-توه و همکاران، ۲۰۰۰). ژنوم‌های گیاهان عالی هم‌چون جو (کانازین و همکاران، ۲۰۰۲)، سویا (چوی و همکاران، ۲۰۰۷)، ذرت (تنالیون و همکاران، ۲۰۰۱)، آفتاب‌گردان (لی و همکاران، ۲۰۰۵)، چغندرقد (اسچنیدر و همکاران، ۲۰۰۲)، چاودار (وارشنی و همکاران، ۲۰۰۷) و پنبه (احمد و همکاران، ۲۰۰۷؛ لو و همکاران، ۲۰۰۵؛ شاهین و همکاران، ۲۰۰۶) برای شناسایی و مشخص کردن SNP مورد مطالعه قرار گرفتند. از آن‌جا که SNPها ندرتاً چندشکل هستند، هر ژن باید حاوی SNPهای کمی حتی در میان سویه‌ها باشد (چو و همکاران، ۱۹۹۹). ژن MT-shsp یک ژن حیاتی است که برای محافظت در برابر شوک دمای بالا به کار می‌رود. NADH، MT-shsp را برای یوبی‌کینون اوکسیدوردوکتاز زنجیره انتقال الکترون در تنش دما در گیاهان تضمین می‌کند (هرمن و همکاران، ۱۹۹۴). نشانگرهای SNP، که با اطلاعات QTL برای ویژگی فنوتیپی همراه می‌شوند، می‌توانند آرایش اصلاحی دیگری هم‌چون پس زمینه ژن واسطه‌ای را به‌جای تعیین نشانگر کمکی فراهم کنند (لونگ و وایتاگر، ۲۰۰۱). پیشرفت‌های ژنتیکی در گیاهان زراعی با دسترسی به ابزارها و اطلاعات با ارزش ژنتیکی که به سرعت در حال توسعه هستند از جمله نقشه‌های ژنتیکی با تراکم بالا بهبود خواهند یافت (لاکاپ و همکاران، ۲۰۰۵). ژنوم‌های پلی‌پلوئید بسیار مفیدتر از دیپلوئید برای انجام تحقیقات خواهد بود. قسمتی از آلل‌های SNP در ژنوم‌های پلی‌پلوئیدی جابجا می‌شوند (آدمس و همکاران، ۲۰۰۳).

۲-۶-۵-۱- توالی‌های ساده تکراری (ریزماهورها)

توالی‌های ساده تکراری (SSRها)، که ریزماهورها نیز نامیده می‌شوند، تکرار نوکلئوتیدهای ۱ تا ۶ تایی DNA هستند که ویژگی محتوای ژنتیکی برای انتخاب به کمک نشانگر برای شناسایی حذف، اضافه کردن، تکرار کردن ژن‌ها و تغییرات ژن‌ها را فراهم می‌کنند (سپگال و همکاران، ۲۰۱۲). SSRها در مقایسه با دیگر نشانگرهای مولکولی که برای شناسایی میزان چندشکلی استفاده می‌شوند، مهم‌تر هستند، چرا که SSRها مشارکت بیش‌تری در وراثت نشان می‌دهند. شناسایی ساده SSRها یکی دیگر از ویژگی‌های مفید آن‌ها را نشان می‌دهد. در گندم، مطالعات بسیاری با استفاده از SSRها برای بهبود ژرم‌پلاسما گندم (بورنر و همکاران، ۲۰۰۰؛ هوانگ و همکاران، ۲۰۰۲) و ارزیابی تنوع ژنتیکی (هامر و همکاران، ۲۰۰۰) انجام شده‌است. آزمایشی توسط اسلام و بگوم (۲۰۱۲) میزان تنوع ژنتیکی در میان ۱۲ رقم گندم با کمک چهار SSR تعیین شد. آن‌ها ۱۰ آلل را که در هر لوکوس دارای میانگین ۲/۵ یا دامنه ۲ تا ۴ بودند را گزارش کردند. در میان این ارقام گندم گروه‌بندی شده در دسته‌های مختلف، مقدار فاصله ژنتیکی بین Gouran و Akbar و همچنین بین Gourab و BAW-1064، ۰/۴۶۹۶ به دست آمد، در حالی که گروه Balaka و Aghrani و همچنین BAW-1036 و Triticale فاصله ژنتیکی کم‌تری داشتند. تنوع ژنتیکی، تعداد آلل، اندازه و نوع تکرارها همبستگی مثبت داشتند، این امر نشان‌دهنده این است که برای یافتن تنوع ژنتیکی بیش‌تر، می‌توان از حداکثر تعداد SSRها بهره گرفت (اسلام و بگوم، ۲۰۱۲). در مطالعه دیگری نشانگرهای SSR متعددی به کار گرفته شدند و نتایج مشابهی را نشان دادند (سونگ و همکاران، ۲۰۰۵).

تجزیه تحلیل‌های ژنومی با استفاده از SSRها، آینده امیدوارکننده‌ای برای مقابله با مشکلات طبیعی مانند تنش‌های غیرزیستی، به‌ویژه تنش شوری نشان داده است. در شناسایی چندشکلی، تنوع آللی نیز می‌تواند شناسایی شود، به‌طوری‌که در طول تنش شوری می‌تواند ما را به شناسایی اثرات تنش شوری بر محتوای ژنتیکی بر پایه چندشکلی هدایت نماید. تغییرات ژنتیکی ناشی از تنش شوری و شناسایی ژن‌های متحمل به شوری احتمالاً در مهندسی ژنتیکی برای توسعه ارقام متحمل به تنش استفاده شوند.

۳-۶-۵-۱- توالی‌های تکراری ساده درونی

نواحی بین توالی‌های تکراری ساده (ISSRها) تکنیکی است که آغازگرهای SSR / ریزماهوره دوگانه همراه با واکنش زنجیره‌ی پلی‌مراز که نشانگرهای دارای چند مکان ژنی^۱ که حاوی مزایای SSRها و AFLP و همچنین RAPD است، را حاصل می‌کند (ردی و همکاران، ۲۰۰۲). در مقایسه با دیگران، نشانگرهای ISSR بسیار چندشکل هستند و در تجزیه تحلیل فیلوژنیک، تنوع ژنتیکی، نقشه ژنوم، نشاندار کردن ژن و همچنین تکامل بیولوژی استفاده می‌شوند. همانند دیگر نشانگرهای مولکولی، ISSRها در ارزیابی تنوع ژنتیکی و نقشه ژن و هم چنین مطالعات اصلاحی استفاده می‌شوند (گوپتا و وارشنی، ۲۰۰۰؛ استاب و همکاران، ۱۹۹۶).

کاربرد ISSRها محدودیت‌های عمده‌ی موجود در مطالعات اصلاح گیاهان از لحاظ هزینه، قابلیت تکثیر و تخصص مورد نیاز در مقایسه با RAPD و AFLP را به حداقل می‌رساند (گادوین و همکاران، ۱۹۹۷). این اطلاعات در تجزیه و تحلیل فیلوژنیک، نقشه‌ی ژن/ژنوم، نشاندار کردن ژن و مطالعات تکاملی مرتبط به آن‌ها بکار گرفته می‌شوند. در ISSR یا تکرارهای ریزماهوره‌ای، تعداد متغیر تکرارهای متوالی (VNTR^۲ها) یا تکرارهای متوالی کوتاه (StR^۴ها) نهفته است (تاوتر و رنز، ۱۹۸۴). اگرچه گندم دارای ژنوم عظیمی است و معمولاً این ژنوم‌های عظیم در مطالعات مبتنی بر ژنوم مشکل ایجاد می‌کنند، اما این ISSRها می‌تواند راه حل امیدوارکننده‌ای برای مطالعات مقاومت به شوری در گندم باشد. ISSRها کاربردهای همانند SSRها دارند، اما مزایایی آن‌هم چون نشاندار کردن ژن، باعث می‌شود ابزار پیشرفته‌تری برای تجزیه تحلیل‌های بیش‌تر باشند. برای به‌دست آوردن اطلاعات در مورد ژن ویژه تحت تنش شوری، ISSR ابزار خوبی هستند. هنگامی که ژن نقشه‌یابی می‌شود، پس از آن با تکنولوژی نشاندار کردن برای تجزیه و تحلیل ژن طی تنش

1. Multi-Locus

2. Tagging

3. variable number of tandem repeats

4. Short tandem repeats

شوری قرار می‌گیرد، لذا کشف ژن‌های تحمل شوری یا ژن‌های مربوط به آن، مکانیسم‌های سلولی در طول دوره تنش مشخص خواهند کرد.

۴-۶-۵-۱- چندشکلی طولی قطعه تکثیر شده

چندشکلی طولی قطعه تکثیر شده (AFLP) به عنوان ابزار دقیق برای شناسایی و تخمین تنوع ژنتیکی در ژرمپلاسم‌های گیاهی به کار گرفته می‌شود (مارتوس و همکاران، ۲۰۰۵). مطالعات تنوع ژنتیکی گیاهان زراعی همچون گندم نشان داد که با گذشت زمان، شیوه‌های مانند اهلی‌سازی و دیگر تکنیک‌های اصلاحی باعث کاهش در محتوای ژنتیکی ژرم پلاسم می‌شود، بنابراین، بازسازی کامل ژنوم نادیده گرفته می‌شود (دونینی و همکاران، ۲۰۰۰). در مطالعه مارتوس و همکاران (۲۰۰۵)، ارتباط فیلوژنیک در ۲۴ رقم گندم (دوروم) ایتالیا و اسپانیا بررسی شد. از نتایج حاصل از AFLP مشخص شد که ارقام قدیمی اسپانیا شباهت ژنتیکی زیادی با واریته‌های ایتالیایی جمع‌آوری شده داشتند. علاوه بر این، تغییر ژنتیکی نیز از قرن گذشته در میان همه روش‌های اصلاحی استفاده شد. مطالعه مشابه دیگری روی تغییرات فصلی در ارقام گندم زمستانه و بهاره را مورد استفاده قرار گرفت (تیرکا، ۲۰۰۲). این تجزیه تحلیل AFLP با استفاده از آنزیم PstI انجام شده و در ۱۱۱ قطعه خود را نشان داده است. نتایج نشان داد تفاوت‌های بیش‌تر در ارقام گندم بهاره نسبت به ارقام زمستانه وجود دارد. چندشکلی ژنتیکی را می‌توان برای شناسایی و مطالعه فیلوژنی^۱ در توده‌های بومی و سازگار با شرایط محیطی استفاده کرد (بوزینی و همکاران، ۱۹۹۸). هم‌چنین چندشکلی را می‌توان بر اساس ویژگی‌های فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی برآورد کرد. پتانسیل ژنتیکی و تجزیه تحلیل فرسایش ژنتیکی می‌تواند از طریق ویژگی‌های مولکولی حاصل شود که این امر زمینه ژنتیکی در میان ارقام را محدود می‌کند (گوپتا و همکاران، ۱۹۹۹). لذا AFLP تحقیقات ژنتیکی برای گیاهان در شرایط تنش را حمایت می‌کند. واکنش‌های ژنتیکی گیاهان به تنش (مخلوفی و همکاران، ۲۰۱۴)، به‌ویژه گندم در شوری، می‌تواند با مزیت‌هایی همچون نقشه ژن و فعالیت‌های آن از

راه نشانگرهای AFLP با کارایی بالا با استفاده از PCR بهتر قابل فهم گردد (مانیفستو و همکاران، ۲۰۰۱).

۵-۶-۱- چندشکلی طولی قطعه برش یافته

چندشکلی طولی قطعه برش یافته (RFLP) معمولاً در گیاهان و جانوران، ابزار قدرتمندی برای توسعه نقشه ژنتیکی است. نقشه‌های ژنتیکی محصولات زراعی بسیاری از جمله برنج، ذرت، جو، چاودار و گوجه‌فرنگی توسعه یافته‌اند (بونیربله و همکاران، ۱۹۸۸؛ گرائر و همکاران، ۱۹۹۱؛ هلنتجاریس و همکاران، ۱۹۸۶؛ مک کوچ و همکاران، ۱۹۸۸؛ وانگ و همکاران، ۱۹۹۱). تجزیه تحلیل RFLP حاصل از نقشه‌های ژنتیکی براساس فاصله بین دو نشانگر است، اما مشاهده شده‌است که فواصل در نقشه ژنتیکی از نقشه‌های فیزیکی متفاوت است. به همین دلیل ممکن است دو ژن که برای مثال، در نقشه ژنتیکی نزدیک به هم هستند در نقشه فیزیکی دور از هم باشند و یا برعکس آن اتفاق افتد. مشکلات این چنینی در استفاده از تکنیک پیشرفته همچون RFLP و هیبریداسیون رخ می‌دهد (ورنر و همکاران، ۱۹۹۲).

مطالعه‌ای توسط شاه و همکاران (۲۰۰۰) برای بررسی چندشکلی در دو واریته گندم، Cheyenne و Wichita، براساس کروموزوم‌های 3A آن‌ها انجام شد. برای این منظور، نویسندگان 52 RFLP، 40 RAPD، 77 StS و 10 SSR بر کروموزوم‌های گروه ۳ گندم را مورد استفاده قرار دادند. چندشکلی‌های شناسایی شده شامل ۳/۹ درصد StS، ۶۰ درصد SSR و ۲۰ درصد RAPD بودند، در حالی که بیش‌ترین چندشکلی ۷۸/۸ درصد بود که از راه RFLP شناسایی شد. این امر نشان می‌دهد که RFLP ابزار بسیار مناسب در مطالعات چندشکلی است. بنابراین، RFLP نیز می‌تواند یکی از ابزارهای مفید و امیدبخش در ارزیابی‌های تنش باشد.

۵-۶-۱- چندشکلی DNA تکثیر یافته تصادفی

چندشکلی DNA تکثیر یافته تصادفی (RAPD) از آغازگرهای تصادفی برای تعیین تنوع ژنتیکی استفاده می‌کند. تنوع ژنتیکی ارقام گندم به طور گسترده بررسی شده است. بیبی و همکاران (۲۰۰۹) تنوع ژنتیکی ۱۲ هیبرید گندم را با استفاده

از نشانگرهای RAPD مطالعه کردند. در این تحقیق، ۱۴ آغازگر برای تکثیر ۱۰۲ مکان ژنی استفاده شد و ۸۹/۲ درصد (۹۱ مکان ژنی) چندشکلی نشان داده شد، در حالی که ۱۰/۸ درصد (۱۱ مکان ژنی) مونومورفیک باقی ماندند و اندازه قطعات بین 142 bp و 3/5 kb بود.

تفاوت عمده بین RAPD و RFLP استفاده از آغازگرهایی با توالی دل خواه در RAPD است. لذا، هر دوی RAPD و RFLP در مطالعه اثرات شرایط تنش در گیاهان امید بخش هستند. گندم تحت تنش شوری می تواند با استفاده از RFLP و RAPD ارزیابی شود و با استفاده از این تکنیک هائجزیه و تحلیل تنوع ژنتیکی بهتر انجام می شود و بنابراین نتایج آن می تواند در کاهش تنش شوری در گندم بسیار مفید باشد.

۷-۶-۵-۱- توالی نشانمند از ردیف

توالی نشانمند از ردیف (ESTها) قطعات کوچکی از cDNA هستند که برای نشانمند کردن ژن های استفاده می شوند. ممکن است یک EST ناشناخته توالی یابی می شود که منجر به توالی بلند ۷۰۰-۲۰۰ جفت باز می شود و برای جست و جوی برای ژن های مشابه در میان پایگاه داده پروتئومیکس و ژنومیک استفاده می شود (آدمس و همکاران، ۱۹۹۱). ESTها می توانند برای جست و جو برای توالی ژن خاص یا موتیف ها، یا به طور مشابه، توالی های ژن مشابه در آرگانیزم های دیگر به کار گرفته شوند. با این حال، تجزیه تحلیل براساس EST گندم محدود شده است زیرا فقط 9 EST برای گندم در می ۲۰۰۰ در دسترس بود، با این وجود اخیراً به مقدار زیادی افزایش یافته است (لازو و همکاران، ۲۰۰۴).

در آزمایشی که توسط لازو و همکاران (۲۰۰۴) انجام شده است، نقشه با مقیاس بزرگ ژنوم گندم هگزاپلوئید (*Triticum aestivum* L.) براساس روش حذف بین^۱ انجام شد. نقشه کروموزومی بین براساس EST، هفت همولوگ کروموزوم از گندم را نشان داد. در تطابق کلی آن ها، توالی EST، پردازش و نام گذاری و هم چنین مونتاژ، علاوه بر ESTهای مونتاژ نشده برای انتخاب موتیف های متنوع در ژن ها مورد استفاده قرار گرفت.

آن‌ها اطلاعات هیبریداسیون سادر^۱ را به پایگاه داده ژنوم گندم ارسال کردند. یافته‌های مشابه نیز می‌تواند در شناسایی ژن و مشابهت یافته‌ها در میان ارقام گندم هم‌چون ژن‌های تحمل شوری و خیلی از تنش‌های غیرزیستی و هم‌چنین تنش زیستی مورد استفاده قرار گیرد.

۸-۶-۱- تکنولوژی ریز آرایه

توسعه‌های اخیر در علم بیولوژی برای حل کردن مشکلات متنوع بر ابزارها و تکنولوژی‌های پیشرفته‌تر متمرکز شده‌اند یکی از آن‌ها تکنولوژی ریز آرایه است که پویایی بیان ژن را حل می‌کند. با استفاده از این تکنولوژی، ویژگی‌های متنوع یا صفات حیاتی کشاورزی در گیاهان می‌تواند کنترل شود. اگرچه، استفاده قاطع از این تکنولوژی می‌تواند منجر به فهم بهتر ژنوم شود (کورام و همکاران، ۲۰۰۸). در گندم تحت تنش شوری، چنین تکنولوژی‌هایی می‌تواند به‌عنوان الگوی بیان ژن‌ها تحت تنش شوری با جزئیات بسیار زیاد مطالعه شود. الگوهای بیان در طول تنش شوری و هم‌چنین دیگر تنش‌ها می‌تواند به کشف ژن‌هایی کمک کند که در تحمل شوری در گندم نقش دارند. به‌دلیل پتانسیل آن، تکنولوژی ریز آرایه گزینه بسیار ممتاز برای یافتن راه‌حل‌های بیولوژیکی برای تنش زیستی و هم‌چنین غیرزیستی در گیاهان است.

۶-۱- نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

تنش‌های محیطی رشد، توسعه و عملکرد گیاه را تهدید می‌کند و این تهدیدات برای گندم نگرانی مهمی به حساب می‌آید چرا که گندم قسمت اصلی رژیم روزانه انسان در سراسر جهان است. با رشد جمعیت، افزایش تولید گندم برای برآورده کردن نیازهای جهان الزامی است، اما تنش‌های زیستی و غیرزیستی عملکرد این گیاه را محدود می‌کنند. با این حال، در میان تنش‌ها، شوری یکی از عوامل مهمی باشد چرا که در زمین‌های تحت آبیاری و بدون آبیاری گسترده است. شوری بیش از حد اثرات فاجعه بار بر تولید گندم دارد. جوامع علمی جهان در حال بررسی جنبه‌های مختلف

1. southern hybridization

برای تلاش در حل کردن این مسئله هستند. دامنه این فعالیت‌ها از شیوه‌های اصلاحی متداول تا تکنیک‌های بیوتکنولوژی مدرن براساس مطالعات مولکولی را شامل می‌شود. شیوه‌های اصلاحی متداول هم‌چون هیبریداسیون و استفاده از مواد شیمیایی محافظتی تا حدودی مفید هستند، اما به دلیل کمبود دانش کامل در مورد مقدار فرآیندهای مولکولی در سلول‌های که تحت شرایط سخت محیطی رخ می‌دهد، محدود است.

از این رو، برای شناخت مکانیسم‌ها سلولی که در گندم تحت شرایط نمکی رخ می‌دهد، امید در یافتن یک راه حل جامع برای مقابله با چنین مشکلات حیاتی است. بیوتکنولوژی برای هر دو جنبه امیدوار کننده است.

الف- با آخرین ابزارها و تکنیک‌ها، مطالعات دقیق می‌تواند برای درک فرآیندهای درون سلول در شرایط مختلف انجام شود؛ و ب- پتانسیل یکپارچه بیوتکنولوژی می‌تواند برای مقابله با چنین مشکلی با تغییر محتویات ژنتیکی یا الگوهای بیان و یا بهینه سازی مسیرهای بیوشیمیایی و هم‌چنین مسیرهای مولکولی از جهات مختلف مورد استفاده قرار گیرد.

با وجود این مزایا، برخی از محدودیت‌ها در کاربرد بیوتکنولوژی وجود دارد، اگرچه آینده امیدوارکننده است. بیش تر استراتژی‌های بیوتکنولوژی که برای تحمل شوری مورد استفاده قرار می‌گیرند براساس مکانیسم‌های اجتناب هستند، اما، با توجه به اهداف، تلاش‌های آینده در جهت بهینه سازی بالقوه و یا هدایت گیاهان در مسیری خواهد بود که یک گیاه قادر باشد به طور مناسب از نمک‌های موجود برای بازگرداندن خاک سدیمی و شور به خاک طبیعی استفاده کند. بنابراین، برنامه‌های کاربردی بیوتکنولوژی در گندم ممکن است راه حل‌هایی برای اصلاح تحمل تنش شوری باشد.

منابع

- Abogadallah GM (2010) Antioxidative defense under salt stress. *Plant Signal Behav* 5: 369–374.
- Adams KL, Cronn R, Percifield R, Wendel JF (2003) Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organ-specific reciprocal silencing. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 4649–4654.
- Adams MD, Kelley JM, Gocayne JD, et al. (1991) Complementary DNA sequencing: expressed sequence tags and human genome project. *Science* 252: 1651–1656.
- Aerts J, Wetzels Y, Cohen N, Aerssens J (2002) Data mining of public SNP database for the selection of intragenic SNPs. *Hum Mutat* 20: 162–173.
- Ahmad P, Jaleel CA, Salem MA, Nabi G, Sharma S (2010a) Roles of enzymatic and non enzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. *Crit Rev Biotechnol* 30: 161–175.
- Ahmad P, Jaleel CA, Sharma S (2010b) Antioxidative defence system, lipid peroxidation, proline metabolizing enzymes and Biochemical activity in two genotypes of *Morus alba* L. subjected to NaCl stress. *Russ J Plant Physiol* 57: 509–517.
- Ahmad S, Zhang T, Noor ul Islam, Shaheen T, Rahman M (2007) Identifying genetic variation in *Gossypium* based on single nucleotide polymorphism. *Pak J Bot* 39: 1245–1250.
- Akbarimoghaddam H, Galavi HM, Ghanbari A, Panjehkeh N (2011) Salinity effects on seed germination and seedling growth of bread wheat cultivars. *Trakia J Sci* 9: 43–50.
- Allen RD (1995) Dissection of oxidative stress tolerance using transgenic plants. *Plant Physiol* 107: 1049–1054.
- Al Maskri A, Hameed M, Ashraf M, et al. (2014) Structural features of some wheat (*Triticum* spp.) landraces/cultivars under drought and salt stress. *Arid Land Res Manag* 28: 355–370.
- Al Quraan NA, Sartawe FA, Qaryouti MM (2013) Characterization of γ -aminobutyric acid metabolism and oxidative damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings under salt and osmotic stress. *J Plant Physiol* 170: 1003–1009.
- Alscher RG, Erturk N, Heath LS (2002) Role of superoxide dismutases

(SODs) in controlling oxidative stress in plant. *J Exp Bot* 53: 1331–1341.

Arzani A (2008) Improving salinity tolerance in crop plants: a biotechnological view. *In Vitro Cell Dev – Pl* 44: 373–383.

Asgari HR, Cornelis W, Damme PV (2012) Salt stress effect on wheat (*Triticum aestivum* L.) growth and leaf ion concentrations. *Int J Plant Prod* 6: 195–208.

Ashraf M, Foolad MR (2007) Roles of glycinebetaine and proline in improving plant abiotic stress tolerance. *Environ Exp Bot* 59: 206–216.

Ashraf MA, Ashraf M (2012) Salt induced variation in some potential physiochemical attributes of two genetically diverse spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars: photosynthesis and photosystem II efficiency. *Pak J Bot* 44: 53–64.

Ashraf MY, Rafique N, Ashraf M, Azhar N, Marchand M (2013) Effect of supplemental potassium (K⁺) on growth, physiological and biochemical attributes of wheat grown under saline conditions. *J Plant Nutr* 36: 443–458.

Atkinson NJ, Urwin PE (2012) The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *J Exp Bot* 63: 3523–3543.

Awad AS (1984) Farm water quality – 1. Effect of salinity on plants, In: Advisory Bulletin 1, Water Quality Assessment for Irrigation. NSW Agriculture, Orange, NSW.

Awang YB, Atherton JG, Taylor AJ (1993) Salinity effects on strawberry plants grown in rockwool. I: Growth and leaf water relations. *J Hortic Sci* 68: 783–790.

Azadi A, Mardi M, Hervan M, et al. (2014) QTL mapping of yield and yield components under normal and salt stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Mol Biol Rep* 33: 102–120.

Bacilio M, Rodrigueuz H, Moreno M, Harnandez J, Bashan Y (2004) Mitigation of salt stress in wheat seedlings by a gfp tagged *Azospirillum lipoferum*. *Biol Fertil Soils* 40: 188–193.

Balding DJ (2006) A tutorial on statistical methods for population association studies. *Nat Rev Genet* 7: 781–791.

Bauder JW, Brock TA (1992) Crops species, amendment, and water quality effects on selected soil physical properties. *Soil Sci Soc Am J* 56: 1292–1298.

Bauder JW, Brock TA (2001) Irrigation water quality, soil amendment, and crop effects on sodium leaching. *Arid Land Res Manag* 15: 101–113.

Beckmann S, Soller M (1986) Restriction fragment length polymorphisms and genetic improvement of agricultural species. *Euphytica* 35: 111–124.

Bennett J, Khush GS (2003) Enhancing salt tolerance in crops through molecular breeding: a new strategy. *J Crop Prod* 7: 11–65.

Bernardo R (2008) Molecular markers and selection for complex traits in plants: learning from the last 20 years. *Crop Sci* 48: 1649–1664.

Bibi S, Dahot MU, Khan IA, Khatri A, Naqvi MH (2009) Study of genetic diversity in wheat (*Triticum aestivum* L.) using random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Pak J Bot* 41: 1023–1027.

Blumwald E (2000) Sodium transport and salt tolerance in plants. *Curr Opin Cell Biol* 12: 431–434.

Blumwald E, Aharon GS, Apse MP (2000) Sodium transport in plant cells. *Biochem Biophys Acta* 1465: 140–151.

Bonierbale MW, Plaisted RL, Tanksley SD (1988) RFLP maps based on a common set of clones reveal models of chromosomal evolution in potato and tomato. *Genetics* 120: 1095–1103.

Bonilla P, Dvorak J, Mackill D, Deal K, Gregorio G (2002) RLFP and SSLP mapping of salinity tolerance genes in chromosome 1 of rice (*Oryza sativa* L.) using recombinant inbred lines. *Philipp Agric Sci* 85: 68–76.

Borner A, Chebotar S, Korzun V (2000) Molecular characterization of the genetic integrity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm after long term maintenance. *Theor Appl Genet* 100: 494–497.

Bozzini A, Corazza L, D'Egidio MG, et al. (1998) Durum wheat (*Triticum turgidum* spp. durum). In: Mugnozza GTS, Pagnotta MA (eds), *Italian Contribution to Plant Genetics and Breeding*. Viterbo, Italy, pp. 181–194.

Bruinsma J (2003) *World Agriculture: Towards 2015/2030*, An FAO Perspective. Earthscan Publications, London.

Bruinsma J (2009) The resource outlook to 2050: by how much do land, water, and crop yields need to increase by 2050? FAO Expert Meeting on 'How to feed the world in 2050'. 24–26 June, Rome.

Buckler ES, Thornsberry JM, Kresovich S (2001) Molecular diversity, structure and domestication of grasses. *Genet Res* 77: 213–218.

Burger JC, Chapman MA, Burke JM (2008) Molecular insights into the evolution of crop plants. *Am J Bot* 95: 113–122.

Byrt CS, Platten JD, Spielmeier W, et al. (2007) HKT 1;5 like cation

transporters linked to Na⁺ exclusion loci in wheat, Nax2 and KNa1. *Plant Physiol* 143: 1918–1928.

Cantliffe DJ (2003) Seed enhancements. *Acta Hort* 607: 53–62.

Capriotti AL, Borrelli GM, Colapicchioni V, et al. (2014) Proteomic study of a tolerant genotype of durum wheat under salt stress conditions. *Anal Bioanal Chem* 406: 1423–1435.

Carillo P, Parisi D, Woodrow P, et al. (2011) Salt induced accumulation of glycine betaine is inhibited by high light in durum wheat. *Funct Plant Biol* 38: 139–150.

Castroluna A, Ruiz OM, Quiroga AMY, Pedranzani HE (2014) Effects of salinity and drought stress on germination, biomass and growth in three varieties of *Medicago sativa* L. *Avances en Investigación Agropecuaria* 18: 39–50.

Cavanagh CR, Chao S, Wang S, et al. (2013) Genome wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 8057–8062.

Chaudhary B (2013) Plant domestication and resistance to herbivory. *Int J Plant Genomics* doi:10.1155/2013/572784.

Chen L, Ren J, Shi H, et al. (2013) Physiological and molecular responses to salt stress in wild emmer and cultivated wheat. *Plant Mol Biol Rep* doi: 10.1007/s11105 013 0584 1.

Chen Z, Newman I, Zhou M, Mendham N, Zhang G, Shabala S (2005) Screening plants for salt tolerance by measuring K⁺ flux: a case study for barley. *Plant Cell Environ* 28: 1230–1246.

Chen Z, Cuin TA, Zhou M, Twomey A, Naidu BP, Shabala S (2007) Compatible solute accumulation and stress mitigating effects in barley genotypes contrasting in their salt tolerance. *J Exp Bot* 58: 4245–4255.

Chew YH, Halliday KJ (2011) A stress free walk from *Arabidopsis* to crops. *Curr Opin Biotechnol* 22: 281–286.

Cho RJ, Mindrinos M, Richards DR, et al. (1999) Genome wide mapping with biallelic markers in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Genet* 23: 203–207.

Choi I, Hyten DL, Matukumalli LK, et al. (2007) A soybean transcript map: gene distribution, haplotype and single nucleotide polymorphism analysis. *Genetics* 176: 685–696.

Choi W, Toyota M, Kim S, Hilleary R, Gilroy S (2014) Salt stress induced Ca²⁺ waves are associated with rapid, long distance root to shoot signaling in plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 111: 6497–6502.

Christian M, Tullet JM, Parker MG (2004) Characterization of four autonomous repression domains in the corepressor receptor interacting protein 140. *J Biol Chem* 279: 15645–15651.

Christov NK, Christova PK, Kato H, Liu Y, Sasaki K, Imai R (2014) TaSK5, an abiotic stress inducible GSK3/shaggy like kinase from wheat, confers salt and drought tolerance in transgenic Arabidopsis. *Plant Physiol Biochem* 84: 251–260.

Collard BCY, Mackill DJ (2008) Marker assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty first century. *Phil Trans Roy Soc Lond B Biol Sci* 363: 557–572.

Collins NC, Webb CA, Seah S, Ellis JG, Hulbert SH, Pryor A (1998) The isolation and mapping of disease resistance gene analogs in maize. *Mol PlantMicro Interact* 11: 968–978.

Colmer TD, Munns R, Flowers TJ (2005) Improving salt tolerance of wheat and barley: future prospects. *Aust J Exp Agr* 45: 1425–1443.

Colmer TD, Flowers TJ, Munns R (2006) Use of wild relatives to improve salt tolerance in wheat. *J Exp Bot* 57: 1059–1078.

Coram TE, Brown Guedira G, Chen X (2008) Using transcriptomics to understand the wheat genome. *CAB Rev* 3: 083.

Cuddy WS, Summerel BA, Gehringer MM, Neilan BA (2013) Nostoc, Microcoleus and Leptolyngbya inoculums are detrimental to the growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) under salt stress. *Plant Soil* 370: 317–332.

Cuin TA, Betts SA, Chalmandrier R, Shabala S (2008) A root's ability to retain K⁺ correlates with salt tolerance in wheat. *J Exp Bot* 59: 2697–2706.

Cuin TA, Tian Y, Betts SA, Chalmandrier R, Shabala S (2009) Ionic relations and osmotic adjustment in durum and bread wheat under saline conditions. *Funct Plant Biol* 36: 1110–1119.

Cuin TA, Parsons D, Shabala S. (2010) Wheat cultivars can be screened for salinity tolerance by measuring leaf chlorophyll content and shoot sap potassium. *Funct Plant Biol* 37: 255–263.

Dantas BF, de Sá Ribeiro L, Aragao CA (2007) Germination, initial growth and cotyledon protein content of bean cultivars under salinity stress. *Rev Bras Sementes* 29: 106–110.

DeLong JP, Burger O, Hamilton MJ (2010) Current demographics suggest future energy supplies will be inadequate to slow human population growth. *PLoS One* 5: e13206.

Demidchik Y, Davenport RJ, Tester M (2002) Nonselective cation channels in plants. *Annu Rev Plant Biol* 53: 67–107.

Devi SR, Prasad MNV (1998) Copper toxicity in *Ceratophyllum demersum* L. (Coontail), a free floating macrophyte: responses of antioxidant enzymes and antioxidants. *Plant Sci* 138: 157–165.

Dias A, Thomas D (1997) Salinity in the South Creek Catchment. Department of Land and Water Conservation, Sydney.

Donini P, Law JR, Koebner RMD, Reeves JC, Cooke RJ (2000) Temporal trends in the diversity of UK wheats. *Theor Appl Genet* 100: 912–917.

D'Ovidio R, Masci S (2004) The low molecular weight glutenin subunits of wheat gluten. *J Cereal Sci* 39: 321–339.

Dubcovsky J, Maria GS, Epstein E, Luo MC, Dvorak J (1996) Mapping of the K⁺/Na⁺ discrimination locus *Kna1* in wheat. *Theor Appl Genet* 92: 448–454.

Dumsday RG, Oram DA, Lumley SE (1983) Economic aspects of the control of dryland salinity. *Proc Roy Soc Vic* 95: 139–145.

Dvořák J, Noaman MM, Goyal S, Gorham J (1994) Enhancement of the salt tolerance of *Triticum turgidum* L. by the *Kna1* locus transferred from the *Triticum aestivum* L. chromosome 4D by homoeologous recombination. *Theor Appl Genet* 87: 872–877.

Essa RA (2002) Effect of salinity stress on growth and nutrient composition of three soybean (*Glycine max* L. Merrill) cultivars. *J Agron Crop Sci* 188: 86–93.

Ewert F, Rounsevell MDA, Reginster I, Metzger MJ, Leemans R (2005) Future scenarios of European agricultural land use. I. Estimating changes in crop productivity. *Agr Ecosyst Environ* 107: 101–116.

Farshadfar E, Safavi SA, Aghaee Sarbarzeh M (2008) Locating QTLs controlling salt tolerance in barley using wheat barley disomic addition lines. *Asian J Plant Sci* 7: 149–155.

Fercha A, Capriotti AL, Caruso G, et al. (2014) Comparative analysis of metabolic proteome variation in ascorbate primed and unprimed wheat seeds during germination under salt stress. *J Proteomics* 108: 238–247.

Flint Garcia SA, Thuillet A, Yu J, et al. (2005) Maize association population: a high resolution platform for quantitative trait locus dissection. *Plant J* 44: 1054–1064.

Flowers TJ, Flowers SA (2005) Why does salinity pose such a difficult problem for plant breeders? *Agr Water Manage* 78: 15–24.

Flowers TJ, Yeo AR (1995) Breeding for salinity resistance in crop plants –

where next? Aust J Plant Physiol 22: 875–884.

Foyer CH, Lelandais M, Kunert KJ (1994) Photooxidative stress in plants. *Physiol Plant* 92: 696–717.

Fuller DQ (2007) Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the old world. *Ann Bot* 100: 903–924.

Gao M, Tao R, Miura K, Dandekar AM, Sugiura A (2001) Transformation of Japanese persimmon (*Diospyros Kaki* Thunb.) with apple cDNA encoding NADP dependent sorbitol 6 phosphate dehydrogenase. *Plant Sci* 160: 837–845.

Garg N, Manchanda G (2008) Effect of arbuscular mycorrhizal inoculation of salt induced nodule senescence in *Cajanus cajan* (pigeonpea). *J Plant Growth Regul* 27: 115–124.

Geebelen W, Vangronsveld J, Adriano DC, Van Poucke LC, Clijsters H (2002) Effects of Pb EDTA and EDTA on oxidative stress reactions and mineral uptake in *Phaseolus vulgaris*. *Physiol Plant* 115: 377–384.

Genc Y, Oldach K, Gogel B, Wallwork H, McDonald GK, Smith AB (2013) Quantitative trait loci for agronomic and physiological traits for a bread wheat population grown in environments with a range of salinity levels. *Mol Breed New Strat Plant Improv* 32: 39–59.

Genc Y, Oldach K, Verbyla AP, et al. (2010) Sodium exclusion QTL associated with improved seedling growth in bread wheat under salinity stress. *Theor Appl Genet* 121: 877–894.

Glenn EP, Brown JJ, Blumwald E (1999) Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Crit Rev Plant Sci* 18: 227–255.

Godfray HCJ, Beddington JR, Crute IR, et al. (2010) Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science* 327: 812–818.

Godwin ID, Aitken EAB, Smith LW (1997) Application of inter simple sequence repeat (ISSR) markers to plant genetics. *Electrophoresis* 18: 1524–1528.

Gomes Filho E, Lima CRFM, Costa JH, et al. (2008) Cowpea ribonuclease: properties and effect of NaCl salinity on its activation during seed germination and seedling establishment. *Plant Cell Rep* 27: 147–157.

Gong D, Zhang C, Chen X, Gong Z, Zhu JK (2002) Constitutive activation and transgenic evaluation of the function of an Arabidopsis PKS protein kinase. *J Biol Chem* 277: 42088–42096.

Goraham J (1992) Stress tolerance and mechanisms behind tolerance in

barley. In: Munck L. (ed.), Barley Genetics VI, vol. 2. Munksgaard Intern, Copenhagen, pp. 1035–1049.

Graner A, Jahoor A, Schondelmaier J, et al. (1991) Construction of an RFLP map of barley. *Theor Appl Genet* 83: 250–256.

Greenway H, Munns R (1980) Mechanisms of salt tolerance in non halophytes. *Annu Rev Plant Phys* 31: 149–190.

Gregory PJ, Ingram JSI, Andersson R, et al. (2002) Environmental consequences of alternative practices for intensifying crop production. *Agr Ecosyst Environ* 88: 279–290.

Gregory PJ, George TS (2011) Feeding nine billion: the challenge to sustainable crop production. *J Exp Bot*
doi:10.1093/jxb/err232.

Gupta B, Huang B (2014) Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *Int J Genom* doi: 10.1155/2014/701596.

Gupta PK, Varshney RK (2000) The development and use of microsatellite markers for genetic analysis and plant breeding with emphasis on bread wheat. *Euphytica* 113: 163–185.

Gurmani AR, Bano A, Ullah N, Khan H, Jahangir M, Flowers TJ (2013) Exogenous abscisic acid (ABA) and silicon (Si) promote salinity tolerance by reducing sodium (Na⁺) transport and bypass flow in rice (*Oryza sativa indica*). *Aust J Crop Sci* 7: 1219–1226.

Hajiboland R (2012) Effect of micronutrient deficiencies on plants stress responses. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds), *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity And Sustainability*. Springer, New York, pp. 283–329.

Hammer K, Filatenko AA, Korzun V (2000) Microsatellite markers – a new tool for distinguishing diploid wheat species. *Genet Resour Crop Evol* 47: 497–505.

Haq TU, Gorham J, Akhtar J, Akhtar N, Steele KA (2010) Dynamic salt stress QTLs on chromosome 1 of rice. *Funct Plant Biol* 37: 634–645.

Hasanuzzaman M, Hossain MA, da Silva JAT, Fujita M (2012) Plant responses and tolerance to abiotic oxidative stress: antioxidant defenses are key factors. In: Bandi V, Shanker AK, Shanker C, Mandapaka M (eds), *Crop Stress and Its Management: Perspectives and Strategies*. Springer, Berlin, pp. 261–316.

Hasegawa PM, Bressan RA, Zhu JK, Bohnert HJ (2000) Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 51: 463–499.

Hauser F, Horie T (2010) A conserved primary salt tolerance mechanism mediated by HKT transporters: a mechanism for sodium exclusion and maintenance of high K(+)/Na(+) ratio in leaves during salinity stress. *Plant Cell Environ* 33: 552–565.

Hayat S, Khalique G, Wani AS, Alyemeni MN, Ahmad A (2014) Protection of growth in response to 28 homobrassinolide under the stress of cadmium and salinity in wheat. *Int J Biol Macromol* 64: 130–136.

Helentjaris T, Slocum M, Wright S, Schaefer A, Nienhuis T (1986) Construction of genetic linkage maps in maize and tomato using restriction fragment length polymorphisms. *Theor Appl Genet* 72: 257–264.

Herman J, Stuart R, Craig E, Neupert W (1994) Mitochondrial heat shock protein 70, a molecular chaperone for proteins encoded by mitochondrial DNA. *J Cell Biol* 127: 893–902.

Hirayama T, Shinozaki K (2010) Research on plant abiotic stress responses in the post genomic era: past, present and future. *Plant J* 61: 1041–1052.

Holland JB (2007) Genetic architecture of complex traits in plants. *Curr Opin Plant Biol* 10: 156–161.

Hong Z, Lakkineni K, Zhang Z, Verma DPS (2000) Removal of feedback inhibition of Δ^1 -pyrroline-5-carboxylase synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiol* 122: 1129–1136.

Horie T, Hauser F, Schroeder JI (2009) HKT transporter mediated salinity resistance mechanisms in Arabidopsis and monocot crop plants. *Trends Plant Sci* 14: 660–668.

Hou X, Liang Y, He X, Shen Y, Huang Z (2013) A novel ABA responsive TaSRHP gene from wheat contributes to enhanced resistance to salt stress in Arabidopsis thaliana. *Plant Mol Biol Rep* 31: 791–801.

Hu W, Yuan Q, Wang Y et al. (2012) Overexpression of a wheat aquaporin gene, TaAQP8, enhances salt stress tolerance in transgenic tobacco. *Plant Cell Physiol* 53: 2127–2141.

Huang Q, Börner A, Roder S, Ganal W (2002) Assessing genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm using microsatellite markers. *Theor Appl Genet* 105: 699–707.

Huang S, Spielmeier W, Lagudah ES, et al. (2006) A sodium transporter (HKT7) is a candidate for Nax1, a gene for salt tolerance in durum wheat. *Plant Physiol* 142: 1718–1727.

- Huang S, Spielmeier W, Lagudah ES, Munns R (2008) Comparative mapping of HKT genes in wheat, barley and rice, key determinants of Na⁺ transport and salt tolerance. *J Exp Bot* 59: 927–937.
- Ingvarsson PK, Hall D, Tegstrom C (2010) Using association mapping to dissect the genetic basis of complex traits in plants. *Brief Funct Genomic* 9: 157–165.
- Iqbal M, Ashraf M (2010) Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Env Exp Bot* 86: 76–85.
- ISAAA (International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications) (1990) www.isaaa.org
- Isla R, Agravies R, Royo A (1998) Validity of various physiological traits as screening criteria for salt tolerance in barley. *Field Crop Res* 58: 97–107.
- Islam MM, Begum SN (2012) Molecular characterization of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes through SSR markers. *Bangladesh J Agr Res* 37: 389–398.
- Jabeen M, Ibrar M, Azim F, Hussain F, Ilahi I (2003) The effect of sodium chloride salinity on germination and productivity of mung bean (*Vigna radiata* L.). *J Sci Tech Univ Peshawar* 27:1–5.
- Jaggard KW, Qi A, Ober ES (2010) Possible changes to arable crop yields by 2050. *Philos T Roy Soc B* 365: 2835–2851.
- James RA, Davenport RJ, Munns R (2006) Physiological characterization of two genes for Na⁺ exclusion in durum wheat: Nax1 and Nax2. *Plant Physiol* 142: 1537–1547.
- James RA, Blake C, Byrt CS, Munns R (2011) Major genes for Na(+) exclusion, Nax1 and Nax2 (wheat HKT1;4 and HKT1;5), decrease Na(+) accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions. *J Exp Bot* 62: 2939–2947.
- Jamil A, Riaz S, Ashraf M, Foolad MR (2011) Gene expression profiling of plants under salt stress. *CRC Crit Rev Plant Sci* 30: 435–458.
- Kahrizi S, Sedghi M, Sofalian O (2012) Effect of salt stress on proline and activity of antioxidant enzymes in ten durum wheat cultivars. *Annals Biol Res* 3: 3870–3874.
- Kahrizi S, Sedghi M, Sofalian O (2014) Evaluation of the effect os salinity on some physiological and phenological traits in durum wheat cultivars. *YYU J Agr Sci* 24: 88–93.

Kanazin V, Talbert H, See D, DeCamp P, Nevo E, Blake D (2002) Discovery and assay of single nucleotide polymorphism in barley (*Hordeum vulgare*). *Plant Mol Biol* 48: 529–537.

Kang G, Li G, Zheng B, et al. (2012) Proteomic analysis on salicylic acid induced salt tolerance in common wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). *Biochim Biophys Acta* 1824: 1324–33.

Kearsey MJ, Farquhar AGL (1998) QTL analysis: where are we now? *Heredity* 80: 137–142.

Khan MA, Rizvi Y (1994) Effect of salinity, temperature, and growth regulators on the germination and early seedling growth of *Atriplex griffithii* var. *stocksii*. *Can J Botany* 72: 475–479.

Khan MA, Weber DJ (2008) *Ecophysiology of High Salinity Tolerant Plants* (Tasks for Vegetation Science). Springer, Amsterdam.

Khodarahmpour Z, Ifar M, Motamedi M (2012) Effects of NaCl salinity on maize (*Zea mays* L.) at germination and early seedling stage. *Afr J Biotechnol* 11: 298–304.

Kockert G (1991) Restriction fragment length polymorphism in plants and its implications. In: *Subcellular Biochemistry: Plant Genetic Engineering*, vol. 17. Plenum Press, New York, pp.167–190.

Krishnamurthy L, Serraj R, Rai KN, Hash CT, Dahkeel AJ (2007) Identification of pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.] lines tolerant to soil salinity. *Euphytica* 158: 179–188.

Lacape JM, Nguyen TB, Courtois B, et al. (2005) QTL analysis of cotton fiber quality using multiple *Gossypium hirsutum* x *Gossypium barbadense* backcross generations. *Crop Sci* 45: 123–140.

Lai Z, Livingstone K, Zou Y, et al. (2005) Identification and mapping of SNPs from ESTs in sunflower. *Theor Appl Genet* 111: 1532–1544.

Lange C, Wittacher JC (2001) On prediction of genetic values in marker assisted selection. *Genetics* 159: 1375–1381.

Lazo GR, Chao S, Hummel DD, et al. (2004) Development of and expressed sequence tag (EST) resource for wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetics* 168: 585–593.

Lee SY, Ahn JH, Cha YS, et al. (2006) Mapping of quantitative trait loci for salt tolerance at the seedling stage in rice. *Mol Cells* 21: 192–196.

Levy AA, Feldman M (2002) The impact of polyploidy on grass genome evolution. *Plant Physiol* 130: 1587–1593.

- Ligaba A, Katsuhara M (2010) Insights into the salt tolerance mechanism in barley (*Hordeum vulgare*) from comparisons of cultivars that differ in salt sensitivity. *J Plant Res* 123: 105–118.
- Lindblad Toh K, Wibchester E, Daly MJ, et al. (2000) Large scale discovery and genotyping of single nucleotide polymorphism in mouse. *Nat Genet* 24: 381–386.
- Lobell DB, Cassman KG, Field CB (2009) Crop yield gaps: their importance, magnitudes, and causes. *Annu Rev Env Resour* 34: 179–204.
- Lu W, Guo C, Li X, et al. (2014) Overexpression of TaNHX3, a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene in wheat, enhances salt stress tolerance in tobacco by improving related physiological processes. *Plant Physiol Biochem* 76: 17–28.
- Ma L, Li Y, Yu C, et al. (2012) Alleviation of exogenous oligochitosan on wheat seedlings growth under salt stress. *Protoplasma* 249: 393–399.
- Maas EV (1986) Salt tolerance of plants. *Appl Agr Res* 1: 12–26.
- Mackay I, Powell W (2007) Methods for linkage disequilibrium mapping in crops. *Trends Plant Sci* 12: 57–63.
- Mahajan S, Tuteja N (2005) Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Arch Biochem Biophys* 444: 139–158.
- Mahmoodzadeh H, Khorasani FM, Besharat H (2013) Impact of salt stress on seed germination indices of five wheat cultivars. *Annals Biol Res* 4: 93–96.
- Maier U (1996) Morphological studies of free threshing wheat ears from a Neolithic site in southwest Germany, and the history of naked wheats. *Veg Hist Archaeobot* 5: 39–55.
- Makhloufi E, Yousfi F, Marande W, et al. (2014) Isolation and molecular characterization of ERF1, an ethylene response factor gene from durum wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. durum), potentially involved in salt stress responses. *J Exp Bot* doi: 10.1093/jxb/eru352.
- Maleki M, Naghavi MR, Alizadeh H, Poostini K, Mishani CA (2014) Comparison of protein changes in leaves of two bread wheat cultivars with different sensitivity under salt stress. *Ann Res Rev Biol* 4: 1784–1797.
- Malosetti M, van der Linden CG, Vosman B, van Eeuwijk FA (2007) A mixed model approach to association mapping using pedigree information with an illustration of resistance to *Phytophthora infestans* in potato. *Genetics* 175: 879–889.
- Martin PK, Ambrose MJ, Koebner RMD (1994) A wheat germplasm survey uncovers salt tolerance in genotypes not exposed to salt stress in the course of

their selection. *Aspects Appl Biol* 39: 215–222.

Martos V, Royo C, Rharrabti Y, Garcia del Moral LF (2005) Using AFLPs to determine phylogenetic relationships and genetic erosion in durum wheat cultivars released in Italy and Spain throughout the 20th century. *Field Crop Res* 91: 107–116.

Mäser P, Eckelman B, Vaidyanathan R, et al. (2002) Altered shoot/root Na⁺ distribution and bifurcating salt sensitivity in *Arabidopsis* by genetic disruption of the Na⁺ transporter AtHKT1. *FEBS Lett* 531: 157–161.

Mass EV, Poss JA (1989) Salt salinity of cowpea at various growth stages. *Irrigation Sci* 10: 313–320.

Mathur S, Mehta P, Jajoo A (2013) Effects of dual stress (high salt and high temperature) on the photochemical efficiency of wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Physiol Mol Biol Plants* 19: 179–188.

McCouch SR, Chen X, Panaud O (1997) Microsatellite mapping and applications of SSLP's in rice genetics and breeding. *Plant Mol Biol* 35: 89–99.

McCouch SR, Kochert G, Yu ZH, et al. (1988) Molecular mapping of rice chromosomes. *Theor Appl Genet* 76: 815–829.

Mguis K, Albouchi A, Abassi M, et al. (2013) Responses of leaf growth and gas exchanges to salt stress during reproductive stage in wild wheat relative *Aegilops geniculata* roth. and wheat (*Triticum durum* Desf.). *Acta Physiol Plant* 35: 1453–1461.

Mian A, Oomen RJFJ, Isayenkov S, Sentenac H, Maathuis FJM, Very AA (2011a) Over expression of an Na⁽⁺⁾ and K⁽⁺⁾ permeable HKT transporter in barley improves salt tolerance. *Plant J* 68: 468–479.

Mian A, Senadheera P, Maathuis FJ (2011b) Improving crop salt tolerance: anion and cation transporters as genetic engineering targets. *Plant Stress* 5: 64–72.

Mishra KK, Fougat RS, Ballani A, Vinita T, Yachana J, Madhumati B (2014) Potential and application of molecular

markers techniques for plant genome analysis. *Int J Pure Appl Biosci* 2: 169–188.

Møller IS, Gilliam M, Jha D, et al. (2009) Shoot Na⁺ exclusion and increased salinity tolerance engineered by cell type specific alteration of Na⁺ transport in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 21: 2163–2178.

Moud AM, Maghsoudi K (2012) Salt stress effect on respiration and growth of germinated seeds of different wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *World J Agric Sci* 4: 351–358.

- Mujeeb Kazi A, Gul A, Farooq M, Rizwan S, Ahmad I (2008) Rebirth of synthetic hexaploids with global implications for wheat improvement. *Aust J Agr Res* 59: 391–398.
- Munns R (2002) Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ* 25: 239–250.
- Munns R (2005) Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol* 167: 645–663.
- Munns R, James RA (2003) Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant Soil* 253: 201–218.
- Munns R, Termaat A (1986) Whole plant responses to salinity. *Aust J Plant Physiol* 13: 143–160.
- Munns R, Tester M (2008) Mechanisms of salinity tolerance. *Annu Rev Plant Biol* 59: 651–681.
- Munns R, Husain S, Rivelli AR, et al. (2002) Avenues for increasing salt tolerance of crops, and the role of physiologically based selection traits. *Plant Soil* 247: 93–105.
- Munns R, James RA, Lauchli A (2006) Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *J Exp Bot* 57: 1025–1043.
- Munns R, James RA, Xu B, et al. (2012) Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na(+) transporter gene. *Nat Biotechnol* 30: 360–364.
- Murray Darling Basin Ministerial Council (1999) The Salinity Audit of the Murray Darling Basin. Murray Darling Basin Ministerial Council, Canberra.
- Mutlu F, Buzcuk S (2007) Salinity induced changes of free and bound polyamine levels in sunflower (*Helianthus annuus* L.) roots differing in salt tolerance. *Pak J Bot* 39: 1097–1102.
- Nakashima K, Ito Y, Yamaguchi Shinozaki K (2009) Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses. *Plant Physiol* 149: 88–95.
- Nassar MI, Mohamed TK, Elshamy AI, El Toumy SA, Lateef AMA, Farrag ARH (2013) Chemical constituents and anti ulcerogenic potential of the scales of *Cynara scolymus* (artichoke) heads. *J Sci Food Agric* 93: 2494–2501.
- Nordborg M, Tavaré S (2002) Linkage disequilibrium: what history has to tell us. *Trends Genet* 18: 83–90.
- Oldeman LR, van Englen VWP, Pulles JHM (1991) The extent of human induced soil degradation. In: Oldeman LR, Hakkeling RTA, Sombroek WG

(eds), World Map of the Status of HumanInduced Soil Degradation: An Explanatory Note. International Soil Reference and Information Center (ISRIC), Wageningen, pp. 27–33.

Othman Y, Al Karaki G, Al Tawaha AR, Al Horani A (2006) Variation in germination and ion uptake in barley genotypes under salinity conditions. *World J Agric Sci* 2: 11–15.

Oztur ZN, Talame V, Deyholos M, et al. (2002) Moniotoring large scale changes in transcript abundance in drought And salt stressed barley. *Plant Mol Biol* 48: 551–573.

Patterson N, Price AL, Reich D (2006) Population structure and eigenanalysis. *Plos Genet* 2: 2074–2093.

Peleg Z, Fahima T, Korol AB, Abbol S, Saranga Y (2011) Genetic analysis of wheat domestication and evolution under domestication. *J Exp Bot* 62: 5051–5061.

Peng Z, Wang M, Li F, Lv H, Li C, Xia Z (2009) A proteomic study of the response to salinity and drought stress in an introgression strain of bread wheat. *Mol Cell Proteomics* 8: 2676–2686.

Penner GA (1996) RAPD analysis of plant genomes. In: Jauhar PP (ed.), *Methods of Genome Analysis in Plants*. CRC Press, Boca Raton, USA.

Price AH, Hendry GA (1991) Iron catalyzed oxygen formation and its possible contribution to drought damage in nine native grasses and three cereals. *Plant Cell Environ* 14: 477–484.

Pritchard JK, Stephens M, Rosenberg NA, Donnelly P (2000) Association mapping in structured populations. *Am J Hum Genet* 67: 170–181.

Puniran Hartley N, Hartley J, Shabala L, Shabala S (2014) Salinity induced accumulation of organic osmolytes in barley and wheat leaves correlates with increased oxidative stress tolerance: In planta evidence for cross tolerance. *Plant Physiol Biochem* 83: 32–39.

Qiu Z, Guo J, Zhu A, Zhang L, Zhang M (2014) Exogenous jasmonic acid can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress. *Ecotox Environ Safe* 104: 202–208.

Radi AA, Farghaly FA, Hamada AM (2013) Physiological and biochemical responses of salt tolerant and salt sensitive wheat and bean cultivars to salinity. *J Biol Earth Sci* 3: B72–B88.

Rajaram S (2005) Role of conventional plant breeding and biotechnology in

future wheat production. Turk J Agric For 29: 105–111.

Rajendran K, Tester M, Roy SJ (2009) Quantifying the three main components of salinity tolerance in cereals. Plant Cell Environ 32: 237–249.

Ramadoss D, Lakkineni VK, Bose P, Ali S, Annapurna K (2013) Mitigation of salt stress in wheat seedlings by halotolerant bacteria isolated from saline habitats. SpringerPlus 2: 6.

Ramezani A, Niazi A, Abolimoghadam AA, et al. (2013) Quantitative expression analysis of TaSOS1 and TaSOS4 genes in cultivated and wild wheat plants under salt stress. Mol Biotechnol 53: 189–197.

Rao A, Ahmad SD, Sabir SM, et al. (2013) Potential antioxidant activities improve salt tolerance in ten varieties of wheat (*Triticum aestivum* L.). Am J Plant Sci 4: 69–76.

Rasheed R (2009) Salinity and extreme temperature effects on sprouting buds of sugarcane (*Saccharum officinarum* L.): some histological and biochemical studies. PhD thesis, Department of Botany, University of Agriculture, Faisalabad.

Ray DK, Mueller ND, West PC, Foley JA (2013) Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. PLoS One 8: e66428.

Reddy MP, Sarla N, Siddiq EA (2002) Inter simple sequence repeat (ISSR) polymorphism and its application in plant breeding. Euphytica 128: 9–17.

Rehman S, Harris PJC, Bourne WF, Wilkin J (2000) The relationship between ions, vigour and salinity tolerance of *Acacia* seeds. Plant Soil 220: 229–233.

Ren ZH, Gao JP, Li LG, et al. (2005) A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. Nature Genet 37: 1141–1146.

Rengasamy P (2006) World salinization with emphasis on Australia. J Exp Bot 57: 1017–1023.

Reynolds MP, Mujeeb Kazi A, Sawkins M (2005) Prospects of utilizing plant adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought and salinity prone environment. Ann Appl Biol 146: 239–259.

Rostoks N, Ramsay L, MacKenzie K, et al. (2006) Recent history of artificial outcrossing facilitates whole genome association mapping in elite inbred crop varieties. Proc Natl Acad Sci USA 103: 18656–18661.

Rowell DL (1994) Soil Science: Methods and Applications. Longman Scientific Technical, Harlow, pp. 277–302.

Roy SJ, Tucker EJ, Tester M (2011) Genetic analysis of abiotic stress tolerance in crops. *Curr Opin Plant Biol* 14: 232–239.

Röder M, Plaschke J, König SU, et al. (1995) Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat. *Mol Gen Genet* 246: 327–333.

Saad ASI, Li X, Li H, et al. (2013) A rice stress responsive NAC gene enhances tolerance of transgenic wheat to drought and salt stresses. *Plant Sci* 203–204: 33–40.

Salvi S, Tuberosa R (2005) To clone or not to clone plant QTLs: present and future challenges. *Trends Plant Sci* 10: 297–304.

Saqib ZA, Akhtar J, Ul Haq MA, Ahmad I (2012) Salt induced changes in leaf phenology of wheat plants are regulated by accumulation and distribution pattern of Na⁺ ion. *Pak J Agric Sci* 49: 141–148.

Schachtman DP, Munns R, Whitecross MI (1991) Variation of sodium exclusion and salt tolerance in *Triticum tauschii*. *Crop Sci* 31: 992–997.

Schmidhuber J, Tubiello FN (2007) Global food security under climate change. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 19703–19708.

Schmidt R, Caldana C, Mueller Roeber B, Schippers JHM (2014) The contribution of SERF1 to root to shoot signaling during salinity stress in rice. *Plant Signal Behav* 9: e27540.

Schneider K, Weisshaar B, Borchardt DC, Salamini F (2001) SNP frequency and allelic haplotype structure of *Beta vulgaris* expressed genes. *Mol Breed* 8: 63–74.

Sehgal SA, Tahir RA, Nawaz M (2012) Molecular characterization of wheat genotypes using SSR markers. *Int J Bioautomation* 16: 119–128.

Shabala S, Cuin TA, Pang J, et al. (2010) Xylem ionic relations and salinity tolerance in barley. *Plant J* 61: 839–853.

Shah MM, Yen Y, Gill KS, Baenziger PS (2000) Comparison of RFLP and PCR based markers to detect polymorphism between wheat cultivars. *Euphytica* 114: 135–142.

Shaheen T, Rahman M, Zafar Y (2006) Chloroplast RPS8 gene of cotton reveals the conserved nature through out plant taxa. *Pak J Bot* 38: 1467–1476.

Shannon MC (1997) Adaptation of plants to salinity. *Adv Agron* 60: 75–119.

Shavrukov Y, Gupta NK, Miyazaki J, et al. (2010) HvNax3 – a locus controlling shoot sodium exclusion derived from wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*). *Funct Integr Genomic* 10: 277–291.

- Shekoofa A, Bijanzadeh E, Emam Y, Pessaraki M (2013) Effect of salt stress on respiration of various wheat lines/cultivars at early growth stages. *J Plant Nutr* 36: 243–250.
- Shewry PR (2009) Wheat. *J Exp Bot* 60: 1537–1553.
- Shewry PR, Jones HD (2005) Transgenic wheat: where do we stand after the first 12 years? *Ann Appl Biol* 147: 1–14.
- Shewry PR, Tatham AS, Barro F, Barcelo P, Lazzeri P (1995) Biotechnology of breadmaking: unraveling and manipulating the multi protein gluten complex. *Nat Biotechnol* 13: 1185–1190.
- Shirazi MU, Asif SM, Khanzada B, et al. (2001) Growth and ion accumulation in some wheat genotypes under NaCl stress. *Pak J Biol Sci* 4: 388–391.
- Slade AJ, McGuire C, Loeffler D, et al. (2012) Development of high amylose wheat through tilling. *BMC Plant Biol* 12: 69–85.
- Smith P, Gregory PJ, van Vuuren D, et al. (2010) Competition for land. *Philos T Roy Soc B* 365: 2941–2957.
- Song QJ, Shi JR, Singh S, et al. (2005) Development and mapping of microsatellite (SSR) markers in wheat. *Theor Appl Genet* 110: 550–560.
- Sourour A, Neila R, Zoubair C, et al. (2014) Effect of salt stress (sodium chloride) on germination and seedling growth of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) genotypes. *Int J Biodivers Conserv* 6: 320–325.
- Staub JE, Serquen FC, Gupta M (1996) Genetic markers, map construction, and their application in plant breeding. *Hort Sci* 31: 729–739.
- Szabolcs I (1992) Soils and salinisation. In: Pessaraki M. (ed.), *Handbook of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker, New York, pp. 3–11.
- Tautz D, Renz D (1984) Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. *Nucleic Acids Res* 12: 4127–4138.
- Tavakkoli E, Rengasamy P, McDonald GK (2010a) High concentrations of Na⁺ and Cl[–] ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress. *J Exp Bot* 61: 4449–4459.
- Tavakkoli E, Rengasamy P, McDonald GK (2010b) The response of barley to salinity stress differs between hydroponic and soil systems. *Funct Plant Biol* 37: 621–633.
- Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S, Rengasamy P, McDonald GK (2011) Additive effects of Na⁺ and Cl[–] ions on barley growth under salinity stress. *J Expt Bot* 62: 2189–2203.

Teakle NL, Tyerman SD (2010) Mechanisms of Cl⁻ Transport contributing to salt tolerance. *Plant Cell Environ* 33: 566–589.

Tenaillon M, Sawkins M, Long A, Gaut R, Doebley J, Gaut BS (2001) Patterns of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize *Zea mays* spp *mays* L. *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 9161–9166.

Tester M, Davenport R (2003) Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann Bot London* 91: 503–527.

Thomson MJ, de Ocampo M, Egdane J, et al. (2010) Characterizing the saltol quantitative trait locus for salinity tolerance in rice. *Rice* 3: 148–160.

Thuillet AC, Bataillon T, Poirier S, Santoni S, David JL (2005) Estimation of long term effective population size through the history of durum wheat using microsatellite data. *Genetics* 169: 1589–1599.

Tilman D, Fargione J, Wolff B, et al. (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292: 281–284.

Tilman D, Balzer C, Hill J, Belfort BL (2011) Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 20260–20264.

Tyrka M (2002) A simplified AFLP method for fingerprinting of common wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *J Appl Genet* 43: 131–143.

Ulfat M, Athar HR, Ashraf M, Akram NA, Jamil A (2007) Appraisal of physiological and biochemical selection criteria for evaluation of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.). *Pak J Bot* 39: 1593–1608.

Varshney RK, Beier U, Khlestkina E, et al. (2007) Single nucleotide polymorphism in rye: discovery, frequency and applications for genome mapping and diversity studies. *Theor Appl Genet* 114: 1105–1116.

Vos P, Hogers R, Bleeker M, et al. (1995) AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acid Res* 23: 4407–4414.

Wahid A, Farooq M, Basra SMA, Rasul E, Siddique KHM (2011) Germination of seeds and propagules under salt stress. In: Pessarakli M (ed.), *Handbook of Plant and Crop Stress*, 3rd edn. CRC Press, Boca Raton, pp. 321–337.

Waines JG, Ehdaie B (2007) Domestication and crop physiology: roots of green revolution wheat. *Ann Bot* 100: 991–998.

Walker RR, Törökfalvy E, Scott NS, Kriedemann PE (1981) An analysis of photosynthesis response to salt treatment in *Vitis vinifera*. *Aust J Plant Physiol* 8: 359–374.

Wang ML, Atkinson MO, Chinoy CN, et al. (1991) RFLP based genetic map of rye (*Secale cereale* L.) chromosome 1R. *Theor Appl Genet* 82: 174–178.

Werner JE, Endo TR, Gill BS (1992) Toward a cytogenetically based physical map of wheat genome. *Proc Natl Acad Sci USA* 89: 11307–11311.

White PJ, Broadley MR (2001) Chloride in soils and its uptake and movement within the plant: a review. *Ann Bot London* 88: 967–988.

Williams JGK, Kubelik AR, Livak KJ, Rafalski JA, Tingey SV (1990) DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acid Res* 18: 6531–6535.

Xu X, Fan R, Zheng R, Li C, Yu D (2011) Proteomic analysis of seed germination under salt stress in soybeans. *J Zhejiang Univ Sci B* 12: 507–517.

Xue DW, Huang YZ, Zhang XQ, et al. (2009) Identification of QTLs associated with salinity tolerance at late growth stage in barley. *Euphytica* 169: 187–196.

Yamaguchi T, Blumwald E (2005) Developing salt tolerant plants: challenges and opportunities. *Trends Plant Sci* 10: 615–620.

Yang A, Dai X, Zhang WH (2012) A R2R3 type MYB gene, OsMYB2, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice. *J Exp Bot* 63: 2541–2556.

Yang C, Zhao L, Zhang H, et al. (2014) Evolution of physiological responses to salt stress in hexaploid wheat. *Proc Natl Acad Sci USA* 111: 11882–11887.

Zhang J, Duan X, Ding F, Ma H, Zhang T, Yang Y (2014) Salinity induced the changes of root growth and antioxidative responses in two wheat cultivars. *Protoplasma* 251: 771–780.

Zhang JZ, Creelman RA, Zhu JK (2004) From laboratory to field: using information from *Arabidopsis* to engineer salt, cold, and drought tolerance in crops. *Plant Physiol* 135: 615–621.

Zhang L, Zhao G, Jia J, Liu X, Kong X (2012) Molecular characterization of 60 isolated wheat MYB genes and analysis of their expression during abiotic stresses. *J Exp Bot* 63: 203–214.

Zhang Y, Zhong J, Xu L (2012) Identification and biochemical

characterization of 20S proteasome in wheat roots under salt stress. J Plant Biochem Biotechnol 22: 62–70.

Zhao K, Aranzana MJ, Kim S, et al. (2007) An Arabidopsis example of association mapping in structured samples. PloS Genet 3: e4.

Zhou GF, Johnson P, Ryan PR, Delhaize E, Zhou MX (2012) Quantitative trait loci for salinity tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). Mol Breeding 29: 427–436.

Zhu C, Gore M, Buckler ES, Yu J (2008) Status and prospects of association mapping in plants. Plant Genome 1: 5–20.

Zhu JK (2001) Plant salt tolerance. Trends Plant Sci 6: 66–71.

Zhu JK (2003) Regulation of ion homeostasis under salt stress. Curr Opin Plant Biol 6: 441–445.

Zifarelli G, Pusch M (2010) CLC transport proteins in plants. FEBS Lett 584: 2122–2127.

Zohary D, Harlan JR, Vardi A (1969) The wild diploid progenitors of wheat and their breeding value. Euphytica 18: 58–65.



فصل ۲:

سویا تحت تنش غیر زیستی: رویکرد پروتئومومیک

ارفات عبدالحامد عبدال لاتف، سوماریا جان، السید فتحی علدالله،

بشرا رشید، رفعت جان و پرویز احمد

۱-۲- مقدمه

سویا یک لگوم گرمسیر است که به طور گسترده‌ای در مناطق مختلف جهان رشد می‌کند. این محصول حدود ۵۰ درصد لگوم‌ها و ۶۸ درصد کل محصولات زراعی در سراسر جهان را تأمین می‌کند (میرانصاری، ۲۰۱۳). در میان گیاهان زراعی لگومینوز^۱، سویا یک منبع پروتئینی مهم بعد از بادام‌زمینی^۲ در نظر گرفته می‌شود و حاوی حدود ۴۰-۴۲ درصد پروتئین در دانه‌ها و ۲۰-۲۲ درصد روغن براساس ماده خشک می‌باشد (گریس و بالدونی، ۲۰۱۳). علاوه بر این، مشخص شده‌است که منبع سالم روغن است و حدود ۵۶ درصد کل روغن تولیدی در سراسر جهان را تشکیل می‌دهد (ویلسون، ۲۰۰۸).

سویا شامل دو گونه، سویا کشت شونده (*Glycine max*) و سویای یک‌ساله وحشی (*Glycine soja*) می‌باشد (پاتان و سلپر، ۲۰۰۸). سویا در چین حدود ۱۵۰۰-۱۱۰۰ سال قبل از میلاد کشف شد و کشت آن در قرن ۱۶ و ۱۷ در اروپا انجام شد. در سال ۱۷۶۵ در آمریکای شمالی رشد کرد و پس از آن در اواسط دهه ۱۹۰۰ به آمریکای مرکزی و جنوبی منتقل شد (پاتان و سلپر، ۲۰۰۸). در حال حاضر ایالات متحده، برزیل و آرژانتین بزرگ‌ترین کشورهای تولید کننده سویا هستند.

سویا یک گیاه زراعی لگومینوز محسوب می‌شود، کشت آن با افزایش ترکیب نیتروژن در ریزوسفر^۳ از طریق تثبیت نیتروژن با باکتری خانواده *Rhizobium* و *Bradyrhizobium japonicum* باعث بهبود پروفیل خاک می‌شود. سویا، با کمک در تأمین پروتئین بالا در طیور، آبزیان و مزارع خوک باعث تحول در بازار جهانی شده‌است. علاوه بر این، سهم آن در افزودنی‌های غذایی مانند کنسانتره سویا و ایزوله‌های پروتئینی برای گوشت، غذاهای لبنی و نوزادان با عدم تحمل لاکتوز قابل توجه است. سویا به عنوان منبع اصلی محصولات با ارزش بالا مانند ویتامین‌ها، لیکتین^۴،

1. Leguminous

2. Groundnut

3. Rhizosphere

4. Lecithin

مواد پاک کننده^۱ و آنتی اکسیدانها استفاده می شود (ویلسون، ۲۰۰۸). محصولات روغن سویا شامل روغن های پخت و پز، روغن های ترد کننده، روغن های سرخ کردنی و مارگارین است. سویا همچنین در تولید لباس، پلاستیک، لوازم آرایشی، بیودیزل و مواردی مانند جوهر، رزین و حلال ها استفاده می شود (ویلسون، ۲۰۰۸).

تنش های غیر زیستی مانند خشکی، سیلابی، غرقابی، شوری بالا، دماهای شدید، کمبود مواد غذایی و فلزات سنگین منجر به کاهش تولید و عملکرد محصولات زراعی به کم تر از ۶۰ درصد می شود (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف؛ ماسدو، ۲۰۱۲). این شرایط نامطلوب منجر به تغییرات در متابولیسم گیاه، رشد و توسعه می شود که در نهایت منجر به پیری و مرگ گیاه می شود (احمد و همکاران، ۲۰۱۲؛ حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف). کیفیت و تولید سویا به طور چشمگیری تحت تأثیر تنش های مختلف زیستی قرار می گیرد و درک کامل عملکرد گیاهی، بیوشیمی و تنظیم ژن برای ایجاد گیاهی با مقاومت مناسب در برابر تنش مهم است. از آن جایی که ضریب یکپارچه سازی^۲ یا تغییر پروتئین اثر متعاقب تنش است، خالص سازی کامل پروتئین یک پیش نیاز برای شناسایی پروتئین دخیل در واکنش به تنش در گیاهان است. مطالعات پروتئومیک^۳ هم چنین می توانند، بینش های مختلف مسیرهای پیام رسانی را ارائه دهند. در حال حاضر، پیشرفت هایی تحقیقات پروتئومیکسی در تعدادی از گیاهان زراعی لگومینوزه مانند *M. truncatula*، عدس و لوبیا و همچنین سویا برای تشخیص پروتئین های ناشی از پاسخ به تنش های مختلف استفاده می شود.

در این فصل، یک توضیح مختصر در مورد رویکرد پروتئومیکس داده می شود و سپس جنبه های تحقیق پروتئومیکس در مورد سویا مورد بحث قرار می گیرد. بخش سوم تجزیه پروتئومیکس سویا را تحت تأثیر تنش های مختلف غیر زیستی مانند خشکی، غرقابی، شوری، درجه حرارت بالا و پایین، سمیت اوزون، اشعه ماورابنفش و فلزات سنگین (آلومینیوم و کادمیوم) را به طور خلاصه ارائه می کند. توضیح تصویری بیان

1. Nutraceutical

2. Defragmentation

3. Proteomic

پروتئین در سویا تحت تنش‌های مختلف غیر زیستی و تحقیق عملی از پروتئین‌های ناشی از تنش به ما کمک می‌کند تا مکانیزم پیچیده‌ای که در پاسخ تنش این محصول به وجود آمده است را شناسایی کنیم.

۲-۲- رویکرد پروتئومیکس

پروتئومیکس یک ابزار عالی در زمینه علوم گیاهی است و فیزیولوژیست‌ها را قادر به توضیح پاسخ‌های تنش رخ داده در گیاه می‌کند. این امر یک شناخت بین رشته‌ای برای تفسیر یک مجموعه فراگیر از پروتئین‌ها در یک محدوده مشخص از زمان و شرایط است (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف و ب). از این رو پیشرفت‌های پروتئومیکس می‌تواند توضیحات دقیق کل پروتئین‌ها را در کل ارگانیزم ارائه دهد که می‌تواند در درک جامع از جنبه‌های ساختاری، توسعه و عملکردی ارگانیزم خاص کمک کند (بیندسچدلر و کرامر، ۲۰۱۱؛ بیوسورت و همکاران، ۲۰۱۰؛ حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف). علاوه بر این، پیشرفت‌های پروتئومیکس منجر به شناسایی پروتئین‌های جدید، قابلیت کاربردی آن‌ها و همچنین ایجاد سیستم‌های کنترلی است که بیان آن‌ها را مدیریت می‌کند. امروزه، تکنیک‌های پروتئومیکس به فیزیولوژیست‌های گیاهان در حل هر گونه مشکل ابهام انگیز در مورد فرآیندهای فیزیولوژیکی مختلف در گیاهان کمک می‌کند. با استفاده از پروتئومیکس، ممکن است مشخص شود که کدام پروتئین‌ها تحت تنش تولید می‌شوند و از این رو چگونه گیاهان ممکن است تحت تنش پاسخ دهند. پیشرفت در تحقیقات پروتئومیکس منجر به کاربرد جهانی وسیع در علوم گیاهی، از محدوده جوانه‌زدن بذر تا توسعه میوه و پر شدن دانه می‌شود (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ ب).

توسعه و ادغام چهار ابزار مهم پژوهشگران را با منابع دقیق برای طبقه‌بندی و تمایز پروتئین‌ها فراهم آورده است. مکانیسم اولیه برای پروتئومیکس‌ها، پایگاه داده‌ای است که شامل پروتئین، EST و یک پایگاه داده توالی ژنوم است که به‌طور مشترک یک رکورد جامع از تمام پروتئین‌های بیان شده در یک ارگانیزم تولید می‌کند. ابزار دوم در پروتئومیکس‌ها طیف سنجی جرمی^۱ (MS) است که می‌تواند تجزیه و تحلیل سازگار بیومولکول‌ها،

1. mass spectrometry

به‌ویژه پروتئین‌ها و پپتیدهای را تسهیل کند. MS سه طبقه از تحقیقات را فراهم می‌کند، که همه آن‌ها در پروتئومیکس بسیار ارزشمند است، که در همان ابتدا ابعاد دقیق مولکول پروتئین‌ها به اندازه ۱۰۰ کیلو دالتون و یا حتی بیش‌تر فراهم می‌کند. بنابراین تحقیقات مربوطه به MS یک جایگزین برای الکتروفورز ژل پلی آکرلامید سولفات دودسیل سدیم^۱ (SDS-PAGE) برای تخمین جرم مولکولی است. این امر می‌تواند اندازه‌گیری توده‌های پپتید حاصل از هضم پروتئولیتیک را نیز فراهم کند که می‌تواند شناسایی قطعی پروتئین هدف را تسهیل کند (استوساندت و همکاران، ۲۰۰۹).

سومین ابزار برای پروتئومیکس‌ها، مجموعه‌ای از نرم افزار است که می‌تواند داده‌های MS را با دنباله‌های پروتئینی خاص در پایگاه داده یا کاتالوگ تطبیق دهد (جورین-نووو و همکاران، ۲۰۰۹؛ ماسدو، ۲۰۱۲). با وجود این که داده‌های MS می‌تواند پیوند پروتئین را حل کنند، تفسیر آن به‌واسطه تولید طیف‌های عظیم نسبتاً دشوار است. این نرم افزار می‌تواند با استفاده از الگوریتم‌های متفاوتی از داده‌های تفسیر شده MS به‌منظور بررسی حجم زیادی از داده‌های را تطبیق دهد.

گام چهارم در پروتئومیکس، تکنولوژی آنالیز تجزیه پروتئینی می‌باشد که دو پروتئومیکس را در اختیار دارد. اولاً می‌تواند به ساده‌سازی مجموعه پروتئین پیچیده منجر شود و آن‌ها را به پروتئین‌های فردی یا پپتیدهای کوچک حل کند. دوماً این امر می‌تواند به تجزیه و تحلیل نسبی پروتئین‌های هدف اجازه دهد. اگرچه 2D-SDS-PAGE به‌طور کلی برای جداسازی پروتئین استفاده شده‌است، دیگر تکنیک‌های متحد مانند 1D-SDS-PAGE، کروماتوگرافی مایع با کارایی بالا^۲ (HPLC)، الکتروفورز مویری^۳ (CE)، فوکوس کردن ایزوالکتریک^۴ (IEF) و کروماتوگرافی جذبی نیز می‌تواند برای پروتئومیکس‌ها تحلیلی استفاده شوند (کارپنیتتر و همکاران، ۲۰۰۰؛ ماسدو، ۲۰۱۲؛ روسیگنول و همکاران، ۲۰۰۶؛ وونگ و گاگنی، ۲۰۱۲). در واقع، روش‌های دو بعدی به‌عنوان مثال

1. Sodium dodecyl sulphate polyacrylamide gel electrophoresis

2. High-performance liquid chromatography

3. Capillary electrophoresis

4. Isoelectric focusing

کروماتوگرافی مایع تبادل یونی (LC) در ترکیب با HPLC (RP) فاز معکوس، گام مهمی برای تعیین مجموعه‌های پپتید است. ترکیبی از این چهار ابزار است که به تکنولوژی پروتئومیکس کمک می‌کند (چندنا و همکاران، ۲۰۱۲؛ منابه، ۱۹۹۹؛ روحده و همکاران، ۱۹۹۸).

۳-۲- پروتئومیکس‌ها برای سویا

انتخاب روش پروتئومیکس در گیاهان توسط یک مجموعه خاص از پروتئین‌ها که از انواع مختلفی از گونه‌های گیاهی، بافت و اندام یا اندامک سلولی استخراج می‌شود بستگی می‌شود. از آنجایی که پروتئین دیواره سلولی و غشاء واکوئل و پلاستیدهای گیاه سویا نسبت به گیاهان دیگر سخت است، استخراج پروتئین دشوارتر است. سویا منبع غنی از پروتئین است، متابولیت‌های ثانویه مانند ترکیبات فنولیک، فلاون گلیکوزید^۱ (کامپفرول^۲ و کورستین گلیکوزید^۳)، اسیدهای آلی و ترپن‌ها^۴، استخراج را مشکل‌تر می‌کنند و مانع از استخراج کارآمد پروتئین و هم‌چنین بهبود تصویر دقیق پروتئین در 2-DE می‌شود (دویدی و کایاستثا، ۲۰۱۳؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱).

به‌طور معمول در پروتئومیکس، پروتئین‌ها عمدتاً با جدایی از طریق تکنیک 2-DE با IEF به‌عنوان بعد اول و SDS-PAGE به‌عنوان مرحله بعدی مورد ارزیابی قرار می‌گیرند. آنالیز بهتر در جداسازی پروتئین با ایجاد شبیه سازی‌های ثابت pH (IPGs) برای جنبه اصلی به‌دست آمده است (دویدی و کایاستثا، ۲۰۱۳). در نتیجه پروتئین‌های استخراج شده می‌توانند به وسیله توالی یا اسپکترومتری جرمی شناخته شوند. پروتئومیکس عاری از ژل، پروتئومیکس تفنگ ساچمه‌ای^۵ و پروتئومیکس مبتنی بر LC/MS یا MS را می‌توان برای ارزیابی‌های پرتوان در زمینه پروتئوم استفاده کرد. این پیشرفت براساس پراکندگی LC از مخلوط پپتید وابسته به تجزیه و تحلیل

-
1. Flavone glycosides
 2. Kaempferol
 3. Quercetin glycoside
 4. Terpenes
 5. Shotgun proteomic

اسپکتروفتومتری توده دو طرفه حاصل شده است (دویدی و کایاستا، ۲۰۱۳؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱).

تکنولوژی شناسایی پروتئین چندزمینه‌ای (MudPIT) جدا کردن براساس تبادل کاتیونی قوی ستون فاز برگشت را کامل می‌کند و تحقیق MS/MS را برای جدایی رقابتی مخلوط‌های پپتید پیچیده تسهیل می‌کند. تکنیک بدون ژل^۱ به دلیل شناسایی دقیق مقادیر نادر و دارای وزن مولکولی یا مقدار pI بالا، و پروتئین‌های آب دوست که نمی‌تواند با استفاده از تکنیک‌های براساس ژل شناسایی شوند، بسیار پیشرفته‌تر است. برای شناسایی پروتئین غشای پلاسمایی سویا تحت تنش غیر زنده، ترکیب پروتئومیکس‌های براساس ژل و پروتئومیکس بدون ژل مورد استفاده قرار می‌گیرد (دویدی و کایاستا، ۲۰۱۳؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). تکنیک‌های تشخیص پروتئین را می‌توان در یک طیف وسیعی از موجودات زنده از جمله سویا به کار برد.

تشخیص پروتئین‌ها معمولاً با استفاده از یک پایگاه داده برنامه‌های تحقیقاتی مانند MASCOT یا SEQUEST اجرا می‌شود (دیوی و کایاستا، ۲۰۱۳؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). سویا دارای یک بعد ژنومی پیش‌بینی شده 1115 Mbp است، که به‌طور قابل توجهی بزرگ‌تر از سایر محصولات زراعی مانند برنج (490 Mbp) یا سورگوم (818 Mbp) است. توالی ژنوم 1100 Mbp در کل ژنوم سویا وجود ۴۶۴۳۰ ژن کد کننده پروتئین را ممکن می‌کند، که ۷۰ درصد بیش‌تر از Arabidopsis است (نوری و همکاران، ۲۰۱۱). پایگاه داده ژنوم سویا شامل ۷۵۷۷۸ توالی و ۲۵۴۳۱۸۴۶ بقایا که از منابع پروژه ژنوم سویا در موسسه ژنوم DOE Joint ساخته می‌شود؛ این رکورد در www.phytozome.net قابل دستیابی است. حتی اگر داده‌های توالی ژنوم تقریباً تمام شده باشند، هیچ مجموعه‌ای از ژنوم اضافی وجود ندارد چرا که نتایج حاصل از الگوریتم محاسباتی مدلینگ^۲ ژن کم هستند. علاوه بر این، تکثیر ژنوم سویا نشان می‌دهد که تقریباً ۷۵ درصد ژن‌ها به‌عنوان کپی چندمنظوره موجود هستند، که حتی موانع بیش‌تری را در تحقیقات ایجاد می‌کنند. پایگاه داده پروتئوم سویا

1. Gel free

2. Modelling

عملی پروتئین‌های سویا موجود هستند. با این وجود، مقدار قابل توجهی از پروتئین‌ها با توابع بلند، محدودیت‌هایی برای ابزار محاسبه‌ی زیست‌شناسی ایجاد می‌کنند که نیاز به تجزیه و تحلیل عمیق و زیاد دارد. پروتئومیکس سلولی در تشخیص تغییر در بیان پروتئین تحت شرایط و تیمارهای مختلف کمک می‌کند.

۴-۲- پروتئومیکس سویا تحت شرایط تنش‌های غیرزیستی

تنش‌های غیرزیستی مانند خشکی، شوری، دما و فلزات سنگین به شدت بر عملکرد سویا از طریق فرایندهای مختلف فیزیولوژیکی و ژنتیکی تأثیر می‌گذارند. پیشرفت‌های فیزیولوژی گیاهی، ژنتیک و ژنومیک درک ما از پاسخ گیاه به تنش‌های غیرزیستی و مکانیسم تحمل را افزایش داده است. این بخش در مورد مطالعات پروتئومیکس‌های سویا که در معرض تنش‌های غیر زنده بوده بحث می‌کند.

۱-۴-۲- پروتئومیکس سویای رشد یافته تحت تنش خشکی

با از دست دادن آب در اتمسفر و خاک خشکی حاصل می‌شود (ورنا و همکاران، ۲۰۱۳) و یکی از تنش‌های غیرزیستی مهمی است که به‌طور چشم‌گیری رشد و عملکرد محصولات زراعی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. تنش خشکی کارایی سویا را در کل مرحله توسعه گیاه از جوانه‌زنی تا گل‌دهی نزدیک به ۴۰ درصد کاهش می‌دهد، بنابراین قدرت یا کیفیت فیزیولوژیکی بذور را تحت تأثیر قرار می‌دهد (دویدی و کایاستا، ۲۰۱۳). کاهش نسبت اندام هوایی به ریشه معمولاً تحت تنش خشکی مشخص شده است، به‌طوری‌که رشد ریشه نسبت به رشد اندام هوایی کم‌تر تأثیر می‌پذیرد (فرانکو و همکاران، ۲۰۱۱؛ کوماتسو و حسین، ۲۰۱۳). علاوه بر این، طول و مورفولوژی ریشه و جذب آب و مواد غذایی از خاک به نوبه خود مقاومت به خشکی را تحت تأثیر قرار می‌دهند (نوروزی و همکاران، ۲۰۰۸؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). بررسی پروتئوم ریشه‌های سویا با استفاده از ژل‌های 2-DE رنگ آمیزی شده با کوماسی برلیانت بلو (CBB) در فاز گیاهچه‌ای تحت تنش خشکی توسط لاراینزر و همکاران (۲۰۰۷) بررسی شده است.

این پژوهشگران اختلاف قابل توجهی در لکه ۴۵ پروتئین مشاهده کردند که از ژل‌های 2-DE رنگ آمیزی شده با CBB متمایز بود. در میان همه لکه‌ها، ۵ پروتئین افزایش بیان و ۲۱ پروتئین کاهش بیان داشتند، در حالی که دو پروتئین جدید تحت شرایط تنش خشکی القا شده بود. زمانی که گیاهان در معرض تنش خشکی برای چهار روز آبیاری شدند مقدار پروتئین به مقدار شاهد رسید (لاراینزر و همکاران؛ ۲۰۰۷).

پلی اتیلن گلیکول (PEG)، ماده اسمزی با جرم مولکولی بالا، برای مطالعه تنش خشکی در سویا به طور گسترده‌ای مورد استفاده قرار می‌گیرد (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴). نوری و همکاران (۲۰۱۲) کاهش ۱۰ درصد در بیان پروتئین کالنکسین^۱ در ریشه‌های سویای ۱۴ روزه در معرض تیمار PEG را نشان دادند، که بعد از آن با افزایش شدت تنش، کاهش بیش تری دیده شد. کالنکسین یک پروتئین چاپرون مولکولی ER موضعی است، که در تاخوردن و کنترل کیفیت پروتئین‌ها دخیل است. این پروتئین با پروتئین‌های محلول مسیر ترشحی سلول مرتبط است که به تاخوردن و کنترل کیفیت گلیکوپروتئین‌های تولید شده کمک می‌کند (بروکمیر و ویلیامز، ۲۰۰۶؛ حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴). نوری و همکاران (۲۰۱۲) پیشنهاد کردند که کانکسین با پروتئین کانزوگه شوک حرارتی ۷۰ کیلودالتونی در ارتباط است و احتمالاً به عنوان یک چاپرون مولکولی تنش اسمزی ناشی از PEG تجمع می‌یابد (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴).

تنش خشکی منجر به کاهش میزان فتوسنتز در گیاه سویا شده است. این امر ممکن است به دلیل کاهش در فعالیت روبیسکو و فتوسیستم II باشد که منجر به کاهش قابل توجه جذب دی اکسید کربن به سمت صفر می‌شود (هاشیگوچی و همکاران، ۲۰۱۰؛ حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴؛ ریباس-کریو و همکاران، ۲۰۰۵). متابولیسم قند معمولاً بعد از تنش خشکی بر فتوسنتز غلبه می‌کند. آلام و همکاران (۲۰۱۰ ب) کاهش بیان^۲ پیروفسفوریلاز گلوکز-UDP و ۳،۲-بیوفسفوگلیسرات مستقل از فسفوگلیسرات موتاز در ریشه گیاه سویا که تحت تنش چهار روزه آب بود نشان داده شد. با این حال، مقدار هر دو آنزیم زمانی که آبیاری مجدد انجام گردید، احیا شد. کاهش در بیان

1. Calnexin

2. Downregulation

آنزیم‌های گلیکولیت تحت تنش اسمزی شاید راهبردی برای تقویت قندها به عنوان منبع انرژی برای تکمیل رشد پس از تنش خشکی باشد.

محمدی و همکاران (۲۰۱۲ الف و ب) تغییرات در مقدار پروتئین در گیاهچه سویا تحت تنش خشکی و تنش اسمزی ناشی از PEG را با استفاده از رویکرد پروتئومی خاص اندام تجزیه تحلیل کردند. آن‌ها دریافتند که ریشه نسبت به دو اندام دیگر (هیپوکوتیل و برگ‌ها) با پروتئین‌های ۳۲، ۱۳ و ۱۲ متغییر در واکنش به تنش خشکی، تیمار PEG و ترکیب هر دو تیمار، به ترتیب، به تنش خشکی بسیار حساس‌تر است. در برگ‌ها، میزان پروتئین‌های مربوط به متابولیسم افزایش یافت، در حالی که تولید انرژی پروتئین‌های مربوط به سنتز پروتئین افت پیدا کرد. یافته‌ها نشان دادند که هر سه پروتئین به طور کلی در برگ‌ها، هیپوکوتیل‌ها و ریشه‌های گیاهچه سویای تحت تنش خشکی تفسیر شده‌اند. بیان^۱ ایزوفرم B اکتین و پروتئین ۷۰ شوک دمایی^۲ افزایش یافت، در حالی که متیونین تحت تنش خشکی بدون در نظر گرفتن نوع اندام کاهش افت پیدا کرد. تنش خشکی کاهش بیان mRNA را القا می‌کند و مقدار متیونین سینتاز را در برگ‌ها، هیپوکوتیل‌ها و ریشه‌ها کاهش می‌دهد. با این حال، تحت تیمارهای گرما و شوری متیونین سینتاز بدون تغییر می‌ماند و این امر دلالت بر تأثیر تنش خشکی ناشی از PEG بر متیونین سینتاز دارد (محمدی و همکاران، ۲۰۱۲ الف و ب).

یافته‌ها نشان می‌دهد که فراوانی کم متیونین سینتاز ممکن است مسئول رشد ضعیف گیاهچه‌های سویا در معرض تنش خشکی باشد (حسین و همکاران، ۲۰۱۳؛ کوماتسو و حسین، ۲۰۱۳). نوری و کوماتسو (۲۰۱۰) پروتئین‌های پلاسمای گیاهچه‌های سویا آسیب دیده توسط تنش اسمزی را با بکارگرفتن روش‌های پروتئومیکس مبتنی بر ژل و LC-MS/MS تجزیه و تحلیل کردند. آن‌ها افزایش بیان در پروتئین calnexin و جریان یون متضمن سه همولوگ عملکردی H⁺-ATPase به عنوان پروتئین‌های ناقل را دریافتند. یافته‌ها نشان می‌دهد که هیپراسموتیک^۳ محیطی،

1. Upreglution
2. heat shock protein
3. Hyperosmotic

افزایش بیان پروتئین $H^+-ATPase$ متصل به غشا را افزایش می‌دهد و بعد از آن منجر به تقویت calnexin در غشای پلاسمایی می‌شود (حسین و همکاران، ۲۰۱۳). تعدادی از پروتئین‌های جدید دخیل در متابولیسم سلولی، مانند پروتئین‌های دخیل در مکانیسم دفاعی، پروتئاز را طی تحقیقات پروتئومیکس گیاهچه‌های دو روزه سویای تحت تنش خشکی یافتند. آن‌ها القا مثبت بازدارنده‌های پروتئاز در گیاهچه‌های سویا، که دلالت بر واکنش دفاعی آن‌ها به تنش خشکی دارد را پیدا کردند. گیاهان در معرض تنش خشکی پروتئازهای کمی از واکوئل‌های تحت تأثیر تنش ترشح می‌کنند که این به‌طور مستقیم ناشی از بیان بازدارنده‌های پروتئاز واکوئلی است، بنابراین اثرات مضر تنش بر پروتئین‌های سلولی را سرکوب می‌کنند. تنش خشکی بیان کوآنزیم AO-متیل ترانسفراز^۱ را که با احتمال در طول شدن ریشه برای حفظ رشد ریشه و لیگنینی شدن آن کمک می‌کند را کاهش می‌دهد (حسین و همکاران، ۲۰۱۳؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱؛ تورچی و همکاران، ۲۰۰۹).

ریشه سویا در معرض تنش خشکی، کاهش بیان آنزیم اس-آدنوزیل متیونین سینتاز^۲ را نشان داد (آلام و همکاران، ۲۰۱۰ ب). کاهش بیان اس-آدنوزیل متیونین سینتاز در خشکی با کاهش فعالیت فتوسنتزی، ویژگی معمول تنش‌های غیرزیستی همراه است (نوری و همکاران، ۲۰۱۱). تحت شرایط خشکی در گیاهچه‌های سویا، آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD) افزایش بیان نشان داد (تورچی و همکاران، ۲۰۰۹). با تجزیه تحلیل پروتئومیکس ریشه سویا، مشاهده شد که دهیدرین^۳ و فریتین تحت تنش خشکی تجمع می‌یابد (آلام و همکاران، ۲۰۱۰ ب). پروتئین تأخیر جنین‌زایی^۴ با فراوانی بالا (LEA)، به‌ویژه دهیدرین‌ها، تحمل تنش غیرزیستی را با محدود کردن اثرات مخرب گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) افزایش می‌دهد (حسین و همکاران، ۲۰۱۳؛ موالا و همکاران، ۲۰۰۶؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). فریتین به شدت رادیکال‌های هیدروکسی سمی را کاهش می‌دهد (نوری و همکاران، ۲۰۱۱).

1. O-methyltransferase

2. S-adenosylmethionine synthase

3. Dehydrin

4. late embryogenesis-abundant

۲-۴-۲- پروتئومیکس سویا تحت تنش سیلاب/غرقابی

پس از تنش خشکی، تنش غرقابی دومین عامل مضر بر توسعه محصولات زراعی به ویژه سویا است که به دلیل آب اضافی خاک رخ می دهد (بویر، ۱۹۸۲). سالانه تقریباً دو میلیون هکتار تحت تأثیر تنش غرقابی قرار می گیرند و آن منجر به کاهش ۲۵ درصدی تولید می شود (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف). غرقابی با سیلاب شروع شده و منجر به کاهش عملکرد محصولات می شود (هاشیگوچی و همکاران، ۲۰۱۰). این کاهش عملکرد به طور مستقیم با محدودیت های روزنه ای و فتوسنتز همراه است که باعث کاهش جذب کربن می شود (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴؛ میلکه و همکاران، ۲۰۰۳). تغییرات درون دستگاه فتوسنتزی تحت تنش غرقابی، برای مثال ریبولوز-۵، ۱-بیس فسفات کربوکسیلاز/اوکسیژناز (RuBisCO) و پروتئین های مرتبط ممکن است فعالیت فتوسنتزی را محدود کند (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴؛ میان و همکاران، ۲۰۰۸). اولین قسمت سلول که به تنش سیلاب واکنش نشان می دهد، دیواره سلولی می باشد که در نتیجه این امر، پروتئین ها در دیواره سلولی در انتقال پیام، سازمان دهی، دستگاه متابولیکی و گسترش سلول در واکنش به تنش غرقابی درگیر می شوند (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف). بقولات از جمله سویا اغلب اوقات به سیلاب حساس هستند (حسین و همکاران، ۲۰۱۳، نوری و همکاران، ۲۰۱۱). تحقیقات پروتئومیکس یک ابزار عالی برای شناخت پروتئین ها و شبکه های دخیل در واکنش به تنش سیلاب هستند. تحقیقات پروتئومیکس در سویا در معرض تنش سیلاب بیش تر بر مراحل اولیه رشد گیاه متمرکز شده است، زیرا تنش کوتاه در این زمان می تواند آسیب قابل ملاحظه ای اعمال کند (نوری و همکاران، ۲۰۱۱).

برای بررسی سیستم واکنش در سویا در معرض تنش سیلاب، کوماتسو و همکاران (۲۰۱۰) پروتئین های دیواره سلولی ریشه و هیپوکوتیل سویا را که برای دو روز در معرض تنش سیلاب بودند را خالص سازی کردند. پروتئین های خالص شده پس از رنگ آمیزی با 2-DE جدا شدند، و در لیپوکسیژناز^۱ (پیش سازهای پروتئینی شبیه جرمین، پیش سازهای گلیکوپروتئین)، سوپراکسید دیسموتاز Cu-Zn و پروتئین اکسیداز آمینه کاهش نشان

1. Lipoxxygenases

دادند. هم‌چنین گزارش شده است که تنش سیلاب از طریق کاهش بیوسنتز جاسمونات و آنزیم‌های از بین برنده گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) از سخت شدن ریشه‌ها ممانعت می‌کند. غشای پلاسمایی به دلیل مرز اصلی سیتوپلاسم سلولی و فضای خارج سلول نقش قابل توجهی در ارتباطات سلولی ایفا می‌کند (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴).

کوماتسو و همکاران (۲۰۰۹ الف) کل پروتئین‌ها با غشای پلاسمایی یک روزه را با استفاده از تکنیک‌های با ژل و بدون ژل بعد از تنش سیلاب نشان دادند. آن‌ها افزایش بیان پروتئین‌های دیواره سلولی، پروتئین ۷۰ کیلودالتونی مرتبط با شوک حرارتی و SOD را مشخص کردند. افزایش قابل توجه پروتئین ۷۰ کیلودالتونی مرتبط با شوک حرارتی پروتئین‌های دفاعی تحت تنش سیلاب ایجاد شد. افزایش قابل توجهی در میزان SOD نشان‌دهنده نقش مهم سیستم آنتی‌اکسیدان در محافظت سلول‌ها از صدمه اکسیداتیو ناشی از تنش سیلاب است. علاوه بر این، پیشنهاد شده است که تنظیم $H^+ATPase$ غشای پلاسمایی و محافظت از هموستازی یون ممکن است با همکاری بین پروتئین‌های پیام‌رسانی، برای مثال پروتئین کیناز ۱۴-۳-۳، سرین/ثرونین و پروتئین خانواده 7 band به دست آید (کوماتسو و همکاران، ۲۰۰۹ الف).

ریشه اولین اندام گیاه است که تنش غرقابی را دریافت می‌کند. بنابراین، پروتئومیکس ریشه برای تفسیر واکنش گیاه تحت شرایط سیل مهم است (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴). کوماتسو و همکاران (۲۰۰۹ ب)، در جداسازی پروتئوم سلول از ریشه‌های دو روزه سویا و هیپوکوتیل‌هایی که در معرض ۱۲ ساعت تنش سیلاب بودند، ژن‌ها و پروتئین‌های القاشده را تشخیص دادند. بیان ژن‌های مهم شامل ژن‌های که در انحلال دیواره سلولی، بیوسنتز اتیلن، تخمیر الکل و مکانیسم‌های دفاع پاتوژن درگیر هستند بیان شدند. پروتئومیکس در ریشه گیاه سویا که به مدت یک روز غرقاب شده بود نشان می‌دهد که پروتئین‌های مربوط به گلیکولیز، برای مثال UDP-گلوکز پیروفسفوریلاز^۱، فروکتوز-بیس فسفات آلدولاز^۲ و نوکلئوتید دی فسفات کیناز^۳.

1. UDP-glucose pyrophosphorylase

2. Fructose-bisphosphate aldolase

3. Nucleoside diphosphate kinase

به شدت تحت تأثیر قرار می گیرند (هاشیگوچی و همکاران، ۲۰۰۹). نانجو و همکاران (۲۰۱۰) تفاوت در تنظیم زیرمجموعه های 20S پروتئوزوم^۱ در سویا غرقاب را نشان دادند. بیان متعادل هر زیر واحد 20S پروتئوزوم تحت تنش سیلابی ممکن است بعداً سطح بیان و فعالیت زیر واحد 26S را تحت تأثیر قرار دهد و واکنش گیاه به غرقابی را تغییر می دهد.

استراتژی سویا تحت تنش سیلابی در گیاهچه های ۳ هفته ای که در معرض سیلاب برای ۳ تا ۷ روز قرار گرفته بودند، تغییر می کند (آلام و همکاران، ۲۰۱۰ الف). یافته های این پژوهش نشان داد که مقدار آنزیم های گلیکولیک و مسیرهای تخمیر بیش ترین تأثیر را داشته اند (کوماتسو و حسین، ۲۰۱۳). ماتسیوس و همکاران (۲۰۱۱) نشان دادند که پروتئین های اساسی در واکنش به تنش، گلیکولیز، هموستازی ردوکس دخیل هستند و پردازش پروتئین در نواحی خاصی از ریشه مثل رأس آن با شدت بیش تری انجام می شود (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴). نانجو و همکاران (۲۰۱۲) پروتئومیکس های کمی بر پایه MS بدون ژل و روش های پروتئومیکس های فسفر برای بررسی پروفیل های مقایسه ای موجود پروتئین نوک ریشه سویا که در معرض تنش سیلابی قرار گرفته بود استفاده کردند. آن ها نتیجه گرفتند که: ۱- افزایش در پروتئین های مربوط به گلیکولیز، تخمیر، متابولیسم دیواره سلولی و متابولیسم نوکلئیک، ۲- تجمع پروتئین هایی از جمله پروتئین متصل به ساکروز، فسفاتیدیل اینوزیتول-۴-فسفات ۵-کیناز، اکتین ها و توبولین های-آلفا^۲ به ویژه در بخش نوک ریشه، ۳- کاهش رقابت پروتئین های اصلی دخیل در متابولیسم آمینواسید و مشارکت سلول، ۴- افزایش رو به رشد ساکاروز به دلیل جمع شدن پروتئین های متصل به ساکاروز در نوک ریشه سویای غرقاب شده وجود دارد (نانجو و همکاران، ۲۰۱۲). پیوستگی ارتباط پروتئولیز و تنش غرقابی در نوک ریشه با استفاده از روش های پروتئومیکس ایجاد می شود (یاناگاو و کوماتسو، ۲۰۱۲). نتایج نشان داد که فرآیندهای پروتئولیک مربوط به یوبیکوتین/پروتئازوم^۳ که در ریشه ها رخ می دهد منجر به تخریب سلول های نوک ریشه و مرگ سلول های کلاهک ریشه می شود (یاناگاو و کوماتسو، ۲۰۱۲).

1. Proteasome

2. Alpha-Tubulins

3. Ubiquitin/proteasomes

کوماتسو و همکاران (۲۰۱۳ الف) تحقیق پروتئومیکس روی رقم موتانت متحمل به غرقاب که افزایش رشد ریشه در شرایط غرقاب نشان می‌دهد انجام دادند. همچنین، پروتئوم مربوط به مسیر تخمیر را بررسی کردند که شامل دسته‌های متنوعی از ژن‌ها مثل الکل دهیدروژناز (ADHها) و ایزوآنزیم‌های پیروات دکربوکسیلاز است. آن‌ها گزارش داده‌اند که پروتئین‌های مرتبط با دیواره سلولی هنگام بروز تنش سیلابی تغییری نمی‌کنند و و این‌گونه زنده ماندن سلول‌های نوک ریشه را شرایط تنش حفظ می‌کنند. از این‌رو، رشد سریع بعد از دوره تنش را پشتیبانی می‌کند (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳ الف). در بر رتیکولوم آندوپلاسمیک (ER) بخش نوک ریشه سویا که تحت تأثیر تنش غرقاب قرار داشت، بیان پروتئین ۵ متصل به لومینال^۱ افزایش یافت که در تحمل تنش، متابولیسم هومورن، سنتز دیواره سلولی و تعمیر DNA دخیل می‌باشد (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۲ ب). علاوه بر این، کاهش بیان متیل ترانسفراز PMT2 و پروتئین ۲ آرابینوگالاکتان^۲ تحت تنش سیلاب مشاهده شد (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۲ ب). اوه و همکاران (۲۰۱۴) افزایش در پروتئین پلی-ADP-ریبوسیلیشن^۳ و کاهش در متابولیسم RNA از طریق تحقیقات پروتئومیکس هسته‌ای نوک ریشه سویا مبتلا به تنش سیلابی را گزارش کردند.

تجزیه تحلیل پروتئوم برگ سویا نشان داد که اکثریت پروتئین‌های احیا شده در متابولیسم اولیه/ثانویه و تولید انرژی دخیل هستند (دونللی و همکاران، ۲۰۰۵). این یافته‌ها با تجزیه و تحلیل جدید پروتئومیکس اندام خاص بر پایه ژل که توسط خاتون و همکاران (۲۰۱۲) نشان داده شده بودند، پروفیل‌های پروتئین در ریشه‌ها، هیپوکوتیل‌ها و برگ‌ها در گیاه زراعی سویا یک هفته‌ای تحت تنش غرقابیبا استفاده از تکنیک پروتئومیکس بر پایه ژل همخوانی دارند. در میان ۵۷۷ لکه پروتئینی شناسایی شده در برگ‌ها، ۲۴-۲۶ لکه در طول تنش سیلاب به طور معنی‌داری کاهش یافتند. اگرچه، پروتئین‌های سیتوپلاسمیک و کلروپلاسمیک کاهش یافتند و بعد از آن در برگ‌ها

1. Luminal

2. Arabiogalactan

3. Poly-ADP-Ribosylation

افزایش یافتند، در حالی که تمام پروتئین‌های درگیر در مکانیسم بیماری/دفاعی کاهش یافتند (خاتون و همکاران، ۲۰۱۲). تعداد کمی از پروتئین‌های مربوط به انرژی در برگ‌ها در مقایسه با ریشه‌ها و هیپوکوتیل‌ها وجود دارند. در میان پروتئین‌های مربوط به متابولیسم سلول، ایزوفلاون ردوکتاز^۱، نقش مهمی در برابر تنش اکسیداتیو شناسایی شده است. ایزوفلاون ردوکتاز در بیوسنتز آلکالوئیدها که در مکانیسم مقاومت به تنش سهیم هستند دخیل هستند (کاجیکاوا و همکاران، ۲۰۰۹؛ کوماتسو و حسین، ۲۰۱۳). کاهش ایزوفلاون ردوکتاز و پروتئین‌های اضافی مرتبط به بیماری/دفاع (CAT، SOD) در ریشه‌ها و برگ‌های گیاهان مبتلا به غرقاب در برابر گیاهچه‌های شاهد نشان می‌دهد که تنش غرقابی به‌طور مجزا واکنش دفاعی در گیاه سویا غرقاب شده را سرکوب می‌کند (خاتون و همکاران، ۲۰۱۲). علاوه بر این، نویسندگان نتیجه گرفتند که صدمه در رشد گیاه ناشی از کاهش پروتئین‌های متصل به کلروفیل a-b و کاهش بیان پروتئین ROS است (خاتون و همکاران، ۲۰۱۲).

تنش زیستی منجر به آسیب زنجیره الکترونی میتوکندری می‌شود، و آن باعث تشکیل ROS می‌شود. میتوکندری محل اصلی مطالعه زیرسلولی پروتئومیکس است (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴). مطالعات همراه پروتئومیکس و تکنیک‌های متابولیکی به‌طور موفقیت آمیزی توسط کوماتسو و همکاران (۲۰۱۱) برای تفسیر عملکرد میتوکندری سوپای تحت تنش غرقاب مورد استفاده قرار گرفت. نویسندگان افزایش در پروتئین‌ها و متابولیت‌های مرتبط با TCA و شنت بوتیرات آمینو-گاما^۲ (GABA) و سوسیانات-سمی آلدئید دهیدروژناز^۳ را ثبت کرده‌اند. به عبارتی دیگر، پروتئین‌ها به کمپلکس‌ها III، IV و V زنجیره انتقال الکترون متصل می‌شوند و فراوانی ناقل‌های داخلی غشا در واکنش به تنش غرقابی را یافتند که آن ناشی از تولید زیاد NADH است (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۱).

تنش غرقابی با بیان پروتئین از جمله SOD و سیتوزولیک آسکوروبیک اکسیداز

-
1. Isoflavone reductase
 2. gamma-amino butyrate
 3. Succinate-semialdehyde dehydrogenase

ROS (cAPX)، را کاهش می‌دهد (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴). همچنین، فعالیت آنزیم APX، بیان ژن cAPX 2 و میزان پروتئین cAPX در فرایند غربالگری پروتئومیکس شش رقم متنوع سویا تحت تنش سیلابی به‌طور قابل توجهی کاهش یافتند (شی و همکاران، ۲۰۰۸). این مشاهدات نشان می‌دهد که محصول ژن APX 2 در واکنش سویا به تنش ناشی از سیلاب نقش مهمی ایفا می‌کند (شی و همکاران، ۲۰۰۸). نقشی که با کاربرد فیتوهورمون آبسزیک اسید (ABA) در کاهش تنش غرقابی ایفا می‌شود توسط کوماتسو و همکاران (۲۰۱۳ ب) در مطالعه پروتئومیکس بدون ژل در گیاهچه‌های سویا مورد بررسی قرار گرفت. تیمار ABA تحت تنش غرقابی باعث افزایش فراوانی پروتئین‌های هسته‌ای از جمله هیستون دیکتیلاز^۱ و U2 ریبونوکلئوپروتئین^۲ هسته‌ای کوچک می‌شود؛ در مقابل، پروتئین‌های ۳۵ هسته‌ای از جمله پروتئین ۵ تقسیم سلولی، پروتئین زینک فینگر^۳، ایمپورتن آلفا^۴، عامل بازسازی کروماتین و ترانسدیوسین کاهش یافتند^۵. علاوه بر این، کاهش شدت بیان mRNA پروتئین‌های ۵ چرخه تقسیم سلول، پروتئین زینک فینگر C2H2SERRATE، پروتئین خانواده زینک فینگر CCCH، و ترانسدیوسین تحت مکمل ABA ثبت شدند. نتیجه گرفته شد که ABA نقش مهمی در بهبود تحمل تنش غرقابی از طریق مدیریت تبدیل انرژی دارد که این امر از طریق مسیر گلیکولیتیک^۶ و تنظیم روتئین‌های چرخه پنج تقسیم سلولی، پروتئین‌های زینک فینگر و ترانسدیوسین انجام می‌شود (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳ ب).

-
1. histone deacetylase
 2. Ribonucleoprotein
 3. Zinc finger
 4. Importin alpha
 5. Transducin
 6. Glycolytic Scheme

۳-۴-۲- پروتئومیکس های سویای رشد یافته تحت شوری

شوری یک مشکل عمده زیست محیطی محسوب می شود، که کارایی محصولات زراعی را در سراسر جهان محدود می کند. شوری سطح وسیعی از زمین را هر ساله تحت تأثیر قرار می دهد و مناطق متأثر از شوری روز به روز افزایش می یابند (ورنا و همکاران، ۲۰۱۳). شوری رشد رویشی در نتیجه کمبود آب و سمیت یونی کاهش می دهد (سای کاجوت و همکاران، ۲۰۱۳). تنش شوری موجب تغییرات در فعالیت های بیوسنتزی ضروری و هم چنین فتوسنتز و تنفس نوری، سنتز قند و آمینواسید می شود (سای کاجوت و همکاران، ۲۰۱۳). سویا محصول زراعی نسبتاً حساس به نمک و شوری است، این امر به دلیل اثرات سرکوب ژن است، از این رو بیان پروتئین کاهش می یابد (کاو و همکاران، ۲۰۰۶؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). تنش شوری در ابتدا منجر به افزایش فراوانی پروتئین دخیل در دریافت پیام می شود (ژو و همکاران، ۲۰۱۳)، که این امر شامل غشای پلاسمایی یا گیرنده های سیتوپلاسم، پروتئین Ca^{++} پیامرسانی/اتصال، فعال سازی پروتئین های فسفر متصل آبشار کیناز و گیرنده های اتیلن می شود (گوش و سو، ۲۰۱۴).

تنش شوری منجر به القا برخی از ژن ها در سویا می شود (سبحانیان و همکاران، ۲۰۱۰) همان طور که لیائو و همکاران (۲۰۰۳) فسفاتاز تحت تنش شوری را که نقش مهمی در تولید ROS یا پاکسازی آن دارد را شناسایی کردند. مقدار زیاد پروتئین های LEA و پروتئین های مرتبط به بیماری زائی در ریشه های سویا تحت تنش شوری شناسایی شد (اونیش و همکاران، ۲۰۰۶). علاوه بر این، همولوگ پروتئین متصل به اوکسیتروپ^۱ با واکنش تنش شوری و پیرشدن کوتیلدون سویا القا شد (لی و همکاران، ۲۰۰۸).

در مقایسه با گیاهان وحشی، سویای تراریخته، به دلیل بیان بیش از حد ژن همولوگ پروتئین متصل به عامل واکنش گر دهیدراسیون (GmDREB2)، که به عنوان فعال کننده رونویسی ضروری است در بهبود مقاومت به شوری زیاد نقش دارد (چن و همکاران، ۲۰۰۷)، محتوای پرولین بیش تری تحت تنش شوری انباشته می کند (چن و همکاران، ۲۰۰۷).

اولین مطالعه پروتئومیکس روی سویای در معرض تنش شوری توسط آقای و همکاران (۲۰۰۹) انجام شد. کاربرد NaCl ۱۰۰ میلی مولار روی گیاهچه‌های سه روزه انجام شد و پروتئین آن‌ها را با استفاده از تکنین پروتئومیکس استخراج کردند. آن‌ها نتیجه گرفتند که LEA در مکانیسم سازگاری گیاهان در برابر تنش شوری در مرحله اولیه گیاهچه دخیل است. سبحانیان و همکاران (۲۰۱۰) تحقیقات پروتئومیکس روی گیاهچه‌های سویای هفت روزه را با استفاده از برگ‌ها، هیپوکوتیل و ریشه برای ایجاد پروتئین‌های واکنشی به تنش در فاز رویشی از طریق 2-DE، توالی دهنده پروتئین و MS به کار گرفتند. آن‌ها گزارش کردند که کاهش بیان پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز (پروتئین چاپرون فعال کننده ریبولوز-۱،۵-بیس فسفات کربوکسیلاز/اکسیژناز (RuBisCO)) به دلیل کاهش انرژی درون گیاه است، اما همچنین آن‌ها فراوانی کالریتیکیولین، پروتئین چاپرون متصل به کلسیم، به عنوان عنصر اصلی در حفظ هموستازی کلسیم، و تاشدگی پروتئین در شبکه آندوپلاسمی را مشاهده کردند. کاهش زیر واحد 50S ریبوزومی، با فعالیت پپتیدیل-ترانسفراز که در تشکیل باند پپتید دخیل است انجام می‌شود (کوماتسو و حسین، ۲۰۱۳؛ کوتوسو و همکاران، ۱۹۷۶)، این امر نشان‌دهنده اثر مضر NaCl بر بیوسنتز پروتئین سویا دارد و منجر به کاهش رشد در شرایط شوری شود. کاهش بیان پروتئین‌های مرتبط با متابولیسم هم‌چون هیدرولاز که در تخریب کلروکاتکول اثر دارد مشاهده شده است (بلاسکو و همکاران، ۱۹۹۵)، این امر حاکی از این است که این متابولیت‌های ثانویه به طور معنی‌داری تحت تنش شوری تجزیه نمی‌شوند.

تنش شوری باعث کاهش بیان O-متیل ترانسفراز کافئویل-کوآنزیم A^۱ می‌شود، بدین معنی که منجر به القای تبدیل کافئویل-کوآنزیم A^۲ به سیناپویل-کوآنزیم A^۳ می‌شود (گریمنگ و ماترن، ۱۹۹۷؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). از آن جایی که این آنزیم بیش‌تر ترکیبات انتقالی که در لیگنینی شدن دیواره سلولی مشارکت می‌کنند را معین می‌کند، کاهش بیان آن برای مختل کردن لیگنینی شدن دیواره سلولی که

1. Caffeoyl-CoA O-methyltransferase

2. Caffeoyl-CoA

3. Sinapoyl-CoA

منجر به کاهش متعاقب در گیاهچه‌های در حال رشد در تنش شوری می‌شود. حکیم و همکاران (۲۰۱۲ الف) تجزیه و تحلیل پروتئومیکس ژنوتیپ Pusa-37 (متحمل به نمک) سویا به تنش شوری در ۱۵۰ میلی مولار NaCl را بررسی کرد و پروتئین‌های دخیل در واکنش‌های بیوشیمیایی مختلف مانند سنتز پروتئین (۱۲ درصد)، تنظیم ردوکس (۱۹ درصد)، متابولیسم اولیه و ثانویه (۲۵ درصد)، یا فرآیندهای مرتبط به دفاع و بیماری (۳۲ درصد) را مشاهده کرد. در مجموع ۱۷۳ لکه پروتئینی شناسایی شد که بیش از ۴۰ پروتئین به‌طور مختلف با تنش شوری بیان شدند و ۱۶ پروتئینا به‌طور ساختاری تجزیه و تحلیل گردیدند.

۴-۴-۲- پروتئومیکس سویا تحت تنش دمای/ گرمای بالا

تنش گرما به‌عنوان نوسان دما به سطح بحرانی بالا تعریف می‌شود که می‌تواند آسیب حتمی به رشد و توسعه گیاه وارد کند (حسین و همکاران، ۲۰۱۳). تنش دمای بالا باعث تغییرات مورفولوژیکی، آناتومیک، متابولیکی و آنزیمی می‌شود (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۲). تغییرات مورفولوژیکی تنش دمای بالا در گیاهان شامل ممانعت رشد ریشه و اندام هوایی، آفتاب سوختگی ساقه، برگ‌ها و شاخه‌ها، سوخته شدن شاخه‌ها و برگ‌ها، پیری و ریزش برگ و کاهش کارایی گیاه می‌شود (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۲). گیاهانی که در معرض ۵ درجه سانتی گراد دمای بالای دمای طبیعی قرار می‌گیرند ممانعت در تولید برخی پروتئین‌های طبیعی و همچنین افزایش بیان گروهی پروتئین‌های خاصی که پروتئین‌های شوک حرارتی نامیده می‌شوند یا چاپرونی‌های که به تحمل گرما کمک می‌کنند، را نشان می‌دهند (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۳؛ جینکینز و همکاران، ۱۹۹۷). دمای مطلوب برای رشد سویا ۲۵-۳۰ درجه سانتی گراد است (میرانصاری، ۲۰۱۳)، پس سویا نسبت به سایر گیاهان بقولات بسیار مناسب دمای بالا در نظر گرفته می‌شود (حسین و همکاران، ۲۰۱۳؛ اورتیز و کاردمیل، ۲۰۰۱؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). تنش گرما تغییرات قابل توجهی در متابولیسم اسیدهای چرب در بذر سویا القا می‌کند، که

این امر باعث افزایش غلظت اسیدهای چرب اشباع شده مانند اولئیک^۱، استئاریک^۲، و پالمیتیک^۳ اسید می‌شود، در حالی که اسیدهای لینولئیک^۴ و لینولنیک^۵ کاهش می‌یابند و این امر منجر به اختلال در حیات دانه می‌شود (رن و همکاران، ۲۰۰۹).

انجام آزمایشات پروتئومیکس در بذر سویا که در معرض دمای بالا قرار دارد توجه محققین را به خود جلب نموده است. رن و همکاران (۲۰۰۹) تجزیه و تحلیل گیاهچه‌های سویای در معرض دمای طبیعی و بالا در اتاقک رشد را مطالعه کردند. آن‌ها ۲۰ پروتئین واکنشی به تنش گرما را با استفاده از تکنیک 2D-DIGE شناسایی کردند. افزایش انباشته شدن HSP22 در بذرهای سویا در دمای بالا ثبت شد، در نتیجه نقش HSP در تحمل گرما را مشخص کردند. آشان و همکاران (۲۰۱۰ الف) برای اولین بار رویکردهای دفاعی بافت را نشان دادند و استراتژی‌های متنوع سازگاری به گرما در واکنش پروتئومیکس ریشه‌ها، ساقه‌ها و برگ‌های گیاهچه‌های سویا را در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۶، ۱۲ یا ۲۴ ساعت شناسایی کردند. این محققان کاهش بیان پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز، متابولیت‌های ثانویه و سنتز پروتئین را نشان دادند. افزایش بیان اکثریت پروتئین‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی و هم‌چنین مقدار افزایش یافته SOD (Cu-Zn) و APX1 سیتوزولیک در برگ‌های سویا تحت تنش گرما مشاهده شد و این آنزیم‌ها نقش دفاعی در برابر ROS ناشی از تنش گرما ایفا می‌کنند.

۵-۴-۲- پروتئومیکس سویا رشد یافته تحت تنش دمای کم/سرما

تنش دمای کم/سرما (۱۰-۰ درجه سانتی‌گراد) یک تنش طبیعی است که رشد گیاهان را محدود می‌کند (عبدال لاتف و چاوکسینگ، ۲۰۱۱). در اغلب گونه‌های گیاهی، دمای کم فرآیندهای مختلف فیزیولوژیکی هم‌چون ۱- سیالیت غشاها؛ ۲- جذب آب و

-
1. Oleic
 2. Stearic
 3. Palmitic
 4. Linoleic
 5. Linolenic

مواد غذایی؛ ۳- تغییرات ساختاری پروتئین‌ها و اسیدهای هسته‌ای (نوری و همکاران، ۲۰۱۱)؛ ۴- تغییر در فیزیولوژی سلولی با کاهش میزان فرآیندهای متابولیکی یا تجدید چهارچوب بیان ژن (چینوسامی و همکاران، ۲۰۰۷)؛ ۵- تولید رادیکال‌های آزاد، را تحت تأثیر قرار می‌دهد (عبدال لاتف و چاوکسینگ، ۲۰۱۱؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). سویا به‌طور نسبی به تنش سرما حساس‌تر است (چسبروگ، ۱۹۹۰؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). این حساسیت به دمای کم باعث اثرات نامطلوبی بر متابولیسم پروتئین و سلول می‌شود (نوری و همکاران، ۲۰۱۱؛ روبرتس و کی، ۱۹۹۱).

تحقیقات زیادی بر جنبه پروتئومیکس تنش سرما انجام نشده‌است. تورچی و همکاران (۲۰۰۹) گیاهچه‌های سویا دو روزه را در معرض دمای پایین قرار دادند که منجر به القا پروتئین مربوط به پاتوژن (PR1) شد و باعث ممانعت PR10 و کافئویل-کوآنزیم O-3 A-متیل ترانسفراز شد. علاوه بر این، پروتئین‌های نوع PR1، برای مثال، پروتئین‌های شبیه به چیتینازها^۱ و تاومتین^۲ که فعالیت‌های ضد یخ‌زدگی نشان می‌دهند در تک لپه‌ای‌های زمستانه هم‌چون جو، گندم و علفی‌ها تولید می‌شوند (گرفتیت و یاش، ۲۰۰۴). چنگ و همکاران (۲۰۱۰) پروتئومیکس بذور سویا را تحت تنش سرما (۴ درجه سانتی‌گراد) بررسی کردند. آن‌ها یک گروه از ۴۰ لکه پروتئین مشاهده کردند، که ۲۵ پروتئین القا و ۱۵ پروتئین سرکوب شدند. این پروتئین‌ها در فرآیندهای متابولیکی متعددی، از جمله تقسیم/رشد سلولی، دفاع سلولی، ذخیره انرژی، سنتز پروتئین، رونویسی و نقل و انتقال نقش ایفا می‌کنند. چنگ و همکاران (۲۰۱۰) گزارش کردند که پروتئین‌های مربوط به تنش، برای مثال LEA و GST24، احتمالاً نقش مهمی برای مقابله با تنش دمای کم ایفا می‌کنند. علاوه بر این، افزایش در محتوای فسفوانول پیروات کربوکسیلاز و مالات دهیدروژناز، که در چرخه تریکربوکسیلیک اسید^۳ دخیل هستند، با تحمل سرمای بذور در دوره جوانه‌زنی مرتبط هستند (نوری و همکاران، ۲۰۱۱). کارکرد پروتئین LEA در میان گونه‌های مختلف گیاهی به شرایط محیطی نامساعد

1. Chitinases

2. Thaumatin

3. Tricarboxylic acid

از جمله تنش اسمزی، خشکیدگی یا سرما مرتبط است (نوری و همکاران، ۲۰۱۱). مطالعات قبلی القا پروتئین‌های LEA در سویای تحت تنش شوری را نشان داده‌اند (آقای و همکاران، ۲۰۰۹؛ سولاگز و همکاران، ۲۰۰۲).

رویکرد پروتئومیکس توسط سویگونسکا و ویدنر (۲۰۱۳) برای تجزیه و تحلیل اثر تنش سرما به تنهایی (۱۰+ درجه سانتی‌گراد / H_2O)، تنش اسمزی (۲۵+ درجه سانتی‌گراد / ۰/۲- مگاپاسکال) و علاوه بر آن در اثر تجمعی تنش سرما و اسمزی (۱۰+ درجه سانتی‌گراد / ۰/۲- مگاپاسکال) به کار برده شد. مطالعه از طریق LC/nano ESI-MS اختلاف قابل توجه در حجم ۵۹ پروتئین در نمونه‌های تیمار شده و شاهد نشان داد. پروتئین‌های شناسایی شده به گروه‌های عملکردی مختلف از جمله ۹ پروتئین دخیل در مقاومت به تنش گیاه، ۸ پروتئین مسئول ذخیره و ۱۰ پروتئین مربوط به متابولیسم کربوهیدرات طبقه‌بندی شدند. علاوه بر این، پروتئین‌های متعددی به نقل و انتقال الکترون، مسیرهای متابولیکی متنوع، متابولیسم اولیه و ثانویه مرتبط بودند (سویگونسکا و ویدنر، ۲۰۱۳).

۶-۴-۲- پروتئومیکس سویا تحت تنش اوزون

اوزون یکی از سموم عمده آلاینده جوی است که از واکنش‌های فیتوشیمیایی در میان کربن مونواکسید، نیتروژن اکسیداز و ترکیبات آلی فرار تولید می‌شود (کوی و همکاران، ۲۰۱۳). در دهه‌های اخیر افزایش قابل توجهی در مقدار غلظت O_3 وجود داشته است و به نظر می‌رسد این افزایش در سال‌های آتی ادامه داشته باشد (کوی و همکاران، ۲۰۱۳). اوزن حتی در مقدار کم ۳۰ نانولتر در لیتر بسیار مضر شناخته شده است (کارلسون و همکاران، ۱۹۹۵). افزایش مداوم مقدار O_3 می‌تواند منجر به اثرات زیان‌آور بر متابولیسم گیاه، از جمله کارایی رشد و عملکرد اقتصادی کشاورزی شود (کوی و همکاران، ۲۰۱۳؛ فنگ و همکاران، ۲۰۱۱؛ شی و همکاران، ۲۰۰۹).

آشان و همکاران (۲۰۱۰ ب) برای نشان دادن مکانیسم واکنش سویا به O_3 ، تجزیه تحلیل پروتئوم مقایسه‌ای سویای در معرض مقدار ۱۲۰ ppm اوزن برای سه روز را انجام دادند. قرار گرفتن در معرض تنش اوزن تنها منجر به سرکوب همه پروتئین‌های درگیر در جذب اولیه کربن و چرخه کالوین نمی‌شود بلکه باعث سرکوب پروتئین‌های

زیادی مربوط به فتوسیستم I/II و نقل و انتقال الکترون می‌شود. علاوه بر این، آشان و همکاران (۲۰۱۰ ب) نشان داد که محتوای نشاسته به‌طور معنی‌داری کاهش یافته است در حالی که ساکاروز در برگ‌های تیمار شده با تنش اوزن افزایش یافته است. برگ‌های که در معرض اوزن قرار گرفته‌اند به‌دلیل H_2O_2 بالا و انباشته شدن سوپر اکسید لکه‌های آبی تیره و قهوه‌ای تیره نشان می‌دهند (آشان و همکاران، ۲۰۱۰ ب). علاوه بر این نشان داده شده است که مقدار ساکاروز وقتی افزایش می‌یابد سیستم دفاعی آنتی‌اکسیداتیو و پیامرسانی ROS تنظیم تحمل به قرار گرفتن کوتاه مدت تحت اوزن را القا می‌کند (حسین و همکاران، ۲۰۱۳؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱).

اخیراً، گالانت و همکاران (۲۰۱۲) تحقیقات پروتئومیکس بافت‌های برگ و ریشه سویا اصلاح شده یافته در معرض SoyFACE در مقدار O_3 کم مطالعه کردند و دریافتند که افزایش بیان و یا اکسیداسیون پروتئین شبیه کلروفیلاز، کلروفیل a/پروتئین متصل به بتا، پروتئین مربوط به RuBisCO، پروتئین‌های متصل به RuBisCO، زیرواحدهای کوچک و بزرگ RuBisCO، فعال کننده RuBisCO و فردوکسین ردوکتاز ممکن است برای حفظ میزان فتوسنتز طبیعی قبل از پیری ناشی از تنش اوزن کمک کنند. هم‌چنین بیان زیاد ژن مربوط به مراحل احیاء و بازسازی چرخه کالوین، گلیکولیز و چرخه اسید سیتریک نیز مشاهده شده است (گالانت و همکاران، ۲۰۱۲). همه این تغییرات و اکسیداسیون پروتئین القاء شده توسط اوزن بخشی از مکانیسم سازگاری در برابر آسیب تنش اکسیداتیو هستند.

۷-۴-۲- پروتئومیکس سویا تحت تنش فرابنفش

UV-B جوی ترکیب مهمی است که اقلیم جهانی را تحت تأثیر قرار می‌دهد و اثر نامساعد بر متابولیسم و کارایی گیاه دارد (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف). سو و همکاران (۲۰۰۸) و نوری و همکاران (۲۰۱۱) تغییر زیاد در قابلیت ژنوتیپ‌های سویا در پاسخ به اشعه UV-B را، به‌دلیل اختلاف در بیوسنتز فلاوونوئید به‌عنوان محصول اصلی برای واکنش با اشعه‌های UV بالا، شرح دادند. سو و همکاران (۲۰۰۸) اثرات اشعه UV-B خورشیدی در تجزیه و تحلیل پروتئوم در برگ‌های سویا، که اختلاف در بیوسنتز

فلاوونوئید از طریق تجزیه و تحلیل 2-DE را نشان می‌دادند، بررسی کردند. آن‌ها نتیجه گرفتند: الف- مقدار زیاد فلاوونوئیدهای برگ‌ی سویا را از تنش UV-B محافظت می‌کنند؛ ب- افزایش در همه پروتئین‌های واکنشی وابسته به فتوسیستم (PS) تحت تیمار UV-B وجود دارد؛ ج- کاهش در زیرواحد کوچک RuBisCO، فسفولیسات کیناز، فسفوریبولوکیناز، زیرواحد کوچک RuBisCO، فعال کننده RuBisCO و گلیسرآلدئید-۳-فسفات دهیدروژناز (GAPDH) توسط اشعه‌های UV-B وجود دارد؛ د- متابولیسم، بیوسنتز پروتئین، ذخیره انرژی، رونویسی، پروتئین‌های وابسته به متابولیسم ثانویه بیماری/دفاع که اغلب توسط اشعه‌های UV-B تحت تأثیر قرار می‌گیرند؛ ه- ممانعت در فعالیت آنزیم مربوط به فرآیندهای متابولیکی عمده از جمله فتوسنتز، زنجیره انتقال الکترون که باعث تولید ROS می‌شود و منجر به آسیب اکسیداتیو به سلول‌های سویای مبتلا به UV می‌شود.

۸-۴-۲- پرتئومیکس سویاتحت تنش عناصر سنگین

بیوسفر بشدت به افزایش فلزات سنگین که منجر به کاهش عملکرد محصولات زراعی می‌شود و ثبات کل اکوسیستم را تحت تأثیر قرار می‌دهد، آسیب پذیر است (گراگ و سینگلا، ۲۰۱۲). ۵۰ عنصر با وزن ویژه بیش از پنج گرم در میلی لیتر وجود دارند که به نوبه خود فلزات سنگین هستند (گوتر و پایزکوسی، ۲۰۰۶). منابع عمده آلودگی فلزات سنگین شامل کودهای فسفاته، نیروگاه‌های سوخت زغال سنگ، کارخانه‌های سیمان‌سازی، کارخانه‌های تصفیه زینک و رنگ (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف) می‌باشند. انسان‌ها و حیوانات فلزات سنگین را با مصرف محصولات زراعی که در خاک آلوده به فلزات رشد کرده‌اند، دریافت می‌کنند (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف). افزایش پیوسته فلزات سنگین در بافت‌های گیاهی باعث اثرات زیان آور، از جمله اختلال در فعالیت آنزیمی، تغییر فرآیندهای عمده متابولیکی و غیر فعال کردن سیستم پاکسازی ROS می‌شود (درزویکا و همکاران، ۲۰۱۲). گیاهان به سمیت فلزات سنگین به روش‌های متفاوتی از جمله تقسیم و تسهیم یون‌های فلزات، کلات شدن، عدم متحرک سازی و دفع واکنش نشان می‌دهند (احسان و همکاران، ۲۰۰۸؛

حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف). تشکیل متالوتیونین‌ها^۱ (MTها) و فیتوکلانتین‌های لیگاند متصل به پپتید فلز (PCها) یک روش در گیاهانی است که این تنش سمی را تحمل می‌کند (حکیم و همکاران، ۲۰۱۲ الف).

ژن و همکاران (۲۰۰۷) گیاهچه‌های یک هفته‌ای سویا در معرض آلومینیوم (Al) (۵۰ میکرومولار $AlCl_3$) بررسی و القا سیستمین سینتاز (CS) و GSH^۲ را در پروتئوم آن‌ها مشاهده کردند. سمیت آلومینیوم سه چاپرون مولکولی مانند پروتئین‌های شبیه DnaJ و یک LMW-HSP در سویا را نیز القا می‌کند. این پروتئین‌ها فعالیت HSP70 آدنوزین تری-فسفات (ATPase) را در تاخوردگی پروتئین تنظیم می‌کنند، که این امر منجر به تجدید ساخت پروتئین و بعد از آن حافظ هموستازی سلولی خواهد بود (حسین و همکاران، ۲۰۱۳). علاوه بر این، میزان رونویسی و ترجمه پروتئین PR-10 در گیاه سویا رشد یافته در محیط کشت دارای آلومینیوم بیش تر بیان شدند (ژن و همکاران، ۲۰۰۷). این پروتئین‌ها نشان داده‌اند که نقش مهمی در تحمل فلزات سنگین ایفا می‌کنند (ادروا و همکاران، ۲۰۰۵؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۳).

برای شناخت مکانیسم‌هایی که تحمل آلومینیوم و سمیت را هدف قرار داده‌اند، دورسا و همکاران (۲۰۱۱) تحقیقات پروتئومیکس ژنوتیپ‌های سویای متحمل به آلومینیوم (PI 416937) و حساس به آلومینیوم (Young) در تیمارهایی که ۶، ۵۱ و ۷۲ ساعت در معرض آلومینیوم بودند را از طریق توالی^۳ بلند 2-D-DIGE، اسپکترومتری جرمی^۴ و ابزارهای بیوانفورماتیک بررسی کردند. تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای پروتئوم شناسایی شده از این مطالعه نقش کلیدی دو آنزیم دخیل در آنتی‌اکسیداسیون، سیمیت‌زدایی و بیوسنتز اسیدهای آلی را در تحمل سویا به آلومینیوم روشن کردند. دورسا و همکاران (۲۰۱۱) نتایج نشان داد که پروتئین‌ها و آنزیم‌های مرتبط به تحمل آلومینیوم در PI 416937 (متحمل به آلومینیوم) القا می‌شوند؛ در مقابل،

-
1. Metallothionins
 2. GSH pool
 3. tandem blend
 4. Mass spectrometry

پروتئین‌های مربوط به پاسخ به تنش در Young (حساس به آلومینیوم) القا می‌شوند. به‌طور ویژه آلومینیوم بیان مالات دهیدروژناز^۱، آنولاز^۲، مالات اکسیدوردوکتاز^۳ و پیرووات دهیدروژناز^۴ را در PI 416937 افزایش می‌دهد، در حالی که YOUNG هیچ تغییری ایجاد نکرد. این محققان نتیجه گرفتند که بیان بیش از حد آنزیم‌های بی‌شمار تراریخته می‌تواند رویکرد مهندسی ژنتیک برای افزایش تعداد گیاهان متحمل به آلومینیوم باشند.

سوبکویاک و دکرت (۲۰۰۶) تحقیقات پروتئومیکس در سلول‌های سویا تحت غلظت‌های مختلف کادمیوم (Cd) کشت شده در محیط سوسپانسیون را بررسی کرده و تجزیه تحلیل پروتئومیکس را در زمان‌های مختلف نیز انجام دادند. این محققین پروتئین SAM22 ناشی از تنش را با استفاده از تکنیک پروتئومیکس باند SDS-PAGE شناسایی کردند و آن را به‌عنوان پروتئین PR-10 که در تیمار کادمیوم افزایش می‌یابد، طبقه‌بندی کردند. افزایش بیان مجموعه گلوکاتایون-اس-ترانسفراز نیز با غلظت‌های کادمیوم متغیر بود و این آنزیم‌ها ممکن است سمیت‌زدایی پیش‌ماده‌های زنبیوتیک‌های^۵ بسیار متنوع را همراه با فلزات سنگین تسهیل کنند (فروا، ۲۰۰۳؛ نوری و همکاران، ۲۰۱۱). مکانیسم دفاعی سویا در برابر سمیت کادمیوم با تحریک مثبت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به‌عنوان مثال SOD (Cu-Zn) به دست می‌آید.

تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای پروتئومیکس سویای انباشت‌کننده کم و زیاد کادمیوم در معرض تنش کادمیوم توسط حسین و همکاران (۲۰۱۲) انجام شد. نویسندگان موارد زیر را اظهار کردند: الف- افزایش در بیان پروتئین‌های مربوط به دفاع ناشی از کادمیوم هم‌چون آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی؛ ب- افزایش فراوانی پروتئین‌های مربوط به

1. Malate dehydrogenase

2. Enolase

3. Malate oxidoreductase

4. Pyruvate dehydrogenase

5. Xenobiotics

فتوسیستم I و II، فعال کننده روبیسکو، زیرواحدهای آلفا و بتای پروتئین متصل به LSU، اکسیدوردوکتاز وابسته به NAD(P)H، و اکسیژن تقویت کننده و افزایش دهنده پروتئین یک و دو؛ ج- آنزیم های گلیکولیت که به طور مثبتی تحریک می شوند منجر به گردش بیش تر پروتئین های مانند فسفوگلیسرات موتاز (PGM)، گلوکز-۶-فسفات ایزومراز (G6PI)، تریوز فسفات ایزومراز (TPI)، گلیسر آلدئید-۳-فسفات دهیدروژناز (G3PDH)، انولاز (ENO)، و پیرووات کیناز (PK)، بیش از دو برابر شدن فراوانی پروتئین HSP70 در برگ های رقم Harosoy می شود، در حالی که با افزایش تجمع کادمیوم در رقم Fukuyutaka آنزیم های عنوان شده کاهش بیان نشان داد.

۵-۲- نتیجه گیری و چشم اندازهای آینده

در شرایط تغییر اقلیم، کارایی محصولات زراعی مهم ترین بخش آسیب پذیر است، زیرا گیاهان در معرض تنش های مختلف غیرزیستی قرار دارند. همچنین، افزایش تقاضا برای تأمین غذای جمعیت در حال رشد جهان نیاز به بهبود جدی کارایی گیاهان دارد. تحقیقات اخیر ایده هایی را که می توانند سطح تحمل محصولات را تحت تنش غیرزیستی افزایش دهند مورد آزمون قرار می دهد. در این زمینه، محققان نیاز شناسایی دقیق مکانیسم های تحمل تنش در گیاهان در مراحل مختلف نمو مهم است. سویا یک گزینه مناسب برای تحقیقات پروتئومیکس است. پروتئومیکس تکنیک بسیار مهمی برای مطالعه همبستگی بین بیان ژن و پروفیل پروتئین گیاه است. عامل اصلی پروژه توالی ژنوم سویا برای پیشبرد بهبود در پروتئومیکس ها بود. این فصل واکنش سویا به تنش غیرزیستی متنوع را نشان می دهد و درک بهتر پروتئومیکس در سازگاری با تنش را تکمیل می کند.

پیشرفت در نقشه پروتئوم سویا منجر به ارزیابی سریع ارقام سویا، موتانت ها و لاین های تراریخته خواهد شد. علاوه بر این، ممکن است تحقیق روی فیزیولوژی سویا، نقشه منابع پروتئوم پیچیده و با جزئیات بیش تر را مشخص کند. اطلاعات به دست آمده از پروتئومیکس سویا در تعیین نقش پروتئین های گیاه کمک می کند و

همسانه‌سازی ژن‌های هدف را در آینده تسهیل خواهد کرد. تشخیص ژن‌های جدید، بیان ساختارها در واکنش به تنش و مطالعه دقیق مکانیسم‌های سازگاری می‌تواند رویکردهای باارزشی برای بهبود مناسب واریته‌های سویای متحمل به تنش را فراهم کند. اطلاعات دقیق در مورد بیان پروتئین‌های مارکری جدید ناشی از تنش می‌تواند ما را برای توسعه گیاه سویا مهندسی شده متحمل به تنش به‌طور ژنتیکی قادر خواهد ساخت.

تحقیقات پیشرفته بیش‌تر برای پوشش دادن موضوعاتی هم‌چون ارتباطات پروتئین-پروتئین و پروتئین-لیگاند لازم است و تحقیقات چند رشته‌ای باید با متابولیک‌ها برای معین کردن مسیرهای برهمکنشی بین پروتئین‌ها و متابولیت‌های دخیل در مکانیسم‌های تحمل تنش غیرزیستی به‌طور هماهنگ پیش رود. برنامه ریزی تحقیقات پروتئومیکس در راستای تقویت روش‌های آنالیزی آن ضروری است تا بر محدودیت‌های مربوط به مشکلات تجزیه تحلیلی آن غلبه شود. تحمل زیاد سویا به تنش‌های غیرزیستی مختلف می‌تواند با تحقیقات پروتئومیکس بررسی شود که این امر برای درک برهمکنش متقابل بین شبکه‌های پیامرسانی تنش غیرزیستی مختلف به ما کمک کند.

منابع

- Abdel Latef AA, Chaoxing H (2011) Arbuscular mycorrhizal influence on growth, photosynthetic pigments, osmotic adjustment and oxidative stress in tomato plants subjected to low temperature stress. *Acta Physiol Plant* 33: 1217–1225.
- Acero FJF, Carbu M, El Akhal, M, et al. (2011) Development of proteomics based fungicides: new strategies for environmentally friendly control of fungal plant diseases. *Intern J Mol Sci* 12: 795–816.
- Aghaei K, Ehsanpour AA, Shah AH, Komatsu S (2009) Proteome analysis of soybean hypocotyl and root under salt stress. *Amino Acids* 36: 91–98.
- Ahmad P, Ashraf M, Younis M, et al. (2012) Role of transgenic plants in agriculture and biopharming. *Biotechnol Adv* 30: 524–540.
- Ahsan N, Lee DG, Alam I, et al. (2008) Comparative proteomic study of arsenic induced differentially expressed proteins in rice roots reveals glutathione plays a central role during As stress. *Proteomics* 8: 3561–3576.
- Ahsan N, Donnart T, Nouri MZ, Komatsu S (2010a) Tissue specific defense and thermo adaptive mechanisms of soybean seedlings under heat stress revealed by proteomic approach. *J Proteome Res* 9: 4189–4204.
- Ahsan N, Nanjo Y, Sawada H, Kohno Y, Komatsu S (2010b) Ozone stress induced proteomic changes in leaf total soluble and chloroplast proteins of soybean reveal that carbon allocation is involved in adaptation in the early developmental stage. *Proteomics* 10: 2605–2619.
- Alam I, Lee DG, Kim KH, et al. (2010a) Proteome analysis of soybean roots under waterlogging stress at an early vegetative stage, *J Biosci* 35(1): 49–62.
- Alam I, Sharmin SA, Kim KH, et al. (2010b) Proteome analysis of soybean roots subjected to short term drought stress, *Plant and Soil* 333: 491–505.
- Aoki A, Kanegami A, Mihara M, Kojima T, Shiraiwa M, Takahara H (2005) Molecular cloning and characterization of a novel soybean gene encoding a leucine zipper like protein induced to salt stress. *Gene* 356: 135–145.
- Atkinson NJ, Urwin PE (2012) The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *J Exper Botany* 63: 3523.

Bindschedler LV, Cramer R (2011) Quantitative plant proteomics. *Proteomics* 11: 756–775.

Blasco R, Wittich RM, Mallavarapu M, Timmis KN, Pieper DH (1995) From xenobiotic to antibiotic, formation of protoanemonin from 4 chlorocatechol by enzymes of the 3 Oxoadipate pathway. *J Biol Chem* 270: 9229–9235.

Boisvert FM, Lam YW, Lamont D, Lamond AI (2010) A- quantitative proteomics analysis of subcellular proteome localization and changes induced by DNA damage. *Mol Cell Prot* 9: 457–470.

Brockmeier A, Williams DB (2006) Potent lectin independent chaperone function of calnexin under conditions prevalent within the lumen of the endoplasmic reticulum. *Biochemistry* 45: 12906–12916.

Carpentier SC, Witters E, Laukens K, Deckers P, Swennen R, Panis B (2005) Preparation of protein extracts from recalcitrant plant tissues: an evaluation of different methods for two dimensional gel electrophoresis analysis. *Proteomics* 5: 2497–2507.

Chandna R, Hakeem RUK, Ahmad P (2012) Proteomic markers for oxidative stress: new tools for reactive oxygen species and photosynthesis research. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds), *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability*, Springer, New York, pp. 181–196.

Cheesbrough TM (1990) Decreased growth temperature increases soybean stearoyl acyl carrier protein desaturase activity. *Plant Physiol* 93: 555–559.

Chen M, Wang QY, Cheng XG, et al. (2007) GmDREB2, a soybean DRE binding transcription factor, conferred drought and high salt tolerance in transgenic plants. *Biochem Biophys Res Commun* 353: 299–305.

Cheng L, Gao X, Li S, et al. (2010) Proteomic analysis of soybean [*Glycine max* (L.) Meer.] seeds during imbibition at chilling temperature, *Molecular Breeding* 26: 1–17.

Chinnusamy V, Zhu J, Zhu JK (2007) Cold stress regulation of gene expression in plants. *Trends Plant Sci* 12: 444–451.

Cui XC, Hu JL, Lin XC, et al. (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate ozone stress on nitrogen nutrition of field wheat. *J Agric Sci Tech* 15: 1043–1052.

Donnelly BE, Madden RD, Ayoubi P, Porter DR, Dillwith JW (2005) The

wheat (*Triticum aestivum* L.) leaf proteome. *Proteomics* 5: 1624–1633.

Dziewiecka K, Mleczek M, Waśkiewicz A, Goliski P (2012) Oxidative stress and phytoremediation. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds), *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability*, Springer, New York, pp. 425–449.

Duressa D, Soliman K, Taylor R, Senwo Z (2011) Proteomic analysis of soybean roots under aluminum stress. *Int J Plant Genomics* doi: org/10.1155/2011/282531.

Dwevedi A, Kayastha AM (2013) Soybean proteomics: applications and challenges. In: Board JE (ed.), *A Comprehensive Survey of International Soybean Research – Genetics, Physiology, Agronomy and Nitrogen Relationships*. InTech, Rijeka, Croatia, pp. 395–412.

Edreva A (2005) Pathogenesis related proteins. Research progress in the last 15 years. *Gen Appl Plant Physiol* 31: 105–124.

Feng ZZ, Pang J, Kobayashi K, Zhu JG, Ort DR (2011) Differential responses in two varieties of winter wheat to elevated ozone concentration under fully open air field conditions. *Global Change Biol* 17: 580–591.

Franco JA, Bañón S, Vicente MJ, Miralles J, Martínez Sánchez JJ (2011) Root development in horticultural plants grown under abiotic stress conditions – a review. *J Hortic Sci Biotech* 86: 543–556.

Frova C. (2003) The plant glutathione transferase gene family: genomic structure, functions, expression and evolution, *Physiologia Plantarum* 119: 469–479.

Galant A, Koester RP, Ainsworth EA, Hicks LM, Jez JM (2012) From climate change to molecular response: redox proteomics of ozone induced responses in soybean. *New Phytol* 194: 220–229.

Garg N, Singla P (2012) The role of *Glomus mosseae* on key physiological and biochemical parameters of pea plants grown in arsenic contaminated soil. *Sci Hort* 143: 92–101.

Ghosh D, Xu J (2014) Abiotic stress responses in plant roots: a proteomics perspective. *Front Plant Sci* doi: 10.3389/fpls.2014.00006.

Göter V, Paszkowski U (2006) Contribution of the arbuscular mycorrhizal

symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta* 223: 1115–1122.

Griffith M, Yaish MWF (2004) Antifreeze proteins in overwintering plants: a tale of two activities. *Trends Plant Sci* 9: 399–405.

Gris CF, Baldoni A (2013) Proteomics and its use in obtaining superior soybean genotypes. In: Board JE (ed.), *A Comprehensive Survey of International Soybean Research – Genetics, Physiology, Agronomy and Nitrogen Relationships*. InTech, Rijeka, Croatia, pp. 531–551.

Hajduch M, Ganapathy A, Stein JW, Thelen JJ (2005) A systematic proteomic study of seed filling in soybean. Establishment of high resolution two dimensional reference maps, expression profiles, and an interactive proteome database. *Plant Physiol* 137: 1397–1419.

Hakeem KR, Öztürk M, Ahmad P, Memon AR (2012a) Biotechnology as an aid for crop improvement to overcome food shortage. In: Ashraf M, et al. (eds), *Crop Production for Agricultural Improvement*. Springer, Heidelberg, pp. 239–261.

Hakeem KR, Khan F, Chandna R, Siddiqui TO, Iqbal M (2012b) Genotypic variability among soybean genotypes under NaCl Stress and proteome analysis of salt tolerant genotype. *Appl Biochem Biotechnol* 68(8): 2309–2329.

Hashiguchi A, Sakata Z, Komatsu S (2009) Proteome analysis of early stage soybean seedlings under flooding stress. *Journal of Proteome Res* 8: 2058–2069.

Hashiguchi A, Ahsan N, Komatsu S (2010) Proteomics application of crops in the context of climatic changes. *Food Res Int* 43: 1803–1813.

Herridge DF, Peoples MB, Boddey RM (2008) Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems. *Plant Soil* 311: 1–18.

Hossain Z, Komatsu S (2014) Soybean proteomics. *Methods Mol Biol* 1072: 315–331.

Hossain Z, Hajika M, Komatsu S (2012) Comparative proteome analysis of high and low cadmium accumulating soybeans under cadmium stress. *Amino Acids* 43(6): 2393–2416.

Hossain Z, Khatoon AZ, Komatsu S (2013) Soybean proteomics for unraveling abiotic stress response mechanism. *J Proteome Res* 12: 4670–4684.

Jenkins ME, Suzuki TC, Mount DW (1997) Evidence that heat and ultraviolet radiation activate a common stress response program in plants that is altered in the *uvh6* mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol* 115(4): 1351–1358.

Jorrín Novo JV, Maldonado AM, Echevarría Zomeño S, et al. (2009) Plant proteomics update (2007–2008): second generation proteomic techniques, an appropriate experimental design, and data analysis to fulfill MIAPE standards, increase plant proteome coverage and expand biological knowledge. *J Proteomics* 72: 285–314.

Kajikawa M, Hirai N, Hashimoto T (2009) A PIP family protein is required for biosynthesis of tobacco alkaloids. *Plant Mol Biol* 69: 287–298.

Kao WY, Tsai TT, Tsai HC, Shih CN (2006) Response of three glycine species to salt stress. *Environment Exper Botany* 56: 120–125.

Karlsson GP, Pleijel H, Sild E, et al. (1995) Clover Sweden – a national three year study of the effects of tropospheric ozone on *Trifolium subterraneum* L. *Water Air Soil Poll* 85: 1503–1508.

Khatoon A, Rehman S, Hiraga S, Makino T, Komatsu S (2012) Organ specific proteomics analysis for response mechanism in soybean seedlings under flooding stress. *J Proteomics* 75: 5706–5723.

Komatsu S, Hossain Z (2013) Organ specific proteome analysis for identification of abiotic stress response mechanism in crop. *Front Plant Sci* 4: 71.

Komatsu S, Wada T, Abalea Y, et al. (2009a) Analysis of plasma membrane proteome in soybean and application to flooding stress response. *J Proteome Res* 8: 4487–4499.

Komatsu S, Yamamoto R, Nanjo Y, Mikami Y, Yunokawa H, Sakata K (2009b) A comprehensive analysis of the soybean genes and proteins expressed under flooding stress using transcriptome and proteome techniques. *J Proteome Res* 8: 4766–4778.

Komatsu S, Kobayashi Y, Nishizawa K, Nanjo Y, Furukawa K (2010) Comparative proteomics analysis of differentially expressed proteins in soybean cell wall during flooding stress. *Amino Acids* 39: 1435–1449.

Komatsu S, Yamamoto A, Nakamura T, et al. (2011) Comprehensive

analysis of mitochondria in roots and hypocotyls of soybean under flooding stress using proteomics and metabolomics techniques. *J Proteome Res* 10: 3993–4004.

Komatsu S, Hiraga S, Yanagawa, Y (2012a) Proteomics techniques for the development of flood tolerant crops. *J Proteome Res* 11: 68–78.

Komatsu S, Kuji R, Nanjo Y, Hiraga S, Furukawa K (2012b) Comprehensive analysis of endoplasmic reticulum enriched fraction in root tips of soybean under flooding stress using proteomics techniques. *J Proteomics* 77: 531–560.

Komatsu, S.; Nanjo, Y.; Nishimura, M. (2013a) Proteomic analysis of the flooding tolerance mechanism in mutant soybean. *J. Proteomics*, 79, 231–250.

Komatsu S, Han C, Nanjo Y, et al. (2013b) Label free quantitative proteomic analysis of abscisic acid effect in early stage soybean under flooding. *J Proteome Res* 12: 4769–4784.

Koti S, Reddy KR, Reddy VR, Kakani VG, Zhao D (2004) Interactive effects of carbon dioxide, temperature, and ultraviolet B radiation on soybean (*Glycine max* L.) flower and pollen morphology, pollen production, germination, and tube lengths. *J Exper Botany* 56(412): 725–736.

Kotusov VV, Kukhanova MK, Krayevsky AA, Gottikh BP (1976) Catalysis of the peptide bond formation by 50S subunits of *E. Coli* ribosomes with N (formyl) methionine ester of adenylic acid as peptide donor. *Mol Biol Rep* 3: 151–156.

Larrainzer E, Wienkoop S, Ladrera R, Weckwerth W, Arrese Igor C, González EM (2007) *Medicago truncatula* root nodule proteome analysis reveals differential plant and bacteroid responses to drought stress. *Plant Physiol* 144: 1495–1507.

Lei Z, Elmer AM, Watson BS, Dixon RA, Mendes PJ, Sumner LW (2005) A two dimensional electrophoresis proteomic reference map and systematic identification of 1367 protein from a cell suspension culture of the model legume *Medicago truncatula*. *Mol Cell Proteomics* 4: 1812–1825.

Li DY, Inoue H, Takahashi M, Kojima T, Shiraiwa M, Takahara H (2008) Molecular characterization of a novel salt inducible gene for an OSBP (oxysterol binding protein) homologue from soybean. *Gene* 407: 12–20.

Liao H, Wong FL, Phang TH, et al. (2003) GmPAP3, a novel purple acid



phosphatase like gene in soybean induced by NaCl stress but not phosphorus deficiency. Gene 318: 103–111.

Maayan I, Shaya F, Ratner K, et al. (2008) Photosynthetic activity during olive (*Olea europaea*) leaf development correlates with plastid biogenesis and RuBisCO levels. *Physiol Plant* 134: 547–558.

Macedo AF (2012) Abiotic stress responses in plants: metabolism to productivity. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds), *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability*, Springer, New York, pp. 41–61.

Manabe T (1999) Capillary electrophoresis of proteins for proteomic studies. *Electrophoresis* 20: 3116–3121.

Mathesius U, Djordjevic MA, Oakes M, et al. (2011) Comparative proteomic profiles of the soybean (*Glycine max*) root apex and differentiated root zone. *Proteomics* 11: 1707–1719.

Mielke S, de Almeida AAF, Gomes FP, et al. (2003) Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ Exper Bot* 50: 221–231.

Miransari M (2013) Handling Soybean (*Glycine_max* L.) Under Stress. In: Hakeem KR et al. (eds.), *Crop Improvement*, Springer Science Business Media, LLC, 421–439

Miransari M (2014) Plant signaling under environmental stress. In: Ahmad P (ed.), *Oxidative Damage to Plants: Antioxidant Networks and Signaling*. Elsevier, Philadelphia: pp. 541–550.

Mohammadi PP, Moieni A, Hiraga S, Komatsu S (2012a) Organ specific proteomic analysis of drought stressed soybean seedlings. *J Proteomics* 75: 1906–1923.

Mohammadi PP, Moieni A, Komatsu S (2012b) Comparative proteome analysis of drought sensitive and drought tolerant rapeseed roots and their hybrid F1 line under drought stress. *Amino Acids* 43: 2137–2152.

Mooney BP, Krishnan HB, Thelen JJ (2004) High throughput peptide mass fingerprinting of soybean seed proteins: automated workflow and utility of UniGene expressed sequence tag databases for protein identification. *Phytochemistry* 65: 1733–1744.

Mowla SB, Cuypers A, Driscoll SP, et al. (2006) Yeast complementation

reveals a role for an *Arabidopsis thaliana* late embryogenesis abundant (LEA) like protein in oxidative stress tolerance. *Plant J* 48: 743–756.

Nanjo Y, Skultety L, Ashraf Y, Komatsu S (2010) Comparative proteomic analysis of early stage soybean seedlings responses to flooding by using gel and gel free techniques. *J Proteome Res* 9: 3989–4002.

Nanjo Y, Skultety L, Uváčková L, Klubicová K, Hajduch M, Komatsu S (2012) Mass spectrometry based analysis of proteomic changes in the root tips of flooded soybean seedlings. *J Proteome Res* 11: 372–385.

Natarajan S, Xu C, Caperna TJ, Garrett WM (2005) Comparison of protein solubilization methods suitable for proteomic analysis of soybean seed proteins. *Analyt Biochem* 342: 214.

Norouzi M, Toorchi M, Salekdeh GH, et al. (2008) Effect of water deficit on growth, grain yield and osmotic adjustment in rapeseed. *J Food Agric Environ* 6: 312–318.

Nouri MZ, Komatsu S (2010) Comparative analysis of soybean plasma membrane proteins under osmotic stress using gel based and LC MS/MS based proteomics approaches. *Proteomics* 10 (10): 1930–1945.

Nouri MZ, Toorchi M, Komatsu S (2011) Proteomics approach for identifying abiotic stress responsive proteins in soybean. *Soybean Mol Asp Breed* 9: 187–214.

Nouri MZ, Hiraga S, Yanagawa Y, et al. (2012) Characterization of calnexin in soybean roots and hypocotyls under osmotic stress. *Phytochemistry* 74: 20–29.

Oh M, Nanjo Y, Komatsu S (2014) Identification of nuclear proteins in soybean under flooding stress using proteomic technique. *Protein Pept Lett* 21: 458–467.

Onishi M, Tachi H, Kojima T, Shiraiwa M, Takahara H (2006) Molecular cloning and characterization of a novel salt inducible gene encoding an acidic isoform of PR-5 protein in soybean-(*Glycine max* [L.] Merr.). *Plant Physiol Biochem* 44: 574–580.

Ortiz C, Cardemil L (2001) Heat shock responses in two leguminous plants: a comparative study. *J Exper Bot* 52:1711–1719.

Pathan MS, Slepier DA (2008) Advances in soybean breeding. In: Stacey G

(ed.), *Genetics and Genomics of Soybean*. Springer, New York, pp.113–133.

Peng Q, Zhou Q (2010) Effects of enhanced UV B radiation on the distribution of mineral elements in soybean (*Glycine max*) seedlings. *Chemosphere* 78: 859–863.

Ren S, Bilyeu KD, Beuselinck PR (2009) Composition, vigor, and proteome of matsoybean seeds developed under high temperature. *Crop Sci* 49: 1010–1022.

Ribas Carbo M, Taylor NL, Giles L, et al. (2005) Effects of water stress on respiration in soybean leaves. *Plant Physiol* 139: 466–473.

Roberts JK, Key JL (1991) Isolation and characterization of a soybean hsp70 gene. *Plant Mol Biol* 16: 671–683.

Rohde E, Tomlinson AJ, Johnson DH, Naylor S (1998) Comparison of protein mixtures in aqueous humor by membrane pre concentration, capillary electrophoresis mass spectrometry. *Electrophoresis* 19: 2361–2370.

Sai Kachout S, Hamza KJ, Bouraoui NK, Leclerc JC, Ouerghi Z (2013) Salt induced changes in antioxidative enzyme activities in shoot tissues of two *Atriplex* varieties. *Not Bot Horti Agrobi* 41: 115–121.

Sakata K, Ohyanagi H, Nobori H, et al. (2009) Soybean proteome database: a data resource for plant differential omics. *J Proteome Res* 8: 3539–3548.

Shi F, Yamamoto R, Shimamura S, et al. (2008) Cytosolic ascorbate peroxidase 2 (cAPX 2) is involved in the soybean response to flooding. *Phytochemistry* 69: 1295–1303.

Shi G, Yang L, Wang Y, et al. (2009) Impact of elevated ozone concentration on yield of four Chinese rice cultivars under fully open air field conditions. *Agri Ecosyst Environ* 131: 178–184.

Sobhanian H, Razavizadeh R, Nanjo Y, et al. (2010) Proteome analysis of soybean leaves, hypocotyls and roots under salt stress. *Proteome Sci* 8: 19.

Sobkowiak R, Deckert J (2006) Proteins induced by cadmium in soybean cells. *J Plant Physiol* 163: 1203–1206.

Soulages JL, Kim K, Walters C, Cushman JC. (2002) Temperature induced extended helix/random coil transitions in a group 1 late embryogenesis abundant protein from soybean. *Plant Physiol* 128: 822–832.

Stoevesandt O, Taussig MJ, He M (2009) Protein microarrays: high throughput tools for proteomics. *Expert Rev Proteomics* 6: 145–157.

Swigonska S, Weidner S (2013) Proteomic analysis of response to long term continuous stress in roots of germinating soybean seeds. *J Plant Physiol* 170: 470–479.

Toorchi M, Yukawa K, Nouri MZ, Komatsu S (2009) Proteomics approach for identifying osmotic stress related proteins in soybean roots. *Peptides* 30: 2108–2117.

Verma S, Nizam S, Verma PK (2013) Biotic and abiotic stress signaling in plants. In: Sarwat M, et al. (eds), *Stress Signaling in Plants: Genomics and Proteomics Perspective*. Springer, New York, pp. 25–49.

Wang L, Huang X, Zhou Q (2009) Protective effect of rare earth against oxidative stress under ultraviolet B radiation. *Biol Trace Element Res* 128: 82–93.

Waraich EA, Ahmad R, Halim A, Aziz T (2012) Alleviation of temperature stress by nutrient management in crop plants: a review. *J Soil Sci Plant Nutr* 12: 221–244.

Wilson RF (2008) Soybean: market driven research needs. In: Stacey G (ed.), *Genetics and Genomics of Soybean*. Springer, New York, pp. 3–15.

Wong JW, Cagney G (2010) An overview of label free quantitation methods in proteomics by mass spectrometry. *Method Mol Biol* 604: 273–283.

Xu C, Sullivan JH, Garrett WM, Caperna TJ, Natarajan S (2008) Impact of solar ultraviolet B on the proteome in soybean lines differing in flavonoid contents. *Phytochemistry* 69: 38–48.

Yanagawa Y, Komatsu S (2012) Ubiquitin/proteasome mediated proteolysis is involved in the response to flooding stress in soybean roots, independent of oxygen limitation. *Plant Sci* 185–186: 250–258.

Yannarelli GG, Noriega GO, Batlle A, Tomaro ML (2006) Heme oxygenase upregulation in ultraviolet B irradiated soybean plants involves reactive oxygen species. *Planta* 224: 1154–1162.

Zhao Q, Zhang H, Wang T, Chen S, Dai S (2013) Proteomics based investigation of salt responsive mechanisms in plant roots. *J Proteomics* 82: 230–253.

Zhen Y, Qi JL, Wang SS, et al. (2007) Comparative proteome analysis of differentially expressed proteins induced by Al toxicity in soybean. *Physiol Plant* 131: 542–554.



فصل ۳:

تجزیه و تحلیل پروتئومیکس محصولات غذایی تحت تنش‌های غیر زنده در شرایط تغییر اقلیم

پی. اس. شوالی خان، پی. عثمان‌باشا، جی. ویجایالاکشمی،

ام. مونیراجا، ک. سرجانتا و جی. اف. هاوسمن

۱-۳- مقدمه

۱-۱-۳- تغییر اقلیم

تغییر در الگوهای آب و هوایی در یک دوره طولانی "تغییر اقلیم" نامیده می‌شود. عواملی به نام فشارهای اقلیمی یا سازوکارهای فشار^۱ باعث تغییر اقلیمی می‌شوند. سازوکارهای فشار داخلی عبارتند از تغییرات منظم در سیستم اقلیم جهانی مانند اتمسفر، هیدروسفر^۲، کریوسفر^۳، لیتوسفر^۴، بیوسفر^۵ و تعاملات آن‌ها. سازوکارهای فشار خارجی عبارتند از تغییرات در مدار زمین، صفحات تکتونیکی، تغییرات در عملکرد خورشیدی، رخدادهای آتشفشانی و عوامل مربوط به تکامل انسان (IPCC, 2007). فعالیت‌های ناشی از پیشرفت انسان مانند احتراق سوخت فسیلی، الگوی کاربری زمین و کشاورزی موجب افزایش در تولید و رهاسازی گازهای گلخانه‌ای (GHGs) و ایجاد تغییرات در شرایط اقلیمی می‌شوند. تغییر اقلیمی ناگزیر باعث تغییراتی در فراوانی، تغییرپذیری، وسعت و شدت فضایی، الگو و دوره وقایع شدید آب و هوایی و اقلیمی می‌شود (IPCC, 2012). تغییر اقلیمی بر سیستم‌های طبیعی و انسانی برگشت‌ناپذیرند بوده و نتایج قابل توجهی خواهند داشت. گزارش منتشر شده کمیته بین‌المللی تغییر اقلیم^۶ (IPCC) در سال ۲۰۱۳ اظهار داشت که "اثر ناشی از تکامل انسان بر تغییرات مشخص چرخه آب و هوایی جهانی، افزایش درجه حرارت اتمسفر و اقیانوس‌ها، ذوب شدن برف و یخ در مناطق قطبی و افزایش سطوح آب دریا و تنوع در سایر شرایط اقلیمی به حد هشدار دهنده رسیده است. اخیراً تورنتون و همکاران (۲۰۱۴) اثرات احتمالی تغییرات ناشی از پیشرفت انسان بر تغییر اقلیم و در نتیجه بر سیستم‌های اکولوژیکی و غذایی را بررسی کردند.

-
1. Climate forcings or forcing mechanisms
 2. Hydrosphere
 3. Cryosphere
 4. Lithosphere
 5. Biosphere
 6. International Panel on Climate Change

۲-۱-۳- اثرات تغییر اقلیم بر کشاورزی

در سطح جهانی، تغییر اقلیم ممکن است تأثیر قابل توجهی بر بخش‌هایی نظیر آب، کشاورزی و امنیت غذایی داشته باشد. افزایش متوسط دما، افزایش غلظت CO_2 اتمسفری، O_3 تروپوسفری، فراوانی وقایع خشکسالی‌ها و سیلاب (بخش مربوط به آب) و کاهش کیفیت خاک بر بخش کشاورزی تأثیر می‌گذارد و پیش‌بینی می‌شود که در آینده موجب به خطر افتادن امنیت غذایی شود (آینسورث و همکاران، ۲۰۰۸؛ ویلر و وون براون، ۲۰۱۳). به عنوان مثال، از بین رفتن ۳۰ درصد از محصول ذرت در آفریقای جنوبی تا سال ۲۰۳۰ توسط لوبل و دیگران (۲۰۰۸) پیش‌بینی شده است. خسارات پیش‌بینی شده برای بسیاری از محصولات اساسی منطقه مانند برنج، ارزن و ذرت می‌تواند به عنوان نتیجه‌ای از تغییر اقلیم در جنوب و شرق آسیا تا ۱۰٪ باشد. برعکس، افزایش عملکرد غلات و محصولات دانه‌ای فصل سرد به ویژه در عرض‌های میانی و بالا، پیش‌بینی شده است. در اروپا، کشت محصولات زراعی مانند ذرت، آفتابگردان و سویا نیز ممکن است در شمال و ارتفاعات بالاتر امکان‌پذیر باشد (اولسن و همکاران، ۲۰۰۷).

پیش‌بینی می‌شود که تا سال ۲۰۵۰ به دلیل افزایش پیش‌بینی شده جمعیت جهان تا ۹ میلیارد نفر، تقاضا برای محصولات کشاورزی به میزان ۱۱۰-۷۰ درصد افزایش یابد (دویدی و همکاران، ۲۰۱۳). همچنین به دلیل استانداردهای زندگی بهتر، تغییر عادت غذایی از محصولات گیاهی به رژیم غذایی مبتنی بر گوشت و افزایش تقاضا برای تولید سوخت‌های زیستی^۱ و محصولات زیستی^۲ نیز مشاهده می‌شود (آوناری و همکاران، ۲۰۱۳). مناسب بودن زمین برای کشاورزی به شدت تحت تأثیر رویدادهای تغییر اقلیم و تخریب توسط انسان است. تقاضا برای مواد غذایی، فیبر، خوراک و انرژی زیستی^۳ موجب افزایش فشار بر زمین‌های کشاورزی می‌شود، این اراضی ۴۰ درصد از سطح زمین را اشغال می‌کنند (زابل و همکاران، ۲۰۱۴). در مطالعه‌ای توسط بورنی و

1. Biofuels

2. Bio-based products

3. Bioenergy

همکاران (۲۰۱۰)، نیاز به بیش از ۱۷۰۰ میلیون هکتار زمین بیش‌تر برای کشاورزی برآورد شد.

عملکرد کشاورزی به‌طور قابل ملاحظه‌ای تحت تأثیر تنش‌های غیرزنده قرار دارد که شامل تغییر در ترکیبات اتمسفری (افزایش سطوح CO_2 ، O_3)، درجه حرارت (سرما، خنکی، یخزدگی، گرما)، نور، تأمین آب (خشکی، سیلاب/غرقاب)، کیفیت خاک و تعاملات عناصر است. تنش‌های غیرزنده به صورت جداگانه یا ترکیبی باعث تغییرات در مورفولوژی، فیزیولوژی و متابولیسم می‌شوند که در نتیجه رشد و عملکرد گیاه را متأثر می‌سازد (جوگایاه و همکاران، ۲۰۱۳). پیشرفت قابل توجهی در درک تعاملات گیاه-تحت تنش غیرزنده در سطوح فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی و همچنین بینش‌هایی در مورد این مطالعات برای افزایش عملکرد محصولات صورت گرفته است (بیلی-سرس و همکاران، ۲۰۱۲؛ بیتا و گراتس، ۲۰۱۳).

۳-۱-۳- تجزیه و تحلیل پروتئومیکس^۱ واکنش محصولات غذایی به تنش‌های غیرزنده

بیان ژن در گیاهان می‌تواند در پاسخ به تنش‌های غیرزنده از طریق کاهش یا افزایش تدریجی، مهار یا القای ژن‌های پاسخگو به تنش تغییر کند که این امر منجر به تغییر سطوح پروتئین‌ها و متابولیت‌ها می‌شود. شبکه‌های رونویسی^۲، پروتئومیکس و متابولیکی مربوط به درک و پاسخ به تنش می‌توانند با استفاده از ابزارهای "اومیکس"^۳ جدید مورد مطالعه قرار گیرند. روش‌های پروتئومیکس به دلیل عدم وجود همبستگی بین سطوح بیان mRNA و فراوانی پروتئین‌های حاصله از آن‌ها، انتخاب اصلی برای تجزیه و تحلیل عملکرد مناطق ترجمه شده ژنوم است. علاوه بر این، اغلب پروتئین‌ها در معرض تغییرات پس ترجمه‌ای^۴ (PTMs) مانند

1. Proteomic

2. Transcriptional

3. Omic

4. Posttranslational

فسفوریلاسیون^۱، گلیکوزیلاسیون^۲ و برش پپتیدهای پیام^۳ که عمدتاً برای تعریف عملکرد پروتئین‌ها مهم هستند، قرار می‌گیرند. تجزیه و تحلیل پروتئوم از طریق داده‌های توالی ژنوم^۴ تأیید می‌شود و بیوانفورماتیک^۵، ابزار جدید قدرتمندی برای شناسایی و تشخیص پروتئین‌های نوین فراهم می‌سازد. همچنین پروتئومیکس بینش‌هایی در مورد تغییرات زمانی در فراوانی نسبی پروتئین در شرایط محیطی نامساعد ارائه می‌دهد (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۴).

واژه "پروتئوم" به مجموعه پروتئین یک ژنوم اشاره دارد. یک پروتئوم، کل مجموعه پروتئین‌های موجود در یک اندام، سلول، بافت یا موجود زنده را در یک زمان و شرایط خاص نشان می‌دهد (ویلیکینز و همکاران، ۱۹۹۶). اخیراً، جورین-نووو (۲۰۱۴)، روش‌ها، تکنیک‌ها و پروتکل‌هایی از طرح آزمایشی برای تجزیه و تحلیل داده‌ها و روند کارهای متوالی مرتبط به تحقیقات پروتئومیکس گیاهی را مورد بررسی قرار داد. روش‌ها، دستاوردها و محدودیت‌های فعلی پروتئومیکس مورد استفاده برای گونه‌های گیاهی مدل توسط واندرسچورن و همکاران (۲۰۱۳) بررسی شد. اخیراً، زمانی که تجزیه و تحلیل پروتئومیکس گیاهانی که کم‌تر بررسی شده‌اند انجام شد، خلاصه‌ای از مشکلات پیش‌رو نیز منتشر گردید (کارپنتیر و آمریکا، ۲۰۱۴).

پروتئومیکس اساساً برای تجزیه و تحلیل‌های نسبی پروتئوم‌های مختلف در زیست‌شناسی تنش مورد استفاده قرار می‌گیرد. معمولاً پروتئوم‌های گیاهان بدون تنش (شاهد) با پروتئوم‌های گیاهان در معرض تنش مقایسه می‌شود. پروتئوم‌های دو ژنوتیپ یا گونه‌ی گیاهی مختلف با سطوح تحمل متفاوت به یک عامل تنش معین نیز مقایسه شدند (چامپاجن و بوتری، ۲۰۱۳). بررسی‌های مختلفی در مورد پاسخ‌های پروتئوم‌های گیاه به تنش‌های غیرزنده مختلف منتشر شده‌است (حکیم و

-
1. Phosphorylation
 2. Glycosylation
 3. Excision of signal peptides
 4. Genome- sequence data
 5. Bioinformatics
 6. Orphan

همکاران، ۲۰۱۲؛ کوماتسو و حسین، ۲۰۱۳؛ نانجو و همکاران، ۲۰۱۱). هاشیگوچی و همکاران (۲۰۱۰) کاربرد روش‌های پروتئومیکس در گیاهان زراعی در زمینه‌ی تغییر اقلیم را مورد بررسی قرار دادند.

در این فصل بینش‌های پروتئومیکس در محصولات غذایی اصلی در پاسخ به عوامل تغییر اقلیم مانند افزایش سطوح CO_2 ، O_3 و تروپوسفری، دماهای شدید (تنش گرما و سرما) و تأمین آب (خشکی و سیلاب) برای کشف سازوکارهای تشخیص تنش غیرزنده و تحمل به‌طور خلاصه بیان می‌شود.

۲-۳- ترکیب گازهای گلخانه‌ای اتمسفری

گازهای گلخانه‌ای اصلی عبارتند از بخار آب (حدود ۷۰ درصد)، دی اکسید کربن (۹-۲۶ درصد)، متان (۴-۹ درصد) و ازن (۳-۷ درصد) که باعث اثر گلخانه‌ای می‌شوند (استافورد، ۲۰۰۷). افزایش در سطوح گازهای گلخانه‌ای اتمسفری، عامل اصلی تغییر اقلیم و گرم شدن کره زمین است. در میان گازهای گلخانه‌ای، سطوح بالای CO_2 اتمسفری و O_3 تروپوسفری اثرات بسیار قوی و مستقیمی بر فتوسنتز و عملکرد محصول دارند.

۱-۲-۳- اثر CO_2 بالا

در حال حاضر سطح دی اکسید کربن اتمسفری ۴۰۳/۷۰ پی‌پی‌ام (ژوئن ۲۰۱۵؛ <http://co2now.org/>) گزارش شده‌است که انتظار می‌رود تا سال ۲۰۵۰ به حداقل ۵۵۰ پی‌پی‌ام افزایش یابد (IPCC، ۲۰۰۷). طیف گسترده‌ای از گونه‌های گیاهی از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای و افزایش میزان فتوسنتز در شرایط مختلف به سطوح بالای CO_2 پاسخ می‌دهند. گیاهان از آنزیم کلیدی روبیسکو^۱ برای تثبیت کربن استفاده می‌کنند. این آنزیم دارای دو نوع فعالیت است، CO_2 و ریوبولوز بیس فسفات^۲ (RUBP) را به محصول C_3 یعنی ۳- فسفولیسرات^۳ (PGA) تبدیل می‌کند. در معمول‌ترین فرم

1. Rubisco
2. Ribulose biphosphate (RUBP)
3. 3- phosphoglycerate (PGA)

آن (فتوسنتز C_3) دی اکسید کربن به برگها وارد می شود و تنها زمانی که گیاهان در معرض نور قرار می گیرند، جذب و تحلیل می شود. جایگزینی برای فتوسنتز C_3 مانند C_4 و CAM در بسیاری از گیاهان رخ می دهد. در مسیر C_4 ، گیاهان CO_2 را در سلول های مزوفیل به صورت یک اسید C_4 تثبیت می کنند و این CO_2 تثبیت شده به سلول های غلاف آوندی که از نظر آناتومیکی متنوع هستند (جایی که CO_2 آزاد و توسط روبیسکو تثبیت می گردد) منتقل می شوند. گیاهان CO_2 ، CAM را در شب به صورت اسیدهای آلی تثبیت می کنند که متعاقباً در طول روز برای تحویل CO_2 به روبیسکو دکرُبوسیل^۱ می شود. سطوح بالای CO_2 که به روبیسکو تحویل داده می شوند، تأثیر مستقیمی بر میزان فتوسنتز در گونه های C_3 نسبت به گونه های C_4 دارند (آینسورث و روجرز، ۲۰۰۷).

افزایش میزان فتوسنتز در گیاهان C_3 در پاسخ به سطوح بالای CO_2 ناشی از دو ویژگی روبیسکو است. (آ) سطوح بالای CO_2 باعث افزایش فعالیت کاتالیزوری^۲ روبیسکو و در نتیجه فتوسنتز خالص می شود. (ب) سطوح بالای CO_2 باعث مهار واکنش اکسیژناسیون^۳ تنفس نوری^۴ می شود که شامل جذب وابسته به نور O_2 و تکامل CO_2 در فتوسنتز در گیاهان C_3 است. با توجه به رقابت مستقیم بین CO_2 و O_2 برای RUBP، غلظت های بالای CO_2 بیش تر مساعد کربوکسیلاسیون نسبت به اکسیژناسیون است (آینسورث و روجرز، ۲۰۰۷). سطوح بالای CO_2 پیش بینی شده می تواند پیامدهای قابل توجهی برای فتوسنتز داشته باشد. ارزیابی های نظری افزایش تقریباً ۴۰ درصدی فتوسنتز خالص در گیاهان C_3 در پاسخ به افزایش سطوح CO_2 اتمسفری تا ۵۵۰ پی پی ام را نشان می دهد (لانگ و همکاران، ۲۰۰۴). مسیر فتوسنتزی در گیاهان C_4 مانند ذرت، ارزن، سورگوم و نیشکر متفاوت از گیاهان C_3 است. گیاهان C_4 دارای سازوکار متراکم سازی CO_2 هستند که به طور مؤثری تنفس

-
1. Decarboxylated
 2. Catalytic activity
 3. Oxygenation reaction
 4. Photorespiration

نوری را از بین می‌برد. بنابراین این گیاهان این افزایش فتوسنتز را تجربه نمی‌کنند و ممکن است در مقایسه با گیاهان C_3 در معرض ناسازگاری انتخابی قرار گیرند (ون کامرر و فوربانک، ۲۰۰۳).

همچنین سطوح بالای CO_2 اتمسفری می‌تواند تأثیر مهمی بر مصرف آب توسط گیاهان داشته باشد. افزایش در سطوح اتمسفری CO_2 ، بسته شدن روزنه را تسریع می‌کند و میزان مصرف آب را کاهش می‌دهد. در نتیجه محصولات ممکن است مصرف آب کارآمدتری داشته باشند و در غلظت‌های بالای CO_2 عملکرد را اندکی افزایش دهند. سطوح بالای CO_2 بر بیان ژن‌های آغازش گلدهی نیز اثر گذارند (لانگ و همکاران، ۲۰۰۴).

برای بررسی پاسخ گیاه برنج به سطوح بالای CO_2 ، تجزیه و تحلیل پروتئومیکس انجام شد. گیاهچه‌های برنج ۱۰ روزه در معرض ۷۶۰ پی‌پی‌ام، ۱۱۴۰ پی‌پی‌ام و ۱۵۲۰ پی‌پی‌ام CO_2 به تدریج رشد یافتند. پنجاه و هفت لکهٔ پروتئینی یافت شد که حاوی پروتئین‌های متنوع فراوان دخیل در فتوسنتز، متابولیسم کربن و مسیرهای انرژی بودند. هنگامی که گیاهان در معرض سطوح بالای CO_2 قرار گرفتند، سطوح بیان آسکوربات پراکسیداز و چاپرون‌های مولکولی^۱ نیز افزایش یافت (بخاری و همکاران، ۲۰۰۷). تجزیه و تحلیل پروتئوم برگ سویا تحت تأثیر CO_2 بالا، کاهش تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) را به علت کاهش در متابولیسم تنفس نوری نشان داد (کیو و همکاران، ۲۰۰۸). مطالعهٔ پروتئومیکس با هدف تعیین اثر افزایش غلظت‌های CO_2 بر پروتئوم دانه گندم و ویژگی‌های رئولوژیکی^۲ یا کیفی (از قبیل خاصیت ارتجاعی، ویسکوزیته و کشش پذیری) آرد انجام شد (فرناندو و همکاران، ۲۰۱۵). غلظت‌های بالای CO_2 ، کل غلظت پروتئین دانه را کاهش داد. یافته‌های این مطالعه نشان می‌دهد که CO_2 بالا تأثیر عمده‌ای بر غلظت پروتئین گلوتن، حجم نان و مقاومت خمیر دارد (فرناندو و همکاران، ۲۰۱۵). دیدگاه‌های پروتئومیکس در مورد پاسخ‌های گیاه به CO_2 بالا بسیار محدود هستند. مطالعات بیش‌تری لازم است

1. Molecular chaperones

2. Rheological

تا بتوان ژن ها و پروتئین های جدیدی را کشف کرد که می توانند سازوکارهای توسعه گیاهان در پاسخ به سطوح بالای CO_2 را توضیح دهند.

۲-۲-۳ O_3 تروپوسفری بالا

O_3 تروپوسفری به عنوان یک گاز گلخانه ای در نظر گرفته می شود و یک آلاینده ی ثانویه ی هوا و دارای اهمیت جهانی است. وجود ده درصد ازن در تروپوسفر گزارش شده است که عمدتاً توسط واکنش های فوتوشیمیایی بین مونوکسید کربن (CO)، متان (CH_4)، اکسید نیتروژن ($\text{NO}_x = \text{NO} + \text{NO}_2$) و ترکیبات آلی فرار غیر متان (NMVOCs) تولید می شود. O_3 تروپوسفری می تواند از یک مکان به مکان دیگر با فواصل قابل ملاحظه ای جا به جا شود (پراتر و همکاران، ۲۰۰۱). برآوردهای دقیق نشان می دهد که سطوح O_3 تروپوسفری از حدود ۱۰ ppb قبل از انقلاب صنعتی تا سطح فعلی تقریباً ۶۰ ppb در طول ماه های تابستان افزایش یابد و پیش بینی شده است تا سال ۲۰۵۰ افزایش ۲۰ درصدی خواهد داشت (IPCC، ۲۰۰۷). با استفاده ی بیش از حد از سوخت های فسیلی و افزایش انتشار اکسید نیتروژن به اتمسفر سطح O_3 تروپوسفری افزایش می یابد. افزایش مداوم دما و غلظت های هیدروکربن بالا در اتمسفر پایین باعث افزایش بیش تر سطح O_3 تروپوسفری می شود (فورستر و همکاران، ۲۰۰۷).

به طور کلی، سطوح بالای O_3 تروپوسفری بر عملکرد گیاه تأثیر منفی می گذارد. O_3 از طریق روزنه ها وارد برگ ها می شود و از طریق تولید ROS منجر به تنش اکسیداتیو می شود. تنش اکسیداتیو به نوبه خود منجر به کاهش فتوسنتز خالص، سرکوب رشد گیاه و تجمع زیست توده می شود (اینسورث و همکاران، ۲۰۱۲). در مطالعه ای توسط اوناری و دیگران (۲۰۱۱)، کاهش ۲ تا ۱۵ درصدی عملکرد جهانی محصولات مهم به دلیل قرار گرفتن در معرض سطوح بالای O_3 تروپوسفری گزارش شد. روش های پروتئومیکس برای مطالعه اثرات منفی O_3 تروپوسفری در محصولات غذایی مختلف مورد استفاده قرار گرفته اند (جدول ۱-۳).

جدول ۳-۱- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های گیاه به گازهای اتمسفری.

ID	AP	روش پروتئومیکس	مدت تنش	تیمار	اندام / بافت	گیاه	مطالعه / نویسنده
CO_2							
۵۹	۵۷	2D-MALDI-TOF/TOF	۲۴ ساعت	۱۱۴۰، ۷۵۰، ۱۵۲۰ پی‌پی‌ام	برگ	برنج	بخاری و همکاران، ۲۰۰۷
۱۹	۳۱	2D-MALDI-TOF	۱۱-۱۴ هفته	۲۰۰ میکرومول بر مول ^{-۲}	برگ	سویا	کیو و همکاران، ۲۰۰۸
۳	۳	DIGE-MALDI-TOF-MS		~۵۵۰ میکرومول ^{-۲}	دانه	گندم	فرناندو و همکاران، ۲۰۱۵
O_3							
۵۲	۵۶	2D-amino acid sequencing			برگ	برنج	آگاروال و همکاران، ۲۰۰۲
۱۹	۲۰	2D-MALDI-TOF, sequencing	۹۶ ساعت	۱۲۰، ۸۰، ۴۰ پی‌پی‌بی			فانگ و همکاران، ۲۰۰۸
۲۱	۲۸	nESI-LC-MS/MS	۲۴ ساعت	۰/۲ پی‌پی‌ام			چو و همکاران، ۲۰۰۸
۱۰	۲۵	2D-MALDI-TOF MS, Q-TOF MS	۷۲ ساعت	۰/۲ پی‌پی‌ام	برگ	ذرت	تورس و همکاران، ۲۰۰۷
	۳۸	2D-MALDI-TOF MS			برگ	گندم	سارکار و همکاران، ۲۰۱۰
۹	۱۲	2D-MALDI-TOF MS, Q-TOF MS	۷۲ ساعت	۰/۲ پی‌پی‌ام	برگ	لوبیا	تورس و همکاران، ۲۰۰۷

ادامه جدول ۳-۱- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های گیاه به گازهای اتمسفری.

ID	AP	روش پروتئومیکس	مدت تنش	تیمار	اندام/ بافت	گیاه	مطالعه/ نویسنده
۲۰	۳۲	2D/-MALDI-TOF MS	۷۲ ساعت	۱۲۰ پی‌پی‌بی	برگ/ کلروپلاست	سویا	آهاسان و همکاران، ۲۰۱۰
۲۲	۳۵	Thiolabelling, mass spectrometry and targeted enzyme assays		۱۱۶، ۵۸، ۳۷ پی‌پی‌بی	برگ		گالانت و همکاران، ۲۰۱۲
۶	۶	2DE-MALDI-TOF-MS	۱۱ روز				خان و همکاران، ۲۰۱۳

AP، ظاهراً متفاوت بیان شده‌اند؛ ID، پروتئین‌های شناسایی شده.

ابزار پروتئومیکس برای بررسی اثر ازن بر گیاهچه‌های برنج مورد استفاده قرار گرفت (آگاروال و همکاران، ۲۰۰۲). در گیاهچه‌های تحت تأثیر ازن در مقایسه با شاهد تقریباً ۵۲ پروتئین متفاوت بیان شدند. تجمع روبیسکو، پروتئین‌های کلاس ۵ و ۱۰ مرتبط با پاتوژنسیس^۱ (PR) و پروتئین‌های سوپراکسید دیسموتاز^۲ (SOD) مرتبط با تنش اکسیداتیو، آسکوربات پراکسیداز^۳ (APX)، کالرتیکولین^۴، پروتئین متصل به کلسیم^۵ و پروتئاز CLP وابسته به ATP^۶ در پاسخ به قرار گرفتن در معرض ازن شدیداً کاهش یافتند (آگاروال و همکاران، ۲۰۰۲). در گیاهچه‌های برنج تحت تنش ازن بالا (۱۲۰ پی‌پی‌بی) نیز تجمع پروتئین‌ها توسط فانگ و همکاران (۲۰۰۸) مورد مطالعه قرار گرفت.

1. Pathogenesis- related (PR) class 5 and 10 proteins

2. Superoxide dismutase

3. Ascorbate peroxidase

4. Calreticulin

5. Calcium- binding protein

6. ATP- dependent CLP protease

تجزیه و تحلیل پروتئومیکس، فراوانی متفاوت ۲۰ پروتئین در گیاهچه‌های تحت تأثیر ازن در مقایسه با شاهد را نشان داد. فراوانی پروتئین‌هایی مانند روبیسکو، روبیسکو اکتیواز^۱ و پروتئین‌های تقویت کننده تکامل اکسیژن^۲ (OEE) کاهش یافت. در مقابل، پروتئین‌هایی مانند GST، SOD و پروتئین‌های PR با قرار گرفتن در معرض O₃ به طور قابل ملاحظه‌ای افزایش یافتند (فانگ و همکاران، ۲۰۰۸). برای بازتاب پاسخ‌های مولکولی برگ‌های در معرض سطوح بالای ازن با استفاده از روش زیست‌شناسی جامع شامل ترنسکریپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس، برگ‌های گیاهچه‌های برنج (رقم Nipponbore) قرار گرفته در معرض ۰/۲ پی‌پی‌ام O₃ به مدت ۲۴ ساعت، مورد مطالعه قرار گرفتند (چو و همکاران، ۲۰۰۸). تجزیه و تحلیل پروتئومیکس، فراوانی متفاوت ۲۳ پروتئین (۲۱ پروتئین غیر اختصاصی^۳) در برگ‌های در معرض O₃ را نشان داد. این پروتئین‌های شناسایی شده در پردازش و پیامرسانی، فتوسنتز و دفاع سلولی نقش دارند. این مطالعه اثر O₃ بر سطوح تغییر ژن‌ها، پروتئین‌ها و متابولیت‌های دخیل در فرآیندهای چندگانه سلولی را نشان داد (چو و همکاران، ۲۰۰۸).

سارکار و همکاران (۲۰۱۰) مطالعه‌ای برای بررسی اثر افزایش O₃ بر صفات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در دو رقم گندم با عملکرد بالا و پس از آن تجزیه و تحلیل پروتئوم برگ، طراحی کردند. این مطالعه در مجموع ۳۸ لکه پروتئینی بسیار متنوع را در هر دو رقم گندم نشان داد. سطوح بیان پروتئین‌های فتوسنتزی مانند روبیسکو و روبیسکو اکتیواز و پروتئین‌های مربوط به متابولیسم انرژی^۴ مانند آلدولاز^۵، فسفوکلیسرات کیناز^۶ و ATP سنتاز^۷ کاهش یافتند. در مقابل، فراوانی پروتئین‌های مربوط به تنش/دفاع مانند پروتئین متصل به هارپین^۸ و پروتئین شبه

-
1. Rubisco activase
 2. Oxygenevolving enhancer
 3. Non- redundant proteins
 4. Proteins related to energy metabolism
 5. Aldolase
 6. Phosphoglycerate kinase
 7. ATP synthase
 8. Harpin- binding protein

ژرمین^۱ بیش تر بودند (سارکار و همکاران، ۲۰۱۰).

برگهای ذرت (Zeamays L. c.v. Guarare 8128) ولوبیای (Phaseolus vulgaris L. cv. IDIAP-3) در معرض ۰/۲ پی پی ام O_3 با استفاده از تجزیه و تحلیل پروتئوم مورد بررسی قرار گرفتند (تورس و همکاران، ۲۰۰۷). در برگهای ذرت، سطوح پروتئینهای مربوط به تنش اکسیداتیو مانند کاتالاز (CAT) و اسکوربات پراکسیداز APX افزایش یافت، در حالی که فراوانی سوپر اکسید دیس موتاز SOD کاهش یافت. به طور مشابه در برگهای لوبیا، سطوح بیان دو پروتئین SOD نیز کاهش یافت، در حالی که در معرض O_3 بالا، نارینگنین- ۷-O متیل ترانسفراز^۲ (NOMT)، پروتئین شوک حرارتی کوچک (sHSP) و APX افزایش یافتند. با این حال، فراوانی پروتئین^۲ مربوط به پاتوژن^۳ (PR-2) تنها در برگهای لوبیا افزایش یافت که نشان می دهد که این پروتئینها می توانند به عنوان نشانگری بالقوه برای تشخیص پاسخ به O_3 بالا استفاده شوند. این مطالعه دیدگاههایی در مورد پروتئینهای مرتبط به تنش اکسیداتیو و متابولیسم ثانویه در معرض O_3 بالا را ارائه داد (تورس و همکاران، ۲۰۰۷).

برای مقایسه پروتئوم برگها و کلروپلاستهای گیاهچههای سویای تیمار شده با O_3 (۱۲۰ پی پی بی برای ۳ روز)، یک روش پروتئومیکس استفاده شد (آهسان و همکاران، ۲۰۱۰). تجزیه و تحلیل پروتئومیکس، بیان متفاوت مجموعه ای از ۲۰ و ۳۲ پروتئین (به ترتیب) برگ و کلروپلاست در معرض O_3 را نشان داد. فراوانی پروتئینهای دخیل در فتوسنتز و جذب و تحلیل کربن پس از قرار گرفتن در معرض O_3 کاهش یافت، در حالی که سطوح پروتئینهای مرتبط با دفاع آنتی اکسیدانی و متابولیسم کربن افزایش یافت. این مطالعه سرکوب فتوسنتز، تخصیص ضعیف کربن و تخریب نشاسته را نشان می دهد که احتمالاً برای تغذیه چرخه TCA در پاسخ به سطوح بالای O_3 رخ می دهد (آهسان و همکاران، ۲۰۱۰).

در مطالعه ای دیگر، بافت برگ سویا در معرض سه غلظت مختلف O_3 (۳۷، ۵۸ و ۱۱۶ پی پی بی)

1. Germin- like protein

2. Naringenin- 7- O methyltransferase (NOMT)

3. Pathogen- related protein 2 (PR-2)

قرار گرفت (گالانت و همکاران، ۲۰۱۲). تجزیه و تحلیل پروتئوم برگ‌های در معرض O_3 ، افزایش تا پنج برابری فراوانی ۳۵ پروتئین را نشان می‌دهد، ۲۲ پروتئین درجه اکسیداسیون تا پنج برابر بالاتر را نشان دادند، در حالی که ۲۲ پروتئین در فراوانی و اکسیداسیون بالاتر بودند. این پروتئین‌ها مربوط به فتوسنتز، متابولیسم کربن، سنتز اسیدآمین، بیوسنتز ایزوپرنوئید^۱ و فلاونوئید^۲، پیامرسانی، هوموستازی^۳ و مسیرهای آنتی‌اکسیدانی بودند. این مطالعه اطلاعاتی در مورد وضعیت فراوانی و اکسیداسیون پروتئین‌های حساس به ردوکس متعدد^۴ با قرار گرفتن در معرض O_3 را ارائه نمود (گالانت و همکاران، ۲۰۱۲).

تجزیه و تحلیل پروتئومیکس، در برگ‌های^۵ رقم حساس ناکاسناری^۶ سه پروتئین و در رقم متحمل انری^۷ شش پروتئین را در پاسخ به تنش ازن شناسایی کرد (خان و همکاران، ۲۰۱۳). پروتئین‌های با فراوانی بیش‌تر همچون فسفوگلیسرات کیناز^۸، آلدو کتوردوکتاز^۹، گلوآمین سینتاز^{۱۰}، روبیسکو اکتیواز، زیر واحد آلفای ATP سینتاز^{۱۱} و زیر واحد بتای ATP سینتاز^{۱۲} نیز شناسایی شدند. این یافته‌ها ایفای نقش مهم پیامرسانی ATP در دستیابی به تحمل نسبت به تنش ازن و حفاظت از آسیب در ارقام سویا را نشان دادند.

-
1. Isoprenoid
 2. Flavonoid
 3. Homeostasis
 4. Multiple redox- sensitive proteins
 5. Unfoliate leaves
 6. Nakasennari
 7. Tolerant cv. Enrei
 8. Phosphoglycerate kinase
 9. Aldo/ ketoreductase
 10. Glutamine synthetase
 11. ATP synthase alpha subunit
 12. ATP synthase beta subunit

۳-۳- درجه حرارت

افزایش انتشار CO_2 و دیگر گازهای گلخانه‌ای از دهه ۱۸۰۰ تاکنون منجر به افزایش ۰/۷۶ درجه سانتی گراد دمای سطح جهان شده است. پیش‌بینی شده است که این دما تا سال ۲۰۵۰ تا ۱/۸-۱/۳ درجه سانتی گراد افزایش یابد (IPCC, 2007). به‌طور کلی رشد و نمو گیاهان توسط اقلیم‌های گرم‌تر تسریع می‌شود. درجه حرارت‌های بالا همچنین باعث ظهور زودتر گل و مجموعه میوه/بذر در گیاهان مختلف می‌شوند. همچنین ناتوانی تولید مثل و کاهش شدید عملکرد محصولات مختلف به دلیل افزایش دمای حداکثر گزارش شده است (بیتا و گراتس، ۲۰۱۳). درجه حرارت‌های بالا موجب کاهش عملکرد معادل با ۵ میلیارد دلار برای محصولات غذایی مهم شده است. در ذرت، خشکی در ترکیب با درجه حرارت بالا (بیش از ۳۰ درجه سانتی گراد) عملکرد محصول را ۱/۷ درصد کاهش داد (لوبل و همکاران، ۲۰۰۸). بویور و وستگیت (۲۰۰۴)، افت عملکرد ۵ تا ۱۰ درصدی برنج در استرالیا را گزارش دادند که برابر با ۴۴ میلیون دلار است. تغییر دما نیز بر کیفیت تولید محصولات مختلف مؤثر است. به‌عنوان مثال، محتوای پروتئین دانه گندم تحت تأثیر شدت درجه حرارت بالا در طول پر شدن دانه قرار می‌گیرد (هورکمن و همکاران، ۲۰۰۹). تغییر در وقایع اقلیمی و فراوانی رویدادهای شدید تا به حال تأثیر قابل توجهی بر توزیع و رخداد علف‌های هرز و آفات و بیماری‌های دام و گیاه نشان داده است (تورنتون و همکاران، ۲۰۱۴). گیاهان تعدادی مکانیسم‌های سازگاری برای زنده ماندن در نوسانات دمایی از جمله اجتناب از تنش کوتاه مدت تا خوپذیری طولانی مدت را توسعه داده‌اند. سازوکار خوپذیری می‌تواند شامل تغییر جهت‌گیری برگ، سرد شدن ترقی یا تغییر در ترکیب لیپیدی غشاء باشد. درک این سازوکارها، راه‌هایی برای اصلاح یا مهندسی محصولات با افزایش تحمل گرما^۱ را باز می‌کند. از ابزارهای مختلف سیستم‌های زیست‌شناسی، روش پروتئومیکس برای رمزگشایی سازوکارهای مولکولی بسیار مفید است و درک جدید از تحمل تنش دمایی را افزایش می‌دهد (نیلسون و همکاران، ۲۰۱۰).

۱-۳-۳- تنش سرما

گیاهان مناطق معتدل میزان مشخصی از تحمل سرما را نشان می‌دهند، در حالی که گیاهان مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری حساس به سرما هستند و به‌طور کلی فاقد ظرفیت خوپذیری به سرما می‌باشند (رنائوت و همکاران، ۲۰۰۴). گیاهان بر اساس توانایی زنده ماندن در دماهای سرد به سه دسته تقسیم می‌شوند: (۱) حساس به سرما؛ (۲) متحمل/مقاوم به سرما؛ و (۳) متحمل به یخزدگی (هالگرین و اوکوايست، ۱۹۹۰). تاکور و نایار (۲۰۱۰) گیاهان حساس به سرما را آن‌هایی معرفی کردند که زمانی که در معرض دمای پایین‌تر از دمای مطلوب قرار می‌گیرند اختلالات متابولیکی نشان می‌دهند، در حالی که گیاهان متحمل به سرما، دمای کم‌تر از دمای مطلوب (دماهای غیر از یخزدگی) را تحمل می‌کنند. گیاهان متحمل به یخزدگی توانایی زنده ماندن در شرایط انجماد را دارند.

سرما باعث کاهش سرعت مسیرهای متابولیکی به ویژه فرآیندهای متابولیسم انرژی و اکسیداتیو می‌شود، همچنین باعث تخریب غشاء و اختلال در تفکیک‌پذیری سلولی^۱ می‌گردد. متابولیسم نامتعادل انرژی باعث کاهش سرعت واکنش‌های کاتالیز شده توسط آنزیم و افزایش تشکیل ROS درون سلولی می‌شود که منجر به ایجاد تنش اکسیداتیو می‌گردد. تنش سرما با از دست دادن آب سلول و احتمال بالقوه عدم تاخوردگی پروتئین همراه است که منجر به پروتئین‌های غیر کاربردی می‌شود. تنش سرما همچنین تجمع چاپرون‌ها (مانند HSPs) و چاپرونین‌ها^۲ را افزایش می‌دهد. تنش سرما بر رشد و عملکرد محصولات حساس به سرما تأثیر منفی می‌گذارد (اپل و هیرت، ۲۰۰۴). ابزارهای پروتئومیکس با موفقیت برای شناسایی پروتئین‌های پاسخگو به سرما در گیاهان غذایی مورد استفاده قرار گرفته‌اند (جدول ۳-۲).

1. Cell compartmentalization

2. Chaperonins

جدول ۳-۲- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پاسخ‌های گیاه به تنش دمایی پایین.

شماره مطالعه	ماده گیاهی	بافت / رقم	تیمار	روش	UPs	ID	منبع
۱	<i>Oryza sativa</i>	بیساک / Doongarai	۱۲ درجه سانتی‌گراد / ۴ روز	2-DE MALDI-TOF	۷۰	۱۸	ایمین و همکاران (۲۰۰۴)
		برگ گیاهچه / Japonica	۵، ۱۰، ۱۵ درجه سانتی‌گراد / ۱ روز	2-DE MALDI-TOF, ESI-MS/MS	۶۰	۴۱	کیو و همکاران (۲۰۰۵)
		برگ گیاهچه / Nipponbore	۶ درجه سانتی‌گراد / ۶ ساعت، ۱ روز	-2-DE MALDI TOF/ TOF	۹۶	۸۵	یان و همکاران (۲۰۰۶)
		برگ / Nipponbore	۵ درجه سانتی‌گراد / ۲ روز	2-DE MALDI-TOF, ESI-MS/MS	۳۹	۳۴	هاشیمو تو و کوماتسو (۲۰۰۷)
		ریشه گیاهچه / Dongin	۱۰ درجه سانتی‌گراد / ۲، ۳، ۵، ۱۰ ساعت، ۱ روز	2-DE MALDI-TOF, ESI-MS/MS	۳۷	۲۷	لی و همکاران (۲۰۰۹)
		برگ‌ها	۵، ۱۰ درجه سانتی‌گراد / ۲، ۳، ۵، ۱۰ ساعت، ۱ روز	2-DE MALDI-TOF, ESI-MS/MS	۳۰	۱۴	لی و همکاران (۲۰۰۷)
۲	<i>Triticum aestivum</i>	برگ / Mironovskaya 808	۲ درجه سانتی‌گراد / ۲۱ روز	Nano LC-1C-MS/MS (Q-TOF)	۴۰ (C) ۳۳ (T)	۴۰ (C) ۳۳ (T)	ویتاواس و همکاران (۲۰۰۷)
		برگ‌ها	۵- درجه سانتی‌گراد	2DE MALDI-TOF-MS	۷۵	۵۲ (U) ۱۸ (D)	هان و همکاران (۲۰۱۳)
		برگ / Shixin 828 (T) Shituan 02-1 (S)	-	-	-	-	ژو و همکاران (۲۰۱۳)
		برگ‌ها	-	-	-	-	ژو و همکاران (۲۰۱۳)
		برگ / کوه‌دشت	۲۰ یا ۴۰ درجه سانتی‌گراد	-	-	-	ریبالدوسی و همکاران (۲۰۱۱)
		گیلهچه	۲- درجه سانتی‌گراد / ۱۲ ساعت	-	۴۵۰	۳۴	فره‌چاهی و همکاران (۲۰۱۴)
۳	<i>Triticum urartu</i> L.						

ادامه جدول ۳-۲- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پاسخ‌های گیاه به تنش دمایی پایین.

شماره مطالعه	ماده گیاهی	بافت / رقم	تیمار	روش	UPs	ID	منبع
۴	Glycine max	زیندر / Z 222	۴ درجه سانتی‌گراد / ۱ روز	2-DE MALDI-TOF	۴۰	۳۷	چنگ و همکاران (۲۰۱۰)
		ریشه	۱۰ درجه سانتی‌گراد	Nano LC-ESI-MS	۵۹	-	سوگوسکا و همکاران (۲۰۱۳)
		برگ / Guilting / Nannong	۵ درجه سانتی‌گراد / ۱۲ و ۲۴ ساعت	2DE MALDI-TOF / TOF MS	۵۷	۵۷	تشان و همکاران (۲۰۱۶)
۵	Pisum sativum	میتوکلوری برگ / Green fest	۴ درجه سانتی‌گراد / ۱/۵ روز	LC-MS/MS	۳۳	۳۳	تیلور و همکاران (۲۰۰۵)
		ریشه، ساقه، برگ / Terese Champagne	۸-۶ درجه سانتی‌گراد / ۴ روز / ۱۰/۲ درجه سانتی‌گراد / ۱۱ روز	HPLC-ESI-MS/MS-	۲۶۰	۶۸	دومونت و همکاران (۲۰۱۱)
		ریشه	۱۰ درجه سانتی‌گراد / ۸ روز / ۲۰ درجه سانتی‌گراد / ۲۴ ساعت	2DE MALDI-TOF-MS	-	-	بادویک و همکاران (۲۰۱۳)
۶	Phaseolus vulgaris	ریشه	۱۰ درجه سانتی‌گراد / ۲۴ ساعت / ۲۵ درجه سانتی‌گراد / ۲۴ ساعت	2DE MALDI-TOF-MS	-	-	بادویک و وینتر (۲۰۱۴)
۷	Prunus persica	پوسته / Canadian harmony	۵ درجه سانتی‌گراد / ۲۱، ۲۵ روز	2-DE MALDI-TOF / TOF	۱۱۴	۶۷	رناوت و همکاران (۲۰۰۸)
۸	Musa paradisica L	گیاهچه‌ها	۸ درجه سانتی‌گراد / ۴، ۲۴ ساعت	iTRAQ analysis	۳۴۷۷	۸۰۹	پانگ و همکاران (۲۰۱۳)
۹	Strawberry	بافت بالا / Jonsook (T) Frida (S)	۲، ۲۴ و ۳۰ روز	Label-free (LF) Proteomics	۶۳ (DE2) ۱۳۵ (LF)	-	کوهر و همکاران (۲۰۱۲)
		برگ‌های تراز یخته و غیر تراز یخته		2DE MALDI-TOF-MS	۲۱	۸	گو و همکاران (۲۰۱۳)

ID: پروتئین‌های شناسایی شده؛ UPs: پروتئین‌های افزایش یافته.

اثر تنش سرما بر پروتئوم با استفاده از بساک (ایمین و همکاران، ۲۰۰۴)، پهنای برگ گیاهچه (کوی و همکاران، ۲۰۰۵)، غلاف برگ (هاشیموتو و کوماتسو، ۲۰۰۷؛ کوماتسو و همکاران، ۲۰۰۹؛ لی و همکاران، ۲۰۰۷)، برگ (یان و همکاران، ۲۰۰۶) و ریشه (لی و همکاران، ۲۰۰۹) برنج مورد مطالعه قرار گرفت. مطالعه ایمین و همکاران (۲۰۰۴) دیدگاه‌های اساسی در مورد اثر سرما در طول مرحله اولیه نمو میکروسپور را ارائه داد و علت ناباروری گیاهان پایه‌ی پدری به دلیل نمو نابالغ دانه‌های گرده ناشی از سرما را توضیح داد (ایمین و همکاران، ۲۰۰۴). از ۶۰ لکه‌ی افزایش یافته، ۴۱ عدد مربوط به پروتئین‌های پاسخگو به سرما یافت شدند (کیو و همکاران، ۲۰۰۵). مطالعه یان و همکاران (۲۰۰۶) کاهش بیان ۳۱ لکه پروتئینی و افزایش فراوانی ۶۵ پروتئین را مشخص نمود. فراوانی پروتئین‌های مرتبط با متابولیسم انرژی افزایش یافت، در حالی که پروتئین‌های مربوط به دفاع به میزان کم‌تری در پهنک برگ تجمع یافتند (هاشیموتو و کوماتسو، ۲۰۰۷). همچنین کوماتسو و همکاران (۲۰۰۹) بیان متفاوت پروتئین کال رتیکولین^۱ در غلاف‌های برگ در معرض سرما را ذکر کردند. کال رتیکولین پروتئین مهمی است که می‌تواند سطح بیان دیگر پروتئین‌ها را کنترل کند (کوماتسو و همکاران، ۲۰۰۹). سطح بیان ۱۲ پروتئین از قبیل تیوردوکسین پراکسیداز^۲، پروتئیناز سیتئین^۳، شبه پروتئین انگشتی روی RING^۴، پروتئین‌های شبه فیبریلین قابل تحریک توسط خشکی^۵ و پروتئین‌های فراوان در اواخر جنین‌زایی^۶ (LEA) افزایش یافتند (لی و همکاران، ۲۰۰۷).

تجزیه و تحلیل پروتئوم ریشه‌های برنج در معرض سرما، تغییر در فراوانی ۲۷ پروتئین را نشان داد. پروتئین‌های شناسایی شده، فسفوریلاز گلوکونات دهیدروژناز^۷،

-
1. Calreticulin protein
 2. Thioredoxin peroxidase
 3. Cysteine proteinase
 4. RING zinc finger proteinlike
 5. Drought- inducible fibrillin- like proteins
 6. Late embryogenesis abundant (LEA) proteins
 7. Phosphorylase gluconate dehydrogenase

استیل ترانسفراز^۱، فروکتوکیناز^۲، ایزوسیترات دهیدروژناز خاص NADP^۳، پروتئین متصل به عامل حساس به N-اتیل‌مالیمید (NSF) محلول آلفا^۴، PrMC3 و گلی‌اکسالاز^۵ بودند (لی و همکاران، ۲۰۰۹). طبقه‌بندی عملکردی این پروتئین‌های پاسخگو به سرما دخالت آن‌ها در فرآیند پیام‌رسانی، بیوسنتز و پردازش پروتئین، متابولیسم‌های کربن، نیتروژن، گوگرد و انرژی و هموستازی رداکس را نشان داد. سطح بیان پروتئین‌های فتوسنتزی عمدتاً تحت تأثیر تنش سرما قرار دارد که ممکن است کاهش در فتوسنتز خالص و تولید محصول را توضیح دهد (یان و همکاران، ۲۰۰۶). پس از قرار گرفتن در معرض سرما، سطح بیان پروتئین‌های مربوط به تولید انرژی افزایش یافت، در حالی که در اثر تنش سرمای بلند مدت، پروتئین‌های مرتبط با دفاع ناپدید می‌شوند (هاشیموتو و کوماتسو، ۲۰۰۷).

تجزیه و تحلیل پروتئوم در گندم (*Triticum aestivum*) با استفاده از برگ‌های ارقام مختلف مانند Mironovskaya 808 و Bezostaya 1 (ویتاواس و همکاران، ۲۰۰۷)، گندم بهاره ایرانی (رقم کوه‌دشت) (هان و همکاران، ۲۰۱۳؛ رینالودسی و همکاران، ۲۰۱۱)، Shixin 828 و Shiluan 02-1 (ژو و همکاران، ۲۰۱۳) انجام شد. مطالعه‌ی ویتامواس و همکاران (۲۰۰۷) تجمع متفاوت پروتئین‌های WCS40، WCS120، WCS66 را در دو رقم مختلف مورد آزمایش نشان داد. در شرایط تنش خشکی تقریباً ۷۰ لکه پروتئینی با موفقیت شناسایی شدند که ۵۲ لکه از آن‌ها افزایش یافته و ۱۸ لکه کاهش یافتند (هان و همکاران، ۲۰۱۳). در برگ‌های Shixin 828 در مقایسه با برگ‌های Shiluan 02-1، پروتئین‌های مربوط به آنتی‌اکسیدان‌ها به میزان بیش‌تری تجمع یافتند. در مقابل، سطح بیان پروتئین‌های دخیل در متابولیسم کربوهیدرات در Shiluan 02-1 بالاتر بود و با تجمع مشاهده شده در قندهای محلول در Shiluan 02-1 همبستگی داشت (ژو و همکاران، ۲۰۱۳).

1. Acetyl transferase

2. Fructokinase

3. NADP specific isocitrate dehydrogenase

4. Putative alpha- soluble N- ethylmaleimide- sensitive factor (NSF) attachment protein

5. Glyoxalase

فراوانی پروتئین‌هایی مانند دهیدروآسکوربات ردوکتاز، آسکوربات پراکسیداز، زیرواحد پروتئوزوم^۱، پروتئیناز سیتستین و گلوتامات سمی آلدئید آمینوموتاز^۲ پس از قرار گرفتن در معرض دمای پایین بالاتر بود. در مقابل، بسیاری از پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز و آنزیم‌های تولید انرژی مانند ایزوسیترات دهیدروژناز^۳ و مالات دهیدروژناز^۴ فراوانی کم‌تری داشتند (رینالولدسی و همکاران، ۲۰۱۱). مقایسه نمونه‌ها افزایش بیان پروتئین‌هایی مانند چوپر چاپرون‌ها^۵ و مالات دهیدروژناز را نشان داد (ویتامواس و همکاران، ۲۰۰۷). مطالعه هان و همکاران (۲۰۱۳) افزایش تجمع پروتئین‌هایی مانند پروتئین COR مربوط به LEA، پروتئین انگشتی روی $Cu/Zn^{6}C_2H_2$ سوپراکسید دیسموتاز و دو آسکوربات پراکسیداز پس از قرار گرفتن در معرض تنش یخزدگی بهاره را نشان داد. پروتئین‌های پاسخگو به سرما در گندم در درک و انتقال پیام، سنتز و پردازش پروتئین، تنش/دفاع/سمیت‌زدایی، فتوسنتز و مسیرهای متابولیسم کربوهیدرات دخیل بودند. افزایش بیان پروتئین‌های مربوط به فتوسنتز و هوموستازی ردوکس و ROS، نقش‌های آن‌ها در پاسخ گندم زمستانه به تنش شدید دمای پایین را نشان داد (ژو و همکاران، ۲۰۱۳).

مقاطع پروتئینی در گندم دیپلوئید وحشی (*Triticum urartu* L.) در پاسخ به سرما بررسی شدند (قره‌چاهی و همکاران، ۲۰۱۴). حدود ۴۵۰ لکه‌ی پروتئینی روی تمام ژل‌ها تشخیص داده شدند؛ از این‌ها، در معرض سرما به ترتیب ۲۵ افزایش بیان و ۹ لکه کاهش بیان یافتند. پروتئین‌های شناسایی شده، پروتئین مرتبط با پاتوژنسیس^۷، اگرالات اکسیداز^۸، پروتئین مرتبط با LEA/RAB پاسخگو به سرما^۹، پروتئین تقویت کننده‌ی

-
1. Proteasome subunit
 2. Glutamate semialdehyde aminomutase
 3. Isocitrate dehydrogenase
 4. Malate dehydrogenase
 5. Chaperones chopper
 6. C_2H_2 zinc finger protein
 7. Pathogenesis- related protein
 8. Oxalate oxidase
 9. Cold- responsive LEA/RAB- related protein

تکامل اکسیژن و پروتئین COR بودند. عملکردهای پیشنهادی پروتئین‌های شناسایی شده بیش‌تر مربوط به خوپذیری به سرما، تنش اکسیداتیو و فتوسنتز بود (قره‌چاهی و همکاران، ۲۰۱۴).

روش‌های پروتئومیکس به‌منظور بررسی واکنش حبوبات مختلف مانند سویا (چن و همکاران، ۲۰۱۰؛ سویگونسکا و ویدنر، ۲۰۱۳؛ تیان و همکاران، ۲۰۱۴)، نخود (بادوویک و همکاران، ۲۰۱۳؛ دومونت و همکاران، ۲۰۱۱؛ تیلور و همکاران، ۲۰۰۵) و لوبیا (بادوویک و ویدنر، ۲۰۱۴) مورد استفاده قرار گرفتند. اثر تنش سرما بر پروتئوم سویا با استفاده از بذور جوانه‌زده (رقم Z22) (چنگ و همکاران، ۲۰۱۰)، ریشه (سویگونسکا و ویدنر، ۲۰۱۳) و برگ (تیان و همکاران، ۲۰۱۴) مورد بررسی قرار گرفت. مطالعه چنگ و همکاران (۲۰۱۰) دیدگاه‌های پروتئومیکس ارزشمندی از قبیل: (۱) افزایش بیان الکل دهیدروژناز^۱ و RAB21 برای کاهش اثر آنوکسیا^۲ به‌عنوان نتیجه‌ی جذب آب^۳ توسط بذر؛ (۲) افزایش فراوانی پروتئین‌های ضد تنش مانند LEA و GST24 برای مقابله با تنش درجه حرارت پایین؛ و (۳) تجمع بالای آنزیم‌های چرخه‌ی TCA برای تولید انرژی به‌منظور حمایت از جوانه‌زنی بذر در طول تنش سرما را ارائه دادند. مطالعه‌ی سویگونسکا و ویدنر (۲۰۱۳) بیان متفاوت مجموع ۵۹ لکه‌ی پروتئینی در پاسخ به ترکیبی از تنش‌های سرما و اسمزی را نشان داد. پروتئین‌های شناسایی شده در متابولیسم کربوهیدرات، دفاع گیاه و سرنوشت و ذخیره‌سازی پروتئین دخالت داشتند. تجزیه و تحلیل پروتئومیکس، دلایل تحمل سرما در رقم Guliqing سویا در مقایسه با رقم حساس Nannong را میزان بالای فتوسنتز، تجمع کم‌تر ROS، پروتئولیز^۴ کم‌تر پروتئین، کاهش انرژی، تجمع بیش‌تر پروتئین‌های متصل به پلی آمین^۵، بیوسنتز لیپید و پروتئین و بازیابی کارآمد متابولیت‌های حاوی گوگرد در

1. Alcohol dehydrogenase I

2. Anoxia

3. Imbibition

4. Proteolysis

5. Polyamine

شرایط تنش سرما بیان کردند (تیان و همکاران، ۲۰۱۴).

مطالعاتی به منظور تعیین پاسخ پروتئوم میتوکندریایی برگ نخود به تنش های غیرزنده مانند سرما، خشکی و علف کش (پاراکوات) انجام شد (تیلور و همکاران، ۲۰۰۵). دومونت و همکاران (۲۰۱۱) از پروتئومیکس برای مطالعه خوپذیری به سرما در برگ ها، ساقه و ریشه های لاین های نخود Champagne (متحمل به سرما) در مقابل Terese (حساس به سرما) استفاده کردند. بادوویک و ویدنر (۲۰۱۴) اثر تنش سرمای بلند مدت و کوتاه مدت و همچنین بهبود پس از تنش را بر پروتئوم های ریشه ی نخود جوانه زده مورد بررسی قرار دادند. تیلور و همکاران (۲۰۰۵) مجموعه ای از ۳۳ پروتئین را در پاسخ به ترکیبی از تنش ها شناسایی کردند. از این تعداد، ۲۹ پروتئین مانند گلايسين دکر بوكسیلاز (GDC)^۱، زیر واحد سرین هیدروکسیل متیل ترانسفراز (SHMT)^۲، زیر واحدهای پیچیده فسفوریلاسیون اکسیداتیو^۳، آنزیم های چرخه ی TCA و HSP های (HSP70، HSP22 و HSP90)، احتمالاً با منشاء میتوکندریایی هستند. دومونت و همکاران (۲۰۱۱) ۳۵ پروتئین در برگ ها، ۱۸ عدد در ساقه و ۱۵ عدد در ریشه شناسایی کردند.

تجزیه و تحلیل پروتئوم های میتوکندریایی، فراوانی متفاوت آنزیم های مهم ماتریکس^۴ پس از قرار گرفتن در معرض سرما را نشان داد. در گیاهان تحت تنش، فعالیت زنجیره انتقال الکترون^۵ متأثر شد. این تغییرات در فراوانی پروتئین های مربوط به تنفس غیر فسفوریلاسیونی^۶، تفکیک و اصلاح اکسیداتیو قطعات لیپوئیک اسید^۷ مشهود بود. تنش سرما بیش از دیگر تنش های غیرزنده به ویژه تنش خشکی آسیب رساند (تیلور و همکاران، ۲۰۰۵). رقم متحمل Champagne به دلیل توانایی تغییر در جهت دهی متابولیسم انرژی، حفظ فتوسنتز و مکانیسم دفاعی نسبت به رقم Terese به سرما مقاوم تر بود (دومونت و

-
1. Glycine decarboxylase (GDC)
 2. Serine hydroxyl methyl transferase (SHMT) subunits
 3. Oxidative phosphorylation complex subunits
 4. Matrix
 5. Electron transport chain
 6. Non-phosphorylating respiration
 7. Uncoupling and oxidative modification of lipoic acid moieties

همکاران، ۲۰۱۱). تغییر در فراوانی پروتئین‌های دخیل در متابولیسم، حفاظت در برابر تنش، تنظیم چرخه سلولی، حفظ ساختار سلولی و سنتز هورمون نیز پس از قرار گرفتن در معرض تنش سرما بیان شده‌اند (بادوویک و همکاران، ۲۰۱۴).

بادوویک و ویدنر (۲۰۱۴) پروتئوم‌های ریشه‌ی (*Phaseolus vulgaris* L.) گیاهچه‌های لوبیای جوانه‌زده را در شرایط سرمای پایدار بلند مدت (۱۰ درجه سانتی‌گراد برای ۱۶ روز) در مقایسه با سرمای سریع کوتاه مدت در طول جوانه‌زنی (۱۰ درجه سانتی‌گراد برای ۲۴ ساعت)، همچنین پس از بازیابی (۲۵ درجه سانتی‌گراد برای ۲۴ ساعت) مقایسه کردند. سرمای مداوم باعث تغییر در تجمع پروتئین‌های مربوط به پاسخ به تنش، تولید انرژی، ترجمه^۱، انتقال و زیکول^۲، متابولیسم ثانویه^۳ و تجزیه پروتئین شد. تنش سرمای شدید کوتاه مدت موجب تغییرات گذرا در تجمع پروتئین‌هایی شد که در تولید انرژی، تعمیر DNA، پردازش و انتقال RNA دخیل بودند. همچنین قرار گرفتن کوتاه مدت در معرض تنش سرما باعث افزایش بیان پروتئین‌های ضد تنش و سازوکارهایی برای حفاظت از تنش اکسیداتیو شد. بهبودی پس از تنش سرما منجر به تجمع پروتئین‌های دخیل در افزایش مسیرهای انتقال پیام وابسته به کلسیم، متابولیسم ثانویه و تقسیم و گسترش سلول شد (بادوویک و ویدنر، ۲۰۱۴).

تجزیه و تحلیل پروتئومیکس برای مطالعه‌ی پاسخ به تنش سرما در محصولات میوه‌ای مانند هلو (رنائوت و همکاران، ۲۰۰۸)، موز سبز^۴ (یانگ و همکاران، ۲۰۱۲) و توت‌فرنگی (گوت و همکاران، ۲۰۱۳؛ کوهرل و همکاران، ۲۰۱۲) استفاده شد. تجزیه و تحلیل پروتئوم پوست هلو ۵۷ پروتئین با فراوانی‌های متفاوت دخیل در سازماندهی اسکلت سلولی^۵، متابولیسم‌های انرژی و کربوهیدرات و سازوکار دفاع، پس از قرار گرفتن در معرض دمای پایین (۵ درجه سانتی‌گراد) و دوره نوری^۶ کوتاه (رنائوت و همکاران، ۲۰۰۸)

1. Translation
2. Vesicle transport
3. Secondary metabolism
4. Plantain
5. Cytoskeleton organization
6. Photoperiod

را نشان داد. در گیاهچه‌های موز سبز (*Musa paradisiaca* L.) پاسخ‌های زمانی به تنش سرما (۸ درجه سانتی‌گراد) برای سه مدت زمان (۰، ۶، ۲۴ ساعت) با استفاده از روش پروتئومیکس مبتنی بر iTRAQ مورد مطالعه قرار گرفت (یانگ و همکاران، ۲۰۱۲). این سه تیمار بیان‌های متفاوتی از ۸۰۹ پروتئین دخیل در متابولیسم کربوهیدرات، اکسیداسیون اسید چرب بتا^۱ و کاهش اکسیداسیون را نشان دادند. کاهش تولید و قابلیت پاکسازی^۲ ROS و کاهش پراکسیداسیون لیپید^۳ در موز سبز به تحمل سرما نسبت داده شد (یانگ و همکاران، ۲۰۱۲).

تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای پروتئومیکس توت‌فرنگی اکتاپلوئید^۴ (*Fragaria × ananasa*) با استفاده از تاج‌های رقم متحمل به سرمای Jonsok در مقابل رقم حساس به سرمای Frida انجام شد (کوهر و همکاران، ۲۰۱۲). اخیراً، گو و همکاران (۲۰۱۳) پروتئوم برگ توت‌فرنگی‌های تراریخته^۵ (rd29A: RDdreB1B1) را با توت‌فرنگی‌های غیر تراریخته پس از قرار گرفتن در معرض شرایط دمایی پایین مقایسه کردند. تجزیه و تحلیل DE-2 و پروتئومیکس کمی به ترتیب تجمع متفاوت ۶۳ و ۱۳۵ لکه را نشان داد. در رقم Frida، پروتئین‌های بیوسنتز فلاونوئید^۶ تجمع یافتند، در حالی که در رقم Jonsok پروتئین‌های مربوط به آنتی‌اکسیداسیون^۷، سمیت‌زدایی و مقاومت به بیماری انباشته شدند. افزایش ظرفیت تحمل سرما در رقم Jonsok در مقایسه با رقم Frida ممکن است به علت سطوح پایدارتر پروتئین‌ها باشد که باعث تحمل تنش فیزیولوژیکی^۸ می‌شود (کوهر و همکاران، ۲۰۱۲). مطالعه‌ی گو و همکاران (۲۰۱۳) بیان متفاوت Cu/Zn سوپراکسید دیسموتاز سیتوپلاسمی (Cu/Zn-SOD)، زیرواحد بزرگ روبیسکو، روبیسکو اکتیواز،

1. Fatty acid beta-oxidation

2. Scavenging

3. Lipid peroxidation

4. Octaploid

5. Transgenic

6. Flavonoid

7. Antioxidatio

8. Physiological stress

عامل A5 آغازگر ترجمه یوکاریوتی (eIF5A)^۱ و پروتئین 14-A فراوان در اواخر جنین‌زایی (LEA 14-A) در توت‌فرنگی‌های غیر تراریخت و rd29A:RdreB1B1 تراریخت را پس از قرار گرفتن در معرض تنش سرما نشان داد.

۲-۳-۳- تنش گرما

درجه حرارت‌های بالا مراحل رویشی و زایشی گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد. با این حال، این اثر با مرحله نمو، گونه و ژنوتیپ تغییر می‌یابد (بارناباس و همکاران، ۲۰۰۸). تنش گرما باعث کاهش در رشد اندام هوایی و ریشه، ریزش برگ و پیری^۲، آسیب به میوه و در نتیجه کاهش تولید می‌شود (ولنویدر و گانتاردت-جورج، ۲۰۰۵). پس از قرار گرفتن در معرض تنش گرما، گیاهان عالی تغییراتی در سازمان‌دهی و متابولیسم سلولی متحمل می‌شوند تا بقاء خود را تضمین کنند. تغییر در سازمان‌دهی سلولی نیز با کاهش ساخت پروتئین‌های طبیعی و افزایش سطح بیان خانواده بزرگ HSPها تکمیل می‌شود. پنج زیرخانواده متمایز HSPها (HSPهای کوچک (sHSPs)، HSP60، HSP70، HSP90 و HSP110) شناخته شده‌اند که بر اساس وزن مولکولی طبقه‌بندی شده‌اند. با قرار گرفتن در معرض تنش گرمای بلند مدت، عوامل آغازگر ترجمه یوکاریوتی (eIF5A-3، eIF4F) انباشته می‌شوند که منجر به مرگ سلولی برنامه‌ریزی شده^۳ (PCD) می‌گردد (بیتا و گراتس، ۲۰۱۳). مطالعات اثر تنش گرمایی بر پروتئوم‌های گونه‌های مختلف محصولات غذایی در جدول ۳-۳ فهرست شده‌اند.

-
1. Eukaryotic translation initiation factor 5A (eIF5A)
 2. Leaf abscission and senescence
 3. Programmed cell death (PCD)

جدول ۳-۳- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های گیاه به تنش گرما.

شماره مطالعه	ماده گیاهی	بافت / رقم	تیمار	روش	UPS	ID	منبع
۱	Triticum aestivum	Fang, Wxyuna / دانه	۴۰ درجه سانتی گراد/ ۳ روز	2-DE MALDI-TOF	۴۸	۷	سکیلاس و همکاران، ۲۰۰۲
		Thesee / دانه	۳۴ درجه سانتی گراد/ چند روز	2-DE MALDI-TOF, LC-MS/MS	۴۳	۴۲	مچول و همکاران، ۲۰۰۴
		دانه	۳۸ درجه سانتی گراد/ ۴ روز	2-DE MALDI-TOF, LC-MS/MS	۳۸	۳۸	مچول و همکاران، ۲۰۱۳
		برگ	۴۲ درجه سانتی گراد/ ۱۲ ساعت، ۱ روز	2-DE MALDI-TOF	۷۳	۴۸	لی و همکاران (۲۰۰۷)
۲	Oryza sativa	/N22 (T), Gharib (S) برگ پرچم و سنبلیچه‌ها	۲۲ و ۲۸ درجه سانتی گراد				شی و همکاران، ۲۰۱۳
		HT, HS lines / دانه		2DE MALDI-TOF/ TOF-MS	۲۷	۲۵	لیانو و همکاران، ۲۰۱۴
۳	ذرت	ریشه			۲۲	۲۲	لیو و همکاران، ۲۰۱۳
۴	Hordeum vulgare	اندام هوایی	۴۰ در سانتی گراد/ ۲ ساعت	2-DE MALDI- OF/ TOF, Q-TRAP LC-MS/MS	۱۴	۱۴	سول و همکاران، ۲۰۰۴
۵	سویا	Laura (HT), Listica (MHT), Agaria (HS0) برگ‌ها					وانگ و همکاران، ۲۰۱۲
۶	سیب‌زمینی		۴۰ درجه سانتی گراد/ ۱۸ ساعت	IDe/immuno blotting	۲	۲	سویک و همکاران، ۲۰۱۲
۷	گوجه‌فرنگی	پریکارپ میوه	۳۷-۴۲ درجه سانتی گراد/ ۱ روز	2DE/N-terminal sequencing	۱۲۰۰۰	۱۲	ایواهشی و همسودا، ۲۰۰۰
۸	Raphanus sativus L.	گیاهچه	۴۰ درجه سانتی گراد/ ۰.۱۲، ۲۴ ساعت	2-DE MALDI-TOF-MS	۱۱	۱۱	ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳

ID: پروتئین‌های شناسایی شده؛ UPS: پروتئین‌های تنظیم‌شده.

اثر درجه حرارت بالا در طول توسعه گندمه^۱ بر کیفیت برنج دو رقم برنج: Taichung Native 1 (TN1) (نوع هندی متحمل به گرما) و Tainung 67 (TNG67) (نوع ژاپنی حساس به گرما) با استفاده از یک روش پروتئومیکس مقایسه شد (لین و همکاران، ۲۰۰۵). تنش گرما موجب افزایش فراوانی sHSP های با وزن مولکولی کم در مقایسه با HSP های با وزن مولکولی بالا شد. سطح بیان آنزیم گلیسرآلدئید ۳- فسفات دهیدروژناز مسیر گلیکولیتیک^۲ در رقم TNG67 حساس به گرما افزایش یافت، در حالی که تجمع پروتئین‌های ذخیره‌ای پرولامین^۳ در رقم TN1 متحمل به گرما بیش‌تر افزایش یافت (لین و همکاران، ۲۰۰۵). همچنین اثر دمای بالا بر پروتئوم برگ رقم Dongjin برنج ژاپنی مورد بررسی قرار گرفت (لی و همکاران، ۲۰۰۷). از ۷۳ پروتئین با فراوانی متفاوت، ۱۸ مورد کاهش بیان و ۴۷ مورد افزایش بیان یافتند و تنها هشت مورد پس از قرار گرفتن در معرض گرما مشاهده شدند. اکثر پروتئین‌های شناسایی شده در تولید انرژی، فتوسنتز، پایداری و تاخوردگی پروتئین، زیست ساخت دیواره سلولی، متابولیسم شوک گرمایی و هوموستازی رداکس عمل می‌کنند (لی و همکاران، ۲۰۰۷؛ لیائو و همکاران، ۲۰۱۴؛ ژو و همکاران، ۲۰۱۱). شی و همکاران (۲۰۱۳) اثر دمای بالای شبانه (HNT) بر عملکرد و کیفیت دانه دو رقم برنج، Gharib (حساس) و N22 (بسیار متحمل) را توسط تجزیه و تحلیل پروتئوم برگ پرچم و سنبلچه در ۱۰۰ درصد گلدهی و ۱۲ روز پس از گلدهی مورد بررسی قرار دادند. ساخت پروتئین‌های پیامرسانی کلسیم، HSP ها، تغییرات پروتئین و سازوکارهای ترمیم در طول مراحل اولیه‌ی پر شدن دانه در رقم N22 نسبت به رقم Gharib پاسخ آن به HNT را نشان داد. حفظ سطح کارآمدی پروتئوم و افزایش انتقال تولیدات فتوسنتزی منجر به افزایش سرعت پر شدن دانه در رقم برنج متحمل شد (شی و همکاران، ۲۰۱۳).

1. Caryopsis

2. Glycolytic pathway enzyme glyceraldehyde- 3- phosphate dehydrogenase

3. Storage proteins prolamines increased

ابزارهای پروتئومیکس برای مطالعه‌ی اثر تنش گرما بر ترکیب پروتئین گندم هگزاپلوئید^۱ در طول پر شدن دانه استفاده شدند (مجول و همکاران، ۲۰۰۳، ۲۰۰۴، ۲۰۱۳؛ سکیلاس و همکاران، ۲۰۰۲؛ یانگ و همکاران، ۲۰۱۱). مطالعه‌ی سکیلاس و همکاران (۲۰۰۲) افزایش تجمع sHSP ها در رقم Fang (متحمل) در مقایسه با رقم Wyuna (حساس) را نشان داد. سطح بیان ۳۶ پروتئین اندوسپرمی افزایش بیان و یک پروتئین کاهش بیان یافت (مجول و همکاران، ۲۰۰۳). تنش گرما از طریق انباشت HSP ها، به خصوص خانواده HSP90، HSP70 و sHSP و پروتئین ها و آنزیم های متابولیسم سلولی، سازوکارهای شوک گرمایی را القاء نمود. این مطالعه همچنین کاهش تجمع آنزیم کلیدی گلوکز ۱- فسفات آدنیل ترانسفراز^۲ دخیل در سنتز نشاسته را نشان داد (مجول و همکاران، ۲۰۰۴). اخیراً مجول و همکاران (۲۰۱۳) تأثیر منفی شوک گرما بر تجمع پروتئین های ذخیره ای گلوتن و گلیادین ها^۳ را مشاهده کردند. بیان متفاوت پروتئین های ذخیره ای دیگر، آلبومین^۴، پروتئین های گلوبولین^۵ و چندین آنزیم دخیل در متابولیسم کربوهیدرات، ردوکس و لیپید پس از قرار گرفتن در معرض شوک گرمایی نیز ذکر شد (مجول و همکاران، ۲۰۱۳). اثر ترکیبی کمبود آب و درجه حرارت بالا در طول رشد رویشی (سنبلیچه های انتهایی) و رشد زایشی (گلدهی) در گندم مورد بررسی قرار گرفت (یانگ و همکاران، ۲۰۱۱). ترکیب تنش ها بر ترکیب تمام بخش های پروتئین های ذخیره ای تأثیر گذاشت. دیگر پروتئین های شناسایی شده در مکانیسم شوک حرارتی (HSP ها و پروتئین ۳-۳-۱۴)، ذخیره سازی (بازدارنده های آلفا- آمیلاز/ تریپسین^۶) و پروتئین های تنش (LEA) نیز پس از قرار گرفتن در معرض دمای بالا (یانگ و همکاران، ۲۰۱۱) درگیر می شوند.

تجزیه و تحلیل پروتئوم اثر تنش گرما با استفاده از اندام های هوایی (سول و

-
1. Hexaploid wheat
 2. Glucose- 1- phosphate adenytransferase
 3. Gluten and gliadins
 4. Albumin
 5. Globulin
 6. Alpha -amylase/ trypsin inhibitors

همکاران، ۲۰۰۴)، ریشه (لیو و همکاران، ۲۰۱۳) و برگ‌های جو (رولینس و همکاران، ۲۰۱۳) انجام شد. سول و همکاران (۲۰۰۴) تجمع بیش‌تر sHSP ها و S-آدنوزیل متیونین سینتاز (SAM-S)^۱ را در رقم Mandolina (نوع بهاره متحمل) در مقایسه با رقم Jubilant (نوع بهاره حساس) مشاهده کردند. دو نوع از sHSP ها به‌طور خاص در رقم Jubilant تجمع یافتند (سول و همکاران، ۲۰۰۴). از ۹۹ پروتئینی که انباشته شدند، ۱۴ عدد در ارقام Syrian Arta و Australian Keel جو در پاسخ به ترکیبی از تنش‌های خشکی و گرما مجدداً بیان شدند (رولینس و همکاران، ۲۰۱۳). پروتئین‌های شناسایی شده با فتوسنتز، متابولیسم انرژی، سمیت‌زدایی، زیست ساخت پروتئین و کیفیت در ارتباط هستند (رولینس و همکاران، ۲۰۱۳). در مطالعه‌ای روی ذرت که تأثیر تنظیم ABA را در طول مواجهه با ترکیب خشکی و گرما بررسی نمود، نتایج مشابهی به دست آمد (لیو و همکاران، ۲۰۱۳).

مقایسه سطح پروتئوم به‌منظور بررسی سازوکار زوال پیش از برداشت بذر ارقام سویای حساس تحت تنش دمای بالا و رطوبت انجام شد (وانگ و همکاران، ۲۰۱۲). سی و یک گونه پروتئین با فراوانی متفاوت شناسایی شدند. از این تعداد، ۱۳ نوع در پاسخ‌های سلولی و فرآیندهای متابولیک شامل انتقال پیام، تنظیم رونویسی، بیوسنتز پروتئین، تاخوردگی و تجمع، چرخه سلولی، نجات و دفاع، فتوسنتز، متابولیسم‌های کربوهیدرات، انرژی، نیتروژن، لیپید و بیوسنتز متابولیت ثانویه دخیل بودند (وانگ و همکاران، ۲۰۱۲).

تغییر در پروتئین‌های پریکارپ^۲ میوه گوجه‌فرنگی در شرایط تنش گرما توسط پروتئومیکس مورد بررسی قرار گرفت (ایواشی و هوسودا، ۲۰۰۰). مجموعه‌ای از ۱۲۰۰۰ پروتئین در شرایط شاهد شناسایی شد و فراوانی ۲۷ درصد از این پروتئین‌ها با قرار گرفتن در معرض تنش گرما تحت تأثیر قرار گرفت. پروتئین‌های شناسایی شده شامل HSP ها، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و پروتئین‌های مربوط به دیواره سلولی بودند (ایواشی و هوسودا، ۲۰۰۰). تجمع مشابهی از پروتئین‌های خانواده HSP و

1. S-adenosylmethionine synthetase

2. Pericarp

عوامل رونویسی بالادست آن‌ها منجر به تحمل حرارت در گوجه‌فرنگی شد (یانگ و همکاران، ۲۰۰۶). همبستگی بین تحمل گرما و تجمع sHSP (HSP18 و HSP21) در ژنوتیپ‌های متحمل به گرما (Laura)، نسبتاً حساس (Liseta) و حساس به گرمای (Agria) سیب‌زمینی با استفاده از برگ‌ها توسط ساویک و همکاران (۲۰۱۲) مورد بررسی قرار گرفت. تجمع HSP18 و HSP21 در ژنوتیپ Laura نسبت به ژنوتیپ Liseta و Agria بالاتر بود (ساویک و همکاران، ۲۰۱۲). به‌طور مشابه، افزایش تجمع پروتئین‌های مرتبط با انتقال پیام، مکانیسم شوک حرارتی، متابولیسم انرژی و هوموستازی رداکس در تربچه در معرض گرما نیز مشاهده شد (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳).

۳-۳-۳- تنش آب

خواص فیزیکی و شیمیایی آب آن را وسیله‌ای ضروری برای حیات تبدیل نموده است. سیتوپلاسم سلول‌ها حاوی بیش از ۸۰ درصد آب است که در آن واکنش‌های بیوشیمیایی مهم و مسیرهای متابولیکی رخ می‌دهند. ویژگی‌های هیدرولیک^۱ آب گسترش سلول را تحریک می‌کند و بنیانی ساختاری به سلول‌ها می‌بخشد. از نظر عملی، تولید محصول در سراسر جهان با تنش آب محدود می‌شود. تنش آب ممکن است از طریق کمبود آب (شناخته شده به‌عنوان خشکی) یا آب بیش از حد (شناخته شده به‌عنوان غرقاب) افزایش یابد. گونه‌های گیاهی با توجه به محیط‌های مطلوب و حساسیت آن‌ها نسبت به دسترسی به آب، بسیار متغیر هستند. گرم‌شدن جهانی، تبخیر و کل بارش و همچنین تغییرات فضایی رخداد باران مانند باران‌های سنگین در ارتفاعات بالا و بارش‌های کم در مناطق گرمسیری را متأثر نموده است. در مناطقی با بارندگی کم، افزایش شدت رخداد بارش و همچنین افزایش زمان بین وقوع بارش پیش‌بینی می‌شود، بنابراین به ترتیب افزایش خطر سیل و خشکی توأم، افزایش می‌یابد (IPCC، ۲۰۰۷). رخداد خشکی و بارش شدید موجب ناامنی شدید مواد غذایی و کمبود خوراک در مناطق خشک می‌شود که می‌تواند بر کاهش جمعیت انسان و دام اثر بگذارد (اولسن و همکاران، ۲۰۰۷).

۴-۳-۳- تنش خشکی

انتظار می‌رود خشکسالی‌ها در آفریقا، جنوب شرق آسیا، خاورمیانه، استرالیا، بخش اعظم آمریکا و جنوب اروپا بیش‌تر و شدیدتر شود. اثرات منفی خشکسالی به‌دلیل تقاضای بیش‌تر برای آب و محدودیت آب نیز تشدید می‌شود (دای، ۲۰۱۱؛ میشر و سینگ، ۲۰۱۱). چهارمین گزارش ارزیابی IPCC نیز تأثیر تنش خشکی بر امنیت غذایی را در زمینه تغییرات اقلیمی همانند انفجار جمعیت توصیف می‌کند (IPCC، ۲۰۰۷).

از دست دادن آب سلولی ناشی از کمبود آب، محدودیتی عمده در عملکرد گیاهان است. تنش خشکی باعث جلوگیری از قابلیت فتوسنتز و افزایش تنفس شده و در نتیجه رشد سلولی را محدود می‌کند. سازگاری گیاه با خشکی یک ویژگی چندگانه است که شامل تغییر در مورفولوژی، فیزیولوژی، بیوشیمی و متابولیسم می‌شود. اثرات خشکی طولانی مدت بر کل گیاه در سطوح فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی مورد مطالعه قرار گرفته است. پروتئین‌هایی که نقش کلیدی در تحمل تنش خشکی دارند، در کنترل پیام‌رسانی، تنظیم رونویسی، حفاظت از ماکرومولکول‌ها، سمیت‌زدایی سلولی و تنظیم سایر فرآیندهای سلولی ایفای نقش می‌کنند (تستر و لانگرید، ۲۰۱۰). در حال حاضر فناوری‌های پروتئومیکس برای شناسایی سازوکارهای مرتبط با تنش خشکی و تحمل خشکی در چندین محصول غذایی مورد استفاده قرار می‌گیرند (جدول ۳-۴).

جدول ۳-۴- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های محصولات غذایی به تنش خشکی

شماره مطالعه	گیاه	رقم و بافت	روش پروتئومیکس	ID	منبع
۱	Oryza sativa L	cv. IR2266, CT9993, cv. میرگ‌ها	2DE MALDI-TOF-MS	42	سالکده و همکاران، ۲۰۰۲
		زمین‌های کم ارتفاع بارانی در مقابل زمین‌های بلند/غلاف پروتئوم	2DE MALDI-TOF-MS	12	علی و کوماتسو، ۲۰۰۶
		پروتئوم	LC-ESI-MS/MS	109	چودهداری و همکاران، ۲۰۰۹
		غشای بیرونی	2DE MALDI-TOF-MS	100	پاندی و همکاران، ۲۰۱۰
		پدانکل (بالترین میان‌گره)	2DE PAGE analysis	۳۱	موتوراجان و همکاران، ۲۰۱۱
		گیله‌چمه‌ها	2DE MALDI-TOF-MS	60	شو و همکاران، ۲۰۱۱
		cv. IR64	NanoLC-MS/MS	۹۰۰	میرزایی و همکاران، ۲۰۱۲
		cv. IR64	LC-MS-MS	93	جایسوال و همکاران، ۲۰۱۳
		سنبله‌چمه‌ها	iTRAQ analysis	-	دونگ و همکاران، ۲۰۱۴
		برگ‌ها، Teres Meses Antigo	2DE MALDI-TOF-MS	408	رابلو و همکاران، ۲۰۱۴

ادامه جدول ۳-۴- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های محصولات غذایی به تنش خشکی

شماره مطالعه	گیاه	رقم و بافت	روش پروتئومیکس	ID	منبع
۲	<i>Triticum aestivum</i> L	دانه	2DE MALDI-TOF/TOF	57	حاج‌حیدری و همکاران، ۲۰۰۷
		China 108, Yemon 78, Norin 61, Kanton 107 دانه	2DE MALDI-TOF/MS	140	کمال و همکاران، ۲۰۱۰
		دانه	2DE MALDI-TOF/MS	135	بازرگانی و همکاران، ۲۰۱۱
		Kukri (s), Excalibur (r), RAC875 (r)	2DE nano-LC-MS/MS	159	فورد و همکاران، ۲۰۱۱
		cv. Jinan 177, ریشه و برگ	2DE MALDI-TOF-MS	(R) 93, (L) 65	پنگ و همکاران، ۲۰۰۹
		/Sinyett, سبناچه انتهایی	2DE MALDI-TOF-MS		یالگ و همکاران، ۲۰۱۱
		Ningchun 4, Chinese Spring	2DE MALDI-TOF-MS	28	جی و همکاران، ۲۰۱۲
		دانه	2DE MALDI-TOF-MS	68	
		Kauz (r), Janz (s) دانه	2DE MALDI-TOF-MS	122	جیانگ و همکاران، ۲۰۱۲
		گیلهچه‌ها	2DE MALDI-TOF/MS	82	کارگ و همکاران، ۲۰۱۲
		کلروپلاست	2DE MALDI-TOF/TOF-MS	20	کمال و همکاران، ۲۰۱۲
		قبل از تخمک‌گذاری و پس از باروری	2DE MALDI-TOF/TOF-MS	136	کوبین و همکاران، ۲۰۱۴
		برگ	2DE MALDI-TOF/TOF-MS	23	ژانگ و همکاران، ۲۰۱۴
		Hanxuan 10 & Ningchun 47	2DE MALDI-TOF/TOF-MS	173 و 277	ژانگ و همکاران، ۲۰۱۴

ادامه جدول ۳-۴- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های محصولات غذایی به تنش خشکی

شماره مطالعه	گیاه	رقم و بافت	روش پروتئومیکس	ID	منبع
۳	Triticum turgidum ssp. durum	گیلهجه‌ها	2DE MALDI-TOF/TOF-MS	36	کاروسو و همکاران، ۲۰۰۹
		برگ‌ها، مونت سبز کم، رنگ در مقابل نوع وحشی	-	-	پرماتی و همکاران، ۲۰۱۴
۴	Triticum turgidum ssp. dicoccoides and Triticum turgidum	برگ Golden Promise, Bastrah و برگ‌ها Genotype 004186 (s) Genotype 004223 (t)	2DE MALDI-TOF/TOF-MS	75	بوداک و همکاران، ۲۰۱۳
۵	Hordeum vulgare	برگ‌ها	DIGE MALDI-TOF-MS	24 (L), 45 (R)	ونلیو- نلسون و موریس، ۲۰۱۲
		Golden Promise	2DE LC-MS-MS	45	قبولی و همکاران، ۲۰۱۳
		Genotype 004186 (s)	2DE MALDI-TOF-MS	-	کاتوسار و همکاران، ۲۰۱۳
		Genotype 004223 (t)	2D-DIGE/MALDI-TOF-MS	99	رولیس و همکاران، ۲۰۱۳
		Artia, Keel	2DE MALDI-TOF-MS	31	الاورز و همکاران، ۲۰۰۸
۶	Zea mays L	شیره آوند آبکش	2DE peptide mass fingerprinting	58	هو و همکاران، ۲۰۰۹
		برگ	iTRAQ analysis		بنسوا و همکاران، ۲۰۱۲
		برگ	2DE MALDI-TOF-MS	22	لیو و همکاران، ۲۰۱۳
		دانه‌های B73 و Lo964	iTRAQ analysis	70 و 30	یانگ و همکاران، ۲۰۱۴

ادامه جدول ۳-۴- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های محصولات غذایی به تنش خشکی

شماره مطالعه	گیاه	رقم و بافت	روش پروتئومیکس	ID	منبع
۷	<i>Sorghum bicolor</i>	برگ‌های ۱۱۴۳۴ و ۱۱۴۳۱	2DE MALDI-TOF-MS	-	جدمووسکای و همکاران، ۲۰۱۴
۸	<i>Arachis hypogea</i>	بروتئین‌های برگ	1- and 2-DE MALDI-TOFMS/ Q-TOF MS/MS	49	کوتاپالی و همکاران، ۲۰۰۹
		دانه	Label-free quantitative proteomics	93	کوتاپالی و همکاران، ۲۰۱۳
۹	<i>Cicer arietinum</i> L	هسته / ICCV-2	LC-MS/MS	75	سوبا و همکاران، ۲۰۱۳
		گیاهچه‌ها	2DE Pro-Q Diamond dye/ LC-MS/MS	91	سوبا و همکاران، ۲۰۱۳
		G/G-62 / غشای بیرونی		134	بهوشان و همکاران، ۲۰۱۱
۱۰	<i>Glycine max</i>	برگ، هیپو کوتیل، ریشه	2DE MALDI-TOF-MS	21 (f), 3 (H) 23 (f)	محمدی و همکاران، ۲۰۱۲
		ریشه	2DE MALDI-TOF-MS	28	علم و همکاران، ۲۰۱۰
۱۱	<i>Phaseolus vulgaris</i> L	Tiber (T)	LC-MS/MS	58 (T)	زادرازیبک و همکاران، ۲۰۱۳
		Starozagorski cern (s)		64 (S)	
۱۲	<i>Pisum sativum</i>	محور جنبینی	2DE MALDI-TOF-MS	139	واگ و همکاران، ۲۰۱۲
۱۳	<i>Vigna radiata</i> (L) Wilczek	ریشه	2DE MALDI-TOF-MS	26	سنگوپتا و همکاران، ۲۰۱۱
۱۴	<i>Beta vulgaris</i> L	Genotype 7112 and genotype 7219	LC-MS/MS	79	حاجی حیدری و همکاران، ۲۰۰۵

ادامه جدول ۳-۴- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های محصولات غذایی به تنش خشکی

شماره مطالعه	گیاه	رقم و بافت	روش پروتئومیکس	ID	منبع
۱۵	<i>Brassica napus</i> L	RGS-003 (s), SLM-003 (f)	2DE MALDI-TOF-MS	35 (s) ^a , 32 (f)	محمدی و همکاران، ۲۰۱۲
۱۶	<i>Solanum tuberosum</i>	Ninlang 182	2DE MALDI-TOF-TOF/MS	12	ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳
۱۷	<i>Musa spp</i>	برگ‌ها	2-DIGE MALDI-TOF-MS	18	ونپوو و همکاران، ۲۰۱۲
۱۸	<i>Vitis vinifera</i> L	cv. Chardonnay and cv. Cabernet Sauvignon/ رأس اندام هوایی بافت‌های دانه (پوست و گوشت)	2DE MALDI-TOF-TOF 2DE PAGE	191 90	وینست و همکاران، ۲۰۰۷ گریپت و همکاران، ۲۰۰۹
۱۹	Wild watermelon	رأس اندام هوایی ریشه	Nano-LC-MS/MS LC-MS/MS	472 96	کرامر و همکاران، ۲۰۱۳ یوشیورا و همکاران، ۲۰۰۸
۲۰	<i>Helianthus annuus</i> L	گیاهچه‌های Peredovick	2DE MALDI-TOF-MS	46	فولدا و همکاران، ۲۰۱۱

ID، پروتئین‌های شناسایی شده.

یک روش پروتئومیکس برای مطالعه اثر خشکی روی برنج با استفاده از برگ (علی و کوماتسو، ۲۰۰۶؛ ربلو و همکاران، ۲۰۱۴، سالکده و همکاران، ۲۰۰۲، آ، ب)، ساقه‌چه (موتوراجان و همکاران، ۲۰۱۱)، سنبلچه‌ها (دانگ و همکاران، ۲۰۱۴)، ریشه (میرزایی و همکاران، ۲۰۱۲)، گیاهچه‌ها (شو و همکاران، ۲۰۱۱) و اندام‌هایی مانند هسته سلول (چودهاری و همکاران، ۲۰۰۹؛ جایسوال و همکاران، ۲۰۱۳) و ماتریکس خارج سلولی (پاندی و همکاران، ۲۰۱۰) و فسفوپروتئوم^۱ (کی و همکاران، ۲۰۰۹) به کار گرفته شد. تفاوت بیان چهار پروتئین شامل فاکتور دپلی‌مریزاسیون اکتین (ADF)^۲، همولوگ S-like RNase، ایزوفلاون ردوکتاز^۳ و فعال‌سازی روبیسکو توسط سالکده و همکاران (۲۰۰۲، ب) بیان شد. به‌طور مشابه، بیان ADF توسط تنش خشکی تحریک می‌شود (علی و کوماتسو، ۲۰۰۶). پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز در گونه‌های حساس و متحمل برنج آپلند بدون تغییر بودند. تفاوت بیان پروتئین‌های مرتبط با متابولیسم انرژی و سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی در پاسخ به شرایط کمبود آب مشاهده شد (رابلو و همکاران، ۲۰۱۴).

تجزیه و تحلیل فسفوپروتئوم، فراوانی بیش‌تر دو پروتئین LEA و SOD و فراوانی کم‌تر پروتئین Rieske Fe-S کلروپلاستی در شرایط تنش خشکی را نشان داد (کی و همکاران، ۲۰۰۹). نتایج مطالعه انجام شده توسط موتوراجان و همکاران (۲۰۱۱) نقش آنتاگونیسم^۴ ABA-GA در عدم موفقیت رشد پانیکول و بی‌ثباتی سنبلچه تحت تنش خشکی را توضیح داد. پروتئین‌های مربوط به ترجمه، تاخوردگی پروتئین^۵ و متابولیسم کربوهیدرات، در گیاهچه‌های برنج تحت تنش خشکی بیان‌های متفاوتی نشان دادند (شو و همکاران، ۲۰۱۱). تجزیه و تحلیل پروتئوم ریشه با استفاده از quantitative label-free shotgun proteomics منجر به تشخیص ۱۴۸۷ پروتئین غیر اختصاصی و نزدیک به ۹۰۰ پروتئین شناسایی شده

-
1. Phosphoproteome
 2. Actin depolymerizing factor (ADF)
 3. Isoflavone reductase
 4. Antagonism
 5. Protein folding

در هر تیمار شد (میرزایی و همکاران، ۲۰۱۲). آنالیز پروتئوم سنبلچه‌های تحت تنش خشکی، فعالیت پایین مخزن با فراوانی پایین تر ADP- گلوکز پیروفسفوریلاز^۱، آنزیم منشعب‌کننده نشاسته و پولولاناز^۲، نشاسته سنتاز متصل به گرانول را نشان داد (دونگ و همکاران، ۲۰۱۴).

تجزیه و تحلیل پروتئوم برنج توسط چودهاری و همکاران (۲۰۰۹) بیان متفاوت پروتئین‌های دخیل در پیام‌رسانی، تخریب پروتئین، بازسازی کروماتین، نجات و دفاع سلولی را نشان داد. مطالعه مقایسه‌ای پروتئومیکس، ۹۳ پروتئین پاسخگو به کمبود آب و همکاری شدید بین پروتئین‌های مختلف پاسخگو به خشکی را نشان داد (جایسوال و همکاران، ۲۰۱۳). در مطالعه دیگر، مجموعه‌ای متفاوت از ۱۰۰ پروتئین ماتریکس خارج سلولی دخیل در پیام‌رسانی سلول، دفاع و نجات سلول، تغییر دیواره سلولی، چاپرون‌های مولکولی و متابولیسم کربوهیدرات مشاهده شد (پاندی و همکاران، ۲۰۱۰).

تغییرات پروتئوم گندم ناشی از خشکی با استفاده از دانه (جی و همکاران، ۲۰۱۲؛ حاج‌حیدری و همکاران، ۲۰۰۵؛ جیانگ و همکاران، ۲۰۱۲؛ کمال و همکاران، ۲۰۱۰؛ یانگ و همکاران، ۲۰۱۱)، ساقه (بازرگانی و همکاران، ۲۰۱۱)، برگ (پنگ و همکاران، ۲۰۰۹؛ ژانگ و همکاران، ۲۰۱۴)، تخمدان‌ها (کین و همکاران، ۲۰۱۴) و کلروپلاست‌ها (کمال و همکاران، ۲۰۱۲) انجام شد. مطالعه حاج‌حیدری و همکاران (۲۰۰۵) تجمع ۵۷ پروتئین متفاوت را شناسایی کرد که اکثر آن‌ها به عنوان اهداف تیورودوکسین^۳ (Trx) شناخته شدند، در نتیجه بین تنش اکسیداتیو و خشکی ارتباط ایجاد می‌کنند. تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای پروتئوم دو رقم گندم بهاره (Ningchun 4 و Chinese Spring) در پاسخ به تنش خشکی (جی و همکاران، ۲۰۱۲)، تجمع متفاوت ۹۰ پروتئین با شش الگوی بیان متفاوت مربوط به فتوسنتز، متابولیسم‌های کربوهیدرات، نیتروژن، پروتئین‌های دفاع و نجات در برابر تنش و ذخیره‌سازی را نشان داد (جی و همکاران، ۲۰۱۲). در مجموع ۱۲۲ پروتئین پاسخگو به خشکی در زمان نمو دانه در دو رقم گندم Kauz (مقاوم) و Janz (حساس) شناسایی شدند (جیانگ و همکاران، ۲۰۱۲). سطوح بیان

1. ADP- glucose pyrophosphorylase

2. Pullulanase

3. Thioredoxin

ساکارز سینتاز^۱ و پیش‌ساز تریتیسین^۲ (عملکرد ذخیره‌ای) در Kauz بالاتر از Janz بود، که بیانگر مقاومت به خشکی بالاتر Kauz بود (جیانگ و همکاران، ۲۰۱۲). تنظیم اسمزی و یونی، تحمل تنش خشکی/ شوری را در رقم 3 Shanrong گندم در مقایسه با لاین والدینی آن (رقم 17 Jinan) افزایش داد (پنگ و همکاران، ۲۰۰۹). سه رقم Excalibur، Kukri و RAC 875 تغییرات ثابتی در افزایش فراوانی پروتئین‌های دخیل در متابولیسم رداکس و فتوسنتز نشان دادند (فورد و همکاران، ۲۰۱۱). بیان متفاوت پروتئین‌های مرتبط با انتقال پیام، فتوسنتز، متابولیسم کربوهیدرات، پروتئین و انرژی نیز مشاهده شد. تمام پروتئین‌ها ممکن است در بازسازی مجدد هموستازی سلولی تحت تنش خشکی، همکاری داشته باشند (کانگ و همکاران، ۲۰۱۲؛ ژانگ و همکاران، ۲۰۱۴). الگوهای بیان پروتئین در کلروپلاست‌های گندم تحت تنش آبی توسط کمال و همکاران (۲۰۱۳) مورد مطالعه قرار گرفت و تجمع متفاوتی از ۲۰ پروتئین را نشان داد. سطوح خانواده حامل/ کانال کلرید^۳، زیرواحدهای کوچک و بزرگ روبیسکو و H^+ -ATPase بالاتر بود. در مقابل، فراوانی کمپلکس سیتوکروم b_6-f ^۴ و زیرواحد ATP b سنتاز متصل به غشاء^۵، پایین‌تر بود. در مجموع از ۱۳۶ لکه پروتئینی متفاوت بیان شده، ۸۸ پروتئین در تخمدان‌های گندم در حال نمو قبل و بعد از لقاح و در پاسخ به کمبود آب شناسایی شدند (کین و همکاران، ۲۰۱۴). این مطالعه دیدگاه‌های جدیدی در مورد استفاده از سازوکارهای بیوشیمیایی در تحمل کمبود آب ارائه نمود (کین و همکاران، ۲۰۱۴). مقایسه مقاطع پروتئوم برگ کامل دو گونه گندم خودرو (TTD22 و Triticum turgidum ssp. dicoccoides TR 39477) و یک گندم دوروم جدید (Triticum turgidum ssp. durum cv. Kiziltan) (بوداک و همکاران، ۲۰۱۳)، تغییر در فراوانی ۷۵ پروتئین را نشان داد. سطح بیان پروتئین‌های پاسخگو به خشکی

-
1. Sucrose synthase
 2. Triticin precursor
 3. Chloride carrier/channel family
 4. Cytochrome b_6-f complex
 5. Membrane- bound ATP synthase subunit b

در ژنوتیپ‌های خودرو در مقایسه با نسل جدید آن‌ها بیش‌تر بود. در مطالعه دیگری، اجزای متابولیسم فتوسیستم^۱ و عدم تعادل متابولیکی در پاسخ به تنش خشکی در گندم دوروم جهش یافته و سبز کم‌رنگ^۲ مشاهده شد (پرماتی و همکاران، ۲۰۱۴).

جو به خوبی با تنش‌های غیرزنده از جمله خشکی، سازگار شده‌است. بنابراین، در سراسر جهان در محیط‌های حاشیه‌ای و در مناطق خشک از نظر بارندگی کشت می‌شود (بائوم و همکاران، ۲۰۰۷). روش‌های پروتئومیکس برای بررسی اثر خشکی بر جو با استفاده از ریشه‌ها و برگ‌های Golden promise (از انگلستان) و Basrah (از عراق) (وندلبو- نلسون و موریس، ۲۰۱۲)، برگ‌های رقم Golden promise (قبولی و همکاران، ۲۰۱۳) و ارقامی از رقم سوریه‌ای Arta و رقم استرالیایی Keel (رولینس و همکاران، ۲۰۱۳) و اندام‌های هوایی (کائوسار و همکاران، ۲۰۱۳) مورد استفاده قرار گرفتند. مطالعه وندلبو- نلسون و موریس (۲۰۱۲) ۲۴ پروتئین برگ و ۴۵ پروتئین ریشه را در دو رقم شناسایی کرد. رقم Basrah تجمع بیش‌تر پروتئین‌های تنظیم‌کننده سیستم اکسیداتیو و تاخوردگی پروتئین را نشان داد. در مقابل، پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز کاهش داشتند. همچنین پیش‌بینی می‌شود که تحمل خشکی بالاتر در رقم Basrah ممکن است به دلیل تنظیم دقیق‌تر هوموستازی ROS باشد (وندلبو- نلسون و موریس، ۲۰۱۲).

تجزیه و تحلیل پروتئومیکس برگ، ۴۵ پروتئین با تجمع متفاوت مرتبط با فتوسنتز، ROS، انتقال پیام و پاسخ‌های دفاعی گیاهی را شناسایی کرد (قبولی و همکاران، ۲۰۱۳). مطالعه پروتئومیکس کاوسار و همکاران (۲۰۱۳) و رولینس و همکاران (۲۰۱۳) بیان متفاوت پروتئین‌های مرتبط با متابولیسم کلروپلاست، فتوسنتز، سنتز اسید آمینه و متابولیسم انرژی را نشان داد.

یک روش پروتئومیکس برای بررسی پاسخ ذرت به تنش خشکی با استفاده از شیره آوند آبکش (آلورز و همکاران، ۲۰۰۸)، برگ‌ها (بنسووا و همکاران، ۲۰۱۰؛ هو و همکاران، ۲۰۰۹، ۲۰۱۱) و ریشه (لو و همکاران، ۲۰۱۳) به کار گرفته شد. هو و همکاران (۲۰۰۹) با تجزیه و تحلیل پروتئوم پس از قرار گرفتن در معرض تنش خشکی ۵۸ پروتئین را شناسایی کرد. سه لکه‌ی القاء شده توسط خشکی، توالی مشابهی با پروتئین 96A8 سیتوکروم، سینامیل الکل دهیدروژناز و S- آدنوزین- L- متیونین سنتاز نشان دادند (هو و همکاران، ۲۰۰۹). در مطالعه دیگری، هو و همکاران (۲۰۱۱)

1. Photosystem

2. Pale- green

مجموعه‌ای شامل ۴۵۰ لکه‌ی پروتئینی را شناسایی کردند که در ۲۲ مورد سطوح بیان آن‌ها در پاسخ به ABA یا خشکی به‌طور قابل توجهی تغییر نشان داد. پروتئین‌های شناسایی شده در عملکرد تنظیمی، متابولیسم انرژی و هموستازی رداکس دخیلند. خشکی موجب افزایش فراوانی پروتئین‌های حفاظتی و مرتبط با تنش (عمدتاً دهیدرین‌ها^۱ و چاپرون‌ها) در دو ژنوتیپ Zea mays شد (بنسوا و همکاران، ۲۰۱۰). مطالعه لیو و همکاران (۲۰۱۳)، حضور ۲۲ پروتئین عمده متعلق به شش دسته عملکردی را نشان داد که به‌طور قابل توجهی تحت شرایط ترکیب تنش خشکی و گرما افزایش یافتند (لیو و همکاران، ۲۰۱۳).

لاین حساس B73 و لاین متحمل Lo964 ذرت، بیان متفاوت پروتئین‌های دخیل در هموستازی رداکس، تنظیم هورمونی، نجات و دفاع سلولی و بیوسنتز پروتئین را نشان دادند. سطوح بیان پروتئین‌ها به‌طور کلی در لاین حساس نسبت به لاین متحمل بیش‌تر بود (یانگ و همکاران، ۲۰۱۴). مطالعه مقایسه‌ای انجام شده برای تعیین پاسخ به تنش خشکی و بازیابی پس از آن در پروتئوم bicolor Sorghum، در نمونه‌های حساس و متحمل خشکی، تغییر در مقاطع پروتئینی مرتبط با متابولیسم انرژی و چاپرون‌ها را نشان داد (جدموسکی و همکاران، ۲۰۱۴).

روش‌های پروتئومیکس برای بررسی اثر پاسخ به تنش خشکی در حبوبات مختلف مانند نخود، نخود سبز، بادام‌زمینی، vigna و سویا مورد استفاده قرار گرفت (جدول ۳-۴). اثر تنش خشکی بر پروتئوم محور جنینی دانه نخودفرنگی (*Pisum sativum* L) در طول جوانه‌زنی مورد مطالعه قرار گرفت (وانگ و همکاران، ۲۰۱۲). بیان متفاوت هفت پروتئین مانند خانواده پروتئینی بیوتین دانه حاوی پروتئین 65 (SBP) TGP-1^۲ - چاپرونین (cpn) ۶۰^۳، آلفا-۱ توبولین^۴، پروتئین P54، ویسیلین^۵، پپتیدهای ۲-۳ ضد میکروبی شبه ویسیلین^۶ و کانویسیلین^۷ مشاهده شد. پروتئین‌های مرتبط با ثبات ساختار سلولی،

-
1. Dehydrins
 2. Seed biotin containing protein (SBP)
 3. TCP-1/chaperonin (cpn)
 4. Tubulin alpha-1
 5. Vicilin
 6. Vicilin- like antimicrobial peptides 2-3
 7. Convicilin

ترکیب پروتئین و دفاع پاتوژنی، نقش مهمی در تحمل از دست دادن آب ایفا کردند (وانگ و همکاران، ۲۰۱۲). تجزیه و تحلیل پروتئوم برگ بیان متفاوت ۶۷ پروتئین در نخود سبز (*Lathyrus sativus* L) را نشان داد (وو و همکاران، ۲۰۱۱). تغییر در پروتئوم نخود (*Cicer arietinum* L.) پس از مواجهه با خشکی توسط پاندی و همکاران (۲۰۰۸) مورد مطالعه قرار گرفت. این مطالعه برای اولین بار، بینشی در مورد شبکه پیچیده و بسیار سازمان یافته هسته‌ای که در طول فرآیندهای سلولی و فیزیولوژیکی نقش‌های مختلف تنظیمی و عملکردی ایفا می‌کنند را فراهم نمود (پاندی و همکاران، ۲۰۰۸). در مطالعه‌ی بعدی، پروتئوم‌های دو رقم نخود، ICCV-2 (حساس) و JG-62 (مقاوم) مقایسه شدند که بیان متفاوت پروتئین‌های مرتبط با سیستم ROS و سایر عملکردهای مختلف سلولی را نشان داد (سوبا و همکاران، ۲۰۱۳). مطالعات بعدی، پروتئین‌های دخیل در اصلاح دیواره سلولی را به فهرستی از اهداف بالقوه برای بهبود محصول اضافه نمودند (بهوشان و همکاران، ۲۰۱۱).

با مطالعه تفاوت فسفوپروتئوم، ۹۱ فسفوپروتئین احتمالی مرتبط با فتوسنتز و تنفس نوری، چاپرون‌های مولکولی، دفاع و نجات سلولی و انتقال یونی در نخود شناسایی شد (سوبا و همکاران، ۲۰۱۳ ب) که دخالت فسفوریلاسیون در پاسخ‌های خشکی را نشان داد. همچنین این مطالعه تنظیم متفاوت پروتئین‌های غشاء پلاسمایی DREPP1 و CaDREPP1 (تنظیم پروتئین غشای پلاسمایی در حال توسعه) را نشان داد. اثر تنش خشکی بر پروتئوم ریشه در *Wilczek Vigna radiata* (L) مورد بررسی قرار گرفت (سنگوپتا و همکاران، ۲۰۱۱). کمبود آب طولانی مدت موجب کاهش پروتئین‌های مرتبط با اسکلت سلولی شد. سطح گلیکوپروتئین‌هایی^۱ مانند لکتین‌ها که در همزیستی لگوم-ریزوبیوم‌ها دخیل هستند، در طول هر دو تیمار خشکی بلند مدت و کوتاه مدت افزایش یافت که نشان دهنده نقش احتمالی آن‌ها در پاسخ به تنش خشکی است. افزایش بیان پروتئین‌های مرتبط با تنش اکسیداتیو مانند آلدئید ردوکتاز، Cu/Zn سوپراکسید دیسموتاز و اکسیدوردوکتاز^۲ نیز عنوان شد (سنگوپتا و همکاران، ۲۰۱۱).

1. Glycoproteins

2. Oxidoreductase

پروتئوم برگ ارقام لوبیای معمولی از جمله Tiber (متحمل) و Starzagorski cern (حساس) و شاهد تحت تنش خشکی بیان متفاوتی از پروتئین‌های دخیل در سنتز و تجزیه پروتئین، تنش و دفاع، فتوسنتز و متابولیسم انرژی را نشان داد (زادرازینک و همکاران، ۲۰۱۳).

برای مطالعه اثر تنش خشکی بر ریشه (علم و همکاران، ۲۰۱۰) و برگ‌ها و هیپوکوتیل‌های (محمدی و همکاران، ۲۰۱۲) سویا، مطالعات مقایسه‌ای پروتئومیکس استفاده شدند. مطالعه علم و همکاران (۲۰۱۰) دخالت پروتئین‌ها در انتقال پیام، دفاع سلولی و مرگ برنامه‌ریزی شده سلول، تغییر دیواره سلولی، دفاع و نجات، متابولیسم کربوهیدرات و نیتروژن برای سازگاری گیاه سویا به خشکی را نشان داد. ریشه با تغییر در تجمع ۳۲ پروتئین در پاسخ به خشکی به عنوان مهم‌ترین اندام پاسخگو به خشکی شناخته شد (محمدی و همکاران، ۲۰۱۲).

کلزا (*Brassica napus* L.) یکی از منابع اصلی روغن گیاهی است. این گونه در طول رشد رویشی اولیه حساس به خشکی است. پروتئوم ریشه یک لاین متحمل به خشکی (SLM-003)، یک لاین حساس به خشکی (RGS-003) و هیبرید F1 آن‌ها مقایسه شدند (محمدی و همکاران، ۲۰۱۲). سطوح بیان HSP70 و پروتئین‌های بتا-۲ توبولین^۱ در گیاهان حساس به خشکی و گیاهان هیبرید F1 در مقایسه با لاین متحمل به خشکی کاهش نشان داد، در حالی که سطح بیان زیرواحد PAF1 پروتئوزوم 20S^۲ و پروتئین محرک جاسمونات^۳ در هیبریدهای F1 و لاین متحمل به خشکی افزایش داشت. این مطالعه نقش EF-2، HSP90، V-type H⁺-ATPase و پروتئین متصل به کاتیون در ارتباط با غشای پلاسمایی را در تحمل خشکی کلزا کشف کرد. تجزیه و تحلیل پروتئوم برگ در چغندر قند (*Beta vulgaris* L) رقم 7112 و 7219-P پس از قرار گرفتن در معرض تنش خشکی انجام شد (حاج‌حیدری و همکاران، ۲۰۰۵). این مطالعه نشان داد که پروتئین‌های دخیل در انتقال پیام، فعالیت‌های چاپرونی،

1. Tubulin beta- 2 proteins

2. 20S proteasome subunit PAF1

3. Jasmonate

هوموستازی رداکس و تنش اکسیداتیو یک نقش دارند. به طور مشابه، اثر تنش خشکی بر پروتئوم برگ دو ژنوتیپ مختلف آفتابگردان مورد بررسی قرار گرفت (کاستیلجو و همکاران، ۲۰۰۸). فراوانی فسفوگلیسرات کیناز^۱ و گلیسرآلدئید-۳-فسفات دهیدروژناز^۲ در دو ژنوتیپ متفاوت بود. سطوح بیان آنزیم‌های مرتبط با فتوسنتز و متابولیسم کربوهیدرات در ژنوتیپ حساس در مقایسه با ژنوتیپ متحمل کم تر بود. این مطالعه جلوگیری از متابولیسم انرژی در گونه حساس و بازسازی متابولیسم طبیعی در ژنوتیپ متحمل تحت تنش خشکی را نشان داد (کاستیلجو و همکاران، ۲۰۰۸). مطالعه مقایسه‌ای پروتئوم برگ *Helianthus annuus* L رقم Peredovick توسط فولدا و همکاران (۲۰۱۱) در پاسخ به تنش خشکی، افزایش بیان پروتئین‌های ذخیره‌ای گیاه، کافویل - COA3-O- متیل ترنسفراز^۳، پروتئین متصل به RNA غنی از گلیسین^۴، فروکتوکیناز^۵ و Cu-Zn سوپراکسید مرتبط با متابولیسم کربن را نشان داد. مطالعه پروتئومیکس رأس اندام هوایی دو رقم انگور Cabernet Sauvignon و Chardonnay، تغییر تجمع ۱۹۱ پروتئین دخیل در فتوسنتز، سنتز پروتئین و سرنوشت پروتئین را نشان داد (وینسنت و همکاران، ۲۰۰۷). استفاده از یک روش پروتئومیکس با تفنگ هسته‌ای^۶ در انگور نیز تغییر در فراوانی پروتئین‌های دخیل در ترجمه، هوموستازی رداکس، دفاع و نجات، متابولیسم‌های انرژی و استروئید^۷ را نشان داد (کرامر و همکاران، ۲۰۱۳). برای درک پاسخ هندوانه وحشی (*Citrullus lanatus* sp.) به تنش خشکی پروتئوم ریشه آن مقایسه شد (یوشیمورا و همکاران، ۲۰۰۸). پروتئین‌های دخیل در مورفوژنسیس ریشه، متابولیسم کربن و نیتروژن در مراحل اولیه تنش خشکی افزایش یافتند. پروتئین‌های مرتبط با سنتز لیگنین و چاپرون‌های مولکولی اغلب در مرحله بعد از تنش خشکی القاء شدند. پروتئوم ریشه برای سازوکارهای بقاء، اجتناب از خشکی تا

-
1. Phosphoglycerate kinase
 2. Glyceraldehyde- 3- phosphate dehydrogenase
 3. Caffeoyl- COA 3-O-methyltransferase
 4. Glycine- rich RNA binding protein
 5. Fructokinase 3
 6. Shotgun proteomics approach
 7. Steroid

تحمل خشکی در طول پیشرفت تنش خشکی، موقتاً برنامه‌ریزی شدند (یوشیمورا و همکاران، ۲۰۰۸). پروتئوم برگ موز رقم (ABB) توسط وانهوو و همکاران (۲۰۱۲) مشخص شد و مجموعاً ۲۶۰۰ لکه تشخیص داده شد. در گیاهان شاهد فراوانی ۱۸ پروتئین در مقایسه با گیاهان تیمار شده به‌طور قابل توجهی بیش‌تر بود. ۲۴ پروتئین متفاوت شناسایی شدند. پروتئین‌های مرتبط با تنفس، هوموستاز یای NAD/NADH و تنش اکسیداتیو نقش مهمی در پاسخ به تنش خشکی ایفا کردند (ونهوو و همکاران، ۲۰۱۲).

۵-۳-۳- تنش غرقاب

آب اضافی که زمین را می‌پوشاند به‌عنوان سیلاب تعریف می‌شود و آب‌های سیلاب می‌توانند راکد، تازه یا شور باشند. سیلاب معمولاً پس از باران‌های سنگین طی یک دوره کوتاه مدت یا پس از بارندگی‌های طولانی رخ می‌دهد. رخداد سیلاب همچنین ممکن است ناشی از جریان‌های جزر و مدی در مناطق ساحلی یا جریان فصلی آب سطحی در ارتفاعات کم باشد. طی شش دهه‌ی گذشته چرخه‌های هیدرولوژیکی مشکل سیلاب در بسیاری از نقاط جهان را تشدید کرده‌اند (IPCC، ۲۰۱۳). زمین‌های کشاورزی اغلب غیر قابل استفاده می‌شوند و کاشت یا برداشت محصولات کشاورزی به‌دلیل آب گرفتگی‌ها ناممکن می‌گردد. به‌طور مستقیم، سیلاب باعث کمبود غذا برای حیوانات مزرعه و انسان‌ها می‌شود. در سراسر جهان، سیلاب منجر به کاهش ۲۵ درصدی در عملکرد محصولات کشاورزی می‌شود (والیودان و نگوین، ۲۰۰۸). از این رو سیلاب اثرات قابل توجه اقتصادی در بسیاری از کشورها دارد. در سال ۲۰۱۰، حدود ۴/۴۵ میلیارد دلار از محصولات گندم، پنبه و برنج در پاکستان از دست رفتند (ارشاد و شافی، ۲۰۱۰). بیش از ۳۵ درصد از مزارع برنج مناطق آسیا و آفریقا به‌طور جدی تحت تأثیر سیلاب قرار گرفتند (بایلی-سرس و همکاران، ۲۰۱۲).

از لحاظ گیاه، سیلاب به‌عنوان غرق شدن تمام یا بخشی از گیاه در آب تعریف می‌شود. غرقاب^۱ زمانی که سیستم ریشه یا تمام بافت هوایی زیر آب است مورد استفاده قرار می‌گیرد. سیلاب/غرقاب به شدت بر انتشار گازها به ویژه دسترسی به اکسیژن مؤثر است (سائوتر، ۲۰۱۳). به همین دلیل ریشه‌های گیاهان غرقاب شده به مدت

طولانی نمی‌توانند تنفس کنند و مسیر متابولیکی دیگری را برای تولید مجدد NAD^+ و تولید ATP اتخاذ می‌کنند. علاوه بر این، سیلاب منجر به افزایش تولید ROS، کاهش pH سیتوپلاسمی و تولید متابولیت‌های سمی در شرایط بی‌هوازی یا هایپوکسی^۱ نیز می‌شود. پوسته‌ی ریشه همچنین می‌تواند آیرانشیم گیاهی^۲ را برای تولید اکسیژن مورد نیاز ریشه‌ها از طریق اندام هوایی گیاه فراهم کند (ووسنک و همکاران، ۲۰۰۶). گونه‌های متحمل به غرقاب دو راهبرد بقا را توسعه داده‌اند: (۱) به‌طور کلی متابولیسم سلولی و رشد در روش "سکون در اکسیژن کم"^۳ محدود شده‌است. این گونه‌ها به‌طور منظم برای تحمل سیلاب‌های عمیق کوتاه مدت سازگار می‌شوند؛ (۲) فرار از وضعیت کمی اکسیژن از طریق طویل شدن سریع ساقه‌های زیر آب و ظهور برگ‌ها از زیر آب‌های کم عمق سیل برای انجام فتوسنتز. هر دو سازوکار شامل انتقال پیام در واکنش به غلظت‌های بالای اتیلن، اکسیژن محدود و ذخایر انرژی است (بیلی-سرس و همکاران، ۲۰۱۲). روش‌های پروتئومیکس برای درک بهتر تنش سیلاب / غرقاب در برنج، گندم، ذرت، گوجه‌فرنگی و سویا به کار گرفته شده‌اند (جدول ۳-۵).

-
1. Anoxic or hypoxic
 2. Lysigenous aerenchyma
 3. Low- oxygen quiescence

جدول ۳-۵- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های گیاه به تنش غرقاب.

منبع	ID	AP	روش پروتئومیکس	مدت تنش	رقم/ بافت	گیاه
سادیگ و همکاران، ۲۰۱۱	۳۱	۳۱	2DE MALDI-TOF-MS		کولونپیل	برنج
کونگ و همکاران، ۲۰۱۰	۱۸	۱۸	2DE MALDI-TOF-MS, LC-MS/MS		دیواره سلولی ریشه	گندم
هاکو و همکاران، ۲۰۱۱	۱۵	۱۵	2DE MALDI-TOF-MS	۷ روز	پروتئین‌ها	
چن و همکاران، ۲۰۱۴	۲۹	۳۴۵			ریشه	
آهسان و همکاران، ۲۰۰۷	۲۸	۳۲	DIGE/MALDI-TOF-MS	۵ روز	برگ	ذرت
آهسان و همکاران، ۲۰۰۷	۲۹	۳۵	2D MALDI-TOF-MS	۷۲، ۲۴ ساعت	ریشه	گوجه‌فرنگی
آهسان و همکاران، ۲۰۰۷	۳۳	۵۲	2D MALDI-TOF-MS	۷۲، ۴۸، ۲۴ ساعت	برگ	
کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳			2DE MALDI-TOF-MS Label-free quantitative proteomics	۲ روز	گیاهچه‌ها	سویا
نانجو و همکاران، ۲۰۱۳			Gel-free proteomics	۳ روز	گیاهچه‌ها	
نانجو و همکاران، ۲۰۱۴	۱۰	۱۰	2D Q/TOF	۳ روز	ریشه	
شی و همکاران، ۲۰۰۸	۲۴	۹۰۰	2DE MALDI-TOF-MS, ESI-MS/MS	۳ و ۷ روز	ریشه‌ها	
علم و همکاران، ۲۰۱۰	۶	۶	Immunoblot analysis, 2DE		ریشه	
پاناگوا و کوماتسو، ۲۰۱۲	۷۰	۸۰	MALDI-TOF-MS	۳ روز	ریشه	
صلواتی و همکاران، ۲۰۱۲	-	-	2DE MALDI-TOF-MS	۱ روز	نوک ریشه	
نانجو و همکاران، ۲۰۱۲	۱۶	۱۲۳۳	2DE MALDI-TOF-MS	۳ و ۶ روز	ریشه	
خاتون و همکاران، ۲۰۱۲	۲۳	۲۱۹	NanolC-MS/MS	۳ روز	ریشه	
		۱۱۴	2DE MALDI-TOF-MS NanolC-MS/MS Gel-free proteomics			

ادامه جدول ۳-۵- خلاصه‌ای از تجربه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های گیاه به تنش غرقاب.

گیاه	رقم/ بافت	مدت تنش	روش پروتئومیکس	AP	ID	منبع
سویا	ریشه نوک ریشه	۳، ۱۲ و ۲۴ ساعت	Gel-free proteomics	۱۶۴۵ ۱۷۰۷	۳۴ ۷۳	خاتون و همکاران، ۲۰۱۲ع
	ریشه	۲ روز ۴ روز ۲ روز	Gel-free proteomics	۳۰۷ ۳۲۴ ۲۵۰ ۷۹۹	۲۱ ۳۰۷ ۳۲۴ ۲۵۰ ۳۴	بین و همکاران، ۲۰۱۴ خان و همکاران، ۲۰۱۴ اوه و همکاران، ۲۰۱۴
	ریشه و هیپوکوتیل‌ها	۱۲-۴۸ ساعت	2DE MALDI-TOF-MS, nanolC-MS/MS Protein sequencing 2DE/Edman sequencing, MALDI-TOF-MS	۸۰۳ ۵۱	۲۸	کوماتسو و همکاران، ۲۰۰۹
	ریشه و هیپوکوتیل ریشه و هیپوکوتیل ریشه‌ها و هیپوکوتیل	۱-۴ روز ۲۴ ساعت ۱۲ ساعت	2D/Edman sequencing, LC-MS/MS DIGE, LC-MS-MS NanolC-MS/MS	۱۷ ۸۲ ۵۱۵ ۵۵۵ ۵۷۷ ۶۱۵ ۳۷۷	۵۲ ۳۲ ۴۷ ۶۶ ۵۰ ۷۳ ۲۸ ۱۹ ۱۴	کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۰ کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۰ هاشیگوتچی و همکاران، ۲۰۰۹ نانجو و همکاران، ۲۰۱۰ خاتون و همکاران، ۲۰۱۲
	ریشه (R) هیپوکوتیل (H) و برگ (L)	۵ روز	Gel-free proteomics 2DE MALDI-TOF-MS, nanolC-MS/MS Protein sequencing	۲۰۴ (m)	۱۴ ۳۶	کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳ع
	ریشه	۲ روز	LC-MS/MS 2DE/BN-PAGE NanolC-MS/MS IDF/gel-free techniques	۳۲۷	۱۴ ۱۱۷ ۲۱۲ ۲۵ ۳۹	
	لیپه لیپه غشاء پلاسمایی		Label-free proteomics Gel-free proteomics	۷۳ (p) ۱۱۷ ۲۱۲ ۲۵ ۳۹		

ادامه جدول ۳-۵- خلاصه‌ای از تجزیه و تحلیل پروتئومیکس پاسخ‌های گیاه به تنش غرقاب.

منبع	ID	AP	روش پروتئومیکس	مدت تنش	رقم/ بافت	گیاه
کمال و همکاران، ۲۰۱۴ کوماتسو و همکاران، ۲۰۰۹				۴۸ ساعت ۲ روز	پروتئین‌های دیواره سلول میتوکندری	سویا
کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۰ کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۱				۲ روز ۲ روز ۲ روز	بخش آندوپلاسمی زبر هسته هسته	
کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۲ کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳ کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۴						

AP، ظاهراً متفاوت بیان شده‌اند؛ ID، پروتئین‌های شناسایی شده.

برای مقایسه بیان متفاوت پروتئین‌ها در نیام‌های ساقه^۱ برنج رشد یافته در شرایط بی‌هوازی و هوازی، یک روش پروتئومیکس به کار برده شد. ۳۱ لکه شناسایی شد و سطح بیان ۲۳ پروتئین مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت. پروتئین‌های شناسایی شده با متابولیسم رداکس و پاسخ به تنش مرتبط بودند (سادیک و همکاران، ۲۰۱۱). اثر غرقاب بر پروتئین‌های دیواره سلولی ریشه گندم^۲ (CWPs) (کونگ و همکاران، ۲۰۱۰) و پروتئین‌های آیرانشیم‌های ریشه‌های بذری^۳ گیاهچه‌ها توسط روش‌های پروتئومیکس مورد بررسی قرار گرفت (هاکو و همکاران، ۲۰۱۱). به ترتیب ۱۸ و ۱۵ پروتئین با فراوانی بالا در پاسخ به تنش غرقابی توسط پروتئومیکس مبتنی بر ژل و روش‌های مبتنی بر LC-MS / MS یافت شدند. فراوانی پروتئین‌های مرتبط با گلیکولیز و ساختار و تغییر دیواره سلولی در پاسخ به غرقاب کاهش یافت. در مقابل، پروتئین‌های پاسخ به بیماری و دفاع افزایش یافت. هر دو روش پروتئومیکس، کاهش فراوانی بتا-۳، ۱- گلوکاناز^۴، متیونین سینتاز^۵ و بتا- گلوکوزیداز^۶ را نشان دادند که نشان می‌دهد که برای جلوگیری از مصرف انرژی، رشد محدود سلول‌های ریشه ضروری است. این مطالعه نقش مهم CWPs در تحمل تنش غرقاب را نشان داد (کونگ و همکاران، ۲۰۱۰). مطالعه‌ی هاکو و همکاران (۲۰۱۱) افزایش بیان پروتئین‌ها در متابولیسم انرژی، هموستازی رداکس، واکنش دفاعی و عملکرد دیواره سلولی را نشان داد.

برای بررسی واکنش گوجه‌فرنگی به غرقاب، روش‌های مقایسه‌ای پروتئومیکس با استفاده از ریشه‌ها (آهسان و همکاران، ۲۰۰۷ب) و برگ‌ها (آهسان و همکاران، ۲۰۰۷ب) مورد استفاده قرار گرفت. در ۳۳ مورد از ۵۲ لکه‌ی متفاوت رنگ‌آمیزی شده ریشه، پروتئین‌های دخیل در ساخت پروتئین، فتوسنتز، مقاومت به بیماری، پاسخ دفاعی و متابولیسم انرژی شناسایی شدند. در مطالعه برگ‌ها توسط آهسان و همکاران (۲۰۰۷ب)، افزایش

1. Coleoptiles
2. Wheat root cell wall proteins
3. Aerenchymatous seminal roots
4. Beta-1,3- glucanases
5. Methionine synthase
6. Beta-glucosidase

فراوانی ۱۶ پروتئین و کاهش سطح ۱۳ پروتئین در پاسخ به غرقاب گزارش شد. این مطالعه تجمع متفاوت فنیل-آلانیل آمونیالیز^۱، گلوتامیل tRNA ردوکتاز^۲، فلاونون ۳-هیدروکسیلاز^۳، ۳-بتا-هیدروکسیلاز^۴، سیتئین پروتئاز^۵، زیرواحد آلفای ATPase میتوکندریایی^۶، پروتئین ۲ شبه NIMI و DWARF1^۷ را نشان داد که مربوط به سنتز متابولیت ثانویه، مرگ سلولی برنامه‌ریزی شده، بیوسنتز هورمون، سازوکارهای تنش و دفاع بودند. برای شناسایی پروتئین‌های PCD مرتبط با تنش غرقاب در برگ‌های ذرت، یک روش پروتئومیکس با تجزیه و تحلیل فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ترکیب شد (چن و همکاران، ۲۰۱۴). از ۳۲ لکه پروتئینی بیان شده به‌طور متفاوت، ۲۸ پروتئین با موفقیت شناسایی شدند. پروتئین‌های در ارتباط با فتوسنتز، PCD، فیتوهورمون‌ها^۸ و پلی آمین‌ها^۹ و متابولیسم انرژی شناسایی شدند. به عنوان پاسخ به غرقاب، سطح بیان TCTP (پروتئین تومور کنترل شده از طریق ترجمه^{۱۰}) از PCD افزایش یافت (چن و همکاران، ۲۰۱۴).

غرقاب باعث کاهش قابل توجهی در رشد و عملکرد محصولات مختلف از جمله سویا می‌شود. سهم مطالعات پروتئومیکس در تجزیه و تحلیل تنش غرقاب در سویا به‌طور گسترده‌ای توسط کوماتسو و همکاران (۲۰۱۲، ۲۰۱۳، ۲۰۱۴) بررسی شده‌است. مطالعاتی روی گیاهچه‌ها (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳؛ نانجو و همکاران، ۲۰۱۳)، ریشه (علم و همکاران، ۲۰۱۰؛ آخانی و همکاران، ۲۰۱۴؛ کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳؛

-
1. Phenylalanine ammonia lyase
 2. Glutaryl- tRNA reductase
 3. Flavanone 3- hydroxylase
 4. 3- beta- hydroxylase
 5. Cysteine protease
 6. Mitochondrial ATPase alpha subunit
 7. NIMI- like protein- 2 and DWARF1
 8. Phytohormones
 9. Polyamines
 10. Translationally controlled tumour protein

نانجو و همکاران، ۲۰۱۲، ۲۰۱۴؛ اوه و همکاران، ۲۰۱۴؛ شی و همکاران، ۲۰۰۸؛ ین و همکاران، ۲۰۱۴)، هیپوکوتیل‌ها (هاشیگوچی و همکاران، ۲۰۰۹؛ کوماتسو و همکاران، ۲۰۰۹؛ آ؛ نانجو و همکاران، ۲۰۱۰)، لپه‌ها (کمال و همکاران، ۲۰۱۴؛ کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳ج) و برگ‌های سویا (خاتون و همکاران، ۲۰۱۲) انجام شده است. مطالعات پروتئوم زیر سلولی روی غشای پلاسما (کوماتسو و همکاران، ۲۰۰۹)، دیواره سلولی (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۰)، میتوکندری (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۱)، شبکه آندوپلاسمی (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۲) و هسته (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳، د، ۲۰۱۴) انجام شده است. مطالعات پروتئومیکس اغلب در ارقام Enrei، Asgari، نوع وحشی و گاهی بر نوع جهش‌یافته انجام شده اند (جدول ۳-۵ را ملاحظه کنید).

مطالعه‌ی کوماتسو و همکاران (۲۰۰۹ج)، بیان متفاوت ۳۴ پروتئین در گیاهچه‌ها پس از ۱۲ ساعت تنش غرقاب را نشان داد. در تحقیقی دیگر، فراوانی بالای پروتئین‌های مربوط به متابولیسم انرژی و کاهش بیان پروتئین‌های مربوط به مقصد/مخزن مشاهده شد. کاهش بیان پروتئین‌ها در گیاهچه‌های رشد یافته تحت تنش غرقاب اشاره بر عدم تاخوردگی پروتئین‌ها به دلیل محرومیت اکسیژن دارد (خاتون و همکاران، ۲۰۱۲). نوک ریشه‌ی گیاهان نوع وحشی از غرقاب آسیب دید، اما مقطع‌های پروتئوم‌های رقم جهش‌یافته در مقایسه با گیاهان وحشی تغییری نداشت (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳). سطح بیان پروتئین مرتبط با دیواره سلولی، متابولیت ثانویه، سنتز و تخریب پروتئین در گیاهان نوع وحشی تغییر یافت. در مقابل، فراوانی پروتئین‌های مرتبط با تخمیر^۱، به عنوان مثال الکل دهیدروژناز در شرایط تنش غرقاب در نوع جهش‌یافته بالاتر بود که نشان‌دهنده فعال‌سازی متابولیسم تخمیر برای افزایش تحمل غرقاب در سویا است (علم و همکاران، ۲۰۱۰؛ کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳).

فراوانی پروتئین‌های دخیل در سیستم دفاع و تغییر دیواره سلولی در طول غرقاب افزایش یافت. افزایش بیان پروتئین‌های مشابه زیر واحد فسفاتاز A2 پروتئین مرگ سلولی ریشه و کاهش بیان پروتئین‌های مربوط به سنتز دیواره سلولی هیپوکوتیل مانند پروتئین‌های شبه پروتئین مرتبط با سنتز سلولز و سینامیل الکل دهیدروژناز^۲

1. Fermentation

2. Cinnamyl- alcohol dehydrogenase

عنوان شد (نانجو و همکاران، ۲۰۱۳). بین تحمل غرقاب و فراوانی پروتئین‌های مربوط به اتصال / پردازش RNA در سویا همبستگی منفی مشاهده شد، در حالی که با پروتئین‌های نشان‌دهنده‌ی تنش در سویاهای تیمار نشده همبستگی مثبت مشاهده شد (نانجو و همکاران، ۲۰۱۴).

شی و همکاران (۲۰۰۸) گزارش دادند که APX سیتوزولی در ریشه‌های سویا در طول تنش غرقاب به‌طور قابل توجهی کاهش یافت. در عوض، ROS توانست در رویدادهای پیام‌رسانی مرتبط با کاهش مشاهده شده در رشد در گیاهان غرقاب شده، دخالت کند (شی و همکاران، ۲۰۰۸). مطالعه‌ی علم و همکاران (۲۰۱۰) بیان متفاوت ۲۴ پروتئین را نشان داد که ۱۴ مورد آن افزایش یافته، پنج مورد کاهش و تنها ۵ مورد در پاسخ به غرقاب القاء شدند. پروتئین‌های شناسایی شده مربوط به پردازش RNA، انتقال پیام، هوموستازی رداکس، مرگ سلولی برنامه‌ریزی شده، گلیکولیز، تخمیر و متابولیسم انرژی بودند. بقای گیاه در شرایط غرقاب ممکن است تحت تأثیر تنظیم PCD و مدیریت مصرف کربوهیدرات باشد (علم و همکاران، ۲۰۱۰).

تجزیه و تحلیل پروتئوم توسط نانجو و همکاران (۲۰۱۲)، تغییر در وضعیت فسفوریلاسیون ۱۶ پروتئینی که در ساخت پروتئین، نگهداری ساختار دیواره سلولی و متابولیسم انرژی دخیل هستند را نشان داد. این مطالعه نشان داد که پاسخ به تنش غرقاب با تعدیل بیان هر دو پروتئین و حالت فسفوریلاسیون تنظیم می‌شود (نانجو و همکاران، ۲۰۱۲). به‌طور مشابه، مطالعه‌ی صلواتی و همکاران (۲۰۱۲) بیان متفاوت ۷۰ پروتئین دخیل در مقصد پروتئین/ذخیره‌سازی و فرآیندهای متابولیک مختلف را نشان داد. پروتئین‌های مرتبط با انتقال یون در پاسخ به تنش غرقاب فراوانی کم‌تری داشتند. هفت پروتئین دخیل در سنتز S- آدنوزیل متیونین (SAM) و اصلاح دیواره سلولی در ریشه‌های گیاهچه‌ها پس از یک روز غرقاب شناسایی شد. فراوانی بیش‌تر پروتئین‌های دخیل در سازماندهی مجدد اسکلت سلولی، گسترش سلول و PCD بر نقش آن‌ها در فرآیند بازسازی پس از غرقاب در گیاهچه‌های سویا دلالت دارد (صلواتی و همکاران، ۲۰۱۲).

اوه و همکاران (۲۰۱۴) پیشنهاد کردند که اسید جیبرلیک (GA_3) بر فراوانی پروتئین‌های مرتبط با چرخه سلولی، سنتز و تخریب پروتئین و متابولیسم ثانویه سویا در شرایط تنش غرقاب مؤثر است. در تحقیقی دیگر، در مجموع ۱۱۵ پروتئین در نوک ریشه‌ها شناسایی شد. این مطالعه کاهش بیان HSP70 و سیترات‌لیاز^۱ و افزایش بیان کلارتری کولین در مرحله اولیه غرقاب را نشان داد. همچنین نقش انتقال پیام مربوط به کلسیم در پاسخ‌های اولیه به غرقاب را نشان داد (بین و همکاران، ۲۰۱۴). مطالعه خان و همکاران (۲۰۱۴) شواهدی از ایفای نقش قابل توجه پراکسیدازها در بازیابی پس از غرقاب در ریشه‌های سویا به وسیله پاکسازی رادیکال‌های کشنده را ارائه نمود. فعالیت آنزیمی پراکسیداز در طول مرحله بازیابی به‌طور قابل توجهی افزایش یافت، اما در شرایط تنش غرقاب کاهش یافت.

افزایش بیان آنزیم‌های گلیکولیتیک^۲ مختلف و پروتئین‌های مربوط به نگهداری هوموستازی ردکس در طول تنش غرقاب در ریشه‌ها و هیپوکوتیل‌های سویا مشاهده شد (هاشیگوچی و همکاران، ۲۰۰۹). در مطالعه کوماتسو و همکاران (۲۰۱۰)، ۱۱ پروتئین مربوط به مقصد/ذخیره‌سازی و متابولیسم انرژی در شرایط غرقاب افزایش یافتند، در حالی که فراوانی سه پروتئین مرتبط با بیماری/دفاع کاهش یافت. سطح بیان الکل دهیدروژناز غالباً با جایگزینی نیتروژن در مقایسه با غرقاب افزایش یافت (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۰). سطح بیان آنزیم‌های گلیکولیز و تخمیر، HSPها، سنتز و تاخوردگی پروتئین در طول تنش غرقاب تغییر یافت (نانجو و همکاران، ۲۰۱۰). در مجموع سطح بیان ۷۳ و ۲۸ پروتئین به ترتیب در ریشه و لپه در پاسخ به تنش غرقاب تغییر کرد. این مطالعه نقش HSP70 و کلسیم در پاسخ به تنش غرقاب در لپه را نشان داد (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳). مطالعه کمال و همکاران (۲۰۱۴) اختلاف در تجمع ۱۴۶ پروتئین را نشان داد.

سطح بیان پروتئین‌های استقرار یافته در سیتوپلاسم و پروتئین‌های کلروپلاستی در برگ‌ها در پاسخ به تنش غرقاب کاهش یافت (خاتون و همکاران، ۲۰۱۲). در مطالعه

1. Citrate lyase

2. Glycolytic

دیگری، خاتون و همکاران (۲۰۱۲ج) اثرات تنش غرقاب بر تعاملات همزیستی اولیه بین ریشه‌های سویا و باکتری خاکزی *Bradyrhizobium japonicum* را بررسی کردند. پروتئین‌های شناسایی شده با سنتز پروتئین، بیماری/دفاع و متابولیسم انرژی در پاسخ به تنش غرقاب مرتبط بودند. تلقیح با *B. japonicum* منجر به افزایش تعداد ریشه‌های مویی در گیاهچه‌های سویای غرقاب شده در طول تمایز همزیستی اولیه می‌شود.

کوماتسو و همکاران (۲۰۰۹ب) عملکرد پروتئوم غشای پلاسمایی سویا را در پاسخ به تنش غرقاب بررسی کردند. این مطالعه دیدگاه‌های زیر را ارائه داد: (۱) افزایش بیان پروتئین‌های مرتبط با دیواره سلولی؛ (۲) افزایش بیان پروتئین‌های پاکساز ROS برای محافظت از سلول‌ها از آسیب اکسیداتیو؛ (۳) افزایش بیان HSPها برای محافظت پروتئین‌ها از دناتوره شدن^۱ و تجزیه^۲؛ و (۴) هوموستازی یون توسط پروتئین‌های مرتبط با پیامرسانی (کوماتسو و همکاران، ۲۰۰۹ب). شانزده CWPها در پاسخ به تنش غرقاب شناسایی شدند. از این‌ها، یک سوپراکسید دیسموتاز^۳ (Cu-Zn)، دو لیپوکسیژناز^۴، سه پیش‌ماده گلیکوپروتئین ۲۸/۳۱ کیلودالتونی ساقه^۵ و چهار پیش‌ماده پروتئینی شبه ژرمین^۶ کاهش یافتند (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۰ب).

روش‌های پروتئومیکس و متابولیک برای ارزیابی عملکرد میتوکندری در ریشه‌ها و هیپوکوتیل‌های سویا تحت تنش غرقاب مورد استفاده قرار گرفتند (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۱). تجزیه و تحلیل پروتئوم میتوکندری توسط کوماتسو و همکاران (۲۰۱۱) افزایش فراوانی پروتئین‌های مربوط به انتقال گاما-آمینوبوتیرات^۷ و چرخه TCA را نشان داد. در مقابل، پروتئین‌های مربوط به زنجیره انتقال الکترون و پروتئین‌های حامل غشاء درونی، فراوانی کم‌تری داشتند (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۱). تجزیه و

1. Denaturation
2. Degradation
3. Superoxide dismutase (Cu- Zn)
4. Lipoxigenases
5. Stem 28/31 kDa glycoprotein precursors
6. Germin- like protein precursors
7. Gamma -amino butyrate shunt

تحلیل پروتئوم جامع یک بخش غنی شده شبکه اندوپلاسمی در نوک ریشه سویا، افزایش بیان ۱۱۷ پروتئین و کاهش بیان ۲۱ پروتئین در پاسخ به تنش غرقاب را نشان داد. پروتئین‌های شناسایی شده مربوط به بیوسنتز و تخریب پروتئین، متابولیسم هورمون، تعمیر دیواره سلولی و DNA بودند. این مطالعه عملکرد سنتز پروتئین و گلیکوزیله شدن در ER در نوک ریشه‌های سویا در پاسخ به غرقاب را نشان داد (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۲ب).

کاربرد ABA در سویای غرقاب شده موجب افزایش تجمع ۳۴ پروتئین هسته‌ای مانند پروتئین‌های هسته‌ای کوچک U2^۱، ریبونوکلوپروتئین^۲ و هیستون دی‌آستیلز^۳ شد. در مقابل، فراوانی ۳۵ پروتئین هسته‌ای پس از تیمار ABA کاهش یافت. ABA برای کنترل صرفه‌جویی در انرژی از طریق سیستم tje glycolytic، تنظیم بر پروتئین‌های انگشتی روی و ۵ پروتئین چرخه تقسیم سلولی به‌منظور کسب تحمل غرقاب در سویا شناخته شده است (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۳د). در تحقیقی دیگر، سطح بیان بتا-ساتنین^۴، پروتئین حاوی عامل فشرده‌سازی دامنه PW1^۵، زنجیره سنگین کالاترین^۶، اپسیلون COP-2^۷ و پروتئین کیناز C1 (RACK1)^۸ کاهش یافت (کوماتسو و همکاران، ۲۰۱۴).

-
1. U2 small nuclear proteins
 2. Ribonucleo protein
 3. Histone deacetylase
 4. Beta- catenin
 5. Splicing factor PW1 domain- containing protein
 6. Calathrin heavy chain
 7. Epsilon2- COP
 8. Protein kinase C1 (RACK1)

۴-۳- نتیجه‌گیری و دیدگاه‌های آینده

در این بررسی خلاصه‌ای از مطالعات در مورد اثر سطوح بالای CO_2 و O_3 ، تغییرات دما (گرما، سرما و یخزدگی) و وقوع بارش (خشکی و سیلاب) بر پروتئوم محصولات غذایی مختلف خلاصه شده است. اطلاعاتی در مورد روش‌های استفاده شده اخیر و دستاوردهای پروتئومیکس ارائه گردید. اکثر مطالعات پروتئومیکس که تاکنون منتشر شده‌اند، مقایسه‌ای و توصیفی هستند و اخیراً مطالعات متعددی از پروتئوم‌های زیر سلولی نیز انجام شده است. تعداد محدودی از گونه‌های مختلف از محصولات، مورد مطالعه قرار گرفته‌اند. این مطالعات در مقایسه با روش‌های مبتنی بر ژل نسبت به روش‌های بدون ژل برای تجزیه و تحلیل پروتئوم‌های محصولات غذایی بیش‌تر استفاده می‌شوند. پروتئومیکس، به شناسایی و مشخص نمودن پروتئین مناسب، کمک کرده است. تأکید بیش‌تر بر مطالعه پروتئین‌های تنظیمی با فراوانی کم دخیل در پیامرسانی تنش، کانال‌های غشایی/ویزیکولی، انتقال دهنده‌ها و متابولیت‌ها در تأمین انرژی ضروری است. آزمایش‌های بعدی پروتئومیکس در زیست‌شناسی تنش نیازمند سازوکارهای آزمایشی مناسب، اعتبارسنجی داده‌ها، تفسیر و سیاست‌های خاص مربوط به انتشار اطلاعات است. در نهایت، پیش‌بینی می‌کنیم که جهت‌گیری‌های آینده‌ی پروتئومیکس گیاه می‌تواند به سمت بهبود محصول در شرایط تغییر اقلیم توسعه یابد.

Agarwal GK, Rakwal R, Yonekura M, Kubo A, Saji H (2002) Proteome analysis of differentially displayed proteins as a tool for investigation ozone stress in rice (*Oryza sativa* L.) seedling. *Proteomics* 2: 947–959.

Ahsan N, Lee DG, Lee SH, et al. (2007a) A comparative proteomic analysis of tomato leaves in response to waterlogging stress. *Physiol Plant* 131: 555–570.

Ahsan N, Lee DG, Lee SH, et al. (2007b) Excess copper induced physiological and proteomic changes in germinating rice seeds. *Chemosphere* 67: 1182–1193.

Ahsan N, Nanjo Y, Sawada H, Kohno Y, Komatsu S (2010) Ozone stress-induced proteomic changes in leaf total soluble and chloroplast proteins of soybean reveal that carbon allocation is involved in adaptation in the early developmental stage. *Proteomics* 10: 2605–2619.

Ainsworth EA, Rogers A (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising (CO₂): mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ* 30: 258–270.

Ainsworth EA, Rogers A, Leakey ADB (2008) Targets for crop biotechnology/a future high CO₂ and high O₃ world. *Plant Physiol* 147: 13–19.

Ainsworth EA, Yendrek CR, Sitch S, Collins WJ, Emberson LD (2012) The effects of tropospheric ozone on net primary production and implications for climate change. *Annu Rev Plant Biol* 63: 637–667.

Alam I, Sharmin SA, Kim KH, Yang JK, Choi MS, Lee BH (2010a) Proteome analysis of soybean roots subjected to short-term drought stress. *Plant Soil* 333: 491–505.

Alam I, Lee DG, Kim KH, et al. (2010b) Proteome analysis of soybean roots under water logging stress at an early vegetative stage. *J Biol Sci* 35: 49–62.

Ali GM, Komatsu S (2006) Proteomic analysis of rice leaf sheath during drought stress. *J Proteome Res* 5: 396–403. Alvarez S, Marsh EL, Schroeder SG, Schachtman DP (2008) Metabolomic and proteomic changes in the xylem

sap of maize under drought. *Plant Cell Environ* 31: 325–340.

Apel K, Hirt H (2004) Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol* 55: 373–399.

Arshad RR, Shafi S (2010) Pakistan Foods 2010: Preliminary Damage and Needs Assessment. Asian Development Bank and World Bank, Islamabad, Pakistan.

Badowiec A, Weidner S (2014) Proteomic changes in the roots of germinating *Phaseolus vulgaris* seeds in response to chilling stress and post-stress recovery. *J Plant Physiol* 171: 389–398.

Bailey-Serres J, Fukao T, Gibbs DJ, et al. (2012) Making sense of low oxygen sensing. *Trends Plant Sci* 17: 129–138.

Barnabas B, Jager K, Feher AS (2008) The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ* 31: 11–38.

Baum M, von Korff M, Guo P, et al. (2007) Molecular approaches and breeding strategies for drought tolerance in barley. In: Varshney R, Tuberosa R (eds), *Genomic Assisted Crop Improvement*. Springer, Dordrecht, pp. 51–79.

Bazargani MM, Sarhadi E, Bushehri AAS, et al. (2011) A proteomics view on the role of drought-induced senescence and oxidative stress defense in enhanced stem reserves remobilization in wheat. *J Proteomics* 74: 1959–1973.

Benesova M, Hola D, Fischer L, et al. (2010) The physiology and proteomics of drought tolerance in maize: early stomata closure as a cause of lower tolerance to short-term dehydration? *PLoS One* 7: e38017.

Bhushan D, Jaiswal DK, Ray D, et al. (2011) Dehydration responsive reversible and irreversible changes in the extracellular matrix: comparative proteomics of chickpea genotypes with contrasting tolerance. *J Proteome Res* 10: 2027–2046.

Bitá CE, Gerats T (2013) Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Front Plant Sci* 4: 1–18.

Bokhari SA, Wan XY, Yang YW, et al. (2007) Proteomic response of rice seedling leaves to elevated CO₂ levels. *J Proteome Res* 6: 4624–4633.

Boyer JS, Westgate ME (2004) Grain yields with limited water. *J Exper Bot* 55: 2385–2394.

Budak H, Akpinar BA, Unver T, Turktas M (2013) Proteome changes in wild and modern wheat leaves upon drought stress by two-dimensional electrophoresis and nanoLC-ESIMS/ MS. *Plant Mol Biol* 83: 89–103.

Burney JA, Davis SJ, Lobell DB (2010) Greenhouse gas mitigation by agricultural intensification. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 12052–12057.

Carpentier SC, America T (2014) Proteome analysis of orphan plant, fact or fiction? *Methods Mol Biol* 1072: 333–346.

Caruso G, Cavaliere C, Foglia P, Gubbiotti R, Samperi R, Lagna A (2009) Analysis of drought responsive proteins in wheat (*Triticum durum*) by 2D-PAGE and MALDI-TOF mass spectrometry. *Plant Sci* 177: 570–576.

Castillejo MA, Maldonado AM, Ogueta S, Jorrián JV (2008) Proteomic analysis of responses to drought stress in sunflower (*Helianthus annuus*) leaves by 2DE gel electrophoresis and mass spectrometry. *Open Proteomics J* 1: 59–71.

Champagne A, Boutry M (2013) Proteomics of non-model species. *Proteomics* 13: 663–673.

Chen Y, Chen X, Wang H, Bao Y, Zhang W (2014) Examination of the leaf proteome during flooding stress and the induction of programmed cell death in maize. *Proteome Sci* 12: 33.

Cheng L, Gao X, Li S, et al. (2010) Proteomic analysis of soybean (*Glycine max* (L.) Meer.) seeds during imbibition at chilling temperature. *Mol Breed* 26: 1–17.

Cho K, Shibato J, Agrawal GK, et al. (2008) Integrated transcriptomics, proteomics, and metabolomics analyses to survey ozone responses in the leaves of rice seedling. *J Proteome Res* 7: 2471–2489.

Choudhary MK, Basu D, Datta A, Chakraborty N, Chakraborty S (2009) Dehydration-responsive nuclear proteome of rice (*Oryza sativa* L.) illustrates protein network, novel regulators of cellular adaptation, and evolutionary perspective. *Mol Cell Proteomics* 8: 1579–1598.

Cramer GR, van Sluyter SC, Hopper DW, Pascovici D, Keighley T, Haynes PA (2013) Proteomic analysis indicates massive changes in metabolism prior to the inhibition of growth and

photosynthesis of grape vine (*Vitis vinifera* L.) in response to water deficit. *BMC Plant Biol* 13: 49.

Cui S, Huang F, Wang J, Ma X, Cheng XY, Liu J (2005) A proteomic analysis of cold stress responses in rice seedlings. *Proteomics* 5: 3162–3172.

Dai A (2011) Drought under global warming: a review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* 2: 45–65.

Dong M, Gu J, Zhang L, et al. (2014) Comparative proteomics analysis of superior and inferior spikelets in hybrid rice during grain filling and response of inferior spikelets to drought stress using isobaric tags for relative and absolute quantification. *J Proteomics* 109C: 382–399.

Dumont E, Bahrmana N, Goulasa E, et al. (2011) A proteomic approach to decipher chilling response from cold acclimation in pea (*Pisum sativum* L.). *Plant Sci* 180: 86–98.

Dwivedi S, Sahrawat K, Upadhyaya H, Rodomiro O (2013) Food, nutrition and agrobiodiversity under global climate change. *Adv Agron* 120: 1–128.

Evers D, Legay S, Lamoureux D, Hausman JF, Hoffmann L, Renaut J (2012) Toward a synthetic view of potato cold and salt stress response by transcriptomic and proteomic analyses. *Plant Mol Biol* 78: 503–514.

Fang YW, Komatsu S, Furukawa T, Koshiba T, Kohno Y (2008) Proteome analysis of proteins responsive to ambient and elevated ozone in rice seedlings. *AgriC Eco Environ* 125: 255–265.

FAO (2006) The State of Food Insecurity in the World. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. Fernando N, Panozzo J, Tausz M, et al. (2015) Rising CO₂ concentration altered wheat grain proteome and flour rheological characteristics. *Food Chem* 170: 448–454.

Ford KL, Cassin A, Baci C (2011) Quantitative proteomic analysis of wheat cultivars with differing drought stress tolerance. *Front Plant Sci* 2: 1–11.

Forster P, Ramaswamy V, Artaxo P (2007) Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Solomon S, Qin D, Manning M, et al. (eds), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 129–234.

Fulda S, Mikkat S, Stegmann H, Horn R (2011) Physiology and proteomics of drought stress acclimation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Biol* 13: 632–642.

Galant A, Koester RP, Ainsworth A, Hicks LM, Jez JM (2012) From climate

change to molecular response: redox proteomics of ozone induced responses in soybean. *New Phytol* 194: 220–229.

Ge P, Ma C, Wang S, et al. (2012) Comparative proteomic analysis of grain development in two spring wheat varieties under drought stress. *Anal Bioanal Chem* 402: 1297–1313.

Ghabooli M, Khatabi B, Ahmadi FS, et al. (2013) Proteomics study reveals the molecular mechanisms underlying water stress tolerance induced by *Piriformospora indica* in barley. *J Proteomics* 94: 289–301.

Gharechahi J, Alizadeh H, Naghavi MR, Sharifi G (2014) A proteomic analysis to identify cold acclimation associated proteins in wild wheat (*Triticum urartu* L.). *Mol Biol Rep* 41: 3897–3905.

Grimplet J, Wheatley MD, Jouira HB, Deluc LG, Cramer GR, Cushman JC (2009) Proteomic and selected metabolite analysis of grape berry tissues under well-watered and water-deficit stress conditions. *Proteomics* 9: 2503–2528.

Gu X, Gao Z, Zhuang W, et al. (2013) Comparative proteomic analysis of rd29A:RdREB1B1 transgenic and non-transgenic strawberries exposed to low temperature. *J Plant Physiol* 170: 696–706.

Hajheidari M, Abdollahian-Noghabi M, Askari H, et al. (2005) Proteome analysis of sugar beet leaves under drought stress. *Proteomics* 5: 950–960.

Hajheidari M, Elvazi A, Buchnan BB, et al. (2007) Proteomics uncovers a role for redox in drought tolerance in wheat. *J Proteome Res* 6: 1451–1460.

Hakeem KR, Chandana R, Ahemad RP, Iqbal M, Ozaturk M (2012) Relevance of proteomic investigations in abiotic stress physiology. *OMICS: J Integ Biol* 16: 621–635.

Hallgren JE, Oquist G (1990) Adaptations to low temperature. In: Alscher RG, Cummings GR (eds), *Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms*. Wiley-Liss, NY, pp. 265–293.

Han Q, Kang G, Guo T (2013) Proteomic analysis of spring freeze-stress responsive proteins in leaves of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiol Biochem* 63: 236–244.

Haque ME, Kawaguchi K, Komatsu S (2011) Analysis of proteins in aerenchymatous seminal roots of wheat grown in hypoxic soil under waterlogged conditions. *Protein Pept Lett* 18: 912–924.

Hashiguchi A, Sakata K, Komatsu S (2009) Proteome analysis of early stage soybean seedlings under flooding stress. *J Proteome Res* 8: 2058–2069.

Hashiguchi A, Ahsan N, Komatsu S (2010) Proteomics Applications of Crops in the Context of Climatic Changes. National Institute of Crop Science, Tsukuba, pp. 305–318.

Hashimoto M, Komatsu S (2007) Proteomic analysis of rice seedlings during cold stress. *Proteomics* 7: 1293–1302.

Hossain Z, Komatsu S (2014) Potentiality of soybean proteomics in untying the mechanism of flood and drought stress tolerance. *Proteomes* 2: 107–127.

Hu X, Lu M, Li C, et al. (2011) Differential expression of proteins in maize roots in response to abscisic acid and drought. *Acta Physiol Planta* 33: 2437–2446.

Hu Y, Li WC, Xu YQ, Li GJ, Liao Y, Fu FL (2009) Differential expression of candidate genes for lignin biosynthesis under drought stress in maize leaves. *J Appl Genet* 50: 213–223.

Hurkman WJ, Vensel WH, Tanaka CK, Whitehead L, Altenbach SB (2009) Effect of high temperature on albumin and globulin accumulation in the endosperm proteome of the developing wheat grain. *J Cereal Sci* 49: 12–23.

Imin N, Kerim T, Rolfe BG, Weinman JJ (2004) Effect of early cold stress on the maturation of rice anthers. *Proteomics* 4: 1873–1882.

IPCC (2007) What are climate change and climate variability? www.ipcc.ch

IPCC (2012) Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. In: Field CB, Barros B, Stocker T, et al. (eds), A Special Review of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, USA.

IPCC (2013) The physical science basis summary for policy makers, observed changes in the climate systems. www.climatechange2013.org/spm

Iwahashi Y, Hosoda H (2000) Effect of heat stress on tomato fruit protein expression. *Electrophoresis* 21: 1766–1771.

Jaiswal DK, Ray D, Choudhary MK, et al. (2013) Comparative proteomics of dehydration response in the rice nucleus: new insights into the molecular basis of genotype-specific adaptation. *Proteomics* 23–24: 3478–3497.

Jedrowski C, Ashoub A, Beckhaus T, Berberich T, Karas M, Bruggemann

W (2014) Comparative analysis of Sorghum bicolour proteome in response to drought stress and following

recovery. *Int J Proteomics* doi: org/10.1155/2014/395905.

Jiang SS, Liang XN, Li X, et al. (2012) Wheat drought responsive grain proteome analysis by linear and non-linear 2-DE and MALDI-TOF mass spectrometry. *Int J Mol Sci* 13: 16065–16083.

Jogaiah S, Govind SR, Tran LSP (2013) Systems biology based approaches toward understanding drought tolerance in food crops. *Crit Rev Biotech* 33: 23–29.

Jorin-Novo V (2014) Plant proteomics: methods and protocols. *Methods Mol Biol* 1072: 3–13.

Kamal AHM, Kim KH, Shin KH, et al. (2010) Abiotic stress responsive proteins of wheat grain determined using proteomics technique. *Aust J Crop Sci* 4: 196–208.

Kamal AHM, Cho H, Choi JS, et al. (2013) Patterns of protein expression in water-stressed wheat chloroplasts. *Biol Plant* 57: 305–312.

Kamal AHM, Rashid H, Sakata K, Komatsu S (2014) Gel free quantitative proteomic approach to identify cotyledon proteins in Soybean under flooding stress. *J Proteomics* 112c: 1–13.

Kang G, Li G, Xu W, et al. (2012) Proteomics reveals the effects of salicylic acid on growth and tolerance to subsequent drought stress in wheat. *J Proteome Res* 11: 6066–6079.

Kausar R, Arshad M, Shahzad A, Komatsu S (2013) Proteomics analysis of sensitive and tolerant barley genotypes under drought stress. *Amino Acids* 44: 345–359.

Ke Y, Han G, He H, Li J (2009) Differential regulation of proteins and phosphor proteins in rice under drought stress. *Biochem Biophys Res Commun* 379: 133–138.

Khan MN, Sakata K, Hivaga S, Komal MS (2014) Quantitative proteomics reveals that peroxidases play key role in post flooding recovery in soybean roots. *J Proteome Res* 13: 5812–5828.

Khan NA, Komatsu S, Sawado H, Nouli MZ, Kohno Y (2013) Analysis of proteins associated with ozone stress response in Soybean cultivars. *Protein*

Pept Lett 20: 1144–1152.

Khatoon A, Rehman S, Hiraga S, Makino T, Komatsu S (2012a) Organ-specific proteomics analysis for identification of response mechanism in soybean seedlings under flooding stress. *J Proteomics* 75: 5706–5723.

Khatoon A, Rehman S, Oh MW, Woo SH, Komatsu S (2012b) Analysis of response mechanism in soybean under low oxygen and flooding stresses using gel-based proteomics technique. *Mol Biol Rep* 39: 10581–10594.

Khatoon A, Rehman S, Salavati A, Komatsu S (2012c) A comparative proteomics analysis in roots of soybean to compatible symbiotic bacteria under flooding stress. *Amino Acids* 43: 2513–2525.

Koehler G, Wilson RC, Goodpaster JV, et al. (2012) Proteomic study of low-temperature responses in strawberry cultivars (*Fragaria x ananassa*) that differ in cold tolerance. *Plant Physiol* 159: 1787–1805.

Komatsu S, Hossain Z (2013) Organ-specific proteome analysis for identification of abiotic stress response mechanism in crop. *Front Plant Sci* 4: 1–9.

Komatsu S, Wada T, Abelea Y, et al. (2009a) Analysis of plasma membrane proteome in soybean and application to flooding stress response. *J Proteome Res* 8: 4487–4499.

Komatsu S, Yamamoto R, Nanjo Y, Mikami Y, Yunokawa H, Sakata KA (2009b) Comprehensive analysis of the soybean genes and proteins expressed under flooding stress using

transcriptome and proteome techniques. *J Proteome Res* 8: 4766–4778.

Komatsu S, Yamamoto R, Nanjo Y, Mikami Y, Yunokawa H, Sakata KA (2009c) Comprehensive analysis of the soybean genes and proteins expressed under flooding stress using transcriptome and proteome techniques. *J Proteome Res* 8: 4766–4778.

Komatsu S, Sugimoto T, Hoshino T, Nanjo Y, Furukawa K (2010a) Identification of flooding stress responsible cascades in root and hypocotyls of soybean using proteome analysis. *Amino Acids* 38: 729–738.

Komatsu S, Kobayashi Y, Nishizawa K, Nanjo Y, Furukawa K (2010b) Comparative proteomics analysis of differentially expressed proteins in soybean cell wall during flooding stress. *Amino Acids* 39: 1435–1449.

Komatsu S, Yamamoto A, Nakamura T, et al. (2011) Comprehensive

analysis of mitochondria of roots and hypocotyls of soybean under flooding stress using proteomics and metabolomics techniques. *J Proteome Res* 10: 3993–4004.

Komatsu S, Hiraga S, Yanagawa Y (2012a) Proteomic techniques for the development of flood tolerant crops. *J Proteome Res* 11: 68–78.

Komatsu S, Kuji R, Nanjo Y, Hiraga S, Furukawa K (2012b) Comprehensive analysis of endoplasmic reticulum enriched fraction in root tips of soybean under flooding stress using proteomics techniques. *J Proteomics* 77: 531–560.

Komatsu S, Shirasaka K, Sakata K (2013a) Omics techniques for identifying flooding response mechanisms in soybean. *J Proteomics* 93: 169–178.

Komatsu S, Nanjo Y, Nishimura M (2013b) Proteomic analysis of the flooding tolerance mechanism in mutant soybean. *J Proteomics* 79: 231–250.

Komatsu S, Makino T, Yasue H (2013c) Proteomic and biochemical analyses of the cotyledon and root of flooding stressed soybean plants. *PLoS One* 14(8): e65301.

Komatsu S, Han C, Nanjo Y, et al. (2013d) Label-free quantitative proteomic analysis of abscisic acid effect in early-stage soybean under flooding. *J Proteome Res* 12: 4768–4784.

Komatsu S, Hiraga S, Nouri MZ (2014) Analysis of flooding responsive proteins localized in the nucleus of soybean root tips. *Mol Biol Rep* 41: 1127–1139.

Kong FJ, Oyanagi A, Komatsu S (2010) Cell wall proteome of wheat roots under flooding stress using gel based and LC MS/MS-based proteomics approaches. *BBA-Protein. Proteomics* 1804: 124–136.

Kottapalli KR, Rakwal R, Shibato J, et al. (2009) Physiology and proteomics of the water-deficit stress response in three contrasting peanut genotypes. *Plant Cell Environ* 32: 380–407.

Kottapalli KR, Zabet-Moghaddam M, Rowland D, et al. (2013) Shotgun label-free quantitative proteomics of water-deficitstressed mid mature peanut (*Arachis hypogaea* L.) seed. *J Proteome Res* 12: 5048–5057.

Lee DG, Ahsan N, Lee SH, Kang KY, Lee JJ, Lee BH (2007) An approach to identify cold-induced low-abundant proteins in rice leaf. *Crit Rev Biol* 330: 215–225.

Lee DG, Ahsan N, Lee SH, et al. (2009) Chilling stress-induced proteomic changes in rice roots. *J Plant Physiol* 166: 1–11.

Liao JL, Zhou HW, Zhang HY, Zhong PA, Huang YJ (2014) Comparative proteomic analysis of differentially expressed proteins in the early milky stage of rice grains during high temperature stress. *J Exper Bot* 65: 655–671.

Lin SK, Chang MC, Tsai YG, Lur HS (2005) Proteomic analysis of the expression of proteins related to rice quality during caryopsis development and the effect of high temperature on expression. *Proteomics* 5: 2140–2156.

Liu T, Zhang L, Yuan Z, et al. (2013) Identification of proteins regulated by ABA in response to combined drought and heat stress in maize roots. *Acta Physiol Planta* 35: 501–513.

Lobell DB, Bruke MB, Tebaldi C, Mastscendrea MD, Falcon WP, Nayhr RC (2008) Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science* 319: 607–610.

Long SP, Ainsworth EA, Rogers A, Ort DR (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annu Rev Plant Biol* 55: 591–628.

Majoul T, Bancel E, Triboui E, Ben Hamida J, Branlard G (2003) Proteomic analysis of the effect of heat stress on hexaploid wheat grain: characterization of heat-responsive proteins from total endosperm. *Proteomics* 3: 175–183.

Majoul T, Bancel E, Triboui E, Ben Hamida J, Branlard G (2004) Proteomic analysis of the effect of heat stress on hexaploid wheat grain: characterization of heat-responsive proteins from non-prolamins fraction. *Proteomics* 4: 505–513.

Majoul T, Bancel E, Martre P, Triboui E, Branlard G (2013) Effect of short heat shocks applied during grain development on wheat (*Triticum aestivum* L.) grain proteome. *J Cereal Sci* 57: 486–495.

Mirzaei M, Soltani N, Sarhadi E, et al. (2012) Shotgun proteomic analysis of long-distance drought signaling in rice roots. *J Proteome Res* 1: 348–358.

Mishra AK, Singh VP (2011) Drought modelling – a review. *J Hydrol* 403: 157.

Mohammadi PP, Moieni A, Hiraga S, Komatsu S (2012a) Proteomic analysis of drought-stressed soybean seedlings. *J Proteomics* 16: 1906–1923.

Mohammadi PP, Moieni A, Komatsu S (2012b) Comparative proteome analysis of drought-sensitive and drought-tolerant rapeseed roots and their hybrid F1 line under drought stress. *Amino Acids* 43: 2137–2152.

Muthurajan R, Shobbar ZS, Jagadish SV, et al. (2011) Physiological and proteomic responses of rice peduncles to drought stress. *Mol Biotech* 48: 173–182.

Nanjo Y, Skultety L, Ashraf Y, Komatsu S (2010) Comparative proteomic analysis of early-stage soybean seedlings responses to flooding by using gel and gel-free techniques. *J Proteome Res* 9: 3989–4002.

Nanjo Y, Maruyama K, Yasue H, et al. (2011) Transcriptional responses to flooding stress in roots including hypocotyl of Soyabean seedlings. *Plant Mol Biol* 77: 129–144.

Nanjo Y, Skultety L, Uvackova L, Klubicova K, Haiduch M, Komatsu S (2012) Mass spectrometry based analysis of proteomic changes in the root tips of flooded soybean seedlings. *J Proteome Res* 11: 372–385.

Nanjo Y, Nakamura T, Komatsu S (2013) Identification of indicator proteins associated with flooding injury in soybean seedlings using label-free quantitative proteomics. *J Proteome Res* 12: 4785–4798.

Nanjo Y, Jang HY, Kim HS, Hiraga S, Woo SH, Komatsu S (2014) Analysis of flooding tolerance of Soyabean varieties at emergence and varietal differences in their proteomes. *Phytochemistry* 106: 25–36.

Neilson KA, Gamulla CG, Mirzaei M, et al. (2010) Proteomic analysis of temperature stress in plants. *Proteomics* 10: 828–845.

Oh MW, Nanjo Y, Komatsu S (2014) Analysis of soybean root proteins affected by gibberellic acid treatment under flooding stress. *Protein Pept Lett* 21: 911–947.

Olesen JE, Carter TR, Diaz-Ambrona CH, et al. (2007) Uncertainties in projected impacts of climate change on European agriculture and terrestrial ecosystems based on scenarios from regional climate models. *Clim Change* 81: 123–143.

Pandey A, Chakraborty S, Datta A, Chakraborty N (2008) Proteomics approach to identify dehydration responsive nuclear proteins from chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Mol Cell Proteomics* 7: 88–107.

Pandey A, Rajamani U, Verma J, et al. (2010) Identification of extracellular matrix proteins of rice (*Oryza sativa* L.) involved in dehydration responsive network: a proteomic approach. *J Proteome Res* 9: 3443–3464.

Peng ZY, Wang MC, Li F, et al. (2009) A proteomic study of the response to

salinity and drought stress in an introgression strain of bread wheat. *Mol Cell Proteomics* 8: 2676–2686.

Peremati A, Mare C, Apprile A, et al. (2014) Transcriptomic and proteomic analyses of a pale-green durum wheat mutant shows variations in photosystem components and metabolic deficiencies under drought stress. *BMC Genomics* 15: 125.

Prather M, et al. (2001) Atmospheric chemistry and greenhouse gases. In: Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, et al. (eds), *Climate Change 2001: The Scientific Basis Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel On Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 239–287.

Qin Y, Song W, Xiao S, et al. (2014) Stress-related genes distinctly expressed in unfertilized wheat ovaries under both normal and water deficit conditions whereas differed in fertilized ovaries. *J Proteomics* 102: 11–27.

Qiu QS, Huber JL, Booker FL, et al. (2008) Increased protein carbonylation in leaves of *Arabidopsis* and soybean in response to elevated (CO₂). *Photosynthesis Res* 97: 155–166.

Rabello FR, Vileth GR, Rabello AR, et al. (2014) Proteome analysis of upland rice (*Oryza sativa* L.) exposed to intermittent water deficit. *Protein J* 33: 221–230.

Renaut J, Lutts S, Hoffmann L, Hausman F (2004) Responses of poplar to chilling temperatures: proteomic and physiological aspects. *Plant Biol* 6: 81–90.

Renaut J, Hausman JF, Bassett C, et al. (2008) Quantitative proteomic analysis of short photoperiod and low-temperature responses in bark tissues of peach (*Prunus persica* L. Batsch). *Tree Genet Genom* 4: 589–600.

Rinalducci S, Egidi MG, Karimzadeh G, Jazii FR, Zolla L (2011) Proteomic analysis of a spring wheat cultivar in response to prolonged cold stress. *Electrophoresis* 32: 1807–1818.

Rollins JA, Habte E, Templer SE, Colby T, Schmidt J, von Korff M (2013) Leaf proteome alternations in the context of physiological and morphological responses to drought and heat stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *J Exper Bot* 64: 3201–3212.

Sadiq I, Fanucchi F, Paparelli E, et al. (2011) Proteomic identification of differentially expressed proteins in the anoxic rice coleoptile. *J Plant Physiol* 168: 2234–2243.

Salavati A, Khatoon A, Nanjo Y, Komatsu S (2012) Analysis of proteomic changes in roots of soybean seedlings during recovery after flooding. *J Proteomics* 75: 878–893.

Salekdeh GH, Siopomgcp J, Wade LJ, Ghareyazie B, Bennett JA (2002a) Proteomic approach to analyzing drought and salt responsiveness in rice. *Field Crop Res* 76: 199–219.

Salekdeh GH, Siopomgcp J, Wade LJ, Ghareyazie B, Bennett JA (2002b) Proteomic analysis of rice leaves during drought stress and recovery. *Proteomics* 2: 1131–1145.

Sarkar A, Rakwal R, Agrawal SB, et al. (2010) Investigating the impact of elevated levels of ozone on tropical wheat using integrated phenotypical, physiological, biochemical, and proteomics approaches. *J Proteome Res* 9: 4565–4584.

Sauter M (2013) Root responses to flooding. *Curr Opin Plant Biol* 16: 282–286.

Savic J, Dragicevic I, Pantelic D, et al. (2012) Expression of small heat shock proteins and heat tolerance in potato (*Solanum tuberosum*). *Ann Biol Sci* 64: 135–144.

Sengupta D, Kannan M, Reddy AR (2011) A root proteomicsbased insight reveals dynamic regulation of root proteins under progressive drought stress and recovery in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Planta* 233: 1111–1127.

Shi F, Yamamoto R, Shimamura S, et al. (2008) Ascorbate peroxidase, 2 (Apx, 2) involved in the response to submergence in soybean. *Phytochemistry* 69: 1295–1303.

Shi H, Ye T, Chan Z (2013) Comparative proteomic and physiological analyses reveal the protective effect of exogenous polyamines in the Bermuda grass (*Cynodon dactylon*) response to salt and drought stresses. *J Proteome Res* 12: 4951–4964.

Shu L, Lou Q, Ma C, et al. (2011) Genetic, proteomic and metabolic analysis of the regulation of energy storage in rice seedlings in response to drought. *Proteomics* 11: 4122–4138.

Skylas DJ, Cordwell SJ, Hains PG, et al. (2002) Heat shock of wheat during grain filling: proteins associated with heat tolerance. *J Cereal Sci* 35: 175–188.

Stafford N (2007) Future crops the other greenhouse effect. *Nature* 448: 526–528.

Subba P, Barua P, Kumar R, et al. (2013a) Phosphoproteomic dynamics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) reveals shared and distinct components of dehydration response. *J Proteome Res* 12: 5025–5047.

Subba P, Kumar R, Gayali S, et al. (2013b) Characterization of the nuclear proteome of a dehydration-sensitive cultivar of chickpea and comparative proteomic analysis with a tolerant cultivar. *Proteomics* 13: 1973–1992.

Sule A, Vanrobaeys F, Hajos G, van Beeumen J, Devreese B (2004) Proteomic analysis of small heat shock protein isoforms in barley shoots. *Phytochemistry* 65: 1853–1863.

Swigonska S, Weidner S (2013) Proteomic analysis of response to long-term continuous stress in roots of germinating soybean seeds. *J Plant Physiol* 170: 470–479.

Tain X, Liu Y, Huang Z, et al. (2014) Comparative proteomic analysis of seedling leaves of cold-tolerant and sensitive spring soybean cultivars. *Mol Biol Rep* 42: 581–601.

Taylor NL, Heazlewood JL, Day DA, Millar AH (2005) Differential impact of environmental stresses on the pea mitochondrial proteome. *Mol Cell Proteome* 4: 122–133.

Tester M, Langridge P (2010) Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science* 327: 818–822.

Thakur P, Kumara S, Malika JA, Bergerb JD, Nayyar H (2010) Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. *Environ Exper Bot* 67: 429–443.

Thornton PK, Ericksen PJ, Herrero M, Challinor A (2014) Climate variability and vulnerability to climate change: a review. *Global Change Biol* 20: 3313–3328.

Torres NL, Cho K, Shibato J, et al. (2007) Gel based proteomics reveals potential novel protein markers of ozone stress in leaves of cultivated bean and maize species of Panama. *Electrophoresis* 28: 4369–4381.

Valliyodan B, Nguyen HT (2008) Genomics of abiotic stress in soybean. *Plant Genet Genom Crops Models* 342–373.

Vanderschuren H, Lentz E, Zainuddin I, Gruissem W (2013) Proteomics of model and crop plant species: status, current limitation and strategic advances

for crop improvement. *J Proteomics* 93: 5–19.

Vanhove AC, Vermaelen W, Panis B, Swennen R, Carpentier SC (2012) Screening the banana biodiversity for drought tolerance: can an in vitro growth model and proteomics be used as a tool to discover tolerant varieties and understand homeostasis? *Front Plant Sci* 3: 176.

Vincent D, Ergul A, Bohlman MC, et al. (2007) Proteomic analysis reveals differences between *Vitis vinifera* L. cv. Chardonnay and cv. Cabernet Sauvignon and their responses to water deficit and salinity. *J Exper Bot* 58: 1873–1892.

Vitamvas P, Kosava K, Prasil T (2007) Proteome analysis in plant stress research. *Czech J Genet Plant Breed* 43: 1–6.

Voesenek LA, Colmer TD, Pierik R, Millenaar FF, Peeters AJ (2006) How plants cope with complete submergence. *New Phytologist* 170: 213–226.

Vollenweider P, Gunthard-George MS (2005) Diagnosis of abiotic and biotic stress factors using the visible symptoms in foliage. *Environ Pollut* 137: 733–746.

Von Caemmerer S, Furbank RT (2003) The C₄ pathway: an efficient CO₂ pump. *Photosynthesis Res* 77: 191–207.

Wang L, Ma H, Song L, Shu Y, Gu W (2012) Comparative proteomics analysis reveals the mechanism of pre-harvest seed deterioration of soybean under high temperature and humidity stress. *J Proteomics* 75: 2109–2127.

Wang WQ, Moller IM, Song SQ (2012) Proteomics analysis of embryonic axis of *Pisum sativum* seeds during germination and identification of proteins associated with loss of desiccation tolerance. *J Proteomics* 21: 68–86.

Wendelboe-Nelson C, Morris PC (2012) Proteins linked to drought tolerance revealed by DIGE analysis of drought resistant and susceptible barley varieties. *Proteomics* 12: 3374–3385.

Wheeler T, von Braun J (2013) Climate change impacts on global food security. *Science* 341: 508–513.

Wilkins MR, Sanchez JC, Gooley AA, et al. (1996) Progress with proteome projects. Why all proteins expressed by a genome should be identified and how to do it. *Biotech Genet Eng Rev* 13: 19–50.

Wu Q, Li C, Ke L, et al. (2011) A high-efficiency, two-dimensional gel

electrophoresis platform for mature leaves of grass pea (*Lathyrus sativus* L.). *Acta Physiol Plant* 33: 2387–2397.

Xu J, Li Y, Sun J, Du L, Yu Q, Liu X (2013) Comparative physiological and proteomic response to abrupt low temperature stress between two winter wheat cultivars differing in low temperature tolerance. *Plant Biol* 15: 292–303.

Yan SP, Zhang QY, Tang ZC, Su WA, Sun WN (2006) Comparative proteomic analysis provides new insights into chilling stress responses in rice. *Mol Cell Proteome* 5: 484–496.

Yanagawa Y, Komatsu S (2012) Ubiquitin/proteasome-mediated proteolysis is involved in the response to flooding stress in soybean roots, independent of oxygen limitation. *Plant Sci* 185–186: 250–258.

Yang F, Jorgensen AD, Li H, et al. (2011) Implications of high temperature events and water deficits on protein profiles in wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Vinjett) grain. *Proteomics* 11: 1684–1695.

Yang JY, Sun Y, Sun AQ, Yi SY, Qin J, Li MH (2006) The involvement of chloroplast HSP100/ClpB in the acquired thermotolerance in tomato. *Plant Mol Biol* 62: 385–395.

Yang L, Jiang T, Fountain JC, et al. (2014) Protein profiles reveal diverse responsive signaling pathways in kernels of two maize inbred lines with contrasting drought sensitivity. *Int J Mol Sci* 15: 18892–18918.

Yang QS, Wu JH, Li CY, et al. (2012) Quantitative proteomic analysis reveals that antioxidation mechanisms contribute to cold tolerance in plantain (*Musa paradisiaca* L.; ABB Group) seedlings. *Mol Cell Proteome* 11: 1853–1869.

Yin X, Sakata K, Nanjo Y, Komatsu S (2014) Analysis of initial changes in the proteins of soybean root tip under flooding stress using gel-free and gel-based proteomic techniques. *J Proteomics* 106: 1–16.

Yoshimura K, Masuda A, Kuwano M, Yokota A, Akashi K (2008) Programmed proteome response for drought avoidance/ tolerance in the root of C3 xerophyte (wild watermelon) under water deficits. *Plant Cell Physiol* 49: 226–241.

Zabel F, Putzenlechner B, Mauser W (2014) Global agricultural land resources – a high resolution suitability evaluation and its perspectives until 2100 under climate change conditions. *PLoS One* 9: e107522.

Zadraznik T, Hollung K, Egge-Jacobsen W, Meglic V, Sustar- Vozlic J (2013) Differential proteomic analysis of drought stress response in leaves of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J Proteomics* 14: 254–272.

Zhang H, Zhang L, Hui LV, Yu Z, Zhang D, Zhu W (2014) Identification of changes in *Triticum aestivum* L. leaf proteome in response to drought stress by 2D-PAGE and MALDI-TOF/ TOF mass spectrometry. *Acta Physiol Plant* 36: 1385–1398.

Zhang M, Li D, Ge P, et al. (2014) Phosphoproteome analysis reveals new drought response and defense mechanisms of seedling leaves in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Proteomics* 109C: 290–308.

Zhang Y, Xu L, Zhu X, et al. (2013) Proteomic analysis of heat stress response in leaves of radish (*Raphanus sativus* L.). *Plant Mol Biol Rep* 31: 195–203.

Zou J, Liu C, Chen X (2011) Proteomics of rice in response to heat stress and advanced in genetic engineering for heat tolerance in rice. *Plant Cell Rep* 30: 2155–2165.



فصل ۴:

تغییرات ترانسکریپتوم در برنج تحت تنش کم آبی

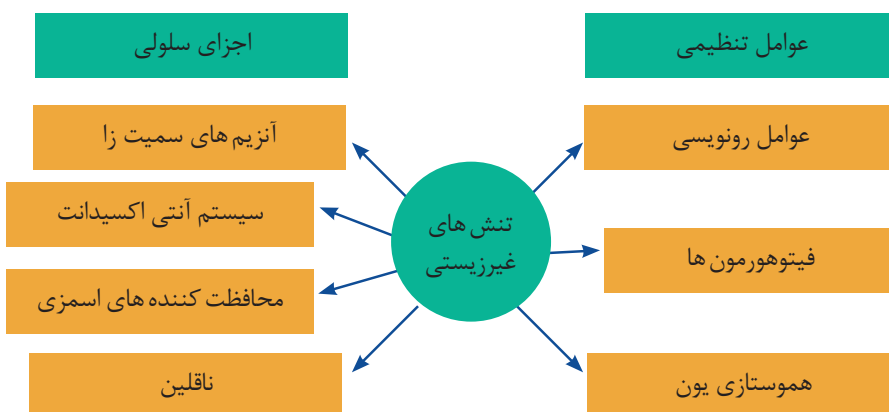
اسمیت کومار و پرابوده کومار تریودی

۱-۴- مقدمه

گیاهان، موجودات زنده محصور شده‌ای هستند و نمی‌توانند از تنش‌های محیطی (زنده و غیرزنده) فرار کنند که این موضوع بر چرخه حیات و تولید مثل آن‌ها تأثیر منفی می‌گذارد. بنابراین، گیاهان سازوکارهای سازگاری مختلفی را برای مقابله با چنین تنش‌هایی توسعه داده‌اند. گیاهان علائم محیطی را احساس کرده و به تنش‌های مختلف پاسخی مناسب می‌دهند (اوسکاب و همکاران، ۲۰۱۳). تنش‌های غیرزنده از جمله خشکی، شوری، تغییر دما و فلزات سمی به شدت بر عملکرد محصولات اثر می‌گذارند (تریودی و همکاران، ۲۰۱۳). بنابراین، نیاز به شناسایی و درک مکانیسم‌های دخیل در توسعه سازگاری گیاهان به تغییر شرایط محیطی وجود دارد. تحمل تنش شامل تعامل فرآیندهای بیولوژیکی مختلف تنظیم‌شده توسط ترکیبات مولکولی مختلف و بیان تعداد زیادی از ژن‌ها است (ما و همکاران، ۲۰۱۲). پیشرفت‌های تکنولوژی اخیر در زمینه ژنومیکس گیاهی، به خصوص روش‌های تعیین نقشه بیان ژن، تلاش برای کشف سازوکارهای مولکولی گیاه در واکنش به تنش‌های محیطی را تسریع نموده است. در گذشته نه چندان دور، مطالعات متعددی برای بررسی اثرات فیزیولوژیکی و مولکولی تنش‌های محیطی انجام شده‌است. با این حال، مطالعات مبتنی بر اومیکس^۱ در شناسایی مولکول‌ها، پروتئین‌ها و رونوشت‌ها تحت تنش‌های مختلف زنده و غیرزنده، به درک تنش و پاسخ به آن‌ها کمک کرده است (نات و همکاران، ۲۰۱۲). این اطلاعات از طریق مطالعات یکپارچه شامل ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس به دست آمده است که منجر به درک اجزاء سلولی و عوامل نظارتی دخیل در پاسخ به تنش می‌شود (شکل ۴-۱). کشف سازوکارهای مولکولی پیچیده و شبکه‌های مقاومت/ تحمل در گیاهان تحت تنش‌های مختلف، سبب افزایش توسعه ارقام جدید با تحمل بیش‌تر در مقابل تنش‌های غیرزنده می‌شود.

در این فصل، سهم مطالعات مبتنی بر ترانسکریپتوم برای شناسایی ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش و سازوکارهای تحمل/ سازگاری در برنج به‌عنوان یک گیاه زراعی و مهم از نظر کشاورزی، مورد بررسی قرار گرفته است. برنج (*Oryza sativa*) به‌عنوان گونه‌ای

از علف‌های هرز وحشی سازگار به آب و هوای بارانی و مرطوب محسوب می‌شود. از طریق مجموعه‌ای از رویدادهای درونی، انتخاب طبیعی و فرآیندهای اصلاحی، تکامل از اجداد وحشی به برنج کنونی انجام شده است (آتول و همکاران، ۲۰۱۴؛ وائوچان و همکاران، ۲۰۰۸). دو گونه متمایز از *O. sativa* (*indica* و *japonica*) وجود دارد که همراه با چندین زیرجمعیت کم‌تر متداول، مورد توجه قرار می‌گیرند (اسوینی و امکووچ، ۲۰۰۷). در میان گیاهان مختلف، *O. glaberrima* اغلب سازگاری جالبی با شرایط محیطی نامطلوب نشان می‌دهد (نابهلز و همکاران، ۲۰۱۴). بزرگ‌ترین کشورهای تولید کننده برنج، بنگلادش، چین، هند، اندونزی، تایلند و ویتنام، بیش از سه چهارم تولید برنج جهان را دارا هستند. با توجه به میزان بالای سوء تغذیه و افزایش تقاضا برای امنیت غذایی، توسعه انواع برنج به‌منظور بهبود تحمل تنش برای تغذیه هرچه بیش‌تر جمعیت، به‌ویژه در مناطق در حال توسعه در جهان ضروری است. به تازگی، گروه‌های مختلفی به مطالعه تغییرات مدل در ترانسکریپتوم، پروتئوم و متابولیسم در متابولوم برنج پرداخته‌اند تا پاسخ‌های مولکولی تحت تنش‌های غیرزنده را کشف کنند. این مطالعات نشان می‌دهند که ژن‌ها و مولکول‌های دخیل در پیام‌رسانی و نیز اجزای عملکردی نقش مهمی در سازگاری به محیط تنش‌زا ایفا می‌کنند (شکل ۴-۱). به‌طور کلی، گیاهان برای دستیابی به تحمل و سازگاری به تنش‌های مختلف غیرزنده، ترکیبی از ژن‌های مرتبط با فرآیندهای مختلف را مورد استفاده قرار می‌دهند.



شکل ۴-۱- ترکیبات سلولی و عوامل تنظیم کننده پاسخ به تنش در گیاهان

این اطلاعات از طریق مطالعات یکپارچه شامل تغییرات مدل ترانسکریپتوم، پروتئوم و متابولوم در پاسخ به تنش‌های مختلف غیرزنده به دست آمده است.

- ◀ ژن‌های بیوسنتز تنظیم اسمزی با نقش تحمل خشکی
 - ◀ ژن‌های وابسته به هوموستتازی گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) در تنش اکسیداتیو
 - ◀ ژن‌های مربوط به سازوکار سمیت‌زدایی در تنش فلزات سنگین
 - ◀ عوامل رونویسی دخیل در تنش؛ تنظیم‌کننده‌های سراسری تنش‌های غیرزنده
- طبقه‌ها و مکانیسم‌های ذکر شده در بالا، در مطالعات ترانسکریپتوم انجام شده روی برنج تحت تنش‌های مختلف غیرزنده شناسایی شده‌است (توداکا و همکاران، ۲۰۱۲). در این فصل، مروری کلی بر مقالات مرتبط با تجزیه و تحلیل ترانسکریپتومیک انجام شده در برنج ارائه می‌شود تا پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی بهتر درک شود. در زیر، اطلاعات مربوط به تغییرات مدل ترانسکریپتومیک در برنج تحت تنش‌های غیرزنده مختلف ارائه شده‌است.

۲-۴- تنش خشکی

مطالعات کاهش قابل توجه عملکرد برنج تحت تنش خشکی حتی در مناطق زراعی و اقلیمی مناسب را نشان می‌دهند (لنکا و همکاران، ۲۰۱۰). شرایط خشکی اغلب با تنش شوری بالا همراه است و بر سطح (بیش از یک دهم) زمین‌های قابل کشت در جهان تأثیر می‌گذارد. این امر باعث کاهش قابل توجهی در عملکرد و تولید محصول در سطح جهانی می‌شود (ناکاشیما و همکاران، ۲۰۱۴). برای بهبود تحمل تنش و سازگاری ارقام برنج با محیط خشک، نیاز به کشف سازوکارهای مولکولی و ترکیبات مرتبط است. مطالعات نشان می‌دهد که تنش خشکی شدید روی فنولوژی، بیوشیمی و فیزیولوژی گیاه از جمله سرعت رشد، میزان فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و پتانسیل آب اثرگذار است. تنش خشکی پتانسیل آب گیاه را کاهش می‌دهد و قرار گرفتن در معرض تابش طولانی، سبب تجمع اسید آبسزیک شده و در نهایت منجر به بستن روزنه‌ها می‌شود (اوامی و کومار، ۲۰۱۳). علاوه بر تغییرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی، چندین مسیر پیام‌رسانی نیز در سطح سلولی شناسایی شده‌اند. برخی از این مسیرها تحت تنش خشکی با آبسزیک اسید، سالیسیلیک اسید، متیل جاسمونات، پلی‌آمین‌ها، اینوزیتول و اسمولیت‌های تنظیم می‌شوند (اوسکاب و همکاران، ۲۰۱۳). تجزیه و

تحلیل ترانسکریپتوم گونه‌های گیاهی مختلف تحت تنش خشکی یا بدون شرایط تنش، برای شناسایی ژن‌های احتمالی دخیل در پاسخ‌های تنش و سازگاری در گیاهان استفاده شده است (جانسون و همکاران، ۲۰۱۴). در گذشته، مطالعات ژنتیکی برای شناسایی موقعیت صفات کمی (QTLs)^۱ به‌منظور کنترل پاسخ‌های مربوط به تنش خشکی در برنج انجام گرفته است (کتو و همکاران، ۲۰۰۸؛ لانسراس و همکاران، ۲۰۰۴). با این حال، زمینه‌های ژنتیکی هتروژنوس^۲ در مقایسه ژرم پلاسماها، ارتباطی بین تنوع در سطح ژنتیک و فنوتیپ‌های متحمل به خشکی ایجاد نمی‌کند. مقایسه لاین‌های حساس به خشکی هم ممکن است در درک بهتر پاسخ به تنش خشکی مفید باشد. برای از بین بردن اختلافات پس‌زمینه ژنتیکی در بین ژنوتیپ‌ها، تجزیه و تحلیل ژنوم برنج در لاین‌های شبه ایزوژنیک (NIL)^۳ در خصوص صفات فیزیولوژیکی و عملکرد تحت تنش خشکی انجام شده است. تحت تنش خشکی شدید، در تعداد زیادی از ژن‌های ریشه‌های NIL متحمل در مقایسه با NIL‌های حساس بیان متفاوتی مشاهده شد. در NIL‌های متحمل، گرچه ژن‌های دخیل در رشد سلول کاهش یافتند، ولی ژن‌های مربوط به فرآیندهای مختلف مانند بیوسنتز هورمون، متابولیسم پرولین و کربوهیدرات و آنزیم‌های پاکساز ROS افزایش یافتند (مومنی و همکاران، ۲۰۱۱). باوجود، پایه ژنتیکی مشترک، تغییرات قابل توجهی در نقشه بیان هر دو NIL تحت تنش خشکی مشاهده شد.

تجزیه و تحلیل ترانسکریپتوم بافت‌های مختلف گیاهچه برنج (برگ و ریشه) در معرض کمبود آب نشان داد که برنج عموماً از طریق تغییر بیان ژن‌هایی که در فرآیندهای مختلف بیولوژیکی و متابولیسم سلولی دخیل هستند به کمبود آب پاسخ می‌دهد (مینو تو و همکاران، ۲۰۱۳). تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای ترانسکریپتوم در ژنوتیپ‌های برنج هندی تحت تنش خشکی نشان داد که هر دو ژنوتیپ برنج متحمل و حساس خشکی افزایش و کاهش بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش که

1. Identify quantitative trait loci (QTLs)

2. Heterogeneous

3. Near isogenic lines (NIL)

به عنوان ترکیبات تنظیم کننده مهمی برای تنظیم ژن عمل می کنند را نشان دادند. در پاسخ به تنش خشکی، ژن هایی که در مسیر فیل پروپانوئید^۱، تثبیت کربن و گلیکولیز/ گلیکوژنسیس^۲ تولید می شوند، افزایش یافتند، در حالی که آن هایی که در متابولیسم نشاسته و ساکارز تولید می شوند در هر دو رقم کاهش یافتند (لنکا و همکاران، ۲۰۱۱). اخیراً، یک شبکه ترانسکریپتومی متصل به تنش خشکی و فلزات سنگین در برنج مورد بررسی قرار گرفت و نشان داد که مسیرهای پیام تنش خشکی با قرار گرفتن در معرض کادمیوم فعال می شوند (اونو و همکاران، ۲۰۱۴). علاوه بر این، ارتباط بین متابولیت های پاسخگو به سرما و کم آبی، هورمون های گیاهی و رونویسی ژن، در برنج مورد مطالعه قرار گرفت (مارویاما و همکاران، ۲۰۱۴). گیاه برنج که در معرض دمای کم یا کم آبی قرار گرفتند، تغییراتی در نقشه های بیان ژن های دخیل در متابولیسم نشاسته و ساکارز و همچنین چرخه گلی اکسیلات، نشان دادند. این تغییرات در بیان ژن ممکن است به تجمع مولکول های زیستی شامل ساکارز، فروکتوز و گلوکز منجر شود. در این مطالعه، دخالت چرخه گلی اکسیلات در برنج تحت تنش خشکی نیز مشاهده شد. اثر تجمعی تنش سرما و کم آبی نشان می دهد که رابطه معکوسی بین پیام های ABA و پیامرسانی CK وجود دارد (مارویاما و همکاران، ۲۰۱۴).

تجزیه و تحلیل بیان ژنوم در کاج لوبلولی^۳ تحت تنش خشکی، الگوی بیان مختلف ژن های مرتبط با پروتئین های شوک گرمایی و بیوسنتز فلاونوئید را نشان داد (واتکینسون و همکاران، ۲۰۰۳). به همین ترتیب، مطالعات ترانسکریپتوم به شناسایی پاسخ های مولکولی بیان ژن رایج در میان گونه های مختلف گیاهی، کمک می کند. شناسایی تغییرات مولکولی رخ داده در سطح بیان ژن در سلول گیاهی به علت تنش خشکی، دانش ما را در مورد انتخاب ژن های نماینده برای تلفیق در گیاهان جهت بهبود عملکرد گیاه افزایش خواهد داد.

1. Phenylpropanoid

2. Glycolysis/ gluconeogenesis

3. Loblolly pine

۴-۳- تنش شوری

شوری عملکرد و کیفیت محصولات اقتصادی مهم، از جمله برنج را تحت تأثیر قرار می‌دهد. تنش شوری در ترکیب با تنش خشکی اتفاق می‌افتد و گیاهان را در هر دو سطح فیزیولوژیکی و مولکولی تحت تأثیر قرار می‌دهد. در برنج، شوری زیاد باعث کاهش رشد، سفید شدن^۱ اندام هوایی و تغییر در فعالیت‌های متابولیک، به‌ویژه در رشد و نمو اولیه می‌شود (ماکوئی و همکاران، ۲۰۱۴). اثرات زیان‌آور شوری بالا، آسیب غشاء، تنش اسمزی و پراکسیداسیون چربی به‌دلیل تنش یونی، تغییر در فعالیت آنزیم و تولید و تجمع ROS است (کومار و همکاران، ۲۰۱۳). این تغییرات می‌توانند باعث حساسیت و همچنین افزایش تحمل تنش شوری شود (توتجا، ۲۰۰۷). مطالعات نشان می‌دهد که افزایش فعالیت کانال‌های دوطرفه خروج Na^+ منجر به تحمل شوری می‌شود (مونز و تستر، ۲۰۰۸، کیو و همکاران، ۲۰۰۲)، اما تولید ROS باعث تنش اکسیداتیو می‌شود (مونز و تستر، ۲۰۰۸؛ ژئو، ۲۰۰۲).

درک جزئیات مربوط به مکانیسم‌های پیچیده‌ی دخیل در تحمل گیاهان به تنش شوری بالا، پیش شرطی برای توسعه محصولات متحمل به شوری است. نقشه‌برداری از بیان پهنای ژنوم برنج تحت تنش شوری در ایجاد درک جامعی از پاسخ برنج به تنش شوری کمک کرده است. تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای ترانسکریپتوم ژنوتیپ‌های برنج تحت تنش شوری نشان داد که ترکیب دیواره سلولی و فرآیندهای مرتبط به بیوسنتز از مکانیسم‌های سازگاری عمومی در طی تنش شوری هستند. تنش شوری موجب بیان ژن‌های مرتبط با مسیر فنیل پروپانویید در گونه‌های حساس نسبت به ارقام متحمل می‌شود (والیا و همکاران، ۲۰۰۵). چندین ژن پاسخگو به تنش شوری از جمله آن‌هایی که در سمیت‌زدایی، ژن‌های مربوط به انتقال و حفاظت سلولی هستند، از طریق مسیرهای مختلف گزارش شده‌اند. علاوه بر این مطالعات، ژن‌های متعددی که موجب تحمل تنش شوری می‌شوند نیز شناسایی شده‌اند و ژنومیکس عملکردی ژن‌های مرتبط با ناقلین، مولکول‌های پیام‌رسانی و محافظان اسمزی^۲ مورد بررسی

1. Bleaching

2. Na^+ extrusion antiporters

3. Osmoprotectants

قرار گرفته است (کومار و همکاران، ۲۰۱۳). مطالعات، نقش اساسی مجموعه‌ای از ژن‌ها در تحمل شوری در گیاهان را نشان دادند. در پاسخ به تنش شوری، مدل‌سازی مقایسه‌ای ترانسکریپتوم در گیاهان مختلف مانند *Arabidopsis* و برنج نشان داد که تحت شوری و خشکی زیر مجموعه‌های پاسخگو به تنش شوری و خشکی، تعداد بیش‌تری از ژن‌های بیان شده در برنج را در مقایسه با *Arabidopsis* نشان دادند. به‌طور قابل توجهی، تحت شرایط تنش شوری، تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای بیان ژن جو و برنج، چشم‌اندازی در مورد پویایی‌های رونویسی بسیار متفاوت و تغییرات فیزیولوژیکی رخ داده در هر دو گیاه زراعی متعلق به خانواده مشابه (گرامینه) را ارائه داده است. در مرحله اولیه، مدل‌سازی محتوای سدیم و پتانسیل آب برگ در پاسخ به تنش شوری نشان داد که این دو گیاه زراعی مهم اقتصادی مجموعه‌های مختلف ژن‌ها را تنظیم کردند که واگرایی آن‌ها در پاسخ‌های بیولوژیکی را نشان می‌دهد (اودا و همکاران، ۲۰۰۶؛ والیا و همکاران، ۲۰۰۹).

به تازگی نسل‌های جدید روش‌های توالی‌یابی^۱ برای شناسایی مبنای ژنتیکی تحمل تنش شوری و خشکی در ارقام نزدیک برنج مورد استفاده قرار گرفته است (جین و همکاران، ۲۰۱۴). در این تحقیق از ارقام برنج مانند IR64 (حساس به تنش خشکی و شوری)، Nagina 22 (متحمل به خشکی) و Pokkali (متحمل به شوری) استفاده شد و منابع ژنومیک در مقیاس گسترده‌ای بررسی شدند. این امر تعدادی از نوکلئوتیدهای جایگزین و الحاق شده/حذف شده در این ارقام را در مقایسه با ارقام Nipponbare برنج شناسایی کرد. جالب توجه است که حضور چندشکلی‌های DNA^۲ نیز در ژن‌های بیان شده تحت تنش شوری گزارش شده است. اخیراً در تحقیقی دیگر، از طریق نقشه‌برداری ترانسکریپتوم برنج شورپسند وحشی (*Porteresia coarctata*)، تعدادی از ژن‌های پاسخگو به تنش شوری و غرقاب^۳ و عوامل رونویسی شناسایی شدند (گارگ و همکاران، ۲۰۱۴). تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای بیان بیش از ۱۵۰۰۰ ژن،

1. Next- generation sequencing

2. DNA polymorphisms

3. Submergence

شامل اعضای مختلف خانواده‌های ژنی رونویسی پاسخگو به تنش شوری و/ یا تنش غرقابی را شناسایی کرد.

۴-۴- تنش دمای

۴-۴-۱- دمای پایین

دمای پایین را می‌توان به سرما (۰ تا ۱۵ درجه سانتی‌گراد) و تنش یخ‌زدگی (کم‌تر از صفر درجه سانتی‌گراد) طبقه‌بندی کرد که بر عملکرد محصول تأثیر می‌گذارد. در گیاهان، قرار گرفتن طولانی مدت در معرض دمای پایین باعث تغییر متابولیسم و آسیب به مولکول‌های زیستی می‌شود. دمای پایین باعث تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی از جمله تجمع آنتوسیانین، کاهش سرعت رشد، از بین رفتن کلروفیل^۱ و نکروز می‌شود (بهاندري و نییار، ۲۰۱۴). در برنج، پاسخ به تنش دمای پایین در پیام‌رسانی ABA دخیل است و متابولیسم قند را تعدیل می‌کند (اولیور و همکاران، ۲۰۰۵، ۲۰۰۷). همچنین مطالعات نشان می‌دهند که شبکه‌های تنظیم‌کننده پیچیده از جمله مسیر پاسخ وابسته به CBF/DREB، در تحمل تنش دمای پایین نقش دارند (چیننوسامی و همکاران، ۲۰۰۷). با این که اطلاعات زیادی در دسترس نیست، فرض بر این است که تغییر در سطح ترانسکریپتوم، زمینه‌ای برای درک تنش سرما در برنج است و ممکن است در شناسایی ژن‌های مرتبط با درک دمای پایین و درک مکانیسم‌های شناسایی و کنترلی آن‌ها کمک کند. مطالعات قبلی با استفاده از تجزیه و تحلیل ریزآرایه‌ای^۲، القای مجموعه‌ای از ژن‌ها در برنج japonica متحمل به سرما و یک شبکه تنظیم‌کننده‌ی "پاسخ اولیه" را پیشنهاد داد (چنگ و همکاران، ۲۰۰۷). مطالعات نشان می‌دهد که ترکیبات کنترلی مانند عوامل رونویسی ERF، bZIP و R2R3-MYB در پاسخ اولیه به تنش سرما دخیل هستند (یون و همکاران، ۲۰۱۰). با این حال، ژن‌های تنظیم‌کننده‌ی پاسخ به تنش سرمای دیر هنگام، متنوع و دارای طیف وسیعی از سازگاری‌های عملکردی در مقابل تنش طولانی مدت هستند (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۲).

1. Chlorosis

2. Microarray

اخيراً، تغییرات ایجاد شده در دمای پایین در برنج در مرحله چکمه‌ای^۱ مورد مطالعه قرار گرفت. تغییر طول کل ژنوم در فعالیت‌های رونویسی نشان دهنده بی‌ثباتی در پنج نژاد برنج در معرض دمای پایین بود. تجزیه و تحلیل بیان طول ژنوم نشان داد که درجه بی‌ثباتی در میان گونه‌های مختلف متفاوت است و با درجه ناپایداری گرده هماهنگی نشان داد (ایشیگورو و همکاران، ۲۰۱۴). در نژادهای حساس به دمای پایین برنج در مقایسه با نژادهای متحمل، درجه‌ی بالاتری از تنظیم در ترانسکریپتوم رخ داد. تجزیه و تحلیل دقیق نشان می‌دهد که بیان طول کل ژنوم با تغییر دما ممکن است با پویایی کروماتین همراه باشد. این مطالعه همچنین نشان داد که تحت تنش دمای پایین در برنج حدود ۹/۶ درصد از توالی‌های تکراری دارای فعالیت رونویسی تعدیل شده، وجود دارد (ایشیگورو و همکاران، ۲۰۱۴).

تجزیه و تحلیل رونویسی در برنج در پاسخ به دمای غیرمعمول و تنش اکسیداتیو، تعداد ژن‌های تنظیم‌شده در طول ترکیب تنش نسبت به تنش منفرد را افزایش داد (میتال و همکاران، ۲۰۱۲ آ و ب). این مطالعه تنوع عوامل رونویسی با بیان متفاوت و همچنین تنوع کینازها در پاسخ به تیمار تنش سرما را شناسایی کرد. علاوه بر این، طی دمای پایین، ژن‌های مرتبط با پیامرسانی کلسیم، پاکسازهای گونه‌های فعال اکسیژن و واکنش‌های متابولیکی مختلف به صورت متنوعی بیان شدند. تجزیه و تحلیل نقشه‌های بیان ژن ارقام متحمل و حساس به سرما هماهنگی بالای افزایش بیان ژن‌های مختلف مرتبط با مسیرهای تنظیمی، عوامل رونویسی و انتقال پیام در واکنش‌های اولیه به تنش سرما را نشان داد بیان ژن‌های مورد مطالعه در رقم متحمل افزایش یافت اما در رقم حساس کاهش یافت.

۲-۴-۴-۲- دمای بالا

گرمایش جهانی و عوامل مختلف دیگر به شدت محیط را تحت تأثیر قرار می‌دهند و در طول قرن بیستم دمای سالانه به‌طور متوسط ۰/۵ درجه سانتی‌گراد افزایش یافته است. این افزایش مداوم دما به‌دلیل تغییر در فرآیندهای سلولی و فیزیولوژیکی بر تولید

محصول مؤثر هستند. مطالعات مختلفی برای درک اثر تنش گرما در برنج در مراحل مختلف رشد و نمو انجام شده است (گامولا و همکاران، ۲۰۱۱؛ جانگ و همکاران، ۲۰۱۲؛ زو و همکاران، ۲۰۱۱). مطالعات مختلف نشان می‌دهند که گرده‌افشانی و پر شدن دانه برنج توسط افزایش دما تحت تأثیر قرار می‌گیرد (جاگادیش و همکاران، ۲۰۱۰؛ لین و همکاران، ۲۰۱۰) و منجر به کاهش عملکرد می‌شود. با توجه به این دلایل، نیاز به شناسایی ژن‌های پاسخگو به تنش و درک شبکه‌های ژنی کنترل‌کننده‌ی دریافت و درک دما با استفاده از ابزارهای مبتنی بر ژنتیک و ژنومیک وجود دارد. این امر را می‌توان از طریق مقایسه تغییرات ترانسکریپتوم در گیاهان در معرض دمای نامناسب نیز بررسی کرد. از طریق مطالعات مختلف، نقش ژن‌های پروتئین شوک گرمایی (HSPها) و عوامل شوک گرمایی (HSFs) در پاسخ به تنش گرما در گیاهان از جمله برنج مشخص شده است. عمدتاً بیان ژن‌های HSP و HSFها در تمام سلول‌ها وجود دارد و آن‌ها اجزای جدایی‌ناپذیر پاسخ به تنش گرما هستند. گزارش‌هایی وجود دارد که نشان می‌دهند که HSFها با آغازگرهای ژن‌های HSP تداخل می‌کنند و بیان آن‌ها را برای مبارزه با تنش گرمایی از طریق تعدیل پروتئوم افزایش می‌دهند (لی و همکاران، ۲۰۰۷). تغییر در بیان تعداد قابل توجهی از اعضای خانواده ژن HSP در شرایط تنش گرما در برنج گزارش شده است (هو و همکاران، ۲۰۰۹؛ سارکار و همکاران، ۲۰۱۳).

افزایش دما از طریق ممانعت از رسوب مواد ذخیره‌ای باعث جلوگیری از پر شدن دانه برنج در طول مرحله شیرینی اولیه می‌شود (جاگادیش و همکاران، ۲۰۱۰؛ لین و همکاران، ۲۰۱۰). با این حال، مکانیسم‌های مولکولی در این فرآیند هنوز شناسایی نشده‌اند. این چنین به نظر می‌رسد که متابولیت‌ها و رونوشت‌های مختلف موجود در طول پر شدن دانه برنج در شرایط تنش گرما ممکن است این فرآیند را تعیین کنند. به علاوه، القای تجمع اسید آمینه نیز نقش‌های مهمی در دماهای بالا ایفا می‌کنند (یامااکاوا و هکتا، ۲۰۱۰). بررسی مقایسه‌ای ارقام برنج برای پاسخ به دما نشان می‌دهد که افزایش دما منجر به تعدیل بیان ژن در کاربوپسیس برنج می‌شود که عملکرد انتقال پیام و متابولیسم سلولی را تحت تأثیر قرار می‌دهد (لیائو و همکاران، ۲۰۱۲). به تازگی، مکانیسم‌های مولکولی دخیل در ایجاد تحمل و سازگاری برنج به دمای بالا

با استفاده از ارقام برنج متحمل و حساس به گرما (مشابه از نظر ژنتیکی) از طریق روش پروتئومیکس مورد مطالعه قرار گرفت. در دماهای بالا، تغییر در سطح HSPها، پروتئین‌های دخیل در مسیرهای مختلف و همچنین عوامل رونویسی، تغییراتی در فرآیندهای مختلف بیولوژیکی نمو دانه نشان دادند (لیائو و همکاران، ۲۰۱۴).

در برنج، برگ پرچم یکی از اندام‌های اصلی فتوسنتز در طول مرحله زایشی است. اخیراً تجزیه و تحلیل بیان ژن (در یک دوره زمانی) با استفاده از برگ پرچم برنج، دخالت HSPها و ژن‌های مربوط به گلیکولیز و یوبی-کوئیتین-پروتئازوم^۱ را تحت تنش گرما نشان داد (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳). ژن‌های پاسخ‌دهنده به گرما که در انتقال، تنظیم رونویسی، متابولیسم رونویسی، اتصال پروتئین، پاسخ‌های آنتی‌اکسیدانی و تنش دخیل هستند در در دمای بالا، افزایش یافتند، در حالی که ژن‌های دخیل در چرخه TCA و واکنش نوری ممانعت شدند (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳). علاوه بر این، تجزیه و تحلیل نقشه‌ی ریزآرایه‌ای طول کل ژنوم شبکه‌ی بیان همزمان در برنج، ژن‌های مرتبط با پاسخ پیامرسانی و تنش را شناسایی کردند (سارکار و همکاران، ۲۰۱۳). مجموعه ژن‌های حفاظت‌شده برنج در میان تنش‌های غیرزنده‌ی مختلف، نقش‌های مهمی را از طریق مولکول‌های پیامرسانی در پاسخ اولیه به تنش و هوموستازی پروتئین، سمیت‌زدایی ROS و برنامه‌ریزی متابولیکی در طول پاسخ به تنش گرما ایفا کردند. در مرحله پانیکولی برنج بیان متفاوتی از ژن‌های مرتبط با تنظیم رونویسی، انتقال، هوموستازی سلولی و پاسخ به تنش رخ داد. همچنین هوموستازی ROS و تداخل پیچیده در پاسخ به تنش گرما در برنج مهم هستند (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۲).

۵-۴- فلزات سنگین

سمیت فلزات سنگین برای گیاه یک مشکل عمده در سراسر جهان است. فلزات سنگین از سنگ‌ها خارج می‌شوند که این امر به‌طور طبیعی در محیط رخ می‌دهد. علاوه بر این، فعالیت‌های انسانی نیز به سطح فلزات سنگین و آلودگی محیط می‌افزایند (کومار و همکاران، ۲۰۱۵). در سال‌های گذشته تأیید شد که فلزات سنگین

نه تنها موجب آسیب شدید به گیاهان می‌شوند بلکه به دلیل ورود آن‌ها به زنجیره غذایی باعث آسیب‌های شدید به سلامت انسان خواهند شد (ژائو و همکاران، ۲۰۱۰). از این رو، درک جذب، انتقال، سمیت‌زدایی و انتقال فلزات سنگین، مکانیسم سمیت و درک فلز و تنظیم پاسخ سلول در شرایط تنش فلزات سنگین در گیاهان مهم است. روش‌های اومیکس نشان‌دهنده‌ی نقشه‌ی جامعی از ژن‌ها هستند که جنبه‌های عملکردی و اکولوژیکی تنش فلزات سنگین روی گیاهان را تعیین می‌کنند (دبی و همکاران، ۲۰۱۴؛ کومار و همکاران، ۲۰۱۵). تجزیه و تحلیل ترانسکریپتوم روی گونه‌های گیاهی مختلف، پویایی تغییر در بیان ژن و کمک به رسم شبکه‌های پیام‌رسانی پیچیده در ارتباط با نقشه‌های بیان ژن را نشان داد. قرار گرفتن کوتاه مدت و بلند مدت در معرض فلزات سنگین بر بیان ژن مؤثر است تا این که با گذشت زمان خوپذیری به تنش را فراهم نماید.

مطالعات متعدد بر گیاهان مختلف، تغییر در بیوسنتز اسیدآمینه، چرخه آسکوربات-گلوتاتیون^۱، وضعیت مواد معدنی، تجمع پرولین و سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاهان را در شرایط تنش فلزات سنگین بیان کردند (دویودی و همکاران، ۲۰۱۰؛ ب، کوینت و همکاران، ۲۰۱۲؛ تریپاتی و همکاران، ۲۰۱۲). ایزوزیم‌های^۲ با فعالیت زیاد SOD (سوپراکسید دیسموتاز)، APX (آسکوربات پراکسیداز)، پراکسیداز و GR (گلوتاتیون ردوکتاز)، عوامل تعیین کننده در مبارزه با تنش اکسیداتیو ناشی از سمیت فلزات هستند (شری و همکاران، ۲۰۰۹). به عنوان یک مکانیسم دفاعی، گیاهان سازوکارهای مختلفی از قبیل سیستم جریان مؤثر، جداسازی و رنگ‌آمیزی درون سلول‌ها از طریق کلات کننده‌های فلزات مانند پپتیدهای غنی از سیستئین^۳، کلات کننده‌های گیاهی و GSH را اتخاذ می‌کنند که به سمیت فلزات مقاوم شوند (تریپاتی و همکاران، ۲۰۰۷). بیش تر مطالعات نقش پپتیدهای غنی از تیول^۴ در سمیت‌زدایی As از طریق انتقال به واکوئل‌ها را نشان می‌دهند.

1. Ascorbate- glutathione cycle

2. Isozymes

3. Cys- rich peptides

4. Thiol- rich peptides

مسیرهای متابولیک شامل بیوسنتز فلاونوئید، انتقال وزیکول^۱ و تکامل حیات^۲ از اجزای سلولی درگیر در مسیر پیام‌رسانی عنصر مس هستند. در شرایط تنش مس و کادمیم، مسیرهای اتصال پروتئین تانخورده و اسیمیلاسیون سولفات در ریشه‌های برنج تحت تأثیر قرار می‌گیرند (لین و همکاران، ۲۰۱۳). از طریق تجزیه و تحلیل بیان تمام طول ژنوم، مشاهده شد که تعداد ژن‌های مرتبط با انتقال، هورمون‌های گیاهی، مسیرهای پیام‌رسانی و دفاع، از جمله HSPها، متالوتیونین‌ها^۳، جذب و متابولیسم سولفات، ناقلین سولفات، گلوکاتیون S- ترانسفراز (GSTs)^۴، ناقلین متصل به گلوکاتیون، پروتئین‌های مقاوم در برابر مواد شیمیایی^۵، ناقلین خروج مواد شیمیایی^۶ و ترکیبات سمی (MATE) و ناقل فلزات NRAMP1 ممکن است به پاسخ‌های خاص گیاهان نسبت به فلزات کمک کنند (چاکرابارتی و همکاران، ۲۰۰۹؛ دی و همکاران، ۲۰۱۰؛ گوتم و همکاران، ۲۰۱۲؛ لین و همکاران، ۲۰۱۳؛ نورتون و همکاران، ۲۰۰۸؛ اوگو و همکاران، ۲۰۱۴). مدل‌سازی بیوشیمیایی رونویسی تمام طول ژنوم ریشه برنج پس از قرار گرفتن در معرض Cd، As (V)، Pb و Cr (VI)، پاسخ‌های متداول و خاصی به فلزات مختلف را نشان داد. پاسخ متفاوتی برای سیستم‌های آنزیمی آنتی‌اکسیدانی و بیان متفاوتی برای ژن‌ها در پاسخ به تنش‌های As (V)، Pb، Cd، Cr (VI)، همچنین واکنش ویژه‌ای به فلزات سنگین برای برنج مشاهده شد. به وضوح، جدا از تعداد زیادی از ژن‌های رایج، برخی از ژن‌های خاص نیز در پاسخ به فلزات سنگین بیان متفاوتی را نشان دادند. درک ما از نظر فرآیندهای بیولوژیکی مختلف و شبکه‌های مسئول تشخیص، تجمع و سمیت‌زدایی فلزات سنگین خاص در برنج در حال توسعه

-
1. Vesicle trafficking
 2. Biogenesis
 3. Metallothionines
 4. Glutathione S- transferases (GSTs)
 5. Multidrug resistance proteins
 6. Multidrug and toxic compound extrusion transporter (MATE)

است (دبی و همکاران، ۲۰۱۴). همچنین، مطالعه‌ی توالی‌های سیس^۱ در پروموتور^۲ ژن‌های می‌تواند بیان تعدیل شده‌ی ژن‌ها را در پاسخ به یک تنش فلزات سنگین نشان داد.

تنش Cd و As، ژن OsHIR1 حاوی فعالیت لیگاز E3 که متعلق به سیستم پروتئازوم 26S یوبی کوئیتین^۳ است را القا کرده و بیان ناهمگون OsHIR1 تحمل در برابر تنش را ایجاد می‌کند (لیم و همکاران، ۲۰۱۴). این امر نشان می‌دهد که دستگاه پروتئوزومی^۴ نقش مهمی طی تنش فلزات سنگین ایفا می‌کند. مطالعه بر تعدادی از ژن‌های برنج مربوط به پاسخ به تنش اکسیداتیو با قرار گرفتن در معرض As تغییر بیان بدون تغییر قابل توجه در بیان PCS و ACR را نشان داد (رای و همکاران، ۲۰۱۱). با این حال، مطالعه‌ی دقیق با استفاده از گونه‌های مختلف As، مدلسازی در شبکه‌های متابولیکی را نشان می‌دهد که به نظر می‌رسد خاص گونه‌های As باشد. تجزیه و تحلیل بیان تمام طول ژنوم گیاهچه‌های برنج، بیان متفاوت ژن‌های منجر به تغییرات در فرآیندهای مولکولی مختلف در پاسخ به تنش As (III) و (V) را نشان داد (چاکرابارتی و همکاران، ۲۰۰۹). As (V) عمدتاً بر دیواره سلولی، متابولیت‌های اولیه و ثانویه تأثیر می‌گذارد، در حالی که As (III) عمدتاً فرآیندهای هورمونی و پیامرسانی را تعدیل می‌کند. سطح مدل‌سازی در بیان ژن همچنین بین ژرم پلاسماهای مختلف برنج در پاسخ به تنش As، متفاوت است (کومار و همکاران، ۲۰۱۳ ج؛ رای و همکاران، ۲۰۱۱؛ تولی و همکاران، ۲۰۱۰). مطالعه‌ای با استفاده از ژرم پلاسماهای مختلف برنج با حساسیت متفاوت نسبت به As نشان داد که مسیر اسیمیلایسیون سولفات و آنزیم‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی نقش‌های مهمی در پاسخ‌های متفاوت در ژنوتیپ‌های مختلف ایفا می‌کنند (رای و همکاران، ۲۰۱۱؛ تریپاتی و همکاران، ۲۰۱۲). این امر همچنین از طریق مشاهده‌ی بیان متفاوت در خانواده ژنی ناقل سولفات برنج در شرایط تنش As در مقابل ژنوتیپ‌های واکنش‌پذیر به As تأیید

1. Cis- action

2. Promoters

3. Ubiquitin

4. Proteosomal machinery

شد (کومار و همکاران، ۲۰۱۱). تغییرات مربوط به دو عضو ($OsSul1;1$ و $OsSul4;1$) در ژنوتیپ‌های مختلف برنج در شرایط تنش As مشاهده شد. ارتباط متناوب $OsSul1;1$ در طول پاسخ به تنش As در ارقام مختلف برنج، نقش تنظیمات پس از رونویسی زن‌ها در شرایط تنش فلزات سنگین را نشان می‌دهد (کومار و همکاران، ۲۰۱۱).

اخیراً تلاش‌هایی برای توسعه‌ی گیاهان تراریخته از طریق روش‌های بیوتکنولوژی به‌منظور مبارزه با تنش فلزات سنگین و برای افزایش عملکرد و تولید گیاه در خاک‌های آلوده صورت گرفته است (کومار و همکاران، ۲۰۱۵). زن‌های دخیل در مکانیسم‌های جذب و سمیت‌زدایی فلزات، اهداف مهمی برای مهندسی ژنتیک گیاهان به‌منظور بقا در حضور یون‌های فلزی بوده است. اهداف اصلی مورد استفاده بخشی از مکانیسم دخیل در جلوگیری از جذب فلزات سنگین توسط ریشه‌ها، کلات‌کنندگی توسط پپتیدهای فعال تیول غنی از سیستمین^۱ و تفکیک‌بندی^۲ درون سلولی (شوکل و همکاران، ۲۰۱۲) و همچنین خروج از ریشه‌ها هستند (ژو و همکاران، ۲۰۰۷). دخالت ناقل مستقر در غشای پلاسمایی ($OsNRAMP1$)، تحمل نسبت به تنش As را از طریق تجمع بیش‌تر As موجب شد (تیواری و همکاران، ۲۰۱۴). $OsNRAMP1$ در بارگیری آوند آبکش برای انتقال ($As(III)$) از ریشه به ساقه کمک می‌کند. علاوه بر این، مشخص شد که یکی از پروتئین‌های خارج‌کننده‌ی ترکیبات سمی و مواد شیمیایی (MATE) از برنج ممکن است در واکنش اختصاصی به $As(V)$ دخیل باشد (تیواری و همکاران، ۲۰۱۴). بیان زیر خانواده‌ی GST کلاس λ در برنج بیان متفاوت این خانواده‌ی زن‌ی در ژنوتیپ‌های حساس و متحمل در شرایط تنش را نشان داد (کومار و همکاران، ۲۰۱۳، ج). یک مطالعه نشان داد که بیان متفاوت یک عضو ($OsGSTL2$)، تحمل تنش‌های غیر زنده مختلف از جمله As و سایر فلزات سنگین را موجب شد (کومار و همکاران، ۲۰۱۳، ج). دخالت $miRNA$ ‌های مختلف تنظیم‌کننده‌ی بیان زن‌های دخیل در فرآیندهای مختلف در شرایط قرار گرفتن در معرض فلزات سنگین به اثبات شده‌است (شارما و همکاران، ۲۰۱۴).

1. Cysteine - rich thiolreactive peptides

2. Compartmentalization

۶-۴- ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش‌های رایج

برای شناسایی ژن‌های همپوشان پیچیده‌ای که به تنش‌های مختلف محیطی پاسخ می‌دهند، نقشه ترانسکریپتوم مناسب است. این تجزیه و تحلیل اطلاعاتی برای ژن‌های منحصر به فردی را ارائه می‌دهد که به‌طور ویژه به تنش‌های خاص پاسخ می‌دهند. در برنج، ژن‌های مختلف در مسیرهای متابولیک اصلی مانند بیوسنتز اسیدآمین و هورمون، بیوسنتز متابولیت ثانویه، متابولیسم کربوهیدرات و ساختارهای دیواره سلولی را تحت تأثیر قرار می‌دهند، تحت تنش‌های مختلف تغییر می‌کنند. مطالعه‌ی ترانسکریپتوم در گیاهان، ژن‌ها/مسیرهای مختلف مهمی را که در مقاومت به تنش‌های محیطی نقش دارند را تجزیه و تحلیل می‌کند. تجزیه و تحلیل بیان تمام طول ژنوم در واکنش به تنش‌های غیر زنده مختلف، فرآیندهای القاء شده از تنش جدید که به شدت با ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش مرتبط هستند را تشخیص می‌دهد (ربانی و همکاران، ۲۰۰۳). این امر نشان می‌دهد که شبکه‌های پیچیده‌ی تنظیم‌کننده، درک و اثر چندگانه در پاسخ به تنش‌ها را کنترل می‌کنند (شکل ۴-۲). مطالعات مولکولی و ژنومی وجود ژن‌های القاء شده در تنش‌های مختلف که دارای نقش‌های متنوع مانند عوامل رونویسی، پروتئین‌کینازها و پروتئین فسفاتازها هستند را نشان داده است (دبی و همکاران، ۲۰۱۴). HSPها خانواده‌ی بزرگی از چاپرون‌های مولکولی با نقش کلیدی در تاخوردگی و اجتماع پروتئین‌ها، انتقال و ترشح درون سلولی آن‌ها و همچنین در تجزیه پروتئین‌های تانخورده و کوتاه شده هستند. HSFها فعال‌کننده‌های رونویسی HSPها و جزیی از مسیر انتقال پیام هستند (فون کوکول دورینگ و همکاران، ۲۰۰۷). مطالعات مختلف نشان داده‌اند که HSPها و HSFها ترکیبات تنظیم‌کننده‌ای برای پاسخ به تنش‌های غیر زنده مختلف و همچنین دارای پاسخ‌های همپوشانی تحت شرایط تنش‌های مختلف هستند (هو و همکاران، ۲۰۰۹). فرض بر این است که این ژن‌های رایج، عوامل اصلی دخیل در انتقال و تداخل پیام‌های تنش هستند. بنابراین شناسایی و دستکاری یکی از این ژن‌ها می‌تواند تحمل تنش‌های مختلف را بهبود بخشد.

بر اساس دیدگاه بیوشیمیایی، در پاسخ به شرایط تنش مختلف، ROS به سرعت

تولید می‌شود. ROS منجر به مجموعه‌ای از رویدادها مانند فعال‌سازی پروتئین، اکسیداسیون لیپید و فعال‌سازی بیش‌تر بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش می‌شود. ROS به‌عنوان مولکول پیام ثانویه عمل می‌کند و سیستم آنزیمی پاکساز ROS که نقش مهمی در حفظ هوموستتازی سلولی ایفا می‌کند را فعال می‌سازد. مطالعات انجام شده روی تنش‌های مختلف نقش سیستم آنتی‌اکسیدانی در مبارزه با تنش زنده در گیاهان را روشن نموده است. انجام تجزیه و تحلیل ترانسکریپتوم و تجزیه و تحلیل عملکردی روی برنج، نقش ژن‌های دخیل در پاکسازی ROS و پیام‌رسانی در پاسخ به تنش گرما (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۲)، تنش سرما (بونکار و همکاران، ۲۰۱۱) و سایر تنش‌های محیطی مختلف را نشان داد. دستکاری ژنتیکی ژن‌های دخیل در سیستم پاکسازی ROS، سنتز گلايسين بتائين و متابولیسم لیپید، تحمل تنش‌های غیرزنده مختلف را نشان داد.

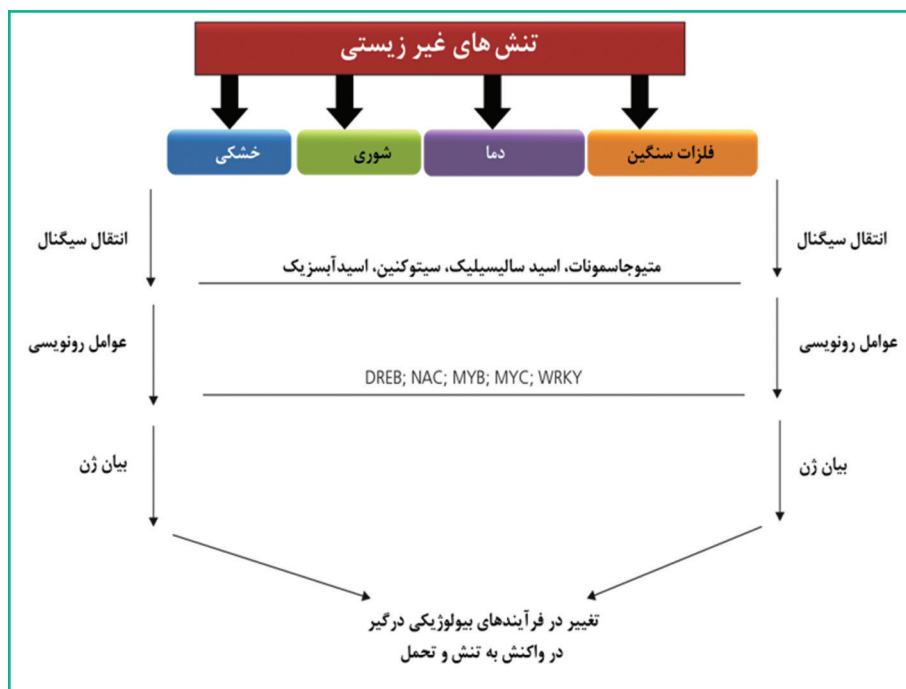
مشارکت ژن‌ها و مسیرهای رایج (شکل ۴-۲) از طریق روش ژنومیکس عملکردی نیز نشان داده شده است. اخیراً در برنج، بیان بیش از حد OsCPK4 (عضوی از خانواده ژن پروتئین کیناز وابسته به کلسیم^۱)، تحمل تنش خشکی و شوری بالا را از طریق بروز افزایش پتانسیل حفظ آب و کاهش پراکسیداسیون لیپید غشاء^۲ و نشت الکترولیت^۳ موجب شد (کامپو و همکاران، ۲۰۱۴). در مقایسه با گیاهان غیرتراریخته، ژن‌های مرتبط با متابولیسم لیپید و تنش اکسیداتیو در ریشه‌های لاین‌های تراریخت بیان‌کننده‌ی OsCPK4 افزایش یافت. بنابراین فرض بر این است که OsCPK4 در برنج به‌عنوان یک تنظیم‌کننده مثبت تنش خشکی و شوری عمل می‌کند و غشاهای سلولی از خسارات اکسیداتیو ناشی از تنش را محافظت می‌کند. به‌طور مشابه، بیان نامتجانس GST^۴ پاسخ‌دهنده به As از برنج (OsGSTL2) در Arabidopsis، تحمل تنش‌های غیرزنده مختلف را ایجاد کرد (کومار و همکاران، ۲۰۱۳) که مشارکت آن در مکانیسم‌های پاسخ‌دهنده به تنش رایج را نشان می‌دهد.

1. Calciumdependent protein kinase gene family

2. Lipid peroxidation

3. Electrolyte leakage

4. Heterologous



شکل ۴-۲- آبشار پیام رسانی و عوامل تنظیم کنندگی رایج، مدل سازی فرآیندهای بیولوژیکی مختلف دخیل در پاسخ به تنش و تحمل در گیاهان.

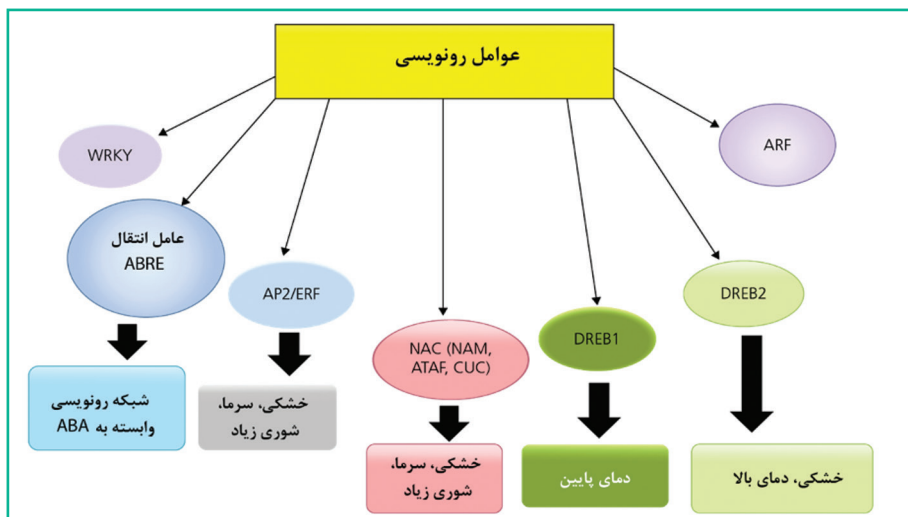
۱-۶-۴- عوامل رونویسی

هر گیاه دارای راه‌های منحصر به فردی برای پاسخ به تغییرات محیطی نامطلوب است و این پاسخ‌ها توسط ژن‌های خاص گیاه کنترل می‌شوند. بررسی‌های گسترده‌ی ترانسکریپتوم و تجزیه و تحلیل بیان نشان می‌دهد که برخی از ژن‌های خاص گیاه، خانواده‌های ژن عامل رونویسی (شکل ۴-۳) از جمله *ERF* / (*APETALA 2*) *AP2*، *NAC* (عامل اتصال عنصر پاسخگو به اتیلن)، *WRKY*، *Dof* (اتصال DNA با یک انگشت) و *ARF* (عامل پاسخ به اکسین) را می‌سازند (سانتوس و همکاران، ۲۰۱۱؛ یو و همکاران، ۲۰۱۴). عوامل رونویسی بسته به ویژگی‌های ساختاری آن‌ها، محل دامنه^۱ یا وجود یک منطقه پایه/ لوسین زیپر (*bZIP*)^۲، یک منطقه‌ی انگشتی روی یا یک دامنه *EREBP/AP2*

1. Homeodomain

2. Leucine zipper (*bZIP*)

طبقه‌بندی شده‌اند (شیمیزو و همکاران، ۲۰۰۵). این عوامل رونویسی مهم‌ترین مولفه‌های تنظیمی کنترل بیان چندین ژن درونی در گیاهان هستند.



شکل ۴-۳- خانواده‌های مختلف ژن عامل رونویسی تنظیم کننده‌ی بیان ژن‌های هدف دخیل در تحمل و/یا سازگاری به تنش‌های مختلف در گیاهان. برخی از این عوامل رونویسی با یکدیگر تداخل دارند و ترانسکریپتوم پاسخ به تنش‌های مختلف گیاهان را تغییر می‌دهند.

یکی از این خانواده‌های دخیل در نمو گیاه و شرایط تنش (SRO) (SIMILAR TO RCONE) است. تجزیه و تحلیل بیان ژن‌های SRO، وجود ژن OsSRO1c اصلی پاسخگو به تنش که به سمت پایین عامل رونویسی پاسخگو به تنش SNAC1 عمل می‌کند را نشان داد. بیان اعضای خانواده NAC توسط تنش‌های غیرزنده مختلف القاء می‌شود و این خانواده به عنوان فعال کننده‌ی رونویسی عمل می‌کنند که تحمل تنش را از طریق افزایش بیان OsLEA3 القاء شده توسط تنش، افزایش می‌دهند. همچنین، گیاهان تراریخته بیان کننده‌ی OsNAC5، در مقایسه با گیاهان وحشی نسبت به تنش شوری تحمل نشان دادند (تاکاساکی و همکاران، ۲۰۱۰). مطالعات همچنین نشان داد که فرآیندهای گیاهی متعددی توسط اعضای خانواده عامل رونویسی MYB تنظیم می‌شوند که آن‌ها بیان ژن‌های پاسخگو به تنش‌های مختلف را کنترل می‌کنند. در طول تنش دمای بالا، OsMYB55 متابولیسم اسید آمینه را تعدیل نموده و رشد

رویشی و عملکرد دانه را افزایش می‌دهد (ال-کرامی و همکاران، ۲۰۱۲). گیاهان تراریخته بیش بیان کننده‌های OsMYBS3 افزایش قابل توجه تحمل نسبت به تنش سرما را نشان دادند. جالب توجه است که هورمون گیاهی ABA بیان OsMYBS3 را سرکوب می‌کند، در حالی که تنش شوری باعث بیان آن می‌شود (سو و همکاران، ۲۰۱۰). در طول تنش سرما، OsMYB3R-2 چرخه سلولی را تنظیم می‌کند و بیان آن در Arabidopsis تحمل تنش سرما را موجب می‌شود. در شرایط تنش‌های غیرزنده مختلف بیان OsMYB3R-2 القاء می‌شود (دای و همکاران، ۲۰۰۷؛ ما و همکاران، ۲۰۰۹). تنش‌های زنده و غیرزنده تولید OsMYB4 را تنظیم می‌کنند و بیان بیش از حد آن در Arabidopsis تحمل نسبت به تنش‌های زنده و غیرزنده را موجب شد (آگاروال و جها، ۲۰۱۰؛ سانتوس و همکاران، ۲۰۱۱).

به‌طور مشابه، اعضای مختلف خانواده ژن عامل رونویسی WRKY، به‌عنوان تنظیم کننده رشد و نمو گیاه در شرایط طبیعی و تنش شناخته شده‌اند. عوامل رونویسی WRKY منحصر به قلمرو گیاهی هستند و آن‌ها بر اساس دامنه WRKY به سه گروه اصلی تقسیم می‌شوند (سانتوس و همکاران، ۲۰۱۱). در لاین‌های برنج دارای قرابت از نظر منشاء ژنتیکی^۱، تجزیه و تحلیل بیان تمام طول ژنوم خانواده ژن WRKY در شرایط شاهد، خشکی و تیمار با هورمون، فعال‌سازی متفاوت ژن را نشان داد (نوروزامان و همکاران، ۲۰۱۴). در مقایسه با لاین‌های حساس به خشکی، تعداد زیادی از ژن‌های OsWRKY در لاین متحمل به خشکی فعال شدند. OsSAP1 (یک پروتئین انگشتی روی A20/AN1)، تنظیم‌کنندگی مثبت تحمل تنش کم آبی در برنج را نشان داد، زیرا در شرایط کمبود آب در مراحل مختلف رشد و نمو تحمل را موجب شد. تجزیه و تحلیل ترانسکریپتوم لاین‌های تراریخت بیش بیان کننده OsSAP1 تغییر بیان تعداد زیادی از ژن‌های درونی مانند انتقال دهندگان، ژن‌های دخیل در مسیرهای مختلف بیولوژیکی، رشد و نمو، اجزای پیامرسانی و عوامل رونویسی را نشان داد. در برنج تراریخت در مقایسه با نوع وحشی حدود ۱۵۰ ژن با بیان بیش از دو برابری یافت شدند که ۴۳ مورد از آن‌ها به‌عنوان بخشی از فرآیندهای پاسخ دهنده به تنش

شناخته شدند. بررسی عوامل رونویسی ممکن است نشانه‌های مهمی برای کشف مکانیسم‌های مولکولی و بیوشیمیایی در پاسخ به تنش‌های غیر زنده مختلف را ارائه دهد (دانسانا و همکاران، ۲۰۱۴).

عوامل رونویسی خانواده روی^۱ نقش مهمی در رشد و تکامل گیاهان در طول تنش‌های زنده و غیرزنده ایفا می‌کنند. پروتئین انگشت روی (Zinc finger) دو سویه‌ی CCCH (OsTZF1)^۲ به‌عنوان یک تنظیم‌کننده‌ی منفی عمل می‌کند، زیرا باعث تأخیر پیری می‌شود و با تنظیم ژن‌های مرتبط با تنش، تحمل تنش در برنج را موجب می‌گردد. تنش‌های مختلف مانند خشکی، شوری و پراکسید هیدروژن و هورمون‌های گیاهی بیان OsTZF1 را تحریک می‌کنند (جان و همکاران، ۲۰۱۳). ژن‌های مختلف دخیل در هوموستتازی ROS و هوموستتازی مواد در گیاهان بیش بیان کننده‌ی OsTZF1 نسبت به گیاهان وحشی افزایش یافتند. توداکا و همکاران (۲۰۱۲) گزارش دادند که در برنج، پروتئین شبه عامل رونویسی هلیکس-حلقه-هلیکس اصلی (PIF) دارای اثر متقابل با فیتوکروم (phy)^۳، به‌عنوان یک تنظیم‌کننده رشد بینابینی عمل می‌کند و در شرایط تنش خشکی کاهش می‌یابد. عوامل رونویسی خانواده PIF، فرآیندهای مختلف نمو را در گیاهانی نظیر جوانه‌زنی بذر، رشد گیاهچه و سرنوشت سلولی تنظیم می‌کنند (لیوار و همکاران، ۲۰۱۱).

عوامل رونویسی بر پایه لوسین زیپر (bZIP)^۴ بر طیفی از فرآیندهای سلولی در گیاهان مانند رشد و جوانه‌زنی بذر (آونسو و همکاران، ۲۰۰۹) و همچنین فرآیندهای تولید مثلی و تغییرات مورفولوژیکی به علت نور^۵ (آب و همکاران، ۲۰۰۵) اثر گذارند. علاوه بر این، این عوامل رونویسی القای تحمل تنش شوری و خشکی (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۸) و مقاومت در برابر حساسیت به اسید آبسزیک در برنج را نشان می‌دهند. تجزیه و تحلیل

-
1. Zinc finger family transcription factors
 2. CCCH-tandem zinc finger protein (OsTZF1)
 3. Phytochrome (phy)-interacting basic helix-loop-helix transcription factor (PIF)-like protein
 4. Basic leucine zipper (bZIP) transcription factors
 5. Photomorphogenesis

ماهیت و بیان کل طول ژنوم خانواده عامل رونویسی bZIP در برنج، وجود ۸۹ عضو از خانواده bZIP در IR64 را نشان داد (نیجهاوان و همکاران، ۲۰۰۸). در سال‌های اخیر چندین عامل رونویسی bZIP پاسخگو به تنش به‌طور کاربردی مشخص شدند. عامل متصل به ABRE (OsBZ8)، ایجاد تحمل در برابر تنش شوری در برنج را نشان داد (موخرجی و همکاران، ۲۰۰۶). ماهیت و بیان تمام طول ژنوم در برنج ۲۶ عامل رونویسی bZIP از جمله OsbZIP16 که واکنش به تنش خشکی نشان داد را مشخص کرد. یک مطالعه نشان داد که OsbZIP16 به‌عنوان یک تنظیم‌کننده مثبت در تحمل خشکی در برنج عمل می‌کند (چن و همکاران، ۲۰۱۲).

اعضای خانواده ژن AP2/EREBP شامل تعدادی از ژن‌های تنظیم‌کننده هستند که فرآیندهای مربوط به چرخه رشد گیاه و همچنین پاسخ به تنش غیر زنده را تنظیم می‌کنند (شارونی و همکاران، ۲۰۱۲). اعضای این خانواده شامل دامنه متصل به DNA بسیار حفاظت‌شده AP2/ERF هستند که برای اولین بار در ژن همسان^۱ APETALA2 و پروتئین‌های متصل به عنصر پاسخگو به اتیلن (EREBPs)^۲ توصیف شدند (کیزیس و همکاران، ۲۰۰۱). این خانواده‌ی ژنی سپس به چهار زیرخانواده تقسیم شدند: AP2، RAV، پروتئین متصل به عنصر پاسخگو به از دست دادن آب (DREB)^۳ و عامل متصل به عنصر پاسخگو به اتیلن (ERF)^۴ (شارونی و همکاران، ۲۰۱۲). از این زیر خانواده‌ها، زیر خانواده‌های RAV، DREB و ERF عمدتاً پاسخگو به تنش هستند و به‌طور همزمان در برابر تنش‌های غیرزنده مختلف موجب پایداری می‌شوند. نقشه بیان تمام طول ژنوم خانواده AP2/EREBP در شرایط تنش خشکی در ارقام متحمل و حساس به خشکی بیان متفاوتی از ژن‌ها را نشان داد (شارونی و همکاران، ۲۰۱۲). بنابراین، به نظر می‌رسد که اعضای خانواده‌های مختلف ژن عامل رونویسی (شکل ۳-۴) را ملاحظه کنید) با یکدیگر تداخل می‌کنند و ترانسکریپتوم را برای ایجاد تحمل و/یا خوپذیری به تنش‌های مختلف تعدیل می‌کنند.

1. Homeotic

2. Ethylene-responsive element binding proteins (EREBPs)

3. Dehydration-responsive element binding protein (DREB)

4. Ethylene-responsive element binding factor (ERF)

۷-۴- نتیجه گیری و چشم اندازهای آینده

گیاهان مهم اقتصادی مانند برنج، گندم و دیگر محصولات غذایی که در سطح جهان به عنوان غذاهای اصلی استفاده می شوند، در مراحل مهم رشد خود به شدت تحت تأثیر چالش های محیطی قرار می گیرند. درک جامع از پاسخ به تنش های محیطی نیاز به دید کلی از مجموعه ی مکانیسم های دخیل دارد. روش در سطح سیستم^۱ "از جمله مطالعه ی "اومیکس"^۲، شرط ضروری برای تشخیص شبکه های مختلف در مقیاس-ژنوم^۳ هستند که برای ایجاد تحمل طولانی مدت در برابر تنش های غیرزنده مورد نیازند. در گذشته، تجزیه ژنوم در سطح ترانسکریپتوم به شناسایی مسیرهای معمول پیامرسانی تنظیم شده کمک کرد و ژن های دخیل در ایجاد تحمل گیاهان را کشف نمود. مطالعات یکپارچه ی "اومیکس"، ژن های بی شماری که از طریق محرک های محیطی القاء شده اند و پروتئین هایی که منجر به مقاومت در برابر شرایط نامطلوب را کشف کردند. این مطالعات به شناسایی ژن های رایج و همچنین ژن های منحصر به فرد پاسخگو به تنش های خاص کمک می کند. همچنین مطالعات نشان داد که هماهنگ سازی پروتئین های تنظیم کننده و عملکرد آن ها در شبکه های پیامرسانی، پاسخ به تنش غیرزنده را کنترل می کند. مطالعه ی جامع شبکه های پیامرسانی و ژن های شناسایی شده ممکن است در طراحی سازوکارهایی برای مهندسی گیاهان زراعی با تحمل بالاتر به تنش های مختلف کمک کند.

تقدیر و تشکر

نویسندگان از حمایت مالی شورای تحقیقات علمی و صنعتی (CSIR)^۴، دهلی نو، هند، در قالب پروژه شبکه ای (BSC-0107) سپاسگزاری می کنند. SK با مسرت از وزارت علوم و فناوری (DST)^۵، دولت هند، دهلی نو برای جایزه DST-INSPIRE استادان دانشگاه، قدردانی می کند.

1. Systems-wide
2. Omics
3. Genome-scale networks
4. Council of Scientific and Industrial Research (CSIR)
5. Department of Science and Technology (DST)

منابع

- Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, et al. (2005) FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science* 309: 1052–1056.
- Agarwal PK, Jha B (2010) Transcription factors in plants and ABA dependent and independent abiotic stress signaling. *Biologia Plantarum* 54: 201–212.
- Alonso R, Onate-Sanchez L, Weltmeier F, et al. (2009) A pivotal role of the basic leucine zipper transcription factor bZIP53 in the regulation of Arabidopsis seed maturation gene expression based on heterodimerization and protein complex formation. *Plant Cell* 21: 1747–1761.
- Atwell BJ, Wang H, Scafaro AP (2014) Could abiotic stress tolerance in wild relatives of rice be used to improve *Oryza sativa*? *Plant Sci* 215: 48–58.
- Bhandari K, Nayyar H (2014) Low temperature stress in plants: an overview of roles of cryoprotectants in defense. In: *Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants under Changing Environments*. Springer, New York, pp. 193–265.
- Bonnecarrère V, Borsani O, Daz P, Capdevielle F, Blanco P, Monza J (2011) Response to photooxidative stress induced by cold in japonica rice is genotype dependent. *Plant Sci* 180: 726–732.
- Campo S, Baldrich P, Messequer J, Lalanne E, Coca M, Sequenodo BS (2014) Overexpression of a calcium-dependent protein kinase confers salt and drought tolerance in rice by preventing membrane lipid peroxidation. *Plant Physiol* 165: 688–704.
- Chakrabarty D, Trivedi PK, Misra P, et al. (2009) Comparative transcriptome analysis of arsenate and arsenite stresses in rice seedlings. *Chemosphere* 74: 688–702.
- Chen H, Chen W, Zhou J, et al. (2012) Basic leucine zipper transcription factor OsbZIP16 positively regulates drought resistance in rice. *Plant Sci* 193: 8–17.
- Cheng C, Yun KY, Ressom HW, et al. (2007) An early response regulatory cluster induced by low temperature and hydrogen peroxide in seedlings of chilling-tolerant japonica rice. *BMC Genomics* 8: 175.
- Chinnusamy V, Zhu J, Zhu JK (2007) Cold stress regulation of gene

expression in plants. Trends Plant Sci 12: 444–451.

Dai X, Xu Y, Ma Q, et al. (2007) Overexpression of an R1R2R3 MYB Gene, OsMYB3R-2, increases tolerance to freezing, drought, and salt stress in transgenic Arabidopsis. Plant Physiol 143: 1739–1751.

Dansana PK, Kothari KS, Vij S, Tyagi AK (2014) OsiSAP1 overexpression improves water-deficit stress tolerance in transgenic rice by affecting expression of endogenous stress- related genes. Plant Cell Rep 33: 1425–1440.

Dubey S, Misra P, Dwivedi S, et al. (2010) Transcriptomic and metabolomic shifts in rice roots in response to Cr (VI) stress. BMC Genomics 11: 648.

Dubey S, Shri M, Misra P, et al. (2014) Heavy metals induce oxidative stress and genome-wide modulation in transcriptome of rice root. Funct Integr Genomics 14: 401–417.

Dwivedi S, Tripathi RD, Tripathi P, Kumar A (2010a) Arsenate exposure affects amino acids, mineral nutrient status and antioxidants in rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. Environ Sci Technol 44: 9542–9549.

Dwivedi S, Tripathi RD, Srivastava S, Singh R (2010b) Arsenic affects mineral nutrients in grains of various Indian rice (*Oryza sativa* L.) genotypes grown on arsenic-contaminated soils of West Bengal. Protoplasma 245: 113–124.

El-kereamy A, Bi YM, Ranathunge K, et al. (2012) The rice R2R3-MYB transcription factor OsMYB55 is involved in the tolerance to high temperature and modulates amino acid metabolism. PLoS ONE 7: e52030.

Gammulla CG, Pascovici D, Atwell BJ, Hynes PA (2011) Differential proteomic response of rice (*Oryza sativa*) leaves exposed to high- and low-temperature stress. Proteomics 11: 2839–2850.

Garg R, Verma M, Agrawal S, Shankar R, Majee M, Jain M (2014) Deep transcriptome sequencing of wild halophyte rice, *Porteresia coarctata*, provides novel insights into the salinity and submergence tolerance factors. DNA Res 21: 69–84.

Gautam N, Verma PK, Verma S, et al. (2012) Genome-wide identification of rice class I metallothionein gene: tissue expression patterns and induction in response to heavy metal stress. Funct Integr Genomics 12: 635–647.

Hu W, Hu G, Han B (2009) Genome-wide survey and expression profiling of heat shock proteins and heat shock factors revealed overlapped and stress

specific response under abiotic stresses in rice. *Plant Sci* 176: 583–590.

Ishiguro S, Ogasawara K, Fujino K, Sato Y, Kishima Y (2014) Low temperature-responsive changes in the anther transcriptome's repeat sequences are indicative of stress sensitivity and pollen sterility in rice strains. *Plant Physiol* 164: 671–682.

Jagadish SVK, Muthurajan R, Oane R, et al. (2010) Physiological and proteomic approaches to address heat tolerance during anthesis in rice (*Oryza sativa* L.). *J Exper Bot* 61: 143–156.

Jain M, Moharana KC, Shankar R, Kumari R, Garg R (2013) Genome wide discovery of DNA polymorphisms in rice cultivars with contrasting drought and salinity stress response and their functional relevance. *Plant Biotech J* 12: 253–264.

Jan A, Maruyama K, Todaka D, Kidokoro S (2013) OstZF1, a CCCH-tandem zinc finger protein, confers delayed senescence and stress tolerance in rice by regulating stress-related genes. *Plant Physiol* 161: 1202–1216.

Johnson SM, Lim FL, Finkler A, Fromm H, Slabas AR, Knight MR (2014) Transcriptomic analysis of *Sorghum bicolor* responding to combined heat and drought stress. *BMC Genomics* 15: 456.

Jung KH, Ko HJ, Nguyen MX, Kim SR, Ronald P, An G (2012) Genome-wide identification and analysis of early heat stress responsive genes in rice. *J Plant Biol* 55: 458–468.

Kato Y, Hirotsu S, Nemoto K, Yamagishi J (2008) Identification of QTLs controlling rice drought tolerance at seedling stage in hydroponic culture. *Euphytica* 160: 423–430.

Kizis D, Lumbreras V, Pages M (2001) Role of AP2/EREBP transcription factors in gene regulation during abiotic stress. *FEBS Lett* 498: 187–189.

Kumar K, Kumar M, Kim SR, Ryu H, Cho YG (2013a) Insights into genomics of salt stress response in rice. *Rice* 6: 27.

Kumar S, Asif MH, Chakrabarty D, Tripathi RD, Trivedi PK (2011) Differential expression and alternative splicing of rice sulphate transporter family members regulate sulphur status during plant growth, development and stress conditions. *Funct Integr Genomics* 11: 259–273.

Kumar S, Asif MH, Chakrabarty D, Tripathi RD, Dubey RS, Trivedi PK (2013b) Differential expression of rice Lambda class GS gene family members during plant growth, development, and in response to stress conditions. *Plant*

Mol Biol 31: 569–580.

Kumar S, Asif MH, Chakrabarty D, Tripathi RD, Dubey RS, Trivedi PK (2013c) Expression of a rice Lambda class of glutathione S-transferase, OsGSTL2, in Arabidopsis provides tolerance to heavy metal and other abiotic stresses. J Hazard Mat 248: 228–237.

Kumar S, Dubey RS, Tripathi RD, Chakrabarty D, Trivedi PK (2015) Omics and biotechnology of arsenic stress and detoxification in plants: current updates and prospective. Environ Int 74: 221–230.

Lanceras JC, Pantuwan G, Jongdee B, Toojinda T (2004) Quantitative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice. Plant Physiol 135: 384–399.

Lee DG, Ahsan N, Lee SH, et al. (2007) A proteomic approach in analyzing heat- responsive proteins in rice leaves. Proteomics 7: 3369–3383.

Leivar P, Quail PH (2011) PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. Trends Plant Sci 16: 19–28.

Lenka SK, Katiyar A, Chinnusamy V, Bansal KC (2011) Comparative analysis of drought-responsive transcriptome in Indica rice genotypes with contrasting drought tolerance. Plant Biotech J 9: 315–327.

Liao JL, Zhang HY, Liu JB, Zhong PA, Huang YJ (2012) Identification of candidate genes related to rice grain weight under high-temperature stress. Plant Sci 196: 32–43.

Lim SD, Hwang JG, Han AR, et al. (2014) Positive regulation of rice RING E3 ligase OsHIR1 in arsenic and cadmium uptakes. Plant Mol Biol 85: 365–379.

Lin CJ, Li CY, Lin SK, et al. (2010) Influence of high temperature during grain filling on the accumulation of storage proteins and grain quality in rice (*Oryza sativa* L.). J Agric Food Chem 58: 10545–10552.

Lin CY, Trinh NN, Fu SF, et al. (2013) Comparison of early transcriptome responses to copper and cadmium in rice roots. Plant Mol Biol 81: 507–522.

Lio JL, Zhou HW, Zhang HY, Zhong PA, Huang YJ (2014) Comparative proteomic analysis of differentially expressed proteins in the early milky stage of rice grains during high temperature stress. J Exper Bot 65: 655–671.

Ma Q, Dai X, Xu Y, et al. (2009) Enhanced tolerance to chilling stress in OsMYB3R-2 transgenic rice is mediated by alteration in cell cycle and ectopic expression of stress genes. Plant Physiol 150: 244–256.

Ma Y, Qin F, Phan Tran LS (2012) Contribution of genomics to gene

discovery in plant abiotic stress responses. *Mol Plant* 5: 1176–1178.

Macovei A, Garg B, Raikwar S, et al. (2014) Synergistic exposure of rice seeds to different doses of γ -ray and salinity stress resulted in increased antioxidant enzyme activities and gene-specific modulation of TC-NER pathway. *BioMed Res Int* 2014: 1–15.

Maruyama K, Urano K, Yoshiwara K, et al. (2014) Integrated analysis of the effects of cold and dehydration on rice metabolites, phytohormones, and gene transcripts. *Plant Physiol* 164: 1759–1771.

Minh-Thu PT, Hwang DJ, Jeon JS, Nahm BH, Kim YK (2013) Transcriptome analysis of leaf and root of rice seedling to acute dehydration. *Rice* 6: 38.

Mittal D, Madhyastha DA, Grover A (2012a) Gene expression analysis in response to low and high temperature and oxidative stresses in rice: combination of stresses evokes different transcriptional changes as against stresses applied individually. *Plant Sci* 197: 102–113.

Mittal D, Madhyastha DA, Grover A (2012b) Genome-wide transcriptional profiles during temperature and oxidative stress reveal coordinated expression patterns and overlapping regulons. *PLoS ONE* 7: e40899.

Moumeni A, Satoh K, Kondoh H, et al. (2011) Comparative analysis of root transcriptome profiles of two pairs of droughttolerant and susceptible rice near-isogenic lines under different drought stress. *BMC Plant Biol* 11: 174.

Mukherjee K, Choudhury AR, Gupta B, Gupta S, Sengupta DN (2006) An ABRE-binding factor, OSBZ8, is highly expressed in salt tolerant cultivars than in salt sensitive cultivars of indica rice. *BMC Plant Biol* 6: 18.

Munns R, Tester M (2008) Mechanisms of salinity tolerance. *Plant Biol* 59: 651–681.

Nabholz B, Sarah G, Sabot F, et al. (2014) Transcriptome population genomics reveals severe bottleneck and domestication cost in the African rice (*Oryza glaberrima*). *Mol Ecol* 23: 2210–2227.

Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2014) The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. *Front Plant Sci* 5: 170.

Nath P, Sane VA, Asif MH, Sane AP, Trivedi PK (2012) Fruit crops: omic approaches towards elucidation of abiotic stress tolerance. In: Tuteja N, Gill SS, Tiburcio AF, Tuteja R (eds), *Improving Crop Resistance to Abiotic Stress*. Wiley-VCH, Weinheim, pp. 1033–1048.

Nijhawan A, Jain M, Tyagi AK, Khurana JP (2008) Genomic survey and gene expression analysis of the basic leucine zipper transcription factor family in rice. *Plant Physiol* 146: 333–350.

Norton GJ, Hing DEL, Meharg AA, Price AH (2008) Ricearsenate interactions in hydroponics: whole genome transcriptional analysis. *J Exper Bot* 59: 2267–2276.

Nuruzzaman M, Sharoni AM, Satoh K, Kumar A, Leung H, Kikuchi S (2014) Comparative transcriptome profiles of the WRKY gene family under control, hormone-treated, and drought conditions in near-isogenic rice lines reveal differential, tissue specific gene activation. *J Plant Physiol* 171: 2–13.

Ogo Y, Kakei Y, Itai RN, et al. (2014) Spatial transcriptomes of iron-deficient and cadmium-stressed rice. *New Phytol* 201: 781–794.

Oliver SN, Dongen JTV, Alfred SC, et al. (2005) Cold-induced repression of the rice anther-specific cell wall invertase gene OSINV4 is correlated with sucrose accumulation and pollen sterility. *Plant Cell Environ* 28: 1534–1551.

Oliver SN, Dennis ES, Dolferus R (2007) ABA regulates apoplastic sugar transport and is a potential signal for coldinduced pollen sterility in rice. *Plant Cell Physiol* 48: 1319–1330.

Oono Y, Yazawa T, Kawahara Y, et al. (2014) Genome-wide transcriptome analysis reveals that cadmium stress signaling controls the expression of genes in drought stress signal pathways in rice. *PLoS One* 9: e96946.

Osakabe Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, Phan Tran LS (2013) Osmotic stress responses and plant growth controlled by potassium transporters in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 25: 609–625.

Qiu QS, Barkla BJ, Vera-Estrella R, Zhu JK, Schumaker KS (2003) Na⁺/H⁺ exchange activity in the plasma membrane of *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 132: 1041–1052.

Quinet M, Vromman D, Clippe A, et al. (2012) Combined Transcriptomic and physiological approaches reveal strong differences between short- and long-term response of rice (*Oryza sativa*) to iron toxicity. *Plant Cell Environ* 35: 1837–1859.

Rabbani MA, Maruyama K, Abe H, et al. (2003) Monitoring expression profiles of rice genes under cold, drought, and high-salinity stresses and abscisic acid application using cDNA microarray and RNA gel-blot analyses. *Plant Physiol* 133: 1755–1767.

Rai A, Tripathi P, Dwivedi S, et al. (2011) Arsenic tolerances in rice (*Oryza sativa*) have a predominant role in transcriptional regulation of a set of genes including sulphur assimilation pathway and antioxidant system. *Chemosphere* 82: 986–995.

Santos AP, Serra T, Figuieredo DD, Barros P (2011) Transcription regulation of abiotic stress responses in rice: a combined action of transcription factors and epigenetic mechanisms. *OMICS: J Integr Biol* 15: 839–857.

Sarkar NK, Kundnani P, Grover A (2013) Functional analysis of Hsp70 superfamily proteins of rice (*Oryza sativa*). *Cell Stress Chaperon* 18: 427–437.

Sharma D, Tiwari M, Lakhwani D, Tripathi RD, Trivedi PK (2014) Differential expression of microRNAs by arsenate and arsenite stress in natural accessions of rice. *Metallomics* 7: 174–187.

Sharoni AM, Nuruzzaman M, Satoh K, et al. (2012) Comparative transcriptome analysis of AP2/EREBP gene family under normal and hormone treatments, and under two drought stresses in NILs setup by Aday selection and IR64. *Mol Genet Genomics* 287: 1–19.

Shimizu H, Sato K, Berberich T, et al. (2005) LIP19, a basic region leucine zipper protein, is a Fos-like molecular switch in the cold signaling of rice plants. *Plant Cell Physiol* 46: 1623–1634.

Shri M, Kumar S, Chakrabarty D, et al. (2009) Effect of arsenic on growth, oxidative stress, and antioxidant system in rice seedlings. *Ecotox Environ Saf* 72: 1102–1110.

Shukla D, Kesari R, Mishra S, et al. (2012) Expression of phytochelatin synthase from aquatic macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. enhances cadmium and arsenic accumulation in tobacco. *Plant Cell Rep* 31: 1687–1699.

Su CF, Wang YC, Hsieh TH, Lu CA, Tseng TH, Yu SM (2010) A novel MYBS3-dependent pathway confers cold tolerance in rice. *Plant Physiol* 153: 145–158.

Swamy BPM, Kumar A (2013) Genomics-based precision breeding approaches to improve drought tolerance in rice. *Biotech Adv* 31: 1308–1318.

Sweeney M, McCouch S (2007) The complex history of the domestication of rice. *Ann Bot* 100: 951–957.

Takasaki H, Maruyama K, Kidokoro S, et al. (2005) The abiotic stress-responsive NAC-type transcription factor OsNAC5 regulates stress-inducible genes and stress tolerance in rice. *Mol Genet Genomics* 284: 173–183.

Tiwari M, Sharma D, Dwivedi D, Singh M, Tripathi RD, Trivedi PK (2014a) Expression in *Arabidopsis* and cellular localization reveal involvement of rice NRAMP, OsNRAMP1, in arsenic transport and tolerance. *Plant Cell Environ* 37: 140–152.

Tiwari M, Sharma D, Singh M, Tripathi RD, Trivedi PK (2014b) Expression of OsMATE1 and OsMATE2 alters development, stress responses and pathogen susceptibility in *Arabidopsis*. *Sci Rep* 4: doi:10.1038/srep03964.

Todaka D, Nakashima K, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2012) Toward understanding transcriptional regulatory networks in abiotic stress responses and tolerance in rice. *Rice* 5: 6.

Tripathi RD, Srivastava S, Mishra S, et al. (2007) Arsenic hazards: strategies for tolerance and remediation by plants. *Trends Biotech* 25: 158–165.

Tripathi RD, Tripathi P, Dwivedi S, et al. (2012) Arsenomics: omics of arsenic metabolism in plants. *Front Physiol* 3: 275.

Trivedi PK, Akhtar N, Gupta P, Nath P (2013) Metabolomic approaches for improving crops under adverse conditions. In: Tuteja N, Gill SS (eds), *Climate Change and Plant Abiotic Stress Tolerance*. Wiley-VCH, Weinheim, pp. 755–784.

Tuli R, Chakrabarty D, Trivedi PK, Tripathi RD (2010) Recent advances in arsenic accumulation and metabolism in rice. *Mol Breed* 26: 307–323.

Tuteja N (2007) Mechanisms of high salinity tolerance in plants. *Meth Enzymol* 428: 419.

Ueda A, Kathiresan A, Bennett J, Takabe T (2006) Comparative transcriptome analyses of barley and rice under salt stress. *Theor Appl Genet* 112: 1286–1294.

Vaughan DA, Lu BR, Tomooka N (2008) The evolving story of rice evolution. *Plant Sci* 174: 394–408.

Von Koskull-Doering P, Scharf KD, Nover L (2007) The diversity of plant heat stress transcription factors. *Trends Plant Sci* 12: 452–457.

Walia H, Wilson C, Condamine P, et al. (2005) Comparative transcriptional profiling of two contrasting rice genotypes under salinity stress during the vegetative growth stage. *Plant Physiol* 139: 822–835.

Walia H, Wilson C, Ismail AM, Close TJ, Cui X (2009) Comparing genomic expression patterns across plant species reveals highly diverged transcriptional dynamics in response to salt stress. *BMC Genomics* 10: 398.

Watkinson JI, Sioson AA, Vasquez-Robenet C, et al. (2003) Photosynthetic acclimation is reflected in specific patterns of gene expression in drought-stressed loblolly pine. *Plant Physiol* 133: 1702–1716.

Xiang Y, Tang N, Du H, Ye H, Xiong L (2008) Characterization of OsbZIP23 as a key player of the basic leucine zipper transcription factor family for conferring abscisic acid sensitivity and salinity and drought tolerance in rice. *Plant Physiol* 148: 1938–1952.

Xu XY, McGrath SP, Zhao FJ (2007) Rapid reduction of arsenate in the medium mediated by plant roots. *New Phytol* 176: 590–599.

Yamakawa H, Hakata M (2010) Atlas of rice grain filling-related metabolism under high temperature: joint analysis of metabolome and transcriptome demonstrated inhibition of starch accumulation and induction of amino acid accumulation. *Plant Cell Physiol* 51: 795–809.

You J, Zong W, Du H, Hu H, Xiong L (2014) A special member of the rice SRO family, OsSRO1c, mediates responses to multiple abiotic stresses through interaction with various transcription factors. *Plant Mol Biol* 84: 693–705.

Yun KY, Park MR, Mohanty B, et al. (2010) Transcriptional regulatory network triggered by oxidative signals configures the early response mechanisms of japonica rice to chilling stress. *BMC Plant Biol* 10: 16.

Zhang T, Zhao X, Wang W, et al. (2012) Comparative transcriptome profiling of chilling stress responsiveness in two contrasting rice genotypes. *PLoS ONE* 7: e43274.

Zhang X, Li J, Liu A, et al. (2012) Expression profile in rice panicle: insights into heat response mechanism at reproductive stage. *Plos ONE* 7: e49652.

Zhang X, Rerksiri W, Liu A, et al. (2013) Transcriptome profile reveals heat response mechanism at molecular and metabolic levels in rice flag leaf. *Gene* 530: 185–192.

Zhao FJ, McGrath SP, Meharg AA (2010) Arsenic as a food chain contaminant: mechanisms of plant uptake and metabolism and mitigation strategies. *Annu Rev Plant Biol* 61: 535–559.

Zhu JK (2003) Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Curr Opin Plant Biol* 6: 441–445.

Zou J, Liu C, Chen X (2011) Proteomics of rice in response to heat stress and advances in genetic engineering for heat tolerance in rice. *Plant Cell Rep* 30: 2155–2165.



فصل ۵:

گوگرد، نقش در کاهش تنش محیطی در گیاهان زراعی

داگمار پروچازکوا، دنییل پاولیکوا و میلان پاولیک

۱-۵- مقدمه

گوگرد (S) نهمین ریزمغذی ضروری و حداقل فراوانی در گیاهان را دارد (تکچراکز و تی، ۲۰۱۳)، و بعد از کربن، اکسیژن، هیدروژن، نیتروژن، پتاسیم، کلسیم، منیزیم و فسفر قرار می‌گیرد (سایتو، ۲۰۰۴). بیش از ۹۰ درصد کل گوگرد در اغلب گیاهان به صورت سیستئین^۱ (Cys) و متیونین^۲ (Met) وجود دارد که عمدتاً به پروتئین‌های مهم متصل هستند (جیوانیلی، ۱۹۹۰؛ کیتاشیبا و نصرالله، ۲۰۱۴؛ ورینس و همکاران، ۲۰۱۴؛ وو و مسینگ، ۲۰۱۴). مابقی در اولیگوپپتیدها^۳ (گلوکاتیون و فیتوکلاتین‌ها^۴)، ویتامین‌ها و کوفاکتورها (بیوتین، تیامین، S-CoA، آلدنوسیل-متیونین^۵، اسید لیپوئیک^۶)، و انواع محصولات ثانویه یافت می‌شوند (گلوکوزینولات‌ها^۷ و سولفوکسیدهای سیستئین آلیل^۸) (پیواتو و همکاران، ۲۰۱۴؛ سایتو، ۲۰۰۴). گوگرد هم‌چنین در تشکیل باندهای سولفیدریل^۹ و دی‌سولفید، که برای ثبات ساختارهای پروتئینی مهم هستند و گروه‌های تیول مراکز فعال در خیلی از آنزیم‌ها را تشکیل می‌دهند (آلر و مییر، ۲۰۱۳؛ سایتو، ۲۰۰۰؛ زاگورچو و همکاران، ۲۰۱۳).

گوگرد در ۱-۰/۱ درصد (براساس وزن خشک) برای رشد و توسعه گیاهان (جعفر و همکاران، ۲۰۱۲) مورد نیاز است. تحت شرایط کمبود عرضه گوگرد، کاهش بیوماس، هم‌چنین سطوح پروتئین‌ها، کلروفیل‌ها و RNA کل، نشان‌گری برای کاهش کل فعالیت‌های متابولیت‌ها خواهد بود (نیکیفروا و همکاران، ۲۰۰۵). در حالی که کمبود

-
1. Cysteine
 2. Methionine
 3. Oligopeptides
 4. Phytochelatins
 5. S-adenosyl-Met
 6. Lipoic acid
 7. Glucosinolates
 8. Allyl Cys sulfoxides
 9. Sulfhydryl

شدید منجر به کاهش عملکردها، کمبود متوسط دارای اثرات منفی بر کیفیت محصول (زاد و همکاران، ۱۹۹۹؛ زوبر و همکاران، ۲۰۱۳) و کوددهی با گوگرد عملکرد و فعالیت فتوسنتزی را افزایش خواهد داد (منیر و همکاران، ۲۰۱۴).

گیاهان به طور مداوم با شرایط محیطی تنش‌زا مانند شوری خاک، خشکی، گرما، سرما، غرقابی یا آلودگی فلزات سنگین مواجه می‌شوند. گوگرد نه تنها در رشد و توسعه گیاهان عالی، بلکه در تحمل تنش نقش بحرانی ایفا می‌کند. در حقیقت، ظرفیت گیاهان برای زنده ماندن در محیط آلوده تا یک اندازه به کارآمدی مسیر آسمیلاسیون سولفات احیا شده آن‌ها وابسته است (گیل و توتجا، ۲۰۱۱). هدف از این بررسی ارائه به‌روز اطلاعات در مورد دخالت گوگرد در کاهش تنش غیرزیستی است.

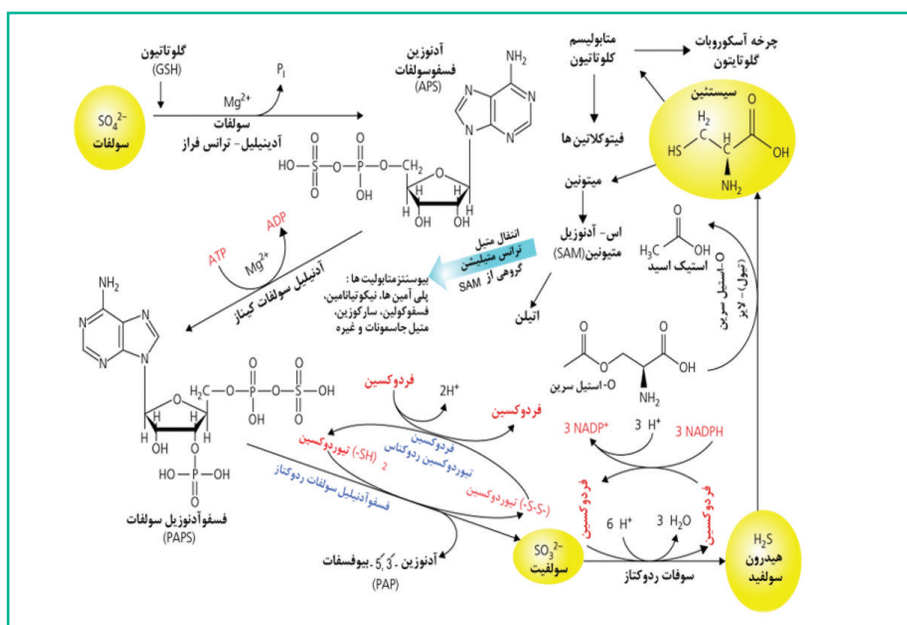
۲-۵- آسمیلاسیون گوگرد و ترکیبات گوگردی بسیار مهم در گیاهان

گیاهان عمدتاً گوگرد را به صورت سولفات دریافت می‌کنند که بسیار اکسیداتیو و در نتیجه فرم پایدار گوگرد در خاک است. انتقال دهنده‌های یون که به طور ویژه انتقال سولفات را در عرض غشا تسهیل می‌کنند در همه جای گیاهان زنده یافت می‌شوند (تاکاشی و همکاران، ۲۰۱۲). سولفات هم‌چنین در درجه اول در شیرگیاهی آوند چوب و آبکش یافت می‌شود، از این رو انتقال گوگرد در سراسر گیاهان عمدتاً از طریق سولفات غیرمتابولیزه شده است (سایتو، ۲۰۰۴). به علاوه، گیاهان نیز گوگرد را در شکل سولفید دی‌اکسید و هیدروژن سولفید از هوا دریافت می‌کنند. SO_2 می‌تواند از طریق روزه‌های برگ‌های گیاهان به سیتوپلاسم انتشار یابد، جایی که به سرعت هیدراته و به یون‌های سولفیت و یون‌های بی‌سولفیت تفکیک می‌شوند. سولفیت‌های زائد می‌توانند توسط سولفیت اکسیداز در پراکسی‌زوم به سولفات‌ها اکسید شوند (بریچکوا و همکاران، ۲۰۱۳) یا به گوگرد آلی غیرسمی در پلاستیدها آسمیلاسیون شوند (زاد و یی، ۲۰۱۴). قدم اول در آسمیلاسیون گوگرد شامل فعال‌سازی سولفات به آدنوزین ۵'-فسفوسولفات (APS)^۱ و پیروفسفات^۲ غیرآلی است. این واکنش توسط

1. Adenosine 5'-phosphosulphate

2. Pyrophosphate

ATP سولفوریزاس^۱ (ATPS) کاتالیز می‌شود. بعد از آن، APS توسط APS ردوکتاز به سولفیت احیا می‌شود. سپس، سولفیت توسط سولفیت ردوکتاز وابسته به فردوکسین^۲ به سولفید احیا می‌شود. احیا سولفات به سولفید یک ATP و ۸ الکترون نیاز دارد (سایتو، ۲۰۰۴). یک نقطه نسبتاً جزئی در این مسیر فسفوریلاسیون^۳ از APS به 3'-فسفوآدنوزین-5'-فسفوسولفات (PAPS)^۴ است، که توسط APS کیناز، که برای سولفات شدن^۵ محدود شده است، کاتالیز می‌شود (شکل ۵-۱).



شکل ۵-۱- مسیر متابولیسم گوگرد در گیاهان

1. Sulphyrylase
2. Ferredoxin-dependent sulphite reductase
3. Phosphorylation
4. 3'-phosphoadenosine-5'-phosphosulphate
5. Sulphation

در نهایت، سولفید به آمینو اسید اسکلتون^۱، او-استیل-ال-سرین (OAS)^۲ توسط او-استیل-ال-سرین (تیول) لایز^۳ (OAS-TL)، هم‌چنین به‌عنوان سیستم سنتاز شناخته می‌شود) اضافه شده، که تشکیل سیستمین بدهد (زاگروچو و همکاران، ۲۰۱۳). این آنزیم در کمبود گوگرد انباشته شده، از این‌رو ممکن است به‌عنوان یک پیام وضعیت گوگرد عمل کند (اوکاما و همکاران، ۲۰۰۲). سیستمین بیش‌تر به پروتئین‌ها، کوآنزیم‌ها و GSH ملحق می‌شود، و به‌دلیل وجود اس-آدنوزیل‌متیونین سینتاز^۴ (SAM) می‌تواند به متیونین ضروری و به اس-آدنوزیل‌متیونین بیش‌تر تبدیل شود (گیل و توتجا، ۲۰۱۱).

متیونین دارای یک نقش کلیدی در آغاز ترجمه mRNA است. اس-آدنوزیل‌متیونین اولین دهنده بیولوژیکی گروه متیل در سنتز دیواره سلولی، متابولیت‌های ثانویه، سنتز کلروفیل، تکثیر DNA (امیر، ۲۰۱۰؛ ماتیتیاو و همکاران، ۲۰۱۳)، اتیلن، گلیسین بتائین^۵ (خان و همکاران، ۲۰۱۲)، نیکوتیامین^۶ و پلی‌آمین است (ساتر و همکاران، ۲۰۱۳). متیونین یکی از آمینواسیدهای کلیدی در رشد گیاهان تحت تنش است (پاولیکاوا و همکاران، ۲۰۱۴؛ زمنوا و همکاران، ۲۰۱۴). مخزن اصلی گوگرد احیا شده غیرپروتئینی در گیاهان نشان‌دهنده گلوکاتایون است (ال-گاما-گلوتامیل-سیستئینیل گلیسین^۷، GSH). بیوسنتز GSH در ۲ مرحله انجام می‌شود. در مرحله اول، از ال-گلوکاتامات و ال-سیستئین، گاما-گلوتامیل‌سیستئین سنتز می‌شود، توسط گاما-گلوتامیل-سیستئین سنتاز (gamma-ECS) کاتالیز می‌شود. در مرحله دوم، که توسط GSH سنتاز کاتالیز می‌شود، گلیسین به مکان C-ترمینال^۸ گاما-گلوتامیل‌سیستئین

-
1. Amino acid skeleton
 2. O-acetyl-L-serine
 3. O-acetyl-L-serine (thiol) lyase
 4. S-adenosylmethionine synthase
 5. Glycine betaine
 6. Nicotianamine
 7. L-gamma-glutamyl-cysteinyglycine
 8. C-terminal

اضافه می شود تا GSH حاصل شود (گیل و همکاران، ۲۰۱۳؛ هل و برگمان، ۱۹۹۰؛ می و همکاران، ۱۹۹۸؛ زاگورچو و همکاران، ۲۰۱۳). افزایش فعالیت gamma-ECS شاید نتیجه تغییرات رونویسی و بعد از رونویسی باشد (می و همکاران، ۱۹۹۸). تاکنون تنها چند مورد گزارش شده است که فلزات سنگین (سانگ و همکاران، ۲۰۰۹؛ زیانگ و اولیویر، ۱۹۹۸)، تنش نور، خشکی و پاتوژن ها (نوکتور و همکاران، ۲۰۱۲) موجب القا رونوشت های GSH1 یا GSH2 شده است..

GSH می تواند به طور مستقیم با گونه های فعال اکسیژن یا با سوبستراهای اکسیده شده واکنش دهد، و آن ها را احیا کند. هم چنین در کنترل مستقیم و غیرمستقیم گونه های فعال اکسیژن از طریق چرخه آسکوروبات-گلوتاتیون، جایی که در حذف H_2O_2 سمی شرکت می کند، درگیر است (فویر و نوکتار، ۲۰۰۵؛ لیر و همکاران، ۲۰۱۳؛ روجرز، ۲۰۱۲). قرار گرفتن در معرض فلزات مضر سنگین (کادمیوم، آلومینیوم، آرسنیک، سرب، مس، زینک، نیکل و منیزیم) دارای اثراتی برای بیوسنتز متابولیت های گیاه (مانند گلوتاتیون و آسکوروبات) است و فعالیت آنزیم های گیاهی چرخه آسکوروبات-گلوتاتیون^۱ را تغییر می دهد (بیلین و همکاران، ۲۰۱۳؛ سیت و همکاران، ۲۰۱۳). GSH می تواند در تخریب H_2O_2 در واکنش کاتالیز شده توسط GSH پراکسیداز کمک کند (سزالایی و همکاران، ۲۰۰۹). در آخر و مهم تر، GSH مسئولی برای حذف زئوبیوتیک هایی^۲ هم چون سوبسترای GSH اس-ترانسفراز است (مونس، ۲۰۰۳) و به عنوان یک مولکول پیام عمل می کند (چالاپاتی راو و ردی، ۲۰۰۸). یک راه مهم برای اجتناب از سمیت فلزات سنگین کلات کردن^۳ این فلزات توسط لیگاندهای^۴ با میل ترکیبی بالا است.

لیگاندها شامل آمینواسیدها، اسیدهای آلی و دو گروه بسیار مرتبط به گوگرد: فیتوکلاتین ها^۵ (PCs) و متالوتیونین ها^۶ (MTs) هستند.

1. Ascorbate-glutathione

2. Xenobiotics

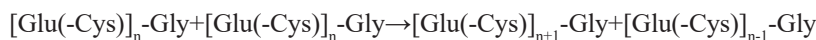
3. Chelation

4. Ligands

5. Phytochelatins

6. Metallothioneins

PCs یک خانواده از پپتیدها با ساختار کلی $(\gamma\text{-GluCys})_n\text{-Gly}$ ، که $n=2-11$ هستند (هال، ۲۰۰۲). PCs مجموعه‌های فلزات سنگین پایدار تشکیل می‌دهند که متعاقباً به واکوئل‌ها منتقل می‌شوند (برونتی و همکاران، ۲۰۱۱؛ سیترو و همکاران، ۲۰۱۳). آن‌ها توسط PC سنتتاز (گاما-گلوتامیل سیستئین دی پپتیدیل ترانس-پپتیداز) به شرح زیر سنتز می‌شوند:



که $n=1,2,3,\dots$ (گریل و همکاران، ۱۹۸۹)

بیان ژن‌های PR نیز به لحاظ مسیرهای متابولیکی آن‌ها مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفته‌اند و ثبت شده‌است که مسیرهای بیوسنتز PC و سالیسیلیک اسید به‌طور مستقیم به یکدیگر متصل هستند (احمد و همکاران، ۲۰۱۴).

MTs پروتئین‌های غنی از سیستئین با تعدادی از آمینواسیدهای متغیر بین ۴۵ و ۸۷ هستند. آن‌ها توسط ۲ یا ۳ عدد دومین غنی از سیستئین، که توسط مناطق طولانی و حفاصل متغیر جدا شده‌اند، مشخص می‌شوند (حسین و همکاران، ۲۰۱۱). MTs گیاهی بر طبق ترتیب پسماندهای سیستئین آن‌ها، به سه دسته تقسیم‌بندی می‌شوند. دسته اول پروتئین‌های شامل ۲ دومین غنی از سیستئین کوچک‌تر و یک منطقه بدون سیستئین است. اغلب MTs گیاه متعلق به دسته اول هستند. در دسته دوم، پسماندهای سیستئین MTs در سه دومین غنی از سیستئین جدا شده توسط ۱۵-۱۰ پسماندهای آمینواسید گروه‌بندی می‌شوند. دسته سوم متشکل از فیتوکلآتین‌ها است (کوبت و گولدسبروگ، ۲۰۰۲؛ فوسو-کانکو و مولابا-بافوبیانندی، ۲۰۱۴؛ گوتوم و همکاران، ۲۰۱۲؛ لانه و همکاران، ۱۹۸۷). ترتیب دومین‌های غنی از سیستئین با توانایی اتصال پروتئین به فلز در ارتباط است (روسنس و همکاران، ۲۰۰۵).

جدای از نقش کلات کردن، MTs در تنظیم رشد سلول، تکثیر، ترمیم آسیب DNA و دهنده روی نقش بزرگی را ایفا می‌کند (شریان و کنگ، ۲۰۰۶). وجود تعداد زیادی از پسماندهای سیستئین به MTs خواص آنتی-اکسیدانی نیز می‌دهد (حسنین و همکاران، ۲۰۱۱). برخی از مسیرهای بسیار مهم متابولیسم در گیاهان در شکل ۵-۱ شرح داده شده‌اند.

۳-۵- فلزات سنگین

اگرچه فلزات سنگین توسط عناصر با وزن مخصوص بالاتر از پنج نشان داده می‌شوند، اصطلاح فلزات سنگین گاهی اوقات برای گروه گسترده‌ای از فلزات و متالوئیدهایی که برای ارگانیسم‌های زنده سمی هستند مانند کادمیوم (Cd)، مس (Cu)، آهن (Fe)، منگنز (Mn)، زینک (Zn)، نیکل (Ni)، کبالت (Co)، سرب (Pb) یا آرسنیک (As) استفاده می‌شود (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۳). از زمان انقلاب صنعتی در اوایل دهه ۱۸۰۰، فعالیت‌های صنعتی و کشاورزی به‌طور چشم‌گیری افزایش یافت و تولید و متعاقباً انتشار فلزات را افزایش داد (جوزفکزاک و همکاران، ۲۰۱۲)، که این امر مشکل جدی زیست محیطی ایجاد کرد. برای محدود کردن اثرات فلزات سنگین، استراتژی‌های کارآمد مانند گیاه‌پالایی^۱ مورد نیاز است (گوپتا و همکاران، ۲۰۱۳). در زیر تعداد کمی از فلزات سنگین بحث شده‌اند.

۱-۳-۵- کادمیوم

کادمیوم (Cd) به‌طور معمول از فرآیندهای صنعتی و شیوه‌های زراعی به درون خاک‌های زراعی آزاد می‌شود (وانگر، ۱۹۹۳)، و رتبه ۷ را در میان ۲۰ سم برتر دارد (یانگ و همکاران، ۲۰۰۴). کادمیوم فلز غیر ضروری و به‌شدت سمی است، که به‌طور قابل توجهی حتی در غلظت‌های کم به متابولیسم کلی گیاه آسیب می‌زند (وایت و براون، ۲۰۱۰).

به‌نظر می‌رسد در طول تنش کادمیوم متابولیسم سیستئین بسیار مهم باشد. برای مثال، محتوای سیستئین و عمدتاً گاما-گلوتامیل سیستئین در سنبل آبی^۲ و سالوینا^۳ افزایش می‌یابد (اولیویر و همکاران، ۲۰۰۹). بیان بیش از حد O-acetylserine (thiol) lyase (OAS-TL)^۴ در Arabidopsisthaliana نشان می‌دهد که تحمل

-
1. Phytoremediation
 2. Water hyacinth
 3. Salvinia
 4. Cytosolic O-acetylserine (thiol) lyase

کادمیوم با افزایش بیوسنتز سیستئین و تجمع کادمیوم در برگ‌های مویچه‌ای مرتبط است. پیشنهاد شده‌است که مهندسی مسیر بیوسنتز سیستئین در گیاهان، همراه با تغییر تعدادی از مویچه‌های برگ، شاید پتانسیل برای تحمل و تجمع فلز داشته باشد (دمینگز-سولیس و همکاران، ۲۰۰۴). به‌طور مشابه، گیاهان تراریخته تنباکو که OAS-TL را در سیتوسول و کلروپلاست‌ها بیش از حد بیان می‌کنند به‌طور قابل توجهی بیش‌تر از گیاهان نوع وحشی متحمل‌تر هستند (کاواشیما و همکاران، ۲۰۰۴). فعالیت ATP سولفوریلاز (ATPS) و سرین استیل ترانسفراز (SAT) بالاتر بوده و به سمیت کادمیوم در *Sedumalfredii* بیش‌انباشت‌کننده^۱ کادمیوم هنگامی که با اکوتیپ غیر-بیش‌انباشت‌کننده مقایسه می‌شود، کمک می‌کند (گو و همکاران، ۲۰۰۹).

کادمیوم PCs را القا می‌کند. برای مثال، انباشته شدن PC ناشی از کادمیوم در ریشه‌های هر دو ژنوتیپ حساس و مقاوم به کادمیوم که در نوع متحمل نسبت به حساس بالاتر بود، مشاهده شد (کای و همکاران، ۲۰۱۱). زمانی-که گیاه بادام‌زمینی^۲ در معرض ۱۰ میکرومول کادمیوم قرار گرفتند، محتوای GSH برگ و ریشه کاهش یافت و ریشه قادر به سنتز انواع مختلفی از PCs شد. این نتیجه نشان می‌دهد که سنتز PC می‌تواند از اختلال فلز بر تعادل ردوکس سلولی ممانعت کند، و از آسیب اکسیداتیو به ماکرومولکول‌ها اجتناب کند (بیانوسی و همکاران، ۲۰۱۲). برای افزایش مقدار PC و افزایش تحمل فلزات سنگین، ژن‌های PC synthase از *A. thaliana* (ها و همکاران، ۱۹۹۹؛ جوزفکزاک و همکاران، ۲۰۱۴؛ کوهنلنز و همکاران، ۲۰۱۴)، گندم (کلمنز و همکاران، ۱۹۹۹)، *Caenorhabditis elegans*، *Schizosaccharomyces pombe* (کامنز و همکاران، ۲۰۰۱؛ ها و همکاران، ۱۹۹۹)، *Allium sativum* (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۵) و *Brassica juncea* (هسیس و همکاران، ۲۰۰۳) در گونه‌های مختلف گیاهی بیش‌از حد بیان شدند (برونتی و همکاران، ۲۰۱۱). به‌طور مشابه، بیان بیش‌از حد ژن *ArabidopsisPCsynthase1* (AtPCS1) در *Escherichiacoli* (ساوگ-مارل و همکاران، ۲۰۰۳) و در *Saccharomycescerevisiae* (واتامانیوک و همکاران، ۱۹۹۹) منجر به افزایش تحمل و انباشته شدن به کادمیوم شد. بیان بیش‌از حد PCsynthase گندم در

1. Hyperaccumulator

2. Peanut

Nicotianaglauca یا *Phragmitesaustralis* تا حد زیادی انباشته شدن و تحمل کادمیوم را افزایش داد (گیسبرت و همکاران، ۲۰۰۳؛ مارتینز و همکاران، ۲۰۰۶؛ ژاو و همکاران، ۲۰۱۴). اگرچه، ارتباط بین PC سنتتاز و تحمل کادمیوم کاملاً واضح نیست. برای مثال، در غلظت‌های نسبتاً کم کادمیوم، تحمل تنش گیاهچه‌هایی که *AtPCS1* را بیش از حد بیان می‌کنند نسبت به نوع وحشی کم‌تر بود، اما در غلظت‌های بالای کادمیوم، گیاهچه‌های که *AtPCS1* را بیش از حد بیان می‌کنند در مقایسه با نوع وحشی آن‌ها متحمل‌تر بودند و GSH تیمار شده تحمل آن‌ها را افزایش نداد. بر عکس، گیاهچه‌های تنباکو که *AtPCS1* را بیش از حد بیان می‌کردند در غلظت‌های کم در مقایسه با نوع وحشی متحمل‌تر به کادمیوم بودند، و در غلظت‌های بالای کادمیوم حساس‌تر بودند (برونتتی و همکاران، ۲۰۱۱). در مقابل، گیاه تراریخته *A.thaliana* که *AtPCS1* را بیش از حد بیان می‌کنند نسبت به تنش کادمیوم حساسیت بالایی نشان دادند (لی و همکاران، ۲۰۰۳).

گزارش شده‌است که MT در تحمل کادمیوم نیز نقش ایفا می‌کند. رفتار گیاه تنباکوی کد کننده انتقال ژن برای خوشه پلی‌هیسستیدین^۱، ترکیب شده با MT مخمر، مقاومت بهتری به کادمیوم نسبت به تنباکوی وحشی نشان داد (پاولیکوا و همکاران، ۲۰۰۴). به‌طور مشابه، اکوتیپ بیان کننده MT نوع *Brassicajuncea 2* در گیاهچه‌های *A.thaliana* تحمل کادمیوم را افزایش دادند (ژیانگ و همکاران، ۲۰۰۶).

کاربرد خارجی ترکیبات گوگردی نیز تحمل کادمیوم را تحت تأثیر قرار می‌دهد. کاربرد خارجی GSH به‌طور معنی‌داری توقف رشد ناشی از کادمیوم را کاهش داده و به‌طور قابل توجهی جذب کادمیوم در هر دو رقم برنج حساس به کادمیوم و متحمل به کادمیوم، را کاهش داد (سای و همکاران، ۲۰۱۰). گیاه گندم (*Triticumaestivum*) تیمار شده با کادمیوم همراه با گوگرد فعالیت بیش‌تر در آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نشان دادند و مقدار هر دو کلروفیل a و b را افزایش دادند، و مقدار مالون‌دی‌آلدئید^۲ انباشته شده را کم کردند (جعفر و همکاران، ۲۰۱۲).

1. Polyhistidine

2. Malondialdehyde

۲-۳-۵- آرسنیک

آرسنیک (As) به دلیل سمیت آن به عنوان یک سرطان‌زا^۱ توجه بیش‌تری را به خود جلب کرده است (ترپاتی و همکاران، ۲۰۰۷). دو فرم غیرآلی آرسنیک، آرسنات^۲ (AsV) و آرسنیت^۳ (AsIII)، به راحتی توسط سلول‌های ریشه گیاه جذب می‌شوند. به محض این که سلول، AsV توانست به سرعت به AsIII تبدیل شود، سمی‌تر از دو شکل است.

به نظر می‌رسد که در معرض AsV و AsIII قرار گرفتن شاید منجر به کاهش بیان OAS-TL در گیاهان حساس به آرسنیک شود. از بین رفتن پروتئین OAS-TL از اندام هوایی ذرت که در معرض آرسنیک قرار گرفته بود (رکوجو و تن، ۲۰۰۵)، و فعالیت OAS-TL در رقم حساس به آرسنیک B.juncea نیز سرکوب شد (سریواستاو و همکاران، ۲۰۰۹). در مطابقت، در معرض AsIII قرار گرفتن خزانه‌های سیستمین سلولی را کاهش می‌دهد (سونگ و همکاران، ۲۰۰۹).

تقاضای بالا برای جذب گوگرد گیاه تیمار شده با AsV در ریشه‌های برنج مشاهده شد، به طوری که افزایش بیان ژن‌های ناقل سولفات پنج برابر افزایش بیان داشت (نورتون و همکاران، ۲۰۰۸). به طور مشابه، حداقل یک انتقال دهنده سولفات در Arabidopsis بیش‌تر بیان^۴ شد (سونگ و همکاران، ۲۰۰۹). مشخص نیست که آیا AsV و AsIII به طور مساوی بیان انتقال‌دهنده‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهند، اما کم‌تر از یک ژن انتقال دهنده توسط هر دوی AsV و AsIII القا می‌شود (چاکرابارتی و همکاران، ۲۰۰۹؛ فینینگان و چن، ۲۰۱۲).

تقاضای بیش‌تر برای جذب گوگرد در گیاه آب‌زی حساس به آرسنیک Lemnagibba نیز اثبات شده است، که این امر افزایش در جذب سولفات و فعالیت ATPS تحت تیمار آرسینک را نشان داد (لیو و همکاران، ۲۰۱۴). مقدار گروه‌های SH- تحت تیمار آرسینک

1. Carcinogen

2. Arsenate

3. Arsenite

4. Upregulated

در هر دوی بیش انباشت کننده^۱ آرسنیک *Pteris vittata* و در *Adiantum capillus-veneris* حساس به آرسنیک افزایش یافت. گوگرد دارای نقش‌های مختلف در این گونه‌های گیاهی دارد. در *A. capillus-veneris*، با SH-احیا و متناسب شد اما در *P. vittata*، گروه SH احتمالاً به عنوان یک دهنده الکترون برای احیا As^V به As^{III} مورد استفاده قرار گرفتند، لذا، گروه SH-کم‌تری برای احیا As^{III} مورد استفاده قرار گرفتند (لی و همکاران، ۲۰۰۹).

در ریشه‌های برنج، تحت تنش آرسنیک، ۲-D-الکتروفورز جفت شده با آنالیزهای MS نشان‌دهنده افزایش بیان آنزیم‌های مرتبط با گوگرد هم‌چون SAM و OAS-TL بود. آنالیز مقدار GSH و فعالیت آنزیمی GSH ردوکتاز نشان داد که فعالیت واکنشی آن‌ها در یک طرز عمل وابسته به مقدار است تا آرسنیک و GSH نقش مرکزی در محافظت سلول‌ها در برابر تنش آرسنیک ایفا کنند (احسان و همکاران، ۲۰۰۸). آنالیز رونویسی برنج متحمل و حساس به آرسنیک نشان داد که تعداد بسیاری از واکنش‌های ژن‌ها در سنتز GSH، متابولیسم، و نقل و انتقال درگیر هستند که نشان می‌دهد که جفت شدن شدن GSH و متیلاسیون^۲ آرسنات شاید مهم‌ترین واکنش‌های بیوشیمیایی برای سمیت آرسنیک باشد (نورتون و همکاران، ۲۰۰۸).

ایفا نقش مرکزی با اتصال As^{III} به گروه‌های سولفوهیدریل در GSH در سمیت‌زدایی آرسنیک نشان‌دهنده اهمیت بحرانی متابولیسم گوگرد در تعیین زنده‌مانی گیاه در خاک‌های آلوده به آرسنیک است (فینگن و چن، ۲۰۱۲). بیان بیش از حد gamma-ECS منجر به افزایش تجمع آرسنیک و تحمل در *A. thaliana* می‌شود (دانخر و همکاران، ۲۰۰۲). به همین ترتیب، گیاه صنوبر شرقی^۳ بیان‌کننده gamma-ECS، نسبت به گیاه کنترل شده در محیط رشد آزمایشگاهی افزایش رشد را در سطوح مختلف آرسنیک نشان دادند (لبلانس و همکاران، ۲۰۱۱). *L. gibba* آبی‌زی متحمل به آرسنیک، غلظت‌های بالایی از ترکیبات محتوی گوگرد مانند GSH و تیول‌های غیرپروتئینی، را تولید می‌کند، و

1. hyperaccumulator

2. Methylation

3. Cottonwood

فعالیت آنزیمی بیش تری از gamma-ECS، گلوپاتیون اس- ترانسفراز و GSH ردوکتاز نشان می دهد (لی و همکاران، ۲۰۱۴).

پیچیده شدن آرسنیک (III) با PCs مکانسیم مهم دیگری است که توسط گیاهان برای سمیت زدایی آرسنیک به کار گرفته می شود (لیو و همکاران، ۲۰۱۰). پیچشیدگی PC با آرسنیک در برگ های برنج جابه جاشدن آرسنیک از برگ ها به دانه ها را کاهش می دهد (دوان و همکاران، ۲۰۱۱). در سیزاب^۱، ۷۴ درصد تجمع آرسنیک در گیاه با PCs همراه شد. بعد از کاربرد L-بوتیونین سولفوکسیمین^۲ (یک باز دارنده اختصاصی gamma-ECS)، سنتز PCs و تشکیل کمپلکس AsIII-PC هر دو سرکوب شدند، که این امر نشان دهنده نقش مهم PCs در سمیت زدایی آرسنیک و عدم انباشته شدن آرسنیک است (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۲). MTها در تنش آرسنیک نیز نقش مهمی دارند. گوتام و همکاران (۲۰۱۲) نشان دادند که OsMT-I-IIa، OsMT-I-IIc و OsMT-I-IId شاید نقش بسیار بحرانی برای سمیت زدایی AsV در برنج ایفا کنند.

در کلزای تیمار شده با آرسنیک، کاربرد خارجی گوگرد به طور معنی داری عملکرد دانه و بیوماس را افزایش داد (ژونگ و همکاران، ۲۰۱۱). افزایش غلظت گوگرد در برگ های Myracrodruomurundeuva، همراه با مقدار زیاد فسفر، فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی آسکروبات پراکسیداز و گلوپاتیون پراکسیداز را با تحریک بیوسنتز GSH افزایش می دهد (گومز و همکاران، ۲۰۱۴). به علاوه، کاربرد خارجی سولفات و GSH به طور معنی داری دریافت آرسنیک را در P. vittata افزایش می دهد و GSH نیز جابه جایی آرسنیک را افزایش می دهد (وی و همکاران، ۲۰۱۰).

۳-۳-۵- روی

عنصر روی (Zn)، اگرچه یک ریزمغذی ضروری گیاه است مقادیر زیاد آن سمی نیز است. زمانی که ظرفیت بافرینگ سلول بیش از حد شد، عنصر روی به تیول ها

1. Duckweed

2. L-buthionine sulfoximine

یا دیگر گروه‌های عملکردی که یافت می‌شوند، متصل می‌شود که این امر عملکرد پروتئین‌ها را مختل می‌کند. یون‌های روی می‌توانند دیگر یون‌های فلز ضروری را از مکان اتصال‌شان نیز تغییر دهند (کرامر و کلمنز، ۲۰۰۵).

موتانت Arabidopsis دارای کمبود PC حساسیت بیش از حد به روی نشان می‌دهد و نویسندگان به این نتیجه رسیدند که سنتز PC برای سمیت‌زدایی روی ضروری است (تنستد و همکاران، ۲۰۰۹). به عبارت دیگر، در Bacillariophyta، اختلاف واضحی در بیان ژن برای PCsynthase بین سلول‌های شاهد و دارای روی مشاهده نشد (نگوین-دروچه و همکاران، ۲۰۱۲)، گیاه Arabidopsis تراریخته که AtPCS1 را بیش از حد بیان می‌کند حساسیت بسیار بالایی به روی نشان دادند (لی و همکاران، ۲۰۰۳).

در برنج، دسته اول MTها، به خصوص OsMT1a (Os11g47809)، شناسایی شده‌اند و پیشنهاد شده‌است که دسته اول MTها، در هموستتازی روی نقش مؤثری ایفا می‌کند (یانگ و همکاران، ۲۰۰۹). مقادیر GSH در یک عمل مرتبط با غلظت در اندام هوایی Hibiscusesculentus کاهش می‌یابد (یوسف و عزوز، ۲۰۱۳).

در ذرت، گوگرد سمیت روی را کاهش می‌دهد و غلظت کلروفیل، فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و گلایکول پراکسیداز را افزایش می‌دهد (سوی و ژاو، ۲۰۱۱). پاولیکوا و همکاران (۲۰۱۴) اثر خاک آلوده به عنصر روی را بر محتوی متیونین گیاه تنباکو تأکید کردند.

۴-۳-۵- مس

مس (Cu) یک ریزمغذی ضروری برای رشد و توسعه گیاه است و این عنصر در زنجیره‌های انتقال الکترون، دستگاه جابه‌جایی پروتئین^۱، سنجش اتیلن، محافظت از تنش اکسیداتیو و سنتز فاکتور مولیبدن درگیر است (پرولا، ۲۰۰۹). مس زمانی که در غلظت‌های کمی بالاتر از سطح مطلوب باشد می‌تواند به شدت برای گیاهان سمی باشد (کامبرول و همکاران، ۲۰۱۳). مس بیش از اندازه، با ساختن رادیکال‌های آزاد از

طریق واکنش های هبر-ویز^۱ و فنتون^۲ باعث تنش اکسیداتیو می شود، از این رو قادر به مختل ساختن بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی است (مسکیمیک، ۱۹۹۷).

کاهش مستمر در محتوای GSH با افزایش یافتن تنش مس در *Scenedesmusbijugatus* رخ می دهد، در حالی که فعالیت های GSH، gamma-ECS، اس-ترانسفراز و GSH-پراکسیداز افزایش می یابد. پیشنهاد شده است که مس تعادل بین سنتز و استفاده GSH را به دلیل نقش آنتی اکسیدانی خود یا عمل کردن به عنوان پیش ماده در سنتز PCs تغییر می دهد (ناگالاکشمی و پراساد، ۲۰۰۱). اگرچه، مطالعات دیگر نشان می دهند که نقش های GSH و PCs در طول کاهش دادن تنش مس بحث انگیز هستند.

گیاه *A. thaliana* که PC synthase را بیش از حد بیان می کنند به تنش مس متحمل نیستند و این نشان دهنده آن است که فیتوکلات کردن در طول تنش مس، فاکتور محافظتی اصلی نیست (لی و کنگ، ۲۰۰۵). علاوه بر این، موتانت های *Schizosaccharomycespombe* دارای کمبود PCS نسبت به سلول های نوع وحشی کمی بیش تر حساس به مس بودند (کلمنز و همکاران، ۱۹۹۹). به عبارت دیگر، گیاه موتانت *Arabidopsis*، که در *AtPCS12* دارای نقص بودند، افزایش دو برابری در حساسیت به مس نشان دادند (ها و همکاران، ۱۹۹۹). برخی مطالعات فرضیه ای که ژن ها MT در تحمل مس در گیاهان درگیر هستند را تأیید می کنند. برای مثال، سطح بیان ژن نوع MT 2 به سطح تحمل مس در اکوتیپ های *A. thaliana* مرتبط بود (مورفی و تایز، ۱۹۹۵)، در حالی که بیان MT2b نشان داد که تحمل مس در ژنوتیپ های *Silene vulgaris* جدا است (وان هوف و همکاران، ۲۰۰۱).

موتانت های *Arabidopsis* دارای کمبود GSH در مقایسه با نوع وحشی مقاومت بهتر به تنش مس نشان دادند، این امر احتمالاً به دلیل غلظت های بالای سیستمین در این موتانت باشد (لی و کنگ، ۲۰۰۵). تحت تنش مس، کاربرد H₂S خارجی جوانه زنی گندم را بهبود بخشید، فعالیت های آمیلاز و استرازها را افزایش داد، فعالیت برخی از آنزیم های آنتی اکسیدانی را افزایش داد، آسیب به یکپارچگی غشای پلاسمایی را در نوک

1. Haber-Weiss

2. Fenton

ریشه کاهش داد، و انباشته شدن مالون دی آلدئید و هیدروژن پراکسید را کاهش داد (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۸).

۵-۳-۵- جیوه

جیوه (Hg) یک عنصر غیرضروری بسیار سمی است و پراکندگی آن در محیط به دلیل ویژگی پایدار آن یک مشکل جدی زیست محیطی در نظر گرفته می شود (لی و همکاران، ۲۰۱۰). جیوه ممکن است به عنوان یک کمپلکس جیوه-تیوسولفات^۱ در گیاهان جذب و منتقل شود. در *B. juncea*، جیوه به شکل مشابه به β -HgS به گوگرد متصل می شوند، در حالی که قسمت باقی مانده در شکل مشابه به جیوه-سیستئین و جیوه-دیکستئین وجود خواهند داشت (وانگ و همکاران، ۲۰۱۲). انباشته شدن PCs در گیاهان مختلف که در معرض آلودگی جیوه قرار گرفته بودند، مطالعه شد (سوبرینو-پلاتا و همکاران، ۲۰۰۹، ۲۰۱۳). تحت تنش جیوه، تشکیل PCs در برگ نوع وحشی *A. thaliana* و در آلل γ -ECS موتانت *rax1-1* اتفاق افتاد (سوبرینو-پلاتا و همکاران، ۲۰۱۴). در *A. thaliana* که برای بیان ژن γ -ECS مهندسی شده بود، مقدار γ -glutamylcysteine، GSH و PCs ۲۰-۳ برابر در مقایسه با گیاهان نوع وحشی بالاتر بود (لی و همکاران، ۲۰۰۵). تنش القا شده در انگور از طریق آبیاری با آب های آلوده به جیوه منجر به تشکیل کمپلکس های Hg-PC2، Hg-PC3 و Hg-PC4 شد (اسپیسو و همکاران، ۲۰۱۴).

۵-۴- شوری

شوری به طور جدی حاصلخیزی خاک را تحت تأثیر قرار می دهد و تا اواخر قرن ۲۱ شاید منجر به از دست رفتن بیش از ۵۰ درصد زمین های حاصلخیز شود (منچاندا و گارگ، ۲۰۰۸). شوری فرآیندهای گیاهی را در سطوح فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی تحت تأثیر قرار می دهد و عملکرد گیاه را کاهش می دهد (خان و همکاران، ۲۰۱۴).

1. Hg-thiosulphate

شوری خاک باعث سمیت یونی، تنش اسمزی، کمبود مواد مغذی، افزایش گونه‌های فعال اکسیژن و تنش اکسیداتیو در گیاهان می‌شود. سمیت یونی نتیجه جایگزین شدن K^+ با Na^+ در واکنش‌های بیوشیمیایی است (تستر و دوانپروت، ۲۰۰۳).

واکنش گیاهان به تنش شوری از طریق افزایش در فعالیت آنزیم آنتی‌اکسیدانی و سنتز اسمولیت‌های مختلف برای حفظ هموستازی یونی همچون، پرولین، مانیتول، پنیتول، اونیتول و سوربیتول در سیتووسل است (پروچازکوا و همکاران، ۲۰۱۳). حفظ وضعیت ردوکس سلول‌ها از طریق افزایش متابولیسم گوگرد و تولید ترکیبات حاوی گوگرد از اهمیت اساسی برخوردار است (خان و همکاران، ۲۰۱۴). افزایش تقاضا برای سنتز GSH آنزیم‌های آسمیلاسیون گوگرد را فعال می‌کند و کاربرد گوگرد خارجی شاید تحمل شوری را بهبود بخشد (نظر و همکاران، ۲۰۱۱). برای مثال، آسمیلاسیون گوگرد، بیان شده به‌عنوان فعالیت ATP-S، تحت تنش شوری در *B. napus* تا ۲۸۰ درصد افزایش می‌یابد (رویز و بلوم‌والد، ۲۰۰۲).

شوری منجر به افزایش در مقدار سیستئین سلول می‌شود (لیانگ و همکاران، ۲۰۰۹). علاوه بر این، فعالیت سرین استیل ترانسفراز (SAT)، که در سنتز سیستئین یک عامل محدود کننده است، تحت شوری افزایش می‌یابد (رویز و بلوم‌والد، ۲۰۰۲). پیشنهاد شده است که شوری رونویسی و ترجمه، ژن‌های OAS-TL را به دلیل تقاضای بیش‌تر سیستئین یا دیگر ترکیبات حاوی گوگرد برای مقابله با سطوح نمک بالا را القا کند (رومرو و همکاران، ۲۰۰۱). افزایش فعالیت OAS-TL در *B. napus* (رویز و بلوم‌والد، ۲۰۰۲)، *Phragmites australis* و *Typhalatifolia* گزارش شده است (فدیوک و همکاران، ۲۰۰۵). بیان ژن کدکننده OAS-TL Atcys-3A سیتوسولیک به‌عنوان یک مکانسیم تحمل شوری در *Arabidopsis* بیان شد (بارروسو و همکاران، ۱۹۹۹).

سیستئین می‌تواند به متیونین و بعد از آن از طریق SAM به اس-آدنوزیل متیونین تبدیل شود. ارتباط بین افزایش فعالیت SAM و تحمل شوری در گوجه‌فرنگی شرح داده شده‌اند (سانچز-اگویو و همکاران، ۲۰۰۴). سنتز GSH در طول تنش شوری با تحمل شوری همبستگی دارد و سنتز GSH وابسته به عرضه و آسمیلاسیون گوگرد است (نزار و همکاران، ۲۰۱۱). مقدار GSH مطابق با افزایش فعالیت gamma-ECS و

GSHS در *B. napus* افزایش یافت (رویز و بولوم‌والد، ۲۰۰۲). به همین ترتیب، در *Candida utilis*، شوری منجر به افزایش فعالیت در GSHS، gamma-ECS و GSH و ردوکتاز شد (لیانگ و همکاران، ۲۰۰۹). سینگلا-پاریک و همکاران (۲۰۰۳) نقش GSH را در سمیت‌زدایی کتوآلدئیدهای واکنش‌گر مانند متیل‌گلی‌اوکسال که برای مهندسی تحمل تنش شوری در گیاهان هدف بالقوه در نظر گرفته می‌شود را گزارش کردند. مشخص شد که MTs نقش مهمی در محافظت و سازگار کردن گیاهان علیه فلزات سنگین ایفا می‌کنند. گزارش شده‌است که ژن MT برنج (OsMT1e-P) به فرم رونویسی شده در واکنش به تنش شوری القا می‌شود (کومار و همکاران، ۲۰۱۲). در مورد درگیری GSH اس-ترانسفراز در واکنش به شوری اطلاعات محدودی وجود دارد. گیاهچه‌های تنباکو، گیاهان نابالغ، که ژن‌های GSH اس-ترانسفراز را بیش از حد بیان می‌کنند به تنش شوری بسیار متحمل‌تر بودند (روکساس و همکاران، ۲۰۰۰). در مقابل، موتانت‌های ناک‌اوت گلوکاتایون اس-ترانسفراز U17 آرابیدوپسیس (*AtGSTU17*) در مقایسه با انواع وحشی نسبت به شوری متحمل‌تر بودند. این گیاهان مقادیر زیادی از GSH را انباشته می‌کردند و پیشنهاد شده‌است که *AtGSTU17* در واکنش‌های سازگاری به‌عنوان یک ترکیب منفی مسیرهای انتقال پیام واسطه تنش نقش دارد (چن و همکاران، ۲۰۱۲).

۵-۵- خشکی

خشکی یکی از مهم‌ترین فاکتورهای زیست محیطی است که از فتوسنتز جلوگیری می‌کند و رشد و باروری گیاهان را کاهش می‌دهد. خشکی یکی از عوامل اصلی از دست رفتن محصولات زراعی در سرتاسر جهان و کاهش بیش از ۵۰ درصد میانگین عملکرد محصولات زراعی عمده است.

در طول تنش خشکی، آبسزیک اسید (ABA) بیان ژن‌های مرتبط به تنش خشکی را کنترل می‌کند، تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن را القا می‌کند و عهده‌دار بسته شدن روزنه‌ها است. اتصال بین متابولیسم گوگرد و آبسزیک اسید شرح داده شده‌است: سولفات تنها متابولیت حمل شده در آوند چوبی که انتقال آبسزیک اسید از ریشه به اندام هوایی را دنبال می‌کند و بسته شدن روزنه ناشی از آبسزیک اسید را

در برگ‌های ذرت تنظیم می‌کند (ارنست و همکاران، ۲۰۱۰). به علاوه، سولفات تنها ریزمغذی است که در شیره آوند چوبی در طول تنش خشکی افزایش می‌یابد. این افزایش ممکن است تقاضای بیش‌تر سولفات در برگ‌ها را در طول خشکی نشان دهد که می‌تواند توسط عملکرد تنظیمی سولفات در پیامرسانی آبسزیک اسید انجام شود (ارنست و همکاران، ۲۰۱۰)، یا ممکن است یک پیش‌رو برای سنتز GSH باشد (نوکتور و همکاران، ۲۰۱۱). محافظت گیاهان در برابر آسیب از دست دادن آب، سنتز تنظیم‌کننده‌های اسمزی^۱ است. یکی از آن‌ها کلونیل-O-سولفات^۲ حاوی گوگرد است. سنتز کلونیل-O-سولفات توسط سولفور ترانسفراز که 3'-فسفوآدنوزین-5'-فسفوسولفات و کلونیل را به‌عنوان پیش‌ماده آن‌ها استفاده می‌کند، کاتالیز می‌شود (حاجیه‌ارا و همکاران، ۲۰۱۲). برای مثال، این متابولیت در Plumbaginaceae در طول تنش خشکی به‌عنوان یک جایگزین برای گلاسیسین‌بتائین انباشته می‌شد (حسنون و همکاران، ۱۹۹۴).

پلی‌آمین‌ها آمین‌های آلیفاتیک کوچکی هستند که در واکنش‌های تنش خشکی مشارکت می‌کنند (شاو و همکاران، ۲۰۱۲). سه پلی‌آمین عمده گیاه پوتریسین^۳، اسپریمیدین^۴ و اسپرمین^۵ هستند، که به‌طور متوالی در یک مسیر بیوسنتزی سنتز می‌شوند، که از طریق SAM بسیار مرتبط با گوگرد است. اسپریمیدین با اضافه شدن یک گروه آمینوپروپیل به پوتریسین توسط پوتریسین سنتاز سنتز می‌شود و اسپرمین با اضافه شدن یک گروه آمینوپروپیل^۶ به اسپریمیدین از طریق اسپرمین سنتاز سنتز می‌شود (فریدودین و همکاران، ۲۰۱۳؛ هانفری و همکاران، ۲۰۰۱). هر دو آنزیم SAM را به‌عنوان گروه آمینوپروپیل دهنده مورد استفاده قرار می‌دهند، که منتج به تشکیل متیل‌تیوآدنوزین می‌شود، که این ماده یک بازدارنده قوی اسپریمیدین سنتاز است.

1. Osmoprotectants

2. Choline-O-sulphate

3. Putrescine

4. Spermidine

5. Spermine

6. Aminopropyl

از این رو متیل-تیوآدنوزین^۱ فوراً توسط چرخه یانگ تخریب می شود، که نصفه گوگرد را در SAM بازیابی می کند (چن و همکاران، ۲۰۱۳). در تنباکو، اکوتیپ بیان کننده ژن MT، OsMT1e-P، تحمل تنش خشکی را بهبود می بخشد (کومار و همکاران، ۲۰۱۲) به طور مشابه، پیشنهاد شده است که OsMT1a در برنج (یانگ و همکاران، ۲۰۰۹)، CaDSR6 (ژن از Capsicumannuum در گیاه تراریخته آراییدوپسیس؛ کیم و همکاران، ۲۰۱۴) و TaAqp7 (پروتئین های آکوپورین^۲ از گندم در تنباکوی تراریخته؛ ژاو و همکاران، ۲۰۱۲) در تحمل خشکی نقش اساسی ایفا می کنند.

گیاه تنباکوی که ژن GsGST گلوپاتیون اس-ترانسفراز از Glycinsoja را بیش از حد بیان می کنند، تحمل دهیدراسیون بهتری نشان دادند (جی و همکاران، ۲۰۱۰). در مقابل، Arabidopsis با ژن ناکاوت موتانت برای گلوپاتیون اس-ترانسفراز U17 (AtGSTU17) در مقایسه با گیاهان نوع وحشی نسبت به تنش خشکی متحمل تر بودند. این گیاهان مقادیر زیادی از GSH و ABA را انباشته می کنند (چن و همکاران، ۲۰۱۲).

۵-۶- هیدروژن سولفید

گاز هیدروژن سولفید (H_2S) در طول متابولیسم ال-سیستئین^۳ توسط آنزیم های سیستاتیونین بتا-سنتاز^۴ و سیستاتیونین گاما-لایز^۵ ساخته می شوند. شواهد نشان می دهند که H_2S اثرات معنی داری در فیزیولوژی و پاتولوژی سلولی دارند (شن و همکاران، ۲۰۱۳).

در برگ های Viciafaba، اثر تنش خشکی با افزایش مقدار H_2S بیش تر شده و فعالیت D-/L-سیستئین دسلوف-هیدراز^۶، آنزیم کلیدی بیوسنتز H_2S ، منجر به بسته شدن

-
1. Methylthioadenosine
 2. Aquaporin
 3. L-cysteine
 4. Cystathionine beta-synthase
 5. Cystathionine gamma-lyase
 6. D-/L-cysteine desulphydrase

روزنه می‌شود (هو و همکاران، ۲۰۱۱). پیش تیمار با H_2S دهنده سدیم هیدروسولفید (NaHS) به‌طور معنی‌داری، درصد زنده‌مانی گیاهچه‌های ذرت و سلول‌های کشت شده تنباکو را تحت تنش گرما و توانایی رشد مجدد بعد از تنش گرما را با کاهش سلول‌های حیاتی و انباشته کردن مالون‌دی‌آلدئید، افزایش داد (لی و همکاران، ۲۰۱۲). NaHS اثر بازدارندگی تنش مس بر جوانه‌زنی بذر گندم را در یک طرز عمل مرتبط با مقدار کاهش داد (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۸). پیش تیمار کردن ریشه‌ها با NaHS تحمل هر دو تنش شوری و غیریونی اسمزی گیاه توت‌فرنگی را ارتقا داد. این گیاهان در مقایسه با گیاهان بدون پیش تیمار NaHS، فلئورسانس کلروفیل برگ، هدایت روزنه‌ای، محتوای نسبی آب برگ، مقادیر پراکسیداسیون لیپید بیش‌تر و تنش اکسیداتیو و نیتروساتیو^۱ کم‌تر نشان دادند (کریستو و همکاران، ۲۰۱۳).

هم‌چنین H_2S به تنظیم آسکوروبات و هموستازی ردوکس GSH در گیاهان پیش تیمار شده NaHS کمک می‌کند، الگوی بیان ژن‌های درگیر در سنتز هر دوی GSH و آسکوروبات به افزایش سطوح GSH و آسکوروبات تحت تنش خشکی کمک می‌کند (شان و همکاران، ۲۰۱۱). به‌علاوه، پیش تیمار کردن بذر گندم با NaHS فعالیت ال-گالاکتونو-۴-۱-لاکتون دهیدروژناز، آنزیم کاتالیزکننده مرحله آخر بیوسنتز آسکوروبات اسید، را افزایش می‌دهد (شان و همکاران، ۲۰۱۲). مطالعات اندکی نیز نشان دادند که H_2S مشابه با سایر مولکول‌های گازی هم‌چون NO و CO به‌عنوان یک مولکول پیام در گیاهان تحت تنش اکسیداتیو عمل می‌کند، (فانگ و همکاران، ۲۰۱۴؛ یو و همکاران، ۲۰۱۴؛ ژانگ و همکاران، ۲۰۰۸).

۷-۵- نتیجه گیری و چشم اندازهای آینده

در این فصل، اطلاعاتی در مورد نقش مهم گوگرد در کاهش تنش ارائه شد. آشکار شده است که گوگرد نقش مهمی در کاهش اثرات تنش گیاهان ایفا می کند. برای درک متابولیسم گوگرد و نقش آن در کاهش تنش های غیرزنده، لازم است که همه مسیرهای بیوشیمیایی و ژن های مرتبط به متابولیسم گوگرد معلوم شوند. به علاوه، گونه های سولفور واکنش گر مورد علاقه در بیولوژیست های گیاهی می باشد. مولکول های حاوی گوگرد جایی که اتم های گوگرد در بالاترین وضعیت اکسیداسیون قرار دارند و پیامد بیوشیمیایی کامل این گونه ها باید تعریف شود. برای مثال، به نظر می رسد که گونه های سولفور واکنش گر نقشی به شدت مهم در هموستازی فلز دارند. به علاوه، توانایی ترکیبات حاوی گوگرد برای عمل کردن به عنوان مولکول های پیام نباید فراموش شود. البته آبیو کیمورا (۱۹۹۶) پیشنهاد کردند که احتمالاً H_2S همانند معادل گونه های واکنش گر اکسیژن و واکنش گر نیتروژن، یک فرستنده پیام گاز در بافت مغزی باشد. این امر دلالت بر این دارد که تحقیقات آینده در گیاهان با سومین عضو خانواده گونه های واکنش گر برخورد خواهد کرد. استفاده از 'اومیک ها' از جمله پروتئومیکس ها^۲ و متابولومیک ها^۳، برای پیشرفت در این زمینه ضرورت دارند.

1. Omics

2. Proteomics

3. Metabolomics

منابع

- Abe K, Kimura H (1996) The possible role of hydrogen sulphide as an endogenous neuromodulator. *J Neurosci* 16: 1066–1071.
- Ahmad A, Shafique S, Shafique S (2014) Intracellular interactions involved in induced systemic resistance in tomato. *Sci Hortic* 176: 127–133.
- Ahsan N, Lee DG, Alam I, et al. (2008) Comparative proteomic study of arsenic-induced differentially expressed proteins in rice roots reveals glutathione plays a central role during As stress. *Proteomics* 8: 3561–3576.
- Aller I, Meyer AJ (2013) The oxidative protein folding machinery in plant cells. *Protoplasma* 250: 799–816.
- Amir R (2010) Current understanding of the factors regulating methionine content in vegetative tissues of higher plants. *Amino Acids* 39: 917–931.
- Barroso C, Romero LC, Cejudo FJ, Vega JM, Gotor C (1999) Salt-specific regulation of the cytosolic O-acetylserine(thiol)lyase gene from *Arabidopsis thaliana* is dependent on abscisic acid. *Plant Mol Biol* 40: 729–736.
- Bianucci E, Sobrino Plata J, Carpera Ruiz RO, et al. (2012) Contribution of phytochelatins to cadmium tolerance in peanut plants. *Metallomics* 4: 1119–1124.
- Bielen A, Remans T, Vangronsveld J, Cuypers A (2013) The influence of metal stress on the availability and redox state of ascorbate, and possible interference with its cellular functions. *Int J Mol Sci* 14: 6382–6413.
- Brunetti P, Zanella L, Proia A, et al. (2011) Cadmium tolerance and phytochelatin content of *Arabidopsis* seedlings over expressing the phytochelatin synthase gene AtPCS1. *J Exp Bot* 62: 5509–5519.
- Brychkova G, Grishkevich V, Fluhr R, Sagi M (2013) An essential role for tomato sulphite oxidase and enzymes of the sulphite network in maintaining leaf sulphite homeostasis. *Plant Physiol* 161: 148–164.
- Cai Y, Lin L, Cheng WD, Zhang GP, Wu FB (2010) Genotypic dependent effect of exogenous glutathione on Cd-induced changes in cadmium and mineral uptake and accumulation in rice seedlings (*Oryza sativa*). *Plant Soil Environ* 56: 524–533.
- Cai Y, Cao F, Cheng W, Zhang G, Wu F (2011) Modulation of exogenous glutathione in phytochelatins and photosynthetic performance against Cd stress in the two rice genotypes differing in Cd tolerance. *Biol Trace Elem Res* 143: 1159–1173.

Cambrollé J, Mancilla-Leytón JM, Muñoz-Vallés S, Figueroa Luge E, Luge T, Figueroa ME (2013) Effects of copper sulphate on growth and physiological responses of *Limoniastrum monopelatum*. *Environ Sci Pollut Res* 20: 8839–8847.

Chakrabarty D, Trivedi PK, Misra P, et al. (2009) Comparative transcriptome analysis of arsenate and arsenite stresses in rice seedlings. *Chemosphere* 74: 688–702.

Chalapathi Rao ASV, Reddy AR (2008) Glutathione reductase: a putative redox regulatory system in plant cells. In: Khan NA, Singh S, Umar S (eds), *Sulfur Assimilation and Abiotic Stresses in Plants*. Springer, The Netherlands, pp. 111–147.

Chan KX, Wirtz M, Phua SY, Estavillo GM, Pogson BJ (2013) Balancing metabolism in drought: the sulfur assimilation conundrum. *Trends Plant Sci* 18: 18–29.

Chen JH, Jiang H, Hsien EJ, et al. (2012) Drought and salt tolerance of an *Arabidopsis* glutathione S-transferase U17 knockout mutant are attributed to the combined effect of glutathione and abscisic acid. *Plant Physiol* 158: 340–351.

Cherian MG, Kang YJ (2006) Metallothionein and liver cell regeneration. *Exp Biol Med* 231: 138–144.

Christou A, Manganaris GA, Papadopoulos I, Fotopoulos V (2013) Hydrogen sulphide induces systemic tolerance to salinity and non ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways. *J Exp Bot* 64: 1953–1966.

Clemens S, Kim EJ, Neumann D, Schroeder JI (1999) Tolerance to toxic metals by a gene family of phytochelatin synthases from plants and yeast. *EMBO J* 18: 3325–3333.

Clemens S, Schroeder JI, Degenkolb T (2001) *Caenorhabditis elegans* expresses a functional phytochelatin synthase. *Eur J Biochem* 268: 3640–3643.

Cobbett C, Goldsbrough P (2002) Phytochelatin and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annu Rev Plant Biol* 53: 159–182.

Cui Y, Zhao N (2011) Oxidative stress and change in plant metabolism of maize (*Zea mays* L.) growing in contaminated soil with elemental sulfur and

toxic effect of zinc. *Plant Soil Environ* 57: 34–39.

Dhankher OP, Li Y, Rosen BP, et al. (2002) Engineering tolerance and hyperaccumulation of arsenic in plants by combining arsenate reductase and glutamylcysteine synthetase expression. *Nat Biotechnol* 20: 1140–1145.

Domínguez-Solís JR, López-Matrín MC, Ager FJ, Ynsa MD, Romero LC, Gotor C (2004) Increased cysteine availability is essential for cadmium tolerance and accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biotechnol J* 2: 469–476.

Duan GL, Hu Y, Liu WJ, Kneer R, Zhao FJ, Zhu YG (2011) Evidence for a role of phytochelatins in regulating arsenic accumulation in rice grain. *Environ Exp Bot* 71: 416–421.

Ernst L, Goodger JQD, Alvarez S, et al. (2010) Sulphate as a xylem-borne chemical signal precedes the expression of ABA biosynthetic genes in maize roots. *J Exp Bot* 61: 3395–3405.

Fang T, Li J, Cao Z, Chen M, Shen W, Huang L (2014) Heme oxygenase-1 is involved in sodium hydrosulphide-induced lateral root formation in tomato seedlings. *Plant Cell Rep* 33: 969–978.

Fariduddin Q, Varshney P, Yusuf M, Ahmad A (2013) Polyamines: potent modulators of plant responses to stress. *J Plant Interact* 8: 1–16.

Fediuc E, Lips SH, Erdei L (2005) O-acetylserine (thiol)lyase activity in *Phragmites* and *Typha* plants under cadmium and NaCl stress conditions and the involvement of ABA in the stress response. *J Plant Physiol* 162: 865–872.

Finnegan PM, Chen W (2012) Arsenic toxicity: the effects on plant metabolism. *Front Physiol* 3: 182.

Fosso-Kankeu E, Mulaba-Bafubiandi AF (2014) Implication of plants and microbial metalloproteins in the bioremediation of polluted waters: a review. *Phys Chem Earth* 67–69: 242–252.

Foyer CH, Noctor G (2005) Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell* 17: 1866–1875.

Gaafar ARZ, Ghdan AA, Siddiqui MH, et al. (2012) Influence of sulfur on cadmium (Cd) stress tolerance in *Triticum aestivum* L. *Afr J Biotechnol* 43: 10108–10114.

Gautam N, Verma PK, Verma S, et al. (2012) Genome wide identification

of rice class I metallothionein gene: tissue expression patterns and induction in response to heavy metal stress. *Funct Integr Genomics* 12: 635–647.

Gill SS, Tuteja N (2011) Cadmium stress tolerance in crop plants. Probing the role of sulphur. *Plant Signal Behav* 6: 215–222.

Gill SS, Anjum NA, Hasanuzzaman M, et al. (2013) Glutathione and glutathione reductase: a boon in disguise for plant abiotic stress defense operations. *Plant Physiol Biochem* 70: 204–212.

Giovanelli J (1990) Regulation of cysteine and methionine biosynthesis. In: Rennenberg HC, Brunold de Kok LJ, Stulen I (eds), *Sulphur Nutrition and Sulphur Assimilation in Higher Plants: Fundamental, Environmental and Agricultural Aspects*. SPB Academic Publishing Company, The Hague, pp. 33–48.

Gisbert C, Ros R, de Haro A, et al. (2003) A plant genetically modified that accumulates Pb is especially promising for phytoremediation. *Biochem Biophys Res Commun* 303: 440–445.

Gomes MP, Soare AM, Garcia QS (2014) Phosphorus and sulphur nutrition modulate antioxidant defences in *Myracrodruon urundeuva* plants exposed to arsenic. *J Hazard Mater* 15: 97–104.

Grill E, Löffler S, Winnacker EL, Zenk MH (1989) Phytochelatins, the heavy-metal-binding peptides of plants, are synthesized from glutathione by a specific γ -glutamylcysteine dipeptidyl transpeptidase (phytochelatin synthase). *Proc Natl Acad Sci USA* 86: 6838–6842.

Guo WD, Liang J, Yang XE, Chao YE, Feng Y (2009) Response of ATP sulfurylase and serine acetyltransferase towards cadmium in hyperaccumulator *Sedum alfredii* Hance. *J Zhejiang Univ Sci B* 10: 251–257.

Gupta DK, Huang HG, Corpas FJ (2013) Lead tolerance in plants: strategies for phytoremediation. *Environ Sci Pollut Res* 20: 2150–2161.

Ha SB, Smith AP, Howden R, et al. (1999) Phytochelatin synthase genes from *Arabidopsis* and the yeast *Schizosaccharomyces pombe*. *Plant Cell* 11: 1153–1164.

Hagihara M, Takei A, Ishii T, et al. (2012) Inhibitory effects of choline-O-sulphate on amyloid formation of human islet amyloid polypeptide. *FEBS Open Bio* 2: 20–25.

Hall JL (2002) Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *J Exp Bot* 53: 1–11.

Hanfrey C, Sommer S, Mayer MJ, Burtin D, Michael AJ (2001) Arabidopsis polyamine biosynthesis: absence of ornithine decarboxylase and the mechanism of arginine decarboxylase activity. *Plant J* 27: 551–560.

Hanson AD, Rathinasabapathi B, Rivoal J, Burnet M, Dillon MO, Gage DA (1994) Osmoprotective compounds in the Plumbaginaceae: a natural experiment in metabolic engineering of stress tolerance. *Proc Natl Acad Sci USA* 91: 306–310.

Hassinen VH, Tervahauta AI, Schat H, Karenlampi SO (2011) Plant metallothioneins – metal chelators with ROS scavenging activity? *Plant Biol* 13: 225–232.

Heiss S, Wachter A, Bogs J, Cobbett C, Rausch T (2003) Phytochelatin synthase (PCS) protein is induced in *Brassica juncea* leaves after prolonged Cd exposure. *J Exp Bot* 54: 1833–1839.

Hell R, Bergmann L (1990) γ -Glutamylcysteine synthetase in higher plants: catalytic properties and subcellular localization. *Planta* 180: 603–612.

Hossain Z, Komatsu S (2013) Contribution of proteomic studies towards understanding plant heavy metal stress response. *Front Plant Sci* 3: article no. 310.

Hou ZH, Liu J, Hou LX, Li XD, Liu X (2011) H₂S may function downstream of H₂O₂ in jasmonic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Chin Bull Bot* 46: 396–406.

Iyer NJ, Tang Y, Mahalingam R (2013) Physiological, biochemical and molecular responses to a combination of drought and ozone in *Medicago truncatula*. *Plant Cell Environ* 36: 706–720.

Ji W, Zhu Y, Li Y, et al. (2010) Over-expression of a glutathione S-transferase gene, GsGST, from wild soybean (*Glycine soja*) enhances drought and salt tolerance in transgenic tobacco. *Biotechnol Lett* 32: 1173–1179.

Jozefczak M, Remans T, Vangronsveld J, Cuypers A (2012) Glutathione is a key player in metal-induced oxidative stress defenses. *Int J Mol Sci* 13: 3145–3175.

Jozefczak M, Keunen E, Schat H, et al. (2014) Differential response of *Arabidopsis* leaves and roots to cadmium: glutathione -related chelating capacity vs antioxidant capacity. *Plant Physiol Biochem* 83: 1–9.

Kawashima CG, Noji M, Nakamura M, Ogra Y, Suzuki KT, Saito K (2004)

Heavy metal tolerance of transgenic tobacco plants over-expressing cysteine synthase. *Biotechnol Lett* 26: 153–157.

Khan MIR, Iqbal N, Masood A, Khan NA (2012) Variation in salt tolerance of wheat cultivars: role of glycinebetaine and ethylene. *Pedosphere* 22: 746–754.

Khan NA, Khan MI, Asgher M, Fatma M, Masood A, Syeed S (2014) Salinity tolerance in plants: revisiting the role of sulfur metabolites. *Plant Biochem Physiol* 2: 1.

Kim EY, Seo YS, Park KY, Kim SJ, Kim WT (2014) Overexpression of CaDSR6 increases tolerance to drought and salt stresses in transgenic *Arabidopsis* plants. *Gene* 552: 146–154.

Kitashiba H, Nasrallah JB (2014) Self incompatibility in Brassicaceae crops: lessons for interspecific incompatibility. *Breed Sci* 64: 23–37.

Krämer U, Clemens S (2005) Functions and homeostasis of zinc, copper and nickel in plants. In: Tamás M, Martinoia E (eds), *Topics in Current Genetics* 14. Springer, Heidelberg, pp. 215–271.

Kumar G, Kushwaha HR, Panjabi-Sabharwal V, et al. (2012) Clustered metallothionein genes are co-regulated in rice and ectopic expression of OsMT1e-P confers multiple abiotic stress tolerance in tobacco via ROS scavenging. *BMC Plant Biol* 12: article no. 107.

Kühnlenz T, Schmidt H, Uraguchi S, Clemens S (2014) *Arabidopsis thaliana* phytochelatin synthase 2 is constitutively active in vivo and can rescue the growth defect of the PCS1-deficient cad1-3 mutant on Cd-contaminated soil. *J Exp Bot* 65: 4241–4253.

Lane B, Kajioka R, Kennedy T (1987) The wheat germ Ec protein is a Zn-containing metallothionein. *Biochem Cell Biol* 65: 1001–1005.

Leão GA, Oliviera JA, Farnese FS, Gusman GS, Felipe RTA (2014) Sulfur metabolism: different tolerances of two aquatic macrophytes exposed to arsenic. *Ecotox Environ Safe* 105: 36–42.

LeBlanc MS, Lima A, Montello P, Kim T, Meagher RB, Merkle S (2011) Enhanced arsenic tolerance of transgenic eastern cottonwood plants expressing gamma-glutamylcysteine synthetase. *Int J Phytoremediat* 13: 657–673.

Lee S, Kang BS (2005) Phytochelation is not a primary factor in determining copper tolerance. *J Plant Biol* 48: 32–38.

Lee S, Moon JS, Ko TS, Petros D, Goldsbrough PB, Korban SS (2003) Overexpression of Arabidopsis phytochelatin synthase paradoxically leads to hypersensitivity to cadmium stress. *Plant Physiol* 131: 656–663.

Li XW, Lei M, Chen TB, Wan XM (2009) Roles of sulphur in the arsenic tolerant plant *Adiantum capillus-veneris* and the hyperaccumulator *Pteris vittata*. *J Korean Soc Appl Biol Chem* 52: 498–502.

Li Y, Dhankher OP, Carreira L, Balish RS, Meagher RB (2005) Arsenic and mercury tolerance and cadmium sensitivity in Arabidopsis plants expressing bacteroid gamma-glutamylcysteine synthetase. *Environ Toxicol Chem* 24: 1376–1386.

Li ZG, Gong M, Liu P (2012) Hydrogen sulphide is a mediator in H₂O₂-induced seed germination in *Jatropha Curcas*. *Acta Physiol Plant* 34: 2207–2213.

Liang G, Du G, Chen J (2009) Salt induced osmotic stress for glutathione overproduction for *Candida utilis*. *Enzyme Microb Technol* 45: 324–329.

Liu D, Wang X, Chen Z, Xu H, Wang Y (2010) Influence of mercury on chlorophyll content in winter wheat and mercury bioaccumulation. *Plant Soil Environ* 56: 139–143.

Maksymiec W (1997) Effect of copper on cellular processes in higher plants. *Photosynthetica* 34: 321–342.

Manchanda G, Garg N (2008) Salinity and its effect on the functional biology of legumes. *Acta Physiol Plant* 30: 595–618.

Martínez M, Bernal P, Almela C, et al. (2006) An engineered plant that accumulates higher levels of heavy metals than *Thlaspi caerulescens*, with yields of 100 times more biomass in mine soils. *Chemosphere* 64: 478–485.

Matityahu I, Godo I, Hacham Y, Amir R (2013) Tobacco seeds expressing feedback-insensitive cystathionine gamma-synthase exhibit elevated content of methionine and altered primary metabolic profile. *BMC Plant Biol* 13: article no. 206.

May MJ, Vernoux T, Sánchez-Fernández R, Van Montagu M, Inzé D (1998) Evidence for post-transcriptional activation of γ -glutamylcysteine synthetase during plant stress responses. *Proc Natl Acad Sci USA* 95: 12049–12054.

Moons A (2003) Osgtu3 and osgtu4, encoding tau class glutathione S-transferases are heavy metal- and hypoxic stress induced and differentially

salt stress responsive in rice roots. FEBS Lett 553: 427–432.

Muneer S, Lee BR, Kim KY, Park SH, Zhang Q, Kim TH (2014) Involvement of sulphur nutrition in modulating iron deficiency responses in photosynthetic organelles of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Photosynth Res* 119: 319–329.

Murphy A, Taiz L (1995) Comparison of metallothionein gene expression and nonprotein thiols in 10 *Arabidopsis* ecotypes. *Plant Physiol* 109: 945–954.

Nagalakshmi N, Prasad MNV (2001) Responses of glutathione cycle enzymes and glutathione metabolism to copper stress in *Scenedesmus bijugatus*. *Plant Sci* 160: 291–299.

Nazar R, Iqbal N, Masood A, Syeed S, Khann A (2011) Understanding the significance of sulphur in improving salinity tolerance in plants. *Environ Exp Bot* 70: 80–87.

Nguyen-Deroche TLN, Caruso A, Le TT, et al. (2012) Zinc effects differently growth, photosynthesis, antioxidant enzyme activities and phytochelatins synthase expression of four marine diatoms. *Sci World J* article no. 982957.

Nikiforova VJ, Kopka J, Tolstikov V, et al. (2005) Systems rebalancing of metabolism in response to sulfur deprivation, as revealed by metabolome analysis of *Arabidopsis* plants. *Plant Physiol* 138: 304–318.

Noctor G, Queval G, Mhamdi A, Chaouch S, Foyer CH (2011) Glutathione. *The Arabidopsis Book*: article no. e0142. www.bioone.org/doi/full/10.1199/tab.0142.

Noctor G, Mhamdi A, Chaouch S, et al. (2012) Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant Cell Environ* 35: 454–484.

Norton GJ, Lou-Hing DE, Meharg AA, Price AH (2008) Rice-arsenate interactions in hydroponics: whole genome transcriptional analysis. *J Exp Bot* 59: 2267–2276.

Ohkama N, Takei K, Sakakibara H, Hayashi H, Yoneyama T, Fujiwara T (2002) Regulation of sulphur-responsive gene expression by exogenously applied cytokinins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 43: 1493–1501.

Oliveira de JA, Canbraia J, Sousa de MV, Oliva MA (2009) Sulphate uptake and metabolism in water hyacinth and *Salvinia* during cadmium stress. *Aquat Bot* 91: 257–261.

Pavliková D, Macek T, Macková M, Száková J, Balík J (2004) Cadmium

tolerance and accumulation in transgenic tobacco plants with a yeast metallothionein combined with a polyhistidine tail. *Int Biodeterior Biodegrad* 54: 233–237.

Pavlíková D, Zemanová V, Procházková D, Pavlík M, Száková J, Wilhemová N (2014) The long-term effect of zinc soil contamination on selected free amino acids playing an important role in plant adaptation to stress and senescence. *Ecotox Environ Safe* 100: 166–170.

Pivato M, Fabrega-Prats M, Masi A (2014) Low-molecular-weight thiols in plants: functional and analytical implications. *Arch Biochem Biophys* 560: 83–99.

Procházková D, Sairam RK, Lekshmy S, Wilhelmová N (2013) Differential response of a maize hybrid and its parental lines to salinity stress. *Czech J Genet Plant Breed* 49: 9–15.

Requejo R, Tena M (2005) Proteome analysis of maize roots reveals that oxidative stress is a main contributing factor to plant arsenic toxicity. *Phytochemistry* 66: 1519–1528.

Rogers HJ (2012) Is there an important role for reactive oxygen species and redox regulation during floral senescence? *Plant Cell Environ* 35: 217–233.

Romero LC, Domínguez-Solis JR, Gutierrez-Alcala G, Gotor C (2001) Salt regulation of O-acetylserine(thiol)lyase in *Arabidopsis thaliana* and increased tolerance in yeast. *Plant Physiol Biochem* 39: 643–647.

Roosens NH, Leplae R, Bernard C, Verbruggen N (2005) Variations in plant metallothioneins: the heavy metal hyper-accumulator *Thlaspi caerulescens* as a study case. *Planta* 222: 716–729.

Roxas VP, Lodhi SA, Garrett DK, Mahan JR, Allen RD (2000) Stress tolerance in transgenic tobacco seedlings that overexpress glutathione S-transferase/glutathione peroxidase. *Plant Cell Physiol* 41: 1229–1234.

Ruiz JM, Blumwald E (2002) Salinity-induced glutathione synthesis in *Brassica napus*. *Planta* 214: 965–969.

Saito K (2000) Regulation of sulphate transport and synthesis of sulphur-containing amino acids. *Curr Opin Plant Biol* 3: 188–195.

Saito K (2004) Sulfur assimilatory metabolism. The long and smelling road. *Plant Physiol* 136: 2443–2450.

Sánchez-Aguayo I, Rodríguez-Galán JM, García R, Torreblanca J, Pardo JM

(2004) Salt stress enhances xylem development and expression of S-adenosyl-L-methionine synthase in lignifying tissues of tomato plants. *Planta* 220: 278–285.

Sauge-Merle S, Cuine S, Carrier P, Lecomte-Pradines C, Luu DT, Peltier G (2003) Enhanced toxic metal accumulation in engineering bacterial cells expressing *Arabidopsis thaliana* phytochelatin synthase. *Appl Environ Microbiol* 69: 490–494.

Sauter M, Moffatt B, Saechao MC, Hell R, Wirtz M (2013) Methionine salvage and S-adenosylmethionine: essential links between sulfur, ethylene and polyamine biosynthesis. *Biochem J* 451: 145–154.

Shan C, Dai H, Sun Y (2012) Hydrogen sulphide protects wheat seedlings against copper stress by regulating the ascorbate and glutathione metabolism in leaves. *Aust J Crop Sci* 6: 248–254.

Shan CJ, Zhang SL, Li DF, et al. (2011) Effects of exogenous hydrogen sulphide on the ascorbate and glutathione metabolism in wheat seedlings leaves under water stress. *Acta Physiol Plant* 33: 2533–2540.

Shao L, Majumdar R, Minocha SC (2012) Profiling the aminopropyltransferases in plants: their structure, expression and manipulation. *Amino Acids* 42: 813–830.

Shen X, Carlström M, Borniquel S, Jädert C, Kevil CG, Lundberg J (2013) Microbial regulation of host hydrogen sulphide bioavailability and metabolism. *Free Radic Biol Med* 60: 195–200.

Singla-Pareek SL, Reddy MK, Sopory SK (2003) Genetic engineering of the glyoxalase pathway in tobacco leads to enhanced salinity tolerance. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 14672–14677.

Sobrino-Plata J, Ortega-Villasante C, Flores-Caceres ML, Escobar C, del Campo FF, Hernandez LE (2009) Differential alterations of antioxidant defenses as bioindicators of mercury and cadmium toxicity in alfalfa. *Chemosphere* 77: 946–954.

Sobrino-Plata J, Herrero J, Carrasco-Gil S, et al. (2013) Specific stress responses to cadmium, arsenic and mercury appear in the metallophyte *Silene vulgaris* when grown hydroponically. *RSC Adv* 3: 4736–4744.

Sobrino-Plata J, Carrasco-Gil S, Abadia J, Escobar C, Álvarez-Fernández A, Hernández LE (2014) The role of glutathione and mercury tolerance resembles its function under cadmium stress in *Arabidopsis*. *Metallomics* 6: 356–366.

Spisso AA, Cerutti S, Silva F, Pacheco PH, Martinez LD (2014) Characterization of Hg-phytochelatin complexes in vines (*Vitis vinifera* cv. Malbec) as defense mechanism against metal stress. *Biometals* 27: 591–599.

Srivastava S, Srivastava AK, Suprasanna P, D'Souza SF (2009) Comparative biochemical and transcriptional profiling of two contrasting varieties of *Brassica juncea* L. in response to arsenic exposure reveals mechanisms of stress perception and tolerance. *J Exp Bot* 60: 3419–3431.

Sung DY, Kim TH, Komives EA, Mendoza-Cózatl DG, Schroeder JI (2009) ARS5 is a component of the 26S proteasome complex, and negatively regulates thiol biosynthesis and arsenic tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J* 59: 802–813.

Sytar O, Kumar A, Latowski D, Kuczynska P, Strzałka K, Prasad MNV (2013) Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants. *Acta Physiol Plant* 35: 985–999.

Szalai G, Kellos T, Galiba G, Kocsy G (2009) Glutathione as an antioxidant and regulatory molecule in plants under abiotic stress conditions. *J Plant Growth Regul* 28: 66–80.

Takahashi H, Buchner P, Yoshimoto N, Hawkesford MJ, Shiu SH (2012) Evolutionary relationships and functional diversity of plant sulphate transporters. *Front Plant Sci* 2: article no. 119.

Tcherkez G, Tea I (2013) S-32/S-34 isotope fractionation in plant sulphur metabolism. *New Phytol* 200: 44–53.

Tennstedt P, Peisker D, Böttcher C, Trampczynska A, Clemens S (2009) Phytochelatin synthesis is essential for the detoxification of excess zinc and contributes significantly to the accumulation of zinc. *Plant Physiol* 149: 938–948.

Tester M, Davenport RA (2003) Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann Bot* 91: 503–527.

Tripathi RD, Srivastava S, Mishra S, Singh N (2007) Arsenic hazards: strategies for tolerance and remediation by plants. *Trends Biotechnol* 25: 158–165.

Van Hoof NA, Hassinen VH, Hakvoort HW, et al. (2001) Enhanced copper tolerance in *Silene vulgaris* (Moench) Garcke populations from copper mines of a 2b-type metallothionein gene. *Plant Physiol* 126: 1519–1529.

Vatamaniuk OK, Mari S, Lu YP, Rea PA (1999) AtPCS1, a phytochelatin synthase from *Arabidopsis*: isolation and in vitro reconstitution. *Proc Natl*

Acad Sci U S A 96: 7110–7115.

Vriens K, Cammue BPA, Thevissen K (2014) Antifungal plant defensins: mechanisms of action and production. *Molecules* 19: 12280–12303.

Wagner GJ (1993) Accumulation of cadmium in crop plants and its consequences to human health. *Adv Agron* 51: 173–212.

Wang J, Feng X, Anderson CW, Wang H, Zheng L, Hu T (2012) Implications of mercury speciation in thiosulphate treated plants. *Environ Sci Technol* 46: 5361–5368.

Wei S, Ma LQ, Saha U, et al. (2010) Sulphate and glutathione enhanced arsenic accumulation by arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. *Environ Pollut* 158: 1530–1535.

White PJ, Brown PH (2010) Plant nutrition for sustainable development and global health. *Ann Bot* 105: 1073–1080.

Wu YR, Messing J (2014) Proteome balancing of the maize seed for higher nutritional value. *Front Plant Sci* 5: article no. 240.

Xiang C, Oliver DJ (1998) Glutathione metabolic genes coordinately respond to heavy metals and jasmonic acid in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 10: 1539–1550.

Yang XE, Long XX, Ye HB, He ZL, Calvert DV, Stoffella PJ (2004) Cadmium tolerance and hyperaccumulation in a new Zn- hyperaccumulating plant species (*Sedum alfredii* Hance). *Plant Soil* 259: 181–189.

Yang Z, Wu Y, Li Y, Ling HQ, Chu C (2009) OsMT1a, a type I metallothionein, plays the pivotal role in zinc homeostasis and drought tolerance in rice. *Plant Mol Biol* 70: 219–229.

Youssef MM, Azooz MM (2013) Biochemical studies on the effect of zinc and lead on oxidative stress, antioxidant enzymes and lipid peroxidation in okra (*Hibiscus esculentus* cv. Hassawi). *Science Int* 1: 29–38.

Yruela I (2009) Copper in plants: acquisition, transport and interactions. *Funct Plant Biol* 36: 409–430.

Yu M, Lamattina L, Spoel SH, Loake GJ (2014) Nitric oxide function in plant biology: a redox cue in deconvolution. *New Phytol* 202: 1142–1156.

Zagorchev L, Seal CE, Kranner I, Odjakova M (2013) A central role for thiols in plant tolerance to abiotic stress. *Int J Mol Sci* 14: 7405–7432.

Zemanová V, Pavlík M, Pavlíková D, Tlustoš P (2014) The significance of methionine, histidine and tryptophan in plant responses and adaptation to cadmium stress. *Plant Soil Environ* 60: 426–432.

Zhang H, Xu W, Guo J, He Z, Ma M (2005) Coordinated responses of phytochelatins and metallothioneins to heavy metals in garlic seedlings. *Plant Sci* 169: 1059–1065.

Zhang H, Hu LY, Du KD, He YD, Wang SH, Luo JP (2008) Hydrogen sulphide promotes wheat seed germination and alleviates oxidative damage against copper stress. *J Integr Plant Biol* 50: 1518–1529.

Zhang X, Uroic MK, Xie WY, et al. (2012) Phytochelatins play a key role in arsenic accumulation and tolerance in the aquatic macrophyte *Wolffia globosa*. *Environ Pollut* 165: 18–24.

Zhao CZ, Xu J, Li Q, Li S, Wang P, Xiang FN (2014) Cloning and characterization of a *Phragmites australis* phytochelatin synthase (PaPCS) and achieving Cd tolerance in tall fescue. *PLoS One* 9: article no. e103771.

Zhao FJ, Hawkesford MJ, McGrath SP (1999) Sulphur assimilation and effects on yield and quality of wheat. *J Cereal Sci* 30: 1–17.

Zhao J, Yi H (2014) Genome-wide transcriptome analysis of *Arabidopsis* response to sulfur dioxide fumigation. *Mol Genet Genomics* 289: 989–999.

Zhigang A, Cuijie L, Yuangang Z, et al. (2006) Expression of BjMT2, a metallothionein 2 from *Brassica juncea*, increases copper and cadmium tolerance in *Escherichia coli* and *Arabidopsis thaliana* seedlings. *J Exp Bot* 57: 3575–3582.

Zhong L, Hu C, Tan Q, Liu J, Sun X (2011) Effects of sulphur application on sulphur and arsenic absorption by rapeseed in arsenic-contaminated soil. *Plant Soil Environ* 57: 429–434.

Zhou S, Hu W, Deng X, et al. (2012) Overexpression of the wheat aquaporin gene, TaAQP7, enhances drought tolerance in transgenic tobacco. *PLoS One* 7: article no. e52439.

Zuber H, Poignavent G, Le Signor C, et al. (2013) Legume adaptation to sulfur deficiency revealed by comparing nutrient allocation and seed traits in *Medicago truncatula*. *Plant J* 76: 982–996.



فصل ۶:

پرولین و گلايسين بتائين تحمل تنش اكسيداتيو
ناشی از كادميوم را در گیاهان متعادل می کنند:
مکانيسم های بيولوژیکی و مولكولی

محمد انور حسين، ديويد جی. بوريٲ و ماسايوکی فوجيتا

۱-۶- مقدمه

کادمیوم (Cd)، یکی از فلزات سنگین سمی است و به عنوان مشکل زیست محیطی عمده در سراسر جهان در نظر گرفته می شود. کادمیوم به طور مداوم از فعالیت های طبیعی و ناشی از انسان هم چون معدن، فوران های آتشفشانی، عدم مدیریت زباله های صنعتی و استفاده بیش از حد از کودهای فسفات به خاک اضافه می شود (گرنث، ۲۰۱۱؛ پارمر و همکاران، ۲۰۱۳؛ سباستین و وارا پراساد، ۲۰۱۴). به دلیل تحرک بسیار زیاد آن در سیستم گیاه-خاک، کادمیوم جذب شده از خاک به قسمت های بالای گیاه منتقل می شود و در قسمت های خوراکی انباشته می شود (ردجالا و همکاران، ۲۰۰۹؛ اوراگوچی و فوجیورا، ۲۰۱۲). سمیت کادمیوم در انسان ها منجر به بیماری ها زیادی می شود، از جمله، بیماری های کشنده عمده هم چون بیماری های قلبی، بیماری های کلیه، سرطان و دیابت (بازبینی شده در برنهوفت، ۲۰۱۳). آلودگی های کادمیوم مزارع برنج، همراه با کمبودهای مواد غذایی، منجر به اختلال کلیوی و بیماری های استخوانی (بیماری Itai Itai) در جمعیت ژاپن می شود (اوگاوا و همکاران، ۲۰۰۴). گیاهان کشت شده در خاک های آلوده به کادمیوم اختلال ردوکس سلولی محیطی را نشان می دهند که منجر به افزایش تولید گونه های اکسیژن فعال (ROS) و متیل گلی اوکسال^۱ (MG) می شود (حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ اوجدا و همکاران، ۲۰۱۳؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴؛ شرما و دیتز، ۲۰۰۹؛ سایتر و همکاران، ۲۰۱۳؛ ژاو و همکاران، ۲۰۱۲). افزایش بیش از حد MG و ROS به اجزا سلولی و ساختارها آسیب می رساند (برای مثال به پروتئین، لیپید و DNA) و باعث تغییرات برگشت ناپذیر در متابولیسم می شود، که این امر باعث مرگ گیاه می شود. گیاهان دفاع های آنتی اکسیدانی مؤثر (شامل ترکیبات آنزیمی و غیر آنزیمی) و سیستم منحصر به فرد گلی اوکسالاز^۲ (شامل دو آنزیم، گلی اوکسالاز یک و گلی اوکسالاز دو) که برای سمیت زدایی ROS و MG ایفای نقش می کنند را برای به حداقل رساندن صدمه اکسیداتیو استفاده می کنند. به علاوه، پیامرسانی ناشی از ROS مقاومت به تنش های غیرزیستی مختلف را از طریق تعدیل بیان ژن های واکنشی به تنش افزایش می دهد.

1. Methylglyoxal

2. Glyoxalase

بیش تر تحقیقات درباره سمیت کادمیوم با استفاده از بیش انباشت کننده‌ها^۱، انباشت کننده‌ها، ژنوتیپ‌های حساس به کادمیوم و متحمل به کادمیوم و رویکردهای مهندسی ژنتیک انجام شده‌اند که برای شناسایی سطوح ترکیب کننده و ناشی از آنتی اکسیدان‌های غیرآنزیمی و آنزیمی کلیدی که می‌توانند با حساسیت به کادمیوم و تحمل مرتبط باشند (کوپرس و همکاران، ۲۰۱۰؛ گالگو و همکاران، ۲۰۱۲؛ سان و همکاران، ۲۰۰۷). نتایج قابل توجه به دست آمده ارتباط نزدیک گلی اوکسالاز و سیستم‌های دفاع آنتی اکسیدانی با تحمل کادمیوم نشان می‌دهند. گیاهانی که ظرفیت‌های سمیت زدایی ROS و MG کم‌تری دارند برای سموم زیستی کادمیوم مناسب‌تر هستند (بازبینی شده در حسین و همکاران، ۲۰۲۱ الف).

گیاهان تنش اکسیداتیو ناشی از کادمیوم و مکانیسم‌های خاص را برای حفظ هموستازی سلولی، رشد و توسعه تشخیص می‌دهند (گالگو و همکاران، ۲۰۱۲). تنظیم متابولیک از طریق انباشت شدن پرولین و گلايسين بتائين استراتژی فیزیولوژیکی اصلی سازگار شده توسط گیاهان عالی برای بررسی اثرات زیان آور ROS و MG است (اصغر و همکاران، ۲۰۱۳؛ دهیر و همکاران، ۲۰۱۲؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۳؛ اسلام و همکاران، ۲۰۰۹ الف، ۲۰۰۹ ب؛ خان و همکاران، ۲۰۱۵؛ شرما و دیتز، ۲۰۰۶؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۳). مهم‌تر از همه، پرولین تنها فرونشانگر مؤثر ROS نیست بلکه پرولین مهم‌ترین ترکیب پیامرسانی ردوکس نیز است (اشرف و فولاد، ۲۰۰۷؛ رجب و همکاران، ۲۰۱۴؛ سیگنوری و همکاران، ۲۰۱۴). در کنار این، پرولین نیز به عنوان ذخیره نیتروژن و کربن به کار گرفته می‌شود، چاپرون مولکولی، و پیام برای دیگر واکنش‌های سازگاری (حسین و همکاران، ۲۰۱۴ الف، وربروجن و هرمنز، ۲۰۰۸، یانگ و همکاران، ۲۰۱۲) نیز است. پرولین نیز نقش دفاعی مهمی در تنش فلزات سنگین ایفا می‌کند. تحقیقات نشان داده‌اند که پرولین یون‌های فلزات سنگین در سلول‌های گیاه را کلات می‌کند و یک کمپلکس کادمیوم-پرولین غیرسمی را تشکیل می‌دهد (شرما و همکاران، ۱۹۹۸). وانگ و همکاران (۲۰۱۳) دریافتند که محتوای پرولین برگ‌های ذرت تحت تنش کادمیوم افزایش می‌یابد. اصغر و همکاران (۲۰۱۳) دریافتند که تحمل کادمیوم

در واریته‌های خردل (*Brassica juncea* L.) به انباشته کردن پرولین و آسمیلاسیون نیتروژن وابسته است. واریته متحمل Alankar بیش‌ترین محتوای پرولین و نیتروژن، بیش‌ترین فعالیت نیترات ردوکتاز^۱ (NR) را دارد و می‌تواند به‌طور مؤثرتری تنش اکسیداتیو ناشی از کادمیوم را در مقایسه با رقم با تحمل نسبی پایین SS2 را کنترل کند. انباشته شدن پرولین آزاد در سلول‌های گیاه یک نشانگر محافظتی سلول‌های گیاه است که در معرض تنش‌های غیرزیستی قرار می‌گیرد. مشخص شده است که کاهش اثرات تنش در محتوای آب سلولی موجب تجمع پرولین می‌شود (آن و همکاران، ۲۰۱۳؛ اسپت و همکاران، ۱۹۹۷).

هم‌چون پرولین، محافظت‌کننده‌های اسمزی گلیسین بتائین در تنش کادمیوم افزایش می‌یابند و عملکرد آن‌ها برای حفظ اجزای سلولی و ساختارها در برابر اثرات مضر تنش اکسیداتیو است (چن و مورتا، ۲۰۱۱). مشاهده شده است که گلیسین بتائین برای تثبیت ساختار کمپلکس پروتئین‌ها و آنزیم‌ها، و محافظت دستگاه فتوسنتزی، سلول‌های گیاه را از طریق سیستم‌های سمیت‌زدایی MG و ROS تنظیم می‌کند (چن و مورتا، ۲۰۱۱؛ کروز و همکاران، ۲۰۱۳؛ هوکو و همکاران، ۲۰۰۸؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰؛ اسلام و همکاران، ۲۰۰۹ الف؛ یانگ و همکاران، ۲۰۰۷). گلیسین بتائین، ربیولوژ ۱ و ۵ بیس فسفات کربوکسیلاز/اوکسیژناز (RuBisCO) را با ممانعت فعالیت RuBisCO در تیلاکوئید و ممانعت از غیرفعال‌سازی آن با گرما، محافظت می‌کند (آخوردیو و همکاران، ۲۰۰۸). اخیراً، در گیاه آبزی *Salvia natus* L.، دهیر و همکاران (۲۰۱۲) دریافتند که مقدار گلیسین بتائین در واکنش به تنش فلزات سنگین افزایش می‌یابد.

اگرچه عملکرد چندگانه بتائین و پرولین در تعدیل تحمل کادمیوم به‌خوبی شناخته شده است، مکانیسم‌های فیزیولوژیکی و بیولوژیکی دقیق پرولین یا گلیسین بتائین ناشی از تحمل تنش کادمیوم هنوز موضوع تحقیقات بسیاری است. مطالعات متعددی نشان دادند که افزایش مقدار پرولین سلولی یا گلیسین بتائین، چه با کاربرد خارجی یا با استفاده از رویکرد ترانسژنیک، می‌تواند بیان ژن‌های مختلف تحمل تنش از جمله

بیان ژن‌های مرتبط با پاک‌سازی^۱ ROS و MG را تعدیل کند (کاو و همکاران، ۲۰۱۳؛ دومن و همکاران، ۲۰۱۱؛ حیات و همکاران، ۲۰۱۳؛ هوکو و همکاران، ۲۰۰۸؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰؛ اسلام و همکاران، ۲۰۰۹ الف و ب؛ سریچورنادولسیل و همکاران، ۲۰۰۲). فصل حاضر متابولیسم ROS و MG را در گیاهان تحت تنش کادمیوم و نقش پرولین و گلایسین بتائین در افزایش تحمل کادمیوم را بحث می‌کند.

۲-۶- علائم سمیت کادمیوم در سلول‌های گیاه و واکنش‌های فیزیولوژیکی سلولی

علائم سمیت کادمیوم در بسیاری از گونه‌های گیاهی و تحت شرایط مختلف محیط زیست مطالعه شده‌است. تنش کادمیوم باعث القا کلروز برگ و ساقه (سی و همکاران، ۲۰۰۹؛ ویهوگر، ۲۰۱۴؛ ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳) نکروز برگ (پیتیرینی و همکاران، ۲۰۱۰) و قهوه‌ای شدن ریشه‌ها می‌شود (میشرا و همکاران، ۲۰۰۶). کادمیوم می‌تواند عدم تعادل مواد غذایی را نیز باعث شود (لاری و همکاران، ۲۰۰۲؛ ویهوگر، ۲۰۱۴) و می‌تواند بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیولوژیکی هم‌چون تنفس، فتوسنتز و آسمیلاسیون نیتروژن، فعال‌سازی آنزیم‌های کلیدی و تعادل آب را مختل کند (چن و همکاران، ۲۰۰۷؛ هیدجی و همکاران، ۲۰۱۰؛ پارمر و همکاران، ۲۰۱۳؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۴؛ ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳).

گزارش شده‌است که تنش کادمیوم ساختار^۲ کلروپلاست‌ها، تعلق و هدایت روزه‌ای را تغییر می‌دهد (فلکساس و مدرانو، ۲۰۰۲؛ جانوسکایتینه، ۲۰۱۴؛ سوزا و همکاران، ۲۰۱۱؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۴)، که این امر منجر به کاهش غلظت CO_2 خارج سلولی می‌شود (جانوسکایتینه، ۲۰۱۴؛ وسیلو و همکاران، ۲۰۰۲). تنش کادمیوم آنزیم‌های درگیر در تثبیت CO_2 را غیر فعال می‌کند، در نتیجه باعث کاهش فتوسنتز می‌شود. بسته شدن زود هنگام روزه‌ها و کاهش در رنگدانه‌های فتوسنتزی به عنوان نتیجه تنش کادمیوم به خوبی ثبت شده‌است (کروپا، ۱۹۸۸؛ پارمر و همکاران، ۲۰۱۳؛ سوزا و همکاران، ۲۰۰۵).

1. Scavenging

2. Ultrastructure

تأخیر در رشد گیاهان ناشی از تنش کادمیوم به دلیل ممانعت از توسعه سلولی با واسطه‌گری اتصال عرضی بیش‌تر پکتین‌ها در وسط لاملا است (پوسچنریدر و همکاران، ۱۹۸۹). اگرچه، ممانعت از رشد ناشی از کادمیوم نیز به انباشته شدن بیش‌تر محصولات ذخیره‌ای در مصرف رشد سلول و طویل شدن مرتبط است (مویا و همکاران، ۱۹۹۵؛ ورنا و دویی، ۲۰۰۱). به علاوه، کاهش فتوسنتز و اثرات تنش اکسیداتیو بر فرآیندهای فیزیولوژیکی هم‌چون متابولیسم اکسین یا حامل‌های اکسین نیز به کاهش رشد کمک می‌کند (پرساد، ۱۹۹۵). تنش اکسیداتیو اکثراً به عنوان اثر اولیه کادمیوم بحث می‌شوند، حتی با وجود این که کادمیوم مستقیماً قادر به ساخت رادیکال‌ها نیست (کلمنس، ۲۰۰۶؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴). کادمیوم با دخالت در فرآیندهای فیزیولوژیکی و سیستم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی باعث تنش اکسیداتیو می‌شود (سایپرس و همکاران، ۲۰۱۰؛ گراتو و همکاران، ۲۰۰۵؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴؛ سیتار و همکاران، ۲۰۱۳) (این موضوع با جزئیات بیش‌تر بعداً توضیح داده خواهد شد).

درون سلول‌های گیاه، غشای پلاسمایی اولین ساختاری است که تحت تأثیر کادمیوم قرار می‌گیرد. کربونیل‌شدن^۱ پروتئین و اتصال عرضی پروتئین تیول‌ها (بلکادهی و همکاران، ۲۰۱۴؛ رومرو-پروتاس و همکاران، ۲۰۰۲) تخریب غشای لیپیدی ناشی از رادیکال‌های آزاد (کوپرس و همکاران، ۲۰۱۰؛ پوپوا و همکاران، ۲۰۰۹)، نشت یونی (یانونه و همکاران، ۲۰۱۰) و غیرفعال‌سازی پروتئین‌های غشایی هم‌چون H-ATPases (فودور و همکاران، ۱۹۹۵) برخی از مکانیسم‌هایی هستند که احتمالاً در صدمه به غشا پلاسمایی ناشی از کادمیوم درگیر باشند. کادمیوم نیز باعث اختلالات کروموزومی^۲ می‌شود، مانع از تقسیم سلول می‌شود و می‌تواند چرخه سلولی را در بسیاری از گونه‌های گیاهی مختل کند (اسلام و همکاران، ۲۰۱۴؛ بناویدس و همکاران، ۲۰۰۵). کادمیوم جذب آب و هم‌چنین جذب و انتقال مواد غذایی ضروری مثل پتاسیم، کلسیم، فسفر را محدود می‌کند (داس و همکاران، ۱۹۹۷؛ سباستیان و ورا پراساد، ۲۰۱۴).

1. Carbonylation

2. Chromosomal aberrations

کادمیوم جذب و انتقال ریشه به اندام هوایی نیترات را کاهش می‌دهد، این امر به دلیل ممانعت از فعالیت نیترات ردوکتاز است (هرناندز و همکاران، ۱۹۹۶؛ ارفان و همکاران، ۲۰۱۴). دلیل سمیت سلولی کادمیوم شباهت شیمیایی کادمیوم با یون‌های فعال از نظر عملکردی است که در جایگاه‌های فعال بسیاری از آنزیم‌ها و ترکیبات پیام‌رسان به‌ویژه عنصر روی و هم‌چنین کلسیم و آهن یافت می‌شوند (گالگو و همکاران، ۲۰۱۲؛ روٹ و همکاران، ۲۰۰۶؛ ویهوگر، ۲۰۱۴).

تنش کادمیوم تولید ROS و MG را افزایش می‌دهد (حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ اوجدا و همکاران، ۲۰۱۳؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴). انباشته شدن بیش از حد MG در سلول‌های گیاهی تولید ROS را با مختل کرده و فرآیندهای فیزیولوژیکی هم‌چون فتوسنتز (سایتو و همکاران، ۲۰۱۱) را با غیرفعال‌سازی سیستم‌های پاک‌کننده ROS کاهش می‌دهد (هوگ و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۲؛ الف؛ رومرو-پورتاس و همکاران، ۲۰۰۴). تنش اکسیداتیو ناشی از ROS باعث پراکسیداسیون لیپید، بهم‌ریختگی غشا، نشت یونی، تخریب DNA و در نهایت مرگ گیاه می‌شود (حسین و همکاران، ۲۰۱۰؛ رومرو-پورتاس و همکاران، ۲۰۰۲؛ سیتار و همکاران، ۲۰۱۳).

۳-۶- مکانیسم‌های تحمل کادمیوم در گیاهان

گیاهان عالی استراتژی‌های مولکولی و فیزیولوژیکی هماهنگ را برای تنظیم جذب آب، متحرک‌سازی و غلظت خارج سلولی یون‌های کادمیوم، و برای محافظت از سلول‌ها از صدمه ناشی از کادمیوم به کار می‌گیرند. برای شناسایی مکانیسم‌های اصلی مرتبط با تحمل کادمیوم، مکانیسم‌های تجمع و سازگاری، رویکردهای بیولوژیکی، فیزیولوژیکی و مولکولی را تحت تأثیر قرار می‌دهند (اصغر و همکاران، ۲۰۱۵؛ گالگو و همکاران، ۲۰۱۲؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۲؛ الف). مکانیسم‌های مختلف توسط گونه‌های مختلف گیاهی برای تحمل کادمیوم مازاد به کار گرفته می‌شوند که غالب اوقات بیش از یک مکانیسم در یک گونه گیاهی یافت می‌شود (گالگو و همکاران، ۲۰۱۲؛ لین و آرتس، ۲۰۱۲). گیاهان هردو مکانیسم سازگاری و ساختاری را برای تحمل یون‌های کادمیوم دارا می‌باشند (لین و آرتس، ۲۰۱۲).

گیاهان متحمل به فلزات سنگین از مکانیسم‌هایی هم چون حذف در غشاء پلاسمایی، غیرمتحرک کردن، محدود کردن جذب و انتقال فلزات، سنتز انتقال‌دهنده‌های مخصوص فلزات سنگین، کلات شدن و عدم تحرک فلزات توسط لیگاندها (فیتوکلانتین‌ها، PCها و متالوتیونین^۱، MTها)، تغییر ROS و سیستم‌های سمیت‌زدا MG، تحریک القاء پروتئین تنش، سنتز پرولین و گلایسین بتائین، و افزایش مقدار پلی‌آمین‌ها، با مولکول‌های پیام‌رسانی هم چون سالیسیلیک اسید، جاسمونیک اسید^۲، نیتریک اکسید^۳ و اتیلن درگیر در هماهنگی این واکنش‌ها استفاده می‌کنند (بازبینی شده در اصغر و همکاران، ۲۰۱۵؛ گالگو و همکاران، ۲۰۱۲؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۲؛ الف؛ سیتار و همکاران، ۲۰۱۳؛ زو و وانگ، ۲۰۱۳). علاوه بر این، تغییر مسیرهای متابولیکی حیاتی، هم چون فتوسنتز و تنفس، کارایی گیاهان را برای جبران تقاضای انرژی زیاد در سلول‌های آلوده به کادمیوم کاهش می‌دهد (حسین و کوماتسو، ۲۰۱۳).

گیاهانی که در غلظت بالای کادمیوم می‌توانند رشد و توسعه یابند، به‌عنوان بیش‌انباشت‌کننده‌ها معروف هستند و این گیاهان حتی زمانی که در معرض تیمار خارجی کم کادمیوم هستند کادمیوم را در بافت‌های خود انباشته می‌کنند و اغلب کادمیوم در اندام هوایی تجمع می‌یابند می‌شوند. در بیش‌انباشت‌کننده‌ها، مقدار زیاد بیان ساختاری انتقال‌دهنده‌ها در غشای پلاسمایی معمول است، همانطور که در مورد بیش‌انباشت‌کننده‌های عنصر روی و کادمیوم مشاهده شده است (دالکورسو و همکاران، ۲۰۱۳؛ لومبی و همکاران، ۲۰۰۱؛ پنسه و همکاران، ۲۰۰۰). تحمل فلزات سنگین در *Thlaspi caerulescens* با انباشته شدن کم فلزات در واکوئل‌های ریشه، انتقال زیاد از ریشه به اندام هوایی و افزایش جذب سلول‌های برگ، آشکار می‌شود (لاسات و همکاران، ۲۰۰۰؛ ویوهوگر، ۲۰۱۴). اخیراً، سو وانگ (۲۰۱۳) گزارش کردند که تحمل کادمیوم در گیاه فسکیو با جایگیری کم‌تر کادمیوم در استوانه آوندی ریشه‌ها، با انتقال کم‌تر کادمیوم به برگ‌ها مرتبط بود. مکانیسم‌های بیوشیمیایی تحمل کادمیوم نیز در گیاه بیش‌انباشت‌کننده، *Phagmites australis*

1. Metallothionein

2. Jasmonic acid

3. Nitric oxide

مطالعه شده است. ریشه های گیاهان تیمار شده با کادمیوم افزایش در محتوای GSH و AsA را نشان دادند و افزایش فعالیت های آنزیم های سمیت زدای ROS در گیاهان تحت تنش کادمیوم نشان از تغییر مناسب GSH و AsA است و آنزیم های بازسازی، حداقل در قسمتی، ممکن است برای تحمل فلزات سنگین در Phagmites مسئول (یانیللی و همکاران، ۲۰۰۲).

۴-۶- تولید ROS ناشی از کادمیوم در سلول های گیاه

اگرچه کادمیوم تنش اکسیداتیو را القا می کند، اما در واکنش های فنتون^۱ و هبر-ویز^۲ شرکت نمی کند. گمان می رود که کادمیوم با بازدارندگی فرآیندهای فیزیولوژیکی فتوسنتز و تنفس و از طریق بازدارندگی سیستم های دفاعی آنتی اکسیدانی تنش اکسیداتیو را القا می کند (بلکدهی و همکاران، ۲۰۱۳؛ سویپرس و همکاران، ۲۰۱۰؛ گراتاو و همکاران، ۲۰۰۵؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۲ الف). گزارش شده است که کادمیوم اضافی می تواند یون های Ca^{2+} و Mn^{2+} را از مرکز واکنش اکسید کننده آب فتوسیستم II حذف کند و از عملکرد فتوسیستم II جلوگیری کند و دست نهایت منجر به اختلال انتقال الکترون شود (آتال و همکاران، ۱۹۹۱؛ باسزینسکی و همکاران، ۱۹۸۰؛ فالر و همکاران، ۲۰۰۵؛ کرانتو و همکاران، ۲۰۰۸؛ موهانتی و موهانتی، ۱۹۸۸). در قسمت احیا فتوسیستم مانند فاز کربوکسیله شدن فتوسنتز، جریان الکترون به وسیله کادمیوم جلوگیری می شود (سیدلکا و باسزینسکی، ۱۹۹۳). ریبولوز ۵، ۱-بیس فسفات کربوکسیلاز (RuBPC) و فسفو اینول پیروات کربوکسیلاز^۳ (PEPC) هدف های اولیه فلزات سنگین هستند. مشخص شده است که یون های کادمیوم از فعالیت RUBPC با حذف یون های منیزیم، یکی از مهم ترین کوفاکتورهای واکنش های کربوکسیلاسیون جلوگیری می کنند حذف یون های منیزیم می تواند فعالیت رویسکو را به دنبال واکنش های اکسیژناسیون^۴ تغییر دهد (کرانتو و همکاران، ۲۰۰۸؛ سیدلکا و باسزینسکی،

1. Fenton

2. Haber-Weiss

3. Phosphoenol pyruvate carboxylase

4. Oxygenation

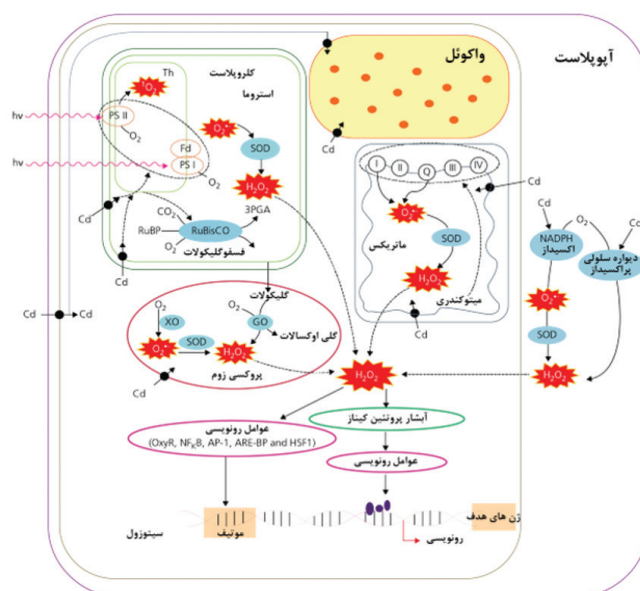
۱۹۹۳؛ سیدلکا و همکاران، ۱۹۹۸) و منجر به تولید گلیکولیت^۱ شود که توسط گلیکولات اکسیداز (GO)، تشکیل دهنده H_2O_2 در پراکسی‌زوم می‌شود (تاکاهاشی و مورتا، ۲۰۰۸). منبع اضافی تولید ROS در پراکسی‌زوم‌ها شامل فعالیت‌های O_2^- -تولید کننده ژانتین اکسیداز^۲ (XO)، فلاوین اکسیدازها^۳، و بتا-اکسیداسیون^۴ می‌باشد (کورپاس و همکاران، ۲۰۰۱؛ دل ریو و همکاران، ۲۰۰۶؛ محمدی و همکاران، ۲۰۱۰). تنش کادمیوم نیز تحرک پراکسیمال^۵ را افزایش می‌دهد که با افزایش ROS مرتبط است (رودریگز-سرانو و همکاران، ۲۰۰۹). رومرو-پورتاس و همکاران (۲۰۰۴) انباشته شدن سریع H_2O_2 را تحت تنش کادمیوم در پراکسی‌زوم‌های برگ گزارش کردند.

زنجیره انتقال الکترون (ETC) میتوکندری در گیاهان مثل حیوانات، به‌عنوان مهم‌ترین مکان سمیت کادمیوم در نظر گرفته می‌شود. مکان‌هایی که به‌خوبی برای سنتز ROS شناخته شده‌اند کمپلکس‌های یک و سه در ETC میتوکندری هستند، درحالی‌که O_2^- سنتز شده و بعداً به H_2O_2 تبدیل می‌شود (کون و همکاران، ۲۰۱۱؛ وانلرگ، ۲۰۱۳). در میتوکندری، وقوع ردوکس فعال یا غیرفعال کاتیون‌های فلزات سنگین می‌تواند به شروع و به تأخیر انداختن تنش اکسیداتیو کمک کند (رومر-پورتاس و همکاران، ۲۰۰۴؛ وانگ و همکاران، ۲۰۰۴). افزایش بیان ناشی از کادمیوم تولید ROS درون سلول‌های ریشه به‌طور عمده از ETC میتوکندری ناشی می‌شود (هینو و همکاران، ۲۰۰۸). اسمیری و همکاران (۲۰۱۰) دریافتند که کادمیوم اضافی می‌تواند عملکرد میتوکندری را با تغییر تعادل ردوکس اندامک مختل کند. بی و همکاران (۲۰۰۹) گزارش کردند که سنتز ROS در میتوکندری، در ترکیب با تغییر توزیع میتوکندری و الگوهای تحرک در Arabidopsis در معرض کادمیوم قبل از تولید ROS در کلروپلاست انجام می‌شود.

-
1. Glycolate
 2. Xanthine oxidase
 3. Flavin oxidase
 4. Beta-oxidation
 5. Peroxisomal

آنزیم‌های آپوپلاستیک^۱ مانند پراکسیدازهای دیواره سلولی و NADPH متصل به غشا پلاسما منبع اولیه تولید O_2^- و H_2O_2 در آپوپلاست هستند (محمدی و همکاران، ۲۰۱۰؛ وین و همکاران، ۲۰۱۲). هم‌چنین یافت شده‌است که کادمیوم تولید NADPH اکسیداز و انباشته شدن بیش‌تر ROS را تحریک می‌کند (هینو و همکاران، ۲۰۰۸؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴؛ رومرو-پروتاز و همکاران، ۲۰۰۴). گارنیر و همکاران (۲۰۰۶) نشان دادند که NADPH اکسیدازها در تشکیل H_2O_2 ناشی از کادمیوم دخیل هستند. NADPH اکسیداز و القا ROS وابسته به پراکسیداز دیواره سلولی نیز اخیراً در واکنش به کادمیوم و مس گزارش شده‌اند (پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴؛ رمانز و همکاران، ۲۰۱۰؛ وین و همکاران، ۲۰۱۲).

انباشته شدن زیاد ROS در اندامک‌ها معمولاً توسط سیستم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی سمیت‌زدایی می‌شود. با این حال، ممکن است H_2O_2 به دورن سیتوزول یا دیگر اجزای سلول نشت کند.



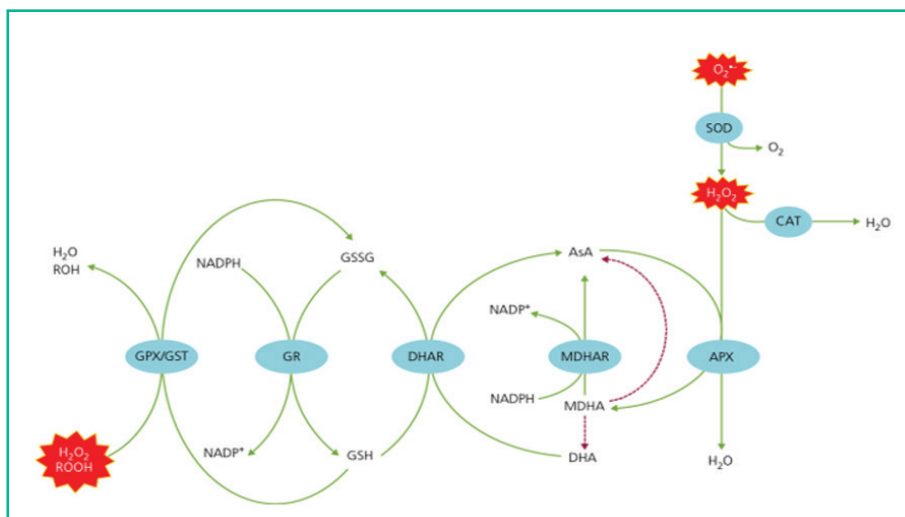
شکل ۶-۱- تولید ROS ناشی از کادمیوم در اندامک‌های مختلف سلول‌های گیاه و پیام‌رسانی ناشی از ROS در بیان ژن دفاعی.

1. Apoplastic

جدای از اثرات مضر، H_2O_2 می‌تواند به‌عنوان یک پیام (شکل ۶-۱) در واکنش‌های تنشی عمل کند و بیان و فعالیت ژن‌ها را تنظیم کند (چمیلوسکا-باک و همکاران، ۲۰۱۴؛ حسین و فوجیتا، ۲۰۱۰، ۲۰۱۲، ۲۰۱۳؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۱ الف و ب، ۲۰۱۳ الف و ب؛ شرما و دیتز، ۲۰۰۹؛ سوزوکی و همکاران، ۲۰۱۱). سته و همکاران (۲۰۱۲) بیان کردند که H_2O_2 یکی از مولکول‌های پیام‌رسانی اولیه فعال‌کننده انتقال پیام در واکنش به کادمیوم است.

۵-۶- سمیت‌زدایی ROS تحت تنش کادمیوم

در طول دوره تکامل، گیاهان سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی سمیت‌زدایی ROS هماهنگ را برای حفظ مقدار ROS ثابت را توسعه داده‌اند و این سیستم‌های دفاعی، موجود در اجزا درون سلولی مختلف، برای جلوگیری از انباشته شدن ROS تحت تنش‌های مختلف از جمله تنش کادمیوم بکار می‌رود (شکل ۶-۲).



شکل ۶-۲- سیستم‌های سمیت‌زدایی گونه‌های اکسیژن فعال در گیاهان

آنتی اکسیدان های آنزیمی هم چون کاتالاز (CAT)، سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، آسکوروبات پراکسیداز (APX)، مونودهیدروآسکوروبات ردوکتاز^۱ (MDHAR)، دهیروآسکوروبات ردوکتاز^۲ (DHAR)، گلوتاتیون ردوکتاز^۳ (GR)، گلوتاتیون اس-ترانسفراز^۴ (GST) و گلوتاتیون پراکسیداز (GPX) و آنتی اکسیدان های غیر آنزیمی هم چون گلوتاتیون (GSH)، آسکوروبیک اسید (AsA)، توکوفرول و کارتنوئیدها ترکیبات عمده سیستم های سمیت زدایی ROS هستند (گیل و توتجا، ۲۰۱۰؛ میتلر و همکاران، ۲۰۰۴). سوپراکسید (O_2^-) به سرعت توسط SOD به H_2O_2 ، و بعد از آن با مصرف AsA توسط APX به آب، یا توسط CAT که به صورت مستقیم H_2O_2 را به آب تبدیل می شوند. اکسیداسیون AsA توسط عمل APX، یا اکسیداسیون مستقیم AsA توسط ROS، منجر به انباشته شدن مونودهیدروآسکوروبات (MDHA) و دهیروآسکوروبات (DHA) می شود. MDHA بعد از آن از طریق MDHAR، با استفاده از NADPH، به AsA تبدیل می شود و DHAR با مصرف GSHDHR را به AsA تبدیل می کند. گلوتاتیون دی سولفید (GSSG) توسط GR، با مصرف NADPH به GSH تبدیل می شود. احیای GST و GPX با استفاده از گلوتاتیون H_2O_2 و پراکسیداز آلی از جمله پراکسیداز لیپید، تولید آب یا الکل ها را کاتالیز می کند. GSH و AsA نیز به عنوان پاکسازهای مستقیم ROS در واکنش های غیر آنزیمی عمل می کنند. هماهنگی بین فعالیت های آنزیم های آنتی اکسیدانی و آنتی اکسیدان های غیر آنزیمی، در اجزا درون سلولی مختلف، باید برای فراهم کردن سطح مطلوب O_2^- و H_2O_2 برای انجام عملکردهای پیامرسانی حفظ شوند (میتلر، ۲۰۰۲؛ پترو و وان بروسگم، ۲۰۱۲). تعادل بین تولید ROS و سمیت زدایی در سلول های گیاه به ROS اجازه ایفای عملکرد پیامرسانی و تنظیم شبکه بزرگی از ژن ها را می دهد (میتلر و همکاران، ۲۰۰۸؛ میتلر و همکاران، ۲۰۰۴؛ پترو و وان بروسگم، ۲۰۱۲؛ ساندیالیو و همکاران، ۲۰۱۲).

1. Monodehydroascorbate reductase

2. Dehydroascorbate reductase

3. Glutathione reductase

4. Glutathion S-transferase

۶-۶- تغییر فعالیت های آنزیم آنتی اکسیدان در واکنش به تنش کادمیوم

هم چون مکانیسم های بالقوه تحمل تنش کادمیوم، نقش سیستم های دفاعی آنزیمی و غیر آنزیمی آنتی اکسیدان در برخی از گزارشات اخیر بازبینی شده است (انجوم و همکاران، ۲۰۱۲؛ بیلین و همکاران، ۲۰۱۳؛ گالگو و همکاران، ۲۰۱۲؛ جوزفزاک و همکاران، ۲۰۱۲؛ موراتو و همکاران، ۲۰۱۲؛ شرما و دیتز، ۲۰۰۶). با استفاده از ژنوتیپ های متحمل به کادمیوم و حساس به کادمیوم، انباشت کننده کادمیوم و بیش انباشت کننده کادمیوم و رویکردهای ترانسژنیک، اکنون به خوبی معین شده است که فعالیت های زیاد مقدار آنزیم های آنتی اکسیدانی و آنتی اکسیدانی غیر آنزیمی، چه ساختاری و یا القا شده، به تحمل تنش کادمیوم مربوط هستند (انجوم و همکاران، ۲۰۱۲؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۲؛ الف؛ شرما و دیتز، ۲۰۰۹). مشخص شده است که تنش کادمیوم آسیب اکسیداتیو را در تعداد زیادی از گونه های گیاهی، در غلظت های متغیر کادمیوم، اندام های مختلف یا در سلول های کشت شده القا می کند و ارتباط قوی بین تحمل تنش کادمیوم و سیستم های سمیت زدایی ROS و MG وجود دارد (سویپرس و همکاران، ۲۰۱۰؛ گالگو و همکاران، ۲۰۱۲؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰؛ اسلام و همکاران، ۲۰۰۹؛ الف و ب؛ محمد و همکاران، ۲۰۱۲؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴؛ شینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۶؛ سیتار و همکاران، ۲۰۱۳؛ ترن و پوپوا، ۲۰۱۳). در ادامه در مورد تغییر فعالیت های آنزیم آنتی اکسیدانی و مقدار آنتی اکسیدان های غیر آنزیمی در گونه های مختلف گیاهی واکنش دهنده به تنش کادمیوم اشاره شده است.

۱-۶-۶- سوپر اکسید دیسموتاز (SOD)

در سلول های گیاهی و جانوری، SOD اولین خط دفاعی در برابر ROS القا شده توسط تنش های زیست محیطی از جمله تنش کادمیوم می باشد. فعالیت این آنزیم مستقیماً مقدار O_2^- و H_2O_2 ، دو پیش ماده بسیار مهم واکنش هبر-ویس را تغییر می دهد. O_2^- تولید شده در بافت های گیاهی معمولاً توسط عمل SOD، که بعداً توسط کاتالاز و / یا پراکسیدازها به آب منتقل می شوند، به H_2O_2 تبدیل می شود. بسته به کوفاکتور فلزی، SOD می تواند به عنوان MnSOD، FeSOD یا Cu/ZnSOD،

در اندامک‌های مختلف درون سلولی طبقه‌بندی شود. مارتینز-دومینگوئیز و همکاران (۲۰۱۰) افزایش تدریجی فعالیت SOD در *Spartinadensiflora* در معرض تنش کادمیوم را نشان دادند. افزایش فعالیت SOD تحت تنش کادمیوم نیز توسط احمد و همکاران (۲۰۱۳) در گوجه‌فرنگی و توسط باه و همکاران (۲۰۱۱) در گیاهچه‌های *Thyphaangustifolia* نشان داده شد. مارتینز و همکاران (۲۰۱۱) نشان دادند که گیاه تنباکو (*Nicotinatabacum L.*) رشد یافته در شرایط هیدروپونیک با مقادیر مختلف کادمیوم (۱۰۰، ۵۰، ۲۵، ۱۰ و ۰ میلی‌مولار) فعالیت بیش‌تر SOD در برگ‌های پیرتر نشان می‌دهند، در حالی که در برگ‌های جوان‌تر فعالیت SOD کاهش می‌یابد. اگرچه، اسمیت و همکاران (۲۰۰۸) فعالیت کم‌تر SOD در واکنش به مقدار کم و زیاد تنش کادمیوم در گیاهچه‌های *Arabidopsis* را دریافتند. کاهش فعالیت SOD و اثرات سمیت کادمیوم در *Pisum sativum* مرتبط بود (ساندلیو و همکاران، ۲۰۰۱). ساندلیو و همکاران (۲۰۰۱) نشان دادند که رشد گیاه نخود در معرض ۵۰ میلی‌مولار کادمیوم فعالیت FeSOD ، MnSOD و CuZnSOD را به ترتیب در ۶۰، ۸۰ و ۹۰ درصد کاهش داد. به نظر می‌رسد که این تفاوت‌ها به دلیل اختلاف در گونه‌های گیاهی آزمایش شده، غلظت‌های کادمیوم استفاده شده و نیز طول دوره تیمار کادمیوم باشد. تغییرات مشابهی در بیان ژن SOD در سویا مشاهده شد (پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴). کادمیوم افزایش بیان ژن‌های FeSOD ، MnSOD و Cu/ZnSOD در گیاهچه‌های چندساله چاودار^۱ را باعث شد. افزایش بیان ژن SOD در دیگر گیاهان تحت تنش کادمیوم نیز مشاهده شد (احمد و همکاران، ۲۰۱۳؛ پاولک و همکاران، ۲۰۰۹). تجزیه تحلیل پروتئوم ریشه *B. juncea* در معرض کادمیوم افزایش بیان FeSOD و کاهش بیان Cu/ZnSOD را نشان داد (آلوارز و همکاران، ۲۰۰۹).

۲-۶-۶- آسکوربات پراکسیداز (APX)

آسکوربات پراکسیداز آنزیم اصلی مسیر آسکوربات-گلوتاتیون است که به عنوان دهنده الکترون یا مصرف AsA ، H_2O_2 را به آب تبدیل می‌کند. افزایش فعالیت APX تحت تنش کادمیوم در بسیاری از گونه‌های گیاهی گزارش شده است. برای مثال،

افزایش بیان فعالیت APX تحت تنش کادمیوم در گیاهچه های کلزا^۱ مشاهده شد (حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۲). افزایش فعالیت های APX تحت تنش کادمیوم در دیگر گونه های گیاهی نیز گزارش شد (احمد و همکاران، ۲۰۱۳؛ چاو و همکاران، ۲۰۱۰؛ فیدالگو و همکاران، ۲۰۱۱؛ هسو و کاو، ۲۰۰۷؛ الف؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴؛ رومرو-پوتراس و همکاران، ۲۰۰۷). مارتینز-دومینوگوز و همکاران (۲۰۱۰) افزایش تدریجی در فعالیت APX در واکنش به تنش کادمیوم در *Spartinadensiflora* را گزارش کردند. اگرچه، اسمیت و همکاران (۲۰۰۸) گزارش کردند که تحت تنش مقدار کم کادمیوم (۱ میکرومولار)، افزایش دو برابری در فعالیت APX مشاهده می شود، در حالی که فعالیت APX در مقدار بالاتر کادمیوم (۱۰ میکرومولار) کاهش می یابد که با کاهش در محتوای AsA ارتباط دارد. مطالعات دقیق تر در گیاه بیش انباشت کننده *Arabidopsishalleri* در مقایسه با گیاهان غیرانباشت کننده نشان داد که APX و پراکسیدازها در گیاهان بیش انباشت کننده بیش تر بیان می شوند (پیانگ و همکاران، ۲۰۰۶). علاوه بر این، گیاهان تراریخته فوق بیان کننده ژن APX در جو (HvAPX1) به تنش کادمیوم بسیار متحمل تر یافت شدند (سو و همکاران، ۲۰۰۸). این امر اهمیت APX برای سمیت زدایی H_2O_2 ناشی از کادمیوم را بیش تر مشخص می کند.

۳-۶-۶- مونودهدروآسکوروبات ردوکتاز (MDHAR)

اکسیداسیون AsA توسط ROS یا توسط APX در طول سمیت زدایی H_2O_2 تولید MDHA می کند که می تواند به سرعت به DHA ناسازگار شود. گیاهان می توانند AsA را از MDHA با عمل MDHAR وابسته به NADPH یا از طریق تسهیم نامتناسب غیرآنزیمی MDHA به AsA بازیافت کنند، و در نتیجه وضعیت آسکوروبات ردوکتس را کنترل کنند.

نقش MDHAR در تغییر تنش کادمیوم هنوز ناشناخته است. در مطالعه ای کاهش وابسته به دوز در فعالیت MDHAR در گیاه کلزا که در معرض تنش کادمیوم بودند مشاهده شد (حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۲)، در حالی که افزایش بیان فعالیت

MDHAR در گیاه خردل در معرض ۱۰ میکرومولار کادمیوم یافت شد (مارکوسکا و همکاران، ۲۰۰۹). بونو و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادند که در مقدار کم غلظت Cd^{2+} (۲۰-۰ میکرومولار)، فعالیت MDHAR افزایش می‌یابد. در حالی که در دوزهای بالاتر Cd^{2+} (۵۰ میکرومولار) فعالیت کم‌تر افزایش یافته یا کاهش می‌یابد. مارتینز-دومینگوز و همکاران (۲۰۱۰) افزایش فعالیت MDHAR را تحت تنش کادمیوم در *Spartinadensiflora* گزارش کردند، در حالی که مطالعات پروتئومیکس اخیر افزایش فراوانی پروتئین MDAHR در واکنش به تنش کادمیوم را نشان دادند (آلوارز و همکاران، ۲۰۰۹؛ ساری و همکاران، ۲۰۰۶). در مقابل، تجزیه تحلیل پروتئومیکس اندام هوایی *Arabidopsis* کاهش بیان MDHAR را در واکنش به کادمیوم، عنصر روی و میکروارگانیزم‌های کوچک ریزوسفر را نشان داد (فاریناتی و همکاران، ۲۰۰۹). فراوانی کم MDHAR در گیاهان تحت تنش می‌تواند تقسیم نامناسب MDHA به AsA را به منظور حفظ وضعیت تعادل رداکس سلولی (حسین و همکاران، ۲۰۱۰) نشان دهد و همچنین می‌تواند غیرفعال‌سازی فعالیت MDHAR به دلیل دسترسی محدود NADPH را نشان دهد.

۴-۶-۶- دهیدروآسکوروبات ردوکتاز (DHAR)

دهیدروآسکوروبات ردوکتاز یک ترکیب مهم چرخه آسکوروبات-گلوتاتیون و مسئول بازیافت آسکوروبات است. در طول سمیت زدایی H_2O_2 توسط APX، MDHA که از اکسیداسیون AsA تولید می‌شود می‌تواند توسط MDHAR احیا شود یا به‌طور خودبخودی به AsA و DHA تبدیل می‌شوند. DHA بعداً توسط DHAR در واکنشی نیازمند به GSH به AsA احیا شود (چن و همکاران، ۲۰۰۳). اگر DHA با فعالیت DHAR به AsA احیا نشود، به ۲،۳-دیکتوگلونیک اسید تبدیل می‌شود. بازیافت سریع برای حفظ ظرفیت سمیت زدایی AsA بسیار مهم است. فعالیت DHAR به سلول‌های گیاه اجازه بازیافت DHA، حفظ مقدار AsA، حداقل کردن تخریب AsA و کمک به تنظیم وضعیت ردوکس سلولی کمک می‌کند. افزایش فعالیت DHAR در گیاه خردل در معرض ۱۰ میکرومولار کادمیوم یافت شد (مارکوسکا و همکاران، ۲۰۰۹)، اما فعالیت DHAR در مقادیر بیش‌تر کادمیوم کاهش می‌یابد. در مقابل، مارتینز-

دومینگوز و همکاران (۲۰۱۰) افزایش فعالیت DHAR در واکنش به همه مقادیر کادمیوم در *Spartinadensiflora* را نشان دادند. افزایش باثبات در فعالیت DHAR در ژنوتیپ‌های جو^۱ با درجه تحمل کادمیوم متفاوت که در معرض ۵ میکرومولار کادمیوم به مدت ۱۵، ۱۰، ۵، ۱ و ۲۵ روز قرار گرفته بودند مشاهده شد (چن و همکاران، ۲۰۱۰). ریشه‌ها و برگ‌های گیاه گندم که در معرض غلظت‌های مختلف کادمیوم (۴۰، ۲۰، ۱۰ میکرومولار) قرار گرفته بودند، افزایش فعالیت DHAR را نشان دادند؛ اگرچه، افزایش متعاقب در مقدار آسکوروبات برای متوقف کردن افزایش اکسیداسیون لیپید و پروتئین کافی نبود (پارادیسو و همکاران، ۲۰۰۸). با این حال، در مطالعه اخیر کاهش فعالیت DHAR در گیاهچه‌های *Brassicnapus* و *lensculinaris* تیمار شده با کادمیوم مشاهده شد (حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۲؛ تالوکدر، ۲۰۱۲). برخلاف نتایج بالا، ریشه‌های تیمار شده با کادمیوم *Populus x canescens* (۵۰ میکرومولار) افزایش فعالیت DHAR را در تیمار ۱۵ ساعت، با افزایش بیش‌تر در فعالیت به تنش طولانی مدت کادمیوم نشان داد (اسچوزندوبل و همکاران، ۲۰۰۲). افزایش DHAR در گیاهان تراریخته نیز منجر به وضعیت ردوکس با ثبات‌تر AsA تحت تنش کادمیوم می‌شود، که این امر حاکی از عملکرد بسیار مؤثرتر چرخه آسکوروبات-گلوتاتیون و حذف ROS است.

۵-۶-۶- گلوتاتیون ردوکتاز (GR)

گلوتاتیون ردوکتاز برای عمل چرخه AsA-GSH ضروری است که برای بازسازی GSH از GSSG، با استفاده از NADPH عمل می‌کند. این آنزیم نقش مهمی در حفظ مخازن AsA و GSH و نسبت باثبات GSH/GSSG ایفا می‌کند، که برای تعیین مقاومت گیاه به تنش‌های زیستی و غیرزیستی مهم‌تر از محتوای واقعی GSH است (حسین و همکاران، ۲۰۱۲ ب؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۰). در مطالعه اخیر افزایش در فعالیت GR تحت تنش کادمیوم ۵/۰ میلی‌مولار مشاهده شد، در حالی که فعالیت GR در کادمیوم ۱ میلی‌مولار بدون تغییر باقی ماند (حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۲). فعالیت GR برای افزایش واکنش به تنش کادمیوم در دیگر گیاهان نیز

یافت شد (احمد و همکاران، ۲۰۱۳؛ انجوم و همکاران، ۲۰۱۴؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴). مارتینز-دومنیگوز و همکاران (۲۰۱۰) افزایش دز فعالیت GR تحت تنش کادمیوم در *Spartinadensiflora* گزارش کردند. علاوه بر این، ارقام ماش^۱، متفاوت در حساسیت به کادمیوم، القا فعالیت GR را در سطوح مختلف نشان دادند. در مقایسه با شاهد، رقم متحمل به کادمیوم (Pusa) افزایش نزدیک به دو برابری در فعالیت GR را نشان داد، در حالی که رقم حساس (PS 16) فقط افزایش یک و نیم برابری در فعالیت GR را داشت (انجوم و همکاران، ۲۰۱۱). افزایش فعالیت GR در *B. juncea* در واکنش به تنش کادمیوم در رقم متحمل و رقم حساس به کادمیوم SS2 نیز مشاهده شد. با این حال، در حالی که فعالیت GR در هر دو رقم افزایش یافت، افزایش بیش تر در ژنوتیپ متحمل مشاهده شد (اقبال و همکاران، ۲۰۱۰). سمانه و همکاران (۲۰۰۷) افزایش فعالیت GR در گیاهچه‌های *Arabidopsisthaliana* تحت تنش کادمیوم را گزارش کردند (۱ و ۱۰ میکرومولار، ۷ روز). علاوه بر این، خردل هندی تراریخته با بیان زیاد ژن‌های GR تحمل بیش تر به کادمیوم نشان دادند (پیلون-اسمیتس و همکاران، ۲۰۰۰).

با وجود این که افزایش در فعالیت GR در گیاهان تحت تنش کادمیوم در بسیاری از گونه‌های گیاهی مشاهده شد، کاهش فعالیت GR در واکنش به تنش شدید کادمیوم نیز دیده شده است (بازبینی شده در انجوم و همکاران، ۲۰۱۲). در *Brassicanapus* تغییرات مرتبط با مقدار فعالیت GR توسط نوآوری و همکاران (۲۰۰۹) گزارش شد. آنها افزایش فعالیت GR تا ۱۰ میکرومولار کادمیوم و کاهش فعالیت GR بعد از ۱۵ روز از تیمار کادمیوم را گزارش کردند. آروند و پراساد (۲۰۰۵) کاهش فعالیت GR را تحت شرایط تنش کادمیوم در *Ceratophyllumdemersum* مشاهده کردند، اما تیمار با عنصر روی منجر به افزایش فعالیت GR شد. به نظر می‌رسد که فعالیت زیاد GR در گیاهان در معرض کادمیوم به حفظ نسبت‌های بالاتر GSH/GSSG و محتوای بیش تر GSH کمک می‌کند. GSH اضافی می‌تواند برای سنتز مراکز واکنش یا برای حفظ عملکرد شایسته DHAR، GST، GPX و GIY I، در متابولیسم ROS و MG استفاده شود (انجوم و همکاران، ۲۰۱۱؛ حسین و فوجیتا، ۲۰۰۹، ۲۰۱۰، ۲۰۱۲؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹، ۲۰۱۰، ۲۰۱۱ الف و ب؛ ۲۰۱۲ الف و ب؛ ۲۰۱۳ الف و ب).

۶-۶-۶- گلوتاتیون اس-ترانسفراز (GST)

گلوتاتیون اس-ترانسفرازها یک گروه مهم از آنزیم های دخیل در تحمل تنش هستند (فوجیتا و حسین، ۲۰۰۳). اگرچه GST به دلیل نقش خود در سمیت زدایی زنبیوتیک ها به خوبی شناخته شده است، GST نیز در حذف مولکول هایی که توسط ROS صدمه دیده اند نقش ایفا می کند. GST ها در ترکیب با GSH اغلب اوقات ترکیبات سمی آب گریز را کاتالیز می کند و برای تشکیل فرآورده ها که می تواند از سلول ها خارج شوند و یا در واکوئل ذخیره شده یا تغیر یابند (دالتون و همکاران، ۲۰۰۹). در بسیاری از مطالعات اخیر مشاهده شده است که افزایش فعالیت GST در گیاهان تحت تنش کادمیوم رخ می دهد (احمد و همکاران، ۲۰۱۳؛ انجوم و همکاران، ۲۰۱۴؛ حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۲؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۲؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴؛ روحمن و همکاران، ۲۰۱۰). علاوه بر این، افزایش فعالیت آن در جو (*Hordeum vulgare* cv. *Jubilant*) تیمار شده با کادمیوم یا با دیگر فلزات سنگین (سرب، مس، جیوه، کبالت و زینک) مشاهده شده است. افزایش فعالیت GST تحت تنش کادمیوم در برنج (هو و همکاران، ۲۰۰۹)، نوک ریشه های جو (هالوسکوا و همکاران، ۲۰۰۹)، گوجه فرنگی (گراتو و همکاران، ۲۰۰۸)، *Brassica napus* (نوایی و همکاران، ۲۰۰۹) و *Arabidopsis* (سمانه و همکاران، ۲۰۰۷؛ اسمیت و همکاران، ۲۰۰۸) یافت شد. در *Brassica napus* افزایش وابسته به دوز و زمان در فعالیت GST نیز گزارش شد (سزولوسی و همکاران، ۲۰۰۹). ارتباط بین مقدار کادمیوم، فعالیت GSH و GST توسط ژانگ و یانگ (۲۰۰۸) نیز مشاهده شد و آن ها بیان کردند که GSH و GST می توانند به عنوان نشانگرهای زیستی برای تحمل کادمیوم استفاده شوند. گیاهان تراریخته که ژن GST را بیش از حد بیان می کنند در مقایسه با گیاهان غیر تراریخته افزایش تحمل تنش کادمیوم نشان دادند. گیاهانی که پراکسیداسیون لیپید کمتری در تنش ناشی از کادمیوم و ROS نشان می دهند، دارای فعالیت های GST، SOD، GPX، APX و CAT در واکنش به تنش کادمیوم هستند.

۷-۶-۶- گلوتاتیون پراکسیداز (GPX)

گلوتاتیون پراکسیداز یک آنزیم مهم برای سمیت زدایی ROS در اندامک‌های سلول گیاهی است. عملکرد عمده این آنزیم کنترل مقدار H_2O_2 ، هیدروپراکسیدازهای آلی (ROOHها) و پراکسیداز لیپید است که با استفاده از GSH و/یا دیگر معادل‌های احیا کننده به آب و الکل احیا می‌کند (فویر و نوکتور، ۲۰۱۱). ژن GPX گیاه شبیه به پراکسیدازهای گلوتاتیون هیدروکسید فسفولیپید^۱ حیوانی (PHGPXها) هستند، که نسبت به H_2O_2 تمایل بالایی برای پراکسیدازهای لیپید دارد. زلینوا و همکاران (۲۰۱۳) افزایش فعالیت GPX در سلول‌های نوک ریشه‌های جو تحت تنش کادمیوم را مشخص کردند. به‌طور مشابه، *Allium cepa* که در معرض عوامل تنش‌زای فلزات سنگین متنوعی از جمله، کادمیوم قرار داشت، افزایش معنی‌داری در فعالیت GPX نشان داد (فاطمی و احمد، ۲۰۰۵). افزایش وابسته به دوز فعالیت GPX در *Hordeum vulgare* cv. *Jubilant* زمانی که در معرض تنش‌های کادمیوم، جیوه، مس، زینک، کبالت و سرب قرار داشت، مشاهده شد (هالوسکوا و همکاران، ۲۰۰۹). در مطالعه اخیر مشاهده شد که فعالیت GPX در گیاهان تحت مقدار کم کادمیوم (۰/۵ میلی‌مولار) افزایش یافته است، در حالی که فعالیت GPX زمانی که گیاهان در معرض مقدار بیش‌تر کادمیوم (۱ میلی‌مولار) قرار داشتند، کاهش می‌یابد که این امر با افزایش صدمه ناشی از ROS همراه می‌باشد (حسن‌زامن و همکاران، ۲۰۱۲). افزایش فعالیت GPX در واکنش به تنش کادمیوم در *B. campestris* نیز گزارش شده است (انجوم و همکاران، ۲۰۱۴).

کاهش بیان فعالیت GPX در واکنش به مقدار زیاد کادمیوم احتمالاً به دلیل انباشته شدن سریع H_2O_2 باشد که این امر منجر به اختلال فرآیندهای متابولیکی اصلی یا به دلیل مقدار محدود GSH در دسترس برای آنزیم‌های متابولیکی GSH است. کاهش بیان فعالیت GPX در *Ceratophyllum demersum* تحت تنش کادمیوم (۱۰ میکرومولار، ۷ روز) نیز مشاهده شد، در حالی که فعالیت GPX به دنبال مقدار اضافی عنصر روی تحت شرایط تنش کادمیوم افزایش یافت (آراویند و پراساد، ۲۰۰۵). افزایش فعالیت GPX نشان‌دهنده نقص محافظتی برای آنزیم است که این امر صدمه

1. Phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidase

اکسیداتیو ناشی از کادمیوم را محدود می کند؛ اگرچه، تغییرات در GPX طی واکنش به تنش کادمیوم به گونه و مدت زمان تنش وابسته است.

۸-۶-۶- کاتالاز (CAT)

کاتالاز یک اوکسی ردوکتاز است که H_2O_2 را پاکسازی می کند و آن را به اکسیژن و آب تبدیل می کند و این ماده یکی از آنزیم های مهم درگیر در تجزیه پراکسیدازهاست. تغییرات در فعالیت کاتالاز در گونه های گیاهی مختلف در معرض کادمیوم گزارش شده است. کاهش در فعالیت کاتالاز در واکنش به تنش کادمیوم در کلزا (*Brassica juncea*)، (مارکوسکا و همکاران، ۲۰۰۹؛ محمد و همکاران، ۲۰۱۲)، سویا (پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴)، و *Brassicanapus* (منگ و همکاران، ۲۰۰۹) مشاهده شده است. احمد و همکاران (۲۰۱۳) کاهش فعالیت کاتالاز در بافت های برگ گیاهچه های گوجه فرنگی در واکنش به کادمیوم را مشاهده کردند. این کاهش ها در فعالیت کاتالاز احتمالاً به دلیل غیرفعال کردن یا بازدارندگی کاتالاز باشد، زیرا کادمیوم به عنوان یک بازدارنده آنزیم شناخته شده است (داس و همکاران، ۱۹۹۷؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰). برخلاف نتایج بالا، سمانه و همکاران (۲۰۰۷) افزایش فعالیت کاتالاز تحت تنش کادمیوم در *Arabidopsis* را مشاهده کردند، در حالی که اسمیت و همکاران (۲۰۰۸) افزایش شدید فعالیت کاتالاز در بافت های برگ تحت تنش کادمیوم را گزارش دادند. مارتینز-دومینگوز و همکاران (۲۰۱۰) در واکنش به تنش کادمیوم در *Spartinadensiflora* افزایش فعالیت کاتالاز را مشاهده کردند، در حالی که فعالیت POD کاهش یافت، این امر نشان دهنده این است که کاتالاز نقش بسیار مهم در دفاع آنتی اکسیدانی ایفا می کند. در *Sedumalfredii* اکوتیپ بیش انباشت کننده کادمیوم، کاهش فعالیت کاتالاز در بافت های ریشه وجود داشت، در حالی که افزایش فعالیت کاتالاز در برگ ها نیز مشاهده شد. یلماز و پارلک (۲۰۱۱) نشان دادند که تحمل *Gronlandiadensa* به تنش کادمیوم به دلیل فعالیت بالای کاتالاز خوب بود. تجزیه و تحلیل ترانسکرپت نشان داد که ژن های کاتالاز پراکسیمال ریشه و برگ هر دو در واکنش به تنش کادمیوم افزایش بیان یافتند (اسمیت و همکاران، ۲۰۰۸).

۹-۶-۶- گلوپاتیون (GSH)

گلوپاتیون (GSH) یکی از تریپتیدهای^۱ فراوان و به شدت پراکنده در سلول‌های گیاه است. GSH از سه آمینواسید (گلوپامات، سیستئین، گلايسین) که از طریق مسیری شامل دو مرحله ساختاری کاتالیز شده توسط گاما-سیستئین سینتاز^۲ (gamma-ECS) و گلوپاتیون سینتاز^۳ (GSH-S) سنتز می‌شود. گلوپاتیون یکی از آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی عمده درگیر با خنثی‌سازی ROS و رادیکال‌های آزاد است (فویر و نوکتور، ۲۰۰۵).

مطالعات بسیاری روی گیاهان نشان داد که GSH نقش حیاتی در سمیت‌زدایی ROS تولید شده در گیاهان تحت تنش ایفا می‌کند (بازبینی شده در انجوم و همکاران، ۲۰۱۱). افزایش سنتز GSH برای انتقال پیام و دفاع در برابر ROS و MG که از طریق مسیرهای چندگانه واکنشی به تنش در نقاط کنترل چندگانه، شامل فعال‌سازی ژن‌های کدکننده آنزیم‌های مربوط به متابولیسم AsA و GSH می‌شود بسیار مهم است (حسین و فوجیتا، ۲۰۱۲؛ جین و همکاران، ۲۰۰۸؛ سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۶). گلوپاتیون پروتئین‌ها را از دنا‌توره شدن ناشی از اکسیداسیون ناشی از ROS گروه‌های پروتئین تیول محافظت می‌کند. GSH نیز به‌طور مستقیم در محافظت غشاها با حفظ آلفا-توکوفرول^۴ و زئانتین^۵ احیا شده نقش ایفا می‌کند.

اخیراً عملکردهای مختلفی از GSH در تحمل فلزات سنگین گزارش شده است (حسین و همکاران، ۲۰۱۲ الف) و اکنون به‌خوبی روشن شده‌است که GSH به‌عنوان اولین خط دفاعی واکنشی در برابر تنش کادمیوم، GSH سنتز شده گیاهان و مراکز واکنش برای تشکیل کمپلکس‌های Cd-SH و برای تقلیل یون‌های آزاد کادمیوم در سیتوپلاسم است (گریل و همکاران، ۱۹۸۵؛ گاو و همکاران، ۲۰۰۸؛ خان و همکاران، ۲۰۱۵؛ میشر و همکاران، ۲۰۰۶). GSH به‌عنوان پیش‌ماده برای دو آنزیم مهم، GST و GPX عمل می‌کند، هر دو برای سمیت‌زدایی ROS و دیگر ترکیبات سمی دخیل هستند

-
1. Tripeptides
 2. gamma-glutamylcysteine synthetase
 3. Glutathione synthetase
 4. Alpha-tocopherol
 5. Zeaxanthin

(انجوم و همکاران، ۲۰۱۴؛ فویر و نوکتور، ۲۰۰۵). GSH نیز در انتقال و ذخیره سولفور و سنتز مراکز واکنش نقش دارند (بلوم و همکاران، ۲۰۰۷). همچنین ثابت شده است که GSH در سمیت زدایی MG، یک ترکیب سمی گیاهی که در مقادیر زیاد تحت شرایط تنش زیست محیطی انباشته می شود، شرکت می کند (هوکو و همکاران، ۲۰۱۰؛ حسین و فوجیتا، ۲۰۰۹؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹، ۲۰۱۲ الف). GSH ردوکس سلولی تحت شرایط تنش زیست محیطی را باعث می شود. همراه با شکل اکسید شده (GSSG)، GSH به عنوان ردوکس دوگانه حیاتی برای نگهداشتن هموستازی سلولی عمل می کند و نقش کلیدی در سیستم های پیامرسانی متنوع در گیاهان ایفا می کند (نوکتور، ۲۰۰۶).

اغلب اوقات مقدار گلووتاتیون در واکنش به افزایش مقدار ROS، با مقدار GSH به طور ساختاری در گیاهان سازگار شده به شرایط پرتنش افزایش می یابد، یا برای جبران کاهش در دیگر آنتی اکسیدان ها افزایش می یابد (مرس، ۱۹۹۶؛ مای و لیور، ۱۹۹۳). افزایش مقدار GSH، که باعث افزایش ظرفیت سمیت زدایی ROS، تحت تنش کادمیوم در *Brassicajuncea*، *Brassicacampestris* (انجوم و همکاران، ۲۰۰۸؛ قدیر و همکاران، ۲۰۰۴) و *Pisumsativum* (متوالی و همکاران، ۲۰۰۳) شده است. افزایش سریع مقدار GSH در برگ ها، ساقه ها و ریشه ها گیاهان در معرض فلزات سنگین (Hg^{2+} و Pb^{2+} ، Cd^{2+}) توسط هوانگ و همکاران (۲۰۱۰) گزارش شده است، در حالی که محمد و همکاران (۲۰۱۲) نشان دادند که با افزایش تنش در *Brassicajuncea* تیمار شده با کادمیوم مقدار GSH بالاتر و سنتز مراکز واکنش بیش تر می شود. افزایش مقدار GSH در گیاهچه های گوجه فرنگی و برنج تحت تنش کادمیوم (احمد و همکاران، ۲۰۱۳؛ هو و همکاران، ۲۰۰۹؛ سو و همکاران، ۲۰۰۹) و بیان ژن های مرتبط با متابولیسم GSH واکنشی به تنش فلزات سنگین را مشخص کردند (زیانگ و اولیویر، ۱۹۹۸). سمانه و همکاران (۲۰۰۷) مشاهده کردند که GSH احیا شده در برگ های گیاهچه های *Arabidopsis* تیمار شده با کادمیوم کاهش یافتند، در حالی که محتوای GSSG افزایش یافت. تیمار کوتاه مدت با کادمیوم برای افزایش مقدار GSH نشان داد که زمانی که غلظت کادمیوم و طول دوره تیمار افزایش می یابد، مقدار آن کاهش پیدا می کند

(انجوم و همکاران، ۲۰۱۴؛ بونو و همکاران، ۲۰۱۴؛ اسچوتزندوبل و همکاران، ۲۰۰۲)، کاهش‌های این چنینی عمدتاً به سنتز مراکز واکنش نسبت داده می‌شوند (گریل و همکاران، ۱۹۸۵). اگرچه، تهی‌سازی مخازن GSH نیز به افزایش استفاده GSH در طول بازسازی AsA از DHA، یا به دلیل برهمکنش مستقیم GSH با کادمیوم نسبت داده می‌شود (پیتزینی و همکاران، ۲۰۰۳). کاهش مقدار GSH که سرانجام باعث ضعیف شدن متابولیسم ROS و دفاع در برابر کادمیوم می‌شود در ژنوتیپ‌های حساس نخود یافت شده است (متوالی و همکاران، ۲۰۰۵). مطالعات روی گیاهان بیش انباشت‌کننده کادمیوم اهمیت GSH و آنزیم‌های متابولیزه‌کننده آن‌ها را برای تحمل کادمیوم تأیید می‌کنند. گیاهان بیش انباشت‌کننده هم‌چون *Phragmites australis*، *Arabidopsis*، *Sedum alfredii* و *Thlaspi caerulescens* همه محتوای بیش‌تر GSH و مقدار فعالیت‌های متابولیزه‌کننده GSH بیش‌تر را تحت تنش کادمیوم نشان دادند (بازبینی شده در حسین و همکاران، ۲۰۱۲ الف). گیاهان ترانسژنیک که ژن بیوسنتز کننده GSH را فوق بیان می‌کنند نیز تحمل کادمیوم بالاتر را به دلیل افزایش قابلیت برای انباشته کردن کادمیوم را نشان دادند (گیو و همکاران، ۲۰۰۸؛ ژو و همکاران، ۱۹۹۹).

۱۰-۶-۶- آسکوربات (AsA)

در میان آنتی‌اکسیدان‌های محلول در آب گیاهان، آسکوربات فراوان‌ترین است و به‌عنوان بافر عمده ردوکس، کوفاکتور برای آنزیم‌ها، تنظیم‌کننده تقسیم و رشد سلولی و مولکول پیام‌رسانی به کار گرفته می‌شود (گالیه، ۲۰۱۳). APX یکی از مهم‌ترین آنزیم‌های چرخه سمیت‌زدایی AsA-GSH است و از آسکوربات به‌عنوان پیش ماده استفاده می‌کند (دالتون و همکاران، ۱۹۸۶؛ ناکانو و اسادا، ۱۹۸۱). علاوه بر این، AsA می‌تواند مستقیماً اشکال متنوعی از ROS ($O_2^{\cdot-}$ ، O_2 و $OH^\cdot$) را خنثی کند. بنابراین برای سلول‌های گیاه حفظ مقدار زیادی از AsA برای مقابله با اثرات زیان‌آور تنش اکسیداتیو و هم‌چنین برای تنظیم فرآیندهای فیزیولوژیکی مختلف ضروری است (آتار و همکاران، ۲۰۰۸؛ سمینوف، ۲۰۰۰).

مقدار AsA در گیاهان به‌طور قابل ملاحظه‌ای تحت تنش کادمیوم متغیر است. در مطالعه اخیر در گیاه کلزا، کاهش مقدار AsA در تنش کادمیوم مشاهده شد

(حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۲) و افت مشابه AsA برای گیاهچه های برنج و Arabidopsis در معرض کادمیوم نیز گزارش شده است (چاو و همکاران، ۲۰۱۰؛ هسو و کاو، ۲۰۰۷؛ کنون و همکاران، ۲۰۱۳). لیو و همکاران (۲۰۰۷) نشان دادند که محتوای AsA در گیاه *Beckmerianivea* تحت تنش مقدار کم کادمیوم افزایش یافت، در حالی که محتوای AsA تحت تنش مقدار زیاد کادمیوم کاهش یافت. به طور مشابه، قرار دادن گیاهچه های Arabidopsis در معرض تنش کوتاه مدت (۲۴ ساعت) باعث افزایش در مقدار AsA در بافت های ریشه شد (اسمیت و همکاران، ۲۰۰۹)، در حالی که قرار دادن یک هفته ای *Certophyllum demersum* در معرض تنش کادمیوم منجر به کاهش AsA شد (آروند و پرساد، ۲۰۰۵). علاوه بر این، گیاهچه های Arabidopsis در معرض تنش کادمیوم کاهش بیان AsA را نشان دادند (اسمیت و همکاران، ۲۰۰۹). این نتایج نشان می دهد که افزایش AsA می تواند به عنوان آنتی اکسیدان عمل کند یا به عنوان کوفاکتور APX برای سمیت زدایی ROS ناشی از کادمیوم ایفای نقش کند. پیش تیمار کردن گیاهان با AsA پیش ماده ال-گالاکتونو-گاما-لاکتون می تواند با افزایش قابلیت سلول های گیاه برای تولید AsA و با افزایش بیان ژن های مرتبط با تحمل کادمیوم سمیت کادمیوم را کاهش دهد (چاو و همکاران، ۲۰۱۰؛ پارادیسو و همکاران، ۲۰۰۸؛ ژو و همکاران، ۲۰۰۵). تحت شرایط تنش شدید، سنتز AsA می تواند با کاتابولیسم شدید (سونگ و همکاران، ۲۰۰۵) جلوگیری شود. همچنین این امکان وجود دارد که نرخ بازسازی AsA برای حفظ مقدار AsA کافی نباشد (چاو و همکاران، ۲۰۱۰؛ اسچوتزندوبل و همکاران، ۲۰۰۱، ۲۰۰۲). بنابراین، از دست رفتن محتوای AsA تحت تنش شدید کادمیوم به احتمال زیاد به دلیل تجزیه بیش تر نسبت به سنتز و اکسیداسیون AsA به DHA باشد.

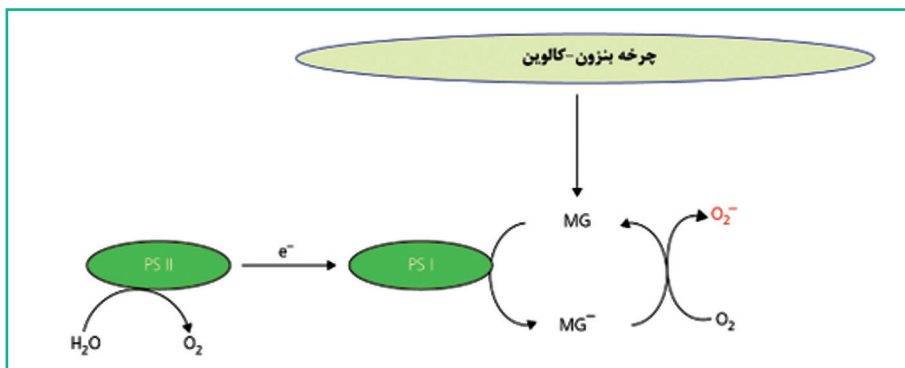
بحث بالا به وضوح نشان می دهد که سیستم های آنتی اکسیدانی القا شده با تنش کادمیوم به گونه های گیاهی، فاز رشد گیاهان، طول دوره تنش کادمیوم و غلظت کادمیوم وابسته است، علاوه بر این برای شرایط زیست محیطی خارجی که می تواند منجر به تغییر سیستم های سمیت زدایی و پاکسازی ROS (دالکورسو و همکاران، ۲۰۰۸؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۲ الف) و بیان ژن دفاعی شود.

۷-۶- فعالیت‌های متیل‌گلی‌اوکسال و گلی‌اوکسالز تحت تنش کادمیوم

متیل‌گلی‌اوکسال، ترکیب به شدت جهش‌زا و سمی گیاهی، که به‌طور کلی در سلول‌ها در واکنش به تنش‌های زیست محیطی از جمله کادمیوم انباشته می‌شود (بانو و همکاران، ۲۰۱۰؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ کاور و همکاران، ۲۰۱۴؛ اوجدا و همکاران، ۲۰۱۳؛ اوپادهیا و همکاران، ۲۰۱۱؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵). سمیت MG عمدتاً به دلیل توانایی آن برای تشکیل ترکیب اضافی یا ارتباطات متقابل با دیگر مولکول‌های زیستی و کاهش فعالیت بیولوژیکی آن‌ها و جلوگیری از متابولیسم آنتی‌اکسیدان‌ها است (هوک و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۲ الف؛ کالاپوس، ۲۰۰۸). افزایش معنی‌دار در مقدار MG در گیاهچه‌های کدو تنبل در معرض تنش کادمیوم (یک میلی‌مولار CdCl_2)، در ۲۴ ساعت از تیمار کادمیوم مشاهده شد (حسین و همکاران، ۲۰۰۹). اوجدا و همکاران (۲۰۱۳) دریافتند که مقدار گلی‌اوکسال و MG هر دو در گیاهان تحت تنش سلنیوم و فلزات سنگین افزایش می‌یابند. یافته‌های آن‌ها نتایج گروه‌های تحقیقاتی دیگر را تأیید می‌کند به‌طوری‌که مقدار MG تحت تنش‌های فلزات سنگین افزایش یافتند. GSH به‌عنوان کوفاکتور گلی‌اوکسالز که عمدتاً مسئول سمیت-زدایی MG است، عمل می‌کند، پس کاهش کادمیوم، به دلیل سنتز مراکز واکنش می‌تواند به‌طور منفی سمیت-زدایی MG را تحت تأثیر قرار دهد. گیاه تنباکوی تراریخته بیان‌کننده بیش از حد آنزیم‌های مسیر گلی‌اوکسالز فقط زمانی که نسبت GSH/GSSG مطلوب باشد در مقایسه با گیاهان نوع وحشی مقاومت بیش‌تر به تنش‌های غیرزیستی نشان می‌دهند (سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۶).

سایتو و همکاران (۲۰۱۱) نشان دادند که MG، از تریوز فسفات‌ها، در طول دوره فتوسنتز در کلروپلاست‌ها انباشته می‌شوند و اگر سمی‌زدایی نشود این MG به‌طور مؤثر باعث افزایش مقدار $\text{O}_2^{\cdot-}$ می‌شود که می‌تواند منجر به صدمه اکسیدتیو به ماکرومولکول‌های و یا تقلیل فعالیت فتوسنتز شود (شکل ۶-۳). متیل‌گلی‌اوکسال نه تنها به‌طور مستقیم از عملکردهای فیزیولوژیکی جلوگیری می‌کند، بلکه می‌تواند به‌طور مستقیم از طریق تغییرات سنتز ABA، در Arabidopsis جلوگیری کند (هوک و همکاران، ۲۰۱۲ ب و ج). بنابراین، به‌منظور بقادر شرایط تنش، گیاهان باید فرآیندهای

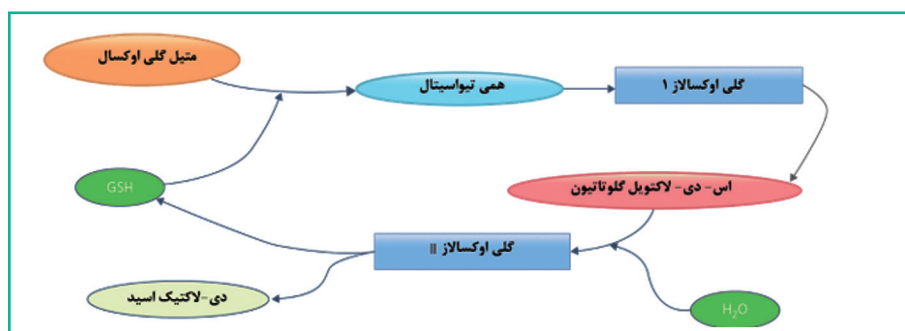
سمیت‌زدایی MG برای اجتناب از صدمه سلولی و حفظ فرآیندهای فیزیولوژیکی ضروری هم‌چون فتوسنتز را بیش‌تر بیان کنند (هوک و همکاران، ۲۰۱۲ ب و ج).



شکل ۶-۳- افزایش تولید سوپراکسید ($O_2^{\cdot-}$) ناشی از متیل‌گلی‌اوکسال در کلروپلاست. تغییر یافته از سایتو و همکاران (۲۰۱۰)

سیستم گلی‌اوکسالاز سیستم عمده سمیت‌زدایی در سلول‌های زنده است و شامل دو آنزیم، گلی‌اوکسالاز I (Gly I) و گلی‌اوکسالاز II (Gly II) است. متیل‌گلی‌اوکسالاز به‌طور غیرآنزیمی با GSH احیا شده واکنش می‌دهد و همی‌تیواستیل را تشکیل می‌دهد که منجر به کاهش مقدار GSH می‌شود. گلی‌اوکسالاز I تبدیل همی‌تیواستیل به اس-دی-لاکتوگلوکوتایون را کاتالیز می‌کند که با Gly II به دی-لاکتیک هیدرولیز می‌شود و GSH دوباره ساخته می‌شود (شکل ۶-۴؛ ثورنالی، ۱۹۹۰). مطالعات اخیر افزایش در فعالیت Gly I در گیاهچه‌های کدوتنبل و ماش در معرض کادمیوم و افزایش تنش اکسیداتیو را گزارش کردند (حسین و همکاران، ۲۰۰۹، ۲۰۱۰). در مقابل، کاهش معنی‌دار فعالیت Gly I در واکنش به تنش کادمیوم در گیاهچه‌های کلزا مشاهده شد (حسن‌زامن و همکاران، ۲۰۱۲). مطالعات پروتئومیکس اخیر افزایش مقدار پروتئین Gly I در گیاهان تحت تنش کادمیوم و مس را دریافتند (احسان و همکاران، ۲۰۰۷ الف). افزایش مقدار پروتئین Gly I نیز در بافت اندام هوایی گیاه *Arabidopsis thaliana* تیمار شده با کادمیوم و عنصر روی را مشاهده کردند (فریناتی و همکاران، ۲۰۰۹). افزایش فعالیت Gly I نیز در واکنش به تنش شوری، خشکی، گرما و یخ‌زدگی نیز مشاهده شده است (حسین و فوجیتا، ۲۰۰۹؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹، ۲۰۱۳ الف وب؛ کور و همکاران، ۲۰۱۴ و

افزایش مقدار mRNA Gly I در گیاهان تحت تنش های مختلف از جمله عنصر روی اضافی (اسپارتو و همکاران، ۱۹۹۵؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ لین و همکاران، ۲۰۱۰؛ سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۶) مشخص شده است. رقم متحمل به شوری برنج Pokkali، در مقایسه با رقم حساس IR64، فعالیت بیش تر Gly I در واکنش به تنش شوری را نشان دادند (ال-شابروی و همکاران، ۲۰۱۰). ممکن است افزایش مقدار Gly I برای سمیت زدایی MG انباشته شده در گیاهان در واکنش به تنش ها، از جمله تنش کادمیوم ضروری باشد. جدای از این امر، در مورد این که چگونه ژن های Gly I تنظیم می شوند، اطلاعات کمی وجود دارد.



شکل ۴-۶- سیستم گلی اوکسالاز منحصر به فرد در گیاهان مسئولی برای سمیت زدایی MG. اقتباس شده از ثرونالی (۱۹۹۰).

گلی اوکسالاز II، آنزیم دوم مسیر گلی اوکسالاز، مسئول تبدیل اس-دی-لاکتوگلو تاتیون^۱ به دی-لاکتات^۲ و بازسازی GSH است. گزارش شده است که مرکز فلزی دوهسته ای^۳ Fe-Zn برای فعالیت Gly II مهم است (گوش و همکاران، ۲۰۱۴). آشکار شده است که هر دوی این فلزات با جایگاه ثابت انتقال، اتصال به پیش ماده و مرکز هیدرولیز مرتبط هستند. به نظر می رسد که تغییر در جئومتری^۴ و یا الکترواستاتیک^۵ مرکز دوهسته ای اثرات عمیقی بر فعالیت Gly II دارد (یاداو و همکاران، ۲۰۰۸؛ ژانگ و همکاران،

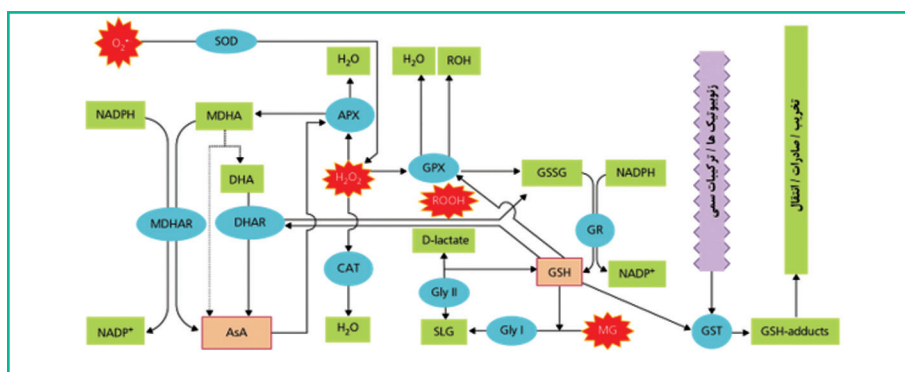
1. S-D-lactoylglutathione
2. D-lactate
3. Binuclear
4. Geometry
5. Electrostatics

(۲۰۰۱). اگرچه افزایش در فعالیت Gly II اثرات عمیقی بر تحمل تنش غیرزیستی، از طریق نسبت GSH/GSSG دارد، کاهش فعالیت Gly II در گیاه Vignaradiate و پینه پیاز در واکنش به تنش کادمیوم مشاهده شده است (حسین و فوجیتا، ۲۰۰۹؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰) و در گیاهچه‌های کلزا کاهش فعالیت Gly II تحت دو سطح مختلف تنش کادمیوم نیز مشاهده شد (حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۲). ممکن است فعالیت کاتالیکی Gly II به دلیل برهمکنش مرکز دو هسته‌ای Fe-Zn با کادمیوم کاهش یابد. علاوه بر این، گیاهان تراریخته بیان کننده بیش از حد آنزیم‌های مسیر گلی‌اوکسالاز با فعالیت‌های بیش‌تر Gly I و Gly II، در مقایسه با گیاهان غیر تراریخته، تحت تنش عنصر روی مقدار کم‌تر پراکسیداسیون لیپید و MG و مقدار بیش‌تر سنتز GSH و PC‌ها دارند. ممکن است که افزایش مقدار MG و SLG در گیاهان به‌طور ژنتیکی مهندسی شده برای بیان بیش از حد ژن‌های Gly I و Gly II به‌طور مؤثرتری سمیت‌زدایی کنند، از این‌رو افزایش مقدار GSH در گیاهان تحت تنش، اجازه سنتز PC‌های بیش‌تر را خواهد داد و از این‌رو تحمل تنش فلزات سنگین را بهبود خواهد بخشید (سینگلا-پاریک، ۲۰۰۶).

۸-۶- القا هماهنگ سیستم‌های سمیت‌زدایی MG و ROS در القای تحمل تنش فلزات سنگین از جمله تنش کادمیوم

تحمل تنش فلزات سنگین یک رفتار چندژنی است که از طریق عمل هم‌زمان ژن‌های چندگانه از مسیرهای متابولیکی مختلف به‌دست می‌آید (گالگو و همکاران، ۲۰۱۲؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۱ الف؛ مصطفی و فوجیتا، ۲۰۱۳؛ مصطفی و همکاران، ۲۰۱۴). بسیاری از مطالعات اخیر نشان داده‌اند که افزایش بیان هم‌زمان سیستم‌های ROS و MG در واقع تحمل گیاهان به عوامل تنش‌زای مختلف غیرزیستی از جمله کادمیوم را افزایش می‌دهد (حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۲؛ هوک و همکاران، ۲۰۰۸؛ حسین و فوجیتا، ۲۰۱۰؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۱ ب، ۲۰۱۳ الف و ب، ۲۰۱۴ ب؛ مصطفی و فوجیتا، ۲۰۱۳). چون این دو سیستم سمیت‌زدا با مولکول تنظیم کننده رد اکس چندعملکردی، GSH به‌هم متصل هستند (شکل ۵-۶). مطالعه اخیر روی گیاهچه‌های کلزا تحت تنش کادمیوم صدمه شدید ناشی از ROS را نشان داد، اما کاربرد سلنیوم

می تواند تحمل کادمیوم را از طریق تغییر سیستم های سمیت زدایی ROS و MG بهبود بخشد (حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۲). مصطفی و فوجیتا (۲۰۱۳) نیز نشان دادند که سالیسیلیک اسید تنش اکسیداتیو ناشی از مس را در گیاهچه های برنج به دلیل افزایش بیان هماهنگ سیستم های سمیت زدایی MG و ROS القا می کند، در حالی که ویروس و همکاران (۲۰۱۳) نشان دادند که گیاه گوجه فرنگی تراریخته بیان کننده بیش از حد آنزیم های سیستم گلی اوکسالاز سمیت زدایی MG (Gly II و Gly I) به دلیل بهبود ظرفیت آنتی اکسیدانی و افزایش ظرفیت سمیت زدایی MG، اجازه رشد و توسعه طبیعی گیاهان را می دهد. اپادهایل و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند که گیاهان مهندسی ژنتیکی شده بیان کننده بیش از حد ژن های بیوسنتزی آسکوربات از طریق تغییر سیستم های گلی اوکسالاز سمیت زدایی MG، تحمل تنش اکسیداتیو ناشی از نمک را افزایش می دهند. وارپته برنج Pokkali محتمل به شوری نیز در مقایسه با وارپته حساس (IR64) به دلیل افزایش بیان هم زمان هر دو سیستم آنتی اکسیدان و گلی اوکسالاز تحمل تنش اکسیداتیو بیش تر را نشان داد (ال-شبابورای و همکاران، ۲۰۱۰). پیش تیمار با شوک گرما و سرما، با افزایش سیستم های دفاعی گلی اوکسالاز با تحمل تنش شوری در گیاهچه های خردل مرتبط بود (حسین و همکاران، ۲۰۱۳ الف و ب). براساس یافته های بالا، ما می توانیم نتیجه بگیریم که تغییر هر دو سیستم سمیت زدا نقش حیاتی در القا تحمل تنش فلزات و زیست محیطی در گیاهان ایفا می کند.



شکل ۶-۵- عمل های هماهنگ سیستم های آنتی اکسیدان و سیستم گلی اوکسالاز در سمیت زدایی ROS و MG برای تحمل تنش اکسیداتیو ناشی از کادمیوم. تغییر یافته از حسین و همکاران (۲۰۱۱ الف).

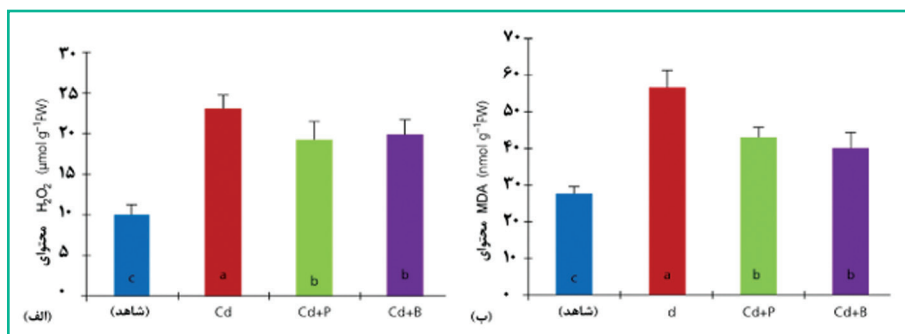
۹-۶- پیش تیمار پرولین و بتائین و تحمل تنش کادمیوم در ارتباط با سمیت زدایی ROS و MG

پرولین برای افزایش تحمل گیاه به تنش اکسیداتیو از طریق پاکسازی مستقیم برخی از گونه های ROS (برای مثال، اکسیژن یگانه و رادیکال های هیدروکسیل) با محافظت آنزیم های سمیت زدایی ROS از غیرفعال سازی و فعالیت های تنظیمی، با تنظیم کردن هموستازی ردوکس (ماتیسیک و همکاران، ۲۰۰۲) و با نقش پیامرسانی که بیان ژن های مرتبط با تنش را تنظیم می کند عمل می کند (خدر و همکاران، ۲۰۰۳). علاوه بر این، کاربرد گلایسین بتائین در گیاهان یا تولید گیاهان تراریخته با سنتز مقدار زیاد گلایسین بتائین مشخص کرده است که بیان ژن های تحمل تنش از جمله در مسیرهای سمیت زدایی ROS و MG را فراهم می کند (بازبینی شده توسط چن و موراتا، ۲۰۱۱). کاربرد بتائین یا پرولین تحمل تنش کادمیوم را از طریق افزایش بیان سیستم های دفاعی آنتی اکسیدانی از جمله سیستم دفاعی گلی اوکسالاز بهبود می بخشد (کاو و همکاران، ۲۰۱۳؛ دومن و همکاران، ۲۰۱۱؛ حیات و همکاران، ۲۰۱۳؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰؛ اسلام و همکاران، ۲۰۰۹ الف و ب؛ رشید و همکاران، ۲۰۱۴، سو و همکاران، ۲۰۰۹).

نقش های گلایسین بتائین و پرولین خارجی تحمل تنش توسط اسلام و همکاران (۲۰۰۹ الف) مطالعه شد. در تنباکوی کشت شده سلول های BY-2 تحت تنش کادمیوم (۱۰۰ میکرومولار)، مقدار پرولین افزایش یافت، با این حال کاهش در فعالیت SOD و CAT مشاهده شد، در حالی که مقدار پراکسیداسیون لیپید و فعالیت پراکسیداز (POX) به طور معنی داری افزایش یافت. اضافه کردن پرولین به محیط کشت منجر به کاهش پراکسیداسیون لیپید شد، که با مقدار MDA کم تر مشخص شد، در حالی که فعالیت های SOD و CAT افزایش یافت. در مقابل، گلایسین بتائین باعث کاهش پراکسیداسیون ناشی از ROS، افزایش فعالیت CAT و انباشته شدن کم تر کادمیوم می شود. از این رو کاربرد گلایسین بتائین یا پرولین، به ترتیب محتوای گلایسین بتائین و پرولین خارج سلولی را افزایش می دهد، اجزا سلولی را از صدمه اکسیداتیو محافظت می کند و فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی را تعدیل می کند (اسلام و همکاران، ۲۰۰۹ ب).

مجموعه ای از آزمایشات اخیر نیز نشان دادند که کاربرد خارجی گلایسین بتائین و

پرویلین تحمل تنش غیرزیستی از جمله تحمل کادمیوم در گیاه ماش را افزایش می‌دهد (حسین و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۱ الف، ۲۰۱۴ الف و ب). تنش کادمیوم (۱ میلی‌مولار) کوتاه مدت (۲۴ ساعت) منجر به افزایش قابل توجه در هیدروژن پراکسید و مقدار پراکسیداسیون لیپید در بافت برگ گیاه ماش، در مقایسه با گیاهان شاهد شد (شکل ۶-۶ تا ۶-۱۰). غیرفعال سازی یا افزایش بیان غیرکافی آنزیم‌های سمیت‌زدایی ROS و MG هم‌چون GSH و AsA و محتوای Gly II و Gly I، CAT، GST، GPX، DHAR، MDHAR، APX در گیاهچه‌های در معرض تنش کادمیوم یافت شد. کاربرد ۵ میلی‌مولار بتائین و پرویلین به‌طور مطلوبی فعالیت‌های آنزیم سمیت‌زدایی ROS و MG، وضعیت رداکس گلوکاتیون را تعدیل کرد و گیاهان را به صدمه اکسیداتیو ناشی از تنش متحمل‌تر کرد.

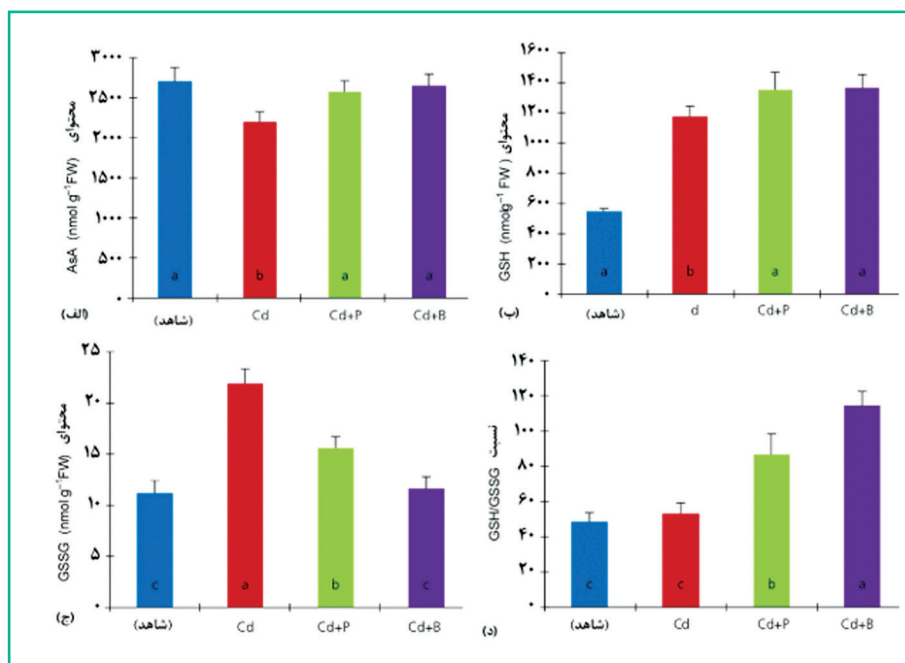


شکل ۶-۶- ساختن H₂O₂ ناشی از پرویلین و گلاسیین بتائین (الف) و پراکسیداسیون لیپید (ب)

بافت‌های برگ گیاه ماش تحت شرایط تنش کادمیوم. گیاهچه‌های شش روزه با ۱ میلی‌مولار تنش CdCl₂ برای ۲۴ ساعت با یا بدون پرویلین یا بتائین. تیمارهای Cd، Cd+P و Cd+B نشان‌دهنده ۱ میلی‌مولار CdCl₂، ۱ میلی‌مولار CdCl₂+5 میلی‌مولار پرویلین و ۱ میلی‌مولار CdCl₂+5 میلی‌مولار بتائین به ترتیب. هر مقدار میانگین $\pm$ SE از آزمایش غیرمستقل.

حیات و همکاران (۲۰۱۳) اثرات پرویلین خارجی را بر فعالیت فتوسنتزی، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و عملکرد نخود (*Cicerarietinum L.*) تحت دوزهای مختلف کادمیوم (۱۰۰، ۵۰، ۲۵، ۰ میلی‌گرم در هر کیلوگرم خاک) مطالعه کردند. ۳۰ روز بعد از کشت (DAS)، ۲۰ میلی‌مول پرویلین برگ‌ها اسپری شد. ۹۰ روز بعد از کشت برای تعیین پارامترهای مختلف رشد، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی از گیاهچه نمونه‌برداری شد.

محلول پاشی پرولین، منجر به کاهش اثرات نامطوب ایجاد شده توسط کادمیوم و افزایش رشد گیاه شد. فعالیت کربونیک آنهیدراز^۱ در گیاهان Cd-Fed اسپری شده با پرولین بیش تر از گیاهان شاهد بود. اضافه کردن پرولین خارجی برای افزایش عملکردهای فتوسنتزی و عملکرد گیاهان تحت تنش کادمیوم و فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی SOD، CAT و POX، نیز مشاهده شد. نتیجه گیری شد که کاربرد برگی پرولین در گیاهان تحت تیمار با کادمیوم، اثرات منفی تنش کادمیوم را کاهش می دهد.

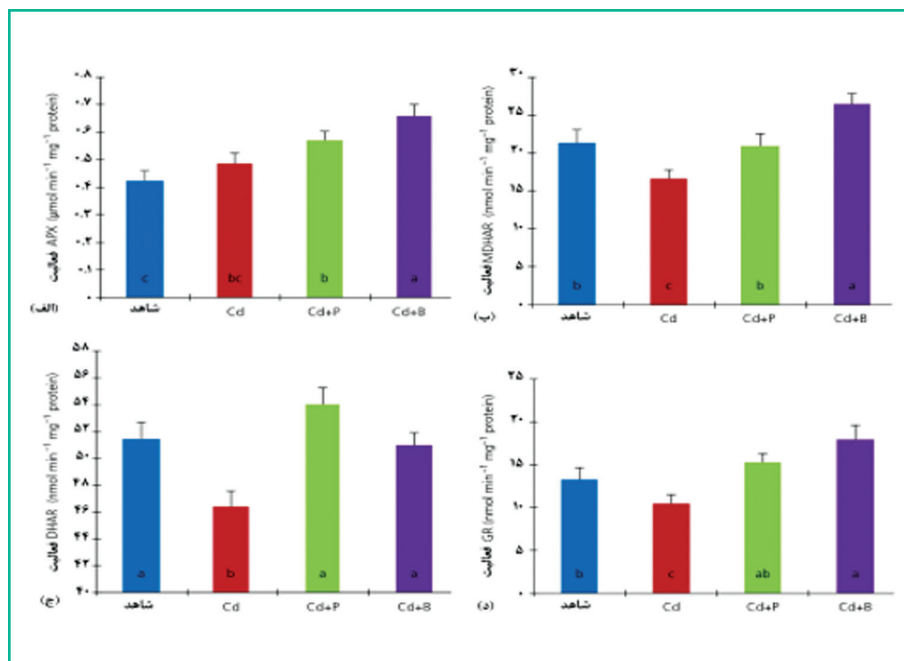


شکل ۶-۷- تغییر محتوای AsA (الف)، GSH (ب)، GSSG (ج) و نسبت GSH/GSSG (د) توسط پرولین و بتائین خارجی تحت شرایط تنش کادمیوم. دیگر جزئیات همانند شکل ۶-۶.

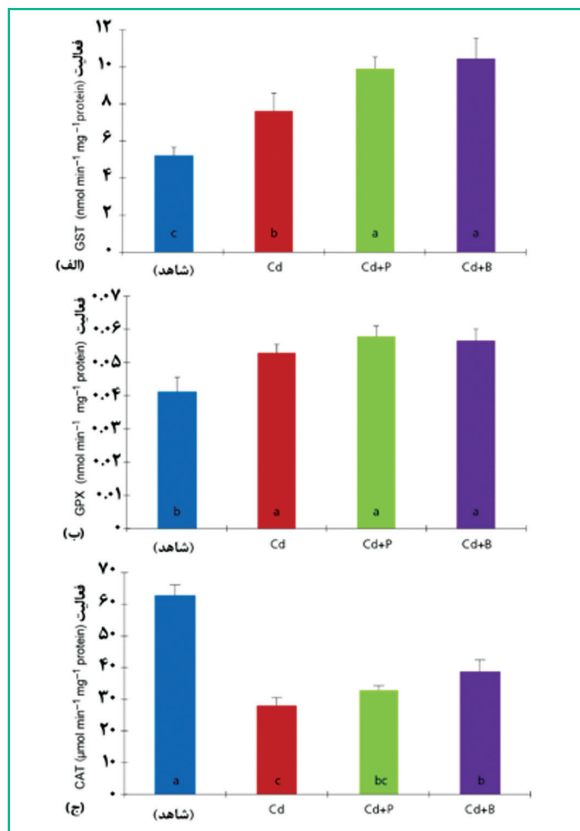
دومن و همکاران (۲۰۱۱) اثرات کاربرد خارجی گلاسیسین بتائین بر واکنش های علف پنجه مرغی (*Lemmagibba L.*) در معرض کادمیوم را مطالعه کردند. پنجه مرغی در معرض غلظت های مختلف کادمیوم (۰/۵، ۱ و ۳ میلی مولار) برای شش روز در حضور یا غیاب گلاسیسین بتائین (۰/۵، ۱، ۲ و ۵ میلی مولار) قرار گرفتند. تیمار با

گلایسین بتائین اثر معنی داری بر انباشته شدن کادمیوم نداشت، اما به طور مهمی، گلایسین بتائین اثر معنی داری بر انباشته شدن پرولین خارجی، فعالیت های آنزیم سمیت زدایی ROS، مقدار پراکسیداسیون لیپید و فعالیت فتوسنتزی داشت. محققان نتیجه گرفتند که گلایسین بتائین نقش دفاعی در گیاهان تحت تنش کادمیوم، مقدار هر دوی ROS و MG را کاهش می دهند.

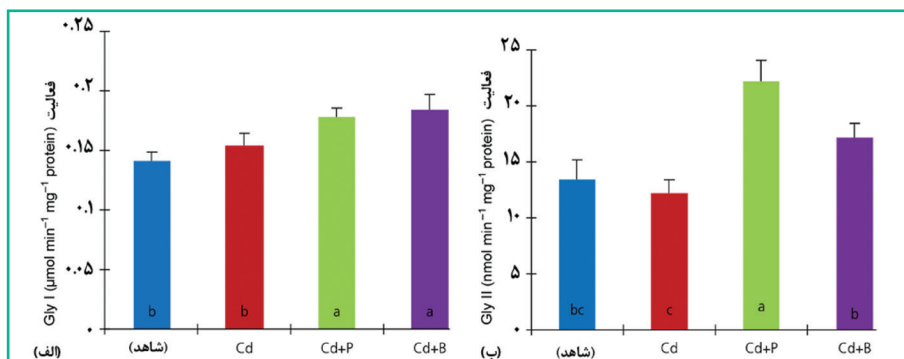
نقش مفید پرولین توسط سو و همکاران (۲۰۰۹) در اندام هوایی و بافت پینه *Solanum nigrum* (یک بیش انباشت کننده کادمیوم) مطالعه شد. پیش تیمار با پرولین خارجی تحمل کادمیوم را با کاهش مقدار ROS و محافظت یکپارچگی غشا سلول کالوز در معرض کادمیوم، بهبود می بخشد. انباشته شدن کادمیوم در اندام هوایی و بافت پینه *S. nigrum* و افزایش ناشی از پرولین در تحمل کادمیوم با افزایش فعالیت های CAT و SOD، و هم چنین افزایش در محتوای GSH سلول های کالوز همبستگی داشت.



شکل ۶-۸- تغییر فعالیت های آنزیم های چرخه گلوکوتاتیون آسکوروبات (الف) APX، (ب) MDHAR، (ج) DHAR و (د) GR توسط پرولین و بتائین تحت شرایط تنش کادمیوم. دیگر جزئیات مانند شکل ۶-۶.



شکل ۶-۹- تغییر فعالیت‌های GSH (الف)، GPX (ب) و CAT (ج) توسط پرولین و بتائین خارجی تحت شرایط تنش کادمیوم. دیگر جزئیات مانند شکل ۶-۶.



شکل ۶-۱۰- تغییر فعالیت‌های آنزیم‌ها مسیر گلی‌اکسالاز Gly I (الف) و Gly II (ب) توسط پرولین و بتائین خارجی تحت شرایط تنش کادمیوم. دیگر جزئیات مانند شکل ۶-۶.

کاو و همکاران (۲۰۱۳) نشان دادند که کاربرد خارجی بتائین تحمل تنش اکسیداتیو را در گیاهچه‌های برنج در معرض کادمیوم القا می‌کند. گیاهچه‌های برنج تیمار شده با ۱۰۰ میکرومول بتائین که بعد از آن برای ۵ روز در معرض کادمیوم قرار گرفتند، طول ریشه، وزن تر و خشک، محتوای کلروفیل بیش تر داشتند و صدمه ناشی از ROS را کم تر کردند، مقدار MDA کاهش و فعالیت SOD در بافت ساقه بیش تر در مقایسه با گیاهان شاهد تیمار نشده با گلیسین بتائین داشتند.

نقش‌های عملکردی تحمل تنش کادمیوم ناشی از پرولین نیز توسط سیریپورنادولسیل و همکاران (۲۰۰۲)، با استفاده از میکروآلگا به طور ژنتیکی تغییر یافته، *Chlamydomonas reinhardtii* مطالعه شدند. آلگا بیان کننده بیش از حد ژن بیوسنتز پرولین (P5CS) زمانی که در معرض کادمیوم (۱۰۰ میکرومولار) قرار می‌گیرد ۸۰ درصد مقدار پرولین آزاد و رشد بیش تر را در مقایسه با آلگا نوع وحشی غیرتراریخته نشان می‌دهد. آلگا تولید کننده بیش از حد پرولین نسبت به گیاهان شاهد نسبت GSH/GSSG مطلوب تر و مقدار پراکسیداسیون لیپید کم تر را حفظ می‌کنند.

از نتایج بالا، به نظر می‌رسد که کاربرد خارجی پرولین و گلیسین بتائین یا ساختن گیاهان تراریخته بیان کننده بیش از حد ژن‌ها بیوسنتز کننده می‌تواند ظرفیت سمیت زدایی MG و ROS گیاهان را تعدیل کند و به شدت به این گیاهان برای غلبه بر فشار اکسیداتیو ناشی از قرار گرفتن در معرض کادمیوم کمک کند.

۱۰-۶- نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

آلودگی کادمیوم در خاک به دلیل پتانسیل سمیت آن و بقا در محیط زیست نگرانی عمده جهانی است. سمیت کادمیوم و اختلال رداکس سلولی منجر به تنش اکسیداتیو به طور وسیعی در طول چند دهه گذشته مطالعه شده است و تحقیقات کنونی ارتباط پویا بین سمیت کادمیوم، هموستازی رداکس و ظرفیت‌های سمیت زدایی ROS و MG را نشان می‌دهد. توسعه ابزارهای ژنتیکی در طول دو دهه گذشته اکنون تحمل تنش کادمیوم را از طریق تغییر بیان ژن‌های مرتبط با متابولیسم آنتی‌اکسیدان و MG در گیاهان بهبود بخشیده است. اگرچه، گزارشات کمی بر جنبه‌های مولکولی که

چگونه کادمیوم وضعیت ردوکس و AsA، محتوای GSH و NADPH سلول های گیاه را تحت تأثیر قرار می دهد پرداخته است (سیتار و همکاران، ۲۰۱۳). یافته های تحقیقات نشان می دهد که آنتی اکسیدان ها نقش قابل توجهی در کاهش اثرات سمی فلزات ایفا می کند و گیاهانی که دفاع های آنتی اکسیدانی بیش تر را بروز می دهند می توانند بهتر با تنش اکسیداتیو ناشی از فلزات کنار بیایند (گراتو و همکاران، ۲۰۰۸، ۲۰۰۹؛ عرفان و همکاران، ۲۰۱۴؛ میشر و دویی، ۲۰۰۶؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴). هدف اولیه اصلاح کننده گیاهان و بیولوژیست های مولکولی برای بررسی دقیق فرآیندهای مرتبط با سمیت زدایی ROS و MG در ارتباط با متابولیسم AsA و GSH، و مسیرهای پیامرسانی ROS در گیاهان، برای شناسایی هدف های مفید برای افزایش قابلیت گیاهان زراعی برای رشد در خاک های آلوده به کادمیوم و کاهش ورود کادمیوم به زنجیره غذایی است.

گمان می رود که نقش های مفید چندگانه گلیسین بتائین و پرولین خارجی و داخلی در مقدار کادمیوم متغیر به خوبی شناخته شده است، عملکردهای تنظیمی گلیسین بتائین و پرولین با توجه به کاهش تحمل تنش کادمیوم نیاز به مطالعه برای فهم اهمیت نسبی این دو اسمولیت در تنظیم جذب، انتقال و ممانعت کادمیوم در سلول های گیاه دارد. کادمیوم در خاک از طریق مسیرهای سیم پلاست و آپوپلاست به درون ریشه های گیاه وارد می شود (بنزارتی و همکاران، ۲۰۱۳؛ وربرگن و همکاران، ۲۰۰۹). معلوم شده است که جذب یون سدیم توسط گیاهچه های برنج به دلیل سرکوب جریان آپوپلاستی یون سدیم توسط پرولین و بتائین خارجی کاهش می یابد (سبحان و همکاران، ۲۰۰۹)، بنابراین مطالعه این که پرولین و بتائین هر نقشی در جریان آپوپلاستی یون های کادمیوم ایفا می کند، اشتباه است.

هنوز سوالات بسیاری در مورد این که چگونه گیاهان با کادمیوم کنار می آیند وجود دارد. برای مثال، چگونه سلول های گیاه تغییرات در مقدار کادمیوم را حس می کنند و بیان ژن های واکنشی به کادمیوم را تنظیم می کنند، هورمون های درگیر در پیامرسانی مرتبط با انتقال پیام ناشی از کادمیوم؟ نقش های پیامرسانی ROS و به ویژه H_2O_2 به خوبی مستند شده است اما نقش پیامرسانی MG نیاز به بررسی

بیش تر دارد. اگرچه مطالعات اخیر نشان دادند که تنظیم مقدار MG ممکن است سازگاری گیاه را به تنش های مختلف با محدود کردن اتلاف آب از طریق تعرق افزایش می دهد و ممکن است انتقال دهنده مهمی در مقاومت سلول به پاتوژن ها باشد (هوگ و همکاران، ۲۰۱۲ ج). چنین مطالعاتی بر گیاهان تحت شرایط تنش کادمیوم تاکنون انجام نشده است. بنابراین، مطالعات عمقی روی پرولین و گلیاسین بتائین ناشی از سمیت زدایی ROS و MG و عملکردهای پیامرسانی آن ها با استفاده از گیاهان حساس یا متحمل به کادمیوم، انباشت کننده یا بیش انباشت کننده می تواند نقش بسیار دقیق بتائین و پرولین در تحمل کادمیوم را آشکار کند. علاوه بر این، تحقیق در مورد این که چگونه محصولات زراعی در مقایسه با محصولات زراعی نوع وحشی، با ترکیبات تغییر یافته سیستم های سمیت زدایی گلی اوکسالاز و ROS را با درجه متنوعی از حساسیت به کادمیوم اجرا می کنند، توسعه ارقام متحمل کادمیوم و هم چنین گیاهانی که می توانند برای گیاه پالایی^۱ مکان های آلوده به فلزات سنگین استفاده شوند، را ممکن می کنند. مکانیسم های تنظیمی اساسی مرتبط با تحمل تنش کادمیوم با واسطه گلیاسین بتائین و پرولین نیز یک چالش برای آینده باقی می ماند.

منابع

- Ahammed GJ, Choudhary SP, Chen S, et al. (2013) Role of brassinosteroids in alleviation of phenanthrene-cadmium co-contamination-induced photosynthetic inhibition and oxidative stress in tomato. *J Exp Bot* 64: 199–213.
- Ahsan N, Lee DG, Lee SH, et al. (2007a) Excess copper induced physiological and proteomic changes in germinating rice seeds. *Chemosphere* 67: 1182–1193.
- Ahsan N, Lee SH, Lee DG, et al. (2007b) Physiological and protein profiles alternation of germinating rice seedlings exposed to acute cadmium toxicity. *CR Biol* 330: 735–746.
- Allakhverdiev SI, Kreslavski VD, Klimov VV, Los DA, Carpentier R, Mohanty P (2008) Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynth Res* 98: 541–550.
- Alvarez S, Berla BM, Sheffield J, Cahoon RE, Jez JM, Hicks LM (2009) Comprehensive analysis of the Brassica juncea root proteome in response to cadmium exposure by complementary proteomic approaches. *Proteomics* 9: 2419–2431.
- An Y, Zhang M, Liu G, Han R, Liang Z (2013) Proline accumulation in leaves of *periploca sepium* via both biosynthesis up-regulation and transport during recovery from severe drought. *PLoS ONE* 8: e69942.
- Anjum NA, Umar S, Ahmad A, Iqbal M, Khan NA (2008) Ontogenic variation in response of Brassica campestris L. to cadmium toxicity. *J Plant Interact* 3: 189–198.
- Anjum NA, Umar S, Iqbal M, Khan NA (2011) Cadmium causes oxidative stress in moongbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] by affecting antioxidant enzyme systems and ascorbate-glutathione cycle metabolism. *Russ J Plant Physiol* 58: 92–99.
- Anjum NA, Ahamd I, Mohmood I, et al. (2012) Modulation of glutathione and its related enzymes in plants' responses to toxic metals and metalloids – a review. *Environ Exp Bot* 75: 307–324.
- Anjum NA, Umar S, Iqbal M (2014) Assessment of cadmium accumulation, toxicity, and tolerance in Brassicaceae and Fabaceae plants – implications for

phytoremediation. Environ Sci Pollut Res 21: 10286–10293.

Aravind P, Prasad MNV (2005) Modulation of cadmium-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* by zinc involves ascorbate-glutathione cycle and glutathione metabolism. Plant Physiol Biochem 43: 107–116.

Asgher M, Khan M, Iqbal R, Noushina I, Asim M, Nafees AK (2013) Cadmium tolerance in mustard cultivars: dependence on proline accumulation and nitrogen assimilation. J Funct Environ Bot 3: 30–42.

Asgher M, Khan MIR, Anjum NA, Khan NA (2015) Minimising toxicity of cadmium in plants – role of plant growth regulators. Protoplasma 252: 399–413.

Ashraf M, Foolad R (2007) Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environ Exp Bot 59: 206–216.

Aslam RR, Ansari MYK, Choudhary S, Bhat TM, Jahan N (2014) Genotoxic effects of heavy metal cadmium on growth, biochemical, cyto-physiological parameters and detection of DNA polymorphism by RAPD in *Capsicum annum* L. – an important spice crop of India. Saudi J Biol Sci 21: 465–472.

Atal N, Saradhi PP, Mohanty P (1991) Inhibition of the chloroplast photochemical reactions by treatment of wheat seedlings with low concentrations of cadmium: analysis of electron transport activities and changes in fluorescence yield. Plant Cell Physiol 32: 943–951.

Athar HR, Khan A, Ashraf M (2008) Exogenously applied ascorbic acid alleviates salt-induced oxidative stress in wheat. Environ Exp Bot 63: 224–231.

Bah AM, Dai H, Zhao J, et al. (2011) Effects of cadmium, chromium and lead on growth, metal uptake and antioxidative capacity in *Typha angustifolia*. Biol Trace Elem Res 142: 77–92.

Banu MNA, Hoque MA, Watamable-Sugimoto M, et al. (2010) Proline and glycinebetaine ameliorated NaCl stress via scavenging of hydrogen peroxide and methylglyoxal but not superoxide or nitric oxide in tobacco cultured cells. Bioscience Biotechnol Biochem 74: 2043–2049.

Baszynski T, Wajda L, Król M, Wolinska D, Krupa Z, Tukendorf A (1980) Photosynthetic activities of cadmium treated tomato plants. Plant Physiol 98: 365–370.

Belkadhi A, Haro AD, Soengas P, et al. (2014) Salicylic acid increases tolerance to oxidative stress induced by hydrogen peroxide accumulation in

leaves of cadmium-exposed flax (*Linum usitatissimum* L.). *J Plant Interact* 9: 647–654.

Belkadhi A, De Haro A, Soengas P, et al. (2013) Salicylic acid improves root antioxidant defense system and total antioxidant capacities of flax subjected to cadmium. *OMICS* 17: 398–406.

Benavides MP, Gallego SM, Tomaro ML (2005) Cadmium toxicity in plants. *Braz J Plant Physiol* 17: 21–34.

Benzarti S, Hamdi H, Mohri S, Ono Y (2013) Response of antioxidative enzymes and apoplastic bypass transport in *Thlaspi Caerulescens* and *Raphanus Sativus* to cadmium Stress. *Int J Phytorem* 12: 8, 733–744.

Bernhoft RA (2013) Cadmium toxicity and treatment. *Sci World J* 2013: article ID 394652. doi: 10.1155/2013/394652.

Bi YH, Chen WL, Zhang WN, Zhou Q, Yun LJ, Xing D (2009) Production of reactive oxygen species, impairment of photosynthetic function and dynamic changes in mitochondria are early events in cadmium-induced cell death in *Arabidopsis thaliana*. *Biol Cell* 101: 629–643.

Bielen A, Remans T, Vangronsveld J, Cuypers A (2013) The influence of metal stress on the availability and redox state of ascorbate, and possible interference with its cellular functions. *Int J Mol Sci* 14: 6382–6413.

Blum R, Beck A, Korte A, et al. (2007) Function of phytochelatin synthase in catabolism of glutathione-conjugates. *Plant J* 49: 740–749.

Buono DD, Mimmo T, Terzano R, Tomasi N, Cesco S (2014) Effect of cadmium on antioxidative enzymes, glutathione content, and glutathionylation in tall fescue. *Biol Plant* 58: 773–777.

Cao F, Ibrahim W, Cai Y, Wu F (2013) Alleviating effects of exogenous glutathione, glycine betaine, brassinosteroids and salicylic acid on cadmium toxicity in rice seedlings (*Oryza sativa*). *Agrotech* 2: 107.

Chao YY, Hong CY, Kao CH (2010) The decline in ascorbic acid is associated with cadmium toxicity of rice seedlings. *Plant Physiol Biochem* 48: 374–381.

Chen F, Dong J, Wang F, et al. (2007) Identification of barley genotypes with low grain Cd accumulation and its interaction with four microelements. *Chemosphere* 67: 2082–2088.

Chen F, Wang F, Wu F, Mao W, Zhang G, Zhou M (2010) Modulation of exogenous glutathione in antioxidant defense system against Cd stress in the two barley genotypes differing in Cd tolerance. *Plant Physiol Biochem* 48: 663–672.

Chen TH, Murata N (2011) Glycinebetaine protects plants against abiotic stress: mechanisms and biotechnological applications. *Plant Cell Environ* 34: 1–20.

Chen Z, Young TE, Ling J, Chang SC, Gallie DR (2003) Increasing vitamin C content of plants through enhanced ascorbate recycling. *Proc Nat Acad Sci USA* 100: 3525–3530.

Chiang H C, Lo JC, Yeh KC (2006), Genes associated with heavy metal tolerance and accumulation in Zn/Cd hyperaccumulator *Arabidopsis halleri*: a genomic survey with cDNA microarray. *Environ Sci Technol* 40: 6792–6798.

Chmielowska-B k J, Gzyl J, Rucińska-Sobkowiak R, Arasimowicz-Jelonek M, Deckert J (2014) The new insights into cadmium sensing. *Front Plant Sci* 5: 245.

Ci DW, Jiang D, Wollenweber B, Dai TB, Jing Q, Cao WX (2009) Cadmium stress in wheat seedlings: growth, cadmium accumulation and photosynthesis. *Acta Physiol Plant* 32: 365–373.

Clemens S (2006) Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants. *Biochimie* 88: 1707–1719.

Corpas FJ, Barroso JB, del Rio LA (2001) Peroxisomes as a source of reactive oxygen species and nitric oxide signal molecules in plant cells. *Trend Plant Sci* 6: 145–150.

Cruz FJR, Castro GLS, Silva Júnior DD, Festucci-Biselli RA, Pinheiro HA (2013) Exogenous glycine betaine modulates ascorbate peroxidase and catalase activities and prevent lipid peroxidation in mild water-stressed *Carapa guianensis* plants. *Photosynthetica* 51: 102–108.

Cuypers A, Plusquin M, Remans T, et al. (2010) Cadmium stress: an oxidative challenge. *Biometals* 23: 927–940.

DalCorso G, Farinati S, Maistri S, Furini A (2008) How plants cope with cadmium: staking all on metabolism and gene expression. *J Integr Plant Biol* 50: 1268–1280.

DalCorso G, Fasani E, Furini A (2013) Recent advances in the analysis of metal

hyperaccumulation and hypertolerance in plants using proteomics. *Front Plant Sci* 4: 280.

Dalton DA, Russell SA, Hanus FJ, Pascoe GA, Evans HJ (1986) Enzymatic reactions of ascorbate and glutathione that prevent peroxide damage in soybean root nodules. *Proc Natl Acad Sci USA* 83: 3811–3815.

Dalton DA, Boniface C, Taylor CG (2009) Physiological roles of glutathione S-transferases in soybean root nodules. *Plant Physiol* 150: 521–530.

Das P, Samantaray S, Rout GR (1997) Studies on Cd toxicity in plants: a review. *Environ Pollution* 98: 29–36.

Del Rio LA, Sandalio LM, Corpas FJ, Palma JM, Barroso JB (2006) Reactive oxygen species and reactive nitrogen species in peroxisomes. Production, scavenging, and role in cell signaling. *Plant Physiol* 141: 330–335.

Dhir B, Nasim SA, Samantary S, Srivastava S (2012) Assessment of osmolyte accumulation in heavy metal exposed salvinia natans. *Int J Bot* 8: 153–158.

Dixit P, Mukherjee PK, Ramachandran V, Eapen S (2011) Glutathione transferase from *Trichoderma virens* enhances cadmium tolerance without enhancing its accumulation in transgenic *Nicotiana tabacum*. *PLoS ONE* 6: article ID e16360.

Duman F, Aksoy A, Aydin Z, Temizgul R (2011) Effects of exogenous glycinebetaine and trehalose on cadmium accumulation and biological responses of an aquatic plant (*Lemna gibba* L.). *Water Air Soil Pollut* 217: 545–556.

El-Shabrawi H, Kumar B, Kaul T, Reddy MK, Singla-Pareek SL, Sopory SK (2010) Redox homeostasis, antioxidant defense, and methylglyoxal detoxification as markers for salt tolerance in Pokkali rice. *Protoplasma* 245: 85–96.

Espartero J, Aguayo IS, Pardo JM (1995) Molecular characterization of glyoxalase-I from a higher plant: upregulation by stress. *Plant Mol Biol* 29: 1223–1233.

Faller P, Kienzler K, Krieger-Liszkay A (2005) Mechanism of Cd²⁺ toxicity: Cd²⁺ inhibits photoactivation of Photosystem II by competitive binding to the essential Ca²⁺ site. *BBA* 1706: 158–164.

Farinati S, DalCorso G, Bona E, et al. (2009) Proteomic analysis of *Arabidopsis halleri* shoots in response to the heavy metals cadmium and zinc

and rhizosphere microorganisms. *Proteomics* 9: 1–14.

Fatima RA, Ahmad M (2005) Certain antioxidant enzymes of *Allium cepa* as biomarkers for the detection of toxic heavy metals in wastewater. *Sci Total Environ* 346: 256–273.

Fidalgo F, Freitas R, Ferreira R, Pessoa AM, Teixeira J (2011) *Solanum nigrum* L. antioxidant defence system isozymes are regulated transcriptionally and posttranslationally in Cd-induced stress. *Environ Exp Bot* 72: 312–319.

Flexas J, Medrano H (2002) Drought-inhibition of photosynthesis in C-3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann Bot* 89: 183–189.

Fodor A, Szabó-Nagy A, Erdei L (1995) The effects of cadmium on the fluidity and H⁺-ATPase activity of plasma membrane from sunflower and wheat roots. *J Plant Physiol* 14: 787–792.

Foyer CH, Noctor G (2005). Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell* 17: 1866–1875.

Foyer CH, Noctor G (2011) Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. *Plant Physiol* 155: 2–18.

Fujita M, Hossain MZ (2003) Modulation of pumpkin glutathione S-transferases by aldehydes and related compounds. *Plant Cell Physiol* 44: 481–490.

Gallego SM, Pena LB, Barcia RA, et al. (2012) Unravelling cadmium toxicity and tolerance in plants: insight into regulatory mechanisms. *Environ Exp Bot* 83: 33–46.

Gallie DR (2013) The role of L-ascorbic acid recycling in responding to environmental stress and in promoting plant growth. *J Exp Bot* 64: 433–443.

Garnier L, Simon-Plas F, Thuleau P (2006) Cadmium affects tobacco cells by a series of three waves of reactive oxygen species that contribute to cytotoxicity. *Plant Cell Environ* 29: 1956–1969.

Ghosh A, Pareek A, Sopory SK, Singla-Pareek SL (2014) A glutathione responsive rice glyoxalase II, OsGLYII-2, functions in salinity adaptation by maintaining better photosynthesis efficiency and anti-oxidant pool. *Plant J* 80: 93–105.

Gill SS, Tuteja N (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem* 48: 909–930.

Grant CA (2011) Influence of phosphate fertilizer on cadmium in agricultural soils and crops. *Agric Agri Food Canada* 54: 143–155.

Gratão PL, Polle A, Lea PJ, Azevedo RA (2005) Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. *Funct Plant Biol* 32: 481–494.

Gratão PL, Monteiro CC, Antunes AM, Peres LEP, Azevedo RA (2008) Acquired tolerance of tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Micro-Tom) plants to cadmium-induced stress. *Ann Applied Biol* 153: 321–333.

Gratão PL, Monteiro CC, Rossi ML, et al. (2009) Differential ultrastructural changes in tomato hormonal mutants exposed to cadmium. *Environ Exp Bot* 67: 387–394.

Grill E, Winnacker EL, Zenk MH (1985) Phytochelatin: the principal heavy-metal complexing peptides of higher plants. *Science* 230: 647–676.

Guo JB, Dai X, Xu WZ, Ma M (2008) Over-expressing GSH1 and AsPCS1 simultaneously increases the tolerance and accumulation of cadmium and arsenic in *Arabidopsis thaliana*. *Chemosphere* 72: 1020–1026.

Haluskova L, Valentovicova K, Huttova J, Mistrik I, Tamas L (2009) Effect of abiotic stresses on glutathione peroxidase and glutathione S-transferase activity in barley root tips. *Plant Physiol Biochem* 47: 1069–1074.

Hasanuzzaman M, Hossain MA, Fujita M (2012) Exogenous selenium pretreatment protects rapeseed seedlings from cadmium-induced oxidative stress by upregulating antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems. *Biol Trace Elem Res* 149: 248–261.

Hayat S, Hayat Q, Alyemeni MN, Ahmad A (2013) Proline enhances antioxidative enzyme activity, photosynthesis and yield of *Cicer arietinum* L. exposed to cadmium stress. *Acta Bot Croatia* 72: 323–335.

Hédiji H, Djebali W, Cabasson C, et al. (2010) Effects of long-term cadmium exposure on growth and metabolomics profile of tomato plants. *Ecotoxicol Environ Safe* 73: 1965–1974.

Hernandez LE, Carpena-Ruiz R, Garate A (1996) Alteration mineral nutrition of pea seedlings exposed to cadmium. *J-Plant Nutr* 19: 1581–1598.

Heyno E, Klose C, Krieger-Liszkay A (2008) Origin of cadmium-induced reactive oxygen species production: mitochondrial electron transfer versus plasma membrane NADPH oxidase. *New Phytol* 179: 687–699.

Hoque MA, Banu MNA, Nakamura Y, Shimoishi Y, Murata Y (2008) Proline and glycinebetaine enhance antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems and reduce NaCl-induced damage in cultured tobacco cells. *J Plant Physiol* 165: 813–824.

Hoque MA, Uraji M, Banu MNA, Mori IC, Nakamura Y, Murata Y (2010) The effect of methylglyoxal on glutathione S-transferase from *Nicotiana tabacum*. *Biosci Biotechnol Biochem* 74: 2124–2126.

Hoque MA, Uraji M, Torii A, et al. (2012a) Methylglyoxal inhibition of cytosolic ascorbate peroxidase from *Nicotiana tabacum*. *J Biochem Mol Toxicol* 26: 315–321.

Hoque TS, Uraji M, Yuya A, Nakamura Y, Murata Y (2012b) Methylglyoxal inhibit seed germination and root elongation and up-regulates transcription of stress-responsive genes in ABA-dependent pathway in *Arabidopsis*. *Plant Biol* 14: 854–858.

Hoque TS, Uraji M, Ye W, Hossain MA, Nakamura Y, Murata Y (2012c) Methylglyoxal-induced stomatal closure accompanied by peroxidase-mediated ROS production in *Arabidopsis*. *J Plant Physiol* 169: 979–986.

Hossain MA, Fujita M (2010) Evidence for a role of exogenous glycine betaine and proline in antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems in mung bean seedlings under salt stress. *Physiol Mol Biol Plant* 16: 19–29.

Hossain MA, Fujita M (2012) Regulatory role of components of ascorbate-glutathione (AsA-GSH) pathway in plant tolerance to oxidative stress. In: Anjum NA, Umar S, Ahmed A (eds), *Oxidative Stress in Plants: Causes, Consequences and Tolerance*. IK International Publishing House, New Delhi, pp. 81–147.

Hossain MA, Fujita M (2013) Hydrogen peroxide priming stimulates drought tolerance in mustard (*Brassica juncea* L.). *Plant Gene Trait* 4: 109–123.

Hossain Z, Komatsu S (2013) Contribution of proteomic studies towards understanding plant heavy metal stress response. *Front Plant Sci* 3: 310.

Hossain MA, Hossain MZ, Fujita M (2009) Stress-induced changes of methylglyoxal level and glyoxalase I activity in pumpkin seedlings and cDNA cloning of glyoxalase I gene. *Aust J Crop Sci* 3: 53–64.

Hossain MA, Hasanuzzaman M, Fujita M (2010) Up-regulation of antioxidant and glyoxalase systems by exogenous glycinebetaine and proline in mung bean confer tolerance to cadmium stress. *Physiol Mol Biol Plant* 16: 259–272.

Hossain MA, Teixeira da Silva JA, Fujita M (2011a) Glyoxalase system and reactive oxygen species detoxification system in plant abiotic stress response and tolerance: An intimate relationship, In: Shanker AK, Venkateswarlu B (eds), *Abiotic Stress Book 1*. INTECH-Open Access Publishers, Rijeka, Croatia, pp. 235–266.

Hossain MA, Hasanuzzaman M, Fujita M (2011b) Coordinate induction of antioxidant defense and glyoxalase system by exogenous proline and glycinebetaine is correlated with salt tolerance in mung bean. *Front Agric China* 5: 1–14.

Hossain MA, Piyatida P, Teixeira da Silva JA, Fujita M (2012a) Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation. *J Bot* 2012: article ID 872875.

Hossain MA, Hossain MD, Rohman MM, Teixeira da Silva JA, Fujita M (2012b) Onion major compounds (flavonoids, organosulfurs) and highly expressed glutathione-related enzymes: possible physiological interaction, gene cloning and abiotic stress response, In: Aguirre CB, Jaramillo LM (eds), *Onion Consumption and Health*. Nova Science Publishers, New York, pp. 49–90.

Hossain MA, Mostofa MG, Fujita M (2013a) Cross protection by cold-shock to salinity and drought stress-induced oxidative stress in mustard (*Brassica campestris* L.) seedlings. *Mol Plant Breed* 4: 50–70.

Hossain MA, Mostofa MG, Fujita M (2013b) Heat-shock positively modulates oxidative protection of salt and drought-stressed mustard (*Brassica campestris* L.) seedlings. *J Plant Sci Mol Breed* 2: 1–14.

Hossain MA, Hoque MA, Burritt DJ, Fujita M (2014a) Proline protects plant against abiotic oxidative stress: biochemical and molecular mechanisms. In: Ahamd P (ed.), *Oxidative Damage to Plants*. Elsevier, Atlanta, pp. 477–522.

Hossain MA, Mostofa MG, Burritt DJ, Fujita M (2014b) Modulation of reactive oxygen species and methylglyoxal detoxification systems by

exogenous glycinebetaine and proline improves drought tolerance in mustard (*Brassica juncea* L.). *Int J Plant Biol Res* 2: 1014.

Hsu YT, Kao CH (2007a) Toxicity in leaves of rice exposed to cadmium is due to hydrogen peroxide accumulation. *Plant Soil* 298: 232–241.

Hsu YT, Kao CH (2007b) Cadmium induced oxidative damage in rice leaves reduced by polyamines. *Plant Soil* 291: 27–37.

Hu Y, Ge Y, Zhang C, Ju T, Cheng W (2009) Cadmium toxicity and translocation in rice seedlings are reduced by hydrogen peroxide pretreatment. *Plant Growth Regul* 59: 51–61.

Huang GY, Wang YS, Sun CC, Dong JD, Sun ZX (2010) The effect of multiple heavy metals on ascorbate, glutathione and related enzymes in two mangrove plant seedlings (*Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*). *Oceanol Hydrobiol Studies* 39: 11–25.

Hussain I, Akhtar S, Ashraf MA, Rasheed R, Siddiqi EH, Ibrahim M (2013) Response of maize seedlings to cadmium application after different time intervals. *ISRN Agron* 2013: article ID 169610.

Iannelli MA, Pietrini F, Fiore L, Petrilli L, Massacci A (2002) Antioxidant response to cadmium in *Phragmites australis* plants. *Plant Physiol Biochem* 40: 977–982.

Iannone MF, Rosales EP, Groppa MD, Benavides MP (2010) Reactive oxygen species formation and cell death in catalase-deficient tobacco leaf disks exposed to cadmium. *Protoplasma* 245: 15–27.

Iqbal N, Masood A, Nazar R, Syeed S, Khan NA (2010) Photosynthesis, growth and antioxidant metabolism in mustard (*Brassica juncea* L.) cultivars differing in Cd tolerance. *Agric Sci China* 9: 519–527.

Irfan M, Ahmad A, Hayat S (2014) Effect of cadmium on the growth and antioxidant enzymes in two varieties of *Brassica juncea*. *Saudi J Biol Sci* 21: 125–131.

Islam MM, Hoque MA, Okuma E, et al. (2009a) Exogenous proline and glycinebetaine increase antioxidant enzyme activities and confer tolerance to cadmium stress in cultured tobacco cells. *J Plant Physiol* 166: 1587–1597.

Islam MM, Hoque MA, Okuma E, et al. (2009b) Proline and glycinebetaine confer cadmium tolerance on tobacco Bright Yellow-2 cells by increasing ascorbate-glutathione cycle enzyme activities. *Biosci Biotechnol Biochem* 73: 2320–2323.

Januškaitienė I (2014) The dynamics of photosynthetic parameters of *Phaseolus vulgaris* and *Vicia faba* under strong

cadmium stress. *Biologija* 60: 155–160.

Jin X, Yang X, Mahmood Q, Islam E, Liu D, Li H (2008) Response of antioxidant enzymes, ascorbate and glutathione metabolism towards Cd in hyperaccumulator and nonhyperaccumulator ecotypes of *Sedum Alfredii* H. *Environ Toxicol* 23: 517–529.

Jozefczak M, Remans T, Vangronsveld J, Cuypers A (2012) Glutathione is a key player in metal-induced oxidative stress defenses. *Int J Mol Sci* 13: 3145–3175.

Kalapos MP (2008) Methylglyoxal and glucose metabolism: a historical perspective and future avenues for research. *Drug Metabol Drug Interact* 23: 69–91.

Kaur C, Singla-Pareek SL, Sopory SK (2014) Glyoxalase and methylglyoxal as biomarkers for plant stress tolerance. *Crit Rev Plant Sci* 33: 429–456.

Keunen E, Remans T, Bohler S, Vangronsveld J, Cuypers A (2011) Metal-induced oxidative stress and plant mitochondria. *Int J Mol Sci* 12: 6894–6918.

Keunen E, Remans T, Opdenakker K, et al. (2013) A mutant of the *Arabidopsis thaliana* LIPOXYGENASE1 gene shows altered signalling and oxidative stress related responses after cadmium exposure. *Plant Physiol Biochem* 63: 272–280.

Khan MIR, Nazir F, Asgher M, Per TS, Khan NA (2015) Selenium and sulfur influence ethylene formation and alleviate cadmium-induced oxidative stress by improving proline and glutathione production in wheat. *J Plant Physiol* 173: 9–18.

Khedr AHA, Abbas MA, Wahid AAA, Quick WP, Abogadallah GM (2003) Proline induces the expression of salt-stress-responsive proteins and may improve the adaptation of *Pancreaticum maritimum* L. to salt-stress. *J Exp Bot* 54: 2553–2562.

Krantev A, Yordanova R, Janda T, Szalai G, Popova L (2008) Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants. *J Plant Physiol* 165: 920–931.

Krupa Z (1988) Cadmium induced changes in the composition and structure of light harvesting complex II in radish cotyledon. *Physiol Plant* 73: 518–524.

Larbi A, Morales F, Abadía A, Gogorcena Y, Lucena JJ, Abadía J (2002) Effects of Cd and Pb in sugar beet plants grown in nutrient solution: induced Fe deficiency and growth inhibition. *Funct Plant Biol* 29: 1453–1464.

Lasat MM, Pence NS, Garvin D F, Ebbs SD, Kochian L V (2000) Molecular physiology of zinc transport in the Zn hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *J Exp Bot* 51: 71–79.

Lin F, Xu J, Shi J, Li H, Li B (2010) Molecular cloning and characterization of a novel glyoxalase I gene TaGly I in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Biol Rep* 37: 729–735.

Lin YF, Aarts MAG (2012) The molecular mechanism of zinc and cadmium stress response in plants. *Cell Mol Life Sci* 69: 3187–3206.

Liu Y, Wang X, Zeng G, et al. (2007) Cadmium-induced oxidative stress and response of the ascorbate–glutathione cycle in *Beckmeria nivea* (L.) Gaud. *Chemosphere* 69: 99–107.

Lombi E, Zhao FJ, McGrath SP, Young S, Sacchi GA (2001) Physiological evidence for a high affinity cadmium transporter in a *Thlaspi caerulescens* ecotype. *New Phytol* 149: 53–60.

Markovska YK, Gorinova NI, Nedkovska MP, Miteva KM (2009) Cadmium induced oxidative damage and antioxidative responses in *Brassica juncea* plants. *Biol Plant* 53: 151–154.

Marrs KA (1996) The functions and regulation of glutathione S-transferases in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47: 127–158.

Marrs KA, Walbot V (1997) Expression and RNA splicing of the maize glutathione S-transferase *Bronze2* gene is regulated by cadmium and other stresses. *Plant Physiol* 113: 93–102.

Martínez Domínguez D, Córdoba García F, Canalejo Raya A, Torronteras Santiago R (2010) Cadmium-induced oxidative stress and the response of the antioxidative defense system in *Spartina densiflora*. *Physiol Plant* 139: 289–302.

Martins LL, Mourato M P, Cardoso AI, et al. (2011) Oxidative stress induced by cadmium in *Nicotiana tabacum* L.: effects on growth parameters, oxidative damage and antioxidant responses in different plant parts. *Acta Physiol Plant* 33: 1375–1383.

Matysik J, Alia, Bhalu B, Mohanty P (2002) Molecular mechanisms of

quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. *Curr Sci* 82: 525–532.

May MJ, Leaver C J (1993) Oxidative stimulation of glutathione synthesis in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures. *Plant Physiol* 103: 621–627.

Meng H, Hua S, Shamsi IH, Jilani G, Li Y, Jiang L (2009) Cd-induced stress on the seed germination and seedling growth of *Brassica napus* L., and its alleviation through exogenous plant growth regulators. *Plant Growth Regul* 58: 47–59.

Metwally A, Finkemeier I, Georgi M, Dietz KJ (2003) Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedling. *Plant Physiol* 132: 272–281.

Metwally A, Safronova VI, Belimov AA, Dietz KJ (2005) Genotypic variation of the response to cadmium toxicity in *Pisum sativum* L. *J Exp Bot* 56: 167–178.

Mhamdi A, Queval G, Chaouch S, Vanderauwera S, van Breusegem F, Noctor G (2010) Catalase function in plants: a focus on *Arabidopsis* mutants as stress-mimic models. *J Exp Bot* 61: 4197–4220.

Miller G, Shulaev V, Mittler R (2008) Reactive oxygen signaling and abiotic stress. *Physiol Plant* 133: 481–489.

Mishra S, Dubey RS (2006) Inhibition of ribonuclease and protease activities in arsenic-exposed rice seedlings: role of proline as enzyme protectant. *J Plant Physiol* 163: 927–936.

Mishra S, Srivastava S, Tripathi RD, Govindarajan R, Kuriakose SV, Prasad MNV (2006) Phytochelatin synthesis and response of antioxidants during cadmium stress in *Bacopa monnieri* L. *Plant Physiol Biochem* 44: 25–37.

Mittler R (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trend Plant Sci* 7: 405–410.

Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Breusegem FV (2004) Reactive oxygen gene network of plants. *Trend Plant Sci* 9: 490–498.

Mohamed AA, Castagna A, Ranieri A, di Toppi LS (2012) Cadmium tolerance in *Brassica juncea* roots and shoots is affected by antioxidant status and phytochelatin biosynthesis. *Plant Physiol Biochem* 57: 15–22.

Mohanty N, Mohanty P (1998) Cation effects on primary processes of photosynthesis. In: Singh R, Sawheny SK (eds), *Advances in Frontier Areas of*

Plant Biochemistry. Prentice-Hall, Delhi, pp. 1–18.

Mostofa MG, Fujita M (2013) Salicylic acid alleviates copper toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by up-regulating antioxidative and glyoxalase systems. *Ecotoxicol* 22: 959–973.

Mostofa MG, Seraj ZI, Fujita M (2014) Exogenous sodium nitroprusside and glutathione alleviate copper toxicity by reducing copper uptake and oxidative damage in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Protoplasma* 251: 1373–1386.

Mourato M, Reis R, Martin LL (2012) Characterization of plant antioxidative system in response to abiotic stresses: a focus on heavy metal toxicity. In: Montanaro G (ed), *Advances in Selected Plant Physiology Aspects*. INTECH-Open Access Publishers, Croatia, pp. 23–44.

Moya JL, Ros R, Picazo I (1995) Heavy metal-hormone interactions in rice plants: effects on growth, net photosynthesis, and carbohydrate distribution. *J Plant Growth Regul* 14: 61–67.

Nakano Y, Asada K (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol* 22: 867–880.

Noctor G (2006) Metabolic signalling in defence and stress: the central roles of soluble redox couples. *Plant Cell Environ* 29: 409–425.

Nouairi I, Ammar WB, Youssef NB, Miled DDB, Ghorbal MH, Zarrouk M (2009) Antioxidant defense system in leaves of Indian mustard (*Brassica juncea*) and rape (*Brassica napus*) under cadmium stress. *Acta Physiol Plant* 31: 237–247.

Ogawa T, Kobayashi E, Okubo Y, Suwazono Y, Kido T, Nogawa K (2004) Relationship among prevalence of patients with Itai-itai disease, prevalence of abnormal urinary findings, and cadmium concentrations in rice of individual hamlets in the Jinzu River basin, Toyama prefecture of Japan. *Int J Environ Health Res* 14: 243–252.

Ojeda AG, Escobosa ARC, Wrobel K, Barrientos EY, Wrobel K (2013) Effect of Cd(II) and Se(IV) exposure on cellular distribution of both elements and concentration levels of glyoxal and methylglyoxal in *Lepidium sativum*. *Metallomics* 5: 1254–1261.

Paradiso A, Berardino R, de Pinto MC, Sanita di Toppi L, Storelli MM, de Gara L (2008) Increase in ascorbate-glutathione metabolism as local and

precocious systemic responses induced by cadmium in durum wheat plants. *Plant Cell Physiol* 49: 362–374.

Parmar P, Kumari N, Sharma V (2013) Structural and functional alterations in photosynthetic apparatus of plants under cadmium stress. *Bot Studies* 54: 45–51.

Pawlak S, Firych A, Rymer K, Deckert J (2009) Cu/Zn-superoxide dismutase is differentially regulated by cadmium and lead in roots of soybean seedlings. *Acta Physiol Plant* 31: 741–747.

Pence NS, Larsen PB, Ebbs SD, et al. (2000) The molecular physiology of heavy metal transporter in the Zn/Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *Proc Natl Acad Sci USA* 97: 4956–4960.

Pérez-Chaca MV, Rodríguez-Serrano M, Molina AS, et al. (2014) Cadmium induces two waves of reactive oxygen species in *Glycine max* (L.) roots. *Plant Cell Environ* 37: 1672–1687.

Petrov VD, van Breusegem F (2012) Hydrogen peroxide – a central hub for information flow in plant cells. *AoB Plants* 2012: pls014. doi: 10.1093/aobpla/pls014.

Pietrini F, Innelli MA, Pasqualini S, Massacci A (2003) Interaction of cadmium with glutathione and photosynthesis in developing leaves and chloroplast of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex. Steudel. *Plant Physiol* 133: 829–837.

Pietrini F, Zacchini M, Iori V, Pietrosanti L, Bianconi D, Massacci A (2010) Screening of poplar clones for cadmium phytoremediation using photosynthesis, biomass and cadmium content analyses. *Int J Phytoremediat* 12: 105–120.

Pilon-Smits EAH, Zhu YL, Sears T, Terry N (2000) Overexpression of glutathione reductase in *Brassica juncea*: effects on cadmium accumulation and tolerance. *Physiol Plant* 110: 455–460.

Popova LP, Maslenskova LT, Yordanova RY, et al. (2009) Exogenous treatment with salicylic acid attenuates cadmium toxicity in pea seedlings. *Plant Physiol Biochem* 47: 224–231.

Poschenrieder C, Gunse B, Barcelo J (1989) Influence of cadmium on water relations, stomatal resistance, and abscisic acid content in expanding bean leaves. *Plant Physiol* 90: 1365–1371.

Prasad MNV (1995) Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants.

Environ Exp Bot 35: 525–545.

Qadir S, Qureshi MI, Javed S, Abdin MZ (2004) Genotypic variation in phytoremediation potential of *Brassica juncea* cultivars exposed to Cd stress. Plant Sci 167: 1171–1181.

Raheed R, Ashraf MA, Hussain I, Haider MZ, Kanwar U, Iqbal M (2014) Exogenous proline and glycinebetaine mitigate cadmium stress in two genetically different spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. Braz J Bot 37:399–406

Redjala T, Sterckeman T, Morel JL (2009) Cadmium uptake by roots: contribution of apoplast and of high- and low-affinity membrane transport systems. Environ Exp Bot 67: 235–242.

Rejeb KA, Abdelly C, Savoure A (2014) How reactive oxygen species and proline face stress together. Plant Physiol Biochem 80: 278–284.

Remans T, Opdenakker K, Smeets K, Mathijsen D, Vangronsveld J, Cuypers A (2010) Metal-specific and NADPH oxidase dependent changes in lipoxygenase and NADPH oxidase gene expression in *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium or excess copper. Funct Plant Biol 37: 532–544.

Rodriguez-Serrano M, Romero-Puertas MC, Sparkes I, Hawes C, del Rio LA, Sandalio L M (2009) Peroxisome dynamics in *Arabidopsis* plants under oxidative stress induced by cadmium. Free Rad Biol Med 47: 1632–1639.

Rohman MM, Uddin MS, Fujita M (2010) Up-regulation of onion bulb glutathione S-transferases (GSTs) by abiotic stresses: a comparative study between two differently sensitive GSTs to their physiological inhibitors. Plant Omics J 3: 28–34.

Romero-Puertas MC, Palma JM, Gomez M, del Rio LA, Sandalio LM (2002) Cadmium causes the oxidative modification of proteins in pea plants. Plant Cell Environ 25: 677–686.

Romero-Puertas MC, Rodríguez-Serrano M, Corpas FJ, Gómez M, del Río LA, Sandalio LM (2004) Cd-induced subcellular accumulation of O₂ and H₂O₂ in pea leaves. Plant Cell Environ 27: 1122–1134.

Romero-Puertas M, Corpas FJ, Rodriguez-Serrano M, Gomez M, del Rio AL, Sandalio LM (2007) Differential expression and regulation of antioxidative enzymes by cadmium in pea plants. J Plant Physiol 164: 1346–1357.

- Roth U, von Roepenack-Lahaye E, Clemens S (2006) Proteome changes in *Arabidopsis thaliana* roots upon exposure to Cd²⁺. *J Exp Bot* 57: 4003–4013.
- Saito R, Yamamoto H, Makino A, Sugimoto T, Miyake C (2011) Methylglyoxal functions as a hill oxidant and stimulates the photoreductin of O₂ at photosystem I: a symptom of plant diabetes. *Plant Cell Environ* 34: 1454–1464.
- Sandalio LM, Dalurzo HC, Gomez M, Romero-Puertas MC, del Rio LA (2001) Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants. *J Exp Bot* 52: 2115–2126.
- Sandalio LM, Rodríguez-Serrano M, Gupta DK, Archilla A, Romero-Puertas MC, del Río LA (2012) Reactive oxygen species and nitric oxide in plants under cadmium stress: from toxicity to signaling. In: Ahmad P, MNV Prasad (eds), *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change*. Springer, Berlin, pp. 199–215.
- Sanry JE, Kuhn L, Ducruix C, et al. (2006) The early responses of *Arabidopsis thaliana* cells to cadmium exposure explored by protein and metabolite profiling analyses. *Proteomics* 6: 2180–2198.
- Schat H, Sharma SS, Vooijs R (1997) Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris*. *Physiol Plant* 101: 477–482.
- Schützendübel A, Schwanz P, Teichmann T, et al. (2001) Cd-induced changes in antioxidative systems, hydrogen peroxide content, and differentiation in Scots pine roots. *Plant Physiol* 127: 887–898.
- Schützendübel A, Nikolova P, Rudolf C, Polle A (2002) Cadmium and H₂O₂-induced oxidative stress in *Populus x canescens* roots. *Plant Physiol Biochem* 40: 577–584.
- Sebastian A, Vara Prasad MN (2014) Cadmium minimization in rice. A review. *Agron Sus Develop* 34: 155–173.
- Semane B, Cuypers A, Smeets K, et al. (2007) Cadmium responses in *Arabidopsis thaliana*: glutathione metabolism and antioxidative defence system. *Physiol Plant* 129: 519–528.
- Seth CS, Remans T, Keunen E, et al. (2012) Phytoextraction of toxic metals: a central role for glutathione. *Plant Cell Environ* 35: 334–346.
- Sharma SS, Dietz KJ (2006) The significance of amino acids and amino

acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *J Exp Bot* 57: 711–726.

Sharma SS, Dietz K J (2009) The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance. *Trend Plant Sci* 14: 43–50.

Sharma SS, Schat H, Vooijs R (1998) In vitro alleviation of heavy metal-induced enzyme inhibition by proline. *Phytochemistry* 49: 1531–1535.

Siedlecka A, Baszynski T (1993) Inhibition of electron flow around photosystem I in chloroplasts of Cd-treated maize plants is due to Cd-induced iron deficiency. *Physiol Plant* 87: 199–202.

Siedlecka A, Samuelsson G, Gardenstrom P, Kleczkowski LA, Krupa Z (1998) The activatory model of plant response to moderate cadmium stress-relationship between carbonic anhydrase and Rubisco. In: Garab G (ed.), *Photosynthesis: Mechanisms and Effects*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 2677–2680.

Signorelli S, Coitiño EL, Borsani O, Monza J (2014) Molecular mechanism for reaction between •OH radicals and proline: insights on the role as reactive oxygen species scavenger in plant stress. *J Phys Chem B* 118: 37–47.

Singla-Pareek SL, Yadav SK, Pareek A, Reddy MK, Sopory SK (2006) Transgenic tobacco overexpressing glyoxalase pathway enzymes grow and set viable seeds in zinc-spiked soils. *Plant Physiol* 140: 613–623.

Siripornadulsil S, Traina S, Verma DPS, Sayre RT (2002) Molecular mechanisms of proline-mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae. *Plant Cell* 14: 2837–2847.

Smeets K, Ruytinx J, Semane B, et al. (2008) Cadmium-induced transcriptional and enzymatic alterations related to oxidative stress. *Environ Exp Bot* 63: 1–8.

Smeets K, Opdenakker K, Remans T, et al. (2009) Oxidative stress-related responses at transcriptional and enzymatic levels after exposure to Cd or Cu in a multipollution context. *J Plant Physiol* 166: 1982–1992.

Smiri M, Chaoui A, Rouhier N, et al. (2010) Cadmium induced mitochondrial redox changes in germinating pea seed. *Biometals* 23: 973–984.

Smirnoff N (2000) Ascorbic acid: metabolism and functions of a multifaceted molecule. *Curr Opin Plant Biol* 3: 229–235.

Sobahan MA, Arias CR, Okuma E, et al. (2009) Exogenous proline and glycinebetaine suppress apoplastic flow to reduce Na⁺ uptake in rice seedlings. *Biosci Biotechnol Biochem* 73: 2037–2042.

Song XS, Hu WH, Mao WH, Ogweno JO, Zhou YH, Yu JQ (2005) Response of ascorbate peroxidase isoenzymes and ascorbate regeneration system to abiotic stresses in *Cucumis sativus* L. *Plant Physiol Biochem* 43: 1082–1088.

Souza JF, Dolder H, Cortelazzo AL (2005) Effect of excess cadmium and zinc ions on roots and shoots of maize seedlings. *J Plant Nutr* 28: 1923–1931.

Souza VL, de Almeida AA, Lima SG, et al. (2011) Morphophysiological responses and programmed cell death induced by cadmium in *Genipa americana* L. (Rubiaceae). *Biomaterials* 24: 59–71.

Sun RL, Zhou QX, Sun FH, Jin CX (2007) Antioxidative defense and proline/phytochelatin accumulation in a newly discovered Cd-hyperaccumulator, *Solanum nigrum* L. *Environ Exp Bot* 60: 468–476.

Suzuki N, Koussevitzky S, Mittler R, Miller G (2012) ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant Cell Environ* 35: 259–270.

Sytar O, Kumar A, Latowski D, Kuczynska P, Strzalka K, Prasad MNV (2013) Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms of plants. *Acta Physiol Plant* 35: 985–999.

Szollosi R, Varga IS, Erdei L, Mihalik E (2009) Cadmium induced oxidative stress and antioxidative mechanisms in germinating Indian mustard (*Brassica juncea* L.) seeds. *Ecotox Environ Safe* 72: 1337–1342.

Takahashi S, Murata N (2008) How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends Plant Sci* 13: 178–182.

Talukdar D (2012) Exogenous calcium alleviates the impact of cadmium-induced oxidative stress in *Lens culinaris medic.* seedlings through modulation of antioxidant enzyme activities. *J Crop Sci Biotech* 15: 325–334.

Thornalley PJ (1990) The glyoxalase system: new developments towards functional characterization of a metabolic pathway fundamental to biological life. *Biochem J* 269: 1–11.

Tran TA, Popova P (2013) Functions and toxicity of cadmium in plants: recent advances and future prospects. *Turk J Bot* 37: 1–13.

Upadhyaya CP, Venkatesh J, Gururani MA, et al. (2011) Transgenic potato overproducing L-ascorbic acid resisted an

increase in methylglyoxal under salinity stress via maintaining higher reduced glutathione level and glyoxalase enzyme activity. *Biotech Lett* 33: 2297–2307.

Uraguchi S, Fujiwara T (2012) Cadmium transport and tolerance in rice: perspectives for reducing grain cadmium accumulation. *Rice* 5: 1–8.

Vanlerberghe GC (2013) Alternative oxidase: a mitochondrial respiratory pathway to maintain metabolic and signaling homeostasis during abiotic and biotic stress in plants. *Int J Mol Sci* 14: 6805–6847.

Vassilev A (2002) Physiological and agro-ecological aspects of cadmium interactions with barley plants: an overview. *J Central Euro Agric* 4: 65–75.

Verbruggen N, Hermans C (2008) Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids* 35: 753–759.

Verbruggen N, Hermans C, Schat H (2009) Mechanisms to cope with arsenic or cadmium excess in plants. *Curr Opin Plant Biol* 12: 364–372.

Verma S, Dubey RS (2001) Effect of cadmium on soluble sugars and enzymes of their metabolism in rice. *Biol Plant* 44: 117–123.

Viehweger K (2014) How plants cope with heavy metals. *Bot Studies* 55: 35.

Viveros MFA, Inostroza-Blancheteau C, Timmermann T, Gonzalez M, Arce-Johnson P (2013) Overexpression of Gly I and Gly II genes in transgenic tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) plants confer salt tolerance by decreasing oxidative stress. *Mol Biol Report* 40: 3281–3290.

Wang CX, Tao L, Ren J (2013) The response of maize seedlings to cadmium stress under hydroponic conditions. *Russ J Plant Physiol* 60: 295–299.

Wang Y, Jiang X, Li K, et al. (2014) Photosynthetic responses of *Oryza sativa* L. seedlings to cadmium stress: physiological, biochemical and ultrastructural analyses. *Biometals* 27: 389–401.

Wang YD, Fang J, Leonard SS, Rao KM (2004) Cadmium inhibits the electron transfer chain and induces reactive oxygen species. *Free Radic Biol Med* 36: 1434–1443.

Wang Z, Zhang L, Xiao Y, Chen W, Tang K (2010) Increased vitamin C content accompanied by an enhanced recycling pathway confers oxidative

stress tolerance in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol* 52: 400–409.

Wen JF, Deng MH, Gong M (2012) Cd²⁺ stress induces two waves of H₂O₂ accumulation associated with ROS-generating system and ROS-scavenging system in cultured tobacco cells. *Aust J Crop Sci* 6: 846–853.

Xiang C, Oliver DJ (1998) Glutathione metabolic genes coordinately respond to heavy metals and jasmonic acid in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 10: 1539–1550.

Xu J, Yin HX, Li X (2009) Protective effects of proline against cadmium toxicity in micropropagated hyperaccumulator, *Solanum nigrum* L. *Plant Cell Report* 28: 325–353.

Xu P, Wang Z (2013) Physiological mechanism of hypertolerance of cadmium in Kentucky bluegrass and tall fescue: chemical forms and tissue distribution. *Environ Exp Bot* 96: 35–42.

Xu W, Shi W, Liu F, Ueda A, Takabe T (2008) Enhanced zinc and cadmium tolerance and accumulation in transgenic *Arabidopsis* plants constitutively overexpressing a barley gene (*HvAPX1*) that encodes a peroxisomal ascorbate peroxidase. *Botany* 86: 567–575.

Yadav SK, Singla-Pareek SL, Ray M, Reddy MK, Sopory SK (2005) Methylglyoxal levels in plants under salinity stress are dependent on glyoxalase I and glutathione. *Biochem Biophys Res Commun* 337: 61–67.

Yadav SK, Singla-Pareek SL, Sopory SK (2008) An overview of the role of methylglyoxal and glyoxalases in plants. *Drug Metabol Drug Interact* 23: 51–68.

Yang S, Xie J, Li Q (2012) Oxidative response and antioxidative mechanism in germinating soybean seeds exposed to cadmium. *Int J Environ Res Public Health* 9: 2827–2838.

Yang X, Wen X, Gong H, Lu Q, Yang Z, Tang Y, Liang Z, Lu C (2007) Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine enhances thermotolerance of photosystem II in tobacco plants. *Planta* 225: 719–733.

Yilmaz DD, Parlak KU (2011) Changes in proline accumulation and antioxidative enzyme activities in *Groenlandia densa* under cadmium stress. *Ecological Indicators* 11: 417–423.

Zang TM, Hollman DA, Crawford PA, Crowder MW, Makaroff CA (2001)

Arabidopsis glyoxalase II contains a zinc/iron binuclear metal center that is essential for substrate binding and catalysis. *J Biol Chem* 276: 4788–4795.

Zelinová V, Mistrík I, Pavlovkin J, Tamás L (2013) Glutathione peroxidase expression and activity in barley root tip after short-term treatment with cadmium, hydrogen peroxide and t-butyl hydroperoxide. *Protoplasma* 250: 1057–1065.

Zhang CH, Yang GE (2008) Response of glutathione and glutathione S-transferase in rice seedlings exposed to cadmium stress. *Rice Sci* 15: 73–76.

Zhang F, Wan X, Zhong Y (2013) Nitrogen as an important detoxification factor to cadmium stress in poplar plants. *J-Plant Interact* 9: 249–258.

Zhao FY, Liu W, Zhang SY (2009) Different responses of plant growth and antioxidant system to the combination of cadmium and heat stress in transgenic and non-transgenic rice. *J Integr Plant Biol* 51: 942–950.

Zhao FY, Han MM, Zhang SY, et al. (2012) Hydrogen peroxide-mediated growth of the root system occurs via auxin signaling modification and variations in the expression of cell-cycle genes in rice seedlings exposed to cadmium stress. *J Integr Plant Biol* 54: 991–1006.

Zhao Z, Cai Y, Zhu Y, Kneer R (2005) Cadmium-induced oxidative stress and protection by L-galactono-1, 4-lactone in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Plant Nutr Soil Sci* 168: 759–763.

Zhu YL, Pilon-Smits EAH, Jouanin L, Terry N (1999) Overexpression of glutathione synthetase in Indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance. *Plant Physiol* 119: 73–79.



فصل ۷:

افزایش رشد و عملکرد سبزیجات و میوه‌ها با استفاده از براسینواستروئیدها تحت تنش‌های غیرزنده

بوجام ویدیا واردهینی

۱-۷- مقدمه

تنش‌های محیطی ناشی از عواملی از جمله گرمایش جهانی و تغییرات اقلیمی، به‌عنوان دلایلی برای کاهش رشد و عملکرد گیاه شناخته شده‌اند. محیط از زمان شروع صنعتی شدن همواره تغییر یافته است. آلودگی منتشر شده در هوا، جمعیت بیش از حد، جنگل‌زدایی و غیره منجر به تغییرات شدید در سراسر جهان از جمله زمین‌لرزه^۱، سونامی^۲، زمین‌لغزه‌ها^۳، گردبادها^۴ و سیل‌ها می‌شود. گرمایش جهانی، انتشار CO₂، بارندگی نامنظم^۵، امواج گرمایی^۶ و غیره، به صورت‌های مختلفی موجب تنش‌های محیطی بر گیاهان می‌شوند. تنش‌های محیطی شامل تنش‌های غیرزنده از جمله آب (خشکی/ غرقاب)، دما (گرمای، سرما و انجماد)، شوری، فلزات سنگین، نور (قوی/ ضعیف)، مواد شیمیایی دگرآسیب^۷، اشعه (UV-A/UV-B)، علف‌کش‌ها، آفت‌کش‌ها، آلاینده‌های آلی و غیره و تنش‌های زنده متشکل از باکتری‌ها، ویروس‌ها، قارچ‌ها، نماتدها و غیره هستند. این تنش‌ها بر جوانه‌زنی طبیعی بذر، رشد، متابولیسم و گلدهی، همچنین عملکرد گیاه اثر گذارند.

برای غلبه بر تأثیر منفی این تنش‌ها و بهبود رشد و عملکرد گیاهان لازم است تحقیقات جامعی صورت گیرد. روش‌هایی مانند اصلاح گیاهان، سنتی و قدیمی هستند. گیاهان هنگامی که در شرایط ترکیبی از تنش‌های مختلف قرار می‌گیرند، پاسخ خاص و منحصر به فردی را به تنش فعال می‌سازند (ریزسکای و همکاران، ۲۰۰۲، ۲۰۰۴). محیط‌های در حال تغییر سریع، تهدیدی جدی برای کشاورزی در سراسر جهان هستند. افزایش تقاضا برای میوه‌ها، سبزیجات و سایر محصولات باغبانی نیز به شدت

1. Brassinosteroids

2. Earthquakes

3. Tsunamis

4. Landslides

5. Cyclones

6. Erratic rainfall

7. Heat waves

تحت تأثیر افزایش جمعیت و پایین بودن بهره‌وری قرار دارد. اثبات شده‌است با وجود این که غلات و دانه‌ها غذاهای اصلی را تشکیل می‌دهند، ولی میوه‌ها و سبزیجات نقش حیاتی در رژیم غذایی طبیعی ایفا می‌کنند، زیرا آن‌ها تأمین‌کننده ویتامین‌ها و مواد معدنی هستند. از این رو مطالعه‌ی رشد و عملکرد میوه‌ها و سبزیجاتی که می‌توانند با گرما، سرما، خشکی و سایر شرایط اقلیمی حاد مقابله کنند مورد بررسی قرار می‌گیرد. برای بهبود محصولات میوه‌ها و سبزیجات نیاز به کاهش اثرات تنش‌های غیرزنده وجود دارد. روش‌های سنتی برای اصلاح گیاهان زراعی دارای تحمل بالا به تنش غیرزنده، تاکنون با موفقیت محدود همراه بوده است. این مسأله را می‌توان به عوامل مختلفی نسبت داد: این که تمرکز بیش‌تری بر عملکرد به جای ویژگی‌های خاص مثلاً تحمل به تنش بوده است، مشکلاتی در اصلاح برای ویژگی‌های تحمل شامل پیچیدگی‌های ژنوتیپی و محیط است و معرفی صفات مورد نظر تنها می‌تواند بین گونه‌های با ارتباط نزدیک انجام شود (تستر و باسیک، ۲۰۰۵). این امر منجر به تحقیق در زمینه‌های فیزیولوژیکی، بیوتکنولوژیکی^۱ و دیگر زمینه‌ها برای بهبود رشد و عملکرد گیاهان شد.

تحقیقات عملی اثبات کرده است که تنظیم‌کننده‌های رشد گیاه نقش مهمی در کاهش تنش (نیکل، ۱۹۸۲) ایفا می‌کنند و تلاش‌هایی برای کاهش تنش‌های محیطی از طریق کاربرد و استفاده از هورمون‌های گیاهی برای بهبود رشد و عملکرد محصول صورت گرفته است (ویتور، ۱۹۷۸). این فصل مطالعه‌ای در مورد براسینواستروئیدها (BRs) می‌باشد که افزایش دهنده‌ی رشد بالقوه و عملکرد گیاه و افزایش توانایی برای کاهش تنش‌های محیطی مختلف در رشد و عملکرد سبزیجات و میوه هستند.

۲-۷- تنش‌های محیطی

تنش‌های محیطی رشد و نمو گیاهان را تنظیم می‌کنند. با تغییر شرایط محیطی در سراسر جهان، گیاهان از نظر رشد و عملکرد بیش‌تر تحت تأثیر قرار می‌گیرند و تنش عامل مهمی است که باعث خسارت به رشد گیاه می‌شود (کافی و همکاران، ۲۰۰۰).

تنش های غیرزنده، به ویژه شدت در دما، تابش فوتون^۱ و تأمین آب و محلول های غیر آلی^۲، اغلب رشد و تولید را محدود می کنند (آرائوس و همکاران، ۲۰۰۲؛ بین رجب و همکاران، ۲۰۱۴). پاسخ های گیاه به تنش های مختلف بسیار پیچیده هستند و شامل تغییر در ترانسکریپتوم^۳، سطوح سلولی و فیزیولوژیکی می باشند. شواهد نشان می دهند که گیاهان به تنش های مختلف پاسخ متفاوتی می دهند که شامل فعال کردن برنامه مشخصی از بیان ژن مربوط به شرایط دقیق محیطی است (آتکینسون و اوروین، ۲۰۱۲). تنش غیرزنده مانند گرما، سرما، خشکی، شوری و تنش مواد غذایی تأثیر زیادی بر کشاورزی جهانی دارند و اشاره شده است که آن ها متوسط عملکرد محصولات گیاهی را بیش از ۵۰ درصد کاهش می دهند (وانگ و همکاران، ۲۰۰۳). ژو (۲۰۰۱) بیان کرد که میزان تحمل به تنش های متفاوت را می توان به تفاوت در واکنش پذیری گیاه از لحاظ درک تنش، انتقال پیام و برنامه های مناسب بیان ژن یا سایر مسیرهای متابولیک جدید نسبت داد که به گیاهان متحمل محدود می باشند.

۳-۷- براسینواستروئیدها

براسینواستروئیدها نوع جدیدی از فیتوهورمون های استروئیدی پلی هیدروکسی^۴ با تأثیر قابل توجه بر بهبود رشد هستند (باجوز و پیوترووسکا- نیکزپورک، ۲۰۱۴؛ واردهینی، ۲۰۱۱، ۲۰۱۲؛ واردهینی و همکاران، ۲۰۰۸). براسینواستروئیدها را میتچل و همکاران (۱۹۷۰) کشف کردند که بعدها از گردهی *Brassica napus* L. توسط گروو و همکاران (۱۹۷۹) استخراج شد. براسینواستروئیدها را می توان بر اساس تعداد کربن موجود در ساختار آن ها به C_{27} BRs، C_{28} یا C_{29} طبقه بندی کرد (واردهینی، ۲۰۱۳، آ، ب). هائوبریک و آسمن (۲۰۰۶) گزارش دادند که ۶۰ ترکیب مرتبط شناسایی شده است.

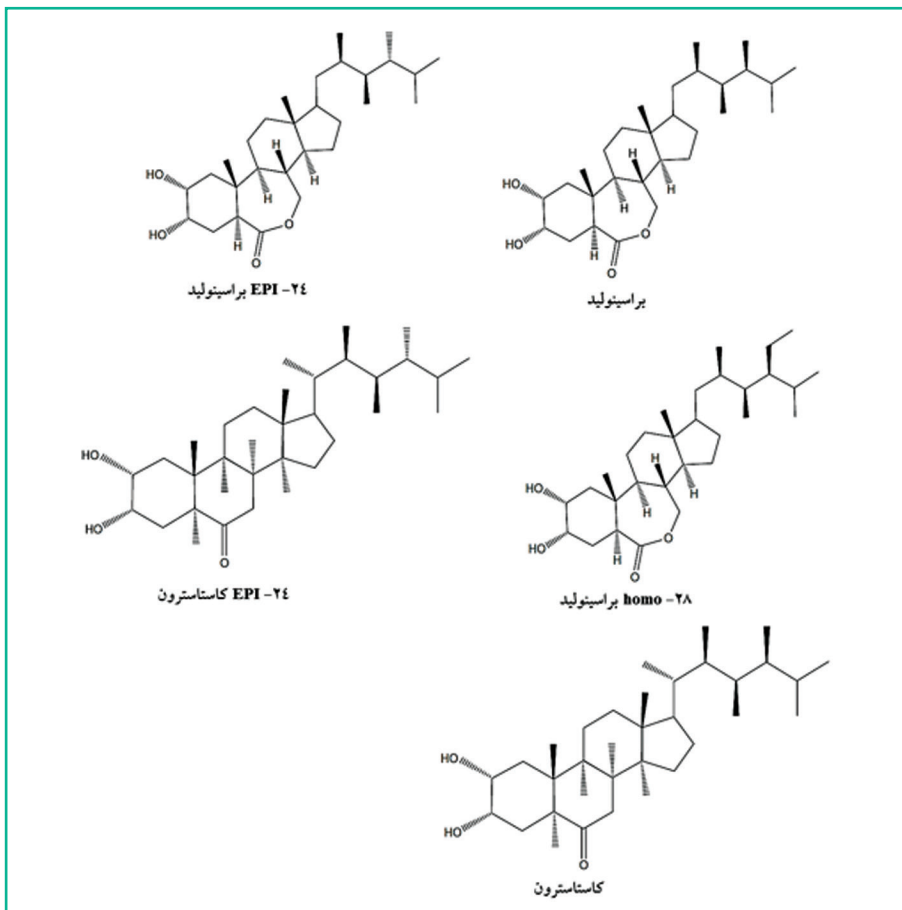
-
1. Photon irradiance
 2. Inorganicsolutes
 3. Transcriptome
 4. Polyhydroxy steroidal phytohormones

با این حال، واردهینی و همکاران (۲۰۰۶) گزارش دادند که براسینولید^۱ (BL)، ۲۸-هوموبراسینولید (28-HomoBL)^۲ و ۲۴-اپیبراسینولید (24-EpiBL)^۳، سه براسینواستروئید زیست فعال^۴ هستند که به طور گسترده در بیش تر مطالعات فیزیولوژیکی و آزمایشی مورد استفاده قرار می گیرند. براسینواستروئیدهای زیست فعال رایج مورد استفاده یعنی براسینولید، 24-EpiBL، 28-HomoBL، کاستاسترون^۵ (CS) و ۲۴-اپی کاستاسترون^۶ (24-EpiCS) در شکل ۷-۱ نشان داده شده اند. براسینواستروئیدها در همه جای قلمرو گیاهی وجود دارند، زیرا آن ها تقریباً در تمام راسته ها^۷ شامل جلبک ها، نهان زادان آوندی^۸، بازدانگان^۹، دولپه ها و تک لپه ها یافت می شوند (باجوز، ۲۰۰۹). علاوه بر این، براسینولید در کشت سوسپانسیون سلولی^{۱۰} *Marchantia polymorpha* (کیم و همکاران، ۲۰۰۱) یافت شد و تجمع پاکلیتاکسل^{۱۱} در کشت سوسپانسیون سلولی *Taxus chinensis* را نیز بهبود بخشید (زانگ و همکاران، ۲۰۰۱).

رائو و همکاران (۲۰۰۲) اظهار داشتند که براسینواستروئیدها گروه جدیدی از هورمون های رشد گیاهی هستند که در بسیاری از نقش های فیزیولوژیکی شامل رشد، جوانه زنی بذر، تکثیر از طریق ریشه^{۱۲}، پیری و غیره نقش دارند و گیاهان را در مقابل تنش های مختلف غیرزنده مقاوم می سازند. براسینواستروئیدها در ابتدا براساس

-
1. Brassinolide
 2. 28-homobrassinolide
 3. 24-epibrassinolide
 4. Bioactive
 5. Castasterone
 6. Epicastasterone
 7. Phyla
 8. Pteridophytes
 9. Gymnosperms
 10. Suspension- cultured cells
 11. Paclitaxel
 12. Rhizogenesis

فعالیت‌های بهبود دهنده رشدی خود شناخته شدند، اما مطالعات فیزیولوژیکی و ژنتیکی بعدی، عملکرد بیش‌تر براسینواستروئیدها در تنظیم طیف وسیعی از فرآیندها از جمله روابط منبع/مخزن، جوانه‌زنی بذر، فتوسنتز، پیری، ریخت‌زایی نوری^۱، گلدهی و پاسخ به تنش‌های مختلف غیر زنده و زنده را نشان داد (دنگ و همکاران، ۲۰۰۷).



شکل ۷-۱- براسینواستروئیدهای زیست فعال.

دو و پوویاه (۲۰۰۵) گزارش دادند که براسینواستروئیدها هورمون‌های استروئیدی خاص گیاه هستند که در تلفیق عوامل محیطی، به ویژه نور، با رشد و نمو گیاه نقش

مهمی دارند، اما بیان کردند که نقش دقیق تغییرات براسینواستروئیدهای درونی در واکنش به محرک‌های محیطی، هنوز تا حد زیادی ناشناخته است.

علاوه بر این، براسینواستروئیدها با اجرای نقش‌های مختلف از جمله فعال‌سازی چرخه سلولی در طول جوانه‌زنی بذور *Brassica oleracea* L. (زادوورنوا و همکاران، ۲۰۰۵)، تغذیه برگ (ژائو و همکاران، ۲۰۱۳)، تنظیم آنزیم‌های چرخه کالوین (فدینا و همکاران، ۲۰۰۸)، بستن روزنه در *Solomon lycopersicon* (زیا و همکاران، ۲۰۱۴)، کنترل باز بودن روزنه و جریان پتاسیم پروتوپلاست‌های^۱ سلول‌های محافظ *Vicia faba* همراه با ABA (هائوبریک و همکاران، ۲۰۰۶)، پیام‌رسانی لیپید در *Brassica napus* (پوکوتیلو و همکاران، ۲۰۱۴)، کاهش لیگنینی شدن^۲ در آوند آبکش ثانویه *Liriodendron tulipifera* (جین و همکاران، ۲۰۱۴)، کنترل سلول‌های اپیدرمی ریشه (چنگ و همکاران، ۲۰۱۴)، بهبود جوانه‌زنی گرده در *Arabidopsis* (ووگلر و همکاران، ۲۰۱۴)، تغییر محتوای لیکوپن^۳ در میوه گوجه‌فرنگی (واردهینی و راو، ۲۰۰۲؛ ونگ و همکاران، ۲۰۰۷)، باززایی گیاه پنبه از طریق جنین‌زایی سلول‌های غیرجنسی^۴ (آیدین و همکاران، ۲۰۰۶) و ریز تکثیری^۵ در بلوبری پر شاخ و برگ^۶ (کودریشوا و همکاران، ۲۰۱۲)، شناخته می‌شوند.

اسچنابل و همکاران (۲۰۰۱) تحمل تنش القاء شده توسط براسینواستروئیدها در گیاهان را گزارش نمودند. علاوه بر این، باجوز و حیات (۲۰۰۹) به وضوح اثرات براسینواستروئیدها در پاسخ‌های گیاه به تنش‌های محیطی را توضیح دادند. اطلاعات مختلف به‌طور پیوسته شواهدی ارائه دادند که تیمار بیرونی براسینواستروئیدها در شرایط تنش‌زا نسبت به شرایط مطلوب مؤثر بوده است (فوجیتا و همکاران، ۲۰۰۶). براسینواستروئیدها به‌دلیل ویژگی‌های محافظتی آن‌ها در گیاهان در برابر تنش‌های مختلفی از جمله درجه حرارت بالا (جانسنزکو و همکاران، ۲۰۱۱؛ پرادهان و همکاران، ۲۰۱۳؛

1. Protoplasts

2. Lignification

3. Lycopene

4. Somatic embryogenesis

5. Micropropagation

6. Highbush blueberry

ژو و همکاران، ۲۰۱۴)، درجه حرارت پایین از نظر سرما (دیوی و کریشنا، ۲۰۱۰؛ لیو و همکاران، ۲۰۱۱؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۴؛ زی و همکاران، ۲۰۱۳) و انجماد (جانسزکو و همکاران، ۲۰۰۹؛ ما و همکاران، ۲۰۰۸)، شوری (عباس و همکاران، ۲۰۱۰؛ شارما و همکاران، ۲۰۱۳؛ تالات و شاوکی، ۲۰۱۳)، نور (کورپین و همکاران، ۲۰۱۲؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۰)، آب از نظر خشکی (انجم و همکاران، ۲۰۱۱؛ ماهش، ۲۰۱۳؛ زیانگ و همکاران، ۲۰۱۳) و غرقاب (لیانگ و لیانگ، ۲۰۰۹؛ لو و همکاران، ۲۰۰۶)، فلزات سنگین (آرورا و همکاران، ۲۰۱۰؛ اشرف و همکاران، ۲۰۱۰؛ باجوز، ۲۰۱۰؛ فیلووا و همکاران، ۲۰۱۳)، علف کش (شارما و همکاران، ۲۰۱۳)، اکسیداتیو (زیا و همکاران، ۲۰۰۹) و آلاینده های آلی (احمد و همکاران، ۲۰۱۲، ب) بیش تر مورد بررسی قرار گرفته اند. براسینواستروئیدها حتی گیاهان را از تنش های زنده ی مختلف محافظت می کنند (بیبی و همکاران، ۲۰۱۴؛ بیترلیچ و همکاران، ۲۰۱۴؛ رن و همکاران، ۲۰۱۴). براسینواستروئیدها همچنین برای بهبود برخی از تنش های خاص مانند خاک های شنی تازه احیاء شده (احمد و شالابی، ۲۰۱۳) مورد استفاده قرار می گیرند.

۱-۳-۷- نقش موتانت های بیوسنتز کننده ی براسینواستروئید

در سبزیجات و میوه ها

موتانت های دارای کمبود بیوسنتز براسینواستروئیدها، اهمیت این تنظیم کننده های رشد گیاهی برای رشد و نمو گیاهان را به روشنی نشان داده است. تحقیقات گسترده ای در مورد نقش موتانت های بیوسنتز کننده ی براسینواستروئید در سبزیجات مختلف صورت گرفته است. یانگ و لی (۱۹۹۹) در مورد موتانت های تراریخت دارای کمبود براسینواستروئید در طویل شدن سلول و سامان دهی سلولی در طول نمو ریشه و ساقه در *Lactuca sativa*، دیدگاهی ارائه دادند. کار با موتانت های بیوسنتز کننده ی براسینواستروئیدها در نخود پاکوتاه lkb (نومورا و یاکوتا، ۱۹۹۷؛ نومورا و همکاران، ۱۹۹۷) نشان داد که براسینواستروئیدها برای رشد و نمو گیاه ضروری هستند. جاگر و همکاران (۲۰۰۷) مشخصات دو ژن BR-C-6 اکسیداز در نخود را ثبت کردند. فوکوتا و همکاران (۲۰۰۲) یک موتانت دارای کمبود براسینواستروئید جدید از باقلا (*Vicia faba* L.) و

همچنین 'Rinrei'، یک موتانت پاکوتاه دارای کمبود براسینواستروئید از باقلا (فوکوتا و همکاران، ۲۰۰۴) را گزارش نمودند. علاوه بر این، فوکوتا و همکاران (۲۰۰۶) اظهار داشتند که مشاهده‌ی محدودیت فیزیکی کاهش اندازه دانه در باقلای (*Vicia faba*) دارای کمبود براسینواستروئید، وجود براسینواستروئیدها برای رشد و نمو طبیعی گیاه را نشان داد. یی و همکاران (۱۹۹۹) گزارش دادند که اکسین و براسینواستروئید به‌طور جداگانه بیان سه عضو از خانواده‌ی ژن ۱-آمینوسیکلوپروپان-۱-کربوکسیلات سینتاز^۱ در لوبیا (*Vigna radiata* L.) را تنظیم می‌کنند. پارک (۱۹۹۸) نقش *epiBL* بر رشد هیپوکوتیل موتانت *diageotropica* گوجه‌فرنگی را گزارش کرد. کوکا و همکاران (۲۰۰۰) نقش احتمالی ژن‌های *DUMPY* و *CURL-3* گوجه‌فرنگی را گزارش و بر نقش براسینواستروئیدها برای رشد طبیعی در گیاهان تأکید کردند. هوانگ و همکاران (۲۰۰۶) گزارش دادند که سیتوکروم *P450 CYP734A7* گوجه‌فرنگی در کاتابولیسیم براسینواستروئیدها عمل می‌کند و همچنین گزارش کردند که بیان بیش از حد *Arabidopsis DWARF4* در گوجه‌فرنگی، شاخه‌دهی و تعداد میوه را افزایش داد (کوک و همکاران، ۲۰۰۳).

نقش موتانت‌های بیوسنتز کننده‌ی براسینواستروئید در شرایط تنش‌های مختلف غیرزنده به روشنی بر نقش فیزیولوژیکی براسینواستروئیدها در سبزیجات و میوه‌های رشد یافته در شرایط محیطی مختلف تأکید دارد. کیم و همکاران (۲۰۱۰) اظهار داشتند که فعال‌سازی بنیادی ژن‌های محرک تنش در موتانت ۱ غیر حساس به براسینواستروئید^۲ (*bri1*) منجر به تحمل بیش‌تر به سرما شد. جین و همکاران (۲۰۱۲) گزارش دادند که ژن مرکب ^۳PL1 (یک ژن مارکر جدید با قابلیت انتخاب بصری^۴)، تحمل تنش‌های غیرزنده در گوجه‌فرنگی تراریخت را نشان داد. مازورا و همکاران (۲۰۱۱) اظهار داشتند که تحمل گرمایی القاء شده توسط براسینواستروئیدها مستقل از محتوای براسینواستروئید درونی است، اما تجزیه و تحلیل تنش اکسیداتیو به واسطه‌ی شوک

1. 1- aminocyclopropane-1-carboxylate synthase

2. BR- insensitive 1 (*bri1*) mutant

3. PL1 fusion gene

4. Novel visual selectable marker gene

گرمایی توسط CAT، POD و SOD به سطوح براسینواستروئیدها در گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی با تغییر هموستازی براسینواستروئید موتانت دارای کمبود براسینواستروئید (پاکوتاهی شدید dx)، یک آلل $curl3^{-abs}$ موتانت غیرحساس به براسینواستروئید ($curl3$ حساسیت براسینولید را تغییر داد) و یک لاین پاکوتاه بیش بیان کننده‌ی ژن بیوسنتز کننده براسینواستروئید (35SD) وابسته بود. با این حال، مطالعات انجام شده توسط مونتویا و همکاران (۲۰۰۵) اظهار داشت که الگوهای بیان پاکوتاهی و تجمع براسینواستروئید در گوجه‌فرنگی به وضوح اهمیت سنتز براسینواستروئید در طول نمو میوه را نشان داد، در نتیجه نقش براسینواستروئیدها در رشد سبزیجات و میوه‌ها را تعیین می‌کند. لیو و همکاران (۲۰۱۴) گزارش دادند که بیان اکوتیپیک^۱ فاکتور رونویسی BZR1-1D در پیام رسانی براسینواستروئیدها، تجمع کاروتنوئید^۲ و ویژگی‌های کیفیت میوه در گوجه‌فرنگی را افزایش داد.

۲-۳-۷- براسینواستروئیدها به عنوان تقویت کننده‌ی بالقوه‌ی رشد و عملکرد سبزیجات و میوه‌ها

براسینواستروئیدها به‌طور تجربی به عنوان تنظیم کننده‌های بالقوه رشد تأیید شده‌اند که رشد و عملکرد دانه‌های غذایی مختلف را افزایش و بهبود می‌بخشند (براون و وایلد، ۱۹۸۴؛ فرانکو و همکاران، ۲۰۰۲). آن‌ها همچنین نقش بسیار مثبتی در رشد و عملکرد سبزیجات و میوه‌هایی مانند لوبیای بوته‌ای^۳، فلفل، کاهو (فاریدودین و همکاران، ۲۰۱۴؛ مودت و همکاران، ۱۹۸۳، ۱۹۸۶)، گوجه‌فرنگی (نفی و ال-خلال، ۲۰۰۲؛ رائو و واردهینی، ۲۰۰۱)، پیاز (هوول و همکاران، ۲۰۰۷)، تربچه (واردهینی و همکاران، ۲۰۱۱، ۲۰۱۲، آ، ب)، پرتقال (تاکاهاشی و همکاران، ۱۹۸۵) و انگور (ایکیکاوا و ژائو، ۱۹۹۱؛ ژو و همکاران، ۱۹۹۴) ایفا می‌کنند. براسینواستروئیدها رشد مریستم‌های رأسی در غده‌های سیب‌زمینی را تسریع می‌کنند (کورابلوا و همکاران، ۱۹۹۷). رامراج و همکاران (۲۰۰۲)

-
1. Ectopic expression
 2. Carotenoid
 3. Bush bean

گزارش دادند که 28-HomoBL رشد و عملکرد سیب زمینی را بهبود بخشید. براسینواستروئیدها همچنین رشد و عملکرد سویا (ناکاسیکو و یوشیدا، ۱۹۸۹) و همچنین عملکرد و هورمون‌های درونی گیاه باقلای سبز^۱ را افزایش دادند (هلمی و همکاران، ۱۹۹۷). فو و همکاران (۲۰۰۸) اعلام کردند که براسینواستروئیدها رشد اولیه میوه‌ی خیار را تسریع می‌کنند. براسینواستروئیدها میزان فتوسنتز و رشد گیاه را از طریق افزایش فعال‌سازی روبیسکو و بیان ژن‌های فتوسنتزی در *Cucumis sativus* بهبود بخشیدند (زیا و همکاران، ۲۰۰۹). آن‌ها همچنین عملکرد و ارزش تغذیه‌ای تربچه را بهبود دادند (واردینی و همکاران، ۲۰۱۲ ب).

علاوه بر این، نقش بهبود دهنده‌ی براسینواستروئیدها در سبزیجات برگ‌ی نیز گزارش شده‌است، به‌طوری که براسینولید نه تنها محتوای اسیدنوکلیک و هورمون‌های درونی در رأس ساقه‌ی کلم بروکلی افزایش داد (وانگ و یانگ، ۲۰۰۸)، بلکه ویژگی‌های فیزیولوژیکی برگ‌های *Brassica oleracea* var. *italica* (وانگ و یانگ، ۲۰۰۹) و فتوسنتز در برگ‌های اسفناج را تنظیم نمود (روتووا و همکاران، ۲۰۱۴).

براسینواستروئیدهای مصنوعی، عملکرد غده‌های سیب‌زمینی را افزایش دادند (نونز و همکاران، ۱۹۹۵). Biobras-16 (یک شبه براسینواستروئید)، رشد و عملکرد کاهو (آلفونسو و نونز، ۱۹۹۶؛ نونز و همکاران، ۲۰۰۴)، گوجه‌فرنگی (آگوستین، ۲۰۰۱) و پیاز (نونز و همکاران، ۱۹۹۸) را افزایش داد، در حالی که Biobras-6 (یکی دیگر از شبه براسینواستروئیدها)، عملکرد سیر (نونز و همکاران، ۱۹۹۴)، پیاز (نونز و همکاران، ۱۹۹۸) و گوجه‌فرنگی (نونز، ۲۰۰۰) را بالا برد. لیانگ و همکاران (۱۹۹۸) گزارش دادند که 24-EpiBL و DAA-6 (شبه براسینواستروئید)، رشد و عملکرد سبزیجات برگ‌ی از جمله اسفناج را افزایش دادند. اخیراً، سرنا و همکاران (۲۰۱۲) گزارش دادند که شبه براسینواستروئید، عملکرد و عوامل کیفی کاهوی رشد یافته در مزرعه (*Lactuca sativa* L.) را افزایش داد و اوهاکاوا و همکاران (۱۹۹۶) گزارش دادند که 24-EpiBL با NAA اثر هم‌افزایی^۲ نشان داده و نقش مهمی در شکل‌گیری گلبرگ‌های باززایی شده‌ی *Lilium japonicum* ایفا نمود.

1. Broad bean

2. Synergistic

براسینواستروئیدها رشد رویشی و زایشی (پیپاتانانگ و همکاران، ۱۹۹۶) و رسیدن میوه توت‌فرنگی (چای و همکاران، ۲۰۱۳) و همچنین رشد، وزن خشک و انتقال مواد غذایی در اندام هوایی شاه‌توت^۱ را افزایش دادند (کونو، ۱۹۹۷). براسینواستروئیدها نه تنها ریزش را به تعویق انداختند، بلکه تعداد میوه در مرکبات (ایواهارا و همکاران، ۱۹۹۰) را افزایش دادند و عملکرد هندوانه را بالا بردند (ایکیکاوا و ژائو، ۱۹۹۱). اسپاچر و همکاران (۲۰۰۲) و پیرا-نتو (۲۰۰۶) گزارش دادند که براسینواستروئیدها نقش مهمی در بهبود تکثیر درون شیشه‌ای^۲ ساقه‌ی زیرزمینی *Malus prunifolia* ایفا کردند. پنگ و همکاران (۲۰۰۴) نیز گزارش دادند که براسینولید خواص فیزیولوژیکی پریکارپ لیچی^۳ (*Litchi chinensis* cv. *nuomoci*) را بهبود داد. علاوه بر این، سیمونز و همکاران (۲۰۰۶) گزارش دادند که براسینواستروئیدها در رسیدن دان‌های انگور دخالت دارند.

تحقیق در مورد براسینواستروئیدها به وضوح نشان داده است که نه تنها براسینواستروئیدها بلکه شبه ترکیبات آن‌ها نیز رشد و عملکرد میوه را بهبود می‌بخشند. مطالعات مقدماتی توسط چیناموتا و همکاران (۲۰۰۰) توانایی بهبود دهندگی دو براسینواستروئید مصنوعی برای بهبود رشد درون شیشه‌ای یوکا^۴، یام^۵ و آناناس را نشان داد (بیراچ و همکاران، ۲۰۰۰). اورتگا-رودس و همکاران (۲۰۰۳) اثر براسینواستروئید مصنوعی (DAA-6) بر رشد اندام‌های هوایی و ریشه‌های نیشکر را گزارش دادند. رودریگز و همکاران (۱۹۹۸) گزارش دادند که Biobras-16 تکثیر درون شیشه‌ای اندام هوایی موز را افزایش داد. علاوه بر این، گونزالز و گینزا (۱۹۹۷) ثابت کردند که براسینواستروئید مصنوعی DAA-6 رشد درون شیشه‌ای گیاهچه‌های نیشکر را افزایش داد. همچنین براسینواستروئیدها همراه با هورمون‌های گیاهی کلاسیک شناخته شده

1. Mulberry

2. *In vitro*

3. Litchi pericarp

4. Yucca

5. Yam

مانند اکسین‌ها، جیبرلین‌ها، سیتوکنین‌ها و اتیلن از طریق افزایش رشد و عملکرد میوه‌ها اثرات هم‌افزایی نشان دادند. براسینواستروئیدها، اتیلن، اسید آبسزیک و ایندول-۳-استیک اسید رسیدگی میوه انبه را بهبود دادند (زاهاراه و همکاران، ۲۰۱۲). تامب (۲۰۰۲) نشان داد که اسید جیبرلیک در ترکیب با براسینواستروئیدها، اندازه، عملکرد و کیفیت دانه انگورهای بدون بذر تامسون^۱ را افزایش داد، در حالی که واروساویتارانا و همکاران (۲۰۰۸) گزارش دادند که سیتوکنین‌ها و براسینواستروئیدها همراه با اسید جیبرلیک عملکرد و کیفیت انگورهای بدون دانه تامسون را افزایش دادند. وانگ و همکاران (۲۰۰۴) گزارش دادند که براسینولید و GA_4 عملکرد پرتقال را افزایش دادند.

۴-۷- نقش براسینواستروئیدها بر رشد و عملکرد سبزیجات و میوه‌ها در شرایط تنش‌های محیطی مختلف

براسینواستروئیدها تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی هستند که نقش مهمی در رشد و عملکرد سبزیجات و میوه‌های مختلف ایفا می‌کنند. افزایش مقاومت گیاه به تنش‌های محیطی مختلف توسط براسینواستروئیدها با نگاهی به یافته‌های موجود در مورد کاربرد عملی آن‌ها در کشاورزی مورد ارزیابی قرار گرفت (تاکماتسو و همکاران، ۱۹۸۶). آزمایشات گلخانه‌ای و مزرعه‌ای نشان دادند که براسینواستروئیدها به غلبه بر تنش‌های ناشی از دمای کم و زیاد، خشکی و مواد شیمیایی کشاورزی کمک می‌کنند (مندوا، ۱۹۸۸). کامورو و تاکاتسو (۱۹۹۹) که توانایی براسینواستروئیدها برای افزایش مقاومت گیاهان به تنش‌های محیطی مختلف را نشان دادند، اظهار داشتند که نقش براسینواستروئیدها در حفاظت از گیاهان در برابر تنش‌های محیطی، موضوع پژوهشی مهمی برای روشن ساختن شیوه عمل براسینواستروئیدها است و ممکن است به استفاده از براسینواستروئیدها در تولید محصولات کشاورزی کمک کند. تأیید شده است که براسینواستروئیدها در شرایط تنش‌زا مؤثرتر هستند. زیا و همکاران (۲۰۰۹) بیان کردند که 'براسینواستروئیدها باعث تحمل گیاه به طیف گسترده‌ای از تنش‌ها' می‌شوند.

۱-۴-۷- تنش دمای بالا/ گرما

براسینواستروئیدها نقش مهمی در کاهش تنش های محیطی و حفاظت از گیاهان در برابر تنش گرما ایفا می کنند (کونفراریا و همکاران، ۲۰۰۷؛ ساین و شونو، ۲۰۰۳). مطالعات در مورد براسینواستروئیدها در اوایل دهه ی ۱۹۹۰ نشان دادند که استفاده از 24-EpiBL، در کشت سوسپانسیون سلولی علف پشمکی^۱ تحمل تنش دمای بالا را به طور قابل توجهی افزایش داد و تجمع پروتئین های پایدار در گرمای القاء شده توسط ABA را بالا برد (ویلن و همکاران، ۱۹۹۵). دهبهادل و همکاران (۱۹۹۹) نیز گزارش دادند که 24-EpiBL تحمل حرارتی پایه گیاهچه های گوجه فرنگی را افزایش داد که می تواند از طریق حفاظت از دستگاه ترجمه ای و سنتز پروتئین های شوک گرمایی بعد از تنش گرما رخ دهد (دهبهادل و همکاران، ۲۰۰۲). براسینواستروئیدها ممانعت القاء شده بر فتوسنتز توسط گرما را کاهش، کارایی کربوکسیلاسیون را افزایش و سیستم های آنتی اکسیدانی در *Lycopersicon esculentum* را بهبود دادند (نوگوس، ۲۰۰۸؛ اوگونو و همکاران، ۲۰۰۸؛ هومو، ۲۰۰۸). HomoBL، کاهش اثر تنش گرما در کشت درون شیشه ای مرستم های رأسی اندام هوایی موز را نشان داد (ناصر، ۲۰۰۴). مازورا و همکاران (۲۰۰۲) گزارش دادند که براسینواستروئیدها تأثیر منفی دماهای مختلف را بهبود می بخشند و فعالیت آنزیمی آنتی اکسیدان را در گوجه فرنگی افزایش می دهند و اثرات فیزیولوژیکی و مولکولی 24-EpiBL تأیید نمود که براسینواستروئیدها نقش مثبتی در تحمل حرارتی گوجه فرنگی ایفا می کنند (ساین و شونو، ۲۰۰۵). تجزیه و تحلیل پروتئین های شوک گرمایی کوچک (MT-sHSPs) در برگ های گوجه فرنگی با استفاده از روش وسترن بلات^۲ نشان داد که MT-sHSP ها غالباً در گیاهان تیمار شده با 24-EpiBL در دمای ۲۵ درجه سانتی گراد تجمع نمی کنند. با این حال، تیمار گیاهان در دمای ۳۸ درجه سانتی گراد موجب تجمع بسیار بیش تر MT-sHSP ها در گیاهان تیمار شده با EpiBL نسبت به گیاهان تیمار نشده گردید (ساین و شونو، ۲۰۰۵). کاربرد برگی 24-EpiBL، اثرات ممانعتی القاء شده توسط دمای بالا بر فتوسنتز در

1. Brome grass

2. Western blotting

گیاهچه‌های دو رقم خربزه را کاهش داد (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳). علاوه بر این، سام و همکاران (۲۰۰۱) گزارش دادند که حتی یک شبه براسینواستروئید باعث کاهش اثرات منفی تنش دمای بالا روی فراساختار برگ *Lycopersicon esculentum* شد.

۲-۴-۷- تنش دمای کم / سرما

مطالعات نشان داده است که براسینولید اثرات منفی تنش سرما در گوجه‌فرنگی را کاهش (دهوبه‌ادل و همکاران، ۱۹۹۹) و رشد گیاهچه در خیار را افزایش می‌دهد. فاریدودین و همکاران (۲۰۱۱) اعلام کردند که 28-HomoBL رشد و فتوسنتز در *Cucumis sativus* L. را از طریق تقویت سیستم آنتی‌اکسیدانی در حضور تنش سرما بهبود بخشید. پیش تیمار با 28-HomoBL و 28-EpiBL نه تنها رشد و فتوسنتز *Cucumis sativus* L. را با تقویت سیستم آنتی‌اکسیدانی در حضور تنش سرما افزایش داد، بلکه بازیابی رشد بعدی را نیز بهبود بخشید (فاریدودین و همکاران، ۲۰۱۱؛ هو و همکاران، ۲۰۱۰). براسینواستروئیدها همچنین بازیابی دستگاه‌های فتوسنتزی پس از تنش سرما در خیار را از طریق تعادل بخشیدن به تفکیک الکترون، کربوکسیلاسیون و هوموستئازی ردوکس تسریع بخشیدند (جیانگ و همکاران، ۲۰۱۳). اوهشیرو و همکاران (۱۹۹۷) گزارش دادند که 24-EpiBL باعث شکستن خواب شده و به‌طور مؤثری جوانه‌های *Lilium japonicum* را بازسازی نمود. وانگ و همکاران (۲۰۱۲) نیز گزارش دادند که براسینولید اثرات منفی آسیب‌های سرما بر فلفل زنگی سبز^۱ در طول ذخیره‌سازی را کاهش داد، بنابراین طول عمر آن را به‌طور مؤثری افزایش داد. تیمار بذر با TNZ303 (مخلوطی از اسید جاسمونیک و مشتقات براسینواستروئید) موجب بهبودی تشکیل برگ‌های تغییر شکل یافته در خیار تیمار شده با آب سرد شد (آسائو و همکاران، ۲۰۰۲). اقدام و همکاران (۲۰۱۲) گزارش دادند که تیمار پس از برداشت در گوجه‌فرنگی با براسینواستروئیدها (۳، ۰ و ۶ میکرومولار)، میوه‌های ذخیره شده در دمای ۱ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۱ روز را از آسیب سرما حفاظت نمود و نه تنها محتوای کل فنل و پرولین را افزایش و مقدار MDA را کاهش داد و یکپارچگی غشاء را حفظ نمود، همچنین

1. Green bell pepper

فعالیت آنزیم PAL را بالا برد. یک مطالعه‌ی پروتئومیکس نیز اثرات بهبود دهنده‌ی براسینواستروئیدها در شرایط تنش سرما بر اپیکوتیل‌های لوبیا^۱ را نشان داد (هوانگ و همکاران، ۲۰۰۶ ب). به تازگی، اقدام و محمدخانی (۲۰۱۴) افزایش تحمل تنش سرما در میوه گوجه‌فرنگی با استفاده از مکمل‌های پس از برداشت براسینولید را گزارش کردند. واتاناب و همکاران (۱۹۹۸) گزارش دادند که محلول پاشی Ts303 (یک شبه براسینولید) یک هفته قبل از گلدهی، مجموعه‌ی میوه را در درختان ۱۵ ساله خرمالوی ژاپنی^۲ و انگورهای ۱۲ ساله افزایش داد. آن‌ها همچنین گزارش دادند که شبه براسینولید باعث کاهش از بین رفتن برگ‌ها و مجموعه‌ی میوه در درختان مرکبات رشد یافته تحت تنش خشکی شد.

۳-۴-۷- تنش خشکی

براسینواستروئیدها رشد گیاه گوجه‌فرنگی در معرض تنش کمبود آبی را از طریق کاهش غلظت اسید آبسازیک تحت تأثیر قرار دادند (یوان و همکاران، ۲۰۱۰). کاربرد خارجی براسینواستروئیدها نه تنها تنش اکسیداتیو ناشی از خشکی را کاهش (بهنامنیا و همکاران، ۲۰۰۹ آ) و محتوای متابولیت (بهنامنیا و همکاران، ۲۰۰۹ ب) در *Lycopersicon esculentum* L. را افزایش داد، بلکه میزان فتوسنتز و محتوای آنتی‌اکسیدانی *Glycine max* L. را نیز بالا برد (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۸). پیش تیمار براسینواستروئیدها در دانه‌های *Phaseolus vulgaris* تحمل شوری را در گیاهان افزایش داد (عبدالفتاح، ۲۰۰۷). علاوه بر این، براسینواستروئیدها سطح اسمولیت‌هایی مانند پرولین، گلوکاتین و بتائین در *Phaseolus vulgaris* تحت تنش شوری را افزایش داد، در نتیجه توانایی شورپسندی^۳ آن‌ها را نشان داد (علی و عبدالفتاح، ۲۰۰۶). براسینواستروئیدها باعث تحریک رشد، تولید گره، محتوای هورمون‌های گیاهی و فعالیت نیتروژناز در لوبیای فرنگی^۴ در معرض تنش آبی شدند

1. Mung bean epicotyls

2. Japanese persimmon

3. Halotrophic

4. French bean

(اوپرتی و مورتی، ۲۰۰۴). EpiBL-24 باعث افزایش ظرفیت فتوسنتزی گیاه گل کلم^۱ تحت تنش آبی نیز شد (هنلیکا و همکاران، ۲۰۱۰). پوستوتووا و همکاران (۲۰۰۱) گزارش دادند که EpiBL از طریق افزایش محتوای آمینواسیدها و آمیدهای آزاد باعث افزایش مقاومت به خشکی گیاه خیار شد. اخیراً هو و همکاران (۲۰۱۳) دریافتند که استفاده از EpiBL-24 سبب کاهش محدودیت فتوسنتز القاء شده توسط خشکی در *Capsicum annuum* و افزایش رشد آن شد. اما مطالعات انجام شده توسط جاگر و همکاران (۲۰۰۸) روی موتانت‌های براسینواستروئید نخود شامل lkb (موتانت دارای کمبود براسینواستروئید)، lka (موتانت دارای براسینواستروئید) و WT (نوع وحشی) نشان داد که سطح براسینواستروئید درونی به‌طور معمول بخشی از پاسخ‌های گیاه به تنش آبی نیست.

اسچیلینگ و همکاران (۱۹۹۱) اثرات homoBL بر چغندر قند تحت تنش خشکی را مورد بررسی قرار دادند و دریافتند که میزان ماده در نوک ریشه، محتوای و عملکرد ساکارز افزایش دادند. لی و همکاران (۲۰۰۶) نیز گزارش دادند که BL طبیعی نه تنها مقاومت به خشکی را بالا برد، بلکه عملکرد میوه سیب فوجی قرمز^۲ را نیز افزایش داد. DAA-6 (یک شبه براسینواستروئید)، اثر افزایشی روی رشد گیاه نیشکر باززایی شده از کالوس در معرض تنش آبی را نشان داد (گونزالس و گیانزا، ۱۹۹۷).

۴-۷- غرقاب / آب ماندگی / تنش بی‌هواری

لو و همکاران (۲۰۰۶) دریافتند که مکمل BL مقاومت سویا به شرایط آب ماندگی را افزایش داد. کانگ و همکاران (۲۰۰۶) نشان دادند که استفاده از EpiBL-24 بر ریشه‌های خیار، سیستم آنتی‌اکسیدانی و همچنین فعالیت آنزیم تنفسی بی‌هواری در معرض تنش بی‌هواری را افزایش داد. مطالعات بیش‌تر نیز نشان داد که استفاده از EpiBL-24 بر ریشه گیاهچه‌های خیار (*Cucumis sativus* L.) نه تنها باعث افزایش وضعیت کربوهیدرات شد، بلکه فعالیت آنزیم تخمیری تحت شرایط بی‌هواری را

1. Cauliflower

2. Red fuji apple

افزایش داد (کانگ و همکاران، ۲۰۰۹). اخیراً لو و گئو (۲۰۱۳) گزارش دادند که BL اثر منفی تنش بی‌هوای را کاهش و فعالیت ATPase و محتوای یون‌های معدنی را در ریشه گیاهچه‌های خیار تحت تأثیر تنش بی‌هوای افزایش داد.

۵-۴-۷- نمک/ تنش شوری

اشرف و همکاران (۲۰۱۰) اظهار داشتند که براسینواستروئیدها از طریق کاهش اثرات منفی شوری در فرآورده‌های فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی، موجب تحمل شوری در گیاهان می‌شوند. آملانگ (۲۰۰۴) گزارش داد که براسینواستروئیدها در عملکرد تعدیل کننده^۱ و همچنین تسریع نمو برای سازگاری به شوری در *Sorghum bicolor* نقش اساسی دارند. شهید و همکاران (۲۰۱۱) گزارش دادند که 24-EpiBL رشد را افزایش داده و اثرات زیان‌آور ناشی از تنش شوری در نخود (*Pisum sativum* L.) را کاهش داد و تیمار با ۵ میکرومولار EpiBL باعث سمیت‌زدایی تنش ایجاد شده توسط کلرید سدیم شد و به‌طور قابل توجهی سبب بهبود رشد، میزان عوامل رنگدانه‌ای، عملکرد غلاف سبز و پروتئین غلاف در *Phaseolus vulgaris* L. شد (رادی، ۲۰۱۱). حیات و همکاران (۲۰۱۰ب) دریافتند که 28-HomoBL با افزایش میزان فتوسنتز، فلورسانس کلروفیل و سیستم آنتی‌اکسیدانی اثر منفی تنش شوری در *Vigna radiata* را کاهش داد. شانگ و همکاران (۲۰۰۶) گزارش دادند که مکمل‌های بیرونی براسینواستروئیدی باعث القاء مقاومت به شوری در گیاهچه‌های خیار (*Cucumis sativus* L.) شد. همچنین 24-EpiBL، فتوسنتز، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و محتوای پرولین *Cucumis sativus* در شرایط تنش شوری را تنظیم کرد (فاریدودین و همکاران، ۲۰۱۳). لو و یانگ (۲۰۱۳) در مورد اثرات تخریبی براسینوئید بر گیاهچه‌های خیار رشد یافته تحت تنش NaCl گزارش دادند. تیمار بذر و کاربرد برگی 24-EpiBL در کاهو (*Lactuca sativa* L. رقم Crispa) اثر منفی تنش شوری را با افزایش رشد، محتوای کلروفیل و مواد معدنی کاهش داد (اکینسی و همکاران، ۲۰۱۲). ژانگ و همکاران (۲۰۰۷) نشان دادند که پرایمینگ بذر با براسینوئید عوامل فیزیولوژیکی مختلف گیاهچه‌ها را از طریق

افزایش درصد جوانه‌زنی بذر و همچنین رشد گیاهیچه در یونجه (*Medicago sativa* L.) در معرض تنش شوری بهبود بخشید. براسینواس‌تروئیدها به‌عنوان بهبود دهنده اثرات بازدارنده‌ی تنش شوری در گیاه فلفل شناخته شدند و رشد ساقه را افزایش دادند (هومیلی و همکاران، ۲۰۰۸). دینگ و همکاران (۲۰۱۲) اعلام کردند که 24-EpiBL تنش اکسیداتیو ناشی از شوری در بادمجان را بهبود بخشید. علاوه بر این، در توت‌فرنگی اثرات نامطلوب تنش شوری بر هدایت روزنه‌ای، نفوذپذیری غشاء، محتوای آب برگ و ترکیب یونی را کاهش داد (کارلیداگ و همکاران، ۲۰۱۱).

۶-۴-۷- تنش فلزات سنگین

واکنش براسینواس‌تروئیدها در معرض تنش فلزات سنگین مختلف مانند کادمیوم (آنورادها و رائو، ۲۰۰۹؛ حیات و همکاران، ۲۰۱۱)، سرب (آنورادها و رائو، ۲۰۰۷)، نیکل (علی و همکاران، ۲۰۰۸)، روی (راماکریشنا و رائو، ۲۰۱۲) و مس (فاریدودین و همکاران، ۲۰۱۳) مورد مطالعه قرار گرفته است. 28-HomoBL (شرما و همکاران، ۲۰۱۰) و 24-EpiBL (آنورادها و رائو، ۲۰۰۷) رشد و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را در گیاهیچه *Raphanus sativus* L. تحت تنش کادمیوم تنظیم کردند. استفاده از دو شبه براسینواس‌تروئید (10^{-8} M) اثرات مضر کادمیوم بر گیاه گوجه‌فرنگی را با افزایش کارایی اسیمیلاسیون فتوسنتزی، فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی میوه‌ها، عملکرد و کیفیت میوه خنثی کرد (حیات و همکاران، ۲۰۱۲). کاربرد بیرونی براسینواس‌تروئیدها یعنی 24-EpiBL و 28-HomoBL، فعالیت دستگاه‌های فتوسنتزی و سیستم‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی را در ارقام گوجه‌فرنگی (K-25 و Sarvodya) بهبود بخشید و همچنین اثر مضر کادمیوم بر این عوامل را کاهش داد (حسن و همکاران، ۲۰۱۱). علاوه بر این، براسینواس‌تروئیدها از *Lycopersicon esculentum* در مقابل سمیت کادمیم استفاده شده از طریق روش شات‌گان^۱ محافظت کردند (حیات و همکاران، ۲۰۱۰). رادی (۲۰۱۱) دریافت که استفاده از ۵ میلی‌مولار EpiBL از طریق محلول‌پاشی برگ‌ی سبب سمیت‌زدایی تنش ایجاد شده توسط کادمیوم شد و به‌طور معنی‌داری رشد، میزان عوامل رنگدانه‌ای،

عملکرد غلاف سبز و پروتئین غلاف در *Phaseolus vulgaris* L. را بهبود بخشید. آنورادها و رائو (۲۰۰۷) گزارش دادند که 24-EpiBL باعث افزایش رشد و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاهچه‌های تربچه در معرض سمیت سرب شد. علی و همکاران (۲۰۰۸ب) اظهار داشتند که براسینواستروئیدها اثر منفی تنش آلومینیوم در لوبیا (*Vigna radiata* L. Wilczek) را با افزایش سیستم آنتی‌اکسیدانی بهبود بخشیدند. دونگ و همکاران (۲۰۰۸) بیان کردند که براسینواستروئیدها ویژگی‌های فتوسنتزی سویای در معرض تنش آلومینیوم را بهبود دادند. EpiBL تنش القاء شده توسط کروم (VI) را از طریق اثر بر سطوح ایندول استیک اسید ۳، اسید آبسزیک و پلی‌آمین‌ها و همچنین سیستم آنتی‌اکسیدانی تقلیل داد (چودھاری و همکاران، ۲۰۱۱) و 28-HomoBL تنش القاء شده توسط کروم را از طریق افزایش فعالیت سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی در *Raphanus sativus* کاهش داد (شارما و همکاران، ۲۰۱۱). مطالعات بیش‌تر نشان داد که کاهش تنش کروم در *Raphanus sativus* L. ممکن است به‌دلیل دخالت برخی از هورمون‌های گیاهی و تغییرات فیزیولوژیکی مشخص ناشی از کاربرد پلی‌آمین براسینواستروئید باشد (چودھاری و همکاران، ۲۰۱۲). یوسف و همکاران (۲۰۱۲، ۲۰۱۴) گزارش دادند که 24-EpiBL، رشد، گره‌زایی، سیستم آنتی‌اکسیدانی و اسمولیت‌ها را در ارقام متحمل و حساس *Vigna radiates* در معرض سطوح مختلف تنش نیکل، تعدیل نمود. شارما و همکاران (۲۰۱۱ب) گزارش دادند که 24-EpiBL تنش را از طریق اصلاح نشانگرهای تنش اکسیداتیو ناشی از یون‌های نیکل در *Raphanus sativus* L. تقلیل داد. 24-EpiBL تنش اکسیداتیو ناشی از فلز روی در گیاهچه‌های تربچه (*Raphanus sativus* L.) را از طریق تقویت سیستم آنتی‌اکسیدانی کاهش داد (راماکریشنا و رائو، ۲۰۱۲)، که ممکن است به‌دلیل حفظ وضعیت ردوکس بالای AsA و GSH باشد (راماکریشنا و رائو، ۲۰۱۲).

غلظت‌های سمی فلزات سنگین مختلف همیشه منجر به اثرات کشنده بر رشد و نمو گیاه می‌شود و براسینواستروئیدها همواره در بهبود این اثرات و احیای گیاه برای رشد و نمو طبیعی نقش مهمی ایفا کرده‌اند. وانگ و همکاران (۲۰۱۲ب) گزارش دادند که براسینواستروئیدها در واکنش خیار (*Cucumis sativus*) به کمبود آهن دخیل هستند.

۷-۴-۷- سایر انواع تنش

به جز تنش‌های فوق، براسینواستروئیدها هورمون‌های گیاهی قوی هستند که از سبزیجات و میوه‌ها در مقابل تنش‌های مختلف حفاظت می‌کنند. سواهیر و همکاران (۲۰۰۸) گزارش دادند که براسینواستروئیدها بر محتوای رنگدانه‌ای *Glycine max L.* (سویا) رشد یافته در تاریکی و نور تأثیر دارند، بنابراین توانایی فتوسنتزی گیاهان را افزایش می‌دهند. مطالعات در مورد گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon esculentum Mill*) نشان داد که مکمل بیرونی EpiBL باعث افزایش خصوصیات فتوسنتزی گیاهان تحت تنش نور ضعیف شد (وانگ و همکاران، ۲۰۱۰). یوان و همکاران (۲۰۱۲) دریافتند که 24-EpiBL سبب بهبود ویژگی‌های فتوسنتزی، سیستم آنتی‌اکسیدانی و فراساختار کلروپلاست در *Cucumis sativus L.* در معرض تنش $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ شد. کویی و همکاران (۲۰۱۱) اظهار داشتند که کاربرد براسینواستروئیدها و اسید نیتریک، تحمل تنش غیرزنده‌القاء شده به واسطه‌ی پراکسید هیدروژن در خیار را بهبود بخشید.

احمد و همکاران (۲۰۱۲، ج ۱۳، ۱۲) گزارش دادند که براسینواستروئیدها جوانه‌زنی بذر و نمو اولیه‌ی گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی رشد یافته تحت تنش فنانتزین^۱ را بهبود بخشیدند. مطالعات بیش‌تر نشان داد که براسینواستروئیدها از طریق افزایش سمیت‌زدایی در *Solanum lycopersicum L.* تحمل گیاه در برابر فنانتزین را القاء نمودند (احمد و همکاران، ۲۰۱۲، ۱۲) و متابولیسم ثانویه در گیاه گوجه‌فرنگی (احمد و همکاران، ۲۰۱۳ب) را تنظیم کردند. همچنین براسینواستروئیدها میزان فنانتزین و نیز سمیت هسته میوه^۲ در گیاه گوجه‌فرنگی را از طریق افزایش میزان فتوسنتز و فعالیت سمیت‌زدایی کاهش دادند (احمد و همکاران، ۲۰۱۲ب).

زیا و همکاران (۲۰۰۶) گزارش دادند که پیش تیمار *Cucumis sativus L.* با 24-EpiBL سبب تقلیل اثر کاهشی القاء شده توسط آفت‌کش‌ها در میزان فتوسنتز شد. مطالعات بیش‌تر نشان داد که براسینواستروئیدها نقش مهمی در کاهش اثرات نامطلوب علف‌کش‌ها و آفت‌کش‌ها در گیاه خیار ایفا می‌کنند و این نشان می‌دهد که براسینواستروئیدها

1. Phenanthrene

2. Pyrene phytotoxicity

ممکن است به شکل امیدوار کننده ای دوست دار محیط و مواد مناسبی برای کاربرد گسترده به منظور کاهش خطرات ناشی از آفت کش ها برای انسان و محیط باشند (زیا و همکاران، ۲۰۰۹ ج). پینول و سیمون (۲۰۰۹) اثبات کردند که کاربرد 24-EpiBL از طریق افزایش فلورسانس کلروفیل و جذب و تحلیل خالص CO₂ فتوسنتزی باعث کاهش اثر منفی علف کش بازدارنده ی فتوسنتز تربوترین^۱ در گیاه *Vicia faba* شد.

۵-۷- نتیجه گیری و چشم اندازهای آینده

براسینواستروئیدها تنظیم کننده های رشد گیاهی هستند که به طور مؤثر و کارآمدی در سراسر جهان برای حفاظت از گیاهان در برابر تنش های مختلف محیطی استفاده می شوند. هاوبریک و آسمن (۲۰۰۶) اشاره کردند که براسینواستروئیدها فرآیندهای فیزیولوژیکی مختلف در طول تنش های مختلف را تنظیم می کنند. مطالعات انجام شده توسط کونفراریا و همکاران (۲۰۰۵) تأیید کرد که براسینواستروئیدها باعث افزایش تحمل تنش در سیب زمینی، افزایش رشد و عملکرد چغندر قند (هرادسکا و همکاران، ۲۰۰۹)، اصلاح ترکیب بذر در سویا (جانسیکو و همکاران، ۲۰۰۹) و افزایش مقاومت در برگ های ریحان^۲ (ونشر و همکاران، ۲۰۰۹) تحت تنش های مختلف شدند. علاوه بر این، کریشنا و همکاران (۱۹۹۷) گزارش دادند که 24-EpiBL تحمل حرارتی پایه در گیاهچه های گوجه فرنگی را افزایش داد و ژو و همکاران (۲۰۱۰) گزارش دادند که براسینواستروئیدها در مدت نگهداری پس از برداشت، میوه های عناب^۳ را از بیماری ها و پیری محافظت کردند. زیا و همکاران (۲۰۰۹ ب) اظهار داشتند که گونه های فعال اکسیژن در تحمل تنش ناشی از براسینواستروئید در خیار دخالت دارند.

اما کاربرد براسینواستروئیدها برای رشد و عملکرد محصولات سبزیجات و میوه های در معرض تنش های محیطی مختلف ضروری است. اگرچه براسینواستروئیدها به طور گسترده ای در بهبود رشد و عملکرد غلات و به علاوه برای مبارزه با تنش های

1. Terbutryn

2. Lemon basil

3. Jujube

محیطی مختلف استفاده می‌شوند، استفاده از این هورمون‌های گیاهی قوی برای محصولات سبزیجات و میوه‌ها نیز ضروری است.

براسینواستروئیدها به سرعت به‌عنوان تنظیم‌کننده‌های بالقوه رشد گیاهان شناخته شدند. آن‌ها به‌طور جدی به‌عنوان ششمین گروه مهم تحریک‌کننده رشد گیاهی شناخته شدند، چون آن‌ها اثرات مثبت مهمی بر رشد و متابولیسم گیاهان نشان می‌دهند. مطالعه بیش‌تر گیاهان در شرایط تنش‌زا نیز ضروری است. تحقیقات قبلی در مورد نقش براسینواستروئیدها در رشد بسیاری از غلات مهم مانند برنج، گندم، ذرت، جو و سورگوم گسترده بوده و نتایجی چشم‌گیری داشته است. مطالعات روی گیاهان دیگر مانند خردل، بادام‌زمینی و غیره نیز گزارش شده‌است. به کارگیری براسینواستروئیدها برای بهبود سبزیجات و میوه‌ها باید افزایش یابد و این فصل نقش براسینواستروئیدها در کاهش تنش‌های مختلف روی سبزیجات و میوه‌ها را ارائه می‌دهد. علاوه بر این، مطالعه‌ی براسینواستروئیدها به‌عنوان ابزارهای بیوتکنولوژی برای افزایش رشد، متابولیسم و عملکرد محصولات زراعی در معرض تنش‌های محیطی مختلف، در حال گسترش است. اظهار نظر قطعی ثبت شده توسط دیوی و کریشنا (۲۰۰۹) بدین شکل که 'براسینواستروئیدها به‌عنوان اهداف بیوتکنولوژیکی مهم برای افزایش عملکرد محصول و تحمل تنش‌های راهی برای تحقیقات بیش‌تر در مورد اثر براسینواستروئیدها بر رشد و عملکرد محصولات مختلف از جمله سبزیجات و میوه‌ها هستند.

تشکر و قدردانی

بدین‌وسیله نویسنده از پروفیسور اس. سیتا رام رثو، عضو گروه گیاه‌شناسی، دانشگاه عثمانی، حیدرآباد، هند برای پیشنهادات سازنده خود در این فصل سپاسگزاری می‌کند.

منابع

- Abbas S, Latif HH, Elsherbiny EA (2013) Effect of 24-epibrassinolide on the physiological and genetic changes on two varieties of pepper under salt stress conditions. *Pak J Bot* 45: 1273–1284.
- Abd El-Fattah RI (2007) Osmolytes – antioxidants behavior in *Phaseolus vulgaris* and *Hordeum vulgare* with brassinosteroid under water stress. *American-Eurasian J Agric Environ Sci* 2: 639–647.
- Aghdam MS, Mohammadkhani N (2014) Enhancement of chilling stress tolerance of tomato fruit by postharvest brassinolide treatment. *Food Bioprocess Technol* 7: 909–914.
- Aghdam MS, Asghari M, Farmani B, Mohayeji M, Moradbeygi H (2012) Impact of postharvest brassinosteroids treatment on PAL activity in tomato fruit in response to chilling stress. *Sci Hort* 144: 116–120.
- Ahammed GJ, Gao CJ, Ogwen JO, et al. (2012a) Brassinosteroids induce plant tolerance against phenanthrene by enhancing degradation and detoxification in *Solanum lycopersicum* L. *Ecotoxicol Environ Safety* 80: 28–36.
- Ahammed GJ, Yuan HL, Ogwen JO, et al. (2012b) Brassinosteroid alleviates phenanthrene and pyrene phytotoxicity by increasing detoxification activity and photosynthesis in tomato. *Chemosphere* 86: 546–555.
- Ahammed GJ, Zhang S, Shi K, Zhou YH, Yu JQ (2012c) Brassinosteroid improves seed germination and early development of tomato seedling under phenanthrene stress. *Plant Growth Regul* 68: 87–96.
- Ahammed GJ, Choudhary SP, Chen S, et al. (2013a) Role of brassinosteroids in alleviation of phenanthrene-cadmium co-contamination-induced photosynthetic inhibition and oxidative stress in tomato. *J Expt Bot* 64: 199–213.
- Ahammed GJ, Zhou YH, Xia XJ, Mao WH, Shi K, Yu JQ (2013b) Brassinosteroid regulates secondary metabolism in tomato towards enhanced tolerance to phenanthrene. *Biol Plant* 57: 154–158.
- Ahmed MA, Shalaby MAF (2013) Physiological role of brassinolide in improving yield of six wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) grown under newly reclaimed sandy soil. *J Appl Sci Res (Ma'an, Jordan)* 9: 6387–6393.
- Alfonso J, Nunez M (1996) BIOBRAS-16, Nuevo modo de aplicacion en

hortalizas. Programa y Resumenes Seminario Cientifico, Instituto Nacional de Ciencias Agricolas, La Habana, p. 159.

Ali Q, Abd El-Fattah RI (2006) Osmolytes – antioxidants behavior in *Phaseolus vulgaris* and *Hordeum vulgare* with brassinosteroid under water stress. *J Agron* 5: 167–174.

Ali B, Hayat S, Fariduddin Q, Ahmad A (2008a) 24-Epibrassinolide protects against the stress generated by salinity and nickel in *Brassica juncea*. *Chemosphere* 72:1387–1392.

Ali B, Hasan SA, Hayat S, et al. (2008b) A role for brassinosteroids in the amelioration of aluminium stress through antioxidant system in mung bean (*Vigna radiata* L. Wilczek). *Environ Expt Bot* 62: 153–159.

Amzallag NG (2004) Brassinosteroid: a modulator of the developmental window for salt-adaptation in *Sorghum bicolor*. *Israel J Plant Sci* 52: 1–8.

Anjum SA, Wang LC, Farooq M, Hussain M, Xue LL, Zou CM (2011) Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. *J Agron Crop Sci* 197: 177–185.

Anuradha S, Rao SSR (2007a) Effect of 24-epibrassinolide on the growth and antioxidant enzyme activities in radish seedlings under lead toxicity. *Indian J Plant Physiol* 12: 396–400.

Anuradha S, Rao SSR (2007b) The effect of brassinosteroids on radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings growing under cadmium stress. *Plant Soil Environ* 53: 465–472.

Anuradha S, Rao SSR (2009) Effect of 24-epibrassinolide on the photosynthetic activity of radish plants under cadmium stress. *Photosynthetica* 47: 317–320.

Araus JL, Slafer GA, Reynolds MP, Royo C (2002) Plant breeding and drought in C3 cereals: what should we breed for? *Ann Bot (Lond)* 89: 925–940.

Arora P, Bhardwaj R, Kanwar MK (2010) 24-Epibrassinolide induced antioxidative defense system of *Brassica juncea* L. under Zn metal stress. *Physiol Mol Biol Plants* 16: 285–293.

Asao T, Tomita K, Taniguchi K, et al. (2002) Occurrence of deformed leaves in cucumber plants treated with cold water and its reduction in seedlings derived

from TNZ303 (mixture of jasmonic acid and brassinosteroids derivative) treated seeds. J Japn Soc Hort Sci 71: 297–299.

Ashraf M, Akram NA, Arteca RN, Foolad MR (2010) The physiological, biochemical and molecular roles of brassinosteroids and salicylic acid in plant processes and salt tolerance. Crit Rev Plant Sci 29: 162–190.

Atkinson NJ, Urwin PE (2012) The interaction of plant abiotic and biotic stresses. From gene to field. J Expt Bot 63: 3523–3543.

Augustin JM (2001) Influence of BIOBRAS-16 on tomato plant growth (*Lycopersicon esculentum*. Mill) during seedling stage. Ing Agron Thesis, Agricultural University of Havana, Havana.

Aydin Y, Talas-Ogras T, Ipekci-Altas Z, Gozukirmizi N (2006) Effects of brassinosteroid on cotton regeneration via somatic embryogenesis. Biologia Bratislava 61: 289–293.

Bajguz A (2009) Isolation and characterization of brassinosteroids from algal cultures of *Chlorella vulgaris* Beijernick (Trebouxiophyceae). J Plant Physiol 166: 1946–1949.

Bajguz A (2010) An enhancing effect of exogenous brassinolide on the growth and antioxidant activity in *Chlorella vulgaris* cultures under heavy metals stress. Environ Exp Bot 68: 175–179.

Bajguz A, Hayat S (2009) Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. Plant Physiol Biochem 47: 1–8.

Bajguz A, Piotrowska-Niczyporuk A (2014) Interactive effect of brassinosteroids and cytokinins on growth, chlorophyll, monosaccharide and protein content in the green alga *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae). Plant Physiol Biochem 80C: 176–183.

Behnamnia M, Kalantari KM, Rezanejad F (2009a) Exogenous application of brassinosteroid alleviates drought-induced oxidative stress in *Lycopersicon esculentum* L. Gen Appl Plant Physiol 35: 22–34.

Behnamnia M, Kalantari KM, Ziaie J (2009b) The effects of brassinosteroid on the induction of biochemical changes in *Lycopersicon esculentum* under drought stress. Turk J Bot 33: 417–428.

Ben Rejeb I, Pastor V, Mauch-Manni B (2014) Plant responses to simultaneous biotic and abiotic stresses. Mol Mechan Plants 3: 458–475.

Bibi N, Fan K, Dawood M, Nawaz G, Yuan S, Wang X (2014) Exogenous application of epibrassinolide attenuated *Verticillium* wilt in upland cotton by modulating the carbohydrates metabolism, plasma membrane ATPases and intracellular osmolytes. *Plant Growth Regul* 73: 155–164.

Bieberach CY, de Leon B, Teme Centurion OM, Ramirez JA, Gros EG, Galagovsky LR (2000) Preliminary study on the effect of two synthetic brassinosteroids on the in vitro growth of yuca, yam and pineapple. *An Asoc Quim Argentina* 88: 1–7.

Bitterlich M, Krugel U, Boldt-Burisch K, Franken P, Kuhn C (2014) The sucrose transporter SISUT2 from tomato interacts with brassinosteroid functioning and affects arbuscular mycorrhiza formation. *Plant J* 78: 877–889.

Braun P, Wild A (1984) The influence of brassinosteroids on growth and parameters of photosynthesis of wheat and mustard plants. *J Plant Physiol* 116:189–196.

Cevahir G, Yentur S, Eryilmaz F, Yilmazer N (2008) Influence of brassinosteroids on pigment content of *Glycine max* L. (soybean) grown in dark and light. *J Appl Biol Sci* 2: 23–28.

Chai YM, Zhang Q, Tian L, et al. (2013) Brassinosteroid is involved in strawberry fruit ripening. *Plant Growth Regul* 69: 63–69.

Cheng Y, Zhu W, Chen Y, Ito S, Asami T, Wang X. (2014) Brassinosteroids control root epidermal cell fate via direct regulation of a MYB-bHLH-WD40 complex by GSK3-like kinases. *eLife* 3: doi:10.7554/eLife.02525.

Chinnamuthu CR, Sivamurugan AP, Balasubramanian A (2000) A new chemical brassinolide in combination with fertilizer levels to improve the seed setting percentage in sunflower. *Acta Agron Hung* 48: 171–176.

Choudhary SP, Kanwar M, Bhardwaj R, Gupta BD, Gupta RK (2011) Epibrassinolide ameliorates Cr (VI) stress via influencing the levels of indole-3-acetic acid, abscisic acid, polyamines and antioxidant system of radish seedlings. *Chemosphere* 84: 592–600.

Choudhary SP, Kanwar M, Bhardwaj R, Yu J, Tran L (2012) Chromium stress mitigation by polyamine-brassinosteroid application involves phytohormonal and physiological strategies in *Raphanus sativus* L. *PLoS One* 7: e33210

Confraria A, Santos I, Neill S (2005) Brassinosteroids increase stress tolerance

in potato. *Comp Biochem Physiol Mol Integr Physiol* 141: S289–S290.

Confraria A, Desikan R, Santos I, Neill S (2007) Brassinosteroids protect plants against heat stress. *Comp Biochem Physiol Mol Integr Physiol* 146: S279–S279.

Cook ZHC, Sosa J, Fujioka S, Feldmann KA (2003) Overexpression of *Arabidopsis* DWARF4 in tomato increases branching and fruit number. In: Vasil IK (ed.), *Plant Biotechnology 2002 and Beyond. Proceedings of the 10th IAPTC&B Congress, June 23–28, 2002 Orlando, Florida, USA*. Springer, New York, pp. 315–318.

Cui JX, Zhou YH, Ding JG, et al. (2011) Role of nitric oxide in hydrogen peroxide-dependent induction of abiotic stress tolerance by brassinosteroids in cucumber. *Plant Cell Environ* 34: 347–358.

Deng Z, Zhang X, Tang W, et al. (2007) A proteomics study of brassinosteroid response in *Arabidopsis*. *Mol Cell Proteom* 6: 2058–2071.

Dhaubhadel S, Chaudhary S, Dobinson KF, Krishna P (1999) Treatment of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid, increases the basic thermotolerance of *Brassica napus* and tomato seedlings. *Plant Mol Biol* 40: 332–342.

Dhaubhadel S, Browning KS, Gallie DR, Krishna P (2002) Brassinosteroid functions to protect the translational machinery and heat-shock protein synthesis following thermal stress. *Plant J* 29: 681–691.

Ding J, Shi K, Zhou YH, Yu JQ (2009a). Effects of root and foliar applications of 24-epibrassinolide on *Fusarium* wilt and antioxidant metabolism in cucumber roots. *Hort Sci* 44: 1340–1345.

Ding J, Shi K, Zhou YH, Yu JQ (2009b) Microbial community responses associated with the development of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* after 24-epibrassinolide applications

to shoots and roots in cucumber. *Eur J Plant Pathol* 124: 141–150.

Ding HD, Zhu XH, Zhu ZW, Yang SJ, Zha DS, Wu XX (2012) Amelioration of salt-induced oxidative stress in eggplant by application of 24-epibrassinolide. *Biol Plant* 56: 767–770.

Divi UK, Krishna P (2009) Brassinosteroid: a biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance. *New Biotechnol* 26: 131–136.

Divi UK, Krishna P (2010) Overexpression of the brassinosteroid

biosynthetic gene AtDWF4 in Arabidopsis seeds overcomes abscisic acid-induced inhibition of germination and increases cold tolerance in transgenic seedlings. *J Plant Growth Regul* 29: 385–393.

Dong D, Li Y, Jiang L (2008) Effects of brassinosteroids on photosynthetic characteristics in soybean under aluminum stress. *Acta Agron Sin* 34: 1673–1678.

Du L, Poovaiah BW (2005) Ca²⁺/calmodulin is critical for brassinosteroid biosynthesis and plant growth. *Nature* 437: 741–745.

Ekinici M, Yildirim E, Dursun A, Turan M (2012) Mitigation of salt stress in lettuce (*Lactuca sativa* L. var. Crispa) by seed and foliar 24-epibrassinolide treatments. *Hort Sci* 47: 631–636.

Fariduddin Q, Yusuf M, Chalkoo S, Hayat S, Ahmad, A (2011) 28-Homobrassinolide improves growth and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. through an enhanced antioxidant system in the presence of chilling stress. *Photosynthetica* 49: 55–64.

Fariduddin Q, Khalil RRAE, Mir BA, Yusuf M, Ahmad A (2013) 24-Epibrassinolide regulates photosynthesis, antioxidant enzyme activities and proline content of *Cucumis sativus* under salt and/or copper stress. *Environment Monitor Assess* 185: 7845–7856.

Fariduddin Q, Yusuf M, Ahmad I, Ahmad A (2014) Brassinosteroids and their role in response of plants to abiotic stresses. *Biol Plant* 58: 9–17.

Fedina EO, Karimova FG, Tarchevsky IA, Toropygin IY, Khripach VA (2008) Effect of epibrassinolide on tyrosine phosphorylation of the Calvin cycle enzymes. *Russian J Plant Physiol* 55: 193–200.

Filova A, Sytar O, Krivosudska E (2013) Effects of brassinosteroid on the induction of physiological changes in *Helianthus annuus* L. under copper stress. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 61: 623–629.

Franco I, Morales O, Socorro M (2002) Efecto del análogo de brasinoesteroide BIOBRAS-6 sobre el crecimiento y desarrollo en dos variedades de arroz (*Oryza sativa* L.). In: *Memorias del Segundo Encuentro Internacional de Arroz*. La Habana, pp. 273–277.

Fu FQ, Mao WH, Shi K, Zhou YH, Asami T, Yu JQ (2008) A role of brassinosteroids in early fruit development in cucumber. *J Exp Bot* 59: 2299–2308.

Fujita M, Fujita Y, Noutoshi F, Narusaka Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2006) Cross talk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr Opin Plant Biol* 9: 436–442.

Fukuta N, Fujioka S, Takatsuto S, Yoshida S, Nakayama M (2002) A new brassinosteroid-deficient mutant of faba bean (*Vicia faba* L.). *Plant Cell Physiol* 43: S184–S184.

Fukuta N, Fujioka S, Takatsuto S, Yoshida S, Fukuta Y, Nakayama M (2004) ‘Rinrei’, a brassinosteroid-deficient dwarf mutant of faba bean (*Vicia faba*). *Physiol Plant* 121: 506–512.

Fukuta N, Fukuzono K, Kawaide H, Abe H, Nakayama M (2006) Physical restriction of pods causes seed size reduction of a brassinosteroid-deficient faba bean (*Vicia faba*). *Ann Bot* 97: 65–69.

González S, Gainza E (1997) Physiological effects of the synthetic brassinosteroids DAA-6 on the “in vitro” development of sugarcane plantlets. *Revista- Biologia-Habana (Cuba)* 11: 53–60.

Grove MD, Spencer GF, Rohwedder WK, et al. (1979) Brassinolide, a plant promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. *Nature* 281: 121–124.

Hasan SA, Hayat S, Ahmad A (2011) Brassinosteroids protect photosynthetic machinery against the cadmium induced oxidative stress in two tomato cultivars. *Chemosphere* 84: 1446–1451.

Haubrick LL, Assmann SM (2006) Brassinosteroids and plant function: some clues, more puzzles. *Plant Cell Environ* 29: 446–457.

Haubrick LL, Torsethaugen G, Assmann SM (2006) Effect of brassinolide, alone and in concert with abscisic acid, on control of stomatal aperture and potassium currents of *Vicia faba* guard cell protoplasts. *Physiol Plant* 128: 134–143.

Hayat S, Hasan SA, Hayat Q, Ahmad A (2010a) Brassinosteroids protect *Lycopersicon esculentum* from cadmium toxicity applied as shotgun approach. *Protoplasma* 239: 3–14.

Hayat S, Hasan SA, Yusuf M, Hayat Q, Ahmad A (2010b) Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, fluorescence and antioxidant system in the presence or absence of salinity and temperature in *Vigna radiata*. *Environ*

Exp Bot 69: 105–112.

Hayat S, Yadav S, Ali B, Ahmad A (2010c) Interactive effect of nitric oxide and brassinosteroids on photosynthesis and the antioxidant system of *Lycopersicon esculentum*. Russian J Plant Physiol 57: 212–221.

Hayat S, Yadav S, Wani AS, Irfan M, Ahmad A (2011) Comparative effect of 28-homobrassinolide and 24-epibrassinolide on the growth, carbonic anhydrase activity and photosynthetic efficiency of *Lycopersicon esculentum*. Photosynthetica 49: 397–404.

Hayat S, Alyemeni M, Hasan S (2012) Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality of *Solanum lycopersicum* under cadmium stress. Saudi J Biol Sci 19: 325–335.

Helmy YI, Sawan OMM, Abdel-Halim SM (1997) Growth, yield and endogenous hormones of broad bean plants as affected by brassinosteroids. Egypt J Hort 24: 109–115.

Hnilicka F, Koudela M, Martinkova J, Hncllickova H, Hejnak V (2010) Effect of water deficit and application of 24-epibrassinolide on gas exchange in cauliflower plants. Sci Agriculturae Bohemica 41: 15–20.

Houmili SM, Denden ME, El Hadj SB (2008) Induction of salt tolerance in pepper (*Capsicum annum*) by 24-epibrassinolide. Eur Asia J Biol Sci 2: 83–90.

Howell WM, Keller GE, Kirkpatrick JD, Jenkins RL, Hunsinger RN, McLaughlin EW (2007) Effects of the plant steroidal hormone, 24-epibrassinolide, on the mitotic index and growth of onion (*Allium cepa*) root tips. Genet Mol Res 6: 50–58.

Hradecka D, Urban J, Kohout L, Pulkrabek J, Hnilicka R (2009) Utilization of brassinosteroids to stress control during growth and yield formation of sugar beet. Listy Cukrovarnicke a Reparske 125: 271–273.

Hu CH, Guo J, Chen L, Li JP, Qiao L, He L (2014) Influence of exogenous brassinolide on growth and resistance of maize seedling with preservative stress. Hunan Nongye Daxue Xuebao 40: 113–116.

Hu WH, Wu Y, Zeng JZ, He L, Zeng QM (2010) Chill-induced inhibition of photosynthesis was alleviated by 24-epibrassinolide pretreatment in cucumber during chilling and subsequent recovery. Photosynthetica 48: 537–544.

Hu WH, Yan XH, Xiao YA, Zeng JJ, Qi HJ, Ogwen JO (2013) 24-

Epibrassinosteroid alleviate drought-induced inhibition of photosynthesis in *Capsicum annuum*. *Sci Hort* 150: 232–237.

Huang B, Chen SH, Chen YM (2006a) Different chilling responses of brassinosteroid-biosynthetic genes in *Arabidopsis* and mung bean seedlings. *Crop Environ Bioinform* 3: 123–134.

Huang B, Chu CH, Chen SL, Juan HF, Chen YM (2006b) A proteomics study of mung bean epicotyls regulated by brassinosteroids under conditions of chilling stress. *Cell Mol Biol Lett* 11: 264–278.

Ikekawa N, Zhao TN (1991) Application of 24-epibrassinolide in agriculture. In: Cutler HG, Yokota T, Adam G (eds), *Brassinosteroids – Chemistry, Bioactivity and Application*. American Chemists' Society, Washington DC, pp. 280–291.

Iwahari S, Tominaga S, Higuchi S (1990) Retardation of abscission of citrus leaf and fruitlet explants by brassinolide. *Plant Growth Regul* 9:119–125.

Jager CE, Symons GM, Nomura T, et al. (2007) Characterization of two brassinosteroid C-6 oxidase genes in pea. *Plant Physiol* 143: 1894–1904.

Jager CJ, Symons, GM, Ross JJ, Reid JB (2008) Do brassinosteroids mediate the water stress response? *Physiol Plant* 133: 417–425.

Janeczko A, Hura K, Skoczowski A, Idzik I, Biesaga-Koscielniak J, Niemczyk E (2009) Temperature-dependent impact of 24-epibrassinolide on the fatty acid composition and sugar content in winter oilseed rape callus. *Acta Physiol Plant* 31: 71–79.

Janeczko A, Oklestkova J, Pocięcha E, Koscielniak J, Mirek M (2011) Physiological effects and transport of 24-epibrassinolide in heat-stressed barley. *Acta Physiol Plant* 33: 1249–1259.

Jiang YP, Huang LF, Cheng F, et al. (2013) Brassinosteroids accelerate recovery of photosynthetic apparatus from cold stress by balancing the electron partitioning, carboxylation and redox homeostasis in cucumber. *Physiol Plant* 148: 133–145.

Jin F, Li S, Dang L, Chai W, Li P, Wang NN (2012) PL1 fusion gene: a novel visual selectable marker gene that confers tolerance to multiple abiotic stresses in transgenic tomato. *Transgen Res* 21: 1057–1070.

Jin H, Do J, Shin SJ, et al. (2014) Exogenously applied 24-epi brassinolide

reduces lignification and alters cell wall carbohydrate biosynthesis in the secondary xylem of *Liriodendron tulipifera*. *Phytochemistry* 101: 40–51.

Kafi M, Lahuti M, Zand E, Sharifi HM, Goldani M (2000) *Plant Physiology, Effect of Environmental Conditions on Biochemical Characteristics of Plants*. Mashhad University Jihad Publications, Mashhad, Iran, pp. 36–43.

Kamuro Y, Takatsuto S (1999) Practical applications of brassinosteroids in agricultural fields. In: Sakurai A, Yokota T, Clouse SD (eds), *Brassinosteroids – Steroidal Plant Hormones*. Springer, Tokyo, pp. 223–241.

Kang YY, Guo SR, Duan JJ, Hu XH (2006) Effects of 24-epibrassinolide on antioxidant system and anaerobic respiratory enzyme activities in cucumber roots under hypoxia stress. *J Plant Physiol Mol Biol* 32: 535–542.

Kang YY, Guo SR, Li J, Duan JJ (2009) Effect of root applied 24-epibrassinolide on carbohydrate status and fermentative enzyme activities in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings under hypoxia. *Plant Growth Regul* 57: 259–269.

Karlidag H, Yildirim E, Turan M (2011) Role of 24-epibrassinolide in mitigating the adverse effects of salt stress on stomatal conductance, membrane permeability, and leaf water content, ionic composition in salt stressed strawberry (*Fragaria x ananassa*). *Sci Horti* 130: 133–140.

Kim SY, Kim BH, Lim CJ, Lim CO, Nam KH (2010) Constitutive activation of stress-inducible genes in a brassinosteroid-insensitive 1 (*bri1*) mutant results in higher tolerance to cold. *Physiol Plant* 138: 191–204.

Kim TW, Park SH, Joo SH, Kim YS, Choo J, Kim SK (2001) Metabolism of typhasterol, a brassinosteroid, in suspension cultured cells of *Marchantia polymorpha*. *Bull Korean Chem Soc* 22: 651–654.

Koka CV, Cerny RE, Gardner RG, et al. (2000) A putative role for the tomato genes *DUMPY* and *CURL-3* in brassinosteroid biosynthesis and response. *Plant Physiol* 122: 85–98.

Korableva NP, Platonova TA, Dogonadze MZ (1998) Effect of brassinolide on ethylene biosynthesis in potato tuber meristems *Solanum tuberosum* L. *Doklady Akademii Nauk* 361: 113–115.

Korableva NP, Platonova TA, Dogonadze MZ, Evsunina AS (2002) Brassinolide effect on growth of apical meristems, ethylene production, and

abscisic acid content in potato tubers. *Biol Plant* 45: 39–43.

Krishna P, Chaudhary S, Dhaubhadel S, Dobinson K (1997) Treatment with 24-epibrassinolide, a brassinosteroid, leads to an increase in the basic thermotolerance of *Brassica napus* and tomato seedlings. *Plant Physiol* 114: S170–S170.

Kudryashova OA, Volotovitch AA, Vasilevskaya TI, Varavina NP, Rupasova ZA, Khripach VA (2012) Effects of 24-epibrassinolide on in vitro micropropagation of highbush blueberry. *Russian J Plant Physiol* 59: 586–593.

Kuno K (1997) Effects of plant growth steroid brassinolide, on dry-weight growth and nutrient translocation in mulberry shoots. *Nippon Sanshigaku Zasshi* 66: 57–58.

Kurepin LV, Joo SH, Kim SK, Pharis RP, Back TG (2012) Interaction of brassinosteroids with light quality and plant hormones in regulating shoot growth of young sunflower and *Arabidopsis* seedlings. *J Plant Growth Regul* 31: 156–164.

Li K, Li H, Wang J (2006) Effect of natural brassinolide on drought resistance and yield of red fuji apple. *Yuanyi Xuebao* 33: 1059–1062.

Liang GJ, Li YY, Shoa L (1998) Effect of DA-6 and BR + GA3 on growth and photosynthetic rate in spinach. *Acta Horti Sin* 25: 356–360.

Liang J, Liang Y (2009) Effects of plant growth substances on water-logging resistance of oilseed rape seedling. *J Southwest China Normal University* 34: 58–62.

Liu L, Jia C, Zhang M, et al. (2014) Ectopic expression of a BZR1-1D transcription factor in brassinosteroid signaling enhances carotenoid accumulation and fruit quality attributes in tomato. *Plant Biotechnol J* 12: 105–115.

Liu YJ, Jiang HF, Zhao ZG, An LZ (2011) Abscisic acid is involved in brassinosteroids-induced chilling tolerance in the suspension cultured cells from *Chorispora bungeana*. *J Plant Physiol* 168: 853–862.

Lu X, Chen Y, Gong W, Chen Y (2006) Effect of brassinolide on the seedling growth and waterlogging resistance of soybean. *Chinese Agric Sci Bull* 23: 37–38.

Lu XM, Guo SR (2013) Effects of brassinolide on the polyamines, ATPase activity and inorganic ion content in roots of cucumber seedlings under hypoxia

stress. *Shengtaixue Zazhi* 32: 611–614.

Lu XM, Yang W (2013) Alleviation effects of brassinolide on cucumber seedlings under NaCl stress. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao* 24: 1409–1414.

Ma N, Liu D, Zhang C, Li J, Li G (2009) Regulation effect of exogenous hormones on growth and photosynthesis and yield of rapeseed (*Brassica napus* L.) after frozen. *Acta Agron Sin* 35:1336–1343.

Mahesh B, Parshavaneni B, Ramakrishna B, Rao SSR (2013) Effect of brassinosteroids on germination and seedling growth of radish (*Raphanus sativus* L.) under PEG-6000 induced water stress. *Am J Plant Sci* 4: 2305–2313.

Mandava NB (1988) Plant growth promoting brassinosteroids. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 39: 23–52.

Mazorra LM, Nunez M, Hechavarria M, Coll F, Sanchez-Blanco MJ (2002) Influence of brassinosteroids on antioxidant enzymes activity in tomato under different temperatures. *Biol Plant* 45: 593–596.

Mazorra LM, Holton N, Bishop GJ, Nunez M (2011) Heat shock response in tomato brassinosteroid mutants indicates that thermotolerance is independent of brassinosteroid homeostasis. *Plant Physiol Biochem* 49: 1420–1428.

Meudt JW, Mandava NB, Worley JE, Plimmer JR, Smith MV (1983) Investigations of the mechanisms of brassinosteroid response II. Techniques for potential enhancement of crop production. *Proc Plant Growth Regul Soc Am* 10: 312–318.

Meudt WJ, Thompson MT, Bennett HW (1986) Investigations on mechanism of the brassinosteroid response. III. Techniques for potential enhancement of crop production. *Proc Plant Growth Regul Soc Am* 10: 312–318.

Mitchell J W, Mandava NB, Worley JE, Plimmer JR, Smith MV (1970) Brassins: a family of plant hormones from rape pollen. *Nature* 225: 1065–1066.

Montoya T, Nomura T, Yokota T, et al. (2005) Patterns of Dwarf expression and brassinosteroid accumulation in tomato reveal the importance of brassinosteroid synthesis during fruit development. *Plant J* 42: 262–269.

Nafie EM, El-Khallal SM (2002) Effect of brassinolide application on growth and certain metabolic activities and yield of tomato. *Egypt J Physiol Sci* 24: 103–117.

Nakaseko K, Yoshida K (1989) The effect of epibrassinolide applied at

flowering stage on growth and yield of soybean and azuki bean. Mem Fac Agric Hokkaido Univ 16: 347–352.

Nasser AH (2004) Effect of homobrassinolide in in vitro growth of apical meristem and heat tolerance of banana shoots. Int J Agric Biol 6: 771–775.

Nickell LG (1982) Plant Growth Regulators – Agricultural Uses. Springer, Berlin.

Nogues S (2008) Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. Plant Growth 27: 49–57.

Nomura T, Yokota T (1997) Roles of sterols and brassinosteroids in dwarf pea lkb. Plant Physiol 114: S811–S811.

Nomura T, Nakayama M, Reid JB, Takeuchi Y, Yokota T (1997) Blockage of brassinosteroid biosynthesis and sensitivity causes dwarfism in garden pea. Plant Physiol 113: 31–37.

Nunez M (2000) Analogues de brassinosteroids cubanos vomo bioreguladores en la agricultura. Informe final de investigacion. Instituto Nacional de Ciencias Agricolas, La Habana.

Nunez M, Benitez B, Domingos JP, Torres W, Coll F, Jomarron I (1994) Influencia de nalouges de brassinosteroids en el rendimiento de diferentes cultivos hortícolas. Cultivos Tropicales 15: 87.

Nunez M, Torres W, Coll F (1995) Effectiveness of a synthetic brassinosteroid on potato and tomato yield. Cultivos Tropicales 16: 26–27.

Nunez M, Sosa JL, Alfanzo JL, Coll F (1998) Influence of two new Cuban bioregulators on plant yield of onion (*Allium cepa*) cv. Red Creole. Cultivos Tropicales 19: 21–24.

Nunez M, Siqueira WJ, Hernandez M, Zullo MAT, Robaina C, Coll F (2004) Effect of spirostane analogues of brassinosteroids on callus formation and plant regeneration in lettuce (*Lactuca sativa*). Plant Cell Tiss Org Cult 78: 97–99.

Ogwen JO, Song XS, Shi K, et al. (2008) Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. J Plant Growth Regul 27: 49–57.

Ohkawa M, Oshiro T, Ikekawa T (1996) Effects of 24-epibrassinolide and

NAA on the formation of regenerated bulblet of *Lilium japonicum* Thunb. by scale culture in vitro. *Environ Contr Biol* 34: 15–19.

Ohnishi T, Nomura T, Watanabe B, et al. (2006) Tomato cytochrome P450 CYP734A7 functions in brassinosteroid catabolism. *Phytochemistry* 67: 1895–1906.

Ohshiro, Tomohiro, Ohkawa M, Kitojima J, Mizuguchi S, Tkekawa T (1997) Effect of cold temperature, 24-epibrassinolide and light on breaking dormancy of the regenerated bulbets of *Lilium japonicum* thumb. *Environ Contr Biol* 35: 29–39.

Ortega-Rodes P, Garcia RR, Delgado EO, Garcia LF, Diez-Cabezas M, Garcia V (2003) Effect of a synthetic brassinosteroid (DAA-6) in the growth of shoots and roots of sugarcane. *Revista CENIC- Ciencias Biologicas* 34: 67–72.

Park WJ (1998) Effect of epibrassinolide on hypocotyl growth of the tomato mutant diageotropica. *Planta* 207: 120–124.

Peng J, Tang X, Feng H (2004) Effects of brassinolide on the physiological properties of litchi pericarp (*Litchi chinensis* cv. nuomoci). *Sci Hort* 101: 407–416.

Pereira-Netto AB, Cruz-Silva CTA, Schaefer S, Ramirez JA, Galagovsky LR (2006) Brassinosteroid-stimulated branch elongation in the marubakaido apple rootstock. *Trees-Structure Function* 20: 286–291.

Pinol R, Simon E (2009) Effect of 24-epibrassinolide on chlorophyll fluorescence and photosynthetic CO₂ assimilation in *Vicia faba* plants treated with the photosynthesis-inhibiting herbicide terbutryn. *J Plant Growth Regul* 28: 97–105.

Pipattanawong N, Fujishige N, Yamane K, Ogata R (1996) Effects of brassinosteroid on vegetative and reproductive growth in two day-neutral strawberries. *J Jpn Soc Hort Sci* 65: 651–654.

Pokotylo IV, Kretynin SV, Khripach VA, Ruelland E, Blume YB, Kravets VS (2014) Influence of 24-epibrassinolide on lipid signalling and metabolism in *Brassica napus*. *Plant Growth Regul* 73: 9–17.

Pradhan SK, Gupta RC, Kumar M (2013) Effect of 24- Epibrassinolide on lipid peroxidation and proline in three Brassica species under temperature stress. *J Stress Physiol Biochem* 9: 376–384.

Pustovaikova TN, Zhdonova NE, Zholkevich VN (2001) Epibrassinolide

increases plant drought resistance. *Doklady Biochem Biophys* 376: 36–38.

Rady MM (2011) Effect of 24-epibrassinolide on growth, yield, antioxidant system and cadmium content of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants under salinity and cadmium stress. *Sci Hort* 129: 232–237.

Rama Krishna B, Rao SSR (2012) 24-Epibrassinolide alleviated zinc-induced oxidative stress in radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings by enhancing antioxidative system. *Plant Growth Regul* 68: 249–259.

Rama Krishna B, Rao SSR (2013) 24-Epibrassinolide maintains elevated redox state of AsA and GSH in radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings by under zinc stress. *Acta Physiol Plant* 35: 1291–1302.

Ramraj VM, Vyas BN, Godrej NB, Mistry KB, Swami BN, Singh N (1997) Effects of 28-homobrassinolide on yields of wheat, rice, groundnut, mustard, potato and cotton. *J Agric Sci* 128: 405–413.

Rao SSR, Vardhini BV, Sujatha E, Anuradha S (2002) Brassinosteroids – a new class of phytohormones. *Curr Sci* 82: 1239–1245.

Ren CG, Chen Y, Dai CC (2014) Cross-talk between calciumcalmodulin and brassinolide for fungal endophyte-induced volatile oil accumulation of *Atractylodes lancea* plantlets. *J Plant Growth Regul* 33: 285–294.

Rizhsky L, Liang HJ, Mittler R (2002) The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant Physiol* 130:1143–1151.

Rizhsky L, Liang HJ, Shuman J, Shulaev V, Davletova S, Mittler R (2004) When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress. *Plant*

Physiol 134:1683–1696.

Rodriguez T, Nunez M, Vento H (1998) Influence of a brassinosteroid analogue on the in vitro multiplication of banana(*Musa* spp) variety Grand Nain. *Cultivos Tropicales* 19: 19–22.

Rothova O, Kocova M, Tumova L, et al. (2014) 24-Epibrassinolide and 20-hydroxyecdysone affect photosynthesis differently in maize and spinach. *Steroids* 85: 44–57.

Sam O, Nunez M, Ruiz-Sanchez MC, et al. (2001) Effect of a brassinosteroid analogue and high temperature stress on leaf ultrastructure of *Lycopersicon esculentum*. *Biol Plant* 44: 213–218.

Schilling G, Schiller C, Otto S (1991) Influence of brassinosteroids on organ relation and enzyme activities of sugar beet plants. In: Cutler HG, Yokota T, Adam (eds), Brassinosteroids – Chemistry, Bioactivity and Applications. American Chemists’ Society, Washington DC, pp. 208–219.

Schaefer S, Medeiro SA, Ramirez JA, Galagovsky LR, Pereira-Netto AB (2002) Brassinosteroid-driven enhancement of the in vitro multiplication rate for the marubakaido apple rootstock *Malus prunifolia* (Willd.) Borkh. Plant Cell Rep 20: 1093–1097.

Schnabl H, Roth U, Friebe A (2001) Brassinosteroid-induced stress tolerances of plants. Recent Res Dev Phytochem 5: 169–183.

Serna M, Hernandez F, Coll F, Amoros A (2012) Brassinosteroid analogues effect on yield and quality parameters of fieldgrown lettuce (*Lactuca sativa* L.). Sci Hort 143: 29–37.

Shahbaz M, Ashraf M (2007) Influence of exogenous application of brassinosteroids on growth and mineral nutrients of wheat (*Triticum aestivum* L.) under saline conditions. Pak J Bot 39: 513–522.

Shahid MA, Pervez MA, Balal RM, et al. (2011) Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisum sativum* L.). Austr J Crop Sci 5: 500–510.

Shang Q, Song S, Zhang Z, Guo S (2006) Exogenous brassinosteroid induced salt resistance of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. Zhongguo Nongye Kexue (Sci Agri Sin) 39: 1872–1877.

Sharma I, Pati PK, Bhardwaj R (2010) Regulation of growth and antioxidant enzyme activities by 28-homobrassinolide in seedlings of *Raphanus sativus* L. under cadmium stress. Indian J Biochem Biophys 47: 172–177.

Sharma I, Pati PK, Bhardwaj R (2011a) Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant defence system in *Raphanus sativus* L. under chromium toxicity. Ecotoxicology 20: 862–874.

Sharma I, Pati PK, Bhardwaj R (2011b) Effect of 24-epibrassinolide on oxidative stress markers induced by nickel-ion in *Raphanus sativus* L. Acta Physiol Plant 33: 1723–1735.

Sharma I, Bhardwaj R, Pati PK (2013a) Stress modulation response of 24-epibrassinolide against imidacloprid in an elite indica rice variety Pusa

Basmati-1. Pesticide Biochem Physiol 105: 144–153.

Sharma I, Ching E, Saini S, Bhardwaj R, Pati PK (2013b) Exogenous application of brassinosteroid offers tolerance to salinity by altering stress responses in rice variety Pusa Basmati-1. Plant Physiol Biochem 69: 17–26.

Sharma P, Bhardwaj R (2007) Effects of 24-epibrassinolide on growth and metal uptake in Brassica juncea L. under copper metal stress. Acta Physiol Plant 29: 259–263.

Singh I, Shono M (2003) Effect of 24-epibrassinolide on pollen viability during heat-stress in tomato. Indian J Exp Biol 41: 174–176.

Singh I, Shono M (2005) Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinolide on thermotolerance of tomato. Plant Growth Regul 47: 111–119.

Symons GM, Davies C, Shavrukov Y, Dry IB, Reid JB, Thomas MR (2006) Grapes on steroids. Brassinosteroids are involved in grape berry ripening. Plant Physiol 140: 150–158.

Takahashi T, Ootahe A, Yamada H, Tsujii J (1985) Stereo selective reduction of the steroidal 234-en-22-one: a route to the side chain of the plant growth promoter brassinolide. Tetrahedron Lett 26: 69–72.

Takematsu T, Takeuchi Y, Choi CD (1986) Overcoming effect of brassinosteroid on growth inhibition of rice caused by unfavorable growth conditions. Shokucho (Japan Association for Advancement of Phyto regulators) 20: 2–12.

Talaat NB, Shawky BT (2013) 24-Epibrassinolide alleviates salt-induced inhibition of productivity by increasing nutrients and compatible solutes accumulation and enhancing antioxidant system in wheat (*Triticum aestivum* L.). Acta Physiol Plant 35: 729–740.

Tambe TB (2002) Effect of gibberellic acid in combination with brassinosteroid on berry size, yield and quality of Thompson Seedless grapes. J Maharashtra Agricultural Universities 27: 151–153.

Tester M, Bacic A (2005) Abiotic stress tolerance in grasses. From model plants to crop plants. Plant Physiol 137: 791–793.

Upreti KK, Murti GSR (2004) Effects of brassinosteroids on growth, nodulation, phytohormone content and nitrogenase activity in French bean

under water stress. Biol Plant 48: 407–411.

Vardhini BV (2011) Studies on the effect of brassinolide on the antioxidative system of two varieties of sorghum grown in saline soils of Karaikal. Asian Austr J Plant Sci Biotech 5: 31–34.

Vardhini BV (2012) Mitigation of water stress and saline stress by brassinosteroids. In: Pereira-Netto AB (ed.), Brassinosteroids: Practical Applications in Agriculture, Forestry and Human Health. Bentham Science Publishers, Sharjah, pp. 16–25.

Vardhini BV (2013a) Brassinosteroids, role for amino acids, peptides and amines modulation in stressed plants – a review In: Anjum NA, Gill SS, Gill R (eds), Plant Adaptation to Environmental Change: Significance of Amino Acids and their Derivatives. CAB International, Wallingford, pp. 300–316.

Vardhini BV (2013b) Comparative study of Sorghum vulgare Pers. grown in two experimental sites by brassinolide application at vegetative, flowering and grain filling stage. Proc A P Akad Sci 15: 75–79.

Vardhini BV, Rao SSR (2002) Acceleration of ripening of tomato pericarp discs by brassinosteroids. Phytochemistry 61: 843–847.

Vardhini BV, Anuradha S, Rao SSR (2006) Brassinosteroids – new class of plant hormone with potential to improve crop productivity. Indian J Plant Physiol 11: 1–12.

Vardhini BV, Rao SSR, Rao KVN (2008) Effect of brassinolide on growth, yield, metabolite content and enzyme activities of tomato (*Lycopersicon esculentum*) Mill. In: Ashwani Kumar SK, Sopory I K (eds), Recent Advances in Plant Biotechnology and its Applications. International Publishing House, New Delhi, pp. 133–139.

Vardhini BV, Sujatha E, Rao SSR (2011) Effect of brassinolide on biochemical composition of radish (*Raphanus sativus*). Bioinfolet 8: 404–406.

Vardhini BV, Sujatha E, Rao SSR (2012a) Influence of brassinosteroids on the metabolites of *Raphanus sativus* L. J Phytol 4: 45–47.

Vardhini BV, Sujatha E, Rao SSR (2012b) Studies on the effect of brassinosteroids on the qualitative changes in the storage roots of radish. Bulgarian J Agric Sci 18: 63–69.

Vogler F, Schmalzl C, Englhart M, Bircheneder M, Sprunck S (2014)

Brassinosteroids promote *Arabidopsis* pollen germination and growth. *Plant Reproduction* 27: 153–167.

Wang B, Li Y, Zhang WH. (2012b) Brassinosteroids are involved in response of cucumber (*Cucumis sativus*) to iron deficiency. *Ann Bot* 110: 681–688.

Wang C, You Y, Chen F, Lu X, Wang J, Wang J (2004) Adjusting effect of brassinolide and GA4 on the orange growth. *Jiangxi Nongye Daxue Xuebao* 26: 759–762.

Wang M, Jiang WJ, Yu HJ (2010) Effects of exogenous epibrassinolide on photosynthetic characteristics in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) seedlings under weak light stress. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 58: 3642–3645.

Wang Q, Ding T, Gao L, Pang J, Yang N (2012a) Effect of brassinolide on chilling injury of green bell pepper in storage. *Sci Hort* 144: 195–200.

Wang T, Yang X (2008) Effects of brassinolide on contents of nucleic acid and endogenous hormones in stem apex of broccoli. *Yuanyi Xuebao* 35: 661–666.

Wang TQ, Yang X (2009) The effects of brassinolide on physiological characteristics of *Brassica oleracea* var. *italic* leaves. *Xinan Daxue Xuebao, Ziran Kexueban* 31: 113–117.

Wang WX, Vinocur B, Altman A (2003) Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 1–14.

Wang XH, Shu C, Li HY, Hu XQ, Wang YX (2014) Effects of 0.01% brassinolide solution application on yield of rice and its resistance to autumn low-temperature damage. *Jiangxi Nongye Xuebao (Acta Agriculturae Jiangxi)* 26: 36–38.

Warusavitharana AJ, Tambe TB, Kshirsagar DB (2008) Effect of cytokinins and brassinosteroid with gibberellic acid on yield and quality of Thompson Seedless grapes. *Acta Hort* 785: 217–223.

Watanabe T, Noguchi T, Kuriyama H, Kadota M, Takatsuto S, Kamuro Y (1998) Effects of brassinosteroid compound (TS303) on fruit-setting, fruit-growth taking roots and coldresistance. *Acta Hort* 463: 267–270.

Weng Q, Zhou BL, Yu Y, Fu YW (2007) Effects of exogenous ABA, BR,

and ETH on changes of lycopene contents in fruit of tomato. Shenyang Nongye Daxue Xuebao 38: 784–787.

Wilens RW, Sacco M, Lawrence VG, Krishna P (1995) Effects of 24-epibrassinolide on greening and thermo tolerance of bromegrass (*Bromus inermis*) cell cultures. *Physiol Plant* 95: 195–202.

Wittwer SH (1978) Phytohormones and chemical regulators in agriculture. In: Letham DS, Goodwin GPB, Higgins TJ (eds), *Phytohormones and Related Compounds. A Comprehensive Treatise*, vol II. Elsevier-North Holland, Amsterdam, pp. 599–610.

Wonsheer T, Kesta S, van Doorn, WG (2009) The relationship between chilling injury and membrane damage in lemon basil (*Ocimum citriodorum*) leaves. *Postharvest Biol Technol* 51:

91–96.

Xi Z, Wang Z, Fang Y, et al. (2013) Effects of 24-epibrassinolide on antioxidation defense and osmoregulation systems of young grapevines (*V. vinifera* L.) under chilling stress. *Plant Growth Regul* 71: 57–65.

Xia XH, Huang YY, Wang L, et al. (2006) Pesticides-induced depression of photosynthesis was alleviated by 24-epibrassinolide pretreatment in *Cucumis sativus* L. *Pesticide Biochem Physiol* 86: 42–48.

Xia XJ, Huang LF, Zhou YH, et al. (2009a) Brassinosteroids promote photosynthesis and growth by enhancing activation of Rubisco and expression of photosynthetic genes in *Cucumis sativus*. *Planta* 230: 1185–1196.

Xia XJ, Wang YJ, Zhou YH, et al. (2009b) Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber. *Plant Physiol* 150: 801–814.

Xia XJ, Zhang Y, Wu JX, et al. (2009c) Brassinosteroids promote metabolism of pesticides in cucumber. *J Agric Food Chem* 57: 8406–8413.

Xia XJ, Zhou YH, Ding J, et al. (2011) Induction of systemic stress tolerance by brassinosteroid in *Cucumis sativus*. *New Phytologist* 191: 706–720.

Xia XJ, Gao CJ, Song LX, Zhou YH, Shi K, Yu JQ (2014) Role of H₂O₂ dynamics in brassinosteroid-induced stomatal closure and opening in *Solanum lycopersicum*. *Plant Cell Environment* 37: 2036–2050.

Xiong JL, Kong HY, Bai X, Tan RY, Xiong YC, Chen HB (2013) Effects of

brassinosteroids on plant drought adaptability and their regulatory mechanism. Lanzhou Daxue Xuebao, Ziran Kexueban 49: 658–665.

Xu RJ, Li XD, He YJ, Wang, YQ, Zhao YJ (1994) Effects of treatments with epibrassinolide and cholic lactone on the fruit set and ripening in some grape cultivation. J Shanghai Agri Coll 12: 90–95.

Yang CH, Li CI (1999) A transgenic mutant defective in cell elongation and cellular organization during both root and shoot development in lettuce, *Lactuca sativa*. Plant Cell Physiol 40: 1108–1118.

Yi HC, Joo S, Nam KH, Lee JS, Kang BG, Kim WT (1999) Auxin and brassinosteroid differentially regulate the expression of three members of the 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene family in mung bean (*Vigna radiata* L.). Plant Mol Biol 41: 443–454.

Yu JQ, Huang LF, Hu WH, et al. (2004) A role for brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus*. J Exp Bot 55: 1135–1143.

Yuan GF, Jia CG, Li Z, et al. (2010) Effect of brassinosteroids on drought resistance and abscisic acid concentration in tomato under water stress. Sci Hort 126: 103–108.

Yuan L, Shu S, Sun J, Guo S, Tezuka T (2012) Effects of 24-epibrassinolide on the photosynthetic characteristics, antioxidant system, and chloroplast ultrastructure in *Cucumis sativus* L. under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress. Photosynthesis Res 112: 205–214.

Yusuf M, Fariduddin Q, Ahmad A (2012) 24-Epibrassinolide modulates growth, nodulation, antioxidant system, and osmolyte in tolerant and sensitive varieties of *Vigna radiata* under different levels of nickel: a shotgun approach. Plant Physiol Biochem 57: 143–153.

Yusuf M, Fariduddin Q, Ahmad I, Ahmad A (2014) Brassinosteroid-mediated evaluation of antioxidant system and nitrogen metabolism in two contrasting cultivars of *Vigna radiata* under different levels of nickel. Physiol Mol Biol Plants 20: 449–460.

Zadvornova YV, Alekseichuk GN, Laman NA, Khrpach VA, Grut S (2005) Effect of brassinosteroids on activation of the cell cycle during germination of *Brassica oleracea* L. seeds. Doklady Natsional'noi Akademii Nauk Belarusi 49: 70–73.

Zadvornova JV, Alekseichuk HN, Laman NA, Khripach VA, Groots PC (2006) Influence of brassinosteroids on germination of cabbage seeds (*Brassica oleracea* L.) at different stages of maturity in conditions of accelerated aging. *Vestsi Natsyyanal'nai Akademii Navuk Belarusi. Seryya Biyalagichnykh Navuk* 13: 13–17.

Zaharah SS, Singh Z, Symons GM, Reid JB (2012) Role of brassinosteroids, ethylene, abscisic acid, and indole-3-acetic acid in mango fruit ripening. *J Plant Growth Regul* 31: 363–372.

Zang X, Mei XG, Zhang CH, Lu CT, Ke T (2001) Improved Paclitaxel accumulation in cell suspension cultures of *Taxus chinensis* by brassinolide. *Biotech Lett* 23: 1047–1049.

Zhang S, Hu J, Zhang Y, Xie XJ, Knapp A (2007) Seed priming with brassinolide improves lucerne (*Medicago sativa* L.) seed germination and seedling growth in relation to physiological changes under salinity stress. *Austr J Agric Res* 58: 811–815.

Zhang MC, Zhai ZX, Tian XL, Duan LS, Li ZH (2008) Brassinolide alleviated the adverse effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.). *Plant Growth Regul* 56: 257–264.

Zhang YP, Zhu XH, Ding HD, Yang SJ, Chen YY (2013) Foliar application of 24-epibrassinolide alleviates high-temperature-induced inhibition of photosynthesis in seedlings of two melon cultivars. *Photosynthetica* 51: 341–349.

Zhou YX, Guo XM, Lu SB, et al. (2013) Effect of water, nutrient and brassinolides on number of blossom, leaf nutrition and seed oil content of *Camellia oleifera*. *Zhiwu Yingyang Yu Feiliao Xuebao* 19: 387–395.

Zhou J, Wang J, Li X, et al. (2014) H₂O₂ mediates the crosstalk of brassinosteroid and abscisic acid in tomato responses to heat and oxidative stresses. *J Exp Bot* 65: 4371–4383.

Zhu JK (2001) Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci* 6: 66–71.

Zhu Z, Zhang ZQ, Qin GZ, Tian SP (2010) Effects of brassinosteroids on postharvest disease and senescence of jujube fruit in storage. *Postharvest Biol Technol* 56: 50–55.



فصل ۸:

مکانیسم‌های فیزیولوژیکی تحمل تنش شوری در گیاهان

هادی پیراسته‌انوشه، غلام حسن رنجبر، حسن پاک نیت و یحیی امام

۱-۸- مقدمه

به طور کلی، تنش های محیطی کمیت و کیفیت تولیدات کشاورزی جهانی را کاهش می دهند. علاوه بر این، تنش های غیرزیستی عملکرد محصولات زراعی را تا ۷۱ درصد کاهش می دهند (اشرف و همکاران، ۲۰۰۸). تخمین زده شده است که عملکرد بالقوه توسط خشکی تا ۱۷ درصد، توسط شوری تا ۲۰ درصد، توسط دمای بالا تا ۴۰ درصد، توسط دمای پایین تا ۱۵ درصد، و توسط دیگر عوامل تا ۸ درصد از دست می رود (اشرف و هریس، ۲۰۰۵). در واقع، تقریباً ۳۸۰ میلیون هکتار (یک سوم سطح زیر کشت) توسط تنش شوری توأم با غرقابی و قلیایی شدن تحت تأثیر قرار می گیرد (قاسمی و همکاران، ۱۹۹۵).

سیستم های تحت آبیاری بالاختص، مستعد به شور شدن هستند. نزدیک به نصف سیستم های آبیاری در حال حاضر در جهان از طریق شور شدن، قلیایی شدن یا غرقابی تحت تأثیر قرار می گیرند (مونس، ۲۰۰۲). نزدیک به ۶۰ میلیون هکتار در معرض آبیاری بیش از حد هستند، در حالی که سطح آب زیرزمینی بالا املاح محلول را به لایه های فوقانی خاک منتقل می کنند. تخمین زده شده است که سالانه، پیشروی شور شدن ناشی از کشاورزی می تواند زمین را به همان اندازه که هر ساله آبیاری می شود، کاهش دهد. به این ترتیب، فرآیند شور شدن می تواند منجر به از دست دادن تمام وسعت مزارع تولیدی شود (امام و همکاران، ۲۰۱۳؛ پیراسته-آنوشه و همکاران، ۲۰۱۱). بنابراین شوری خاک محدودیت محیطی اصلی بر تولید محصول در سرتاسر جهان است. مشکل نمک در خاک می تواند توسط استفاده از آب با کیفیت پایین برای آبیاری و همچنین زهکش های ضعیف افزایش یابد. در خاک های رسی، مدیریت نامناسب نمک ها ممکن است منجر به سدیمی شدن^۱ خاک شود به طوری که سدیم به رس با بار منفی متصل شود که این امر باعث ایجاد خاک نامطلوب برای تولید محصول شود.

شوری یک عامل محدودکننده تولید محصول در جهان است. گزارش شده است که نزدیک به ۲۰ درصد زمین های کشاورزی حاوی نمک در خاک هستند (مونس و تستر، ۲۰۰۸). شوری یک شرایط خاک است که از طریق غلظت بالای نمک های

محلول مشخص می‌شود. طبقه‌بندی خاک به‌عنوان خاک شور زمانی اتفاق می‌افتد که EC_e از ۴ دسی‌زیمنس بر متر یا بیش‌تر باشد، که تقریباً معادل ۴۰ میلی‌مولار NaCl است، و یک فشار اسمزی در حدود ۰/۲-۰ مگاپاسکال تولید می‌کند (USDA، 2008). با این شوری، مقدار و عملکرد اکثر محصولات به‌طور معنی‌داری کاهش می‌یابند (جدول ۸-۱). گلیکوفیت‌ها^۱، یعنی اکثر محصولات دانه‌ای و سبزیجات، بسیار مستعد به تنش شوری خاک هستند حتی زمانی که EC_e خاک ۴ دسی‌زیمنس بر متر است.

جدول ۸-۱- آستانه تحمل گیاهان اصلی کشاورزی به شوری خاک، براساس حساسیت مرتب شده‌اند (مس، ۱۹۹۰؛ مس و هوفمن، ۱۹۹۷)

گیاه	آستانه (دسی زیمنس بر متر)	کاهش عملکرد (دامنه درصد در دسی زیمنس بر متر)
Carrot (<i>Daucuscarota</i>)	۱	۱۴
Bean (<i>Phaseolusvulgaris</i>)	۱	۱۹
Eggplant (<i>Solanummelongena</i>)	۱/۱	۶/۹
Onion (<i>Alliumcepa</i>)	۱/۲	۱۶
Cowpea (<i>Vignasinensis</i>)	۱/۳	۱۴
Clover berseem (<i>T. alexandrinum</i>)	۱/۵	۵/۷
Sweet potato (<i>Ipomoea batatas</i>)	۱/۵	۱۱
Clover (<i>Trifolium spp.</i>)	۱/۵	۱۲
Pepper (<i>Capsicum annum</i>)	۱/۵	۱۴
Broad bean (<i>Vicia faba</i>)	۱/۶	۹/۶
Corn (<i>Zea mays</i>), grain	۱/۷	۱۲
Corn (<i>Zea mays</i>), sweet	۱/۷	۱۲
Sugarcane (<i>Saccharum officinarum</i>)	۱/۷	۵/۹
Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	۱/۷	۱۲
Forage corn (<i>Zea mays</i>)	۱/۸	۷/۴
Cabbage (<i>Brassica oleracea</i>)	۱/۸	۹/۷
Alfalfa (<i>Medicagosativa</i>)	۲	۷/۳
Tomato (<i>Lycopersiconesculentum</i>)	۲/۵	۹/۹

جدول ۸-۱- آستانه تحمل گیاهان اصلی کشاورزی به شوری خاک، براساس حساسیت مرتب شده‌اند (مس، ۱۹۹۰؛ مس و هوفمن، ۱۹۹۷)

گیاه	آستانه (دسی زیمنس بر متر)	کاهش عملکرد (دامنه درصد در دسی زیمنس بر متر)
Sudangrass (Sorghumsudanense)	۲/۸	۳/۴
Vetch (Viciasativa)	۳	۱۱
Rice, paddy (Oryzasativa)	۳	۱۲
Peanut (Arachishypogaea)	۳/۲	۲۹
Soybean (Glycinemax)	۵	۲۰
Wheat (Triticumaestivum)	۶	۷/۱
Sorghum (Sorghumbicolor)	۶/۸	۱۶
Sugar beet (Betavulgaris)	۷	۵/۹
Cotton (Gossypiumhirsutum)	۷/۷	۵/۲
Barley (Hordeumvulgare) (forage)	۶	۷/۱
Barley (Hordeumvulgare) (grain)	۸	۵

مقادیر آستانه‌های مختلف تحمل و هم‌چنین دامنه‌ها مختلف در عملکرد آستانه تحمل، نشان از تنوع در مکانیسم‌ها تحمل نمک در میان گیاهان دارد. تنش به شرایطی اطلاق می‌شود که بیش از حد طبیعی به گیاه داده می‌شود و گیاه به گونه‌ای با آن برخورد می‌کند که به‌طور کامل از پتانسیل ژنتیکی رشد، توسعه و تولید زایشی کاهش یابد (هاله و اورکات، ۱۹۸۹). شوری، تنش محیطی، غلظتی از نمک‌های معدنی حل شده موجود در آب‌ها و خاک براساس واحد حجم یا وزن است (لاوچی و اسپستین، ۱۹۹۰). نیمن و شانون (۱۹۷۶) شوری را به‌عنوان وجود غلظت‌های مازاد نمک‌های محلول در محلول خاک تعریف کرده‌اند.

خاک زمانی شور در نظر گرفته می‌شود که غلظت محلول در فاز آبی باعث کاهش در تولید محصول شود. پس، شوری خاک یک مفهوم وابسته به گیاه است زمانی که هدایت الکتریکی عصاره اشباع در دمای ۲۵ درجه سانتی-گراد فراتر از ۴ دسی‌زیمنس در متر و درصد ظرفیت تبادل کاتیونی خاک اشغال شده توسط سدیم کم‌تر از ۱۵ باشد (لاوچی و اسپستین، ۱۹۹۰). از آن‌جا که تنش شوری به‌طور کمی به‌عنوان غلظت

بیان می‌شود، مرز مشخصی بین تنش شوری و عدم تنش شوری وجود ندارد. هیچ‌گونه تمایز مطلق بین تحمل نمک و حساسیت به نمک در میان گیاهان و هم‌چنین ژنوتیپ‌های درون یک گونه وجود ندارد (هاله و اورکات، ۱۹۸۹).

۲-۸- اثر نامساعد شوری بر گیاهان

گیاهانی که در خاک‌های شور رشد می‌کنند با محلول‌های خاکی که ترکیبات یونی متنوع از خود ارائه می‌دهند، مواجه می‌شوند (اثرات یونی): خواص مختلف Na^+ ، Ca^{++} ، Mg^{2+} ، K^+ ، SO_4^{2-} ، CO_3^{2-} ، HCO_3^- و CL^- و دیگر یون‌ها و محدوده وسیعی در غلظت‌های نمک‌های حل شده (اثر اسمزی) و غلظت به دلیل تغییرات در منبع آب، زهکش، تبخیر تفرق، محلول در دسترس، فشار هیدرواستاتیک^۱ و غیره نوسان می‌کند (لاوچی و اسپستین، ۱۹۹۰). زمانی که غلظت نمک حل شده در محلول‌های خاک افزایش می‌یابد، شیب انرژی آب کاهش می‌یابد و حرکت آب و مواد غذایی از طریق غشاهای ریشه به درون گیاه بسیار مشکل می‌شود، بنابراین، میزان جذب آب و املاح کاهش می‌یابد. مازادهای داخلی یون‌های به خصوص ممکن است باعث صدمه غشا، مداخله با تعادل املاح یا باعث تغییرات غلظت مواد غذایی شود. برخی از علائم صدمه گیاهان ممکن است خصوصاً در برگ‌ها تشخیص داده شوند (یعنی تغییر رنگ، سوختگی نوک، نکروز حاشیه‌ای، شادابی و غیره) (لاوچی و اسپستین، ۱۹۹۰).

۱-۲-۸- چگونه شوری گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد

شوری خاک از دو طریق گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد: درصد بالایی از نمک در خاک، که استخراج آب را برای ریشه‌ها سخت‌تر می‌کند (تنش اسمزی)، و غلظت‌های زیاد نمک‌های سمی درون گیاه (سمیت یونی). نمک‌های خارج از ریشه‌ها اثر نامساعد بر رشد و متابولیسم سلول دارند؛ اگرچه، انباشته شدن نمک‌های سمی درون قبل از این که یون‌ها عملکرد گیاه را تحت تأثیر قرار دهند با تاخیر اتفاق می‌افتد

1. Hydrostatic pressures

(مونس و تستر، ۲۰۰۸). گیاهان رشد یافته در محیط‌های شور ممکن است ۴ نوع تنش را تجربه کنند.

یکی از اثرات قابل توجه محتوای نمک زیاد، کاهش جذب آب در گیاه است. آب از طریق ریشه‌ها تنها همراه با شیب اسمزی بین خاک و گیاه جذب می‌شود. افزایش محتوای نمک در محلول خاک پتانسیل اسمزی را کاهش می‌دهد (مونس و تستر، ۲۰۰۸). در نتیجه، مقادیر زیاد نمک در خاک‌ها منجر به تنش کمبود آب برای گیاه می‌شود و هم‌چنین با دیگر اثرات مخرب همراه است. نمک‌ها ممکن است باعث سمیت یونی شدید شوند، چون که یون سدیم به راحتی در واکوئل‌ها جاسازی نمی‌شود (نواز، ۲۰۰۷).

برهمکنش‌های نمک‌ها با مواد غذایی معدنی ممکن است منجر به عدم تعادل مواد مغذی و کمبود عناصر غذایی شود (نواز، ۲۰۰۷). شوری تولید رادیکال‌های اکسیژن فعال شده (AOR) هم‌چون H_2O_2 (هیدروژن پراکسید)، O_2^- (سوپر اکسید)، $^1O_2$ (اکسیژن یگانه) و $^{\bullet}OH$ (رادیکال هیدروکسیل)، در بافت‌های گیاهان را افزایش می‌دهد که این امر منجر به صدمه به غشا سلول و از این رو مرگ سلول می‌شود (هرناندز و همکاران، ۲۰۰۱). به‌طور خلاصه، اشرف و هریس (۲۰۰۴) اثرات تعیین کننده تنش شوری بر رشد محصول را به ۱- شرایط تنش کمبود آب، ۲- عدم تعادل یونی، ۳- اثر یون ویژه (تنش شوری)، یا ۴- ترکیبی از این عوامل طبقه‌بندی کرده‌اند.

۲-۲-۸- حساسیت در مراحل رشد

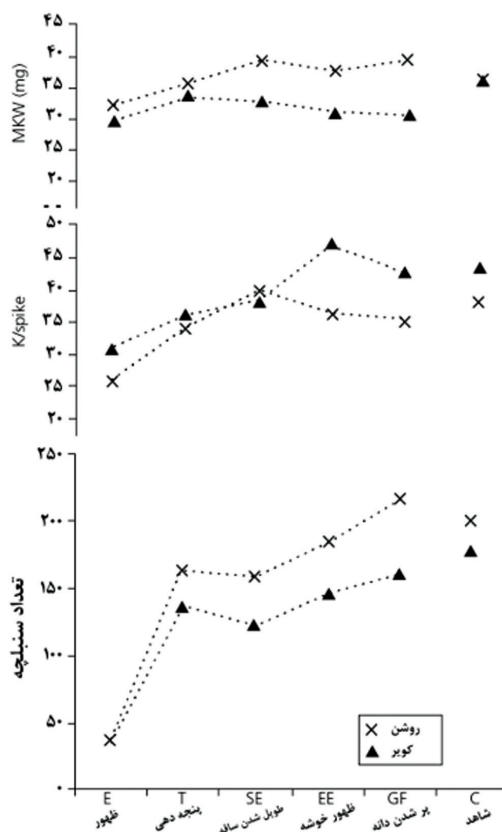
تحمل گیاه به تنش شوری به‌طور مداوم در طول فصل رشد تغییر می‌کند. اکثر محصولات زراعی شوری را در مرحله جوانه‌زنی تحمل می‌کنند اما مرحله ظهور گیاهچه و مراحل اولیه بسیار مستعدتر به شوری خاک هستند. اکثر گیاهان زراعی به‌طور فزاینده‌ای در طول مراحل آخر رشد متحمل می‌شوند. در واقع، شوری جوانه‌زنی و ظهور گیاهچه را به تأخیر می‌اندازد. تأخیر در ظهور گیاهچه اگر دیگر تنش‌ها هم‌چون خشکی، نوسانات دمای بالا و سله بستن خاک در بستر بذر وجود داشته باشند می‌تواند مسأله مهمی باشد. به دلیل تبخیر از سطح خاک، نمک در

بستر بذر غلیظ می‌شود و درصد ظهور گیاهچه کاهش خواهد یافت. در این شرایط، ریشه‌های بسیار کوچک گیاهچه در معرض درجه زیادی از شوری قرار می‌گیرند که این امر منجر به از دست رفتن گیاهان در طول این مرحله بحرانی می‌شود، در نتیجه تراکم گیاه به زیر سطح مطلوب کاهش می‌یابد و عملکردها به‌طور معنی‌داری کاهش می‌یابند.

مس و همکاران (۱۹۸۳) نشان دادند که ارقام ذرت به نسبت متحمل به تنش شوری در جوانه‌زنی بودند در حالی که مرحله ظهور کاملاً حساس به شوری خاک بود. آستانه تحمل نمک برای عملکرد در مراحل پنجه و دانه بسیار بالاتر از رشد گیاهچه بود. آن‌ها نتیجه گرفتند که ذرت در طول مرحله رشد رویشی به نمک متحمل نیست. همچنین، ارقام سورگوم در طول مرحله رویشی بسیار حساس به شوری بودند و در طول مرحله رسیدگی کم‌تر حساس بودند. شوری در طول مرحله زایشی نیز عملکرد بیولوژیکی TX دوگانه را کاهش داد اما اثر آن بسیار کم‌تر از اثر در طول مرحله اول بود. از آن جایی که رشد رویشی در طول مرحله اول رخ می‌دهد لذا استدلال می‌شود که شوری زمانی که در طول مرحله دوم اعمال می‌شود بر عملکرد بیولوژیکی اثر کم‌تری داشته باشد و زمانی که در طول مرحله سوم اعمال می‌شود، هیچ اثری نداشته باشد (مس و همکاران، ۱۹۸۶). مس و پوس (۱۹۸۹ الف) عملکردهای غلاف و دانه را در گیاه لوبیای چشم بلبلی^۱ تحت تنش در طول مراحل مختلف رشد بررسی کردند و گزارش کردند که لوبیای چشم بلبلی در طول مرحله رویشی متحمل به شوری نبودند و زمانی که شوری بعد از مرحله رشد رویشی اعمال می‌شد، متحمل می‌شوند. این امر برای هر دو مرحله رشد رویشی و عملکرد دانه درست بود. آن‌ها همچنین مشاهده کردند که رشد رویشی به‌طور معنی‌داری توسط تنش شوری در طول همه این سه مرحله کاهش یافتند؛ اگرچه، زمانی که تنش در طول دو مرحله آخر اعمال می‌شد نسبت به مرحله اول اثر کم‌تری داشت. آزمایش مشابهی توسط این محققان انجام شد (مس و پوس، ۱۹۸۹ ب) که در آن نشان داده شده است که حساسیت گندم در مراحل آخر رشد کاهش می‌یابد. پس، آن‌ها به کاهش شوری

در طول جوانه‌زنی و ظهور گیاهچه نسبت به دیگر مراحل تأکید کردند. این محققان در نهایت پیشنهاد کردند که آبیاری محصولات گندم نان و دورم باید در مراحل آخر رشد با استفاده از آب به نسبت شور انجام شود.

شوری منطقه ریشه نیز رشد شناسی^۱ گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. عملکرد دانه از طریق اجزایی هم‌چون وزن دانه، تعداد دانه، و غیره تعیین می‌شود. هر یک از اجزا عملکرد به‌طور معنی‌داری در یک مرحله رشد خاص تعیین می‌شود. به نظر می‌رسد اثرات شوری بر آن دسته از اجزایی که در زمان اعمال تنش توسعه و یا رشد می‌کنند، بیش‌تر دیده می‌شود (شکل ۸-۱). زمانی که گندم قبل از مرحله آبستنی تحت تنش قرار بگیرد، عملکرد دانه در مقایسه با اعمال تنش در فازهای آخر به‌طور چشم‌گیری کاهش می‌یابد. از اجزا عملکرد تعداد سنبله‌ها بسیار تحت تأثیر تنش شوری قرار می‌گیرد (مس و گریو، ۱۹۹۰). اکثر غلات در طول جوانه‌زنی بذر متحمل هستند اما رشد آغازین گیاهچه جوان مستعد به تنش شوری است (مس، ۱۹۹۰) همان‌طور که در شکل ۸-۲ نشان داده شده‌است بذر گندم می‌تواند معمولاً در محیط‌های شور جوانه بزند، اما سرعت جوانه‌زنی کاهش می‌یابد (فرانکوئیس و همکاران، ۱۹۸۶؛ مس، ۱۹۹۰؛ رنجبر و همکاران، ۲۰۰۸). تسریع در رسیدگی یک واکنش معمول غلات رشد یافته در شرایط شور است. معمولاً، گندم تحت تنش شوری برای برداشت یک الی دو هفته زودتر از گیاهان بدون تنش آماده می‌شود. مس و گریو (۱۹۹۰) و گریو و همکاران (۱۹۹۴) گزارش کردند که شوری (۱۴۰ مول در متر مکعب NaCl) رشد مریستم اندام هوایی بر ساقه اصلی را به مقدار ۱۸ روز تقویت می‌کند و دوره ساختارهای زایشی را کاهش می‌دهد. نتایج مشابه توسط رومرو و مارانون (۱۹۹۴) در شبدر شیرین گزارش شد.

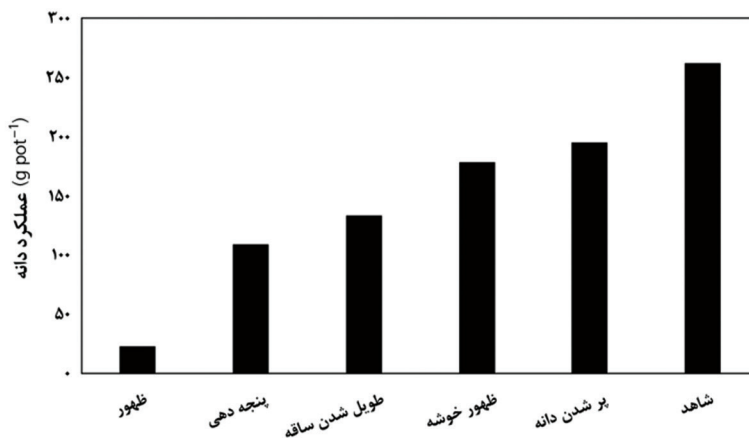


شکل ۸-۱ اثر اعمال شوری در مراحل رشد مختلف بر اجزا عملکرد مختلف (MKW، میانگین وزن دانه، K/spike تعداد دانه در هر سنبله؛ spike no، تعداد سنبله در هر مکان گندم) برگرفته شده از رنجبر (۲۰۱۰).

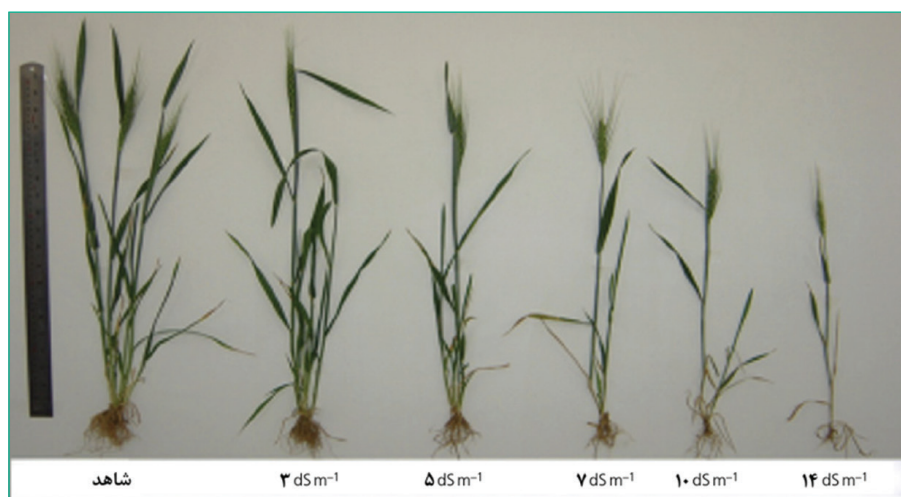
شوری نیز از رشد طبیعی برگ و توسعه پنجه دهی جلوگیری می کند (مونس و تستر، ۲۰۰۸). گریو و همکاران (۱۹۹۳) دریافتند که شوری میزان آغاز برگ ابتدایی را بدون تحت تأثیر قرار دادن این فاز رشد، کاهش می دهد، که این امر منجر به برگ های کوچک تر می شود (شکل ۸-۳). تعداد برگ نهایی کم تر در سطوح شوری بالا مشاهده شد. در مقایسه با گیاهان شاهد، فواصل فیلوکورن^۱ برای گندم بهاره و رقم دورم تحت تنش شوری در ۶۵/۰ - مگاپاسکال به ترتیب ۱۲ درصد و ۹ درصد افزایش یافت (مس و گریو، ۱۹۹۰). گریو و همکاران (۱۹۹۴) نیز گزارش کردند که

تنش شوری در سطوح متوسط و بالا به‌طور معنی‌داری فواصل فیلوکورن را کاهش داد. همان‌طور که قبلاً ذکر شد، کاهش در پنجه‌باور در هر گیاه عامل اصلی مؤثر بر عملکرد گندم و دورم (*Triticum turgidum* L.) است که تحت تنش شوری کاهش می‌یابد (مس و گریوف، ۱۹۹۰).

میزان کاهش رشد و عملکرد تابعی مرتبط با افزایش تنش شوری است (مس و همکاران، ۱۹۹۴). اثر کاهش پنجه بر عملکرد نیز در مزرعه نشان داده شد (فرانکوئیس و همکاران، ۱۹۹۴). طول دوره پنجه از طریق شوری تا ۴ روز به تأخیر افتاد (مس و گریو، ۱۹۹۰). شوری زمان کاشت تا برداشت گندم را از طریق کاهش دوره مراحل رشد خاص یعنی شروع سنبله، فاز آبستنی، ظهور سنبله و گل‌دهی را کاهش داد (گریو و همکاران، ۱۹۹۴). شوری تعداد دانه‌ها و وزن دانه را به نسبت کم‌تر از تعداد پنجه تحت تأثیر قرار داد (گریو و همکاران، ۱۹۹۳). اگرچه، اثر تنش شوری بر وزن دانه به تیمارهای شوری و هم‌چنین شدت غلظت نمک مرتبط است (فرانکوئیس و همکاران، ۱۹۹۴). تنش شوری عملکرد دانه را از طریق کاهش تعداد دانه بیش‌تر از وزن دانه کاهش می‌دهد، این امر نشان‌دهنده این است که شوری در طول فاز پنجه‌زنی سنبله‌چ آغازین را تحت تأثیر قرار می‌دهد (مس و پوس، ۱۹۸۹؛ مونس و تستر، ۲۰۰۸).



شکل ۸-۲- اثر تنش شوری اعمال شده در مراحل رشد مختلف بر عملکرد دانه گندم. برگرفته شده از رنجبر (۲۰۱۰).

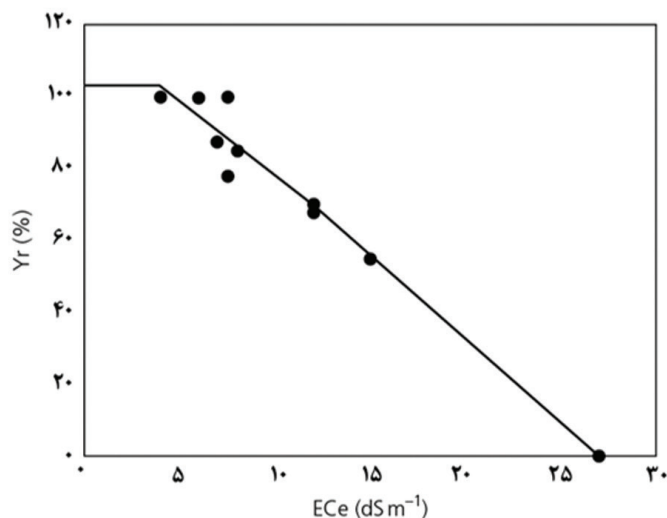


شکل ۸-۳- اثر شوری مختلف منطقه ریشه بر تعداد برگ، پنجه‌دهی و ارتفاع گیاه و هم‌چنین رشد ریشه گیاه گندم.

گریو و همکاران (۱۹۹۳) نشان دادند که تنش شوری هیچ اثر معنی‌داری بر میزان سنبلیچه‌های آغازین ندارد و هم‌چنین در طول این مرحله کوتاه بود.

۳-۲-۸- آستانه تحمل

کشاورزان نیاز به دانستن این دارند که چگونه محصولات آن‌ها به شرایط شوری واکنش نشان خواهند داد. آستانه تحمل شوری یک مفهوم تعریف شده توسط مس و هوفمن (۱۹۷۷) برای تفسیر این مفهوم است. براساس مفهوم آستانه، واکنش دوطرفه به شوری وجود دارد، با توجه به این که در سطوح شوری کم کاهش کمی در رشد محصول و عملکرد وجود دارد اما بالاتر از آستانه، عملکرد محصول با غلظت نمک رابطه معکوسی دارد (شکل ۸-۴).



شکل ۸-۴- تابع واکنش خطی تکه‌ای مناسب برای داده عملکرد واقعی به دست آمده از رقم گندم کویر از رنجبر و بناکار (۲۰۱۱).

برای سطوح شوری بیش از نقطه آستانه برای محصول داده شده، عملکرد مرتبط (Y_r) می‌تواند با مدل واکنش خطی تخمین زده شود (مس و هوفمن):

$$Y_r = 100 - b(EC_e - a)$$

به طوری که نقطه آستانه در دسی‌زیمنس بر متر، b شیب کاهش عملکرد، بیان شده به صورت درصد در دسی‌زیمنس بر متر، و EC_e متوسط هدایت الکتریکی عصاره خاک اشباع شده گرفته شده از منطقه ریشه محصول.

بر اساس تابع بالا، مقدار آستانه متنوع برای گیاهان نتیجه گرفته شده است. برخی تفاوت‌ها در میان ارقام محصول مرتبط به تحمل نمک وجود دارد (جدول ۸-۲). مس (۱۹۹۰) نشان داد که آب و هوای مختلف و خواص خاک می‌تواند منجر به تغییر مقدار آستانه ارقام محصول شوند.

جدول ۸-۲- تفاوت در ارقام گندم با در نظر گرفتن آستانه تحمل شوری.

منابع	رتبه بندی تحمل شوری	کاهش عملکرد در هر واحد افزایش در شوری فراتر از آستانه (درصد)	آستانه (دسی زیمنس بر متر)	رقم
مس و هوفمن، ۱۹۷۷	MT	۷/۱	۶	آمریکایی (قدیم)
فرانکوئیس و همکاران، ۱۹۸۶	T	۳	۸/۶	آمریکایی (جدید)
استپوهن و وال، ۱۹۹۷	MS	۱۶-۱۲/۳	۲/۵	کانادایی
رنجبر و بناکار، ۲۰۱۱	MT	۴/۵	۵	ایرانی (کویر)
رنجبر و بناکار، ۲۰۱۱	MT	۱/۴	۴/۶	ایرانی (روشن)

وان گونوچتن و هوفمن (۱۹۸۴) نشان دادند که مدل واکنش خطی مس و هوفمن می تواند از طریق تابع سیگوئیدی شکل جایگزین شود. به نظر می رسد که مدل های غیرخطی دقیق تر واکنش رشد محصولات به تنش شوری را توصیف کنند. مدل وان گونوچتن (۱۹۸۳) واکنش های ذاتی در عملکرد محصول (Y_m) مرتبط به حداکثر عملکرد (Y_r) به طوری که نمک هیچ تأثیری بر عملکرد نداشته باشد:

$$Y_r = \frac{1}{1 + \left(\frac{C}{C_{50}}\right)^p}$$

$$Y_r = \frac{Y}{Y_m}$$

به طوری که Y عملکرد مطلق، معادل با آن چه توسط گیاه آزمایش شده تولید می شود زمانی که در معرض محلول های ریشه که غلظت نمک آن ها، یا هدایت الکتریکی، c ، در طول دوره رشد ثابت می ماند. معادله ی بالا واکنش های غیرخطی را توصیف می کند به طوری که p یک ثابت تجربی و C_{50} سطح نمک در عملکرد در آن تا ۵۰ درصد کاهش یافته است.

۴-۲-۸- واکنش‌های گیاهان هالوفیت^۱ و گلیکوفیت به شوری

گیاهان به‌طور معمول توسط اکوژیست‌ها به هالوفیت‌ها و گلیکوفیت‌ها دسته‌بندی می‌شوند. اکثر گیاهان زراعی، به‌جز نارگیل^۲ و درخت خرما، گلیکوفیت یا غیرهالوفیت هستند. هالوفیت‌ها در خاک‌های شور، در غلظت‌های بالای نمک‌ها رشد می‌کنند، چه هالوفیت‌های اختیاری با اجباری باشند. بعضی مواقع دسته‌بندی دقیق‌تر برای آن‌هایی که فقط شوری متوسط را تحمل می‌کنند که الیگوهالوفیت^۳ نامیده می‌شوند استفاده می‌شود. گلیکوفیت‌ها نمی‌توانند در وجود غلظت بالای نمک‌ها رشد کنند؛ اگرچه، تعداد کمی از ژنوتیپ‌ها برخی از مکانیسم‌های که توسط آن‌ها پروتوپلاسم در معرض غلظت بالای نمک قرار نمی‌گیرد را دارند (هاله و اراکات، ۱۹۸۹).

در مقایسه‌ای دیگر، برگ‌های گیاهان مقادیر زیاد شوری را بدون آسیب رسیدن نمی‌توانند حفظ کنند، اگرچه، هالوفیت‌ها یون‌های نمک را به‌طور خاص در برگ‌ها برای تنظیم پتانسیل اسمزی نمک‌ها تجمع می‌دهند (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸). بنابراین، استراتژی سازگاری هالوفیت‌ها و گلیکوفیت‌ها متفاوت است. برخی از هالوفیت‌ها نمی‌توانند در شرایط شور بدون استفاده از یون‌های نمک غلیظ شده برای تعادل مواد اسمزی موفق شوند. با فقدان این رویکرد سازگاری، گلیکوفیت‌ها قادر به تحمل شرایط شور که هالوفیت‌ها در آن زنده می‌مانند را نخواهند داشت. در گلیکوفیت یا هالوفیت، فرآیندهای بیوسنتزی هم‌چون فتوسنتز و تنفس به یک اندازه به نمک‌ها حساس هستند (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸).

1. Halophytic

2. CoCnut

3. Oligohalophytes

۳-۸- عملکرد گیاه در شرایط شور

۱-۳-۸- جوانه زنی، رشد و تولید

چارتزولاکیس و کلاپاکی (۲۰۰۰) گزارش کردند که شوری بیش از ۵۰ میلی مول جوانه زنی بذر هیبرید فلفل (*Capsicum annuum* L.) را به تأخیر می اندازد اما درصد جوانه زنی نهایی را کاهش نمی دهد. درصد جوانه زنی به طور معنی داری در ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مول NaCl در هر دو هیبرید کاهش یافت. در این تحقیق، رشد گیاهچه به طور چشم گیری با سطح شوری بیش از ۱۰ میلی مول NaCl کاهش یافت. رنجبر و همکاران (۲۰۰۸) در آزمایش مشابهی دریافتند که شوری با تأخیر در ظهور بذر نسبت به بذور جوانه زده نهایی گندم بیش تر اثر دارد

کاهش رشد گیاه شایع ترین اثر شوری است. گیاهان ممکن است طبیعی به نظر رسند اما آن ها ممکن است برگ های تیره تر، ضخیم تر و آبدارتر نسبت به گیاهان طبیعی داشته باشند. علائم چشمی، هم چون سوختگی برگ، نکروز و برگ ریزی، در برخی گونه ها رخ می دهد، به ویژه در گیاهان چوبی، اگرچه، این علائم در گیاهان علفی نادر هستند مگر این که گیاهان به شدت تنش ببینند. در نتیجه، تشخیص گیاه تحت تنش شوری در مزرعه بدون داشتن یک گیاه بدون تنش برای مقایسه دشوار خواهد بود. چارتزولاکیس و کلاپاکی (۲۰۰۰) دریافتند که ارتفاع گیاه، شاخص سطح برگ و ماده خشک به طور معنی داری در شوری های بالاتر از ۲۵ میلی مول NaCl در هر دو هیبرید فلفل کاهش می یابد، اگرچه، با افزایش شوری خاک تا ۱۰/۲ دسی زیمنس بر متر، درصد روغن در بذر آفتاب گردان نسبتاً تحت تأثیر قرار نگرفت (فرانکوویس، ۱۹۹۶).

از آن جا که عملکردهای بیولوژیکی و دانه گیاهان به طور معنی داری سرکوب می شود، تنش شوری اثرات نامطلوب بر تولید اکثر محصولات زراعی جهانی دارد (شهbaz و همکاران، ۲۰۱۱). تعیین غلظت نمک در خاک شایع ترین راه برای شناخت مشکلات شوری است. آستانه تحمل نمک گیاه می تواند با ترسیم رشد نسبی به عنوان عملکرد مداوم سطوح شوری خاک محاسبه شود. عموماً، کاهش عملکرد در شوری بالا از یک رابطه سیگموئیدی پیروی می کند. در شرایط نمک کم، عملکرد

مستقل از شوری خاک است و به آرامی کاهش می‌یابد. در غلظت‌های حد واسطه، عملکرد به میزان بیش‌تری، اما نسبتاً ثابت کاهش می‌یابد. در نهایت در غلظت‌های بالا، عملکردها نزدیک به صفر شروع به کاهش می‌کنند. در برخی از گیاهان ممکن است قسمت پایینی منحنی سیگموئیدی از بین برود چراکه به مرحله تولید عملکرد نمی‌رسند و از بین می‌روند. از طرفی عملکرد در سطوح شوری بالا بسیار کم است و ارزش تجاری ندارد.

فرانکوئیس (۱۹۹۶) نشان دادند که عملکرد نسبی محصول آفتاب‌گردان با شوری خاک بیش از ۴/۸ دسی‌زیمنس بر متر تحت تأثیر قرار نگرفت. هر واحد افزایش در شوری بالاتر از این نقطه عملکرد را تا ۵ درصد کاهش می‌دهد. براساس اطلاعات مس و هوفمن (۱۹۷۷)، آفتاب‌گردان به‌عنوان متحمل متوسط به نمک دسته‌بندی می‌شود. عملکرد کل میوه فلفل به‌طور معنی‌داری در ۱۵۰ میلی‌مول NaCl تا ۹۵ درصد کاهش یافت (چارتزولاکیس و کلاپاکی، ۲۰۰۰).

۲-۳-۸- صفات بیوشیمیایی

صدمه اکسیداتیو تحت تنش شوری به‌خوبی شناخته شده‌است. این امر ناشی از گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) که برای بسیاری از اجزا سلولی از جمله غشاهای لیپیدی مضر هستند به وجود می‌آید. تولید ROS در شرایط شوری افزایش می‌یابد و مشخص شده‌است که ROS باعث صدمه غشا و دلیل اصلی سمیت سلولی در شرایط نمک است (کیم و همکاران، ۲۰۰۵). گیاهانی که فعالیت آنتی‌اکسیدانی بالایی دارند به صدمه اکسیداتیو ROS متحمل هستند.

به نظر می‌رسد که در شرایط شوری، ROS سطح فعالیت و بیان ژن‌های کدکننده آنزیم‌های سمیت‌زدا را افزایش می‌دهد. گیاهان تراریخته با قابلیت بیان آنزیم‌های پاکسازی‌کننده ROS، برای مثال آسکوروبات پراکسیداز، سوپر اکسید دیسموتاز و گلوتاتیون اس-ترانسفراز/گلوتاتیون پراکسیداز، تحمل تنش اکسیداتیو بیش‌تری نشان می‌دهند. عموماً، فعال‌سازی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در ریشه و اندام هوایی به‌دلیل تنش شوری افزایش می‌یابند، اگرچه در ریشه افزایش چشم‌گیرتر و پایدارتر بود (کیم و همکاران، ۲۰۰۵).

با این حال آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی هم‌چون فعالیت CAT شدیداً افزایش پیدا کرد. اشرف و هریس (۲۰۰۴) دریافتند که در محیط شور، تفاوت‌های چشم‌گیری در مکانیسم‌های آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان متحمل در برابر ROS وجود دارند، پس استفاده از آنتی‌اکسیدان به‌عنوان یک معیار قطعی برای تحمل تنش شوری مبهم است و آن‌ها نتیجه‌گیری کردند که تحقیقات بیش‌تری برای اثبات صحت این مکانیسم مورد نیاز است. به‌طور کلی، گیاهان از یون‌ها به‌جای بیوسنتز اسمولیت‌های آلی (پرولین، بتائین، پلیول‌ها، الکل‌های قندی، قندهای محلول) برای تنظیم اسمزی در شوری استفاده می‌کنند. گلایسین بتائین و ترهالوز^۲ به‌عنوان محافظت‌کننده‌های اسمزی^۳ با ترمیم ساختارهای چهارگانه پروتئین‌ها و حفظ وضعیت غشاها عمل می‌کند. مانیتول^۴ به‌عنوان یک پاکساز کننده رادیکال آزاد عمل می‌کند؛ اگرچه، پرولین یک مقصد ذخیره‌ای برای کربن و نیتروژن و رادیکال‌های آزاد پاک‌سازی شده است (چینوسامی و همکاران، ۲۰۰۵).

۳-۳-۸- فتوسنتز و رنگدانه‌ها

فتوسنتز، به‌عنوان فرآیند فیزیولوژیکی اساسی و پیچیده، به‌شدت در همه فازهای خود با تنش شوری تحت تأثیر قرار می‌گیرد. مکانیسم فتوسنتز اجزا مختلفی هم‌چون رنگدانه‌های فتوسنتزی و فتوسیستم‌ها، سیستم انتقال الکترون و مسیرهای احیاء CO₂ را درگیر می‌کند؛ بنابراین، هر گونه صدمه تنش شوری در هر سطحی ظرفیت فتوسنتزی گیاهان را کاهش می‌دهد (اشرف و هریس، ۲۰۱۳). در مطالعات متعددی نشان داده شده است که بازدارندگی ناشی از نمک در فتوسنتز با بسته شدن روزنه و محدودیت‌های غیر روزنه‌ای با قرار گرفتن بلند مدت در معرض نمک همراه است (شهباز و همکاران، ۲۰۱۱).

شهباز و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند که تنش شوری به‌طور چشم‌گیری

-
1. Polyols
 2. Trehalose
 3. Osmoprotectants
 4. Mannitol

ویژگی‌های تبادل گازی مختلف هم‌چون میزان فتوسنتز، کارایی استفاده از آب (نسبت میزان فتوسنتز به میزان تنفس)، میزان تنفس، غلظت CO_2 داخلی و هدایت روزنه‌ای را در همه ارقام آفتاب‌گردان مورد آزمایش کاهش داد. تنش ۱۵۰ میلی‌مول NaCl بر محتوای کلروفیل a و b و نسبت کلروفیل a/b اثر معنی‌داری نداشت؛ اگرچه، تنش شوری به‌طور چشم‌گیری نسبت C_3/C_4 را افزایش داد. این محققان نتیجه گرفتند که تحمل نمک در ارقام متحمل با بهبود ویژگی‌های تبادل گازی همراه بود. معمولاً، تنش شوری نسبت کلروفیل a/b را افزایش می‌دهد، زیرا در طول فرآیند تجزیه کلروفیل، کلروفیل b شاید به کلروفیل a تبدیل شود که در نتیجه منجر به افزایش محتوای کلروفیل a می‌شود (اکاردت، ۲۰۰۹؛ فانگ و همکاران، ۱۹۹۸).

در گیاه جو، میزان فتوسنتز خالص (P_n) در شرایط شوری کم یا بدون شوری در طول آزمایش افزایش می‌یابد در حالی که در تنش شوری متوسط بدون تغییر می‌ماند و در سطوح شوری بالا کاهش می‌یابد (۹ و ۱۲ دسی-زیمنس بر متر). لو و همکاران (۲۰۰۲) نشان دادند که شاخص محتوای کلروفیل (CCI) و کارتنوئید در گیاهان در شرایط تنش بدون تغییر نیست، اگرچه در چنین موردی CCI در شرایط تنش افزایش می‌یابد (بردمیر، ۲۰۰۵؛ مجیدیان و همکاران، ۲۰۰۸؛ پیراسته-انوشه و امام، ۲۰۱۲ الف). از آنجا که شوری عملکرد بیولوژیکی (رشد و توسعه گیاه) را بیش از جذب سدیم تحت تأثیر قرار می‌دهد، در چنین موردی درصد نیتروژن در برگ‌ها افزایش می‌یابد و برگ‌ها تیره‌تر از شرایط بدون نمک دیده می‌شوند، بنابراین ممکن است CCI بیش از شرایط طبیعی باشد. پیراسته-انوشه و همکاران (۲۰۱۴ ب) مشاهده کردند که تفاوت چشم‌گیری در میان تیمارهای شوری در مورد CCI تا ۱۴ روز بعد از کشت (DAS) وجود ندارد. از ۱۴ تا ۴۲ روز بعد از کشت، CCI در همه تیمارهای شوری افزایش یافت. این افزایش در بالاترین تیمار شوری بیش‌تر بود و بیش‌ترین ($14/5$) و کم‌ترین ($10/2$) CCI ها به ترتیب در ۱۲ و $67/0$ دسی‌زیمنس بر متر یافت شد (جدول ۸-۳).

جدول ۸-۳- اثر تیمارهای شوری بر شاخص محتوای کلروفیل (CCI) در گیاه جو
(پیراسته-آنوشه و همکاران، ۲۰۱۴)

شوری (دسی زیمنس بر متر)	تعداد روز بعد از کشت		
	۱۴	۴۲	۷۰
0/62	9/3 ^a	10/2 ^{de}	11/1 ^e
3	9/3 ^a	10/8 ^d	11/9 ^d
6	9/2 ^a	11/6 ^c	13 ^c
9	9/4 ^a	14 ^{ab}	16/2 ^b
12	9/1 ^a	14/5 ^a	19/4 ^a

بر اساس LSD (۵ درصد) میانگین‌ها با حروف مشابه در هر ستون اختلاف معنی‌داری ندارند

اثر شوری بر تغییرات CCI در گیاهان ممکن است متفاوت باشد. جلیل و همکاران (۲۰۰۸) تنوع در واکنش‌های کلروفیل به سطوح مختلف شوری را مشاهده کردند. آن‌ها مشاهده کردند که در سطوح تنش شوری حداقل، محتوای کلروفیل a و b و کل مقدار کمی کاهش یافت و در محیط تنش شوری بالاتر کاهش در محتوای این رنگدانه‌ها بیش‌تر شد. شوری نسبت کلروفیل a به کلروفیل b را تحت تأثیر قرار می‌دهد. نتیجه‌گیری می‌شود که تخریب رنگدانه‌های کلروفیل و بی‌ثباتی کمپلکس پروتئین رنگدانه دلیل اصلی کاهش محتوای کلروفیل در محیط کشت شوری است. این امر نیز می‌تواند به دلیل دخالت نمک‌ها با سنتز de novo پروتئین‌ها، اجزا ساختاری کلروفیل، تا شکسته شدن کلروفیل باشد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷، ۲۰۰۸). به عبارت دیگر، گزارش شده‌است که در گونه‌های متحمل به نمک، محتوای کلروفیل افزایش می‌یابد در حالی که در گونه‌های حساس به نمک محتوای کلروفیل کاهش می‌یابد (حمادا و ال-انانی، ۱۹۹۴؛ خان و همکاران، ۲۰۰۹). بنابراین، محتوای کلروفیل نمی‌تواند به‌عنوان یک شاخص کلی برای تحمل تنش شوریدر نظر گرفته شود و باید با شاخص‌های دیگر رشدی بررسی شود.

اشرف و هریس (۲۰۱۳) استفاده از کارتنوئیدها را به‌عنوان معیار قابل اعتماد برای تحمل شوری پیشنهاد کردند. آن‌ها هم‌چنین نشان دادند که بهبود رشد در گیاهان تحت شوری به دلیل نقش قابل توجه زئازانتین در کاهش تنش اکسیداتیو غشاها است.

میزان فتوسنتز (A)، کارایی استفاده از آب^۱ (WUE) به‌عنوان A/E محاسبه می‌شوند، میزان تنفس (E)، غلظت CO₂ داخلی (C_i) و هدایت روزنه‌ای (g_s) ارقام آفتاب‌گردان به‌طور معنی‌داری در شرایط شور کاهش یافتند (شهباز و همکاران، ۲۰۱۱). محتوای کلروفیل a و b و نسبت آن‌ها با NaCl ۱۵۰ میلی‌مول تحت تأثیر قرار نگرفت؛ اگرچه، نسبت C_i/C_a به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. شهباز و همکاران (۲۰۱۳) نتیجه گرفتند که همبستگی بین صفات تحمل شوری در ارقام متحمل با بهبود ویژگی‌های تبادل گازی وجود دارد.

۴-۳-۸- رشد سلول و برگ

رشد و توسعه سلول برگ به یون‌های نمک متحمل نیستند، حتی زمانی که در شرایط طبیعی فرآیندهای تسهیم و انتقال به‌طور مطلوب عمل کنند. این نتایج از مصرف انرژی برای حفظ شیب‌های غلظت در تسهیم یون و سنتز محلول‌های آلی برای تنظیم پتانسیل اسمزی یون‌های نمک در واکوئل حاصل می‌شوند (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸). بارگیری یون‌ها در واکوئل فرآیند نیاز به صرف انرژی است که می‌تواند در شرایط بدون تنش برای فرآیندهای بیوسنتزی به کار روند. براساس مدل طویل شدن سلول، میزان طویل شدن سلول (r) با تغییرات در توسعه‌پذیری دیواره سلولی (ϕ)، فشار تورژسانس (P)، و آستانه دیواره سلول (Y) (لوکهارت، ۱۹۶۵): ϕ و Y ویژگی‌های فیزیکی دیواره سلول هستند، اما آستانه آن به مقدار فشار تورژسانسی که زیر آن هیچ روند برگشت‌پذیر دیواره سلولی رخ ندهد، بستگی دارد. این مفهوم می‌تواند بدین شکل بیان شود:

$$r = \phi(P - Y)$$

بنابراین، رشد سلول می‌تواند با کاهش در ϕ ، P، افزایش در Y، یا با ترکیبی از این عوامل، کاهش یابد. از آن‌جا که غلظت نمک پتانسیل اسمزی خاک اطراف ریشه‌ها را کاهش می‌دهد، بنابراین تنش شوری رشد سلول را از طریق کاهش تورژسانس سلول تحت تأثیر قرار می‌دهند (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸). اگرچه، این نوع کاهش

تورژسانس سلول دلیل کاهش میزان طویل شدن برگ در گیاهانی که برای مدت طولانی محلول‌های شور را تحمل می‌کنند نیست.

نشان داده شده‌است که کاهش رشد سلول می‌تواند بدون هیچ تغییری در فشار تورژسانس سلول رخ دهد که این امر نشان‌دهنده آن است که رشد کم گیاهان در شرایط شور در طولانی مدت ممکن است به عوامل دیگری غیر از کاهش تورژسانس سلول مربوط باشد (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸). برای مثال، میزان رشد برگ گیاهان شورزی زمانی که تورژسانس برگ به‌طور مصنوعی با فشاردادن^۱ سیستم ریشه بالا رفت افزایش نیافت.

به‌نظر می‌رسد که در تنش شوری، ریشه‌های گیاه پیام شیمیایی شبیه به تنظیم‌کننده رشد به اندام هوایی می‌فرستند و از رشد اندام هوایی جلوگیری می‌کنند (مونس و تستر، ۲۰۰۸)؛ اگرچه، این که تنش شوری از طریق افزایش مقدار Y یا کاهش مقدار ϕ ، رشد سلول را کاهش دهد مشخص شده‌است. کاهش در ϕ برای ریشه‌ها (نومن و همکاران، ۱۹۹۴) و برگ‌های (کرامر و بومن، ۱۹۹۱؛ نیومن، ۱۹۹۴) ذرت در محیط شور مشاهده شده‌است.

تنش شوری می‌تواند مقدار Y بافت‌های ریشه و برگ را افزایش دهد (کرامر و بومن، ۱۹۹۱؛ پریچارد و همکاران، ۱۹۹۱). نتایج مشابه توسط نیومن و همکاران (۱۹۹۴) بر ممانعت رشد سلول‌های ریشه ذرت در واکنش به ۱۰۰ مول بر متر مکعب NaCl گزارش شده‌است. قابلیت سلول‌های ریشه برای انباشته کردن نمک از سلول‌های ریشه به شدت با میزان رشد همبستگی دارد. سلول‌های برگ گیاه یک مخزن ذخیره سازی برای جداسازی نمک در واکوئل‌ها فراهم می‌کنند. بنابراین، در طول دوره رشد، سلول‌های برگ می‌توانند غلظت یون‌ها را در سیتوپلاسم تنظیم کنند. به عبارتی دیگر، زمانی که رشد مستقیماً توسط نمک در ناحیه ریشه جلوگیری می‌شود، قابلیت آن برای تخصیص انتقال نمک به اندام هوایی آسیب می‌بیند. مشاهده شده‌است که در شرایط تنش شوری، تعادل تسهیم یون‌های نمک سلول ریشه گیاه و تخصیص سلول برگ مختل می‌شود، زیرا فشار بیش‌تری بر قابلیت

جداسازی واکوئل اعمال می‌شود. به این معنی، یون‌های نمک به سمت سیتوپلاسم یا به درون فضاهای درون سلولی حرکت خواهند کرد. انباشته شدن یون‌های نمک در فضاهای سلول برای عملکرد سلول خطرناک است. با انباشته شدن نمک در سیتوپلاسم، عملکرد سلول به‌طور مستقیم به دلیل سمیت یونی بازداشته خواهد شد. با تجمع نمک در فضاهای درون سلولی، به دلیل نیروی محرکه توسعه سلول، رشد سلول به‌طور کامل متوقف خواهد شد و فشار تورژسانس به زیر مقدار Y دیواره سلول سقوط خواهد کرد. در چنین مواردی، محدودیت آب در سلول‌های برگ محلول‌های سلولی را تا سطحی که متابولیسم سلول به‌طور برگشت پذیری تحت تأثیر قرار گیرد غلیظ می‌شود (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸).

علاوه بر این، تفاوت‌ها در حساسیت به شوری در میان گیاهان با تفاوت‌هایی مرتبط است که با حداکثر رساندن غلظت یون‌های نمک در واکوئل‌های برگ در ارتباط هستند. پس، گیاهان متحمل به نمک قادر به جداسازی مؤثر نمک‌ها در برگ‌هایشان هستند حتی زمانی که میزان یون نمک منتقل شده به سلول برگ بیش‌تر شده باشد (پسراکلی، ۲۰۱۴). یون‌های نمک می‌توانند الگوهای رشد و توسعه سلول گیاه را تغییر دهند. ریشه گیاهی که به مدت طولانی در معرض شوری قرار گرفته باشد به‌طور تدریجی اندازه برگ را کاهش می‌دهد (مونس و همکاران، ۱۹۸۸). به این معنی، میزان تقسیم سلول، و توسعه و مدت توسعه سلول کاهش خواهد یافت. در کل، اندازه نهایی سلول‌های برگ اگر تقسیم سلولی توسط تنش شوری تحت تأثیر قرار گرفته باشد، کاهش خواهد یافت (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸).

۴-۸- مکانیسم تحمل شوری

تحمل شوری قابلیت یک گیاه برای رشد و توسعه چرخه حیات خود در محیطی که حاوی درصد زیادی از محلول‌های نمکی است، می‌باشد. تحمل شوری معمولاً به‌صورت تولید عملکرد نسبی در مقایسه با شرایط بدون نمک در طول فصل رشد اندازه‌گیری می‌شود (مونس، ۲۰۰۲). تحمل نمک می‌تواند به‌عنوان بقای گیاه ارزیابی شود، اما برای گونه‌های یکساله، مقدار عملکرد بیولوژیکی کاربردی‌تر خواهد بود، چرا که معمولاً به عملکرد دانه مرتبط است.

تحميل نمک گیاه در مراحل مختلف رشد، متفاوت خواهد بود. در میان غلات، جو نسبت به برنج متحمل تر است. برخی از لگوم‌ها بسیار حساس هستند، حتی حساس تر از برنج. گندم نان به طور متوسط و گندم دروم کم تر متحمل است. یونجه^۱ و Lucerne به طور متوسط متحمل هستند، و هالوفیت‌های هم چون شور (Atriplex spp.) به خوبی در شوری‌ها بیش تر از آب دریا رشد می کنند. تنوع در تحمل شوری در گونه های دولپه حتی بیش تر از گونه های تک لپه است (لوچی، ۱۹۸۴؛ مونس و تستر، ۲۰۰۸). نتایج نشان می دهند که در سطح شوری داده شده، گونه های متحمل به نمک هم چون چغندر قند ممکن است تنها ۲۰ درصد کاهش در وزن خشک داشته باشند، گونه های به طور متوسط متحمل هم چون پنبه، ممکن است ۶۰ درصد کاهش داشته باشند و گونه های حساس هم چون سویا ممکن است از بین روند (گرین وی و مونس، ۱۹۸۰).

گیاهان مکانیسم های بیوشیمیایی و مولکولی بسیاری برای غلبه بر شوری استفاده می کنند. مکانیسم های تحمل نمک فرآیندهای با پیچیدگی بسیار یا کم می تواند باشند. به نظر می رسد تغییر در مسیرهای بیوشیمیایی شامل تغییراتی است که برای محافظت از مکانیسم های اصلی هم چون فوسنتز و تنفس توسط سلول بکار گرفته می شوند (بوتلا و همکاران، ۱۹۹۴؛ پریدا و داس؛ ۲۰۰۵؛ والبت و کولیس، ۱۹۸۵). برخی از گیاهان برای کنار آمدن با تنش شوری سازگار شده اند؛ اگرچه، اکثریت این گیاهان حساس به تنش هستند و در شرایط یون های نمک زیاد در ناحیه ریشه زنده نخواهند ماند یا با کاهش تولید بیوماس زنده خواهند ماند (هاله و اورکات، ۱۹۸۹).

۱-۴-۸- نقش واکوئل

در این جا دو مکانیسم است که گیاه برای ممانعت از رسیدن نمک به برگ از سیتوپلاسم از آن ها استفاده می کند. یون های نمک می توانند در آپوپلاست انباشته شوند یا به سمت واکوئل حرکت کنند. ساخت یون های نمک در آپوپلاست منجر به افزایش در شیب اسمزی بین داخل و بیرون سلول می شود. برای تنظیم تعادل

ترمودینامیک^۱، آب درون سلول به فضاهای بین سلولی منتشر می‌شود که این امر منجر به از دست دادن آب شدید سلولی و احتمالاً مرگ سلول می‌شود. بنابراین، صفات تحمل تنش با مقادیر یون‌های نمک که در واکوئل انباشته می‌شوند، مرتبط هستند (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸).

یون‌های نمک از طریق غشای سلولی و سیتوپلاسم برای ورود به واکوئل عبور می‌کنند. مقدار یون‌های نمک که از غشا سلولی عبور می‌کنند نباید بیش‌تر از مقدار وارد شده به واکوئل باشد تا خطر تنش شوری به حداقل برسد (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸). مقدار جریان نمک با ظرفیت ذخیره ریشه و غلظت نمک در محلول خاک کنترل می‌شود. بنابراین، گیاهان متحمل به نمک نیاز به ظرفیت جداسازی واکوئلی فعال برای انبار کردن مقادیر زیاد یون‌های نمک تحویل داده شده از آوند چوبی به برگ دارند (لوچلی و اسپستین، ۱۹۹۰).

۲-۴-۸- تنظیم اسمزی

جداسازی یون‌های نمک بین سیتوپلاسم و واکوئل شیب اسمزی قوی در عرض غشا واکوئلی ایجاد می‌کند. این جریان از طریق افزایش در سنتز مولکول‌های شیمیایی و بیوشیمیایی در سیتوپلاسم تنظیم می‌شود، و فرآیندی که به‌عنوان تنظیم اسمزی شناخته می‌شود. تنظیم اسمزی توسط گیاهان به‌عنوان مکانیسم مهم برای غلبه بر تنش شوری استفاده می‌شود.

محلول‌های سازگار هم‌چون پرولین، گلیسین بتائین، پرولین بتائین، بتا-آلانین بتائین^۲، دی-سوربیتول^۳، دی-مانیتول^۴، سوکروز، گلوکز، فروکتوز، دی-پینیتول^۵،

-
1. Thermodynamic
 2. B-alaninebetaine
 3. D- sorbitol
 4. D- mannitol
 5. D-pinitol

ال-کوبراشیتول^۱، میواینوزیتول^۲، بی-دی-متیل-سولفونه^۳ و پروپیونات^۴ توسط گیاهان در مکانیسم‌های تنظیم اسمزی استفاده می‌شوند (لوچلی و اسپستین، ۱۹۹۰). عموماً، اصطلاح محلول‌های سازگار برای اشاره به این اسمولیت‌های آلی استفاده می‌شوند که به دلیل سازگاری احتمالی آن‌ها با اجزاء سیتوپلاسمی و فرآیندهای سلولی است (مونس و تستر، ۲۰۰۸). برای مثال، سنتز پرولین در گیاهان سیب‌زمینی در محیط‌های شور تا ۸۰ برابر افزایش می‌یابد. شواهد ژنتیکی اهمیت گلايسين-بتائين در بهبود تحمل نمک در جو و ذرت نشان داده شده‌اند (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸). شواهد مشابه برای مانیتول، یک تنظیم کننده اسمزی مهم در کرفس^۵ نیز نشان داده شده‌است (تارسینسکی و همکاران، ۱۹۹۳).

گیاهان مقدار قابل توجهی از کربن را برای تولید پیش‌ماده‌های اسمزی کافی مصرف می‌کنند (صرف انرژی) و این فرآیند به‌طور بالقوه رشد طبیعی و توسعه گیاه را محدود می‌کند (مونس و تستر، ۲۰۰۸). گیاهان هم‌چنین غلظت‌های بالا یون‌های غیرآلی برای تنظیم اسمزی استفاده می‌کنند (گرین‌وی و مونس، ۱۹۸۰). هزینه انرژی این رویکرد بسیار کم‌تر از سنتز ترکیبات آلی در سلول است (مونس و تستر، ۲۰۰۸؛ یاو، ۱۹۸۳).

در سلول‌های برگ، برای انباشته یک مول از NaCl به‌عنوان یک اسموتیکوم^۶، نزدیک به ۷ مول ATP نیاز است. در مقایسه، مقدار ATP مورد نیاز برای سنتز یک مول از محلول سازگار آلی به‌طور چشم‌گیری بالاتر است. نیاز ATP برای سنتز یا انباشته شدن محلول‌ها برای یون سدیم ۳/۵، برای مانیتول ۳۴، برای پرولین ۴۱، برای گلايسين-بتائين ۵۰ و به‌طور تقریبی برای ساکارز ۵۲ تخمین زده شده‌است (مونس و تستر، ۲۰۰۸). در کل، تولید اسموتیکوم ممکن است یک سازگاری برای بقا

1. L-quebrachitol

2. Myoinositol

3. B-dimethylsulphone

4. Propionate

5. Celery

6. Osmoticum

گیاهان در محیط‌های شور باشد اما این مکانیسم رشد گیاه را به دلیل سمیت یون و کمبود تحت تأثیر قرار می‌دهد (مونس و تستر، ۲۰۰۸؛ ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸).

۳-۴-۸- ورود نمک در مقابل خروج

از آن‌جا که غشاهای سلولی فرآیندهای انتخابی برای جذب یون دارند، ورود سدیم محدود می‌شود. بنابراین، مقدار یون نمک در ریشه‌ها و ساقه‌های گیاهان بعضی اوقات بیش از برگ‌ها می‌شود. به دلیل تفاوت در انتخاب انتقال در غشاها در میان گونه‌های گیاهی، ممکن است آن‌ها به ممانعت کننده^۱ نمک و غیر ممانعت کننده نمک تقسیم شوند (هاله و اورکات، ۱۹۸۹).

خروج سدیم از طریق ریشه‌ها برای جلوگیری از غلظت‌های سمی یون سدیم در برگ‌ها رخ می‌دهد. انباشته شدن یون سدیم و القای اثرات سمی بعد از روزها یا هفته‌ها، بسته به گونه ظاهر می‌شود و باعث زودرس یا پیری برگ‌های پیرتر می‌شود (مونس و تستر، ۲۰۰۸).

گیاهان متحمل به نمک برخی از شواهد خروج یون سدیم از برگ را نشان می‌دهند. این امر خصوصاً برای بسیاری از گونه‌های گلیکوفیت شامل گیاهان زراعی هم‌چون گندم و جو، ذرت، نخود و لوبیاها، و هم‌چنین برخی از هالوفیت‌ها صادق است (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸).

در اغلب گونه‌ها، به‌نظر می‌رسد یون سدیم قبل از دز یون کلر به غلظت سمی می‌رسد، بسیاری از مطالعات بر مکانیسم‌های خروج یون سدیم درون گیاه تمرکز دارند. اگرچه، در برخی از گونه‌ها هم‌چون سویا، یون کلر یون سمی‌تر در نظر گرفته می‌شود. عموماً، گیاهان مقادیر بالایی از یون سدیم و کلر را که با استفاده از برخی از تغییرات آناتومیکی و مکانیسم‌های تسهیم خارج سلولی به برگ‌ها می‌رسند تحمل می‌کنند (مونس و تستر، ۲۰۰۸). تفاوت‌های بین مقادیر یون سدیم و کلر در ریشه و سلول‌های برگ وجود دارد. ریشه‌ها در مقایسه با برگ‌ها غلظت کم‌تری از کلر دارند که با افزایش شوری بیش‌تر می‌شود در حالی که یون سدیم در برگ‌ها بسیار کم‌تر از یون کلر هستند (چارترزولاکیس و کلپاکی، ۲۰۰۰).

در برخی از هالوفیت‌های دولپه‌ای، افزایش حجم سلول ناشی از ذخیره سازی نمک وجود دارد که این امر به دلیل افزایش حجم واکوئل (پرآبی^۱) به‌منظور دفع یون سدیم و یون کلر در برگ یا ساقه است. برخی از شواهد نشان داده‌اند که غده‌های نمکی تنها سازگاری آناتومیکی هستند که در برخی از هالوفیت‌های تک لپه ایجا می‌شوند (مونس و تستر، ۲۰۰۸). گیاه جو که در محیط‌های شور دوام قابل توجهی دارد، یون کلر را به میزان قابل توجهی در سلول‌های اپیدرم در مقایسه با سلول‌های مزوفیل ذخیره می‌کند (مونس و تستر، ۲۰۰۸).

اغلب هالوفیت‌ها یون‌های نمکی را به‌عنوان اسموتیکوم برای کنترل غلظت یون‌های خارجی استفاده می‌کنند. در بسیاری از گلیکوفیت‌ها، هیچ ارتباط قابل مشاهده‌ای بین خروج نمک و تحمل نمک وجود ندارد. در حالی که، خروج یون سدیم یک ویژگی عمومی گزارش شده در برخی از لاین‌های گندم متحمل به نمک است، لاین حساس به نمک مقادیر یون سدیم اندام هوایی آن نسبت به لاین‌های متحمل بسیار کم‌تر است. در آزمایش مشابهی، ارقام ذرت متحمل نسبت به ارقام غیرمتحمل یون سدیم بیش‌تری به اندام هوایی انتقال می‌دادند. بنابراین، به نظر می‌رسد که حداقل در برخی از گلیکوفیت‌ها، خروج نمک به‌طور ضروری با ویژگی‌های تحمل نمک ارتباط ندارد (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸).

۴-۸- خاصیت انتخابی Na^+/K^+

نشان داده شده‌است که انتخاب یون‌ها توسط گیاهان مسیر روشنی برای تحمل محیط‌های شور است. برای مثال، در مفهوم خاصیت انتخابی Na^+/K^+ ، جذب یون سدیم می‌تواند از طریق یون پتاسیم برای اجازه دادن گیاه برای تحمل محیط‌های نمکی جایگزین شود. بنابراین، خاصیت انتخابی Na^+/K^+ می‌تواند به‌عنوان معیار مهم در انتخاب محصولات تجاری در نظر گرفته شود (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸). اگرچه، صفت خاصیت انتخابی Na^+/K^+ به‌طور ضروری در گلیکوفیت‌ها مطرح است. برای

1. Succulence

2. Discrimination

مثال، برخی از ژنوتیپ‌های جو متحمل به نمک کشت شده و نزدیکان وحشی آن‌ها افزایش در صفت خاصیت انتخابی Na^+/K^+ نشان ندادند. به‌طور مشابهی، برخی از نزدیکان وحشی گندم نسبت به گندم تمایل متفاوتی به تجمع یون سدیم دارند. باور شده‌است که این امر به دلیل افزایش خاصیت انتخابی نیست بلکه به نسبت، برای کنترل بیش‌تر انباشته شدن نمک است (مونس و تستر، ۲۰۰۸). هالوفیت‌ها به‌عنوان یک ابزار تحمل برای تنظیم اسمزی ترحیح می‌دهند که یون حاوی سدیم به جای یون پتاسیم در سلول جایگزین شوند. ارتباط مثبت بین ورود یون سدیم و تحمل نمک در این گیاهان وجود دارد (ولکمر و همکاران، ۱۹۹۸).

۵-۸- نمک و تنش آب

شوری و هم‌چنین تنش آب قابلیت گیاهان برای جذب آب را کاهش می‌دهد و میزان رشد گیاه به دلیل تغییر در متابولیسم گیاه کاهش می‌یابد (مونس، ۲۰۰۲). به‌طور کلی، در شرایط شوری پتانسیل اسمزی محلول خاک مشابه تنش خشکی است. برخی تفاوت‌ها بین علائم گیاهان تحت تنش شوری و تحت تنش آب وجود دارد. عموماً، گیاهان در شرایط شوری سر پا هستند و پژمرده نمی‌شوند که این به معنی این است که سلول‌ها باید دارای پتانسیل آبی باشند که آن‌ها را قادر به جذب آب کند (هاله و اورکات، ۱۹۸۹).

شوری هم‌چنین از توسعه اندام‌های هوایی جانبی جلوگیری می‌کند و رشد زایشی را تحت تأثیر قرار می‌دهد، مانند گل‌دهی زود هنگام یا کاهش در تعداد گلچه‌ها. همه این تغییرات در رشد گیاه واکنش به اثر اسمزی نمک هستند و مشابه واکنش‌های تنش خشکی است. بنابراین، در تنش خشکی، مشابه با تنش شوری، گیاهان محلول‌های سازگار هم‌چون، پرولین و مانیتول، برای تنظیم اسمزی انباشته می‌کنند (مونس و تستر، ۲۰۰۸).

واکنش‌های هورمونی بین دو تنش شوری و خشکی نیز مشابه هستند، برای مثال، محتوای ABA به‌عنوان نتیجه تنش‌های آب و نمک افزایش خواهد یافت (هی و کرامر، ۱۹۹۶). قرار گرفتن طولانی مدت، فتوسنتز را نیز در تنش کمبود آب و نمک کاهش می‌دهد (مونس، ۲۰۰۲).

۶-۸- پرایمینگ^۱ بذر برای تحمل شوری بالاتر

شوری رشد و توسعه گیاه را در هر زمانی در طول چرخه تحت تأثیر قرار می‌دهد. به عبارتی دیگر، گیاهان تنش شوری در مراحل مختلف رشد، هم‌چون جوانه‌زنی، رشد رویشی و زایشی دریافت می‌کنند. در محیط‌های پرتنش، جوان‌زنی سریع و یک‌دست گیاهان، به‌ویژه یک‌ساله‌ها، برای پتانسیل عملکرد ضروری است (پیراسته-آنوشه و همکاران، ۲۰۱۴ الف). رویکرد مهم برای افزایش عملکرد محصولات در تنش شوری توانمندی بذر است. استراتژی توانمندی بذر شامل هیدروپرایمینگ^۲، اسموپرایمینگ^۳، هالوپرایمینگ^۴، ترموپرایمینگ^۵ و هورموپرایمینگ^۶ است.

استقرار گیاه با پرایمینگ (پیش تیمار) بذر در بسیاری از گونه‌های گیاهی بهبود می‌یابد. پرایمینگ به‌عنوان پیش کشت بذر در محلولی که به آن‌ها اجازه جذب آب را برای بهبود مرحله اول جوانه‌زنی بذر می‌دهد تعریف شده است؛ اگرچه، این امر از خروج ریشه‌چه از پوشش بذر جلوگیری می‌کند (هیدیکر و همکاران، ۱۹۷۳). همان‌طور که تیلور و همکاران (۱۹۹۸) پیشنهاد کردند، پرایمینگ بذر شامل خیساندن، تکنولوژی‌های پوششی و تهویه بذر است. بنابراین، پرایمینگ بذر می‌تواند به‌عنوان هیدروپرایمینگ (خیساندن در آب) یا اسموپرایمینگ (خیساندن در محلول‌های اسمزی هم‌چون پلی‌اتیلن گلیکول^۷) طبقه‌بندی شود.

۱-۶-۸- هیدروپرایمینگ

در هیدروپرایمینگ، بذور قبل از کشت در آب خیسانده می‌شوند و این امر شاید با خشک شدن بذور توسط هوا دنبال شود یا نشود (پیل و نکر، ۲۰۰۱). بهبود

-
1. Priming
 2. Hydro-priming
 3. Osmo-priming
 4. Halo-priming
 5. Thermo-priming
 6. Hormo-priming
 7. Polyethylene glycol

در تحمل نمک گیاهان به دنبال هیدروپرایمینگ در بسیاری از مطالعات مشاهده شده‌است. حمیدی و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند که اثر هیدروپرایمینگ بر درصد جوانه‌زنی گندم بیش‌تر از دیگر انواع پرایمینگ است. اگرچه، اثر آن بر ارتفاع اندام‌هوایی متوسط بود و بر سطح برگ کم‌تر از دیگر تیمارهای پرایمینگ بود. مکانیسم‌هایی که رشد گیاه و عملکرد بذر را در محیط‌های شور و غیر شور از طریق کاربرد این تکنیک ساده بهبود می‌بخشند هنوز روشن نیستند (اشرف و همکاران، ۲۰۰۸).

۲-۶-۸-اسموپرایمینگ

در اسموپرایمینگ (اسمو-تهویه یا تهویه اسموتیک)، بذور برای یک دوره زمانی خاص در محلول‌های از قندها، پلی‌اتیلن گلیکول (PEG)، گلیسرول، سوربیتول یا مانیتول قرار می‌گیرند و به دنبال آن قبل از کشت توسط هوا خشک می‌شوند. پتانسیل آبی کم این محلول‌ها باعث جذب جزئی بذر می‌شوند، بعد از آن فرآیندهای متابولیک آغازین فعال می‌شوند؛ ولی جوانه‌زنی تکمیل نمی‌شود (پیل و نکر، ۲۰۰۱). پیراسته-آنوشه و حمیدی (۲۰۱۳) گزارش کردند که درصد جوانه‌زنی، طول گیاهچه و ریشه‌چه در کلزا (*Brassica napus*) به‌طور معنی‌داری با کاربرد PEG در پرایمینگ بذر تحت تأثیر قرار می‌گیرد. پرایمینگ بذر با PEG اثر بیش‌تری بر طول ریشه‌چه دارد. اگرچه، در برخی از آزمایشات نشان داده شد که PEG به‌طور معنی‌داری درصد جوانه‌زنی را کاهش داد، اما رشد گیاهچه آفتاب‌گردان را افزایش داد (حمیدی و پیراسته-آنوشه، ۲۰۱۳). اسموپرایمینگ تنها جوانه‌زنی بذر را افزایش نمی‌دهد بلکه عملکرد کلی گیاه را در شرایط طبیعی یا تنش شوری افزایش می‌دهد. کاربرد 20PEG-8000 درصد برای ۲ روز در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد نرخ جوانه‌زنی، درصد جوانه‌زنی، رشد گیاهچه و تولید ماده خشک را تحت تنش آب، غرقابی، تنش سرما یا محیط شور در چاودار ایتالیایی (*Lolium ultiforum*) و سورگوم (*Sorghum bicolor*) افزایش داد (هور، ۱۹۹۱).

۳-۶-۸- هالوپرایمینگ

هالوپرایمینگ (خیساندن بذر در محلول های نمک های غیرآلی) نشان داده که اثر قابل توجه و مثبت بر جوانه زنی بذر و ظهور، استقرار گیاهچه و تولید محصول در محیط های شور دارد (اشرف و همکاران، ۲۰۰۸). حمیدی و همکاران (۲۰۱۳) اثر هالوپرایمینگ را با هیدروپرایمینگ بر جوانه زنی و رشد گندم (*Triticum aestivum*) مقایسه کردند. تیمار کردن با هالوپرایمینگ شامل ترکیبی از KNO_3 و KH_2PO_4 و نیتروژن به علاوه فسفر بود. آن ها مشاهده کردند که هر دو پرایمینگ بذر اثرات قابل توجهی بر همه صفات اندازه گیری شده دارند و درصد جوانه زنی، طول گیاهچه و ریشه چه، ارتفاع گیاه و سطح برگ را افزایش می دهند. افزایش دادن KNO_3 و KH_2PO_4 کاهش دادن نیتروژن به علاوه فسفر با اثر مثبت بیش تر همراه بود لذا بهترین ترکیب KH_2PO_4 ، KNO_3 و نیتروژن به علاوه فسفر به ترتیب، ۱۰۰ میلی مولار، ۵۰۰ میلی مولار، ۵۰ میلی مولار به علاوه ۱۰ میلی مولار بود.

هالوپرایمینگ ظهور گیاهچه و هم چنین رشد متعاقب گیاه را بهبود می بخشد، بنابراین، عملکرد نهایی گیاه را افزایش می دهد. اشرف و همکاران (۲۰۰۸) دریافتند که پیش خیساندن بذر در محلول های نمک های غیرآلی رشد و عملکرد را در بسیاری از گیاهان هم چون باقلا (*Vicia faba*)، گندم، سویا (*Pennisetum*)، Glycine max) و *americanum* و *Sorghum bicolor* در محیط های شور بهبود می بخشد. پیراسته-آنوشه و همکاران (۲۰۱۱) اثر برخی از متدهای هالوپرایمینگ بر زندهمانی بذر و برخی از خواص فیزیولوژیکی ذرت را در محیط های شور ارزیابی کردند. پرایمینگ با اوره^۱ منجر به درصد جوانه زنی بیش تر، میزان جوانه زنی و طول اندام هوایی بیش تر در مقایسه با دیگر انواع پرایمینگ می شود در حالی که پرایمینگ با KNO_3 به طور معنی داری طول ریشه را در مقایسه با دیگر انواع پیش تیمارها افزایش داد. اثر هالوپرایمینگ بر S/R و محتوای پرولین قابل توجه نبود. این محققان نتیجه گرفتند که اسقرار گیاهچه و توسعه ریشه با استفاده از KNO_3 و اوره در محیط های شور بهبود می یابد.

۴-۶-۸- ترموپرایمینگ

ترموپرایمینگ به عنوان در معرض دمای بالا یا پایین قرار دادن بذور برای بهبود جوانه زنی بذر و استقرار گیاهچه در شرایط پر تنش تعریف می شود. نشان داده شده است که جوانه زنی بذر برخی از گونه ها با تیمار کردن با دمای پایین به طور مثبتی بهبود می یابد (اشرف و فولاد، ۲۰۰۵). تیمار کردن قبل از کشت بذر با برخی از دماهای خاص رشد و توسعه بعدی گیاه و همچنین جوانه زنی بذر و ظهور گیاهچه را بهبود می بخشد (اشرف و همکاران، ۲۰۰۸). گزارش شده است که تیمار یخ زدگی بذور *Barassica juncea* (شرما و کومار، ۱۹۹۹) و ارزن مرواریدی (*Pennisetum glaucum*) منجر به افزایش جوانه زنی در تنش شوری می شود. نقش تیمار دما در جوانه زنی بذر، استقرار گیاهچه، رشد گیاه و عملکرد دانه محصولات مختلف در تنش شوری شناخته نشده است.

۵-۶-۸- هورموپرایمینگ

در گیاهان فاقد توانایی ذاتی برای حفظ مقادیر مطلوب تنظیم کننده های رشد گیاه (PGRها) در محیط های شور، کاربرد خارجی PGRها ممکن است بر این کمبود غلبه کند (اشرف و فولاد، ۲۰۰۵). PGRها می توانند به عنوان محلول پاشی برگ، از طریق محیط رشد ریشه یا به عنوان تیمار قبل از کشت بذر به کار برده شوند. پرایمینگ بذر با PGRهای مختلف (هورموپرایمینگ) هم چون کلرومکوات کلرید^۱ (CCC)، سالیسیلیک اسید (SA)، اکسین ها (IAA، IBA، NAA)، جیبرلین ها (GA)، کینتین^۲، آبسازیک اسید، پلی آمین ها (PAها)، اتیلن، براسینوئید (BR)، تریادونتانول^۳ و آسکوروبیک اسید به عنوان رویکرد جزئی در بهبود جوانه زنی بذر و استقرار گیاهچه در تنش اسمزی در چندین گونه گیاهی استفاده شده است (پیراسته-آنوشه و همکاران، ۲۰۱۴ الف). پیش تیمار کردن بذور با غلظت های مطلوب هورمون های می تواند به طور مؤثر استقرار بذر، رشد و توسعه و تولید محصولات را در محیط های شور و غیر شور ارتقا بخشد. سودمندی هورموپرایمینگ برای توسعه گیاه و تولید محصولات

1. Chlormequat chloride

2. Kinetin

3. Triacantanol

برخی از گونه‌های گیاهی در شرایط پرتنش همراه با بهبود قابلیت دسترسی به مواد غذایی بوده و هم‌چنین فرآیند فیزیولوژیکی گیاه و تکثیر ریشه افزایش می‌یابد (اشرف و فولاد، ۲۰۰۵؛ سینگ، ۱۹۹۵).

افریا و همکاران (۱۹۹۸) گزارش کردند که گیاه گوار^۱ پرایم شده با CCC (*Cyamopsis tetragonoloba*) (۱/۵ گرم l-l) سطح برگ، کاه و عملکرد دانه بیش‌تری دارند و هم‌چنین تنفس و شاخص برداشت در شرایط تنش شوری کاهش می‌یابد. گیاهان ترتیکاله و جو پرایم شده با CCC به‌طور معنی‌دار گیاهچه‌هایی با برگ و پنجه بیش‌تر، شاخص سطح برگ و ماده خشک اندام هوایی بیش‌تر دارند. این فرآیندهای تغییر شکل یافته برای افزایش عملکرد گیاه سودمند شناخته شدند (نیلور و همکاران، ۱۹۸۹). علاوه بر این، کمپ و همکاران (۲۰۰۹) نشان دادند که پیش تیمار کردن بذر با CCC به‌طور چشم‌گیری ظرفیت ذخیره بذر و عملکرد محصول نخود (*Pisum sativum* L.) و هورس گرام (*Dolichos biflorus* L.) را بهبود بخشید. پیراشته-آنوشه و همکاران (۲۰۱۴ الف) اثر پرایمینگ CCC را بر جوانه‌زنی نهایی و توسعه گیاه در گندم، جو، ذرت، آفتابگردان، گلرنگ و کلزا را در محیط‌های پرتنش مورد بررسی قرار دادند و گزارش کردند که پرایمینگ با CCC مطلوب اثرات نامطلوب تنش بر ظهور گیاهچه و رشد رویشی را کاهش می‌دهد و سطح پرولین آزاد برگ و شاخص محتوای کلروفیل را بهبود می‌بخشد. اثر مثبت پرایمینگ CCC بر گندم، ذرت و کلزا در سطح اسمزی ملایم بسیار چشم‌گیر می‌باشد، اگرچه، جو و گلرنگ با تیمارهای پرایمینگ در همه سطوح تنش اسمزی تحت تأثیر قرار گرفتند. در برخی از موارد، به دلیل پوشش ضخیم فندقه، آفتاب‌گردان به پرایمینگ CCC واکنش نشان نمی‌دهد. پرایمینگ CCC، با هدایت کردن بخش عمده‌ای از آسمیلات‌ها به ریشه، نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی را در سطوح تنش اسمزی افزایش داد. تیمار بذر سودان گرس (*Sorghum sudanense*) با CCC اثرات نامطلوب شوری بر میزان و درصد جوانه‌زنی را کاهش داد (اسماعیل و همکاران، ۱۹۹۳).

سالیسیلیک اسید (SA) یا آنالوگ آن جوانه‌زنی بذر را تحت تأثیر قرار می‌دهد (حیات و همکاران، ۲۰۱۰). اگرچه، گزارش‌های مختلفی بر نقش SA در تقویت یا بازدارندگی جوانه‌زنی وجود دارد. تیمار کردن بذر قبل از کشت با SA به‌عنوان یک روش مؤثر برای مقابله با اثرات مضر تنش شوری در بسیاری از گونه‌های گیاهی نشان داده شده‌است (اشرف و همکاران، ۲۰۱۰). افزایش جوانه‌زنی و رشد گیاهچه در گندم ثبت شده‌است، زمانی که دانه در معرض تیمار قبل از کشت SA قرار گرفته بودند (شکیروا، ۲۰۰۷). در مطالعه‌ای دیگر، حیات و همکاران (۲۰۰۵) گزارش کردند که تعداد برگ در گیاهچه گندم و هم‌چنین وزن تر و خشک در گیاه در گیاهچه‌های گندم زمانی که بذر در غلظت‌های کم‌تر (10^{-5} مولار) SA خیس‌انده شدند افزایش یافت. افضل و همکاران (۲۰۰۵) نشان دادند که بذور گندم تیمار شده با SA میزان جوانه‌زنی بیش‌تر نشان دادند و گیاهچه‌های توانمند بیش‌تری در محیط‌های شور تولید کردند. دولت‌آبادیان و همکاران (۲۰۰۸) نشان دادند که اگر بذور گندم با SA پیش از کشت تیمار شوند، جوانه‌زنی بذر در محیط‌های شور و غیرشور بهبود می‌یابد. در این مطالعه، تقسیم سلولی ریشه‌ها و اندام‌های هوایی در بذور تیمار شده تسریع شده بود که این امر منجر به بهبود در رشد و توسعه گیاه شد. در چنین مواردی، نشان داده شده‌است که کاربرد SA نیز ممکن است رشد گیاه و عملکرد محصول را تقویت کند (اشرف و همکاران، ۲۰۱۰). برای مثال، جوانه‌زنی بذر *Arabidopsis spp.* با اضافه کردن SA در محیط‌های شور افزایش یافت (رجو و همکاران، ۲۰۰۶). آلدسوکوای و همکاران (۱۹۹۸) نشان دادند که پرایمینگ بذر گندم با SA می‌تواند اثرات شوری بر رشد آغازین گیاه را از طریق کاهش تعداد روزنه، اندازه و جریان تنفس کاهش دهد. کایدان و همکاران (۲۰۰۷) نیز نشان دادند که پرایمینگ بذور گندم با SA ظهور گیاهچه را بهبود می‌بخشد و پتانسیل محلول برگ، وزن خشک ریشه و اندام هوایی، نسبت یون سدیم به یون پتاسیم، کلروفیل a و b، محتوای کارتنوئید در تنش شوری را افزایش می‌دهد. ریف (۲۰۰۷) نشان داد که پیش تیمار بذور گندم و جو با SA با بهبود سطح گلوکاتایون، آنتی‌اکسیدان بالقوه غیر آنزیمی و هم‌چنین تحمل نمک گیاهچه‌های پیش تیمار شده همراه بود. این محققان تولید بتائین در گیاهچه‌ها هر دو گونه در تنش شوری در بذور پیش تیمار شده را نشان دادند.

در مطالعه‌ای دیگر، گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی پیش تیمار شده با SA برای سه هفته بهبود چشم‌گیری در فعالیت‌های آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی خاص، از جمله سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیداز، در تنش شوری را نشان دادند (اسزپسی و همکاران، ۲۰۰۸). اسزپسی (۲۰۰۶) نشان دادند که پیش تیمار کردن گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی با SA منجر به تجمع یون سدیم و اسمولیت‌های سازگار شامل گلوکز، فروکتوز، سوربیتول و پرولین در برگ‌های گیاهان در معرض محیط کشت نمک شدند. در واقع، کاهش در پتانسیل آب برگ منجر به بهبود تجمع ABA در ریشه‌ها می‌شود، که این امر گیاهان را قادر به القا مسیرهای هدایت پیام ABA و بیان ژن در تنش شوری می‌کند. در محیط کشت شور، گیاهان پیش تیمار شده با SA نیز مقادیر زیادی از اسمولیت‌های سازگار هم‌چون گلوکز، فروکتوز، سوربیتول و پرولین را تولید می‌کنند که این امر رشد گیاه را بهبود می‌بخشد و کارایی فتوسنتزی را افزایش می‌دهد. جیمز و همکاران (۲۰۰۸) نشان دادند که گیاه گوجه‌فرنگی تیمار شده با SA ظرفیت فتوسنتزی، رنگدانه‌های فتوسنتزی بیش‌تری دارند و در تنش شوری قندهای محلول انباشته می‌شوند.

پرایمینگ بذر براسینوئید منجر به افزایش معنی‌دار پارامترهای جوانه‌زنی در *Eucalyptus camaldulensis* (ساسی و همکاران، ۱۹۹۵) و هم‌چنین جو و لوبیای معمولی (عبدالفتاح، ۲۰۰۷) در شرایط شوری می‌شود. پرایمینگ بذر با BR باعث انباشته شدن بتائین (اسموپروتکت بالقه) و گلوکاتیون (آنتی‌اکسیدان غیر آنزیمی) می‌شود. پرایمینگ بذر با IAA، NAA یا GA (بالکی و پادول، ۱۹۸۲) و هم‌چنین خیساندن بذر در IAA، IBA یا GA (گولناز و همکاران، ۱۹۹۹)، جوانه‌زنی بذر گندم در تنش شوری را افزایش می‌دهد. پرایمینگ بذر با GA در غلظت‌های مختلف جوانه‌زنی بذر را در محیط‌های شور در گندم (پاراشار و ورما، ۱۹۸۸)، گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon esculentum*) و بامیه^۱ (*Abelmoschus esculentus*) را افزایش می‌دهد. دیگر هورمون‌های گیاهی نیز اثرات قابل توجهی بر جوانه‌زنی بذر، رشد و عملکرد برای مثال، پرایمینگ بذر با کینتین و آسکوربیک اسید در نخود (جیوتسنا و سریواستوا، ۱۹۹۸)، کینتین در گندم (اقبال و اشرف، ۲۰۰۵ الف) و PAها در گندم دارند (اقبال و اشرف، ۲۰۰۵ ب).

۷-۸- کاربرد برگی سالیسیلیک اسید (SA)

استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد (PGRها) گیاه در کشاورزی برای تقویت رشد گیاه، تولید و کیفیت به‌طور فزاینده‌ای در حال افزایش است (اشرف و همکاران، ۲۰۰۸). اثرات سودمند و نامطلوب PGRها بر رشد و توسعه و هم‌چنین متابولیسم گیاه به‌طور گسترده‌ای در نظر گرفته شده‌است. غلظت‌های خارجی و نسبت‌های مختلف PGRها توسط محرک‌های داخلی و خارجی متعددی تحت تأثیر قرار می‌گیرند (اشرف و همکاران، ۲۰۱۰). برای مثال، تنش‌های محیطی، که اغلب باعث پیچیدگی فیزیولوژیکی، تغییرات مولکولی و بیوشیمیایی در گیاهان می‌شود، ممکن است مقادیر و نسبت‌های PGRهای مختلف خارجی را تغییر دهد (وانگ و همکاران، ۲۰۰۵)، لذا مسیرهای انتقال پیام آن‌ها تغییر می‌کند. تغییرات این‌چنینی اغلب باعث اختلالات متابولیسمی شدید می‌شود که این امر منجر به بازدارندگی عمومی در فرآیندهای رشد گیاه در تنش شوری می‌شود (لرنر و امزالاگ، ۱۹۹۴). شوری به‌طور معمول تولید را کاهش می‌دهد و هم‌چنین PGRها را در گیاهان تخریب می‌کند (کوپر و همکاران، ۱۹۸۸). اگرچه، در شرایط پرتنش، گزارش شده‌است که پرایمینگ بذر با PGRها قبل از کشت یا به‌کار بردن PGRها برای گیاه در حال ممکن است کمبود PGRها در گیاهان را کاهش دهد و اثرات ممانعت‌کننده تنش را کاهش دهد (اشرف و فولاد، ۲۰۰۷؛ اشرف و همکاران، ۲۰۰۸). کاربرد خارجی PGRهای طبیعی و سنتز شده اثرات مضر تنش شوری را کاهش خواهد داد و تحمل گیاه را به نمک افزایش می‌دهد. اگرچه، مکانیسم‌های که این اثرات را تحت تأثیر قرار می‌دهند هنوز روشن نیستند و به‌طور مستقیم به نقش‌های فیزیولوژیکی این ترکیبات مرتبط نیستند (پیراسته-آنوشه و امام، ۲۰۱۲ الف و ب). هم‌چنین روشن نیست که PGRهای خارجی عدم تعادل پیش‌ماده‌های تنظیمی ناشی از تنش را چگونه تنظیم می‌کنند (دیز و همکاران، ۲۰۰۱؛ خان و همکاران، ۲۰۰۰). با این وجود، از نظر علمی، استفاده PGRها یک رویکرد بالقوه برای کاهش دادن اثرات بازدارنده شوری بر رشد گیاه و عملکرد دانه ارائه می‌کند (حیات و همکاران، ۲۰۱۰).

سالیسیلیک اسید به طور طبیعی در گیاهان سنتز می شود و نقش های مهمی در فرآیندهای متابولیکی هم چون فرآیندهای مرتبط به فتوسنتز، تنظیم روزنه ای و جذب یون و انتقال دارند. سالیسیلیک اسید نیز باعث تغییرات در آناتومی برگ و فراساختار کلروپلاست می شود (اشرف و همکاران، ۲۰۱۰؛ کیدن و همکاران، ۲۰۰۷). علاوه بر این، نشان داده شده است که SA در پیری برگ و هم چنین تحمل نمک، از طریق پاکسازی ROS مانند $^1O_2$ ، $OH\cdot$ ، $O_2^{\cdot-}$ و H_2O_2 دخیل است (چن و همکاران، ۱۹۹۳؛ موریس و همکاران، ۲۰۰۰). خودری (۲۰۰۴) نشان داد که SA افزایش معنی داری در پارامترهای رشد، محتوای رنگدانه ها و میزان فتوسنتز ذرت القا می کند. حسین و همکاران (۲۰۰۷) نشان دادند که کاربرد برگی SA در اندام هوایی گندم آبیاری شده با آب دریای مدیترانه افزایش در ارتفاع گیاه، تعداد و سطح برگ، قطر ساقه و ماده خشک ساقه و برگ ها را نشان می دهد. علاوه بر این، محتوای پرولین به طور معنی داری در گیاهان در معرض SA افزایش یافت.

در مطالعه مزرعه ای و گلخانه ای، پیراسته-آنوشه و امام (۲۰۱۲ الف) گزارش کردند که کاربرد برگی SA اثرات مثبت بر پرولین آزاد (۵۱ درصد افزایش)، پروتئین های محلول (۵۷ درصد افزایش)، CT (۱۴ درصد کاهش) و شاخص کلروفیل (نزدیک به ۱۳ درصد کاهش) داشت. بعلاوه، حساسیت دو رقم گندم به SA به طور معنی داری متفاوت بود. مشخص است که فعالیت متابولیکی گیاهان در شرایط تنش به طور چشم گیری کاهش می یابد که این امر منجر به بازدارندگی کلی رشد می شود. بنابراین، SA می تواند برخی از اثرات مضر تنش شوری را کاهش دهد (حیات و همکاران، ۲۰۱۰). ارسلان و همکاران (۲۰۰۷) نیز آشکار ساختند که SA به طور معنی داری رشد گیاه و هم چنین وزن خشک ریشه را بهبود می بخشد. در مطالعه مزرعه، پیراسته-آنوشه و همکاران (۲۰۱۲) نشان دادند که تنش خشکی نیز دمای کانوپی را افزایش و شاخص سطح برگ و ارتفاع گیاه را در دو رقم گندم را کاهش می دهد، کاربرد خارجی SA این اثرات مضر را به طور قابل توجهی تقلیل می دهد. پیراسته-آنوشه و امام (۲۰۱۲ ب) نیز اثرات SA بر عملکرد دانه و ترکیبات آن را در دو رقم گندم در رژیم های آبی مختلف بررسی کردند. در مطالعه آن ها، نشان داده شد که SA می تواند طول سنبله، تعداد دانه در هر سنبله، تعداد دانه و سنبله در هر خوشه، وزن هزار دانه و هم چنین عملکرد دانه و بیولوژیکی را افزایش دهد. آن ها نتیجه گرفتند که

تنش نیز اکثر اجزا عملکرد را کاهش می‌دهد، SA می‌تواند برخی از این خسارات را جبران کند.

محققان نشان دادند که کاربرد خارجی SA می‌تواند به بالقوه اثرات سمی ایجاد شده توسط شوری را تسکین دهند (حیات و همکاران، ۲۰۱۰). مشاهدات نیز در گیاه گوجه‌فرنگی تیمار شده با SA انجام گرفت که به نظر می‌رسید به دلیل بهبود فعال‌سازی برخی از آنزیم‌ها، هم‌چون آلدوز ردوکتاز و آسکروبات پراکسیداز، و برای انباشته کردن اسمولیت‌های خاصی هم‌چون پرولین باشد (اسپزسی و همکاران، ۲۰۰۵؛ تاری و همکاران، ۲۰۰۴). کاربرد خارجی SA نیز برای فعالیت‌های واسطه‌ای آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان خارج سلولی سوپراکسید دیسموتاز (SOD) و پراکسیداز (POD) و افزایش تحمل گیاه با تنش‌های محیطی گزارش شده است (پاریدا و داس، ۲۰۰۵؛ یو، ۱۹۸۳). کاربرد خارجی SA نیز مقدار کربوهیدرات در ذرت را بهبود بخشید (خودری، ۲۰۰۴). پیراسته-آنوشه و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند که کاربرد خارجی SA کل پروتئین‌های محلول، کلروفیل a و b و فعالیت پراکسیداز را افزایش می‌دهد. آن‌ها فرض کردند که مزایای SA در کاهش داد اثرات نامطلوب تنش آب ممکن است به دلیل بهبود تنظیم روزنه‌ای، حفظ محتوای کلروفیل برگ، افزایش کارایی استفاده از آب و تحریک رشد ریشه باشد. گیاهچه‌های گندم مقادیر زیادی از پرولین را در تنش شوری انباشته می‌کنند اگرچه، زمانی که SA به‌طور خارجی استفاده می‌شد این افزایش بیش‌تر بوده و در نتیجه اثرات مضر تنش شوری کاهش داده می‌شد (شاکیروا و همکاران، ۲۰۰۳). کاربرد خارجی SA مانع از کاهش یافتن مقادیر IAA و سیتوکینین در گیاه گندم تحت تنش شوری می‌شود، که این امر منجر به بهبود تقسیم سلولی در مریستم رأسی می‌شود و در نتیجه رشد و توسعه گیاه افزایش می‌یابد (شاکیروا، ۲۰۰۷). این محققان نیز نشان دادند که کاربرد SA منجر به انباشته کردن ABA می‌شود که ممکن است به پیش‌سازی گاری گیاهچه‌های گندم به تنش شوری کمک کند، چرا که ABA در صورت سیستم محافظتی در گیاهان، در سنتز طیف وسیعی از پروتئین‌های ضد تنش نقش دارد. کاربرد خارجی SA نیز مقدار گونه‌های ROS را کم می‌کند و فعالیت SOD و POD در ریشه‌ها جوان گیاهچه‌های گندم را کاهش می‌دهد (شاکیروا و همکاران، ۲۰۰۳).

در برخی موارد، تأثیر SA بر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان به غلظت PGR مرتبط است؛ برای مثال، غلظت کم SA فعالیت‌های SOD و POD در *Vanillaplanifolia* را بهبود می‌بخشد، در حالی که در مقادیر بیش‌تر SA فعالیت این آنزیم‌ها را کاهش می‌دهد (شوهان-جای و همکاران، ۲۰۰۳). در گیاه گوجه‌فرنگی رشد یافت در مناطق شور، کاربرد غلظت متوسط SA پراکسیداسیون لیپید را کاهش و فعالیت‌های آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی SOD، CAT، GPX و DHAR و هم‌چنین محتوای آسکوربات و گلوکاتیون را افزایش می‌دهد (هی و یو، ۲۰۰۸). در خردل هندی، کاربرد غلظت بسیار کم SA برای گیاهچه‌های رشد یافته در تنش شوری ظرفیت فتوسنتزی را بهبود می‌بخشد و فعالیت کربونیک آنهیدراز^۱ و نیتروژن ردوکتاز را افزایش می‌دهد (یوسف و همکاران، ۲۰۰۸). به علاوه، فعالیت‌های SOD، CAT و POD بهبود یافتند. هم‌چنین نشان داده شد که SA ممکن است مکانیسم‌های دفاعی گیاه را با تحریک آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مختلف القا کند. با تغییر فعالیت این آنزیم‌ها، SA نقش مهمی در محافظت گیاه در برابر تنش‌های غیرزیستی و زیستی ایفا می‌کند (کاتینوت و همکاران، ۲۰۰۸؛ یوسف و همکاران، ۲۰۰۸).

کاربرد خارجی SA در گیاه جو میزان فتوسنتز را افزایش می‌دهد و ثبات غشاها را حفظ می‌کند، در نتیجه، رشد گیاه بهبود می‌یابد (ال-طیب، ۲۰۰۵). استفاده خارجی SA نیز نشان داده است که جذب و انتقال یون‌های غیرآلی در برخی از گیاهان را تغییر می‌دهد. گیاه ذرت در تنش شوری تحت تیمار SA نیتروژن، منیزیم، آهن، مس، منگنز بیش‌تری نسبت به یون سدیم و کلر انباشته می‌کنند (گونس و همکاران، ۲۰۰۵). استفاده از SA در گوجه‌فرنگی به‌طور معنی‌داری سمیت NaCl را کاهش می‌دهد. در واقع، در این شرایط، گیاهان در ریشه‌ها و اندام‌های هوایی مقدار بیش‌تری یون پتاسیم و منیزیم نسبت به یون سدیم جذب می‌کنند (هی و ژو، ۲۰۰۸).

۸-۸- نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

شوری می‌تواند به‌عنوان تنش غیرزیستی مهم‌تر از خشکی در نظر گرفته شود، چرا که تنش شوری می‌تواند در هر کجا رخ دهد، حتی در جایی که منابع آبی محدود نیستند. اثر تنش شوری بر گیاهان در دو فاز اتفاق می‌افتد: تنش اسمزی مانع از رشد برگ‌های جوان در فاز سریع می‌شود، و تنش یونی پیری و رسیدگی را در فاز آهسته تسریع می‌کند. گیاهان مکانیسم‌های برای غلبه بر شوری توسعه داده‌اند. به نظر می‌رسد که مکانیسم‌های فیزیولوژیکی اصلی تحمل شوری شامل:

◀ انباشته‌سازی انتخابی و/یا خروج یون‌ها

◀ جذب یون کنترل شده توسط ریشه‌ها و انتقال به برگ‌ها

◀ جداسازی یون‌ها در سلول و سطح کل گیاه

◀ سنتز محلول‌های سازگار

◀ تغییر در مسیرهای فتوسنتزی

◀ تغییر در ساختار غشا

◀ القا آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی

◀ القا برخی از هورمون‌های گیاهی

به‌طور کلی، بهترین مسیر برای ارزیابی تحمل شوری گیاه از طریق اندازه‌گیری درصد کاهش در عملکرد یا بیوماس در شرایط شور، خصوصاً در یک دوره طولانی مدت از زمان است. پذیرفته شده‌است که اکثر گیاهان در طول جوانه‌زنی متحمل هستند، در حالی که گیاهچه‌ها مستعد به تنش شوری هستند. هم‌چنین، گیاهان به‌طور کلی، در طول فاز آخر توسعه محتمل‌تر می‌شوند. آستانه تحمل گیاهان متفاوت است و به‌طور قابل توجهی به گونه‌ها و حتی ارقام در گونه‌های وابسته است. شاخص‌های متعددی برای تحمل تنش وجود دارد هم‌چون تجمع و پخش یون، صفات بیوشیمیایی، رنگدانه‌های فتوسنتزی، تبادل گازی فتوسنتزی و غیره. اگرچه، با توجه به تنوع در یافته‌های تحقیقاتی، هیچ کدام از آن‌ها نمی‌تواند شاخص قطعی برای تحمل شوری باشد. تحقیق بیش‌تر برای تعیین بهترین معیارها برای هر گیاه در هر شرایطی لازم است. استفاده از PGRها ثابت شده‌است، اما نیاز به ارزیابی در مقیاس بزرگ دارد. جداسازی اسمزی از فازهای یونی ممکن است یک رویکرد جدیدی در فهم مکانیسم‌های تحمل شوری باشد.

منابع

- Abd El-Fattah RI (2007) Osmolytes-antioxidant behavior in *Phaseolus vulgaris* and *Hordeum vulgare* with brassinosteroid under salt-stress. *J Agric Environ Sci* 2: 639–647.
- Afria BS, Nathawat NS, Yadav ML (1998) Effect of cycocel and saline irrigation of physiological attributes, yield and its components in different varieties of Guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L. Taub). *Ind J Plant Physiol* 3: 46–48.
- Afzal I, Shahzad M, Ahmad BN, Ahmad MF (2005) Optimization of hormonal priming techniques for alleviation of salinity stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Caderno de Pesquisa Ser Bio Santa Cruz do Sul* 17: 95–109.
- Aldesuquy HS, Mankarios AT, Awad HA (1998) Effect of two anti-transpirants on growth and productivity of salt treated wheat plants. *Egypt J Physiol Sci* 22: 189–211.
- Ashraf M, Foolad MR (2005) Pre-sowing seed treatment – a shotgun approach to improve germination, plant growth, and crop yield under saline and non-saline conditions. *Adv Agron* 88: 223–271.
- Ashraf M, Foolad MR (2007) Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environ Exp Bot* 59: 206–216.
- Ashraf M, Harris PJC (2004) Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Sci* 166: 3–16.
- Ashraf M, Harris PJC (2005) *Abiotic Stresses: Plant Resistance through Breeding and Molecular Approaches*. Haworth Press, New York.
- Ashraf M, Harris PJC (2013) Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica* 51: 163–190.
- Ashraf M, Kausar A, Ashraf MY (2003) Alleviation of salt stress in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) through seed treatments. *Agronomie* 23: 227–234.
- Ashraf M, Athar HR, Harris PJC, Kwon TR (2008) Some prospective strategies for improving crop salt tolerance. *Adv Agron* 97: 45–110.
- Ashraf M, Akram NA, Arteca RN, Foolad MR (2010) The physiological, biochemical and molecular roles of brassinosteroids and salicylic acid in plant

processes and salt tolerance. *Crit Rev Plant Sci* 29:162–190.

Balki AS, Padole VR (1982) Effect of pre-soaking seed treatments with plant hormones on wheat under conditions of soil salinity. *J Indian Soc Soil Sci* 30: 361–365.

Botella MA, Quesada MA, Kononowicz AK, et al. (1994) Characterization and in-situ localization of a salt-induced tomato peroxidase messenger-RNA. *Plant Mol Biol* 25: 105–114.

Bredemeier C (2005) Laser-induced chlorophyll fluorescence sensing as a tool for site-specific nitrogen fertilizer evaluation under controlled environmental and field conditions in wheat and maize. PhD thesis, Technical University of Munich, Germany.

Catinot J, Buchala A, Mansour EA, Metraux JP (2008) Salicylic acid production in response to biotic and abiotic stress depends on isochorismate in *Nicotiana benthamiana*. *FEBS Lett* 582: 473–478.

Chartzoulakis K, Klapaki G (2000) Response of two greenhouse pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. *Sci Hort* 86: 247–260.

Chen Z, Silva H, Klessig DF (1993) Active oxygen species in the induction of plant systematic acquired resistance by salicylic acid. *Science* 262: 1883–1886.

Chinnusamy V, Jagendorf A, Zhu JK (2005) Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Sci* 45: 437–448.

Chuan-Jai C, Chen SN, Yin M, Zhou HC, Wang Q (2003) Effects of salicylic acid on some enzyme activities related to stress resistance and content of MDA in *Vanilla planifolia*. *Acta Bot Yunnan* 25: 700–704.

Cramer GR, Bowman DC (1991) Kinetics of maize leaf elongation. I. Increased yield threshold limits short-term, steady-state elongation rates after exposure to salinity. *J Exp Bot* 42: 1417–1426.

Debez A, Chaibi W, Bouzid S (2001) Effect of NaCl and growth regulators on germination of *Atriplex halimus* L. *Cah Agric* 10: 135–138.

Deef HE (2007) Influence of salicylic acid on stress tolerance during seed germination of *Triticum aestivum* and *Hordeum vulgare*. *Adv Biol Res* 1: 40–48.

Dolatabadian A, Mohammad SA, Sanavy M, Sharif M (2008) Effect of salicylic acid and salt on wheat seed germination. *Acta Agric Scand B Soil Plant Sci* 1–9.

- Eckardt NA (2009) A new chlorophyll degradation pathway. *Plant Cell* 21: 700.
- El-Tayeb MA (2005) Response of barley grains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. *Plant Growth Regul* 45: 215–224.
- Emam Y, Hosseini E, Rafiei N, Pirasteh-Anosheh H (2013) Response of early growth and sodium and potassium concentration in ten barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars under salt stress conditions. *Crop Physiol J* 19: 5–15.
- Eraslan F, Inal A, Gunes A, Alpaslan M (2007) Impact of exogenous salicylic acid on growth, antioxidant activity and physiology of carrot plants subjected to combined salinity and boron toxicity. *Sci Hort* 113: 120–128.
- Fang Z, Bouwkamp J, Solomos T (1998) Chlorophyllase activities and chlorophyll degradation during leaf senescence in non-yellowing mutant and wild type of *Phaseolus vulgaris* L. *J Exp Bot* 49: 503–510.
- Francois LE (1996) Salinity effects on four sunflower hybrids. *Agron J* 88: 215–219.
- Francois LE, Maas EV, Donovan TJ, Youngs VL (1986) Effect of salinity on grain yield and quality, vegetative growth, and germination of semi-dwarf and durum wheat. *Agron J* 78: 1053–1058.
- Francois LE, Grieve MC, Maas EV, Lesch SM (1994) Time of salt stress affects growth and yield component of irrigated wheat. *Agron J* 86: 100–107.
- Gemes K, Poor P, Sulyok Z, Szepesi A, Szabo M, Tari I (2008) Role of salicylic acid pre-treatment on the photosynthetic performance of tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill. L. var. Rio Fuego) under salt-stress. *Acta Biol Szeged* 52: 161–162.
- Ghassemi F, Jackman AJ, Nix HA (1995) *Salinization of Land and Water Resources*. CAB International, Wallingford.
- Greenway H, Munns R (1980) Mechanism of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu Rev Plant Physiol* 31: 149–190.
- Grieve CM, Lesch SM, Maas EV, Francois LE (1993) Leaf and spikelet primordia initiation in salt-stressed wheat. *Crop Sci* 33: 1286–1292.
- Grieve CM, Francois LE, Maas EV (1994) Salinity affects the timing of phasic development in spring wheat. *Crop Sci* 34: 1544–1549.
- Gulnaz A, Iqbal J, Azam F (1999) Seed treatment with growth regulators and crop productivity. II. Response of critical growth stages of wheat (*Triticum*

aestivum L.) under salinity stress. *Cereal Res Commun* 27: 419–426.

Gunes A, Inal A, Alpaslan M, et al. (2005) Effects of exogenously applied salicylic acid on the induction of multiple stress tolerance and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.). *Arch Agron Soil Sci* 51: 687–695.

Hale MG, Orcutt DM (1989) *The Physiology of Plants Under Stress*. John Wiley & Sons, Chichester.

Hamada AM, El-Enany AE (1994) Effect of NaCl salinity on growth, pigment and mineral element contents, and gas exchange of broad bean and pea plants. *Biol Plant* 36: 75–81.

Hamidi R, Pirasteh-Anosheh H (2013) Comparison effect of different seed priming methods on sunflower germination and seedling growth. *Int J Agron Plant Prod* 4: 1247–1250.

Hamidi R, Pirasteh-Anosheh H, Izadi M (2013) Effect of seed halo-priming compared with hydro-priming on wheat germination and growth. *Int J Agron Plant Prod* 4(7): 1611–1615.

Hayat Q, Hayat S, Irfan M, Ahmad A (2010) Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: a review. *Environ Exp Bot* 68: 14–25.

Hayat S, Fariduddin Q, Ali B, Ahmad A (2005) Effect of salicylic acid on growth and enzyme activities of wheat seedlings. *Acta Agron Hung* 53: 433–437.

He T, Cramer GR (1996) Absciscic acid concentrations are correlated with leaf area reductions in two salt-stressed rapid-cycling Brassica species. *Plant Soil* 179: 25–33.

He Y, Zhu ZJ (2008) Exogenous salicylic acid alleviates NaCl toxicity and increases antioxidative enzyme activity in *Lycopersicon esculentum*. *Biol Plant* 52: 792–795.

Hernandez JA, Ferrer MA, Jimenez A, Ros Barcelo A, Sevilla F (2001) Antioxidant systems and O₂⁻/H₂O₂ production in the apoplast of *Pisum sativum* L. leaves its relation with NaCl-induced necrotic lesions in minor veins. *Plant Physiol* 127: 817–831.

Heydecker W, Higgins J, Gulliver RL (1973) Accelerated germination by osmotic seed treatment. *Nature* 246: 42–46.

Hur SN (1991) Effect of osmoconditioning on the productivity of Italian ryegrass and sorghum under suboptimal conditions. *Korean J Animal Sci* 33: 101–105.

Hussein MM, Balbaa LK, Gaballah MS (2007) Salicylic acid and salinity effects on growth of maize plants. *Res J Agric Biol Sci* 3: 321–328.

Iqbal M, Ashraf M (2005a) Presowing seed treatment with cytokinins and its effect on growth, photosynthetic rate, ionic levels and yield of two wheat cultivars differing in salt tolerance. *J Integr Plant Biol* 47: 1315–1325.

Iqbal M, Ashraf M (2005b) Changes in growth, photosynthetic capacity and ionic relations in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) due to pre-sowing seed treatment with polyamines. *Plant Growth Regul* 46: 19–30.

Ismail SM, Khafagi OMA, Kishk ET, Sohsah SM (1993) Effect of some seed hardening treatments on germination, growth and yield of sudangrass grown under saline conditions. *Desert Inst Bull Egypt* 43: 221–242.

Jaleel CA, Manivannan P, Lakshmanan GMA, et al. (2007) NaCl as a physiological modulator of proline metabolism and antioxidant potential in *Phyllanthus amarus*. *CR Biologies* 330: 806–813.

Jaleel CA, Sankar B, Sridharan R, Panneerselvam R (2008) Soil salinity alters growth, chlorophyll content, and secondary metabolite accumulation in *Catharanthus roseus*. *Turk J Biol* 32: 79–83.

Jyotsna V, Srivastava AK (1998) Physiological basis of salt stress resistance in pigeonpea (*Cajanus cajan* L.)-II. Pre-sowing seed soaking treatment in regulating early seedling metabolism during seed germination. *Plant Physiol Biochem (New Delhi)* 25: 89–94.

Kang JS, Cho JL, Jeong YJ (1996) Effect of seed priming on the germinability of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seeds under water and saline stress. *J Korean Soc Hort Sci* 37: 516–521.

Kanp UK, Das RK, Bhattacharjee A (2009) Enhancement of storage potential of seeds and field performance of pea and horse gram by growth retardants. *Legume Res* 32: 7–12.

Kaydan D, Yagmur M, Okut N (2007) Effects of salicylic acid on the growth and some physiological characters in salt stressed wheat (*Triticum aestivum* L.). *Tarim Bilimleri Dergisi* 13: 114–119.

Khan MA, Gul B, Weber DJ (2000) Germination responses of *Salicornia rubra* to temperature and salinity. *J Arid Environ* 45: 207–214.

Khan MA, Shirazi MU, Khan MA, et al. (2009) Role of proline, K/Na ratio

and chlorophyll content in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Pak J Bot* 41: 633–638.

Khodary SEA (2004) Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt stressed maize plants. *Int J Agric Biol* 6: 5–8.

Kim SY, Lim JH, Park MR, et al. (2005) Enhanced antioxidant enzymes are associated with reduced hydrogen peroxide in barley roots under saline stress. *J Biochem Mol Biol* 38: 218–224.

Kuiper PJC, Kuiper D, Schuit J (1988) Root functions under stress condition: an introduction. *Plant Soil* 111: 249–253.

Lauchli A, Epstein E (1990) Plant responses to saline and sodic conditions. In: Tanji KK (ed.), *Agricultural Salinity Assessment and Management*. ASCE Publications, Reston, VA, pp. 113–137.

Lauchli A (1984) Salt exclusion: an adaptation of legumes for crops and pastures under saline conditions. In: Staples RC (ed.), *Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement*. Wiley, New York, pp. 171–187.

Lockhart JA (1965) An analysis of irreversible plant cell elongation. *J Theoret Biol* 8: 264–275.

Lu C, Qiu N, Lu Q, Wang B, Kuango T (2002) Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Sueda salsa* grown outdoors? *Plant Sci* 163: 1063–1068.

Maas EV (1990) Crop salt tolerance. In: Tanji KK (ed.), *Agricultural Salinity Assessment and Management*. ASCE Publications, Reston, VA, pp. 262–303.

Maas EV, Greive CM (1990) Spike and leaf development in salt-stressed wheat. *Crop Sci* 30: 1309–1313.

Maas EV, Hoffman GJ (1977) Crop salt tolerance – current assessment. *J Irrigation Drainage Div* 103: 115–134.

Maas EV, Poss JA (1989a) Salt sensitivity of cowpea at various growth stages. *Irrig Sci* 10: 313–320.

Maas EV, Poss JA (1989b) Salt sensitivity of wheat at various growth stages. *Irrig Sci* 10: 29–40.

Maas EV, Hoffman GJ, Chaba GD, Poss JA, Shannon MC (1983) Salt

sensitivity of corn at various growth stages. *Irrig Sci* 4: 45–57.

Maas EV, Poss JA, Hoffman GJ (1986) Salinity sensitivity of sorghum at three growth stages. *Irrig Sci* 7: 1–11.

Maas EV, Lesch SM, Francois LE, Grieve CM (1994) Tiller development in salt-stressed wheat. *Crop Sci* 34: 1594–1603.

Majidian M, Ghalavand A, Kamgarhaghighi AA, Karimian N (2008) Effect of drought stress, nitrogen and organic fertilizer on chlorophyll meter, grain yield and yield components of grain maize SC704. *Iran Agric Sci* 10: 202–230.

Morris K, Mackerness SAH, Page T, et al. (2000) Salicylic acid has a role in regulating gene expression during leaf senescence. *Plant J* 23: 677–685.

Munns R (2002) Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ* 25: 239–250.

Munns R, Tester M (2008) Mechanisms of salinity tolerance. *Annu Rev Plant Biol* 59: 651–681.

Munns R, Gardner A, Tonnet ML, Rawson HM (1988) Growth and development in NaCl-treated plants. II. Do Na⁺ or Cl[–] concentrations in dividing or expanding tissues determine growth in barley? *Austr J Plant Physiol* 15: 529–540.

Nawaz K (2007) Alleviation of the adverse effects of salinity stress on maize (*Zea mays* L.) by exogenous application of glycine betaine. PhD thesis, Faculty of Sciences, University of Agriculture, Faisalabad. Naylor REL, Bereton PS, Munro L (1989) Modification of seedling growth of triticale and barley by seed applied chlormequat. *Plant Growth Regul* 8: 117–125.

Neumann PM, Azaizah H, Leon D (1994) Hardening of root cell walls: a growth inhibitory response to salinity stress. *Plant Cell Environ* 17: 303–309.

Nieman RH, Shannon MC (1976) Screening plants for salinity tolerance. In: Wright MJ (ed.), *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soil*. Cornell University Press, New York.

Parashar A, Varma SK (1988) Effect of presowing seed soaking in gibberellic acid, duration of soaking, different temperatures and their interaction on seed germination and early seedling growth of wheat under saline conditions. *Plant Physiol Biochem (New Delhi)* 15: 189–197.

Parida AK, Das AB (2005) Salt tolerance and salinity effects on plants: a

review. *Ecotoxicol Environ Safety* 60: 324–349.

Pessarakli M (2014) *Handbook of Plant and Crop Stress*, 3rd edn. CRC Press, Boca Raton.

Pill WG, Necker AD (2001) The effects of seed treatments on germination and establishment of Kentucky bluegrass (*Poa pratense* L.). *Seed Sci Technol* 29: 65–72.

Pirasteh-Anosheh H, Emam Y (2012a) Manipulation of morpho-physiological traits in bread and durum wheat by using PGRs at different water regimes. *J Crop Prod Process* 5: 29–45.

Pirasteh-Anosheh H, Emam Y (2012b) Yield and yield components responses of bread and durum wheat to PGRs under drought stress conditions in field and greenhouse. *Environ Stress in Crop Sci* 5(1): 1–18.

Pirasteh-Anosheh H, Hamidi R (2013) Does seed chemical priming improves germination and early growth of oil rapeseed? *Int J Agron Plant Prod* 4(4): 805–808.

Pirasteh-Anosheh H, Sadeghi H, Emam Y (2011) Chemical priming with urea and KNO₃ enhances maize hybrids (*Zea mays* L.) seed viability under abiotic stress. *J Crop Sci Biotech* 14: 289–295.

Pirasteh-Anosheh H, Emam Y, Ashraf M, Foolad MR (2012) Exogenous application of salicylic acid and chlormequat chloride alleviates negative effects of drought stress in wheat. *Adv Stud Biol* 11(4): 501–520.

Pirasteh-Anosheh H, Emam Y, Ashraf M (2014a) Impact of cycocel on seed germination and growth in some commercial crops under osmotic stress conditions. *Arch Agron Soil Sci* 60(9): 1277–1289.

Pirasteh-Anosheh H, Ranjbar G, Emam Y, Ashraf M (2014b) Salicylic acid-induced recovery ability in salt-stressed *Hordeum vulgare* plants. *Turk J Bot* 38: 112–121.

Pritchard J, Wyn Jones RG, Tomos AD (1991) Turgor, growth and rheological gradients of wheat roots following osmotic stress. *J Exp Bot* 42: 1043–1049.

Rajjou L, Belghazi M, Huguet R, et al. (2006) Proteomic investigation of the effect of salicylic acid on *Arabidopsis* seed germination and establishment of early defense mechanisms. *Plant Physiol* 141: 910–923.

Ranjbar GH (2010) Salt sensitivity of two wheat cultivars at different growth stages. *World Appl Sci J* 11 (3): 309–314.

Ranjbar GH, Banakar MH (2011) Salt tolerance threshold of four commercial wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Iran J Soil Res* 24: 237–242.

Ranjbar GH, Cheraghi SAM, Banakar MH (2008) Salt sensitivity of wheat at germination stage. In: Kafi M, Ajmal-Khan M (eds), *Crop and Forage Production Using Saline Waters in Dry Areas*. New Dehli, Daya Publishing, pp. 200–204.

Romero JM, Maranon T (1994) Long-term responses of *Melilotus segitalis* to salinity. I. Growth and partitioning. *Plant Cell Environ* 17: 1243–1248.

Sasse JM, Smith R, Hudson I (1995) Effects of 24-epibrassinolide on germination of seed of *Eucalyptus camaldulensis* in saline conditions. *Proc Plant Growth Regul Soc Am* 22: 136–141.

Shahbaz M, Ashraf M, Akram NA, et al. (2011) Salt-induced modulation in growth, photosynthetic capacity, proline content and ion accumulation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Acta Physiol Plant* 33: 1113–1122.

Shakirova FM (2007) Role of hormonal system in the manifestation of growth promoting and anti-stress action of salicylic acid. In: Hayat S, Ahmad A (eds), *Salicylic Acid, a Plant Hormone*. Springer, Dordrecht.

Shakirova FM, Sakhabutdinova AR, Bezrukova MV, Fatkhutdinova RA, Fatkhutdinova DR (2003) Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Sci* 164: 317–322.

Sharma PC, Kumar P (1999) Alleviation of salinity stress during germination in *Brassica juncea* by pre-sowing chilling treatments to seeds. *Biol Plant* 42: 451–455.

Singh BG (1995) Effect of hydration-dehydration seed treatments on vigour and yield of sunflower. *Ind J Plant Physiol* 38: 66–68.

Steppuhn H, Wall KJ (1997) Grain yields from spring-sown Canadian wheats grown in saline rooting media. *Can J Plant Sci* 77: 63–68.

Szepesi A (2006) Salicylic acid improves the acclimation of *Lycopersicon esculentum* Mill. L. to high salinity by approximating its salt-stress response to that of the wild species *L. pennellii*. *Acta Biol Szeged* 50: 177.

Szepesi A, Csiszar J, Bajkan S, et al. (2005) Role of salicylic acid pre-

treatment on the acclimation of tomato plants to salt-and osmotic stress. *Acta Biol Szeged* 49: 123–125.

Szepesi A, Poor P, Gemes K, Horvath E, Irma T (2008) Influence of exogenous salicylic acid on antioxidant enzyme activities in the roots of salt-stressed tomato plants. *Acta Biol Szeged* 52: 199–200.

Tarcynski MC, Jensen RG, Bohnert HJ (1993) Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte mannitol. *Science* 259: 508–510.

Tari I, Simon LM, Deer KA, et al. (2004) Influence of salicylic acid on salt stress acclimation of tomato plants: oxidative stress responses and osmotic adaptation. *Acta Physiol Plant* 26: 230–237.

Taylor AG, Allen PS, Bennett MA, Bradford KJ, Burris JS, Misra MK (1998) Seed enhancements. *Seed Sci Res* 8: 254–256.

USDA-ARS (2008) Research Databases. www.ars.usda.gov/Services/docs.htm?docid=8908

Van Genuchten MT (1983) Analysis of crop salt tolerance data. United States Department of Agriculture. Agriculture Research Service, US Salinity Laboratory, Washington DC. Research Report 120.

Van Genuchten MT, Hoffman GJ (1984) Analysis of crop salt tolerance data. In: *Soil Salinity under Irrigation – Process and Management*. Ecological Studies 51. Springer, New York, pp. 258–271.

Vijayaraghavan H (1999) Effect of seed treatment with plant growth regulators on bhendi (*Abelmoschus esculentus* L.) grown under sodic soil conditions. *Madras Agric J* 86: 247–249.

Volkmar K, Hu Y, Steppuhn H (1998) Physiological responses of plants to salinity, a review. *Can J Plant Sci* 78: 19–27.

Walbot V, Cullis CA (1985) Rapid genomic change in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 36: 367–396.

Wang X, Li X, Meisenhelder J, et al. (2005) Autoregulation and homodimerization are involved in the activation of the plant steroid receptor BRI1. *Dev Cell* 8: 855–865.

Yeo AR (1983) Salinity resistance: physiologies and prices. *Physiol Plant* 58: 214–222.

Yusuf M, Hasan SA, Ali B, Hayat S, Fariduddin Q, Ahmad A (2008) Effect of salicylic acid on salinity induced changes in *Brassica juncea*. *J Integr Plant Biol* 50: 1096–1102.

فصل ۹:

تنش گرما در گندم و روش‌های به حداکثر رساندن عملکرد

سجاد حسین، محمد جمیل، عبدالعزیز ناپار، ریدا رحمان،
اصغری بانو، فاکیه افضل، آلوینا گول کازی و عبدل مجیب کازی

۱-۹- مقدمه

در طول ۵۰ سال گذشته تولید گندم (*Triticum aestivum* L.) تقریباً سالیانه به میزان ۱٪ افزایش یافته است (ترتووان و همکاران، ۲۰۰۲) و عامل مهم افزایش این میزان، تحمل تنش دمای بالا است. براساس تعرفتایز و زایگر (۲۰۰۶)، تنش معمولاً به عنوان یک عامل بیرونی در نظر گرفته می شود که تأثیر منفی روی گیاه دارد و در ارتباط با بقای گیاه، عملکرد محصول، رشد (تجمع زیست توده) و فرآیندهای جذب و تحلیل اولیه قابل اندازه گیری است. بقا و رشد گیاه تحت شرایط تنش به ویژگی های تنش از جمله شدت، مدت، تعداد مواجهه، ترکیب تنش ها و هم به ویژگی های گیاه مانند اندام یا بافت مورد مطالعه، مرحله نمو و ژنوتیپ بستگی دارد (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹؛ لارکیندال و همکاران، ۲۰۰۵).

تنش ممکن است در طبیعت به صورت زنده یا غیرزنده باشد. تنش های غیرزنده شرایط یا ترکیبات محیطی است که بر بیان بالقوه ی ژنتیک گیاه برای فیزیولوژی طبیعی، رشد، نمو و عملکرد تأثیر می گذارد. بر اساس الگوهای پیش بینی شده آب و هوایی، همان طور که در بسیاری از گزارشات تغییرات اقلیمی (IPCC، 2007) و مخصوصاً تحت شرایط دیم، توسعه ارقام متحمل به تنش، راه منطقی برای کاهش اثرات نامطلوب تنش های غیرزنده است. پیشرفت ها در حوزه کشت گندم در زمین های حاشیه ای، تولید محصول گندم را در مناطقی با تولید کم، سوء تغذیه بالا و مناطقی با تغییرات اقلیمی افزایش داده است (رینولد و همکارانف ۲۰۰۷ آ). در بسیاری از مناطق جهان، ارقام گندمی که تحت شرایط نامطلوب دارای عملکرد بالا هستند یک پیش شرط می باشند، اما برتری این ارقام در شرایط نامساعد زمانی قابل تأیید است که دارای عملکرد پایدار نیز باشند (یانگ و همکاران، ۲۰۰۲ آ). در سیستم هایی که گندم به طور متوالی با غلات کشت می شود (به عنوان مثال با برنج، ذرت یا پنبه)، کاشت گندم ممکن است با تأخیر در برداشت محصولات قبلی به تأخیر افتد، یا به طور کلی، کاشت ممکن است به دلیل عدم دسترسی کافی به کارنده ها، بارندگی و عملیات آماده سازی زمین به تأخیر افتد. همچنین، در بسیاری از مناطق، به دلیل کشت دیر هنگام، مرحله زایشی گندم به دماهای بالا برخورد می کند. ژنوتیپ های گندم

ممکن است پاسخ‌های متفاوتی به گرمای مستمر و همچنین شوک گرما نشان دهند (هیز و همکاران، ۲۰۰۷؛ محمدی و همکاران، ۲۰۰۹، ۲۰۱۲؛ یانگ و همکاران، ۲۰۰۲ ب). ارقام جدید گندم به خوبی با شیوه‌های کشت و کار جدید و نوین سازگار شده‌اند، اما اغلب به تنش‌های شدید محیطی مانند دمای بالا تحمل بالایی ندارند. تنش گرما باعث کاهش تولید گندم در بسیاری از نقاط جهان می‌شود. در سیستم کشت گندم- برنج، افت محصول به علت دمای بالا در شرایط کشت دیر هنگام، به عامل مهمی در کاهش عملکرد، به ویژه در شبه قاره هند، حوضه رودخانه یانگ تسه چین و مناطق گرمسیری تبدیل شده است. ارقام توصیه شده برای یک منطقه برای دیگر مناطق مناسب نیستند و برای هر منطقه نیاز به اهداف اصلاحی جداگانه است (راجرام، ۱۹۸۸). در این بین مسلماً ارقامی که سازگاری گسترده‌ای دارند ترجیح داده می‌شوند.

فیشر و مائورر (۱۹۷۶) نشان دادند که افزایش یک درجه سانتی‌گراد در دمای محیط طی دوره پایان پنجه‌زنی و شروع پر شدن دانه، عملکرد دانه را چهار درصد کاهش داد. از آنجا که تحمل گیاه به تنش دمایی ژنتیکی است، انتخاب و اصلاح می‌تواند برای بهبود این ویژگی استفاده شود. در آینده نزدیک، با تغییرات اقلیمی دماهای بالا به احتمال زیاد بیش‌تر خواهد شد (هوگتون و همکاران، ۲۰۰۱). تنش دمای بالا به ویژه در مراحل تولیدمثلی به شدت باعث کاهش رشد گیاهان می‌شود (بویر، ۱۹۸۲؛ گئورگیوا، ۱۹۹۹؛ هانس، ۲۰۰۶) که به نوبه خود منجر به افت قابل توجه عملکرد می‌گردد (هایس و همکاران، ۲۰۰۷). مطالعات بسیاری نشان در شرایط کمبود آب، عملکرد پایین گندم عمدتاً به دلیل تنش گرما در طول دوره پر شدن دانه است. مشاهده شده است که در طی پر شدن دانه، کاهش رشد با افزایش دما در ارتباط است (فارووق و همکاران، ۲۰۱۱). دیگر محققان نشان داده‌اند که در ژنوتیپ‌های تحت تنش گرما، دانه‌ها زودتر می‌رسند که منجر به دانه‌های کوچک‌تر و چروکیده می‌شود (کالی و همکاران، ۱۹۹۰؛ جنیر، ۱۹۹۴؛ شپیلر و بلوم، ۱۹۸۶). اثرات تنش گرمایی پس از مرحله گلدهی بحرانی می‌شود. گیاه گندم پاسخ متعددی به دمای متوسط (۲۵-۳۲ درجه سانتی‌گراد) و دوره‌های زمانی کوتاهی از دمای بالا (بیش از ۳۲ درجه سانتی‌گراد) نشان می‌دهند.

مطالعات نشان داده است که در دمای بالا، میزان تنفس دانه به‌طور قابل توجهی افزایش می‌یابد که با پیری برگ بعد از گلدهی همراه است (اسپیرتز، ۱۹۷۴). این پدیده ممکن است سبب کاهش آسیمیلاسیون کربوهیدرات و در نتیجه کاهش وزن دانه شود (تورنلی، ۱۹۷۱). نیکولاس و همکاران (۱۹۸۴) و جنر (۱۹۹۱) ادعا کردند که تنش گرما از طریق تغییر در ترکیب پروتئین، تغییراتی در کیفیت دانه گندم پس از گلدهی ایجاد می‌کند (هنری، ۲۰۱۴). تنش گرما در دوره پر شدن دانه علاوه بر کاهش وزن و عملکرد دانه، منجر به تولید آرد با گلوتن نشاسته و کیفیت کم می‌شود (استون و نیکولاس، ۱۹۹۰). این امر به‌طور کلی اثر شرایط محیطی بر ژنوتیپ گیاه گندم را نشان می‌دهد. این فصل خلاصه‌ای از حساسیت و تحمل گندم به تنش گرما را ارائه و نقش زمینه‌های بین رشته‌ای برای مقابله با این موضوع را نشان می‌دهد.

۲-۹- فعالیت‌های مواد معدنی در طول تنش گرما

۱-۲-۹- کلسیم و منیزیم

طی تنش گرما در طول دوره پر شدن دانه گندم، افزایش جذب و تحلیل کلسیم (Ca) در سنبله‌ها و اندام‌هوایی مشاهده شد (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹). این موضوع در کاهش آسیب گرما از طریق تجمع کلروفیل در سیتوزول دخیل است و موجب افزایش بقای سلول و محدود کردن آسیب ناشی از تنش اکسیداتیو به نام تخریب نوری^۱ کلروفیل می‌شود (جیانگ و هوانگ، ۲۰۰۱، لارکینداله و نایت، ۲۰۰۲). مطالعات انجام شده توسط جیانگ و هوانگ (۲۰۰۱) و بعداً توسط دیاس و همکاران (۲۰۰۹) نشان داد که جذب کلسیم نقش مهم دیگری در حفاظت از کلروفیل از تخریب نوری طی تنش گرما ایفا می‌کند. بنابراین، افزایش غلظت کلسیم با تحمل بیش‌تر نسبت به تنش گرما و حفظ عملکرد روزنه‌ها مرتبط است. با این وجود، این تجمع با حفظ نفوذپذیری انتخابی غشاء ارتباطی ندارد (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹). اسیدیته و پایداری سلول بین آنیون/کاتیون ممکن است توسط کلسیم و منیزیم

1. Chl photodestruction

تنظیم شود (مارشسر، ۱۹۹۵). در طول رشد گیاه، جذب کلسیم موجب کاهش جذب Mg می شود که به نوبه خود اختلالات کربوکسیلاسیون فتوسنتزی و انباشت ایزوپروپونوئید^۱ را ایجاد می کند (جیانگ و هوانگ، ۲۰۰۱). گزارش های تحقیقاتی نشان می دهند که در چرخه های رشدی اغلب ژنوتیپ های گندم، کلسیم جذب Mg را کاهش نمی دهد (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹)، بنابراین هیچ رابطه متضادی بین این عناصر غذایی در اندام های هوایی مورد انتظار نیست. علاوه بر این، یک الگوی هم افزا از طریق تجمع Mg در اندام های با کل میزان کلروفیل در طی دوره پر شدن دانه مشاهده شده است. همچنین، مشاهده شده است که انتقال Mg از ریشه ها به سایر اندام ها کاهش می یابد (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹).

در زمان رسیدگی گندم دوروم، رابطه مستقیمی بین تجمع کلسیم و منیزیم در اندام های با کاهش محتوای کلروفیل به همراه کاهش جذب و تحلیل آن وجود دارد (دیاس و لیادون، ۲۰۰۹). توسط هالیدیان و فلر (۲۰۰۵) مشخص کردند که این الگوی حساسیت به تنش القاء شده توسط گرما در *Pisum sativum* سازگاری ایجاد می کند. این تنش گرمایی به علت از دست دادن انرژی فتوشیمیایی در انتقال چرخه ای الکترون باعث ممانعت از کارایی فتوسنتزی می شود (دیاس و همکاران، ۲۰۱۰). علاوه بر این، در طول تنش گرما، پایداری یا افزایش فعالیت روزنه ها مشاهده می شود. افزایش هدایت روزنه ای باعث کمک به سرعت جذب کربن در فرآیند مرتبط با سطوح کلسیم در اندام های هوایی می شود که احتمالاً با تورژسانس سلولی از طریق سطوح کلسیم آپوپلاست و سیمپلاست مرتبط است (پالتا، ۱۹۹۶). معمولاً این افزایش فعالیت روزنه ای با افزایش میزان تعرق در ژنوتیپ های متحمل در ارتباط است و سیستم تعرقی بهتری را برای تبخیر در برگ ها فراهم می کند.

۲-۲-۹- سدیم و پتاسیم

اگرچه گیاهان عمدتاً نیازی به سدیم ندارند (Na)، اما این ماده در تحریک رشد گیاه دخیل است (سوبارو و همکاران، ۲۰۰۰). Na دارای ظرفیت بالایی برای تبادل

پتاسیم (K) است. در مقایسه با گیاهان، میزان Na نسبتاً کمی در دانه‌ها وجود دارد. این موضوع به این دلیل است که بیش‌تر گیاهان، قابلیت انتخاب بیش‌تری برای جذب K و انتقال آن به اندام‌هوایی دارند (سوباور و جوهانسن، ۲۰۰۲). در سنبله‌ها و اندام‌های هوایی ژنوتیپ گندم دوروم، مقدار Na به میزان بالا ثبت شد. با این حال، به دلیل جابجایی کم آن در اغلب در اندام‌های هوایی دیده می‌شود. این امر نشان می‌دهد که تجمع Na مستقل از رشد برگ‌های منفرد است و به نحوی تحت کنترل فرآیندهای ریشه قرار دارد و مکان ویژه ای درون سلول برگ وجود دارد که غلظت Na بالا را جذب می‌کند (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹ ج). در طول تنش گرمای پس از گلدهی، زمانی که گندم با دماهای بالای متوسط مواجه می‌شود، سطح Na در ریشه‌ها مشابه با گروه شاهد باقی می‌ماند، اما تفاوت در ویژگی‌های ژنومی مشاهده شده است (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹ ج). توانایی محدود کردن تجمع Na در برگ‌ها یک سازوکار مهم در تحمل شوری در گیاه است، زیرا Na بالا در پیری زودرس برگ مؤثر است (اسچامن و مونس، ۱۹۹۲). هنگامی که گندم دوروم در طول دوره پر شدن دانه و در زمان بلوغ تحت تنش گرما قرار داشت، سطح Na بالایی مشاهده شد (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹ ج).

تجمع پتاسیم در بافت گیاهی نقش مهمی در پایداری pH سیتوپلاسمی دارد تا پتانسیل اسمزی در واکوئل‌ها و سرعت رشد سلولی را افزایش دهد و منجر به افزایش عملکرد شود (لیندهائور، ۱۹۸۳). فسفر معدنی می‌تواند جریان کربن بین بیوسنتز ساکارز و نشاسته (تری و رائو، ۱۹۹۱) و همچنین توزیع آسمیلات‌های فتوسنتزی میان بافت‌ها را تنظیم کند (کیویی و اسرائیل، ۱۹۹۴). این امر منجر به تحریک رشد توسط فسفر معدنی می‌شود. در شرایط طبیعی (بدون تنش در گندم)، در طول رشد گیاه، غلظت K در تمام بافت‌ها کاهش می‌یابد، در حالی که تحت تنش دمایی، در زمان بلوغ و در طی دوره پر شدن دانه، پتاسیم در ریشه‌ها و اندام‌های هوایی افزایش می‌یابد (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹ ج). با وجود همه موارد ذکر شده، هیچ ارتباطی قوی میان تجمع Na، K و P در تنش گرما وجود ندارد.

۳-۲-۹- مس و روی

در گیاهان، مس (Cu) و روی (Zn) کاربردهای فیزیولوژیکی مهمی دارند. این ریزمغذی‌ها^۱ در گندم به صورت هم‌افزا عمل می‌کنند (خوراما و چاترجی، ۲۰۰۰). با این حال، افزایش غلظت این دو عنصر سمی بوده و می‌تواند منجر به اختلال در فیزیولوژی و همچنین مورفولوژی گیاه و در نهایت منجر به کاهش عملکرد شود (اگراوال و شهراما، ۲۰۰۶). در شرایط بدون تنش، در زمان بلوغ تفاوت قابل توجهی در غلظت مس در ریشه‌های گندم دوروم و نان مشاهده می‌شود، در حالی که در طول دوره چکمه‌ای^۲ و پر شدن دانه، غلظت مس در تمام ژنوتیپ‌های گندم مشابه باقی ماند (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب). این امر ممکن است به علت حالت‌های مختلف اکسیداسیون مس در شرایط آزمایشگاهی باشد. در اندام‌های هوایی Triticum، محتوای مس معمولاً بین ۵ تا ۹ میکروگرم بر گرم متغیر است. در شرایط کنترل شده، در زمان بلوغ، غلظت مس در مقایسه با گیاهان تحت تنش گرما پایین‌تر است (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب).

عنصر روی معمولاً توسط ریشه‌ها به شکل دی کاتیونی^۳ جذب می‌شود. مطالعات نشان داده‌اند که محتوای روی در گندم نان نسبت به گندم دوروم بالاتر است. با این حال، این امکان وجود دارد که در اندام‌های هوایی چنین موضوعی صادق نباشد و غلظت Zn کم‌تری در گندم نان مشاهده شود که نفوذپذیری غشاء را تغییر می‌دهد. به‌طور کلی، غلظت Zn در ریشه‌ها بر چرخه زندگی گیاه طی تنش گرما مؤثر است که احتمالاً به دلیل نفوذپذیری بیش‌تر غشاء است (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب). در سنبله‌ها، تنش گرما روی سطح Zn اثر نمی‌گذارد (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب؛ وهیلر و پور، ۱۹۹۵). در ژنوتیپ‌های گندم دوروم غلظت Zn در طول مرحله چکمه‌ای تغییر قابل توجهی ندارد. در مورد گندم نان، غلظت Zn فقط در اندام‌های هوایی در حد غلظت‌های غیر سمی تغییر می‌کند (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب). در ژنوتیپ‌های گندم، سطوح Cu و Zn از مرحله چکمه‌ای تا دوره پر شدن دانه افزایش می‌یابد که

1. Microelements

2. Booting

3. Dicationic form

تحرك بالایی را نشان می‌دهد (مارسچنر، ۱۹۹۵). در میان ژنوتیپ‌های مختلف گندم، انتقال مواد غذایی از ریشه‌ها به اندام‌هوایی در طول این دوره نسبتاً یکسان است. از زمان چکمه‌ای به بعد، نرخ تجمع در سنبله‌ها بیش‌تر می‌شود (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹). با استفاده از این الگو، از دفع Cu از سلول‌های ریشه به عصاره آوند چوبی و آبکش پیشگیری می‌شود (لونراگان، ۱۹۸۱). جابه‌جایی کم Cu از قسمت‌های هوایی گیاه به سمت سنبله با تحرك کم‌تر Cu در طول تنش گرما مرتبط است (کاباتا-پندیاس و پندیاس، ۱۹۹۲). در چنین شرایطی، غلظت مس در سنبله در طول پر شدن دانه می‌تواند بالاتر باشد. انتقال کافی Cu به اندام‌های هوایی و کاهش تجمع Cu در ریشه‌ها اتفاق می‌افتد (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹).

تنش گرما روی نسبت غلظت Zn در دانه‌های اغلب ژنوتیپ‌ها مؤثر است. این امر عمدتاً به علت انتقال مجدد Zn از اندام‌هوایی است (پیرسون و رنگل، ۱۹۹۴). این موضوع بر ترکیب پروتئین تأثیر می‌گذارد (پک و همکاران، ۲۰۰۸) و منجر به افزایش جذب و انتقال از ریشه‌ها به سنبله‌ها می‌شود (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹).

۴-۲-۹- آهن و منگنز

آهن و منگنز به‌عنوان دو عنصر ضروری برای رشد گیاه، در یک نسبت خاص در سطح درون‌سلولی مورد نیاز هستند و نقش مهمی در انتقال الکترون‌های فتوسنتزی، متابولیسم اسید نوکلئیک، کاهش نیترات و سولفات و سنتز کلروفیل ایفا می‌کنند (بوردمن، ۱۹۷۵). با این حال، هنگامی که گیاه تحت تنش گرمایی است، اثر متفاوتی با جذب Fe و Mn توسط ریشه‌ها و انتقال آن‌ها به اندام‌های هوایی ایجاد می‌شود. این موضوع منجر به عدم تعادل در سطح مواد غذایی می‌شود (تری، ۱۹۷۹). در طول تنش گرما در دوره پر شدن دانه کاهش غلظت Fe در پوشینه‌ها و برگ‌های ژنوتیپ‌های گندم مشاهده می‌شود (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹). در رابطه با سطح آهن در اندام‌های هوایی تحت شرایط تنش گرما به وضوح رفتارهای متفاوتی مشاهده شده است. در طول دوره پر شدن دانه، افزایش غلظت آهن مشاهده شد. این به رفتار رشدی غلات تحت تنش گرمایی ارتباط دارد. کلات‌های سیتрат مورد نیاز برای انتقال Fe در آوند چوبی در زمان نزدیک به بلوغ کاهش یافتند (کاباتا-پندیاس و پمیداس، ۱۹۹۲). از سوی

دیگر، سطح Mn با افزایش دما در طول دوره پر شدن دانه در گونه‌های گندم نان، کاهش یافت، در حالی که در مورد گندم دوروم روند متفاوتی مشاهده شد (دیاس و همکاران، ۲۰۰۹ه). این اطلاعات مشخص می‌کند که جذب Mn به صورت متابولیکی همانند سایر گونه‌های کاتیونی دوگانه مانند Mg^{2+} و Cu^{2+} کنترل می‌شود. غلظت Cu و Mn در دانه‌ها در طول نمو دانه به توزیع مجدد از ریشه‌ها به بافت رویشی از طریق آوند آبکش بستگی دارد (کارت و گراهام، ۲۰۰۵).

۳-۹- اثر دما بر رشد گندم

افزایش دما در مراحل انتهایی نمو گندم، به ویژه در ابتدای سنبله‌دهی و پس از گلدهی، عامل مهمی است که عملکرد گندم در مناطق مختلف از جمله دشت‌های وسیع جنوب آمریکا، استرالیا و بسیاری از مناطق رشد گندم در چین، هند، خاورمیانه، آفریقا، ایران و برخی از کشورهای اروپایی را محدود می‌کند (جدول ۹-۱).

عملکرد دانه به‌طور قابل توجهی به‌دلیل تنش گرما خصوصاً در زمان گلدهی تا رسیدگی کاهش می‌یابد. اطلاعات به دست آمده از مطالعه گیبسون و پاولسن نشان داد که تنش گرما (دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد) که حدود ۱۰ روز پس از گلدهی آغاز شد و تا زمان رسیدگی ادامه یافت، به ترتیب باعث کاهش ۷۸٪، ۶۳٪ و ۲۹٪ عملکرد دانه، تعداد دانه و وزن دانه شد. اما زمانی که تنش گرما از ۱۵ روز پس از گلدهی شروع شد و تا زمان رسیدگی کامل ادامه داشت، اثری بر تعداد دانه نداشت، اگرچه وزن دانه ۱۸ درصد کاهش یافت.

جدول ۹-۱- تنش گرما و اثر آن بر عملکرد.

طول دوره تنش گرما	عملکرد دانه	تعداد دانه	وزن دانه
۱۰ روز پس از گلدهی تا رسیدگی	تا ۷۸٪ کاهش	تا ۶۳٪ کاهش	تا ۲۹٪ کاهش
۱۵ روز پس از گلدهی تا رسیدگی	-	بدون اثر	تا ۱۸٪ کاهش

طبق مطالعات واردلاو و همکاران (۱۹۸۹)، با افزایش ۱ درجه سانتی‌گرادی دما بالاتر از دمای مطلوب، عملکرد جهانی به میزان ۳-۴ درصد کاهش می‌یابد. با این وجود، چندین رقم گندم دارای عملکرد پایدار تحت شرایط افزایش تنش دمایی

شناسایی شدند (هیز و همکاران، ۲۰۰۷؛ یانگ و همکاران، ۲۰۰۲). چالش اساسی برای اصلاح کنندگان، انتخاب یک ویژگی است که بتواند در مقابل ماهیت کمی تحمل گرما، ایستادگی کند.

۱-۳-۹- اثر تنش گرما بر پروتئین‌های گندم

مطالعات نشان داده است که تجمع کل پروتئین گندم و اجزای آن به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر افزایش دما قرار می‌گیرد. پاسخ به تنش گرما در اجزای مختلف پروتئین متفاوت است. اثر تنش گرما روی تجمع پروتئین می‌تواند با خوپذیری به تنش گرما از طریق افزایش تدریجی دمای بالا کاهش یابد. علاوه بر این، توانایی گندم برای خوپذیری به دمای بالا بین ژنوتیپ‌های مختلف متفاوت است (استون و نیکولاس، ۱۹۹۸).

۲-۳-۹- اثرات متقابل گرما و نیتروژن

مطالعه‌ای برای درک اثر متقابل بین اعمال تنش گرما و نیتروژن انجام شد و مشخص گردید اعمال نیتروژن و دما باعث تغییر وزن دانه و محتوای گلیادین^۱ شد. با افزایش تنش دما و نیتروژن، درصد گلیادین‌ها و پروتئین‌ها در آرد افزایش یافتند، در حالی که مقدار گلیادین‌ها به‌طور مثبتی تحت تأثیر دمای بالا و کاربرد کود نیتروژن قرار گرفت. اطلاعات مربوط به انواع مختلف گلیادین در جدول ۹-۲ توضیح داده شده است. در این مطالعه، اثرات نیتروژن و دما بر محتوا و ترکیب گلیادین‌ها توضیح داده شده است (دانیل و تریبوی، ۲۰۰۰).

۳-۳-۹- بیان پروتئین شوک حرارتی در تحمل دمایی

در تنش گرما، گیاهان پروتئین‌هایی را تولید می‌کنند که پروتئین‌های شوک گرمایی (HSPs)^۲ نامیده می‌شوند.

1. Gliadin

2. Heat shock proteins

جدول ۹-۲- انواع گلیادین و عوامل مؤثر بر غلظت آن.

نوع گلیادین	عوامل افزایش غلظت گلیادین
ω - گلیادین	افزایش دما، افزایش مصرف نیتروژن
α - گلیادین	افزایش دما، کاهش مصرف نیتروژن
β - گلیادین	افزایش دما، کاهش مصرف نیتروژن
γ - گلیادین	کاهش دما، افزایش مصرف نیتروژن

بر اساس یک مطالعه، بیان HSP با ژنوتیپ‌های گندم ارتباط دارد. این مطالعه نشان داد که دو ژنوتیپ گندم دیپلوئید M3 (متحمل) و M9 (حساس) از نظر تحمل دمایی نسبتاً متفاوت بودند. با کمک میکروگراف^۱ ها، استنتاج شد زمانی که دو ژنوتیپ پس از ۲ ساعت اعمال دوره گرمای سخت اولیه با تیمار گرمایی به‌طور معمول کشنده مقایسه شدند، M3 از نظر دمایی پایدارتر بود. هنگامی که تجزیه و تحلیل نوردن^۲ برای M3 انجام شد، سطح بالاتری از HSP mRNA طی ۲ ساعت اول اعمال تنش گرمایی مشاهده شد. به‌طور کلی، مشخص شده است که در ۲ ساعت تنش گرمایی، تحمل گرمایی اکتسابی در گندم با بیان HSP مرتبط بود (ویرلینگ و نگوین، ۱۹۹۲).

۴-۳-۹- تحمل حرارتی در سطح سلولی

غشای سلولی دارای طبیعت پویایی است. علاوه بر مدیریت انتقال سلولی، غشاها مسئول مقابله با تنش‌های محیطی بوده و در تنظیم زنجیره انتقال یون و فعالیت آنزیمی نیز دخیل هستند. بنابراین نقش اساسی غشاهای سلولی سازگاری با شرایط نامطلوب است (روتابول و همکاران، ۲۰۰۰).

نتیجه تنش دمایی، پاسخ فوری به ایجاد تغییر در سیالیت غشاء است (هورواث و همکاران، ۱۹۹۸). واکنش زنجیره پراکسیداسیون دخیل در سنتز اتیلن توسط اکسیداسیون اسیدهای چرب اشباع نشده تحریک می‌شود (لیدون و هنریکویس، ۱۹۹۳). این موضوع قابلیت عملکرد غشای تیلاکوئید را نیز کاهش می‌دهد. در طول رشد در دمای بالا، ژنوتیپ‌هایی که تحمل نشان می‌دهند، اسیدهای چرب اشباع را نشان می‌دهند و از طریق

1. Micrograph

2. Northern analysis

افزایش لیپیدهای قطبی، به ویژه در لاملای کلروپلاست‌ها باعث افزایش ثبات غشاها می‌شوند (دیاس و همکاران، ۲۰۱۰). بنابراین، پایداری غشا گندم تحت تأثیر تنش گرمایی قرار دارد. تنش دمای بالا ممکن است با افزایش نشت الکترولیت منجر به از بین رفتن ویژگی انتخابی غشاء شود. افزایش سطوح پراکسیداسیون لیپید نیز در طول دوره پر شدن دانه تحت تأثیر قرار می‌گیرد (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب). این موضوع همچنین با سنتز بالاتر اتیلن همراه است. با این حال، در اواخر دوره پر شدن دانه سطوح اسیدهای چرب لینولئیک و لینولنیک^۱ افزایش و سنتز اتیلن کاهش می‌یابد. ژنوتیپ‌های گندمی که متحمل به تنش گرمایی هستند، ممکن است پراکسیداسیون اسیدهای چرب و اتیلن متفاوتی را نشان دهند (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب). این موضوع تغییرات محتوای اسیدهای چرب و حفظ پایداری غشاء (لیدون و هنریکوس، ۱۹۹۳) در طول پر شدن دانه را تأیید می‌کند (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب). بر اساس مطالعات، حدود ۶۰٪ (هاروود، ۱۹۸۸) تا ۸۰٪ (ویلیامز، ۱۹۹۸) تیلاکوئیدها از اجزای اصلی لیپیدها و به عبارتی گالاکتولیپیدها^۲ تشکیل می‌شوند. اسیدهای چرب اشباع نشده به دلیل خواص فیزیکی آن‌ها در لاملای کلروپلاست‌ها ضروری هستند (کیویی و اسرائیل، ۱۹۹۴). به همین ترتیب، ثبات دمایی فتوسیستم II به شدت با اشباع اسیدهای چرب در لاملای کلروپلاست مرتبط است (میشرا و سینگهال، ۱۹۹۲). به این ترتیب، افزایش نفوذپذیری غشاء تیلاکوئیدی با تجزیه آن (ژو و همکاران، ۱۹۹۵) و همچنین درصد اشباع اسید چرب آن در طول رشد گیاه مرتبط است (وادا و همکاران، ۱۹۹۴). در ژنوتیپ‌های گندم دوروم، پراکسیداسیون لیپید با تنش گرما ارتباط دارد اما اکسیداسیون اسیدهای لینولئیک و لینولنیک ممکن است به دما مربوط نبوده و غلظت آن‌ها ممکن است تا حدی افزایش یابند (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب). کاهش سنتز اتیلن ممکن است به دلیل کاهش واکنش زنجیره‌ای پراکسیداسیون اسیدهای چرب اشباع باشد (لیدون و هنریکوس، ۱۹۹۳). ممکن است این موضوع به حفظ ویژگی انتخابی غشاء در طی تنش گرمایی کمک کند (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب).

1. Linoleic and linolenic fatty acids

2. Galactolipids

فسفولیپیدها و گالاکتولیپیدها اجزای اسیدهای چرب هستند و در سازمان دهی مراکز واکنش انتقال الکترون فتوسنتزی نقش دارند (ال- شینتینا، ۱۹۹۹). این مراکز از آسیب‌های ناشی از گرما محافظت می‌شوند. در ژنوتیپ گندم دوروم متحمل، در طول تنش گرمایی سطح پراکسیداسیون لیپید غشا کاهش یافت و خاصیت انتخابی غشاء حفظ گردید. این امر به دلیل کاهش اسید لینولئیک و لینولنیک و دلالت بر کاهش سیالیت غشاء در طول پر شدن دانه دارد (دیاس و لیدون، ۲۰۰۹ ب). تحمل گیاه نسبت به گرما از طریق ثبات حرارتی غشاء سلولی نشان داده می‌شود. مطالعات نشان داده‌اند که برای تحمل گرما در گندم تنوع ژنتیکی زیادی وجود دارد که به میزان کافی مورد استفاده قرار نگرفته‌اند، بنابراین مطالعات بیش‌تری برای بهبود عملکرد و تحمل گرما در گندم نیاز است. در یک جمعیت لاین‌های خالص نو ترکیب (RILs)^۱ گندم در ثبات دمایی غشای سلولی (CMS)^۲ بین ارقام مقاوم و حساس گرما ارتباط مشاهده شد. مشخص شد که بین عملکرد و CMS تحت تنش گرما ارتباط مناسبی وجود دارد. عوامل دیگری نیز ممکن است در شرایط تنش گرما مهم باشند و CMS نمی‌تواند به تنهایی به‌عنوان معیاری برای انتخاب تحمل در اصلاح گندم مورد استفاده قرار گیرد.

۵-۳-۹- تأثیر تنش بر فتوسنتز

دمای متوسط ۳۵-۴۵ درجه سانتی‌گراد در بسیاری از گونه‌های گیاهی فتوسنتز را متوقف می‌کند، اما به فتوسیستم II آسیب نمی‌زند (شارکی، ۲۰۰۵). اما زمانی که دما تا ۴۵ درجه سانتی‌گراد افزایش یابد، زنجیره انتقال الکترون متأثر می‌شود که منجر به افزایش فلئورسانس کلروفیل a می‌گردد (ماتئور و همکاران، ۲۰۱۴؛ موهانتی و همکاران، ۲۰۰۲). به این ترتیب، فلئورسانس حداقل تحت تأثیر تنش گرما افزایش می‌یابد و اثر فتوشیمیایی فتوسیستم II را اثبات می‌کند. این افزایش ناشی از مسدود شدن انتقال انرژی از مرکز واکنش فتوسنتز II و گیرنده‌های مربوطه است

1. Recombinant inbred lines

2. Cellular membrane thermostability

(بوخوو و همکاران، ۱۹۹۰). کاهش عملکرد فلئورسانس نیز ممکن است به دلیل سهم نسبی خاموشی غیر فتوشیمیایی باشد. این مورد می‌تواند ناشی از سازوکارهای مختلف مرتبط با اتلاف انرژی مازاد باشد که به‌طور عمده به شکل گرما است (اسچریبر و همکاران، ۱۹۸۶). بنابراین، کاهش خاموشی غیر فتوشیمیایی، کاهش در شیب کارآیی انتقال تیلاکوئید را نشان می‌دهد و به کاهش کارایی زنجیره انتقال الکترون فتوسیستم II و فتوسنتز می‌شود.

الخطیب و پائولسن (۱۹۸۹) با بررسی ژنوتیپ‌های مختلف گزارش دادند که تغییرات قابل توجهی در ممانعت فتوسنتزی در گونه‌های گندم وجود داشت. عملکرد فتوسنتزی در گندم دوروم تحمل زیادی به تنش گرما نشان داد (دیاس و همکاران، ۲۰۱۰؛ گائوتام و همکاران، ۲۰۱۴). به‌طور کلی ژنوتیپ‌های گندم تحت تنش گرما دچار تغییر در ساختار کلروپلاست و مهار فتوسنتزی می‌شوند که این واکنش قابل برگشت است (شاکراکوا و بوبولو، ۱۹۹۶). در دماهای بالای متوسط، تغییر در نفوذپذیری تیلاکوئید نیز ممکن است منجر به تغییراتی در شیب پروتون (اسچارد و همکاران، ۲۰۰۴)، چرخه فسفوریلاسیون و در نهایت مجموعه سیتوکروم b_6/f شود (شارکی، ۲۰۰۵). تغییرات مشاهده شده در ساختار تیلاکوئید و ممانعت از انتقال الکترون‌های فتوسنتزی می‌توانند در نهایت حداکثر کارایی فتوسیستم II را کاهش دهند که این واکنش اساساً به دلیل کاهش فلئورسانس متغیر است که منجر به کاهش حداکثر فلئورسانس و افزایش تدریجی فلئورسانس حداقل می‌شود (الخطیب و پائولسن، ۱۹۸۹). به‌طور کلی در گندم نان تحت تنش گرمایی دو الگو می‌تواند وجود داشته باشد.

۱- محدودیت‌های روزنه‌ای با ممانعت از میزان جذب کربن

۲- واکنش مرحله نوری فتوسنتزی بین مراکز واکنش فتوسیستم II و آنتن‌های مرتبط جذب کننده نور. کاهش شیب پروتون تیلاکوئید میزان و استفاده ATP در چرخه کالوین را محدود و افزایش غلظت CO_2 داخلی را توجیه می‌کند. دستگاه فتوسنتزی عمدتاً با کاهش کارایی فتوسیستم II و عملکرد فتوشیمیایی محدود می‌شود. در نهایت این موضوع منجر به کاهش انتقال انرژی به مراکز واکنش بدون ممانعت از میزان جذب کربن خالص می‌شود (دیاس و همکاران، ۲۰۱۰).

با توجه به عملکرد فتوسنتزی گندم دوروم تحت تنش گرما، سه عامل مختلف مشاهده می‌شود.

۱- افزایش در هدایت روزنه‌ای، اگر چه هیچ تأثیری بر جذب خالص کربن و غلظت CO_2 داخلی ندارد.

۲- تغییرات CO_2 داخلی و هدایت روزنه‌ای، بر خلاف اتفاق بالا رخ می‌دهد و هیچ تأثیری بر فتوسنتز خالص ندارد.

۳- تحت تنش گرما، اغلب در سطح فتوسیستم II مهار واکنش نوری فتوسنتز ممکن است رخ دهد، یعنی بخش مهمی از انتقال انرژی کمپلکس‌های جذب کننده نور در فتوسیستم II به مراکز واکنش مسدود می‌شود (دیاس و همکاران، ۲۰۱۰).

۶-۳-۹- پر شدن دانه گندم

تنش گرما به شدت بر پر شدن دانه گندم مؤثر است به‌طوری که منجر به کاهش فتوسنتز جاری برگ و سنبله می‌شود. برای غلبه بر این مشکل، منبع کربن ذخیره شده درون ساقه جایگزین فتوسنتز جاری می‌شود. مطالعات نشان داده‌اند که وزن خشک دانه با کاربرد خشک کننده‌های شیمیایی کاهش می‌یابد و این موضوع با کاهش وزن خشک دانه توسط تنش گرما همبستگی دارد. دو رقم V5 و V2183، در شرایط تنش خشکی و گرما نتایج مهمی نشان دادند. در شرایط تنش گرما، رقم V5 در مقایسه با V2183، کاهش کم‌تری در وزن خشک دانه نشان داد. گنجایش بالای V5 برای پر شدن دانه از طریق انتقال ذخایر ساقه، به عنوان صفت که در شرایط تنش خشکی از پر شدن دانه پشتیبانی می‌کند و می‌تواند با کاربرد خشک کننده‌های شیمیایی گیاهان در شرایط بدون تنش مورد بررسی قرار گیرد (بلوم و همکاران، ۱۹۹۴).

۱-۶-۳-۹- اثر زمان تنش گرما در طول پر شدن دانه

اغلب دوره پر شدن دانه گندم تحت تأثیر اعمال کوتاه مدت دمای بسیار بالا (< 35 درجه سانتی‌گراد) قرار می‌گیرد. این مورد می‌تواند ترکیب کل پروتئین و در نتیجه کیفیت دانه را تغییر دهد. زمان تنش گرما تأثیر قابل توجهی بر تجمع کل پروتئین گندم و اجزای آن دارد. پاسخ ترکیب پروتئین به زمان تنش گرما متفاوت است.

۲-۶-۳-۹- دخالت ژن در تنش گرما

درک مبانی ژنتیکی که باعث تحمل درجه حرارت بالا می‌شوند، برای بهبود تولید گندم در مناطقی دارای تنش گرما اهمیت دارد. مطالعات متعددی برای ارزیابی وراثت تحمل گرما و حداقل تعداد ژن‌های مسبب این صفات در گندم نان انجام شده‌است. یک مطالعه ثابت کرد که تحمل گرما در گندم معمولی توسط چندین ژن کنترل می‌شود. علاوه بر این، انتخاب با کمک نشانگر توسط ریزماهواره‌ها می‌تواند برای توسعه ارقام بهبود یافته مفید باشد (یانگ و همکاران، ۲۰۰۲).

۳-۶-۳-۹- تنش گرمای در ارتباط با تنش اکسیداتیو

در سال ۲۰۰۵ مطالعه‌ای برای بررسی رابطه بین گرما و تنش اکسیداتیو در گندم انجام شد. اثر یون کلسیم بر شدت پراکسیداسیون لیپید و فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز بر کلئوپتیل‌های گندم زمستانه تحت تنش گرما بررسی شد. نتیجه‌گیری شد که در بافت‌های گیاهی غنی شده با یون کلسیم، پس از تیمار با گرما، تنش اکسیداتیو کوتاه مدت رخ داد (کولئوپایو و همکاران، ۲۰۰۵).

۴-۹-۹- روش‌هایی برای بهبود تحمل گرما در گندم

۱-۴-۹- نیاز به روش‌های بین رشته‌ای

اثرات اساسی تنش گرما که باعث کاهش عملکرد گندم می‌شوند، پیچیده است. اکثر مقالات در بررسی‌ها، این اثرات را از لحاظ فرآیندهای گیاهی (فتوسنتز، تنفس و هدایت روزنه‌ای) یا کاهش رشد گیاه در برخی از مراحل نمو مانند سبز شدن، طویل شدن ساقه، سنبله‌دهی، رسیدگی و غیره توضیح می‌دهند. اگرچه این بررسی‌ها تمام اثرات تنش گرما را شامل نمی‌شود، ولی بر اجزای عملکرد مانند دانه در سنبله، تعداد سنبلهچه، وزن هزار دانه و غیره تمرکز دارند. تنش گرما همچنین به‌طور غیر مستقیم با افزایش میزان برخی از بیماری‌های گندم بر عملکرد گندم تأثیرگذار است. به‌عنوان مثال، بروز بیماری لکه نقطه‌ای^۱ (ناشی از *Bipolaris sorokiniana*) ارتباط معنی داری با

1. Spot blotch disease

تنش گرمایی نشان داد (مجیب- کازی و همکاران، ۲۰۰۷). با بررسی کلی، به نظر می‌رسد که تنش گرمای انتهایی از طریق تأثیر بر اندام‌های گل، تشکیل میوه و دستگاه‌های فتوسنتزی بر رشد و نمو گیاه اثر می‌گذارد (فاروق و همکاران، ۲۰۱۱)، و در نتیجه باعث رسیدگی زودهنگام دانه‌ها شده و منجر به چروکیدگی دانه‌ها و کاهش تعداد دانه و وزن هزار دانه می‌شود (فاروق و همکاران، ۲۰۱۱).

در عصر جدید ژنومیکس، اطلاعات در مورد بسیاری از جنبه‌های اثرات تنش گرما بر گندم همچنان در حال افزایش است. بدین ترتیب، تمام این عوامل مستلزم نگاه کلی دیگر بر جنبه‌ی تنش غیرزنده در گیاهان با بینشی برای تعیین سازوکارهای بهبود دهنده مناسب برای تولید ارقام گندم متحمل به گرما برای مقاومت در برابر گرمایش جهانی و امنیت منابع غذایی برای جمعیت روزافزون جهان می‌باشد.

۲-۴-۹- اصلاح و پیش‌اصلاح برای تحمل گرما

از آن‌جا که در رابطه با تحمل دمای بالا تنوع ژنتیکی وجود دارد، تلاش‌های اخیر برای شناسایی بهترین ژنوتیپ‌ها صورت گرفته است. رقم هندی سونالیکا^۱ (که در ابتدا در مکزیک توسط CIMMYT اصلاح شد) مثالی از رقمی است که برای کاشت تأخیری در شبه قاره مناسب است. این رقم از قرار گرفتن در معرض گرما اجتناب می‌کند زیرا بسیار زودرس است. با این حال، به علت زودرس بودن، زیست توده و پتانسیل عملکرد کمی دارد. رسیدگی متوسط اجازه دستکاری زیست توده و عملکرد بالقوه بالاتر را فراهم می‌کند، حال آن که تحمل گرما از اتلاف عملکرد حفاظت می‌کند. دانشمندان برای بهبود تحمل گرما در گندم کارهای اصلاحی انجام داده‌اند و چندین تلاش تحقیقاتی در زیر آمده است:

◀ شپیلر و بلوم (۱۹۸۶) ۲۰ رقم گندم بهاره با منشاء اسرائیل را در سه دوره معمول زمستان و دو دوره بهار بررسی کردند. آن‌ها نتیجه گرفتند که انتخاب برای پنجه‌زنی خوب و سنبله‌های بلند با تعداد زیاد سنبله باعث بهبود عملکرد و پایداری گندم در محیط‌های گرم می‌شود. بروکنر و فروهبرگ (۱۹۸۷) ۲۰ ژنوتیپ متنوع

گندم بهاره را در داکوتای شمالی ارزیابی کردند. آن‌ها دریافتند که دما در طول پر شدن دانه باعث توقف رشد دانه و جلوگیری از رسیدگی فیزیولوژیکی می‌شود و همچنین تغییر در سرعت و مدت زمان پر شدن دانه مشاهده شد. البته سرعت در مدت زمان پر شدن دانه، با وزن دانه ارتباط دارد. آن‌ها پیشنهاد کردند که انتخاب برای افزایش در میزان پر شدن دانه و وزن دانه مناسب است. بنابراین، سرعت بالای پر شدن دانه با مدت زمان کوتاه تا متوسط پر شدن دانه مورد نیاز است.

◀ دیست (۱۹۹۰) آزمایش دقیقی در مورد ۲۵ ژنوتیپ کشت شده در پنج تاریخ از شش نوامبر تا ۲۸ فوریه در سیوداد اوبرگون، سونورا^۱ انجام داد و گزارش داد که بقای پنجه بیش‌ترین خصوصیت تحت تأثیر در شرایط تنش گرما بود. این مطالعه همچنین در زمان تأخیر کاشت از یک دسامبر به ۲۸ فوریه، کاهش ۲۶ درصدی در تعداد سنبله را نشان داد. همچنین تعداد دانه‌ها/ سنبله، عمدتاً به علت کاهش دانه‌ها/ سنبله کاهش یافت. وزن دانه به‌طور متعادل کاهش یافت، به‌طوری که بیش‌تر ژنوتیپ‌های با وزن آزمایشی بالا در شرایط دمای بالا، دانه‌های گوستی^۲ تولید کردند که نشان داد که عملکرد به‌طور عمده محدود شد. همچنین تلقیح سنبله و توانایی جبران کاهش تعداد سنبله ممکن است برای بهبود، آسان‌تر از بقاء پنجه باشد.

◀ دامانیا و تهیر (۱۹۹۳) ۴۶ ژنوتیپ گندم و اجداد وحشی آن را برای تحمل گرما مورد مطالعه قرار دادند. آن‌ها دریافتند که گندم کشت شده با ترکیب ژنومی AABB و اجداد خودروی آن متحمل به گرما هستند و این امر به نظر می‌رسد با توزیع و منشأ اکولوژیکی آن‌ها مرتبط باشد. قرن‌ها پس از اهلی‌سازی^۳، T. durum عمدتاً در دریای مدیترانه و غرب آسیا که در آن جا گرمای انتهایی یکی از اصلی‌ترین تنش‌ها است رشد می‌کند.

◀ هو و راجارام (۱۹۹۴) ۱۶ ژنوتیپ گندم نان را برای دو سال تحت کشت تاخیری و یک سال تحت کشت نرمال در سیوداد اوبرگون، سونورا مورد مطالعه قرار دادند. آن‌ها

1. Ciudad Obregon• Sonora

2. Plump

3. Domestication

نتیجه گرفتند که دانه‌ها/ سنبله‌ها، زیست-توده، شاخص برداشت و وزن آزمایشی معیارهای انتخاب بالقوه‌ای برای عملکرد دانه در شرایط دمای بالا بودند.

اصلاح گیاهان، بیش‌تر از طریق تلاقی مواد والدینی با ارتباط نزدیک به وجود می‌آید، چنین موادی تنوع آلی که ممکن است گونه‌های گیاهی را بیش‌تر در خطر تنش‌های زنده و غیرزنده قرار دهد را به میزان کم‌تر ایجاد می‌کنند (واربورتون و همکاران، ۲۰۰۶). گندم یک نمونه کلاسیک از یک پایگاه ژنتیکی محدود است، زیرا در طول دوره اهلی شدن و با توجه به روش‌های اصلاح یافته میزان زیادی از تنوع ژنتیکی را از دست داده است. گندم حاوی تعدادی منابع ارزشمند از تنوع ژنتیکی است که غنی‌سازی آلی جدیدی را به ارمغان می‌آورند. این ژن‌ها در شش دهه گذشته توسط CIMMYT و سایرین برای گسترش این پایگاه ژنتیکی محدود گندم نان گسترش یافته‌اند (اسلام و همکاران، ۱۹۷۸، ۱۹۸۱؛ کروس، ۱۹۶۷، ۱۹۶۹، ۱۹۷۳؛ مجیب- کازی، ۲۰۰۳، ب؛ مجیب- کازی و کیمر، ۲۰۰۶؛ مجیب- کازی و همکاران، ۲۰۰۸؛ شارما و گیل، ۱۹۸۳؛ واربورتون و همکاران، ۲۰۰۶) و به‌طور دقیق توسط شارما (۱۹۹۵)، اوگونایا و همکاران (۲۰۱۳) و مجیب- کازی و همکاران (۲۰۱۳) بررسی شده‌اند. توده‌های^۱ نشأت گرفته از مناطق مستعد گرما در جهان، تحمل بالایی به گرما دارند. تروتوان و مجیب- کازی (۲۰۰۸) برای تحمل گرما و سایر تنش‌های زنده/ تنوع قابل توجهی غیرزنده را گزارش کردند. به همین ترتیب، ثابت شده‌است که بعضی از جنس‌ها مانند *Pseudoroegneria*، *Agropyron*، *Thinopyrum*، *Elytrigia*، *Psathyrostachys*، *Elymus* (Leymus) و *Haynaldia* و *Pascopyrum* یک منبع ذخیره‌ی ژنتیکی عالی برای برخی از تنش‌های محیطی فراهم کرده‌اند (دوی، ۱۹۸۳؛ فاروق، ۱۹۹۰؛ مجیب- کازی و همکاران، ۲۰۱۳).

بنابراین پیش از این که بتوان خویشاوندان خودروی گندم را برای پتانسیل تحمل آن‌ها به گرما در برنامه‌های اصلاحی بعدی گندم استفاده کرد، انجام تحقیق بسیار ضرورت دارد. اولویت باید با خویشاوندان دارای نزدیکی ژنتیکی با ژنوم گندم بوده و بقیه بانک ژنی اولیه قرار گیرند که این امر امکان توسعه سریع لاین‌های اصلاحی پیشرفته برای معرفی را فراهم می‌سازد.

۳-۴-۹- ژنومیکس عملکردی مشاهده شده در گندم در تنش دمای بالا

مطالعات نشان داده‌اند هنگامی که ژن‌های از طریق اصلاح از آمفی پلوئیدها^۱ ایجاد شوند، تحمل گندم به دمای بالا بهبود می‌یابد. لاین‌های هگزاپلوئید برای بهبود شرایط گندم می‌توانند مفید باشند، به ویژه در مناطقی که درجه حرارت بالا عامل اصلی تنش است. محتوای کلروفیل و مدت زمان پر شدن دانه نیز با شاخص حساسیت به گرمای^۲ (HSI) لاین‌های اوکتاپلوئید بسیار مرتبط هستند. در مقابل، چنین ژرم پلاسمی به‌طور غیر مستقیم به بهبود گندم کمک می‌کند، به‌طوری که کاهش تعداد دانه به علت عدم تعادل در جداسازی کروموزومی است (یانگ و همکاران، ۲۰۰۶). بنابراین این امر ژنوتیپ‌های گندم را متحمل به دمای بالا و دارای عملکرد بهتر می‌سازد.

مجموعه‌ی توالی‌های نشانمند بیان شده^۳ (EST) و آرایه‌های cDNA همراه با روش‌های ژنومیکس نسبی فرصت‌های جدیدی برای بهبود ارقام گندم از طریق ایجاد گندم تراریخت گشوده شد. به‌منظور شناسایی اهمیت ژن‌ها باید ژن‌های عملکردی تعیین شوند. در نتیجه، ژنومیکس عملکردی به‌عنوان یک ابزار اصلی برای اصلاح گندم عمل می‌کند. منابع جدید توسعه یافته در ژنومیکس عملکردی و بیوتکنولوژی جدید شامل ترسیم نقشه و مطالعات جامع در مورد بیان پهنای ژنوم در کنار برنامه‌های اصلاح گندم، در نهایت منجر به معرفی ارقام با صفات زراعی قابل توجه می‌شود (باتیس و همکاران، ۲۰۱۴).

گرمایش جهانی موجب کاهش عملکرد گندم در مقایسه با سایر گیاهان زراعی می‌شود. با این حال، مطالعات اندکی در مورد جزئیات تجزیه و تحلیل بیان یا ارزیابی عملکرد ژن دخیل در ژنومیکس عملکردی در مورد گندم تحت تنش گرما گزارش شده‌است. همان‌طور که اشاره شد، گندم نان ژنوم D خود را از *Aegilops tauschii* (کیهرا)، ۱۹۴۴؛ مک‌فادین و سیارس، ۱۹۴۶) و *Ae. speltoides* دریافت کرده است که آن‌ها

1. Amphiploids
2. Heat susceptibility index
3. Collection of massive expressed sequence tags

نزدیک‌ترین گونه‌های موجود برای ژنوم‌های B و G گندم‌های پلی‌پلوئید محسوب می‌شوند (دووراک و ژانگ، ۱۹۹۰). بنابراین، دو ژنوم از سه ژنوم گندم نان از *Aegilops* آمده و این جنس منبع مهمی برای ژن‌های مقاوم به بیماری‌ها و حشرات بوده است (فرب و همکاران، ۱۹۹۱؛ جیل و همکاران، ۲۰۰۶). با توجه به منشاء جدید و سطوح پلی‌پلوئیدی، گندم نان و ارقام آن تنوع ژنتیکی محدودی دارند (ترتووان و مجیب-کازی، ۲۰۰۸). در طبیعت، هزاران نمونه *Ae. speltoides* Tausch (ژنوم BB) و *Ae. Tauschii* Coss (ژنوم DD) به صورت خودرو رشد می‌کنند. مرکز ژنتیک و منابع ژنوم گندم^۱ به تنهایی به ترتیب حدود ۱۰۰ و بیش از ۵۰۰ نمونه از *Ae. speltoides* Tausch و *Ae. Tauschii* Coss را در بانک ژنی خود دارند. همراه با سایر گونه‌های *Aegilops* مانند *Ae. longissima*، *Ae. geniculata*، *Ae. caudata*، غیره. این مرکز دارای هزاران نمونه *Aegilops* است (www.k-state.edu/wgrc/Germplasm/aegilops.html). این خویشاوندان گندم خودرو به بیماری‌ها و حشرات تحمل نشان داده‌اند. خلاصه‌ای از ژن‌های مقاومت به بیماری و حشرات، انتقال یافته از گونه‌های خودرو به گندم‌های زراعی توسط گیل و همکاران (۲۰۰۶) گزارش شده‌است.

گندم‌های وحشی منبعی برای ژن‌های تحمل تنش غیرزنده نیز هستند. ساکماک و همکاران (۱۹۹۹) نشان دادند که *Ae. Tauschii* منبع ارزشمندی برای تحمل کمبود عنصر روی است. به همین ترتیب، برخی از نمونه‌های *Ae. speltoides*، *Ae. geniculata* توانایی مقاومت در برابر خشکی را نشان دادند (بالاکی و همکاران، ۲۰۰۶؛ زهاریو و همکاران، ۲۰۰۱). تعداد کمی از نمونه‌های متحمل به تنش دمای بالای متعلق به *Ae. geniculata*، *Ae. speltoides*، *Ae. searsii* و *Ae. Longissima* گزارش شده‌اند (خاننا چوپرا و ویسواناتان، ۱۹۹۹؛ زهاریو و همکاران، ۲۰۰۱). با این حال، بیش‌تر غربال‌گری‌های فنوتیپی ژنوتیپ‌های خودرو برای بهره‌برداری از آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی ضروری است. گزارش‌های مربوط به غربال‌گری *Aegilops* در زمان گلدهی در دوره‌ی طولانی تنش خشکی یا دمای بالا در دسترس نیست. همان‌طور که خویشاوندان خودرو به تنش‌های غیرزنده و زنده تحمل نشان دادند،

ارقام مختلف گندم دوروم (*Triticum turgidum* L., AABB, $2n = 4x = 28$) برای افزایش تنوع ژنتیکی گندم در شرایط آزمایشگاهی با چند نمونه *Ae. tauschii* هیبرید شدند، در نتیجه آن گندم‌هایی را تولید کردند که گندم‌های مصنوعی نامیده می‌شوند (گیل و همکاران، ۲۰۰۶؛ مجیب-کازی، ۲۰۰۳، ب؛ ۲۰۱۳، مجیب-کازی و هتل، ۱۹۹۵؛ اوگبونایا و همکاران، ۲۰۱۳). ژنوتیپ‌های مصنوعی گندم هگزاپلوئید ($2n = 42$) ژنوم AABBDD تولید شده برای تحمل خشکی، دمای بالا و بیماری مورد بررسی قرار گرفتند (کوراهاشی و همکاران، ۲۰۰۹؛ مجیب-کازی، ۲۰۰۶؛ مجیب-کازی و همکاران، ۱۹۹۶، ۲۰۰۸؛ ترانو و مجیب-کازی، ۲۰۰۸؛ یانگ و همکاران، ۲۰۰۲، ۲۰۰۹).

جابه‌جایی بازوی کوتاه کروموزوم 1R چاودار به گندم مورد علاقه اصلاحگران در برنامه‌های اصلاحی است. بازوی کروموزومی چاودار حامل ژن‌هایی برای مقاومت در برابر زنگ برگ، زنگ ساقه، زنگ نواری، کپک پودری، ساس‌سبز^۱ و ویروس موزائیک گندم است. برای ژنوتیپ‌های T1BL.1RS، برتری عملکرد ۴/۳ و ۴/۲ درصدی به لحاظ آماری به ترتیب تحت شرایط بهینه و کاهش آبیاری مشاهده شد (ویلاریال، ۱۹۹۵). به همین ترتیب، ژنوتیپ‌های T1AL.1RS عملکردی بیش از ۴/۴ درصد نسبت به گندم‌های هموزیگوت 1A داشتند (ویلاریال و همکاران، ۱۹۹۶). علاوه بر جابه‌جایی‌های T1BL.1RS و T1AL.1RS، جابه‌جایی‌های 7DS.7DL-7Ag و T5AS.5RL در برنامه‌های اصلاح کاربردی برای بهبود عملکرد بالقوه و رفع تنش‌های غیرزنده مورد استفاده قرار گرفتند. بررسی اخیر (مجیب-کازی و همکاران، ۲۰۱۳)، وسعت گونه‌های دخیل در بهره‌برداری از جابه‌جایی کروموزوم گندم برای اصلاح گندم را خلاصه نمود.

Thinopyrum curvifolium در یک برنامه پیش اصلاحی کاربردی گسترده برای افزایش مقاومت ارقام گندم نان به لکه نقطه‌ای ناشی از *Helminthosporium sativum* syn. *Cochliobolus sativum* از آزمایشات عملکرد در پوزا ریکا^۲ تأیید کرد که مشتقات مختلف *Th. Curvifolium* برای هر دو نمونه‌ی حساس و مقاوم بالا بود (ویلا و همکاران، ۱۹۹۵). برخی از

1. Greenbug

2. Poza Rica

لاین‌های مشتق شده از *Th. Curvifolium* نیز در آزمایش‌های جداگانه‌ای در تولوکای^۱ مکزیک به *Septoria tritici* مقاومت نشان دادند. جابه‌جایی‌های *Heuchera villosa* که از نانجینگ^۲ چین (چن پیدو^۳، ارتباط شخصی با مجیب- کازی) منشاء شده‌است، در تلاقی‌ها به‌عنوان منابع مقاومت به زخم سر *Fusarium* استفاده شدند، اما سهم آن‌ها اثبات نشده باقی مانده است. دیگر منابع بیگانه مانند *Th. scirpeum*، *Th. distichum*، *Th. Bessarabicum* و *Th. Intermedium*، *Elymus giganteus* syn. *L. racemosus* در برنامه‌های مختلف گسترده تلاقی توسط محققان مورد استفاده قرار گرفتند (مجیب- کازی، ۲۰۰۵، ۲۰۰۶؛ شارما، ۱۹۹۵). سهم واقعی آن‌ها در مقاومت به بیماری و یا تحمل تنش تا حد زیادی اثبات نشده باقی مانده است. چنین منابع بیگانه‌ای ممکن است امیدوار کننده باشند، البته قبل از این که اصلاحگران گندم نان بتوانند از آن‌ها استفاده کنند، لازم است در ابتدا قطعات یا ژن‌های انتخاب شده را به داخل ذخایر ژنتیکی وارد کنند (ویلا، ۱۹۹۵). بنابراین، اگرچه انتقال ژن مقاومت یا تحمل می‌تواند به راحتی شناسایی شود، مکان استقرار آن و وجود همولوژی ژنتیکی بیگانه با ترکیب گندم سهولت انتقال رخ داده را نشان می‌دهد که به بهبود محصول کمک می‌کند.

از این رو انتخاب والدین در هیبریداسیون بسیار مهم است. بنابراین علاقمندی به پروتکل‌های هیبریداسیون بین گونه‌ای و درون گونه‌ای^۴ جلب شده‌است که در آن ژنوم‌های جفت گندم/ بیگانه مزایای کاربردی مختلفی دارند. برخی از منابع و طیف وسیعی از تنوع ژنتیکی را پیشنهاد می‌کنند که نیازمند تفکیک است و می‌توانند برای نمونه‌های ژرم‌پلاسما تریپلوئید و هگزاپلوئید مختلف *T. polonicum*، *T. carthlicum*، *T. spelta* و *T. shaerococcum* و غیره به کار گرفته شوند. معیار واقعی بهره‌برداری از تنوع بیگانه تنها در صورتی قابل قبول خواهد بود که ارقام در مزرعه‌های کشاورزان کشت شوند. این‌ها شامل توسعه ارقام متنوع *Pasban90* و *Rohtas90* در پاکستان، *Azubi-Ciat* در بولیوی از *Ae. tauschii* دهنده‌ی ژنوم D گندم‌های هگزاپلوئید مصنوعی

1. Toluca

2. Nanjing

3. Chen Piedu

4. Interspecific and intraspecific hybridization

با آزدسازی Chaunmai42 با عملکرد بالا توسط گروه SAAS در سیچوان^۱ چین است و ارتباط نزدیک با ژنوم D در آن‌ها در سراسر جهان نشان می‌دهد که اصلاح کنندگان برای استفاده از این منابع به شکستن سطوح عملکردی امیدوارند که این امر در حال حاضر از طریق برنامه‌های اصلاحی در مکزیک، ایالات متحده آمریکا، ترکیه، چین و استرالیا نه تنها در گندم‌های تیپ بهاره، بلکه در گندم‌های زمستانه وجود دارد.

۴-۴-۹- فیزیولوژی گیاهی

تنش گرما از طریق تسریع رشد و نمو بر گندم تأثیرگذار است (رینولدز و همکاران، ۲۰۱۰). این «زودرسی^۲» از طریق روش‌هایی به کاهش عملکرد منجر می‌شود: (الف) کوتاه شدن فرصت برای جذب نور، (ب) کاهش سطح برگ برای فتوسنتز، (ج) کاهش دوره پر شدن دانه، و (د) کاهش ظرفیت گیاهان برای انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در دسترس برای توسعه دانه (کوسانی و رینولدس، ۲۰۱۳). بنابراین ژنوتیپ گندم متحمل به گرما باید اساساً دارای توانایی بالاتر از میزان مورد انتظار برای: (الف) جذب نور (LI)^۳، (ب) کارایی استفاده از نور (RUE)^۴ و (ج) شاخص برداشت (HI)^۵ برخوردار باشد (رینولدس و همکاران، ۲۰۰۷). این سه عامل در یک مدل مفهومی با هم مرتبط هستند (رینولدس و همکاران، ۲۰۱۲ الف).

۴-۴-۹-۱ جذب نور (LI)

جذب نور به ویژگی‌های فنولوژیکی، سرعت پوشش زمین، سطح سبز و پایداری آن و ساختار زیست‌توده وابسته است. همچنین جذب نور با HI، کربوهیدرات محلول در آب (WSC)، سرعت و مدت پر شدن دانه، وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله یا باروری گل در ارتباط است (کوسانی و رینولدس، ۲۰۱۲).

-
1. Sichuan
 2. Hastening
 3. Light interception
 4. Radiation use efficiency
 5. Harvest index

سهم مشارکت و عملکرد هر یک از این صفات با درجه‌ی تحمل گرما در گندم ارتباط دارد. فنولوژی که عمدتاً توسط روزهای سنبله‌دهی و بلوغ مشخص می‌شود، شاخصی از توانایی گیاه برای زودرسی است. بلوغ زودرس به ویژه در تنش گرمای آخر فصل از طریق سازوکار فرار از تنش، به‌منظور تکمیل گلدهی و پر شدن دانه قبل از قرار گرفتن در معرض دماهای بالای غیرمعمول اهمیت دارد (موندال و همکاران، ۲۰۱۳). ویژگی پوشش سریع زمین (بسته شدن کانوپی) که با توسعه سریع زیست‌توده مشخص می‌شود، نه تنها به‌طور مستقیم از طریق جذب حداکثر تابش فعال فتوسنتزی (PAR)^۱ برای افزایش RUE مفیده بوده، بلکه با کاهش تبخیر از سطح خاک باعث افزایش کارایی مصرف آب (WUE)^۲ می‌شود (مولان و گارسیا، ۲۰۱۲). توقف روند طبیعی پیری گیاه منجر به ایجاد انواع گیاهان "همیشه سبز" می‌شود (رابسون و همکاران، ۲۰۰۱) که می‌توانند برای مدت طولانی‌تری برای حفظ فتوسنتز در طول مراحل بحرانی رشد مانند پر شدن و رسیدن دانه‌ها سبز بمانند.

۲-۴-۹- کارایی استفاده از تابش (RUE)^۳

کارایی استفاده از تابش (تعریف شده به‌عنوان تولید ماده خشک به ازاء هر واحد نور جذب شده) نقطه تعادل بین توانایی گیاه در افزایش جذب دی اکسید کربن و کاهش انرژی لازم برای رشد و بقا است (کوسانی و رینولدس، ۲۰۱۲). این امر از ظرفیت‌های فتوسنتزی، تعرق و هدایت روزنه‌ای، دمای زیست‌توده (CT)^۴، زیست‌توده ریشه، ثبات دمایی غشاء و تغییر رنگ به زرد/ مومی شدن حاصل می‌شود. به‌طور کلی گیاهان C_3 دارای میزان تثویری ۴/۶٪ برای بازده تبدیل انرژی فتوسنتزی هستند، هرچند که ارزش واقعی در مزرعه یک سوم این مقدار است و بازده تبدیل انرژی فتوسنتزی می‌تواند به افزایش عملکرد تحت تنش گرما منجر شود (ژو و همکاران، ۲۰۰۸). فیزیولوژیست‌ها معتقدند که بهبود راندمان فتوسنتزی ممکن است با تغییر فعالیت

1. Photosynthetically active radiation

2. Water use efficiency

3. Radiation use efficiency

4. Canopy temperature

ریبولوز-۱، ۵-بیس فسفات کربوکسیلاز/اکسیژناز (Rubisco)^۱ به دست آید. روییسکو، یک آنزیم کاتالیزوری در چرخه کالوین فتوسنتز است و معمولاً ۵۰ درصد از پروتئین محلول برگ و ۲۵ درصد از نیتروژن برگ را شامل می‌شود و یک کاتالیزور برای پایداری فتوسنتز است (سالوچی و کرافتیس-براندنر، ۲۰۰۴). با افزایش دما، فعالیت کاتالیزوری روییسکو افزایش می‌یابد، اما در دماهای بالا تمایل آن برای جذب CO₂ نیز کم می‌شود (سالوچی و کرافتیس-براندنر، ۲۰۰۴).

فتوسنتز سنبله

مانند بسیاری از گونه‌های علفی، قسمت‌های تولیدمثلی گندم، یعنی سنبله شامل پوشینه‌ها، ریشک‌ها و غیره، ظرفیت پذیرش بخش قابل توجهی از تابش دریافتی را دارند و به ویژه در شرایط تنش‌زا مانند گرما در طول دوره پر شدن دانه نیز از نظر فتوسنتزی فعال هستند (پاری و همکاران، ۲۰۱۱). بررسی‌ها نشان می‌دهد که در شرایط تنش، سنبله‌های گندم دیرتر از برگ‌ها دچار رنگ پریدگی^۲ می‌شوند. افزون بر این، ویژگی "سبز ماندن" بیش‌تر سنبله‌ها در مقایسه با برگ‌ها در گندم گزارش شده‌است (آباد و همکاران، ۲۰۰۴). محققان CIMMYT، علیرغم اینکه در حال پیشرفت مهمی در تحقیقات فیزیولوژی گیاهان هستند، به‌طور ویژه یک ابزار اندازه‌گیری فتوسنتز سنبله طراحی کرده‌اند و اطلاعات امیدبخشی به دست آورده‌اند (پاری و همکاران، ۲۰۱۱).

انتقال ذخایر ساقه

کربوهیدرات‌های محلول در آب، قندها (فروکتان‌ها، ساکارز، گلوکز و فروکتوز) هستند که عمدتاً در پدانکل‌های ساقه^۳ تجمع می‌یابند. قندها در گندم به‌عنوان ذخایر تا مرحله نزدیکی گلدهی هستند که در طول مرحله پر شدن دانه، زمانی که فتوسنتز حداقل و تقاضای C بالاست به دانه‌ها انتقال مجدد می‌یابند (پیتراگالا و پاسک، ۲۰۱۲). وادلوا (۱۹۷۴) کاهش قابل توجهی در انتقال مواد فتوسنتزی از برگ

1. Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/ oxygenase (Rubisco)

2. Chlorosis

3. Stem peduncles

به دانه در دمای بیش از ۳۰ درجه سانتی گراد را گزارش کرد، اما اثری بر انتقال WSC از ساقه به دانه حتی در دمای ۵۰ درجه سانتی گراد مشاهده نشد. در مطالعه‌ای در محیط مزرعه و محیط کنترل شده روی گندم، تالوکدر و مک‌دونالد و همکاران (۲۰۱۳) دریافتند که تنش گرما موجب کاهش ۲۶ درصدی WSC در پدانکل‌ها و کاهش ۱۵ درصدی انتقال مجدد قندها به دانه‌های در حال نمو شد.

مومی شدن / سبز مایل به زرد شدن

مومی شدن برگ و سنبله یکی از صفات مهم فیزیولوژیکی است که موجب کاهش بار تابش به سطح برگ می‌شود (تورس و پیتراگالا، ۲۰۱۲). موم یک ماده خاکستری / سفید روی سطح برگ است که در مرحله گلدهی تولید آن حداکثر می‌باشد.

دمای شاخساره

دمای شاخساره (CT) مانند کاهش دمای زیست‌توده^۱ (CTD) به وسیله دماسنج مادون قرمز دستی از طریق اختلاف دمای بین محیط و شاخساره (اندازه‌گیری شده با استفاده از یک گرماسنج معمولی) اندازه‌گیری می‌شود، زمانی که شاخساره خنک‌تر از هوا است، Ta-Tc و در نتیجه CTD مثبت می‌باشد. با این حال، اخیراً پیشنهاد شده است که CTD باید بیش از CT مورد توجه قرار گیرد، چون دو ابزار مورد استفاده برای جذب دمای محیط و شاخساره ممکن است به‌طور بالقوه در داده‌های به دست آمده خطا نشان دهند.

دمای شاخساره، اندازه‌گیری کاملی از هدایت روزنه‌ای گیاه (پفیر و همکاران، ۲۰۰۵)، نسبت آب گیاه، عمق ریشه‌دهی و عملکرد محصول (رینولد و همکاران، ۲۰۱۲) در طول زمان است. CT یا CTD جایگزین اندازه‌گیری دشوار تبادل گاز با استفاده از یک تجزیه‌کننده گاز مادون قرمز^۲ (IRGA) است. همچنین این اندازه‌گیری شاخصی از درجه بسته یا باز بودن روزنه‌ها برای حفظ رطوبت در داخل گیاه را ارائه می‌دهد. CT بالاتر، بسته شدن روزنه‌ها به دلیل کاهش تعرق و بالعکس را نشان می‌دهد. با این

1. Canopy Temperature Depression

2. Infra-red gas analyser

حال، CT پایین نشان‌دهنده ریشه‌دهی عمیق گیاه برای به جذب رطوبت از افق‌های پایین‌تر خاک است، بنابراین مجموعه‌ی نیاز تعرقی از طریق شرایط آب و هوایی گرم در محیط گیاه تعیین می‌شوند.

۳-۴-۹- شاخص برداشت (HI)

شاخص برداشت یک نسبت بین عملکرد دانه و زیست‌توده یک محصول است. در گندم، علیرغم ارزش نظری ۶۵٪، HI در سه دهه گذشته به‌طور پایدار در حدود ۵۰٪ باقی مانده است (رینولدس و همکاران، ۲۰۰۹). بنابراین به نظر می‌رسد انتظار هر گونه بهبود بیش‌تر در این زمینه امیدبخش باشد.

۵-۴-۹- مدیریت محصول (عدم خاکورزی)

یکی از روش‌های زراعی قابل قبول برای دستیابی به تحمل گرما در گندم، عدم خاکورزی یا کاشت گندم در خاک‌های شخم نخورده پس از برداشت تأخیری پنبه یا برنج است. با توجه به محیط‌های ویژه اکولوژیکی، به این تکنولوژی در نواحی کم بارش و نیمه خشک نسبت به هر جای دیگر دنیا نیاز بیش‌تری وجود دارد. ارنستین (۲۰۰۹) بررسی جامعی از تاریخ پیشرفت و سازگاری فن‌آوری عدم خاکورزی در بخش‌هایی از هند و پاکستان ارائه نمود و اثرات حاصل از آن بر عملکرد، صرفه‌جویی در هزینه‌ها و سود خالص عدم خاکورزی در هاریانا^۱ هند و پنجاب^۲ پاکستان را توضیح داد. بررسی‌ها حاکی از آن است که از این دو منطقه مدل، هاریانا با استفاده از فناوری عدم خاکورزی به افزایش چشمگیری در عملکرد دست یافت و همچنین برخی از هزینه‌های ورودی برای سوخت، کارگر، آبیاری و غیره کاهش داد. اما در منطقه پنجاب بدون افزایش عملکرد تنها به صرفه‌جویی در هزینه‌ها دست یافته شد. بنابراین عدم پاسخ عملکرد به این سیستم منجر به توسعه بسیار کم این فناوری در پنجاب شد که ممکن است به هزینه ماشین‌آلات تخصصی مورد نیاز برای کاشت گندم و عدم پرداخت یارانه دولتی به کشاورزان نیز مربوط باشد.

1. Haryana

2. Punjab

۶-۴-۹- میکروبیولوژی خاک

مدت زمان طولانی است که کشاورزان برای افزایش حاصلخیزی و ظرفیت ذخیره رطوبت خاک از طریق اتخاذ طیف وسیعی از شیوه‌های مدیریتی تلاش کرده‌اند، اما نقش تنوع قارچی و باکتریایی در خاک را نادیده گرفته‌اند (ایست، ۲۰۱۳). با این حال، تقریباً یک دهه پیش، دانشمندان توجه خود مطالعه روابط میکوریزایی میان گیاهان و میکروب‌ها، به ویژه در گندم بیش‌تر کردند. در مطالعات رودریگوز و همکاران (۲۰۰۸) و هوبارد و همکاران (۲۰۱۲) مشخص شد که اندوفیت‌های قارچی^۱ باعث بهبود جوانه‌زنی بذر گندم تحت تنش‌های گرما و خشکی می‌شوند (هوبارد و همکاران، ۲۰۱۲). این نوع مطالعه محققان را تشویق می‌کند تا قارچ‌ها در از اطراف چشمه‌های آب گرم جداسازی کنند و سپس به ژنوتیپ‌های گندم حساس به گرما معرفی نمایند.

۷-۴-۹- نشانگرهای مولکولی

۱-۷-۴-۹- QTL عامل مهمی برای مدیریت در طول تنش گرما

مطالعات نقشه‌برداری‌های QTL متعددی (موقعیت صفات کمی) را برای طیف گسترده‌ای از صفات در گونه‌های گیاهی مختلف نشان داده‌اند، اما نشانگرهای نسبتاً کمی در برنامه‌های اصلاح گیاهان استفاده شده‌اند (یوانگ، ۱۹۹۹). دلیل اصلی این عدم پذیرش آن است که نشانگرهای استفاده شده در پیش‌بینی فنوتیپ‌های مورد نظر قابل اعتماد نیستند. عمدتاً این امر به صحت کم مطالعات نقشه‌برداری‌های QTL یا ناکافی بودن اعتبارسنجی نسبت داده می‌شود (شارپ و همکاران، ۲۰۰۱). با این حال، یوانگ (۱۹۹۹) تأکید کرد که دانشمندان باید ضرورت استفاده از اندازه‌های بزرگ‌تر جمعیت، دقت بیش‌تر در داده‌های فنوتیپی، زمینه‌های ژنتیکی متنوع و تغییر در سطوح مستقل به‌منظور توسعه نشانگرهای قابل اعتماد برای انتخاب به کمک نشانگر (MAS) را در نظر بگیرند. با وجودی که نتایج MAS قابل اعتماد و معتبر هستند، همچنان توصیه می‌شود

که غربالگری مزرعه‌ای ژنوتیپ‌های انتخاب شده انجام شود. در مطالعه انجام شده توسط سادات و همکاران (۲۰۱۳)، آزمایش‌های مزرعه‌ای مختلف انجام شد که شامل ارزیابی ۱۵ ژنوتیپ در میان ۲۵ رقم و لاین گندم نان متحمل به گرما بود. نشانگرهای انتخاب شده برای ژنوتیپ‌های در حال غربال که مقاوم به تنش گرما بودند، کارایی کافی نشان دادند. از آنجایی که در جنوب ایران وزن دانه در مقایسه با تعداد دانه اهمیت بیش‌تری دارد، نشانگرهای انتخاب شده بیش‌تر با وزن دانه مرتبط هستند. همچنین توصیه می‌شود که با توجه به شرایط اقلیمی آن‌ها، به‌منظور دستیابی به غربالگری مولکولی قابل قبول برای تنش گرما باید نشانگرهای منطقه‌ای مورد استفاده قرار گیرند.

تحمل تنش گرما یک صفت پیچیده‌ای است که توسط ژن‌های متعدد مؤثر در تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی کنترل می‌شود. توضیح مبنای ژنتیکی و مولکولی برای تحمل تنش دمایی در گندم همواره با شناسایی نشانگرهای مولکولی در ارتباط است. از این رو، ابزارهای نشانگر مولکولی همراه با تجزیه و تحلیل همبستگی و ارتباط، روش‌های پیشنهادی برای مطالعه اثرات ژنتیکی تحمل دمای بالا هستند (ماستری و همکاران، ۲۰۰۲؛ پاندی و همکاران، ۲۰۱۳). استفاده از این نشانگرهای شناسایی شده، روش‌های هدفمند اصلاح‌کنندگان برای توسعه لاین‌های متحمل به گرما را ارتقاء می‌دهد.

اغلب دو روش معمول برای تجزیه و تحلیل ژنتیکی صفات کمی وجود دارد: روش‌های اسکن پهنای ژنوم و ژن نماینده^۲ (گارگ و همکاران، ۲۰۱۲). اسکن پهنای ژنوم با استفاده از نشانگرهای مولکولی، QTL را روی کروموزوم‌ها در سطح فاصله cM مشخص می‌کند. از سوی دیگر، روش ژن نماینده منجر به کشف ژن مستقیم می‌شود، البته به‌دلیل فقدان جزئیات در مورد آناتومی مولکولی بیش‌تر صفات بیولوژیکی همچنان از نظر عملی بسیار محدودیت دارند (ژو و ژائو، ۲۰۰۷).

چون مطالعه مسیرهای انتقال پیام مرتبط به هم به‌دلیل پاسخ‌های مختلف در برابر تنش‌های غیرزنده از طریق روش‌های معمول دشوار است، بنابراین در حال حاضر اغلب ژنومیکس کاربردی برای تجزیه و تحلیل پاسخ‌های تنش غیرزنده در گندم استفاده می‌شود. اما این روش مساعد اصلاح‌گران نیست.

1. Co-segregation

2. Candidate gene

بررسی پروتئین‌های شوک گرمایی نیز به‌طور معمول برای درک مبانی مولکولی تنش گرما مورد استفاده قرار می‌گیرد. این پروتئین‌ها به‌عنوان چاپرون‌هایی برای تاخوردگی، اجتماع، انتقال و تجزیه پروتئین‌ها در بسیاری از فرآیندهای سلولی ایفای نقش می‌کنند. HSPها همچنین با کمک به بازسازی پروتئین تحت تنش‌هایی از جمله دمای بالا، پروتئین‌ها و غشاها را تثبیت می‌کنند (وانگ و همکاران، ۲۰۰۴). از طریق مطالعات پروتئومی نشان داده شده‌است که ژنوتیپ‌های گندم متحمل به گرما زمانی که در معرض تنش دمایی قرار گیرند پاسخ‌های محکم و متنوعی نشان می‌دهند. HSPها در لاین‌های گندم متحمل به گرما نسبت به حساس فعال‌تر هستند (سکیلاس و همکاران، ۲۰۰۲). پس از تنش گرما، پروفیل پروتئین، تفاوت کمی در HSPها را نشان می‌دهد و برخی از HSPهای خاص در ژنوتیپ‌های متحمل به گرما نیز یافت می‌شوند. یک طبقه اصلی از HSPهای با وزن مولکولی کم (HSP 16.9) در ژنوتیپ‌های گندم تحت دمای بالا شناسایی شد. مشارکت RNA پیام‌رسان کد کننده‌ی چنین HSPهایی نیز مشاهده شد (نگوین و همکاران، ۱۹۹۴). هم اکنون به خوبی اثبات شده‌است که در بافت‌های مختلف گندم بسته به نوع و زمان تنش گرما انواع مختلفی از HSP ساخته می‌شود (شارما-ناتو و همکاران، ۲۰۱۰؛ ژو و همکاران، ۲۰۱۱). فناوری کاهش انتخاب توسط PCR^۱ توسط چائوهان و همکاران (۲۰۱۰) برای شناسایی ژن‌های پاسخگو پس از اعمال شوک گرمایی مورد استفاده قرار گرفت. در مجموع EST 5500 تولید و EST 3516 با کیفیت بالا به بانک ژن^۲ سپرده شد. تجزیه و تحلیل میکروآرای cDNA و نورسرن/RT-PCR نیز انجام شد. این امر که نشانگرهای مبتنی بر HSPها برای انتخاب لاین‌های متحمل به گرما هنوز در دسترس اصلاح‌گران نیستند. از طرفی تجزیه و تحلیل بیان ژن بسیار تخصصی است. مهم‌تر از همه، ممکن است انجام مطالعات بیان ژن در تفکیک جمعیت‌ها امکان‌پذیر نباشد (رافالسکی، ۲۰۰۲). اولین گزارش در مورد نشانگرهای پلی مورفیسم تک نوکلئوتیدی^۳ (SNP) حاصل

1. PCR-select subtraction technology

2. Genbank

3. HSP- derived single nucleotide polymorphism (SNP) markers

از HSP در ارتباط با تنش گرمای انتهایی در گندم توسط گارگ و همکاران (۲۰۱۲) منتشر شد. SNP به‌عنوان ژن هدف برای غربال ژنوتیپ‌های گندم حساس به گرما با استفاده از HSPها (HSP 16.9) شناسایی شد. علاوه بر این، تجزیه و تحلیل تک نشانگر، تنوع فنوتیپی ۲۹/۸۹ و ۲۴/۱۴ درصدی به ترتیب برای وزن دانه در سنبله و وزن هزار دانه نشان داد. بر اساس SNP، آغازگرهای خاص آلل برای ارزیابی سایر ژنوتیپ‌های متحمل و حساس به گرما توسعه یافتند. شناسایی نشانگر مولکولی مرتبط به QTL مورد نظر، روشی مؤثر برای اصلاح با کمک نشانگر (MAB)^۱ است. روش نقشه‌برداری QTL برای RILها (لاین‌های مشتق شده از تلاقی برگشتی^۲ و دابل‌هاپلوئیدهای^۳ که از تلاقی‌های دو والدی توسعه یافته‌اند) استفاده می‌شود (علی و همکاران، ۲۰۱۳؛ سرپیوس و همکاران، ۲۰۰۴). جمعیت‌های چند والدی^۴ نیز برای اهداف نقشه‌برداری QTL به‌منظور تشخیص تحمل تنش زنده/ غیرزنده مورد استفاده قرار گرفته‌اند (علی و همکاران، ۲۰۱۳؛ وارهووین و همکاران، ۲۰۰۶).

انتخاب به کمک نشانگر، روش مناسبی برای تغییر سازوکارهای اصلاح گندم در تحقیقات ژنتیکی است. استفاده از MAS نیازمند شناسایی نشانگرهای ژنتیکی مرتبط با ژن‌های مورد نظر است. نشانگرهای مولکولی مانند SSR، SNPs، DArT و غیره به تشخیص ارتباط فنوتیپ و ژنوتیپ کمک می‌کنند تا جایی که تغییرات فنوتیپی ناشی از تنش زنده/ غیرزنده تبیین شود. یانگ و همکاران (۲۰۰۲ب) و پاندی و همکاران (۲۰۱۳) مشخصات کمی و مولکولی تحمل گرما در گندم هگزاپلوئید را گزارش کردند. کروموزوم 1B و 5A دارای مناطقی برای نشانگرهایی هستند که با مدت زمان پر شدن دانه تحت تنش گرما در ارتباط هستند. محمدی و همکاران (۲۰۰۸) Kauz را با MTRWA 116 تلاقی کرده و ۱۴۴ لاین خالص نوترکیب^۵ را توسعه دادند. ترکیب

1. Marker- assisted breeding (MAB)

2. Backcross

3. Doubled haploids

4. Multi-parent populations

5. Recombinant inbred lines

166 SSR و سه نشانگر AFLP برای توسعه نقشه پیوستگی برای ۱۸ گروه پیوستگی شامل ۱۶ کروموزوم گندم استفاده شد. سه QTL در مورد 1A، 5B و 7B با استفاده از نقشه برداری فاصله دار شناسایی شدند و به ترتیب ۴/۴۴، ۳/۲۷ و ۴۴ درصد تنوع نشان دادند (جدول ۹-۳).

با استفاده از نشانگرهای SSR، به منظور تشخیص QTL برای تحمل گرما از تجزیه و تحلیل جداسازی توده‌ای^۱ استفاده می‌شود. عملکرد دانه با طول دوره پر شدن دانه ارتباط دارد. برکت و همکاران (۲۰۱۲) به منظور یافتن نشانگرهای مرتبط با تحمل گرما، تجزیه و تحلیل جداسازی توده‌ای را انجام دادند. نقشه برداری فاصله دار مرکب نشان داد که ۱۲ نشانگر SSR، Xgwm456، Xgwm30، wmc326، wmc168، wmc24، Xgwm566 و wmc327 با سرعت 25wmc، 44wmc، 94wmc، 161wmc، 273wmc و 617Xgwm به ترتیب ۰/۰۷، ۰/۲۵ و ۰/۰۳ به دست آمد که با سرعت پر شدن دانه به عنوان شاخص آن مرتبط بود (برکت و همکاران، ۲۰۱۱).

جدول ۹-۳- نشانگر با لگاریتم مقادیر احتمالات (LOD) همراه با تغییرپذیری توضیح داده شده است.

نزدیک ترین نشانگر	موقعیت	LOD	R ²
gwm190	1B	۳/۴۳	۴۴/۳
gwm133A	5B	۲/۰۱	۲۷/۳
gwm63B	7B	۲/۶۱	۳۴

تشخیص QTL اصلی تحت تنش گرما توسط بنیت و همکاران (۲۰۱۲) انجام شد. QTL در کروموزوم 3BL ($Q.Yld.aww-3B-2$, $R^2 = 0.22$) تغییر ۲۲ درصدی برای دمای شاخساره و عملکرد دانه را توضیح داد. بنیت و همکاران (۲۰۱۲) با استفاده از نشانگرهای 456DArT و SSR در یک جمعیت دابل هاپلوئید متمرکز بر ظهور سنبله و سبز مایل به زرد شدن برگ پرچم گزارش کردند که این یک سازگاری فنولوژیکی به محیط مکانی برای اجتناب از تنش گرما است. QTL برای CT تحت تنش گرما توسط پینتو و همکاران (۲۰۰۸) گزارش شد. هم مکانی آن با QTL برای عملکرد و اجزای

عملکرد نیز مورد بررسی قرار گرفت. سپس، این امر توسط ماسون و همکاران (۲۰۱۱) با استفاده از یک جمعیت RIL تأیید شد. QTL جدید مرتبط با تحمل گرما در گندم شناسایی شد. مجموعه‌ای از ۱۴ QTL برای HSI که تنوع فنوتیپی ۱۹/۳-۴/۵ درصدی را توضیح می‌دهد شناسایی شد (جدول ۹-۴). با توجه به HSI، این مناطق در جدول ۹-۴ با مقدار LOD بالا گزارش شده‌اند.

علاوه بر این، QTL روی کروموزوم‌های 1B، 5A و 6D ممکن است برای انتخاب چندین آلل تحمل گرما مفید باشد (ماسون و همکاران، ۲۰۱۱). علی و همکاران (۲۰۱۳)، با استفاده از روش نقشه‌برداری مبتنی بر خانواده^۱، گزارش کردند که این روش یک اندازه‌گیری سریع برای تشخیص QTL مرتبط با تحمل گرما گندم از طریق تجزیه و تحلیل جامع است. مجموعه‌ی ۳۸۴ نفری از ۱۹ خانواده توسط تلاقی‌های سه‌گانه^۲ توسعه یافتند. هنگامی که با نشانگرهای SSR ارزیابی شدند، QTL مرتبط با تحمل تنش گرما به ترتیب روی 1B (Qchl.c.tamu-1B)، 2B (Qflt.tamu-2B) و 5A (QIKw.tamu-5A) شناسایی شد. حدود ۱۶۷ RIL از Seri/Babax توسط پینتو و همکاران (۲۰۱۰) توسعه یافتند. مجموعه‌ای از 104 QTL با مطالعه‌ی ترکیب ۱۱۵ ویژگی در سه محیط برای ۲ سال شناسایی شدند. QTL روی 4A برای توضیح حدود ۱۷٪ از تنوع در شرایط تنش گرما گزارش شد. پالیوال و همکاران (۲۰۱۲) یک رقم گندم هگزاپلوئید متحمل به گرما (NW 1014) و یک رقم گندم هگزاپلوئید حساس به گرما (HUW468) را تلاقی داده و جدول ۹-۴- تغییرپذیری ذکر شده توسط نشانگرها با لگاریتم احتمالات (LOD).

QTL	نشانگر	LOD	R ²
QHskm.tam-2D.1	Gwm261	۱۱/۷۷	۰/۱۹۳
QHskm.tam-4A.2	Wmc313	۷/۵۵	۰/۱۲۳
QMat.tam-2D	Cfd56	۵/۹۲	۰/۲۳۵

1. Family- based mapping approach

2. Three- way crosses

نسل های F5، F6 و F7 شامل ۱۴۸ RIL را از طریق کشت در دو تاریخ مختلف به مدت دو سال بررسی کردند. نقشه برداری فاصله مثبت، QTL روی 2B، 7B و 7D را شناسایی کرد که تنوع ۲۰/۳۴-۹/۷۸ درصدی مرتبط با تحمل گرما را توضیح داد. پاندی و همکاران (۲۰۱۳) یک جمعیت دو والدی شامل ۱۱۱ RIL را از طریق تلاقی ژنوتیپ Raj 4014 حساس به گرما با رقم WH730 متحمل به گرما توسعه دادند. مجموعه ای از ۴۵ نشانگر در میان ۳۰۰ SSR چندشکل^۱ یافت شدند و برای ژنوتیپ یابی مورد استفاده قرار گرفتند. نشانگرهای Xgwm314 و Xbarc04 به ترتیب با R^2 ۰/۱ و ۰/۶، به طور قابل توجهی با میزان پر شدن دانه مرتبط بودند. MAS برای تحمل تنش گرما توسط سادات و همکاران (۲۰۱۳) با استفاده از ۲۵ ژنوتیپ گندم نان و ۱۴ SSR اجرا شد (جدول ۹-۵).

نسل دابل هاپلوئید ۱۳۸ ژنوتیپ توسط تیواری و همکاران (۲۰۱۳) از طریق تلاقی ارقام گندم برکوت^۲ و کریچائوف^۳ توسعه یافت. هفت QTL برای HSI صفات روی کروموزوم های 1D، 6B، 2D و 7A شناسایی شدند.

۵-۹- نتیجه گیری و چشم اندازهای آینده

با توجه به تغییرات اقلیمی که به عنوان یک متغیر محیطی مهم معرفی شده است، خسارات وارده به تولید محصولات نگران کننده هستند. این تلفات و کاهش عملکرد تهدیدی جدی برای امنیت غذایی خواهند بود، چرا که پیش بینی شده است که جمعیت جهانی در سال ۲۰۵۰ به حدود ۹/۲ میلیارد نفر خواهد رسید. گندم به طور کلی به عنوان منبعی برای امنیت غذایی شناخته شده است تأثیر تنش گرما با توجه به عدم امکان بررسی جنبه های مختلف مربوط به عملکرد در تمام مراحل رشد و بررسی تمام عوامل فیزیولوژیکی همچنان پیچیده باقی مانده است. تلاش های برای مقابله با

1. Polymorphic

2. Berkut

3. Krichauff

تنش گرما از طریق غربال‌گری برنامه‌ریزی شده در "مناطق هدف"^۱، تغییرات ژنتیکی موجود را بررسی کرده است. بررسی مولکولی QTL‌های مربوط به تحمل تنش شوری در ژنوم گندم نشان‌دهنده پیچیدگی است که بیش‌تر متأثر از وضعیت نیم‌رخ خاک است. اطلاعات نه‌چندان زیادی از وضعیت کشاورزی پاکستان در طول دو دهه گذشته وجود دارد که به‌دلیل ساختار سیستم کشت محلی تاحدودی توانسته‌اند بر این فقدان اطلاعات فائق آیند. در نواحی که گندم قبل از پنبه و برنج کشت می‌شود، زمان کاشت مطلوب گندم به‌دلیل طبیعت رشدی طولانی ارقام برنج و اینکه آخرین برداشت پنبه ارزش مالی خوبی دارد، به تعویق می‌افتد.

جدول ۹-۵- نشانگرهای SSR برای انتخاب با کمک نشانگر.

نام نشانگر	شماره کروموزوم	پرایمر بک‌وارد	پرایمر فوروارد	برای QTL
gwm11	1B	GTGAATTGT- GTCTTGTAT- GCTTCC	GGATAGTCAGA- CAATTCTTGTG	در طول پر شدن دانه
Xcfd43	2D	CCAAAAACATG- GTTAAAGGGG	AACAAAAGTCG- GTGCAGTCC	در طول پر شدن دانه
Xgwm356	2A	CCAATCAGCCT- GCAACAAC	AGCGTTCTTGG- GAATTAGAGA	HSI وزن تک دانه سنبله اصلی
Xbarc137	1B	CCAGCCCCTCTA- CACATTTT	GGCCCATTC- CCACTTTCCA	در طول پر شدن دانه
Gwm484	2D	AGTTCCGGTCAT- GGCTAGG	ACATC- GCTCTTCA- CAAACCC	در طول پر شدن دانه
Gwm293	5A	TCGCCATCACTC- GTTCAAG	TACTGGTTCA- CATTGGTGCG	در طول پر شدن دانه
gwm291	5A	AATGGTATCTAT- TCCGACCCG	CATCCCTAGGC- CACTCTGC	HSI وزن دانه
Gwm325	6D	TTTTTACGCGT- CAACGACG	TTTCTTCTGTC- GTTCTCTTCCC	HSI در طول پر شدن دانه HSI وزن دانه
Xgwm294	2A	GCAGAGTGAT- CAATGCCAGA	GGATTGGAGT- TAAGAGAGAAC- CG	HSI وزن تک دانه سنبله اصلی
Gwm268	1B	TTATGTGATTGC- GTACGTACCC	AGGGGATAT- GTTGTCACTCCA	HSI وزن دانه

ادامه جدول ۹-۵- نشانگرهای SSR برای انتخاب با کمک نشانگر.

نام نشانگر	شماره کروموزوم	پرایمر بک وارد	پرایمر فوروارد	برای QTL
Xwmc407	2A	CATATTTTC- CAAATC- CCCAACTC	GGTAATTCTAG- GCTGACATAT- GCTC	در طول پر شدن دانه HSI در طول پر شدن دانه HSI تعداد دانه
Xcfa2129	1A	ATCGCTCACT- CACTATCGGG	GTTGCAC- GACCTACAAAG- CA	HSI تعداد دانه HSI وزن تک دانه HSI وزن تک دانه سنبله اصلی
Xgwm111.2	2B	ACCTGAT- CAGATC- CCCATCG	TCTGTAG- GCTCTCTC- CGACTG	HSI وزن دانه HSI تعداد دانه HSI تعداد دانه سنبله اصلی
WMC527	3B	GCTA- CAGAAAACCG- GAGCCTAT	ACCCAAGATTG- GTGGCAGAA	HSI وزن دانه سنبله اصلی HSI وزن دانه

بدین ترتیب کاشت دیرهنگام گندم در شرایط تغییرات اقلیمی موجود، خطرات ناشی از تنش گرمای انتهایی را تشدید می کند و محققان نیازمند استفاده از روش های نوآورانه ای برای توسعه ارقامی با آلل های جدید هستند که بتوانند عملکرد بهتری را در شرایط تغییرات اقلیمی به وجود آورند. استفاده از تنوع ژنتیکی جدید در این مسیر مهم است.

جمع بندی اختلافات در مورد نظرات بحث شده ی بالا ممکن است برای خاتمه این فصل و تعیین نمایی از چشم اندازهای آینده مناسب باشد. در کل، این موضع بر ضرورت فوری به حداکثر رساندن عملکرد تحت تنش تاکید دارد که تنها با تحقیقات متعدد بین رشته ای به حصول خواهد نشست. تحقیقات متعدد بین رشته ای برای مبارزه با طبیعت کشت در شرایط دیم و آبی هستند دارای اولویت هستند. برای درک مشارکت نتایج حاصل از این تحقیقات در جهت افزایش سطوح عملکرد و تولید محصول، تمرکز روی هر دو کشت دیم و آبی ضروری است. دستیابی به موضوع اخیر، نیازمند نوآوری است و مثال های کلاسیک ما را به اصلاح گندم ویژه بهار/ زمستانه برمی گرداند که در اواسط دهه ۱۹۷۰ تحت هدایت دکتر رجرام در CIMMYT انجام شد.

پس از آن، ژرم پلاسما گندم Veery S معرفی شد که گونه‌های شناخته شده جهانی به نام Genaro، Ures، Glennson، و 82 Seri منجر به تولید Pak 81 در پاکستان شدند و در ادامه در همان کشور و در دیگر مناطق باعث معرفی گندم‌های دیگری مانند 85 Pirsabak، Kauz، Bakhtawar، Pasban، 90 Rohtas، Lira و Luan شد. این گندم‌ها با دارا بودن نیمی از بازوی کروموزوم چاودار (IRS) ملحق شده به بازوی بلند کروموزوم 1B ارائه شده توسط چاودار Kavkaz و با منشاء Petkus مشخص شدند. کروموزوم مبادله شده به عنوان یک انتقال روبرتسونیان^۱ (محصول شکست-همجوشی میانی) معرفی شد و به عنوان T1BL.1RS ثبت شد (مجیب-کازی و همکاران، ۲۰۱۳). این گندم‌ها دارای مزیت رقابتی فوق العاده‌ای در هر دو محیط تنش‌زای زنده و غیرزنده هستند و همزمان بر پروفیل‌های گیاهی بسیاری از برنامه‌های ملی غالب آمده و به ۶۷٪ از ژرم پلاسما رسیدند که توسط CIMMYT در سراسر جهان برای آزمایش و کاربرد منتشر شد. چنین گندم‌هایی سازگاری گسترده‌ای نشان دادند، زیرا با برخی از تنش‌های زنده عمده به وسیله ژن‌های Lr26، Sr31، Yr9 و Pm8 مقابله کردند. آن‌ها به علت توسعه ریشه‌ای قوی و همچنین دارا بودن برتری‌های عملکردی چشمگیر نسبت به ارقامی که دارای تغییر کروموزومی نبودند، دارای تحمل خشکی بودند.

پس از آن، تنش‌های دیگری در ارتباط با "تغییرات اقلیمی" ظاهر شدند که برای تهیه منابع جدید تنوع ژنتیکی مورد نیاز اصلاح‌گران بودند، زیرا داشتن مبنای ژنتیکی ضعیف امکان رسیدن به اهداف امنیت غذایی پایدار برنامه‌ریزی شده برای سال ۲۰۵۰ در سطح جهان، را سلب می‌کند. باید در اینجا بیان کنیم که یافتن منابع تحمل در منابع ژنتیکی بیگانه مشکل نیست. در واقع مشکل جایی است که ماهیت و ساختار ژنتیکی مقاومت در منبع بیگانه مشخص نیست. از اواسط دهه ۱۹۵۰، علاقمندی به گندم‌های وحشی وجود داشت و یافته‌های علمی متعددی منتشر شده است، اما مهم‌ترین پتانسیل کنونی برای پیشرفت، در ارتباط نزدیک با گونه‌های نسل‌های دیپلوئید ($2n = 2x = 14$) است که ژنوم گسترده هومولوگوس با ژنوم گندم شبه D (iihcsuaT.eA) و A (monococcum T. urartu ssp. Boeoticum) هستند.

از این روزا اواسط دهه ۱۹۸۰، بهره‌برداری از تنوع گونه‌های اجدادی گندم اهمیت

1. Robertsonian translocation

بیش تری پیدا کرد. این موضوع به محققان اجازه داد تا بازده تولید را در طی زمان با انتخاب منابع بیگانه‌ای افزایش دهند که جفت شدگی کروموزوم‌های همولوگ گندم/ بیگانه بیش تر در آنها اتفاق می‌افتد. این موضوع اجازه می‌دهد که بازده نوترکیبی و بهره‌برداری از مخزن ژنی اولیه به حداکثر برسد. گونه (Ae. tauschii) از دهه ۱۹۹۰ تاکنون به عنوان منبعی مهم برای به دست آوردن تنوع آلی برای بسیاری از تنش‌ها استفاده شده است. تحقیقات پیرامون این گونه نتایجی فراهم آورده است که برای مقابله با تنش‌هایی مانند شوری، خشکی و به ویژه تغییرات رژیم گرمایی بسیار ارزشمند بوده اند. گندم‌های جدیدی که به نام گندم‌های مصنوعی^۱ شناخته می‌شوند، ورود ژنوم D گندم تولید شده اند (فهیم و همکاران، ۲۰۱۵؛ اوگبونیا و همکاران، ۲۰۱۳؛ رشید و همکاران، ۲۰۱۴). برای دستیابی به حداکثر میزان تنوع جدید، محققان رویکردی بین رشته‌ای در پیش گرفتند که در آن رشته‌های مختلف با استفاده از سیستم‌های ژنوتیپ‌یابی پیشرفته (DART، 9K، 90K و غیره) و به کمک داده‌های یکپارچه‌ی فنوتیپی دقیق، تمام ویژگی‌های کیفی و کمی را مورد مطالعه قرار داده اند. به خودی خود این روش‌های اصلاحی نیز با کاربرد نشانگرهای مولکولی، توسعه روش‌های نوین و انتشار سریع ارقام جدید تغییر یافته‌اند.

چنین دستاوردهایی محققان را قادر به درک صفات پیچیده مهمی مانند پدیده تنش گرما می‌سازد که نیازمند فرایند انتخاب دقیق ژنوتیپ‌ها است. بر این اساس، ایجاد مقاومت به یک تنش غیرزنده مهم مانند شوری به واسطه‌ی منابع مقاومت از گیاه دیپلوئید *Th. ponticum* ($2n = 10x = 70$)، زمینه را برای استفاده از دیپلوئیدهایی مانند *Th. Bessarabicum* یا *L. elongatum* ($2n = 2x = 14$) فراهم می‌کند. برای تحقیقات آینده، پیشنهاد می‌شود که باید روی منابع ژنتیکی با ارتباط ژنومی نزدیک به منبع ژنی اولیه متمرکز شد که با ژنوم‌های گندم موجود در مخزن اولیه قرابت دارند. اگرچه چنین ارزش اصلاحی در منابع اولیه وجود نداشته باشد، ابتدا باید در منابع ثانویه یا ثالثیه دیپلوئید کندوکاو کرد که ممکن است تحمل بسیار خوبی به تنش موردنظر داشته باشند.

این فصل جنبه‌های متفاوت اثرات گرما بر عملکرد گندم را ارائه کرد این فصل

نشان می‌دهند که سطح بالایی از ترکیب بین‌رشته‌ای در سه مرز تحقیقاتی مشخص حوزه‌های پایه، استراتژیک و کاربردی مورد نیاز می‌باشد و با میزان محصول نهایی در سطح مزرعه بر حسب تن در هکتار در ارتباط باشد. این نکته به دلیل افزایش جمعیت جهانی و وجود شکاف میان تولید در همه جا، حائز اهمیت است و چالش برای تغذیه مردم با غذای مغذی، دسترسی آسان و مناسب بودن از نظر اقتصادی در طول چند دهه اخیر، اقدامی مهم است که تحت شرایط تنش‌های تولید (حاصل از هر دو نژاد بیماری‌زای قدیمی و جدید) قرار دارد.

اهداف تولید برای به حداکثر رساندن عملکرد باید به شیوه‌ای چند منظوره مورد توجه قرار گیرند. با در نظر گرفتن پاکستان به عنوان مثال (اگرچه در مورد کشورهای دیگر نیز این موضوع صحیح است)، نیازمند تعیین شکاف تولید عمیق بین تولید در قطعات آزمایشی و داده‌های عملکرد حاصل از کشت مزارع وجود دارد. این محدودیت قطعاً در نتایج پژوهشی نیست، بلکه نیاز به مدیریت بیش‌تر و پاسخگو بودن نسبت به فناوری‌های تازه دارد. با این حال، برای آینده، محققان باید تلاش کنند که ارزش افزوده اصلاحی بیش‌تری به دست آورده و تنوع آلی که ویژگی‌های اجزای عملکرد مانند سنبله‌های بزرگ، وزن هزاردانه بیش‌تر، کارایی فتوسنتزی بهبود یافته و تعداد دانه در سنبله را افزایش دهند. با چنین اقداماتی، صفات زراعی مهم بهبود می‌یابند و امکان تجمع آل‌های جدید مفید فراهم می‌شود که در افزایش عملکرد مؤثر هستند.

هرگز بهبود یک صفت به تنهایی نمی‌تواند نیاز تولید ما را برطرف و اگر ما به دنبال افزایش میانگین ۲/۶ تن در هکتار گندم در پاکستان به میزان ۹ تن در هکتار برای گندم بهاره باشیم، بایستی روش چندرشته‌ای اتخاذ کنیم که شامل فرایند تحقیق، استفاده از فناوری‌های کارآمد و مدیریت مناسب باشد. با تمام محدودیت‌ها، بایستی تولید به دقت مورد نظارت قرار گیرد. نیل به این اهداف بسیار چالش‌برانگیز است، اما این اهداف به روشنی به ما اجازه می‌دهند که خوش‌بین باشیم، به‌طوری که دیدگاه امنیت غذایی سال ۲۰۵۰ و چشم‌اندازهای آینده برای پایداری محصول را برآورده سازیم. چنین دستاوردها به ما اجازه خواهند داد تا برنامه‌های جدید مانند «گرسنگی صفر»^۱ را راه‌اندازی کنیم و امیدوار باشیم در آینده بتوانیم بازده عملکرد را بر اساس روش‌های پیشرفته چندرشته‌ای افزایش دهیم.

منابع

- Abbad H, Jaffari EL, Bort SJ, Araus JL (2004) Comparative relationship of the flag leaf and ear photosynthesis with the biomass and grain yield of durum wheat under a range of water conditions and different genotypes. *Agronomie* 24: 19–28.
- Agrawal V, Sharma K (2006) Phytotoxic effects of Cu, Zn, Cd and Pb on in vitro regeneration and concomitant protein in *Holarrpena antidysenterical*. *Biol Plantarum* 50: 307–310.
- Ali MB, Ibrahim, AM, Malla S, Rudd J, Hays DB (2013) Familybased QTL mapping of heat stress tolerance in primitive tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). *Euphytica* 192: 189–203.
- Al-Khatib K, Paulsen GM (1989) Enhancement of thermal injury to photosynthesis in wheat plants and thylakoids by high light intensity. *Plant Physiol* 90: 1041–1048.
- Baalbaki R, Hajj-Hassan N, Zurayk R (2006) *Aegilops* species from semiarid areas of Lebanon: variation in quantitative attributes under water stress. *Crop Sci* 46: 799–806.
- Barakat MN, Al-Doss AA, Elshafei AA, Moustafa KA (2011) Identification of new microsatellite marker linked to the grain filling rate as indicator for heat tolerance genes in F2 wheat population. *Austr J Crop Sci* 5: 104–110.
- Barakat MN, Al-Doss AA, Elshafei AA, Moustafa KA (2012) Bulk segregant analysis to detect quantitative trait loci (QTL) related to heat tolerance at grain filling rate in wheat using simple sequence repeat (SSR) markers. *Afr J Biotech* 11: 12436–12442.
- Battese GE, Nazli H, Smale M (2014) Productivity and Efficiency of Farmers Growing Four Popular Wheat Varieties in Punjab, Pakistan. *Harvest Plus Working Paper* 15: 1–19.
- Bennett D, Reynolds M, Mullan D, et al. (2012) Detection of two major grain yield qtl in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under heat, drought and high yield potential environments. *Theor Appl Genet* 125: 1473–1485.
- Blum A, Sinmena B, Mayer J, Golan G, Shpiler L (1994) Stem reserve

mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Funct Plant Biol* 21: 771–781.

Boardman NK (1975) Trace elements in photosynthesis. In: Nicolas JD, Egan AR (eds), *Trace Elements in Soil-Plant system*. Academic Press, New York.

Boyer JS (1982) Plant productivity and environment. *Science* 218: 443–448.

Bruckner PL, Froberg RC (1987) Stress tolerance and adaptation in spring wheat. *Crop Sci* 27: 31–36.

Bukhov NG, Sabat SC, Mohanty P (1990) Analysis of chlorophyll a fluorescence changes in weak light in heat treated *Amaranthus* chloroplasts. *Photosynth Res* 23: 81–87.

Cakmak I, Cakmak O, Eker S, Ozdemir A, Watanabe N, Braun HJ (1999) Expression of high zinc efficiency of *Aegilops tauschii* and *Triticum monococcum* in synthetic hexaploid wheats. *Plant Soil* 215: 203–209.

Caley CY, Duffus CM, Jeffcoat B (1990) Effects of elevated temperature and reduced water uptake on enzymes of starch synthesis in developing wheat grains. *Austr J Plant Physiol* 17: 431–439.

Chauhan H, Khurana N, Tyagi AK, Khurana JP, Khurana P (2011) Identification and characterization of high temperature stress responsive genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and their regulation at various stages of development. *Plant Mol Biol* 75: 35–51.

Cossani CM, Reynolds MP (2012) Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. *Plant Physiol* 160: 1710–1718.

Cossani CM, Reynolds MP (2013) What physiological traits should we focus on in breeding for heat tolerance? In: Alderman PD, Quilligan E, Asseng S, Ewert F, Reynolds MP (eds), *Workshop on Modelling for Wheat Response to High Temperature*. CIMMYT, El Batan, pp. 23–25.

Crepieux S, Lebreton C, Servin B, Charmet G (2004) Quantitative trait loci (QTL) detection in multicross inbred designs recovering QTL identical-by-descent status information from marker data. *Genetics* 168: 1737–1749.

Damania AB, Tahir M (1993) Heat and cold tolerance in wild relatives and primitive forms of wheat. In: Damania AB (ed.), *Biodiversity and Wheat Improvement*. ICARDA, Beirut, pp. 217–224.

Daniel C, Triboi DE (2000) Effects of temperature and nitrogen nutrition

on the grain composition of winter wheat: effects on gliadin content and composition. *J Cer Sci* 32: 45–56.

Dewey DR (1983) The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. In: Gustafsson JP (ed.), *Gene Manipulation in Plant Improvement*. 16th Stadler Genetics Symposium. Plenum Press, New York, pp. 209–279.

Dias AS, Lidon FC (2009a) Evaluation of grain filling rate and duration in bread and durum wheat under heat stress after anthesis. *J Agron Crop Sci* 195: 137–147.

Dias AS, Lidon FC (2009b) Heat stress in Triticum: kinetics of Cu and Zn accumulation. *Brazilian J Plant Physiol* 21: 135–142.

Dias AS, Fernando AL, Lidon FC (2009c) Heat stress in Triticum: kinetics of Na, K and P accumulation. *Brazilian J Plant Physiol* 21: 143–152.

Dias AS, Lidon FC Ramalho JC (2009d) Heat stress in Triticum: kinetics of Ca and Mg accumulation. *J Plant Physiol* 21: 123–134.

Dias AS, Lidon FC Ramalho JC (2009e) Heat stress in Triticum: kinetics of Fe and Mn accumulation. *J Plant Physiol* 21: 153–164.

Dias AS, Semedo SJ, Ramalho JC, Lidon FC (2010) Bread and durum wheat under heat stress: a comparative study on the photosynthetic performance. *J Agron Crop Sci* 197: 50–56.

Dieseth JA (1990) Growth and development of bread wheat under high temperature. PhD thesis, Agricultural University of Norway.

Dvořák J, Zhang HB (1990) Variation in repeated nucleotide sequences sheds light on the phylogeny of the wheat B and G genomes. *Proc Natl Acad Sci USA* 87: 9640–9644.

East R (2013) Soil science comes to life – plants may be getting a little help with their tolerance of drought and heat. *Nature* 501: 18–19.

Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG (2006) Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Sci* 6: 735–746.

El-Shintinawy F (1999) Structural and functional damage caused by boron deficiency in sunflower leaves. *Photosynthetica* 36: 565–573.

Erenstein O (2009) Zero Tillage in the Rice-Wheat Systems of the Indo-

Gangetic Plains – A Review of Impacts and Sustainability Implications. CIMMYT, El Batan, pp. 1–25.

Faheem M, Mahmood T, Shabbir G, Gul AG, Mujeeb-Kazi A (2015) Assessment of the D genome based genetic diversity of drought tolerant wheat germplasm. *Int J Agr Biol*: in press.

Farooq M, Wahid A, Kobayashi N (2009) Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron Sustain Dev* 29: 185–212.

Farooq M, Bramley H, Palta JA, Siddique KH (2011) Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Crit Rev Plant Sci* 30: 491–507.

Farooq S (1990) Salt tolerance potential of wild relatives for crop improvement. PhD thesis, University of the Punjab, Lahore.

Fischer RA, Maurer RO (1976) Crop temperature modification and yield potential in a dwarf spring wheat. *Crop Sci* 16: 855–859.

Friebe B, Mukai Y, Dhaliwal HS, Martin TJ, Gill BS (1991) Identification of alien chromatin specifying resistance to wheat streak mosaic and greenbug in wheat germplasm by C-banding and in situ hybridization. *Theor Appl Genet* 81: 381–389.

Garg D, Sareen S, Dalal S, Tiwari R, Singh R (2012) Heat shock protein based SNP marker for terminal heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Austr J Crop Sci* 6: 1516–1521.

Garnett GP, Graham RD (2005) Distribution and remobilization of iron and copper in wheat. *Ann Bot* 95: 817–826.

Gautam RK, Mudhoo A, Lofrano G, Chattopadhyaya M.C (2014) Biomass-derived biosorbents for metal ions sequestration: adsorbent modification and activation methods and adsorbent regeneration. *J Environ Chem Engin* 2(1): 239–259.

Georgieva K (1999) Some mechanisms of damage and accumulation of the photosynthetic apparatus due to high temperature. *Bulg J Plant Physiol* 25: 89–100.

Gibson LR, Paulsen GM (1999) Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth. *Crop Sci* 39: 1841–1846.

Gill BS, Friebe B, Raupp WJ, et al. (2006) Wheat Genetics Resource Center: the first 25 years. *Adv Agron* 89: 73–136.

Haldimann P, Feller URS (2005) Growth at moderately elevated temperature alters the physiological response of the photosynthetic apparatus to heat stress in pea (*Pisum sativum* L.) leaves. *Plant Cell Environ* 28: 302–317.

Harwood JL (1988) Fatty acid metabolism. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 39: 101–138.

Hassan IA (2006) Effects of water stress and high temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Triticum aestivum*. *Photosynthetica* 44: 312–315.

Hays DB, Mason RE, Do JH (2007) Developments in plant breeding II. In: Buck HT, Nisi JE, Salomon N (eds.), *Wheat Production in Stressed Environments*. Springer, Dordrecht.

Henry RJ (2014) Wheat genomics for grain quality improvement. *Cereal Foods World* 59(1): 22–24.

Horvath I, Glatz A, Varvasovszki V, et al. (1998) Membrane physical state controls the signaling mechanism of the heat shock response in *Synechocystis* PCC 6803: identification of hsp17 as a “Fluidity gene”. *Proc Natl Acad Sci USA* 95: 3515–3518.

Houghton J, Ding Y, Griggs D, et al (2001) *IPCC Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.

Hu HZ, Rajaram S (1994) Differential responses of bread characters to high temperature. *Euphytica* 72: 197–203.

Hubbard M, Germida J, Vujanovic V (2012) Fungal endophytes improve wheat seed germination under heat and drought stress. *Botany* 90: 137–149.

IPCC (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

Cambridge University Press, Cambridge.

Islam AKMR, Shepherd KW, Sparrow DHB (1978) Production and characterization of wheat-barley addition lines. In: *Proceedings of the 5th International Wheat Genetics Symposium*, New Delhi, India, pp. 365–371.

Islam AKMR, Shepherd KW, Sparrow DHB (1981) Isolation and characterization of euplasmic wheat-barley chromosomal addition lines. *J Heredity* 46: 161–174.

Jenner CF (1991) Effects of exposure of wheat ears to high temperature on dry matter accumulation and carbohydrate metabolism in the grain of two cultivars. *Austr J Plant Physiol* 18: 165–177.

Jenner CF (1994) Starch synthesis in the kernel of wheat under high temperature conditions. *Austr J Plant Physiol* 21: 791–806.

Jiang Y, Huang B (2001) Effects of calcium on antioxidant activities and water relations associated with heat tolerance in two cool-season grasses. *J Exp Bot* 52: 341–349.

Kabata-Pendias A, Pendias H (1992) Trace Elements in Soil And Plants. CRC Press, Boca Raton.

Khanna-Chopra R, Viswanathan C (1999) Evaluation of heat stress tolerance in irrigated environment of *T. aestivum* and related species. I. Stability in yield and yield components. *Euphytica* 106: 169–180.

Khurama NC, Chatterjee C (2000) Deficiency of manganese is alleviated more by low Zn than low copper in wheat. *Comm Soil Sci Plant Ana* 31: 2617–2625.

Kihara H (1944) Discovery of the DD-analyzer, one of the analyzers of *Triticum vulgare*. *Agric Hort (Tokyo)* 19: 889–890.

Kolupaev YE, Akinina GE, Mokrousov AV (2005) Induction of heat tolerance in wheat coleoptiles by calcium ions and its relation to oxidative stress. *Russian J Plant Physiol* 52: 199–204.

Kruse A (1967) Intergeneric hybridization between *Hordeum vulgare* L. ssp. *Distichum* (v. Pallus, 2n = 14) and *Secale cereale* L (v. Petkus 2n = 14). In: Royal Veterinary Agricultural College Yearbook 1967. Royal Veterinary College, Copenhagen, pp. 82–92.

Kruse A (1969) Intergeneric hybridization between *Triticum aestivum* L (v Koga II 2n = 42) and *Avena sativa* L (v Stal 2n = 42) with pseudogamous seed formation. In: Royal Veterinary

Agricultural College Yearbook 1969. Royal Veterinary College, Copenhagen, pp. 188–200.

Kruse A (1973) *Hordeum* x *Triticum* hybrids. *Hereditas* 73: 157–161.

Kunst L, Browse J, Somerville C (1989) Enhanced thermal tolerance in a mutant of *Arabidopsis* deficient in palmitic unsaturation. *Plant Physiol* 91: 401–408.

Kurahashi Y, Terashima A, Takumi S (2009) Variation in dehydration tolerance, ABA sensitivity and related gene expression patterns in D-genome progenitor and synthetic hexaploid wheat lines. *Int J Mol Sci* 10: 2733–2751.

Larkindale J, Knight MR (2002) Protection against heat stress induced oxidative damage in *Arabidopsis* involves calcium, abscisic acid, ethylene, and salicylic acid. *Plant Physiol* 128: 682–695.

Larkindale J, Mishkind M, Vierling E (2005) Plant responses to high temperature. In: *Plant Abiotic Stress*. Blackwell Publishing, Oxford.

Lidon FC, Henriques FS (1993) Oxygen metabolism in higher plant chloroplasts. *Photosynthetica* 29: 249–279.

Loneragan JF (1981) Distribution and movement of copper in plants. In: Loneragan JF, Robson AD, Graham RD (eds.), *Copper in Soil and Plants*. Academic Press, New York.

Macas B, Gomes C, Dias AS (1999) Efeito das temperaturas elevadas durante o enchimento do grão em trigo mole e rijo no Sul de Portugal. *Melhoramento* 27–45.

Maestri E, Klueva N, Perrotta C, Gulli M, Nguyen HT, Marmiroli N (2002) Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals. *Plant Mol Biol* 48: 667–681.

Marschner H (1995) *Mineral Nutrition of Higher Plants*, 2nd edn. Academic Press, London.

Mason RE, Mondal S, Beecher FW, Hays DB (2011) Genetic loci linking improved heat tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) to lower leaf and spike temperatures under controlled conditions. *Euphytica* 180: 181–194.

Mathur S, Agrawal D, Jajoo A (2014) Photosynthesis: response to high temperature stress. *J Photochem Photobiol B Biol* 137: 116–126.

McFadden ES, Sears ER (1946) The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *J Hered* 37: 107–116.

Mishra RK, Singhal GS (1992) Function of photosynthesis apparatus of intact wheat leaves under light and heat stress and its relationship with peroxidation of thylakoid lipids. *Plant Physiol* 92: 1–6.

Mohammadi M (2012) Effects of kernel weight and source-limitation on wheat grain yield under heat stress. *Afr J Biotechnol* 11: 2931–2937.

Mohammadi M, Karimizadeh R, Naghavi MR (2009) Selection of bread

wheat genotypes against heat and drought tolerance on the base of chlorophyll content and stem reserves. *J Agri Sci* 5: 119–122.

Mohammadi V, Modaressi M, Byrne P (2008) Detection of QTLs for heat tolerance in wheat measured by grain filling duration. In: Appels R, Eastwood R, et al. (eds), *Proceedings of the*

11th International Wheat Genetics Symposium. Sydney University Press, Sydney.

Mohanty P, Vani B, Prakash JSS (2002) Elevated temperature treatment induced alteration in thylakoid membrane organization and energy distribution between the two photosystems in *Pisum sativum*. *Zeitschrift fur Naturforschung* 57: 836–842.

Mondal S, Singh R, Crossa J, et al. (2013) Earliness in wheat: a key to adaptation under terminal and continual high temperature stress in South Asia. *Field Crops Res* 151: 19–26.

Mujeeb-Kazi A (2003a) Wheat improvement facilitated by novel genetic diversity and in vitro technology. *Plant Tissue Culture* 13: 179–210.

Mujeeb-Kazi A (2003b) New genetic stocks for durum and bread wheat improvement. Tenth International Wheat Genetics Symposium, Paestum, Italy, pp. 772–774.

Mujeeb-Kazi A (2005) Wide crosses for durum wheat improvement. In: Roya C, Nachit MN, DiFonzo N, Araus JL, Pfeiffer WH, Slafer GA (eds), *Durum Wheat Breeding: Current Approaches and Future Strategies*. Haworth Press, London, pp. 703–743.

Mujeeb-Kazi A (2006) Utilization of genetic resources for bread wheat improvement. In: Singh RJ, Jauhar PP (eds), *Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement*. CRC Press, Boca Raton, pp. 61–97.

Mujeeb-Kazi A, Hettell GP (1995) Utilizing wild grass biodiversity in wheat improvement: 15 years of wide cross research at CIMMYT. In: Mujeeb-Kazi A, Hettell GP (eds), *CIMMYT*

Research Report No. 2. CIMMYT, El Batan.

Mujeeb-Kazi A, Kimber G (1985) The production, cytology and practicality of wide hybrids in the Triticeae. *CRC* 13: 111–124.

Mujeeb-Kazi A, Rosas V, Roldán S (1996) Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa* auct. non

L.) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s. lat. X *T. tauschii*; $2n = 6x = 42$, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement. *Genet Res Crop Evo* 43: 129–134.

Mujeeb-Kazi A, Gul A, Farooq M, Rizwan S, Mirza JI (2007) Genetic diversity of *Aegilops variabilis* ($2n = 4x = 28$; UUSS) for wheat improvement: morpho-cytogenetic characterization of some derived amphiploids and their practical significance. *Pak J Bot* 39(1): 57.

Mujeeb-Kazi A, Gul A, Farooq M, Rizwan S, Ahmad I (2008) Rebirth of synthetic hexaploids with global implications for wheat improvement. *Austr J Agri Res* 59: 391–398.

Mujeeb-Kazi A, Kazi AG, Dundas I, et al. (2013) Genetic diversity for wheat improvement as a conduit for food security. *Adv Agron* 122: 179–259.

Mullan D, Garcia MB (2012) Crop round cover. In: Pask AJD, Pietragalla J, Mullan D, Reynolds M (eds), *Physiological Breeding II: A Field Guide to Wheat Phenotyping*. CIMMYT, El Batan, pp. 46–53.

Nguyen HT, Joshi CP, Klueva N, Weng J, Hendershot KL, Blum A (1994) The heat-shock response and expression of heatshock proteins in wheat under diurnal heat stress and field conditions. *Funct Plant Biol* 21: 857–867.

Nicolas ME, Gleadow RM, Dalling MJ (1984) Effects of drought and high temperature on grain growth in wheat. *Austr J Plant Physiol* 11: 553–566.

Ogbonnaya FC, Abdalla O, Mujeeb-Kazi A, et al. (2013) Synthetic hexaploids: harnessing species of the primary gene pool for wheat improvement. *Plant Breed Rev* 37: 35–122.

Paliwal R, Rder MS, Kumar U, Srivastava J, Joshi AK (2012) QTL mapping of terminal heat tolerance in hexaploid wheat (*T. aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 125: 561–575.

Palta JP (1996) Role of calcium in plant responses to stresses: linking basic research to the solution of practical problems. *Hort Sci* 3: 51–57.

Pandey GC, Rane J, Sareen S, Siwach P, Singh N, Tiwari R (2013) Molecular investigations on grain filling rate under terminal heat stress in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Afr J Biotechnol* 12: 4439–4445.

Parry MA, Reynolds M, Salvucci ME, et al. (2011) Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. *J Exp Bot* 62: 453–467.

Pearson JN, Rengel Z (1994) Distribution and remobilization of Zn and Mn during grain development in wheat. *J Exp Bot* 45: 1829–1835.

Peck AW, McDonald GK, Graham RD (2008) Zinc nutrition influences the protein composition of flour in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Cere Sci* 47: 266–274.

Pfeiffer WH, Trethowan RM, van Ginkel M, Ortiz-Monasterio I, Rajaram S (2005) Breeding for abiotic stress tolerance in wheat. In: Ashraf M, Harris PJC (eds), *Abiotic Stresses – Plant Resistance Through Breeding and Molecular Approaches*. Haworth Press, New York, pp. 401–489.

Pietragalla J, Pask A (2012) Water soluble carbohydrate content. In: Pask A, Pietragalla J, Mullan D, Reynolds M (eds), *Physiological Breeding II: A Field Guide to Wheat Phenotyping*. CIMMYT, El Batan, pp. 83–86.

Pinto RS, Reynolds MP, Mathews KL, McIntyre CL, Olivares- Villegas JJ, Chapman SC (2010) Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theor Appl Genet* 121: 1001–1021.

Qui J, Israel DW (1994) Carbohydrate accumulation and utilization in soyabean plants in response to altered phosphorus nutrition. *Physiol Plantarum* 90: 722–728.

Rafalski JA (2002) Novel genetic mapping tools in plants: SNPs and LD-based approaches. *Plant Sci* 162: 329–333.

Rajaram S (1988) Breeding and testing strategies to develop wheats for rice-wheat rotation areas. In: Klatt AP (ed.), *Wheat Production Constraints in Tropical Environments*. CIMMYT, El Batan, pp. 187–196.

Rasheed A, Xia X, Ogbonnaya F, et al. (2014) Genome wide association for grain morphology in synthetic hexaploid wheats using digital imaging analysis. *BMC Plant Biol* 14–128. doi: 10.1185/1471-2229-14-128.

Reynolds MP, Dreccer F, Trethowan R (2007a) Droughtadaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *J Exp Bot* 58: 177–186.

Reynolds MP, Pierre CS, Saad ASI, Vargas M, Condon AG (2007b) Evaluating potential genetic gains in wheat associated with stress-adaptive trait expression in elite genetic resources under drought and heat stress. *Crop Sci* 47: 172–189.

Reynolds MP, Foulkes MJ, Slafer GA, et al. (2009) Raising yield potential in wheat. *J Exp Bot* 60: 1899–1918.

Reynolds MP, Hays D, Chapman S (2010) Breeding for adaptation to heat and drought stress. In: Reynolds MP (ed.), *Climate Change and Crop Production*. CAB International, Wallingford, pp. 71–91.

Reynolds MP, Manes Y, Rebetzke G (2012a) Application of physiology in breeding for heat and drought stress. In: Reynolds MP, Pask A, Mullan D (eds.), *Physiological Breeding I: Interdisciplinary Approaches to Improve Crop Adaptation*. CIMMYT, El Batan, pp. 18–32.

Reynolds MP, Pask A, Pietragalla J (2012b) Introduction. In: Pask A, Pietragalla J, Mullan D, Reynolds M (eds.), *Physiological Breeding II: A Field Guide to Wheat Phenotyping*. CIMMYT, El Batan, pp. 2–4.

Robson P, Donnison I, Thorogood D, Cowan S, Ougham H, Thomas H (2001) New ways to stay green. *IGER Innovations* 5: 12–15.

Rodriguez RJ, Henson J, Volkenburgh EV, et al. (2008) Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *ISME J* 2: 404–416.

Routaboul JM, Fischer SF, Browse J (2000) Trienoic fatty acids are required to maintain chloroplast function at lower temperatures. *Plant Physiol* 124: 1697–1705.

Sadat S, Saeid KA, Bihamta MR, Torabi S, Hoseini Salekdeh SG, Ayeneh L (2013) Marker assisted selection for heat tolerance in bread wheat. *WAS J* 21: 1181–1189.

Salvucci ME, Crafts-Brandner SJ (2004) Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiol Plant* 120: 179–186.

Schachtman DP, Munns R (1992) Sodium accumulation in leaves of *Triticum* species that differ in salt tolerance. *Funct Plant Biol* 19: 992–997.

Schrader SM, Wise RR, Wacholtz WF, Ort DR, Sharkey TD (2004) Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in Pima. *Plant Cell Environ* 27: 725–735.

Schreiber U, Schliwa U, Bilger W (1986) Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorimeter. *Photosynth Res* 10: 51–62.

Sharkova VE, Bubolo LS (1996) Effect of heat stress on the arrangement of thylakoid membranes in the chloroplasts of mature wheat. *Russian J Plant Physiol* 43: 358–365.

Sharky TD (2005) Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, Rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermo tolerance provided by isoprene. *Plant Cell Environ* 28: 269–277.

Sharma HC (1995) How wide can a wide cross be? *Euphytica* 82: 43–64.

Sharma HC, Gill BS (1983) Current status of wide hybridization in wheat. *Euphytica* 32: 17–31.

Sharma-Natu P, Sumesh K, Ghildiyal M (2010) Heat shock protein in developing grains in relation to thermotolerance for grain growth in wheat. *J Agron Crop Sci* 196: 76–80.

Sharp P, Johnston S, Brown G, et al. (2001) Validation of molecular markers for wheat breeding. *Austr J Agric Res* 52: 1357–1366.

Shpiler L, Blum A (1986) Differential reaction of wheat cultivars to hot environments. *Euphytica* 35: 483–492.

Skyllas D, Cordwell S, Hains P, et al. (2002) Heat shock of wheat during grain filling: proteins associated with heat-tolerance. *J Cer Sci* 35: 175–188.

Spiertz JH (1974) Grain growth and distribution of dry matter in the wheat plant as influenced by temperature, tight energy and ear size. *Neth J Plant Path* 22: 207–220.

Stone PJ, Nicolas ME (1994) Wheat cultivars vary widely in their responses of grain yield and quality to short periods of post-anthesis heat stress. *Austr J Plant Physiol* 21: 887–900.

Stone PJ, Nicolas ME (1998) Comparison of sudden heat stress with gradual exposure to high temperature during grain filling in two wheat varieties differing in heat tolerance. II. Fractional protein accumulation. *Funct Plant Biol* 25: 1–11.

Subbarao GV, Johansen C (2002) Physiological mechanisms relevant to genetic improvement of salinity tolerance in crop plants. In: Pessaraki M (ed.), *Handbook of Plant and Crop Physiology*. Marcel Dekker, New York.

Subbarao GV, Wheeler RM, Stutte GW (2000) Feasibility of substituting

sodium for potassium in crop plant for advanced life support system. *Life Support Biosph Sci* 7: 225–232.

Taiz L, Zeiger E (2006) *Stress Physiology*, 4th ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, pp. 671–702.

Talukder ASMHM, McDonald GK, Gill GS (2013) Effect of short-term heat stress prior to flowering and at early grain set on the utilization of water-soluble carbohydrate by wheat genotypes. *Field Crops Res* 147: 1–11.

Tanksley SD, McCouch SR (1997) Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science* 277: 1063–1066.

Terry N (1979) Physiology of trace elements toxicity and its relation to iron stress. Paper presented at the International Symposium on Trace Elements Stress in Plants, Los Angeles.

Terry N, Rao IM (1991) Nutrients and photosynthesis: iron and phosphorus as case studies. In: Porter JR, Lawlor DW (eds), *Plant Growth: Interactions with Nutrition and Environment*.

Cambridge University Press, Cambridge.

Thornley JH (1971) Energy, respiration and growth in plants. *Ann Bot* 35: 1313–1317.

Tiwari C, Wallwork H, Kumar U, et al. (2013) Molecular mapping of high temperature tolerance in bread wheat adapted to the Eastern Gangetic Plain region of India. *Field Crops Res* 154: 201–210.

Torres A, Pietragalla J (2012) Crop morphological traits. In: Pask A, Pietragalla J, Mullan D, Reynolds MP (eds), *Physiological Breeding II: A Field Guide to Wheat Phenotyping*. CIMMYT, El Batán, pp. 106–112.

Trethowan R, Mujeeb-Kazi A (2008) Novel germplasm resources for improving environmental stress tolerance of hexaploid wheat. *Crop Sci* 48: 1255–1265.

Trethowan RM, van Ginkel M, Rajaram S (2002) Progress in breeding wheat for yield and adaptation in global drought affected environments. *Crop Sci* 42: 1441–1446.

Verhoeven K, Jannink J, McIntyre L (2006) Using mating designs to uncover QTL and the genetic architecture of complex traits. *Heredity* 96: 139–149.

Vierling RA, Nguyen HT (1992) Heat-shock protein gene expression in

diploid wheat genotypes differing in thermal tolerance. *Crop Sci* 32: 370–377.

Villareal RL (1995) Expanding the genetic base of CIMMYT bread wheat germplasm. In: Rajaram S, Hettel GP (eds), *Wheat Breeding at CIMMYT: Commemorating 50 Years of Research in Mexico for Global Wheat Improvement*. Wheat Special Report No. 29. CIMMYT, El Batan, pp. 16–21.

Villareal RL, Mujeeb-Kazi A, Gilchrist L, del Toro E (1995) Yield loss to spot blotch in spring bread wheat in warm non-traditional wheat production areas. *Plant Dis* 79: 893–897.

Villareal RL, del Toro E, Rajaram S, Mujeeb-Kazi A (1996) The effect of chromosome 1AL/1RS translocation on agronomic performance of 85 F₂-derived F₆ lines from three *Triticum aestivum* L. crosses. *Euphytica* 89(3): 363–369.

Wada H, Gombos Z, Murata N (1994) Contribution of membrane lipids to the ability of the photosynthetic machinery to tolerate temperature stress. *Proc Natl Acad Sci USA* 91: 4273–4277.

Wadlaw IF (1974) Temperature control of translocation. In: Bielske RL, Ferguson AR, Cresswell MM (eds), *Mechanism of Regulation of Plant Growth*. Royal Society of New Zealand, Wellington, pp. 533–538.

Wang W, Vinocur B, Shoseyov O, Altman A (2004) Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends Plant Sci* 9: 244–252.

Warburton M, Crossa J, Franco J, et al. (2006) Bringing wild relatives back into the family: recovering genetic diversity in CIMMYT improved wheat germplasm. *Euphytica* 149: 289–301.

Wardlaw LF, Dawson LA, Munibi P, Fewster R (1989) The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth. *Austr J Agric Res* 40: 1–13.

Wheeler DM, Power IL (1995) Comparison of plant uptake and plant toxicity of various ions in wheat. *Plant Soil* 172: 167–173.

Williams WP (1998) The physical properties of thylakoid membrane lipids and their relation to photosynthesis. In: Siegenthaler PA, Murata N (eds), *Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics*. Springer, Dordrecht, pp. 103–118.

Xu Q, Paulsen AQ, Guikema JA (1995) Functional and ultrastructural injury

to photosynthesis in Wheat by high temperature during maturation. *Environ Exp Bot* 35: 43–54.

Xu Y, Zhan C, Huang B (2011) Heat shock proteins in association with heat tolerance in grasses. *Int J Proteom* 2011: article ID 529648. <http://dx.doi.org/10.1155/2011/529648>.

Yang J, Sears RG, Gill BS, Paulsen GM (2002a) Genotypic differences in utilization of assimilate sources during maturation of wheat under chronic heat and heat shock stresses. *Euphytica* 125: 179–188.

Yang J, Sears RG, Gill BS, Paulsen GM (2002b) Quantitative and molecular characterization of heat tolerance in hexaploid wheat. *Euphytica* 126: 275–282.

Yang SQ, Yan QJ, Jiang ZQ, et al. (2006) High level of xylanase production by the thermophilic *Paecilomyces thermophile* J18 on wheat straw in solid-state fermentation. *Biores Technol* 97(15): 1794–1800.

Yang W, Liu D, Li J, et al. (2009) Synthetic hexaploid wheat and its utilization for wheat genetic improvement in China. *J Genet Gen* 36: 539–546.

Young ND (1999) A cautiously optimistic vision for marker assisted breeding. *Mol Breed* 5: 505–510.

Zaharieva M, Gaulin E, Havaux M, Acevedo E, Monneveux P (2001) Drought and heat responses in the wild wheat relative *Aegilops geniculata* Roth: potential interest for wheat improvement. *Crop Sci* 41: 1321–1329.

Zhu M, Zhao S (2007) Candidate gene identification approach: progress and challenges. *Int J Biol Sci* 3: 420–427.

Zhu XG, Long SP, Ort DR (2008) What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Curr Opin Biotechnol* 19: 153–159.



فصل ۱۰:

اثر CO_2 بالا و تنش دما روی غلات

آشوتوش تریپاتی، دوندرا کومار چاوهان، گوپال اس. سینگ و

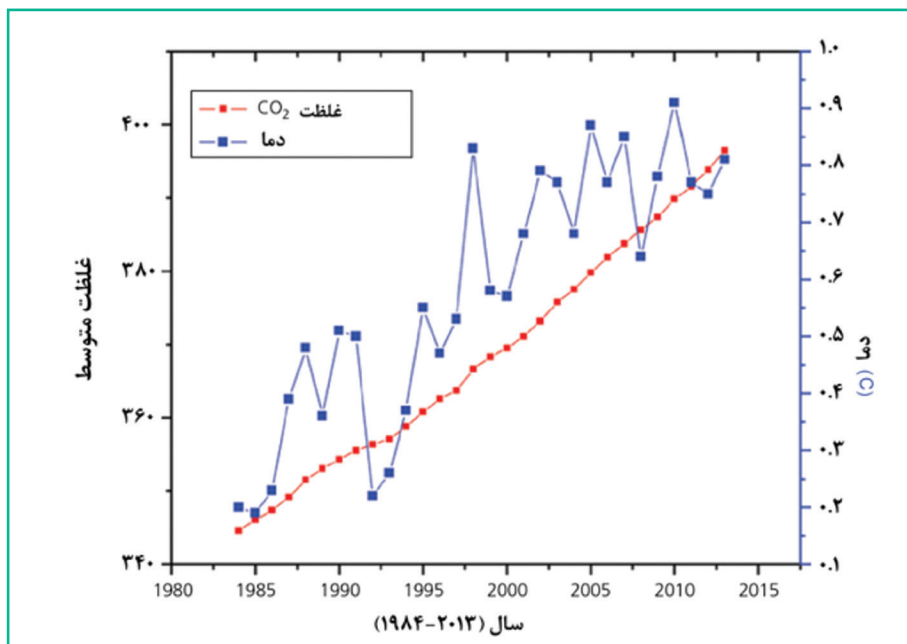
نیراج کومار

۱۰-۱- مقدمه

جهان در حال حاضر به دلیل افزایش دمای غیرقابل انکار سیستم آب و هوایی زمین، تغییرات بسیار بی سابقه‌ای را تجربه می‌کند. از سال ۱۸۵۰ هر دهه از دهه قبل خود گرم‌تر شده است و گرم‌ترین دوره ۳۰ ساله (۲۰۱۲-۱۹۸۳) در نیمکره شمالی طی ۱۴۰۰ سال اخیر بود (IPCC، 2013). در نتیجه، نگرانی‌های جدی برای آینده بشریت در تغییرات اکولوژیکی ناشی از گرمایش زمین، کاهش بارش برف و ذوب شدن یخ، افزایش سطح دریا و افزایش میزان گازهای گلخانه‌ای (GHGs) در سراسر جهان وجود دارد (IPCC، ۲۰۱۳؛ ناستیس و همکاران، ۲۰۱۲). بهره‌برداری بی‌رویه از منابع طبیعی (برای مثال احتراق سوخت فسیلی، تغییرات استفاده از زمین و جنگل زدایی) و فعالیت‌های صنعتی در جامعه (برای مثال تولید سیمان) منجر به افزایش غلظت اتمسفری گازهای گلخانه‌ای از جمله کربن دی‌اکسید (CO_2)، متان (CH_4)، و نیتروژن اکسید (N_2O) می‌شود، که عصر پیشرفت صنعت به ترتیب سطوح آنها را تا حدود ۴۰ درصد، ۱۵۰ درصد و ۲۰ درصد افزایش داده است (IPCC، ۲۰۱۳؛ میرس و همکاران، ۲۰۱۴). نه تنها غلظت اتمسفری بلکه غلظت GHGها ثبت شده در هسته‌های یخ در طول ۸۰۰۰۰ سال گذشته افزایش یافته است (IPCC، ۲۰۱۳). به‌طور کلی، تغییرات آب و هوای شدید (سرما و گرمای شدید) و مخاطرات آب و هوایی (سیلاب‌ها به دلیل بارش‌های سیل‌آسا، طوفان‌ها و خشکی‌های شدید) به همراه کاهش طول روز و شب‌های سرد و افزایش طول روز و شب‌های گرم در مقیاس جهانی مشاهده شده‌اند (ارنل و گوسلینگ، ۲۰۱۴). این رویدادها، تهدیدی برای زندگی ایجاد می‌کنند (استفان و همکاران، ۲۰۱۳). بنابراین، ناهنجاری و رویدادهای آب و هوایی، نگرانی در مورد تغییر آب و هوایی جهانی عامل تنش‌زای بسیار مهم برای کشاورزی و تولید غذای جهانی مطرح کرده است، چراکه گیاهان به طور مستقیم به CO_2 محیطی و دما واکنش می‌دهند. از این‌رو، کشاورزی یکی از بخش‌های کلیدی است که توسط تغییرات آب و هوا، به طور مستقیم و غیرمستقیم تحت تأثیر قرار می‌گیرند.

۱-۱-۱۰- CO₂ اتمسفری و دمای جهانی

آخرین گزارش ارزیابی IPCC (IPCC، 2013) تغییرات را شرح داده و هم‌چنین پیش‌بینی‌های متنوعی برای متغیرهای اقلیمی کنونی ارائه کرده است. غلظت اتمسفریک CO₂ در سال ۲۰۱۳ به سطح ۳۹۶/۴۸ میکرومول بر مول افزایش یافت (داده ESRL-NOAA) از سطح پیش‌صنعتی‌شدن ۲۸۰ ppm بوده و پیش‌بینی می‌شود تا سطح ۵۵۰ ppm در نیمه این قرن برسد که ممکن است به ۷۰۰ میکرومول بر مول تا انتهای قرن افزایش یابد (IPCC، ۲۰۰۷؛ پرنیتیک و همکاران، ۲۰۰۱؛ روپاچ و همکاران، ۲۰۰۷). مشاهدات پالئوکلامیت^۱ براساس مدل‌های سیستم زمین متنوع (EMMs) پیش‌بینی کرد که تغییر اقلیم تا حدودی افزایش منابع کربن اقیانوس و زمین را ناشی از افزایش CO₂ اتمسفریک جبران می‌کند و این امر منتج به احتباس بیش‌تر CO₂ اتمسفریک منتشر شده انسانی در اتمسفر می‌شود (IPCC، ۲۰۱۳). این تغییرات باعث افزایش دما تا حدود ۰/۸۵ درجه سانتی‌گراد در طول دوره ۲۰۲۱-۱۸۸۰ می‌شوند و تقریباً کل جهان گرمایش را با تغییرات چند ده ساله تجربه خواهد کرد (IPCC، ۲۰۱۳). علاوه بر این، گرم شدن اقیانوس نیز در مقیاس جهانی افزایش می‌یابد و عمدتاً این افزایش دما نزدیک به سطح یعنی ۷۵ متر بالایی در طول دوره ۲۰۱۰-۱۹۷۱ در هر ۰/۱۱ درجه سانتی‌گراد اتفاق می‌افتد (IPCC، ۲۰۱۳). هم‌چنین پیش‌بینی شده است که افزایش بیش‌تر GHGها نیز تأثیر قابل توجهی بر تغییرات آب و هوایی داشته باشد (فرم و استون، ۲۰۱۳)، چندین مدل تغییرات آب و هوایی (GCMها) پیش‌بینی می‌کند که در شرایط نامنظم مصرف انرژی فعلی، میانگین سالانه دمای هوای سطح جهان به دلیل دو برابر شدن غلظت CO₂ اتمسفری و افزایش مقدار GHG در مقایسه با دوره مرجع ۱۹۹۰-۱۹۶۰ تا ۴-۱/۵ درجه سانتی‌گراد افزایش خواهد یافت (بولین و همکاران، ۱۹۸۶؛ هانسن و همکاران، ۲۰۱۰؛ ریند و همکاران، ۱۹۹۰). این امر عواقب نامطلوبی را بر تمام اکوسیستم‌های جهان از جمله اکوسیستم‌های زراعی در بر داشته است. روند افزایش CO₂ و دما در سه دهه گذشته، در شکل ۱-۱۰ نشان داده شده است.



شکل ۱۰-۱- میانگین نزولی سالانه دمای هوا در سطح جهان (براساس ۱۹۵۱-۱۹۸۰) و غلظت CO₂ جهان در سه دهه گذشته (۱۹۸۴-۲۰۱۳) نشان‌دهنده معکوس روند غلظت CO₂ و دما است، این امر گرمایش فزاینده سیستم‌های زمینی را اثبات می‌کند. منبع: داده NASA، ESD، و ESRL

۲-۱۰- تغییرات اقلیمی و کشاورزی

علی‌رغم اهمیت افزایش صنعت در جهان، کشاورزی نقش حیاتی در تضمین امنیت غذا و رفاه جمعیت رو به رشد دارد. عقیده بر این است که با مجموعه چالش‌های پیچیده در امنیت غذایی جهانی روبه‌رو هستیم، زیرا تغییرات آب و هوایی منبع اصلی نوسانات تولید مواد غذایی جهانی در کشورهای در حال توسعه است (کوما و همکاران، ۲۰۱۴؛ مندلسون، ۲۰۱۴؛ پودل و کوتانی، ۲۰۱۳؛ تیغیلد، ۲۰۱۱). رشد و توسعه گیاهان به عوامل زیست محیطی وابسته است (جونز، ۲۰۱۳) و می‌تواند توسط برهمکنش عوامل مختلف آب و هوایی هم‌چون دما، بارش، رطوبت، فشار و غیره تحت تأثیر قرار گیرد (کوتفورت و همکاران، ۲۰۰۷). گیاهان در شرایط آب و هوایی مختلف رفتار متفاوتی خواهد داشت و اثرات متفاوتی را به‌طور مورفولوژیکی (بینستون،

۲۰۰۳)، فیزیولوژیکی یا در سطح پارامترهای بیولوژیکی نشان خواهد داد (هوگس، ۲۰۰۰). تخمین تغییرات رخ داده در سطوح مختلف کیفیت و کمیت رشد محصولات زراعی مهم را مشخص خواهد بود (یونکسیا و میشل، ۲۰۱۱). اثرات روی کیفیت و کمیت تولیدات کشاورزی احتمالاً از اثر مستقیم دمای بالا یا باران نامناسب که اغلب اوقات بهره‌وری محصولات زراعی را محدود می‌کند در مناطق حاره‌ای و معتدل اتفاق خواهد افتاد (موریسون و مورکروفت، ۲۰۰۶؛ تریپاتی و سینگ، ۲۰۱۳). تغییرات آب و هوایی با مشکلات دیگر، هم‌چون کمبود منابع، تخریب خاک و کیفیت آب، تولید محصولات زراعی را تحت تأثیر قرار خواهد داد و مقدار این تأثیرات بر عملکرد محصول به صورت محلی متفاوت خواهد بود (توبللو و همکاران، ۲۰۰۲). در نتیجه رفتار محصولات زراعی در دامنه دماهای مختلف ممکن است به صورت متفاوت باشد و برخی از محدودیت‌ها ممکن است کشنده باشند. برای مثال، به نظر می‌رسد برای گندم دمای پایین کشنده $1/2 \pm 15/2$ درجه سانتی‌گراد و دمای بالای کشنده $47/5$ درجه سانتی‌گراد باشد (پورتر و گاویت، ۱۹۹۹)؛ دمای بالاتر از 35 درجه سانتی‌گراد برای زنده ماندن گیاهان گرده ذرت کشنده است (دوپوس و دومس، ۱۹۹۰) و دما بیش از 35 درجه سانتی‌گراد در پرچم درصد بالای عقیمی سنبلچه برنج را باعث می‌شود (یوشیدا، ۱۹۸۱). سناریوهای مختلف تغییرات آب و هوایی شامل دمای بالاتر، تغییرات در بارش و غلظت CO_2 اتمسفری در محصولات زراعی متفاوت بوده و درک واکنش گیاهان به چنین متغیرهایی ضروری است (دی سالوا و همکاران، ۲۰۱۳؛ اورت و همکاران، ۲۰۰۲؛ کریشن و همکاران، ۲۰۰۷؛ ردیسم و همکاران، ۲۰۱۰).

مطالعات نشان می‌دهند که تحت سناریوهای آب و هوایی کنونی، افزایش سطح CO_2 ممکن است اثرات مثبتی بر تولید محصولات زراعی داشته باشد اما همزمان افزایش دما آن را منفی خواهد کرد (بیشوپ و همکاران، ۲۰۱۴؛ روسنزویگ و توبللو، ۲۰۰۷). غلظت CO_2 بالاتر ممکن است منجر به افزایش میزان فتوسنتز خالص شود و ممکن است تعرق را نیز کاهش دهد (میشرا و همکاران، ۲۰۱۳). اگرچه، مطالعات نشان دادند که افزایش یک درجه سانتی‌گراد در دمای جهانی به کاهش بهره‌وری گیاهان منجر خواهد شد (بکر و همکاران، ۱۹۹۵؛ لوبل و همکاران، ۲۰۱۳).

اکوسیستم‌های کشاورزی مختلف در سراسر جهان به شدت تحت تأثیر افزایش پیش‌بینی شده غلظت CO₂ اتمسفری و افزایش دمای مرتبط قرار خواهند گرفت (آگارول و سینه‌ها، ۱۹۹۳؛ سنویرا و نورتون، ۲۰۱۱؛ استرک، ۲۰۰۵). اثرات مثبت و منفی افزایش دما و CO₂ بر عملکرد محصولات زراعی مورد توجه قرار دارند (لوبل و بورک، ۲۰۰۸؛ لودویک و آسنگ، ۲۰۱۰؛ سنویرا و کوناری، ۱۹۹۷) در کل مشخص شده‌است که افزایش دما عملکردها و کیفیت محصولات زراعی بسیاری و مهم‌تر از همه غلات را کاهش می‌دهد (آدمس و همکاران، ۱۹۹۸؛ سیرت و همکاران، ۲۰۱۴). بنابراین تغییر در عملکرد محصولات زراعی باید با تعادل بین اثرات مستقیم منفی و مثبت تغییر اقلیم بر رشد و توسعه گیاه مشخص شود. لذا ارزیابی این پیامدها روی محصولات زراعی مختلف به ویژه غلات، که نقش اصلی در امنیت غذای جهانی ایفا می‌کند، ضروری است.

۳-۱-۱۰- غلات: تثبیت CO₂ فتوسنتزی و جنبه‌های غلظت

غله یک علف و عضوی از خانواده تک‌لپه‌ای پوآسه^۱ (Gramineae) است، جهت ترکیبات خوراکی دانه‌هایشان (Caryopsis) شامل آندوسپرم، جوانه و سبوس است کشت می‌شوند. طبق اظهارات سازمان خوار و بار و کشاورزی جهانی (FAO، ۲۰۰۶)، غلات محصولاتی هستند که تنها برای دانه خشک کشت می‌شود. جدا از محتوای رطوبت و سلولز غیرخوراکی موجود در غلات، دانه همه غلات غنی از ویتامین‌ها، مواد معدنی، کربوهیدرات (نشاسته)، چربی، روغن، فیبر، پروتئین و برخی از عناصر غذایی مهم هستند (USDA، ۲۰۱۱؛ جدول ۱۰-۱).

غلات در مقادیر زیادی در بسیاری از قسمت‌های جهان رشد می‌کنند و بیش از هر نوع محصول دیگری در تأمین انرژی غذایی جهان نقش دارد. شواهدی موجود نشان می‌دهد که مصرف منظم غلات، به خصوص دانه، ممکن است در ممانعت از بیماری کلرونیک هم‌چون بیماری عروقی قلب، دیابت و سرطان کولون (روده راست) نقش ایفا کند (البرتس و همکاران، ۲۰۰۰؛ جنکینس و همکاران، ۲۰۰۲). واریته‌های متنوعی از محصولات غله‌ای (گندم، برنج، ذرت، جو، سورگوم، ارزن، یولاف، چاودار،

ترتیکاله، فونیو^۱، تف^۲، اسپلت^۳، اینی کرون^۴، امر^۵، دورم^۶ و غیره) به طور گسترده در اشکال مختلف با توجه به اثرات مثبت آن‌ها در سلامت استفاده می‌شوند. تولید این محصولات بیش از ۴۰ درصد مناطق زراعی جهانی، ۵۵ درصد کالری غیرگوشتی و بیش از ۷۰ درصد غذای حیوانات را تشکیل می‌دهد (FAOSTAT، ۲۰۱۲؛ لف و همکاران، ۲۰۰۴).

جدول ۱-۱۰- ترکیبات بیوشیمیایی متنوع انواع مختلف مواد غذایی در غلات، اهمیت معنی‌دار آن‌ها برای غذا و امنیت سلامت جمعیت جهانی

ردیف	دسته‌بندی مواد غذایی	ترکیبات بیوشیمیایی
۱	کربوهیدرات‌ها	آمیروز، آمیلوپکتین
۲	پروتئین	گلوآلین، گلوآلین، گلیادین، پرولامین، هوردين، آلبومین، گلوبولین، لکتین‌ها
۳	کل چربی‌ها	اسید چرب سیس-مونوساتچورت، اسید چرب پلی-ساتچورت
۴	آمینو اسیدها	فنیل آلانین، هیستیدین، ایزولوسین، لوسین، لیستین، متیونین، ترونین، تریپتوفان، وانیل
۵	ویتامین‌ها	A، C و B ₁₂ یافت نمی‌شوند، تیامین، نیاسین، ریوفلاوین، D و E یافت می‌شوند
۶	عناصر	Se، Ca، Na، Zn، Mg، Fe، K
۷	پلی ساکاریدهای غیر نشاسته‌ای (فیبرها)	آرینوکسیلان‌ها، بتا-گلوکان‌ها
۸	فیتو کمیکال‌ها	فلاونوئیدها، توکوترینول‌ها، توکوفرول‌ها، کارتنوئیدها، لیگنین‌ها (فیتو-اوستروگن)
۹	ضد مواد غذایی	فیتات، تانن‌ها، گویتروگن (تیامید)، لکتین‌ها، آلکیلرسورکینول‌ها، بازدارنده‌های آلفا-آمیلاز

1. Fonio

2. Teff

3. Spelt

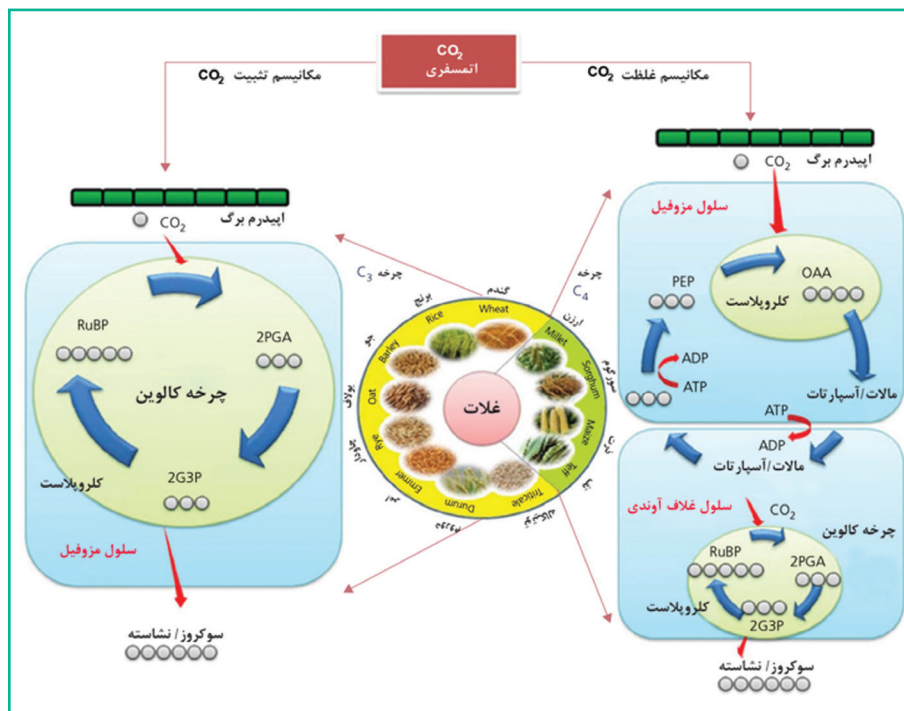
4. Einkorn

5. Emmer

6. Durum

روندهای مصرف جهانی غلات رو به افزایش است و در نتیجه پاسخ به نیازهای جمعیت در حال رشد جهان در سناریو کنونی تغییر اقلیم که به طور مستقیم رشد و توسعه غلات را تحت تأثیر قرار خواهد داد با مشکل روبه رو است

غلات برحسب دو نوع مختلف مسیر تثبیت CO_2 اتمسفری فتوسنتزی دسته بندی می‌شوند (مسیر C_3 و C_4). CO_2 اتمسفری منبع کربن برای این مسیرهاست. مسیر C_4 از مسیر C_3 متفاوت است زیرا در C_4 یک مکانیسم متمرکز کردن برای غلظت CO_2 بالا در مکان‌های کربوکسیلاسیون فتوسنتزی در برگ‌ها درگیر است در حالی که فتوسنتز C_3 انحصاراً به انتشار CO_2 از خارج اتمسفر در مکان‌های تثبیت CO_2 در برگ‌ها وابسته است (چاواریا و سانتوس، ۲۰۱۲؛ اهلرینگر و سرلینگ، ۲۰۰۲). در گیاهان عالی، از جمله غلات C_3 ، کربن از طریق چرخه کالوین، فرایند تثبیت کاتالیز شده توسط آنزیم روبیسکو ساخته می‌شود (ریبولوز-۵،۱-بی فسفات کربوکسیلاز/اکسیژناز) (شکل ۱۰-۲) (اهلرینگر و سرلینگ، ۲۰۰۲؛ لا و کرافت-برندنر، ۱۹۹۹؛ ماکینو، ۱۹۹۴). در این چرخه از دست رفتن CO_2 تثبیت شده نیز به دلیل فعالیت اکسیژناز وابسته به نور و وابسته به افزایش CO_2 ، یعنی تنفس نوری، در جهت مخالف فتوسنتز عمل می‌کند رخ می‌دهد (اهلرینگر و سرلینگ، ۲۰۰۲). در مقابل، غلات C_4 مسیرهای آنزیمی مختلف دارند و میل ترکیبی بسیار بیش‌تری برای CO_2 بیش‌تری نسبت به غلات C_3 دارند که فاقد فعالیت اکسیژنازی هستند (لا و کرافت-برندنر، ۱۹۹۹). در این فرآیند گیاهان C_4 مکانیسم مؤثرتری برای غلیظ کردن CO_2 با روبیسکو اشباع شده با CO_2 و به حداقل رساندن مسیر تنفس نوری نشان می‌دهد (شکل ۱۰-۲؛ چاواریا و سانتوس، ۲۰۱۲).



شکل ۱۰-۲- چکیده سرنوشت CO_2 اتمسفریک در محصولات غله‌ای C_3 و C_4 از طریق دو نوع مختلف چرخه‌های فتوسنتزی (چرخه‌های C_3 و C_4)، نشان‌دهنده یک مولکول کربن. G_3P ، گلیسرآلدئید-۳-فسفات؛ OAA ، اوکسالات؛ PEP ، فسفوانول پیروات؛ PGA ، فسفوگلیسرات؛ RuBP ، ریبولوز بیس فسفات. منبع: اهلرینگر و سرلینگ، ۲۰۰۲؛ لیکی و همکاران، ۲۰۰۴؛ لیگود، ۲۰۰۲؛ لین و همکاران، ۱۹۹۷؛ ماسینو، ۱۹۹۴؛ وون کامر و فوبانک، ۲۰۰۳؛ وو و همکاران، ۱۹۹۷).

فراوانی گیاهان با سیستم فتوسنتزی C_3 و C_4 به شدت وابسته به دمای اتمسفری و فصل رشد مرتبط است. هر دوی غلات C_3 و C_4 با تنش دما و CO_2 بالا در روش‌های مختلفی تحت تأثیر قرار می‌گیرند زیرا این محصولات به‌طور مختلف به دما و CO_2 بالا به‌طور جداگانه و در ترکیب باهم واکنش نشان می‌دهند. به‌طور کلی، CO_2 بالا برای غلات C_3 مناسب خواهد بود در حالی که دمای بالا برای غلات C_4 مناسب خواهند بود. دمای گرم و مقادیر کم CO_2 اتمسفری برای گیاهان C_4 مطلوب است، افزایش CO_2 اتمسفری برای محصولات C_3 مطلوب است (اهلرینگر و سرلینگ، ۲۰۰۲؛ سنویرا و نورتون، ۲۰۱۱). با پیش‌بینی افزایش CO_2 و همراه با گرمایش

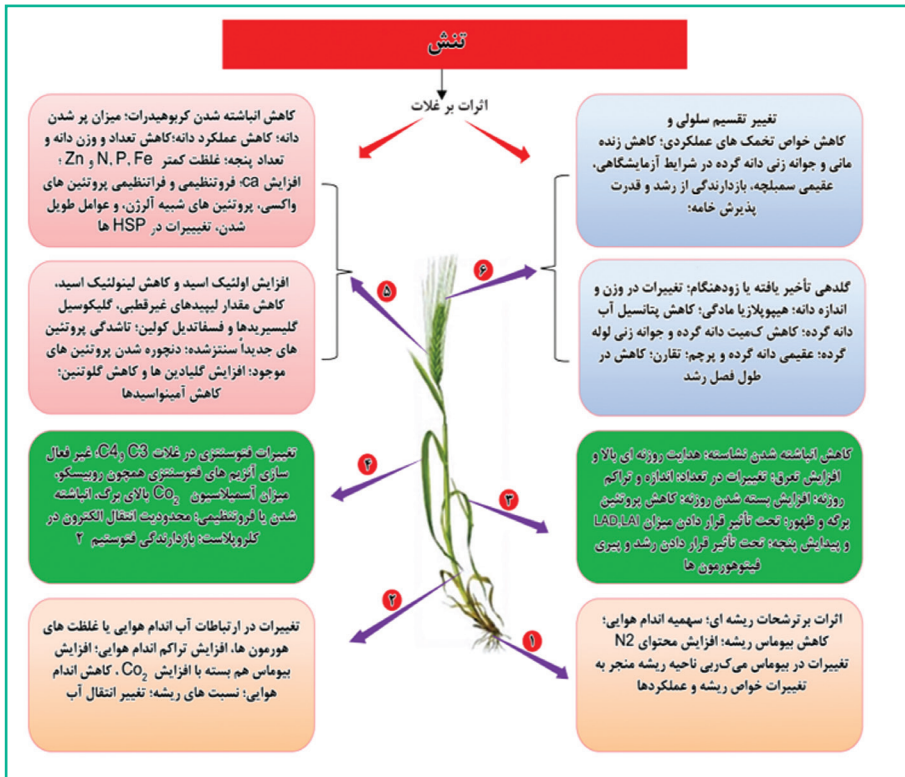
جهانی، مناطق رشد غلات در معرض حتی دماهای بالاتر خواهند بود و از این رو اندازه‌گیری این اثرات دمای بالا و CO₂ بر رشد، توسعه و فرآیندهای عملکرد غلات هنوز در حال انجام است (میرس و همکاران، ۲۰۱۴؛ پراسد و همکاران، ۲۰۰۶). اگرچه مطالعات نشان می‌دهد که مضاعف کردن CO₂ می‌تواند رشد، بیوماس و عملکرد محصولات C₃ را تا ۵۰-۱۰ درصد و برای محصولات C₄ تا ۱۰-۰ درصد افزایش دهد (پورتر و ناواس، ۲۰۰۳). اثرات ترکیبی CO₂ و دما می‌تواند این اثر را متعادل سازند و حتی موجب اثرات زیان‌آور بیشتری که می‌توانند منجر به کاهش کمیت و کیفیت غلات و در نتیجه تهدید امنیت غذای جهان شوند (بکر و همکاران، ۱۹۹۵؛ پراسد و همکاران، ۲۰۰۵؛ اسکو و همکاران، ۲۰۱۳).

۲-۱۰- اثرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی CO₂ و دما بر غلات

افزایش دما و غلظت CO₂ اتمسفری و تغییرات در الگوهای تسهیم فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهند (لالور و میتشل، ۲۰۰۰؛ لونگ و همکاران، ۲۰۰۴). قرارگیری در معرض CO₂ زیاد ممکن است تنش‌های زیادی تولید کند و واکنش‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی مختلفی در گیاهان القا کند، و ترکیبات شیمیایی و هم‌چنین کیفیت برداشت آن‌ها را تغییر دهد (شکل ۱۰-۳). اثرات CO₂ افزایش یافته و دمای مرتبط بر فیزیولوژی و توسعه گیاهان موضوع تحقیقات در طول ۳۰ سال گذشته بوده است (کونروی و همکاران، ۱۹۹۴؛ میرس و همکاران، ۲۰۱۴؛ پترسون و همکاران، ۱۹۹۹؛ سنویرا و نورتون، ۲۰۱۱؛ وون کامرر و فوربانک، ۲۰۰۳). این عوامل ممکن است فرآیندهای فتوسنتزی، واکنش‌های روزنه‌ای، تعرق، پروتئین، لیپید، کربوهیدرات‌های غیرساختاری، مواد معدنی، آنتی‌اکسیدان‌ها و غیره را تحت تأثیر قرار دهد که این امر منجر به هم‌تغییرات مثبت و منفی در کیفیت محصولات زراعی می‌شود (کوسانی و رینولدز، ۲۰۱۲؛ داماتا و همکاران، ۲۰۱۰؛ پاول و همکاران، ۲۰۱۴؛ ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳). اثرات کلی به زمان و شدت تنش، گونه محصول زراعی و مراحل مختلف گیاه ارتباط دارد (آقاملکی و همکاران، ۲۰۱۴؛ باورلی و راجرمن، ۲۰۰۴؛ بروکینگ، ۱۹۷۶).

۱-۲-۱۰- واکنش‌های روزنه‌ای

تشخیص واکنش روزنه به CO_2 و دمای بالا برای درک واکنش‌های محصولات زراعی مهم است (لوبل و همکاران، ۲۰۱۳؛ لونگ و همکاران، ۲۰۰۴). از آن‌جا که روزنه در تماس آنی با CO_2 قرار دارد و اثرات آن در مورفولوژی^۱ برگ‌ها و تغییر تعداد و اندازه روزنه مشاهده می‌شود (فیلد و همکاران، ۱۹۹۵). تراکم روزنه در برنج شاید توسط CO_2 بالا و دما به‌طور منفی تأثیر گذار باشد، چرا که ممکن است همبستگی مثبت بین اندازه روزنه و CO_2 بالا باشد (فرانکس و همکاران، ۲۰۰۹). سلول‌های نگهبان روزنه و مزوفیل می‌تواند به‌طور مستقیم تغییر در CO_2 اتمسفری را حس کند (چاوز و همکاران، ۲۰۰۹)، روزنه به‌طور مستقیم به غلظت CO_2 اطراف برگ واکنش نشان نمی‌دهد و گیرنده‌های CO_2 برای عمل روزنه‌ای در واقع در دیوارهای جانبی درونی سلول‌های نگهبان روزنه اپیدرمی در نظر گرفته می‌شوند (اتری و رتور، ۲۰۰۳؛ هترینگتون و وودوارد، ۲۰۰۳؛ توبللو و اورت، ۲۰۰۲). علاوه بر این، با افزایش تقاضا برای تعرق، دماهای بالا بسته شدن روزنه را تحریک می‌کند (برناچی و همکاران، ۲۰۰۷). بسته شدن روزنه معمولاً در CO_2 بالا مشاهده می‌شود که این امر همراه با کاهش از دست رفتن گرمای نهان است، بنابراین دمای برگ را نیز افزایش می‌دهد (کیمبال و برناچی، ۲۰۰۶). اگرچه، مکانیسم بسته شدن روزنه در واکنش به غلظت CO_2 هنوز روشن نیست (میرس و همکاران، ۲۰۱۴).



شکل ۱۰-۳- خلاصه اثرات مختلف تنش CO_2 بالا و دما بر قسمت های مختلف گیاه محصولات غله ای. ۱- اثرات بر ریشه؛ ۲- اثرات بر ساقه؛ ۳- اثرات بر برگ ها و روزنه ها؛ ۴- اثرات بر فتوسنتز؛ ۵- اثرات بر کیفیت دانه و عملکرد؛ ۶- اثرات بر فرآیند زایشی.

همان طور که غلظت CO_2 در حفره روزنه ای (Ci)، غلظت اتمسفری آن (Ca) و نرخ آن (Ci/Ca) ممکن است منجر به بسته شدن جزئی روزنه در غلظت CO_2 بالا شود (فیلد و همکاران، ۱۹۹۵؛ میدلین و همکاران، ۲۰۰۱). هدایت روزنه ای (gs) نیز یکی از عوامل کلیدی توسط CO_2 بالا و دما تحت تأثیر قرار می گیرند و میزان فتوسنتز در محصولات غلات را تحت تأثیر قرار می دهد (میدلین و همکاران، ۲۰۰۱؛ رودریگز و داویس، ۱۹۸۲). برای مثال، دمای بالا (۴۲-۳۶ درجه سانتی گراد) به طور معنی داری gs را در ذرت کاهش می دهد (لوبل و همکاران، ۲۰۱۳؛ اکسو و همکاران، ۲۰۱۱). این امر ممکن است با کاهش یا افزایش تبادل گازی و در نتیجه کاهش عملکرد گیاه را تحت تأثیر قرار دهد.

۲-۱۰- اثرات بر فرآیندهای فتوسنتزی و تعادل کربن مرتبط

نگرانی‌های اساسی به دنبال واکنش‌های CO_2 در دماهای بالا از جمله کاهش نسبت فتوسنتز به تنفس و فتوسنتز ناخالص به تنفس تاریکی است (موریسون و لالور، ۱۹۹۹). اثرات تغلیظ CO_2 بر عملکرد غلات (اردا و همکاران، ۲۰۰۵) از آن جایی که تا حد زیادی وابسته به دما هستند (پوللی، ۲۰۰۲؛ سیبرت و همکاران، ۲۰۱۴)، و از طرفی دمای هوای جهان و دمای خاک در حال افزایش هستند، مهم هستند. بنابراین، درک این که چگونه غلات به این تغییرات محیطی واکنش نشان می‌دهند، ضروری است (ثیتیساکاکول و همکاران، ۲۰۱۲). گزارشاتی وجود دارد که نشان می‌دهد سرعت فتوسنتز در در معرض کوتاه مدت CO_2 بالا افزایش می‌یابد (مور و همکاران، ۱۹۹۸؛ وون کامرر و فوربانک، ۲۰۰۳؛ اکسو و شن، ۲۰۰۲). اگرچه، قرار گیری بلند مدت گیاهان در معرض غلظت CO_2 بالا همیشه القا کننده فتوسنتز نبوده و ممکن است گیاهان به افزایش CO_2 خو گیری کرده و یا غیر حساس شوند (ارپ، ۱۹۹۱؛ دلوسیا و همکاران، ۱۹۸۵؛ فاراگ و همکاران، ۱۹۹۱). خو پذیری به مفهوم اثر طولانی مدت CO_2 بالا اتمسفری بر رشد و توسعه و پایداری دستگاه‌های فتوسنتزی می‌باشد (لین و همکاران، ۱۹۹۷).

افزایش طولانی مدت CO_2 منجر به انباشته شدن کربوهیدرات در غلات C_3 شده و ظرفیت فتوسنتزی اشباع می‌شود (لیکی و همکاران، ۲۰۰۹؛ میرس و همکاران، ۲۰۱۴). قرار گرفتن طولانی مدت در معرض CO_2 ممکن است روبیسکو را غیر فعال کند، که این امر باعث عدم باز یابی آن بعد از این فرایند شود و این امر نشان دهنده آن است که غلات ضرورتاً به انباشت CO_2 بالا را در سطح بیوشیمیایی پاسخ نمی‌دهند (ماکینو، ۱۹۹۴). در حالی که غلات C_4 ، طیفی از فرآیندها هم چون مکانیسم غلیظ کردن CO_2 اطراف روبیسکو در سلول‌های غلاف آوندی، اثر اشباعی CO_2 ایجاد می‌کند (زیسکا و بونسه، ۱۹۹۷)، تثبیت مستقیم CO_2 و انتشار از سلول‌های غلاف آوندی (وتلینگ و همکاران، ۲۰۰۰)، فتوسنتز شبیه C_3 در برگ‌های C_4 (زیسکا و همکاران، ۱۹۹۹) و هدایت روزنه‌ای کم (انیسورث و روگرز، ۲۰۰۷) شاید القا کننده فتوسنتز در مقادیر بالای CO_2 اتمسفری باشد (انیسورث و روگرز، ۲۰۰۷؛ لیکی و همکاران، ۲۰۰۴).

دماهای بالا تنفس گیاه را بیش از فتوسنتز افزایش دهند (والنتینی و همکاران، ۲۰۰۰). میزان اشباع نوری فتوسنتز غلات C₃ مانند گندم و برنج در دماهای نزدیک ۳۲-۲۰ درجه سانتی گراد بالا است، با این وجود افزایش غیرخطی شیب تنفس محصولات برای دماهای ۱۵ تا ۴۰ درجه سانتی گراد ذکر شده است و پس از آن کاهش سریع و نزدیک به خطی می شود (پورتر و سمنو، ۲۰۰۵). ظرفیت فتوسنتزی غلات ممکن است در دمای بالا به واسطه‌ی تغییرپذیری فعال کننده روبیسکو و محدود کردن انتقال الکترون در کلروپلاست کاهش یابد (کرفتس-براندنر و لا، ۲۰۰۰؛ کرفتس-براندنر و سالووسی، ۲۰۰۰؛ حسنوزمان و همکاران، ۲۰۱۳). نسبت CO₂/O₂ در مکان فعال روبیسکو نیز تحت تأثیر افزایش دما قرار می گیرد، از آن جایی که افزایش دما ثابت فعالیت روبیسکو را تغییر می دهد و میزان تنفس نوری را همراه با کاهش محلول سازی CO₂ افزایش می دهد (کرفتس-براندنر و لا، ۲۰۰۰). این ممکن است میزان کربوکسیلاسیون را کاهش داده و تعادل کربن گیاه در دماهای بالا را تغییر دهد (اندرسون و بکلوند، ۲۰۰۸؛ سالووسی و کرافتس-براندنر؛ ۲۰۰۴). ثابت میکائیلیس^۱ (Km) آنزیم روبیسکو برای CO₂ بالاتر ممکن است سرعت کربوکسیلاسیون را افزایش دهد، و منجر به افزایش فتوسنتز در غلات طی CO₂ بالا شود (ساگ و همکاران، ۲۰۰۸).

هم چنین افزایش دماهای شدید می تواند منجر به کاهش مشخص در فتوسنتز شود، با این حال مشاهده شده است که افزایش ملایم دما ممکن است فتوسنتز و رشد گیاه را افزایش دهد و این بستگی به مناطق و گونه ها گیاهی خواهد داشت (هوگی و همکاران، ۲۰۱۳؛ وحید و همکاران، ۲۰۰۷). افزایش دما میزان کلروفیل، پروتئین و روبیسکو را در برگ ها کاهش داده و ظرفیت فتوسنتزی را کاهش می دهد (پاول و همکاران، ۲۰۱۴؛ ویس و همکاران، ۲۰۰۴). عموماً تنش دمای بالا (۴۰-۳۶ درجه سانتی گراد) می تواند به طور معنی داری میزان آسمیلاسیون خالص CO₂، حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II، کارایی به دام انداختن انرژی توسط مراکز واکنش PSII و میزان انتقال الکترون (ETR)، عملکرد فلئورسانس و خاموشی غیر فتوشیمیایی فلئورسانس کلروفیل را افزایش دهد (ویس و همکاران، ۲۰۰۴؛ اکسو و همکاران، ۲۰۱۱).

1. Michaelis constant

فتوسیستم (PSII) در فتوسنتز حساس ترین قسمت به دما در نظر گرفته می شود (کیو و لو، ۲۰۰۳)، با این حال بازدارندگی PSII تا دمای برگ معمولاً ۴۰ درجه سانتی گراد و حتی بالاتر نباشد رخ نمی دهد، (مارکلز و همکاران، ۲۰۱۴؛ اوکروم و همکاران، ۲۰۰۹؛ ویس و همکاران، ۲۰۰۴).

اثرات CO_2 بالا و دما بر گیاهان و اثرات ترکیبی تغییرات آن ها گاهی اوقات قابل پیش بینی نیست (داماتا و همکاران، ۲۰۱۰). میزان واکنش غلات به CO_2 و دمای بالا به گونه و حتی ارقام خاص مربوط هستند (باورلر و راجارمن، ۲۰۰۴). اثرات ترکیبی CO_2 بالا و دما می تواند ضریب تنفس رشد و نگهداری، ضریب تنفس و نسبت فتوسنتز را تحت تأثیر قرار دهد و روند کاهشی بعد از ۲۵ درجه سانتی گراد در شرایط کنترل شده نشان می دهد (دساله و همکاران، ۲۰۱۴؛ گیفورد، ۱۹۹۵؛ نستیس و همکاران، ۲۰۱۲). میزان آسمیلاسیون فتوسنتز برگ در برنج ممکن است از طریق غنی سازی CO_2 افزایش یابد، اما با درجه حرارت های فوق العاده بالا، کاهش می یابد، زیرا هم CO_2 بالا و هم دما کنترل قابل توجهی بر محتوای پروتئین روبیسکو اعمال می کنند (آقاملکی و همکاران، ۲۰۱۴؛ وو و همکاران، ۱۹۹۷). در غلظت های CO_2 بالا، تنظیم تابش خالص برگ ها عامل مهمی است که به دلیل کاهش در هدایت روزنه ای تغییر می یابد. این امر باعث کاهش تنفس نوری ناشی از افزایش دمای برگ و به حداقل رساندن یا آهسته کردن تبخیر تعرق می شود (کونلی و همکاران، ۲۰۰۱؛ لیکی و همکاران، ۲۰۰۹؛ لونگ، ۱۹۹۱). دمای سطح برگ ممکن است به دلیل افزایش غلظت CO_2 تا ۱/۷-۰/۵ درجه سانتی گراد یا حتی ۳ درجه سانتی گراد افزایش یابد و آن وابسته به گونه ها و شرایط آب و هوا دارد (چملوسکی و روتزر، ۲۰۰۱؛ موریسون و لالور، ۱۹۹۹). دماهای بالای برگ ممکن است اثرات مهمی بر طول عمر و ظرفیت فتوسنتزی برگ های منفرد و حتی در سطح کانوپی داشته باشد (فوهرر، ۲۰۰۳؛ هوقس، ۲۰۰۰؛ سیرت و همکاران، ۲۰۱۴).

به طور خلاصه، بیش ترین اثر افزایش CO_2 بر تثبیت کربن فتوسنتزی در دماهای بالا رخ می دهد (لالور و میتشل، ۱۹۹۱) و دمای مطلوب برای حداکثر فتوسنتز عموماً برای گیاهان C_4 نسبت به C_3 بالاتر است (فوربانک و همکاران، ۲۰۰۹). تنفس تاریکی

نیز به طور مستقیم توسط دماهای بالا تحت تأثیر قرار می گیرد (فوربانک و همکاران، ۲۰۰۹؛ والتینگ و همکاران، ۲۰۰۰). تصور می شود که غلات C₄ بدون توجه به دما به دلیل مکانیسم تغلیظ CO₂ واکنش کمی به افزایش CO₂ نشان دهند (وتلینگ و همکاران، ۲۰۰۰).

۳-۲-۱۰- اثرات بر مواد غذایی و کیفیت غذا

۱-۳-۲-۱۰- نیتروژن، فسفر و دیگر مواد معدنی

تنش مواد معدنی در دماهای بالا و CO₂ یکی از مواردی است که رشد غلات را تحت تأثیر قرار می دهد (لینچ و اس تی کلیر، ۲۰۰۴؛ تریپاتی و همکاران، ۲۰۱۴ الف و ب). ارزش غذایی غلات، حداقل بصورت تئوریک در CO₂ بالا و تنش دما تحت تأثیر قرار می گیرد (جین و همکاران، ۲۰۱۳؛ لیک و همکاران، ۲۰۰۹؛ لو و همکاران، ۲۰۱۴ ب؛ لینچ و اس تی کلیر، ۲۰۰۴). به عنوان مثال، دسترسی به نیتروژن یک عامل بحرانی تعیین کننده واکنش گیاه به CO₂ بالا است (السورت و همکاران، ۲۰۰۴) چراکه CO₂ بالا محتوای نیتروژن (۱۶-۱۳ درصد) را در بافت گیاه کاهش می دهد (هوکنینگ و میر، ۱۹۹۱؛ لیک و همکاران، ۲۰۰۹). در گندم، ذرت و برخی دیگر از غلات C₃، این امر ممکن است به انباشته کردن کربوهیدرات ها و ترکیبات آلی نسبت داده شود (آدسو و آدسو، ۲۰۰۱). در CO₂ بالا، جذب زیاد نیتروژن از خاک می تواند آسمیلایسیون نیترات را در ارتباط با کاهش تنفس نوری مختل کند (بلوم، ۲۰۰۶؛ هوکنینگ و میر، ۱۹۹۱؛ ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳). این امر منجر به کاهش غلظت پروتئین برگ می شود (آلتنباج و همکاران، ۲۰۰۳؛ دوپونت و همکاران، ۲۰۰۶؛ میرس و همکاران، ۲۰۱۴). تنش دمای بالا و CO₂ بالا نیز غلظت نیتروژن در علوفه و دانه جو را کاهش می دهد (ویگل و ماندرسچید، ۲۰۰۵). به عبارتی دیگر، افزایش فتوسنتز ناشی از CO₂ بالا ممکن است با افزایش نیاز گیاه به فسفر (P) در بافت فتوسنتز کننده در ارتباط باشد (جین و همکاران، ۲۰۱۳؛ روجر و همکاران، ۱۹۹۳). افزایش دمای خاک نیز سهم مهمی در متحرک کردن اشکال P از خاک و برهمکنش

آن‌ها با ریزجانوران^۱ خاک دارد و بنابراین قابلیت دسترسی ممکن است کاهش یا حتی تا حدی افزایش یابد، این امر به تغییرات ریز اقلیم بیش از ریزوسفر بستگی دارد (کومار و همکاران، ۲۰۱۴؛ مککای و همکاران، ۱۹۸۴). اثر تنش توأم CO_2 بالا و دما بر متابولیسم P در غلات هنوز روشن نیست (گای و همکاران، ۱۹۹۲).

اثرات توأم افزایش دما و CO_2 ممکن است غلظت دیگر عناصر هم چون کلسیم، گوگرد، منیزیم، روی و پتاسیم را نیز تغییر دهد، و دلیل آن تغییرات در تنفس و رطوبت خاک است (لینچ و اس تی کلیر، ۲۰۰۴؛ میرس و همکاران، ۲۰۱۴؛ اکسو و همکاران، ۲۰۱۳). هم‌چنین ارتباطی بین اثرات ناشی از CO_2 و دما بر کیفیت غذایی غلات وجود دارد و این اثرات وابسته به گونه و رقم می‌باشد (داماتا و همکاران، ۲۰۱۰؛ پراساد و همکاران، ۲۰۰۶). در ارقام گندم و جو، اکثر ریز مغذی‌ها و درشت مغذی‌ها در CO_2 بالا کاهش می‌یابند (داماتا و همکاران، ۲۰۱۰). در برنج، کاهش غلظت نیتروژن، فسفر، آهن و روی، و افزایش کلسیم در CO_2 بالا گزارش شده‌است (مادان و همکاران، ۲۰۱۲؛ سنویرا و کونروی، ۱۹۹۷؛ شاه و همکاران، ۲۰۱۱). در دانه‌های گندم، کاهش عناصر غذایی هم‌چون نیتروژن، کلسیم، منیزیم و گوگرد به‌طور نامتناقض گزارش شده است در حالی‌که فسفر و پتاسیم به‌طور مختلف به آزمایشات تغلیظ CO_2 واکنش نشان دادند (هوگی و فرانگمیر، ۲۰۰۸).

۲-۳-۱۰- کربوهیدرات‌ها و خاصیت دانه‌ای شدن^۲ نشاسته

اثرات تنش دما و CO_2 بالا بر ترکیب کربوهیدرات غلات متنوع است و اثرات مثبت و منفی گزارش شده است. افزایش دما نسبت به CO_2 بالا اثر بیش‌تری بر ترکیب کربوهیدرات دارد، در دمای بالا غلظت ساکارز افزایش و استاکیوز کمی کاهش یافت در حالی‌که گلوکز، رافینوز و فروکتوز تغییر معنی‌داری کم‌تری نشان دادند یا بدون تغییر ماندند (داماتا و همکاران، ۲۰۱۰). در برنج، آمیلاز به CO_2 بالا واکنشی نشان نداد، اما کیفیت دانه به مقدار زیادی تغییر کرد (تراو و همکاران، ۲۰۰۵). محتوای کلی آمیلاز و آمیلاز بدون لیپید با افزایش دما، افزایش می‌یابد اما محتوای کمپلکس

1. Microfauna

2. Granulation

لیپید آمیلاز و فسفولیپیدها ممکن است به طور وابسته به دما با اثرات حداقلی CO₂ بالا تغییر کند (لو و همکاران، ۲۰۱۴ ب؛ تستر و همکاران، ۱۹۹۵). گزارش شده که دماهای بالا باعث کاهش محتوای آمیلاز و کاهش سختی در دانه‌های برنج می‌شود (یانگ و همکاران، ۲۰۰۷)، در حالی که آمیلاز ممکن است در دماهای گرم‌تر افزایش یابد، چسبندگی دانه‌های برنج نیز افزایش می‌یابد (کونسه و همکاران، ۲۰۰۵). در گندم، افزایش کم دما (۲-۴ درجه سانتی‌گراد) ممکن است کیفیت دانه را بیش از دو برابر اثر CO₂ تحت تأثیر قرار دهد چرا که محتوای نشاسته، اندازه دانه نشاسته و تعداد و دانه‌ای شدن ممکن است در مسیرهای پیچیده‌ای با دما تغییر یابند (بکلس و تیتیساکساکول، ۲۰۱۴؛ هورکمن و وود، ۲۰۱۱، تیتیساکساکول و همکاران، ۲۰۱۲). افزایش دما ممکن است مقدار رافینوز را افزایش دهد (کو و همکاران، ۱۹۸۸)، که این امر مشکلات گوارشی در غیرنخوار کننده و انسان‌ها ایجاد می‌کند چرا که مخاط روده حاوی آنزیم گالاکتوسیداز لازم برای هضم رافینوز^۱ نیست (سباستیان و همکاران، ۲۰۰۰).

دمای بالا می‌تواند باعث کاهش معنی‌دار دوره انباشت نشاسته در دانه‌های غلات باشد و می‌تواند خواص دانه‌ای شدن را تغییر دهد (بکلس و تیتیساکساکول، ۲۰۱۴؛ لیندبوم و همکاران، ۲۰۰۴). برای مثال، تجمع نشاسته ممکن است در دماهای بالا در دانه گندم و جو رخ دهد (برناباس و همکاران، ۲۰۰۸؛ کونسه و همکاران، ۲۰۰۵). در جو، از دست رفتن قندهای قابل تخمیر با تجمع نشاسته طی دماهای بالا در طول پر شدن دانه در ارتباط است. از دست رفتن قندهای قابل تخمیر، مشکلات مربوط به تولید مالت را تشدید می‌کند (برناباس و همکاران، ۲۰۰۸). این اثرات ممکن است افزایش اندک در غلظت همی سلولز را تحریک کند اما غلظت کربوهیدرات‌های محلول در آب، سلولز و لیگنین بدون تغییر خواهند ماند (هورکمن و وود، ۲۰۱۱). دمای بالا فصل رشد طولانی نیز بر متابولیسم قند به نشاسته در میکروسپوره‌ای توسعه یافته دانه سورگوم تأثیر می‌گذارد (جیان و همکاران، ۲۰۰۷).

در مطالعه‌ای بزرگ شدن و میزان انباشت نیتروژن در دانه به علت افزایش درجه حرارت

به میزان زیاد افزایش یافت، در حالی که میزان رسوب نشاسته کاهش یافت (جنر، ۱۹۹۴، تیتیساکساکول و همکاران، ۲۰۱۲). کاهش محتوای نشاسته یک جنبه مهم اساسی در تنش دما به غلات و صرفاً برای کاهش در ماده خشک در دمای بالا در نظر گرفته می شود (لو و همکاران، ۲۰۱۰؛ تیتیساکساکول و همکاران، ۲۰۱۲). احتمالاً این امر به دلیل فعالیت وابسته به دمای آنزیم سنتزکننده نشاسته، محلول نشاسته سینتاز (SSS) و گرمادایی حرارتی متناظر در دماهای بالا که منتج به کاهش وزن دانه از طریق کاهش رسوب نشاسته (جنر، ۱۹۹۴؛ کیلینگ و همکاران، ۱۹۹۳) و آمیلاز کم تر در هر آندوسپرم می شود (لو و همکاران، ۲۰۱۰؛ تستر، ۱۹۹۵). افزایش دما بیان ژن کدکننده آنزیم های بیوسنتز کننده نشاسته در آندوسپرم برخی از غلات را تحت تأثیر قرار می دهد (بلکس و تیتیساکساکول، ۲۰۱۴؛ هورکمن و همکاران، ۲۰۰۳). اثر دمای بالا بر پر شدن دانه در طول مرحله شیری برنج و کاهش بیان ژن های سنتز کننده نشاسته (GBSS و SBE) و افزایش بیان آلفا آمیلاز مصرف کننده نشاسته نیز ثابت شده است (یاماگاتا و همکاران، ۲۰۰۷؛ ژو و توروی، ۲۰۱۴). این مشکلات پیچیده در حال حاضر با جنبه های ژنتیکی و با عوامل چندگانه تنش با سنتز نشاسته در ارتباط هستند و آن با فرآیندهای فیزیوژنیک مرتبط به آن ملاحظه می شوند (دوکو و همکاران، ۲۰۱۳).

۳-۲-۱۰- لیپیدهای دانه، اسیدهای چرب و پروتئین ها

اگرچه دانه های غلات منبع غنی از لیپیدها نیستند، بسیاری از ترکیبات لیپیدی در دانه های غلات شناسایی شده اند. برای مثال، در ارزن لیپیدهای آزاد و متصلی هم چون استرهای استرول و هیدروکربن ها، تری گلیسیریدها، اسیدهای چرب آزاد، استرول های آزاد و گلیسیریدهای جزئی گزارش شده اند (پروتی و بهاتیا، ۱۹۷۰). فسفاتیدیل اتانولامین^۱، فسفاتیدیل گلیسرول^۲، فسفاتیدیل اینوسیتول^۳، لی فسفوتیدیل اتانولامین^۴،

1. Phosphatidyl ethanolamine

2. Phosphatidyl glycerol

3. Phosphatidyl inositol

4. Lysophosphatidyl ethanolamine

لیسولکیتین^۱، فسفاتیدیک اسید^۲، پلی گلیسروفسفاتید^۳، مونو و دی گالاکتوسیل گلیسریدها^۴ و سربروسیدها^۵ نیز در ارزیابی شناسایی شده‌اند (پروتی و بهاتیا، ۱۹۷۰؛ سریپریا و همکاران، ۱۹۹۷). همبستگی معنی دار بین اشکال مختلف لیپید و محتوای روغن با افزایش دما در غلات وجود دارد (مادان و همکاران، ۲۰۱۲؛ ویلیامس و همکاران، ۱۹۹۵) و اثرات توأم دمای بالا و CO₂ بالا بر محتوای روغن دانه‌ها ممکن است در دمای بیش از ۳۰ درجه سانتی گراد مقدار آن‌ها کاهش یا افزایش یابد (داماتا و همکاران، ۲۰۱۰). با افزایش دما در بسیاری از غلات ممکن است غلظت اولئیک^۶ اسید افزایش یابد درحالی که غلظت لینولئیک^۷ اسید کاهش می‌یابد (توماس و همکاران، ۲۰۰۳). تنش دما ممکن است باعث تغییرات معنی دار در بخش‌های لیپیدی نشاسته و غیر نشاسته در گندم شود (بلکس و تیتیساکساکول، ۲۰۱۴؛ تستر و سامرویل، ۲۰۰۳). افزایش دما مقادیر لیپیدهای انباشته شده خصوصاً لیپیدهای غیر قطبی در غلات را کاهش می‌دهد، بنابراین خواص آسیابی و پخت غلات و آرد آن‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهد (ژو و همکاران، ۲۰۰۲). تغییرات در لیپید ممکن است به دلیل تغییرات دمایی رخ دهد و در نتیجه مقادیر لیپیدهای انباشته شده را کاهش دهد، خصوصاً لیپیدهای غیرقطبی در دانه‌های گندم که خواص گلیسریدها و فسفاتیدیل کولین^۸ و غیره را تغییر می‌دهد (تیواری و همکاران، ۲۰۱۰).

ترکیب پروتئین تعیین کننده اصلی کیفیت غذایی غلات است و ممکن است با افزایش دما تحت تأثیر قرار گیرد (پاول و همکاران، ۲۰۱۴؛ پودل و کوتانی، ۲۰۱۳؛ استون و نیکولاس، ۱۹۹۶؛ تاوب و همکاران، ۲۰۰۸). اثر تنش دما ممکن است زیان آور

-
1. Lysolecithin
 2. Phosphatidic acid
 3. Polyglycerophosphatide
 4. Mono- and digalactosyl glycerides
 5. Cerebrosides
 6. Oleic
 7. Linolenic
 8. Phosphatidylcholine

باشد چرا که تنش دما در تاشدگی^۱ اشتباه پروتئین‌های که جدیداً سنتز شده‌اند و دنا توره شدن^۲ پروتئین‌های موجود (برناباس و همکاران، ۲۰۰۸) به دلیل اختلالات پایداری دمایی^۳ پروتئین، دخیل است. افزایش محتوای پروتئین گلیادین^۴ و کاهش گلو تین^۵ در دماهای بالای رشد گزارش شده است (تریبوی و همکاران، ۲۰۰۰؛ ژانگ و همکاران، ۲۰۱۳)، در حالی که آلبومین‌ها^۶ و گلوبولین‌ها^۷ به افزایش دما واکنشی نشان ندادند (تریبوی و همکاران، ۲۰۰۳). اگما-۵-گلیادین^۸ و اگما-۱،۲-گلیادین به تنش دما نسبت به آلفا-گلیادین و گاما-گلیادین بیش تر حساس بودند (ویسر و همکاران، ۲۰۰۸). CO₂ بالا (۹۵۸-۵۴۰ میکرومول در مول) در مقایسه با CO₂ محیط (۴۰۰-۳۱۵ میکرومول بر مول) ممکن است باعث غلظت کم پروتئین شود و این کاهش در غلظت پروتئین دانه از ۱۰ تا ۱۵ درصد واحد در CO₂ محیط برای گندم، جو و برنج تغییر کند (میرس و همکاران، ۲۰۱۴؛ تاوب و همکاران، ۲۰۰۸).

دماهای بالا ممکن است بیان پروتئین‌های واکنشی را کاهش دهند و پروتئین‌های شبیه به آلرژن و عامل طویل شدن در حالی که پروتئین‌های شوک حرارتی^۹ (HSPها)، آلفا-آمیلاز و گلیسرآلدئید-۳-فسفات دی‌هیدروژناز^{۱۰} (GADPH) و تریوزفسفات ایزومراز^{۱۱}، در گلیکولیز دخیل هستند، با دماهای بالا بیش تر بیان می شوند (التنباچ، ۲۰۱۲؛ لئو و همکاران، ۲۰۰۳). بهبود برنج در دماهای بالا (۳۵-۳۰ درجه سانتی گراد) خصوصاً برای

-
1. Misfolding
 2. Denaturation
 3. Thermostability
 4. Gliadin
 5. Glutenin
 6. Albumin
 7. Globulin
 8. Omega-5-giladin
 9. Heat shock protein
 10. Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase
 11. Triosephosphate isomerase

پروتئین‌های مرتبط با لیگنینی شدن و پروتئین‌های مرتبط با حفاظت دیده می‌شود که با دما تنظیم می‌شوند (هان و همکاران، ۲۰۰۹؛ کوسوا و همکاران، ۲۰۱۱). دمای بالا به‌طور منفی سنتز پروتئین در مراحل گیاهچه‌ای و رویشی ذرت تأثیر گذار است (کیرنس و همکاران، ۲۰۱۲).

HSPها، پروتئین‌های در ارتباط با انرژی و متابولیسم گروه اصلی پروتئین‌هایی هستند که با دمای بالای ۴۲ درجه سانتی‌گراد در برگ‌ها تحت تأثیر قرار می‌گیرند (لی و همکاران، ۲۰۰۷؛ تیمپریو و همکاران، ۲۰۰۸). بتا-آمیلاز و گلوکز و ریبیتول دهیدروژناز در گندم واکنش‌هایی به دماهای بالا و در ارتباط با شرایط خشکی نشان می‌دهند و در تخریب گلوکز دخیل هستند (التنباچ، ۲۰۱۲). غلظت آمینواسیدها در گندم و ذرت ممکن است به‌طور معنی‌داری به دلیل غنی‌سازی CO₂ و تنش دمای بالا به جز برای پرولین، گلايسين، تريوزين^۱، هيسيتيدين^۲ و ليسين^۳ (هوگی و فانگمیر، ۲۰۰۸) کاهش یابد در حالی که در جو مقدار آمینواسیدهای ضروری افزایش نشان دادند (ماندرسچید و همکاران، ۱۹۹۵). تنش دمای بالا باعث کاهش بیش‌تر گلوتامات می‌شود، در حالی که CO₂ ممکن است کاهش غلظت‌های ليسين و آرژنین^۴ را القا کند (هوگی و فانگمیر، ۲۰۰۸). اگرچه، اثرات دقیق برهمکنش‌های پیچیده در پروتئومیکس‌ها و تنظیم بیان ژن آن‌ها هنوز روشن نیستند (داماتا و همکاران، ۲۰۱۰).

۴-۲-۱۰- واکنش‌های فنولوژیکی و از دست رفتن عملکرد

دما و دوره نوری دو عامل اصلی تأثیرگذار بر میزان توسعه محصولات هستند (شایکویچ، ۱۹۹۵). برای غلات، اندام‌های بالای زمین گیاه هم‌چون برگ‌ها، ساقه‌ها، گره‌ها، پنجه‌ها، سنبله‌ها، گل‌ها و دانه‌ها توسط دمای بالا همراه با CO₂ تحت تأثیر قرار می‌گیرند (کوست و همکاران، ۲۰۱۴؛ دی‌سالو و همکاران، ۲۰۱۳؛ مارک و گریفورد،

1. Tyrosine

2. Histidine

3. Lysine

4. Arginine

۱۹۸۴؛ اکسو و همکاران، ۲۰۱۳). رابطه‌ی نمایشی منفی یا رابطه‌ی سیگموئیدی ممکن است بین تنش دمای بالا و ظهور فنولوژیکی در گیاهان غلات مشاهده شود (اورت و پلیجل، ۱۹۹۹؛ موریوندو و بیندی، ۲۰۰۷). بعد از جوانه‌زنی بذر و ظهور گیاهچه، تعداد معینی از روزها با دماهای خاص و دوره نوری برای توسعه نیاز هستند و دما به عنوان تنظیم کننده این فرآیند عمل می‌کند (راوسون، ۱۹۷۱؛ سریکو و کارتر، ۱۹۹۶). ظهور و توسعه برگ، شاخص سطح برگ (LAI) و دوره سبز (LAD) و پتانسیل نسبی ظهور پنجه نیز از طریق اثر حرارتی دما و دوره نوری تحت تأثیر قرار می‌گیرد، در نتیجه، پیدایش متوالی برگ و میزان گسترش سطح برگ نیز در غلات کاهش می‌یابند (استرسک و همکاران، ۲۰۰۸؛ تیوت و همکاران، ۲۰۰۱؛ اکسو و همکاران، ۲۰۰۴؛ ین و کروپف، ۱۹۹۶). تعداد پنجه‌ها و سنبله‌ها در هر گیاه به ترتیب ممکن است در غنی‌سازی CO₂ افزایش یابد در حالی که افزایش دما ممکن است این عمل را خنثی کند (بلور و همکاران، ۲۰۱۰؛ سریکو و کارتر، ۱۹۹۶).

نمو دانه برنج نسبت به سورگوم به دمای پایین کم‌تر واکنش نشان می‌دهد، اما نسبت به گندم حساس‌تر است، در حالی که در جو، نمو دانه مشابه گندم واکنش نشان می‌دهد (چودهوری و واردلاو، ۱۹۷۸؛ مادان و همکاران، ۲۰۱۲). رشد و رسیدگی متأثر از هورمون‌های گیاهی و نقش فیلوکورن و تشکیل فیتومر در طول نمو غلات به وسیله تنش دما به شدت تحت تأثیر قرار می‌گیرند (مک‌مستر، ۲۰۰۵). علاوه بر این، دمای روزانه بالا و تغییرات آن توأم با تغلیظ CO₂ ممکن است به تأخیر گل‌دهی یا شروع زود هنگام گل‌دهی بیانجامد و تغییراتی در کل مراحل گل‌دهی در بسیاری از غلات القا کند، در حالی که ممکن است تعداد برگ را افزایش دهند (کوست و همکاران، ۲۰۱۴؛ مارک و گیفورد، ۱۹۸۴؛ اسپرینگر و وارد، ۲۰۰۷). دوره و میزان تولید سنبله در ذرت به وسیله دما کنترل می‌شوند (چوک و همکاران، ۲۰۰۲)، در حالی که هیپوپلازی^۱ پرچم گل و هیپرپلازی مادگی، هم‌چون ناهنجاری‌های گیاهی منجر به عقیم شدن سنبله می‌شود و آن برای تولید برنج خطرناک هستند (کوست و همکاران، ۲۰۱۴؛ ساکاتا و همکاران، ۲۰۰۰).

بهاره سازی^۱، نیاز به دمای پایین قبل از تشکیل سنبله، نیز تحت تأثیر دمای بالا و دوره نوری قرار دارد که ممکن است منجر به کاهش تشکیل سنبله شود و گاهی اوقات منجر به عقیمی سنبله شود (ال-ایسای و همکاران، ۲۰۱۳). دمای بالا به دلیل عقیمی سنبله عملکرد محصول را کاهش می دهد (کوست و همکاران، ۲۰۱۴؛ جاگادیش و همکاران، ۲۰۰۷) و همین اتفاق با اثر CO₂ رخ می دهد (رنگ و همکاران، ۲۰۱۱) و منجر به افت کیفیت دانه برنج و گندم می شود.

این تحولات فنولوژیکی فرآیندهای مهم گیاه را تحت تأثیر قرار می دهد و در عملکرد نهایی نقش تعیین دارند، به این ترتیب سازگاری محصولات به گرم شدن بر فنولوژی محصولات مؤثر است (آندرسون و همکاران، ۲۰۱۲؛ ژو و تورو، ۲۰۱۴). با توجه به اینکه مراحل مختلف فنولوژیکی و فازهای پیش و بعد از گل دهی عوامل مهم تعیین کننده عملکرد هستند، هر گونه تغییری حتی با شرایط مناسب برای بقیه فصل رشد در آن ها ممکن است عملکرد را تحت تأثیر قرار دهد (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹؛ هووندن و همکاران، ۲۰۰۸). افت عملکرد در غلات می تواند به کاهش فازهای توسعه ای، تغییرات در وزن و اندازه دانه، تغییرات متابولیکی ناشی از تنش گرما، کاهش حساسیت به نور و تغییرات در فرآیندهای جذب کربن فتوسنتزی، تنفس و تعرق نسبت داده شود که منجر به تشکیل اندام های کم یا نابهنجار و کوچک تر شود (برناباس و همکاران، ۲۰۰۸؛ کومار و همکاران، ۲۰۱۴؛ ماستری و همکاران، ۲۰۰۲؛ پودل و کوتانی، ۲۰۱۳؛ شاه و همکاران، ۲۰۱۱). تنش دما ممکن است منجر به نمو سریع و زود هنگام محصولات و کوتاه کردن فصل رشد شود که این شرایط به برخی از گیاهان زراعی اجازه فرار از تنش خشکی تابستان را می دهد (گندم، جو، یولاف)، در حالی که دیگر ممکن است با حوادث شدید حتی در مراحل فنولوژیکی حساس مواجه شوند (هم چون گل دهی و شکسته شدن گره)، که به شدت عملکرد نهایی و کیفیت را تحت تأثیر قرار می دهد (ال-ایسای، ۲۰۱۳؛ هووندن و همکاران، ۲۰۰۸). تنظیم زمان تشکیل دانه نیز تحت CO₂ بالا تغییر می کند (بلور و همکاران، ۲۰۱۰؛ مادان و همکاران، ۲۰۱۰).

روند کاهش تولید غلات زمانی که به صورت درصد عملکرد فعلی بیان شود ممکن است کوچک به نظر برسد، اما افت مطلق در تولید جهانی به دلیل روند گرمایش از ۱۹۸۱ قابل توجه است. تولید گندم در ۲۰۰۲، برای مثال، از سال ۱۹۸۱، بدون تغییر روند آب و هوایی تقریباً ۳-۲ درصد افزایش یافته است (لوبل و انسر، ۲۰۰۳). این تغییرات نباید به عنوان رخداد افزایش دما یا تنش CO_2 به تنهایی دیده شوند، زیرا مجموعه فرایندهای حاصل از تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی بسیاری هستند که رفتار فیزیولوژیکی را با در نظر گرفتن اثرات ترکیبی CO_2 و افزایش دما تعیین می کنند و این فرایندها هنوز به خوبی مشخص نیستند.

۵-۲-۱۰- تغییرات زایشی

واکنش زایشی گیاه به افزایش CO_2 و دما پیامدی عمده برای عملکرد اکوسیستم های کشاورزی است (جبلونسکی و همکاران، ۲۰۰۲). تغییرات زایشی مختلف تحت تنش دما و CO_2 بالا مورد توجه قرار گرفته اند که نشان از محدود کردن رشد گیاه و کاهش عملکرد دانه دارند (نوید و همکاران، ۲۰۱۴؛ سنویرا و نورتون، ۲۰۱۱). قرار گرفتن کوتاه مدت در معرض دماهای بالا قبل از لقاح برای بسیاری از فرایندهای زایشی خطرناک است و متعاقباً ممکن است لقاح را کاهش دهد یا مانع از آن شود (برناباس و همکاران، ۲۰۰۸). شواهد آزمایشگاهی نشان می دهد که قرار گرفتن گندم در معرض دمای بالا (۳۰ درجه سانتی گراد) در زمستان در طول مراحل تقسیم سلولی دانه گرده و سلول مادر مگاسپور باعث نمو دانه گرده نمی شود، اما هدایت لوله دانه گرده به تخمک به دلیل افزایش اختلالات رخ داده در تخمک ممانعت می شود (برنرت، ۲۰۰۶؛ زین و همکاران، ۲۰۱۰)، که تأثیر بزرگی بر عملکرد دانه گندم دارد. دماهای بالا مرحله تمایز سلولی را در طول میتوز دانه گرده در گندم، جو و ذرت تحت تأثیر قرار می دهد (هوگی و همکاران، ۲۰۱۳؛ لو و همکاران، ۲۰۱۴ الف؛ سینای و همکاران، ۱۹۸۴، ساکاتا و همکاران، ۲۰۰۰). تنش دما فرایندهای پس از لقاح را تحت تأثیر قرار می دهد، جوانه زنی در شرایط آزمایشگاهی و قدرت زنده ماندن دانه گرده، پتانسیل آب دانه گرده، پراکنده شدن دانه گرده و جوانه زنی لوله دانه گرده را کاهش می دهد و منجر به

عقیمی پرچم و دانه گرده می شود و طول دوره باز شدن کیسه در زمان گل دهی و توسعه جنین در غلات را محدود می کند (لو و همکاران، ۲۰۱۴؛ الف؛ پرادهان و همکاران، ۲۰۱۲). حتی بعد از گل دهی، تنش دمای بالا میزان پر شدن دانه را تحت تأثیر قرار می دهد، کاهش عملکرد دانه غلات را باعث می شود (التبج، ۲۰۱۲؛ چندرا و همکاران، ۲۰۱۴؛ سنیدر و اوسترهویس، ۲۰۱۱).

در ذرت، دماهای بالا و تنش خشکی باعث جدا شدن زمان گلدهی بخش ماده و نر می شود و بافت های ماده بیش تر حساس هستند (نوید و همکاران، ۲۰۱۴؛ وحید و همکاران، ۲۰۰۷). دمای بالا منجر به افزایش تعداد سلول های متقاطع^۱ در کیسه جنینی ذرت می شود و باعث غیرهمزمانی در کاکل دهی^۲ و ابریشمی شدن^۳ ذرت می شود که در این هنگام رشد و پذیرندگی خامه مهار شده است (لو و همکاران، ۲۰۱۴؛ الف؛ ریبوت و همکاران، ۲۰۰۹).

تنش گرما باعث عقیمی اندام نر در گندم می شود و عملکرد اندام جنسی ماده را تحت تأثیر قرار نمی دهد که نشان دهنده تحمل بیش تر گامتوفیت ماده برای این تنش است (اگروال و همکاران، ۲۰۱۴؛ جی و همکاران، ۲۰۱۰). تشکیل کیسه های جنینی کوچک تر با سلول غیرطبیعی در برخی از غلات که تخمدان توسعه غیرطبیعی در تنش دما داشته مشاهده شده است و باعث ایجاد کیسه های جنینی و عملکردهای متنوع پوشش داخلی و خارجی می شود (چندرا و همکاران، ۲۰۱۴؛ ساینی و همکاران، ۱۹۸۳؛ پوشیدار و همکاران، ۲۰۰۱). برخی از غلات (برنج، جو، سورگوم، گندم و دورم) نیز در طول نمو پانیکول و میوز به تنش دمای بالا فوق حساس هستند، که این امر باعث رسیدگی غیرعادی دانه گرده و عقیمی مطلق می شود (آبیکو و همکاران، ۲۰۰۵؛ بروکینگ، ۱۹۷۶؛ اندو و همکاران، ۲۰۰۹؛ ساکاتا و همکاران، ۲۰۰۰). تغییرات بیان ژن گیاه در واکنش به CO₂ و دمای بالا نیز ضروری است، زیرا همه این فرآیندهای بیولوژیکی و فیزیولوژیکی در گیاهان را کنترل می کند (دوک و همکاران، ۲۰۱۳؛ جبلونسکی و

1. Antipodal

2. Taselling

3. Silking

همکاران، ۲۰۰۲). اگرچه، این واکنش‌ها شاید بقای گیاه را تحت تنش بهبود بخشند یا شاید واکنش‌های شوک ایجاد کند (دوپویس و دوماس، ۱۹۹۰).

۳-۱۰- واکنش تنش، رویکردهای تحمل و مولکولی برای عملکرد ایمن

به‌طور کلی، واکنش‌های گیاه به اثرات توام دما و CO_2 بالا با هم ترکیب شده‌اند و مکانیسم‌های قطعی برای واکنش‌های تنش گرما برای بسیاری از غلات مورد تأیید قرار گرفته‌اند (گونگ و همکاران، ۲۰۰۱؛ حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۳؛ مستری و همکاران، ۲۰۰۲؛ میتلر، ۲۰۰۶؛ سیلر و همکاران، ۲۰۱۱). تنش دمایی با مختل کردن هموستازی سلولی و فیزیولوژی غیرطبیعی اثرات مضر بر متابولیسم گیاه دارند (سیلر و همکاران، ۲۰۱۱؛ تلفر و همکاران، ۲۰۱۳). به‌طور عمده، این واکنش‌ها شامل سرکوب رونویسی و ترجمه با واسطه سنتز پروتئین نرمال مرتبط با القا سنتز HSP القاکننده مقاومت به حرارت در گیاهان است (بورکه، ۲۰۰۱؛ حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۳؛ مستری و همکاران، ۲۰۰۲؛ سوزوکی و میتلر، ۲۰۰۶). HSP‌های گیاه با مکانیسم دفاعی گیاه مرتبط می‌باشد، با قرار گرفتن در معرض دماهای غیرکشنده بالا القا می‌شوند و منجر به افزایش محافظت سلول‌های گیاه از صدمه بعدی گرما می‌شوند (بورکه، ۲۰۰۱؛ سیبرت و همکاران، ۲۰۱۴). عملکردهای بیولوژیکی بالقوه برخی از HSP‌ها در حال حاضر مشهود هستند، زیرا اعتقاد بر این است که نقش حیاتی در جلوگیری از تجمع پروتئین‌های صدمه زنده به سلول در طول شوک حرارتی ایفا می‌کنند (گونگ و همکاران، ۲۰۰۱؛ حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۳).

تغییرات سلولی ناشی از تنش موجب افزایش ترکیبات سمی هم‌چون گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)، مثل سوپراکسید (O_2^-) تولید شده توسط NADPH اکسیداز که تصور می‌شود ارتباط مستقیمی بین پاکسازی ROS و تحمل گیاه به تنش دما وجود داشته باشد و نیز نقش قابل توجهی در حوادث انتقال پیام ایفا کند (سوزوکی و میتلر، ۲۰۰۶). ROS هم‌چون O_2^- ، H_2O_2 و $HO\cdot$ ، مولکول‌های سمی هستند که قادر به صدمه اکسیداتیو به پروتئین‌ها، DNA و لیپیدها هستند (اپل و هیرت، ۲۰۰۴) و به‌طور کلی در کلروپلاست، میتوکندری و پراکسی‌زوم‌ها تولید می‌شوند. ممکن است

علل بسیاری برای تولید ROS وجود داشته باشد، هم چون تثبیت CO_2 همراه با احیا بیش از حد زنجیره انتقال الکترون در کلروپلاست و در میتوکندری (پستور و همکاران، ۲۰۰۰، ۲۰۰۷) و هنگامی که گلیکولات به گلیکولیک اسید در طول تنفس نوری در پراکسیزومها اکسید می شود (کوسانی و همکاران، ۲۰۱۲؛ میتلر، ۲۰۰۶). ROS ممکن است صدمه ناشی از تنش در سطح سلولی از طریق پراکسیداسیون لیپیدی غشاهای در غلات ایجاد کند (مثل گندم، برنج) (کیرالی و سزوک، ۲۰۰۲؛ شاه و همکاران، ۲۰۱۱). دمای بالا ممکن است محتوای مالون دی آلدئید (MDA) تولید شده در تنش اکسیداتیو در برخی از غلات را افزایش دهند (ساویسکا و اسکوت، ۲۰۱۰). برای سمیت زدایی ROS، بسیاری از آنتی اکسیدانت ها مورد نیاز هستند هم چون آسکورویک اسید و گلووتاتیون، و آنزیم های پاکسازی کننده ROS هم چون سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، آسکوروبات اکسیداز (APX)، کاتالاز (CAT)، گلووتاتیون پراکسیداز (GPX) و پراکسیدوکسین (PrxR) (المسلمانی و همکاران، ۲۰۰۶؛ حسنوزامن و همکاران، ۲۰۱۳؛ کوین و همکاران، ۲۰۰۸؛ ساویسکا و اسکوت، ۲۰۱۰).

کاهش میزان تولید ROS در سلول ها ضروری است و شاید با تنظیمات متابولیسم سلولی یا با کنترل تجمع ترکیبات خاص با پتانسیل ردوکس بالا در سلول ها به دست آید (موری و اسپچودر، ۲۰۰۴؛ سوزوکی و میتلر، ۲۰۰۶؛ ترپاتی و همکاران، ۲۰۱۲ الف و ب). اکسیدازهای جایگزین آنزیم دفاعی یافت شده در میتوکندری و کلروپلاست هستند که تشکیل ROS را در طول تنش کاهش می دهند (سلیفتون و همکاران، ۲۰۰۶). مشخص شده است که هورمون های گیاهی هم چون سالیسیلیک اسید (SA)، آبسزیک اسید (ABA) و اتیلن نقش قابل توجهی در پاکسازی ROS و پیام های تنش دما ایفا می کنند (اورمیر و همکاران، ۲۰۰۳؛ تلفر و همکاران، ۲۰۱۳). اگرچه، اثر متقابل بین ROS و این هورمون ها در طول تنش دما چندان زیاد نیست و به خوبی درک نشده است (موری و اسپچودر، ۲۰۰۴). برای توضیح چگونگی زنده ماندن گیاهان در تنش دما تحقیقات آینده باید شامل مکانیسم های درگیر در واکنش های تنش و روش های پیچیده ای که این مکانیسم ها با همدیگر هماهنگ می شوند باشند.

۴-۱۰- درک بیان ژن: استفاده از نشانگرهای مولکولی

درک بیان ژن جنبه مهم در فهم اثرات تغییر اقلیم در هر محصول، به منظور ایجاد تنوع‌های سازگاری برای حفظ تولید است (دوک و همکاران، ۲۰۱۳؛ ژو و توروی، ۲۰۱۴). نقشه‌های ژنتیکی با کیفیت خوب برپایه تکنولوژی نشانگرهای مولکولی (مثل مکان یابی ژن صفات کمی، QTL) برای غلات اصلی (عمدتاً برنج، ذرت و جو) در حال حاضر برای تشخیص برخی از نشانگرهای ژنتیکی برای کمک به تلاش‌های اصلاحی در دسترس است (مور و همکاران، ۱۹۹۵؛ ورشنی و همکاران، ۲۰۰۵). برای مثال، Root-ABA1 (یک QTL) در ارزیابی غلظت ABA برگ، ساختار ریشه و عملکرد دانه در ذرت مفید است (لندی و همکاران، ۲۰۰۷). این تکنولوژی می‌تواند به تشخیص تحمل خشکی و گرما در بسیاری از غلات کمک کند. توالی‌های نشانمند بیان شده (EST) ابزار ژنومی دیگری است که می‌تواند در تشخیص مسیرهای وابسته به تنش مرتبط با مقاومت در گندم مفید باشد (کانتتی و همکاران، ۲۰۰۲). پروفیل با جزئیات زیاد cDNA یکی دیگر از ابزارهای مولکولی است که واکنش‌های ژنتیکی در آندوسپرم غلات را نشان می‌دهد (لودنسیا-چینگکوانکو و همکاران، ۲۰۰۷). دانش در حال رشد در مورد واکنش‌های تنش مولکولی در غلات که تغییر ژنتیکی و مهندسی لازم برای معرفی غلات تراریخته را تسهیل خواهند کرد (وسیل، ۲۰۰۵).

۵-۱۰- اظهارات نهایی: تفکر در مورد غلات، تفکر در مورد امنیت غذا

تغییرات اقلیمی ناشی از CO_2 بالا و دمای بالا یک پدیده جهانی است که جنبه‌های مختلف بقای انسان و امنیت غذا را با دماهای بالا، خشکی، تغییرات در نواحی کشت، سیل، فرسایش خاک، افزایش سطح دریا و تغییرات بارش تحت تأثیر قرار می‌دهد. چندین گونه گیاهی، از جمله غلات، در معرض تنش‌های غیرزیستی مختلف، خصوصاً افزایش دمای مرتبط با CO_2 در طول رشد و نمو قرار می‌گیرند. تغییرات ناگهانی در دما اتمسفری گیاهان را مجبور به تغییرات واکنشی به تنش می‌کند و پس از دوره تنش ممکن است صدمه جبران پذیر نباشد. عواقب اصلی این تنش‌ها مختل کردن تعادل

بین فتوسنتز و تنفس و فرآیندهای فیزیولوژیکی به دلیل غیرفعال کردن آنزیم‌های خاص و دیگر پروتئین‌ها است. واکنش‌های فیزیولوژیکی، بیولوژیکی، فنولوژیکی و زایشی غلات به دمای بالا و CO₂ بررسی شده است و مشخص شده است که غلات ممکن است در مقدار CO₂ بالا پایدار باشند ولی افزایش دماها و تنش‌های مرتبط بر فیزیولوژی و بیوشیمی گیاه زیان‌آور و خنثی کننده مزایای باروری CO₂ هستند. هر دو واکنش‌های مثبت و منفی غلات C₃ و C₄ به روند کنونی تغییرات CO₂ و دما وجود دارد؛ اگرچه، غلات C₃ در مقایسه با غلات C₄ به دلیل فرآیندهای فتوسنتزی جایگزین در معرض تهدید هستند، در حالی که غلات C₄ مزایای ثانویه در رابطه با بهره‌وری استفاده از آب و نیتروژن در مقایسه با غلات C₃ دارند. با این حال، تشدید دماها و تنش مرتبط بر غلات ممکن است مزایای ایجاد اثرات متنوع هم‌چون کاهش مواد مغذی، کاهش بیان فتوسنتز، تغییرات در کمیت غذا از نظر نشاسته، لیپیدها و پروتئین‌ها، تغییرات زایشی در طول جوانه‌زنی دانه‌گرده و باروری؛ تغییرات در گل‌دهی، میوه‌دهی و تنظیم دانه که از نظر کاهش عملکرد غلات آشکار را خنثی کند.

یافته‌های جامعی برای توضیح اختلالات ساختاری و عملکردی ناشی از تنش که منجر به تغییرات در سطح ژنتیکی و هم‌چنین تأثیر بر نمو زایشی غلات و در نتیجه عملکرد نهایی در دسترس است. غلات مانند دیگر گیاهان، نیز واکنش‌هایی تنشی و مکانیسم‌های تحمل برای تنش‌های ROS و اکسیداتیو دارند و ممکن است اثرات خاص را متحمل شوند. ابزارهای مدرن ژنتیکی و پروتئومیکس مرتبط به آزمایش‌های فیزیولوژیکی و مرزهای جزئیات آزمایشگاهی بیش‌تری در مورد ارتباط بین توسعه غلات و محیط زیست آن فراهم خواهد کرد. این امر به شناسایی حساس‌ترین و مناسب‌ترین نشانگرهای مولکولی برای شناسایی مسائل مربوط به ارتباطات چگونگی رشد غلات و چرخه‌های نمو کمک کند. این رویکردهای امیدوارکننده می‌توانند اثر قابل توجهی بر تحمل تنش ناشی از دما در غلات در دهه‌های آینده داشته باشند.

به‌طور خلاصه می‌توان گفت که امنیت غذای جهان به دلیل عوامل تنش تغییرات آب و هوایی مختلف زیر فشار قرار دارند این امر باید به‌عنوان موضوع جدی بررسی شده و استراتژی‌های خاصی برای جلوگیری از شرایط غیرقابل پیش‌بینی در تولید غلات جهانی

در نظر گرفته شود چرا که غلات بیش از ۴۰ درصد از امنیت غذایی جمعیت جهان را تأمین می‌کنند. سیستم‌های بین‌المللی باید متحد شوند تا از انتشار گازهای گلخانه‌ای جلوگیری کنند تا از تهدیدات بیش‌تر جلوگیری شود، زیرا نباید فراموش کنیم که علی‌رغم شکستن رکورد تولید دانه در ۳-۴ دهه اخیر، جهان هنوز هم از سوء تغذیه و گرسنگی رنج می‌برد. باید با تغییر ذهنیت نسبت به محیط زیست خود و کاهش اثرات اکولوژیکی مفهوم فکر کردن در سطح جهانی و عمل کردن به صورت محلی را در نظر داشته باشیم.

منابع

- Abiko M, Akibayashi K, Sakata T, et al. (2005) High temperature induction of male sterility during barley (*Hordeum vulgare* L.) anther development is mediated by transcriptional inhibition. *Sex Plant Reprod* 18(2): 1–100.
- Adams RM, Hurd BH, Lenhart S, Leary N (1998) Effects of global climate change on agriculture: an interpretative review. *Clim Res* 11: 19–30.
- Aggarwal PK, Sinha SK (1993) Effect of probable increase in carbon dioxide and temperature on wheat yields in India. *J Agr Met* 48(5): 811–814.
- Aghamolki MTK, Yusop, MK, Oad FC, Zakikhani H, Jaafar HZ, Hanafi MM (2014) Response of yield and morphological characteristic of rice cultivars to heat stress at different growth stages. *Int J Bio Vet Agri Food Eng* 8(2): 94–96.
- Agrawal AP, Pandey D, Pandey D (2014) Variation parameters for heat tolerance index of wheat. *J Wheat Res* 6(1): 37–40.
- Ainsworth EA, Rogers A (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising CO₂: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ* 30(3): 258–270.
- Alberts DS, Martinez ME, Roe DJ, et al. (2000) Lack of effect of a high fiber cereal supplement on the recurrence of colorectal adenomas. *N Engl J Med* 342: 1156–1162.
- Al Issawi M, Rihaan HZ, El Sarkassy N, Fuller MP (2013) Frost hardiness expression and characterisation in wheat at ear emergence. *J Agron Crop Sci* 199(1): 66–74.
- Almeselmani M, Deshmukh PS, Sairam RK, Kushwaha SR, Singh TP (2006) Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. *Plant Sci* 171(3): 382–388.
- Altenbach SB (2012) New insights into the effects of high temperature, drought and post anthesis fertilizer on wheat grain development. *J Cereal Sci* 56: 39–50.
- Altenbach SB, DuPont FM, Kothari KM, Chan R, Johnson EL, Lieu D (2003) Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in US spring wheat. *J Cereal Sci* 37(1): 9–20.
- Anderson JT, Inouye DW, McKinney AM, Colautti RI, Mitchell Olds T

(2012) Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proc Roy Soc Lond B Biol* 279(1743): 3843–3852.

Andersson I, Backlund A (2008) Structure and function of Rubisco. *Plant Physiol Bioch* 46(3): 275–291.

Apel K, Hirt H (2004) Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol* 55: 373–399.

Arnell NW, Gosling SN (2014) The impacts of climate change on river flood risk at the global scale. *Clim Change* doi: 10.1007/s10584 014 1084-5.

Arp WJ (1991) Effects of source–sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Cell Environ* 14(8): 869–875.

Attri SD, Rathore LS (2003) Simulation of impact of projected climate change on wheat in India. *Int J Climatol* 23(6): 693–705.

Baker JT, Allen Jr LH, Boote KJ (1995) Potential climate change effects on rice: carbon dioxide and temperature. In: Rosenzweig C, Ritchie JT, Jones JW, Tsuji GY, Hilderbrand P (eds), *Climate Change and Agriculture: Analysis of Potential International Impacts*. (Special Publication No. 59.) American Society of Agronomy, Madison, WI, pp. 31–47.

Bannert M (2006) Simulation of transgenic pollen dispersal by use of different grain colour maize. PhD dissertation, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich.

Barnabás B, Jäger K, Fehér A (2008) The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ* 31(1): 11–38.

Bauerle WL, Rajaraman NS (2004) Improving species and cultivar specific estimates of transpiration by using physiologically based approaches. *Hort Sci* 39(4): 883–883.

Beckles DM, Thitisaksakul M (2014) How environmental stress affects starch composition and functionality in cereal endosperm. *Starch–Stärke*, 66(1–2): 58–71.

Beniston M (2003) Climate change in mountain regions, a review of possible impacts. *Climatic Change* 59: 5–31.

Bernacchi CJ, Kimball BA, Quarles DR, Long SP, Ort DR (2007) Decreases in stomatal conductance of soybean under open air elevation of CO₂ are closely

coupled with decreases in ecosystem evapotranspiration. *Plant Physiol* 143(1): 134–144.

Bishop KA, Leakey AD, Ainsworth EA (2014) How seasonal temperature or water inputs affect the relative response of C3 crops to elevated CO₂: a global analysis of open top chamber and free air CO₂ enrichment studies. *Food and Energy Security* 3: 33–45.

Bloom AJ (2006) Rising carbon dioxide concentrations and the future of crop production. *J Sci Food Agr* 86: 289–1291.

Bloor JM, Pichon P, Falcimagne R, Leadley P, Soussana JF (2010) Effects of warming, summer drought, and CO₂ enrichment on aboveground biomass production, flowering phenology, and community structure in an upland grassland ecosystem. *Ecosystems* 13(6): 888–900.

Bolin B, Does B, Jaeqer J (1986) The greenhouse effect. In: Bolin B, Jaeqer J (eds), *Climate Change and Ecosystems*. John Wiley and Son, New York, pp. 1–29.

Brooking IR (1976) Male sterility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench induced by low night temperature. I. Timing of the stage of sensitivity. *Functional Plant Bio* 3(5): 589–596.

Burke JJ (2001) Identification of genetic diversity and mutations in higher plant acquired thermotolerance. *Physiologia Plantarum* 112: 167–170.

Cairns JE, Sonder K, Zaidi PH, et al. (2012) Maize production in a changing climate: impacts, adaptation, and mitigation strategies. *Adv Agron* 114: 1.

Chandra CR, Kishor SN, Mithilesh K, Rajeev K. (2014) Wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) vary widely in their responses of fertility traits to high temperature at anthesis. *Int Res J Biol Sci* 3(7): 54–60.

Chavarria G, Santos HP (2012) Plant Water Relations: Absorption, Transport and Control Mechanisms. InTech, Rijeka, Croatia, pp. 105–132.

Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann Bot* 103(4): 551–560.

Chmielewski FM, Rötzer T (2001) Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agr Forest Meteorol* 108(2): 101–112.

Chowdhury SI, Wardlaw IF (1978) The effect of temperature on kernel

development in cereals. *Crop Pasture Sci* 29(2): 205–223.

Chuck G, Muszynski M, Kellogg E, Hake S, Schmidt R J (2002) The control of spikelet meristem identity by the branched silkless 1 gene in Maize. *Science* 298(5596): 1238–1241.

Clifton R, Millar AH, Whelan J (2006) Alternative oxidases in Arabidopsis: a comparative analysis of differential expression in the gene family provides new insights into function of non phosphorylating bypasses. *BBA-Bioenergetics* 1757(7): 730–741.

Coast O, Ellis RH, Murdoch AJ, Quiñones C, Jagadish KS (2014) High night temperature induces contrasting responses for spikelet fertility, spikelet tissue temperature, flowering characteristics and grain quality in rice. *Funct Plant Biol* 42: 149–161.

Conley MM, Kimball BA, Brooks TJ, et al. (2001) CO₂ enrichment increases water use efficiency in sorghum. *New Phytol* 151(2): 407–412.

Conroy JP, Seneweera S, Basra AS, Rogers G, Nissen Wooller B (1994) Influence of rising atmospheric CO₂ concentrations and temperature on growth, yield and grain quality of cereal crops. *Aus J Plant Physio* 21(6): 741–758.

Cossani CM, Reynolds MP (2012) Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. *Plant Physiol* 160(4): 1710–1718.

Counce PA, Bryant RJ, Bergman CJ, et al. (2005) Rice milling quality, grain dimensions, and starch branching as affected by high night temperatures. *Cereal Chem* 82(6): 645–648.

Crafts Brandner SJ, Law RD (2000) Effect of heat stress on the inhibition and recovery of the ribulose 1, 5 bisphosphate carboxylase/oxygenase activation state. *Planta* 212(1): 67–74.

Crafts Brandner SJ, Salvucci ME (2000) Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. *Proc Natl Acad Sci USA* 97(24): 13430–13435.

Cutforth HW, McGinn SM, McPhee E, Miller PR (2007) Adaptation of pulse crops to the changing climate of the Northern Great Plains. *Agron J* 99: 1684–1699.

DaMatta FM, Grandis A, Arenque BC, Buckeridge MS (2010) Impacts of climate changes on crop physiology and food quality. *Food Res Int* 43(7): 1684–1699.

1814–1823.

Delucia EH, Sasek TW, Strain BR (1985) Photosynthetic inhibition after long term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynth Res* 7(2): 175–184.

Desale CS, Mehta DR Singh AP (2014) Combining ability analysis in bread wheat. *J Wheat Res* 6(1): 25–28.

De Salvo M, Begalli D, Signorello G (2013) Measuring the effect of climate change on agriculture: a literature review of analytical models. *J Develop Agri Econom* 5(12): 499–509.

Dupont FM, Hurkman WJ, Vensel WH, et al. (2006) Protein accumulation and composition in wheat grains: effects of mineral nutrients and high temperature. *Eur J Agro* 25(2): 96–107.

Dupuis L, Dumas C (1990) Influence of temperature stress on in vitro fertilization and heat shock protein synthesis in maize (*Zea mays* L.) reproductive systems. *Plant Physiol* 94: 665–670.

Duque AS, de Almeida AM, da Silva AB, et al. (2013) Abiotic stress responses in plants: unraveling the complexity of genes and networks to survive. In: Vahdati K, Leslie C (eds), *Abiotic Stress – Plant Responses and Applications in Agriculture*. InTech, Rijeka, Croatia, pp. 3–23.

Ehleringer JR, Cerling TE (2002) C3 and C4 photosynthesis. In: *Encyclopedia of Global Environmental Change. The Earth System: Biological and Ecological Dimensions of Global Environmental Change*. Wiley, Chichester, pp. 186–190.

Ellsworth DS, Reich PB, Naumburg ES, Koch GW, Kubiske ME, Smith SD (2004) Photosynthesis, carboxylation and leaf nitrogen responses of 16 species to elevated pCO₂ across four free air CO₂ enrichment experiments in forest, grassland and desert. *Glob Change Biol* 10: 2121–2138.

Endo M, Tsuchiya T, Hamada K, et al. (2009) High temperatures cause male sterility in rice plants with transcriptional alterations during pollen development. *Plant Cell Physiol* 50(11): 1911–1922.

Erda L, Wei X, Hui J, et al. (2005) Climate change impacts on crop yield and quality with CO₂ fertilization in China. *Phil Trans Roy Soc B Biol Sci* 360(1463): 2149–2154.

ESRL (Earth System Research Laboratory), Global Monitoring Division,

NOAA Research, US. www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends

Ewert F, Pleijel H (1999) Phenological development, leaf emergence, tillering and leaf area index, and duration of spring wheat across Europe in response to CO₂ and ozone. *Eur J Agron* 10(3): 171–184.

Ewert F, Rodriguez D, Jamieson P, et al. (2002) Effects of elevated CO₂ and drought on wheat: testing crop simulation models for different experimental and climatic conditions. *Agric Ecosyst Environ* 93: 249–266.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2006) FAO Statistical Databases <http://faostat.fao.org>

FAOSTAT (Food and Agricultural Organization of the United Nations) (2010) FAO, Statistical Database. <http://faostat.fao.org>

Farage PK, Long SP, Lechner EG, Baker NR (1991) The sequence of change within the photosynthetic apparatus of wheat following short term exposure to ozone. *Plant Physiol* 95(2): 529–535.

Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA (2009) Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: *Sustainable Agriculture*. Springer, Netherlands, pp. 153–188.

Field CB, Jackson RB, Mooney HA (1995) Stomatal responses to increased CO₂: implications from the plant to the global scale. *Plant Cell Environ* 18(10): 1214–1225.

Frame DJ, Stone DA (2013) Assessment of the first consensus prediction on climate change. *Nature Clim Change* 3(4): 357–359.

Franks PJ, Drake PL, Beerling DJ (2009) Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant Cell Environ* 32(12): 1737–1748.

Fuhrer J (2003) Agroecosystem responses to combinations of elevated CO₂, ozone and global climate change. *Agric Ecosyst Environ* 97(1): 1–20.

Furbank RT, von Caemmerer S, Sheehy J, Edwards G (2009) C₄ rice: a challenge for plant phenomics. *Functional Plant Biol* 36(11): 845–856.

Gifford RM (1995) Whole plant respiration and photosynthesis of wheat under increased CO₂ concentration and temperature: long term vs. short term distinctions for modelling. *Glob Change Biol* 1(6): 385–396.



Gong M, Chen BO, Li ZG, Guo LH (2001) Heat shock induced cross adaptation to heat, chilling, drought and salt stress in maize seedlings and involvement of H₂O₂. *J Plant Physiol* 158(9): 1125–1130.

Guy CL, Huber JL, Huber SC (1992) Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature. *Plant Physiol* 100(1): 502–508.

Han F, Chen H, Li XJ, Yang MF, Liu GS, Shen SH (2009) A comparative proteomic analysis of rice seedlings under various high temperature stresses. *BBA-Proteins Proteomics* 1794(11): 1625–1634.

Hansen J, Ruedy R, Sato M, Lo K (2010) Global surface temperature change. *Rev Geophys* 48(4) doi: 10.1029/2010RG000345

Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam MM, Roychowdhury R, Fujita M (2013) Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *Int J Mol Sci* 14(5): 9643–9684.

Henderson L, Gregory J, Irving K, et al. (2003) The National Diet and Nutrition Survey: Adults Aged 19 to 64 Years. Volume 2: Energy, Protein, Carbohydrate, Fat and Alcohol Intake. HMSO, London.

Hetherington AM, Woodward FI (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424(6951): 901–908.

Hocking PJ, Meyer CP (1991) Effects of CO₂ enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. *Funct Plant Biol* 18(4): 339–356.

Högy P, Fangmeier A (2008) Effects of elevated atmospheric CO₂ on grain quality of wheat. *J Cereal Sci* 48: 580–591.

Högy P, Poll C, Marhan S, Kandeler E, Fangmeier A (2013) Impacts of temperature increase and change in precipitation pattern on crop yield and yield quality of barley. *Food Chem* 136: 1470–1477.

Hovenden MJ, Wills KE, Vander Schoor JK, Williams AL, Newton PC (2008) Flowering phenology in a species rich temperate grassland is sensitive to warming but not elevated CO₂. *New Phytol* 178(4): 815–822.

Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol Evol* 15(2): 56–61.

Hurkman WJ, Wood DF (2011) High temperature during grain fill alters the morphology of protein and starch deposits in the starchy endosperm cells

of developing wheat (*Triticum aestivum* L.) grain. *J Agri Food Chem* 59(9): 4938–4946.

Hurkman WJ, McCue KF, Altenbach SB, et al (2003) Effect of temperature on expression of genes encoding enzymes for starch biosynthesis in developing wheat endosperm. *Plant Sci* 164: 873–881.

Idso SB, Idso KE (2001) Effects of atmospheric CO₂ enrichment on plant constituents related to animal and human health. *Environ Exp Bot* 45: 179–199.

IPCC (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.

IPCC (2013) Summary for policymakers. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.

Jablonski LM, Wang X, Curtis PS (2002) Plant reproduction under elevated CO₂ conditions: a meta analysis of reports on 79 crop and wild species. *New Phytol* 156(1): 9–26.

Jagadish SVK, Craufurd PQ, Wheeler TR (2007) High temperature stress and spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.). *J Exp Bot* 58(7): 1627–1635.

Jain M, Prasad PV, Boote KJ, Hartwell Jr AL, Chourey PS (2007) Effects of season long high temperature growth conditions on sugar to starch metabolism in developing microspores of grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Planta* 227(1): 67–79.

Jenkins DJA, Kendall CWC, Augustin LSA, et al. (2002) Glycemic index: overview of implications in health and disease. *Am J Clin Nutr* 76: 266S–273S.

Jenner CF (1994) Starch synthesis in the kernel of wheat under high temperature conditions. *Funct Plant Biol* 21(6): 791–806.

Ji X, Shiran B, Wan J, et al. (2010) Importance of pre anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat. *Plant Cell Environ* 33(6): 926–942.

Jin J, Tang C, Armstrong R, Butterly C, Sale P (2013) Elevated CO₂ temporally enhances phosphorus immobilization in the rhizosphere of wheat and chickpea. *Plant Soil* 368(1–2): 315–328.

Jones HG (2013) *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Kantety RV, La Rota M, Matthews DE, Sorrells ME (2002) Data mining for simple sequence repeats in expressed sequence tags from barley, maize, rice, sorghum and wheat. *Plant Mol Biol* 48(5–6): 501–510.

Keeling PL, Bacon PJ, Holt DC (1993) Elevated temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. *Planta* 191(3): 342–348.

Kimball BA, Bernacchi CJ (2006) Evapotranspiration, canopy temperature, and plant water relations. In: *Managed Ecosystems and CO₂*. Springer, Berlin, pp. 311–324.

Király I, Czövek P (2002) Changes of MDA level and O₂ scavenging enzyme activities in wheat varieties as a result of PEG treatment. *Acta Biol Szeged* 46(3 4): 105–106.

Kosová K, Vítámvás P, Prášil IT, Renaut J (2011) Plant proteome changes under abiotic stress. Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *J Proteomics* 74: 1301–1322.

Krishnan P, Swain DK, Chandra Bhaskar B, Nayak SK, Dash RN (2007) Impact of elevated CO₂ and temperature on rice yield and methods of adaptation as evaluated by crop simulation studies. *Agric Ecosyst Environ* 122: 233–242.

Kumar A, Sharma P, Ambrammal SK (2014) Climatic effects on food grain productivity in India: a crop wise analysis. *J Stud Dynam Change* 1(1): 38–48.

Landi P, Sanguineti MC, Liu C, et al. (2007) Root Aba1 QTL affects root lodging, grain yield, and other agronomic traits in maize grown under well watered and water stressed conditions. *J Exp Bot* 58: 319–326.

Laudencia Chingcuanco DL, Stamova BS, You FM, Lazo GR, Beckles DM, Anderson OD (2007) Transcriptional profiling of wheat caryopsis development using cDNA microarrays. *Plant Mol Biol* 63(5): 651–668.

Law RD, Crafts Brandner SJ (1999) Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose 1, 5 biphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiol* 120(1): 173–182.

Lawlor DW, Mitchell RAC (1991) The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies. *Plant Cell Environ* 14(8): 807–818.

Lawlor DW, Mitchell RA (2000) Crop ecosystem responses to climatic change: wheat. In: Reddy KR, Hodges HF (eds), *Climate Change and Global Crop Productivity*. CAB International, Wallingford, pp. 57–80.

Leakey AD, Bernacchi CJ, Dohleman FG, Ort DR, Long SP (2004) Will photosynthesis of maize (*Zea mays*) in the US corn belt increase in future [CO₂] rich atmospheres? An analysis of diurnal courses of CO₂ uptake under free air concentration enrichment (FACE). *Glob Change Biol* 10(6): 951–962.

Leakey AD, Ainsworth EA, Bernacchi CJ, Rogers A, Long SP, Ort DR (2009) Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *J Exp Bot* 60(10): 2859–2876.

Lee DG, Ahsan N, Lee SH, et al. (2007) A proteomic approach in analyzing heat responsive proteins in rice leaves. *Proteomics* 7: 3369–3383.

Leegood RC (2002) C₄ photosynthesis: principles of CO₂ concentration and prospects for its introduction into C₃ plants. *J Exp Bot* 53(369): 581–590.

Leff B, Ramankutty N, Foley JA (2004) Geographic distribution of major crops across the world. *Glob Biogeol Cycles* 18: GB1009.

Liener IE, Kakade ML (1980) Protease inhibitors. In: Liener IE (ed.), *Toxic Constituents of Plant Foodstuffs*. Academic Press, New York.

Lin W, Ziska LH, Namuco OS, Bai K (1997) The interaction of high temperature and elevated CO₂ on photosynthetic acclimation of single leaves of rice in situ. *Physiol Plantarum* 99(1): 178–184.

Lindeboom N, Chang PR, Tyler RT (2004) Analytical, biochemical and physico chemical aspects of starch granule size, with emphasis on small granule starches: a review. *Starch-Stärke* 56(3–4): 89–99.

Lobell DB, Asner G (2003) Climate and management contributions to recent trends in U.S. agricultural yields. *Science* 299: 1032.

Lobell DB, Burke M (2008) Why are agricultural impacts of climate change so uncertain? The important of temperature relative to precipitation. *Environ Res Lett* 3: 034007.

Lobell DB, Hammer GL, McLean G, Messina C, Roberts MJ, Schlenker W (2013) The critical role of extreme heat for maize production in the United States. *Nat Clim Change* 3: 497–501.

Long SP (1991) Modification of the response of photosynthetic productivity

to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: has its importance been underestimated? *Plant Cell Environ* 14(8): 729–739.

Long SP, Ainsworth EA, Rogers A, Ort DR (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the Future. *Annu Rev Plant Biol* 55: 591–628.

Lorenz K, Hengtrakul P (1990) Alkylresorcinols in cereal grains – nutritional importance and methods of analysis. *Food Sci Technol* 23: 208–215.

Lu D, Guo H, Dong C, Lu W (2010) Starch granule size distribution and thermal properties of waxy maize cultivars in growing seasons. *Acta Agron Sinica* 36: 1998–2003.

Lu D, Cai X, Yan F, Sun X, Wang X, Lu W (2014a) Effects of high temperature after pollination on physicochemical properties of waxy maize flour during grain development. *J Sci Food Agric* 94(7): 1416–1421.

Lu D, Sun X, Yan F, Wang X, Xu R, Lu W (2014b) Effects of heat stress at different grain filling phases on the grain yield and quality of waxy maize. *Cereal Chem* 91(2): 189–194.

Ludwig F, Asseng S, (2010) Potential benefits of early vigor and changes in phenology in wheat to adapt to warmer and drier climates. *Agric Systems* 103: 127–136.

Luo Q, Williams MAJ, Bellotti W, Bryan B (2003) Quantitative and visual assessments of climate change impacts on South Australian wheat production. *Agric Systems* 77: 173–186.

Lynch JP, St Clair SB (2004) Mineral stress: the missing link in understanding how global climate change will affect plants in real world soils. *Field Crops Res* 90(1): 101–115.

Mackay AD, Barber SA (1984) Soil temperature effects on root growth and phosphorus uptake by corn. *Soil Sci Soc Am J* 48(4): 818–823.

Madan P, Jagadish SVK, Craufurd PQ, Fitzgerald M, Lafarge T, Wheeler TR (2012) Effect of elevated CO₂ and high temperature on seed set and grain quality of rice. *J Exp Bot* 63(10): 3843–3852.

Maestri E, Klueva N, Perrotta C, Gulli M, Nguyen T, Marmioli N (2002) Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals. *J Plant Mol Biol* 48: 667–681.

Makino A (1994) Biochemistry of C₃ photosynthesis in high CO₂. *J Plant Res* 107(1): 79–84.

Manderscheid R, Bender J, Jager HJ, Weigel HJ (1995) Effects of season long CO₂ enrichment on cereals. II. Nutrient concentrations and grain quality. *Agric Ecosyst Environ* 54: 175–185.

Marc J, Gifford RM (1984) Floral initiation in wheat, sunflower, and sorghum under carbon dioxide enrichment. *Can J Bot* 62(1): 9–14.

Markelz RC, Lai LX, Vosseler LN, Leahey AD (2014) Transcriptional reprogramming and stimulation of leaf respiration by elevated CO₂ concentration is diminished, but not eliminated, under limiting nitrogen supply. *Plant Cell Environ* 37(4): 886–898.

McKevith B (2004) Nutritional aspects of cereals. *British Nutrition Foundation Bulletin* 29: 111–142.

McMaster GS (2005) Phytomers, phyllochrons, phenology and temperate cereal development. *J Agric Sci* 143(2 3): 137–150.

Medlyn BE, Barton CVM, Broadmeadow MSJ, et al. (2001) Stomatal conductance of forest species after long term

exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytol* 149(2): 247–264.

Mendelsohn R (2014) The impact of climate change on agriculture in Asia. *J Integr Agric* 13: 660–665.

Mishra A, Singh R, Raghuwanshi NS, Chatterjee C, Froebrich J (2013) Spatial variability of climate change impacts on yield of rice and wheat in the Indian Ganga Basin. *Sci Total Environ* 468: S132–S138.

Mittler R (2006) Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Sci* 11: 15–19.

Moore BD, Cheng SH, Rice J, Seemann JR (1998) Sucrose cycling, Rubisco expression, and prediction of photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO₂. *Plant Cell Environ* 21(8): 905–915.

Moore G, Devos KM, Wang Z, Gale MD (1995) Cereal genome evolution: grasses, line up and form a circle. *Current Biol* 5(7): 737–739.

Mori IC, Schroeder JI (2004) Reactive oxygen species activation of plant Ca²⁺ channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction. *Plant Physiol* 135(2): 702–708.

Moriondo M, Bindi M (2007) Impact of climate change on the phenology of typical Mediterranean crops. *Italian J Agromet* 3: 5–12.

Morison JIL, Lawlor DW (1999) Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant Cell Environ* 22(6): 659–682.

Morison JIL, Morecroft MD (2006) *Plant Growth and Climate Change*. Blackwell, Oxford, p. 213.

Myers SS, Zanutti A, Kloog I, et al. (2014) Increasing CO₂ threatens human nutrition. *Nature* 510 (7503): 139–142.

NASA (National Aeronautics and Space Administration), Goddard Space Flight Center, Science and Exploration Directorate, Earth Science Division, US. <http://data.giss.nasa.gov>

Nastis SA, Michailidis A, Chatzitheodoridis F (2012) Climate change and agricultural productivity. *African J Agric Res* 7: 4885–4893.

Naveed S, Aslam M, Maqbool MA, Bano S, Zaman QU, Ahmad RM (2014) Physiology of high temperature stress tolerance at reproductive stages in maize. *J Animal Plant Sci* 24(4): 1141–1145.

Oukarroum A, Schansker G, Strasser RJ (2009) Drought stress effects on photosystem content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl a fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. *Physiol Plant* 137: 188–199.

Overmyer K, Brosché M, Kangasjärvi J (2003) Reactive oxygen species and hormonal control of cell death. *Trends Plant Sci* 8(7): 335–342.

Pastore D, Fratianni A, di Pede S, Passarella S (2000) Effects of fatty acids, nucleotides and reactive oxygen species on durum wheat mitochondria. *FEBS Lett* 470(1): 88–92.

Pastore D, Trono D, Laus MN, di Fonzo N, Flagella Z (2007) Possible plant mitochondria involvement in cell adaptation to drought stress a case study: durum wheat mitochondria. *J Exp Bot* 58(2): 195–210.

Paul MM, Rai A, Kumar S (2014) Classification of cereal proteins related to abiotic stress based on their physicochemical properties using support vector machine. *Current Sci* 107(8): 1283–1290.

Peterson AG, Ball JT, Luo YQ, et al. (1999) The photosynthesis leaf nitrogen relationship at ambient and elevated atmospheric carbon dioxide: a meta analysis. *Glob Change Biol* 5: 331–346.

Polley HW (2002) Implications of atmospheric and climate change for crop yield. *Crop Sci* 42: 131–140.

Poorter H, Navas ML (2003) Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups. *New Phytol* 157: 175–198.

Porter JR, Gawith M (1999) Temperatures and the growth and development of wheat: a review, *Eur J Agron* 10: 23–36.

Porter JR, Semenov MA (2005) Crop responses to climatic variation. *Phil Trans Royal Soc B: Biol Sci* 360(1463): 2021–2035.

Poudel S, Kotani K (2013) Climatic impacts on crop yield and its variability in Nepal: do they vary across seasons and altitudes? *Clim Change* 116(2): 327–355.

Pradhan GP, Prasad PV, Fritz AK, Kirkham MB, Gill BS (2012) Effects of drought and high temperature stress on synthetic hexaploid wheat. *Funct Plant Biol* 39(3): 190–198.

Prasad PVV, Allen Jr LH, Boote KJ (2005) Crop responses to elevated carbon dioxide and interaction with temperature: grain legumes. In: Tuba Z (ed.), *Ecological Responses and Adaptations of Crops to Rising Atmospheric Carbon Dioxide*. Haworth Press, New York, pp. 113–155.

Prasad PVV, Boote KJ, Allen Jr LH (2006) Adverse high temperature effects on pollen viability, seed set, seed yield and harvest index of grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) are more severe at elevated carbon dioxide due to higher tissue temperatures. *Agric Forest Meteorol* 139: 237–251.

Prentice IC, Farquhar GD, Fasham MJR, et al. (2001) The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Noguer M, van der Linden PJ, Xiaosu D (eds), *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, New York, pp.183–239.

Pruthi TD, Bhatia IS (1970) Lipids in cereals – *Pennisetum typhoideum*. *J Sci Food Agric* 21(8): 419–422.

Qin D, Wu H, Peng H, et al. (2008) Heat stress responsive transcriptome analysis in heat susceptible and tolerant wheat (*Triticum aestivum* L.) by using Wheat Genome Array. *BMC Genomics* 9(1): 432.

Qiu N, Lu C (2003) Enhanced tolerance of photosynthesis against high temperature damage in salt adapted halophyte *Atriplex centralasiatica* plants. *Plant Cell Environ* 26: 1137–1145.

Rang ZW, Jagadish SVK, Zhou QM, Craufurd PQ, Heuer S (2011) Effect of high temperature and water stress on pollen germination and spikelet fertility in rice. *Environ Exp Bot* 70(1): 58–65.

Raupach MR, Marland G, Ciais P, et al. (2007) Global and regional drivers of accelerating CO₂ emissions. *Proc Natl Acad Sci USA* 104(24): 10288–10293.

Rawson HM (1971) An upper limit for spikelet number per ear in wheat as controlled by photoperiod. *Crop Pasture Sci* 22(4): 537–546.

Reidsma P, Ewert F, Oude Lansink A, Leemans R (2010) Adaptation to climate change and climate variability in European agriculture: the importance of farm level responses. *Eur J Agron* 32: 91–102.

Ribaut JM, Betran J, Monneveux P, Setter T (2009) Drought tolerance in maize. In: *Handbook of Maize: Its Biology*. Springer, New York, pp. 311–344.

Rind D, Suozzo R, Balachandran NK, Prather MJ (1990) Climate change and the middle atmosphere. Part I: The doubled CO₂ climate. *J Atmos Sci* 47(4): 475–494.

Rodriguez JL, Davies WJ (1982) The effects of temperature and ABA on stomata of *Zea mays* L. *J Exp Bot* 33(5): 977–987.

Rogers GS, Payne L, Milham P, Conroy J (1993) Nitrogen and phosphorus requirements of cotton and wheat under changing atmospheric CO₂ concentrations. In: *Plant Nutrition – From Genetic Engineering to Field Practice*. Springer, Netherlands, pp. 257–260.

Rosenzweig C, Tubiello, FN (2007) Adaptation and mitigation strategies in agriculture: an analysis of potential synergies. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 12(5): 855–873.

Saarikko RA, Carter TR (1996) Phenological development in spring cereals: response to temperature and photoperiod under northern conditions. *Eur J Agron* 5(1): 59–70.

Sage RF, Way DA, Kubien DS (2008) Rubisco, Rubisco activase, and global climate change. *J Exp Bot* 59(7): 1581–1595.

Saini HS, Sedgley M, Aspinall D (1983) Effect of heat stress during floral development on pollen tube growth and ovary anatomy in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Funct Plant Biol* 10(2): 137–144.

Sakata T, Takahashi H, Nishiyama I, Higashitani A (2000) Effects of high temperature on the development of pollen mother cells and microspores in barley *Hordeum vulgare* L. *J Plant Res* 113(4): 395–402.

Salvucci ME, Crafts Brandner SJ (2004) Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiol Plant* 120(2): 179–186.

Savicka M, Škute N, (2010) Effects of high temperature on malondialdehyde content, superoxide production and growth changes in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). *Ekologija* 56(1–2): 26–33.

Seiler C, Harshavardhan VT, Rajesh K, et al. (2011) ABA biosynthesis and degradation contributing to ABA homeostasis during barley seed development under control and terminal drought stress conditions. *J Exp Bot* 62: 2615–2632.

Seneweera SP, Conroy JP (1997) Growth, grain yield and quality of rice (*Oryza sativa* L.) in response to elevated CO₂ and phosphorus nutrition. *Soil Sci Plant Nutr* 43: 1131–1136.

Seneweera S, Norton RM (2011) Plant responses to increased carbon dioxide. *Crop Adapt Clim Change* 198–211.

Shah F, Huang J, Cui K, et al. (2011) Impact of high temperature stress on rice plant and its traits related to tolerance. *J Agric Sci* 149(05): 545–556.

Shaykewich CF (1995) An appraisal of cereal crop phenology modelling. *Can J Plant Sci* 75(2): 329–341.

Siebert S, Ewert F, Rezaei EE, Kage H, Groß R (2014) Impact of heat stress on crop yield – on the importance of considering canopy temperature. *Environ Res Lett* 9(4): 044012.

Snider JL, Oosterhuis DM (2011) How does timing, duration and severity of heat stress influence pollen pistil interactions in angiosperms? *Plant Signal Behav* 6: 930–933.

Springer CJ, Ward JK (2007) Flowering time and elevated atmospheric CO₂. *New Phytol* 176(2): 243–255.

Sripriya G, Antony U, Chandra TS (1997) Changes in carbohydrate, free

amino acids, organic acids, phytate and HCl extractability of minerals during germination and fermentation of finger millet (*Eleusine coracana*). *Food Chem* 58(4): 345–350.

Steffen WL, Hughes L, Karoly DJ (2013) *The Critical Decade: Extreme Weather*. Climate Commission Secretariat, Department of Industry, Innovation, Climate Change, Science, Research and Tertiary Education, Canberra.

Strech NA (2005) Climate change and agroecosystems: the effect of elevated atmospheric CO₂ and temperature on crop growth, development, and yield. *Ciência Rural* 35(3): 730–740.

Strech NA, Bosco LC, Lago I (2008) Simulating leaf appearance in rice. *Agron J* 100(3): 490–501.

Suzuki N, Mittler R (2006) Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction. *Physiol Plant* 126(1): 45–51.

Taub DR, Miller B, Allen H (2008) Effects of elevated CO₂ on the protein concentration of food crops: a meta analysis. *Glob Change Biol* 14(3): 565–575.

Telfer P, Edwards J, Kuchel H, Reinheimer J, Bennett D (2013) *Heat Stress Tolerance of Wheat*. Australian Grain Technologies (AGT), Grain Research and Development Center, Australia.

Terao T, Miura S, Yanagihara T, et al (2005) Influence of free air CO₂ enrichment (FACE) on the eating quality of rice. *J Sci Food Agric* 85: 1861–1868.

Tester RF, Sommerville MD (2003) The effects of non starch polysaccharides on the extent of gelatinisation, swelling and amylase hydrolysis of maize and wheat starches. *Food Hydrocol* 17(1): 41–54.

Tester RF, Morrison WR, Ellis RH, et al. (1995) Effects of elevated growth temperature and carbon dioxide levels on some physicochemical properties of wheat starch. *J Cereal Sci* 22(1): 63–71.

Thitisaksakul M, Jiménez RC, Arias MC, Beckles DM (2012) Effects of environmental factors on cereal starch biosynthesis and composition. *J Cereal Sci* 56(1): 67–80.

Thomas JMG, Boote KJ, Allen LH, Gallo Meagher M, Davis JM (2003)

Elevated temperature and carbon dioxide effects on soybean seed composition and transcript abundance. *Crop Sci* 43: 1548–1557.

Timperio AM, Egidi MG, Zolla L (2008) Proteomics applied on plant abiotic stresses: role of heat shock proteins (HSP). *J Proteomics* 71: 391–411.

Tivet F, Pinheiro BDS, Raïssac MD, Dingkuhn M (2001) Leaf blade dimensions of rice (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.): relationships between tillers and the main stem. *Ann Bot* 88(3): 507–511.

Tiwari BK, Brunton NP, Brennan C (eds) (2012) *Handbook of Plant Food Phytochemicals: Sources, Stability and Extraction*. John Wiley & Sons, New York.

Triboi E, Abad A, Michelena A, Lloveras J, Ollier JL, Daniel C (2000) Environmental effects on the quality of two wheat genotypes: 1. quantitative and qualitative variation of storage proteins. *Eur J Agron* 13: 47–64.

Triboi E, Martre P, Triboi Blondel AM (2003) Environmentally induced changes in protein composition in developing grains of wheat are related to changes in total protein content. *J Exp Bot* 54: 1731–1742.

Tripathi A, Singh GS (2013) Perception, anticipation and responses of people to changing climate in the gangetic plain of India. *Current Sci* 105(12): 1673–1684.

Tripathi DK, Singh VP, Kumar D, Chauhan DK (2012a) Impact of exogenous silicon addition on chromium uptake, growth, mineral elements, oxidative stress, antioxidant capacity, and leaf and root structures in rice seedlings exposed to hexavalent chromium. *Acta Physiol Plant* 34: 279–289.

Tripathi DK, Singh VP, Kumar D, Chauhan DK (2012b) Rice seedlings under cadmium stress: effect of silicon on growth, cadmium uptake, oxidative stress, antioxidant capacity and root and leaf structures. *Chem Ecol* 28: 281–291.

Tripathi DK, Singh VP, Chauhan DK, Prasad SM, Dubey NK (2014a) Role of macronutrients in plant growth and acclimation: recent advances and future prospective. *Improvement of Crops in the Era of Climate Change* 2: 197–216.

Tripathi DK, Singh VP, Prasad SM, Chauhan DK, Dubey NK, Rai AK (2014b) Silicon mediated alleviation of Cr(VI) toxicity in wheat seedlings as evidenced by chlorophyll fluorescence, laser induced breakdown spectroscopy

and anatomical changes. *Ecotoxicol Environ Saf* 113: 133–144.

Tubiello FN, Ewert F (2002) Simulating the effects of elevated CO₂ on crops: approaches and applications for climate change. *Eur J Agron* 18(1): 57–74.

Tubiello FN, Rosenzweig C, Goldberg RA, Jagtap S, Jones JW (2002) Effects of climate change on US crop production: simulation results using two different GCM scenarios. Part I: Wheat, potato, maize, and citrus. *Climate Res* 20(3): 259–270.

Tyfield D (2011) Food systems transition and disruptive low carbon innovation: implications for a food security research agenda. *J Exp Bot* 62(11): 3701–3706.

USDA (2011) National Nutrient Database for Standard Reference, Release 26. National Nutrient Database, National Agricultural Library, US Dept of Agriculture. <http://ndb.nal.usda.gov/>

Valentini R, Matteucci G, Dolman AJ, et al. (2000) Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404(6780): 861–865.

Varshney RK, Graner A, Sorrells ME (2005) Genic microsatellite markers in plants: features and applications. *Trends Biotech* 23(1): 48–55.

Vasil IK (2005) The story of transgenic cereals: the challenge, the debate, and the solution – a historical perspective. *In Vitro Cellular Dev Biol-Plant* 41(5): 577–583.

Von Caemmerer S, Furbank RT (2003) The C₄ pathway: an efficient CO₂ pump. *Photo Res* 77: 191–207.

Vu JCV, Allen LH, Boote KJ, Bowes G (1997) Effects of elevated CO₂ and temperature on photosynthesis and Rubisco in rice and soybean. *Plant Cell Environ* 20(1): 68–76.

Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR (2007) Heat tolerance in plants: an overview. *Environ Exp Bot* 61(3): 199–223.

Wang L, Deng F, Ren W J, Yang WY (2013) Effects of shading on starch pasting characteristics of indica hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS One* 8(7): e68220.

Watling JR, Press MC, Quick WP (2000) Elevated CO₂ induces biochemical

and ultrastructural changes in leaves of the C4 cereal sorghum. *Plant Physiol* 123: 1143–1152.

Weigel HJ, Manderscheid R (2005) CO₂ enrichment effects on forage and grain nitrogen content of pasture and cereal plants. *J Crop Improve* 13(1 2): 73–89.

Wieser H, Manderscheid R, Erbs M, Weigel HJ (2008) Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on the quantitative protein composition of wheat grain. *Agric Food Chem* 56(15): 6531–6535.

Williams M, Shewry PR, Lawlor DW, Harwood JL (1995) The effects of elevated temperature and atmospheric carbon dioxide concentration on the quality of grain lipids in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown at two levels of nitrogen application. *Plant Cell Environ* 18(9): 999–1009.

Wise RR, Olson AJ, Schrader SM, Sharkey TD (2004) Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field grown Pima cotton plants at high temperature. *Plant Cell Environ* 27: 717–724.

Xu DQ, Shen YK (2002) Photosynthetic efficiency and crop yield. In: Pessarakli M (ed.), *Handbook of Plant and Crop Physiology*. CRC Press, Boca Raton.

Xu Z, Zhou G, Han G, Li Y (2011) Photosynthetic potential and its association with lipid peroxidation in response to high temperature at different leaf ages in maize. *J Plant Growth Regul* 30: 41–50.

Xu Z, Shimizu H, Yagasaki Y, Ito S, Zheng Y, Zhou G (2013) Interactive effects of elevated CO₂, drought, and warming on plants. *J Plant Growth Regul* 32(4): 692–707.

Xue Q, Weiss A, Baenziger PS (2004) Predicting leaf appearance in field grown winter wheat: evaluating linear and non linear models. *Eco Modelling* 175(3): 261–270.

Yamakawa H, Hirose T, Kuroda M, Yamaguchi T (2007) Comprehensive expression profiling of rice grain filling related genes under high temperature using DNA microarray. *Plant Physiol* 144: 258–277.

Yang L, Wang Y, Dong G, et al. (2007) The impact of free air CO₂ enrichment (FACE) and nitrogen supply on grain quality of rice. *Field Crops Res* 102: 128–140.

Yin X, Kropff MJ (1996) The effect of temperature on leaf appearance in rice. *Ann Bot* 77(3): 215–221.

Yoshida KT, Kuboyama T (2001) A subtilisin like serine protease specifically expressed in reproductive organs in rice. *Sex Plant Reprod* 13(4): 193–199.

Yoshida S (1981) *Fundamentals of Rice Crop Science*. IRRI, Los Baños, p. 269.

Yu H, Luedeling E, Xu J (2010) Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 22151–22156.

Yunxia W, Michael F (2011) Stressed food – the impact of abiotic environmental stresses on crop quality. *Agric Ecosyst Environ* 141: 271–286.

Zhang G, Sakai H, Tokida T, et al. (2013) The effects of free air CO₂ enrichment (FACE) on carbon and nitrogen accumulation in grains of rice (*Oryza sativa* L.). *J Exp Bot* 64(11): 3179–3188.

Zhang X, Cai J, Wollenweber B, et al. (2013) Multiple heat and drought events affect grain yield and accumulations of high molecular weight glutenin subunits and glutenin macropolymers in wheat. *J Cereal Sci* 57: 134–140.

Zhou L, Turvey CG (2014) Climate change, adaptation and China's grain production. *China Ecol Rev* 28: 72–89.

Zhou Z, Robards K, Helliwell S, Blanchard C (2002) Composition and functional properties of rice. *Int J Food Sci Tech* 37(8): 849–868.

Zinn KE, Tunc Ozdemir M, Harper JF (2010) Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *J Exp Bot* 61: 1959–1968.

Ziska LH, Bunce JA (1997) Influence of increasing carbon dioxide concentration on the photosynthetic and growth stimulation of selected C₄ crops and weeds. *Photo Res* 54: 199–208.

Ziska LH, Sicher RC, Bunce JA (1999) The impact of elevated carbon dioxide on the growth and gas exchange of three C₄ species differing in CO₂ leak rates. *Physiol Plant* 105: 74–80.



فصل ۱۱:

متابولیسم لیپید و اکسیداسیون در گیاهان تحت تنش‌های غیر زیستی

آدریانو سوفو، آنتونیو اسکوپا، عبیر هاشم و السید فتحی عبدالله

۱-۱-۱- مقدمه

لیپیدهای گیاهی شامل، چربی‌ها، موم‌ها، استروئیدها^۱، فسفولیپیدها و هیدورکربن‌ها هستند. اسیدهای چرب آزاد و نمک‌های آن‌ها (صابون^۲) نیز به این دسته تعلق دارند. طبقه‌بندی اصلی لیپیدهای گیاهی در زیر شرح داده شده است.

۱-۱-۱-۱- لیپیدهای غشایی

این ترکیبات اجزا مهم شیمیایی تمام غشاهای سلولی هستند، که عمدتاً توسط فسفولیپیدهای دوگانه دوست^۳ (فراوان‌تر) و استرول‌ها (به‌ویژه استیگماسترول^۴)، به‌صورت خود به‌خودی دو لایه در محیط آبی تشکیل می‌دهند (لوپز و همکاران، ۲۰۱۱). غشاهای تیلاکوئید در کلروپلاست‌ها هستند، عمدتاً حاوی گالاکتولیپیدها^۵ بوده و آنها نیز دوگانه دوست و در ساختار دولایه پایدار دارند (روبینسون و منت، ۲۰۰۵؛ تتلو و همکاران، ۲۰۱۰).

طبیعت دولایه غشاها اجازه تشکیل صفحه‌های غشایی را که لبه‌های آن‌ها به‌درون یک بخش حفاظت شده مستحکم شده‌ها می‌دهد. سطح درونی و بیرونی غشا، هم پلاسما و هم اندام‌های غشایی، از لحاظ ترکیب شیمیایی به‌طور قابل توجهی متفاوت هستند (اورت، ۲۰۰۶).

۱-۱-۲- کارتنوئیدها

این ترکیبات لیپیدهای غیرقطبی به رنگ زرد تا قرمز با ساختار ترپنوئید^۶ حاوی هشت واحد ایزوپرن^۷ که در یک الگوی خطی متقارن مرتب شده‌اند. پیوندهای

-
1. Steroids
 2. Soaps
 3. Amphipathic
 4. Stigmasterol
 5. Galactolipids
 6. Terpenoid
 7. Isoprene

دوگانه آن‌ها مسئول جذب نور مرئیند. کارتنوئیدها مسئول محافظت کلروفیل‌ها از تخریب فتودینامیکی^۱ هستند (کوتریس و پوگسون، ۲۰۰۴). آن‌ها در خیلی از گل‌ها و میوه‌ها وجود دارند و در ارائه پیام به دیگر گونه‌ها بر قابلیت دسترسی به منابع غذایی و کرده افشانی و پراکندگی دانه‌ها نقش دارند.

دو دسته عمده کارتنوئیدها^۲ کاروتن‌ها^۳ و مشتقات اکسیژن آن‌ها، زانتوفیل‌ها^۴ هستند. فراوان‌ترین زانتوفیل‌ها، لوئین^۵ و ویولازانتین^۶، ترکیبات کلیدی مجموعه‌های برداشت کننده نور^۷ (LHC) برگ‌ها هستند (فویر و شینگوکا، ۲۰۱۱؛ سینگ و توتجا، ۲۰۱۰).

۳-۱-۱۱- اجسام روغنی

اجسام روغنی ساختارهای کروی هستند، که اسفروزوم^۸ یا ائوزوم^۹ نیز نامیده می‌شوند، به‌طور ویژه در میوه‌ها و دانه‌ها متمرکز هستند و منجر به انباشته شدن مولکول‌های تری‌گلیسیرول می‌شوند. دانه‌ها حاوی مقادیر زیادی از لیپیدها، همراه با پروتئین‌ها و کربوهیدرات‌ها که به‌عنوان منبع غذایی برای رشد گیاهچه انباشته می‌شوند. تقریباً ۴۵ درصد وزن بذور گیاه آفتاب‌گردان^{۱۰}، بادام‌زمینی^{۱۱}، کتان^{۱۲} و کنجد^{۱۳} از روغن تشکیل شده‌است (برادفورد و نونوچاکی، ۲۰۰۷).

-
1. Photodynamic
 2. Carotenoids
 3. Carotenes
 4. Xanthophylls
 5. Lutein
 6. Violaxanthin
 7. Light-harvesting complex
 8. Sphaerosomes
 9. Oleosomes
 10. Sunflower
 11. Peanut
 12. Flax
 13. Sesame

لیپیدهای سلول های دانه به دما حساس هستند، بنابراین، به عنوان یک ردیاب دما قادر به شناسایی پیام برای توقف خواب بذر عمل می کنند. دانه های آلورون^۱ درون آندوسپرم لیپید فراوان ذخیره می کنند که توسط اکسیداسیون-بتا^۲ و چرخه گلی اکسالات^۳ به قند شکسته می شوند تا طویل شدن هیپوکوتیل در تاریکی را پشتیبانی کنند (گولوینا و هوکسترا، ۲۰۰۳). لایه های خارجی پوشش پوست بذر با لیپیدهای جامد آغشته شده اند که این لیپیدها عمدتاً عهده دار خاصیت ضد آب بذر هستند. هنگامی که بذور گونه های مختلف Sapindaceae توسط پاتوژن ها زخمی می شوند، لیپیدهای ویژه (لیپیدهای سیانوژنیک) به سرعت توسط استراز شکسته می شوند و به عنوان یک واکنش دفاعی، HCN را آزاد می کنند (سلمار، ۲۰۱۰).

روغن های ضروری که عمدتاً در برگ های برخی گونه ها موجود هستند (برای مثال Lmiaceae)، آن ها روغن های فرار هستند که به عطر و بوی گیاهان کمک می کنند. آن ها توسط سلول های خاصی در فرم اجسام روغنی تشکیل می شوند و سپس به حفره های بین سلولی دفع می شوند. اجسام روغنی نیز محصولات ذخیره ای معمولی و عوامل محافظ سرما^۴ سلول های کامبیال^۵ به خواب رفته هستند (اورت، ۲۰۰۷).

۴-۱-۱۱- موم ها

موم ها ترکیبات لیپیدی زنجیره بلند (20-25 C) (ترکیبی از مولکول های هیدروکربن، به طور عمده پارافین ها و الکل های مربوطه، کتون ها، اسیدها و استرها)، جامد در دمای طبیعی، قسمتی از پوشش محافظتی (کوتیکول) و اپیدرم قسمت های هوایی گیاهچه و سطح داخلی دیواره اولیه سلول های چوب پنبه ای در ریشه های چوبی و ساقه ها را تشکیل می دهد. آن ها با کاهش خاصیت نفوذپذیری برگ ها مانع بزرگی

-
1. Aleurone
 2. beta-oxidation
 3. Glyoxylate cycle
 4. Cryoprotectants
 5. Cabbial

برای از دست دادن آب از سطح گیاه هستند. آن‌ها هم‌چنین قابلیت جوانه‌زدن اسپورهای قارچی و رشد باکتری را کاهش می‌دهند، به این ترتیب توانایی این عوامل را برای ایجاد بیماری‌ها کاهش می‌دهند (زنتگراف، ۲۰۰۷). ترکیبات کوتیکول در سلول‌های اپیدرمی ساخته می‌شوند و از طریق دیواره‌های خارجی به بیرون فرستاده می‌شوند، جایی که شکل نهائی خود را می‌گیرند. در شاهد بسیاری از نوشگاه‌ها، شاهد با پاره‌شدن دیواره و کوتیکول هر یک از سلول‌های اپیدرمی آزاد می‌شود (اورت، ۲۰۰۶). شاهد محتوای قندی زیادی، عمدتاً ساکارز و نیز حاوی لیپیدها و پروتئین‌ها است.

شبکه آندوپلاسمیک صاف (SER) در ساخت انواع مختلف ترکیبات لیپیدی دخیل است (اورت، ۲۰۰۶). نقش لایبرنت‌های^۱ SER به‌طور کامل درک نشده‌اند اما در غده‌های مختلف گیاه، ترشح‌کننده چربی‌ها، روغن‌ها و روغن‌های معطر ضروری وجود دارد و هم‌چنین در سلول‌های اپیدرمی که مولکول‌های لیپیدی را به‌منظور رسوب در دیواره سلولی موم‌ها، کوتین و سوبرین می‌سازند فراوان است (روبینسون و منت، ۲۰۰۵). در کل، مشخص شده‌است که SER آنزیم‌های مورد نیاز برای ساخت لیپیدهای پیچیده، با توجه به مواد تشکیل‌دهنده اسیدهای چرب (ساخته شده در پلاستیدها) و گروه‌های سر چربی (ساخته شده توسط آنزیم‌های سیتوپلاسمیک) را پردازش می‌کند. براساس مدل تجربی این مواد خام در سطح سیتوپلاسمیک غشا SER کنار هم جمع می‌شوند تا انواع محصولات را تولید کنند. بسته به ماهیت آن‌ها، ممکن است تا زمانی که آن‌ها قطرات لیپیدی را شکل دهند تجمع یابند، در ابتدا در غشا ساکن می‌ماند اما سپس به درون سیتوپلاسم برای ذخیره یا انتقال اطراف سلول آزاد می‌شود. آنزیم‌های مرتبط با تعدیل لیپیدها از سطح سیتوپلاسمیک غشا SER این امکان را می‌دهند که غشا ER در ناحیه سطحی رشد کند. گستردگی غشا ممکن است بعداً به سیستم‌ها دیگر به شکل وزیکول-خصوصاً به دستگاه گلژی و از آن‌جا به غشا پلاسمایی یا دیگر قسمت‌های سلول جابه‌جا شوند (تتلو و همکاران، ۲۰۱۰).

در حالی که اکثر غشاها اصولاً از فسفولیپیدها تشکیل می‌شوند، گالاکتولیپیدها^۲

1. Labrinths

2. Galactolipids

بیش از ۸۰ درصد از غشاهای تیلاکوئیدها را تشکیل می دهند، اما آن ها هم چنین در غشاء خارجی و داخلی کلروپلاست وجود دارند. گالاکتولیپیدها در محفظه های داخلی کلروپلاست سنتز می شوند و این لیپیدها گذشته از این بسیار غیراشباع هستند. سیستم انتقال درون اندامی لیپید باید وجود داشته باشد تا لیپیدها را از محل سنتزشان به تیلاکوئیدها منتقل کند. به نظر می رسد غشاهای تیلاکوئید از درون خود برگشتگی غشا داخلی به دست آمده باشد، به طوری که کلروپلاست های بالغ گاهی اوقات یک پیوستگی بین غشا درونی و ساختارهای غشایی داخلی نشان می دهند، اگرچه این پیوستگی در کلروپلاست های بالغ وجود ندارد. نشان داده شده است که حمل و تزیکول از غشا درونی به تیلاکوئیدها اجازه حفظ و بازسازی این ساختارهای را در کلروپلاست های بالغ می دهد (روبینسون و منت، ۲۰۰۵). از سوی دیگر، فاکتور وابسته به ATP در امتزاج و تزیکول درون کروموپلاست های^۱ فلفل ایزوله شده و کلون ژن دخیل است.

هم چون مکانیسم جوانه زدن^۲ تیلاکوئید زیست زایی^۳ توضیح می دهد چگونه دیگر ترکیبات غشایی آب گریز (برای مثال کارتنوئیدها و گالاکتولیپیدها) در محفظه های کلروپلاست سنتز می شوند و قادر به رسیدن به غشای تیلاکوئید خودشان هستند. برهمکنش بین پروتئین های ویژه و گالاکتولیپیدها برای تشخیص کلروپلاست از دیگر غشاهای هدف بالقوه درون سلول می تواند مهم باشد. لوکوپلاست ها^۴ پلاستیدهای بی رنگی هستند که متمایز از پروپلاستیدهاست^۵ زیرا آن ها عملکرد آغازگری خود را از دست داده اند. درون این گروه الایوپلاست ها^۶ / اوئوپلاست ها^۷ مکان های سنتز لیپید هستند (تتلو و همکاران، ۲۰۱۰).

1. Chromoplast

2. Budding

3. Biogenesis

4. Leucoplasts

5. Proplastides

6. Elaioplasts

7. Oleoplasts

مسیر بیوسنتز کارتنوئیدها شامل مجموعه‌ای از فرایندهای غیراشباع شدن‌ها، چرخه‌ای شدن‌ها، هیدروکسیلاسیون^۱ و آپواکسیداسیون^۲ است که با تشکیل فیتوئن^۳ شروع می‌شود و معمولاً با انباشته شدن لوتین^۴ و نئوزانتین^۵ خاتمه می‌یابد (کوتریس و پوگسون، ۲۰۰۴). به‌طور خلاصه، فیتوئن با متراکم ساختن گرانیل گرانیل دی‌فسفات^۶ توسط فیتوئن سنتاز تشکیل می‌شود. فیتوئن در معرض^۴ واکنش غیراشباع توسط فیتوئن دسچوراز و زتا-کاروتن دسچوراز^۷ تترا-سیس-لیکوپن^۸ تولید می‌کند که توسط کارتنوئید ایزومراز ایزومری شده تا ال-ترانس-لیکوپن^۹ تولید کند. لیکوپن دو بار می‌چرخد تا بتا-کاروتن تولید کند یا یک بار می‌چرخد تا آلفا-کاروتن تولید کند. دو کاروتن توسط بتا-و اسپیلون-هیدروکسیلاز^{۱۰} هیدروکسیله می‌شود تا به ترتیب زئازانتین و لوتین تولید کند. زئازانتین توسط زئازانتین آپوکسیداز آپوکسیده می‌شود تا ویولوزانتین^{۱۱} را تشکیل دهد که بیش‌تر توسط نئوزانتین^{۱۲} سینتاز تغییر می‌یابد تا نئوزانتین را تولید کند.

کارتنوئیدها و آنزیم‌های بیوسنتزی آن‌ها در پلاستیدها جای دارند، هم‌چنین ژن‌های بیوسنتز کارتنوئید درون ژنوم هسته‌ای هستند. مسیر حداقل در قسمتی از طریق تغییرات رونویسی تنظیم می‌شود. به‌عنوان نتیجه، تنظیم رونویسی کارتنوئیدها و

-
1. Hydroxylation
 2. epoxidations
 3. Phytoene
 4. Lutein
 5. Neoxanthin
 6. Geranylgeranyl diphosphate
 7. Zeta-carotene desaturase
 8. Tetra-cis-lycopene
 9. All-trans-lycopene
 10. beta-and epsilon-hydroxylases
 11. Violaxanthin
 12. Neoxanthin

هم چنین پیامرسانی هسته کلروپلاست احتمالاً توسط محرک های مختلف محیطی، تنش اکسیداتیو، بالانس ردوکس و تنظیم باز خورد متابولیت القا می شود (فویر و شیکوکا، ۲۰۱۱).

۲-۱۱- آسیب پذیری لیپید به گونه های فعال اکسیژن و مکانسیم اکسیداسیون لیپید

پراکسیداسیون لیپید هنگامی آغاز می شود که گونه های اکسیژن فعال شده با باندهای دوگانه موجود در زنجیره های هیدروکربن لیپید واکنش دهند. براساس لیپیدهای دخیل، نوع ترکیبات اکسیدانت و شدت اکسیداسیون، محصولات مختلف از پراکسیداسیون لیپید هم چون ترکیبات شامل هیدروکسیل ها، هیدروکسیل ها، کتون ها، آلدئیدها، اسیدهای کاروکسیلیک^۱ و باندهای دوگانه ترانس تولید می شوند (بورچمن، سینه، ۲۰۰۲؛ هامید و همکاران، ۲۰۱۳؛ شارما و همکاران، ۲۰۱۰).

پراکسیداسیون لیپید در گیاهان عمدتاً به دلیل فعالیت ROS است. طبق اظهار براون و آرمسترونک (۲۰۰۲)، هدف اولیه ROS در لیپیدهای، ساختار ۱،۴-پنتادین اسید چرب پلی انسچورت^۲ (PUFA) است، چه آزاد یا استریده شده تا کلسترول یا گلیسرول. فرآیند زمانی شروع می شود که ROS متیلن هیدروژن را از PUFA حذف کند. در این واکنش، ROS خاموش شده و رادیکال الکوسیل^۳ مرکزی-PUFA، با آرایش خود به خودی مجدد باند دوگانه آن و دین کانژوگیت شده^۴ تشکیل می شود. واکنش L• با اکسیژن در شکل مولکولی رادیکال پروکسیل مرکزی-PUFA (LOO•) را تشکیل می دهد. واکنش ادامه می یابد (انتشار) تا زمانی که L• یا LOO• به عنوان آغازگرهای ROS عمل کنند، در نتیجه به نزدیک ترین PUFA ساختار دولایه لیپید غشا یا درون لیپوپروتئین^۵ حمله می کنند. در نتیجه، L• جدید که می تواند واکنش را

1. Carboxylic acids

2. 1,4-pentadiene structure of a polyunsaturated fatty acid

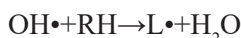
3. Alkoxy

4. conjugated diene

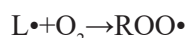
5. Lipoprotein

بیش تر منتشر کند و لیپید هیدروکسید (LHP) را تشکیل می دهد. واکنش زمانی پایان (خاتمه) می یابد که مولکول آنتی اکسیدان قادر به جذب رادیکال های آزاد واسطه ای یا پاک ساز کننده های رادیکال آزاد باشند و این زنجیره واکنش را مختل کنند.

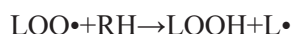
مکانسیم شرح داده شده در بالا می تواند در فازهای زیر خلاصه شود: فعال سازی، اختلال و شکافتگی. به طور خلاصه، فعال سازی اسیدهای چرب اشباع نشده توسط یک رادیکال باعث شکافته شدن یک H^+ از گروه متیل وانیل موجود در اسید چرب می شود:



ساختار رزونانس این واکنش با اکسیژن سه گانه واکنش می دهد، دو رادیکال با دو الکترون جفت نشده، رادیکال پراکسید تولید می کنند:

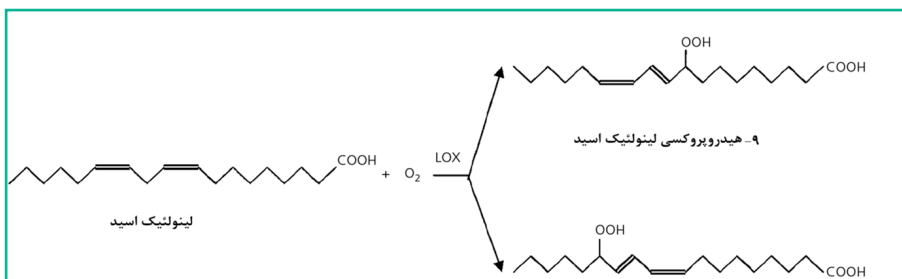


این ترکیب دومی با اتم هیدروژن از اسید چرب دوم واکنش می دهد، با تشکیل لیپید هیدروکسید کربن آزاد می تواند در آسمیلاسیون ثانویه هیدروژن سهیم باشد:



واکنش پذیری زیاد رادیکال های هیدروکسید در هر سیستم لیپید داده به دلیل توانایی آن ها برای آغاز واکنش های زنجیره ای در سطوح بسیار کم است (هینوجوسا و همکاران، ۲۰۱۰).

در مورد قابلیت گیاهان برای اصلاح اثرات آسیب اکسیداتیو ناشی از تنش در غشاهای سلولی اطلاعات کمی وجود دارد. به ویژه، پراکسیداسیون لیپید در طول تنش های غیرزیستی که تغییرات در ترکیبات اسید چرب ایجاد می کند و هر دو خواص ساختاری و عملکردی غشاهای سلول را تحت تأثیر قرار می دهد (لیوبنوا و اسپرودر، ۲۰۱۰). ایزومرازهای لیپوکسیژناز (LOX; EC 1.13.11.12) دی اکسیژناز اسیدهای چرب غیر اشباع حاوی ساختار سیس، سیس-۱،۴-پنتادین را کاتالیز کرده که اسیدهای چرب بسیار واکنش گر و سمی هیدروپوکسی تولید شود (شکل ۱۱-۱). در نتیجه، آن ها به متابولیت های هم چون، جاسمونات ها، اسیدهای دی انی مزدوج و آلدئیدهای فرار، هم چون مالون دی آلدئید (MDA) تغییر می یابند. فعالیت LOX، تقریباً همه جا در سلسه گیاهی، در واکنش به تنش، گل دهی، جوانه زنی بذر، سفید شدن رنگدانه، تشکیل عطر و طعم در محصولات گیاهی و رشد گیاه و توسعه دخیل هستند.



شکل ۱۱-۱ واکنش کاتالیز شده توسط لیپوکسیژناز دو ترکیب ممکن از تخریب لینولنیک اسید را نشان می دهد. با وجود مطالعات متعدد، نقش فیزیولوژیکی LOX در گیاهان هنوز کاملاً مشخص نشده است. در گیاهان، عمدتاً ۳ ایزوآنزیم وجود دارند: LOX-1، LOX-2 و LOX-3. LOXها پروتئین های گرد، محلول در آب، متشکل از پلی پپتید تنها در ارتباط با اتم آهن (III) هستند که برای کاتالیز ضروری است. ایزوآنزیم های LOX، دارای خاصیت سوپسترای مختلف و pH مطلوب، در سیتوزول، میکروزوم ها، غشا پلاسما و اجسام روغنی یافت می شوند. LOX-3 فراوان ترین ایزوفرم است و یکی است که بیش ترین فعالیت را دارد (سوفو و همکاران، ۲۰۰۴ الف و منابع درون آن). برای مثال، LOX درختان زیتون به محلول و مرتبط با غشا تقسیم می شوند، که مورد اخیر به طور عمده، اما نه منحصراً، در شکاف پلاستید یافت می شود. در هر دو کالوس و در میوه درخت زیتون، محصولات اصلی LOX، ۱۳-هیدروپروکسیدها هستند. ایزوفرم محلول در اغلب بافت های درختان زیتون یافت می شود، در حالی که LOX ها با pH اسیدی با غشاهای کلروپلاست میوه مرتبط هستند (سوفو و همکاران، ۲۰۰۴ الف، ب).

مالون دی آلدئید^۱ به عنوان یک بیومارکر قابل اعتماد پراکسیداسیون لیپید در گیاهان استفاده شده است (لوپز و همکاران، ۲۰۱۱؛ سوفو و همکاران، ۲۰۰۴ الف، ب؛ سرخه و همکاران، ۲۰۱۲ الف). به طور شگفت آوری، MDA نیز قادر به صدمه زدن به DNA است، پس صدمه به ترکیبات سولی و بیومولکول ها را افزایش می دهد.

ROS تولید شده در پراکسی زوم ها نقش کلیدی در پاک سازی ROS گیاه در طول شرایط تنش غیرزیستی و پیری ایفا می کند. گزارشات آزمایشگاهی مختلفی نشان دادند

که پراکسی زومها در پیامرسانی سلول (توسط H_2O_2 ، $\text{O}_2^{\bullet-}$ ، NO و اس-نتیروزوگلوتاتیون) در طول پیری برگ و در موقعیت‌های تنش ناشی از زنبیوتیک‌ها و عناصر سنگین القا می‌شوند. فعالیت آنزیم‌های سهیم در چرخه آسکوروبات-گلوتاتیون در پراکسی زومها به شدت با تنش‌های غیرزیستی و پیری تحت تأثیر قرار می‌گیرند، زمانی که مقدار پروکسیمال گلوتاتیون، غلظت H_2O_2 و میزان پراکسیداسیون لیپید به‌طور قابل توجهی افزایش می‌یابد (زنتگراف، ۲۰۰۷). علاوه بر این، تولید رادیکال‌های $\text{O}_2^{\bullet-}$ وابسته به NADH پروکسیمال با انتقال معکوس پروکسی زومهای برگ به گلکسی زومها اتفاق می‌افتد زمانی که گیاهان شرایط محیطی نامساعدی را تجربه می‌کنند (حمید و همکاران، ۲۰۱۳؛ شرما و همکاران، ۲۰۱۲).

۳-۱۱- روش‌های تخمین اکسیداسیون لیپید

بخش هیدروکسید LHP با یون‌های فلزات دو ظرفیتی یا پراکسیدازهای وابسته به گلوتاتیون به الکل با تولید هیدروکسی فرعی (LOH)، احیا می‌شوند. در گیاهان، بسیاری از محصولات مختلف پراکسیداسیون لیپید می‌توانند در طول زنجیره کربن و مقدار ترکیبات PUFA اکسیده نشده هیدروکسیل اشباع نشده متغیر باشند. به همین دلیل، تعیین همزمان هر دو پیش ماده و محصولات فرعی اکسیداسیون آن‌ها بیان شده است (برون و ارمسترونک، ۲۰۰۲).

کروماتوگرافی محلول با کارایی بالا فاز برگشت^۱ (PR-HPLC) یک تکنیک تحلیلی قادر به جداکردن گونه‌های ایزومری ناحیه‌ای LHP و LOH فرعی از PUFA گیاه است. بعد از استخراج کامل لیپید، هیدرولیز قلیایی و استخراج مجدد اسیدهای چرب آزاد، دو سیستم جدا با شرایط فاز متحرک مختلف و ستون تحلیلی، یکی برای LOH و LHP و دومی برای PUFA اکسید نشده معمولاً استفاده می‌شوند. هم‌چنین گزارش شده است (برون و ارمسترونک، ۲۰۰۲) که تغییر این روش، باعث تعیین همزمان LHP، LOH و PUFA بر جداسازی کروماتوگرافی یگانه می‌شود، استفاده از آشکارساز آرایه دیود، اجازه تعیین PUFA در ۲۱۵ نانومتر و دیون کانژوگیت LHP و LOH در ۲۳۶ نانومتر

1. Reverse-phase high-performance liquid chromatography

را می دهد. این متدولوژی مقدار کمی از محلول LHP و LOH را برای تعیین کلی PUFAها در اجرای ایزوکراتیک یگانه صرف می کند اما برای تعیین LHP و LOH مربوط به پیش ماده آنها در ۲۰ دقیقه بعد از تزریق مفید است.

طیف سنجی مادون قرمز^۱ (IS) می تواند محصولات عمده پراکسیداسیون لیپید را تعیین کند و در تعیین هر دو گروه هیدروکسیل و هیدروپروکسیل حساس است (بورچامن و سینگلا، ۲۰۰۲). این تبعیض به طور ویژه ای برای اندازه گیری لیپیدهای اکسید شده و تک اشباع نشده مفید است، جایی که محصولات ثانویه اکسیداسیون لیپید به سرعت تولید نمی شوند. به علاوه، لیپیدهای گیاهی بسیاری به شدت اشباع نشده هستند و بنابراین آنها شدیداً به ویژه تحت شرایط تنش در معرض اکسیداسیون لیپید هستند.

طبق اظهارات محققان زیادی (سوفو و همکاران، ۲۰۰۴؛ الف؛ سرخه و همکاران، ۲۰۱۲؛ الف و ب و منابع درون آن)، MDA معمولاً از بافت گیاهی با استفاده از تریکلرواستیک^۲ اسید استخراج می شوند و سوپرناتانت حاصل از سانتریفیوژ به تیوباربیتوم اسید^۳ در ۲۰ درصد تریکلرواستیک اسید (w/v) اضافه می شود. ترکیب به دست آمده بعد از گرم کردن (۱۰۰ درجه سانتی گراد) سرد و سانتریفیوژ می شود و بعد از آن مقدار جذب سوپرناتانت در ۵۳۲، ۶۰۰ و ۴۰۰ نانومتر ثبت می شود. یک سری از ترکیبات، از جمله MDA، با تیوباربیتوم اسید واکنش می دهند و برای همین آنها مواد واکنشی تیوباربیتوم اسید (TBARS) نامیده می شوند. زمانی که مقدار MDA به ویژه در بافت های سبز اندازه گیری می شود، انجام تصحیح محتوای ساکارز بالا و همچنین برای حضور آنتوسیانین ها یا دیگر ترکیبات دخیل بسیار مهم است. بنابراین، مقدار جذب ویژه در ۶۰۰ نانومتر از نمونه خوانده شده در ۵۳۳ و ۴۴۰ نانومتر کاسته می شود. با این وجود، منحنی استاندارد ساکارز برای تصحیح نتایج از قندهای محلول دخیل در نمونه ها استفاده می شود.

-
1. Infrared spectroscopy
 2. Trichloroacetic
 3. Thiobarbituric acid

۴-۱۱- اکسیداسیون لیپید در گیاهان تحت تنش غیرزیستی

انواع مختلفی از تنش‌های غیرزیستی باعث افزایش ROS در گیاهان می‌شوند که بعد از آن به لیپیدها صدمه می‌زنند و در نهایت باعث تنش اکسیداتیو می‌شود (فویر و شیگوکا، ۲۰۱۱؛ گیل و توتجا، ۲۰۱۰؛ میلر و همکاران، ۲۰۱۰؛ نیشیدا و مورتا، ۱۹۹۶؛ شرما و همکاران، ۲۰۱۲). گیاهان تحت تنش‌های غیرزیستی باید از نور فتوسنتزی را دریافت کنند و در همان زمان از صدمه اکسیداتیو به دلیل عامل تنش‌زی خاص یا ترکیب آن‌ها جلوگیری کنند. این امر روشن می‌کند که نه تنها آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و ترکیبات فنولیک بلکه هم‌چنین قندهای محلول (هم‌چون دی ساکاریدها، خانواده رافینوز، الیگوساکاریدها و فروکتانت‌ها)، دیگر محلول‌های سازگار (هم‌چون بتائین‌ها و پرولین) و آنزیم‌های متابولیکی مرتبط آن‌ها در برابر پراکسیداسیون لیپید در گیاهان تحت تنش ترکیبات محافظتی قوی هستند (چن و مورتا، ۲۰۰۲؛ کروز و همکاران، ۲۰۱۳؛ کیون و همکاران، ۲۰۱۳؛ کوتچونی و همکاران، ۲۰۰۶؛ سزابدوس و ساوره، ۲۰۱۰).

۲-۴-۱۱- خشکی و شوری

غشاها به‌عنوان هدف اولیه صدمه خشکی در نظر گرفته می‌شوند، چرا که ارگانسیم‌های متحمل به به از دست دادن رطوبت برای اجتناب صدمه غشا در طول چرخه از دست دادن و جذب رطوبت به تغییرات در سیالیت غشا مربوط است. ساختار دولایه غشا در ارگانسیم‌های متحمل به از دست دادن رطوبت خشک شده به‌عنوان نتیجه برهمکنش‌های گروه‌های قطبی با قندها و پروتئین‌ها هستند. برهمکنش‌های این چنینی فضا بین فسفولیپیدها ایجاد می‌کند و مانع از تغییرات فاز غشایی می‌شوند. غشاها بعد از آن زمانی که پوسته رطوبت از دست می‌رود، در فاز محلول کریستال باقی می‌مانند (گولووینا و هوکسترا، ۲۰۰۳). تنش خشکی اگر در شدت بالا و طولانی مدت باشد، عامل اصلی بازدارندگی نوری خواهد بود و منجر به غیرفعال‌سازی وابسته به نور فتوشیمی اولیه مرتبط با فتوسیستم II می‌شود. اگرچه بسیاری از گونه‌ها تحمل زیادی به تنش خشکی نشان می‌دهند، میزان فتوسنتز

خالص و تنفس به طور کلی با افزایش تنش خشکی، چه به دلیل بسته شدن روزنه یا اثرات اکسیداتیو غیرروزنه‌ای کاهش می‌یابد. آسیب به ساختار لیپید و عملکردی در گیاهان در معرض میزان مختلف تنش خشکی اخیراً در غلات (کامپو و همکاران، ۲۰۱۱؛ ۲۰۱۳)، گونه‌های درختی متنوع (استاجر و همکاران، ۲۰۱۳)، محصولات باغبانی و گیاهان علوفه‌ای (عباس و همکاران، ۲۰۱۴؛ سلما و همکاران، ۲۰۱۱) و گیاهان دارویی (تیان و همکاران، ۲۰۱۲) یافت شده است. سینامیک اسید خارجی مشتقات جاسمونیک اسید به طور مؤثری در بهبود تحمل گیاه به تنش خشکی با تغییر پراکسیداسیون لیپید غشا و فعالیت‌های آنتی اکسیدانی استفاده شده است (انجوم و همکاران، ۲۰۱۱؛ سان و همکاران، ۲۰۱۲). علاوه بر این، ژو و همکاران (۲۰۱۱) اخیراً نشان دادند که مایکوریزا آربسکولار قادر به کاهش محتوای MDA و نفوذپذیری غشا، و افزایش محتوای پرولین و فعالیت‌های آنزیم آنتی اکسیدان است. تنش‌های خشکی، اسمزی و نمک تولید ROS ناشی از آسیب اکسیداتیو به لیپیدها را افزایش می‌دهند (میلر و همکاران، ۲۰۱۱ و منابع درون آن). تنش شوری در سطح ملایم، قادر به ایجاد پراکسیداسیون لیپید در غلات (اشرف و همکاران، ۲۰۱۰؛ دی آزودو نتو و همکاران، ۲۰۰۶)؛ علف‌ها و سبزیجات (سرجیو و همکاران، ۲۰۱۲)؛ تایمینگونی و همکاران، ۲۰۱۲) و گونه‌های درختی (احمد و همکاران، ۲۰۱۰؛ ایالا-استروج و الکاز-ملندز، ۲۰۱۰) است. گیاهیچه گوجه-فرنگی در معرض آسکورویک اسید خارجی افزایش مقاومت در برابر تنش شوری و کاهش پراکسیداسیون لیپید را نشان داد (شالاتا و نیومن، ۲۰۱۱).

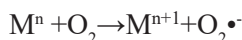
۲-۴-۱۱-عناصر

غلظت بالای عناصر در محیط با محدودیت وابسته به تنش اکسیداتیو بر انتقال الکترون پلاتیدال^۱ و میتوکندریایی مصادف است که پراکسیداسیون لیپید را در این دو بخش و در کل سلول افزایش می‌دهد (درسلر و همکاران، ۲۰۱۴؛ کونن و همکاران، ۲۰۱۱؛ نگاجیوتی و همکاران، ۲۰۱۰؛ پوسپیلیس، ۲۰۱۴؛ یاداو، ۲۰۱۰). مس (Cu)، آهن (Fe)،

1. Platidial

نیکل (Ni)، سلنیوم (Se) و روی (Zn)، حتی در غلظت نسبی کم برای فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه ضروری هستند. اگرچه، کادمیوم (Cd)، آلومینیوم (Al) و سرب (Pb) برای گیاهان غیرضروری یا سمی در نظر گرفته می‌شوند (سویپرس و همکاران، ۲۰۱۰؛ سوفو و همکاران، ۲۰۱۳).

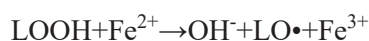
فلزات انتقالی (M) به دلیل الکترون‌های جفت نشده آن‌ها کاتالیست‌های بسیار خوب احیای اکسیژن هستند. در میان آن‌ها، آهن و مس برای متابولیسم گیاه بسیار مهم هستند.



$O_2^{\bullet -}$ در محلول‌های آبی در pH خنثی منجر به تولید H_2O_2 و بعد از آن به وسیله واکنش هبر-ویس^۱ برای تولید $\bullet OH$ تجزیه می‌شود، همانند زیر:



علاوه بر این، فلزات انتقالی با تولید OH^- از طریق واکنش فنتون^۲ منجر به تشکیل رادیکال‌های الکلی واکنشی می‌شود:



در میان فلزات، کادمیوم قابلیت غشاها را با القا پراکسیداسیون لیپید و مختل کردن متابولیسم سلولی با جلوگیری از بیوسنتز کلروفیل و افزایش بازدارندگی نوری تغییر می‌دهد (احمد و همکاران، ۲۰۱۱؛ سایپرس و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۱؛ گالگو و همکاران، ۲۰۱۲؛ گیل و همکاران، ۲۰۱۳؛ پرز-چاکا و همکاران، ۲۰۱۴). به عبارت دیگر، لپیتوکوا و همکاران (۲۰۱۳) نشان دادند که افزایش بیان LOXها برای واکنش ریشه جو به سمیت کادمیوم مهم است اما LOX مسئول پراکسیداسیون لیپید مضر ناشی از کادمیوم نیست. هم‌چنین مس (اوپدناکر و همکاران، ۲۰۱۲؛ توناوجام و همکاران، ۲۰۱۲)، نیکل (گاجوسکا و همکاران، ۲۰۱۲؛ کاظمی و همکاران، ۲۰۱۰)، سلنیوم (ملیکا و همکاران، ۲۰۱۲)، و سرب (مالدونادو-ماگانا و همکاران، ۲۰۱۱) و دیگر فلزات سنگین و فلزات انتقالی (سیتار و همکاران، ۲۰۱۳)، در فرآیندهای پراکسیداسیون لیپید دخیل هستند و غشاها را زیستی به شدت مستعد حضور این فلزات درون خاک هستند.

1. Haber-weiss

2. Fenton

۵-۱۱- نتیجه گیری و چشم اندازهای آینده

وضعیت لیپیدهای غشا می تواند با عوامل تنش زای غیرزیستی هم چون اشعه UV زیاد، دماهای شدید، کمبود مواد مغذی و آلودگی خاک و هوا آشفته شود (گیل و توتجا، ۲۰۱۰؛ لی و همکاران، ۲۰۱۲؛ سزارکا و همکاران، ۲۰۱۲ و منابع درون آن؛ تاکشاک و اگراوال، ۲۰۱۴؛ تریپاتی و همکاران، ۲۰۱۱؛ ویرویکا و شلودوسکا، ۲۰۱۴؛ یان و همکاران، ۲۰۱۰). نقش لیپیدهای غشا در محافظت دستگاه های فتوسنتزی از بازدارندگی نوری در طول تنش سرما بحث شده است (نیشیدا و مورتا، ۱۹۹۶) و اخیراً توسط کارابودک و همکاران (۲۰۱۴) تأیید شده است. در مقاله مهمی، ولتی و همکاران (۲۰۰۲) مطالعاتی بر پروفیل های لیپید غشا و بر نقش برخی از انواع فسفولیپازها در تغییر لیپید ناشی از یخبندان در Arabidopsis انجام دادند و نقش بحرانی این آنزیم ها در تحمل گیاه تحت شرایط سرما را نشان دادند. به نظر می رسد که قرار دادن گیاهان در معرض علف کش ها به طور قابل توجهی به افزایش در پراکسیداسیون لیپید مربوط می شود (دیاس و همکاران، ۲۰۱۴؛ مک کارتی-سوارز و همکاران، ۲۰۱۱؛ پازمینو و همکاران، ۲۰۱۱؛ اسپولجاریک و همکاران، ۲۰۱۱).

از نتایج این تحقیقات روشن است که در آینده میزان پراکسیداسیون لیپید در گیاهان می تواند به طور مؤثری به عنوان بیومارکر معتبر تنش های گیاه و آلودگی آب و هوا، با مزایای مشهود هم برای محیط زیست و کشاورزی استفاده شود.

قدردانی

نویسندگان تمایل به قدردانی صادقانه برای برگزاری تحقیقات علمی در دانشگاه پادشاه سعود برای تأمین مالی گروه پژوهشی RG1435-014 دارند.

منابع

- Abbas SR, Ahmad SD, Sabir SM, Shah AH (2014) Detection of drought tolerant sugarcane genotypes (*Saccharum officinarum*) using lipid peroxidation, antioxidant activity, glycine-betaine and proline contents. *J Soil Sci Plant Nutr* 14(1): doi: 10.4067/S0718-9516201400500001
- Ahmad P, Jaleel CA, Sharma S (2010) Antioxidant defense system, lipid peroxidation, proline-metabolizing enzymes, and biochemical activities in two *Morus albigena* genotypes subjected to NaCl stress. *Russ J Plant Physiol* 57(4): 509–517.
- Ahmad P, Nabi G, Ashraf M (2011) Cadmium-induced oxidative damage in mustard [*Brassica juncea* (L.) Czern.& Coss.] plants can be alleviated by salicylic acid. *S Afr J Bot* 77: 36–44.
- Anjum SA, Wang L, Farooq M, Khan I, Xue L (2011) Methyl jasmonate-induced alteration in lipid peroxidation, antioxidative defence system and yield in soybean under drought. *J-Agron Crop Sci* 97: 296–301.
- Ashraf MA, Ashraf A, Ali Q (2010) Response of two genetically diverse wheat cultivars to salt stress at different growth stages: leaf lipid peroxidation and phenolic content. *Pak J Bot* 42: 559–565.
- Ayala-Astorga GI, Alcaraz-Meléndez L (2010) Salinity effects on protein content, lipid peroxidation, pigments, and proline in *Paulownia imperialis* (Siebold & Zuccarini) and *Paulownia fortunei* (Seemann & Hemsley) grown in vitro. www.ejbiotechnology.info. doi: 10.2225/vol13-issue5-fulltext-13
- Borchman D, Sinha S (2002) Determination of products of lipid oxidation by infrared spectroscopy. In: Armstrong D (ed.), *Oxidative Stress Biomarkers and Antioxidant Protocols*. Humana Press, Totowa, New Jersey, pp. 21–28.
- Bradford KJ, Nonogaki H (2007) Lipid metabolism in seed dormancy. In: Penfield S, Pinfield-Wells H, Graham IA (eds), *Seed Development, Dormancy and Germination*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 133–152.
- Browne RW, Armstrong D (2002) Simultaneous determination of polyunsaturated fatty acids and corresponding monohydroperoxy and monohydroxy peroxidation products by HPLC. In: Armstrong D (ed.), *Oxidative Stress Biomarkers and Antioxidant Protocols*. Humana Press,

Totowa, New Jersey, pp. 13–20.

Campo S, Baldrich P, Meeguer J, Lalanne E, Coca M, San Segundo B (2014) Overexpression of a calcium-dependent protein kinase confers salt and drought tolerance in rice by preventing membrane lipid peroxidation. *Plant Physiol* 165: 688–704.

Chen THH, Murata N (2002) Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Curr Opin Plant Biol* 5: 250–257.

Cruz FJR, Castro GLS, Silva Júnior DD, Festucci-Buselli RA, Pinheiro HA (2013) Exogenous glycine betaine modulates ascorbate peroxidase and catalase activities and prevent lipid peroxidation in mild water-stressed *Carapa guianensis* plants. *Photosynthetica* 51: 102–108.

Csiszár J, Gallé Á, Horváth E, et al. (2012) Different peroxidase activities and expression of abiotic stress-related peroxidases in apical root segments of wheat genotypes with different drought stress tolerance under osmotic stress. *Plant Physiol Biochem* 52: 119–129.

Cuttriss A, Pogson B (2004) Carotenoids. In: Dabies KM (ed.), *Plant Pigments and their Manipulation*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 57–91.

Cuypers A, Plusquin M, Remans T, et al. (2010) Cadmium stress: an oxidative challenge. *Biomaterials* 23: 927–940.

Cuypers A, Smeets K, Ruytinx J, et al. (2011) The cellular redox state as a modulator in cadmium and copper responses in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *J Plant Physiol* 168: 309–316.

De Azevedo Neto AD, Tarquinio Prisco J, Enéas-Filho J, Braga de Abreu CE, Gomes-Filho E (2006) Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. *Environ Exp Bot* 56: 87–94.

Dias MC, Figueiredo P, Duarte IF, Gil AM, Santos C (2014) Different responses of young and expanded lettuce leaves to fungicide Mancozeb: chlorophyll fluorescence, lipid peroxidation, pigments and proline content. *Photosynthetica* 52: 148–151.

Dresler S, Hanaka A, Bednarek W, Maksymiec W (2014) Accumulation of low-molecular-weight organic acids in roots and leaf segments of *Zea mays*

plants treated with cadmium and copper. *Acta Physiol Plant* 36: 1565–1575.

Evert RF (2006) *Esau's Plant Anatomy. Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development*, 3rd edn. John Wiley & Sons, New York.

Foyer CH, Shigeoka S (2011) Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. *Plant Physiol* 155: 93–100.

Fukao T, Yeung E, Bailey-Serres J (2011) The submergence tolerance regulator SUB1A mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice. *Plant Cell* 23: 412–427.

Gajewska E, Bernat P, Długoski J, Skłodowski M (2012) Effect of nickel on membrane integrity, lipid peroxidation and fatty acid composition in wheat seedlings. *J Agron Crop Sci* 198: 286–294.

Gallego SM, Pena LB, Barcia RA, et al. (2012) Unravelling cadmium toxicity and tolerance in plants: insight into regulatory mechanisms. *Environ Exp Bot* 83: 33–46.

Gill SS, Hasanuzzaman M, Nahar K, Macovei A, Tuteja N (2013) Importance of nitric oxide in cadmium stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem* 63: 254–261.

Golovina EA, Hoekstra FA (2003) Structural changes in membranes of developing wheat embryos during the acquisition of desiccation tolerance. In: Nicolás G, Bradford KJ, Côme D, Pritchard HW (eds), *The Biology of Seeds. Recent Research Advances*. CAB International, Wallingford, pp. 337–344.

Hameed A, Bibi N, Akhter J, Iqbal N (2011) Differential changes in antioxidants, proteases, and lipid peroxidation in flag leaves of wheat genotypes under different levels of water deficit conditions. *Plant Physiol Biochem* 49: 178–185.

Hameed A, Goher M, Iqbal N (2013) Drought induced programmed cell death and associated changes in antioxidants, proteases, and lipid peroxidation in wheat leaves. *Biol Plant* 57: 370–374.

Hinojosa MB, García-Ruiz R, Carreira JA (2010) Utilizing microbial community structure and function to evaluate the health of heavy metal polluted soils. In: Sherameti I, Varna A (eds), *Soil Heavy Metals. Soil Biology*, vol. 19. Springer-Verlag, Berlin pp. 185–224.

Karabudak T, Bor M, Özdemir F, Türkan İ (2014) Glycine betaine protects tomato (*Solanum lycopersicum*) plants at low temperature by inducing fatty acid desaturase7 and lipoxygenase gene expression. *Mol Biol Rep* 42: 1401–1410.

Kazemi N, Khavari-Nejad RA, Fahimi H, Saadatmand S, Nejad-Sattari T (2010) Effects of exogenous salicylic acid and nitric oxide on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in leaves of *Brassica napus* L. under nickel stress. *Sci Hort* 126: 402–407.

Keunen E, Remans T, Bohler S, Vangronsveld J, Cuypers A (2011) Metal-induced oxidative stress and plant mitochondria. *Int J Mol Sci* 12: 6894–6918.

Keunen E, Peshev D, Vangronsveld J, van den Ende W, Cuypers A (2013) Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. *Plant Cell Environ* 36: 1242–1255.

Kotchoni SO, Kuhns C, Ditzer A, Kirch H-H, Bartels D (2006) Over-expression of different aldehyde dehydrogenase genes in *Arabidopsis thaliana* confers tolerance to abiotic stress and protects plants against lipid peroxidation and oxidative stress. *Plant Cell Environ* 29: 1033–1048.

Li X, Zhang L, Li Y, Ma L, Bu N, Ma C (2012) Changes in photosynthesis, antioxidant enzymes and lipid peroxidation in soybean seedlings exposed to UV-B radiation and/or Cd. *Plant Soil* 352: 377–387.

Liptáková Ľ, Huttová J, Mištrík I, Tamás L (2013) Enhanced lipoxygenase activity is involved in the stress response but not in the harmful lipid peroxidation and cell death of short-term cadmium-treated barley root tip. *J Plant Physiol* 170: 646–652.

L-pež MA, Vicente J, Kulasekaran S, et al. (2011) Antagonistic role of 9-lipoxygenase-derived oxylipins and ethylene in the control of oxidative stress, lipid peroxidation and plant defence. *Plant J* 67: 447–458.

Lyubenova L, Schröder P (2010) Uptake and effect of heavy metals on the plant detoxification cascade in the presence and absence of organic pollutants. In: Sherameti I, Varna A (eds), *Soil Heavy Metals. Soil Biology*, vol. 19. Springer-Verlag, Berlin, pp. 65–85.

Maldonado-Magaña A, Favela-Torres E, Rivera-Cabrera F, Volke-Sepulveda TL (2011) Lead bioaccumulation in *Acacia farnesiana* and its effect

on lipid peroxidation and glutathione production. *Plant Soil* 339: 377–389.

Malik JA, Goel S, Kaur N, Sharma S, Singh I, Nayyara H (2012) Selenium antagonises the toxic effects of arsenic on mungbean (*Phaseolus aureus* Roxb.) plants by restricting its uptake and enhancing the antioxidative and detoxification mechanisms. *Environ Exp Bot* 77: 242–248.

McCarthy-Suárez I, Gómez M, del Río LA, Palma JM (2011) Organ-specific effects of the auxin herbicide 2,4-D on the oxidative stress and senescence-related parameters of the stems of pea plants. *Acta Physiol Plant* 33: 2239–2247.

Miller G, Suzuki N, Ciftci-Yilmaz S, Mittler R (2010) Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. *Plant Cell Environ* 33: 453–467.

Nagajyoti PC, Lee KD, Sreekanth TVM (2010) Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. *Environ Chem Lett* 8: 199–216.

Nishida I, Murata N (1996) Chilling sensitivity in plants and cyanobacteria: the crucial contribution of membrane lipids. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47: 541–568.

Opdenakker K, Remans T, Keunen E, Vangronsveld J, Cuypers A (2012) Exposure of *Arabidopsis thaliana* to Cd or Cu excess leads to oxidative stress mediated alterations in MAPKinase transcript levels. *Environ Exp Bot* 83: 53–61.

Pazmiño DM, Rodríguez-Serrano M, Romero-Puertas MC, Archilla-Ruiz A, del Río LA, Sandalio LM (2011) Differential response of young and adult leaves to herbicide 2,4- dichlorophenoxyacetic acid in pea plants: role of reactive oxygen species. *Plant Cell Environ* 34: 1874–1889.

Pérez-Chaca MV, Rodríguez-Serrano M, Molina AS, et al. (2014) Cadmium induces two waves of reactive oxygen species in *Glycine max* (L.) roots. *Plant Cell Environ* 37: 1672–1687.

Pospišil P (2014) The role of metals in production and scavenging of reactive oxygen species in Photosystem II. *Plant Cell Physiol* 55: 1224–1232.

Robinson C, Mant A (2005) Biogenesis of the thylakoid membrane. In: Møller SG (ed.), *Plastids. Annual Plant Reviews*, vol. 13. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 180–213.

Selmar D (2010) Biosynthesis of cyanogenic glycosides, glucosinolates and

non-protein amino acid. In: Wink M (ed.), *Biochemistry of Plant Secondary Metabolism*, 2nd edn. Annual Plant Reviews, vol. 40. Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 92–181.

Sergio L, de Paola A, Cantore V, et al. (2012) Effect of salt stress on growth parameters, enzymatic antioxidant system, and lipid peroxidation in wild chicory (*Cichorium intybus* L.). *Acta Physiol Plant* 34: 2349–2358.

Shalata A, Neumann PM (2001) Exogenous ascorbic acid (vitamin C) increases resistance to salt stress and reduces lipid peroxidation. *J Exp Bot* 52: 2207–2211.

Sharma P, Bhushan Jha A, Shanker Dubey R, Pessarakli M (2012) Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *J Bot* 2012: article ID 217037. doi:10.1155/2012/217037.

Singh Gill S, Tuteja N (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem* 48: 909–930.

Slama I, Tayachi S, Jdey A, Rouached A, Abdelly C (2011) Differential response to water deficit stress in alfalfa (*Medicago sativa*) cultivars: growth, water relations, osmolyte accumulation and lipid peroxidation. *Afr J Biotechnol* 10: 16250–16259.

Sofo A, Dichio B, Xiloyannis C, Masia A (2004a) Lipoygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive tree in response to drought stress. *Physiol Plant* 121: 58–65.

Sofo A, Dichio B, Xiloyannis C, Masia A (2004b) Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree. *Plant Sci* 166: 293–302.

Sofo A, Vitti A, Nuzzaci M, et al. (2013) Correlation between hormonal homeostasis and morphogenic responses in *Arabidopsis thaliana* seedlings growing in a Cd/Cu/Zn multi-pollution context. *Physiol Plant* 149: 487–498.

Sorkheh K, Shiran B, Rouhi V, Khodambashi M, Sofo A (2012a) Salt stress induction of some key antioxidant enzymes and metabolites in eight Iranian wild almond species. *Acta Physiol Plant*: 203–213.

Sorkheh K, Shiran B, Khodambashi M, Rouhi V, Mosavei S, Sofo A (2012b)

Exogenous proline alleviates the effects of H₂O₂-induced oxidative stress in wild almond species (*Prunus* spp.). *Russ J Plant Physiol* 59: 788–798.

Spoljaric D, Cipak A, Horvatic J, et al. (2011) Endogenous 4-hydroxy-2-nonenal in microalga *Chlorella kessleri* acts as a bioactive indicator of pollution with common herbicides and growth regulating factor of hormesis. *Aquat Toxic* 105: 552–558.

Štajner D, Orlović S, Popović BM, Kebert M, Galić Z (2011) Screening of drought oxidative stress tolerance in Serbian melliferous plant species. *Afr J Biotechnol* 10: 1609–1614.

Sun WJ, Nie YX, Gao Y, Dai A, Bai JG (2012) Exogenous cinnamic acid regulates antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in drought-stressed cucumber leaves. *Acta Physiol Plant* 34: 641–655.

Sytar O, Kumar A, Latowski D, Kuczynska P, Strzałka K, Prasad MNV (2013) Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants. *Acta Physiol Plant* 35: 985–999.

Szabados L, Savaure A (2010) Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci* 15: 89–97.

Szarka A, Tomasskovics B, Bánhegyi G (2012) The ascorbate-glutathione--tocopherol triad in abiotic stress response. *Int J Mol Sci* 13: 4458–4483.

Takshak S, Agrawal SB (2014) Effect of ultraviolet-B radiation on biomass production, lipid peroxidation, reactive oxygen species, and antioxidants in *Withania somnifera*. *Biol Plant* 58: 328–334.

Tayebimeigooni A, Awang Y, Mahmood M, Selamat A, Wahab Z (2012) Leaf water status, proline content, lipid peroxidation and accumulation of hydrogen peroxide in salinized Chinese kale (*Brassica alboglabra*). *J Food Agric Environ* 10: 371–374.

Tetlow IJ, Rawsthorne S, Raines C, Emes MJ (2005) Plastid metabolic pathways. In: Møller SG (ed.) *Plastids*. Annual Plant Reviews, vol. 13. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 60–125.

Thounaojam TC, Panda P, Mazumdar P, et al. (2012) Excess copper induced oxidative stress and response of antioxidants in rice. *Plant Physiol Biochem* 53: 33–39.

Tian Z, Wang F, Zhang W, Liu C, Zhao X (2012) Antioxidant mechanism



and lipid peroxidation patterns in leaves and petals of marigold in response to drought Stress. Hort Environ Biotechnol 53: 183–192.

Tripathi R, Sarkar A, Rai SP, Agrawal SB (2011) Supplemental ultraviolet-B and ozone: impact on antioxidants, proteome and genome of linseed (*Linum usitatissimum* L. cv. Padmini). Plant Biol 13: 93–104.

Welti R, Li W, Li M, et al. (2002) Profiling membrane lipids in plant stress responses: role of phospholipase D α in freezing-induced lipid change in *Arabidopsis*. J Biol Chem 277:31994–30002.

Wyrwicka A, Skłodowska M (2014) Intercompartmental differences between cytosol and mitochondria in their respective antioxidative responses and lipid peroxidation levels in acid rain stress. Acta Physiol Plant 36: 837–848.

Yadav K (2010) Heavy metals toxicity in plants: an overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. S Afr J Bot 76: 167–179.

Yan K, Chen W, He X, Zhang G, Xu S Wang L (2010) Responses of photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant system in leaves of *Quercus mongolica* to elevated O₃. Environ Exp Bot 69: 198–204.

Zentgraf U (2007) Oxidative stress and leaf senescence. In: Gan S (ed.), Senescence Processes in Plants. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 69–86.

Zhu X, Song F, Liu S (2011) Arbuscular mycorrhiza impacts on drought stress of maize plants by lipid peroxidation, proline content and activity of antioxidant system. J Food Agric Environ 9: 583–587.

فصل ۱۲:

واکنش‌های فیزیولوژیکی هم‌زیستی مایکوریزا در خاک آلوده

مرسدس گارسیا اسنچز، آی. گارسیا رومرا،

جی.ای. اوکامپو، و ایی. اراندا

۱-۱۲- مقدمه

گیاهان به طور مداوم در معرض انواع مختلفی از عوامل محیطی هم چون تغییر آب و هوا، تنش خشکی و خاک آلوده هستند (کوپرو و همکاران، ۲۰۱۰). تنش های غیرزیستی به طور نامساعدی رشد گیاه، توسعه و تولید را تحت تأثیر قرار می دهند. تنش غیرزیستی در واقع مهم ترین عامل از دست رفتن محصولات زراعی در سراسر جهان است و میانگین عملکرد اغلب محصولات زراعی اصلی را تا بیش از ۵۰ درصد کاهش می دهد (برای و همکاران، ۲۰۰۰).

با گذشت زمان، گیاهان به مقادیر کم و زیاد آب، دماهای بیش از حد، میزان آلکالوئیدی و اسیدیته، دسترسی کم به مواد مغذی و عوامل تنش زای انسانی هم چون فلزات و آلاینده های آلی سمی سازگار شده اند. گیاهان تغییرات مورفولوژیکی، بیوشیمیایی و ژنتیکی را برای واکنش به اثر تنش غیرزیستی بر رشد و بهره وری شان توسعه داده اند. همه گیاهان کم و بیش قادر به تولید اسمولیت ها^۱، تغییر حرکت آب و پاک سازی گونه های اکسیژن هستند (ماجیو و همکاران، ۲۰۰۳). از آن جا که تعداد کمی از گونه های گیاهی قادر به زندگی در زیستگاه هایی با تنش زیاد هستند و برای کاهش دادن اثرات منفی تنش های غیرزیستی بر عملکرد محصولات زراعی، ارقام متحمل به تنش ایجاد شده اند (ایسنستین، ۲۰۱۳). اگرچه، تکنیک های اصلاحی متعارف و مهندسی ژنتیک مدرن بستر اکوژیک پیچیده محیط خاک را که محصولات زراعی در آن رشد یافته اند را در نظر نمی گیرد (کولمن-در و ترینگ، ۲۰۱۴).

تکنیک های جایگزین هم چون فرآیند مقرون به صرفه و کم تر مخرب گیاه پالایی برای تمیز کردن خاک و آب، در سال های اخیر پذیرفته شده اند (ثویس و همکاران، ۲۰۱۰). گیاهان می توانند برای اصلاح محیط زیست از طریق گیاه-پالایی^۲، جایگزینی برای تیمار شیمیایی متعارف برای حذف آلودگی ها و بی ضرر ساختن آلودگی ها استفاده شوند (رجکومار و همکاران، ۲۰۱۲).

برنامه های اصلاحی گیاه بر جوامع میکروبی مرتبط با گیاه تأثیر می گذارند که

1. Osmolytes

2. Phytoremediation

می‌توانند مزایای زیادی از نظر بهره‌وری محصولات زراعی و مقاومت به تنش داشته باشند (ماراسکو و همکاران، ۲۰۱۲؛ تانک و سراف، ۲۰۱۰). مشخص شده‌است که همه گیاهان توسط میکروارگانیسم‌های مختلف تحت تأثیر قرار می‌گیرند (پرتیدا-مارتینز و هیل، ۲۰۱۱) که برای مثال در بهبود جذب مواد مغذی، جلوگیری از حملات پاتوژن و افزایش رشد گیاه در شرایط نامساعد به نفع میزبان است (تورنر و همکاران، ۲۰۱۳). در همین حال، میکروارگانیسم‌ها به غذای غنی از کربن دسترسی پیدا می‌کنند. هم‌زیستی مایکوریزا یکی از معمول‌ترین اجتماعات بین گیاه و میکروبوهاست.

زیست‌پالایی^۱ قادر به حذف آلودگی‌های خاک از طریق استفاده از گیاه و میکروبوهای خاک است و برای توسعه پایدار ضروری است (میرانصاری، ۲۰۱۱). این فرآیند عمدتاً شامل جذب آلاینده توسط گیاهان (استخراج گیاهی)، تجزیه آلاینده‌ها توسط گیاهان و میکروبوها (گیاه تخریبی) و بی‌حرکت‌سازی آلاینده‌ها در خاک از طریق گیاه یا میکروب (گیاه تثبیتی) است (میرانصاری، ۲۰۱۱).

هم‌زیستی مایکوریزا یک رابطه متقابل بین گیاهان و قارچ مایکوریزا است که در طول آن محصولات فتوسنتزی (کربن) و برای مواد مغذی خاک مبادله می‌شوند (اسمیت و رید، ۲۰۰۸). تقریباً در محیط‌های طبیعی و کشاورزی، اکثریت گونه‌های گیاهی، احتمالاً ۹۰ درصد همه گیاهان آوندی، با شایع‌ترین نوع آربسکولار مایکوریزا (AM)، تشکیل هم‌زیستی می‌دهند (اسمیت و اسمیت، ۲۰۱۲)، بدین ترتیب اهمیت این رابطه متقابل را برای هر دو طرف نشان می‌دهد. قارچ AM جز مهم اکوسیستم هستند زیرا آن‌ها می‌توانند به‌طور معنی‌داری کارایی اکوسیستم را افزایش دهند. محققان بسیاری اثرات مفید قارچ AM را بر رشد و عملکرد گیاه مشخص کرده‌اند (اسمیت و رید، ۲۰۰۸).

قارچ AM نه تنها رشد گیاه را از طریق افزایش جذب فسفر خاک (P) موجود و دیگر مواد مغذی معدنی پایدار ضروری برای رشد گیاه بهبود می‌بخشد، بلکه آن‌ها می‌توانند ساختار خاک را بهبود دهند، با دیگر میکروبوها تعامل کرده و تنش زیستی و غیرزیستی گیاه را تقلیل دهند (گیانینازی و همکاران، ۲۰۱۰؛ سوگل و همکاران، ۲۰۱۳).

تحقیق بر برهمکنش گیاه و قارچ AM بر فیزیولوژی تبادل مواد مغذی و مسیر پیام گیاه متمرکز شده دارد. با این حال، مکانیسم های که مزایای غیر تغذیه ای در هم زیستی میکوریزا تولید می کنند کم تر بررسی شده است (کامرون، ۲۰۱۳). براساس شواهد فسیلی، تجزیه و تحلیل فیلوژنیک و داده های توالی مولکولی (کورادی و بوفانت، ۲۰۱۲؛ فیلد و همکاران، ۲۰۱۲؛ ردسکر و همکاران، ۲۰۰۰)، تخمین زده شده است که هم زیستی AM بیش از ۴۵۰ میلیون سال پیش موجود بوده است (اسپوسلر و والکر، ۲۰۱۱). اگرچه تنها ۲۰۰-۱۵۰ گونه از قارچ AM براساس مورفولوژی شناسایی شده اند، مطالعات DNA نشان می دهد که این ترکیبات ممکن است بسیار متنوع باشند (سنتوز-گونزالز و همکاران، ۲۰۰۷). گونه های AM از نظر توانایی شان برای تحت تأثیر دادن رشد گیاه و عملکرد متفاوت اند. همان طور که توسط تجزیه و تحلیل مولکولی و سوابق فسیلی پیشنهاد شده است، قارچ AM نقش ویژه ای در پوشش زمین توسط گیاه با تسهیل سازگاری آن ها به محیط خشکی ایفا می کند (اسچولر و والکر، ۲۰۱۱).

در هم زیستی AM (راسته Glomeromycota، دسته Glomerales)، اسپورهای قارچ AM حضور گیاه میزبان را با ارتباط بیوشیمیایی حس می کند. در مرحله بعد، AM هیف تولید می کند و آنها به صورت بین سلولی رشد کرده و به سلول های پارانشیم کورتکس نفوذ می کنند. شاخه های جانبی این هیف بین سلولی به صورت درون سلولی درون سلول های پوستی بدون این که پلاسمای میزبان تشکیل آریسکول ها بدهد رشد می کنند. در این هم زیستی، گیاه کربن برای قارچ منتقل می کند و شبکه های رشته ای قارچ درون و بیرون ریشه پراکنده شود و گیاه مواد مغذی معدنی مورد نیاز برای تغذیه خود را بدست آورد (اسمیت و اسمیت، ۲۰۱۲). قارچ AM همزی اجباری در نظر گرفته می شود، چرا که قادر به تکمیل چرخه زندگی خود بدون پوشش گیاه میزبان نیست (بگو و کانو، ۲۰۰۵).

در سال های اخیر، محققان متعددی نقش هم زیستی AM را در تحمل گیاه به انواع مختلف تنش محیطی هم چون خشکی، سرما، شوری، سمیت عناصر سنگین، عدم تعادل ریزمغذی ها، فاضلاب صنعتی، تیمار زیست کش، کاربرد کود، و پاتوژن ها

مطالعه کرده‌اند (آوگ و همکاران، ۲۰۱۴؛ برزانا و همکاران، ۲۰۱۴؛ بریتو و همکاران، ۲۰۱۴). مهم‌ترین شکل تنش زیست محیطی آلودگی ناشی از عناصر ضروری در غلظت بیش از حد، توسط عناصر سمی و یون‌ها یا دیگر آلاینده‌های آلی یا غیرآلی، که ناشی از فعالیت‌های انسانی یا فرآیندهای طبیعی دیگر باشد.

مایکوریزا در گیاهان رشد یافته در عناصر سنگین و مکان‌های آلوده آلی به‌طور گسترده‌ای گزارش شده‌است و نشان‌دهنده آن است که این قارچ تحمل به این تنش‌ها را القا می‌کند (لونگ و همکاران، ۲۰۱۳ الف). قارچ AM می‌تواند به تنش‌های غیرزیستی خاک با تعدیل محیط زیست خاکی و از طریق سمیت‌زدایی ترکیبات مضر در مایکوریزوسفر^۱ کمک کند (سوگل و همکاران، ۲۰۱۳). قارچ AM ممکن است در دو جنبه بعدی زیست‌پالایی آلودگی‌های آلی نقش داشته باشد: استقرار گیاه پوششی در خاک آلوده و تغییر نسبت تخریب آلودگی یا تغییر مسیرها. تحقیقات بسیاری نشان دادند که هم‌زیستی مایکوریزا تناسب گیاه و کیفیت خاک را در شرایط تنش با مکانسیم‌های معکوس بهبود می‌بخشد. برخی از این مکانسیم‌ها غیراختصاصی هستند و شامل افزایش مقدار مواد مغذی و غالباً، افزایش رشد گیاه، تنظیم تعادل هورمونی گیاه و بهبود شرایط ریزوسفریک و خاک هستند.

افزایش مقدار مواد مغذی شاید وسیله‌ای باشد که قارچ AM استقرار گیاه در خاک آلوده را افزایش دهد. این قارچ می‌تواند به تصفیه آب و هم‌چنین تحمل آلودگی کمک کند. قارچ AM در محافظت گیاهان از تنش اکسیداتیو ممکن است هم‌چنین اکسیداسیون آلودگی را از طریق فعال‌سازی گونه‌های اکسیژن و اکسیدوردوکتاز^۲ گیاه افزایش دهد. هم‌چنین نشان داده شده‌است که فعالیت هیدروژن پراکسید و پراکسیداز در این فرآیند گیاه پالایی افزایش می‌یابد (مثور، ۲۰۰۷). علاوه بر این، قارچ AM تحمل گیاه را از طریق مکانسیم‌های اختصاصی بیش‌تر، وابسته به نوع تنش دخیل بهبود می‌بخشد.

در این فصل، ما یک مرور کلی از تأثیر هم‌زیستی AM بر گیاهان میزبان در معرض آلودگی خاک و مکانسیم‌های احتمالی دخیل در اثرات مفید قارچ AM فراهم کرده‌ایم.

1. Mycorrhizosphere

2. Oxidoreductases

۱۲-۲- هم‌زیستی مایکوریزا آربسکولار و زی‌پالایی ترکیب فنول

۱-۲-۱۲- ترکیبات فنول

ترکیبات فنول معمولاً درون زیست محیط توسط گیاهان تولید و آزاد می‌شوند و به‌طور عمده به عنوان آللوکمیkal‌ها^۱ شناخته می‌شوند. حضور این ترکیبات در محیط زیست، خصوصاً در ریزوسفر، به‌دلیل آبشویی برگ‌ها و دیگر قسمت‌های هوایی، انتشار مواد فرار و ماده مترشحه ریشه و یا از طریق شکسته شدن پوست و لاشبرگ گیاه است. اغلب ترکیبات شیمیایی مانند قندها، پلی‌ساکاریدها، آمینواسیدها، اسیدهای آلی، اسیدهای چرب و استرول‌ها و آنزیم‌ها از طریق گیاهان به درون محیط زیست آزاد می‌شوند و این ترکیبات هیچ فعالیت آللوکمیkal نشان نمی‌دهند. با این وجود، وایتکر و فینی (۲۰۱۴) اثبات کردند که تنها با چند استثنا، ترکیبات آلی تولید شده به عنوان متابولیت‌های ثانویه می‌توانند در پنج گروه عمده آللوکمیkal‌های بالقوه تقسیم شوند: فنیل پروپانوئیدها^۲، استوگنین‌ها^۳، ترپنوئیدها^۴، استروئیدها^۵ و آلكالوئیدها^۶.

فنیل پروپانوئیدها از مسیر شیکیمیک^۷ اسید پیش ماده ترکیبات فنولی مشتق شده‌اند. اغلب ترکیبات فنولی شناخته شده عمدتاً از سینامیک^۸ و بنزوئیک اسید^۹ مشتق شده‌اند. اولین گروه، سینامیک اسیدها در گیاهان و خاک‌ها متداول بوده و به عنوان آللوکمیkal عملیاتی در نظر گرفته می‌شود. در میان بهترین‌های ترکیبات

-
1. Allelochemicals
 2. Phenylpropanoids
 3. Acetogenins
 4. Terpenoids
 5. Steroids
 6. Alkaloids
 7. Shikimic acid
 8. Cinnamic
 9. Benzoic acid

کافئیک اسید^۱، فرولیک اسید^۲، پی-کوماریک اسید^۳، پروتوکاتکویک اسید^۴ و سیناپیک اسید^۵ شناخته شده است (بلوم، ۲۰۱۲). از سوی دیگر، بنزوئیک اسیدها نیز جز ترکیبات آللوکمیkal بالقوه شناخته شده است. ترکیباتی هم چون پی-هیدروکسی بنزوئیک اسید^۶، سیرینجیک اسید^۷ و وانیلیک اسید^۸ عموماً خواص مشابه به سینامیک اسید^۹ دارند (بلوم، ۲۰۱۴). همه این ترکیبات فنولی از خاک‌های مختلف جدا شده‌اند و به عنوان عامل آللوکمیkal بالقوه شناسایی شده‌اند (بلوم، ۲۰۱۴؛ اندرجیت، ۱۹۹۶). ترکیبات فنول در خاک‌ها می‌توانند به عنوان آللوکمیkal (الف) فعال باشند (برای مثال آزاد یا پروتونه)، (ب) دخیل در برهمکنش‌های شیمیایی گیاه-میکروارگانیسم باشند و (ج) در غلظت‌های کافی برای تغییرات مثبت و منفی در رفتار گیاهان و با میکروارگانیسم‌ها باشند (بلوم، ۲۰۱۴).

ویژگی‌های اصلی آللوکمیkal‌ها به عنوان یک عامل آللوپاتیک تحت تأثیر عوامل مختلفی است. عواملی که ماهیت آللوپاتیک کمیkal‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهند حالت‌های انتشار و عمل فیتوتوکسیک، غلظت زیست فعال، پایداری و سرنوشت در محیط زیست هستند. در کل، همه آللوکمیkal‌ها پتانسیل فیتوتوکسیک ندارند که بتوانند از یک وضعیت به دیگری تغییر کنند. علاوه بر این، گونه‌های هدف حساس شاید به طور قابل توجهی متفاوت باشند، غلظت‌های فیتوتوکسیک آللوکمیkal‌ها در مراحل رشدی معین و همچنین در شرایط محیطی ویژه تولید می‌شوند.

-
1. Caffeic acid
 2. Ferulic acid
 3. P-comaric acid
 4. Protocatechuic acid
 5. Sinapic acid
 6. P-hydroxybenzoic acid
 7. Syringic acid
 8. Vanillic acid
 9. Cinnamic acid

ترکیبات فنولی می‌توانند در خاک‌ها به دلیل فعالیت‌های انسانی هم‌چون کاربرد حشره‌کش‌ها و علف‌کش‌ها و انتشار پساب آلوده از طریق صنایع داروسازی، پلاستیکی و پتروشیمی ظاهر شوند. این امر به خوبی مشخص می‌کند که زباله‌های زیستی تولید شده از فعالیت‌های صنعتی-کشاورزی نیز می‌توانند منبع ترکیبات فنولی در خاک‌ها باشند؛ برای مثال بقایای تولید شده توسط صنعت روغن زیتون به نام‌هایی همچون بقایای خشک زیتون ناشی از آسیاب (DOR) و بقایای خشک آبی زیتون ناشی از آسیاب (ADOR) نامیده می‌شوند (آرندا و همکاران، ۲۰۰۷ الف، ب؛ سامپدرو و همکاران، ۲۰۰۹).

۲-۲-۱۲- سمیت ترکیبات فنولی

ترکیبات فنولی می‌توانند در شرایطی و در غلظت‌های مناسب اثر سمی داشته باشند. نقش بسیار متنوع فنولیک اسیدها، مانند کافئیک اسید، فرولیک اسید، پروتوکاتکویک^۱، سیناپیک اسید، سینرجیک اسید، وانیلیک اسید و پتالیک اسید^۲ در زمینه فیزیولوژی گیاه مطالعه شده است (بای و همکاران، ۲۰۰۹؛ بزیرامکنگا و همکاران، ۱۹۹۵؛ دینگ و همکاران، ۲۰۰۷؛ سینگ و همکاران، ۲۰۱۴؛ یو و همکاران، ۲۰۰۳). اثر فیتوتوکسیک فنولیک اسید به عنوان عامل تنش زیستی تعریف شده و به عنوان تنش آللوکمیkal در نظر گرفته می‌شود (سرور-اورتگا و همکاران، ۲۰۰۲؛ پدرول و همکاران، ۲۰۰۶). مطالعاتی مکان‌ها و حالت‌های فعال بیوشیمیایی ترکیبات فنولی در گیاهان را نشان داده است. مانند سایر عوامل تنش، ترکیبات فنولی چندین فرآیند هدف فیزیولوژیکی مانند جوانه‌زنی بذر را دارند (آرندا و همکاران، ۲۰۰۷ الف، ب؛ مافی و همکاران، ۱۹۹۹). فتوسنتز و سنتز کلروفیل نیز فرآیندهای فیزیولوژیکی هستند که با قرار گرفتن در معرض ترکیبات فنولی تحت تأثیر قرار می‌گیرند (دایان و همکاران، ۱۹۹۹؛ جوز، ۲۰۰۲؛ ویر و همکاران، ۲۰۰۴). رشد و توسعه سلول‌های گیاه و جذب مواد مغذی می‌تواند توسط ترکیبات فنولی به دلیل اثر آن‌ها بر تنفس تاریکی میتوکندری و

1. Protocatechuic acid

2. PHthalic acid

سنتر ATP متوقف شوند (وان در ورف و همکاران، ۱۹۹۸؛ ویر و همکاران، ۲۰۰۴). از سوی دیگر، برخی از مطالعات ظرفیت ترکیبات فنولی بر افزایش تولید و تجمع گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) در سلول گیاهی را نشان داده‌اند (تستا، ۱۹۹۵). علاوه بر این، برخی از ترکیبات فنولی می‌توانند غشاهای سلولی را از بین ببرند و پراکسیداسیون لیپید غشا را القا کنند و باعث اختلال کلی سلول و مرگ سلول شوند (یو و همکاران، ۲۰۰۳؛ زنگ و همکاران، ۲۰۰۱). سایر مطالعات نشان داده‌اند که چگونه حضور آلوکمیkal‌های مختلف، به ویژه فنولیک اسید، می‌توانند فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی هم چون سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، پراکسیداز (PODs)، کاتالاز (CAT) و گلوکاتیون ردوکتاز (GST) را تغییر دهند (کروز-اورتگا و همکاران، ۲۰۰۲، ۲۰۰۷، ۲۰۰۸؛ سانشز-موریراز و ریگوسا، ۲۰۰۵). مهم است که چگونگی عصاره گیری آبی از گوجه‌فرنگی و آفتاب‌گردان را با DOR روشن کنیم چراکه آنها دارای ترکیبات فنولی، عمدتاً سینامیک و بنزوئیک اسید هستند و پتانسیل سمیت این ترکیبات با القا تنش اکسیداتیو و افزایش فعالیت آنزیمی آنتی اکسیدانی بر عصاره آنها گیاهان اثر می‌گذارد (گارسیا-سانچز و همکاران، ۲۰۱۲، ۲۰۱۴ الف).

۳-۲-۱۲- ترکیبات فنولی و قارچ AM

۱-۳-۲-۱۲- محافظت زیستی توسط قارچ AM

توسعه هم‌زیستی بین قارچ AM و اغلب گیاهان خشکی‌زی، خصوصاً در شرایط تنش برای هر دو طرف بسیار مفید است. همان‌طور که در بالا ذکر شد، برخی از اثرات فیزیولوژیکی مضر ناشی از ترکیبات فنولی در گیاهان به‌طور مفصل شرح داده شده‌اند. اگرچه، مطالعات فیزیولوژیکی روی قارچ AM برای کاهش تنش فنولی در گیاهان بررسی نشده است. با این حال، مشاهده شده‌است که کاربرد عصاره آبی DOR برای گیاهان مایکوریزا برخی از فعالیت‌های آنزیمی دخیل در سمیت‌زدایی ROS ناشی از ترکیبات فنولی را افزایش می‌دهد. هم‌چنین، حضور قارچ AM می‌تواند رشد و توسعه گیاه را از طریق افزایش وضعیت تغذیه‌ای افزایش دهد (گارسیا-سانشز و

همکاران، ۲۰۱۴ الف). در نتیجه، گیاهان میکوریزا رشد یافته در زیستگاه‌های آلوده شاید بعضی مواقع به ترکیبات فنولی و شیمیایی نسبت به گیاهان رشد یافته در غیاب قارچ هم‌زیست مقاوم‌تر باشند (ایبانز و همکاران، ۲۰۱۱).

۲-۳-۲-۱۲- گیاه‌پالایی توسط قارچ AM

قارچ آربسکولار میکوریزا به‌عنوان ابزاری برای افزایش تأثیر تکنیک گیاه‌پالایی خصوصاً در زیست‌پالایی خاک‌های آلوده با عناصر سنگین استفاده می‌شود. زمانی که آلودگی‌های مواد آلی مورد نظر باشد گیاه‌پالایی می‌تواند به‌طور عمده توسط تجزیه ریشه‌ای^۱ و تجزیه گیاهی^۲ انجام شود. مطالعات موفقی در از بین بردن آلودگی‌های فنولی هم‌چون آفت‌کش‌ها و آلی کلرینه‌ها^۳ توسط هسو و بارثا (۱۹۷۹) و سیکیلانو و گرمیدا (۱۹۹۹) با استفاده از تکنیک‌های تجزیه ریشه‌ای انجام شده‌است. با این حال، مطالعات اندکی برای چگونگی تجزیه ریشه‌ای ترکیبات فنولی توسط قارچ میکوریزا وجود دارد. اغلب مطالعات قارچ اکتومایکوریزا^۴ روی تعدادی از ترکیبات هم‌چون ۲،۴-دی‌کلروفنول^۵ و پلی‌کلرینت بای‌فنیل^۶ می‌باشد (کاپونا، ۲۰۱۴).

اثرات AM بر تجزیه ترکیبات فنولی نمی‌تواند به‌دلیل کاتابولیسم قارچی یا اکسیداسیون توأم به‌دلیل ظرفیت ساپروفیت محدود قارچ AM باشد. در نتیجه، قارچ AM باید ترکیبات فنولی را به‌طور غیر مستقیم از راه تأثیر آن‌ها بر فعالیت تجزیه‌ای دیگر میکروارگانیسم‌های ریزوسفریک تحت تأثیر قرار دهد. اگرچه، شواهد تأثیر قارچ AM بر تجزیه ترکیبات فنولی با استفاده از خاک‌های آلوده به‌طور صنعتی نادر بوده و نیازمند مطالعات بیش‌تری در این مورد است.

یکی دیگر از مکانیسم فرضی که توسط آن AM می‌تواند به گیاه‌پالایی ترکیبات

-
1. Rhizodegradation
 2. Phytodegradation
 3. Chlorinate organics
 4. Ectomycorrhizal
 5. 2,4-dichlorophenol
 6. Polychlorinated biphenyls

فنولی کمک کند گیاه تجزیه‌ای است، زیرا قارچ AM می‌تواند فعالیت آنزیم‌های اکسیداتیو در ریشه‌ها را تغییر دهد. قابلیت تارهای ریشه برای تجزیه فنول‌های موجود از آب زائد به دلیل فعالیت آنزیمی به‌خوبی شناخته شده است (گونزالز و همکاران، ۲۰۰۶). اخیراً، ترکیب تارهای ریشه و قارچ AM به عنوان تکنولوژی سبز برای گیاه تجزیه‌ای ترکیبات فنولی مورد مطالعه قرار گرفته است (ایبانز و همکاران، ۲۰۱۱). این مطالعه قابلیت ترکیبات فنولی برای القا تنش اکسیداتیو در گیاهان را تأیید کرده‌اند و آن توسط گارسیا-سانشز و همکاران (۲۰۱۲، ۲۰۱۴ الف) اثر محافظ زیستی قارچ AM بر ترکیبات فنولی بیان شده است. مشخص شده است که انتخاب گونه‌های گیاهی با قابلیت اثر بالا یکی از بزرگ‌ترین چالش‌های در مقابل توسعه تکنیک‌های گیاه‌پالایی است (ایبانز و همکاران، ۲۰۱۱).

قارچ آربسکولار مایکوریزا می‌تواند در دیگر فرآیندهای زیست‌پالایی، به عنوان قسمتی از تجزیه ریشه‌ای یا گیاه تجزیه‌ای که اثر مایکوریزوسفر نامیده می‌شود دخیل باشد و باعث تغییر در فیزیولوژی و قابلیت دسترسی به مواد مغذی شود، بیوماس میکروبی و فعالیت خاک و بهبود ساختار خاک را تحریک می‌کند و شاید از این راه کمک به پیامدهای گیاه-پالایی کند (جونر و لیوال، ۲۰۰۹). بیش از ریزوسفر، هیف‌های مایکوریزا می‌توانند به عنوان ریشه‌ها عمل کنند، که این امر باعث گسترش قلمرو نفوذ ریشه‌ها می‌شود و منجر به تخلیه مواد غذایی یا فعالیت میکروارگانیسم‌های خاک را بیش از ریشه‌ها افزایش دهد (اسچلر و همکاران، ۲۰۱۳؛ تارافدار و مارسچنر، ۱۹۹۶). بنابراین، تعیین اینکه آیا قلمرو تحت تأثیر قارچ AM که هیفوسفر شناخته می‌شود نیز جایگاه اختصاصی برای تجزیه ترکیبات فنولی است. مقدار زیادی از کربن و گلیکوپروتئین‌های زائد در این محل مشاهده شده‌اند. اگرچه، برخی از گروه‌های بالقوه باکتریایی در تخریب این ترکیبات شناسایی شده دخیل هستند (منسفلد-گیس و همکاران، ۲۰۰۲؛ وان عرلی، ۲۰۰۲). تنگ و همکاران (۲۰۱۰) مشاهده کردند که یونجه تلقیح شده با قارچ AM مانند *Funneliformiscaledonium* (در گذشته *Glomus scaledonium*) قادر بود به طور معنی‌داری آلودگی‌های هم‌چون پلی‌کلرونیتد بی‌فنیل‌ها (PCBs) را کاهش دهد.

این یافته ها در چاودار و اثر بالقوه قارچ AM در افزایش حذف آلودگی آلی در خاک ها مشاهده شده است. افزایش حذف این ترکیبات فنولی می تواند به طور مستقیم با تأثیر مثبت قارچ AM بر فعالیت میکروبی خاک توضیح داده شود. اگرچه، حضور قارچ AM می تواند به طور قابل توجهی جذب ترکیبات فنولی توسط گیاهان را افزایش دهد، در نتیجه فعالیت سمیت گیاهی آن ها افزایش می یابد (لو و همکاران، ۲۰۱۴).

۳-۲-۱۲- نقش اکولوژیکی قارچ AM

شبکه های میسلیوم می توانند توسط هیف های قارچی AM رشد کرده از یک گیاه به دیگر تشکیل شوند یا انشعابات تک یا چندگانه مختلف قارچ AM به هم پیوسته می شوند و تشکیل شبکه های معمول مایکوریزا را می دهند (CMNs) (گیووانتی و همکاران، ۱۹۹۹؛ میکلسن و همکاران، ۲۰۰۸؛ ووتس و همکاران، ۲۰۰۶). در این مسیر، CMNs می تواند گیاهان گونه های مختلف را به منظور بهبود حرکت آب و انتقال مواد غذایی هم چون نیتروژن، فسفر و عناصر سنگین پشتیبانی کنند (اگرتون-واربورتون و همکاران، ۲۰۰۷؛ میکلسن و همکاران، ۲۰۰۸). مطالعات زیادی در مورد نقش قارچ AM و ترکیبات فنولی، و پیام های ایجاد شده توسط جوامع گیاهی از طریق CMNs و آن هایی که هشداردهنده ترکیبات فنولی گیاهان مجاور در خاک ها هستند را روشن کرده اند (اچاتز و همکاران، ۲۰۱۴؛ برتو و همکاران، ۲۰۱۱، ۲۰۱۴). مطالعاتی برای بررسی نقش قارچ AM در خاک های آلوده به ترکیبات فنولی خصوصاً در ارتباط با انتقال این ترکیبات از راه هیف مایکوریزا انجام شده است. به نظر می رسد که CMNs برای سرعت بخشیدن به حرکت این کمیکال ها در خاک از طریق هیف یا به تنهایی نقش دارند (آلن، ۱۹۹۶). مقادیر زیاد این ترکیبات می توانند در گیاهان انباشته شوند و در یک مدت کوتاه بازدارنده های رشد را تحریک کنند. این یافته ها با مطالعه اچاتز و همکاران (۲۰۱۴) مطابقت دارد و شاید به نقش غیرمستقیم قارچ AM در تجزیه ترکیبات فنولی اشاره کند.

مسیرهای مختلف برای جریان ترکیبات فنولی در قارچ AM ممکن است.

این ترکیبات می توانند به طور سیتوپلاسمیک از طریق جذب فعال یا در مقابل از طریق حرکت غیرفعال در سراسر غشاها انتقال یابند.

- ◀ می توانند از طریق فضاهای آپوپلاستیک انتشار یابند (دیواره سلولی قارچی).
 - ◀ می توانند در لایه‌ای از آب بر سطح هیف حل شوند.
 - ◀ هیف قارچ AM می تواند یک ساختار به نام Cords جایی که این ترکیبات می توانند جریان یابند ایجاد کند.
 - ◀ تغییرات هیفوسفر، به عنوان نتیجه‌ای از تغییرات محیط خاک از طریق عمل میکروارگانیسیم‌های خاک، ممکن است یک مسیر انتقال برای این ترکیبات شیمیایی باشند (بارتو و همکاران، ۲۰۱۴).
- انتقال ترکیبات فنولی از راه CMNs با قرار گرفتن آن‌ها در معرض ماده آلی خاک محدود می شود و در نتیجه جذب سطحی آن‌ها و تجزیه شیمیایی را کاهش می دهد. علاوه بر این، هنگامی که این ترکیبات به خارج از ریزوسفر تولید شده گیاه منتقل شوند جایی که جمعیت میکروارگانیسیم به شدت متمرکز شده است برسند تجزیه میکروبی آن‌ها نیز کاهش خواهد یافت.
- به عبارتی دیگر، قارچ AM می تواند به طور منفی حضور ترکیبات فنولی در خاک را تحت تأثیر قرار دهد. در این زمینه، فنول‌ها می توانند در کلنی شدن گیاه- قارچ AM دخالت کنند و هم چنین با جوانه زنی اسپورهای قارچ AM توسعه یابند. مطالعات انجام شده روی ریشه‌های گوجه فرنگی که در معرض عصاره سیر خردل قرار گرفته بودند کاهش در جوانه زنی اسپور قارچ AM و کلنی شدن ریشه را نشان دادند (روبتز و اندرسون، ۲۰۰۱). حضور این ترکیبات شیمیایی در خاک‌ها می توانند به طور معنی داری رشد بیوماس گیاهچه‌های درخت جنگل را از طریق مختل کردن هم زیستی مایکوریزا کاهش دهند. وجود اسیدهای فنولی، گالیک اسید، فرولیک اسید و کافئیک اسید در عصاره آبی DOR سمیت گیاهی بالقوه در گیاه گوجه فرنگی را نشان می دهد. علاوه بر این، این ترکیبات قادر به کاهش دادن درصد کلنی شدن *F. mosseae* (در گذشته *G. mosseae*) بودند (گارسیا-سانشز و همکاران، ۲۰۱۴ ب).
- این نتایج بار دیگر قابلیت قارچ AM برای افزایش حرکت و انتقال ترکیبات فنولیک را از طریق هیف خاک را مشخص می کنند. کاهش جوانه زنی اسپور AM می تواند به غیرفعال نمودن برخی از مسیرهای بیوشیمیایی گیاهان و یا فعالیت‌های آنزیمی

در طول مرحله آغازین جوانه‌زنی مرتبط باشد. هم‌چنین کاهش کلنی‌شدن ریشه در حضور ترکیبات فنولی شاید رشد گیاه را با کاهش کارایی انتقال مواد غذایی توسط قارچ AM یا با کاهش هزینه‌های حفظ گیاه میزبان برای هم‌زیستی AM تحت تأثیر قرار دهد. گزارش شده‌است که قارچ AM می‌تواند جذب فسفر و جریان‌های کربن بین گیاهان و قارچ مایکوریزا را تحت تأثیر قرار دهد (اسمت و رید، ۲۰۰۸). اگرچه، در برخی از مطالعات مشاهده کرده‌اند که کاهش بیوماس گیاه ناشی از تغییر در جریان‌های مواد غذایی (کربن، نیتروژن و فسفر) بین گیاه و میسلیوم قارچ AM هیچ نقشی ندارند (اچاتز و همکاران، ۲۰۱۴). کاهش رشد گیاه ممکن است به‌طور مستقیم به فعالیت ترکیبات فنولی در خاک مرتبط باشد که قادر به مختل ساختن جذب مواد غذایی خواهند بود و ورود مواد غذایی اضافی توسط فعالیت قارچ AM ممکن نخواهد بود.

۳-۱۲- هم‌زیستی مایکوریزا آربسکولار و گیاه‌پالایی عناصر سنگین

آلودگی عناصر سنگین خاک به دلیل صنعتی‌شدن و دیگر فعالیت‌های انسانی به یک مشکل زیست محیطی تبدیل شده‌است. گیاه‌پالایی که گیاهان را برای حذف سمیت عناصر از خاک‌ها مورد استفاده قرار می‌دهد، به‌عنوان یک استراتژی بالقوه برای درمان مقرون به صرفه و مساعد محیط زیست خاک‌های آلوده در حال ظهور است. گیاه‌پالایی می‌تواند از طریق استخراج گیاهی^۱ عناصر سنگین از خاک یا از طریق گیاه تثبیتی^۲ عناصر سنگین با غیرمتحرک‌سازی آن‌ها در شکل غیر سمی انجام شود.

کارایی فرآیند گیاه‌پالایی می‌تواند توسط قارچ AM بهبود یابد که این امر مقدار استخراج و تثبیت عناصر سمی از خاک به گیاه را افزایش دهد (لئونگ و همکاران، ۲۰۱۳ الف؛ میشر و مالیک، ۲۰۱۳). اگرچه، غلبه یک فرآیند بر دیگری بر قارچ AM، عناصر سنگین و خصوصاً دخالت گیاه وابسته است. برخی از گیاهان بیش

1. Phytoextraction

2. Phytostabilization

انباشت کننده هستند که قادرند غلظت بالایی از عناصر سنگین صرف نظر از گونه قارچی AM و ماهیت عناصر سنگین انباشت کنند. اغلب گیاهان، گیاهان علفی میزبان غیر AM هستند که بیوماس محدودی تولید می کنند. اگرچه، در درختان مانند *Populus*، *Eucalyptus* و *Coffea*، کلنی شدن قارچی AM جذب عناصر سنگین را شبیه برخی گیاهان بیش انباشت کننده افزایش می دهد. این گیاهان قادر به انباشت کردن عناصر سنگین بیش تر در ساقه نسبت به برگ ها هستند و مکانسیم های حفاظتی خود بر علیه سمیت عناصر را دارند. به نظر می رسد قارچ AM به این توزیع مجدد کمک کند. این فرایند فیزیولوژی گیاه را بیش تر زمانی متأثر می کند که عناصر سنگین در قسمت های فعال گیاه انباشته شوند. (اندرسون و همکاران، ۲۰۱۰ الف؛ آریاگدا و همکاران، ۲۰۰۴؛ لینگوا و همکاران، ۲۰۰۸).

کارایی قارچ AM در فرآیند گیاه پالایی می تواند با میکروارگانسیم های خاکی هم چون قارچ گندزی بهبود یابد. این قارچ ها ترکیبات مهم معمول یافت شده در ریزوسفر خاک هستند، جایی که آن ها مواد غذایی مفید زیادی از ترکیبات آلی و غیر آلی آزاد شده از ریشه های زنده و سلول های بافت مرده به دست می آورند. اهمیت قارچ AM در ایجاد زیست توده میکروبی بزرگی است که ظرفیت جذب و ذخیره عناصر سنگین در خاک را افزایش می دهد (آریاگدا و همکاران، ۲۰۱۰؛ فیورنتینو و همکاران، ۲۰۱۳). مشاهده شده است که قارچ گندزی نیز در استخراج گیاهی عناصر سنگین نقش ایفا می کند (بابو و همکاران، ۲۰۱۴؛ بارینا و همکاران، ۲۰۱۲). برخی از یافته های آزمایشگاهی وجود اثرات مضاعف قارچ گندزی^۱ متعلق به جنس *Trichoderma* و *Coriopsis* بر محافظت گیاه AM از عناصر سنگین را تأیید کرده اند. اگرچه، اثرات مفید قارچ گندزی بیش تر به اثر مضاعف بر کلنی شدن ریشه و فعالیت متابولیکی قارچ AM نسبت داده شده اند تا به جذب عناصر سنگین (آریاگدا و همکاران، ۲۰۰۴، ۲۰۱۰).

۱-۳-۱۲- قارچ AM و استخراج گیاهی

قارچ آربسکولار میکوریزا می‌تواند عناصر سنگین در خاک را با افزایش رشد گیاه (اثر رقیق‌سازی) و با افزایش غلظت عناصر سنگین در گیاهان حذف کند (میرانصاری، ۲۰۱۰). نقش قارچ AM در تضعیف تنش با بهبود وضعیت مواد غذایی و کاهش جذب عناصر شناسایی شده است (گارگ و هور، ۲۰۱۳؛ لئونگ و همکاران، ۲۰۱۳ الف). به نظر می‌رسد که دسترسی قارچ AM به عناصر سنگین در خاک یکی از عوامل تأثیرگذار بر استخراج گیاهی باشد. همان‌طور که ریزوسفر قارچ می‌تواند خواص و ترکیب خاک را در طول فرآیندهای متابولیکی هم‌چون ترکیب مواد غذایی و مواد آلی در خاک، زیست دسترسی عناصر سمی در خاک به میزان قابل توجهی توسط قارچ در خاک افزایش یابد (لئونگ و همکاران، ۲۰۱۳ الف).

۱-۳-۱۱- استخراج گیاهی توسط قارچ AM خاک آلوده به زینک

عنصر روی (Zn)، یک ریزمغذی ضروری برای رشد و نمو گیاه است و در تعدادی از واکنش‌های آنزیمی که متابولیسم نوکلئیک اسید را کاتالیز می‌کنند دخیل است. اگرچه، روی مازاد می‌تواند از عملکردهای متابولیکی بسیاری در گیاه جلوگیری کند، و منجر به تأخیر رشد و پیری شود (مارسچنر، ۱۹۹۵). قارچ AM قابلیت دسترسی به مواد مغذی و تحمل گیاه به وجود مقدار زیاد روی در خاک را افزایش می‌دهد (اریاگادا و همکاران، ۲۰۱۰).

مطالعات زیادی نشان می‌دهند که استخراج گیاهی به‌عنوان مکانسیم اصلی قارچ AM برای کاهش رشد گیاه در خاک‌های آلوده به روی است. هم‌چنین قارچ AM ممکن است جذب روی گیاهی را در خاک‌های دارای کمبود روی افزایش دهد، این عناصر سنگین، حتی در غلظت‌های کم، برای قارچ AM سمی هستند. طول هیف قارچ AM و فعالیت متابولیکی آن‌ها با غلظت‌های کم عنصر روی کاهش می‌یابند و آن نشان می‌دهد که این عناصر توسعه قارچ AM را خارج از ریشه تحت تأثیر قرار می‌دهند (اریاگادا و همکاران، ۲۰۱۰). اگرچه، هیف قارچی AM می‌تواند روی را به‌طور مستقیم از خاک جذب کند و آن را به ریشه‌های گیاهی انتقال دهنده و در نهایت اغلب عناصر

را در برگ‌ها جابه‌جا و انباشته می‌کنند (لینگوا و همکاران، ۲۰۰۸). قارچ AM بدون این‌که عناصر روی را در ساختارهای قارچی خود انباشته کند، ظرفیت جذب قابل توجهی این عنصر را نشان داد (تولر و همکاران، ۲۰۰۵). هیف به جذب روی توسط گیاه میزبان کمک می‌کند و به حداکثر سطح خود در میزان کاربرد روی می‌رسد (چن و همکاران، ۲۰۰۳).

قارچ آربسکولار مایکوریزا جذب و تجمع روی در بافت‌های گیاه را تحریک می‌کند و عملکرد بیوماس را جدای از اثر سمی این عناصر افزایش می‌دهد (آندراد و همکاران، ۲۰۰۹؛ اریاگادا و همکاران، ۲۰۱۰؛ لئونگ و همکاران، ۲۰۱۳ الف؛ وایتفیلد و همکاران، ۲۰۰۴). مکانیسم‌های که باعث می‌شوند گیاهان همزیست مایکوریزا مقدار بیوماس بیش‌تری را جدای از اثر سمی روی داشته باشند مشخص نیست و افزایش جذب فسفر توسط مایکوریزا به‌عنوان یک علت ممکن تعیین شده است (خان و همکاران، ۲۰۰۰). با این وجود، اینکه آیا کاهش سمیت عناصر در گیاهان مایکوریزا فقط نتیجه بهبود وضعیت تغذیه گیاهان AM است یا اثر مستقیم قارچی بر واکنش‌های فیزیولوژی گیاه به تنش کاملاً معلوم نیست.

۲-۳-۱۲- قارچ AM و تثبیت گیاهی

قارچ آربسکولار مایکوریزا می‌تواند نقش مهمی در کاهش انتقال عناصر به اندام هوایی ایفا کند. کاهش انتقال از ریشه به اندام هوایی می‌تواند به دلیل انباشته زیاد عناصر و مقدار جذب این قارچ‌ها باشد که این امر می‌تواند یون‌های عناصر را در طول جذب فیلتر کند (کاستیلو و همکاران، ۲۰۱۱؛ حسن و همکاران، ۲۰۱۳). قارچ AM می‌تواند عناصر سمی را به سیتوزول از دیواره سلولی و غشا سلولی از راه متابولیسم فعال و انباشته شدن درون سلول و یا با متابولیسم غیرفعال که توسط عناصر به هم پیوسته به سطح مولکول قارچی است منتقل کند (لئونگ و همکاران، ۲۰۱۳ الف؛ میشر و مالیک، ۲۰۱۳). از سویی دیگر، قارچ AM می‌تواند به‌طور مستقیم گیاه را در برابر عناصر سنگین از طریق ترشح ترکیبات خاص سمیت‌زدا، عمدتاً پروتئین‌ها و اسیدهای آلی و یا توسط اتصال عناصر به بافت‌های قارچی مرتبط با ریشه محافظت

کند و در نتیجه یک مانع فیزیکی در مقابل انتقال عناصر سمی به گیاه ایجاد کند (گراگ و کور، ۲۰۱۳؛ جونوسکوا و همکاران، ۲۰۰۶؛ پالارا و همکاران، ۲۰۱۳؛ سوگل و همکاران، ۲۰۱۳).

۲-۲-۱۲- تثبیت گیاهی توسط قارچ AM در خاک آلوده به آلومینیوم

آلومینیوم (Al) به طور منفی رشد ریشه گیاه و لیپیدهای غشا سلولی را تحت تأثیر قرار می دهد (آگوپلرا و همکاران، ۲۰۱۱). قارچ AM ممکن است در محافظت ریشه از سمیت آلومینیوم از طریق برهمکنش های واسطه ای بین آلومینیوم و ریشه های گیاه نقش ایفا کند (اریاگادا و همکاران، ۲۰۰۷).

گیاهان قادر به کاهش فعالیت آلومینیوم و سمیت آن از طریق تولید اسید آلی که به شدت به آلومینیوم در گیاهان و ریزوسفر می تواند بچسبند هستند. قارچ AM تراوش اسیدی ریشه را افزایش می دهد، لذا سمیت زدایی آلومینیوم افزایش می یابد (سوگل و همکاران، ۲۰۱۳). تراوش ترکیبات چسبیده به عناصر مانند گلومالین^۱ از طریق ریشه های مایکوریزا نیز در مقاومت به آلومینیوم تسهیل شده توسط قارچ AM نقش ایفا می کند. گلومالین یک گلیکوپروتئین غیرمحلول تولید شده توسط دیواره های هیف و اسپور قارچ AM می باشد که قابلیت جداسازی مقدار قابل توجهی آلومینیوم در خاک ها را دارد (گونزالز-چاوز و همکاران، ۲۰۰۴؛ سوگل و همکاران، ۲۰۱۳). تراوش اسیدهای آلی از بافت های ریشه ای و تولید گلومالین می تواند به جداسازی و سمیت زدایی آلومینیوم در مایکوریزوسفر کمک نماید.

به عبارتی دیگر، هیف قارچی AM قابلیت آن را دارد که به طور مستقیم به آلومینیوم بچسبد (گوهر و پسزکوسکی، ۲۰۰۶) و ممکن است به طور خارج سلولی به دیواره های سلولی قارچ AM بچسبد یا به طور درون سلولی در ساختارهای قارچی AM جداسازی شود، در نتیجه آن نشان می دهد که قارچ AM نقش مستقیمی در کاهش سمیت گیاهی آلومینیوم ایفا می کند (آگوپلرا و همکاران، ۲۰۱۱).

۲-۲-۳-۱۲- تثبیت گیاهی توسط قارچ AM در خاک آلوده به کادمیوم

سمیت کادمیوم (Cd) در گیاهان با تغییر در دیواره سلولی و نفوذپذیری غشا، تولید بافت گیاه کلروز و کاهش رشد گیاه همراه است (گراگ و اگراول، ۲۰۱۲). همزیستی AM سمیت کادمیوم در گیاه را از طریق کاهش انتقال از خاک به اندام هوایی کاهش می‌دهد (جونوسکوا و همکاران، ۲۰۰۶). ابقاء کادمیوم در خاک و محدود کردن انتقال آن عنصر به اندام هوایی شاید به غیرمتحرک‌سازی آن در ساختارهای قارچی به دلیل جذب زیاد میلیسیوم قارچی AM و قابلیت انباشته شدن باشد (حسن و همکاران، ۲۰۱۳؛ نایوکی و همکاران، ۲۰۱۴).

هیف اکسترادیکال^۱ نیز می‌تواند سمیت کادمیوم در میکوریزوسفر را با ایجاد آکالینزاسیون^۲ پیش ماده کاهش دهد و ممکن است مهم‌تر از اثر شبکه هیف رادیکال خارجی متراکم باشد. افزایش pH در میکوریزوسفر به طور واضح به فعالیت هیف رادیکال خارجی نسبت به اثر واسطه‌ای گیاه میکوریزا مربوط است (جونوسکوا و پاولیکوا، ۲۰۱۰). اگرچه، برهمکنش مستقیم هیف قارچی AM با کادمیوم و هم اثرات واسطه‌ای گیاه میکوریزا ممکن است به میزان سمیت کم‌تر کادمیوم کمک کند (جونوسکوا و همکاران، ۲۰۰۶). بنابراین این امر ممکن است که دسترسی محدودتر کادمیوم در میکوریزوسفر به طور کلی به حضور هیف رادیکال خارجی تا قسمتی به دلیل اثر سیستمیک واسطه‌ای گیاه AM بر گیاه میزبان نسبت داده شود. قارچ آربسکولار میکوریزا نیز می‌تواند گیاهان را در برابر سمیت خاکی کادمیوم از طریق تولید فیتوکلاتین‌ها محافظت کند. فیتوکلاتین‌ها پپتیدهای هستند که کمپلکس‌هایی با عناصر تشکیل می‌دهند و به گیاهان اجازه حفظ غلظت عناصر سنگین در سیتوزول با کلات کردن عناصر سنگین و تقسیم کردن در واکوئل‌ها را می‌دهند (گراگ و اگراول، ۲۰۱۲). سنتز زیاد فیتوکلاتین‌ها در گیاهان AM رشد یافته در خاک‌های آلوده به کادمیوم مشاهده شده‌است، که این نشان دهنده آن است که بیوسنتز فیتوکلاتین‌ها ناشی از سنتز AM نقش بحرانی در سمیت‌زدایی خاک‌های آلوده با کادمیوم ایفا می‌کند (گراگ و کور، ۲۰۱۳).

1. Extraradical

2. Alkalinization

۳-۲-۳-۱۲- تثبیت گیاهی توسط قارچ AM در خاک آلوده به آرسنیک

آرسنیک (As) در بسیاری از محیط ها در همه جا مورد استفاده قرار می گیرد و برای همه انواع حیات بسیار سمی است. این عنصر برای گیاهان با کاهش رشد و عدم بیوسنتز کلروفیل و تغییر فعالیت فتوسنتزی سمی است. آرسنیک غیر آلی معمولاً در خاک به شکل آرسنیت و آرسنات ظاهر می شود (اسمیت و همکاران، ۲۰۱۰). به دلیل خواص و رفتار شیمیایی مشابه آن ها، آرسنات و فسفات برای فسفر مشابه در غشاهای پلاسمایی گیاه رقابت می کنند (اسمیت و همکاران، ۲۰۱۰). حساسیت به آرسنات گیاهان با تغذیه فسفر ارتباط دارد (رنجل و همکاران، ۲۰۱۴). در مقابل، مقاومت به آرسنات در گیاهان با کاهش جذب آرسنات به دلیل سرکوب سیستم جذب فسفات با میل بالا تعیین می شود. قارچ AM می تواند جذب فسفات و آرسنات در گیاهان با استفاده از ناقلین فسفات مشابه را با هم افزایش دهد یا می تواند بین آرسنات و فسفر تفاوت قائل شود که جذب آرسنات را از راه مسیر AM کاهش می دهد و منجر به کاهش سمیت می شود (کریستوفرسن و همکاران، ۲۰۱۲).

تحمل به آرسنیک اضافی توسط قارچ AM مشاهده شده است (گونزالز-چاوز و همکاران، ۲۰۰۲). آرسنات خاک می تواند هیف قارچی AM را از طریق ناقل فسفات با میل بالا وارد کند و این ماده توسط آنزیم آرسنات ردوکتاز به آرسنیت احیا می شود. گزارش شده است که کلنی شدن ریشه AM فعالیت آرسنات ردوکتاز را افزایش می دهد، هم چنین این آنزیم در قارچ AM شناسایی نشده است (لئونگ و همکاران، ۲۰۱۳ ب). اگرچه، القا ژن *GiArsA* قارچی AM، احتمالاً در پمپ انتشار به خارج آرسنیت دخیل است و آن نشان از حضور این آنزیم است. آرسنیت از طریق هیف AM به خارج پمپاژ می شود و سمیت آن ها با اکسیداسیون به آرسنات کاهش می یابد. آرباسکولارها نیز ممکن است آرسنیت را به فضاهای پری آربسکولار، بعد از آن به سلول ریشه و سپس از ریشه ها به اندام هوایی از راه ناقلین آرسنیک پخش کنند (گونزالز-چاوز و همکاران، ۲۰۱۱). اگرچه، مکانیسم دخیل در جا به جا شدن آرسنیت از ریشه به اندام هوایی هنوز روشن نیست (چن و همکاران، ۲۰۱۰). به عبارتی دیگر، تبدیل آرسنات به آرسنیت توسط آرسنات ردوکتاز مرحله مهمی در انباشته شدن

آرسنیک در برخی از گیاهان AM نیست، این امر نشان دهنده وجود فیتوکلاتورها^۱ برای سمیت زدایی سمیت آرسنیک در خاک است (لئونگ و همکاران، ۲۰۱۳ الف). فیتوکلاتین‌ها، گلومالین و پلی آمین‌ها (مولکول‌های آلی که می‌توانند نقش محافظتی به عنوان کلاتورهای عناصر ایفا کنند) تولید شده توسط قارچ AM می‌توانند واقعاً کمپلکس‌های با این عنصر تشکیل دهند (سیستالی و همکاران، ۲۰۱۰؛ گونزالز-چاوز و همکاران، ۲۰۰۴؛ ماسچر و همکاران، ۲۰۰۲).

مکانسیم اصلی دخیل در اثر محافظتی قارچ AM بر گیاهان از طریق جذب آرسنیک، آرسنات/فسفات و یاسمیت زدایی آرسنیک هنوز شناخته نشده‌اند و نیاز به مطالعات بیش‌تری دارند (اسمیت و همکاران، ۲۰۱۰).

۴-۲-۳-۱۲- تثبیت گیاهی توسط قارچ AM در خاک آلوده به مس

مقادیر مس مازاد (Cu) در خاک باعث صدمه به فتوسنتز گیاه، فرآیندهای تنفس، سنتز پروتئین و غشاهای ریشه می‌شود. قارچ AM مقاومت گیاه به حضور کمیت زیاد مس در خاک که در دیواره‌های ریشه کلنی شده با AM انباشته شده بود را نسبت به قسمت‌های هوایی بهبود می‌بخشد (بانی و فیتوری، ۲۰۱۳؛ کاستیللو و همکاران، ۲۰۱۱).

به نظر می‌رسد که قارچ AM با جذب فعال در ترکیبات با میل بالا مانند کیتین در دیواره سلول قارچی، واکوئل میسلیم‌های درون رادیکالی و وزیکول‌ها برای سمیت زدایی کادمیوم باشد. در نتیجه، قارچ AM به عنوان مانع بیولوژیکی از انتقال مس به بافت‌های گیاهی جلوگیری می‌کند و از عبور این عنصر به قسمت‌های هوایی گیاه پیشگیری می‌کند در حالی که انباشت مس در ریشه افزایش یافته است، بنابراین، تحمل به مس افزایش می‌یابد (کاستیللو و همکاران، ۲۰۱۱). به نظر می‌رسد که عوامل متعددی هم‌چون پروتئین‌های متصل به عنصر (فیتوکلاتین‌ها، متالوتیونین‌ها و گلومالین) و مولکول‌های آلی (پلی آمین‌ها) در جداسازی مس توسط قارچ AM دخیل باشند (اندراد و همکاران، ۲۰۱۰ ب؛ کاستیللو و همکاران، ۲۰۱۱؛ سیاتالی و همکاران، ۲۰۱۰؛ گونزالز-چاوز و همکاران، ۲۰۰۴؛ تولر و همکاران، ۲۰۰۵).

۳-۳-۱۲- عناصر سنگین و نقش تضعیفی AM روی تنش اکسیداتیو گیاه

عناصر سنگین شاید باعث افزایش چشمگیر سطح سلولی ROS شوند، بنابراین به بسیاری از ترکیبات سلولی مهم هم چون لیپیدها، پروتئین ها، DNA و RNA، صدمه می زنند که به طور نامطلوب رشد گیاه را تحت تأثیر قرار می دهند (میرانصاری، ۲۰۱۰). اگرچه، قارچ AM می تواند تولید آنزیم های آنتی اکسیدانی مختلف هم چون CAT، آسپارات ردوکتاز (APX)، GR، POX و SOD، را برای کاهش تنش ROS، افزایش دهد، در نتیجه تنش اکسیداتیو عناصر سنگین در گیاهان کاهش می یابد (آندراد و همکاران، ۲۰۰۹).

عنصر روی (یون فلزی redox-inert) برای القا تنش اکسیداتیو با مختل کردن تعادل متابولیکی و غیرفعال سازی مخازن آنتی اکسیدانی عمل می کند. افزایش تولید رادیکال های آزاد ممکن است به صدمه روی به کلروپلاست و زنجیره انتقال الکترومیتوکندری مربوط باشد و باعث شکسته شدن پروتئین ها توسط واکنش های اکسیداتیو یا فعالیت های پروتئولیتیک^۱ شود. به علاوه، روی فعالیت لیپوکسیژناز^۲ را تحریک می کند و سپس پراکسیداسیون لیپید را افزایش می دهد (گراگ و کور، ۲۰۱۳). در حضور روی، گیاهان AM نیز افزایش فعالیت آنزیم های SOD را نشان دادند ولی، افزایشی در APX، CAT یا GR مشاهده نشد. به نظر می رسد تغییرات در فعالیت آنزیم آنتی اکسیدانی در گیاه میزبان مایکوریزا در واکنش به تنش روی محدود شده باشد (اسچوتزندوبل و پولل، ۲۰۰۲). محافظت در برابر تنش اکسیداتیو ناشی از روی توسط هم زیستی AM شاید توسط مکانسیم های دیگری هم چون تولید فیتوکلانتین ها انجام شود (آندراد و همکاران، ۲۰۰۹؛ پالرا و همکاران، ۲۰۱۳).

هم زیستی آریسکولار مایکوریزا فعالیت SOD، APX و CAT را در گیاهان در معرض آلودگی آلومینیوم افزایش می دهد. القا در آنزیم های آنتی اکسیدانی بافت های گیاهی مایکوریزا با کاهش پراکسیداسیون لیپید در ریشه ها همراه است که این امر مقاومت گیاه به آلومینیوم را افزایش می دهد (سوگل و همکاران، ۲۰۱۳).

کادمیوم باعث صدمه اکسیداتیو با افزایش پراکسیداسیون لیپید، نشت الکترونی و

1. Proteolytic

2. Lipoxigenase

سطوح H_2O_2 می‌شود. کلنی شدن ریشه گیاه AM پراکسیداسیون لیپید و نشت الکترونی را کاهش می‌دهد. افزایش فعالیت SOD، CAT، POX و GR در گیاهان AM تحت تنش کادمیوم مشاهده شده‌است. نسبت بالا گلووتاتیون به فرم اکسیده شده خود، گلووتاتیون دی‌سولفید (GSH/GSSG)، می‌تواند از افزایش فعالیت GR و سنتز GSH در گیاهان AM تحت تنش بازسازی شود. این نتایج نشان می‌دهد که کلنی شدن AM قارچی قابلیت سیستم‌های آنزیمی آنتی‌اکسیدانی را برای کاهش تنش مخرب کادمیوم افزایش می‌دهد (گراگ و اگراول، ۲۰۱۲).

آرسنات با کاهش پایداری غشا، افزایش تولید H_2O_2 و کاهش غلظت کلروفیل و کارتنوئید باعث تنش اکسیداتیو می‌شود. سمیت گیاهی آرسنات منجر به افزایش در فعالیت SOD، CAT و POX می‌شود. استقرار ارتباط بین گیاه و قارچ AM سمیت گیاهی آرسنات را از طریق کاهش تنش اکسیداتیو و تغییر مکانیسم‌های آنتی‌اکسیدانی گیاه کاهش می‌دهد (گراگ و سینگلا، ۲۰۱۲). پلی‌آمین‌های آنتی‌اکسیدان نیز در غلظت بالای آرسنات خاک در گیاهان AM انباشته می‌شوند (ماسچر و همکاران، ۲۰۰۲).

خاک آلوده به مس محتوای H_2O_2 و مالون دی‌آلدئید و نشت الکترون را افزایش می‌دهد که با کاهش پایداری غشا سلول‌های گیاهی همراه است (گراگ و کور، ۲۰۱۳). قارچ AM تنش اکسیداتیو را با افزایش تولید آنزیم‌های SOD، CAT، APX و GR کاهش می‌دهد (پاللرا و همکاران، ۲۰۱۳). هم‌چنین غلظت مس در خاک ممکن است به سطحی برسد که از آنزیم‌های CAT و APX جلوگیری کند، تحت این شرایط به نظر می‌رسد مسیر آسکوربات-گلووتاتیون در دفاع سلولی بافت برگ از تنش اکسیداتیو دخیل باشد (اندراد و همکاران، ۲۰۱۰ ب). در حضور مقدار زیاد مس کاهش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی حتی SOD و GR، مشاهده شده است و باعث واکنش‌های غیرکنترل شده ردوکس در سلول‌ها می‌شود و منجر به تشکیل ROS می‌شود (اندراد و همکاران، ۲۰۱۰ ب؛ اسچوتزندوبل و پل، ۲۰۰۲). در این غلظت‌های مس، مکانیسم‌های پراکسیداسیون دیگر شاید در این فرآیند دخیل باشند. در واقع، افزایش سطح کل تیول‌های غیرپروتئینی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند SOD، CAT و GR نشان می‌دهد که همه این پارامترها در مبارزه با تنش اکسیداتیو

ناشی از این عنصر سنگین همکاری می کنند (گراگ و کور، ۲۰۱۳). محققان دیگر دریافتند که هم زیستی AM گیاهان را در برابر حضور عناصر سنگین در خاک حفاظت می کند و هم چنین فراوانی رونوشت ژن های دخیل در دفاع آنتی اکسیدانی گیاهان رشد یافته در خاک آلوده به مس را نیز کاهش می دهد (پالرا و همکاران، ۲۰۱۳). به نظر می رسد که این اثرات قارچ AM، می تواند به حفاظت بیش تر سلول ها در برابر تنش مس ناشی از مکانیسم ها نسبت به دیگر سیستم آنتی اکسیدانی مربوط باشد، بنابراین از تولید بیش از حد مولکول های اکسیداتیو در بافت های گیاهی پیشگیری می شود. به نظر می رسد که کاهش بیان ژن های آنتی اکسیدان به اثر مفید قارچ توسط دیگر مکانیسم ها مانند تولید فیتوکلاتین مرتبط باشد، که این امر نشان دهنده کنترل بیش تر مناسب سطوح ROS توسط قارچ AM است (پالرا و همکاران، ۲۰۱۳).

۴-۱۲- هم زیستی آربسکولار مایکوریزا و هیدروکربن های آروماتیک چند حلقه ای

هیدروکربن های آروماتیک چند حلقه ای (PAHs) ترکیبات آلی تشکیل شده از ادغام دو یا چند حلقه بنزن هستند و به طور گسترده ای در همه زیستگاه های طبیعی وجود دارند. به نظر می رسد که آن ها در فاز گازی اتمسفر و در فاز خاصی از خاک به طور ویژه گسترده هستند (ویلکس، ۲۰۰۷). در اغلب محیط زیست ها، غلظت PAH به طور عمده ناشی از انتشار آلودگی های انسانی، مانند نشت روغن و احتراق سوخت فسیلی است. به علاوه، PHA ها می توانند منشأ طبیعی همانند فرایندهای گرمازا داشته باشند. آن ها یکی از فراوان ترین آلاینده های زمین محسوب می شوند و سمیت و آب گریزی آن ها با افزایش تعداد حلقه های بنزن و یا افزایش مقدارشان افزایش می یابد. سمیت PHA زمانی که آن ها در غلظت های بالایی وجود داشته باشند، می تواند به عنوان یک تهدید مهم برای حیات میکروارگانیسم های مطرح شود. آن ها مولکول های آب گریزی هستند که می توانند به سطح ریشه ها متصل شوند و در لایه لیپیدی غشای گیاهی انباشته شوند و به طور اساسی با قرار گرفتن در سطح برگ در تماس با گیاهان قرار گیرند (سیمونیچ و هیتس، ۱۹۹۴).

مطالعات بسیاری بر ارتباط قارچ AM و PAHها وجود ندارد. اغلب مطالعات بر نفتالین^۱، آنتراسن^۲، فناترن^۳، پریئن^۴ و بنزوپیرن^۵ و به میزان کمتری، بر ناجور حلقه‌ها^۶، مانند دی‌بنزوتیوفن^۷، فلورانتین^۸ و مخلوط‌های دیزلی انجام شده است. آن‌ها عمدتاً بر اثر PAHها بر جنبه‌های فیزیولوژیکی هم‌زیستی میکوریزا، تجزیه زیستی و یا اتلاف و استفاده آن‌ها به عنوان یک ابزار استخراج گیاهی تمرکز داشتند.

قارچ آریسکولار میکوریزا به طور نامطلوب توسط PAHها در مراحل مختلف توسعه‌شان تحت تأثیر قرار می‌گیرند. برخی از نویسندگان دریافتند که این ترکیبات اثر مضر بر جوانه‌زنی اسپور، توسعه هیف و کلنی‌شدن ریشه قارچ AM درونی، *Gigaspora margarita*، *Rhizophagus irregularis* (در گذشته *G. irregularis*)، *R. custos* و *G. intraradices* دارند (آلارکون و همکاران، ۲۰۰۶؛ اراند و همکاران، ۲۰۱۳؛ دیبیان و همکاران، ۲۰۰۸؛ دسلم و همکاران، ۲۰۱۲). همان‌طور که در شرایط آزمایشگاهی با استفاده از ³³P و Ri T-DNA نوترکیب ریشه‌های کاسنی (*Cichorium intybus* L.) مشخص شده است، این ترکیبات جذب فسفر میکوریزا از محیط ریشه را تحت تأثیر قرار می‌دهند (کالون و همکاران، ۲۰۱۴ الف). همان‌طور که در بالا گفته شد، تعداد حلقه‌های PAH عامل مهمی در تعیین اثر مضر این ترکیبات بر قارچ AM است. هم‌چنین مهم است که تعیین کنیم که آیا حلقه‌های PAH از نوع ناجور حلقه هستند و یا از نوع واقعی می‌باشند (اراند و همکاران، ۲۰۱۳).

مخلوط‌های پیچیده هیدروکربن، هم‌چون (آلیفاتیک و آروماتیک) مخلوط‌های دیزلی، نیز رشد و کلنی‌شدن *R. irregularis*، *F. mosseae* و *G. aggregatum* را به طور

-
1. Naphthalene
 2. Anthracene
 3. Phenanthrene
 4. Pyrene
 5. Benzopyrene
 6. Heterocycles
 7. Dibenzothiophene
 8. Fluoranthene

نامطلوب تحت تأثیر قرار می دهند (کابللو، ۱۹۹۷؛ کیرک و همکاران، ۲۰۰۵؛ نووکو، ۲۰۱۴). اگرچه، جوانه زنی اسپور و رشد جرم تیوب کاهش نمی یابد و آن نشان دهنده این است که قارچ AM می تواند اجازه کلنی شدن در این خاک های آلوده را بدهد و بقا گیاه و استقرار جمعیت میکروبی را افزایش دهد (گو و همکاران، ۲۰۱۴؛ کیرک و همکاران، ۲۰۰۵). در واقع، *R. custos* جدا شده از آلودگی بالا تحمل ویژه ای به هیدروکربن آروماتیک نسبت به *R. irregularis* نشان می دهد.

هیدروکربن های آروماتیک چند حلقه ای در ساختارهای رادیکال خارجی *R. irregularis* تنش اکسیداتیو تولید می کنند. افزایش محتوی MDA به عنوان نشان گر زیستی پراکسیداسیون لیپید به کار می رود (دیبیان و همکاران، ۲۰۱۱). به علاوه، *R. irregularis* بیوسنتز لیپید ذخیره ای را به منظور مقابله با تنش اکسیداتیو بنزوپیرین فعال می کند، بنابراین، اسکلتون های کربنی و انرژی برای بازسازی و یا انتقال بنزوپیرین و تجزیه فراهم می کند. این امر ممکن است مکانیسم فسفاتیدیک اسید و هگزوز را در قارچ فعال کند، که شاید در دفاع سلولی برای تنش دخیل باشد (کالون و همکاران، ۲۰۱۴ ب). قرار گرفتن طولانی مدت و کوتاه مدت در معرض PAH ها اثر منفی چشم گیری بر گیاهان دارد. برخی از نشان های میکروسکوپی که PAH ها می توانند در *Arabidopsis thaliana* تولید کنند، کاهش دهنده رشد ریشه و اندام هوایی، تغییر دهنده شکل تریکوم ها^۱، کاهش دهنده تارهای کشنده، کلروسیس، تأخیر گل دهی و ظهور لکه های سفید است. مشخص شده است که PAH ها در ترکیبات چربی دوست سلول ها، خصوصاً در غشاهای زیستی، انباشته می شوند، جایی که آن ها می توانند نفوذپذیری را افزایش دهند و ساختارهای خود را تابدار کنند (بابولا و همکاران، ۲۰۱۲). این اثر بر گیاهان با کاهش در دسترسی آب و تبادل گازی ریشه مشخص می شود. مطالعات اخیر اثرات بازدارنده این ترکیبات را بر فرآیندهای فتوسنتزی، به ویژه فتوسیستم II نشان داده اند. این نتایج با افزایش H_2O_2 متورم کننده تیلاکوئید و پیچش غشاهای پلاسمایی سلول در برگ های هلو و گندم در حضور نفتالین، فنانترن و فلورانتن مطابقت دارد (کرسلاوسکی و همکاران، ۲۰۱۴؛ سینگ-تومار و جاجو، ۲۰۱۳).

اگرچه، برخی از این علائم، هم‌چون کاهش بیوماس گیاه، در صورت وجود هم‌زیستی AM کاهش می‌یابند. علاوه بر این، در شرایط آزمایشگاهی برخی از محققان مشاهده کردند که کلنی‌شدن با *F. mosseae* و *Claroideoglomus etunicatum* (در گذشته *G. etunicatum*) باعث افزایش در انباشته شدن PAH در ریشه‌ها و کاهش در اندام هوایی یونجه می‌شود (گو و همکاران، ۲۰۱۱). اثرات قارچ AM در گیاه‌پالایی PAH احتمالاً بیش‌تر وابسته به تکنیک‌های استخراج گیاهی تا دیگر عوامل باشد. اگرچه، در آزمایشات گیاهی، تنها گونه‌های قارچ *AM*، *F. mosseae*، *F. caledonium* و *C. etunicatum* برای استخراج گیاهی PAH و زیست‌پالایی مود استفاده قرار گرفتند.

طبق اظهارات محققان متعددی، اکتوماپکوریزا و مایکوریزا اریکوید^۱ قابلیت تجزیه آلودگی‌های آلی به دلیل تولید آنزیم‌های خارج سلولی هم‌چون اکسیدوردوکتازها و لاکازها^۲ را حفظ کرده‌اند (بودکر و همکاران، ۲۰۰۹؛ کاسیری و همکاران، ۲۰۱۰). اگرچه، همه گونه‌های قارچ *AM* که تاکنون مورد مطالعه قرار گرفته‌اند به‌طرز محسوسی فاقد آنزیم‌های دخیل در حمله‌های دیواره سلولی گیاه هستند، عمدتاً این امر به دلیل بیوتروفی^۳ آن‌ها است (تیسرانت و هماران، ۲۰۱۲). بنابراین، مونواکسیژنازهای P450 متصل به غشا که آنزیم‌های یافت شده در ترانسکریپتوم *R. irregularis* می‌توانند مسیری برای تبدیل آنزیمی PAH از طریق AMF باشند (تیسرانت و هماران، ۲۰۱۲).

برخی از محققان خاطر نشان کرده‌اند که آنزیم‌های پراکسیداز ناشی از تنش اکسیداتیو می‌توانند در تجزیه احتمالی PAH‌ها دخیل باشند، همان‌طور که در طول واکنش‌های دفاعی، بسیاری از پراکسیدازها به منظور کاهش تولید ROS تولید می‌شوند (کریکوت و همکاران، ۲۰۰۰).

اگرچه، مطالعه نقش این آنزیم‌های در اجتماعات مایکوریزا به‌عنوان مسئول تبدیل PAH هنوز کاملاً مشخص نیست. علاوه بر این، محدود بودن دسترسی به اطلاعات

1. Ericoid

2. Lacases

3. Biotrophy

ژنومی بر مقایسه توالی اسید نوکلئوتید آن را برای انجام مطالعات سکروتومیک^۱ و پروتئومیکس خصوصاً دشوار می‌سازد.

به نظر می‌رسد که قارچ AM به‌وضوح نقش مهمی در برخی جنبه‌های فرآیند زیست‌پالایی ایفا می‌کند، به‌طوری‌که این قارچ می‌تواند تنش اکسیداتیو را کاهش دهد، سطح جذب را افزایش دهد، اثر ریزوسفر را افزایش دهد و استقرار گیاه و مکانیسم استخراج گیاهی را بهبود بخشد.

۱-۴-۱۲- کاهش تنش اکسیداتیو

هم‌زیستی مایکوریزا می‌تواند اثرات منفی تولید شده توسط تنش‌های غیرزیستی محیطی مختلف، هم‌چون خشکی و عناصر سنگین، در گونه‌های مختلف گیاهی را کاهش دهد (آوگ، ۲۰۰۱؛ رویز-لونزانو و اروکا، ۲۰۱۰). علاوه بر این، شواهد زیادی بر نقش ایفا شده توسط قارچ AM در کاهش صدمه اکسیداتیو، همان‌طور که با حضور ژن کد کننده ZnCu SOD در *R. irregularis* نشان داده شده است (گونزالز-گوررئو و همکاران، ۲۰۱۰). در میان مطالعات موجود در متون بر کاهش تنش قارچ AM در گیاهان در حضور PAHها، مطالعه انجام شده توسط دیبان و همکاران (۲۰۰۸، ۲۰۱۱) را بررسی اثر تنش اکسیداتیو ناشی از آنتراسن بر ریشه مایکوریزا کاسنی قابل بیان است. به‌علاوه، ریشه‌های AM *melilotus albus* در حضور آلودگی دیزل، AOX (آنتی اکسیدان) کل بالا و فعالیت نترات ردوکتاز بیش‌تری در مقایسه با گیاهان غیر AM نشان دادند و آن نشان دهنده واکنش‌های فیزیولوژیکی مؤثرتر گیاهان AM است (هرناندز-لورتگا و همکاران، ۲۰۱۲). وو و همکاران (۲۰۱۳) اثر تلقیح دوگانه چاودار با *F. mosseae* و *Acinetobacter spp.* بر واکنش گیاه به تنش اکسیداتیو ناشی از فنانترین و پیرین را نشان دادند. *F. mosseae* به‌طور معنی‌داری محتوای MDA را کاهش و محتوای SOD را در چاودار افزایش داد، در نتیجه باعث کاهش صدمه رادیکال آزاد به غشا سلولی شد. این مطالعه نشان می‌دهد که تلقیح مضاعف بیش از تلقیح با یک ماده در ارتباط با قارچ آریسکولار برای اصلاح خاک‌های آلوده به PAH مؤثرتر است.

۲-۴-۱۲- افزایش سطح جذب

مطالعات متنوعی نقش میسلیم قارچ خارج ریشه AM در افزایش دادن سطح جذب در شرایط کشت اندام ریشه و هم‌چنین در آزمایش‌های در محیط زنده جسم مصنوعی را نشان دادند. شناخته شده‌است که طول هیف چندین مرتبه بزرگ‌تر از ریشه‌های گیاه است، لذا تا حدی زیادی سطح تماس ریشه با خاک را افزایش می‌دهد (گو و همکاران، ۲۰۱۱). در کشت اندام ریشه، اتلاف آنتراسن، بنزوپیرین، دی‌بنزوتیوفن و دی‌بنزوفوران در *R. irregularis* و *R. custos* به‌طور کروماتوگرافی شده اندازه‌گیری شده‌است، که این نشان دهنده حذف این ترکیبات از محیط و ظهور آن‌ها در هیف و ریشه‌ها است (آراند و همکاران، ۲۰۱۳؛ دیان و همکاران، ۲۰۰۸؛ وردین و همکاران، ۲۰۰۶). افزایش سطح جذب از طریق هیف قارچی و اسپورها غیرمحرک‌سازی PAH اتصال به ریشه و در نهایت به حذف کامل تر PAH از محیط کمک می‌کند. مطالعات دیگر انباشته شدن آنتراسن در اجسام لیپیدی و زیکول‌ها و در سلول‌های کورتیکال هیف *R. irregularis* و *R. custos* را نشان می‌دهد (آراند و همکاران، ۲۰۱۳؛ وردین و همکاران، ۲۰۰۶) (شکل ۱۲-۱). این یافته‌ها حرکت PAH‌ها را از طریق میسلیم کونوسیتیک^۱ و ریشه و هم‌چنین فرآیندهای انتقال ممکن را متمایز می‌کند. هیف می‌تواند این آلودگی‌ها را در مایکوریزوسفر غیرمحرک سازد، لذا تصفیه گیاه و رشد گیاه را تسهیل می‌کند.

آزمایش‌های در محیط زنده انجام شده با استفاده از کل گیاه و اسپکروسکوپی رزونانس مغناطیسی هسته‌ای حالت جامد ^{13}C (^{13}C NMR) نشان می‌دهد چگونه *C. etunicatum* جذب فنانترین را از طریق ریشه‌های *M. sativa* افزایش می‌دهد اما انتقال به اندام هوایی را محدود می‌کند (وو و همکاران، ۲۰۰۹). علاوه بر این، آزمایشات انجام شده در ریزوبوکس‌ها^۲ در آزمایشات گلدانی با استفاده از گونه‌های مختلف گیاهی، کمک قارچ AM به جذب و انباشته‌سازی PAH‌ها در ریشه‌ها را نشان می‌دهد (گو و همکاران، ۲۰۱۰؛ ژو و همکاران، ۲۰۱۳). این نتایج با آزمایشات کشت اندام

1. Coenocytic

2. Rhizoboxes

ریشه که در آن PAHها در اجزا AM قارچی ذخیره می‌شوند موافق هستند (اراند و همکاران، ۲۰۱۳).

جذب و انباشته کردن PAHها در میسلیم قارچی AM و ریشه گیاه با انجام دادن آزمایشات جذب برای تعیین تقسیم‌بندی PAH در سیستم‌های ریشه-آب AM تأیید شده است (گو و همکاران، ۲۰۱۱). اولین قدم در فرآیند تعیین جذب ترکیبات آلی توسط گیاهان تقسیم‌بندی کردن عناصر آلی بین آب و ریشه است. این مطالعات نشان می‌دهد که تقسیم‌بندی فناترین بین هیف و آب بالاتر از حالت تقسیم‌بندی بین ریشه و آب است. بنابراین، کلنی‌شدن کایکوریزا به‌طور معنی‌داری تقسیم‌بندی PAH بین ریشه و منافذ خاک را افزایش می‌دهد، در نتیجه این امر باعث افزایش غلظت‌های ریشه بعد از تلقیح با AM می‌شود (گو همکاران، ۲۰۱۱).

۳-۴-۱۲- تقویت اثر ریزوسفر

آربسکولار مایکوریزا نقش مهمی در زی‌پالای در ریزوسفر ایفا می‌کنند. برخی از مطالعات موجود در متون اتلاف PAH و زی‌پالایی در ریزوسفر را نشان می‌دهند که توسط AM انجام می‌شود (جونر و همکاران، ۲۰۰۱). این فرآیند اتلاف PAH توسط معیارهای مختلفی تحت تأثیر قرار می‌گیرد و در گیاهان مختلف مورد مطالعه قرار گرفته است (ما و همکاران، ۲۰۱۰).

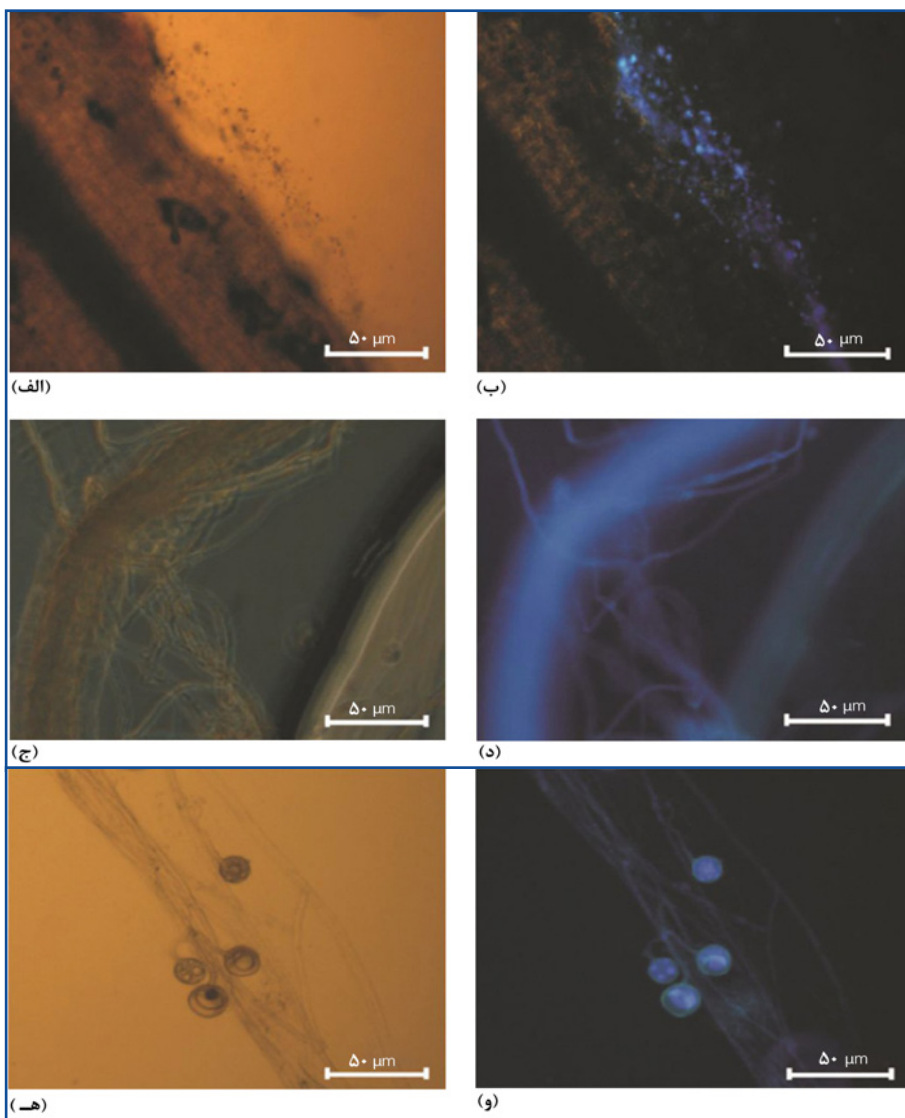
این امر به‌خوبی شناخته شده است که کلنی‌شدن مایکوریزا شاید فعالیت میکروبی و جوامع خاک را تغییر دهد، اگرچه، اثر AM بر جوامع میکروبی خاک فراتر از ریزوسفر تا حد زیادی ناشناخته است. برخی از آزمایشات تغییرات در تنوع عملکردی میکروبی خاک را در حضور PAHها بررسی کرده‌اند (سان و همکاران، ۲۰۱۰). ترشحات هیف AM حاوی قندهای با وزن مولکولی کم و اسیدهای آلی که می‌توانند رشد قارچ‌های خاکی و باکتری‌ها را تحریک کنند (تولجاندر و همکاران، ۲۰۰۷). به عبارتی دیگر، قارچ AM ترشح ریشه‌ای که می‌تواند خاص فرآیندهای متابولیکی است را تغییر دهد (مارتین و همکاران، ۲۰۱۴؛ سان و همکاران، ۲۰۱۰)، همان‌طور که قبلاً نشان داده شد (جونر و همکاران، ۲۰۰۱). در سال‌های اخیر، به برهمکنش قارچ و باکتری در فرآیند گیاه‌پالایی توجه بیش‌تری شده است.

۴-۱۲- بهبود استقرار گیاه و استخراج گیاهی

بهبود استقرار گیاه در خاک‌های آلوده و تجزیه شده توسط قارچ AM به خوبی شناخته شده است. تحت این شرایط، هم زیستی میکوریزا باعث بهبود جذب مواد غذایی و آب می‌شود، سیستم‌های آنتی‌اکسیدان افزایش می‌یابند و آرایش ریشه تغییر می‌کند (میرانصاری، ۲۰۱۰). در حضور PAHها، با استفاده از گونه‌های مختلف گیاهی در آزمایشات در محیط آزمایشگاهی و در محیط زنده این اثر حفاظتی مشاهده شده است (اراند و همکاران، ۲۰۱۳). بنابراین، اثر مفید رشد یکی از عوامل بسیار مهم است که در هنگام مطالعه دخالت قارچ AM در گیاه‌پالایی باید مدنظر قرار گیرد.

۵-۱۲- نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

قارچ آربسکولار میکوریزا نقش مهمی در اکوسیستم ایفا می‌کند این امر به دلیل توانایی آن‌ها برای شرکت در فرآیندهای اینتیبیورمدیشن^۱ انواع مختلف آلودگی‌ها هم‌چون فنول‌ها، عناصر سنگین و PAHهاست. در مورد فنول‌ها، توانایی قارچ AM برای محافظت گیاهان در برابر تنش اکسیداتیو، با بهبود وضعیت مواد غذایی و افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی دخیل در کاهش این تنش توضیح داده شد. قارچ AM نیز ممکن است قادر به سهیم شدن در فرآیندهای تجزیه ریشه‌ای و تجزیه گیاهی و هم‌چنین اثر میکوریزوسفر باشد.



شکل ۱۲-۱- (الف) ریشه هویج (*Daucus carota* L.) رشد یافته در حضور ۱۴۰ میکرومولار انتراسن (زمینه روشن). (ب) هویج رشد یافته در حضور ۱۴۰ میکرومولار انتراسن (فیلتر IP UV میکروسکوپ فلئورسنس). (ج) میسلیم رادیکال خارجی *R. custos* کشت شده در حضور ۶۰ میکرومولار انتراسن (زمینه روشن). (د) میسلیم رادیکال خارجی *R. custos* (فیلتر IP UV میکروسکوپ فلئورسنس). (ه) اسپورهای قارچی *R. custos* کشت شده در حضور ۶۰ میکرومولار انتراسن (زمینه روشن). (و) اسپورهای قارچی *R. custos* (فیلتر IP UV میکروسکوپ فلئورسنس).

تجزیه و یا تغییر ترکیبات فنولی به طور مستقیم با قارچ AM مرتبط نیست چرا که آن‌ها به دلیل اثر مثبت بر جوامع میکروبی خاک و همچنین بهبود در خواص فیزیکی و شیمیایی خاک است که جذب مواد غذایی توسط گیاهان را تحریک می‌کند و حالت تغذیه‌ای آن‌ها را افزایش می‌دهد. در واقع شواهدی بر تجزیه مستقیم ترکیبات فنولی توسط قارچ AM وجود ندارد بلکه فیزیولوژی آن‌ها می‌تواند به طور منفی با حضور این ترکیبات در خاک تحت تأثیر قرار گیرد. اگرچه، جدایی از این اثرات سودمند قارچ AM در مبارزه با ترکیبات فنولی، از نقطه نظر اکولوژیکی، قارچ AM ممکن است اثر منفی بر فیزیولوژی گیاه از طریق افزایش جذب آن‌ها در سرتاسر هیف و همچنین انتقال و انباشت کردن آن‌ها در مناطق مختلف از طریق CMN‌ها داشته باشند.

قارچ آربسکولار مایکوریزا خاک‌های آلوده شده توسط عناصر سنگین را از طریق فرآیندهای استخراج گیاهی و تثبیت گیاهی سمیت‌زدایی می‌کند. همچنین فرآیند غالب در گیاه‌پالایی توسط قارچ AM انجام شد، هر دو فرآیند می‌توانند برای افزایش سطح گیاه‌پالایی عناصر سنگین از خاک‌ها با گیاهان مورد استفاده قرار گیرند. قارچ AM مکانیسم‌های سمیت‌زدا عناصر سنگین دخیل در انباشته‌سازی عناصر سنگین دارند، این امر باعث پیشگیری از اتصال آن با گیاهان و یا ثبات عناصر سنگین در خاک می‌شود.

کلنی‌شدن مایکوریزا گیاهان را از اثرات مضر PAH‌ها حفاظت می‌کند، این امر باعث افزایش انباشته‌سازی آن‌ها در ریشه‌ها و کاهش اندام هوایی می‌شود و به اتلاف این ترکیبات از خاک کمک می‌کند. مایکوریزا نیز به استقرار گیاهان بر امکان آلوده از طریق افزایش حالت تغذیه‌ای و ایجاد محیط دوستانه برای دیگر ماکروارگانیسم‌های دخیل در زی‌پالایی کمک می‌کند. به نظر می‌رسد گونه‌های مایکوریزا متعددی به تبدیل فرآیندهای انجام شده توسط میکروارگانیسم‌ها در خاک‌ها کمک می‌کنند. مطالعات بیش‌تری لازم است زیرا اثر PAH‌ها بر هم‌زیستی AM بستگی به گونه‌های دخیل و ترکیبات مورد استفاده دارد.

همچنین مطالعات قابل توجهی در مورد درک واکنش فیزیولوژیکی قارچ AM به آلودگی خاک و نقش آن‌ها در فرآیندهای زی‌پالایی وجود دارد. لازم است توجه ویژه‌ای به مطالعه برهمکنش‌های میکروبی و همکاری‌ها آن در حذف این آلاینده‌ها به منظور فهم چگونگی و نقش گیاهان، میکروارگانیسم‌های خاک و هم‌زیست‌های مرتبط در تجزیه ریشه‌ای شود. از این گذشته، ممکن است شناسایی آن در بهبود استفاده از قارچ AM برای گیاه‌پالایی مرتبط با میکروب‌ها مفید باشد.

منابع

- Achatz M, Morris EK, Müller F, Hilker M, Rilling MC (2014) Soil hypha-mediated movement of allelochemicals: arbuscular mycorrhizae extend the bioactive zone of juglone. *Funct Ecol* 8: 1020–1029.
- Aguilera P, Borie F, Seguel A, Cornejo P (2011) Fluorescence detection of aluminum in arbuscular mycorrhizal fungal structures and glomalin using confocal laser scanning microscopy. *Soil Biol Biochem* 43: 2427–2431.
- Alarcón A, Delgadillo-Martínez J, Franco-Ramírez A, Davies J, Ferrera-Cerrato R (2006) Influence of two polycyclic aromatic hydrocarbons on spore germination, and phytoremediation potential of *Gigaspora margarita* *Echynochloa polystachya* symbiosis in benzo[a]pyrene-polluted substrate. *Rev Int Contam Ambie* 22: 39–47.
- Alkio M, Tabuchi TM, Wang X, Colón-Carmona A (2005) Stress responses to polycyclic aromatic hydrocarbons in *Arabidopsis* include growth inhibition and hypersensitive response-like symptoms. *J Exp Bot* 56: 2983–2994.
- Allen MF (1996) The ecology of arbuscular mycorrhizas: a look back into the 20th century and a peek into the 21st. *Mycol Res* 100: 769–782.
- Andrade SAL, Gratao PL, Schiavinato MA, Silveira ADP, Azevedo RA, Mazzafera P (2009) Zn uptake, physiological response and stress attenuation in mycorrhizal jack bean growing in soil with increasing Zn concentrations. *Chemosphere* 75: 1363–1370.
- Andrade SAL, Silveira APD, Mazzafera P (2010a) Arbuscular mycorrhiza alters metal uptake and the physiological response of *Coffea arabica* seedlings to increasing Zn and Cu concentrations in soil. *Sci Total Environ* 408: 5381–5391.
- Andrade SAL, Gratao PL, Azevedo RA, Silveira APD, Schiavinato MA, Mazzafera P (2010b) Biochemical and physiological changes in jack bean under mycorrhizal symbiosis growing in soil with increasing Cu concentrations. *Environ Exp Bot* 68: 198–207.
- Aranda E, García-Romera I, Ocampo JA, Carbone V, Malorni A, Sannino F, De Martino A, Capasso R (2007a) Reusing ethyl acetate and aqueous exhausted fractions of dry olive mill residue by saprobe fungi. *Chemosphere* 66: 67–74.
- Aranda E, García-Romera I, Ocampo JA, Carbone V, Malorni A, Sannino

F, De Martino A, Capasso R (2007b) Chemical characterization and effects on *Lepidium sativum* of the native and bioremediated components of dry olive mill residue. *Chemosphere* 69: 229–239.

Aranda E, Scervino JM, Godoy P, Reina R, Ocampo JA, Wittich RM, García-Romera I (2013) Role of arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus custos* in the dissipation of PAHs under root-organ culture conditions. *Environ Pollut* 181: 182–189.

Arriagada C, Herrera MA, García-Romera I, Ocampo JA, (2004) Tolerance to Cd of soybean (*Glycine max*) and eucalyptus (*Eucalyptus globulus*) inoculated with arbuscular mycorrhizal and saprobe fungi. *Symbiosis* 36: 285–301.

Arriagada C, Herrera MA, Borie F, Ocampo JA (2007) Contribution of arbuscular mycorrhizal and saprobe fungi to the aluminum resistance of *Eucalyptus globulus*. *Water Air Soil Poll* 182: 383–394.

Arriagada C, Pereira G, García-Romera I, Ocampo JA (2010) Improved zinc tolerance in *Eucalyptus globulus* inoculated with *Glomus deserticola* and *Trametes versicolor* or *Coriolopsis rigida*. *Soil Biol Biochem* 42: 118–124.

Augé RM (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3–42.

Augé RM, Toler HD, Saxton AM (2014) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and osmotic adjustment in response to NaCl stress: a meta-analysis. *Front Plant Sci* doi: 10.3389/fpls.2014.00562.

Babu AG, Shea PJ, Oh BT (2014) *Trichoderma* sp. PDR1-7 promotes *Pinus sylvestris* reforestation of lead-contaminated mine tailing sites. *Sci Total Environ* 476–477: 561–567.

Babula P, Vodicka O, Adam V, Kummerova M, Havel L, Hosek J, Provaznik I, Skutkova H, Beklova M, Kizek R (2012) Effect of fluoranthene on plant cell model: Tobacco BY-2 suspension culture. *Environ Exp Bot* 78: 117–126.

Bago B, Cano C (2005) Breaking myths on arbuscular mycorrhizas in vitro biology. In: Declerck S, Strullu FG, Fortin JA (eds), *In vitro culture of mycorrhizas Soil biology*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp 111–138.

Bai R, Ma F, Liang D, Zhao X (2009) Phthalic acid induces oxidative stress and alters the activity of some antioxidant enzymes in roots of *Malus prunifolia*. *J Chem Ecol* 35: 488–494.

Banni AS, Fauturi MY (2013) The role of arbuscular mycorrhizae *Glomus* spp (mixed) and *Glomus fasciculatum* in growth and copper uptake of maize grown in soil contaminated with copper. *Middle East J Sci Res* 17: 77–83.

Bareena F, Shafiq M, Jamil S (2012) Role of plant growth regulators and a saprobic fungus in enhancement of metal phytoextraction potential and stress alleviation in pearl millet. *J Hazard Mater* 237: 186–193.

Barto EK, Weidenhamer JD, Cipollini D, Rilling MC (2011) Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends Plant Sci* 17: 633–637.

Barto EK, Hilker M, Müller F, Mohny BK, Weidenhamer JD, Rilling MC (2014) The fungal fast lane: common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils. *PLoS ONE* 6(11): e27195.

Bárzana G, Aroca R, Bienert GP, Chaumont F, Ruiz-Lozano JM (2014) New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Mol Plant Microbe Interact* 27: 349–363.

Baziramakenga R, Leroux GD, Simard RR (1995) Effects of benzoic and cinnamic acids on membrane permeability of soybean roots. *J Chem Ecol* 21: 1271–1285.

Blum U (2014) Plant-plant allelopathic interactions II. Bodeker ITM, Nygren CMR, Taylor AFS, Olson A, Lindahl BD (2009) ClassII peroxidase-encoding genes are present in a phylogenetically wide range of ectomycorrhizal fungi. *ISME J* 3: 1387–1395.

Bray EA, Bailey-Serres J, Wretilnyk E (2000) Responses to abiotic stresses. In: Buchanan B, Gruissem W, Jones R (eds), *Biochemistry and molecular biology of plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, pp 1158–1249.

Brito I, Carvalho M, Alho L, Goss MJ (2014) Managing arbuscular mycorrhizal fungi for bioprotection: Mn toxicity. *Soil Biol Biochem* 68: 78–84.

Cabello MN (1997) Hydrocarbon pollution: its effect on native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). *FEMS Microbiol Ecol* 22: 233–236.

Calonne M, Fontaine J, Tisserant B, Dupre de Boulois H, Grandmougin-Ferjani A, Declerck S, Lounes-Hadj Sahraoui A (2014a) Polyaromatic hydrocarbons impair phosphorus transport by the arbuscular mycorrhizal

fungus *Rhizophagus irregularis*. *Chemosphere* 104: 97–104.

Calonne M, Fontaine J, Debiante D, Laruelle F, Grandmougin-Ferjani A, Lounès-Hadj Sahraoui A (2014b) The arbuscular mycorrhizal *Rhizophagus irregularis* activates storage lipid biosynthesis to cope with the benzo[a]pyrene oxidative stress. *Phytochemistry* 97: 30–37.

Cameron DD, Neal AL, van Wees SCM, Ton J (2013) Mycorrhiza-induced resistance: more than the sum of its parts? *Trends Plant Sci* 18: 539–545.

Casieri L, Anastasi A, Prigione V, Varese G (2010) Survey of ectomycorrhizal, litter-degrading, and wood-degrading basidiomycetes for dye decolorization and ligninolytic enzyme activity. *Anton Leeuw Int JG* 98: 483–504.

Castillo OS, Dasgupta-Schubert N, Alvarado CJ, Zaragoza EM, Villegas HJ (2011) The effect of the symbiosis between *Tagetes erecta* L. (marigold) and *Glomus intraradices* in the uptake of Copper(II) and its implications for phytoremediation. *New Biotechnol* 29: 156–164.

Capuana M (2014) In vitro culture: a tool for phytoremediation purposes. In: Ramawat KG, Jean-Michel Merillon and Ahuja MR (eds). *Tree biotechnology*. Taylor and Francis group, pp 36–56.

Chen BD, Li XL, Tao HQ, Christie P, Wong MH (2003) The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by red clover growing in a calcareous soil spiked with various quantities of zinc. *Chemosphere* 50: 839–846.

Chen BD, Liu Y, Shen H, Li XL, Christie P (2004) Uptake of cadmium from an experimentally contaminated calcareous soil by arbuscular mycorrhizal maize (*Zea mays* L.). *Mycorrhiza* 14: 347–354.

Chen X, Li H, Chan WF, Wu C, Wu F, Wu S, Wong MH (2012) Arsenite transporters expression in rice (*Oryza sativa* L.) associated with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) colonization under different levels of arsenite stress. *Chemosphere* 89: 1248–1254.

Christophersen HM, Andrew Smith FA, Smith SE (2012) Unraveling the influence of arbuscular mycorrhizal colonization on arsenic tolerance in *Medicago*: *Glomus mosseae* is more effective than *G. intraradices*, associated with lower expression of root epidermal Pi transporter genes. *Front Physiol* 3: 1–13.

Cicatelli A, Lingua G, Todeschini V, Biondi S, Torrigiani P, Castiglione S (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi restore normal growth in a white

poplar clone grown on heavy metal-contaminated soil, and this is associated with upregulation of foliar metallothionein and polyamine biosynthetic gene expression. *Ann Bot* 106: 791–802.

Coleman-Derr D, Tringe SG (2014) Building the crops of tomorrow: advantages of symbiont-bases approaches to improving abiotic stress tolerance. *Front J* 5: 283.

Corradi N, Bonfante P (2012) The arbuscular mycorrhizal symbiosis: origin and evolution of a beneficial plant infection. *PLoS Pathog* 8: e1002600.

Criquet S, Joner E, Leglise P, Leyval C (2000) Anthracene and mycorrhiza affect the activity of oxidoreductases in the roots and the rhizosphere of lucerne (*Medicago sativa* L.). *Biotechnol Lett* 22: 1733–1737.

Cruz-Ortega R, Ayala-Cordero G, Anaya AL (2002) Allelochemical stress produced by the aqueous leachate of *Callicarpa acuminata*: Effects on roots of bean, maize, and tomato. *Physiol Planta* 116: 20–27.

Cruz-Ortega R, Lara-Núñez A, Anaya AL (2007) Allelochemical stress can trigger oxidative damage in receptor plants mode of action of phytotoxicity. *Plant Signal Behav* 2: 269–270.

Cruz-Ortega R, Alvarez-Añorve M, Romero-Romero M, Lara-Núñez A, Anaya AL (2008) Growth and oxidative damage effects of *Sicyos deppei* weed on tomato. *Allelopathy J* 21: 83–94.

Dayan FE, Watson SB, Galindo JCG, Hernández A, Dou J, McChesney JD, Duke SO (1999) Phytotoxicity of quassinoids: Physiological responses and structural requirements. *Pestic Biochem Phys* 65: 15–24.

Debiane D, Garçon G, Verdin A, Fontaine J, Durand R, Grandmougin-Ferjani A, Shiralí P, Sahraoui, ALH (2008) In vitro evaluation of the oxidative stress and genotoxic potentials of anthracene on mycorrhizal chicory roots. *Environ Experimen Bot* 64: 120–127.

Debiane D, Calonne M, Fontaine J, Laruelle F, Grandmougin-Ferjani A, Lounes-Hadj Sahraoui A (2011) Lipid content disturbance in the arbuscular mycorrhizal, *Glomus irregularis* grown in monoxenic conditions under PAHs pollution. *Fungal Biol* 115: 782–792.

Desalme D, Chiapusio G, Bernard N, Gilbert D, Toussaint ML, Binet P (2012) Arbuscular mycorrhizal fungal infectivity in two soils as affected by

atmospheric phenanthrene pollution. *Water Air Soil Poll* 223: 3295–3305.

Ding J, Sun Y, Xiao CL, Shi K, Zhou YH, Yu JQ (2007) Physiological basis of different allelopathic reactions of cucumber and figleaf gourd plants to cinnamic acid. *J Exp Bot* 58: 3765–3773.

Egerton-Warburton LM, Querejeta JL, Allen MF (2007) Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *J-Exp Bot* 58: 1473–1483.

Eisenstein M (2013) Plant breeding: Discovery in a dry spell. *Nature* 501: S7–9.

Field KJ, Cameron DD, Leake JR, Tille S, Bidartondo MI, Beerling DJ (2012) Contrasting arbuscular mycorrhizal responses of vascular and non-vascular plants to a simulated Paleozoic CO₂ decline. *Nat Commun* 3: 835.

Fiorentino F, Fagnano M, Adamo P, Impagliazzo A, Mori M, Pepe O, Ventorino V, Zoina A (2013) Assisted phytoextraction of heavy metals: compost and *Trichoderma* effects on giant reed (*Arundo donax* L.) uptake and soil N-cycle microflora. *Ital J Agron* 8: 244–254.

Gao Y, Cheng Z, Ling W, Huang J (2010) Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae contribute to the uptake of polycyclic aromatic hydrocarbons by plant roots. *Bioresource Technol* 101: 6895–6901.

Gao Y, Li Q, Ling W, Zhu X (2011) Arbuscular mycorrhizal phytoremediation of soils contaminated with phenanthrene and pyrene. *J Hazard Mater* 185: 703–709.

Gao YC, Guo SH, Wang JN, Li D, Wang H, Zeng DH (2014) Effects of different remediation treatments on crude oil contaminated saline soil. *Chemosphere* 117: 486–493.

García-Sánchez M, Garrido I, Casimiro IDJ, Casero PJ, Espinosa F, García-Romera I, Ocampo JA, Aranda E (2012) Defence response of tomato seedlings to oxidative stress induced by phenolic compounds from dry olive mill residue. *Chemosphere* 89: 708–716.

García-Sánchez M, Paradiso A, García-Romera I, Aranda E, de Pinto C (2014a) Bioremediation of dry olive-mill residue removes inhibition of growth induced by this waste in tomato plants. In *J Environ Sci Technol* 11: 21–32.

García-Sánchez M, Palma JM, Ocampo JA, García-Romera I, Aranda E (2014b) Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate oxidative stress induced by ADOR and enhance antioxidant responses of tomato plants. *J Plant Physiol* 171: 421–428.

Garg N, Chandel S (2010) Arbuscular mycorrhizal net-works: process and functions. A review. *Agron Sustain Dev* 30: 581–599.

Garg N, Singla P (2012) The role of *Glomus mosseae* on key physiological and biochemical parameters of pea plants grown in arsenic contaminated soil. *Sci Hortic* 143: 92–101.

Garg N, Aggarwal N (2012) Effect of mycorrhizal inoculations on heavy metal uptake and stress alleviation of *Cajanus cajan* (L.) Millsp. genotypes grown in cadmium and lead contaminated soils. *Plant Growth Regul* 66: 9–26.

Garg N, Kaur H (2013) Response of antioxidant enzymes, phytochelatins and glutathione production towards Cd and Zn stresses in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. genotypes colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *J Agron Crop Sci* 199: 118–133.

Gianinazzi S, Gollote A, Binet MN, van Tuinen D, Redecker D, Wipf D (2010) Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20: 519–530.

Giovannetti M, Azzolini D, Citerneri AS (1999) Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl Environ Microbiol* 65: 5571–5575.

Göhre V, Paszkowski U (2006) Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta* 223: 1115–1122.

González PS, Capozucca CE, Tigier HA, Milrad SR, Agoštini E (2006) Phytoremediation of phenol from wastewater, by peroxidases of tomato hairy root cultures. *Enzyme Microb Tech* 39: 647–653.

González-Chávez MC, Harris PJ, Dodd J, Meharg AA (2002) Arbuscular mycorrhizal fungi confer enhanced arsenate resistance on *Holcus lanatus*. *New Phytol* 155: 163–171.

Gonzalez-Chavez MC, Carrillo-Gonzalez R, Wright SF, Nichols KA (2004) The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environ Poll* 130: 317–323.

González-Chávez MC, Ortega-Larrocea MDP, Carrillo-González R, López-Meyer M, Xoconostle-Cázares B, Gomez SK, Harrison MJ, Figueroa-López AM, Maldonado-Mendoza IE (2011) Arsenate induces the expression of fungal genes involved in As transport in arbuscular mycorrhiza. *Fungal Biol* 115: 1197–1209.

González-Guerrero M, Oger E, Benabdellah K, Azcón-Aguilar C, Lanfranco L, Ferrol N (2010) Characterization of a CuZn superoxide dismutase gene in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Curr Genet* 56: 265–274.

Hassan SE, Hijri M, St-Arnaud M (2013) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on trace metal uptake by sunflower plants grown on cadmium contaminated soil. *New Biotechnol* 30: 780–787.

Hernández-Ortega HA, Alarcón A, Ferrera-Cerrato R, Zavaleta-Mancera HA, López-Delgado HA, Mendoza-López MR (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi on growth, nutrient status, and total antioxidant activity of *Melilotus albus* during phytoremediation of a diesel-contaminated substrate. *J Environ Manage* 95, Supplement, S319–S324.

Hsu TS, Bartha R (1979) Accelerated mineralization of two organophosphate insecticides in the rhizosphere. *Appl Environ Microbiol* 37: 36–41.

Ibáñez SG, Medina MI, Agoštini I (2011) Phenol tolerance, changes of antioxidative enzymes and cellular damage in transgenic tobacco hairy roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *Chemosphere* 83: 700–705.

Inderjit (1996) Plant phenolics in allelopathy. *Botanical Rev* 62: 186–202.

Janoušková M, Pavlíková D, Vosátka M (2006) Potential contribution of arbuscular mycorrhiza to cadmium immobilization in soil. *Chemosphere* 65: 1959–1965.

Janoušková M, Pavlíková D (2010) Cadmium immobilization in the rhizosphere of arbuscular mycorrhizal plants by the fungal extraradical mycelium. *Plant Soil* 332: 511–520.

Joner EJ, Johansen A, Loibner AP, de la Cruz MA, Szolar OH, Portal, JM, Leyval C (2001) Rhizosphere effects on microbial community structure and dissipation and toxicity of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in spiked soil. *Environ Sci Technol* 35: 2773–2777.

Joner EJ, Leyval C (2009) Phytoremediation of organic pollutants using mycorrhizal plants In: Lichtfouse E, Navarrete M et al., (eds), *Sustainable agriculture: A new aspect of rhizosphere interactions*. Springer, Netherlands, pp 885–894.

Jose S (2002). Black walnut allelopathy: current state of the science. In: Inderjit, Malik AU (eds), *Chemical ecology of plants: Allelopathy in aquatic*

and terrestrial ecosystems. Birkhäuser Verlag, Basel-Boston-Berlin, pp 149–172.

Kirk J, Moutoglis P, Klironomos J, Lee H, Trevors J (2005) Toxicity of diesel fuel to germination, growth and colonization of *Glomus intraradices* in soil and in vitro transformed carrot root cultures. *Plant Soil* 270: 23–30.

Kreslavski VD, Lankin AV, Vasilyeva GK, Luybimov VY, Semenova GN, Schmitt FJ, Friedrich T Allakhverdiev SI (2014) Effects of polyaromatic hydrocarbons on photosystem II activity in pea leaves. *Plant Physiol Biochem* 65: 489–496.

Khan AG, Kuek C, Chaudhry TM, Khoo CS, Hayes WJ (2000) Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation. *Chemosphere* 41: 197–207.

Koltai H, Kapulnik Y (2010) Arbuscular mycorrhizal symbiosis under stress conditions: benefits and costs. *Sym Stress* 2: 249–256.

Koyro H-W, Ahmad P, Geissler N (2012) Abiotic stress responses in plants: An overview. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds), *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change*. Springer, New York, pp 1–28.

Leung HM, Wang ZW, Ye ZH, Yung KL, Peng XL, Cheung KC (2013a) Interactions between arbuscular mycorrhizae and plants in phytoremediation of metal-contaminated soils: A review. *Pedosphere* 23: 549–563.

Leung HM, Leung AOW, Ye ZH, Cheung KC, Yung KKL (2013b) Mixed arbuscular mycorrhizal (AM) fungal application to improve growth and arsenic accumulation of *Pteris vittata* (As hyperaccumulator) grown in As-contaminated soil. *Chemosphere* 92: 1367–1374.

Lingua G, Franchin C, Todeschini V, Castiglione S, Biondi S, Burlando B, Parravicini V, Torrigiani P, Berta G (2008) Arbuscular mycorrhizal fungi differentially affect the response to high zinc concentrations of two registered poplar clones. *Environ Pollut* 153: 137–147.

Lu YF, Lu M, Peng F, Wang Y, Liao MH (2014) Remediation of polychlorinated biphenyl-contaminated soil by using a combination of ryegrass, arbuscular mycorrhizal fungi and earthworms. *Chemosphere* 106: 44–50.

Ma B, He Y, Chen HH, Xu JM, Rengel Z (2010) Dissipation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in the rhizosphere: synthesis through meta-analysis. *Environ Pollut* 158: 855–861.

Maffei M, Margherita Berteà C, Garneri F, Scannerini S (1999) Effect of benzoic acid hydroxy- and methoxy- ring substituents during cucumber (*Cucumis sativus* L.) germination. I. Isocitrate lyase and catalase activity. *Plant Sci* 141: 139–147.

Maggio A, Bressan RA, Ruggiero C, Xiong L, Grillo S (2003) Salt tolerance: placing advances in molecular genetics into a physiological and agronomic context. In: di Toppi LS, Pawlik-Skowronska B (eds), *Abiotic stresses in plants*. Kluwer Academic Pub: London, pp 53–69.

Mansfeld-Giese K, Larsen J, Bødker L (2002) Bacterial populations associated with mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *FEMS Microbiol Ecol* 41: 133–140.

Marasco R, Rolli E, Vigani G, Borin S, Sorlini C, Ouzari H, Zocchi G, Daffonchio D (2013) Are drought-resistance promoting bacteria cross-compatible with different plant models? *Plant Signal Behav* 8: e26741.

Marschner H (1995) *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press, London. pp: 889.

Martin BC, George SJ, Price CA, Ryan MH, Tibbett M (2014) The role of root exuded low molecular weight organic anions in facilitating petroleum hydrocarbon degradation: Current knowledge and future directions *Sci. Total Environ* 472: 642–653.

Mascher R, Lippmann B, Holzinger S, Bergmann H (2002) Arsenate toxicity: Effects on oxidative stress response molecules and enzymes in red clover plants. *Plant Sci* 163: 961–969.

Mathur N, Bohra, JSS, Quaizi A, Vyas A (2007) Arbuscular mycorrhizal fungi: a potential tool for phytoremediation. *J-Plant Sci* 2: 127–140.

Mikkelsen BL, Rosendahl S, Jakobsen I (2008) Underground resource allocation between individual networks of mycorrhizal fungi. *New Phytol* 180: 890–898.

Miransari M (2010) Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Plant Biol* 12: 563–569.

Miransari M (2011) Hyperaccumulators, arbuscular mycorrhizal fungi and stress of heavy metals. *Biotechnol Adv* 29: 645–653.

Mishra A, Malik A (2013) Recent advances in microbial metal bioaccumulation. *Crit Rev Environ Sci Technol* 43:1162–1222.

Nayuki K, Chen B, Ohtom R, Kuga Y (2014) Cellular imaging of cadmium in resin sections of arbuscular mycorrhizas using synchrotron micro X-ray fluorescence. *Microbes Environ* 29: 60–66.

Nwoko C (2014) Effect of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on the physiological performance of *Phaseolus vulgaris* grown under crude oil contaminated soil. *J Geoscience Environ Protect* 2: 9–14.

Pallara G, Todeschini V, Lingua G, Camussi A, Racchi ML (2013) Transcript analysis of stress defence genes in a white poplar clone inoculated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and grown on a polluted soil. *Plant Physiol Biochem* 63: 131–139.

Partida-Martínez LP, Heil M (2011) The microbe-free plant: fact or artefact. *Front Plant Sci* 2: 100.

Pedrol N, González L, Reigosa MJ (2006) Allelopathy and abiotic stress. In: Reigosa MJ, Pedrol N, González L (eds), *Allelopathy: A physiological process with ecological implications*. Springer, The Netherlands, pp 171–209.

Rajkumar M, Sandhya S, Prasad M, Freitas H (2012) Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. *Biotechnol Adv* 30: 1562–1574.

Rangel WM, Schneider J, Costa ETS, Soares CRFS, Guilherme LRG, Moreira FMS (2014) Phytoprotective effect of arbuscular mycorrhizal fungi species against arsenic toxicity in tropical leguminous species. *Int J Phytoremediat* 16: 840–858.

Redecker D, Kodner R, Graham LE (2000) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920–1921.

Roberts KJ, Anderson RC (2001) Effect of garlic mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara and Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Am Midl Nat* 146: 146–152.

Ruiz-Lozano J, Aroca R (2010). Modulation of aquaporin genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in relation to osmotic stress tolerance. In: Seckbach J, Grube M (eds), *Symbioses and stress*. Springer Netherlands, pp 357–374.

Sánchez-Moreiras AM, Reigosa MJ (2005) Whole plant response of lettuce after root exposure to BOA (2(3H)-benzoxazolinone). *J Chem Ecol* 31: 2689–2703.

Santos-González JC, Finlay RD, Tehler A (2007) Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal root colonization in a semi-natural grassland. *App Environ Microb* 73: 5613–5623.

Sampedro, I, Cajthaml T, Marinari S, Stazi SR, Grego S, Petruccioli M, Federici F, D'Annibale A (2009) Organic matter transformation and detoxification in dry olive mill residue by the saprophytic fungus *Paecilomyces farinosus*. *Process Biochem* 44: 216–225.

Siciliano SD, Germida JJ (1999) Enhanced phytoremediation of chlorobenzoates in rhizosphere soil. *Soil Biol Biochem* 31: 299–305.

Schussler A, Walker C (2011) Evolution of the plant symbiotic fungal phylum, Glomeromycota. In: Poggeler S, Wostemeyer (eds), *Evolution of fungi and fungal like organisms*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp 163–185.

Schutzendubel A, Polle A (2002) Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *J Exp Bot* 53: 1351–1365.

Sechel C, Lollier M, Jézéquel K, Cornu JY, Amalric L, Lebeau (2013) Decotamination of a polychlorinated biphenyls-contaminated soil by phytoremediation-assisted bioaugmentation. *Biodegradation* 24: 549 – 562.

Seguel A, Cumming JR, Klugh-Stewart K, Cornejo P, Borie F (2013) The role of arbuscular mycorrhizas in decreasing aluminium phytotoxicity in acidic soils: a review. *Mycorrhiza* 23: 167–183.

Simonich SL, Hites RA (1994) Importance of vegetation in removing polycyclic aromatic hydrocarbons from the atmosphere. *Nature* 370: 49–51.

Singh-Tomar R, Jajoo A (2013) Alteration in PS II heterogeneity under the influence of polycyclic aromatic hydrocarbon (fluoranthene) in wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Plant Sci* 209: 58–63.

Sing HP, Kaur S, Bathish DR, Kohli RK (2014) Ferulic acid impairs rhizogenesis and root growth and alters associated biochemical changes in mung bean (*Vigna radiata*) hypocotyls. *J Plant Interact* DOI:10.1080/17429145.2013.820360.

Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd Edn. Academic London.

Smith SE, Helle M, Christophersen HM, Pope S, Smith FA (2010) *Arsenic*

uptake and toxicity in plants: integrating mycorrhizal influences. *Plant Soil* 327: 1–21.

Smith SE, Smith FA (2012) Fresh perspective on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia* 104: 1–13.

Sun TR, Cang L, Wang QY, Zhou DM, Cheng JM, Xu H (2010) Roles of abiotic losses, microbes, plant roots, and root exudates on phytoremediation of PAHs in a barren soil. *J-Hazard Mater* 176: 919–925.

Tarafdar JC, Marschner H (1994) Phosphatase activity in the rhizosphere and hyphosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biol Biochem* 26: 387–395.

Tank N, Saraf M (2010) Salinity-resistant plant growth promoting rhizobacteria ameliorates sodium chloride stress on tomato plants. *J Plant Interact* 5: 51–58.

Teng Y, Luo Y, Sun X, Tu C, Xu L, Liu W, Li Z, Christie P (2010) Influence of arbuscular mycorrhiza and rhizobium on phytoremediation by alfalfa of an agricultural soil contaminated with weathered PCBs: A field study. In *J Phytoremediat* 12: 516–533.

Tešta B (1995) *The metabolism of drugs and other xenobiotics*. New York: Academic Press, pp 475.

Thewys T, Witters N, Meers E, Vangronsveld J (2010) Economic viability of phytoremediation of a cadmium contaminated agricultural area using energy maize. Part II: economics of anaerobic digestion of metal contaminated maize in Belgium. In *J Phytoremediat* 12: 663–679.

Tisserant E, Kohler A, Dozolme-Seddass P, Balestrini R, Benabdellah K, Colard A, Croll D, Da Silva C, Gomez SK, Koul R, et al., (2012) The transcriptome of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* (DAOM 197198) reveals functional tradeoffs in an obligate symbiont. *New-Phytol* 193: 755–769.

Toler HD, Morton JB, Cumming JR (2005) Growth and metal accumulation of mycorrhizal sorghum exposed to elevated copper and zinc. *Water Air Soil Poll* 164: 155–172.

Toljander JF, Lindahl BD, Paul LR, Elfstrand M, Finlay RD (2007) Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth

and community structure. FEMS Microbiol Lett 61: 295–304.

Turner TR, James EK, Poole PS (2013) The plant microbiome. Genome Biol 14: 209.

Van Aarle IM (2002) The ecophysiology of arbuscular mycorrhizal fungi: Phosphatase activity associated with extraradical and intraradical mycelium, PhD thesis, University of Lund, Sweden, pp 126.

Van der Werf A, Kooijja A, Welschen R, Lambers H (1988) Respiratory energy costs for the maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. Physiol Plant 72: 483–491.

Verdin A, Lounes-Hadj Sahraoui A, Fontaine J, Grandmougin-Ferjani A, Durand R (2006) Effects of anthracene on development of an arbuscular mycorrhizal fungus and contribution of the symbiotic association to pollutant dissipation. Mycorrhiza 16: 397–405.

Voets L, De La Providencia IE, Declerck S (2006) Glomeraceae and Gigasporaceae differ in their ability to form hyphal networks. New Phytol 172: 185–188.

Wang HB, Wong MH, Lan CY, Baker AJM, Qin YR, Shu WS, Chen GZ, Ye ZH (2007) Uptake and accumulation of arsenic by 11 *Pteris* taxa from southern China. Environ Poll 145: 225–233.

Weir TL, Park SW, Vivanco JM (2004) Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. Curr Opin Plant Biol 7: 472–479.

Whittaker RH, Feeny PP (1971) Allelochemicals: chemical interactions among species. Science 171: 757–770.

Whitfield L, Richards AJ, Rimmer DL (2004) Effects of mycorrhizal colonisation on *Thymus polytrichus* from heavy-metal-contaminated sites in northern England. Mycorrhiza 14: 47–54.

Wilcke W (2007) Global patterns of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in soil. Geoderma 141: 157–166.

Wu F, Yu X, Wu S, Wong M (2013) Effects of inoculation of PAH-degrading bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on responses of ryegrass to phenanthrene and pyrene. Int J Phytoremediat 16: 109–122.

Wu N, Huang H, Zhang S, Zhu, YG, Christie P, Zhang, Y (2009) Phenanthrene

uptake by *Medicago sativa* L. under the influence of an arbuscular mycorrhizal fungus. *Environ Pollut* 157: 1613–1618.

Yu JQ, Ye SF, Zhang MF, Hu WH (2003) Effects of root exudates and aqueous root extracts of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals, on photosynthesis and antioxidant enzymes in cucumber. *Biochem Sys Ecol* 31: 129–139.

Zeng R, Luo S, Luo SM, Shi YH, Shi MB, Tu CY (2001) Physiological and biochemical mechanism of allelopathy of secalonic acid F on higher plants. *Agron J* 93: 72–79.

Zhou X, Zhou J, Xiang X, Cébron A, Béguiristain T, Leyval C (2013). Impact of four plant species and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in spiked soil. *Pol J Environ Stud* 22: 1239–1245.

فصل ۱۳:

فیتوهورمون‌های مشتق شده از میکروب‌ها در
سازگاری گیاه در مقابل تنش غیرزیستی

1. Derived

دلفوزا اکمبردیوا

۱-۱۳- مقدمه

افزایش جمعیت جهان در دهه‌های اخیر نیاز به افزایش در تولید غذا و محصولات زراعی را بیش‌تر خواهد داشت. اخیراً، کمیته امنیت غذایی جهان به تأثیر تغییرات آب و هوایی بر امنیت غذایی پرداخته و رهبران جهان را برای توسعه استراتژی کشاورزی که نیاز به پاسخ‌گویی به تغییرات اقلیمی و حفاظت از امنیت غذایی دارند، مورد توجه قرار داده است (سی اف اس، ۲۰۱۰). بهره‌وری محصولات زراعی به دلیل اثر تنش‌های غیرزیستی متنوع هم‌چون شور، خشکی، دمای بالا و سمیت عناصر سنگین کاهش می‌بایند (احمد، ۲۰۱۳؛ اشرف و همکاران، ۲۰۱۰؛ مونس و تستر، ۲۰۰۸). شوری به تنهایی حدود ۳۵ درصد از سطح بالقوه زمین‌های تحت آبیاری جهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد (یوان ای پی، ۲۰۰۸)، و به‌طور منفی عملکرد محصولات زراعی غذایی را تحت تأثیر قرار می‌دهد (احمد و همکاران، ۲۰۱۲؛ منتری و همکاران، ۲۰۱۲).

مطالعات متعددی نشان دادند که تنش شوری فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاهان را با عدم تعادل مواد غذایی تحت تأثیر قرار می‌دهد، ممکن است آن سطوح تنظیم‌کننده‌های رشد را تغییر دهد، از فتوسنتز و سنتز پروتئین جلوگیری کند و منجر به کاهش رشد گیاه شود (دولت آبادیان و همکاران، ۲۰۱۱؛ اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۳ الف؛ جها و سوبرامانین، ۲۰۱۳). کاهش رشد ریشه در تنش شوری به کاهش سطوح داخلی فیتوهورمون‌هایی هم‌چون اکسین‌ها، جیبرلین‌ها، آبسزیک اسید، جاسمونیک اسید و اسید سالیسیلیک توسط سمیت NaCl مرتبط است (دبز و همکاران، ۲۰۰۱). برای مثال فیگیردو و همکاران (۲۰۰۸) مشاهده کردند که تنش خشکی باعث تغییر در تعادل هومورن‌های گیاه، هم‌چون سیتوکینین^۱ (CK)، زئاتین^۲، ایندول استیک اسید^۳ (IAA) و جیبرلیک اسید (GA)، در لوبیا می‌شود. کاهش سطوح هورمون در سیستم ریشه گیاهان منجر به بازدارندگی رشد ریشه و اختلال جذب مواد غذایی از خاک می‌شود (هاشم و همکاران، ۲۰۱۴؛ جبورا و همکاران، ۲۰۱۳ الف).

1. Cytokinin

2. Zeatin

3. Indoleacetic acid

مطالعات متعددی نشان دادند که کاربرد خارجی فیتوهورمون‌هایی مانند اکسین‌ها (افضل و همکاران، ۲۰۰۵)، سیتوکینین‌ها (گول و همکاران، ۲۰۰۰) و جیبرلین‌ها (خان و همکاران، ۲۰۱۱) بازدارندگی ناشی از شوری بر رشد ریشه را حذف می‌کند و استفاده مواد غذایی مهم از خاک را افزایش می‌دهد (اگم‌ردیوا، ۲۰۰۹). کاربرد خارجی تنظیم‌کننده‌های رشد گیاه هم‌چون جیبرلین، اکسین و کینتین^۱ در بهبود جوانه‌زنی بذر مؤثر یافت شدند (نایدو، ۲۰۰۱). خان و وبر (۱۹۸۶) و گول و همکاران (۲۰۰۰) نیز مشاهده کردند که ترکیبات تحریک‌کننده رشد گیاه هم‌چون جیبرلین، زئاتین و اتفون^۲ می‌توانند اثر شوری بر جوانه‌زنی و رشد *Salicornia peruviana*، *Ceratoides lanata* و *Allenrolfea occidentalis* را کاهش دهند (خان و همکاران، ۲۰۰۴). نقش آب‌سزیک اسید (ABA)، IAA، CK، GA و اسید سالیسیلیک در کاهش تنش شوری در محصولات زراعی توسط جاوید و همکاران (۲۰۱۱) بررسی شد.

میکروارگانیزم‌های مرتبط با ریشه قادر به تولید هورمون‌های گیاهی، هم‌چون IAA و GA و اعمال اثرات مفید بر گیاهان هستند (گونس و همکاران، ۲۰۱۴؛ هس و دفاگ، ۲۰۰۵؛ لوتنبرگ و همکاران، ۲۰۰۱). آن‌ها ممکن است رشد گیاه را با افزایش میزان جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه بهبود بخشند، در نتیجه منجر به افزایش جذب مواد غذایی و کمک به سازگاری این گیاهان به تعدادی از تنش‌های محیطی مانند شور، خشکی، گرما و شرایط کمبود مواد غذایی شوند (برگ و همکاران، ۲۰۱۰؛ اگم‌ردیوا و همکاران، ۲۰۰۱؛ لیان و همکاران، ۲۰۱۲؛ دامالینگام و ان-جونگ، ۲۰۱۳). رشد گیاه نیازمند مقدار قابل توجهی از نیتрат، فسفات و دیگر مواد معدنی دارد که بعضی اوقات در فرم آزاد در خاک قابل دسترس نیستند یا تنها در مقدار محدود تحت شرایط تنش خاک قابل دسترس هستند. تنش شوری باعث افزایش محتوای Na^+ و Cl^- و کاهش محتوای K^+ ، Mg^{2+} و Ca^{2+} در گیاهان می‌شود (محمد و گوما، ۲۰۱۲). میکروب‌های مرتبط با ریشه شاید مواد غذایی قابل دسترس برای گیاهان، از طریق محلول‌سازی مواد معدنی و افزایش غلظت فسفر، نیتروژن و پتاسیم و منیزیم در ریشه‌ها و اندام هوایی، فراهم کنند (لوتنبرگ و کامیلوا، ۲۰۰۹؛ توران و همکاران، ۲۰۱۳؛ وزکوز و همکاران، ۲۰۰۰).

1. Kinetin

2. Ethephon

طبق اظهارات خان و همکاران (۲۰۱۰)، ترکیب ترشحات ریشه‌ای به جوامع میکروبی و متابولیت‌های آن وابسته است. هم‌چنین گزارش شده‌است که قابلیت گونه‌های گیاهی به سازگاری به شرایط تنش به نظر می‌رسد به ارتباط آن‌ها با میکروب‌ها خاص که تحت شرایط تنش فیتوهورمون تولید می‌کنند وابسته باشد (برگ و همکاران، ۲۰۱۳). فیتوهورمون‌های تولید شده توسط باکتری مرتبط با ریشه توسط سلول‌های گیاهی جذب می‌شوند و می‌توانند تکثیر سلول گیاهی را تحریک کنند؛ این مکانیسم ممکن است در افزایش حجم ریشه تحت شرایط تنش تأثیرگذار باشد (جبورا و همکاران، ۲۰۱۳ ب؛ تانیموتو، ۲۰۰۵). درک مکانیسم تحمل تنش گیاه همراه با فیتوهورمون‌های تولید شده توسط باکتری مرتبط با ریشه در کاهش اثرات تنش خشکی و شوری برای بهبود محصولات زراعی مهم است. در این بررسی، ما بر اثرات تنش شوری در گیاهان و تأثیر فیتوهورمون‌های باکتریایی بر رشد گیاه و بهبود تحمل به نمک در شرایط تنش تأکید داریم.

۲-۱۳- رشد گیاه تحت تأثیر تنش

گزارش شده‌است که تحت تنش شوری، رشد گیاه با اختلال در جذب مواد غذایی یا یون‌های ضروری تحت تأثیر قرار می‌گیرد (گلزانی و یاگابد، ۲۰۱۲). تنش خشکی اثرات زیان‌بار بر متابولیسم نیتروژن گیاه و جذب فسفر از لایه فوقانی خاک دارد (جندا و همکاران، ۲۰۰۷). شوری باعث عدم تعادل مواد غذایی، مختل کردن هموستازی سلولی و باعث صدمه به غشا و بازدارندگی آنزیمی و در نهایت منجر به مرگ گیاه می‌شود (احمد و همکاران، ۲۰۱۰). علاوه بر این، تنش شوری محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی (جبورا و همکاران، ۲۰۱۳ ب؛ تافوو و همکاران، ۲۰۱۰) و محتوای پروتئین در گیاهان را کاهش می‌دهد. غلظت بیش‌تر نمک‌های محلول در محلول خاک به دلیل سمیت‌های یونی (برای مثال، Na^+ و Cl^-)، عدم تعادل یونی و فشار اسمزی منجر به کاهش قابلیت دسترسی آب به ریشه‌ها می‌شود (مونس، ۲۰۰۲). افزایش غلظت نمک سطوح نیتروژن، فسفر، کلسیم، پتاسیم و منیزیم در گیاهان را کاهش و محتوای Na^+ و Cl^- را در اجزا گیاه افزایش می‌دهد به‌طوری‌که این یون‌ها شرایط قابل توجهی برای بقا گیاه تولید می‌کنند (عبدالوهاب، ۲۰۰۶).

منساه و ثنین (۲۰۰۹) کاهش درصد جوانه‌زنی و ظهور گیاهیچه بادیام‌زمینی را با افزایش شوری مشاهده کردند. کاهش جوانه‌زنی گیاهان با افزایش سطوح شوری توسط دیگر محققان گزارش داده شده‌است (اگم‌دیوا و همکاران، ۲۰۱۴؛ قاضی‌زاده و همکاران، ۲۰۱۰). اتاک و همکاران (۲۰۰۶) خاطر نشان کردند که اثرات اصلی نمک اضافی بر جوانه‌زنی بذر اثرات اسمزی است و این امر جوانه‌زنی بذور را با ممانعت از جذب آب تأثیر قرار می‌دهد. مطالعات زیادی کاهش طول ریشه و اندام هوایی و وزن خشک گونه‌های مختلف گیاهی تحت شرایط شوری بالا مشاهده کردند.

مشاهده شده است که غلظت بالای NaCl و $MgSO_4$ (۱۰۰ میلی‌مول) از جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهیچه پنبه جلوگیری می‌کند (هیتو و همکاران، ۲۰۱۳). تیمار بدون کاربرد نمک اختلاف ژنتیکی مشخصی در میان واریته‌های مربوط به جوانه‌زنی از ۸۱ درصد در C-6524 تا ۸۷ درصد در AH-balut و تا ۹۴ درصد در Namangan نشان دادند. افزایش غلظت NaCl (۸۰ میلی‌مول) باعث کاهش در دامنه جوانه‌زنی از ۳۷ درصد در Namangan-77 تا ۳۶ درصد در C-6524 و ۱۶ درصد در AH-balut-2 می‌شود (جدول ۱-۱۳). اختلاف رفتار واریته‌ای ممکن است قابلیت سازگاری به محیط شور را تحت تأثیر قرار دهد و چنین تغییراتی برای دیگر گونه‌ها مانند تاج خروس^۱ (اومامی، ۲۰۰۵)، آفتاب‌گردان^۲ (کایا و همکاران، ۲۰۰۳) و چغندر قند^۳ (گولام و فارس، ۲۰۰۱) گزارش شده‌است. با افزایش غلظت $MgSO_4$ (از ۴۰ تا ۸۰ میلی‌مول)، جوانه‌زنی بذر همه انواع واریته‌ها را کاهش می‌دهد. قرار گیری در معرض ۸۰ میلی‌مول $MgSO_4$ جوانه‌زنی را بیش از NaCl (۸۰ میلی‌مول) از ۸ تا ۳۲ درصد ممانعت می‌کند (جدول ۱-۱۳ را ببینید). جمیل و همکاران (۲۰۰۶) گزارش کردند که سطوح شوری بالا منجر به تأخیر جوانه‌زنی کلم، چغندر قند و پک‌چوی^۴ می‌شود. افزایش سطوح شوری (۴۰ و ۸۰ میلی‌مول) نیز رشد گیاهیچه را کاهش می‌دهد و

1. Amaranth

2. Safflower

3. Sugar beet

4. Pak choi

بیش ترین کاهش رشد ریشه و اندام هوایی گیاهچه پنبه در شرایط ۸۰ میلی مول NaCl و ۸۰ میلی مول $MgSO_4$ رخ می دهد (جدول ۱۳-۲). کاهش طول ریشه در مقایسه با اندام هوایی بیش تر مشخص بود.

جدول ۱۳-۱ اثرات غلظت های NaCl و $MgSO_4$ بر ریشه گیاهچه و طول اندام هوایی سه واریته پنبه

تیمارهای شوری	واریته های پنبه		
	Namangan-77	C-6524	AH-balut-2
H ₂ O	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷
NaCl	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷
۴۰ میلی مول	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷
۸۰ میلی مول	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷
MgSO ₄	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷
۴۰ میلی مول	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷
۸۰ میلی مول	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷	۴/۱±۰/۷

با در نظر گرفتن طول ۴/۱ سانتی متری ریشه و طول ۶/۲ سانتی متری اندام هوایی واریته Namangan-77 (شاهد، بدون نمک)، تجزیه و تحلیل داده ها نشان داد که تنش شوری ۸۰ میلی مول NaCl به ترتیب طول ریشه و اندام هوایی را تا ۶۸ درصد و ۶۱ درصد کاهش داد. بیش ترین کاهش زمانی رخ داد که بذور توسط $MgSO_4$ تحت تنش قرار گرفتند، در حالی که طول ریشه و اندام هوایی در غلظت ۸۰ میلی مول تا ۷۵ درصد کاهش یافتند. مونس و ترمت (۱۹۸۶) گزارش کردند که اثرات اسمزی نمک ها بر گیاهچه ها در نتیجه پایین بودن پتانسیل آب خاک به دلیل افزایش غلظت حل شده در منطقه ریشه است. تنش شوری منجر به کاهش فعالیت متابولیکی سلول های گیاه می شود و مهار رشد آن ها مشخص می شود (سیسک و ساکیرلار، ۲۰۰۲)، و فرآیندهای عمده هم چون فتوسنتز، سنتز پروتئین و متابولیسم انرژی و لیپید تحت تأثیر قرار می گیرند (پریدا و داس، ۲۰۰۵).

همایون و همکاران (۲۰۱۰) کاهش طول گیاه، بیوماس، محتوای کلروفیل، تعداد غلاف ها و عملکرد سویا تحت تأثیر شوری را مشاهده کردند. کلروز بر گو نکروز نیز

۳-۱۳- فیتوهورمون‌ها- گیاهان و تنش

هورمون‌های گیاهی هم‌چون اکسین، ABA، CK، اتیلن، GA و سالیسیلیک اسید (SA) نقش مهمی در فیزیولوژی گیاه، مانند جوانه‌زنی بذر، رشد و توسعه ریشه و اندام هوایی، تشکیل شکوفه و غیره ایفا می‌کند و مهم‌ترین پیش‌ماده‌های دخیل در مکانیسم‌های تحمل گیاه به تنش غیرزیستی در نظر گرفته می‌شوند (تیله و همکاران، ۲۰۰۶). در میان این فیتوهورمون‌ها، اکسین، GA و CK تنظیم‌کننده رشد گیاه تحت شرایط تنش را انجام می‌دهند و در نهایت منجر به سازگاری به محیط نامطلوب می‌شود (توتجا و سوپوری، ۲۰۰۸).

این‌دول-۳-استیک اسید^۱ (IAA) فراوان‌ترین اکسین طبیعی با قابلیت تنظیمی جنبه‌های بسیاری از نمو گیاه، از جمله تمایز بافت‌های آوندی، رشد طولی، غلبه جانبی، تحریک جوانه‌زنی بذر و غده، آغاز ریشه جانبی، تنظیم و رسیدن میوه، بیوسنتز متابولیت‌های متنوع و مقاوم به شرایط پر تنش است (وودوارد و بارتل، ۲۰۰۵). برای مثال، IAA به‌طور معنی‌داری طول، وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی، تعداد گره‌ها، وزن تر و خشک آن‌ها و فعالیت نیتروژناز ماش (حیات و همکاران، ۲۰۰۸)، یونجه (گرویدین و زیورونیت، ۱۹۷۱)، بادام‌زمینی (سرینیواسان و گوپال، ۱۹۷۷) و سویا (جبورا و همکاران، ۲۰۱۳ ب) را تحت تأثیر قرار می‌دهد.

دیگر فیتوهورمون‌های هم‌چون جیبرلین‌ها و سیتوکینین‌ها نیز نقش‌های تنظیمی کلیدی در رشد گیاه و تقویت جوانه‌زنی بذر، تحریک گسترش برگ و تنظیم خواب جوانه رویشی و زایشی و رشد میوه دارند (موک، ۱۹۹۴؛ رینوسو و همکاران، ۲۰۰۲). اورتیز-کاسترو و همکاران (۲۰۰۸) مشاهده کردند که گیرنده CK نقش مکمل در تقویت رشد گیاه توسط *B. megaterium* ایفا می‌کند.

گزارش شده‌است که شوری سنتز فیتوهورمون‌های گیاهی مانند سیتوکینین و اکسین جلوگیری می‌کند (دبز و همکاران، ۲۰۰۱؛ ساخابوتدینوا و همکاران، ۲۰۰۳). قرار گرفتن گیاهان در معرض خشکی منجر به کاهش مقدار سیتوکینین‌ها در شیره

آوند چوبی می شود (شاشیدهر و همکاران، ۱۹۹۶). طبق اظهارات اقبال و اشرف (۲۰۱۰)، شوری تعادل هورمونی در گیاهان را خراب می کند لذا هموستازی هورمونی تحت تنش شوری ممکن است مکانیسم احتمالی تحمل نمک گیاه ناشی از GA_3 باشد. کاربرد خارجی فیتوهومورن های هم چون جیبرلین ها (افضل و همکاران، ۲۰۰۵؛ جبورا و همکاران، ۲۰۱۳ ب)، اکسین ها (وو و همکاران، ۲۰۱۴) و سیتوکینین ها (گول و همکاران، ۲۰۰۰) تنش شوری را کاهش می دهد و رشد ریشه و اندام هوایی را تحت شرایط تنش تحریک می کند.

کاهش اثر IAA و زئاتین بر رشد ریشه و اندام هوایی گیاهچه های گوجه فرنگی تحت شرایط شوری مشاهده شده است (جدول ۱۳-۳). غلظت بالای شوری از طول شدن ریشه و اندام هوایی گیاهچه ها جلوگیری می کند. با در نظر گرفتن طول اندام هوایی $2/6$ سانتی متر و طول ریشه $4/5$ سانتی متر (شاهد، بدون نمک) به عنوان ۱۰۰ درصد، تجزیه تحلیل داده ها نشان می دهد که تنش شوری $0/4$ درصد طول اندام هوایی را تا ۱ سانتی متر و ریشه را تا $1/7$ سانتی متر کاهش داد (۶۹ درصد) (جدول ۱۳-۳ تا بینید). IAA و زئاتین رشد ریشه و یا اندام هوایی گیاهچه های گوجه فرنگی را در غلظت های $0/1$ ، $0/01$ و $0/001$ میکرومولار در شرایط بدون نمک تحریک می کند. رشد اندام هوایی توسط IAA تا ۳۷ درصد و رشد ریشه تا ۴۶ درصد تحریک شدند، در حالی که زئاتین رشد اندام هوایی را تا ۴۶ درصد و رشد ریشه را ۳۲ درصد افزایش داد. غلظت پایین IAA و زئاتین نیز اثرات بازدارندگی رشد تنش شوری را هم در ریشه و هم در اندام هوایی تغییر داد (جدول ۱۳-۳). پیش تیمار کردن بذور گندم با تنظیم کننده های رشد سلولی مانند IAA و GA اثر بازدارنده های رشد تنش شوری را کاهش می دهد (ساستری و شکشاوا، ۲۰۰۱). تنظیم کننده های رشد هم چون جیبرلین، اتفون و زئاتین اثر بازدارنده های رشد در گندم را تحت تنش شوری تغییر داد (اگمبردیوا، ۲۰۰۹).

۱۳-۳- اثر غلظت‌های مختلف، ۰، ۱، ۰/۱، ۰/۰۱، ۰/۰۰۱ میکرومولار اکسین (IAA) و زئاتین (ZT) بر رشد ریشه و اندام هوایی گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی در شرایط ۰/۴ درصد NaCl (*تفاوت معنی‌دار $p < 0/50$)

تیمارها	بدون نمک (H ₂ O)		۰/۴ درصد NaCl	
	طول اندام هوایی، سانتی‌متر	طول ریشه، سانتی‌متر	طول اندام هوایی، سانتی‌متر	طول ریشه، سانتی‌متر
شاهد	۲/۶ ± ۰/۶۵	۴/۵ ± ۰/۶۷	۱/۰ ± ۰/۵۹	۱/۷ ± ۰/۷۱
IAA				
۱	۱/۶ ± ۰/۷۴	۱/۳ ± ۰/۴۵	۰/۸ ± ۰/۴۶	۱/۲ ± ۰/۳۵
۰/۱	۳/۶ ± ۰/۷۳	۴/۰ ± ۰/۵۰	۱/۲ ± ۰/۲۷	۱/۵ ± ۰/۳۱
۰/۰۱	۳/۶ ± ۰/۶۴	۶/۶ ± ۰/۷۰	۱/۹ ± ۰/۹۷	۲/۵ ± ۰/۸۰
۰/۰۰۱	۳/۵ ± ۰/۱۳	۵/۵ ± ۰/۷۲	۱/۷ ± ۰/۵۹	۲/۵ ± ۰/۶۶
ZT				
۱	۲/۱ ± ۰/۶۳	۲/۶ ± ۰/۱۷	۱/۶ ± ۰/۵۷	۱/۸ ± ۰/۹۵
۰/۱	۳/۰ ± ۰/۷۲	۵/۶ ± ۰/۵۷	۲/۰ ± ۰/۴۰	۲/۸ ± ۰/۹۴
۰/۰۱	۳/۸ ± ۰/۹۸	۶/۰ ± ۰/۴۰	۱/۵ ± ۰/۱۱	۲/۰۲ ± ۰/۸۶
۰/۰۰۱	۲/۷ ± ۰/۵۱	۶/۰ ± ۰/۶۵	۲/۸ ± ۰/۱۰۴	۴/۷ ± ۰/۶۵

خیس کردن بذرو گندم در غلظت‌های کم IAA (۰/۰۱-۰/۰۰۱ میکرومولار) اثرات آسیب‌شوری بر رشد گیاهچه را کاهش می‌دهد و فرآیندهای رشد را تسریع می‌کند (اگم‌دیوا، ۲۰۰۹). همچنین نشان داده شده‌است که GA، اثرات تنش‌شوری بر محتوای رنگدانه و کارایی استفاده از آب را کاهش می‌دهد (شاه، ۲۰۰۷). همایون و همکاران (۲۰۱۰) مشاهده کردند که پیش‌تیمار کردن بذور سویا با GA₃، به‌طور معنی‌داری ارتفاع گیاه و بیوماس تر و خشک را تحت شرایط تنش‌شوری تقویت می‌کند. طبق اظهارات اقبال و همکاران (۲۰۱۱)، اثرات مفید پرایمینگ GA₃ می‌تواند به اثر آن بر هموستازی هورمونی و جذب یونی کمک کند. دیگر فیتوهورمون‌ها مانند ABA در کاهش اثرات تنش‌شوری و خشکی دخیل هستند و نقش مهمی در القا دوره نوری گل‌دهی دارند (مونس و تستر، ۲۰۰۸؛ ویلمویکز و همکاران، ۲۰۰۸). برای مثال، جوانه‌زنی، رشد گیاه و تثبیت نیتروژن تحت شرایط تنش‌شوری در بذور پیش‌تیمار شده با ABA بهبود می‌یابند (خدری و همکاران، ۲۰۰۶).

محتوای فیتوهورمون‌ها در گیاهان ممکن است با میکروارگانیسم‌های مرتبط با ریشه تحت تأثیر قرار گیرد (توران و همکاران، ۲۰۱۴). در مطالعات اولیه فولچیری و همکاران (۱۹۹۳) و لوکانگلی و بوتینی (۱۹۹۶) گزارش کردند که گیاهچه‌های ذرت تلقیح شده با سویه‌های باکتریایی تقویت کننده رشد (PGPR) مقادیر نسبتاً بالایی از IAA و GA_3 در مقایسه با شاهد بدون تلقیح نشان دادند. تلقیح PGPR با P.agglomerans RK-92 و B.subtilis TV-17C غلظت‌های GA، SA و IAA را در کلم افزایش می‌دهد. در مطالعه‌ای دیگر، تلقیح گیاه با سویه‌های PGPR تولید کننده CK ممکن است مقدار CK‌ها در بافت‌های ریشه افزایش دهد، که این امر بر رشد و توسعه ریشه اثر خواهد گذاشت (سالمون و همکاران، ۲۰۰۱). تلقیح نخود با japonicum Bradyrhizobium باعث افزایش چشم‌گیر در محتوای GA و IAA برگ‌های نخود می‌شود که این امر با تحریک رشد و افزایش بیوماس ریشه و وزن غلاف همراه بود (بانو و همکاران، ۲۰۱۰). سویه‌های Azospirillum مقادیر GA_3 را در ریشه‌ها بعد از تلقیح گیاهچه ذرت افزایش داد (فولچیری و همکاران، ۱۹۹۳). به نظر می‌رسد که وجود PGPR تولید کننده فیتوهورمون ممکن است متابولیسم فیتوهورمون‌های داخلی در گیاه را تحت تأثیر قرار دهد. افزایش تولید IAA در گیاهان تلقیح شده توسط PGPR شاید برای حفاظت در برابر تنش شوری و ارتقای رشد گیاه در شرایط سخت خاک داشته باشد (اگمردیوا و اسلام، ۲۰۰۸).

۴-۱۳- سنتز فیتوهورمون توسط میکروب‌های ریزوسفر

باکتری مفید ریزوسفر دو نوع کلی هستند: آن‌هایی که با گیاه ارتباط هم‌زیستی برقرار می‌کنند و آن‌هایی که در خاک و ریشه آزادانه زندگی می‌کنند (اگمردیوا و هوفلیچ، ۲۰۰۲؛ گونس و همکاران، ۲۰۱۴؛ لوگتنبرگ و کامیلوا، ۲۰۰۹؛ سومرز و همکاران، ۲۰۰۴). استفاده از PGPR در بهبود عملکرد محصولات زراعی و تولید پیش از این شروع شده و شواهد بیش تری وجود دارد که میکروب‌های مفید می‌توانند رشد و نمو گیاه را افزایش دهند (آرورا و همکاران، ۲۰۰۸؛ اگمردیوا و هوفلیچ، ۲۰۰۳؛ لوگتنبرگ و همکاران، ۲۰۰۱). آن‌ها ترکیبات فعال بیولوژیکی تولید می‌کنند، رشد گیاه را تحریک می‌کنند، گیاهان را از بیماری خاک‌زاد حمایت می‌کنند و افزایش مقاومت به تنش‌های غیرزیستی را

تغییر می‌دهند (آدسمویه و اگمبردیوا، ۲۰۱۰؛ حمید و همکاران، ۲۰۱۴؛ لوگتنبرگ و کامیلوا، ۲۰۰۹). فعالیت PGPR برای سویه‌های متعلق به چندین جنس از جمله *Burholderia*، *Bradyrhizobium*، *Bacillus*، *Azotobacter*، *Azospirillum*، *Arthrobacter*، *Micrococcous*، *Flavobacterium*، *Enterobacter*، *Clostridium*، *Cellulomonas*، *Paenibacillus*، *Pseudomonas*، *Rhizobium*، *Sinorhizobium* و *Serratia* گزارش شده‌است (ساکماکسی و همکاران، ۲۰۰۵؛ اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۰۸؛ رجسکر و الانگو، ۲۰۱۱؛ سومرز و همکاران، ۲۰۰۴).

در بسیاری از مطالعات PGPR می‌تواند رشد گیاهان را بهبود بخشد و اثر بازدارنده‌های رشد را از طریق کاهش محتوای ABA گیاهان را کاهش دهد (پنتن و گلیک، ۲۰۰۲). گزارش شده‌است که اغلب میکروارگانیسم‌های مرتبط با ریشه توانایی سنتز و آزاد کردن GAها، اسکین و CKها را به‌عنوان متابولیت‌های ثانویه دارند (بستین و همکاران، ۱۹۹۸؛ اگمبردیوا، ۲۰۰۸؛ پنتن و گلیک، ۱۹۹۶؛ سپانین و همکاران، ۲۰۰۷)، سپس این ترکیبات توسط گیاهان برای رشد و نمو جذب می‌شوند. *Azotobacter*، *mucilaginosus Bacillus* و *chroococcum megaterium* قادر به سنتز CKها و IAA می‌باشند (سوکولوا و همکاران، ۲۰۱۱). *A. chroococcum*، *Azospirillum lipoferum* و *Pseudomonas fluorescens* در محیط کشت IAA و GA_3 تولید می‌کنند (لنین و جایانثی، ۲۰۱۲). طبق اظهارات هیدن و فیلیپس (۲۰۰۰)، بیش از ۱۳۰ مولکول GA تولید شده توسط گیاهان، قارچ‌ها و باکتری‌ها شناسایی شده‌اند. کاسان (۲۰۰۳) مشاهده کرد که ریزوباکتری مقادیر هورمونی گره‌ها را با تحت تأثیر قرار دادن تولید GA توسط باکتریوم تغییر می‌دهند. این امر اثبات شده‌است که گونه‌های باکتریایی متعددی هم‌چون *B. pumilus* و *B. licheniformis* (گوتریز-ماکرو و همکاران، ۲۰۰۱)، *Acetobacter sp.*، *Bacillus sp.* و *Azospirillum sp.* (بوتینی و همکاران، ۲۰۰۴) قادر به تولید جیبرلین‌ها هستند. فیتوهورمون‌های میکروبی به‌دلیل آزاد سازی مداوم آن‌ها بسیار مؤثر هستند (خالد و همکاران، ۲۰۰۶). سویه *PGPR Rhodococcus sp P1Y* (سویه ۲۰۰۶) از ریزوسفر گیاهچه‌های برنج (*Oryza sativa*) رشد یافته در خاک سود-پودزولیک^۱

IAA، ایندول-۳-کربوکسیلیک اسید (ICA) و ایندول-۳-لاکتیک اسید (ILA) تولید می کنند (بلیمو و همکاران، ۲۰۱۴). ریشا و همکاران (۲۰۱۴) افزایش طول ریشه، طول اندام هوایی، وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی پیاز را توسط سویه های *P. fluorescens* و *B. subtilis* تولید کننده IAA مشاهده کردند.

فیتوهورمون های شامل IAA در محیط کشت سویه های PGPR مانند *Pseudomonas putida*، *P. chlororaphis*، *P. extremorientalis* (اگمردیوا و کوچاروا، ۲۰۰۹)، *Bacillus subtilis* و *B. megaterium* (اگمردیوا، ۲۰۰۹)، و سیتوکینین ها در *B. me-*، *Halomonas desiderata*، *B. subtilis*، *B. cereus*، *gaterium* و *Escherichia coli* شناسایی شدند (علی و همکاران، ۲۰۰۹؛ کارادنیز و همکاران، ۲۰۰۶). طبق اظهارات کاسان و همکاران (۲۰۱۴)، شش مسیر متابولیکی برای بیوسنتز IAA در باکتری مطرح شده و ممکن است به طور عمده در دو مسیر اصلی دنبال شود: مسیرهای ایندول-۳-پیرووات (IPyA) و ایندول استامید (IAM) (لامبرچت و همکاران، ۲۰۰۰).

آمینواسید تریپتوفان (Trp) پیش ماده اصلی برای IAA در نظر گرفته می شود و بنابراین در تغییر مقدار بیوسنتز IAA نقش ایفا می کند (زیدی و همکاران، ۲۰۰۹). تریپتوفان تولید IAA را با اغلب ریزوباکتری ها افزایش می دهد (بلیمو و همکاران، ۲۰۱۴؛ سپاپن و واندلیدن، ۲۰۱۰). مالهوترا و سریواستاوا (۲۰۰۹) بیوسنتز IAA را توسط *A. brasilense* تحت شرایط مختلف تنشی مطالعه کردند و دریافتند که بیوسنتز IAA در رفتاری مرتبط به تریپتوفان رخ می دهد، به طوری که تأمین داخلی تریپتوفان سلول ها را قادر به حفظ تریپتوفان افزایش یافته می سازد که برای بیوسنتز IAA مورد استفاده قرار می گیرد. طبق اظهارات سپاپن و همکاران (۲۰۰۸)، تولید IAA توسط *A. brasilense* توسط ترشحات ریشه ای تنظیم می شود. کاهش ترشحات ریشه ای منجر به افزایش تولید باکتریایی IAA می شود، در نتیجه تشکیل ریشه جانبی و طویل شدن برگ و وزن خشک اندام هوایی گندم بهاره را تحریک می کند (سپاپن و همکاران، ۲۰۰۸). طبق اظهارات گلیک (۲۰۱۲)، IAA میکروبی دیواره های سلولی را ضعیف می کند و این امر موجب تسهیل افزایش مقادیر ترشحات ریشه ای می شود که این ترشحات ریشه ای مواد غذایی اضافی برای حمایت رشد باکتری ریزوسفر فراهم می کند.

اثرات مفید سویه‌های PGPR تولید کننده CK و GA هم‌چون *Pseudomonas*، *Bacillus* و *Azospirillum* بر رشد ریشه، اندام هوایی و وزن خشک توسط محققان گزارش شده است (گامالرو و گلیک، ۲۰۱۱؛ سپاپن و همکاران، ۲۰۰۹). IAA تولید شده توسط ریزوبیا در تقسیم سلولی، تمایز و تشکیل دسته آوندی دخیل است، که این امر برای تشکیل گره ضروری در نظر گرفته می‌شود (احمد و خان، ۲۰۱۱). توانایی تولید IAA توسط ریزوبیا در ریزوسفر گیاهان بقولات مختلف گزارش شده است (گلیک، ۲۰۱۲؛ جبورا و همکاران، ۲۰۱۳). طبق اظهارات سپاپن و همکاران (۲۰۰۷)، مقادیر اکسین در گیاهان بقولات میزبان برای تشکیل گره لازم است.

کامرینی و همکاران (۲۰۰۸) گزارش کردند که *Vicia hirsute* تلقیح شده با *leguminosarum* bv. *Viciae Rhizobium* تولید کننده IAA در گره‌های ریشه تثبیت نیتروژن بالقوه بیش‌تر از نوع وحشی دارند. در مطالعه‌ای دیگر، گزارش شده است که *Azospirillum brasilense* تولید کننده CK تقسیم سلولی در نوک ریشه گندم تلقیح شده را افزایش می‌دهد (مولینا-فاورو و همکاران، ۲۰۰۷). قارچ آندوفیدیک *Aspergillus fumigates* جدا شده از ریشه‌های سویا رشد یافته تحت شرایط خاک شور، GA_۴ (۲۴/۸ نانوگرم در میلی لیتر)، GA_۹ (۱/۲ نانوگرم در میلی لیتر) و GA_{۱۲} (۹/۸ نانوگرم در میلی لیتر) تولید می‌کند (خان و همکاران، ۲۰۱۱). کومار و همکاران (۲۰۱۴) سویه‌های PGPR، *Bacillus megatrium*، *Arthrobacter chlorophenolicus* و *Enterobacter* spp. را از خاک انواع مختلف سیستم‌های کشت جدا کردند. در مطالعه آن‌ها، *Enterobacter* spp. حداکثر IAA (۲۶/۴ میلی گرم در میلی لیتر) را در ۱۰۰ میلی گرم در میلی لیتر تریپتوفان تولید می‌کند و *B. megatrium* و *A. chlorophenolicus* بعد از آن قرار می‌گیرند.

تلقیح با سویه‌های PGPR نیز باعث افزایش معنی‌دار عملکردهای دانه و کاه در همه تیمارهای مقایسه شده با شاهد بدون تلقیح می‌شود. تلقیح بذور گندم با *P. putida* از واکنش‌های رشدی معمول القا شده توسط IAA پیروی می‌کند و در غلظت‌های زیاد بازدارنده‌های رشد گیاه هستند و در غلظت‌های کم تحریک کننده هستند (اگمبردیوا، ۲۰۰۹). طبق اظهارات گوتیرز-مانرو و همکاران (۲۰۰۱) تولید جیبرلین توسط *B. pumilus* و *B. licheniformis* و هم‌چنین تولید IAA توسط *P. fluorescens* و

A. chroococcum را مشاهده کردند. بانو و همکاران (۲۰۱۰) مشاهده کردند که japonicum Bradyrhizobium مقادیر زیادی از GA و IAA در محیط کشت تولید می کند و رشد ریشه و اندام هوایی نخود را تحت شرایط تنش آب تحریک می کند. علی (۲۰۱۵) ریزوباکتری تولید کننده اکسین و نقش پیامرسانی اکسین در افزایش رشد *Triticum aestivum* L. و *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh B. punmilus Dar-2 و B. circulans CaR-3، B. subtilis TpP-1، B. megaterium MiR-4 به طور معنی داری طول اندام هوایی *A. thaliana* را افزایش داد، که این امر توسط اکسین باکتریایی تنظیم شده بود. در مطالعه ای دیگر، گونس و همکاران (۲۰۱۴) مشاهده کردند که بیشترین مقادیر GA، SA و IAA توسط *B. megaterium* و ABA توسط *A. brasilense* تولید شد.

ماسکیارلی و همکاران (۲۰۱۳) تولید IAA توسط سویه های *A. brasilense* را در شرایط آزمایشگاهی (کشت سلول سوپرناونت) و در شرایط محیط زنده (گیاهچه های ریشه و ساقه ذرت) برای روشن کردن نقش این فیتوهورمون ها به عنوان مولکول پیامرسانی و مؤثر در برهمکنش های همزیستی بین ذرت و *A. brasilense* را مطالعه کردند. آن ها دریافتند که *A. brasilense* بیش از ۴۱/۵ میکروگرم در میلی لیتر IAA تولید می کند و به نظر می رسد نقش مهمی در تقویت رشد اولیه گیاهچه های ذرت داشته باشد.

طبق اظهارات ویسی و هیسینگر (۲۰۰۱)، مکانیسم اصلی برای تحریک رشد گیاه نخودفرنگی رشد یافته در مزرعه با تولید متابولیت های تقویت کننده رشد از جمله اکسین ها و جیبرلین ها که رشد تارهای ریشه و ریشه های جانبی را تقویت می کند در ارتباط است. *Bacillus polymyxa* BcP26، *P. denitrificans* PsD6، *P. alcaligenes* PsA15 و *Mycobacterium phlei* MbP18 در میان بسیاری از سویه های تولید کننده IAA رشد گیاه را در پنبه (اگمبردیو و هوفلیچ، ۲۰۰۴)، گندم (اگمبردیو و هوفلیچ، ۲۰۰۳) و نخودفرنگی (اگمبردیو و هوفلیچ، ۲۰۰۳) تحت شرایط خاک شور خشک تقویت می کنند. *P. mendocina*، *P. denitrificans*، *P. aureofaciens*، *P. aurantiaca*، *P. alcaligenes*، *P. stutzeri* و *P. rathonis* جدا شده از خاک شور خشک توانایی رشد در محیط حاوی ۶ درصد NaCl و تولید فیتوهورمون اکسین (IAA) را نشان داد (اگمبردیو، ۲۰۰۵ الف).

دیگر سویه‌ها هم چون *B.cereus P.saprophyticus*، *P.aeruginosa*، *Acinetobacter spp.* ریزوسفر گندم رشد یافته در خاک شور توانایی تولید IAA (بیش از ۳۴ میکروگرم در میلی‌لیتر) را نشان داد (اگمردیو و همکاران، ۲۰۰۸). میکروب‌های تولید کننده فیتوهورمون در ریزوسفر، مقادیر هورمونی گیاهان را افزایش می‌دهند و تا قسمتی متابولیسم سلول گیاهی را تغییر می‌دهند (فرانکنبیگر و ارشد، ۱۹۹۵). علاوه بر این، IAA باکتریایی فضای سطحی ریشه و طول آن را افزایش می‌دهد و در نتیجه دسترسی بیش تری به مواد غذایی خاک به گیاه می‌دهد (ربی و المادینی، ۲۰۰۵).

۵-۱۳- میکروب‌های مرتبط با ریشه تحمل به تنش را به گیاهان می‌دهد

گونه‌های PGPR متعددی از جمله *Arthrobacter*، *Azospirillum*، *Azotobacter*، *Bacillus*، *Cellulomonas*، *Pseudomonas* و *Serratia* ممکن است به اثرات مفید بر رشد و عملکرد انواع مختلف محصولات زراعی و گیاهان دارویی کمک کنند (باراسی و همکاران، ۲۰۰۶؛ اگمردیو و همکاران، ۲۰۱۴؛ فو و همکاران، ۲۰۱۰؛ تیکسیرا دا سیلوا و اگمردیو، ۲۰۱۳). تحریک رشد گیاه و عملکرد گیاهان متنوع با تلقیح PGPR و تولید IAA گزارش شده‌است، به ویژه زمانی که گیاهان در معرض شرایط پر تنش قرار می‌گیرند (اگمردیو، ۲۰۱۳؛ ندیم و همکاران، ۲۰۱۰). بهبود رشد گیاه و عملکرد با تلقیح PGPR تحت شرایط تنش توسط ندیم و همکاران (۲۰۱۰)، و اگمردیو و لوگتنبرگ (۲۰۱۴) بررسی شد و جزئیات بیش تر در جدول ۱۳-۴ آمده است. بلدیریم و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند که گیاهان تیمار شده با PGPR در تحت تنش شوری محتوای Na^+ و Cl^- کمی دارند و محتوای NPK بالایی در مقایسه با گیاهان بدون تلقیح دارند.

سویه‌های PGPR متعددی تحمل در برابر شرایط تنشی مانند شوری و خشکی نشان دادند این امر به دلیل کارایی فرآیندهای متابولیکی برای سازگاری به محیط خشک و شور است (اگمردیو و اسلام، ۲۰۰۸). به علاوه، تولید اگزوپلی ساکاریدها (EPS) توسط باکتری آن‌ها را در برابر شرایط نامطلوب حفاظت می‌کند و بقای آن‌ها را افزایش می‌دهد

(آپادهیای و همکاران، ۲۰۱۱). EPS نیز از طریق تشکیل لایه حفاظتی در سراسر خاکدانه‌های گیاهان را از خشکیدگی محافظت می‌کنند (تیسدال و اوداز، ۱۹۸۲). *Pseudomonas extremorientalis* به‌طور معنی‌داری وزن خشک اندام هوایی و ریشه چندین گونه گیاهی را از طریق توانایی تولید IAA افزایش داده است (اگمبردیوا، ۲۰۱۱؛ اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۳ الف و ب). باکتری تقویت کننده رشد IAA اضافی برای ریزوسفر فراهم می‌کند و رشد ریشه‌های جانبی و تارهای ریشه را تحریک می‌کند. این امر جذب مواد غذایی را افزایش می‌دهد و ممکن است منجر به نرخ بیش‌تر جذب مواد شود (اگمبردیوا، ۲۰۱۱). برای مثال *P.putida*، *P.extremorientalis*، *P.aureantiaca* و *P.chlororaphis* طویل شدن ریشه و اندام هوایی و بیوماس گندم را تحت شرایط خاک شور خشک تحریک می‌کند (اگمبردیوا و کوچاروا، ۲۰۰۹). نتایج مشابه برای کدو و گوجه‌فرنگی گزارش شده‌است، به‌طوریکه تنش شوری باعث کاهش معنی‌دار در رشد آن‌ها شده‌است (اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۱؛ ۲۰۱۲). مشاهده شده است که گوتز رو^۱ (*Galega officinalis* L.)، که برای اهداف دارویی استفاده می‌شد، حساس به نمک بود (اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۳ ب). تلقیح توأم گوتز رو با *P. putida* 1T1، *Rhizobium galegae* و *P. trivialis* 3Re27 تحت تنش شوری به‌طور معنی‌داری رشد ریشه و اندام هوایی، گره‌زایی و محتوای نیتروژن ریشه را بهبود می‌بخشد (اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۳ ب). سویه‌ها قادر به تولید IAA در محیط کشت با چهار درصد NaCl بودند و در ریزوسفر گیاهان رشد یافته تحت تنش شوری زنده باقی می‌مانند. *P. chlororaphis* RSAU13 رشد اندام هوایی (بیش از ۳۲ درصد)، ماده خشک (بیش از ۴۳ درصد) و عملکرد میوه گوجه‌فرنگی و کدو (بیش از ۱۶ درصد) را در مقایسه با گیاهان شاهد بدون تلقیح تحت شرایط شور تحریک می‌کند. این سویه قادر به زنده ماندن در ریشه گیاهان ۲ ماهه بود (اگمبردیوا، ۲۰۱۲ الف). سویه‌های باکتریایی تولید کننده IAA، *P. aureantiaca* TSAU22، *P. extremorientalis* TSAU6 و *P. extremorientalis* TSAU20 به‌طور معنی‌داری رشد ریشه گیاهچه‌های گندم را بیش از ۲۵ درصد در شرایط شور و بیش از ۵۲ درصد در ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl در مقایسه با گیاهان شاهد افزایش می‌دهد (اگمبردیوا، ۲۰۰۹).

کاربرد باکتری تولید کننده IAA، *P. laevolacticus*، *P. rathonis*، *P. denitrificans*، *A. simplex* و *amyloliquefaciens* منجر به افزایش رشد گیاه و جذب مواد غذایی گندم و ذرت در شرایط خاک شور می‌شود (اگمردیوا، ۲۰۰۵ ب). در مطالعات دیگر، تلقیح ذرت با *P. alcaligens* PsA15 و *B. polymyxa* که IAA تولید می‌کنند، باعث افزایش رشد اندام هوایی و ریشه و جذب P، N و K در خاک تقریباً ۵۰ درصد شور می‌شود (اگمردیوا، ۲۰۰۷). براساس نتایج غربالگری اولیه، ۵ سویه مؤثر، *Stenotrophomonas rhizophila* e-p10، *Serratia plymuthica* PR-2-5-10، *P. fluorescens* SPB2145 و *P. extremorientalis* TSAU20، به‌طور معنی داری وزن خشک کل گیاه کدو را تا بیش از ۶۲ درصد در مقایسه با شاهد بدون تلقیح افزایش داد. سویه‌ها نیز عملکرد میوه کدو در گلخانه را از ۹ درصد تا ۳۲ درصد تحت شرایط خاک شور افزایش دادند (اگمردیوا و همکاران، ۲۰۱۱). ترشح باکتریایی فیتوهورمون‌ها می‌تواند آرایش ریشه را با تولید بیش از حد تارهای ریشه و ریشه‌های جانبی تحت تأثیر قرار دهد، تحریک فضای سطحی ریشه که جذب بیش تر آب و مواد مغذی ضروری را از خاک تسهیل می‌کند (بانو و همکاران، ۲۰۱۳؛ اگمردیوا، ۲۰۱۲ ب؛ هس و دفاگو، ۲۰۰۵).

تحت تنش خشکی، تلقیح توأم لوبیا (*Phaseolus vulgaris* L.) با *Rhizobium tropici* و دو سویه از *P. polymyxa* به افزایش ارتفاع گیاه، وزن خشک اندام هوایی و تعداد گره منجر شد (فیگوریدو و همکاران، ۲۰۰۸). نتایج مشابه توسط ارشد و همکاران (۲۰۰۸) به‌دست آمد به‌طوری که *Pseudomonas* spp. به افزایش رشد گیاه، جذب مواد مغذی و عملکرد خودفرنگی تحت شرایط خشکی منجر شد. تلقیح گیاه با سویه‌های PGPR تولید کننده CK رشد گیاه را تحریک کرد و اثرات نامطلوب تنش خشکی روی گیاه را کاهش داد (آرکیپوا و همکاران، ۲۰۰۷). مشابه یافته‌های ما، تلقیح با سویه‌های *Pseudomonas* spp. تقویت کننده رشد گیاه، رشد اندام هوایی و ریشه و عملکرد گیاه دارویی *roseus Catharanthus* را تحت تنش خشکی تحریک کرد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷). *Bacillus* sp. رشد ریشه و اندام هوایی و جذب P، N و K را (بیش از ۵۰ درصد) در کاهوی تحت شرایط تنش خشکی در مقایسه با شاهد افزایش داد (ویواس و همکاران، ۲۰۰۳).

محمد و گوما (۲۰۱۲) توانایی *P. fluorescens* و *PGR B. subtilis* را برای اصلاح اثرات بازدارنده نمک بر گیاه تربچه در آزمایش گلخانه‌ای بررسی کرد. آن‌ها دریافتند که بذور تلقیح شده با *B. subtilis* و *P. fluorescens* افزایش معنی‌دار در وزن تر و خشک ریشه‌ها، و رنگدانه‌های فتوسنتزی برگ‌ها، پرولین و کل آمینواسیدهای آزاد، پروتئین خام و جذب نیتروژن، فسفر، پتاسیم، کلسیم و منیزیم را در مقایسه با گیاه شاهد بدون تلقیح تحت شرایط شور نشان دادند. این سویه‌ها نیز مقادیر *IAA* و *GA₃* افزایش دادند اما غلظت محتوای *ABA*، یون سدیم و یون کلر را کاهش دادند که آن ممکن است به فرآیندهای دخیل در کاهش اثر نمک کمک کند. مشاهدات مشابه توسط بانو و فاطیما (۲۰۰۹) گزارش شد، به‌طوری‌که تلقیح توأم با *Rhizobium* و *Pseudomonas* وزن خشک اندام هوایی و ریشه‌های ذرت را در هر دو شرایط بدون تنش و تنش شوری افزایش داد. این نتایج تا حدی مشابه به گلپایگانی و تبیلینی (۲۰۱۱) بود که در آن شوری رشد گیاه، فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، محتوای کلروفیل و جذب مواد معدنی ریحان (*Ocimum basilicum*) را در مقایسه با خاک بدون شوری کاهش داد. تلقیح ریحان با *Pseudomonas* sp. و *B. lentus* اثرات شوری بر رشد، فتوسنتز، محتوای مواد معدنی و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را کاهش داد. نقش اصلاحی *P. putida* در تنش اسمزی گیاه سویا با تولید فیتوهورمون‌ها نشان داده شده است (جبورا و همکاران، ۲۰۱۳ الف).

گزارش شده‌است سویه‌های *PGPR* تولید کننده فیتوهورمون *P. alcaligenes* PsA15، *B. amyloliquefaciens* BcA12 و *P. extreorientalis* TSAU20، *P. chlororaphis* TSAU13 رشد گیاه (بیش از ۵۷ درصد) را در مقایسه با گیاه بدون تلقیح تحریک می‌کنند (اگمبردیو و جبورا، ۲۰۱۳). گیاه سویا تلقیح شده با *Aspergillus fumigatus* GMH-1a تولید کننده *GA* به‌طور معنی‌داری طول اندام هوایی، وزن تر و خشک بیوماس اندام هوایی، سطح برگ، محتوای کلروفیل و نرخ فتوسنتزی را در تنش شوری (۷۰ و ۱۴۰ میلی‌مول) در مقایسه با گیاه بدون تلقیح افزایش داد (خان و همکاران، ۲۰۱۱). فسفر و همکاران (۲۰۱۰) گزارش کردند که سویه‌های *PGPR* تولید کننده *IAA* تنش غیرزیستی را در آفتاب‌گردان کاهش می‌دهند و رشد ریشه را تا بیش از ۵۰ درصد تحریک می‌کنند. کیشورا و همکاران (۲۰۰۵) گزارش کردند که *B. megaterium* GPS 55 تولید کننده *IAA* رشد گیاه بادام‌زمینی در شرایط گلخانه‌ای افزایش می‌دهد. بیانکو و ودفز (۲۰۰۹)

گزارش کردند که IAA سیستم دفاعی سلولی مختلف برای محافظت گیاهان از شرایط نامساعد خارجی را افزایش می‌دهد. در مطالعات دیگر، *Serratia* sp. و *Rhizobium* sp. اثرات شوری بر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی آسکوربات پراکسیداز (APX) و گلوکاتایون ردوکتاز (GR)، و رشد کاهو را کاهش می‌دهند (هن و لی، ۲۰۰۵).
اثر مفید ریزوباکتری تقویت کننده رشد در بسیاری از گیاهان می‌تواند توسط توانایی آن‌ها برای تولید IAA شرح داده شود. IAA باکتریایی ممکن است در تحریک رشد ریشه و کاهش تنش شوری در اندام هوایی و ریشه دخیل باشد.

۶-۱۳- نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

همان‌طور که در این بررسی بحث شد، تنش‌های غیرزیستی از جمله خشکی و شوری فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاهان را تحت تأثیر قرار دهد که شاید این امر باعث عدم تعادل مواد غذایی، تغییر مقادیر تنظیم‌کننده‌های رشد، بازدارندگی فتوسنتز و سنتز پروتئین شود و منجر به کاهش رشد گیاه شود. کاهش در رشد گیاه در تنش شوری به کاهش مقادیر تنظیم‌کننده‌های رشد داخلی مرتبط بود. باکتری مرتبط با ریشه تولید کننده فیتوهورمون مقادیر اکسین و جیبرلین در ریشه‌ها را بعد از تلقیح گیاهچه‌های گیاه افزایش می‌دهد و ممکن است مسیر بیوسنتز فیتوهورمون در گیاهان را تحت تأثیر قرار دهد. این فرآیند ممکن است معنی خوبی برای محافظت در برابر تنش شوری و تقویت رشد گیاه در شرایط سخت خاک باشد. مثال‌های بسیاری نشان داده‌اند که PGPR می‌تواند با گونه‌های مختلف گیاهی و در شرایط تنش متنوع مؤثر باشد. مطالعات آینده برای بررسی برهمکنش بین ریشه گیاه و PGPR تولید کننده فیتوهورمون و مکانیسمی که با آن باکتری تحمل گیاه به عوامل تنش را افزایش می‌دهد مورد نیاز است. بررسی باکتری تولید کننده فیتوهورمون مرتبط با گیاهان رشد یافته در شرایط سخت منجر به فهم بهتر عملکرد تلقیح زیستی در شرایط محیطی تنش می‌شود. سویه‌های PGPR معرفی شده باید به محیط سخت سازگار شوند و با دیگر میکروارگانیسم‌ها برای مواد غذایی و آشیان اکولوژیکی رقابت کنند. کلنی شدن آن‌ها و رقابت با دیگر میکروب‌ها در محیط خاک/گیاه تحت شرایط تنش باید مد نظر قرار گیرد. مطالعات بیش‌تر برای بررسی تولید متابولیت‌های ثانویه یا دیگر فرآیندها که توسط عوامل محیطی کنترل می‌شوند، مورد نیاز است.

منابع

- Abd El-Wahab MA (2006) The efficiency of using saline and fresh water irrigation as alternating methods of irrigation on the productivity of *Foeniculum vulgare* Mill subsp. *vulgare* var. *vulgare* under North Sinai conditions. *Res J Agr Biol Sci* 2(6): 571–577.
- Adesemoye AO, Egamberdieva D (2013) Beneficial effects of plant growth promoting rhizobacteria on improved crop production: the prospects for developing economies. In: Maheshwari DK, et al., (eds), *Bacteria in Agrobiolgy: Crop Productivity*. Springer-Verlag, Berlin.
- Afzal I, Basra SMA, Iqbal A (2005) The effects of seed soaking with plant growth regulators on seedling vigor of wheat under salinity stress. *J Stress Physiol Biochem* 1: 6–14.
- Ahemad M, Khan MS (2011) Effect of tebuconazole-tolerant and plant growth promoting *Rhizobium* isolate MRP1 on pea-*Rhizobium* symbiosis. *Sci Hort* 129: 266–272.
- Ahmad P (2013) *Oxidative Damage to Plants, Antioxidant Networks and Signaling*. Academic Press, New York.
- Ahmad P, Hakeem KR, Kumar A, Ashraf M, Akram NA (2012) Salt-induced changes in photosynthetic activity and oxidative defense system of three cultivars of mustard (*Brassica juncea* L.). *Afr J Biotechnol* 11: 2694–2703.
- Ali B (2015) Bacterial auxin signaling: comparative study of growth induction in *Arabidopsis thaliana* and *Triticum aestivum*. *Turkish J Bot* 39: 1–9.
- Ali B, Sabri AN, Ljung K, Hasnain S (2009) Auxin production by plant associated bacteria: impact on endogenous IAA content and growth of *Triticum aestivum* L. *Lett Appl Microbiol* 48: 542–547.
- Arkhipova TN, Prinsen EA, Veselov SU, Martinenko EV, Melentiev AI, Kudoyarova GR (2007) Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant Soil* 292: 305–315.
- Arora NK, Khare E, Oh JH, Kang SC, Maheshwari DK (2008) Diverse mechanisms adopted by fluorescent *Pseudomonas* PGC2 during the inhibition of *Rhizoctonia solani* and *Phytophthora capsici*. *World J Microbiol Biotechnol* 24: 581–585.

Arshad M, Shaharoona B, Mahmood T (2008) Inoculation with plant growth promoting rhizobacteria containing ACC-deaminase partially eliminates the effects of water stress on growth, yield and ripening of *Pisum sativum* L. *Pedosphere* 18: 611–620.

Ashraf M (2004) Photosynthetic capacity and ion accumulation in a medicinal plant henbane (*Hyoscyamus niger* L.) under salt stress. *J Appl Bot* 78: 91–96.

Ashraf MA, Ashraf M, Ali Q (2010) Response of two genetically diverse wheat cultivars to salt stress at different growth stages: leaf lipid peroxidation and phenolic contents. *Pak J Bot* 42: 559–566.

Atak M, Kaya MD, Kaya G, Çıkkılı Y, Çiftçi CY (2006) Effects of NaCl on the germination, seedling growth and water uptake of triticale. *Turk J Agric For* 30: 39–47.

Bano A, Fatima M (2009) Salt tolerance in *Zea mays* (L). following inoculation with *Rhizobium* and *Pseudomonas*. *Biol Fertil Soils* 45(4): 405–413.

Bano A, Batool R, Dazzo F (2010) Adaptation of chickpea to desiccation stress is enhanced by symbiotic rhizobia. *Symbiosis* 50: 129–133.

Bano Q, Ilyas N, Bano A, Zafar N, Akram A, Hassan F (2013) Effect of *Azospirillum* inoculation on maize (*Zea mays* L.) under drought stress. *Pak J Bot* 45(S1): 13–20.

Barassi CA, Ayrault G, Creus CM, Sueldo RJ, Sobrero MT (2006) Seed inoculation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce. *Sci Hort* 109: 8–14.

Barua S, Tripathi S, Chakraborty A, Ghosh S, Chakrabarti K (2012) Characterization and crop production efficiency of diazotrophic bacterial isolates from coastal saline soils. *Microbiol Res* 167: 95–102.

Bastian F, Cohen A, Piccoli P, Luna V, Baraldi R, Bottini R (1998) Production of indole-3-acetic acid and gibberellins A1 and A3 by *Acetobacter diazotrophicus* and *Herbaspirillum seropedicae* in chemically-defined culture media. *Plant Growth Regul* 24: 7–11.

Belimov AA, Dodd IC, Safronova VI, et al., (2014) Absciscic acid metabolizing rhizobacteria decrease ABA concentrations in planta and alter plant growth. *Plant Physiol Biochem* 74: 84–91.

Berg G, Egamberdieva D, Lugtenberg B, Hagemann M (2010) Symbiotic plant-microbe interactions: stress protection, plant growth promotion and biocontrol by *Stenotrophomonas*, In: Seckbach J, Grube M (eds), *Symbioses and Stress, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 445–460.

Bianco C, Defez R (2009) *Medicago truncatula* improves salt tolerance when nodulated by an indole-3-acetic acid-overproducing *Sinorhizobium meliloti* strain. *J Exp Bot* 60: 3097–3107.

Bottini R, Cassán F, Piccoli P (2004) Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion and yield increase. *Appl Microbiol Biotechnol* 65: 497–503.

Cakmakci R, Donmez D, Aydın A, Sahin F (2005) Growth promotion of plants by plant growth-promoting rhizobacteria under greenhouse and two different field soil conditions. *Soil Biol Biochem* 38: 1482–1487.

Camerini S, Senatore B, Lonardo E, et al., (2008) Introduction of a novel pathway for IAA biosynthesis to rhizobia alters vetch root nodule development. *Arch Microbiol* 190: 67–77.

Cassán F (2003) Activación de giberelinas in vivo por bacterias endofíticas a través de la deconjugación de glucosí conjugados y la 3β-hidroxilación. PhD thesis, Universidad Nacional de Río Cuarto, Argentina.

Cassán F, Vanderleyden J, Spaepen S (2014) Physiological and agronomical aspects of phytohormone production by model plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR) belonging to the genus *Azospirillum*. *J Plant Growth Regul* 33: 440–459.

CFS (2012) Committee on World Food Security, final report 39, 15–20 October, Rome, Italy. www.fao.org/fileadmin/user_upload/bodies/CFS_sessions/39th_Session/39emerg/MF027_CFS_39_FINAL_REPORT_compiled_E.pdf

Cicek N, Cakirlar H (2002) The effect of salinity on some physiological parameters in two maize cultivars. *Bulgarian J Plant Physiol* 28: 66–74.

Dardanelli MS, de Cordoba FJF, Espuny MR, et al., (2008) Effect of *Azospirillum brasilense* coinoculated with *Rhizobium* on *Phaseolus vulgaris* flavonoids and Nod factor production under salt stress. *Soil Biol Biochem* 40: 2713–2721.

Debez A, Chaibi W, Bouzid S (2001) Effect du NaCl et de regulateurs de croissance sur la germination d'Atriplex halimus L. Cahiers Agricultures 10: 135–138.

Dolatabadian A, Modarres Sanavy SAM, Ghanati F (2011) Effect of salinity on growth, xylem structure and anatomical characteristics of soybean. Not Sci Biol 3: 41–45.

Egamberdieva D (2005a) Characterization of *Pseudomonas* species isolated from the rhizosphere of plants grown in serozem soil, semi arid region of Uzbekistan. Sci World J 5: 501–509.

Egamberdieva D (2005b) Plant growth promoting rhizobacteria isolated from calcisol soil in a semiarid region of Uzbekistan: biochemical characterisation and effectiveness. Plant Nutr Soil Sci 168: 94–99.

Egamberdieva D (2007) The growth and nutrient uptake of maize inoculated with plant growth promoting bacteria affected by different soil types. Appl Soil Ecol 36: 184–189.

Egamberdieva D (2008) Plant growth promoting properties of bacteria isolated from wheat and pea grown in loamy sand soil. Turk J Biol 32: 9–15.

Egamberdieva D (2009) Alleviation of salt stress by plant growth regulators and IAA producing bacteria in wheat. Acta Physiol Plant 31: 861–864.

Egamberdieva D (2011) Survival of *Pseudomonas extremorientalis* TSAU20 and *P. chlororaphis* TSAU13 in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris*) under saline conditions. Plant Soil Environ 57(3): 122–127.

Egamberdieva D (2012a) *Pseudomonas chlororaphis*: a salt tolerant bacterial inoculant for plant growth stimulation under saline soil conditions. Acta Physiol Plant 34: 751–756.

Egamberdieva D (2012b) Indole-acetic acid production by root associated bacteria and its involvement in plant growth and development. In: Keller AH, Fallon MD (eds), Auxins: Structure, Biosynthesis and Functions. Nova Science Publishers, USA, pp. 103–122.

Egamberdieva D (2013) The role of phytohormone producing bacteria in alleviating salt stress in crop plants. In: Miransari M (ed.), Biotechnological Techniques of Stress Tolerance in Plants. Studium Press, Houston, pp. 21–39.

Egamberdieva D, Hoflich G (2002) Root colonization and growth promotion

of winter wheat and pea by *Cellulomonas* spp. At different temperatures. *J Plant Growth Regul* 38: 219–224.

Egamberdieva D, Hoflich G (2003) Influence of growth promoting bacteria on the growth of wheat at different soils and temperatures. *Soil Biol Biochem* 35: 973–978.

Egamberdieva D, Hoflich G (2004) Importance of plant growth promoting bacteria on growth and nutrient uptake of cotton and pea in semi-arid region Uzbekistan. *J Arid Environ* 56: 293–301.

Egamberdieva D, Islam KR (2008) Salt tolerant rhizobacteria: plant growth promoting traits and physiological characterization within ecologically stressed environment. In: Ahmad I, Pichtel J, Hayat S (eds), *Plant-Bacteria Interactions: Strategies and Techniques to Promote Plant Growth*. Wiley-VCH, Weinheim, pp. 257–281.

Egamberdieva D, Jabborova D (2013) Biocontrol of cotton damping-off caused by *rhizoctonia solani* in salinated soil with rhizosphere bacteria. *Asian Australas J Plant Sci Biotechnol* 7(2): 31–38.

Egamberdieva D, Kucharova Z (2009) Selection for root colonising bacteria stimulating wheat growth in saline soils. *Biol Fertil Soils* 45: 561–573.

Egamberdieva D, Lugtenberg B (2014) PGPR to alleviate salinity stress on plant growth. In: Miransari M (ed.), *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*. Springer, New York, pp. 73–96.

Egamberdieva D, Hoflich G, Davranov K (2001) Influence of growth-promoting bacteria on the growth and nutrient uptake of cotton and wheat. In: Horst WJ, et al. (eds), *Developments in Plant and Soil Sciences, Plant Nutrition: Food Security and Sustainability of Agro-Ecosystems Through Basic and Applied Research*. Springer, Dordrecht, pp. 674–675.

Egamberdieva D, Kamilova F, Validov S, Gafurova L, Kucharova Z, Lugtenberg B (2008) High incidence of plant growth-stimulating bacteria associated with the rhizosphere of wheat grown in salinated soil in Uzbekistan. *Environ Microbiol* 19: 1–19.

Egamberdieva D, Kucharova Z, Davranov K, et al. (2011) Bacteria able to control foot and root rot and to promote growth of cucumber in salinated soils. *Biol Fertil Soils* 47: 197–205.

Egamberdieva D, Berg G, Chebotar V, et al. (2012) Bacteria controlling foot and root rot and promoting growth of cucumber and tomato in salinated soil. In: Pertot I, Elad Y, Gessler C (eds), Biological Control of Fungal and Plant Pathogens. IOBC/WPRS, France, pp. 107–112.

Egamberdieva D, Berg G, Lindstrom K, Rasanen L (2013a) Alleviation of salt stress in cucumber and tomato by root colonising bacteria. In: Miransari M (ed.), Soil Microbiology and Biotechnology. Studium Press, Houston, pp. 113–126.

Egamberdieva D, Jabborova D, Mamadalieva N (2013b) Salt tolerant *Pseudomonas extremorientalis* able to stimulate growth of *Silybum marianum* undersalt stress condition. Medicinal Aromatic Plant Sci Biotechnol 7(1): 7–10.

Egamberdieva D, Hashem A, Abd-Allah EF (2014) Biological control of fungal disease by rhizobacteria under saline soil conditions. In: Ahmad P, Wani R (eds), Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environments. Elsevier, Dordrecht, pp. 163–169.

Fasciglione G, Casanovas EM, Yommi A, Sueldo RJ, Barassi CA (2012) *Azospirillum* improves lettuce growth and transplant under saline conditions. J Sci Food Agric 92: 2518–2523.

Fassler E, Evangeloua MW, Robinson BH, Schulin R (2010) Effects of indole-3-acetic acid (IAA) on sunflower growth and heavy metal uptake in combination with ethylene diamine disuccinic acid (EDDS). Chemosphere 80: 901–907.

Figueiredo MVB, Burity HA, Martinez CR, Chanway CP (2008) Alleviation of drought stress in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by co-inoculation with *Paenibacillus polymyxa* and *Rhizobium tropici*. Appl Soil Ecol 4: 182–188.

Frankenberger JWT, Arshad M (1995) Microbial synthesis of auxins. In: Frankenberger WT, Arshad M (eds), Phytohormones in Soils. Marcel Dekker, New York, pp. 35–71.

Fu Q, Liu C, Ding N, Lin Y, Guo B (2010) Ameliorative effects of inoculation with the plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas* sp. DW1 on growth of eggplant (*Solanum melongena* L.) seedlings under salt stress. Agric Water Man 97(12): 1994–2000.

Fulchieri M, Lucangeli C, Bottini R (1993) Inoculation with *Azospirillum lipoferum* affects growth and gibberellin status of corn seedling roots. Plant

Cell Physiol 34: 1305–1309.

Gamalero E, Glick BR (2011) Mechanisms used by plant growth-promoting bacteria. In: Maheshwari DK (ed.), *Bacteria in Agrobiolgy: Plant Nutrient Management*. Springer Verlag, Berlin.

Ghazizade M, Golkar P, Salehinejad F (2012) Effect of salinity stress on germination and seedling characters in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) genotypes. *Ann Biol Res* 3(1): 114–118.

Ghoulam C, Fares K (2001) Effect of salinity on seed germination and early seedling growth of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Seed Sci Technol* 29: 357–364.

Glick BR (2012) Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Scientifica article ID* 963401.

Golpayegani A, Tilebeni HG (2011) Effect of biological fertilizers on biochemical and physiological parameters of Basil (*Ocimum basilicum* L.) *Medicine Plant. Am-Eurasian J Agric Environ Sci* 11(3): 411–416.

Guodien J, Zvirnaite V (1971) Effect of IAA on growth and synthesis of N compounds in Lucerne. *Luk TSR Aukstuja Mosklo Darbai Biologia* 17: 77–87.

Gul B, Khan MA, Weber DJ (2000) Alleviation salinity and dark-enforced dormancy in *Allenrolfea occidentalis* seeds under various thermoperiods. *Aust J Bot* 48: 745–752.

Günes A, Turan M, Güllüce M, Sahin F (2014) Nutritional content analysis of plant growth-promoting rhizobacteria species. *Eur J Soil Biol* 60: 88–97.

Gutierrez-Manero FJ, Ramos B, Probanza A, Mehouchi J, Talon M (2001) The plant growth promoting rhizobacteria *Bacillus pumilus* and *Bacillus licheniformis* produce high amounts of physiologically active gibberelins. *Physiol Plant* 111: 206–211.

Haas D, Defago G (2005) Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nat Rev Microbiol* 3: 307–319.

Hamayun M, Khan SA, Shinwari ZK, Khan AK, Ahmad N, Lee IJ (2010) Effect of polyethylene glycol induced drought stress on physio-hormonal attributes of soybean. *Pak J Bot* 42: 977–986.

Hameed A, Egamberdieva D, Abd-Allah EF, Hashem A, Kumar A, Ahmad P (2014) Salinity stress and arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. In: Miransari M (ed.), *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*. Springer, New York, pp. 139–159.

Han HS, Lee KD (2005) Plant growth promoting rhizobacteria effect on antioxidant status, photosynthesis, mineral uptake and growth of lettuce under soil salinity. *Res J Agric Biol Sci* 1(3): 210–215.

Hashem A, Abd-Allah EF, Alqarawi AA, Al Huqail Asma A, Egamberdieva D (2014) Alleviation of abiotic salt stress in *Ochradenus baccatus* (Del.) by *Trichoderma hamatum* (Bonord.) Bainier. *J Plant Interact* 9: 857–868.

Hayat AS, Hasan S, Ahmad A (2008) A comparative effect of IAA and 4-Cl-IAA on growth, nodulation and nitrogen fixation in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Acta Physiol Plant* 30: 35–41.

Hedden P, Phillips AL (2000) Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes. *Trends Plant Sci* 5: 523–530.

Iqbal M, Ashraf M (2010) Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Environ Exp Bot* 86: 76–85.

Iqbal N, Nazar R, Khan MIR, Masood A, Khan NA (2011) Role of gibberellins in regulation of source–sink relations under optimal and limiting environmental conditions. *Curr Sci* 100: 110.

Jabborova D, Egamberdieva D, Davranov K, Jabborov M (2013a) Restoration of growth of soybean under saline conditions due to inoculation with *Bradyrhizobium japonicum* and *Pseudomonas putida*. *Uzbek Biol J* 5: 23–26.

Jabborova D, Qodirova D, Egamberdieva D (2013b) Improvement of seedling establishment of soybean using IAA and IAA producing bacteria under saline conditions. *Soil Water J* 2(2): 531–539.

Jackson M (1997) Hormones from roots as signals for the shoots of stressed plants. *Elsevier Trends J2*: 22–28.

Jaleel CA, Manivavannan P, Sankar P, et al., (2007) *Pseudomonas fluorescens* enhances biomass yield and ajmalicine production in *Catharanthus roseus* under water deficit stress. *Colloid Surf B: Biointerfaces* 60(1): 7–11.

Jamil M, Lee DB, Jung KY, Ashraf M, Lee SC, Rhal ES (2006) Effect of salt (NaCl) stress on germination and early seedling growth of four vegetables species. *J Cent Eur Agric* 7: 273–282.

Janda T, Horváth E, Szalai J, Páldi E (2007) Role of salicylic acid in the induction of abiotic stress tolerance. In: Hayat S, Ahmad A (eds.), *Salicylic*

Acid – A Plant Hormone. Springer, Berlin, pp.91–150.

Javid MG, Sorooshzadeh A, Moradi F, Sanavy SAMM, Allahdadi I (2011) The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. Aust J Crop Sci 5(6): 726–734.

Jha Y, Subramanian RB (2013) Paddy plants inoculated with PGPR show better growth physiology and nutrient content under saline conditions. Chilean J Agric Res 73(3): 213–219.

Kang J, Hwang JU, Lee M, et al., (2010) PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid. Proc Natl Acad Sci USA 107: 2355–2360.

Karadeniz A, Topcuoglu SF, Inan S (2006) Auxin, gibberellin, cytokinin and abscisic acid production in some bacteria. World J Microbiol Biotech 22(10): 1061–1064.

Kaveh H, Nemati H, Farsi M, Jartoodeh SV (2011) How salinity affect germination and emergence of tomato lines. J Biol Environ Sci 5(15): 159–163.

Kaya MD, Üpek A, Öztürk A (2003) Effects of different soil salinity levels on germination and seedling growth of safflower (*Carthamus tinctorius* L). Turk J Agric For 27: 221–227.

Kaymakanova M (2009) Effect of salinity on germination and seed physiology in bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Biotechnol Biotechnol Equipment 23: 326–329.

Khadri M, Tejera NA, Lluch K (2006) Alleviation of salt stress in common bean (*Phaseolus vulgaris*) by exogenous abscisic acid supply. J Plant Growth Regul 25: 110–119.

Khan AL, Hamayun M, Yoon-Ha Kim, Kang SM, Lee JH, Lee IN (2011) Gibberellins producing endophytic *Aspergillus fumigatus* sp. LH02 influenced endogenous phytohormonal levels, isoflavonoids production and plant growth in salinity stress. Process Biochem 46: 440–447.

Khan MA, Weber DJ (1986) Factors influencing seed germination in *Salicornia pacificavar. utahensis*. Am J Bot 73: 1163–1167.

Khan MA, Gul B, Weber D (2004) Action of plant growth regulators and salinity on seed germination of *Ceratoides lanata*. Can J Bot 82: 37–42.

Kishore GK, Pande S, Podile AR (2005) Phylloplane bacteria increase

seedling emergence, growth and yield of field-grown groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Lett Appl Microbiol* 40: 260–268.

Kumar A, Maurya BR, Raghuwanshi R (2014) Isolation and characterization of PGPR and their effect on growth, yield and nutrient content in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Biocatalysis Agric Biotechnol* 3: 121–128.

Lambrecht M, Okon Y, Vande Broek A, Vanderleyden J (2000) Indole-3-acetic acid: a reciprocal signalling molecule in bacteria plant interactions. *Trends Microbiol* 8: 298–300.

Lenin G, Jayanthi M (2012) Indole acetic acid, gibberellic acid and siderophore production by pgpr isolates from rhizospheric soils of *Catharanthus roseus*. *Int J Pharmaceut Biol Arch* 3(4): 933–938.

Lucangeli C, Bottini R (1997) Effects of *Azospirillum* spp. on endogenous gibberellin content and growth maize (*Zea mays* L.) treated with uniconazole. *Symbiosis* 23: 63–71.

Lugtenberg B, Kamilova F (2009) Plant growth-promoting rhizobacteria. *Ann Rev Microb* 63: 541–556.

Lugtenberg BJJ, Dekkers L, Bloemberg GV (2001) Molecular determinants of rhizosphere colonization by *Pseudomonas*. *Ann Rev Phyt* 39: 461–490.

Lyan Y, Shurigin V, Egamberdieva D, Davranov K (2012) Isolation and characterization of the new active strains of *Pseudomonas* genus. *Rep Acad Sci Uzbek* 4: 65–70.

Maggio A, Barbieri G, Raimondi G, de Pascale S (2010) Contrasting effects of GA3 treatments on tomato plants exposed to increasing salinity. *J Plant Growth Regul* 29: 63–72.

Maheshwari DK (ed.) *Bacteria in Agrobiolgy: Plant Nutrient Management*. Springer, Berlin, pp. 17–46.

Malhotra M, Srivastava S (2009) Stress-responsive indole-3-acetic acid biosynthesis by *Azospirillum brasilense* SM and its ability to modulate plant growth. *Eur J Soil Biol* 45: 73–80.

Mantri N, Patade V, Penna S, Ford R, Pang E (2012) Abiotic stress responses in plants: present and future. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds), *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability*. Springer, New York, pp. 1–19.

Marulanda A, Barea JM, Azcon R (2009) Stimulation of plant growth and drought tolerance by native microorganisms (am fungi and bacteria) from dry environments: mechanisms related to bacterial effectiveness. *J Plant Growth Regul* 28: 115–124.

Masciarelli O, Urbani L, Reinoso H, Luna V (2013) Alternative mechanism for the evaluation of indole-3-acetic acid (iaa) production by *Azospirillum brasilense* strains and its effects on the germination and growth of maize seedlings. *J Microb* 51(5): 590–597.

Mensah JK, Ihenyen J (2009) Effects of salinity on germination, seedling establishment and yield of three genotypes of mung bean (*Vignamungo* L. Hepper) in Edo State, Nigeria. *Nigerian Ann Nat Sci* 8(2): 17–24.

Mensah JK, Akomeah PA, Ikhajiagbe B, Ekpekurede EO (2006) Effects of salinity on germination, growth and yield of five groundnut genotypes. *Afr J Biotech* 5(20): 1973–1979.

Minaxi LN, Yadav RC, Saxena J (2012) Characterization of multifaceted *Bacillus* sp. RM-2 for its use as plant growth promoting bioinoculant for crops grown in semi arid deserts. *Appl Soil Ecol* 59: 124–135.

Misra N, Gupta G, Jha PN (2012) Assessment of mineral phosphate-solubilizing properties and molecular characterization of zinc-tolerant bacteria. *J Basic Microbiol* 52: 549–558.

Mohamed HI, Gomaa EZ (2012) Effect of plant growth promoting *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas fluorescens* on growth and pigment composition of radish plants (*Raphanus sativus*) under NaCl stress. *Photosynthetica* 50(2): 263–272.

Mok MC (1994) Cytokinins and plant development – an overview. In: Mok DWS, Mok MC (eds), *Cytokinins: Chemistry, Activity and Function*. CRC Press, New York, pp. 115–166.

Molina-Favero C, Creus CM, Lanteri ML, et al., (2007) Nitric oxide and plant growth promoting rhizobacteria: common features influencing root growth and development. *Adv Bot Res* 46: 1–33.

Montealegre C, Graham PH, Kipe-Nolt JA (1995) Preference in the nodulation of *Phaseolus vulgaris* cultivar RAB39. *Can J Microbiol* 41: 992–999.

Moutia JY, Spaepen SSS, Vanderleyden J (2010) Plant growth promotion

by *Azospirillum* sp. in sugarcane is influenced by genotype and drought stress. *Plant Soil* 337: 233–242.

Munns R (2002) Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ* 20: 239–250.

Munns R, Tester M (2008) Mechanisms of salinity tolerance. *Annu Rev Plant Biol* 59: 651–681.

Munns R, Termaat A (1986) Whole plant responses to salinity. *Austr J Plant Physiol* 13: 143–160.

Nadeem SM, Zahir ZA, Naveed M, Asghar HN, Arshad M (2010) Rhizobacteria capable of producing ACC-deaminase may mitigate the salt stress in wheat. *Soil Sci Soc Am J* 74: 533–542.

Naidu CV (2001) Improvement of seed germination in red sanders (*Pterocarpus santalinus* Linn. F) by plant growth regulators. *Indian J Plant Physiol* 6: 205–207.

Omami EN (2005) Response of amaranth to salinity stress. PhD thesis, University of Pretoria, South Africa, pp. 86–115.

Ortiz-Castro R, Valencia-Cantero E, Lopez-Bucio J (2008) Plant growth promotion by *Bacillus megaterium* involves cytokinin signaling. *Plant Signal Behavior* 3(4): 263–265.

Parida AK, Das AB (2005) Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol Environ Safety* 60: 324–349.

Parker MB, Gaines TP, Hook JE, Gascho GJ, Maw BW (1987) Chloride and water stress effects on soybean in pot culture. *J Plant Nutr* 10: 517–538.

Patel D, Jha CK, Tank N, Saraf M (2012) Growth enhancement of chickpea in saline soils using plant growth-promoting rhizobacteria. *J Plant Growth Regul* 31: 53–62.

Patten CL, Glick BR (1996) Bacterial biosynthesis of indole-3-acetic acid. *Can J Microbiol* 42: 207–220.

Patten CL, Glick BR (2002) Role of *Pseudomonas putida* indole-acetic acid in development of the host plant root system. *Appl Environ Microbiol* 68: 3795–3801.

Rabie GH, Almadini AM (2005) Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress. *Afr J Biotech* 4 (3): 210–222.

Rabie GH, Aboul-Nasr MB, Al-Humiany A (2005) Increase salinity tolerance of cowpea plants by dual inoculation of Am fungus *Glomus clarum* and nitrogen- fixer *Azospirillum brasilense*. *Mycobiology* 33(1): 51–61.

Rajasekar S, Elango R (2011) Effect of microbial consortium on plant growth and improvement of alkaloid content in *Withania somnifera* (Ashwagandha). *Curr Bot* 2(8): 27–30.

Ramalingam R, In-Jung L (2013) Ameliorative effects of spermine against osmotic stress through antioxidants and abscisic acid changes in soybean pods and seeds. *Acta Physiol Plant* 35: 263–269.

Razmjoo K, Heydarizadeh P, Sabzalian MR (2008) Effect of salinity and drought stresses on growth parameters and essential oil content of *Matricaria chamomila*. *Int J Agric Biol* 10: 451–454.

Reetha S, Bhuvaneswari G, Thamizhiniyan P, Ravi Mycin T (2014) Isolation of indole acetic acid (IAA) producing rhizobacteria of *Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis* and enhance growth of onion (*Allim cepa*. L). *Int J Curr Microbiol Appl Sci* 3(2): 568–574.

Reinoso H, Dauría C, Luna V, Pharis R, Bottini R (2002) Dormancy in peach (*Prunus persica* L.) flower buds VI. Effects of gibberellins and an acylcyclohexanedione (Cimectacarb) on bud morphogenesis in field experiments with orchard trees and on cuttings. *Can J Bot* 80: 656–663.

Rojas-Tapias D, Moreno-Galván A, Pardo-Díaz S, Obando M, Rivera D, Bonilla R (2012) Effect of inoculation with plant growth-promoting bacteria (PGPB) on amelioration of saline stress in maize (*Zea mays*). *Appl Soil Ecol* 61: 264–272.

Sadeghi A, Karimi E, Dahaji PA, Javid MG, Dalvand Y, Askari H (2012) Plant growth promoting activity of an auxin and siderophore producing isolate of *Streptomyces* under saline soil conditions. *World J Microbiol Biotechnol* 28: 1503–1509.

Sakhabutdinova AR, Fatkhutdinova DR, Bezrukova MV, Shakirova FM (2003) Salicylic acid is the damaging action of stress factors on wheat plants. *Bulg J Plant Physiol* 314–319.

Saravanakumar D, Samiyappan R (2007) ACC deaminase from *Pseudomonas fluorescens* mediated saline resistance in groundnut (*Arachis*

hypogaea) plants. J Appl Microbiol 102(5): 1283–1292.

Sastry EVD, Shekhawa KS (2001) Alleviatory effect of GA3 on the effect of salt at seedling stage in wheat (*Triticum aestivum*). Indian J Agric Res 35: 226–231.

Shah SH (2007) Effects of salt stress on mustard as affected by gibberellic acid application. Gen Appl Plant Physiol 33: 97–106.

Shashidhar VR, Prasad TG, Sudharshan L (1996) Hormone signals from roots to shoots of sunflower (*Helianthus annuus* L.) moderate soil drying increases delivery of abscisic acid and depresses delivery of cytokinins in xylem sap. Ann Bot 78: 151–155.

Singleton PW, Bohlool B (1984) Effect of salinity on the nodule formation by soybean. Plant Physiol 74: 72–76.

Sokolova MG, Akimova GP, Vaishlya OB (2011) Effect of phytohormones synthesized by rhizosphere bacteria on plants. Appl Biochem Microbiol 47(3): 274–278.

Somers E, Vanderleyden J, Srinivasan M (2004) Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. Crit Rev Microbiol 30(4): 205–40.

Spaepen S, Vanderleyden J (2010) Auxin and plant-microbe interactions. Cold Spring Harbor Perspect Biol doi: 10.1101/cshperspect.a001438

Spaepen S, Vanderleyden J, Remans R (2007) Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signalling. FEMS Microb Rev 31: 425–448.

Spaepen S, Boddelaere S, Croonenborghs A, Vanderleyden J (2008) Effect of *Azospirillum brasiliense* indole-3-acetic acid production on inoculated wheat plants. Plant Soil 312: 15–23.

Spaepen S, Vanderleyden J, Okon Y (2009) Plant growth- promoting actions of rhizobacteria. Adv Bot Res 51: 283–320.

Srinivasan PS, Gopal KS (1977) Effect of plantofix and NAA formulation on groundnut var TMU-7. Curr Sci 46: 119–120.

Taffouo VD, Meguekam L, Amougou A, Ourry A (2010) Salt stress effect on germination, plant growth and accumulation of metabolites in five leguminous plants. J Agric Sci Technol USA 4(2): 27–33.

Tanimoto E (2005) Regulation of root growth by plant hormones: roles for auxin and gibberellin. Crit Rev Plant Sci 24: 249–265.

Teale WD, Paponov IA, Palme K (2006) Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development. Nat Rev Mol Cell Biol 7: 847–859.

Teixeira da Silva JA, Egamberdieva D (2013) Plant-growth promoting rhizobacteria and medicinal plants. In: Recent Progress in Medicinal Plants, Volume 38, Essential Oils III and Phytopharmacology. Studium Press, Houston, pp. 26–42.

Tisdall JM, Oades JM (1982) Organic matter and water stable aggregates in soils. J Soil Sci 33: 141–163.

Tiwari S, Singh P, Tiwari R, et al., (2010) Salt-tolerant rhizobacteria-mediated induced tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) and chemical diversity in rhizosphere enhance plant growth. Biol Fertil Soils 47: 907–916.

Turan M, Güllüce M, Cakmakcı R, Sahin F (2013) Effect of plant growth-promoting rhizobacteria strain on freezing injury and antioxidant enzyme activity of wheat and barley. J Plant Nutr 36: 731–748.

Turan M, Ekinici M, Yildirim E, et al., (2014) Plant growth-promoting rhizobacteria improved growth, nutrient, and hormone content of cabbage (*Brassica oleracea*) seedlings. Turk J Agric For 38: 327–333.

Tuteja N, Sopory SK (2008) Chemical signaling under abiotic stress environment in plants. Plant Signal Beh 3: 525–536.

Upadhyay SK, Singh JS, Singh DP (2011) Exopolysaccharide-producing plant growth promoting rhizobacteria under salinity condition. Pedosphere 2: 214–222.

Vazquez P, Holguin G, Puente ME, Lopez-Cortes A, Bashan Y (2000) Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon. Biol Fertil Soils 30: 460–468.

Vessey JK, Heisinger KG (2001) Effect of *Penicillium bilaii* inoculation and phosphorus fertilization on root and shoot parameters of field-grown pea. Can J Plant Sci 81: 361–366.

Vivas A, Marulanda A, Ruiz-Lozano JM, Barea JM, Azcon R (2003) Influence of a *Bacillus* sp. on physiological activities of two arbuscular mycorrhizal fungi and on plant responses to PEG – induced drought stress. Mycorrhiza 13: 249–256.

Wilmowicz E, Kesy J, Kopcewicz J (2008) Ethylene and ABA interactions in the regulation of flower induction in *Pharbitis nil*. J Plant Physiol 165: 1917–1928.

Woodward AW, Bartel B (2005) Auxin: regulation, action and interaction. Ann Bot 95: 707–735.

Wu Z, Peng Y, Guo L, Li C (2014) Root colonization of encapsulated *Klebsiella oxytoca* Rs-5 on cotton plants and its promoting growth performance under salinity stress. *Eur J Soil Biol* 60: 81–87.

Yandigeri MS, Meena KK, Singh D, et al., (2012) Drought-tolerant endophytic actinobacteria promote growth of wheat (*Triticum aestivum*) under water stress conditions. *Plant Growth Regul* 68: 411–420.

Yao L, Wu Z, Zheng Y, Kaleem I, Li C (2010) Growth promotion and protection against salt stress by *Pseudomonas putida* Rs-198 on cotton. *Eur J Soil Biol* 46: 49–54.

Yildirim E, Turan M, Ekinici M, Dursun A, Cakmakci R (2011) Plant growth promoting rhizobacteria ameliorate deleterious effect of salt stress on lettuce. *Sci Res Essays* 6(20): 4389–4396.

فصل ۱۴:

برهمکنش‌های هم‌افزا بین باکتری مرتبط با ریشه، ریزوبیا و نخود در شرایط تنش

دیلغوزا اکمبردیوا، انور ابدیو و بوتیر خایتو

۱-۱۴- مقدمه

تنش‌های غیرزیستی از جمله خشکی و شوری از پیامدهای اصلی تغییرات آب و هوایی هستند و چالش بزرگی برای تأمین امنیت غذایی، گرسنگی و سوء تغذیه هستند (اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۰۷؛ پرویز و ساتیاوتی، ۲۰۰۸؛ توبروسا، ۲۰۱۲). نخود (*Cicer arietinum* L.) یک محصول لگوم است که در سرتاسر جهان، با تولید کل سالیانه ۱۱/۶ میلیون تن کشت می‌شود و یک منبع مهم پروتئین در بسیاری از کشورهاست (نامور و شریفی، ۲۰۱۱). نخود به‌عنوان منبع خوبی از کلسیم، منیزیم، پتاسیم، فسفر، آهن، روی و منگنز در نظر گرفته می‌شود (ابریکسی و همکاران، ۲۰۰۳). نخود می‌تواند در طیف وسیعی از شرایط آب و هوایی کشاورزی در سراسر جهان رشد کند و به‌طور بالقوه محصول اقتصادی و منبع نیتروژن در سیستم تثبیت بیولوژیکی نیتروژن است (نیفلر و همکاران، ۲۰۱۱). نخود می‌تواند تا ۱۴۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار را در فصل رشد تثبیت کند (کومار و ابو، ۲۰۰۱) که می‌تواند به‌طور مستقیم توسط گیاه استفاده شود و حساسیت کمی تصعید، نترات‌زدایی و آب‌شویی دارد و از آلوده شدن منابع خاک و آب جلوگیری می‌کند. برای مثال، ضیا و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند که استفاده از نخود در سیستم‌های کشت مخلوط میانگین عملکرد کل دانه را تا ۲۸ درصد افزایش می‌دهد، لذا به کشاورزان اجازه تولید محصول بیش‌تر در سال را می‌دهد.

نخود به‌عنوان گیاهی که به تنش‌های غیرزیستی حساس است شناخته شده‌است تنش‌های گرما، آب و شوری بالا عامل کاهش عملکرد آن است (قندور، ۲۰۰۲؛ مولینا و همکاران، ۲۰۱۱؛ اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۴ الف). تلاش‌های پژوهشی مستمر برای بهبود تحمل نمک و عملکرد گیاهان لگومینوزه در حال انجام است. به علاوه، شیوه‌های کشاورزی ارگانیک، هم‌چون استفاده از کود آلی، کمپوست، کود زیستی و بازیافت بقایای محصول و یا کودهای سبز، نیز خاک‌های تخریب شده تحت تأثیر شوری را بهبود می‌بخشند (ادسموی و اگمبردیوا، ۲۰۱۳؛ اگمبردیوا، ۲۰۰۸؛ پتما و سکخیول، ۲۰۱۲). مطالعات متعددی نشان دادند که شوری خاک مانع رشد و توسعه نخود می‌شود و فرآیندهای تشکیل غده و تثبیت نیتروژن را کاهش می‌دهد (اگمبردیوا و همکاران،

۲۰۱۴ الف؛ سینگ و همکاران، ۲۰۰۱). استفاده از باکتری مرتبط با ریشه که با برهمکنش با گیاهان اثرات تنش‌های مختلف را کاهش می‌دهد، فناوری جدید، ارزان و پیشرفته‌ای برای مواجهه با مشکلات شوری بازی می‌کند (ارشد و همکاران، ۲۰۰۸؛ برگ و همکاران، ۲۰۱۰؛ اگمبردیوا و گفوروا، ۲۰۰۸؛ پلیگو و همکاران، ۲۰۱۱).

در ریزوسفر، نشان داده شده‌است که همکاری بین جنس‌های مختلف باکتریایی مانند *Bacillus*، *Pseudomonas*، *Arthrobacter* و *Rhizobium* رشد گیاهان لگومینوزه را ارتقا می‌بخشد (دی و همکاران، ۲۰۰۴؛ اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۳ الف؛ راتی و همکاران، ۲۰۰۱).

قارچ میکوریزا آربسکولار^۱ *G. mosseae* (AMF) باعث ایجاد همزیستی مفید با نخود می‌شود و باعث افزایش بیوماس ریشه و اندام هوایی در سطوح مختلف شوری می‌شود (میرانسری و اسمیت، ۲۰۰۸). گارگ و باهر (۲۰۱۳) نشان دادند که همزیستی بیش‌تر میکوریزا با ریشه‌های نخود باعث انباشته پرولین ناشی از شوری، از طریق مهار پرولین دهیدروژناز می‌شود. بذور نخود تیمار شده با سویه‌های مختلف *Trichoderma harzianum* به‌طور معنی‌داری ارتفاع گیاه، وزن تر، وزن خشک، تعداد گره‌ها، غلاف‌ها و عملکرد را در مقایسه با شاهد‌های تلقیح نشده^۲ افزایش می‌دهد (پاتل و همکاران، ۲۰۱۲). گزارش‌های موجود بهبود عملکرد، سلامت و گره‌زایی نخود را هنگام تلقیح توأم^۳ با تنظیم‌کننده‌های رشد ریزوباکتر (PGPR) را نسبت به تلقیح با ریزوبیا^۴ نشان می‌دهند.

در این فصل، برخی از مطالعات اثرات تنش‌های نمک و خشکی بر رشد گیاهان و عملکرد همزیستی نخود با ریزوبیا هستند بحث می‌شود. به علاوه، این فصل برهمکنش‌های ریزوبیا و PGPR را در ریزوسفر نخود، اثرات مضر و مفید آن‌ها بر رشد و توسعه گیاه در محیط دشوار و مکانیسم‌های درگیر در تحریک رشد گیاه، بهبود عملکرد همزیستی و کاهش تنش شوری را توصیف می‌کند.

1. Arbuscular mycorrhizal fungi

2. Uninoculated

3. Co-inoculated

4. Rhizobia

۲-۱۴- نخود و تنش غیرزیستی

رشد، توسعه و عملکرد هم‌زیستی نخود به شدت توسط عوامل تنش غیر زیستی مانند خشکی، شوری و کمبود مواد مغذی تحت تأثیر قرار می‌گیرد (گیلر، ۲۰۰۱). مطالعات پیشین نشان دادند که تنش شوری و خشکی منجر به کاهش معنی‌دار تجمع بیوماس گیاه (ریشه و اندام هوایی)، کلنی‌شدن^۱ ریزوبیا، توسعه گره و فعالیت نیتروژناز در نخود می‌شود (گارگ و باهر، ۲۰۱۳؛ سینگ و همکاران، ۲۰۰۱؛ یاداو و همکاران، ۱۹۸۹). طبق اظهارات دوا (۱۹۹۲)، غلظت نمک بالا به طور منفی فیزیولوژی گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد و سطوح EC بالاتر از $6\text{ds}\cdot\text{m}^{-1}$ به طور کلی از رشد گیاه جلوگیری می‌کند. گره‌زایی نخود نیز به طور کامل تحت شرایط خاک شور سرکوب شد (اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۴ الف؛ شوريجين و همکاران، ۲۰۱۲).

در مطالعه‌ای دیگر، میلان و همکاران (۲۰۰۶) نشان دادند که شوری خاک جوانه‌زنی را تحت تأثیر قرار می‌دهد که این امر منجر به ضعف گیاه در ایستادن، کاهش بیوماس، سایز بذر و عملکرد دانه می‌شود. طبق اظهارات صدیخی و ربیه (۲۰۰۱)، نخود یک گیاه حساس به نمک است و شرایط ۲۵ میلی مولار NaCl منجر به کاهش ۷۱ درصدی در رشد می‌شود. نتایج مشابه توسط اگمبردیوا و همکاران (۲۰۱۴ الف) مشاهده شد، جایی که ویژگی‌های درصد جوانه‌زنی و رشد گیاهچه ژنوتیپ‌های نخود توسط شوری افزایش یافته از $0/5\text{ds}\cdot\text{m}^{-1}$ تا $10\text{ds}\cdot\text{m}^{-1}$ کاهش یافتند. در مطالعه‌ای دیگر، مشاهده شده است که کاهش جوانه‌زنی بذر (در ۹ روز بعد از کشت)، در مقایسه با شاهد مربوطه، کم‌تر از ۲۵ درصد برای ژنوتیپ‌های America و Eroni بود (جدول ۱-۱۴). بذور Yulduz و Flip 03-59c در غلظت نمک $10\text{ds}\cdot\text{m}^{-1}$ نسبت به دیگر ژنوتیپ‌های نخود جوانه‌زنی بهتر نشان داد (جدول ۱-۱۴ را ببینید).

جدول ۱۴-۱- جوانه‌زنی* ژنوتیپ‌های سویا ۳، ۶ و ۹ روز بعد از کشت در پتری‌دیش در غلظت‌های مختلف NaCl

واریت	روز ۳			روز ۶			روز ۹		
	0 ds·m ⁻¹	5 ds·m ⁻¹	10 ds·m ⁻¹	0 ds·m ⁻¹	5 ds·m ⁻¹	10 ds·m ⁻¹	0 ds·m ⁻¹	5 ds·m ⁻¹	10 ds·m ⁻¹
Flip 03-59c	۱۰/۲	۱۰/۲	۱۰/۲	۱۸	۱۴/۶	۱۶/۳	۲۰	۱۸/۲	۱۶/۳
Bujur	۶/۴	۷/۲	۴/۲	۱۲/۳	۸/۶	۶	۱۴/۵	۱۰/۲	۸/۲
Eroni	۸/۳	۶/۳	۲/۴	۱۰/۲	۱۲	۴	۱۲/۳	۱۴	۴
Amerika	۴/۲	۶/۳	۰	۱۴/۵	۸/۵	۰	۱۶	۸/۵	۰
Yulduz	۱۴/۴	۱۶	۶/۲	۱۸/۲	۱۸	۱۰	۲۰	۱۸	۱۰
Jaydari	۷	۸/۲	۵/۵	۱۶	۱۶	۸	۱۸/۸	۱۸	۸

* تعداد بذور جوانه‌زده (کل بذور، ۲۰)

مشاهده شده است که اغلب ژنوتیپ‌های نخود حساس به نمک بوده، بطوریکه میزان جوانه‌زنی با افزایش شوری کاهش می‌یابد. قندور (۲۰۰۲) و وادز و همکاران (۲۰۰۷) کاهش درصد جوانه‌زنی و ظهور گیاهچه را با افزایش شوری مشاهده کردند. کروما (۲۰۰۹) رشد، گره‌زایی، تثبیت نیتروژن و توزیع مجدد یونی را در دو وارسته نخود ارزیابی کرد و دریافت که رقم متحمل به نمک قادر به محافظت از دستگاه‌های فتوسنتزی و همزیستی خود در مقابل یون‌های سمی Na و Cl است. با این حال، به دلیل پیچیدگی ژنتیکی و فیزیولوژیکی صفت تحمل به نمک، این تلاش‌ها با موفقیت محدود صورت گرفته است (دوپییدی و همکاران، ۲۰۱۰؛ فلاورز و همکاران، ۲۰۱۰).

اثرات متقابل همزیستی نخود و *Mezorhizobium ciceri* حساس به شوری شناخته شده‌اند (راو و همکاران، ۲۰۰۲). کاهش رشد لگوم همزیست ممکن است به این دلیل باشد که تنش شوری باعث شکست فرآیند آلوده شدن میکروبی و گره‌زایی باشد. برای مثال، طبق اظهارات بوهوموچ و همکاران (۲۰۰۵)، نمک رشد ریشه، کلاهک‌های ریشه و تارهای ریشه را کاهش می‌دهد، در نتیجه فضا را برای نفوذ بالقوه ریزوبیایی و توسعه بیش‌تر گره را کاهش می‌دهد. هم‌چنین مشاهده شده‌است که بقای ریزوبیا در ریشه گیاه و خاک با کمبود مواد مغذی، شوری، خشکی، اسیدیته و

دمای خاک تحت تأثیر قرار می‌گیرد (سلاتری و همکاران، ۲۰۰۱). در مطالعه اولیه، سینگلتن و همکاران (۱۹۸۲) گزارش کردند که شوری از بقا و تکثیر *Rhizobium* spp. در خاک و ریزوسفر و فرآیند نفوذ جلوگیری می‌کند. در مطالعه‌ای دیگر، سلاتری و همکاران (۲۰۰۴) اثر منفی pH پایین (۴/۵) و بالا (۸) و دما را بر جمعیت ریزوبیا در خاک مشاهده کردند.

خشکی نیز اثر قابل توجهی بر کلنی‌شدن ریزوبیا در ریزوسفر، میزان تثبیت نیتروژن و گره‌زایی دارد (گیلر، ۲۰۰۱). گزارشات متعددی وجود دارد که اثر منفی شوری و خشکی را بر عملکرد گره با بازدارندگی فعالیت نیتروژن‌سازی و تجمع لگولوبین^۱ نشان می‌دهد (ال-موتاوا، ۲۰۰۴؛ کوردوویلا و همکاران، ۱۹۹۵؛ اگمردیوا و همکاران، ۲۰۱۴ الف)، این امر از طریق محدود کردن کربن برای گره‌ها و اکسیژن برای باکتریوئیدها انجام می‌گیرد (گراگ و سینگلا، ۲۰۰۴؛ صدیخی و ربیه، ۲۰۰۱).
راو ولاگلانی و مارش (۱۹۸۹) و ستار و همکاران (۱۹۹۵) مشاهده کردند که انتخاب رقم شاید اثر مهمی بر اجتماعات موفق ریزوبیوم-لگوم تحت شرایط تنش داشته باشد. نوس و همکاران (۱۹۸۷) به‌طور مشابه برهمکنش بین سویه‌های *Rhizobium* و ارقام گیاه برای رشد گیاه و گره‌زایی را نشان دادند. تجرا و همکاران (۲۰۰۶) دریافتند که رقم‌های نخود انتخاب شده متحمل به شوری نسبت ریشه به اندام هوایی و عملکرد بالاتر و بهبود گره‌زایی و تثبیت نیتروژن نشان دادند. نتایج مشابه توسط مهادهبی و همکاران (۲۰۰۴) و صدیخی و ربیه (۲۰۰۱) به‌دست آمد جایی که عملکرد بالقوه نخود بر اجتماع ریزوبیا و ژنوتیپ گیاه وابسته است که با هم عملکرد همزیستی را تحت تأثیر قرار می‌دهند. این نتایج بر اهمیت غربالگری محلی ارقام متحمل به نمک تا بهبود همزیستی ریزوبیوم در نخود تأکید دارد.

۳-۱۴- ریزوباکتریای ارتقا دهنده رشد گیاه

ریزوسفر گیاه نسبت به دیگر مناطق خاک با شدت بیش تری توسط میکروارگانیسم‌ها احاطه شده و این میکروارگانیسم‌ها می‌توانند مفید، خنثی یا بیماری‌زا باشند و در شرایط مختلف برای مواد مغذی و آشیان‌های اکولوژیکی رقابت کنند (باراسی و همکاران، ۲۰۰۹؛ برگ و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۳؛ اگمبردیوا و لوگتنبرگ، ۲۰۱۴؛ لوگتنبرگ و همکاران، ۲۰۰۱).

باکتری‌های مفید ریزوسفری دارای دو نوع کلی هستند: آن‌هایی که با گیاه تشکیل یک رابطه هم‌زیستی می‌دهند و آن‌هایی که در خاک و ریشه آزادانه زندگی می‌کنند (اگمبردیوا، ۲۰۱۲؛ اگمبردیوا و جورووا، ۲۰۱۳؛ لوگتنبرگ و کمیلوا، ۲۰۰۹؛ لیان و همکاران، ۲۰۱۲). ریزوباکتری‌ها می‌توانند به بهبود رشد گیاه، تغذیه گیاه، الگوی رشد ریشه، رقابت گیاه و واکنش‌ها به عوامل تنش خارجی کمک کنند (اگمبردیوا، ۲۰۱۳؛ منتلین و توراین، ۲۰۰۴). آن‌ها هم‌چنین توانسته‌اند گیاهان را از بیماری‌های مختلف خاک‌زاد محافظت کنند (اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۴ الف؛ جورووا و اگمبردیوا، ۲۰۱۲). PGPR شاید از مکانسیم‌های متعددی برای ارتقا رشد گیاه استفاده کند مانند تثبیت نیتروژن، سنتز فیتوهورمون‌ها، سیدروفورها^۱، و ۱-آمینوسیکلوپروپان-۱-کربوکسیلات (ACC) دیمناز^۲، و محلول‌سازی عناصری مانند فسفر و پتاسیم (اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۳ ب؛ لوگتنبرگ و کمیلوا، ۲۰۰۹؛ گلیک، ۲۰۱۰؛ سپپین و همکاران، ۲۰۰۹).

تیمار با گونه‌های PGPR مانند *Bacillus*، *Arthrobacter*، *Azotobacter*، *Azospirillum*، *Stenotrophomonas*، *Pseudomonas*، *Microbacterium*، *Enterobacter*، *Burkholderia* و *Serratia* شاید به اثرات مفید بر رشد و عملکرد گیاهان مختلف مهم از نظر کشاورزی کمک کند (باراسی و همکاران، ۲۰۰۶؛ اگمبردیوا، ۲۰۱۲). سویه‌های PGPR متعدد هم‌چون *P. putida* BHUPSB04، *Pseudomonas aeruginosa* BHUPSB02

1. Rhizobacteria

2. Siderophores

3. l-aminocyclopropanane-l-carboxylate (ACC) deaminase

Bacillus و *Paenibacillus polymyxa* BHUPSB17، *Bacillus subtilis* BHUPSB13 و *boronophilus* BHUPSB19 به‌طور معنی‌داری طول اندام هوایی، طول ریشه و تولید ماده خشک اندام هوایی و ریشه گیاهچه‌های نخود را افزایش داده‌اند (یاداو و همکاران، ۲۰۱۰). در مطالعه‌ای دیگر، سویه PGPR، *Pseudomonas* spp. معنی‌دار رشد و بیوماس تر را تا ۲۴ درصد و کل بیوماس خشک نخود را تا ۲۷ درصد نشان داد (گوسوامی و همکاران، ۲۰۱۳). مطالعات بیش‌تر نیز افزایش رشد، گره‌زایی و عملکرد نخود را توسط *Rhizobium* را تأیید کرد (اختر و سدیی‌کوی، ۲۰۰۹؛ خسروی و همکاران، ۲۰۰۱). شرما و همکاران (۲۰۱۳) افزایش جوانه‌زنی، طول ریشه و اندام هوایی، وزن تر و محتوای پروتئین

گیاهچه‌های نخود را توسط *Bacillus* sp. و *Pseudomonas* sp. تحت پتانسیل اسمزی بیش از ۰/۴ مگاپاسکال نسبت به شاهد‌های بدون تلقیح مشاهده کردند. سویه‌ها قادر به تولید ایندول-استیک اسید^۱ (IAA) بودند و فعالیت انحلال‌پذیر کردن فسفر را نشان دادند.

تقویت رشد گیاه ریزوباکتری عمدتاً به تأثیر آن بر رشد ریشه مربوط است و اثبات شده‌است که می‌تواند فراهمی مواد مغذی در ریزوسفر را افزایش دهد (سمکماکسی و همکاران، ۲۰۰۵؛ اگم‌ردیوا و هوفلیچ، ۲۰۰۳؛ اگم‌ردیوا و جبروا، ۲۰۱۲). PGPR سویه *P. Aeruginosa* جوانه‌زنی بذر نخود را تا بیش از ۶۲ درصد نسبت به شاهد افزایش داد و این امر منجر به افزایش معنی‌دار اندام هوایی، طول ریشه و تولید ماده خشک اندام هوایی و ریشه گیاهچه‌های نخود شد. طول اندام هوایی و ریشه به ترتیب تا بیش از ۹۲ و ۳۵ درصد افزایش یافت، و ماده خشک تا بیش از ۴۳ و ۴۰ درصد در مقایسه با شاهد افزایش یافت (کارنوال و کومار، ۲۰۱۲). الکوکا و همکاران (۲۰۱۰) افزایش فسفر، پتاسیم و ریزمغذی‌ها را در لوبیای معمولی در نتیجه تلقیح با *Bacillus* و *Azospirillum* نشان دادند.

اغلب کودهای فسفر و پتاسیم به‌راحتی در دسترس گیاه قرار نمی‌گیرند و استفاده آن‌ها گاهی اوقات باعث افزایش غیرمعنی‌دار عملکرد می‌شود. باکتری

1. Indol-acetic acid

انحلال پذیر کننده فسفر (PSB) منجر به افزایش معنی دار طول اندام هوایی، طول ریشه و تولید ماده خشک اندام هوایی و ریشه گیاهچه‌های نخود تحت شرایط شور می‌شود (اگم‌ردیوا و هوفلیچ، ۲۰۰۴؛ میشر و همکاران، ۲۰۱۰). شواهدی وجود دارد که برخی سویه‌های PGPR دارای قابلیت انحلال پذیر کردن فسفر هستند و جذب مواد غذایی، مانند نیتروژن، فسفر و پتاسیم را افزایش می‌دهند و رشد گیاه را تقویت می‌کنند (زیدی و همکاران، ۲۰۰۳). تلقیح توأم برخی از سویه‌های *Trichoderma* و PSB به همراه *Rhizobium spp.* گره‌زایی نخود و تثبیت نیتروژن را تحریک می‌کند و نیتروژن بیش‌تری را برای محصولات زراعی فراهم می‌کند (رودرش و همکاران، ۲۰۰۵).

تلقیح نخود با *P. fluorescens* تولید کننده ACC دیمیناز نسبت به شاهد تنش خشکی بدون تلقیح، طول ریشه (۴۶ درصد) و وزن خشک ریشه (۹۴ درصد) را تحریک کرد (اشرف و همکاران، ۲۰۰۸). تولید فیتوهورمون‌ها توسط PGPR با تحریک رشد و نمو ریشه، از طریق افزایش جذب مواد مغذی توسط گیاهان مرتبط همبستگی دارد (سپانن و همکاران، ۲۰۰۹). در مطالعات دیگر، سویه‌های PGPR که ACC دیمیناز تولید می‌کنند اثرات مثبتی بر رشد نخود (روپا و همکاران، ۲۰۱۲) و عدس (ظفر-ال-هی و همکاران، ۲۰۱۳) نشان دادند که تعداد گره‌ها، ریشه، رشد اندام هوایی و عملکرد را تحت شرایط تنش افزایش می‌دهد.

تلقیح بذور نخود با سویه‌های رقابتی ریزوبیا که به شرایط محیطی محلی سازگار شده‌اند می‌تواند رشد گیاه و عملکرد را تحت شرایط سخت بهبود بخشد (بن رومدهان و همکاران، ۲۰۰۸). در مطالعه پیشین، ما واکنش ژنوتیپ‌های نخود متحمل به نمک را به *M. ciceri* ارزیابی کردیم. تلقیح به‌طور معنی‌داری تعداد گره‌های ریشه ارقام نخود القا می‌کند و تعداد گره همبستگی بالایی با وزن اندام هوایی و ریشه نشان داد که نشان از اتصال بین گره‌ها و رشد گیاه دارد (اگم‌ردیوا و همکاران، ۲۰۱۴ الف). تلقیح گیاهان با *M. ciceri* IC53 نیز به‌طور معنی‌داری وزن خشک اندام هوایی و ریشه را با میانگین ۲۰ درصد بالاتر از گیاه بدون تلقیح افزایش داد. تلقیح به‌طور معنی‌داری تعداد غلاف و عملکرد را برای همه ارقام افزایش داد و عملکرد متوسط دانه مرتبط با *M. ciceri* IC53، ۱۴۷ گرم در متر مربع برای همه ارقام بود در مقایسه

با گیاهان شاهد که ۱۲۴ گرم در متر مربع بود. مشاهدات مشابه در مطالعات دیگر گزارش شده است بطوریکه تلقیح نخود با ریزوبیا رشد گیاه، ماده خشک، تعداد غلاف‌ها، عملکرد دانه و تثبیت نیتروژن تحت شرایط مختلف آب و هوایی افزایش داد (فاطیما و همکاران، ۲۰۰۸؛ کارادوت و اوزدمیر، ۲۰۰۱؛ کیبی-بواهن و همکاران، ۲۰۰۲). بانو و همکاران (۲۰۱۰) گزارش کردند که *Bradyrhizobium japonicum* سازگار شده با تنش خشکی در هم‌زیستی ریشه-گره مؤثر است و رشد و عملکرد نخود تحت تنش خشکی را بهبود می‌بخشد. سویه قادر به تولید مقادیر بالایی از جیبرلیک اسید^۱ (GA) و IAA و مقادیر کمی از آبسازیک اسید (ABA) بود. به علاوه، این سویه، تعداد گره، بیوماس اندام هوایی و ریشه، محتوای کلروفیل برگ‌ها و وزن بذر را افزایش داد. گزارش شده است که PGPR احتمالاً تولید ترکیبات شبیه فلاونوئید یا فیتوالکسین‌ها^۲ را در ریشه گیاه افزایش می‌دهد (وان پیر و همکاران، ۱۹۹۱). طبق اظهارات هیرش و همکاران (۱۹۸۹)، فیتوهورمون اکسین گیاه در واکنش‌های اساسی ریخت‌زایی گره، بیوسنتز عوامل گره‌زایی و القا میتوز سلولی ریشه، ژن‌های نودولین اولیه و یا ساختارهای شبیه گره سهیم است.

برخی از سویه‌های PGPR مکانیسم‌های مقاومتی مختلفی برای اجتناب از سمیت عناصر و تحریک رشد گیاه و توسعه در خاک‌های آلوده به عناصر سنگین تکامل داده‌اند. برای مثال، *Acinetobacter* sp. متحمل به آرسنیک در 50000 mg l^{-1} از آرسنیک (V) (آرسنات) و 1500 mg l^{-1} از آرسنیک (III) (آرسنیت)، جذب آرسنیک در قسمت‌های اندام هوایی نخود را کاهش داد و به‌طور معنی‌داری رشد گیاه و عملکرد را در مقایسه با گیاهانی که فقط با آرسنیک تیمار شده بودند افزایش داد (سریواستاوا و سینگ، ۲۰۱۴). در مطالعه‌ای دیگر، سویه‌های متحمل به کروم *Pseudomonas aeruginosa* OSG41 جدا شده از خردل رشد یافته در خاک آلوده به عناصر سنگین، تجمع ماده خشک، تشکیل گره، عملکرد دانه و پروتئین نخود را در مقایسه با گیاهان بدون تلقیح افزایش داد. سویه PGPR جذب کروم را به ترتیب تا ۳۶، ۳۸ و ۴۰ درصد در ریشه، اندام هوایی و

1. Gibberellic acid

2. Phytoalexins

دانه‌ها کاهش داد. این سویه قادر به تولید IAA و آگروپلی ساکاریدها^۱ است (اوس و همکاران، ۲۰۱۳).

۴-۱۴- برهمکنش‌های نخود-مزوریزوبیوم-PGPR

در ریزوسفر، همکاری بین جنس‌های باکتریایی مختلف مانند *Azotobacter*، *Rhizobium*، *Stenotrophomonas*، *Pseudomonas*، *Bacillus*، *Azospirillum* رشد گیاهان مختلف از جمله بقولات را نشان داده است (دی و همکاران، ۲۰۰۴؛ اگمردیوا و لوتنبرگ، ۲۰۱۴؛ راتی و همکاران، ۲۰۰۱). ریزوباکتر که به‌طور مؤثری ریشه‌های گیاه را احاطه می‌کند ترکیبات فعال بیولوژیکی بسیاری مانند فیتوهومورن‌ها، آنزیم‌ها، اسمولیت‌ها و آگروپلی-ساکاریدها تولید می‌کند که می‌تواند در تلقیح توأم با ریزوبیا تحت شرایط رشد مختلف بسیار مفیدتر باشد (برگ و همکاران، ۲۰۱۳؛ لوتنبرگ و کمیلوا، ۲۰۰۹). بنابراین، فعالیت باکتری‌های مؤثر اطراف ریشه را با کاربرد کودهای آلی می‌توان تحریک کرد و مواد مغذی بیش‌تری برای گیاهان فراهم گردد (اگمردیوا، ۲۰۱۱؛ هامیدا و همکاران، ۲۰۰۶).

نایتیال و همکاران (۲۰۱۰) برهمکنش‌های سه‌گانه میان *Paenibacillus lenimorbus*، *Piriformospora indica* و جمعیت‌های محلی ریزوبیایی در ریزوسفر نخود را مطالعه کرد. آن‌ها افزایش گره‌زایی، وزن خشک و جذب نیتروژن، فسفر و پتاسیم را توسط گیاهان با تلقیح ترکیبی، در مقایسه با شاهد‌های بدون تلقیح مشاهده کردند. هم‌چنین تغییر معنی‌دار در ساختار میکروبی جامعه گیاهان تیمار شده با کنسرسیوم میکروبی، در مقایسه با تغییرات کم‌تر در ریزوسفر فلور میکروبی نخود بدون تلقیح دیده شد.

گزارش‌های در دسترس بهبود عملکرد بقولات، سلامت و گره‌زایی را زمانی که تلقیح توأم با باکتری تقویت‌کننده رشد (PGPB) را در مقایسه با تلقیح با *Rhizobium* به تنهایی نشان می‌دهد (اگمردیوا و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۳؛ ب؛ والورد و همکاران، ۲۰۰۵؛ یادگاری و همکاران، ۲۰۱۰). تلقیح ترکیبی ریزوباکتری دارای فعالیت ACC دیمیناز با *Bradyrhizobium* در لوبیای مانگ، رشد ریشه و اندام هوایی و هم‌چنین

گره‌زایی را در مقایسه با تلقیح با *Bradyrhizobium* به تنهایی افزایش داد (شاهارونا و همکاران، ۲۰۰۶). نتایج مشابه توسط روخزادی و همکاران (۲۰۰۸) مشاهده شد، به‌طوری‌که تلقیح ترکیبی *Azospirillum*، *Azotobacter* و *Pseudomonas*، *Mezorhizobiu* منجر به تقویت عملکرد دانه و بیوماس در نخود می‌شود. سویه‌های PGPR کارایی هم‌زیستی ریزوبیا را با تغییر آرایش ریشه، یعنی فراهم کردن آشیان‌های بیش‌تر برای گره‌زایی و در نتیجه افزایش قابلیت تثبیت نیتروژن بقولات، تقویت می‌کنند (کوارشی و همکاران، ۲۰۰۹). در مطالعات اولیه، آلاگادادی و گاور (۱۹۸۸) مشاهده کردند که تلقیح دوگانه *Rhizobium* و *Pseudomonas striata* یا *B. polymyxa* (PSB) پارامترهای رشد گیاه، گره‌زایی، فعالیت نیتروژناز و جذب نیتروژن و فسفر را در نخود افزایش می‌دهد. نتایج مشابه توسط خورانا و شرما (۲۰۰۰) مشاهده شد به‌طور‌که تلقیح ترکیبی *Rhizobium* و *Pseudomonas striata* PSB و *Bacillus polymyxa* گره‌زایی، رشد و عملکرد نخود را تحت شرایط گلخانه‌ای افزایش داد.

سیندهو و داداروال (۲۰۰۱) سویه‌های *Pseudomonas* را از ریزوسفر نخود که کیتینازهای آنزیم هیدرولیتیک^۱ و سلولاز^۲ تولید می‌کنند جدا کردند. این سویه هنگام تلقیح توأم با *Mesorhizobium sp. Cicer* سویه Ca181 منجر به افزایش معنی‌دار در تعداد گره و بیوماس نخود شد. یکی از اتفاقات کلیدی در طول فرآیند نفوذ فرسایش کامل موضعی دیواره سلول بقولات بود که شامل سلولز و همی سلولز به عنوان ترکیبات ساختاری عمده با باکتری هم‌زیست به گره‌های تثبیت کننده نیتروژن نفوذ کنند (سیندهو و داداروال، ۲۰۰۱). آنزیم سلولاز تولید شده توسط PGPR می‌تواند نوک دیواره سلولی تارهای ریشه میزبان را از بین ببرد و یک منفذ موضعی با اندازه کافی برای اجازه به نفوذ سلول ریزوبیا ایجاد کند (روبلدو و همکاران، ۲۰۰۸). مشاهده شده است که در شرایط بدون تنش، اضافه کردن *Pseudomonas putida* سویه ۶۶ همراه با *M. ciceri* در مقایسه با تلقیح با سویه ریزوبیا به تنهایی، به‌طور معنی‌داری رشد ریشه و گره‌زایی نخود را افزایش می‌دهد (جدول ۱۴-۲؛ شکل ۱۴-۱).

1. Hydrolytic enzyme chitinases

2. Cellulases

اثرات منفی شوری بر رشد گیاه و اثرات مثبت تلقیح ترکیبی گیاهان تنش شوری دیده با سویه *Pseudomonas* زمانی آشکار می‌شوند که گیاهان تحت شرایط شور رشد کنند. محتوای نمک ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl رشد و گره‌زایی گیاه نخود تلقیح شده با *M. ciceri* IC53 به تنهایی به تعویق می‌اندازد (جدول ۱۴-۲ را ببینید). با این حال، در مقایسه با تلقیح تنها، ترکیب *P. putida* و *M. ciceri* IC53 رشد اندام هوایی، ریشه‌ها و گره‌زایی را در همه تیمارهای نمک بهبود می‌بخشد. تلقیح دوگانه نخود با *Pseudomonas* و ریزوبیا نیز تحت شرایط خاک‌های شور اثرات مثبتی نشان داد (شکل ۱۴-۲). تلقیح توأم با سویه‌های *Pseudomonas* گره‌زایی را در ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl بهبود می‌دهد. این امر نشان می‌دهد که هر چند NaCl گره‌زایی را به‌طور ملایم مختل می‌کند، بسیاری از گره‌ها حتی در ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl قادر به افزایش کارایی بودند.

پنجبازی و همکاران (۲۰۱۲) حداکثر ارتفاع گیاه و عملکرد بیولوژیکی را بعد از تلقیح توأم با *Pseudomonas* سویه ۱۵۳ و *Rhizobium* CP-36 مشاهده کردند. در مقایسه با تلقیح با *M. ciceri* به تنهایی، تلقیح توأم گیاهچه‌های نخود تنش شوری دیده که در معرض تنش شوری قرار داشتند با سویه *Pseudomonas* تولید کننده HCN به‌طور معنی‌داری وزن خشک و گره‌زایی (۶۸-۱۱۵ درصد) را بهبود بخشید. در این مطالعه، سویه *Pseudomonas* فعالیت آنتاگونیست در مقابل پاتوژن‌های قارچی هم‌چون *Rhizobium solani* و *Pythium aphanidrematum*، *oxyporum Fusarium*، *Aspergillus* sp. نشان داد (گول و همکاران، ۲۰۰۲).

جدول ۱۴-۲- اثر تلقیح گیاهچه‌های نخود با ترکیب *Mezorhizobium cicero* IC53 و *Pseudomonas putida* 66، و با *M.cicero* IC53 به تنهایی (الف) بر تعدادی از گره‌ها، (ب) طول اندام هوایی و ریشه و (ج) وزن خشک اندام هوایی و ریشه‌ها. گیاهچه‌ها در سیستم جنوتیوپتیک شنی در صفر میلی‌مولار، ۵۰ میلی‌مولار و ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl محلول مواد غذایی اصلاح شده رشد یافته بودند.

وزن خشک ریشه (گرم)	وزن خشک اندام هوایی (گرم)	طول ریشه (سانتی‌متر)	طول اندام هوایی (سانتی‌متر)	تعداد گره	تیمارها
					صفر میلی‌مولار
۰/۰۰۵	۰/۰۴۶	۳/۶۳	۱۴/۵۳	۰	شاهد
۰/۰۲۷	۰/۱۶۹	۶/۴۶	۲۱/۸	۱۱/۶۶	<i>M. cicero</i> C53
۰/۰۳۲	۰/۱۹۴	۷/۰۶	۲۵/۵۳	۱۶/۶۶	<i>M. cicero</i> C53+ <i>P. putida</i> 66
					۵۰ میلی‌مولار
۰/۰۰۹	۰/۰۹۳	۶/۳۶	۱۷/۵۳	۰	شاهد
۰/۰۱۶	۰/۱۰۳	۵/۲۳	۱۷/۶۶	۶/۶۶	<i>M. cicero</i> C53
۰/۰۲۵	۰/۱۴۳	۶/۲۶	۲۱/۶۳	۱۰/۶۶	<i>M. cicero</i> C53+ <i>P. putida</i> 66
					۱۰۰ میلی‌مولار
۰/۰۰۳	۰/۰۳۵	۳/۰۶	۱۲/۴۶	۰	شاهد
۰/۰۱۱	۰/۰۴۳	۴	۱۳/۲۶	۳/۳۳	<i>M. cicero</i> C53
۰/۰۱۶	۰/۰۹۵	۵/۴۳	۱۶/۶۳	۵/۳۳	<i>M. cicero</i> C53+ <i>P. putida</i> 66



شکل ۱۴-۱- اثر باکتریوم *Pseudomonas putida* 66 متحمل به نمک بر رشد نخود تلقیح شده با *cicero* IC53 *Mezorhizobium* (گیاه در شرایط ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl رشد یافته‌اند).



شکل ۱۴-۲- اثر باکتریوم *Pseudomonas sputida* 66 متحمل به نمک بر رشد نخود تلقیح شده با *Mezorhizobiu mcicero* IC53 (گیاه در شرایط خاک شور رشد یافته‌اند).

شهزاد و همکاران (۲۰۱۰) گزارش کردند که تلقیح توأم نخود با *Serratia proteamaculans* (J119) سویه PGPR و *M. ciceri* (S14) طول ریشه، طول اندام هوایی، وزن خشک ریشه، وزن خشک اندام هوایی، تعداد ریشه جانبی، طول ریشه جانبی و وزن خشک ریشه جانبی را در مقایسه با شاهد افزایش می‌دهد. حداکثر افزایش در عملکرد دانه (بیش از ۷۶ درصد)، تعداد گره (بیش از ۹۴ درصد) و وزن خشک گره (بیش از ۹۶/۶ درصد) در واکنش به تلقیح توأم *M.cicero* (S14) با *Serratia proteamaculans* (J119) در مقایسه با شاهد بدون تلقیح مشاهده شد. سویه‌های باکتریایی برای فعالیت آنزیم ACC دی‌میناز^۱ مثبت بودند.

گزارش شده‌است که PGPR آزاد کننده آنزیم ACC دی‌میناز ممکن است سطح اتیلن را کاهش دهد و تحمل نمک را با تحریک کننده رشد اندام هوایی و ریشه تحت شرایط خاک شور شده در گیاهان افزایش دهد (اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۲؛ گلیک و همکاران، ۱۹۹۸). شهزاد و همکاران (۲۰۰۸) گزارش کردند که PGPB طول ریشه، تعداد و طول ریشه‌های جانبی و بیوماس ریشه نخود را در مقایسه با شاهد بدون تلقیح از طریق فعالیت ACC دی‌میناز افزایش می‌دهد.

1. ACC deaminase

بابار و همکاران (۲۰۰۷) سویه‌های *Enterobacter* و ریزوبیا را از گره‌ها و ریشه‌های نخود جدا کردند و اثرات آن‌ها را بر رشد گیاه و توسعه مطالعه کردند. آن‌ها مشاهده کردند که تلقیح توأم سویه‌های باکتریایی در مقایسه با تلقیح تنها و شاهد‌های بدون تیمار بهبود، گره‌زایی و رشد نخود را بهبود می‌بخشند. تلقیح توأم سویه‌های *Bacillus* با *M.cicer* Ca181 منجر به افزایش تعداد گره، وزن تر گره، فعالیت نیتروژناز و رشد گیاه نخود در مقایسه با شاهد می‌شود (سیوارامیاه و همکاران، ۲۰۰۷). تلقیح *Mesorhizobium* و *Bacillus* محتوای نیتروژن و فسفر را در کاه و دانه نخود افزایش داد. کوارشی و همکاران (۲۰۰۹) اثر تلقیح توأم *M.cicer* و *megaterium Bacillus* را بر رشد و عملکرد نخود در مقادیر مختلف کود (۳۰-۶۰، ۳۰-۱۵، ۱۵-۰ کیلوگرم نیتروژن و فسفر در هکتار) مطالعه کردند. آن‌ها دریافتند که تلقیح دوگانه به‌طور معنی‌داری طول ریشه و اندام هوایی، وزن خشک، تعداد گره‌ها، جذب نیتروژن و فسفر، عملکرد غلاف و دانه نخود را در مقایسه با شاهد بدون تلقیح افزایش داد. پرم و داداروال (۱۹۹۹) نیز مشاهده کردند که تلقیح توأم *Pseudomonas* و *sp. Bacillus* با سویه‌های *Rhizobium*، وزن گره، طول ریشه، بیوماس اندام هوایی و کل نیتروژن گیاه را در نخود تحت شرایط گلدانی افزایش می‌دهد. نتایج مشابه توسط سدیگوی و همکاران (۲۰۰۱) مشاهده شد به‌طوری‌که تلقیح توأم *Rhizobium* و *Pseudomonas* گره‌زایی، فعالیت نیتروژناز، رشد و عملکرد نخود را تحت شرایط گلخانه‌ای افزایش داد.

میلک و سیندهو (۲۰۱۱) مشاهده کردند که *Pseudomonas* جداشده از ریزوسفر نخود قادر به تولید مقادیر قابل توجهی از IAA بودند و رشد ریشه و اندام هوایی، تعداد گره و بیوماس گره را توسط سویه *M.cicer* در مقایسه با شاهد بدون تیمار تحریک می‌کنند.

مشخص شده است که عوامل تنش غیرزیستی هم‌چون خشکی و شوری نمک می‌توانند به شدت کلنی‌شدن PGPR را تحت تأثیر قرار دهند (اگمبردیوا و ویرث، ۲۰۱۱). کلنی‌شدن میکروب‌های مفید مرتبط با ریشه در ریزوسفر برای اثر مفید آن‌ها بر رشد گیاه، خصوصاً تحت شرایط تنش خاک مهم است (دلویگر و همکاران، ۱۹۹۵؛ اگمبردیوا و کوچاروا، ۲۰۰۹؛ اگمبردیوا و همکاران، ۲۰۱۱). بقای سویه *P. putida*

متحمل به نمک در ریزوسفر نخود تحت شرایط خاک شور مطالعه شده و مشخص شد موتانت‌های مقاوم به ریفامپیسین^۱ به‌دست آمده از سویه‌های باکتریایی *P. putida* قادر به بقا در ریشه نخود بودند و کلنی شدن ریشه (CFU/g ریشه تر) $4 \pm 0.3 \times 10^7/2$ بودند. این سویه طول ریشه و اندام هوایی (۲۲ درصد و ۱۸ درصد) و وزن خشک (۱۷ درصد) را در خاک شور تحریک کرد.

بذر تیمار شده با *A. chroococcum* و *M. cicero* افزایش معنی‌دار در بیوماس و عملکرد دانه نخود (۱۷۷۲ کیلوگرم در هکتار) در مقایسه با شاهد (۱۴۸۹ کیلوگرم در هکتار) حدود ۱۵ کیلوگرم نیتروژن در هکتار تولید می‌کند. کاربرد ترکیبی کمپوست و تلقیح بذر با *Pseudomonas* قابلیت دسترسی و جذب عناصری مانند فسفر، منیزیم و آهن را در گیاه نخود افزایش می‌دهد (ساهنی و همکاران، ۲۰۰۸). گزارش شده‌است که تلقیح مخلوط با PGPR و *Rhizobium* یا قارچ میکوریزی آرباسکولار برهمکنش‌های مضاعف ایجاد می‌کند که منجر به افزایش معنی‌دار در رشد و عملکرد همزیستی، افزایش جذب مواد مغذی معدنی هم‌چون فسفر، نیتروژن و پتاسیم و افزایش مقاومت به تنش گیاه می‌شود (ادسموی و همکاران، ۲۰۰۹؛ حمید و همکاران، ۲۰۱۴). در مطالعات اخیر، تلقیح توأم نخود با *Rhizobium spp.* و قارچ میکوریزا (*Glomus intraradices*) گره‌زایی و تثبیت نیتروژن، بیوماس گیاه و عملکرد دانه را تحت شرایط خشکی افزایش می‌دهد (رسایی و همکاران، ۲۰۱۲).

سینگ و همکاران (۲۰۱۳) سودمندی کنسوسیوم میکروبی ریزوسفری که شامل سویه فلئورسنت *Pseudomonas*، *Trichoderma* و *Rhizobium* بود را بر فعال‌سازی واکنش‌های دفاع فیزیولوژیکی در نخود بر علیه تنش زیستی ناشی از پاتوژن پوسیدگی طوقه *Sclerotium rolfsii* بررسی کردند. آن‌ها دریافتند که بیان آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز در کنسوسیوم میکروبی بالا بود که با پراکسیداسیون کم لیپید در نخود تحت تنش زیستی مرتبط بود. این گزارش‌ها حاکی از آن است که تلقیح توأم با ریزوبیا و PGPR می‌تواند راهکار مفیدی برای بهبود رشد، گره‌زایی و عملکرد نخود از طریق کاهش وابستگی به کودهای شیمیایی باشد.

۵-۱۴- نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

مطالعات نشان می‌دهند که PGPR قادر به تحریک رشد گیاه، توسعه و جذب مواد مغذی، کاهش تنش شوری و بهبود عملکرد هم‌زیستی گیاهان بقولات می‌باشد، به‌طوری‌که گره‌های بیش‌تری ممکن است به گره‌های تثبیت‌کننده نیتروژن تبدیل شوند، در نتیجه گیاه را قادر می‌سازند که بخشی از نیتروژن خود را از اتمسفر دریافت کنند. صفات تولید فیتوهورمون‌ها و آنزیم ACC دیمیناز در کاهش تنش گیاه و افزایش رشد گیاه توسط PGPR تحریک می‌شوند. به نظر می‌رسد که رشد گیاه و عملکرد هم‌زیستی نخود را با بهبود برهمکنش‌های گیاه، ریزوبیا و PGPR رقابتی در ریزوسفر بهبود یابد که این امر منجر به عملکرد بالاتر در شرایط تنش شوری و خشکی خواهد شد. تکنیک‌های تلقیح توأم می‌توانند راهکارهای جدیدی برای افزایش تحمل نمک و عملکرد نخود در خاک‌های خشک تحت تأثیر نمک باشند که این امر به‌طور بیولوژیکی عرضه نیتروژن ثابت را با هزینه کم تأمین کند. اگرچه، تحقیقات آینده باید چگونه تراوش ریشه و فعالیت باکتری‌های مرتبط با ریشه و برهمکنش‌های آن‌ها را در شرایط تنش، کشف کند. به علاوه، مطالعات دقیق‌تر در مورد تأثیر عوامل تنش بر کلنی‌شدن باکتری‌های معرفی شده و برهمکنش‌های آن‌ها با ریزوبیا، با توجه به سازگاری آن‌ها به محیط سخت لازم است.

منابع

Adesemoye AO, Egamberdieva D (2013) Beneficial effects of plant growth promoting rhizobacteria on improved crop production: the prospects for developing economies. In: Maheshwari DK, Saraf M, Aeron A (eds), *Bacteria in Agrobiolgy: Crop Productivity*. SpringerVerlag, Berlin, pp. 45–63.

Adesemoye AO, Torbert HA, Kloepper JW (2009) Plant growth promoting rhizobacteria allow reduced application rates of chemical fertilizers. *Microbial Ecol* 58(4): 921–929.

Akhtar MS, Siddiqui ZA (2009) Use of plant growthpromoting rhizobacteria for the biocontrol of rootrot disease complex of chickpea. *Aust Plant Pathol* 38: 44–50.

Alagawadi AR, Gaur AC (1988) Associative effect of rhizobium and phosphatesolubilizing bacteria on the yield and nutrient uptake of chickpea. *Plant Soil* 105: 241–246.

AlMutawa MM (2003) Effect of salinity on germination and seedling growth of chick pea (*Cicerarietinum* L.) genotypes. *Int J Agron Biol* 5: 227–229.

Arshad M, Shaharoona B, Mahmood T (2008) Inoculation with *Pseudomonas* spp. containing accdeaminase partially eliminates the effects of drought stress on growth, yield, and ripening of pea (*Pisum sativum* L.). *Pedosphere* 18(5): 611–620.

Ashraf M, Athar HR, Harris PJC, Kwon TR (2008) Some prospective strategies for improving crop salt tolerance. *Adv Agron* 97: 45–110.

Babar SM, Mirza MS, Bano A, Malik KA (2007) Coinoculation of chickpea with rhizobium isolates from roots and nodules and phytohormone producing *Enterobacter* strains. *Austr J Agric Res* 47: 1008–1015.

Bano A, Yasmeen S (2010) Role of phytohormones under induced drought stress in wheat. *Pak J Bot* 42(4): 2579–2587.

Barassi CA, Ayrault G, Creus CM, Sueldo RJ, Sobrero MT (2006) Seed inoculation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce. *Sci Hort* 109(1): 8–14.

Ben Romdhane S, Aouani ME, Trabelsi M, de Lajudie P, Mhamdi R (2008) Selection of high nitrogenfixing rhizobia nodulating chickpea (*Cicer arietinum*) for semiarid Tunisia. *J Agron Crop Sci* 194(6): 413–420.

Berg G, Egamberdieva D, Lugtenberg B, Hagemann M (2010) Symbiotic plant-microbe interactions: stress protection, plant growth promotion and biocontrol by *Stenotrophomonas*, In: Seckbach J, Grube M (eds), *Symbioses and Stress, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. Springer Verlag, Berlin, pp. 445–460.

Berg G, Alavi M, Schmidt CS, et al. (2013) Biocontrol and osmoprotection for plants under saline conditions. In: de Bruijn FJ (ed.), *Molecular Microbial Ecology of the Rhizosphere*. Wiley Blackwell, Malden, MA. Bouhmouch I, SouadMouhsine B, Brhada F, Aurag J (2005) Influence of host cultivars and *Rhizobium* species on the growth and symbiotic performance of *Phaseolus vulgaris* under salt stress. *J Plant Physiol* 162: 1103–1113.

Çakmakçi R, Dönmez F, Aydın A, ahin F (2006) Growth promotion of plants by plant growth-promoting rhizobacteria under greenhouse and two different field soil conditions. *Soil Biol Biochem* 38(6): 1482–1487.

Cordovilla MP, Ocana A, Ligerio F, Lluch C (1995) Salinity effects on growth analysis and nutrient composition in four grain legumes *Rhizobium* symbiosis. *J Plant Nutr* 18: 1595–1609.

Devliegher W, Arif M, Verstraete W (1995) Survival and plant growth promotion of detergent-adapted *Pseudomonas fluorescens* ANP15 and *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2. *Appl Environ Microbiol* 61(11): 3865–3871.

Dey R, Pal KK, Bhatt DM, Chauhan SM (2004) Growth promotion and yield enhancement of peanut (*Arachis hypogaea* L.) by application of plant growth-promoting rhizobacteria. *Microb Res* 159(4): 371–394.

Dua RP (1992) Differential response of chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes to salinity. *J Agric Sci* 119: 367–371.

Dwivedi S, Upadhyaya H, Subudhi P, Gehring C, Bajic V, Ortiz R (2010) Enhancing abiotic stress tolerance in cereals through breeding and transgenic interventions. In: Janick J (ed.), *Plant Breeding Review* 33. Wiley, Hoboken. Egamberdieva D (2008) Alleviation of salinity stress in radishes with phytohormone-producing rhizobacteria. *J Biotechnol* 136S: 262.

Egamberdieva D (2011) Role of microorganisms in nitrogen cycling in soils. In: *Soil Nutrients*. Nova Science Publishers, USA, pp. 159–176.

Egamberdieva D (2012) The management of soil quality and plant

productivity in stressed environment with rhizobacteria. In: Maheshwari DK (ed.), *Bacteria in Agrobiolgy: Stress Management*. SpringerVerlag, Berlin, pp. 27–40.

Egamberdieva D (2013) Response of maize to bacterial inoculants under different soil conditions. In: *Proceedings of the 17th International Plant Nutrition Colloquium and Boron Satellite Meeting*, Sabanci University, Istanbul, pp. 583–584.

Egamberdieva D, Gafurova L (2008) Biological ways to improve the production of forage pea for use in the animal feed industry. In: *Multifunctional Grasslands in a Changing World*. Guangdong People's Publishing House, China, p. 377.

Egamberdieva D, Hoflich G (2003) The effect of associative bacteria from different climates on plant growth of pea at different soils and temperatures. *Arch Agron Soil Sci* 49(2): 203–213.

Egamberdieva D, Hoflich G (2004) Importance of plant growth promoting bacteria on growth and nutrient uptake of cotton and pea in semiarid region Uzbekistan. *J Arid Environ* 56: 293–301.

Egamberdieva D, Jabborova D (2012) The use of plant growth promoting bacteria for improvement plant growth of wheat, maize and cotton in serosem soil. *Uzbek Biol J* 2: 51–54.

Egamberdieva D, Jabborova D (2013) Improvement of cotton production in arid saline soils by beneficial microbes. In: Huang L, Zhao Q (eds), *Crop Yields: Production, Management Practices and Impact of Climate Change*. Nova Publishers, USA, pp. 109–122.

Egamberdieva D, Kucharova Z (2009) Selection for root colonizing bacteria stimulating wheat growth in saline soils. *Biol Fertil Soils* 45: 561–573.

Egamberdieva D, Lugtenberg B (2014) PGPR to alleviate salinity stress on plant growth. In: Miransari M (ed.), *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*. Springer, New York, pp. 73–96.

Egamberdieva D, Wirth S (2011) Impact of crop cultivation and tillage on microbial activity in saline arid soil. In: Miransari M (ed.), *Soil Tillage and Microbial Activities*. Research Signpost Publisher, India, pp. 85–99.

Egamberdieva D, Gafurova L, Islam KR (2007) Salinity effects on irrigated

soil chemical and biological properties in the Syrdarya basin of Uzbekistan. In: Lal R, Sulaimanov M, Stewart B, Hansen D, Doraiswamy P (eds), Climate Change and Terrestrial C Sequestration in Central Asia. Taylor and Francis, New York, pp. 147–162.

Egamberdieva D, Berg G, Lindstrom K, Rasanen L (2010) Root colonising *Pseudomonas* spp. improve growth and symbiosis performance of fodder galega (*Galega orientalis* LAM) grown in potting soil. *Eur J Soil Biol* 46(34): 269–272.

Egamberdieva D, Shurigin V, Davranov K (2011) Colonisation of *Pseudomonas chlororaphis* TSAU13 and *P. extremorientalis* TSAU20 in the rhizosphere of wheat under salt stress. *Uzbek Biol J* 4: 26–30.

Egamberdieva D, Berg G, Lindstrom K, Rasanen L (2012) Alleviation of salt stress in cucumber and tomato by root colonising bacteria. In: Miransari M (ed.), *Soil Microbiology and Biotechnology*. Studium Press, USA, pp. 113–126.

Egamberdieva D, Berg G, Lindström K, Räsänen LA (2013a) Alleviation of salt stress of symbiotic *Galega officinalis* L. (goat's rue) by coinoculation of rhizobium with root colonizing *Pseudomonas*. *Plant Soil* 369(1): 453–465.

Egamberdieva D, Jabborova D, Wirth S (2013b) Alleviation of salt stress in legumes by coinoculation with *Pseudomonas* and *Rhizobium* In: Arora NK (ed.), *Plant Microbe Symbiosis – Fundamentals and Advances*. Springer, India, pp. 291–303.

Egamberdieva D, Shurigin V, Gopalakrishnan S, Sharma R (2014a) Growth and symbiotic performance of chickpea (*Cicer arietinum*) cultivars under saline soil conditions. *J Biol Chem Res* 31(1): 333–341.

Egamberdieva D, Hashem A, AbdAllah EF (2014b) Biological control of fungal disease by rhizobacteria under saline soil conditions. In: Ahmad P, Wani R (eds), *Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environments*. Elsevier, New York, pp. 163–169.

Elkoca E, Turan M, Donmez MF (2010) Effects of single, dual and triple inoculations with *Bacillus subtilis*, *Bacillus megaterium* and *Rhizobium leguminosarum* bv. phaseolion nodulation, nutrient uptake, yield and yield parameters of common bean (*Phaseolus vulgaris* L. cv. 'elkoca05'). *J Plant Nutr* 33(14): 2104–2119.

Esfahani MN, Mostajeran A, Emtiazi G (2010) The effect of drought stress on nitrogenase and antioxidant enzyme activities in nodules formed from symbiosis of chickpea with two strains of *Mezorhizobium ciceri*. *World Appl Sci J* 10(6): 621–627.

Fatima Z, Bano A, Sial R, Aslam M (2008) Response of chickpea to plant growth regulators on nitrogen fixation and yield. *Pak J Bot* 40(5): 2005–2013.

Flowers TJ, Gaur PM, Gowda CLL, et al. (2010) Salt sensitivity in chickpea. *Plant Cell Environ* 33: 490–509.

Gandour G (2002) Effect of salinity on development and production of chickpea genotypes. PhD thesis, Aleppo University, Syria.

Garg N, Baher N (2013) Role of arbuscular mycorrhizal symbiosis in proline biosynthesis and metabolism of *Cicer arietinum* L. (chickpea) genotypes under salt stress. *J Plant Growth Regul* 32: 767–778.

Garg N, Singla R (2004) Growth, photosynthesis, nodule nitrogen and carbon fixation in the chickpea cultivars under salt stress. *Braz J Plant Physiol* 416: 137–146.

Giller KE (2001) Nitrogen Fixation in Tropical Cropping Systems. CAB International, Wallingford.

Glick BR (2010) Using soil bacteria to facilitate phytoremediation. *Biotechnol Adv* 28(3): 367–374.

Glick BR, Penrose DM, Li JA (1998) Model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth promoting bacteria. *J Theor Biol* 190: 63–68.

Goel A, Sindhu S, Dadarwal K (2002) Stimulation of nodulation and plant growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by *Pseudomonas* spp. antagonistic to fungal pathogens. *Biol Fertil Soils* 36(6): 391–396.

Goswami D, Vaghela H, Parmar S, Dhandhukia P, Thakker JN (2013) Plant growth promoting potentials of *Pseudomonas* spp. strain OG isolated from marine water. *J Plant Interact* 8(4): 281–290.

Hameed A, Egamberdieva D, AbdAllah EF, Hashem A, Kumar A, Ahmad P (2014) Salinity stress and arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. In: Miransari M (ed.), *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*. Springer New York, pp. 139–159.

Hameeda B, Rupela OP, Reddy G, Satyavani K (2006) Application of plant

growth promoting bacteria associated with composts and macrofauna for growth promotion of Pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.). *Biol Fertil Soils* 43: 221–227.

Hirsh AM, Bhuvaneswari TV, Torrey JG, Bisselling T (1989) Early nodulin genes are induced in alfalfa root outgrowths elicited by auxin transport inhibitors. *Proc Natl Acad Sci USA* 86: 1244–1248.

Ibrikci H, Knewton S, Grusak MA (2003) Chickpea leaves as a vegetable green for humans: evaluation of mineral composition. *J Sci Food Agric* 83: 945–950.

Jabborova D, Egamberdieva D (2012) Evaluation of root associated bacteria for control of cotton root rot caused by *Fusarium oxysporum* in salinated soils. *J Inst Sci Technol* 1(4): 37–42.

Karadavut U, Ozdemir S (2001) Effect of *Rhizobium* inoculation and nitrogen application on yield and yield characters of chickpea. *Anadolu* 11(1): 14–22.

Karnwal A, Kumar V (2012) Influence of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on the growth of chickpea (*Cicerarietinum* L.). *Ann Food Sci Technol* 43–48.

Khosravi H, Rastin NS, Mohammadi M (2001) Effect of *Azotobacter* inoculation as a biological fertilizer on growth and yield of wheat. *Soil Water J* 12(6): 1–8.

Khurana AS, Sharma P (2000) Effect of dual inoculation of phosphate solubilizing bacteria, *Bradyrhizobium* sp. and phosphorus on nitrogen fixation and yield of chickpea. *Indian J Pulses Res* 13: 66–67.

Krouma A (2009) Physiological and nutritional response of chickpea (*Cicerarietinum* L.) to salinity. *Turk J Agric For* 33: 503–512.

Kumar J, Abbo S (2001) Genetics of flowering time in chickpea and its bearing on productivity in semiarid environments. *Adv Agron* 72: 107–138.

KyeiBoahen S, Slinkard AE, Walley FL (2002) Evaluation of rhizobial inoculation methods for chickpea. *J Agron* 94: 851–859.

Lugtenberg B, Kamilova F (2009) Plant growth promoting rhizobacteria. *Annu Rev Microbiol* 63: 541–556.

Lyan Y, Egamberdieva D, Davranov K (2012) The role of bacterial 1aminocyclopropane 1carboxylate (ACC) deaminase in the regulation of cotton

growth under stress conditions. Bull Natl University Uzbek 3: 225–232.

Malik DK, Sindhu SS (2011) Production of indole acetic acid by *Pseudomonas* sp.: effect of coinoculation with *Mesorhizobium* sp. cicer on nodulation and plant growth of chickpea (*Cicer arietinum*). *Physiol Mol Biol Plants* 17(1): 25–32.

Mantelin S, Touraine B (2004) Plant growth promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. *J Exp Bot* 55(394): 27–34.

Matamoros MA, Dalton DA, Ramos J, Clemente MR, Rubio MC, Becana M (2003) Biochemistry and molecular biology of antioxidants, in the rhizobia legume symbiosis. *Plant Physiol* 133: 449–509.

Mhadhbi H, Jebara M, Limam F, Aouani ME (2004) Rhizobial strain involvement in plant growth, nodule protein composition and antioxidant enzyme activities of chickpea-rhizobia symbioses: modulation by salt stress. *Plant Physiol Biochem* 42: 717–722.

Millan T, Clarke HJ, Siddique KH, et al. (2006) Chickpea molecular breeding: new tools and concepts. *Euphytica* 147(1–2): 81–103.

Miransari M, Smith DL (2008) Using signal molecule genistein to alleviate the stress of suboptimal root zone temperature on soybean-*Bradyrhizobium* symbiosis under different soil textures. *J Plant Interact* 3: 287–295.

Mishra M, Kumar U, Mishra PK, Prakash V (2010) Efficiency of plant growth promoting rhizobacteria for the enhancement of *Cicer arietinum* L. growth and germination under salinity. *Adv Biol Res* 4 (2): 92–96.

Molina C, ZamanAllah M, Khan F, et al. (2011) The salt responsive transcriptome of chickpea roots and nodules via deep Super SAGE. *BMC Plant Biol* 11(1): 31.

Namvar A, Sharifi RS (2011) Phenological and morphological response of chickpea (*Cicer arietinum* L.) to symbiotic and mineral nitrogen fertilization. *Zemdirbyste (Agriculture)* 98(2): 121–130.

Nautiyal CS, Chauhan PS, Gupta SMD, Seem K, Varma A (2010) Tripartite interactions among *Paenibacillus lentimorbus* NRRL B30488, *Piriformospora indica* DSM 11827, and *Cicer arietinum* L. *World J Microbiol Biotechnol* 26(8): 1393–1399.

Neves MCP, Hungria M, Sprent JI (1987) The physiology of nitrogen

fixation in tropical grain legumes. *Crit Rev Plant Sci* 6(3): 267–321.

Nyfeler B, Bergman P, Triantafellow E, et al. (2011) Relieving autophagy and 4EBP1 from rapamycin resistance. *Mol Cell Biol* 31(14): 2867–2876.

Oves M, Khan MS, Zaidi A (2013) Chromium reducing and plant growth promoting novel strain *Pseudomonas aeruginosa* OSG41 enhance chickpea growth in chromium amended soils. *Eur J Soil Biol* 56: 72–83.

Panjabashi M, Seyed Hadi MR, Darzi MT (2012) Effects of the *Rhizobium* and PGPRs bacterium on seed yield and yield components in chickpea (*Cicer arietinum*). *Int J Agron Plant Prod* 3(S): 651–655.

Parmar N, Dadarwal KR (1999) Stimulation of nitrogen fixation and induction of flavonoidlike compounds by rhizobacteria. *J Appl Microbiol* 86: 36–44.

Parvaiz A, Satyawati S (2008) Salt stress and phytochemical responses of plants: a review. *Plant Soil Environ* 54(3): 89.

Patel DP, Singh HB, Shroff S, Sahu J (2012) Studies on growth promotion activities of *Trichoderma harzianum* on chickpea. *Adv Plant Sci* 25(1): 193–195.

Pathma J, Sakthivel N (2012) Microbial diversity of vermicompost bacteria that exhibit useful agricultural traits and waste management potential. *Springer Plus* 1(1): 26.

Pliego C, Kamilova F, Lugtenberg B (2011) Plant growth promoting bacteria: fundamentals and exploitation. In: Maheshwari DK (ed.), *Bacteria in Agrobiology: Crop Ecosystems*. Springer, Berlin, 295–343.

Qureshi MA, Shakir MA, Naveed M, Ahmad MJ (2009) Growth and yield response of chickpea to coinoculation with *Mesorhizobium ciceri* and *Bacillus megaterium*. *J Animal Plant Sci* 19(4): 205–211.

Rao DLN, Giller KE, Yeo AR, Flowers TJ (2002) The effects of salinity and sodicity upon nodulation and nitrogen fixation in chickpea (*Cicer arietinum*). *Ann Bot* 89(5): 563–570.

Rao Velagaleti R, Marsh S (1989) Influence of host cultivars and *Bradyrhizobium* strains on the growth and symbiotic performance of soybean under salt stress. *Plant Soil* 19(1): 133–138.

Rasaei B, Ghobadi ME, Ghobadi M, Nadjafy A, Rasaei A (2012) The study effects of some biological agents on Chickpea (*Cicer arietinum* L.) under semidry conditions in Kermanshah. *Eur J Exp Biol* 2(4): 1113–1118.

Ratti N, Kumar S, Verma HN, Gautam SP (2001) Improvement in bioavailability of tricalcium phosphate to *Cymbopogon martini* var. *motia* by rhizobacteria, AMF and *Azospirillum* inoculation. *Microbiol Res* 156(2): 145–149.

Robledo M, JiménezZurdo JI, Velázquez E, et al. (2008) Rhizobium cellulase CelC2 is essential for primary symbiotic infection of legume host roots. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 7064–7069.

Rokhzadi A, Asgharzadeh A, Darvish F, NourMuhammadi G, Majidi E (2008) Influence of plant growth promoting rhizobacteria on dry matter accumulation and yield of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under field conditions. *Am Eur J Agr Environ Sci* 3(2): 253–257.

Roopa B, Maya C, Makari HK (2012) Effect of different PGPR strain along with rhizobium on nodulation and chick pea productivity. *Asian J Exp Biol Sci* 3: 424–426.

Rudresh DL, Shivaprakash MK, Prasad RD (2005) Effect of combined application of rhizobium, phosphate solubilizing bacterium and *Trichoderma* spp. on growth, nutrient uptake and yield of chickpea (*Cicer aritenium* L.). *Appl Soil Ecol* 28: 139–146.

Sadiki M, Rabih K (2001) Selection of chickpea (*Cicer arietinum*) for yield and symbiotic nitrogen fixation ability under salt stress. *Agronomie* 21: 659–666.

Sahni S, Sarma BK, Singh DP, Singh HB, Singh KP (2008) Vermicompost enhances performance of plant growth promoting rhizobacteria in *Cicer arietinum* rhizosphere against *Sclerotium rolfsii*. *Crop Protect* 27: 369–376.

Sattar MA, Quader MA, Danso SKA (1995) Nodulation, N₂ fixation and yield of chickpea as influenced by host cultivar and *Bradyrhizobium* strain differences. *Soil Biol Biochem* 27: 725–727.

Shaharoona B, Arshad M, Zahir ZA (2006) Effect of plant growth promoting rhizobacteria containing ACCdeaminase on maize (*Zea mays* L.) growth under axinic conditions and on nodulation in mung bean (*Vigna radiata* L.). *Lett Appl Microbiol* 42: 155–159.

Shahzad SM, Khalid A, Arshad M, Rehman K (2008) Integrated use of plant growth promoting bacteria and penriched compost for improving growth, yield and nodulation of chickpea. *Pak J Bot* 40(4): 1735–1741.

Shahzad SM, Khalid A, Arshad M, Rehman K (2010) Improving nodulation, growth and yield of *Cicer arietinum* L. through bacterial ACCdeaminase induced changes in root architecture. *Eur J Soil Biol* 46(5): 342–347.

Sharma P, Khanna V, Kumari P (2013) Efficacy of aminocyclopropane1 carboxylic acid (ACC)deaminaseproducing rhizobacteria in ameliorating water stress in chickpea under axenic conditions. *Afr J Microbiol Res* 7(50): 5749–5757.

Shurigin V, Egamberdieva D, Nahalboev JT, Khaitov B (2012) Screening of some chickpea genotypes on their salt tolerance in saline, arid soils of Uzbekistan. *Bull Natl University Uzbek* 4: 44–45.

Siddiqui ZA, Mahmood I (2001) Effects of rhizobacteria and root symbionts on the reproduction of *Meloidogyne javanica* and growth of chickpea. *Bioresource Technol* 79(1): 41–45.

Sindhu SS, Dadarwal KR (2001) Chitinolytic and cellulolytic *Pseudomonas* sp. antagonistic to fungal pathogens enhances nodulation by *Mesorhizobium* sp. *cicer* in chickpea. *Microbiol Res* 156: 353–358.

Singh A, Singh RA, Sharma SG (2001) Salt stress induced changes in certain organic metabolites during seedling growth of chickpea. *Legume Res* 24: 11–15.

Singh A, Sarma BK, Upadhyay RS, Singh HB (2013) Compatible rhizosphere microbes mediated alleviation of biotic stress in chickpea through enhanced antioxidant and phenylpropanoid activities. *Microbiol Res* 168(1): 33–40.

Singleton PW, Bohlool B (1984) Effect of salinity on the nodule formation by soybean. *Plant Physiol* 74: 72–76.

Sivaramaiah N, Malik DK, Sindhu SS (2007) Improvement in symbiotic efficiency of chickpea (*Cicer arietinum*) by co inoculation of *Bacillus* strains with *Mesorhizobium* sp. *cicer*. *Indian J Microbiol* 47: 51–56.

Slattery J, Coventry DR, Slattery W (2001) Rhizobial ecology as affected by the soil environment. *Animal Prod Sci* 41(3): 289–298.

Slattery JF, Pearce DJ, Slattery WJ (2004) Effects of resident rhizobial communities and soil type on the effective nodulation of pulse legumes. *Soil Biol Biochem* 36(8): 1339–1346.

Spaepen S, Vanderleyden J, Okon Y (2009) Plant growth promoting actions of rhizobacteria. *Adv Bot Res* 51: 283–320.

Srivastava S, Singh N (2014) Mitigation approach of arsenic toxicity in chickpea grown in arsenic amended soil with arsenic tolerant plant growth promoting *Acinetobacter* sp. *Ecol Engin* 70: 146–153.

Tejera NA, Campos R, Sanjuan J, Lluch C (2004) Nitrogenase and antioxidant enzyme activities in *Phaseolus vulgaris* nodules formed by *Rhizobium tropici* isogenic strains with varying tolerance to salt stress. *J Plant Physiol* 161(3): 329–338.

Tejera NA, Soussi M, Lluch C (2006) Physiological and nutritional indicators of tolerance to salinity in chickpea plants growing under symbiotic conditions. *Environ Exp Bot* 58: 17–24.

Tuberosa R (2012) Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Front Physiol* 3: 347.

Upadhyaya HD, Dronavalli N, Gowda CLL, Singh S (2011) Identification and evaluation of chickpea germplasm for tolerance to heat stress. *Crop Sci* 51(5): 2079–2094.

Vadez V, Krishnamurthy L, Serraj R, et al. (2007) Large variation in salinity tolerance in chickpea is explained by differences in sensitivity at the reproductive stage. *Field Crops Res* 104: 123–129.

Valverde A, Igual JM, Peix A, Cervantes E, Velazquez E (2006) *Rhizobium lusitanum* sp. nov. bacterium that nodulates *Phaseolus vulgaris*. *Int J System Evol Microbiol* 56(11): 2631–2637.

Van Peer R, Niemann GJ, Schippers B (1991) Induced resistance and phytoalexin accumulation in biological control of *Fusarium* wilt of carnation by *Pseudomonas* sp. WCS417r. *Phytopathology* 81: 728–734.

Xia H, Wang Z, Zhao J, et al. (2013) Contribution of interspecific interactions and phosphorus application to sustainable and productive intercropping systems. *Field Crops Res* 154: 53–64.

Yadav HD, Yadav OP, Dhankar OP, Oswal MC (1989) Effect of chloride salinity and boron on germination, growth and mineral composition of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Ann Arid Zone* 28: 63–67.

Yadav J, Verma JP, Tiwari KN (2010) Effect of plant growth promoting rhizobacteria on seed germination and plant growth chickpea (*Cicer arietinum* L.) under in vitro conditions. *Biol Forum* 2(2): 15–18.

Yadegari M, Rahmani A (2010) Evaluation of bean (*Phaseolus vulgaris*) seeds inoculation with *Rhizobium phaseoli* and plant growth promoting *Rhizobacteria* (PGPR) on yield and yield components. *Afr J Agric Res* 5: 792–799.

ZafarulHye M, Ahmad M, Shahzad SM (2013) Synergistic effect of rhizobia and plant growth promoting rhizobacteria on the growth and nodulation of lentil seedlings under axenic conditions. *Soil Environ* 32(1): 79–86.

Zaidi A, Khan MS, Amil MD (2003) Interactive effect of rhizotrophic microorganisms on yield and nutrient uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Eur J Agron* 19(1): 15–21.

فصل ۱۵:

متابولیت های ثانویه گیاه: از بیولوژی مولکولی تا استفاده به عنوان محصولات سلامتی

آل. اف. دی. فیلیپس

۱-۱۵- مقدمه

گیاهان قادر به تولید متابولیت‌های اولیه و ثانویه با طیف گسترده‌ای از فعالیت‌های بیولوژیکی هستند (مولینئوکس و همکاران، ۲۰۰۷). متابولیت‌های اولیه شامل آمینواسیدها، قندها، اسیدهای نوکلئیک، پروتئین‌ها و لیپیدها می‌باشند که از جمله ترکیبات ضروری برای فعالیت و متابولیسم سلول‌های گیاهی هستند. متابولیت‌های ثانویه شامل ترکیبات تولید شده توسط گیاهان بوده که در واکنش به نیازهای تکمیلی از جمله فعالیت به عنوان متابولیت‌ها در مقابله با گیاهخواران، شرایط آنتی‌اکسیدانی آسیب زننده، تنش و قرار گرفتن در معرض ترکیبات سمی تولید می‌شوند (کفیلی و همکاران، ۲۰۰۳؛ کلینگ و بوهلمان، ۲۰۰۶). بیوسنتز برخی از متابولیت‌های ثانویه مهم در گیاهان معمولاً با مسیر اسید شیکیمیک^۱ که یک مسیر متابولیکی پیچیده مورد استفاده توسط باکتری‌ها، قارچ‌ها، جلبک‌ها، انگل‌ها و گیاهان برای بیوسنتز آمینواسیدهای آروماتیک^۲ (فنیل آلانین^۳، تیروزین^۴ و تریپتوفان^۵) است آغاز می‌شود. در حیوانات و انسان‌ها یافت نمی‌شود، بنابراین اسید آمینه‌های آروماتیک ضروری ذکر شده در بالا را باید از سایر موجودات زنده به دست آورند. مسیر اسید شیکیمیک (شکل ۱-۱۵) مسیری برای متابولیت‌های ایندول بوده که بسیاری از ترکیبات ایندول^۶ به عنوان محصولات ثانویه مهمی هستند. فنیل آلانین و تیروزین پیش‌سازهایی مسیر فنیل پروپانویید^۷ هستند و اولین آنزیم دخیل در آن فنیل آلانین آمونیوم‌لیاز (PAL) می‌باشد (برونتی و همکاران، ۲۰۱۳). پس از آن ۴- کوماریل کوآنزیم^۸ A و مالونیل کوآنزیم^۹ A اکثر

1. Shikimic acid pathway

2. Aromatic amino acids

3. Phenylalanine

4. Tyrosine

5. Tryptophan

6. Indole

7. Phenylpropanoid pathway

8. 4-Coumaryl CoA

9. Malonyl CoA

متابولیت‌های ثانویه مهم دیگر فنیل پروپن‌ها و پلی آمین‌ها^۱ و در نهایت فلاونوئیدها^۲، فلاون‌ها^۳، آنتوسیانین‌ها^۴، کومارین‌ها^۵، تانن‌ها^۶، لیگنین‌ها^۷ و استیلبن‌ها^۸ در گیاه را تولید می‌کنند (شکل ۱-۱۵ را ملاحظه کنید). در مسیر دیگر ترین‌ها، اسید شیکیمیک^۹ نقشی ندارد و به طور مستقیم از طریق پیرووات^{۱۰} و گلیسرالدئید^۳- فسفات^{۱۱} بیوسنتز می‌شوند (شکل ۲-۱۵). بیوسنتز آلکالوئیدها از طریق چرخه اسید تری کربوکسیلیک^{۱۲} و اسیدهای آمینه الیفاتیک^{۱۳} است (شکل ۲-۱۵ را ملاحظه نمایید) و توکوفرول‌ها^{۱۴} از طریق اسید هوموجنتیسیک^{۱۵} و فیتیل دی فسفات^{۱۶} بیوسنتز می‌شوند (شکل ۳-۱۵) (وگت، ۲۰۱۰).

1. Phenylpropenes and polyamines

2. Flavonoids

3. Flavones

4. Anthocyanins

5. Coumarins

6. Tannins

7. Lignins

8. Stilbenes

9. Shikimic acid

10. Pyruvate

11. Glyceraldehyde-3-phosphate

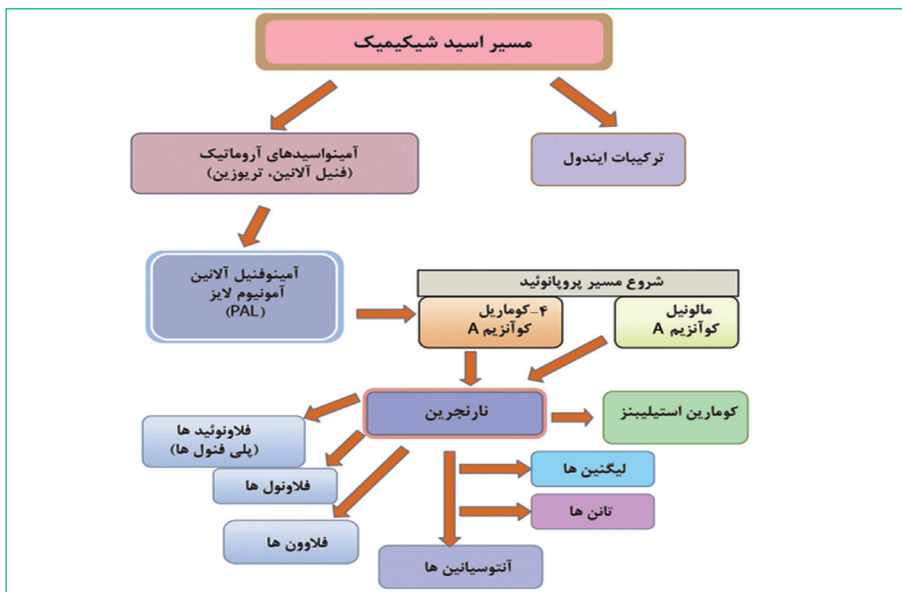
12. Tricarboxylic acid cycle

13. Aliphatic amino acids

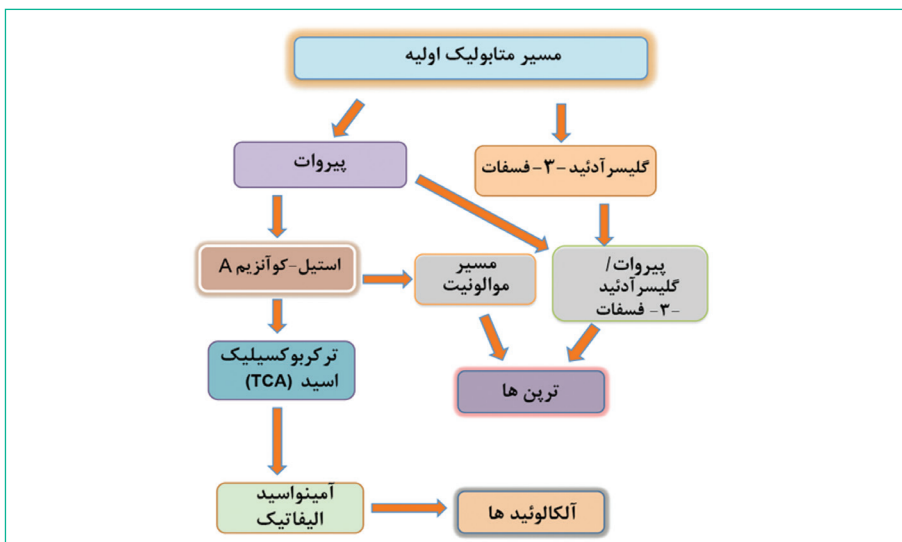
14. Tocopherols

15. Homogentisic acid

16. Phytol diphosphate

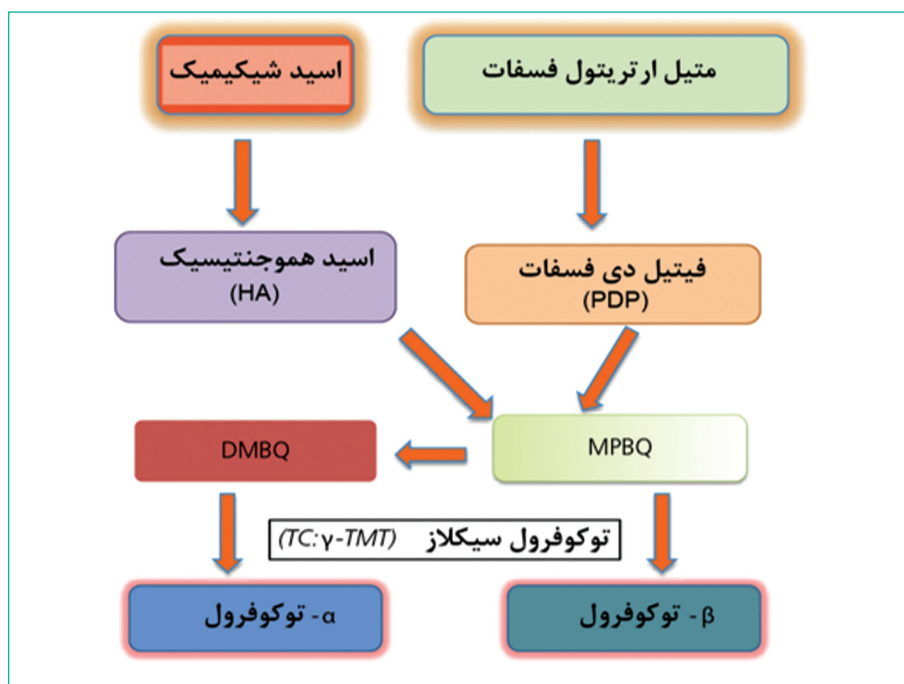


شکل ۱۵-۱: مسیر کلی فنیل پروپانویید در گیاهان منجر به سنتز فلاونوئیدها، آنتوسیانینها، لیگنین، تانینها، استیلبنها و کومارینها می‌شود. شکل گردآوری شده توسط دی‌فیلیپس از اطلاعات منبع وگت (۲۰۱۰) و بسیاری دیگر از منابع.



شکل ۱۵-۲: مسیر بیوسنتز آلکالوئیدها و ترپنها در گیاهان. شکل گردآوری شده توسط دی‌فیلیپس از اطلاعات منبع مازید و همکاران (۲۰۱۱) و بسیاری از منابع دیگر.

گیاهان عالی در محیط‌های ناپایدار زنده می‌مانند و متابولیسم‌های بسیار انعطاف‌پذیر و فرآیندهای رشد و نموی مهمی را برای خود توسعه داده‌اند (ساین و توتیجا، ۲۰۱۰). با این حال، در حدود ۳-۲/۵ میلیارد سال پیش، اکسیژن مولکولی (O_2) توسط موجودات زنده فتوسنتز کننده احیا کننده‌ی اکسیژن روی زمین تولید شد و گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) محصولات خطرناکی از زندگی هوازی شدند (اپل و هیرت، ۲۰۰۴). در مقابل O_2 ، اشکال احیا شده‌ی اکسیژن (اکسیژن منفرد ($O_2^{\cdot}$)).



شکل ۱۵-۳ مسیر بیوسنتز توکوفرول‌ها در گیاهان. شکل گردآوری شده توسط دی‌فیلیپس از اطلاعات منبع ریمباچ و همکاران (۲۰۱۰) و بسیاری از منابع دیگر.

آنیون سوپراکسید ($O_2^{\cdot-}$)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2)، رادیکال هیدروکسیل ($OH\cdot$) و لیپید پراکسید ($ROO\cdot$) تا اندازه‌ای واکنش‌پذیر و سمی هستند و می‌توانند منجر به تخریب اکسیداتیو فرآیندهای متابولیک شوند (شائو و همکاران، ۲۰۰۸، ب). متابولیسم گیاهان عالی برای سازگاری مؤثر تعداد مختلفی از مسیرهای بیوسنتزی که تسریع کننده

هستند را تنظیم می‌کنند (سن، ۲۰۱۲)؛ بنابراین، گیاهان نمی‌توانند به طور کامل از ROS اجتناب کنند. هنگامی که ماکرومولکول‌های سلولی و برون سلولی (پروتئین‌ها، چربی‌ها و اسیدهای نوکلئیک) قادر به غلبه بر آسیب‌های اکسیداتیو (ساختاری) بر سلول‌ها و بافت‌ها نباشند، تنش اکسیداتیو شدید می‌شود. همچنین گیاهان از ROS در انتقال پیام و هورمون، در فرآیندهای متنوع مانند میتوز^۱، تروپیسم^۲ و رشد سلول و دفاع استفاده می‌کنند، بنابراین، کنترل ROS برای رشد و نمو گیاهان ضروری است (کاروپانایا و همکاران، ۲۰۱۱).

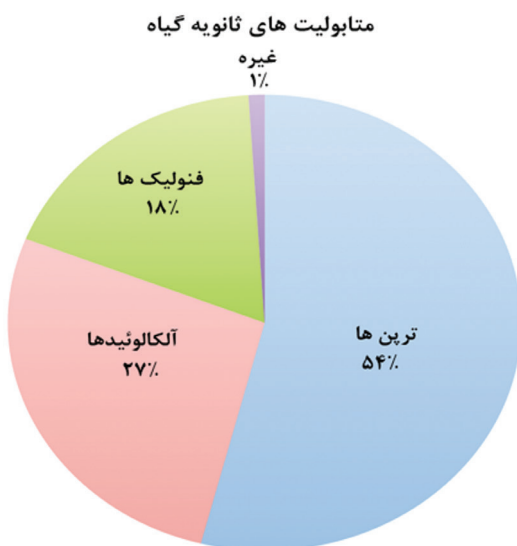
از نظر شیمیایی، بسیاری از ترکیبات پلی‌فنولی^۳ گیاه مانند فلاونوئیدها، تانین‌ها و اسیدهای فنولیک دارای فعالیت‌های ضد رادیکالی^۴ و آنتی‌اکسیدانی قوی هستند. پلی‌فنول‌ها گروهی از متابولیت‌های گیاهی هستند که حاوی بیش از یک واحد فنول در هر مولکول می‌باشند. یک گروه از پلی‌فنل‌ها که بسیار مورد مطالعه قرار گرفته، فلاونوئیدها هستند که حاوی چندین هزار ترکیب می‌باشند که عمدتاً به شکل گلیکوزیدها^۵ ظاهر می‌شوند. فلاونوئیدها محصولات ثانویه هستند که با رنگ قرمز، آبی و بنفش خاص رنگدانه‌های آنتوسیانینی موجود در بسیاری از گیاهان شناخته می‌شوند (کوئیس و همکاران، ۲۰۰۵). فلاونوئیدها دارای مجموعه‌ی متنوعی از عملکردهای بیولوژیکی هستند که مهم‌ترین آن نقش ضروری آن‌ها در حفاظت در برابر تنش است. فلاونوئیدها یکی از قدیمی‌ترین و گسترده‌ترین پلی‌فنول‌ها هستند که حتی در خزه‌ها و سرخس‌ها سنتز شده‌اند و در این گیاهان پست‌تر دارای فعالیت‌های فیزیولوژیکی مشابهی هستند (متلن و همکاران، ۲۰۰۹). ساختار پلی‌فنولی فلاونوئیدها و ایزوفلاونوئیدها با توانایی آن‌ها برای پاکسازی رادیکال‌های آزاد، ثبات غشاها از طریق کاهش سیالیت غشا و انتقال کلات و فلزات سنگین بسیار سازگار است (گروتولد، ۲۰۰۶؛ پتروسا و همکاران، ۲۰۱۳).

-
1. Mitosis
 2. Tropisms
 3. Polyphenolics
 4. Antiradical
 5. Glycosides

با وجود فراوانی آن‌ها در گیاهان دیگر مسیرها و محصولات متابولیسم ثانویه نظیر سنتز تانین‌ها، پلیمر ساختاری لیگنین و آلکالوئیدها (شکل ۱۵-۴)، مطالعات اندکی در مورد نقش هر یک از آنها وجود دارد. لیگنین به طور کلی در گیاهان به عنوان یک ترکیب تقویت کننده دیواره سلولی شناخته می‌شود (باکستر و استوارت، ۲۰۱۳). تکامل و تنوع گیاهان آوندی چوبی بزرگ بدون تولید لیگنین توسط گیاهان کوچک‌تر صورت نمی‌گرفت؛ فراوانی لیگنین نقش مهمی در رشد گیاهان آوندی بلند ایفا می‌کند (آیاچامی و همکاران، ۲۰۱۳). درک ما از اهمیت سازگاری تانن‌ها در گیاهان ضعیف است و بیش‌تر تحقیقات، ایفای نقش تانن‌های تجمع یافته (CT) در پاسخ گیاه به گیاهخواران را بررسی نموده‌اند (سواين، ۲۰۰۴). با این حال، بیش‌تر تحقیقات اخیر بر نقش CT در تنظیم قابلیت دسترسی به مواد غذایی خاک که یک موضوع کم‌تر بررسی شده است، متمرکزند (هاتنسچویلر و همکاران، ۲۰۰۵؛ کرائوس و همکاران، ۲۰۰۳). حدود ۷۰ سال پیش، ویتامین E (توکوفرول^۱) به عنوان یک ریزمغذی مورد نیاز برای تولیدمثل در موش‌ها پیشنهاد شد، اما عملکرد ضروری آن در انسان‌ها هنوز به خوبی شناخته نشده است (ریمباچ و همکاران، ۲۰۱۰؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۲). توکوفرول‌ها به طور انحصاری در پلاستیدها یا غشاهای تیلاکوئیدی قرار دارند و بیوسنتز آن‌ها تنها در گیاهان فتوسنتزی مشاهده می‌شود. این مساله نشان می‌دهد که مسیر بیوسنتز توکوفرول در سیانوباکتری‌ها یا جلبک سبز^۲ برای حفاظت از این موجودات زنده در مقابل ROS (به عنوان ترکیب حاصل از فتوسنتز) تکامل یافته است. آلکالوئیدها و ترپنوئیدها ترکیبات و متابولیت‌های فنولی بسیار فراوان و احتمالاً برخی از ترکیبات ثانویه گیاهی بسیار مهم در گیاهان هستند (شکل ۱۵-۴ را ملاحظه کنید) (لی و همکاران، ۲۰۱۰، آ، ب). این ترکیبات ثانویه نقش خاصی در حفاظت از گیاهان، به عنوان مثال غلبه بر تنش، در دفاع در برابر پاتوژن، غربال نور ماوراء بنفش، ترکیبات آنتی‌اکسیدانی، ضدگیاهخواری یا ساختاری دیواره‌های سلولی دارند (گارسیا-مورنو و همکاران، ۲۰۰۶).

1. Tocopherol

2. Cyanobacteria or green algae



شکل ۱۵-۴- فراوانی انواع مختلف متابولیت‌های ثانویه در گیاهان. شکل گردآوری شده توسط دی‌فیلیپس خصوصاً از اطلاعات ارائه شده در منبع زونگر و باسو (۲۰۰۸).

تولید متابولیت‌های ثانویه گیاهی و رادیکال‌های آزاد بیش از حد ناشی از ROS در تنوع بیماری‌های انسانی به عنوان مثال سرطان، دیابت، انحطاط مغز^۱، بیماری‌های قلبی عروقی^۲ و پیری دخیل است (بوهلمان و گرشنزون، ۲۰۰۹؛ گرشنزون و دوپاروا، ۲۰۰۷؛ کندی و وایتمن، ۲۰۱۱). علاقمندی فراوانی به محصولات آنتی‌اکسیدانی (ضد رادیکال) طبیعی (مثلاً پلی‌فنول‌ها در گیاهان دارویی و رژیمی) که ممکن است به جلوگیری از آسیب اکسیداتیو به سلول‌ها، بافت‌ها و اندام‌ها کمک کنند وجود دارد (بورگاد و همکاران، ۲۰۰۱؛ پیریرا و همکاران، ۲۰۱۲). به عنوان مثال، توکوفرول‌ها در غشاءهایی استقرار دارند که با اسیدهای چرب اشباع نشده (PUFAs) در ارتباط هستند و بر قابلیت دسترسی به دیگر مواد غذایی و به طور کلی بر سلامت مؤثرند (گارسیا-مورنو و همکاران، ۲۰۱۲؛ وانگ و همکاران، ۲۰۰۰؛ ژائو، ۲۰۰۷). با این حال، آنتی‌اکسیدان‌های قدیمی‌تر و پیچیده‌تر با وزن مولکولی کم‌تر نظیر کاروتنوئیدها، اسید آسکوربیک و

1. Brain degeneracy

2. Cardiovascular diseases

گلوکوتایون، در پاسخ‌های گیاهان به تنش و سلامت در انسان‌ها به‌طور گسترده‌تر مورد مطالعه قرار گرفته‌اند (بونفیل و همکاران، ۲۰۱۳). حداقل نیمی از تمام داروهای مجاز ثبت شده در سراسر جهان در ۲۵ سال گذشته شامل محصولات طبیعی یا مشتقات مصنوعی آن‌ها هستند. محصولات ثانویه دارویی پزشکی شامل داروهای روانگردان^۱ مصنوعی در اصل از گیاهان گرفته شده‌اند تا جنبه‌های عملکردی مغز انسان را تغییر دهند، زیرا از لحاظ پزشکی گزینه‌های زیادی برای بهبود عملکرد مغز وجود ندارد. گروه‌های انسانی تحت تأثیر در این دسته شامل جمعیت پیر رو به رشد جامعه ما هستند که از کاهش طبیعی عملکرد مغز مربوط به سن رنج می‌برند. متابولیت‌های ثانویه گیاهی و پلی‌فنول‌های مختلف باعث افزایش توجه مطالعات علمی به اثرات آن‌ها بر سلامتی شده‌اند و برخی از محصولات نیز در مراحل اول آزمایش‌های انسانی قرار دارند (توپیل و بیشایی، ۲۰۱۱).

کشاورزی همراه با تغییرات اقلیمی با چالش‌های جدیدی مواجه خواهد شد و افزایش گازهای گلخانه‌ای به احتمال زیاد منجر به وقایع شدید آب و هوایی مانند امواج گرمایشی و خشکی خواهد گردید (هالیول، ۲۰۰۶). این که تغییرات اقلیمی به‌طور مثبت یا منفی بر متابولیت‌های ثانویه در گیاه اثر می‌گذارد هنوز تعیین نشده‌است، چرا که بیش‌تر تحقیقات در مورد محصولات ثانویه گیاهان، تأثیر اقلیم را شامل نمی‌شوند. یکی از این چالش‌های عمده برای جامعه، تولید پایدار غذا، سوخت، محصولات سالم و فیبردار با عملکرد و ارزش تغذیه‌ای بالا برای مواجهه با تقاضای روزافزون جمعیت جهان است (هارتمن، ۲۰۰۷). توسعه روش‌های پایدارتر برای تولید و افزایش ارزش افزوده محصولات کشاورزی ضروری است. افزایش تقاضا برای غذاهای سالم‌تر و مغذی‌تر توسط مصرف‌کنندگان به سلامت و بهبود آگاهی‌های محیطی موجب افزایش علاقمندی و تغییر سریع به سوی کشاورزی پایدار "دوستدار طبیعت"^۲ شد (زونگر و باسو، ۲۰۰۸). علیرغم اهمیت متابولیت‌های ثانویه گیاهی در سلامت و کشاورزی، وقفه‌ای در دانش موجود در مورد ژن‌های دخیل در بیوسنتز، تجمع، تخریب و

1. Psychotropic

2. Ecofriendly

اثرات بهداشتی آن‌ها وجود دارد. تعداد محدودی از مسیرها به طور کامل مشخص شده‌اند و در اکثر این موارد، مطالعات به تعداد کمی از گیاهان مدل محدود شده‌است. در این فصل، ما مروری بر ترکیبات متابولیک ثانویه گیاهان، بیوسنتز آن‌ها، منابع موجود و اثرات آن‌ها بر رشد و نمو را با تأکید ویژه بر مسیرهای بیوسنتز، ساختار شیمیایی، وقوع و اثرات آن‌ها بر گیاهان، ارائه می‌کنیم. ما دسته‌های متابولیت‌های ثانویه را در گروه‌های بیوشیمیایی فلاونوئیدها، آلکالوئیدها، تریپنوئیدها، لیگنین‌ها، تانین‌ها و توکوفرول‌ها توصیف می‌کنیم. پروتئین‌ها و ترکیبات پروتئینی نیز در این بررسی گنجانده می‌شوند، زیرا آن‌ها می‌توانند ساختارهای مهم ثانویه با اهمیت بیولوژیکی باشند و پروتئین‌ها به ندرت تحت پوشش این موضوع قرار می‌گیرند. سپس اهمیت عوامل ژنتیکی و آنزیم‌ها در بیوسنتز این ترکیبات و فناوری‌های دستکاری ژنتیکی از جمله ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس را بررسی می‌کنیم؛ با این حال، برخی از این زمینه‌ها نسبتاً جدید هستند و در این فصل به طور جامع توضیح داده نمی‌شوند. مروری از اهمیت متابولیت‌های ثانویه در فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی و ضدرادیکال ارائه می‌شود. اهمیت نقش انسان در سلامتی برای بسیاری از این متابولیت‌ها مورد بحث قرار می‌گیرد و پیامدهای آن‌ها برای بهبود سلامت مشخص می‌شود. در طول این بررسی، ما مثال‌هایی از کاربردها و اهمیت آن‌ها را ارائه می‌دهیم و در نهایت لزوم جهت‌گیری‌ها و تحقیقات بعدی را مورد بحث قرار می‌دهیم.

۲-۱۵- فلاونوئیدها

فصل‌ها با حداقل ۱۰۰۰۰ ساختار شیمیایی شناسایی شده تاکنون در سراسر قلمرو گیاهی یافت می‌شوند (شکل ۱۵-۴) و بیش‌تر ترکیبات فنلی از پیش‌ماده‌های تولید شده توسط شاخه‌های مختلفی از مسیر فنیل پروپانوئیدساخته می‌شوند. فلاونوئیدها ترکیبات فنلی معروف در گیاهان با رنگدانه‌های خاص خود هستند (کرائوس و همکاران، ۲۰۰۴) و با جذب گرده‌افشان‌ها و حشرات پراکنده‌کننده بذر، به فعالیت‌های تولیدمثلی ضروری کمک می‌کنند. فلاونوئیدها همچنین مسئول ظهور

رنگ "فصل پاییز"^۱ در گیاهان برگ‌ریز^۲ هستند که اخیراً بیان شده‌است که بافت‌های برگ را از آسیب‌های فوتواکسیداتیو^۳ محافظت کرده و کارایی بازیابی مواد غذایی (بازچرخش) قبل از پیری را افزایش می‌دهند. فلاونوئیدها در ابتدا در حدود ۵۰۰ میلیون سال پیش در جلبک‌های سبز ظاهر شدند که منجر به همگرایی آشکار دو مسیر موجود- سینامات^۴ و مسیرهای پلی‌کتید^۵ قدیمی‌تر- شد. مسیر بیوسنتز فلاونوئید با تکامل گیاهان بیش‌تر و بیش‌تر پیچیده شد (وگت، ۲۰۱۰).

۱-۲-۱۵- ساختار شیمیایی و سنتز

ساختارهای فلاونوئیدی حاوی حداقل یک حلقه هیدروکربن آروماتیک با یک یا چند گروه هیدروکسیل متصل به این گروه‌ها هستند. ساده‌ترین ترکیب با این ساختار، مولکول فنل است که به طور طبیعی در گیاه ایجاد نمی‌شود یا تجمع پیدا نمی‌کند. فنل می‌تواند محدوده‌ای از ترکیبات ساده با وزن مولکولی کم از جمله فنیل پروپانوئیدهای ساده و مشتقات اسید بنزوئیک تا ساختارهای پیچیده‌تر، به عنوان مثال فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها، فلاون‌ها، فاونول‌ها، استیلبن‌ها، لیگنین‌ها و تانین‌ها باشد. پلی‌فنل‌ها (به عنوان مثال فلاونوئیدها) بزرگ‌ترین و متنوع‌ترین گروه از حدود ۶۰۰۰ ترکیب هستند و تمام فلاونوئیدها دارای دو حلقه شش کربنه با یک پل سه کربنه هستند که معمولاً حلقه سوم را تشکیل می‌دهند. سپس می‌توان فلاونوئیدها را بر اساس تغییرات این اسکلت کربنی به کالکون‌ها، فلاون‌ها،

1. Autumn fall

2. Deciduous plants

3. Photooxidative

4. Cinnamate

5. Older polyketide pathways

6. Chalcones

فلاونول‌ها، فلاونون‌ها^۱، ایزوفلاون‌ها^۲، فلاوان-۳-اولس^۳ و آنتوسیانین‌ها تقسیم کرد (آرانگو و همکاران، ۲۰۱۳؛ گروتولد، ۲۰۰۶). بیوسنتز پرنیل کالکون‌ها^۴ (به عنوان مثال کالکون‌های پرنیله شده^۵) تغییر بیوسنتز استاندارد فلاونوئید را نشان داد و مشخص کرد که بیوسنتز ترپنوفنولیک‌ها^۶، استیلبن‌ها^۷ و ایزوفلاونوئیدها^۸ محدود به چند گونه گیاهی است؛ با این حال، این ترکیبات پتانسیل بالایی در ارتقاء سلامت دارند.

۲-۲-۱۵- رخدادهای گیاهان و اثرات سلولی

فلاونوئیدها در میوه‌ها، برگ‌ها، سبزیجات، بذور، ساقه‌ها، پوست درخت‌ها و چای، چغندر قند و انگور یافت می‌شوند (کلیفورد و براون، ۲۰۰۶؛ ریمرسما و همکاران، ۲۰۰۱). گیاهان مجموعه‌ای از ایزوفلاونون‌ها، فلاون‌ها و استیلبن‌ها را تولید می‌کنند که به عنوان آستروژن‌های گیاهی^۹ عمل می‌کنند (پورسل و همکاران، ۲۰۱۳)؛ این ترکیبات شبه آستروژن به عنوان مواد شیمیایی دفاعی، از طریق از بین بردن سیستم غدد درون ریز آفات و تغییر چرخه زندگی آن‌ها علیه گیاهخواری عمل می‌کنند. به طور مشابه، در پستانداران و دیگر مهره‌داران، آستروژن‌های گیاهی می‌توانند از طریق تغییرات بیوشیمیایی / عصبی (مانند ایزوفلاون‌های یونجه و سویا) بر سیستم‌های هورمونی و به خصوص عملکرد مغز، تأثیر بگذارند (دیاورس و دیکسون، ۲۰۰۵). فنول‌ها و به ویژه فلاونوئیدها در سطوح بالایی در گیاهان خوراکی وجود دارند و بنابراین بخش بزرگی از رژیم غذایی انسان را شامل می‌شوند. مقالات متعددی فعالیت‌های

1. Flavanones
2. Isoflavones
3. Flavan- 3- ols
4. Prenylchalcones
5. Chalcones prenylated
6. Terpenofhenolics
7. Stilbenes
8. Isoflavonoids
9. Phyto- oestrogens

آنتی اکسیدانی فلاونوئیدها و چگونگی کمک آن‌ها به تیمار بیماری‌های مختلف را مورد بررسی قرار داده‌اند. این تحقیقات نشان می‌دهند که اثرات بیولوژیکی و دارویی فلاونوئیدها ممکن است به فعالیت‌های خاص به صورت آنتی اکسیدان یا پرواکسیدان^۱ بستگی داشته باشد (ویلیامز و همکاران، ۲۰۰۴). برخی از فلاونوئیدها بسته به غلظت و محیط ردوکس سلول‌ها و بافت‌ها توانایی عمل به عنوان متابولیت‌های آنتی اکسیدان و پرواکسیدان را دارند. به عنوان مثال، در مطالعات سمیت برخی از فلاونوئیدها در برابر رادیکال‌های آزاد به عنوان آنتی اکسیدان عمل می‌کنند و ضمناً زمانی که یک فلز سنگین ناپایدار (مثلاً Cu^{2+} سمی) در غلظت‌های بالا در گیاهان وجود دارد، فعالیت پرواکسیدانی نشان می‌دهند (گلثورت و همکاران، ۲۰۱۰).

۳-۲-۱۵- اثر بر رشد و نمو در گیاهان

نقش‌های اکولوژیکی ترکیبات فنلی شامل نقش بنیادی و القا کننده در سمیت و جلوگیری از تغذیه توسط حشرات است. با این حال، آن‌ها همچنین به اثر گسترده‌تر بر متابولیسم، حفاظت در برابر عوامل بیماری‌زای درونی و برون گیاهی، همزیستی، جذب و/یا بازدارندگی کمک می‌کنند. ترکیبات فنلی عطر، رنگ و طعم برای جذب حشرات گرده افشان همزیست را فراهم می‌کنند.

فلاونوئیدهای فنلی در روابط همزیستی گیاهان با باکتری‌های خاک به عنوان محرک‌های خورده شدن^۲ و عوامل آلوپاتی^۳ عمل می‌کنند. بسیاری از ترکیبات فنلی در دفاع آنتی اکسیدانی موجودات فتوسنتز کننده و به ویژه جذب نور ماوراء بنفش، ایفای نقش می‌کنند (لپینیک و همکاران، ۲۰۰۶). پیشرفت در یافتن نقش‌های فلاونوئیدها در تنش گیاهی، به عنوان مثال ماهیت تنش، نقش و تنوع فلاونوئیدهای تولید شده و دامنه عوامل محیطی دخیل بستگی دارد (برونتی و همکاران، ۲۰۱۳). درک نقش‌های فلاونوئیدها در حفاظت از تنش و مکانیسم‌های دخیل، زمینه‌های

-
1. Pro-oxidants
 2. Phagostimulants
 3. Allelopathic

علمی هستند که هنوز به طور کامل درک نشده‌اند. بهبود همزمان رنگ گل و تولید عطر و حفاظت از گیاهان تراریخته برای آفات، قابلیت‌های بیوتکنولوژیکی برای این نوع تحقیقات را نشان می‌دهند و ممکن است فواید بالقوه‌ای را در کشاورزی مولکولی گیاه^۱ به ارمغان آورند (پتروسا و همکاران، ۲۰۱۳).

۴-۲-۱۵- ژنتیک مولکولی

ژن‌های رمزگذاری شده در مسیر فنیل پروپانویید (PP) برای فنیل آلانین آمونیوم لیاز^۲ (PAL)، کالکون سنتاز^۳ (CHS)، کالکون ایزومراز^۴ (CHI)، فلاونون-۳-هیدروکسیلاز^۵ (F3H)، فلاونوئید ۳-هیدروکسیلاز^۶ (F3'H) و فلاونول سنتاز^۷ (FLS1)، نقش‌های مهمی در تولید متابولیت‌های ثانویه ایفا می‌کنند، در حالی که دی-هیدروفلانول-۴-ردوکتاز^۸ (DFR) و لوکوآنتوسیانیدین دی‌اکسیژناز^۹ (LDOX) در تولید آنتوسیانیدین‌های رنگی دخالت دارند (جدول ۱-۱۵). پس از تولید متابولیت کلیدی نارینجرین^{۱۰} در اغلب یا بخشی از یک مسیر رایج (شکل ۱-۱۵) را ملاحظه کنید، بیش‌تر ترکیبات بعدی از طریق گلیکوزیلاسیون^{۱۱}، آسیلاسیون^{۱۲} و متیلاسیون^{۱۳}، در مجموعه پیچیده‌ای از واکنش‌هایی

-
1. Plant molecular farming
 2. Phenylalanine ammonium lyase (PAL)
 3. Chalcone synthase (CHS)
 4. Chalcone isomerase (CHI)
 5. Flavanone 3-hydroxylase (F3H)
 6. Flavonoid 3'-hydroxylase (F3'H)
 7. Flavonol synthase1 (FLS1)
 8. Dihydroflavonol 4-reductase (DFR)
 9. Leucoanthocyanidin dioxygenase (LDOX)
 10. Naringenin
 11. Glycosylation
 12. Acylation
 13. Methylation

که خواص زیستی مولکول‌های ترکیب شده را تغییر می‌دهند به پایین دست مسیر تغییر می‌یابند (گروزیرو و همکاران، ۲۰۰۹) (جدول ۱۵-۲). عوامل رونویسی (TF) تنظیم‌کننده‌ی بیان این ژن‌های ساختاری در برخی از گیاهان، به ویژه در آرابیدوسیس، به خوبی مشخص شده‌اند. به عنوان مثال، ژن‌های TF، MYB11، MYB12 و MYB111 سه TFs MYB تنظیم‌کننده عملکردی بیان چندین ژن اولیه بیوسنتز کننده فلاونوئید را کد می‌کنند (تیلور و گروتولد، ۲۰۰۵). از سوی دیگر، TFهایی مانند PAP1، PAP2، TT8، GL3 و TTG1 که اجزاء مجموعه‌های رونویسی MYB/bHLH/WDR (MBW) هستند، بیان ژن‌های "انتهایی" در مسیر بیوسنتز آنتوسیانین را تغییر می‌دهند (تیس و لردائو، ۲۰۰۳). لازم به ذکر است که رنگ‌های زرد لزوماً تنها به دلیل تجمع کاروتنوئید نیستند و دلایل وجود رنگ زرد پیچیده‌تر است و کاهش بیان مسیر آنتوسیانین و همبستگی بیان دو ژن کلیدی دخیل در مسیر عمومی فلاونوئیدها (منجر به رنگدانه زرد آئورون) نیز در این امر دخیل هستند (یورتسو و همکاران، ۲۰۱۱) (جدول ۱۵-۳).

جدول ۱۵-۱- مسیر رایج فنیل پروپانوئید. آنزیم‌ها و ژن‌های توصیف شده در بررسی‌ها و اهمیت و کنترل بیان اطلاعات اصلاح شده از وگت (۲۰۱۰) و گردآوری شده توسط دیپلیپس. ژن‌ها ایتالیک هستند.

آنزیم / ژن / متابولیت	کنترل / بیان / اهمیت
۳- دئوکسی - D-آرابینوز هپتولوزونیت (DHAP) سینتاز آروژنیت دهیدراتاز پرفنیت دهیدراتاز آروژنیت دهیدراتاز پرفنیت آمینوترانسفراز فنیل آلانین آمونیوم لیاز (PAL) کالکون سینتاز (CHS) تیروزین آمونیلایز (TAL) هیستیدین آمونیوم لیاز (HAL) سینامیت ۴- هیدروکسیلاز (C4H) کومارویل CoA- لیگاز هیدروکسی سینامول CoA: شیکیمیت / کوئینیت هیدروکسی سینامول ترانسفراز (HCT) فلاونوئید- ۳- ۰- هیدروکسیلاز (F3H) آنزیم‌های فلاونول سینتاز ۱ (FLS) دی هیدروفلانونول- ۴- ردوکتاز (DFR) ایزوفلاون ردوکتاز (IFR) کالکون ایزومراز (CHI) فلاونز سینتاز (FNSII) اکسینازها ردوکتازها ترانسفرازها His89 PAL genes At2g30490 Cyp98A3 SHT Aco 1 Aco 2 Gsnar 2 PAP 1 PAP 2 StMtf1-MYB-transcription factor AtMYB21 AtMYB21 (AT3G27810), AtMYB4 (AT4G38620), HY5 (AT5G11260), and CIP7 (AT4G27430) (all are RE) ۴- متیلیدن- ایمیدازول- ۵- یک	کنترل رونویسی مسیر کامل بیوسنتز فنیل آلانین در پلاستیدها ممانعت توسط محصول نهایی فنیل آلانین بیوسنتز تیروزین در پلاستیدها احتمال بالای موقعیت پلاستید پاسخ رونویسی به مسیر کامل پاسخ رونویسی به مسیر کامل دامیناسیون کاتالیزهای فنیل آلانین به ترانس- سینامیت در همکاری با PAL (هر دو TAL و HAL) خانواده‌ای برای گسترش تجزیه هیستیدین خانواده آنزیمی کوچک دخیل در انشعاب خانواده آنزیمی مسئول انشعاب خانواده بزرگی از BAHD- آسیل ترانسفرازها و پیش‌سازهایی برای بیوسنتز فلاونوئید و لیگنین (هفت آنزیم فهرست شده) کاتالیز مجموعه‌ای از متابولیت‌های فنل پروپانوئید کاتالیز مجموعه‌ای از متابولیت‌های فنل پروپانوئید کاتالیز مجموعه‌ای از متابولیت‌های فنل پروپانوئید جایگزینی هیستیدین با فنیل آلانین خاصیت را تغییر می‌دهد، TAL را به PAL تبدیل می‌کند خانواده بیش از ۲۰ ژن، معمولاً تنها یکی به طور قوی بیان شده؛ ۳ تا دخیل در گلدهی یک ژن برای ۴- هیدروکسیلاسیون ترانس سینامیت به ۴- کومارات موقعیت متاژن هیدروکسی سینامویل شیکیمیت یا استرهای کوئینیت خاموشی عناصر انشعاب که می‌تواند کمیت و کیفیت لیگنین در Pinus را تغییر دهد ژن‌هایی برای آنزیم‌های آکونیتاز مختلف ژن‌های عنصر تنظیم کننده، فلاونوئید پایدار بیان بیش از حد، دامیناسیون فنیل آلانین به سینامیت را افزایش می‌دهد این گروه از عناصر تنظیم کننده برای ترکیبات و متابولیت‌های اساسی توسط تنش‌های زنده و غیرزنده القا می‌شوند ضدکاتالیزوری و متابولیت آنتی اکسیدان

جدول ۱۵-۲- مسیر فنیل پروپانوئید و پلی آمین. آنزیم‌ها و ژن‌های توصیف شده در بررسی‌ها، اهمیت و کنترل بیان. اطلاعات اصلاح شده از وگت (۲۰۱۰)، گردآوری شده توسط دِیلیپیس. ژن‌ها ایتالیک هستند.

آنزیم / ژن / متابولیت	کنترل / بیان / اهمیت
۱-O-آسیل-گلوکز-گلوکوسیل ترانسفراز سیناپویل گلوکز: کولین سیناپویل ترانسفراز (SCT) سیناپویل گلوکز: ملات سیناپویل ترانسفراز (SMT)	آنزیم کلیدی بررسی شده در جزئیات مولکولی دخیل در تجمع سیناپین در بذرها تجمع سیناپویل ملات در گیاهچه، جایگزینی Asp/Glu در موقعیت نزدیک به Ser کاتالیتیک قادر به اتصال ۱-O-گلوکز اجداد حاوی مثلث کاتالیتیکی Ser-His-Asp شناسایی شده توسط لاین‌های ورودی در سازمان‌های گیاهی هیدروکسی سینامیک اسیدهای منتقل شده به اسپرمدین، موتانت‌های نابود کننده فاقد محتوای تری آسیل به کار گرفته شده از مسیرهای دیگر تاسیس شده به کار گرفته شده و مسئولی برای تغییرات پشتیبان‌هایی در استرهای شیکیمیت ۴- کوماریک اسید آغازگر متابولیسم سیناپیک استر در طی بلوغ و جوانه زنی بذر عمل می‌کند مسیر جدید برای بیوسنتز کشف شد مجموع مخازن ۵۱ ژن برای SCPL ها، تنها با تفاوت‌های جزئی در فعالیت‌های کاتالیزوری مواجه‌اند
سیرین کربوکسی پپتیداز (SCPs) آنزیم‌های شکل ترکیبی آسیل اسپریمیدین هیدروکسی سینامیک اسید ترانسفراز (SHT) شبه-BAHD	
سیتوکروم P450 متیل ترانسفراز کوئینیت هیدروکسیله شده اسیدهای هیدروکسی سینامیک توسط استرهای CoA فعال می شوند ۱-O-آسیل-گلوکز استرها (متابولیت های غنی از انرژی) ترکیبات اسپریمیدین آسیده شده	
SCP-like protein (SCPL) genes	
Acyl conjugate formation genes	
CYP98A3 gene CYP98A8 gene CYP98A9 gene AtTSM1 (cation-dependent OMT)	
CCoAOMT1gene	
	پلی آمین فنیل پروپانوئید ترکیب شده در اندام‌های مختلف از طریق القای جهش اجداد مسئول برای کوئینیت هیدروکسیله شده مسیر ژن جدید برای کوئینیت هیدروکسیله شده پارالوگ ژن CYP98A8 کلاد تک‌شکل ^۱ شبه CCoAOMT1 در لیگنین، مرحله نهایی در ترکیب اسپریمیدین آسیل را کاتالیز می‌کند نابودی CCoAOMT1 منجر به کاهش شدید تشکیل آسیل اسپریمیدین شد

جدول ۱۵-۳- فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها، سیلین‌ها، آنزیم‌ها و ژن‌های توصیف شده در بررسی‌ها و اهمیت و کنترل بیان. اطلاعات اصلاح شده از وگت (۲۰۱۰) و گردآوری شده توسط دِ فیلیپس. ژن‌ها ایتالیک هستند.

آنزیم / ژن / متابولیت	کنترل / بیان / اهمیت
سنتز آنتوسیانین (ANS)	کل مسیر آنتوسیانین را از طریق (2R-3R) - دی-هیدروفلانونول‌ها و اکسیداسیون (2R,3S,4S) - لئوکوآنتوسیانیدین‌ها کنترل می‌کند
گلوکوسیل ترانسفرازهای دو عملکردی خاص	گلیکوسیل‌اسیون هر دو گروه 3- و 5-OH به شکل رنگ آبی (دلفینیدین ^۵) را کاتالیز می‌کند
فعالیت ۵- هیدروکسیلاز	عدم وجود رنگ طبیعی بنفش را توضیح می‌دهد
3', 5'- هیدروکسیلاز	جایگزین کاربردی برای دلفینیدین‌های آبی اصلاح کننده هر دوی فلاونول‌ها و آنتوسیانین‌ها
دی‌هیدروفلانونول ردوکتاز (DFR)	بیان بیش تر دلفینیدین را تجمع می‌دهد
آسیل ترانسفراز	عدم افزایش در آسیلاسیون برای افزایش رنگ
اورئوسیدین سنتاز مستقر در واکوئل (AmSA1)	عدم افزایش در آسیلاسیون برای افزایش رنگ
کالکون 4'-O- گلوکوزیل ترانسفراز سیتوپلاسمی	کاهش بیان و هم‌بینی برای رنگ زرد
اکثر آسیل-، گلوکوزیل- و متیل ترانسفرازها	کاهش بیان و هم‌بینی برای رنگ زرد
7-O- رهامنوسیل ترانسفراز ^۱ (7RhaT)	وابسته به هر دوی NADPH و FAD به وضوح متفاوت از سیتوکروم P450s
نوع جدید ۸- مونوهیدروکسیلاز ^۲	در حلقه- A و B فلاونوئید ریشه‌های حاوی فلاونوئیدها در طب سنتی استفاده می‌شود
هیدروکسیلاسیون غیر معمول، الگوی متیلاسیون یا گلیکوسیل‌اسیون	گلیکوسیل ترانسفرازها با یک آرژنین در موقعیت ۲۵ خارج از محفظه اتصال قند UDP حفاظت شده، محفظه PSPG
محلول، گلوکوروئوسیل ترانسفراز گیاه نابالغ (GlurT)	C- گلیکولاسیون حلقه A فلاونوئید -
UGT94B1	آنزیم‌های غشایی به طور ضعیفی درک شده‌اند
C- گلوکوسیل ترانسفراز (CGT) از برنج نارینژین	نارینژین کالکون اول پرئیل و پس از آن به زانتوهومول ^۶ متیله می‌شود
۸- پرئیل ترانسفراز ^۳	از 2S- لیکویریتیژنین ^۷ به ایزوفلاونوئید هدایت می‌شود
6'-O- دیس متیل زانتوهومول ^۴ OMT	علل تشکیل ۵- دئوکسی نارینژین و پس از آن 4'-O- متیلاسیون برای انشعاب
مهاجرت اکسیداتیو حلقه آریل	
سیتوکروم P450 ایزوفلاون سینتاز	
4- ایزوفلاونوئید OMT غیرقابل تشخیص	
OMT وابسته به کاتیون در انگور	

1. Monophyletic clade
2. Monohydroxylase
3. Naringenin 8-prenyltransferase
4. 6'-O- desmethylxanthohumol
5. Delfinidin
6. Xanthohumol
7. Liquiritigenin

ادامه جدول ۱۵-۳- فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها، سیلین‌ها. آنزیم‌ها و ژن‌های توصیف شده در بررسی‌ها و اهمیت و کنترل بیان. اطلاعات اصلاح شده از وگت (۲۰۱۰) و گردآوری شده توسط دِ فیلیپس. ژن‌ها ایتالیک هستند.

آنزیم / ژن / متابولیت	کنترل / بیان / اهمیت
خانواده‌های بزرگ ژنی مانند CYPs یا UGTs CYP98A8/A9 UGT89C1 OsCGT1 gene motif TTG/basic helix-loop-helix bHLH transcript factor	افزودن OH-4 به 4,7,2- تری‌هیدروکسی- ایزوفلاوانون ^۱ و OH-3 پتروکارپان ^۲ a6- هیدروکسی‌ماآکیاین ^۳ همپوشانی، خاصیت نامشخص سوبسترا
MybR2R3-type transcription factor Single repeat R3Myb transcription factor Myb-like PAP1/2 enhancer EMSY-like factor of chromatin Cation-dependent OMT (AtTSM1) AtLEC2 (RE)	مسئول مراحل آخر در بیوسنتز فلاونول (CYP98A8/A9) متیلاسیون گروه‌های دی‌هیدروکسی آنتوسیانین‌ها (UGT89C1) الگوهای متابولیتی همراه با ژنتیک معکوس به تفسیر تک جز کمک می‌کند
HY5 (RE) AGL15 (RE) FUS 3 AG	پلی آمین فنیل پروپانویید مراحل پایانی بیوسنتز در بیوسنتز فلاونول را ترکیب می‌کند مشابه با UGTs دخیل در تشکیل مونولیگنول ^۴ از طریق مجموعه‌ای از واسط‌ها تنظیم تشکیل فلاونوئید تنظیم تشکیل آنتوسیانین
MYB, EGL3, TT8 and bHLH families of RE استیلین سنتاز تحت کنترل پروموتور S 35 مورد استفاده برای تولید گیاهان خوراکی تراریخته	سرکوب تولید آنتوسیانین کاهش ژن ساختاری در دامنه bHLH اصلاح هیستون، تعامل، تعمیر هیستون مشابه با CCCoAOMT1 که مرحله پیرایش نهایی تشکیل ترکیب را کاتالیز می‌کند اهداف فلاونون β3- هیدروکسیلاز اهداف استیل CoA سنتتاز اهداف از ۴- کومارات CoA لیگاز و نارینژنین کالکون سنتاز به طور مستقیم در تنظیم/بی‌نظمی دخیل است تنظیم انشعاب متابولیک فلاونوئیدها منجر به سطوح بالای قابل توجه استیلین‌ها و ممکن است تشویق اثرات مثبت پیشنهادی

1. Trihydroxyisoflavanone
2. Pterocarpan
3. 6a-hydroxymaackiain
4. Monolignol

۵-۲-۱۵- فعالیت آنتی اکسیدانی

فلاونوئیدها از لحاظ شیمیایی و به دلیل داشتن توانایی در ممانعت قوی از پراکسیداسیون لیپید در غشاهای بیولوژیک در طول تنش اکسیداتیو به خوبی شناخته شده‌اند. مکانیسم‌های فعالیت آنتی اکسیدانی برای فلاونوئیدها هنوز به طور کامل اثبات نشده و اکنون نیز موضوع بحث‌های علمی هستند. به عنوان یک نتیجه از ساختار اولیه و واکنش پذیری فرعی گروه آن‌ها، این ترکیبات به عنوان پاکسازهای مؤثر رادیکال‌های پراکسیل^۱ (پارک، ۲۰۰۴)، هیدروکسیل^۲ (مورنو و همکاران، ۲۰۰۷) و سوپراکسید^۳ (مو و السون، ۲۰۰۴) در نظر گرفته می‌شوند. با این حال، توانایی فلاونوئیدها برای تغییر پویایی پراکسیداسیون با تغییر ساختار اجتماع لیپید و سیالیت آن‌ها در غشاهای بیولوژیکی به طور کامل به عنوان یک مکانیسم آنتی اکسیدانی پذیرفته نشده‌است. به منظور دستیابی به درک بهتر فعالیت‌های آنتی اکسیدانی فلاونوئیدها در غشاهای بیولوژیکی^۴، تعیین محل دقیق و نحوه اجتماع این ترکیبات مهم است.

فعالیت‌های شیمیایی فلاونوئیدها در فعالیت پاکسازی رادیکال آزاد به خوبی شناخته شده‌است. پتانسیل‌های احیایی فلاونوئیدها و اشکال رادیکالی بعدی آن‌ها نسبت به رادیکال‌های آلکیل پراکسیل و سوپراکسید آن‌ها کم‌تر هستند، به این معنی که فلاونوئیدها توانایی غیرفعال کردن این گونه‌های رادیکال و جلوگیری از اثرات زیان‌آور آن‌ها را دارند. خود فلاونوئیدها نیز به اکسیداسیون حساس هستند و اگر متابولیسم سلول باعث ایجاد عوامل قوی اکسید کننده مانند ROS شود، در سطوح بالاتر می‌توانند توسط سیستم‌های دفاعی نابود شوند. متابولیسم مرتبط با ترکیبات غیر فلاونوئید توسط مجموعه‌ای از مراحل اکسیداسیون گروه‌های مختلف (به عنوان مثال سولفیدریل^۵ تبدیل شده به دی سولفید^۶) یا از طریق واکنش‌های گروه‌های فرعی می‌تواند به طور قابل ملاحظه‌ای ویژگی آنتی اکسیدانی فلاونوئیدها را تغییر دهد.

-
1. Peroxyl
 2. Hydroxyl
 3. Superoxide
 4. Biomembranes
 5. Sulphydryl
 6. Disulphide

۶-۲-۱۵- اهمیت انسانی

عصاره‌های سویا حاوی ایزوفلاون‌ها از جمله ژنیستین، دیادزین و گلیستین^۱ هستند که از نظر ساختاری با اُستروژن پستانداران آنالوگ می‌باشند (آگراوال و شیشودیا، ۲۰۰۶) و اثراتی مشابه اُستروژن مانند اتصال مستقیم به گیرنده‌های اُستروژن، مهار آروماتاز^۲ و تأثیر بر هورمون پیامرسانی را نشان می‌دهند (دیکسون، ۲۰۰۴). این امر به شدت شک‌برانگیز است که ترکیبات شبه فیتواُستروژن گیاهی به عنوان مواد شیمیایی دفاعی علیه گیاهخواران عمل نموده و سیستم غدد درون‌ریز را مختل می‌کنند. نمونه‌های بسیاری از ایزوفلاون‌های دارای اثرات مشابه در مهره‌داران و پستانداران وجود دارند (روسو، ۲۰۰۷). ایزوفلاون‌های سویا شماری از اثرات مرتبط با سلامت عمومی انسان شامل تعدیل تعداد زیادی از عملکردهای آنزیمی مهم، فعالیت آنتی‌اکسیدانی، افزایش پاسخ ایمنی و مکانیسم‌های ضد سرطان‌زایی را نشان می‌دهند (لیو، ۲۰۰۸؛ پراساد و همکاران، ۲۰۱۰). ایزوفلاون‌های سویا همچنین ممکن است حفاظت و فعالیت نوروژن را افزایش دهند و مشاهدات اپیدمیولوژیک^۳ پیشین، رابطه مثبتی بین مصرف ایزوفلاون سویا و توسعه سرطان سینه نشان دادند (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۴). مطالعات اپیدمیولوژیک، ارتباطاتی بین مصرف غذاها و یا نوشیدنی‌های غنی از فنل و بیماری‌های مختلف مانند سکته مغزی، بیماری قلبی عروقی، سرطان (گیتس و همکاران، ۲۰۰۹) و اختلالات عصبی مانند زوال عقل^۴ و کمبود توجه (AD) (کندی و وایتمن، ۲۰۱۱) نشان دادند. عملکرد شناختی^۵ در سالمندان با چای و انواع غذاهای غنی از پلی‌فنل مانند شکلات و شراب قرمز، البته نه با قهوه ارتباط نشان داده است (دیاورس و دیکسون، ۲۰۰۵؛ فورستر و واترهوس، ۲۰۰۹). فلاونوئیدها از طریق محافظت از نوروژن‌های آسیب‌پذیر، افزایش عملکرد عصبی موجود و/یا تحریک بازسازی

1. Genistein, diadzein and glycerin

2. Aromatase

3. Epidemiological

4. Dementia

5. Cognitive performance

عصبی قادر به بهبود حافظه و یادگیری هستند. ترکیبات فلاونوئیدی ورود ترکیبات زنوبیوتیک^۱ به مغز را کنترل می‌کنند (کندی و وایتمن، ۲۰۱۱). فیتوآلستروژن‌های فلاونوئیدی با کاهش علائم یائسگی، کاهش پوکی استخوان، بهبود سطوح کلسترول خون و کاهش خطر ابتلا به سرطان و بیماری‌های قلبی عروقی مرتبط هستند (دیکسون، ۲۰۰۱). فلاونوئیدها به مدت طولانی است که به عنوان ترکیبات دارای خواص ضد التهابی، ضد آلرژی و حفاظت کبد^۲ شناخته شده‌اند. همچنین اعتقاد بر این است که ضد لخته^۳، ضد باکتری، ضد قارچ و ضد ویروس هستند.

عصاره‌های فنلی گیاهی از *Hypericum perforatum* (مخمر آجیو سنت جونز) از زمان یونانیان باستان در داروها ثبت شده‌اند. مخمر آجیو سنت جونز شامل طیف گسترده‌ای از اجزای به طور بالقوه زیست فعال از جمله اسید کلروژنیک^۴ و طیف وسیعی از فلاونوئیدها (کورستین^۵، کورسیتترین^۶، ایزوکورسیتترین^۷، روتین^۸، هایپروزید^۹ و اپیژنانین^{۱۰}) است. این متابولیت‌ها به طور ساختاری و شیمیایی مرتبط با مشتقات فلوروگلوکوسینول^{۱۱} مانند هایپرفلورین^{۱۲}، نافتودیانترون‌ها^{۱۳} و هایپیریسین^{۱۴} هستند. اثرات ضد افسردگی و ضد التهابی

ماده شیمیایی که معمولاً برای سازواره‌های زنده مضر است

1. Xenobiotic
2. Hepatoprotective
3. Antithrombotic
4. Chlorogenic acid
5. Quercetin
6. Quercitrin
7. Isoquercitrin
8. Rutin
9. Hyperoside
10. Epigenanin
11. Phloroglucinol
12. Hyperflorin
13. Naphthodanthrones
14. Hypericin

Hypericum perforatum در ابتدا به دلیل تجمع نفتودیانترون بود، اما به تازگی به میزان بالای هایپرپورین و طیفی از دیگر ترکیبات زیست فعال فلاونوئیدی اشاره شده است (تالوکدار، ۲۰۱۲). در حال حاضر پذیرشی عمومی در این خصوص وجود دارد که عصاره‌های مخمر آجو سنت جونز روی انسان به طور انرژی‌زا عمل می‌کنند. کورکومین^۱ یک پلی‌فنل کورکومینوئید^۲ (مربوط به آلکالوئیدها) است که مسئول رنگ زرد ادویه زردچوبه هندی (*Curcuma longa* L.) است. کورکومین قرن‌ها برای درمان بسیاری از بیماری‌های التهابی در طب آیورودا^۳ استفاده شده است. گیاه کورکومین یک اثر مهارکنندگی قوی روی باکتری‌ها، قارچ‌ها و ویروس‌ها دارد، البته در شرایط آزمایشگاهی در خصوص مدل‌های حیوانی نیز این محدود کنندگی مشاهده شد (لو و همکاران، ۲۰۱۴). کورکومین می‌تواند تا حدودی در مقابله با انواع بیماری‌های عصبی در انسان‌ها، از جمله AD، اسکلروسیس چندگانه^۴، بیماری پارکینسون^۵، انحطاط نورونی ناشی از سن، اسشیزوفرنیا^۶ و افسردگی مؤثر باشد (کلیفورد و براون، ۲۰۰۶؛ گوتو و همکاران، ۲۰۱۰).

در رژیم‌های غذایی انسان، ترکیبات فنلی متعددی وجود دارد. تحقیقات در مورد رژیم‌های غذایی نشان می‌دهد که عصاره‌های توت با سطوح بالایی از آنتوسیانین‌ها یا پلی‌فنل‌های دیگر می‌توانند حافظه ضعیف و اختلالات شناختی مرتبط با سن را کاهش دهند. ضمناً ثابت شده است که ترکیبات پلی‌فنل می‌توانند از مایع خون-مغز عبور کنند (بیشایی و دارویش، ۲۰۱۰). به طور مشابه، در افراد سالم، ترکیبات پیچیده فلاونول‌های کاکائو، افزایش دید پیرامونی و اتساع و فعالیت مغزی در طول انجام وظیفه از طریق تصویر برداری رزونانس مغناطیسی عملکردی (MRI) و بهبود عملکرد در

1. Curcumin

2. Curcuminoid polyphenol

۳. طب سنتی هند، مشتمل بر داروهای گیاهی و روغن‌های مامریم گلی و غیره

4. Multiple sclerosis

5. Parkinson's disease

6. Schizophrenia

وظایف شناختی را موجب می‌شوند. پیشنهاد شده اما اثبات نشده‌است که غذاهای غنی از فلاونوئید باعث کاهش بازتولید نورون و کاهش عملکرد شناختی غیرطبیعی یا ضعیف می‌شوند (بوکلند و همکاران، ۲۰۰۸).

اغلب تحقیقات مرتبط با سلامت انسان با پلی‌فنل‌ها بر اثرات روی سیستم عصبی مرکزی (CNS) و تعدادی از ترکیباتی که به طور مستقیم با انتقال‌دهنده‌های عصبی تعامل دارند، متمرکز می‌شوند. طیف متنوع و غلظت ویژه‌ای از ترکیبات فلاونوئیدی در عصاره‌های دارویی سنتی موجود است و به همین ترتیب از طریق اتصال مستقیم به گیرنده‌های مغزی انواع اثرات ضد درد و ضد اضطراب را اعمال می‌کنند (کندی و وایتمن، ۲۰۱۱). بهبود شناخت توسط فلاونوئیدها از طریق اتصال گیرنده‌های آنتاگونیستی و در نتیجه افزایش بیان قندهای کلروژنیک اسید نشان داده شده‌است و اثر ضد افسردگی نیز ممکن است ممانعت از مونوآمین اکسیداز^۱ را نشان دهد و در نتیجه سطوح نورآدرنالین در مغز را افزایش دهد (چوی و فریسو، ۲۰۱۰).

۳-۱۵- آلکالوئیدها

آلکالوئیدها یک گروه متنوع شیمیایی و ساختاری از بیش از ۱۴۰۰۰ ترکیب نیتروژن حلقه‌ای هستند که در بیش از ۲۵٪ از گونه‌های گیاهی یافت می‌شوند (شکل ۱۵-۴ را ملاحظه کنید). هیچ طبقه‌بندی واحدی وجود ندارد، اما اغلب آلکالوئیدها بر اساس شباهت ساختاری (به عنوان مثال آلکالوئیدهای ایندول) یا پیش‌ماده‌های رایج (مانند بنزیلیسوکوئولین^۲، تروپان^۳، پیرولیزیدین^۴ یا آلکالوئیدهای پورین^۵) طبقه‌بندی می‌شوند. آلکالوئیدهای فنلی دارای فعالیت عصبی هستند و قادر به حفاظت از نورون‌ها در برابر طیف وسیعی از عدم تعادل اکسیداتیو و متابولیک می‌باشند که

-
1. Monoamine oxidase
 2. Benzyloquinoline
 3. Tropane
 4. Pyrrolizidine
 5. Purine alkaloids

شامل حفاظت از گیرنده‌های دوپامین^۱ می‌شود. آلکالوئیدها مسیرهای پیام‌رسانی و هورمونی متعددی را فعال می‌کنند که می‌تواند بر بقای سلول و فعالیت ضد التهابی و آنتی‌اکسیدانی تأثیر گذارد و قادر به تغییر بیان پروتئین‌های خزان‌یاخته‌ای^۲ و ضدخزان‌یاخته‌ای^۳ باشد.

۱-۳-۱۵- ساختار شیمیایی و سنتز

آلکالوئیدها یکی از بزرگ‌ترین گروه‌های محصولات طبیعی حاوی C, N, H و معمولاً O هستند. مونوترپن ایندول آلکالوئیدها (MIAs) در درجه اول از تجمع تریپتوفان (از مسیر شیکیمیت) و یک جزء ترپنی (اغلب از مسیر متیل-اریتریتول فسفات) تولید می‌شوند (شکل ۱۵-۲ را ملاحظه کنید). دخالت مسیر موالونات^۴ و عمل استریستوسیدین سنتاز^۵ (STR) یا برخی دیگر از آنزیم‌های شبه STR را نمی‌توان رد کرد. MIAها به طور رایج‌تر در خانواده‌های گیاهی مانند Apocynaceae، Loganiaceae، Rubiaceae و Nyssaceae یافت می‌شوند. ایندول آلکالوئیدها شامل ترکیبات زیست فعال مانند آماليسين^۶ از *Rauwolfia serpentina* (درمان قلبی و عروقی)، کامپتوتسین^۷ از *Camptotheca acuminata* و وینستریستین^۸ و وینبلاستین^۹ از *Catharantus roseus* (Apocynaceae) *Catharanthus roseus* یک گونه کلیدی (عوامل ضد تومور) هستند. برای مطالعه متابولیسم MIA است.

کاربرد داروشناسی بسیاری از MIAها برای پزشکی و سلامت، دلیل اصلی افزایش

-
1. Dopamine
 2. Proapoptotic
 3. Antiapoptotic
 4. Mevalonate
 5. Strictosidine synthase
 6. Amalicine
 7. Camptothecin
 8. Vincristine
 9. Vinblastine

تحقیقات در مورد مسیر بیوسنتز آلکالوئیدهاست. عرضه طبیعی MIA های زیست فعال پایدار برای اهداف دارویی دارای مشکلات زیادی در تولید مانند دسترسی محدود در بافت‌های گیاهان است و این ساختارهای پیچیده اغلب باعث تغییرات و سنتز شیمیایی قابل قبولی در سطح تجاری نمی‌شوند. به عنوان مثال، محتوای وینستریستین و وینبلاستین در *C. roseus* بسته به شرایط رشد در محدوده ۰/۰۰۳٪ تا ۰/۰۱٪ وزن خشک و مقادیر کامپوتوسین حتی پایین‌تر هستند (دیویس و همکاران، ۲۰۱۱).

درک بهتر متابولیسم آلکالوئیدها، دستکاری مراحل کلیدی در این مسیر بیوسنتزی را ممکن می‌سازد و هدف امکان دستیابی به سطوح بالاتر این آلکالوئیدهای نادر است. با این حال، بیوسنتز آلکالوئیدها می‌تواند پیچیده و شامل مراحل متعدد آنزیمی مستقر در بخش‌های مختلف سلولی بوده و با بخش‌هایی از این مسیر(های) پیچیده که در بافت‌ها، اندام‌ها و سلول‌های مختلف بیان می‌شوند مرتبط باشد (ناسیمنتو و فت-نتو، ۲۰۱۰).

۲-۳-۱۵- رخدادهای گیاهان و اثرات سلولی

از نظر اکولوژیکی، آلکالوئیدها عمدتاً به عنوان بازدارنده‌های تغذیه‌ای عمل می‌کنند و اغلب برای حشرات و دیگر گیاهخواران سمی هستند (لیو و همکاران، ۲۰۰۸)، در بسیاری از موارد با جایگاه‌های مولکولی در سیستم عصبی برهمکنش دارند. به عنوان مثال، آلکالوئیدهای منفرد از طریق تعدادی از مسیرها مانند اتصال مستقیم به گیرنده‌های عصبی، تداخل با متابولیسم نورون، مهار کولین‌استراز، سنتز هورمون، عملکرد کانال یونی یا حتی با تقلید از ساختار شیمیایی اعصاب درونی خودشان به عنوان دشمنان انواع فرستنده‌های نورونی عمل می‌کنند. تعدادی از آفات گیاهخوار به طور تخصصی مقاوم با تحمل یا جداسازی آلکالوئیدها از گیاهان میزبان سازگار شده‌اند. به نظر می‌رسد فعالیت‌های بیولوژیکی متابولیت‌هایی که به عنوان ترکیبات دفاعی گیاه (سمی) عمل می‌کنند، از همکاری تکامل گیاهان و گیاهخواران تشکیل شده‌اند. آلکالوئیدهای گیاهی به علت ساختار، عملکرد و ماده شیمیایی‌شان برای پستانداران بسیار سمی هستند (تیو و همکاران، ۲۰۰۷).

اثرات روانشناختی داروهای اعتیادآور آکالوئیدی در انسان‌ها، مکانیسم عمل مشابهی با نقش اکولوژیکی آن‌ها به عنوان سموم حشرات دارد و برخی درجات تحمل به آکالوئیدها پس از تماس مکرر ایجاد می‌شود. گروهی از محصولات طبیعی مهم در انسان‌ها آکالوئیدهای نیکوتینی، پیریدین^۱ و تروپان^۲ هستند (هرمان و وینر، ۱۹۹۹). سنتز نیکوتین تحقیقات بسیاری را در زمینه تنظیم متابولیت‌های آکالوئید نیکوتینی متمرکز کرده و به عنوان یک مسیر مدل برای مطالعات متابولیک ثانویه گیاهی آکالوئیدها در نظر گرفته می‌شود. آکالوئیدهای نیکوتینی توسط بسیاری از گونه‌های Nicotiana (تنباکو) تولید می‌شوند و برای انسان‌ها مهم هستند، اما ویژگی‌های فعال و اعتیادآور آن‌ها عمدتاً ناشی از سمیت نسبتاً کم آن‌ها برای سیستم عصبی مرکزی است (شادل و همکاران، ۲۰۰۷).

۳-۳-۱۵- تأثیر بر رشد و نمو گیاهان

آزمون‌های اکوفیزیولوژیکی زیادی برای تأیید نقش آکالوئیدها در گیاهان وحشی، انجام شده‌است. آکالوئیدهای پیریدین مانند نیکوتین در ریشه‌ها به وسیله پوترسین از آرژنین و/یا اورنیتین سنتز می‌شوند. پوترسین N-متیل-ترانسفراز^۳ (EC 2.1.1.53؛TMP)، N-متیلاسیون پوترسین وابسته به S-آدنوزیل متیونین^۴ را کاتالیز می‌کند و برای انجام این کار یک متابولیت اولیه را به یک مسیر متابولیکی ثانویه هدایت می‌کند (جدول ۱۵-۴). PMT یک آنزیم کلیدی و محدود کننده سرعت است که مراحل شناخته شده در مسیر بیوسنتز تروپان و آکالوئیدهای نیکوتینی را کاتالیز می‌کند. در شیوه‌های کشت تنباکو، مدیریت رایج بر هورمون اکسین گیاه در بیوسنتز نیکوتین، جایی که حذف مریستم‌های گل و برگ‌های جوان تنباکو معمول است، تأثیر داشت.

1. Pyridine

2. Tropane

3. Putrescine N-methyltransferase

4. S-adenosylmethionine

برش رأسی (و بنابراین کاهش در محتوای اکسین)، غلبه انتهایی را از بین می‌برد و رشد ریشه و محتوای نیکوتین افزایش می‌یابد. اکسین سنتز شده توسط بافت مریستمی جوان معمولاً به ریشه‌ها منتقل می‌شود (کاپرس و همکاران، ۲۰۰۵) و این امر منجر به کاهش مقدار انتقال اکسین به ریشه‌ها شده و ژن‌های دخیل در بیوسنتز نیکوتین را فعال می‌کند (تانگ و همکاران، ۲۰۱۱). تحقیقات اخیر نشان دادند که این تنظیمات عمدتاً در سطح رونویسی (یعنی سطح mRNA) ژن‌های دخیل رخ می‌دهد (به جداول ۱۵.۴ و ۱۵.۵ مراجعه شود). سایر هورمون‌های گیاهی نیز بر تولید و تجمع نیکوتین در تنباکو مؤثر شناخته شدند (تانگ و همکاران، ۲۰۱۱). شرایط محیطی و تنش گیاهی باعث القای دیگر متابولیت‌های ثانویه می‌شوند و این ترکیبات سازنده هستند. این ترکیبات استخراج شده یا سازنده به طور مستقیم (تلخی، سمیت، خواص دفع‌کنندگی^۱، بازدارنده‌های پروتئیناز) یا غیرمستقیم (پیامرسانی داخلی و بینابینی خاص، پیامرسانی خاص بافت، ترکیبات آنتی‌اکسیدانی) بر ترکیب طبیعی و شیمیایی ترکیبات ثانویه اثر می‌کنند.

جدول ۱۵-۴- فنیل پروپن ها و کومارین ها. آنزیم ها و ژن های توصیف شده در بررسی ها، اهمیت و کنترل بیان، اطلاعات اصلاح شده از وگت (۲۰۱۰) و گردآوری شده توسط دِفیلیپس. ژن ها ایتالیک هستند.

آنزیم / ژن / متابولیت	کنترل / بیان / اهمیت
۵-انول-پیروویل شیکیمیت-۳-فسفات سنتاز (ESPS) کنیفریل الکل استیل ترانفراز احیای کنیفریل استات زنجیره کوتاه اوژنول سینتاز ^۱ (EGS) زیر خانواده خاص متیل ترانسفرازها CCoAOMT1 شبه پروتئین سینامیت ۴-هیدروکسیلاز PAL و چاویکول OMT (CVOMT) عامل رونویسی PAP1 مونو اکسیژناز شبه CYP دی اکسیژناز (F6'H1) وابسته به ۲-اکسوجلوتارات ایزومریزاسیون یک آنیون انولات اورتولوگ آنزیم های شبه دی اکسیژناز F6'H1 CoA-لیگاز غیر معمول اولیه در مسیر فنیل پروپانویدها با پیش ماده خاص کومارین های ساده می توانند پرنیله شده به شکل فورانو کومارین ها ^۲ باشند، تقریباً در تمام گیاهان وجود دارند ژن کد کننده CCoAOMT1 AP2/ERF, bHLH and MYB (RE)	کنترل رونویسی ژن های مسیر شیکیمیت مرکزی تبدیل کنیفریل الکل شبه BAHD احیای وابسته به NADPH بعدی دهیدروژناز/ردوکتازهای کاتالیز کننده جایگزینی کاهشی زنجیره جانبی پروپنیل متیلاسیون گروه OH-4 فنیل پروپن ها متیلاسیون گروه OH-3 در کافئویل CoA و مسیر منجر به فنیل پروپانویدهای محلول بدون وابستگی خوب با تشکیل متابولیت کنترل بیش تر از طریق پس ترجمه فسفوریلاسیون یا یوبیکوئیتینیلایسیون ^۳ کنترل اصلی بیان برای آنتوسیانین همچنین منجر به افزایش زیادی در فراریت فنیل پروپانویدمی شود مرحله اصلی اورتو-اکسیژناسیون را کاتالیز نمی کند موقعیت کاتالیز خاص اورتو-اکسیژنیت، ایزومر ترانس 6'-O-هیدروکسیله شده از طریق فرولولیل CoA در ادامه با لاکتونیزه شدن ^۴ اشکال اسکوپولتین ^۵ بر الگوی جایگزین کومارین ها اثر می گذارد جایی که در نهایت آگلی کون ها ^۶ می توانند به کومارین های محلول تغییر یابند برای بررسی مهم هستند پس از مجموعه ای از واکنش های کاتالیزی P450 متعاقب به شکل ترکیبات دفاعی فیتوتوکسیک از هم پاشیدگی این ژن منجر به احیای کومارین اسکوپولتین و نقش فرولولیل CoA می شود بزرگ ترین خانواده متابولیت ثانویه در ارتباط سلولی و تنش محیطی را تنظیم می کند روش بیولوژی سیستم مرتبط با پروتئوم، ترانسکریپتوم و پروفایل های متابولیت فرار شکل گرفته از طریق مسیر فنیل پروپانویدها معمولی

1. Eugenol synthase
2. Furanocoumarins
3. Ubiquitinylation
4. Lactonization
5. Scopoletin
6. Aglycones

جدول ۱۵-۵- توکوفرول‌ها، آکالوئیدها، ترپن‌ها. آنزیم‌ها و ژن‌های توصیف شده در بررسی‌ها، اهمیت و کنترل بیان. اطلاعات اصلاح شده از وگت (۲۰۱۰) و گردآوری شده توسط دِیلیپس. ژن‌ها ایتالیک هستند.

آنزیم / ژن / متابولیت	کنترل / بیان / اهمیت
توکوفرول ها (ویتامین E) هوموگنتیسیک اسید (HA) فیتیل دی فسفات ^۱ (PDP) ۲- متیل-۶-فیتیل-۱،۴- بنزو کوئینول ^۲ (MPBQ) ۲،۳-دی-متیل-۶-فیتیل-۱،۴- بنزو کوئینول ^۳ (DMPBQ) پریفینیت دهیدروژناز ^۴ (PDH) هیدروکسی فنیل پیرووات اکسیژناز ^۵ (HPPD) سیتوکروم P450 ناقل ABCA1 پروتئین PP2A Gene VTE1 Gene VTE4 Gene VTE2 Gene VTE3 Gene VTc1 Cad 2 StSXD1 CYP3A family Apo B	واسطه تجزیه آمینواسیدهای آروماتیک برخواسته از مسیر متیلاسیون فسفات ۷- توکوفرول ها، کاتالیز شده از طریق یک تولیدکننده دو مرحله ای توسط دو نوع توکوفرول سیکلاز (TC) و y-TMT ۷- توکوفرول ها، کاتالیز شده از طریق یک تولیدکننده دو مرحله ای توسط دو نوع توکوفرول سیکلاز (TC) و y-TMT اهدافی در انتقال غشایی لیپوپروتئین ها فسفوریله شدن برای فعالسازی توکوفرول ها
تمام ۴ نوع توکوفرول ها (آلفا، بتا، گاما- و دلتا- توکوفرول های شناسایی شده به لحاظ شیمیایی) ترپنوئیدها IPB ایزومراز ترکیبات واسطه MEP (2c-متیل -D- اریتریتول-۴فسفات)، MVA (موالونات)، IPP (ایزوپنتیل دی- فسفات) GbIPI RAV1 (AT1G13260) ATHB1 (AT3G01470) HMG1 (AT1G76490) خانواده E2F/DP آکالوئیدها استریکتوسیدین سینتاز ^۶ (str1) تریپتوفان دکربوکسیلاز (tdc) سکولوگانیین سینتاز ^۷ (cyp72A1) خانواده ژن Pmt آکالوئید کامالدولیم ^۸ (سطوح بالا)	برای توکوفرول سیکلاز (TC) کد می شود برای توکوفرول سیکلاز (TC) کد می شود کمبود آسکوربات، بیان بیش از حد تحمل به خشکی کمبود گلوکاتایون، بیان بیش از حد تحمل به خشکی برای پروتئین با فعالیت بالا کد می شود برای تنظیم عناصر برای توکوفرول کد می شود از هم پاشیدگی ژن منجر به کاهش توکوفرول می شود شامل گروه سر کرومانول متصل به دم فیتیل و تفاوت در تعداد و موقعیت های گروه های متیل در حلقه کرومانول ایزوپنیل دی فسفات برای دی متیل آلیل دی فسفات سه تا از مهم ترین ترکیبات واسطه در سنتز ترپن گوسپیول؛ دی متیل دی فسفات (DMAPP) نیز واسطه مهمی است ژنی که برای IPB ایزومراز کد می شود عنصر تنظیمی عنصر تنظیمی ژنی برای هیدروکسی متیل گلوکاتاریل - CoA ردوکتاز

1. Phytyl diphosphate (PDP)
2. 2-Methyl-6-phytyl-1,4-benzoquinol (MPBQ)
3. 2,3-Dimethyl-6-phytyl-1,4-benzoquinol (DMPBQ)
4. Prephenate dehydrogenase (PDH)
5. Hydroxyphenyl pyruvate oxygenase
6. Strictosidine synthase (str1)
7. Secologanin synthase (cyp72A1)
8. Alkaloid camaldulim

۴-۳-۱۵- ژنتیک مولکولی

گیاهان تنباکو (*Nicotiana tabacum*) به عنوان مدل هایی در مطالعات ژنتیکی مورد استفاده قرار گرفتند و پنج ژن کدگذاری شده PMT، NtPMT1، NtPMT2، NtPMT3، NtPMT4 و NtPMT1a در آنزیمولوژی^۱ و تنظیم مسیر آلکالوئیدی شناسایی و اثبات شده‌اند (جدول ۱۵-۴، ۱۵-۵ را ببینید). در گیاهان، تنظیم مسیر آلکالوئیدی نیکوتین می‌تواند اختصاصی یک بافت با سلول باشد و تنظیمات کاملاً اختصاصی در خصوص بیان ژن‌های PMT داشته باشند. مطالعات توسط ساچان و همکاران (۲۰۱۰) افزایش بیان PMT همراه با تجمع آلکالوئید در *Nicotiana sylvestris* بالغ تحت تیمار با اسید جاسمونیک (JA) و یا آنالوگ‌های آن (آرانگو و همکاران، ۲۰۱۳) را گزارش کرد.

آسیب و حذف برگ به عنوان پیام منتقل شده (احتمالاً به علت سطوح JA) به ریشه برای افزایش بیوسنتز نیکوتین فرض شده‌اند. کنترل بیان مسیر آلکالوئیدی در کشت سلول‌های گیاهی کم‌تر توسعه یافته است، ولی به طور کلی کشت سلول‌های کالوس تمایز نیافته، آلکالوئیدهای کم‌تری نسبت به گیاهان بالغ یا ریز تکثیری^۲ تولید می‌کند. آزمایشات کشت سلول و بافت تنباکو نشان داده‌اند که نور نیز تجمع نیکوتین را هم افزایش داده و هم سرکوب می‌کند (نیوگریت و همکاران، ۲۰۱۳). در تحقیقات کشت بافت و سطح مولکولی، در مورد تنظیم ژن‌های مسیر PMT، فرآیند کنترل ژن‌های پایین دست در این مسیر کم‌تر شناخته شده است، اما اخیراً پروژه‌های بزرگ و روش‌های ژنومیکس، اطلاعات ژنتیکی تکمیلی را کشف کرده‌اند. روند انجام تحقیقات بیش‌تر در مورد ژن‌هایی است که تولید آلکالوئیدها را با هورمون‌های پیامرسانی یعنی اثرات اکسین و اسید جاسمونیک، هماهنگ می‌کنند. تفکیک بین و درون سلولی بیوسنتز آلکالوئیدها نیازمند ناقلین متابولیت و یون، چرخش و بیوسنتز کافی پروتئین و دسترسی به پیش ماده مناسب است (هوانگ و همکاران، ۲۰۰۸). تحقیقات بیوتکنولوژیکی با هدف تولید بیش‌تر ترکیبات آلکالوئیدی اصلی گیاهی دارای فعالیت دارویی، تمرکز زیادی بر تحقیقات آلکالوئیدی در صنایع پزشکی و دارویی دارد.

1. Enzymology

2. Micropropagated

۵-۳-۱۵- فعالیت آنتی‌اکسیداتیو

کشت بافت گیاهان تمایز نیافته رشد یافته در بیوراکتور، یک منبع مناسب و اقتصادی برای به دست آوردن متابولیت‌های آلکالوئیدی سودمند گیاه را نشان داد، اما اغلب بیوسنتز متفاوت آلکالوئیدها از کاربرد گسترده آن‌ها جلوگیری می‌کند (دی‌فیلیپس، ۲۰۱۴). در کشت بافت، تنظیم با استفاده از مسیر بیان ژنی خاص و تولید آلکالوئید در شرایط مختلف برای تشخیص بیوسنتز آلکالوئیدها در مراحل خاص کالوس که معمولاً در غربالگری آزمون بیولوژیکی^۱ استفاده می‌شود، مورد مطالعه قرار گرفت (دی‌فیلیپس، ۲۰۱۴). جای تعجب نیست که نتایج نشان داد که ROSها عوامل پیامرسانی دخیل در تعیین بیان مسیر در کالوس تمایز نیافته هستند و تحت تأثیر هر دو عامل رشد و میزان متابولیسم ثانویه قرار دارند (شای و همکاران، ۲۰۱۰). سطوح پایین اکسیژن (شوک آنوکسی^۲) نیز باعث افزایش تنش اکسیداتیو در کشت‌ها می‌شود و آنتی‌اکسیدان‌ها کاهش یافته یا از نظر فضایی باعث کاهش تنش اکسیداتیو ایجاد شده در شرایط کشت تحت تنش موادغذایی می‌شوند (سوواکا و همکاران، ۲۰۰۵). بخش قابل توجهی از آنتی‌اکسیدان‌های گیاهی از جمله آلکالوئیدها، نقش کلیدی در سازگاری گیاهان به تنش‌های زنده و غیرزنده ایفا می‌کنند و مکانیسم اصلی حفاظت در برابر آسیب ROS به غشاهای اندام‌ها و ماکرومولکول‌ها هستند. تکامل محصولات گیاهی به سمت عملکردهای خاص (مثلاً حفاظت در برابر شکارچیان، تنش و سمیت) اغلب سبب گسترش ویژگی‌هایی می‌شود که رشد و عملکرد گیاه را بهبود می‌بخشد. به عنوان مثال، مطالعات متعدد فعالیت آنتی‌اکسیدانی آلکالوئیدها که به طور غیرمستقیم به دفاع در برابر گیاه‌خوارها یا آفات ارتباط داشتند را گزارش کردند، اما در عوض از طریق غلبه بر سایر تنش‌های موجود، به طور کلی رشد بهتر گیاهان را موجب شدند.

1. Bioassay

2. Anoxic shock

۶-۳-۱۵- اهمیت انسانی

نقش آکالوئیدها در سازگاری گیاهان به محیط آن‌ها، با ایجاد تنوعی از مولکول‌های فعال و پیچیده‌ی شیمیایی (به عنوان مثال، آکالوئیدها) ممکن است نشان‌دهنده منبع اصلی داروهای بالقوه‌ی جدید باشد. کاربرد گزارش شده از آکالوئیدها برای پزشکی به بیش از ۵۰۰۰ سال برمی‌گردد و آکالوئیدها اکثر سموم، نئوروتوکسین‌ها^۱، روانگردان‌های مرسوم (نظیر آتروپین^۲، اسکوپولامین^۳ و هیپوسيامین^۴، به ویژه از گیاه *Atropa belladonna*) و داروهای عمومی (مانند نیکوتین، کافئین، متامفتامین^۵، مدهیدین^۶، کوکائین و مواد مخدر) مصرف شده توسط انسان را فراهم می‌کنند (توپیل و بیشایی، ۲۰۱۱). مثال‌های بسیاری از متابولیت‌های ثانویه آکالوئیدی مورد استفاده معمول به عنوان داروهای روانگردان، داروهای عمومی یا توهم‌زا در انسان و برای مصرف و سوء استفاده و اعتیاد به مواد، وجود دارد. با توجه به مشخصات سمیت اکثر آکالوئیدها و سطوح پایین اثربخشی از لحاظ فواید بر عملکرد مغز، داروهای روانگردان مبتنی بر چند آکالوئید برای استفاده در جوامع انسانی طبیعی سالم، مناسب هستند. دو مورد بالقوه و شاید استثنا وجود دارد: کافئین که در همه جا توسط انسان مصرف می‌شود و نیکوتین که عامل فعال تنباکو است.

آکالوئیدها ممکن است بر CNS شامل سلول‌های عصبی مغز و نخاع کنترل‌کننده‌ی بسیاری از عملکردهای بدن و رفتار، به عنوان مثال تنظیم اندام‌های داخلی، ضربان قلب، گردش خون و تنفس، مؤثر باشند. آکالوئیدها عمدتاً با جایگاه‌های فعال سروتونین^۷ در مغز تداخل یا رقابت می‌کنند. آکالوئیدها دارای اثرات ضد میکروبی (باکتریایی، ویروسی، قارچی) و

-
1. Neurotoxins
 2. Atropine
 3. Scopolamine
 4. Hyposcyamine
 5. Methamphetamine
 6. Mephedrine
 7. Serotonin

اثرات آرام‌بخشی هستند. بسیاری از آلکالوئیدها به عنوان بیهوش‌کننده استفاده می‌شوند و روی بیماران روانی یا با فشار خون بالا بدون ایجاد خواب آلودگی، اثرات آرام‌بخشی دارند. آلکالوئیدها همچنین می‌توانند برای درمان روانپزشکی و تشنج در انسان استفاده شوند (کندی و وایتمن، ۲۰۱۱). آلکالوئیدها یک تیمار بازدارنده کولین‌استراز^۱ جایگزین برای متابولیت‌هایی مانند گالانتامین^۲، هیپرزین^۳، فیسوستیگمین^۴ و ریواستیگمین^۵ ارائه می‌دهند که اغلب برای تنظیم مجدد کولینرژیک^۶ در AD تجویز می‌شوند.

در انسان، کافئین گسترده‌ترین آلکالوئید فعال مورد استفاده در سراسر جهان و یک افزودنی محبوب به محصولات با اثرات محرک شناخته شده آن است. کافئین شمار زیادی از تحقیقات را به خود اختصاص داده است و در دوزهای پایین، عموماً هشیاری و عملکرد ذهنی انسان در مورد وظایفش را افزایش می‌دهد. با این حال، ممکن است در نتیجه استفاده غیر معمول کافئین توسط مصرف‌کنندگان، دشواری در "ترک"^۷ آن مشاهده شود. کافئین در مطالعات دیگر نیز نشان داد که حتی زمانی که شواهدی از «ترک» در افراد وجود نداشته باشد، اثرات مشابهی دارد. در دوزهای بالاتر کافئین می‌تواند به افزایش اضطراب، بی‌حسی، بی‌خوابی، تپش قلب^۸ و اضطراب روانی و در نهایت به مسمومیت کافئین و در موارد شدید مصرف کافئین بسیار بالا به مرگ منجر شود (هوانگ و همکاران، ۲۰۱۰). با توجه به خواص اعتیادآور نیکوتین و کافئین و اثرات پرفشاری خون/عروق، کاربرد هر دو به عنوان پیش‌ماده‌های مناسب برای بهبود عملکرد مغز در بزرگسالان غیر مسن سالم، بعید به نظر می‌رسند.

1. Cholinesterase

2. Galantamine

3. Hyperzine

4. Physostigmine

5. Rivastigmine

6. Cholinergic

7. Withdrawal

8. Tachycardia

۴-۱۵- توکوفرول (ویتامین E)

ویتامین E (مشتقات توکوفرول و توکوترینول^۱) یک ویتامین ضروری برای انسان ها و حیوانات است و ممکن است یک ماده غذایی ضروری نامیده شود. با این حال، به طور انحصاری توسط موجودات فتوسنتز کننده سنتز می شود (برجلیوس فلوه و همکاران، ۲۰۰۲). توکوکرومانول ها^۲ مولکول های آمفی پاتیک هستند و به طور معمول از دو گروه توکوفرول و توکوترینول تشکیل شده اند. توکوکرومانول ها و ویتامین E برای تولید مثل در موش های ماده نیز ضروری هستند. در انسان ها، کمبود ویتامین E عمدتاً باعث اختلالات عصبی می شود، اما مکانیسم های مولکولی اساسی اثر آن هنوز کاملاً درک نشده اند (مون- بوش، ۲۰۰۵؛ مون- بوش و همکاران، ۲۰۰۷).

۱-۴-۱۵- ساختار شیمیایی و سنتز

توکوفرول ها و توکوترینول ها در درجه اشباع دم انتهایی آب دوستشان متفاوتند. توکوفرول ها یک دم کاملاً اشباع مشتق شده از فیتیل دی فسفات (PDP) دارند و توکوترینول ها دارای یک دم غیر اشباع مشتق شده از گرانیل گرانیل-دی فسفات (GGDP) هستند. آلفا، بتا، گاما- و دلتا-توکوکرومانول ها تنها در تعداد و موقعیت گروه های متیل روی حلقه آروماتیک اختلاف دارند (عباسی و همکاران، ۲۰۰۷). حداقل پنج نوع آنزیم دخیل در بیوسنتز توکوفرول ها یا توکوترینول ها، به استثنای آنزیم های مسیر فرعی سنتز و استفاده از دم فیتیل وجود دارد (اسمچوک و همکاران، ۲۰۰۹) (شکل ۱۵-۳ را ملاحظه کنید). آنزیم ۴- هیدروکسی فنیل پیرووات دی اکسیژناز^۳ (HPPD) برای تبدیل p- هیدروکسی فنیل پیرووات^۴ (HPP) به اسید هموجنتیسیک^۵ (HGA) و هموجنتیسیت پرینیل-ترانسفراز^۶ (HPT) برای

1. Tocotrienol

2. Tocochromanols

3. 4-hydroxyphenyl pyruvate dioxygenase

4. P-hydroxyphenylpyruvate

5. Homogentisic acid

6. Prennyltransferases homogentisate

پرنیله کردن^۱ HGA به منظور تولید ۲-متیل-۶-فیتیل بنزو کوئینول^۲ (MPBQ) یا ۲-متیل-۶-گرانیل گرانیل بنزو کوئینول^۳ (MGGBQ) مورد نیاز است. متیل ترانسفراز^۴ MPBQ برای متیلاسیون MPBQ و MGGBQ به ترتیب برای تولید ۲،۳-دی متیل-۵-فیتیل-۴،۱-بنزو کوئینون (DMPBQ) و ۲،۳-دی متیل-۵-گرانیل گرانیل بنزو کوئینول (DMGGBQ) مورد نیاز است. توکوفرول سایکلاز^۵ (TC و گاما-TMT) برای چرخه‌ای کردن^۶ MPBQ و DMPBQ برای تولید دلتا- و گاما-توکوفرول یا برای چرخه‌ای کردن MGGBQ و DMGGBQ برای تولید دلتا- و گاما-توکوترینول مورد نیاز است (ساتلر و همکاران، ۲۰۰۴). در نهایت، گاما-توکوفرول-متیل ترانسفراز برای تبدیل گاما-توکوفرول به آلفا-توکوفرول مورد نیاز است (سلا و همکاران، ۲۰۱۱؛ ریو و همکاران، ۲۰۱۲) (جدول ۱۵-۵).

۲-۴-۱۵- رخدادهای گیاهان و اثرات سلولی

آلفا توکوفرول در برگ‌های گیاهان عالی جزء اصلی ویتامین E است و در پوشش کلروپلاست و غشاهای تیلاکوئیدی قرار دارد، اما ممکن است در پلاستوگلوبول‌های (ساختارهای کوچک درون کلروپلاست‌های متصل به غشاهای تیلاکوئیدی) تشکیل شده از لیپیدها و پروتئین‌ها نیز وجود داشته باشد. توکوفرول‌ها آنتی‌اکسیدان‌های کارآمدی هستند و در چندین مطالعه ژنتیکی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی مشخصه شده‌است که نقش مهمی در حفاظت از دستگاه‌های فتوسنتزی گیاهان در برابر آسیب‌های اکسیداتیو بیش از حد ایفا می‌کنند (کولین و همکاران، ۲۰۰۸؛ هاوائوکس و همکاران، ۲۰۰۵). مطالعات متعدد انسانی و حیوانی نشان داده‌است که فعالیت توکوفرول‌ها در خردکنندگی زنجیره آسیل چرب می‌تواند ROSهای مختلف را پاکسازی یا خنثی کند و از زنجیره‌های

-
1. Prenylation
 2. 2-methyl-6-phytylbenzoquinol
 3. 2-methyl-6-geranylgeranyl benzoquinol
 4. Methyltransferase
 5. Tocopherol cyclase
 6. Cyclization

اسید چرب اشباع نشده از پراکسیداسیون لیپید محافظت کند. علاوه بر این، دخالت توکوفرول‌ها در چندین مسیر انتقال پیام و تنظیم رونویسی کشف شد (آزی و همکاران، ۲۰۰۴؛ دویانتی و همکاران، ۲۰۱۱). مسیر اصلی بیوسنتز توکوفرول از دو ترکیب از مسیرهای مختلف متابولیکی استفاده می‌کند: اسید هوموگنتیسیک (HGA) از مسیر شیکیمیت^۱ سیتوزولی برای سنتز گروه سر و فیتیل دی فسفات (PDP) از مسیر فسفات متیل اریتریتول پلاستید^۲ برای سنتز دم در هر دوی توکوفرول‌ها و توکوترینول‌ها (شکل ۱۵-۳ را ببینید) (دلپنا و پوگسون، ۲۰۰۶).

۳-۴-۱۵- اثر بر رشد و نمو در گیاهان

غشاهای گیاهی دارای تغییرات طبیعی زیادی در مقدار و ترکیب توکوکرئومونول و در نتیجه در فعالیت‌های ویتامین E خود هستند. غشاهای کلروپلاست تنها حاوی بخش کوچکی فسفاتیدیل گلیسرول^۳ و عمدتاً (حدود ۹۰٪) شامل گلیکولیپیدهای مونوگالاکتوسیل دی آسید گلیسرول^۴ (MGDG)، دی گالاکتوسیل دی آسید گلیسرول^۵ (DGDG) و سولفو کوئینوسیل دی آسید گلیسرول^۶ (SQDG) هستند. این لیپیدهای دی آسید در ساختارشان حاوی فسفات نیستند، بلکه به جای آن دارای یک (در MGDG) یا دو (در DGDG) باقی مانده گالاکتوز هستند. SQDG دارای یک بخش گلوکز سولفات به عنوان یک گروه سر بوده و از این رو منفی است. در حالی که DGDG و SQDG متشکل از لیپیدهای دو لایه هستند، MGDG خالص بسته به شرایط آزمایشگاهی فازهای مکعبی شش ضلعی در لیپیدها تشکیل می‌دهد (دلپنا، ۲۰۰۵) و بر این اساس بیوسنتز توکوفرول را از طریق این تغییرات شیمیایی تحت تأثیر قرار می‌دهد (کولاکوا و دلپنا، ۲۰۰۳).

1. Shikimate

2. Plastid methylerythritol phosphate pathway

3. Phosphatidylglycerol

4. Monogalactosyldiacyl glycerol

5. Digalactosyldiacyl glycerol

6. Sulfoquinovosyldiacyl glycerol

بافت‌های فتوسنتزی حاوی ۱۰-۵۰ میلی گرم توکوکرومانول / گرم وزن تازه، غالباً به شکل آلفاتوکوفرول هستند، در حالی که دانه‌ها محدوده‌ای از ۳۰۰ تا ۲۰۰۰ میلی گرم توکوکرومانول / گرم روغن، با یک ترکیب جزئی آلفا توکوفرول می‌باشند (لی و همکاران، ۲۰۱۰ ب).

با وجود محتوای نسبتاً کم آلفا توکوفرول روغن‌های دانه، هنوز دانه‌ها به دلیل سطح بالای روغن‌های گیاهی مصرفی به عنوان منبع اصلی مصرف ویتامین E در رژیم‌های غذایی انسان می‌باشند. تفاوت در مصرف ویتامین E به دلیل افزایش جذب آلفا- توکوفرول در طول هضم نیست (در انسان تقریباً تمام توکوکرومانول‌ها به طور مساوی جذب می‌شوند)، بلکه به دلیل حفظ ترجیحی آلفا- توکوفرول توسط پروتئین انتقالی آلفا- توکوفرول کبدی^۱ (آلفا- TTP) است که برتری در اتصال بالا به آلفا توکوفرول را نشان می‌دهد. اهمیت اتصال متقابل آلفا- TTP در فعالیت ویتامین E هر توکوکرومانول منعکس می‌شود و اثرات شدید اتصال آلفا- TTP به ویتامین E در موش مشاهده شده است (لی و همکاران، ۲۰۰۸).

۴-۴-۱۵- ژنتیک مولکولی

ژن‌های کد کنندهی توکوفرول‌ها در *Arabidopsis thaliana*، *Synechocystis* sp. PCC6803 و *Zea mays* و چند گونه گیاهی دیگر کلون شدند که تحقیق در مورد اهمیت فعالیت آنزیم‌های توکوفرول در میزان اثرگذاری بر تولید توکوفرول را تسهیل کرد (جدول ۱۵-۵) (فالک و همکاران، ۲۰۰۳؛ کومار و همکاران، ۲۰۰۵). ژن‌های کد کنندهی توکوفرول کلون شده در *Lactuca sativa* (کاهو)، اولین توصیف کنندهی ژن‌های گاما- توکوفرول در ژرم پلاسما گیاهی بودند و گاما- توکوفرول برای حدود ۷۵٪ از کل توکوفرول‌های دانه کاهو در مقایسه با بیش از ۹۰٪ آلفا- توکوفرول در دانه‌های آفتابگردان گزارش شد. افزایش سطح گاما- توکوفرول توسط آلل‌های رهاسازی شده در منطقه Tph2 ایجاد شد (لیو و همکاران، ۲۰۰۸) که آن‌ها آنزیم گاما- توکوفرول متیل- ترانسفراز^۲ (گاما- TMT) را

1. Hepatic alphasatocopherol transfer protein

2. Gamma-tocopherol methyltransferase

کد می کنند (لی و همکاران، ۲۰۰۸). گاما-TMT متیلاسیون دلتا- و گاما- توکوفرول را به ترتیب برای تولید بتا- توکوفرول و آلفا- توکوفرول کاتالیز می کند (شکل ۱۵-۳ را ببینید) (تانگ و همکاران، ۲۰۱۱). یک جهش در ژن گاما-TMT در آفتابگردان، سنتز آلفا- توکوفرول را مختل می کند و باعث تجمع گاما- توکوفرول می شود. در تجزیه و تحلیل دقیق توالی ژن گاما-TMT در آفتابگردان، گارسیامورنو و همکاران (۲۰۰۶) دو پارالوگ^۱ گاما-TMT (گاما-TMT-۱ و گاما-TMT-۲) و پنج هاپلوتایپ^۲ مختلف (هاپلوتایپ های ۴ و ۵ مربوط به پارالوگ های ۱ و ۲) را شناسایی کردند. پارالوگ های گاما-TMT ۱ و ۲ با Tph2 با هم جدا شده و برای گروه اتصال ۸ (LG) نقشه اتصال آفتابگردان ترسیم شدند. علیرغم جهش در Tph2 و کاهش یا اختلال بیان این دو پارالوگ در تولید دانه های آفتابگردان، هیچ گونه پلی مورفیسم DNA در توالی گاما-TMT یافت نشد. ژن Tph2 با فنوتیپ های گاما- توکوفرول بالا در ارتباط بود که نشان می دهد که جهش Tph2 باید با جایگاه گاما-TMT در ارتباط تنگاتنگ باشد و تنوع ژنتیکی گاما- توکوفرول متیل ترانسفراز نیز با اعطای افزایش محتوای آلفا- توکوفرول در دانه های سویا شناخته شد (جدول ۱۵-۵ را ببینید).

۵-۴-۱۵- فعالیت آنتی اکسیدانی

فعالیت های آنتی اکسیدانی توکوفرول ها به خوبی مشاهده شده است، ولی مطالعات انجام شده بر موجودات زنده مختلف غیر گیاهی نشان می دهد که آلفا- توکوفرول نقش های غیر آنتی اکسیدانی نیز دارد. این هشت توکوکرومانول در شرایط آزمایشگاهی دارای فعالیت های آنتی اکسیدانی محلول در چربی مشابهی هستند، اما در بدن موجود زنده فعالیت ویتامین E توکوکرومانول های منفرد با آلفا- توکوفرول دارای بالاترین فعالیت ویتامین E انسان به وضوح تفاوت داشت. از آنجا که آلفا- توکوفرول یک لیپید غشایی است، اثرات مستقیم بر خواص فیزیکی غشاها تقریباً مشخص هستند. آلفا- توکوفرول، مهم ترین آنتی اکسیدان محلول در چربی است و با عمل از طریق ثبات غشاهای مولکولی

1. Paralogs

2. Haplotypes

توسط محدود کردن تحرک مولکولی اجزای غشاء تا اندازه‌ای به عنوان یک آنتی‌اکسیدان عمل می‌کند (هینچا، ۲۰۰۸؛ مادریتچ و همکاران، ۲۰۰۷). تحقیقات با استفاده از سیستم‌های لیپیدی خالص نشان داده است که آلفا-توکوفرول اثرات مهمی بر خواص غشای لیپیدی مانند پویایی لیپید دارد. به طور کلی، اغلب مطالعات نشان داده‌اند که آلفا-توکوفرول در دو لایه‌ی فسفولیپیدی، تحت شرایط فیزیولوژیکی سیالیت زنجیره‌های آسیل چرب لیپید را در حالت بلورین مایع (که حالت غالب چربی‌ها در غشاهای بیولوژیکی است) کاهش می‌دهد. از سوی دیگر، در غشاهای ساخته شده از لیپیدهای غیر دو لایه مانند فسفاتیدیل اتانول آمین^۱، فازهای ساختاری غیر دو لایه با حضور آلفا-توکوفرول بهبود می‌یابند (کولین و همکاران، ۲۰۰۸؛ دلپنا، ۲۰۰۵). در حالی که آلفا-توکوفرول در گیاهان در غشاهای حاوی تنها یک قطعه کوچک از فسفولیپیدها قرار دارد، تمام مطالعات بیوفیزیکی/بیوشیمیایی که تا به امروز منتشر شده‌اند روی غشاهای با قطعه فسفولیپیدی بزرگ انجام شده‌اند. با این حال، برای درک نقش بیولوژیکی مهم آلفا-توکوفرول در غشاهای سلولی، به نظر می‌رسد این مطالعات ارزش محدودی دارند.

۶-۴-۱۵- اهمیت انسانی

اعتقاد بر این است که طبیعت آنتی‌اکسیدانی ویتامین E برای کمک به جلوگیری از بیماری‌هایی مانند بیماری‌های قلبی عروقی، سرطان، التهاب مزمن و اختلالات عصبی است. با این حال، آزمایش‌های بالینی اخیر انجام شده برای اثبات این فرضیه، موفق به تأیید وجود همبستگی مثبت نشده‌اند. اثرات مفید ویتامین E به علت دوزهای بالای آن برای برخی از این بیماری‌ها شرح داده شده‌است (بریجلیوس-فلوه و همکاران، ۲۰۰۲)، با این حال علل علمی اطلاعات اپیدمیولوژیک^۲ متقاعد کننده بوده‌اند و مطالعات قبلی آزمایش‌های تصادفی کنترل دارونما^۳ تاکنون موفق به اثبات اثر سازگاری نشده‌اند.

1. Phosphatidylethanolamine

2. Epidemiological

3. Placebo-controlled

در واقع، اطلاعات به دست آمده تاکنون برای توصیه بیش از ۵۰٪ افزایش در مصرف روزانه ویتامین E در مواد غذایی (از ۱۰ تا ۱۵ میلی گرم در روز) از نظر هیئت آمریکایی غذا و تغذیه‌ی مربوط به آنتی‌اکسیدان‌های رژیم غذایی و همچنین از نظر کشورهای عضو اتحادیه اروپا برای افزایش مصرف مرجع رژیم غذایی با بیش از ۳۰ میلی گرم در روز (در حال حاضر ۱۵ میلی گرم در روز) به اندازه کافی قانع کننده نبوده است (شائو و همکاران، ۲۰۰۸، ب).

گروهی از دانشمندان اروپایی، اخیراً اطلاعات و داده‌های مربوط به عملکرد و متابولیسم ویتامین E از جمله مکانیسم جذب، توزیع و متابولیسم اشکال مختلف ویتامین E را بررسی کرده‌اند (پورفیرووا و همکاران، ۲۰۰۲). این گروه علمی موافق بودند در صورتی که فقط خواص آنتی‌اکسیدانی ویتامین E در نظر گرفته شود، وظیفه آن دست کم گرفته شده است. تحقیقات بعدی در مورد این ویتامین ضروری باید بر آنچه که آن را برای انسان‌ها ضروری می‌سازد، چرا بدن به ظاهر استفاده از آلفا-توکوفرول را ترجیح می‌دهد، دیگر اشکال ویتامین E چه عملکردهایی دارند و چرا عدم تعادل آلفا-TTP منجر به کمبود شدید ویتامین E می‌شود، تمرکز یابند. علائم کمبود ویتامین E عمدتاً عصبی هستند و شامل واکنش‌های عمیق زردپی، آتاکسیای مخچه^۱، دیسارتیریا^۲ و عقب‌ماندگی ذهنی می‌باشند. علاوه بر این، میوپاتی اسکلتی^۳ می‌تواند رخ دهد و اغلب رتینیت پیگمنتوز^۴ مشاهده می‌شود (روزتو و همکاران، ۲۰۰۷). نقش ویتامین E و برهمکنش بین اعصاب و ماهیچه‌ها هنوز مشخص نیست و نیاز به مطالعات بیش‌تر است.

قوی‌ترین استدلال در برابر نقش آنتی‌اکسیدانی غیر اختصاصی برای توکوفرول‌ها، خاصیت آلفا- و گاما-توکوفرول در یک فهرست رو به رشد واکنش‌های بیوشیمیایی وجود دارد. به عنوان مثال، اتصال توکوفرول و انتقال پروتئین‌ها نشان دادند که

-
1. Cerebellar ataxia
 2. Dysarthria
 3. Skeletal myopathy
 4. Pigmentosa

در زمان ترک گاما- توکوفرول و استروایزومراهای توکوفرول‌های خوشه‌ای^۱ برای تخریب، آلفا- توکوفرول انتخاب می‌شود. علاوه بر این، احتمالاً گاما- توکوفرول با تأثیر بر وضعیت فسفریلاسیون توکوفرول‌ها به طور خاص بر مسیرهای پیامرسانی مختلف اثر می‌گذارد. همچنین توکوفرول‌ها به طور خاص بیان ژن را تغییر می‌دهند و اثرات مثبتی روی سلول‌های مغزی دخیل در تنظیم حرکات هماهنگ دارند. آن‌ها به طور قابل توجهی به توسعه هماهنگ تنده‌پرورهای پیچیده^۲ در موش کمک می‌کنند. با توجه به این عملکردهای ظاهراً متناوب و پیچیده برای توکوفرول‌ها، این نتیجه‌گیری اشتباه است که تمام توکوفرول‌های بدون اهمیت فیزیولوژیکی به عنوان ویتامین نیز بی‌اهمیت هستند، به این دلیل که آن‌ها ممکن است نقش‌های اساسی دیگری که تاکنون کشف و اثبات نشده‌اند را داشته باشند. پتانسیل توکوفرول‌ها برای مهار سیکلواکسیژناز^۳ ممکن است اولین مشاهده‌ی اهمیت و نقش بسیار رایج آن‌ها به عنوان ویتامین باشد و توانایی موجودات پستاندار برای نگهداری و انتقال توکوفرول‌ها به طور انتخابی بر نقش برجسته این مولکول‌ها اشاره دارد (بورگاند و همکاران، ۲۰۰۱).

۱۵-۵- ترپنوئیدها (ویتامین A)

۱۵-۵-۱- ساختار شیمیایی و سنتز

ترپن‌ها شامل بیش از ۳۰۰۰ ترکیب محلول در چربی هستند (شکل ۱۵-۴ را نگاه کنید). ساختار آن‌ها شامل یک یا چند واحد ایزوپرن پنج کربنه است که توسط موجودات زنده از طریق دو مسیر بالقوه سنتز می‌شوند: مسیر موالونات^۴ و مسیر اخیراً کشف شدی داکسی- د- گزیلولوز^۵ (وگت، ۲۰۱۰). ترپنوئیدها با توجه به تعداد واحدهای ایزوپرن طبقه‌بندی می‌شوند؛ ایزوپرن شامل یک واحد می‌باشد و به عنوان همی‌ترپن

1. Stereoisomers of racemic tocopherols
2. Labyrinth trophoblasts
3. Cyclo- oxygenase
4. Mevalonate pathway
5. Deoxy- d- xylulose pathway

طبقه‌بندی می‌شود، مونوترپن‌ها شامل دو واحد ایزوپرن، سسکوئی‌ترپن‌ها^۱ شامل سه واحد، دی‌ترپن‌ها شامل چهار واحد، تری‌ترپن‌ها شامل شش واحد و تتراترپن‌ها دارای هشت واحد هستند. یکی از ویژگی‌های شیمیایی توزیع ترپنوئیدها وجود آن‌ها در ترکیبات پیچیده‌ی دارای نقش‌های اکولوژیکی چندگانه، هم‌افزا و/یا تکمیلی در گیاهان است (کافر و میلنر، ۲۰۰۸). فعالیت ترکیبات مونوترپنوئیدی به طور طبیعی در مهار رشد و نمو گیاهان مهم‌تر از فعالیت ترکیبی مواد شیمیایی منفرد است (پرینس و همکاران، ۲۰۱۰).

۲-۵-۱۵- رخدادهای گیاهان و اثرات سلولی

ترپن‌ها طیف وسیعی را نشان می‌دهند که از سمیت و ایجاد مرگ تا کاملاً خوراکی را شامل می‌شود و این به طیف گسترده نقش‌های اکولوژیکی آن‌ها در گیاهان مربوط می‌شود که شامل فعالیت‌های ضد میکروبی و خواص و فعالیت‌هایی است که به جذب همزیست‌ها برای گرده‌افشانی و پراکندگی بذر کمک می‌کند. نقش‌های دیگر آن‌ها شامل ایجاد پیام‌های شیمیایی هوابرد و عطر، طعم، بو و مزه هستند. مونوترپن‌ها همچنین می‌توانند به‌عنوان آللوپات‌های ضد جوانه‌زنی و فیتوتوکسیک^۲ عمل کنند (بوهلمن و گرشنزون، ۲۰۰۹). خواص عصبی بسیاری از مونوترپن‌ها بر حشرات شامل تعامل با سیستم هورمونی و مهار کولین‌استراز است. نقش‌های اکولوژیکی ترپن‌ها فراتر از تکامل گیاه-حشرات گسترش یافته و اثر آن‌ها شامل نقش آن‌ها در بالای زمین و زیر زمین در جذب گونه‌های شکارچی برای حمله به گیاهخواران است (چنگ و همکاران، ۲۰۰۷). ترپن‌ها ممکن است به عنوان پیام‌رسانان شیمیایی مؤثر بر بیان ژن‌های دخیل در مکانیسم‌های دفاعی گیاه عمل کنند یا حتی ممکن است روی بیان ژن گیاهان مجاور تأثیر بگذارند. ترپن‌ها می‌توانند با اثر بر سایر گیاهان، خورده شدن آن‌ها توسط گیاهخواران را تحت تأثیر قرار داده و تنظیم کنند و ممکن است به کشاورزان کمک کنند تا جیره‌های غذایی پستانداران

1. Sesquiterpenes

2. Antigerminative and phytotoxic allelopaths

نشخوارکننده در هنگام مصرف حیوانات چرا کننده از گیاهان سخت هضم به عنوان مثال، درمنه^۱ (*Artemisia sp.*) را تعدیل کنند. گیاهان همچنین طیف گسترده‌ای از فیتواستروئیدها را سنتز می‌کنند که از نظر ساختاری آنالوگ هورمون‌های حشرات هستند و بسیاری از آن‌ها با چرخه زندگی و رفتار حشرات گیاهخوار از طریق تعویق در جوبیدن و خرد کردن، تعامل دارند (گرشنزون و دوداروا، ۲۰۰۷). با این حال، یکی از مسائل پیچیده‌ی ترین‌ها این است که برخی از ترکیبات ترپنوئیدی می‌توانند هم به عنوان بازدارنده و هم جذب کننده عمل کنند (کلینگ و بوهلن، ۲۰۰۶). بسیار بعید به نظر می‌رسد که مواد شیمیایی جذب کننده با داشتن اثر منفی بر عملکرد اصلی سیستم عصبی همزیست‌ها فعالیت کنند. با این حال ممکن است صحیح باشد که مهار کولین‌استراز و تغییرات بعدی در سیستم عصبی ممکن است به رفتار حشرات کمک کند؛ به این ترتیب، تغییر رفتار آن‌ها در ارتباط همزیست آن با گیاه ساقه‌کننده‌ی ترپیتوفان یک مزیت است (دکاروالهو و همکاران، ۲۰۰۶؛ دیکسون و همکاران، ۲۰۰۲).

۳-۵-۱۵- اثر بر رشد و نمو در گیاهان

ترپنوئیدهای گیاه پیش‌ماده‌های مهمی برای عطرهای فرار خاص، مواد رشدی، ویتامین‌ها، رنگدانه‌ها، استروئیدها، رزین‌ها و اسانس‌های ضروری هستند و وقتی که این ترکیبات در دماهای بالا از گیاهان آزاد می‌شوند، به توده‌دانه‌ها کمک می‌کنند که بتوانند گیاهان را خنک کنند (بایرس و همکاران، ۲۰۰۴). ترین‌ها برای طیف وسیعی از اثرات مختلف به صورت هم‌افزا با یکدیگر برهمکنش دارند. ترین‌ها اگرچه به طور رایج‌تری با گیاهان مخروطی مرتبط هستند، در قلمروهای گیاهی دیگر از جمله بازدانگان شناسایی شده‌اند. به استثنای ترین‌های سنتز شده توسط گیاهان در پاسخ به عوامل گیاه‌خواری یا تنش، گل‌ها نیز می‌توانند ترپنوئیدها را برای جذب حشرات گرده‌افشان انتشار دهند. ترپنوئیدها همچنین برای جذب موش‌هایی که از حشرات گیاهخوار تغذیه می‌کنند مفید واقع شده‌اند (کاپرس و همکاران، ۲۰۰۵).

دو و همکاران (۲۰۱۰) نشان دادند که حشرات گیاهخوار می‌توانند آزاد شدن ترپن از گیاه را تحریک کنند و باعث رهاسازی مجدد پیام‌های مختلف گیاهی جاذب گونه‌های شکارچی شوند. این آزمایشات شواهد محکمی برای نقش ترپن‌ها در دفاع از گیاه فراهم می‌کنند، البته نقش‌های احتمالی برای همکاری تکاملی بین گیاهان، کرم‌های ریز و حشرات را نیز نشان می‌دهند. چنگ و همکاران (۲۰۰۷) نشان دادند که بسیاری از مواد شیمیایی فرار متفاوت از جمله بسیاری از ترپن‌ها، از گل‌های *Arabidopsis* منتشر می‌شوند. آن‌ها پیشنهاد کردند که نقش ترپن‌ها به عنوان جذب‌کننده‌های حشرات ناشناخته است، ترپن‌ها ممکن است در تولید مثل ایفای نقش داشته باشند. ترکیبات ساده فرار مانند متیل سالیسیلات^۱ و متیل بنزوات^۲ و همچنین ترپنوئیدهای ساده خاص گیاه و فیل پروپن‌ها^۳ در جذابیت گل دخالت دارند (موقاضی و همکاران، ۲۰۱۴).

۴-۵-۱۵- ژنتیک مولکولی

مطالعه‌ای توسط یائو و همکاران (۲۰۰۸) با استفاده از بیوانفورماتیک برای کمک به تشخیص مسیر بیوسنتز ترپن پس از تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای cDNA جدا شده از یک لاین کالوس کشت شده از یک گیاه دارویی خطرناک (*Camptotheca acuminata*) بومی چین، انجام شد. همانند بسیاری از روش‌های دیگر مبتنی بر بیوانفورماتیک، آن‌ها با استفاده از NCBI (مرکز ملی برای اطلاعات بیوتکنولوژی^۴) و BLAST (ابزار جستجوی محلی سازگاری محلی^۵) برای ساخت روابط فیلوژنتیکی^۶ میان توالی نوکلئوتیدی در این گیاه غنی از ترپنوئید تنظیم شدند (سوئوکا و همکاران، ۲۰۰۵؛ تاکشیتا و همکاران، ۲۰۰۹).

-
1. Methyl salicylate
 2. Methyl benzoate
 3. Phenylpropenes
 4. National Center for Biotechnology Information
 5. Basic Local Alignment Search Tool
 6. Phylogenetic

ترپنوئیدها در بسیاری از گیاهان علفی و دارویی تولید می‌شوند و اهمیت چندین ترپنوئید به عنوان مثال آرتیمیسینین^۱ و تاکسول^۲ به ترتیب به عنوان داروهای مالاریا و سرطان برای کاربردهای دارویی مشاهده شده است. طبقات و گروه‌های مختلفی از ترپنوئیدها با کاربرد گیاهی در گیاهان تجمع می‌یابند، اما برای مصرف در رژیم غذایی نیز مهم هستند. ترپنوئیدهای فعال زیستی می‌توانند فعالیت‌های عوامل رونویسی وابسته به لیگاند^۳ به ویژه گیرنده‌های فعال شده توسط پرولیفاتور پروکسیزوم^۴ (PPARs) را تعدیل کنند (جدول ۱۵-۵ را ببینید). از آنجایی که PPARها حسگرهای چربی رژیم غذایی هستند که هماهنگی جذب انرژی در رژیم غذایی را کنترل می‌کنند، مصرف روزانه این ترپنوئیدها ممکن است برای مدیریت اختلالات متابولیک ناشی از چاقی مانند دیابت نوع ۲، هایپرلیپیدامیا^۵، مقاومت به انسولین و بیماری‌های قلبی عروقی مفید باشد. توسط تعدادی از نویسندگان برخی از موجودات زنده که از نظر ژنتیکی تغییر یافته و با حداقل یک ژن ترین سینتاز اصلاح شده‌اند را معرفی کرده‌اند (نیوگریت و همکاران، ۲۰۱۳؛ وانگ و همکاران، ۲۰۰۹).

۵-۱۵- فعالیت آنتی‌اکسیدانی

میتوکندری‌های گیاهی، متابولیت‌های استرول مانند زنجیره جانبی یوبی کوئینون به عنوان مثال سسکوئی ترپن‌ها (C_{۱۵}) را ایجاد می‌کنند و گلیسرآلدئید-۳-فسفات از پلاستیدها، ترپنوئیدهای پلاستیدال^۶ به عنوان مثال ایزوپرن (C_۵)، مونوترپن‌ها (C_{۱۰})، دی‌ترپن‌ها (C_{۲۰}) را تولید می‌کند (چوی و فریسو، ۲۰۱۰). شواهد دیگری وجود دارد که درجه‌ی خاصی از تعامل بیوشیمیایی بین مسیرهای اسید موالونیک و

-
1. Artemisinin
 2. Taxol
 3. Ligand- dependent transcription factors
 4. Peroxisome proliferator- activated receptors
 5. Hyperlipidaemia
 6. Plastidal terpenoids

اسید گلیسرآلدئید-۳- فسفات رخ می دهد، بدین معنا که بیوسنتز ترپن ها به طور کامل مستقل نیست. گیاهان قادر به سنتز ترپنوئیدها از طریق ترکیبی از مسیر بیوسنتز ترپنوئید و دیگر مسیرهای متابولیک ثانویه هستند. علاوه بر فیتول، الکل های دی ترپن که زنجیره جانبی کربن برخی از مولکول های کلروفیل هستند در تولید انرژی از نور در فتوسنتز دخیلند. فیتول یک ترپنوئید پلاستیدال می باشد که از طریق مسیر موالونات سنتز شده است (گروتولد، ۲۰۰۶ ب). از آنجا که تقریباً همه موجودات فتوسنتز کننده از کلروفیل ها استفاده می کنند، باید حضور فیتول در گیاهان از جمله سبزیجات بسیار سبز، فراوان باشد. کلروفیل ها پس از مصرف به طور جزئی تخریب می شوند و بخش فیتول در حیوانات آزاد می شود و در روده کوچک جذب می شود و در کبد به اسید فیتانیک^۱ تبدیل می شود. درون گیاه، ترپنوئیدها با فعالیت های حشره کشی، ضد خورده شدن و ضد میکروبی همراه هستند و با تنش محیطی تحریک می شوند (هانگ و همکاران، ۲۰۱۰). همچنین ترپن ها طول عمر باکتری *Candida elegans* را به طور قابل توجهی افزایش دادند، اگرچه جالب توجه است که این امر فقط در مدت افزایش دما و تنش اکسیداتیو مشاهده شد (ریبولی و نورات، ۲۰۰۳). این امر نشان می دهد که اثر متابولیک (و شاید سایر فرآیندهای مهم متابولیک) و فعالیت برخی از ترپن ها به علت خواص آنتی اکسیدانی و افزایش بیان پروتئین های مرتبط با تنش مانند هم اکسیژناز^۲ است. در واقع، اغلب پیش تیمار سلول ها با غلظت های پایین ترپن ها با افزایش سطوح آنزیم هم اکسیژناز همراه است.

۶-۵-۱۵- اهمیت انسانی

ترپنوئیدها احتمالاً گسترده ترین گروه محصولات طبیعی هستند (شکل ۴-۱۵) که اثرات دارویی قابل توجهی مانند ضد ویروس، ضد باکتری، ضد مالاریا، ضد التهاب، مهار سنتز کلسترول و فعالیت ضد سرطانی نشان می دهند (لووت، ۲۰۰۵). بسیاری از ترپنوئیدها سمیت قابل توجهی برای حشرات نشان می دهند، اما سمیت بسیار کمی

1. Phytanic acid

2. Heme oxygenase

برای پستانداران دارند (یانگ و همکاران، ۲۰۱۲) و این گروه از مواد شیمیایی در تعدادی از ادویه‌ها، طعم‌دهنده‌ها و غذاهای تشکیل دهنده‌ی اجزای ضروری رژیم غذایی انسان به منظور فراهمی طعم و سلامتی، وجود دارند. کاروتنوئیدها مثال‌های واضحی هستند که در انسان بتا- کاروتن را به ویتامین A تبدیل می‌کنند. فعالیت‌های گزارش شده از ترپنوئیدها در ترویج سلامت در چای سبز (متابولیت اصلی ۳-O- پروآنتوسیانیدین‌های استری شده^۱، اپیگالوکاتچین- گالیت^۲، EGCG) ممکن است از طریق توانایی زیستی پایین، به ویژه با تغییر ساختار هسته توسط سولفات، متیلاسیون و گلوکوریلایسیون^۳ در طول فرآیند، جلوگیری شود (همینگ و همکاران، ۱۹۹۵). عصاره‌های برگ *Ginkgo biloba* (حاوی ترپنوئیدها) چندین هزار سال به عنوان دارو استفاده شده‌است و برخی از رایج‌ترین محصولات گیاهی مورد استفاده در جهان هستند؛ آن‌ها مرتباً در بخش‌هایی از اروپا به عنوان درمان برای پیری و زوال عقل تجویز می‌شوند (گروزی و همکاران، ۲۰۰۹). *Ginkgo biloba* شامل شماری از ترپن‌های فعال بیولوژیکی خاص؛ بیلوبالاید^۴ و گینکگولیدهای^۵ A، B، C و J و طیف وسیعی از گلیکوزیدهای فلاونوئیدی است. *Melissa officinalis* حاوی ترپن‌های فعال، قرن‌ها در داروسازی به عنوان یک داروی روانگردان استفاده شده‌است. عصاره‌های به دست آمده از ریشه‌های *Panax ginseng* که گسترده‌ترین عضو مصرف شده از خانواده آرالیاسه^۶ است، دارای تاریخچه دارویی ۵۰۰۰ ساله و دارای ۴۰ ترکیب فعال عمده یا بیش‌تر از تری‌ترین‌های خاص ساپونین می‌باشد که به نام جینسنوسیدها^۷ شناخته می‌شوند. از لحاظ تاریخی، استفاده از *Salvia officinalis* و *Salvia lavandulifolia* (درمنه) به عنوان یک تقویت کننده ادراک و درمانی برای کاهش عملکرد مغز به یونانیان باستان

1. 3-O-esterified proanthocyanidins
2. Epigallocatechin-gallate
3. Glucorolation
4. Bilobalide
5. Ginkgolides
6. Araliaceae
7. Ginsenosides

باز می‌گردد. عصاره‌های *Valeriana officinalis* سابقه‌ای طولانی در زمینه آرام‌بخشی و ضد اضطراب دارند (اوه و لی، ۲۰۰۴؛ پولو و براوو، ۲۰۰۶؛ ویلرس و کسلینگ، ۲۰۰۷)، دارای خواص مربوط به طیف وسیعی از مونوترپن‌ها و سسکوئی‌ترین‌ها از جمله والپوتریات‌ها^۱ و اسید والرینیک مختص به جنس هستند.

همچنین ترین‌ها، آنتی‌اکسیدان، ضد درد (مسکن)، ضد التهاب، آرام‌بخش عضلانی، ضد افسردگی، روانگردان (مولکول‌های فعال در کرم چوب، *Salvia* و *Cannabis*)، ضد اضطراب، تقویت‌کننده و افزایش‌دهنده‌ی حس هستند. ترین‌ها اغلب درجات مختلفی از سمیت را دارند و به عنوان حشره‌کش طبیعی (مانند سم شوکران^۲) و آنتی‌بیوتیک عمل می‌کنند. اهمیت ترین‌ها در فعالیت آنتی‌بیوتیکی ممکن است به دلیل افزایش در مقاومت باکتری در برابر آنتی‌بیوتیک رخ داده در میزان نگران‌کننده، مفید باشد. افزودن ترین‌ها به خوراک دام می‌تواند جایگزین آنتی‌بیوتیک‌های معمولی شود تا سرعت مقاومت به آنتی‌بیوتیک در باکتری‌ها را کند کند. روغن‌های گیاهی که حاوی ترین‌ها هستند، موفقیت‌های مهمی در بدن موجودات زنده نشان داده‌اند که مانع از فعالیت چندین گونه از باکتری‌ها می‌شوند. به عنوان مثال، روغن دارچین فعالیت گسترده‌ای در برابر نژادهای *Pseudomonas aeruginosa* نشان داد (پرابوسینیواسان و همکاران، ۲۰۰۶)؛ با این حال، ترکیب ترین‌ها می‌تواند بین گونه‌های گیاهی و حتی بین ارقام به طور قابل توجهی متفاوت باشد.

تعدادی از گونه‌های میکروبی دیگر اثر بازدارنده بر ترین‌ها نشان دادند. موراتا و همکاران (۲۰۰۸) ترکیبات آنتی‌بیوتیکی متعددی را از پوست درخت کیپاش^۳ (*Ekebergia capensis*) که در کنیا رشد می‌کند به دست آوردند و ۱۰ آنتی‌بیوتیک استخراج شده، تری‌ترین بودند. تعیین فعالیت‌های دقیق مولکولی این تری‌ترین‌ها می‌تواند گامی مهم در جهت یافتن داروهای جدیدتر و مؤثرتر علیه *Plasmodium falciparum* (مالاریا) باشد. حساسیت انگل مالاریا به سمیت ترین توسط مورالس و همکاران (۲۰۰۲)

1. Valepotriates

2. Hemlock

3. Cape ash

بررسی شد، اما متأسفانه عصاره‌های ترپنی تنها در برابر مخمر (*Candida albicans*) اثرات مهاری داشتند. عصاره‌های گیاهی حاوی ترپن‌ها، سمیت زیستی بسیار بالایی علیه میگوی آب شور (*Artemia salina*) نشان دادند (داروش و همکاران، ۲۰۱۱؛ مینگ و همکاران، ۲۰۰۷).

۶-۱۵- لیگنین‌ها و تانن‌ها

لیگنین یک پلیمر پیچیده از الکل‌های آروماتیک است که به عنوان مونولیگنول‌ها^۱ شناخته می‌شوند. لیگنین بیش‌تر از چوب استخراج می‌شود و بخش جدایی‌ناپذیر دیواره‌های سلولی ثانویه گیاهان و برخی از جلبک‌ها است. لیگنین یکی از فراوان‌ترین پلیمرهای روی زمین است و نقش مهمی در طبیعت درختان و جنگل‌ها ایفا می‌کند. حذف لیگنین برای پردازش به کاغذ بسیار انرژی‌بر است (آنترولا و لویس، ۲۰۰۲) و بازده تبدیل زیست توده لیگنوسلولزی^۲ به اتانول عمدتاً با محتوای لیگنین تعیین می‌شود (بورجان و همکاران، ۲۰۰۳؛ چن و دیکسون، ۲۰۰۷). لیگنین همچنین هضم علوفه توسط حیوانات چراگر را تحت تأثیر قرار می‌دهد (جانسن و ناپ، ۲۰۰۱). توانایی تانن‌ها برای تنظیم محیط غذایی خاک به طور ضمنی فرایندهای بالا و زیر زمین را به هم مرتبط می‌کند، زیرا دسترسی به مواد غذایی خاک پایه‌هایی برای رشد و نمو گیاه ایجاد می‌کند و این امر اغلب بر رشد و عملکرد گیاه مؤثر است. تانن‌های چگالنده (CT) در گیاهان می‌توانند سرعت تجزیه بستر برگ (آبزی و خشک‌زی) را کاهش، ترکیب جوامع خاک هتروتروفیک^۳ (و برخی از جوامع آبزی) را تغییر و قابلیت دسترسی به مواد غذایی در اکوسیستم‌های خشک‌زی را کاهش دهند (آیاچامی و همکاران، ۲۰۱۳؛ باربهین و همکاران، ۲۰۰۶). روی هم رفته، اطلاعات نشان می‌دهند که تانن‌ها ممکن است نقش تطبیقی مهمی در تنظیم پویایی مواد غذایی در خاک ایفا کنند.

-
1. Monolignols
 2. Lignocellulosic
 3. Heterotrophic

۱-۶-۱۵- ساختار شیمیایی و سنتز

لیگنین پس از سلولز، دومین پلیمر آروماتیک فراوان طبیعی در گیاهان است و تقریباً ۳۰ درصد از کربن آلی به دام افتاده در بیوسفر را نشان می‌دهد (شکل ۱۵-۴ را ملاحظه کنید). به‌طور کلی لیگنین‌ها بر اساس تعداد واحدهای مونومری طبقه‌بندی می‌شوند (بهوین و همکاران، ۲۰۰۹). سه گروه اصلی در این زمینه شرح داده شده‌اند: گوایاسیل لیگنین^۱ در چوب‌های نرم^۲ (نهان‌دانگان)، گوایاسیل-سیرینگل لیگنین^۳ در چوب‌های سخت (بازدانگان) و گوایاسیل سیرینگل-p-هیدروکسی فیل لیگنین^۴ در علفی‌ها (غلات). لیگنین چوب نرم یک پلیمر ناهمگن سه بعدی است که در آن واحدهای گوایاسیل پروپان مونومری^۵ (۹۰٪) با هر دو اتصال اتر و کربن-کربن متصل می‌شوند. زیرساخت‌های متعددی در اتصالات شیمیایی لیگنین دخیل هستند که گویا گوایاسیل گلیسرول-b-آریل اتر^۶ دارای فراوان‌ترین پیوند اینترفیل پروپان^۷ (۴۰-۶۰٪) است، پس از آن فیل کوماران^۸ (۱۰٪)، دی-بنزودیوکسین^۹ (۱۰٪)، دی‌آریل پروپان^{۱۰} (۵٪)، پینورسینول^{۱۱} (۵٪)، بای فیل^{۱۲} (۵-۱۰٪) و دی فیل-اثر^{۱۳} (۵٪) قرار دارند.

1. Guaiacyl lignin
2. Softwoods
3. Guaiacyl- syringyl lignin
4. Guaiacyl- syringyl- p- hydroxyphenyl lignin
5. Monomeric guaiacylpropane units
6. Guaiacylglycerol-b- aryl ether
7. Phenylcoumaran
8. Interphenylpropane
9. Dibenzodioxin
10. Diarylpropane
11. Pinoresinol
12. Biphenyl
13. Diphenyl ether

لیگنین چوب‌های سخت از واحدهای گوایاسیل پروپان^۱ و سیرینژیل پروپان^۲ متصل شده توسط پیوندهای مشابه با آنچه در لینگن مخروطیان می‌باشد متشکل شده‌است؛ با این حال نسبت واحد سیرینژیل به واحد گوایاسیل (۱~۳) در میان گونه‌های چوب سخت متفاوت است. لیگنین تک‌لپه‌ها (به عنوان مثال بامبو، گندم) از واحدهای گوایاسیل پروپان، سیرینژیل پروپان و p-هیدروکسی‌فنیل پروپان تشکیل می‌شود که با اتصالات مشابه با لیگنین چوب نرم، متصل می‌شوند. محتوای لیگنین ساقه‌های چوبی در چوب‌های نرم، چوب‌های سخت و گراس‌ها از ۱۵ تا ۳۶٪ متغیر است. پلیمرهای لیگنین با چندین اتصال C-C مقاوم به اسید مرتبط هستند و تنها بخشی توسط هیدرولیز به ترکیبات مونومری تجزیه می‌شوند (بولز و همکاران، ۲۰۰۶). این مساله در تضاد با سایر پلیمرهای طبیعی مانند پروتئین، سلولز، همی سلولز و نشاسته است که معمولاً با کارایی ۱۰۰٪ به واحدهای مونومری هیدرولیز می‌شوند و لیگنین ماده‌ای است که به شدت به تخریب پاتولوژیک^۳ و طبیعی مقاوم است (بودت و همکاران، ۲۰۰۷).

تانن‌ها (پروآنتوسیانیدین‌ها) پلیمرهای فلاونوئیدی پیچیده‌ای هستند و در بسیاری از گیاهان نیمکره شمالی تانن‌های تغلیظ شده از ۴ فلاوان-۳-ols^۴، کاتچین^۵، اپی کاتچین^۶، گالوکاتچین^۷ و اپی گالوکاتچین^۸ تشکیل شده‌اند. همانند تانن‌های قابل هیدرولیز، تانن‌های تغلیظ شده، عوامل اتصال دهنده‌ی قوی پروتئین هستند، واکنش پذیری رداکس بالایی دارند و لیگاندهای خوبی برای ترکیب با بسیاری از یون‌های فلزی می‌باشند. بیوسنتز پروآنتوسیانیدین از مسیر فلاونوئید از ۲، ۳ سیس- یا ترانس-

1. Guaiacylpropane
2. Syringylpropane
3. Pathological
4. Flavan-3-ols
5. Catechin
6. Epicatechin
7. Gallocatechin
8. Epigallocatechin

فلانولها منشعب می‌شود که به ترتیب از آنزیم‌های آنتوسیانیدین ردوکتاز و لئوکوآنتوسیانیدین ردوکتاز^۱ شروع می‌شوند (کونرادو و همکاران، ۲۰۰۸). اپی کاتچین و کاتچین حاصل می‌توانند به کوئینون‌ها اکسید شوند که پلیمریزاسیون می‌شوند. با این وجود روشن نیست که آیا این پلیمریزاسیون پیش ماده‌های محلول به طور آنزیمی از طریق یک نوع لاکاز^۲ آنزیمی (کد شده توسط ژن TT10 در Arabidopsis) یا به طور غیر آنزیمی انجام می‌شود (دیکسون و همکاران، ۲۰۰۵؛ پورسل و همکاران، ۲۰۱۳). انتقال پیش ماده‌های تانن در سراسر غشاء واکوئل توسط چندین ناقل دارویی نوع MATE در Arabidopsis (کد شده توسط جایگاه TT12) و Medicago trunculata تسهیل می‌شود (ژائو و دیکسون، ۲۰۰۹). همانند شکل‌گیری آنتوسیانین، رسوب الیگومرهای پروآنتوسیانیدین در پوشش دانه‌ی Arabidopsis از طریق تعامل مجموعه‌ای از واکنش‌های آنزیمی پیچیده و انتقال، تنظیم می‌شود (گوس، ۲۰۰۰).

۶-۱۵-۲- رخدادهای گیاهان و اثرات سلولی

لیگنین در لاملای میانی دیواره‌های سلولی تراکئیدهای آوند چوبی، عناصر آوندی و سلول‌های اسکلرئید^۳ به سلولز، همی سلولز و پکتین متصل می‌شود. لیگنین به طور کوانتومی به همی سلولز متصل می‌شود و پلی ساکاریدهای گیاهی مختلف را متصل می‌کند و به دیواره‌های سلولی مقاومت مکانیکی می‌بخشد. این امر به خصوص در چوب فشرده فراوان است، اما در چوب کششی (نوعی از چوب واکنش‌پذیر) بسیار کم است. لیگنین نقش مهمی در هدایت آب از طریق ساقه‌های گیاهان چوبی ایفا می‌کند. ترکیبات پلی ساکاریدی دیواره‌های سلولی گیاه بسیار آب‌دوست و نفوذپذیر نسبت به آب هستند، در حالی که لیگنین بیش‌تر آب‌گریز است، بنابراین پیوند پلی ساکاریدها از طریق لیگنین مانعی برای جذب غیر فعال آب می‌باشد (هارتمن، ۲۰۰۷) و باعث می‌شود که بافت آوندی گیاه برای هدایت آب کارآمدتر باشد. لیگنین در تمام گیاهان آوندی

1. Leucoanthocyanidin reductase

2. Laccase

3. Sclereid cells

وجود دارد، البته نه در خزها، که از این مساله از عملکرد اصلی لیگنین (در درجه اول انتقال آب)، حمایت می‌کند. با این حال، لیگنین در جلبک قرمز موجود است که نشان می‌دهد که اجداد مشترک گیاهان و جلبک قرمز ممکن است لیگنین را سنتز می‌کردند. این امر نشان می‌دهد که عملکرد لیگنین همیشه ساختاری بوده است، در حالی که جلبک قرمز *Calliarthron* از لیگنین برای حمایت از اتصالات بین بخش‌های آهکی شده^۱ استفاده می‌کند (لیو و همکاران، ۲۰۰۸). احتمال دیگر این است که لیگنین در جلبک قرمز و گیاهان نتیجه‌ای از تکامل همگرا و نه به دلیل منشأ مشترک برای عملکرد یا ساختار است.

تولید جهانی لیگنین حدود ۱/۱ میلیون تن در سال است و لیگنین در دامنه‌ای وسیعی از کاربردهای غیر رایج و ویژه استفاده می‌شود که در آن‌ها اشکال و درجات شیمیایی و نه کیفیت مهم هستند (توبیماتسو و همکاران، ۲۰۱۳).

تانن‌های تغلیظ شده ترکیباتی هستند که به پروتئین‌ها متصل و ترکیب شده و سرعت تجزیه پروتئین در شکم حیوانات چراکننده را کاهش می‌دهند. علوفه حاوی تانن بالا (مثلاً شبدر پاپر^۲ و اسپرس^۳) دارای پروتئین فرعی بیش‌تری هستند و زمانی که توسط پستانداران نشخوار کننده چریده شوند موجب نفخ نمی‌شوند. بسیاری از تحقیقات اولیه نقش CT در مقاومت گیاه به علفخواران را بررسی کردند (هرمان و ویور، ۱۹۹۹) و دانشمندان همواره در پی درک نقش سازگاری CTs در گیاهان بودند. اخیراً تحقیقات بر نقش CTs در تنظیم پویایی مواد غذایی خاک تمرکز کرده است که نقش دیگری برای CTs که کم‌تر مورد بررسی قرار گرفته و تأیید شده را نشان می‌دهد (کودوکا و همکاران، ۲۰۰۶). توانایی CTs برای تنظیم مواد غذایی خاک، پایه‌هایی برای تنوع گیاهی، تناسب و عملکرد را ایجاد می‌کند و اغلب وضعیت مواد غذایی گیاه بر گیاهخواران اثر می‌گذارد. در غلظت، آرایش شیمیایی و بیان CTها در میان انواع بافت (به عنوان مثال برگ‌ها، شاخه‌ها، ریشه‌ها) نیز تنوع رخ می‌دهد. مطالعات در

1. Calcified

2. Birdsfoot trefoil

3. Sanfoin

Pinus tremuloides نشان داد که تکرارپذیری کلونال^۱ (H2 یا توارث پذیری گسترده) CTها در بافت شاخه بسیار پایین تر از بافت برگ بود (دونالدسون و همکاران، ۲۰۰۷؛ استیونس و لیندروس، ۲۰۰۵). تفاوت‌هایی بین بافت‌های *Pinus fremontii* و *Pinus angustifolia* وجود دارد، زیرا برگ‌ها می‌توانند تا ۵ برابر بیش تر از شاخه‌ها CTها داشته باشند و تخصیص CTها به ریشه‌ها کم‌تر است (شای و همکاران، ۲۰۱۰).

۳-۶-۱۵- اثر بر رشد و نمو در گیاهان

لیگنین در چرخه کربن نقش مهمی ایفا می‌کند و کربن اتمسفری را درون بافت‌های زنده گیاهان سبز چند ساله چوبی به دام می‌اندازد. لیگنین یک ترکیب آهسته تجزیه شونده از پوشش گیاهی مرده است که بخش مهمی از موادی که در نهایت هوموس می‌شوند را فراهم می‌آورد. هوموس خاک باعث افزایش کارایی فتوسنتزی جوامع گیاهی رشد یافته در یک محل می‌شود. زمان گذار نقطه‌ای از خاک معدنی اختلال یافته به مراحل مختلف توالی، لیگنین ظرفیت تبادل کاتیون و ظرفیت نگهداشتن آب در خاک را افزایش می‌دهد و بقای گیاه بین سیل و خشکی حاد را بالا می‌برد (لی و همکاران، ۲۰۰۸؛ شای و همکاران، ۲۰۱۰). چوب بسیار لیگنینی شده با دوام است و بنابراین یک ماده خام مناسب برای کاربردهای مختلف و یک سوخت عالی است، زیرا لیگنین هنگام سوزانده شدن نسبت به سلولز انرژی بیشتری تولید می‌کند. خمیر چوب^۲ با عملکرد بالایی مورد استفاده برای تولید روزنامه حاوی بیش‌ترین مقدار لیگنین موجود در چوب است. این لیگنین مسئول زرد شدن کاغذ روزنامه با گذر زمان است. لیگنین باید قبل از تولید کاغذ سفید با کیفیت بالا از خمیر کاغذ حذف شود (چن و دیکسون، ۲۰۰۷).

یونجه فقط در پوشش دانه CT تولید می‌کند. سازوکارهای بیوتکنولوژیکی مختلفی برای تولید CTها در یونجه مورد بررسی قرار گرفته است و اخیراً گیاهان یونجه تراریخته‌ای شناسایی شدند که حاوی سطوح بالای CT در برگ‌ها و ساقه‌ها هستند.

1. Clonal

2. Pulp

مرکز تحقیقات لبنیات ایالات متحده آمریکا^۱ تخمین می‌زند که یونجه با تانین بالاتر می‌تواند هزینه مکمل‌های پروتئینی را ۶۰٪ کاهش دهد و به طور قابل توجهی باعث کاهش تلفات نیتروژن در محیط زیست شود. علاوه بر این، دانشمندان UC دیویس^۲ در حال بررسی سازوکارهایی برای تولید یونجه متحمل به خشکی و شوری هستند (وان هولم و همکاران، ۲۰۰۸). بیش از نیمی از یونجه‌های رشد یافته در آمریکا تحت شرایط آبیاری یا خشکی تولید می‌شوند که در این مناطق رطوبت معمولاً عملکرد را محدود می‌کند. در حال حاضر چندین شرکت بیوتکنولوژی و UC دیویس ترانسژن‌هایی را بررسی می‌کنند که تحمل به خشکی و شوری را افزایش می‌دهند. تعدادی از این نمایندگان ژنی در حال حاضر در یونجه بیان می‌شوند. از سال ۲۰۰۷، موسسه ژنتیک علوفه^۳ (FGI) در همکاری با مونسانتو^۴، چندین گیاه تراریخت مقاوم به خشکی و متحمل به شوری حاوی سطوح بالاتر تانین‌ها را آزمایش کردند. تانین‌های تغلیظ شده در سراسر گیاهان متنوع از نظر تکامل نژادی^۵ در اکوسیستم‌هایی از عرض‌های شمالی تا گرمسیری رخ می‌دهند که نشان دهنده تاریخ تکامل ژرفی است. برخی دیگر از مطالعات گیاهی در محیط‌های مختلف نشان داده‌اند که تولید CTها به صورت ژنتیکی در هر دو سطح رده‌بندی^۶ بزرگ و کوچک صورت می‌گیرد. به عنوان مثال، جالب توجه است که تانین‌ها به طور کلی و به طور خاص CTs در گیاهان چوبی رایج هستند، اما تقریباً به طور کامل در گونه‌های علفی وجود ندارند (عباسی و همکاران، ۲۰۰۷).

1. US Dairy Forage Research Center

2. UC Davis

3. Forage Genetics Institute

4. Monsanto

5. Phylogenetical

6. Taxonomic

۴-۶-۱۵- ژنتیک مولکولی

پیشرفت سریع در توالی‌یابی و ابزارهای تحلیلی مربوطه در نهایت منجر به رویکرد بیولوژی سیستم‌های مورد نظر می‌شود که ممکن است از چندین مدل گیاهی و گیاهانی مانند *Arabidopsis*، یونجه، صنوبر و برنج آغاز شود (هیگوچی، ۲۰۰۳؛ واگنر و همکاران، ۲۰۱۱). درک کامل از مسیر بیوسنتزی منجر به شاخه‌های مختلفی از تشکیل فنیل پروپانوئید، پیشرفت‌های بسیاری در سرعت و هزینه‌ی رمزگشایی ژنوم‌های گیاهی نشان داد. در حال حاضر مسیر بیوسنتز لیگنین به خوبی مشخص شده‌است (جدول ۱۵-۶) و لیگنین نقش مهمی در رشد، نمو و دیواره سلولی گیاه ایفا می‌کند (کرنوکس و همکاران، ۲۰۰۸؛ دیکسون و همکاران، ۲۰۰۵). ژن‌های دخیل در بیوسنتز لیگنین عمدتاً در سطح رونویسی تنظیم می‌شوند و عوامل رونویسی MYB58، MYB63 و SND1 خاص لیگنین می‌توانند ژن‌ها و آنزیم‌های بیوسنتز لیگنین را افزایش دهند (جدول ۱۵-۶ را ملاحظه کنید) (شادل و همکاران، ۲۰۰۷). خانواده‌های ژنی *Populus* با تولید فلاونوئیدها در ارتباط هستند و جریان متابولیت‌ها به سمت ساخت لیگنین و CT بسیار وسیع است و با نیاز به انرژی قابل توجهی برای بیوسنتز فنول در گیاهان همراه است. اگرچه هنوز هیچ ژن منفردی به شدت به افزایش بیوسنتز لیگنین وابسته نبوده است، هر دو روش کمی و ژنتیک مولکولی، مکانیسم‌های ژنتیکی خاصی برای تغییر در لیگنین و لیگنان‌ها را نشان داده‌اند.

پیامدهای بیوشیمیایی CT‌ها (به ویژه در *Populus spp.*) از فرد تا اکوسیستم عمدتاً توسط تنظیم‌کننده‌های رونویسی R2R3، پروتئین‌های نوع MYB (TT2)، عوامل BHLH (TT8) و پروتئین‌های تکرار WD40 (TTG1) تحت تأثیر قرار می‌گیرند که ممکن است به طور هم‌افزا عمل کنند و توسط تانین‌ها تحریک شوند (جدول ۱۵-۷). بیان بیش از حد این عوامل رونویسی ممکن است سبب بهبود ارقام گیاه و افزایش محتوای پروآنتوسیانیدین شود (جدول ۱۵-۷ را ببینید) (ملوای و همکاران، ۲۰۰۹). به عنوان مثال، گیاهان تکثیر شونده‌ی رشد یافته در محیط‌های مشترک نشان دادند که عوامل ژنتیکی می‌توانند تا ۵۲٪ از تغییر در مقدار CT در ژنوتیپ‌های *Pinus angustifolia*

را توضیح دهند. بیان CTs با استفاده از جایگاه صفات کمی^۱ (QTL) ترسیم شد (استوارت و همکاران، ۲۰۰۹؛ ویتام و همکاران، ۲۰۰۶). دو QTL احتمالی شناسایی شدند که به دو منطقه خاص ژنوم که تولید CT از آن جا آغاز می شود مربوط بودند. با استفاده از ۱۰۰ کلون شناسایی شده *Populus*، شناسایی ژن‌ها یا خانواده‌های ژنی خاص در مسیرهای شیکیمیت/فیل پروپانوتید (اطلاعات بیان نشان داد که نیمی از این ژن‌ها با تانین مرتبط بودند) در شرایط اصلی و القاء شده با تولید تانین همبستگی داشت (لی و همکاران، ۲۰۱۰؛ تسای و همکاران، ۲۰۰۶).

نیاز به توجه به تجزیه علوفه که در آن مسائل مهمی مربوط به ساختار و شیمی گیاه وجود دارد است. نیاز به شناسایی سیستم‌های ژنتیکی کنترل کننده‌ی بیوسنتز مواد شیمیایی خاص (مانند لیگنین‌ها و تانین‌ها) در گیاهان وجود دارد. بار دیگر از نظر عملکردی آزمایش شده و ممکن است اهمیت این ژن‌ها و شبکه‌های تنظیم کننده بر ترکیب علوفه و قابلیت هضم ارزیابی شود. به عنوان مثال، تحقیق بر ژن‌های *Sn* در *Lotus* نشان داد که این ژن می‌تواند سطوح CT را تا ۱٪ از ماده خشک تغییر دهد. گروه ژنی مربوط محتمل دیگر، عوامل رونویسی نوع *myc* در QTL برای هضم علوفه هستند. ژن‌های گروه *myc* می‌توانند کنترل قابل توجهی بر محتوای فنول و لیگنین در گراس‌های علوفه‌ای و حبوبات داشته باشند. اکنون فرصت شناسایی و مشخص سازی برای بررسی بیان این ژن‌ها در گراس‌ها و حبوبات وجود دارد. با استفاده از اطلاعات مولکولی و ایجاد تحولات اخیر در ژنومیکس عملکردی، گزینه‌های جدیدی برای بهبود کیفیت محصولات علوفه‌ای وجود دارد. در آینده، اصلاح جهش و فناوری‌های مربوطه نیز ممکن است فرصت‌های جدیدی برای تولید محصولات علوفه‌ای پربازده‌تر، بهبود یافته از نظر غذایی و با قابلیت هضم بهتر ارائه شود.

جدول ۱۵-۶- مسیر لیگنان و لیگنین. آنزیم‌ها و ژن‌های توصیف شده در بررسی‌ها و اهمیت و کنترل بیان. اطلاعات اصلاح شده از وگت (۲۰۱۰) و گردآوری شده توسط دیفیلیس.

آنزیم / ژن / متابولیت	کنترل / بیان / اهمیت
سینامول CoA ردوکتاز (CCR) سینامول الکل دهیدروژناز (CAD) خانواده 4CL- لیگازها (کومارات CoA) آنزیم‌های لیگنان‌ها و نفولیکتان‌ها ژن‌های پینورسینول ردوکتاز سایتوکروم P450s O- متیل ترانسفراز وابسته به S- آدنوزیل - L- متیونین (AdoMet) فرولیت- ۵ هیدروکسیلاز (F5H) همچنین کنیفریل آلدهید هیدروکسیلاز (Cald5H) نامیده می‌شود CCoAOMT1 وابسته به کاتیون کافنیک اسید OMT (COMT) مستقل از کاتیون هیدروکسیل سینامیل ترانسفراز کافنیل CoA- متیل ترانسفراز پراکسیداز معمولی (POD) NAC domain protein 1 CCR1 CCR2 ژن‌های CAD f5h (ژن محتمل برای فلروئیک اسید) C3H ZmMYB42 ZmMYB31 مهندسی پیش‌ماده غیر معمول OMTs برای عمل به عنوان مونولیگنول ۴- O- متیل ترانسفرازها سنتز ۴- هیدروکسی فنیل (H)-، گواپاسیل (G)- و سیرینژیل (S)- مشتق شده از مونولیگنول‌ها	کاهش یک گام برای بیوسنتز لیگنین کاهش دو گام برای بیوسنتز لیگنین پیش‌ماده خاص، پیش‌ماده‌ای برای مونومر لیگنین مهم ولی اطلاعات در مورد شکل سنتز لاریسیرسینول و پینورسینول محدود هیدروکسیلاسیون برای مونومر گواپاسیل/سیرینژیل مرحله متیلاسیون که توزیع و الگوی مونومرهای گواپاسیل و سیرینژیل را تعیین می‌کند بحرانی در خواص لیگنین از طریق هدایت تقریباً گسترده به تبدیل به تشکیل سیرینژیل-لیگنین مورد نیاز برای ۳-O- متیلاسیون کافنیل^۱ - CoA تشکیل سیناپویل رزیدوز^۲ و S- لیگنین از مشتقات ۵-هیدروکسی فرولولیل^۳ دخیل در سنتز کومارین‌ها مواد تنظیم‌کننده از هم‌پاشیدگی ژن موتانت برای کاهش در تشکیل لیگنین و افزایش مخزن فرولولیل مالات ژنی برای لیگنین احیا شده از CCR1، افزایش مخزن سطوح سیناپویل مالات کلیدی در بیوسنتز آنزیمی مونولیگنول ولی ۱۷ ژن‌های کد کننده بررسی شده تمام اثرات حاشیه‌ای را دارند از هم‌پاشیدگی ژن، تغییرات پلیوتروپیک در بیوسنتز، فعال‌سازی هیدروکسی سینامیک اسیدها و گلوکوزیدها را نشان می‌دهد بیان بیش از حد سینپویل مالات^۴ آسیب رساندن اتصال رادیکال اکسیداتیو را نشان می‌دهد و یک روش جدید برای تغییر ترکیب است کنترل لیگنین در برابر جفت شدن تصادفی و نسبت‌ها را نشان می‌دهد؛ بررسی از طریق موتانت‌های نابود شده

1. Caffeyol-CoA

2. Caffeyol-CoA

3. 5-hydroxyferuloyl

4. Synepoyl malate

جدول ۱۵-۷- پروآنتوسیانیدین‌ها و تانین‌ها. آنزیم‌ها و ژن‌های توصیف شده در بررسی‌ها، اهمیت و کنترل بیان. اطلاعات اصلاح شده از وگت (۲۰۱۰) و گردآوری توسط دیلیپس.

آنزیم / ژن / متابولیت	کنترل / بیان / اهمیت
آنتوسیانین ردوکتاز لئوکوآنتوسیانیدین ردوکتاز آنزیم نوع لاکاز ناقلین نوع MATE تنظیم کننده‌های رونویسی R2R3 عوامل پروتئینی (TT2) نوع MYB عوامل (TT8) عوامل bHLH عوامل پروتئین‌های (TTG1) تکرار شونده WD40 تانین‌های قابل هیدرولیز، مشابه با گالویل- گلوکز استرها و الاجی تانین‌ها (گروه OH آروماتیک) گالیک اسید مشتق شده از مسیر شیکیمیت تشکیل گالیک اسید از طریق فنیل آلانین گالیک اسید اغلب از طریق دهیدروژناسیون ۵- دی- هیدروشیکیمیت تشکیل می‌شود مونواکسیژناز خاص سایتوکروم P450 ۲- اکسوگلوتارات وابسته به دی‌اکسیژناز ژن TT10 O-۳- پروآنتوسیانیدین‌های استری شده، به عنوان مثال اپی گالوکاتچین گالات (EGCG) در چای سبز تانین‌های قابل هیدرولیز، مشابه گالویل- گلوکز استرها و الاجی تانین‌ها	پروآنتوسیانیدین در مسیر جانبی را وارد می‌کند پروآنتوسیانیدین مسیر جانبی را جایگزین می‌کند کاتچین/اپی کاتچین را به پلیمر کوئینین اکسید می‌کند پیش ماده‌ها سرتاسر غشای واکوئل را تسهیل می‌کند تجزیه اولیگومر پروآنتوسیانیدین را تنظیم می‌کند تنظیم هم افزا از طریق این عامل فوق بیان شونده تنظیم هم افزا از طریق این عامل فوق بیان شونده تنظیم هم افزا از طریق این عامل فوق بیان شونده پروتئین‌ها و آنزیم‌ها را به طور متقاطع پیوند و رسوب می‌دهند و آن‌ها را ترکیبات دفاعی جالب توجهی می‌سازد اطلاعات قابل توجه کمی در مورد آن وجود دارد جلوگیری شدن به دلیل عدم وجود سینامیک هیدروکسی شده با این حال یک گام دهیدراتاسیون از طریق پروتوکاتچین اسید و مونواکسیژناسیون بعدی محتمل است اثبات نشده و می‌تواند این مسیر را حذف کند اثبات نشده و می‌تواند این مسیر را حذف کند آنزیم‌های نوع لاکاز را کد می‌کند ترکیب اصلی بهبود دهنده سلامت مطرح شده است و به دلیل سوفلاناتاسیون^۱، متیلاسیون مقادیر کمی دارد به دلیل اتصال اکسیداتیو گروه‌های گالویل مجاور تمایل قوی به پاکسازی رادیکال‌های آزاد نشان می‌دهد

۵-۶-۱۵- فعالیت آنتی اکسیدانی

سلول‌ها برای مقابله با عدم تعادل رداکس و سمیت‌زدایی ROS، مجموعه‌ای از پروتئین‌ها و متابولیت‌های ثانویه‌ای را بیان می‌کنند که برای مقابله با تنش‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرند. یافته‌ها در *Populus spp.* نشان داد که لیگنان‌ها و CT‌ها اثرات مثبتی روی واکنش‌های آنتی اکسیدانی در اکوسیستم‌های جنگل‌ها و رودخانه‌ها دارند. با این حال، بسیاری از مسائل باید به جای علم اکوسیستم در این چارچوب کاربردی گسترده قرار گیرند. در ژنوتیپ‌های *Pinus angustifolia* ممکن است سطوح CT‌ها افزایش یابد که با مقادیر کم معدنی شدن N خالص، عملکرد کم بالای زمین (AG) و تولید ریشه‌های با کیفیت بالا ارتباط دارد (فیش و همکاران، ۲۰۰۶؛ لوجوسکی، ۲۰۰۷). تغییر در لیگنین و CTs می‌تواند بر تناسب و عملکرد گیاهان منفرد اثر گذارد، البته این شواهد بیش‌تر حکایت شده‌است. برای مثال، شواهد خوبی وجود دارد که CT‌های بالا (و لیگنین) باعث مقاومت در برابر گیاهخواران می‌شوند که بر بقای گیاهان دارای غلظت‌های بالای تانین‌ها و لیگنین‌ها تأثیر می‌گذارد، هرچند که نتایج مختلف هستند (رالف و همکاران، ۲۰۰۸؛ ویتام و همکاران، ۲۰۰۶). از دیدگاه گیاه-خاک، پیامدهای CT آشکارتر است و نشان می‌دهد که جوامع میکروبی خاک در سرتاسر شیب‌های محیط به سطوح CT پاسخ می‌دهند، در حالی که مقادیر آزادسازی و آبشویی مواد غذایی کاهش می‌یابد و در نهایت منجر به حفظ نیتروژن خاک می‌شود. واکنش‌های آنتی اکسیدانی در این فرآیندهای متابولیکی پیچیده بر تناسب گیاه مؤثر است و احتمالاً توسط مکانیسم‌های بازخوردی کنترل می‌شود. واضح است که تلاش‌های زیادی برای تحقیق در زمینه مکانیسم‌های بازخورد آنتی اکسیدانی در تناسب گیاه لازم است (فرانکلین و همکاران، ۲۰۰۹). با این حال، موفقیت در این تلاش‌ها بر درک مکانیسم‌های تکاملی تأثیرات وسیعی خواهد داشت.

۶-۶-۱۵- اهمیت انسانی

لیگنین‌ها سمی نیستند و مسیرهای مختلف صنعتی بالقوه‌ی جذابی برای تولید و استفاده کارآمدتر دارند و لیگنین‌ها به طور گسترده‌ای در مواد پلیمری، فیبرهای کربن، سوخت‌ها، ساختمان و کشاورزی استفاده می‌شود. لیگنین‌ها برخی مزایای سلامتی

یعنی ضد التهابی، ضد سرطان‌زایی، ضد میکروبی، پروبیوتیک^۱ و آنتی‌اکسیدانی را نشان داده‌اند. در روده انسان، برخی از لیگنان‌های گیاهی توسط باکتری‌های روده‌ای به انترودیول^۲ و انترولاکتون^۳ متابولیزه می‌شوند (اورالو، ۲۰۰۸؛ پروایز، ۲۰۰۴). لیگنان‌هایی که می‌توانند متابولیزه شوند عبارتند از: پینورسینول^۴، لاریسیرسینول^۵، سکویسولاریسیرسینول^۶، ماتایرسینول^۷، هیدروکسی ماتارسینول^۸، سیرینگارسینول^۹ و سزامین^{۱۰}. لیگنان‌ها دسته‌ی مهمی از فیتواستروژن‌های^{۱۱} گیاهی هستند، به عنوان مثال مواد شیمیایی شبه استروژن که بر سیستم تولیدمثلی عمل می‌کنند. دسته‌های دیگر فیتواستروژن‌ها عبارتند از ایزوفلاون‌ها و کومستان‌ها^{۱۲} (مسیانو و همکاران، ۲۰۰۹). لیگنان‌های گیاهی بخش جدایی‌ناپذیر فیبر رژیم غذایی هستند و بنابراین غذاهای غنی از فیبر منبع خوبی از لیگنان‌ها هستند. دانه کتان و دانه کنجد نسبت به سایر مواد غذایی حاوی مقادیر بالاتری از لیگنان‌ها هستند. پیش‌ماده اصلی لیگنان یافت شده در بذر کتان سکویسولاریسیرسینول دی‌گلوکوزید است. سایر منابع لیگنان‌ها عبارتند از غلات (چاودار، گندم، یولاف و جو، چاودار ثروتمندترین منبع می‌باشد)، سویا، سبزیجات خانواده چلیپاییان^{۱۳} مانند کلم بروکلی و کلم و برخی از میوه‌ها به ویژه

-
1. Probiotic
 2. Enterodiol
 3. Enterolactone
 4. Pinoresinol
 5. Lariciresino
 6. Secoisolariciresinol
 7. Matairesinol
 8. Hydroxymatairesinol
 9. Syringaresinol
 10. Sesamin
 11. Phyto- oestrogens
 12. Isoflavones and coumestans
 13. Cruciferous

زردآلو و توت‌فرنگی. سکویسولاریسیرسینول و ماتایرسینول اولین لیگنان‌های گیاهی شناسایی شده در غذاها بودند، اما پینورسینول و لاریسیرسینول^۱ بیش‌تر در مصرف کل رژیم غذایی مشارکت می‌کنند. به‌طور معمول لاریسیرسینول و پینورسینول در حدود ۷۵٪ در مصرف کل لیگنان مشارکت دارند، در حالی که سکویسولاریسیرسینول و ماتایرسینول تنها در حدود ۲۵٪ مشارکت می‌کنند. این توزیع ممکن است تغییر یابد چون سهم سیرینگارسینول و هیدروکسی ماتارسینول به اندازه کافی در غذاها اندازه‌گیری نشده‌است (اسمیت و همکاران، ۲۰۰۴).

منابع و مقادیر لیگنان‌ها در هر ۱۰۰ گرم وزن تازه شامل:

- ◀ دانه کتان ۳۰۰۰۰۰ میکروگرم (۰/۳ گرم)؛
- ◀ دانه کنجد ۲۹۰۰۰ میکروگرم (۲۹ میلی‌گرم)؛
- ◀ سبزیجات برنجی ۱۸۵-۲۳۲۱ میکروگرم؛
- ◀ غلات ۷ تا ۷۶۴ میکروگرم؛
- ◀ انگور قرمز ۹۱ میکروگرم (فورستر و واترهوس، ۲۰۰۹).

لیگنان‌ها در سیستم دفاع گیاهی نقش آنتی‌اکسیدانی دارند، اما مهم‌تر از همه، در مدل‌های تحقیقاتی بیماری‌های انسانی فعالیّت ضدالتهابی و ضدسرطانی نشان داده‌اند. برخی از مطالعات همه‌گیرشناسی^۲ نشان داده‌اند که قرار گرفتن در معرض لیگنان خطر ابتلا به سرطان سینه را پایین می‌آورد. مطالعات تجربی تأیید کرده‌اند که انترولاکتون یا متابولیت روده‌ای بسیاری از لیگنان‌ها در رژیم غذایی در مدل‌های آزمایشی سرطان سینه دارای فعالیّت ضدسرطان‌زایی است (پیرا و همکاران، ۲۰۱۲). لیگنان‌ها به عنوان پاکسازهای رادیکال‌های آزاد عمل می‌کنند و این فعالیّت سبب استفاده از آن‌ها برای فرمولاسیون‌های آرایشی مانند کاربردهای موضعی و کمک بالقوه آن‌ها در سوزش چشم و پوست در شرایط اقلیمی محلی می‌شود. سوزش چشم و پوست نشان می‌دهد که لیگنان‌های مورد مطالعه مضر نبودند و ظرفیّت آنتی‌اکسیدانی بالای لیگنان‌ها همراه با ایمنی آن‌ها در هنگام استفاده بر چشم‌ها و

1. Lariciresinol

2. Epidemiological

پوست، دیدگاه‌های جدیدی در استفاده‌ی بالقوه آن‌ها در داروهای آرایشی و موضعی باز می‌کند.

تانین‌ها توسط تمام گیاهان به میزان زیاد یا کم تولید می‌شوند و مقاومت گیاه در برابر بیماری‌ها را بهبود می‌بخشند. تانین‌ها پلی‌فنول‌هایی هستند که تند و تلخ بوده و آن‌ها در بسیاری از گیاهان مانند چای سبز، فلفل دلمه‌ای، انار، توت‌ها و آجیل‌ها دیده می‌شوند (پورسل و همکاران، ۲۰۱۳). تانین‌ها به فعالیت‌های ضد درد و ضد التهابی کمک می‌کنند و همچنین باعث بهبودی زخم‌ها و غشاهای مخاطی ملتهب می‌شوند. در حرفه‌ی پزشکی شروع به بررسی استفاده از تانین‌ها در بیماری‌های انسانی شده‌است و تانین‌ها خواص بالقوه ضدباکتری، ضد ویروسی و ضد انگلی نشان دادند (لیاندر و همکاران، ۲۰۱۲). و در آینده تحقیقات بیش‌تری در مورد پتانسیل آرایشی تانین‌ها و این‌که چگونه تانین‌ها بر مشکلات پوستی مؤثرند مشاهده خواهد شد.

شبه به پروآنتوسیانیدین‌ها (تانین‌های غیر قابل هیدرولیز)، تانین‌های قابل هیدرولیز تمایل شدیدی به پاکسازی رادیکال‌ها دارند. آن‌ها به دلیل وجود چندین گروه هیدروکسیل آروماتیک، در غلظت‌های بالا پروتئین‌ها و آنزیم‌ها را به طور متقاطع پیوند و رسوب می‌دهند و آن‌ها را ترکیبات دفاعی میکروبی جالب توجهی می‌سازند (باربهین و همکاران، ۲۰۰۶؛ گوس، ۲۰۰۰). اطلاعات قابل توجه کمی درباره بیوسنتز اسید گالیک^۱ موجود است که نشان دهنده ساختار اصلی هسته در بیوسنتز تانین‌های پیچیده است. مطالعات ¹³CNMR نشان داده‌اند که اسید گالیک از مسیر اسید شیکیمیک مشتق می‌شود. به عنوان یک نتیجه، تشکیل اسید گالیک می‌تواند از طریق فنیل‌آلانین و مشتقات هیدروکسیله شده‌ی اسید سینامیک ممانعت شود. شواهد آنزیمی برای وجود یک سیتوکروم P450 مونواکسیژناز^۲ خاص یا یک ۲-اکسولوتارات^۳ وابسته به دی‌اکسیژناز^۴، همان طور که در شکل‌گیری کومارین نشان داده شده‌است، به

1. Gallic acid

2. Cytochrome P450 mono-oxygenase

3. 2-oxoglutarate

4. Dioxygenase

حل این احتمالات کمک می‌کند (ووگت، ۲۰۱۰). واضح است که انجام تحقیقات بیش‌تری در رابطه با تانین‌های قابل هیدرولیز نیاز است، اگرچه مطالعات آنزیمی به دلیل خواص تعلیقی هر دوی پیش‌ماده و محصول پروتئین، دشوار به نظر می‌رسند. اسید فرولیک^۱ یک اسید هیدروکسی‌سینامیک و پیش‌ماده‌ای برای ترکیبات آروماتیک تانین و لیگنین است. در پردازش غذا، ذرت شیرین سطح بالایی اسید فرولیک آزاد می‌کند. ترکیبات اسید فرولیک به عنوان استرول‌های^۲ گیاهی عمل می‌کنند و به طور طبیعی در روغن سبوس برنج به عنوان یک روغن پخت و پز محبوب در چندین کشور آسیایی یافت می‌شوند (نیگوگ و همکاران، ۲۰۰۴). گلوکوزید اسید فرولیک را می‌توان در نان‌های حاوی بذر کتان و چاودار یافت (هرناندز و همکاران، ۲۰۰۷). اسید فرولیک در بذور قهوه، سیب، کنگرفرنگی^۳، بادام‌زمینی و پرتقال و همچنین در بذرهای گیاهان کوملینید^۴ (مانند برنج، گندم، جو، آناناس و شاه بلوط چینی (*Eleocharis dulcis*)) یافت می‌شود (همینگ و همکاران، ۱۹۹۵). بالاترین غلظت شناسایی شده از گلوکوزید اسید فرولیک در دانه‌های کتان ($4/1 + 0/2$ گرم بر کیلوگرم) یافت شده است (بیسائو و همکاران، ۲۰۰۷). اسید فرولیک یک آنتی‌اکسیدان است که تجمع رادیکال‌های آزاد را کاهش می‌دهد، رادیکال‌های آزاد آسیب به DNA، سرطان و تسریع پیری سلول‌ها را موجب می‌شوند (کفلی و همکاران، ۲۰۰۳). مطالعات حیوانی نشان می‌دهد که اسید فرولیک ممکن است فعالیت ضد توموری مستقیمی بر سرطان سینه و کبد داشته باشد. اسید فرولیک ممکن است روی سلول‌های سرطانی اثرات پروآپتوتیک^۵ داشته باشد که منجر به تخریب آن‌ها می‌شود. این امر ممکن است در جلوگیری از سرطان‌های ناشی از قرار گرفتن در معرض ترکیبات سرطان‌زا مانند بنزوپیرن^۶ و

1. Ferulic acid

2. Sterol esters

3. Artichoke

4. Commelinid plants

5. Proapoptotic effects

6. Benzopyrene

۴- نیتروکوئینولین-۱-اکسید^۱ مؤثر باشد. اسید فرولیک افزوده شده به داروهای موضعی از طریق اسید آسکوربیک و ویتامین E، تنش اکسیداتیو و تشکیل دیمرهای تیمین^۲ در پوست را کاهش می‌دهد (مولینکس و همکاران، ۲۰۰۷). برخی از تحقیقات نشان می‌دهند که مکمل‌های خوراکی اسید فرولیک می‌توانند از تولید ملانین^۳ در پوست جلوگیری کنند و سفیدی پوست را بهبود بخشند. اسید فرولیک پیش‌ماده‌ای برای وانیلین^۴ است و در برخی از گیاهان بسیار فراوان است و از نظر تجاری به عنوان پیش‌ماده‌ای در ساخت طعم وانیلین مصنوعی که اغلب به عنوان جایگزینی برای وانیل طبیعی کاربرد دارد استفاده می‌شود.

۷-۱۵- پروتئین‌ها (ترکیب شده)

پروتئین‌ها مولکول‌های فعال زیستی (ماکرومولکول‌ها) شامل یک یا چند زنجیره اسیدآمینوای هستند. پروتئین‌ها کارکردهای بسیاری از جمله واکنش‌های کاتالیزوری، کمک به تکثیر DNA، پاسخ به محرک‌ها و هورمون‌ها را در موجودات زنده انجام می‌دهند و به عنوان مولکول‌های انتقال دهنده عمل می‌کنند. پروتئین‌ها در توالی‌های اسیدآمینوای که عمدتاً توسط توالی‌های نوکلئوتیدی ژن‌ها تعیین می‌شوند با یکدیگر متفاوت‌اند. به طور ساختاری، پروتئین‌ها معمولاً به ساختارهای دو یا سه بعدی که فعالیت‌های بیولوژیکی آن‌ها را تعیین می‌کند تاخوردگی پیدا می‌کنند (اسوین و همکاران، ۲۰۰۴). بر خلاف حیوانات و انسان‌ها، گیاهان با مصرف موجودات زنده دیگر، اسیدهای آمینه دریافت نمی‌کنند. بنابراین، تمام ۲۰ اسیدآمینو مورد نیاز یا بیش‌تر باید توسط گیاه سنتز شوند. در سیستم‌های بیولوژیکی، پروتئین‌ها دارای طول عمر محدودی هستند و باید مستقیماً از mRNA ترجمه شوند تا رشد و تکامل گیاهان و حیوانات ادامه یابد (دهیرانوپاتانا و همکاران، ۲۰۱۳).

1. 4-nitroquinoline-1-oxide

2. Thymine dimers

3. Melanin

4. Vanillin

۱-۷-۱۵- ساختار شیمیایی و سنتز

یک زنجیره خطی باقی مانده‌ی اسید آمینه، پلی پپتید نامیده می‌شود. اصطلاح پروتئین به طور کلی برای شناسایی یک مولکول پیچیده‌تر در یک ترکیب با ساختار پایدار استفاده می‌شود، در حالی که به طور کلی پپتید برای یک الیگومر اسیدآمینه کوتاه حفاظت شده‌است و اغلب دارای ثبات نیست. با این حال، مرز بین دو اصطلاح به خوبی تعریف نشده‌است و معمولاً در نزدیکی یک مولکول حاوی ۲۰-۳۰ اسید آمینه قرار دارد. باقی مانده‌های اسیدآمینه‌های منفرد پیوندهای پپتیدی دارند. کد ژنتیکی ۲۰ اسیدآمینه استاندارد را مشخص می‌کند، اما در برخی از گیاهان اسیدهای آمینه اضافی از جمله سلنوسیستین^۱ و سلنومتیونین^۲ وجود دارند (د فیلیپس، ۲۰۱۰). بلافاصله پس از انجام یا حتی در طول سنتز پروتئین، پروتئین‌ها ممکن است به صورت شیمیایی با تغییرات پس از ترجمه تغییر یابند که خواص فیزیکی، شیمیایی و عملکرد آن‌ها را تغییر می‌دهد. پروتئین‌ها ممکن است دارای گروه‌های جانبی غیرپپتیدی متفاوتی باشند که به پروتئین‌های متصل شده^۳ معروف هستند. پروتئین‌ها همچنین می‌توانند برای دستیابی به عملکرد بهتر به هم متصل شوند و این عمده‌تاً از طریق تجمع و اتصال آن‌ها به دست می‌آید تا بتوانند مجموعه‌های پایدارتری را تشکیل دهند. برخلاف مواد شیمیایی گیاهی ساده‌تر، پروتئین‌ها برای سنتز نیازمند منابع گیاهی و انرژی بیش‌تری هستند، در نتیجه بسیاری از پروتئین‌ها پس از تأثیر تنش، عوامل بیماری‌زا یا آفات بر گیاهان در مقادیر محدودی سنتز می‌شوند (اوبر، ۲۰۰۵). با این حال، هنگامی که فعال می‌شوند، پروتئین‌های دفاعی به طور مؤثری قارچ‌ها، باکتری‌ها، نماتدها و حشرات را متوقف می‌کنند (پارک، ۲۰۰۴).

1. Selenocysteine

2. Selenomethionine

3. Conjugated proteins

۲-۷-۱۵- رخدادهای گیاهان و اثرات سلولی

پروتئین‌ها فقط برای مدت زمان معینی وجود دارند و پس از آن به وسیله متابولیسم سلولی و تغییر و تبدیل پروتئین، تجزیه می‌شوند. طول عمر پروتئین می‌تواند چند ثانیه یا چند سال باشد که در سلول‌های پستانداران به طور متوسط در حدود ۱-۲ روز و در گیاهان کم‌تر است. پروتئین‌های غیر طبیعی و یا تانخورده به سرعت تخریب می‌شوند، زیرا آن‌ها هدف بهتری برای تخریب بوده و ناپایدار هستند (یانگ و همکاران، ۲۰۱۲). اکثر پروتئین‌ها آنزیم‌هایی هستند که واکنش‌های بیوشیمیایی را کاتالیز می‌کنند و برای متابولیسم‌هایی (بورچ و همان، ۲۰۰۹) مانند پیام‌رسانی سلولی، پاسخ به تنش، متابولیسم سلولی و تقسیم سلولی ضروری هستند. بسیاری از گیاهان و دانه‌ها شامل پروتئین‌هایی هستند که به طور خاص عوامل بیماری‌زا، آفات و ترکیبات سمی را از بین می‌برند و این پروتئین‌ها عموماً کوچک و غنی از اسیدآمینه سیستئین هستند (دی فیلیپس، ۲۰۱۰). در هر دوی گیاهان و حیوانات، سطح کلسیم آزاد سیتوزولی معمولاً در سطح کم‌تر از میکرومولار باقی می‌ماند و سطح کلسیم به عنوان اهداف داخلی عمل می‌کند. افزایش طولانی مدت کلسیم در سلول‌های گیاهی منجر به اتصال Ca به پروتئین‌های تنظیم کننده درون سلولی می‌شود و انواع مختلفی از فرآیندهای متابولیکی و سلولی را آغاز می‌کند. کالمودولین^۱ (CaM) یک پروتئین مهم گیرنده Ca است که فعالیت و عملکرد طیف گسترده‌ای از پروتئین‌های اتصال یافته به CaM (CaMBP) شامل آنزیم‌های متابولیکی، عوامل رونویسی، کانال‌های یونی، پروتئین‌های کیناز/ فسفاتاز، پروتئین‌های غشایی و ساختاری را تنظیم می‌کند (پائولی و همکاران، ۲۰۰۴؛ یاموموتو و همکاران، ۲۰۰۷).

۳-۷-۱۵- اثر بر رشد و نمو در گیاهان

پروتئین حدود نیمی از وزن خشک یک سلول باکتریایی معمولی را تشکیل می‌دهد، در حالی که این مقدار در سایر ماکرومولکول‌هایی مانند DNA و RNA به ترتیب فقط ۳ و ۲۰٪ است. در گیاهان، این درصد وزن خشک کم‌تر است، اما همچنین

1. Calmodulin

پروتئین‌ها مهم‌ترین ماده متابولیتی در ماده خشک هستند. مجموعه‌ی پروتئین‌هایی که در یک سلول خاص یا نوعی سلول بیان می‌شوند، به عنوان پروتئوم آن شناخته می‌شود. یکی از خصوصیات پروتئین‌ها که به آن‌ها اجازه می‌دهد که مجموعه متنوعی از کارکردها را داشته باشند، توانایی آن‌ها در اتصال محکم به مولکول‌های دیگر و تغییرات شیمیایی جزئی مانند اضافه کردن یک گروه متیل منفرد به یک محل اتصال است که برخی از مواقع می‌تواند باعث از بین بردن اتصال اختصاصی شود (دهایسیلیر، ۲۰۰۶). برهمکنش‌های پروتئین- پروتئین نیز فعالیت آنزیمی را تنظیم کرده، متابولیسم سلولی را کنترل می‌کنند و مجموعه‌های پروتئینی بزرگ را به منظور انجام واکنش‌های مؤثرتر فراهم می‌کنند. برهمکنش‌های پروتئین- پروتئین یکی از فرآیندهای مهم هستند که امکان تشکیل شبکه‌های پیام‌رسانی پیچیده را فراهم می‌کنند (اسچوچ و همکاران، ۲۰۰۶) و برهمکنش‌های بین پروتئین‌ها بسته به پیوندهای بین پروتئین‌ها و گروه‌های جانبی آن‌ها می‌توانند برگشت‌پذیر باشند. تحقیق روی اثرات متقابل بین پروتئین‌ها کلید شناخت جنبه‌های مهم عملکرد سلولی و در نهایت خواص تعیین کننده‌ی متابولیسم سلول است (ولچن و گونزالس، ۲۰۰۶).

گیاهان به دلیل مقدار زیاد کربوهیدرات ساختاری (سلولز) که شامل اکثریت گیاه می‌شود، حاوی مقادیر کمی پروتئین هستند. بسیاری از پروتئین‌های انتقالی لیگاند^۱ به بیومولکول‌های کوچک اتصال می‌یابند و آن‌ها را به مکان‌های دیگر در بافت‌ها و اندام‌ها منتقل می‌کنند. این پروتئین‌ها باید پیوستگی بالایی با لیگاندها داشته باشند، اما همچنین باید لیگاند را در زمان انتشار در بافت‌های هدف آزاد کنند. گیرنده‌ها و هورمون‌ها، پروتئین‌های اتصالی بسیار خاصی هستند که عمدتاً از طریق تغییر نفوذپذیری غشاء سلولی به مولکول‌های کوچک و یون‌ها می‌توانند به عنوان پروتئین‌های انتقالی لیگاند نیز عمل کنند. غشاء‌ها دارای یک هسته‌ی آبگریز^۲ هستند که مولکول‌های قطبی یا باردار نمی‌توانند از طریق آن منتشر شوند. پروتئین‌های غشایی حاوی کانال‌های داخلی هستند که به برخی از مولکول‌ها اجازه

1. Ligand transport proteins

2. Hydrophobic

می‌دهد به سلول‌ها وارد و در آن‌ها انباشته شوند. بسیاری از پروتئین‌های کانال یونی برای انتخاب یک یون خاص اختصاص یافته‌اند؛ به عنوان مثال، کانال‌های پتاسیم و سدیم اغلب برای یکی از این دو یون در نظر گرفته می‌شوند.

۴-۷-۱۵- ژنتیک مولکولی

تغییرات اساسی در توالی ژن می‌تواند ساختار اولیه یک پروتئین را تغییر دهد و سپس ممکن است منجر به تغییر در ساختار ثانویه و شکل سوم آن شود. به عنوان مثال، گیاهان مقاوم به علف‌کش گلایفوسیت دارای آنزیم گیاهی ۵- انول پیروویل شیکیمیت-۳- فسفات سنتتاز^۱ (EPSPS) با یک توالی آمینواسیدی کمی متفاوت هستند. این به علت یک جهش ساده‌ای ایجاد شده در DNA این ژن است. گلایفوسیت یک مهارکننده قوی EPSPS است که یک آنزیم مهم در مسیر شیکیمیت بوده که علاوه بر سه اسیدآمینو مورد نیاز در سنتز پروتئین، بسیاری از محصولات آروماتیک مانند لیگنین، آلکالوئید، فلاونوئیدها، اسید بنزوئیک و هورمون‌های گیاهی را نیز تولید می‌کند. علف‌کش گلایفوسیت یکی از موفق‌ترین علف‌کش‌های تولید شده است که به سادگی از سنتز فنیل آلانین، تیروزین و تریپتوفان جلوگیری می‌کند. اطلاعات گزارش شده نشان می‌دهد که تا ۲۰ درصد از کربن تثبیت شده در فتوسنتز از طریق مسیر اسید شیکیمیک مورد استفاده قرار می‌گیرد (گروارد، ۲۰۰۶). ژن جهش یافته‌ی کدکننده‌ی آنزیمی که مقاومت گیاه به گلایفوسیت را به وجود می‌آورد از یک باکتری خاکزی حاصل می‌شود. تغییر در توالی اسیدآمینو مانع از اتصال گلایفوسیت می‌شود، در حالی که EPSPS مقاوم به طور معمول با کاتالیزوری آمینواسید این امکان را فراهم می‌سازد. بنابراین، گیاهان دارای EPSPS باکتریایی می‌توانند با علف‌کش گلیفوسیت محلولپاشی شوند، گیاهان حاوی آنزیم مقاوم هستند و این گیاهان به تولید اسیدآمینوهای ضروری برای رشد و نمو ادامه می‌دهند.

پروتئومیکس ابزار مهمی برای شناسایی پروتئین‌های مهم در فرآیندهای سلولی، شامل آنزیم‌ها، پروتئین‌های ناقل و تنظیم‌کننده است. برنامه‌های کاربردی اغلب به

1. 5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase (EPSPS)

پروتئوم عملکردی مرتبط هستند، به عنوان مثال تغییرات پس از ترجمه، تعاملات پروتئین-پروتئین، افزایش بیان و کاهش بیان پروتئین‌ها. تحقیقات پروتئومیکس در سطح سلول‌ها، بافت‌ها، کلروپلاست، میتوکندری، هسته و غشای پلاسمایی انجام شده‌اند. روش‌های پروتئومیکس به ابزار قدرتمندی برای افزایش کشف مسیرهای بیوسنتزی، متابولیت‌های مهم و ژن‌های آن‌ها در مطالعات متعدد تبدیل شده‌اند (دی فیلیپس و ماگل، ۲۰۱۲؛ پارک، ۲۰۰۴). غربالگری‌های بیوشیمیایی و بیوانفورماتیک پهنای پروتئوم برای پروتئین‌های گذار تیول/دی سولفید^۱ و اهداف تیروکسین^۲ یا گلوکسین^۳ بیش از ۵۰۰ پروتئین که در گیاهان گذار تیول/دی سولفید را تحت تأثیر قرار می‌دهند، از جمله پروکسیردوکسین‌ها^۴ را شناسایی کردند (دهیرانوپاتانا، ۲۰۱۳). این نوع از روش‌های بیوشیمیایی و مبتنی بر ژنوم بعید است به طور کامل به شناسایی اهداف پروتئینی دست یابند. روش‌های جدید و جایگزین پروتئومیکس و بیوانفورماتیک که در مراحل اولیه‌ی توسعه قرار دارند، اطلاعات بیش‌تری ایجاد خواهند کرد (آلاجا و همکاران، ۲۰۰۹).

۵-۷-۱۵- فعالیت آنتی‌اکسیدانی

گونه‌های اکسیژن فعال با ساختارهای مختلف سلولی واکنش می‌دهند و باعث تغییرات اکسیداتیو می‌شوند. کربنیل‌اسیون پروتئین یک فرآیند اکسیداتیو غیرقابل برگشت است که اغلب به عنوان یک حمله اکسیداتیو مستقیم روی اسیدهای آمینه خاص (به عنوان مثال سیستئین، لایسین، آرژینین و پرولین) مشخص شده و منجر به از دست رفتن عملکرد در پروتئین‌های تغییر شکل یافته می‌شود (جوهانسون و همکاران، ۲۰۰۴). رشد *Arabidopsis thaliana* در هوای آزاد باعث می‌شود سطح پروتئین‌های کربنیل‌شده در گیاهان جهش یافته (به نام *vte1* و *vte4*) بالاتر از

-
1. Thiol/disulphide transition proteins
 2. Thioredoxin
 3. Glutaredoxin
 4. Peroxiredoxins

نوع وحشی باشد. احتمالاً این موضوع به دلیل افزایش سطح حالت پایدار ROS در گیاهان جهش یافته و افزایش سطح اکسیداسیون پروتئین ناشی از رادیکال آزاد است. شکل‌گیری گونه‌های اکسیداتیو در سلول‌ها به طور پیچیده‌ای به تغییر پروتئین‌ها از طریق کاهش بیان متابولیسم مرتبط است. این موضوع به ویژه برای اسیدآمینو سیستئین حاوی سولفور صحیح است و مراحل متوالی اکسیداسیون در گروه تیول، سیستئین را به مشتقات دی‌سولفید و اسیدسولفونیک تبدیل می‌کند. نیتروسیلاسیون^۱ تیول‌های دیگر در پروتئین‌ها، تغییر دیگری است که در سلول‌های گیاهی اتفاق می‌افتد. نیتروسیلاسیون تیول، توجه بیش‌تری را به خود جلب کرده و از نظر دخالت در پیام‌رسانی سلول، سازگاری و تغییرات سلولی به ویژه مرگ سلولی (آپوپتوسیس^۲) در حال بررسی است (کیوی و همکاران، ۲۰۰۸). تمام این تغییرات، پتانسیل تغییر کارکرد ضروری پروتئین را دارند (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۴).

پروکسی‌ردوکسین‌ها^۳ با باقی‌مانده‌های سیستئین کاتالیتیک بسیار واکنش‌پذیر خود بخشی از پروتئوم تیول را در هم می‌آمیزند (ولچن و گونزالش، ۲۰۰۶) و به عنوان مخازن تیول عمل می‌کنند که به ترتیب باعث تجزیه گونه‌های فعال اکسیژن و نیتروژن می‌شوند. اهداف بالقوه‌ی زیاد برای اکسیداسیون تیول پروتئین نشان می‌دهد که نگهداری یک محیط رداکس متعادل و با هموستازی خوب تیول دی‌سولفید از ویژگی‌های ضروری سلول‌های گیاهی سالم است. هر دو عامل نیازمند کنترل شدید به همراه محدودیت‌های کم هستند. در مخمر، حالت رداکس جفت رداکس گلوئاتیون $[2GSH]/[GSSG]$ با مراحل نموی ارتباط دارد (فراسر و همکاران، ۲۰۰۹). حساسیت‌های بالقوه رداکس در 170mV برای آپوپتوسیس‌های احتمالی، 200mV – برای تمایز سلولی و 240mV – برای تقسیم سلولی تخمین زده شده‌است و فتوسیستم I دارای پتانسیل رداکس حدود 250mV – است (بورچ و هامان، ۲۰۰۹). واسطه‌های واکنش‌پذیر در گیاهان از طریق متابولیسم تولید می‌شوند و علاوه بر این، فتوستنز

-
1. Nitrosylation
 2. Apoptosis
 3. Peroxiredoxins

نیز واسطه‌های رداکس را با پتانسیل‌های رداکس بسیار منفی تولید می‌کند. فتوسنتز ROS‌هایی مانند اکسیژن منفرد در فتوسیستم II، رادیکال آنیون سوپراکسید در زنجیره انتقال الکترون و فتوسیستم I و پراکسید هیدروژن که به وسیله سوپراکسید دیسموتاز در تنفس نوری تولید می‌شود را تولید می‌کند. زمانی که گیرنده‌های متابولیک اصلی الکترون مانند CO_2 و NO_2 کم باشند، میزان تولید پراکسید کلروپلاستی به میزان قابل توجهی افزایش می‌یابد. برای تقابل با عدم تعادل رداکس و سمیت‌زدایی ROS، سلول‌ها مجموعه‌ی بزرگی از پروتئین‌های دخیل در (۱) حفظ هوموستازی رداکس، (۲) جبران عدم تعادل رداکس، (۳) سمیت‌زدایی واسطه‌های گونه‌های فعال اکسیژن و (۴) بازسازی پروتئین‌های آسیب دیده و دیگر ماکرومولکول‌ها در سلول‌ها را بیان می‌کنند. (سیچویسز، ۲۰۱۰).

۶-۷-۱۵- اهمیت انسانی

پروتئین‌ها در همه رژیم‌های غذایی انسانی و حیوانی ضروری هستند، زیرا انسان‌ها و حیوانات نمی‌توانند تمام اسیدهای آمینه‌ی مورد نیاز را سنتز کنند و برخی از آمینواسیدهای ضروری را از غذاها به دست می‌آورند. همچنین پروتئین‌ها دارای کارکردهای ساختاری یا مکانیکی هستند که آن‌ها را قادر به حفاظت از غشاء سلولی و یکپارچه سازی دیواره سلولی می‌کند (فراسر و همکاران، ۲۰۰۹). هنگامی که پروتئین‌ها به طور خاص به سایر نسخه‌های یک مولکول مشابه متصل می‌شوند، آن‌ها می‌توانند برای تشکیل فیبریل‌ها اولیگومر شوند (متصل شوند)؛ اغلب این فرآیند در پروتئین‌های ساختاری دارای مونومرهای مربوط به خودشان رخ می‌دهد (دردا و همکاران، ۲۰۱۱). نمونه‌هایی از پروتئین‌های اتصال دهنده لیگاند (متصل شده) عبارتند از لکترین‌ها که پروتئین‌های متصل شده به قند می‌باشند که برای اجزا قند آن‌ها بسیار اختصاصی هستند. لکترین‌ها پروتئین‌های غیر آنزیمی (گلیکوپروتئین‌ها) هستند که به کربوهیدرات‌ها متصل شده و طیف گسترده‌ای از کارکردها شامل اختلال هضم در حشرات و انعقاد سلول‌های خونی در مهره‌داران را بروز می‌دهند (هرنادز و همکاران، ۲۰۰۷). ریسین^۱

1. Castor bean

یک سم قدرتمند تولید شده در کرچک^۱ (*Ricinus communis*) است. این ماده ترکیبی از مولکول لکتین با یک هیدرولاز N- گلیکوزید است که وارد سلول‌های حیوانی شده و مانع از سنتز پروتئین می‌شود. ریسین یک سم بسیار قوی است و دوز متوسط کشنده‌ی آن در انسان‌ها تنها ۰/۲ میلی گرم است. گلیکوزیدها مولکولی‌هایی هستند که در آن‌ها قند به یک قسمت غیر کربوهیدراتی محدود می‌شود که معمولاً یک مولکول آلی کوچک است. مصرف دوزهای کم گلیکوزیدها می‌تواند سرفه‌های خفیف مضر را سرکوب کند و اثرات آرام‌بخشی و مسکنی مفیدی بر قلب و عضلات داشته باشند. گلیکوزیدها به طور قابل توجهی ضد اوره هستند (رودی و همکاران، ۱۹۹۹؛ وی و همکاران، ۲۰۱۰). مهارکننده‌های آنزیم هضم، پروتئین‌هایی هستند که هضم طبیعی و جذب مواد غذایی را در انسان متوقف می‌کنند. بازدارنده‌های آلفا- آمیلاز، پروتئین‌های لکتینی هستند که معمولاً در حبوبات یافت می‌شوند و به آنزیم‌های آمیلاز متصل شده و هضم و تخریب نشاسته را مهار می‌کنند (سودری و همکاران، ۲۰۱۰).

تعدادی از گزارش‌های مربوط به استفاده‌های مختلف دارویی از پروتئین‌های گیاهی از طریق مجلات پزشکی مرسوم منتشر برای درمان و مدیریت بسیاری شده و اثربخشی پروتئین‌ها از بیماری‌ها مانند بیماری‌های وابسته به تب، اختلال در معده، سرفه، مالاریا، تب و زردی اثبات شده‌است (زونگر و باسو، ۲۰۰۸). بعضی از گزارش‌ها اثرات مثبتی را بر سلامتی از جمله در یبوست، دیسمنوره‌آ^۲، آبله، استفراغ و سقط جنین نشان داده‌اند. از نظر بالینی، اثر پروتئین‌های گیاهی و پلی‌پپتیدها در فلج ناشی از لارو انگل در انسان (به صورت وابسته به غلظت) و سطوح پایین قند خون در موش‌های معمولی و تحریک شده با آلوکسان^۳ اثبات شده‌است (دردا و همکاران، ۲۰۱۱). پروتئین‌های متصل شده در فعالیت‌های ضد قارچی و ضد باکتریایی تأثیر زیادی دارند. بسیاری از محصولات طبیعی حاوی خواص آنتی‌بیوتیکی، ضد سرطانی و ضد قارچی

1. Dysmenorrhea

2. Dysmenorrhea

3. Alloxaninduced

معمولاً با ساختار و عملکرد پروتئین مرتبط هستند. به عنوان مثال، روش معمول سیستم‌های بیولوژی برای مطالعه جینسینگ کره‌ای، متابولیت‌های ثانویه‌ای به نام جینسینوزیدها^۱ را نشان داد و ترکیبات دارویی فعال اصلی جینسینگ دارای تغییرات پس از ترجمه‌ای پروتئین‌ها و آنزیم‌ها بودند (دهیرانوپاتانا و همکاران، ۲۰۱۳). این روش سیستم‌های بیولوژی همچنین مسیرها و ترکیبات جدیدی در بیوسنتز آلکالوئیدها و شناسایی محصول (ترکیب) را به ارمغان آورد (آویک و همکاران، ۲۰۱۱؛ کیویی و همکاران، ۲۰۰۸).

۸-۱۵- نتیجه‌گیری و چشم‌انداز آینده

بیوتکنولوژی فرصتی برای بهره‌برداری پایدار از سلول‌های گیاهی، بافت‌ها، اندام‌ها و کل گیاه است. کشت بافت و دستکاری ژنتیکی، فناوری‌های مهمی برای تولید متابولیت‌های ثانویه گیاهی شامل ترکیبات پیشرفته‌ی مفید برای سلامت و تغذیه انسان می‌باشند. روش‌های تجربی برای کشت بافت عموماً سیستم کشت سلولی گیاه را با توجه به عوامل ورودی (لاین سلولی، محیط، عوامل کشت، بیوراکتورها، فرآیندهای اجرایی و غیره) و عوامل خروجی (رشد سلولی، جذب مواد غذایی، بهره‌وری، عملکرد و غیره) بهینه‌سازی می‌کنند، اما آنچه در سطح سلولی و مولکولی اتفاق می‌افتد اغلب ناشناخته می‌ماند (سیفو و همکاران، ۲۰۱۲). در مقابل، یک روش منطقی برای کسب اطلاعات بهتر در مورد فعالیت‌های سلولی و نحوه سنتز ترکیبات ثانویه گیاهی ارزیابی شد، اما این موضوع نیازمند تشخیص ژن‌ها و پروتئین‌های دخیل در این مسیرها و همچنین تنظیم آن‌ها است. چنین دانشی هنوز به خوبی درک نشده و پیش از دستکاری موفق مسیرهای بیوسنتزی، درک بهتر سنتز متابولیت‌های ثانویه گیاهی ضروری است. در حال حاضر ابزارهای مولکولی جدید مانند ژنومیکس کاربردی (مانند ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس) در دسترس هستند و این امر منجر به افزایش تحقیق در مورد متابولیک ثانویه گیاهی و تولید دانش جدید در مورد این مسیرها می‌شود (دی فلیپیس، ۲۰۱۳). کشاورزی و اکولوژی از این روش‌های جایگزین بهره‌مند خواهند شد.

سناریوی فعلی در حال تغییر است چون ابزارهای جدیدی برای شناسایی ژن‌ها و آنزیم‌های کدکننده‌ی تمام مسیرهای متابولیک به وجود آمده‌اند. پنج زمینه مهم برای تحقیقات آینده در متابولیسم ثانویه گیاهی در زیر شرح داده شده‌اند.

۱-۸-۱۵- تکنولوژی توالی‌یابی و بیوانفورماتیک ژن‌ها و محصولات ژنی

بخش وسیعی از اطلاعات توالی که در حال حاضر برای ژنوم‌های گیاهی و ترانسکریپتوم‌ها در دسترس است، فرصت بیش‌تری برای شناسایی ژن‌های دخیل در مسیرهای متابولیک ثانویه را فراهم می‌کند. تجزیه و تحلیل بیان متمایز ژن، روش اصلی در شناسایی رونوشت‌های دخیل در ویژگی‌های خاص گیاه می‌باشد. تجزیه و تحلیل هم‌بیانی^۱، توالی‌یابی RNA و اطلاعات میکروآرای^۲ به دست آمده با استفاده از جهش‌ها یا شرایط تنش، خیلی از موارد را روشن ساخته است (وانگ و همکاران، ۲۰۰۹). در سال‌های اخیر، نسل بعدی توالی‌یابی ظهور کرد و اطلاعات زیادی از ژنوم‌های گیاهی منتشر شد؛ در سال‌های آینده نیز، اطلاعات خیلی بیش‌تری در دسترس خواهد بود. در دسترس بودن این منابع، کندوکاو در ژنوم^۳ و سایر روش‌های محاسباتی (بیوانفورماتیک) را ابزارهای قدرتمندی برای مطالعه ژن‌های دخیل در مسیرهای متابولیک ثانویه گیاه می‌سازد. در حال حاضر بیش از هر زمانی، این نوع از مطالعات می‌توانند تأثیر زیادی داشته باشند و به تعداد زیادی از گونه‌های گیاهی گسترش یابند (آلگنا، ۲۰۱۳).

مهندسی متابولیک در گیاهان شامل اصلاح مسیرهای درونی^۴ برا سه هدف اساسی است: افزایش تولید یک ترکیب مورد نظر، کاهش تولید ترکیبات ناخواسته و تولید ترکیبات جدید. سازوکارهای دستیابی به این اهداف عبارتند از: مهندسی قدم به قدم در راه افزایش یا کاهش پیش‌ماده‌های متابولیک برای ترکیبات هدف، مسدود کردن بخش‌های رقابتی مسیر یا معرفی میانبرهایی که عملکرد متابولیک را متوقف

1. Co-expression

2. Microarray

3. Genome mining

4. Endogenous

می کنند. با این حال، این روش ارزش محدودی دارد و مراحل چندگانه‌ی هدف‌یابی در مسیر مشابه می‌تواند روش بهتری برای کنترل جریان‌های متابولیتی با قابلیت پیش‌بینی بیش‌تر باشد (آلاگنا و همکاران، ۲۰۰۹).

۲-۸-۱۵- خوشه‌های ژنی و اهمیت آن‌ها برای متابولیت‌های ثانویه

ژن‌های شناسایی شده برای برخی از بهترین مسیرهای متابولیک ثانویه در گیاهان عموماً فاقد ارتباط هستند. این موضوع توسط ژن‌های بیوسنتز آنتوسیانین که اغلب برای گروه‌های مختلف مرتبط (به عنوان مثال کروموزوم‌های مختلف) در گیاهان به عنوان نشانگر استفاده می‌شوند، با مثال نشان داده می‌شود. تا این اواخر تصور می‌شد که اکثر ژن‌های مسیرهای متابولیک گیاهی به طور تصادفی در ژنوم گسترش یافته‌اند و این مساله در بسیاری از موارد درست می‌باشد. با این حال، اکنون روشن شده‌است که ژن‌ها برای سنتز تعدادی از گروه‌های اصلی متابولیت‌های حاصل از گیاه، به شکل خوشه‌ای می‌شوند. خوشه‌های ژن برای پنج ترکیب متابولیک ثانویه گیاه شرح داده شده‌اند، تمام آن‌ها در سیستم‌های دفاعی گیاه دخیل هستند (اوسبورن، ۲۰۱۰): خوشه‌های تالیانول^۱ و آوناسین^۲ برای بیوسنتز تری‌ترین‌ها (چو و همکاران، ۲۰۱۱)؛ خوشه‌های مومیلاکتون^۳ و فیتوکاسان^۴ برای بیوسنتز دی‌ترین‌ها^۵ (فیلد و اسبورن، ۲۰۰۸) و خوشه‌ای برای بیوسنتز اسیدهای هیدروکسامیک حلقه‌ای^۶، ۲،۴-دی‌هیدروکسی-۱-، ۴- بنزوکسازین-۳- یک (DIBOA)^۷ و ۲،۴-دی‌هیدروکسی-۷- متوکسی-۴- ۱- بنزوکسازین، ۳- یک^۸ (DIMBOA) (فیلد و همکاران، ۲۰۱۱). چهار مورد از این

1. Thalianol

2. Avenacin

3. Momilactone

4. Phytocassane

5. Diterpenes

6. Cyclic hydroxamic acids

7. 2,4-dihydroxy-1,4-benzoxazin-3-one

8. 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1, 4- benzoxazin-3- one

خوشه‌ها در غلات برای مقاومت به آفات و بیماری‌ها مورد نیاز هستند. عملکرد خوشه تالیانول ناشناخته است، اما بر اساس سطح بالای حفاظت آن در تمام خوشه‌های مختلف *Arabidopsis thaliana*، احتمالاً دارای یک عملکرد اکولوژیکی مهم نیز می‌باشد.

چرا بایستی ژن‌ها برای برخی از مسیرها خوشه‌ای شوند، در حالی که برای مسیرهای دیگر (به‌عنوان مثال سنتز آنتوسیانین) چنین ارتباطی وجود ندارد؟ دو مزیت هم-وراثتی^۱ و هم-تنظیمی^۲ می‌تواند مورد توافق قرار گیرد (اوسبورن، ۲۰۱۰) و نیاز است برای هر دو مزیت عنوان شده تحقیق بیش‌تری صورت گیرد.

◀ **هم-وراثتی.** خوشه‌بندی ژن‌های مربوط از نظر عملکرد، هم-وراثتی ترکیبات مطلوب آلل‌ها در چند مکان ژنی با مزایای اکولوژیکی روشن را تسهیل می‌کند.

◀ **هم-تنظیمی.** هم-تنظیمی مرتبط به رونویسی ژن‌ها می‌تواند در سطوح مختلف کنترل شود که احتمالاً به دلیل تشابه و اما پروموتورهای بسیار متفاوت آن‌هاست.

برای آن دسته از خوشه‌های ژنی متابولیک ثانویه گیاه که توصیف شدند، شواهد خوبی وجود دارد که ژن‌ها در میان خوشه‌ها به جای منشاء گیاهی دارای منشاء میکروبی هستند و انتخاب برای تشکیل خوشه‌های متابولیک ثانویه به شدت مورد توجه قرار گرفته و به سرعت به تغییرات زیستی و غیرزیستی سازگار شده‌است. از سال ۲۰۱۰، بیش از چهار خوشه ژنی گیاهی گزارش شده‌اند و خوشه‌های متابولیک ثانویه در حال حاضر موضوع مهمی در تحقیقات بیولوژی گیاهی هستند. مثال‌هایی که تاکنون برای اسیدهای هیدروکسامیک حلقه‌ای، تری‌ترپن‌ها و دی‌ترپن‌ها وجود دارد، همه دارای منشاءهای مولکولی متمایز هستند. هدف اصلی، بررسی چگونگی شکل‌گیری این خوشه‌ها در سطح موجودات زنده منفرد و در اکوسیستم‌ها و درک اهمیت خوشه‌بندی است. دانش پیشرفته‌ی خوشه‌های ژنی متابولیکی ثانویه برای کشف محصولات طبیعی و برای توسعه گیاهان با ویژگی‌ها و ترکیبات متابولیک جدید و بهبود یافته برای کاربردهای کشاورزی، دارویی و صنعتی دارای کاربردهای عملی است (ودا و همکاران؛ ۲۰۱۲).

1. Co-inheritance

2. Co-regulation

۳-۸-۱۵- بیان جایگاه ژنی صفات کمی (eQTL) و اصلاح گیاه

سیستم‌های بهینه‌سازی شده‌ی تولید کشاورزی برای بسیاری از گیاهان از جمله گیاهان دارویی و مرتبط با سلامت هنوز توسعه نیافته‌اند (متزکر، ۲۰۱۰). بدیهی است که محصولات بسیاری از گیاهان اغلب با توجه به اثربخشی آن‌ها که به نوبه خود بستگی به غلظت ترکیبات متابولیت اولیه و یا متابولیت‌های ثانویه ضروری دارد مورد ارزیابی واقع می‌شود. عوامل محیطی تأثیر مستقیمی بر رشد و نمو گیاه دارند و تقریباً این اطمینان وجود دارد که بیوسنتز ترکیبات و متابولیت‌های ثانویه زیست فعال می‌تواند تحت تأثیر آن‌ها قرار گیرد (استیل و همکاران، ۲۰۱۰). تغییرات اقلیمی عامل مهمی برای تحقیق در مورد تولید متابولیت‌های ثانویه گیاهان می‌باشند. تفاوت‌های فنوتیپی در نتیجه‌ی چندشکلی توالی^۱ که پروتئین‌های تغییر یافته (یا غایب) تولید می‌کند و تفاوت‌های کیفی و کمی در بیان ژن هستند. مطالعات در مورد بیان ژن به منظور دسترسی به مقیاس بزرگ پروفایل mRNA در تغییرات ثبت شده در رونوشت‌های mRNA و شناسایی مناطق کروموزومی که تغییرات مشاهده شده را کنترل می‌کنند (eQTLs) به شدت پیشرفت کرده است. توسعه سازوکارهای نقشه‌یابی eQTL با هدف اصلاح گیاهان، دانش ما و سهم چندشکلی‌های غیر کدکننده در بیان ژن را افزایش می‌دهد. در این زمینه، استفاده از ژن‌های تنظیم‌کننده‌ی کنترل چندگانه بر یک یا چند مسیر ثانویه ممکن است نسبت به کنترل فقط یک متابولیسم مهم، راهبرد مؤثرتری باشد (دروکا و همکاران، ۲۰۱۰).

توانایی تغییر در کل مسیر متابولیک در گیاهان مهندسی شده با استفاده از عوامل رونویسی یا سایر پپتیدهای تنظیمی، امکانات جدیدی برای تحقیقات متابولیک ثانویه (کوبیلیوس و همکاران، ۲۰۱۲) به ویژه برای آن دسته از ترکیبات و ژن‌هایی که به طور کامل درک نشده‌اند را فراهم نمود. این روش احتمالاً یکی از سازوکارهای امیدوارکننده برای توسعه‌ی فرآیندهای بیوتکنولوژیکی به منظور تولید متابولیت‌های با ارزش از نظر سلامتی و صنعت است، البته انجام تحقیقات بیش‌تر در این راستا ضروری به نظر می‌رسد (ماجوسکی و پاستینن، ۲۰۱۱).

۴-۸-۱۵- ادغام داده‌های ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس

فناوری‌های تجزیه و تحلیل متابولیت‌ها پیشرفت‌های وسیعی را از لحاظ تعداد متابولیت‌هایی که شناسایی می‌شوند و از نظر توانایی تولید آن‌ها به دست آورده است. این پیشرفت‌ها ساخت شبکه‌های متابولیکی و بررسی این شبکه‌ها در کنترل متابولیسم گیاهان را فراهم کرده است. با این حال، مهندسی متابولیک عمدتاً بر تولید تنها یک متابولیت یا یک ژن متابولیکِ تنه‌ای منجر به بروز نتایج متابولیکی غیر منتظره متمرکز شده است. با این حال، مسیرهای متابولیک در گیاهان با یکدیگر به شکل یک شبکه پیچیده تعامل دارند و محل اثرات قابل پیش‌بینی برخی از ژن‌های شبکه بر جریان متابولیک دقیقاً مشخص نیست (جانسن و نپ، ۲۰۰۱).

بنابراین، نشان دادن جزئیات سازوکارهای تنظیمی ژن‌های بیوسنتزی بسیار پیچیده است، زیرا "تنوع زیستی"^۱ یا "تنوع شیمیایی"^۲ نیازمند روش تجزیه و تحلیل سیستم به جای آزمایش‌های مستقل است. پژوهش‌های پیش‌تری برای استفاده از این روش‌ها به خصوص در مطالعات مربوط به ویتامین A و E ضروری است و تحقیقات باید بر این ویتامین‌های ضروری برای انسان و دلیل استفاده از برخی از اشکال این ویتامین‌ها توسط انسان، متمرکز شوند و این مسأله که کدام کارکردهای دیگر این ویتامین‌ها برای تکمیل اطلاعات فعلی نیاز است باید مورد مطالعه قرار گیرد (کندی و وایتمن، ۲۰۱۱).

هنگام انتخاب روش «ژن‌ها-تا-اکوسیستم» بر اساس وسعت مطالعاتی که تا به امروز انجام شده است (به عنوان مثال لیگنین‌ها و تانین‌های صنوبر (Populus)) زمینه‌های مشترک مختلفی بروز یافتند (باگینسکی و گرویسسم، ۲۰۰۶). اول، آیا تنوع در تولید لیگنین و تانین‌ها دارای مبنای ژنتیکی مشخصی است؟ ژن‌های لیگنین و تانین‌ها ممکن است در سطح فیلوژنتیکی مورد مطالعه قرار گیرند و این که آیا این موضوع نشان‌دهنده یک تاریخ تکاملی ژرف و یا تفاوت‌هایی در سطوح فردی در میان گونه‌ها است یا خیر؟ نیازمند بررسی است. حال که QTL برخی از متابولیت‌های ثانویه شناسایی شده و

1. Biodiversity

2. Chemodiversity

با ژنوم *Populus* ارائه شده است، امکان شناسایی ژن های خاص کد کننده و تنظیم کننده ی تولید متابولیت های کلیدی مناسب است (وایتمن و همکاران، ۲۰۰۸). مواد شیمیایی (به عنوان مثال آفت کش های احتمالی) که توانایی گیاه برای سنتز اسیدهای آمینه را مختل می کنند بر مقاومت به آفات و بیماری ها مؤثرند، چرا که اسیدهای آمینه برای بیوسنتز پروتئین ضروری هستند و پروتئین ها در رشد و نمو گیاهان نقش اساسی دارند. علف کش های گروه گلایفوسیت که مانع از تولید آمینواسیدهای آروماتیک می شوند، پیش از این معرفی شده و به طور معمول مورد استفاده قرار گرفته اند و ترکیبات شیمیایی مانند گلایفوسیت ها از جمله اهداف مشخص بررسی ها هستند. تا به امروز، گیاهان مقاوم و علف های هرز حساس از طریق بیوتکنولوژی و جهش زایی توسعه یافته اند. این موضوع لوازم بیش تری را برای استفاده در مدیریت علف های هرز در بسیاری از گیاهان به نفع محیط زیست در اختیار کشاورزان قرار داد (هیرایی و همکاران، ۲۰۰۵؛ لیبرمن و همکاران، ۲۰۱۲).

۵-۸-۱۵- تنش اکسیداتیو و رادیکال های آزاد

متابولیت های ثانویه بسیاری در موجودات زنده فتوسنتز کننده وجود دارند و عموماً نقش مهمی در تعاملات اکولوژیکی و فیزیوشیمیایی گیاه ایفا می کنند. سنتز متابولیت های ثانویه در گیاهان یکی از راهکارهای اصلی برای غلبه بر شرایط محیطی همواره تغییرپذیر مانند شدت و کیفیت نور، دماهای حاد، شرایط نامناسب خاک، رقابت با گیاهان مجاور و حمله عوامل بیماری زا و گیاهخواران است. متابولیت های ثانویه همچنین تنظیم کننده هستند و می توانند در طول دوره حیات گیاه در طول مراحل رویشی و زایشی، تغییرات شیمیایی ایجاد کنند. تولید متابولیت های ثانویه مسیرهای مختلفی را درگیر می کند که برخی از آن ها می توانند تنش اکسیداتیو را تحریک کنند. تنش اکسیداتیو نه تنها تحت شرایط مزرعه ای از طریق ایجاد پیام های تنش زنده و غیر زنده بروز می کند، بلکه در محیط های کشت بافت کنترل شده و محیط های گلخانه ای نیز ایجاد می شود. به عنوان مثال، تنش گیاهی در شرایط کنترل شده ی گلخانه ای به سرعت تنش اکسیداتیو را افزایش می دهد و اختلال در هوادهی و آشفته گی در بیوراکتورها برای سلول های گیاهی و کشت اندام ها می تواند در نهایت سبب افزایش تنش اکسیداتیو شود (دی فیلیپس، ۲۰۱۴).

ارزش دارویی متابولیت‌های ثانویه را نمی‌توان نادیده گرفت و بحث در مورد برخی از موارد بیوتکنولوژی گیاهی برای بهبود کشت گیاهان دارویی اهمیت دارد (توپیلی و بیشایی، ۲۰۱۱). این موارد شامل هماهنگ‌سازی ویژگی‌های زراعی درون گیاهان دارویی، مهندسی مسیر و بررسی سیستم‌های انتقال تکمیلی^۱ می‌باشند. تپو و همکاران (۲۰۰۷) روش‌هایی از قبیل استفاده از تکنولوژی‌های اومیکس، کتابخانه‌های غربالگری و بیولوژی سیستم‌های محاسباتی را برای مطالعه و مهندسی سلول‌های گیاهی عنوان کردند. در حال حاضر برخی از این فناوری‌ها برای گسترش درک ما از مسیرهای متابولیکی در گیاهان مورد استفاده قرار می‌گیرند (دِفیلیپس، ۲۰۱۳). روش‌های ژنتیکی و سیستماتیک نیز باید جنبه‌های کلیدی زیر را در نظر بگیرند (آلاگنا، ۲۰۱۳).

- ◀ مطالعه دقیق‌تر در مورد انتقال و خروج متابولیت‌ها از طریق غشاء ضروری است.
- ◀ هماهنگی بهتر اطلاعات مسیر آنزیمی و متابولیتی برای اطلاعات متابولون^۲ به منظور درک این که چگونه مسیرهای چندگانه می‌توانند همزمان وجود داشته، اما تنظیم مستقلی داشته باشند.
- ◀ درک بهتر از سازوکارهای مولکولی منجر به ایجاد متابولیت‌های فنیل پروپانوییدی غیرمتداول در گیاهان بیگانه^۳ برای تولید دارو، در تحقیق بر متابولیت‌های جدید و مسیرهای جدید برای استفاده در محصولات مرتبط با سلامتی و محصولات روغنی ضروری، نیاز است.

روش‌های فیزیولوژیکی / بیوشیمیایی مرسوم گیاه باید با ابزارهای مولکولی و شیمیایی ترکیب شوند تا به درک بهتر محصولات گیاهی و سلامت انسان کمک کنند. تحقیق بر محصول ثانویه گیاه باید به گونه‌ای باشد که کشاورزان و مصرف‌کنندگان را به استفاده از تنوع و انعطاف‌پذیری تولید و اصلاح محصولات ثانویه (طبیعی) گیاهی تشویق کند. چون انسان‌ها از توانایی ترکیبات فنلی ثانویه برای سنتز ویتامین‌ها که شامل ترپنوئیدها و متیل‌فنل‌های مختلف هستند غافلند، این ترکیبات جالب می‌باشند، زیرا حضور این ترکیبات و ریزمغذی‌ها در رژیم غذایی به این معنی است که در

1. Additional transformation systems

2. Metabolon information

3. Exotic

شرایط تکاملی ترجیح داده شده است که به جای سنتز مجدد آن‌ها، آن‌ها را از غذاها به دست آورند (کاستلانا و بافنا، ۲۰۱۰). این بحث در مورد اغلب آنتی‌اکسیدان‌های رژیم غذایی از جمله بسیاری از مواد شیمیایی گیاهی غیرویتامینه صورت گرفته است و این مفهوم را می‌توان به گروه‌های غیرآنتی‌اکسیدانی متابولیت‌های بهبود دهنده سلامتی^۱ که به عنوان بخشی از رژیم‌های طبیعی اجدادی ظاهر می‌شوند، تعمیم داد (ساوادا و همکاران، ۲۰۰۹). این امر تا حد زیادی اهمیت محصولات و متابولیت‌های فنلی ثانویه گیاه در سلامت و تغذیه انسان را تأیید و تعیین می‌کند.

منابع

- Abbasi AR, Hajirezaei M, Hofius D, Sonnewald U (2007) Specific roles of alpha- and gamma-tocopherol in abiotic stress responses of transgenic tobacco. *Plant Physiol* 143: 1720–1738.
- Aggarwal BB, Shishodia S (2006) Molecular targets of dietary agents for prevention and therapy of cancer. *Biochem Pharmacol* 71: 1397–1421.
- Alagna F (2013) Innovative transcriptomics approaches for large scale identification of genes involved in plant secondary metabolism. *Plant Biochem Physiol* 1: 000e107.
- Alagna F, d'Agoŝtino N, Torchia L, Servili M, Rao R (2009) Comparative 454 pyrosequencing of transcripts from two olive genotypes during fruit development. *BMC Genomics* 10: 399.
- Anterola AM, Lewis NG (2002) Trends in lignin modification: a comprehensive analysis of the effect of genetic manipulations/ mutations on lignification and vascular integrity. *Phytochemistry* 61: 221–292.
- Apel K, Hirt H (2004) Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol* 55: 373–399.
- Arango D, Morohashic K, Yilmazc A, et al. (2013) Molecular basis for the action of a dietary flavonoid revealed by the comprehensive identification of apigenin human targets. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: E2153–2162.
- Atanassova R, Leon C, Renaudin JP, et al (2005) Isogene specific oligo arrays reveal multifaceted changes in gene expression during grape berry (*Vitis vinifera* L.) development. *Planta* 222: 832–847.
- Aveic S, Pigazzi M, Basso G (2011) BAG1: the guardian of antiapoptotic proteins in acute myeloid leukemia. *PLoS One* 6: e26097.
- Ayyachamy M, Cliffe FE, Coyne JM, Collier J, Tuohy MG (2013) Lignin: untapped biopolymers in biomass conversion technologies. *Biomass Conv Bioref* 3: 255–269.
- Azzi A, Gysin R, Kempna P, Munteanu A (2004) Vitamin E mediates cell signaling and regulation of gene expression. *Ann NY Acad Sci* 1031: 86–95.
- Baginsky S, Gruissem W (2006) *Arabidopsis thaliana* proteomics: from proteome to genome. *J Exp Bot* 57: 1485–1491.

Barbehenn RV, Jones CP, Hagerman AE, Karonen M, Salminen JP (2006) Ellagitannins have greater oxidative activities than condensed tannins and galloyl glucoses at high pH: potential impact on caterpillars. *J Chem Ecol* 32: 2253–2267.

Baxter HL, Stewart Jr CN (2013) Effects of altered lignin biosynthesis on phenylpropanoid metabolism and plant stress. *Biofuels* 4: 635–650.

Besseau S, Hoffmann L, Geoffroy P, Lapierre C, Pollet B, Legrand M (2007) Flavonoid accumulation in *Arabidopsis* repressed in lignin synthesis affects auxin transport and plant growth. *Plant Cell* 19: 148 – 162 .

Bhuiyan NH, Selvaraj G, Wei Y, King J (2009) Gene expression profiling and silencing reveal that monolignol biosynthesis plays a critical role in penetration defence in wheat against powdery mildew invasion. *J Exp Bot* 60: 509–521.

Bishayee A, Darvesh AS (2010) Oxidative stress in cancer and neurodegenerative diseases: prevention and treatment by dietary antioxidants. In: Kozyrev D, Slutsky V (eds), *Free Radicals: Formation, Types and Effects*. Nova Science Publishers, USA.

Boerjan, W, Ralph J, Baucher M (2003) Lignin biosynthesis. *Annu Rev Plant Biol* 54: 519–546.

Bohlmann J, Gershenzon J (2009) Old substrates for new enzymes of terpenoid biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 10402–10403.

Bonfill M, Malik S, Hossein Mirjalili M, Goleniowski M, Cusido R, Palazon J (2013) Production and genetic engineering of terpenoids production in plant cell and organ cultures. In: Ramawat KG, Merillon JM (eds), *Natural Products*. Springer- Verlag, Berlin.

Borch J, Hamann T (2009) The nanodisc: a novel tool for membrane protein studies. *Biol Chem* 390: 805–814.

Boudet AM (2007) Evolution and current status of phenolic compounds. *Phytochemistry* 68: 2722–2735.

Bourgaud F, Gravot A, Milesi S, Gontier E (2001) Production of plant secondary metabolites: a historical perspective. *Plant Sci* 161: 839–851.

Bowles D, Lim EK, Poppenberger B, Vajistij FE (2006) Glycosyltransferases of small lipophilic molecules. *Annu Rev Plant Biol* 57: 567–597.

Brigelius-Flohe R, Kelly FJ, Salonen JT, Neuzei J, Zingg JM, Azzi A (2002) The European perspective on vitamin E: current knowledge and future research. *Am J Clin Nutr* 76: 703–716.

Brunetti C, DiFerdinando M, Fini A, Pollastri S, Tattini M (2013) Flavonoids as antitoxicants and developmental regulators: relative significance in plants and humans. *Int J Mol Sci* 14: 3540–3555.

Buckland G, Bach A, Serra-Majem L (2008) Obesity and the Mediterranean diet: a systematic review of observational and intervention studies. *Obes Rev* 9: 582–593.

Byers JA, Zhang QH, Birgersson G (2004) Avoidance of non host plants by a bark beetle *Pityogenes bidentatus* in a forest of odors. *Naturwissenschaften* 91: 215–219.

Castellana N, Bafna V (2010) Proteogenomics to discover the full coding content of genomes: a computational perspective. *J Proteomics* 73: 2124–2135.

Cella J, Chang C, Munne-Bosch S (2011) Accumulation of γ - rather than α -tocopherol alters ethylene signaling gene expression in the *vte4* mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 52: 1389–1400.

Chen F, Dixon RA (2007) Lignin modification improves fermentable sugar yields for biofuel production. *Nat Biotechnol* 25: 759–761.

Cheng A, Lou Y, Mao Y, Lu S, Wang L, Chen X (2007) Plant terpenoids: biosynthesis and ecological functions. *J Integr Plant Biol* 49: 179–186.

Choi SW, Friso S (2010) Epigenetics: a new bridge between nutrition and health. *Adv Nutr* 1: 8–16.

Chu HY, Wegel E, Osbourn A (2011) From hormones to secondary metabolism: the emergence of metabolic gene clusters in plants. *Plant J* 66: 66–79.

Cichewicz RH (2010) Epigenome manipulation as a pathway to new natural product scaffolds and their congeners. *Nat Prod Rep* 27: 11–22.

Clifford M, Brown JE (2006) Dietary flavonoids and health – broadening the perspective. In: Andersen OM, Markham KR (eds), *Flavonoids: Chemistry, Biochemistry and Applications*. CRC

Press, Boca Raton, FL, pp. 320–344.

Collakova E, DellaPenna D (2003) The role of homogentisate

phytyltransferase and other tocopherol pathway enzymes in the regulation of tocopherol synthesis during abiotic stress. *Plant Physiol* 133: 930–940.

Collin VC, Eymery F, Genty B, Rey P (2008) Vitamin E is essential for the tolerance of *Arabidopsis thaliana* to metalinduced oxidative stress. *Plant Cell Environ* 31: 244–257.

Conrado RJ, Varner JD, de Lisa, MP (2008) Engineering the spatial organization of metabolic enzymes: mimicking nature's synergy. *Curr Opin Plant Biotech* 19: 492–499.

Creux NM, Ranik M, Berger DK, Myburg AA (2008) Comparative analysis of orthologous cellulose synthase promoters from *Arabidopsis*, *Populus* and *Eucalyptus*: evidence of conserved regulatory elements in angiosperms. *New Phytol* 179: 722–737.

Crozier A, Jaganath IB, Clifford MN (2009) Dietary phenolics: chemistry, bioavailability and effects on health. *Nat Prod Rep* 26, 1001–1043.

Cubillos FA, Coustham V, Loudet O (2012) Lessons from eQTL mapping studies: non-coding regions and their role behind natural phenotypic variation in plants. *Curr Opin Plant Biol* 15:192–198.

Darvesh AS, Aggarwal BB, Bishayee A (2011) Curcumin and liver cancer: a review. *Curr Pharm Biotechnol* 13: 218–228.

Davis C, Fanning K, Trueman S, Williams D (2011) Growing the Chinese Happy Tree (Xi Shu) in Australia: Maximising the Extraction of the Anti-Cancer Compound Camptothecin. Rural Industries Research and Development Corporation, RIRDC Publication 10/178. Australian Government, Canberra.

De Carvalho CC, da Fonseca CR, Carvone MMR (2006) Why and how should one bother to produce this terpene? *Food Chem* 95: 413–422.

De Filippis LF (2010) Biochemical and molecular aspects in phytoremediation of selenium. In: Ashraf M, Ozturk M, Ahmad MSA (eds), *Plant Adaptation and Phytoremediation*. Springer Science & Business Media, Berlin.

De Filippis LF (2013) Bioinformatic tools for crop improvement. In: Hakeem KR, Ahmad P, Ozturk M (eds), *Crop Improvement, New Approaches and Modern Techniques*. Springer Science & Business Media, Berlin.

De Filippis LF (2014) Crop improvement through tissue culture. In: Ahmad

P, Wani MR, Azooz MM, Tran LSP (eds), Improvement of Crops in the Era of Climate Change. Springer Science & Business Media, Berlin.

De Filippis LF, Magel E (2012) Identification of biochemical differences between the sapwoods and transition zone in *Robinia pseudoacacia* L. by differential display of proteins. *Z Holzforschung* 66: 543–549.

Deavours BE, Dixon RA (2005) Metabolic engineering of isoflavonoid biosynthesis in alfalfa. *Plant Physiol* 138: 2245–2259.

DellaPenna D (2005) A decade of progress in understanding vitamin E synthesis in plants. *J Plant Physiol* 162: 729–737.

DellaPenna D, Pogson BJ (2006) Vitamin synthesis in plants: tocopherols and carotenoids. *Annu Rev Plant Biol* 57: 711–738.

Derda R, et al (2011) Diversity of phage-displayed libraries of peptides during panning and amplification. *Molecules* 16: 1776–1803.

Desel C, Hubbermann EM, Schwarz K, Krupinska K (2007) Nitration of g-tocopherol in plant tissues. *Planta* 226: 1311–1322.

Dhaesseleer P (2006) How does DNA sequence motif discovery work? *Nat Biotechnol* 24: 959–961.

Dheeranupattana S, Sangthong P, Roytrakul S, Chaichana N (2013) Proteomic profiling of *Stemona* alkaloids production response to chitosan elicitor. *Pak J Biol Sci* 16: 950–954.

Dixon RA (2004) Phytoestrogens. *Annu Rev Plant Biol* 55: 225–261.

Dixon RA, Achnine L, Kota P, Liu CJ, Reddy MS, Wang L (2002) The phenylpropanoid pathway and plant defence – a genomics perspective. *Mol Plant Pathol* 3: 371–390.

Dixon, R.A (2001). Natural products and plant disease resistance. *Nature* 411, 843–847.

Dixon, RA, Xie DY, Sharma SB (2005) Proanthocyanidins: a final frontier in flavonoid research? *New Phytol* 165: 9–28.

Donaldson JR, Lindroth RL (2007) Genetics, environment, and interactions determine efficacy of chemical defense in trembling aspen. *Ecology* 88: 729–739.

Druka A, Potokina E, Luo Z, Jiang N, Chen X (2010) Expression quantitative trait loci analysis in plants. *Plant Biotechnol J* 8: 10–27.

Du H, Huang Y, Tang Y (2010) Genetic and metabolic engineering of

isoflavonoid biosynthesis. *Appl Microbiol Biotechnol* 86: 1293–1312.

Dwiyantri M, Yamada T, Sato M, Abe J, Kitamura K (2011) Genetic variation of γ -tocopherol methyltransferase gene contributes to elevated α -tocopherol content in soybean seeds. *BMC Plant Biol* 11: 152.

Falk J, Andersen G, Kernebeck B, Krupinska K (2003) Constitutive overexpression of barley 4-hydroxyphenylpyruvate dioxygenase in tobacco results in elevation of the vitamin E content in seeds but not in leaves. *FEBS Lett* 540: 35–40.

Field B, Osbourn AE (2008) Metabolic diversification – independent assembly of operon-like gene clusters in different plants. *Science* 320: 543–547.

Field B, Fiston-Lavier AS, Kemen A, Geisler K, Quesneville H (2011) Formation of plant metabolic gene clusters within dynamic chromosomal regions. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 16116–16121.

Fischer DG, Hart SC, Rehill BJ, et al. (2006) Do high tannin leaves require more roots? *Oecologia* 149: 668–675.

Forester SC, Waterhouse AL (2009) Metabolites are key to understanding health effects of wine polyphenolics. *J Nutr* 139: 1824S–1831S.

Franklin G, Conceicao LFR, Kombrink E, Dias ACP (2009) Xanthone production in *Hypericum perforatum* cells provides antioxidant and antimicrobial protection upon biotic stress. *Phytochemistry* 70: 60–68.

Fraser J, Rousseau M, Shenker S, et al. (2009) Chromatin Conformation signatures of cellular differentiation. *Genome Biol* 10: R37.

Garcia-Moreno MJ, Vera-Ruiz EM, Fernandez-Martinez JM, Velasco L, Perez-Vich B (2006) Genetic and molecular analysis of high gamma tocopherol content in sunflower. *Crop Sci* 46: 2015–2021.

Garcia-Moreno MJ, Vera-Ruiz EM, Fernandez-Martinez JM, Velasco L, Perez-Vich B (2012) Genetic basis of unstable expression of high gamma-tocopherol content in sunflower seeds. *BMC Plant Biol* 12: 71.

Gates MA, Vitonis A, Tworoger S, et al. (2009) Flavonoid intake and ovarian cancer risk in a population-based case-control study. *Int J Cancer* 124: 1918–1925.

Gershenzon, J, Dudarev N (2007) The function of terpene natural products in the natural world. *Nat Chem Biol* 3: 408–414.

Glauert HP, Calfee-Mason K, Stemm DN, Tharappel JC, Spear BT (2010) Dietary antioxidants in the prevention of hepatocarcinogenesis: a review. *Mol Nutr Food Res* 54: 875–896.

Goto T, Takahashi N, Hirai S, Kawada T (2010) various terpenoids derived from herbal and dietary plants function as PPAR modulators and regulate carbohydrate and lipid metabolism. *PPAR Res* article ID 483958.

Gross GG (2000) From lignins to tannins: forty years of enzyme studies on the biosynthesis phenolic compounds. *Phytochemistry* 69: 3018–3031.

Grotenwold, E (2006a) *The Science of Flavonoids*. Springer Science, Berlin.

Grotenwold E (2006b) The genetics and biochemistry of flower pigments. *Annu Rev Plant Biol* 57: 761–780.

Halliwel B (2006) Oxidative stress and neurodegeneration: Where are we now? *J Neurochem* 96: 1634–1658.

Hartmann T (2007) From waste products to ecochemicals: 50 years research on plant secondary metabolism. *Phytochemistry* 68: 2831–2846.

Hattenschwiler S, Tiunov AI, Scheu S (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu Rev Evol Syst* 36: 191–218.

Havaux M, Eymery F, Porfirova S, Rey P (2005) Vitamin E protects against photoinhibition and photooxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 17: 3451–3469.

Hemming JDC, Lindroth RL (1995) Intraspecific variation in aspen phytochemistry: effects on performance of gypsy moths and forest tent caterpillars. *Oecologia* 103: 79–88.

Hernandez JM, Feller A, Morohashi K, Frame K, Grotenwold E (2007) A basic helix-loop-helix domain of maize R links transcriptional regulation and histone modifications by recruitment of an EMSY-related factor. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 17222–17227.

Herrmann K, Weaver LM (1999) The shikimate pathway. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50: 472–503.

Higuchi T (2003) Pathways for monolignol biosynthesis via metabolic grids: coniferyl aldehyde 5-hydroxylase, a possible key enzyme in angiosperm syringyl lignin biosynthesis. *Proc Jpn Acad B: Phys Biol Sci* 79: 227–236.

Hincha DK (2008) High concentrations of the compatible solute

glycinebetaine destabilize model membranes under stress conditions. *Cryobiology* 53: 58–68.

Hirai MY, Klein M, Fujikawa Y, et al. (2005) Elucidation of geneto- gene and metabolite-to-gene networks in arabidopsis by integration of metabolomics and transcriptomics. *J Biol Chem* 280: 25590–25595.

Huang J, Tang XH, Ikejima T, et al. (2008) A new triterpenoid from *Panax ginseng* exhibits cytotoxicity through p53 and the caspase signaling pathway in the HepG2 cell line. *Arch Pharm Res* 31: 323–329.

Huang WY, Cai YZ, Zhang Y (2010) Natural phenolic compounds from medicinal herbs and dietary plants: potential use for cancer prevention. *Nutr Cancer* 62: 1–20.

Human bcl-2 as a taxol-binding protein. *J Mol. Biol* 285: 197–203.

Jansen RC, Nap JP (2001) Genetical genomics: the added value from segregation. *Trends Genet* 17: 388–391.

Johansson E, Olsson O, Nyström T (2004) Progression and specificity of protein oxidation in the life cycle of *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem* 279: 22204–22208.

Kaefer CM, Milner JA (2008) The role of herbs and spices in cancer prevention. *J Nutr Biochem* 19: 347–361.

Kappers IF, Aharoni A, van Herpen T, et al. (2005) Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to *Arabidopsis*. *Science* 309: 2070–2072.

Karuppananapandian T, Moon JC, Kim C, Manoharan K, Kim W (2011) Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. *Austr J Crop Sci* 5: 709–725.

Keeling CI, Bohlmann J (2006) Genes, enzymes and chemicals of terpenoid diversity in the constitutive and induced defence of conifers against insects and pathogens. *New Phytol* 170: 657–675.

Kefeli VI, Kalevitch MV, Borsari B (2003) Phenolic cycle in plants and environment. *J Cell Mol Biol* 2: 13–18.

Kennedy DO, Wightman EL (2011) Herbal extracts and phytochemicals: plant secondary metabolites and the enhancement of human brain function. *Adv Nutr* 2: 32–50.

Koeduka T, et al. (2006) Eugenol and isoeugenol, characteristic aromatic

constituents of spices, are biosynthesized via reduction of a coniferyl alcohol ester. *Proc Natl Acad Sci USA* 103: 10128–10133.

Koes R, Verweij JW, Quattrocchio F (2005) Flavonoids: a colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends Plant Sci* 10: 236–242.

Kraus TEC, Dahlgren RA, Zasoski RJ (2003) Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review. *Plant Soil* 256: 41–66.

Kraus TEC, Zasoski RJ, Dahlgren RA, Horwath WR, Preston CM (2004) Carbon and nitrogen dynamics in a forest soil amended with purified tannins from different plant species. *Soil Biol Biochem* 36: 309–321.

Kumar R, Raclaru M, Schuseler T, et al. (2005) Characterisation of plant tocopherol cyclases and their overexpression in transgenic *Brassica napus* seeds. *FEBS Lett* 579: 1357–1364.

Leandro LM, de Sousa Vargas F, Souza Barbosa PC, et al. (2012) Chemistry and biological activities of terpenoids from *Copaiba* (*Copaifera* spp.) oleoresins. *Molecules* 17: 3866–3889.

Lepiniec L, Debeaujon I, Routaboul JM, et al. (2006) Genetics and biochemistry of seed flavonoids. *Annu Rev Plant Biol* 57: 405–430.

Li X, Weng JK, Chapple C (2008) Improvement of biomass through lignin modification. *Plant J* 54: 569–581.

Li Y, Revalde JL, Reid G, Paxton JW (2010a) Interactions of dietary phytochemicals with ABC transporters: possible implications for drug disposition and multidrug resistance in cancer. *Drug Metab Rev* 42: 590–611.

Gershenzon, J, Dudarev N (2007) The function of terpene natural products in the natural world. *Nat Chem Biol* 3: 408–414.

Glauert HP, Calfee-Mason K, Stemm DN, Tharappel JC, Spear BT (2010) Dietary antioxidants in the prevention of hepatocarcinogenesis: a review. *Mol Nutr Food Res* 54: 875–896.

Goto T, Takahashi N, Hirai S, Kawada T (2010) various terpenoids derived from herbal and dietary plants function as PPAR modulators and regulate carbohydrate and lipid metabolism. *PPAR Res* article ID 483958.

Gross GG (2000) From lignins to tannins: forty years of enzyme studies on the biosynthesis phenolic compounds. *Phytochemistry* 69: 3018–3031.

- Grotenwold, E (2006a) The Science of Flavonoids. Springer Science, Berlin.
- Grotenwold E (2006b) The genetics and biochemistry of flower pigments. *Annu Rev Plant Biol* 57: 761–780.
- Halliwell B (2006) Oxidative stress and neurodegeneration: Where are we now? *J Neurochem* 96: 1634–1658.
- Hartmann T (2007) From waste products to ecochemicals: 50 years research on plant secondary metabolism. *Phytochemistry* 68: 2831–2846.
- Hattenschwiler S, Tiunov AI, Scheu S (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu Rev Evol Syst* 36: 191–218.
- Havaux M, Eymery F, Porfirova S, Rey P (2005) Vitamin E protects against photoinhibition and photooxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 17: 3451–3469.
- Hemming JDC, Lindroth RL (1995) Intraspecific variation in aspen phytochemistry: effects on performance of gypsy moths and forest tent caterpillars. *Oecologia* 103: 79–88.
- Hernandez JM, Feller A, Morohashi K, Frame K, Grotenwold E (2007) A basic helix-loop-helix domain of maize R links transcriptional regulation and histone modifications by recruitment of an EMSY-related factor. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 17222–17227.
- Herrmann K, Weaver LM (1999) The shikimate pathway. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50: 472–503.
- Higuchi T (2003) Pathways for monolignol biosynthesis via metabolic grids: coniferyl aldehyde 5-hydroxylase, a possible key enzyme in angiosperm syringyl lignin biosynthesis. *Proc Jpn Acad B: Phys Biol Sci* 79: 227–236.
- Hincha DK (2008) High concentrations of the compatible solute glycinebetaine destabilize model membranes under stress conditions. *Cryobiology* 53: 58–68.
- Hirai MY, Klein M, Fujikawa Y, et al. (2005) Elucidation of gene-to-gene and metabolite-to-gene networks in *Arabidopsis* by integration of metabolomics and transcriptomics. *J Biol Chem* 280: 25590–25595.
- Huang J, Tang XH, Ikejima T, et al. (2008) A new triterpenoid from *Panax ginseng* exhibits cytotoxicity through p53 and the caspase signaling pathway in the HepG2 cell line. *Arch Pharm Res* 31: 323–329.

Huang WY, Cai YZ, Zhang Y (2010) Natural phenolic compounds from medicinal herbs and dietary plants: potential use for cancer prevention. *Nutr Cancer* 62: 1–20.

Human bcl-2 as a taxol-binding protein. *J Mol. Biol* 285: 197–203.

Jansen RC, Nap JP (2001) Genetical genomics: the added value from segregation. *Trends Genet* 17: 388–391.

Johansson E, Olsson O, Nyström T (2004) Progression and specificity of protein oxidation in the life cycle of *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem* 279: 22204–22208.

Kaefer CM, Milner JA (2008) The role of herbs and spices in cancer prevention. *J Nutr Biochem* 19: 347–361.

Kappers IF, Aharoni A, van Herpen T, et al. (2005) Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to *Arabidopsis*. *Science* 309: 2070–2072.

Karuppanapandian T, Moon JC, Kim C, Manoharan K, Kim W (2011) Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. *Austr J Crop Sci* 5: 709–725.

Keeling CI, Bohlmann J (2006) Genes, enzymes and chemicals of terpenoid diversity in the constitutive and induced defence of conifers against insects and pathogens. *New Phytol* 170: 657–675.

Kefeli VI, Kalevitch MV, Borsari B (2003) Phenolic cycle in plants and environment. *J Cell Mol Biol* 2: 13–18.

Kennedy DO, Wightman EL (2011) Herbal extracts and phytochemicals: plant secondary metabolites and the enhancement of human brain function. *Adv Nutr* 2: 32–50.

Koeduka T, et al. (2006) Eugenol and isoeugenol, characteristic aromatic constituents of spices, are biosynthesized via reduction of a coniferyl alcohol ester. *Proc Natl Acad Sci USA* 103: 10128–10133.

Koes R, Verweij JW, Quattrocchio F (2005) Flavonoids: a colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends Plant Sci* 10: 236–242.

Kraus TEC, Dahlgren RA, Zasoski RJ (2003) Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review. *Plant Soil* 256: 41–66.

Kraus TEC, Zasoski RJ, Dahlgren RA, Horwath WR, Preston CM (2004)

Carbon and nitrogen dynamics in a forest soil amended with purified tannins from different plant species. *Soil Biol Biochem* 36: 309–321.

Kumar R, Raclaru M, Schuseler T, et al. (2005) Characterisation of plant tocopherol cyclases and their overexpression in transgenic *Brassica napus* seeds. *FEBS Lett* 579: 1357–1364.

Leandro LM, de Sousa Vargas F, Souza Barbosa PC, et al. (2012) Chemistry and biological activities of terpenoids from *Copaiba* (*Copaifera* spp.) oleoresins. *Molecules* 17: 3866–3889.

Lepiniec L, Debeaujon I, Routaboul JM, et al. (2006) Genetics and biochemistry of seed flavonoids. *Annu Rev Plant Biol* 57: 405–430.

Li X, Weng JK, Chapple C (2008) Improvement of biomass through lignin modification. *Plant J* 54: 569–581.

Li Y, Revalde JL, Reid G, Paxton JW (2010a) Interactions of dietary phytochemicals with ABC transporters: possible implications for drug disposition and multidrug resistance in cancer. *Drug Metab Rev* 42: 590–611.

Porfirova S, Bergmueller E, Tropf S, Lemke R, Doermann P (2002) Isolation of an *Arabidopsis* mutant lacking vitamin E and identification of a cyclase essential for all tocopherol biosynthesis.

Proc Natl Acad Sci USA 99: 12495–12500.

Pourcell L, Irani NG, Koo AJK, et al. (2013) A chemical complementation approach reveals genes and interactions of flavonoids with other pathways. *Plant J* 74: 383–397.

Prabuseenivasan S, Jayakumar M, Ignacimuthu S (2006) In vitro antibacterial activity of some plant essential oils. *BMC Complement Altern Med* 6: 39.

Prasad S, Phromnoi K, Yadav VR, Chaturvedi MM, Aggarwal BB (2010) Targeting inflammatory pathways by flavonoids for prevention and treatment of cancer. *Planta Med* 76: 1044–1063.

Prins CL, Vieira IJC, Freitas SP (2010) Growth regulators and essential oil production. *Braz J Plant Physiol* 22: 91–102.

Qi F, Chen X, Beard DA (2008) Detailed kinetics and regulation of mammalian NAD linked isocitrate dehydrogenase. *Biochim Biophys Acta* 1784: 1641–1651.

Ralph J, Brunow G, Harris PJ, et al. (2008) Lignification: are lignins biosynthesized via simple combinatorial chemistry or via proteinaceous control and template replication? In: Daayf F, El Hadrami A, Adam L, Ballance GM (eds), Recent Advances in Polyphenol Research. Wiley-Blackwell Publishing, Oxford.

Riboli E, Norat T (2003) Epidemiologic evidence of the protective effect of fruit and vegetables on cancer risk. *Am J Clin Nutr* 78: 559S–569S.

Riemersma RA, Rice-Evans CA, Tyrrell RM, Clifford MN, Lean ME (2001) Tea flavonoids and cardiovascular health. *Q J Med* 94: 277–282.

Riewe D, Koohi M, Lisec J, et al. (2012) A tyrosine aminotransferase involved in tocopherol synthesis in Arabidopsis. *Plant J* 71: 850–859.

Rimbach G, Moehring J, Huebbe P, Lodge JK (2010) Generegulatory activity of α -tocopherol. *Molecules* 15: 1746–1761.

Rodi DJ, et al (1999) Screening of a library of phage-displayed peptides identifies human bcl-2 as a taxol-binding protein. *J Mol Biol* 285: 197–203.

Rossetto M, Vanzani P, Lunelli M, Scarpa M, Mattivi F, Rigo A (2007) Peroxyl radical trapping activity of anthocyanins and generation of free radical intermediates. *Free Radic Res* 41(7): 854–89.

Russo GL (2007) Ins and outs of dietary phytochemicals in cancer chemoprevention. *Biochem Pharmacol* 74: 533–544.

Sachan N, Rogers DT, Yum KY, Littlejohn JM, Falcone DL (2010) Reactive oxygen species regulated alkaloid metabolism in undifferentiated *N. tabacum* cells. *Plant Cell Rep* 29: 437–448.

Sattler SE, Cahoon EB, Coughlan SJ, DellaPenna D (2003) Characterization of tocopherol cyclases from higher plants and cyanobacteria. Evolutionary implications for tocopherol synthesis and function. *Plant Physiol* 132: 2184–2195.

Sattler SE, Cheng Z, DellaPenna D (2004) From Arabidopsis to agriculture: engineering improved Vitamin E content in soybean. *Trends Plant Sci* 9: 365–367.

Sawada Y, Kuwahara A, Nagano M, et al (2009) Omics-based approaches to methionine side chain elongation in Arabidopsis: characterization of the genes encoding methylthioalkylmalate isomerase and methylthioalkylmalate dehydrogenase. *Plant Cell Physiol* 50: 1181–1190.

Schoch G, Morant M, Abdulrazzak N, et al. (2006) The metahydroxylation

step in the phenylpropanoid pathway: a new level of complexity in the pathway and its regulation. *Environ*

Chem Lett 4: 127–136.

Seifu D, Assefa F, Abay SM (2012) Medicinal plants as antioxidant agents: understanding their mechanism of action and therapeutic efficacy. In: Capasso A (ed.), *Medicinal Plants as Antioxidants*. Research Signpost, Kerala, India.

Semchuk NM, Lushchak OV, Falk J, Krupinska K, Lushchak V (2009) Inactivation of genes, encoding tocopherol biosynthetic pathway enzymes, results in oxidative stress in outdoor grown *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol Biochem* 47: 384–390.

Sen A (2012) *Oxidative Stress Studies in Plant Tissue Culture*. InTech, Rijeka, Croatia.

Shadle G, Chen F, Reddy M, et al. (2007) Down-regulation of hydroxycinnamoyl CoA:shikimate hydroxycinnamoyl transferase in transgenic alfalfa affects lignification, development and forage quality. *Phytochemistry* 68: 1521–1529.

Shao HB, Chu LY, Lu ZH, Kang CM (2008a) Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells. *Int J Biol Sci* 4: 8–14.

Shao HB, Chu LY, Shao MA, Jaleel CA, Mi HM (2008b) Higher plant antioxidants and redox signaling under environmental stresses. *C R Biol* 331: 433–441.

Shi R, Sun YH, Li Q, Heber S, Sederoff R, Chiang VL (2010.) Towards a systems approach for lignin biosynthesis in *Populus trichocarpa* : transcript abundance and specificity of the monolignol biosynthetic genes. *Plant Cell Physiol* 51: 144–163.

Singh S, Tuteja GN (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem* 48: 909–930.

Smith SM, Fulton DC, Chia T, et al. (2004) Diurnal changes in the transcriptome encoding enzymes of starch metabolism provide evidence for both transcriptional and posttranscriptional regulation of starch metabolism in *Arabidopsis* leaves. *Plant Physiol* 136: 2687–2699.

Sonderby IE, Geu-Flores F, Halkier BA (2010) Biosynthesis of glucosinolates – gene discovery and beyond. *Trends Plant Sci* 15: 283–290.

Stevens ML, Lindroth RL (2005) Induced resistance in the indeterminate growth of aspen (*Populus tremuloides*). *Oecologia* 145: 298–306.

Stewart JJ, Akiyama T, Chapple CCS, Ralph J, Mansfield SD (2009) The effects on lignin structure on overexpression of ferulate 5-hydroxylase in hybrid poplar. *Plant Physiol* 150: 621–635.

Stitt M, Sulpice R, Keurentjes J (2010) Metabolic networks: how to identify key components in the regulation of metabolism and growth. *Plant Physiol* 152: 428–444.

Sueoka E, et al. (2005) Detection of plasma hnRNP B1 mRNA, a new cancer biomarker, in lung cancer patients by quantitative real-time polymerase chain reaction. *Lung Cancer* 48: 77–83.

Swain PS (2004) Efficient attenuation of stochasticity in gene expression through post-transcriptional control. *J Mol Biol* 344: 965–976.

Takeshita M, et al. (2009) Proanthocyanidin from blueberry leaves suppresses expression of subgenomic hepatitis C virus RNA. *J Biol Chem* 284: 21165–21176.

Talukdar D (2012) Flavonoid-deficient mutants in grass pea (*Lathyrus sativus* L.): genetic control, linkage relationships, and mapping with aconitase and S-nitrosogluthathione reductase isozyme loci. *Sci World J* article ID 345983.

Tang YL, Ren WW, Zhang L, Tang KX (2011) Molecular cloning and characterization of a tocopherol cyclase gene from *Lactuca sativa* (Asteraceae). *Genet Mol Res* 10: 693–702.

Taylor LP, Grotewold E (2005) Flavonoids as developmental regulators. *Curr Opin Plant Biol* 8: 317–323.

Theis N, Lerda M (2003) The evolution of function in plant secondary metabolites. *Int J Plant Sci* 164: S93–S103.

Thoppil RJ, Bishayee A (2011) Terpenoids and liver cancer. *World J Health* 3: 249.

Tobimatsu Y, Chen F, Nakashima J, et al. (2013) Coexistence but independent biosynthesis of catechyl and guaiacyl/syringyl lignin polymers in seed coats. *Plant Cell* 25: 2587–2600.

Trantas E, Panopoulos N, Ververidis F (2009) Metabolic engineering of the

complete pathway leading to heterologous biosynthesis of various flavonoids and stilbenoids in *Saccharomyces cerevisiae*. *Metab Eng* 11(6): 355–366.

Tsai CJ, Harding SA, Tschaplinski TJ, Lindroth RL, Yuan Y (2006) Genome-wide analysis of the structural genes regulating defense phenylpropanoid metabolism in *Populus*. *New Phytol* 172: 47–52.

فصل ۱۶:

گياهان دارویی تحت تنش غيرزیستی

سامین روکیا عمادی، الوین گل کازی، عبیر هاشم، ال سید فتحی

عبدالله، ۱.۱. الکواراوی و پرویز احمد

۱-۱۶- مقدمه

گیاهان دارویی فلور^۱ با ارزشی هستند که دارای اجزا شیمیایی فعال در خیلی از قسمت‌هایشان می‌باشند و زمانی که در درمان بیماری‌های مختلف استفاده می‌شوند پاسخ فیزیولوژیکی ایجاد می‌کند. از زمان بسیار قدیم، استفاده از گیاهان دارویی در کشورهایی مانند سری لانکا، چین، تایلند، هند، ژاپن، نپال و پاکستان شایع بوده است (احمد، ۲۰۰۷؛ همایون و همکاران، ۲۰۰۶).

نخستین سوابق مربوط به استفاده از گیاهان دارویی از تمدن بین‌النهرین^۲ به‌دست آمده و از ۲۶۰۰ سال قبل از میلاد مسیح بوده است (گوریب-فکیم، ۲۰۰۶). تاریخ نشان می‌دهد که گیاهانی با خواص دارویی در تمدن‌های آشوری، بابلی، چینی، یونانی و عبری استفاده شده‌اند (همایون، ۲۰۰۷). مردم در مناطق روستایی همیشه از گیاهان بومی و رستنی‌ها به عنوان دارو استفاده می‌کردند (شینواری و خان، ۲۰۰۰)، این امر تا حدی به دلیل شکاف وسیع امکانات آموزشی، تحقیقاتی و بهداشتی بین مناطق شهری و روستایی است و بخشی از آن به دلیل مشکلات اجتماعی-اقتصادی است (همایون و همکاران، ۲۰۰۶). در حال حاضر برخی از گیاهان دارویی باید در مقیاس تجاری کشت شوند تا نیازهای روز افزون صنعت دارویی را رفع کنند (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷ الف).

در نیمه قرن بیستم استفاده از ترکیبات شیمیایی مصنوعی برای اهداف درمانی گسترش یافت (همایون و همکاران، ۲۰۰۶). با این حال، ارزش گیاهان دارویی دوباره هنگامی که محققان موفق به تولید داروهای مقرون به صرفه و بی‌خطر نشدند مورد توجه همگانی قرار گرفتند و در نتیجه داروهای گیاهی یک حیات مجدد را به‌ویژه در جامعه غربی تجربه کردند. این امر هنوز هم در سرتاسر جهان به همراه درمان‌های متناظر مانند طب سنتی چینی (TCM)، هومئوپاتی^۳ و استئوپاتی^۴ تمرین می‌شود (همایون و همکاران، ۲۰۰۶).

1. Flora

2. Mesopotamian

3. Hemeopathy

4. Osteopathy

تغییرات مداوم در محیط گیاهان را مستعد به بسیاری از تنش‌های غیرزنده از جمله شوری، خشکی، دما (بالا یا پایین)، سمیت عناصر سنگین شدت نور بالا، شدت نور پایین، کمبود مواد غذایی، اشعه اوزن و UV-B می‌کند. تنش‌های غیرزیستی با از دست رفتن عملکرد و کیفیت محصولات زراعی همراه هستند (حسنووزمان و همکاران، ۲۰۱۲؛ اسمکالوا و همکاران، ۲۰۱۴). تنش‌های غیرزیستی تأثیر منفی بر تولید محصولات زراعی دارند و معلوم شده‌است که به عنوان محدودیت‌های عمده برای امنیت غذایی جهانی عمل می‌کنند (وانگ و فری، ۲۰۱۱). از جمله تنش‌های غیرزیستی عمده که رشد محصول زراعی در سراسر جهان کاهش می‌دهند، شوری خاک، غرقاب شدن، خشکی و سمیت خاک با عناصر سنگین هستند (وانگ و همکاران، ۲۰۰۹). در معرض تنش‌های محیطی و غیرزیستی قرار گرفتن تغییرات فیزیولوژیکی مختلف را القا می‌کند و ترکیبات شیمیایی گیاه را تغییر می‌دهد (وانگ و فری، ۲۰۱۱).

اثرات مولکولی تنش‌های غیرزیستی در گیاهان، افزایش معنی‌دار در تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) سوپراکسید، هیدروژن پراکسید و رادیکال‌های هیدروکسیل را باعث می‌شود. سیستم‌های سمیت‌زدایی گیاهان نیز در واکنش به تنش‌های غیرزیستی فعال می‌شوند. این سیستم‌ها شامل افزایش تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوروبات پراکسیداز و گلوکاتایون پراکسیداز می‌شود (حسنووزمان و همکاران، ۲۰۱۲). گونه‌های اکسیژن فعال به عنوان مولکول‌های پیام‌رسانی در فرآیندهای دخیل در مبارزه با تنش عمل می‌کنند. افزایش در تولید گونه‌های اکسیژن فعال در واکنش به تنش‌های غیرزیستی می‌تواند منجر به صدمه اکسیداتیو قابل توجه و مرگ گیاه شود (شرما و همکاران، ۲۰۱۲).

اثرات تنش‌های غیرزیستی خاص به تعادل بین تولید گونه‌های واکنش‌گر و مکانیسم‌های پاک‌سازی^۱ با هر دو آنتی-اکسیدانت‌های آنزیمی و متابولیکی بستگی دارد. قندها نیز می‌توانند به عنوان پاک‌کننده‌های ROS عمل کنند که این امر می‌تواند توسعه تحمل به تنش را تسهیل کند (کونن و همکاران، ۲۰۱۳). اخیراً نیتریک

اکسید به عنوان یک بازیگر کلیدی در واکنش‌های گیاه به تنش غیرزیستی شناسایی شده است. نیتریک اکسید ممکن است به طور غیرمستقیم به عنوان یک مولکول پیامرسانی فعال سازی ژن یا پاک سازی ROS را تحت تأثیر قرار دهد. نیتریک اسید هم چنین می تواند به طور مستقیم با تغییر فعالیت آنزیم از طریق نیتروسیلشن^۱ عمل کند (گیل و همکاران، ۲۰۱۳؛ رومر-پورتاس و همکاران، ۲۰۱۳).

مشاهده شده است که در واکنش به تنش محیطی، ترکیبات فنولیک گیاه از جمله فلاونوئیدها و پیش سازهای لیگنین انباشته می شوند و در نتیجه به عنوان سیستم دفاعی اصلی در پاک سازی ROS در نظر گرفته می شوند. براسینواستروئیدها^۲ یک دسته مهم دیگر از متابولیت‌های گیاه هستند. آن‌ها معمولاً به عنوان فیتوهورمون‌ها شناخته می شوند و فعالیت‌های تنظیمی تنش و افزایش دهنده رشد را نمایش می دهند (بارتول و همکاران، ۲۰۱۳). مشاهده شده است که اشعه‌های UV-B و UV-C تولید ترکیبات فیتوشیمیایی و فنولیک را در گیاهان افزایش می دهند. هم چنین اشعه می تواند فعالیت آنتی اکسیدانی را افزایش دهد. UV-B اثر طولانی مدت بر غلظت فنول‌ها و فعالیت آنتی اکسیدان‌ها دارد. گیاهانی که ۴۸ ساعت در معرض اشعه قرار گرفتند، افزایش دو برابری در فنولیک‌ها و فعالیت آنتی اکسیدان را تجربه کردند (باندورسکا و سیسلاک، ۲۰۱۳؛ وی و همکاران، ۲۰۱۳).

نشان داده شده است که تنش غیرزیستی به طور مستقیم اثر مضر بر خواص دارویی گیاهان دارد. واکنش‌های گیاه به انواع مختلف تنش‌ها متغیر است. تنش آب ناشی از مانیتول^۳ در گیاهان کاهش رشد را نشان می دهد که منجر به افزایش نسبت ریشه به اندام هوایی می شود. هنگامی که سدیم کلرید برای گیاهان تحت تنش خشکی به کار برده می شود، واکنش به تنش آب ناشی از مانیتول را بهبود می بخشد. محتوای نسبی آب و رشد گیاهچه‌ها (ناشی از تنش آب) با به کار بردن سدیم کلرید افزایش می یابند (سلاما و همکاران، ۲۰۰۷؛ وسکیویکز و همکاران، ۲۰۱۳). مشاهده شده است که تنش شوری

1. Nitrosylation

2. Brassinosteroid

3. Mannitol

باعث کاهش معنی دار تبادلات گاز، رشد گیاه، فرونشانی فیتوشیمیایی و محتوای یون پتاسیم ریشه می شود. شوری هم چنین با افزایش در گلايسين بتائين برگ، پرولين آزاد و محتوای یون سدیم در ارتباط است (رسول و همکاران، ۲۰۱۳؛ شهباز و همکاران، ۲۰۱۳).

یک مطالعه انجام شده بر گیاهان دارویی نشان داد که بیوماس و عملکرد دانه به طور معنی داری در نتیجه افزایش تنش خشکی کاهش می یابند. کاهش در عملکرد دانه منجر به کاهش عملکرد روغن ضروری می شود. به کار بردن تنش خشکی شدید با افزایش در محتوای فنولیک و آنزیم های آنتی اکسیدانی در ارتباط است (سیدنژاد و همکاران، ۲۰۱۳). تنش های نمک خفیف و متوسط به کار برده شده برای *Bacopamonnier* به ترتیب منجر به افزایش ۳۶ درصدی و ۷۶ درصدی محتوای متابولیت های ثانویه می شود. باکوساید-A^۱ (یک ساپونین) مهم ترین متابولیت ثانویه *Bacopamonnier*، خواص دارویی بسیاری دارد. می توان نتیجه گرفت که تیمار با نمک منجر به افزایش عملکرد بیوماس و محتوای ساپونین در *Bacopamonnier* می شود (بهارتی و همکاران، ۲۰۱۳). سازگاری گیاهان به تنش محیطی منجر به بیان بیش از حد ملاتونین درون زاد می شود. مشاهده شده است که ملاتونین در تحمل گیاه به تنش نقش دارد (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۵).

عناصر سنگین باعث تغییر در مکانیسم های فیزیولوژیکی گیاهان دارویی می شوند که شامل فتوسنتز، تنفس، ترکیب لیپید و فعالیت آنزیم هستند. سمیت عناصر سنگین نیز با تغییر در تولید ترکیبات زیست فعال با تأثیر بر جنبه های متابولیسم ثانویه و غلظت متابولیت های ثانویه همراه است (نسیم و دهیر، ۲۰۱۰؛ اوسکا و تاکاس، ۲۰۱۴). سمیت عناصر سنگین در گیاهان دارویی منجر به کاهش رشد گیاه و غلظت کلروفیل در برگ ها می شود. غلظت بالای کادمیوم با آسیب کلی به ساختار برگ و امتزاج غشا سلول با دیواره سلول در ارتباط است (علی و همکاران، ۲۰۱۳؛ کوی و همکاران، ۲۰۱۳).

۲-۱۶- تنش غیرزیستی گیاهان دارویی را تحت تأثیر قرار می‌دهد.

۱-۲-۱۶- Ammi majus

Ammi majus یک گیاه دارویی سنتی است که به‌طور معمول گل بی‌شوپ^۱ یا علف هرز بی‌شوپ نامیده می‌شوند. این گیاه متعلق به خانواده چتریان^۲ می‌باشد. منشأ آن از رود نیل است و برای قرن‌ها برای بسیاری از بیماری‌های پوستی به عنوان دارو مصرف می‌شد (سید-الاهل و عمر، ۲۰۱۱).

گیاه Ammi majus که در ۴۶ روزگی‌شان با تیمار سدیم کلرید در معرض تنش شوری قرار گرفتند کاهش معنی‌دار در وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی و عملکرد دانه نشان دادند. اثرات مضر تنش شوری بر عملکرد دانه مشاهده شد و با تیمار ۱۰۴ میلی‌مول سدیم کلرید کاهش ۵۰ درصدی در عملکرد دانه مشاهده شد. Ammi majus یک گلیکوفیت^۳ است و آزمایشات نشان داده است، زمانی که غلظت یون‌های سدیم و کلرید در اندام هوایی افزایش می‌یابد، غلظت یون‌های پتاسیم و کلسیم کاهش می‌یابد. بنابراین می‌توان این گیاه را به‌طور متوسط متحمل به شوری شناخت (اشرف و همکاران، ۲۰۰۴).

۲-۲-۱۶- Bupleurum chinense

Bupleurum chinense عضوی از خانواده چتریان گیاهان دارویی می‌باشد. این گیاه به‌طور معمول به عنوان تروواس^۴ چینی شناخته می‌شود و برای خواص دارویی‌اش ریشه استفاده می‌شود. این گیاه معمولاً در شرق آسیا و جنوب آسیا یافت می‌شود. این گیاه دارای برگ‌های سوزنی شکل بلند می‌باشد. داروهایی تهیه شده از ریشه تروواس برای درمان تب، هموروئید^۵، سوء هاضمه، رکود کبدی، بیماری‌های کبدی و تحریک پذیری استفاده می‌شوند (ابی و همکاران، ۱۹۸۲).

-
1. Bishop
 2. Apiaceae
 3. Glycophyte
 4. Thortoughwas
 5. Haemorrhoid

Bupleurum chinense یکی از مهم‌ترین مواد تشکیل‌دهنده داروهای شرقی است. تنش‌های غیرزیستی توانایی *B. chinense* را برای تولید متابولیت‌های ثانویه کاهش می‌دهد و از این‌رو اگر گیاه در محیط تنشی رشد یافته باشد فعالیت گیاه باید تست شود. مشاهده شده‌است که ریشه‌های *B. chinense* تحت تنش خشکی بسیار مقاوم می‌شوند. افزایش در تیمار خشکی منجر به افزایش معنی‌دار در سیکوسلپونین^۱ (SSa) و سیکوسلپونین^d (SSd) می‌شود. تیمار خشکی ملایم منجر به افزایش در غلظت SSa تا ۸۳ درصد و غلظت SSd تا ۲۲ درصد می‌شود. سطوح افزایش یافته SSa و SSd با افزایش محتوای یون اکسیژن و فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز همراه هستند. مشاهده شده‌است که ریشه‌های *B. chinense* دارای مکانیسم‌های مؤثر برای حفاظت آن‌ها از آنتی‌اکسیدانت‌ها هستند که مقاومت به تنش خشکی را بالا می‌برند (ژو و همکاران، ۲۰۰۹).

Cassia angustifolia – ۱۶-۲-۳

Cassia angustifolia نیز به عنوان سنا هندی^۲ شناخته می‌شود. در یک آزمایش، گیاه ۴۵ روزه تحت تنش سرب قرار گرفت. تغییرات معنی‌دار در سطوح آسکوربات، گلوکاتیون، پرولین و سنوسیدها^۳ مشاهده شد. در مقایسه با گیاه شاهد، گیاه آزمایشی افزایش در محتوای مواد تیوباربیتوریک اسید^۴ واکنش‌گر و دهیدروآسکوربات^۵ نشان داد. هم‌چنین مشاهده شد که محتوای پرولین به‌طور معنی‌داری طی ۶۰ روز بعد از کشت افزایش یافت و بعد از آن محتوای پرولین کاهش یافت (کورشی و همکاران، ۲۰۰۷). تنش شوری به کار برده شده برای گیاه *Cassia angustifolia* نشان می‌دهد که تنش سدیم کلرید مکانیسم‌های فیزیولوژیکی را تغییر می‌دهد، که این تغییرات نرخ

1. Saikosponin

2. Indian Senna

3. Sennoside

4. Thiobarbituric acid

5. Dehydroascorbate

جوانه‌زنی، رشد گیاهچه، وزن تر و وزن خشک را تغییر می‌دهد (شیتول و دومل، ۲۰۱۲). گیاه *C. angustifolia* تحت تنش خشکی، کاهش عملکرد دانه و عملکرد برگ و افزایش در سطوح پرولین و فعالیت گلوکاتایون ردوکتاز نشان دادند. فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و گلوکاتایون پراکسیداز نیز به‌طور قابل توجهی در این گیاه تغییر یافته است. کاربرد کود نیتروژن برای گیاه *C. angustifolia* منجر به افزایش محتوای پرولین، فعالیت آنزیم آنتی اکسیدانی و عملکرد می‌شود (خامری و همکاران، ۲۰۱۲).

شوری به‌طور مخالف پارامترهای رشد، یون سدیم داخلی و غلظت یون کلرید، سیستم آنتی اکسیدانی، پراکسیداسیون لیپید، هیدروژن پراکسید و محتوای پرولین در گیاه *C. angustifolia* را تحت تأثیر قرار می‌دهد. این امر هم‌چنین از رشد ریشه و اندام هوایی، وزن تر و خشک و درصد جوانه‌زنی جلوگیری می‌کند. افزایش سطح شوری با افزایش در پراکسیداسیون لیپید همراه است که این امر منجر به کاهش محتوای آسکوربات و افزایش محتوای هیدروژن پراکسید و پرولین می‌شود (آگاروال و پندی، ۲۰۰۴).

Catharanthus roseus – ۱۶-۲-۴

Catharanthus roseus به‌طور معمول به عنوان پروانش^۱ ماداگاسکار^۲ یا پروانش ساده شناخته می‌شود. این گیاه متعلق به خانواده خرزهره است. این گیاه در برابر دیابت، مالاریا، لوسمی و لنفوم هوچکین مؤثر است (مارکون و همکاران، ۱۹۹۷).

گیاه *Catharanthus roseus* که در معرض تنش کمبود آب قرار گرفتند تغییر در سطح آب‌سزیک اسید، محتوای DNA، محتوای RNA، فعالیت ATPase و پروتئاز نشان دادند. قرار گرفتن در معرض تنش خشکی غلظت آب‌سزیک اسید را در همه قسمت‌های گیاه دو برابر می‌کند. این امر هم‌چنین در گیاه آزمایشی در مقایسه با گیاه شاهد باعث کاهش محتوای DNA و RNA می‌شود. فعالیت ATPase و پروتئاز نیز با افزایش تنش کمبود آب، افزایش می‌یابد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸ الف). مشاهده شده‌است که شوری باعث کاهش بیوماس گیاه می‌شود (چانگ و همکاران، ۲۰۱۴؛ میسرا و گوپتا، ۲۰۰۶).

1. Periwinkle

2. Madagascar

تنش شوری به کار برده شده برای *C. roseus* منجر به جلوگیری از طویل شدن ریشه، طویل شدن ساقه، سطح کل برگ، وزن تر، وزن خشک و کاهش در فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و پلی فنول اکسیداز می شود. گیاه تحت تنش شوری که در معرض پروپیکونازول قرار داده شدند افزایش در طول ریشه، وزن تر و وزن خشک و افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و پلی فنول اکسیداز و کاهش در طول ساقه و سطح برگ را نشان دادند. تیمار پروپیکونازول اثرات تنش شوری بر گیاه *Catharanthus roseus* را اصلاح می کند (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸ ب).

مشاهده شده است که گیاه *C. roseus* که در معرض تنش سدیم کلرید قرار گرفته بودند کاهش کلی در رشد، محتوای کلروفیل، پروتئین ها و آنزیم های آنتی اکسیدانی را نشان دادند. افزایش ترشح آکالوئید مهم اجمالیسین از نظر پزشکی به عنوان یک واکنش به تنش سدیم کلرید است. کاربرد تریادیمفون بر گیاه تحت تنش شوری اثرات تنش شوری را اصلاح می کند. این امر باعث افزایش رشد ریشه و اندام هوایی، سطح برگ، وزن، محتوای کلروفیل، محتوای پروتئین و فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی می شود. افزایش در نرخ تولید اجمالیسین بعد از تیمار تریادیمفون بر گیاه تحت تنش شوری مشاهده شد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸).

جوانه زنی گیاهچه *C. roseus* با سطوح کم شوری تأخیر می یابد و در سطوح بالای شوری جلوگیری می شود. سطوح بالای شوری با کاهش بنیه گیاهچه همراه است. به نظر می رسد پراکسیداسیون لیپید تحت تنش شوری افزایش می یابد. تنش شوری هم چنین منجر به افزایش تجمع گلاسیسین بتائین و پرولین می شود. فعالیت پرولین اکسیداز با افزایش در شوری کاهش می یابد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷ ب).

گیاه *C. roseus* تحت تنش خشکی که در معرض تیمار کلسیم کلرید قرار گرفته بودند دارای مقادیر کمی از پرولین انباشته شده و مقادیر بالایی از پرولین اکسیداز بودند. کلسیم کلرید غلظت گلاسیسین بتائین را افزایش می دهد که این امر منجر به تنظیمات اسمزی می شود (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷ ج). گیاه *C. roseus* تحت تنش شوری در تیمار ۸۰ میلی مول سدیم کلرید توقف رشد را نشان دادند، اما این توقف رشد با به کار بردن پاکلوبوترازول کاهش می یابد. آسکوروبیک اسید و کاهش سطوح گلو تاتیون به طور معنی داری

توسط تیمار NaCl تحت تأثیر قرار می گیرند. گیاه تیمار شده با سدیم کلرید کاهش فعالیت کاتالاز در ریشه را نشان داد، اما این فعالیت با به کار بردن پاکلوبوترازول معکوس شده است (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷ د).

کتوکونازول اثرات تنش خشکی در *C. roseus* را کاهش می دهد. تنش خشکی غلظت و فعالیت آسکوروبیک اسید، محتوای آلفا-توکوفرول، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوروبات پراکسیداز، کاتالاز و پلی فنول اکسیداز را افزایش می دهد. گیاه تیمار شده با کتوکونازول افزایش در ترشح اجمالیسین را نشان می دهد. تیمار کتوکونازول با افزایش پتانسیل های آنتی اکسیدانی منجر به کاهش جزئی اثرات تنش خشکی می شود (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷ ه).

گیاهان تحت تنش خشکی افزایش در غلظت آمینو اسید، گلیسین بتائین و محتوای پرولین و کاهش در غلظت پرولین اکسیداز را نشان می دهند. آنزیم های آنتی اکسیداتیو به طور معنی داری در گیاهان تحت تنش خشکی افزایش می یابند (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷ و). تنش خشکی در *C. roseus* توانایی تولید اجمالیسین را افزایش می دهد. از این رو این گیاه را می توان به طور اقتصادی بر زمین های دارای کمبود آب کشت کرد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸ د).

نیتريت و آمونیوم به کار برده شده با نسبت ۱ به ۳ برای گیاه *C. roseus* به شدت از تبادل گازی فتوسنتزی و تجمع کربن جلوگیری کرد که این امر بازتاب علائم سمیت آمونیوم است. در گیاهانی که هفت روز در معرض محلول نیتروژن قرار گرفتند نسبت اندام هوایی به ریشه، نسبت وزن برگ و مقادیر ساکارز، گلوتامات، آسپارات، پرولین و ثرونین افزایش یافت (گو و همکاران، ۲۰۱۲).

سالیسیلیک اسید اثرات تنش خشکی بر گیاهان پروانش را اصلاح می کند. تنش آب به طور معنی داری سبب کاهش ویژگی های رشدی از قبیل ارتفاع بوته، شاخص سطح برگ و وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه می شود. تنش خشکی طولانی مدت منجر به تغییر مکانیسم های فتوسنتزی، فعالیت نترات ردوکتاز و کربونیک آنهیدراز می شود (ادریس و همکاران، ۲۰۱۱).

تنش کمبود آب تغییر در مقادیر آسکوروبیک اسید، آلفا-توکوفرول و گلو تاتیون را

القای می‌کند. تنش کمبود آب هم چنین فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز، پراکسیداز و پلی‌فنول اکسیداز را تغییر می‌دهد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸ه). غلظت اجمالیسین در ریشه هنگامی افزایش می‌یابد که گیاه پروانش با تنظیم کننده‌های رشد عرضه می‌شوند. سرپنتین، آلکالوئیدی دیگر، نیز با به کار بردن تنظیم کننده‌های رشد در ریشه افزایش می‌یابد. غلظت کاتارانتین به کاربرد تنظیم کننده‌های رشد ارتباطی ندارد اما با سن گیاه افزایش می‌یابد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۹).

قرار دادن پروانش در معرض دوز پایین اشعه UV-B افزایش بسیار اندکی در غلظت کاتارانتین و افزایش معنی‌دار در رونویسی ژن‌های کدکننده تریپتوفان دکربوکسیلاز و استریکتوسیدین سینتاز نشان می‌دهد (رمنی و چیلایه، ۲۰۰۷). کشت *Croesus* در معرض اشعه UV-B افزایش معنی‌دار در تولید و غلظت ترپنوئید ایندول آلکالوئید نشان دادند، که شامل پیش‌سازهای وین‌بلاستین و وین‌کریستین هستند. ۱۶۸ ساعت در معرض UV-B قرار گرفتن منجر به افزایش در غلظت لوچنریسین، سرپنتین و اجمالیسین، و کاهش در غلظت هورهامریسین می‌شود (بیندر و همکاران، ۲۰۰۹).

Dioscorea-۱۶-۲-۵

گونه‌های *Dioscorea* که به‌طور معمول به عنوان یام شناخته می‌شوند، متعلق به خانواده *Dioscoreaceae* هستند. این جنس از نظر پزشکی گونه‌های مهم زیادی دارد. *Dioscorea bulbifera* یک یام واقعی است که به عنوان سیب‌زمینی هوا شناخته می‌شود. این گیاه از نظر پزشکی مهم است و برای درمان التهاب ملتحمه، اسهال خونی و اسهال از آن استفاده می‌شود (گوواریت، ۲۰۱۴). *Discorea dregeana* نیز یک گیاه دارویی است که به‌طور معمول به عنوان یام سفید شناخته می‌شود. مواد تشکیل دهنده عمده زیست فعال در *Discorea* دیوسگنین است. تیمار مس سولفات به گیاه *D.bulbifera* توانایی آن‌ها را برای تولید دیوسگنین افزایش می‌دهد. افزایش در محتوای پرولین و پروتئین‌های مختلف با افزایش در غلظت مس سولفات نیز مشاهده شد (نرولا و همکاران، ۲۰۰۵).

تیمار پاکلوبوترازول *Discorea dregeana* اثرات مهم بر متابولیسم آنتی‌اکسیدانی

نشان داد. تغییر در مقادیر آلفا-توکوفرول، آسکوروبیک اسید و گلوکاتیون مشاهده شد. به طور مشابه، فعالیت آنزیم‌های هم‌چون سوپراکسید دیسموتاز، آسکوروبات پراکسیداز، پلی فنول اکسیداز و کاتالاز تغییر یافتند (جلیل و همکاران، ۲۰۰ ج). کمبود نیتروژن، فسفر و پتاسیم به طور منفی رشد گیاهچه یام سفید را تحت تأثیر قرار دادند (کولکاری و همکاران، ۲۰۰۷).

۶-۲-۱۶ – *Jatropha curcas*

Jatropha curcas یک گیاه گل‌دار متعلق به خانواده Euphorbiaceae است. این گیاه به عنوان محافظ کبد شناخته شده است. *J. curcas* گیاهی مقاوم به تنش است که به طور دائمی در خاک‌های حاشیه‌ای رشد می‌کند. این گیاه در مناطق خشک و نیمه خشک وجود دارد. *J. curcas* به عنوان یک گیاه دارویی برای قرن‌ها مورد استفاده قرار می‌گرفت. این گیاه منبع متابولیت‌های ثانویه بسیاری که دارای اهمیت دارویی هستند می‌باشد. برگ‌ها، شیر گیاهی، میوه‌ها و پوست درخت *J. curcas* حاوی گلیکوزیدها، تانن‌ها، فیتواسترول‌ها و فلاونوئیدها هستند که این مواد عامل فعالیت بیولوژیکی هستند. بذور *J. curcas* نه تنها از نظر دارویی مهم هستند بلکه هم‌چنین یک منبع بیودیزل امیدوارکننده هستند (موسومی و بیسن، ۲۰۰۸).

آنزیم دی-میو-اینوزیتول-۳-فسفات-سینتاز گیاه (*JcMIPS*) با تیمارهای تنش خشکی، تنش شوری، و دمای پایین به شدت بیش تر بیان می‌شوند. *JcMIPS* در کاتالیز دی-گلوکز-۶-فسفات به دی-میو-اینوزیتول-۳-فسفات دخیل است. مشاهده شده است که در طول تیمار دمای پایین، فعالیت *JcMIPS* بسیار کم است (وانگ و همکاران، ۲۰۱۱). غلظت‌های مختلف مس فعالیت آنزیم‌های مختلف *J. curcas* را تحت تأثیر قرار می‌دهد. افزایش غلظت مس منجر به کاهش در طویل شدن اندام هوایی و بیوماس گیاهچه می‌شود. در غلظت ۴۰۰ میکرومول مس، محتوای پروتئین در برگ و ریشه‌ها حداکثر است. حداکثر محتوای پروتئین در ساقه در غلظت ۸۰۰ میکرومول مس مشاهده شده است. فعالیت پراکسیداز در غلظت کم در برگ‌ها و ساقه‌ها تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد بلکه با افزایش مس افزایش می‌یابد. حداکثر فعالیت پراکسیداز در

ریشه‌ها در غلظت ۲۰۰ میکرومولار مس مشاهده شده‌است (گو و همکاران، ۲۰۰۸). در گیاه *curca Jatropha* که در معرض تنش کمبود آب قرار گرفتند با افزایش تنش، آسمیلاسیون کربن دی‌اکسید، تنفس و هدایت روزنه‌ای کاهش می‌یابد. گیاه تحت تنش و گیاه شاهد در محتوای نسبی آب و پرآبی تفاوتی با هم نداشتند. مشاهده شده‌است که گیاهی با کمبود آب شدید دارای حداکثر مقادیر کل قندهای محلول هستند. آمینواسیدها و گلیسین بتائین در مدیریت پتانسیل اسمزی دخیل هستند (سیلو و همکاران، ۲۰۱۰). در تنش کرومیوم، افزایش غلظت کرومیوم منجر به افزایش واکنش کاتالاز، آسکوروبات پراکسیداز و گلوکاتیون-اس-ترانسفراز می‌شود. این امر نشان می‌دهد که آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نقش کلیدی در محافظت گیاه از سمیت کرومیوم دارد. گیاه *J. curcas* به‌نحوی تحمل به کرومیوم دارد و می‌تواند در محیط‌های تحت تأثیر کرومیوم رشد کند (یاداو و همکاران، ۲۰۱۰).

روبان‌های در حال جوانه‌زدن و گیاهچه‌های در حال رشد *J. curcas* به سرعت جیوه را انباشته می‌کنند. افزایش در غلظت جیوه منجر به افزایش انباشته شدن جیوه می‌شود. بیوماس کوتیلدون‌ها، هیپوکوتیل‌ها و رادیکل‌ها با افزایش غلظت جیوه انباشته شده افزایش می‌یابند. نقطه اوج بیوماس در غلظت بیش از ۵۰ میکرومول جیوه به‌دست می‌آید. فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز، کاتالاز با افزایش غلظت جیوه افزایش می‌یابد (گو و همکاران، ۲۰۱۰).

تنش خشکی حتی در شرایط تنش سخت باعث حفظ محتوای نسبی آب بالا می‌شود. تنش آب ملایم نرخ خالص فتوسنتزی را تحت تأثیر قرار نمی‌دهد، بلکه این نرخ به‌طور معنی‌داری در شرایط تنش شدید کاهش می‌یابد. محتوای کلروفیل با هیچ نوع تنش خشکی کاهش نمی‌یابد (سپتا و همکاران، ۲۰۱۳). مقدار کم نیتروژن برای گیاهان بیوسنتز بیوماس خشک، سطح برگ و پرولین را در گیاهچه‌ها سرکوب می‌کند (وانگ و همکاران، ۲۰۱۱).

اثرات شوری در مقایسه با تنش گرما مضرتر هستند اما اثرات این دو تنش زمانی که با هم تلفیق می‌شوند افزایش می‌یابد. گرما به‌طور مطلوب تجمع گلیسین بتائین و کلروفیل را در برگ‌های تحت تنش شوری تحریک می‌کند. دفاع آنزیمی

آنتی اکسیدانی به عنوان نتیجه تلفیق تنش گرما و نمک آغاز می شود (سیلوا و همکاران، ۲۰۱۳). قرار گرفتن در معرض تنش یخ زدگی شدید نیز منجر به افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی می شود که این امر باعث افزایش تحمل به یخ زدگی می شود (آو و همکاران، ۲۰۱۳).

تنش خشکی هدایت روزنه ای و تنفس را کاهش می دهد. تنش خشکی شدید کربوهیدرات های محلول برگ، آمینواسیدهای آزاد و کل پروتئین ها را کاهش می دهد. فعالیت سوپراکسید دیسموتاز تا ۷۰ درصد افزایش می یابد در حالی که فعالیت مالون دی آلدئید به عنوان پاسخ به تنش تا ۶۰ درصد افزایش می یابد. گیاهان تحت تنش خشکی پیری برگ معنی داری نشان می دهند (آرکوورد و همکاران، ۲۰۱۱).

Momordica charantia – ۱۶-۲-۷

Momordica charantia به طور معمول به عنوان خربره تلخ یا کدوی تلخ شناخته می شود. این گیاه یکی از سبزیجات معمول باغچه است و استفاده های دارویی بسیاری دارد. این گیاه متعلق به یکی از خانواده های گیاهان دارویی، کدوئیان است. این گیاه به طور وسیع در آسیا و کارائیب رشد می کند و در آفریقا به عنوان یک داروی سنتی به مدت طولانی مورد استفاده قرار می گرفت. میوه آن درای اثر هیپوسیامیک است و از این رو می تواند برای بیماران دیابتی مورد استفاده قرار گیرد (گروور و یاداو، ۲۰۰۴). تیمار با تنش شوری موجب افزایش در فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پلی فنول اکسیداز، گلوکاتایون ردوکتاز و آسکوروبات در Momordica charantia شد. غلظت پروتئین گیاهان تحت تنش تنش در همه مراحل به جزء پیش از گل دهی کاهش می یابد (اگارول و شاهین، ۲۰۰۷). گیاه کدوی تلخ که با سدیم کلرید تیمار شدند کاهش معنی دار در نرخ جوانه زنی، شاخص جوانه زنی و شاخص خاصیت حیاتی نشان دادند. این علائم زمانی که گیاهان تحت تنش شوری با سیلیکون تیمار شده بودند به طور معنی داری افزایش یافتند. غلظت مالون دی آلدئید در برگ ها زمانی که تیمار با سیلیکون آغاز شود به طور قابل توجهی کاهش می یابد. فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و کاتالاز با به کار بردن تیمار سیلیکون برای گیاهان تحت تنش شوری به شدت افزایش می یابد (وانگ و همکاران، ۲۰۱۰).

Phyllanthus amarus - ۱۶-۲-۸

Phyllanthus amarus متعلق به خانواده Euphorbiaceae است. این گیاه یک علف کوچک می باشد که به دلیل خواص دارویی اش شناخته شده است. ماده موثره تهیه شده از گیاه *P. amarus* در برابر مشکلات معده، بیماری های دستگاه تناسلی، کبد، کلیه و عفونت های طحال مؤثر است. برگ ها تلخ و تند هستند و می توانند به عنوان مدر و ضد عفونی کننده استفاده شوند (پاتل و همکاران، ۲۰۱۱). *P. amarus* به عنوان علف هرز در زمین های متروکه و زمین های کشاورزی کشت شده است. این گیاه از نظر پزشکی مهم است و می تواند به عنوان یک محافظت کبدی قوی، مدر و عامل اشتها آور استفاده شود. اخیراً خواصی از *P. amarus* کشف شده اند که شاید در تولید داروی ضد هپاتیت بی کمک کنند (رای و همکاران، ۲۰۰۵).

اثرات غلظت های مختلف کادمیوم بر گیاه *P. amarus* بررسی شد. کادمیوم باعث کاهش معنی دار در وزن خشک و تر، طول اندام هوایی و ریشه، پروتئین، کلروفیل، کارتنوئیدها و قندهای مختلف می شود (رای و همکاران، ۲۰۰۵). ۹۰ روز بعد از تنش شوری، گیاه افزایش در پراکسیداسیون لیپید، هیدروژن پراکسید، لایسین بتائین و محتوای پرولین نشان داد. افزایش در غلظت سدیم کلرید فعالیت پرولین اکسیداز را در گیاه آزمایشی کاهش داد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷ ز).

Salvia officinalis - ۱۶-۲-۹

مریم گلی معمولی یا باغچه ای نیز به عنوان *Salvia officinalis* شناخته می شود. این گیاه بوته ای چندساله است که متعلق به خانواده نعنائیان است. این گیاه معمولاً برای درمان عفونت های دستگاه تنفسی فوقانی، دستگاه گوارش و پوست مورد استفاده قرار می گیرد (ابرو و مونه-بوش، ۲۰۰۸).

گیاه *Salvia officinalis* که در معرض تنش شوری قرار داشتند ۶۱ درصد کاهش رشد نشان دادند. کاربرد تنش ۱۰۰ میلی مول سدیم کلرید کل محتوای اسیدهای چرب را تا ۳۲ درصد کاهش داد. اسیدهای چرب اشباع نشده با افزایش در محتوای سدیم کلرید (NaCl) کاهش می یابند در حالی که محتوای اسیدهای چرب اشباع شده با افزایش در تنش شوری افزایش می یابد (تعزیت و همکاران، ۲۰۱۰).

افزایش غلظت سدیم کلرید تا ۱۰۰ میلی مول به طور معنی داری رشد *Salvia officinalis* را تا ۶۵ درصد کاهش داد. تیمار ۷۵ میلی مول NaCl منجر به افزایش در عملکرد روغن ضروری حاصل از گیاه مریم گلی می شود، در حالی که ۱۰۰ میلی مول NaCl منجر به کاهش عملکرد روغن می شود. ترکیبات روغن ضروری نیز با تغییر در غلظت نمک تغییر می یابد. در غلظت ۲۵ میلی مول NaCl، ویریدیفلورول ترکیب عمده روغن است، در ۵۰ و ۷۵ میلی مول NaCl ۱/۸-سینئول و در ۱۰۰ میلی مول NaCl مانول غالب است (تعزیت و همکاران، ۲۰۰۹).

گیاه مریم گلی رشد یافته تحت تنش شوری در مقایسه با گیاه آبیاری شده به طور معنی داری غلظت های بیش تری از کل مونترپن ها دارند (سلمر و کلونوچتر، ۲۰۱۳). مریم گلی در معرض کمبود آب پیری برگ را با سرعت بالا نشان می دهد. آغاز پیری برگ انباشته شدن سالیسیلیک اسید را افزایش می دهد و مقادیر جاسمونیک اسید را کاهش می دهد. این امر بیش تر در ارتباط با از دست دادن رنگدانه های فتوسنتزی و افزایش در دی آپواکسیداسیون است (ابرو و مونه-بوش، ۲۰۰۸).

کمبود آب منجر به کاهش پارامترهای مختلف رشد می شود. محتوای اسید چرب برگی و میزان ضریب پیوند دوگانه به شدت با خشکی کاهش می یابد. کاهش مقدار لینولئیک و پالمیک اسید نیز تحت تنش خشکی دیده شد و این امر باعث کاهش در میزان ضریب پیوند دوگانه می شود. تنش خشکی توانایی گیاه مریم گلی را برای تولید روغن ضروری افزایش می دهد، روغن های اصلی کافور و آلفا-توجون هستند. ترشح و غلظت این دو روغن تحت کمبود آب افزایش می یابد (بتایب و همکاران، ۲۰۰۹).

کمبود آب منجر به کاهش پتانسیل اسمزی می شود که این امر در ارتباط با کاهش بیوماس، محتوای کلروفیل و ارتفاع گیاه است. مقدار پلی فنول تحت کمبود آب افزایش می یابد و این افزایش تحت شرایط خشکی ملایم بالاترین مقدار است (بتایب و همکاران، ۲۰۱۱). گیاه تیمار شده با فسفر افزایش در بیوماس برگ نشان دادند اما بیوماس ریشه تحت تأثیر قرار نمی گیرد. تیمار کردن با فسفر پتانسیل آنتی اکسیدانی گیاه مریم گلی را افزایش می دهد (نل و همکاران، ۲۰۰۹). اشعه UV-B به مدت ۱۰ دقیقه موجب افزایش در پوتریسین در برگ ها و ریشه های مریم گلی

شد. نور UV-B سنتز پوتریسین، اسپریمیدین و اسپرمین را در مریم گلی تحت تأثیر قرار می‌دهد (ردیوکینا و همکاران، ۲۰۱۰).

با حضور ۱۰۰ میلی‌مول در لیتر سدیم کلرید رشد مریم گلی تا ۶۱ درصد کاهش می‌یابد. شوری در ۷۵ میلی‌مول در لیتر سدیم کلرید منجر به افزایش در غلظت فنولیک‌ها می‌شود (تعزیت و همکاران، ۲۰۱۲). اضافه کردن ۱۰۰ میلی‌مول سدیم کلرید در محلول غذایی منجر به کاهش بیوماس کل برگ، تعداد کل برگ‌ها، پتانسیل آب برگ، فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای و کلروفیل می‌شود. انباشته شدن یون‌های سدیم نیز با کاهش جدی در آسمیلایون کربن دی‌اکسید مشاهده شد (تونکتی و همکاران، ۲۰۱۲).

کاربرد تنش نور بر گیاه مریم گلی نشان داد که وزن خشک، تعداد برگ‌ها و دیگر پارامترهای فیزیولوژیکی با شدت نور همبستگی مثبت دارند. ارتفاع گیاه و رنگدانه فتوسنتزی برگ نیز با شدت نور همبستگی منفی دارند (زروداکیس و همکاران، ۲۰۱۲). کاربرد تنش کمبود آب بر مریم گلی منجر به ۷۳ درصد کاهش در وزن خشک می‌شود، تولید روغن‌های ضروری را تا ۶۹ درصد کاهش می‌دهد و محتوای نیتروژن را تا ۱۵ درصد افزایش می‌دهد. کاهش مقدار آب منجر به ۲۱ درصد کاهش در سطح فسفر، ۲۵ درصد کاهش در سطح پتاسیم و ۱۰ درصد کاهش در سطح منیزیم می‌شود (کورل و همکاران، ۲۰۱۲).

۱۰-۲-۱۶-Trachyspermum ammi

زنیان نام عمومی برای گیاه دارویی سنتی است که به لحاظ علمی با نام *Trachyspermum ammi* شناخته می‌شود (اشرف و عروج، ۲۰۰۶) و متعلق به خانواده Apiaceae است. منشأ گیاه در منطقه مدیترانه‌ای است. غلاف‌ها و برگ‌ها خوراکی هستند و به عنوان ضد عفونی کننده استفاده می‌شوند (یوگیتا و همکاران، ۲۰۱۴). در یک آزمایش، گیاه زنیان در ۶۷ روزگی در خاک شور در گلدان قرار داده شدند. افزایش در مقدار نمک منجر به کاهش در وزن تر و خشک برگ‌ها و ریشه‌ها شد، و عملکرد دانه را کاهش داد. کاهش ۵۰ درصدی در عملکرد دانه در ۱۲۰ میلی‌مول در لیتر

سدیم کلرید مشاهده شد (اشرف و عروج، ۲۰۰۶). جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه به‌طور معنی‌داری در حضور تنش سدیم کلرید به تأخیر افتاد. مشاهده شده‌است که قندهای احیا شده، پرولین، گلیسین بتائین و کل قندها در گیاه با افزایش شوری انباشته می‌شوند (یوگیتا و همکاران، ۲۰۱۴).

تنش خشکی به‌طور معنی‌داری مکانیسم‌های گیاه را تغییر می‌دهد، نرخ تنفس و هدایت روزنه‌ای با افزایش تصاعدی در سطح تنش به‌شدت کاهش می‌یابد، و غلظت کربن دی‌اکسید نیز افزایش می‌یابد. ارتفاع گیاه، وزن تر و خشک به‌دلیل تنش خشکی کاهش می‌یابند. محتوای کل فنولیک و محتوای کلروفیل با افزایش در معرض تنش خشکی قرار گرفتن افزایش می‌یابند. تولید متابولیت‌های ثانویه نیز به‌طور معنی‌داری تحت تنش افزایش می‌یابند (ازهر و همکاران، ۲۰۱۱).

Withania somnifera - ۱۶-۲-۱۱

Withania somnifera یک گیاه هندی که به لحاظ دارویی مهم است. این گیاه به مدت ۳۰ روز برای بررسی اثرات سمی در معرض سولفات مس (CuSO_4) قرار گرفت. نتایج کاهش در وزن تر، طول اندام هوایی، طول ریشه، محتوای کلروفیل و کارتنوئید نشان دادند. این گیاه توانایی بسیاری برای رشد در مناطق آلوده به مس دارند اما تغییرات فیزیولوژیکی بسیاری از جمله افزایش در محتوای کل فنولیک مشاهده شد. گیاه تیمار شده با مس ممکن است فعالیت بیولوژیکی‌شان را از دست بدهند، لذا ارزیابی فعالیت دارویی گیاه Withania تیمار شده با مس قبل از استفاده آن‌ها ترجیح داده می‌شود (خاتون و همکاران، ۲۰۰۸).

تنش شوری به‌کار برده شده برای W.somnifera درصد جوانه‌زنی، رشد اولیه گیاهچه و محتوای کلروفیل را کاهش می‌دهد. این امر هم‌چنین آنتی‌اکسیدان‌های مانند آسکوربیک اسید را تحت تأثیر قرار می‌دهد، و منجر به کاهش گلوتاتیون و آلفا-توکوفرول در همه قسمت‌های گیاه می‌شود. فعالیت کاتالاز، سوپر اکسید دیسموتاز، پراکسیداز و پلی-فنول اکسیداز نیز به‌طور معنی‌داری در نتیجه تنش شوری تغییر می‌یابند (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸). تولید ویتانولید (متابولیت ثانویه) در W.somnifera

در اثر تنش سالیسیلیک اسید، تنش متیل جاسمونات و صدمه مکانیکی افزایش می یابد (اختر و همکاران، ۲۰۱۳).

قرار دادن *W.somnifera* در معرض تنش خشکی منجر به کاهش در سطح برگ، رنگدانه فتوسنتزی، طول ریشه، طول اندام هوایی و فعالیت فتوسنتزی می شود. افزایش پنج درصدی در محتوای ویتافرین A تحت تنش خشکی دیده شده است (کانن و کولاندایلو، ۲۰۱۱). تریادیمفون به کار برده شده برای *W.somnifera* طول اندام هوایی و سطح برگ را کاهش می دهد و طول ریشه را افزایش می دهد. آنتی اکسیدانت های مانند آسکوروبیک اسید، گلوکاتیون و آلفا-توکوفرول در نتیجه تیمار تریادیمفون افزایش می یابند. این امر هم چنین آنزیم های آنتی اکسیدانی از جمله سوپر اکسید دیسموتاز، پراکسیداز، پلی فنول اکسیداز و کاتالاز را افزایش می دهد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸).

اندام هوایی *W.somnifera* رشد یافته در محیط آزمایشگاهی در معرض انواع مختلفی از تنش های نمک قرار گرفت. مشاهده شد که نفوذپذیری غشا، پراکسیداسیون لیپید و سیستم آنتی اکسیدانی در نتیجه تنش شوری قرار افزایش می یابد. غلظت نمک بالاتر با افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی در ارتباط است. بیش ترین افزایش در فعالیت برای پراکسیداز به دست آمد در حالی که کاتالاز پاسخ گویی کم تری به تنش شوری دارد (سایبر و همکاران، ۲۰۱۲).

متابولیت های ثانویه زیست فعال تولید شده از *W.somnifera* به طور کلی به عنوان ویتانولیدها شناخته می شوند. گیاه *W.somnifera* که در معرض تنش مس قرار داشتند روند کاهشی در پارامترهای رشد نشان می دهند. طول ریشه، طول اندام هوایی، طول برگ و تعداد کل برگ ها به طور قابل توجهی در نتیجه تنش مس کاهش می یابند. تنش مس موجب تولید ایزوفروم های آنزیم های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و گواپاکول پراکسیداز می شود، که می توانند به عنوان نشان گرهای سمیت مس عمل کنند (روت و همکاران، ۲۰۱۳).

تیمار کردن گیاه با اشعه UV-B منجر به کاهش بیوماس و افزایش محتوای مالون دی آلدئید در ریشه و اندام هوایی می شود. گونه های فعال اکسیژن و هیدروژن

پراکسید در نتیجه قرار گرفتن در معرض نور UV-B در برگ‌ها افزایش می‌یابد اما در ریشه کاهش می‌یابد. فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی تحت UV-B افزایش می‌یابد (تکشاکی و اگرآوال، ۲۰۱۴).

۳-۱۶- نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

تنش‌های غیرزیستی مانند خشکی، نمک، نور، دما و تنش فلزات سنگین منجر به افزایش اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی می‌شود. این امر ثابت می‌کند که پاسخ گیاهان دارویی به تنش در قالب آنتی‌اکسیداسیون است که یک مکانیسم برای مقاومت گیاه می‌باشد. تولید متابولیت‌های ثانویه زیست فعال در گیاهان در نتیجه شرایط تنش افزایش می‌یابد، بنابراین در آینده تنش‌ها می‌توانند به‌طور مثبت به منظور افزایش خواص دارویی یک گیاه خاص استفاده شوند.

تحقیق بر واکنش‌های گیاه به تحمل تنش ضروری است، که این امر شامل متابولومیک‌ها، پروتئومیکس‌ها و ترانسکریپتومیک‌ها است. مطالعات نشان دادند که بسیاری از واکنش‌های فیزیولوژیکی گیاهان را می‌توان با افزایش یا کاهش بیان ژن‌ها و پروتئین‌ها، حتی قبل از شروع واکنش پیش‌بینی کرد (اقایی و همکاران، ۲۰۱۳). ژنومیکس عملکردی و دیدگاه سیستم‌های بیولوژیکی می‌توانند برای درک شبکه‌های مقیاس ژنوم مورد نیاز برای ایجاد مقاومت طولانی مدت به تنش‌های زیست محیطی مورد استفاده قرار گیرند. این امر ممکن است به شناسایی مسیرهای خاص و ژن‌های مرتبط با تنش منجر شود (کابللو و همکاران، ۲۰۱۴؛ جوگایه و همکاران، ۲۰۱۳).

قدردانی

نویسندگان از ریاست مرکز تحقیقات علمی-پژوهشی دانشگاه شاه سعود برای تأمین بودجه گروه پژوهشی شماره RG014-1435 کمال قدردانی را دارند.

منابع

- Abe H, Sakaguchi M, Odashima S, Arichi S (1982) Protective effect of saikosaponin-d isolated from *Bupleurum falcatum* L. on CCl₄-induced liver injury in the rat. *Naunyn-Schmiedeberg's Arch Pharmacol* 320(3): 266–271.
- Abreu ME, Munne-Bosch S (2008) Salicylic acid may be involved in the regulation of drought-induced leaf senescence in perennials: a case study in field-grown *Salvia officinalis* L. plants. *Environ Exp Bot* 64(2): 105–112.
- Agarwal S, Pandey V (2004) Antioxidant enzyme responses to NaCl stress in *Cassia angustifolia*. *Biol Plant* 48(4): 555–560.
- Agarwal S, Shaheen R (2007) Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Momordica charantia*. *Braz J Plant Physiol* 19(2).
- Aghaei K, Komatsu S (2013) Crop and medicinal plants proteomics in response to salt stress. *Front Plant Sci* 4: 8.
- Ahmad SS (2007) Medicinal wild plants from Lahore-Islamabad Motorway (M-2). *Pak J Bot* 39(02): 355–375.
- Akhtar N, Gupta P, Sangwan NS, Snagwan RS, Trivedi PK (2013) Cloning and functional characterization of 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase gene from *Withania somnifera*: an important medicinal plant. *Protoplasma* 250(2): 613–622.
- Ali B, Wang B, Ali S, et al. (2013) 5-Aminolevulinic acid ameliorates the growth, photosynthetic gas exchange capacity, and ultrastructural changes under cadmium stress in *Brassica napus* L. *J Plant Growth Regul* 32(2): 604–614.
- Ao PX, Li ZG, Fan DM, Gong M (2013) Involvement of antioxidant defense system in chill hardening-induced chilling tolerance in *Jatropha curcas* seedlings. *Acta Physiol Plant* 35(1): 153–160.
- Arcoverde GB, Rodrigues BM, Pompelli MF, Santos MG (2011) Water relations and some aspects of leaf metabolism of *Jatropha curcas* young plants under two water deficit levels and recovery. *Braz J Plant Physiol* 23(2).
- Ashraf M, Orooj A (2006) Salt stress effects on growth, ion accumulation and seed oil concentration in an arid zone traditional medicinal plant ajwain

(*Trachyspermum ammi* [L.] Sprague). *J Arid Env* 64(2): 209–220.

Ashraf M, Mukhtar N, Rehman S, Rha ES (2004) Salt-induced changes in photosynthetic activity and growth in a potential medicinal plant Bishop's weed (*Ammi majus* L.). *Photosynthetica* 42(2): 543–550.

Azhar N, Hussain B, Ashraf MY, Abbasi KY (2011) Water stress mediated changes in growth, physiology and secondary metabolites of desi Ajwain (*Trachyspermum ammi* L.). *Pak J Bot* 43: 15–19.

Bandurska H, Cie-lak M (2013) The interactive effect of water deficit and UV-B radiation on salicylic acid accumulation in barley roots and leaves. *Environ Exp Bot* 94: 9–18.

Bartwal A, Mall R, Lohani P, Guru SK, Arora S (2013) Role of secondary metabolites and brassinosteroids in plant defense against environmental stresses. *J Plant Growth Regul* 32(1): 216–232.

Bettaieb I, Zakhama N, Wannes AW, Kchouk ME, Marzouk B (2009) Water deficit effects on *Salvia officinalis* fatty acids and essential oils composition. *Sci Hort* 120(2): 271–275.

Bettaieb I, Hamrouni-Sellami I, Borgou S, Limam F, Marzouk B (2011) Drought effects on polyphenol composition and antioxidant activities in aerial parts of *Salvia officinalis* L. *Acta Physiol Plant* 33(4): 1103–1111.

Bharti N, Yadav D, Barnawal D, Maji D, Kalra A (2013) *Exiguobacterium* oxidotolerans, a halotolerant plant growth promoting rhizobacteria, improves yield and content of secondary metabolites in *Bacopa monnieri* (L.) Pennell under primary and secondary salt stress. *World J Microbiol Biotech* 29(2): 379–387.

Binder BYK, Peebles CAM, Shanks JV, San KY (2009) The effects of UV-B stress on the production of terpenoid indole alkaloids in *Catharanthus roseus* hairy roots. *Biotech Progress* 25(3): 861–865.

Cabello JV, Lodeyro AF, Zurbiggen MD (2014) Novel perspectives for the engineering of abiotic stress tolerance in plants. *Curr Opin Biotech* 26: 62–70.

Chang BW, Cong WW, Chen Q, Zu YG, Tang ZH (2014) The influence of different forms and concentrations of potassium nutrition on growth and alkaloid metabolism in *Catharanthus roseus* seedling. *J Plant Interact* 9(1): 370–377.



Corell M, Garcia MC, Contreras JI, Segura ML, Cermeno P (2012) Effect of water stress on *Salvia officinalis* L. bioproductivity and its bioelement concentrations. *Comm Soil Sci Plant Anal* 43(1-2): 419–425.

Cui W, Gao C, Fang P, Lin G, Shen W (2013) Alleviation of cadmium toxicity in *Medicago sativa* by hydrogen-rich water. *J Hazardous Mater* 260: 715–724.

Gao S, Ou-Yang C, Tang L, et al. (2010) Growth and antioxidant responses in *Jatropha curcas* seedling exposed to mercury toxicity. *J Hazardous Mater* 182(1-3): 591–597.

Gao S, Yan R, Cao M, Yang W, Wang S, Chen F (2008) Effects of copper on growth, antioxidant enzymes and phenylalanine ammonia-lyase activities in *Jatropha curcas* L. seedling. *Plant Soil Environ* 54(3): 117–122.

Gill SS, Hasanuzzaman M, Nahar K, Macovei A, Tuteja N (2013) Importance of nitric oxide in cadmium stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem* 63: 254–261.

Govaerts R (2014) *Dioscorea bulbifera*. Kew Royal Botanical Gardens. 1033(1753). Assessed on 4th August 2014.

Grover JK, Yadav SP (2004) Pharmacological actions and potential uses of *Momordica charantia*: a review. *J Ethnopharmacol* 93(1): 123–132.

Guo XR, Zu YG, Tang ZH (2012) Physiological responses of *Catharanthus roseus* to different nitrogen forms. *Acta Physiol Plant* 34(2): 589–598.

Gurib-Fakim A (2006) Medicinal plants: traditions of yesterday and drugs of tomorrow. *Mol Aspects Med* 27: 1–93.

Hamayun M (2007) Traditional uses of some medicinal plants of Swat Valley, Pakistan. *Ind J Trad Know* 6(4): 636–641.

Hamayun M, Khan MA, Chudhary MF, Ahmad H (2006) Studies on traditional knowledge of medicinal herbs of Swat Kohistan, District Swat, Pakistan. *J Herbs Spices Med Plants* 12(04): 11–28.

Hasanuzzaman M, Hossain MA, da Silva JAT, Fujita M (2012) Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: antioxidant defense is a key factor. In: Venkateswarlu B, Shanker A, Shanker C, Maheswari M (eds), *Crop Stress Management: Perspectives and Strategies*. Springer, New York, pp. 261–315.



Idrees M, Khan MMA, Naeem M, et al. (2011) Modulation of defence responses by improving photosynthetic activity, antioxidative metabolism, and vincristine and vinblastine accumulation in *Catharanthus roseus* (L.) G. Don through salicylic acid under water stress. *Russ Agric Sci* 37(6): 474–482.

Jaleel CA, Gopi R, Manivannan P, Panneerselvam R (2007a) Responses of antioxidant defense system of *Catharanthus roseus* (L.) G. Don. to paclobutrazol treatment under salinity. *Acta Physiol Plant* 29(3): 205–209.

Jaleel CA, Gopi R, Sankar B, et al. (2007b) Studies on germination, seedling vigour, lipid peroxidation and proline metabolism in *Catharanthus roseus* seedlings under salt stress. *South Afr J Bot* 73(2): 190–195.

Jaleel CA, Manivannan P, Gomathinayagam M, Sridharan R, Panneerselvam R (2007c) Responses of antioxidant potentials in *Dioscorea rotundata* Poir. following paclobutrazol drenching. *Compt Rend Biol* 330(11): 798–805.

Jaleel CA, Manivannan P, Kishorekumar A, et al. (2007d) Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. *Colloids Surfaces B: Biointerfaces* 59(2): 150–157.

Jaleel CA, Manivannan P, Lakshmanan GMA, Sridharan R, Panneerselvam R (2007e) NaCl as a physiological modulator of proline metabolism and antioxidant potential in *Phyllanthus amarus*. *Compt Rend Biol* 330(11): 806–813.

Jaleel CA, Manivannan P, Sankar B, et al. (2007f) Water deficit stress mitigation by calcium chloride in *Catharanthus roseus*: effects on oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation. *Colloids Surfaces B: Biointerfaces* 60(1): 110–116.

Jaleel CA, Manivannan P, Sankar B, et al. (2007g) Induction of drought stress tolerance by ketoconazole in *Catharanthus roseus* is mediated by enhanced antioxidant potentials and secondary metabolite accumulation. *Colloids Surfaces B: Biointerfaces* 60(2): 201–206.

Jaleel CA, Gopi R, Kishorekumar A, Manivannan P, Sankar B, Panneerselvam R (2008a) Interactive effects of triadimefon and salt stress on antioxidative status and ajmalicine accumulation in *Catharanthus roseus*. *Acta Physiol Plant* 30(3): 287–292.

Jaleel CA, Gopi R, Manivannan P, et al. (2008b) Endogenous hormonal and enzymatic responses of *Catharanthus roseus* with triadimefon application

under water deficits. *Compt Rend Biol* 331(11): 844–852.

Jaleel CA, Gopi R, Manivannan P, Gomathinayagam M, Murali PV, Panneerselvam R (2008c) Soil applied propiconazole alleviates the impact of salinity on *Catharanthus roseus* by improving antioxidant status. *Pesticide Biochem Physiol* 90(2): 135–139.

Jaleel CA, Gopi R, Manivannan P, Gomathinayagam M, Sridharan R, Panneerselvam R (2008d) Antioxidant potential and indole alkaloid profile variations with water deficits along different parts of two varieties of *Catharanthus roseus*. *Colloids Surfaces B: Biointerfaces* 62(2): 312–318.

Jaleel CA, Gopi R, Manivannan P, Panneerselvam R (2008e) Exogenous application of triadimefon affects the antioxidant defense system of *Withania somnifera* Dun. *Pesticide Biochem Physiol* 91(3): 170–174.

Jaleel CA, Lakshmanan GMA, Gomathinayagam M, Panneerselvam R (2008f) Triadimefon induced salt stress tolerance in *Withania somnifera* and its relationship to antioxidant defense system. *South Afr J Bot* 74(1): 126–132.

Jaleel CA, Gopi R, Gomathinayagam M, Panneerselvam R (2009) Traditional and non-traditional plant growth regulators alters phytochemical constituents in *Catharanthus roseus*. *Process Biochem* 44(2): 205–209.

Jogaiah S, Govind SR, Tran LSP (2013) Systems biology-based approaches toward understanding drought tolerance in food crops. *Crit Rev Biotechnol* 33(1): 23–39.

Kannan ND, Kulandaivelu G (2011) Drought induced changes in physiological, biochemical and phytochemical properties of *Withania somnifera* Dun. *J Med Plant Res* 5(16): 3929–3935.

Keunen E, Peshev D, Vangronsveld J, Ende WVD, Cuypers A (2013) Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. *Plant Cell Environ* 36(7): 1242–1255.

Khammari I, Galavi M, Ghanbari A, Solouki M, Poorchaman MRA (2012) The effect of drought stress and nitrogen levels on antioxidant enzymes, proline and yield of Indian Senna (*Cassia angustifolia* L.). *J Med Plant Res* 6(11): 2125–2130.

Khatun S, Ali MB, Hahn EJ, Paek KY (2008) Copper toxicity in *Withania somnifera*: growth and antioxidant enzymes responses of in vitro grown plants. *Environ Exp Bot* 64(3): 279–285.

Kulkarni MG, Street RA, Staden JV (2007) Germination and seedling growth requirements for propagation of *Dioscorea dregeana* (Kunth) Dur. and Schinz – a tuberous medicinal plant. *South Afr J Bot* 73(1): 131–137.

Marcone C, Ragozzino A, Seemuller E (1997) Dodder transmission of alder yellows phytoplasma to the experimental host *Catharanthus roseus* (periwinkle). *Eur J Forest Pathol* 27(6): 347–350.

Misra N, Gupta AK (2006) Effect of salinity and different nitrogen sources on the activity of antioxidant enzymes and indole alkaloid content in *Catharanthus roseus* seedlings. *J-Plant Physiol* 163(1): 11–18.

Mousumi D, Bisen PS (2008) *Jatropha Curcas* L., a multipurpose stress resistant plant with a potential for ethnomedicine and renewable energy. *Curr Pharm Biotech* 9(4): 288–306.

Narula A, Kumar S, Srivastava PS (2005) Abiotic metal stress enhances diosgenin yield in *Dioscorea bulbifera* L. cultures. *Plant Cell Rep* 24(4): 250–254.

Nasim SA, Dhir B (2010) Heavy metals alter the potency of medicinal plants. *Rev Environ Contam Toxicol* 203: 139–149.

Nell M, Votsch M, Vierheilig H, et al. (2009) Effect of phosphorus uptake on growth and secondary metabolites of garden sage (*Salvia officinalis* L.). *J Sci Food Agric* 89(6): 1090–1096.

Ovečka M, Takáč T (2013) Managing heavy metal toxicity stress in plants: biological and biotechnological tools. *Biotech Adv* 32(1): 73–86.

Patel JR, Tripathi P, Sharma V, Chauhan NS, Dixit VK (2011) *Phyllanthus amarus*: ethnomedicinal uses, phytochemistry and pharmacology: a review. *J Ethnopharmacol* 138(2): 286–313.

Qureshi MI, Abdin MZ, Qadir S, Iqbal M (2007) Lead-induced oxidative stress and metabolic alterations in *Cassia angustifolia* Vahl. *Biol Plant* 51(1): 121–128.

Radyukina NL, Shashukova AV, Mapelli S, Shevyakova NI, Kuznetsov VIV (2010) Proline controls the level of polyamines in common sage plants under normal conditions and at UV-B irradiation. *Russ J Plant Physiol* 57(3): 422–429.

Rai V, Khatoon S, Bisht SS, Mehrotra S (2005) Effect of cadmium on growth, ultramorphology of leaf and secondary metabolites of *Phyllanthus amarus* Schum. and Thonn. *Chemosphere* 61(11): 1644–1650.

Ramani S, Chelliah J (2007) UV-B-induced signaling events leading to enhanced production of catharanthine in *Catharanthus roseus* cell suspension cultures. *BMC Plant Biol* 7: 61.

Rasool S, Hameed A, Azooz MM, Muneeb-u-Rehman, Siddiqui TO, Ahmad P (2013) Salt stress: causes, types and responses of plants. In: Ahmad P, Azooz MM, Prasad M (eds), *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress*. Springer, Heidelberg, pp. 1–24.

Romero-Puertas MC, Rodriguez-Serrano M, Sandalio LM (2013) Protein S-nitrosylation in plants under abiotic stress: an overview. *Front Plant Sci* 4: 373.

Rout JR, Ram SS, Das R, Chakraborty A, Sudarshan M, Sahoo SL (2013) Copper-stress induced alterations in protein profile and antioxidant enzymes activities in the in vitro grown *Withania somnifera* L. *Physiol Mol Biol Plants* 19(3): 353–361.

Sabir F, Sangwan RS, Kumar R, Sangwan NS (2012) Salt stress-induced responses in growth and metabolism in callus cultures and differentiating in vitro shoots of Indian ginseng (*Withania somnifera* Dunal). *J Plant Growth Regul* 31(4): 537–548.

Saeidnejad AH, Kafi M, Khazaei HR, Pessarakli M (2013) Effects of drought stress on quantitative and qualitative yield and antioxidative activity of *Bunium persicum*. *Turk J Bot* 37: 930–939.

Said-al-Ahl HAH, Omer EA (2011) Medicinal and aromatic plants production under salt stress: a review. *Herba Polonica* 57(1): 72–87.

Sapeta H, Costa JM, Lourenco T, Maroco J, van der Linde P, Oliveira MM (2013) Drought stress response in *Jatropha curcas*: growth and physiology. *Environ Exp Bot* 8: 76–84.

Selmar D, Kleinwachter M (2013) Influencing the product quality by deliberately applying drought stress during the cultivation of medicinal plants. *Indust Crops Prod* 42: 558–566.

Shahbaz M, Noreen N, Perveen S (2013) Triaccontanol modulates photosynthesis and osmoprotectants in canola (*Brassica napus* L.) under saline stress. *J Plant Interact* 8(4): 350–359.

Sharma P, Jha AB, Dubey RS, Pessarakli M (2012) Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants

under stressful conditions. J Bot article ID 217037.

Shinwari MI, Khan MA (2000) Folk use of medicinal herbs of Margalla Hills National Park, Islamabad. J Ethnopharm 69: 45–56.

Shitole SM, Dhumal KN (2012) Effect of water stress by polyethylene glycol 6000 and sodium chloride on seed germination and seedling growth of *Cassia angustifolia*. Int J Pharma Sci Res 3(2): 528–531.

Silva EN, Ferreira-Silva SL, Viegas RA, Albenisio J, Silveira G (2010) The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. Environ Exp Bot 69(3): 279–285.

Silva EN, Vieira SA, Ribeiro RV, Ponte LFA, Ferreira-Silva SL, Silveira JAG (2013) Contrasting physiological responses of *Jatropha curcas* plants to single and combined stresses of salinity and heat. J Plant Growth Regul 32(1): 159–169.

Slama I, Ghnaya T, Messedi D, et al. (2007) Effect of sodium chloride on the response of the halophyte species *Sesuvium portulacastrum* grown in mannitol-induced water stress. J Plant Res 120(2): 291–299.

Smékalová V, Dos-osilová A, Komis G, Samaj J (2014) Crosstalk between secondary messengers, hormones and MAPK modules during abiotic stress signalling in plants. Biotech Adv 32(1): 2–11.

Taarit MB, Msaada K, Hosni K, Hammami M, Kchouk ME, Marzouk B (2009) Plant growth, essential oil yield and composition of sage (*Salvia officinalis* L.) fruits cultivated under salt stress conditions. Indust Crop Prod 30(3): 333–337.

Taarit MB, Msaada K, Hosni K, Marzouk B (2010) Changes in fatty acid and essential oil composition of sage (*Salvia officinalis* L.) leaves under NaCl stress. Food Chem 119(3): 951–956.

Taarit MB, Msaada K, Hosni K, Marzouk B (2012) Physiological changes, phenolic content and antioxidant activity of *Salvia officinalis* L. grown under saline conditions. J Sci Food Agric 92(8): 1614–1619.

Takshak S, Agrawal SB (2014) Effect of ultraviolet-B radiation on biomass production, lipid peroxidation, reactive oxygen species, and antioxidants in *Withania somnifera*. Biol Plant 58(2): 328–334.

Touneki T, Abreu ME, Khemira H, Munne-Bosch S (2012) Canopy position

determines the photoprotective demand and antioxidant protection of leaves in salt-stressed *Salvia officinalis* L. plants. *Environ Exp Bot* 78: 146–156.

Wang WG, Li R, Liu B, Li L, Wang SH, Chen F (2011) Effects of low nitrogen and drought stresses on proline synthesis of *Jatropha curcas* seedling. *Acta Physiol Plant* 33(5): 1591–1595.

Wang X, Fan P, Song H, Chen X, Li X, Li Y (2009) Comparative proteomic analysis of differentially expressed proteins in shoots of *Salicornia europaea* under different salinity. *J Proteome Res* 8(7): 3331–3345.

Wang X, Ou-Yang C, Fan ZR, Gao S, Chen F, Tang L (2010) Effects of exogenous silicon on seed germination and antioxidant enzyme activities of *Momordica charantia* under salt stress. *J Animal Plant Sci* 6(3): 700–708.

Wang Y, Frei M (2011) Stressed food – the impact of abiotic environmental stresses on crop quality. *Agric Ecosys Environ* 141(3–4): 271–286.

Wang Y, Huang J, Gou CB, Dai X, Chen F, Wei W (2011) Cloning and characterization of a differentially expressed cDNA encoding myo-inositol-1-phosphate synthase involved in response to abiotic stress in *Jatropha curcas*. *PCTOC* 106(2): 260–277.

Wa-kiewicz A, Muzolf-Panek M, Goliński P (2013) Phenolic content changes in plants under salt stress. In: Ahmad P, Azooz MM, Prasad M (eds), *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress*. Springer, Heidelberg, pp. 283–314.

Wei ZF, Luo M, Zhao CJ, et al. (2013) UV-induced changes of active components and antioxidant activity in postharvest pigeon pea [*Cajanus cajan* (L.) Millsp.] leaves. *J Agric Food Chem* 61(6): 1165–1171.

Yadav SK, Dhote M, Kumar P, Sharma J, Chakrabarti T, Juwarkar AA (2010) Differential antioxidative enzyme responses of *Jatropha curcas* L. to chromium stress. *J Hazardous Mater* 180(1-3): 609–615.

Yogita R, Nikam TD, Dhumal KN (2014) Seed germination and seedling physiology of ajowan (*Trachyspermum ammi* L.) under chloride salinity. *J Spic Aromat Crops* 23(1).

Zervoudakis G, Salahas G, Kaspiris G, Konstantopoulou E (2012) Influence of light intensity on growth and physiological characteristics of common sage (*Salvia officinalis* L.). *Braz Arch Biol Technol* 55(1).



Zhang N, Sun Q, Zhang H, et al. (2015) Roles of melatonin in abiotic stress resistance in plants. J Exp Bot 66: 647–656.

Zhu Z, Liang Z, Han R (2009) Saikosaponin accumulation and antioxidative protection in drought-stressed *Bupleurum chinense* DC. Plants. Environ Exp Bot 66(2): 326–333.



فصل ۱۷:

نقش پیام رسانی^۱ متیل گلی اوکسال^۲ و درگیری سیستم گلی کسالاز^۳ در واکنش های تنش غیر زیستی و تحمل^۴

-
1. Signalling
 2. Methylglyoxal
 3. Glyoxalase
 4. Tolerance

تاهسینا شرمین هوک، محمد انور حسین، محمد غلام مصطفی،

دیوید جی. بورریت و ماسایوکی فوجیتا

۱-۱۷- مقدمه

گیاهان ارگانسیم‌های غیرمتحرک^۱ هستند و اغلب در معرض شرایط نامساعدی قرار دارند که می‌تواند باعث ایجاد تنش شوند و بر متابولیسم، رشد، توسعه و بهره‌وری تأثیر بگذارند. تنش ناشی از عوامل محیطی تنش غیرزیستی نامیده می‌شود، در حالی که تنش ناشی از ارگانسیم‌های زنده که می‌توانند باعث ایجاد آسیب یا بیماری شوند، تنش زیستی نامیده می‌شود. شوری، خشکی، غرقابی، شدت درجه حرارت (گرما، سرما و یخ‌زدگی)، عدم تعادل مواد مغذی (سمیت و کمبود مواد معدنی)، آزون و اشعه UV-B و غیره تنش‌های غیرزیستی هستند که ناشی از وجود افراط یا کمبود در محیط فیزیکی هستند. این عوامل تنش غیرزیستی تأثیر مهمی بر کشاورزی جهانی دارند و دارای پتانسیل تقلیل متوسط عملکرد محصولات زراعی عمده تا میزان ۵۰ درصد هستند (برای و همکاران، ۲۰۰۰؛ منتری و همکاران، ۲۰۱۲؛ وانگ و همکاران، ۲۰۰۳). در آینده نزدیک به دلیل تغییرات آب و هوایی، تکرار^۲ و مدت زمان دوام تنش غیرزیستی افزایش می‌یابد (لامب، ۲۰۱۲). تغییر شرایط آب و هوایی، در ترکیب با نیاز به افزایش جهانی تولید غذا برای جمعیت در حال گسترش، به معنی نیاز فوری به واریته‌های زراعی متحمل به تنش است (اسماعیل و همکاران، ۲۰۱۳؛ موتاوا و همکاران، ۲۰۱۵؛ نیوتن و همکاران، ۲۰۱۳؛ تاکدا و متسوکا، ۲۰۰۸).

برخی از گیاهان برای بقاء، ظرفیت انطباق با عوامل مختلف تنش در سطوح مولکولی و سلولی و هم‌چنین در سطوح فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی را تکامل داده‌اند (رجب و همکاران، ۲۰۱۴؛ یاماگوچی-شینوزاکی و شینوزاکی، ۲۰۰۶). گیاهان با توسعه‌ی سازوکارهای سازگاری و دفاع از قبیل تنظیم سلول‌های محافظ روزنه و تغییر در بیان ژن‌های متعدد مرتبط با مسیرهای مختلف متابولیک و/یا سیستم‌های دفاع، تنش‌های غیرزیستی را تحمل می‌کنند (اوسکاب و همکاران، ۲۰۱۴). درک کامل واکنش‌های بیوشیمیایی و مولکولی گیاهان نسبت به عوامل تنش‌زا و تعامل مسیرهای مولکولی مرتبط برای توسعه محصولات زراعی متحمل به طیف وسیعی از تنش

1. Sessile

2. Frequency

حیاتی است چون این واکنش‌ها گیاهان را قادر به رشد و بهره‌وری در محیط‌های پر تنش می‌کنند (پرز-کلمنته و همکاران، ۲۰۱۲؛ شارما و همکاران، ۲۰۱۳). تولید آلدئید^۱ در گیاهانی که در معرض عوامل تنش‌زای زیستی و غیرزیستی هستند، در حال افزایش است (آهوجا و همکاران، ۲۰۱۲؛ کور و همکاران، ۲۰۱۴ الف، ب، ج؛ مانو، ۲۰۱۲). آلدئیدهای مختلفی در مسیرهای سلولی به عنوان واسطه^۲ متابولیسم کربوهیدرات‌ها، پروتئین، لیپید و فنیل پروپانویید^۳ وجود دارند (مانو و همکاران، ۲۰۰۹). این آلدئیدهای تولید شده تحت تنش، مولکول‌های بسیار واکنش‌گری^۴ هستند و پتانسیل تغییر پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک^۵ را دارند (بورچام، ۱۹۹۸؛ اوبرین و همکاران، ۲۰۰۵). به علاوه، آلدئیدها در غلظت کم می‌توانند به عنوان مولکول‌های پیام‌رسان القاءکننده بیان ژن‌های مرتبط با دفاع عمل کنند (المراس و همکاران، ۱۹۹۸؛ وبر و همکاران، ۲۰۰۴)، در حالی که آن‌ها در غلظت‌های بالا سیتوتوکسیک^۶ هستند. متیل گلیوکسال (CH_3COCHO ; MG) یک آلدئید کوچک اکسیژن‌دار معمول و یک ترکیب سمی درونی است که در شرایط تنش غیرزیستی در گیاهان تجمع می‌یابد (هوکو و همکاران، ۲۰۱۲ الف؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف). MG یک محصول جانبی مسیرهای متابولیکی متعدد از جمله گلیکولیز^۷، پراکسیداسیون^۸ لیپید و تخریب اکسیداتیو^۹ گلوکز^{۱۰} و پروتئین‌های گلیکیت^{۱۱} (کور و

-
1. Aldehyde
 2. Intermediates
 3. Phenylpropanoid
 4. Reactive
 5. Nucleic acids
 6. Cytotoxic
 7. Glycolysis
 8. Peroxidation
 9. Oxidative degradation
 10. Glucose
 11. Glycated proteins

همکاران، ۲۰۱۴ الف؛ شانگری و او برن، ۲۰۰۰) است. غلظت درونی MG می تواند در بسیاری از گونه های گیاهی در واکنش به عوامل تنش زا از قبیل شوری، خشکی، سرما، عناصر سنگین، سطوح بالای نور و غیره ۶-۲ برابر افزایش یابد (حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف). تولید خودبه خودی^۱ MG نتیجه غیر قابل اجتناب افزایش گلیکولیز در گیاهان تحت تنش می باشد (حسین و همکاران، ۲۰۰۹) و تجمع آن نشان می دهد که وابسته به واکنش های تنش اولیه است (یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف و ب). MG در محیط پرتنش می تواند به عنوان یک مولکول سمی و پیامرسانی در گیاهان عمل کند (هوگو و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۲ الف، ب و ج).

متیل گلیوکسال در سطوح سمی می تواند با پروتئین ها، لیپیدها و اسیدهای نوکلئیک (DNA یا RNA) واکنش نشان دهد و ترکیبی را تشکیل دهد که بتواند سیستم های دفاعی آنتی اکسیدانتی^۲ را غیرفعال کند (هوگو و همکاران، ۲۰۱۲ د؛ مارتینز و همکاران، ۲۰۰۱). این امر به نوبه خود سبب اختلال در عملکرد سلولی و در نهایت منجر به مرگ می شود. گیاهان برای مقابله با اثرات زیان بار MG دارای یک سیستم منحصر به فرد سم زدایی^۳ هستند (حسین و همکاران، ۲۰۱۱؛ وانگ و همکاران، ۲۰۰۳). سیستم گلی کسالاز برای سم زدایی MG مورد نیاز است در غیر این صورت در گیاهان تحت تنش تا سطوح کشنده افزایش می یابد (کور و همکاران، ۲۰۱۴ الف). علاوه بر سم زدایی MG، سیستم گلی کسالاز از طریق حفظ هموستازی گلوتاتیون^۴ در تحمل تنش اکسیداتیو نقش تسکین دهنده^۵ ایفا می کند (یاداو و همکاران، ۲۰۰۸). گلی کسالازهای گیاه (گلی کسالاز I (IGly) و گلی کسالاز II (ΠGly)) برای حفظ تحمل به تنش در گیاهان مهم در نظر گرفته می شوند (دوانشتان و همکاران، ۲۰۱۴؛ کور و همکاران، ۲۰۱۴ الف). در گیاهان تحت تنش گلی کسالازها به صورت مختلف تنظیم می شوند و

-
1. Spontaneous
 2. Antioxidant
 3. detoxification
 4. Glutathione Homoeostasis
 5. Ameliorating

بیان بیش از حد آن‌ها در گیاهان موجب تحمل به عوامل تنش زای غیرزیستی مختلف می‌شود (ویوروس و همکاران، ۲۰۱۳؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵، الف، ب و ج). بنابراین، اخیراً نقش تنظیمی سیستم گلی کسالاز در گیاهان متحمل به تنش غیرزیستی توجه بیش تری را در تحقیقات تنش گیاهی به خود جلب کرده است. در زمینه تغییرات اقلیمی، مطالعه بیش تر متابولیسم MG و تنظیم MG توسط سیستم گلی کسالاز تحت شرایط تنش غیرزیستی مطمئناً دانش فیزیولوژیکی در مورد تحمل به تنش غیرزیستی در گیاهان زراعی را تکمیل خواهد کرد (حسین و همکاران، ۲۰۱۱، ۲۰۱۴). در این فصل نقش پیامرسانی MG، با تمرکز بر درک فعلی از اثرات آن بر رشد گیاه و فرآیندهای توسعه‌ای مانند جوانه زدن^۱، بذر، طویل شدن^۲ ریشه و واکنش‌های تنش گیاه مانند هدایت روزنه‌ای^۳، تولید گونه‌های اکسیژن فعال^۴ (ROS)، افزایش کلسیم سیتوزولیک^۵، تصحیح فعالیت کانال داخلی پتاسیم (K_m) و بیان ژن واکنش گر به تنش مورد بحث قرار می‌گیرد. علاوه بر این، در این بررسی اهمیت سیستم گلی کسالاز در گیاهان برای سم‌زدایی MG، با تأکید خاص بر دخالت آن در واکنش‌های تنش گیاهی خلاصه خواهد شد.

۲-۱۷- تشکیل متیل گلی کسال^۶ در سلول‌های گیاه

متیل گلی کسال یک کتوالدئید دی کربونیل- α,β و واکنش گر است که به‌طور درونی از طریق واکنش‌های آنزیمی و غیر آنزیمی متعدد تشکیل می‌شود (شکرابورتی و همکاران، ۲۰۱۴). سهم نسبی مسیرهای آنزیمی و غیر آنزیمی برای تشکیل MG کل

-
1. Germination
 2. Elongation
 3. Stomatal conductance
 4. Reactive oxygen species
 5. Cytosolic calcium elevation
 6. Methylglyoxal
 7. α,β -Dicarbonyl ketoaldehyde

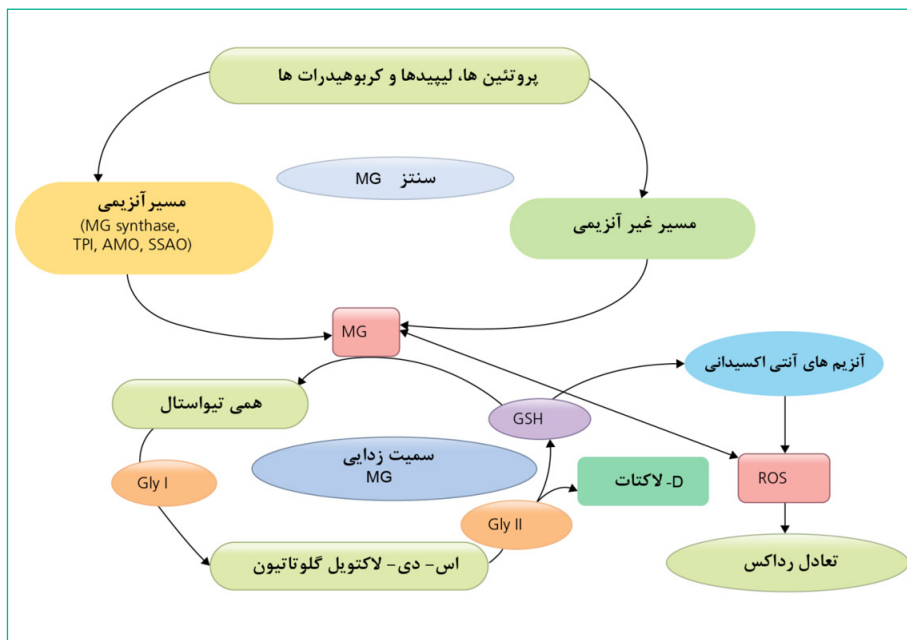
روشن نیست (چانگ و وو، ۲۰۰۶). تولید درونی MG از کربوهیدرات‌ها، پروتئین‌ها و متابولیسم لیپید (شکل ۱۷-۱) به طور گسترده‌ای در میکروارگانیسم‌ها از جمله مخمرها^۱ و در حیوانات گزارش شده‌است (آبوردو و همکاران، ۱۹۹۹؛ کوپر، ۱۹۸۴؛ کالاپوس و همکاران، ۱۹۹۲). اگرچه، تنها در سال‌های اخیر تولید درونی MG در گیاهان مورد مطالعه قرار گرفته است (حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵؛ الف، ب و ج، ۲۰۰۸). انتظار می‌رود که تولید MG در میتوکندری^۲، کلروپلاست^۳ و سیتوزول^۴ سلول گیاهی نیز رخ دهد (کور و همکاران، ۲۰۱۴ ج).

تحت شرایط فیزیولوژیکی طبیعی MG در گیاهان به طور خودبه‌خودی، به عنوان یک محصول جانبی واکنش‌های غیرآنزیمی در طول گلیکولیز، با واسطه فتوسنتزی گلیسرآلدئید-۳-فسفات^۵ (G3P) و دی‌هیدروکسی استون فسفات^۶ (DHAP) تشکیل می‌شود (دواناتان و همکاران، ۲۰۱۴؛ اسپارتر و همکاران، ۱۹۹۵؛ تاکاگی و همکاران، ۲۰۱۴؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف). تریوزفسفات‌ها^۷ متابولیت‌های ناپایداری هستند و برداشتن گروه فسفوریل^۸ با حذف-بتا^۹ از ۱،۲-ایندیولیت^{۱۰} این تریوزها منجر به تشکیل MG می‌شود (ریچارد، ۱۹۹۳؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ ج). MG همچنین می‌تواند به طور آنزیمی از G3P و DHAP (تریوزفسفات ایزومراز^{۱۱}) (TPI) واکنش بین G3P و DHAP را کاتالیز می‌کند) به عنوان یک محصول جانبی تولید شود (فیلیپس و تورنالی، ۱۹۹۳؛ پمپلینو و همکاران، ۱۹۹۰).

-
1. Yeasts
 2. Mitochondria
 3. Chloroplasts
 4. Cytosol
 5. Glyceraldehyde-3-phosphate
 6. Dihydroxyacetone phosphate
 7. Triose phosphate
 8. Phosphoryl
 9. Beta-elimination
 10. 1,2-enediolate
 11. Triose phosphate Isomerase

به علاوه، MG می تواند با متابولیسم استون^۱ تحت شرایط فیزیولوژیکی طبیعی تشکیل شود، به طوری که استون مونو-اکسیژناز^۲ تبدیل استون به استول^۳ را کاتالیز می کند و استول مونو-اکسیژناز^۴ (AMO) بعد از آن استول را به MG تبدیل می کند (کاسازا و همکاران، ۱۹۸۴). از این گذشته، MG از متابولیسم آمینواستون نیز^۵ تشکیل می شود، آمینواکسیداز حساس به سمیکربازید^۶ (SSAO) آمینواستون را به MG تبدیل می کند (لایلز، ۱۹۹۶). هم چنین ممکن است گروه آلدئید یک قند برای واکنش با یک آمینواسید^۷ آزاد یا آمینواسید پروتئین برای تولید یک بازشیف^۸ که بعد از آن می تواند توسط آرایش آمادری^۹ تبدیل به یک کربونیل واکنش گر مانند MG شود (ویستولی و همکاران، ۲۰۱۳). علاوه بر این، قندها حاوی یک گروه آلدئیدی هستند که می تواند برای تولید MG به طور خودکار اکسیداسیون و تخریب انجام دهند (ویستولی و همکاران، ۲۰۱۳). اگرچه، مسیرهای آنزیمی و غیرآنزیمی اصلی تشکیل MG در گیاهان شناخته شده هستند، ولی هنوز سهم نسبی آن ها در تشکیل MG روشن نیست.

-
1. Acetone
 2. Acetone mono-oxygenase
 3. Acetol
 4. Acetol mono-oxygenase
 5. Aminoacetone
 6. Semicarbazide-sensitive amino oxidase
 7. Aminoacid
 8. Schiff base
 9. Amadori rearrangement



شکل ۱۷-۱. یک نمای کلی از تشکیل متیل گلی کسال و سم زدایی از طریق سیستم گلی کسالاز در گیاهان. اصلاح شده از حسین و همکاران، ۲۰۱۱؛ کور و همکاران، ۲۰۱۴؛ الف؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۸. AMO، استول مونواکسیژناز؛ Gly I، گلی کسالاز؛ Gly II، گلی کسالاز؛ GSH، گلو تاتیون احیاء شده؛ MG، متیل گلی کسال؛ ROS، گونه ها اکسیژن فعال؛ SSAO، آمینواکسیداز حساس به سمی کربازید؛ TPI، ایزومرازهای تریوز فسفات.

۳-۱۷- سم زدایی متیل گلی کسال از طریق سیستم گلی کسالاز

متیل گلی کسال یک ژنوتوکسین^۱ پر قدرت و یک عامل گلیکوزی است (ربانی و تورنالی، ۲۰۱۴). از آن جایی که تحت شرایط نامساعد MG انباشته می شود، ارگانسیم های زنده از جمله، گیاهان و جانوران، مکانیسم های سم زدایی متعددی برای مبارزه با تنش به اصطلاح MG تکامل داده اند. سیستم گلی کسالاز یک جز جدایی ناپذیر و مسیر اصلی برای سم زدایی MG در ارگانسیم های زنده است (چانگ و همکاران، ۲۰۱۲؛ موتافیز و همکاران، ۲۰۱۴). این مسیر متابولیکی اغلب در سیتوزول سلول ها و

ارگانل‌های سلولی، به‌ویژه میتوکندری وجود دارد (ربانی و تورنالی، ۲۰۱۲؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۸). مسیر گلی‌کسلاز نقش مهمی در سازگاری به تنش و بسیاری از اختلالات بالینی ایفا می‌کند (کور و همکاران، ۲۰۱۳). وجود سیستم گلی‌کسلاز در گروه متنوعی از ارگانیسم‌های زنده از جمله گونه‌های متعدد گیاهی مشاهده شده است.

سیستم گلی‌کسلاز از دو آنزیم تشکیل شده- گلی‌کسلاز I، (لاکتویل‌گلوتاتیون لایس^۱؛ EC ۴،۴،۱۵) و گلی‌کسلاز II (هیدروکسی‌اسیل‌گلوتاتیون‌هیدرولاز^۲؛ EC ۳،۱،۲،۶)- که در هماهنگی برای تبدیل MG و ۲-اگسال-آلدئیدها^۳ به ۲-هیدروکسی‌اسیدهای^۴ آنها، با استفاده از GSH (گلوتاتیون کاهیده شده) به‌عنوان یک کوفاکتور^۵، عمل می‌کند (حسن‌زامن و همکاران، ۲۰۱۴؛ تورنالی، ۱۹۹۰). واکنش خودبه‌خودی بین MG و GSH، همیتیواستیل^۶ را تشکیل می‌دهد، که بعد از آن توسط IGIy به D-S-لاکتویل‌گلوتاتیون^۷ (SLG) تبدیل می‌شود. دومین واکنش، هیدرولیز^۸ SLG به D-لاکتیت کاتالایز^۹ توسط IGIy است و GSH دوباره به درون سیستم بازیافت می‌شود (شکل ۱۷-۱ را ببینید). سم‌زدایی MG از طریق دو واکنش غیرقابل بازگشت به‌وسیله آنزیم کاتالیز شده گلی-کسلاز انجام می‌شود، که از همیتیواستیل تشکیل شده از ترکیب خودبه‌خودی MG و GSH به‌عنوان یک سوبسترا برای تولید D-لاکتیت^{۱۰} استفاده می‌کند، در نتیجه GSH را در سیستم بازسازی می‌کند (کور و همکاران، ۲۰۱۴ الف). سم‌زدایی MG با سیستم

-
1. Lactoylglutathione lyase
 2. Hydroxyacglutathione
 3. 2-oxaldehydes
 4. 2-hydroxyacids
 5. Co-factor
 6. Hemithioacetal
 7. S-D-lactoylglutathione
 8. Hydrolysis
 9. D-lactate catalysed
 10. D-lactate

گلی کسالاز به شدت وابسته به قابلیت در دسترس بودن GSH سلولی است، به طوری که کمبود در GSH، تولید همیتیواسیتیل را محدود می کند، این امر منجر به انباشته شدن MG می شود (حسین و همکاران، ۲۰۱۱). سیستم گلی کسالاز مسیر اصلی برای سم زدایی MG است و طبیعت تکاملی حفاظت شده و حضور فراوان این سیستم نشان دهنده اهمیت آن در ارگانیسم های زنده است.

۴-۱۷- تغییر سطوح متیل گلی کسال در گیاهان در واکنش به تنش غیرزیستی

در همه ارگانیسم های زنده تحت شرایط رشد طبیعی، متیل گلی کسال در مقادیر کم وجود دارد و در واکنش به تنش غیرزیستی تا مقادیر سمی انباشته می شود (بانو و همکاران، ۲۰۱۰؛ گوش و همکاران، ۲۰۱۴؛ گومز اوجدا و همکاران، ۲۰۱۳؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ اپاهیایا و همکاران، ۲۰۱۱؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف). مقادیر پایه MG از ۳۰ تا ۹۰ میکرومول در گونه های مختلف گیاهی از جمله، برنج^۲، تنباکو^۳، براسیکا^۴، کدوتنبیل^۵ و Peninisetum کم است. در اندام مختلف گیاهی در واکنش به تنش غیرزیستی (نمک، خشکی، سرما، دماهای بالا و فلزات سنگین)، سطح MG در مدت زمان بسیار کوتاهی پس از قرار گرفتن در معرض تنش، افزایش ۶-۲ برابری نشان داد (حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ کومار و یاداو، ۲۰۰۹؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف). افزایش در سطوح MG در واکنش به تنش در گیاهچه های کدوتنبیل با افزایش فعالیت IGly مرتبط بود، این امر نشان دهنده پیوند شدید بین سطوح MG و سم زدایی MG از طریق سیستم گلی کسالاز است (حسین و همکاران، ۲۰۰۹). در سلول های BY-2 تنباکو در واکنش به تنش شوری افزایش قابل توجه (تقریباً دو برابری) در MG مشاهده شد (بانو و همکاران، ۲۰۱۰).

-
1. Modulation
 2. Rice
 3. Tobacco
 4. Brassica
 5. Pumpkin

اپاهیایا^۱ و همکاران (۲۰۱۱) نیز نشان دادند که مقدار MG در گیاهچه‌های^۲ سیب‌زمینی^۳ تحت تنش شوری افزایش می‌یابد. گومز اوجدا^۴ و همکاران (۲۰۱۳) در *Lepidium sativum* در واکنش به تنش کادمیوم^۵ (Cd) و سلنیوم^۶ (Se) یک افزایش وابسته به دوز در MG و گلی‌اوکسال مشاهده کردند، در حالی که گوش^۷ و همکاران (۲۰۱۴) در واکنش به تنش شوری در تنباکو افزایش دو برابری در MG را عنوان کردند.

احتمالاً دلیل عمده‌ی سطوح بالای MG افزایش نرخ گلیکولیز تحت تنش و/یا تخریب خودبه‌خودی تریوزفسفات‌ها به MG در طول پردازش پیش‌زمینه یا نمونه‌برداری است (کور و همکاران، ۲۰۱۴ الف). افزایش سریع در MG در واکنش به تنش غیرزیستی اشاره بر این امر دارد که تولید MG در گیاهان یک واکنش به تنش متداول است و بنابراین MG می‌تواند در واکنش به تنش برای گیاهان به‌عنوان یک پیام عمل کند (هوگو و همکاران، ۲۰۱۲ الف، ب، ج؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ کور و همکاران، ۲۰۱۴ ج؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف). جدای از تنش غیرزیستی، همچنین افزایش سریع (در عرض ۲۴ ساعت) در سطوح MG در گیاهچه‌های کدوتنبیل (*Cucurbita maxima* Duch.) در واکنش به تیمارهای هورمونی (2,4-D و ABA) مشاهده شد (حسین و همکاران، ۲۰۰۹). هم‌چنین به‌طور شگفت‌آوری، افزایش نزدیک به ۱۲۵ درصدی در سطوح MG در گیاهچه‌های کدوتنبیل در واکنش به تیمار نور سفید مشاهده شد، احتمالاً این امر به‌دلیل تغییر متابولسیم گیاهچه‌ها از هتروتروف^۸ به اتوتروف^۹ است (حسین و همکاران، ۲۰۰۹).

-
1. Upadyaya
 2. Seedling
 3. Potato
 4. Gomez ojeda
 5. Cadmium
 6. Selenium
 7. Gosh et al.
 8. Heterotrophic
 9. Autotrophic

۵-۱۷- نقش مهار کنندگی متیل گلی کسال در رشد و توسعه گیاه

متیل گلی کسال در غلظت‌های بالای سلولی می‌تواند رشد میکروارگانیسم‌ها و سلول‌های یوکاریوتی عالی را متوقف کند، و در نهایت آن‌ها را نابود کند (شارما و همکاران، ۲۰۱۲). متیل گلی کسال با DNA، RNA و پروتئین‌ها واکنش می‌دهد تا ترکیبات اضافی را تشکیل دهد، تخریب پروتئین‌ها با تغییر پسماندهای آرژنین، لیزین و سیستئین^۱ را افزایش می‌دهد و این امر منجر به غیرفعال کردن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی می‌شود (مارتینز و همکاران، ۲۰۰۱). تشکیل ROS، MG باعث کربونیل‌شدن^۲ پروتئین و اسیدهای نوکلئیک و تنش اکسیداتیو می‌شود که با اثرات سمی همراه است (ماروف و همکاران، ۲۰۱۴). طبق نظر هوکو^۳ و همکاران (۲۰۱۰)، MG به دلیل توقف تکثیر سلولی، غیر فعال کردن سلول‌ها، مهار سم‌زدایی ROS و در نتیجه اختلال در عملکرد سلولی برای سلول گیاهی سمی است.

در گیاهان، ارتباط نزدیکی بین سطح آلدئیدهای مشتق شده از لیپید پراکسید^۴ (LOOH) و آسیب سلولی ناشی از گرمای بیش از حد، سرما، اشعه UV-B، شوری و فلزات سمی وجود دارد (ازاکی و همکاران، ۲۰۰۸؛ ما و همکاران، ۲۰۰۷). کربونیل‌های^۵ واکنش‌گر مانند MG و آکرولین^۶ بر فعالیت فتوسنتزی گیاهان عالی و سیانوباکتری‌ها^۷ اثرات سمی دارند (شیماکوا و همکاران، ۲۰۱۴). اثرات این آلدئیدها به واکنش‌گری شیمیایی و غلظت درون سلولی آن‌ها بستگی دارد. آلدئیدهای بسیار واکنش‌گر می‌توانند حتی در سطوح پایین متابولیسم سلولی را تحت تأثیر قرار دهند، در حالی که آلدئیدهای کم‌تر واکنش‌گر تنها زمانی می‌توانند سمی باشند که سطوح آنها بسیار

1. Arg, Lys and Cys residues

2. Carbonylation

3. Hoque

4. Lipid peroxide

5. Carbonyls

6. Acrolein

7. Cyanobacteria

بیش تر از گونه های بسیار واکنش گر باشد (استر باور و همکاران، ۱۹۹۱). ۲-آلکان های بسیار سمی حتی در غلظت ۱۰ میکرومول می توانند رشد ریشه را متوقف کنند (ین و همکاران، ۲۰۱۰)، در حالی که آلدئید اکسیژنه MG زمانی که با ۲-آلکان ها مقایسه می شود تنها اثر متوسطی بر فتوسنتز دارد (مانو و همکاران، ۲۰۰۹). مکانیسم های سمیت سلولی^۱ MG در حیوانات و مخمرها به خوبی مورد بررسی قرار گرفته است، اما اطلاعات مربوط به اثرات مهاری MG بر رشد و توسعه در گیاهان عالی نادر است. با قرار گرفتن سویه های موتانت *Saccharomyces cerevisiae* که کمبود گلی کسالاز I دارند در معرض MG، توقف رشد و مرگ سلول مشاهده شد (پنینکس و همکاران، ۱۹۸۳). MG در غلظت ۵۰ میلی مول باعث کاهش قابلیت زیست پذیری سلول و در نهایت موجب مرگ سلول های *S. cerevisiae* می شود، در حالی که غلظت ۸ میلی مول MG بدون تأثیر بر قابلیت زیست پذیری سلول، رشد سلول را به طور موقت کاهش می دهد (میتا و همکاران، ۲۰۰۵). به علاوه، تنها زمانی که غلظت ۵۰ میکرومول آلدئید به محیط کشت اضافه شد، رشد *Hansenula mrakii* در کشت به طور برگشت ناپذیری توسط MG مهار شد (اینو و همکاران، ۱۹۹۱).

هم چنین سمیت MG در سلول های گیاه کشت شده در محیط آزمایشگاهی^۲ کاملاً مورد بررسی قرار گرفته است، ولی سمیت MG برای کل گیاه به طور گسترده بررسی نشده است. منیکار و رنجکار^۳ (۱۹۷۴) پیشنهاد کردند که MG اثر مهارکنندگی بر جوانه زنی بذور جو (*Hordeum vulgare*) دارد و میزان مهارکنندگی متناسب با غلظت MG بود. مهارکنندگی در غلظت های بالاتر از یک میکرومولار کامل و غیرقابل برگشت بود. در مورد نئوپلاسم کاج کشت شده، MG در ترکیب با آسکوربیک اسید^۴ توسعه ی جوانه های آغازین از نئوپلاسم^۵ را تقویت کرد، در حالی که رشد بافت های نئوپلاستیک^۶

1. Cytotoxic

2. In vitro

3. Mankikar & Rangekar

4. Ascorbic acid

5. Neoplasm

6. Neoplastic

را متوقف کرد (لیبر، ۱۹۹۵). یاداو^۱ و همکاران (۲۰۰۵ الف) دریافتند که انباشته شدن MG در تنباکو (*Nicotiana tabacum*) در طول تنش شوری می تواند چندین فرآیند توسعه مانند جوانه زنی بذر و رشد گیاهچه را به طور نامطلوب تحت تأثیر قرار دهد. هوک و همکاران (۲۰۱۲ الف) اظهار کردند که MG در غلظت یک میلی مول و بالاتر از آن می تواند به طور معنی داری جوانه زنی بذر و طویل شدن ریشه را در *Arabidopsis thaliana* متوقف کند. تیمار گیاهچه ها با دوز یک میلی مول یا بیش تر به مدت چهار روز، آثار کلروز^۲ قوی روی گیاهچه ها نشان داد که نشان دهنده آسیب سلولی است. مطالعات اخیر بر اثرات مهار کنندگی MG بر رشد و توسعه گیاه مصادف با بررسی اهمیت پیام رسانی MG در گیاهان شاید اثبات مفیدی داشته باشد.

۶-۱۷- متیل گلی کسال القاء کننده تولید ROS در سلول های گیاه تحت تنش

تنش غیر زیستی باعث اختلال در هموستازی^۳ سلولی گیاهان شده و این امر منجر به ساخت بیش از حد ROS می شود (سینگ و استرین، ۲۰۱۴)، که این مولکول ها به طور طبیعی توسط فرآیندهای متابولیکی مانند فتوسنتز و تنفس^۴ به میزان کم تولید می شوند. رایج ترین ROS ها اکسیژن سینگلت^۵ ($1O_2$)، سوپر اکسید آنیون^۶ ($O_2^{\bullet-}$)، هیدروژن پراکسید^۷ (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل^۸ ($OH^{\bullet}$) هستند. ROS ها در طبیعت بسیار واکنش گر هستند (حسنوزمان و همکاران، ۲۰۱۲ ب)، می توانند

-
1. Yadav
 2. Chlorosis
 3. Hemeostasis
 4. Respiration
 5. Singlet oxygen
 6. Super oxide anion
 7. Hydrogen peroxide
 8. Hydroxyl radical

به‌عنوان پیام‌رسان‌های ثانویه عمل کنند و در پیام‌رسانی، فرآیندهای توسعه‌ای و مربوط به تنش در گیاهان مشارکت کنند (اپل و هیرت، ۲۰۰۴). در گیاهان عالی، کلروپلاست، میتوکندری و پراکسی‌زوم‌ها^۱ منبع غالب تولید ROS هستند (اپل و هیرت، ۲۰۰۴؛ حسین و همکاران ۲۰۱۱؛ میتلر و همکاران، ۲۰۰۴)، اما ROSها می‌تواند توسط NAD(P)H اکسیدازهای پلاسمایی متصل به غشا^۲ و پراکسیدازهای مرتبط با دیواره سلولی^۳ نیز ایجاد شوند (بولول و همکاران، ۱۹۹۸؛ گرت و همکاران، ۲۰۰۰؛ مارتینز و همکاران، ۱۹۹۸؛ تورس و همکاران، ۲۰۰۲). به‌علاوه، اکسیدازهای آمین آپوپلاستیک^۴، اکسیدازهای اغزالات^۵ و پراکسیدازهای محتوی هم^۶ نیز ROS تولید می‌کنند (آن و همکاران، ۲۰۰۸؛ بولول و وجتاسزک، ۱۹۹۷، کونا و همکاران، ۲۰۰۶؛ میتلر، ۲۰۰۲). شواهد قابل توجهی در مورد تنش اکسیداتیو ناشی از MG در سلول‌های زنده وجود دارد. افزایش سطوح MG در سلول‌های حیوانی تحت تنش، تولید ROS را تحریک می‌کند (چنگ و وو، ۲۰۰۰؛ سو و همکاران، ۲۰۱۴)، این امر نشان‌دهنده ارتباط نزدیک بین دو ترکیب است (کنگ، ۲۰۰۳؛ شانگاری و او برین، ۲۰۰۰). شانگ^۷ و همکاران (۲۰۰۵) گزارش کردند که MG می‌تواند افزایش وابسته به غلظت-و زمان- در رادیکال‌های آزاد مانند H_2O_2 ، $O_2^{\bullet-}$ و پراکسی‌نیتريت را القاء کند. وانگ^۸ و همکاران (۲۰۰۹) و دسای^۹ و همکاران (۲۰۱۰) نیز اظهار داشتند که MG می‌تواند از طریق افزایش ساخت $O_2^{\bullet-}$ میتوکندریایی، نیتريك اکسید (NO) و پراکسی‌نیتريت باعث تنش اکسیداتیو میتوکندریایی شود. هم‌چنین MG می‌تواند به‌طور غیرمستقیم از راه

-
1. Peroxisomes
 2. Plasma membrane-bound NAD(P)H
 3. Cell wall-associated peroxidases
 4. Apoplastic amine oxidases
 5. Oxalate oxidases
 6. Heme-containing peroxidases
 7. Chang
 8. Wang
 9. Desai

تشکیل محصولات گلیکولیزی پیشرفته، تغییرات شیمیایی برگشت ناپذیر و پیوندهای متقابل در پروتئین‌ها، ROS (عمدتاً $O_2^{\bullet-}$) تولید کند (دسای و همکاران، ۲۰۱۰؛ وو و جورنیک، ۲۰۰۲؛ زو و همکاران، ۲۰۱۱). اگرچه، در مورد تولید ROS القاء شده توسط MG در سلول‌های گیاهی شناخت کمی وجود دارد. هوک و همکاران (۲۰۱۰) نشان دادند که کاربرد خارجی MG (10^{-5} میلی‌مول) می‌تواند فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند گلوکاتایون-اس-ترانسفراز^۱ (GST) را کاهش دهد و این امر می‌تواند به تنش اکسیداتیو در سلول‌های تنباکو (*Nicotiana tabacum* L. cv. BY-2) کمک کند. اخیراً، سایتو^۲ و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند که MG به جز این که بلافاصله بعد از تولید در کلروپلاست سم‌زدایی شود، به‌عنوان یک واسطه ذاتی که تولید اکسیژن در فتوسیسیم یک (PS I) را کاتالیز می‌کند منجر به تولید $O_2^{\bullet-}$ می‌شود. اگرچه، MG تولید ROS در سلول‌های نگهبان را حمایت می‌کند ولی آنزیم‌های مرتبط با آن‌ها هنوز شناسایی نشده‌اند.

هوک و همکاران (۲۰۱۲ ب) نشان دادند که MG در غلظت‌های مختلف فیزیولوژیکی می‌تواند تولید ROS در سلول‌های نگهبان *Arabidopsis* را تحریک کند. MG در غلظت یک میلی‌مول تولید $O_2^{\bullet-}$ در کل برگ‌های نوع وحشی *Arabidopsis* (Columbia-0) و در موتانت ناک-اوت^۳ $NAD(P)H^+$ اکسیداز (*atrbohD atrbohF*)، را حمایت کرد که نشان‌دهنده درگیری انفجار اکسیداتیو عمدتاً توسط پراکسیدازها و نه $NAD(P)H$ اکسیدازها است. این مطالعه نشان می‌دهد که MG در غلظت‌های فیزیولوژیکی (۱-۱۰ میلی‌مول) می‌تواند تولید ROS خارج سلولی توسط پراکسیدازهای حساس به سالیسیل هیدروکسامیک اسید^۴ (SHAM) را به‌طور برگشت ناپذیری القاء کند، که این امر بعد از آن با انباشت ROS درون سلولی ادامه می‌یابد. یافته‌های فوق به‌وضوح نشان می‌دهند که MG درونی می‌تواند باعث تولید ROS در گیاهان شود، که این امر می‌تواند یک واکنش تنش در نظر گرفته شود و در تنظیم چگونگی واکنش گیاهان به تنش غیرزیستی مهم باشد.

1. Glutathion -s-transferase

2. Saito

3. Knock-out

4. Salicylhydroxamic acid

۷-۱۷- نقش پیامرسانی متیل گلی اوکسال در تنظیم هدایت روزه‌ای

گیاهان برای تنظیم تبادل گاز، بهینه‌سازی تثبیت CO_2 فتوسنتزی و به حداقل رساندن تلفات آب به دلیل تنفس دارای منافذ روزه‌ای در برگ‌های خود هستند (اسچرودیر و همکاران، ۲۰۰۱؛ شیمازاکی و همکاران، ۲۰۰۷). گیاهان می‌توانند سلول‌های نگهبان را کنترل کنند و بدین طریق باز و بسته‌شدن روزه در واکنش به محرک‌های مختلف محیطی را تنظیم کنند. بسته‌شدن روزه یک پدیده انطباقی منحصر به فرد در گیاهان است که آن‌ها را قادر به مقاومت در برابر شرایط محیطی شدید می‌کند (خوکون و همکاران، ۲۰۱۱؛ اوسکاب و همکاران، ۲۰۱۴؛ اسچرودیر و همکاران، ۲۰۰۱). سلول‌های نگهبان یک سیستم بسیار پیشرفته برای تشخیص مکانیزم‌های اولیه انتقال پیام در گیاهان و ارزیابی مکانیزم‌های پیامرسانی فردی درون یک شبکه در یک سلول تنها، هستند (اسچرودیر و همکاران، ۲۰۰۱).

همان‌طور که سطوح MG تحت شرایط تنش افزایش می‌یابد، این احتمال وجود دارد که MG به‌عنوان یک مولکول پیامرسانی در گیاهان تحت تنش عمل کند (حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ کور و همکاران، ۲۰۱۴ ج). اطلاعات مربوط به نقش پیامرسانی MG در گیاهان عالی کمیاب است، اگرچه مدارکی یافت شده‌است که MG چندین مسیر انتقال پیام در مخمرها را فعال کرده است. در *Saccharomyces cerevisiae*، MG یک آبشار^۱ پروتئین کیناز گلیسرول- میتوژن- فعال (MAPK) با اسمولاریسم^۲ بالا را فعال می‌کند و نفوذ Ca^{2+} خارج سلولی را به درون سلول از طریق کانال‌های Ca^{2+} افزایش می‌دهد، مسیر پیامرسانی Ca^{2+} ، کلسینورین / Crzl- واسطه^۳ را تحریک می‌کند و به این ترتیب به‌عنوان یک پیام آغازگر عمل می‌کند (میتا و همکاران، ۲۰۰۵). در گیاهان، آبشارهای MAPK فرآیندهای مختلف از جمله مسیرهای پیامرسانی تنش زیستی و غیرزیستی مختلف را تنظیم می‌کنند (کومر و همکاران، ۲۰۱۳؛ پیترزچک و همکاران، ۲۰۰۹؛ رودریگز و همکاران، ۲۰۱۰). MPK9 و MPK12 در سلول‌های نگهبان بسیار بیان

1. Cascade

2. Osmolarity

3. Calcineurin/Crzl-mediated

می‌شوند و در بسته شدن روزنه دخیل هستند (جیمز و همکاران، ۲۰۰۹). علاوه بر این، در واکنش به انواع مختلفی از پیام‌های خارجی و داخلی در غلظت کلسیم سیتوزولیک ($[Ca^{2+}]_{cyt}$) در سلول‌های نگهبان روزنه تغییر رخ می‌دهد (بستیستیک و کولا، ۲۰۱۲؛ ساندرس و همکاران، ۱۹۹۹، ۲۰۰۲) و شواهد بسیار وجود دارد که افزایش کلسیم سیتوزولیک یک رویداد مهم در طول بسته شدن روزنه‌هاست (آلن و اسپرودیر، ۲۰۰۱).

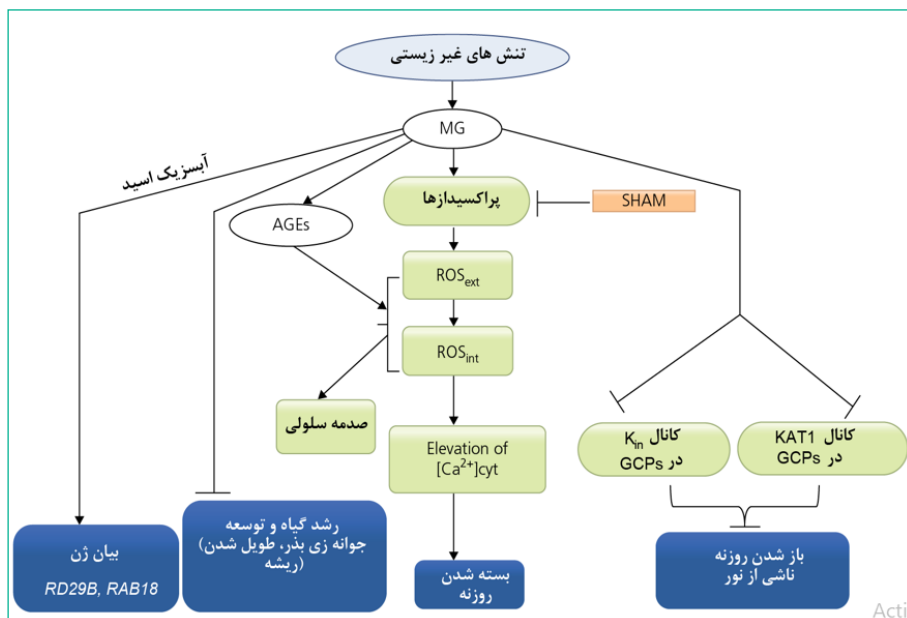
با توجه به این یافته‌ها در مخمرها، بررسی این که آیا MG در انتقال پیام در گیاهان عالی مشارکت دارد، ارزشمند است. برای ارزیابی نقش MG در پیام‌رسانی سلول نگهبان، هوک و همکاران (۲۰۱۲ ب و ج) با قرار دادن گیاه در معرض غلظت‌های مختلف MG، تنظیم هدایت روزنه‌ای در گیاه مدل *Arabidopsis* را بررسی کردند.

هوک و همکاران (۲۰۱۲ ب) پیشنهاد کردند که MG تا حداکثر دوز یک میلی‌مول می‌تواند به‌عنوان یک مولکول پیام از طریق القاء بسته شدن روزنه بدون کاهش دادن قابلیت حیات سلول‌های نگهبان عمل کند، اما غلظت‌های بالاتر از یک میلی‌مول MG سیتوتوکسیک^۱ خواهد بود. MG در یک رفتار وابسته به غلظت در غلظت‌های فیزیولوژیکی مختلف (۱-۱۰ میلی‌مول) بسته شدن برگشت ناپذیر روزنه را موجب می‌شود که شامل انفجار اکسیداتیو خارج سلولی و افزایش یون‌های کلسیم آزاد سیتوزولیک خواهد بود. این مطالعه به‌وضوح نشان داد که MG می‌تواند از طریق واسطه‌گری پراکسیدازهای حساس به SHAM منجر به تولید ROS خارج سلولی در *Arabidopsis* شود که با انباشت ROS درون سلولی و نوسانات ($[Ca^{2+}]_{cyt}$) در سلول‌های نگهبان که منجر به بسته شدن روزنه می‌شود ادامه می‌یابد. غلظت MG در سلول‌های گیاهان تحت تنش می‌تواند به سطح میلی‌مول برسد، البته اگر تفکیک سلولی MG نیز در نظر گرفته شود (مانو و همکاران، ۲۰۰۹). بنابراین، القاء بسته شدن روزنه احتمالاً به‌عنوان یکی از عملکردهای فیزیولوژیکی MG در گیاهان تحت تنش است.

باز شدن روزنه ناشی از انباشت پتاسیم در سلول‌های نگهبان است (هامبل و رسچک، ۱۹۷۱) و کانال‌های پتاسیم داخلی تصحیح شده (K_{in}) مسیری برای جذب پتاسیم به درون سلول‌های نگهبان فراهم می‌کنند (اسپرودیر و همکاران، ۱۹۸۷؛ تیل

و همکاران، ۱۹۹۲). جهش در دومین منفی KAT1 بیان شده در سلول‌های نگهبان باعث توقف بازشدن ناشی از نور در روزنه می‌شود (کواک و همکاران، ۲۰۰۱) و فعال‌سازی KAT1 رخدادی مهم در باز شدن روزنه است (هوک و همکاران، ۲۰۱۲ ج). هوک و همکاران (۲۰۱۲ ج) نشان دادند که MG می‌تواند باز شدن ناشی از نور در روزنه را در یک شیوه وابسته به نور متوقف کند. MG به‌طور معنی‌داری فعالیت کانال‌های K_{in} در پروتوپلاست سلول‌های نگهبان (GCPs) را مهار می‌کند و یک KTA1 کانال *Arabidopsis* به‌طور ناهمگون در تخمک‌های *Xenopus leaves* بیان می‌شود. این مطالعه نشان داد که حذف MG از جریان‌های کانال K_{in} در GCPs تا حدی ناشی از سرکوب فعالیت کانال KAT1 است و در ممانعت از اثر MG بر باز شدن روزنه ناشی از نور در *Arabidopsis* دخیل است. فسفوریلاسیون نواحی C-ترمینال KAT1 توسط پروتئین کیناز C (PKC) و پروتئین کیناز فعال شده در تنش به نام SnRK2,6 (پروتئین کیناز ۲/۶ وابسته به Snf1)، فعالیت کانال KAT1 را تغییر می‌دهد (ساتو و همکاران، ۲۰۰۹، ۲۰۱۰). بنابراین، MG می‌تواند این فعالیت را از طریق اصلاح نواحی C-ترمینال KAT1 تعدیل کند. اگرچه، این امر ممکن است دیگر اجزای مرتبط با مهار بازشدن روزنه‌ها را نیز تغییر دهد (شکل ۱۷-۲).

از آنجایی که در گیاهان تحت تنش از بازشدن روزنه ناشی از نور ممانعت می‌شود، هنوز روشن نیست که ممانعت MG از بازشدن روزنه ناشی از نور از دست رفتن آب تفرقی و حملات عوامل بیماری‌زا را به‌طور فیزیولوژیکی سرکوب می‌کند یا خیر. با این حال، بسته شدن روزنه ناشی از MG و ممانعت MG از باز شدن روزنه می‌تواند نقش پیام‌رسانی منحصر به فردی برای ارتباط MG با انتقال پیام سلول نگهبان در گیاهان عالی در نظر گرفته شود.



شکل ۱۷-۲- مدل نشان دهنده پیام رسانی متیل گلی اوکسال در Arabidopsis

در طول تنش های غیرزیستی، MG پراکسیدازهای حساس به SHAM را فعال می کند تا ROS خارج سلولی تولید کند که این امر منجر به انباشته شدن ROS و افزایش کلسیم سیتوزولیک در سلول های نگهبان می شود تا باعث بسته شدن روزنه شود. در حالی که MG کانال K_m و کانال KAT1 در GCPs را غیرفعال می کند تا باعث مهار باز شدن روزنه ناشی از نور شود. افزایش سطح بیش تر MG ساخت ROS را از طریق تشکیل AGEs القاء می کند، در نتیجه ROS سبب آسیب سلولی می شود. MG به طور مستقیم رشد گیاه و فرآیندهای توسعه از جمله جوانه زنی بذر و طویل شدن ریشه را مهار می کند. علاوه بر این، MG رونویسی ژن های RD29B و RAB18 و واکنشگر به تنش را در یک شیوه وابسته به آبسیزیک اسید تنظیم می کند. ABA: آبسیزیک اسید؛ AGEs: محصول نهایی گلیکاسیون پیشرفته؛ GCPs: پروتوپلاست سلول نگهبان؛ MG: متیل گلی اوکسال؛ ROS: گونه های فعال اکسیژن؛ SHAM: سالیسیل هیدروکسامیک اسید.

۸-۱۷- نقش هماهنگی^۱ متیل گلی اکسال و آبسزیک اسید^۲ در بیان ژن واکنشگر به تنش

در گیاهان، ژن‌های مختلفی توسط عوامل تنش‌زای غیرزیستی بیان می‌شوند و سطح mRNA آن‌ها پس از بازگشت به شرایط رشدی بدون تنش کاهش می‌یابد (انگرام و بارتل، ۱۹۹۶؛ شینوزاکی و یاماگوچی-شینوزاکی، ۲۰۰۰؛ توماشو، ۱۹۹۹). هورمون گیاهی آبسزیک اسید (ABA) نقش مهمی در فرآیندهای توسعه‌ای و نیز واکنش‌های سازگاری به تنش ناشی از محرک‌های محیطی در گیاهان دارد (کوئتر و همکاران، ۲۰۱۰؛ گولداک و همکاران، ۲۰۱۴؛ هوبارد و همکاران، ۲۰۱۰؛ وینر و همکاران، ۲۰۱۰). افزایش سطح ABA بیان بسیاری از ژن‌هایی که نقش‌های چندگانه در واکنش‌های گیاه و تحمل به تنش ایفا می‌کنند را تحریک می‌کند (فینکلستین و همکاران، ۲۰۰۲؛ یاماگوچی-شینوزاکی و شینوزاکی، ۲۰۰۶). جالب توجه است که بیان ژن‌های مختلف القاء شده در تنش هر دو مسیر وابسته به ABA و غیروابسته به ABA را درگیر می‌کند (یاماگوچی-شینوزاکی و شینوزاکی، ۲۰۰۶). ABRE (عنصر واکنشگر به ABA) و DRE (عنصر واکنشگر به دهیدراسیون^۳) / CRT (C-Reap T) به‌عنوان عناصر فعال‌کننده cis برای بیان ژن وابسته به ABA و غیروابسته به ABA عمل می‌کنند (شینوزاکی و یاماگوچی-شینوزاکی، ۲۰۰۷).

ژن‌های RD (واکنشگر به دهیدراسیون) در گیاهان تحت تنش بیان می‌شوند. در میان ژن‌های RD، RD29A و RD29B پروتئین‌های آب‌دوست^۴ دارای عملکردهای نامشخص که در براسیکاسه به تنش‌های سرما، خشکی و شوری به‌طور متفاوت واکنش نشان می‌دهند را به صورت رمز در می‌آورند (مسانه و همکاران، ۲۰۱۱؛ یاماگوچی-شینوزاکی و شینوزاکی، ۱۹۹۳). علاوه بر این، ژن RAB (واکنشگر به ABA)، RAB18، نیز پروتئین آب‌دوست غنی از گلیسین که در *A. thaliana* در

1. Co-ordinated

2. Absciscic acid

3. Dehydration

4. Hydrophilic

معرض دمای پایین یا خشکیدگی^۱ و در پاسخ به کاربرد خارجی ABA به طور ویژه انباشته می شود را رمزگذاری می کند (لانگ و پالوا، ۱۹۹۲). رونویسی RD29A، حاوی چندین DREs و یک ABRE در ناحیه پروموتور^۲، در مسیر غیر وابسته به ABA تنظیم^۳ می شود، در حالی که رونویسی RD29B و RAB18، دارای چندین ABREs، با مسیر وابسته به ABA تنظیم می شود (جیانگ و همکاران، ۲۰۰۸؛ مسانه و همکاران، ۲۰۱۱؛ یاماگوچی-شینوزاکی و شینوزاکی، ۱۹۹۴). همان طور که فیتوهورمون^۴ ABA به عنوان یک پیام رسان داخلی در واکنش گیاهان به تنش های زیستی و غیرزیستی و به عنوان یک عامل اصلی در تنظیم فرآیندهای توسعه ای و فیزیولوژیکی خدمت می کند (فوجی و همکاران، ۲۰۰۷؛ گولداک و همکاران، ۲۰۱۴؛ زو، ۲۰۰۲؛ یاماگوچی-شینوزاکی و شینوزاکی، ۲۰۰۶)، دخالت ABA در واکنش ها به دنبال انباشته شدن MG را نیز می توان پیش بینی کرد.

برای ارزیابی نقش هماهنگی MG و ABA در پیامرسانی MG در طول تنش، هوک و همکاران (۲۰۱۲ الف) اثر MG بر بیان انواع ژن های واکنشگر به تنش از جمله RD29A، RD29B و RAB18 در گیاهان نوع وحشی Arabidopsis (WT) و در گیاهان موتانت aba2-2 دارای کمبود ABA را بررسی کردند. این مطالعه نشان داد که MG اثری بر رونویسی RD29A در دو نوع گیاه ندارد، اما رونویسی RD29A و RAB18 در شیوه ای وابسته به غلظت به طور معنی داری افزایش می یابد. این یافته ها نشان می دهد که MG می تواند رونویسی ژن های تنش در Arabidopsis را از طریق مسیر وابسته به ABA تحت تأثیر قرار دهد. اگرچه، برای روشن شدن دخالت ABA داخلی در پیامرسانی MG بررسی های بیش تری نیاز است. این یافته که MG بیان ژن در گیاهان تحت تنش را القاء می کند در توافق با یافته های تحقیقات قبلی سازمان دهی نقش پیامرسانی MG از طریق فعال سازی ژن های تنش در مخمرهاست. در *Saccharomyces cerevisiae* و

-
1. Desiccation
 2. Promoter
 3. Upregulation
 4. Phytohormone

پروتئین کیناز فعال شده در تنش (SAPK)، Spc1، یک پروتئین کیناز فعال شده با میتوزن (MAPK)، Sty1، و یک فاکتور رونویسی دومین پایه‌ی لوسین زیپر^۱ (b-ZIP)، Pap1 عمل می‌کند (اوچیلرا و همکاران، ۲۰۰۵؛ تاکاتسوم و همکاران، ۲۰۰۶؛ زیون و همکاران، ۲۰۰۵).

مثال‌های فوق به‌وضوح نشان می‌دهد که MG می‌تواند واکنش‌های تنشی در گیاهان را با القاء بیان ژن‌های وابسته به تنش و از طریق برهمکنش با هورمون‌های مرتبط با تنش تعدیل کند. این مطالعات یک چهارچوب بالقوه برای تفسیر نقش‌های فیزیولوژیکی MG در سیستم‌های بیولوژیکی را ارائه می‌دهند.

۹-۱۷-درگیری مسیر گلی‌اوکسال در واکنش‌های گیاه و تحمل تحت تنش‌ها

سیستم گلی‌اوکسال یک مسیر منحصر به فرد است که برای سمیت‌زدایی از کتوآلدئیدهای بسیار واکنش‌گر در پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها وجود دارد (یاداو و همکاران، ۲۰۰۸). سیستم گلی‌اوکسال از طریق تعدیل واکنش‌های فیزیولوژیکی متعدد و مسیرهای متابولیک دارای اثرات مستقیم و غیرمستقیم بر گیاهان است. از زمان کشف گلی-اوکسال‌ها، چندین نقش به آن‌ها در گیاهان اختصاص داده شده‌است، مشارکت آن‌ها در واکنش‌های تنش و تحمل به تنش به‌طور گسترده تأیید شده‌است. علاوه بر سمیت‌زدایی MG، سیستم گلی‌اوکسال گلوکاتایون (GSH) را بازسازی می‌کند که نقش مهمی در تحمل به تنش ایفا می‌کند (نوکتور و همکاران، ۲۰۱۲؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف و ب)، زیرا GSH و نسبت بالایی از GSH/GSSG برای حفاظت کارآمد در برابر تنش اکسیداتیو مورد نیاز است. گذشته از سمیت‌زدایی مستقیم MG و حفظ نسبت GSH/GSSG، گلی‌اوکسال‌ها برای عملکرد آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی از جمله گلوکاتایون ردوکتاز (GR)، GST، گلوکاتایون پراکسیداز (GPX)، اسکوروپات پراکسیداز (□□□)، و غیره

که از گلوکاتینون به طور مستقیم و غیرمستقیم استفاده می کنند نیز مهم است (یاداو و همکاران، ۲۰۰۸). گیاهان در معرض تنش تجمع سریع MG و ROS را نشان می دهند، و سمیت زدایی توسط سیستم گلی اوکسال یک مکانیسم مهم برای تحمل تنش های غیرزیستی و زیستی در نظر گرفته می شود (بانو و همکاران، ۲۰۱۰؛ حسین و فوجیتا، ۲۰۰۹؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۱؛ اوپهایا و همکاران، ۲۰۱۱؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف). ارزیابی ترانسکریپتوم ها^۱ و پروتئوم های^۲ گونه های مختلف گیاهی درک ما را از نقش های گلی اوکسال ها در واکنش های تنش و تحمل گیاه به تنش به پیش می برد (اسپارتر و همکاران، ۱۹۹۵؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ لین و همکاران، ۲۰۱۰؛ مستفیز و همکاران، ۲۰۰۶؛ سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۳، ۲۰۰۶). مطالعات نشان می دهند که سیستم های دفاعی آنتی اکسیدانی و گلی اوکسالاز در گیاهان به شدت مرتبط هستند و سیستم گلی اوکسالاز تأثیر مستقیمی بر سمیت زدایی ROS دارد (ال-شبرای و همکاران، ۲۰۱۰؛ اوپهایا و همکاران، ۲۰۱۱؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف). ضمناً، گیاهانی که هر یک از ژن های Gly I و Gly II را بیش از حد بیان کنند، افزایش در تحمل به تنش غیرزیستی نشان می دهند (الوارز و یوروس و همکاران، ۲۰۱۳؛ کور و همکاران، ۲۰۱۴ الف و؛ لین و همکاران، ۲۰۱۰؛ سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۳، ۲۰۰۶، ۲۰۰۸؛ وو و همکاران، ۲۰۱۲).

گلی اوکسالازها در واکنش به دامنه متغیری از محرک ها مانند تنش اسمزی، دمای بیش از حد، تنش فلزات سنگین و قرار گرفتن در معرض هورمون های مرتبط به تنش از جمله متیل جاسمونات^۳ و سالیسیلیک اسید^۴، با افزایش در فعالیت گلی اوکسالاز انباشته می شود (حسین و فوجیتا، ۲۰۰۹؛ حسین و همکاران، ۲۰۰۹). علاوه براین، مطالعات انجام شده برای تعیین نقش تنظیمی محرک های مختلف از جمله سلنیوم،

-
1. Transcriptomes
 2. Proteomes
 3. Methyl jasmonate
 4. Salicylic acid

نیتریک اکسید، سالیسیلیک اسید، اسپرمیدین^۱، اسمولیت‌ها شامل پرولین^۲، بتائین^۳ و دما به تنهایی یا همراه با سایر عوامل تنش‌زا نشان می‌دهند که افزایش در فعالیت گلی‌اوکسالازها نشان‌گری برای افزایش تحمل به تنش در گیاهان است (حسن‌زامن و همکاران، ۲۰۱۱ الف، ب، ۲۰۱۳؛ حسین و فوجیتا، ۲۰۱۴؛ حسین و همکاران، ۲۰۱۰، ۲۰۱۳ الف، ب، ۲۰۱۴؛ مصطفی و فوجیتا، ۲۰۱۳؛ مصطفی و همکاران، ۲۰۱۴ الف و ب). غیر از گلی‌اوکسالاز I، پروتئین‌های دیگری از طریق فسفوپروتئومیکس‌ها^۴ به‌عنوان هدف‌های کینازهای SnRK2 (ساکارز وابسته به پروتئین کیناز ۲ غیر تخمیری (۱) توسط تنش‌های غیرزیستی فعال می‌شوند (شین و همکاران، ۲۰۰۷).

گلی‌اوکسالازهای گیاهی (Gly I و Gly II) از چندین گونه گیاهی خالص‌سازی و شناسایی شده و ژن‌های آن‌ها کلون شده‌اند و مشخص شده‌است که تحت تنش به‌طور متفاوت تنظیم می‌شوند (حسین و همکاران، ۲۰۰۹؛ وو و همکاران، ۲۰۱۲). به‌علاوه، برخی از مطالعات به‌وضوح نشان می‌دهند که گیاهان تراریخته‌ای^۵ که گلی‌اوکسالازهای کدکننده ژن را بیش از حد بیان می‌کنند، تحت تنش دارای سطوح MG و ROS کم‌تر، هموستازی گلوتاتیون و سطوح آنزیمی آنتی‌اکسیدانی بهتر هستند و تحت تنش رشد بهتری دارند، در نتیجه به‌طور معنی‌داری بهبود تحمل به تنش را نشان می‌دهند. کار پیشگام اسپوری^۶ و همکارانش چهارچوب بالقوه‌ای برای تفسیر اهمیت فیزیولوژیکی گلی‌اوکسالازها با توجه به تنش غیرزیستی در گیاهان عالی را ارائه دادند. دستکاری ژنتیکی چندین گونه گیاهی به منظور بیان بیش از حد گلی‌اوکسالاز همکاری موفقیت‌آمیز برای بهبود تحمل به تنش‌های غیرزیستی چندگانه مانند شوری، MG و فلزات سنگین از جمله Zn (جزئیات بیش‌تر در بخش بعدی توضیح داده خواهد شد) را نشان داد. از این‌رو سیستم گلی‌اوکسالاز به‌طور

-
1. Spermidine
 2. Proline
 3. Betaine
 4. Phosphoproteomics
 5. Transgenic
 6. Transgenic

مستقیم از طریق سمیت زدایی MG یا به طور غیرمستقیم با کاهش تنش اکسیداتیو نقش مهمی در واکنش گیاه به تنش ایفا می کند (کور و همکاران، ۲۰۱۴ الف).

۱۰-۱۷- مهندسی آنزیم های مسیر گلی اوکسالاز و تحمل به تنش غیرزیستی در گیاهان

از طریق استفاده از مهندسی ژنتیک پیوند روشنی بین سیستم گلی اوکسیلازی سمیت زدایی MG و تحمل به تنش غیرزیستی در گیاهان ایجاد شده است. تا به امروز، مطالعات متعدد نشان داده است که گیاهان تراریخته ای که هر یک از ژن های Gly I و Gly II یا هر دو Gly I و Gly II را در گونه های مختلف گیاهی (تنباکو، برنج، گندم، Brassica، Arabidopsis، گرام سیاه^۱، گوجه فرنگی، و غیره) بیش از حد بیان کنند می توانند با محدود کردن افزایش MG و ROS از راه سمیت زدایی آن ها و با تعدیل فرآیندهای مختلف فیزیولوژیکی گیاه مانند فتوسنتز به بهبود تحمل به تنش های اکسیداتیو زیستی و غیرزیستی کمک کنند (الوارز-ویوروس و همکاران، ۲۰۱۳؛ بهومکار و همکاران، ۲۰۰۸؛ دواناتان و همکاران، ۲۰۱۴؛ گوش و همکاران، ۲۰۱۴؛ لین و همکاران، ۲۰۱۰؛ روی و همکاران، ۲۰۰۸؛ سازنا و همکاران، ۲۰۱۱؛ سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۳، ۲۰۰۶، ۲۰۰۸؛ وینا و همکاران، ۱۹۹۹؛ وانی و گوسال، ۲۰۱۱؛ وو و همکاران، ۲۰۱۲؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ الف، ب، ۲۰۰۸).

ونا^۲ و همکاران (۱۹۹۹) گیاه تنباکوی مهندسی شده که ژن Gly I نوع کوتاه Brassica juncea را بیش از حد بیان می کنند، به طور ژنتیکی تولید کردند و پتانسیل این ژن برای اعطای افزایش تحمل به شوری و MG را نشان دادند. یاداو و همکاران (۲۰۰۵ الف) گزارش کردند که گیاه تنباکوی تراریخته که ژن Brassica Gly I را بیش از حد بیان می کنند، افزایش محدود در MG و افزایش تحمل به تنش شوری نشان می دهند. نتایج مشابهی با استفاده از ژن مشابه در Arabidopsis و Vigna mungo برای انتقال تحمل به شوری به گیاهان تراریخته، به دست آمد (بهومکار و همکاران، ۲۰۰۸؛ روی و

1. Black gram

2. Venna

همکاران، ۲۰۰۸). مستفیز و همکاران (۲۰۱۴) گزارش کردند که گیاه تنباکوی تراریخته که ژن Gly I برنج را بیان می‌کنند، افزایش در سطح MG داخلی را کاهش می‌دهند، سطح بالایی از گلوکاتیون احیاء شده را تثبیت می‌کنند و تحمل به تنش‌های چندگانه را نشان می‌دهند. گیاه تنباکوی تراریخته که ژن Gly I گندم را بیش از حد بیان می‌کنند دارای تحمل بالایی به Zn هستند (لین و همکاران، ۲۰۱۰) و گیاه تنباکوی تراریخته که ژن Gly I چغندر قند را بیش از حد بیان می‌کنند به تنش القاء شده توسط مانتیول، نمک، MG و H_2O_2 تحمل نشان می‌دهند (وو و همکاران، ۲۰۱۲). به علاوه، گیاه برنج تراریخته که ژن Gly II را در مقایسه با گیاه WT بیش از حد بیان می‌کنند، با حفظ تعادل یونی مطلوب افزایش تحمل به شوری را نشان دادند (سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۸؛ وانی و گوسال، ۲۰۱۱). به طور مشابه، Brassica juncea که ژن Gly II را بیش از حد بیان می‌کند، با تأخیر در پیری افزایش تحمل به شوری را نشان داد (سازنا و همکاران، ۲۰۱۱). دواناتان و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادند که گیاهان تراریخته‌ای که ژن‌های Gly II را بیش از حد بیان می‌کنند تحمل به تنش شوری و آنوکسید را افزایش می‌دهند، در حالی که گوش و همکاران (۲۰۱۴) دریافتند که گیاه تنباکوی تراریخته که ژن Gly II برنج را بیش از حد بیان می‌کنند تحمل به شوری را افزایش خواهند داد. گیاه تراریخته‌ای که ژن‌های Gly را بیان می‌کنند به طور کلی نسبت به گیاهان غیر تراریخته، عملکرد فتوسنتزی بالاتر و آسیب اکسیداتیو کم‌تری را نشان می‌دهند.

گیاهان تراریخته‌ای که هر دو گلی‌اوکسالاز (Gly I و Gly II) را بیش از حد بیان می‌کنند، زمانی که در معرض تنش شوری (سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۳؛ یاداو و همکاران، ۲۰۰۵ ب) یا فلزات سنگین قرار گیرند به طور کلی تحمل به تنش بیش‌تری را در مقایسه با ترانسفورماتورهای^۱ تک ژنی نشان می‌دهند (سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۶). مهم‌تر از همه، گیاه تنباکوی تراریخته که هر دوی Gly I و Gly II را بیش از حد بیان می‌کنند تحت تنش شوری (۲۰۰ میلی‌مولار NaCl) کاهش جزئی (۵٪) در عملکرد نشان دادند و نسبت به گیاه WT کاهش کلروفیل کم‌تری داشتند

(سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۳). یاداو و همکاران (۲۰۰۵) نشان دادند که گیاه تنباکوی تراریخته که ژن‌های مسیر گلی اوکسالاز را بیش از حد بیان می‌کنند با محدود کردن افزایش MG و با حفظ سطوح GSH بالاتر و فعال کردن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و تعدیل تعادل رداکس^۱ مناسب، تحمل به تنش شوری را تعدیل می‌کنند. علاوه بر این، گیاه تنباکوی تراریخته که آنزیم‌های مسیر گلی اوکسالاز را بیش از حد بیان می‌کنند، در واکنش به تنش Zn افزایش سنتز فتوکلاتین^۲ را نشان دادند که این امر سمیت‌زدایی فلزات سنگین و کمک به مشاهده تحمل در خاک‌های آلوده به زینک را بالا می‌برد (سینگلا-پاریک و همکاران، ۲۰۰۶). اخیراً، الوارز ویوروس^۳ و همکاران (۲۰۱۳) نیز نشان دادند که گیاه گوجه‌فرنگی تراریخته که ژن‌های مسیر گلی اوکسالاز را بیش از حد بیان می‌کنند به دلیل کاهش تنش اکسیداتیو تحمل به شوری را افزایش خواهند داد.

طبق نتایج فوق می‌توان چنین نتیجه گرفت که بیان بیش از حد ژن‌های گلی اوکسالاز در گیاهان می‌تواند تحمل به تنش غیرزیستی را از طریق تعدیل چندین فرآیند فیزیولوژیکی مرتبط با تنش بهبود بخشد (دواناتان و همکاران، ۲۰۱۴؛ گوش و همکاران، ۲۰۱۴) (جدول ۱۷-۱).

1. Redox

2. Phytochelatin

3. Alvarez

جدول ۱۷-۱- گیاهان تراریخته که ژن‌های مسیر گلی‌اوکسالاز و تحمل به تنش غیرزیستی را بیش از حد بیان می‌کنند.

ژن	گیاه	اثر	منبع
Gly I	تنباکو	تحمل به تنش شوری	Veena et al. 1999
Gly I	vigna mungo	تعدیل تحمل به تنش شوری	Bhomkar et al. 2008
Gly I	Arabidopsis	تحمل به تنش شوری	Roy et al. 2008
Gly I	برنج	تحمل به تنش شوری	Verma et al. 2005
Gly I	تنباکو	تحمل به تنش شوری	Yadav et al. 2005a
Gly I	تنباکو	تحمل Zn	Lin et al. 2008
Gly I	تنباکو	تحمل به MG، نمک، مانیتول و H ₂ O ₂	Wu et al. 2012
Gly II	برنج	افزایش تحمل به شوری	Singla-Pareek et al. 2008.
Gly II	Brassica	افزایش تحمل به شوری	Saxena et al. 2011
Gly II	برنج	افزایش تحمل به شوری	Wani & Gosal, 2011
Gly II	Arabidopsis	افزایش تحمل به تنش شوری و آنوکسید	Devanathan et al. 2014
Gly II	تنباکو	افزایش تحمل به شوری	Ghosh et al. 2014
Gly I + Gly II	تنباکو	افزایش تحمل به شوری و مجموعه بذور زنده زیر خاک‌های آلوده به زینک	Singla-Pareek et al. 2003, 2006 Yadav et al. 2005b
Gly I + Gly II	گوجه فرنگی	تحمل به تنش شوری	Alvarez Viveros et al. 2013

۱۱-۱۷- نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

متیل‌گلی‌اوکسال متابولیتی است که به‌طور مداوم در ارگانسیم‌های زنده تولید می‌شود. مطالعات اخیر خیلی از نقش‌های مهم MG در انتقال پیام، تعادل رداکس، تکثیر و بقاء سلول و نیز کنترل هموستازی عملکردهای سلولی در گیاهان را نشان دادند. عدم تعادل در فرآیندهای متابولیکی به‌دلیل تنش‌های زیستی و غیرزیستی منجر به افزایش تجمع MG و جلوگیری از رشد و توسعه می‌شود. خوشبختانه، گیاهان می‌توانند بین تولید MG و تخریب آن تعادل را حفظ کنند و از این‌رو می‌توانند رشد طبیعی و فرآیندهای فیزیولوژیکی را نگه دارند. سیستم گلی‌اوکسالاز یک مکانیسم

دفاعی حیاتی در مقابل MG است و تحقیقات نشان می‌دهد که سیستم گلی اوکسالاز همه جا در تنظیم سطوح MG در گیاهان تحت تنش نقش محوری ایفا می‌کند. اخیراً آگاهی در مورد مسیر گلی اوکسالاز و نقش آن در سمیت‌زدایی MG گسترش یافته است، اما مطالعات در مورد نقش پیام‌رسانی MG در گیاهان عالی هنوز کم هستند. مطالعات اخیر نشان می‌دهند که MG داخلی می‌تواند رشد گیاه و فرآیندهای توسعه‌ای از جمله جوانه‌زنی بذر و طویل شدن ریشه را مهار کند و واکنش‌های گیاه به تنش از جمله تنظیم هدایت روزنه‌ای، تولید ROS، بالابردن کلسیم سیتوزولیک، فعال‌سازی کانال K_{in} ، بیان ژن واکنشی به تنش و غیره در *Arabidopsis* را تحریک کند (شکل ۱۷-۲ را ببینید) و در نهایت به‌عنوان مولکول پیام عمل کند (هوک و همکاران ۲۰۱۲ الف، ب، ج). اگرچه به منظور روشن کردن نقش پیام‌رسانی MG در گیاهان بررسی‌های بیش‌تری از طریق آزمایش مستقیم لازم است.

به‌علاوه، طی چند سال گذشته پیشرفت قابل توجهی در درک این‌که چگونه گیاهان خود را در برابر آسیب ناشی از MG محافظت می‌کنند و استفاده از چندین ژن کدکننده اجزا سیستم‌های سمیت‌زدایی MG برای تولید لاین‌های گیاهی تراریخته صورت گرفته است. این لاین‌های گیاهی از طریق حفظ هموستازی رداکس GSH و افزایش سطوح آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی افزایش در تخریب MG و کنترل بهتر سطح ROS را نشان دادند (یاداو همکاران، ۲۰۰۸). بنابراین، مهندسی ژنتیک سیستم گلی اوکسالاز به یک سازوکار مهم در اصلاح اثرات تنش‌های غیرزیستی تبدیل شده است. با این حال، مطالعات دقیق‌تری در مورد عملکرد سیستم گلی اوکسالاز تحت تنش‌های مختلف غیرزیستی و تغییرات متابولیکی رخ داده در گیاهان تراریخته که گلی اوکسالاز را بیش از حد بیان می‌کنند مورد نیاز است. اگرچه اخیر تأیید کرده‌اند که القاء هم‌زمان اجزا سیستم سمیت‌زدایی MG، تحمل قابل ملاحظه‌ای به تنش‌های اکسیداتیو غیرزیستی نشان می‌دهد، ولی در درک ما از این‌که چگونه گیاهان تنش MG را در محفظه‌های زیرسلولی درک می‌کنند و چگونه این پیام تنش انتقال می‌یابد، سپس بیان هماهنگ ژن‌ها را فعال می‌کند، شکاف عمیقی وجود دارد (حسین و همکاران، ۲۰۱۱؛ مصطفی و فجیتا، ۲۰۱۳؛ مصطفی و همکاران، ۲۰۱۴).

درک روشن از متابولیسم MG با استفاده از پروتئومیکس ها و متابولومیک ها و توضیح نقش های پیامرسانی MG در گونه های مختلف گیاهی، تحقیق ارزشمندی برای کمک به بهبود تحمل به تنش غیرزیستی چندگانه خواهد بود. بررسی کامل برهمکنش بین ROS، MG، هورمون های گیاهی و عوامل رونویسی و اجزا سیستم گلی اوکسالاز در محفظه های مختلف زیرسلولی می تواند نقش های تنظیمی مهم تر سیستم گلی اوکسالاز در گیاهان را آشکار کند.

منابع

- Abordo EA, Minhas HS, Thornalley PJ (1999) Accumulation of alpha-oxoaldehydes during oxidative STress: a role in cyto toxicity. *Biochem Pharmacol* 58: 641–648.
- Aguilera J, Rodriguez-Vargas S, Preito JA (2005) The HOG MAP kinase pathway is required for the induction of methylglyoxal- responsive genes and determines methylglyoxal resiStance in *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol Microbiol* 56: 228–239.
- Ahuja I, Kissen R, Bones AM (2012) Phytoalexins in defense againST pathogens. *Trends Plant Sci* 17: 73–90.
- Allen GJ, Schroeder JI (2001) Combining genetics and cell biology to crack the code of plant cell calcium signaling. *Sci Signal* 102: 13.
- Alm  ras E, STolz S, Vollenweider S, Reymond P, M  ne- Saffran   L, Farmer EE (2003) Reactive electrophile species activate defense gene expression in *Arabidopsis*. *Plant J* 34: 205–216.
- Alvarez Viveros MF, InoSTroza-Blancheteau C, Timmermann T, Gonz  lez M, Arce-Johnson P (2013) Overexpression of GlyI and GlyII genes in transgenic tomato (*Solanum Lycopersicum* Mill.) plants confers salt tolerance by decreasing oxidative STress. *Mol Biol Rep* 40: 3281–3290.
- An Z, Jing W, Liu Y, Zhang W (2008) Hydrogen peroxide gener ated by copper amine oxidase is involved in abscisic acid- induced STomatal closure in *Vicia faba*. *J Exp Bot* 59: 815–825.
- Apel K, Hirt H (2004) Reactive oxygen species: metabolism, oxidative STress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol* 55: 373–399.
- Banu MNA, Hoque MA, Watanabe-Sugimoto M, et al. (2010) Proline and glycinebetaine ameliorated NaCl STress via scav enging of hydrogenperoxide and methylglyoxal but not superoxide or nitric oxide in tobacco cultured cells. *Biosci Biotechnol Biochem* 74: 2043–2049.
- BatiSTi   O, Kudla J (2012) Analysis of calcium signaling path ways in plants. *Biochim Biophys Acta* 1820: 1283–1293.
- Bhomkar P, Upadhyay CP, Saxena M, et al. (2008) Salt STress allevi ation in transgenic *Vigna mungo* L. Hepper (blackgram) by over expression of the glyoxalase I gene using a novel CeSTrum yellow leaf curling virus (CmYLCV) promoter. *Mol Breed* 22: 169–181.

Bolwell GP, Wojtaszek P (1997) Mechanisms for the generation of reactive oxygen species in plant defence – a broad perspective. *Physiol Mol Plant Path* 51: 347–366.

Bolwell GP, Davies DR, Gerrish C, Auh CK, Murphy TM (1998) Comparative biochemistry of the oxidative burst produced by rose and French bean cells reveals two distinct mechanisms. *Plant Physiol* 116: 1379–1385.

Bray EA, Bailey-Serres J, Weretilnyk E (2000) Responses to abiotic stresses. In: Gruissem W, Buchanan B, Jones R (eds), *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Pathologists, Rockville, MD, pp. 1158–1203.

Burcham PC (1998) Genotoxic lipid peroxidation products: their DNA damaging properties and role in formation of endogenous DNA adducts. *Mutagenesis* 56: 228–239.

Casazza JP, Felver ME, Veech RL (1984) The metabolism of acetone in rat. *J Biol Chem* 259: 231–236.

Chakraborty S, Karmakar K, Chakravorty D (2014) Cells producing their own nemesis: understanding methylglyoxal metabolism. *IUBMB Life* 66: 667–678.

Chang T, Wu L (2006) Methylglyoxal, oxidative stress, and hypertension. *Can J Physiol Pharmacol* 84: 1229–1238.

Chang T, Wang R, Wu L (2005) Methylglyoxal-induced nitric oxide and peroxynitrite production in vascular smooth muscle cells. *Free Radic Biol Med* 38: 286–293.

Cheng WL, Tsai MM, Tsai CY, et al. (2012) Glyoxalase-I is a novel prognosis factor associated with gastric cancer progression. *PLoS ONE* 7: e34352.

Cona A, Rea G, Angelini R, Federico R, Tavladoraki P (2006) Functions of amine oxidases in plant development and defence. *Trends Plant Sci* 11: 80–88.

Cooper RE (1984) Metabolism of MG in microorganism. *Annu Rev Microbiol* 38: 49–68.

Cutler SR, Rodriguez PL, Finkelstein RR, Abrams SR (2010) Abscisic acid: emergence of a core signaling network. *Annu Rev Plant Biol* 61: 651–679.

Desai KM, Chang T, Wang H, et al. (2010) Oxidative stress and aging: is methylglyoxal the hidden enemy? *Can J Physiol Pharmacol* 88: 273–284.

Devanathan S, Erban A, Perez-Torres R Jr, Kopka J, Makaroff CA (2014) *Arabidopsis thaliana* glyoxalase 2-1 is required during abiotic stress but is not

essential under normal plant growth. PLoS ONE 9(4): e95971.

El-Shabrawi H, Kumar B, Kaul T, Reddy MK, Singla-Pareek SL, Sopory SK (2010) Redox homeostasis, antioxidant defense, and methylglyoxal detoxification as markers for salt tolerance in Pokkali rice. *Protoplasma* 24: 85–96.

Espartero J, Aguayo IS, Pardo JM (1995) Molecular characterization of glyoxalase-I from a higher plant; upregulation by stress. *Plant Mol Biol* 29: 1223–1233.

Estebauer H, Schauer RJ, Zollner H (1991) Chemistry and biochemistry of 4-hydroxynonenal, malondialdehyde and related aldehydes. *Free Rad Biol Med* 11: 81–128.

Ezaki B, Nagao E, Yamamoto Y, Nakashima S, Enomoto T (2008) Wild plants, *Andropogon virginicus* L. and *Miscanthus sinensis* Anders, are tolerant to multiple stresses. *Plant Cell Rep* 27: 951–961.

Finkelstein RR, Gampala SS, Rock CD (2002) Absciscic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell* 14: S15–S45.

Fujii E, Verslues PE, Zhu JK (2007) Identification of two protein kinases required for abscisic acid regulation of seed germination, root growth and gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19: 485–494.

Ghosh A, Pareek A, Sopory SK, Singla-Pareek SL (2014) A glutathione responsive rice glyoxalase II, OsGLYII-2, functions in salinity adaptation by maintaining better photosynthesis efficiency and anti-oxidant pool. *Plant J* 80: 93–105.

Golldack D, Li C, Mohan H, Probst N (2014) Tolerance to drought and salt stress in plants: unraveling the signaling networks. *Front Plant Sci* 5: 151.

Gómez Ojeda A, Corrales Escobosa AR, Wrobel K, Yanez Barrientos E, Wrobel K (2013) Effect of Cd(II) and Se(IV) exposure on cellular distribution of both elements and concentration levels of glyoxal and methylglyoxal in *Lepidium sativum*. *Metallomics* 5: 1254–1261.

Grant M, Brown I, Adams S, Knight M, Ainslie A, Mansfield J (2000) The RMP1 plant disease resistance gene facilitates a rapid and sustained increase in cytosolic calcium that is necessary for the oxidative burst and hypersensitive cell death. *Plant J* 23: 441–450.

Hasanuzzaman M, Hossain MA, Fujita M (2011a) Selenium-induced up-regulation of the antioxidant defense and methylglyoxal detoxification

sySTem reduces salinity-induced damage in rapeseed seedlings. *Biol Trace Elem Res* 143: 1704–1721.

Hasanuzzaman M, Hossain MA, Fujita M (2011b) Nitric oxide modulates antioxidant defense and the methylgly oxal detoxification sySTem and reduces salinity-induced damage of wheat seedlings. *Plant Biotechnol Rep* 5: 353–365.

Hasanuzzaman M, Hossain MA, Fujita M (2012a) Exogenous selenium pretreatment protects rapeseed seedlings from cadmium-induced oxidative STress by up-regulating antioxi dant defense and methylglyoxal detoxification sySTems. *Biol Trace Elem Res* 149: 248–261.

Hasanuzzaman M, Hossain MA, Teixeira da Silva JA, Fujita M (2012b) Plant responses and tolerance to abiotic oxidative STress: antioxidant defense is a key factor. In: Bandi V, Shanker AK, Shanker C, Mandapaka M (eds), *Crop STress and Its Management: Perspectives and STrategies*. Springer, Berlin, pp. 261–316.

Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam MM, Roychowdhury R, Fujita M (2013) Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat STress tolerance in plants. *Int J Mol Sci* 14: 9643–9684.

Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam MM, Fujita M (2014) Modulation of antioxidant machinery and the methylglyoxal detoxification sySTem in selenium-supplemented *Brassica napus* seedlings confers tolerance to high temperature STress. *Biol Trace Elem Res* 161: 297–307.

Hoque MA, Uraji M, Banu MNA, Mori IC, Nakamura Y, Murata, Y (2010) The effects of methylglyoxal on glutathione S-transferase from *Nicotiana tabacum*. *Biosci Biotechnol Biochem* 74: 2124–2126.

Hoque TS, Uraji M, Tuya A, Nakamura Y, Murata Y (2012a) Methylglyoxal inhibits seed germination and root elongation and up-regulates transcription of STress-responsive genes in ABA- dependent pathway in *Arabidopsis*. *Plant Biol* 14: 854–858.

Hoque TS, Uraji M, Ye W, Hossain MA, Nakamura Y, Murata Y (2012b) Methylglyoxal-induced STomatal closure accompa nished by peroxidase-mediated ROS production in *Arabidopsis*. *J Plant Physiol* 169: 979–986.

Hoque TS, Okuma E, Uraji M, et al. (2012c) Inhibitory effects of methylglyoxal on light-induced STomatal opening and inward K⁺ channel activity in *Arabidopsis*. *Biosci Biotechnol Biochem* 76: 617–619.

Hoque MA, Uraji M, Torii A, et al. (2012d) Methylglyoxal inhibition of

cytosolic ascorbate peroxidase from *Nicotiana tabacum*. *J Biochem Mol Toxicol* 26: 315–321.

Hossain MA, Fujita M (2009) Purification of glyoxalase I from onion bulbs and molecular cloning of its cDNA. *Biosci Biotechnol Biochem* 73: 2007–2013.

Hossain MA, Fujita M (2013) Hydrogen peroxide priming stimulates drought tolerance in mustard (*Brassica juncea* L.). *Plant Gene Trait* 4: 109–123.

Hossain MA, Hossain MZ, Fujita M (2009) Stress-induced changes of methylglyoxal level and glyoxalase I activity in pumpkin seedlings and cDNA cloning of glyoxalase I gene. *Aust J Crop Sci* 3: 53–64.

Hossain MA, Hasanuzzaman M, Fujita M (2010) Up-regulation of antioxidant and glyoxalase systems by exogenous glycine betaine and proline in mung bean confer tolerance to cadmium stress. *Physiol Mol Biol Plants* 16: 259–272.

Hossain MA, Teixeira da Silva JA, Fujita M (2011) Glyoxalase system and reactive oxygen species detoxification system in plant abiotic stress response and tolerance: an intimate relationship. In: Shanker AK, Venkateswarlu B (eds), *Abiotic Stress/Book 1*. InTech, Rijeka, Croatia, pp. 235–266.

Hossain MA, MoSTofa MG, Fujita M (2013a) Cross protection by cold-shock to salinity and drought stress-induced oxidative stress in mustard (*Brassica campestris* L.) seedlings. *Mol Plant Breed* 4: 50–70.

Hossain MA, MoSTofa MG, Fujita M (2013b) Heat-shock positively modulates oxidative protection of salt and drought-stressed mustard (*Brassica campestris* L.) seedlings. *J Plant Sci Mol Breed* 2: 1–14.

Hossain MA, MoSTofa MG, Burritt DJ, Fujita M (2014) Modulation of reactive oxygen species and methylglyoxal detoxification systems by exogenous glycinebetaine and proline improves drought tolerance in mustard (*Brassica juncea* L.). *Int J Plant Biol Res* 2: 1014.

Hubbard KE, Nishimura N, Hitomi K, Getzoff ED, Schroeder JI (2010) Early abscisic acid signal transduction mechanisms: newly discovered components and newly emerging questions. *Genes Dev* 24: 1695–1708.

Humble GD, Raschke K (1971) Stomatal opening quantitatively related to potassium transport. Evidence from electron probe analysis. *Plant Physiol* 48: 447–453.

Ingram J, Bartels D (1996) The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47: 377–403.

Inoue Y, Tran LT, Yoshikawa K, Murata K, Kimura A (1991) Purification and characterization of glyoxalase I from *Hansenula mrakii*. *J Ferment Bioeng* 71: 131–133.

Ismail AM, Singh US, Singh S, Dar MH, Mackill DJ (2013) The contribution of submergence-tolerant (Sub1) rice varieties to food security in flood-prone rainfed lowland areas in Asia. *Field Crop Res* 152:83–93.

Jammes F, Song C, Shin D, et al. (2009) MAP kinases MPK9 and MPK12 are preferentially expressed in guard cells and positively regulate ROS-mediated ABA signaling. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 20520–20525.

Jiang C-J, Aono M, Tamaoki M, et al. (2008) SAZ, a new SUPERMAN-like protein, negatively regulates a subset of ABA-responsive genes in *Arabidopsis*. *Mol Genet Genomics* 279: 183–192.

Kalapos MP, Garzo T, Antoni F, Mandal J (1992) Accumulation of S-D-lactoylglutathione and transient decrease of glutathione level caused by methylglyoxal load in isolated hepatocytes. *Biochim Biophys Acta* 1135: 159–164.

Kang JH (2003) Oxidative damage of DNA induced by methyl glyoxal in vitro. *Toxicol Lett* 145: 181–187.

Kaur C, Vishnoi A, Ariyadasa TU, Bhattacharya A, Singla-Pareek SL, Sopory, SK (2013) Episodes of horizontal gene-transfer and gene-fusion led to co-existence of different metal-ion specific glyoxalase I. *Sci Rep* 3: 3076.

Kaur C, Ghosh A, Pareek A, Sopory SK, Singla-Pareek SL (2014a) Glyoxalases and Stress tolerance in plants. *Biochem Soc Trans* 42: 485–490.

Kaur C, Mustafaiz A, Sarkar AK, Ariyadasa TU, Singla-Pareek SL, Sopory SK (2014b) Expression of abiotic Stress inducible ETHE1-like protein from rice is higher in roots and is regulated by calcium. *Physiol Plant* 152: 1–16.

Kaur C, Singla-Pareek SL, Sopory SK (2014c) Glyoxalase and methylglyoxal as biomarkers for plant Stress tolerance. *Crit Rev Plant Sci* 33:429–456.

Khokon MAR, Okuma E, Hossain MA, et al. (2011) Involvement of extracellular oxidative burst in salicylic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ* 34: 434–443.

Kumar K, Wankhede DP, Sinha AK (2013) Signal convergence through the lenses of MAP kinases: paradigms of Stress and hormone signaling in plants. *Front Biol* 8: 109–118.

Kumar V, Yadav SK (2009) Proline and betaine provide protection to

antioxidant and methylglyoxal detoxification systems during cold stress in *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze. *Acta Physiol Plant* 31: 261–269.

Kwak JM, Murata Y, Baizabal-Aguirre VM, et al. (2001) Dominant negative guard cell K⁺ channel mutants reduce inward-rectifying K⁺ currents and light-induced stomatal opening in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 127: 473–485.

Lamb RS (2012) Abiotic stress responses in plants: a focus on the SRO family. In: Montanaro G (ed.), *Advances in Selected Plant Physiology Aspects*. InTech, Rijeka, Croatia, pp. 1–21.

Lång V, Palva ET (1992) The expression of a rab-related gene, RAB18, is induced by abscisic acid during the cold acclimation process of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Mol Biol* 20: 951–962.

Lieber MM (1995) The role of cohesive fields in generating bud/ plantlet developments from plant neoplasms. *Front Perspect* 4: 35–41.

Lin F, Xu J, Shi J, Li H, Li B (2010) Molecular cloning and characterization of a novel glyoxalase I gene TaGly I in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Biol Rep* 37: 729–735.

Lyles GA (1996) Mammalian plasma and tissue-bound semicarbazide-sensitive amine oxidases: biochemical, pharmacological and toxicological aspects. *Int J Biochem Cell Biol* 28: 259–274.

Ma BH, Wan JM, Shen ZG (2007) H₂O₂ production and antioxidant responses in seeds and early seedling of two different rice varieties exposed to aluminium. *Plant Growth Regul* 52: 91–100.

Maeta K, Izawa S, Inoue Y (2005) Methylglyoxal, a metabolite derived from glycolysis, functions as a signal initiator of the high osmolarity glycerol-mitogen-activated protein kinase cascade and calcineurin/Crz1-mediated pathway in *Saccharomyces cerevisiae*. *J Biol Chem* 280: 253–260.

Mankikar S, Rangeekar P (1974) Effects of methylglyoxal on germination of barley. *Phyton* 32: 9–16.

Mano J (2012) Reactive carbonyl species: their production from lipid peroxides, action in environmental stress, and the detoxification mechanism. *Plant Physiol Biochem* 59: 90–97.

Mano J, Miyatake F, Hiraoka E, Tamoi M (2009) Evaluation of the toxicity of stress-related aldehydes to photosynthesis in chloroplasts. *Planta* 230: 639–648.

Mantri N, Patade V, Penna S, Ford R, Pang E (2012) Abiotic STress responses in plants: present and future. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds), Abiotic STress Responses in Plants: Metabolism to Productivity. Springer, New York, pp. 1–20.

Martinez C, Montillet JL, Bresson E, et al. (1998) ApoplaSTic peroxidase generates superoxide anions in cells of cotton cotyledons undergoing the hypersensitive reaction to *Xanthomonas campeSTris* pv. *Malvacearum* race 18. *Mol Plant Microbe Interact* 11: 1038–1047.

Martins AMTBS, Coedeiro CAA, Freire AMJP (2001) In situ analysis of methylglyoxal metabolism in *Saccharomyces cerevi-siae*. *FEBS Lett* 499: 41–44.

Maruf AA, Lip H, Wong H, O'Brien PJ (2014) Protective effects of ferulic acid and related polyphenols againST glyoxal- or methylglyoxal-induced cytotoxicity and oxidative STress in isolated rat hepatocytes. *Chem Biol Interact* 234: 96–104.

Mittler R (2002) Oxidative STress, antioxidants and STress toler ance. *Trends Plant Sci* 7: 405–410.

Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, van Breusegem F (2004) Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci* 9: 490–498.

MoSTofa MG, Fujita M (2013) Salicylic acid alleviates copper tox icity in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by up-regulating antioxi dative and glyoxalase sySTems. *Ecotoxicology* 22: 959–973.

MoSTofa MG, Seraj ZI, Fujita M (2014a) Exogenous sodium nitroprusside and glutathione alleviate copper toxicity by reducing copper uptake and oxidative damage in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Protoplasma* 251: 1373–1386.

MoSTofa MG, Yoshida N, Fujita M (2014b) Spermidine pretreat ment enhances heat tolerance in rice seedlings through mod ulating antioxidative and glyoxalase sySTems. *Plant Growth Regul* 73: 31–44.

Msanne J, Lin J, STone JM, Awada T (2011) Characterization of abiotic STress-responsive *Arabidopsis thaliana* RD29A and RD29B genes and evaluation of transgenes. *Planta* 234: 97–107.

MuSTafiz A, Singh AK, Pareek A, Sopory SK, Singla-Pareek SL (2006) Genome-wide analysis of rice and *Arabidopsis* iden tifies two glyoxalase genes that are highly expressed in abiotic STresses. *Funct Integr Genomics* 11: 293–305.

MuSTafiz A, Ghosh A, Tripathi AK (2014) A unique Ni²⁺- dependent and methylglyoxal-inducible rice glyoxalase I possesses a single active site and functions in abiotic STress response. *Plant J* 78: 951–963.

Mutava RN, Prince SJK, Syed NH, et al. (2015) UnderSTanding abiotic STress tolerance mechanisms in soybean: a compara tive evaluation of soybean response to drought and flooding STress. *Plant Physiol Biochem* 86:109–120.

Newton AC, Johnson SN, Gregory PJ (2011) Implications of climate change for diseases, crop yields and food security. *Euphytica* 179: 3–18.

Noctor G, Mhamdi A, Chaouch S (2012) Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant Cell Environ* 35: 454–484.

O'Brien PJ, Siraki AG, Shangari N (2005) Aldehyde sources, metabolism, molecular toxicity mechanisms, and possible effects on human health. *Crit Rev Toxicol* 35: 609–662.

Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, Tran L-SP (2014) Response of plants to water STress. *Front Plant Sci* 5: 86.

Penninckx MJ, Jaspers CJ, Legrain MJ (1983) The glutathione- dependent glyoxalase pathway in the yeaST *Saccharomyces cerevisiae*. *J Biol Chem* 258: 6030–6036.

Pérez-Clemente RM, Vives V, Zandalinas SI, López-Climent MF, Muñoz V, Gómez-Cadenas A (2013) Biotechnological approaches to STudy plant responses to STress. *BioMed Res Int* article ID 654120.

Phillips SA, Thornalley PJ (1993) The formation of methylgly oxal from triose phosphates. InveSTigation using a specific assay for methylglyoxal. *Eur J Biochem* 212: 101–105.

Pitzschke A, Schikora A, Hirt H (2009) MAPK cascade signalling networks in plant defence. *Curr Opin Plant Biol* 12: 421–426.

Pompliano DL, Peyman A, Knowles JR (1993) STabilization of a reaction intermediate as a catalytic device: definition of the functional role of the flexible loop in triosephosphate isomerase. *BiochemiSTry* 29: 3186–3194.

Rabbani N, Thornalley PJ (2012) Methylglyoxal, glyoxalase I and dicarbonyl proteome. *Amino Acids* 42: 1133–1142.

Rabbani N, Thornalley PJ (2014) Dicarbonyl proteome and genome damage in metabolic and vascular disease. *Biochem Soc Trans* 42: 425–432.

Rejeb IB, PaSTor V, Mauch-Mani B (2014) Plant responses to simultaneous

biotic and abiotic Stress: molecular mechanisms. *Plants* 3: 458–475.

Richard JP (1993) Mechanism for the formation of methylglyoxal from triosephosphates. *Biochem Soc Trans* 21: 549–553.

Rodriguez MC, Petersen M, Mundy J (2010) Mitogen-activated protein kinase signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol* 61: 621–649.

Roy SD, Saxena M, Bhomkar PS, Pooggin M, Hohn T, Bhalla-Sarin N (2008) Generation of marker free salt tolerant transgenic plants of *Arabidopsis thaliana* using the *gyl I* gene and *cre* gene under inducible promoter. *Plant Cell Tiss Organ Cult* 95: 1–11.

Saito R, Yamamoto H, Makino A, Sugimoto T, Miyake C (2011) Methylglyoxal functions as a Hill oxidant and stimulates the photoreduction of O₂ at photosystem I: a symptom of plant diabetes. *Plant Cell Environ* 34: 1454–1464.

Sanders D, Brownlee C, Harper JF (1999) Communicating with calcium. *Plant Cell* 11: 691–706.

Sanders D, Pelloux J, Brownlee C, Harper JF (2002) Calcium at the crossroads of signaling. *Plant Cell* 14: 401–417.

Sato A, Sato Y, Fukao Y, et al. (2009) Threonine at position 306 of the KAT1 potassium channel is essential for channel activity and is a target site for ABA-activated SnRK2/OST1/ SnRK2.6 protein kinase. *Biochem J* 424: 439–448.

Sato A, Gambale F, Dreyer I, Uozumi N (2010) Modulation of the *Arabidopsis* KAT1 channel by an activator of protein kinase C in *Xenopus laevis* oocytes. *FEBS J* 277: 2318–2328.

Saxena M, Bisht R, Roy SD, Sopory SK, Bhalla-Sarin N (2005) Cloning and characterization of a mitochondrial glyoxalase II from *Brassica juncea* that is upregulated by NaCl, Zn, and ABA. *Biochem Biophys Res Commun* 336: 813–819.

Schroeder JI, Raschke K, Neher E (1987) Voltage-dependent K⁺ channels in guard cell protoplasts. *Proc Natl Acad Sci USA* 84: 4108–4111.

Schroeder JI, Allen GJ, Hugouvieux V, Kwak JM, Waner, D (2001) Guard cell signal transduction. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 52: 627–658.

Seo K, Ki SH, Shin SM (2014) Methylglyoxal induces mitochondrial dysfunction and cell death in liver. *Toxicol Res* 30: 193–198.

Shangari N, O'Brien PJ (2004) The cytotoxic mechanism of glyoxal involves oxidative Stress. *Biochem Pharmacol* 68: 1433–1442.

Sharma P, Jha AB, Dubey RS, Pessarakli M (2012) Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanisms in plants under STressful conditions. *J Bot* doi: 10.1155/2012/217037.

Sharma R, de Vleeschauwer D, Sharma MK, Ronald PC (2013) Recent advances in dissecting STress-regulatory crosSTalk in rice. *Mol Plant* 6: 250–260.

Shimakawa G, Suzuki M, Yamamoto E, et al. (2014) Why don't plants have diabetes? SySTems for scavenging reactive carbonyls in photosynthetic organisms. *Biochem Soc Trans* 42: 543–547.

Shimazaki K, Doi M, Assmann SM, Kinoshita T (2007) Light regulation of STomatal movements. *Annu Rev Plant Biol* 58: 219–247.

Shin R, Alvarez S, Burch AY, Jez JM, Schachtman DP (2007) Phosphoproteomic identification of targets of the Arabidopsis sucrose nonfermenting-like kinase SnRK2.8 reveals a connection to metabolic processes. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 6460–6465.

Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2000) Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two STress signaling pathways. *Curr Opin Plant Biol* 3: 217–223.

Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2007) Gene networks involved in drought STress response and tolerance. *J Exp Bot* 58: 221–227.

Singh P, Sarin NB (2014) STructural characterization and functional validation of aldose reductase from the resurrection plant *Xerophyta viscosa*. *Mol Biotechnol* 56: 971–978.

Singla-Pareek SL, Reddy MK, Sopory SK (2003) Genetic engineering of the glyoxalase pathway in tobacco leads to enhanced salinity tolerance. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 14672–14677.

Singla-Pareek SL, Yadav SK, Pareek A, Reddy MK, Sopory SK (2006) Transgenic tobacco overexpressing glyoxalase pathway enzymes grow and set viable seeds in zinc-spiked soils. *Plant Physiol* 140: 613–623.

Singla-Pareek SL, Yadav SK, Pareek A, Reddy MK, Sopory SK (2008) Enhancing salt tolerance in a crop plant by overexpression of glyoxalase II. *Transgenic Res* 17: 171–180.

Takagi D, Inoue H, Odawara M, Shimakawa G, Miyake C (2014) The Calvin cycle inevitably produces sugar-derived reactive carbonyl methylglyoxal during photosynthesis: a potential cause of plant diabetes. *Plant Cell Physiol* 55: 333–340.

Takatsume Y, Izawa S, Inoue Y (2006) Methylglyoxal as a signal initiator for activation of the S^Tress-activated protein kinase cascade in the fission yea^ST Schizosaccharomyces pombe. J Biol Chem 281: 9086–9092.

Takeda S, Matsuoka M (2008) Genetic approaches to crop improvement: responding to environmental and population changes. Nat Rev Genet 9: 444–457.

Thiel G, MacRobbie EA, Blatt MR (1992) Membrane transport in S^Tomatal guard cells: the importance of voltage control. J Membrane Biol 126: 1–18.

Thomashow MF (1999) Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol 50: 571–599.

Thornalley PJ (1990) The glyoxalase system: new developments towards functional characterization of a metabolic pathway fundamental to biological life. Biochem J 269: 1–11.

Torres MA, Dangel JL, Jones JDG (2002) Arabidopsis gp91phox homologues, AtrbohD and AtrbohF are required for accumulation of reactive oxygen intermediates in the plant defense response. Proc Natl Acad Sci USA 99: 517–522.

Upadhyaya CP, Venkatesh J, Gururani MA, et al. (2011) Transgenic potato overproducing L-ascorbic acid resisted an increase in methylglyoxal under salinity stress via maintaining higher reduced glutathione level and glyoxalase enzyme activity. Biotechnol Lett 33: 2297–2307.

Veena Reddy VS, Sopory SK (1999) Glyoxalase I from Brassica juncea: molecular cloning, regulation and its over-expression confer tolerance in transgenic tobacco under stress. Plant J 17: 385–395.

Verma M, Verma D, Jain RK, Sopory SK, Wu R (2005) Overexpression of glyoxalase I gene confers salinity tolerance in transgenic japonica and indica rice plants. Newslett 22: 58–62.

Vistoli G, de Maddis D, Cipak A, Zarkovic N, Carini M, Aldini G (2013) Advanced glycation and lipoxidation end products (AGEs and ALEs): an overview of their mechanisms of formation. Free Radic Res 47: 3–27.

Viveros MFA, Inostroza-Blancheteau C, Timmermann T, Gonzalez M, Arce-Johnson P (2013) Overexpression of Gly I and Gly II genes in transgenic tomato (Solanum lycopersicum Mill.) plants confer salt tolerance by decreasing oxidative stress. Mol Biol Rep 40: 3281–3290.

Wang H, Liu J, Wu L (2009) Methylglyoxal-induced mitochondrial dysfunction in vascular smooth muscle cells. Biochem Pharmacol 77: 1709–1716.

Wang W, Vinocur B, Altman A (2003) Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures towards genetic engineering for STress tolerance. *Planta* 218: 1–14.

Wani SH, Gosal SS (2011) Introduction of OsglyII gene into Indica rice through particle bombardment for increased salinity tolerance. *Biol Plant* 55: 536–540.

Weber H, Chételat A, Reymond P, Farmer EE (2004) Selective and powerful STress-responsive expression in Arabidopsis in response to malondialdehyde. *Plant J* 37: 877–888.

Weiner JJ, Peterson FC, Volkman BF, Cutler SR (2010) STructural and functional insights into core ABA signaling. *Curr Opin Plant Biol* 13: 495–502.

Wu C, Ma C, Pan Y, et al. (2012) Sugar beet M14 glyoxalase I gene can enhance plant tolerance to abiotic STresses. *J Plant Res* 126: 415–425.

Wu L, Juurnik BH (2002) Increased methylglyoxal and oxidative STress in hypertensive rat vascular smooth muscle cells. *Hypertension* 60: 809–814.

Xu J, Wang W, Sun J, et al. (2011) Involvement of auxin and nitric oxide in plant Cd-STress responses. *Plant Soil* 346: 107–119.

Yadav SK, Singla-Pareek SL, Ray M, Reddy MK, Sopory SK (2005a) Methylglyoxal levels in plants under salinity STress are dependent on glyoxalase I and glutathione. *Biochem Biophys Res Commun* 337: 61–67.

Yadav SK, Singla-Pareek SL, Ray M, Reddy MK, Sopory SK (2005b) Transgenic tobacco plants overexpressing glyoxalase enzymes resiST an increase in methylglyoxal and maintain higher reduced glutathione levels under salinity STress. *FEBS Lett* 579: 6265–6271.

Yadav SK, Singla-Pareek SL, Reddy MK, Sopory SK (2005c) Methylglyoxal detoxification by glyoxalase sySTem: a survival STrategy during environmental STresses. *Physiol Mol Biol Plants* 11: 1–11.

Yadav SK, Singla-Pareek SL, Sopory SK (2008) An overview on the role of methylglyoxal and glyoxalases in plants. *Drug Metabol Drug Interact* 23: 51–68.

Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (1993) Arabidopsis DNA encoding two dessication-responsive rd29A genes. *Plant Physiol* 101: 1119–1120.

Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (1994) A novel cis-acting element in Arabidopsis gene is involved in responsiveness to drought, low temperature, or high salt STress. *Plant Cell* 6: 251–264.

Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2006) Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annu Rev Plant Biol* 57: 781–803.

Yin L, Mano J, Wang S, Tsuji W, Tanaka K (2010) The involvement of lipid peroxide-derived aldehydes in aluminium toxicity of tobacco roots. *Plant Physiol* 152: 1406–1417.

Zhu JK (2002) Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Biol* 53: 247–273.

Zuin A, Vivancos AP, Sansó M, et al. (2005) The glycolytic metabolite methylglyoxal activates Pap1 and Sty1 stress responses in *Schizosaccharomyces pombe*. *J Biol Chem* 280: 36708–36713.

فصل ۱۸:

نقش جگن‌ها (Cyperaceae) در تالاب‌ها، لایروبی محیط زیست و به عنوان مواد غذایی: فرصت‌ها و چشم‌اندازهای آینده

سانجای میسرا، آشتوش تریپاتی، دورگش کومار تریپاتی و دوندرا

کومار چائوهان

۱۸-۱- مقدمه

خانواده جگن، یا اویارسلام^۱، شامل حدود ۵۰۰۰ گونه متعلق به ۱۰۴ جنس می‌باشد (جوتقبور، ۱۹۹۸؛ میشر و چندهان، ۲۰۱۳). سومین خانواده بزرگ در میان تک‌لپه‌ای‌ها که دارای توزیع جهانی، با تمرکز بیش‌تر در مناطق استوایی است. برخی جنس‌های بزرگ در این خانواده Carex، Cyperus، Fimbristylis، Eleocharis، Bulbostylis، Schoenus و Pycreus هستند (جوتقبور، ۱۹۹۸).

جگن‌ها دارای عادت رشدی علفی یا حالت نی‌بوری^۲ هستند. آن‌ها ممکن است با یا بدون ریزوم و استولون باشند. گیاهان دارای گل‌های ناپیدای اندکی هستند که با گلوم‌های دوردیفه یا روی سنبلچه احاطه شده‌اند. میوه‌ها ناشکوف^۳ آجیل^۴ یا فندقه^۵ هستند. جگن‌ها شبیه به علفی‌ها به نظر می‌رسند اما به منظور تمایز آن‌ها از علفی‌ها شعرِ جگن‌ها دارای لبه هستند، نی‌ها گرد هستند، علفی‌ها توخالی راست بالاتر از زمین هستند را به خاطر آورید (میشر و چندهان، ۲۰۱۳؛ www.sputtr.com/sedges). بیش‌تر جگن‌ها دارای ساقه‌های سه زاویه‌ای هستند اما استثنائاتی هم وجود دارد؛ برای مثال، گونه‌های Eleocharis در برش عرضی گرد هستند. همچنین قابل توجه است که برخی جگن‌ها معمولاً به عنوان نی‌ها، مانند سنبله-نی^۶ (Eleocharis) و تزک^۷ (Scripus sp. و Schoenoplectus sp.) در واقع جگن هستند. به همین ترتیب، جگن اره‌ای^۸ (Cladium jamaicense Crantz) و علف چتری^۹ (Fuirena spp.) جگن هستند، و

-
1. Cyperaceae
 2. Rush-like
 3. Indehiscent
 4. Nut
 5. Achene
 6. Spike-rushes
 7. Bulrushes
 8. Saw grass
 9. Umbrella grasses

نوتسدج^۱ (Cyperus esculentus L., C. rotundus L.) بعضی مواقع 'گیاهان مهره‌دار'^۲ نامیده می‌شوند (میشرا و جندهان، ۲۰۱۳).

جگن‌ها تنوع اکولوژیکی قابل توجهی نشان می‌دهند به طوری که گیاهان این گروه تقریباً در تمام انواع زیستگاه‌ها، به استثناء اکوسیستم‌های بیابانی شدید، دریایی و آبی عمیق یافت می‌شوند. با وجودی که آن‌ها به خوبی در محیط مرطوب و خشک زندگی می‌کنند، اکثریت جگن‌ها تمایل به زندگی در زیستگاه‌های آفتابی، مرطوب تا خیس مانند مرداب‌های تازه و شور، برکه و سواحل دریاچه‌ها، چمن‌زارها، بوته‌زارها، باتلاق‌ها، مرجان‌های مرطوب و ساواناها، و توندرای مرطوب تا خیس دارند. جگن‌ها به راحتی در کنار گودال‌ها و کانال‌ها، زیر اشکوب‌های انواع مختلف جنگل، معتدل و استوایی رشد می‌کنند. برخی گونه‌ها به خوبی به رشد در زیستگاه‌های مانند تپه‌های ماسه‌ای، دریاچه‌ها و جویبارهای آب شیرین سازگار شده‌اند.

برخی گونه‌های خاص از قبیل *Schoenoplectus articulatus* و *Bolboschoenus maritimus* یافت شده‌اند که تقریباً در مناطق گسترده‌ای، ساقه‌های اصلی تشکیل می‌دهند. غده‌ها، بذور و برگ‌های جگن‌ها برای بسیاری از گونه‌های حیوانی که در تالاب‌ها زندگی می‌کنند غذای مورد علاقه هستند (جدول ۱۸-۱) (تانده و لیپکین، ۲۰۰۳). آن‌ها هم‌چنین دارای عملکرد مهم هیدرولوژیکی و باعث تغییر چشم‌انداز هستند (تانده و لیپکین، ۲۰۰۳). بررسی تصاویر منظره هوایی به وضوح نشان می‌دهد که جگن‌ها نقش قابل توجهی در اکوسیستم تالاب‌ها ایفا می‌کنند (شکل ۱۸-۱). بنابراین، برای درک پویایی، عملکرد و اهمیت اکوسیستم تالاب و شناسایی پوشش گیاهی و فلور آن، شناخت و شناسایی جگن‌ها اساسی است (تانده و لیپکین، ۲۰۰۳).

1. Nutsedges

2. Nut grasses

۲-۱۸- نقش پوشش گیاهی جگن در تالاب ها

ویریک همکاران (۱۹۹۲) تالاب ها را به عنوان سرزمین هایی که میزان اشباع آن ها از آب، فاکتور غالب در تعیین طبیعت توسعه خاک و انواع جوامع گیاهی و حیوانی موجود در منطقه است معرفی کرده است (تانده و لپیکن، ۲۰۰۳). با توجه به کنوانسیون رامسر^۱ (۱۹۷۳)، تالاب ها مناطقی از مرداب، باتلاق، زمین زغال سنگ نارس یا آب، طبیعی یا مصنوعی، دائمی یا موقت، با آبی که راکد یا سیال، تازه، بدمزه یا شور، از جمله مناطق آب اقیانوسی است که عمق آن در کم ترین حد از شش متر تجاوز نمی کند (فوکان و سایکیا، ۲۰۱۴).

ویژگی های مشخص تالاب، مانند پوشش گیاهی، آب (هیدرولوژی و کیفیت آب)، خاک (رژیم غذایی، pH و محتوای آلی) و استفاده حیات وحش همبستگی دارند. هم چنین به خوبی مشخص شده است که پوشش گیاهی تالاب ها با موفقیت شبکه غذایی را حمایت می کند. باعث ایجاد زیستگاه برای فون^۲ متنوع می شود و رسوبات و ترکیبات سمی را از آب طوفان حذف می کند و مانع از فرسایش رودخانه و کنار جوی ها می شود (میشرا و چندهان، ۲۰۱۳). جگن ها با نگهداری آب در آبیگر تالاب ها یا با ذخیره در شیب تالاب به کاهش روان آب از کوه کمک می کنند (تانده و لپیکن، ۲۰۰۳). این امر در مناطقی از تالاب های سواحل رودخانه یا کانال که با کانال های طغیان کرده مرتبط هستند مشهود است (آدامس، ۱۹۸۸؛ تانده و لپیکن، ۲۰۰۳). کنترل فرسایش، که در مرداب های سواحل رودخانه، مرداب های کنار دریا و تالاب های بزرگ با آب سطحی مهم است، در تالاب های با جگن غالب به طور طبیعی اتفاق می افتد زیرا آن ها بستر را پایدار می کنند، موج و انرژی موجود را از بین می برند و رسوبات را به تله می اندازند. چندساله های بلند با آرایش گسترده ریزوم (برای مثال *Carex aquatilis*، *C. utriculata* و *C. lyngbyei*) که می توانند آب کنار مواد را گیر بیندازند برای کنترل فرسایش پوشش گیاهی بسیار مناسب هستند (آدامس، ۱۹۸۸؛ تانده و لپیکن، ۲۰۰۳). سیستم ریشه ای سخت بسیاری دیگر از جگن ها مانند *Cyperus corymbosus*

1. Ramsar

2. Faunal

C. malaccensis، *Schoenoplectus littoralis* و غیره به عنوان یک مایه چسباننده^۱ خوب عمل می کند و از این رو از فرسایش خاک جلوگیری می کند. گونه های ساحلی مانند *Cyperus arenarius* Retz. نیز به عنوان مایه چسباننده خوبی در نظر گرفته می شوند (شکل ۱۸-۲، الف و ب).

جدول ۱۸-۱ ارزش غذایی جگن های مختلف

نام	توزیع	قسمت گیاهی مورد استفاده
<i>Bolboschoenus martimus</i> (L.) Palla	تقریباً بین المللی	غذای حیوانات: علوفه با کیفیت پایین ارائه می دهد اما اگر زود برداشت شود می تواند به عنوان علوفه خشک استفاده شود
<i>Bulbostylis barbata</i> (Rottb.) C. B. Clarke in Hook	دنیای قدیم گرمسیری و نیمه گرمسیری، جنوب شرق آمریکا	غذای حیوانات: قسمت نامشخص: توسط گوسفند و بز چریده می شود، اما ارزش غذایی پایینی دارد (کولهایری و جوشی، ۱۹۹۲)
<i>Carex filicina</i> nees in Wight	هند و سریلانکا تا چین و تایوان، مالزی	غذا: مغزها: خام خورده می شود (پال، ۱۹۹۲)
<i>Cyperus arenarius</i> Retz.	جنوب و جنوب غرب آسیا	غذای حیوانات، قسمت نامشخص: توسط گوسفند، بز و غیره چریده می شود (کولهایری و جوشی، ۱۹۹۲)
<i>Cyperus brevifolius</i> (Rottb.) Hassk. Syn.	پالئوتروپیک و نیمه گرمسیری	غذای حیوانات: به راحتی توسط گاو خورده می شود
<i>Kyllingabrevifolia</i> (Rottb.) Hassk		
<i>Cyperus bulbosus</i> Vahl	پالئوتروپیک و نیمه گرمسیری	غذا: غده های سرخ شده طعم سیب زمینی دارند؛ به صورت نان پخته می شود یا به صورت پودینگ پخت می شود
<i>Cyperus compressus</i> L.	منتشر در نواحی گرمسیری	غذا: ریزومها: سبزیجات پخته شده یا نپخته. غذای حیوانات: قسمت نامشخص: توسط گاو و بوفالو چریده می شود (بورکیل، ۱۹۳۵، ۱۹۸۵)؛ توسط الاغ چرا می شوند اما ارزش غذایی پایینی دارد ((کولهایری و جوشی، ۱۹۹۲)
<i>Cyperus esculentus</i> L.	معتدل و نیمه گرمسیری	غذا: غده های خوراکی

ادامه جدول ۱۸-۱- ارزش غذایی جگن های مختلف

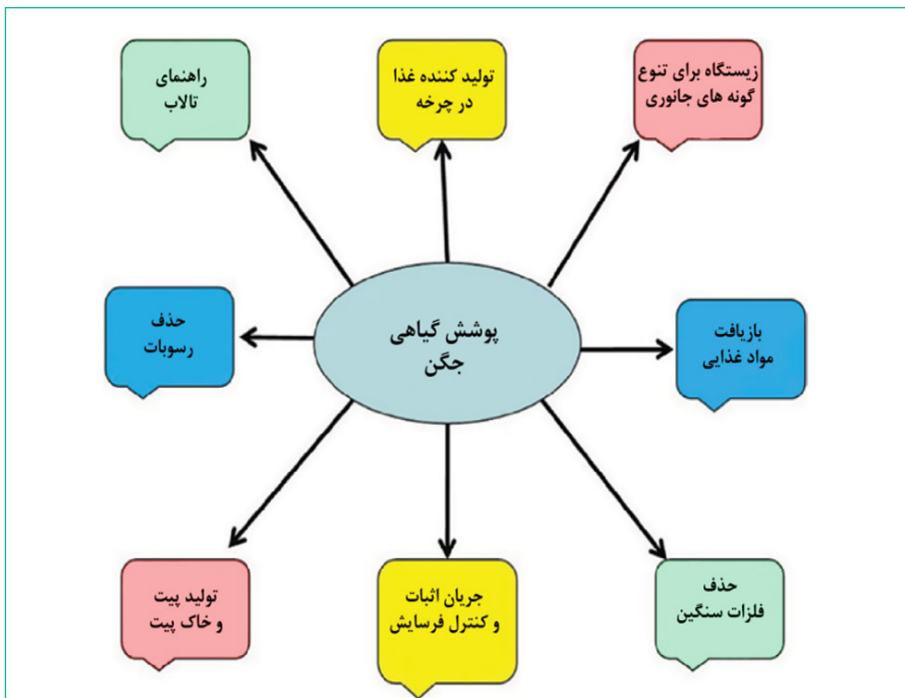
نام	توزیع	قسمت گیاهی مورد استفاده
Cyperusexaltatus Retz.	منتشر در نواحی گرمسیری، مکان های خیس یا لجن زار	غذای حیوانات: قسمت نامشخص توسط فیل ها خورده می شوند
Cyperusiria L.	منتشر در نواحی گرمسیری، مکان های خیس باز	غذای حیوانات: قسمت نامشخص. گاو و سایر حیوانات اهلی، هند (بورکیل، ۱۹۳۵؛ موخاپادهای و گوش، ۱۹۹۲)
Cyperusrotundus L.	منتشر در نواحی گرمسیری، مناطق کم سایه، اغلب در زمین های کشت	غذای حیوانات: قسمت نامشخص. توسط بوفالو، گاو ماده، الاغ، گوسفند و بزها چرا می شود (کولهایری و جوشی، ۱۹۹۲)
Eleocharisdulcis (Burm. F.) Hensch	منتشر در نواحی گرمسیری، کشت و زرع شده در آسیا، مکان های مردابی باز در امتداد ساحل و درون آن	غذای حیوانات: برگ ها/ ساقه ماشوره ای/ قسمت های هوایی: گیاه امیدوارکننده ای برای استخراج عصاره پروتئینی برگ مورد استفاده در علوفه گاو (پاندی و سریواستوا، ۱۹۹۱)
Fimbristylisdichotoma (L.) Vahl	منتشر در نواحی گرمسیری	غذای حیوانات: قسمت نامشخص: توسط گاو، به ویژه گیاه جوان؛ برگ ها/ ساقه ماشوره ای/ قسمت های هوایی چریده می شود: برگ ها، علوفه ای با ارزش غذایی کافی
Fimbristylismiliacea (L.) Vahl	سرتاسر جهان در مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری	غذای حیوانات: قسمت نامشخص: گاو
Schoenoplectusarticulates (L.) Palla	ناحیه مدیترانه ای و آفریقا از میان هند و سریلانکا تا جنوب شرق چین، مالزی و شمال استرالیا	بذور توسط پرندگان خورده می شوند
Schoenoplectuslacustris L.	منتشر در نواحی گرمسیری و نواحی معتدله گرم	غذای حیوانات: مقادیر قابل توجهی از ویتامین های محلول در آب، به خصوص ویتامین های B و ویتامین C، در قسمت های هوایی گیاه وجود دارند؛ استفاده آن ها در خوراک موجود پیشنهاد شده است.

جگن ها به طور مؤثری شبکه غذایی را از طریق بازیافت مواد غذایی حمایت می کنند، به طوری که آن ها از نور آفتاب برای فتوسنتز استفاده می کنند تا برای مصرف کنندگان اولیه و در نهایت تجزیه کنندگان بیوماس تولید کنند (سائر و اسمیت، ۱۹۸۴).

گیاه جگن می‌توانند به‌خوبی در هر دو شرایط هوازی^۱ و بی‌هوازی^۲ عمل کنند (ریشه‌دادن در خاک خیس). آن‌ها یک نقش مهم در چرخه مواد غذایی بین دو بیش‌ترین‌های^۳ مذکور در فوق ایفاء می‌کنند و جریان انرژی را با پمپاژ مواد غذایی به اندام‌ها ایجاد می‌کنند به‌طوری‌که آن‌ها رشد می‌کنند، می‌میرند و تولید خاک و خاشاک برای دیگر ساکنان اکوسیستم تالاب، گیاهان و جانوران می‌کنند (شکل ۱۸-۱). مشاهده شده‌است در مقایسه با سایر گیاهان، جگن‌ها مواد غذایی را سریع‌تر باز یافت می‌کنند (داممن وفرنچ، ۱۹۸۷). گیاه جگن سهم مهمی در توسعه و تولید پیت^۴ و خاک پیت^۵ به‌ویژه انواع تالاب دارند (تانده و همکاران، ۲۰۰۳). جگن‌ها به عنوان دومین گیاهان مهم در تشکیل زمین زغال سنگ نارس^۶ در ناحیه شمالی، بعد از خزه مردابی^۷ قرار می‌گیرند؛ اگرچه، جگن‌ها هم‌چنین به عنوان عناصر اولیه پیت در باتلاق‌ها به همراه خزه قهوه‌ای^۸ شناخته می‌شوند (گلاس، ۱۹۸۷؛ تانده و همکاران، ۲۰۰۳). هم‌چنین گزارش شده‌است که جگن‌ها، نی‌ها و علفی‌ها عناصر عمده پیت در محیط زیست تالاب مردابی هستند (جوناسون و همکاران، ۱۹۹۵؛ تانده و همکاران، ۲۰۰۳). برخی گونه‌های جگن بسیار ویژه هستند که وجود یا غیاب آن‌ها ممکن است به عنوان شاخص نوع و سلامت تالاب به کار رود؛ برای مثال *Carex livida* و *Carex glareosa* به شرایط بسیار اختصاصی مانند شوری بالا یا pH برای رشد نیاز دارند (تانده و همکاران، ۲۰۰۳). اندرسون و همکاران (۱۹۹۶) گزارش دادند که، هرچند نادر است، برخی جگن‌ها کلسیفیل^۹ هستند که تمایل به رشد در pH بالا، آلودگی و رسوبات دارند (سائر و اسمیت، ۱۹۸۴).

-
1. Aerobic
 2. Anaerobic
 3. Extremes
 4. Peat
 5. Peat soil
 6. Peat land
 7. Sphagnum
 8. Brown mosses
 9. Calciphiles

تالاب ها موقعیت و عملکرد مهمی را به عنوان یک منطقه انتقالی در میان بسیاری از اکوسیستم های زمینی و آبی دارد. برای پرندگان و پستانداران مختلف، جگن های تالاب به عنوان مهم ترین منبع انرژی بحرانی، به خصوص در حین تغذیه، تولید مثل و فعالیت های آشیانه ای تبدیل می شوند (شکل ۱۸-۱). برای مثال، مرغابی^۱، ماهی خوار بزرگ^۲ و برخی دیگر از پرندگان مهاجر بسیار وابسته با این گونه ها هستند (شکل ۱۸-۲، قسمت ج، د و ه). بسیاری از بی مهرگان، سخت پوستان و لاروهای حشره با جگن های تالاب وابسته به هم هستند که به نوبه خود نیز غذا برای دیگر حیوانات فراهم می کنند (شکل ۱۸-۱).



شکل ۱۸-۱- نقش پوشش گیاهی جگن در تالاب

1. waterfowl

2. Cranes



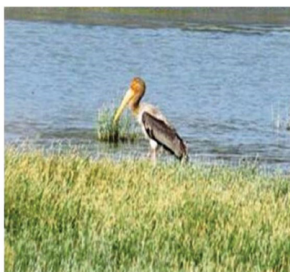
(الف)



(ب)



(ج)



(د)



(هـ)



(و)



(ز)



(ح)

شکل ۱۸-۲- الف- *Cyperus corymbosus* Rottb. ب- *Schoenoplectus litoralis* (Schrader) Palla. ج- سنجاقک نشسته بر *Schoenoplectus* sp. د- پرندۀ نشسته بر قطعه زمین *Eleocharis palustris* (L.). ه- ساروس کرانه (*Grus antigone*) و- غده *Cyperus esculentus* (جگن چوفا، نوت گرس، *Roem. & Schult*). ز- کاشرو (*Schoenoplectus articu-* ج- *Eleocharis dulcis* (Burm.f.) Trin. Ex Hensh. ح- *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla. ی- *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla. ط- *lates* (L.) Palla



ادامه شکل ۱۸-۲- ج- *Eleocharis dulcis* (Burm.f.) Trin. Ex Hensh - *Schoenoplectus articulatus* (L.) Palla - *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla ی- *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla

بنابراین، جگن های تالاب گاهی اوقات پیوند مهمی در زنجیره های مختلف غذا و زنجیره های انتقال انرژی هستند. از آن جایی که میوه های گیاهان برای حشرات، پرندگان (به خصوص گنجشک سانان) و برخی پستانداران غذا فراهم می کنند، برگ ها نیز برای ساخت آشیانه توسط پرندگان مختلف به کار برده می شوند (کوک، ۱۹۹۷). بسیاری از گونه های جگن های تشکیل دهنده حصیر^۱ نیز مکان های آشیانه ای فراهم می کنند و سرپناهی برای بعضی از حیوانات به خصوص پرندگان می شوند. نه تنها این گونه ها به تنهایی بلکه در ارتباط با دیگر گیاهان نیز، به حیوانات به طرق مختلف کمک می کنند؛ برای مثال جگن و چمن زار گرامینوید^۲، مخلوطی از جگن و علفی ها برای فراهم کردن زیستگاه های آشیانه ای و محافظت برای پرندگان از بسیاری از شکارچیان شناخته شده اند. در تالاب های بهاراتپور^۳ (هند)، مشاهده شده است که مرغ جنگلی بنفش^۴ معمولاً در قسمت مرکزی کاکل تا حدی غوطه ور *Cyperus alopecuroides* Rottb. آشیانه می سازد، بنابراین احتمالاً به همین دلیل است که آشیانه با برگ های بلند که از تخم مرغ ها یا جوجه ها در برابر شکارچیان محافظت می کنند، در بر گرفته شده اند (پرساد، ۱۹۸۸). تالاب های جگن غالب برای ماهی زیستگاه خوبی هستند زیرا از آن ها به عنوان

1. Mat-forming
2. Graminoid
3. Bharatpur
4. Moorhens

مناطق تخم‌ریزی، منبع غذایی و مکان‌های اختفا استفاده می‌شود (جدول ۱۸-۱). جدای از این، جگن‌ها دارای ارزش اقتصادی اجتماعی و اخلاقی هستند و به طور قابل توجهی به ارزش‌های تنوع و زیبایی‌شناسی تالاب‌ها کمک می‌کنند.

۳-۱۸- تمیز کردن محیط زیست

سرعت سریع صنعتی شدن و شهرنشینی مشکلات بسیاری را برای محیط زیست تشدید کرده و انواع مختلف آلاینده‌ها را در سیستم‌های طبیعی ما منتشر کرده است. این آلاینده‌ها می‌توانند در چهار دسته به صورت مواد مغذی، ترکیبات تجزیه ناپذیر، و فلزات و متالوئیدها طبقه‌بندی کرد (مارچنده و همکاران، ۲۰۱۰). آلودگی فلز سنگین به شدت اکوسیستم‌های طبیعی مختلف را تحت تأثیر قرار می‌دهد و این مشکل از زمان آغاز انقلاب صنعتی (کومار و همکاران، ۲۰۱۴؛ تریپاتی و همکاران، ۲۰۱۲ الف و ب، ۲۰۱۴ الف و ب؛ ۲۰۱۵ الف و ب) به دلیل تجمع آن‌ها در آب‌های سطحی، زیرزمینی، سطوح و گیاهان بدتر شد (اورراد و دنی، ۱۹۸۵؛ ماینه و همکاران، ۲۰۰۷). اکوسیستم‌های آبرزی مانند تالاب‌ها دریافت کننده مستقیم و غیر مستقیم ضایعات بالقوه سمی مایع و جامد ناشی از فعالیت‌های خانگی، کشاورزی و صنعتی است (هداد و همکاران، ۲۰۰۶؛ ولی‌پور و همکاران، ۲۰۰۹). اکوسیستم‌های آبی به‌طور مداوم توسط آلودگی‌های طولانی مدت فلزات باقی مانده در رسوبات ناشی از فعالیت‌های گذشته انسانی تحت تأثیر قرار می‌گیرند، اگرچه این موضوع نه تنها پدیده جدیدی نیست بلکه شواهدی از این نوع مشکلات در قرون وسطی نیز گزارش شده‌است (لودنیوس، ۱۹۹۱). فلز سنگین که از فاضلاب خانگی و آب زائد تأمین شود به تنهایی برای ایجاد این مشکل مستمر برای انسان‌ها کافی است (ویکن و همکاران، ۱۹۹۹). در نتیجه، فلزات سنگین، سرنوشت و بازیافت آن‌ها در طبیعت به دلیل سمیت آن‌ها، ظرفیت زیست باره^۱ و پایداری در اکوسیستم، موضوع مهم تحقیقاتی در مطالعات تالاب هستند (مانان، ۲۰۰۸). منبع فلزات سنگین و توزیع آن‌ها در اکوسیستم‌های آبرزی از آن موقع که آلودگی جیوه و کادمیوم آب‌های موجود در ژاپن در اوایل دهه ۱۹۶۰ گزارش شد، به‌طور جامع مورد بررسی قرار گرفتند (مک کورمک، ۱۹۹۱).

1. Bioaccumulation

مطالعه جذب، تجمع، توزیع و سمیت زدایی فلزات در تالاب ها اهمیت بسیار زیادی دارد زیرا تالاب ها به عنوان 'کلیه های زمین' شناخته می شوند و طبیعت به آن ها برخی از عملکردهای طبیعی حیاتی را داده است. یکی از این عملکردها گیاه پالایی^۱ توسط گونه های گیاهی بومی که یک ابزار کارآمد برای تمیز کردن محیط زیست و بهداشت است. در دهه های اخیر، فرآیند گیاه پالایی برای تمیز کردن محیط زیست به کار می رفت، که یک تکنولوژی جایگزین مقرون به صرفه، سبز، غیر تهاجمی برای اصلاح مبتنی بر مهندسی فراهم می کند (کومار و همکاران، ۲۰۱۴، ۲۰۱۵؛ پیلون-اسمیت، ۲۰۰۵؛ سالت و همکاران، ۱۹۹۸).

بسیاری از گیاهان که در تالاب یا اطراف آن رشد می کنند دارای توانایی طبیعی برای جذب، تجمع یا تخریب مواد آلی و غیر آلی مانند فلزات سنگین هستند (مک اینتیر، ۲۰۰۳) و مطالعات در طیف گسترده ای از گونه های گیاهی تالاب انجام شده است (دنگل و همکاران، ۲۰۰۴؛ خان و همکاران، ۲۰۰۹؛ رای، ۲۰۰۸). در میان آن ها، جگن ها به طور فزاینده ای در رابطه با گیاه پالایی فلزات سنگین مورد مطالعه قرار گرفته اند (شاور و همکاران، ۱۹۹۸؛ یاداو و همکاران، ۲۰۱۲). با این حال که جگن ها نیمه آبی^۲ هستند و در مقایسه با سایر گیاهان آبی بیوماس کمتری تولید می کنند (استید و همکاران، ۲۰۰۲)، توجه کم تر ممکن است سبب مطالعه ظرفیت های تجمع و تحمل آلودگی فلزات سنگین شود (اینفانته و همکاران، ۲۰۱۰). اگرچه، برخی از گونه های جگن یافت شده اند که فلزات سنگین را انباشت می کنند و اهمیت زیادی در گیاه پالایی نشان می دهند (جدول ۱۸-۲). برای مثال، *Cyperus* یک علف هرز آبی سریع الرشد تالاب است که می تواند فاکتورهای تنش محیط زیستی مانند آب و هوای گرم و سرد را تحمل کند (اسچونیک، ۲۰۱۳).

جگن تالاب *Cyperus alternifolius* L.، که معمولاً به عنوان جگن چتری شناخته می شود، برای حذف فلزات سنگین مورد بررسی قرار گرفت. نزدیک ۹۰-۶۵ درصد فلزات سنگین مانند مس، نیکل، کروم، زینک و کبالت توسط قسمت های مختلف این گیاه حذف شدند

1. Phytoremeddiation

2. Semiaquatic

(سودا و همکاران، ۲۰۱۲؛ یاداو و همکاران، ۲۰۱۲؛ ژو و همکاران، ۲۰۱۳). چنگ^۱ و همکاران (۲۰۰۲) نیز انباشت آلومینیوم و منگنز در قسمت‌ها مختلف این گونه را گزارش کرده‌اند. برخی دیگر از گونه‌های جگن (*C. articulatus* و *C. exatatus*) نیز یافت شده‌اند که مقادیر قابل توجهی از نیکل را در سیستم بیولوژیکی متجمع می‌کنند تا خاک آلوده شده با زباله‌های معدنی را پاکسازی^۲ کنند (حسین و منال، ۲۰۱۲؛ مگانا و همکاران، ۲۰۱۱). گزارش شده‌است که برخی از گونه‌های *Cyperus rotundus* قادر به تحمل تنش شوری هستند (شمسی، ۱۹۸۶). برخی دیگر از گونه‌های *Cyperus* در حذف نیتрат از زباله‌های شهری و شفاف سازی آب تالاب‌ها مؤثر هستند (نوریل، ۲۰۰۸). مشاهده شده‌است که تزک به‌طور طبیعی رشد یافته (*Scirpus sp.*) و جگن معمولی (*C. rotundus*) کبالت، منگنز، آهن، مس، زینک و سرب را در برخی تالاب‌ها انباشت می‌کنند که تأکید بر اهمیت گیاه پالایی به عنوان یک ابزار مقرون به صرفه برای تمیز کردن محیط زیست دارد (چاتارجی و همکاران، ۲۰۱۱). این گونه‌ها هم‌چنین انباشتگر^۳ ریشه‌ای آهن، کبالت، سرب، مس و کادمیوم هستند (یاداو و چندرا، ۲۰۱۰). این امر جالب توجه است که در این گونه‌های گیاهی غلظت‌های بالاتر از فلزات توسط بیوماس زیرزمینی در مقایسه با بیوماس بالای زمین انباشته می‌شود.

برخی از جگن‌ها نیز توانایی بالایی برای تمیز کردن زباله‌های مرتبط با مواد منفجره^۴ نشان دادند. بست^۵ و همکاران (۱۹۹۷) گزارش دادند که تی ان تی^۶ (۲،۴،۶-ترینیتروتولن^۷) توسط برخی گونه‌های جگن مانند جگن فوکس^۸ (*Carex vulpinoidea*)، وول گرس^۹ (*Scirpus cyperinus*) و علف پنجه کلاغ^{۱۰} (*Eleocharis obtuse*) به‌طور مؤثری

1. Cheng

2. Decontaminate

3. Accumulator

4. Explosives-related

5. Best

6. TNT

7. Trinitrotoluene

8. Fox sedge

9. Wool grass

10. Blunt spikerush

تخریب شده‌اند. جگن‌ها نیز در حفظ اجتماعات میکوریزا مهم هستند و به عنوان عواملی برای فایتورستوریشن^۱ خاک‌های آلوده به سرب عمل می‌کند (موتخوکومار و همکاران، ۲۰۰۴). مکانسیم تحمل غلظت‌های بالای فلزات در این گیاهان با ممانعت از جذب فلزات سمی از طریق ریشه به دست می‌آید. گیاهان هم‌چنین می‌توانند فلزات به خصوصی را که به‌طور فیزیولوژیکی جدا شده هستند بعد از جذب در سطح بافت در ناحیه ریشه انباشته کنند (هال، ۲۰۰۲). جداسازی فلزات سنگین و میزان زیست باره آن‌ها در گیاهان با قابلیت دسترسی به مواد آلی در ناحیه ریزوسفریک^۲، رقابت بین یون‌های در دسترس و کنش‌های متقابل فلز-فلز تحت تأثیر قرار می‌گیرد (بیرگی و همکاران، ۲۰۰۰).

جدول ۱۸-۲- جگن‌ها و قابلیت‌های انباشت فلزات آن‌ها

ردیف	نام گیاه	ملیت	آلاینده‌های محیطی	دامنه	منبع
۱	<i>Cyperus alternifolius</i>		مس، نیکل، کروم، روی، آلومینیوم و منگنز	۶۵-۹۰٪	یاداو و همکاران، ۲۰۱۲، سودا و همکاران، ۲۰۱۲، ژو و همکاران، ۲۰۱۳، چنگ و همکاران، ۲۰۰۲، کیان و همکاران، ۱۹۹۹
۲	<i>Cyperus articulatus</i>		نیکل		مگانگا و همکاران، ۲۰۱۱
۳	<i>Cyperus exaltatus</i>		نیکل		حسیت و منال، ۲۰۱۲
۴	<i>Cyperus rotundus</i>		کروم، منگنز، آهن، مس، روی و سرب		چاترجی و همکاران، ۲۰۱۱
۵	<i>Scirpus sp.</i>		کروم، منگنز، آهن، مس، روی و سرب		یاداو و چندرا، ۲۰۱۰، چاترجی و همکاران، ۲۰۱۱
۶	<i>Carex Eleocharis obtuse vulpinoidea</i>		تی ان تی (۲، ۴، ۶-ترینیتروتولن)		بست و همکاران، ۱۹۹۷
۷	<i>Cyperus laevigatus</i>		کادمیوم، سرب		ال-قطحانی، ۲۰۱۲
۸	<i>Cyperus laevigatus</i>		آرسنیک، سرب	۲۴-۱۲۳۳ mg/kg	ویسوتیویته و همکاران، ۲۰۰۲

1. Phytorestation

2. Rhizosperic

ادامه جدول ۱۸-۲- جگن ها و قابلیت های انباشت فلزات آن ها

ردیف	نام گیاه	ملیت	آلاینده های محیطی	دامنه	منبع
۹	Cyperus malaccensis		سرب، روی	۶۰-۲۴٪	
۱۰	Eleocharis vallecuclosa		مس	بالاتر از ۶۰٪	
۱۱	Eleocharis palustris		سرب، مس نیکل، کروم، روی، آلومینیوم	۶۸۷۷-۰/۴۰ g/μg	وردانیان و اینگولی، ۲۰۰۶
۱۲	Bolboschoenus maritimus		منگنز، باریم، کادمیوم، کبالت، تیتانیوم، آهن		گراتاو و همکاران، ۲۰۰۵
۱۳	Scripus tabernaemontani				اسکینر و همکاران، ۲۰۰۷
۱۴	Cyperus Compactus		سرب	۸۶-۱۰۶۰ mg/kg	شیمول و لوری، ۱۹۷۲
۱۵	Cyperus difformis		سرب، کادمیوم، روی	۶/۷۸-۱۲۳۰ mg/kg	روتکیتهیخان و همکاران، ۲۰۰۶
۱۶	Fimbristylis bisumbellata				لیو و همکاران، ۲۰۰۷
۱۷	Cyperus iria				
۱۸	Scirpus americanus		سرب، کادمیوم، کروم، آهن	۳۷۰-۴۳۰۰ mg/kg	کرانزا-آلوارز و همکاران، ۲۰۰۸
۱۹	Schoenoplectus lacustris		سرب، کادمیوم، کروم، منگنز، آهن	-۶۷ mg/kg ۱/۵۷	اسمکا-سیمیرمن و کمپرس، ۲۰۰۱
۲۰	Carex remota		سرب، کادمیوم، کروم، منگنز	۲/۳-۲۱۱۶ mg/kg	ساویدیس و همکاران، ۱۹۹۵
۲۱	Scirpus lacustris		سرب، کادمیوم، کروم، منگنز، آهن	۰/۲-۴۲۰ mg/kg	
۲۲	Cyperus longus		سرب، کادمیوم، کروم، منگنز، آهن	۰/۶-۲۴۴ mg/kg	
۲۳	Scripus sp.		آرسنیک		مهرآ و هارتلی-وایتکار، ۲۰۰۲
۲۴	Cyperus papyrus		سرب، نیکل، روی، مس	۱۰-۴۳۲ mg/kg	اوکورات و همکاران، ۱۹۹۹

گیاهان تالاب همانند *Carex stricta* فرآیندهای فیزیولوژیکی خاصی برای انباشت مواد غذایی ضروری مانند نیتروژن و فسفر دارند (زدلر، ۲۰۱۰). عملکرد تخصصی ریشه‌ها در اکتساب غذا دخیل است، همانند ریشه‌های خوشه‌ای^۱ که این ریشه‌ها مقادیر زیادی از کربوکسیلات‌ها^۲ را در محیط ریزوسفر تولید و دفع می‌کنند. این امر به‌طور قابل ملاحظه‌ای ریزوسفر را تغییر می‌دهد و معادنی را برای فسفر و مواد مغذی کمیاب در دسترس قرار می‌دهد (لامبرس و همکاران، ۲۰۰۳). برخی از گونه‌های خانواده اویارسلام ریشه‌های دوکی شکل (شکل هویج) دارند (لامونت، ۱۹۷۴). توسعه آن‌ها در سطوح بالای فسفر مهار می‌شود و آن‌ها به عنوان ریشه‌های خوشه‌ای عمل می‌کنند. این ریشه‌های خوشه‌ای بعد از تشکیل شدن در انفجار تراوشی^۳ سیترات^۴ آزاد می‌کنند (شانه و همکاران، ۲۰۰۵).

برخی از جگن‌ها در جذب فلزات سنگین همانند زیست باره مؤثر هستند. برای مثال، *Cyperus lavigatus* مقاوم به آلودگی‌های محیط زیست می‌تواند فلزات سنگین را در پیکره خود انباشت کند (ال قحطانی، ۲۰۱۲) بنابراین خود بیوماس گیاه می‌تواند برای حذف فلزاتی سنگینی هم‌چون کادمیوم و سرب از آب آلوده استفاده شود. همه این مثال‌ها پتانسیل گونه‌های مختلف جگن را برای انباشت و تحمل سطوح مختلف فلزات سنگین در تالاب‌های طبیعی و مصنوعی و کاربرد آن‌ها در تمیز کردن آب‌ها و خاک‌های آلوده را نشان می‌دهد.

واضح است که گیاهان مختلف تالاب واکنش متفاوتی برای فلزات سنگین دارند (جدول ۱۸-۲). تعدادی از عوامل طبیعی برای این اختلافات مسئول هستند. توانایی یک گیاه برای انباشت یا محدود کردن هر گونه فلز یا عنصر سمی ترکیبی از ویژگی‌های بیوشیمیایی-فیزیولوژیکی و آناتومیکی-ریخت شناسی است، که باعث می‌شود گیاه در محیط‌های آلوده متفاوت رفتار کند (ویفنگ و همکاران، ۲۰۱۱).

1. Cluster

2. Carboxylates

3. Exudative burst

4. Citrate

با وجود مطالعات نسبتاً کم در مورد توانایی جگن‌ها برای گیاه پالایی انواع مختلف آلودگی‌های تالاب، این مطالعات به اندازه کافی نشان می‌دهند که این گیاهان پتانسیل زیادی برای گیاه پالایی فلزات مختلف دارند (جدول ۱۸-۲). هنوز هم نیاز به کشف کاربردها و پتانسیل‌های دیگر جگن‌ها برای گیاه پالایی آلودگی تالاب وجود دارد زیرا آن‌ها مهم‌ترین گونه‌های رشد یافته در اطراف تالاب‌ها هستند (جدول ۱۸-۲). از آن‌جا که آن‌ها منبع غذایی حیاتی برای فون تالاب هستند، درک تأثیرات فلزات سنگین و سایر آلاینده‌های موجود در این گیاهان و تأثیر آن‌ها بر زنجیره غذایی بسیار مهم است.

۴-۱۸- خانواده جگنیان^۱ به عنوان یک ماده غذایی

دو گونه جگن به عنوان گیاهان زراعی در نظر گرفته می‌شوند که چوفاس^۲ یا تایگر ناتس^۳ یا ارقام نوتسدج زرد (*Cyperus esculentus*) (شکل ۱۸-۲ و) و چستنت آبی چینی^۴ (*Eleocharis dulcis*) نام دارند. قسمت گیاهی خوراکی در هر دو گونه غده زیرزمینی است. تاریخچه چوفاه^۵ یا تایگر ناتس^۶ یا ارقام نوتسدج زرد (*C. esculentus*) بسیار قدیمی‌تر به نظر می‌رسد زیرا مطالعات نشان می‌دهد که انسان گونه^۷ منقرض‌شده *Paranthropus boisei* (نوتکراکر من^۸) از تایگر ناتس را به عنوان غذای لازم برای حیات استفاده می‌کرد (ماچو، ۲۰۱۴). گزارش شده‌است که *C. esculentus* قدیمی‌ترین گیاه کشت شده در مصر باستان است (زوهری و هوپف، ۲۰۰۰). زوهاری و

1. Cyperaceae

2. Chufa

3. Tiger nuts

4. Chines water Chestnut

5. Chufas

6. Tiger nuts

7. Hominid

8. Nutcracker man

هوپف (۲۰۰۰) حدس زدند که چوفا بدون شک یک عنصر سازنده غذای کلیدی در مصر اولیه بوده و این گونه نشان می دهد که کشت آن (کاملاً یا تقریباً کاملاً) یک ویژگی مصر باقی می ماند. مردم مصر سابقاً آن ها را آب پز شده در آب جو^۱، بو داده یا به عنوان شیرینی ساخته شده از غده زمینی با عسل مصرف می کردند (موشه، ۱۹۹۲). هم چنین حدس زده شده است که *C. esculentus* اولین بار توسط اعراب به منطقه والنسیای^۲ اسپانیا معرفی شده است جایی که این گیاه به طور وسیعی در مناطق با آب و هوایی معتدل رشد می یابد. هورچاتا^۳، شیرین، نوشیدنی شیری مانند کشورهای اسپانیایی، از غده ها تهیه شده است. *Cyperus esculentus* در تعدادی از کشورهای جهان نیز از جمله مکزیک، شیلی، برزیل، ایالات متحده آمریکا، لبنان، سوریه، عربستان سعودی، ایران، عراق، پاکستان، هند، یمن، مغرب، گینه بیسائو، غنا، نیجر، نیجریه، بوركینافاسو، کامرون شمالی و مالی کشت می شود. غده های پیاز مانند Cy-*perus bulbosus* Vahl به عنوان غذا توسط ویلاجرس^۴ در کونکن^۵، هند و سایر مناطق ساحلی استفاده می شود. غده ها را می توان کباب کرد یا به صورت آرد ساییده شوند. چستنت آب ی چینی^۶ (*Eleocharis dulcis*) که گوشت سفید تردی دارند قابلیت مصرف به صورت خام یا به صورت کم پخت را دارند (شکل ۱۸-۲-ز). کیک چستنت آبی^۷ که عنصر شایع آشپزی کم حجم است با استفاده از آرد چستنت آبی تهیه می شود، هم چنین ترشی یا کنسرو می شوند (تنی، ۲۰۰۸). در غده ها محتوای کربوهیدرات نزدیک ۹۰ درصد در وزن خشک، خصوصاً نشاسته (نزدیک ۶۰ درصد در وزن خشک) است. این کربوهیدرات ها منبع خوبی از فیبر رژیمی، ریبوفلاوین^۸، ویتامین B، پتاسیم،

1. Beer
2. Valencia
3. Horchata
4. Villagers
5. Konkan
6. Chines water Chestnut
7. Water chestnut cake
8. Riboflavin

مس و منگنز هستند. غده‌های *E. dulcis* در گوا^۱ و کونکن در دوره‌های خشکی شدید خورده می‌شدند (پراساد و سینگ، ۲۰۰۲). اشاره شده‌است که از آندوسپرم *Schoenoplectus articulatus* برای تهیه غذای سنتی در جوامع محلی (بنگالی^۲ و کوچ-رجاگسی^۳) حوزه بونگویگاوون^۴، آسام^۵ پایین، هند استفاده می‌شود (روی و همکاران، ۲۰۱۰).

اکثریت گونه‌های جگن رشد یافته در تالاب محصول زیادی از میوه‌ها و غده‌های پراکنده در آب تولید می‌کنند که به عنوان غذا برای حشرات، پرندگان (خصوصاً پاسرین‌ها^۶) و برخی پستانداران به کار می‌روند. در دلتای رود کوپر^۷ در ایالت کارولینای شمالی آمریکا، جوامع گیاهی با غالبیت جگن‌ها و دم‌اسبیان^۸ (*Equisetum spp.*) نوحاسته زیستگاه آشیانه‌ای ترجیح داد شده قوهای ترامپتر^۹ یافت شده‌اند. هم‌چنین مشاهده شده‌است که برای غازهای کانادایی تیره‌رنگ کمیاب، بذور جگن‌ها تقریباً ۷۵ درصد انرژی متابولیسم آن‌ها را در طول جوجه‌کشی^{۱۰} فراهم می‌کند (لنسینگ و روحه، ۱۹۸۶؛ تانده و لیپکین، ۲۰۰۳). گاو نر ماسک^{۱۱} تقریباً به‌طور منحصر در مراتع خیس جگن تغذیه می‌کند (تاموکای و زولتای، ۱۹۸۸). برخی گونه‌های *Carex* گیاهان مهم چراگاه در نواحی شمالی و مناطق کوهستانی هستند مانند مراتع *Carex lyngbyei* در ایسلند. علوفه زمستانی بحرانی مراتع آب شیرین با بذور و برگ‌های جگن‌ها رشد یافته در حواشی فراهم می‌شود. 'علوفه خشک مردابی' که از تالاب‌های

-
1. Goa
 2. Bengali
 3. Koch-rajbangsi
 4. Bongoigaon
 5. Assam
 6. Passerines
 7. Cooper
 8. Horsetails
 9. Trumpeter
 10. Incubation
 11. Musk oxen

بزرگ آلاسکا^۱ برداشت می شود (مانند دشت های رودخانه فوکس^۲) معمولاً مرکب از جگن های آبی زیادی است. علوفه خشک بسیار سبک وزن اما مغذی است زیرا جگن ها پروتئین، چربی و کربوهیدرات های بالایی دارند و نسبت به علفی ها فیبر کمتری دارند (روبرتس، ۱۹۸۳) *Schoenoplectus articulatus* (L.) Palla، *S. Lacustris* (L.) Palla و غیره (شکل ۱۸-۲ ح و ط را ببینید) که به طور فراوانی در مناطق مردابی رشد یافته اند به عنوان خوراک دام به کار می روند. در مناطق ساحلی، *Fimbristylis polytrichoides* (Retz.) R. Br. قسمت عمده سویه گیاهی را تشکیل می دهد. ورتاک^۳ (۱۹۸۲) گزارش داد برخی گونه ها در امتداد جریان های آهسته، در حاشیه دریاچه و اطراف حوضچه های جدا شده به عنوان پناهگاه برای حیات وحش و به عنوان منبع غذا یافت می شوند. *Cyperus digitatus* Roxb. و *Schoenoplectus articulatus* گونه های برجسته گزارش شده توسط ورتاک به عنوان غذا برای پرندگان آبی بودند. در کل، ۱۰ گونه از جنس *Lepidosperma* (جگن) به عنوان پایه رژیم غذایی ۱۲ گونه پرند شامل سه گونه فنیچ/فایرتیل^۴، هفت گونه طوطی^۵ (*Kakapo-Strigops habroptilus*)، امو^۶ (*Dromaius novaehollandiae*) و اموی جنوبی ورنه (*Stipiturus malachurus*) شناخته شده اند. اموها به عنوان پخش کنندگان مسافت طولانی گونه های گیاهی شناخته شده اند و آن ها به عنوان خورندگان بذور *L. carphoides* شناخته می شوند (برای مثال، کالوینو-کانسلا و همکاران، ۲۰۰۶؛ هی و همکاران، ۲۰۰۸).

برخی گونه ها وجود دارند که غذای مرغ آبی وحشی را تشکیل می دهند. در پارک ملی کئولادو^۷ در راجستان^۸ هند که شهرت جهانی دارد، قطعه بزرگی از

1. Alaskan
2. Fox
3. Vertak
4. Finch/firetail
5. Parrots
6. Emu
7. Keoladeo
8. Rajasthan

Eleocharis dulcis یافت می شود و غده ها در زمستان تشکیل می شوند. مشاهده شده است که ساروس کرانه^۱ (*Grus antigone*) (شکل ۱۸-۵) و سیبرین کرانه^۲ (*Grus leucogeranus*)، گونه های پرنده بسیار خطرناک که در این مخفی گاه زمستان گذرانی می کنند، از این غده ها تغذیه می کنند (پراساد، ۱۹۸۸). اما مشاهده شده است که بیش ترین غذای ترجیح داده شده در پارک غده *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla است، که در آن جا بسیار زیاد است (شکل ۱۸-۲-۳). غده های *Cyperus rotundus* نیز قسمتی از غذای آن ها را تشکیل می دهند. غده ها یک منبع سرشار از مواد معدنی و عناصر کمیاب هستند و بنابراین آن ها یک عنصر مغذی حیاتی برای پرندگانی مانند کرانه هستند. گرازهای وحشی^۳ نیز با غده های این گونه ها تغذیه می شوند. گزارش شده است که مرغ جنگلی بنفش (*Porphyrio porphyrio*)، یک نوع پرنده آبی دیگر است که از قسمت تحتانی ساقه *Eleocharis dulcis* تغذیه می کند. بسیاری از گونه های جگن که در علفزار، بیابان ها، تالاب و دیگر زیستگاه ها به همراه علف رشد می کنند بخشی از رژیم غذایی گاوهای چراکننده را تشکیل می دهند (راساد و سینگ، ۲۰۰۲). کنترود و نیوتن (۱۹۹۶) و میشرا و همکاران (۲۰۱۵) نیز در مورد اهمیت گونه های *Bolboschoenus* از نظر ارزش غذایی و فراهم کردن سرپناه برای حیات وحش گزارش دادند (جدول ۱۸-۱).

۵-۱۸- نتیجه گیری و چشم اندازهای آینده

اگرچه گزارش های دقیق مربوط به اکولوژی گونه های خاص جگن کمیاب است، واضح است که به عنوان یک گروه گیاهی، جگن ها (خانواده جگنیان) دارای جایگاه مهمی در اکولوژی اکوسیستم های تالاب دارند. ممکن است منابع ارائه شده در این فصل تنها بخش کوچکی از روابط اکولوژیکی واقعی را در برداشته باشد که در جگن ها وجود دارد و امکان سنجش اهمیت اکولوژیکی جگن ها به طور کامل وجود ندارد. تعداد زیادی از

-
1. Sarus carne
 2. Siberian crane
 3. Wild boars

انجمن های اکولوژیکی برای گونه های که از نقطه نظر حفاظت مانند ساروس کرانه (Grus antigone) مهم هستند، ثبت شده اند. نقش جگن ها در حیات این حیوانات مهم است زیرا تاریخچه زندگی آن ها به طور دقیق مورد بررسی قرار گرفته تا به حفظ آن ها کمک کند. به احتمال قوی ارتباطات مستقیم بین گونه های مختلف مهم حیوانی و جگن زمانی که تاریخچه زندگی دیگر حیوانات معمول مورد مطالعه قرار می گیرند مشخص می شوند. اجتماعات اکولوژیکی مستند شده برای *Lepidosperma* توسط باررت (۲۰۱۳) اشاره بر این دارد که بازبینی این چنین جزئیات برای جنس های جهانی جگن درک ما را در مورد اکولوژی جگن به طور معنی داری توسعه دهد. به لحاظ اقتصادی بخش ضعیف جامعه مصرف کنندگان جگن ها برای اهداف مختلف، مانند پزشکی، غذا، پوشالی کردن، سبد سازی، و به عنوان خوراک دام و غیره هستند. ارزیابی غذا و ارزش غذایی مواد مغذی در گونه های بومی جگن ها نه تنها در بسیاری از برنامه های حفاظت جوامع فون وابسته به تالاب بلکه هم چنین برای مردمی که امرار معاش آن ها وابسته به تالاب ها است، مفید خواهد بود.

منابع

Achatz M, Morris EK, Müller F, Hilker M, Rilling MC (2014) Soil hypha-mediated movement of allelochemicals: arbuscular mycorrhizae extend the bioactive zone of juglone. *Funct Ecol* 8: 1020–1029.

Aguilera P, Borie F, Seguel A, Cornejo P (2011) Fluorescence detection of aluminum in arbuscular mycorrhizal fungal structures and glomalin using confocal laser scanning microscopy. *Soil Biol Biochem* 43: 2427–2431.

Alarcón A, Delgadillo-Martínez J, Franco-Ramírez A, Davies J, Ferrera-Cerrato R (2006) Influence of two polycyclic aromatic hydrocarbons on spore germination, and phytoremediation potential of *Gigaspora margarita* *Echinochloa polystachya* symbiosis in benzo[a]pyrene-polluted substrate. *Rev Int Contam Ambie* 22: 39–47.

Alkio M, Tabuchi TM, Wang X, Colón-Carmona A (2005) Stress responses to polycyclic aromatic hydrocarbons in *Arabidopsis* include growth inhibition and hypersensitive response-like symptoms. *J Exp Bot* 56: 2983–2994.

Allen MF (1996) The ecology of arbuscular mycorrhizas: a look back into the 20th century and a peek into the 21st. *Mycol Res* 100: 769–782.

Andrade SAL, Gratao PL, Schiavinato MA, Silveira ADP, Azevedo RA, Mazzafera P (2009) Zn uptake, physiological response and stress attenuation in mycorrhizal jack bean growing in soil with increasing Zn concentrations. *Chemosphere* 75: 1363–1370.

Andrade SAL, Silveira APD, Mazzafera P (2010a) Arbuscular mycorrhiza alters metal uptake and the physiological response of *Coffea arabica* seedlings to increasing Zn and Cu concentrations in soil. *Sci Total Environ* 408: 5381–5391.

Andrade SAL, Gratao PL, Azevedo RA, Silveira APD, Schiavinato MA, Mazzafera P (2010b) Biochemical and physiological changes in jack bean under mycorrhizal symbiosis growing in soil with increasing Cu concentrations. *Environ Exp Bot* 68: 198–207.

Aranda E, García-Romera I, Ocampo JA, Carbone V, Malorni A, Sannino F, De Martino A, Capasso R (2007a) Reusing ethyl acetate and aqueous exhausted fractions of dry olive mill residue by saprobe fungi. *Chemosphere* 66: 67–74.

Aranda E, García-Romera I, Ocampo JA, Carbone V, Malorni A, Sannino F, De Martino A, Capasso R (2007b) Chemical characterization and effects on *Lepidium sativum* of the native and bioremediated components of dry olive

mill residue. Chemosphere 69: 229–239.

Aranda E, Scervino JM, Godoy P, Reina R, Ocampo JA, Wittich RM, García-Romera I (2013) Role of arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus custos* in the dissipation of PAHs under root-organ culture conditions. *Environ Pollut* 181: 182–189.

Arriagada C, Herrera MA, García-Romera I, Ocampo JA, (2004) Tolerance to Cd of soybean (*Glycine max*) and eucalyptus (*Eucalyptus globulus*) inoculated with arbuscular mycorrhizal and saprobe fungi. *Symbiosis* 36: 285–301.

Arriagada C, Herrera MA, Borie F, Ocampo JA (2007) Contribution of arbuscular mycorrhizal and saprobe fungi to the aluminum resistance of *Eucalyptus globulus*. *Water Air Soil Poll* 182: 383–394.

Arriagada C, Pereira G, García-Romera I, Ocampo JA (2010) Improved zinc tolerance in *Eucalyptus globulus* inoculated with *Glomus deserticola* and *Trametes versicolor* or *Coriolopsis rigida*. *Soil Biol Biochem* 42: 118–124.

Augé RM (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3–42.

Augé RM, Toler HD, Saxton AM (2014) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and osmotic adjustment in response to NaCl stress: a meta-analysis. *Front Plant Sci* doi: 10.3389/fpls.2014.00562.

Babu AG, Shea PJ, Oh BT (2014) *Trichoderma* sp. PDR1-7 promotes *Pinus sylvestris* reforestation of lead-contaminated mine tailing sites. *Sci Total Environ* 476–477: 561–567.

Babula P, Vodicka O, Adam V, Kummerova M, Havel L, Hosek J, Provaznik I, Skutkova H, Beklova M, Kizek R (2012) Effect of fluoranthene on plant cell model: Tobacco BY-2 suspension culture. *Environ Exp Bot* 78: 117–126.

Bago B, Cano C (2005) Breaking myths on arbuscular mycorrhizas in vitro biology. In: Declerck S, Strullu FG, Fortin JA (eds), *In vitro culture of mycorrhizas Soil biology*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp 111–138.

Bai R, Ma F, Liang D, Zhao X (2009) Phthalic acid induces oxidative stress and alters the activity of some antioxidant enzymes in roots of *Malus prunifolia*. *J Chem Ecol* 35: 488–494.

Banni AS, Fauturi MY (2013) The role of arbuscular mycorrhizae *Glomus* spp (mixed) and *Glomus fasciculatum* in growth and copper uptake of maize grown in soil contaminated with copper. *Middle East J Sci Res* 17: 77–83.

Bareena F, Shafiq M, Jamil S (2012) Role of plant growth regulators and a

saprobic fungus in enhancement of metal phytoextraction potential and stress alleviation in pearl millet. *J Hazard Mater* 237: 186–193.

Barto EK, Weidenhamer JD, Cipollini D, Rilling MC (2011) Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends Plant Sci* 17: 633–637.

Barto EK, Hilker M, Müller F, Mohny BK, Weidenhamer JD, Rilling MC (2014) The fungal fast lane: common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils. *PLoS ONE* 6(11): e27195.

Bárzana G, Aroca R, Bienert GP, Chaumont F, Ruiz-Lozano JM (2014) New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Mol Plant Microbe Interact* 27: 349–363.

Baziramakenga R, Leroux GD, Simard RR (1995) Effects of benzoic and cinnamic acids on membrane permeability of soybean roots. *J Chem Ecol* 21: 1271–1285.

Blum U (2014) Plant-plant allelopathic interactions II. Bodeker ITM, Nygren CMR, Taylor AFS, Olson A, Lindahl BD (2009) ClassII peroxidase-encoding genes are present in a phylogenetically wide range of ectomycorrhizal fungi. *ISME J* 3: 1387–1395.

Bray EA, Bailey-Serres J, Wretilnyk E (2000) Responses to abiotic stresses. In: Buchanan B, Gruissem W, Jones R (eds), *Biochemistry and molecular biology of plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, pp 1158–1249.

Brito I, Carvalho M, Alho L, Goss MJ (2014) Managing arbuscular mycorrhizal fungi for bioprotection: Mn toxicity. *Soil Biol Biochem* 68: 78–84.

Cabello MN (1997) Hydrocarbon pollution: its effect on native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). *FEMS Microbiol Ecol* 22: 233–236.

Calonne M, Fontaine J, Tisserant B, Dupre de Boulois H, Grandmougin-Ferjani A, Declerck S, Lounès-Hadj Sahraoui A (2014a) Polyaromatic hydrocarbons impair phosphorus transport by the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *Chemosphere* 104: 97–104.

Calonne M, Fontaine J, Debiane D, Laruelle F, Grandmougin-Ferjani A, Lounès-Hadj Sahraoui A (2014b) The arbuscular mycorrhizal *Rhizophagus irregularis* activates storage lipid biosynthesis to cope with the benzo[a]pyrene oxidative stress. *Phytochemistry* 97: 30–37.

Cameron DD, Neal AL, van Wees SCM, Ton J (2013) Mycorrhiza-induced resistance: more than the sum of its parts? *Trends Plant Sci* 18: 539–545.



Casieri L, Anastasi A, Prigione V, Varese G (2010) Survey of ectomycorrhizal, litter-degrading, and wood-degrading basidiomycetes for dye decolorization and ligninolytic enzyme activity. *Anton Leeuw Int JG* 98: 483–504.

Castillo OS, Dasgupta-Schubert N, Alvarado CJ, Zaragoza EM, Villegas HJ (2011) The effect of the symbiosis between *Tagetes erecta* L. (marigold) and *Glomus intraradices* in the uptake of Copper(II) and its implications for phytoremediation. *New Biotechnol* 29: 156–164.

Capuana M (2014) In vitro culture: a tool for phytoremediation purposes. In: Ramawat KG, Jean-Michel Merillon and Ahuja MR (eds). *Tree biotechnology*. Taylor and Francis group, pp 36–56.

Chen BD, Li XL, Tao HQ, Christie P, Wong MH (2003) The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by red clover growing in a calcareous soil spiked with various quantities of zinc. *Chemosphere* 50: 839–846.

Chen BD, Liu Y, Shen H, Li XL, Christie P (2004) Uptake of cadmium from an experimentally contaminated calcareous soil by arbuscular mycorrhizal maize (*Zea mays* L.). *Mycorrhiza* 14: 347–354.

Chen X, Li H, Chan WF, Wu C, Wu F, Wu S, Wong MH (2012) Arsenite transporters expression in rice (*Oryza sativa* L.) associated with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) colonization under different levels of arsenite stress. *Chemosphere* 89: 1248–1254.

Christophersen HM, Andrew Smith FA, Smith SE (2012) Unraveling the influence of arbuscular mycorrhizal colonization on arsenic tolerance in *Medicago*: *Glomus mosseae* is more effective than *G. intraradices*, associated with lower expression of root epidermal Pi transporter genes. *Front Physiol* 3: 1–13.

Cicatelli A, Lingua G, Todeschini V, Biondi S, Torrigiani P, Castiglione S (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi restore normal growth in a white poplar clone grown on heavy metal-contaminated soil, and this is associated with upregulation of foliar metallothionein and polyamine biosynthetic gene expression. *Ann Bot* 106: 791–802.

Coleman-Derr D, Tringe SG (2014) Building the crops of tomorrow: advantages of symbiont-bases approaches to improving abiotic stress tolerance. *Front J* 5: 283.

Corradi N, Bonfante P (2012) The arbuscular mycorrhizal symbiosis: origin and evolution of a beneficial plant infection. *PLoS Pathog* 8: e1002600.

Criquet S, Joner E, Leglize P, Leyval C (2000) Anthracene and mycorrhiza

affect the activity of oxidoreductases in the roots and the rhizosphere of lucerne (*Medicago sativa* L.). *Biotechnol Lett* 22: 1733–1737.

Cruz-Ortega R, Ayala-Cordero G, Anaya AL (2002) Allelochemical stress produced by the aqueous leachate of *Callicarpa acuminata*: Effects on roots of bean, maize, and tomato. *Physiol Planta* 116: 20–27.

Cruz-Ortega R, Lara-Núñez A, Anaya AL (2007) Allelochemical stress can trigger oxidative damage in receptor plants mode of action of phytotoxicity. *Plant Signal Behav* 2: 269–270.

Cruz-Ortega R, Alvarez-Añorve M, Romero-Romero M, Lara-Núñez A, Anaya AL (2008) Growth and oxidative damage effects of *Sicyos deppei* weed on tomato. *Allelopathy J* 21: 83–94.

Dayan FE, Watson SB, Galindo JCG, Hernández A, Dou J, McChesney JD, Duke SO (1999) Phytotoxicity of quassinoids: Physiological responses and structural requirements. *Pestic Biochem Phys* 65: 15–24.

Debiane D, Garçon G, Verdin A, Fontaine J, Durand R, Grandmougin-Ferjani A, Shirali P, Sahraoui, ALH (2008) In vitro evaluation of the oxidative stress and genotoxic potentials of anthracene on mycorrhizal chicory roots. *Environ Experimen Bot* 64: 120–127.

Debiane D, Calonne M, Fontaine J, Laruelle F, Grandmougin-Ferjani A, Lounes-Hadj Sahraoui A (2011) Lipid content disturbance in the arbuscular mycorrhizal, *Glomus irregularis* grown in monoxenic conditions under PAHs pollution. *Fungal Biol* 115: 782–792.

Desalme D, Chiapusio G, Bernard N, Gilbert D, Toussaint ML, Binet P (2012) Arbuscular mycorrhizal fungal infectivity in two soils as affected by atmospheric phenanthrene pollution. *Water Air Soil Poll* 223: 3295–3305.

Ding J, Sun Y, Xiao CL, Shi K, Zhou YH, Yu JQ (2007) Physiological basis of different allelopathic reactions of cucumber and figleaf gourd plants to cinnamic acid. *J Exp Bot* 58: 3765–3773.

Egerton-Warburton LM, Querejeta JI, Allen MF (2007) Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *J-Exp Bot* 58: 1473–1483.

Eisenstein M (2013) Plant breeding: Discovery in a dry spell. *Nature* 501: S7–9.

Field KJ, Cameron DD, Leake JR, Tille S, Bidartondo MI, Beerling DJ (2012) Contrasting arbuscular mycorrhizal responses of vascular and non-vascular plants to a simulated Paleozoic CO₂ decline. *Nat Commun* 3: 835.

Fiorentino F, Fagnano M, Adamo P, Impagliazzo A, Mori M, Pepe O, Ventorino V, Zoina A (2013) Assisted phytoextraction of heavy metals: compost and *Trichoderma* effects on giant reed (*Arundo donax* L.) uptake and soil N-cycle microflora. *Ital J Agron* 8: 244–254.

Gao Y, Cheng Z, Ling W, Huang J (2010) Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae contribute to the uptake of polycyclic aromatic hydrocarbons by plant roots. *Bioresource Technol* 101: 6895–6901.

Gao Y, Li Q, Ling W, Zhu X (2011) Arbuscular mycorrhizal phytoremediation of soils contaminated with phenanthrene and pyrene. *J Hazard Mater* 185: 703–709.

Gao YC, Guo SH, Wang JN, Li D, Wang H, Zeng DH (2014) Effects of different remediation treatments on crude oil contaminated saline soil. *Chemosphere* 117: 486–493.

García-Sánchez M, Garrido I, Casimiro IDJ, Casero PJ, Espinosa F, García-Romera I, Ocampo JA, Aranda E (2012) Defence response of tomato seedlings to oxidative stress induced by phenolic compounds from dry olive mill residue. *Chemosphere* 89: 708–716.

García-Sánchez M, Paradiso A, García-Romera I, Aranda E, de Pinto C (2014a) Bioremediation of dry olive-mill residue removes inhibition of growth induced by this waste in tomato plants. In *J Environ Sci Technol* 11: 21–32.

García-Sánchez M, Palma JM, Ocampo JA, García-Romera I, Aranda E (2014b) Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate oxidative stress induced by ADOR and enhance antioxidant responses of tomato plants. *J Plant Physiol* 171: 421–428.

Garg N, Chandel S (2010) Arbuscular mycorrhizal net-works: process and functions. A review. *Agron Sustain Dev* 30: 581–599.

Garg N, Singla P (2012) The role of *Glomus mosseae* on key physiological and biochemical parameters of pea plants grown in arsenic contaminated soil. *Sci Hortic* 143: 92–101.

Garg N, Aggarwal N (2012) Effect of mycorrhizal inoculations on heavy metal uptake and stress alleviation of *Cajanus cajan* (L.) Millsp. genotypes grown in cadmium and lead contaminated soils. *Plant Growth Regul* 66: 9–26.

Garg N, Kaur H (2013) Response of antioxidant enzymes, phytochelatins and glutathione production towards Cd and Zn stresses in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. genotypes colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *J Agron Crop Sci* 199: 118–133.

Gianinazzi S, Gollote A, Binet MN, van Tuinen D, Redecker D, Wipf D (2010) Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20: 519–530.

Giovannetti M, Azzolini D, Citerneri AS (1999) Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl Environ Microbiol* 65: 5571–5575.

Göhre V, Paszkowski U (2006) Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta* 223: 1115–1122.

González PS, Capozucca CE, Tigier HA, Milrad SR, Agostini E (2006) Phytoremediation of phenol from wastewater, by peroxidases of tomato hairy root cultures. *Enzyme Microb Tech* 39: 647–653.

González-Chávez MC, Harris PJ, Dodd J, Meharg AA (2002) Arbuscular mycorrhizal fungi confer enhanced arsenate resistance on *Holcus lanatus*. *New Phytol* 155: 163–171.

Gonzalez-Chavez MC, Carrillo-Gonzalez R, Wright SF, Nichols KA (2004) The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environ Poll* 130: 317–323.

González-Chávez MC, Ortega-Larrocea MDP, Carrillo-González R, López-Meyer M, Xoconostle-Cázares B, Gomez SK, Harrison MJ, Figueroa-López AM, Maldonado-Mendoza IE (2011) Arsenate induces the expression of fungal genes involved in As transport in arbuscular mycorrhiza. *Fungal Biol* 115: 1197–1209.

González-Guerrero M, Oger E, Benabdellah K, Azcón-Aguilar C, Lanfranco L, Ferrol N (2010) Characterization of a CuZn superoxide dismutase gene in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Curr Genet* 56: 265–274.

Hassan SE, Hijri M, St-Arnaud M (2013) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on trace metal uptake by sunflower plants grown on cadmium contaminated soil. *New Biotechnol* 30: 780–787.

Hernández-Ortega HA, Alarcón A, Ferrera-Cerrato R, Zavaleta-Mancera HA, López-Delgado HA, Mendoza-López MR (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi on growth, nutrient status, and total antioxidant activity of *Melilotus albus* during phytoremediation of a diesel-contaminated substrate. *J Environ Manage* 95, Supplement, S319–S324.

Hsu TS, Bartha R (1979) Accelerated mineralization of two organophosphate insecticides in the rhizosphere. *Appl Environ Microbiol* 37: 36–41.

Ibáñez SG, Medina MI, Agostini I (2011) Phenol tolerance, changes of antioxidative enzymes and cellular damage in transgenic tobacco hairy roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *Chemosphere* 83: 700–705.

Inderjit (1996) Plant phenolics in allelopathy. *Botanical Rev* 62: 186–202.

Janoušková M, Pavlíková D, Vosátka M (2006) Potential contribution of arbuscular mycorrhiza to cadmium immobilization in soil. *Chemosphere* 65: 1959–1965.

Janoušková M, Pavlíková D (2010) Cadmium immobilization in the rhizosphere of arbuscular mycorrhizal plants by the fungal extraradical mycelium. *Plant Soil* 332: 511–520.

Joner EJ, Johansen A, Loibner AP, de la Cruz MA, Szolar OH, Portal, JM, Leyval C (2001) Rhizosphere effects on microbial community structure and dissipation and toxicity of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in spiked soil. *Environ Sci Technol* 35: 2773–2777.

Joner EJ, Leyval C (2009) Phytoremediation of organic pollutants using mycorrhizal plants In: Lichtfouse E, Navarrete M et al., (eds), *Sustainable agriculture: A new aspect of rhizosphere interactions*. Springer, Netherlands, pp 885–894.

Jose S (2002). Black walnut allelopathy: current state of the science. In: Inderjit, Malik AU (eds), *Chemical ecology of plants: Allelopathy in aquatic and terrestrial ecosystems*. Birkhäuser Verlag, Basel-Boston-Berlin, pp 149–172.

Kirk J, Moutoglis P, Klironomos J, Lee H, Trevors J (2005) Toxicity of diesel fuel to germination, growth and colonization of *Glomus intraradices* in soil and in vitro transformed carrot root cultures. *Plant Soil* 270: 23–30.

Kreslavski VD, Lankin AV, Vasilyeva GK, Luybimov VY, Semenova GN, Schmitt FJ, Friedrich T Allakhverdiev SI (2014) Effects of polyaromatic hydrocarbons on photosystem II activity in pea leaves. *Plant Physiol Biochem* 65: 489–496.

Khan AG, Kuek C, Chaudhry TM, Khoo CS, Hayes WJ (2000) Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation. *Chemosphere* 41: 197–207.

Koltai H, Kapulnik Y (2010) Arbuscular mycorrhizal symbiosis under stress conditions: benefits and costs. *Sym Stress* 2: 249–256.

Koyro H-W, Ahmad P, Geissler N (2012) Abiotic stress responses in plants: An overview. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds), *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change*. Springer, New York, pp 1–28.

Leung HM, Wang ZW, Ye ZH, Yung KL, Peng XL, Cheung KC (2013a) Interactions between arbuscular mycorrhizae and plants in phytoremediation of metal-contaminated soils: A review. *Pedosphere* 23: 549–563.

Leung HM, Leung AOW, Ye ZH, Cheung KC, Yung KKL (2013b) Mixed arbuscular mycorrhizal (AM) fungal application to improve growth and arsenic accumulation of *Pteris vittata* (As hyperaccumulator) grown in As-contaminated soil. *Chemosphere* 92: 1367–1374.

Lingua G, Franchin C, Todeschini V, Castiglione S, Biondi S, Burlando B, Parravicini V, Torrigiani P, Berta G (2008) Arbuscular mycorrhizal fungi differentially affect the response to high zinc concentrations of two registered poplar clones. *Environ Pollut* 153: 137–147.

Lu YF, Lu M, Peng F, Wang Y, Liao MH (2014) Remediation of polychlorinated biphenyl-contaminated soil by using a combination of ryegrass, arbuscular mycorrhizal fungi and earthworms. *Chemosphere* 106: 44–50.

Ma B, He Y, Chen HH, Xu JM, Rengel Z (2010) Dissipation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in the rhizosphere: synthesis through meta-analysis. *Environ Pollut* 158: 855–861.

Maffei M, Margherita Berteà C, Garneri F, Scannerini S (1999) Effect of benzoic acid hydroxy- and methoxy- ring substituents during cucumber (*Cucumis sativus* L.) germination. I. Isocitrate lyase and catalase activity. *Plant Sci* 141: 139–147.

Maggio A, Bressan RA, Ruggiero C, Xiong L, Grillo S (2003) Salt tolerance: placing advances in molecular genetics into a physiological and agronomic context. In: di Toppi LS, Pawlik-Skowronska B (eds), *Abiotic stresses in plants*. Kluwer Academic Pub: London, pp 53–69.

Mansfeld-Giese K, Larsen J, Bødker L (2002) Bacterial populations associated with mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *FEMS Microbiol Ecol* 41: 133–140.

Marasco R, Rolli E, Vigani G, Borin S, Sorlini C, Ouzari H, Zocchi G, Daffonchio D (2013) Are drought-resistance promoting bacteria cross-compatible with different plant models? *Plant Signal Behav* 8: e26741.

Marschner H (1995) Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London. pp: 889.

Martin BC, George SJ, Price CA, Ryan MH, Tibbett M (2014) The role of root exuded low molecular weight organic anions in facilitating petroleum



hydrocarbon degradation: Current knowledge and future directions Sci. Total Environ 472: 642–653.

Mascher R, Lippmann B, Holzinger S, Bergmann H (2002) Arsenate toxicity: Effects on oxidative stress response molecules and enzymes in red clover plants. Plant Sci 163: 961–969.

Mathur N, Bohra, JSS, Quaizi A, Vyas A (2007) Arbuscular mycorrhizal fungi: a potential tool for phytoremediation. J-Plant Sci 2: 127–140.

Mikkelsen BL, Rosendahl S, Jakobsen I (2008) Underground resource allocation between individual networks of mycorrhizal fungi. New Phytol 180: 890–898.

Miransari M (2010) Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. Plant Biol 12: 563–569.

Miransari M (2011) Hyperaccumulators, arbuscular mycorrhizal fungi and stress of heavy metals. Biotechnol Adv 29: 645–653.

Mishra A, Malik A (2013) Recent advances in microbial metal bioaccumulation. Crit Rev Environ Sci Technol 43:1162–1222.

Nayuki K, Chen B, Ohtom R, Kuga Y (2014) Cellular imaging of cadmium in resin sections of arbuscular mycorrhizas using synchrotron micro X-ray fluorescence. Microbes Environ 29: 60–66.

Nwoko C (2014) Effect of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on the physiological performance of Phaseolus vulgaris grown under crude oil contaminated soil. J Geoscience Environ Protect 2: 9–14.

Pallara G, Todeschini V, Lingua G, Camussi A, Racchi ML (2013) Transcript analysis of stress defence genes in a white poplar clone inoculated with the arbuscular mycorrhizal fungus Glomus mosseae and grown on a polluted soil. Plant Physiol Biochem 63: 131–139.

Partida-Martínez LP, Heil M (2011) The microbe-free plant: fact or artefact. Front Plant Sci 2: 100.

Pedrol N, González L, Reigosa MJ (2006) Allelopathy and abiotic stress. In: Reigosa MJ, Pedrol N, González L (eds), Allelopathy: A physiological process with ecological implications. Springer, The Netherlands, pp 171–209.

Rajkumar M, Sandhya S, Prasad M, Freitas H (2012) Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. Biotechnol Adv 30: 1562–1574.

Rangel WM, Schneider J, Costa ETS, Soares CRFS, Guilherme LRG, Moreira FMS (2014) Phytoprotective effect of arbuscular mycorrhizal



fungi species against arsenic toxicity in tropical leguminous species. *Int J Phytoremediat* 16: 840–858.

Redecker D, Kodner R, Graham LE (2000) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920–1921.

Roberts KJ, Anderson RC (2001) Effect of garlic mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara and Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Am Midl Nat* 146: 146–152.

Ruiz-Lozano J, Aroca R (2010). Modulation of aquaporin genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in relation to osmotic stress tolerance. In: Seckbach J, Grube M (eds), *Symbioses and stress*. Springer Netherlands, pp 357–374.

Sánchez-Moreiras AM, Reigosa MJ (2005) Whole plant response of lettuce after root exposure to BOA (2(3H)-benzoxazolinone). *J Chem Ecol* 31: 2689–2703.

Santos-González JC, Finlay RD, Tehler A (2007) Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal root colonization in a semi-natural grassland. *App Environ Microb* 73: 5613–5623.

Sampedro, I, Cajthaml T, Marinari S, Stazi SR, Grego S, Petruccioli M, Federici F, D’Annibale A (2009) Organic matter transformation and detoxification in dry olive mill residue by the saprophytic fungus *Paecilomyces farinosus*. *Process Biochem* 44: 216–225.

Siciliano SD, Germida JJ (1999) Enhanced phytoremediation of chlorobenzoates in rhizosphere soil. *Soil Biol Biochem* 31: 299–305.

Schussler A, Walker C (2011) Evolution of the plant symbiotic fungal phylum, Glomeromycota. In: Poggeler S, Wostemeyer (eds), *Evolution of fungi and fungal like organisms*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp 163–185.

Schutzendubel A, Polle A (2002) Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *J Exp Bot* 53: 1351–1365.

Sechel C, Lollier M, Jézéquel K, Cornu JY, Amalric L, Lebeau (2013) Decotamination of a polychlorinated biphenyls-contaminated soil by phytoremediation-assisted bioaugmentation. *Biodegradation* 24: 549 – 562.

Seguel A, Cumming JR, Klugh-Stewart K, Cornejo P, Borie F (2013) The role of arbuscular mycorrhizas in decreasing aluminium phytotoxicity in acidic soils: a review. *Mycorrhiza* 23: 167–183.

Simonich SL, Hites RA (1994) Importance of vegetation in removing

polycyclic aromatic hydrocarbons from the atmosphere. *Nature* 370: 49–51.

Singh-Tomar R, Jajoo A (2013) Alteration in PS II heterogeneity under the influence of polycyclic aromatic hydrocarbon (fluoranthene) in wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Plant Sci* 209: 58–63.

Sing HP, Kaur S, Bathish DR, Kohli RK (2014) Ferulic acid impairs rhizogenesis and root growth and alters associated biochemical changes in mung bean (*Vigna radiata*) hypocotyls. *J Plant Interact* DOI:10.1080/17429145.2013.820360.

Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd Edn. Academic London.

Smith SE, Helle M, Christophersen HM, Pope S, Smith FA (2010) Arsenic uptake and toxicity in plants: integrating mycorrhizal influences. *Plant Soil* 327: 1–21.

Smith SE, Smith FA (2012) Fresh perspective on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia* 104: 1–13.

Sun TR, Cang L, Wang QY, Zhou DM, Cheng JM, Xu H (2010) Roles of abiotic losses, microbes, plant roots, and root exudates on phytoremediation of PAHs in a barren soil. *J-Hazard Mater* 176: 919–925.

Tarafdar JC, Marschner H (1994) Phosphatase activity in the rhizosphere and hyphosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biol Biochem* 26: 387–395.

Tank N, Saraf M (2010) Salinity-resistant plant growth promoting rhizobacteria ameliorates sodium chloride stress on tomato plants. *J Plant Interact* 5: 51–58.

Teng Y, Luo Y, Sun X, Tu C, Xu L, Liu W, Li Z, Christie P (2010) Influence of arbuscular mycorrhiza and rhizobium on phytoremediation by alfalfa of an agricultural soil contaminated with weathered PCBs: A field study. In *J Phytoremediat* 12: 516–533.

Testa B (1995) *The metabolism of drugs and other xenobiotics*. New York: Academic Press, pp 475.

Thewys T, Witters N, Meers E, Vangronsveld J (2010) Economic viability of phytoremediation of a cadmium contaminated agricultural area using energy maize. Part II: economics of anaerobic digestion of metal contaminated maize in Belgium. In *J Phytoremediat* 12: 663–679.

Tisserant E, Kohler A, Dozolme-Seddas P, Balestrini R, Benabdellah K, Colard A, Croll D, Da Silva C, Gomez SK, Koul R, et al., (2012) The transcriptome of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* (DAOM 197198) reveals functional tradeoffs in an obligate symbiont. *New-Phytol* 193: 755–769.

Toler HD, Morton JB, Cumming JR (2005) Growth and metal accumulation of mycorrhizal sorghum exposed to elevated copper and zinc. *Water Air Soil Poll* 164: 155–172.

Toljander JF, Lindahl BD, Paul LR, Elfstrand M, Finlay RD (2007) Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure. *FEMS Microbiol Lett* 61: 295–304.

Turner TR, James EK, Poole PS (2013) The plant microbiome. *Genome Biol* 14: 209.

Van Aarle IM (2002) The ecophysiology of arbuscular mycorrhizal fungi: Phosphatase activity associated with extraradical and intraradical mycelium, PhD thesis, University of Lund, Sweden, pp 126.

Van der Werf A, Kooijja A, Welschen R, Lambers H (1988) Respiratory energy costs for the maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. *Physiol Plant* 72: 483–491.

Verdin A, Lounes-Hadj Sahraoui A, Fontaine J, Grandmougin-Ferjani A, Durand R (2006) Effects of anthracene on development of an arbuscular mycorrhizal fungus and contribution of the symbiotic association to pollutant dissipation. *Mycorrhiza* 16: 397–405.

Voets L, De La Providencia IE, Declerck S (2006) Glomeraceae and Gigasporaceae differ in their ability to form hyphal networks. *New Phytol* 172: 185–188.

Wang HB, Wong MH, Lan CY, Baker AJM, Qin YR, Shu WS, Chen GZ, Ye ZH (2007) Uptake and accumulation of arsenic by 11 *Pteris* taxa from southern China. *Environ Poll* 145: 225–233.

Weir TL, Park SW, Vivanco JM (2004) Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Curr Opin Plant Biol* 7: 472–479.

Whittaker RH, Feeny PP (1971) Allelochemicals: chemical interactions among species. *Science* 171: 757–770.

Whitfield L, Richards AJ, Rimmer DL (2004) Effects of mycorrhizal colonisation on *Thymus polytrichus* from heavy-metal-contaminated sites in northern England. *Mycorrhiza* 14: 47–54.

Wilcke W (2007) Global patterns of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in soil. *Geoderma* 141: 157–166.

Wu F, Yu X, Wu S, Wong M (2013) Effects of inoculation of PAH-degrading bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on responses of ryegrass

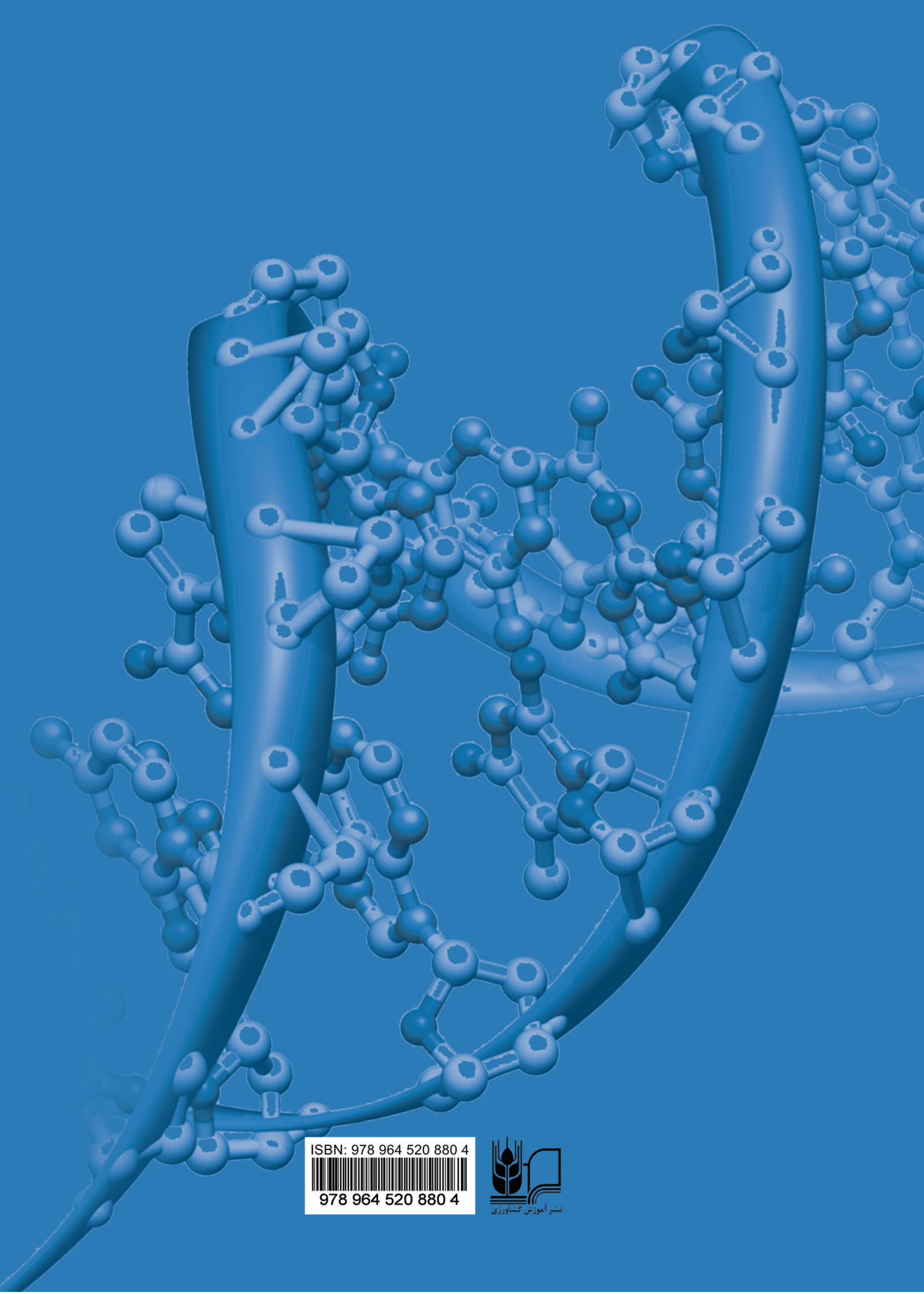
to phenanthrene and pyrene. Int J Phytoremediat 16: 109–122.

Wu N, Huang H, Zhang S, Zhu, YG, Christie P, Zhang, Y (2009) Phenanthrene uptake by *Medicago sativa* L. under the influence of an arbuscular mycorrhizal fungus. Environ Pollut 157: 1613–1618.

Yu JQ, Ye SF, Zhang MF, Hu WH (2003) Effects of root exudates and aqueous root extracts of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals, on photosynthesis and antioxidant enzymes in cucumber. Biochem Sys Ecol 31: 129–139.

Zeng R, Luo S, Luo SM, Shi YH, Shi MB, Tu CY (2001) Physiological and biochemical mechanism of allelopathy of secalonic acid F on higher plants. Agron J 93: 72–79.

Zhou X, Zhou J, Xiang X, Cébron A, Béguiristain T, Leyval C (2013). Impact of four plant species and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in spiked soil. Pol J Environ Stud 22: 1239–1245.



ISBN: 978 964 520 880 4



978 964 520 880 4



سازمان اسناد و کتابخانه ملی جمهوری اسلامی ایران