

تأثیر پیش تیمار بذر با اسید آبسزیک در القای تحمل به تنش گرما در گیاهچه‌ی ذرت (*Zea mays* L.)

محمود عطارزاده^{۱*}، حمیدرضا بلوچی^۲، مجید رجایی^۳، فرزانه پولادی^۴

۱. دانشجوی دکتری زراعت دانشکده کشاورزی دانشگاه یاسوج.

۲. دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه یاسوج.

۳. استادیار بخش تحقیقات خاک و آب، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان فارس، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، شیراز، ایران.

۴. دانش‌آموخته کارشناسی ارشد خاکشناسی دانشکده ولی عصر رفسنجان.

تاریخ دریافت: ۹۵/۰۳/۱۲؛ تاریخ پذیرش: ۹۵/۰۴/۲۶

چکیده

اسید آبسزیک یکی از هورمون‌های گیاهی است که نقش عمده‌ای در چرخه زندگی گیاه داشته و بسیاری از فرایندهای مهم فیزیولوژیکی از جمله نمو و سازگاری گیاه به تنش‌های محیطی را تنظیم می‌نماید. اسید آبسزیک از طریق کنترل وضعیت آبی گیاه تحت تنش، اثرات زیان‌بار خسارت تنش گرما را به‌طور چشمگیری کاهش می‌دهد. این آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه ولی عصر رفسنجان در سال ۱۳۹۲ انجام گرفت. فاکتور اول شامل پیش تیمار هورمون اسید آبسزیک در ۴ سطح صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار و فاکتور دوم شامل اعمال تنش گرما با درجه حرارت ۴۰ درجه سانتی‌گراد در ۴ بازه‌ی زمانی صفر، ۸، ۱۶ و ۲۴ ساعت بود که به گیاهچه‌های ذرت، هیبرید سینگل کراس ۷۰۴ اعمال شدند. گیاهچه‌های ذرت قادر به تحمل تنش گرمایی ۸ ساعت بودند و تأثیر منفی گرما با افزایش مدت‌زمان آن افزایش یافت که منجر به کاهش تولید ماده خشک اندام هوایی در تنش گرمایی ۱۶ و ۲۴ ساعته گردید. افزایش غلظت اسید آبسزیک و تنش گرما باعث کاهش معنی‌داری در کلروفیل *a* ذرت گردید، به‌طوری‌که در شرایط گرمای ۲۴ ساعته و غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک، با کاهش ۳۶/۹ درصدی نسبت به شاهد به دست آمد. همچنین تنش گرمای ۲۴ ساعت سبب کاهش کارتنوئید به میزان ۱۷ درصد نسبت به شاهد گردید. غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک، تا حدودی توانسته سبب کاهش نشت یونی برگ، افزایش محتوای نسبی آب و شاخص سبزی‌نگی برگ ذرت شود، که در نتیجه سبب افزایش وزن خشک اندام هوایی ذرت در شرایط تنش گرما می‌گردد.

واژه‌های کلیدی: دمای برگ، ذرت، ماده خشک، محتوای نسبی آب.

مقدمه

پاسخ‌های گیاهی برای تحمل به تنش عمل نماید (Arnon, 1949). اگرچه سازوکار دقیق این نقش کاملاً روشن نیست، ولی شواهد تحقیقاتی نشان می‌دهد که اسید آبسزیک از طریق تنظیم غلظت رادیکال‌های آزاد اکسیژن چنین نقشی را ایفا می‌کند (Pei et al., 2000). اسید آبسزیک به‌صورت سیگنال عمل کرده و در فرایندهای عادی فیزیولوژیکی و

اسید آبسزیک یکی از هورمون‌های گیاهی است که نقش عمده‌ای در چرخه زندگی گیاه داشته و بسیاری از فرایندهای مهم فیزیولوژیکی، نمو و سازگاری گیاه به تنش‌های محیطی را تنظیم می‌نماید (Guan et al., 2000). اسید آبسزیک با ویژگی‌های منحصربه‌فرد خود می‌تواند به‌عنوان سیگنال‌های مولکولی عمل کرده و در

تنش گرمایی از مهم‌ترین پدیده‌های زیان‌بخش جوی است که مشکلات بسیاری را برای محصولات کشاورزی ایجاد می‌کند. تنش گرمایی عبارت است از افزایش دما به بالاتر از سطح آستانه برای یک دوره زمانی که موجب خسارت تغییرناپذیر در رشد و نمو گیاهان می‌گردد. به‌طور کلی افزایش ۱۰ الی ۱۵ درجه سانتی‌گراد دما در بالاتر از دمای مطلوب موجب تنش و یا شوک گرمایی می‌شود (Kafi et al., 2012). تنش گرمایی تابع پیچیده‌ای از شدت، مدت‌زمان و سرعت افزایش دما بوده و بستگی به احتمال دوره‌ای داشته که در آن دمای بالا اتفاق می‌افتد (Kochaki and Khiabani, 2010). در دماهای بالا همراه با آسیب شدید سلولی و مرگ سلول‌ها ممکن است در چند دقیقه اتفاق بیفتد که دلیل آن به هم ریختن ساختارهای سلولی است. خسارت مستقیم بر اثر تنش گرما شامل به هم ریختن ساختار پروتئین‌ها و افزایش سیالیت غشاهای سلولی و خسارت غیرمستقیم می‌باشد. نتیجه این اختلال‌ها وارد شدن خسارتی به گیاه از جمله ممانعت از رشد آن می‌باشد (Kafi et al., 2012). ذرت دارای آستانه تحمل بالایی در مقابل گرما می‌باشد؛ به‌طوری‌که بیشترین رشد ذرت را در محیط‌هایی می‌توان انتظار داشت که شب خنک و دمای برگ در روز ۳۰ تا ۳۳ درجه سانتی‌گراد می‌باشد؛ اما در صورتی‌که گیاه ذرت در معرض درجه‌حرارت بالاتر قرار گیرد؛ سبب افزایش تنفس گیاه می‌گردد و در نتیجه تولید مواد فتوسنتزی کاهش پیدا می‌کند (Ahmadi and Myrhajy, 2012). همچنین قرار گرفتن ذرت در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد به مدت کوتاه می‌تواند سبب اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاه گردد (Dinler et al., 2014). حفظ ساختار کلروفیل و محتوای نسبی آب برگ تحت شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیکی تحمل به تنش است (Pessaraki, 1999). غلظت کلروفیل به‌عنوان یک شاخص برای ارزیابی قدرت منبع شناخته می‌شود، زیرا غلظت کلروفیل برگ‌ها یکی از عوامل کلیدی در تعیین سرعت فتوسنتز و تولید ماده خشک می‌باشد (Ghosh et al., 2004). لذا کاهش آن در شرایط تنش می‌تواند به‌عنوان یک عامل محدودکننده غیر روزنه‌ای در فتوسنتز به حساب آید (Hashem et al., 1998). از آنجایی‌که تنش درجه‌حرارت بالا عامل محدودکننده‌ای برای بسیاری از گیاهان زراعی محسوب می‌شود، از سوی دیگر با توجه به گزارش‌هایی مبنی بر اثرات مثبت اسید آبسزیک به‌عنوان

بسیاری از فرایندهای حیاتی گیاه چون ممانعت از تقسیم سلولی، کارایی مصرف آب، خواب بذر و سازگاری در برابر تنش‌های زنده و غیرزنده محیطی دخالت دارد (Hagenbeek et al., 2000). سنتز هورمون اسید آبسزیک در پیکره گیاه در اثر تنش‌های محیطی غیرزنده، نقش مهمی در سازگاری گیاه به فشارهای وارده و شرایط دشوار ناشی از این عوامل خارجی دارد. به‌طوری‌که بسیاری از تحقیقات انجام‌شده در زمینه شناسایی ژن‌های مؤثر در تحمل گیاه به تنش‌های محیطی، نقش اسید آبسزیک را در بیان آن‌ها محرز ساخته (Zhou et al., 2014). اما گزارش‌های دیگری نیز وجود ژن‌هایی را در پاسخ به تنش‌های محیطی بیان داشته‌اند که هیچ پاسخی به تیمار خارجی اسید آبسزیک نشان نداده‌اند (Skriver and Mundy, 1990). در آزمایشی که توسط محققان بر روی گیاه نی (*Phragmites communis*) انجام شد، نشان می‌دهد که اسید آبسزیک از طریق کنترل وضعیت آبی گیاه تحت تنش، اثرات زیان‌بار خسارت تنش گرما را به‌طور چشمگیری کاهش می‌دهد (Ding et al., 2010). همچنین تیمار اسید آبسزیک خارجی می‌تواند سبب کاهش تعداد روزنه‌ها در برگ گیاهان در تنش‌های محیطی شده که در نتیجه نوعی پاسخ به تنش برای کاهش از دست دادن آب از راه تعرق می‌باشد (Majd et al., 2007). افزایش توانایی گیاه برای حفظ محتوای نسبی آب برگ در ذرت با افزایش مدت‌زمان تنش گرما توسط محققان گزارش شده است (Attarzadeh et al., 2015). به‌طور کلی سازوکارهای تحمل گیاهان در برابر تنش‌های دمایی شامل تغییر در اسیدهای چرب غشا به‌منظور تغییر سیالیت غشا، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، ذخیره آنتوسیانین و تغییر در مورفولوژی رشد است. سازوکارهای دیگر شامل ذخیره کربوهیدرات‌ها، پکتین و نوکلئیک اسیدها و پروتئین‌های شوک حرارتی است (Sariri et al., 2011). در شرایط تنش گرما، پروتئین‌های شوک حرارتی به‌عنوان مولکول‌های حفاظتی سبب حفاظت از پروتئین‌های سلولی از جمله آنزیم‌ها می‌شوند (Queitsch et al., 2000). نتایج به‌دست‌آمده توسط محققان نشان می‌دهد که بیان ژن سنتز پروتئین‌های شوک حرارتی وابسته به تغییرات اسید آبسزیک می‌باشد، اگرچه این ژن‌ها ممکن است نقش‌های متفاوتی در مسیر سیگنال‌های اسید آبسزیک در پاسخ به تنش‌های مختلف ایفا نماید (Yang et al., 2014).

بخش هوایی به وزن خشک ریشه، نسبت وزنی اندام هوایی به ریشه به دست آمد.

محتوای نسبی آب برگ

جهت اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ، از روش ویدرلی (Weatherly, 1950) استفاده شد. بدین منظور از هر تیمار آخرین برگ توسعه‌یافته انتخاب کرده و پس از جدا کردن از ساقه، برگ‌ها داخل فویل آلومینیومی پیچیده شده و بلافاصله داخل فلاسک یخ به آزمایشگاه منتقل شد و وزن آن‌ها با ترازوی دقیق اندازه‌گیری شد، سپس به‌منظور اندازه‌گیری وزن آماس برگ‌ها به مدت ۲۴ ساعت در آب مقطر (پتری‌دیش حاوی ۳۰ میلی‌لیتر آب مقطر) به‌دوراز نور قرار گرفت و سپس وزن شدند (وزن آماس)، سپس برگ‌ها به مدت ۴۸ ساعت در آون در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفت و وزن شدند. درنهایت محتوای نسبی آب برگ با استفاده از معادله ۱ برحسب درصد محاسبه گردید.

$$[1] \quad 100 \times ((Wf - Wd) / (Wt - Wd)) = \text{محتوای نسبی آب برگ}$$

Wf وزن تر برگ بلافاصله پس از نمونه‌برداری، Wd وزن خشک برگ بعد از قرار گرفتن در آون و Wt وزن آماس برگ بعد از قرار گرفتن در آب مقطر می‌باشد.

تعرق و دمای برگ

جهت اندازه‌گیری میزان تعرق با استفاده از دستگاه فتوسنتز متر مدل LCA4-002 روی جوان‌ترین برگ کاملاً باز شده در مرحله ۵ برگی و بین ساعت ۱۰ صبح تا ۱۴ عصر انجام گرفت. اندازه‌گیری دمای برگ با استفاده از دماسنج مادون قرمز (Testo 810, Germany) در گیاهچه‌های گرما دیده پس از انتقال به گلخانه و در زمان دو روز پس از تنش گرما در مرحله ۴ برگی انجام شد.

محتوای نسبی کلروفیل برگ

همچنین محتوای نسبی کلروفیل برگ در مرحله ۵ برگی، از هر گلدان ۵ برگ انتخاب و میزان سبزیگی با دستگاه SPAD-502 قرائت شد. برای اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل در مرحله ۵ برگی ذرت از دستگاه Chlorophyll Fluorimeter مدل Hansatech LTD Pocket PEA استفاده شد. به این منظور برگ‌های گیاهان به مدت ۱۵ دقیقه جهت سازگاری به تاریکی به وسیله گیره‌های

یک الفاکندنده افزایش تحمل به گرما، در پژوهش حاضر تصمیم گرفته شد تا خصوصیات ذرت در ارتباط با تأثیر پیش‌تیمار اسید آبسیزیک در شرایط تنش گرما بررسی گردد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه ولی‌عصر رفسنجان در سال ۱۳۹۲ انجام گرفت. فاکتور اول شامل پیش‌تیمار هورمون اسید آبسیزیک در ۴ سطح صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار و فاکتور دوم شامل اعمال تنش گرما با درجه‌حرارت ۴۰ درجه سانتی‌گراد در ۴ بازه‌ی زمانی صفر، ۸، ۱۶ و ۲۴ ساعت بود که به گیاهچه‌ها اعمال شدند. ابتدا بذرهای ذرت هیبرید سینگل کراس ۷۰۴ با هیپوکلریت سدیم ۱۰٪ به مدت ۱۵ دقیقه ضدعفونی و بعد چندین بار با آب مقطر استریل شدند. بذرها در محلول‌های اسید آبسیزیک با غلظت‌های مشخص در هر تیمار در دمای $1^{\circ}\text{C} \pm 25$ به مدت ۲۴ ساعته در تاریکی خیسانده شدند. بعد از اعمال پیش‌تیمار بذرها، چند بار با آب مقطر استریل شدند و درنهایت در گلدان‌های پلاستیکی در عمق ۱/۵ سانتی‌متری کشت شدند. بستر کشت شامل کوکوپیت، پرلیت و ماسه‌بادی بود که به ترتیب به نسبت ۱:۲:۱ باهم مخلوط شد و در گلدان‌های پلاستیکی ریخته شدند. از زمان کشت بذرها، آبیاری گلدان‌ها با آب مقطر صورت گرفت. در مرحله ۴ برگی گیاهچه‌ها، برای هر تیمار به‌طور جداگانه به اتا‌فک رشد با دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد در مدت‌زمان مشخص جهت اعمال تیمار گرما منتقل شدند. پس از اعمال تیمار گرما، گیاهچه‌ها به محیط گلخانه آورده شدند و دو هفته پس از پایان اعمال تیمار گرما اندازه‌گیری صفات موردنظر انجام گرفت.

وزن خشک اندام هوایی و ریشه

جهت اندازه‌گیری وزن خشک اندام هوایی و ریشه ذرت در مرحله ۴ تا ۵ برگی، ابتدا ریشه را جدا کرده و سپس اندام هوایی و ریشه به‌طور جداگانه پس از شستشو با آب مقطر، کاملاً خشک شد و سپس در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت قرار داده شد و بعد از خشک شدن به‌وسیله ترازو، وزن خشک تعیین شد. از تقسیم وزن خشک

[۵] $(1 - (C_1/C_2)) \times 100 =$ شاخص پایداری غشاء محاسبات آماری داده‌های حاصل از آزمایش با استفاده از رویه Proc GLM نرم‌افزار SAS و مقایسه میانگین‌ها از طریق آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ انجام شد.

نتایج و بحث

وزن خشک اندام هوایی و ریشه

تأثیر اسید آبسزیک و تنش گرمایی بر وزن خشک اندام هوایی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود، ولی اثر متقابل آن‌ها معنی‌دار نبود (جدول ۱). در غلظت ۵۰ میکرومولار اسید آبسزیک، وزن خشک اندام هوایی ذرت نسبت به سطوح دیگر اسید آبسزیک افزایش معنی‌داری نشان داد، اما بین سطوح مختلف دیگر اسید آبسزیک اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (شکل ۱-الف). همچنین در شرایط ۸ ساعت تنش گرما وزن خشک اندام هوایی ذرت ۳ گرم بود که با تیمار ۲۴ ساعت تنش گرما (۱/۸ گرم) تفاوت معنی‌داری داشت، اما با تیمارهای بدون تنش گرما (۳/۶ گرم) و ۱۶ ساعت تنش گرما (۲/۸ گرم) اختلاف معنی‌داری نداشت (شکل ۱-ب). به نظر می‌رسد که ذرت تا حدودی توانسته تنش گرمایی ۸ ساعت را تحمل نماید و تأثیر منفی گرما با افزایش مدت‌زمان آن شدت بیشتری پیدا کرده که در نهایت باعث کاهش تولید ماده خشک اندام هوایی می‌گردد. از آنجاکه تحت شرایط گرما، گیاه با تنش مواجه می‌شود و با توجه به افزایش تنفس و سازوکارهای جانبی که گیاه در جهت کاهش اثرات گرما انجام می‌دهد، مقدار زیادی از انرژی را که از اندام هوایی جهت رشد خود دریافت می‌کند، صرف مقابله با تنش گرما می‌نماید، این عمل باعث کاهش کارایی در تأمین عناصر غذایی و آب برای اندام هوایی می‌شود و در نتیجه باعث کاهش رشد اندام هوایی می‌گردد (Gupta et al., 2013).

خسارت طولانی‌مدت تنش گرما شامل ممانعت از سنتز پروتئین محلول برگ و افزایش سیالیت ساختارهای سلولی و از بین رفتن غشا می‌شود. این خسارت منجر به ممانعت از تولید مواد فتوسنتزی و در نهایت باعث کاهش رشد می‌گردد (Gur et al., 2010).

اثر پیش‌تیمار اسید آبسزیک و گرما و اثر متقابل آن‌ها نتوانست وزن خشک ریشه ذرت را تحت تأثیر قرار دهد (جدول ۱).

مخصوصاً از تابش نور خورشید محافظت شدند. بعد از گذشت ۱۵ دقیقه سنسور دستگاه داخل گیره‌ها قرار داده شد و میزان فلورسانس کلروفیل برگ‌ها توسط دستگاه ثبت شد. عدد حاصل از این دستگاه نشان‌دهنده میزان بازدهی فتوسنتزی فتوسیستم II یا همان Fv/Fm (نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس حداکثر) می‌باشد. میزان کلروفیل a و b با استفاده از روش آرنون (Arnon, 1949)، با نمونه‌گیری تصادفی از برگ‌های بالغ در مرحله ۵ برگ‌ی ذرت و عصاره‌گیری با استون صورت گرفت. میزان جذب نور عصاره تهیه‌شده از نمونه‌ها در طول موج‌های ۶۶۳ و ۶۴۵ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر (Cintra 5, Australia) قرائت شد و نهایتاً غلظت کلروفیل a و b کارتنوئید با استفاده از معادله ۲، ۳ و ۴ بر اساس واحد میلی‌گرم بر گرم وزن تازه برگ محاسبه گردید.

$$a \text{ کلروفیل} = [12.7(D663) - 2.69(D645)] \times [V/1000 \times W] \quad [۲]$$

$$b \text{ کلروفیل} = [22.9(D645) - 4.68(D663)] \times [V/1000 \times W] \quad [۳]$$

$$\text{کارتنوئید} = 7.6 (D.480 - 1.49 \times D.510) \times V/1000 \times W \quad [۴]$$

که در این معادله D قرائت دستگاه در طول موج مورد نظر، V حجم استون مصرف‌شده (۱۰ میلی‌لیتر)، W وزن تازه برگ مورد استفاده (۰/۲۵ گرم) می‌باشد.

نشت الکترولیت‌ها

برای سنجش میزان نشت الکترولیت‌ها (پایداری غشاء سلول) از روش سایرام و همکاران (Sairam et al., 2009) استفاده شد. بر اساس این روش دو گروه نمونه آماده شد. در هر گروه ۰/۱ گرم از بافت سالم و تازه برگ گیاه در ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر دو بار تقطیر قرار داده شد. لوله‌های آزمایش گروه اول به مدت ۳۰ دقیقه در حمام آب گرم با دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند. سپس میزان هدایت الکتریکی نمونه اندازه‌گیری و با C_1 نشان داده شد و گروه دوم به مدت ۱۰ دقیقه در حمام آب گرم با دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند و میزان هدایت الکتریکی نمونه‌ها اندازه‌گیری و با C_2 نشان داده شد. درجه شاخص پایداری غشاء بر اساس معادله ۵ محاسبه شد.

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس (میانگین مربعات) برای صفات مورد بررسی.

Table 1. Analysis of variance (mean square) for studied traits.

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی DF	وزن خشک اندام هوایی Shoot dry weight	وزن خشک ریشه Root dry weight	نسبت وزن اندام هوایی به ریشه Shoot to root ratio	محتوای نسبی آب برگ RWC	تعرق Transpiration	دمای برگ Leaf temperature
Replication	تکرار	2	0.038 ^{ns}	0.02 ^{ns}	14.96 ^{ns}	0.0006 ^{ns}	0.02 ^{ns}	3.99 ^{**}
Abscisic acid	اسید آبسیزیک	3	4.22 ^{**}	0.03 ^{ns}	203.33 ^{**}	0.130 ^{**}	2.51 ^{**}	0.59 ^{ns}
Heat	گرما	3	4.63 ^{**}	0.01 ^{ns}	238.71 ^{**}	0.001 ^{ns}	0.51 [*]	2.99 ^{**}
Abscisic acid × Heat	اسید آبسیزیک × گرما	9	0.281 ^{ns}	0.04 ^{ns}	31.45 [*]	0.010 [*]	0.43 [*]	0.68 ^{ns}
Error	خطا	30	0.156	0.22	11.99	0.005	0.09	0.65
CV (%)	ضریب تغییرات (%)		12.5	20	18.3	9.5	11	6.8

ns, * and **: به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ns, * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

مشاهده شد (جدول ۲). علت تأثیر منفی افزایش تنش گرما و سطوح مختلف اسید آبسیزیک بر نسبت وزنی اندام هوایی به ریشه را بیشتر بر صورت کسر یعنی رشد اندام هوایی دانست. از سوی دیگر به نظر می‌رسد اسید آبسیزیک در غلظت‌های بالا می‌تواند باعث کاهش سهم اندام هوایی و افزایش تجمع کربوهیدرات‌ها در ریشه و در نتیجه افزایش رشد ریشه‌ها گردد (Duan et al., 2007).

محتوای نسبی آب برگ و تعرق

اثر پیش تیمار اسید آبسیزیک در سطح احتمال یک درصد و اثر متقابل اسید آبسیزیک و گرما بر محتوای نسبی آب برگ ذرت در سطح احتمال پنج درصد معنی دار بود (جدول ۱). در شرایط بدون تنش گرما و ۵۰ میکرومولار اسید آبسیزیک بیشترین و غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک کمترین محتوای نسبی آب برگ نشان داد (جدول ۲). در شرایط تنش گرمای ۸ ساعت، غلظت ۵۰ میکرومولار اسید آبسیزیک محتوای نسبی آب برگ ۹۸ درصد بود که نسبت به شرایط شاهد (به میزان ۸۳ درصد) اختلاف معنی داری نشان داد، اما نسبت به غلظت ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک (به میزان ۹۴ درصد) اختلاف معنی داری مشاهده نشد. همچنین در شرایط تنش گرمای ۱۶ و ۲۴ ساعت،

با توجه به نتایج این آزمایش، به نظر می‌رسد دلیل معنی دار نشدن وزن خشک ریشه ذرت را غلظت پایین اسید آبسیزیک و گرما یا عدم تأثیر آن‌ها بر روی ریشه این گیاه دانست. اثر پیش تیمار اسید آبسیزیک و گرما و اثر متقابل آن‌ها نسبت وزنی اندام هوایی به ریشه ذرت را تحت تأثیر قرار داد (جدول ۱). در شرایط بدون تنش گرما و ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک، نسبت وزنی اندام هوایی به ریشه ۱۲/۵۰ بود که نسبت به شرایط بدون اسید آبسیزیک (۳۱/۶۶) اختلاف معنی داری نشان داد، اما با تیمار ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک (به ترتیب به میزان ۱۰/۹۳ و ۱۲/۵۰) اختلاف معنی داری نشان نداد (جدول ۲). همچنین در شرایط تنش گرمای ۸ و ۲۴ ساعت، غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک کمترین نسبت وزنی اندام هوایی به ریشه به دست آمده آمد که با شرایط بدون اسید آبسیزیک اختلاف معنی داری نشان داد، اما با سطوح غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک اختلاف معنی داری نشان نداد (جدول ۲). با افزایش تنش گرما و سطوح مختلف اسید آبسیزیک نسبت وزنی اندام هوایی به ریشه ذرت کاهش نشان داد، به طوری که بیشترین نسبت وزنی در سطح شاهد دیده شد و کمترین مقدار نسبت وزنی در تنش گرمای ۲۴ ساعت و غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک

جدول ۲. مقایسه میانگین اثر متقابل اسید آبسزیک و گرما بر نسبت وزنی اندام هوایی به ریشه، محتوای نسبی آب برگ، تعرق، شاخص سبزیگی برگ، کلروفیل a و نشت یونی ذرت.

Table 2. Comparing the average interaction of abscisic acid and heat on Shoot to root ratio, relative water content, transpiration, SPAD and chlorophyll a corn.

گرما (ساعت) Heat (Time)	اسید آبسزیک (میکرومولار) Abscisic acid (μM)	نسبت وزن اندام هوایی به ریشه Shoot to root ratio	محتوای نسبی آب برگ (درصد) RWC (%)	تعرق (مول بر مترمربع بر ثانیه) Transpiration ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	شاخص سبزیگی SPAD	کلروفیل a (میلی‌گرم بر گرم وزن برگ) Chl a (Mg/g leaf weight)	نشت یونی (درصد) Ion leakage (%)
شاهد Control	شاهد Control	31.66 a	89 bc	2.08 ab	24.56 ebdac	0.046 a	41.50 a-e
	50	13.65 bc	99a	1.20 c	27.13 a	0.035 c	39.29 bcde
	100	10.93 bf	89 bc	1.59 bc	26.52 bac	0.033 cd	43.39 abcd
	200	12.50 be	64 f	2.24 a	24.43 ebdac	0.024 e	38.96 bcde
8	شاهد Control	14.21 b	83 bdc	2.75 a	21.9 edf	0.044 ab	46.66 abc
	50	9.24 bg	98 a	1.25 b	24.46 ebdac	0.033 cd	35.44 de
	100	9.21 bg	94 bac	0.75 c	26.06 bac	0.035 c	31.44 e
	200	8.40 bg	73 fed	1.96 b	25.43 bdac	0.025 e	47.33 abc
16	شاهد Control	13.05 bd	82 bedc	2.34 a	22.76 edfc	0.046 a	48.81 ab
	50	7.97 bg	95 ab	0.99 a	27.20 a	0.034 c	33.75 de
	100	7.90 bg	93 bac	1.32 bc	26.93 ba	0.038 bc	38.73 bcde
	200	6.30 dg	72 fed	2.15 ab	21.90 edf	0.026 ed	49.66 ab
24	شاهد Control	11.49 bf	88 bc	2.18 ab	18.16 f	0.046 a	46.80 abc
	50	7.31 cg	85 bdc	1.25 b	24.50 ebdac	0.034 c	35.16 de
	100	5.78 eg	90 bc	1.25 b	23.13 ebdac	0.025 e	34.33 de
	200	3.83 g	74 fed	2.19 ab	18.70 f	0.017 f	52.21 a

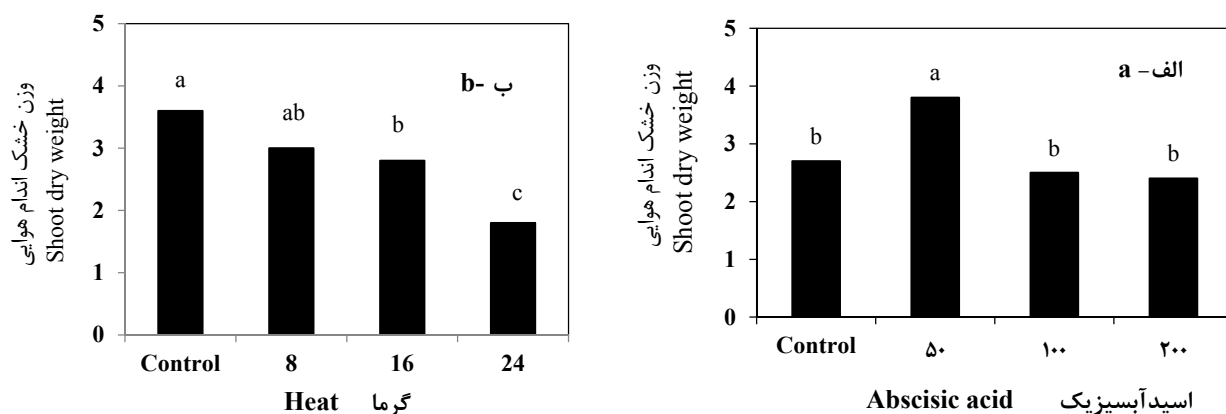
میانگین‌هایی دارای حروف مشترک در هر ستون اختلاف معنی‌داری با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

Means followed by the same letters in each column are not significantly different by Duncan test at 5% probability level.

سلولی و فعالیت آن‌ها، به هم خوردن تعادل غشا سیتوپلاسمی و از دست دادن فشار تورژسانس گردد که در نتیجه کاهش محتوای نسبی آب برگ ایجاد می‌شود (Agarwal et al. 2005).

اثر پیش‌تیمار اسید آبسزیک در سطح احتمال یک درصد و اثر متقابل اسید آبسزیک و گرما بر تعرق برگ ذرت در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). در شرایط بدون گرما و غلظت ۵۰ میکرومولار اسید آبسزیک، تعرق برگ ۱/۲۰ مول بر مترمربع بر ثانیه بود که نسبت به شرایط شاهد (به میزان ۲/۰۸ مول بر مترمربع بر ثانیه) کاهش معنی‌داری نشان داد، اما نسبت به غلظت ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک

غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک باعث کاهش معنی‌داری در محتوای نسبی آب برگ ذرت گردید (جدول ۲). محتوای نسبی آب برگ ذرت در شرایط ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک به‌طور قابل توجهی نسبت به شرایط شاهد و ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک افزایش معنی‌داری نشان داد. از طرف دیگر به نظر می‌رسد که با افزایش غلظت اسید آبسزیک، تأثیری عکس داشت که نشان‌دهنده تأثیر متفاوت غلظت‌های تیمارهای اسید آبسزیک روی محتوای نسبی آب برگ ذرت باشد و سبب کاهش توانایی گیاه برای حفظ تورژسانس بافت و فعالیت‌های فیزیولوژیکی می‌باشد. احتمالاً غلظت‌های اسید آبسزیک بالا سبب پدیده‌هایی نظیر تخریب ساختارهای



شکل ۱. تغییرات وزن خشک اندام هوایی (گرم) ذرت تحت سطوح مختلف اسید آبسیزیک (میکرومولار)، (الف) و سطوح مختلف گرما (ساعت)، (ب).

Fig. 1. Changes in shoot dry weight (g) of maize under different levels of abscisic acid (μM), (a) and different levels of heat (h^{-1}), (b).

به طور معنی داری بیشتر بود (شکل ۲). دمای برگ با افزایش مدت زمان تنش گرما روند افزایشی را نشان داد، به طوری که در تیمار شاهد، دمای برگ $22/5$ درجه سانتی گراد بود، اما افزایش مدت زمان تنش گرما باعث افزایش معنی داری در دمای برگ گردید. (شکل ۲). بالاتر بودن دمای برگ در اثر تنش گرما نشان دهنده کاهش تعرق و افزایش احتمالی تنفس در گیاه می باشد و به عنوان معیاری در تحمل تنش در نظر گرفته می شود. به طور کلی دمای برگ نشان دهنده توازن بین میزان گرمای ورودی به گیاه و بازتابش امواج گرمایی از آن است و از این رو رابطه نزدیکی با سرعت تنفس و تولید ATP دارد (Kafi et al., 2012).

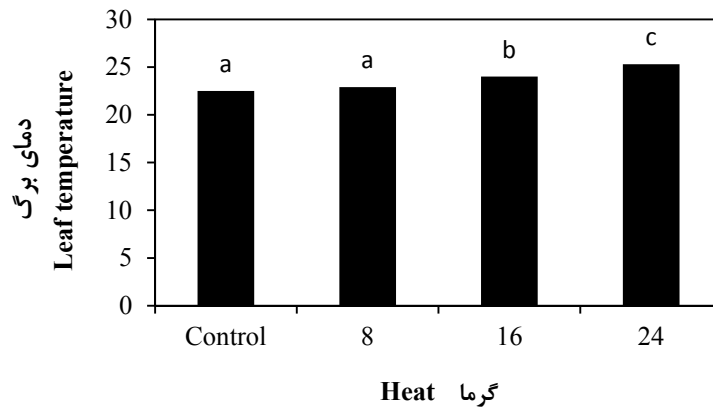
محتوای نسبی کلروفیل برگ

اثر پیش تیمار اسید آبسیزیک و اثر متقابل اسید آبسیزیک و گرما بر شاخص سبزینگی برگ ذرت در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود (جدول ۳). در شرایط ۸ ساعت تنش گرما و غلظت 100 میکرومولار اسید آبسیزیک شاخص سبزینگی برگ ذرت $26/06$ بود که نسبت به تیمار بدون اسید آبسیزیک ($21/9$) به طور معنی داری بیشتر بود؛ اما با شرایط 50 و 200 میکرومولار اسید آبسیزیک (به ترتیب $24/4$ و $25/4$) اختلاف معنی داری مشاهده نشد (جدول ۲). همچنین در شرایط تنش گرمای 16 و 24 ساعت، بیشترین شاخص سبزینگی برگ ذرت در غلظت 50 میکرومولار اسید آبسیزیک و کمترین آن در غلظت 200 میکرومولار اسید

(به میزان $1/59$ مول بر مترمربع بر ثانیه) اختلاف معنی داری مشاهده نشد (جدول ۲). در شرایط تنش گرمای 8 ساعت، غلظت 100 میکرومولار اسید آبسیزیک، تعرق برگ $0/75$ مول بر مترمربع بر ثانیه بود که نسبت به سطوح دیگر اسید آبسیزیک کاهش معنی داری نشان داد، از سوی دیگر بیشترین میزان تعرق برگ در شرایط بدون اسید آبسیزیک (شاهد) به میزان $2/75$ مول بر مترمربع بر ثانیه به دست آمد. در شرایط تنش گرمای 16 ساعت، بیشترین میزان تعرق برگ در شرایط بدون اسید آبسیزیک (شاهد) به میزان $2/34$ مول بر مترمربع بر ثانیه بود، اما کمترین میزان تعرق برگ در 50 میکرومولار اسید آبسیزیک ($0/99$ مول بر مترمربع بر ثانیه) به دست آمد. همچنین در شرایط تنش گرمای 24 ساعت، تفاوت معنی داری بین غلظت های مختلف اسید آبسیزیک مشاهده نگردید (جدول ۲). به نظر می رسد سطوح 50 و 100 میکرومولار اسید آبسیزیک سبب بسته شدن روزنه های هوایی و حفظ محتوای نسبی آب برگ ذرت گردیده است.

دمای برگ

نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده های مربوط به دمای برگ ذرت نشان داد که تنها اثر تنش گرما در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود (جدول ۱). دمای برگ ذرت در شرایط 24 ساعت تنش گرما $25/3$ درجه سانتی گراد بود که نسبت به تیمار 16 ساعت تنش گرما (24 درجه سانتی گراد)



شکل ۲. تغییرات دمای برگ (درجه سانتی‌گراد) ذرت تحت سطوح مختلف گرما (ساعت).

Fig. 2. Changes in leaf temperature (°C) corn under different levels of heat (h⁻¹).

جدول ۳. نتایج تجزیه واریانس (میانگین مربعات) برای صفات مورد بررسی.

Table 3. Analysis of variance (mean square) for studied traits.

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی DF	شاخص سبزی‌نگی SPAD	Fv/Fm	کلروفیل a Chl a	کلروفیل b Chl b	کارتنوئید Carotenoid	نشت یونی Ion leakage
تکرار	2	86.2 **	0.06 **	0.000002 ns	0.000003 ns	0.000009 ns	0.77 ns	
Replication								
اسید آبسزیک	3	32 **	0.004 ns	0.0004 **	0.00001 **	0.000083 **	18.30 ns	
Abscisic acid								
گرما	3	8.1 ns	0.007 ns	0.0002 **	0.00001 **	0.00030 **	381.9 **	
Heat								
اسید آبسزیک×گرما	9	15.6 **	0.003 ns	0.0002 **	0.000005 ns	0.000003 ns	67.4 *	
Abscisic acid× Heat								
خطا	30	5.03	0.002	0.00001	0.000002	0.000017	32.4	
Error								
ضریب تغییرات (%)			7.8	16.9	15	13.4	11.3	13.7
CV (%)								

ns, *, ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ns, * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

در نتیجه ظرفیت فتوسنتزی گیاه افزایش می‌یابد (Ivanov et al., 1992; Hu et al., 2005). از سوی دیگر با افزایش غلظت اسید آبسزیک، تأثیری عکس داشت که نشان‌دهنده تأثیر غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک در کارکرد پیش‌سازهای سنتز کلروفیل و تخریب ساختمان کلروفیل برگ ذرت می‌باشد. تنش گرما تغییرات قابل‌ملاحظه‌ای در بیوشیمی آنزیم‌های فتوسنتزی و تخریب ساختمان کلروفیل ایجاد می‌کند. توقف تولید کلروفیل در شرایط تنش گرما به‌نوعی با محدودیت در تشکیل سیستم غشایی تیلاکوئیدها در پلاستیدها در حال رشد مرتبط

آبسزیک مشاهده گردید. شاخص سبزی‌نگی برگ ذرت در شرایط بدون تنش گرما تغییرات قابل‌توجهی در تیمارهای مختلف اسید آبسزیک صورت نگرفته است (جدول ۳). شاخص سبزی‌نگی برگ ذرت در شرایط ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک به‌طور قابل‌توجهی نسبت به شرایط شاهد و ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک افزایش معنی‌داری نشان داد. ممکن است این افزایش کلروفیل در غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسزیک مربوط به ایجاد تغییر در فرآیندهای آنزیمی مانند فعالیت آنزیم کلروفیل‌از و همچنین حفاظت از غشا تیلاکوئیدی باشد که

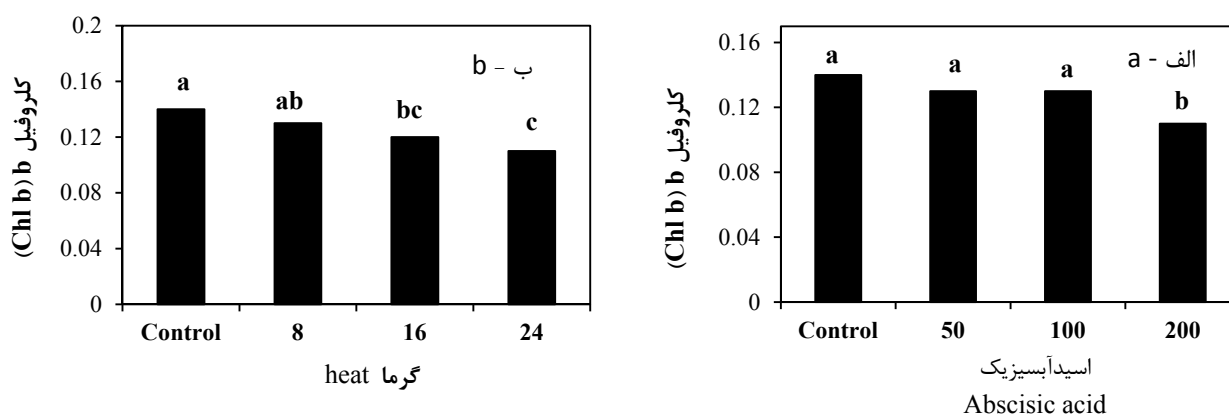
گردید، به طوری که در شرایط گرمای ۲۴ ساعته و غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک کمترین میزان کلروفیل a به دست آمد (جدول ۲). نتایج به دست آمده حاکی از این است که در سطوح مختلف تنش گرما بیشترین میزان کلروفیل a ذرت در شرایط بدون تیمار اسید آبسیزیک و کمترین میزان کلروفیل a در تیمار ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک به دست آمد (جدول ۲). به نظر می رسد برهمکنش غلظت بالای اسید آبسیزیک همراه با افزایش تنش گرما تأثیر منفی بر گیاه داشته که نشان دهنده تخریب ساختمان کلروفیل ذرت در تیمارهای مورد استفاده می باشد. اثر پیش تیمار اسید آبسیزیک و گرما بر کلروفیل b ذرت در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود؛ ولی این صفت تحت تأثیر اثر متقابل عوامل آزمایشی قرار نگرفت (جدول ۳).

روند تغییرات نشان داد که در غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک، کلروفیل b ذرت، به طور معنی داری نسبت به سطوح دیگر اسید آبسیزیک کاهش معنی داری نشان داد (شکل ۳- الف). همچنین با افزایش میزان تنش گرما باعث کاهش معنی داری در کلروفیل b ذرت گردید به طوری که کمترین میزان کلروفیل b ذرت در شرایط ۲۴ ساعت تنش گرما به دست آمد (شکل ۳- ب).

می باشد. گیاهان به دلیل حساسیت سیستم فتوسنتزی آن ها به دمای بالا، نمی توانند در دمای بالاتر از ۳۵ درجه سانتی گراد، فرایند فتوسنتز خود را به طور طبیعی انجام دهند که البته به نوع گیاه، مرحله وقوع تنش و سرعت افزایش دما بستگی دارد (Kesici et al., 2013). نتایج به دست آمده توسط محققان نشان می دهد که وجود تنش گرما در جو با ایجاد اختلال در فرایندهای آنزیمی مانند سنتز کلروفیل باعث کاهش یا حتی توقف آن ها می شود، اما استفاده از اسید آبسیزیک از طریق حفاظت از غشا تیلاکوئیدی و لامل های استرومایی منجر به حفاظت و جلوگیری از تخریب ساختمان کلروفیل در مقایسه با گیاهچه های تیمار نشده در شرایط تنش می شوند (Ivanov et al., 1992). نتایج مشابهی از نظر کاهش تولید کلروفیل تحت تنش گرما، در سورگم (et al., 2014, et al., 2014) نیز گزارش شده است.

اثر پیش تیمار اسید آبسیزیک و گرما و برهمکنش آن ها نتوانست نسبت Fv/Fm برگ ذرت را تحت تأثیر قرار دهد (جدول ۳).

اثر پیش تیمار اسید آبسیزیک و گرما و اثر متقابل آن ها بر کلروفیل a ذرت در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود (جدول ۳). با افزایش میزان غلظت اسید آبسیزیک و تنش گرما باعث کاهش معنی داری در میزان کلروفیل a ذرت



شکل ۳. تغییرات کلروفیل b (میلی گرم / گرم وزن تر برگ) ذرت تحت سطوح مختلف اسید آبسیزیک (میکرومولار)، (الف) و سطوح مختلف گرما (ساعت)، (ب).

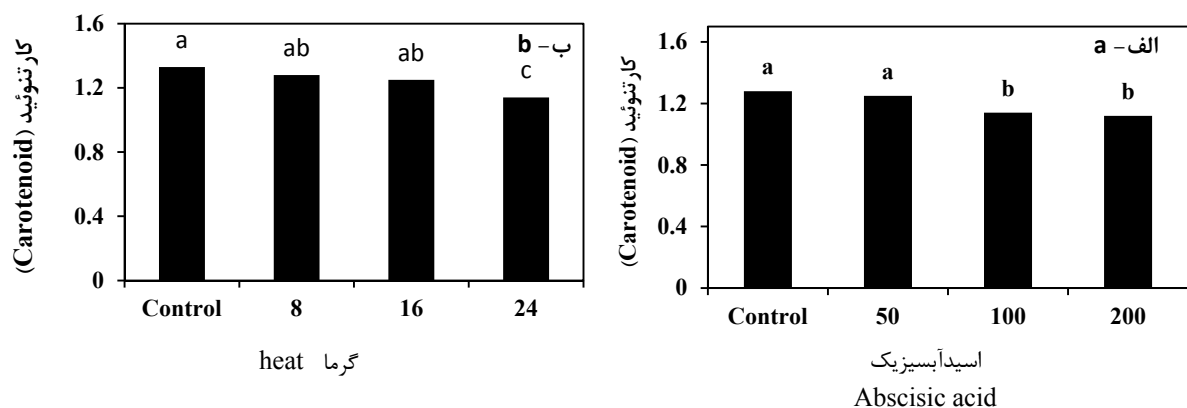
Fig. 3. Changes in chlorophyll b (mg/g leaf) corn under different levels of abscisic acid (μM), (a) and different levels of heat (h^{-1}), (b).

نشت یونی (پایداری غشاء)

تنش گرما در سطح احتمال یک درصد و اثر متقابل تنش گرما و اسید آبسازیک، پایداری غشاء سلول‌های برگ ذرت را در سطح احتمال پنج درصد تحت تأثیر قرار داد (جدول ۳).

در شرایط تنش گرمای ۸ ساعت، در غلظت ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسازیک، نشت یونی ۳۱/۴ درصد بود که نسبت به شاهد و غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسازیک (به ترتیب به میزان ۴۶/۶ و ۴۷/۳ درصد) کاهش معنی‌داری نشان داد، اما نسبت به غلظت ۵۰ میکرومولار اسید آبسازیک (۳۵/۴ درصد) اختلاف معنی‌داری مشاهده نگردید (جدول ۲). همچنین در شرایط تنش گرمای ۱۶ و ۲۴ ساعت، کمترین نشت یونی در شرایط غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسازیک به دست آمد؛ اما غلظت ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسازیک خود سبب افزایش نشت یونی ذرت شد. به نظر می‌رسد که با افزایش تنش گرما پایداری غشاء سلول کاهش و نشت الکترولیت‌ها در برگ ذرت افزایش یافت و غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسازیک تا حدودی توانسته باعث پایداری غشاء ذرت گردد. در شرایط تنش گرما یکی از اولین بخش‌های گیاهی که آسیب می‌بیند غشا سلولی است که در اثر آن، تراوایی غشای سلولی افزایش می‌یابد و باعث می‌شود ترکیبات موجود در داخل سلول به سمت بیرون از سلول نشت کنند (Liu and Huang, 2000). افزایش نشت‌پذیری غشاهای

نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که اثر پیش‌تیمار اسید آبسازیک و گرما بر کارتنوئید ذرت در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود؛ ولی این صفت تحت تأثیر اثر متقابل عوامل آزمایشی قرار نگرفت (جدول ۳). روند تغییرات نشان داد که در غلظت ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار اسید آبسازیک، کارتنوئید ذرت، به‌طور معنی‌داری نسبت به سطوح شاهد و ۵۰ میکرومولار اسید آبسازیک کاهش معنی‌داری نشان داد (شکل ۴-الف). همچنین با افزایش میزان تنش گرما باعث کاهش معنی‌داری در کارتنوئید ذرت گردید، به‌طوری‌که کمترین میزان کارتنوئید ذرت در شرایط ۲۴ ساعت تنش گرما به دست آمد (شکل ۴-ب). نتایج به‌دست‌آمده توسط محققان نشان می‌دهد که نخستین مکان حساس به تنش گرما فتوسیستم II است که باعث افزایش فلورسانس فتوسیستم II و توقف فعالیت فتوسنتز بر اثر دمای بالا می‌شود. آسیب ناشی از اکسیداسیون نوری جزوه خسارت‌های غیرمستقیم بوده و به این معنا است که گرما در حضور نور در مقایسه با تاریکی موجب وارد شدن خسارت با سرعت بیشتر می‌شود. تنش گرما در دامنه بسیار آسیب‌زای واکنش‌های اکسیداسیون نوری منجر به از دست رفتن کلروفیل a و b، لیبیدها و اسیدهای چرب به‌ویژه غشای تیلکوئیدی می‌گردد (Madhava rao et al., 2006; Kafi et al., 2012).



شکل ۴. تغییرات کارتنوئید (میلی‌گرم / گرم وزن تر برگ) ذرت تحت سطوح مختلف اسید آبسازیک (میکرومولار)، (ج) و سطوح مختلف گرما (ساعت)، (د).

Fig. 4. Changes in carotenoid (mg / g fresh weight) of corn under different levels of abscisic acid (μM), (c) and different levels of heat (h^{-1}), (d).

برگ، تخریب ساختمان کلروفیل و کارتنوئید ذرت و افزایش نشت یونی می‌گردد. از سوی دیگر غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار اسید آبسیزیک تا حدودی توانسته سبب کاهش نشت یونی برگ، افزایش محتوای نسبی آب و شاخص سبزیگی برگ ذرت شود که در نتیجه باعث افزایش وزن خشک اندام هوایی ذرت در شرایط تنش گرما می‌گردد. به نظر می‌رسد که کاربرد خارجی اسید آبسیزیک دارای اثرات مثبت و منفی بر گیاهان می‌باشد که به غلظت آن بستگی دارد. غلظت‌های بالاتر از آستانه تحمل اسید آبسیزیک در گیاهان، سبب ایجاد اختلال شده و اثر بازدارندگی بر رشد و نمو گیاهان دارد.

زیستی و آسیب به غشاهای سلولی در تنش‌های مختلف محیطی از جمله گرما به دلیل افزایش پراکسیداسیون لیپیدها می‌باشد (Wahid, 2007). محققان گزارش کردند که سنتز اسید آبسیزیک در گیاهان در شرایط تنش گرما، به‌عنوان سیگنال‌های سلولی و پیام‌رسان ثانویه می‌تواند به‌عنوان یک عامل کلیدی در جهت افزایش تحمل به تنش عمل کند (Ding *al.*, 2010).

نتیجه‌گیری

نتایج این پژوهش نشان داد که برهمکنش سطوح بالای تنش گرما همراه با افزایش غلظت اسید آبسیزیک باعث تأثیر منفی بر توانایی گیاه برای حفظ محتوای نسبی آب

منابع

- Agarwal, S., Sairam, R.K., Srivastava, G.C., Meena, R.C., 2005. Changes in antioxidant enzymes activity and oxidative stress by abscisic acid and salicylic acid in wheat genotypes. *Biologia Plantarum*. 49, 541-550.
- Ahmadi, M., Myrhajy, H., 2012. Evaluation of thermal stress effects on corn (case study: Qazvin province). *Environmental Sciences*. 9 (3), 119-128. [In Persian with English Summary].
- Arnon, D.E., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenol oxidase (*Beta vulgaris*). *Plant Physiology*. 24, 1-15.
- Attarzadeh, M., Torabi, B., Madah Hossieni, S., 2015. The Interaction Effect of Salicylic Acid and High Temperature Stress on Some Physiological Characteristics of Maize (*Zea mays* L.). *Iranian Journal of Field Crops Research*. 12(4), 718-726. [In Persian with English Summary].
- Ding, W., Song, L., Wang, X., Bi, Y., 2010. Effect of abscisic acid on heat stress tolerance in the calli from two ecotypes of *Phragmites communis*. *Biologia Plantarum*. 54(4), 607-613.
- Dinler, B. S., Demir, E., Kompe, Y.O., 2014. Regulation of auxin, abscisic acid and salicylic acid levels by ascorbate application under heat stress in sensitive and tolerant maize leaves. *Acta Biologica Hungarica*. 65(4), 469-80.
- Duan, B., Yang, Y., Lu, Y., Korpelainen, H., Berninger, F., Lim C., 2007. Interactions between water deficit, ABA and provenances in *Picea asperata*. *Journal of Experimental Botany*. 58(11), 3025-3036.
- Ghosh, P.K., Ajay, K.K., Bandyopadhyay, M.C., Manna, K.G., Mandal, A.K., Hati, K.M., 2004. Comparative effectiveness of cattle manure, poultry manure, phosphocompost and fertilizer-NPK on three cropping system in vertisols of semi-arid tropics. Dry matter yield, nodulation, chlorophyll content and enzyme activity. *Bioresource Technology*. 95, 85-93.
- Gosavi, G.U., Jadhav, A.S., Kale, A.A., Gadakh, S.R., Pawar, B.D., Chimote, V.P., 2014. Effect of heat stress on proline, chlorophyll content, heat shock proteins and antioxidant enzyme activity in sorghum (*Sorghum bicolor*) at seedlings stage. *Indian Journal of Biotechnology*. 13(3), 356-363.
- Guan, L., Zhao, J., Scandalios, J.G., 2000. Cis-elements and trans-factors that regulate expression of the maize Cat1 antioxidant gene in response to ABA and osmotic stress: H₂O₂ is the likely intermediary signaling molecule for the response. *Plant Journal*. 22, 87-95.
- Gupta, N.K., Agarwal, S., Agarwal, V.P., Nathawat, N.S., Gupta, S., Singh, G., 2013. Effect of short-term heat stress on growth, physiology and antioxidative defence system

- in wheat seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*. 35(6), 1837-1842.
- Gur, A., Demirel, U., Ozden, M., Kahraman, A., Copur, O., 2010. Diurnal gradual heat stress affects *antioxidant* enzymes, proline accumulation and some physiological components in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *African Journal of Biotechnology*. 9(7), 1008-1015.
- Hagenbeek, D., Quatrano, R.S., Rock, C.D., 2000. Trivalent ions activate abscisic acid-inducible promoters through an ABI1-dependent pathway in rice protoplasts. *Plant Physiology*. 123, 1553-1560.
- Hashem, A., Amin Mujadar, M.N., Hamid, A., Hossain, M.M. 1998. Drought stress effects on seed yield, yield attributes, growth, cell membrane stability of synthesized *Brassica napus* L. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 180, 129-136.
- Hu, X., Jiang, M., Zhang, A., Lu, J., 2005. Abscisic acid-induced apoplastic H₂O₂ accumulation up-regulates the activities of chloroplastic and cytosolic antioxidant enzymes in maize leaves. *Planta*. 223(1), 57-68.
- Hussain, S., Ali. A., Ibrahim, M., Saleem, M. F., alias Haji, M. A., Bukhsh, A., 2012. Exogenous application of abscisic acid for drought tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Animal and Plant Sciences*. 22(3), 806- 826.
- Ivanov, A. G., Kitcheva, M. I., Christov, A. M., Popova, L. P., 1992. Effects of abscisic acid treatment on the thermo stability of the photosynthetic apparatus in barley chloroplasts. *Plant Physiology*. 98(4), 1228-1232.
- Kafi, M., Borzouei, M., Salehi, M., Kamandi, A., Masomi, A., Nabati, J., 2012. *Physiology of plants to environmental stresses*. University of Mashhad Press. 502 pages. (In Persian).
- Kesici, M., Gulen, H., Ergin, S., Turhan, E., Ipek, A., Koksall, N., 2013. Heat-stress tolerance of some strawberry (*Fragaria × ananassa*) cultivars. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 41(1), 244-249.
- Kochaki, A., Khiabani, H., 2010. *Ecological agriculture*. University of Mashhad Press. 288 pages. (In Persian).
- Lahooti, M., Zari Hassan Abadi, D., Ahmadian, R., 2003. *Biochemistry and physiology of plant hormones*. University of Mashhad Press. 359 pages. (In Persian).
- Liu, X., Huang, B., 2000. Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bentgrass. *Crop Science*. 40, 503-510.
- Madhava Rao, K.V., Raghavendra, A.S., Janardhan Reddy, K., 2006. *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants*. Springer publication. 337 pp.
- Majd, A., Jafarieh yazdi, E., Falahian, F. A., Khavarinezhad, R. A., Bernard, F., Javidfar, F., 2007. The effect of drought and exogenous abscisic acid on the ontogeny of oilseed rape (*Brassica Napus* L.). *Quarterly Journal of Sciences (Islamic Azad University)*. 16(1), 1-11.
- Meadam, S.A.M., Brodribb, T. J., 2012. Fern and lycophyte guard cells do not respond to endogenous abscisic acid. *The Plant Cell*. 24, 1510- 1521.
- Pantin, F., Monnet, F., Jannaud, D., Miguel, J., Jeanne, C., Bertrand, R., Simonneau, M. T., Genty, B., 2013. The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytologist*. 197(1), 65- 72.
- Pei, Z. M., Murata, N., Benning, O., Thomine, S., Klusener, G. J., Grill, E., Schroeder, J. I., 2000. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells. *Nature*. 406, 731-734.
- Pessaraki, M., 1999. *Hand book of plant and crop stress*. Marcel Dekker Inc. 697 pages.
- Queitsch, C., Hong, S. W., Vierling, E., Lindquist, S., 2000. Heat shock protein 101 plays a crucial role in thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 12, 479-492.
- Sairam, R.K., Dharmar, K., Chinnusamy, V., Meena, R. C., 2009. Water logging-induced increase in sugar mobilization, fermentation, and related gene expression in the roots of mug bean (*Vigna radiata*). *Journal of Plant Physiology*. 6, 602-616.
- Sariri, R., Galvani, M., Fotouhi Ghazvini, R., Jafarian, V., 2011. The effect of cold temperature stress on antifreeze protein production and lipid peroxidation in two citrus species. *Iranian Journal of Plant*

- Biology. 3(7), 97-102. [In Persian with English Summary].
- Skriver, K., Mundy, J., 1990. Gene expression in response to abscisic acid and osmotic stress. *The Plant Cell*. 2(6), 503-512.
- Wahid, A., 2007. Physiological implications of metabolites biosynthesis in net assimilation and heat stress tolerance of sugarcane (*Saccharum officinarum*) sprouts. *Journal Plant Research*. 120, 219-228.
- Weatherly, P. E., 1950. Studies in water relation on cotton plants, the field measurement of water deficit in leaves. *New Phytologist*. 49, 81- 87.
- Yang, G., Wang, Y., Zhang, K., Gao, C., 2014. Expression analysis of nine small heat shock protein genes from *Tamarix hispida* in response to different abiotic stresses and abscisic acid treatment. *Molecular Biology Reports*. 41(3), 1279-1289.
- Zhou, J., Wang, J., Li, X., Xia, X. J., Zhou, Y. H., Shi, K., Chen, Z., Yu, J. Q., 2014. H₂O₂ mediates the crosstalk of brassinosteroid and abscisic acid in tomato responses to heat and oxidative stresses. *Journal of Experimental Botany*. 65 (15), 4371-4383.