

مطالعه جنبه‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی کاربرد اسید آبسزیک در گیاهان برای بهبود

کمی و کیفی محصول در شرایط تنش کم آبی

مجید عبدلی^{۱*} و بهنوش رسایی^۲

*۱- دکتری، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشگاه مراغه، مراغه، ایران، majid.abdoli64@yahoo.com

۲- دکتری، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران،

rasaei.behnoush@gmail.com

*نویسنده مسئول: مجید عبدلی

تاریخ دریافت: اردیبهشت ۱۳۹۸ تاریخ پذیرش: تیر ۱۳۹۸

The study of physiological and biochemical aspects of the application of abscisic acid in plants for improvement of the quantitative and qualitative product under water deficit stress condition

Majid Abdoli^{1*} and Behnoush Rasaei²

1* - Ph.D, Department of Plant Production and Genetics, University of Maragheh, Maragheh, Iran,

majid.abdoli64@yahoo.com

2- Ph.D, Department of Plant Production and Genetics, Campus of Agriculture and Natural Resources,

Razi University, Kermanshah, Iran, rasaei.behnoush@gmail.com

*Corresponding author: Majid Abdoli

Received: May 2019

Accepted: July 2019

Abstract

Abiotic stress includes a number of stresses that is created by the environment condition. Drought stress is one of the most important environmental stressors that affect the production and survival of plants. Among the important strategies in preventing drought and preventing waste of water resources in the agricultural sector, it is possible to increase the irrigation efficiency, selection of drought tolerant species, use of moisture absorbing materials and use of plant growth regulators such as abscisic acid. Abscisic acid can have two basic approaches. Firstly, as a key hormone, it increases the antioxidants and improves the activity of antioxidant enzymes and physiological traits, which increases plant resistance to environmental stresses such as drought stress, and secondly, in the development of seeds and fruits, and increasing the quantity and quality of the product is also effective. This plant growth regulator, in addition to the positive effects it could have, has not environmental threat. On the other hand, when the possibility of commercial abscisic acid production is provided, it can be used at low dosages and low frequency applications, thus reducing the cost of using abscisic acid and allowing it to be used extensively.

Keywords: Abscisic acid, Antioxidant enzymes, Physiological traits, Qualitative yield, Water deficit stress.

فصلنامه زیست شناسی سلولی و مولکولی گیاهی

سال ۱۳۹۸، دوره ۱۴، شماره ۲، صص ۱۶-۱

چکیده

تنش غیرزیستی شامل تعدادی از تنش‌ها است که توسط شرایط محیطی ایجاد می‌شود. تنش خشکی از مهمترین فاکتورهای تنش‌زای محیطی است که تولید و بقای گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد. از جمله راهکارهای مهم در جلوگیری از بروز خشکی و پیشگیری از اتلاف منابع آبی در بخش کشاورزی، می‌توان به افزایش راندمان آبیاری، انتخاب گونه‌های مقاوم به خشکی، استفاده از مواد جاذب رطوبت و استفاده از تنظیم کننده‌های رشد گیاهی مانند اسید آبسزیک اشاره کرد. استفاده از اسید آبسزیک می‌تواند دو رویکرد اساسی داشته باشد. اولاً اینکه به عنوان یک هورمون کلیدی، سبب افزایش آنتی‌اکسیدانت‌ها و بهبود فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و صفات فیزیولوژیکی شود که این امر مقاومت گیاه را به تنش‌های محیطی مانند خشکی افزایش می‌دهد و دوماً، در نمو دانه، میوه و افزایش کمیت و کیفیت محصول نیز مؤثر می‌باشد. این تنظیم کننده رشد گیاهی علاوه بر اثرات مثبتی که می‌تواند داشته باشد، هیچ‌گونه تهدید زیست محیطی را به همراه ندارد. از طرف دیگر زمانی که امکان تولید تجاری اسید آبسزیک فراهم شود، می‌توان آن را با دز کم و تعداد دفعات کاربرد کم استفاده نمود و به این ترتیب هزینه کاربرد اسید آبسزیک کاهش داد و امکان استفاده گسترده از آن را فراهم نمود.

کلمات کلیدی: آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، اسید آبسزیک، تنش کم آبی، صفات فیزیولوژیکی، عملکرد کیفی

فصلنامه زیست شناسی سلولی و مولکولی گیاهی

سال ۱۳۹۸، دوره ۱۴، شماره ۲، صص ۱۶-۱

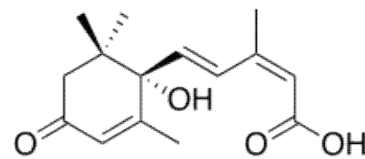
مقدمه و کلیات

تنش غیرزیستی شامل تعدادی از تنش‌ها است که توسط شرایط محیطی ایجاد می‌شود. گیاهان اغلب با تنش‌های محیطی مختلفی مثل خشکی، شوری، ماندابی، دما، کمبود یا سمیت عناصر غذایی مواجه می‌شوند. تغییرات آب و هوایی می‌تواند موجب ایجاد یا تشدید تنش‌های مختلف شود. این موضوع به عنوان یک خطر جدی برای آینده شناسایی شده است (Revenga *et al.*, 2000). تنش خشکی از مهمترین فاکتورهای تنش‌زای محیطی است که تولید و بقای گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد. خشکی زمانی رخ می‌دهد که تأمین آب توسط ریشه به سختی انجام شود و یا سرعت تعرق خیلی افزایش یابد. تخمین زده شده که در حدود ۴۰ تا ۶۰ درصد از زمین‌های زراعی دنیا تحت تأثیر خشکی قرار دارد (Bohnert and Jensen, 1996). بحران کم‌آبی با گرم‌تر شدن کره زمین وضعیت حادثتری به خود گرفته است و به سرعت در حال گسترش به کشورهای بیشتری می‌باشد (موسوی و همکاران، ۱۳۸۸). تنش خشکی و کاهش دسترسی به آب به سرعت بر وضعیت آبی گیاه تأثیر می‌گذارد و از طریق اثرات مضر بر جذب و انتقال آب به اندام‌های در حال رشد و اثر بر فرآیندهای فیزیولوژیک می‌تواند فتوسنتز، رشد و نمو گیاهان را تحت تأثیر قرار داده و تولید را محدود کند. واکنش گیاهان به تنش خشکی بسته به گونه گیاهی، شدت و مدت تنش و همچنین مرحله نمو متفاوت است (Bohnert and Jensen, 1996؛ Ghorbanli *et al.*, 2013). از آنجا که آب برای رشد ضروری می‌باشد، بدیهی است که تنش خشکی بسته به مدت و شدت آن رشد، عملکرد و کیفیت محصول را تحت تأثیر قرار دهد (Nahar and Gretzmacher, 2002).

تنش خشکی مانند سایر تنش‌های محیطی باعث ایجاد تنش اکسیداتیو در سلول‌های گیاه می‌شود. این موضوع به دلیل انتقال الکترون به اکسیژن و تولید گونه‌های فعال اکسیژن (Reactive Oxygen Species) می‌باشد (Sairam and Saxena, 2000). در شرایط خشکی به دلیل قطع سیستم انتقال الکترون و همچنین فعالیت‌های متابولیکی اکسیدکننده‌ای که در کلروپلاست و میتوکندری انجام می‌شود، تولید گونه‌های فعال اکسیژن به شدت افزایش می‌یابد. در شرایط مطلوب، تعادل بین تولید و حذف گونه‌های فعال اکسیژن، از طریق سیستم‌های آنزیمی و غیر آنزیمی کنترل می‌شود. در صورتی که در شرایط تنش خشکی، تولید گونه‌های فعال اکسیژن بیش از ظرفیت سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاه می‌باشد و این موضوع زمینه‌ساز آسیب به گیاه را فراهم می‌آورد (Ahmadizadeh *et al.*, 2011؛ Kusvuran and Dasgan, 2017). از جمله راهکارهای مهم در جلوگیری از بروز خشکی و پیشگیری از اتلاف منابع آبی در بخش کشاورزی، می‌توان به موارد زیر اشاره نمود: کاهش تلفات آب از طریق کاهش ضایعات کشاورزی، انتخاب گونه‌های مقاوم به خشکی، افزایش راندمان آبیاری، استفاده از مواد جاذب رطوبت مثل هیدروژل‌ها، کمپوست و پرلایت در محیط ریشه گیاه، کاهش تبخیر و تعرق به وسیله کشت محصولات در محیط‌های دارای پوشش و استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی است (بردبار و همکاران، ۱۳۸۸). در بین تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی، اسید آبسزیک به عنوان یک هورمون کلیدی، سازگاری گیاه را به تنش‌های محیطی مثل خشکی افزایش داده و توانایی گیاه را برای رویارویی با شرایط نامساعد محیط افزایش می‌دهد. با توجه به

باعث تحریک بیان ژن‌های مرتبط با تنش یا تغییرات متابولیسمی در گیاه شود و یا به‌منظور کاهش هدر رفت آب، مستقیماً بر بسته شدن روزنه‌ها اثر بگذارد (Nitsch *et al.*, 2012). به طوری که در شرایط تنش خشکی، اسید آبسزیک سنتز شده در بافت گیاهی به-عنوان یک سیگنال تنشی به سلول‌های نگهبان روزنه فرستاده می‌شود و در آنجا سبب بسته شدن روزنه‌ها می‌شود و روابط آبی گیاه را بهبود می‌بخشد (Hussain *et al.*, 2012). بیان شده که در شرایط خشکی، غلظت اسید آبسزیک در برگ می‌تواند تا ۵۰ برابر افزایش پیدا کند. این تجمع اسید آبسزیک در برگ‌های تحت تنش، نقش مهمی در کاهش از دست رفتن آب در اثر تعرق در شرایط تنش آبی به عهده دارد. از طرفی اسید آبسزیک بر رشد ریشه اثرات متفاوتی دارد و این اثرات به وضعیت آبی گیاه وابستگی شدید دارد (درویشی، ۱۳۹۲). در پتانسیل آبی پایین، اسید آبسزیک رشد ریشه را افزایش می‌دهد. بنابراین در شرایط کم آبی وقتی میزان اسید آبسزیک بالا است این تنظیم کننده رشد گیاهی با جلوگیری از تولید اتیلن بر رشد ریشه اثر مثبت دارد که همراه با اثر اسید آبسزیک بر بسته شدن روزنه به گیاه کمک می‌کند تا بر تنش آب غلبه کند. اسید آبسزیک علاوه بر بستن روزنه‌ها، قابلیت هدایت آبی ریشه و نسبت ریشه به ساقه را در پتانسیل آب پایین، افزایش می‌دهد (Taiz and Zeiger, 2006). افزایش اسید آبسزیک و قلیایی شدن شیره آوند آبکش دو علامت شیمیایی هستند که ریشه با خشک شدن خاک به قسمت‌های هوایی گیاه می‌فرستد. در واقع افزایش اسیدیته شیره آوند آبکش امکان انتقال بیشتر اسید آبسزیک برگ به روزنه از مسیر جریان تعرق را فراهم می‌کند (Taiz and Zeiger, 2006). اسید

اثرات منفی تنش خشکی بر محصول تولیدی و اثرات چشمگیر اسید آبسزیک در تعدیل اثرات تنش، این مطالعه به منظور بررسی جنبه‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی کاربرد اسید آبسزیک برای بهبود کمی و کیفی محصول در شرایط تنش کم آبی انجام شد. اسید آبسزیک یکی از تنظیم کننده‌های رشد گیاهی است. این متابولیت یک ترپن است (شکل ۱). بیوسنتز اسید آبسزیک در کلروپلاست و سایر پلاستیدها در ریشه و برگ‌ها صورت می‌گیرد (Barickman, 2014). این تنظیم کننده رشد گیاهی به‌عنوان یک هورمون گیاهی عمومی در گیاهان آوندی به شمار می‌رود که در اندام‌های اصلی یا بافت‌های زنده گیاه از کلاهک ریشه تا جوانه رأسی وجود دارد و از دو مسیر آوند چوبی و آبکش منتقل می‌شود. در پاسخ به تغییرات نموی و محیطی، نوسان زیادی در محتوای اسید آبسزیک مشاهده می‌گردد. این تنظیم کننده رشد گیاهی دارای نقش‌های متعددی در گیاه می‌باشد که می‌توان به موارد زیر اشاره کرد، جلوگیری از زنده‌زایی (Vivipary)، سنتز پروتئین‌های ذخیره‌ای، رفتن به خواب دانه، القاء خواب در جوانه-ها و افزایش تحمل به خشکی در رویان. همچنین در ارتباط با پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی تولید می‌شود و به‌عنوان یک هورمون تنشی شناخته می‌شود که رشد و نمو گیاه را در محیط‌های نامطلوب کنترل می‌کند (Taiz and Zeiger, 2006؛ احسان‌زاده و همکاران، ۱۳۸۷).



شکل ۱- ساختمان شیمیایی اسید آبسزیک

اسید آبسزیک و کاهش اثرات کم آبی در گیاه: بسته به نوع و شدت تنش، اسید آبسزیک می‌تواند

رشد می‌شود که این موضوع کاهش عملکرد ناشی از کاهش دوره رشد دانه را تا حدودی جبران می‌کند. در گیاهان به‌منظور دفاع در برابر اثرات مخرب تنش‌های محیطی، سازوکارهای دفاعی مختلفی وجود دارد. هنگامی که شدت تنش از ظرفیت دفاعی ذاتی گیاه تجاوز نکند گیاه قادر است که بر اثرات منفی تنش غلبه کند. چنانچه سازوکارهای دفاعی گیاه قبل از مواجهه با تنش، تقویت شوند، اثرات مثبت این سیستم‌ها افزایش می‌یابد. کاربرد دزهای پایین از یک عامل تنش‌زا، یکی از روش‌های تحریک تقویت سیستم دفاعی گیاه است که می‌تواند متابولیسم سلول را افزایش دهد و فرآیندهای فیزیولوژیک گیاه را بهبود بخشد و مقاومت گیاه را به سایر تنش‌های مختلف افزایش دهد (Pandey *et al.*, 2012). در این ارتباط، اسید آسبیزیک می‌تواند فعالیت آنزیم‌های جمع‌آوری‌کننده یا حذف‌کننده گونه‌های فعال اکسیژن مثل سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز را افزایش داده و تشکیل مالون دی‌آلدهید را کاهش دهد (Li *et al.*, 2011). بیان شده که اسید آسبیزیک با ایجاد تغییرات متابولیک سلولی منجر به افزایش سطح رادیکال‌های اکسیژن شده و در پی آن فعالیت سیستم دفاعی آنزیمی بالا می‌رود (رسولی و همکاران، ۱۳۹۳). از طرفی گزارش شده که اعمال اسید آسبیزیک خارجی اثر ناچیزی بر بهبود تحمل به خشکی پرتوپلاسمی دارد (Ghasempour *et al.*, 2001). در ادامه به طور تفصیلی به تأثیر اسید آسبیزیک بر سیستم‌های دفاعی آنزیمی و غیرآنزیمی پرداخته می‌شود.

اسید آسبیزیک و اثر آن بر سیستم دفاعی آنزیمی:

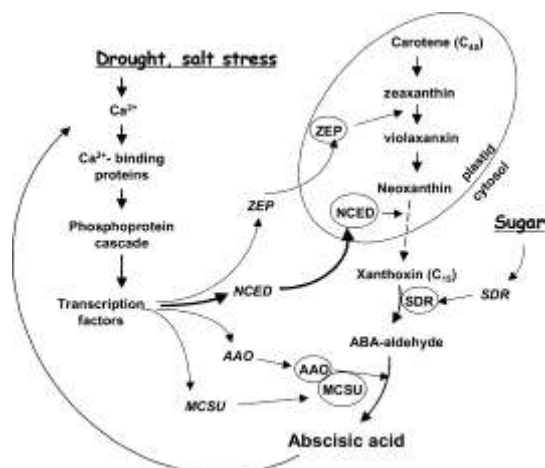
اسید آسبیزیک موجب بسته شدن روزنه‌ها می‌گردد و کاهش ورود دی‌اکسیدکربن به برگ را در پی دارد.

آسبیزیک از طریق ایجاد تعادل بین جذب دی‌اکسید کربن و از دست رفتن آب، در فتوسنتز نقش مؤثری دارد (Avigad and Dey, 1997). علاوه بر این، مجد و همکاران (۱۳۸۵) گزارش کردند که استفاده از ۵ میلی‌گرم اسید آسبیزیک در کلزا باعث افزایش تعداد روزنه‌ها و افزایش تعداد کرک شد که کوچک شدن اندازه روزنه‌ها باعث افزایش تعداد آنها گردید. در بررسی میزان اسید آسبیزیک تولیدی در برگ‌های ارقام چغندر قند در شرایط آب کافی (آبیاری مطلوب) و تنش کمبود آب مشخص گردید که در شرایط عدم تنش نیز مقداری اسید آسبیزیک در برگ‌ها وجود دارد که این امر احتمالاً بخاطر حساسیت ژنوتیپ در مقابل تنش و توانایی ساخت سریع و زیاد اسید آسبیزیک در گیاه می‌باشد که حتی در شرایط بدون تنش و یا تنش‌های جزئی کم آبی، سطح اسید آسبیزیک داخلی افزایش می‌یابد (وزان و همکاران، ۱۳۸۳). یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2001) با بررسی گندم و برنج اعلام کردند که پدیده پیری در گیاه، میزان انتقال مجدد مواد اندوخته شده در ساقه را تحت تأثیر قرار می‌دهد و اسید آسبیزیک در طول دوره پرشدن دانه منجر به افزایش انتقال مجدد مواد (مواد پرورده ذخیره شده در میانگه‌های مختلف ساقه) از ساقه به دانه می‌شود. یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2003) دریافتند که اسید آسبیزیک در برنج و در مرحله خطی رشد دانه بیشترین اثر مثبت را بر تشکیل دانه دارد و این اثر از طریق افزایش سرعت پرشدن دانه و انتقال مجدد ترکیبات ذخیره‌ای به دانه‌های در حال رشد است. یانگ و ژانگ (Yang and Zhang, 2006) بیان کردند که کاربرد اسید آسبیزیک خارجی موجب تحریک میزان انتقال مجدد مواد از بخش‌های مختلف ساقه به دانه‌های در حال

کاربرد غلظت‌های پایین اسید آبسزیک (۵۰ میکرومولار) در جو، ضمن افزایش سطح متعادلی از رادیکال‌های اکسیژن منجر به تحریک سیستم دفاعی آنزیمی و غیر آنزیمی شده و گیاه از بروز تنش اکسیداتیو در امان می‌ماند (رسولی و همکاران، ۱۳۹۳). از طرفی، با توجه به این که در شرایط تنش کم آبی افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی برای مقابله با گونه‌های فعال اکسیژن به طور طبیعی صورت می‌گیرد پس کاربرد اسید آبسزیک در این شرایط بر این امر دخیل نبوده است. در این راستا بیان شده که گیاهان مقاوم به تنش‌های محیطی نظیر خشکی و شوری معمولاً از سطح اسید آبسزیک درونی بالایی برخوردار هستند و ممکن است به منبع خارجی اسید آبسزیک پاسخ مناسبی نشان ندهند (Yin *et al.*, 2004). در این ارتباط، فرهودی (۱۳۹۲) بیان کرد که محلول‌پاشی اسید آبسزیک (۱۵ میکرومول بر لیتر) روی رقم حساس به شوری کلزا سبب افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز، غلظت پتاسیم اندام هوایی و ماده خشک اندام هوایی در شرایط تنش شوری در مقایسه با گیاهان محلول‌پاشی نشده گردید. همچنین بیان شده که کاربرد خارجی اسید آبسزیک سبب فعال شدن فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گندم تحت تنش و کاهش اثرات سوء تنش بر گیاه شد (Agrawal *et al.*, 2005). نواب پور (۱۳۹۰) طی مطالعات خود بر روی گیاه جو نشان داد که غلظت‌های پایین اسید آبسزیک بویژه ۵۰ میکرومول، ضمن افزایش سطح متعادلی از رادیکال‌های اکسیژن منجر به تحریک سیستم دفاعی آنزیمی و غیر آنزیمی شده و بدین وسیله گیاه از بروز تنش اکسیداتیو و خسارات مربوطه مصون می‌ماند. تحقیقات سایر محققین نیز نشان داده که محلول‌پاشی اسید آبسزیک

کاهش دسترسی به دی‌اکسیدکربن و عدم انتقال الکترون به NADPH منجر به انتقال الکترون به اکسیژن می‌شود و تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن افزایش می‌یابد و در این شرایط نیاز به آنتی‌اکسیدان نیز افزایش می‌یابد. بیان شده که اسید آبسزیک می‌تواند فعالیت آنزیم‌های خنثی‌کننده گونه‌های فعال اکسیژن مثل سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز را افزایش داده و میزان پراکسیداسیون چربی کاهش داده و در نهایت تشکیل مالون دی‌آلدئید را کاهش دهد (Li *et al.*, 2011). در حالی که جیانگ و ژانگ (Jiang and Zhang, 2001) و ساکاموتو و همکاران (Sakamoto *et al.*, 2008) گزارش دادند که اگرچه اسید آبسزیک فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مثل سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز را در گیاه بهبود می‌بخشد اما در عین حال تولید رادیکال‌های آزاد را نیز افزایش می‌دهد، همچنین این تنظیم‌کننده رشد گیاهی، آسیب اکسیداتیو را در گیاه افزایش می‌دهد. با این حال چنین به نظر می‌رسد که اسید آبسزیک با ایجاد تغییرات متابولیک سلولی، منجر به افزایش سطح رادیکال‌های آزاد اکسیژن شده و در پی آن فعالیت سیستم دفاعی آنزیمی بالا می‌رود (نواب پور، ۱۳۹۰؛ Guan *et al.*, 2000). Berli *et al.*, 2009 طی بررسی‌های خود گزارش دادند که کاربرد توأم اسید آبسزیک و اشعه خفیف UV-B سطح فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها و کاروتنوئیدها را افزایش می‌دهد. علت افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی بویژه سوپراکسید دیسموتاز در شرایط بدون تنش و کاربرد اسید آبسزیک احتمالاً بخاطر اثر تحریکی اسید آبسزیک در افزایش گونه‌های فعال اکسیژن است که منجر به فعالیت سیستم دفاعی می‌گردد (رسایی، ۱۳۹۷). در این راستا، بیان شده که

به طور غیرمستقیم در تولید این تنظیم‌کننده رشد گیاهی مؤثر است.



شکل ۲- بیوسنتز اسید آبسزیک در گیاهان (Xiong and Zhu, 2003).

اسید آبسزیک و اثر آن بر کربوهیدرات‌های محلول: اسید آبسزیک به عنوان یک پیام‌رسان در پاسخ به تنش خشکی و سایر تنش‌های محیطی و نیز در بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیک نقش دارد (Phillips *et al.*, 1997). افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول از جمله واکنش‌هایی است که گیاهان در مواجهه با تنش‌های محیطی از خود بروز می‌دهند. به طوری که تجمع قندهای محلول درون سلول در تنظیم‌اسمزی نقش مهمی ایفاء کرده و کمک می‌کند تا پتانسیل آب سلول کاهش یافته و آب بیشتری برای حفظ فشار تورژسانس در شرایط تنش کم‌آبی در داخل سلول باقی بماند (Sato *et al.*, 2004). از سویی بیان شده است که تجمع کربوهیدرات‌های محلول مانند گلوکز، فروکتوز، ساکارز و اسیدهای آمینه با پایداری غشاءهای زیستی، پروتئین‌ها و مقاومت به تنش‌های محیطی منجمله خشکی و شوری در گیاهان مختلف همبستگی مثبت و معنی‌داری دارد (Pessarkli, 1999). اسید آبسزیک، یک تنظیم‌کننده رشد گیاهی است که در شرایط تنش‌های محیطی به وفور تولید می‌گردد که

منجر به افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربیک پراکسیداز و گلوکاتیون ردوکتاز در بافت‌های گیاهی شده است (Bellaire *et al.*, Gong *et al.*, 1998, 2000).

اسید آبسزیک و اثر آن بر سیستم دفاعی غیر آنزیمی: کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها جزء غیر آنزیمی سیستم دفاعی گیاه در شرایط تنش‌های محیطی می‌باشند. گیاه به‌منظور مقابله با تنش‌های اکسیداتیو، محتوای این رنگدانه‌ها را افزایش می‌دهد. در این ارتباط، توحیدی مقدم و همکاران (۱۳۹۵) طی بررسی‌های خود عنوان کردند که تنش خشکی سبب افزایش محتوای رنگدانه‌های کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها در گیاه کلزا شد. از طرف دیگر، نواب پور (۱۳۹۰) اعلام کرد که تأثیر تیمار اسید آبسزیک بر عوامل غیر آنزیمی سیستم دفاعی شامل اسید آسکوربیک، آلفا توکوفرول و کاروتنوئیدها به طوری بود که این عوامل با افزایش غلظت اسید آبسزیک افزایش یافتند. رسایی (۱۳۹۷) گزارش کرد که بیشترین محتوای کاروتنوئیدها در شرایط کاربرد اسید آبسزیک تحت تنش کم‌آبی حاصل شد. در عین حال، از دلایل افزایش عوامل غیر آنزیمی یاد شده، فراوانی آنها و مسیرهای مختلف بیوسنتزی تولید آنها تحت شرایط تنش و کاربرد اسید آبسزیک است (شکل ۲). همانطور که کاروتنوئیدها در سنتز اسید آبسزیک نقش دارند و اسید آبسزیک نیز به طور غیر مستقیم سنتز و مقدار کاروتنوئیدها را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Barickman, 2014). تحت شرایط تنش رطوبتی (مثل تنش خشکی و کم‌آبی) گیاه میزان تولید و تجمع اسید آبسزیک را به‌منظور سازگاری با شرایط افزایش می‌دهد، پس تنش کم‌آبی

فعل و انفعالات درونی گیاه در شرایط تنش و مرحله رشدی (رویشی و زایشی) می‌باشد. به طور کلی، گیاهان در شرایط تنش خشکی با ایجاد تغییرات مرفولوژیک، فیزیولوژیک و متابولیسمی در کلیه اندام‌های خود به تنش پاسخ می‌دهند. یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2003) اعلام کردند که در تنش خشکی غلظت اسید آبسازیک در درون بذور و یا میوه افزایش می‌یابد و نشان دادند که کاربرد خارجی اسید آبسازیک موجب می‌شود که غلظت این تنظیم کننده رشد به طور مصنوعی همانند آنچه در شرایط تنش خشکی رخ می‌دهد در بذور یا میوه افزایش یابد. Xie *et al.*, 2004 و Zhang *et al.*, 2005 مشاهده کردند که مصرف اسید آبسازیک در طول رشد دانه گندم محتوای کلروفیل و فتوستنز را در برگ کاهش می‌دهد. از دلایل کاهش میزان کلروفیل در اثر تنش‌های محیطی از جمله خشکی بخاطر افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز (Chlorophyllase) با کاهش پتانسیل آب برگ است (Mihalovic *et al.*, 1997). از سوی دیگر، تنش خشکی با ایجاد اختلال در سیستم‌های آنزیمی و افزایش فعالیت گونه‌های فعال اکسیژن و پراکسیداسیون چربی‌ها باعث خسارت به غشاء سلولی و تخریب رنگدانه‌ها می‌گردد. حاجی بلند و همکاران (۱۳۹۳) بیان کردند که خشکی تأثیر قابل توجهی روی محتوای کلروفیل، کاروتنوئیدها و فلاونوئیدها نداشت ولی موجب کاهش محتوای آنتوسیانین‌ها شد. در برخی از گونه‌ها نه تنها غلظت کلروفیل در شرایط تنش (مثل تنش کمبود فسفر) کاهش نمی‌یابد بلکه به دلیل کاهش شدیدتر رشد برگ، افزایش می‌یابد به طوری که با تیره‌تر شدن رنگ برگ‌ها قابل تشخیص است (Hawkesford *et al.*, 2012). افزایش محتوای

احتمالاً به طور غیرمستقیم شرایط تنش جزئی را بر گیاه حکفرما می‌کند که افزایش کربوهیدرات‌های محلول را در پی دارد. از طرفی ممکن است که اسید آبسازیک رشد را کاهش داده و قندهای مزاد بر رشد در برگ‌ها تجمع می‌یابند که نهایتاً سبب افزایش کربوهیدرات‌های محلول می‌گردد. در این مورد سرافراز اردکانی و همکاران (۱۳۹۳) گزارش کردند که به طور نسبی، برهمکنش اسید آبسازیک و سیتوکنین بیشترین تأثیر را بر محتوای کربوهیدرات‌های محلول داشت و افزایش آن را موجب شد. رسایی (۱۳۹۷) نیز به افزایش ۱۹/۸ درصدی میزان کربوهیدرات‌های محلول در برگ گوجه فرنگی در اثر کاربرد اسید آبسازیک اشاره کرده است. درویشی و همکاران (۱۳۹۳ الف) طی مطالعات خود روی گیاه سالیکورنیا (*Salicornia persica*) گزارش کردند که کاربرد اسید آبسازیک باعث افزایش معنی‌دار محتوای پرولین و قندهای محلول بخش هوایی گیاه شد. آنها همچنین اعلام کردند که تحمل گیاه سالیکورنیا در برابر تنش شوری از طریق کاربرد اسید آبسازیک و تجمع قندهای محلول و پرولین می‌باشد.

اسید آبسازیک و اثر آن بر رنگدانه‌های فتوستنزی: مطالعات مختلف نشان داده است که در شرایط تنش خشکی به طور محسوسی غلظت اسید آبسازیک افزایش می‌یابد که اگر در این شرایط کاربرد خارجی اسید آبسازیک صورت گیرد، غلظت این تنظیم کننده رشد گیاهی در گیاه دو چندان شده و ممکن است اثرات سوء بر رنگدانه‌های فتوستنزی داشته باشد. در مقابل، رسایی (۱۳۹۷) گزارش کرد که کاربرد اسید آبسازیک در شرایط تنش کم آبی، نه تنها کاهش رنگدانه‌ها را در پی نداشته بلکه محتوای رنگدانه‌های فتوستنزی افزایش یافت که این امر احتمالاً بخاطر

همکاران، ۱۳۹۳). مجد و همکاران (۱۳۸۵) اعلام کردند که تنش خشکی به همراه افزایش دز مصرفی اسید آبسزیک موجب افزایش شدت چوبی شدن و ضخامت بخش چوبی دهانه آوندهای چوبی در ساقه و برگ می‌شود که علت این تغییرات می‌تواند مربوط به حفظ تعادل آب، تنظیم تبخیر و کاهش از دست دادن آب باشد. در مقابل امیریان و همکاران (۱۳۹۳) بیان کردند که اختلاف معنی‌داری از نظر محتوای نسبی آب برگ در گیاهان رستاخیزی و غیر رستاخیزی تحت شرایط شاهد و تحت شرایط تیمار با اسید آبسزیک مشاهده نشد.

اسید آبسزیک و اثر آن بر طول و وزن خشک ریشه و اندام هوایی: بیان شده که رشد گیاهان تحت تنش رطوبتی اغلب به توانایی ریشه‌ها در جذب آب از خاک و انتقال آن به ساقه‌ها محدود می‌باشد (Navarro *et al.*, 2008) و مقدار آب در حال حرکت از ریشه به ساقه و سرعت آن، تعیین‌کننده میزان مواد غذایی رسیده به ساقه و اندام‌های هوایی می‌باشد (Navarro *et al.*, 2007). علاوه بر آن تحقیقات نشان داده که در شرایط تنش‌های محیطی از جمله خشکی و شوری، میزان اسید آبسزیک افزایش می‌یابد (سعیدی و همکاران، ۱۳۸۵؛ Wang *et al.*, 2001؛ Liu *et al.*, 2004)، با این حال نتایج تحقیقات رسایی (۱۳۹۷) نشان داد که کاربرد اسید آبسزیک تأثیر مثبتی بر خصوصیات مرفولوژیکی و فیزیولوژیکی مثل محتوای نسبی آب برگ گذاشته که این امر احتمالاً به خاطر این است که این هورمون به عنوان یک سیگنال تنشی به سلول‌های نگهبان روزنه فرستاده می‌شود و در آنجا سبب بسته شدن روزنه‌ها می‌شود (Hussain *et al.*, 2012). از طرفی علاوه بر بستن روزنه، قابلیت هدایت آبی ریشه و نسبت ریشه به

کلروفیل (García-Valenzuela *et al.*, 2005) و کاهش سطح برگ (رسایی، ۱۳۹۷؛ Caruso *et al.*, 2008؛ Gomes *et al.*, 2010) بر اثر تنش خشکی در تحقیقات دیگر نیز گزارش شده است. از طرفی افزایش کلروفیل تحت تنش احتمالاً به دلیل طول دوره تنش ملایم است که مانع از تقسیم سلولی شده و سلول‌های کوچک بوجود آمده که منجر به افزایش تراکم کلروپلاست می‌گردد.

اسید آبسزیک و اثر آن بر محتوای نسبی آب برگ: با توجه به اینکه اسید آبسزیک به عنوان یک هورمون غیر رشدی و اعمال پیری اطلاق می‌گردد ولی کاربرد آن در شرایط رطوبت کافی به عنوان یک سیگنال محرکی عمل کرده و افزایش محتوای نسبی آب برگ را در پی دارد (رسایی، ۱۳۹۷). این محقق بیان کرد که کاربرد اسید آبسزیک منجر به بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای شده است که پیامد آن کاهش مصرف آب و افزایش محتوای نسبی آب برگ است. محققین یکی از مهمترین عوامل حفظ بقاء در شرایط تنش را قدرت بالای گیاه در حفظ آب سلولی می‌دانند (Abdalla and El-Khoshiban, 2007)؛ کاهش محتوای نسبی آب برگ احتمالاً به خاطر سازوکارهای درگیر جهت حفظ و ماندگاری گیاه در شرایط تنش خشکی است. سایر محققین نیز به کاهش محتوای نسبی آب برگ تحت تأثیر تنش خشکی در گوجه فرنگی (Sanchez-Rodriguez *et al.*, 2010)، کدو (حاجی حسینلو و همکاران، ۱۳۹۴) و گشنیز (محمدزاده، ۱۳۹۲) اشاره کرده‌اند. کاهش در مقدار نسبی آب برگ نشانگر کاهش آماس برگ‌ها می‌باشد که نشانه محدودیت فراهمی آب برای فرآیندهای آماس سلولی است (Katerji *et al.*, 1997)؛ سادات صدوق و

خارجی اسید آبسزیک در شرایط بدون تنش شوری سبب کاهش وزن خشک اندام هوایی سورگوم شد در حالی که باعث افزایش وزن خشک اندام هوایی گیاه تحت تنش شوری گردید زیرا مانع از تجمع یون سدیم در اندام هوایی سورگوم شد (Amazallga et al., 1990). همچنین در تحقیق دیگری مشخص شده است که مقدار اسید آبسزیک در شرایط تنش آبی موجب جلوگیری از تولید اتیلن و افزایش رشد ریشه می‌شود که مؤید تأثیر مثبت دزهای کم اسید آبسزیک بر گیاه است (Spollen et al., 2000).

اسید آبسزیک و اثر آن بر زیست توده گیاه: تولید ماده خشک در گیاهان یکی از مهمترین عوامل تأثیرگذار بر عملکرد است و این صفت نشان‌دهنده پتانسیل گیاه در جذب نور و تبدیل انرژی نورانی به شیمیایی می‌باشد (Reynolds et al., 2009). فرهودی (۱۳۹۲) در بررسی اثر کاربرد اسید آبسزیک با غلظت‌های ۱۵ و ۳۰ میکرو مولار بر کلزا تحت شرایط شوری دریافت که در شرایط تنش شوری محلول‌پاشی اسید آبسزیک، وزن خشک اندام هوایی و فتوسنتز را در مقایسه با گیاهان محلول‌پاشی نشده افزایش داد ولی در شرایط عدم تنش شوری، محلول-پاشی اسید آبسزیک بر وزن خشک اندام هوایی آنها تأثیری نداشت. از طرفی فتوسنتز هر دو رقم کلزا (حساس و مقاوم) در شرایط تنش شوری با کاربرد اسید آبسزیک کاهش یافت. احتمالاً افزایش بیوماس در اثر کاربرد اسید آبسزیک تحت تنش بخاطر آن است که اسید آبسزیک، یون پتاسیم را در کلزا افزایش می‌دهد که این موضوع بعنوان یکی از مکانیسم‌های تحمل به شوری سبب افزایش وزن خشک در این شرایط می‌شود. این مطلب در رابطه با گیاهان حساس صادق است زیرا که گیاهان متحمل به

ساقه را در شرایط پتانسیل آب پایین (مثل شرایط تنش شوری و خشکی) افزایش می‌دهد که همه این عوامل موجب بهبود روابط آبی در گیاه و ماده خشک تولیدی می‌شود. با توجه به موارد بیان شده احتمالاً تأثیر اسید آبسزیک در افزایش وزن خشک بوته (مجموع وزن اندام‌هوایی + ریشه) تحت شرایط تنش خشکی به خاطر اثرگذاری و گسترش ریشه بوده است که در نهایت سبب بهبود وزن خشک کل بوته شده است. گزارشات متعددی وجود دارد که اسید آبسزیک می‌تواند حرکت مواد فتوسنتزی را به سمت بخش‌های هوایی و دانه‌های در حال نمو افزایش دهد (Yang et al., 2006). دهقان و همکاران (۱۳۹۴) بیان کردند که ساقه و ریشه از جهات مختلف با یکدیگر در ارتباط می‌باشند و چنانچه در رشد یکی از آنها تحت تأثیر عوامل محیطی تغییری حاصل شود در دیگری نیز موجب تغییر خواهد شد. ریشه یکی از مهمترین بخش‌های گیاه است که در معرض تنش‌های محیطی (به‌خصوص تنش خشکی و شوری) قرار می‌گیرد. میزان رشد ریشه در شرایط تنش، اندام‌های هوایی و برگ گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Munns, 2002). مطالعات حقیقی (۱۳۸۹) بر روی گوجه فرنگی نشان داد که وزن تر و خشک ریشه در تیمار آبیاری کامل با شرایط خشکی موضعی منطقه ریشه (Partial Root-zone Drying) تفاوت معنی-داری نداشت. نتایج مطالعات مولوی و همکاران (۱۳۹۰)، دهقان و همکاران (۱۳۹۴) و Zotarelli et al., 2009 نشان داد که کم آبیاری بر زیست توده، طول و وزن خشک ریشه و خشک اندام هوایی گوجه فرنگی مؤثر است و با افزایش شدت تنش کم آبی از میزان وزن خشک شاخساره و ریشه به شدت کاسته می‌شود. مطالعات نشان داده که مصرف

افزایش عملکرد مناسب است (Sivakumar *et al.*, 2001؛ Janowiak *et al.*, 2003؛ Kumar *et al.*, 2008). به طوری که طی تحقیقات انجام شده روی گندم (Travaglia *et al.*, 2010) و ذرت (Travaglia *et al.*, 2012) مشخص شده که کاربرد خارجی اسید آبسازیک می‌تواند عملکرد محصول را افزایش دهد. این موضوع می‌تواند به دلیل افزایش انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به محصول قابل برداشت باشد (Travaglia *et al.*, 2007). از طرف دیگر، اسید آبسازیک بر تسهیم زیست توده قسمت هوایی و ریشه تأثیر می‌گذارد که سبب افزایش شاخص برداشت محصول و افزایش کارایی مصرف آب و افزایش عملکرد در شرایط تنش آبی می‌شود (Zhang *et al.*, 2015). نتایج درویشی و همکاران (۱۳۹۳ ب) نشان داد که کاربرد اسید آبسازیک بیرونی صدمات ناشی از شوری و خشکی را بر صفات زراعی و فیزیولوژیکی گیاه سالیکورنیا کاهش می‌دهد. بر اساس تحقیقات انجام شده، تنش خشکی مخصوصاً در مرحله میوه‌دهی، کاهش ۱۷ درصدی عملکرد را در پی دارد (Ashraf and Harris, 2005). Miguel and Francisco, 2007 نشان دادند که گوجه فرنگی به تنش خشکی حساس است در نتیجه با اعمال تنش، رشد رویشی و عملکرد آن به شدت کاهش می‌یابد. پژوهشگران گزارش کردند که افزایش شدت تنش خشکی سبب بالا رفتن غلظت اسید آبسازیک و اتیلن درونی در گیاه می‌شود و در نهایت سبب زودرسی میوه در گوجه فرنگی خواهد شد در حالی که میزان کربوهیدرات‌های آزاد در گوجه فرنگی در این شرایط به شدت کاهش می‌یابد و وزن تک میوه پایین می‌آید (Basiouny and Maloney, 1994).

تنش از سطح اسید آبسازیک درونی بیشتری برخوردارند و به منبع خارجی اسید آبسازیک پاسخ نمی‌دهند و یا رشد آنها کم می‌شود (فهودی، ۱۳۹۲). در تحقیق دیگری روی گیاه سورگوم مشخص گردید که محلول‌پاشی اسید آبسازیک در شرایط تنش شوری باعث افزایش وزن خشک اندام هوایی شد اما در شرایط عدم تنش باعث کاهش وزن خشک اندام هوایی گردید (Amazallga *et al.*, 1990).

اسید آبسازیک و اثر آن بر عملکرد و اجزای عملکرد: علاوه بر آن که اسید آبسازیک در شرایط تنش نقش ویژه‌ای دارد ولی این تنظیم کننده رشد گیاهی در فرآیندهای نمو گیاه در شرایط غیر تنش نیز نقش کلیدی دارد (Nitsch *et al.*, 2012). کاربرد اسید آبسازیک در زمان گرده‌افشانی باعث می‌شود که گرده‌افشانی بهتر صورت گرفته و باروری موفق‌تر باشد. بنابراین اسید آبسازیک باعث لقاح بیشتر گل‌ها و به طبع افزایش تعداد دانه و میوه می‌شود (Vriezen *et al.*, 2008). قربانلی و همکاران (۱۳۹۳) در مطالعات خود بر روی توت فرنگی گزارش کردند که کاربرد همزمان تیمارهای اکسین و اسید آبسازیک سبب افزایش معنی‌دار وزن و تعداد میوه در بوته شد. نتایج مطالعات رسایی و همکاران (۱۳۹۷) بر روی گوجه فرنگی نشان داد که کاربرد اسید آبسازیک سبب افزایش وزن تازه میوه شد به طوری که کاربرد این تنظیم کننده رشد گیاهی (اسید آبسازیک) افزایش ۴/۴ گرمی وزن تازه میوه را در پی داشت. این امر احتمالاً می‌تواند به دلیل افزایش انتقال مجدد مواد فتوسنتزی به میوه در اثر کاربرد اسید آبسازیک باشد (Travaglia *et al.*, 2007). بررسی‌ها نشان داده که غلظت ۳۰-۶۰ میلی‌گرم اسید آبسازیک در لیتر برای

فعالیت آنزیم‌های بیوستنز اتیلن را افزایش می‌دهد که این موضوع منجر به نرمی میوه، افزایش قند محلول، کاهش اسیدهای آلی و در نتیجه افزایش اسیدیته در عصاره میوه انبه می‌گردد. بنابراین می‌تواند با اثر بر نسبت قند به اسید، طعم میوه را بهبود و بازاری‌پسندی آن را افزایش دهد. همچنین اسید آبسزیک رنگ میوه را بهبود بخشیده و ارزش غذایی میوه را از طریق افزایش آنتی‌اکسیدان‌هایی مثل کاروتنوئیدها و فلاونوئیدها افزایش می‌دهد (Barickman, 2014). کاروتنوئیدها به‌عنوان آنتی‌اکسیدان‌هایی قوی، جزء مهمی در تعیین کیفیت و طعم میوه هستند. در بین کاروتنوئیدها، لیکوپن از مهمترین آنتی‌اکسیدان‌ها می‌باشد و جزء مهمی از میوه گوجه فرنگی است که مصرف آنها از بروز بسیاری از انواع سرطان در انسان جلوگیری می‌کند (Barickman, 2014). از سوی کاروتنوئیدها مسئول سنتز اسید آبسزیک نیز می‌باشند و از طرفی اسید آبسزیک نیز بر سنتز کاروتنوئیدها نقش دارد (Barickman, 2014). اسید آبسزیک یک ترکیب ۱۵ کربنی است که به بخش انتهایی بعضی از مولکول‌های کاروتنوئید شباهت دارد. با وجود این که دانش انسان در مورد نقش اسید آبسزیک در تنظیم تجمع کاروتنوئیدها در طی رسیدن میوه محصولات جالیزی مثل توت فرنگی، گوجه فرنگی و غیره محدود است ولی مشخص شده که این تنظیم کننده رشد گیاهی کنترل بیوستنز کاروتنوئیدها را از طریق تنظیم نمو پلاستیدها بر عهده دارد. به طوری که مطالعات نشان داده که بین سطوح اسید آبسزیک و تعداد پلاستیدها ارتباط معنی‌داری وجود دارد (Liu *et al.*, 2015).

اسید آبسزیک و اثر آن بر کیفیت محصول: کیفیت محصول نیز به اندازه کمیت آن مهم است که در این بین تأثیر اسید آبسزیک بر این صفت چشمگیر است. در این مورد، رسایی (۱۳۹۷) طی تحقیقات خود اظهار کرد که کاربرد اسید آبسزیک موجب افزایش قطر میوه‌های گوجه فرنگی شد. قربانلی و همکاران (۱۳۹۳) در بررسی تأثیر نفتالین اسید استیک و اسید آبسزیک بر کمیت و کیفیت توت فرنگی عنوان کردند که علیرغم عدم تأثیر تیمارهای اکسین و اسید آبسزیک بر طول میوه در افزایش قطر میوه توت فرنگی مقداری مؤثر بود. از سوی دیگر بیان شده که کاربرد اسید آبسزیک در میوه سیب با افزایش قندها همراه است که موجب درشت‌تر شدن (بزرگ و قطورتر شدن) و افزایش کیفیت میوه می‌گردد (Xia *et al.*, 2000). تحقیقات نشان داده که در میوه‌های نارس مقدار اسید آبسزیک کم است در حالی که در طی رسیدن میوه افزایش می‌یابد. بنابراین اسید آبسزیک نقش مهمی در رسیدگی میوه دارد و میزان قند را در میوه از طریق اثر بر بیان ژن‌ها تحت تأثیر قرار می‌دهد (Zhang *et al.*, 2009). در میوه گوجه فرنگی اسیدهای آلی و قند در ایجاد طعم میوه نقش دارند و بیشتر تنوع در طعم در ارتباط با محتوای قندها و اسیدها می‌باشد (Vijitha and Mahendran, 2010). سطوح بالای قند در تعیین کیفیت میوه و دانه مهم است. افزایش قندها به‌خصوص فروکتوز و گلوکز در گوجه فرنگی باعث افزایش نسبت قند به اسیدهای آلی شده و میوه را شیرین‌تر و خوش طعم‌تر می‌کند. رسایی (۱۳۹۷) گزارش کرد که کاربرد اسید آبسزیک در تمامی تیمارهای آبیاری سبب بهبود هدایت الکتریکی عصاره میوه شد. Zaharah *et al.*, 2013 دریافتند که کاربرد خارجی اسید آبسزیک

نتیجه گیری کلی

با توجه به موارد بیان شده، استفاده از اسید آبسزیک می‌تواند دو رویکرد اساسی داشته باشد. اولاً اینکه به عنوان یک هورمون کلیدی، سبب افزایش آنتی-اکسیدانت‌ها و بهبود فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شود که این امر سازگاری و مقاومت گیاه را به تنش‌های محیطی مثل خشکی افزایش داده و توانایی گیاه را برای رویارویی با شرایط نامساعد محیطی افزایش می‌دهد و دوماً، در نمو میوه و افزایش کمیت و کیفیت محصول نیز مؤثر می‌باشد. اگرچه هزینه‌های کاربرد اسید آبسزیک ممکن است از نظر اقتصادی در حال حاضر مقرون به صرفه نباشد اما زمانی که امکان تولید تجاری اسید آبسزیک در بازار فراهم شود، راهی را فرا روی ما قرار می‌دهد چرا که استفاده از این تنظیم کننده رشد گیاهی علاوه بر اثرات مثبتی که می‌تواند داشته باشد، هیچ گونه تهدید زیست محیطی را به همراه ندارد، زیرا که یک ترکیب طبیعی تولید شده توسط گیاهان، قارچ‌ها و باکتری‌ها می‌باشد. از طرف دیگر می‌توان اسید آبسزیک را با دز کم و تعداد دفعات کاربرد کم استفاده نمود و به این ترتیب هزینه کاربرد اسید آبسزیک کاهش داد و امکان استفاده گسترده از آن را فراهم نمود.

منابع

- (۳) بردبار، م.، سلوکی، م. و بردبار، ب. ۱۳۸۸. راهکارها و روش‌های کاربردی برای مصرف بهینه آب در بخش کشاورزی. همایش ملی مدیریت بحران آب. دانشگاه آزاد اسلامی واحد مرودشت. صفحات ۱-۷.
- (۴) توحیدی مقدم، ح.ر.، ثانی، ب.، شیبانی، ح.ع. و مدرس ثانوی، س.ع.م. ۱۳۹۵. اثر افزایش دی‌اکسید کربن، تنش خشکی و اشعه فرابنفش بر برخی از صفات کمی و کیفی دو رقم کلزای پاییزه. فصلنامه علوم محیطی. ۱۴(۳): ۵۷-۷۲.
- (۵) حاجی بلند، ر.، رادپور، ا. و پاسبانی، ب. ۱۳۹۳. تاثیر کمبود فسفر بر تحمل تنش خشکی در دو رقم گیاه گوجه فرنگی (*Solanum lycopersum L.*). مجله پژوهش‌های گیاهی (مجله زیست شناسی ایران). ۲۷(۵): ۷۸۸-۸۰۳.
- (۶) حاجی حسینلو، ن.، حسینی سرقین، س. و جامعی، ر. ۱۳۹۴. اثرات متقابل اشعه UV-B و خشکی بر برخی فرآیندهای فیزیولوژیکی دو رقم کدو (*Cucurbita pepo L.*). مجله فیزیولوژی و بیوشیمی گیاهی ایران. ۲۱(۲): ۱۶-۲۶.
- (۷) حقیقی، م. ۱۳۸۹. تاثیر خشکی موضعی منطقه ریشه (PRD) بر روابط آبی، رشد، عملکرد و برخی ویژگی‌های کیفی گوجه فرنگی. مجله علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای. ۱۱(۲): ۹-۱۷.
- (۸) درویشی، ع. ۱۳۹۲. بررسی فیزیولوژیکی اثرات اسید آبسزیک تحت تنش شوری و خشکی در *Salicornia persica* AKHANI. پایان نامه کارشناسی ارشد زیست شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه ملایر، ایران.
- (۹) درویشی، ع.، ملکی، م. و آقاله، م. ۱۳۹۳ الف. اثر متقابل تنش شوری و اسید آبسزیک بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیکی گیاه سالیکورنیا (*Salicornia persica*). اولین همایش الکترونیکی یافته‌های نوین در محیط زیست و اکوسیستم‌های کشاورزی. پژوهشکده انرژی‌های نو و محیط زیست، دانشگاه تهران، ایران.
- (۱۰) درویشی، ع.، ملکی، م.، آقاله، م. و رشیدی، م. ۱۳۹۳ ب. بررسی تاثیر محلولپاشی اسید آبسزیک بر تحمل خشکی در گیاه سالیکورنیا (*Salicornia persica*). اولین کنگره ملی زیست شناسی و علوم طبیعی ایران، تهران، ایران.
- (۱۱) دهقان، ه.، علیزاده، ا.، اسماعیلی، ک. و نعمتی، س.ح. ۱۳۹۴. رشد ریشه، عملکرد و اجزای عملکرد گوجه فرنگی در تنش خشکی. نشریه پژوهش آب در کشاورزی. ۲۹(۲): ۱۶۹-۱۷۹.
- (۱۲) رسایی، ب. ۱۳۹۷. بررسی اثر دزهای پایین نور ماوراء بنفش و کاربرد خارجی آبسزیک اسید بر کمیت و کیفیت عملکرد گوجه فرنگی تحت تنش خشکی. رساله دکتری زراعت (گرایش فیزیولوژی گیاهان زراعی)، دانشکده علوم و مهندسی کشاورزی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، ۱۴۲ صفحه.

- (۱) احسان‌زاده، پ.، احمدی، ع. و جباری، ف. ۱۳۸۷. مقدمه‌ای بر فیزیولوژی گیاهی - جلد دوم: تنظیم نمو، فیزیولوژی تنش‌ها و بیوتکنولوژی. انتشارات دانشگاه تهران. ۴۹۸ صفحه.
- (۲) امیریان، ه.، قاسمپور، ح.ر.، قربانلی، م.، ونایی، س. و قاسمی، ح.ر. ۱۳۹۳. بررسی اثر هورمون آبسزیک اسید بر افزایش تحمل خشکی گیاه علفی رستاخیزی *Sporobolus stapfianus* در مقایسه با گیاه علفی غیررستاخیزی *Sporobolus pyramidalis*. نشریه پژوهش‌های اکوفیزیولوژی گیاهی ایران. ۹: ۱۱-۱۱.

- ۱۳) رسایی، ب.، جلالی هنرمند، س.، قبادی، م. و ژو، گ. ۱۳۹۷. تغییرات عملکرد و اجزای عملکرد گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) تحت تأثیر کاربرد اشعه فرابنفش و اسید آسبزیک در شرایط تنش کم آبی. نشریه پژوهش‌های تولید گیاهی. ۲۵(۴): ۱۰۱-۱۱۷.
- ۱۴) رسولی، م.، محمدی، ح.، ایمانی، ع. و مؤمن پور، ع. ۱۳۹۳. بررسی روند تغییرات هورمون‌های اسید آسبزیک و جیبرلین، و ترکیبات بیوشیمیایی بذرها ۸ رقم بادام اهلی و وحشی در طی مراحل جوانه‌زنی. فصلنامه گیاه، خاک و اکوسیستم پایدار. ۱(۱): ۱۲۸-۱۴۷.
- ۱۵) سادات صدوق، ف.، شریعتمداری، ح.، خوشگفتارمش، ا.ح. و مصدقی، م.ر. ۱۳۹۳. تغذیه متناسب گوجه فرنگی با پتاسیم و روی در شرایط تنش خشکی ایجاد شده با پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ در سیستم آبکشت. مجله علوم و فنون کشت‌های گلخانه-ای. ۱۸: ۶۷-۸۰.
- ۱۶) سرافراز اردکانی، م.ر.، خاوری نژاد، ر.ع.، مرادی، ف. و نجفی، ف. ۱۳۹۳. تأثیر تنظیم کننده‌های رشد سیتوکینین و آسبزیک اسید بر محتوای کربوهیدرات برگ پرچم دو رقم گندم نان دارای تحمل متفاوت به تنش خشکی طی مرحله پر شدن دانه. اولین کنگره ملی زیست‌شناسی و علوم طبیعی ایران، تهران، ایران.
- ۱۷) سعیدی، م.، مرادی، ف.، احمدی، ع.، پوستینی، ک. و نجفیان، گ. ۱۳۸۵. اثر محلولپاشی اسید آسبزیک و سیتوکینین در مراحل مختلف رشد دانه بر پاره‌ای از جنبه‌های فیزیولوژیکی روابط منبع و مخزن در دو رقم گندم. مجله علوم زراعی ایران. ۸(۳): ۲۶۸-۲۸۲.
- ۱۸) فرهودی، ر. ۱۳۹۲. بررسی تأثیر محلولپاشی اسبزیک اسید بر تحمل تنش شوری ارقام کلزا. نشریه پژوهش‌های زراعی ایران. ۲(۱۱): ۲۳۴-۲۴۰.
- ۱۹) قربانلی، م.، رستمی ابوسعیدی، م. و بخشی خانیکی، غ.ر. ۱۳۹۳. بررسی اثر نفتالین استیک اسید (NAA) و آسبزیک اسید (ABA) بر کیفیت و کمیت میوه توت فرنگی رقم سلوا (*Fragaria ananassa* cv. Selva) و رقم پاروس (*Fragaria ananassa* cv. Paros). نشریه پژوهش‌های اکوفیزیولوژی گیاهی ایران. ۹: ۳۰-۳۹.
- ۲۰) مجد، ا.، جعفری یزدی، ا.، فلاحیان، ف.ا.، خاوری نژاد، ر.ع.، برنارد، ف. و جاویدفر، ف. ۱۳۸۵. اثر تنش خشکی و آسبزیک اسید بیرونی بر تکوین گیاه کلزا (*Brassica napus* L.). مجله علوم پایه دانشگاه آزاد اسلامی. ۱(۱): ۱-۱۱.
- ۲۱) محمدزاده، س. ۱۳۹۲. مطالعه اثرات متقابل UV-B و خشکی بر برخی فرآیندهای فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و ریخت‌شناسی دو رقم گشنیز (*Coriandrum sativum* L.). پایان نامه
- کارشناسی ارشد، گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه ارومیه، آذربایجان غربی.
- ۲۲) موسوی، س.ن.، اکبری، س.م.ر.، سلطانی، غ.ر. و زارع مهرجردی، م. ۱۳۸۸. راهکارهای نوین در جهت مقابله با بحران آب. همایش ملی مدیریت بحران آب. دانشگاه آزاد اسلامی واحد مرودشت. صفحات ۱-۲۱.
- ۲۳) مولوی، ح.، محمدی، م. و لیاقت، ع. ۱۳۹۰. اثر آبیاری کامل و یک در میان جویچه‌ای بر عملکرد، اجراء عملکرد و کارایی مصرف آب گوجه فرنگی (*Super Strain B*). نشریه دانش آب و خاک. ۲۱(۳): ۱۱۵-۱۲۶.
- ۲۴) نواب پور، س. ۱۳۹۰. تأثیر محلولپاشی اسید آسبزیک بر فعالیت آنزیم‌های و ترکیبات غیر آنزیمی مرتبط با سیستم دفاعی در جو زراعی. مجله تحقیقات غلات. ۱(۱): ۳۹-۵۱.
- ۲۵) وزان، س.، رنجی، ذ.ا.، هوشدار تهرانی، م.ح.، قلاوند، ا. و صانعی شریعت پناهی، م. ۱۳۸۳. اندازه‌گیری اسید آسبزیک در برگ‌های چغندر قند و رابطه آن با عملکرد در شرایط تنش خشکی. مجله علمی پژوهشی علوم کشاورزی. ۳۵: ۹۷-۱۰۶.
- 26) Abdalla, M.M. and El-Khoshiban, N.H. 2007. The influence of water stress on growth, relative water content, photosynthetic pigments, some metabolic and hormonal contents of two *Triticum aestivum* cultivars. Journal of Applied Sciences Research. 3(12): 2062-2074.
- 27) Agrawal, S., Sairam, R.K., Srivasta, G.C., Tyagi, A. and Meena, R.C. 2005. Role of ABA, salicylic acid, calcium and hydrogen peroxide on antioxidant enzymes induction in wheat seedling. Plant Science. 169: 559-570.
- 28) Ahmadizadeh, M., Valizadeh, M., Zaefizadeh, M. and Shahbazi, H. 2011. Antioxidative protection and electrolyte leakage in durum wheat under drought stress condition. Journal of Applied Sciences Research. 7(3): 236-246.
- 29) Amazzalga, G.N., Levner, H.R. and Mayber, P. 1990. Exogenous ABA as a modulator of the response of sorghum to high salinity. Journal of Experimental Botany. 41(233): 1529-1534.
- 30) Ashraf, M. and Harris, P.J.C. 2005. Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches. The Haworth Press, New York. pp. 277-300.
- 31) Avigad, G. and Dey, P. 1997. Carbohydrate metabolism: storage carbohydrates. In: Plant biochemistry. Academic Press, London, chap IV, pp. 143-203.
- 32) Barickman, T.C. 2014. The effect of abscisic acid on tomato calcium partitioning and fruit quality. Ph.D. thesis, University of Tennessee, US. 247 p.
- 33) Basiouny, F.M. and Maloney, M. 1994. Influence of water stress on abscisic acid and ethylene production in tomato in different PAR

- 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.
- 44) Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T., Lambers, H., Schjoerring, J., Skrumsager Moller, I. and White, P. 2012. Functions of macronutrients. In: Marschner, P. (ed.), *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. pp: 135-189. Academic Press, London, U.K.
- 45) Hussain, S., Ali, A., Ibrahim, M., Saleem, M.F., Alias Haji, M.A. and Bukhsh, A. 2012. Exogenous application of abscisic acid for drought tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.): A review. *The Journal of Animal and Plant Sciences*. 22(3): 806-826.
- 46) Janowiak, F., Luck, E. and Dorffling, K. 2003. Chilling tolerance of maize seedlings in the field during cold periods in spring is related to chilling-induced increase in abscisic acid level. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 189: 156-161
- 47) Jiang, M. and Zhang, J. 2001. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defense system and oxidative damage in leaves of maize seedlings. *Plant and Cell Physiology*. 42(11): 1265-1273.
- 48) Katerji, N., Van Hoorn, J.W., Hamdy, A., Mastrorilli, M. and Mou Karzel, E. 1997. Osmotic adjustment of sugar beets in response to soil salinity and its influence on stomatal conductance, growth and yield. *Agricultural Water Management*. 34: 57-69.
- 49) Kumar, S., Kaur, G. and Nayyar, H. 2008. Exogenous application of abscisic acid improves cold tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*. 194: 449-456.
- 50) Kusvuran, S. and Dasgan, H.Y. 2017. Drought induced physiological and biochemical responses in *Solanum lycopersicum* genotypes differing to tolerance. *Acta Scientiarum Polonorum - Hortorum Cultus*. 16(6): 19-27.
- 51) Li, Y., Zhaoh, H., Duan, B., Korpelainen, H. and Li, Ch. 2011. Effect of drought and ABA on growth, photosynthesis and antioxidant system of *Cotinus coggygria* seedlings under two different light conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 71(1): 107-113.
- 52) Liu, F., Jensen, C.R. and Andersen, M.N. 2004. Pod set related to photosynthetic rate and endogenous ABA in soybeans subjected to different water regimes and exogenous ABA and BA at early reproductive stage. *Journal of Experimental Botany*. 55: 1202-1210.
- 53) Liu, L., Shao, Z., Zhang, M. and Wang, Q. 2015. Regulation of carotenoid metabolism in tomato. *Molecular Plant*. 8: 28-39.
- 54) Miguel, A. and Francisco, M. 2007. Response of tomato plants to deficit irrigation under levels. *Journal of Horticultural Science*. 69(3): 535-541.
- 34) Bellaire, B.A., Carmody, J., Braud, J., Gossett, D.R., Banks, S.W., Lucas, M.C. and Fowler, T.E. 2000. Involvement of abscisic acid-dependent and -independent pathways in the upregulation of antioxidant enzyme activity during NaCl stress in cotton callus tissue. *Free Radical Research*. 33: 531-545.
- 35) Berli, F.J., Moreno, D., Piccoli, P., Hespanhol-Viana, L., Silva, M.F., Bressan-Smith, R., Cavagnaro, J.B. and Bottini, R. 2009. Abscisic acid is involved in the response of grape (*Vitis vinifera* L.) cv. Malbec leaf tissues to ultraviolet-B radiation by enhancing ultraviolet-absorbing compounds, antioxidant enzymes and membrane sterols. *Plant, Cell and Environment*. 33(1): 1-10.
- 36) Bohnert, H.J. and Jensen, R.G. 1996. Strategies for engineering water stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*. 14: 89-97.
- 37) Caruso, A., Chefdor, F., Carpin, S., Depierreux, C., Delmotte, F.M., Kahlem, G. and Morabito, D. 2008. Physiological characterization and identification of genes differentially expressed in response to drought induced by PEG 6000 in *Populus canadensis* leaves. *Plant Physiology*. 165: 932-941.
- 38) García-Valenzuela, X., García-Moya, E., Rascón-Cruz, Q., Herrera-Estrella, L. and Aguado-Santacruz, G.A. 2005. Chlorophyll accumulation is enhanced by osmotic stress in graminaceous chlorophyll cells. *Plant Physiology*. 162: 650-661.
- 39) Ghasempour, H., Anderson, E. and Gaff, D. 2001. Effects of growth substances on the protoplasmic drought tolerance of leaf cells of the resurrection grass *Sporobolus stapfianus*. *Australian Journal of Plant Physiology*. 28: 1115-1120.
- 40) Ghorbanli, M., Gafarabad, M., Amirian, T. and Allahverdi Mamaghani, B. 2013. Investigation of proline, total protein, chlorophyll, ascorbat and dehydro ascorbate changes under drought stress in Akria and Mobil tomato cultivars. *Iranian Journal of Plant Physiology*. 3(2): 651-658.
- 41) Gomes, F.P., Oliva, M.A., Mielke, M.S., Almeida, A.F. and Aquino, L.A. 2010. Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. *Horticultural Science*. 126: 379-384.
- 42) Gong, M., Li, Y.J. and Chen, S.Z. 1998. Abscisic acid-induced thermotolerance in maize seedlings is mediated by calcium and associated with antioxidant systems. *Journal of Plant Physiology*. 153: 488-496.
- 43) Guan, L., Zhao, J. and Scandalios, J.G. 2000. Cis-elements and trans-factors that regulate

- possible mechanism of water stress tolerance. *Journal Agronomy Crop Sciences*. 184: 55-61.
- 67) Sakamoto, H., Matsuda, O. and Iba, K. 2008. ITN1, a novel gene encoding an ankyrin-repeat protein that affects the ABA mediated production of reactive oxygen species and is involved in salt-stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*. 56: 411-422.
- 68) Sanchez-Rodriguez, E., Rubio-Wilhelmi, M., Cervilla, L.M., Blasco, B., Rios, J.J., Rosales, M.A., Romero, L. and Ruiz, J.M. 2010. Genotypic differences in some physiological parameters symptomatic for oxidative stress under moderate drought in tomato plants. *Plant Science*. 178: 30-40.
- 69) Sato, F., Yoshioka, H., Fujiwara, T., Higashio, H., Uragami, A. and Tokuda, S. 2004. Physiological responses of cabbage plug seedlings to water stress during low-temperature storage in darkness. *Horticultural Science*. 101: 349-357.
- 70) Sivakumar, T., Virendranath, V. and Srivastava, C. 2001. Effects of benzyl adenine and abscisic acid on grain yield and yield components in Triticale and wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 186: 43-46.
- 71) Spollen, W.G., LeNoble, M.E., Samuels, T.D., Bernstein, N. and Sharp, R.E. 2000. Abscisic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. *Plant Physiology*. 122: 967-976.
- 72) Taiz, L. and Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. 4th Sinauer Associates, Sunderland. 672 p.
- 73) Todorova, D., Sergiev, I. and Alexieva, V. 2012. Application of natural and synthetic polyamines as growth regulators to improve the freezing tolerance of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Agronomica Hungarica*. 60(1): 1-10.
- 74) Travaglia, C., Alboa, B.G., Esposito, G. and Reinoso, H. 2012. ABA action on the production and redistribution of field-grown maize carbohydrates in semiarid regions. *Journal of Plant Growth Regulation*. 67: 27-34.
- 75) Travaglia, C., Cohen, A., Reinoso, H., Castillo, C. and Bottini, R. 2007. Exogenous abscisic acid increases carbohydrate accumulation and redistribution to the grains in wheat grown under field conditions of soil water restriction. *Journal of Plant Growth Regulation*. 26: 285-289.
- 76) Travaglia, C., Reinoso, H., Cohen, A., Luna, C., Tommasino, E., Castillo, C. and Bottini, R. 2010. Exogenous ABA increases yield in field-grown wheat with moderate water restriction. *Journal of Plant Growth Regulation*. 29: 366-374.
- 77) Vijitha, R. and Mahendran, S. 2010. Effect of moisture stress at different growth stages of surface or subsurface drip irrigation. *Journal of Applied Horticulture*. 9(2): 97-100.
- 55) Mihalovic, N., Lazarevic, M., Dzeletoric, Z., Vuckoric, M. and Durde, M.V. 1997. Chlorophyll activity in wheat leaves during drought and its dependence on the nitrogen ion from applied. *Plant Science*. 129: 141-146.
- 56) Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*. 25: 239-250.
- 57) Nahar, K. and Gretzmacher, R. 2002. Effect of water stress on nutrient uptake, yield and quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under subtropical conditions. *Die Bodenkultur*. 53(1): 45-51.
- 58) Navarro, A., Banon, S., Olmos, E. and Sanchez-Blanco, M.J. 2007. Effects of sodium chloride on water potential components, hydraulic conductivity, gas exchange and leaf ultrastructure of *Arbutus unedo* plants. *Plant Science*. 172: 473-480.
- 59) Navarro, A., Vicente, M.J., Martinez-Sanchez, J.J., Franco, J.A., Fernandez, J.A. and Banon, S. 2008. Influence of deficit irrigation and paclobutrazol on plant growth and water status in *Lonicera implexa* seedlings. *Acta Horticulturae*. 782: 299-304.
- 60) Nitsch, L., Kohlen, W., Oplaat, C., Charnikhova, T., Cristescu, S., Michieli, P., Wolters-Arts, M., Bouwmeester, H., Mariani, C., Vriezen, W.H. and Rieu, I. 2012. ABA-deficiency results in reduced plant and fruit size in tomato. *Journal of Plant Physiology*. 169: 878-883.
- 61) Pandey, M., Srivastara, A.K., Suprasanna, P.D. and Souza, S.F. 2012. Thiourea mediates alleviation of UV-B stress induced damage in the Indian mustard (*Brassica juncea* L.). *Journal of Plant Interactions*. 7(2): 143-150.
- 62) Pessarkli, M. 1999. *Hand book of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker Inc. 697 p.
- 63) Phillips, J., Artsaenko, O., Fiedler, U., Horstman, C., Mock, H. P., Muntz, K. and Conrad, U. 1997. Seed-specific immunomodulation of abscisic acid activity induces a developmental switch. *EMBO Journal*. 16: 4489-4496.
- 64) Revenga, C., Brunner, J., Henninger, N., Kassem, K. and Payne, R. 2000. Pilot analysis of global ecosystems: Freshwater ecosystems. World Resource Institute, Washington, DC. 83 p.
- 65) Reynolds, M., Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.A.J., Snape, J.W. and Angus, W.J. 2009. Raising yield potential in wheat. *Journal of Experimental Botany*. 60: 1899-1918.
- 66) Sairam, R.K. and Saxena, D.S. 2000. Oxidative stress and antioxidant in wheat genotypes:

- 91) Zhang, X., Zhang, X., Liu, X., Shao, L., Sun, H. and Chen, S. 2015. Improving winter wheat performance by foliar spray of ABA and FA under water deficit conditions. *Journal of Plant Growth Regulation*. 35(1): 83-96.
- 92) Zotarelli, L., Scholberg, J.M., Dukes, M.D., Munoz-Carpena, R. and Icerman, J. 2009. Tomato yield, biomass accumulation, root distribution and irrigation water use efficiency on a sandy soil, as affected by nitrogen rate and irrigation scheduling. *Agricultural Water Management*. 96: 23-34.
- tomato plant (*Lycopersicon esculentum* mill.) on yield and quality of fruits. *Journal of Science*. 5: 1-11.
- 78) Vriezen, W.H., Feron, R., Mareto, F., Keijman, J. and Mariani, C. 2008. Changes in tomato ovary transcription demonstrate complex hormonal regulation of fruit set. *New Phytologist*. 177: 60-76.
- 79) Wang, Z., Cao, W., Dai, T. and Zhou, Q. 2001. Effects of exogenous hormones on development and grain set in wheat. *Journal of Plant Growth Regulation*. 35: 225-231.
- 80) Xia, G.H., Zhang, D.P. and Jia, W.S. 2000. Effects of IAA, GA and ABA on C¹⁴-sucrose import and metabolism in grape berries. *Acta Horticulturae Sinica*. 27(1): 6-10.
- 81) Xie, Z., Jiang, D., Dai, T. and Cao, W. 2004. Effect of exogenous ABA and cytokinin on leaf photosynthesis and grain protein accumulation in wheat ears cultured in vitro. *Journal of Plant Growth Regulation*. 44: 25-32.
- 82) Xiong, L. and Zhu, J.K. 2003. Regulation of abscisic acid biosynthesis. *Plant Physiology*. 133: 29-36.
- 83) Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Wang, W. 2001. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain gilling. *Plant Physiology*. 127: 315-323.
- 84) Yang, J., Zhang, J., Wang, Z. and Zhu, Q. 2003. Hormones in the grains in relation to sink strength and postanthesis development of spikelets in rice. *Journal of Plant Growth Regulation*. 41: 185-195.
- 85) Yang, J.C. and Zhang, J. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*. 169: 223-236.
- 86) Yang, J.C., Zhang, J., Wang, Z., Liu, K. and Wang, P. 2006. Post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice in relation to abscisic acid and ethylene. *Journal of Experimental Botany*. 57: 149-160.
- 87) Yin, C., Duan, L., Wang, X. and Li, C. 2004. Morphological and physiological responses of two contrasting poplar species to drought stress and exogenous abscisic acid application. *Plant Science*. 167: 1091-1097.
- 88) Zaharah, S.S., Singh, Z., Symons, G. and Reid, J.B. 2013. Mode of action of abscisic acid in triggering ethylene biosynthesis and softening during ripening in mango fruit. *Postharvest Biology and Technology*. 75: 37-44.
- 89) Zhang, M., Yuan, B. and Leng, P. 2009. The role of ABA in triggering ethylene biosynthesis and ripening of tomato fruit. *Journal of Experimental Botany*. 60: 1579-1588.
- 90) Zhang, X., Wang, T. and Li, C. 2005. Different responses of two contrasting wheat genotypes to abscisic acid application. *Biologia Plantarum*. 49: 613-616.