تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد پانزدهم، شماره دوم، تابستان ۱۴۰۱

http://dx.doi.org/10.22077/escs.2020.3289.1919

مقاله پژوهشی

مقایسه فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، تنظیم‌کننده‌های اسمزی و رنگیزه‌های فتوسنتزی دو رقم جو در منطقه سیستان تحت تنش شوری

لیلا فهمیده[1*]، ایوب مزارعی[2]، شهین مددی[3]، پریسا پهلوان[4]

۱. دانشیار گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان
۲. دانشجوی دکتری بیوتکنولوژی، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل
۳. دانشجوی دکتری ژنتیک و به‌نژادی، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل
۴. دانشجوی ارشد بیوتکنولوژی، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل

مشخصات مقاله

واژه‌های کلیدی:
پروتئین‌های محلول
ژنوتیپ
سیستم دفاع آنتی-اکسیدانی
محتوی نسبی آب برگ

تاریخ دریافت:
۱۳۹۹/۰۷/۲۳

تاریخ پذیرش:
۱۳۹۹/۰۹/۱۰

تاریخ انتشار:
تابستان ۱۴۰۱

۱۵(۲): ۴۸۵-۴۹۹

چکیده

با توجه به افزایش روزافزون شوری آب‌وخاک و خسارت ناشی از آن بر تولیدات گیاهی، بررسی اثرات شوری بر گیاهان زراعی امری مهم است. مطالعه تغییرات فیزیولوژیکی در شرایط تنش، راهکار مناسبی است که می‌تواند به شناسایی فاکتورهای مؤثر در تحمل به تنش شوری و انتخاب ارقام متحمل کمک نماید. هدف از انجام پژوهش حاضر بررسی و مقایسه رنگیزه‌های فتوسنتزی، تغییرات میزان آب برگ، تنظیم‌کننده‌های اسمزی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان دو رقم جو در منطقه سیستان (ارقام نومار و نیمروز) تحت شرایط تنش شوری (صفر (شاهد)، ۱۵۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl) بود. آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام شد. نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد اثر رقم، تنش شوری و برهمکنش رقم و تنش شوری در سطح احتمال یک درصد بر تمامی صفات موردبررسی معنی‌دار شد. با توجه به نتایج اثرات متقابل مشخص شد که تنش شوری در هر دو رقم جو، سبب کاهش صفات فیزیولوژیکی چون رنگیزه‌های فتوسنتزی، محتوی نسبی آب برگ، پروتئین و افزایش محتوی کربوهیدرات، پرولین، کاروتنوئید و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شد، به‌طوری‌که در شرایط نرمال رقم نومار نسبت به رقم نیمروز بیشترین میزان کلروفیل a، b، کل و کاروتنوئید، محتوی نسبی آب برگ، پروتئین و پرولین داشته است، همچنین در شوری ۳۰۰ میلی‌مولار هم بیشترین میزان آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز، پلی‌فنول اکسیداز، کاتالاز، پروتئین، رنگیزه‌های فتوسنتزی مربوط به رقم نومار بود، درحالی‌که بیشترین میزان کربوهیدرات و کاروتنوئید در شوری ۳۰۰ میلی‌مولار مربوط به رقم نیمروز بود. درمجموع، بر اساس یافته‌های این تحقیق، رقم نومار نسبت به رقم نیمروز واکنش بهتری تحت تنش شوری داشت.

مقدمه

شوری خاک و آب تحت تأثیر مقادیر و انواع مختلفی از نمک‌ها ایجاد (Hayashi and Murata, 1998) و سبب کاهش رشد اندام‌های مختلف گیاه (Setayesh Mehr and Esmaeilzadeh Bahabad, 2013; Arvin, 2015)، بسته شدن روزنه‌ها، کاهش فتوسنتز تخریب آنزیم‌ها و پروتئین‌ها (Chaparzadeh et al., 2015)، تغییر در محتوی نسبی آب برگ (Zarei et al., 2017) و عدم توازن تغذیه‌ای، تغییر سطوح تنظیم‌کننده‌های رشدی (Momeni et al., 2013) می‌شود. شناخت مکانیسم‌ها و فاکتورهای بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی مؤثر بر تحمل شوری ازجمله راه‌های انتخاب و اصلاح ارقام مقاوم در بهره‌برداری از خاک و آب‌شور است (Cheraghi et al., 2009) تا از طریق آن‌ها بتوان گونه‌های گیاهی مقاوم به شوری را انتخاب و تغییرات ژنتیکی را برای تحمل به شرایط تنش در آن‌ها ایجاد کرد (Chaparzadeh et al., 2015)

* نگارنده پاسخگو: لیلا فهمیده. پست الکترونیک: l.fahmideh@gau.ac.ir

گیاهان با مکانیسم‌های مختلفی مانند فعال‌سازی سیستم نقل‌وانتقالات یونی (Karimi et al., 2015)، تنظیم هموستازی یون‌ها (Chinnusamy et al., 2005)، انباشت پروتئین‌ها در طی فرآیند تنش (Shah, 2007)، تنظیمات اسمزی (Wi et al., 2006)، افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت (Sairam and Tyagi, 2004) و یا ترکیبی از مکانیسم‌های فوق (Karimi et al., 2015) در برابر تنش‌ها از خود محافظت می‌کنند. گیاهان در شرایط تنش با تولید مواد آلی محافظت‌کننده‌های اسمزی (Chen and Murata, 2000) سبب منفی‌تر شدن پتانسیل اسمزی سلول‌ها و افزایش فشار اسمزی سیتوپلاسم می‌شوند که این امر باعث بالا رفتن جریان آب در بافت‌ها و اندام‌های گیاهی می‌شود (Ghafiyehsanj et al., 2013).

پرولین یکی از این محافظت‌کننده‌های اسمزی یا اسمولیت‌های سازگار است که تجمع آن در شرایط تنش شوری، بیش از سایر ترکیبات صورت می‌گیرد (Babaeian Jelodar and Zia Tabar Ahmadi. 2002) و می‌تواند به‌عنوان یک محافظ اسمزی در حفظ فعالیت آنزیمی گیاه (Gad, 2005) و حفظ ساختار سلول، پتانسیل و فشار اسمزی بخش‌های مختلف آن (Zhang et al., 2012) نقش داشته باشد. کربوهیدرات‌ها گروه دیگری از اسمولیت‌های سازگار است که نقش دوگانه‌ای در سلول‌های گیاهی دارند. از یک‌سو، به‌عنوان یک عامل اسموتیک پتانسیل اسمزی سلول را منفی کرده و از سوی دیگر، باعث تأمین انرژی و اسکلت کربنی موردنیاز فرآیندهای بیوسنتزی می‌شوند (Chaparzadeh et al., 2015). توکلی و همکاران (Tavakoli et al., 2016) اثر تنش شوری را بر دو رقم جو (افضل و لیگنه ۵۲۷) بررسی و بیان کردند که با افزایش شوری میزان پرولین ارقام موردبررسی افزایش می‌یابد و بیشترین میزان پرولین مربوط به رقم لیگنه ۵۲۷ بود.

گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط محیطی نامطلوب در کلروپلاست‌ها، میتوکندری‌ها، پراکسی‌زوم‌ها و غشاهای سلولی تولید می‌شود (Gill and Tuteja., 2010) و با اکسیداسیون درشت‌مولکول‌ها و اندامک‌ها می‌توانند متابولیسم و درنهایت رشد و محصول دهی گیاهان را تحت تأثیر قرار دهند (Heath and Packer., 1968; Masood et al., 2017). گیاهان برای غلبه بر آثار اکسیداتیو القاشده طی تنش، دارای سیستم دفاعی کارآمدی متشکل از آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی و آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی هستند که می‌توانند رادیکال‌های آزاد را از بین برده و یا خنثی کنند (Mudgal et al., 2010) و از همکاری آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی، چرخه‌های گلوتاتیون‌اسکوربات، ملهر و گزانتوفیل به وجود می‌آیند که مانع از تولید انواع اکسیژن فعال می‌شود و یا آن‌ها را به‌طور کامل احیا و به آب تبدیل می‌کند (Esfandiari et al., 2009).

در پژوهشی مومنی و همکاران (Momeni et al., 2012) اثر کلرید سدیم را بر سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه ذرت بررسی و اظهار کردند که با افزایش شدت تنش شوری فعالیت ترکیبات فنولی و آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی چون کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز افزایش می‌یابد. یونسی و مرادی (Younesi and Moradi, 2016) فعالیت برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان گندم را طی تنش شوری بررسی و بیان کردند با افزایش سطوح تنش شوری میزان آنزیم کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز افزایش می‌یابد.

برای فهم بیشتر سازوکارهای مقاومت به تنش در گیاهان و دستیابی به منابع ژنتیکی خاص بررسی تغییرات درون‌سلولی ایجادشده طی شرایط نامساعد محیطی امری ضروری است (Pardo et al., 2000; Dadashi et al., 2007). جو یکی از متحمل‌ترین گیاهان زراعی به تنش شوری است (Emam, 2007; Kalaji et al., 2011) اما تنش شوری رشد و تولید آن را در بسیاری از مناطق کاهش می‌دهد (Kalaji et al., 2011) و با توجه به اطلاعات محدود موجود در زمینه واکنش فیزیولوژیکی ارقام جو نسبت به شوری، به‌ویژه در توده‌ها و ارقام بومی، این تحقیق به‌منظور بررسی و مقایسه اثر تنش شوری بر برخی پاسخ‌های بیوشیمیایی و آنزیمی دو رقم جو بومی منطقه سیستان (نیمروز و نومار) انجام شد.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق اثر تنش شوری بر برخی خصوصیات فیزیولوژیکی گیاه جو، به‌صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار موردبررسی قرار گرفت. تیمارهای آزمایشی شامل دو رقم جو (نیمروز و نومار بومی منطقه سیستان) و سطوح مختلف تنش شوری (سه سطح عدم تنش (شاهد)، ۱۵۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl) بود. بذرهای موردنظر از مرکز تحقیقات کشاورزی شهرستان زابل تهیه شدند. در هر گلدان ۱۰ عدد بذر کاشته شد و بعد از استقرار کامل گیاهچه و رسیدن بوته‌ها به مرحله ۳ الی ۴ برگی، عمل تنک کردن

انجام و درون هر گلدان ۵ بوته یکسان نگه‌داری شد. سپس در این مرحله (مرحله ۳ الی ۴ برگی بودن گیاهچه‌ها)، تیمارهای تنش شوری به مدت‌زمان سه هفته اعمال شد. نمونه‌برداری از همه برگ‌های گیاه در یک‌زمان مشخص انجام و صفات موردبررسی شامل میزان پرولین، رنگیزه‌های فتوسنتزی، میزان کربوهیدرات، محتوی نسبی آب برگ، میزان پروتئین و فعالیت آنتی‌اکسیدانی آنزیم‌های CAT، PPO و APX بود.

محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی برگ با روش پروکازکا و همکاران (Prochazka et al.,1998) محاسبه گردید:

$$Chlorophyll\ a = (19.3A663 - 0.86A646)V/100W \quad [1]$$

$$Chlorophyll\ b = (19.3A646 - 3.6A663)V/100W \quad [2]$$

$$Total\ Chlorophyll = Chl\ a + Chl\ b \quad [3]$$

$$\text{Carotenoides} = ((1000*A470) - (3.27*mg\ chl.\ a) - (104*mg\ chl.\ B))/227 \quad [4]$$

اندازه‌گیری پرولین با روش بیتز و همکاران (Bates, 1973) انجام و سپس میزان پرولین با استفاده منحنی استاندارد و برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر محاسبه شد.

جهت سنجش محتوای نسبی آب برگ (RWC) از روش فیلا و همکاران (Filella, 1998) استفاده شد؛ بدین منظور از هر برگ چهار دیسک برگی به قطر یک سانتی‌متر تهیه و سریعاً وزن‌تر (WF) آن‌ها اندازه‌گیری شدند. سپس تکه‌های برگ در پتری‌های درب دار داخل آب مقطر به مدت ۲۴ ساعت شناور و پس از گرفتن رطوبت سطحی آن‌ها، وزن اشباع (WT) آن‌ها اندازه‌گیری شد. جهت اندازه‌گیری وزن خشک نمونه‌ها به مدت ۴۸ ساعت در آون قرار داده شدند و وزن خشک آن‌ها (WD) گرفته شد و درنهایت میزان محتوای آب نسبی برگ از رابطه زیر محاسبه شد

$$RWC = [(WF - WD) / (WT - WD)] \times 100\ (\%) \quad [5]$$

اندازه‌گیری میزان کربوهیدرات از روش ایریگوین و همکاران (Irrigoyen, 1992) جهت اندازه‌گیری میزان کربوهیدرات استفاده شد و سپس میزان آن در طول‌موج ۴۸۳ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر ۱۶۰- VU قرائت شد.

برای سنجش میزان پروتئین به لوله‌های آزمایش ۵۰ میکرولیتر از عصاره پروتئینی و ۲/۵ میلی‌لیتر محلول برادفورد اضافه کرده و به‌سرعت هم زده و درنهایت جذب در طول‌موج ۵۹۵ قرائت گردید. غلظت پروتئین برحسب میکروگرم بر گرم بافت تازه با استفاده از منحنی استاندارد محاسبه گردید (Bradford, 1976).

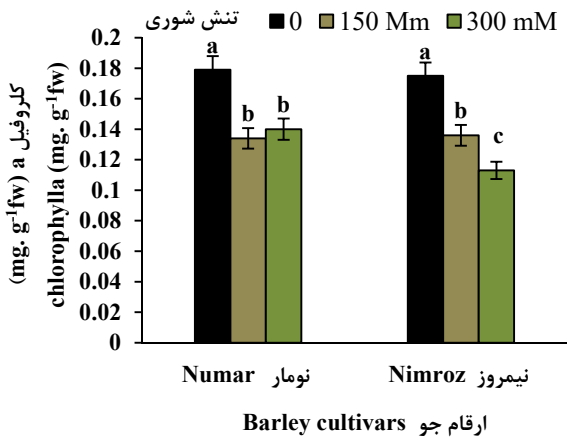
فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز با روش سایرام و همکاران (Sairam, 2002) و فعالیت آنزیم پلی فنول اکسیداز هم با روش قناتی و همکاران (Ghanati, 2002) انجام شد.

در ادامه داده‌های حاصله پس از اندازه‌گیری صفات موردمطالعه، در نرم‌افزار EXCELL وارد و مرتب شدند و تجزیه واریانس و همچنین مقایسه میانگین (با آزمون چند دامنه‌ای دانکن) داده‌ها به‌صورت طرح فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی به سه تکرار با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS ver 9.1 انجام شد.

نتایج و بحث

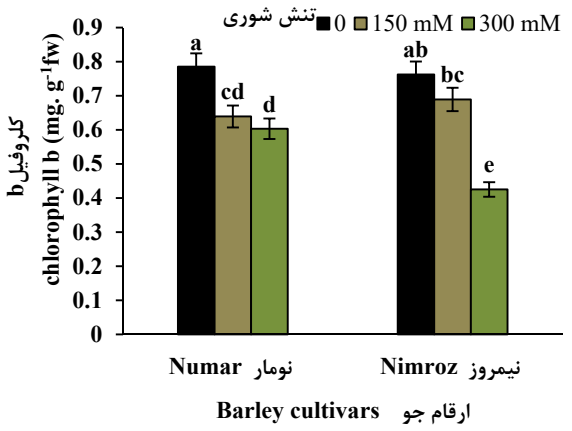
رنگیزه‌های فتوسنتزی

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر سطوح مختلف تنش شوری، رقم و اثر متقابل آن‌ها بر میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی در سطح یک درصد معنی‌دار گردید (جدول ۱). نتایج مقایسه میانگین برهمکنش اثر رقم و شوری نشان داد که با افزایش سطوح شوری از میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی ارقام موردبررسی کاسته شد. به‌طوری‌که در هر دو رقم موردبررسی، بیشترین میزان کلروفیل a، b و کل، طی شرایط شاهد مشاهده شد و از این نظر اختلاف آماری معنی‌داری نیز بین دو رقم مشاهده نشد. کمترین میزان این رنگیزه‌ها، در تنش شوری ۳۰۰ میلی‌مولار به دست آمد، این در حالی است که بیشترین کاهش میزان کلروفیل a، b و کل مربوط به رقم نیمروز بود و در شرایط تنش ۳۰۰ میلی‌مولار اتفاق افتاد (شکل‌های ۱، ۲ و ۳). از طرفی با افزایش سطوح شوری بر میزان کاروتنوئید هر دو رقم نیمروز و نومار افزوده شد به‌طوری بیشترین مقدار کاروتنوئید با میانگین ۰/۵۶۵ میلی-گرم بر گرم وزن تر مربوط به رقم نیمروز و سطح شوری ۳۰۰ میلی‌مولار مشاهده شد (شکل ۴).



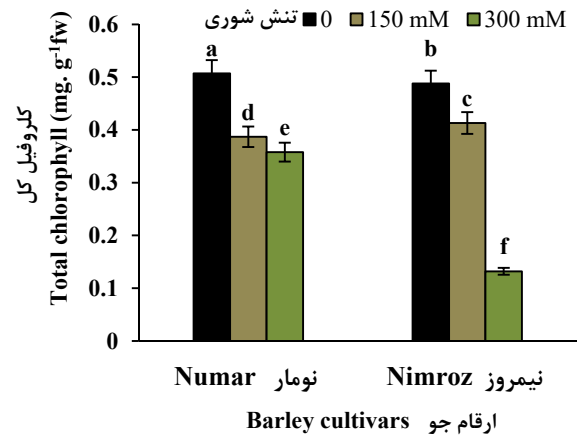
شکل ۱. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان کلروفیل a ارقام نومار و نیمروز

Fig. 1. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of chlorophyll a Numar and Nimroz cultivars



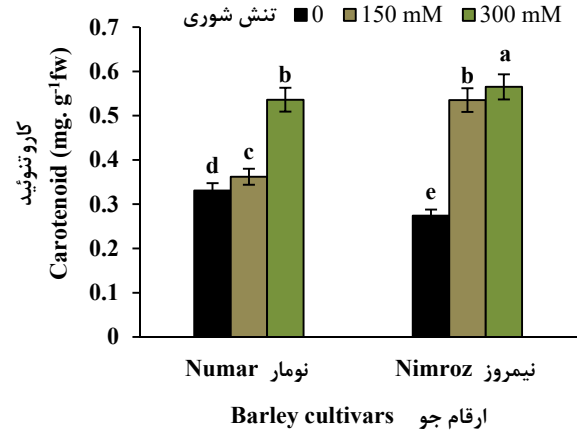
شکل ۲. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان کلروفیل b ارقام نومار و نیمروز

Fig. 2. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of chlorophyll b Numar and Nimroz cultivars



شکل ۳. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان کلروفیل کل ارقام نومار و نیمروز

Fig. 3. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of total chlorophyll Numar and Nimroz cultivars



شکل ۴. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان کاروتنوئید ارقام نومار و نیمروز

Fig. 4. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of carotenoid Numar and Nimroz cultivars

تغییرات کاهش غلظت کلروفیل به‌عنوان یک واکنش کوتاه‌مدت در شرایط تنش در نظر گرفته می‌شود (Jiang and Huang, 2002). بر اساس یافته‌های مونس و تستر (Munns and Tester, 2008) شوری ممکن است در کلروپلاست‌ها تجمع یابند و به‌طور مستقیم اثر سمیت خود را روی فرایند فتوسنتز و سیستم فتوسنتزی اعمال کنند. کاهش مقدار کلروفیل بر اساس نظر سانتز (Santos, 2004) ممکن است ناشی از افزایش تخریب و کاهش ساخت کلروفیل و یا هر دو آن‌ها و همچنین درنتیجه کاهش یکپارچگی غشای تیلاکوئید باشد. درحالی‌که بر اساس نظر ناواریس‌ایزو و همکاران (Navaris-Izzo et al., 1994) تنش شوری با افزایش مقدار رادیکال‌های سوپراکسید و پراکسید هیدروژن منجر به تجزیه رنگیزه‌های کلروفیل و به‌تبع باعث تخریب و نابودی ساختارهای تیلاکوئیدی در کلروپلاست می‌گردد.

بر اساس یافته‌های این تحقیق تنش شوری سبب کاهش محتوی کلروفیل‌های a، b و کل در ارقام نومار و نیمروز شد که با نتایج یافته‌های محققینی چون یوسفی‌نیا و قاسمیان (Yousefi –Nia and Ghasemian, 2016) و مهدویان

(Mahdavian, 2018) در گیاه جو و عمرانی و محرم‌نژاد (Omrani and Moharramnejad, 2018) در گیاه ذرت، مبنی بر اینکه تنش شوری سبب کاهش رنگیزه‌های فوق می‌شود همخوانی دارد. کاروتنوئیدها گروه بزرگی از ترکیبات ایزوپرنوئید هستند که توسط اندام‌های فتوسنتزی و غیر فتوسنتزی ساخته می‌شوند (Andrew et al., 2008) و نقش حفاظتی در سمیت‌زدایی کلروفیل‌ها و تنش اکسیداتیو القاء شده دارند (Prochazkova et al., 2001).

افزایش کاروتنوئیدها در شرایط تنش شوری ممکن است افزون بر نقش خود به‌عنوان رنگ‌دانه‌های جمع‌آوری‌کننده نور طی چرخه گزانتوفیل با مهار اکسیژن یکتا (Singlet oxygen) و رادیکال‌های پیروکسیل کلروفیل را در برابر تنش اکسیداتیو محافظت می‌کند (Stahl and Sies, 2005; Zarei et al., 2017). در تحقیق حاضر نیز با افزایش غلظت کلرید سدیم محتوای کاروتنوئید ارقام نیمروز و نومار نسبت به سطوح شاهد به ترتیب افزایش ۵۱/۵ و ۳۸/۲۴ درصدی نشان دادند که با نتایج مطالعه محققان در گیاه گندم (Dashagha et al., 2014) و در کلزا رقم اپرا (Mousavian Kalat and Abbaspour, 2017) مبنی براین‌که تنش شوری سبب افزایش کاروتنوئیدها می‌شود همخوانی دارد.

جدول ۱. نتایج تجزیه واریانس رقم و تنش شوری بر میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی، پروتئین و محتوی نسبی آب برگ ارقام نومار و نیمروز

Table 1. Results of analysis of variance effect of cultivar and salinity stress on the amount of photosynthetic pigments, protein and relative leaf water content Numar and Nimroz cultivars

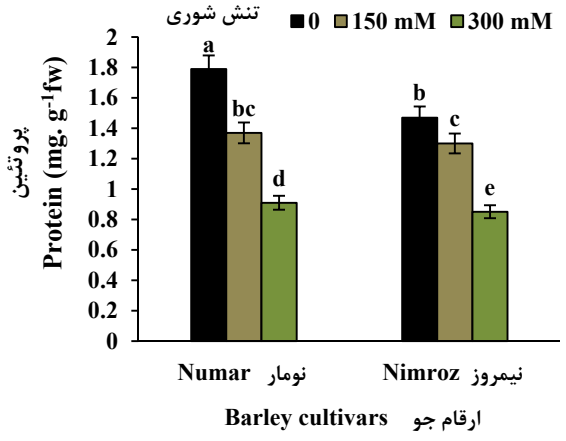
منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی df	کلروفیل a Chlorophyll a	کلروفیل b Chlorophyll b	کلروفیل کل Chlorophyll T	کاروتنوئید Carotenoids	پروتئین Protein	محتوی نسبی آب برگ Relative water content
تنش شوری Salt stress (S)	2	0.0043**	0.26**	0.096**	0.093**	0.861**	0.21**
رقم Cultivar (C)	1	0.0023**	0.15**	0.036**	0.01**	0.099**	0.012**
تنش شوری*رقم S×C	3	0.00046**	0.098**	0.02**	0.0203**	0.032**	0.0045**
خطا Error	12	0.000053	0.0021	0.000066	0.00021	0.0068	11.65
CV%		5.01	7.63	2.14	3.38	6.44	5.5

ns، * و **: به ترتیب عدم اختلاف معنی‌دار، اختلاف معنی‌دار در سطح ۰/۵ و ۱ درصد

ns,* and **: Non–significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

پروتئین

نتایج تجزیه واریانس داده‌های جدول ۱ نشان داد که میزان پروتئین تحت تأثیر تنش شوری، رقم و اثر متقابل تنش و رقم قرار گرفت و اختلاف ازنظر آماری در سطح یک درصد معنی‌دار گردید. مقایسه میانگین برهمکنش اثرات متقابل رقم در هر سطح تنش نشان داد که با افزایش سطح شوری از میزان پروتئین ارقام موردبررسی کاسته شد به‌طوری‌که بیشترین میزان پروتئین در شرایط شاهد و تنش شوری سطح ۳۰۰ میلی‌مولار مربوط به رقم نومار بود (شکل ۵).



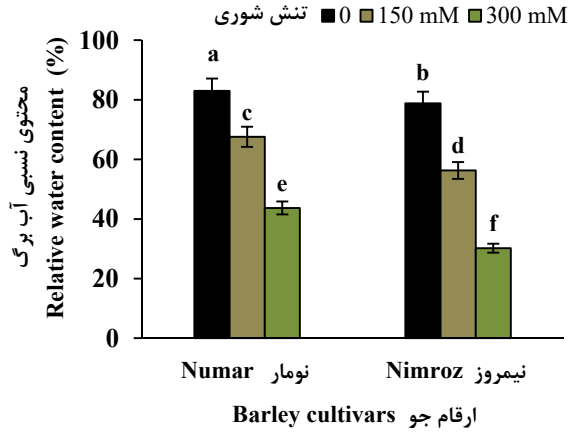
شکل ۵. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان پروتئین ارقام نومار و نیمروز

Fig. 5. Effect of irrigation regime and plant density on pod per plant. A1-A8 different irrigation and 30,40 and 50 density plant

بررسی‌ها نشان داده است پاسخ محتوی پروتئین برگ به تنش شوری متغیر بوده می‌تواند افزایشی، کاهشی یا بدون تغییر باشد (Pirasteh-Anosheh et al., 2017; Rajabi et al., 2017). در مطالعاتی جهانبخش‌گده کهریز و همکاران (Jahanbakhsh Godehkahriz et al., 2017) در گیاه گاوزبان، دولت شاه و همکاران (Dowlatshah et al., 2015) در گلرنگ و احمدپور و بلوچی (Ahmadpour Dehkordi and Balouchi, 2013) در سیاه‌دانه به کاهش پروتئین‌های محلول طی تنش شوری اشاره کردند درحالی‌که رجبی و همکاران (Rajabi et al., 2017) در گیاه کلزا و شاه (Shah, 2007) در گیاه خردل بیان کردند که طی تنش شوری میزان پروتئین محلول افزایش می‌یابد. نتایج این مطالعه نشان داد با افزایش غلظت شوری، مقدار پروتئین محلول برگ هر دو رقم نومار و نیمروز نسبت به سطوح شاهد کاهش ۲۵ و ۴۲ درصدی داشتند. این کاهش چشمگیر پروتئین طی شرایط تنش شوری با یافته‌های مطالعه محققان در جو رقم نصرت (Pirasteh-Anosheh et al., 2017) و برنج (Saidipour, 2015) همخوانی دارد. کاهش چشمگیر پروتئین طی شرایط تنش شوری شدید کاملاً محسوس است که این امر ممکن است با کاهش زیرواحد روبیسکو و افزایش در اکسیداسیون پروتئین (Tahkokorpi, 2010) یا افـزایش فعالیت آنزیم‌های پروتئاز (Ghorbanli et al., 2001) مرتبط است از طرفی بر اساس نظر رنجان و همکاران (Ranjan et al., 2001) و باجی و همکاران (Bajji et al ۲۰۰۰)، به نظر می‌رسد که کاهش محتوی پروتئین تحت تنش شوری درنتیجه واکنش پروتئین با رادیکال‌های آزاد، افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده پروتئین، کاهش سنتز پروتئین و تجمع اسیدهای آمینه آزاد ازجمله پرولین مرتبط است. بر اساس نظر محققین تنش شوری به‌طور مستقیم با تخریب مکانیسم‌های رونویسی و ترجمه mRNA (Kafi and Khan, 2008) و به‌طور غیرمستقیم با القای تنش اکسیداتیو و تخریب پروتئین‌ها به‌وسیله گونه‌های اکسیژن واکنشگر (Sairam et al., 2002) سبب اکسیداسیون پروتئین‌ها، هیدرولیز و کاهش سنتز پروتئین‌ها می‌شوند (Hall and Flowers, 1973; Weisany et al., 2013).

محتوی نسبی آب برگ

نتایج تجزیه واریانس داده‌های (جدول ۱ (نشان داد که محتوای نسبی آب برگ تحت تأثیر سطوح مختلف تنش شوری، رقم و اثر متقابل تنش و رقم قرار گرفت و اختلاف ازنظر آماری در سطح یک درصد معنی‌دار گردید. مقایسه میانگین برهمکنش اثرات متقابل رقم در هر سطح شوری نشان داد که بیشترین میزان محتوی نسبی برگ طی شرایط شاهد و تنش شوری ۳۰۰ میلی‌مولار مربوط به رقم نومار بود (شکل ۶).



شکل ۶. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان محتوی نسبی آب برگ ارقام نومار و نیمروز

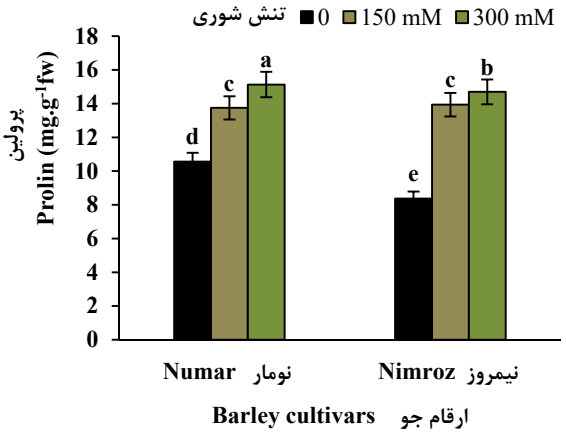
Fig. 6. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of relative leaf water content Numar and Nimroz cultivars

کاهش محتوی نسبی آب برگ ازجمله پاسخ‌های اولیه گیاهان تحت تنش است که منجر به کاهش راندمان مصرف آب می‌شود (Chaum and Kirdmanee, 2009; Vafadar et al., 2018). کاهش مقدار نسبی آب برگ در این پژوهش در اثر تنش شوری، با نتیجه‌های گزارش‌شده در برنج (Fallah et al., 2015) و ذرت (Omrani and Moharramnejad, 2018) همخوانی دارد. بررسی وضعیت آب برگ ژنوتیپ‌های جو نشان داد که با افزایش شدت تنش شوری، محتوای نسبی آب برگ هر دو ژنوتیپ نومار و نیمروز به ترتیب ۴۷/۳۴ و ۶۱/۶۷ درصد کاهش یافتند که با نتایج عشقی‌زاده و همکاران (Eshghizadeh et al., 2014) در گیاه ارزن پادزهری و آذری و همکاران (Azari et al., 2012) در کلزا که بیان کردند طی تنش شوری محتوی نسبی آب برگ گیاهان فوق کاهش می‌یابد همخوانی دارد. کاهش مقدار نسبی آب برگ گیاهان تحت شرایط تنش شوری ممکن است ناشی از کاهش مقدار جذب آب باشد که در اثر افزایش پتانسیل اسمزی ناشی از وجود نمک در خاک ایجاد می‌شود

(Zarei et al., 2017) که این امر باعث به هم خوردن تعادل بین دو فرایند جذب آب و تعرق می‌شود و درنتیجه محتوی آب نسبی گیاه کاهش می‌یابد (Fallah et al., 2015) یا اینکه سیستم‌های ریشه‌ای به دلیل کاهش سطح جذب، قادر به جبران آب ازدست‌رفته توسط تعرق نباشند (Moradi, 2002).

تنظیم‌کننده‌های اسمزی

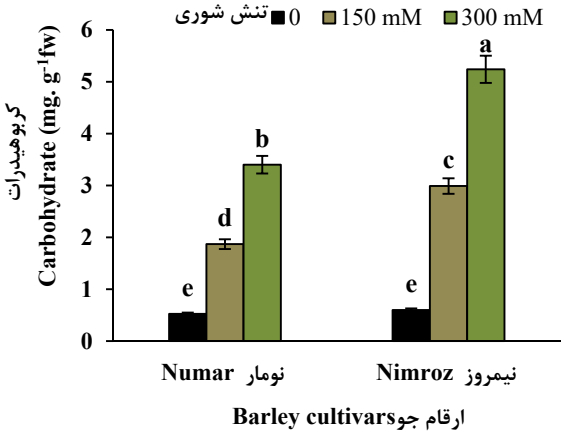
نتایج تجزیه واریانس داده‌های جدول ۲ نشان داد که سطوح مختلف تنش شوری، رقم و اثر متقابل رقم و تنش بر میزان کربوهیدرات و پرولین در سطح یک درصد معنی‌دار گردید. نتایج مقایسه میانگین برهمکنش اثرات رقم و تنش نشان داد که با افزایش سطوح شوری میزان پرولین و کربوهیدرات ارقام موردبررسی نسبت به سطوح شاهد افزایش یافت، به‌طوری‌که در شرایط شاهد و شرایط تنش ۳۰۰ میلی مولار رقم نومار بیشترین میزان پرولین را نسبت به نیمروز دارا بود (شکل ۷). درحالی‌که میزان کربوهیدرات هر دو رقم نومار و نیمروز در شرایط شاهد تقریباً باهم برابر، ولی در تنش شوری ۳۰۰ میلی‌مولار بیشترین مقدار مربوط به رقم نیمروز بود (شکل ۸).



شکل ۷. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان پرولین ارقام نومار و نیمروز

Fig. 7. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of prolin Numar and Nimroz cultivars

گیاهان طی شرایط تنش با تجمع ترکیبات آلی خاصی (مانند پرولین و قندها) پتانسیل آب خود را کاهش می‌دهند تا به‌این‌ترتیب جریان آب به درون گیاه هدایت شود (Khaliel, 2010; Chaparzadeh et al., 2015). این تجمع درون‌سلولی ترکیبات آلی نقش مهمی در حفاظت و پایدار کردن ماکرو مولکول‌ها، اندامک‌ها، ساختارها نظیر غشاءها، کلروپلاست، حفظ نقل‌وانتقال آب و نگهداری آن در سلول‌ها دارند (Babaeian Jelodar and Zia Tabar Ahmadi, 2002; Khaliel, 2010). یکی از مهم‌ترین واکنش‌های گیاهان به تنش شوری، افزایش اسیدهای آمینه‌ای نظیر پرولین است (Tavakoli et al., 2016).



شکل ۸. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان کربوهیدرات ارقام نومار و نیمروز

Fig. 8. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of carbohydrate Numar and Nimroz cultivars

در بررسی‌های انجام‌گرفته روی گندم (Rahimi-Tashi and Niknam, 2016) و کلزا (Azar et al., 2012) در شرایط تنش شوری میزان پرولین افزایش یافت که با نتایج پژوهش حاضر مبنی براین‌که تنش شوری ۳۰۰ میلی‌مولار سبب افزایش ۳۰/۲۰ و ۴۳/۰۶ درصدی میزان پرولین در هر دو ژنوتیپ نومار و نیمروز می‌شود همخوانی دارد. از طرفی این افزایش میزان پرولین طی تنش شوری در پژوهش حاضر با یافته‌های محققانی چون توکلی و همکاران (Tavakoli et al., 2016) در جو و عشقی و همکاران (Eshghizadeh et al., 2014) در ارزن پادزهری هم‌راستا است.

تجمع پرولین تحت تنش شوری در این پژوهش بر اساس نظر ستایش مهر و اسماعیل‌زاده بهاباد (Setayesh Mehr and Esmaeilzadeh Bahabad, 2013) و دلانی و ورنا (Delauney and Verna, 1993) ممکن است به دلیل القای یا فعال‌سازی آنزیم‌های بیوسنتز پرولین (Δ-۱-پیرولین -۵-کربوکسیلات رودکتاز (P5C5) و دلتا پرولین ۵-کربوکسیلاز

ردوکتاز (P5CR)) و کاهش اکسیداسیون پرولین گلوتامات باشد. از طرفی ملازم و همکاران (Molazem et al., 2010) بیان کردند افزایش غلظت پرولین در شرایط تنش شوری احتمالاً بدین دلیل است که گلوتامات که پیش ماده ساخت کلروفیل و پرولین است صرف تولید پرولین می‌شود. همچنین فلورز و همکاران (Flowers et al., 1977) بیان کردند افزایش غلظت پرولین در شرایط تنش شوری ممکن است به دلیل بیوسنتز یا کاهش اکسیداسیون پرولین به گلوتامات و یا تبدیل پروتئین به پرولین باشد.

جدول ۲. نتایج تجزیه واریانس رقم و تنش شوری بر میزان برخی تنظیم‌کننده‌های اسمزی و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی ارقام نومار و نیمروز
Table 2. Results of analysis of variance effect of cultivar and salinity stress on the amount of some osmotic regulators and antioxidant enzymes Numar and Nimroz cultivars

منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی df	کربوهیدرات Carbohydrate	پرولین Prolin	کاتالاز Catalase	آسکوربات پراکسیداز Ascorbate Peroxidase	پلی فنول اکسیداز polyphenol oxidase
تنش شوری Salt stress (S)	2	21.21**	50.07**	0.456**	0.776**	0.18**
رقم Cultivars (C)	1	4.61**	1.23**	0.087**	0.0012**	0.0034**
تنش خشکی*رقم S×C	3	1.18*	3.15**	0.209**	0.0162**	0.025**
خطا Error	12	0.116	0.049	0.0015	0.00012	0.00014
CV%		13.97	1.74	6.17	1.39	4.71

ns، * و **: به ترتیب عدم اختلاف معنی‌دار، اختلاف معنی‌دار در سطح ۰/۵ و ۱ درصد
ns,* and **: Non–significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

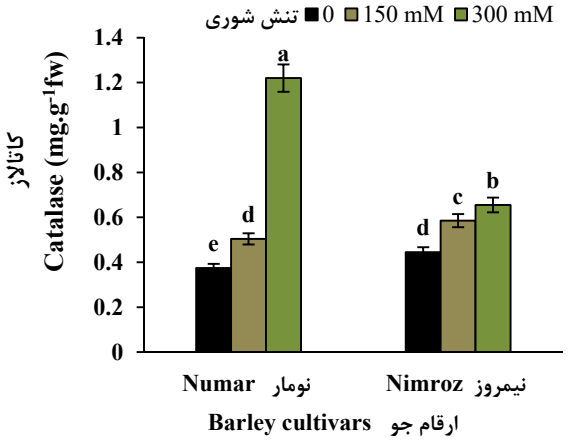
کربوهیدرات‌های محلول یکی دیگر از اسمولیت‌های کلیدی در سازگاری اسمزی هستند که با منفی‌تر کردن پتانسیل اسمزی در سیتوپلاسم، سبب جداسازی Na^+در واکوئل و تنظیم اسمزی می‌شود (Orcutt and Nilsen, 2000). نتایج این مطالعه نشان داد که با افزایش تنش شوری میزان کربوهیدرات ارقام نومار و نیمروز افزایش ۸۴/۵۶ و ۸۸/۵۴ درصدی نشان دادند افزایش غلظت قندهای محلول به‌عنوان یکی از ماده‌های حل شونده سازگار، یکی از پاسخ‌های معمول گیاه به تغییر در پتانسیل اسمزی محیط است (Munns and Tester, 2008). در تأیید نتیجه‌های این آزمایش، نتایج مطالعه گرشاسبی و همکاران (Garshasbi et al., 2016)، رجبی و همکاران (Rajabi et al., 2017)، زارع و همکاران (Zare et al., 2015) و فرهودی (Farhoudi, 2014) نشان داد که اعمال تنش شوری موجب افزایش قندهای محلول در برگ‌های کلزای پاییزه، ذرت و گندم شده است که یافته‌های به‌دست‌آمده از این پژوهش، مبنی بر اینکه تنش شوری موجب افزایش میزان کربوهیدرات محلول می‌شود همخوانی دارد.

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر تنش شوری، رقم و اثر متقابل آن‌ها بر میزان فعالیت آنزیم آنتی‌اکسیدانی در سطح یک درصد معنی‌دار گردید (جدول ۲). نتایج مقایسه میانگین برهمکنش اثر رقم و تنش شوری نشان داد که با افزایش سطوح تنش بر میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی افزوده شد به‌طوری‌که بیشترین میزان آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و آنزیم پلی‌فنول اکسیداز به ترتیب با میانگین‌های ۱/۲۲، ۱/۲۷ و ۰/۵۴ میلی‌گرم بر گرم وزن تر مربوط به رقم نومار بود که طی شوری ۳۰۰ میلی‌مولار حاصل شد (شکل‌های ۹، ۱۰ و ۱۱).

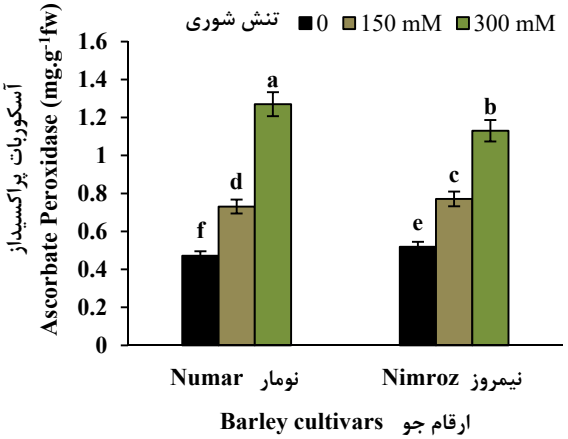
تنش شوری با تشکیل رادیکال‌های فعال اکسیژن منجر به تنش اکسیداتیو و به هم ریختن ساختار غشا و مرگ سلول‌ها می‌شوند (Bohnert and Jensen, 1996). میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان CAT، APX و PPO بسته به نوع رقم ممکن است روند افزایشی (KhannaChopra and Selote, 2007; Alvesda Costa et al., 2005)، کاهشی (Moradi et al., 2007; Baily, 2004) یا بدون تغییر

(Demiral and Turkan, 2005) داشته باشند. نتایج این مطالعه نشان داد که تحت شوری ۳۰۰ میلی‌مولار میزان فعالیت آنزیم‌های CAT، APX و PPO افزایش می‌یابد که با نتایج تحقیقات پیشین مبنی بر این‌که تحت تنش شوری فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت افزایش می‌یابد همسویی دارد (Bagheri and Khosravinejad, 2016; Chamhydar and Farhoudi, 2018).



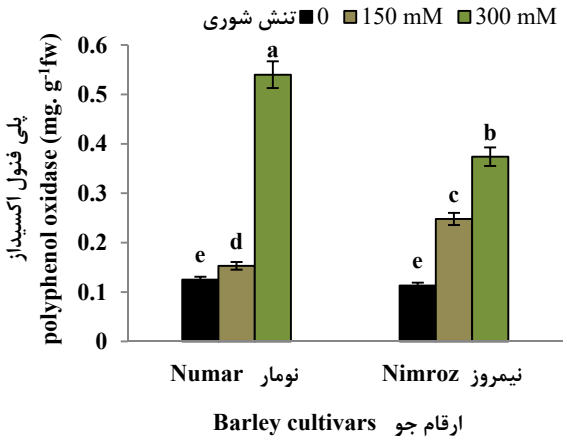
شکل ۹. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان آنزیم کاتالاز ارقام نومار و نیمروز

Fig. 9. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of catalase enzyme Numar and Nimroz cultivars



شکل ۱۰. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان آنزیم آسکوربات پراکسیداز ارقام نومار و نیمروز

Fig. 10. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of Ascorbate peroxide enzyme Numar and Nimroz cultivars



شکل ۱۱. اثر متقابل تنش شوری و رقم بر میزان آنزیم پلی‌فنول اکسیداز ارقام نومار و نیمروز

Fig. 11. Interaction effect of salinity stress and cultivar on the amount of Polyphenol oxidase enzyme Numar and Nimroz cultivars

آنزیم کاتالاز، یکی از مهم‌ترین آنتی‌اکسیدانت‌های آنزیمی مهم درون‌زا در گیاهان محسوب می‌شود که طی تنش اسمزی عمدتاً در کلروپلاست، سیستوزول و پراکسیزوم، گلی‌اکسیزوم-های دیگر اندامک‌های داخل سلول تولید (Mittler, 2002) و می‌تواند پراکسید هیدروژن تولیدشده طی تنفس نوری در پراکسیزوم یا طی بتا اکسیداسیون اسیدهای چرب در گلی-اکسی‌زوم‌ها (Momeni et al., 2012) را به آب و اکسیژن تجزیه کند (Lin and Kao, 2000). بر اساس نتایج اثر متقابل طی شوری ۳۰۰ میلی‌مولار میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام نومار و نیمروز به ترتیب ۶۹/۳۴ و ۳۲/۰۶ درصد افزایش یافت. افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در این پژوهش با نتایج تحقیقات یونسی و مرادی (Younesi and Moradi, 2016) در گندم، باقری و خسروی نژاد (Bagheri and Khosravinejad, 2016) در برنج، مومنی و همکاران (Momeni et al., 2012) در ذرت مطابقت دارد که تأییدی بر نتایج مطالعه حاضر است.

آنزیم پلی‌فنول اکسیداز در شرایط تنش، از تولید و انتقال الکترون در واکنش مهلر جلوگیری (Thipyapong et al., 2004) و تبدیل مونوفنول‌ها به دی‌فنول‌ها و اکسیداسیون دیفنول‌ها به کوئینون‌ها را کاتالیز می‌کند (Breusegem et al., 2001). نتایج این تحقیق حاضر نشان داد که با افزایش سطوح شوری از شاهد به ۱۵۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار میزان آنزیم پلی فنول‌اکسیداز در هر دو رقم نومار و نیمروز افزایش یافت به‌طوری بیشترین میزان این آنزیم طی شوری ۳۰۰

میلی¬مولار مربوط به رقم نومار بود. افزایش فعالیت این آنزیم در گیاهان تیمار شده با کلرید سدیم با نتایج مطالعه محققان در گیاه ریحان (Farsari and Moghaddam, 2018)، گاوزبان (Jahanbakhsh Godehkahriz et al., 2017)، پونه معطر (Merati et al., 2016) و سیاه‌دانه (Ahmadpour Dehkordi and Balouchi, 2013) مبنی بر اینکه طی تنش شوری میزان فعالیت آنزیم پلی فنول-اکسیداز افزایش می‌یابد همسویی دارد. افزایش فعالیت این آنزیم در طی تنش شوری به دلیل افزایش ترکیبات اکسیژن فعال، ترکیبات مونو و دی فنولی است.

آسکوربات پراکسیداز یک پراکسیداز اختصاصی است و به‌عنوان یک احیاکننده برای خیلی از رادیکال‌های آزاد و به‌خصوص پراکسید هیدروژن عمل می‌کند (Yong et al., 2006) و H_2O_2 را با استفاده از مولکول آسکوربات (به‌عنوان دهنده الکترون) طی چرخه اسکوربات گلوتاتیون به آب و اکسیژن تجزیه می‌کند (Asada, 1992). نتایج نشان داد که میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در هر دو رقم نومار و نیمروز در شرایط تنش شوری نسبت به عدم اعمال تنش (شاهد) افزایش چشمگیری داشتند به‌طوری‌که بر اساس نتایج اثر متقابل شوری ۳۰۰ میلی‌مولار سبب افزایش ۶۲/۸۳ و ۵۴/۰۷ درصدی میزان فعالیت این آنزیم در له ترتیب در دو رقم نومار و نیمروز شد که با نتایج گزارش‌های قبلی در برنج (Bagheri and Khosravinejad, 2016)، ذرت (Poorakbar and Maghsoumi Holasoo, 2015) و یونجه (Ashrafi et al., 2015) مبنی بر این‌که تنش شوری میزان فعالیت آنزیم APX را افزایش می‌دهد، مطابقت دارد.

نتیجه‌گیری نهایی

به‌طورکلی نتایج نشان داد که تنش شوری در هر دو رقم جو بومی منطقه سیستان، سبب کاهش صفات فیزیولوژیکی چون رنگیزه‌های فتوسنتزی، محتوی نسبی آب برگ، پروتئین و افزایش محتوی کربوهیدرات، پرولین، کاروتنوئید و میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شد، به‌طوری‌که در شرایط نرمال بیشترین میزان کلروفیل a، b، کل و کاروتنوئید، محتوی نسبی آب برگ، پروتئین و پرولین مربوط به رقم نومار بود. همچنین طی شوری ۳۰۰ میلی‌مولار هم بیشترین میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، پروتئین، رنگیزه‌های فتوسنتزی مربوط به رقم نومار بود درحالی‌که بیشترین میزان کربوهیدرات و کاروتنوئید طی شوری ۳۰۰ میلی‌مولار مربوط به رقم نیمروز بود. لذا بر اساس نتایج مطالعه حاضر که در مرحله گیاهچه‌ای انجام شد می‌توان این‌گونه بیان کرد که بر اساس ارزیابی صفات اندازه‌گیری شده در این مطالعه، رقم نومار نسبت به رقم نیمروز در مرحله گیاهچه‌ای کمتر تحت تأثیر تنش شوری قرار گرفت و عکس‌العمل بهتری را طی تنش شوری نسبت به رقم نیمروز نشان داد. لذا برای دستیابی به نتایج کامل‌تر پیشنهاد می‌شود که ارزیابی این ارقام تحت شرایط شوری تا مراحل رشد کامل گیاه و بر اساس اندازه‌گیری عملکرد و اجزاء عملکرد به‌خصوص در شرایط آزمایش‌های مزرعه‌ای انجام شود.

منابع

Ahmadpour Dehkordi, S., Balouchi, H.R., 2013. Effect of seed priming on antioxidant enzymes and lipids peroxidation of cell membrane in Black cumin (*Nigella sativa*) seedling under salinity and drought stress. Journal of Crop Production. 5, 63-85. [In Persian with English summary].

Alvesda Costa, P.H., Azevedo Neto, A.D., Alves Bezerra, M., Tarquinio paisco, J., Gomes Filho, E., 2005. Antioxidantive–enzymatic system of two sorghum genotypes differing in salt tolerance. Plant Physiology. 17, 353–361

Arvin, P., 2015. Effect of gibberellin on some morphological traits, photosynthetic pigments content and proline in savory (*Satureja hortensis* L.) under salinity stress conditions. Journal of Crop Production Reaserch. 7, 89-105. [In Persian with English summary].

Asada, K., 1992. Acorbate peroxidase a hydrogen peroxide scavenging enzyme in plants. Physiologia Plantarum. 85, 235-241

Ashrafi, E., Razmjoo, J., Zahedi, M., 2015. The effect of salt stress on biochemical traits and relation with salt tolerant of alfalfa cultivars in

field. Agronomy Journal. 108, 43-56. [In Persian with English summary].

Azari, A., Modares Sanavi, S.A.M., Askari, H., Ghanati, F., Naji, A.M., Alizadeh, B., 2012. Effect of salt stress on morphological and physiological traits of two species of rapeseed (*Brassica napus* and *Brassica rapa*). Iranian Journal of Crop Sciences. 14, 121-135. [In Persian with English summary].

Babaeian Jelodar, N., Zia Tabar Ahmadi, M., 2002. Plant Growth in Salt Lands (Translation). Mazandaran University Press. Mazandaran. [In Persian].

Bagheri, A. A., Khosravinejad, F., 2016. Study of biochemical parameters and antioxidant enzymes activities on *Oryza sativa* under salt stress. Journal of Developmental Biology. 8, 1-10. [In Persian with English summary].

Baily, C., 2004. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. Seed Science Research. 14, 93–107.

Bates, L.S., Waldern, R.P., Teave, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil, 39, 205-107.

Bohnert, H.J., Jensen, R.G., 1996. Strategies for engineering water stress tolerance in plants. Trends in Biotechnology. 14, 89-97.

Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry. 72, 248–254.

Breusegem, F.V., Vranova, E., Dat, J.F., Inze, D., 2001. The role of active oxygen species in plant signal transduction. Plant Science. 161, 405-414.

Chamhydar, H., Farhoudi, R., 2018. Investigation the effect of salinity tension on photosynthesis and antioxidant enzymes activity of canola cultivars in vegetative growth stage. Crop Physiology Journal. 10, 23-39. [In Persian with English summary].

Chaparzadeh, N., Najjar-Khodabakhsh, A., Pazhang, M., Zarandi-Miandoab, L., 2015. Effect of salinity and ascorbic acid on growth, water and osmotic relations of Lepidium sativum. Iranian Journal of Plant Biology. 7, 39-52. [In Persian with English summary].

Chaum, S., Kirdmanee, C., 2009. Effect of salt stress on proline accumulation, photosynthetic ability and growth characters in two maize cultivars. Pakistan Botanical Journal. 41, 87-98.

Chen, T.H.H., Murata, N., 2000. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. Current Opinion in Plant Biology. 5, 250-257.

Cheraghi, S.A., Hasheminejhad, M.Y., Rahimian M.H., 2009. An overview of the salinity problem in Iran: Assessment and monitoring technology. In: Advances in the assessment and monitoring of salinization and status of biosaline agriculture Reports of expert consultation held in Dubai, United Arab Emirates, 26–29 November 2007. World Soil Resources Reports No. 104. FAO, Rome, p 21-22.

Chinnusamy, V., Jagendorf, A., Zhu, J. K., 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. Crop Science. 45, 437-448.

Dadashi, M.R., Majidi Heravan, I., Soltani, A., Noori nia, A.A., 2007. Evaluation of different genotypes of barley to salinity salt stress. Journal Agriculture. Science. Islamic Azad University. 13, 181-190. [In Persian with English summary].

Dashagha, Z., Mazaheri Tirani, M., GHasemi KHorasghani, M., 2014. Effect of Salicylic acid on some Growth and Biochemical Parameters of Wheat and Maize Plants under Salt Stress in Vitro. Journal of Crop Production and Processing. 4, 207-216. [In Persian with English summary].

Delauney, A.J., Verma, D.P.S., 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. Plant Journal. 4, 215–223

Demiral, T., Turkan, I., 2005 Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. Environ. Journal of Experimental Botany. 53, 247–257.

Dowlatshah, M., Rezaei Nejad, A. H., Gholami, M., 2015. The Effect of Salinity Stress on Fruit Yield and Some Physical and Biochemical Characteristics of Strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.) cv. "Camarosa". Plant Production Technology. 14, 127-138. [In Persian with English summary].

Emam, Y., 2007. Cereal Production (3rd Edition). Shiraz University Press. Shiraz. [In Persian].

Esfandiari, E., Shekari, F., 2007. The effect of salt stress on antioxidant enzymes activity and lipid peroxidation on the wheat seedling. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici ClujNapoca. 35, 48-56.

Eshghizadeh, H.R., Kafi, M., Nezami, A., Khoshgoftarmanesh, A.H., 2014. Effect of salinity on leaf water status, proline and total soluble sugar concentrations and activity of antioxidant enzymes in blue panic grass. Journal of Science and Technology of Greenhouse Culture. 5, 11-25.] In Persian with English summary].

Fallah, A., Farahmanfar, E., Moradi, F., 2015. Effect of salt stress on some morphophysiological characters of two rice culitivars during different growth stages at greenhouse. Agronomy Journal (Pajouhesh and Sazandegi). 107, 175-182. [In Persian with English summary].

Farhoudi, F., 2014. Investigation the salinity tension effect on growth and physiological characteristics of nine wheat cultivars at vegetative growth stage. Crop Physiology Journal. 20, 71-86. [In Persian with English summary].

Farsari, S., Moghaddam, M., 2018. The interaction effect of salinity stress and superabsorbent polymer on antioxidant enzyme activities of basil. Journal of Cell and Tissue. 9, 222-238. [In Persian with English summary].

Filella, I., Llusia, J., Pin, J.O., Pen, J.U., 1998. Leaf gas exchange and fluorescence of Phillyrea latifolia, Pistacia lentiscus and Quercus ilex saplings in severe drought and high temperature conditions. Environmental and Experimental Botany. 39, 213–220.

Flowers, T.J., Troke, P.F., Yeo, A.R. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. Annual Review of Plant Physiology. 28, 89-121

Gad, N., 2005. Interactive effect of salinity and cobalt on tomato plants II-Some physiological parameters as affected by Cobalt and Salinity. Research Journal of Agriculture and Biological Sciences. 1, 270-276.

Garshasbi, F., Fallah, S. A., Tadayon, A., 2016. Effect of source and rate of nitrogen on photosynthesis pigments, proline, soluble sugar, sodium and potassium in purslane (*Portulaca oleracea*) irrigated by saline water. Journal of Water Research in Agriculture. 2, 227-241. [In Persian with English summary].

Ghafiyehsanj, E., Dilmaghani, K., Hekmat Shoar, H., 2013. The effects of salicylic acid on some of biochemical characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) under salinity stress. Annals of Biological Research. 4, 242-248.

Ghanati, F., Morita, A., Yokota, H., 2002. Induction of suberin and increase of lignin content by exess boron in tobacco cell. Soil Science Plant Nutrition Journal. 48, 357-364.

Ghorbanli, M., Gafarabad, M., Amirkian, T., Allahverdi, M. B., 2013. Investigation of proline, total protein, chlorophyll, ascorbate and dehydroascorbate changes under drought stress in Akria and Mobil tomato cultivars. Iranian Journal of Plant Physiology, 3, 651-658. [In Persian with English summary].

Gill, S., Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiology and Biochemistry. 48, 909-930.

Hall, J. L., Flowers, T. J., 1973. The effect of salt on protein synthesis in the halophyte Suaeda maritima. Planta. 110, 361-368

Hayashi, H., Murata, N., 1998. Genetically engineered enhancement of salt tolerance in higher plants. Molecular Mechanisms and Molecular Regulation. Elsevier Amesterdam, pp. 133-148.

Heath RL., Packer L., 1968. Photo peroxidarion in isolated chloroplasts. kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. Archive of Biochemistry and Biophysics. 125 189-198

Irigoyen, J.J., Emerrich, D.W., Sanchez-Diaz, M., 1992. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa plant. Physiologia Plantarum. 84, 55-60.

Kafi, M. Khan, M. A., 2008. Crop and Forage Production Using Saline Waters. Daya Publishers, NewDelhi, India.

Kalaji, M., Govindjee, H., Bosa, K., Koscielniak, J., Zuk-Golaszewska, K., 2011. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO2 assimilation of two Syrian barley landraces.. Environmental and Experimental Botany. 73, 64-72.

Karimi, S., Arzani, A., Saeidi, G., 2015. Effect of salinity stress on antioxidant enzymes and chlorophyll content of salt-tolerant and salt-sensitive safflower (*Carthamus tinctorius* L.) genotypes. Journal of Plant Process and

Function. 4, 25-35. [In Persian with English summary].

Khaliel, A. S., 2010. Effect of salinity stress on mycorrhizal association and growth response of peanut infected by *Glomus mosseae*. Plant, Soil and Environmental. 56, 318–324.

Khanna-Chopra, R., Selote D. S., 2007. Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought resistant than susceptible wheat cultivar under field conditions. Environmental and Experimental Botany. 60, 276–283.

khodamorad, P., Amiri, J.,1Dovlati, B., 2017. Effect of humic acid on some morphological and physiological characteristics of strawberry (Fragaria × ananassa Duch. cv. Sabrina) under salinity stress. Pomology Research. 2, 109-135. [In Persian with English summary].

Lin, C.C., Kao, H., 2002. Effect of NaCl stress on H2O2 metabolism in rice leaves. Plant Growth Regulation. 30, 151-155

Mahdavian, k., 2018. Effect of different concentrations of salicylic acid on salinity tolerance of barley seedling (*Hordeum vulgare* L.). Crop Physiology Journal. 9(36):121-136. [In Persian with English summary].

Masood S., Hasanuzzaman, A.M., Khan, M.I.R., Anjum, N.A., 2017. Approaches in modulating proline metabolism in plants for salt and drought stress tolerance: Phytohormones, mineral nutrients and transgenic. Plant Physiology and Biochemistry. 115, 126-140

Merati, M.J., Niknam, V., Hassanpour, H., Mirmasoumi, M., 2016. Comparative effects of salt stress on growth andantioxidative responses in different organs of pennyroyal (*Mentha pulegium* L.). Journal of Plant Research. 28, 1097-1107. [In Persian with English summary].

Mirmohammady Meibody, S. A. M., Ghareyazie, B., 2002. Physiological Aspects and Breeding for Salinity Stress in Plants. Isfahan University Press. [In Persian].

Mittler, R., 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science. 7, 405-410.

Momeni, N., Arvin, M.J., Khagoei nejad, Gh., Daneshmand, F., Keramat, B., 2012. The effect of sodium chloride and salicylic acid on antioxidant defense system in maize (*Zea mays* L.). Journal of Plant Biology. 4, 23-34. [In Persian with English summary].

Moradi, F., 2002. Physiological characterization of rice cultivars for salinity tolerance during vegetative and reproductive stages. PhD thesis. The University of Philippines at los Banos. Laguna. Philippines. 190p.

Moradi, F., Abdelbaghi, M. I., 2007. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS scav enging systems to salt stress during seedling and repro ductive stages in rice. Annals of Botany. 99, 1161–1173.

Mousavian Kalat, S. M., Abbaspour, A., 2017. ffects of salinity on some morphological and physiological parameters in four canola (*Brassica napus* L.) cultivars. Nova Biologica Reperta. 4, 98-106. [In Persian with English summary].

Mudgal, V., Madaan, N., Mudgal, A., 2010. Biochemical mechanisms of salt tolerance in plants, a review. International Journal of Botany. 6, 136-143

Munns, R., Tester, M., 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology. 59, 651–681

Omrani, B., Moharramnejad, S., 2018. Study of Salinity Tolerance in Four Maize (Zea Mays L.) Hybrids at Seedling Stage. Journal of Crop Breeding. 9, 79-86. [In Persian with English summary].

Orcutt, D. M., Nilsen, E.T., 2000. The physiology of plants under stress, soiland biotic factors. John Wiley and Sons, Inc. New York

Pardo, A., Amato, M., Chiarandà, F. Q., 2000. Relationships between soil structure, root distribution and water uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.). European Journal of Agronomy. 13, 39-45.

Pirasteh-Anosheh, H., Emam, Y., Rousta, M. J., Hashemi, S. E., 2017. Effect of salicylic acid on biochemical attributes and grain yield of barley (*Hordeum vulgare* L. cv. Nosrat) under saline conditions. Iranian Journal of Crop Sciences. 18, 232-244. [In Persian with English summary].

Poorakbar, l., Maghsoumi Holasoo, S., 2015. Salinity effect on antioxidative enzymes activity in roots and leaves of maize plant (*Zea mays* L. cv. SC. 704). journal Applied Biology. 28, 5-22. [In Persian with English summary].

Prochazka, S., Machaackova, I., Kreekule, J. and Sebanek, J., 1998. Plant Physiology. Academia Praha.484 Pp

Rahimi-Tashi, T., Niknam, V., 2016. Evaluation of salicylic acid pretreatment and salinity stress on some physiological and biochemical parameters in *Triticum aestivum* L. Journal of Plant Research. 28, 297-306. [In Persian with English summary].

Rajabi, S., Karimzadeh, G., Ghanati, F., 2017. Effects of Salt Stress on Compatible Solutes Content in Seedlings Roots and Shoots of some Winter Canola (*Brassica napus* L.) Cultivars. Journal of Plant Research. 29(4), 783-793. [In Persian with English summary].

Ranjan, R., Bohra, S. P., Jeet, A. M., 2001. Book of Plant Senescence. Jodhpur, pp. 18-42. Agrobios New York.

Saidipour, S., 2015. Salinity effects on osmotic potential, soluble proteins and carbohydrates concentration in rice (Oryza sativa) genotypes at seedling stage. Applied Field Crops Research. 28, 1-8. [In Persian with English summary].

Sairam, P. K., Tyagi, A., 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. Current Science, 86, 407-421.

Stahl, W., Sies, H., 2005. Bioactivity and protective effects of natural carotenoids. Biochem. Biochimica et Biophysica Acta. 1740, 101-107.

Santos, C. V. 2004. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. Scientia Horticulturae. 103, 93-99.

Sairam, R.K., Rao, K. V., Srivastava, G. C., 2002. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. Plant Science. 163, 1037-1046.

Setayesh Mehr, Z., Esmaeilzadeh Bahabad, S., 2013. Effect of salt stress on some phological and biochemical characteristics in Coriandrum sativum L. Journal of Plant Production. 20, 111-128. [In Persian with English summary].

Shah, S. H., 2007. Effects of salt stress on mustard as affected by gibberellic acid application. Plant Physiology. 33, 97-106.

Tahkokorpi, M., 2010. Anthocyanins under drought and drought-related stresses in blueberry (*Vaccinium myrtillus* L.). Faculty of Science, Department of Biology, University of Oulu, Finland. 46 p

Tavakoli, F., Vazan, S., Sorkheh, K., Shakeri, E., 2016. Effect of Salinity Stress on Some Physiological Traits and Electrophoresis Pattern of Leaf Proteins of Two Barley Genotypes. Journal of Crop Production and Processing. 6, 191-202. [In Persian with English summary].

Thipyapong, P., Melkonian, J., Wolfe, D. W., Steffens, J. C., 2004. Suppression of polyphenol oxidases increases stress tolerance in tomato. Plant Science, 167, 693-703.

Turan M. A., Elkiram, A. H. A., Taban, N., Tban, S., 2009. Effect of salt stress on growth, stomatal resistance, proline and chlorophyll concentrations in maize plant. African Journal of Agricultural Research. 4, 893- 897.

Vafadar, M., Ghaderi Habib, Z., Vatankhah, E., 2018. Effect of salt stress on some physiological and biochemical aspects of Henbane (*Hyoscyamus reticulatus* L.). Journal of Plant Process and Function. 7, 85-100. [In Persian with English summary].

Weisany, W., Sohrabi., Y., Ahmadi, H., Abasi, H., 2013. The effect of salinity stress and application of zinc on the chlorophyll content, soluble proteins, growth, yield and the mineral nutrients soybean. Quarterly Plant and Ecosystem. 9, 75-96.

Wi, SJ., Kim, WT., Park, KY., 2006. Overexpression of carnation Sadenosylmethionine decarboxylase gene generates a broad-spectrum tolerance to abiotic stresses in transgenic tobacco plants. Plant Cell Reports. 25, 1111–1121

Yong, T., Zongsuo, L., Hongbo, S., Feng, D., 2006. Effect of water deficits on the activity of anti-oxidative enzymes and osmoregulation among three different genotypes of Radix astragali at seeding stage. Colloids and Surfaces Biointerfaces, 49, 60-65.

Younesi, O., Moradi, A., 2016. Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungus (AMF) on antioxidant enzyme activities in salt-stressed wheat. Journal of Crops Improvement. 18, 21-30. [In Persian with English summary].

Zare, H. R., Ghanbarzadeh, Z., Behdad, A., Mohsenzadeh, S., 2015. Effect of silicon and nanosilicon on reduction of damage caused by salt stress in maize (*Zea mays*) seedlings. Iranian Journal of Plant Biology. 7, 59-74.] In Persian with English summary].

Zarei, M., Azizi, M., Rahemi, M., Tehranifar, A., Davarpanah, S., 2017. Effect of Salinity Stress on Some Physiological and Biochemical Responses of Four Fig (*Ficus carica* L.)

Hybrids. Iranian Journal of Horticultural Science and Technology. 1, 143-158. [In Persian with English summary].

Zhang, ZH., Liu, Q., Song, HX., Rong, XM., Ismail, AM., 2012. Responses of different rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to salt stress and relation to carbohydrate metabolism and chlorophyll content. African Journal of Agricultural Research. 7, 19–27.