مقاله مروری

پایداری، توسعه و محیط زیست، دوره پنجم، شماره ۱، بهار ۱۴۰۳ (۴۲-۲۱)

راه‌کارهای مقابله با تنش شوری و اکسیداتیو در گیاهان زراعی

اسماعیل قلی‌نژاد [*]

e_gholinejad@pnu.ac.ir

رضا درویش زاده [۲]

عباس ابهری [۳]

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۳/۲۱ **تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۷/۲۵**

چکیده

زمینه و هدف: یک چالش بزرگ در کشاورزی جهان تولید محصولات غذایی بیشتر برای ۲/۳ میلیارد نفر دیگر تا سال ۲۰۵۰ در سراسر جهان است. شوری تنش عمده‌ای است که عرضه محصولات غذایی را محدود می‌کند. مساحت کل زمین‌ها حدود ۱۳/۲ میلیارد هکتار است که ۷ میلیارد هکتار از آن قابـل کشت و ۱/۵ میلیارد هکتار زیر کشت است و حدود ۲۳ درصد از زمین‌های زیر کشت در سراسر جهان (حدود ۳۴۵ میلیون هکتار) تحت تأثیر تنش شوری قرار دارد و روز به روز بر میزان آن افزوده می‌شود. گیاهان را می‌توان به دو نوع شورزی‌ها و گلیکوفیت‌ها طبقه‌بندی کرد و اکثر گونه‌های زراعی عمده به این دسته دوم تعلق دارند. مقاله حاضر با هدف بررسی پژوهش‌های علمی مرتبط با اثرات، سازوکارهای تحمل، روش‌های پژوهش، صفات مهم قابل اندازه‌گیری، مدیریت و کنترل تنش شوری و اکسیداتیو در گیاهان زراعی ارائه می‌شود.

روش بررسی: مقاله حاضر یک مقاله مروری می‌باشد که با جستجو در مقاله‌های مرتبط در پایگاه‌های معتبر (Google scholar, Web of Science, PubMed, Scopus, SID) بدست آمده است.

یافته‌ها: شوری روی خصوصیات مختلف گیاهان مانند صفات فیزیولوژیک، متابولیک، رشد و نمو، جوانه‌زنی، کمیت و کیفیت گیاه تاثیرات نامطلوبی دارد. مهمترین صدمات ناشی از تنش شوری شامل برهم خوردن توازن یونی ناشی از کاهش جذب یون‌های ضـروری، انباشتگی یون‌های مضر و کم آبی ناشی از کاهش جذب آب می‌باشد که باعث کاهش سنتز پروتئین، تعرق، انتقال یـون و در نهایـت کـاهش عملکرد نهایی می‌شود. از سازوکارهای تحمل به تنش شوری می‌توان به هوموستازی یونی، انباشت املاح سازگار و حفاظت اسمزی، تنظیم آنتی

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

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

۳- استادیار، گروه علمی علوم کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران.

اکسیدانی، پلی آمین‌ها، اکسید نیتریک و تنظیم هورمونی تحمل به شوری اشاره کرد. در شرایط تنش گونه‌های فعال اکسیژن مانند رادیکال-های سوپراکسید، اکسیژن منفرد و رادیکال هیدروکسیل تولید می‌شود که باعث صدمه به ساختار سلولی، پروتئین‌ها، غشاء سلولی، کربوهیدرات‌ها، اسیدهای نوکلوئیک و در نهایت مرگ سلول می‌شود.

بحث و نتیجه‌گیری: آنتی اکسیدان‌های آنزیمی یا غیر آنزیمی نقش بسیار مهمی در حفاظت گیاهان در مقابله با آسیب‌های اکسیداتیو دارند. سوپر اکسید دیسموتاز، کاتالاز، پروکسیداز، آسکوربات پراکسیداز، گلوتاتیون ردوکتاز از آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و اسید اسکوریک، گلوتاتیون، کاروتنوئیدها و توکوفرول‌ها از آنتی اکسیدان‌های غیرآنزیمی محسوب می‌شوند که می‌توانند صدمات ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن را کاهش دهند.

واژه‌های کلیدی: آنتی اکسیدان، اکسیداتیو، شورزی، شوری، گلیکولیت، نمک.

J. Sus. Dev. & Env., Vol 5, No.1, Spring 2024, pp.21-42

Strategies to deal with salinity and oxidative stress in crops

Esmaeil Gholinezhad [1*]
e_gholinejad@pnu.ac.ir
Reza Darvishzadeh [2]
Abbas Abhari [3]

Admission Date:October 17, 2023 Date Received: June 11, 2023

Abstract

Background and Objective: A major challenge in global agriculture is to produce more food for another 2.3 billion people by 2050 worldwide. Salinity is a major stress that limits the supply of food products. The total land area is about 13.2 billion hectares, of which 7 billion hectares are arable and 1.5 billion hectares are under cultivation, and about 23% of the cultivated lands around the world (about 345 million hectares) are affected by salinity stress and its amount is increasing day by day. Plants can be classified into two types, halophytes (which can resist salinity) and glycophytes (which cannot resist salinity and eventually die), and most major crops belong to this second category. The purpose of this article is to review scientific research related to the effects, mechanisms of tolerance, research methods, important measurable traits, management and control of salinity and oxidative stress in agricultural plants.

Material and Methodology: This article is a review article that was obtained by searching related articles in reliable sites (Google scholar, Web of Science, PubMed, Scopus, SID.

Findings: Salinity have adverse effects on various plant characteristics such as physiological, metabolic, growth, germination, strength, quantity and quality of plants. The most important damages caused by salinity stress include ion imbalance due to reduced absorption of necessary ions, accumulation of harmful ions and dehydration due to decreased water absorption which reduces protein synthesis, transpiration, ion transfer and finally decreases seed yield. Mechanisms of salinity stress tolerance include ionic homeostasis, compatible salt accumulation and osmotic protection, antioxidant regulation, polyamines, nitric oxide, and hormonal regulation of salinity tolerance. Under stress, reactive oxygen species such as superoxide radicals, singlet oxygen and hydroxyl radical are produced, which damage cell structure, proteins, cell membranes, carbohydrates, nucleic acids, and eventually cause cell death.

Discussion and Conclusion: Enzymatic or non-enzymatic antioxidants play a very important role in protecting plants against oxidative damage. Superoxide dismutase, catalase, peroxidase, ascorbate peroxidase, glutathione reductase are enzymatic antioxidants and ascorbic acid, glutathione, carotenoids and tocopherols are non-enzymatic antioxidants which can reduce the damage caused by reactive oxygen species.

Keywords: Antioxidant, Glycophytes, Halophyte, Oxidative, Salinity, Salt.

1- Associate Professor, Department of Agricultural Sciences, Payame Noor University, Tehran, Iran. *(*Corresponding Author*)
2- Professor, Department of Plant Production and Genetics, Urmia University, Urmia, Iran.
3- Assistant Professor, Department of Agricultural Sciences, Payame Noor University, Tehran, Iran.

مقدمه

در حال حاضـــر حجم قابل‌توجهی از منابع آبی جهان متأثر از شـــوری اســـت و متعاقب آن شـــور شـــدن خاک نیز پدیده‌ای پیش‌رونده محسوب می شود که در حدود ۱۱ در صد از اراضی فاریاب جهان را تحت تأثیر درجات مختلفی از شـــوری قرار می‌دهد (۱). در این میان کشور ایران پس از هند و پاکستان با دارا بودن ۶/۸ میلیون هکتار اراضی شور در صدر کشورهای در معرض تهدید تنش شـــوری قرار دارد. یکی از آخرین گزارش‌ها در مورد ایران میزان اراضـــی شـــور را تا ۲۷ میلیون هکتار و به عبارتی ۱۷ درصد از کل مساحت کشور تخمین زده است (۲).

شوری آب و خاک از جمله عوامل تنش‌زای محیطی می‌باشد که به علت افزایش روز افزون در ســـراســـر جهان مورد توجه زیادی قرار گرفته است آنچه که اهمیت این تنش را از سایر تنش‌های محیطی بیشتر می‌کند، دائمی بودن اثرات تنش شوری می‌باشد، از این نظر که بر خلاف دیگر تنش های محیطی که گیاه در بخشی از دوره رشد خود با آن مواجه می شود، تنش شوری کل دوره رشـــد گیاه را تحت تاثیر خود قرار می‌دهد (۳) و بدین ترتیب بهره برداری اقتصـــادی از زمین ها برای تولید گیاهان زراعی را محدود می‌کنند و سبب کاهش رشد و باروری گیاهان می‌شود (۴).

هدف از مقاله حاضر بررسی پژوهش‌های علمی مرتبط با اثرات، سازوکارهای تحمل، روش‌های پژوهش، صفات مهم قابل اندازه-گیری، مدیریت و کنترل تنش شوری و اکسیداتیو در گیاهان زراعی می‌باشد.

مواد و روش‌ها

مقاله حاضر یک مقاله مروری می‌باشد که با جستجو در مقاله‌های مرتبط در پایگاه‌های معتبر (Google scholar, Web of Science, PubMed, Scopus, SID) بدست آمده است.

یافته‌ها

اثرات تنش شوری بر گیاهان

تنش شوری از طریق افزایش پتانسیل اسمزی محلول خاک، برهم خوردن تعادل عناصر غذایی و همچنین ایجاد سمیت ناشی از تجمع سدیم و کلر در گیاه باعث اختلال در رشد گیاه می‌شود و پاسخ گیاه به شوری به غلظت نمک و نسبت یون‌ها بستگی دارد (۵). غلظت بالای سدیم نه تنها باعث اختلال در جذب پتاسیم در ریشه‌ها می‌شود، بلکه ممکن است غشای سلول‌های ریشه را نیز تخریب کرده و توان آن‌ها را در ورود انتخابی سایر یون‌ها تغییر دهد (۶). شوری در سطوح بالا ممکن است باعث آسیب به غشاء، عدم تعادل در مواد مغذی، تغییر در سطوح تنظیم‌کننده-های رشد، مهار آنزیمی و اختلالات متابولیکی شود که در نهایت منجر به مرگ گیاه می‌شود (۷). تنش شوری منجر به تأثیر تغییرات پتانسیل اسمزی روی محدوده وسیعی از فعالیت‌های متابولیکی گیاه می‌گردد و با تشکیل رادیکال‌های فعال اکسیژن از قبیل سوپراکسیدها و رادیکال‌های پراکسید هیدروژن منجر به تنش اکسیداتیو می‌شود. اکسیژن‌های واکنش پذیر محصول تنش یونی و اسمزی شدید هستند که باعث بهم ریختن ساختار غشاء و مرگ سلول می‌شوند (۸). شوری، تمام فرآیندهای اصلی مانند رشد، فتوسنتز، سنتز پروتئین و متابولیسم لیپید و انرژی و در نتیجه تمام مراحل زندگی گیاه از جوانه‌زنی تا تولید دانه را تحت تاثیر قرار می‌دهد (۹). اثرات مختلف تنش شوری در جدول ۱ آورده شده است.

جدول ۱- واکنش گیاه به شوری در مقیاس‌های زمانی مختلف (۱۰)

Table 1. Plant reaction to salinity in different time scales (10)

زمان	اثرات ویژه شوری
	اثرات اضافی بر رشد یک گیاه حساس به شوری
دقیقه‌ها	———
ساعت‌ها	———
روزها	خسارت قابل مشاهده در برگ پیر
هفته‌ها	مرگ برگ‌های پیر
ماه‌ها	مرگ برگ‌های جوان‌تر-گیاه ممکن است قبل از رسیدن بذر بمیرد

سازوکارهای تحمل تنش شوری

۱- سازوکارهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی

چندین سازوکار فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی دخیل در تحمل به نمک مشخص شده است. تحت شرایط شوری خاک، گیاهان ابتدا تنش هیپراسموتیک (اسمولاریته بیشتر نسبت به مایع طبیعی خارج سلولی که در این حالت آب وارد سلول شده و آن را متورم خواهد کرد) و سپس تنش هایپریونیک (وجود یون‌های مازاد و بیش از اندازه) (۱۱, ۱۲)، از جمله تنش یونی و اکسیداتیو را تجربه می‌کنند. تنش هایپراسموتیک به دلیل کاهش ظرفیت جذب آب توسط ریشه گیاهان ناشی از کاهش پتانسیل آب در خاک رخ می‌دهد (۱۳). متعاقباً، از دست دادن آب از برگ‌ها با تسریع تنش اسمزی منجر به تجمع یون‌ها می‌شود که باعث ایجاد تنش هیپریونیک یا سمیت یونی می‌شود (۱۴). سازوکارهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی اصلی برای بقا در خاک‌های متاثر از نمک زیاد شامل تعدیل جذب و انتقال یون، هموستازی یون‌ها، سنتز محافظ‌کننده‌های اسمزی و ترکیبات آنتی‌اکسیدانی، تنظیم هورمون‌ها در طول تنش شوری، و فعال‌سازی مسیرهای سیگنال‌دهی تنش است.

۱-۱-کاهش جذب و انتقال نمک

جذب یون و انتقال نمک در گیاهان از طریق مسیرهای انتقال آپوپلاستیک و سمپلاستیک انجام می‌شود. هنگامی که نمک وارد گیاه می‌شود، با غلظت‌های مختلف در اندام‌های مختلف گیاه تجمع می‌یابد. شاخساره‌ها عمده‌ترین قسمت‌های گیاهی هستند که نمک‌ها در آنها انباشته می‌شوند. برگ‌های مسن‌تر نسبت به برگ‌های جوان‌تر، غلظت‌های بیشتری از Na^+ را در اندام‌های هوایی انباشته می‌کنند (۱۵).

شورزی‌ها (گیاهان شورپسند) هر دو نوع سازوکار ممانعت از ورود نمک و محبوس کردن نمک اضافی در واکوئل را دارند. این عوامل اجازه می‌دهد تا به مدت طولانی در خاک شور رشد کنند. بعضی گلیکوفیت‌ها همچنین مانع ورود نمک می‌شوند اما قادر نیستند که نمک باقی مانده را در واکوئل محبوس کنند و بنابراین کارائی بالایی در شرایط شور مانند شورزی‌ها ندارند. بیشتر گلیکوفیت‌ها توانایی کمی در جلوگیری کردن از ورود نمک دارند و این باعث می‌شود در برگ‌های در حال تعرق غلظت نمک تا سطوح سمی نیز برسد.

۲-۱- هموستازی یون

هموستازی یون به حفظ متعادل غلظت یون‌ها در سلول‌های گیاهی اشاره دارد. گیاهان هموستازی یونی را در سیتوزول با سازوکارهای مختلفی مانند متعادل کردن جذب یون از طریق تنظیم مؤثر جریان نمک‌ها، ذخیره‌سازی نمک‌های اضافی در واکوئل، انتقال و نگهداری نمک در بافت‌های مسن‌تر، حفظ می‌کنند تا آسیب نمک برای بافت‌های جوان‌تر به حداقل برسد. تحمل بافتی؛ توانایی بافت‌ها برای تحمل نمک‌های انباشته شده (Na^+ و Cl^-) است و احتمالاً توانایی بافت‌ها را برای تقسیم یون‌های سمی و حفظ غلظت Na^+ و Cl^- در کمتر از ۱۰-۳۰ میلی‌مولار در سیتوپلاسم نشان می‌دهد (۱۶).

۳-۱- سنتز مواد محافظ اسمزی و ترکیبات آنتی اکسیدانی

گیاهان با سنتز اسمولیت‌های سازگار با تنش اسمزی سازگار می‌شوند. بدین ترتیب که اسمولیت‌های سازگار پتانسیل اسمزی درون سلولی را کاهش داده و جذب آب را تسهیل و به طور همزمان از هدررفت آب جلوگیری می‌کنند. اسمولیت های سازگار یکپارچگی سلول را حفظ و از ساختار سلول‌ها محافظت می‌کنند. محافظ‌های اسمزی که در سیتوپلاسم سنتز می‌شوند، مولکول های آلی کوچک با بار خنثی و سمیت کم حتی در غلظت‌های بالاتر هستند و سلول‌ها را از تنش اسمزی محافظت می‌کنند. این مواد به عنوان املاح سازگار شناخته می‌شوند، آنها اختلاف اسمزی بین سیتوزول و واکوئل یا بین سلول‌های مجاور را تعدیل می‌کنند. اسمولیت‌ها اسیدهای آمینه و مشتقات آنها (مانند پرولین، گلیسین بتائین)، اسید های آلی (مانند سالیسیلات، سیترات، مالات، مالونات آمینو بوتیریک اسید)، قندها/کربوهیدرات های احیا کننده و غیر احیا کننده (مانند ساکارز، فروکتوز، و...، ترهالوز، رافینوز و فروکتان‌ها)، الکل‌ها و پلی‌ال‌های قند (مانند پینیتول، سیکلیتول، مانیتول، سوربیتول، میو اینوزیتول)، پلی‌آمین ها (مانند پوترسین، اسپرمیدین، اسپرمین)، ترکیبات آمونیوم چهار تایی، بتا-اینینال، پرولین بتائین، هیدروکسی پرولین بتائین) و برخی پروتئین‌ها را شامل می‌شوند. تجمع اسمولیت‌ها یا املاح سازگار در غلظت‌های بالاتر در سیتوزول با خنثی کردن اثرات مضر تنش شوری همراه بوده است (۱۷).

گیاهان پرولین، قندهای محلول، گلیسین، بتائین و سایر اسمولیت‌ها را برای ارتقای تعادل اسمزی در سطح سلولی سنتز می‌کنند (۱۸). پرولین، به عنوان یک ماده تنظیم کننده اسمزی مهم، در سلول‌های گیاهی در حالت آزاد وجود دارد و دارای وزن مولکولی کم، حلالیت در آب بالا و بدون بار خالص در محدوده pH فیزیولوژیکی است. سلول‌های گیاهی تمایل به تجمع مواد تنظیم کننده اسمزی محلول به‌ویژه بیو سنتز پرولین را دارند تا تنش اسمزی ناشی از تنش شوری را کاهش دهند (۱۹). محتوای پرولین را می‌توان به عنوان شاخص فیزیولوژیکی مقاومت گیاه در برابر تحمل تنش استفاده کرد (۲۰). در جدول ۲ اسمولیت‌های مهم در تنظیم اسمزی تحت تنش شوری در گیاهان ارائه شده است.

جدول ۲- اسمولیت‌های مهم در تنظیم اسمزی تحت تنش شوری در گیاهان

Table 2. Important osmolytes in osmotic regulation under salt stress in plants

اسمولیت‌ها		نقش احتمالی	گونه	تجمع در بافت‌های ویژه	منبع
متابولیت‌های مسئول	پرولین	تنظیم اسمزی، حذف گونه‌های فعال اکسیژن، تثبیت پروتئین، غشا و ساختار درون سلولی	انواع گونه‌های گیاهی مانند *Oryza sativa, Arabidopsis thaliana, Helianthus annuus*	گیاهچه و بذر	(۲۱)
	گلایسین بتائین	تنظیم اسمزی؛ کاهش غلظت گونه‌های فعال اکسیژن و پراکسیداسیون لیپیدی؛ تثبیت غشا و ماکرومولکول	انواع گونه‌های گیاهی مانند *Beta vulgaris, Cyanobacterium, Nicotiana tabacum*	برگ جوان، ریشه	(۲۲)
	کولین-سولفات، ب-آلانین بتائین، هیدروکسی پرولین	تنظیم اسمزی؛ از بین بردن سمیت سولفات	خانواده Plumbaginaceae	برگ، شاخه	(۲۳)

	دی متیل سولفونیوم پروپیونات،	تنظیم اسمزی	جلبک دریایی	سلول جلبک دریایی	(۲۴)
	پلی آمین	تنظیم اسمزی؛ کاهش نشت غشاء؛ تعدیل فعالیت کانال یونی؛ فعال سازی آنزیم آنتی اکسیدانی	انواع گونه‌های گیاهی مانند *Oryza sativa, Arabidopsis thaliana, Spinacia oleracea*	شاخه، ریشه	(۲۵)
پلی یول‌ها	مانیتول	تنظیم اسمزی؛ تثبیت ساختار ماکرومولکولی؛ حذف گونه‌های فعال اکسیژن؛ حفاظت از دستگاه-های فتوسنتزی	انواع گونه‌های گیاهی مانند جلبک دریایی و *Arabidopsis thaliana*	سلول جلبک دریایی، گیاهچه	(۲۶)
	گلوکوزیل گلیسرول	تنظیم اسمزی؛ پایداری تقسیم سلولی	سیانوباکتری دریایی	سلول سیانوباکتری	(۲۷)
	سوربیتول	تنظیم اسمزی؛ تثبیت پروتئین	*Plantago coronopus, Prunus cerasus*	برگ؛ آوند آبکش؛ گیاهچه	(۲۸)
قندهای محلول	ساکارز	تنظیم اسمزی؛ تأثیر بر هموستاز ردوکس؛ حفاظت از ساختار ماکرومولکولی؛ مولکول سیگنال	*Plantago major, Solanum tuberosum,*	سلول سیانوباکتری؛ برگ؛ آوند آبکش	(۲۹)
	گلوکز و فروکتوز	تنظیم اسمزی؛ ذخیره انرژی کربن؛ مولکول سیگنال؛ محافظت از دو لایه لیپیدی	*Oryza sativa, Solanum lycopersicum*	ریشه، برگ، میوه	(۳۰)
قندهای مرکب	رافینوز	تنظیم اسمزی	*Coffea arabica*	برگ	(31)
	ترهالوز	تنظیم اسمزی؛ تثبیت غشاء و پروتئین	*Oryza sativa, Phaseolus vulgaris, Zea mays,*	برگ، ریشه	(۳۲)

۴-۱- تنظیم هورمون‌ها در طول تنش شوری

هورمون‌های گیاهی علاوه بر نقش حیاتی در رشد و نمو گیاه، در سازگاری گیاهان با تنش‌های غیرزیستی نیز دخالت دارند. ABA نقش حیاتی در پاسخ به تنش شوری ایفا می‌کند. در واقع، سطوح بالایی از ABA درون‌زا در برنج، کلزا و ذرت زمانی که تحت تنش شوری رشد کردند، مشاهده شد (۳۳). در پاسخ به تنش اسمزی ناشی از نمک، ABA باز و بسته شدن روزنه را برای تنظیم اسمزی تنظیم می‌کند. در میان هورمون‌ها، JA در مهار رشد ریشه اولیه ناشی از نمک نقش دارد و هورمون اکسین سازوکار سازگاری رشد گیاه را از طریق انعطاف‌پذیری رشد ریشه از طریق تداخل با ABA تنظیم می‌کند (۳۴). تنش شوری بالا باعث تجمع بیش از حد ABA می‌شود و بدین ترتیب توزیع اکسین و رشد جانبی ریشه را مختل می‌کند (۳۵). از سوی دیگر، سیتوکینین‌ها به عنوان تنظیم کننده‌های منفی تحمل به شوری عمل می‌کنند و بر این اساس، تنش شوری منجر به کاهش سطوح درون‌زای سیتوکینین‌ها و افزایش سطح ABA می‌شود (۳۶,

۳۷). براسینوستروئیدها تحمل نمک گیاه را با تعامل با سایر هورمون‌های گیاهی و با ایفای نقش کلیدی در مهار رادیکال‌های اکسیژن فعال تنظیم می‌کنند (۳۸). به طور کلی، هورمون‌های گیاهی مختلف تحت تنش شوری متفاوت عمل می‌کنند و به طور جمعی تعادل بین رشد و پاسخ‌های تنش شوری را کنترل می‌کنند (۳۵).

۲- تحمل به تنش شوری بر اساس عوامل ژنتیکی

توسعه واریته‌های مقاوم به شوری با استفاده از روش‌های متداول و یا به‌نژادی مدرن در مدیریت مؤثر تنش شوری اهمیت زیادی دارد. همانند سایر صفات، برای بهبود تحمل تنش شوری نیز تا حد زیادی از تنوع ژنتیکی موجود در ژرم‌پلاسم های بومی استفاده شده است (۳۹). به طور معمول، ژنوتیپ‌هایی که پاسخ بهتری به تنش شوری ارائه می‌دهند دارای صفات نامطلوب متعددی هستند و بنابراین، از طریق برنامه های اصلاحی کلاسیک انتقال ژن های مطلوب از نژاد های بومی به ارقام پرمحصول در اولویت قرار گرفته است (۴۰) به عنوان مثال، ارقام بومی، که به طور طبیعی به تنش شوری متحمل هستند، در دسترس هستند اما دارای صفات نامطلوبی مانند حساسیت به نور، ارتفاع بلند که آنها را مستعد ورس می‌نماید، عملکرد کم و کیفیت پایین دانه هستند (۴۱).

۳- نقش ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه در افزایش تحمل به شوری در گیاهان

میکروب های مفید خاک، رشد میکروب های بیماری‌زا را در مجاورت ریشه‌های گیاهان محدود می‌کنند، بنابراین «کنترل زیستی» را برای گیاهان فراهم کرده و در عین حال مزایای دیگری را نیز برای آنها به ارمغان می‌آورند. این میکروب های مفید که در مجموع به عنوان میکروب‌های محرک رشد گیاه نامیده می شوند، شامل ریزوباکترها و قارچها هستند. نمونه‌هایی از میکروب‌های محرک رشد گیاه شامل چندین گونه باسیلوس، سودوموناس، ریزوبیوم، آزوسپیریلوم و غیره است. آنها به روش‌های بی شماری به گیاهان مانند ارتقای رشد (همانطور که از نامش پیداست) و کاهش تنش (هم زیستی و هم غیر زنده) کمک می‌کنند. تحقیقات در مورد اثرات مفید میکروب های محرک رشد گیاه در دهه گذشته شتاب قابل توجهی یافته است. در میان تنش‌های غیرزیستی که میکروب‌های محرک رشد گیاه در گیاهان تعدیل می‌کند، تنش شوری می‌باشد (۴۲). احتمالاً میکروب‌های محرک رشد گیاه تحمل شوری را نه‌تنها از طریق ژنتیک، بلکه از طریق سازوکارهای اپی‌ژنتیکی نیز افزایش می‌دهد. چندین گونه از میکروب‌های محرک رشد گیاه نشان داده شده است که تحمل به شوری را در چندین گونه گیاهی از جمله گیاهان زراعی افزایش می‌دهند. برای مثال، سویه‌های میکروب‌های محرک رشد گیاه (*Bacillus licheniformis*) AP6 و (*Pseudomonas plecoglossicida*) PB5 با تحریک فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، تحمل شوری را در آفتابگردان بهبود دادند (۴۳). از مثال های دیگر می‌توان به افزایش تحمل به شوری در بامیه، فلفل دلمه‌ای، جو دوسر و آرابیدوپسیس توسط گونه‌ها و سویه‌های متنوع میکروب‌های محرک رشد اشاره کرد (۴۷-۴۴).

سازگاری‌های مورفولوژیکی به تنش شوری

هنگامی که گیاهان در معرض تنش شوری قرار می‌گیرند، ریشه‌ها اولین اندامی هستند که اطلاعات تنش را درک می‌کنند، که به تدریج به قسمت‌های بالای زمین منتقل می شود. به طور خلاصه، گیاهان مقاوم به شوری با تغییر اندام‌های زیرزمینی برای ایجاد ساختار مورفولوژیکی مناسب برای سازگاری با شرایط نامطلوب، مقاومت بیشتری را نشان می‌دهند. در جدول ۳ خلاصه سازوکارهای گیاهان در تحمل به اثرات نامطلوب تنش شوری نشان داده شده است.

جدول ۳- خلاصه سازوکارهای گیاهان در تحمل به اثرات نامطلوب تنش شوری (۴۸)

Table 3. Summary of plant tolerance mechanisms to the adverse effects of salinity stress (48)

پاسخ گیاه به تنش شوری		
سازگاری‌های مورفولوژیکی	**سازگاری‌های فیزیولوژیکی**	**سازگاری‌های مولکولی**
با تغییر ساختار هر دوی اندام‌های زیرزمینی و اندام‌های هوایی جهت ساخت یک ساختار مورفولوژیک مناسب جهت سازگاری به شرایط نامطلوب	افزایش توانایی تنظیم اسمزی	فعال سازی مسیرهای انتقال سیگنال
	حفظ تعادل یونی سدیم و پتاسیم	القای بیان فاکتور رونویسی
	حفظ پایداری Ph درون سلولی	تنظیم بالای بیان ژن مقاومت به شوری
	افزایش مقاومت به تنش اکسیداتیو	تغییرات اپی ژنتیک
	افزایش سنتز هورمون‌های درونی	

روش‌های اعمال تنش شوری

تنش شوری در مزرعه در جایی امکان‌پذیر است که خاک مزرعه شور باشد و هدایت الکتریکی بالایی داشته باشد و یا آب آبیاری شور باشد. در بیشتر موارد تحقیقات روی تنش شوری در گلخانه و در گلدان یا در اتاقک کشت روی بذر و ظروف پتری انجام می‌شود. به منظور یکنواختی در تکرار آزمایش، پس از تهیه محلول غذایی میزان EC آن اندازه گیری و در صورت نیاز میزان نمک تنظیم می‌گردد. مقدار نمک لازم جهت تهیه سطوح شوری از رابطه ۱ استفاده می‌شود و EC نهایی با EC متر اندازه گیری می‌گردد (۴۹).

$$mg\ NaCl/L = EC \times ۶۴۰ \quad (۱)$$

در جدول ۴ روش‌های مختلف اعمال تنش شوری و اثرات آن روی گونه‌های مختلف گیاهی ارائه شده است.

جدول ۴- نمونه‌هایی از نحوه اعمال تنش شوری، صفات مهم برای اندازه گیری در شرایط تنش شوری و مدیریت آنها در گیاهان

Table 4. Examples of how to apply salinity stress, important traits to measure in salinity stress conditions and their management in plants

نحوه اعمال تنش شوری	گونه گیاهی	اثرات تنش شوری	منبع
	غلات		
۳ سطح شوری (۰، ۵ و ۱۰ دسی‌زیمنس برمتر)	*Triticum aestivum*	کاهش درصد و سرعت جوانه‌زنی و محتوی آب نسبی و غلظت کلروفیل، افزایش غلظت قندهای محلول و اسید امینه پرولین و نشت الکترولیت در شرایط تنش شوری	(۵۰)
۲ سطح شوری (۱ و ۸ دسی زیمنس برمتر)	*Zea mays*	تنش شوری ۸ دسی زیمنس بر متر در مقایسه با شاهد، شاخص سبزینگی، کلروفیل a، ارتفاع بوته، وزن خشک بلال، تعداد دانه در بلال، وزن ۱۰۰ دانه، وزن خشک تک بوته و عملکرد دانه ارقام ذرت را کاهش داد.	(۵۱)
۴ سطح شوری (۰، ۴۴، ۸۸ و ۱۳۲ میلی‌مولار)	*Oryza sativa*	با افزایش شدت تنش، تجمع پرولین، پروتئین و قندهای محلول برگ در گیاهان تحت سطوح شوری افزایش یافت.	(۵۲)

		افزایش سطح تنش شوری سبب کاهش محتوای نسبی کلروفیل و عملکرد دانه گردید.	
۲ سطح شوری (۸ و ۱۶ دسی زیمنس بر متر)	*Hordeum vulgare*	کاهش وزن خشک اندام هوایی و ریشه، ارتفاع گیاه، محتوی کلروفیل و غلظت نیتروژن، فسفر و پتاسیم و افزایش میزان پرولین و همچنی غلظت سدیم اندام هوایی در گیاه جو	(۵۳)
۴ شوری (۰، ۵۰، ۱۵۰ و ۲۵۰ میلی مولار کلریدسدیم)	*Triticum astivum*	تنش شوری به طور معنی‌داری باعث کاهش سطح برگ، طول و عرض برگ و محتوای نسبی آب برگ شد.	(۵۴)
۲ سطح شوری (۰، ۱۰۰ میلی مولار کلرید سدیم)	*Zea mays L.*	تنش شوری باعث کاهش درصد جوانه‌زنی، عملکرد، کلروفیل، سطح برگ، وزن خشک ریشه و ساقه شد اما فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیالیاز را افزایش داد.	(۵۵)
۳ سطح شوری (۰/۲۶، ۵/۸ و ۱۲/۶ دسی زیمنس بر متر)	*Sorghum bicolor*	شوری باعث کاهش وزن تر گیاه، سطح برگ و ارتفاع بوته شد اما فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دسموتاز و پراکسیداز افزایش یافت.	(۵۶)
	سایر گیاهان		
اعمال سطوح شوری ۰، ۴، ۸، ۱۲ و ۱۶ دسی زیمنس بر متر محلول کلرید سدیم	*Carthamus tinctorius*	کاهش وزن خشک ریشه، وزن خشک برگ، وزن خشک ساقه، وزن خشک گیاهچه، طول ساقه، طول ریشه به ترتیب به میزان ۶۰، ۴۴، ۶۸، ۵۵، ۷۶ و ۵۸ درصد در سطح شوری ۱۶ دسی زیمنس بر متر در مقایسه با شاهد	(۵۷)
۴ سطح شوری (۰، ۳ ,۶ , ۹ دسی زیمنس برمتر)	*Nigella sativa L.*	با افزایش غلظت شوری شاخص‌های رشد از قبیل تعداد شاخه جانبی، تعداد برگ و کلروفیل b و میزان فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز و مالون دی آلدئید کاهش پیدا کرد، درحالی‌که با افزایش غلظت شوری مقدار پرولین برگ و کاتالاز افزایش یافت.	(۵۸)
۲ سطح شوری (۰ و ۷۰ میلی مولار کلرید سدیم)	*Solanum toberosum*	تنش شوری موجب کاهش ویژگی‌های رشدی، مقدار پروتئین و فنل و افزایش فعالیت آنتی اکسیدانی و مقدار گلایسین بتائین در بافت‌های سیب زمینی درون شیشه‌ای گردید.	(۵۹)
۲ سطح شوری (۵/۲ و ۱۶/۵ دسی زیمنس بر متر)	*Kochia ecotypes*	تنش شوری در مقایسه با شاهد باعث افزایش پرولین و کاهش عملکرد دانه و کربوهیدرات‌های محلول شد و تغییرات عملکرد بیولوژیک، پتانسیل اسمزی، محتوای نسبی آب برگ و فنل کل معنی‌دار نشد.	(۶۰)
۴ سطح (۰، ۲۰۰، ۲۵۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم)	*Peganum harmala*	تنش شوری باعث افزایش پرولین، آنزیم کاتالاز و پروتئین و کاهش کلروفیل برگ شد.	(۶۱)

۵ سطح (۰، ۲/۵، ۵، ۷/۵ و ۱۰ دسی زیمنس برمتر)	*Lamellia ibrica*	کاهش صفات جوانه‌زنی، رنگیزه‌های فتوسنتزی و افزایش فعالیت آنزیم های کاتالاز و پراکسیداز در تنش شوری	(۶۲)
۳ سطح شوری (۱/۵، ۵ و ۱۰ دسی زیمنس بر متر)	*Brassica napus* L.	تنش شوری باعث کاهش بیوماس کل، طول ساقه، طول ریشه، وزن خشک ریشه، تعداد غلاف در بوته، تعداد دانه در غلاف، وزن ۱۰۰۰ دانه، شاخص سبزینگی و محتوای نسبی آب برگ شد ولی درصد نشت یونی را افزایش داد.	(۶۳)
۳ سطح شوری (۰، ۳۰۰۰ و ۶۰۰۰ میلی گرم بر لیتر کلرید سدیم)	*Helianthus annuus*	شوری باعث کاهش شاخص‌های رشد، رنگدانه‌های فتوسنتزی مانند کلروفیل، کاروتنوئید، نیتروژن، فسفر، پتاسیم، منیزیم، عملکرد دانه، درصد روغن و درصد پروتئین شد.	(۶۴)

در جدول ۴ نحوه اعمال تنش شوری و اثرات آن روی گونه‌های مختلف گیاهی که توسط محققان مختلف انجام پذیرفته، آورده شده است و محققان می‌توانند از نتایج فوق در کارهای خود استفاده و همچنین آزمایشات تکمیلی انجام دهند.

صفات مؤثر در شرایط تنش شوری

از صفات مختلفی برای ارزیابی اثرات تنش شوری در گیاهان زراعی استفاده می‌شود که مهمترین آنها عبارتند از:

محتوای رنگیزه‌های گیاهی، محتوای پرولین، محتوای آب نسبی برگ، غلظت یون‌های عناصر ماکرو و میکرو، دمای گیاه، آنزیم‌ها، پراکسیداسیون لیپیدها و نشت یونی.

روش‌های مدیریت تنش شوری

۱-ایجاد ارقام متحمل با روش‌های به‌نژادی کلاسیک، مولکولی و مهندسی ژنتیک

۲-شستشوی خاک مهمترین عامل حذف شوری از مزارع می‌باشد که بهتر است در فصول سرد انجام شود چون منابع آبی بیشتری در دسترس می‌باشد و زمین زیر کشت نیست.

۳-اصلاح ساختمان خاک و جایگزینی سدیم با کلسیم: با افزودن گوگرد و سولفات کلسیم می‌توان انجام داد.

۴-کاهش تبخیر از سطح خاک که می‌توان با مالچ‌پاشی، نگه‌داشتن بقایای کشت قبلی در سطح خاک، جمع‌آوری گیاهان وجین شده و علف‌های هرز و قرار دادن آن‌ها بین ردیف‌های کشت انجام داد.

۵-کاشت صحیح بذر در دو طرف پشته و در روش کرت در زمین کاملاً مسطح و هموار تا از تشکیل پشته نمک جلوگیری شود.

۶-کاشت گیاهان متحمل به شوری در خاک‌های شور مانند گونه‌های مقاوم‌تر چغندرقند، پنبه، ذرت خوشه‌ای، جو، شبدر و یونجه.

۷-افزایش مواد آلی خاک: مواد آلی بار منفی دارد و یون‌های مثبت را به خود جذب می‌کند و خاصیت بافری دارد.

۸-به کاربردن عناصر غذایی مانند نیتروژن، فسفر، نیکل، روی، منگنز و پتاسیم (۶۵).

۹-استفاده از منابع خارجی محافظ های گیاهی: محافظ های اسمزی، هورمون‌های گیاهی، آنتی اکسیدان‌ها، ملکول‌های علامت دهنده و برخی عناصر به عنوان یک روش کم هزینه و کارامد اخیراً در جهت بالا بردن توان مقاومتی گیاهان در شرایط محیطی تنش‌زا مورد توجه بسیاری از محققان و کشاورزان قرار گرفته است. تنظیم کننده‌های اسمزی متفاوتی در این زمینه استفاده می شود که در اکثر موارد سودمندی آنها گزارش شده است. این محافظ های گیاهی قادرند در کنار ارتقای تحمل تنش ها، رشد و عملکرد گیاه را نیز افزایش دهند. بنابراین می‌توان اظهار داشت استفاده مناسب از این دسته مواد می‌تواند به عنوان یکی از راه کارهای مدیریتی بسیار مهم در افزایش توان تحمل تنش های گوناگون در گیاهان زراعی مطرح گردد (۶۶، ۶۷). این ترکیبات معمولاً به صورت پیش تیمار بذر قبل از کشت و یا به صورت محلول‌پاشی در مراحل مختلف رشد گیاه به کار برده می‌شوند. به عقیده سئو و همکاران (۶۸) در مورد محلول‌های سازگار، نقش عمده آنها، عایق کردن سلول‌های گیاهی از صدمات ناشی از تنش توسط تعدیل اسمزی، تثبیت

ساختار پروتئین‌های کلیدی مانند رابیسکو و حفظ دستگاه فتوسنتزی می باشد. بنابراین، به علت اینکه برخی از این ترکیبات اجزای سلولی را از صدمه پسابیدگی حفظ می‌کنند به آنها تنظیم کننده ا سمزی گویند. در سال‌های اخیر ا ستفاده از منابع خارجی محافظ های گیاهی مانند؛ محافظ های اسمزی (مانند: پرولین و گلایسین بتایین)، هورمون‌های گیاهی (نظیر: آبسیزیک اسید، سالسیلیک اسید، جیبرلیبک اسید، جاسمونیک ا سید، برا سینو ا ستروئیدها و پلی آمین‌ها)، آنتی‌اک سیدان‌ها (از جمله: گلوتاتیون، آسکوربیک اسید و توکوفرول)، عناصر ریز مغذی (مانند: آهن و روی) و عناصر کمیاب (نظیر: سیلیکون و سلنیوم) در تعدیل خسارات ایجاد شده توسط تنش‌های غیر زیستی در گیاهان بسیار مؤثر شناخته شده‌اند. این استراتژی به دلیل کارآیی بالا، سهولت استفاده، کم هزینه بودن و عدم نیاز به تجهیزات پی شرفته توجهات زیادی را به خود جلب نموده ا ست. از سوی دیگر استفاده از منابع خارجی محافظ های گیاهی ظرفیت قابل قبولی را برای افزایش رشد، عملکرد و ارتقای توانایی تحمل گیاه در شرایط نامساعد محیطی نشان داده است (۶۹). ساز و کار تحمل به شوری در بعضی گیاهان زراعی در جدول ۵ ارائه شده است.

جدول ۵- ساز و کارهای تحمل به شوری در گیاهان (۷۰)

Table 5. Salt tolerance mechanisms in plants (70)

گیاه	ساز و کار
برنج	دفع سدیم – ذخیره سدیم در برگ‌های پیر
ذرت	دفع سدیم
گندم	کمی دفع سدیم – ذخیره سدیم در واکوئول برگ
جو	برداشت کنترل شده سدیم –ذخیره سدیم در واکوئول برگ
لوبیا	دفع سدیم – انتقال از برگ به ریشه

تنش اکسیداتیو

تنش‌های محیطی تغییرات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی وسیعی را در گیاه موجب می‌شوند. در شرایط تنش گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) مانند رادیکل‌های سوپرکسیداز (O^{2-}) اکسیژن منفرد (O^{1-}) رادیکال هیدروکسیل (OH^{-}) تولید می‌شود که باعث صدمه به ساختار سلولی، پروتئین‌ها، غشاء سلولی، کربوهیدرات‌ها، اسیدهای نوکلوئیک و در نهایت مرگ سلول می‌شود (۷۱). گیاهان برای مقابله با اثرات منفی ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن از یک سیستم پیچیده دفاعی استفاده می‌کنند. آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی یا غیر آنزیمی نقش بسیار مهمی در حفاظت گیاهان در مقابله با آسیب‌های اکسیداتیو دارند. سوپر اکسید دیسموتاز، کاتالاز، پروکسیداز، آسکوربات پراکسیداز، گلوتاتیون ردوکتاز از آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و اسید اسکوریک، گلوتاتیون، کارتنوئیدها و توکروفرول‌ها از آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی محسوب می‌شوند که می‌تواند صدمات ناشی از گونه های فعال اکسیژن را کاهش دهند (۷۲). اگرچه هم تولید آنتی اکسیدان‌های آنزیمی و هم غیرآنزیمی در شرایط تنش به عنوان یک سازوکار دفاعی گیاه سنتز می‌شوند امّا می‌توان با کاربرد خارجی محافظت کننده‌های اسمزی، هورمون یا شبه هورمون-های گیاهی، سنتز این آنتی‌اکسیدان‌ها را افزایش داد (۷۳).

مدیریت تنش اکسیداتیو

انواع مختلفی از مواد جهت کاهش اثرات تنش مورد استفاده قرار گرفته است. گلایسین بتائین به عنوان محافظ اسمزی، اسید سالیسیلیک به عنوان یک شبه هورمون و سدیم نیتروپروساید به عنوان یک دهنده NO از جمله این مواد می‌باشند. گلایسین بتائین یکی از معمولی‌ترین و فراوان‌ترین مواد آلی است که در بسیاری از گونه‌های گیاهی خصوصاً شورزی‌ها در پاسخ به انواع تنش‌های محیطی سنتز می‌شود. اگرچه سنتز این ماده به عنوان

یک واکنش طبیعی در گیاهان در پاسخ به تنش صورت می‌گیرد امّا اثرات مفید کاربرد خارجی این ماده در کاهش اثرات تنش‌های محیطی در بسیاری از مطالعات گزارش شده است. در زیره سبز گزارش شده است عملکرد دانه تحت تاثیر نوع مواد اسمولیته مصرفی (اسید سالیسیلیک و گلایسین بتائین) قرار نگرفت اما استفاده از اسید سالیسیلیک سبب افزایش بیشتر عملکرد دانه نسبت به مصرف گلایسین بتائین شد (۷۴).

برازینوا ستروئیدها[1] هورمون‌های استروئیدی هستند که رشد و نمو گیاه را تنظیم می‌کنند. پژوهش ها نشان می‌دهد که برازینواستروئیدها می‌توانند موجب طیف گسترده‌ای از پاسخ‌های سلولی مثل طویل شدن ساقه رشد لوله دانه گرده، القا بیوسنتز اتیلن، فعال کردن پمپ پروتون و تنظیم بیان ژن شود (۷۵). گزارش شده است کاربرد برازینوا ستروئیدها از راه بیان ژن‌های مربوط به آنزیم کاتالاز و کلروفیل موجب افزایش تحمل گیاه به خشکی می‌گردد (۷۶). لی و فنگ (۷۷) نشان دادند که مصرف برازینواستروئید می‌تواند از طریق افزایش محتوای آب نسبی، قندهای محلول، پرولین، کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز، اثرات تنش رطوبتی را در گیاهچه‌های یک گیاه زینتی (*Xanthoceras sorbifolia*) کاهش داده و مقاومت آن را به تنش خشکی افزایش داد. سدیم نیتروپروساید[2] (SNP) ماده تولیدکننده اکسید نیتریک (NO) به شمار می‌رود (۷۷). SNP از طرف دیگر هم می‌تواند به عنوان واسطه در عمل تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی و متابولیسم ROS شرکت کند و هم در انتقال پیام و همچنین پاسخ به تنش‌های زیستی و غیره زیستی تأثیرگذار باشد (۷۸). اعتقاد بر این است که این ماده دارای نقش دوگانه است. ممکن است سمی یا حفاظتی باشد و این بستگی به غلظت آن، نوع گیاه، بافت گیاهی، سن گیاه، و نوع تنش وارده به گیاه دارد (۷۹). مطالعات آزمایشگاهی نشان داده است که کاربرد خارجی گلایسین بتائین سبب افزایش پایداری و استحکام ساختار کلروفیل، فعالیت آنزیمی و ترکیبات پروتئینی می‌شود که این عوامل دیواره سلولی را در مقابل اثرات منفی تنش‌های محیطی محافظت می‌کند (۸۰).

افزایش مقاومت در برابر آسیب اکسیداتیو از طریق آنزیم های آنتی اکسیدانی و آنتی اکسیدان‌ها

تنش اسمزی و یونی ناشی از تنش شوری بیشتر منجر به تولید و تجمع گونه‌های فعال اکسیژن مانند پراکسید هیدروژن و رادیکال‌های هیدروکسیل می‌شود. گونه‌های فعال اکسیژن انباشته شده عملکرد طبیعی فیزیولوژیکی سلول‌ها را مختل و در نتیجه اختلالات متابولیکی ایجاد می‌کند. مجموعه‌ای از سیستم‌های مهارکننده شامل آنزیم‌های آنتی اکسیدان و آنتی اکسیدان‌ها برای کاهش تنش گونه‌های فعال اکسیژن در گیاهان وجود دارد. آنزیم‌های آنتی اکسیدانی اصلی شامل سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسید، گلوتاتیون پراکسیداز، گلوتاتیون ردوکتاز و اسید اسکوربیک پراکسیداز می‌باشند. سوپراکسید دیسموتاز اولین خط دفاعی سیستم آنتی اکسیدانی در گیاهان است و می‌تواند مولکول‌های سوپراکسید انباشته شده را به اکسیژن و پراکسید هیدروژن تبدیل کند، پس از آن کاتالاز، پراکسید و اسید اسکوربیک پراکسیداز، پراکسید هیدروژن را به آب و اکسیژن تبدیل می‌کنند. علاوه بر این، این آنزیم‌ها باهم کار می‌کنند تا ساختار غشایی را از مالون دی آلدئید تولید شده از پراکسیداسیون لیپیدی، محافظت کنند. آنتی اکسیدان‌ها عمدتاً شامل گلوتاتیون، اسید اسکوربیک، مانیتول، فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها و ویتامین E هستند. این ترکیبات در قسمت‌های مختلف سلول‌ها برای تنظیم تعادل گونه‌های فعال اکسیژن در سلول‌ها توزیع می‌شوند. بر اساس عملکرد آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و آنتی اکسیدان‌ها، می‌توان با همکاری این دو آسیب وارده به سلول‌های ناشی از تنش شوری را کاهش داد. مطالعه بر روی برنج نشان داد که غشای سلولی به شدت تحت تاثیر تنش شوری آسیب دیده است و محتوای مالون دی آلدئید و پراکسید هیدروژن به طور قابل توجهی افزایش یافته است که سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی گیاهان را تحریک می‌کند. فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی مانند سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسید، گلوتاتیون پراکسیداز و اسید اسکوربیک پراکسیداز به طور قابل توجهی افزایش یافت. پس از استفاده از محلول ۹۸

1- Brassinosteroids

2- Sodium nitroprusside

درصد از آنتی اکسیدان‌های خارجی آنتوسیانین طبیعی، ویژگی‌های فنوتیپی مختل شده مانند پژمردگی، آسیب کلروفیل و مرگ سلولی برطرف شد و گونه‌های فعال اکسیژن انباشته شده پاکسازی شد (۸۱). بسیاری از مطالعات نشان داده‌اند که استفاده از ترکیبات خارجی مانند سولفید هیدروژن، گاما آمینو بوتیریک اسید، ۲۸-هموبراسینولید، ۲۴-اپی براسینولید، ملاتونین، اسید سالیسیلیک، کینتین، اسید جاسمونیک و اکسید نیتریک باعث ایجاد تحمل به تنش شوری از طریق تنظیم بالای سیستم ضد اکسیدانی، چرخه گلوتاتیون-آسکوربات و سیستم گلی اکسیالاز در گیاهان مختلف مانند سویا، خربزه، فلفل و گوجه فرنگی می‌شود که نشان دهنده نقش حیاتی سیستم آنتی اکسیدانی در پاسخ به تنش می‌باشد (۸۹-۸۲). در جدول ۶ تعدیل کننده های آنزیمی مهم برای کاهش اثرات گونه های اکسیژن فعال تحت تنش شوری در گیاهان نشان داده شده است.

جدول ۶- تعدیل کننده‌های مهم آنزیمی برای کاهش اثرات گونه‌های اکسیژن فعال تحت تنش شوری در گیاهان

Table 7. Important enzyme scavengers to reduce the effects of reactive oxygen species under salt stress in plants

نام آنزیم تعدیل کننده	واکنش مربوطه	گونه	بافت	منبع
سوپراکسید دیسموتاز	باعث تبدیل رادیکال‌های اکسیژن به پراکسید هیدروژن و اکسیژن می‌شود	*Oryza sativa, Helianthus annuus, Beta vulgaris, Triticum aestivum*	گیاهچه، برگ، ریشه	(۹۰)
آسکوربات پراکسیداز	پراکسید هیدروژن را با اسید آسکوربیک ترکیب کرده و به آب و دی هیدرو آسکوربات تبدیل می‌کند.	*Lactuca sativa, Oryza sativa*	گیاهچه، برگ، ریشه	(۹۱)
کاتالاز	باعث تبدیل پراکسید هیدروژن به آب و اکسیژن می-شود.	*Brassica juncea, Lactuca sativa, Oryza sativa*	گیاهچه، برگ، ریشه	(۹۲)
گایاکول پراکسیداز	پراکسید هیدروژن را با دی هیدرو آسکوربات ترکیب کرده و به آب و گلوتاتیون دی سولفید تبدیل می-کند.	*Oryza sativa*	گیاهچه، برگ، ریشه	(۹۲)
دی هیدرو آسکوربات ردوکتاز	دی هیدرو آسکوربات را گلوتاتیون احیا ترکیب کرده و به اسید آسکوربیک و گلوتاتیون دی سولفید تبدیل می‌کند.	*Oryza sativa*	گیاهچه	(۹۳)
مونو دی هیدرو آسکوربات ردوکتاز	مونودی هیدرو آسکوربات را با نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید (NADH) ترکیب کرده و به اسید آسکوربیک و نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید (NAD) تبدیل می‌کند.	*Oryza sativa*	گیاهچه	(۹۴)

گلوتاتیون پراکسیداز	گلوتاتیون دی سولفید را با نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید فسفات (NADPH) ترکیب کرده و به گلوتاتیون احیا و آدنین دی نوکلئوتید فسفات اکسید شده (NAD^+) تبدیل می‌کند.	*Oryza sativa, Brassica juncea*	گیاهچه، برگ، ریشه	(۹۲)

نتیجه‌گیری

در سطح جهان، شوری خاک یکی از چالش‌های بزرگی است که گیاهان با آن مواجه هستند، که منجر به کاهش قابل توجه عملکرد گیاه و کاهش سلامت خاک می‌شود. بیش از ۱۰۰ سال تحقیق در مورد شوری منجر به درک درستی از جنبه‌های مختلف زیست شناسی تنش شوری گیاهان، از جمله علل، پیامدها و سازوکارهای تحمل تنش در سطح مولکولی شده است. تنش‌های گیاهی به‌طورکلی به دو دسته تنش‌های زیستی و تنش‌های غیرزیستی تقسیم می‌شوند. تنش زیستی در گیاهان به‌وسیله جانداران (موجودات زنده) به‌ویژه توسط ویروس‌ها، باکتری‌ها، قارچ‌ها، نماتدها، آفات (حشرات) و علف‌های هرز ایجاد می‌شود. در مقابل تنش‌های غیرزیستی به‌وسیله عوامل محیطی مانند خشکی، گرما، سرما، شوری و عناصر سنگین ایجاد می‌شوند. تنش شوری در کلیه مراحل مختلف رشد و نمو گیاهان تاثیرات نامطلوبی می‌گذارند و در نهایت سبب کاهش عملکرد می‌شوند. مکانیزم‌های تحمل شوری را می‌توان به هموستازی (شامل هموستازی یونی و تنظیم اسمزی)، کنترل صدمات ناشی از تنش (جبران صدمات و خنثی سازی مسمومیت) و تنظیم رشد دسته‌بندی کرد. برای مطالعه و اعمال تنش شوری در مزرعه در جایی امکان‌پذیر است که خاک مزرعه شور باشد و هدایت الکتریکی بالایی داشته باشد و یا آب آبیاری شور باشد. در بیشتر موارد تحقیقات روی تنش شوری در گلخانه و در گلدان یا در اتاقک کشت روی بذر و پتری دیش‌ها انجام می‌شود. برای مدیریت و کاهش اثرات تنش شوری از روش‌هایی مانند (استفاده از محافظ‌های اسمزی خارجی مانند پرولین و گلیسین بتایین، هورمون‌های گیاهی مانند آبسیزیک اسید، سالسیلیک اسید (آسپرین)، جیبرلیک اسید، جاسمونیک اسید، براسینو استرویید‌ها و پلی‌آمین‌ها، آنتی‌اکسیدان‌ها مانند گلوتاتیون، آسکوربیک اسید (ویتامین C) و توکوفرول (ویتامین E)، عناصر ریز مغذی مانند؛ آهن و روی، عناصر کمیاب مانند سیلیکون و سلنیوم) استفاده می شود. همچنین از راهکارهایی مانند (شستشوی خاک، اصلاح ساختمان خاک و جایگزینی سدیم با کلسیم، کاهش تبخیر از سطح خاک، کاشت صحیح بذر، کاشت گیاهان متحمل به شوری در خاک‌های شور، افزایش مواد آلی خاک و به کاربردن عناصر غذایی مانند نیتروژن، فسفر، نیکل، روی، منگنز و پتاسیم) جهت تعدیل اثرات تنش شوری می‌توان استفاده نمود. هنوز مکانیسم‌های ناشناخته زیادی در تنظیم مولکولی تنش شوری وجود دارد. گیاهان به روش‌های مختلف به تنش شوری واکنش نشان می‌دهند و این فرآیند پیچیده‌ای است که باید روی آن تحقیقات بیشتری انجام شود. همچنین پیشنهاد می‌شود راه‌کارهای مقابله با تنش شوری و اکسیداتیو به صورت جداگانه و تخصصی روی گیاهان مختلف مانند غلات، گیاهان روغنی، گیاهان قندی، گیاهان دارویی و غیره انجام گیرد.

References

1. FAO. Food and Agriculture Organization. FAO statistical yearbook: FAO; 2012.
2. Momeni A. Geographical distribution and salinity levels of soil resources of Iran. Iranian Journal of Soil Research. 2011; 24(3): 203-15.
3. Farrokhi A, Galshi A. Investigation of the effect of salinity, seed size and their interactions on intensity, seed conversion efficiency and soybean seedling growth. Agricultural Sciences of Iran. 2004; 36(5): 124-32.
4. Saeed F, Kang SA, Amin M. Performance of genotypes at different

sowing dates on yield and quality traits in Gossypium hirsutum. International Journal of Agriculture and Crop Sciences. 2014; 7(5): 274.

5. Mir Mohammadi Meybodi SA, Gharayazi MB. Physiological and correctional aspects of salinity stress of crops: Isfahan University of Technology Publications; 2003.
6. Khoshghoftarmanesh AH. Principles of Plant Nutrition: Isfahan University of Technology Publications; 2008.
7. Faraji S, Hashemi-Petroudi SH, Najafi-Zarrini H, Ranjbar G. Characterization and expression profiling of AlPKL gene in response to salinity stress and recovery conditions in halophyte Aeluropus littoralis. Crop Biotechnology. 2018; 7(20):13-27.
8. Sorkhi F, Fateh M. The effect of seed pretreatment with salicylic acid on germination indices of rapeseed seedlings under salinity stress. Journal of Seed Research. 2018; 7(3): 17-26.
9. Naidoo G, Naidoo Y. Effects of salinity and nitrogen on growth, ion relations and proline accumulation in Triglochin bulbosa. Wetlands Ecology and Management. 2001; 9: 491-7.
10. Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. Plant, cell & environment. 2002; 25(2): 239-50.
11. James RA, Blake C, Byrt CS, Munns R. Major genes for Na+ exclusion, Nax1 and Nax2 (wheat HKT1; 4 and HKT1; 5), decrease Na+ accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions. Journal of Experimental Botany. 2011; 62(8): 2939-47.
12. Rahnama A, James RA, Poustini K, Munns R. Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. Functional Plant Biology. 2010; 37(3): 255-63.
13. Munns R. Genes and salt tolerance: bringing them together. New phytologist. 2005; 167(3): 645-63.
14. Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. Annu Rev Plant Biol. 2008; 59: 651-81.
15. Yeo A, Flowers T. Salinity resistance in rice (*Oryza sativa* L.) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils. Functional Plant Biology. 1986; 13(1): 161-73.
16. Carden DE, Walker DJ, Flowers TJ, Miller AJ. Single-cell measurements of the contributions of cytosolic Na+ and K+ to salt tolerance. Plant physiology. 2003; 131(2): 676-83.
17. Verslues PE, Agarwal M, Katiyar-Agarwal S, Zhu J, Zhu JK. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. The Plant Journal. 2006; 45(4): 523-39.
18. Kishor PK, Sangam S, Amrutha R, Laxmi PS, Naidu K, Rao KS, et al. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. Current Science. 2005: 424-38.
19. Silveira JAG, de Almeida Viégas R, da Rocha IMA, Moreira ACdOM, de Azevedo Moreira R, Oliveira JTA. Proline accumulation and glutamine synthetase activity are increased by salt-induced proteolysis in cashew leaves. Journal of Plant Physiology. 2003;160(2):115-23.
20. Toyooka K, Goto Y, Asatsuma S, Koizumi M, Mitsui T, Matsuoka K. A mobile secretory vesicle cluster involved in mass transport from the

Golgi to the plant cell exterior. The Plant Cell. 2009; 21(4): 1212-29.

21. Mansour MMF, Ali EF. Glycinebetaine in saline conditions: an assessment of the current state of knowledge. Acta Physiologiae Plantarum. 2017; 39:1-17.
22. Banu MNA, Hoque MA, Watanabe-Sugimoto M, Matsuoka K, Nakamura Y, Shimoishi Y, et al. Proline and glycinebetaine induce antioxidant defense gene expression and suppress cell death in cultured tobacco cells under salt stress. Journal of Plant Physiology. 2009; 166(2): 146-56.
23. Hanson AD, Rathinasabapathi B, Rivoal J, Burnet M, Dillon MO, Gage DA. Osmoprotective compounds in the Plumbaginaceae: a natural experiment in metabolic engineering of stress tolerance. Proceedings of the National Academy of Sciences. 1994; 91(1): 306-10.
24. Ito T, Asano Y, Tanaka Y, Takabe T. Regulation of biosynthesis of dimethylsulfoniopropionate and its uptake in sterile mutant of *Ulva pertusa* (chlorophyta) 1. Journal of Phycology. 2011; 47(3): 517-23.
25. Zapata PJ, Serrano M, García-Legaz MF, Pretel M, Botella M. Short term effect of salt shock on ethylene and polyamines depends on plant salt sensitivity. Frontiers in Plant Science. 2017; 8: 855.
26. Slama I, Abdelly C, Bouchereau A, Flowers T, Savouré A. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. Annals of botany. 2015; 115(3): 433-47.
27. Ferjani A, Mustardy L, Sulpice R, Marin K, Suzuki I, Hagemann M, et al. Glucosylglycerol, a compatible solute, sustains cell division under salt stress. Plant Physiology. 2003; 131(4): 1628-37.
28. Pommerrenig B, Papini-Terzi FS, Sauer N. Differential regulation of sorbitol and sucrose loading into the phloem of Plantago major in response to salt stress. Plant Physiology. 2007; 144(2): 1029-38.
29. Eggert E, Obata T, Gerstenberger A, Gier K, Brandt T, Fernie AR, et al. A sucrose transporter-interacting protein disulphide isomerase affects redox homeostasis and links sucrose partitioning with abiotic stress tolerance. Plant, Cell & Environment. 2016; 39(6): 1366-80.
30. Boriboonkaset T, Theerawitaya C, Yamada N, Pichakum A, Supaibulwatana K, Cha-Um S, et al. Regulation of some carbohydrate metabolism-related genes, starch and soluble sugar contents, photosynthetic activities and yield attributes of two contrasting rice genotypes subjected to salt stress. Protoplasma. 2013; 250: 1157-67.
31. Dos Santos TB, Budzinski IG, Marur CJ, Petkowicz CL, Pereira LF, Vieira LG. Expression of three galactinol synthase isoforms in Coffea arabica L. and accumulation of raffinose and stachyose in response to abiotic stresses. Plant Physiology and Biochemistry. 2011; 49(4): 441-8.
32. Henry C, Bledsoe SW, Griffiths CA, Kollman A, Paul MJ, Sakr S, et al. Differential role for trehalose metabolism in salt-stressed maize. Plant Physiology. 2015; 169(2): 1072-89.

33. Ryu H, Cho Y-G. Plant hormones in salt stress tolerance. Journal of Plant Biology. 2015; 58: 147-55.
34. Ahmad P, Rasool S, Gul A, Sheikh SA, Akram NA, Ashraf M, et al. Jasmonates: multifunctional roles in stress tolerance. Frontiers in Plant Science. 2016; 7: 813.
35. Formentin E, Barizza E, Stevanato P, Falda M, Massa F, Tarkowskà D, et al. Fast regulation of hormone metabolism contributes to salt tolerance in rice (*Oryza sativa* spp. Japonica, L.) by inducing specific morpho-physiological responses. Plants. 2018; 7(3): 75.
36. Talla SK, Panigrahy M, Kappara S, Nirosha P, Neelamraju S, Ramanan R. Cytokinin delays dark-induced senescence in rice by maintaining the chlorophyll cycle and photosynthetic complexes. Journal of Experimental Botany. 2016; 67(6): 1839-51.
37. Zwack PJ, Rashotte AM. Interactions between cytokinin signalling and abiotic stress responses. Journal of Experimental Botany. 2015; 66(16): 4863-71.
38. Zhu J-K. Abiotic stress signaling and responses in plants. Cell. 2016;167(2):313-24.
39. Solis CA, Yong MT, Vinarao R, Jena K, Holford P, Shabala L, et al. Back to the wild: on a quest for donors toward salinity tolerant rice. Frontiers in Plant Science. 2020; 11: 323.
40. Wang F, Jing W, Zhang W. The mitogen-activated protein kinase cascade MKK1–MPK4 mediates salt signaling in rice. Plant Science. 2014; 227: 181-9.
41. Qin H, Li Y, Huang R. Advances and challenges in the breeding of salt-tolerant rice. International Journal of Molecular Sciences. 2020; 21(21): 8385.
42. Numan M, Bashir S, Khan Y, Mumtaz R, Shinwari ZK, Khan AL, et al. Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: a review. Microbiological Research. 2018; 209: 21-32.
43. Yasmeen T, Ahmad A, Arif MS, Mubin M, Rehman K, Shahzad SM, et al. Biofilm forming rhizobacteria enhance growth and salt tolerance in sunflower plants by stimulating antioxidant enzymes activity. Plant Physiology and Biochemistry. 2020; 156: 242-56.
44. Chang YN, Zhu C, Jiang J, Zhang H, Zhu JK, Duan CG. Epigenetic regulation in plant abiotic stress responses. Journal of Integrative Plant Biology. 2020; 62(5): 563-80.
45. Sapre S, Gontia-Mishra I, Tiwari S. Klebsiella sp. confers enhanced tolerance to salinity and plant growth promotion in oat seedlings (*Avena sativa*). Microbiological Research. 2018; 206: 25-32.
46. Yasin NA, Akram W, Khan WU, Ahmad SR, Ahmad A, Ali A. Halotolerant plant-growth promoting rhizobacteria modulate gene expression and osmolyte production to improve salinity tolerance and growth in *Capsicum annum* L. Environmental Science and Pollution Research. 2018; 25: 23236-50.
47. Chu TN, Tran BTH, Van Bui L, Hoang MTT. Plant growth-promoting rhizobacterium Pseudomonas PS01 induces salt tolerance in Arabidopsis thaliana. BMC research notes. 2019; 12(1): 1-7.
48. Fang S, Hou X, Liang X. Response mechanisms of plants under saline-

alkali stress. Frontiers in Plant Science. 2021; 12: 667458.
49. Fageria NK. Increasing the yield of crops.: Publications University of Mashhad; 1998. p. 460.
50. Abhari A, Shamsabadi M. Physiological study of salinity tolerance of wheat cultivars. . Fourth International Conference on Agriculture, Natural Resources and Sustainable Environment 2018.
51. Molazem D. Investigation of yield, yield components and indices of salt tension tolerance in maize cultivars. Crop Physiology Journal. 2018; 10(39): 93-111.
52. Majidi-Mehr A, Amiri-Fahliani R. Evaluation of reaction of some rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to salinity stress at seedling stage. Environmental Stresses in Crop Sciences. 2020; 13(4): 1293-306.
53. Khodadadi R, Nasrabadi R, Olamaee M, Movahedi-Naini S. Effect of Azotobacter and Azospirillum on growth and physiological characteristics of barley (*Hordeum vulgare*) under salinity stress. Journal of Water and Soil. 2020; 34(3).
54. Abd El-Moneim D, Alqahtani M, Abdein M, Germoush M. Drought and salinity stress response in wheat: physiological and TaNAC gene expression analysis in contrasting Egyptian wheat genotypes. Journal of Plant Biotechnology. 2020; 47: 1-14.
55. Noreen Z, Zulfiqar AR, Saqib M. Effect of salinity stress on various growth and physiological attributes of two contrasting maize genotypes. Brazilian Archives of Biology and Technology. 2020; 63.
56. Ibrahim H, Eldeen M, Adam Ali AY, Zhou G, Ibrahim Elsiddig AM, Zhu G, et al. Biochar application affects forage sorghum under salinity stress. Chilean Journal of Agricultural Research. 2020; 80(3): 317-25.
57. Gholinezhad A, Majlisi A, Talibzadeh s, Salmanpour v, Sajedi N. The effect of different levels of salinity stress on seedling growth of safflower cultivars under greenhouse conditions. New Agriculture Findings. 2014; 8(2): 173-83.
58. Talei D. Morphophysiological reactions of Nigella sativa L. to salicylic acid under salinity stress. Environmental Stresses in Crop Sciences. 2019; 12(3).
59. Mohammadi Z, Motallebi Azar AR, Zaree Nahandi F, Tarinejad AR, Gohari GR. Effect of sodium nitroprusside on physiological and biochemical response of Solanum tuberosum cv. Agria under salinity stress and in vitro condition. Journal of Plant Production. 2019; 26(1): 155-67.
60. Nabati J, Kafi M, Masoumi A, Zare Mehrjerdi M, Boroumand Rezazadeh E, Khaninejad S. Salinity stress and some physiological relationships in Kochia (*Kochia scoparia*). Environmental Stresses in Crop Sciences. 2018; 11(2): 401-12.
61. Nazarpoor S, Salimi A, Zaidi S. Evaluating the effect of the salinity stress of different salts of soil salts in Iran on some of the physiological and biochemical responses of Harmala (*Peganum harmala* L.). Journal of Plant Process and Function. 2020; 9(39): 311-29.
62. Mousavi SA, Aghighi Shahverdi M. Nutrient effect of seed priming with

selenium on germination and physiological characteristics of urban ballast under salinity stress. Journal of Seed Research. 2021; 10(2): 65-76.

63. Naveed M, Sajid H, Mustafa A, Niamat B, Ahmad Z, Yaseen M, et al. Alleviation of salinity-induced oxidative stress, improvement in growth, physiology and mineral nutrition of canola (*Brassica napus* L.) through calcium-fortified composted animal manure. Sustainability. 2020; 12(3): 846.
64. Abd El-Hameid AR, Sadak MS. Impact of glutathione on enhancing sunflower growth and biochemical aspects and yield to alleviate salinity stress. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology. 2020; 29: 101744.
65. Pishbin N. The role of osmotic modulators in salinity and drought stress. Conference of Agricultural Regions, Axis of Growth and Development 2009. p. 103-10.
66. Azooz MM, Ahmad P. Legumes under environmental stress: yield, improvement and adaptations: John Wiley & Sons Inc.; 2015.
67. Ahmad P, Azooz MM, Prasad MNV. Ecophysiology and responses of plants under salt stress: Springer; 2013.
68. Suo J, Zhao Q, David L, Chen S, Dai S. Salinity Response in Chloroplasts: Insights from Gene Characterization. Int J Mol Sci. 2017; 18(5).
69. Namvar A, Hadi H, Seyed Sharifi R. Role of exogenous phytoprotectants in mitigation of adverse effects of abiotic stresses. Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research. 2018; 12(48): 103-28.
70. Singh M, Nara U, Kumar A, Choudhary A, Singh H, Thapa S. Salinity tolerance mechanisms and their breeding implications. Journal of Genetic Engineering and Biotechnology. 2021; 19(1): 1-18.
71. Salehi-Lisar SY, Bakhshayeshan-Agdam H. Drought stress in plants: causes, consequences, and tolerance. Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1: Physiology and Biochemistry. 2016: 1-16.
72. Hasheminasab H, Assad MT, Aliakbari A, Sahhafi SR. Influence of drought stress on oxidative damage and antioxidant defense systems in tolerant and susceptible wheat genotypes. Journal of Agricultural Science (Toronto). 2012; 4(8): 20-30.
73. Ahmad P. Water stress and crop plants: a sustainable approach: John Wiley & Sons. 2016.
74. Sartip H, Sirousmehr AR. Evaluation of salicylic acid effects on growth, yield and some biochemical characteristics of cumin (*Cuminum cyminum* L.) under three irrigation regimes. Environmental Stresses in Crop Sciences. 2017; 10(4): 547-58.
75. Hayat S, Ahmad A, Ahmad A. Brassinosteroids: bioactivity and crop productivity: Springer Science & Business Media; 2003.
76. Yuan L, Shu S, Sun J, Guo S, Tezuka T. Effects of 24-epibrassinolide on the photosynthetic characteristics, antioxidant system, and chloroplast ultrastructure in *Cucumis sativus* L. under $Ca(NO_3)_2$ stress. Photosynthesis Research. 2012; 112: 205-14.
77. Li KR, Feng C. Effects of brassinolide on drought resistance of Xanthoceras sorbifolia seedlings under water stress. Acta Physiologiae Plantarum. 2011; 33: 1293-300.
78. Farooq M, Nawaz A, Chaudhary M, Rehman A. Foliage-applied sodium

nitroprusside and hydrogen peroxide improves resistance against terminal drought in bread wheat. Journal of Agronomy and Crop Science. 2017; 203(6): 473-82.

79. Lei Y, Yin C, Ren J, Li C. Effect of osmotic stress and sodium nitroprusside pretreatment on proline metabolism of wheat seedlings. Biologia Plantarum. 2007; 51: 386-90.
80. Armin M, Miri HR. Effects of glycine betaine application on quantitative and qualitative yield of cumin under irrigated and rain-fed cultivation. Journal of Essential Oil Bearing Plants. 2014; 17(4): 708-16.
81. Zhang H, Liu X-L, Zhang R-X, Yuan H-Y, Wang M-M, Yang H-Y, et al. Root damage under alkaline stress is associated with reactive oxygen species accumulation in rice (*Oryza sativa* L.). Frontiers in plant science. 2017; 8: 1580.
82. Ahmad F, Singh A, Kamal A. (2017). "Ameliorative effect of salicylic acid in salinity stressed Pisum sativum by improving growth parameters, activating photosynthesis and enhancing antioxidant defense system". *Bioscience Biotechnology Research Communications*. 10: 481-9.
83. Ahanger MA, Aziz U, Alsahli AA, Alyemeni MN, Ahmad P. Influence of Exogenous Salicylic Acid and Nitric Oxide on Growth, Photosynthesis, and Ascorbate-Glutathione Cycle in Salt Stressed *Vigna angularis*. Biomolecules. 2020; 10(1): 42.
84. Kaur, H., Sirhindi, G., Bhardwaj, R., Alyemeni, M., Siddique, KH., & Ahmad, P., (2018). 28-homobrassinolide regulates antioxidant enzyme activities and gene expression in response to salt-and temperature-induced oxidative stress in Brassica juncea. Scientific Reports. 8(1): 1-13.
85. Alam P, Albalawi TH, Altalayan FH, Bakht MA, Ahanger MA, Raja V, et al. 24-Epibrassinolide (EBR) confers tolerance against NaCl stress in soybean plants by up-regulating antioxidant system, ascorbate-glutathione cycle, and glyoxalase system. Biomolecules. 2019; 9(11): 640.
86. Jin X, Liu T, Xu J, Gao Z, Hu X. Exogenous GABA enhances muskmelon tolerance to salinity-alkalinity stress by regulating redox balance and chlorophyll biosynthesis. BMC Plant Biology. 2019; 19(1): 1-15.
87. Shams M, Ekinci M, Ors S, Turan M, Agar G, Kul R, et al. Nitric oxide mitigates salt stress effects of pepper seedlings by altering nutrient uptake, enzyme activity and osmolyte accumulation. Physiology and Molecular Biology of Plants. 2019; 25: 1149-61.
88. Kaya, C., Higgs, D., Ashraf, M., Alyemeni, MN., & Ahmad, P., (2020) "Integrative roles of nitric oxide and hydrogen sulfide in melatonin-induced tolerance of pepper (*Capsicum annuum* L.) plants to iron deficiency and salt stress alone or in combination". Physiologia plantarum. 168(2): 256-77. doi: 10.1111/ppl.12976.
89. Li H, Shi J, Wang Z, Zhang W, Yang H. H2S pretreatment mitigates the alkaline salt stress on Malus hupehensis roots by regulating Na+/K+ homeostasis and oxidative stress. Plant Physiology and Biochemistry. 2020; 156: 233-41.

90. Arora D, Bhatla SC. Melatonin and nitric oxide regulate sunflower seedling growth under salt stress accompanying differential expression of Cu/Zn SOD and Mn SOD. Free Radical Biology and Medicine. 2017; 106: 315-28.
91. Mostofa MG, Hossain MA, Fujita M. Trehalose pretreatment induces salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings: oxidative damage and co-induction of antioxidant defense and glyoxalase systems. Protoplasma. 2015; 252: 461-75.
92. Ranjit SL, Manish P, Penna S. Early osmotic, antioxidant, ionic, and redox responses to salinity in leaves and roots of Indian mustard (*Brassica juncea* L.). Protoplasma. 2016; 253: 101-10.
93. Das K, Roychoudhury A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. Frontiers in Environmental Science. 2014; 2: 53.
94. Rahman, A., Hossain MS, Mahmud J-A, Nahar K, Hasanuzzaman M, Fujita M. Manganese-induced salt stress tolerance in rice seedlings: regulation of ion homeostasis, antioxidant defense and glyoxalase systems. Physiology and Molecular Biology of Plants. 2016; 22: 291-306.