



The effect of external application of salicylic acid on some growth and biochemical indicators of rice (*Oryza sativa* L.) plants under salt stress

Bahram Razavinia*

¹Department of Agronomy, Ayatollah Amoli Branch, Islamic Azad University, Amol, Iran, Email: razavinia.b@gmail.com

Article type:	Abstract
Research article	Abiotic constraints, such as salinity stress, reduce cereal production. Exogenous application of salicylic acid (SA) can prevent the harm caused to rice by salinity, but the mechanisms by which it increases the tolerance of rice under salinity stress conditions are unclear. In this research, the effect of external application of SA on the growth and biochemical traits of rice plants under salinity stress was investigated as a factorial experiment based on a completely randomized design in hydroponic conditions. The results showed that salinity stress decreased photosynthetic pigments (chlorophyll and carotenoids), K/Na ratio, and glutathione-ascorbic acid redox state, and, as a result, rice plant growth. However, the application of SA improved the growth and height of rice plants by reducing the accumulation of hydrogen peroxide and malondialdehyde and increasing the activity of antioxidant enzymes. By maintaining K/Na homeostasis and glutathione-ascorbic acid redox states, SA improved plant tolerance and increased photosynthetic pigments in rice plants. SA also increased the accumulation of osmolytes, including free proline and soluble sugars, which can play an important role in modulating the osmotic potential of plant cells under salt stress. The obtained results show that the positive effects of the external application of SA on the accumulation of osmolytes, the K/Na ratio, and the antioxidant defense system lead to increased tolerance to salinity and improved growth of rice plants under salinity stress.
Article history	
Received: 18.02.2023	
Revised: 07.05.2023	
Accepted: 16.05.2023	
Published: 21.12.2024	
Keywords	
Glutathione-ascorbic acid redox	
Glyoxalase system	
Oxidative stress	
Rice	
Salicylic acid	
Salt stress	

Cite this article as: Razavinia, B. (2024). The effect of external application of salicylic acid on some growth and biochemical indicators of rice (*Oryza sativa* L.) plants under salt stress. *Journal of Plant Environmental Physiology*, 19(4): 55-78.



©The author(s) Publisher: Islamic Azad University, Gorgan branch
Doi: <https://doi.org/10.71890/iper.2024.984442>

تاثیر کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید بر برخی شاخص‌های رشدی و بیوشیمیایی گیاه برنج (*Oryza sativa* L.) تحت تنش شوری

بهرام رضوی‌نیا*

^۱ گروه زراعت، دانشکده علوم کشاورزی، واحد آیت الله آملی، دانشگاه آزاد اسلامی، آمل، ایران، رایانامه: razavinia.b@gmail.com

نوع مقاله:	چکیده
مقاله پژوهشی	محدودیت‌های غیرزیستی مانند تنش شوری باعث کاهش تولید غلات می‌شود. کاربرد خارجی اسید سالیسیلیک می‌تواند از آسیب‌های ناشی از شوری در گیاه برنج جلوگیری کند اما مکانیسم‌هایی که توسط آن باعث افزایش تحمل برنج در شرایط تنش شوری می‌شود نامشخص است. در تحقیق حاضر، تاثیر کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید بر رشد و صفات بیوشیمیایی گیاه برنج تحت تنش شوری به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در شرایط هیدروپونیک مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان دادند که اعمال تنش شوری باعث کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی (کلروفیل و کاروتنوئیدها)، نسبت پتاسیم/سدیم، حالت ردوکس گلوکاتایون-آسکوربیک اسید و در نتیجه، کاهش رشد گیاه برنج شد. با این حال، کاربرد سالیسیلیک اسید با کاهش تجمع پراکسید هیدروژن و مالون دی آلدئید و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان، باعث بهبود رشد و ارتفاع گیاه برنج گشت. طبق نتایج بدست آمده سالیسیلیک اسید با حفظ همئوستازی پتاسیم/سدیم و حالت ردوکس گلوکاتایون-آسکوربیک اسید باعث بهبود تحمل گیاه و افزایش رنگیزه‌های فتوسنتزی در گیاه برنج شد. سالیسیلیک اسید همچنین باعث افزایش تجمع اسمولیت‌های پرولین آزاد و قندهای محلول شد که می‌تواند نقش مهمی در تعدیل پتانسیل اسمزی سلول‌های گیاهی تحت تنش شوری داشته باشند. نتایج بدست آمده نشان می‌دهند که اثرات مثبت کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید بر تجمع اسمولیت‌ها، نسبت پتاسیم/سدیم و سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی منجر به افزایش تحمل به شوری و بهبود رشد گیاه برنج تحت تنش شوری می‌شود.
واژه‌های کلیدی:	
برنج	
تنش اکسیداتیو	
تنش شوری	
ردوکس گلوکاتایون-آسکوربیک اسید	
سالیسیلیک اسید	
سیستم گلی اکسالاز	

استناد: رضوی‌نیا، بهرام. (۱۴۰۳). تاثیر کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید بر برخی شاخص‌های رشدی و بیوشیمیایی گیاه برنج (*Oryza sativa* L.) تحت تنش شوری. فیزیولوژی محیطی گیاهی، ۱۹ (۴)، ۷۸-۵۵.

Doi: <https://doi.org/10.71890/iper.2024.984442>

ناشر: دانشگاه آزاد اسلامی، واحد گرگان
© نویسندگان.



مقدمه

برنج (*Oryza sativa* L.) غلات مهمی است که به عنوان غذای اصلی بیش از نیمی از جمعیت جهان مصرف می‌شود (Liu et al., 2022). جمعیت جهان به سرعت در حال افزایش است و ممکن است تا سال ۲۰۵۰ از ۶ میلیارد به ۹/۳ میلیارد نفر برسد، در حالی که تولید محصولات زراعی به سرعت به دلیل تأثیر منفی تنش‌های مختلف محیطی از جمله تنش‌های زیستی (مانند حشرات، باکتری‌ها، قارچ‌ها و ویروس‌ها) و تنش‌های غیرزیستی (مانند خشکسالی، شوری، سرما و فلزات سنگین) کاهش می‌یابد (Jini and Joseph, 2017). بنابراین، در حال حاضر، افزایش تحمل گیاهان مهم زراعی تحت تنش‌های محیطی برای تامین امنیت غذایی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. برای اطمینان از امنیت غذایی در کشورهای مصرف کننده برنج جهان، تولید برنج باید تا سال ۲۰۲۵ در این کشورها ۵۰ درصد افزایش یابد. این برنج اضافی باید در زمین کمتری با استفاده کمتر از آب، نیروی کار و مواد شیمیایی تولید شود (Tester and Langridge, 2010).

بسیاری از مناطق رودخانه‌ای و ساحلی در جهان از جمله شمال ایران حاوی خاک‌ها و منابع آبی هستند که می‌تواند برای اکثر محصولات زراعی بیش از حد شور باشند، که رشد و بهره‌وری گیاهان را از طریق القای تنش اسمزی، اثرات خاص یونی و تنش اکسیداتیو تحت تأثیر قرار می‌دهند (Razzaq et al., 2020; Ghorbani et al., 2018a; Ghasemi-Omran et al., 2021).

آسیب وارده به گیاهان تحت تنش شوری با آسیب اکسیداتیو در سطوح سلولی و مولکولی مرتبط است (Foyer and Noctor, 2003). تنش شوری باعث تجمع سلولی انواع گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود که می‌تواند به مولکول‌های زیستی سلول آسیب برساند (Eyidogan and Öz, 2007). برای از بین بردن اثرات نامطلوب تنش شوری، گیاهان واکنش‌های سازگاری مؤثری متشکل از آنتی اکسیدان‌های غیر آنزیمی (آسکوربات، گلوکاتینون و توکوفرول) و آنتی اکسیدان‌های آنزیمی مانند کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و چرخه گلی اکسالاز ایجاد کرده‌اند (Ma et al., 2017). بنابراین، تقویت سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی و چرخه گلی اکسالاز می‌تواند نقش مهمی در افزایش تحمل گیاه تحت تنش شوری داشته باشد. علاوه بر این، ترکیبات به کار رفته به صورت خارجی می‌توانند رشد و نمو گیاه را به طور چشمگیری بهبود بخشند و با تقویت سیستم دفاعی گیاه، مقاومت آنها را به تنش شوری افزایش دهند (Abdi et al., 2022).

سالیسیلیک اسید به دلیل نقش‌های مهم فیزیولوژیکی مانند افزایش سازگاری گیاه به شرایط تنش‌زا، نقش مهمی در رشد و نمو گیاهان دارد، همانطور که در جو (Metwally et al., 2003)، گندم (Abdi et al., 2022) و شلغم (La et al., 2019) به ترتیب تحت تنش‌های فلزات سنگین، شوری و خشکی گزارش شد. سالیسیلیک اسید به عنوان یک مولکول درون‌زا و یک هورمون گیاهی چندبعدی، فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی را تنظیم می‌کند و در

به شوری را در گیاه برنج از طریق تعدیل فرآیندهای فیزیولوژیکی بهبود بخشد.

مواد و روش‌ها

آماده‌سازی و اعمال تیمارها: تحقیق حاضر در بهار ۱۴۰۱ در گلخانه موسسه تحقیقات برنج کشور-معاونت آمل به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۴ تکرار انجام شد. برای مطالعه حاضر از برنج رقم IR-64 استفاده شد. بعد از ضدعفونی بذرها و خیساندن در آب شیر آب به مدت ۲۴ ساعت، بذرها در سینی‌های حاوی پیت‌موس اتوکلاو شده جوانه‌دار شدند. سپس، گیاهچه‌های ۲۰ روزه یک اندازه به گلدان‌های پلاستیکی حاوی محلول غذایی هوگلند منتقل شدند. محلول غذایی هر ۴ روز یکبار با محلول تازه جایگزین شد. گیاهچه‌های برنج به مدت ۷ روز در دمای 23 ± 2 درجه سانتی‌گراد، رطوبت ۷۰-۷۵ درصد و نور ۱۴ ساعت (۲۰۰-۲۵۰ میکرومول در مترمربع بر ثانیه) نگهداری شدند. برای اعمال تنش شوری، گیاهچه‌های ۲۷ روزه با غلظت ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl تیمار شدند. برای اعمال کردن تیمار سالیسیلیک اسید، دو غلظت ۰/۵ و ۱ میلی‌مولار سالیسیلیک اسید در دو مرحله، مرحله اول قبل از اعمال تنش شوری و مرحله دوم یک هفته بعد از اعمال تنش شوری به صورت محلول‌پاشی انجام شدند. نمونه‌های شاهد با آب مقطر در دو مرحله اسپری شدند. تیمارها شامل: (۱) محلول هوگلند بدون NaCl و اسپری با آب مقطر به عنوان تیمار شاهد، (۲) محلول

نتیجه، باعث بهبود ظرفیت تحمل گیاه به تنش-های محیطی می‌شود (Gunes et al., 2007; Nazar et al., 2011). همچنین گزارش شده است که سالیسیلیک اسید باعث بهبود سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی گیاه تحت شرایط شوری می‌شود (Abdi et al., 2022). با این حال، شواهد مربوط به کاهش اثرات منفی تنش شوری توسط کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید تا حدودی متناقض است. به عنوان مثال، Li و همکاران (۲۰۱۴) و Arfan و همکاران (۲۰۰۷) نشان دادند که کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید می‌تواند باعث بهبود سازگاری گیاه تحت غلظت‌های پایین شوری شوند اما در غلظت‌های بالای شوری تاثیر چندانی بر بهبود سازگاری گیاه ندارند. در گزارش دیگری، Cao و همکاران (۲۰۰۹) نشان دادند که کاهش سطح داخلی سالیسیلیک اسید می‌تواند از گیاه آراییدوپسیس در مقابل تنش ملایم شوری محافظت کند.

بنابراین، برای شناخت نقش دقیق سالیسیلیک اسید در مکانیسم دفاعی گیاهان تحت تنش شوری نیاز به تحقیقات بیشتر می‌باشد. با توجه به اهمیت گیاه برنج و همچنین شناخت نقش دقیق سالیسیلیک اسید در مکانیسم دفاعی گیاهان تحت تنش شوری، در این تحقیق اثر کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید بر رشد، رنگیزه‌های فتوسنتزی، سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی، چرخه گلی اکسلاز، حالت ردوکس گلوکاتایون-آسکوربیک اسید و هموستازی پتاسیم/سدیم گیاه برنج تحت تنش شوری مورد ارزیابی قرار گرفت. فرضیه این است که کاربرد سالیسیلیک اسید می‌تواند تحمل

هوگلند بدون NaCl و اسپری با ۰/۵ میلی-مولار سالیسیلیک اسید، ۳) محلول هوگلند بدون NaCl و اسپری با ۱ میلی-مولار سالیسیلیک اسید، ۴) محلول هوگلند حاوی ۱۵۰ میلی-مولار NaCl و اسپری با آب مقطر، ۵) محلول هوگلند حاوی ۱۵۰ میلی-مولار NaCl و اسپری با ۰/۵ میلی-مولار سالیسیلیک اسید و ۶) محلول هوگلند حاوی ۱۵۰ میلی-مولار NaCl و اسپری با ۱ میلی-مولار سالیسیلیک اسید بودند. نمونه برداری ۱۴ روز پس از اعمال تیمارها انجام شد و پس از ثبت ارتفاع گیاه، نمونه‌ها در فریزر -۸۰ درجه سانتیگراد نگهداری شدند. وزن خشک با قرار دادن نمونه‌ها در انکوباتور (۷۲ درجه سانتی گراد) به مدت ۴۸ ساعت اندازه‌گیری شد.

رنگی‌های فتوستتزی و فلورسانس کلروفیل: برای اندازه‌گیری رنگی‌های کلروفیل a, b و کاروتنوئیدها، مقدار ۰/۵ گرم برگ تازه وزن و در هاون با پنج میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد به خوبی ساییده و سپس در ۱۰۰۰۰ دور به مدت ۱۰ دقیقه سانتریفیوژ شدند. جذب محلول رویی در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۴۵ و ۶۶۳ نانومتر اندازه‌گیری شد و محتوای رنگی‌های فتوستتزی مطابق روش Lichtenthaler (۱۹۸۷) محاسبه گردید. عملکرد فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) با استفاده از دستگاه فلورومتر (Walz, PAM 2500, Germany) و بعد از ۲۰ دقیقه قرار گرفتن برگ در تاریکی با استفاده از گیره‌های مخصوص برگ (B, Walz-۲۰۳۰) اندازه‌گیری شدند.

محتوای پرولین، مالون دی‌آلدئید، پراکسید هیدروژن و متیل گلی‌اکسال: برای اندازه‌گیری

محتوای پرولین آزاد از عصاره متانولی برگ‌ها استفاده شد. پرولین با قرائت جذب واکنش نین‌هیدرین در طول موج ۵۱۵ نانومتر با استفاده از اسپکتروفتومتر (Carry 300; Varian, Walnut Creek, CA, USA) مطابق روش Bates و همکاران (۱۹۷۳) محاسبه گردید. محتوای مالون دی‌آلدئید برگ‌ها با استفاده از روش تیوباربتوریک اسید و ضریب خاموشی $\text{mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ مطابق روش Heath و Packer (۱۹۶۸) اندازه‌گیری شد.

مقدار پراکسید هیدروژن براساس واکنش H_2O_2 با یدور پتاسیم مطابق روش Alexieva و همکاران (۲۰۰۱) انجام شد. برای اندازه‌گیری متیل گلی‌اکسال، بعد از هموژن کردن برگ‌های تازه با استفاده از پرکلوریک اسید (۵ درصد)، با سرعت ۱۲۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۲۰ دقیقه سانتریفیوژ شدند. بعد از خنثی‌سازی محلول رویی با استفاده از کربنات سدیم، ترکیبات N-استیل سیستئین و مونوسدیم فسفات به محلول اضافه شد و جذب آن در ۲۸۸ نانومتر با استفاده از اسپکتروفتومتر قرائت شد (Wild et al., 2012).

عصاره آنزیمی و سنجش فعالیت آنزیم‌ها و محتوای پروتئین: بافت تازه برگ (۰/۵ گرم) در یک میلی‌لیتر از بافر پتاسیم-فسفات ۵۰ میلی‌مولار (pH 7) شامل کلرید پتاسیم ۱۰۰ میلی‌مولار، آسکوربات ۱ میلی‌مولار، بتا-مرکاپتواتانول ۵ میلی‌مولار و گلیسرول ۱۰ درصد هموژن شد. از محلول رویی بعد از سانتریفیوژ در ۱۲۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۱۰ دقیقه برای تعیین فعالیت آنزیم‌ها استفاده شد.

محلول واکنش شامل بافر پتاسیم فسفات ۱۰۰ میلی-مولار (pH 7)، سولفات منیزیم ۱۵ میلی-مولار، گلوکاتایون ۱/۷ میلی-مولار، متیل گلی اکسال ۳/۵ میلی-مولار در حجم نهایی ۷۰۰ میکرولیتر مطابق روش Hasanuzzaman و همکاران (۲۰۱۱) محاسبه گردید. با استفاده از روش Principato و همکاران (۱۹۸۷)، فعالیت آنزیم گلی اکسالاز II اندازه گیری شد. محلول واکنش شامل بافر Tris-HCl ۱۰۰ میلی-مولار (pH 7.2)، ۵'،۵-۲-نیتروبنزوئیک اسید ۰/۲ میلی-مولار و D-S-لاکتوگلوکاتایون ۱ میلی-مولار در حجم نهایی ۱ میلی لیتر بود. محتوای پروتئین از محلول رویی براساس روش Bradford (۱۹۷۶) و با استفاده از آلبوم سرم گاوی برای رسم منحنی استاندارد تعیین شدند.

محتوای آسکوربیک اسید و گلوکاتایون: بعد از هموژن کردن بافت تازه برگ با متافسفریک ۵ درصد حاوی EDTA یک میلی-مولار و سانتریفیوژ با سرعت ۱۲۰۰۰ دور برای ۱۰ دقیقه، از محلول رویی برای اندازه گیری محتوای آسکوربیک اسید و گلوکاتایون استفاده شد.

برای اندازه گیری آسکوربیک اسید، محلول رویی ابتدا با استفاده از بافر فسفات پتاسیم ۰/۵ مولار (pH 7.0) خنثی سازی شد. سپس، یک واحد آنزیم آسکوربات پراکسیداز و بافر فسفات پتاسیم ۱۰۰ میلی-مولار (pH 7.0) به محلول اضافه شدند و با قرائت جذب محلول در ۲۶۵ نانومتر، آسکوربیک اسید کل و احیا شده تعیین شدند. محتوای آسکوربیک اسید احیا شده براساس منحنی استاندارد مشخص شد. محتوای

فعالیت آنزیم کاتالاز با استفاده از محاسبه کاهش جذب H_2O_2 در ۲۴۰ نانومتر به مدت ۳۰ ثانیه انجام شد. محلول واکنش شامل عصاره آنزیمی، بافر فسفات پتاسیم ۵۰ میلی-مولار (pH 7.0) و پراکسید هیدروژن ۱۵ میلی-مولار بود (Aebi, 1984). فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز با قرائت جذب محلول واکنش شامل عصاره آنزیمی، متیونین ۱۳ میلی-مولار، ریوفلاوین ۱۳ میکرومولار و نیتروبلو تترازولیوم ۶۳ میکرومولار در طول موج ۵۶۰ نانومتر مطابق روش Beauchamp و Fridovich (۱۹۷۱) محاسبه گردید. فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز براساس روش Sairam و همکاران (۲۰۰۲) در محلول واکنش حاوی بافر فسفات ۵۰ میلی-مولار (pH 7.0)، آسکوربیک اسید ۰/۵ میلی-مولار، EDTA ۰/۱ میلی-مولار، آب اکسیژنه ۲۵ میلی-مولار و عصاره آنزیمی اندازه گیری شد. کاهش جذب در محلول واکنش به مدت یک دقیقه در طول موج ۲۹۰ نانومتر اندازه گیری شد. با استفاده از محلول واکنش شامل بافر پتاسیم-فسفات ۵۰ میلی-مولار (pH 7.0)، EDTA ۱ میلی-مولار، گلوکاتایون اکسید شده ۱ میلی-مولار، NADPH ۰/۲ میلی-مولار و عصاره آنزیمی در حجم نهایی ۱ میلی-مولار، فعالیت آنزیم گلوکاتایون ردوکتاز اندازه گیری شد. با خواندن میزان کاهش در جذب طول موج ۳۴۰ نانومتر به مدت ۱ دقیقه، فعالیت آنزیم محاسبه شد (Hasanuzzaman et al., 2011).

فعالیت آنزیم گلی اکسالاز I با قرائت میزان افزایش در جذب طول موج ۲۴۰ نانومتر و

آسکوربیک اسید اکسید شده با کم کردن آسکوربیک اسید احیا از میزان کل آسکوربیک اسید دست آمد (Dutilleul et al., 2003).

از محلول واکنش شامل محلول رویی، NADPH ۰/۳ میلی-مولار، ۵،۵- دی-تیوبیس (۲-نیتروبنزوئیک اسید) ۶ میلی-مولار و آنزیم گلوکاتایون ردوکتاز برای اندازه‌گیری گلوکاتایون کل استفاده شد. گلوکاتایون اکسید شده نیز بعد از انکوبه کردن محلول واکنش حاوی محلول رویی، تری‌اتانول آمین ۵۰ درصد و ۲-وینیل پیریدین در دمای ۲۵ درجه سانتیگراد به مدت ۲۰ دقیقه، با قرائت میزان جذب در ۴۱۲ نانومتر محاسبه شد. با کم کردن گلوکاتایون اکسید شده از گلوکاتایون کل، محتوای گلوکاتایون احیا شده مطابق روش Griffith (۱۹۸۰) بدست آمد.

میزان سدیم و پتاسیم: میزان تجمع یون‌های سدیم و پتاسیم در ریشه و برگ گیاه برنج با استفاده از دستگاه نشر شعاعی مدل Corning-410 (USA) انجام شد.

آنالیز داده‌ها: تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS و مقایسه میانگین توسط آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD) در سطح پنج درصد انجام شد. رسم نمودارها با Excel صورت گرفت.

نتایج

صفات رشدی، رنگی‌های فتوسنتزی و محتوای پروتئین: نتایج تجزیه واریانس نشان دادند اثر تیمار

شوری و سالیسیلیک اسید بر ارتفاع و وزن خشک و اثر متقابل تیمارها بر ارتفاع گیاه در سطح یک درصد معنی‌دار بودند (جدول ۱). طبق نتایج مقایسه میانگین، تیمار شوری به طور معنی‌داری باعث کاهش ارتفاع و وزن خشک کل گیاه به ترتیب به میزان ۳۴ و ۲۵ درصد نسبت به گیاهان شاهد شد. محلول پاشی برگ سالیسیلیک اسید در گیاهان شاهد تاثیر معنی‌داری بر ارتفاع و وزن خشک کل گیاه نداشت، با اینحال، باعث بهبود ارتفاع و وزن خشک کل در گیاهان تحت تنش شوری شد و بیشترین افزایش تحت تیمار ۱ میلی‌مولار سالیسیلیک اسید مشاهده شد (جدول ۱).

نتایج مقایسه میانگین نشان دادند که اثر تیمارهای شوری و سالیسیلیک اسید بر رنگی‌های فتوسنتزی (کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها) و Fv/Fm در سطح یک درصد و اثر متقابل تیمارها بر کلروفیل b، کاروتنوئیدها و Fv/Fm در سطح یک درصد و بر کلروفیل b در سطح پنج درصد معنی‌دار بودند (جدول ۱). نتایج مقایسه میانگین نشان دادند اعمال تیمار شوری باعث کاهش معنی‌دار محتوای رنگی‌های فتوسنتزی کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها به ترتیب به میزان ۴۹، ۵۰ و ۳۷ درصد در مقایسه با تیمار شاهد شد. با اینحال، محلول پاشی برگ سالیسیلیک اسید در گیاهان تحت تنش شوری باعث بهبود رنگی‌های فتوسنتزی در مقایسه با گیاهان تیمار شده با شوری به تنهایی شد (جدول ۱).

جدول ۱: تجزیه واریانس و مقایسه میانگین صفات مورفولوژی، رنگبزه‌های فتوسنتزی و پروتئین گیاه برنج تحت تیمارهای شوری و سالیسیلیک اسید

درجه آزادی	میانگین مربعات					Fv/Fm	برونش
	ارتفاع	وزن خشک کل	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئیدها		
۱	۴۵۰۰۰	۳۳۰۰۰	۲۱۶۰۰	۲۱۵۰۰	۰/۰۰۳۰۰	۰/۱۴۰۰	۷۰۳۰۰
۲	۳۵۰۰	۰/۳۰۰	۰/۱۷۰۰۰	۰/۲۲۰۰	۰/۰۰۱۰۰	۰/۰۰۵۰۰	۱۲۰۰
۲	۳۹۰۰	۰/۰۶۷۵	۰/۲۲۰۰۰	۰/۰۵۰	۰/۰۰۳۰۰	۰/۰۰۵۰۰	۱۳۰۰
۱۲	۱/۳۳	۰/۰۲	۰/۰۲	۰/۰۱	۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۰۱	۰/۲۵

مقایسه میانگین						تیمارها
پودین (میلی مول بر گرم وزن تر)	Fv/Fm	کاروتنوئیدها (میلی گرم بر گرم وزن تر)	کلروفیل a (میلی گرم بر گرم وزن تر)	کلروفیل b (میلی گرم بر گرم وزن تر)	کل (گرم) (میلی گرم بر گرم وزن تر)	ارتفاع (سانتی متر)
۲/۰۹ ± ۰/۱۵ d	۰/۶۶ ± ۰/۰۱ a	۰/۳۷ ± ۰/۰۲ ab	۱/۵۳ ± ۰/۱۱ b	۲/۴۴ ± ۰/۱۲ a	۴/۲۹ ± ۰/۱۴ a	۴۰/۸۸ ± ۱/۰۳ a
۲/۳۰ ± ۰/۱۷ d	۰/۶۵ ± ۰/۰۱ a	۰/۳۹ ± ۰/۰۲ a	۲/۰۴ ± ۰/۰۸ a	۲/۴۲ ± ۰/۱۳ a	۴/۴۰ ± ۰/۱۴ a	۴۳/۹۵ ± ۱/۳۲ a
۱/۹۹ ± ۰/۱۶ d	۰/۶۶ ± ۰/۰۱ a	۰/۳۰ ± ۰/۰۲ a	۲/۰۰ ± ۰/۱۴ ab	۲/۳۹ ± ۰/۱۲ a	۴/۴۷ ± ۰/۱۲ a	۴۱/۸۴ ± ۱/۱۱ a
۱/۵۵ ± ۰/۱۲ c	۰/۴۲ ± ۰/۰۱ d	۰/۱۷ ± ۰/۰۲ d	۰/۹۲ ± ۰/۱۰ d	۱/۴۵ ± ۰/۰۹ c	۳/۲۶ ± ۰/۱۱ c	۲۹/۷۱ ± ۰/۸۶ d
۱۴/۳۸ ± ۰/۶۹ b	۰/۴۸ ± ۰/۰۱ c	۰/۳۳ ± ۰/۰۱ c	۱/۳۶ ± ۰/۱۱ c	۱/۸۴ ± ۰/۱۲ b	۳/۶۵ ± ۰/۱۳ b	۳۱/۴۵ ± ۰/۸۹ c
۱۷/۶۱ ± ۰/۸۶ a	۰/۵۳ ± ۰/۰۱ b	۰/۶۶ ± ۰/۰۱ b	۱/۴۳ ± ۰/۱۱ c	۱/۹۰ ± ۰/۱۸ b	۳/۹۱ ± ۰/۱۵ b	۳۹/۵۵ ± ۰/۹۵ b
						NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
						۱ mM + NaCl ۱۵۰ mM
		</				

و * به ترتیب معنی داری در سطح یک و پنج درصد، NS عدم معنی داری -

- مقادیر با حروف کوچک یکسان در هر ستون، فاقد اختلاف معنی دار آماری در سطح احتمال ۵ درصد براساس آزمون LSD هستند.

آنالیز واریانس نتایج نشان داد که تیمار شوری، سالیسیلیک اسید و اثر متقابل تیمارها تاثیر معنی داری در سطح یک درصد بر محتوای پرولین داشتند (جدول ۱). نتایج مقایسه میانگین نشان دادند که تنش شوری باعث افزایش محتوای پرولین برگ به میزان ۵/۷ برابر در مقایسه با گیاهان شاهد شد. تیمارهای ۰/۵ و ۱ میلی-مولار سالیسیلیک اسید باعث افزایش بیشتر محتوای برگ پرولین به ترتیب به میزان ۲۱/۴ و ۴۸/۹ درصد در گیاهان تحت تنش شوری در مقایسه با گیاهان تیمار شده با شوری به تنهایی شدند (جدول ۱).

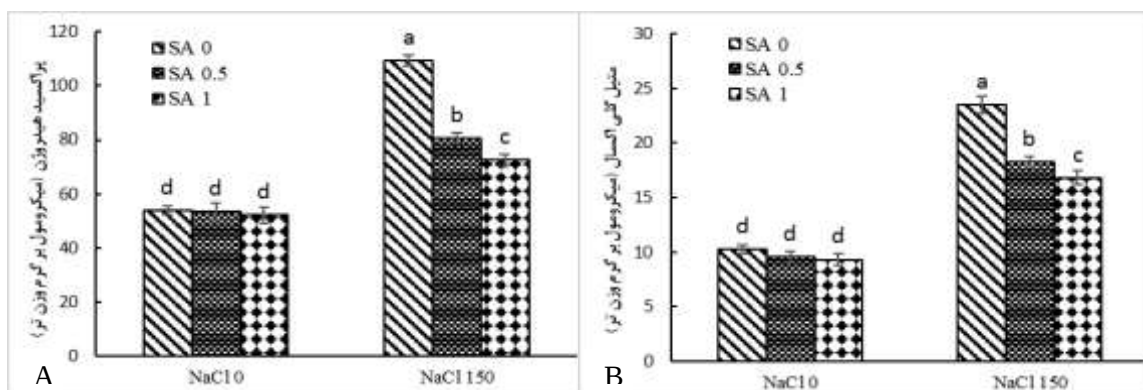
پراکسید هیدروژن، متیل گلی اکسال و مالون دی آلدئید: همانطور که در جدول ۲ نشان داده شده

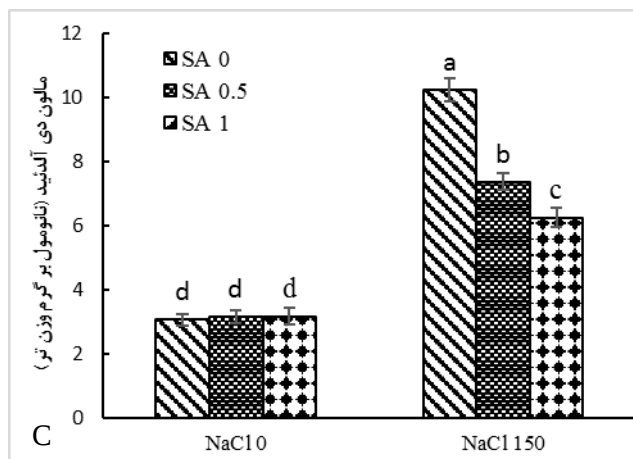
است، اثر تیمارهای شوری، سالیسیلیک اسید و اثر متقابل آنها بر محتویات پراکسید هیدروژن، متیل گلی اکسال و مالون دی آلدئید در سطح یک درصد معنی دار بودند (جدول ۲). تنش شوری به طور معنی داری باعث افزایش تجمع برگی پراکسید هیدروژن (۲/۱ برابر)، متیل گلی اکسال (۲/۳ برابر) و مالون دی آلدئید (۳/۳ برابر) در مقایسه با گیاهان شاهد شد. با اینحال، در گیاهان تحت تنش شوری، کاربرد سالیسیلیک اسید به صورت محلول پاشی برگی باعث کاهش تجمع برگی پراکسید هیدروژن، متیل گلی اکسال و مالون دی آلدئید در مقایسه با گیاهان تحت تیمار شوری به تنهایی شد که بیشترین اثر کاهشی تحت غلظت ۱ میلی-مولار سالیسیلیک اسید مشاهده شد (شکل A، B، C).

جدول ۲: تجزیه واریانس پراکسید هیدروژن، متیل گلی اکسال، مالون دی آلدئید و آنزیم‌های آنتی اکسیدان گیاه برنج تحت تیمارهای شوری و سالیسیلیک اسید

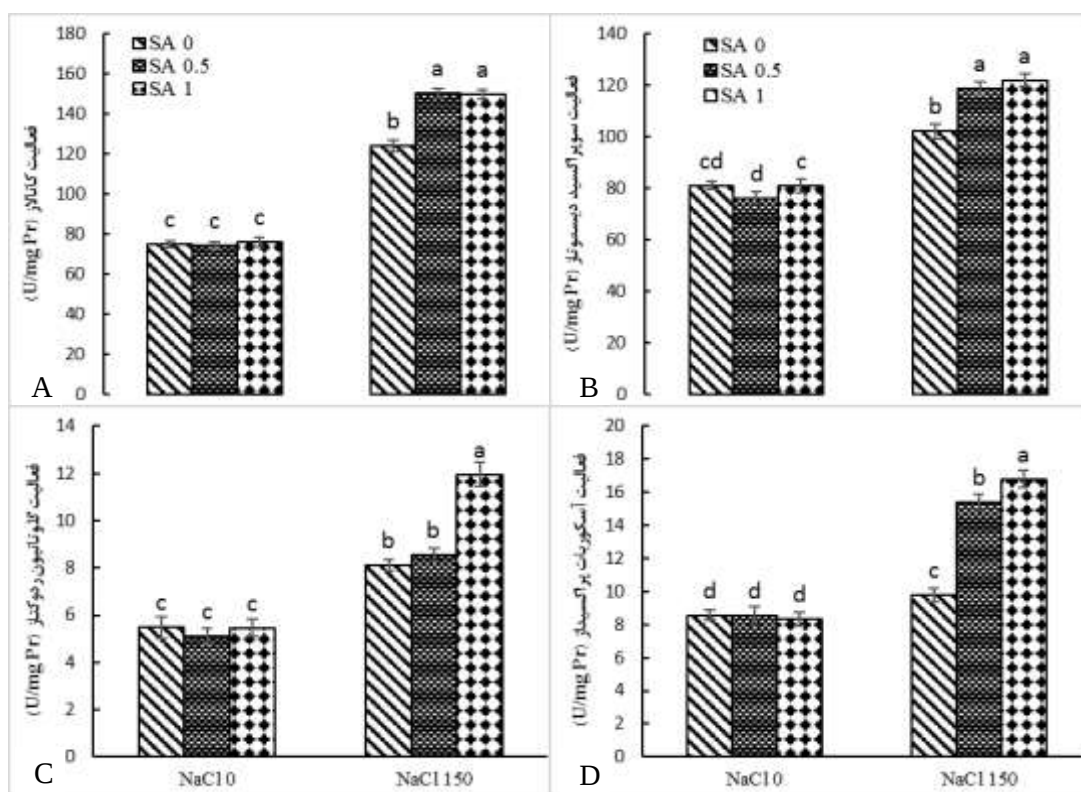
میانگین مربعات							
درجه آزادی	پراکسید هیدروژن	متیل گلی اکسال	مالون دی آلدئید	کاتالاز	سوپروکسید دیسموتاز	گلوتاتیون ردوکتاز	آسکوربات پراکسیداز
۱ شوری	۵۲۸۰**	۴۳۳**	۱۰۵**	۱۹۸۷۱**	۵۵۷۱**	۷۹**	۱۳۷**
۲ سالیسیلیک اسید	۶۱۲**	۲۴**	۶**	۳۴۳**	۱۶۶**	۷**	۲۰**
۲ اثر متقابل تیمارها	۵۲۱**	۱۴**	۷**	۳۳۲**	۱۹۷**	۶**	۲۲**
۱۲ خطا	۵/۸	۰/۳۲	۰/۰۷	۴/۹۶	۵/۹۹	۰/۱۵	۰/۲۱

- ** معنی داری در سطح یک درصد





شکل ۱: تاثیر محلول پاشی برگي سالیسیلیک اسید (SA، ۰، ۰/۵ و ۱ میلی مولار) بر محتوای پراکسید هیدروژن (A)، متیل گلی اکسال (B) و پرولین (C) گیاه برنج تحت تنش شوری (NaCl، ۰ و ۱۵۰ میلی مولار). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.



شکل ۲: تاثیر محلول پاشی برگي سالیسیلیک اسید (SA، ۰، ۰/۵ و ۱ میلی مولار) بر فعالیت برگي آنزیم‌های کاتالاز (A)، سوپراکسید دیسموتاز (B)، گلوکاتایون ردوکتاز (C) و آسکوربات پراکسیداز (D) گیاه برنج تحت تنش شوری (NaCl، ۰ و ۱۵۰ میلی مولار). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان و چرخه گلی

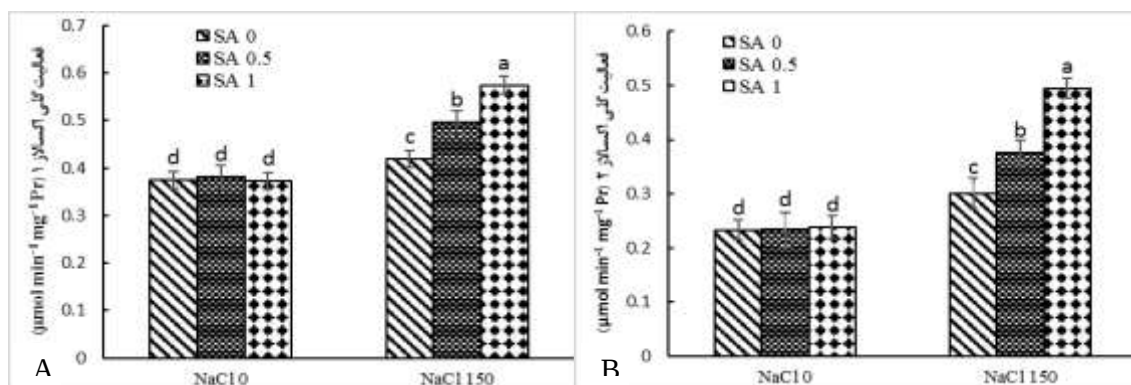
اکسالاز: نتایج آنالیز واریانس نشان دادند که اثر تیمار شوری، سالیسیلیک اسید و اثر متقابل آنها بر فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، گلوکاتایون ردوکتاز و آسکوربات پراکسیداز در سطح یک درصد معنی‌دار بودند (جدول ۲). نتایج مقایسه میانگین نیز نشان دادند که تنش شوری به‌طور معنی‌داری باعث افزایش فعالیت برگری آنزیم‌های کاتالاز (۶۶ درصد)، سوپراکسید دیسموتاز (۲۶ درصد)، گلوکاتایون ردوکتاز (۴۸ درصد) و آسکوربات پراکسیداز (۱۵ درصد) در مقایسه با تیمار شاهد شد. با اینحال، زمانیکه محلول پاشی برگری سالیسیلیک اسید بر روی گیاه‌ها برنج تحت تنش شوری انجام شد، فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان به میزان بیشتری در مقایسه با گیاهان تحت تنش شوری به تنهایی افزایش نشان دادند

(شکل A۲، B، C، D). طبق نتایج حاصل از آنالیز واریانس، اثر تیمار شوری، محلول پاشی برگری سالیسیلیک اسید و اثر متقابل تیمارها بر فعالیت آنزیم‌های گلی اکسالاز I و II در سطح یک درصد معنی‌دار بودند (جدول ۳). نتایج مقایسه میانگین نشان دادند که تیمار شوری به‌طور معنی‌داری باعث افزایش فعالیت برگری آنزیم‌های گلی اکسالاز I و II به ترتیب به میزان ۱۲ و ۲۹ درصد در مقایسه با گیاهان شاهد شد. در گیاهان شاهد، کاربرد برگری سالیسیلیک اسید تفاوت معنی‌داری در فعالیت آنزیم‌های گلی اکسالاز I و II ایجاد نکرد، با اینحال، باعث افزایش معنی‌داری در گیاهان تحت تنش شوری شد که بیشترین اثر افزایشی تحت تیمار ۱ میلی‌مولار سالیسیلیک اسید حاصل شد (شکل A۳، B).

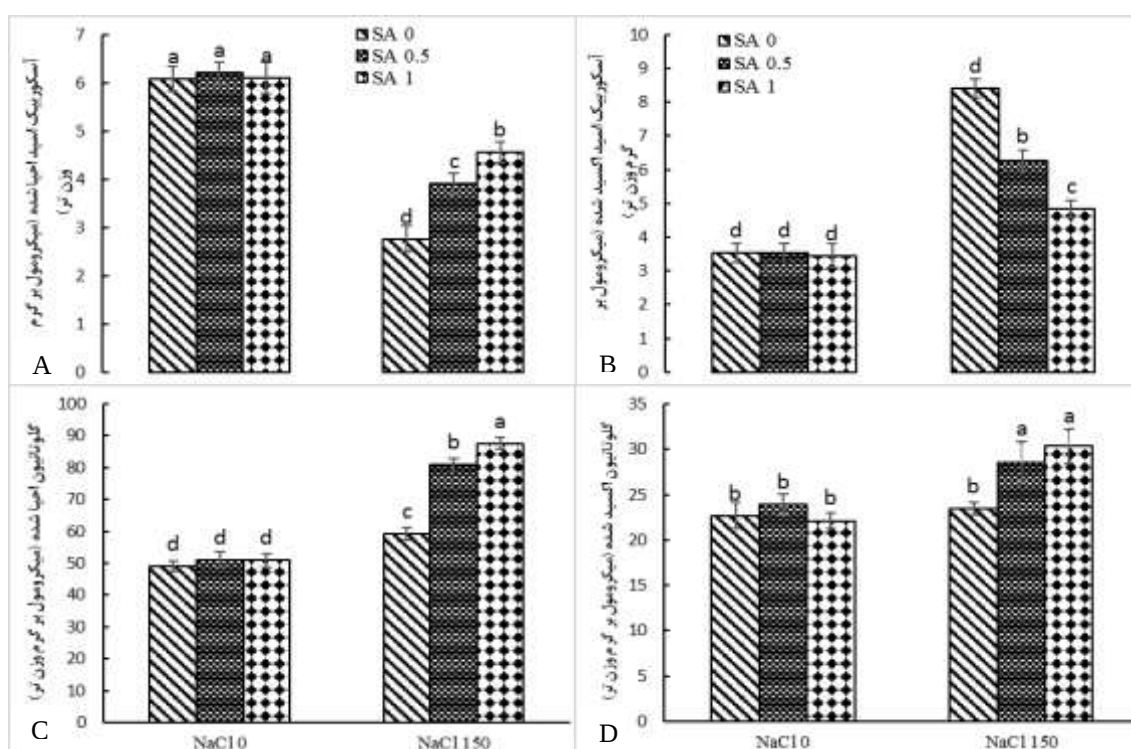
جدول ۳: تجزیه واریانس سیستم گلی اکسالاز و چرخه ردوکت آسکوربیک اسید-گلوکاتایون گیاه برنج تحت تیمارهای شوری و سالیسیلیک اسید

میانگین مربعات								
درجه آزادی	گلی اکسالاز I	گلی اکسالاز II	آسکوربیک اسید احیا شده	آسکوربیک اسید اکسید شده	نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده	نسبت گلوکاتایون احیا شده به اکسید شده	نسبت گلوکاتایون اکسید شده	نسبت گلوکاتایون احیا شده به اکسید شده
۱ شوری	۰/۰۶۵**	۰/۱۰۹**	۲۶**	۴۱**	۵/۷**	۲۹۳۹**	۹۳**	۱/۴**
۲ سالیسیلیک اسید	۰/۰۰۹**	۰/۰۱۵**	۱/۳**	۵**	۰/۱۷**	۳۷۸**	۴۰**	۰/۱*
۲ اثر متقابل تیمارها	۰/۰۰۹**	۰/۰۱۳**	۱/۲**	۵**	۰/۱۲**	۲۸۵**	۴۱**	۰/۰۵ ^{ns}
۱۲ خطا	۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱	۰/۰۰۷	۰/۰۰۸	۰/۰۱۴	۴/۲	۲/۲	۰/۰۲

- ** و * به ترتیب معنی‌داری در سطح یک و پنج درصد، ns عدم معنی‌داری



شکل ۳: تاثیر محلول پاشی برگي سالیسیلیک اسید (SA، ۰، ۰/۵ و ۱ میلی مولار) بر فعالیت برگي آنزیم های گلی اکسلاز ۱ (A) و گلی اکسلاز ۲ (B) گیاه برنج تحت تنش شوری (NaCl، ۰ و ۱۵۰ میلی مولار). میانگین های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارند.



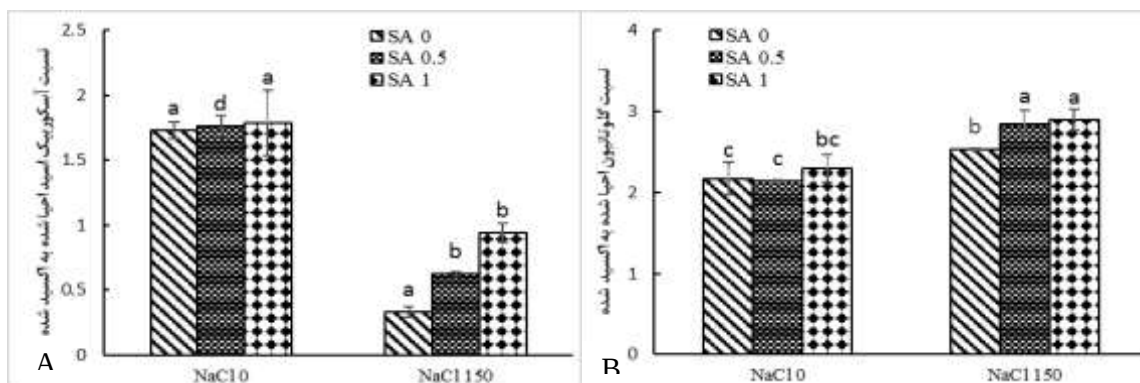
شکل ۴: تاثیر محلول پاشی برگي سالیسیلیک اسید (SA، ۰، ۰/۵ و ۱ میلی مولار) بر محتوای برگي آسکوربیک اسید احیا شده (A)، آسکوربیک اسید اکسید شده (B)، گلوکاتایون احیا شده (C) و گلوکاتایون اکسید شده (D) گیاه برنج تحت تنش شوری (NaCl، ۰ و ۱۵۰ میلی مولار). میانگین های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارند.

محتوای برگي آسکوربیک اسید احیا شده و اکسید شده و گلوکاتایون احیا شده و اکسید شده در سطح یک درصد معنی دار بودند (جدول ۳). نتایج

چرخه ردوکس آسکوربیک اسید-گلوکاتایون: نتایج تجزیه واریانس نشان دادند که اثر تیمار شوری، سالیسیلیک اسید و اثر متقابل آنها بر

برگی سالیسیلیک اسید به طور معنی داری باعث افزایش بیشتر در محتوای برگگی برگگی گلوکاتایون احیا شده و اکسید شده در گیاهان تحت تنش شوری در مقایسه با گیاهان تیمار شده با شوری به تنهایی شد (شکل ۴C، D). نتایج آنالیز واریانس نشان دادند که اثر تیمار شوری بر نسبت های آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده و گلوکاتایون احیا شده به اکسید شده در سطح یک درصد و اثر متقابل سالیسیلیک اسید و اثر متقابل آنها بر نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده در سطح یک درصد و اثر سالیسیلیک اسید بر نسبت گلوکاتایون احیا شده به اکسید شده در سطح پنج درصد معنی دار بود (جدول ۳).

مقایسه میانگین نشان دادند که تیمار شوری باعث کاهش محتوای برگگی آسکوربیک اسید احیا شده به میزان ۵۴/۵ درصد و افزایش محتوای برگگی آسکوربیک اسید اکسید شده به میزان ۲/۴ برابر در مقایسه با گیاهان شاهد شد. با اینحال، کاربرد ۰/۵ و ۱ میلی مولار سالیسیلیک اسید در گیاهان تحت تنش شوری باعث افزایش آسکوربیک اسید احیا شده به ترتیب به میزان ۴۱/۲ و ۶۴/۶ درصد و کاهش محتوای آسکوربیک اسید اکسید شده به ترتیب به میزان ۲۵/۵ و ۴۲/۳ درصد در مقایسه با گیاهان تحت تنش شوری به تنهایی شدند (شکل ۴A، B). تنش شوری همچنین باعث افزایش محتوای برگگی گلوکاتایون احیا شده و اکسید شده در مقایسه با گیاهان شاهد شد. کاربرد



شکل ۵: تاثیر محلول پاشی برگگی سالیسیلیک اسید (SA، ۰، ۰/۵ و ۱ میلی مولار) بر نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده (A) و نسبت گلوکاتایون احیا شده به اکسید شده (B) در گیاه برنج تحت تنش شوری (NaCl، ۰ و ۱۵۰ میلی مولار). میانگین های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارند.

تنش شوری شد که بیشترین افزایش تحت غلظت بالای سالیسیلیک اسید مشاهده شد (شکل ۵A). تنش شوری همچنین باعث افزایش معنی دار نسبت گلوکاتایون احیا شده به اکسید شده نسبت به تیمارهای شاهد شد. در گیاهان تحت تنش شوری، کاربرد سالیسیلیک اسید باعث افزایش

طبق نتایج مقایسه میانگین، تیمار شوری باعث کاهش معنی دار نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده در برگ در مقایسه با گیاهان شاهد شد، با اینحال، کاربرد برگگی سالیسیلیک اسید به طور معنی داری باعث افزایش نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده در گیاهان تحت

بیشتر در نسبت گلوکاتئون احیا شده به اکسید شده شد (شکل B۵).

میزان پتاسیم و سدیم در ریشه و برگ: نتایج آنالیز واریانس نشان دادند که اثر تیمار شوری، سالیسیلیک اسید و اثر متقابل آنها بر میزان پتاسیم و سدیم ریشه در سطح یک درصد معنی دار بودند (جدول ۴). نتایج مقایسه میانگین نشان دادند که تنش شوری باعث کاهش میزان پتاسیم (۴۳/۸ درصد) و افزایش تجمع سدیم (۲/۱ برابر) در ریشه در مقایسه با گیاهان شاهد شد. با اینحال، اسپری برگی سالیسیلیک اسید باعث افزایش تجمع

پتاسیم و کاهش تجمع سدیم در ریشه گیاهان تحت تنش شوری شد که بیشتر اثر تحت غلظت ۱ میلی-مولار سالیسیلیک اسید مشاهده شد (شکل A۶، B). بطور مشابهی، تیمار شوری باعث افزایش تجمع برگی پتاسیم به میزان ۲۱ درصد و افزایش تجمع برگی سدیم به میزان ۲/۷ برابر در مقایسه با گیاهان شاهد شد. با اینحال، در گیاهان تحت تنش شوری، کاربرد سالیسیلیک اسید در یک رفتار وابسته به غلظت باعث افزایش تجمع برگی پتاسیم و کاهش تجمع برگی سدیم در مقایسه با گیاهان تحت تنش به تنهایی شد (شکل C۶، D).

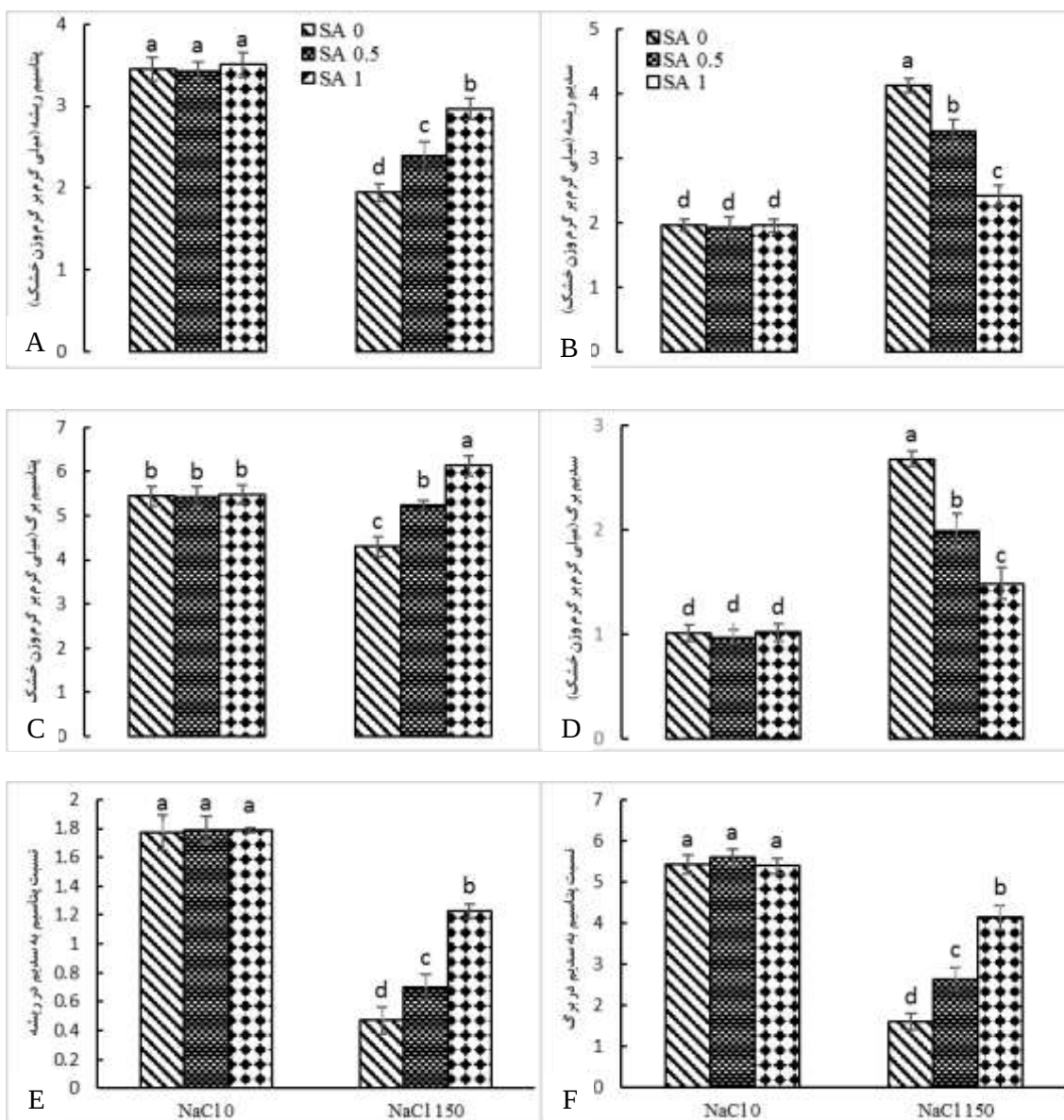
جدول ۴: تجزیه واریانس میزان پتاسیم و سدیم در برگ و ریشه گیاه برنج تحت تیمارهای شوری و سالیسیلیک اسید

میانگین مربعات						
نسبت پتاسیم به سدیم برگ	سدیم برگ	پتاسیم برگ	نسبت پتاسیم به سدیم ریشه	سدیم ریشه	پتاسیم ریشه	
۳۲**	۵**	۰/۲۴*	۴/۴**	۸/۶**	۴/۸**	شوری
۲/۴**	۰/۵۳**	۱/۳**	۰/۲۴**	۱/۱**	۰/۴۵**	سالیسیلیک اسید
۲/۶**	۰/۵۵**	۱/۲**	۰/۲۲**	۱/۱**	۰/۳۶**	اثر متقابل تیمارها
۰/۰۵	۰/۰۲	۰/۰۴	۰/۰۰۶	۰/۰۲	۰/۰۲	خطا

- ** و * به ترتیب معنی داری در سطح یک و پنج درصد

مطابق نتایج تجزیه واریانس، اثر تیمار شوری، سالیسیلیک اسید و اثر متقابل تیمارها بر نسبت های پتاسیم به سدیم ریشه و برگ در سطح یک درصد معنی دار بودند (جدول ۴). تیمار شوری به طور معنی داری باعث کاهش نسبت پتاسیم به سدیم در هر دو بافت ریشه و برگ در مقایسه با گیاهان شاهد شد. با اینحال، محلول

پاشی برگی سالیسیلیک اسید در غلظت های ۰/۵ و ۱ میلی مولار به طور معنی داری باعث افزایش نسبت پتاسیم به سدیم در بافت های ریشه و برگ گیاهان تحت تنش شوری شد که بیشترین اثر افزایشی تحت تیمار ۱ میلی مولار اسید سالیسیلیک اسید مشاهده شد (شکل E۶، F).



شکل ۶: تاثیر محلول پاشی برگي سالیسیلیک اسید (SA، ۰، ۰/۵ و ۱ میلی مولار) بر میزان پتاسیم و سدیم و نسبت پتاسیم به سدیم در ریشه و برگ گیاه برنج تحت تنش شوری (NaCl، ۰ و ۱۵۰ میلی مولار). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارند.

بحث

تنش شوری از طریق تاثیر منفی بر فرآیندهای حیاتی گیاه مانند فتوسنتز، تنفس و تعادل یونی باعث کاهش رشد و عملکرد گیاهان می شود (Ma et al., 2017). نتایج تحقیق ما نشان دادند که تنش شوری باعث کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی و

کارایی دستگاه فتوسنتزی (F_v/F_m) در گیاه برنج شد که با کاهش رشد و زیست توده گیاه همراه شد، که نشان دهنده آسیب وارده بر دستگاه فتوسنتزی می باشد. نتایج مشابهی از اثرات منفی تنش شوری بر رشد و رنگیزه‌های فتوسنتزی قبلا توسط Kumar و همکاران (۲۰۲۱) و Sharif و

شرایط تنش ایفا می کند (Souri and Tohidloo, 2019). بیان شده است که سالیسیلیک اسید با تأثیر بر محتوای کلروفیل، کاروتنوئیدها و هدایت روزنه‌ای روزنه، تنظیم کننده قوی فتوستتزی و محتوای کلروفیل در برگ است (El-Esawi et al., 2017). Xu و همکاران (۲۰۲۲) بیان داشتند که سالیسیلیک اسید از طریق افزایش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز که در کلروپلاست حضور دارد، باعث محافظت از رنگیزه‌های فتوستتزی می شود. سالیسیلیک اسید همچنین باعث افزایش تجمع برگی پرولین در گیاهان تحت تنش شوری شد که با توجه به نقش پرولین به عنوان یک اسمولیت و آنتی اکسیدان قوی، می تواند نقش مهمی در محافظت از رنگیزه‌های فتوستتزی و دستگاه فتوستتزی در مقابل تنش شوری داشته باشد (Misra and Saxena, 2009).

نتایج نشان دادند که اعمال تنش شوری باعث افزایش تجمع ترکیبات سمی پراکسید هیدروژن و متیل گلی اکسال در برگ گیاه برنج شد که نشان دهنده القای تنش اکسیاتیو و آسیب به ماکرومولکول‌های زیستی از جمله لیپیدهای غشایی باشد، افزایش سطح مالون دی آلدئید تایید کننده آن می باشد (Ghorbani et al., 2019). افزایش تجمع پراکسید هیدروژن و متیل گلی اکسال و آسیب به غشاهای زیستی تحت تنش شوری قبلاً توسط Ghorbani و همکاران (۲۰۱۸b) و Xu و همکاران (۲۰۲۲) نیز گزارش شده است. بنابراین یکی از دلایل اصلی کاهش رشد و عملکرد گیاهان تحت تنش شوری القای تنش اکسیداتیو و آسیب به فرایندهای حیاتی گیاه

همکاران (۲۰۱۷) گزارش شده است. شوری با القای تنش اسمزی مانع از جذب و انتقال آب در گیاه می شود که این مهار منجر به واکنش‌های متوالی ناشی از هورمون‌ها می شود که می تواند باز شدن روزنه، جذب دی اکسید کربن و سرعت فتوستتزی را کاهش دهد (Sarker and Oba, 2020). دلیل دیگر کاهش رشد تحت تنش شوری ممکن است انحراف انرژی از رشد به سمت مکانیسم تحمل به تنش شوری و کاهش اسیمیلایون کربن باشد (Kumar et al., 2021). بیان شده است که تنش اکسیداتیو القا شده توسط تنش شوری با آسیب به غشاهای تیلاکوئیدی و مراکز فتوستتزی، باعث کاهش رنگیزه‌های فتوستتزی و عملکرد دستگاه فتوستتزی می شود (Ghorbani et al., 2018). نتایج ما نشان داد که اسپری برگی سالیسیلیک اسید باعث بهبود رنگیزه های فتوستتزی و عملکرد دستگاه فتوستتزی شد که با افزایش رشد و زیست توده همراه شد که مشابه نتایج گزارش شده توسط Li و همکاران (۲۰۱۴) و Jini و Joseph (۲۰۱۷) می باشد. مطالعات مختلفی نشان دادند که کاربرد سالیسیلیک اسید به طور موثری از دستگاه فتوستتزی گیاهان آرابیدوپسیس (Borsani et al., 2001)، گوجه فرنگی (Molina et al., 2002) و خیار (Shim et al., 2009) تحت شرایط تنش‌زا محافظت می کند که نشان دهنده نقش محافظتی این فیتوهورمون از دستگاه فتوستتزی می باشد. همچنین نشان داده شده است که حفظ هدایت روزنه‌ای گیاه تحت تیمار سالیسیلیک اسید نقش مهمی در حفظ فعالیت فتوستتزی گیاه تحت

می‌باشد. گیاهان برای مقابله با تنش اکسیداتیو القا شده توسط عوامل محیطی دارای سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی و چرخه گلی اکسالاز هستند که بطور کارآمدی می‌تواند باعث بهبود سازگاری گیاهان شود (Isayenkov and Maathuis, 2019). بنابراین، بهبود سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی و چرخه گلی اکسالاز با کاهش تجمع ترکیبات سمی از جمله پراکسید هیدروژن و متیل گلی اکسال می‌تواند نقش مهمی افزایش تحمل گیاه تحت تنش شوری داشته باشد. نتایج ما نشان دادند که تیمار سالیسیلیک اسید باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان و سیستم گلی اکسالاز تحت تنش شوری شد که می‌تواند با کاهش سطح داخلی ترکیبات پراکسید هیدروژن و متیل گلی اکسالاز و محافظت از لیپیدهای غشایی (کاهش سطح مالون دی آلدئید) نقش مهمی در کاهش اثرات منفی تنش شوری بر رشد و فرآیندهای حیاتی گیاه داشته باشد. مطالعات قبلی انجام شده در سیب زمینی و گندم نشان داد که کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی باعث بهبود سازگاری آنها به تنش شوری شد (Al-Whaibi et al., 2012; Shu et al., 2017; Li و همکاران (۲۰۱۴) بیان داشتند که کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید با افزایش سطح بیان آنزیم‌های آنتی اکسیدانی، باعث کاهش تجمع رادیکال‌های سمی و حفظ یکپارچگی غشا تحت تنش شوری شدند. در گزارش دیگری، Talaat و Todorova (۲۰۲۲) نشان دادند که تیمار سالیسیلیک اسید باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های درگیر در سیستم گلی

اکسالاز و آنزیم‌های آنتی اکسیدانی در گیاه گندم شدند که با کاهش تنش اکسیداتیو، از گیاه تحت تنش شوری محافظت کردند. بنابراین، کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید از طریق بهبود فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان و چرخه گلی اکسالاز، باعث کاهش تجمع پراکسید هیدروژن و متیل گلی اکسال تحت تنش شوری شد که با کاهش تنش اکسیداتیو و محافظت از لیپیدهای غشایی، می‌تواند نقش مهمی در بهبود سازگاری گیاه برنج تحت تنش شوری داشته باشد.

تحت تنش شوری، محتوای آسکوربیک اسید احیا شده کاهش یافت درحالی‌که، فرم اکسید شده آن با افزایش همراه شد، که باعث کاهش نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده و تغییر به سمت حالت اکسید شد (Ghorbani et al., 2023a). به طور کلی، نسبت ردوکس بالای نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده برای جلوگیری از آسیب اکسیداتیو در گیاهان حیاتی می‌باشد. نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده در گیاهان تحت تنش شوری کاهش یافت که می‌تواند ناشی از فعالیت بالای آسکوربات پراکسیداز و افزایش تبدیل آسکوربیک اسید احیا شده به حالت اکسید شده باشد. به طور مشابهی، کاهش نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده در گیاهان برنج، گوجه‌فرنگی و ذرت قبلاً گزارش شده است (Rahman et al., 2016; Zhou et al., 2017; Hu and Shan, 2018). با اینحال، کاربرد سالیسیلیک اسید از طریق بهبود محتوای آسکوربیک اسید احیا شده و کاهش محتوای اکسید شده آن، باعث بهبود نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده تحت

تنش شوری شد. Yan و همکاران (۲۰۱۸) بیان داشتند که کاربرد سالیسیلیک اسید با افزایش فعالیت آنزیم‌های دهیدروآسکوربات ردوکتاز و منو دهیدروآسکوربات ردوکتاز باعث بهبود نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده و در نتیجه، کاهش تنش اکسیداتیو تحت تنش شوری شدند. به طور مشابهی، بهبود نسبت آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده باعث افزایش سازگاری گیاهان گوجه رنگی و ذرت تحت تنش شوری شد (Zhou et al., 2017; Hu and Shan, 2018). تنش شوری همچنین باعث افزایش محتوای برگ گیاهان گلوتاتیون احیا شده و تا اندازه‌ای گلوتاتیون اکسید شده در مقایسه با گیاهان شاهد شد که مطابق نتایج گزارش شده در گیاهان برنج (Rahman et al., 2016) و کلزا (Hasanuzzaman et al., 2014) می‌باشد. تعادل بین حالت احیا شده و اکسید شده گلوتاتیون یک عنصر کلیدی در حفظ حالت ردوکس سلولی گیاه است. با اینحال، تنش شوری باعث کاهش نسبت گلوتاتیون احیا شده به اکسید شده می‌تواند ناشی از نرخ پایین تر بازسازی حالت احیا شده در مقایسه با حالت اکسید شده گلوتاتیون باشد (Yan et al. 2018). اگرچه نسبت گلوتاتیون احیا شده به اکسید شده تحت تنش شوری کاهش یافت، فعالیت آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز با افزایش همراه بود. فعالیت بالای گلوتاتیون ردوکتاز باعث حفظ چرخه ردوکس گلوتاتیون شده و شرایط مصرف گلوتاتیون برای احیا آسکوربیک اسید را مهیا می‌سازد، بنابراین، کاهش نسبت گلوتاتیون احیا شده به اکسید شده می‌تواند بیشتر ناشی از

مصرف سریعتر در گلوتاتیون احیا شده در مقایسه با تولید آن باشد (Yan et al., 2018; Ghorbani et al., 2020). همچنین عنوان شده است که کاهش سطح داخلی NADPH تحت تنش شوری می‌تواند یکی از دلایل کاهش نسبت گلوتاتیون احیا شده به اکسید شده باشد (Garg and Bhandari, 2016). کاهش نسبت گلوتاتیون احیا شده به اکسید شده به طور مشابهی در گیاهان برنج (Rahman et al., 2016)، گوجه‌فرنگی (Hu and Shan, 2017) و ذرت (Zhou et al., 2017) قبلاً گزارش شده بود. کاربرد سالیسیلیک اسید باعث افزایش بیشتر گلوتاتیون احیا شده در مقایسه با گلوتاتیون اکسید شده و در نتیجه، افزایش نسبت گلوتاتیون احیا شده به اکسید شده و بهبود حالت ثبات ردوکس در سلول‌های تحت تنش شوری شد. علاوه بر این، افزایش در محتوای گلوتاتیون ترکیبات احیا کننده بیشتری را برای احیای آسکوربیک اسید اکسید شده به احیا شده مهیا می‌سازد که می‌تواند برای خنثی سازی پراکسید هیدروژن بکار رود (Yan et al., 2018; Ghorbani et al., 2021). به عبارت دیگر، نسبت‌های بالاتر بافرهای ردوکس یعنی نسبت-های آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده و گلوتاتیون احیا شده به اکسید شده در گیاهان تیمار شده با سالیسیلیک اسید نشان دهنده اثر مثبت و محافظتی سالیسیلیک اسید بر حفظ حالت ردوکس چرخه آسکوربیک اسید-گلوتاتیون در خنثی سازی رادیکال‌های سمی بیش از حد تولید شده تحت تنش شوری می‌باشد. اثر کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید بر افزایش نسبت‌های

آسکوربیک اسید احیا شده به اکسید شده و گلوکاتایون احیا شده به اکسید شده قبلاً در گیاهان کلزا، خردل و گندم تحت تنش شوری نیز گزارش شده است (Hasanuzzaman et al., 2014; Nazar et al., 2015; Fardus et al., 2017).

تنش شوری با افزایش تجمع سدیم و کاهش تجمع پتاسیم، باعث از بین رفتن همئوستازی یونی و ایجاد سمیت یونی در گیاهان می‌شود که رشد و نمو گیاهان را مهار می‌کند (Ghorbani et al., 2023b). Chen و همکاران (۲۰۲۰) گزارش دادند که شوری با افزایش تجمع سدیم و کاهش جذب پتاسیم در گیاه کتان از رشد آن جلوگیری می‌کند. نتایج ما نشان دادند که تنش شوری با افزایش تجمع سدیم در ریشه و برگ و کاهش تجمع پتاسیم در ریشه و برگ باعث کاهش نسبت پتاسیم به سدیم در ریشه و برگ شد که با نتایج بدست آمده توسط Liu و همکاران (۲۰۲۲) و Joseph و Jini (۲۰۱۷) مطابقت دارد. با توجه به القای تنش اکسیداتیو و افزایش سطح مالون دی آلدئید در گیاهان تحت تنش شوری، برهم خوردن همئوستازی پتاسیم به سدیم می‌تواند تا اندازه‌ای ناشی از القای تنش اکسیداتیو و آسیب وارده به ساختمان و عملکرد غشاهای پلاسمایی باشد. نتایج ما نشان داد که کاربرد سالیسیلیک اسید باعث کاهش تجمع سدیم و افزایش تجمع پتاسیم در ریشه و برگ گیاهان برنج تحت تنش شوری شدند که با بهبود نسبت پتاسیم به سدیم همراه شد. نتایج مشابهی از اثر کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید بر حفظ همئوستازی پتاسیم/سدیم تحت تنش شوری در گیاهان برنج

(Liu et al., 2022; Jini and Joseph, 2017) لوبیا (Azooz et al., 2011) و ریحان (Parizi et al., 2011) قبلاً گزارش شده است. Jayakannan و همکاران (۲۰۱۳) ثابت کردند که کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید باعث افزایش تجمع پتاسیم و کاهش جذب سدیم در برگ گیاه آرابیدوپسیس تحت تنش شوری شدند. Liu و همکاران (۲۰۲۲) نشان دادند که کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید با افزایش بیان ترانسپورترهای درگیر در انتقال رو به خارج سدیم، *OsHKT1;5* و *OsHKT1;1*، باعث حفظ تعادل نسبت پتاسیم به سدیم و در نتیجه، بهبود سازگاری گیاه برنج تحت تنش شوری شد. در گزارش دیگری، Khan و همکاران (۲۰۱۰) ثابت کردند که کاربرد ۰/۵ میلی‌مولار سالیسیلیک با حفظ همئوستازی پتاسیم/سدیم در گیاه ماش، باعث افزایش تحمل گیاه تحت تنش شوری شد. بنابراین، نتایج ما ثابت کردند که کاربرد سالیسیلیک اسید با افزایش تجمع پتاسیم و کاهش تجمع سدیم در ریشه و برگ، باعث بهبود همئوستازی پتاسیم/سدیم و در نتیجه افزایش تحمل گیاه تحت تنش شوری شد.

نتیجه‌گیری نهایی

نتایج این تحقیق نشان داد که تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl با القای تنش اکسیداتیو و برهم زدن همئوستازی یونی پتاسیم به سدیم، باعث کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی و رشد گیاه برنج شد. با اینحال، کاربرد سالیسیلیک اسید با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان و سیستم گلی اکسلاز، باعث کاهش تنش اکسیداتیو و محافظت

از لیپیدهای غشایی گیاهان برنج تحت تنش شوری شدند که با افزایش رنگیزه‌های فتوسنتزی و رشد گیاه همراه شد. تیمارهای سالیسیلیک اسید همچنین باعث بهبود حالت ردوکس آسکوربیک اسید-گلوکاتایون در گیاهان تحت تنش شوری شدند که می‌تواند نقش مهمی در بهبود سازگاری گیاه داشته باشد. سالیسیلیک اسید با افزایش تجمع پتاسیم و کاهش تجمع سدیم در ریشه و برگ گیاه برنج، باعث بهبود نسبت پتاسیم به سدیم در گیاه و کاهش سمیت یونی تحت تنش شوری شد. یافته‌های این مطالعه برای اطمینان از بهبود رشد و سازگاری گیاه برنج در خاک‌های شور با استفاده از کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید اهمیت زیادی دارد.

References

- Abdi, N., Van Biljon, A., Steyn, C. and Labuschagne, M.T. (2022). Salicylic acid improves growth and physiological attributes and salt tolerance differentially in two bread wheat cultivars. *Plants*. 11: 1853.
- Aebi, H. (1984). "Catalase in vitro," in *Methods in enzymology*. Eds. S. Colowick and N. Kaplan (Florida: Elsevier), 121-126.
- Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S. and Karanov, E. (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell & Environment*. 24: 1337-44.
- Al-Wahaibi, M.H., Siddiqui, M.H. and Basalah, M.O. (2012). Salicylic acid and calcium-induced protection of wheat against salinity. *Protoplasma*. 3: 769-778.
- Arfan, M., Athar, H.R. and Ashraf, M. (2007). Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in two differently adapted spring wheat cultivars under salt stress? *Plant Physiology*. 6: 685-694.
- Azooz, M.M., Youssef, A.M. and Ahmad, P. (2011). Evaluation of salicylic acid (SA) application on growth, osmotic solutes and antioxidant enzyme activities on broad bean seedlings grown under diluted seawater. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry*. 3(14): 253-264.
- Bates, L.S., Waldern, R.P. and Tear, I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*. 39: 205-207.
- Beauchamp, C. and Fridovich, I. (1971). Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*. 44: 276-287.
- 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.
- Borsani, O., Valpuesta, V. and Botella, M.A. (2001). Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in Arabidopsis seedlings. *Plant Physiology*. 126: 1024-1034.
- Cao, Y., Zhang, Z.W., Xue, L. W., Du, J.B., Shang, J., Xu, F., Yuan, S. and Lin, H.H. (2009). Lack of salicylic acid in Arabidopsis protects plants against moderate salt stress. *Zeitschrift für Naturforschung C*. 64: 231-238.
- Chen, L., Liu, L., Lu, B., Ma, T., Jiang, D., Li, J., Zhang, K., Sun, H., Zhang, Y., Bai, Z. and Li, C. (2020). Exogenous melatonin promotes seed germination and osmotic regulation under salt stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *PLoS ONE*. 15: e0228241.
- Dutilleul, C., Driscoll, S., Cornic, G., De Paepe, R., Foyer, C.H. and Noctor, G. (2003). Functional mitochondrial complex I is required by tobacco leaves for optimal photosynthetic performance in photorespiratory conditions and during transients. *Plant Physiology*. 131: 264-275.

- El-Esawi, M.A., Elansary, H.O., El-Shanhorey N.A., Abdel-Hamid, A.M.E., Ali H.M. and Elshikh, M.S. (2017). Salicylic acid-regulated antioxidant mechanisms and gene expression enhance rosemary performance under saline conditions. *Frontiers in Physiology*. 8: 1–14.
- Eyidogan, F. and Öz, M.T. (2007). Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*. 29: 485–493.
- Fardus, J., Matin, M.A., Hasanuzzaman, M., Hossain, M.S., Nath, S.D., Hossain, M.A., Rohman, M.M. and Hasanuzzaman, M. (2017). Exogenous salicylic acid mediated physiological responses and improvement in yield by modulating antioxidant defense system of wheat under salinity. *Notulae Scientia Biologicae*. 9: 219–232.
- Foyer, C.H. and Noctor, G. (2003). Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiologia Plantarum*. 119(3): 355–364.
- Garg, N. and Bhandari, P. (2016). Interactive effects of silicon and arbuscular mycorrhiza in modulating ascorbate–glutathione cycle and antioxidant scavenging capacity in differentially salt-tolerant *Cicer arietinum* L. genotypes subjected to long-term salinity. *Protoplasma*. 253: 1325–1345.
- Ghasemi-Omran, V.O., Ghorbani, A. and Sajjadi-Otaghsara, S.A. (2021). Melatonin alleviates NaCl-induced damage by regulating ionic homeostasis, antioxidant system, redox homeostasis, and expression of steviol glycosides-related biosynthetic genes in in vitro cultured *Stevia rebaudiana* Bertoni. *In Vitro Cellular and Developmental Biology*. 57: 319–331.
- Ghorbani, A., Pishkar, L., Roodbari, N., Pehlivan, N. and Wu, C. (2021). Nitric oxide could allay arsenic phytotoxicity in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) by modulating photosynthetic pigments, phytochelatin metabolism, molecular redox status and arsenic sequestration. *Plant Physiology and Biochemistry*. 167: 337–348.
- Ghorbani, A., Ghasemi-Omran, V.O., and Chen, M. (2023a). The effect of glycine betaine on nitrogen and polyamine metabolisms, expression of glycoside-related biosynthetic enzymes, and K/Na balance of stevia under salt stress. *Plants*. 12: 1628.
- Ghorbani, A., Pishkar, L., Saravi, K.V. and Chen, M.X. (2023b). Melatonin-mediated endogenous nitric oxide coordinately boosts stability through proline and nitrogen metabolism, antioxidant capacity, and Na⁺/K⁺ transporters in tomato under NaCl stress. *Frontier in Plant Science*. 14: 1135943.
- Ghorbani, A., Razavi, S.M., Ghasemi Omran, V. and Pirdeshti, H. (2019). Effects of endophyte fungi symbiosis on some physiological parameters of tomato plants under 10 day long salinity stress. *Journal of Plant Process and Function*. 7(27): 193–208.
- Ghorbani, A., Razavi, S.M., Ghasemi Omran, V.O. and Pirdashti, H. (2018a). *Piriformospora indica* inoculation alleviates the adverse effect of NaCl stress on growth, gas exchange and chlorophyll fluorescence in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant Biology*. 20: 729–736.
- Ghorbani, A., Razavi, S.M., Ghasemi Omran, V.O. and Pirdashti, H. (2018a). *Piriformospora indica* alleviates salinity by boosting redox poise and antioxidative potential of tomato. *Russian Journal of Plant Physiology*. 65: 898–907.
- Ghorbani, A., Tafteh, M., Roudbari, N., Pishkar, L., Zhang, W. and Wu, C. (2020). *Piriformospora indica* augments arsenic tolerance in rice (*Oryza sativa*) by immobilizing arsenic in roots and improving iron translocation to shoots. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 209: 111793.
- Griffith, O.W. (1980). Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinyl-pyridine. *Analytical Biochemistry*. 106: 207–212.
- Gunes, A., Alpaslan, A.I.M., Eraslan, G., Bagci, F.E. and Cicek, N. (2007). Salicylic acid induced changes on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and

- mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.) grown under salinity. *Plant Physiology*. 164: 728–736.
- Hasanuzzaman, M., Alam, M.M., Nahar, K., Mahmud, J.A., Ahamed, K.U. and Fujita, M. (2014). Exogenous salicylic acid alleviates salt stress-induced oxidative damage in *Brassica napus* by enhancing the antioxidant defense and glyoxalase systems. *Australian Journal of Crop Science*. 8: 631–639.
- Hasanuzzaman, M., Hossain, M.A. and Fujita, M. (2011). Nitric oxide modulates antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system and reduces salinity induced damage in wheat seedling. *Plant Biotechnology Reports*. 5: 353–365.
- Heath, R.L. and Packer, L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 125: 189–198.
- Hu, H. and Shan, C. (2018). Effect of cerium (Ce) on the redox states of ascorbate and glutathione through ascorbate–glutathione cycle in the roots of maize seedlings under salt stress. *Cereal Research Communications*. 46:31–40.
- Isayenkov, S.V. and Maathuis, F.J. (2019). Plant salinity stress: many unanswered questions remain. *Frontiers in Plant Science*. 10: 80.
- Jayakannan, M., Bose, J., Babourina, O., Rengel, Z. and Shabala, S. (2013). Salicylic acid improves salinity tolerance in *Arabidopsis* by restoring membrane potential and preventing salt-induced K^+ loss via a GORK channel. *Journal of Experimental Botany*. 64(8): 2255–2268.
- Jini, D. and Joseph, B. (2017). Physiological mechanism of salicylic acid for alleviation of salt stress in rice. *Rice Science*. 24(2): 97–108.
- Khan, N., Syeed, S., Masood, A., Nazar, R. and Iqbal, N. (2010). Application of salicylic acid increases contents of nutrients and antioxidative metabolism in mungbean and alleviates adverse effects of salinity stress. *International Journal of Plant Biology*. 1: 1–8.
- Kumar, S., Li, G., Yang, J., Huang, X., Ji, Q., Liu, Z., Ke, W. and Hou, H. (2021). Effect of salt stress on growth, physiological parameters, and ionic concentration of water dropwort (*Oenanthe javanica*) cultivars. *Frontier in Plant Science*. 12: 660409.
- La, V.H., Lee, B.R., Zhang, Q., Park, S.H., Islam, M.T. and Kim, T.H. (2019). Salicylic acid improves drought-stress tolerance by regulating the redox status and proline metabolism in *Brassica rapa*. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*. 60: 31–40.
- Li, T., Hu, Y.Y., Du, X.H., Tang, H., Shen, C.H. and Wu, J.S. (2014). Salicylic acid alleviates the adverse effects of salt stress in *Torreya grandis* cv. merrillii seedlings by activating photosynthesis and enhancing antioxidant systems. *PLoS ONE*. 9: e109492.
- Lichtenthaler, H.K. (1987). Chlorophyll and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembrane. *Methods in Enzymology*. 148: 350–381.
- Liu, Z., Ma, C., Hou, L., Wu, X., Wang, D., Zhang, L. and Liu, P. (2022). Exogenous SA affects rice seed germination under salt stress by regulating Na^+/K^+ balance and endogenous GAs and ABA homeostasis. *International Journal of Molecular Sciences*. 23: 3293.
- Ma, X., Zheng, J., Zhang, X., Hu, Q. and Qian, R. (2017). Salicylic acid alleviates the adverse effects of salt stress on *Dianthus superbus* (Caryophyllaceae) by activating photosynthesis, protecting morphological structure, and enhancing the antioxidant system. *Frontier in Plant Science*. 8: 600.
- Metwally, A., Finkemeier, I., Georgi, M. and Dietz, K.J. (2003). Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings. *Plant Physiology*. 132: 272–281.
- Misra, N. and Saxena, P. (2009). Effect of salicylic acid on proline metabolism in lentil grown under salinity stress. *Plant Science*. 177: 181–189.
- Molina, A., Bueno, P., Marin, M.C., Rodriguez-Rosales, M.P., Belver, A., Venema, K. and Donaire, J.P. (2002). Involvement of endogenous salicylic acid content, lipoxygenase and

- antioxidant enzyme activities in the response of tomato cell suspension cultures to NaCl. *New Phytologist*. 156: 409–415.
- Nazar, R., Umar, S. and Khan, N.A. (2015). Exogenous salicylic acid improves photosynthesis and growth through increase in ascorbate–glutathione metabolism and S assimilation in mustard under salt stress. *Plant Signaling & Behavior*. 10: e1003751.
- Nazar, R., Iqbal, N., Syeed, S. and Khan, N.A. (2011). Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under salt stress by enhancing nitrogen and sulfur assimilation and antioxidant metabolism differentially in two mung bean cultivars. *Plant Physiology*. 168: 807–815.
- Parizi, M.D., Kalantari, K.M., Enteshari, S. and Baghizadeh, A. (2011). Effect of salicylic acid and salt stress on Na and K content in *Ocimum basilicum* L. *Iranian Journal of Plant Physiology*. 1(3): 135–139.
- Principato, G.B., Rosi, G., Talesa, V., Giovannini, E. and Uotila, L. (1987). Purification and characterization of two forms of glyoxalase II from rat liver and brain of Wistar rats. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Protein Structure and Molecular Enzymology*. 911: 349–355.
- Rahman, A., Hossain, M.S., Mahmud, J.A., Nahar, K., Hasanuzzaman, M. and Fujita, M. (2016). Manganese-induced salt stress tolerance in rice seedlings: regulation of ion homeostasis, antioxidant defense and glyoxalase systems. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 22: 291–306.
- Razzaq, A., Ali, A., Safdar, L.B., Zafar, M.M., Rui, Y., Shakeel, A., Shaukat, A., Ashraf, M., Gong, W. and Yuan, Y. (2020). Salt stress induces physiochemical alterations in rice grain composition and quality. *Journal of Food Science*. 85: 14–20.
- Sairam, R.K., Rao, K.V. and 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.
- Sarker, U. and Oba, S. (2020). The response of salinity stress-induced *A. tricolor* to growth, anatomy, physiology, non-enzymatic and enzymatic antioxidants. *Frontier in Plant Science*. 11: 559876.
- Sharif, P., Seyedsalehi, M., Paladino, O., Damme, P., Van Sillanpa, M., and Sharifi, A.A. (2017). Effect of drought and salinity stresses on morphological and physiological characteristics of canola. *International Journal of Environmental Science and Technology*. 15, 1859–1866.
- Shim, I.S., Momose, Y., Yamamoto, A., Kim, D.W. and Usui, K. (2009). Inhibition of catalase activity by oxidative stress and its relationship to salicylic acid accumulation in plants. *Plant Growth Regulation*. 39: 285–292.
- Shu, K., Qi, Y., Chen, F., Meng, Y., Luo, X., Shuai, H., Zhou, W., Ding, J., Du, J., Liu, J., Yang, F., Wang, Q., Liu, W., Yong, T., Wang, X., Feng, Y. and Yang, W. (2017). Salt stress represses soybean seed germination by negatively regulating GA biosynthesis while positively mediating ABA biosynthesis. *Frontier in Plant Science*. 8: 1372.
- Souri, M.K. and Tohidloo, G. (2019). Effectiveness of different methods of salicylic acid application on growth characteristics of tomato seedlings under salinity. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*. 6: 26.
- Talaat, N.B. and Todorova, D. (2022). Antioxidant machinery and glyoxalase system regulation confers salt stress tolerance to wheat (*Triticum aestivum* L.) plants treated with melatonin and salicylic acid. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 22: 3527–3540.
- Tester, M. and Langridge, P. (2010). Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science*. 327: 818–822.

- Wild, R., Ooi, L., Srikanth, V. and Münch, G. (2012). A quick, convenient and economical method for the reliable determination of methylglyoxal in millimolar concentrations: the N-acetyl-L-cysteine assay. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*. 403: 2577–2581.
- Xu, L., Chen, H., Zhang, T., Deng, Y., Yan, J. and Wang, L. (2022). Salicylic acid improves the salt tolerance capacity of *Saponaria officinalis* by modulating its photosynthetic rate, osmoprotectants, antioxidant levels, and ion homeostasis. *Agronomy*. 12: 1443.
- Yan, Y., Pan, C., Du, Y., Li, D. and Liu, W. (2018). Exogenous salicylic acid regulates reactive oxygen species metabolism and ascorbate–glutathione cycle in *Nitraria tangutorum* Bobr. under salinity stress. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 24(4): 577-589.
- Zhou, Y., Wen, Z., Zhang, J., Chen, X., Cui, J., Xu, W. and Liu, H.Y. (2017). Exogenous glutathione alleviates salt-induced oxidative stress in tomato seedlings by regulating glutathione metabolism, redox status, and the antioxidant system. *Scientia Horticulturae*. 220: 90–101.