

Effect of salinity stress on hormones of auxin, gibberellin, physiological, morphological and anatomical characteristics of *Hibiscus esculentus* L.

Soroush Kargar Khorrami¹, Rashid Jamei^{1*}, Reza Darvishzadeh², Siavash Hosseini Sarghin¹

¹. Department of Biology, Faculty of Sciences, Urmia University, Iran

². Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture and Natural Resources, Urmia University, Iran

Abstract

Salinity stress is recognized as one of the most important factors limiting plant growth. Auxin and gibberellin are one of the most important plant hormones, with the smallest variation in their levels causing extensive responses throughout the plant. It has been shown that these two hormones are introduced to environmental stresses in tandem with other hormones in order to adapt the plant to new conditions. The aim of this study was to evaluate the changes in auxin and gibberellin hormones and its relationship with changes in the physiology, anatomy and morphology of okra plant under the influence of salt stress. In this study, okra plants were exposed to salinity treatments (0, 50, 100 and 150 mM NaCl) for 7 days. After treatment, root and stem length, fresh and dry weight, auxin and gibberellin levels were measured. The results showed that the levels of auxin and gibberellin hormone decreased significantly under salinity stress. In addition, the activity of the enzyme auxin oxidase increased. In this study, the Na⁺/K⁺ ratios and electrical conductivity increased while potassium and relative water content decreased. Structural studies showed that the thickness of different organs (root, stem and leaf) and the stomatal index decreased. The study showed that the length of the spongy and palisade mesophylic cells decreased under salinity stress, and the reduction in leaf thickness is more related to the reduction in palisade mesophylic. This research enhanced our understanding about the commercial use of hormones in order to reduce environmental stresses.

Keywords: Auxin, okra, gibberellin, anatomical structure, relative water content, electrical conductivity

* Corresponding Author: r.jamei@urmia.ac.ir

تأثیر تنش شوری بر هورمون‌های اکسین، جیبرلین، و ویژگی‌های فیزیولوژیکی، ریخت‌شناختی و آناتومیکی دانه‌رست‌های گیاه بامیه (*Hibiscus esculentus* L.)

سروش کارگر خرمی^۱، رشید جامعی^{۱*}، رضا درویش‌زاده^۲، سیاوش حسینی سرقین^۱

^۱ گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه ارومیه، ایران

^۲ گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه ارومیه، ایران

چکیده

تنش شوری یکی از مهم‌ترین عوامل محدود کننده رشد گیاهان شناخته می‌شود. اکسین و جیبرلین از مهم‌ترین هورمون‌های گیاهی‌اند که کوچک‌ترین تغییر در میزان آنها سبب پاسخ‌های گسترده در سراسر گیاه می‌شود. مشخص شده است این دو هورمون در تنش‌های محیطی هم‌گام با سایر هورمون‌ها و به‌منظور تطبیق گیاه با شرایط جدید وارد عمل می‌شوند. هدف مطالعه حاضر، بررسی میزان تغییرات هورمون‌های اکسین و جیبرلین و ارتباط آن با تغییرات فیزیولوژیکی، آناتومیکی و ریخت‌شناختی گیاه بامیه تحت تأثیر تنش شوری است. گیاهان بامیه به مدت ۷ روز در معرض تیمارهای مختلف شوری (صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار) قرار گرفتند. پس از تیمار، طول ریشه و ساقه، وزن تر و خشک، میزان هورمون اکسین و جیبرلین سنجیده شد. نتایج نشان دادند میزان هورمون اکسین و جیبرلین تحت تأثیر تنش شوری به‌طور معناداری کاهش می‌یابد؛ علاوه بر این، مشاهده شد میزان فعالیت آنزیم اکسین اکسیداز افزایش می‌یابد. در پژوهش حاضر مشاهده شد نسبت یون‌های سدیم به پتاسیم و هدایت الکتریکی تحت تأثیر تنش شوری افزایش می‌یابد؛ همچنین نتایج، کاهش میزان پتاسیم و محتوای نسبی آب را نشان دادند. نتایج مطالعه‌های ساختاری نشان دادند میزان ضخامت اندام‌های مختلف (ریشه، ساقه و برگ)، میزان شاخص روزنه‌ای، طول سلول‌های مزوفیل نردبانی و حفره‌ای تحت تأثیر تنش شوری کاهش می‌یابد. مطالعه‌های بیشتر ساختار برگ نشان دادند کاهش ضخامت برگ بیشتر تحت تأثیر کاهش مزوفیل نردبانی است. پژوهش حاضر می‌تواند درک ما را نسبت به استفاده تجاری از هورمون‌ها برای کاهش تنش‌های محیطی افزایش دهد.

واژه‌های کلیدی: اکسین، بامیه، جیبرلین، ساختار آناتومی، محتوای نسبی آب، هدایت الکتریکی

* نگارنده مسئول: نشانی پست الکترونیک: r.jamei@urmia.ac.ir، شماره تماس: ۰۹۱۴۱۴۶۴۳۵۷

مقدمه

با دفاع گیاه و جیبرلین (GA)، اکسین (IAA)، برازینواستروئیدها (BRs) و سیتوکینین (CKs) با رشد گیاه ارتباط دارند. طی سال‌های متمادی، آبسزیک‌اسید (ABA) هورمون کلیدی پاسخ گیاه به تنش‌های زیستی در نظر گرفته می‌شد؛ باوجوداین، مطالعه‌های اخیر مشخص کرده‌اند همهٔ هورمون‌های گیاهی نقش مهمی در شرایط تنش غیرزیستی دارند (Raja *et al.*, 2017; Wani *et al.*, 2017). گیاهان قادر به تنظیم و هماهنگی رشد و تحمل به تنش از طریق تغییر در تولید و توزیع هورمون یا انتقال پیام هستند که نتیجهٔ آن، بقا یا فرار از تنش‌های محیطی است (Colebrook *et al.*, 2014). بسیاری از جنبه‌های توسعهٔ گیاهان، از مرحلهٔ جنینی تا پیری، تحت‌تأثیر هورمون اکسین قرار دارند؛ برای نمونه، این هورمون نقش بسزایی در رشد و توسعهٔ برگ، گسترش آوندها، غالبیت می‌ستم‌های انتهایی، رشد ریشه، تشکیل میوه و ... دارد. اکسین نقش مهمی در پاسخ گیاه به تنش زنده و غیرزنده ایفا می‌کند؛ برای نمونه، در زمینهٔ نقش این هورمون در پاسخ به تنش شوری گزارش شده است جوانه‌زنی بذر گندم با سطوح شوری بالاتر کم می‌شود و این اثر منفی با پیش‌تیمار دانه‌ها با IAA کاهش می‌یابد (Ashraf and Foolad, 2005)؛ همچنین کاربرد IAA در گیاهان ذرت با بهبود تغذیهٔ معدنی عناصر ضروری و حفظ نفوذپذیری غشا (Kaya *et al.*, 2009) سبب کاهش برخی آثار جانبی ناشی از افزایش شوری می‌شود. بیان ژن *YUCCA3* که در مسیر بیوسنتز اکسین نقش دارد، با افزایش حساسیت به تنش شوری افزایش می‌یابد و سبب افزایش غلظت اکسین می‌شود؛ از سویی،

امروزه، شوری خاک و آب یکی از موانع و محدودیت‌ها در تولید بهینهٔ محصولات کشاورزی به شمار می‌آید. حدود ۳۰ تا ۵۰ درصد اراضی دنیا تحت‌تأثیر تنش شوری قرار دارد. در ایران، حدود ۵۰ درصد اراضی زیرکشت با مشکل شوری مواجه است و پیش‌بینی می‌شود این رقم به‌علت استفادهٔ نادرست از منابع آب و خاک افزایش یابد (Dewan and Famuri, 1964; Hoffman *et al.*, 1983). تنش شوری زمانی اتفاق می‌افتد که غلظت نمک‌هایی مانند Na_2SO_4 ، Na_2CO_3 ، NaHCO_3 و NaCl به حدی افزایش یابد که مانع رشد گیاه شود؛ در بین نمک‌های یادشده، NaCl نقش اصلی را در ایجاد سمیت و آسیب در گیاهان ایفا می‌کند. شوری ممکن است رشد گیاه را از طریق برهم‌زدن تعادل یونی و اثر بر تغذیه محدود کند. افزایش سدیم سبب کاهش جذب کاتیون‌های دیگر و درنهایت موجب برهم‌خوردن تعادل کاتیون‌هایی مانند کلسیم، منیزیم و پتاسیم در گیاه می‌شود (Ruiz *et al.*, 1999). هورمون‌های گیاهی، گروهی از مولکول‌های کوچکند که نقش مهمی در تنظیم فیزیولوژیکی رشد و توسعهٔ گیاه و هماهنگی پاسخ گیاه به شرایط محیطی بازی می‌کنند؛ آنها نزدیک به محل اثر خود یا دور از آن سنتز و در محل‌های مدنظر عمل می‌کنند (Colebrook *et al.*, 2014; Kumar *et al.*, 2016; Raja, 2017). نقش هورمون‌های گیاهی در انطباق با شرایط تنش، توجه زیادی را در سال‌های اخیر به خود معطوف کرده است. در بین هورمون‌های یادشده، معمولاً سالیسیلیک‌اسید (SA)، جاسمونات‌ها (JAs) و اتیلن

و به‌ویژه هورمون‌های آن موجود است؛ بنابراین هدف مطالعه حاضر، بررسی تغییرات محتوای هورمون‌های اکسین و جیبرلین و مشاهده آثار این تغییرات روی رشد و نمو گیاه بامیه و تغییرات آناتومی حاصل از آن است. پژوهش حاضر زمینه‌ساز مطالعه‌های بیشتر در زمینه اثر تنش شوری در این گیاه و در نهایت، بهینه‌سازی این گیاه در برابر تنش شوری و سایر تنش‌هاست؛ از سویی، مطالعه‌های انجام‌شده روی بامیه زمینه‌ساز مطالعه‌های بیشتر در زمینه آثار تنش شوری روی خانواده پنیرکیان (Malvaceae) است.

مواد و روش‌ها

کشت گیاه: بذرهای سالم و هم‌اندازه گیاه بامیه (*Hibiscus esculentus* L.) رقم Bamia با قدرت جوانه‌زنی ۸۵ تا ۹۹ درصد از شرکت آوان مشرق‌زمین (Avan Mashregh Zamin) تهیه شدند. ابتدا بذرها با محلول هیپوکلریت سدیم ۱۰ درصد ضدعفونی و با آب مقطر شستشو شدند و سپس برای جوانه‌زنی به پتری‌دیش‌هایی منتقل شدند که حاوی دو لایه کاغذ صافی مرطوب بودند. پتری‌دیش‌های حاوی بذر به مدت ۹۶ ساعت در آون با دمای ۲۷ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند تا جوانه‌زنی انجام شود. پس از مدت زمان یادشده، بذرهای جوانه‌زده هم‌اندازه به گلدان‌های پلاستیکی حاوی ماسه شسته شده منتقل و در اتاقک کشت با شرایط نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی، دمای بیشینه و کمینه به ترتیب ۲۹ و ۱۸ درجه سانتی‌گراد، رطوبت ۶۵ درصد و شدت نوری ۱۵۰ میکرومول بر مترمربع در ثانیه نگهداری شدند.

گزارش‌های مختلفی وجود دارند که کاهش سطح این هورمون در تنش‌های محیطی را نشان می‌دهند (Du et al., 2013). جیبرلین‌ها خانواده بزرگی از هورمون‌های گیاهی با ساختار دی‌ترپنوئید را شامل می‌شوند که نقش‌های متنوعی از جمله جوانه‌زنی بذر، گسترش و بازشدن برگ، طول‌شدن ساقه، بلوغ کرده، رشد میوه و ... را در گیاهان ایفا می‌کنند (Wani et al., 2016). عملکرد این هورمون در تنش‌های محیطی ضروری و نقش آن مخالف هورمون آبسزیک‌اسید است. این هورمون جوانه‌زنی را در دانه‌هایی افزایش می‌دهد که در معرض تنش شوری قرار دارند (Yang et al., 2014). مطالعه‌های مختلف نشان می‌دهند میزان هورمون اکسین و جیبرلین در اثر تنش شوری کاهش می‌یابد؛ برای نمونه، kim و همکاران (۲۰۰۶) مشاهده کردند سطح این دو هورمون در اندام‌های مختلف گیاه برنج (*Oryza sativa* L.) در شرایط شوری به شدت کاهش می‌یابد. گیاه بامیه (*Hibiscus esculentus* L.) به تیره پنیرکیان (Malvaceae) تعلق دارد و عده‌ای آن را گومبو، اکورا و لیدی‌فینگرو می‌نامند. در برخی کتاب‌ها، نام علمی بامیه به شکل *Ablemoschus esculentus* L. آمده است. بامیه یکی از مهم‌ترین سبزیجاتی است که در مناطق گرم و گرمسیری کاشته می‌شود و جایگاه ویژه‌ای در برنامه غذایی روزانه این مناطق دارد. این گیاه منبع ارزان‌قیمتی از پروتئین‌ها، آمینواسیدها، کربوهیدرات‌ها، ویتامین‌ها (A، B و C) و مواد معدنی در این مناطق به شمار می‌آید (Hegazi and Hamildeldin, 2010). اطلاعات بسیار اندکی درباره اثر تنش شوری روی گیاه بامیه

سنجش اکسین اکسیداز: به منظور اندازه‌گیری فعالیت آنزیم اکسین اکسیداز، عصارهٔ آنزیمی اندام هوایی و ریشه به روش Ahmad و همکاران (۲۰۱۰) استخراج شد؛ سپس به مخلوط واکنش حاوی بافر فسفات پتاسیم (اسیدیتهٔ ۶/۴)، ۲ و ۴ دی کلروفل (۰/۱۶ مولار)، کلرید منگنز (۰/۲ میلی مولار)، ایندول استیک اسید (۰/۲ میلی مولار) و ۱ میلی لیتر عصارهٔ آنزیمی اضافه شد و بی‌درنگ، ۲ میلی لیتر معرف سالکوفسکی به ۱ میلی لیتر مخلوط واکنش اضافه شد. عمل یادشده برای نمونه‌های شاهد نیز تکرار شد، اما نمونه‌های شاهد به مدت ۲۰ دقیقه در تاریکی گرماگذاری شدند. پس از توسعهٔ رنگ صورتی، جذب نمونه‌ها با دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۴۰ نانومتر خوانده شد (Gordon and Weber, 1951).

سنجش جیبرلین: به منظور اندازه‌گیری میزان جیبرلین، ۰/۵ گرم بافت برگ در ۲/۵ میلی لیتر اتانول مطلق ساییده شد. عصارهٔ حاصل به مدت ۱۵ دقیقه در ۱۲۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ و سپس ۱ قطره کلریدریک اسید (۰/۱ مولار) به محلول اضافه شد. محلول حاصل به قیف جداکننده (دکانتور) منتقل، ۱۰ میلی لیتر اتیل استات به آن اضافه و به مدت ۲ دقیقه به خوبی تکان داده شد؛ سپس ۱۰ میلی لیتر بافر فسفات سدیم با اسیدیتهٔ ۷/۴ به آن اضافه شد. پس از تکان دوباره و تشکیل دو فاز، فاز رنگی دور ریخته شد و ۳ میلی لیتر کلریدریک اسید (۳/۷ مولار) و ۳ میلی لیتر بافر فسفات سدیم (اسیدیتهٔ ۷/۴) به ۳ میلی لیتر از فاز آبی اضافه و جذب نمونه‌ها در طول موج ۲۵۴ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر خوانده شد (Berrios et al., 2004). به منظور تعیین

اعمال تیمار و برداشت: پس از استقرار

دانه‌رست‌ها در محیط کشت گلدانی، فرایند اعمال تنش با غلظت‌های صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار NaCl به مدت هفت روز انجام شد. فرایند آبیاری و تیمار به‌طور هم‌زمان با محلول هوگلند و NaCl انجام شد. سه گلدان برای هر تیمار و هفت دانه‌رست در هر گلدان در نظر گرفته شد. پس از برداشت، طول اندام هوایی و ریشه با خط‌کش اندازه‌گیری شد. وزن تر و خشک نمونه‌ها به کمک ترازوی دیجیتال با دقت ۰/۰۰۱ (شرکت CITIZEN) محاسبه شد.

سنجش اکسین: به منظور اندازه‌گیری میزان

اکسین، ۱ گرم بافت برگ از برگ‌های نزدیک به رأس ساقه (برگ+ساقه) و ریشه به‌طور جداگانه در ۱۰ میلی لیتر اتانول ۸۰ درصد جوشانده و پس از ساییده‌شدن، از کاغذ صافی عبور داده شد. مقدار ۲ میلی لیتر معرف سالکوفسکی به ۱ میلی لیتر از عصاره‌های حاصل اضافه شد. به منظور تهیهٔ معرف سالکوفسکی، ۱ میلی لیتر محلول کلریدفری ۰/۵ مولار با ۵۰ میلی لیتر پرکلریک اسید ۳۵ درصد مخلوط و هم زده شد (He et al., 2002)؛ سپس لوله‌ها به مدت ۱۵ دقیقه در حمام آبی ۴۰ تا ۵۰ درجهٔ سانتی‌گراد قرار گرفتند تا واکنش کامل و حضور اکسین در عصاره با رنگ صورتی آشکار شود. در پایان، میزان جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۳۰ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر مدل (WPA S2100, UK) UV/Vis خوانده شد. مقدار IAA موجود در نمونه‌ها با استفاده از منحنی استاندارد در محدودهٔ صفر تا ۴۰ میلی گرم در لیتر محاسبه شد. IAA تهیه‌شده از شرکت مرک برای رسم منحنی استاندارد استفاده شد.

نمونه‌ها به مدت یک ساعت در حمام آب گرم قرار گرفتند و پس از سرد شدن، به مدت ۱۵ دقیقه در ۵۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شدند. میزان سدیم و پتاسیم عصاره‌ها با فلیم فتومتر (مدل Fater 405) اندازه‌گیری شد. منحنی استاندارد مربوط به سدیم و پتاسیم با غلظت‌های مشخص برای محاسبه رسم شد. **سنجش هدایت الکتریکی:** مقدار ۰/۵ گرم بافت تر برگ‌گی هر نمونه در دو سری لوله آزمایش حاوی ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر غوطه‌ور شد؛ سپس یک سری از نمونه‌ها به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد و سری دیگر به مدت ۱۵ دقیقه در دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند. پس از رسیدن دمای نمونه‌ها به دمای آزمایشگاه، هدایت الکتریکی آنها با دستگاه EC متر (مدل PL-700PC) خوانده و از رابطه ۲ محاسبه شد (Sairam et al., 2005).

رابطه ۲ $EC=(EC(40^{\circ}C)/EC(100^{\circ}C))\times 100$
تجزیه و تحلیل آماری: تجزیه و تحلیل داده‌های آماری با نرم‌افزار SPSS نسخه ۲۲، طی مسیر آنالیز واریانس تک‌سویه (Anova one way) و آزمون Duncan در سطح احتمال آماری $P<0.05$ انجام شد. نمودارها با نرم‌افزار Excel نسخه ۲۰۰۷ رسم شدند.

نتایج

اثر شوری بر شاخص‌های رشد: بررسی نتایج اندازه‌گیری طول ریشه و ساقه نشان داد طول ریشه و ساقه گیاه بامیه در اثر تنش شوری در مقایسه با نمونه‌های شاهد کاهش می‌یابد (جدول ۱). کاهش طول ریشه و ساقه تمام نمونه‌های تیمار شده نسبت به نمونه‌های شاهد معنادار بود. کاهش طول ریشه در تیمارهای ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار نسبت به هم معنادار نبود (جدول ۱).

میزان جیبرلین، منحنی استاندارد با استفاده از غلظت‌های معلوم جیبرلین تهیه شد.

مطالعه‌های ساختاری: پس از برداشت، نمونه‌ها در محلول گلیسرول و الکل (۱:۱) تثبیت و نگهداری شدند. به منظور مطالعه‌های میکروسکوپی، مقاطع دستی از انتهای ساقه، بخش میانی برگ و انتهای ریشه تهیه شدند. به منظور رنگ‌بری، مقاطع تهیه شده به مدت ۱۵ دقیقه در هیپوکلریت سدیم و پس از شستشو، به مدت ۱ دقیقه در محلول استیک اسید ۵ درصد قرار داده شدند؛ در نهایت، رنگ آکریدین اورانژ برای ایجاد فلورسانس در نمونه‌ها استفاده شد. نمونه‌ها با میکروسکوپ فلورسانس Oculaire (مدل BK-LF، ساخت چین) مشاهده شدند.

سنجش محتوای نسبی آب: قطعه‌های برگ‌گی به قطر ۱ سانتی‌متر از بخش میانی برگ تهیه و پس از وزن شدن، به مدت ۴ ساعت در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد درون پتری‌دیش‌های حاوی آب مقطر قرار داده شدند. پس از مدت زمان یادشده، رطوبت اضافی نمونه‌ها با کاغذ صافی، خشک و وزن آماس نمونه‌ها اندازه‌گیری شد. به منظور سنجش وزن خشک، قطعه‌های برگ‌گی به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد درون آون قرار داده شدند و در نهایت، محتوای نسبی آب (RWC) از رابطه ۱ محاسبه شد (Henson, 1981).

رابطه ۱

$$RWC = \frac{\text{وزن خشک} - \text{وزن آماس}}{\text{وزن خشک} - \text{وزن تر}} \times 100$$

سنجش یون‌های سدیم و پتاسیم: به منظور تجزیه و تحلیل یون‌ها، ۰/۱ گرم از ماده خشک ریشه و اندام هوایی وزن و در لوله‌های ۱۵ میلی‌لیتری قرار داده شد و ۱۰ میلی‌لیتر آب دیونیزه به آن افزوده شد.

هوایی و وزن خشک ریشه در تیمارهای ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار تنش شوری تفاوت معناداری با یکدیگر نداشت.

نتایج پژوهش حاضر (جدول ۱) نشان دادند میزان کاهش وزن تر و وزن خشک ریشه و اندام هوایی در تیمارهای NaCl نسبت به نمونه‌های شاهد معنادار است. میزان کاهش وزن تر اندام

جدول ۱- بررسی میزان زیست‌توده در دانه‌رست بامیه در معرض تنش شوری

شاخص تیمار (NaCl)	اندام هوایی		ریشه	
	وزن تر (گرم)	وزن خشک (گرم)	وزن تر (گرم)	وزن خشک (گرم)
صفر	۱/۰±۶۳/۰۶۵ ^a	±۱۵/۰۰/۰۰۶ ^a	۱۲/۵۰±۵/۵ ^a	۰/۰۳±۰/۰۰۳ ^a
۵۰ میلی‌مولار	۱/۳۴±۰/۰۳۷ ^b	۰/۰±۱۲/۰۰۴ ^b	۹/۷۶±۰/۴ ^b	۰/۰۲±۰/۰۰۵ ^a
۱۰۰ میلی‌مولار	۰/۸۸±۰/۰۴ ^c	۰/۰۸±۰/۰۰۶ ^c	±۲۶/۸۰/۱۴ ^c	۰/۰۲±۰/۰۰۶ ^b
۱۵۰ میلی‌مولار	۰/۰±۶۵/۰۲۷ ^c	۰/۰۶±۰/۰۰۳ ^c	±۶۵/۶۰/۲۷ ^d	۰/۰۲±۰/۰۰۳ ^b

مقایسه میانگین ۳ تکرار \pm SE عوامل رشد در نمونه‌های شاهد و تیمارهای مختلف NaCl. مقایسه میانگین داده‌ها با آزمون دانکن انجام شد و حرف‌های یکسان بیان‌کنندهٔ نبود اختلاف معنادار در سطح ($P < 0.5$) است.

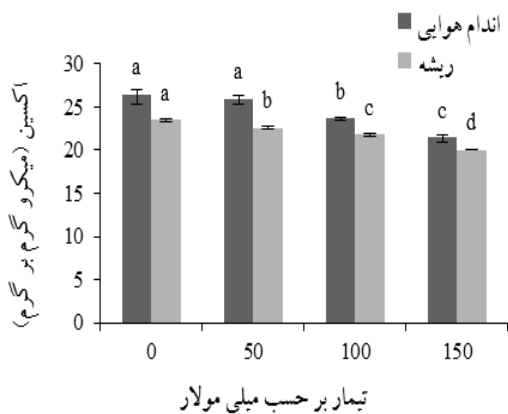
مقایسه با نمونه‌های شاهد معنادار است؛ همچنین برای یون پتاسیم مشاهده شد میزان این یون با افزایش تنش شوری کاهش می‌یابد و این روند کاهش در تمام تیمارهای شوری نسبت به نمونه‌های شاهد معنادار است.

اثر شوری بر توازن یون‌ها، هدایت الکتریکی و محتوای آب نسبی: تجزیه و تحلیل داده‌های پژوهش حاضر (جدول ۲) نشان داد با افزایش تنش شوری، میزان یون‌های سدیم در اندام هوایی و ریشه افزایش می‌یابد. مشخص شد این افزایش در تمام تیمارها (۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار) در

جدول ۲- بررسی محتوای نسبی آب (RWC)، هدایت الکتریکی (EC) و میزان یون‌های سدیم و پتاسیم در دانه‌رست بامیه در معرض تنش شوری

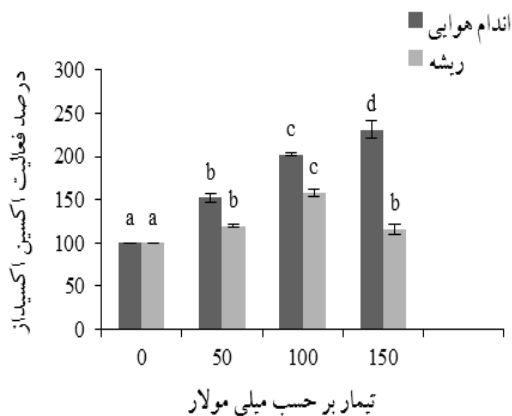
شاخص تیمار (NaCl)	اندام هوایی		ریشه		RWC و EC	
	میلی‌گرم بر وزن خشک	میلی‌گرم بر وزن خشک	Na ⁺	K ⁺	EC	RWC
صفر	۱۵/۰±۷/۷ ^a	۲/۲۰±۲۳ ^a	۳/۰±۰۶/۰۱ ^a	۲۱/۰±۵/۰۶۵ ^a	۱۹/۸۶±۱۷ ^a	۱۰۰±۰/۰ ^a
۵۰ میلی‌مولار	۱۳/۰±۲/۵۳ ^b	۴/۰±۸۶/۲۶ ^b	۶/۰±۳۶/۰۱ ^b	۱۶/۰±۶۳/۰۳۷ ^a	۳۲/۷۲±۶ ^b	۹۰/۶±۳/۹۵ ^b
۱۰۰ میلی‌مولار	۱۰/۰±۶۶/۷۳ ^c	۷/۰±۳۶/۳۸ ^c	۱۰/۰±۰۸/۰۴ ^c	±۰۶/۱۲/۰/۰۴ ^c	۴۹/۹۲±۱ ^c	۷۷/۱±۷۳/۷۱ ^c
۱۵۰ میلی‌مولار	۷/۰±۲/۵۴ ^d	۹/۰±۳۳/۲۷ ^d	±۳/۱۰/۱۱ ^d	±۳۶/۱۰/۰/۲۷ ^d	۷۳/۱۲±۵ ^d	۶۵/۳±۷۳/۵۷ ^d

مقایسه میانگین ۳ تکرار \pm SE عوامل رشد در نمونه‌های شاهد و تیمارهای مختلف NaCl. مقایسه میانگین داده‌ها با آزمون دانکن انجام شد و حرف‌های یکسان بیان‌کنندهٔ نبود اختلاف معنادار در سطح ($P < 0.5$) است.



شکل ۱- مقایسه میانگین میزان هورمون اکسین در نمونه‌های شاهد و تیمارهای مختلف NaCl؛ مقایسه میانگین داده‌ها با آزمون دانکن انجام شد و حروف یکسان بیان‌کننده نبود اختلاف معنادار در سطح (P<0.5) است.

بررسی نتایج اندازه‌گیری فعالیت آنزیم اکسین‌اکسیداز در ریشه و اندام هوایی نشان داد میزان فعالیت این آنزیم در اندام هوایی بیشتر از ریشه است (شکل ۲).

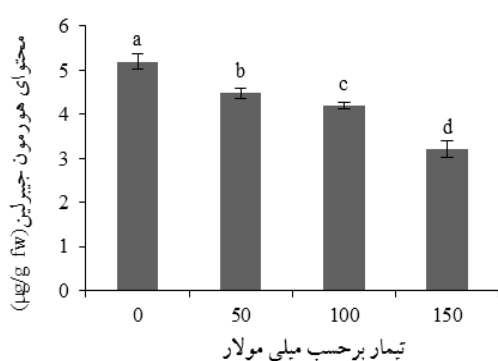


شکل ۲- مقایسه میانگین میزان فعالیت اکسین‌اکسیداز در نمونه‌های شاهد و تیمارهای مختلف NaCl؛ مقایسه میانگین داده‌ها با آزمون دانکن انجام شد و حروف یکسان بیان‌کننده نبود اختلاف معنادار در سطح (P<0.5) است.

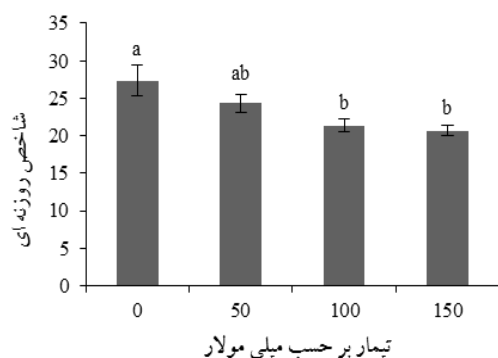
فعالیت این آنزیم در اندام هوایی و ریشه گیاهان در معرض تمام تیمارهای نمک در مقایسه با نمونه

نتایج نسبت سدیم به پتاسیم (Na^+/K^+) در اندام هوایی و ریشه نشان دادند این نسبت با افزایش غلظت نمک افزایش می‌یابد و این افزایش در تمام تیمارها (در ریشه و اندام هوایی) در مقایسه با نمونه‌های شاهد معنادار است (جدول ۲). نتایج نشان دادند میزان محتوای آب نسبی در اثر شوری کاهش می‌یابد (جدول ۲). مشاهده شد کاهش ۹/۴ درصدی در تیمار ۵۰ میلی‌مولار نمک، کاهش ۲۲/۲۷ درصدی در تیمار ۱۰۰ میلی‌مولار نمک و کاهش ۳۴/۲۷ درصدی در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار شوری در مقایسه با نمونه‌های شاهد معنادار است. بر اساس نتایج جدول ۲، مشاهده شد میزان هدایت الکتریکی با افزایش غلظت نمک افزایش می‌یابد. تجزیه و تحلیل داده‌ها نشان داد در تمام تیمارهای نمک (۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار)، افزایش هدایت الکتریکی در مقایسه با نمونه‌های شاهد معنادار است.

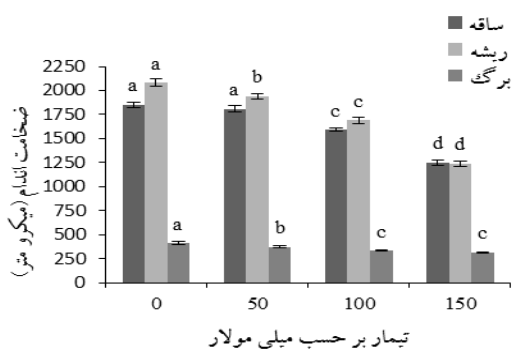
اثر شوری بر میزان هورمون‌های اکسین، جیبرلین و اکسین‌اکسیداز: نتایج نشان دادند میزان هورمون اکسین در اثر شوری کاهش می‌یابد (شکل ۱). کاهش هورمون اکسین در اندام هوایی تیمارهای ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار شوری در مقایسه با نمونه‌های شاهد معنادار بود؛ همچنین کاهش هورمون اکسین در تیمارهای شوری ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار در ریشه نسبت به نمونه‌های شاهد معنادار بود. گفتنی است کاهش این هورمون در اندام هوایی تیمارهای ۵۰ میلی‌مولار نمک در مقایسه با نمونه‌های شاهد معنادار نبود؛ علاوه بر این، مشاهده شد شدت کاهش هورمون اکسین در اندام هوایی بیشتر از ریشه است.



شکل ۳- مقایسهٔ میانگین میزان هورمون جیبرلین در نمونه‌های شاهد و تیمارهای مختلف NaCl؛ مقایسهٔ میانگین داده‌ها با آزمون دانکن انجام شد و حروف یکسان بیان‌کنندهٔ نبود اختلاف معنادار در سطح $(P < 0.5)$ است.



شکل ۴- مقایسهٔ میانگین میزان شاخص روزنه در نمونه‌های شاهد و تیمارهای مختلف NaCl؛ مقایسهٔ میانگین داده‌ها با آزمون دانکن انجام شد و حروف یکسان بیان‌کنندهٔ نبود اختلاف معنادار در سطح $(P < 0.5)$ است.



شکل ۵- مقایسهٔ میانگین میزان ضخامت اندام در نمونه‌های شاهد و تیمارهای مختلف NaCl؛ مقایسهٔ میانگین داده‌ها با آزمون دانکن انجام شد و حروف یکسان بیان‌کنندهٔ نبود اختلاف معنادار در سطح $(P < 0.5)$ است.

شاهد به شکل معناداری افزایش یافته است. بیشترین افزایش در اندام هوایی در تیمار ۱۵۰ میلی مولار و در ریشه در تیمار ۱۰۰ میلی مولار مشاهده شد؛ علاوه بر این، مشخص شد اختلاف معناداری بین تیمارهای ۵۰ و ۱۵۰ میلی مولار در ریشه وجود ندارد (شکل ۲).

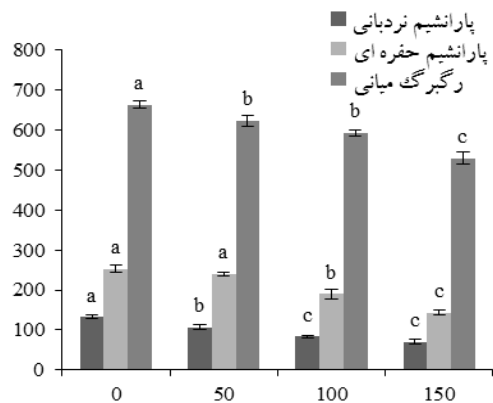
نتایج تجزیه و تحلیل نشان دادند میزان هورمون جیبرلین در اثر شوری کاهش می‌یابد (شکل ۳). کاهش هورمون جیبرلین در اندام هوایی تیمارهای ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار شوری در مقایسه با نمونه‌های شاهد معنادار بود و بیشترین کاهش در تیمار ۱۵۰ میلی مولار مشاهده شد.

اثر شوری بر شاخص‌های آناتومی:

تجزیه و تحلیل داده‌های اندازه‌گیری شاخص تراکم روزنه‌ای نشان دادند میزان این شاخص در تمام تیمارها نسبت به نمونه‌های شاهد کاهش می‌یابد (شکل ۴). میزان تراکم سلول‌های روزنه‌ای در تیمارهای ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار نمک کاهش معناداری نسبت به نمونه‌های شاهد نشان داد؛ در حالی که این کاهش در تیمار ۵۰ میلی مولار در مقایسه با نمونه‌های شاهد معنادار نبود.

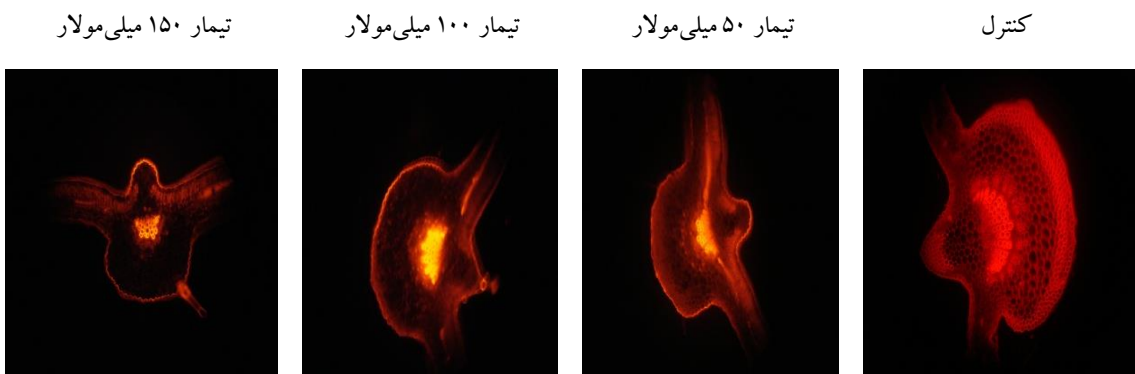
مطالعهٔ مقاطع عرضی تهیه‌شده از ساقه، ریشه و برگ

نشان داد تنش شوری سبب کاهش ضخامت هر سه اندام دانه‌رست بامیه می‌شود که در مقایسه با نمونه‌های شاهد، کاهش ضخامت ساقه تنها در تیمارهای ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار معنادار است. کاهش ضخامت ریشه و برگ در تمام تیمارها در مقایسه با نمونه‌های شاهد معنادار بود. نتایج تجزیه و تحلیل نشان دادند بیشترین کاهش ضخامت در هر سه اندام به تیمار ۱۵۰ میلی مولار نمک مربوط است (شکل ۵).



شکل ۶- مقایسه میانگین ضخامت بخش‌های برگ در نمونه‌های شاهد و تیمارهای مختلف NaCl؛ مقایسه میانگین داده‌ها با آزمون دانکن انجام شد و حروف یکسان بیان‌کننده نبود اختلاف معنادار در سطح (P<0.5) است.

تجزیه و تحلیل داده‌های مربوط به مقطع عرضی برگ نشان داد طول سلول‌های مزوفیل نردبانی در تمام تیمارهای شوری کاهش معناداری نسبت به نمونه‌های شاهد دارد (شکل ۶)؛ درحالی‌که کاهش معنادار ضخامت لایه مزوفیل حفره‌ای تنها در تیمارهای ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار مشاهده می‌شود. اندازه‌گیری قطر رگبرگ میانی نشان داد تنش شوری سبب کاهش قطر رگبرگ میانی می‌شود و این کاهش در تیمارهای ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار معنادار است. نتایج تغییرات رگبرگ میانی در تصاویر شکل ۷ مشاهده می‌شوند.



شکل ۷- برش عرضی ناحیه میانی برگ و مشاهده رگبرگ میانی با رنگ فلورسانس آکریدین اورانژ

Hoffman, 1977). نتایج پژوهش حاضر نشان دادند میزان شاخص‌های رشد و تولید زیست‌توده دانه‌رست‌های بامیه در اثر تنش شوری کاهش می‌یابد که با یافته‌های بسیاری از مطالعه‌های پیشین در گیاه گوجه‌فرنگی (Shibli et al., 2007)، عدس (Bandeoglu et al., 2004) و یونجه (Wang et al., 2009) مطابقت دارد. پژوهش‌های یادشده ایجاد اختلال در فرایندهای تولید انرژی مانند فتوسنتز و تنفس در اثر تنش شوری را علت

بحث

شوری یکی از تنش‌های غیرزیستی مهم است که بر میزان محصول اثر می‌گذارد؛ این تنش با تنش اسمزی و سمیت یون‌ها همراه است و سبب کمبود مواد غذایی می‌شود و بر سازوکارهای مختلف فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مرتبط با رشد و نمو گیاه اثر می‌گذارد (Kholova et al., 2010). شوری سبب کاهش رشد و میزان محصول در گیاهان غیرهالوفیت می‌شود (Maas and

(2006). *et al.* در گیاهان کینوا (*Chenopodium quinoa*) (Prado *et al.*, 2000) و سیاه شور (*Suaeda salsa*) (Lu *et al.*, 2002)، درصد آب بافت در شرایط تنش شوری ثابت می‌ماند. در گیاه جارو (*Kochiaprostrata*)، درصد آب بافت تا شوری ۱۵۰ میلی‌مولار ثابت ماند و در شوری‌های بیشتر کاهش یافت (Karimi *et al.*, 2005). درصد آب بافت گیاه خرفه (*Portulacaoleracea*) در ابتدای تنش، افزایش و با طولانی‌شدن مدت تنش، کاهش یافت. بررسی میزان محتوای سدیم، پتاسیم و نسبت سدیم به پتاسیم در پژوهش حاضر نشان داد همراه با افزایش تنش شوری، میزان سدیم در بافت‌ها افزایش و میزان پتاسیم کاهش می‌یابد و در نهایت به تغییر نسبت سدیم به پتاسیم منجر می‌شود؛ گزارش شده است تغییر نسبت این عناصر بر فعالیت‌های تولید انرژی سلول تأثیر می‌گذارد. یون پتاسیم کوفاکتور بسیاری از آنزیم‌های فتوسنتزی و تنفسی است (Sudhir and Murthy, 2004; Kao *et al.*, 2006). کاهش مقدار پتاسیم و افزایش مقدار سدیم یکی از بارزترین آثار تنش شوری است که در بسیاری از گزارش‌ها به آن اشاره شده است. کاهش غلظت پتاسیم در گیاه در معرض محیط شور به این علت است که وجود غلظت‌های زیاد سدیم در محیط خارج سبب ایجاد رقابت با پتاسیم برای ورود به درون سلول می‌شود و از آنجاکه این دو یون شعاع هیدراتهٔ مشابهی دارند، پروتئین‌های انتقال‌دهندهٔ آنها ممکن است در تشخیص آنها اشتباه کنند؛ بنابراین، سدیم به آسانی از طریق ناقل‌های با تمایل کم به پتاسیم یا با تمایل زیاد به

اصلی کاهش میزان رشد و تولید زیست‌توده می‌داند. کاهش جذب آب در ریشه و نبود تعادل بین جذب آب و تعرق از دیگر عوامل کاهش رشد در اثر تنش شوری به شمار می‌آیند که سبب کاهش پتانسل آب در آوند چوبی و کاهش شیب پتانسیل آب بین سلول‌های درحال توسعه و منبع آب (آوند چوبی که گسترش سلول‌ها را هدایت می‌کند) می‌شود (Munns, 2002). مطالعه‌های پیشین نشان می‌دهند برهم‌خوردن توازن یونی در گیاهان در اثر تنش شوری به اختلالات ریخت‌شناختی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مختلف مانند کاهش سطح برگ، تسریع پیری برگ‌ها، افزایش درجه حرارت برگ، کاهش کارایی زنجیرهٔ انتقال الکترون و کمپکس جمع‌کنندهٔ نور، کاهش کارایی دکربوکسیلازی آنزیم روپیسکو یا افزایش فعالیت اکسیژنازی این آنزیم، کاهش ظرفیت بازسازی RUBP، مهار سنتز ATP به علت مهار فعالیت کمپلکس ATP سنتتاز، غیرفعال‌شدن PSI و PSII، اختلال در جذب و انتقال یون‌های ضروری و نبود تعادل و کمبود عناصر ضروری، تنش اکسیداتیو و اکسیداسیون ترکیبات مهم زیستی از جمله پروتئین‌ها منجر می‌شود (Slama *et al.*, 2007; Patade *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2008). نتایج پژوهش حاضر نشان دادند میزان محتوای آب نسبی در دانه‌رست‌های گیاه بامیه در اثر تنش شوری کاهش می‌یابد. نتایج مطالعه‌های مختلف نشان می‌دهند میزان آب بافت در گیاهان مختلف ممکن است در اثر تنش شوری کاهش یا افزایش یابد یا ثابت بماند؛ برای نمونه در شرایط درون‌شیشه (*in vitro*)، درصد آب بافت گیاه سیب در اثر تنش شوری کاهش می‌یابد (Molassiotis

شوری کاهش می‌یابد (Zörb *et al.*, 2013)؛ علاوه‌براین، Mendoza و همکاران (۲۰۱۶) نشان دادند میزان اکسین و انتقال قطبی در اثر تنش شوری کاهش می‌یابد. از آنجا که هورمون اکسین تنظیم‌کننده رشد و توسعه سلول‌ها شناخته می‌شود (Majid *et al.*, 2011)، می‌توان کاهش میزان اکسین را از علل کاهش رشد و تغییر در توسعه و رشد ساختارهای آناتومی دانه‌رست‌های بامیه دانست که ممکن است به علت کاهش بیوسنتز آن یا افزایش فعالیت آنزیم اکسین‌اکسیداز باشد. نتایج مشابهی از کاهش میزان اکسین در شرایط تنش شوری در گوجه (Dunlap and Binzel, 1996) و برنج (Nilsen and Orcutt, 1996) مشاهده شده‌اند. Du و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند کاهش سطح هورمون اکسین در شرایط تنش اسمزی به روابط آبی گیاه کمک می‌کند؛ از سویی، پیشنهاد شده است اکسین با افزایش رشد ریشه، افزایش بیان ژن‌های هورمون آبسزیک‌اسید و ژن‌های دخیل در حذف گونه‌های فعال اکسیژن می‌تواند مقاومت به تنش خشکی را ایجاد کند. نتایج پژوهش حاضر نشان دادند میزان هورمون جیبرلین در تنش شوری کاهش می‌یابد. یافته‌های اخیر نشان می‌دهند هورمون اکسین سبب القای بیوسنتز هورمون جیبرلین می‌شود (Majid *et al.*, 2011)؛ بنابراین، کاهش میزان هورمون اکسین را می‌توان یکی از عواملی دانست که سبب کاهش هورمون جیبرلین در تنش شوری می‌شود. مشخص شده است جیبرلین بیان ژن بسیاری از آنزیم‌ها و همچنین بیان ژن H^+ -ATPase را در تنش شوری افزایش می‌دهد (Yang *et al.*, 2014). این

پتاسیم وارد سلول می‌شود و جذب پتاسیم کاهش می‌یابد؛ از سوی دیگر، انتقال سدیم به بخش‌های مختلف گیاه و برگ‌ها سبب جایگزینی آن با کلسیم در فضای آپوپلاستی می‌شود که دیپلاریزاسیون غشا را در پی دارد و در نتیجه، توانایی غشاها برای جذب انتخابی برخی یون‌ها مختل می‌شود و بی‌تعدالی یونی اجتناب‌ناپذیر خواهد بود (Blumwald *et al.*, 2000; Molassiotis *et al.*, 2006; Aqueel *et al.*, 2007). یکی دیگر از دلایل کاهش مقدار پتاسیم، مسدود شدن کانال‌های واردکننده پتاسیم (KIR) با سدیم است؛ علاوه‌براین، سدیم نشت پتاسیم از طریق کانال‌های خارج‌کننده پتاسیم (KOR) را افزایش می‌دهد. همان‌طور که گفته شد تنش شوری به دیپلاریزاسیون غشا منجر می‌شود و کانال‌های KOR که کانال‌های وابسته به ولتاژ هستند با دیپلاریزه شدن غشا در مقادیری مثبت‌تر از پتانسیل نرنست برای پتاسیم، باز می‌شوند (Shabala, 2000). جذب سدیم از طریق کانال‌های کاتیونی تک‌ظرفیتی غیرحساس به ولتاژ یا از طریق پروتئین‌های مبادله‌کننده Na^+/H^+ نیز انجام می‌شود (Backhausen *et al.*, 2005). Carcamo و همکاران (۲۰۱۲) بیان کردند تنش شوری از رشد، تقسیم و گسترش سلولی جلوگیری می‌کند و کاهش ضخامت برگ نتیجه تنش اسمزی و کاهش میزان آب در سلول‌های مزوفیلی است. کاهش میزان هورمون‌های اکسین و جیبرلین و افزایش فعالیت اکسین‌اکسیداز را می‌توان از جمله عوامل کاهش گسترش سلول‌ها در بافت‌های مختلف دانست. مطالعه‌های انجام‌شده روی دو رقم ذرت نشان دادند محتوای اکسین تحت تأثیر تنش

نتیجه‌گیری

در مطالعه حاضر مشخص شد دانه‌رست‌های بامیه در شرایط آزمایشگاهی به تنش شوری حساسند. به‌طور کلی این حساسیت را می‌توان با سمیت ناشی از یون‌های سدیم و کلر و برهم‌خوردن توازن یونی و جذب یون‌های ضروری مانند پتاسیم که در نهایت بر روابط آبی اثر می‌گذارند، مرتبط دانست. اگرچه پژوهش حاضر تنها به سنجش هورمون‌های اکسین و جیبرلین محدود می‌شود، باید دانست این دو هورمون نقش بسزایی در رشد و توسعه گیاهان دارند. بسیاری از شاخص‌های ریخت‌شناختی و آناتومیکی سنجش‌شده در پژوهش حاضر به‌طور مستقیم تحت‌تأثیر این دو هورمون قرار دارند؛ بنابراین، کاهش و نقص در این شاخص‌ها در تیمارهای شوری نسبت به نمونه‌های شاهد به‌علت کاهش سطح این دو هورمون است.

References

- Ahmad, B. S., Jalal, T. and Ali, A. (2010) Effect of salinity on the growth and peroxidase and IAA oxidase activities in canola. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 8(1): 109-112.
- Aqueel, A. M. S., Javed, F. and Ashraf, M. (2007) Iso osmotic effect of NaCl and PEG on growth, cations and free proline accumulation in callus tissue of two indica rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. *Plant Growth Regulation* 53: 53-63.
- Ashraf, M. and Foolad, M. R. (2005) Pre-sowing seed treatment a shotgun approach to improving germination, plant growth and crop yield under saline and non-saline conditions. *Advances in Agronomy* 88: 223-271.
- Backhausen, J. E., Kelin, M., Klocke, M., Jung, S. and Scheibe, R. (2005) Salt tolerance of potato (*Solanum tuberosum* L. var. Desiree) plants depends on light intensity and air humidity. *Plant Science* 169: 229-237.

هورمون در تنش ملایم نمک از طریق بازنگه‌داشتن روزنه‌ها سبب افزایش کارایی آب مصرفی می‌شود؛ همچنین این هورمون سبب افزایش آنزیم‌های پاداکساینده، کاهش فعالیت ریبونوکلازها و افزایش قندهای محلول می‌شود که مقاومت به تنش را در پی دارد (Maggio *et al.*, 2010; Fahad *et al.*, 2014)؛ باوجوداین، هنوز سازوکارهای دقیق نقش هورمون جیبرلین در تنش‌های محیطی شناخته نشده‌اند (Majid *et al.*, 2011). مطالعه‌های آناتومی اندام‌های مختلف در دانه‌رست بامیه تحت‌تأثیر شوری نشان داد میزان ضخامت اندام‌ها کاهش می‌یابد؛ علاوه‌براین، شاخص تراکم روزنه‌ای، طول سلول‌های پارانشیم نردبانی و ضخامت لایهٔ پارانشیم حفره‌ای نیز کاهش می‌یابد. علت اصلی کاهش ضخامت ساقه، کاهش بافت آوندی به‌ویژه مرتبط با کاهش قطر گزیم‌هاست و به میزان کمتری با کاهش پارانشیم پوستی و مغزی ارتباط دارد. گزارش شده است کاهش قطر گزیم‌های عاملی برای کاهش جریان یون‌ها به اندام هوایی است؛ بنابراین، پاسخ تطابقی در نظر گرفته می‌شود (Matsushita and Matoh, 1992). در مطالعه حاضر، کاهش درخوردن توجهی در شاخص تراکم روزنه‌ای مشاهده شد که احتمالاً عاملی برای کاهش جریان آب در اثر کاهش تعرق و جلوگیری از هدررفت آب و مانعی برای جریان یافتن یون‌های سمی است. نتایج مطالعه‌های Younis و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادند میزان ضخامت پوست ریشه و ساقه در اثر تنش شوری کاهش می‌یابد. آنها بیان کردند این کاهش به کاهش رشد ریشه و ساقه منجر می‌شود.

- Bandeoglu, E., Egidogan, F., Yucel, M. and Avnioktem, H. (2004) Antioxidant responses of shoots and roots of lentil to NaCl- salinity stress. *Plant Growth Regulation* 42: 69-77.
- Berrios, J., Illanes, A. and Aroca, G. (2004) Spectrophotometric method for determining gibberellic acid in fermentation broths. *Biotechnology Letters* 26: 67-70.
- Blumwald, E., Aharon, G. S. and Apse, M. P. (2000) Sodium transport in plant cells. *Biochimica et Biophysica Acta* 1465: 140-151.
- Carcamo, H. J., Bustos, M. R., Fernandez, F. E. and Bastias, E. I. (2012) Mitigating effect of salicylic acid in the anatomy of the leaf of *Zea mays* L. *luteno* ecotype from the Lluta Valley (Arica-Chile) under NaCl stress. *IDESIA (Chile)* 30(3): 55-63.
- Colebrook, E. H., Thomas, S. G., Phillips, A. L. and Hedden, P. (2014) The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *Journal of Experimental Biology* 217: 67-75.
- Dewan, M. L. and Famuri, J. (1964) *The Soils of Iran*, FAO.
- Du, H., Liu, H. and Xiong, L. (2013) Endogenous auxin and jasmonic acid levels are differentially modulated by abiotic stresses in rice. *Front Plant Science* 4(397): 1-10.
- Dunlap, J. R. and Binzel, M. L. (1996) NaCl reduces indole-3-acetic acid levels in the roots of tomato plants independent of stress induced abscisic acid. *Plant Physiology* 112: 379-384.
- Fahad, S., Hussain, S., Matloob, A., Aheem, A. k., Abdul, K., Shah, S., Shah, H., Darakh, S., Fahad, K., Najeeb, U., Muhammad, F., Muhammad, R. K., Afrasiab, K. T., Aziz, K., Abid, U., Nasr, U. and Jianliang, H. (2014) Plant hormones and plant responses to salinity stress: A review. *Plant Growth Regulation* 75(2): 391-404.
- Gordon, S. A. and Weber, R. P. (1951) Colorimetric estimation of indoleacetic acid. *Plant Physiology* 26:192-195.
- He, Y., Oyaizu, H. and Suzuki, S. (2002) Indole-3-acetic acid production in *Pseudomonas fluorescens* HP72 and its association with suppression of creeping bentgrass brown patch. *Current Microbiology* 47: 138-143.
- Hegazi, A. Z. and Hamildeldin, N. (2010) The effect of gamma irradiation on enhancement of growth and seed yield of Okra [*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench] and associated molecular changes. *Journal of Horticulture and Forestry* 2(3): 38-51.
- Henson, I. E., Mahalakshmi, F. R., Bidinger, G. and Alagars, W. (1981) Genotypic variation in pearl millet (*Pennisetum americanum* L.) Leeke in the ability to accumulate abscisic acid in response on water stress. *Journal of Experimental Botany* 32: 899-910.
- Hoffman, G. J., Mass, E. V., Prichard, T. L. and Meyer, J. L. (1983) Salt tolerance of corn in the Sacramento-San Joaquin Delta of California. *Irrigation Science* 4: 31-44.
- Kao, W. Y., Tsaic, T. T., Tsaic, H. C. and Shih, C. N. (2006) Response of three Glycine species to salt stress. *Environmental and Experimental Botany* 60(3): 344-351.
- Karimi, G., Ghorbanli, M., Heidari, H., Khavarinejad, R. A. and Assareh, M. H. (2005) The effects of NaCl on growth, water relations, osmolytes and ion content in *Kochia prostrata* *Biologia Plantarum* 49(2): 301-304.
- Kaya, C., Tuna, A. L. and Yokas, I. (2009) The role of plant hormones in plants under salinity stress. In: *Salinity and water stress: improving crop efficiency* (Eds. Ashraf, M., Ozturk, M. and Athar, H. R.) 45-50. Springer, Berlin.
- Kim, S. K., Son, K. T., Park, S. Y., Lee, I. J., Lee, B. H., Kim, B. Y. and Lee, S. C. (2006) Influences of gibberellin and auxin on endogenous plant hormone and starch mobilization during rice seed

- germination under salt stress. *Journal of Environmental Biology* 27(2): 181-186.
- Kholova, J., Sairam, R. K. and Meena, R. C. (2010) Osmolytes and metal ions accumulation, oxidative stress and antioxidant enzymes activity as determinants of salinity stress tolerance in maize genotypes. *Acta Physiologiae Plantarum* 32(3): 477-486.
- Kumar, V., Sah, S. K., Khare, T., Shriram, V. and Wani, S. H. (2016) Engineering plant hormones for abiotic stress tolerance in crop plants. In: *Plant hormones under challenging environmental factors* (Eds. Ahammed, G. J. and Yu, J. Q.) 266-274. Springer, Dordrecht.
- Lu, C. M., Qiu, N. W., Lu, Q., Wang, B. S. and Kuang, T. Y. (2002). Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Suaeda salsa* grown outdoors. *Plant Science* 5: 1063-1068.
- Maas, E. V. and Hoffman, G. J. (1977) Crop salt tolerance, current assessment. *Journal of the Irrigation and Drainage Division, ASCE* 103: 115-134.
- Maggio, A., Barbieri, G., Raimondi, G. and De Pascale, S. (2010) Contrasting effects of GA3 treatments on tomato plants exposed to increasing salinity. *Journal of Plant Growth Regulation* 29: 63-72.
- Majid, G. J., Ali, S., Foad, M., Seyed, A. M. M. S. and Iraj, A. (2011) The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. *Australian Journal of Crop Science* 5(6): 726-734.
- Matsushita, N. and Matoh, T. (1992) Characterization of Na⁺ exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plants in comparison with salt sensitivity rice plants. *Plant* 83: 170-176.
- Mendoza-Hernández, J. C., Perea-Vélez, Y. S., Arriola-Morales, J., Martínez-Simón, S. M. and Pérez-Osorio, G. (2016). Assessing the effects of heavy metals in ACC deaminase and IAA production on plant growth-promoting bacteria. *Microbiological Research* 188-189: 53-61.
- Molassiotis, A. N., Sotiropoulos, T., Tanou, G., Kofidis, G., Diamantidis, G. and Therios, I. (2006) Antioxidant and anatomical responses in shoot culture of the apple rootstock MM 106 treated with NaCl, KCl, mannitol or sorbitol. *Biology Plant* 50(1): 61-68.
- Munns, R. (2002) Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell and Environment* 25: 239-250.
- Nilsen, E. and Orcutt, D. M. (1996) The physiology of plants under stress-abiotic factors. Wiley, New York.
- Patade, V. Y., Suprasanna, P. and Bapat, V. A. (2008) Effects of salt stress in relation to osmotic adjustment on sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) callus cultures. *Plant Growth Regulation* 55: 169-173.
- Prado, F. E., Boero, C., Gallarodo, M. and Gonzalez, J. A. (2000) Effect of NaCl on germination, growth and soluble sugar content in *Chenopodium quinoa* wild seeds. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 41: 27-34.
- Raja, V., Majeed, U., Kang, H., Andrabi, K. I. and John, R. (2017) Abiotic stress: interplay between ROS, hormones and MAPKs. *Environmental Experiment Botany* 71: 107-113.
- Ruiz, D., Martinez, V. and Cedra, A. (1999) Demarcating specific ion and osmotic effects in the response of two citrus to salinity. *Scientia Horticulturae* 80: 213-224.
- Sairam, R. K., Srivastava, G. C., Agarwal, S. and Meena, R. C. (2005) Differences in antioxidant activity in response to salinity stress in tolerant and susceptible wheat genotypes. *Biologia Plant* 49: 85-91.
- Shabala, S. (2000) Ionic and osmotic components of stress specifically modulate net ion fluxes from bean leaf

- mesophyll. *Plant Cell Environment* 23: 825-837.
- Shibli, R. A., Kushad, M., Yousef, G. G. and Lila, M. A. (2007) Physiological and biochemical responses of tomato micro shoots to induced salinity stress with associated ethylene accumulation. *Plant Growth Regulation* 51: 159-169.
- Silva, C., Martinez, V. and Carvajal, M. (2008) Osmotic versus toxic effects of NaCl on pepper plants. *Biologia Plant* 52(1): 72-79.
- Slama, I., Ghnaya, T., Hessini, K., Messedi, D., Savoure, A. and Abdelly, C. (2007) Comparative study of the effects of mannitol and PEG osmotic stress on growth and solute accumulation in *Sesuviumportulacastrum*. *Environmental and Experimental Botany* 61(1): 10-17.
- Sudhir, P. and Murthy, S. D. S. (2004) Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. *Potosynthetica* 42(4): 481-486.
- Yang, R., Yang, T., Zhang, H., Qi, Y., Xing, Y., Zhang, N., Li, R., Weeda, S., Ren, S., Ouyang, B. and Guo, Y. D. (2014) Hormone proiling and transcription analysis reveal a major role of ABA in tomato salt tolerance. *Plant Physiol Biochem* 77: 23-34.
- Younis, A., Anjum, S., Riaz, A., Hameed, M., Tariq, U. and Ahsan, M. (2014) Production of quality dahlia (*Dahlia variabilis* cv. Redskin) flowers by efficient nutrients management. *Am-Eurasian Journal of Agriculture and Environmental Sciences* 14: 137-142.
- Wang, W. B., Kim, Y. H., Lee, H. S., Kim, K. Y., Deng, X. P. and Kwak, S. S. (2009) Analysis of antioxidant enzymes activity during germination of alfalfa under salt and drought stresses. *Plant Physiology and Biochemistry* 47(7): 570-577.
- Wani, S. H., Dutta, T., Neelapu, R. R. N. and Surekha, C. (2017) Transgenic approaches to enhance salt and drought tolerance in plants. *Plant Gene* 11: 219-231.
- Zörb, C., Geilfus, C. M., Mühlhling, K. H. and Ludwig-Müller, J. (2013) The influence of salt stress on ABA and auxin concentrations in two maize cultivars differing in salt resistance. *Journal of Plant Physiology* 170(2): 220-224.

