



University of Guilan
Faculty of Agricultural Sciences

Cereal Research

Vol. 13, No. 3, Autumn 2023 (285-300)

doi: 10.22124/CR.2024.25347.1781

pISSN: 2252-0163 eISSN: 2538-6115



RESEARCH PAPER

OPEN ACCESS

The physiological and biochemical responses of barley (*Hordeum vulgare* L.) to salinity stress under hydroponic system

Saeed Ashrafi Asgarabad¹, Alireza Tarinejad² and Mohammad Mehdi Sohani^{3*}

1. Ph.D. Student, Department of Biotechnology, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran

2. Associate Professor, Department of Biotechnology, Faculty of Agriculture, Azarbaijan Shahid Madani University, Tabriz, Iran

3. Professor, Department of Biotechnology, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran

(* Corresponding author: msohani@guilan.ac.ir)

Comprehensive abstract

Introduction

Barley (*Hordeum vulgare* L.) is a salinity tolerant crop species that has high economic value in arid and semi-arid regions of the world. Salinity stress is a multiple stress and it is mainly caused by high concentration of sodium ions. Osmotic stress reduces water absorption by plant roots, and leads to various physiological disturbances, such as reduction of photosynthetic activities and accumulation of reactive oxygen species. There are key biochemical processes at the cellular level that plants use to develop salinity tolerance. Salinity stress has important physiological effects, including loss of turgorecence pressure and osmotic adjustments, and reduction of germination rate, leaf water potential, internal CO₂ concentration, CO₂ stomatal conductance, and net photosynthesis rate. Also at the biochemical levels, salinity stress increases the accumulation of proline, glycine betaine, sugars and antioxidant enzymes, and reduces the Rubisco activities and accumulation of reactive oxygen species or Na⁺ /K⁺ ratio in the plants. In this experiment, the physiological and biochemical characteristics of barley varieties with the aim of identifying salinity tolerant varieties were evaluated under non-stress and NaCl stress conditions in the hydroponic system.

Materials and methods

To investigate the physiological and biochemical response of barley to salinity stress, four barley varieties (Reyhan3, Fajr30, Nosrat and Dasht) were assessed at four levels of salinity stress (0, 100, 200, and 300 mM NaCl) under a hydroponic system. The experiment was conducted as a factorial experiment in completely randomized design with three replications in research greenhouse of Department of Biotechnology, Faculty of Agriculture, Azarbaijan Shahid Madani University, Tabriz, Iran. Two weeks after application of salinity stress, shoot and root of seedlings were separated and measured fresh and dry weight. Also, physiological and biochemical characteristics such as relative water content (RWC), ratio of K⁺/Na⁺ ions, osmotic regulators (soluble sugars, glycine betaine, proline), hydrogen peroxide (H₂O₂) and antioxidant enzymes, as well as non-antioxidants enzymes such as photosynthetic pigments (carotenoids, a and b chlorophylls) were separately measured in shoot and root of barley varieties.

Research findings

The results of analysis of variance showed that there was a significant difference among the barley varieties for all measured traits. Also, the effects of salinity stress levels and variety × salinity stress interaction were significant on all studied traits, except for glycine betaine in the root. The results



indicated that the salinity stress reduced RWC, shoot dry weight, photosynthetic pigments and K^+/Na^+ ratio, while increased the soluble sugars, glycine betaine, proline, H_2O_2 , catalase and peroxidase in the root and shoot of barley varieties. The results of comparison of means and principal components analysis showed that Nosrat variety followed by Fajar30 variety had the higher RWC, shoot dry weight, photosynthetic pigments, K^+/Na^+ ratio, and catalase and peroxidase levels in the roots and shoot, and showed more tolerance to salinity stress compared to the other two varieties.

Conclusion

The results of this experiment showed that the effects of salinity stress levels and barley varieties, as well as variety \times salinity stress interaction on the measured physiological and biochemical characteristics were significant. Comparison of the studied barley varieties also indicated that two varieties, Nosrat and Fajar30, were more tolerant to salinity stress, so it seems that these varieties are more suitable for salinity prone environments.

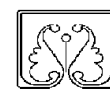
Keywords: Antioxidant enzymes, Glycine betaine, Proline, Photosynthetic pigments

Received: June 21, 2023

Accepted: November 18, 2023

Cite this article:

Ashrafi Asgarabad, S., Tarinejad, A. R., & Sohani, M. M. (2024). The physiological and biochemical responses of barley (*Hordeum vulgare* L.) to salinity stress under hydroponic system. *Cereal Research*, 13(3), 285-300. doi: [10.22124/CR.2024.25347.1781](https://doi.org/10.22124/CR.2024.25347.1781).



پاسخ صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی جو (*Hordeum vulgare* L.) به تنش شوری تحت شرایط کشت هیدروپونیک

سعید اشرفی عسگرآباد^۱، علیرضا تارینژاد^۲ و محمدمهدی سوهانی^{۳*}

۱- دانشجوی دکتری، گروه بیوتکنولوژی، دانشکده علوم کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران

۲- دانشیار، گروه بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز، ایران

۳- استاد، گروه بیوتکنولوژی، دانشکده علوم کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران (* نویسنده مسئول: msohani@guilan.ac.ir)

چکیده جامع

مقدمه: جو (*Hordeum vulgare* L.) یک گونه زراعی مقاوم به شوری است که اهمیت اقتصادی بالایی در مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان دارد. تنش شوری یک تنش چندگانه است که علت اصلی آن، عمدتاً غلظت بالای یون سدیم است. تنش اسمزی، جذب آب توسط ریشه‌های گیاه را کاهش می‌دهد و در نتیجه منجر به اختلالات فیزیولوژیک مختلف از جمله کاهش فعالیت‌های فتوسنتزی و کاهش تجمع گونه‌های اکسیژن فعال در سلول می‌شود. فرایندهای بیوشیمیایی کلیدی و مهمی در سطح سلولی وجود دارد که گیاهان از آن‌ها برای ایجاد تحمل به شوری استفاده می‌کنند. تنش شوری تأثیرات فیزیولوژیک مهمی به دنبال دارد که از آن جمله می‌توان به از دست دادن فشار تورژسانس و تنظیمات اسمزی، کاهش سرعت جوانه‌زنی، کاهش پتانسیل آب برگ، کاهش غلظت CO_2 داخلی، کاهش هدایت روزنه‌ای CO_2 و کاهش سرعت فتوسنتز خالص اشاره کرد. همچنین، در سطح بیوشیمیایی نیز تنش شوری موجب افزایش تجمع پرولین، گلاسیسین بتائین، قندها و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و کاهش فعالیت‌های روبیسکو و کاهش تجمع گونه‌های اکسیژن فعال یا نسبت Na^+/K^+ می‌شود. در این آزمایش، ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی رقم‌های جو تحت شرایط بدون تنش و تنش شوری NaCl در سیستم کشت هیدروپونیک با هدف شناسایی رقم‌های متحمل به شوری ارزیابی شد.

مواد و روش‌ها: به منظور ارزیابی پاسخ صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی جو به تنش شوری، چهار رقم جو (ریحان ۳، فجر ۳۰، نصرت و دشت) در چهار سطح شوری (صفر، ۱۰۰، ۲۰۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl) تحت شرایط کشت هیدروپونیک مورد ارزیابی قرار گرفتند. آزمایش به صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در گلخانه تحقیقاتی گروه بیوتکنولوژی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید مدنی آذربایجان انجام شد. دو هفته پس از اعمال شوری، بخش هوایی و ریشه گیاهچه‌ها، تفکیک و وزن تر و خشک بخش هوایی و ریشه اندازه‌گیری شد. همچنین، صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی نظیر محتوای نسبی آب، نسبت یون‌های K^+/Na^+ ، تنظیم‌کننده‌های اسمزی (قندهای محلول، گلاسیسین بتائین، پرولین)، پراکسید هیدروژن، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و رنگدانه‌های فتوسنتزی (کارتنوئیدها، کلروفیل‌های a و b) به تفکیک در ریشه و بخش هوایی ارقام جو اندازه‌گیری شد.

یافته‌های تحقیق: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین رقم‌های جو از نظر تمامی صفات اندازه‌گیری شده و همچنین بین سطوح تنش شوری و برهمکنش رقم × تنش شوری از نظر همه صفات، به جز میزان گلاسیسین

بتائین ریشه، وجود داشت. نتایج نشان داد که تنش شوری باعث کاهش محتوای نسبی آب، وزن خشک اندام‌های هوایی، رنگدانه‌های فتوسنتزی و نسبت K^+/Na^+ و افزایش قندهای محلول، گلیسین بتائین، پرولین، H_2O_2 ، کاتالاز و پراکسیداز در ریشه و اندام هوایی ارقام جو شد. نتایج مقایسه میانگین‌ها و تجزیه به مؤلفه‌های اصلی نشان داد که رقم نصرت و پس از آن رقم فجر ۳۰ دارای محتوای نسبی آب، وزن خشک اندام‌های هوایی، رنگدانه‌های فتوسنتزی، نسبت K^+/Na^+ و میزان کاتالاز و پراکسیداز بالاتری در ریشه و اندام هوایی بودند و نسبت به سایر ارقام، تحمل بیش‌تری به تنش شوری نشان دادند.

نتیجه‌گیری: نتایج این آزمایش نشان داد که اثر سطوح تنش شوری و رقم‌های جو و همچنین برهمکنش رقم × تنش شوری بر ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی اندازه‌گیری شده معنی‌دار بود. مقایسه رقم‌های جو مورد مطالعه نیز نشان داد که دو رقم نصرت و فجر ۳۰ تحمل بیش‌تری به تنش شوری داشتند و از این‌رو به‌نظر می‌رسد که برای محیط‌های شور مناسب‌تر از دو رقم دیگر باشند.

واژه‌های کلیدی: آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، پرولین، رنگدانه‌های فتوسنتزی، گلیسین بتائین

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۳/۳۱

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۸/۲۷

نحوه استناد به این مقاله:

اشرفی عسگرآباد، سعید، تازی‌نژاد، علیرضا، و سوهانی، محمدمهدی. (۱۴۰۲). پاسخ صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی جو (*Hordeum vulgare* L.) به تنش شوری تحت شرایط کشت هیدروپونیک. *تحقیقات غلات*، ۱۳(۳)، ۲۸۵-۳۰۰.
doi: [10.22124/CR.2024.25347.1781](https://doi.org/10.22124/CR.2024.25347.1781)

مقدمه

جو (*Hordeum vulgare* L.) از تیره Poaceae با سطح زیر کشت ۱/۷ میلیون هکتار، چهارمین محصول زراعی مهم دنیا است که برای تغذیه انسان و دام و تهیه مالت استفاده می‌شود (Gozukirmizi & Karlik, 2017). این گیاه به علت ارزش تغذیه‌ای، سازگاری وسیع اکولوژیک، نیاز آبی کم و تحمل تنش‌های خشکی، شوری و قلیایی بودن خاک، دارای پراکندگی بالایی در اقلیم‌های مختلف است.

یکی از تنش‌هایی که میزان تولیدات گیاهی را کاهش و سلامتی انسان را تهدید می‌کند، شوری است. بر اساس مطالعات قبلی، تنش شوری، یک تنش چند جانبه است و غلظت بالای نمک، تنش اسمزی و تنش یونی را به دنبال دارد که علت اصلی آن غلظت بالای یون سدیم است (Gupta & Hung, 2014). تنش اسمزی، جذب آب توسط ریشه‌های گیاه را کاهش می‌دهد و در نتیجه اختلالات فیزیولوژیک مختلف از جمله کاهش فعالیت‌های فتوسنتزی و تجمع گونه‌های اکسیژن فعال (ROS; Reactive Oxygen Species) در سلول اتفاق می‌افتد (Munns & Tester, 2008). از تاثیرات فیزیولوژیک تنش شوری می‌توان به از دست دادن فشار تورژسانس و تنظیمات اسمزی، کاهش سرعت جوانه‌زنی، کاهش پتانسیل برگ آبی، کاهش غلظت CO_2 داخلی، کاهش در هدایت روزنه‌ای CO_2 و کاهش سرعت فتوسنتز خالص اشاره کرد. تاثیر شوری بر شاخص‌های بیوشیمیایی شامل تجمع پرولین، گلیسین بتائین (GB)، قندها و کاهش فعالیت‌های روبیسکو، افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و کاهش تجمع ROS ها یا نسبت Na^+/K^+ است و در نهایت در مورد مکانیسم‌های مولکولی، بیان ژن‌های القا شده تحت تنش و کاهش پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز و القاء پروتئین‌های دخیل در گلیکولیز، چرخه اسید تری‌کربوکسیلیک و انرژی تحت تاثیر تنش شوری قرار می‌گیرند (Mbarki et al., 2018).

فرایندهای کلیدی و مهم بیوشیمیایی که گیاهان برای تحمل شوری از آن‌ها در سطح سلولی استفاده می‌کنند، عبارتند از: (۱) حفظ و استقرار تعادل یونی در سلول‌ها. بدین منظور مسیر سیگنال‌دهی و پروتئین‌های حساس به نمک بالا (SOS; Salt Overly Sensitive) با رهاسازی Na^+ اضافی از سیتوزول به خارج سلول و در نهایت انتقال به آوندهای آبکش و همچنین تجمع Na^+ اضافی در

واکوتل نقش مهمی در تعادل و هموستازی Na^+/K^+ سلولی و مقاومت به نمک ایفا می‌کنند (Ma et al., 2022)، سنتز حل‌شونده‌های سازگار (مانند پرولین، قندها و GB) که به منظور تنظیم اسمزی و یا کاهش پتانسیل اسمزی در فضای سیتوزول و همچنین به عنوان مولکول‌های سیگنال‌دهی در القا و تجمع ABA و بیان ژن‌های مرتبط تحت تنش شوری عمل می‌کنند، افزایش توانایی سلول‌ها در خنثی‌سازی و از بین بردن ROSها که طی واکنش به تنش شوری در سلول‌ها تولید می‌شوند. در این ارتباط، آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی مانند کاروتنوئید و آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی مانند سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، آسکوربات پراکسیداز (APX)، گلوکاتایون پراکسیداز (GPX)، گلوکاتایون ردوکتاز (GR)، کاتالاز (CAT) و پراکسیداز (POX) فعالیت و در القای این فرایند نقش دارند (Grover et al., 2012; Zhao et al., 2020).

مطالعات متعددی در ارتباط با مکانیسم‌های مقاومت گیاهان در برابر تنش شوری و نیز شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل جهت استفاده در به‌نژادی ارقام انجام شده است. مانو و تاکدا (Mano & Takeda, 1998) به منظور بررسی منابع ژنتیکی تحمل به شوری در جو، ۳۴۰ نمونه ژنتیکی جو زراعی و وحشی را در دو مرحله جوانه‌زنی و گیاهچه مورد ارزیابی قرار دادند. نتایج آن‌ها نشان داد که تحمل به شوری در مرحله جوانه‌زنی بذر در گونه‌های وحشی به‌طور کلی کم‌تر از ارقام زراعی جو بود، در حالی که در مرحله گیاهچه‌ای، گونه‌های وحشی تحمل بیش‌تری از ارقام زراعی داشتند. داداشی و همکاران (Dadashi et al., 2007) ده لاین جو را جهت شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل بررسی کردند و نشان دادند که ژنوتیپ‌های مختلف آستانه تحمل متفاوتی به شوری داشتند. علاوه بر این، شوری سبب افزایش قابل ملاحظه در نسبت سدیم به پتاسیم برگ شد. منصور و همکاران (Mansour et al., 2021) تحمل به شوری ۲۱ ژنوتیپ جو را در اقلیم خشک مدیترانه‌ای در مزرعه‌ای با شوری خاک ۷/۷۲ دسی‌زیمنس بر متر و در سه سطح شوری کم، متوسط و زیاد آب آبیاری ارزیابی و گزارش کردند با افزایش سطح شوری، تمامی صفات زراعی کاهش یافتند، اما با الگوی متفاوت، به‌طوری که صفات مرتبط با اجزای عملکرد زودتر از سایر صفات زراعی تحت تأثیر قرار گرفتند. شاهمرادی و طباطبایی (Shahmoradi & Tabatabaie, 2022) تعداد

گیاهان تحت هر دو شرایط نرمال و تنش شوری جداسازی و به دو قسمت تقسیم شد. قسمت اول برای اندازه‌گیری وزن تر و خشک بخش هوایی و ریشه و حجم ریشه استفاده و قسمت دوم جهت اندازه‌گیری‌های بعدی در دمای ۸۰- درجه سلسیوس نگهداری شد. صفات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مختلف مانند وزن خشک، محتوای آب نسبی (RWC)، نسبت K^+/Na^+ ، قندهای محلول، پرولین، پراکسید هیدروژن، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (CAT و POX) و غیر آنتی‌اکسیدانی (کارتونوئیدها و کلروفیل‌های a و b) در ریشه و اندام هوایی ارقام جو به شرح زیر اندازه‌گیری شدند:

محتوای آب نسبی

محتوای آب نسبی (RWC) با استفاده از رابطه (۱) محاسبه شد (Lara et al., 2004):

$$RWC = \frac{(FW-DW)}{(SW-DW)} \times 100 \quad (1)$$

که در آن FW، DW و SW به ترتیب وزن تر، خشک و وزن اولیه گیاه هستند.

میزان سدیم و پتاسیم ریشه و اندام هوایی

مطابق با روش پترسون و همکاران (Patterson et al., 1984)، ۰/۲ گرم از نمونه‌های ریشه و ساقه با استفاده از دستگاه فلیم‌فتمتر (JENWAY) برای اندازه‌گیری میزان سدیم و پتاسیم استفاده شد.

میزان کلروفیل II و کارتونوئیدها

برای این منظور، ۰/۵ گرم نمونه برگ تازه در ۰/۵ میلی‌لیتر استون (۸۰ درصد V/V) آسیاب و مقادیر Chl a و Chl b و کارتونوئیدها (Car) به ترتیب در طول موج‌های ۶۶۳، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر با اسپکتروفتمتر (PG Instrument Ltd., UK) قرانت و محتویات رنگدانه فتوسنتزی با استفاده از روابط (۲) تا (۴) محاسبه شد (Lichtenthaler & Wellburn, 1983):

$$Chla(mg/g FM) = (11.75 \times A663) - (2.35 \times A645) \quad (2)$$

$$Chlb(mg/g FM) = (18.61 \times A645) - (3.96 \times A663) \quad (3)$$

$$Car(mg/g FM) = (4.96 \times A470) - 0.265 [(20.2 \times A645) + (8.02 \times A663)] \quad (4)$$

تنظیم کننده‌های اسمزی

میزان قندهای محلول، گلاسیسین بتائین و پرولین با روش دبویس و همکاران (Dubois et al., 1956) و گریو و گراتان (Grieve & Grattan 1983) اندازه‌گیری شد.

۵۰ ژنوتیپ جو زراعی ایرانی را طی دو سال زراعی در دو آزمایش مزرعه‌ای (شرایط بهینه با هدایت الکتریکی ۳/۴ و ۳/۶ دسی‌زیمنس بر متر و شرایط تنش با هدایت الکتریکی ۱۴ و ۱۰ دسی‌زیمنس بر متر به ترتیب برای خاک و آب آبیاری) مورد ارزیابی قرار دادند. آن‌ها با استفاده از تجزیه به مولفه‌های اصلی و شاخص‌های تنش، ژنوتیپ‌های متفاوتی را در هر سال به عنوان ژنوتیپ‌های برتر و متحمل به شوری شناسایی و نتیجه‌گیری کردند که تغییرات شرایط اقلیمی در سال‌های مختلف موجب تغییر شدت تنش می‌شود و به این دلیل پاسخ ژنوتیپ‌های مطالعه شده طی دو سال متفاوت بوده است.

در این آزمایش، ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام جو تحت شرایط بدون تنش و تنش شوری NaCl در سیستم کشت هیدروپونیک با هدف شناسایی ارقام حساس و متحمل به شوری به منظور استفاده از آن‌ها در برنامه‌های به‌نژادی مورد بررسی قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و کشت آن‌ها

موتد گیاهی آزمایش، چهار رقم جو شامل دشت، نصرت، فجر و ریحان ۳ بود که از موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه شد. دلیل انتخاب این ارقام با توجه به نتایج آزمایشات اولیه روی این ارقام بود که به منظور بررسی دقیق‌تر واکنش آن‌ها از لحاظ مجموعه‌ای از صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی، آزمایش حاضر انجام شد. آزمایش طی دو سال ۱۳۹۶ و ۱۳۹۷ در گلخانه تحقیقاتی دانشکده بیوتکنولوژی دانشگاه شهید مدنی آذربایجان به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار و هر تکرار شامل پنج گلدان اجرا شد. بذرها ابتدا در محلول هیپوکلرید سدیم ۲/۵ درصد به مدت ۱۵ دقیقه ضدعفونی و پس از سه بار آبکشی با آب مقطر استریل، تحت شرایط گلخانه‌ای در پرلیت در گلدان‌هایی به قطر ۱۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۱۲ سانتی‌متر کشت شدند. بذرهای جوانه‌زده با محلول هوگلند آبیاری شدند و در مرحله چهار برگی تحت چهار سطح مختلف تنش شوری (صفر، ۱۰۰، ۲۰۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار) قرار گرفتند. برای جلوگیری از کمبود کلسیم، تنش شوری با استفاده از محلول‌های سدیم کلراید و کلسیم کلراید به نسبت ۱:۲ اعمال شد (Narimani et al., 2020). دو هفته پس از اعمال شوری، برگ‌های انتهایی بخش هوایی و ریشه

پراکسید هیدروژن، فعالیت کاتالازی و پراکسیدازی

برای این منظور از ۰/۵ گرم بافت تازه بر اساس دستورالعمل ولیکووا و همکاران (Velikova et al., 2000) استفاده شد. به منظور اندازه‌گیری فعالیت CAT، کاهش جذب در طول موج ۲۴۰ نانومتر به مدت یک دقیقه و برای اندازه‌گیری فعالیت POX جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. تمام مراحل روی یخ انجام شد (Venisse et al., 2001).

تجزیه آماری داده‌ها

پس از جمع‌آوری داده‌های آزمایش، تجزیه واریانس بر اساس طرح آزمایشی و مقایسه میانگین‌ها با روش دانکن در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از نرم‌افزار SAS انجام شد. تجزیه به مؤلفه‌های اصلی با استفاده از میانگین صفات در ارقام مختلف تحت تنش شوری با استفاده از نرم‌افزار SPSS و رسم نمودارهای مربوطه با استفاده از نرم‌افزار Statgraphics انجام شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که بین رقم‌ها، سطوح شوری و برهمکنش رقم × شوری از نظر اکثر صفات مورد بررسی، به جز میزان گلاسیسین بتائین ریشه، اختلاف معنی‌داری حداقل در سطح احتمال پنج درصد وجود داشت (جدول ۱).

اثر تنش شوری بر محتوای آب نسبی و وزن خشک برگ و ریشه در ارقام جو

نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد که با افزایش تنش شوری، محتوای آب نسبی (RWC) ارقام جو مورد مطالعه کاهش یافت (جدول ۲). کاهش شدید RWC در شوری ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl در همه ارقام در مقایسه با شرایط بدون تنش مشاهده شد. ارقام نصرت و فجر ۳۰ به ترتیب با ۶۳/۶۶ و ۶۱/۶۲ بالاترین مقادیر RWC را در تیمار ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl داشتند که نشان دهنده توانایی آنها در تحمل تنش شوری است. گزارش‌های مختلف نشان داده‌اند که ژنوتیپ‌های متحمل به تنش شوری و خشکی، دارای محتوای آب نسبی بیش‌تری نسبت به ژنوتیپ‌های حساس هستند (Martinez et al., 2004; Morant-Manceau et al., 2004). طی تنش، تعادل آب گیاهان از بین

می‌رود و در نتیجه محتوای آب نسبی و پتانسیل آب برگ کاهش می‌یابد (Bajjii et al., 2001).

میزان ماده خشک اندام هوایی و ریشه ارقام مختلف نیز با افزایش تنش شوری کاهش یافت. تحت شرایط بدون تنش شوری، بیش‌ترین ماده خشک اندام هوایی در رقم ریحان (۰/۵۷) و سپس رقم دشت (۰/۴۹) مشاهده شد. کم‌ترین کاهش عملکرد بخش هوایی در اثر تنش شوری در رقم ریحان مشاهده شد. از نظر وزن خشک ریشه، کم‌ترین کاهش نسبت به تیمار بدون تنش شوری نیز در رقم ریحان مشاهده شد (جدول ۲). شوری در تمامی ارقام جو منجر به کاهش وزن خشک در مقایسه با شرایط بدون تنش شد که با نتایج به‌دست آمده از مشاهدات پوستینی و همکاران (Poustini et al., 2007) مطابقت داشت. با توجه به نتایج به‌دست آمده می‌توان بیان داشت که تنش شوری، با کاهش فشار تورژسانس، سبب کاهش رشد و توسعه سلول‌های گیاه، به‌ویژه در برگ‌ها می‌شود و از این‌رو، اثر محسوس تنش در این حالت به‌صورت کاهش وزن خشک برگ‌ها مشاهده می‌شود. علاوه بر این، چون تنش شوری موجب اختلال در جذب عناصر غذایی و برهم زدن تعادل یونی در گیاه می‌شود، می‌توان کاهش رشد و توسعه برگ‌ها و ساقه را به کمبود عناصر غذایی و اختلال تغذیه‌ای ناشی از شوری نسبت داد (Mirmohammadi et al., 2002).

اثر تنش شوری بر روابط یونی در ارقام جو

همزمان با افزایش تنش، میزان سدیم هم در ریشه و هم در بخش‌های هوایی همه ارقام مورد مطالعه افزایش یافت، اما در ریشه با افزایش سطوح تنش، مقدار سدیم در رقم نصرت کاهش یافت. همچنین با افزایش تنش، میزان K^+ در ریشه همه ارقام به جز رقم نصرت و نسبت K^+/Na^+ در ریشه و بخش‌های هوایی همه ارقام مورد مطالعه کاهش یافت (جدول ۲). مطالعات قبلی پیشنهاد کرده‌اند که نسبت K^+/Na^+ یک معیار فیزیولوژیک مهم است که برای انتخاب تحمل به نمک در بسیاری از گونه‌های گیاهی مانند گوجه‌فرنگی (Juan et al., 2005)، نخود (Tejera et al., 2006) استفاده شو. کاهش ورود Na^+ در آوند چوبی یکی از مکانیسم‌های اصلی تحمل به شوری (Ozturk et al., 2021) و یکی از مهم‌ترین ویژگی‌های محدود کردن تجمع Na^+ در بافت‌های گیاهی است (Tester & Davenport, 2003; Munns & Tester, 2002).

تنش شوری گزارش شده است (Cavalcanti *et al.*, 2007). در میان تعدادی از گونه‌های گیاهی، تجمع پرولین، جدای از هموستاز یونی، برای پاسخ به تنش خشکی و شوری تکامل یافته است. مولکول پرولین نقش مهمی در محافظت از ساختارهای درون سلولی و واسطه تنظیم اسمزی در شرایط تنش ایفا می‌کند (Parvaiz & Satyawati, 2008; Rao *et al.*, 2013). علاوه بر این، احتمالاً نقش‌های تطبیقی متنوعی از جمله محافظت از عملکردهای سلولی با حذف ROS (Smirnoff & Cumbe, 1989) و عمل به‌عنوان یک مولکول سیگنال دهنده تنظیم کننده رشد دارد (Trovato *et al.*, 2008).

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر رقم بر محتوای گلاسیسین بتائین (GB) اندام هوایی و ریشه و اثر تنش و برهمکنش آن‌ها بر اندام هوایی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. بر اساس نتایج مقایسه میانگین‌ها، محتوای GB در همه ارقام با افزایش سطوح شوری، به‌طور معنی‌داری کاهش یافت و تیمار شاهد بیش‌ترین مقدار را GB را به‌خود اختصاص داد.

میزان این ماده تحت تنش شوری در ریشه رقم ریحان بیش‌تر از سایر ارقام بود، اما در اندام هوایی میزان GB در سطوح تنش در بین ارقام مختلف تفاوت معنی‌داری نشان نداد. به‌نظر می‌رسد که برخلاف پرولین، تولید این ماده و افزایش آن تحت تنش شوری، یک پاسخ غیراختصاصی باشد. در واقع نقشی که به GB در رابطه با تنش شوری و القای مقاومت نسبت داده می‌شود، در این آزمایش و با این ارقام جو مشاهده نشد. گزارش‌های ضد و نقیضی در رابطه با گلاسیسین بتائین مبنی بر عدم ارتباط آن با تحمل به تنش شوری و یا اثر مثبت آن بر میزان رشد گیاه تحت تأثیر تنش شوری در جنس‌های گیاهی مختلف نظیر *Elymus* و *Brassica Agropyron* (Makela *et al.*, 1996; Khalid *et al.*, 2015). این گزارش‌های ضد و نقیض در رابطه با گلاسیسین بتائین می‌تواند به‌واسطه شرایط مختلف آزمایشی و یا تفاوت واقعی بین گونه‌ها و ژنوتیپ‌های گیاهی در پاسخ به تنش شوری باشد.

ارقام متحمل احتمالاً از مقادیر کم‌تری سدیم برای حفظ تعادل یونی مناسب در برگ‌های خود استفاده می‌کند (Schachtman & Munns, 1992). در گیاهان تحت تنش، K^+ به برگ‌ها انتقال داده می‌شود، در حالی که Na^+ به‌شکل یکنواخت‌تری توزیع می‌شود. از این‌رو، نسبت K^+/Na^+ در گیاهان تحت شرایط نرمال بیش‌تر از گیاهان تحت تنش است و با افزایش شوری محیط، این نسبت کاهش می‌یابد (Pandey & Penna, 2017). بنابراین، می‌توان نتیجه‌گیری کرد که رقم نصرت با کم‌ترین میزان جذب سدیم، قادر به تحمل تنش شوری است (جدول ۲).

اثر تنش شوری بر تنظیم‌کننده‌های اسمزی

طبق مشاهدات، تنش شوری باعث افزایش سطح قند محلول در ریشه و اندام هوایی ارقام جو شد. مقدار قندهای محلول با افزایش میزان تنش، در همه ارقام افزایش پیدا کرد که این میزان افزایش، در بخش‌های هوایی و ریشه ارقام مورد مطالعه، تفاوت چندانی نداشت (جدول ۳). با این اوصاف به‌ترتیب رقم نصرت و رقم ریحان با افزایش تنش، بیش‌ترین مقدار قندهای محلول را داشتند. این نتایج با نتایج فرشادفر و همکاران (Farshadfar *et al.*, 2008) مطابقت داشت. تجمع قندهای محلول درون سلول در تنظیم اسمزی نقش مهمی ایفا و کمک می‌کند تا پتانسیل آب سلول کاهش یابد و آب بیش‌تری برای حفظ تورژسانس تحت تنش کم آبی در داخل سلول باقی بماند (Sato *et al.*, 2004).

نتایج تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد که تولید پرولین تحت تأثیر رقم، سطوح شوری و برهمکنش آن‌ها قرار داشت، به‌طوری که تفاوت معنی‌داری در بین ارقام جو، سطوح شوری و برهمکنش رقم \times شوری از لحاظ مقدار پرولین مشاهده شد (جدول ۱). با افزایش سطوح تنش شوری، افزایش معنی‌داری در محتوای پرولین در اندام هوایی و ریشه همه ارقام مشاهده شد. به‌طور میانگین این افزایش در بخش‌های هوایی بیش‌تر از ریشه بود. بیش‌ترین میزان پرولین در دو رقم ریحان و فجر و پس از آن در رقم نصرت مشاهده شد (جدول ۲). در مطالعات پیشین نیز نتایج مشابهی مبنی بر افزایش پرولین تحت

جدول ۱- تجزیه واریانس اثر رقم، سطوح شوری و برهمکنش رقم × شوری بر صفات مورد مطالعه در ارقام جو

Table 1. Analysis of variance of the effect of variety, salinity and variety × salinity interaction on the studied traits in barley varieties

| Source of variation | df | Mean square | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|----|------------------------|------------|---------|-------------|---------|---------|-----------|----------------|---------|-----------|----------|-------------------------------|---------|
| | | Relative water content | Dry weight | | Chlorophyll | | | Cartenoid | Soluble sugars | | Prolin | | H ₂ O ₂ | |
| | | | Shoot | Root | a | b | Total | | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root |
| Variety (V) | 3 | 58.74** | 0.047** | 0.0001* | 0.039** | 0.037** | 0.11** | 0.14** | 0.19** | 0.043** | 28.07** | 232.93** | 38.64** | 5.08** |
| Salinity (S) | 3 | 831.34** | 0.0018** | 0.16** | 0.11** | 0.031** | 0.35** | 0.25** | 1.15** | 0.024** | 7614.86** | 708.69** | 27.58** | 12.75** |
| V × S | 9 | 180.92** | 0.00008** | 0.009** | 0.006** | 0.005** | 0.013** | 0.013** | 0.02** | 0.0007* | 352.31** | 37.21** | 2.87** | 0.29** |
| Error | 32 | 13.72 | 0.00002 | 0.001 | 0.0003 | 0.0004 | 0.0006 | 0.0012 | 0.0051 | 0.00006 | 5.61 | 4.42 | 0.37 | 0.056 |
| CV (%) | | 6.27 | 7.69 | 14.92 | 7.25 | 18.97 | 4.97 | 9.21 | 0.29 | 0.033 | 6.03 | 10.91 | 14.91 | 13.62 |

ns, * and ** Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

Table 1. Continued

جدول ۱- ادامه

| Source of variation | df | Mean square | | | | | | | | | | | |
|---------------------|----|-------------------------|---------------------|-----------------|--------|----------------|----------|------------|---------|----------|--------|---------------------------------------|-----------|
| | | Glycine betaine content | | Na ⁺ | | K ⁺ | | Peroxidase | | Catalase | | K ⁺ /Na ⁺ ratio | |
| | | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root |
| Variety (V) | 3 | 462.59** | 1848.24** | 0.10** | 0.32** | 38.20** | 153.70** | 22.72** | 5.44** | 1.70** | 7.11** | 671.98** | 207.45** |
| Salinity (S) | 3 | 2673.29** | 96.94 ^{ns} | 2.001** | 0.19** | 659.71** | 131.57** | 18.76** | 18.53** | 1.72** | 4.55** | 739.42** | 4683.81** |
| V × S | 9 | 584.31** | 44.16 ^{ns} | 0.16** | 0.31** | 10.60** | 248.59** | 3.99** | 9.52** | 0.20** | 1.45** | 535.92** | 238.03** |
| Error | 32 | 21.24 | 54.52 | 0.005 | 0.002 | 1.20 | 7.90 | 0.34 | 0.21 | 0.018 | 0.0461 | 19.0 | 2.63 |
| CV (%) | | 13.68 | 21.14 | 5.29 | 6.36 | 3.72 | 10.03 | 11.85 | 7.44 | 12.86 | 10.72 | 10.44 | 6.01 |

ns, * and ** Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

جدول ۲- مقایسه میانگین ارقام جو در سطوح شوری صفر، ۱۰۰، ۲۰۰ و ۳۰۰ میلی مولار NaCl در سیستم کشت هیدروپونیک با استفاده از آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد

Table 2. Comparison of means of barley varieties at salinity level of 0, 100, 200 and 300 mM NaCl in hydroponic culture using Duncan's test at 5% probability level

| Variety × Salinity | Relative water content | Dry weight (g/plant) | | Photosynthetic pigments (mg/gfw) | | | | Sugar (mg/ g dry mater) | | Proline (μmol /gFW) | | H ₂ O ₂ (μmol /gFW) | |
|--------------------|------------------------|----------------------|----------|----------------------------------|-----------|-----------|-----------|-------------------------|----------|---------------------|-----------|---|----------|
| | | Root | Shoot | Chl a | Chl b | Cartenoid | Total | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root |
| Reyhan 3 × 0 | 63.47 BC | 0.08 A | 0.57 A | 0.362 B | 0.176 CD | 0.619 D | 0.538 B | 23.68 HI | 23.35 FG | 10.18 H | 13.32 HI | 2.727 GH | 1.220 E |
| Reyhan 3 × 100 | 61.05 BC | 0.08 AB | 0.44 BC | 0.311 CD | 0.153 DE | 0.567 E | 0.464 C | 23.91 EF | 23.39 D | 24.02FG | 15.28 GH | 3.623 E-G | 1.544 DE |
| Reyhan 3 × 200 | 51.04 E | 0.06 C-F | 0.23 D-G | 0.256 E | 0.059 HI | 0.442 H | 0.315 DE | 24.29 BC | 23.41 C | 53.45 D | 18.15 E-G | 3.871 EF | 2.193 C |
| Reyhan 3 × 300 | 51.05 E | 0.06 EF | 0.24 D-G | 0.201 F | 0.020 I | 0.361 I | 0.222 G | 24.38 B | 23.45 B | 69.68AB | 26.49 BC | 4.061 EF | 4.214 A |
| Fajr 30 × 0 | 67.92 B | 0.08 A | 0.30D | 0.281 DE | 0.062 H | 0.681 C | 0.343 D | 23.56 IJ | 23.34 G | 4.052I | 16.78 F-H | 2.631 GH | 1.220 E |
| Fajr 30 × 100 | 53.44 DE | 0.07 B-D | 0.23 D-G | 0.266 E | 0.039 HI | 0.499 FG | 0.306 D-F | 23.81 FG | 23.36 EF | 21.36G | 24.80 CD | 6.406 BC | 1.602 DE |
| Fajr 30 × 200 | 57.38 C-E | 0.06 C-E | 0.20 FGH | 0.143 G | 0.118 E-G | 0.468 GH | 0.261 E-G | 23.94 EF | 23.40 CD | 68.91A-C | 25.33 BC | 7.112 B | 1.888 CD |
| Fajr 30 × 300 | 61.62 BC | 0.04 G | 0.15 H | 0.133 G | 0.027 HI | 0.214 K | 0.160 H | 24.22 CD | 23.44 B | 70.96 A | 35.15 A | 9.285 A | 3.241 B |
| Nosrat × 0 | 85.22 A | 0.08 A | 0.40 C | 0.439 A | 0.217 B | 0.892 A | 0.656A | 23.67 HI | 23.34 G | 25.80F | 4.641 J | 0.8008 I | 0.324 G |
| Nosrat × 100 | 57.52 C-E | 0.07 B-D | 0.29 DE | 0.438 A | 0.205 BC | 0.834 B | 0.644 A | 23.93 EF | 23.37 E | 29.91E | 5.645 J | 1.945H | 0.286 G |
| Nosrat × 200 | 39.83 F | 0.06 D-F | 0.23 D-G | 0.324 C | 0.255 A | 0.609 DE | 0.578 B | 24.13 D | 23.40 D | 30.44 E | 21.46 DE | 2.441 H | 0.7436 F |
| Nosrat × 300 | 63.66 BC | 0.04 G | 0.18 GH | 0.139 G | 0.105 FG | 0.339 I | 0.244 FG | 24.65 A | 23.49A | 65.24 C | 28.85B | 3.070 F-H | 1.849 CD |
| Dasht × 0 | 63.83 BC | 0.07 ABC | 0.49 B | 0.378 B | 0.180 B-D | 0.606 DE | 0.553 B | 23.54 J | 23.24 K | 8.776 H | 10.87 I | 2.032 H | 0.673 FG |
| Dasht × 100 | 58.70 CD | 0.07 AB | 0.28 D-F | 0.272 E | 0.141 D-F | 0.518 F | 0.406 C | 23.73 GH | 23.26 J | 25.33 FG | 16.02 F-H | 4.365 DE | 1.359 E |
| Dasht × 200 | 51.46 E | 0.06 C-F | 0.21 E-H | 0.155 G | 0.100 G | 0.428 H | 0.249 FG | 23.98 E | 23.28 I | 53.70D | 19.66EF | 5.384 CD | 2.046 C |
| Dasht × 300 | 57.19 C-E | 0.05 F | 0.14 H | 0.125 G | 0.018 I | 0.283 J | 0.137 H | 24.10 D | 23.32 H | 65.69 BC | 26.00 BC | 6.081 BC | 3.479 B |

Table 2. Continued

جدول ۲- ادامه

| Variety × Salinity | Glycine betaine (μmol /g FW) | | Na ⁺ (mg/g DW) | | K ⁺ (mg/g DW) | | Peroxidase (μmol H ₂ O ₂ decomposition d min1) | | Catalase (μmol H ₂ O ₂ decomposition d min1) | | K ⁺ /Na ⁺ ratio | |
|--------------------|------------------------------|----------|---------------------------|-----------|--------------------------|-----------|--|----------|--|-----------|---------------------------------------|---------|
| | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root | Shoot | Root |
| Reyhan 3 × 0 | 94.67 A | 42.84 BC | 0.5239 H | 1.683 A | 39.95 B | 32.16 CD | 76.14 A | 19.11 I | 5.430 F | 5.639 CD | 0.55G | 0.08 H |
| Reyhan 3 × 100 | 27.21 DE | 53.52 AB | 1.321 DE | 0.550 GH | 28.57 E | 34.37 BC | 21.60 E | 62.94 AB | 7.435 A-D | 4.177 EF | 1.26D | 1.14 G |
| Reyhan 3 × 200 | 25.52 DE | 57.93 A | 1.623 B | 0.837 CD | 27.05 E-G | 18.76 H-J | 16.69 GH | 22.33 I | 6.057 EF | 3.300 FG | 0.88E | 1.48 F |
| Reyhan 3 × 300 | 24.27 E | 58.05 A | 1.884 A | 0.831 CD | 25.58 GH | 29.46 C-E | 13.60 I | 35.53 G | 2.464 H | 2.172 HI | 0.25H | 1.01 G |
| Fajr 30 × 0 | 33.63 D | 28.60 D | 1.085 F | 0.571 GH | 43.24 A | 39.40 A | 39.84 D | 68.65A | 7.937 AB | 3.091 GH | 2.15A | 3.46 B |
| Fajr 30 × 100 | 30.82 DE | 26.91 D | 1.259 E | 0.3327 J | 24.60 HI | 16.24 J | 19.57 EF | 48.67 DE | 7.143 B-D | 7.226 A | 1.81B | 3.38 B |
| Fajr 30 × 200 | 28.12 DE | 26.20 D | 1.319 DE | 0.8504 CD | 23.46 I-K | 27.21 D-F | 17.76 FG | 32.00 GH | 7.017 CD | 5.639 CD | 1.65C | 2.32 E |
| Fajr 30 × 300 | 26.47 DE | 24.54 D | 1.389 CD | 0.7469 E | 22.03 K | 42.39 A | 15.83 G-I | 56.28 BC | 5.639 F | 1.921 I | 0.76F | 2.24 E |
| Nosrat × 0 | 43.58 C | 23.53 D | 0.620 H | 0.4257 I | 40.65 B | 22.03 G-I | 65.34 B | 51.71 CD | 2.423 H | 7.561 A | 1.31D | 2.66 D |
| Nosrat × 100 | 28.98 DE | 24.33 D | 1.504 BC | 0.7729 DE | 31.51 D | 33.67 BC | 20.92 E | 43.32 EF | 8.020 A | 7.561 A | 1.31D | 3.68 A |
| Nosrat × 200 | 27.80 DE | 29.16 CD | 1.878 A | 0.6042 FG | 28.01 EF | 22.91 F-H | 14.93 G-I | 37.96 FG | 7.853 A-C | 6.809 AB | 1.22D | 3.00 C |
| Nosrat × 300 | 25.93 DE | 32.45 CD | 1.898 A | 0.954 B | 26.09 F-H | 38.04 AB | 13.76 HI | 39.69 FG | 7.435 A-D | 5.848 BC | 0.63G | 0.29 I |
| Dasht × 0 | 51.97 B | 29.68 CD | 0.8696 G | 0.4929 HI | 37.60 C | 25.23 E-G | 39.22 C | 42.06 CD | 6.671 DE | 5.577CD | 0.51 F | 2.01D |
| Dasht × 100 | 25.21 DE | 32.31CD | 1.230 E | 0.5031 HI | 26.22 H | 18.49 H-J | 21.40 E | 36.00 FG | 7.307 A-D | 5.176 CDE | 0.84DE | 2.40 DE |
| Dasht × 200 | 22.62 E | 34.65 CD | 1.469 C | 0.8987 BC | 24.36 H-J | 30.55 CD | 17.74 G-I | 34.67 G | 6.653 DE | 4.589 DE | 1.18CD | 1.77 F |
| Dasht × 300 | 21.96 E | 33.95 CD | 1.613 B | 0.6575 F | 22.55 JK | 17.49 IJ | 14.14 HI | 17.01 HI | 3.353 G | 2.669 G-I | 0.24GH | 0.68 HI |

جدول ۳- نتایج تجزیه به مؤلفه‌های اصلی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در ارقام جو در متوسط سطوح تنش شوری NaCl
Table 3. Results of principal components of physiological and biochemical traits of barley varieties under average salinity stress conditions

| Trait | PC1 | PC2 | PC3 |
|--|--------|--------|--------|
| Relative water content | -0.253 | 0.130 | 0.009 |
| Root dry weight | 0.040 | -0.257 | 0.356 |
| Shoot dry weight | 0.147 | -0.242 | 0.263 |
| Chlorophyll a | 0.261 | -0.008 | 0.129 |
| Chlorophyll b | 0.244 | 0.099 | -0.170 |
| Cartenoid | 0.266 | 0.064 | -0.029 |
| Total chlorophyll | 0.266 | 0.064 | -0.015 |
| Shoot soluble sugars | 0.243 | -0.010 | 0.222 |
| Root soluble sugars | 0.132 | 0.145 | 0.398 |
| Shoot proline | -0.249 | 0.012 | 0.200 |
| Root proline | -0.209 | 0.202 | 0.157 |
| Shoot H ₂ O ₂ | -0.256 | 0.112 | 0.047 |
| Root H ₂ O ₂ | -0.196 | -0.218 | 0.178 |
| Shoot glycine betaine content | 0.042 | 0.298 | 0.286 |
| Root glycine betaine content | 0.039 | -0.309 | 0.262 |
| Shoot Na ⁺ | 0.267 | -0.055 | 0.012 |
| Root Na ⁺ | 0.262 | -0.087 | -0.007 |
| Shoot K ⁺ | 0.265 | -0.056 | 0.069 |
| Root K ⁺ | 0.164 | 0.223 | 0.261 |
| Shoot peroxidase | 0.146 | 0.286 | -0.157 |
| Root peroxidase | 0.142 | 0.301 | -0.106 |
| Shoot catalase | -0.088 | 0.328 | 0.151 |
| Root catalase | -0.015 | 0.364 | -0.005 |
| Root K ⁺ / Na ⁺ ratio | -0.014 | 0.240 | 0.386 |
| Shoot K ⁺ / Na ⁺ ratio | -0.259 | -0.020 | 0.143 |
| Variance percentage | 54.77 | 30.03 | 15.20 |
| Cumulative variance percentage | 54.77 | 84.80 | 100 |
| Eigen value | 13.69 | 7.51 | 3.81 |

اثر تنش شوری بر صفات بیوشیمیایی ارقام جو

نتایج حاصل از مقایسه میانگین‌ها نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین ارقام جو وجود داشت (جدول ۱). با افزایش شدت تنش، میزان کلروفیل‌های a، b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها در همه ارقام کاهش یافت، اما بیش‌ترین میزان هر چهار پارامتر فوق در رقم نصرت مشاهده شد که نشان‌دهنده تحمل بیش‌تر این رقم به تنش شوری است (جدول ۲). این نتایج با یافته‌های نورین و اشرف در ترپچه (Noreen & Ashraf, 2009) مطابقت داشت. کاروتنوئیدها رنگدانه‌های با زنجیره بلند آب‌گریز هستند که در پلاستیدهای سلول‌های گیاهی سنتز می‌شوند و رنگدانه‌های کلیدی سیستم آنتی‌اکسیدانی در گیاهان هستند. از طرف دیگر، این مولکول‌ها بسیار مستعد تخریب اکسیداتیو می‌باشند. توکلی و همکاران (Tavakoli et al., 2009) نیز به کاهش محتوای کلروفیل‌های a و b و

سبزینگی ارقام گندم طی تنش خشکی اشاره کردند. از جمله دلایلی که برای کاهش محتوای کلروفیل طی تنش خشکی عنوان شده است، می‌توان به تخریب غشاهای تیلاکوئیدهای کلروپلاست و اکسیداسیون نوری کلروفیل در اثر فعالیت گونه‌های فعال اکسیژن (Moran et al., 1994; Alonso et al., 2002) و افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز (Huffaker et al., 1970) اشاره کرد. میزان پراکسید هیدروژن در بخش‌های هوایی و در ریشه همه ارقام مورد مطالعه در این آزمایش با افزایش سطوح شوری، افزایش یافت، اما این افزایش در بخش‌های هوایی بیش‌تر از ریشه بود (جدول ۲). در این تحقیق مشاهده شد که افزایش تنش شوری باعث افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز در اندام هوایی رقم نصرت و ریشه تمامی ارقام جو شد (جدول ۳). اشرف و علی (Ashraf & Ali, 2008) افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز را در برگ‌های

تجزیه به مؤلفه‌های اصلی

با توجه به روابط موجود بین صفات مختلف فیزیولوژیک و بیوشیمیایی و به منظور تعیین مؤلفه‌های مهم توجیه کننده تغییرات کل موجود بین ارقام جو و شناسایی متغیرهای مهم در تحمل به شوری، از تجزیه به مؤلفه‌های اصلی در متوسط شرایط تنش شوری NaCl استفاده شد (جدول ۳، شکل ۱). نتایج نشان داد که سه مؤلفه اول ۱۰۰ درصد تغییرات کل را توجیه کردند. با توجه به سهم بیش‌تر دو مؤلفه اول و دوم در توجیه تغییرات کل (به ترتیب با ۵۴/۷۷ و ۳۰/۰۳ درصد)، نمودار پراکنش ارقام‌ها و متغیرها بر اساس این دو مؤلفه رسم شد (شکل ۱). نتایج نشان داد که صفات با بالاترین ضرایب در مؤلفه اصلی اول، از جمله کلروفیل‌های a و b، کلروفیل کل و کارتنوئیدها، در رقم نصرت بیش‌ترین مقدار را به خود اختصاص دادند. همچنین صفات با بالاترین ضرایب در مؤلفه اصلی دوم، مانند K^+ ریشه، نسبت K^+/Na^+ ریشه و آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز اندام هوایی و ریشه، بیش‌ترین مقادیر را در رقم نصرت نشان دادند. بر این اساس، رقم نصرت در نمودار دو وجهی در موقعیت کاملاً متفاوتی نسبت به سایر ارقام قرار گرفت. در نتیجه در مجموع این رقم نسبت به سایر ارقام تحمل بیشتری به شوری نشان داد. رقم فجر ۳۰ نیز بعد از رقم نصرت در ناحیه مثبت مؤلفه اصلی دوم قرار گرفت و دو رقم ریحان ۳ و دشت در مرتبه آخر قرار گرفتند.

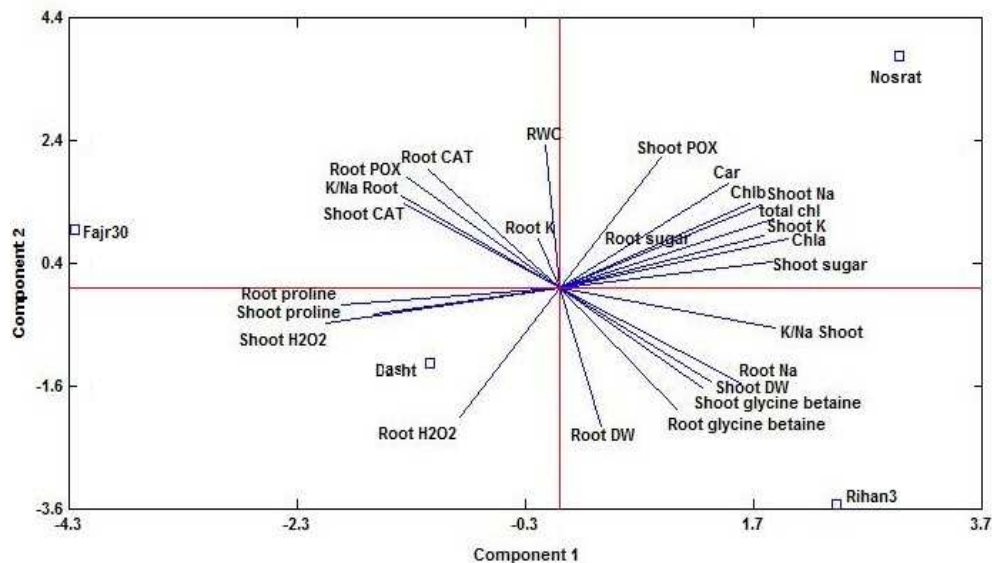
نتیجه‌گیری کلی

بررسی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام مختلف جو در شرایط بدون تنش و تنش شوری NaCl نشان داد که بین ارقام مورد مطالعه از لحاظ صفات مختلف و واکنش آن‌ها به سطوح مختلف تنش شوری، اختلاف معنی‌داری وجود داشت. در مجموع نتایج به دست آمده از این آزمایش نشان داد که رقم نصرت و پس از آن رقم فجر ۳۰ با بالاترین میزان آب نسبی، کلروفیل‌های a، b و کلروفیل کل، کارتنوئیدها و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و نیز کاهش H_2O_2 تحت شرایط شوری، تحمل بیش‌تری نسبت به شوری نشان داد.

کلزا تحت تأثیر تنش شوری مشاهده و گزارش کردند که گیاهان با افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز، اثرات مخرب تنش شوری را در خود کاهش می‌دهند. با توجه به نقش حیاتی پراکسیداز در حذف آنزیم‌های H_2O_2 ، کاهش مالون دی‌آلدئید و حفظ یک‌پارچگی غشای سلولی، تولید بیش از حد این آنزیم در شرایط تنش شوری کاملاً منطقی است (Shakeri & Emam, 2018).

با افزایش تنش، کاهش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در ریشه و بخش‌های هوایی ارقام مورد مطالعه مشاهده شد. رقم نصرت، کم‌ترین کاهش میزان پراکسیداز را در بخش هوایی با افزایش شدت تنش شوری نسبت به سایر ارقام مورد مطالعه نشان داد که بیانگر تحمل بالاتر این رقم به تنش شوری نسبت به سایر ارقام است. در ریشه نیز طبق مشاهدات به دست آمده از این آزمایش، با افزایش شدت تنش شوری، میزان پراکسیداز افزایش یافت. با افزایش تنش شوری، رادیکال‌های اکسیژن آزاد در هر دو اندام هوایی و ریشه تقریباً در هر چهار رقم مورد مطالعه افزایش یافت (جدول ۳) که با گزارش (Rajguru, 1999) مطابقت داشت.

در مورد آنزیم کاتالاز، میزان این آنزیم در بخش‌های هوایی و ریشه ارقام مورد مطالعه با افزایش شدت تنش، کاهش یافت، ولی در ریشه رقم نصرت در مقایسه با سایر ارقام، مقدار این آنزیم با افزایش تنش، افزایش یافت. نتایج نشان داد که فعالیت آنزیم کاتالاز در رقم نصرت تحت تنش شوری خفیف (۱۰۰ میلی‌مولار) افزایش یافت، اما در تنش شدید شوری (۳۰۰ میلی‌مولار) مقدار این آنزیم در هر دو اندام ریشه و اندام هوایی کاهش یافت. همان‌طور که در جدول ۲ نیز نشان داده شده است، اندام هوایی رقم نصرت بیش‌ترین فعالیت آنزیم کاتالاز را در تیمار ۳۰۰ میلی‌مولار (۰/۶۳) نشان داد. در مورد آنزیم پراکسیداز، نتایج این آزمایش نشان داد که اندام هوایی و ریشه رقم نصرت دارای بیش‌ترین فعالیت این آنزیم به ترتیب به میزان ۸/۰۲ و ۷/۵۶ در تیمار ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl بود (جدول ۲). در مقابل فعالیت H_2O_2 در رقم نصرت در ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl (۰/۲۸) کاهش یافت، اما تنش شوری بالا (۳۰۰ میلی‌مولار) باعث افزایش معنی‌دار H_2O_2 در بخش‌های هوایی همه ارقام جو شد.



شکل ۱- مولفه‌های اصلی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام جو (نصرت، فجر ۳۰، ریحان ۳ و دشت) در متوسط سطوح تنش شوری
Figure 1. Biplot graph of principal component analysis of physiological and biochemical traits of barley varieties (Nosrat, Fajr30, Reyhan3 and Dasht) under average salinity stress conditions

جعل داده‌ها و یا ارسال و انتشار دوگانه، پیروی کرده‌اند. همچنین این مقاله حاصل یک کار تحقیقاتی اصیل بوده و تا کنون به‌طور کامل به هیچ‌زبانی و در هیچ‌نشریه یا همایشی چاپ و منتشر نشده و هیچ‌اقدامی نیز برای انتشار آن در هیچ‌نشریه یا همایشی صورت نگرفته و نخواهد گرفت.

اجازه انتشار مقاله

نویسنده (گان) با چاپ این مقاله به‌صورت دسترسی باز موافقت کرده و کلیه حقوق استفاده از محتوا، جدول‌ها، شکل‌ها، تصویرها و غیره را به ناشر واگذار می‌کنند.

تشکر و قدردانی

نویسندگان از دانشگاه شهید مدنی آذربایجان برای ارائه امکانات آزمایشگاهی و حمایت مالی و همچنین دانشگاه گیلان کمال تشکر و قدردانی را دارند.

تضاد منافع

نویسنده (گان) تایید می‌کنند که این تحقیق در غیاب هر گونه روابط تجاری یا مالی که می‌تواند به‌عنوان تضاد منافع بالقوه تعبیر شود، انجام شده است.

رعایت اخلاق در نشر

نویسنده (گان) اعلام می‌کنند که در نگارش این مقاله به‌طور کامل از اخلاق نشر از جمله سرقت ادبی، سوء رفتار،

References

- Alonso, M., Rozados, M. J., Vega, J. A., Perez-Gorostiaga, P., Cuinas, P., Fonturbel, M. T., & Fernandes, C. (2002). Biochemical responses of *Pinus pinaster* tree to fire- induced trunk girdling and crown scorch: Secondary metabolites and pigments as needle chemical indicators. *Journal of Ecology*, 28, 687-700. doi: [10.1023/A:1015276423880](https://doi.org/10.1023/A:1015276423880).
- Ashraf, M., & Ali, Q. (2008). Relative membrane permeability and activities of some antioxidant enzymes as the key determinants of salt tolerance in Canola (*Brassica napus* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 63(1-3), 266-273. doi: [10.52547/JCT.7.4.375](https://doi.org/10.52547/JCT.7.4.375).
- Bajjii, M., Lutts, S., & Kinet, K. M. (2001). Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf) cultivars performing in arid conditions. *Plant Science*, 60, 669-681. doi: [10.1016/s0168-9452\(00\)00443-x](https://doi.org/10.1016/s0168-9452(00)00443-x).

- Cavalcanti, F. R., Lima, J. P. M. S., Ferreira-Silva, S. L., Viégas, R. A., & Silveira, J. A. G. (2007). Roots and leaves display contrasting oxidative response during salt stress and recovery in cowpea. *Journal of Plant Physiology*, *164*(5), 591- 600. doi: [10.1016/j.jplph.2006.03.004](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.03.004).
- Dadashi, M. R., Majidi Hervan, I., Soltani, A., & Noorinia, A. A. (2007). Evaluation of different genotypes of barley to salinity stress. *Journal of Agricultural Sciences*, *13*(1), 181-191.
- Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. A., & Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analysis Chemistry*, *28*(3), 350-356 doi: [10.1021/ac60111a017](https://doi.org/10.1021/ac60111a017).
- Farshadfar, E., Ghasempour, H., & Vaezi, H., (2008). Molecular aspects of drought tolerance in bread wheat (*T. aestivum*). *Pakistan Journal of Biological Science*, *11*(1), 118-121. doi: [10.3923/pjbs.2008.118.122](https://doi.org/10.3923/pjbs.2008.118.122).
- Gozukirmizi, N., & Karlik, E. (2017). Barley (*Hordeum vulgare* L.) Improvement Past, Present and Future. In: Kanauchi, M. (Ed.). *Brewing Technology*. IntechOpen. doi: [10.5772/intechopen.68359](https://doi.org/10.5772/intechopen.68359).
- Grieve, C., & Grattan, S. (1983). Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds. *Plant & Soil*, *70*(2), 303-307. doi: [10.1007/BF02374789](https://doi.org/10.1007/BF02374789).
- Grover, A., Singh, A., & Blumwald, E. (2012). Transgenic Strategies Toward the Development of Salt-Tolerant Plants. In: Wallender, W. W., & Tanji, K. K. (Eds.). *Agricultural Salinity Assessment and Management*. American Society of Civil Engineers. pp. 235-274. doi: [10.1061/9780784411698.ch08](https://doi.org/10.1061/9780784411698.ch08).
- Gupta, B., & Huang, B. (2014). Mechanism of salinity tolerance in plants: Physiological, biochemical, and molecular characterization. *International Journal of Genomics*, *2014*, 701596. doi: [10.1155/2014/701596](https://doi.org/10.1155/2014/701596).
- Huffaker, R. C., Radin, T., Kleinkopfig, E., & Cox, E. L. (1970). Effect of mild water stress on enzyme of nitrate assimilation and of the carboxylative phase of photosynthesis in barley. *Crop Science*, *10*, 471- 474. doi: [10.2135/cropsci1970.0011183X001000050003x](https://doi.org/10.2135/cropsci1970.0011183X001000050003x).
- Juan, M., Rivero, R. M., Romero, L., & Ruiz, J. M. (2005) Evaluation of some nutritional and biochemical indicators in selecting salt -resistant tomato cultivars. *Environmental & Experimental Botany*, *54*(3), 193-201. doi: [10.1016/j.envexpbot.2004.07.004](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.07.004).
- Khalid, A., Athar, H.-ur-R., Zafar, Z. U., Akram, A., Hussain, K., Manzour, F., Al-Qurainy, F., & Ashraf, M. (2015). Photosynthetic capacity of canola (*Brassica napus* L.) plants as affected by glycinebetaine under salt stress. *Journal of Applied Botany & Food Quality*, *88*, 78-86. doi: [10.5073/JABFQ.2015.088.011](https://doi.org/10.5073/JABFQ.2015.088.011).
- Lara, M. V., Drincovich, M. F., & Andreo, C. S. (2004). Induction of a crassulacean acid-like metabolism in the C4 succulent plant, *Portulaca oleracea* L.: study of enzymes involved in carbon fixation and carbohydrate metabolism. *Plant & Cell Physiology*, *45*(5), 618-626. doi: [10.1093/pcp/pch073](https://doi.org/10.1093/pcp/pch073).
- Lichtenthaler, H. K., & Wellburn, A. R. (1983). Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, *11*, 591-592. doi: [10.1042/bst0110591](https://doi.org/10.1042/bst0110591).
- Ma, L., Liu, X., Lv, W., & Yang, Y. (2022). Molecular mechanisms of plant responses to salt stress. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 934877. doi: [10.3389/fpls.2022.934877](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.934877).
- Makela, P., Peltonen-Sainio, P., Jokinen, K., Pehu, E., Setaia, H., Hinkkanen, R., & Somersalo, S. (1996). Uptake and translocation of foliar-applied glycine betaine in crop plants. *Plant Science*, *121*, 221-230. doi: [10.1016/S0168-9452\(96\)04527-X](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(96)04527-X).
- Mano, Y., & Takeda, K. (1998). Genetic resources of salt tolerance in wild *Hordeum* species. *Euphytica*, *103*, 137-141. doi: [10.1023/A:1018302910661](https://doi.org/10.1023/A:1018302910661).
- Mansour, E., Moustafa, E. S. A., Abdul-Hamid, M. I. E., Ash-shormillesy, S. M. A. I., Merwad, A. M. A., Wafa, H. A., & Igartua, E. (2021). Field responses of barley genotypes across a salinity gradient in an arid Mediterranean environment. *Agricultural Water Management*, *258*, 107206. doi: [10.1016/j.agwat.2021.107206](https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107206).
- Martinez, J. P., Luttus, S., Schanck, A., & Banjji, M. (2004). Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L. *Journal of Plant Physiology*, *16*, 1041-1051. doi: [10.1016/j.jplph.2003.12.009](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2003.12.009).
- Mbarki, S., Sytar, O., Cerda, A., Zivcak, M., Rastogi, A., He, X., Zoghalmi, A., Abdelly, C., & Brestic, M. (2018). Strategies to mitigate the salt stress effects on photosynthetic apparatus and productivity of crop plants. In: Kumar, V., Wani, S. H., Suprasanna, P., & Tran, L.-S. P. (Eds.).

- Salinity responses and tolerance in plants. Vol. 1. Springer, Cham. pp. 85-136. doi: [10.1007/978-3-319-75671-4_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-75671-4_4).
- Mirmohammadi Meibodi, S. A. M., & Ghareyazi, B. (2002). Physiological and Breeding Aspects of Salinity Stress in Crops. Isfahan University of Technology Press. Isfahan, Iran. [In Persian].
- Moran, J. F., Becana, M., Iturbe-Ormaetxe, I., Frechilla, S., Klucas, R. V., & Aparicio-Tejo, P. (1994). Drought induces oxidative stress in pea plants. *Planta*, 194, 346-352. doi: [10.1007/BF00197534](https://doi.org/10.1007/BF00197534).
- Morant-Manceau, A., Pradier, E., & Tremblin, G. (2004). Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species under salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 161, 25-33. doi: [10.1078/0176-1617-00963](https://doi.org/10.1078/0176-1617-00963).
- Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651-681. doi: [10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911](https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911).
- Narimani, T., Toorchi, M., Tarinejad, A. R., Mohammadi, S. A., & Mohammadi, H. (2020). Physiological and biochemical evaluation of barley (*Hordeum vulgare* L.) under salinity stress. *Journal of Agricultural Science & Technology*, 22(4), 1009-1021. doi: [20.1001.1.16807073.2020.22.4.11.3](https://doi.org/20.1001.1.16807073.2020.22.4.11.3).
- Noreen, Z., & Ashraf, M. (2009). Changes in antioxidant enzymes and some key metabolites in some genetically diverse cultivars of radish (*Raphanus sativus* L.). *Environmental & Experimental Botany*, 67(2), 395-402. doi: [10.1016/j.envexpbot.2009.05.011](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.05.011).
- Ozturk, M., Unal, B. T., García-Caparrós, P., Khursheed, A., Gul, A., & Hasanuzzaman, M., (2021). Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 172(2), 1321-1335. doi: [10.1111/ppl.13297](https://doi.org/10.1111/ppl.13297).
- Pandey, M., & Penna S. (2017). Time course of physiological, biochemical, and gene expression changes under short-term salt stress in *Brassica juncea* L. *The Crop Journal*, 5(3), 219-230. doi: [10.1016/j.cj.2016.08.002](https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.08.002).
- Parvaiz A., & Satyawati S. (2008). Salt stress and phyto-biochemical responses of plants – a review. *Plant, Soil and Environment*, 54, 89-99. doi: [10.17221/2774-PSE](https://doi.org/10.17221/2774-PSE).
- Patterson, B. D., MacRae, E. A., & Ferguson, I. B. (1984). Estimation of hydrogen peroxide in plant extracts using titanium (IV). *Analytical Biochemistry*, 139(2), 487-492. doi: [10.1016/0003-2697\(84\)90039-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(84)90039-3).
- Poustini, K., Siosemardeh, A., & Ranjbar, M. (2007). Proline accumulation as a response to salt stress in 30 wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Genetic Resources & Crop Evolution*, 54(5), 925-934. doi: [10.1007/s10722-006-9165-6](https://doi.org/10.1007/s10722-006-9165-6).
- Rajguru, S. N., Banks, S. W., Gosset, D. R., Cran Lucas, M., Fowler, T. E., & Millhollon, E. P. (1999). Antioxidant response to salt stress during fiber development in cotton ovules. *Journal of Cotton Science*, 3, 11-18.
- Rao P. S., Mishra B., & Gupta S. R. (2013). Effect of salinity and alkalinity on grain quality of tolerant, semi-tolerant and sensitive rice genotypes. *Rice Science*, 20, 284-291. doi: [10.1016/S1672-6308\(13\)60136-5](https://doi.org/10.1016/S1672-6308(13)60136-5).
- Sato, F., Yoshioka, H., Fujiwara, T., Higashio, H., Urugami, A., & Tokuda. S. (2004). Physiological responses of cabbage plug seedlings to water stress during low-temperature storage in darkness. *Horticultural Science*, 101, 349-357. doi: [10.1016/j.scienta.2003.11.018](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2003.11.018).
- Schachtman, D. P., & Munns, R. (1992). Sodium accumulation in leaves of *Triticum* species that differ in salt tolerance. *Functional Plant Biology*, 19(3), 331-340. doi: [10.1071/PP9920331](https://doi.org/10.1071/PP9920331).
- Shahmoradi, Sh., & Tabatabaie, S. A. (2022). Evaluation of salinity stress tolerance of cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *Seed & Plant Journal*, 38(3), 259-281. doi: [10.22092/SPJ.2023.361285.1296](https://doi.org/10.22092/SPJ.2023.361285.1296).
- Shakeri, E., & Emam, Y. (2018). Selectable traits in sorghum genotypes for tolerance to salinity stress. *Journal of Agricultural Science & Technology*, 19, 1319-1332. doi: [20.1001.1.16807073.2017.19.6.13.8](https://doi.org/20.1001.1.16807073.2017.19.6.13.8).
- Smirnoff, N., & Cumbes, Q. J. (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28(4), 1057-1060. doi: [10.1016/0031-9422\(89\)80182-7](https://doi.org/10.1016/0031-9422(89)80182-7).
- Tavakoli, A., Ahmadi, A., & Alizade, H. (2009). Some aspects of physiological performance of sensitive and tolerant cultivars of wheat under drought stress conditions after pollination. *Iranian Journal of Crop Science*, 40(1), 197-211. [In Persian].

- Tejera, N. A., Soussi, M., & Lluch, C., (2006). Physiological and nutritional indicators of tolerance to salinity in chickpea plants growing under symbiotic conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 58(1-3), 17-24. doi: [10.1016/j.envexpbot.2005.06.007](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.06.007).
- Tester, M., & Davenport, R. (2003). Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in high plants. *Annals of Botany*, 91, 503-527. doi: [10.1093/aob/mcg058](https://doi.org/10.1093/aob/mcg058).
- Trovato, M., Mattioli, R., & Costantino P. (2008). Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development. *Rendiconti Lincei*, 19, 325-346. doi: [10.1007/s12210-008-0022-8](https://doi.org/10.1007/s12210-008-0022-8).
- Velikova, V., Yordanov, I., & Edreva, A. (2000). Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*, 151, 59-66. doi: [10.1016/S0168-9452\(99\)00197-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00197-1).
- Venisse, J. S., Gullner, G., & Brisset, M. N. (2001). Evidence for the involvement of an oxidative stress in the initiation infection of pear by *Erwinia amylovora*. *Plant Physiology*, 125, 2164-2172. doi: [10.1104/pp.125.4.2164](https://doi.org/10.1104/pp.125.4.2164).
- Zhao, C., Zhang, H., Song, C., Zhu, J. K., & Shabala, S. (2020). Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity. *The Innovation*, 1(1), 100017. doi: [10.1016/j.xinn.2020.100017](https://doi.org/10.1016/j.xinn.2020.100017).