تأثیر کاربرد پتاسیم بر فعالیت برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان دو رقم گندم دوروم در شرایط شوری

سید محمد علوی متین[۱]، افراسیاب راهنما[۲]* و موسی مسکرباشی[۳]

۱- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز

۲*- **نویسنده مسئول:** استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز (a.rahnama@scu.ac.ir)

۳- دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز

تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۰۶/۰۷ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۰۳/۲۷

چکیده

پتاسیم، نقش مهمی در بهبود تحمل گیاهان به تنش‌های غیرزیستی نظیر تنش شوری ایفا می‌کند. به‌منظور بررسی تأثیر پتاسیم بر کاهش اثرات نامطلوب تنش شوری از طریق پایش فعالیت برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، محتوی کلروفیل و عملکرد دانه دو رقم گندم دوروم (بهرنگ و یاواروس) آزمایشی گلدانی به صورت فاکتوریل در قالب طرح پایهٔ بلوک کامل تصادفی در سه تکرار با سطوح تیماری مختلف شامل: شاهد (بدون شوری)، شوری ۱۵۰ میلی مولار (از نوع کلرید سدیم)، شوری ۱۵۰ میلی مولار به همراه دو سطح ۳۰۰ و ۴۵۰ میلی‌گرم پتاسیم بر کیلوگرم خاک از منبع سولفات پتاسیم و دو سطح ۳۰ و ۴۵ میلی‌گرم پتاسیم بر کیلوگرم خاک از منبع نانوکلات پتاسیم ۲۷ درصد اجرا گردید. تنش شوری سبب کاهش عملکرد دانه هر دو رقم گردید ولی تیمار ترکیبی شوری و پتاسیم از طریق بهبود فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و محتوی پتاسیم و کلروفیل برگ سبب کاهش اثرات منفی شوری بر عملکرد دانه در مقایسه با تیمار شوری مطلق گردید. پاسخ هر دو رقم به تنش شوری و کاربرد سطوح و منابع مختلف پتاسیم در شرایط تنش برای بیشتر صفات مشابه بود، اگرچه فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز، گلوتاتیون ریداکتاز در رقم بهرنگ تا حدودی بیشتر بود. در مجموع، بر اساس یافته‌های این پژوهش کاربرد پتاسیم همراه با شوری در رقم یاواروس در مقایسه با رقم بهرنگ دارای اثرات مطلوب‌تری بود.

کلید واژه‌ها: تحمل شوری، تنش اکسیداتیو، کلرید سدیم، نانو کلات پتاسیم

مقدمه

شوری خاک، از مهم‌ترین عوامل کاهش عملکرد در کشاورزی است و کشاورزی پایدار را تحت تأثیر قرار می‌دهد (شلدن و روزنر[۱]، ۲۰۱۳)، از این روی، افزایش تحمل شوری به‌منظور تولید پایدار محصول ضروری است و می‌تواند منجر به ثبات عملکرد در خاک‌های شور گردد (مانز و همکاران[۲]، ۲۰۰۶). اثرات نامطلوب شوری در گیاهان سبب ایجاد دامنه وسیعی از اختلالات متابولیسمی در سلول‌ها می‌گردد. افزایش تولید گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر مانند سوپراکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال هیدروکسیل از تغییرات بیوشیمیایی مهمی است که در پاسخ به انواع تنش‌های زیستی و غیرزیستی، از جمله شوری اتفاق می‌افتد (میلر و همکاران[۳]، ۲۰۰۸؛ هالیول[۴]، ۲۰۰۶). این ترکیبات از میل ترکیبی بسیار بالایی

1- Shelden & Roessner
2- Munns *et al.*
3- Miller *et al.*
4- Halliwell

برای واکنش با مولکول‌های زیستی مانند پروتئین‌ها، لیپیدها و اسیدهای نوکلئیک برخوردار هستند و آسیب به این مولکول‌ها به ترتیب سبب تجزیه پروتئین‌ها، پراکسیداسیون لیپیدها و جهش در ساختار DNA می‌گردد (میتلر و همکاران[1]، ۲۰۰۴).

گیاهان از طریق سازوکارهای دفاعی متعددی مانند افزایش تولید و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (کاتالاز، پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز و گلوتاتیون ریداکتاز) در برابر گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر محافظت می‌شوند (بایلی[2]، ۲۰۰۴). این سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاه شامل اجزای آنزیمی و غیرآنزیمی است که هم برای کنترل تولید بیش از حد گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر در طی تنش و هم در حفظ مقادیر مناسب گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر برای رشد و پیام‌رسانی مهم هستند (میتلر و همکاران، ۲۰۰۴). مطالعات متعددی نشان داده‌اند که فعالیت این آنزیم‌ها در گونه‌های متحمل به شوری افزایش می‌یابد (مرادی و همکاران[3]، ۲۰۰۷)، درحالی‌که در گونه‌های حساس این روند تا حدودی متفاوت است (اشرف و هریس[4]، ۲۰۰۴). برای مثال، مشخص شده فعالیت این آنزیم‌ها در برگ‌های ارقام حساس و متحمل شوری بسیاری از گونه‌های گیاهی افزایش می‌یابد (دمیرال و تورکان[5]، ۲۰۰۵).

تنش شوری از طریق اختلال در جذب پتاسیم و کاهش غلظت آن در سطح سلول در ایجاد تنش اکسیداتیو به ایفای نقش می‌پردازد (گنگ و همکاران[6]، ۲۰۱۱). گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر باعث نشت پتاسیم از بافت گیاه شده و دلیل اصلی مرگ سلولی ناشی از شوری، تخلیه پتاسیم سیتوسولی است (شابالا[7]، ۲۰۰۹). بنابراین، بهبود تغذیه پتاسیم گیاه تحت شرایط شوری می‌تواند حداقل از طریق کاهش تشکیل گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر در طی فتوسنتز در جهت به حداقل رساندن خسارت سلولی ناشی از تنش اکسیداتیو مؤثر باشد (شن و همکاران[8]، ۲۰۰۰).

تحمل شوری به رشد مداوم گیاه در شرایط شوری اطلاق می‌گردد (مانز و همکاران، ۲۰۰۲). امروزه از راهبردهای مختلفی می‌توان در جهت بهبود تحمل شوری در گیاهان زراعی استفاده کرد. از جمله راهبردهای به لحاظ اقتصادی مقرون به صرفه می‌توان به کاربرد خارجی انواع مختلف مواد شیمیایی مانند تنظیم کننده‌های رشد گیاهی، محافظت‌کننده‌های اسمزی و مواد مغذی غیرآلی اشاره کرد (اشرف و همکاران، ۲۰۰۸). از جمله مواد غیرآلی می‌توان به پتاسیم اشاره کرد. پتاسیم یک درشت مغذی ضروری برای فرایندهای فیزیولوژیکی مانند فعال‌سازی آنزیم‌ها، تنظیم فشار اسمزی و حرکت روزنه‌ای گیاهان است (گلداک و همکاران[9]، ۲۰۰۳). اثرات آنتاگونیستی سدیم بر جذب پتاسیم به خوبی بررسی شده است (مارشنر[10]، ۲۰۰۲؛ ژنگ و همکاران[11]، ۲۰۰۸). کاربرد پتاسیم ممکن است محتوی پتاسیم درونی بذر را افزایش دهد که برای افزایش تحمل به شوری در مرحله جوانه‌زنی ضروری است (کولینز و همکاران[12]، ۲۰۰۸) و سبب بهبود اثرات تنش غیرزیستی می‌گردد (ککمک[13]، ۲۰۰۵). به هر روی، در مورد نقش پتاسیم در ایجاد تحمل به شوری مطالعات متعددی صورت گرفته است. برخی بر نقش مثبت پتاسیم در کاهش اثرات منفی شوری بر رشد گیاهچه (یاگمور و همکاران[14]، ۲۰۰۷) و برخی دیگر به اثرات مثبت پتاسیم در جهت بهبود اثرات مضر شوری بر برخی صفات فیزیولوژیک، رشد و عملکرد دانه تأکید داشته‌اند (کایا و همکاران[15]، ۲۰۰۱). پتاسیم نقشی اساسی

1- Mittler *et al.*
2- Bailly
3- Moradi *et al*.
4- Ashraf & Harris
5- Demiral & Turkan
6- Gong *et al.*
7- Shabala
8- Shen *et al.*
9- Golldack *et al.*
10- Marschner
11- Zheng *et al.*
12- Collins *et al.*
13- Cakmak *et al.*
14- Yagmur *et al.*
15- Kaya *et al.*

در فتوسنتز و تنظیم اسمزی گیاه در شرایط تنش ایفا می‌کند، اگرچه تیمار شوری شدید سبب اختلال در جذب پتاسیم در گیاهان می‌شود. به هر روی، بهبود وضعیت تغذیه پتاسیم گیاهان تا حد زیادی می‌تواند تولید گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر را کاهش دهد (ککمک، ۲۰۰۵).

از آنجایی که در مورد سازوکارهای مرتبط با کاهش اثرات نامطلوب تنش شوری منتهی به تنش اکسیداتیو در گیاهان از طریق کاربرد پتاسیم شناخت کمی وجود دارد، بنابراین، هدف از این تحقیق، بررسی برخی تغییرات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی دو رقم گندم دوروم در پاسخ به سطوح مختلف نانو پتاس و پتاس معمولی در شرایط شوری و ارتباط این پارامترها با تحمل شوری و ثبات عملکرد در شرایط تنش می‌باشد.

مواد و روش‌ها

شرایط رشدی گیاه و تیمارها

این پژوهش به صورت یک آزمایش گلدانی در قالب فاکتوریل و بر پایه‌ی طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه‌ی تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز در سال زراعی ۹۲-۱۳۹۱ اجرا گردید. دو رقم گندم دوروم به‌عنوان فاکتور اول شامل بهرنگ و یاواروس و شوری به همراه سطوح مختلف پتاسیم به‌عنوان فاکتور دوم شامل شاهد (C)، ۱۵۰ میلی مولار کلرید سدیم (S)، ۱۵۰ میلی مولار کلرید سدیم به همراه دو سطح ۳۰۰ (STK1) و ۴۵۰ (STK2) میلی‌گرم پتاسیم بر کیلوگرم خاک از منبع سولفات پتاسیم، ۱۵۰ میلی مولار کلرید سدیم به همراه دو سطح ۳۰ (SNK1) و ۴۵ (SNK2) میلی‌گرم پتاسیم بر کیلوگرم خاک از منبع نانو کلات پتاسیم ۲۷ درصد بود. بذرهای یکنواخت (از نظر اندازه و وزن) پس از ضدعفونی توسط قارچ‌کش ویتاواکس (غلظت یک در هزار) در گلدان‌های پلاستیکی (۳۰ سانتی‌متر قطر و ارتفاع) حاوی مخلوطی از خاک مزرعه و ماسه (با نسبت ۱:۲) در اوایل آذرماه سال زراعی کشت شدند. نیازهای کودی خاک با توجه به نتایج آزمون خاک و حدود بحرانی عناصر غذایی نیتروژن، فسفر و پتاسیم به خاک اضافه گردید (جدول ۱).

جدول ۱- نتایج مشخصات فیزیکی و شیمیایی خاک قبل از کاشت

مشخصات فیزیکی و شیمیایی خاک	مقدار
بافت	شنی لومی
هدایت الکتریکی (دسی زیمنس‌بر متر)	۳/۲۱
اسیدیته	۷/۵
نیتروژن (درصد)	۰/۰۳۸
فسفر (میلی‌گرم در کیلوگرم)	۱۱/۸
پتاسیم (میلی‌گرم در کیلوگرم)	۱۳۵
مواد آلی (درصد)	۰/۵۳

جهت تأمین پتاسیم، میزان پتاسیم لازم تا رسیدن به سطح تیمار موردنظر با توجه به وزن خاک گلدان‌ها محاسبه و به خاک گلدان‌های تیمار موردنظر اضافه شد. برای هر واحد آزمایشی ۵ عدد گلدان در نظر گرفته شد و در هر گلدان ۱۲ عدد بذر کشت گردید. پس از استقرار گیاهچه‌ها، از طریق تنک کردن تعداد بوته‌ها به پنج عدد در هر گلدان کاهش یافت و گلدان‌ها به هوای آزاد و در شرایط نوری طبیعی منتقل شدند. تیمار شوری با استفاده از کلرید سدیم (شرکت مرک) در مرحله‌ی چهار برگی اعمال گردید و تا ابتدای مرحله‌ی خمیری دانه تداوم یافت (راهنما و همکاران[1]، ۲۰۱۱). اعمال شوری به صورت تدریجی و با استفاده از غلظت‌های پایین (۲۵ میلی‌مولار صبح و بعدازظهر) صورت گرفت و تا دستیابی به غلظت موردنظر تداوم یافت. گیاهان شاهد نیز با آب معمولی با هدایت الکتریکی در حدود ۲ دسی زیمنس بر متر آبیاری گردید. به‌منظور کنترل تغییرات هدایت الکتریکی خاک گلدان‌ها، هدایت الکتریکی از خاک گلدان‌های کنترل شوری، به صورت هفتگی با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری هدایت الکتریکی (Model, Level 1, wtw, Weilheim, Germany

1- Rahnama *et al.*

Inolab) اندازه‌گیری شد و هدایت الکتریکی بستر کاشت با اضافه نمودن آب خالص یا محلول نمک به میزان مطلوب در حدود ۱۴-۱۲ دسی زیمنس بر متر برای سطح شوری ۱۵۰ میلی‌مولار حفظ گردید.

از کودهای میکرو محلول در آب نیز بر اساس توصیه کودی در چند مرحله همرا با آبیاری گلدان‌ها استفاده گردید. نمونه‌برداری جهت اندازه‌گیری پارامترها، ۲۸ روز پس از اعمال تنش شوری انجام گرفت.

اندازه‌گیری پارامترها

محتوی کلروفیل به روش لیچتن‌تالر[1] (۱۹۸۷)، از طریق ساییدن و هموژنیزه کردن ۰/۲ گرم بافت تازه‌ی برگی در هاون چینی با ۱۰ میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد و رساندن حجم نهایی محلول به ۱۵ میلی‌لیتر و صاف کردن عصاره و قرائت در طول موج‌های ۶۴۵ (کلروفیل a) و ۶۶۳ نانومتر (کلروفیل b) به‌وسیله‌ی دستگاه اسپکتروفتومتر (UV160A Shimadzu) اندازه‌گیری شد.

برای اندازه‌گیری صفات بیوشیمیایی از برگ پرچم سه بوته از هر واحد آزمایشی نمونه‌برداری شد. نمونه‌های برگی بلافاصله پس از نمونه‌گیری در فویل آلومینیومی پیچیده شده و به آزمایشگاه منتقل شدند و در هاون چینی به‌وسیله نیتروژن مایع کاملاً پودر شدند. نمونه‌ها تا زمان اندازه‌گیری در فریزر و در دمای ۸۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند. سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز به روش ابی[2] (۱۹۸۴) اندازه‌گیری شد. فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز به روش ناکانو و آسادا[3] (۱۹۸۱) اندازه‌گیری شد. فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز به روش اسمیت و همکاران[4] (۱۹۸۸) اندازه‌گیری شد.

در پایان فصل رشد و پس از رسیدگی فیزیولوژیک دانه، ۱۵ عدد بوته از هر واحد آزمایشی برداشت شد، به مدت ۴۸ ساعت در درجه حرارت ۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک شد و میزان عملکرد دانه سنبله‌ی اصلی ۱۵ بوته اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری غلظت سدیم برگ پرچم نیز با استفاده از روش اسیدکلریدریک ۲ نرمال و به‌وسیله‌ی دستگاه فلیم فتومتر بر روی سه بوته از هر واحد آزمایشی انجام شد.

محاسبات آماری

تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS نسخهٔ ۹/۱ و مقایسه میانگین‌ها به روش LSD صورت گرفت. برای رسم نمودارها از نرم‌افزار Excel و برای محاسبه ضرایب همبستگی از نرم‌افزار SPSS نسخه‌ی ۱۵ استفاده شد.

نتایج و بحث

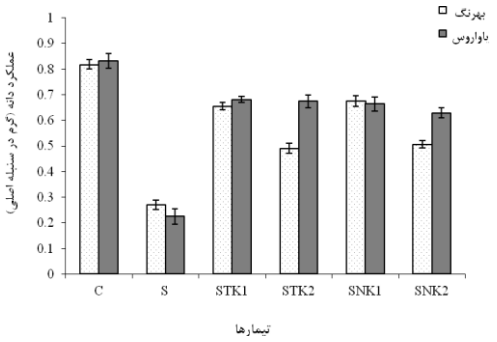
نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین سطوح مختلف پتاسیم در شرایط تنش شوری از نظر عملکرد دانه، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز و گلوتاتیون ریداکتاز در سطح یک درصد و برای محتوای کل کلروفیل در سطح پنج درصد تفاوت معنی‌داری وجود داشت. همچنین بین ارقام نیز برای عملکرد دانه، غلظت سدیم و فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در سطح یک درصد تفاوت معنی‌داری مشاهده شد. بر هم‌کنش بین سطوح مختلف پتاسیم و ارقام برای صفات عملکرد دانه در سطح یک درصد و برای فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز در سطح پنج درصد تفاوت معنی‌داری نشان داد (جدول ۲).

عملکرد دانه

عملکرد دانه به‌عنوان محصول پایانی فرآیند تولید و تسهیم مواد پرورده در پاسخ به تنش شوری به تنهایی و شوری همراه با پتاسیم به‌طور معنی‌داری در هر دو رقم گندم کاهش یافت (جدول ۲)، و میزان این کاهش در رقم یاواروس در تیمار شوری تا حدودی بیشتر از رقم بهرنگ بود (شکل ۱). کاربرد هر دو نوع پتاسیم در شرایط شوری و در هر دو سطح سبب بهبود عملکرد هر دو رقم در مقایسه با تیمار شوری بدون کاربرد پتاسیم شد، امّا پاسخ ارقام به کاربرد پتاسیم در شرایط شوری

1- Lichtenthaler
2- Aebi
3- Nakano & Asada
4- Smith *et al.*

یکسان نبود. در رقم بهرنگ این افزایش در سطوح اول سولفات پتاسیم و نانوپتاس (۸۰ درصد شاهد) به‌طور معنی‌داری بیشتر از سطوح دوم (۶۰ درصد شاهد) بود، درحالی‌که در رقم یاواروس تفاوت چندانی بین کاربرد سطوح پتاسیم (۸۰ درصد شاهد) مشاهده نشد (شکل ۱).



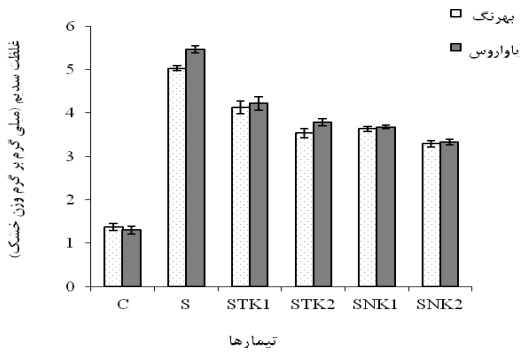
شکل ۱. تأثیر سطوح مختلف نانوپتاس (SNK) و سولفات پتاسیم (STK) بر عملکرد دانه دو رقم گندم دوروم در شرایط شوری (نشانگرهای میله‌ای بیانگر مقادیر خطای معیار استاندارد میانگین سه تکرار است).

به نظر می‌رسد در رقم بهرنگ، مقادیر بالای پتاسیم در مقایسه با سطوح اول پتاسیم از طریق ایجاد اثرات اسمزی قادر به بهبود عملکرد در شرایط شوری نبوده است. به هر جهت، کاربرد پتاسیم همراه با شوری سبب افزایش احتمال جذب پتاسیم شده است و بنابراین اثرات نامطلوب شوری را تا حدود زیادی جبران کرده است. مشخص شده که کاربرد نیترات پتاسیم در محیط کاشت گندم و در شرایط شوری سبب افزایش نسبت K^+/Na^+ ریشه و اندام هوایی و افزایش وزن خشک تولیدی در مقایسه با تیمار شوری می‌گردد (ژنگ و همکاران[1]، ۲۰۰۸). وجود همبستگی منفی و معنی‌دار بین عملکرد دانه و غلظت Na^+ ($r=-۰/۸۵۶^{**}$) و همبستگی مثبت و معنی‌دار با غلظت K^+ ($r=۰/۷۲۴^{**}$) نیز بر نقش پتاسیم بر کاهش اثرات منفی سدیم تأکید می‌کند (جدول ۴). به هر روی مشخص شده که دسترسی به عناصر غذایی و وجود شرایط تنش به ترتیب کارایی رشد را به‌طور مثبت و منفی تحت تأثیر قرار می‌دهند (مارشنر و همکاران، ۲۰۰۲).

1- Zheng *et al.*

غلظت Na^+

افزایش محتوی Na^+ و کاهش محتوی K^+ در بافت‌ها و اندام‌های گیاهی در مواجهه با شوری کاملاً مشهود است. مقایسه میانگین‌ها، افزایش معنی‌دار غلظت Na^+ برگ پرچم هر دو رقم را در شرایط شوری نشان داد و مقدار آن در رقم یاواروس تا حدودی بیشتر بود (شکل ۲). با وجود همبستگی منفی و معنی‌دار بین عملکرد دانه و غلظت سدیم (جدول ۴) مشاهده می‌شود که در رقم یاواروس علی‌رغم غلظت بالای سدیم برگ در شرایط شوری، عملکرد دانه تا حدودی بالاتر است که این امر می‌تواند به دلیل وجود سایر سازوکارهای تحمل به شوری نظیر انباشت یون در واکوئل باشد. کاربرد پتاسیم به‌طور قابل توجهی سبب کاهش محتوی Na^+ در شرایط شوری گردید (جدول ۳) (شکل ۲). این کاهش محتوی Na^+ و افزایش محتوی K^+ در سطوح دوم هر دو منبع پتاسیم در هر دو رقم بیشتر از سطوح اول پتاسیم بود (داده‌ها نشان داده نشده است).



شکل ۲. تأثیر سطوح مختلف نانوپتاس (SNK) و سولفات پتاسیم (STK) بر غلظت سدیم برگ پرچم دو رقم گندم دوروم در شرایط شوری (نشانگرهای میله‌ای بیانگر مقادیر خطای معیار استاندارد میانگین سه تکرار است).

وجود همبستگی منفی و معنی‌دار بین غلظت سدیم و پتاسیم ($r=-۰/۷۸۹$) (جدول ۴) نیز بیانگر رقابت مستقیم

این دو یون در مکان‌های جذب و انتقال واقع در غشای پلاسمایی است و اثرات آنتاگونیستی سدیم و پتاسیم بر جذب یکدیگر در شرایط شوری و سدیمی به خوبی مستند و گزارش شده است (مارشنر، ۲۰۰۲؛ ژنگ و همکاران، ۲۰۰۸). در این تحقیق نیز افزایش سطح تیمار پتاسیم سبب افزایش میزان جذب K^+ و به دنبال آن کاهش جذب Na^+ گردیده است. شواهد نشان می‌دهند که حفظ پتاسیم گیاهان نقش مهمی در افزایش بهره‌وری گیاهان و مقاومت به تنش‌های محیطی مانند شوری ایفا می‌کند (ککمک، ۲۰۰۵). به هر روی، بهبود وضعیت تغذیه پتاسیم گیاهان تا حد زیادی می‌تواند تولید گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر را از طریق کاهش فعالیت NAD(P)H اکسیداز و حفظ انتقال الکترون فتوسنتزی کاهش دهد (ککمک، ۲۰۰۵).

در این مطالعه مشخص شده که کاربرد پتاسیم در شرایط شوری می‌تواند برای حفاظت گیاهان در برابر تنش اکسیداتیو ناشی از شوری از طریق کاهش محتوی Na^+ و افزایش محتوی K^+ برگ‌ها مؤثر باشد. یافته‌های ما نیز منطبق با نتایج سایر تحقیقات است که کاربرد پتاسیم منجر به بهبود محتوی K^+ و کاهش محتوی Na^+ برگ می‌گردد (ژنگ و همکاران، ۲۰۰۸؛ ۲۰۱۰).

جدول ۲- تجزیه واریانس تیمارهای مختلف بر برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان دو رقم گندم دوروم در شرایط شوری

منابع تغییر	درجه آزادی	عملکرد دانه	غلظت سدیم	فعالیت آنزیم کاتالاز	فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز	فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز	محتوای کل کلروفیل
بلوک	۲	۰/۰۰۲^{ns}	۰/۰۰۸^{ns}	۴۲۱۱^{ns}	۰/۰۰۵^{ns}	۰/۰۹۱^{ns}	۰/۰۵۵^{ns}
رقم	۱	۰/۰۲۰**	۰/۱۵۸*	۲۲۶۶۴^{ns}	۰/۳۴۱**	۰/۰۰۰۰۵^{ns}	۰/۰۰۰۸^{ns}
سطوح پتاسیم	۵	۰/۲۲۲	۹/۹۰**	۱۳۵۴۶^{ns}	۰/۲۰۰**	۰/۲۹۵**	۰/۱۲۷*
رقم × سطوح پتاسیم	۵	۰/۰۱۱**	۰/۰۵۲^{ns}	۹۲۷۲^{ns}	۰/۰۱۴^{ns}	۰/۲۱۴*	۰/۰۵۰^{ns}
خطای آزمایشی	۲۲	۰/۰۰۱	۰/۰۳	۵۹۶۳	۰/۰۰۸	۰/۰۶	۰/۰۵
ضریب تغییرات (درصد)		۸/۳	۸/۶	۱۰/۱	۱۳/۷	۱۹/۳	۹/۸

ns، *، ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ ٪

جدول ۳- تأثیر سطوح مختلف پتاسیم بر فعالیت برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان دو رقم گندم دوروم در شرایط شوری

ارقام	عملکرد دانه (گرم در سنبله اصلی)	غلظت سدیم (میلی‌گرم بر گرم وزن خشک)	فعالیت آنزیم کاتالاز (میکرومول پراکسید هیدروژن بر دقیقه بر میلی‌گرم پروتئین)	فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (میکرومول آسکوربات بر دقیقه بر میلی‌گرم پروتئین)	فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز (میکرومول NADPH در دقیقه بر میلی‌گرم پروتئین)	محتوای کل کلروفیل (میلی‌گرم بر گرم وزن‌تر برگ)
بهرنگ	۰/۵۶۹^{b}	۳/۴۹^{b}	۷۸۷^{a}	۰/۶۹۰^{a}	۱/۲۵۵^{a}	۲/۳۸^{a}
یاواروس	۰/۶۱۷^{a}	۳/۶۳^{a}	۷۳۷^{a}	۰/۴۹۵^{b}	۱/۲۵۲^{a}	۲/۳۷^{a}
تیمارها						
C	۰/۸۲۳^{a}	۱/۳۳^{e}	۸۰۳^{ab}	۰/۳۸۰^{d}	۱/۰۹^{cd}	۲/۴۰^{a}
S	۰/۲۴۸^{d}	۵/۲۵^{a}	۷۰۹^{c}	۰/۵۰۴^{c}	۰/۹۲^{d}	۲/۰۹^{b}
STK_1	۰/۶۶۸^{b}	۴/۱۷^{b}	۷۴۵^{abc}	۰/۸۱۲^{a}	۱/۲۲^{bc}	۲/۴۶^{a}
STK_2	۰/۵۸۲^{c}	۳/۶۶^{c}	۸۳۶^{a}	۰/۷۸۹^{a}	۱/۵۳^{a}	۲/۳۷^{a}
SNK_1	۰/۶۶۹^{b}	۳/۶۵^{c}	۷۴۹^{abc}	۰/۶۳۵^{b}	۱/۴۱^{ab}	۲/۴۵^{a}
SNK_2	۰/۵۶۷^{c}	۳/۳۱^{d}	۷۳۲^{bc}	۰/۴۳۵^{cd}	۱/۳۳^{abc}	۲/۴۷^{a}

* برای هر صفت میانگین‌های دارای حرف مشترک در هر ستون و برای هر فاکتور آزمایشی با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ ٪ دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

جدول ٤- ضریب همبستگی بین عملکرد دانه و فعالیت برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان دو رقم گندم دوروم در شرایط تیمار پتاسیم و شوری

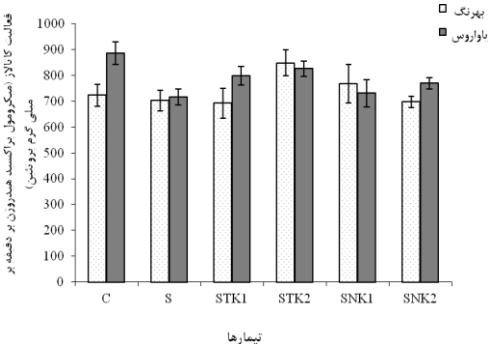
ردیف	صفات	۱	۲	۳	۴	۵	۶	۷
۱	عملکرد دانه							
۲	غلظت سدیم	۰/۸۵۶** -	۱					
۳	غلظت پتاسیم	۰/۷۲۴**	۰/۷۸۹** -	۱				
۴	فعالیت آنزیم کاتالاز	۰/۱۱۸ns	۰/۲۳۲ns	۰/۲۰۸	۱			
۵	فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز	۰/۱۵۵ns -	۰/۱۳۳ns -	۰/۵۴۵*	۰/۱۳۳ -	۱		
۶	فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز	۰/۰۷ns	۰/۱۷۷ns	۰/۹۸۵**	۰/۳**	۰/۲۴۷*	۱	
۷	محتوای کل کلروفیل	۰/۰۳۲ns	۰/۰۵ns	۰/۰۲۹ns	۰/۳۲۰ns	۰/۰۸۵ -	۰/۰۴۸	۱

ns، *، ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ ٪

فعالیت آنزیم کاتالاز

نتایج مقایسه میانگین فعالیت آنزیم کاتالاز ارقام مورد مطالعه نشان داد که تنش شوری فعالیت این آنزیم را در رقم یاواروس کاهش داد، درحالی‌که در رقم بهرنگ تغییر معنی‌داری نداشت (شکل ۳) آنزیم کاتالاز سبب تجزیه پراکسیدهیدروژن می‌شود (جیانگ و هانگ[1]، ۲۰۰۱). با کاهش فعالیت آن میزان پراکسیدهیدروژن سلول افزایش یافته و خسارت‌های ناشی از آن به غشای سلول افزایش می‌یابد (دیندسا و همکاران[2]، ۱۹۸۱). بالا بودن عملکرد دانه رقم بهرنگ در شرایط شوری علی‌رغم فعالیت یکسان این آنزیم در هر دو رقم، بیانگر فعالیت بالای سایر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در این رقم است.

کاتالاز، یکی از آنتی‌اکسیدانت‌های آنزیمی مهم درون‌زا است. این آنزیم منجر به تسریع تجزیه‌ی پراکسیدهیدروژن می‌شود. کاهش فعالیت آنزیم کاتالاز در این پژوهش منطبق با نتایج سایر تحقیقات (لی و همکاران[3]، ۲۰۰۱؛ راهنما و همکاران، ۲۰۱۱) مبنی بر غیرفعال‌سازی شدید این آنزیم در شرایط شوری است. اگرچه نتایجی مبنی بر افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در شرایط تنش شوری وجود دارد (دمیرال و تورکان[4]، ۲۰۰۵) و مشخص شده که تنظیم بیان آن در سطح رونویسی به‌محض مواجهه شدن با تنش شوری شدید افزایش می‌یابد. به هر جهت، کاربرد سطوح مختلف هر دو نوع پتاسیم در شرایط شوری سبب افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در هر دو رقم گردید، که این امر به نقش پتاسیم در کاهش تولید و نیز حذف گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر تأکید می‌کند (ککمک، ۲۰۰۵). نتایجی نیز مبنی بر افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز با کاربرد پتاسیم در شرایط شوری وجود دارد (ژنگ و همکاران، ۲۰۰۸).



شکل ۳. تأثیر سطوح مختلف نانوپتاس (SNK) و سولفات پتاسیم (STK) بر فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز دو رقم گندم دوروم در شرایط شوری (نشانگرهای میله‌ای بیانگر مقادیر خطای معیار استاندارد میانگین سه تکرار است).

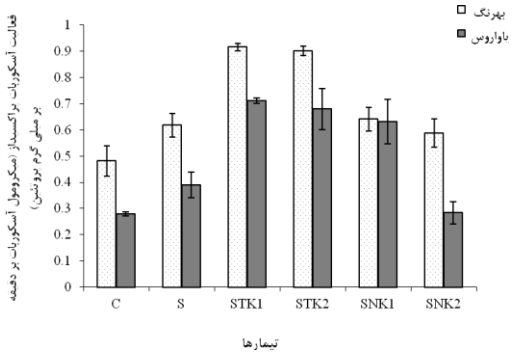
به هر روی، مشخص شده که تنش شوری از طریق اختلال در جذب پتاسیم و کاهش مقدار آن در سطح سلول، سبب القای تنش اکسیداتیو می‌شود (گنگ و همکاران، ۲۰۱۱) و کاربرد پتاسیم در چنین شرایطی تا

1- Jiang & Huang
2- Dhindsa *et al.*
3- Lee *et al.*
4- Demiral & Turkan

حد زیادی تولید گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر را کاهش می‌دهد (ککمک، ۲۰۰۵).

آنزیم آسکوربات پراکسیداز

فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در پاسخ به تنش شوری در هر دو رقم به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (جدول ۲، شکل ۴). آنزیم آسکوربات پراکسیداز سبب احیای پراکسید هیدروژن به آب می‌گردد (نوکتور و فویر[1]، ۱۹۹۸). شواهدی نیز مبنی بر افزایش (مرادی و همکاران، ۲۰۰۷) و کاهش (دمیرال و تورکان، ۲۰۰۵) فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در شرایط تنش شوری وجود دارد.

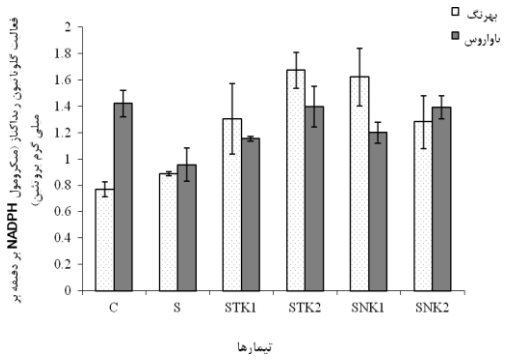


شکل ٤. تأثیر سطوح مختلف نانوپتاس (SNK) و سولفات پتاسیم (STK) بر فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز دو رقم گندم دوروم در شرایط شوری (نشانگرهای میله‌ای بیانگر مقادیر خطای معیار استاندارد میانگین سه تکرار است).

نکته قابل توجه این‌که میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز رقم بهرنگ در شرایط شاهد و شوری بیشتر از رقم یاواروس بود و کاربرد پتاسیم همراه با شوری سبب افزایش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز گردید. بیشترین پاسخ ارقام بهرنگ و یاواروس به کاربرد پتاسیم در سطوح اول و دوم سولفات پتاسیم مشاهده گردید (شکل ۴). برخی نتایج نیز نشان می‌دهد که کاربرد پتاسیم در شرایط تنش شوری سبب افزایش فعالیت آسکوربات پراکسیداز می‌شود (ژنگ و همکاران، ۲۰۰۸). آنزیم آسکوربات پراکسیداز همبستگی مثبت و معنی‌داری با غلظت K^+ ($r=۰/۵۴۵^*$) داشت که حاکی از نقش پتاسیم بر کاهش اثرات منفی سدیم است (جدول ۴). برتری عملکرد دانه رقم یاواروس علی‌رغم فعالیت پایین این آنزیم، بیانگر نقش کلیدی سایر سازوکارهای دخیل در تحمل به شوری از جمله سایر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در این رقم است.

فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز

فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز به‌طور متفاوتی به تنش شوری پاسخ داد. با اعمال تنش شوری، فعالیت این آنزیم در رقم بهرنگ به‌طور معنی‌داری افزایش، امّا در رقم یاواروس کاهش یافت. کاربرد پتاسیم در شرایط تنش شوری منطبق با دو آنزیم مورد مطالعه قبلی به‌طور قابل توجهی سبب افزایش فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز گردید (جدول ۳) (شکل ۵). این یافته‌ها به نقش مهم پتاسیم در کاهش گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر تأکید می‌کند (ککمک، ۲۰۰۵).



شکل ٥. تأثیر سطوح مختلف نانوپتاس (SNK) و سولفات پتاسیم (STK) بر فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز دو رقم گندم دوروم در شرایط شوری (نشانگرهای میله‌ای بیانگر مقادیر خطای معیار استاندارد میانگین سه تکرار است).

گلوتاتیون ریداکتاز از دیگر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان است و با توجه به افزایش فعالیت این آنزیم در شرایط تنش شوری و نقش آن در احیای گلوتاتیون، به نظر می‌رسد یکی از آنزیم‌های مهم گیاه باشد که افزایش فعالیت آن سبب افزایش تحمل گیاه در برابر تنش

1- Noctor & Foyer

اکسیداتیو خواهد گردید. افزایش فعالیت این آنزیم در سلول منجر به افزایش سطوح گلوتاتیون سلول می‌گردد و این سبب افزایش مقاومت سلول در برابر گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر می‌گردد (جیانگ و هانگ، ۲۰۰۱). گزارش شده که افزایش فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز در شرایط شوری سبب افزایش تحمل به شوری گیاه می‌شود (بور و همکاران[1]، ۲۰۰۳). نتایج این تحقیق نشان داد که با اعمال تنش شوری فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز رقم بهرنگ افزایش یافت. اما به‌طور متضادی میزان فعالیت آنزیم رقم یاواروس کاهش یافت. به نظر می‌رسد کاهش فعالیت این آنزیم در ارقام حساس به شوری به علت افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن و غیرفعال شدن آنزیم‌ها بر اثر واکنش با آن‌ها باشد (دات و همکاران[2]، ۱۹۹۸). بنابراین، می‌توان گفت که کاربرد پتاسیم در شرایط تنش شوری با افزایش میزان فعالیت این آنزیم، در کاهش اثرات مضر شوری نقش داشته باشد.

وجود همبستگی مثبت و معنی‌دار بین فعالیت آنزیم گلوتاتیون ریداکتاز و غلظت K^+ (r= -۰/۷۲۴**) حاکی از نقش پتاسیم بر کاهش اثرات نامطلوب سدیم است (جدول ۴).

گزارش‌های متعددی وجود دارد که بر ارتباط نزدیک بین افزایش یا فعالیت دائمی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت و افزایش مقاومت به تنش خشکی یا شوری تأکید دارند (بور و همکاران، ۲۰۰۳؛ دمیرال و تورکان، ۲۰۰۵؛ اوزکور و همکاران[3]، ۲۰۰۹). اگرچه گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر این پتانسیل را دارند تا باعث آسیب اکسیداتیو به سلول‌ها در طی تنش‌های محیطی شوند، ولی مطالعات اخیر نشان داده‌اند که گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر در گیاهان نقشی کلیدی به‌عنوان مولکول‌های انتقال پیام دخیل در تعدیل پاسخ به تنش‌های محیطی، آلودگی به عامل بیماری‌زا، مرگ برنامه‌ریزی شده‌ی سلول و محرک‌های مختلف رشدی ایفا کنند (میتلر و همکاران، ۲۰۰۴).

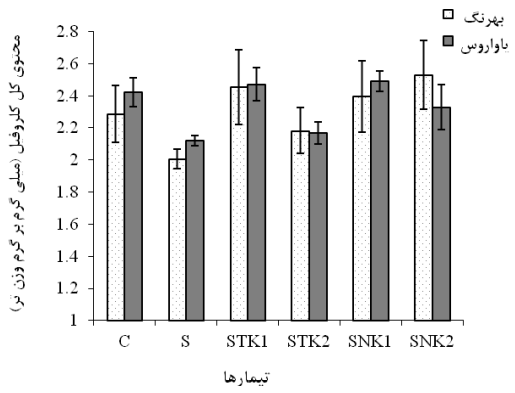
به هر روی، در تحقیق حاضر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مورد بررسی به وضوح پس از کاربرد پتاسیم افزایش یافته بود و مزیت این امر ممکن است این باشد که بوته‌های گندم تحت تیمار کارایی بهتری از نظر جنبه‌های مختلف رشدی و متابولیسم داشته باشند، زیرا از طریق افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی و افزایش محتوی کلروفیل، رشد و متابولیسم گیاه را در برابر اثرات مضر شوری حفظ می‌کنند. به عبارتی کاربرد پتاسیم برای گندم‌های رشد یافته در شرایط شوری، از طریق افزایش محتوی پتاسیم و کلروفیل و بهبود فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان قادر به حفظ پایداری غشا، کاهش نشت یونی و تجزیه‌ی کلروفیل ناشی از شوری بود.

محتوای کلروفیل

کلروفیل و رنگدانه‌های فتوسنتزی از مهم‌ترین عوامل مؤثر بر ظرفیت فتوسنتزی گیاهان هستند، زیرا به‌طور مستقیم بر سرعت و میزان فتوسنتز و درنهایت تولید زیست‌توده مؤثر هستند. مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که شوری سبب کاهش معنی‌دار محتوای کل کلروفیل هر دو رقم گردید و کاربرد پتاسیم همراه با شوری در تمامی سطوح سبب افزایش میزان کلروفیل در هر دو رقم گردید (جدول ۳، شکل ۶).

علی‌رغم تفاوت در میزان تحمل گیاهان به شوری، با رشد گیاه در شرایط شور، درنهایت فعالیت فتوسنتزی آن‌ها کاهش یافته و در نتیجه میزان رشد، سطح برگ و محتوای کلروفیل آن کاهش می‌یابد. این کاهش به‌طور عمده در ارتباط با کاهش ظرفیت فتوسنتزی بوده که خود می‌تواند نتیجه‌ی کاهش محتوای کلروفیل باشد (مانز و همکاران، ۲۰۰۶). کاهش محتوای کلروفیل در شرایط تنش شوری به‌خصوص در ارقام حساس می‌تواند به سبب تولید زیاد گونه‌های فعال اکسیژن و افزایش تجزیه کلروفیل باشد (سایرام و همکاران[4]، ۲۰۰۲).

1- Bor *et al.*
2- Dat *et al.*
3- Ozkur *et al.*
4- Sairam *et al.*



شکل ٦. تأثیر سطوح مختلف نانوپتاس (SNK) و سولفات پتاسیم (STK) بر محتوای کل کلروفیل دو رقم گندم دوروم در شرایط تنش شوری (نشانگرهای میله‌ای بیانگر مقادیر خطای معیار استاندارد میانگین سه تکرار است).

نتیجه‌گیری

از نتایج این پژوهش چنین استنباط می‌شود که تنش شوری عملکرد دانه، محتوی پتاسیم و کلروفیل برگ را کاهش می‌دهد و سبب القای تنش اکسیداتیو می‌گردد. کاربرد پتاسیم در چنین شرایطی دارای اثرات آنتاگونیستی بر انباشت سدیم بوده و می‌تواند علائم تنش شوری را از طریق افزایش غلظت K^+، بهبود فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و حفظ کلروفیل کاهش دهد. به عبارتی، افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها در شرایط شوری همراه با کاربرد پتاسیم منجر به ظرفیت بالاتر مهار گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر تولیدی و ثبات عملکرد در شرایط شوری می‌گردد و بر اساس یافته‌های این پژوهش کاربرد پتاسیم همراه با شوری در رقم یاواروس در مقایسه با رقم بهرنگ دارای اثرات مطلوب‌تری بود. به هر جهت می‌توان به این نکته اشاره کرد که میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در ارقام مختلف می‌تواند متفاوت باشد و ممکن است برخی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان دارای نقش مهم‌تری در حذف گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر در مقایسه با سایر آنزیم‌ها باشند.

پیشنهادات

درنهایت پیشنهاد می‌شود که جهت استفاده‌ی عملی از تیمارهای شیمیایی و ارزیابی پارامترهایی نظیر فعالیت آنتی‌اکسیدانتی در به نژادی برای تحمل به شوری، انجام آزمایش‌ها در شرایط متغیر مزرعه نیز مدنظر قرار گیرد.

منابع

۱. راهنما، ا.، پوستینی، ک.، توکل افشاری، ر. و رسول‌نیا، ع. ۱۳۹۰. بررسی فعالیت برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت و پراکسیداسیون چربی‌ها در برگ پرچم ارقام حساس و متحمل گندم به تنش شوری *(Triticum aestivum L.)*. مجله علوم گیاهان زراعی ایران، ۴۲ (۲): ۳۵۹-۳۷۱.

1. Aebi, H. 1984. Catalase in vitro. Methods in Enzymology, 105: 121-126.
2. Ashraf, M., & Harris, P.J.C. 2004. Potential biochemical indicators of salt tolerance inplants. Plant Science, 166: 3-16.
3. Ashraf, M., Athar, H. R., Harris, P.J.C., & Kwon, T. R. 2008. Some prospective strategies for improving crop salt tolerance. Advances in Agronomy, 97: 45-110.
4. Bailly, C. 2004. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. Seed Science Research, 14: 93-107.
5. Bor, M., Ozdemir, F., and Turkan, I. 2003. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet Beta vulgaris L. and wild beet Beta maritime L. Plant Science, 164: 77-84.
6. Cakmak1, I. 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 168: 521-530.

7. Collins, R.P., Harris, P.J.C., Bateman, M.J., and Henderson, J. 2008. Effect of calcium and potassium nutrition on yield, ion content, and salt tolerance of Brassica campestris (rapa). Journal od Plant Nutrition, 31: 1461-1481.

8. Dat, J.F., Lopez-Delgado, H., Foyer, C.H., and Scott, I.M. 1998. Parallel changes in H_2O_2 and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings. Plant Physiology, 116: 1351-1357.

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

10. Dhindsa, R.S., Dhindsa, P., and Thorpe, T. 1981. Leaf senescence correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation and decrease levels of superoxide dismutase and catalase. Journal of Experimental Botany, 32: 93-101.

11. Golldack, D., Quigley, F., Michalowski, C.B., Kamasani, U.R., and Bohnert, H.J. 2003. Salinity stress-tolerant and sensitive rice (Oryza sativa L.) regulate AKT1-Type potassium channel transcripts differently. Plant Molecular Biology, 51(1): 71-81.

12. Gong, X., Chao, L., Zhou, M., Hong, M., Luo, L., Wang, L., Ying, W., Cai., J., Songjie, G., and Hong, F. 2011. Oxidative damages of maize seedlings caused by exposure to a combination of potassium deficiency and salt stress. Plant and Soil, 340: 443-452.

13. Halliwell, B. 2006. Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme of aerobic life. Plant Physiology, 141: 312-322.

14. Hemeda, H.M. and Kelin, B. P. 1990. Effects of naturally occurring antioxidants on peroxidase activity of vegetables extracts. Journal of Food Science, 55: 184-185.

15. Jiang, Y., and Huang, B. 2001. Osmotic adjustment and root growth associated with drought preconditioning- enhanced heat tolerance in Kentucky bluegrass. Crop Science, 41: 1168-1173.

16. Kaya, C., Kirnak, H., and Higgs, D. 2001. Effects of supplementary potassium and phosphorus on physiological development and mineral nutrition of cucumber and pepper cultivars grown at high salinity (NaCl). Journal of Plant Nutrition, 24, 1457-1471.

17. Lee, D.H., Kim, Y.S. and Lee, C.B. 2001. The inductive responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice (Oryza sativa L). Plant Physiology, 158: 737-745.

18. Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. Methods in Enzymology, 148: 350-382.

19. Marschner H. 2002. Mineral nutrition of higher plants, 2nd Edn. Academic Press, London.

20. Miller, G., Shulaev, V. and Mittler, R. 2008. Reactive oxygen signaling and abiotic stress. Physiologia Plantarum, 133: 481-489.

21. Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M. and Breusegem, F.V. 2004. Reactive oxygen gene network of plants. Trends in Plant Science, 9: 490-498.

22. Moradi, F., and Abdelbaghi, M. I. 2007. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice. Annals of Botany, 99: 1161-1173

23. Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell and Environment, 25: 239-50.

24. Munns, R., James, R.A., and Lauchli, A. 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. Journal of Experimental Botany. 57: 1025-1043.

25. Noctor, G., and Foyer, C. 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 49: 249-279.

26. Nakano, Y., and Asada, K. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant and cell physiology, 22 (5): 867-880.

27. Ozkur, O., Ozdemir, F., Bor, M., and Turkan, I. 2009. Physiological and antioxidant responses of the perennial xerophyte Capparis ovata Desf. to drought. Environmental and Experimental Botany 66(3): 487-492.

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

29. Shabala, S.N. 2009. Salinity and programmed cell death: unravelling mechanisms for ion specific signalling. Journal of Experimental Botany, 60:709-12.

30. Shelden, M. C., and Roessner, U. 2013. Advances in functional genomics for investigating salinity stress tolerance mechanisms in cereals. Frontiersin Plant Science Plant Biotechnology, 4(123): 1-8.

31. Shen, W., Nada, K., and Tachibana, S. 2000. Involvement of polyamines in the chilling tolerance of cucumber cultivars. Plant Physiology, 124: 431-439.

32. Smith, I., Vierheller, T.V., and Thorne, C.A. 1988. Assay of glutathione reductase in crude tissue homogenates using 5, 5-Dithiobis (2-nitrobenzoic Acid). Analytical Biochemistry, 175: 408-413.

33. Yagmur, M., Kaydan, D., and Okut, N. 2007. Alleviation of salinity stress during seed germination in wheat (Triticum aestivum) by potassium applications. Indian Journal of Agricultural Sciences, 7, 77(6): 379-82.

34. Zheng Y., Xu, X., Simmons, M., and Li, Z. 2010. Responses of physiological parameters, grain yield and grain quality to foliar application of potassium nitrate in two contrasting winter wheat cultivars under salinity stress. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 173: 444-452.

35. Zheng, Y., Jia, A., Ning, T., Xu, J., Li, Z., and Jiang. G. 2008. Potassium nitrate application alleviates sodium chloride stress in winter wheat cultivars differing in salt tolerance. Journal of Plant Physiology 165: 1455-1465.