پژوهش و سازندگی
در زراعت و باغبانی
شماره ۶۲، بهار۱۳۸۳

پاسخ فیزیولوژیک گیاه پنبه به شوری‌های مختلف خاک

• **محمدعلی رضائی**، گروه تخصصی زیست شناسی ، واحد علوم تحقیقات، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران.
• **رمضانعلی خاوری نژاد**، گروه زیست شناسی، دانشگاه تربیت معلم، تهران.
• **حمید فهیمی**،گروه زیست شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه تهران.

تاریخ دریافت : تیرماه ۱۳۸۲ تاریخ پذیرش: اردیبهشت ماه ۱۳۸۳

چکیده

اثر شـوری خاک بر پنبه (*Gossypium hirsutum* L.) در دو رقم مقاوم سـای اکرا (Siokra) و نیمه مقاوم سـاحل (Sahel) تحت چهار سـطح شـوری خاک هدایت الکتریکی ۰/۶ (شاهد) ، ۶/۳ ، ۱۲/۳ و ۱۶ (دسـی زیمنس بر متر) مورد بررسی قرار گرفت. تنش شوری منجر به کاهش طول ساقه چه و ریشه چه، مواد آلی و مقدار کلروفیل‌ها (a، b ، a +b) در هر دو رقم شد. افزایش القاء شده در مقدار پرولین ، قند های محلول ، پروتئین های محلول و کاهش در فعالیت پراکسـیدازی در رقم سـای اکرا به طور معنی داری بالاتر بود . در هر دو رقم غلظت یون های Cl^-، Na^+ و K^+ به طور قابل ملاحظه ای در برگ ها افزایش داشـت . این نشـان می‌دهد که مقاومت به شوری با توان گیاه در محدود ساختن جذب و تجمع یون ها همراه نبوده است. تجمع Na^+ در رقم ساحل بیشتر از سای اکرا بود.

کلمات کلیدی: پنبه ، شوری ، هدایت الکتریکی ، پر اکسیداز ، پرولین ، پروتئین محلول ، قند های محلول .

Pajouhesh & Sazandegi No:62 pp: 81-89

Physiological response of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) plants to soil salinity.

By: M. A.Rezaei , Departement of Biology, Azad University of Research Science. Tehran, Iran. R. Khavari-Nejad,Department of Biology , University of Teachers Education , Tehran , Iran. H. Fahimi,Department of Biology, University of Teachers Education , Tehran , Iran.

Effects of long term soil salinity was studied in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivars , Siokra (resistante) and Sahel (semi- resistante) under four level of salinity [EC=0.6 (control) EC=6.3, EC=12.3 and EC=16 dsm-1]. Salinity stress decreased stem and root length, organic material and chlorophylls (a, b, a+b) contents in both cultivars. Salinity induced increase in the content of proline, soluble sugars, and soluble proteins and also decrease in peroxidase activity were higher in siokra leaves significantly.In both cultivares Na^+, Cl^-, K^+ concentration increased significantly in the leaves, indicating that salinity resistance was not associated with the ability of the plants restrict of ions uptake and accumulation.Na^+ accumulation in Sahel was higher than Siokra.

Keywords: Cotton , Salinity ,Electrical conductivity , Peroxidase ,Chlorophyll , Proline , Soluble protein , Soluble sugars.

Archive of SID
Pajouhesh & Sazandegi
www.SID.ir

مقدمه

طبق تخمین سازمان محیط زیست ایالات متحده آمریکا حدود ۲۰ درصد از زمین های کشاورزی جهان تحت تنش شوری است و شوری خاک محدودیت بزرگی برای استفاده از زمین‌های قابل کشت محسوب می‌شود (۱۴) . آمارها نشان می‌دهد در استان گلستان که از مهمترین مناطق زراعی ایران محسوب می‌شود، سطح زمین‌های شور زیاد است و میزان شوری خاک در این استان از مناطق کوهپایه‌ای به سمت مناطق دشت گرگان و ساحل دریاچه خزر به تدریج افزایش می‌یابد (۱).

از دیر باز پنبه از محصولات مهم استراتژیک این استان و از گیاهان مقاوم به شوری محسوب می‌شود. هر ساله سطح وسیعی از زمین های این استان تحت کشت پنبه قرار می‌گیرد و استفاده از رقم هایی که بتوانند شوری بیشتر را تحمل نمایند، در افزایش محصولات زراعی موثرند واستفاده از رقم های متفاوت درخاک های مختلف این استان با توجه به تنوع مقاومت آنها به شوری الزامی‌بوده و در حصول به محصول بیشتر مفید خواهد بود. شوری خاک دامنه وسیعی از اختلالات را در سلول ها و تمام گیاه ایجاد می‌کند. تنش شوری باعث ایجاد سلسله ای از فرایندهای معین می‌شود که منجر به تجمع کاتیون سمی Na^+ و یون Cl^- می‌گردد و مقاومت به نمک شامل سلسله ای از صفات پیچیده‌ای است که به مختصات فیزیولوژیک درون سلولی در گیاه بستگی دارد (۴۵،۶). از جمله این مکانیسم ها ممانعت از تجمع یون های Na^+ تحت تنش شوری می‌باشد (۴۵،۲۰،۱۵،۶). یون های اصلی خاک های شور شامل Na^+ و Cl^- در شرایط شوری بر جذب مواد غذایی از طریق اثرات متقابل رقابتی و یا نفوذپذیری انتخابی یون ها در غشاءها اثر می‌گذارد. برای مثال یون Na^+ کمبود یون K^+ را در گیاه القاء می‌کند. مطالعات بسیاری حاکی از کاهش غلظت یون K^+ در گیاه تحت شرایط تنش شوری می‌باشند (۲۰،۱۵). کاهش K^+ در گیاه به دلیل فرآیند رقابتی آن با Na^+ در ریشه گیاهان به خوبی شناخته شده است (۴۴). ولی افزایش مقدار K^+ در برگ های برخی از گیاهان تحت استرس تنش نیز مشاهده شده است (۱۸).

یکی از اثرات شوری در گیاه کاهش فعالیت فتوسنتزی در آن است که موجب کاهش مقدار کلروفیل (۱۵، ۲۷) و کاهش جذب CO_2 و ظرفیت فتوسنتز می‌گردد (۱۵).

از تغییرات بیوشیمیایی که تحت تنش شوری اتفاق می‌افتد تولید انواع اکسیژن فعال است. الکترون های تراوش شده از زنجیره انتقال الکترونی میتوانند با اکسیژن مولکولی واکنش نشان داده و تولید انواع اکسیژن فعال مانند سوپر اکسید (O_2^-) و پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل (OH) نمایند. این انواع اکسیژن برای سلول بسیار واکنشگر و سمی هستند و در غیاب یک مکانیسم حفاظتی قوی ایجاد شده و به متابولیسم عادی لیپیدها، پروتئین ها و اسیدهای نوکلئیک صدمه می‌زنند و مخصوصاً باعث پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء می‌شود (۴۴،۱۶،۱۲). مطالعات بر روی چهار واریته برنج نشان داده است که فعالیت پراکسیدازی در کولتیوارهای حساس به تنش شوری IR_{28} و Hitomebore افزایش می‌یابد که نتیجه پراکسیداسیون بالای لیپیدها است، در حالی که فعالیت پراکسیدازی در کولتیوار مقاوم Pokkali کاهش داشت (۴۲). البته معلوم نیست که افزایش فعالیت پراکسیدازی حاصل بیان ژن های آنزیمی‌یا افزایش فعالیت آنزیم های حاضر باشد (۴۴). مطالعه بر روی کولتیوارهای حساس پنبه نشان می‌دهد که فعالیت پراکسیدازی در آنها تحت تنش شوری افزایش دارد و در برخی از موارد وابسته به کولتیوار است (۵۹).

پروتئین کل در گیاه تحت تنش شوری قرار می‌گیرد. مقدار پروتئین کل از شاخص‌های فیزیولوژیک است که تحت تنش شوری کاهش می‌یابد(۶).

از جمله استراتژی گیاهان در مقاومت در برابر تنش شوری تجمع محلول های سازشی است این محلول ها شامل یون های فلزی ضروری (مانند K^+) و اساساً محلول های آلی می‌باشند. مهم ترین محلولهای آلی اسموتیک طبق یک طبقه‌بندی شامل قندهای محلول (از جمله ساکاروز، گلوکز، فروکتوز، ترهالوز و رافینوز) (۵،۵۵) ، قندهای غیرمحلول (از جمله نشاسته، آمیلوز، آمیلوپکتین) اسیدهای آمینه چهارگانه[1] مانند پرولین و آمینه‌ای سه‌گانه[2] و ترکیبات سولفونیومی[3] می‌باشند . این ترکیبات در اثر تنش شوری درگیاهان تجمع می‌یابند(۴۸).

کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای در گیاه پنبه شامل نشاسته، آمیلوز و آمیلوپکتین می‌باشند (۸) و ساکاروز شکل اصلی انتقال قند در پنبه می‌باشد (۶۹). مطالعات بسیاری حاکی از تغییر مقدار قندها تحت تنش شوری است (۷۰،۴۵). علاوه بر آن طی یک تقسیم بندی گیاهان تحت شرایط تنش شوری به سه دسته گیاهان با استراتژی مقاومت از طریق تجمع پرولین یا گلیسین بتائین و یا هر دو تقسیم می‌شوند (۳۶). بررسی تجمع پرولین در ژنوتیپ های مختلف پنبه نشان داد که واریته های مقاوم آن را به عنوان محلول سازشی در تنظیم و حفظ نیروی اسمزی استفاده می‌نمایند (۳۰). در این تحقیق تعیین مکانیسم‌های مقاومت دو رقم ازگیاه پنبه شامل ساحل و ساياكرا كشت شده درمحیط مایع ازعصاره اشباع خاک‌های شور استان گلستان از نظر فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مدنظر می‌باشد.

www.SID.ir

مواد و روشها

به منظور بررسی اثرات شـوری طبیعی بر گیاه پنبه از مناطق مختلف اسـتان گلسـتان از شـهر گرگان به سـمت آق‌قلا تا مزرعـه نمونه ارتش خاک‌هایی با EC = ۰/۶ (خاک غیر شـور و به عنوان شـاهد) EC = ۶/۳ (شوری ضعیف) EC = ۱۲/۳ (شوری متوسط) و EC = ۱۶ (شوری بالا) انتخاب و سـپس جمع‌آوری گردید. شـوری غالب در خاک های مذکور از انـواع NaCl بوده و خصوصیات فیزیکی و شـیمیایی خاک‌ها طبق جدول (۱) اندازه‌گیری شدند.

سـپس هر یک از خاک های چهارگانه با اسـتفاده از آب مقطر به حد اشـباع رسانده شد و با اسـتفاده از دستگاه استخراج عصاره اشباع ، عصاره آنها اسـتخراج گردیـد و بعد در آزمایشـگاه به عنوان محیط کشـت بذور رقمهای سـاحل و سـای‌اکرا از پنبه قرار گرفتند. جهت انجام سنجش‌های آزمایشگاهی ۲۰ عدد بذر در قالب فاکتوریل با طرح کاملاً تصادفی در چهار تکرار (۴ تکرار × ۴ شـوری × ۲ رقم) داخل ظروف پتری حاوی ۱۰ میلی لیتر عصاره اشـباع خاک‌های چهارگانه ذکر شـده و در میانگین دمایی۲۵ درجه سـانتی گراد ، رطوبت ۶۰ درصد و شـدت نور ۶۵۰ لوکس کشـت گردیدند. برای انجام سـنجش‌ها آزمایشـگاهی ، نمونه‌بـرداری از برگ‌های خشـک و تر گیاهچه‌های ۱۰ الی ۱۵ روزه (مرحله دو برگی) و با توجه به متدهای سنجش بوده است .

سنجش عوامل رشد و مقادیر یونها

میزان درصد مواد معدنی و آلی با قرار دادن ۱ گرم ماده خشک در کوره الکتریکی در دمای ۶۰۰ درجه سـانتی‌گراد تعیین شد . میزان کلر به روش کلرسـنجی (۲۲) و برای اندازه‌گیری کاتیونهای سدیم و پتاسیم ۱ گرم از ماده خشـک تهیه و مقادیر آنها به روش فلیم فتومتری (مدل دستگاه f.e ۴۰۵) اندازه‌گیری شد (۶۵).

سنجش رنگیزه‌های فتوسنتزی

دو برگ اولیه گیاهچه ها پس از توزین، در هاون چینی با ۲۰ میلی لیتر استون ۸۰ ٪ به خوبی ساییده شده و برای محاسبه تراکم کلروفیلهای a و b جذب محلول در طول موجهای ۶۴۵ و۶۶۳ نانومتر در دسـتگاه اسپکترو فتومتر خوانده شد (۶۶،۳۲).

سنجش فعالیت پراکسیداز

۱ گـرم برگ گیاه با ۴ میلی لیتـر محلول عصاره گیری (۷) به خوبی سـاییده شده و پس از۲۴ساعت نگهداری در یخچال، به مدت نیم ساعت با دور ۴۰۰۰ g سـانتریفوژ شـده و در نهایت با ۰/۱ میلی لیتر عصاره آنزیمی مخلوط شـده و پس از یک دقیقه نگهداری در یخچال ، با دستگاه اسپکترو فتو متر در طول موج ۵۳۰ nm جذب آن خوانده شد(۷).

سنجش پرولین

۰/۲ گرم وزن تربرگ در ۵ میلی لیتر اسـید سـولفو سالیسـیلیک ۳ ٪ سـاییده شـده و به یک میلی لیتر ازآن ۱ میلی لیتر اسـیدنینهیدرین و ۱ میلی لیتر اسید استیک خالص اضافه شد (۴). پس از یک ساعت در حمام آب گرم (۱۰۰ درجه سـانتی گراد) به آب یخ منتقل شدند و ۲ میلی لیتر تولوئن به آن اضافه گردید و پس از ۲۰ ثانیه تکان شدید جذب بخش رنگی بالایی در طول موج ۵۲۰ نانومتر خوانده شد (۴).

سنجش مقدار پروتئین کل

۰/۲ گرم ماده خشک برگ در یک بوته چینی با ۱ میلی‌لیتر بافرتریس سـاییده شـده و بلافاصله به مـدت ۴۰ دقیقه با دورg ۵۰۰۰ سـانتریفوژ شـده ،۵۰ میکرولیتر از بخش رویی آن به ۹۵۰ میکرولیتر آب مقطر اضافه بـه محلول حاصـل ۱ میلی‌لیتر معرفD (۳۷) و پس از ۱۵ دقیقه در دمای آزمایشگاه ۳ میلی‌لیتر معرف E اضافه گردیده و به شدت تکان داده شد و پس از ۱۰ دقیقه در حمام آب گرم ۴۰ درجه سانتیگراد به مدت۲۰ دقیقه در دمای آزمایشـگاه قرار داده شد. سپس جذب نمونه‌ها در طول موج ۷۵۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر خوانده شد (۳۷).

سنجش مقدار قندها

مقدار ۰/۲ گرم ماده خشـک برگ گیاه تهیه و به ۱۰ میلی لیتر اتانول ۸۰٪ اضافـه و بـه مدت یک هفتـه در یخچال نگهداری گردید. سـپس با استفاده از کاغذ صافی واتمن ۲ صاف و قندهای نامحلول (مانده گیاهی) از

جدول ۱- خصوصیات فیزیکی شیمیایی خاک‌ها

میزان کاتیون ها و آنیون ها در عصاره اشباع (mM)						مشخصات نمونه های خاک								
Hco_3^-	So_4^{--}	Cl^-	Ca^{++}	Mg^{++}	Na^+	پتاسیم قابل جذب (ppm)	فسفر قابل جذب (ppm)	درصد ازت کل	عمق خاک	رس	لای	ماسه	بافت خاک	هدایت الکتریکی (dS/m)	نمونه خاک
۴/۸	۱/۲	۴	۳	۲	۱/۲	۱۹۰	۹	۰/۱۳	۰-۳۰	۱۶	۶۶	۱۸	Si-L	۰/۶	۱
۴/۴	۱۹/۸	۵۶	۲۸	۶	۳۲	۳۴۰	۷	۰/۱۵	۰-۳۰	۱۸	۵۶	۲۶	Si-L	۶/۳	۲
۳/۶	۳۳/۷	۱۰۶	۱۹	۱۷	۱۰۵	۱۴۰	۳	۰/۰۸	۰-۳۰	۱۶	۷۲	۱۲	Si-L	۱۲/۳	۳
۳/۲	۴۴/۴	۲۲۰	۲۶	۲۵	۲۱۰	۲۶۰	۶/۵	۰/۱۳	۰-۳۰	۱۰	۷۸	۱۲	Si-L	۱۶	۴

Archive of SID

www.SID.ir

آن جـدا گردید. قندهای نامحلول (مانده گیاهی) ۱۵ دقیقه در آون ۱۰۰ درجه سـانتی گراد قرار داده شـد تا خشک شده سپس در ارلن مایر حاوی آب مقطرجوشـانده شد(۱۵ دقیقه) و حجم آن با آب مقطر به ۱۰۰ میلی لیتر رسـید. برای ارزیابی قندهای محلـول و غیر محلول به ۲ میلی لیتر از آنها (۲۴) ۱ میلی لیتر فنل ۵٪ و ۵ میلی لیتر اسید سولفوریک غلیظ اضافه شده و ۳۰ دقیقه در دمای آزمایشگاه قرار گرفته و سپس در طول موج ۴۸۵ نانومتر جذب آنها توسط دستگاه اسپکتروفتومتر خوانده شد (۲۴).

محاسـبات آماری داده ها با اسـتفاده از نرم افزار MSTATC و رسم شکل ها با استفاده از نرم افزار Excel انجام شد .

نتایج و بحث

اثر شوری بر رشد گیاه و جذب یونها

نتایج تجزیه واریانس تاثیر رقم و شـوری بر کلیه صفات اندازی گیری شده پنبه در جدول های ۲ و ۳ و همچنین مقایسه میانگین آنها در جدول ۴ نشان داده شده است . سنجش پارامترهای رشد در برگ های گیاهچه‌های ده روزه در تیمارهای عصاره اشـباع خاک‌های با شوری‌های متفاوت (EC) در جدول ۴ حاکی از آن اسـت که افزایش شوری خاک باعث کاهش طول سـاقه‌چه، ریشـه‌چه و درصد وزن مـواد آلی در هر گرم وزن خشـک گیاه شـد. درصد وزن مواد معدنی درهر گرم وزن خشـک و تر با افزایش شوری خاک افزایش داشت. کاهش رشد و درصد وزن مواد آلی به علت کاهش در فتوسـنتز حاصل از کاهش مقدار کلروفیلهای a ، b و مجموع آنها (جدول ۴) و تحت اثر تجمع بسیار بالای یونهای Na^+ و Cl^- (شکل‌های۱ و ۲) بوده است. میزان کاهش کلروفیلهای a و b در شوری بالا (EC =۱۶) نسبت به شاهد (EC =۰/۶) در رقم ساحل به ترتیب ۷۴٪ و ۸۵٪ و در رقم سای‌اکرا به ترتیب ۵۶٪ و ۳۵٪ بوده است (جدول ۴).

کاهش بالای عوامل رشـد و مقـدار کلروفیل و فتوسـنتز و نتیجه آن کاهش درصد مواد آلی (جدول ۴) در رقم سـاحل حاکی از مقاومت کمتر آن و در مقابل مقاومت بیشـتر رقم سای‌اکرا به شوری های بالا می‌باشد. از طرفی تجمع یون Na^+ و Cl^- در رقم سای‌اکرا (شکل۱ و۲) نسبت به واحد وزن خشک کمتر بود. این نشان می‌دهد که رقم سای‌اکرا مکانیسم انتخابی بالاتری را برای ممانعت از جذب سدیم به کار می‌برد.

از طرفی با افزایش شـوری در دو رقم سـاحل و سای‌اکرا میزان جذب K^+ افزایش داشـت (شکل ۳) . مطالعات بسیاری حاکی از کاهش غلظت یون K^+ در گیاه تحت شـرایط تنش شوری می‌باشند(۲۰،۱۵). کاهش K^+ در گیاه به دلیل فرآیند رقابتی آن با Na^+ در ریشه گیاهان بخوبی شناخته شده است (۴۴) . ولی افزایش مقدار K^+ نیز در برگ های برخی از گیاهان تحت تنش شـوری مشاهده شده اسـت (۱۸). ممکن است افزایش تجمع K^+ در سـلول ها بخاطر اثرمکانیسـم تنظیمی‌آن در حفظ تنظیم اسمزی[۴] در مقابل مقادیر بالای Cl^- تحت تنش شـوری باشـد (۱۵) . بنابراین K^+ ممکن اسـت به عنوان یک یون ضروری در نقش ماده محلول سازشـی[۵] در محافظت اسـمزی[۶] ظاهر شـده و این با گزارشـات متعددی مطابقت دارد (۶۱،۲۲،۱۵). میزان جـذب یونهای Mg^{+2} و Ca^{+2} در هر دو رقم با افزایش شوری خاک کاهش یافت (اطلاعات نشان داده نشده است) .گزارش شده اسـت که شـوری بالا با افزایش جذب یون های Na^+ و Cl^- موجب کاهش رشد (۵۴،۱۸)، کاهش جذب آب، کاهش پتانسیل آب (۵۶)، عدم توازن در جذب سـایر یون های مغذی (۴۰ ،۵۰)، افزایش اثر جذب انتخابی و اثرات متقابل رقابتی یون ها (۲۲) و نیز کاهش هدایت روزنه‌ای و کاهش جذب CO_2 می‌گردد (۳ ،۴۰).

پرولین

سـنجش مقدار پرولین در دو رقم پنبه (شـکل۴) نشـان می‌دهد که میزان آن در رقم سای‌اکرا با افزایش شوری تا ۲/۸ برابر افزایش داشته است در حالی که میزان آن در رقم سـاحل تغییرات معنی‌داری نداشـته اسـت. نظرات بسـیاری تجمع پرولیـن را در گیاهان در مقاومت به تنش شـوری دخیل می‌دانند (۶۳، ۵۲،۴۳،۳۹،۲۸). تجمع معنی‌دار و وابسـته به غلظت پرولین (۵۲،۵۱) و نقش حفاظتی آن در تحمل تنش شوری مشخص شده اسـت (۵۸) . مطالعات Janagoudar و همـکاران روی واریته‌های G. ۱۰ cot و G. cot ۱۱ از پنبه تحت تنش خشکی نشان داده که با افزایش تنش خشـکی میزان پرولین افزایش می‌یابد و میزان مقاومت نسبی گیاه پنبه به تنش بی‌آبی به میزان پرولین آزاد تولید شده توسط گیاه بستگی دارد (۳۰) و در واریته مقاوم G.cot ۱۱ تجمع بیشـتر پرولین آزاد اتفاق افتاد و تجمع پرولیـن بیشـتر در کاهش جـذب Na^+ موثر بوده اسـت (۳۷). با توجه به تجمع بالای پرولین در رقم سـای‌اکرا می‌توان به عنوان نتیجه اذعان داشت که این گیاه از استراتژی تجمع پرولین در مقاومت به تنش شوری (۳۶،۳۵) پیروی می‌کند.

فعالیت پراکسیدازی

اثر افزایش تنش بر فعالیت پراکسیدازی در دو رقم ساحل و سای‌اکرا در شکل ۵ نشان داده شده است. با افزایش شوری خاک فعالیت پراکسیدازی در رقم ساحل نسبت به سای‌اکرا تا حدودی افزایش داشت که نشان دهنده افزایش نسبی پراکسیداسیون لیپیدها در این رقم می‌باشد. در حالی که در رقم سای‌اکرا فعالیت پراکسیدازی کاهش یافت. امروزه علت افزایش فعالیت پراکسـیدازی در گیاهان بـه دلیل افزایش بیان ژن آن یـا افزایش فعالیت آنزیمی(۴۴) مشـخص نیست. درگیر بودن پراکسیداز در گیاهان با بیوسنتز دیوارهٔ سلولی (۴۶) در ارتباط با تولید لیگنین و سوبرین مشخص شده است (۵۳، ۱۳). فعالیت پراکسـیدازی بالا با کاهش رشـد گیاه همبستگی مثبت دارد (۶۹،۴۱،۳۸) . فعالیت پراکسیدازی احتمالاً در ارتباط با تبدیل فرولیک اسـید به دی‌فرولیک اسید در همی‌سـلولز یا نا محلول‌شدن گلیکوپروتئین ها غنی از هیدروکسـی پرولین که منجر به سـفت شدن یا استحکام دیواره سلولی می‌شود، اسـت (۶۴،۱۷) به همین دلیل از علائم صدمات شوری بر گیاه تأخیر در رشـد به علت کاهش طویل شـدن دیواره سـلولی و نتیجتاً کوتوله شـدن گیاه می‌باشد (۴۷). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که یکی از ویژگی های رقم سای‌اکرا نداشتن نیاز به فعالیت پراکسیدازی بوده است .

پروتئین محلول

مقدار پروتئین محلول تحت اثر شـوری‌های مختلف با افزایش شـوری در رقم سـاحل کاهش داشت (شـکل ۶). در حالی که در رقم سای‌اکرا در شوری های بالا (EC =۱۶) افزایش قابل ملاحظه داشت. افزایش پروتئین در گیاهان مقاوم به شـوری (۶۲) و کاهش آن در گیاهان حسـاس به نمک (۴۵،۶) گزارش شـده اسـت. آزمایشـات Souza و Silva و(۶۳) روی دو کولتیوار پنبه شـامل Acala و CNPA-۶H نشان داد که با افزایش تنش

Archive of SID
www.SID.ir

جدول (۲)- تجزیه واریانس تاثیر رقم و شوری خاک (هدایت الکتریکی) بر پارامترهای رشد اندازه‌گیری شده در گیاه پنبه

منابع تغییر	درجه آزادی	ساقه چه	ریشه چه	درصد نسبت به وزن تر			درصد نسبت به وزن خشک		کلروفیل (میلی گرم بر گرم وزن تر)		
				وزن خشک	مواد آلی	مواد معدنی	مواد آلی	مواد معدنی	a	b	a + b
رقم	۱	۷۴/ ۴**	۱۰۴/ ۷۸**	۱۷/ ۴۵**	۲۵/ ۹۹**	۱/ ۷۴ns	۱۰۵ /۶۰**	۱۰۴/ ۲۱**	۶۲/ ۸۷**	۱۶/ ۱۱**	۲۹/ ۰۱**
شوری	۳	۲۰۶/ ۸۹**	۵۱/ ۷۷**	۶/ ۳۵**	۳/ ۳۲**	۱۲۶/ ۸**	۳۸۹ /۱۹**	۳۹۱/ ۲۰**	۴۵/ ۹۶**	۴۰/ ۰۶**	۵۲/ ۰۲**
رقم × شوری	۳	۷/ ۲۲**	۲۰/ ۱۲**	۸/ ۴۱**	۹/ ۸۱**	۷/ ۸۴**	۳۴/ ۹۵**	۳۴/ ۴۶**	۹/ ۵۶**	۵/ ۷۰**	۶/ ۳۷ **

جدول (۳)- تجزیه واریانس تاثیر رقم و شوری خاک (هدایت الکتریکی) بر صفات اندازه‌گیری شده در گیاه پنبه

منابع تغییر	درجه آزادی	سدیم (میلی مول بر گرم وزن خشک)	کلر (میلی مول بر گرم وزن خشک)	پتاسیم (میلی مول بر گرم وزن خشک)	پرولین (میکرو مول بر گرم وزن خشک)	پراکسیداز (جذب بر دقیقه بر گرم وزن تر)	پروتئین محلول (میلی گرم بر گرم وزن خشک)	قند محلول (میلی گرم بر گرم وزن خشک)
رقم	۱	۹۸/ ۹۴**	۱۳/ ۱۶**	۸۲/ ۷۰**	۱۵۷۲**	۲۱۷ /۳**	۱۱۵ /۱۸**	۲۸/ ۸۹**
شوری	۳	۹۷۴/ ۵**	۸/ ۰۶**	۳۷/ ۴۷**	۲۱۴/ ۵**	۱۴ /۸۹**	۳ /۸۲**	۱/۵۲ns
رقم × شوری	۳	۵۳/ ۹۳**	۲/ ۳۷*	۱۹/ ۰۷**	۲۱۵ /۷**	۴۷ /۰۴**	۷/ ۹۴**	۵ /۴۰**

جدول (۴)- مقایسه میانگین رقم و شوری خاک (هدایت الکتریکی) بر پارامترهای رشد در گیاه پنبه

رقم	هدایت الکتریکی (dS/m)	طول اندام (سانتی متر)		درصد نسبت به وزن تر			درصد نسبت به وزن خشک		کلروفیل (میلی گرم برگرم وزن تر)		
		ساقه چه	ریشه چه	وزن خشک	مواد آلی	مواد معدنی	مواد آلی	مواد معدنی	a	b	a + b
ساحل	۰/۶	۱۰/۸a	۹/۶a	۷/۳۸b	۶/۷b	۰/۶۶c	۹۰/۹a	۹/۱d	۲/۰a	۱۱/۸۰a	۱۴/۳۸a
	۶/۳	۹/۳b	۹/۱ab	۹/۰۱a	۸a	۰/۹۳b	۸۹/۷a	۱۰/۲c	۲/۱۸b	۸/۰۵b	۱۰/۸۶a
	۱۲/۳	۸/۶c	۸/۳b	۸/۰۱b	۶/۹b	۰/۱۰۴b	۸۷/۰c	۱۲/۹b	۲/۱۰b	۸/۰۸b	۱۰/۲۷a
	۱۶	۴/۶d	۲/۸c	۷/۸b	۶/۳c	۰/۱۰۰a	۸۰/۳d	۱۹/۶a	۰/۶۹c	۱/۸۳c	۲/۰۲c
سای اکرا	۰/۶	۱۱/۷۷a	۱۱/۴۴a	۸/۴b	۷/۹b	۰/۴۴d	۹۴/۸a	۵/۲c	۴/۰۹a	۱۰/۴۹a	۱۶/۳a
	۶/۳	۱۱/۳۳ab	۱۰/۳۴b	۸/۰b	۷/۸b	۰/۶۷c	۹۲/۱۲b	۷/۸b	۴/۰۷a	۱۱/۷۰a	۱۶/۷a
	۱۲/۳	۹/۰۶b	۱۰/۱۱b	۸/۰b	۷/۳c	۰/۱۲۴b	۸۵/۰c	۱۴/۴a	۲/۰۸b	۷/۷b	۹/۸۴b
	۱۶	۷/۰۶c	۹/۲۷b	۱۰/۷۱a	۹/۰۹a	۰/۱۶۱a	۸۴/۹c	۱۵/۰۲a	۰/۶۹b	۶/۹۱b	۸/۷۴b

www.SID.ir

شوری میزان پروتئین محلول در کولتیوار مقاوم Acala تا حدppm ۴۰۰۰ از NaCl افزایش داشت و در مقابل در کولتیوار حساس CNPA-۶H میزان پروتئین کاهش یافت. آنها اعلام کردند که افزایش پروتئین در کولتیوار مقاوم احتمالاً دارای اثر افزایش تنظیمی‌در برابر سطوح بالای نمک می‌باشد و به عنوان نوعی سازش فعال در برابر تنش نمک محسوب می‌شود (۶۲). کاهش پروتئین در سیب‌زمینی که به تنش نمک حساس است تحت تنش شوری گزارش شده است و بیان شد که کاهش پروتئین احتمالاً منشاء تغذیه‌ای نداشته و به علت جلوگیری از بیوسنتز پروتئین تحت اثر تنش شوری انجام می‌پذیرد زیرا تغییر قابل ملاحظه‌ای در غلظت نیتروژن کل در برگ های گیاه مشاهده نشده بود (۶، ۲۶،۳۱). در نتیجه می‌توان بیان کرد ، احتمالاً رقم سای‌اکرا با تولید پروتئین محلول بالاتر از آن به عنوان مکانیسمی برای تنظیم اسمزی و سازش بیشتر به نمک استفاده کرده است .

قندهای محلول

در رقم سای‌اکرا میزان قندهای محلول با افزایش شوری افزایش یافته و در مقابل در رقم ساحل میزان قندهای محلول کاهش داشت (شکل۷). Souza و Silva با مطالعه روی دو کولتیوار Acala و CNPA-۶H مشاهده کردند که با افزایش تنش خشکی در کولتیوار مقاوم Acala میزان قندهای محلول در کولتیوار مقاوم افزایش داشت ولی در کولتیوار حساس CNPA-۶H تغییری نیافت (۴۸). در مقاومت به تنش شوری و اسمزی قندهای الکلی (مانند گلیسرول، اینوزیتول و پینیتول) و قندهای ساده (اساساً فروکتوز، گلوکز) و قندهای مرکب (مانند ترهالوز ، رافینوز ، فروکتانها) به عنوان تنظیم کنندههای اسمزی و محلول های سازشی تولید می‌شوند (۵،۶۱). عمل فیزیولوژیک این قندها ممانعت از اتصال بین غشاهای مجاور هم در طول دوره تنش از طریق نگهداری لیپیدها در حالت سیالیت (۱۱) و پایداری پروتئین ها از طریق ایجاد پیوندهای هیدروژنی با دنباله‌های خطی پروتئین ها، تنظیم ژن و تنظیم اسمزی می‌باشد (۲۵). البته کربن انتقالی در پنبه ساکارز است که حدود ۲۸ـ۱۳٪ کربن مورد نیاز برای تشکیل غوزه را تشکیل می‌دهد (۱۰). کربوهیدرات‌های ذخیرهای در پنبه نشاسته، آمیلاز و آمیلوپکتین می‌باشند (۸). مطالعات نشان می‌دهند که در گیاهان با افزایش میزان شوری ، میزان فعالیت آنزیم ساکاراز سنتتاز افزایش می‌یابد و فعالیت آنزیم انورتاز کاهش داشت. در شرایط شوری میزان نشاسته کاهش و میزان ساکارز افزایش و میزان قندهای هگزوز افزایش داشت(۷۰). در کولتیوار Acala پنبه با افزایش شوری فعالیت بتا آمیلاز افزایش داشت و غلظت نشاسته از ۴۰۰ میلی گرم بر گرم وزن خشک به ۲۰۰ میلی گرم رسید در حالی که کاهش مقدار نشاسته در کولتیوارهای حساس کم بوده و از ۱۸۰ میلی گرم به ۱۶۰ میلی گرم کاهش داشت (۶۲). در گیاه سیب زمینی کاهش مقدار نشاسته و افزایش ساکارز در برگ های آن در غلظتmm ۱۰۰ نمک حاکی از تغییر دوره ای توازن متابولیسمی‌بین ساکارز و نشاسته بوده است (۷۰،۲۱). گزارش شده است که قندها علائم های مولکولی مهمی هستند که پاسخ های فیزیولوژیکی متنوعی را در ژن‌های تنظیمی‌مخصوص مؤثر در فتوسنتز و متابولیسمی و پاسخ های دفاعی تحت تأثیر قرار می‌دهند (۵۷،۶۰). اثر قندها در تنظیم ژن ها به نحوی شناخته شده اما ماهیت علائم قندی و مکانیسم های مولکولی آن هنوز مشخص نیست (۲). اخیراً مشخص شده است که ناقلان هگزوزها به عنوان علائم قندی غشاء عمل می‌کنند (۴۹). سلسله بزرگی از ژن ها وجود دارند که تحت زیر - زیر تنظیم[۷] قندها هستند و ساکارز و گلوکز با هم نقش تنظیم این ژن‌ها را بر عهده دارند طوری که باعث زیر تنظیم ژن‌های مربوط به رشد و زیر تنظیمی ژن‌های مربوط به تنش می‌شوند ، قندها اساساً بیان ژن ها را یا فعال و یا غیرفعال می‌سازند و در تحریک مرکز نسخه برداری و تحلیل نیمه عمر و یا پایداری m RNA مؤثر می‌باشند (۲۵).

دسته ژن‌هایی که توسط قندها بیان آنها به طور مثبت (۲۵) تنظیم می‌شوند شامل ژن‌های کدکننده پروتئین‌هایی نظیر (۲۳) ژن‌های کد کننده پروتئین های مرتبط به بیوسنتز نشاسته (۶۳) ، متابولیسم ساکارز و ژن‌های پروتئین های دفاعی (۳۳) می‌باشند و ژن‌هایی که توسط قندها به طور منفی تنظیم می‌شوند شامل ژن های آلفا آمیلاز (۶۷، ۶۸) ، آندوپپتیداز ، ساکارز سنتتاز، آسپارژیل سنتتاز در نوک ریشه ذرت (۹، ۲۹، ۶۷، ۳۴) و مالات سنتتاز و ایزوسیترات لیاز در لپه ها ی کدو می‌باشند (۱۹). نتیجه آنکه ممکن است افزایش قند های محلول در رقم سای اکرا با تنظیم اسمزی ، تحریک و یا ممانعت از بیان برخی از ژن های مقاومت به شوری باشد .

نتیجه‌گیری نهایی

نتایج این تحقیق حاکی از آن است که با افزایش شوری ، مکانیسم فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مقاومت در رقم سای‌اکرا با توجه به جذب کمتر یون Na^+ ، کاهش کمتر کلروفیل ، افزایش جذب پتاسیم ، بکارگیری استراتژی تولید و تجمع پرولین ، کاهش فعالیت پراکسیدازی ، افزایش پروتئین های محلول و قندهای محلول بوده است .

پاورقی‌ها

1-Quaternary amino acids
2-Tertiary amino acid
3-Sulphuninm compounds
4- Osmoregulation
5-Compatible solute
6-Osmolyte or Osmoprotectant
7-Up-down regulated gene

منابع مورد استفاده

۱-جعفری م. و. ی عصری ،۱۳۷۴. مطالعه شور روی ها و تهیه نقشه پوشش گیاهی. انتشارات موسسه تحقیقات جنگلها و مراتع .

2-Alok K. Hofmann, M; Romer, U., Kockenborger, W., *Elling*, L. and Roitsch, T. .2002;Metabolizable and nonmetabolizable sugars activate different signal transduction pathways in tomato, plant Physiol, 128:1480-1489.

3-Banuls J., Primo-Millo E.1992;Effects of chloride and sodium on gas exchange parameters and water relation of citrus plants, Physiol. Plant, 86: 115- 123.

4-Bates L. S, Waldern R. P., and Teare I. D.1973;Rapid determination of free proline for water stress studies, Plant

www.SID.ir

Soil, 39 : 205- 207.
5-Bohnert H. J. and Jensen R.G.1996;Strategies for engineering water stress tolorance in plants, Trends in Biotechnology, 14: 89- 97.
6-Bruria H, Arie N.1998;Physiological response of potato plants to soil salinity and water deficit, Plant sci. 137: 43- 51.
7-Chance B., Maehly C.1995;Assay of catalase and peroxidase , Methodes Enzymol . 11 : 764- 775 .
8-Chang C.W.1980;Starch depletion and sugars in developing cotton leaves, Plant Physiol. 65: 23- 27.
9-Chevalier C., Brouguisse E., Pradet A., Raymond P.1992;Molecular cloning and characterization of six cDNA expressed during glucose starvation in excised maize (Zea mays L.) root tips, Plant Mol. Biol. 28: 473-485.
10-Constable G. A., and Rawson H. M.1980;Carbon production and utilization in cotton. Inferences from a carbon budget, Aust. J. Plant Physiol. 7: 539-553.
11-Crowe J. H., Hoekstra F. A., Crowe L. M.1992; Anhydrobiosis. Annu. Rev. Plant Physiol. 54: 579-599.
12-Davies K. J. A.1987; Protein damage and degradation by oxygene radicals I. General aspects. J. Biol. Chem. 262 : 9895-9901.
13-Espelie K. E., Franceschi V.R., Kolattukudy P.E.1986;Imu nocytochemical localization and time course of appearance of an anionic peroxidase associated with suberization in wound-healing potato tuber tissue, Plant Physiol. 81: 487- 492.
14-Flower, T.J. and Yeo, A. R.1995;Breeding for salinity resistancce in crop plants, Aust. J. Plant physiol, 22: 875-884.
15-Francisco G., Jhon L., Jifon S., Micaela C., James P. S.2002;Gas exchange , Chlorophyll and nutrient contents in relation to Na+ and Cl- accumulation in 'sunburst' mandarin grafted on different root stocks, Plant Sci. 35:314-320.
16-Fridovich, I.1986; Biological effects of superoxide radicals. Arch. Biochem. Biophys. 247: 1-11.
17-Fry S. C.,1986; Cross-linkage of matrix polymers in the growing cell walls of angiosperms, Annu. Rev. Plant Physoil. 38: 205-219
18-Garcia-Lidon J. M., Ortiz J. M., Garcia- Leqaz M. F., Cerda A.1998;Role of root stock and scion on root and leaf ion accumulation in lemon trees grown under saline condition, Fruits. 53: 89- 97.
19-Graham I. A., Denby K. J., leaver C .J.1994; Carbon catabolite repression regulates glyoxylate cycle gene expression in cucumber. Plant Cell. 6: 761-772.
20-Grattan S. R., Grieve C. M.1992;Mineral element acquisition and growth response of plant grown in saline environment, Agric. Ecosyst. Envir. 38: 275- 300.
21-Greenway H, Munns R.1980;Mechanisms of salt tolerance in non-halopheytes. Annu. Rev. Plant Physiol. 31:149-190.
22-Griere C.M, Walker R. R.1983;Uptake and distribution of chloride, sodium and pottasium ions in salt- treated citrus plants, Aust. J. Agric. Res. 34: 133- 143.
23-Hattori T, Nakagawas S., Nakamura K.1990;High level expression of tuberous root storage protein genes of sweet potato in stems of plantlets grown in vitro on sucrose medium, Plant Mol .Biol. 14:595-604.
24-Helluburst J .A. and Craigie J.S.1978;Handbook of Physilogical and Biochemical Method Cambridge Univ . Press .
25-Ho S., Chao Y., Tong W., Yu S.2001;Sugar cordinately and differentially regulates growth and stress-related gene expression via a complex signal transduction network and multiple control mechanisms, Plant Physiol. 125:877-890.
26-Hsiao T. C.1970;Rapid changes in levels of polyribosomes in *Zea mays* in response to water stress. Plant Physiol. 46: 281-285.
27-Irma T., Jolan C. Gabriella S; Ferenc H; Attila P; Gabriella K; Agnes S; Margit s; Laszlo. E. .2002; Acclimation of tomato plants to salinity stress after a salicylic acid pre- treatment. Proceeding of the 7th hungarian congress on plant physiol. S2-O2.
28-Jain R. K., Dhawan R. S., Sharma D. R., Chowdhury J. B.1987; Salt tolerance and proline accumulation : A comparative study in salt tolerant and wild type cultured cells of egg plant. Plant Cell Rep. 6: 382- 384.
29-James F., Brouguisse R., Pradet A., Raymond P.1993; Changes in proteolytic activities in glucose-starved maize root tips: regulation by sugars , Plant Physiol. Biochem. 31: 848-856.
30-Janagoudar, B. S, Venkata Subbaiahk K, Janardhan K. V, and Panchal Y. C. 1983; Effects of short term stress on free proline accumulation , relative water content and potassium contents in different plant part of three cotton genotypes, Indian J. Plant Physiol. 26:82- 87.
31-Jefferies, R. A.1994;Drought and chlorophyll fluorescence in field-grown potato (*Solanum tubersum*). Physiol. Plant. 90: 93-97.
32-Jenson A.1978;Chlorophyll and Carotenoid: Handbook of physilogical and biochemical method. Cambridge Univ . Press .

SID
www.SID.ir

33-Kim S.R., Costa M.A., An G.1991;Sugar response element enhances wound respense of potato proteinase inhibitor II in transgenic tabaco. Plant Mol . Biol. 17: 973-983.

34-Koch K.E., Nolte K.D., Duke E.R., McCarty D.R., Avign W.T.1992;Sugar levels modulate differntial expression of maize sucrese synthase genes, Plant Cell. 4: 59-69.

35-Kumar, V., Mehta N. P., and Gohil M. D.1987 ;Investigation into some physiological parameters of cotton under water stress. Ann. Arid Zone , 26: 267-275.

36-Larher. F., Rival-Garnier N., Lemesle P., Plasmman M., Bouchereau A.1996;The glycinebetaine inhibitory effect on the osmoinduced proline respense of rape leaf discs. Plant Sci. 113: 21- 31.

37-Lawry O. D., Reserbrough N., Foil A. L. and Romdall R.J.1951;Protein measurment with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193: 265-275.

38-Lee, T. M., Lin Y. H. 1995; Changes in soluble and cell wall- bound peroxidase activity with growth in anoxia- treated rice (*Oryza sativa* L.) coleoptiles and roots. Plant Sci. 106: 1-7.

39-Lin C. C., Kao C. H. 1996;Proline accumulation is associated with inhibition of rice seedling root growth caused by NaCl, Plant Sci. 114: 121- 128.

40-Lioyd J., Kriedemann P. E., Aspinall D.1989;Comparative sensitivity of 'Prior lisbon' lemon and 'Valencia' orange trees to foliar sodium and chloride concentration, Plant Cell Environ. 12: 520- 540.

41-MacAdam J. W., Nelson C.I., Sharp R.E.1992;Peroxidase activity in the leaf elongation zone of tall fescue. I. Spatial distribution of ionically bound peroxidase activity in genotypes differing in length of the elongation zone, Plant Physiol. 99 : 872-878.

42-Maribel L., Dionisio S., Satoshi T. 1998;Antioxidant response to rice seedling salinity stress, Plant Sci. 135: 1-9.

43-Martinez, C. A., Maestri M., Lani E. G.1996;In vivo salt tolerance and proline accumulation in Andean potato(Solanum spp.) differing frost resistance, Plant Sci. 116: 177- 184.

44-Mittal R., Dubey R. S.1991;Behaviour of peroxidase in rice: Chenges in enzymes activity and isoforms in relation to salt tolerance, Plant Physiol. Biochem. 19:31- 40.

45-Mohammad B., Jean- Merie K., Stanley L. 1998; Salt stress effects on roots and leaves of *Atriplex halimus* L. and their corresponding callus cultures, Plant Sci. 137: 131- 142.

46-Negrel j., Lherminier J.1978;Peroxidase- mediated integration of tyramine into xylem cell walls of tobacco leaves, Planta 172 : 494- 501.

47-Nieman R. H., 1965; Expansion of bean leaves and its suppression by salinity, Plant Physiol. 40 : 156-161.

48-Nuccio, M. L., Rhodes D., McNeil S. D. and Hanson A. D.1999;Metabolic engineering of plant for osmotic stress resistans, Curr. Opin Plant Biol. 2:128-134.

49-Ozcan S., Dover J., Jonston M.1998;Glucose sensing and signalling by two glucose receptores in the yeast sacchromyces cerevisiae . EMB. 17:2666-2673.

50-Passarakli M., Tucker T. C.1988;Nitrogen–15 uptuke by egg–plant under sodium chloride stress, Soil. Sci. Soc. Am. J. 52: 1673-1676 .

51-Patnaik J. K., Debata B. K.1997; In vitro selection of NaCl tolerant callus lines of Cymbopogon martinii (Roxb.) wats, Plant Sci. 124: 203- 210.

52-Petrusa L. M., Winicov I.1997; Proline status in salt-tolerante and salt- sensetive alfalfa cell lines and plants in respense to NaCl, Plant Physiol. Bioch. 35: 303- 310.

53-Polle A., Otter T., Seifert F.1994 ;Apoplastic peroxidases and lignification in needles of norway spruce (*Picea abies* L.), Plant Physiol. 106 : 53- 60.

54-Poonia S. R., Virmani S. M., Bhumla D. R.1972; Effects of ESP (Exchangeable sodium percentage) of soil on the yield, chemical composition and uptake of opplied calcium by wheat. J. Indian. Soc. Soil. Sic. 20: 183- 185.

55-Prabhjot, K. G., Arun D.S., Prabhjeet S., singh B.2001; Effects of various abiotic steress on the growth, soluble sugars and water relations of sorghum seedling grown in light and darkness. Bulg. J. Plant Physiol. 27: 72- 84.

56-Pupiky H., Shainberg I.1979;Salt effects on the hydraulic conductance of a sandy soil, J. Am. Soc. Soil Sci. 3:429-433.

57-Roitsch T.1999;Source-sink regulation by sugars and stress, Curr Opin. Plant Biol. 2:198-206.

58-Rout N. P., Show B. P.1998; Salinity tolerance in aquatic macrophytes: probable role of proline, the enzymes involved in its synthesis and C4 type of metabolism, Plant Sci. 136: 121- 130.

59-Satyendra N. R., Stephan W. B., Dalton R. U., lucas M.C., Tolvert E., Flower J.R., and Eddie P. M.1999;Antioxidant response to salt stress During Fiber Development in cotton ovules, The J. of Cotton Sci. 3:11- 18.

60-Sheen J., Zhou l., Jang J. C.1999;Sugars as signaling molecules ,Curr.Opin .Plant. Biol. 2:410-418.

61-Shuji Y., Ray A. B., Hassagawa P.M.2002;Salt stress tolerance of plants, Center for Enviro Stress Physiol., Purdue

Archive of SID
www.SID.ir

Univ. JIRCAS working Report. 25-33.
62-Souza J. G., Silva M. J.1996; Behaviour of two cultivars of Gossypium hirsutum L. grown at several salinity conditions, Paris university Vll. 174: 58107-120. Programe IICA/ EMRAPA. Paris. Farance.
63-Thomas J. C., De Armond R. L., Bohnert H. J.1992;Influnce of NaCl on growth, proline and phosphoenol pyrovate carboxylase level in Mesemberanthemum crystallinum suspension cultures, Plant physiol. 96: 696- 631.
64-Waffenschmidt S., Woessner J. P., K. Beer., Goodenough U,W.1993;Isodityrosine cross-linking mediates insolubilization of cell walls in Chlamydomonas, Plant Cell. 5 : 809-820.
65-Williams S., and Twine N.1960 ;Flame photometric method for sodium, potassium and calcium in modern methods of plant analysis by K. peach and M V Tracey, Vol V, Springer , Verlag, Berline .
66-Wintermans J. F. G. M. and Motes A. De.1965;Spectr ophotometric characterestics of cholorophyll a and b and their pheophitin in ethanol, Biochem. Biophys. Acta. 109: 440- 452.
67-Yu S-M., Kuo Y-H., Sheu G., Sheu Y-J., Liu L-F.1991;Metabolic derepression of α-amylase gene expression in suspension-cultured cells of rice. J. Biol. Chem. 266: 21131-21137.
68-YU S-M., Lee Y-C., Fang S-C., chan M-T., Hwa S-F., Lin L-F.1996;Sugars act as signal moleules and osmotica to regulate the expression of α-amylase gene and metabolic activities in germinating cereal grains, Plant. Mol. Biol. 30: 1277-1289.
69-Zheng X., R.B. Van Huystee,1992 ;Peroxidase-regulated elongation of segments from peanut hypocotyls, Plant Sci. 81: 47-56.
70-Zhifang G., Sagi M., lips S. H.1998;Carbohydrate Metabolism in leaves and assimilate partitioning in fruits of tomato (Lycopersicon *esculantum* L.) as effected by salinity,Plant Sci.135:149-159.

Archive of SID

www.SID.ir