

اثر متیل جاسمونات بر برخی پاسخ‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه شیرین بیان (*Glycyrrhiza glabra* L.) تحت تنش شوری

رقیه نظریان سیرزار^۱، الهه وطن‌خواه^۱، ستاره امانی‌فر^{۲*}، مهناز وفادار^۱

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

^۲ گروه مهندسی علوم خاک، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان، زنجان، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۱۰/۱۹، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۶/۰۴/۳۱)

چکیده

شوری از جمله عوامل محدود کننده رشد گیاه در اکوسیستم‌های طبیعی می‌باشد. شیرین بیان (*Glycyrrhiza glabra*) یک گونه چندساله از خانواده باقلانیان است که عصاره ریشه آن در پزشکی، داروسازی و صنایع غذایی و بهداشتی مصارف متعدد دارد. هدف از این تحقیق بررسی اثر متیل جاسمونات (MeJA) و شوری بر گیاه دارویی شیرین بیان می‌باشد. به این منظور آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام شد. ۲۴ ساعت بعد از کاربرد برگی غلظت‌های صفر، ۵۰، ۱۰۰ میکرومولار MeJA، گیاهان در معرض غلظت‌های صفر، ۱۰۰، ۲۰۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl به مدت پنج هفته قرار گرفتند. کاهش معنی‌داری در وزن تر اندام هوایی و ریشه، وزن خشک اندام هوایی، طول گیاه، محتوای نسبی آب برگ (RWC)، غلظت کلسیم اندام هوایی و ریشه‌ها و غلظت منیزیم ریشه‌ها در سطح شوری ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl مشاهده شد. میزان کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها به طور معنی‌داری تحت تأثیر سطوح مختلف شوری قرار نگرفت. علاوه بر این تنش شوری در سطح ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl سبب انباشتگی قندهای محلول، پرولین، افزایش نسبت Na^+/K^+ و وزن خشک ریشه‌ها گردید. نتایج این پژوهش نشان داد کاربرد خارجی MeJA به ویژه در غلظت ۵۰ میکرومولار موجب بهبود تحمل گیاه شیرین بیان تا سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار NaCl در مقایسه با شاهد گردید و موجب افزایش معنی‌دار شاخص‌های رشد، رنگیزه‌های فتوسنتزی، قندهای محلول اندام هوایی و محتوای پرولین ریشه و اندام هوایی شد. همچنین، کاربرد MeJA منجر به افزایش معنی‌دار غلظت منیزیم اندام هوایی و ریشه‌ها در شرایط غیر شور شد. می‌توان نتیجه‌گیری کرد که گیاه شیرین بیان گیاهی مقاوم به شوری می‌باشد و کاربرد متیل جاسمونات (به ویژه در غلظت ۵۰ μM) توانایی گیاه را برای مواجهه با محیط‌های بسیار شور بهبود می‌بخشد.

واژه‌های کلیدی: اسمولیت، تنش شوری، رنگیزه‌های فتوسنتزی، شاخص‌های رشد، شیرین بیان، عناصر معدنی، متیل جاسمونات

مقدمه

و مقابله با آن یکی از مسایلی است که بشر از هزاران سال تاکنون با آن دست به گریبان بوده است. عوارض جانبی شوری بر رشد گیاهان از دو جنبه قابل بررسی است: الف) افزایش

تنش شوری از موانع اصلی در تولید گیاهان زراعی در بسیاری از نقاط دنیا به ویژه مناطق خشک و نیمه خشک است. شوری

است. به علاوه هم پوشانی قابل توجه میان ژن‌های تنظیم کننده تنش شوری و کاربرد خارجی JA مشاهده شد (Walia et al., 2007). مطالعات نشان داده برخی تغییرات که در مجموع ژن‌های بیان شده پس از بروز تنش‌ها رخ می‌دهد، مشابه تغییراتی است که پس از تیمار اسید جاسمونیک در گیاهان ایجاد می‌شود (Wasternack, 2007).

گیاه شیرین بیان با نام علمی *Glycyrrhiza glabra* L. یکی از ۱۸ گونه در جنس *Glycyrrhiza*، گیاهی چندساله از خانواده بقولات (Fabaceae) است که یکی از گونه‌های گیاهی شورپسند شناخته شده در ایران می‌باشد (Akhami and Ghorbanli, 1993). به واسطه دارا بودن ترکیبات دارویی و غذایی مهم در ریشه و ریزوم آن در دنیا حائز اهمیت بوده و مورد توجه صنایع دارویی، غذایی و حتی دخانیات قرار گرفته است (Amani et al., 2005). معمولاً کشت این گیاه در آسیا برای بهره‌برداری از ریشه آن برای مقاصد دارویی از یک طرف و از طرف دیگر به عنوان یک منبع علوفه برای دام استفاده می‌شود (Kushiev et al., 2005).

توانایی نمک‌زدایی خاک‌های شور با استفاده از گیاه شیرین بیان نشان داده شده است (Kushiev et al., 2005) ولی تاکنون هیچ گزارشی در مورد سطوح تحمل به شوری این گیاه بیان نشده است لذا در این تحقیق سطوح تحمل به شوری گیاه شیرین بیان بررسی می‌شود. همچنین در این تحقیق اثر شوری و MeJA بر برخی شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه دارویی شیرین بیان بررسی می‌شود. در این مطالعه سعی شده فرضیه اثر MeJA بر افزایش مقاومت گیاه شیرین بیان در شرایط شوری بررسی شود. براساس گزارش‌های قبلی، این تحقیق اولین مطالعه در مورد کاربرد برگ‌گی MeJA در گیاه شیرین بیان تحت تنش شوری می‌باشد.

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی اثر MeJA و تنش شوری بر گیاه دارویی شیرین بیان، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار طراحی شد. به منظور ضد عفونی سطحی بذرها، شیرین بیان (*Glycyrrhiza glabra* L.) (تهیه شده از شرکت پاکان بذر اصفهان) از اتانول ۷۰ درصد به مدت ۶۰

فشار اسمزی و در نتیجه آب در دسترس (قابل جذب) کمتر در خاک برای گیاهان و ب) اثرات سمی برخی از عناصر مثل سدیم و کلر در غلظت بیش از حد. همچنین شوری می‌تواند با ایجاد عدم تعادل در جذب مواد غذایی به شدت سلامت گیاه و عملکرد آن را تحت تاثیر قرار دهد (Qadir et al., 2002). گیاهان در معرض تنش اسمزی، بسیاری از واکنش‌های عمده سازشی در سطح مولکولی، سلولی و کل گیاه را نشان می‌دهند که شامل تغییرات ریخت‌شناختی و آناتومی، ویژگی‌های فیزیولوژیکی مرتبط با حفظ روابط آبی و فتوسنتز، تغییرات متابولیکی متنوع مانند حفظ تعادل یونی و هم‌ایستایی مولکولی (سنتز مواد محلول سازگار)، سمیت‌زدایی عناصر مضر و بازیابی رشد می‌باشد (Dajic, 2006).

امروزه جاسمونات‌ها (اسید جاسمونیک و متیل استر آن، متیل جاسمونات) به عنوان گروهی از تنظیم کننده‌های رشد گیاهی محسوب می‌شوند که در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی شرکت می‌کنند (Srivastava, 2002). این ترکیبات فرآورده نهایی اکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع همانند اسید لینولئیک می‌باشند که به صورت مولکول‌های علامتی، سیستم دفاعی گیاهان را در مقابل عوامل تنش‌زای محیطی فعال می‌کنند (Vick, 1984). این مولکول‌ها در برخی از مسیرهای انتقال پیام که القا کننده آنزیم‌های خاص کاتالیز کننده واکنش‌های بیوسنتزی برای تشکیل ترکیب‌های دفاعی مثل پلی‌فنل‌ها، آلکالوئیدها یا پروتئین‌های مربوط به عوامل بیماری‌زا هستند، دخالت می‌کنند و منجر به القای واکنش‌های دفاعی می‌شوند. معلوم شده است که وقتی این ماده به صورت خارجی بکار برده می‌شود به صورت سیستمیک در گیاه حرکت کرده و منجر به بیان یک سری از ژن‌های دفاعی می‌گردند (Yao and Tian, 2005). گزارش‌هایی مبنی بر تاثیر جاسمونات‌ها از جمله متیل‌جاسمونات (MeJA) بر تحمل گیاهان نسبت به تنش شوری وجود دارد. تاثیر کاربرد خارجی جاسمونات‌ها در تخفیف علائم شوری و کاهش افت ماده خشک در گیاهانی از جمله کلم (Del Amor, 2011)، برنج (Gong et al., 2005)، باقلا (Mansour et al., 2007)، گندم (Qiu et al., 2014) و سویا (Yoon et al., 2009) گزارش شده

ابتدا اندام هوایی هر گیاه از ریشه جدا شده و وزن تر آنها اندازه‌گیری شد. وزن خشک اندام‌هوایی و ریشه گیاه پس از قرار دادن نمونه‌ها به مدت ۷۲ ساعت درون آون (دمای ۷۰ درجه سانتیگراد) اندازه‌گیری شد. طول ریشه و اندام هوایی گیاه نیز با استفاده از خط‌کش اندازه‌گیری شدند.

اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ: برای اندازه‌گیری این شاخص، هر گلدان به عنوان یک تکرار و هر گیاه به عنوان یک نمونه در نظر گرفته شد. از هر گیاه دیسک‌هایی از برگ‌ها تهیه شد و با ترازو وزن گردید (FW). سپس دیسک‌ها در ظروف پتری حاوی آب مقطر به مدت ۲۴ ساعت غوطه‌ور گردیدند. دیسک‌ها پس از این مدت از پتری خارج شده و با استفاده از کاغذ صافی خشک و دوباره وزن گردیدند تا وزن حالت تورژسانس کامل (TW) به دست‌آید. برای محاسبه وزن خشک (DW) دیسک‌ها درون فویل آلومینیوم پیچیده شدند و به مدت ۲۴ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد انکوباتور قرار داده شدند و سپس وزن گردیدند. محتوای نسبی آب برگ از رابطه زیر محاسبه شد (Weatherley, 1950).

$$RWC (\%) = [(FW-DW)/(TW-DW)] \times 100$$

سنجش رنگی‌های فتوسنتزی: اندازه‌گیری کلروفیل a, b

و کلروفیل کل و کاروتنوئیدها با استفاده از روش Lichtenthaler و Buschmann (۲۰۰۱) انجام شد. بدین منظور ۰/۲ گرم بافت تر برگ در ۲۰ میلی‌لیتر استن ۸۰ درصد سائیده شد و محلول حاصل با کاغذ صافی، صاف گردید و حجم نهایی به ۲۰ میلی‌لیتر رسانده شد و جذب محلول‌ها به طور جداگانه در طول موج‌های ۶۶۳ نانومتر برای کلروفیل a و ۶۴۵ نانومتر برای کلروفیل b و ۴۷۰ نانومتر برای کاروتنوئیدها توسط اسپکتروفتومتر قرائت شد. در نهایت با استفاده از روابط زیر، میزان کلروفیل a, b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر نمونه محاسبه شد.

$$Chl.a \text{ (mg/g FW)} = (12.25 A_{663.2} - 2.79 A_{646.8})V/1000W$$

$$Chl. b \text{ (mg/g FW)} = (21.50 A_{646.8} - 5.10 A_{663})V/1000W$$

$$Chl. T \text{ (mg/g FW)} = Chl. a + Chl. b$$

$$Car \text{ (mg/gFW)} = 1000A_{470} - 1.82 Chl. a - 85.02 Chl. b/198$$

در این روابط W: وزن تر نمونه برحسب گرم، A: جذب نور در طول موج‌های موردنظر و V: حجم محلول صاف شده می‌باشد.

ثانیه و به دنبال آن از هیپوکلریت سدیم یک درصد به مدت ۱۵ دقیقه استفاده گردید و سپس بذرها به دفعات با آب مقطر استریل شستشو داده شدند. جهت برطرف کردن خواب بذرها از تیمار آب جوش به مدت ۲ دقیقه استفاده شد. بذرها در سینی‌های نشاء در بستر حاوی مخلوط کوکوپیت و پرلیت استریل کشت شدند و بعد از یک ماه گیاهچه‌ها به گلدان‌های اصلی حاوی پرلیت استریل (استریلیزاسیون به مدت ۴۵ دقیقه در دمای ۱۲۱ درجه سانتی‌گراد و فشار ۱/۲ بار در اتوکلاو انجام گرفت) منتقل شدند و گلدان‌ها با محلول غذایی لانگ آشتون (Hewitt, 1953) آبیاری شدند. گلدان‌ها، در اتاق رشد تحت شرایط نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی و دمای ۲۵±۲ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند و یک روز در میان با محلول غذایی آبیاری شدند. ۶۰ روز بعد از کشت، گیاهان برای تیمار با شوری و MeJA آماده گردیدند. محلول MeJA (Sigma-Aldrich) با غلظت‌های ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار تهیه گردید و برگ‌های گیاه با این محلول‌ها اسپری شدند. برای تهیه محلول MeJA، استوک ۰/۱ مولار از متیل جاسمونات تهیه گردید (ابتدا مقدار معین را در اتانول حل کرده و سپس با آب مقطر به حجم مورد نظر رسانده شد). برای تهیه غلظت‌های مورد نظر در آزمایش، حجم مورد نظر از استوک را برداشته و با آب مقطر به حجم رسانده شد. گیاهان شاهد با استفاده از آب مقطر حاوی چند قطره اتانول اسپری شدند. محلول‌پاشی گیاهان با سه تکرار و به صورت یک روز در میان صورت گرفت و ۲۴ ساعت پس از آخرین محلول‌پاشی گیاهان تحت تیمار شوری قرار گرفتند. سطوح شوری به کار برده شده در چهار سطح صفر، ۱۰۰، ۲۰۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار بود که با اضافه کردن نمک NaCl به محلول غذایی لانگ آشتون مورد استفاده قرار گرفت. از آنجا که یکی از اهداف این تحقیق تعیین حد مقاومت گیاه به شوری در راستای تعیین پتانسیل گیاه برای نمک زدایی خاک‌های شور (Kushiev, 2005) بود بنابراین به صورت تقریبی سطوح شوری معادل ۹ دسی‌زیمنس و بالاتر انتخاب شدند. پنج هفته پس از اعمال تنش، گیاهان برداشت شده و نسبت به ارزیابی صفات زیر اقدام گردید:

شاخص‌های رشد: برای سنجش وزن تر و خشک نمونه‌ها،

نیتریک غلیظ به مدت ۲۴ ساعت قرار داده تا نمونه گیاهی به خوبی در اسید حل شود. بعد از این مدت محصول حاصل را گرم کرده تا بخارات اسیدی از محلول خارج شوند. سپس حجم محلول را با استفاده از آب مقطر به حجم ۵۰ میلی لیتر رسانده و از کاغذ صافی عبور داده شدند. جهت اندازه‌گیری عناصر سدیم و پتاسیم از دستگاه فلیم فتومتری (Jenway PFP7، بریتانیا) و برای تعیین غلظت کلسیم و منیزیم از دستگاه جذب اتمی استفاده شد و غلظت یون‌ها برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن خشک محاسبه گردید.

تجزیه و تحلیل آماری: این پژوهش در قالب طرح کامل تصادفی و تحلیل داده‌ها با استفاده از مقایسه میانگین‌ها توسط آزمون دانکن در سطح احتمال $P \leq 0.05$ با استفاده از نرم افزار SAS 9.1 انجام شد. همچنین رسم نمودارها با نرم افزار Excel 2010 انجام گرفت.

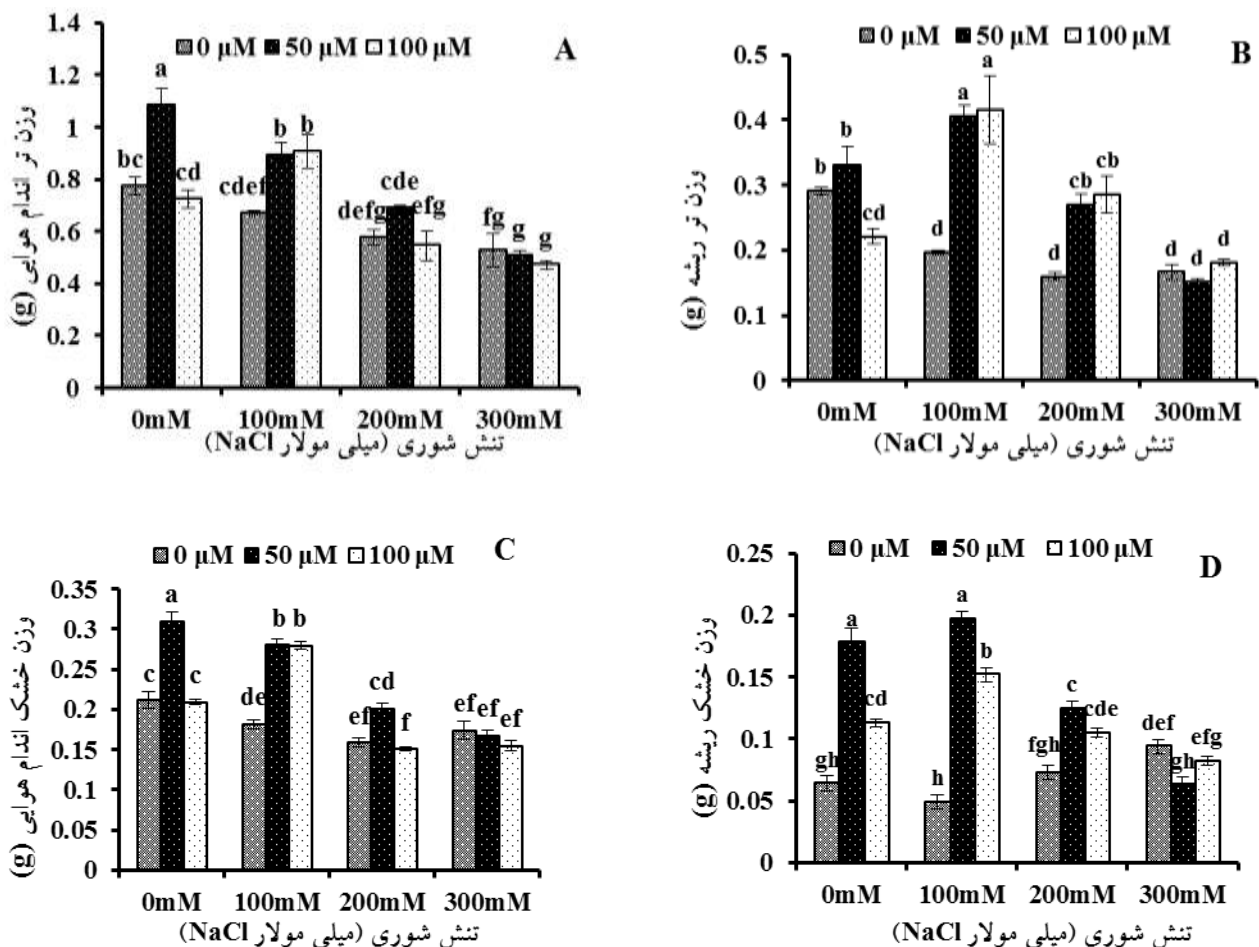
نتایج و بحث

صفات رشدی و RWC: نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که تنش شوری، محلول‌پاشی با MeJA و اثر متقابل آنها اثر معنی‌داری ($P \leq 0.01$) بر وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه داشت (جدول ۱). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد تنش شوری موجب کاهش معنی‌دار وزن تر اندام هوایی در سطوح ۲۰۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl و همچنین کاهش معنی‌دار وزن تر ریشه و وزن خشک اندام هوایی در تمام سطوح شوری نسبت به شاهد شد (شکل‌های ۱A-C). اما تنش شوری موجب افزایش وزن خشک ریشه شد که تنها در سطح ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl نسبت به شاهد بدون تنش معنی‌دار بود (شکل ۱D). کاربرد پیش تیمار ۵۰ میکرومولار MeJA در سطوح شاهد، ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار NaCl موجب افزایش معنی‌دار وزن تر اندام هوایی و ریشه و وزن خشک اندام هوایی گردید. همچنین پیش تیمار ۱۰۰ میکرومولار MeJA تنها در سطح شوری ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl موجب افزایش این صفات گردید اما کاربرد هر دو غلظت MeJA ($50 \mu\text{M}$ و $100 \mu\text{M}$) موجب افزایش معنی‌دار وزن خشک ریشه در سطوح شاهد،

سنجش قندهای محلول: سنجش قندهای محلول با استفاده از معرف آنترون و براساس روش Roe (۱۹۵۵) تعیین گردید. ابتدا، ۰/۳ گرم از بافت تر برگ و ریشه در ۲/۵ میلی‌لیتر اتانول ۸۰ درصد در بن ماری با دمای 95°C به مدت ۶۰ دقیقه قرار گرفت و کربوهیدرات‌های محلول استخراج شدند. عصاره حاصل با استفاده از کاغذ صافی، صاف گردید و سپس الکل آن تبخیر شد. رسوب حاصل در ۲/۵ میلی‌لیتر آب مقطر حل گردید. برای سنجش قندهای محلول، ۲۰۰ میکرولیتر از هر نمونه در یک لوله آزمایش ریخته شد و ۵ میلی لیتر معرف آنترون به آن اضافه گردید. پس از مخلوط شدن به مدت ۱۷ دقیقه در بن ماری با دمای 95°C قرار گرفت و پس از سرد شدن، جذب نمونه‌ها در ۶۲۵ نانومتر خوانده شد. مقادیر نمونه‌ها با استفاده از منحنی استاندارد گلوکز بر اساس میلی‌گرم بر گرم وزن تر محاسبه گردید.

سنجش مقدار پرولین: اندازه‌گیری مقدار پرولین طبق روش Bates و همکاران (۱۹۷۳) انجام گرفت. در ابتدا، ۰/۰۵ گرم از بافت خشک اندام هوایی و ریشه، در ۱۰ میلی‌لیتر اسید سولفوسالسیلیک ۳ درصد سائیده شد و سپس با کاغذ صافی واتمن صاف کرده و ۲ میلی لیتر از مایع رویی حاصل از صاف کردن عصاره با ۲ میلی‌لیتر معرف نین هیدرین و ۲ میلی‌لیتر اسید استیک گلاسیسیال مخلوط گردید و یک ساعت در دمای ۱۰۰ درجه سانتی گراد حمام آب گرم قرار گرفت. بعد از این مدت جهت قطع انجام کلیه واکنش‌ها، لوله‌های محتوی مخلوط در حمام آب سرد قرار داده شدند. سپس ۴ میلی‌لیتر تولوئن به مخلوط اضافه شد و لوله‌ها به خوبی مخلوط شدند. با ثابت نگه داشتن لوله‌ها به مدت ۲۰-۱۵ دقیقه، دو لایه مجزا در آنها تشکیل شد. از فاز صورتی که حاوی تولوئن و پرولین بود برای اندازه‌گیری غلظت پرولین استفاده گردید. جذب این ماده در طول موج ۵۲۰ نانومتر تعیین و مقدار پرولین هر نمونه با استفاده از منحنی استاندارد پرولین، مقدار این ماده بر حسب میلی‌گرم بر گرم وزن خشک محاسبه و ارائه شد.

اندازه‌گیری غلظت یون‌ها: برای این منظور ۰/۳ گرم از اندام هوایی و ریشه خشک شده را در ۱۰ میلی‌لیتر اسید

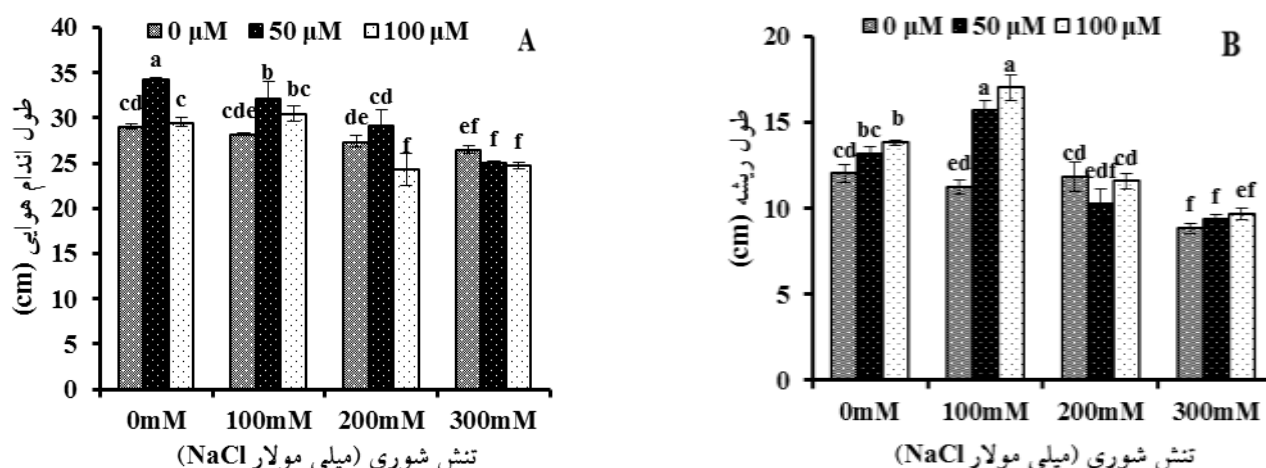


شکل ۱- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر وزن تر اندام هوایی (A)، وزن تر ریشه (B)، وزن خشک اندام هوایی (C) و وزن خشک ریشه (D) گیاه شیرین بیان. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می‌باشد. بارها نشان دهنده خطای استاندارد (SE) می‌باشند.

میلی مولار NaCl موجب بهبود معنی‌دار این صفات گردید و در سطوح شوری بالا (۲۰۰ و ۳۰۰ میلی مولار NaCl) مؤثر نبود (شکل‌های ۲A-B).

در این مطالعه با افزایش شوری وزن تر و خشک اندام هوایی، وزن تر ریشه و طول اندام هوایی و ریشه کاهش یافت در حالیکه وزن خشک ریشه گیاه شیرین بیان در پاسخ به شوری افزایش یافت. کاهش رشد گیاهان در اثر شوری ممکن است به دلیل اثرهای منفی پتانسیل اسمزی بالا ناشی از محیط رشد ریشه باشد که جذب آب و عناصر غذایی معدنی را کاهش داده و در نهایت منجر به کاهش رشد می‌گردد. همچنین کاهش رشد گیاه در اثر شوری می‌تواند در اثر کاهش انتقال فرآورده‌های فتوسنتزی به ریشه‌ها، کاهش ارتفاع و یا به دلیل بسته

۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار تیمار کلرید سدیم گردید (شکل ۱D). با توجه به نتایج به دست آمده به نظر می‌رسد پیش تیمار MeJA در سطح شوری بالا (۳۰۰ میلی مولار NaCl) در افزایش وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه مؤثر نبوده است. مطابق جدول تجزیه واریانس، تنش شوری و اثر متقابل شوری و MeJA بر طول اندام هوایی معنی‌دار بود ($P \leq 0.01$) اما اثر محلول پاشی MeJA بر این پارامتر اندازه‌گیری شده معنی‌دار نبود. بر خلاف طول اندام هوایی، طول ریشه به طور معنی‌داری تحت تأثیر شوری، MeJA و اثر متقابل آنها قرار گرفت ($P \leq 0.01$). تنش شوری موجب کاهش طول اندام هوایی و ریشه گردید که تنها در سطح شوری ۳۰۰ mM NaCl معنی‌دار بود. کاربرد MeJA تنها در سطح شاهد و شوری ۱۰۰



شکل ۲- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر طول اندام هوایی (A) و طول ریشه (B) گیاه شیرین بیان. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می باشد. بارها نشان دهنده خطای استاندارد (SE) می باشند.

و تنش‌ها می‌گردد (Fahad *et al.*, 2015). مطالعات نشان‌دهنده سطوح بالای جاسمونات در گیاهان مقاوم به شوری در مقایسه با گیاهان حساس به شوری می‌باشد (Kang *et al.*, 2005). به نظر می‌رسد جاسمونات‌ها باعث کاهش آثار مخرب شوری در فرآیند تثبیت کربن و ساخت پروتئین‌ها می‌گردند. همچنین تیمار خارجی جاسمونات ممکن است موجب تغییر در بیوسنتز هورمون‌های درون‌زا مانند آبسزیزیک اسید گردد که می‌تواند رهنمونی برای درک مکانیسم محافظت جاسمونات‌ها از گیاهان در برابر تنش شوری باشد، چرا که آبسزیزیک اسید نقش کلیدی در بیان ژن‌های پاسخ به تنش شوری ایفا می‌کند (Fahad *et al.*, 2015). MeJA با توجه به غلظت استفاده شده، گونه گیاهی و مرحله رشد تأثیرهای متفاوتی بر رشد و نمو گیاهان دارد (Reymond, 2000; Lorenzo, 2003). افزایش سطح برگ و وزن خشک اندام هوایی در گیاه بایونه تیمار شده با غلظت ۷۵ میکرومولار MeJA و همچنین افزایش وزن خشک هوایی در گیاه سویای تیمار شده با غلظت‌های ۱ و ۱۰ میکرومولار MeJA گزارش گردیده است (سلیمی و همکاران، ۱۳۹۳؛ کرامت و دانشمند، ۱۳۹۱).

محتوای نسبی آب برگ (RWC) نیز به طور معنی‌داری تحت تأثیر شوری، MeJA و اثر متقابل آنها قرار گرفت (جدول ۱). تنش شوری موجب کاهش معنی‌دار RWC تنها در سطوح

شدن جزئی یا کلی روزنه‌ها باشد (Munns and Tester, 2008). مهار کلی رشد اندام هوایی با ادامه رشد ریشه به عنوان یک سازش ریخت‌شناختی به تنش شوری یا آبی در نظر گرفته شده است (Saab *et al.*, 1990). همچنین یک افزایش نسبت ریشه به اندام هوایی در فصل رویشی در هالوفیت *Suaeda maritima* مشاهده شده است که ممکن است نتیجه‌ای از پیری و افزایش شوری خاک باشد (Dajic *et al.*, 1997). محلول پاشی ۵۰ میکرومولار MeJA در سطح ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl موجب افزایش طول اندام هوایی و ریشه و هر دو غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA در سطوح پایین شوری موجب افزایش وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی نسبت به تیمار شاهد گردید. جاسمونات‌ها تنظیم‌گرهای بسیار مهم سلول در فرآیند-های مختلف توسعه گیاهان، از جمله جوانه‌زنی بذر، رشد کالوس، رشد ریشه اولیه، گلدهی، ساخته شدن صمغ، شکل‌گیری پیاز و پیری هستند. بیوسنتز جاسمونات‌ها در برگ رخ دهد و مسیر مشابه بیوسنتز آن در ریشه نیز ثابت شده است. همچنین، اندامک‌های سلولی مانند کلروپلاست و پراکسیزوم محل اصلی بیوسنتز جاسمونات‌ها شناخته شده‌اند. جاسمونات‌ها به فعال شدن واکنش‌های دفاعی گیاه به تنش‌های مختلف زنده و غیر زنده منجر می‌شوند و کاربرد خارجی جاسمونات‌ها بطور مشابه سبب القای ژن‌های مرتبط با مقاومت به بیماری‌ها

جدول ۱- تجزیه واریانس اثر پیش تیمار متیل جاسمونات و سطوح شوری بر برخی شاخص‌های رشدی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه شیرین بیان

| TChl | Chlb | Chla | RWC | L _R | L _S | DW _R | DW _S | FW _R | FW _S | Df | منابع تغییرات |
|---------|---------------------|--------|--------|----------------|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----|------------------|
| ۰/۱۰۶** | ۰/۰۸۲** | ۰/۰۸** | ۰/۰۰۳* | ۱۲/۵۴** | ۴/۴۲ ^{ns} | ۰/۰۰۹** | ۰/۰۰۶** | ۰/۰۱** | ۰/۰۴** | ۲ | MJ |
| ۰/۰۷۶** | ۰/۰۰۷ ^{ns} | ۰/۱۳** | ۰/۱۴** | ۴۷/۹۲** | ۶۲/۳۲** | ۰/۰۰۴** | ۰/۰۱** | ۰/۰۴** | ۰/۲۶** | ۳ | S |
| ۰/۰۹** | ۰/۰۳۷** | ۰/۰۶** | ۰/۰۱** | ۶/۶۳** | ۱۸/۰۹** | ۰/۰۰۷** | ۰/۰۰۴** | ۰/۰۱** | ۰/۰۴** | ۶ | MJ×S |
| ۰/۰۰۵ | ۰/۰۰۷ | ۰/۰۰۸ | ۰/۰۰۱ | ۰/۹۱ | ۱/۶۰ | ۰/۰۰۰۲ | ۰/۰۰۰۲ | ۰/۰۰۱ | ۰/۰۰۶ | ۲۴ | اشتباه آزمایشی |
| ۱۰/۰۶ | ۱۸/۳۵ | ۱۱/۳۴ | ۴/۵۱ | ۷/۹۶ | ۴/۴۶ | ۱۳/۷۴ | ۷/۲۶ | ۱۵/۶۱ | ۱۱/۶۹ | | ضریب تغییرات (%) |

ادامه جدول ۱-

| Na/K _R | Na/K _S | P _R | P _S | SS _R | SS _S | Car | TChl | Chlb | Df | منابع تغییرات |
|-------------------|-------------------|----------------|--------------------|--------------------|-----------------|-------|---------|---------------------|----|------------------|
| ۲/۱۳۲** | ۰/۱۱۲** | ۰/۱** | ۰/۱۵ ^{ns} | ۴/۲۵ ^{ns} | ۵/۹۳** | ۲/۶۵* | ۰/۱۰۶** | ۰/۰۸۲** | ۲ | MJ |
| ۱/۳۸۷** | ۰/۲۱۷** | ۴/۷** | ۱/۱۸** | ۲/۵۱ ^{ns} | ۳/۲۹** | ۲/۳۳* | ۰/۰۷۶** | ۰/۰۰۷ ^{ns} | ۳ | S |
| ۰/۵۵۶** | ۰/۱۵۳** | ۰/۱۶** | ۰/۲۳* | ۲/۸۵ ^{ns} | ۶/۰۳** | ۲/۰۸* | ۰/۰۹** | ۰/۰۳۷** | ۶ | MJ×S |
| ۰/۰۸ | ۰/۰۰۴ | ۰/۰۰۸ | ۰/۰۷ | ۱/۸۴ | ۰/۲۸ | ۰/۶۸ | ۰/۰۰۵ | ۰/۰۰۷ | ۲۴ | اشتباه آزمایشی |
| ۹/۷۵ | ۱۸/۴۳ | ۵/۹۸ | ۲۸/۷ | ۷/۶۲ | ۱۷/۶۹ | ۶/۰۲ | ۱۰/۰۶ | ۱۸/۳۵ | | ضریب تغییرات (%) |

ادامه جدول ۱-

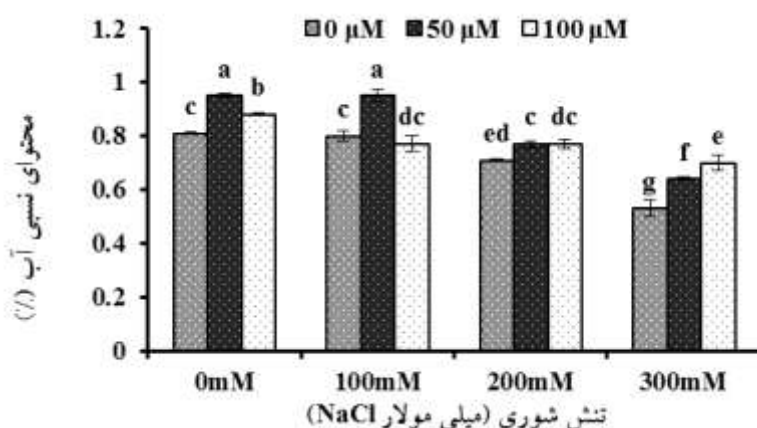
| Mg _R | Ca _R | K _R | Na _R | Mg _S | Ca _S | K _S | Na _S | Df | منابع تغییرات |
|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|----|------------------|
| ۰/۰۱* | ۲/۲۹** | ۱۶۲/۶** | ۱۵۷/۸** | ۰/۱۲** | ۴/۹۵** | ۶۰/۳** | ۱۵۰/۴** | ۲ | MJ |
| ۰/۲۸** | ۳/۵۲** | ۱۱۶/۲** | ۱۷/۰** | ۰/۰۴** | ۱/۶۹** | ۱۳۱/۷** | ۱۳۲/۸** | ۳ | S |
| ۰/۲۴** | ۰/۴۳** | ۳۷/۵** | ۱۸/۵** | ۰/۰۹** | ۲/۴۲** | ۳۶۰/۹** | ۲۰/۸** | ۶ | MJ×S |
| ۰/۰۰۶ | ۰/۰۰۷ | ۰/۵۹ | ۰/۰۹ | ۰/۰۰۶ | ۰/۰۱ | ۲/۳۶ | ۰/۵۹ | ۲۴ | اشتباه آزمایشی |
| ۳/۶۰ | ۳/۵۴ | ۶/۲۵ | ۳/۶۳ | ۳/۱۷ | ۱/۷۸ | | | | ضریب تغییرات (%) |

ns و * و **: به ترتیب نشان دهنده‌ی عدم معنی‌دار بودن، معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد، FW_S: وزن تر اندام هوایی، FW_R: وزن تر خشک اندام هوایی، DW_S: وزن خشک اندام هوایی، DW_R: وزن خشک ریشه، LS: طول اندام هوایی، L_R: طول ریشه، RWC: محتوای نسبی آب برگ، Chla: کلروفیل a برگ، Chlb: کلروفیل b برگ، TChl: کلروفیل کل برگ، Car: کاروتنوئید برگ، SS_S: قند محلول اندام هوایی، SS_R: قند محلول ریشه، P_S: پرولین اندام هوایی، P_R: پرولین ریشه، Na/K_S: نسبت سدیم به پتاسیم اندام هوایی، Na/K_R: نسبت سدیم به پتاسیم ریشه، Na_S: سدیم اندام هوایی، K_S: پتاسیم اندام هوایی، Ca_S: کلسیم اندام هوایی، Mg_S: منیزیم اندام هوایی، Na_R: سدیم ریشه، K_R: پتاسیم ریشه، Ca_R: کلسیم ریشه، Mg_R: منیزیم ریشه، S: شوری، MJ: متیل جاسمونات.

شاهد شد (شکل ۳).

در این پژوهش مشاهده شد که در اثر افزایش شوری RWC کاهش یافت. این کاهش ناشی از کاهش جذب آب برای تنظیم اسمزی در پی تنش شوری می‌باشد (Ashraf and Tufail, 1995). از طرف دیگر افزایش تجمع یون‌ها به ویژه

شوری ۲۰۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl گردید. پیش تیمار ۵۰ میکرومولار MeJA موجب افزایش معنی‌دار RWC در سطوح شاهد، ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار NaCl گردید. همچنین کاربرد هر دو سطح ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار متیل جاسمونات باعث افزایش RWC در سطح ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl در مقایسه با



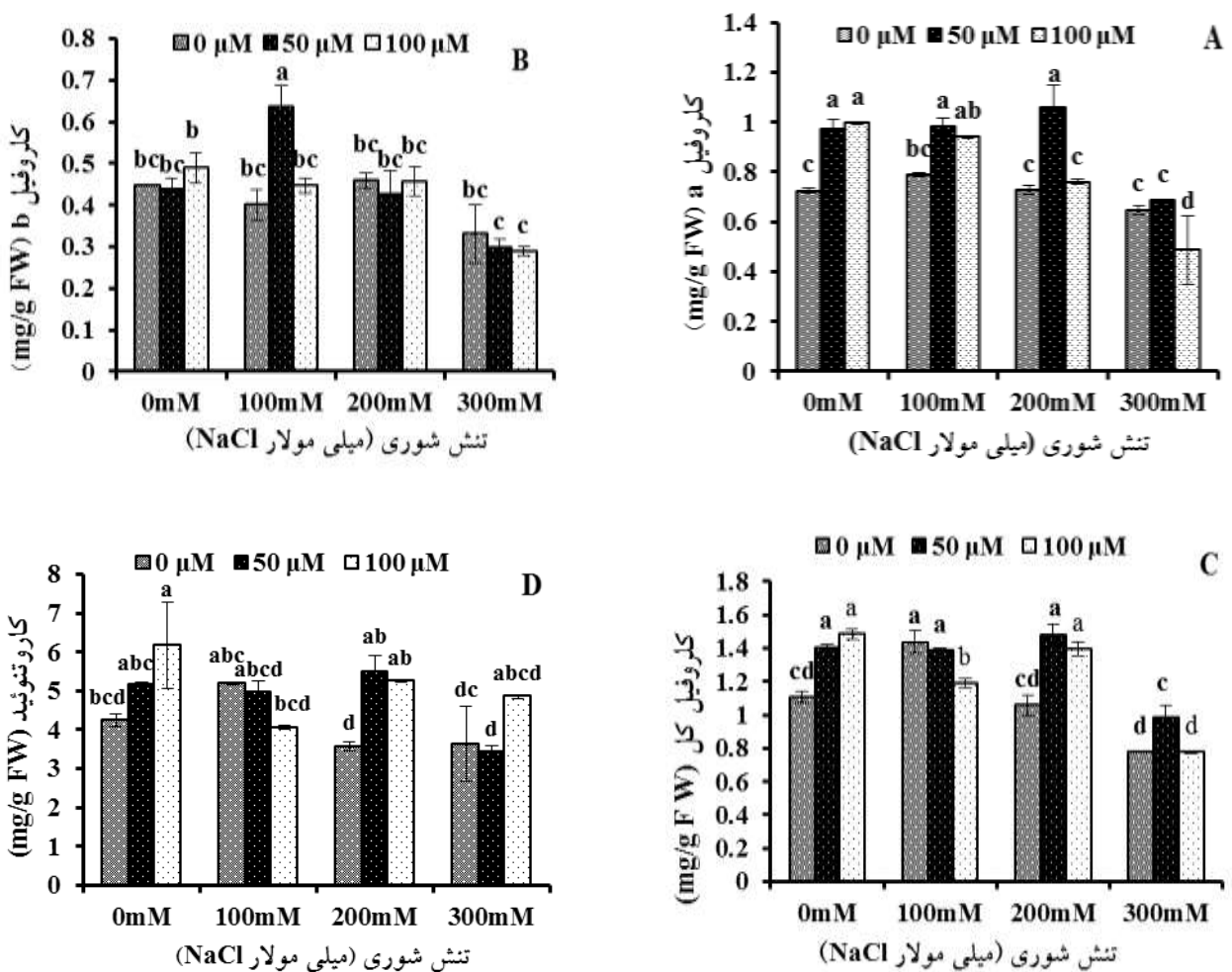
شکل ۳- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر محتوای نسبی آب برگ گیاه شیرین بیان. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می باشد. بارها نشان دهنده خطای استاندارد (SE) می باشند.

محلول پاشی با MeJA در سطوح شوری ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار NaCl موجب افزایش معنی دار میزان کلروفیل a شد اما تنها پیش تیمار با ۵۰ میکرومولار MeJA در سطح شوری ۱۰۰ میلی مولار NaCl، میزان کلروفیل b را به طور معنی داری افزایش داد (شکل های A-B). شوری در سطح ۱۰۰ میلی مولار NaCl موجب افزایش محتوای کلروفیل کل و کاروتنوئیدها نسبت به شاهد گردید. در سطح ۲۰۰ و ۳۰۰ میلی مولار NaCl میزان کلروفیل کل و کاروتنوئیدها تفاوت معنی داری با شاهد نشان نداد. همچنین محلول پاشی MeJA بر روی گیاه تا سطح شوری ۲۰۰ میلی مولار NaCl موجب افزایش کلروفیل کل نسبت به شاهد گردید. افزایش معنی دار میزان کاروتنوئید با کاربرد برگی MeJA تنها و همچنین کاربرد آن در سطح شوری ۲۰۰ میلی مولار NaCl مشاهده شد (شکل های C-D).

در مطالعه حاضر افزایش شوری موجب کاهش غلظت کلروفیل ها و کاروتنوئیدها گردید به طوریکه کمترین میزان در سطح شوری ۳۰۰ میلی مولار NaCl مشاهده شد، ولی این تغییرات نسبت به سطح شاهد معنی دار نبود. نتایج مشابه توسط برخی از محققین گزارش شده است (Fedina and Tsonev, 1997; Qiu et al., 2014). در این مطالعه محلول پاشی غلظت های ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA بر روی گیاه موجب افزایش مقدار کلروفیل a، کل و محتوای کاروتنوئیدها تا سطح شوری ۲۰۰ میلی مولار NaCl شد. در مورد نقش MeJA بر

سدیم و کلر می تواند در کاهش میزان نسبی آب مؤثر باشد (Munns et al., 2006). کاهش محتوای نسبی آب یک مکانیسم تنظیم اسمزی در جهت تغلیظ شیره سلولی می باشد که بطور مشترک در شورپسندها تحت شرایط شوری و گونه های حساس تحت تنش خشکی به وقوع می پیوندد (Gillen et al. 1984). همچنین پیش تیمار ۵۰ میکرومولار MeJA موجب افزایش معنی دار محتوای نسبی آب برگ در سطوح شاهد و شوری کم و متوسط (۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار NaCl) گردید. در توافق با این نتیجه مطرح شده است کاربرد MeJA، RWC برگ گیاه نخود فرنگی را تحت شرایط شوری افزایش داد (Fedina and Tsonev, 1997). Ma و همکاران (۲۰۱۴) اظهار داشتند که کاربرد خارجی MeJA کارایی استفاده آب را از طریق کاهش هدایت روزنه ای و میزان تعرق بهبود می دهد.

رنگیژه های فتوسنتزی: تجزیه واریانس رنگیژه های فتوسنتزی نشان داد که شوری، محلول پاشی MeJA و میان کنش آنها اثر معنی داری بر میزان کلروفیل a، کلروفیل کل ($P \leq 0/01$) و کاروتنوئیدها ($P \leq 0/05$) داشت اما میزان کلروفیل b تنها تحت تأثیر MeJA و اثر متقابل شوری و MeJA قرار گرفت (جدول ۱). افزایش شوری موجب کاهش غلظت کلروفیل ها و کاروتنوئیدها گردید به طوریکه کمترین میزان در سطح شوری ۳۰۰ میلی مولار NaCl مشاهده شد، ولی این تغییرات نسبت به سطح شاهد معنی دار نبود ($P \leq 0/01$).

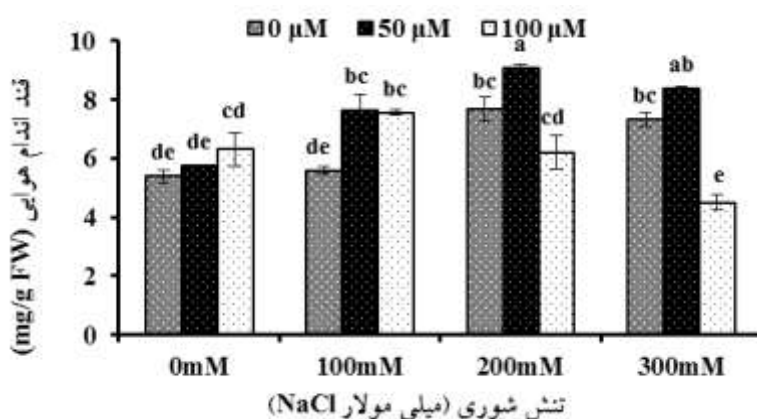


شکل ۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان کلروفیل a (A)، کلروفیل b (B)، کلروفیل کل (C) و کاروتنوئید (D) گیاه شیرین بیان. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می‌باشد. بارها نشان دهنده خطای استاندارد (SE) می‌باشند.

را به کار می‌برند. JA و MeJA از طریق تنظیم واکنش اکسایشی و القای دفاع‌های آنتی اکسیدانت (مانند کاروتنوئیدها) در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی درگیر می‌شوند (Wu et al. 2012; Chen et al. 2014).

قندهای محلول و پرولین: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که شوری ($P \leq 0/01$)، محلول‌پاشی MeJA ($P \leq 0/01$) و برهمکنش آنها ($P \leq 0/05$) بر محتوای قندهای محلول اندام هوایی معنی‌دار بود اما اثر این فاکتورها بر محتوای قندهای محلول ریشه با اطمینان ۹۵ درصد معنی‌دار نبود (جدول ۱). با توجه به شکل ۵، با افزایش شوری محتوای قندهای محلول اندام هوایی به طور معنی‌داری افزایش یافت.

مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی نتایج متفاوتی ذکر شده است. Ueda و Saniewski (۲۰۰۶) گزارش کرده‌اند که در لاله در حضور نور و با استفاده از MeJA تشکیل کلروفیل a و b تحریک شده است (Ueda and Saniewski, 2006). این محققین اظهار نموده‌اند که MeJA در بیان یکسری از ژن‌های آنزیم‌های کلیدی در بیوسنتز کلروفیل از طریق تشکیل آمینولولینیک اسید دخالت دارد. در تحقیقی دیگر گزارش شده است که جاسمونات در غلظت ۰/۱ میکرومولار باعث ترمیم رنگیزه‌های فتوسنتزی از جمله کلروفیل a و کاروتنوئیدها در نوعی عدسک آبی گردید (Piotrowska et al., 2010). برای مقابله با اثرات مضر ROS، گیاهان سیستم آنتی اکسیدانتی



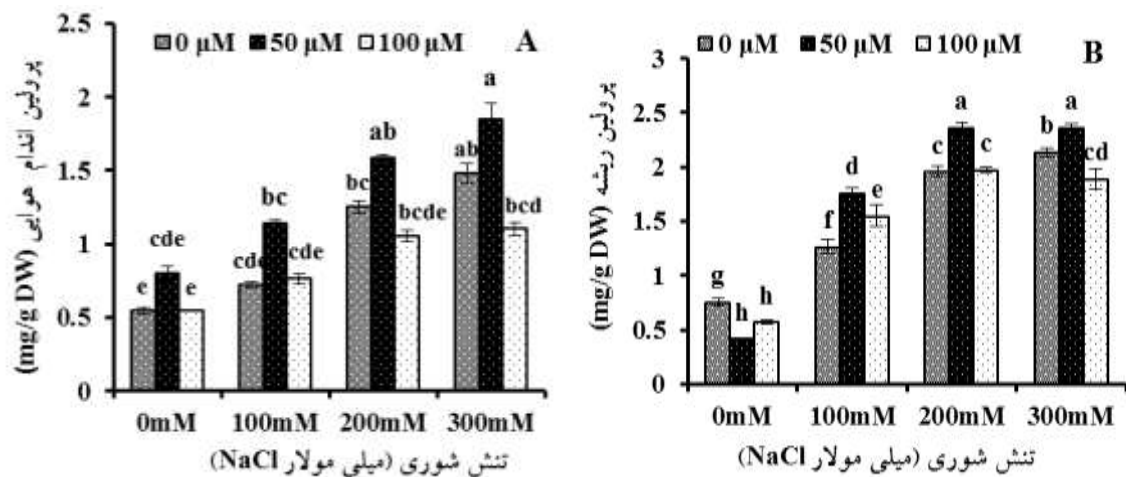
شکل ۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان قند محلول اندام هوایی گیاه شیرین بیان. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می باشد. بارها نشان دهنده خطای استاندارد (SE) می باشند.

جاسمونات تأثیر معنی داری بر میزان پرولین اندام هوایی داشت ولی اثر اصلی متیل جاسمونات بر این پارامتر معنی دار نبود. تنش شوری موجب افزایش معنی دار پرولین اندام هوایی و ریشه گردید به طوریکه بیشترین میزان پرولین در سطوح شوری بالا مشاهده شد. همچنین تنها کاربرد ۵۰ میکرومولار MeJA موجب افزایش پرولین اندام هوایی و ریشه گردید در صورتیکه پیش تیمار ۱۰۰ میکرومولار MeJA در این مورد مؤثر نبود (شکل های A-B ۶).

پرولین به عنوان یک ماده محافظت کننده غیرسمی، جهت تنظیم اسمزی در شرایط شوری و سایر تنش های محیطی مطرح است (Cayley *et al.*, 1992). همچنین پرولین تجمع یافته در گیاهان، باعث افزایش ظرفیت آنتی اکسیدانی و خشی سازی رادیکال های آزاد هیدروکسیل می گردد (Smirnov and Cumbe, 1989). در این پژوهش چنانچه اشاره شد با افزایش سطح شوری بر مقدار پرولین اندام هوایی و ریشه گیاه شیرین بیان افزوده شد. تجمع بالایی از یون های سدیم، کربوهیدرات محلول و پرولین در گیاهان متحمل به شوری تا حدی تحمل به شوری بالای آنها را توضیح دهد و تجمع این مواد محلول سازگارکننده و یون های خاص در پاسخ به تنش اسمزی نشان دهنده پاسخ انطباقی گیاهان به تنش شوری و خشکی است. کاربرد تیمار ۵۰ میکرومولار MeJA سبب افزایش میزان پرولین بخش هوایی گردید ولی این افزایش در مقایسه با گیاهان شاهد بدون کاربرد

همچنین محلول پاشی غلظت ۵۰ میکرومولار MeJA نیز موجب افزایش مقدار قندهای محلول اندام هوایی در تمام سطوح شوری گردید. محلول پاشی متیل جاسمونات با غلظت ۱۰۰ میکرومولار تنها در گیاهان تحت تیمار ۱۰۰ میلی مولار نمک کلرید سدیم اثر مثبت معنی داری را نشان داد. افزایش قندهای محلول اندام هوایی در اثر محلول پاشی MeJA و تنش شوری در گیاه شیرین بیان مشاهده شد اما میزان قند محلول ریشه تحت تأثیر این عوامل قرار نگرفت. کربوهیدرات هایی مانند قندها و نشاسته در تنش شوری تجمع می یابند که عمل مهم آنها محافظت اسمزی، فشار اسمزی، ذخیره کربن و جابجایی کردن رادیکال هاست. گزارش های متعددی حاکی از افزایش قندهای محلول در سلول های گیاهی تحت تنش شوری وجود دارد (Ashraf and Tufail, 1995; Sheteawi, 2007; Khosravinejad *et al.*, 2009). همچنین نتایج ما نشان داد که کاربرد ۵۰ میکرومولار MeJA در تمام سطوح شوری، قندهای محلول اندام هوایی را افزایش داد. به نظر می رسد که کاربرد MeJA، انباشتگی برخی از محلول های سازگارکننده مانند قندهای محلول، پلی ساکاریدها و کربوهیدرات های کل را در گیاهان القا می کند.

با توجه به جدول تجزیه واریانس یک، میزان پرولین ریشه به طور معنی داری تحت تأثیر شوری، MeJA و اثر متقابل آنها قرار گرفت ($P \leq 0.01$). شوری و اثر متقابل شوری و متیل



شکل ۶- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر محتوای پرولین اندام هوایی (A) و ریشه (B) گیاه شیرین بیان. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می‌باشد. بارها نشان دهنده خطای استاندارد (SE) می‌باشند.

کلسیم موجب کاهش اثر سمیت سدیم می‌شود. همچنین این یون در انتقال پیام تنش شوری نقش مهمی دارد. در مطالعه‌ای که بر روی گیاه برنج در شرایط تنش شوری انجام شد مشاهده شد که کاربرد اسید جاسمونیک سبب افزایش در سطوح Ca^{2+} و Mg^{2+} و نیز افزایش اندکی در سطوح K^+ گردید (Kang et al., 2005). نتایج این تحقیق نشان دهنده آن است که در تیمار بدون متیل جاسمونات غلظت کلسیم بخش هوایی تا سطح ۲۰۰ روند افزایشی دارد. به نظر می‌رسد علت این پدیده کاهش رشد بخش هوایی و وقوع اثر تغلیظ (Marschner, 1995) باشد (نجفی و سرهنگ‌زاده، ۱۳۹۱). تحت چنین شرایطی سرعت جذب و انتقال کلسیم بیش از رشد بخش هوایی بوده و در نتیجه غلظت کلسیم بخش هوایی افزایش یافته است. افزایش غلظت کلسیم بخش هوایی بر اثر افزایش سطوح شوری بطور مشابه در لوبیای سودانی (Waheed et al., 2006) و انبه (Duran Zuazo et al., 2004) گزارش شده است. با افزایش سدیم محلول در بستر رشد، به دلیل رقابت سدیم با کلسیم در جذب، غلظت کلسیم بخش هوایی کاهش می‌یابد. احتمالاً سدیم از حرکت شعاعی کلسیم از محلول بیرونی به آوند چوبی ریشه با اشغال نمودن مکان‌های تبادل در آپوپلاست جلوگیری می‌کند (نجفی و سرهنگ‌زاده، ۱۳۹۱). در شرایط تعرق اندک میزان جریان شیره خام از ریشه‌ها به بخش هوایی

۵۰ متیل جاسمونات معنی دار نبود در حالیکه تیمار میکرومولار MeJA موجب افزایش معنی دار ($P \leq 0.01$) پرولین در ریشه‌های شیرین بیان نسبت به گیاهان شاهد شد. سلیمی و همکاران (۲۰۱۶) نیز مطابق با این نتایج نشان دادند که محتوای پرولین در گیاه بابونه در اثر محلول پاشی غلظت ۷۵ میکرومولار MeJA افزایش یافت. در واقع تجمع پرولین در اثر کاربرد MeJA می‌تواند به علت القای آنزیم سنتز کننده پرولین باشد (Fedina and Benderliv, 2000).

غلظت کلسیم و منیزیم بخش هوایی و ریشه‌ها: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها حاکی از آن بود که غلظت کلسیم و منیزیم در اندام هوایی و ریشه به طور معنی داری ($P \leq 0.01$) تحت تأثیر محلول پاشی با متیل جاسمونات، تنش شوری و اثر متقابل این دو عامل قرار گرفت (جدول ۱). بیشترین غلظت کلسیم در اندام هوایی در تیمار سطح ۲۰۰ میلی‌مولار شوری و سطح شاهد متیل جاسمونات و کمترین در تیمار شاهد شوری و سطح ۱۰۰ میکرومولار متیل جاسمونات مشاهده گردید. بیشترین غلظت کلسیم در ریشه نیز در تیمار سطح شاهد شوری و سطح ۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات و کمترین در تیمار سطح شوری ۳۰۰ میلی‌مولار و سطح ۱۰۰ میکرومولار متیل جاسمونات مشاهده گردید (جدول ۲). تحقیقات نشان می‌دهد که کلسیم نقش مهمی در سازگاری به تنش دارد.

جدول ۲- مقایسه میانگین‌های اثر متیل جاسمونات و شوری بر غلظت سدیم، پتاسیم، کلسیم و منیزیم بخش هوایی و ریشه گیاه شیرین بیان.

| شوری (mM) | متیل جاسمونات (μM) | غلظت سدیم بخش هوایی | غلظت پتاسیم بخش هوایی | غلظت کلسیم بخش هوایی | غلظت منیزیم بخش هوایی | غلظت سدیم ریشه | غلظت پتاسیم ریشه | غلظت کلسیم ریشه | غلظت منیزیم ریشه |
|-----------|--------------------|--------------------------|--------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|
| ۰ | ۰ | ۱/۵۷±۰/۲۷ ^{***} | ۳۴/۷۱±۱/۱۵ ^b | ۶/۱۵±۰/۱۱ ^c | ۲/۲۵±۰/۰۵ ^c | ۳/۱۲±۰/۰۲ ^g | ۱۸/۳۲±۰/۰۸ ^b | ۳/۱۵±۰/۰۵ ^b | ۲/۱±۰/۰۵ ^{de} |
| ۵۰ | ۵۰ | ۵/۰۸±۰/۰۵ ^g | ۳۰/۰۵±۱/۷۳ ^d | ۵/۹۱±۰/۰۸ ^d | ۲/۷۷±۰/۱۱ ^a | ۸/۷۹±۰/۰۵ ^d | ۱۳/۴۴±۰/۰۵ ^c | ۳/۳±۰/۰۵ ^a | ۲/۴±۰/۰۵ ^b |
| ۱۰۰ | ۱۰۰ | ۸/۱±۰/۰۵ ^d | ۲۱/۷۸±۰/۲۸ ^f | ۴/۴±۰/۰۵ ^e | ۲/۵۵±۰/۰۵ ^b | ۱۳/۴۹±۰/۰۷ ^a | ۱۱/۱۱±۰/۰۸ ^d | ۳/۰۶±۰/۱۴ ^{bcd} | ۲/۵۵±۰/۱۴ ^a |
| ۰ | ۰ | ۲/۳۴±۰/۳۲ ^f | ۳۳/۴۸±۰/۳۷ ^{bc} | ۶±۰/۰۵ ^{cd} | ۲/۷±۰/۰۵ ^a | ۲/۴۸±۰/۰۸ ^b | ۲۰/۵۱±۰/۳۳ ^a | ۳/۱۲±۰/۰۰۵ ^{bc} | ۲/۲۵±۰/۰۰۵ ^c |
| ۵۰ | ۱۰۰ | ۶/۹۹±۰/۲۶ ^d | ۲۷/۱۵±۰/۸۷ ^e | ۶/۶±۰/۰۵ ^b | ۲/۸۷±۰/۰۵ ^a | ۶/۵۶±۰/۰۶ ^e | ۱۱/۲۸±۰/۳۳ ^d | ۲/۹۵±۰/۱۱ ^d | ۲/۴±۰/۱۱ ^b |
| ۱۰۰ | ۱۰۰ | ۱۳/۴۵±۱/۲ ^b | ۱۸/۶۶±۰/۴ ^g | ۴/۶۵±۰/۰۵ ^e | ۲/۴±۰/۰۱ ^b | ۱۱/۲۳±۰/۳۲ ^c | ۱۰/۴۹±۰/۰۵ ^d | ۱/۹۲±۰/۰۳ ^c | ۲/۰۲±۰/۰۲۳ ^{de} |
| ۰ | ۰ | ۱/۶۹±۰/۰۲۹ ^f | ۶/۱۵±۱/۴۴ ^h | ۷/۱۱±۰/۱۱ ^a | ۲/۸۷±۰/۰۲ ^a | ۳/۸۴±۰/۱۴ ^f | ۲۰/۱۷±۰/۲۹ ^a | ۲/۹۷±۰/۰۵ ^{cd} | ۲/۴±۰/۰۵ ^d |
| ۵۰ | ۲۰۰ | ۴/۲۹±۰/۲۳ ^c | ۲۲/۰۳±۰/۸۷ ^f | ۴/۸۶±۰/۱۱ ^f | ۲/۵۵±۰/۰۵ ^b | ۱۱/۴۳±۰/۲۴ ^c | ۱۴/۶۵±۰/۰۹ ^c | ۱/۷۷±۰/۰۰۵ ^f | ۱/۸±۰/۰۰۵ ^g |
| ۱۰۰ | ۱۰۰ | ۱۰/۷۳±۰/۰۵ ^c | ۳۱/۶۲±۰/۰۵ ^{cd} | ۶/۵۷±۰/۰۵ ^b | ۲/۴۷±۰/۰۵ ^b | ۱۱/۹۶±۰/۲۳ ^b | ۶/۶۱±۰/۱۳ ^{ef} | ۱/۶۲±۰/۰۳ ^g | ۲/۲±۰/۰۳ ^c |
| ۰ | ۰ | ۱۱/۰۷±۰/۰۵ ^h | ۱۸/۵۸±۰/۰۵ ^g | ۵/۵۴±۰/۰۵ ^e | ۲/۴۷±۰/۰۲ ^b | ۸/۵۶±۰/۱۱ ^d | ۵/۹۷±۰/۴ ^f | ۲/۰۱±۰/۰۵ ^e | ۱/۹±۰/۰۵ ^f |
| ۵۰ | ۳۰۰ | ۱۶/۴±۱/۱۵ ^e | ۲۲/۰۸±۰/۰۵ ^f | ۵/۶۴±۰/۰۵ ^e | ۲/۵±۰/۰۵ ^b | ۱۲/۴۳±۰/۲۹ ^b | ۷/۰۲±۰/۳۰ ^{ef} | ۲/۰۱±۰/۰۵ ^e | ۲/۱۷±۰/۰۵ ^{cd} |
| ۱۰۰ | ۱۰۰ | ۱۲/۶۳±۰/۳۹ ^b | ۳۸/۸۳±۰/۰۵ ^h | ۴/۳۸±۰/۱۱ ^h | ۲/۴±۰/۰۱ ^b | ۹/۰۷±۰/۰۴ ^d | ۷/۶۷±۰/۱۳ ^c | ۱/۲±۰/۱۱ ^h | ۱/۶±۰/۱۱ ^b |

* واحد غلظت عناصر میلی گرم بر گرم ماده خشک گیاهی می باشد.

** حروف لاتین غیر مشابه در هر ستون بیانگر تفاوت معنی دار می باشد (آزمون دانکن، $P < 0.05$).

مشاهده گردید (جدول ۲). افزایش غلظت منیزیم در گیاهان بدون کاربرد متیل جاسمونات با افزایش سطوح شوری (نسبت به گیاهان شاهد بدون شوری) بطور مشابه با کلسیم می تواند در ارتباط با کاهش رشد بخش هوایی و وقوع اثر تغلیظ باشد. همچنین کاربرد تیمار متیل جاسمونات به شکل چشمگیری غلظت منیزیم بخش هوایی و ریشه‌ها را در سطح بدون شوری افزایش داد. افزایش غلظت منیزیم با کاربرد فیتوهورمون‌ها توسط Farouk و همکاران (۲۰۱۱) گزارش شده است.

غلظت سدیم و پتاسیم بخش هوایی و ریشه‌ها و نسبت سدیم به پتاسیم: نتایج حاصل از تجزیه داده‌ها نشان داد که غلظت سدیم، پتاسیم و نسبت سدیم به پتاسیم هم در ریشه و هم در اندام هوایی تحت تأثیر معنی دار ($P < 0.01$) شوری و محلول پاشی و برهم کنش این دو عامل قرار گرفت (جدول ۱). کمترین غلظت سدیم در اندام هوایی در تیمار شاهد (سطح شاهد شوری و عدم کاربرد متیل جاسمونات) و بیشترین در تیمار سطح شوری ۳۰۰ میلی مولار و سطح ۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات مشاهده شد. گیاهانی که در سطح ۳۰۰ میلی

با فشار ریشه تعیین می شود. بالا بودن پتانسیل اسمزی محلول خاک در شرایط شوری، فشار ریشه و میزان ورود کلسیم را به بخش هوایی کاهش می دهد (Marschner, 1995). افزایش چشمگیر بیوماس بخش هوایی با کاربرد متیل جاسمونات (به ویژه با کاربرد غلظت ۵۰ میکرومولار تا سطح ۲۰۰ میلی مولار کلرید سدیم)، که متعاقباً افزایش میزان تبخیر و تعرق را به دنبال دارد، می تواند دلیلی برای افزایش جذب کلسیم با کاربرد تیمار متیل جاسمونات باشد. به نظر می رسد کمتر بودن غلظت کلسیم بخش هوایی در تیمارهای تحت کاربرد متیل جاسمونات نسبت به عدم کاربرد آن، به دلیل اثر رقت باشد.

بیشترین محتوای منیزیم در اندام هوایی در تیمارهای شاهد شوری و سطح ۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات، سطوح ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار و سطح شاهد متیل جاسمونات مشاهده شد که تفاوت میان آنها معنی داری نبود (جدول ۲). بیشترین غلظت منیزیم در ریشه نیز در تیمار شاهد شوری و سطح ۱۰۰ میکرومولار متیل جاسمونات و کمترین در تیمار سطح شوری ۳۰۰ میلی مولار و سطح ۱۰۰ میکرومولار متیل جاسمونات

ریشه در سطوح شوری ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار NaCl همانند شاهد بود و در سطح شوری ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl به طور معنی‌داری افزایش یافت. با توجه به نتایج به دست می‌رسد گیاه شیرین‌بیان از طریق سازوکارهایی قادر است این نسبت را تا سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار در سطح شاهد ثابت نگه دارد. پیش تیمار ۱۰۰ میکرومولار MeJA در سطح ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl موجب کاهش معنی‌دار نسبت سدیم به پتاسیم اندام هوایی و ریشه گردید اما کاربرد هر دو غلظت MeJA در سطوح شوری پایین‌تر از ۳۰۰ میلی‌مولار نمک کلرید سدیم موجب افزایش این نسبت گردید (شکل VA-B).

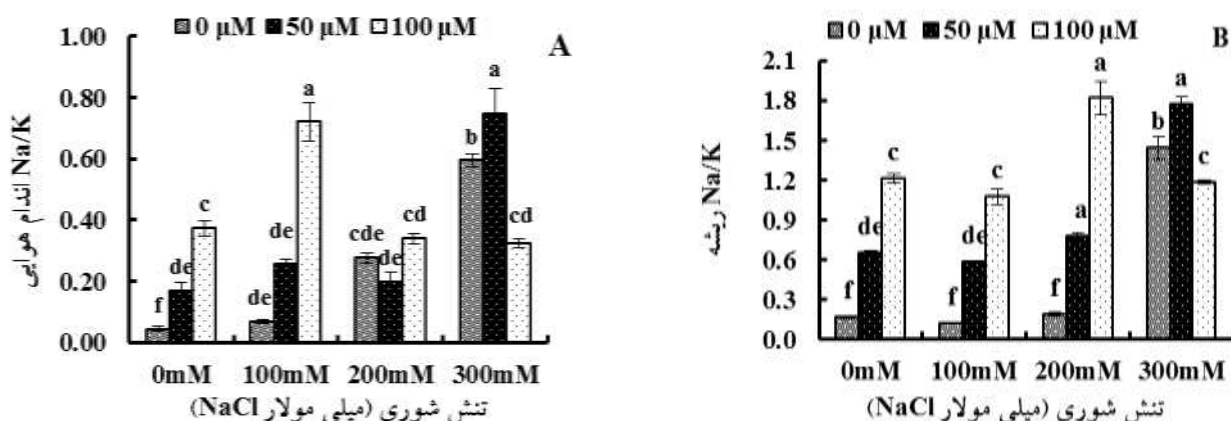
ارقام زراعی متحمل به شوری با داشتن مقادیر کمتر سدیم و همچنین دارا بودن مقادیر بیشتر پتاسیم، نسبت سدیم به پتاسیم کمتری به خود اختصاص می‌دهند. نسبت سدیم به پتاسیم از عوامل تعیین‌کننده حساسیت به شوری و بیانگر میزان جذب پتاسیم در طی بالارفتن غلظت سدیم در محیط ریشه است. جذب کمتر پتاسیم نشان از ممانعت تنش شوری از جذب پتاسیم توسط گیاه دارد.

تحمل بافت برگ به غلظت‌های بالای Na^+ ، به وضوح یک مکانیسم تطبیقی برای گیاهان نمک‌دوست و گلیکوفایت‌هایی مانند جو می‌باشد که می‌توانند غلظت حداقل ۴۰۰ میلی‌مولار Na^+ در برگ را تحمل کنند. غلظت بالای سدیم و کلر همراه آن امکان سازش اسمزی و حفظ تورژسانس در برابر شوری بالای خاک را برای این گیاهان پدید می‌آورد که ارزان‌ترین شکل سازگاری اسمزی است. تجمع یونها در واکنش‌ها موجب تسهیل تنظیم اسمزی که برای آماس ضروری است را فراهم می‌سازد و متعاقب آن سبب توسعه سلول می‌گردد (Hasegawa et al., 2013). گیاهان نمک‌دوست ظرفیت قابل توجهی برای تجمع یون‌های غیرآلی، عمدتاً Na^+ و K^+ دارند و همچنین تحمل بالایی به یون‌های انباشته شده در بافت‌ها نشان می‌دهند. فشار اسمزی در شیره برگ سلول یک شورپسند معمولاً دو تا سه برابر بالاتر از فشار اسمزی در محلول خاک است که در جهت ایجاد اختلاف پتانسیل آب بین خاک و بافت‌های فتوسنتز کننده می‌باشد. بدین معنی که یک تفاوت

مولار NaCl قرار داشتند بیشترین غلظت سدیم را در بخش هوایی دارا بودند (جدول ۲). در این بررسی با افزایش سطح شوری در اندام هوایی غلظت یون سدیم افزایش یافت. همچنین در ریشه غلظت یون سدیم در سطوح شوری ۲۰۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار NaCl نسبت به شاهد به طور معنی‌داری افزایش یافت اما در سطح شوری ۱۰۰ میلی‌مولار کاهش پیدا کرد.

بیشترین غلظت پتاسیم در اندام هوایی در تیمارهای سطح شوری ۳۰۰ میلی‌مولار و سطح ۱۰۰ میکرومولار متیل جاسمونات و کمترین در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار و سطح شاهد متیل جاسمونات مشاهده گردید (جدول ۲). بیشترین غلظت پتاسیم در ریشه نیز در تیمار سطح شوری ۱۰۰ میلی‌مولار و سطح شاهد متیل جاسمونات و کمترین در تیمار سطح شوری ۳۰۰ میلی‌مولار و سطح شاهد متیل جاسمونات مشاهده گردید (جدول ۲). با افزایش شوری کاهش معنی‌داری در غلظت پتاسیم اندام هوایی دیده شد اما در ریشه در سطح ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار NaCl غلظت پتاسیم نسبت به شاهد افزایش یافت و در غلظت ۳۰۰ میلی‌مولار کاهش معنی‌داری در غلظت پتاسیم ریشه مشاهده شد. کاربرد متیل جاسمونات اثر مثبتی بر غلظت پتاسیم ریشه نداشت و حتی موجب کاهش غلظت پتاسیم در ریشه گیاه گردید به جز یک استثنا که در سطح ۳۰۰ میلی‌مولار شوری که محلول‌پاشی متیل جاسمونات نه تنها موجب کاهش غلظت پتاسیم نگردید بلکه مقدار آنرا افزایش داد. در اندام هوایی محلول‌پاشی متیل جاسمونات در سطح شاهد و ۱۰۰ میلی‌مولار شوری موجب کاهش غلظت پتاسیم گردید اما در سطوح بالای شوری (۲۰۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار) هر دو غلظت متیل جاسمونات اثر مثبت و معنی‌داری بر روی غلظت پتاسیم اندام هوایی داشت و موجب افزایش آن گردید.

برای مطالعه بهتر اثر متیل جاسمونات و شوری بر غلظت سدیم و پتاسیم شیرین‌بیان نسبت سدیم به پتاسیم مورد بررسی قرار گرفت. نسبت سدیم به پتاسیم اندام هوایی و ریشه به طور معنی‌داری تحت تأثیر شوری، MeJA و اثر متقابل آنها قرار گرفت (جدول ۱). تنش شوری موجب افزایش معنی‌دار نسبت سدیم به پتاسیم اندام هوایی گردید اما نسبت سدیم به پتاسیم



شکل ۷- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر نسبت سدیم به پتاسیم اندام هوایی (A) و ریشه (B) گیاه شیرین بیان. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می باشد. بارها نشان دهنده خطای استاندارد (SE) می باشند.

شاخص های رشد در سطح شوری ۳۰۰ mM شد. رنگیزه های فتوسنتزی بطور معنی داری تحت تأثیر تنش شوری قرار نگرفت و انباشتگی قندهای محلول و پرولین طی تنش شوری مشاهده شد. همچنین افزایش نسبت Na^+/K^+ به ویژه در سطح شوری ۳۰۰ mM معنی دار بود. بنابراین می توان نتیجه گیری کرد که گیاه شیرین بیان گیاهی مقاوم به شوری می باشد و احتمالاً از طریق افزایش رنگیزه های فتوسنتزی، قندهای محلول اندام هوایی، پرولین و Na^+/K^+ اندام هوایی می تواند تا سطح شوری ۳۰۰ mM را به خوبی تحمل کند. همچنین این پژوهش نشان داد که کاربرد برگری MeJA به ویژه در غلظت ۵۰ μM با افزایش پارامترهای رشد، رنگیزه های فتوسنتزی، قندهای محلول، پرولین و نسبت Na^+/K^+ در بخش هوایی تا سطح شوری ۲۰۰ mM موجب بهبود تحمل گیاه شیرین بیان به شوری گردید. برای روشن شدن مکانیسم های درگیر در فرآیندهای تحمل به شوری در گیاه شیرین بیان تحت تیمار متیل جاسمونات مطالعه جزء به جزء اندام های گیاهی از قبیل برگ های درحال توسعه، برگ های توسعه یافته، ساقه ها و ریشه ها، میزان تبخیر و تعرق و همچنین مطالعات مولکولی در جهت آشکارسازی فعالیت پروتئین های ناقل عناصر، ضروری به نظر می رسد.

آشکار میان استراتژی بکار رفته در گیاهان زراعی در مواجهه و تحمل به شوری و مکانیسم های گیاهان به طور طبیعی مقاوم به شوری در جهت تنظیم اسمزی وجود دارد (Glenn et al., 1994). از آنجا که یون های تک ظرفیتی در غلظت های مورد نیاز برای تنظیم اسمزی سمی در نظر گرفته شده اند، غالباً فرض بر این است که این یون ها (شامل Na^+ و Cl^-) به طور عمده در واکوئل ها کده بندی می شوند که در نتیجه آن غلظت این یون ها در سیتوپلاسم در محدوده قابل تحمل حفظ می شود. در گیاهان شورپسند نسبت سدیم به پتاسیم در واکوئل ها تا ۲۱ برابر بیش از سیتوپلاسم نیز گزارش شده است، همچنین این نسبت برای دولپه ای ها بیش از تک لپه ای ها گزارش شده است (Flowers and Colmer, 2008). نتایج حاضر حاکی از افزایش نسبت Na^+/K^+ در بخش هوایی و ریشه های گیاه شیرین بیان تحت تیمار متیل جاسمونات در تمام سطوح شوری می باشد که با توجه به مطالب ذکر شده، احتمالاً در جهت تنظیم اسمزی و تنظیم رشد گیاه در شرایط شوری می باشد و فرضیه کده بندی موثر سدیم تحت تیمار متیل جاسمونات در سلول های گیاه با توجه به پارامترهای رشدی بهبود یافته قابل طرح است.

نتیجه گیری کلی

در مجموع می توان گفت تنش شوری موجب کاهش معنی دار

سلیمی، ف.، شکاری، ف.، عظیمی، م. و زنگانی، ا. (۱۳۹۳) بررسی تأثیر کاربرد متیل جاسمونات در بهبود مقاومت به شوری از طریق تغییر برخی خصوصیات مورفولوژیک در بابونه آلمانی. مجله تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی ۱۲۳: ۴-۱۳۱.

کرامت، ب. و دانشمند، ف. (۱۳۹۱) نقش دوگانه متیل جاسمونات بر عملکردهای فیزیولوژیک در گیاه سویا (*Glycine max* L.). مجله فرآیند و کارکرد گیاهی ۳۷-۱: ۲۵-۳۷.

نجفی، ن. و سرهنگزاده، ا. (۱۳۹۱) اثر شوری کلرید سدیم و غرقاب شدن خاک بر ویژگی‌های رشد ذرت علوفه‌ای در شرایط گلخانه‌ای. مجله علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای ۳: ۱۵-۱.

Akhani, H. and Ghorbanli, M. (1993) A contribution to the halophytic vegetation and flora of Iran. In: Towards the Rational Use of High Salinity Tolerant Plants (ed. Lieth, H. and Al-Masoom, A.) Pp. 135-144. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Amani, M., Sotudeh-Gharebagh, R., Mostaoufi, N. and Kashani, H. (2005) Optimal extraction of glycyrrhetic acid from licorice root. *Journal of Food Technology* 3: 376-580.

Ashraf, M. and Tufail, M. (1995) Variation in salinity tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Agronomy and Soil Sciences* 174: 351-362.

Bates, L. S., Waldren, R. P. and Teare, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil* 39: 205-207.

Cayley, S., Lewis, B. A. and Record, M. T. (1992) Origins of the osmoprotective properties of betaine and proline in *Escherichia coli* K-12. *Journal of Bacteriology* 174: 1586-1595.

Chen, J., Yan, Z. and Li, X. (2014) Effect of methyl jasmonate on cadmium uptake and antioxidative capacity in *Kandelia obovata* seedlings under cadmium stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 104: 349-356.

Dajic, Z. (2006) Salt stress. In: *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants* (eds. Reddy, K.J., Rao, K. V. and Raghavendra, A. S.) Pp. 41-99. Springer, Netherlands.

Dajic, Z., Stajkovic, M. and Jakovljevic, M. (1997) An ecophysiological study of *Suaeda maritime* (Chenopodiaceae) in Serbia. *Bocconea* 5: 511-516.

Del Amor, F. M. and Cuadra-Cres, P. (2011) Alleviation of salinity stress in broccoli using foliar urea or methyl-jasmonate: analysis of growth, gas exchange, and isotope composition. *Plant Growth Regulation* 63: 55-62.

Duran Zuazo, V. H., Raya, A. M., Ruiz, J. A. and Tarifa, D. F. (2004) Impact of salinity on macro and micro nutrient uptake in mango (*Mangifera indica* L. CV. Osteen) with different root stocks. *Spanish Journal of Agricultural Research* 2: 121-133.

Fahad, S., Hussain, S., Matloob, A., Khan, F. A., Khaliq, A., Saud, S. and Faiq, M. (2015) Phytohormones and plant responses to salinity stress: a review. *Plant Growth Regulation* 75: 391-404.

Farouk, S., Abo-EL-Kheer, A. M., Sakr, M. T. and Khafagy, M. A. (2011) Osmoregulators or plant growth substances as a growth inducer for pea plants under salinity levels. *International Journal of Plant Production* 2: 168-180.

Fedina, I. S. and Tsonew, T. D. (1997) Effect of pretreatment with methyl jasmonate on the response of *Pisum sativum* to salt stress. *Journal of Plant Physiology* 151: 735-740.

Fedina, I. S. and Benderliev, K. M. (2000) Response of *Scenedesmus Incrassatulus* to salt stress as affected by methyl jasmonate. *Biologia Plantarum* 43:625-627.

Flowers, T. J. and Colmer, T. D. (2008) Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179: 945-963.

Glenn, E. P., Olsen, M., Frye, R., Moore, D. and Miyamoto, S. (1994) How much sodium accumulation is necessary for salt tolerance in subspecies of the halophyte *Atriplex canescens*?. *Plant, Cell and Environment* 17:711-719.

Gong, L., Kyriakides, S. and Triantafyllidis, N. (2005) On the stability of Kelvin cell foams under compressive loads. *Journal of the Mechanics and Physics of Solids* 53: 771-794.

Hasegawa, P. M. (2013) Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants. *Environmental and Experimental Botany* 92: 19-31.

Hewitt, E. J. (1953) Sand and culture Methods used in the Study of plant Nutrition. *Soil Science* 75: 84.

Kang, D. J., Seo, Y. J., Lee, J. D., Ishii, R., Kim, K. U., Shin, D. H. and Lee, I. J. (2005) Jasmonic acid differentially affects growth, ion uptake and abscisic acid concentration in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science* 191: 273-282.

Khosravinejad, F., Heydari, R. and Farboodnia, T. (2009) Effect of salinity on organic solutes contents in barley. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 12: 158-162.

Kushiev, H., Noble, A. D., Abdullaev, I. and Toshbekov, U. (2005) Remediation of abandoned saline soils using *Glycyrrhiza glabra*: A study from the Hungry Steppes of Central Asia. *International Journal of Agricultural Sustainability* 3: 102-113.

- Lichtenthaler, H. K. and Buschmann, C. (2001) Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. In: Current Protocols in Food Analytical Chemistry. Chapter F4. Chlorophylls. (Eds. Wrolstad, R. E., Acree, T. E., An, H., Decker, E. A, Penner, M. H., Reid, D. S., Schwartz, S. J., Shoemaker, C. F. and Sporns, P.) Pp. 431-438. John Wiley and Sons, New York.
- Lorenzo, O. (2003) Ethylene response factor 1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense. *Plant Cell* 15:165-178.
- Ma, C., Wang, Z. Q. and Zhang, L. T. (2014) Photosynthetic responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) to combined effects of drought and exogenous methyl jasmonate. *Photosynthetica* 52:377-385.
- Mansour, A. (2007) Epigenetic activation of genomic retrotransposons. *Journal of Cell and Molecular Biology* 6: 99-107.
- Marschner, H. (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.
- Munns, R. and Tester, M. (2008) Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651-681.
- Munns, R., James, R. A. and Läuchli, A. (2006) Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany* 57: 1025-1043.
- Piotrowska, A., Bajguz, A., Czerpak, R. and Kot, K. (2010) Changes in the growth, chemical composition, and antioxidant activity in the aquatic plant *Wolffia arrhiza* (L.) Wimm. (Lemnaceae) exposed to jasmonic acid. *Journal of Plant Growth Regulation* 29:53-62.
- Qadir, M., Qureshi, R. H., and Ahmad, N. (2002) Amelioration of calcareous saline-sodic soils through phytoremediation and chemical strategies. *Soil Use and Management* 18: 381-385.
- Qiu, Z., Guo, J., Zhu, A., Zhang, L. and Zhang, M. (2014) Exogenous jasmonic acid can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 104:202-208.
- Reymond, P. (2000) Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 12:707-719.
- Roe, J. H. (1955) The determination of sugar in blood and spinal fluid with anthrone reagent. *Journal of Biological Chemistry* 212: 335-343.
- Saab, I. N., Sharp, R. E., Pritchard, J. and Voetberg, G. S. (1990) Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiology* 93: 1329-1336.
- Salimi, F., Shekari, F. and Hamzei, J. (2016) Methyl jasmonate improves salinity resistance in German chamomile (*Matricaria chamomilla* L.) by increasing activity of antioxidant enzymes. *Acta Physiologiae Plantarum* 38: 1-12.
- Sheteawi, S. A. (2007) Improving growth and yield of salt-stressed soybean by exogenous application of jasmonic acid and ascorbin. *International Journal of Agriculture and Biology* 9: 473-478.
- Smirnoff, N. and Cumbes, Q.J. (1989) Hydroxyl radical scavenging of compatible solutes. *Phytochemistry* 28:1057-1060.
- Srivastava, L. M. (2002) Plant growth and development- Hormones and environment. Academic Press, New York.
- Ueda, J. and Saniewski, M. (2006) Methyl jasmonate-induced Stimulation of chlorophyll formation in the basal part of tulip bulbs kept under natural light conditions. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research* 14: 199-210.
- Vick, B. A. and Zimmermann, D. C. (1984) Biosynthesis of jasmonic acid by several plant species. *Plant Physiology* 75:458-461.
- Waheed, A., Hafiz, I. A., Qadir, G., Murtaza, G., Mahmood, T. and Ashraf, M. (2006) Effect of salinity on germination, growth, yield, ionic balance and solute composition of pigeon pea (*Cajanus cajan* L.). *Pakistan Journal of Botany* 38: 1103-1117.
- Walia, H., Wilson, C., Zeng, L., Ismail, A. M., Condamine, P. and Close, T. J. (2007) Genome-wide transcriptional analysis of salinity stressed japonica and indica rice genotypes during panicle initiation stage. *Plant Molecular Biology* 63: 609-62.
- Wasternack, C. (2007) Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Annals of Botany* 100(4): 681-697.
- Weatherley, P. (1950) Studies in the water relations of the cotton plant. *New Phytologist* 49(1): 81-97.
- Wu, H., Wu, X. and Li, Z. (2012) Physiological evaluation of drought stress tolerance and recovery in cauliflower (*Brassica oleracea* L.) seedlings treated with methyl jasmonate and coronatine. *Journal of Plant Growth Regulation* 31: 113-123.
- Yao, H. and Tian, S. (2005) Effects of pre-and post-harvest application of salicylic acid or methyl jasmonate on inducing disease resistance of sweet cherry fruit in storage. *Postharvest Biology and Technology* 35: 253-262.
- Yoon, J. Y., Hamayun, M., Lee, S. K. and Lee, I. J. (2009) Methyl jasmonate alleviating salinity stress in soybean. *Journal of Crop Science and Biotechnology* 12:63-68.