

تغییرات هورمونی گیاه شورزی آلوروپوس لیتورالیس در واکنش به تنش شوری

مریم چاله کائی^۱، علیرضا عباسی^{۱*} و علی دهستانی^۲^۱ گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده پردیس کشاورزی و منابع طبیعی کرج، دانشگاه تهران، کرج^۲ عضو هیئت علمی پژوهشکده ژنتیک و زیست‌فناوری کشاورزی طبرستان، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ساری

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۰۹/۱۰، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۰/۰۱/۳۰)

چکیده

در این پژوهش تغییرات هورمونی در واکنش گیاه هالوفیت آلوروپوس لیتورالیس (*Aeluropus litoralis* Parl.) به شوری مورد مطالعه قرار گرفت. بدین منظور تغییرات هورمون‌های این گیاه هالوفیت در شرایط بدون تنش، تنش شوری ملایم و شدید (به ترتیب صفر، ۲۵۰ و ۶۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم) در چهار بازه نمونه‌برداری (۳، ۶، ۱۲ و ۲۴ ساعت پس از تنش) مطالعه شد. نتایج نشان داد که محتوای آبسزیک اسید (ABA) پس از گذشت یک روز در همه سطوح تنش افزایش یافت، درحالی‌که میزان جیبرلیک اسید (GA) تحت تنش شدید نسبت به تنش ملایم کاهش محسوسی نشان داد. میزان سالیسیلیک اسید (SA) در ابتدای تنش ملایم نسبت به شاهد کاهش یافت و در تنش شدید این کاهش محسوس‌تر بود. محتوای جاسمونیک اسید (JA) در آغاز تنش تغییری نداشت. اما، با گذشت زمان بر میزان آن افزوده شد که این افزایش در تنش شدید بیش‌تر از تنش ملایم و در تنش ملایم بیش‌تر از شاهد بود. به نظر می‌رسد گیاه برای پاسخ به تنش حداقل به ۲۴ ساعت زمان نیاز داشته باشد. زیرا، در ابتدای تنش (۳ ساعت)، محتوای هورمون‌ها تغییر کرد که حاکی از درک تنش می‌باشد، ولی در ادامه سطح هورمون‌ها تغییرات محدودی داشت و در زمان ۲۴ ساعت، گیاه پاسخ کاملاً متمایزی در محتوای هورمونی خود نسبت به شاهد ایجاد کرد. نتایج این تحقیق در درک عمیق‌تر سازوکارهای هورمونی تحمل به شوری، مفید خواهد بود.

واژه‌های کلیدی: آلوروپوس لیتورالیس، تنش شوری، سازگاری، هالوفیت، هورمون‌های گیاهی

مقدمه

تحمل به تنش شوری در گیاهان زراعی با ناکامی نسبی روبه‌رو بوده است، چرا که شوری به‌طور همزمان جنبه‌های متعددی از فیزیولوژی گیاه را درگیر می‌کند و در واقع مقاومت به شوری صفتی کمی و پیچیده است (Hasegawa *et al.*, 2000). هالوفیت‌ها به دلیل تحمل بالا به شوری، منابع ژنتیکی ارزشمندی برای دستکاری مولکولی گلیکوفیت‌ها (گیاهان حساس به شوری) هستند، تا آن‌ها را نسبت به تنش شوری مقاوم سازند. بنابراین، درک مکانیسم‌های تحمل به شوری در هالوفیت‌ها و تفاوت آن‌ها با گلیکوفیت‌ها بسیار مهم است

پدیده شورشیدن اراضی یک مشکل جدی و رو به افزایش در کشاورزی مدرن است که به‌علت آبیاری با آب شور و کوددهی بیش از حد ارقام پرمحصول ایجاد شده است (Munns and Tester, 2008). تقریباً ۳۰ درصد از زمین‌های زراعی تحت آبیاری و ۶ درصد از کل سطح زمین تحت تأثیر شوری خاک قرار دارد (Chaves *et al.*, 2009). باوجود پیشرفت‌هایی در زمینه ایجاد مقاومت برعلیه برخی از عوامل نامساعد محیطی مانند تنش خشکی صورت گرفته است (Ashraf, 2010). بهبود

(Saad et al., 2011).

گیاه شورزی آلوروپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) یا چمن شور با توجه به محتوای ژنومی کوچک ($n=2X=14$) می‌تواند به‌عنوان یکی از مهم‌ترین کاندیدهای مدل ژنتیکی گیاهان شورزی معرفی شود (Kaya et al., 2002). این گیاه تک لپه، علفی، چندساله از تیره گندمیان است که می‌تواند شوری (NaCl) را تا سطح بالاتر از ۶۰۰ میلی‌مولار تحمل کند. این گونه گیاهی به دلیل روند تکاملی که طی کرده است دارای خصوصیات بیولوژیک و فیزیولوژیک ارزشمند برای تحمل تنش‌های محیطی است (Gulzar et al., 2003).

مکانیسم‌های مختلف تحمل به تنش، عموماً با توجه به جنبه‌های فیزیولوژیک به‌منظور غلبه بر اثرات مضر تنش خشکی و شوری توصیف شده است. در میان آن‌ها، یکی از مهم‌ترین اثرات، تغییر در سطح هورمون‌ها است. نقش هورمون‌های گیاهی در پاسخ‌های مختلف به تنش در طول چرخه زندگی گیاه کاملاً به اثبات رسیده است (Ahmadi et al., 2010). هورمون‌های گیاهی مولکول‌های شیمیایی کوچکی هستند که نقش مهمی در رشد، نمو و پاسخ به تنش‌ها ایفا می‌کنند. تا به امروز ۹ هورمون در گیاهان به‌خوبی شناسایی شده‌اند که عبارتند از آبسزیک اسید (ABA)، اتیلن (ET)، سالیسیلیک اسید (SA)، جاسمونیک اسید (JA)، اکسین (Aux)، جیبرلیک اسید (GA)، سیتوکینین (CK)، براسینواستروئید (BR) و استریگولاکتون (SL). همچنین مطالعات متعدد نشان داده است که هر هورمون گیاهی نقش بیولوژیکی واحدی در گیاهان ندارد، بلکه در مراحل مختلف، در بافت‌های مختلف یا در شرایط مختلف محیطی نقش پیچیده و کارآمدی را ایفا می‌کند (Yu et al., 2020).

تحت تنش شوری مسیرهای سیگنالی متفاوتی از جمله هورمون‌های گیاهی فعال می‌شوند و موجب تنظیم اسمزی و تعادل در رشد و نمو گیاه می‌شوند. هورمون‌های گیاهی می‌توانند بر هموستازی اکسیداسیون- احیا، pH و حالت اسمزی، سیگنالینگ هورمونی و آنزیم‌های پاسخ‌دهنده به تنش اثرگذار باشند و امروزه توجهات ویژه‌ای در مواجهه با تنش‌های زیستی

و غیرزیستی به خود معطوف ساخته‌اند (Du Jardin, 2015). مثال‌های متعددی از اثر هورمون‌ها در تحمل به تنش‌های محیطی موجود است. آبسزیک اسید برای هموستازی یونی مورد نیاز است و می‌تواند موجب کاهش انتقال Cl⁻ از طریق کاهش فعالیت کانال‌ها گردد (Gilliham and Tester, 2005). همچنین آبسزیک اسید موجب القای پاسخ دفاعی آنتی‌اکسیدانت‌ها می‌گردد (Tang et al., 2015). تیمار گیاهان با سالیسیلیک اسید نیز می‌تواند موجب کاهش خسارات تنش شوری شود و از اثرات اثبات‌شده این هورمون افزایش سیستم آنتی‌اکسیدانتی و غیرآنتی‌اکسیدانتی گیاه است (Idrees et al., 2011). جاسمونیک اسید تحت تنش شوری تا اندازه‌ای سبب کاهش رشد گیاه می‌شود و رفتاری سازگاری به تنش در گیاهان محسوب می‌گردد. کاهش تولید و تجمع جاسمونیک اسید سبب کاهش و بالعکس افزایش آن در گیاه سبب افزایش تحمل به تنش شوری در گیاهان می‌شود (Yu et al., 2020). براساس گزارش‌ها جیبرلیک اسید می‌تواند در افزایش تحمل به تنش شوری کمک‌کننده باشد (Achard et al., 2006). تیمار جیبرلیک اسید موجب کاهش مقاومت روزه‌ای و افزایش مصرف آب در گیاه تحت تنش شوری شد (Maggio et al., 2010).

با وجود اهمیت هورمون‌های گیاهی در تحمل تنش‌های غیرزیستی، تا به امروز تغییرات محتوای هورمونی گیاه هالوفیت آلوروپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) در واکنش به تنش شوری مورد مطالعه قرار نگرفته است. بدین جهت پژوهشی به‌منظور بررسی تغییرات هورمونی این گیاه تحت تنش شوری ملایم و شدید و در ساعات متفاوت پس از اعمال تنش، طراحی و اجرا شد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی: پایه‌های مورد نیاز گیاه آلوروپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) از پژوهشکده زیست‌فناوری و ژنتیک طبرستان تهیه شد. گیاهان به‌صورت غیرجنسی و از طریق قلمه‌های ۱۰ سانتی‌متری ساقه تکثیر شدند. قلمه‌ها ابتدا

و سپس در ۲ میلی‌لیتر اسید فرمیک مایع ۱ مولار حل شدند. در مرحله بعد نمونه‌ها توسط جریان جاذبه بر روی یک کارت‌ریج 3-cc Oasis anion MCX SPE بارگذاری شدند. کارت‌ریج‌های SPE با ۲ میلی‌لیتر متانول و ۲ میلی‌لیتر اسید فرمیک ۱ مولار از قبل فعال شدند، سپس با ۲ میلی‌لیتر اسید فرمیک ۱ مولار، ۲ میلی‌لیتر متانول و ۲ میلی‌لیتر هیدروکسید آمونیوم ۰/۳۵ مولار شسته شدند. هورمون‌های مورد سنجش با خاصیت اسیدی (آبسزیک اسید (ABA)، جیبرلیک اسید (GA)، سالیسیلیک اسید (SA) و جاسمونیک اسید (JA)) با ۲ میلی‌لیتر متانول جداسازی شدند و محلول شوینده در خلاء خشک شد. باقیمانده آن در ۲ میلی‌لیتر اسید فرمیک ۱ مولار مجدداً حل شده و بر روی یک کارت‌ریج 3-cc Oasis anion MCX SPE از قبل فعال‌شده به‌صورت توضیح داده‌شده در بالا بارگذاری شد و با ۲ میلی‌لیتر اسید فرمیک ۱ مولار، ۲ میلی‌لیتر هیدروکسید آمونیوم ۰/۱ مولار و ۲ میلی‌لیتر هیدروکسید آمونیوم ۰/۱ مولار حل‌شده در متانول ۶۰٪ شسته شدند. هورمون‌های موردنظر با ۲ میلی‌لیتر اسید فرمیک ۱/۲۵ مولار در متانول ۷۰٪ جداسازی شدند. سپس تحت خلاء خشک شدند و در ۵۰ میکرولیتر فاز متحرک اولیه HPLC حل شدند و از طریق فیلتر ۰/۲۵ میکرومتر (با قطر ۴ میلی‌متر) فیلتر شدند. ده میکرولیتر محلول نمونه به سیستم HPLC-MSn تزریق شد. هر تجزیه و تحلیل در سه تکرار انجام گرفت.

تجزیه داده‌ها: تجزیه داده‌های حاصل از آزمایش به کمک نرم‌افزار SAS 9.2 انجام گرفت. برای رسم نمودارها از نرم‌افزار Excel استفاده شد. مقایسه میانگین صفات با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد انجام شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌های حاصل از آزمایش نشان داد که اثر ساده زمان بر محتوای آبسیزیک اسید در سطح پنج درصد و بر محتوای هورمون‌های سالیسیلیک اسید، جاسمونیک اسید و جیبرلیک اسید در سطح یک درصد معنی‌دار بود. همچنین، اثر ساده شوری و برهمکنش زمان و

در آب ریشه‌دار شده و سپس در محلول غذایی هوگلند (Hoagland and Arnon, 1950) به‌مدت سه هفته در شرایط بهینه گیاه (طول روز ۱۶ ساعت و شب ۸ ساعت، رطوبت نسبی ۵۰ درصد، دمای روز و شب به‌ترتیب 25°C – 22°C) در گلخانه پژوهشکده ژنتیک و زیست‌فناوری طبرستان نگهداری شدند.

طرح آزمایشی و اعمال تنش: این تحقیق به‌صورت

آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار اجرا شد. پس از رشد گیاهان، اعمال تنش شوری انجام شد. سطح شوری صفر (بدون تنش)، ۲۵۰ (تنش ملایم) و ۶۰۰ (تنش شدید) میلی‌مولار کلرید سدیم برای گیاهان اعمال شد. برای جلوگیری از تنش ناگهانی به گیاه، اعمال تنش ۶۰۰ میلی‌مولار سدیم کلرید به‌صورت پساژدهی انجام شد. بدین صورت که اعمال تنش شوری به‌صورت تدریجی و در سه مرحله انجام شد و روزانه ۲۰۰ میلی‌مولار از نمک سدیم کلرید به محیط هوگلند گیاهان اضافه شد. نمونه‌برداری از تیمارها در بازه‌های زمانی ۳، ۶ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش انجام شد. بخش هوایی گیاه برای سنجش هورمون‌ها در نظر گرفته شد. نمونه‌ها بلافاصله پس از نمونه‌برداری در نیتروژن مایع فریز و تا زمان آزمایشات در فریزر 80°C – نگهداری شدند.

سنجش هورمون‌های گیاهی: استخراج و پیش‌خالص‌سازی

هورمون‌های گیاهی از نمونه‌های گیاهی با توجه به روش شرح داده‌شده توسط Dobrev و Ge با کمی تغییرات انجام شده است (Dobrev and Kaminek, 2002; Ge *et al.*, 2007). نمونه‌های گیاهی در نیتروژن مایع با استفاده از هاون پودر شدند و سپس با متانول ۸۰٪ و سدیم دی‌اتیل دی‌تیوکاربامات مخلوط شدند و پس از یک شب (۱۲ ساعت) قرارگیری در دمای 4°C ، استخراج انجام شد. هورمون‌های برچسب‌دارشده با ایزوتوپ پایدار به‌عنوان استانداردهای داخلی اضافه شدند. مایع رویی (سوپرناتانت) جمع‌آوری شدند و باقیمانده آن به‌مدت ۶۰ دقیقه دوباره استخراج شدند. مایع رویی استخراج‌شده طی دو مرحله قبل با هم ترکیب شدند، سپس در دمای 40°C تحت خلاء به جهت جداسازی متانول بخار شدند

جدول ۱- تجزیه واریانس اثر تیمارهای شوری و زمان بر محتوای هورمون‌های گیاهی مورد مطالعه

میانگین مربعات				درجه آزادی	منابع تغییرات
جیبرلیک اسید	جاسمونیک اسید	آبسزیک اسید	سالیسیلیک اسید		
۶۲۰/۵۴**	۴۶/۹۲**	۲/۸۷*	۱۰۱۹/۴۵**	۳	زمان
۱۸۶۸/۲۷**	۶۶/۴۴**	۶/۳۸**	۱۷۵۷/۲۲**	۲	شوری
۳۹۳/۱۳**	۱۸/۰۳**	۷/۹۳**	۴۴۸/۱۲**	۶	زمان × شوری
۶/۲۰	۰/۵۰۲	۰/۶۸	۱۳/۸۷	۲۴	خطای آزمایشی
۹/۲۴	۸/۸۳	۸/۰۵	۱۱/۰۴		ضرب تغییرات (درصد)

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی دار و معنی دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

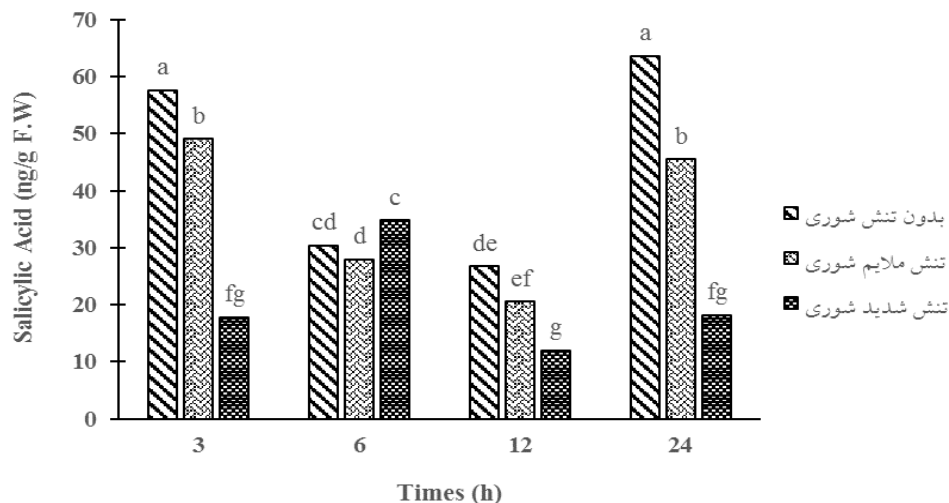
اولیه در ساعت ۳ بود و تفاوت معنی داری با آن نداشت. به بیان دیگر محتوای سالیسیلیک اسید تحت تنش شدید کم‌تر از سایر تیمارهای شوری بود و در طول مدت تنش میزان آن تا حدودی ثابت ماند. به صورت کلی می‌توان گفت با اعمال تنش شوری محتوای هورمون سالیسیلیک اسید به غیر از زمان ۶ ساعت، کاهش یافت و با شدت تنش شوری این روند کاهشی بیش‌تر مشاهده شد. در ۶ ساعت پس از اعمال تنش، تنش شوری ملایم و تنش شوری شدید تفاوت معنی داری از نظر آماری با شرایط بدون تنش نداشتند.

سالیسیلیک اسید یک تنظیم‌کننده درونی رشد است که در تنظیم فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاهان مانند رشد، فتوسنتز، متابولیسم نیترات، تولید اتیلن، و گلدهی اثر می‌گذارد. علاوه بر این، نقش محافظت‌کنندگی در برابر تنش‌های زیستی مانند بیماری‌ها و غیرزیستی مانند شوری نیز برای آن در نظر گرفته شده است (Hayat et al., 2010). طبق مطالعات انجام‌گرفته تغییرات محتوای سالیسیلیک اسید در گونه‌های گیاهی مختلف تحت تنش شوری، می‌تواند متفاوت باشد. تحت تنش شوری کاهش این هورمون گیاهی در سویا (Hamayun et al., 2010a) و افزایش آن در هالوفیت *Solanum chilense* (Gharbi et al., 2017) و آرابیدوپسیس (Prerostova et al., 2017) و عدم تغییر آن در *Solanum lycopersicum* (Gharbi et al., 2017) در مقایسه با گیاهان شاهد در شرایط بدون تنش، مشاهده شد.

در این آزمایش و با توجه به نتایج به‌دست آمده (شکل ۱)

شوری بر تمامی هورمون‌های اندازه‌گیری شده (آبسزیک اسید، سالیسیلیک اسید، جاسمونیک اسید و جیبرلیک اسید) در سطح احتمال یک درصد، معنی دار بود (جدول ۱).

سالیسیلیک اسید: با توجه به شکل ۱ در شرایط کنترل (بدون مصرف NaCl) میزان هورمون سالیسیلیک اسید (SA) در زمان ۶ و ۱۲ ساعت به ترتیب ۵۶ و ۶۱ درصد نسبت به زمان ۳ ساعت کاهش داشت و در زمان ۲۴ ساعت میزان آن از نظر آماری تفاوت معنی داری با زمان ۳ ساعت نداشت. این روند با اعمال تنش شوری ملایم نیز مشاهده شد. در تنش شوری ملایم و در ۳ و ۲۴ ساعت محتوای سالیسیلیک اسید به صورت معنی داری کم‌تر از شرایط کنترل (بدون تنش) بود. در ساعات ۶ و ۱۲ تنش ملایم، از نظر آماری تفاوتی با شرایط بدون تنش وجود نداشت. در سه ساعت اول تنش میزان سالیسیلیک اسید در گیاهان تحت تنش شدید و ملایم به‌طور معنی دار و به ترتیب ۶۹ و ۱۵ درصد کم‌تر از شرایط بدون تنش بود. در سطح تنش شوری شدید (۶۰۰ میلی‌مولار) روند متفاوتی دیده شد. در تنش شوری شدید محتوای سالیسیلیک اسید در ساعت سوم تنش از نظر آماری معنی دار بود و ۶۸ درصد نسبت به شرایط بدون تنش کاهش یافت. با افزایش روند تنش شدید در ساعت ششم محتوای سالیسیلیک اسید به بیش‌ترین میزان خود (۳۵/۸ نانوگرم در گرم بافت تر) رسید ولی در ساعات بعدی کاهش نشان داد و نسبت به شاهد تفاوت معنی داری داشت. همچنین، محتوای سالیسیلیک اسید در تنش شوری شدید در ساعت ۲۴ نیز تقریباً در همان اندازه



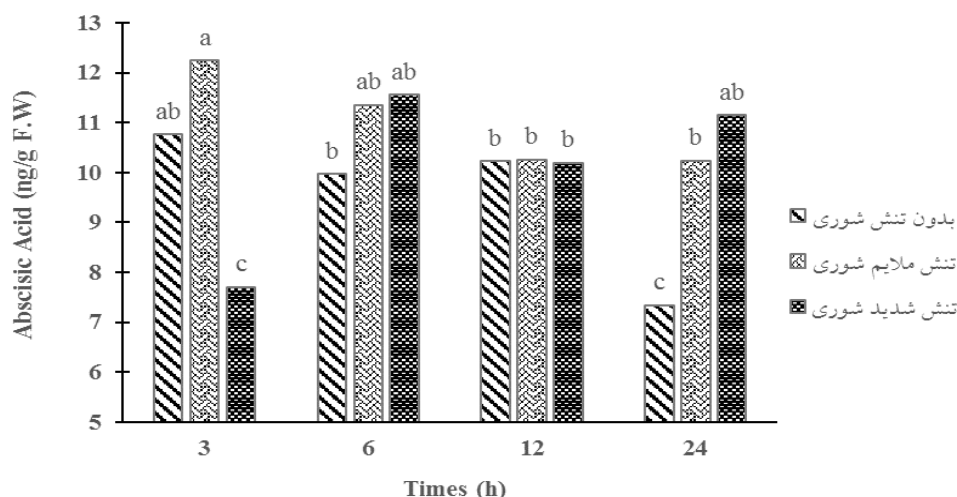
شکل ۱- محتوای هورمون سالیسیلیک اسید در شرایط بدون تنش، تنش ملایم و تنش شدید (به ترتیب صفر، ۲۵۰ و ۶۰۰ میلی مولار کلرید سدیم) در زمان‌های ۳، ۶، ۱۲ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش شوری. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار بین تیمارها براساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد است.

با غلظت متوسط این بازدارنده از جوانه‌زنی کاهش یافت (Lee *et al.*, 2010). افزون بر این، تحقیق دیگری در رابطه با نقش سالیسیلیک اسید در پاسخ‌دهی به تنش شوری با استفاده از جهش‌یافته‌های (موتانت‌های) متفاوتی از آراییدوپسیس انجام گرفت. نتایج حاکی از آن بود که کمبود سالیسیلیک اسید در گیاهان جهش‌یافته برای سازگاری به تنش شوری مطلوب است، درحالی‌که تجمع زیاد سالیسیلیک اسید باعث افزایش آسیب ناشی از تنش شوری در گیاهان جهش‌یافته شد (Hao *et al.*, 2012). بنابراین، می‌توان نتیجه گرفت که کاهش میزان سالیسیلیک اسید در گیاه آلوروپوس پاسخی در جهت تحمل به تنش شوری است و تجمع آن در گیاه ممکن است اثرات نامطلوبی بر روی پاسخ‌دهی به غلظت بالای سدیم کلرید ایجاد کند.

آبسزیزیک اسید: شکل ۲ تغییرات هورمون آبسزیزیک اسید در زمان‌های مختلف پس از اعمال تنش‌های متفاوت شوری را نشان می‌دهد. محتوای هورمون آبسزیزیک اسید در تیمار بدون تنش شوری، در ۶ و ۱۲ ساعت پس از اعمال تنش تفاوت معنی‌داری با تنش شدید نداشت. اما، مقدار این هورمون در ۲۴ ساعت به کم‌ترین میزان خود (۷/۳۳ نانوگرم در گرم بافت تر) رسید و نسبت به تنش شدید، ۳۴ درصد کاهش نشان داد. در

گیاهان هالوفیت آلوروپوس تحت تنش شوری به‌غیر از زمان ۶ ساعت پس از اعمال تنش، کاهش سالیسیلیک اسید را نشان دادند. نتایج مطالعه ما با نتایج مطالعه Prerostova و همکاران (۲۰۱۷) بر روی گیاه هالوفیت *Thellungiella salsuginea* مطابق بود. در آزمایش آن‌ها بیشینه میزان سالیسیلیک اسید در برگ‌های این گیاه هالوفیت تحت تنش شوری شدید به‌صورت گذرا و در مراحل اولیه مشاهده شد و پس از آن میزان هورمون طی تنش کاهش یافت. تحت تنش شوری شدید نیز میزان سالیسیلیک اسید در برگ گیاهان هالوفیت کاهش یافت و میزان آن کم‌تر از محتوای سالیسیلیک اسید در تنش شوری ملایم بود (Prerostova *et al.*, 2017).

برخلاف برخی از پژوهش‌ها که نقش محافظت‌کنندگی برای سالیسیلیک اسید در برابر تنش‌های غیرزیستی را مطرح کرده‌اند (Munne-Bosch and Penuelas, 2003; Sawada *et al.*, 2010b; Hamayun *et al.*, 2006; *al.*), برخی دیگر از تحقیقات نشان می‌دهند در زمانی که تجمع سالیسیلیک اسید کم‌تر باشد، گیاه متحمل‌تر به تنش است (Hao *et al.*, 2011; Devinar *et al.*, 2013a). بازدارنده از جوانه‌زنی بذرها به‌علت تنش شوری با کاربرد مقادیر بالای سالیسیلیک اسید در آراییدوپسیس تشدید شد، درحالی‌که در تیمار سالیسیلیک اسید



شکل ۲- محتوای هورمون آبسیزیک اسید در شرایط بدون تنش، تنش ملایم و تنش شدید (به ترتیب صفر، ۲۵۰ و ۶۰۰ میلی مولار کلرید سدیم) در زمان‌های ۳، ۶، ۱۲ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش شوری. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار بین تیمارها براساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد است.

سطح غشای پلاسمایی سلول‌های محافظ روزنه متصل می‌شود (Javid *et al.*, 2011). افزایش سطح آبسیزیک اسید در هالوفیت‌ها پاسخی متداول به تنش‌ها مخصوصاً تنش خشکی است. تنش خشکی نیز به واسطه ترکیبات اسمزی موجود در تنش شوری، ایجاد می‌گردد (Wilkinson and Davies, 2002). افزایش میزان آبسیزیک اسید تحت تنش شوری در گونه‌های متفاوتی از جمله سویا (Hamayun *et al.*, 2010a)، لوبیا (Cabot *et al.*, 2009)، ذرت (Cramer and Quarrie, 2002)، لفل شیرین (Pinero *et al.*, 2014)، گوجه‌فرنگی (Babu *et al.*, 2012)، خیار (Chojak-Kozniewska *et al.*, 2017)، هالوفیت *Thellungiella salsuginea* (Prerostova *et al.*, 2017)، هالوفیت *Prosopis strombulifera* (Devinar *et al.*, 2013b)، گیاه مورد (*Myrtus communis*) (Acosta-Motos *et al.*, 2016)، سیب‌زمینی ترشی (*Helianthus tuberosus*) (Upreti and Murti, 2016)، و درخت انگور (Shao *et al.*, 2016) گزارش شده است. در تحقیقی که بر روی *Cakile maritima* و *T. salsuginea* به‌عنوان دو گونه هالوفیت و آراییدوپسیس صورت گرفت، نشان داد که در پاسخ به تنش شوری، سطح آبسیزیک اسید در برگ‌های هر سه گونه افزایش یافت. در گیاه هالوفیت *C. maritima* این افزایش سریع‌تر بود

شرایط تنش ملایم محتوای آبسیزیک اسید در ۶ ساعت نسبت به ۳ ساعت تفاوت معنی‌داری نشان نداد ولی، پس از ۱۲ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش میزان آن نسبت به ۳ ساعت ۱۷ درصد کاهش یافت. اما اعمال تنش شوری شدید روند متفاوتی از میزان این هورمون را در گیاه نشان داد. در ۳ ساعت اولیه میزان هورمون تفاوت معنی‌داری با شاهد داشت و به میزان ۲۸ درصد کم‌تر از شاهد بدون تنش بود، ولی با افزایش مدت زمان اعمال تنش میزان آن به‌صورت معنی‌داری افزایش یافت به‌طوری‌که در ساعت ۶، ۱۲ و ۲۴ ساعت تفاوت معنی‌داری میان محتوای هورمون در بین تیمارهای تنش شوری شدید وجود نداشت. در ۶ و ۱۲ ساعت نیز تفاوت معنی‌داری میان محتوای آبسیزیک اسید در میان تیمارهای مختلف تنش شوری مشاهده نشد. در ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش شوری، محتوای این هورمون در تنش شوری شدید (۱۱/۱۴ نانوگرم در گرم بافت تر) به‌طور معنی‌دار و به مقدار ۵۲ درصد از شاهد بدون تنش (۷/۳۳ نانوگرم در گرم بافت تر) بیش‌تر بود.

آبسیزیک اسید به‌عنوان هورمون تنش شناخته می‌شود و به‌عنوان واسطه در پاسخ‌های سازگارکننده گیاهان به تنش نقش ایفا می‌کند. این هورمون در ریشه در پاسخ به کاهش پتانسیل آب تولید و به برگ‌ها منتقل می‌گردد و در آنجا به گیرنده‌های

آنزیم پراکسیداز در تنش ۴۵۰ و ۶۵۰ میلی مولار کلرید افزایش داشت (مدرسی و همکاران، ۱۳۹۵). همچنین فعالیت کانال یونی SOS1 در ۶ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش شوری مشاهده شد (قاسمی عمران و همکاران، ۱۳۹۴). بنابراین، با توجه به نتایج حاصل از این آزمایش مبنی بر افزایش آبسبزیک اسید تحت تنش شوری شدید و مشاهدات از قبل گزارش شده در رابطه با این گیاه هالوفیت، می توان نتیجه گرفت که احتمالاً فعالیت های درونی مرتبط با تحمل به شوری از قبیل آنزیم های آنتی اکسیدانی و کانال های یونی تحت تأثیر افزایش آبسبزیک اسید، فعال تر شده و موجب افزایش تحمل به تنش شوری می شوند.

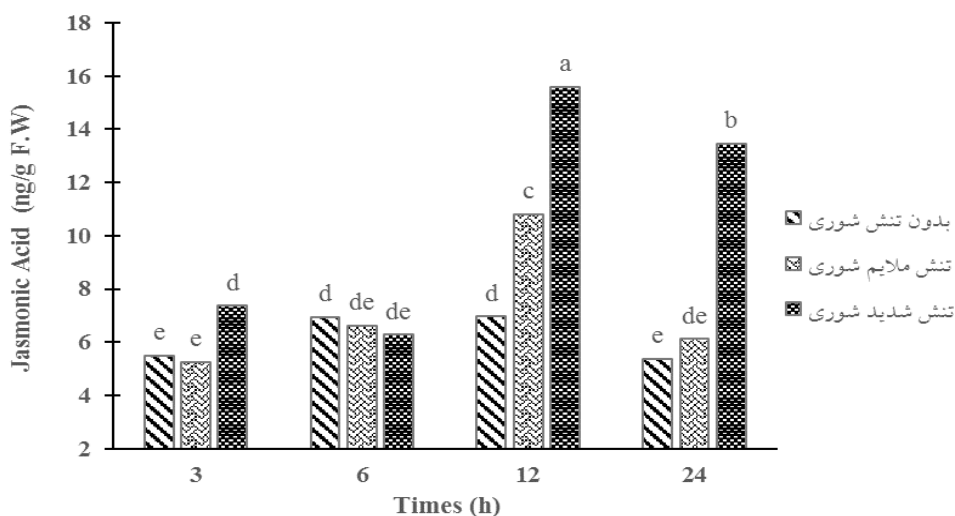
جاسمونیک اسید: پس از ۳ ساعت از گذشت تنش میزان جاسمونیک اسید در تنش شوری ملایم و شرایط بدون تنش تفاوت معنی داری نداشت اما در تنش شوری شدید میزان آن ۳۵ درصد افزایش نشان داد که از نظر آماری معنی دار بود (شکل ۳). با ادامه روند تنش و در زمان ۶ ساعت میزان هورمون در تنش های شوری و شرایط بدون تنش تفاوت معنی داری نشان نداد. در ۱۲ ساعت پس از تنش، محتوای جاسمونیک اسید در تنش ملایم و شدید به صورت معنی داری افزایش یافت و به ترتیب ۵۶ و ۱۲۶ درصد بیش تر از شاهد بدون تنش بود. در ۲۴ ساعت، میزان هورمون در تنش شوری شدید از نظر آماری نسبت به شرایط بدون تنش بیش تر بود و ۱۵۴ درصد نسبت به آن افزایش یافت. علاوه بر این، تفاوت معنی داری میان تنش ملایم و شرایط بدون تنش مشاهده نشد. به صورت کلی در تنش شوری شدید در زمان ۱۲ و ۲۴ ساعت بیش ترین میزان هورمون جاسمونیک اسید به ترتیب با مقادیر ۱۵/۶ و ۱۳/۴۷ نانوگرم در گرم تر مشاهده شد.

هورمون گیاهی جاسمونیک اسید با توجه به نقشی که در پاسخ گیاه به زخم ایفا می کند، شناخته می شود (Llanes et al., 2016) اما، فعالیت آن در پاسخ گیاهان به سایر عوامل تنش زا مانند گرما، کمبود آب و تنش شوری نیز مشخص شده است (Kang et al., 2005; Huang et al., 2008). جاسمونیک اسید یکی از محصولات حاصل از اکسیداسیون اسید لینولیک است

(Ellouzi et al., 2014). همچنین در تحقیق دیگری نیز میزان افزایش آبسبزیک اسید تحت تنش شوری در گیاه هالوفیت *S. chilense* بیش تر از گیاه حساس به شوری *S. lycopersicum* بود (Gharbi et al., 2017). با این وجود ارتباط بین آبسبزیک اسید و تحمل به تنش همیشه مثبت نیست. برای مثال در مطالعه ای افزایش آبسبزیک اسید در ارقام غیرمتحمل بیش تر از ارقام متحمل گندم تحت تنش شوری بود. این مطالعه نشان داد که در رقم متحمل ۹ درصد و در رقم غیرمتحمل ۱۷۱ درصد افزایش میزان آبسبزیک اسید مشاهده شده است (Iqbal and Ashraf, 2013).

آبسبزیک اسید به عنوان هورمون عمومی تنش، پس از افزایش به واسطه تنش شوری موجب القای بیان ژن های مربوط به کاهش اثرات مخرب تنش شوری و اسمزی می شود (Wang et al., 2001). گزارشات حاکی از نقش آبسبزیک اسید در هموستازی یونی است. آبسبزیک اسید می تواند موجب کاهش فعالیت کانال های یونی در جهت کاهش انتقال یون Cl^- شود (Gilliam and Tester, 2005). پروتئین فسفاتاز ABI2 که از اصلی ترین اجزای سیگنالینگ آبسبزیک اسید محسوب می شود، مستقیماً به کانال یونی SOS2 متصل شده و آن را فسفوریله می کند (Ohta et al., 2003). افزون بر این، هورمون آبسبزیک اسید برای پاسخ به تنش شوری در ترکیب با Ca^{2+} عمل می کند. در شرایط تنش شوری یون آزاد Ca^{2+} موجود در سیستم پلاسما افزایش می یابد که سبب فعالیت کانال های یونی متفاوت می شود که در نتیجه آن نسبت سدیم به پتاسیم (Na^+/K^+) در سلول کاهش می یابد و در ادامه تحمل گیاه به تنش شوری را فراهم می آورد (Yu et al., 2020). همچنین نقش آبسبزیک اسید در القای فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی و تولید متابولیت های اولیه و ثانویه مرتبط با تنش ها در تحقیقات متفاوتی به اثبات رسیده است (Miller et al., 2010; Ibrahim and Jaafar, 2013).

در گیاه آلورپوس لیتورالیس (*Aeluropus litoralis* Parl.) افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی و کانال های یونی در پاسخ به تنش شوری گزارش شده است. در این گیاه فعالیت



شکل ۳- محتوای هورمون جاسمونیک اسید در شرایط بدون تنش، تنش ملایم و تنش شدید (به ترتیب صفر، ۲۵۰ و ۶۰۰ میلی مولار کلرید سدیم) در زمان‌های ۳، ۶، ۱۲ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش شوری. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار بین تیمارها براساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد است.

بیش‌تر از هالوفیت‌ها بود، اما سطح جاسمونیک اسید در آرابیدوپسیس به‌عنوان گونه گلپکوفیت افزایش نیافت، درحالی‌که در هالوفیت‌ها، به‌ویژه در برگ‌ها افزایش یافت. (Ellouzi et al., 2014). در شرایط تنش شوری ملایم میزان جاسمونیک اسید به‌شدت در برگ‌های گیاه هالوفیت *T. salsuginea* افزایش اما در تنش شوری شدید میزان آن کاهش یافت (Prerostova et al., 2017). درحالی‌که در آزمایش دیگری افزایش میزان جاسمونیک اسید طی تنش شوری مشاهده شده است (Ellouzi et al., 2014). این تفاوت می‌تواند ناشی از تفاوت زمانی پاسخ‌ها باشد زیرا آزمایش اول پاسخ کوتاه‌مدت دو روزه و آزمایش دوم پاسخ یک هفته‌ای گیاه را بررسی کرده‌اند و پس از گذشت یک هفته میزان هورمون ممکن است در گیاه کاهش یافته باشد.

در مطالعه‌ای که در گیاه برنج انجام گرفت، غلظت جاسمونیک اسید در رقم حساس به شوری کم‌تر از رقم متحمل به شوری بود و مقادیر بالای جاسمونیک اسید تجمع‌یافته در گیاهان متحمل به شوری پس از تیمارهای شوری می‌تواند یک محافظت‌کننده مؤثر در برابر تنش شوری باشد. به‌نظر می‌رسد اطلاعات کمی در رابطه با نحوه اثر شوری بر سطح جاسمونیک اسید در گیاهان وجود دارد. بنابراین تیمار

(Wasternack, 2007). با آغاز واکنش زنجیره‌ای پراکسیداسیون لپیده‌ها، ROSها از قبیل $O_2^{\cdot -}$ و H_2O_2 موجب ایجاد چندین تنش اکسیداسیونی می‌شوند (Moller et al., 2007). در صورت پذیرفتن این نظریه، سطح جاسمونیک اسید با افزایش بار اکسیداتیو در گونه‌ها و شرایط متفاوت افزایش می‌یابد (Reinbothe et al., 2009). با این حال، رابطه بین تشکیل ROS و بیوستز جاسمونیک اسید مشخص نمی‌باشد و در بسیاری از موارد افزایش تشکیل ROS منجر به افزایش تجمع جاسمونیک اسید نمی‌شود (Cela et al., 2011).

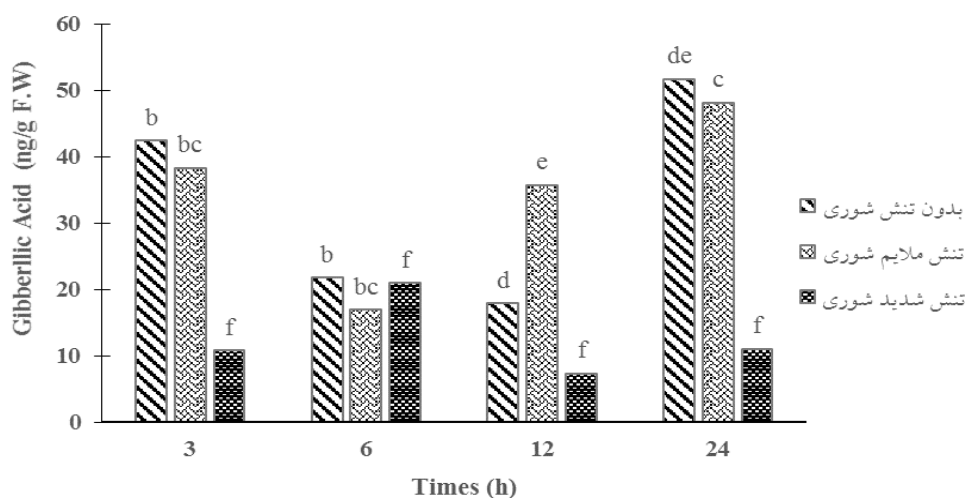
تحت تنش شوری افزایش میزان جاسمونیک اسید را در گوجه‌فرنگی (Abouelsaad and Renault, 2018)، سویا (Hamayun et al., 2010a)، هالوفیت‌های *T. halophila*، *S. chilense* و *maritima* (Gharbi et al., 2017)، ذرت (Wang et al., 2020) و کاهش آن را در هالوفیت *Prosopis strombulifera* گزارش کرده‌اند (Reginato et al., 2012). در آزمایشی در شرایط تنش شوری سطح جاسمونیک اسید در برگ‌های آرابیدوپسیس ابتدا کمی افزایش و سپس کاهش یافت. در مقابل، سطح جاسمونیک اسید در برگ‌های هالوفیت‌های *T. salsuginea* و *C. maritima* در شرایط تنش شوری افزایش یافت. در واقع تنش اکسیداتیو در آرابیدوپسیس

از طریق مکانیسم‌هایی از جمله هموستازی یونی به‌واسطه کانال‌های یونی (Liu *et al.*, 2014) و هموستازی ROSها به‌واسطه عوامل متفاوتی از جمله آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و پرولین (Liu *et al.*, 2007; Modarresi *et al.*, 2014) ثابت شده است. با این اوصاف افزایش میزان جاسمونیک اسید احتمالاً نشان‌دهنده افزایش میزان ROSها و خسارت اکسیداتیو نمی‌باشد زیرا گیاه با فرایندهای متفاوتی در حال تقلیل اثرات مخرب تنش شوری است. با این حال این نتیجه می‌بایست از طریق مطالعات بیش‌تری بر روی محصولات اکسیداسیون اسید لینولیک به سمت بیوستنز جاسمونیک اسید و از طرفی میزان ROSها مشخص شود و می‌تواند نشان‌دهنده پاسخ بهبودیافته هالوفیت‌هایی از جمله آلوروپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) به تنش اکسیداتیو باشد.

جیبرلیک اسید: به‌صورت کلی میزان جیبرلیک اسید بجز در زمان ۶ ساعت، در گیاهان بدون تنش بیش‌تر از گیاهان تحت تنش شدید بود (شکل ۴). ۳ ساعت پس از اعمال تنش، میزان جیبرلیک اسید در شرایط بدون تنش ۲۹۲ درصد بیش‌تر از تنش شدید بود اما، میان تنش ملایم و شاهد بدون تنش تفاوت معنی‌داری وجود نداشت. با گذشت زمان تنش، در ۶ ساعت تفاوت معنی‌داری میان تنش ملایم و شرایط بدون تنش مشاهده شد اما تفاوت میان تنش شدید و شرایط بدون تنش از نظر آماری معنی‌دار نبود. در زمان ۱۲ ساعت محتوای این هورمون در تنش ملایم ۹۵ درصد بیش‌تر از شاهد بدون شوری و در تنش شدید ۵۹ درصد کم‌تر از شاهد بدون شوری بود که در دو مورد تفاوت‌ها نسبت به شاهد قابل‌توجه و معنی‌دار بود. سپس در ۲۴ ساعت نیز محتوای این هورمون در گیاهان بدون تنش و گیاهان تحت تنش شوری ملایم تفاوت معنی‌داری نداشت اما گیاهان تحت تنش شوری شدید کم‌ترین میزان از هورمون جیبرلیک اسید (۱۱/۰۶ نانوگرم در گرم بافت تر) را دارا بودند که نسبت به شاهد ۷۸ درصد کاهش معنی‌داری نشان دادند. به‌صورت کلی کم‌ترین میزان جیبرلیک اسید در تنش شوری شدید (۷/۳ نانوگرم در گرم بافت تر) در ۱۲ ساعت و بیش‌ترین میزان هورمون در شرایط بدون تنش (۵۱/۷

جاسمونیک اسید تحمل به شوری را در رقم حساس به شوری برنج نسبت به رقم متحمل به شوری می‌تواند بهبود بخشد (Kang *et al.*, 2005). علاوه‌براین، کاهش غلظت Na^+ ، افزایش یون پتاسیم و حفظ تعادل ROS و یون‌ها و در نتیجه آن افزایش تحمل به تنش شوری با استفاده از تیمار جاسمونیک اسید در گونه‌های گیاهی متفاوتی گزارش شده است. همچنین، اثر پیش تیمار جاسمونیک اسید موجب کاهش اثر مهارکنندگی غلظت‌های بالای نمک بر رشد و فتوسنتز گیاه جو شد (Tsonev *et al.*, 1998). از سوی دیگر کاهش تولید و تجمع جاسمونیک اسید در گیاهان موجب حساسیت بالای آن‌ها به تنش شوری شده است (Abouelsaad and Renault, 2018; Kurotani *et al.*, 2015) و در مقابل افزایش تولید و تجمع آن در گیاهان سبب افزایش تحمل به تنش شوری شده است (Zhao *et al.*, 2014).

کاربرد تیمار جاسمونیک اسید می‌تواند تعادل هورمون‌ها از جمله آبسزیک اسید را تغییر دهد، که یک نکته کلیدی برای درک مکانیسم‌های محافظتی در برابر تنش شوری محسوب می‌شود (Kang *et al.*, 2005). افزایش میزان آبسزیک اسید به دلیل تیمار جاسمونیک اسید در برنج و برگ چغندر مشاهده شده است (Kim *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2020). کاهش میزان آبسزیک اسید در جهش‌یافته‌های مختل‌شده از نظر تولید جاسمونیک اسید و کاهش جاسمونیک اسید در جهش‌یافته‌های مختل‌شده از نظر تولید آبسزیک اسید، برهم‌کنش این دو هورمون را اثبات کرد (Brossa *et al.*, 2011). تمامی این نتایج حاکی از آن است که تحت تنش شوری جاسمونیک اسید می‌تواند در تحمل گیاه به تنش شوری نقش ایفا کند و از آنجا که در این آزمایش محتوای جاسمونیک اسید به مرور در گیاهان آلوروپوس در شرایط تنش شوری افزایش یافت، و این افزایش در تنش شدید بیش‌تر از تنش ملایم بود، بنابراین تجمع این هورمون گیاهی در شرایط تنش شوری می‌تواند جزء مکانیسم‌های تحمل به شوری در گیاه هالوفیت آلوروپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) باشد. تحمل به تنش شوری در آلوروپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.)



شکل ۴- محتوای هورمون جیبرلیک اسید در شرایط بدون تنش، تنش ملایم و تنش شدید (به ترتیب صفر، ۲۵۰ و ۶۰۰ میلی مولار کلرید سدیم) در زمان‌های ۳، ۶، ۱۲ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش شوری. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار بین تیمارها براساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد است.

شوری انجام گرفت، نشان داد که در گیاه *S. portulacastrum* تحت تنش شوری ملایم، تجمع انواع جیبرلین‌ها در برگ‌ها کاهش یافت. بیش‌ترین میزان تغییرات هورمونی در گیاه *S. brachiata* مشاهده شد و جیبرلین‌ها تحت تنش شوری شدید در برگ‌ها تجمع یافتند (Kumari and Parida, 2018). همچنین، هالوفیت *S. chilense* در شرایط کنترل، مقادیر بسیار بالاتری از جیبرلیک اسید (۲۰ برابر) را نسبت به *S. lycopersicum* نشان داد و تنش شوری باعث افزایش جیبرلیک اسید کل در *S. chilense* شد (Gharbi et al., 2017).

بیوستز جیبرلیک اسیدها به واسطه محرک‌های رشدی و محیطی تنظیم می‌شود (Daviere and Achard, 2013). تغییر سطح جیبرلیک اسید در پاسخ به تنش، نقش آن را در تنش‌های غیرزنده از جمله خشکی و شوری تأیید می‌کند (Ryu and Cho, 2015). با توجه به برخی گزارش‌های موجود، وقتی گیاهان در معرض تنش‌های زیستی و غیرزیستی قرار می‌گیرند، جیبرلیک‌اسیدهای فعال زیستی به سرعت در آن‌ها کاهش می‌یابد (Javid et al., 2011). بین عمل جیبرلیک اسید و سایر هورمون‌های سیگنالی در هنگام تنش‌های محیطی جهت کنترل رشدونمو گیاه همپوشانی وجود دارد (Colebrook et al., 2014).

نانوگرم در گرم بافت تر) در ۲۴ ساعت مشاهده شد. کاهش رشد گیاه تحت شرایط خشکی و شوری ممکن است تا اندازه‌ای به دلیل تولید کم‌تر جیبرلیک اسید یا عدم توانایی گیاه در پاسخ به این هورمون باشد (Llanes et al., 2016). کاهش قابل توجه سطح جیبرلیک اسیدها در شرایط خشکی در تحقیقات متفاوتی گزارش شده است که به نظر می‌رسد شرایط تنش از تولید جیبرلیک اسید جلوگیری کرده و یا تخریب آن را افزایش می‌دهد (Yang et al., 2001; Shao et al., 2016). کاهش محتوای جیبرلیک اسید آزاد تحت تنش شوری و خشکی در گونه‌های گیاهی متفاوتی از جمله سویا (Hamayun et al., 2010a)، لوبیا (Abass and Mohamed, 2011)، چوب‌پنبه (Rood et al., 2000)، برنج (Yang et al., 2001)، سیب‌زمینی ترش (*Helianthus tuberosus*) (Shao et al., 2016) و آرابیدوپسیس (Achard et al., 2006) نسبت به گیاهان شاهد بدون تنش، مشاهده شده است. این مطالعات نشان می‌دهد که کاهش سطح جیبرلیک اسید و سیگنالینگ این هورمون حاکی از نقش آن در محدودکردن رشد گیاه در شرایط خشکی و همچنین شوری است.

در مطالعه‌ای که بر پروفایل هورمونی سه گیاه هالوفیت *S. portulacastrum*، *S. maritima* و *S. brachiata* تحت تنش

رشد و عملکرد دانه با افزایش شدت تنش شوری کاهش یافت، اما به واسطه تیمار بذر با جیبرلیک اسید نسبتاً عملکرد افزایش یافت (Javid et al., 2011). بنابراین مهار رشد توسط تنش شوری ممکن است یک مکانیسم سازگاری فعال در گیاهان متحمل از جمله آلورپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) باشد که از طریق تنظیم سطوح جیبرلیک اسید انجام می‌گیرد و به واسطه آن سرعت رشد مطلوب با توجه به تغییرات شرایط محیطی انجام می‌شود. با این حال، نمی‌توان عملکرد جیبرلیک اسید را جدا از سیگنال‌های هورمونی دیگر در نظر گرفت، زیرا شواهدی حاکی از وجود همپوشانی میان مسیرهای سیگنالینگ هورمونی، در دسترس است. علاوه بر این، درک عمیق نحوه پاسخگویی به تنش‌های غیرزیستی به واسطه جیبرلیک اسیدها گامی مهم در جهت بهبود رشد گیاه در شرایط نامساعد محیطی است، از این رو آزمایشات دیگری از جمله بیان پروتئین‌های DELLA و ژن‌های مسیر متابولیسم و کاتابولیسم جیبرلیک اسید جهت بررسی‌ها و تأیید این احتمالات می‌بایست مورد مطالعه قرار گیرد.

نتیجه‌گیری

تحقیق حاضر نشان داد که تحت تنش شوری ملایم و شدید تغییرات متفاوتی در محتوای هورمونی گیاه هالوفیت آلورپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) صورت می‌گیرد. به صورت کلی تحت تنش شوری ملایم و شدید محتوای هورمون سالیسیلیک اسید نسبت به شاهد بدون تنش در زمان ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش کاهش یافت. تحت تنش شوری میزان آبسزیک اسید در زمان ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش نسبت به شاهد بدون تنش بیشتر بود. محتوای جاسمونیک اسید در گیاهان با گذشت زمان تنش افزایش یافت و در زمان ۲۴ ساعت این تنش شوری شدید نیز بیش‌تر از شاهد بود. میزان هورمون جیبرلیک اسید تنها در تنش شدید کاهش یافت و در زمان‌های ۳، ۱۲ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش، میزان آن کم‌تر از شاهد بدون تنش بود. به نظر می‌رسد گیاه برای واکنش به تنش شوری به زمان حداقل ۲۴ ساعت

از نقش‌های مهم جیبرلیک اسید، محدود کردن رشد در مواجهه با تنش غیرزیستی است که به واسطه پروتئین‌های DELLA انجام می‌گیرد. فرارگرفتن در معرض تنش شوری سطح جیبرلیک اسیدهای فعال را کاهش داد که با تجمع بیش‌تر پروتئین‌های DELLA همراه بود (Achard et al., 2006). جهش‌یافته‌هایی که در آن‌ها بیوسنتز یا سیگنالینگ جیبرلیک اسید مختل شده بود، تحت تنش شدید شوری افزایش بقا را از خود نشان دادند و جهش‌یافته‌های عاری از پروتئین‌های DELLA نسبت به تنش شوری حساس‌تر شده بودند (Achard et al., 2008). علاوه بر این، گیاهان تراریختی که ژن کاتابولیسم‌کننده جیبرلیک اسید در آن‌ها افزایش بیان داده شده بود، کاهش تجمع جیبرلیک اسید و افزایش میزان کلروفیل، قند محلول و درنهایت افزایش تحمل به تنش شوری را نشان دادند (Zhou et al., 2020). این مستندات حاکی از آن است که تجمع پروتئین DELLA از طریق کاهش فعالیت پیام‌رسانی جیبرلیک اسید، رشد را مهار کرده و تحمل به تنش شوری را افزایش می‌دهد.

در این آزمایش تحت تنش شوری شدید میزان جیبرلیک اسید در گیاه هالوفیت آلورپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) نسبت به تنش ملایم و شرایط بدون تنش کاهش یافت. بنابراین عملکرد این گیاه هالوفیت، متفاوت از هالوفیت‌های از قبل مطالعه‌شده مانند *S. portulacastrum* و *S. brachiata* و *S. chilense* که با تنش شوری شدید میزان جیبرلیک اسید در آن‌ها افزایش یافته بود (Kumari and Gharbi et al., 2017; Parida, 2018)، عمل کرد. کاهش سطح جیبرلیک اسید با توجه به توضیحات ذکرشده می‌تواند یک پاسخ سازگارکننده گیاهان در پاسخ به تنش شوری باشد و گیاه هالوفیت آلورپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) احتمالاً از این مکانیسم در برابر غلظت‌های بالای سدیم کلرید استفاده می‌کند.

در گوجه‌فرنگی تیمار با جیبرلیک اسید که یک جیبرلین فعال از نظر زیستی است، قابلیت دسترسی گیاه به آب را در شرایط تنش شوری ملایم، افزایش داد (Maggio et al., 2010).

گندمیان و همچنین تحت تنش طولانی تری مورد بررسی قرار گیرد، تا نقش هورمون‌ها در تحمل به شوری آشکارتر گردد.

تشکر و قدردانی

تحقیق حاضر با استفاده از حمایت‌های گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران و امکانات آزمایشگاهی و گلخانه‌ای و حمایت مالی پژوهشکده ژنتیک و زیست‌فناوری کشاورزی طبرستان انجام گرفته است. بدین وسیله از مدیریت و کلیه کارکنان دانشگاه و پژوهشکده که ما را در انجام این تحقیق یاری نمودند، صمیمانه تشکر می‌نماییم.

نیاز دارد زیرا، تقریباً در اکثر هورمون‌های اندازه‌گیری شده، در اولین زمان (۳ ساعت) محتوای هورمون نسبت به شاهد تغییر کرد که حاکی از درک تنش بوده است، ولی در دو زمان بعدی میزان هورمون‌ها تغییر قابل توجهی نداشتند و یا تغییرات آن محدود بود. سپس در زمان ۲۴ ساعت گیاهان پاسخ کاملاً متمایزی در محتوای هورمونی خود نسبت به شاهد نشان دادند. با توجه به این موضوع که آلوروپوس لیتورالیس (*Aeluropus littoralis* Parl.) گیاهی هالوفیت است که در شرایط تنش شوری قادر به تحمل غلظت‌های بالای شوری است، پس تغییر پروفایل هورمونی این گیاه می‌تواند به‌عنوان پاسخی سازگارکننده به تنش شوری در نظر گرفته شود. علاوه بر این محتوای هورمونی این گیاه به‌عنوان یک گیاه هالوفیت بهتر است به‌صورت مقایسه‌ای با گیاهان گلیکوفیت خانواده

منابع

- مدرسی، م.، مرادیان، ف. و نعمت‌زاده، ق. (۱۳۹۵) تأثیر شوری بلند مدت بر فعالیت‌های آنزیم‌های پراکسیداز و ویژگی‌های فیزیولوژیک گیاه چمن شور (*Aeluropus littoralis*). فن‌آوری زیستی در کشاورزی ۲: ۷۵-۶۹.
- قاسمی‌عمران، و.، نعمت‌زاده، ق.، میرشمسی، ا. و باباییان جلودار، ن. (۱۳۹۴) جداسازی و بررسی بیان ژن *ALSOS1* در گیاه هالوفیت *Aeluropus littoralis* Parl. تحت تنش شوری ناشی از کلرید سدیم. پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی ۱۶: ۶۹-۶۰.
- Abass, S. M. and Mohamed, H. I. (2011) Alleviation of adverse effects of drought stress on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by exogenous application of hydrogen peroxide. *Bangladesh Journal of Botany* 40: 75-83.
- Abouelsaad, I. and Renault, S. (2018) Enhanced oxidative stress in the jasmonic acid-deficient tomato mutant *def-1* exposed to NaCl stress. *Journal of Plant Physiology* 226: 136-144.
- Achard, P., Cheng, H., De Grauwe, L., Decat, J., Schouttetten, H., Moritz, T., Van Der Straeten, D., Peng, J. and Harberd, N. P. (2006) Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science* 311: 91-94.
- Achard, P., Renou, J. P., Berthome, R., Harberd, N. P. and Genschik, P. (2008) Plant DELLAs restrain growth and promote survival of adversity by reducing the levels of reactive oxygen species. *Current Biology* 18: 656-660.
- Acosta-Motos, J. R., Ortuno, M. F., Alvarez, S., Lopez-Climent, M. F., Gomez-Cadenas, A. and Sanchez-Blanco, M. J. (2016) Changes in growth, physiological parameters and the hormonal status of *Myrtus communis* L. plants irrigated with water with different chemical compositions. *Journal of Plant Physiology* 191: 12-21.
- Ahmadi, S. H., Andersen, M. N., Plauborg, F., Poulsen, R. T., Jensen, C. R., Sepaskhah, A. R. and Hansen, S. (2010) Effects of irrigation strategies and soils on field grown potatoes: Yield and water productivity. *Agricultural Water Management* 97: 1923-1930.
- Ashraf, M. (2010) Inducing drought tolerance in plants: Recent advances. *Biotechnology Advances* 28: 169-183.
- Babu, M., Singh, D. and Gothandam, K. (2012) The effect of salinity on growth, hormones and mineral elements in leaf and fruit of tomato cultivar PKM1. *Journal of Animal and Plant Sciences* 22: 159-164.
- Brossa, R., Lopez-Carbonell, M., Jubany-Mari, T. and Alegre, L. (2011) Interplay between abscisic acid and jasmonic acid and its role in water-oxidative stress in wild-type, ABA-deficient, JA-deficient, and ascorbate-deficient *Arabidopsis* plants. *Journal of Plant Growth Regulation* 30: 322-333.
- Cabot, C., Sibole, J. V., Barcelo, J. and Poschenrieder, C. (2009) Abscisic acid decreases leaf Na⁺ exclusion in salt-treated *Phaseolus vulgaris* L. *Journal of Plant Growth Regulation* 28: 187-192.
- Cela, J., Chang, C. and Munne-Bosch, S. (2011) Accumulation of γ -rather than α -tocopherol alters ethylene signaling gene expression in the *vte4* mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology* 52: 1389-1400.

- Chaves, M. M., Flexas, J. and Pinheiro, C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103: 551-560.
- Chojak-Kozniewska, J., Linkiewicz, A., Sowa, S., Radzioch, M. A. and Kuzniak, E. (2017) Interactive effects of salt stress and *Pseudomonas syringae* pv. lachrymans infection in cucumber: Involvement of antioxidant enzymes, abscisic acid and salicylic acid. *Environmental and Experimental Botany* 136: 9-20.
- Colebrook, E. H., Thomas, S. G., Phillips, A. L. and Hedden, P. (2014) The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *Journal of Experimental Biology* 217: 67-75.
- Cramer, G. R. and Quarrie, S. A. (2002) Abscisic acid is correlated with the leaf growth inhibition of four genotypes of maize differing in their response to salinity. *Functional Plant Biology* 29: 111-115.
- Daviere, J. M. and Achard, P. (2013) Gibberellin signaling in plants. *Development* 140: 1147-1151.
- Devinar, G., Llanes, A., Masciarelli, O. and Luna, V. (2013a) Abscisic acid and salicylic acid levels induced by different relative humidity and salinity conditions in the halophyte *Prosopis strombulifera*. *Plant Growth Regulation* 70: 247-256.
- Devinar, G., Llanes, A., Masciarelli, O. and Luna, V. (2013b) Different relative humidity conditions combined with chloride and sulfate salinity treatments modify abscisic acid and salicylic acid levels in the halophyte *Prosopis strombulifera*. *Plant Growth Regulation* 70: 247-256.
- Dobrev, P. I. and Kamnek, M. (2002) Fast and efficient separation of cytokinins from auxin and abscisic acid and their purification using mixed-mode solid-phase extraction. *Journal of Chromatography A* 950: 21-29.
- Du Jardin, P. (2015) Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation. *Scientia Horticulturae* 196: 3-14.
- Ellouzi, H., Hamed, K. B., Hernandez, I., Cela, J., Muller, M., Magne, C., Abdely, C. and Munne-Bosch, S. (2014) A comparative study of the early osmotic, ionic, redox and hormonal signaling response in leaves and roots of two halophytes and a glycophyte to salinity. *Planta* 240: 1299-1317.
- Ge, L., Peh, C. Y. C., Yong, J. W. H., Tan, S. N., Hua, L. and Ong, E. S. (2007) Analyses of gibberellins by capillary electrophoresis-mass spectrometry combined with solid-phase extraction. *Journal of Chromatography A* 1159: 242-249.
- Gharbi, E., Martinez, J. P., Benahmed, H., Hichri, I., Dobrev, P. I., Motyka, V., Quinet, M. and Lutts, S. (2017) Phytohormone profiling in relation to osmotic adjustment in NaCl-treated plants of the halophyte tomato wild relative species *Solanum chilense* comparatively to the cultivated glycophyte *Solanum lycopersicum*. *Plant Science* 258: 77-89.
- Gilliham, M. and Tester, M. (2005) The regulation of anion loading to the maize root xylem. *Plant Physiology* 137: 819-828.
- Gulzar, S., Khan, M. A. and Ungar, I. A. (2003) Effects of salinity on growth, ionic content, and plant-water status of *Aeluropus lagopoides*. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 34: 1657-1668.
- Hamayun, M., Khan, S. A., Khan, A. L., Shinwari, Z. K., Hussain, J., Sohn, E. Y., Kang, S. M., Kim, Y. H., Khan, M. A. and Lee, I. J. (2010a) Effect of salt stress on growth attributes and endogenous growth hormones of soybean cultivar Hwangkeumkong. *Pakistan Journal of Botany* 42: 3103-3112.
- Hamayun, M., SohanSohan, E. Y., Khan, S. A. and Shinwari, Z. K. (2010b) Silicon alleviates the adverse effects of salinity and drought stress on growth and endogenous plant growth hormones of soybean (*Glycine max* L.). *Pakistan Journal of Botany* 42: 1713-1722.
- Hao, L., Wang, Y., Xu, J., Feng, S. D., Ma, C. Y., Liu, C., Xu, X., Li, G. Z. and Herbert, S. J. (2011) Role of endogenous salicylic acid in Arabidopsis response to elevated sulfur dioxide concentration. *Biologia Plantarum* 55: 297-304.
- Hao, L., Zhao, Y., Jin, D., Zhang, L., Bi, X., Chen, H., Xu, Q., Ma, C. and Li, G. (2012) Salicylic acid-altering Arabidopsis mutants response to salt stress. *Plant and Soil* 354: 81-95.
- Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Zhu, J. K. and Bohnert, H. J. (2000) Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Biology* 51: 463-499.
- Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M. and Ahmad, A. (2010) Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: A review. *Environmental and Experimental Botany* 68: 14-25.
- He, T. and Cramer, G. R. (1996) Abscisic acid concentrations are correlated with leaf area reductions in two salt-stressed rapid-cycling Brassica species. *Plant and Soil* 179: 25-33.
- Hoagland, D. R. and Arnon, D. I. (1950) The water-culture method for growing plants without soil. *Circular California Agricultural Experiment Station* 347.
- Huang, D., Wu, W., Abrams, S. R. and Cutler, A. J. (2008) The relationship of drought-related gene expression in *Arabidopsis thaliana* to hormonal and environmental factors. *Journal of Experimental Botany* 59: 2991-3007.
- Ibrahim, M. H. and Jaafar, H. Z. (2013) Abscisic acid induced changes in production of primary and secondary metabolites, photosynthetic capacity, antioxidant capability, antioxidant enzymes and lipoxygenase inhibitory activity of *Orthosiphon stamineus* Benth. *Molecules* 18: 7957-7976.

- Idrees, M., Naeem, M., Aftab, T. and Khan, M. M. A. (2011) Salicylic acid mitigates salinity stress by improving antioxidant defence system and enhances vincristine and vinblastine alkaloids production in periwinkle [*Catharanthus roseus* (L.) G. Don]. *Acta Physiologiae Plantarum* 33: 987-999.
- Iqbal, M. and Ashraf, M. (2013) Salt tolerance and regulation of gas exchange and hormonal homeostasis by auxin-priming in wheat. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 48: 1210-1219.
- Javid, M. G., Sorooshzadeh, A., Moradi, F., Modarres Sanavy, S. A. M. and Allahdadi, I. (2011) The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. *Australian Journal of Crop Science* 5: 726.
- Kang, D. J., Seo, Y. J., Lee, J. D., Ishii, R., Kim, K., Shin, D., Park, S., Jang, S. 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.
- Kaya, C., Kirnak, H., Higgs, D. and Saltali, K. (2002) Supplementary calcium enhances plant growth and fruit yield in strawberry cultivars grown at high (NaCl) salinity. *Scientia Horticulturae* 93: 65-74.
- Kim, S., Sohn, E., Joo, G. and Lee, I. (2009) Influence of jasmonic acid on endogenous gibberellin and abscisic acid in salt-stressed chard plant. *Journal of Environmental Biology* 30: 333-338.
- Kumari, A. and Parida, A. K. (2018) Metabolomics and network analysis reveal the potential metabolites and biological pathways involved in salinity tolerance of the halophyte *Salvadora persica*. *Environmental and Experimental Botany* 148: 85-99.
- Kurotani, K. I., Hayashi, K., Hatanaka, S., Toda, Y., Ogawa, D., Ichikawa, H., Ishimaru, Y., Tashita, R., Suzuki, T. and Ueda, M. (2015) Elevated levels of CYP94 family gene expression alleviate the jasmonate response and enhance salt tolerance in rice. *Plant and Cell Physiology* 56: 779-789.
- Lee, S., Kim, S. G. and Park, C. M. (2010) Salicylic acid promotes seed germination under high salinity by modulating antioxidant activity in *Arabidopsis*. *New Phytologist* 188: 626-637.
- Liu, J., Zhang, S., Dong, L. and Chu, J. (2014) Incorporation of Na⁺/H⁺ antiporter gene from *Aeluropus littoralis* confers salt tolerance in soybean (*Glycine max* L.). *Iranian Journal of Biochemistry and Biophysics* 51: 58-65.
- Liu, Z. H., Shi, L. R., Bai, L. R. and Zhao, K. F. (2007) Effects of salt stress on the contents of chlorophyll and organic solutes in *Aeluropus littoralis* var. *sinensis* Debeaux. *Zhi wu Sheng li yu fen zi Sheng wu xue xue bao*. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* 33: 165-172.
- Llanes, A., Andrade, A., Alemanno, S. and Luna, V. (2016) Alterations of endogenous hormonal levels in plants under drought and salinity. *American Journal of Plant Sciences* 7: 1357-1371.
- Maggio, A., Barbieri, G., Raimondi, G. and De Pascale, S. (2010) Contrasting effects of GA3 treatments on tomato plants exposed to increasing salinity. *Journal of Plant Growth Regulation* 29: 63-72.
- Miller, G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S. and Mittler, R. (2010) Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell and Environment* 33: 453-467.
- Modarresi, M., Moradian, F. and Nematzadeh, G. A. (2014) Antioxidant responses of halophyte plant *Aeluropus littoralis* under long-term salinity stress. *Biologia* 69: 478-483.
- Moller, I. M., Jensen, P. E. and Hansson, A. (2007) Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology* 58: 459-481.
- Munne-Bosch, S. and Penuelas, J. (2003) Photo and antioxidative protection, and a role for salicylic acid during drought and recovery in field-grown phillyrea angustifolia plants. *Planta* 217: 758-766.
- Munns, R. and Tester, M. (2008) Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651-681.
- Ohta, M., Guo, Y., Halfter, U. and Zhu, J. K. (2003) A novel domain in the protein kinase SOS2 mediates interaction with the protein phosphatase 2C ABI2. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 11771-11776.
- Pinero, M. C., Houdusse, F., Garcia-Mina, J. M., Garnica, M. and Amor, F. M. (2014) Regulation of hormonal responses of sweet pepper as affected by salinity and elevated CO₂ concentration. *Physiologia Plantarum* 151: 375-389.
- Prerostova, S., Dobrev, P. I., Gaudinova, A., Hosek, P., Soudek, P., Knirsch, V. and Vankova, R. (2017) Hormonal dynamics during salt stress responses of salt-sensitive *Arabidopsis thaliana* and salt-tolerant *Thellungiella salsuginea*. *Plant Science* 264: 188-198.
- Reginato, M., Abdala, G., Miersch, O., Ruiz, O., Moschetti, E. and Luna, V. (2012) Changes in the levels of jasmonates and free polyamines induced by Na₂SO₄ and NaCl in roots and leaves of the halophyte *Prosopis strombulifera*. *Biologia* 67: 689-697.
- Reinbothe, C., Springer, A., Samol, I. and Reinbothe, S. (2009) Plant oxylipins: Role of jasmonic acid during programmed cell death, defence and leaf senescence. *The FEBS Journal* 276: 4666-4681.
- Rood, S. B., Zanewich, K., Stefura, C. and Mahoney, J. M. (2000) Influence of water table decline on growth allocation and endogenous gibberellins in black cottonwood. *Tree Physiology* 20: 831-836.
- Ryu, H. and Cho, Y. G. (2015) Plant hormones in salt stress tolerance. *Journal of Plant Biology* 58: 147-155.
- Saad, R. B., Romdhan, W. B., Zouari, N., Azaza, J., Mieulet, D., Verdeil, J. L., Guiderdoni, E. and Hassairi, A. (2011) Promoter of the AISAP gene from the halophyte grass *Aeluropus littoralis* directs developmental-regulated, stress-

- inducible, and organ-specific gene expression in transgenic tobacco. *Transgenic Research* 20: 1003-1018.
- Sawada, H., Shim, I. S. and Usui, K. (2006) Induction of benzoic acid 2-hydroxylase and salicylic acid biosynthesis modulation by salt stress in rice seedlings. *Plant Science* 171: 263-270.
- Shao, T., Li, L., Wu, Y., Chen, M., Long, X., Shao, H. and Rengel, Z. (2016) Balance between salt stress and endogenous hormones influence dry matter accumulation in *Jerusalem artichoke*. *Science of the Total Environment* 568: 891-898.
- Tang, X., Mu, X., Shao, H., Wang, H. and Brestic, M. (2015) Global plant-responding mechanisms to salt stress: Physiological and molecular levels and implications in biotechnology. *Critical Reviews in Biotechnology* 35: 425-437.
- Tsonev, T., Lazova, G., Stoinova, Z. G. and Popova, L. (1998) A possible role for jasmonic acid in adaptation of barley seedlings to salinity stress. *Journal of Plant Growth Regulation* 17: 153-159.
- Upreti, K. K. and Murti, G. S. R. (2010) Response of grape rootstocks to salinity: Changes in root growth, polyamines and abscisic acid. *Biologia Plantarum* 54: 730-734.
- Wang, J., Song, L., Gong, X., Xu, J. and Li, M. (2020) Functions of jasmonic acid in plant regulation and response to abiotic stress. *International Journal of Molecular Sciences* 21: 1446.
- Wang, Y., Mopper, S. and Hasenstein, K. H. (2001) Effects of salinity on endogenous ABA, IAA, JA, and SA in *Iris hexagona*. *Journal of Chemical Ecology* 27: 327-342.
- Wasternack, C. (2007) Jasmonates: An update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Annals of Botany* 100: 681-697.
- Wilkinson, S. and Davies, W. J. (2002) ABA-based chemical signalling: The co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell and Environment* 25: 195-210.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Wang, W. (2001) Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiology* 127: 315-323.
- Yu, Z., Duan, X., Luo, L., Dai, S., Ding, Z. and Xia, G. (2020) How plant hormones mediate salt stress responses. *Trends in Plant Science* 25: 1117-1130.
- Zhao, Y., Dong, W., Zhang, N., Ai, X., Wang, M., Huang, Z., Xiao, L. and Xia, G. (2014) A wheat allene oxide cyclase gene enhances salinity tolerance via jasmonate signaling. *Plant Physiology* 164: 1068-1076.
- Zhou, J., Li, Z., Xiao, G., Zhai, M., Pan, X., Huang, R. and Zhang, H. (2020) CYP71D8L is a key regulator involved in growth and stress responses by mediating gibberellin homeostasis in rice. *Journal of Experimental Botany* 71: 1160-1170.

Hormonal changes of *Aeluropus littoralis* halophyte plant in response to salt stress

Maryam Chalekaei¹, Alireza Abbasi¹, Ali Dehastani²

¹Department of Agronomy and Plant breeding, Agricultural College, University of Tehran, Karaj

²Genetics and Agricultural Biotechnology Institute of Tabarestan, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari

(Received: 19/04/2021, Accepted: 30/11/2020)

Abstract

In this experiment, hormonal changes of *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl. halophyte under none- stress, moderate and severe salinity stress condition (0, 250, and 600 mM NaCl, respectively) at four time-courses (3, 6, 12, 24 h) were studied. The results showed that the Abscisic acid (ABA) content increased after one day at all stress levels, whereas, Gibberellic acid (GA3) levels significantly decreased under severe stress compared to the mild stress. The level of Salicylic acid (SA) decreased slightly compared to the control at the beginning of mild stress condition, but in severe stress, this decrease was more noticeable. Jasmonic acid (JA) content was not different at the first of stress, but with increased stress time, its content increased and in severe stress, it was more than mild stress and in mild stress, it was more than the control. It seems that the plant needs at least 24 hours to respond to stress because in the first time (3 hours) the content of hormones changed compared to the control, which indicates the perception of stress, but continuation of the levels of the hormone had limited changes, and within 24 hours, the plant produced a completely different response to its hormonal content than the control. In conclusion, the results of this study will be useful in providing a deeper understanding of the hormonal mechanism of salinity tolerance.

Keywords: Adaptation, *Aeluropus littoralis*, Halophyte, Phytohormons, Salinity stress

Corresponding author, Email: rezabbasi@ut.ac.ir