Nova Biologica Reperta 4 (2): 155-165 (2017) یافته های نوین در علوم زیستی، جلد ۴، شمارهٔ ۲: ۱۶۵-۱۵۵

تأثیر نیتریک‌اکساید بر پاسخ‌های آنتی‌اکسیداتیو اسپندک (تیرهٔ قیچیان) در محیط شور

نادر چاپارزاده*، رویا سعیدی‌فر، لیلا زرندی میاندوآب و محمد پاژنگ

دریافت: ۱۳۹۵/۱۰/۱۸/ پذیرش: ۱۳۹۶/۰۳/۳۰/ چاپ: ۱۳۹۶/۶/۳۱

گروه زیست شناسی، دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز، ایران
*مسئول مکاتبات: nchapar@azaruniv.ac.ir

چکیده. در سال‌های اخیر، دخالت نیتریک اکساید در فرایندهای مختلف گیاهی از جمله تقلیل اثر مخرب تنش‌ها مشخص شده است. در محیط شور گیاهان با تنش ثانویه اکسیداتیو مواجه می‌شوند. این آزمایش برای ارزیابی تأثیر کاربرد خارجی سدیم نیترو پروساید (SNP) به‌منزلهٔ دهندهٔ نیتریک اکساید (NO) در تقلیل اثر اکسیداتیو شوری روی اسپندک (*Zygophyllum fabago* L.) طراحی شد. SNP (۲۰۰ میکرومولار) به محیط کشت گیاهان در وضعیت شور (۲۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار NaCl) و غیر شور اضافه شد. رشد، نشانگرهای تنش اکسیداتیو (شاخص پایداری غشای سلولی و غلظت پراکسید هیدروژن)، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (پراکسیداز و کاتالاز) و همین‌طور محتوای برخی ترکیبات آنتی‌اکسیدان (فلاونوییدها و کاروتنوییدها) تعیین شدند. شوری موجب کاهش معنی‌دار وزن خشک اندام-های هوایی و ریشه شد ولی فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز را افزایش داد. شوری زیاد موجب افزایش محتوای پراکسید هیدروژن و کاهش میزان کاروتنوییدها در برگ‌ها شد. کاربرد برون‌زای NO در محیط شور موجب افزایش رشد، شاخص پایداری غشا و محتوای فلاونوییدها و کاروتنوییدها شد. کاربرد SNP در محیط شور موجب کاهش معنی‌دار پراکسید هیدروژن و همینطور فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان تحت مطالعه در برگ‌ها شد. داده‌ها حاکی از آن هستند که همکاری سیستم‌های آنتی اکسیدان اسپندک برای فایق آمدن بر شوری تأثیر می‌گذارد. همچنین، از داده‌ها برمی‌آید که کاربرد خارجی NO برای تقلیل اثر اکسیداتیو شوری در گیاه اسپندک مفید است.

واژه‌های کلیدی. پراکسیداز، پراکسید هیدروژن، سدیم نیترو پروساید، نمک

Effect of nitric oxide on antioxidative responses under salinity conditions in *Zygophyllum fabago* L. (Zygophyllaceae)

Nader Chaparzadeh*, Roya Saeedifar, Leila Zarandi-Miandoab & Mohammad Pazhang

Received 08.1.2017/ Accepted 20.06.2017/ Published 22.09.2017

Department of Biology, Azarbaijan Shahid Madani University, Tabriz, Iran
*Correspondent author: nchapar@azaruniv.ac.ir

Abstract. In recent years, the involvement of nitric oxide (NO) in numerous physiological processes, particularly the mitigation of stress-induced negative effects on plants, has been clarified. Under salinity conditions, plants are subjected to a secondary oxidative stress. The present work was designed to examine the exogenous application of nitric oxide (NO), in the form of its donor sodium nitroprusside (SNP), in mitigating the deleterious effects of salinity on *Zygophyllum fabago* L. plants. SNP (200 µM) was applied to plants growing medium under saline (200 and 400 mM NaCl) and non-saline conditions. Growth, oxidative stress markers [cell membrane stability index (MSI) and H_2O_2 concentration], antioxidant enzymes activities [peroxidase (POX, EC 1.11.1.7) and catalase (CAT, EC 1.11.1.6)], as well as the contents of some antioxidant compounds (flavonoids and carotenoids) were determined. Salinity lowered the shoot and root dry weights, while it enhanced peroxidase and catalase activities. High salinity increased H_2O_2; however, it decreased the carotenoids content of leaves. Exogenous NO enhanced the growth, MSI, flavonoids and carotenoids contents of salinized plants. In salinity plus SNP treated plants, H_2O_2 concentration and the activities of the examined enzymes were reduced. Data suggest that a cooperative process is performed by the antioxidant systems in Syrian bean caper in order to cope with salinity. Also, the application of exogenous NO was found to be useful in the mitigation of salinity-induced oxidative stress in plants.

Keywords. peroxidase, hydrogen peroxide, sodium nitroprusside, NaCl

مقدمه

گیاهان در محیط زندگی خود قادر به تحرک نیستند، بنابراین، مجبورند به تغییرات محیطی درجا پاسخ دهند. این پاسخ‌ها شامل تغییر از سطح مولکولی تا سطح گیاه کامل است. شوری آب یا خاک از جمله عوامل تنش‌زای محیطی در گیاهان محسوب می‌شود. حدود ۱۰ درصد خاک‌های دنیا و ۵۰ درصد زمین‌های زراعی از شوری متأثر هستند (Ruan *et al*., 2010). شوری به کاهش چشمگیر در میزان رشد و تولید گیاهان منجر می‌شود. محدودیت زمین‌های کشاورزی و افزایش جمعیت جهانی، بشر را ناچار به تلاش برای افزایش تولید از طریق اصلاح گیاهان و همچنین استفاده از زمین‌های نامرغوب از جمله خاک‌های شور، خواهد کرد. برای استفاده از خاک‌های شور اهلی کردن گیاهان شورپسند از جمله راهکارهاست (Flowers, 2004). گیاهان بر حسب توانایی رشد در خاک‌های شور به دو دسته شیرین‌پسند (گلیکوفیت) و شورپسند (هالوفیت) تقسیم می‌شوند. گیاهان شورپسند قادرند در غلظت‌های بالای نمک با حفظ فرایندهای فیزیولوژیکی رشد کنند. تنظیم روابط یونی و آبی از طریق تجمع یون‌ها در واکوول سلول‌ها و تولید مواد محلول سازگار، گوشتی شدن و دفع نمک از گیاه از جمله سازش‌های گیاهان شورپسند هستند (Bromham, 2014). طی روند تکامل، گیاهان سازش‌ها و توانایی‌های لازم برای مواجهه با محیط نامساعد را کسب کرده‌اند. تحمل شوری یک صفت مرکب از جنبه‌های مختلف تاریخ زندگی، فیزیولوژی و تشریح گیاهان است. در تحقیقات کشاورزی شورزیست، با تأکید بر استفاده از آب‌های شور (به ویژه آب دریا)، مطالعات به طرف گیاهان شورپسند هدایت شده‌است (Parida & Das, 2005). اکثر تنش‌های غیرزیستی همچون شوری به تنش اکسیداتیو در گیاهان منجر می‌شود و اثر مخرب برجای می‌گذارد (Ahmad *et al*., 2008). برای اجتناب از آسیب، گیاهان سازوکارهای دفاعی آنزیمی و غیرآنزیمی را در سلول‌های خود به‌دست آورده‌اند که میزان آسیب به کارایی این سازوکارها وابسته است. گیاهانی که دارای توان آنتی‌اکسیدانی (نهادی یا القایی) زیادی باشند در مقابل تنش اکسیداتیو مقاومت بیشتری خواهند کرد (Tarchoune *et al*., 2012). اسپندک گیاه شورپسند اختیاری چند ساله است که در مناطق مختلف یافت می‌شود. این گیاه متحمل شوری و مقاوم به خشکی است و در خاک‌های آهکی آذربایجان به وفور یافت می‌شود. گیاهان شورپسند اختیاری، برای رشد نیاز مطلق به شوری (آب شور) ندارند و می‌توانند با آب شیرین رشد کنند. در صورتی‌که، گیاهان شورپسند اجباری برای رشد حتماً به آب شور نیازمند هستند (Wang *et al*., 2011).

نیتریک‌اکساید (NO)، به‌منزلهٔ یک پیام‌رسان سلولی، در فرایندهای مختلف فیزیولوژیکی موجودات زنده از باکتری‌ها تا انسان دخالت می‌کند. NO به دلیل داشتن یک الکترون جفت نشده ماهیت رادیکال آزاد دارد و همچون یک پیش‌اکسیدان و همین‌طور آنتی‌اکسیدان در گیاهان عمل می‌کند (Corpas *et al*., 2011). در گیاهان نقش NO در رشد و نمو و فرایندهایی همچون جوانه‌زنی دانه‌ها، رشد ریشه‌ها، گلدهی، رسیدگی میوه‌ها، پیری، مرگ برنامه‌ریزی شده سلولی و دفاع در مقابل تنش‌های زیستی و غیرزیستی شناخته شده‌است (Hayat *et a*l., 2009). NO برون زا در محیط شور با تقویت توان آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی بسته به گونه گیاهی، شدت و دوره تنش شوری موجب کاهش اثر مخرب اکسیداتیو در گیاهان می‌شود (Manati *et al*., 2014; Parvaiz *et al*., 2016). با در نظر گرفتن نقش مهم NO در فرایندهای فیزیولوژیکی و مقابله با اثر شوری (Zhang *et al*., 2006)، این آزمایش برای بررسی اثر NO برون زا در تعدیل اثر اکسیداتیو شوری روی اسپندک طراحی و اجرا شده است.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و محیط کشت: بذور اسپندک از منطقه آذرشهر در استان آذربایجان‌شرقی (عرض جغرافیایی ۳۷/۸۱، طول جغرافیایی ۴۵/۹۴ و ارتفاع ۱۳۴۰ متر از سطح دریا) جمع‌آوری شد. پس از جداسازی بذرهای سالم، با محلول هیپوکلریت سدیم ۱ درصد ضدعفونی و با آب مقطر شست‌وشو شدند. جوانه‌زنی بذرها روی کاغذ صافی مرطوب به مدت هفت روز صورت گرفت. سپس دانه‌رست‌ها به گلدان‌های حاوی پرلیت انتقال یافت و به مدت هفت روز در شرایط نوری تنظیم شده: ۱۴ ساعت نور و ۱۰ ساعت تاریکی، رطوبت ۴۰-۳۰ درصد، دمای ۲۵ درجهٔ سانتی‌گراد در آزمایشگاه نگهداری و به طور یک روز در میان تا روز چهارده با آب مقطر و محلول غذایی هوگلند تغذیه شدند. تیمارها شامل دو سطح سدیم نیتروپروساید (SNP) (صفر و ۲۰۰میکرومولار) و سه

سطح شوری (صفر، ۲۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار) بودند. تیمار سدیم نیتروپروساید به مدت ۴۸ ساعت از روز پانزدهم به صورت افزودن به محلول غذایی اعمال شد. بعد از آن تیمارهای مورد نظر شوری تا روز بیست‌وچهارم اعمال شد. گیاهان در روز بیست‌وپنجم برداشت شدند.

سنجش پارامترهای رشد. وزن خشک ریشه‌ها و بخش‌های هوایی گیاه اسپندک پس از ۷۲ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی-گراد در آون به‌وسیله ترازوی حساس تعیین شد.

سنجش محتوای H_2O_2. بافت برگی‌تر در بافر فسفات پتاسیم (۵۰ mM و pH=۶/۵) همگن و سانتریفیوژ شد. مقدار مشخصی از عصاره رویی با تیتانیوم کلراید ۱ درصد (در اسید غلیظ) مخلوط و سانتریفیوژ شد. مایع رویی جمع‌آوری و میزان جذب نوری آن در طول موج ۴۱۰ nm تعیین و محتوای H_2O_2 با استفاده از ضریب تصحیح ۰/۲۸ $\mu mol^{-1}\ cm^{-1}$ محاسبه و میزان H_2O_2 بر حسب $\mu molg^{-1}$ وزن تر گزارش شد (Chaparzadeh *et al.*, 2004).

سنجش شاخص پایداری غشا. قطعات برگی هم اندازه در فالکون‌های حاوی آب مقطر در دمای آزمایشگاه به مدت ۲۴ ساعت روی دستگاه شیکر نگه‌داری و میزان هدایت الکتریکی (C_1) آن‌ها اندازه‌گیری شد. سپس، همان قطعات در دستگاه اتوکلاو قرار داده شد و پس از آن به مدت یک ساعت روی دستگاه شیکر نگهداری و دوباره میزان هدایت (C_2) آن‌ها تعیین شد. شاخص پایداری غشا از رابطهٔ زیر محاسبه شد:

$$MSI = [1- (C1/C2)] \times 100$$

سنجش کاروتنوییدها. بافت برگی‌تر در استون خالص همگن و سانتریفیوژ شد. پس از جمع‌آوری محلول رویی، رسوب حاصل دوباره با استون خالص شست‌وشو و سانتریفیوژ شد. پس از ترکیب هر دو محلول رویی، میزان جذب نوری آنها در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۴۵ و ۶۶۲ نانومتر به وسیله اسپکتروفتومتر تعیین و میزان رنگ‌دانه‌ها برحسب $mg\ g^{-1}$ وزن‌تر گزارش شد. برای محاسبه مقادیر کاروتنوییدها از روابط مرتبط استفاده شد (Lichtenthaler, 1987).

سنجش فلاونوییدها. بافت برگی‌تر در اتانول ۹۰ درصد همگن و سانتریفیوژ شد. پس از سانتریفیوژ، به میزان نیاز از مایع رویی برداشته و به همان مقدار اتر نفت اضافه شد. کلروفیل‌ها و کاروتنوییدها با استفاده از اتر نفت جداسازی و از محلول حذف شدند. میزان جذب محلول در طول موج ۳۳۰ nm به وسیله اسپکتروفتومتر تعیین و نتایج بر اساس میزان جذب بر گرم وزن تر گزارش شد (Krizek *et al.*, 1998).

استخراج عصاره آنزیمی و سنجش فعالیت آنزیم‌ها. بافت برگی تر در دمای ۴-۰ درجهٔ سانتی‌گراد با بافر فسفات (۱۰۰ mM و pH= ۷/۵) حاوی EDTA و پلی‌وینیل‌پلی‌پیرولیدون همگن شد. همگن حاصل به درون میکروتیوب منتقل و در دمای پایین سانتریفیوژ شد. از محلول رویی جهت سنجش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز استفاده شد. برای سنجش فعالیت آنزیم پراکسیداز مقدار مشخصی از مایع رویی با بافر فسفات (۵۰ mM و pH= ۷/۸)، مقدار مشخصی گایاکول ۴۰ mM و مقدار مشخصی پراکسید هیدروژن ۲۰ mM مخلوط شد. جذب بر اساس میزان تولید تتراگایاکول در ۴۷۰ nm در یک دقیقه اندازه‌گیری و فعالیت آنزیمی با استفاده از ضریب تصحیح ۶/۳۹ $mM^{-1}\ cm^{-1}$ به صورت واحد آنزیمی بر میلی‌گرم پروتئین گزارش شد(Chaparzadeh *et al.*, 2004) . میزان پروتئین هر نمونه بر اساس روش برادفورد پس از رسم منحنی استاندارد با سرم آلبومین گاوی در طول موج ۵۹۵ نانومتر اندازه‌گیری شد (Bradford, 1976). جهت سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز مقدار مشخصی از مایع رویی با بافر فسفات (۱۰۰ mM و pH= ۷/۸) و مقدار مشخصی پراکسید هیدروژن ۲mM مخلوط شد. بعد از مدتی مقدار مشخصی معرف تیتانیوم اضافه و سانتریفیوژ شد. با رسم منحنی استاندارد، با محلول‌هایی از H_2O_2 در طول موج ۴۲۰ نانومتر، مقدار نهایی بر اساس مصرف H_2O_2 در دقیقه به صورت واحد آنزیمی بر میلی‌گرم پروتئین گزارش شد (Wahid *et al.*, 2007).

تحلیل آماری و تحلیل داده‌ها. این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار انجام و برای انجام تحلیل‌های آماری از نرم‌افزار SPSS16 استفاده شد. مقایسه میانگین‌ها با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد انجام شد.

نتایج و بحث

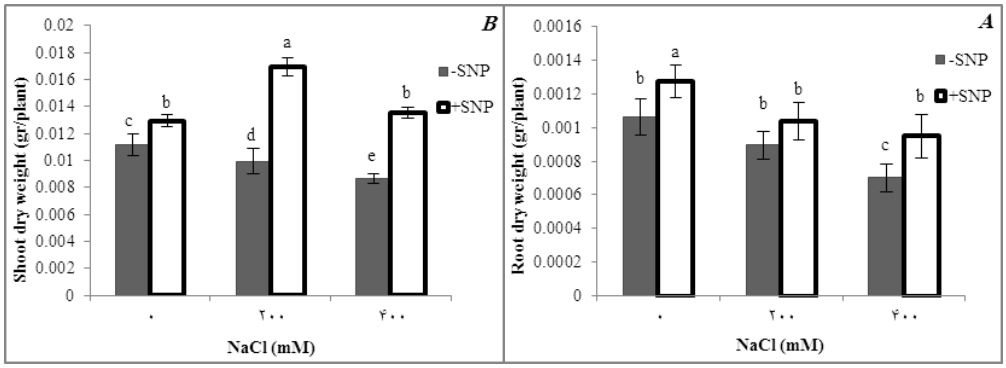
رشد. تأثیر شوری و سدیم نیتروپروساید بر وزن خشک ریشه اسپندک معنی‌دار و اثر متقابل آن‌ها بی‌معنی بود (جدول ۱). در

نبود NO، کاهش معنی‌دار وزن خشک ریشهٔ گیاه اسپندک در غلظت ۴۰۰ میلی‌مولار نمک نسبت به شاهد و غلظت ۲۰۰ میلی-مولار نمک صورت گرفت. حضور NO، افزایش معنی‌دار وزن خشک ریشه را در موقعیت شاهد و غلظت ۴۰۰ میلی‌مولار نمک موجب شد، به‌طوری‌که وزن خشک ریشه‌ها در این موقعیت با وزن خشک ریشه گیاهان شاهد و تیمار ۲۰۰ میلی‌مولار نمک نداشت (شکل۱ A). تأثیر شوری، سدیم نیتروپروساید و اثر متقابل آن‌ها بر وزن خشک بخش‌های هوایی گیاه اسپندک معنی‌دار بود (جدول ۱). کاهش معنی‌دار وزن خشک بخش‌های هوایی گیاه اسپندک در غلظت ۲۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار نمک در مقایسه با شاهد صورت گرفت. حضور SNP، افزایش معنی‌دار وزن خشک بخش‌های هوایی را در غلظت‌های ۲۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار نمک و موقعیت شاهد موجب شد (شکل ۱ B).

NO به‌منزلهٔ یک مولکول سیگنال در تقلیل اثر انواع تنش‌ها بر گیاهان دخالت می‌کند (Esim & Atici, 2013; Esim & Atici, 2014; Manai *et al.*, 2014). کاهش رشد به‌دلیل شوری در بیشتر گیاهان بسته به سطح شوری، دوره تیمار و گونه گیاهی دیده می‌شود. همان‌طور که از نتایج بر می‌آید (شکل ۱)، کاربرد همزمان NO و شوری موجب بهبود رشد گیاه (ریشه و بخش هوایی) می‌شود. مشابه این نتایج در گیاهان دیگر نیز مشاهده شده است (Wu *et al.*, 2011; Mostofa *et al.*, 2015; Ahmad *et al.*, 2016). کاهش پتانسیل آب و پتانسیل اسمزی با مهار فرایندهای فوتوشیمیایی و افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) منجر به کاهش رشد گیاه می‌شود. کاهش رشد گیاه نوعی سازگاری برای زنده ماندن در تنش است (Shannon & Grieve, 1998). اثر تنظیمی NO بر رشد احتمالاً با غلظت NO به‌منزلهٔ گونهٔ فعال نیتروژن و برهمکنش آن با گونه‌های فعال اکسیژن ارتباط دارد (Lamattina *et al.*, 2003). NO بر دو لایه فسفولیپیدی غشاهای سلولی اثر می‌کند و موجب افزایش سیالیت آنها می‌شود. همچنین، NO با شل‌شدگی و توسعه دیواره سلولی موجب افزایش رشد می‌شود (Leshem & Haramaty, 1996). افزایش رشد گیاه در غلظت پایین سدیم نیتروپروساید ممکن است با کاهش میزان چوبی شدن دیواره سلول و تسریع توسعه دیواره سلول مرتبط باشد، اما سطح بالای سدیم نیتروپروساید ممکن است نشت غشایی را به علت تنش اکسیداتیو افزایش دهد و دیوارهٔ سلولی را تخریب کند، بنابراین، رشد گیاه مهار می‌شود (Wang *et al.*, 2010). اثر بهبودی NO بر رشد گیاهان در محیط شور در گیاهان مختلف به افزایش فشار اسمزی سلول‌های گیاهی و اصلاح ویسکوزیته سیتوپلاسمی (Dong *et al.*, 2014) و تنظیم بالادست پاسخ‌های آنتی‌اکسیدانی (Mostofa *et al.*, 2015) نسبت داده شده است.

محتوای H_2O_2 برگ‌ها. SNP و اثر متقابل آن با شوری بر محتوای پراکسید هیدروژن برگ‌های گیاه اسپندک معنی‌دار بود (جدول ۱). افزایش معنی‌دار محتوای H_2O_2 در شوری ۴۰۰ میلی-مولار نسبت به شاهد و شوری۲۰۰ میلی‌مولار مشاهده شد. با اینکه در شوری ۴۰۰ میلی‌مولار با کاربرد هم زمان NO افزایش معنی‌دار محتوای H_2O_2 نسبت به وضعیت شاهد و شوری ۲۰۰ میلی‌مولار دیده شد، حضور NO میزان H_2O_2 بافت‌های گیاهی در شوری ۴۰۰ میلی‌مولار را بسیار کاهش داد (شکل ۲).

تولید ROS در گیاهان در انواع تنش‌های زیستی و غیر زیستی اتفاق می‌افتد. به عبارت دیگر، تنش اکسیداتیو یک تنش ثانویه ناشی از تنش‌های اولیه است. در میان گونه‌های فعال اکسیژن، H_2O_2 پایداری بالاتر و نیمه‌عمر طولانی دارد و به آسانی از طریق غشاهای سلولی عبور می‌کند. H_2O_2 در کده‌های مختلف سلولی مانند میتوکندری‌ها، کلروپلاست‌ها، پراکسی‌زوم‌ها و حتی غشای سلولی تولید می‌شود. در گیاهان شوری با تأثیر بر گشودگی روزنه‌های هوایی موجب کاهش ورود CO_2 می‌شود و در اثر کاهش تثبیت کربن، فزونی انرژی تحریکی نوری افزایش تولید ROS و به‌ویژه H_2O_2 را رقم می‌زند. افزایش سطح H_2O_2 در گیاهان تحت تنش شوری اغلب یک الگوی وابسته به سطح تنش را نشان می‌دهد (Sairam, 2002). تحقیقات نشان داده‌اند که H_2O_2 در گیاهان نقش دوگانه بازی می‌کند. بسته به گونهٔ گیاهی، در غلظت‌های پایین این مولکول نقش علامت‌دهی و در غلظت-های بالا نقش اکسیدان دارد. گزارش‌هایی از نقش مثبت H_2O_2 در تقلیل اثر تنش‌ها در نتیجهٔ پیش‌تیمار با این مولکول در دست است (Terzi *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2013). نتایج این پژوهش نشان داد که به‌ویژه در شوری زیاد، کاربرد NO موجب کاهش تولید H_2O_2 در بافت‌های گیاهی می‌شود. نتایج مشابه در گیاهان دیگر نیز گزارش شده‌است (Zheng *et al.*, 2009; Ahmad *et al.*, 2016; Tian & Lei, 2006). با توجه به نتایج این پژوهش،



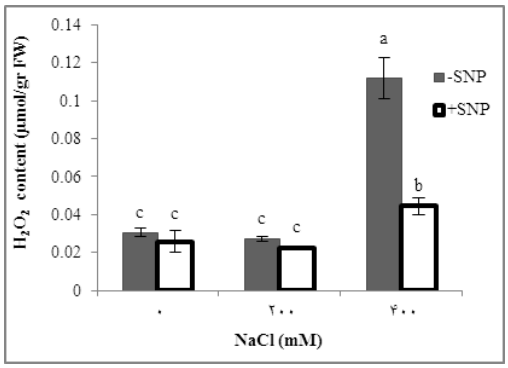
شکل ۱- تأثیر شوری و SNP بر مقادیر **A:** وزن خشک ریشه و **B:** برگ‌های اسپندک. داده‌ها میانگین ۴ تکرار ± انحراف استاندارد هستند. حروف مختلف بیانگر اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ است.

Fig. 1. Effects of salinity and SNP on **A:** dry weights of roots and **B:** dry weights of shoots of Syrian bean caper plants. Data are the mean ± SD. Different letters indicate that differences values were statistically significant (p<0.05).

جدول ۱- تجزیه واریانس و مقادیر میانگین مربعات صفات تحت مطالعه در اسپندک.

Table 1. Analysis of variance and the mean square values for the studied traits in the Syrian bean caper plants.

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات							
		وزن خشک ریشه	وزن خشک	محتوای پراکسید هیدروژن	شاخص پایداری غشا	فلاونوییدها محتوای	کاروتنوییدها محتوای	فعالیت آنزیم پراکسیداز	فعالیت آنزیم کاتالاز
شوری	۲	۰/۰۱۱ × ۱۰$^{-۳}$***	۰***	۰/۰۰۷***	۴۰۲/۹۴۹**	۶/۱۹۸***	۰/۱۲۶***	۱/۳۲۴**	۱/۵۲۳**
SNP	۱	۰***	۰***	۰/۰۰۴***	۱۹۶۹/۹۴۶***	۱/۰۵۴**	۰/۰۳۴*	۴۷/۳۰۶***	۵۸/۳۸۸***
شوری × SNP	۲	۰/۰۱۳ × ۱۰$^{-۳}$***	۰***	۰/۰۰۳***	۸۲/۸۶۲^{ns}	۰/۵۰۴*	۰/۰۱۱^{ns}	۱۷/۱۰۷***	۲۰/۹۳۹***
خطا	۱۸	۰	۰	۰/۰۲۹×۱۰$^{-۳}$	۵۰/۶۹۲	۰/۱۰۹	۰/۰۰۴	۱۵۰	۰/۱۹۰



شکل ۲- تأثیر شوری و SNP بر محتوای H_2O_2 برگ‌های اسپندک. داده‌ها میانگین ۴ تکرار ± انحراف استاندارد هستند. حروف مختلف مبین اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ است.

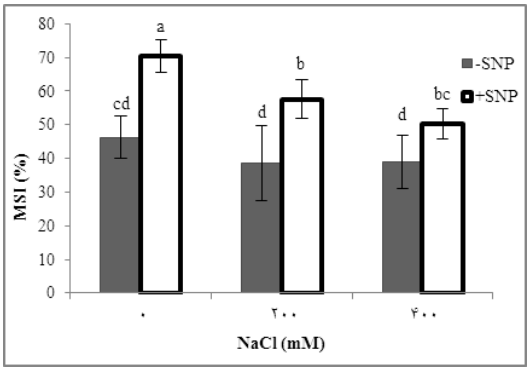
Fig. 2. Effects of salinity and SNP on H_2O_2 content in leaves of Syrian bean caper plants. Data are the mean ± SD. Different letters indicate that differences values were statistically significant (p<0.05).

به نظر می‌رسد که اثر حفاظتی NO در تحت تنش احتمالاً به توانایی این مولکول در مقابله با گونه‌های فعال اکسیژن و کاهش صدمات اکسیداتیو و در نتیجه، کاهش آسیب به غشاهای سلولی مربوط است. وجود برهم‌کنش بین مسیرهای علامتی NO و H_2O_2 در گیاهان به هنگام شوری مشخص شده‌است (Oz *et al.*, 2015). گزارش‌هایی حاکی از تحریک فعالیت برخی آنزیم‌های کیناز که آنها هم موجب فعال‌سازی فاکتورهای رونویسی (مربوط به برخی ژن‌های تنشی) می‌شوند در دست است (Ahmad *et al.*, 2016). شواهد حاکی است که غلظت SNP به کار رفته در این پژوهش همچون آنتی‌اکسیدان عمل کرده و به کاهش محتوای H_2O_2 را منجر شده است.

شاخص پایداری غشاهای سلولی. تأثیر SNP و شوری بر شاخص پایداری غشاها در گیاه اسپندک معنی‌دار و اثر متقابل آن‌ها بر این شاخص بی‌معنی بود (جدول ۱). افزایش غلظت شوری تأثیر معنی‌داری بر شاخص پایداری غشا در مقایسه با شاهد نداشت. با حضور SNP، افزایش معنی‌دار این شاخص در غلظت های ۲۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار نمک و شرایط موقعیت مشاهده شد (شکل ۳). در مقایسه با داده‌های موجود در منابع، پایداری غشای سلولی در اسپندک ارقام پایینی را نشان داد. غشای سلولی از چربی‌ها، پروتئین‌ها و به مقدار کمتر از کربوهیدرات‌ها تشکیل شده‌است. شاخص پایداری غشا توسط نشت یون ها ارزیابی می شود. بنابراین، نشت معیاری جهت تخمین تخریب غشاهای زیستی است. آسیب غشایی از طریق پراکسیداسیون اسیدهای چرب توسط انواع مولکول‌های اکسیدان اتفاق می‌افتد. در موقعیت تنش، افزایش پراکسیداسیون اسیدهای چرب غشایی، با اختلال در عملکرد افزایش، نشت الکترولیت‌ها را به دنبال خواهد داشت (Jiang & Huang, 2001). تنش شوری با افزایش میزان پراکسیداسیون چربی‌ها، به موجب کاهش پایداری غشا منجر می‌شود. گزارش‌هایی وجود دارند که نشان می‌دهند غلظت‌های پایین NO باعث کاهش نشت غشایی (افزایش MSI) در گیاهان می‌شود(Beligni & Lamattina, 1999; Sheokand *et al.*, 2008). NO طی واکنش با رادیکال‌های لیپیدی از تکثیر این واکنش‌های اکسیداسیونی جلوگیری می‌کند (Oz *et al.*, 2015). کاهش نشت غشایی در پژوهش حاضر، احتمالاً به دلیل غلظت SNP مورد استفاده و نقش دوگانه NO است که در اینجا همچون یک ترکیب آنتی‌اکسیدان به منظور بهبود موقعیت عمل می‌کند.

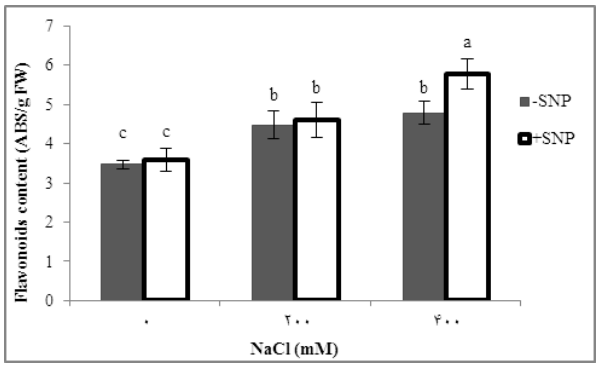
فلاونوییدها. شوری، SNP و اثر متقابل آن‌ها بر محتوای فلاونوئیدهای برگ‌های گیاه اسفندک معنی‌دار بود (جدول ۱). افزایش معنی‌دار محتوای فلاونوییدی برگ‌های گیاه اسفندک در شوری ۲۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار نسبت به شاهد مشاهده شد. حضور NO، افزایش معنی‌دار محتوای فلاونوییدها را در غلظت ۴۰۰ میلی‌مولار موجب شد و تأثیری در شوری ۲۰۰ میلی‌مولار و شاهد نداشت (شکل ۴). فلاونوییدها گیاهان را در مقابل انواع تنش‌های مختلف زیستی و غیرزیستی محافظت می‌کنند و نقش مهمی در برهمکنش بین گیاه و محیط دارند. این ترکیبات به‌مثابهٔ مولکول-های علامتی، فیتوالکسین‌ها، عوامل سم‌زدا، تصفیه نور فرابنفش و دخالت در سازش‌ها ایفای نقش می‌کنند. سنتز فلاونوییدها وابسته به اندام و بافت است و از شرایط محیطی مانند نور، دما و غیره تأثیر می‌گیرد. فلاونوییدها به عنوان آنتی‌اکسیدان‌ها قادر به دخالت در واکنش آنزیم‌های درگیر در تولید گونه‌های فعال اکسیژن و فرونشاندن رادیکال‌های آزاد هستند (Samanta *et al.*, 2011). نتایج این پژوهش با نتایج کار روی گیاه *Pisum sativum* که بعد از تیمار SNP افزایش محتوای فلاونوییدها را نشان داد انطباق دارد (Ganjewala *et al.*, 2008). طی تنش با افزایش فعالیت آنزیم فنیل‌آلانین‌آمونیالیاز انباشته شدن فنول‌ها از جمله فلاونوییدها درگیاه دیده می‌شود. نشانه‌هایی از افزایش تولید فلاونوییدها و NO تحت تیمار نور فرابنفش و همچنین دخالت NO در افزایش بیان برخی ژن‌های دخیل در بیوسنتز فلاونوییدها در دست است (Oz *et al.*, 2015).

کاروتنوییدها: تأثیر شوری و SNP بر محتوای کاروتنوییدی برگ‌های اسفندک معنی‌دار و اثر متقابل آن‌ها بی‌معنی بود (جدول ۱). کاهش معنی‌دار محتوای کاروتنوییدها در شوری ۴۰۰ میلی‌مولار نسبت به تیمار شاهد و شوری ۲۰۰ میلی‌مولار صورت گرفت. حضور SNP، افزایش معنی‌دار محتوای کاروتنوییدها را در شوری ۲۰۰ میلی‌مولار موجب شد و تأثیری بر محتوای کاروتنوییدهای تیمار شاهد و شوری ۴۰۰ میلی‌مولار نداشت (شکل ۵). کاروتنوییدها به‌منزلهٔ رنگیزه‌های چربی‌دوست موجود در غشاهای کلروپلاستی عملکردهای متعددی در متابولیسم گیاه



شکل ۳- تأثیر غلظت‌های مختلف شوری و SNP بر شاخص پایداری غشاهای سلولی برگ‌های اسپندک. داده‌ها میانگین ۴ تکرار ± انحراف استاندارد هستند. حروف مختلف مبین اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ است.

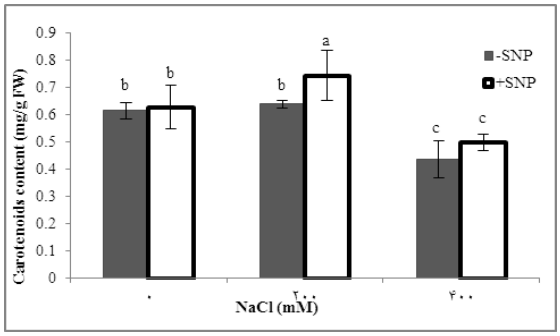
Fig. 3. Effects of salinity and SNP on cell membrane stability index (MSI) in leaves of Syrian bean caper plants. Data are the mean ± SD. Different letters indicate that differences values were statistically significant (p<0.05).



شکل ٤- تأثیر غلظت‌های مختلف شوری و SNP بر محتوای فلاونوییدی برگ‌های اسپندک. داده‌ها میانگین ۴ تکرار ± انحراف استاندارد هستند. حروف مختلف مبین اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ است.

Fig. 4. Effects of salinity and SNP on Flavonoids content in leaves of Syrian bean caper plants. Data are the mean ± SD. Different letters indicate that differences values were statistically significant (p<0.05).

دارند. این ترکیبات، علاوه بر جذب نور، به عنوان رنگ‌دانه‌های کمکی، دستگاه فتوسنتزی را از تابش‌های شدید و تنش اکسیداتیو، به‌وسیلهٔ واکنش با کلروفیل تحریک شده سه‌تایی و ممانعت از تشکیل ROS محافظت می‌کنند. کاروتنوییدها به عنوان آنتی-اکسیدان غیرآنزیمی کلروپلاستی تحت تنش افزایش می‌یابند و با استفاده از چرخه گزانتوفیل‌ها (واکنش‌های اپواکسیداسیون و داپواکسیداسیون)، از کلروفیل‌ها در مقابل اکسیداسیون نوری محافظت می‌کنند. در چرخه گزانتوفیل‌ها، فرآیند داپوکسیداسیون باعث افزایش مقدار زآگزانتین درگیاهان تحت تنش می‌شوند و با تأثیر مثبت روی سیالیت غشاهای تیلاکوئیدی باعث کاهش نفوذپذیری غشاها در برابر ROS می‌شود، در نتیجه سیستم‌های فتوسنتزی از آسیب‌های اکسیداتیو در امان می‌مانند (Chaparzadeh & Zarandi-Miandoab, 2011). در پژوهش، حاضر محتوای کاروتنوییدها کاهش معنی‌داری را در شوری زیاد نشان داد که با نتایج کاهش محتوای کاروتنوییدهای گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی تحت تنش شوری مطابقت دارد (Borghesi *et al.*, 2011). کاهش کاروتنوییدها در برگ‌های تحت تنش شوری نشانه‌ای از آسیب اکسیداتیو به‌دلیل ROS تولید شده است و به دنبال آن، اختلال در متابولیسم کربوهیدرات روی می‌دهد (Desingh & Kanagaraj, 2007). با حضور NO افزایش محتوای کاروتنوییدها در شوری پایین در گیاه اسفندک مشاهده شد (شکل ۵). شاید یکی از دلایل افزایش رشد بخش



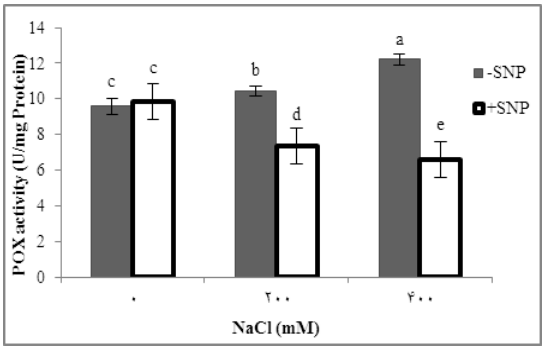
شکل ۵- تأثیر غلظت‌های مختلف شوری و SNP بر محتوای کاروتنوییدی برگ‌های اسپندک. داده‌ها میانگین ۴ تکرار ± انحراف استاندارد هستند. حروف مختلف بیانگر اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ است.

Fig. 5. Effects of salinity and SNP on Carotenoids content in leaves of Syrian bean caper plants. Data are the mean ± SD. Different letters indicate that differences values were statistically significant (p<0.05).

هوایی در شوری پایین، تأثیر مثبت NO در افزایش محتوای کاروتنوییدی برگ‌ها باشد که موجب افزایش مقاومت آنتی اکسیدانی گیاهان دربرابر شوری می‌شود. همان‌طور که قبلاً بیان شد، کاروتنوییدها علاوه بر نقش جمع‌آوری نور، درنقش آنتی-اکسیدان نیز عمل می‌کنند. هر چه میزان کلروفیل و ترکیب حفاظت‌کننده‌ای مانند کاروتنوییدها بیشتر باشد تداوم رشد گیاه در تحت تنش بهتر است.

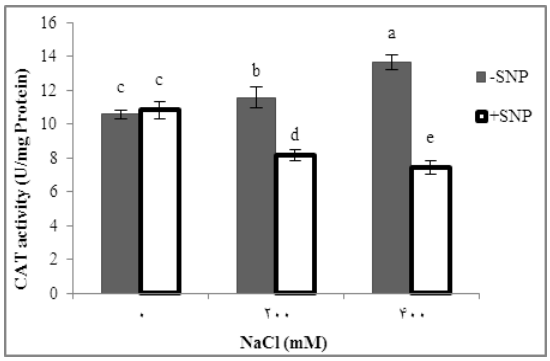
فعالیت آنزیم پراکسیداز. شوری، SNP و اثر متقابل آن‌ها بر فعالیت آنزیم پراکسیداز برگ‌های گیاه اسپندک معنی‌دار بود (جدول ۱). افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم پراکسیداز در شوری های ۲۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار نسبت به شاهد مشاهده شد. حضور SNP کاهش معنی‌دار فعالیت این آنزیم را در هر دو سطح شوری را موجب شد و تأثیری بر تیمار شاهد نداشت (شکل ۶). پراکسیدازها قادرند طیف وسیعی از ترکیبات فنولی را به‌منزلهٔ سوبسترا بپذیرند. این آنزیم‌ها در واکوئل‌ها و دیواره سلولی متمرکز هستند (Barcelo *et al.*, 2003). تحت تنش شوری، افزایش فعالیت پراکسیداز به کاهش تخریب غشاهای سلولی و آسیب‌دیدگی گیاه پنبه منجر شد (Nazar *et al.*, 2011) که با نتایج این آزمایش در انطباق است. تعدادی از ایزوفرم‌های پراکسیداز دارای گروه هِم هستند و NO می‌تواند از طریق برهمکنش با این گروه، فعالیت آنزیم را تنظیم کند (Wang *et al.*, 2010). ایزوفرم‌های مختلف این آنزیم احتمالاً به NO پاسخ متفاوت دارند. در پژوهش حاضر، غلظت۲۰۰ میکرومولار SNP نقش آنتی‌اکسیدان برای گیاه اسفندک داشت و فعالیت آنزیم را کاهش داد تا احتمالاً به این طریق از هزینه‌های اضافی سلول در مقابل تنش اکسیداتیو جلوگیری کند. به عبارت بهتر، در حضور NO کاهش فعالیت پراکسیدازی الگویی را ارائه می‌کند که احتمالاً روش‌های دیگر دفاع آنتی‌اکسیدانی غیرآنزیمی یا آنزیم-های درگیر در چرخه گلوتاتیون - آسکوربات اهمیت بیشتری پیدا می‌کنند و یا اینکه نوعی همکاری بین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان برای ایجاد غلظت مناسبی از H_2O_2 وجود دارد (Tarchoune *et al.*, 2012).

فعالیت آنزیم کاتالاز. همانند آنزیم پراکسیداز شوری، SNP و اثر متقابل آن‌ها بر فعالیت آنزیم کاتالاز برگ‌های گیاه اسپندک معنی‌دار بود (جدول ۱). افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم کاتالاز درشوری‌های ۲۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار نسبت به شاهد مشاهده شد (شکل ۷). حضور SNP، کاهش معنی‌دار فعالیت این آنزیم را در شوری ۲۰۰ و ۴۰۰ میلی‌مولار موجب شد و تأثیری بر تیمار شاهد نداشت (شکل ۷). کاتالاز یک آنزیم تترامر حاوی هِم است که در تمام موجودات هوازی وجود دارد و در تجزیهٔ H_2O_2 دخالت می‌کند. تحت تنش شوری، افزایش فعالیت کاتالاز در گیاهان زیادی گزارش شده‌است (Sairam *et al.*, 2002; Sheokand *et al.*, 2008). NO فعالیت بیشتر آنزیم‌های اکسیدان را تحت تأثیر قرار می‌دهد. در بیشتر گزارش‌ها تحت تنش‌های مختلف، بر خلاف این تحقیق، فعالیت کاتالاز توسط NO افزایش می‌یابد (Oz *et al.*, 2015). احتمال دارد این امر ناشی از وجود سازوکار های جایگزین دیگر باشد، زیرا اسپندک گیاهی شورپسند است و سازوکارهای مقاومتی متفاوت از گیاهان زراعی دارد. NO می تواند به طور برگشت ناپذیر فعالیت کاتالاز را در توتون با برهمکنش مستقیم با هِم مهار کند (Wang *et al.*, 2010).



شکل ٦- تأثیر غلظت‌های مختلف شوری و SNP بر فعالیت آنزیم پراکسیداز برگ‌های اسپندک. داده‌ها میانگین ۴ تکرار ± انحراف استاندارد هستند. حروف مختلف مبین اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ است.

Fig. 6. Effects of salinity and SNP on POX activity in leaves of Syrian bean caper plants. Data are the mean ± SD. Different letters indicate that differences values were statistically significant (p<0.05).



شکل ۷- تأثیر غلظت‌های مختلف شوری و SNP بر فعالیت آنزیم کاتالاز برگ‌های اسپندک. داده‌ها میانگین ۴ تکرار ± انحراف استاندارد هستند. حروف مختلف مبین اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ است.

Fig. 7. Effects of salinity and SNP on CAT activity in leaves of Syrian bean caper plants. Data are the mean ± SD. Different letters indicate that differences values were statistically significant (p<0.05).

NO میل ترکیبی شدید به آهن، اکسیژن‌های فعال و گروه‌های تیولی روی پروتئین‌های تنظیمی دارد (Zhang & Liu, 2004). بنابراین کاهش فعالیت کاتالاز احتمال دارد به دلیل برهمکنش مستقیم NO با اتم آهن در بخش هِم و تشکیل یک کمپلکس آهن- نیتروکسیل باشد (Liu *et al*., 2013).

به طور کلی، نتایج پژوهش حاضر نشان می‌دهد که شوری در غلظت‌های بسیار بالا (۴۰۰ میلی مولار)، رشد گیاه شورپسند اسپندک را تحت تأثیر قرار می‌دهد. در شوری پایین (۲۰۰ میلی مولار) که بیشتر گیاهان زراعی قادر به تحمل آن نیستند، حتی کاهش معنی‌دار در رشد ریشه‌ها اتفاق نمی‌افتد. در محیط شور اسپندک با تولید مولکول‌های آنتی‌اکسیدان، مانند فلاونوییدها و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، مانند کاتالاز، مقابله می‌کند. در این مطالعه اگرچه NO برون‌زا در کل تأثیر مثبت آنتی‌اکسیدانی نشان داد، الگوی تأثیر آن بر فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز متفاوت با گیاهان شیرین‌پسند است. کاربرد برون‌زای SNP به‌عنوان دهنده مولکول NO در محیط شور باعث کاهش نشت غشای سلولی و افزایش پایداری آن شد.

سپاسگزاری

نویسندگان مراتب سپاس خویش را از معاونت پژوهش و فناوری دانشگاه شهید مدنی آذربایجان برای پشتیبانی مالی این تحقیق اعلام می‌کنند.

REFERENCES

Ahmad, P., Sarwat, M. and Sharma, S. 2008. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants. – J. Plant Biol. 51:167-173.

Ahmad. P., Abdel Latef, A.A., Hashem, A., Abd Allah, E.F., Gucel, S. and Tran, L.S. 2016. Nitric oxide mitigates salt stress by regulating levels of osmolytes and antioxidant enzymes in chickpea. – Front. Plant Sci. 7: 347-358.

Barcelo, A.R., Pomar, F., Lopez-Serrano, M. and Pedreno, M.A. 2003. Peroxidase: a multifunctional enzyme in grapevines. – Funct. Plant Biol. 30: 577-591.

Beligni, M.V. and Lamattina, L. 1999. Nitric oxide counteracts cytotoxic processes mediated by reactive oxygen species in plant tissues. – Planta 208: 337-344.

Bradford, M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. – Anal. Biochem. 72: 248-254.

Bromham, L. 2014. Macroevolutionary patterns of salt tolerance in angiosperms. – Ann. Bot. 115: 333-341.

Chaparzadeh, N.D. Amico, M.L., Khavari-Najad, R.A., Izzo, R. and Navari-Izzo, F. 2004. Antioxidative responses of *Calendula officinalis* under salinity conditions. – Plant. Physiol. Biochem. 42: 695-701.

Chaparzadeh, N., **and Zarandi-Miandoab, L.** 2011. The effects of salinity on pigments content and growth of two canola (*Brassica napus*) cultivars. – IJPB 9: 13-26.

Corpas, F.J., Leterrier, M., Valderrama, R., Airaki, M., Chaki, M., Palma, J.M. and Barroso, J.B. 2011. Nitric oxide imbalance provokes a nitrosative response in plants under abiotic stress. – Plant Sci. 181: 604-611.

Dong, Y.J., Jinc, S.S., Liu,S., Xu,L.L. and Kong, J. 2014. Effects of exogenous nitric oxide on growth of cotton seedlings under NaCl stress. – J. Soil Sci. Plant Nutr. 14: 1-13.

Esim, N. and Atici, O. 2013. Nitric oxide alleviates boron toxicity by reducing oxidative damage and growth inhibition in maize seedlings (*Zea mays* L.). – A.J.C.S. 7: 1085-1092.

Esim, N. and Atici, O. 2014. Nitric oxide improves chilling tolerance of maize by affecting apoplastic antioxidative enzymes in leaves. – Plant Growth Regul. 72: 29-38.

Flowers, T.J. 2004. Improving crop salt tolerance. – J. Exp. Bot. 55: 307-319.

Hayat, S., Hasan, S.A., Mori, M., Fariduddin, Q. and Ahmad, A. 2009. Nitric oxide: chemistry, biosynthesis, and physiological role. In: Hayat, S., Mori, M., Pichtel, J. and Ahmad, A. (ed.), Nitric oxide in plant physiology. Pp: 1-15. Wiley-VCH Verlag GmbH and Co. KGaA, Weinheim.

Jiang, Y. and Huang, B. 2001. Drought and heat stress injury to two cool-season turf grasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. – Crop Sci. 41: 436-442.

Krizek, D.T., Britz, S.J. and Mirecki, R.M. 1998. Inhibitory effects of ambient levels of solar UV-A and UV-B radiation on growth of cv. New Red Fire lettuce. – Physiol. Plant. 103: 1-7.

Lamattina, L., Garcia-Mata, C., Graziano, M. and Pagnussat, G. 2003. Nitric oxide: the versatility of an extensive signal molecule. – Ann. Rev. Plant Biol. 54: 109-136.

Liu, X., Wang, L., Liu, L., Guo, Y. and Ren, H. 2013. Alleviating effect of exogenous nitric oxide in cucumber seedling against chilling stress. – Afr. J. Biotechnol. 10: 4380-4386.

Manai, J., Kalai T., Gouia H. and Corpas F.J. 2014. Exogenous nitric oxide (NO) ameliorates salinity induced oxidative stress in tomato (*Solanum lycopersicum*) plants. – J. Soil Sci. Plant Nutr. 14: 433-446.

Mostofa, M.G., Fujita, M. and Tran, LS.P. 2015. Nitric oxide mediates hydrogen peroxide-and salicylic acid induced salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. – Plant Growth Regul. 77: 265-277.

Nazar, R., Iqbal, N., Syeed, S. and Khan, N.A. 2011. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under salt stress by enhancing nitrogen and sulfur assimilation and antioxidant metabolism differentially in two mungbean cultivars. – J. Plant Physiol. 168: 807-815.

Oz, M.T., Eyidogan, F., Yucel, M. and Oktem H.A. 2015. Functional role of nitric oxide under abiotic stress conditions. In: Khan, M.N. *et al.* (ed.), nitric oxide action in abiotic stress responses in plants. Pp: 21-41. – Springer International Publishing Switzerland.

Parida, A.K. and Das, A.B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. – Ecotox. Environ. Safe. 60: 324-349.

Ruan, C.J., da Silva, J.A.T., Mopper, S., Qin, P. and Lutts, S. 2010. Halophyte improvement for a salinized world. – Crit. Rev. Plant Sci. 29: 329-359.

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

Shannon, M. and Grieve, C. 1998. Tolerance of vegetable crops to salinity. – Sci. Hortic. 78: 5-38.

Sheokand, S., Kumari, A. and Sawhney, V. 2008. Effect of nitric oxide and putrescine on antioxidative responses under NaCl stress in chickpea plants. – Physiol. Mol. Biol. Plants 14: 355-362.

Tarchoune, I., Sgherri, C., Izzo, R. Lachaa, M., Navari-Izzo, F. and Ouerghi, Z. 2012. Changes in the antioxidative systems of *Ocimum basilicum* L. (cv. Fine) under different sodium salts. – Acta Physiol. Plant. 34: 1873-1881.

Terzi, R., Kadioglu A., Kalaycioglu, E. and Saglam, A. 2014. Hydrogen peroxide pretreatment induces osmotic stress tolerance by influencing osmolyte and abscisic acid levels in maize leaves. – J. Plant Interact. 9: 559-565

Tian, X. and Lei, Y. 2006. Nitric oxide treatment alleviates drought stress in wheat seedlings. – Biol. Plantarum 50: 775-778.

Wahid, A., Perveen, M., Gelani, S. and Basra, S. 2007. Pretreatment of seed with H_2O_2 improves salt tolerance of wheat seedlings by alleviation of oxidative damage and expression of stress proteins. – J. Plant Physiol. 164: 283-294.

Wang, H., Zhang, S., Zhang, W., Wei, C. and Wang, P. 2010. Effects of nitric oxide on the growth and antioxidant response of submerged plants *Hydrilla verticillata* (Lf) Royle. – Afr. J. Biotechnol. 9: 7470-7476.

Wang, W., Yan, Z., You, S., Zhang, Y., Chen, L. and Lin, G. 2011. Mangroves: obligate or facultative halophytes? A review. – Trees 25: 953-963.

Wu, X.X., Zhu, W., Zhang, H., Ding, H. and Zhang, H.J. 2011. Exogenous nitric oxide protects against salt-induced oxidative stress in the leaves from two genotypes of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). – Acta Physiol. Plant. 33: 1199-1209.

Zhang, Y., Wang, L., Liu, Y., Zhang, Q., Wei, Q. and Zhang, W. 2006. Nitric oxide enhances salt tolerance in maize seedlings through increasing activities of proton-pump and Na^+/H^+ antiport in the tonoplast. – Planta 224: 545-555.

Zhang, Y. and Liu Y. 2004. Source and function of nitric oxide in plants. – Acta Bot. Boreal Occident Sin. 24: 921-929.

Zheng, C., Dong, J., Liu, F., Dai, T., Liu, W., Jing, Q. and Cao, W. 2009. Exogenous nitric oxide improves seed germination in wheat against mitochondrial oxidative damage induced by high salinity. – Environ. Exp. Bot. 67: 222-227.

*****

How to cite this article:

Chaparzadeh, N., Saeedifar, R., Zarandi-Miandoab, L. and Pazhang, M. 2017. Effect of nitric oxide on antioxidative responses under salinity conditions in *Zygophyllum fabago* L. (Zygophyllaceae). – Nova Biologica Rep. 4: 155-165.

چاپارزاده، ن.، سعیدی‌فر، ر.، زرندی میاندواب، ل. و پاژنگ، م. ۱۳۹۶.

تأثیر نیتریک‌اکساید بر پاسخ‌های آنتی‌اکسیداتیو اسپندک (تیرهٔ قیچیان) در شرایط شوری– یافته‌های نوین در علوم زیستی ۴: ۱۶۵-۱۵۵.