

EXTENDED ABSTRACT

Introduction

Salinity is one of the major limiting factors affecting crop production in arid and semi-arid regions. Although sugar beet (*Beta vulgaris* L.) is relatively more tolerant to salinity than many other field crops, it can be adversely affected by osmotic stress, ion toxicity, and nutrient uptake disturbances, particularly under high salt concentrations. An increase in sodium and chloride concentrations in the root environment can reduce osmotic potential, disrupt ionic balance, and interfere with potassium uptake, thereby impairing important physiological and metabolic processes. The adverse effects of salinity stress include reduced plant growth, impaired photosynthesis and protein synthesis, alterations in energy metabolism, and increased production of reactive oxygen species (ROS). Excessive accumulation of ROS can cause membrane lipid peroxidation, protein oxidation, and cellular damage. To cope with these conditions, plants activate antioxidant defense systems involving enzymes such as superoxide dismutase, catalase, peroxidase, ascorbate peroxidase, and polyphenol oxidase.

Potassium, as an essential plant nutrient, plays an important role in osmotic regulation, maintenance of water and ionic balance, enzyme activation, photosynthesis, stomatal regulation, and assimilate transport. Potassium can also compete with sodium during uptake and transport, thereby reducing ionic imbalance. Therefore, adequate potassium supply may serve as an effective nutritional strategy for mitigating the adverse effects of salinity. Accordingly, this study was conducted to investigate the interactive effects of salinity stress and potassium sulfate application on antioxidant enzyme activities and selected biochemical mechanisms associated with salinity tolerance in sugar beet cv. Shokoufa under greenhouse conditions.

Method

The study was conducted under greenhouse conditions during the 2018–2019 growing season using sugar beet cv. Shokoufa. The experiment was arranged as a factorial experiment based on a randomized complete block design with three replications. Experimental treatments consisted of five levels of irrigation water salinity, including 0, 5, 10, 15, and 20 dS m⁻¹, and two levels of potassium sulfate application, including 0 and 50 kg ha⁻¹. In total, the treatments were applied to 30 pots containing sugar beet seedlings. Salinity treatments were imposed by adding predetermined amounts of salt to the irrigation water, while potassium sulfate was applied after plant establishment. Other plant nutritional requirements were supplied according to recommended agronomic practices.

To evaluate the biochemical responses of the plants to the experimental treatments, the activities of several antioxidant and defense-related enzymes, including catalase (CAT), peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD), polyphenol oxidase (PPO), phenylalanine ammonia-lyase (PAL), and ascorbate peroxidase (APX), were determined. Enzyme

activities were measured using spectrophotometric methods at the specific wavelengths corresponding to each enzyme. In addition, the concentrations of two important compatible osmolytes, proline and glycine betaine, were determined. Proline content was measured according to the method of Bates et al. (1973) while glycine betaine was determined using the method described by Grieve and Grattan. The obtained data were analyzed to determine the effects of salinity levels, potassium sulfate application, and their interaction on the measured biochemical traits.

Results

The results showed that salinity stress significantly altered antioxidant enzyme activities and biochemical characteristics of sugar beet cv. Shokoufa. Catalase activity decreased with increasing salinity. The highest CAT activity was recorded under the non-saline condition, with a mean value of 4.78, whereas the lowest value, 1.26, was observed at an irrigation water salinity of 20 dS m⁻¹. Application of 50 kg ha⁻¹ potassium sulfate also significantly affected CAT activity and was able to prevent a substantial decline in this enzyme under salinity stress.

In contrast, increasing salinity resulted in greater accumulation of glycine betaine, with the highest concentration observed at the highest salinity level. Application of potassium sulfate at 50 kg ha⁻¹ reduced glycine betaine content by 33.07% compared with the control treatment. This reduction may be attributed to improved osmotic status resulting from adequate potassium supply and, consequently, a reduced requirement for compatible osmolyte accumulation. Proline content was also significantly affected by salinity and exhibited a decreasing trend. The highest proline concentration was recorded under the non-saline condition, whereas the lowest concentration occurred at 20 dS m⁻¹. This finding indicates that proline accumulation in the studied cultivar did not necessarily increase with increasing salinity intensity, suggesting that osmotic adjustment may also have been achieved through other physiological and biochemical mechanisms.

Peroxidase activity also decreased with increasing salinity. The highest POD activity was observed in the control and 5 dS m⁻¹ treatments, whereas the lowest activity was recorded at 20 dS m⁻¹. In contrast, phenylalanine ammonia-lyase activity increased with increasing salinity, reaching its maximum at 20 dS m⁻¹. The increase in PAL activity may indicate activation of the phenylpropanoid pathway and an enhanced capacity of the plant to synthesize secondary defense compounds under stress conditions.

Ascorbate peroxidase activity was affected by both salinity and potassium sulfate application, and their interaction was significant. The highest APX activity was recorded under the combination of no potassium application and 20 dS m⁻¹ salinity. This response may indicate activation of hydrogen peroxide-scavenging mechanisms under severe salinity stress.

Furthermore, polyphenol oxidase and superoxide dismutase activities increased with increasing salinity. Application of 50 kg ha⁻¹ potassium sulfate reduced PPO activity by 16.27% and SOD activity by 8.4% compared with the control. Nevertheless, at the highest

salinity level, SOD activity increased by 41.66% compared with the non-saline condition. The increase in SOD activity indicates activation of the plant antioxidant defense system in response to enhanced ROS production under salinity stress.

Conclusions

Overall, the results demonstrated that increasing irrigation water salinity substantially altered antioxidant enzyme activities and compatible osmolyte accumulation in sugar beet cv. Shokoufa. The responses of antioxidant enzymes to salinity were not uniform. Activities of SOD, PPO, PAL, and APX increased, whereas CAT and POD activities decreased with increasing salinity. These differential responses suggest the activation of distinct defense pathways in response to salinity stress and indicate that some antioxidant enzymes may have a threshold beyond which their effective activity is limited.

Potassium sulfate application was also able to mitigate some of the adverse effects of salinity. The beneficial role of potassium in osmotic adjustment, maintenance of ionic balance, competition with sodium, regulation of enzyme activity, and improvement of plant water status may contribute to this response. Accordingly, adequate potassium supply, particularly under saline conditions, can be considered an important management strategy for enhancing sugar beet tolerance and maintaining physiological and biochemical stability. However, as salinity intensity increased, the defensive capacity of the plant became increasingly limited, and reductions in the activities of some key antioxidant enzymes were observed at high salinity levels. Therefore, integrated management of irrigation water quality and potassium nutrition, together with the use of salt-tolerant cultivars, can contribute to improving the productivity and sustainability of sugar beet production in saline environments.

تأثیر شوری و کاربرد سولفات پتاسیم بر فعالیت برخی آنزیم‌های دفاعی، آنتی‌اکسیدانی و اسمولیت‌های سازشی چغندر قند رقم شکوفا

چکیده

در مناطق خشک و نیمه‌خشک، تنش شوری یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید چغندر قند به شمار می‌رود. این پژوهش با هدف بررسی اثر متقابل شوری و کاربرد سولفات پتاسیم بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و برخی شاخص‌های کمی و کیفی چغندر قند رقم شکوفا در شرایط گلخانه‌ای انجام شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا گردید. تیمارها شامل پنج سطح شوری آب آبیاری (۰، ۵، ۱۰، ۱۵ و ۲۰ دسی‌زیمنس بر متر) و دو سطح سولفات پتاسیم (۰ و ۵۰ کیلوگرم در هکتار) بود. نتایج نشان داد افزایش شوری موجب تغییر معنی‌دار فعالیت آنزیم‌های کاتالاز (CAT)، سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، پراکسیداز (POD)، پلی‌فنول اکسیداز (PPO) و فنیل‌آلانین آمونیالایز (PAL) شد. همچنین، افزایش شدت تنش شوری، محتوای گلیسین بتائین افزایش یافت، در حالی که محتوای پرولین روند کاهشی نشان داد که بیانگر فعال شدن سازوکارهای دفاعی و تنظیم اسمزی گیاه در پاسخ به تنش بود. کاربرد ۵۰ کیلوگرم در هکتار سولفات پتاسیم، در مقایسه با عدم مصرف آن، توانست بخشی از اثرات نامطلوب شوری را کاهش داده و وضعیت بیوشیمیایی و برخی ویژگی‌های کمی و کیفی گیاه را بهبود بخشد. در مجموع، نتایج نشان داد تأمین مناسب پتاسیم می‌تواند با تقویت سازوکارهای دفاع آنتی‌اکسیدانی و تنظیم اسمزی، تحمل چغندر قند به تنش شوری را افزایش دهد. بنابراین، مدیریت تغذیه پتاسیمی می‌تواند به‌عنوان یکی از راهکارهای مؤثر برای کاهش آثار شوری و حفظ عملکرد و کیفیت چغندر قند در شرایط شور مورد توجه قرار گیرد.

واژه‌های کلیدی: تنش شوری، تغذیه پتاسیمی، پرولین، گلیسین بتائین.

Effects of Salinity and Potassium Sulfate Application on the Activity of Some Defense, Antioxidant Enzymes and Compatible Osmolytes in Sugar Beet (C.V Shokoufa)

Abstract

In arid and semi-arid regions, salinity stress is considered one of the major limiting factors for sugar beet production. This study was conducted to investigate the interactive effects of salinity and potassium sulfate application on antioxidant enzyme activities and selected quantitative and qualitative traits of sugar beet (Shokoufa cultivar) under greenhouse conditions. The experiment was conducted as a factorial arrangement in a randomized complete block design with three replications. Treatments consisted of five levels of irrigation water salinity (0, 5, 10, 15, and 20 dS m⁻¹) and two levels of potassium sulfate (0 and 50 kg ha⁻¹). The results showed that increasing salinity significantly affected the activities of catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), polyphenol oxidase (PPO), and phenylalanine ammonia-lyase (PAL). In addition, increasing salinity stress intensity resulted in greater accumulation of the compatible osmolytes proline and glycine betaine, indicating the activation of plant defense mechanisms and osmotic adjustment in response to salinity stress. Application of potassium sulfate at 50 kg ha⁻¹, compared with no potassium sulfate application, alleviated some of the adverse effects of salinity and improved the biochemical status and selected quantitative and qualitative traits of the plant. Overall, the results indicated that adequate potassium supply can enhance sugar beet tolerance to salinity stress by strengthening antioxidant defense mechanisms and osmotic adjustment. Therefore, appropriate potassium nutrition management can be considered an effective strategy for mitigating the adverse effects of salinity and maintaining sugar beet yield and quality under saline conditions.

Keywords: Salinity Stress, Potassium Nutrition, Proline, Glycine Betaine.

مقدمه

گیاه چغندر قند جزء گونه‌ی (*Beta vulgaris* L.) تیره اسفناج Chenopodiaceae است. گیاهی است که مقاومت قابل توجهی به خاک‌های شور و سدیمی دارد. چغندر قند اگرچه به عنوان یک گیاه نسبتاً مقاوم به شوری شناخته می‌شود، اما در مراحل اولیه رشد و در مواجهه با غلظت‌های بالای نمک، دچار تغییرات شدید بیوشیمیایی می‌گردد که شناخت این پاسخ‌ها برای بهبود عملکرد در اراضی شور ضروری است (Hashmi & Park, 2026). بالا بودن مقدار سدیم آب یا کمی مقدار کلسیم در خاک، سرعت نفوذ آب در خاک را تا آنجایی تحت تأثیر قرار می‌دهد که تراوش آب کافی به داخلی خاک برای رفع نیاز گیاه در حد فاصل دو آبیاری محدود می‌شود. (Qiao et al., 2026). شوری یکی از مهم‌ترین معیارهای تعیین کننده کیفیت آب آبیاری محسوب می‌شود. اصطلاح شوری معرف غلظت کل یون‌ها و مولکول‌های محلول در آب، اعم از آب آبیاری، زهکشی و زیرزمینی است. ترکیباتی که معرف شوری هستند، غالباً مرکب از کاتیون‌های کلسیم، منیزیم، سدیم و آنیون‌های کلرید، سولفات، بی‌کربنات و کربنات می‌باشند (Farboodi, 2011). شوری در طبیعت به شکل‌های مختلفی از جمله شوری کلریدی، بی‌کربناتی و سولفاتی مشاهده می‌شود؛ با این حال، یون‌های سدیم و کلر معمولاً فراوان‌ترین یون‌های موجود در خاک‌ها و آب‌های شور هستند و حضور بیش از حد هر یک از آن‌ها می‌تواند اثرات نامطلوبی بر رشد و عملکرد گیاه داشته باشد. افزایش غلظت این یون‌ها با افزایش فشار اسمزی محلول خاک، علاوه بر ایجاد سمیت یونی، موجب برهم خوردن تعادل عناصر غذایی ضروری گیاه، از جمله پتاسیم، می‌شود. تنش شوری همچنین با کاهش سرعت گسترش برگ، بسیاری از فرایندهای اساسی سلولی از جمله فتوسنتز، سنتز پروتئین و متابولیسم چربی و انرژی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. این اثرات از مراحل اولیه رشد و جوانه‌زنی آغاز شده و تا مراحل مختلف تکامل و رشد گیاه ادامه می‌یابد. به‌طور کلی، کاهش رشد و عملکرد گیاه در شرایط شوری حاصل اثر هم‌زمان و متقابل تنش اسمزی، سمیت یونی و اختلال در جذب و تعادل عناصر معدنی ضروری است (Hailu & Mehari, 2021; Zhang et al., 2026).

همچنین چغندر قند یکی از گیاهان زراعی مهم در تولید شکر است که در مقایسه با بسیاری از گیاهان زراعی، از تحمل نسبی مناسبی در برابر شوری برخوردار است. با این حال، افزایش شدت و تداوم تنش شوری می‌تواند رشد، وضعیت آب گیاه، تعادل یونی و فرایندهای متابولیکی چغندر قند را تحت تأثیر قرار دهد. پاسخ چغندر قند به شوری در سطح مورفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی رخ می‌دهد و شدت این پاسخ‌ها به ژنوتیپ، مرحله رشد و شدت تنش وابسته است. شوری معمولاً از طریق دو سازوکار اصلی، یعنی تنش اسمزی و سمیت یونی، بر گیاه اثر می‌گذارد. افزایش غلظت نمک در محیط ریشه ابتدا با کاهش پتانسیل آب و محدود شدن جذب آب همراه می‌شود و در ادامه، تجمع یون‌هایی مانند سدیم و کلر در بافت‌های گیاهی می‌تواند تعادل یونی و عملکرد طبیعی سلول را مختل کند. یکی از پیامدهای مهم این وضعیت، برهم خوردن تعادل بین یون‌های ضروری، به‌ویژه پتاسیم و سدیم، است که می‌تواند فعالیت بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیک و متابولیکی گیاه را تحت تأثیر قرار دهد. در چغندر قند نیز پاسخ به شوری با تغییر در وضعیت آب، رشد، رنگیزه‌های فتوسنتزی، تعادل یونی و تجمع ترکیبات سازشی همراه است (Yolcu et al., 2021; Zhang et al., 2026).

تنش شوری همچنین می‌تواند با ایجاد اختلال در تعادل اکسایش-کاهش سلول، تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) را افزایش دهد. تجمع بیش از حد ROS، در صورت ناکافی بودن ظرفیت دفاعی گیاه، می‌تواند موجب اکسیداسیون لیپیدهای غشایی، پروتئین‌ها و سایر اجزای سلولی شود. در مقابل، گیاهان با فعال‌سازی سامانه‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی تلاش می‌کنند تعادل اکسیداتیو سلول را حفظ کنند. این سامانه شامل مجموعه‌ای از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی از جمله سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT)، پراکسیدازها (POD) و آسکوربات پراکسیداز (APX) است که در حذف یا خنثی‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن نقش دارند. در چغندر قند، سازگاری با شوری با تنظیم هماهنگ شبکه ROS و تغییر در بیان و فعالیت اجزای مختلف سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی همراه است (Hossain et al., 2017).

علاوه بر سامانه‌های آنتی‌اکسیدانی، تنظیم اسمزی یکی دیگر از سازوکارهای مهم سازگاری گیاه با شوری است. تجمع اسمولیت‌های سازشی مانند پرولین و گلیسین بتائین می‌تواند به حفظ وضعیت آب سلول، پایداری غشاهای و ساختار پروتئین‌ها و مقابله با آثار تنش اسمزی کمک کند. در چغندر قند، تغییر در میزان این ترکیبات یکی از پاسخ‌های مهم به تنش شوری محسوب

می‌شود و تفاوت در توانایی تجمع اسمولیت‌ها می‌تواند با تفاوت در تحمل ژنوتیپ‌ها ارتباط داشته باشد. از سوی دیگر، پتاسیم یکی از عناصر غذایی ضروری گیاه است که در تنظیم اسمزی، حفظ تعادل آب و یون‌ها، تنظیم روزه‌ها، فعال‌سازی آنزیم‌ها و بسیاری از فرایندهای متابولیکی نقش دارد. تحت شرایط شوری، افزایش غلظت سدیم در محیط ریشه می‌تواند جذب و انتقال پتاسیم را مختل کند و در نتیجه نسبت K^+/Na^+ و عملکرد طبیعی سلول را تحت تأثیر قرار دهد. از این رو، تأمین مناسب پتاسیم می‌تواند یکی از راهکارهای تغذیه‌ای برای کاهش آثار نامطلوب شوری و حفظ تعادل یونی و فیزیولوژیک گیاه باشد. در چغندرقد نیز حفظ تعادل یونی و تنظیم اسمزی از مؤلفه‌های مهم پاسخ به شوری محسوب می‌شود (Yolcu et al., 2021).

اثر شوری را می‌توان با بهبود تکنیک‌های آبیاری و آبشویی کاهش داد، ولی هزینه‌های مدیریت، اجرا و نیز آب و انرژی برای این روش‌ها بالا بوده و بنابراین، باید به دنبال روش‌های جایگزین بود که یکی از این روش‌ها مصرف پتاسیم است. یکی از دلایل کاهش اثر نامطلوب شوری توسط پتاسیم را تولید تنظیم‌کننده اسمزی (پرولین) دانسته‌اند. پرولین اضافه شده به محیط در جهت جبران کمبود فشار اسمزی برآمده و بهبود نسبی در رشد ایجاد می‌کند (Farboodi, 2011). از طرفی در مراحل رشدی، پتاسیم از عناصر غذایی اصلی گیاه به شمار می‌آید و نقش حساسی را در گیاه ایفا می‌کند. حداقل ۵۰ آنزیم گیاهی به طور کامل و یا مقدار زیادی از فعالیت‌شان به پتاسیم بستگی دارد. از نقش‌های حیاتی پتاسیم نقش اسمزی این عنصر در بالا بردن کارایی مصرف آب در گیاه است. به‌طوری‌که در حضور مقدار کافی از پتاسیم، وظیفه سلول‌های روزه که باز و بسته شدن آن‌ها با توجه به شرایط رطوبتی گیاه است به درستی صورت می‌گیرد که راندمان مصرف آب را بالا می‌برد. پتاسیم با تنظیم فشار اسمزی سلول‌های روزه برگ، گیاه را در شرایط تنش مقاوم می‌سازد. این اثر پتاسیم به لحاظ حفظ شرایط مناسب رطوبتی گیاه و کاهش تراکم هورمون آبسزیک اسید در گیاه می‌باشد. پتاسیم سبب می‌شود تا انتقال مواد فتوسنتزی به سمت برگ‌ها بیشتر شده و گیاهانی که کمبود پتاسیم دارند اغلب دارای نیتروژن زیاد و کمبود هیدرات‌های کربن هستند که این وضعیت تولید ریشه‌ها را کاهش می‌دهد. نقش‌های مهم پتاسیم در گیاهان به فعال شدن آنزیم‌ها، ساختن پروتئین، فتوسنتز، تنظیم اسمزی، بزرگ شدن سلول‌ها، حرکت روزه‌ها، حرکت‌های شبانه‌روزی و تماسی برگ‌ها، انتقال مواد در آوند آبکی و موازنه آنیون-کاتیون اشاره نمود.

با وجود مطالعات متعدد درباره پاسخ چغندرقد به تنش شوری، شدت و جهت تغییرات آنزیم‌های دفاعی و آنتی‌اکسیدانی و اسمولیت‌های سازشی می‌تواند تحت تأثیر ژنوتیپ، شدت شوری و وضعیت تغذیه‌ای گیاه متفاوت باشد. همچنین، اگرچه نقش پتاسیم در تنظیم اسمزی و تعادل یونی در شرایط شوری شناخته شده است، اطلاعات محدودی درباره پاسخ همزمان مجموعه‌ای از آنزیم‌های دفاعی و آنتی‌اکسیدانی و اسمولیت‌های سازشی چغندرقد رقم شکوفا به سطوح مختلف شوری و کاربرد سولفات پتاسیم وجود دارد. مطالعه اخیر Diab et al. (2025) نیز تفاوت قابل توجه پاسخ‌های بیوشیمیایی و اسمزی ژنوتیپ‌های مختلف Beta را به تنش شوری نشان داده است، که اهمیت بررسی پاسخ‌های وابسته به ژنوتیپ را برجسته می‌کند.

پیشینه

تنش شوری بسیاری از جنبه‌های متابولیسم گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. در پاسخ به تنش شوری، گیاهان ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی خود را تغییر می‌دهند. همچنین، کاهش مقدار پتاسیم با افزایش تنش شوری و سمیت یونی سدیم با اختلال در نسبت پتاسیم به سدیم محتوی بافت نیز می‌تواند یکی از دلایل کاهش رشد باشد (حاجی، ۱۳۸۰). مکانیسم گیاهان برای مقابله با یون سدیم متفاوت است. بعضی از آن‌ها داخل واکوئل سلول سازمان‌دهی می‌شوند که یک نوع راه حل اساسی برای سلول‌های گیاهی محسوب می‌شود و چنین گیاهانی معمولاً متحمل به شوری بوده و با این تنش مقابله می‌کنند. تنش شوری باعث ایجاد اختلال در سیستم‌های آنزیمی خنثی‌کننده انواع اکسیژن فعال می‌گردد که این امر منجر به افزایش پراکسیداسیون چربی و در نتیجه خسارت به غشاء سلولی و تخریب رنگدانه‌ها می‌شود (Ghanati et al., 2002).

گیاهان برای کاهش اثر مخرب انواع اکسیژن فعال مکانیزم‌های متفاوتی دارند. از جمله این مکانیزم‌ها می‌توان به سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی اشاره نمود. این سیستم شامل سیستم آنزیمی و غیر آنزیمی است. سیستم غیر آنزیمی شامل آسکوربات، گلوکاتایون، آلفاتوکوفرول، زآنتین، آنترانتین و فلاونوئید می‌باشد. در گیاهان عالی سیستم جاروب‌گر گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن

(ROS) از آنزیم‌های آنتی اکسیدانی نظیر کاتالاز (CAT)، سوپر اکسید دیسموتاز (SOD)، پلی فنول اکسیداز (PPO) و آسکوربات پراکسیداز (APX) تشکیل شده‌اند، که می‌توانند گونه‌های فعال شده اکسیژن تولید شده در شرایط تنش را از بین ببرند. آنزیم‌های آنتی اکسیدان از تخریب غشاهای در مقابل اثرات مخرب ROS که در برابر تنش‌های غیر زنده تولید می‌شوند، محافظت نموده و موجب مقاومت و پایداری در برابر تنش‌هایی همانند شوری می‌شوند (Meloni and Oliva, 2003). پتاسیم یک عنصر سیتوپلاسمی ضروری است و در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی مهم شرکت می‌کند و به علت نقش آن در تنظیم اسمزی و نیز اثر رقابتی آن با سدیم غالباً به عنوان عنصر مهم در مدیریت تنش شوری در نظر گرفته می‌شود. به‌طوری که گیاهان، به‌ویژه در گونه‌های مقاوم به شوری، تمایل زیادی به یون پتاسیم نشان می‌دهد و در این شرایط پتاسیم نقش مهمی در افزایش پتانسیل اسمزی سلول‌های ریشه و نیز بازیابی روابط آن داشته و سبب افزایش مقاومت به تنش اسمزی می‌شود (Maathuis, 2008).

مطالعات انجام‌شده روی چغندرقد نشان داده‌اند که پاسخ آنزیم‌های آنتی اکسیدانی به شوری الزاماً یکسان نیست و بسته به شدت تنش و وضعیت فیزیولوژیک گیاه می‌تواند افزایش یا کاهش یابد. بنابراین، افزایش فعالیت یک آنزیم دفاعی را نمی‌توان به‌تنهایی معادل افزایش تحمل گیاه دانست؛ بلکه این تغییرات می‌تواند نشان‌دهنده فعال شدن سامانه دفاعی در پاسخ به افزایش فشار اکسیداتیو یا تغییر نیاز گیاه به مسیرهای مختلف خنثی‌سازی ROS باشد. در یک مطالعه روی چغندرقد، تنش شوری موجب تغییر هماهنگ در شبکه تنظیم ROS و افزایش برخی اجزای دفاع آنتی اکسیدانی شد که نقش این سامانه را در سازگاری گیاه با شوری نشان می‌دهد (Hossain et al., 2017). شواهد جدید نیز اهمیت اسمولیت‌های سازشی را در تحمل شوری چغندرقد تأیید کرده‌اند (Diab et al., 2025). در بررسی چند ژنوتیپ *Beta vulgaris* و *Beta maritima* نشان دادند که تنش شوری با تغییر در محتوای پرولین و گلیسین بتائین و همچنین تغییر در وضعیت یون‌های پتاسیم و سدیم همراه است. نویسندگان، تنظیم اسمزی، تجمع اسمولیت‌ها و حفظ تعادل یونی را از مؤلفه‌های مهم تفاوت در تحمل شوری بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی معرفی کردند.

با وجود مطالعات متعدد درباره اثر تنش شوری بر ریشه، وضعیت فیزیولوژیک و سازوکارهای دفاعی گیاهان، پاسخ فعالیت آنزیم‌های دفاعی و آنتی اکسیدانی و همچنین تغییرات اسمولیت‌های سازشی در ارقام مختلف چغندرقد می‌تواند بسته به ژنوتیپ، شدت تنش و وضعیت تغذیه‌ای گیاه متفاوت باشد. از سوی دیگر، اگرچه نقش پتاسیم در تنظیم اسمزی، حفظ تعادل یونی و تعدیل آثار تنش شوری شناخته شده است، اطلاعات محدودی درباره چگونگی تغییر فعالیت مجموعه‌ای از آنزیم‌های دفاعی شامل کاتالاز، پراکسیداز، سوپر اکسید دیسموتاز، پلی فنل اکسیداز، فیل آلانین آمونیا لایز و آسکوربات پراکسیداز در رقم شکوفا تحت سطوح مختلف شوری و در شرایط دریافت سولفات پتاسیم وجود دارد. همچنین پاسخ اسمولیت‌های سازشی نظیر پرولین و گلیسین بتائین به کاربرد سولفات پتاسیم در این رقم نیازمند بررسی بیشتر است.

بنابراین، پژوهش حاضر با هدف بررسی اثر سطوح مختلف شوری آب آبیاری و کاربرد سولفات پتاسیم بر فعالیت برخی آنزیم‌های دفاعی و آنتی اکسیدانی شامل کاتالاز، پراکسیداز، سوپر اکسید دیسموتاز، پلی فنل اکسیداز، فیل آلانین آمونیا لایز و آسکوربات پراکسیداز و همچنین محتوای دو اسمولیت سازشی پرولین و گلیسین بتائین در چغندرقد رقم شکوفا در شرایط گلخانه‌ای انجام شد. در این پژوهش، علاوه بر بررسی اثرات اصلی شوری و سولفات پتاسیم، برهم کنش این دو عامل نیز مورد ارزیابی قرار گرفت تا نقش تغذیه پتاسیمی در تعدیل پاسخ‌های بیوشیمیایی گیاه به تنش شوری مشخص شود.

مواد و روش‌ها

طراحی آزمایش و اعمال تیمارها

این پژوهش در سال زراعی ۱۳۹۷-۱۳۹۸ با هدف بررسی اثرات منفرد و متقابل تنش شوری و مصرف پتاسیم بر فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی چغندرقد رقم شکوفا در شرایط گلخانه‌ای انجام شد. آزمایش به‌صورت فاکتوریل و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا گردید. تیمارهای آزمایشی شامل پنج سطح شوری آب آبیاری شامل آب آبیاری شاهد، ۵، ۱۰، ۱۵ و ۲۰ دسی‌زیمنس بر متر و دو سطح پتاسیم از منبع سولفات پتاسیم شامل عدم مصرف پتاسیم (صفر) و مصرف ۵۰ کیلوگرم در هکتار بود. بر این اساس، در مجموع ۱۰ ترکیب تیماری ایجاد شد که هر ترکیب در سه تکرار مورد بررسی قرار گرفت. تیمارهای

آزمایشی در مجموع بر روی ۳۰ گلدان حاوی نشاهای یکنواخت چغندر قند اعمال شدند. لازم به توضیح است که آزمایش شامل ترکیب پنج سطح شوری آب آبیاری، دو سطح سولفات پتاسیم و سه تکرار بود و داده‌های مربوط به گلدان‌های هر واحد آزمایشی بر اساس روش تعریف شده در آزمایش برای تجزیه آماری مورد استفاده قرار گرفت.

با توجه به احتمال وجود ناهمگنی مکانی در شرایط محیطی گلخانه، به‌ویژه تغییرات تدریجی شدت نور و دمای محیط در امتداد فضای آزمایش، از طرح بلوک‌های کامل تصادفی استفاده شد. بدین منظور، فضای مورد استفاده برای انجام آزمایش بر اساس موقعیت مکانی و احتمال تأثیر گرادیان‌های محیطی به سه بلوک تقسیم گردید. هر بلوک شامل تمامی ترکیبات تیماری بود و تخصیص تیمارها به واحدهای آزمایشی در داخل هر بلوک به‌صورت تصادفی انجام شد. بدین ترتیب، اثر احتمالی تغییرات مکانی شرایط محیطی در بین بلوک‌ها کنترل شده و مقایسه تیمارهای شوری و پتاسیم با دقت بیشتری انجام گرفت. انتخاب این ساختار آزمایشی با هدف کاهش اثر تغییرات ناخواسته محیطی و افزایش دقت برآورد اثرات اصلی و متقابل تیمارهای مورد مطالعه بود.

آبیاری و اعمال تیمار شوری

پیش از آغاز اعمال تیمارها، نشاها از نظر استقرار و رشد اولیه بررسی شده و پس از اطمینان از استقرار مناسب گیاهان، تیمارهای شوری و پتاسیم اعمال گردیدند. تنش شوری با تهیه آب آبیاری با سطوح مختلف هدایت الکتریکی و از طریق افزودن مقادیر مشخص نمک به آب آبیاری ایجاد شد. هدایت الکتریکی و pH آب اولیه پیش از اعمال تیمارها اندازه‌گیری شد. سطوح شوری آب آبیاری در محدوده ۰، ۵، ۱۰، ۱۵ و ۲۰ دسی‌زیمنس بر متر تهیه و هدایت الکتریکی هر محلول پیش از مصرف اندازه‌گیری و کنترل شد. شایان ذکر است که تیمارهای شوری آب آبیاری با استفاده از کلرید سدیم (NaCl) تهیه شدند. مقادیر مورد نیاز NaCl با توجه به هدایت الکتریکی هدف، به آب آبیاری افزوده شد و هدایت الکتریکی محلول‌های تهیه شده با استفاده از دستگاه EC متر اندازه‌گیری و تنظیم گردید. تیمارهای شوری به‌صورت تدریجی اعمال شدند تا از ایجاد شوک ناگهانی به گیاه جلوگیری شود.

نحوه کاربرد سولفات پتاسیم و انجام آزمایش

تیمار پتاسیم نیز پس از استقرار گیاهان و مطابق با سطح تعیین شده برای هر تیمار، از منبع سولفات پتاسیم اعمال گردید. پس از استقرار گیاهان و در مرحله اولیه رشد، سولفات پتاسیم با مقدار معادل ۵۰ کیلوگرم در هکتار اعمال شد. مقدار کود مورد نیاز برای هر گلدان بر اساس سطح مقطع/سطح خاک گلدان محاسبه و به‌صورت یکنواخت در اختیار گیاه قرار گرفت. تیمار شاهد فاقد دریافت سولفات پتاسیم بود. اعمال تیمار شوری نیز از مرحله رشد رویشی آغاز شد و تا زمان برداشت ادامه یافت. سطوح شوری و کودی بر اساس عرف تحقیقات پیشین در منطقه و همچنین توصیه کودی انجام شد.

در طول دوره آزمایش، آبیاری گلدان‌ها متناسب با نیاز آبی گیاه و شرایط گلخانه انجام شد و وضعیت رطوبتی بستر کشت به‌طور منظم کنترل گردید. همچنین، به‌منظور جلوگیری از تأثیر عوامل تغذیه‌ای خارج از تیمارهای مورد مطالعه، سایر عناصر غذایی مورد نیاز گیاه، به‌جز پتاسیم مورد نظر در تیمارهای آزمایشی، بر اساس توصیه‌های زراعی و به‌صورت یکنواخت برای تمامی تیمارها تأمین شد. بدین ترتیب، اختلاف مشاهده شده در فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی عمدتاً به اثر سطوح مختلف شوری و مصرف پتاسیم و برهم‌کنش میان این دو عامل نسبت داده شد.

پس از اعمال تیمارها و سپری شدن دوره تعیین شده آزمایش، نمونه‌برداری از اندام‌های گیاهی انجام گرفت و نمونه‌ها برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مورد استفاده قرار گرفتند. نتایج حاصل از این آزمایش در شرایط کنترل شده گلخانه‌ای، امکان ارزیابی دقیق‌تر پاسخ فیزیولوژیک و بیوشیمیایی چغندر قند رقم شکوفا به افزایش شوری و نقش احتمالی پتاسیم در تعدیل اثرات تنش شوری را فراهم نمود. زیرا تیمارها در گلدان‌های حاوی نشاهای چغندر قند اعمال شدند و اثر سطوح مختلف شوری و کاربرد سولفات پتاسیم بر پاسخ‌های بیوشیمیایی گیاه در شرایط کنترل شده گلخانه‌ای مورد ارزیابی قرار گرفت.

استخراج و اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌ها

سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز از طریق اندازه‌گیری تجزیه آب اکسیژنه توسط دستگاه اسپکتروفتومتر مدل BT600 plus Canada، در طول موج ۲۴۰ نانومتر برای مدت یک دقیقه انجام شد. برای این منظور ابتدا نمونه بالانک و نمونه عصاره (با حجم نیم میلی‌لیتر) تهیه و سرعت واکنش آنزیمی به صورت تغییرات جذب بر زمان OD/min در طول موج ۲۴۰ نانومتر برای یک دقیقه ثبت شد. فعالیت آنزیمی با ضریب خاموشی $40\mu\text{M}-1\text{C}-1\text{m}$ محاسبه گردید.

در اندازه‌گیری آنزیم پراکسیداز، بافر H_2O_2 به مقدار ۴۹۵ میکرولیتر و بافر گایاکول به همان مقدار در دمای پایین (ظرف حاوی یخ) با هم مخلوط شدند و به آن‌ها ۱۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی اضافه و سپس میزان جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر مدل BT600 Plus, Canada اندازه‌گیری گردید. فعالیت آنزیمی با استفاده از قانون بیر و لامبرت و ضریب خاموشی گایاکول پراکسیداز $26/6\mu\text{M}-1\text{C}-1\text{m}$ و فعالیت آنزیم در نهایت بر حسب $\mu\text{mol/gFW.min}$ محاسبه گردید.

سنجش فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز (SOD) طبق روش گیانوپرلیتیز و ریز، بعد از تهیه محلول همگن حاصل از ۰/۲ گرم نمونه منجمد توسط محلول بافری KOH-HEPES با $\text{pH} = 7.8$ جداسازی شده با استفاده از دستگاه سانتریفیوژ با دور ۱۵۰۰۰ در دقیقه در دمای ۴ درجه سلسیوس صورت گرفت. نمونه به مدت ۱۵ دقیقه در معرض نور قرار می‌گیرند و پس از این مدت جذب آن‌ها در طول موج ۵۶۰ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت شد. همچنین از یک لوله آزمایش حاوی مخلوط واکنش به جزء عصاره آنزیمی به عنوان شاهد (بالانک) استفاده می‌شود.

میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز بر طبق روش Ghanati et al. (2002) تعیین می‌گردد. ۰/۲ گرم از بافت تازه در نیتروژن مایع و در بافر پتاسیم فسفات ۰/۰۲ مولار، $\text{PH} = 6/8$ در دمای ۴ - ۰ درجه سانتی‌گراد ساییده و عصاره‌گیری شد، سپس همگن حاصل در ۱۲۰۰۰ دور در دقیقه در دمای ۴-۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفیوژ و محلول رویی جهت اندازه‌گیری فعالیت پراکسیداز مورد استفاده قرار گرفت.

برای سنجش فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیلایز (PAL)، ابتدا عصاره آنزیمی از بافت‌های تازه گیاهی (برگ و ریشه) با استفاده از بافر استخراج بورات (PH=8.8) حاوی پلی‌وینیل پیل‌پیرولیدون (PVPP) در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد استخراج گردید. سپس فعالیت آنزیمی بر اساس روش تبدیل اسید آمینه L-فنیل آلانین به ترانس-سینامیک اسید در طول موج ۲۹۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد؛ بدین منظور، مخلوط واکنشی حاوی عصاره آنزیمی و سوبسترای L-فنیل آلانین به مدت ۶۰ دقیقه در دمای ۳۷ درجه سانتی‌گراد انکوبه گردید و پس از توقف واکنش با اسید کلریدریک، میزان تغییرات جذب قرائت شد. در نهایت، فعالیت ویژه این آنزیم بر اساس میکرومول سینامیک اسید تولید شده در دقیقه به ازای هر گرم پروتئین محاسبه و گزارش گردید (Hossain et al., 2017).

در پایان دوره اعمال تیمارها، نمونه‌برداری از گیاهان تیمارهای مختلف در زمان یکسان و از بخش‌های مشخص گیاه انجام شد. نمونه‌های برداشت شده بلافاصله پس از جداسازی، با استفاده از نیتروژن مایع منجمد و برای جلوگیری از تغییرات متابولیکی و کاهش فعالیت آنزیم‌ها تا زمان انجام آزمایش‌ها در شرایط انجماد نگهداری شدند. برای استخراج آنزیم‌ها، مقدار مشخصی از بافت گیاهی منجمد تحت شرایط سرد و با استفاده از بافر استخراج مناسب همگن شد و عصاره حاصل پس از سانتریفیوژ برای سنجش فعالیت آنزیمی مورد استفاده قرار گرفت. در تمام تیمارها، مقدار نمونه، شرایط استخراج، زمان و دمای آماده‌سازی و شرایط اندازه‌گیری تا حد امکان یکسان در نظر گرفته شد. برای اندازه‌گیری اسمولیت‌های سازشی نیز نمونه‌ها با روش یکسان آماده‌سازی و سنجش شدند.

اندازه‌گیری پرولین و گلوسین بتائین

سنجش گلوسین بتائین به روش گریو و گراتان اندازه‌گیری شد. نمونه خشک شده و سپس به ۰/۵ گرم از برگ ۲۰ میلی‌لیتر آب مقطر اضافه شده و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد بر روی شیکر قرار گرفتند. یک میلی‌لیتر از عصاره گیاهی با یک میلی‌لیتر اسید سولفوریک ۲ نرمال مخلوط و در حمام آب یخ قرار گرفت و نهایتاً ۰/۲ میلی‌لیتر از یدید پتاسیم و ید را به

مخلوط واکنش اضافه و مخلوط شد. سپس به مدت ۱۵ دقیقه در دمای صفر درجه سانتی گراد با ۱۰/۰۰۰ rmp سانتریفیوژ گردید. مقدار جذب آن در ۳۶۵ نانومتر قرائت شد. جهت رسم منحنی استاندارد از بتائین استفاده گردید.

جهت استخراج و اندازه گیری پرولین از روش Bates et al. (1973) استفاده شد. طبق این روش ۰/۵ گرم از بافت تازه برگ خرد شده و در ۱۰ میلی لیتر سولفو سالیسیک اسید ۱۰٪ حل و سپس فیلتر می گردد. ۲ میلی لیتر از مایع فیلتر شده با ۲ میلی لیتر اسید ناین هیدرین و ۲ میلی لیتر استیک اسید مخلوط شد و به مدت ۱ ساعت در حمام آب گرم ۱۰۰ درجه سانتی گراد قرار داده شد. غلظت پرولین نمونه ها از روی منحنی استاندارد و با استفاده از فرمول $Y=0.0012X+0.269$ که در آن X مقدار جذب قرائت شده توسط دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۲۰ نانومتر و Y، غلظت پرولین در نمونه است، محاسبه گردید.

تجزیه آماری

داده های حاصل از آزمایش پس از بررسی پیش فرض های لازم برای تحلیل واریانس، به صورت فاکتوریل و در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفتند. اثرات اصلی سطوح شوری و سولفات پتاسیم و اثر متقابل آن ها بررسی شد. در صورت معنی دار بودن اثر تیمارها، مقایسه میانگین ها با استفاده از آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد انجام شد. نتایج به صورت میانگین $\pm$ ارائه شدند.

نتایج و بحث

بر اساس یافته های حاصله از نظر سطوح پتاسیم تنها از نظر صفات محتوی پروتئین، کاتالاز، گلاسیسین بتائین، آسکوربات پراکسیداز، پلی فنول اکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز اختلاف آماری معنی داری در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد مشاهده گردید و سایر صفات مورد ارزیابی اختلاف معنی دار نداشتند (جدول ۱). نتایج تجزیه واریانس اثر شوری نشان داد که از نظر کلیه صفات مورد ارزیابی اختلاف آماری در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد مشاهده گردید. همچنین تجزیه واریانس اثر متقابل دوجانبه سطوح پتاسیم در شوری نشان داد که تنها از نظر آنریم آسکوربات پراکسیداز اختلاف آماری معنی داری مشاهده شد. در مقابل، عدم معنی داری اثر متقابل در سایر صفات نشان می دهد که اثر هر یک از عوامل پتاسیم و شوری بر این صفات، مستقل از سطح عامل دیگر قابل بررسی است.

جدول ۱- تجزیه واریانس فاکتوریل دو فاکتوره در قالب طرح بلوک های کامل برای صفات مورد ارزیابی

میانگین مربعات									
منابع تغییر	درجه آزادی	محتوی پروتئین	کاتالاز	بتائین گلايسين	پرولین	پروکسیداز	آنزیم ها		
							فنیل آلانین	آسکوربات	سوپراکسید
تکرار	۲	۰/۱۲۱ ^{ns}	۰/۲۹۱ ^{ns}	۰/۱۴۹ ^{**}	۳۸۴/۱۴ ^{**}	۰/۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۲۱ [*]	۰/۰۱۴ ^{**}	۰/۰۵۳ ^{**}
فاکتور a (پتاسیم)	۱	۲/۷۹۶ ^{**}	۲/۷۹۸ ^{**}	۱/۳۱۵ ^{**}	۷۲/۵۶۶ ^{ns}	۰/۰۰۶ ^{ns}	۰/۰۱۸ ^{ns}	۰/۵۲۴ ^{**}	۰/۰۳۴ [*]
فاکتور b (شوری)	۴	۸/۲۰۸ ^{**}	۱۱/۶۶۷ ^{**}	۰/۶۲۹ ^{**}	۱۴۴۲/۱۴ ^{**}	۰/۰۰۱ ^{**}	۰/۱ [*]	۰/۰۳۶ ^{**}	۰/۱۲۱ ^{**}
اثر متقابل a×b	۴	۰/۰۸ ^{ns}	۰/۱۷۳ ^{ns}	۰/۰۰۴ ^{ns}	۰/۴۲۸ ^{ns}	۰/۰۰۰۱۷ ^{ns}	۰/۰۱۳ ^{ns}	۰/۰۰۵ ^{**}	۰/۰۰۶ ^{ns}
اشتباه آزمایشی	۱۸	۰/۰۸۲	۰/۱۰۴	۰/۰۱۱	۲۵/۷۲	۰/۰۰۰۰۹	۰/۰۲۵	۰/۰۰۱	۰/۰۰۴
ضریب تغییرات (%)		۲۶/۶۳	۱۰/۴۷	۹/۸۹	۸/۴	۱۶/۶۴	۲۴/۲۸	۵/۹۵	۱۶/۰۵
									۱/۵۲

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

به طور کلی نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر عوامل مورد بررسی بر صفات بیوشیمیایی و آنزیمی گیاه در سطوح مختلف معنی داری متفاوتی داشت. بر اساس نتایج جدول، اثر عامل اول، عامل دوم و برهم کنش متقابل آن ها بسته به صفت مورد مطالعه، در برخی موارد معنی دار و در برخی صفات غیر معنی دار بود. همچنین، معنی دار بودن اثر متقابل دو عامل برای برخی صفات بیانگر آن است که پاسخ گیاه به یکی از عوامل، به سطح عامل دیگر وابسته بوده و بنابراین تفسیر این صفات باید بر اساس اثرات متقابل

انجام شود. در مقابل، در صفاتی که اثر متقابل معنی دار نبود، می توان اثر عوامل اصلی را به صورت مستقل مورد بررسی قرار داد. در مجموع، نتایج این جدول بیانگر آن است که عوامل آزمایشی توانسته اند برخی از شاخص های فیزیولوژیک و فعالیت آنزیم های مورد مطالعه را تحت تأثیر قرار دهند، در حالی که پاسخ همه صفات به عوامل اعمال شده یکسان نبوده است.

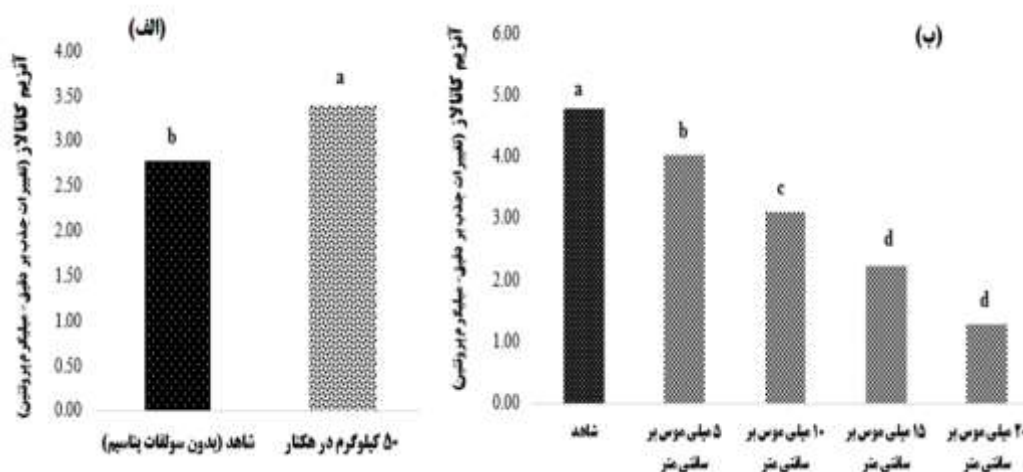
آنزیم ها

تنش شوری با خسارت اکسیداتیو القا شده توسط گونه های فعال اکسیژن، می تواند اختلال در متابولیسم سلول از طریق پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء، اکسیداسیون پروتئین ها، بازدارندگی فعالیت آنزیم ها و خسارت به نوکلئیک اسیدها را به دنبال داشته باشد (Turkan and Demiral, 2009). اثرات سیستم آنتی اکسیدانی بر تحمل به شوری گیاهان برای مقابله با تجمع گونه های فعال اکسیژن (ROS) و جلوگیری از آسیب های اکسیداتیو، سیستم های دفاعی آنزیمی خود را فعال می کنند. در واقع، توانایی گیاه در به کارگیری بهینه آنزیم هایی نظیر سوپراکسید دیسموتاز (SOD) و کاتالاز (CAT) برای پاک سازی رادیکال های آزاد، یکی از شاخص های اصلی در تعیین میزان تحمل به شوری است. این امر نشان می دهد که افزایش فعالیت این آنزیم ها در نمونه های مورد بررسی، منجر به حفظ یکپارچگی غشای سلولی و تداوم فعالیت های فیزیولوژیک گیاه در شرایط تنش شده است (Hasanuzzaman, et al. 2012). فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی مانند کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز، گلوتاتیون ریدوکتاز و سوپراکسید دیسموتاز تحت تنش شوری در گیاهان افزایش پیدا می کنند و ارتباطی بین میزان آنزیم ها و مقاومت به شوری وجود دارد (Jithesh et al., 2006). بررسی تغییرات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ایجاد شده در محیط تنش برای فهم بیشتر سازوکارهای مقاومت به شوری در گیاه و دستیابی به منابع ژنتیکی آن برای برنامه های اصلاحی، ضروری است (Pardo et al., 2000).

کاتالاز

آنزیم کاتالاز تحت تأثیر تیمارهای شوری کاهش و تحت تأثیر سولفات پتاسیم افزایش معنی داری یافتند، به طوری که مصرف ۵۰ کیلوگرم در هکتار سولفات پتاسیم نسبت به شاهد باعث کاهش ۱۷/۹۸ درصدی آنزیم کاتالاز در رقم چغندر قند شکوفا گردید (شکل ۱ الف)، مقایسه میانگین سطوح شوری نشان داد که (شکل ۱ ب) با افزایش شوری میزان آنزیم کاتالاز کاهش قابل توجهی را داشت به نحوی که بیشترین مقدار با میانگین ۴/۷۸ (تغییرات جذب بر زمان (میکرومول) × میلی گرم پروتئین) مربوط به شاهد (عدم شوری) و کمترین میزان آنزیم کاتالاز با میانگین ۱/۲۶ درصد مربوط به تیمار ۲۰ میلی مولس بر سانتی متر بود و در کلاس e قرار گرفت. کاهش فعالیت CAT در شوری شدید می تواند بیانگر افزایش فشار اکسیداتیو و محدود شدن ظرفیت دفاع آنزیمی گیاه در شدت های بالای تنش باشد. نتایج این تحقیق با یافته های Lee et al. (2001) مبنی بر این که تنش شوری باعث کاهش میزان فعالیت آنزیم کاتالاز می گردد مطابقت داشت.

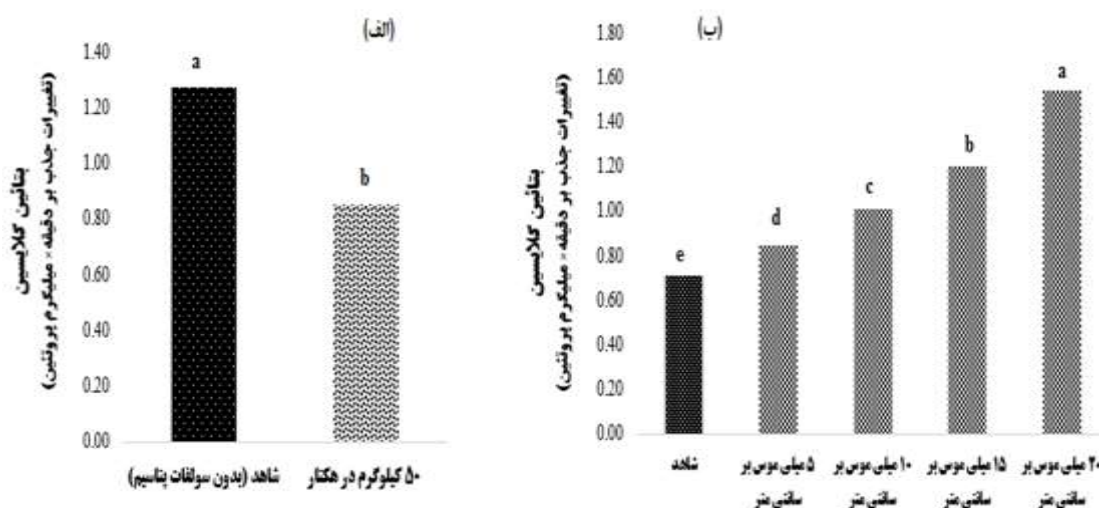
فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) در چغندر قند، تحت تنش شدید شوری، به دلیل مهار سنتز پروتئین با آسیب به زیرواحدهای آنزیم توسط گونه های اکسیژن فعال (ROS) کاهش می یابد (Hassan et al., 2019). آنزیم CAT سبب جلوگیری از تجمع آب اکسیژنه در سلول می شود. در نتیجه ای مشابه آنزیم کاتالاز در جاروب کردن H₂O₂ از سلول های گیاهی نقش مهمی را ایفا می کند (Kaur, H. et al., 2023). مصرف پتاسیم (K) می تواند از افت شدید آنزیم کاتالاز جلوگیری کند (Ahanger et al., 2021; Diab et al., 2025).



شکل ۱. میانگین سطوح سولفات پتاسیم (الف) و شوری (ب) برای صفت آزیم کاتالاز

گلیسین بتائین

میزان فعالیت غلظت گلیسین بتائین تحت تأثیر تیمارهای شوری و تحت تأثیر سولفات پتاسیم کاهش معنی داری یافتند، به طوری که مصرف ۵۰ کیلوگرم در هکتار سولفات پتاسیم نسبت به شاهد باعث کاهش ۳۳/۰۷ درصدی فعالیت گلیسین بتائین در رقم چغندر قند شکوفا گردید (شکل ۲ الف). مقایسه میانگین سطوح شوری نشان داد که (شکل ۲ ب) با افزایش شوری میزان فعالیت غلظت گلیسین بتائین افزایش داشته است به نحوی که بیشترین شاخص مربوط به تیمار ۲۰ میلی موس بر سانتی متر و کمترین میزان فعالیت آزیم مربوط به تیمار شاهد (عدم شوری) بود. افزایش غلظت گلیسین بتائین در شرایط شوری می تواند نشان دهنده مشارکت این ترکیب در تنظیم اسمزی و حفظ تعادل آب سلولی باشد. کاهش آن در تیمار دریافت کننده پتاسیم احتمالاً بیانگر بهبود نسبی وضعیت اسمزی گیاه و کاهش نیاز به تجمع اسمولیت های آلی است. گلیسین بتائین به عنوان یکی از محافظت کننده های اسمزی، نقش مهمی در تحمل گیاهان به تنش های غیرزیستی ایفا می کند. کاربرد این ماده برای گیاهانی که میزان کمی از این ماده را تجمع می دهند یا اصلاً تجمع نمی دهند، ممکن است باعث کاهش اثر مضر تنش های محیطی گردد (Jajarmi, 2009; Hossain et al., 2017).



شکل ۲. میانگین سطوح سولفات پتاسیم (الف) و شوری (ب) برای صفت آزیم گلیسین بتائین

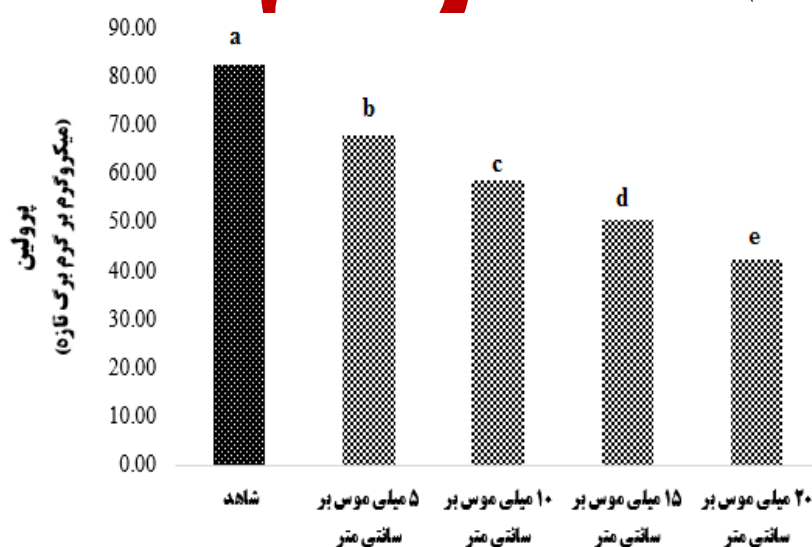
غلظت گلیسین بتائین درونی در گیاهان مختلف متفاوت است، به طوری که در برخی از گیاهان به طور طبیعی انباشته شده و

در تعدادی دیگر، حتی در شرایط تحت تنش نیز تولید ماده مذکور انجام نمی‌گیرد (Ashraf and Foolad, 2007). با این حال به نظر می‌رسد که نقش تعدیل‌کنندگی گلیسین بتائین به عوامل متعددی از جمله نوع محصول، زمان و میزان کاربرد آن و شرایط محیطی بستگی دارد. Korkmaz et al. (2012) بیان کردند که مصرف گلیسین بتائین میزان فتوسنتز و غلظت کلروفیل در گیاه فلفل تحت تنش شوری را در مقایسه با شاهد افزایش و زیان‌های ناشی از استرس شوری را کاهش داد.

پرولین

در شرایط تنش، مقدار پرولین افزایش می‌یابد و این افزایش در رقم متحمل بیش‌تر از رقم حساس است. میزان فعالیت محتوای پرولین تحت تأثیر تیمارهای شوری کاهش معنی‌داری یافتند، مقایسه میانگین سطوح شوری نشان داد که (شکل ۳) با افزایش شوری میزان فعالیت محتوای پرولین کاهش داشته است به نحوی که بیشترین میزان فعالیت محتوای پرولین مربوط به شاهد (عدم شوری) و کمترین میزان فعالیت به تیمار ۲۰ میلی‌موس بر سانتی‌متر تعلق داشت. در تحقیق دیگر حضور پتاسیم کافی باعث شد تا گیاه انرژی کمتری برای تولید و سنتز پرولین مصرف کند، زیرا خود یون پتاسیم یک تنظیم‌کننده اسمزی ارزان قیمت برای گیاه است (Zorb et al. 2023).

افزایش پرولین در سطوح بالای مقادیر شوری یک روش پاسخ دفاعی برای حفظ و ادامه تورژسانس سلولی است (Ghosh, S., et al. 2024). در شرایط شوری، گیاه بخشی از قندها را از مسیر ذخیره‌ای خارج کرده و به عنوان اسمولیت برای بقاء در مقادیر بالای سطوح شوری بسیار بالا استفاده می‌کند (Amanullah et al. 2023). پرولین به عنوان یک چپرون (محافظ) پروتئین‌ها و همچنین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی ایفای نقش می‌کند (Meena, M., et al. 2021). پرولین جزو اسیدآمین‌هایی است که در مقادیر زیاد، در پاسخ به تنش‌های محیطی، تجمع می‌یابد. شکستن سریع پرولین بعد از پایان یافتن شرایط تنش، ممکن است خود، تأمین‌کننده عوامل مورد نیاز فسفریلاسیون اکسیداتیو میتوکندریایی و تولید ATP برای ترمیم صدمات ناشی از تنش باشد (Mirzaee et al. 2013).



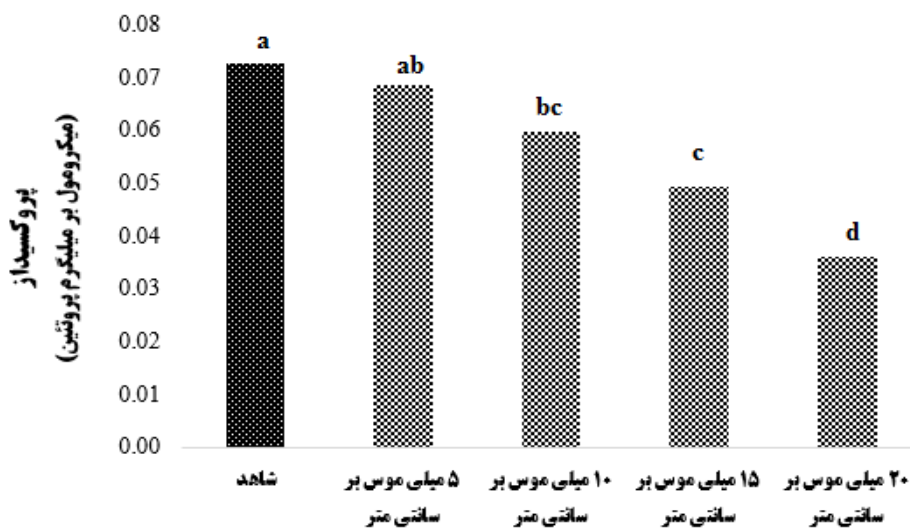
شکل ۳. میانگین سطوح شوری برای صفت پرولین

پروکسیداز

میزان فعالیت آنزیم پروکسیداز تحت تأثیر تیمار شوری کاهش معنی‌داری یافتند. مقایسه میانگین سطوح شوری نشان داد که (شکل ۴) با افزایش شوری میزان فعالیت آنزیم پروکسیداز کاهش داشته است به نحوی که بیشترین میزان فعالیت آنزیم پروکسیداز

به تیمار شاهد (عدم شوری) با 0.072 میکرومول بر میلیگرم پروتئین اختصاص داشت و به همراه تیمار 5 میلی موس بر سانتی متر در کلاس برتر قرار گرفتند و تیمار 20 میلی موس بر سانتی متر با 0.036 میکرومول بر میلیگرم پروتئین کمترین میزان فعالیت را دارا بود.

در تحقیقات گزارش شده که تنش شوری سبب افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز در برگ گیاه کلزا و کاهش اثرات مخرب تنش شوری می شود. در سطوح بسیار بالای شوری، حتی فعالیت پراکسیداز هم ممکن است به دلیل سمیت یونی کاهش یابد (Hasanuzzaman, M., et al. 2021). مصرف پتاسیم باعث بالا ماندن سطح پراکسیداز در شرایط سطوح بالای شوری می شود (Zia, R., et al. 2023). درک واکنش های فیزیولوژیک مرتبط با تنش شوری می تواند به شناسایی عوامل موثر در تحمل شوری و شناخت رهیافت های اساسی برای ثبات عملکرد در شرایط تنش شوری کمک نماید (Hashmi & Park, 2026).

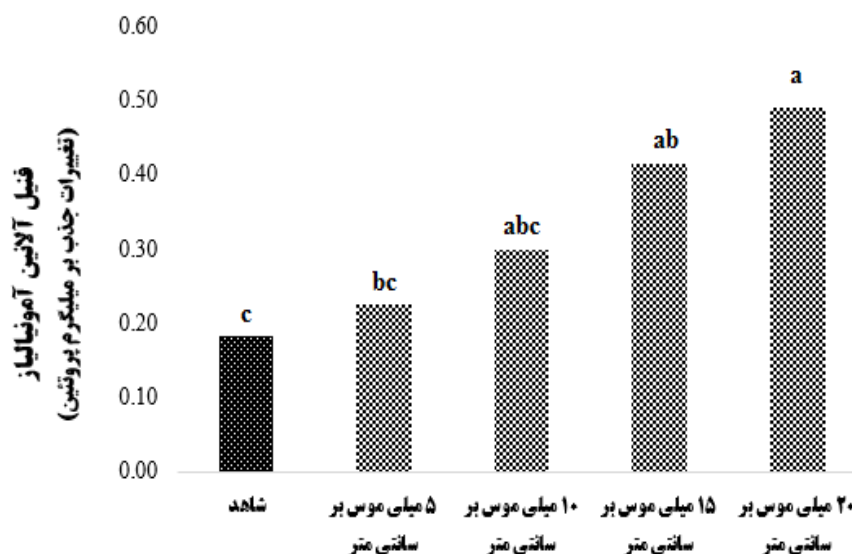


شکل ۴. میانگین سطوح شوری برای صفت پروکسیداز

فنیل آلانین آمونیا لایز

میزان فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لایز تحت تأثیر تیمار شوری افزایش معنی داری یافتند به عبارتی با افزایش شوری میزان فعالیت آنزیم افزایش داشته به نحوی که بیشترین میزان فعالیت آنزیم به تیمار 20 میلی موس بر سانتی متر اختصاص داشت و به همراه تیمار 15 و 10 میلی موس بر سانتی متر در کلاس برتر قرار گرفتند و تیمار شاهد (عدم شوری) کمترین میزان فعالیت آنزیم را دارا بود (شکل ۵). (Zamani et al. 2015) گزارش کردند که شوری اثر معنی داری بر میزان فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لایز داشت و با افزایش غلظت بر میزان آن افزوده شد. بیشترین میزان فعالیت این آنزیم در تیمار 200 میلی مولار شوری مشاهده شد که با غلظت 100 اختلاف معنی داری از لحاظ آماری نداشت. فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لایز در گیاهان تحت تأثیر عواملی مانند هورمون ها، مواد غذایی، نور، تنش های زیستی و غیر زیستی تغییر می یابد. در شرایط تنش، بیان ژن مربوط به آنزیم فنیل آلانین آمونیا لایز افزایش یافته و به دنبال افزایش ساخت این آنزیم، متابولیت های ثانویه مسیر فنیل پروپانوییدی نظیر ترکیبات فنلی و فلاونوییدی جهت مواجهه و مقابله با تنش افزایش می یابند.

آنزیم فنیل آلانین آمونیا لایز (PAL) یکی از آنزیم های آنتی اکسیدانی است که دارای نقش دفاعی در گیاهان می باشد. این آنزیم حدواسط بین متابولیسم اولیه و ثانویه در گیاهان بوده و به عنوان اولین آنزیم مسیر فنیل پروپانویید L- فنیل آلانین را با دی آمیناسیون به ترانس سینامیک اسید تبدیل می کند و در ادامه منجر به بیوسنتز متابولیت های ارزشمندی نظیر فلاونوئیدها، آنتوسیانین، لیگنین، تانن و سایر ترکیبات فنلی می شود (Boudet, 2007; Yolcu et al., 2021).

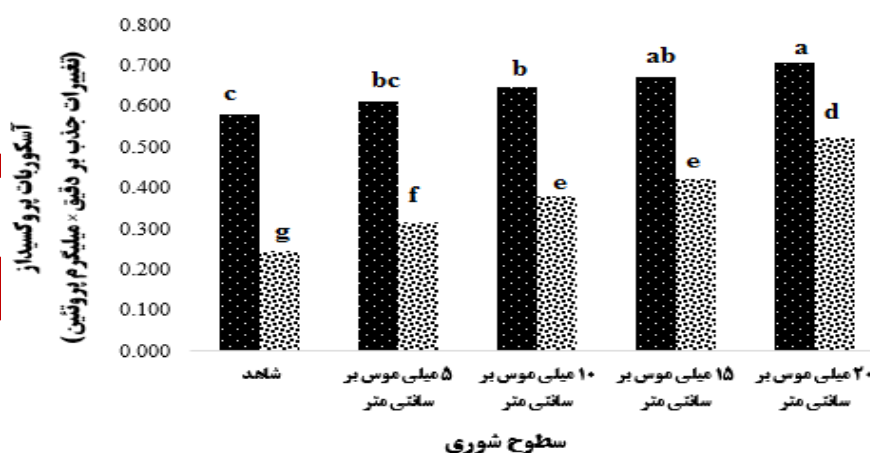


شکل ۵. میانگین سطوح شوری برای صفت فیل آلانین آمونیاز

آسکوروبات پراکسیداز

میزان فعالیت آنزیم آسکوروبات پروکسیداز تحت تأثیر تیمار شوری و سولفات پتاسیم افزایش معنی‌داری یافتند، همچنین اثر متقابل این دو نیز معنی‌دار شدند، به عبارتی با افزایش غلظت شوری میزان فعالیت آنزیم آسکوروبات پراکسیداز در تمام تیمارها نسبت به شاهد افزایش یافت، ترکیب (شاهد در ۲۰ میلی موس بر سانتی متر) با میانگین ۰/۷۰۸ به همراه ترکیب (شاهد در ۱۵ میلی موس بر سانتی متر) در گروه برتر قرار گرفتند و ترکیب (۵۰ کیلوگرم در هکتار سولفات پتاسیم در شاهد (عدم شوری) کمترین میزان فعالیت آنزیم آسکوروبات پروکسیداز را به خود اختصاص دادند (شکل ۶). پتاسیم باعث تحریک فعالیت APX می‌شود تا از تخریب کلروفیل تحت تنش شوری جلوگیری شود (Akram, N. A., et al. 2021). در تحقیقی دیگر همبستگی مثبتی بین مقدار آسکوروبات و فعالیت آنزیم آسکوروبات پراکسیداز تحت تنش شوری در چغندر قند مشاهده گردید (Fahad, s., et al. 2023).

۵۰ کیلوگرم در هکتار (شاهد بدون سولفات پتاسیم)

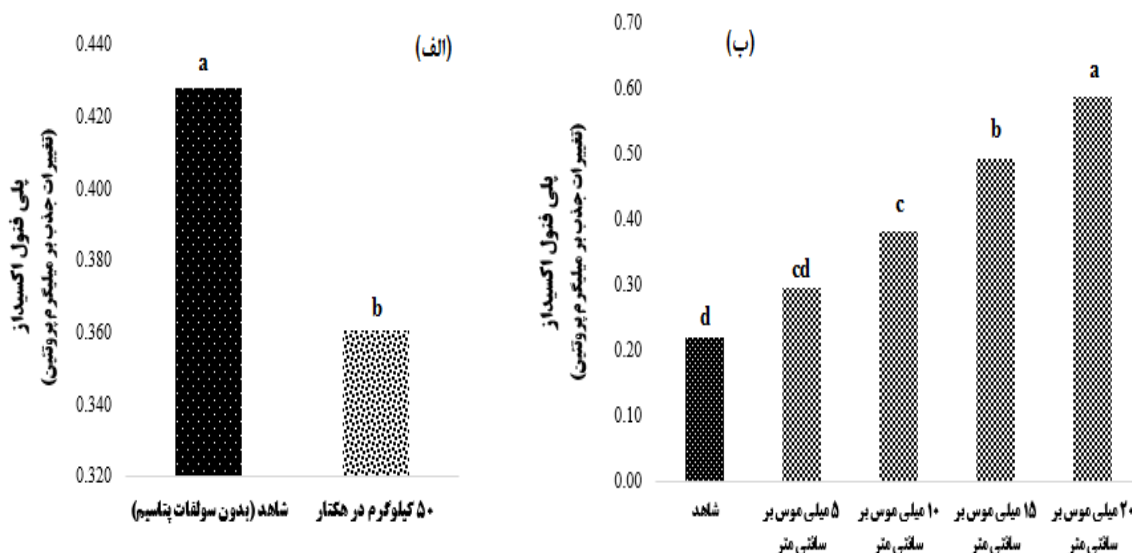


شکل ۶. مقایسه میانگین سطوح پتاسیم در سطوح شوری برای صفت آسکوروبات پروکسیداز

پلی فنول اکسیداز (PPO)

آنزیم پلی فنول اکسیداز (PPO) در اکسیداسیون ترکیبات فنولی نقش مهمی را ایفا می‌نماید. این آنزیم تحت تأثیر تیمارهای شوری افزایش و سولفات پتاسیم کاهش معنی‌داری یافتند، مصرف ۵۰ کیلوگرم در هکتار سولفات پتاسیم نسبت به شاهد باعث

کاهش ۱۶/۲۷ درصدی فعالیت آنزیم پلی فنول اکسیداز در رقم چغندر قند شکوفا گردید (شکل ۷ الف)، با افزایش شوری میزان فعالیت آنزیم پلی فنول اکسیداز افزایش نشان داد به نحوی که بیشترین میزان فعالیت PPO مربوط به تیمار ۲۰ میلی‌موس بر سانتی‌متر و کمترین میزان فعالیت آنزیم PPO مربوط به شاهد (عدم شوری) بود (شکل ۷ ب).



شکل ۷. میانگین سولفات پتاسیم (الف) و شوری (ب) برای صفت پلی فنول اکسیداز

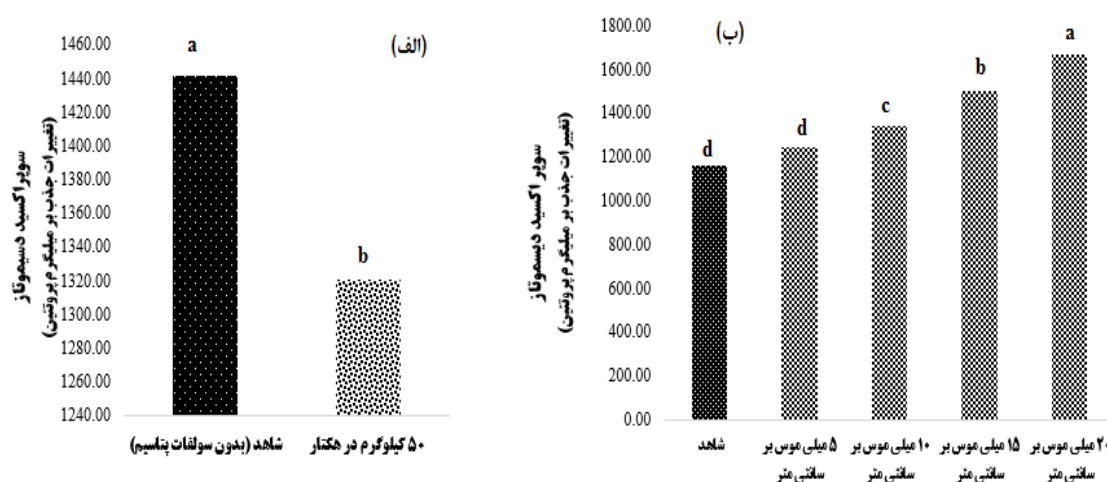
افزایش فعالیت آنزیم پلی فنول اکسیداز در شرایط شوری، همراه با انباشت ترکیبات فنلی به گیاه کمک می‌کند تا از آسیب‌های اکسیداتیو به ریشه چغندر قند جلوگیری گردد (Sarker, U., Oba, S. et al 2021). آنزیم PPO نقش مهمی در مسیر بیوسنتز لگنین و سخت شدن دیواره سلولی تحت تنش دارد (Taranto, F., et al. 2020).

سوپراکسید دیسموتاز

این آنزیم تحت تأثیر تیمارهای شوری و سولفات پتاسیم کاهش معنی‌داری یافتند، مصرف ۵۰ کیلوگرم در هکتار سولفات پتاسیم نسبت به شاهد باعث کاهش ۸/۴ درصدی فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در رقم چغندر قند شکوفا گردید (شکل ۸ الف)، فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز با افزایش شوری افزایش نشان داد، بیشترین میزان فعالیت SOD مربوط به تیمار ۲۰ میلی‌موس بر سانتی‌متر و کمترین میزان فعالیت آنزیم SOD مربوط به شاهد (عدم شوری) بود، شوری ۲۰ میلی‌موس باعث افزایش ۴۱/۶۶ درصدی میزان فعالیت آنزیم مذکور گردید (شکل ۸ ب). در پژوهش حاضر، فعالیت SOD با افزایش شدت شوری افزایش یافت و بیشترین مقدار آن در سطح ۲۰ دسی‌زیمنس بر متر مشاهده شد. این افزایش را می‌توان به فعال شدن سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی در پاسخ به افزایش فشار اکسیداتیو ناشی از تنش شوری نسبت داد. از این دیدگاه، افزایش فعالیت SOD لزوماً بیانگر بهبود وضعیت گیاه نیست، بلکه می‌تواند نشان‌دهنده افزایش نیاز گیاه به خنثی‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن باشد. بنابراین، کاهش فعالیت این آنزیم در برخی شرایط دریافت پتاسیم را نباید صرفاً به عنوان اثر منفی پتاسیم تفسیر کرد؛ زیرا در صورت کاهش فشار تنش، نیاز به فعال‌سازی شدید سامانه دفاعی نیز می‌تواند کاهش یابد. با این حال، این تفسیر باید با توجه به معنی‌داری اثر متقابل شوری و پتاسیم و الگوی تغییرات سایر شاخص‌های اندازه‌گیری شده انجام شود.

گیاهان با افزایش در فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در پاسخ به سوپراکسیدها، نقش محافظت از غشای سلولی را انجام می‌دهد (Kapoor et al., 2022). در گیاهان هماهنگی لازم بین فعالیت آنزیم‌های SOD و CAT برای خنثی کردن تنش شوری با استفاده از تبدیل اکسیژن به آب اکسیژنه و خنثی شدن آن توسط کاتالاز صورت می‌گیرد (Pandey et al., 2020).

چغندر قند تحت تاثیر تنش شوری، آنزیم SOD به صورت یک سیستم آنتی اکسیدانی در کاهش اثرات این تنش عمل نمود. با افزایش و بالا رفتن سطوح شوری مصرف پتاسیم سبب بالا ماندن سطح آنزیم SOD گردید (Jan et al. 2019).



شکل ۸. تاثیر سطوح سولفات پتاسیم (الف) و شوری (ب) برای آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز

نتیجه گیری

نتایج این پژوهش نشان داد که افزایش شوری آب آبیاری، فعالیت و پاسخ بیوشیمیایی چغندر قند رقم شکوفا را به طور معنی داری تحت تاثیر قرار داد. با افزایش شدت شوری، فعالیت آنزیم های کاتالاز (CAT) و پراکسیداز (POD) کاهش یافت، در حالی که فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز (SOD)، پلی فنل اکسیداز (PPO) و فنیل آلانین آمونیالیز (PAL) افزایش نشان داد. همچنین، فعالیت آسکوربات پراکسیداز (APX) تحت تاثیر متقابل شوری و سولفات پتاسیم قرار گرفت. این الگوی متفاوت پاسخ آنزیم ها نشان می دهد که سازوکار دفاعی چغندر قند در برابر شوری یک پاسخ یکنواخت نبوده و هر یک از اجزای سامانه دفاع آنتی اکسیدانی و متابولیکی، متناسب با شدت تنش و شرایط تغذیه ای، پاسخ متفاوتی نشان می دهند.

در میان اسمولیت های سازشی، افزایش شوری موجب افزایش محتوای گلیسین بتائین شد، در حالی که محتوای پرولین روند کاهشی نشان داد. افزایش گلیسین بتائین می تواند بیانگر مشارکت این ترکیب در تنظیم اسمزی و سازگاری گیاه با شرایط شور باشد؛ با این حال، کاهش پرولین نشان می دهد که تجمع این اسمولیت الزاماً در همه شرایط و در تمامی شدت های شوری، شاخص مناسبی برای توصیف پاسخ سازشی رقم شکوفا نیست. از این رو، ارزیابی همزمان چندین شاخص بیوشیمیایی برای تفسیر پاسخ چغندر قند به تنش شوری ضروری است.

کاربرد ۵۰ کیلوگرم در هکتار سولفات پتاسیم نیز برخی از پاسخ های بیوشیمیایی گیاه به شوری را تعدیل کرد. بر اساس نتایج به دست آمده، مصرف پتاسیم موجب کاهش فعالیت PPO و SOD و همچنین کاهش محتوای گلیسین بتائین در مقایسه با شرایط بدون مصرف سولفات پتاسیم شد و در برخی صفات، شدت تغییرات ناشی از شوری را کاهش داد. این یافته می تواند نشان دهنده نقش تغذیه پتاسیمی در تعدیل فشار ناشی از شوری و تغییر شدت پاسخ های دفاعی گیاه باشد؛ با این حال، با توجه به اینکه اثر سولفات پتاسیم برای همه صفات یکسان نبود، نمی توان آن را به عنوان عامل افزایش دهنده عمومی فعالیت تمام آنزیم های دفاعی یا آنتی اکسیدانی در نظر گرفت.

در مجموع، نتایج نشان داد که رقم شکوفا با مواجهه با افزایش شوری، از طریق تغییر در فعالیت مجموعه ای از آنزیم های دفاعی و آنتی اکسیدانی و تنظیم اسمولیت های سازشی، پاسخ بیوشیمیایی قابل توجهی نشان می دهد. با این حال، تغییرات متفاوت CAT، POD، SOD، PPO، PAL، APX، پرولین و گلیسین بتائین بیانگر آن است که افزایش شدت شوری می تواند ظرفیت سازگاری گیاه را تحت فشار قرار دهد. کاربرد سولفات پتاسیم در سطح ۵۰ کیلوگرم در هکتار نیز توانست بخشی از پاسخ های بیوشیمیایی

ناشی از شوری را تعدیل کند. بنابراین، در شرایط شور، مدیریت تغذیه پتاسیمی می‌تواند به‌عنوان یکی از راهکارهای مدیریتی مورد توجه قرار گیرد، اما تعیین سطح بهینه مصرف پتاسیم و تعمیم نتایج به شرایط مزرعه‌ای، نیازمند بررسی سطوح مختلف پتاسیم، ارقام متفاوت چغندر قند و ارزیابی هم‌زمان شاخص‌های رشد، عملکرد و کیفیت محصول در آزمایش‌های مزرعه‌ای است.

تعارض منافع

«هیچ گونه تعارض منافع توسط نویسندگان بیان نشده است»

REFERENCES

- Abbas, F., A. Mohanna, Gh. Al-Lahham, and E. AL-Jbawi. 2012. Osmotic adjustment in sugar beet plant under salinity stress. *Journal of Sugar Beet*. 28(1): 37-43. Doi: <https://doi.org/j.jsb.2012.01.005/10.1016>
- Ahanger, M. A., et al. (2021). Potassium-induced modulation of glycine betaine and the antioxidant system in sugar beet under saline conditions. *Journal of Plant Physiology*. 258-153360. Doi: <https://doi.org/10.16/j.jplph.2021.115336>.
- Akram, N. A., et al. (2021). "Exogenous applications of potassium to mitigate salinity stress in plants: A review." *Plant Biology*, 23(5), 711-728. Doi: <https://doi.org/10.1111/pla.12532>.
- Amanullah, et al. (2023). "Sugar metabolism and its contribution to osmotic adjustment under abiotic stress in sugar beet." *Frontiers in Plant Science*. 14, 1156820. Doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1156820>.
- Ashraf, M., & Foolad, M. (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress tolerance. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 26(1), 1-30. <https://doi.org/10.1080/07352680701253143>
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- Boudet, P. (2007). Phenylalanine ammonia-lyase (PAL) and its role in plant defense mechanisms against biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*. / <https://doi.org/10.1016/j.ppb.2007.08.012>.
- Diab, R.H., Abo-Shanab, W.A., & Gaafar, R.M. (2025). Differential genetic and biochemical responses of *Beta vulgaris* and *Beta maritima* under salt stress. *BMC Plant Biology*, 25, 1188. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-07010-x>.
- Fahad, S., et al. (2023). "The Ascorbate-Glutathione Pathway: A Key Player in Plant Salt Tolerance." *Journal of Plant Growth Regulation*, 15(1), 42. Doi: <https://doi.org/10.1007/s12294-022-01388-x>
- Farboodi, M. (2011). Allelopathic effect of aqueous extracts of pigweed, *Amaranthus retroflexus* L. organs on germination and growth of five barley cultivars.
- Ghanati, F., A. Morita, and H. Yokota. 2002. Induction of suberin and increase of lignin content by excess Boron in Tobacco cell. *Soil Science. Plant Nutrition*. 48(3):357-364. Doi: <https://doi.org/10.1082/sspn.48.357>
- Ghosh, S., et al. (2024). "Proline metabolism and its role in enhancing salinity tolerance in root crops: A review." *Plant Physiology and Biochemistry*, 206-108215. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.plpago.2023.108215>.
- Hailu, B., & Mehari, H. (2021). Impacts of soil salinity/sodicity on soil-water relations and plant growth in dry land areas: A review. *J. Nat. Sci. Res*, 12(3), 1-10.
- Hasanuzzaman, M.,. (2021). Oxidative Stress and Antioxidant Defense in Plants under Salinity). *Abiotic Stress in Plants*, IntechOpen. Doi: <https://doi.org/96033/10.5772>.
- Hashmi, Q. A., & Park, J. (2026). Molecular phylogenetics and evolutionary history of *Bienertia sinuspersici*: implications for crop improvement in South Asia. *Frontiers in Plant Science*, 17, 1822164.
- Hassan, N. U., et al. (2019). "Advances in Understanding the Physiological and Molecular Responses of Sugar Beet to Salt Stress." *Frontiers in Plant Science*, 10, 1431. Doi : <https://doi.org/fpls.2019.01431/10.3389>.

- Hossain, M.S., ElSayed, A.I., Moore, M., et al. (2017). Redox and Reactive Oxygen Species Network in Acclimation for Salinity Tolerance in Sugar Beet. *Journal of Experimental Botany*, 68(5), 1283–1298. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx019>.
- Jajarmi, A. (2009). Effect of glycine betaine on the growth and antioxidant enzyme activities of plants under abiotic stress. *Journal of Plant Nutrition / Agricultural Water Management*. <https://doi.org/J.agwat.2009.3.015/10.1016>
- Jan, A. U., et al. (2019)) ". Potassium-induced modulation of the antioxidant defense system exposed to salt stress)." *Scientific Reports*.,9,12628. Doi: <https://doi.org/s41598-019-48911-3/10.1038>
- Jithesh, M. N., Prashanth, S. R., Sivaprakash, K. R., & Parida, A. K. (2006). Antioxidative response mechanisms in halophytes: their role in stress defence. *Journal of Genetics*, 85(3), 237–254.
- Kapoor, D., et al. (2022)) ". Antioxidant enzymes in crops: Responses and adaptations to abiotic stress." *Plants*, 11(10), 1322. Doi:<https://doi.org/10.3390/plants11101322>
- Kaur, H., et al. (2023). "Inhibition of Catalase Activity under High Salinity: A Mechanism of Oxidative Stress Amplification in Crop Plants." *Journal of Plant Growth Regulation*. 42, 112-128. Doi:<https://doi.org/10.1007/s122294-023-01345-x>.
- Korkmaz, H., Kocaoglu, M., & Kocaoglu, T. (2012). Effects of glycine betaine on growth, yield and antioxidant enzyme activities of pepper (*Capsicum annum* L.) under salinity stress. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, (4)175. <https://doi.org/10.1080/00202940.2012.675123>
- Lee, S. Y., Kim, M. S., & Kim, J. H. (2001). Effects of salinity stress on the antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 39(8), 567-575. [https://doi.org/10.1016/S0176-2700\(01\)00145-6](https://doi.org/10.1016/S0176-2700(01)00145-6)
- Maathuis, J. M. 2006. The role of monovalent cations transporters in plant response to salinity. *Journal of Experimental Botany*, 57(5): 1137-1147. Doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/erj001>.
- Meena, M., et al. (2021)) ". Critical Environment Stress: The Role of Proline in Plant Tolerance." *Abiotic Stress in Plants*, IntechOpen. Doi: <https://doi.org/95412/10.5772>
- Meloni, D.A., Oliva, M.A., Martinez C.A., Cambraia J. 2003. Photosynthesis and activity of Superoxide dismutase, Peroxidase and Glutathione Reductase in cotton under salt stress. *Brazil. J. Plant. Physiol.* 15 (2): 12-21, Doi: [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(02\)00058-8](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(02)00058-8)
- Mirzaei, M., Lahouti, M., & Ganjeali, A. (2013). The effects of salinity stress on some physiological and biochemical characteristics of plants. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 9(1), 162-171. Doi: <https://doi.org/ijps.2013.34102.1022076>.
- Pandey, S., et al. (2020)). "The roles of SOD and GPX in environmental stress tolerance of plants." *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 26, 1585-1602. Doi: <https://doi.org/s11103-020-00958-y/10.1007>
- Pardo, L., & Delgado, J. A. (2000). Effect of glycine betaine on the physiological and biochemical responses of plants to salinity. *Journal of Plant Physiology*, 156(1), 1-8. [https://doi.org/10.1016/S0176-160X\(99\)00156-2](https://doi.org/10.1016/S0176-160X(99)00156-2)
- Qiao, X., Hao, Z., Liu, H., & Liu, Y. (2026). A global meta-analysis of the effects of irrigation with water containing salts on saline-alkali soils. *Agricultural Water Management*, 325, 110202.
- Sarker, U., & Oba, S. (2022)). "Response of nutrients, antioxidant enzymes and phytochemicals to salt stress." *Scientific Reports*, 18(1), 12. Doi:<https://doi.org/10.1038/s41598-022-17533-x>
- Taranto, F., et al. (2020)). "Polyphenol Oxidases in Crops: Biological Functions and Potential Applications." *International Journal of Molecular Sciences*, 21(11), 37-74. Doi: <https://doi.org/10.3390/ijms21114122>
- Turkan, T., & Demiral, E. (2009). Effect of salinity stress on antioxidant enzyme activities and malondialdehyde content in different genotypes of plants. DOI: 10.1016/j.plantphys.2009.05.012
- Zamani, Z., Ghanaian, M., & Modares Sanavi, S. A. M. (2015). Changes in phenylalanine ammonia-lyase activity, total phenolic content and antioxidant activity of plants under salinity stress. *Journal of Plant Process and Function*, 4(11), 149-160.
- Wang, Y., Stevanato, P., Yu, L., Zhao, H., Sun, X., Sun, F., Li, J., & Geng, G. (2017). The physiological and metabolic changes in sugar beet seedlings under different levels of salt stress. *Journal of Plant Research*, 130(6), 1079–1093. <https://doi.org/10.1007/s10265-017-0964-y>.

- Yolcu, S., Alavilli, H., Ganesh, P., Panigrahy, M., & Song, K. (2021). Salt and Drought Stress Responses in Cultivated Beets (*Beta vulgaris* L.) and Wild Beet (*Beta maritima* L.). *Plants*, 10(9), 1843. <https://doi.org/10.3390/plants10091843>.
- Zhang, X., Wang, Z., Zhang, M., Zhang, S., Ma, R., & Wang, S. (2026). Mechanism and application of microbial amendments in saline–alkali soil restoration: A review. *Agriculture*, 16(4), 452.
- Zia, R., et al. (2023). " (Potassium application enhances antioxidant enzyme activities and mitigates salt-induced oxidative damage in sugar beet) " *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 23, 1540-1555. Doi:<https://doi.org/10.1007/s42729-023-01222-6>.
- Zorb, C., et al. (2020). "Molecular physiology of potassium in plants." *Journal of Plant Physiology*, 153, 237-252. Doi:<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.07.001>.

فیلد استادی نشانه