Winter (2022) 12(40): 15-40
DOI: 10.30473/cb.2023.68177.1911
Received: 10 Nov 2022 Accepted: 13 Mar 2023

Crop Biotechnology Open Access

REVIEW ARTICLE

Studying salinity stress in sunflower focusing on mechanisms and approaches

Sanaz Khalifani[1], Reza Darvishzadeh[1*], Fariba Morsali Aghajari[2]

[1] Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran.
[2] Department of Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran.

Correspondence
Reza Darvishzadeh
Email: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

How to cite
Khalifani, S., Darvishzadeh, R. & Morsali Aghajari, F. (2022). Studying salinity stress in sunflower focusing on mechanisms and approaches. *Crop Biotechnology*, *12*(40), 15-40.

ABSTRACT

Sunflower (*Helianthus annuus* L.) is an important oilseed crop that is cultivated worldwide because of its high-quality oil and rich in linoleic acid. The present study is a review of the effects of salinity on morphological and physiological traits, resistance mechanisms, breeding, and agronomic methods to deal with salinity tolerance in sunflower. Sunflower is classified as semi-tolerant species. The negative effects of salt stress on sunflower include browning of root tips, reduction of cotyledons and root proliferation, leaf surface, accumulation of dry matter, yield, and seed oil content. Salt stress also leads to a decrease in CO_2 absorption, transpiration rate and stomatal conductance, and photosynthetic capacity in sunflower. The resistance reactions to salinity stress in sunflower include: modulating the expression of oubain-sensitive ATPases through calcium, delaying the degradation of membrane proteins of oil bodies, increasing serotonin and melatonin, increasing the expression of nitric oxide, increasing S-nitrosylation of cytosolic proteins, increased content of lipid peroxide, activity of glutathione peroxidase, and the abundance of heme oxygenase-1 (HO-1) in the cells around the secretory channels. Among the important breeding approaches to cope with salinity stress in sunflower are the identification of HT089, HT175, HT185, HT215, HT216, and HT227 salinity resistance genes, the identification of *H. paradoxus* as the most salinity resistant species, the production of HA429 and HA430 lines tolerant to salinity, the transfer of the TaNHX2 gene from wheat to sunflower that improved its salinity tolerance and the identification of genes involved in salinity stress in sunflower by next generation sequencing technology. The results of this extensive study will be important in achieving a comprehensive plan for sustainable improvement of yield and quality of sunflower oil under salt stress conditions.

KEYWORDS

Sunflower (*Helianthus annuus* L.), Morphological and Physiological mechanisms, Resistance improvement approach, Resistance to salinity stress

© 2023, by the author(s). Published by Payame Noor University, Tehran, Iran.
This is an open access article under the CC BY 4.0 license (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

سال دوازدهم، شماره دوم، پیاپی چهلم، اسفند ۱۴۰۱ (۴۰-۱۵)

تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۸/۱۹ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۱۲/۲۳

DOI: 10.30473/cb.2023.68177.1911

نشریه علمی

زیست‌فناوری گیاهان زراعی

«مقاله مروری»

بررسی تنش شوری در آفتابگردان با تمرکز بر مکانیسم‌ها و رویکردها

ساناز خلیفانی[۱]، رضا درویش‌زاده[۲]*، فریبا مرسلی آقاجری[۳]

[۱]گروه تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه. ارومیه، ایران.

[۲]گروه تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه. ارومیه، ایران.

[۳]گروه اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران.

چکیده

آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) یک محصول مهم دانه روغنی شناخته شده است که به دلیل روغن با کیفیت بالا و غنی از اسیدلینولئیک در سراسر جهان کشت می‌شود. مطالعه حاضر مروری بر اثرات تنش شوری بر صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک، مکانیسم‌های مقاومت و روش‌های اصلاحی و زراعی برای مقابله با تنش شوری در آفتابگردان است. آفتابگردان به عنوان گیاه نیمه متحمل به شوری رتبه‌بندی می‌شود. اثرات منفی تنش شوری بر آفتابگردان شامل قهوه‌ای شدن نوک ریشه‌ها، کاهش رشد لپه‌ها و ریشه، سطح برگ، تجمع ماده خشک، عملکرد و میزان روغن دانه است. همچنین تنش شوری منجر به کاهش جذب CO_2، سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و ظرفیت فتوسنتزی در آفتابگردان می‌شود. از واکنش‌های مقاومت به تنش شوری در آفتابگردان می‌توان به تعدیل بیان ATPaseهای حساس به Oubain از طریق کلسیم، به تاخیر انداختن تخریب پروتئین‌های غشایی، افزایش سروتونین و ملاتونین، افزایش بیان نیتریک اکسید، افزایش S-nitrosylation پروتئین‌های سیتوزولی، افزایش محتوای پراکسید لیپید، فعالیت گلوتاتیون پراکسیداز و فراوانی هم اکسیژناز-۱ (HO-1) در سلول‌های اطراف کانال‌های ترشحی اشاره کرد. مهمترین رویکردهای اصلاح برای تحمل تنش شوری در آفتابگردان عبارتند از: شناسایی ژن‌های مقاوم به شوری *HT089*، *HT175*، *HT185*، *HT215*، *HT216* و *HT227*، شناسایی گونه *H. paradoxus* به عنوان مقاوم‌ترین گونه، تولید لاین‌های *HA429* و *HA430* متحمل به شوری، انتقال ژن *TaNHX2* گندم به آفتابگردان و شناسایی ژن‌های دخیل در تحمل به تنش شوری با فناوری توال‌یابی نسل جدید. نتایج این بررسیِ گسترده در دستیابی به یک برنامه جامع برای بهبود پایدار عملکرد و کیفیت روغن آفتابگردان تحت تنش شوری مهم خواهد بود.

واژه‌های کلیدی

آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.)، تغییرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی، رویکردهای اصلاحی مقاومت، مقاومت به تنش شوری.

نویسنده مسئول:
رضا درویش‌زاده
رایانامه: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

استناد به این مقاله:

خلیفانی، ساناز، درویش‌زاده، رضا و مرسلی آقاجری، فریبا (۱۴۰۱). بررسی تنش شوری در آفتابگردان با تمرکز بر مکانیسم‌ها و رویکردها. فصلنامه علمی زیست فناوری گیاهان زراعی، ۱۲(۴۰)، ۱۵-۴۰.

https://cropbiotech.journals.pnu.ac.ir/

مقدمه

آفتابگردان یک گیاه فصل کوتاه است که در خانواده *Asteraceae* و سرده *Helianthus* دسته‌بندی می‌شود. نام "آفتابگردان" از اندازه و تصویر گیاهی که شبیه خورشید است گرفته شده است. همچنین چرخش به دور خورشید منشأ نام این گیاه است. آفتابگردان با گل‌آذین زرد دایره‌ای بزرگ (دارای آکن‌هایی که به دانه‌های بالغ تبدیل می‌شوند) که مستقیماً رو به پرتوهای خورشید است، ریشه بلند، ساقه‌های کرکدار، پهن، دندانه‌دار درشت و برگ‌های زبر و خشن مشخص می‌شود. مرکز پیدایش آفتابگردان آب و هوای معتدل بومی (درجه حرارت بین ۲۰ تا ۲۵ درجه سانتیگراد) آمریکای شمالی بوده و بعدها توسط کاشفان اسپانیایی در قرن شانزدهم به اروپا معرفی شد. بخش گل آفتابگردان چشم‌انداز زینتی و زیبایی خود را با اندازه‌ها و رنگ‌های متنوع نشان می‌دهد و در بین ارقام مختلف از کِرِم به زرد تغییر می‌کند (Vilvert *et al*., 2018). جنس هلیانتوس دارای تنوع ژنتیکی و فنوتیپی گسترده‌ای است. جنس هلیانتوس از ۵۱ گونه و ۱۹ زیرگونه با ۱۴ گونه یکساله و ۳۷ گونه چندساله تشکیل شده است. جنس *Helianthus* دارای تعداد کروموزوم پایه n=17 و دارای گونه‌های دیپلوئید (۲n=2x=34)، تتراپلوئید (۲n=4x=68) و هگزاپلوید (۲n=6x=102) می‌باشد (Kaya, 2017 & Seiler *et al*., 2017). آفتابگردان با موفقیت در مکان‌های مختلف در سراسر جهان کشت می‌شود. گیاهی دگرگرده‌افشان با پتانسیل عملکرد زیاد است. خصوصیت دگرگرده افشانی، ظرفیت سازگاری آن با شرایط مختلف محیطی را بالا می‌برد. به‌دلیل عدم حساسیت به نور می‌توان آن را در تمام فصول به روش‌های مختلف کشت؛ متوالی و متناوب، کشت کرد. به‌دلیل نیازهای متوسط و کیفیت خوب روغن، کشت آن در کشورهای درحال توسعه و توسعه‌یافته گسترش یافته است (Hilli, 2021). در سطح جهانی، آفتابگردان پس از سویا، کلزا و گلرنگ، چهارمین محصول مهم دانه روغنی است (Adeleke & Babalola, 2020). روغن آفتابگردان حاوی ٪۵ اسید پالمیتیک، ٪۶ اسید استئاریک، ٪۳۰ اسید اولئیک (امگا-۹ تک اشباع‌نشده) و ٪۵۹ اسید لینولئیک (امگا-۶ چند اشباع‌نشده) است (Avni *et al*., 2016). سایر انواع روغن آفتابگردان که از طریق به‌نژادی و فرآوری صنعتی تولید می‌شوند، شامل لینولئیک بالا با اسید لینولئیک ۶۹ درصد، اولئیک بالا با اسید اولئیک ۸۲ درصد، اولئیک متوسط با اسید اولئیک ۶۵ درصد و استئاریک بالا با اولئیک بالا حاوی ۱۸ درصد اسید استئاریک و ۷۲ درصد اسید اولئیک است. (Ansari, 2021). تولید آفتابگردان در سطح جهانی تا سال ۲۰۲۰ به $۵۰/۲\times۱۰^{۶}$ تن در سال رسیده است (تولید جهانی در سال ۱۹۷۵ به میزان $۹/۹\times۱۰^{۶}$ تن بود)، درحالی‌که سطح زیر کشت آن از ۹/۲ میلیون هکتار در سال ۱۹۷۵ به ۲۷/۹ میلیون هکتار درحال حاضر افزایش یافته است. بنابراین میزان افزایش تولید بیش از دوبرابر سطح تولید بوده، که نشانه‌ای از تأثیر قابل توجه سه عامل است: (۱) افزایش سطح تقاضا، (۲) پیشرفت فنی قابل توجه در تکنیک‌های کشاورزی، و (۳) حمایت مثبت از سیاست‌های مشترک کشاورزی در اتحادیه اروپا (Giannini *et al*., 2022). در این میان، آفتابگردان با اولئیک بالا سالم‌ترین درنظر گرفته می‌شود که علاوه‌بر ماندگاری طولانی و خواص سرخ‌کردنی پایدارتر، به پیشگیری از بیماری‌های قلبی عروقی کمک می‌کند (FDA, 2018). ژنوتیپ‌های جدید آفتابگردان با استئاریک بالا–اولئیک بالا می‌توانند منبع جدیدی از روغن برای صنایع غذایی باشند (Parsons *et al*., 2020). این دانه‌ها منبعی چندتغذیه‌ای از اسیدهای آمینه، پروتئین‌ها، چربی‌های غیراشباع، فیبر، ویتامین E و مواد معدنی هستند (Adeleke & Babalola, 2020). علاوه‌بر اهداف غذایی، عصاره‌های قسمت‌های مختلف گیاهی (ساقه، برگ، ریشه) باتوجه به محتوای کربوهیدرات‌ها، فیتواسترول‌ها، اسیدهای آمینه، پروتئین‌ها و نمک‌های معدنی توسط صنایع داروسازی استفاده می‌شوند (Giannini *et al*., 2022). بخش‌های رویشی را می‌توان به‌طور متفاوتی ارزش‌گذاری کرد و مجدداً به‌عنوان مواد عایق (Binici *et al*., 2013) یا الیاف طبیعی برای بیومتریک‌ها استفاده کرد (Mathias *et al*., 2015). آفتابگردان در مقیاس وسیع در تعداد محدودی از کشورها تولید می‌شود و دو سوم تولید آن در اروپا ازجمله اوکراین و روسیه و منطقه تراکیای ترکیه متمرکز شده است (Pilorgé, 2020). ده کشور برتر اوکراین، فدراسیون روسیه، آرژانتین، چین، رومانی، بلغارستان، ترکیه، مجارستان، فرانسه و ایالات متحده آمریکا ۸۴ درصد از تولید و ۷۶ درصد سطح زیر کشت را در دوره ۲۰۱۸-۲۰۱۴ به خود اختصاص دادند. اتحادیه اروپا که به‌عنوان یک بلوک واحد درنظر گرفته می‌شود، پس از اوکراین و روسیه در جایگاه سوم قرار می‌گیرد. رتبه‌بندی اتحادیه در دو دوره ۵ ساله از ۲۰۰۹ تا ۲۰۱۸ تقریباً ثابت بود به‌جز فرانسه که هم با کاهش عملکرد و هم سطح زیر کشت از رتبه ۵ به رتبه ۹ تنزل نموده است (Pilorgé, 2020). تولید آفتابگردان در سراسر جهان، از

تنش‌های غیرزیستی/ زیستی مختلف رنج می‌برد. آفتابگردان بیشتر در شرایط نیمه‌خشک کشت می‌شود، بنابراین تنش‌های غیرزیستی عامل محدودکنندهٔ رایج در بسیاری از مناطق تولید آفتابگردان است (Li *et al*., 2021). تنش غیرزیستی که باعث کاهش حاصلخیزی، عملکرد و کیفیت می‌شود ۲۶ درصد از سطح زیر کشت را تحت‌تأثیر قرار می‌دهد. خشکسالی محدودکننده‌ترین تنش غیرزیستی است و بیش از یک‌سوم خاک‌های جهان را تحت‌تأثیر قرار می‌دهد (Kaya, 2017). شوری خاک یک عامل محدودکننده دیگر برای تولید آفتابگردان است. با این‌حال، در بسیاری از کشورها، آفتابگردان اغلب در خاک‌هایی با شوری ملایم کشت می‌شود (Miladinović *et al*., 2019). سمیت/ کمبود مواد معدنی و سرمازدگی در رتبه‌های بعدی قرار دارند. تنش شوری ممکن است بر تولید روغن و عملکرد روغن آفتابگردان تأثیر بگذارد (Azhar & Wani, 2021). در تولید آفتابگردان، شوری یک جزء محدودکننده قابل توجه برای رشد است، با اینکه گیاه به‌عنوان نسبتاً متحمل به تنش شوری طبقه‌بندی می‌شود (Miladinović *et al*., 2019). درک مکانیسم‌های تحمل تنش شوری و شناسایی صفات تأثیرگذار برای غربالگری جهت بهبود تحمل به شوری برای به‌نژادی آفتابگردان بسیار مهم است. شناسایی و مشخص‌کردن ژن‌های مسئول تحمل به شوری در آفتابگردان برای ایجاد نشانگرهای مولکولی عملکردی جهت غربالگری دقیق در اصلاح نژاد و بهبود ژنتیکی مهم است. در اینجا تلاش شده است تا تحقیقات در مورد پاسخ‌های مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و ژنتیکی آفتابگردان به تنش شوری بررسی شود. همچنین در مورد پتانسیل استفاده از فناوری‌های مدرن برای تقویت به‌نژادی مقاومت به شوری، ازجمله تجزیه و تحلیل RNA-Seq، و مهندسی ژنتیک بحث شده است.

مکانیسم‌های تحمل تنش شوری در آفتابگردان

تحت تنش NaCl، نیتریک اکسید درون‌زا (NO[1]) به احتمال زیاد نقش مهمی در تنظیم پارامترهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مؤثر در رشد دانهال‌های آفتابگردان دارد. میتوکندری‌ها و پراکسی زوم‌ها عمدتاً در کمک به مخزن سیتوزولی نیتریک اکسید سلول نقش دارند (David *et al*., 2010). نیتریک اکسید به‌عنوان یک مولکول سیگنال اولیه در پاسخ به تنش NaCl عمل می‌کند. افزایش ناپایدار در فعالیت احتمالی نیتریک اکسید–سینتاز (NOS[2]) در ریشه‌های دانهال‌های آفتابگردان تحت تنش شوری با افزایش بیوسنتز نیتریک اکسید ارتباط دارد. همچنین افزایش ناپایدار در فعالیت احتمالی نیتریک اکسید–سینتاز با تنظیم نسبت Na^+/K^+ همبستگی دارد، که نشان می‌دهد سطوح نیتریک اکسید درون‌زا سطح تجمع یون‌های مضر سدیم را تعدیل می‌کند (David *et al*., 2010). القا و گسترش ریشه جانبی احتمالاً توسط یک تداخل احتمالی بین نیتریک اکسید و آنزیم بیوسنتزکننده اتیلن – ACC اکسیداز تنظیم می‌شود. تنش NaCl و کاهش نیتریک اکسید اثر مهمی بر افزایش فعالیت ACC اکسیداز دارند. پیشنهاد شده است که تکثیر ریشه جانبی تحت تنش شوری توسط نیتریک اکسید از طریق اتصال آن با ACC اکسیداز؛ آنزیم حاوی آهن در آفتابگردان، تنظیم می‌شود (Singh & Bhatla, 2018). افزایش سطوح نیتریک اکسید تحت تنش شوری در سطح غشای مواد روغنی در دانهال‌های آفتابگردان نشان‌دهنده تجمع نیتریک اکسید بر روی سطح اجسام روغنی با NaCl است. این امر با تخریب آهسته‌تر اولئوزین در طول تنش NaCl همراه است. فعالیت احتمالی NOS در ریشه‌ها احتمالاً توسط فعالیت ناقل‌های Na^+/K^+ در طول تنش NaCl تنظیم می‌شود. بنابراین، نقش محافظتی نیتریک اکسید در طی لیپولیز و تخریب اولئوزین در لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان تحت تنش شوری آشکار است (Singh & Bhatla, 2019). عوامل تنش غیرزیستی مختلف، ازجمله تنش شوری، منجر به تولید بیش از حد گونه‌های اکسیژن فعال (ROS[3]) در سلول‌های گیاهی با اختلال در انتقال الکترون سلولی در بخش‌های مختلف درون‌سلولی، مانند کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها می‌شوند. تولید بیش از حد گونه‌های اکسیژن فعال باعث پراکسیداسیون لیپیدی و همچنین القای مسیرهای متابولیک مانند تنفس نوری می‌شود (Czarcka & Karpiński, 2018). سلول‌های گیاهی دارای سازوکارهای آنزیمی و غیرآنزیمی برای تعدیل تأثیر کشنده افزایش تولید ROS در طول تنش هستند (Sachdev *et al*., 2021). توزیع فضایی دیفرانسیل ایزوفرم‌های مختلف سوپراکسید دیسموتاز (SOD[4]) اولین خط دفاعی در برابر ROS را تشکیل می‌دهد (Berwal & Ram, 2018). در لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان، سه ایزوفرم SOD در محیط حضور دارند، که با تداوم

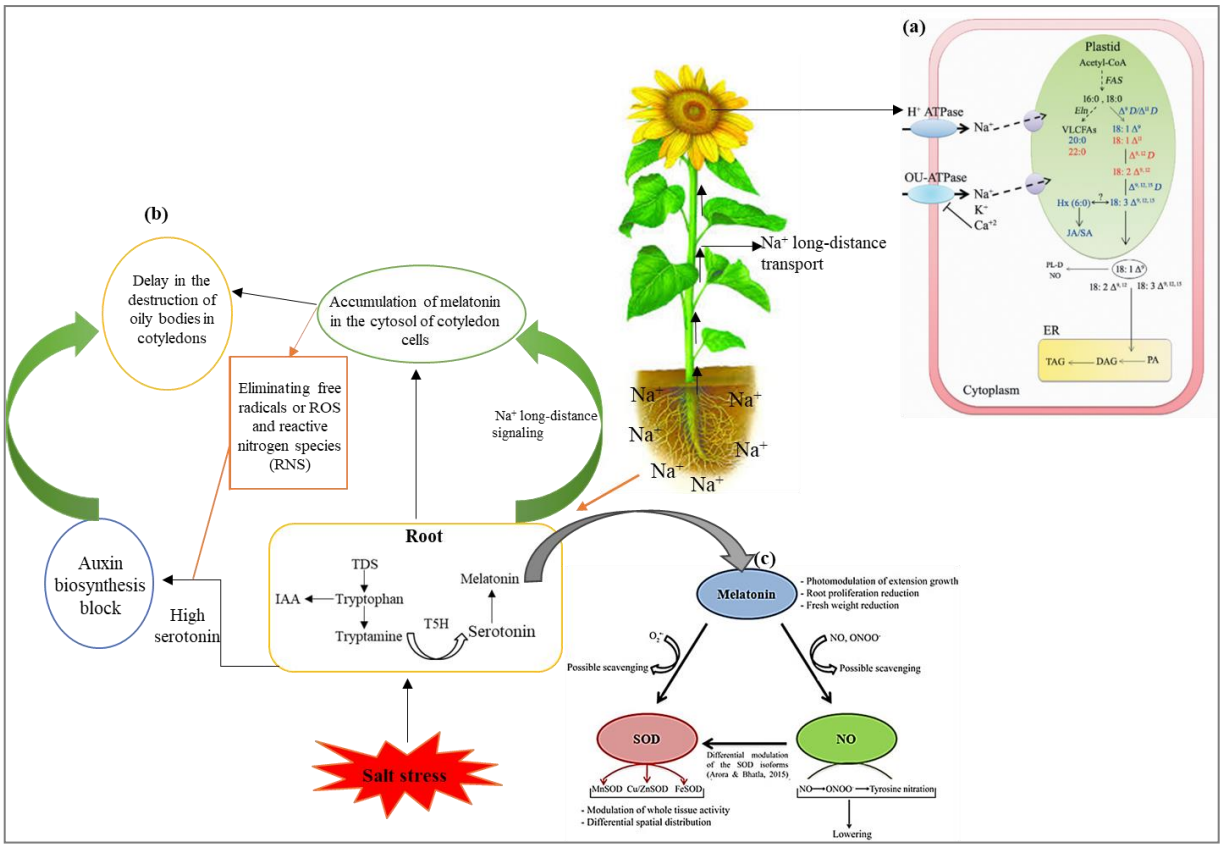
1. Nitric oxide

2. NO-synthase
3. Reactive oxygen species
4. Superoxide dismutase

رشد و نمو گیاهچه، به تنش NaCl به صورت متفاوت پاسخ می‌دهند (Arora & Bhatla, 2017). تصویربرداری CLSM[1] نشان داده است که تنش NaCl توزیع MnSOD را در سلول‌های لپه آفتابگردان افزایش و توزیع Cu/ZnSOD را کاهش می‌دهد. کاربرد اگزوژنِ دهندهٔ نیتریک اکسید به‌طور متفاوت ایزوفرم‌های SOD را در دانهال‌های آفتابگردان در پاسخ به تنش NaCl القا می‌کند (Arora & Bhatla, 2015). نیتریک اکسید فعالیت FeSOD و Cu/ZnSOD را در ریشه‌های دانهال‌ها تحت تنش شوری افزایش می‌دهد. جالب توجه است، NaCl به‌طور معکوس تأثیر نیتریک اکسید را بر فعالیت FeSOD در لپه‌های دانهال‌ها تعدیل می‌کند. بررسی‌ها نشان داده است نیتریک اکسید باعث افزایش فعالیت FeSOD در لپه‌های دانهال‌های رشدیافته در شرایط نرمال (شاهد) آفتابگردان می‌شود. این نتایج نشان می‌دهد که مسیرهای سیگنال‌دهی درون سلولی مختلف در ریشه‌ها و لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان؛ به‌عنوان اولین سازوکار درک تنش NaCl، فعال می‌شوند. نیتریک اکسید به‌دلیل ماهیت عمل دوفازی (پرو و آنتی‌اکسیدانی) وابسته به غلظت، منجر به بیان متغیر ایزوفرم‌های SOD در آفتابگردان می‌شود (Arora & Bhatla, 2015). همچنین مشاهده شده است که دانهال‌های آفتابگردان تحت تنش شوری (۱۲۰ میلی مولار NaCl) فعالیت پراکسیداز (POD[2]) بالا، بیان متفاوت ایزوفرم‌های آن و تجمع هیدروپراکسیدهای لیپیدی را نشان می‌دهند (Arora *et al.*, 2016). بنابراین، احساس تنش شوری در رابطه با تجمع هیدروپراکسید لیپیدی و مهار آن از طریق تنظیم مثبت فعالیت PHGPX[3] در لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان مشهود است (Jain & Bhatla, 2014). توزیع زمانی و مکانی هِم اکسیژناز[4] (HO-1) و فعالیت و بیان آن در لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان تحت تنش شوری (۱۲۰ میلی‌مولار NaCl) بررسی شده است. نتایج نشان داده است که HO-1 به وفور در سلول‌های اطراف کانال‌های ترشحی در لپه‌های گیاهچه‌ها وجود دارد و فراوانی آن در پاسخ به تنش شوری بیشتر می‌شود. تعدیل توزیع فضایی HO-1 در پاسخ به تنش NaCl از طریق توزیع افتراقی آن در لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان با استفاده از کانال‌های ترشحی برای انتقال مولکول‌های سیگنال‌دهنده، درک تنش شوری در فواصل طولانی را نشان می‌دهد (Arora *et al.*, 2016). نیتریک اکسید به‌طور مثبت فعالیت HO-1 را در لپه‌های گیاهچه‌ها تعدیل می‌کند و تنش NaCl تمایل به مخالفت با عملکرد نیتریک اکسید دارد. بنابراین، یک ارتباط احتمالی بین نیتریک اکسید درون‌زا، تنش NaCl و هموستاز آهن از طریق مدولاسیون فعالیت HO-1 پیشنهاد شده است (Arora *et al.*, 2016). تنظیم مسیرهای متابولیک پلی‌آمین (PA[5]) به‌دلیل تعادل پویا بین سنتز و کاتابولیسم آن‌ها جهت مبارزه با ناملایمات ناشی از تنش در گیاهان قویاً پیشنهاد می‌شود. در گیاهان، تیترهای PA آزاد از طریق تشکیل مزدوج برگشت‌پذیر و/ یا از طریق مدولاسیون سنتز، انتقال و تخریب آن‌ها تنظیم می‌شود. نیتریک اکسید مسیرهای PA-signaling فعال در گیاهان را تنظیم می‌کند. بیان آنزیم‌های بیوسنتزی PA (اورنیتین دکربوکسیلاز (ODC[6]؛ EC 4.1.1.17)، آرژنین دکربوکسیلاز (ADC[7]؛ EC 4.1.1.19) و S–آدنوزیل متیونین دکربوکسیلاز (SAMDC[8]؛ EC 4.1.1.50)) و آنزیم‌ها کاتابولیک (دیامین اکسیدازها (DAO[9]) و پلی‌آمین اکسیدازها (PAO[10])) در لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان که در حضور ۱۲۰ میلی‌مولار تنش شوری رشد یافته بودند، ثابت شده است (Tailor *et al.*, 2019). تحت تنش، گیاهان املاح سازگار را برای حفظ تعادل اسمزی سلولی، یکپارچگی و سیالیت غشای پلاسمایی، سم‌زدایی ROS و محافظت از ماکرومولکول‌ها تجمع می‌دهند. تحت تنش شوری، گلیسین بتائین (GB[11]) مکانیسم‌های سلولی را با کاهش از دست دادن یون‌های K^+ و کنترل نسبت بالای Na^+/K^+ با سرکوب مسیرهای آپوپلاستیک جذب Na^+، تنظیم می‌کند و درنتیجه تعادل یون‌های K^+ را حفظ می‌کند (Bhatla *et al.*, 2021). نیتریک اکسید هموستازی گلیسین بتائین و پلی‌آمین‌ها را تنظیم می‌کند. مشاهده شده است که لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان به‌طور اساسی مقداری گلیسین بتائین؛ به‌عنوان یک اسمولیت، را تجمع می‌دهند (Kumari *et al.*, 2019). گیاه با حس تنش شوری، سطوح گلیسین بتائین بافت را چندین برابر افزایش می‌دهد. به نظر می‌رسد نیتریک اکسید یک تنظیم‌کننده کلیدی تجمع گلیسین بتائین در لپه‌های دانهال‌ها از طریق تعدیل فعالیت

1. Confocal laser scanning microscopic imaging
2. Peroxidase
3. Hydroperoxide glutathione peroxidase
4. Heme oxygenase
5. Polyamine
6. Ornithine decarboxylase
7. Arginine decarboxylase
8. S-adenosylmethionine decarboxylase
9. Diamine oxidases
10. Polyamine oxidases
11. Glycine betaine

و فراوانی بتائین آلدهید دهیدروژناز (BADH[1])؛ آنزیم بیوسنتزی کلیدی برای گلیسین بتائین، باشد (Tailor *et al.*, 2019). به‌طور خلاصه، تحقیقات اخیر توجهی ویژه بر تعاملات بیوشیمیایی و مولکولی جدید حاکم بر تحمل شوری در گیاهان آفتابگردان در مراحل اولیه رشد را نشان می‌دهد. رمزگشاییِ نقش حیاتیِ ATPase حساس به Oubain شواهدی برای مکانیسم‌های تنظیم جریان سدیم ارائه می‌دهد. S-nitrosylation و نیتراسیون تیروزین آنزیم‌های مهارکننده ROS و پروتئین‌های غشایی اجسام روغنی، احتمالاً طول عمر طولانی اجسام روغنی را در شرایط تنش فراهم می‌کنند (Kumari *et al.*, 2019). به‌نظر می‌رسد نیتریک اکسید به‌همراه ملاتونین به‌عنوان مولکول‌های کلیدی تحت تنش شوری عمل می‌کنند و احتمالاً از طریق آنها تحمل شوری در سطح مولکولی در سلول‌های گیاهی از طریق برهم کنش‌های بیوشیمیایی متنوع فراهم می‌شود. سطوح اسید اسکوربیک در سلول‌های گیاهی در اثر تنش می‌تواند به ۲۰ تا ۵۰ میلی‌مولار افزایش یابد (Makavitskaya *et al.*, 2018). افزایش سطح آسکوربات پیرو آزادسازی هموگلوبین گیاهی، احتمالاً با واکنش مقابله با تنش شوری مرتبط باشد (Singh *et al.*, 2019). بنابراین از این یافته‌ها مشهود است که حساسیت و تحمل به تنش شوری در آفتابگردان تجلی مسیرهای مختلف بیوشیمیایی مستقل و متقاطع است که مدولاسیون توسط اسید نیتریک به‌عنوان یک مولکول سیگنال، راه را برای به جریان افتادن مکانیسم‌های مولکولی تطبیقی در دانهال‌های آفتابگردان هنگام مواجهه با تنش هموار می‌کند (Bhatla *et al.*, 2021) (شکل ۱).



شکل ۱. (a) مدل پیشنهادی بیوسنتز اسیدهای چرب در آکنه‌های آفتابگردان و تعدیل ترکیب آن در پاسخ به ۱۲۰ میلی‌مولار NaCl: تنش شوری با جذب Na^+ از خاک شروع می‌شود که بر فراوانی ریشه‌های جانبی تأثیر و در واریته حساس به شوری، Na^+ به‌سرعت حرکت کرده و از طریق سیگنال‌دهی طولانی در قسمت‌های هوایی گیاه تجمع می‌یابد. تجمع Na^+ در آکن‌ها منجر به تغییرات قابل توجه در تجمع K^+ و Ca^{+2} در سلول می‌شود. این تغییرات در وضعیت یونی، بیوسنتز اسیدهای چرب را مختل می‌کند. اسیدهای چرب اشباع، پالمیتیک (۱۶:۰) و اسید استئاریک (۱۸:۰) توسط الانگازها (Eln) بیشتر دراز می‌شوند

1. Betaine aldehyde dehydrogenase

تا اسیدهای چرب با زنجیره بسیار بلند (VLCFAs) مانند اسید ایکوزانوئیک (۲۰:۰) یا اسید دوکوزانوئیک تشکیل شوند. (۲۲:۰) یا پیوندهای دوگانه توسط دساتورازها (ΔD) به موقعیت ۹ یا ۱۱ اضافه می‌شوند تا اسید اولئیک (Δ ۱۸:۱) و اسید سیسواسنیک (Δ ۱۸:۱) را تشکیل دهند. اسید اولئیک بیشتر به اسید لینولئیک (Δ ۱۸:۱) تبدیل می‌شود، که بیشتر با عمل دساتورازهای متصل به غشاء به اسید لینولنیک (Δ ۱۸:۱) تبدیل می‌شود. این اسیدهای چرب بیشتر در چندین مسیر فیزیولوژیکی مانند سنتز TAG *de novo* در ER، تنظیم فسفولیپاز–D، مسیر دفاعی با واسطه NO، تنظیم مسیرهای دفاعی با واسطه هگزانوئیک اسید (Hx) دخالت دارند (گرفته شده از (Bhatla & Gogna, 2021)). b) مدل پیشنهادی برای مسیرهای دفاعی آنتی‌اکسیدانی ملاتونین و سروتونین در پاسخ به تنش شوری در آفتابگردان. c) برهمکنش‌های ملاتونین، اکسید نیتریک و سوپراکسید دیسموتاز (SOD) در نتیجه تنش NaCl (۱۲۰ میلی‌مولار) (اقتباس از Arora & Bhatla, 2017)، مدولاسیون دیفرانسیل ایزوفرم‌های SOD توسط NO به مسیرهای درون سلولی جداگانه با جداسازی عملکردی آن‌ها اشاره می‌کند. ماهیت عملکرد دوفازی (پرو و آنتی‌اکسیدانی) وابسته به غلظت آن مشاهده می‌شود؛ زیرا ایزوفرم‌های SOD به طور متغیر تحت تأثیر حضور NO قرار می‌گیرند (اقتباس از Arora & Bhatla, 2017).

اثر تنش شوری بر مورفولوژی، رشد و عملکرد آفتابگردان

ارقام آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) تنوع زیادی در تحمل به تنش شوری نشان می‌دهند. با استفاده از شاخص‌های تحمل تنش، آفتابگردان به‌عنوان یک محصول نیمه‌متحمل به شوری طبقه‌بندی می‌شود (Gogna *et al*., 2020). تنش ناشی از شوری در آفتابگردان منجر به انحرافات قابل مشاهده در رشد می‌شود. اثرات اصلی آن کاهش تکثیر لپه و ریشه و همچنین قهوه‌ای‌شدن نوک ریشه‌ها در دانهال‌ها است. در گیاهان جوان، سوختن (نکروز) برگ‌ها، کاهش قطر گل‌آذین و تأخیر در تشکیل بذر حادث می‌شود (Gogna & Bhatla, 2019). اثر تنش NaCl بر رشد دانهال‌های آفتابگردان عمدتاً وابسته به غلظت است و در تیمار با ۱۲۰ میلی‌مولار NaCl کاهش مهم در طول هیپوکوتیل، کاهش در تکثیر لپه و ریشه‌ها مشاهده شد. علاوه بر این تنش NaCl باعث تجمع یون‌های مضر Na^+ در ریشه و همچنین بافت هوایی و درنتیجه افزایش قابل توجه در نسبت Na^+/K^+ در ریشه دانهال‌های آفتابگردان و کاهش پتانسیل آبی آن شد. انتقال سریع و از راه دور یون‌های سدیم به لپه‌ها، ساختار یونی بافت هوایی را مختل می‌کند (Bhatla *et al*., 2021). جذب، انتقال و تجمع کلر بیشتر از Na^+ است. کاهش رشد در طول تنش شوری کم، بیشتر به سمیت کلر نسبت داده می‌شود (Ebrahimi & Bhatla, 2012). گیاهان تحت تنش شوری کاهش رشد، زیست‌توده و محتوای آب نشان می‌دهند. Na^+ اضافی روابط آبی گیاه را تغییر می‌دهد و درنتیجه بر رشد آن تأثیر می‌گذارد (Kamran *et al*., 2020). برگ‌های مسن‌تر آفتابگردان نیز برخی از علائم سمیت را به شکل نکروز حاشیه‌ای در پاسخ به تنش NaCl در محیط رشد نشان می‌دهند. با قرار گرفتن آفتابگردان در معرض تنش شوری کاهش شدید در قطر طبق، وزن ۱۰۰ دانه، عملکرد دانه/ بوته و درصد روغن مشاهده شده است. کاهش در صفات مرتبط با عملکرد به اثر بازدارندگی شوری بر پارامترهای رشد و ترکیب شیمیایی گیاهان و همچنین اثر مضر شوری بر رشد و همچنین اختلال در جذب مواد معدنی نسبت داده شده است (Ramadan *et al*., 2019). دلایل مختلفی را می‌توان برای کاهش عملکرد تحت تنش شوری ذکر کرد. به‌عنوان نمونه، کاهش تثبیت کربن، اختلال در تنظیم هورمونی، عدم تعادل تغذیه‌ای، تجمع یون‌های خاص و اثرات اسمزی (Farooq *et al*., 2017; Hussain *et al*., 2019)، کاهش محتوای کلروفیل ممکن است تا حدی باعث کاهش رشد و عملکرد زیست‌توده شود (Dong *et al*., 2011; Ahmad *et al*., 2016). یا تاخیر در گلدهی باعث کاهش تعداد گل و تشکیل غلاف می‌شود که منجر به کاهش در عملکرد می‌شود (Khan *et al*., 2017). اخیراً اکثر محققان کاهش عملکرد دانه در اثر تنش شوری را با کاهش زنده‌مانی گرده، پذیرش کلاله و عرضه نورهای جذبی در طول پر شدن دانه مرتبط دانستند (Sarkar *et al*., 2018; Meena *et al*., 2018; Meena *et al*., 2022). در ژنوتیپ‌های حساس به شوری (آفتابگردان) همراه با افزایش شدید شوری خاک و هدایت الکتریکی رشد ضعیف ریشه، کاهش تشکیل ریشه‌های جانبی و القای زودهنگام گل (تحریک زودهنگام گلدهی) مشاهده شده است. در گیاهان آفتابگردان تحت تنش شوری تا ۴۰ درصد کاهش نسبت U/S (نسبت اسیدهای چرب غیراشباع به اشباع) مشاهده شده است (Gogna & Bhatla, 2019). مرحله اول در چرخه زندگی آفتابگردان؛ جوانه‌زنی، به‌طور قابل‌توجهی تحت‌تأثیر

تنش شوری قرار می‌گیرد به‌طوری‌که توانایی گیاهان برای جذب آب از خاک کاهش یافته و نتیجه آن مهار رشد و کاهش عملکرد است (Li *et al*., 2020). نتایج مطالعات متعدد حاکی از اثرات منفی افزایش سطح شوری بر سایر صفات مختلف آفتابگردان ازجمله سطح برگ، تجمع ماده خشک، تعداد دانه در طبق، عملکرد دانه در بوته، عملکرد دانه و میزان روغن دانه بوده و حتی اثرات تنش بر ژنوتیپ‌های حساس در مقایسه با ژنوتیپ‌های مقاوم شدیدتر هم بوده است (Katerji *et al*., 1994; Flagella *et al*., 2004; Di Caterina *et al*., 2007; Jabeen & Ahmad, 2012). در جدول ۱ صفات مرتبط با تحمل به تنش شوری در آفتابگردان آورده شده است.

جدول ۱. صفات مرتبط با تحمل تنش شوری در آفتابگردان

رفرنس	صفات
Hussain and Rehman (1993)	تجمع پرولین
Prakash *et al.* (1993)	شاخص جوانه زنی
Singh (2000)	شاخص بنیه جوانه‌زنی
Ashraf & Harris (2004)	تجمع ماده خشک
Lexer *et al*. (2004)	نرخ رشد نسبی
Fernandez-Martinez *et al*. (2009)	کاهش رشد نسبی
Seiler (2012)	رشد ریشه
Škoríc (2012)	وزن تر ساقه
Li *et al*. (2020)	محتوای یون برگ
(2020 Wenhui *et al*.)	ارتفاع بوته

پاسخ‌های فیزیولوژیک آفتابگردان تحت تنش شوری

کاهش پتانسیل اسمزی خاک، تغذیه ضعیف و عوامل مرتبط با اثرات مضر تنش شوری بر رشد و نمو گیاه در سطوح فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی، مولکولی و کل گیاه تأثیر می‌گذارند (Rasool *et al*., 2013). شوری با بستن روزنه‌ها و همچنین کاهش متابولیسم فتوشیمیایی و کربن، فتوسنتز را کاهش می‌دهد (Maia *et al*., 2016). بنابراین، شوری در گیاهان منجر به کاهش فتوسنتز، فلورسانس کلروفیل، تعرق و هدایت روزنه‌ای با تخریب زیرساخت‌ها، کلروفیل و سنتز کاروتنوئیدها می‌شود (Tsai *et al*., 2019). در مطالعه‌ای روی گیاه آفتابگردان، کاهش سطح برگ و کاهش محتوای کلروفیل برگ با افزایش شدت تنش شوری مشاهده گردیده است (Anwar-ul-Haq *et al*., 2013). کاهش فتوسنتز خالص و نیز محتوای کلروفیل برگ‌های گیاه آفتابگردان با اعمال تنش شوری در مطالعات دیگر نیز گزارش شده است (Hameed *et al*., 2013; Achakzai *et al*., 2015). در شرایط تنش شوری به‌دلیل کاهش جذب کربن، هدایت روزنه‌ای پایین‌تر و مهار ظرفیت فتوشیمیایی و یا ترکیبی از این سه عامل مهم کاهش در میزان فتوسنتز مشاهده شده است (FAO, 2016). در مطالعه‌ای دیگر تغییرات در ارتفاع آفتابگردان، سطح برگ و ماده خشک در قسمت بالای زمین با نرخ فتوسنتز خالص مطابقت داشت، و نشان داد آفتابگردان‌هایی که در شوری بیش از حد خاک رشد کرده بودند، کاهش عملکرد نشان دادند و این کاهش اغلب با کاهش ظرفیت فتوسنتزی مرتبط بود (Wen-Zhi *et al*., 2014). تنش‌های شوری و خشکی جذب آب از طریق ریشه‌ها را کم‌کرده و بنابراین فتوسنتز را از طریق محدودیت‌های روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای محدود می‌کند (Umar *et al*., 2019). شوری باعث کاهش جذب CO_2، سرعت تعرق و هدایت روزنه‌ای آفتابگردان می‌شود (Noreen & Ashraf, 2008). شوری ظرفیت فتوسنتزی را با افزایش ضخامت برگ و وزن‌تر به‌دلیل ذخیره آب کاهش می‌دهد، و احتمالاً در کاهش سطح برگ نیز نقش داشته باشد (Acosta-Motos *et al*., 2017). اشرف و طفیل (۱۹۹۵) تأیید کردند که کاشت آفتابگردان در شرایط شوری باعث تجمع یون‌های سمی، عمدتاً در برگ‌های پیر می‌شود. به همین‌ترتیب، موتلو و بوزچوک (۲۰۰۵) نشان دادند که در آفتابگردان برخی از غلظت اسمولیت‌ها در برگ، یعنی پرولین،

بتائین و پلی‌آمین‌های آزاد و متصل به دلیل تنش شوری افزایش یافته است.

تأثیر تنش شوری بر فعالیت‌های اکسیداتیو و آنتی اکسیدانتی آفتابگردان

سروتونین و ملاتونین آنتی‌اکسیدان‌هایی هستند که تحت شرایط تنش تولید می‌شوند و تحمل تنش غیرزیستی را در گیاهان تنظیم می‌کنند. تریپتوفان مولکول پیش‌ساز برای بیوسنتز سروتونین و ملاتونین در گیاهان است (Moustafa-Farag *et al*., 2020). در طول تنش شوری، ملاتونین بر بیوسنتز و کاتابولیسم هورمون‌هایی مانند اسید آبسیزیک و اسید جیبرلیک تأثیر می‌گذارد، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مختلف را افزایش می‌دهد و همچنین بیان ژن‌هایی که توسط تنش شوری تنظیم می‌شوند را افزایش می‌دهد (Arora & Bhatla, 2017). نوک ریشه و ساقه محل‌های اولیه برای بیوسنتز هورمون گیاهی اکسین، آنتی‌اکسیدان‌ها و سروتونین هستند (Mukherjee *et al*., 2014). فرایندهایِ آنزیمی مسئول تولید سروتونین مستلزم استفاده از دو آنزیم کلیدی هستند: به‌طور خاص، ۲ تریپتوفان دکربوکسیلاز (TDC[1]) که تبدیل تریپتوفان به تریپتامین را تسهیل می‌کند و تریپتامین ۵ هیدروکسیلاز (T5H[2]) که تبدیل آن را به سروتونین کاتالیز می‌کند (Kaur *et al*., 2015). ترکیب تریپتامین نشان‌دهنده یک نقطه انشعاب در مسیر بیوسنتزی ایندول آمین‌ها است. این واکنش منجر به تولید ایندول ۳ استیک اسید (IAA[3]) یا سروتونین می‌شود (Cellini *et al*., 2020). تنش شوری باعث افزایش سطح درون‌زا سروتونین (۵ هیدروکسی تریپتامین) و ملاتونین (N-acetyl 5-methoxytryptamine) و توزیع فضایی متفاوت آن‌ها در ریشه و لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان می‌شود. احتمال دارد این مولکول‌ها در سیگنال‌دهی مسافت طولانی ناشی از شوری از ریشه تا لپه آفتابگردان نقش داشته باشند (Gogna & Bhatla, 2019). تنش NaCl باعث افزایش بیوسنتز سروتونین و ملاتونین در دانهال‌های آفتابگردان می‌شود که با افزایش سن گیاهچه بیشتر افزایش می‌یابد (Kaur *et al*., 2015). تجمع این تنظیم‌کننده‌های مورفور در سیتوزول سلول‌های لپه آفتابگردان ظاهراً با تحرکِ با تأخیر اجسام روغنی تحت تنش شوری مرتبط است (Gogna & Bhatla, 2019).

شواهد نشان می‌دهد که این مولکول‌ها ممکن است در تنظیم رشد ریشه دانهال‌های آفتابگردان تحت تنش شوری نیز نقش داشته باشند. ممکن است ملاتونین در تخریب آهسته‌تر اجسام روغنی در لپه‌ها در طول تنش شوری نقش داشته باشد، که احتمالاً باعث افزایش طول عمر دانهال‌ها تحت تنش شوری می‌شود. بنابراین، انتظار می‌رود که نقش بیشتر ملاتونین در بیوژنز اجسام روغنی و لیپولیز در آفتابگردان باشد (Bhatla *et al*., 2021). سروتونین و ملاتونین احتمالاً با تغییر متابولیسم هورمونی یا با عمل به‌عنوان آنتی‌اکسیدان برای از بین بردن رادیکال‌های آزاد (ROS) و گونه‌های نیتروژن فعال (RNS[4])، تحمل تنش غیرزیستی را به گیاهان القا می‌کنند (Zhao *et al*., 2019; Kaur *et al*., 2022). افزایش تنظیم بیوسنتز سروتونین با محدودیت‌های ناشی از سدیم در رشد ریشه و دسترسی محدود اکسین به سلول‌های ریشه همراه است. تجمع سروتونین ناشی از تنش غیر زنده در بافت گیاه احتمالاً بیوسنتز اکسین را مهار می‌کند. رسوب سروتونین ناشی از تنش عمدتاً در سلول‌های ریشه اولیه و اجسام روغنی لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان جوان رخ می‌دهد (Mukherjee *et al*., 2014). به‌طور مشابه، سطح ملاتونین نیز در شرایط تنش افزایش می‌یابد. تداخل نیتریک اکسید و ملاتونین در پاسخ به تعدیل هموستازی گلوتاتیون ناشی از تنش NaCl در لپه‌های دانهال‌های آفتابگردان گزارش شده است (Kaur *et al*., 2016). مشخص شده است که تنش شوری بر فعالیت هیدروکسی اندول-O-متیل ترانسفراز (HIOMT[5])؛ آنزیم کلیدی درگیر در بیوسنتز ملاتونین، که مسئول کاتالیز کردن تشکیل ملاتونین از N-acetylserotonin است، تأثیر می‌گذارد (Kaur & Bhatla, 2016). ملاتونین می‌تواند در دانهال‌های آفتابگردان، ROS [رادیکال هیدروکسیل (OH^-) و پراکسید هیدروژن (H_2O_2)] و RNS [آنیون پراکسی نیتریت ($ONOO^-$)، نیتریک اکسید و رادیکال پراکسیل (LOO^-)] را با پاکسازی مستقیم سم‌زدایی کند (Pisoschi & Pop, 2015). کاربرد خارجی این مشتقات ایندولامین تا حدی با مهار رشد ناشی از تنش شوری مقابله می‌کند. در غیاب تنش شوری، سروتونین در درجه اول در سمپلاست سلول‌های ریشه قرار می‌گیرد. تنش شوری باعث تجمع سروتونین در پری سیکل، اندودرم و بسته عروقی (پروتوکسیلم و پروتوفلوم) نیز می‌شود. بنابراین، بیوسنتز سروتونین ناشی از NaCl در دانهال‌های آفتابگردان برجسته است. به‌طور مشابه، تجمع فراوان

1. Tryptophan Decarboxylase
2. Tryptamine 5-hydroxylase
3. Indole 3-acetic acid
4. Reactive nitrogen species
5. Hydroxy indole O-methyltransferase

ملاتونین در قشر و بسته‌های عروقی ریشه‌ها تحت شرایط رشد بدون تنش (NaCl) مشاهده می‌شود. با این‌حال، تیمار شوری باعث تجمع آن در سلول‌های قشر ریشه‌های اولیه آفتابگردان می‌شود. آنزیم دخیل در بیوسنتز ملاتونین؛ HIOMT، افزایش پنج برابری در لپه‌های گیاهچه‌های پرورش یافته در حضور NaCl نشان داد (Gogna & Bhatla, 2019).

تأثیر تنش شوری در جذب یون‌ها در آفتابگردان

گیاهان در شرایط تنش شوری سعی می‌کنند عناصر ضروری مانند K^+ و Ca^{2+} را به‌دست آورند و در عین‌حال از جذب یون‌های سمی مانند Na^+ و Cl^{-5} اجتناب کنند (Mansour, 2023). تجمع یون‌های سدیم و کلرید در قسمت‌های رویشی آفتابگردان در مقایسه با بخش‌های زایشی بیشتر است (Ebrahimi & Bhatla, 2012). الگوی جذب سدیم و پتاسیم در ریشه دانهال‌های آفتابگردان به وضوح متفاوت است؛ درحالی‌که سدیم افزایش شدیدی را نشان می‌دهد، پتاسیم در ریشه طی ۶ روز از رشد گیاهچه در حضور تنش NaCl کاهش می‌یابد. بر این اساس، افزایش شدید نسبت سدیم به پتاسیم وجود دارد (Singh *et al*., 2015). سطوح بالای یون‌های سدیم از حرکت شعاعی یون‌های کلسیم در سلول جلوگیری می‌کند. کاهش محتوای یون کلسیم در سیتوپلاسم به‌طور قابل‌توجهی بیشتر از فضاهای درون‌سلولی است. تحت تنش شوری، یون‌های کلسیم دوباره به سمت آوند چوبی توزیع می‌شوند و برای مقابله با کمبود آن در گیاه به برگ‌های جوان منتقل می‌شوند (Adams & Shin, 2014). درحالی‌که یون‌های سدیم در سلول‌های قشر مغز جمع می‌شوند، تجمع کلر عمدتاً در سلول‌های اپیدرمی ریشه است. یون‌های کلسیم تمایل دارند حرکت شعاعی یون سدیم را در سلول‌ها محدود کنند، بنابراین تحمل شرایط تنش را در گیاهان تسهیل می‌کنند (Ebrahimi & Bhatla, 2012). مطالعات تجربی بر روی *Arabidopsis thaliana* و برنج نشان داده است که Na^+ یون اصلی مسئول ایجاد سمیت در سلول است. با این‌حال، در سویا و آفتابگردان، آسیب‌های ناشی از شوری علاوه‌بر سدیم به یون‌های کلرید نیز مربوط می‌شود. محتوای کلرید در سلول‌های ریشه آفتابگردان بیشتر از سدیم است که نشان‌دهنده جذب متفاوت کلرید توسط ریشه آفتابگردان است (Gogna & Bhatla, 2019; Luo *et al*., 2005). محدود کردن یون‌های سمی به قسمت‌های مسن‌تر گیاه، واکنش سازگاری به تنش شوری است (Hasanuzzaman *et al*., 2013). در شرایط شوری زیاد، یون‌های کلرید در برگ‌های آفتابگردان جمع می‌شوند و مسئول نکروز در نوک برگ هستند. یون‌های کلرید جذب شده توسط ریشه‌ها عمدتاً در طول جریان تعرق به برگ‌ها منتقل می‌شوند (Tavakkoli *et al*., 2010). در آفتابگردان، آسیب برگ در پاسخ به تنش شوری عمدتاً به‌دلیل سمیت کلر ایجاد می‌شود (Nejadalimoradi *et al*., 2014). تجمع کلر در سلول‌های گیاهی به‌دلیل تخریب کلروفیل، کارایی فتوسنتزی و عملکرد کوانتومی آن‌ها را کاهش می‌دهد. این ممکن است ناشی از "اختلال ساختاری ناشی از کُلُرِ" PSII باشد (Tavakkoli *et al*., 2010). غلظت بالای Na^+ با تداخل در جذب K^+ و Ca^{2+} تعادل یونی سلول‌ها را مختل می‌کند. درنتیجه، فتوسنتز و رشد به وضوح کاهش می‌یابد. بارگیری فعال Na^+ در آوند چوبی نیز یک ویژگی کلیدی در انتقال مقاومت به شوری به گیاهان است (Ali *et al*., 2016). آنتی‌پورترهای Na^+/H^+ در پمپاژ Na^+ از سلول‌ها به داخل آوند چوبی نقش دارند (Craig plett & Møller, 2010). محتوای کلسیم نیز در حضور NaCl به‌طور قابل‌توجهی تغییر می‌کند. این نه‌تنها سلول را ازنظر ساختاری تقویت می‌کند، بلکه از سلول دربرابر آسیب‌های مرتبط با غشا و نشت یونی محافظت می‌کند (Min *et al*., 2021). تحت تنش شوری، کلسیمِ دیواره سلولی توسط یون‌های سدیم جابه‌جا می‌شود که منجر به افزایش نفوذپذیری سلول می‌شود. این ممکن است یک استراتژی برای افزایش تحمل شوری با افزایش بارگیری کلسیم در آوند چوبی باشد (Nawaz *et al*., 2010). کلسیم از طریق آپوپلاست برای کاهش کمبود کلسیم در برگ‌های جوان به آنجا منتقل می‌شود (González-Fontes *et al*., 2017). یک همبستگی منفی بین زیست‌توده قسمت‌های مختلف گیاه و محتوای Na^+ و Cl^- مربوط به آن‌ها وجود دارد که نشان می‌دهد کاهش رشد گیاه عمدتاً به‌دلیل سمیت خاص یون، کمبود مواد مغذی و تنش اسمزی در بافت است (Gogna & Bhatla, 2019). همبستگی مثبتی بین تحمل شوری و حذف انتخابی Na^+ در مراحل اولیه رشد و نمو آفتابگردان وجود دارد (Mukherjee & Bhatla, 2014). ریشه‌ها موانع کارآمدی برای انتقال یون‌های سدیم در سراسر گیاه هستند. سدیم در قسمت‌های گیاه مانند ریشه‌ها و ساقه‌های پایینی انباشته می‌شود تا از بافت هوایی در برابر سمیت یونی محافظت کند (Basu *et al*., 2021). این الگوی حرکت یون سدیم و تجمع

انتخابی آن در ریشه گیاهان (به‌طور کلی، گلیکوفیت‌ها) یک مکانیسم مهم تحمل شوری برای محافظت از بافت‌های هوایی و تولیدمثلی آن دربرابر سمیت ناشی از یون است. تکامل ATPases نوع P، مانند Na^+ و ATPases K^+ برای خروج یون سدیم در گیاهان مختلف شامل آفتابگردان در آزمایشگاه توسط محققان با استفاده از تکنیک‌هایی مانند تصویربرداری و طیف‌سنجی فلورسانس بررسی شده است (Keisham *et al*., 2018; David *et al*., 2010). ATPaseها در هسته و غشای پلاسمایی ریشه‌های گیاهچه‌های آفتابگردان تحت تنش شوری قرار دارند و در حفظ گرادیان Na^+/K^+ در سراسر سیتوزول و هسته نقش دارند. کلسیم به‌طور قابل‌توجهی از بیان ATPaseهای حساس به اوبین جلوگیری می‌کند (Keisham *et al*., 2018). به‌منظور درک تنظیم حمل و نقل یون از طریق سلول‌های ریشه دانهال‌های آفتابگردان، الکتروفیزیولوژی تکنیک گیره ولتاژ (Voltage clamp) بر روی پروتوپلاست‌های مشتق شده از ریشه‌های آفتابگردان مقاوم به شوری (هیبرید KBSH-53) انجام شد (Hryvusevich *et al*., 2021). مشاهده شد که هدایت یونی در سراسر غشای پلاسمایی سلول‌های ریشه آفتابگردان توسط کانال‌های یکسو کننده بیرونی K^+ و کانال‌های کاتیونی غیرانتخابی (NSCCs[1]) تنظیم می‌شود. رشد دانهال‌های آفتابگردان (طولانی‌شدن هیپوکوتیل و گسترش ریشه اولیه) در حضور Ca^{2+} خارجی (۲ میلی‌مولار $CaCl_2$) بهبود می‌یابد، که با کاهش هجوم Na^+ به‌واسطه NSCCهای Na^+ تراوا حساس به Ca^{2+} مرتبط است. علاوه بر این، Ca^{2+} خارج سلولی حساسیت Na^+ کانال‌های اصلاح‌کننده بیرونی K^+ (KORs[2]) را افزایش می‌دهد، درنتیجه از دست دادن K^+ را کاهش می‌دهد (Hryvusevich *et al*., 2021). به نظر می‌رسد انتقال یون‌ها از راه دور نقش مهمی در ایجاد تحمل به شوری در آفتابگردان دارند. به‌نظر می‌رسد ایکوزانوئیک اسید (۲۲:۰) در گیاهان آفتابگردان حساس به شوری که با تنش شوری مواجه هستند، نقش سیگنال‌دهی دارد. سطوح بالای آن در گیاهان حساس به شوری ممکن است بر سیالیت غشا تأثیر بگذارد. سیسواسنیک اسید (Δ 18:1) نیز احتمالاً به‌عنوان نشانگر/ سیگنال لیپیدی برای حساسیت به شوری عمل می‌کند (Gogna *et al*., 2020).

روش‌های اعمال تنش شوری

به‌منظور مطالعه واکنش ژنوتیپ‌ها به تنش شوری در برنامه‌های به‌نژادی برای مقاومت از روش‌های مختلفی استفاده می‌شود که شامل موارد ذیل می‌باشند:

الف) اضافه‌نمودن نمک به‌صورت یکباره از طریق آبیاری با آب شور: در این روش هنگام اعمال تنش باید زهکش گلدان‌ها را مسدود کرد تا نمک از گلدان خارج نشود. در مواردی که میزان شوری اعمال‌شده نسبتاً بالا باشد، جهت جلوگیری از شوک نمکی بهتر است که کل نمک در چند مرحله به خاک اعمال شود. شوک نمکی باعث ایجاد تنش سریع اسمزی و از دست‌دادن آب می‌شود و پیرو آن با شیب آرامی جذب Na^+ و Cl^- افزایش می‌یابد (Morsali Aghajari *et al*., 2020a).

ب) اضافه‌کردن نمک به‌صورت مستمر از طریق آبیاری با آب شور: در این روش بایستی خاک دارای بافت سبک و گلدان‌ها دارای زهکش بسیار خوبی باشند. برای این‌کار می‌توان از مخلوط خاک و شن شسته‌شده یا مخلوط خاک و کود برگ استفاده کرد. در این روش نیز بهتر است که در سطوح بالای شوری به‌منظور جلوگیری از تنش اسمزی، اعمال تنش به صورت تدریجی صورت گیرد.

ج) کشت هیدروپونیک: گاهی برای سرعت‌دادن به برخی پژوهش‌ها لازم است گیاه خارج از فصل کشت مورد ارزیابی قرار گیرد و بنابراین از کشت گلخانه‌ای و هیدروپونیک استفاده می‌گردد. در این شرایط می‌توان جهت بررسی اثرات تنش‌های زیستی و غیرزیستی چون شوری، تنش شوری را در محیط کشت مایع به گیاهان اعمال کرد. از آنجا که در این روش معمولاً از محلول هوگلند برای تهیهٔ مواد غذایی لازم برای رشد گیاهان استفاده می‌شود لذا می‌توان شوری مورد نظر را در این محلول اعمال کرد، اما لازم به رعایت برخی موارد چون هوادهی محلول داخل بستر کشت می‌باشد.

د) کشت بافت: گاهی می‌توان تنش شوری را در محیط کشت ریزنمونه‌ها نیز اعمال کرد، به این طریق که در تهیه محیط کشت از NaCl برای ایجاد تنش شوری استفاده شود. همچنین از برخی اسمولیت‌ها مانند مانیتول، سوربیتول، PEG275 نیز جهت ایجاد فشار اسمزی مورد نظر می‌توان استفاده کرد.

در تحقیقات مختلف از سطوح شوری متفاوتی؛ سطح شوری ۵ و ۸ دسی‌زیمنس بر متر (dS/m) (Habibi *et al*., 2020)، صفر و ۱۰۰ میلی‌مولار (Temme *et al*., 2020)، سطوح صفر، ۵۰،

1. Nonselective cation channels
2. K+ outwardly rectifying channels

۱۰۰، ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار (Temme *et al*., 2019)، سطوح ۵۰، ۱۵۰ و ۲۵۰ میلی‌مولار (Taher *et al*., 2018)، ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر (Rauf *et al*., 2012)، ۱۴۰ میلی‌مولار (Aslam *et al*., 2021)، صفر، دو، چهار، شش و هشت دسی‌زیمنس بر متر (Morsali Aghajari *et al*., 2020b)، ۰ و ۵۰۰۰ میلی‌گرم در لیتر برابر با EC ۰/۰۳ و $۵/۱۰ dSm^{-1}$ (Ramadan *et al*., 2019) و ۰/۵، ۴/۸ و ۸/۶ دسی‌زیمنس بر متر جهت اعمال تنش به آفتابگردان استفاده شده است.

رویکردهای اصلاحی برای مقاومت به تنش شوری در آفتابگردان

آفتابگردان تحمل متوسطی به شوری دارد و به‌طور کلی در بسیاری از مناطق تولیدی در خاک‌های لب‌شور (کم‌شور) تا متوسط رشد می‌کند. شوری بیشتر بر عملکرد دانه در آفتابگردان و برخی از صفات مانند محتوای یون برگ، تنظیم اسمزی، محتوای پرولین، بقای سلولی، تجمع ماده خشک، وزن اندام هوایی، مرگ یا پیری برگ، نکروز برگ، رشد ریشه، درصد جوانه‌زنی بذر و بنیه بذر تأثیر می‌گذارد. طول و وزن تر گیاهچه را می‌توان به‌عنوان معیار انتخاب برای تحمل شوری در آفتابگردان به‌ویژه در مرحله گیاهچه استفاده کرد (Edelist *et al*., 2009; Hussain & Rehman, 1993; Lisanti *et al*., 2012). یک استراتژی در جهت ایجاد ارقام متحمل به شوری، غربال گونه‌های وحشی است. به‌نژادگران آفتابگردان با این‌کار می‌توانند ژن‌های مفید تحمل به شوری را برای برنامه‌های به‌نژادی خود شناسایی کنند (Miller & Fick, 1997). چندین گونه هلیانتوس وحشی به‌طور طبیعی در خاک‌های شور رشد می‌کنند. به‌عنوان مثال، *H. paradoxus* که دارای شادابی برگ و جذب سدیم برگ بالاتری است تا حد زیادی در باتلاق‌های شور نیومکزیکو و غرب تگزاس در ایالات متحده آمریکا رشد می‌کند، بنابراین ممکن است برخی از ژن‌های تحمل شوری را داشته باشد. *H. paradoxus*، *H. debilis* و *H. annuus* وحشی، بومی (خاک‌های رسی) مناطق بیابانی شور (Seiler *et al*., 1983; Chandler & Jan, 1984; Miller 1995; Edelist *et al*., 2009; Hajjar & Hodgkin, 2007) بوده؛ *H. paradoxus* بالاترین تحمل شوری را با زنده‌ماندن در 1300 mM نشان داد. *Helianthus debilis* و *H. annuus* وحشی نیز تحمل بالاتری را با زنده ماندن تا غلظت ۸۰۰ میلی مولار NaCl نشان دادند. نتاج حاصل از تلاقی آفتابگردان با *H. paradoxus* پنج‌برابر بیشتر از والدین خود به شوری مقاوم بودند (Skoric, 2009, 2012, 2016). ژن‌های متحمل به شوری در گیاهان *H. paradoxus* مربوط به انتقال پتاسیم و کلسیم است؛ بیان این ژن‌ها برای سازگاری این‌گونه با شوری افزایش می‌یابند. *H. annuus* و *H. petiolaris* دارای ژن‌هایی هستند که انتقال پتاسیم و کلسیم را امکان‌پذیر می‌سازند و برای این گونه‌ها سازگاری به شوری را فراهم می‌کنند (Edelist *et al*., 2009). مشخص شده است که گیاهان *H. paradoxus* پنج‌برابر بیشتر از گونه‌های *H. annuus* و *H. petiolaris*، به شوری مقاوم‌تر هستند (Welch & Rieseberg, 2002). وزارت کشاورزی ایالات متحده (USDA) دو لاین از تلاقی بین گونه‌ای *H. paradoxus* و *H. annuus* با نام‌های HA429 و HA430 آزاد کرد که متحمل به شوری و خشکسالی هستند (Miller & Seiler, 2003; Singh, 2006). لیستی از لاین‌های/ ژنوتیپ‌های متحمل به تنش شوری در آفتابگردان که توسط محققین مختلف معرفی شده‌اند در جدول ۲ جمع‌آوری شده است. بینگ و همکاران (۲۰۱۹) تحمل شوری *H. argophyllus* را بررسی و با *H. annuus* مقایسه کردند. در این بررسی آن‌ها برای درک بهتر مبنای ژنومی تحمل شوری، یک رونوشت مرجع از *H. argophyllus*، با استفاده از فناوری Iso-Seq ساختند. آن‌ها دریافتند برگ و ریشه هر دو واکنش قوی به تنش شوری نشان دادند و ریشه نسبت به تنش حساس‌تر است و ژن‌هایی که تنظیم شده‌اند بین این دو بافت متمایز بودند. قوی‌ترین ژن‌های تنظیم‌شده در برگ مربوط به سنتز و انتقال لیپید و سنتز اسیدهای آمینه هستند (پروتئین انتقال غیراختصاصی لیپید (nsLTP) و متیل استرول منواکسیژناز ۱ (MSMO1)). از سوی دیگر، ژن‌هایی که در ریشه تنظیم می‌شوند؛ ژن‌های هموگلوبین غیرهمزیستی (nsHb) بودند. و چندین فرایند مرتبط دیگر، مانند فرایندهای متابولیک انتقال، لیپید و پرولین، نیز تحت شرایط تنش شوری تنظیم شدند. شتروا و همکاران (۲۰۱۵) پیشنهاد کردند که گونه چندساله دیپلوئید *H. mollis* می‌تواند یک کاندید عالی برای همسانه‌سازی ژن‌های مقاوم به تنش شوری باشد. اصلاح‌کنندگان باید از روش‌های غربالگری مؤثر برای شناسایی گونه‌های وحشی اهداکننده که دارای ژن‌های مفید جهت به‌نژادی برای تنش‌های غیرزیستی هستند و روش‌هایِ اصلاحیِ به همان اندازه مؤثر برای انتقال این ژن‌ها به ژنوتیپ‌های آفتابگردان زراعی، استفاده کنند. لای و همکاران (۲۰۰۵) شش ژن را شناسایی کردند که می‌توان آن‌ها را مسئول تنظیم جذب یون‌های معدنی در آفتابگردان دانست. ژن‌های شناسایی شده: HT089، HT175، HT185،

HT215، HT 216 و HT227 نامگذاری شده‌اند. آن‌ها شامل ژن‌هایی هستند که گیرنده جفت شده با پروتئین G غشایی، نوکلئوتید حلقوی و پروتئین کانال یونی تنظیم‌شده با کالمودولین و پروتئین پمپ کلسیم را کد می‌کنند. تحمل شوری در آفتابگردان با جذب ترجیحی Ca^{2+} همراه با حذف Na^{+}، B^{3+}، Mn^{2+} و Mg^{2+}به دست می‌آید (Bing *et al*., 2019). حسین‌پور، درویش‌زاده و عبدالهی مندولکانی (۲۰۱۹) نقش مثبت عوامل رونویسی Domain AP2 وWRKY در مقاومت لاین AS5305 آفتابگردان به تنش شوری را نشان دادند. در تحقیقی دیگر، حبیبی، درویش‌زاده و عبدالهی مندولکانی (۲۰۲۰) افزایش بیان نسبی ژن‌های PMP3 و Dehydrin در لاین AS5305 آفتابگردان تحت سطوح مختلف شوری را نشان دادند. شریفی علیشاه و همکاران (۲۰۲۲) با استفاده از آنالیز فناوری توالی‌یابی RNA، با ارزیابی ژنوتیپ AS5305 در شرایط تنش شوری و نرمال مجموعاً ۱۲۱ ژن با تفرق افتراقی شناسایی کردند. بیان افتراقی ژن‌های FSD1 (کد کننده آنزیم سوپراکسید دیسموتاز)، Chr14g0447071 (کد کننده دامنه غنی از گلیسین حاوی پروتئین ۱)، Chr12g0360071 (کد کننده ژن پروتئین شبه پکتین استراز)، Chr16g0508241 (کد کننده پروتئین ۱ شبه YSC84 حاوی دامنه SH3)، MYB44 (یک فاکتور رونویسی) و Chr04g0123531 (کد کننده ابرخانواده هیستیدین فسفاتاز) با روش Real-time PCR تأیید شد. در ادامه، cDNA MYB44 به‌عنوان یکی از ژن‌های کاندید منتخب درگیر در تحمل شوری، جداسازی، کلون و برای مقایسه تعیین توالی شد. در فرایند غربال‌گری فنوتیپی ژرم‌پلاسم آفتابگردان تحت تنش شوری طی آزمایشات چندساله در دانشگاه ارومیه لاین AS5305 در میان ۱۰۰ لاین مختلف آفتابگردان، واکنش تحمل به شوری نشان داده است (Ahmadpour *et al*., 2019). لیو و همکاران (۲۰۲۳) با بررسی اثر تنش شوری در آفتابگردان بر متیلاسیون DNA گزارش کردند که متیلاسیون DNA در مکان‌های CG در برگ‌های آفتابگردان بسیار بیشتر از ریشه است، و نشان دادند که متیلاسیون DNA ممکن است مستقیماً در تولید و انتقال سیگنال در ریشه‌ها دخالت داشته، DNA را تغییر داده و سیگنال را به‌طور گسترده‌تر و پیچیده‌تری در ریشه‌ها نسبت به برگ‌ها تنظیم کند. سان و همکاران (۲۰۲۱) فاکتور رونویسی HB-12 متعلق به پروتئین‌های زیرخانواده HD-ZipI از آفتابگردان متحمل به شوری را با استفاده از فناوری SMARTer RACE براساس توالی شناخته‌شده Unigene551_All همسانه‌سازی (کلون) کردند. تجزیه و تحلیل خوشه‌ای نشان داد که HB-12 آفتابگردان ارتباط نزدیکی با HB-12 محصولات سیب‌زمینی و گوجه‌فرنگی دارد. آنالیز Real-time PCR نشان داد که بیان HB-12 توسط شوری، اسید آبسیزیک (ABA) و پلی اتیلن گلیکول (PEG) القا می‌شود و بیان آن در اندام‌های مختلف مانند ریشه، هیپوکوتیل‌ها و برگ‌ها متفاوت است. فناوری DNA نوترکیب و مهندسی ژنتیک پتانسیل بالقوه‌ای در ایجاد گیاهان مقاوم به شوری دارد. در مطالعه‌ای ژن مقاومت به خشکی و شوری P5CS را به آفتابگردان وارد کرده و شش جوانه ترنسفورم به دست آوردند؛ اما موفق به به‌دست‌آوردن گیاهان تراریخته بارور نشدند (Cheng *et al*., 2009). تیشچنکو و همکاران (۲۰۱۴) dsRNA سرکوبگر ژن پرولین دهیدروژناز را به گیاهان آفتابگردان با هدف افزایش تحمل آن به کمبود آب و شوری معرفی کردند. اخیراً در مطالعه‌ای ژن TaNHX2 گندم را به آفتابگردان انتقال دادند؛ بیان بیش از حد ژن TaNHX2 گندم در آفتابگردان تراریخته باعث بهبود تحمل تنش شوری و رشد شد. در مقایسه با آفتابگردان غیرتراریخته، گیاهان تراریخته بیان‌کننده TaNHX2 رشد بهتری نشان دادند و محتوای Na^{+}، K^{+} بالاتری را در برگ‌ها و ریشه‌ها تحت تنش شوری (۲۰۰ میلی‌مولار NaCl) انباشته کردند. همچنین گیاهان آفتابگردان تراریخته به‌دلیل فعالیت بیشتر آنزیم‌های آنتی اکسیدانی مانند سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربات پراکسیداز، محافظت بهتری دربرابر آسیب سلولی نشان دادند. در این گیاهان تحت تنش شوری (۲۰۰ میلی‌مولار NaCl) محتوای نسبی آب، محتوای کلروفیل و تجمع پرولین افزایش و گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) شامل پراکسید هیدروژن و رادیکال اکسیژن آزاد و همچنین سطح مالون دی آلدئید (MDA) کاهش نشان داد (Mushke *et al*., 2019).

رویکردهای اصلاحی مبتنی بر ژنوم (گزینش به کمک نشانگر و گزینش ژنومی) امکان توسعه روش‌هایِ گزینش کارا را فراهم می‌کند که توسط محققان در برنامه‌های اصلاحی که اهداف آن افزایش پایداری محصول در شرایط تنش غیرزیستی است، بیشتر مورد استفاده قرار می‌گیرد. در تحقیقات متعدد ژن‌های کاندید مقاوم به شوری (مکان‌یابی شده در LG4)، کدکننده پروتئین کیناز وابسته به کلسیم (CDPK3) و برچسب‌های توالی بیان شده (ESTs) در آفتابگردان شناسایی شده‌اند (Lexer *et al*., 2004; Skoric, 1992, 2009, 2012, 2016 & Seiler *et al*., 2017). احمدپور و همکاران (۲۰۱۸) با بررسی ارتباط بین نشانگرهای DNA و خصوصیات مورفولوژیکی در آفتابگردان

تحت شرایط نرمال و تنش شوری اعلام کردند که نشانگرهای P822 با قطر طبق، P878 و P844 با ارتفاع بوته، P822 با محتوای کلروفیل و P949 با وزن ۱۰۰ دانه همراه بودند نشانگر میکروساتلیت P608 با صفات روز تا گلدهی، تعداد برگ، عرض برگ میانی، وزن خشک طبق و وزن ۱۰۰ دانه و نشانگر P718 با روز تا گلدهی و تعداد برگ به‌طور مشترک در هر دو شرایط نرمال و تنش شوری ارتباط داشتند. مجموعه‌ای از ژن‌های درگیر در تحمل تنش شوری در آفتابگردان که در مطالعات مختلف معرفی و بررسی شده است در جدول ۳ ارائه شده است. باتوجه به مطالعات مختلف مشخص می‌شود که کلسیم به‌عنوان یک مولکول سیگنال برای القای تحمل تنش شوری عمل کرده و نقش مهمی در تنش شوری مخصوصاً در گیاه دانه روغنی آفتابگردان ایفا می‌کند. همچنین طبق بررسی‌های مختلف؛ ژن‌های کدکنندهٔ پروتئین کیناز وابسته به کلسیم (CDPK3) (یک حسگر Ca) و کلسیم ATPase (یک ژن درگیر در انتقال کلسیم) از نوع ER و یک تنظیم‌کننده رونویسی اثر قابل توجهی در سازگاری به تنش‌های غیرزیستی مخصوصاً تنش شوری نشان می‌دهند.

از طرفی با استفاده از الیستورهای مختلف نیز می‌توان تاب و تحمل ارقام حساس به تنش شوری را افزایش داد. به‌عنوان نمونه، پرایمینگ بذر با NaCl روشی مفید برای بهبود تحمل به شوری در آفتابگردان است (Bajehbaj, 2010). حذف سدیم، بور، منگنز و منیزیم همراه با جذب بیشتر کلسیم نیز می‌تواند به تحمل نمک کمک کند (Lexer *et al*., 2004). با محلول‌پاشی پتاسیم می‌توان رشد و عملکرد آفتابگردان را در شرایط شوری افزایش داد (Akram *et al*., 2009)، همچنین محلول‌پاشی اسکوربیک می‌تواند اثرات نامطلوب شوری بر آفتابگردان را کاهش دهد (Khan *et al*., 2013). استفاده از اسپری پرولین بر روی برگ‌های آفتابگردان با حفظ در دسترس بودن یون و آب و محافظت از فتوسنتز آفتابگردان دربرابر تنش اکسیداتیو ناشی از شوری، اثرات نامطلوب تنش شوری بر رشد آفتابگردان را تقلیل می‌دهد (Khan *et al*., 2013). خیساندن بذر گیاه آفتابگردان در غلظت‌های مختلف کیتوزان نشان داد که تیمارهای کیتوزان نه‌تنها باعث بهبود رشد و بهره‌وری گیاه شدند، بلکه می‌توانند اثرات کاهش تنش شوری بر رشد و بهره‌وری گیاه آفتابگردان را نیز افزایش دهند. غلظت ۵۰ میلی‌گرم در لیتر مؤثرترین غلظت بر افزایش رشد و عملکرد گیاه آفتابگردان بود (Bakhoum *et al*., 2020). مطالعه‌ای با هدف بررسی اثرات کاهنده محافظت‌کننده‌های مختلف اسمزی (اسیدسالیسیلیک، اسیداسکوربیک، پرولین و مخلوط آن‌ها) بر روی آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) رشد یافته در محیط شور (۱۵۰ میلی‌مولار NaCl) انجام شد. نتایج نشان داد زیست‌توده آفتابگردان تا ۵۰ درصد با محلول‌پاشی مواد محافظ اسمزی در شاهد ۸۰ درصد بهبود یافت و عملکرد بیولوژیکی، فعالیت فیزیولوژیکی و اکسیداتیو آفتابگردان با اسپری هوایی پرولین به میزان ۲۰۰ میلی‌گرم در لیتر در محیط شور افزایش نشان داد (Noreen *et al*., 2019). همچنین در مطالعه‌ای دیگر باتوجه به طیف عمل گسترده تلقیح‌های باکتریایی، نتیجه‌گیری شد که بیوفیلم ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPR[1]) می‌تواند با افزایش بهره‌وری محصول در سیستم‌های کشاورزی حاشیه‌ای، به‌عنوان تلقیح زیستی مؤثر و کاهش‌دهنده اثر تنش شوری بر آفتابگردان عمل کند (Yasmeen *et al*., 2020). تأثیر محلول‌پاشی نیترات پتاسیم بر ویژگی‌های آفتابگردان کشت‌شده تحت تنش شوری (۱۴۰ میلی‌مولار NaCl) بررسی شد. مطابق یافته‌ها محلول‌پاشی پتاسیم به‌طور قابل‌توجهی صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی، فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی و ویژگی‌های رشد هیبریدهای آفتابگردان رشد یافته تحت تنش شوری را بهبود بخشید. به‌طور کلی، محلول‌پاشی پتاسیم به‌طور قابل‌توجهی تأثیرات مضر تنش شوری در آفتابگردان را کاهش داد (Aslam *et al*., 2021).

1. Plant growth promoting rhizobacteria

جدول ۲. برخی از ارقام یا لاین‌های متحمل به تنش شوری در آفتابگردان که به‌وسیله صفات مختلف غربال شده‌اند.

لاین/ ژنوتیپ/ هیبرید	نوع صفت جهت غربالگری	سطح شوری	منبع
ارقام محلی HO-1، Predovik، Euroflor	جوانه‌زنی و بنیه زنده‌مانی در مرحله گیاهچه‌ای و وزن زیست توده گیاهی، عملکرد دانه و محتوای روغن دانه، نسبت K:Na و K در مقابل Na در مرحله بلوغ	0, 60, 120, 180, and 240 meq of NaCl-CaCl	Ashraf & Tufail (1995)
ژنوتیپ FS5	جوانه‌زنی و بررسی رشد ۲۰، ۳۵ و ۵۰ روز پس از سبز شدن (DAE) و بلوغ (DAE ۷۰)	سطوح شوری (NaCl) ۲۰ (شاهد)، ۴۰، ۸۰، ۱۲۰ و ۱۶۰ میلی مول NaCl معادل با ۲ (شاهد)، ۴، ۸، ۱۲ و ۱۶ دسی زیمنس بر متر	Wahid *et al*. (1999)
رقم KNI	دارای حداکثر میانگین عملکرد روغن در بوته و درصد روغن	EC خاک (شاهد) ۳/۲ mmhos/cm، سطوح شوری بالاتر ۵ mmhos/cm و ۱۰ mmhos / cm	Ali *et al*. (2006)
ارقام Hysun-33، M3260، S-278 و Mehran-II	تغییرات رشد ناشی از نمک، تغییر در رنگدانه‌های فتوسنتزی، ویژگی‌های مختلف تبادل گاز، نفوذپذیری نسبی غشاء (RMP)، محتوای نسبی آب (RWC) و تجمع یون	۰، ۱۵۰ میلی مولار NaCl	Shahbaz *et al*. (2011)
لاین R2	پارامترهای رشد گیاه، ارتفاع بوته، وضعیت آب برگ سوم، نفوذپذیری نسبی غشا (RMP)، اسمولیت‌های آلی و معدنی	۰، ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار NaCl	Heidari *et al*. (2011)
هیبریدهای DKS-4040، G-101 و P64A93	بررسی مراحل رشد رویشی، روز تا رسیدن، تراکم بوته در مزرعه، تعداد برگ در بوته، ارتفاع بوته، تعداد آکن در طبق، وزن ۱۰۰ آکن و عملکرد آکن	۱۲ دسی زیمنس بر متر	Hussain *et al*. (2012)
اینبرد لاین BF-88	تعداد گره‌ها، سطح برگ و تعداد برگ‌های مرده	۳ تا ۱۱ دسی زیمنس بر متر	Rauf *et al*., (2012)
لاین C86	طول ریشه‌چه و ساقه‌چه، وزن تر ریشه‌چه و ساقه‌چه و وزن خشک ریشه‌چه و ساقه‌چه	۶ دسی زیمنس بر متر	Morsali Aghajari *et al*. (2015)
ژنوتیپ‌های Super-25 و Hysun-33	تعداد برگ در بوته، طول برگ، عرض برگ، تعداد برگ سوخته، طول بوته و دور ساقه	23/20 دسی زیمنس بر متر	Hafeez *et al*. (2017)
رقم نسبتاً متحمل به نمک 'YK06' و رقم بسیار متحمل به نمک 'GF01'	جوانه‌زنی بذر، تجمع یون و توزیع در دانهال‌ها	نمک مخلوط ($NaCl/Na2SO_4$ 9/1) ۰، ۵۰، ۱۰۰، ۱۵۰، ۲۰۰ و ۲۵۰ میلی‌مول	Rong *et al*. (2017)
ژنوتیپ S.28111 و SF0049	محتوای نسبی آب، پتانسیل اسمزی، هدایت روزنه‌ای، شاخص عملکرد، عملکرد کوانتومی و محتوای کلروفیل، سوپراکسید دیسموتاز (SOD) و کاتالاز (CAT) با تجمع کمتر H_2O_2	غلظت ۱۷۵ میلی‌مولار NaCl (تقریباً ۱۷ دسی زیمنس بر متر)	Umar & Siddiqui (2018)
Carsllien	عملکرد و اجزای عملکرد	۱۵ دسی زیمنس بر متر	Abu Obaid *et al*. (2018)
ژنوتیپ Helio 253	یکپارچگی غشاء و همچنین تجمع املاح	۱۰۰ میلی مولار NaCl	Barros *et al*. (2019)

لاین/ ژنوتیپ/ هیبرید	نوع صفت جهت غربالگری	سطح شوری	منبع
هیبریدهای (A9xRF6) H و (A9xRF8) H	آلی و معدنی (تجمع قندهای محلول، پروتئین‌های محلول و پرولین در برگ مکانیسمی است که تحمل به شوری این ژنوتیپ را افزایش داد) عملکرد آفتابگردان، کیفیت روغن و ترکیب اسیدهای چرب	۰، ۱۰۰ یا ۲۰۰ گرم NaCl	Ebeed *et al*. (2019)
لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب C61, C34, C134a و C153	عملکرد دانه، محتوای نسبی آب برگ، غلظت عناصر K^+ ,Na^+، نسبت پتاسیم به سدیم، فتوسنتز خالص و محتوای کلروفیل	۶ دسی زیمنس بر متر	Morsali Aghajari *et al*., (2019)
ژنوتیپ‌های BRS323، Catisol، EXP11-26، EXP44-49، EXP60050، EXP887، HLA860HO و Olisun 5	محتوای بالای پتاسیم و مقدار کم سدیم در برگ‌ها	۰ و ۱۰۰ میلی مولار NaCl	Azevedo Neto *et al*. (2020)
BRS323	محتوای Na^+ و Cl^- کمتر و سطوح بالاتر K^+، هموستازی بهتر در فرایند انتقال، توزیع و تجمع املاح معدنی، تنظیم اسمزی کارآمدتر از طریق سنتز املاح آلی	۰ و ۱۰۰ میلی مولار NaCl	Azevedo Neto *et al*. (2020)

جدول ۳. برخی از ژن‌های مسئول تحمل تنش شوری در آفتابگردان

نوع ژن	عملکرد	مسیر القایی	منبع
Ca-dependent protein kinase (CDPK)	تنظیم مسیرهای مختلف انتقال سیگنال (به‌عنوان یک حسگر برای افزایش و کاهش غلظت کلسیم عمل می‌کنند.)	Ca به‌عنوان یک مولکول سیگنال برای القای آن عمل می‌کند	Lexer *et al*. (2004)
Hahb4	پروموتر این ژن، بیان بافت خاص پروتئین HD-Zip را تنظیم می‌کند و با تنش کم آبی، غلظت بالای نمک و ABA القا می‌شود.	تنش آبی، شوری و اسید آبسزیک	Dezar *et al*. (2005)
SOS2	SOS2 فعال شده فعالیت‌های SOS1، غشای پلاسمایی Na^+/H^+ antiporter و tonoplast Na^+/H^+ antiporter را تنظیم می‌کند و جریان Na^+ را به‌ترتیب در غشای پلاسما و محفظه واکوئولی تنظیم می‌کند.	یون‌های Ca^{2+} نقش مهمی در فعال کردن مسیر بسیار حساس به شوری (SOS) دارند.	Saadia *et al*. (2013)
HaHB11	فاکتور رونویسی HaHB11 با القای تغییرات مختلف در گیاهان تراریخته، تحمل به خشکی و شوری را ایجاد می‌کند.	وابسته به اسید آبسزیک	Cabello *et al*. (2017)
HHAs	HHA4، HHA11 و HHA13 (متعلق به خانواده IIIA از خانواده سوپر ژن ATPase نوع P) در آفتابگردان در پاسخ به شوری مؤثر بوده و وظیفه آن‌ها کاهش غلظت Na^+ در سلول‌ها است.	توسط تنش شوری القا می‌شود	Xu *et al*. (2020)
PMP3-1	شرکت در حفظ هموستازی یون درون سلولی	تجمع Na^+ و K^+	Habibi *et al*. (2020) Saadia *et al*. (2013)
NAC (NAM, ATAF1/2, and CUC2)	خانواده NAC یک فاکتور رونویسی خاص گیاهی HaNACها در زیر گروه SNAC		Li *et al*. (2021)

نوع ژن	عملکرد	مسیر القایی	منبع
JAZ	است که در واکنش به تنش خشکی و شوری در گیاهان (پاسخ‌های به تنش‌های غیرزیستی متعدد) نقش دارند. آن‌ها دارای یک دامنه NAC حفاظت‌شده (حدود ۱۵۰ اسیدآمینه در ناحیه N ترمینال) هستند. دامنه NAC مسئول اتصال DNA و تشکیل دایمر است، درحالی‌که مناطق مختلف C ترمینال در تنظیم رونویسی شرکت می‌کنند. پروتئین‌های Jasmonate ZIM-domain (JAZ) به‌عنوان عوامل بازدارنده مسیر اسیدجاسمونیک (JA) عمل می‌کنند و در تنظیم رشد گیاه و پاسخ‌های دفاعی نقش دارند. HaJAZ16, HaJAZ21 و HaJAZ24 در پاسخ به تنش شوری در آفتابگردان مؤثر هستند.	توسط شوری و تنش خشکی القا می‌شوند القا به وسیله تنش‌های غیر زیستی	Song *et al*. (2022)
Calmodulin (CaM)	در اکثر آبشارهای سیگنال‌دهی دخالت دارد	تجمع Ca^{2+}	Mukherjee *et al*. (2022)
MYB (HaMYB58 and MYB44)	یکی از فاکتورهای رونویسی است. تغییرات بیان آن همسو با تغییرات فیزیولوژیکی مرتبط با تنش، مانند افزایش قابلیت مهار گونه‌های فعال اکسیژن و حفظ هموستازی Na^+/K^+ در آفتابگردان گزارش شده است	القا توسط تنش‌های غیر زیستی	Li *et al*. (2020) Sharifi Alishah *et al*. (2022)
OSCA	HaOSCA2.6 و HaOSCA3.1 مهم‌ترین ژن‌ها در پاسخ آفتابگردان به شوری هستند. OSCA نوعی حسگر هیپراسموتیک (که پروتئین حسگر نیز نامیده می‌شود) هست و همچنین در ایجاد کانال کاتیونی انتخابی برای Ca^{2+} عمل می‌کند.	القا به وسیله اسید ابسزیک و جاسمونیک اسید	Shan *et al*. (2023)

شاخص‌های تحمل به تنش شوری در آفتابگردان

معیارهای انتخاب مختلفی مانند بقای سلولی، جوانه‌زنی بذر، تجمع ماده خشک، مرگ یا پیری برگ، محتوای یون برگ، نکروز برگ، رشد ریشه و تنظیمات اسمزی توسط تعدادی از محققین پیشنهاد شده است که می‌تواند در مطالعات شوری مورد استفاده قرار گیرند (Singh, 2000; Lexer *et al*., 2003; Fernandez-Martinez *et al*., 2009; Seiler, 2012; Škori´c 2012 & Li *et al*., 2020). لی و همکاران (۲۰۲۰) پیشنهاد دادند که شاخص جوانه‌زنی و شاخص بنیه بذر دو صفت قابل اعتماد برای غربال‌گری ژنوتیپ‌های متحمل به شوری در آفتابگردان در مرحله جوانه‌زنی هستند. آن‌ها از این شاخص‌ها برای بررسی واکنش ۵۵۲ لاین اینبرد آفتابگردان استفاده کردند. در مرحله دانهال، از پارامترهای زراعی مختلف از قبیل عملکرد، میزان بقا، ارتفاع بوته، سطح برگ، میزان آسیب به برگ، سرعت رشد نسبی و کاهش رشد نسبی (Ashraf & Harris, 2004) برای تخمین تحمل به شوری در آفتابگردان استفاده شده است. در تعدادی از مطالعات از درصد سبز شدن، طول ساقچه و وزن تر اندام هوایی به‌عنوان معیار انتخاب برای تحمل به تنش شوری در آفتابگردان استفاده شده است (Hussain & Rehman, 1993). تحمل ژنوتیپ‌های آفتابگردان به شوری توسط تعدادی از محققین بررسی شده است؛ در مطالعه‌ای دریافتند که تورژ نمی‌تواند با تحمل شوری مرتبط باشد، اما به‌نظر می‌رسد تجمع پرولین بیشتر به‌دلیل اثر شوری باشد (Prakash *et al*., 1993). تعیین معیارهای انتخابی که می‌تواند در برنامه به‌نژادی اعمال شود مهم است و این معیارها می‌تواند بقای سلولی، جوانه زنی بذر، تجمع ماده خشک، مرگ یا پیری برگ، محتوای یون برگ، نکروز برگ، رشد ریشه، تنظیم اسمزی و غیره باشد (Seiler *et al*., 2017).

نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

تنش شوری باعث کاهش سطح برگ آفتابگردان، تجمع ماده خشک و کاهش تعداد دانه در طبق و وزن دانه در بوته و کاهش قابل توجه عملکرد دانه و همچنین محتوای روغن دانه آفتابگردان گردد. جوانه‌زنی بذر، میزان بقا، سطح برگ، میزان آسیب وارده به برگ، نکروز برگ، مرگ یا پیری برگ، محتوای یون برگ، سرعت رشد نسبی، تجمع ماده خشک، ارتفاع بوته، رشد ریشه، عملکرد و تنظیم اسمزی می‌تواند به‌عنوان معیار انتخاب برای مطالعات شوری استفاده شود. با این‌حال، شیوه‌های مدیریتی مختلف ازجمله به‌نژادی (روش‌های متداول و مولکولی)، کاربرد خارجی هورمون‌ها و محافظهای اسمزی، تیمار بذر و مدیریت مواد مغذی خاک ممکن است برای بهبود تحمل به تنش شوری (و البته خشکی) در آفتابگردان مفید باشند. بررسی متیلاسیون DNA، شناسایی ژن‌های دخیل در مقاومت با توالی‌یابی RNA، انتقالی ژن‌های مقاومت و تولید گیاهان تراریخته مقاوم به شوری گزینه‌های جدیدی هستند که در دوره توسعه ژنومیک عملکردی برای بهبود تحمل تنش غیرزیستی در گیاهان مورد بررسی قرار گرفته‌اند و می‌توانند با موفقیت برای بهبود تحمل به شوری در آفتابگردان استفاده شوند. یک تحقیق جامع در مورد ادغام گزینه‌های مدیریتی مختلف، از جمله رویکردهای زراعی، به‌نژادی و زیست‌فناری، برای بهبود پایدار عملکرد دانه و کیفیت روغن آفتابگردان تحت تنش شوری می‌تواند مفید واقع شود.

Refrences

Abu Obaid, A. M., Melnyk, A. V., Onychko, V. I., Usmael, F. M., Abdullah, M. J., Rifaee, M. K., & Tawaha, A. M. (2018). Evaluation of six sunflower cultivar for forage productivity under salinity condition.

Achakzai, A.K., K.M. Rahman, M. Yaqoob, A. Sarangzai, M.Y.K. Barozai and M. Din. 2015. Stem and leaf response of sunflower hybrids to salt stress. *Pakistan Journal of Botany*, *47*, 2063-2067.

Acosta-Motos, J. R., Ortuño, M. F., Bernal-Vicente, A., Diaz-Vivancos, P., Sanchez-Blanco, M. J., & Hernandez, J. A. (2017). Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms. *Agronomy*, *7(1)*, 18.

Adams, E., & Shin, R. (2014). Transport, signaling, and homeostasis of potassium and sodium in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, *56*(3), 231-249.

Adeleke, B. S., & Babalola, O. O. (2020). Oilseed crop sunflower (*Helianthus annuus* L.) as a source of food: Nutritional and health benefits. *Food Science & Nutrition*, *8*(9), 4666-4684.

Ahmad, P., Abdel Latef, A. A., Hashem, A., Abd_Allah, E. F., Gucel, S., & Tran, L. S. P. (2016). Nitric oxide mitigates salt stress by regulating levels of osmolytes and antioxidant enzymes in chickpea. *Frontiers in Plant Science*, *7*, 347.

Ahmadpour, S., Sofalian, O., Darvishzadeh, R., & Abbaspour, N. (2018). Preliminary evidence of the associations between DNA markers and morphological characters in sunflower under natural and salt stress conditions. *Zemdirbyste-Agriculture*, *105*(3), 279-286.

Ahmadpour, S., Sofalian, O., Darvishzadeh, R., & Hatamzadeh, H. (2019). Evaluation of yield stability of sunflower inbred lines under salt stress conditions. *Journal of Crop Breeding*, *11*(30), 1-10.

Akram, M. S., Ashraf, M., & Akram, N. A. (2009). Effectiveness of potassium sulfate in mitigating salt-induced adverse effects on different physio-biochemical attributes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204(6), 471-483.

Ali, A., Raddatz, N., Aman, R., Kim, S., Park, H. C., Jan, M., ... & Yun, D. J. (2016). A single amino-acid substitution in the sodium transporter HKT1 associated with plant salt tolerance. *Plant Physiology*, *171*(3), 2112-2126.

Ali, S. S., Manzoor, Z., Awan, T. H., & Mehdi, S. S. (2006). Evaluation of performance and stability of sunflower genotypes against salinity stress. *J. Anim. Pl. Sci*, *16*(1-2), 47-51.

Ansari, S. B. (2021). Mutation breeding for quality improvement: A case study for oilseed crops shazia bi ansari, aamir raina. *Mutagenesis, Cytotoxicity and Crop Improvement: Revolutionizing Food Science*, *171*.

Anwar-ul-Haq, M., S. Akram, J. Akhtar, M. Saqib, Z.A. Saqib, G.H. Abbasi and M. Jan, (2013). Morphol- ohysiological characthrization of sunflower genotypes (*Helianthus annuus* L.) under saline condition. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, *50*, 49-54.

Arora, D., & Bhatla, S. C. (2015). Nitric oxide triggers a concentration-dependent differential modulation of superoxide dismutase (FeSOD and Cu/ZnSOD) activity in sunflower seedling roots and cotyledons as an early and long-distance

signaling response to NaCl stress. *Plant Signaling & Behavior, 10(10)*, e1071753.

Arora, D., & Bhatla, S. C. (2017). Melatonin and nitric oxide regulate sunflower seedling growth under salt stress accompanying differential expression of Cu/Zn SOD and Mn SOD. *Free Radical Biology and Medicine*, *106*, 315-328.

Arora, D., Jain, P., Singh, N., Kaur, H., & Bhatla, S. C. (2016). Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants. *Free Radical Research*, *50*(3), 291-303.

Ashraf, M. P. J. C., & Harris, P. J. C. (2004). Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant science*, *166*(1), 3-16.

Ashraf, M., & Tufail, M. (1995). Variation in salinity tolerance in sunflower (*Helianthus annum L.*). *Journal of Agronomy and Crop Science*, *174*(5), 351-362.

Aslam, A., Khan, S., Ibrar, D., Irshad, S., Bakhsh, A., Gardezi, S. T. R., ... & Zuan, A. T. K. (2021). Defensive impact of foliar applied potassium nitrate on growth linked with improved physiological and antioxidative activities in sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids grown under salinity stress. *Agronomy*, *11*(10), 2076.

Avni, T., Anupriya, S., Rai, P., Maan, K., & Naryansamy, C. C. N. (2016). Effects of heating and storage on nutritional value of sunflower oil. *DU J. Undergrad. Res. Innov.*, *2*, 196-202.

Azevedo Neto, A. D. D., Mota, K. N. A. B., Silva, P. C. C., Cova, A. M. W., Ribas, R. F., & Gheyi, H. R. (2020). Selection of sunflower genotypes for salt stress and mechanisms of salt tolerance in contrasting genotypes. *Ciência e Agrotecnologia*, *44*.

Azhar, M. T., & Wani, S. H. (Eds.). (2021). *Wild Germplasm for Genetic Improvement in Crop Plants*. Academic Press.

Bajehbaj, A. A. (2010). The effects of NaCl priming on salt tolerance in sunflower germination and seedling grown under salinity conditions. *African Journal of Biotechnology, 9(12).*

Bakhoum, G. S., Sadak, M. S., & Badr, E. A. E. M. (2020). Mitigation of adverse effects of salinity stress on sunflower plant (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of chitosan. *Bulletin of the National Research Centre, 44,* 1-11 .

Barros, C. V. S. D., Melo, Y. L., Souza, M. D. F., Silva, D. V., & de Macedo, C. E. C. (2019). Sensitivity and biochemical mechanisms of sunflower genotypes exposed to saline and water stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, *41*, 1-12.

Basu, S., Kumar, A., Benazir, I., & Kumar, G. (2021). Reassessing the role of ion homeostasis for improving salinity tolerance in crop plants. *Physiologia Plantarum*, *171*(4), 502-519.

Berwal, M., & Ram, C. (2018). Superoxide dismutase: A stable biochemical marker for abiotic stress tolerance in higher plants. *Abiotic and Biotic Stress in Plants*, 1-10.

Bhatla, S. C., Gogna, M., Jain, P., Singh, N., Mukherjee, S., & Kalra, G. (2021). Signaling mechanisms and biochemical pathways regulating pollen-stigma interaction, seed development and seedling growth in sunflower under salt stress. *Plant Signaling & Behavior*, *16*(11), 1958129.

Bing, J., Ling, Y., An, P., Xiao, E., Li, C., Song, B., & Wang, Z. (2019). Transcriptomic basis for salt tolerance and disease resistance of silverleaf sunflower revealed by Iso-seq and RNA-seq.

Binici, H., Eken, M., Kara, M., & Dolaz, M. (2013, October). An environment-friendly thermal insulation material from sunflower stalk, textile waste and stubble fibers. In *2013 International Conference on Renewable Energy Research and Applications (ICRERA)* (pp. 833-846). IEEE.ati.

Cabello, J. V., Giacomelli, J. I., Gómez, M. C., & Chan, R. L. (2017). The sunflower transcription factor HaHB11 confers tolerance to water deficit and salinity to transgenic Arabidopsis and alfalfa plants. *Journal of Biotechnology*, *257*, 35-46.

Çalişkan, S., Tindaş, İ., & Aytekin, R. İ. Molecular studies of sunflower responses to abiotic stresses.

Cellini, B., Zelante, T., Dindo, M., Bellet, M. M., Renga, G., Romani, L., & Costantini, C. (2020). Pyridoxal 5′-phosphate-dependent enzymes at the crossroads of host–microbe tryptophan metabolism. *International Journal of Molecular Sciences*, *21*(16), 5823.

Chandler, J. M., & Jan, C. C. (1984). Identification of salt-tolerant germplasm sources in the Helianthus species. *Agron. Abstr. Am. Soc. Agron., Madison, WI, USA*, 61.

Cheng, J. D., An, Y. L., & Sun, R. F. (2009). Drought and salt-alkali resistance gene P5CS transformed into sunflower inbred lines. *Biotechnol Bull*, *3*, 65-69.

Craig plett, D. A. R. R. E. N., & Møller, I. S. (2010). Na^+ transport in glycophytic plants: what we know and would like to know. *Plant, Cell & Environment*, *33*(4), 612-626.

Czarnocka, W., & Karpiński, S. (2018). Friend or foe? Reactive oxygen species production, scavenging and signaling in plant response to

environmental stresses. *Free Radical Biology and Medicine*, *122*, 4-20.

David, A., Yadav, S., & Bhatla, S. C. (2010). Sodium chloride stress induces nitric oxide accumulation in root tips and oil body surface accompanying slower oleosin degradation in sunflower seedlings. *Physiologia Plantarum, 140(4),* 342-354.

David, A., Yadav, S., Baluška, F., & Bhatla, S. C. (2015). Nitric oxide accumulation and protein tyrosine nitration as a rapid and long-distance signalling response to salt stress in sunflower seedlings. *Nitric Oxide*, *50*, 28-37.

Dezar, C. A., Fedrigo, G. V., & Chan, R. L. (2005). The promoter of the sunflower HD-Zip protein gene Hahb4 directs tissue-specific expression and is inducible by water stress, high salt concentrations and ABA. *Plant Science*, *169*(2), 447-456.

Di Caterina, R., Giuliani, M. M., Rotunno, T., De Caro, A., & Flagella, Z. (2007). Influence of salt stress on seed yield and oil quality of two sunflower hybrids. *Annals of Applied Biology*, *151*(2), 145-154.

Dong, W., Chen, J., Zhang, B., Tian, Y., & Zhang, W. (2011). Responses of biomass growth and grain yield of midseason rice to the anticipated warming with FATI facility in East China. *Field Crops Research*, *123*(3), 259-265.

Ebeed, H. T., Hassan, N. M., Keshta, M. M., & Hassanin, O. S. (2019). Comparative analysis of seed yield and biochemical attributes in different sunflower genotypes under different levels of irrigation and salinity. *Egyptian Journal of Botany*, *59*(2), 339-355.

Ebrahimi, R., & Bhatla, S. C. (2012). Ion distribution measured by electron probe X-ray microanalysis in apoplastic and symplastic pathways in root cells in sunflower plants grown in saline medium. *Journal of biosciences*, *37*, 713-721.

Edelist, C., Raffoux, X., Falque, M., Dillmann, C., Sicard, D., Rieseberg, L. H., & Karrenberg, S. (2009). Differential expression of candidate salt-tolerance genes in the halophyte Helianthus paradoxus and its glycophyte progenitors H. annuus and H. petiolaris (Asteraceae). *American Journal of Botany*, *96*(10), 1830-1838.

FAO (Food and Agriculture Organization) Rome. 2016. http://faostat.fao.org/.

Farooq, M., Gogoi, N., Hussain, M., Barthakur, S., Paul, S., Bharadwaj, N., ... & Siddique, K. H. (2017). Effects, tolerance mechanisms and management of salt stress in grain legumes. *Plant Physiology and Biochemistry*, *118*, 199-217.

FDA. 2018. Available online: https://www.food navigators. Com/ Article/2018/11/19/FDA approves qualified health claim for high oleic oils and reduced risk of coronary heart disease (accessed on 27 September 2022).

Fernández-Martínez, J. M., Pérez-Vich, B., & Velasco, L. (2010). Sunflower. *Oil crops*, 155-232.

Flagella, Z., Giuliani, M. M., Rotunno, T., Di Caterina, R., & De Caro, A. (2004). Effect of saline water on oil yield and quality of a high oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrid. *European Journal of Agronomy*, *21*(2), 267-272.

Giannini, V., Maucieri, C., Vamerali, T., Zanin, G., Schiavon, S., Pettenella, D. M., ... & Borin, M. (2022). Sunflower: From Cortuso's Description (1585) to Current Agronomy, Uses and Perspectives. *Agriculture*, *12*(12), 1978.

Gogna, M., & Bhatla, S. C. (2019). Biochemical mechanisms regulating salt tolerance in sunflower. *Plant Signaling & Behavior*, *14*(12), 1670597.

Gogna, M., Choudhary, A., Mishra, G., Kapoor, R., & Bhatla, S. C. (2020). Changes in lipid composition in response to salt stress and its possible interaction with intracellular Na^+-K^+ ratio in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Environmental and Experimental Botany*, *178*, 104147.

González-Fontes, A., Navarro-Gochicoa, M. T., Ceacero, C. J., Herrera-Rodríguez, M. B., Camacho-Cristóbal, J. J., & Rexach, J. (2017). Understanding calcium transport and signaling, and its use efficiency in vascular plants. In *Plant Macronutrient Use Efficiency* (pp. 165-180). Academic Press.

Habibi, N., Darvishzadeh, R., & Abdollahi Mandoulakani, B. (2020). Studying the expression pattern of PMP3 and dehydrin genes in AS5305 and 9CSA3 oily sunflower lines under salt stress. *Journal of Crop Breeding*, *12*(35), 225-237.

Hafeez, A., Arshad-Ullah, M., Rasheed, M., Mahmood, I. A., Hyder, S. I., Aamir, S. S., ... & Mahmood, T. (2017). Effect of soil salinity on germination and growth of sunflower (Helianthus annuus L.) cultivars. *J Innov Bio-Res*, *1*, 46-51.

Hajjar, R., & Hodgkin, T. (2007). The use of wild relatives in crop improvement: a survey of developments over the last 20 years. *Euphytica*, *156*, 1-13.

Hameed, M., T. Nawaz, M. Ashraf, N. Naz, R. Batool, M.S.A. Ahmad, and A. Riaz, 2013. Physioanatomical adaptations in response to salt

stress in Sporobolus arabicus (*Poaceae*) from the Salt Range, Pakistan. *Turkish Journal of Botany, 37*, 715– 724.

Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Fujita, M., Ahmad, P., Chandna, R., Prasad, M. N. V., & Ozturk, M. (2013). Enhancing plant productivity under salt stress: relevance of poly-omics. *Salt Stress in Plants: Signalling, Omics and Adaptations*, 113-156.

Heidari, A., Toorchi, M., Bandehagh, A., & Shakiba, M. R. (2011). Effect of NaCl Stress on Growth, Water Relations, Organic and Inorganic Osmolytes Accumulation in Sunflower (Helianthus annuus L.) Lines. *Universal Journal of Environmental Research & Technology*, *1*(3).

Hilli, H. J. (2021). Review on genetics and breeding of sunflower (*Helianthus annuus* L.).

Hoseinpour, F., Darvishzadeh, R., & Abdollahi, B. (2019). Study on the expression of transcription factors WRKY and AP2Domain in oily sunflower under salt stress. *Genetic Engineering and Biosafety Journal*, *8*(2), 178-188.

Hryvusevich, P., Navaselsky, I., Talkachova, Y., Straltsova, D., Keisham, M., Viatoshkin, A., ... & Demidchik, V. (2021). Sodium influx and potassium efflux currents in sunflower root cells under high salinity. *Frontiers in Plant Science*, *11*, 613936.

Hussain, M. K., & Rehman, O. U. (1993). *Breeding sunflower for salt tolerance: physiological basis for salt tolerance in sunflower (Helianthus annus L.)*.

Hussain, M., Farooq, M., Shehzad, M., Khan, M. B., Wahid, A., & Shabir, G. (2012). Evaluating the performance of elite sunflower hybrids under saline conditions. *Int. J. Agric. Biol*, *14*(1), 131-135.

Hussain, S., Shaukat, M., Ashraf, M., Zhu, C., Jin, Q., & Zhang, J. (2019). Salinity stress in arid and semi-arid climates: Effects and management in field crops. *Climate Change and Agriculture*, *13*.

Iqbal, A., Iftikhar, I. I., Nawaz, H., & Nawaz, M. (2014). Role of proline to induce salinity tolerance in Sunflower (*Helianthus annus* L.). *Science Technology and Development, 33(2)*, 88-93.

Jabeen, N., & Ahmad, R. (2012). Improving tolerance of sunflower and safflower during growth stages to salinity through foliar spray of nutrient solutions. *Pakistan Journal of Botany*, *44(2)*, 563-572.

Jain, P., & Bhatla, S. C. (2014). Signaling role of phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidase (PHGPX) accompanying sensing of NaCl stress in etiolated sunflower seedling cotyledons. *Plant Signaling & Behavior*, *9*(12), e977746.

Kamran, M., Xie, K., Sun, J., Wang, D., Shi, C., Lu, Y., ... & Xu, P. (2020). Modulation of growth performance and coordinated induction of ascorbate-glutathione and methylglyoxal detoxification systems by salicylic acid mitigates salt toxicity in choysum (*Brassica parachinensis* L.). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *188*, 109877.

Katerji, N., Van Hoorn, J. W., Hamdy, A., Karam, F., & Mastrorilli, M. (1994). Effect of salinity on emergence and on water stress and early seedling growth of sunflower and maize. *Agricultural Water Management*, *26*(1-2), 81-91.

Kaur, H., & Bhatla, S. C. (2016). Melatonin and nitric oxide modulate glutathione content and glutathione reductase activity in sunflower seedling cotyledons accompanying salt stress. *Nitric Oxide*, *59*, 42-53.

Kaur, H., Mukherjee, S., Baluska, F., & Bhatla, S. C. (2015). Regulatory roles of serotonin and melatonin in abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signaling & Behavior*, *10*(11), e1049788.

Kaur, S., Samota, M. K., Choudhary, M., Choudhary, M., Pandey, A. K., Sharma, A., & Thakur, J. (2022). How do plants defend themselves against pathogens-Biochemical mechanisms and genetic interventions. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, *28*(2), 485-504.

Kaya, Y. (2017). The utilizing from genetic diversity of sunflower wild species for abiotic stress. In: *International Conference* (Vol. 135).

Keisham, M., Mukherjee, S., & Bhatla, S. C. (2018). Mechanisms of sodium transport in plants—progresses and challenges. *International Journal of Molecular Sciences*, *19*(3), 647.

Khan, H. A., Siddique, K. H., & Colmer, T. D. (2017). Vegetative and reproductive growth of salt-stressed chickpea are carbon-limited: sucrose infusion at the reproductive stage improves salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, *68*(8), 2001-2011.

Khan, M. I. R., Iqbal, N., Masood, A., Per, T. S., & Khan, N. A. (2013). Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation. *Plant Signaling & Behavior*, *8*(11), e26374.

Kumari, A., Kapoor, R., & Bhatla, S. C. (2019). Nitric oxide and light co-regulate glycine betaine homeostasis in sunflower seedling cotyledons by modulating betaine aldehyde dehydrogenase

transcript levels and activity. *Plant Signaling & Behavior*, *14*(11), 1666656.

Lai, Z., Livingstone, K., Zou, Y., Church, S. A., Knapp, S. J., Andrews, J., & Rieseberg, L. (2005). Identification and mapping of SNPs from ESTs in sunflower. *Theoretical and Applied Genetics*, *111*, 1532-1544.

Lexer, C., Lai, Z., & Rieseberg, L. H. (2004). Candidate gene polymorphisms associated with salt tolerance in wild sunflower hybrids: implications for the origin of Helianthus paradoxus, a diploid hybrid species. *New Phytologist, 161(1)*, 225-233.

Lexer, C., Welch, M., Durphy, J. L., & Rieseberg, L. H. (2003). Natural selection for salt tolerance QTL in wild sunflower hybrids: implications for the origin of *Helianthus paradoxus*, a homoploid hybrid species. *Mol Ecol*, *12*, 1225-1235.

Li, J., Liu, A., Najeeb, U., Zhou, W., Liu, H., Yan, G., ... & Xu, L. (2021). Genome-wide investigation and expression analysis of membrane-bound fatty acid desaturase genes under different biotic and abiotic stresses in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *International Journal of Biological Macromolecules*, *175*, 188-198.

Li, J., Liu, H., Yang, C., Wang, J., Yan, G., Si, P., ... & Xu, L. (2020). Genome-wide identification of MYB genes and expression analysis under different biotic and abiotic stresses in Helianthus annuus L. *Industrial Crops and Products*, *143*, 111924.

Li, W., Zeng, Y., Yin, F., Wei, R., & Mao, X. (2021). Genome-wide identification and comprehensive analysis of the NAC transcription factor family in sunflower during salt and drought stress. *Scientific reports*, *11*(1), 19865

Li, W., Zhang, H., Zeng, Y., Xiang, L., Lei, Z., Huang, Q., ... & Cheng, Q. (2020). A salt tolerance evaluation method for sunflower (*Helianthus annuus* L.) at the seed germination stage. *Scientific Reports*, *10*(1), 1-9.

Lisanti, S., Carbacos, J. M., Hall, A. J., & Chimenti, C. (2012, February). Influence of water deficit and cano-py senescene pattern on sunflower root functionality during the grain-filling phase. In *Proc. 18th Intl. Sunflower Conf., Mar del Plata & Balcarce, Argentina* (p. 120).

Liu, J., Dong, X. X., Zhao, Z. K., Sun, H. R., & Yu, L. X. (2023). Analysis of sunflower DNA methylation in response to salt and alkali stresses based on methylation-sensitive amplified polymorphisms. *Current Plant Biology*, *34*, 100282.

Luo, Q., Yu, B., & Liu, Y. (2005). Differential sensitivity to chloride and sodium ions in seedlings of Glycine max and G. soja under NaCl stress. *Journal of Plant Physiology*, *162*(9), 1003-1012.

Maia, F. M. D. A., Costa, A. C., de Castro, J. N., Megguer, C. A., & Soares, F. A. L. (2016). Photosynthesis and water relations of sunflower cultivars under salinity conditions. *Afr. J. Agric. Res*, *11*(30), 2817-2824.

Makavitskaya, M., Svistunenko, D., Navaselsky, I., Hryvusevich, P., Mackievic, V., Rabadanova, C., ... & Demidchik, V. (2018). novel roles of ascorbate in plants: induction of cytosolic Ca2+ signals and efflux from cells via anion channels. *Journal of Experimental Botany*, *69*(14), 3477-3489.

Mansour, M. M. F. (2023). Role of vacuolar membrane transport systems in plant salinity tolerance. *Journal of Plant Growth Regulation*, *42*(3), 1364-1401

Mathias, J. D., Alzina, A., Grédiac, M., Michaud, P., Roux, P., De Baynast, H., ... & Wei, W. (2015). Upcycling sunflower stems as natural fibers for biocomposite applications. *BioResources*, *10*(4), 8076-8088.

Meena, H. N., & Yadav, R. S. (2018). Effects of Reusing Peanut Seeds Grown in Saline Irrigation Water on Yield Attributes and Quality Traits. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, *144*(3), 04018002.

Meena, H. N., Yadav, R. S., Jain, N. K., & Meena, M. S. (2022). Sodium accumulation trend in the different quality seed, cultivars, and yield potential of peanut under salinity stress. *Journal of Plant Nutrition*, *45*(20), 3129-3144.

Miladinović, D., Hladni, N., Radanović, A., Jocić, S., & Cvejić, S. (2019). Sunflower and climate change: possibilities of adaptation through breeding and genomic selection. *Genomic Designing of Climate-Smart Oilseed Crops*, 173-238.

Miller, J. F. (1995). Inheritance of salt tolerance in sunflower. *Helia*, *18*, 9-16.

Miller, J. F., & Fick, G. N. (1997). The genetics of sunflower. *Sunflower technology and production*, *35*, 441-495 .

Miller, J. F., & Seiler, G. J. (2003). Registration of five oilseed maintainer (HA 429-HA 433) sunflower germplasm lines. *Crop Science*, *43*(6), 2313.

Min, K., Liu, B., Lee, S. R., & Arora, R. (2021). Supplemental calcium improves freezing tolerance of spinach (*Spinacia oleracea* L.) by mitigating

membrane and photosynthetic damage, and bolstering anti-oxidant and cell-wall status. *Scientia Horticulturae*, *288*, 110212.

Morsali Aghajari, F., Darvishzadeh, R., & Gholami, G. (2020a). The effect of salt stress on morphological traits and electrophoresis pattern of proteins in recombinant inbred lines population of oilseed sunflower derived from PAC2× RHA266 cross. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, *13*(2), 583-600.

Morsali Aghajari, F., Darvishzadeh, R., & Razi, M. (2020b). The effects of sodium chloride stress on some biochemical characteristics and antioxidative enzymes activities in two sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotypes. *Journal of Plant Molecular Breeding*, *8*(2), 10-20.

Morsali Aghajari, F., Darvishzadeh, R., Hatami Maleki, H., Barin, M., & Hatamnia, A. A. (2015). Investigation on the reaction of sunflower recombinant inbred lines to NaCl stress at seedling stage. *Applied Soil Research*, *2*(2), 77-91.

Morsali Aghajari, F., Darvishzadeh, R., Hatami Maleki, H., Gholinezhad, E., & Kalantar, A. (2019). Selection of salinity tolerant lines of sunflower using some physiological characteristics. *Journal of Crop Breeding*, *11*(31), 185-195.

Moustafa-Farag, M., Elkelish, A., Dafea, M., Khan, M., Arnao, M. B., Abdelhamid, M. T., ... & Ai, S. (2020). Role of melatonin in plant tolerance to soil stressors: salinity, pH and heavy metals. *Molecules*, *25*(22), 5359.

Mukherjee, S., & Bhatla, S. C. (2014). A novel fluorescence imaging approach to monitor salt stress-induced modulation of ouabain-sensitive ATPase activity in sunflower seedling roots. *Physiologia Plantarum*, *150*(4), 540-549.

Mukherjee, S., David, A., Yadav, S., Baluška, F., & Bhatla, S. C. (2014). Salt stress-induced seedling growth inhibition coincides with differential distribution of serotonin and melatonin in sunflower seedling roots and cotyledons. *Physiologia Plantarum*, *152*(4), 714-728.

Mukherjee, S., Kalra, G., & Bhatla, S. C. (2022). Trifluoperazine (TFP)-mediated fluorescence imaging approach reveals a probable calmodulin (CaM)-independent calcium signaling accompanying differential protein phosphorylation in NaCl-stressed sunflower seedlings (Helianthus annuus L. var. KBSH44). *South African Journal of Botany*, *150*, 596-606.

Mushke, R., Yarra, R., & Kirti, P. B. (2019). Improved salinity tolerance and growth performance in transgenic sunflower plants via ectopic expression of a wheat antiporter gene (TaNHX2). *Molecular Biology Reports*, *46*(6), 5941-5953.

Mutlu, F. A. T. M. A., & Bozcuk, S. (2005). Effects of salinity on the contents of polyamines and some other compounds in sunflower plants differing in salt tolerance. *Russian Journal of Plant Physiology*, *52*, 29-34.

Nawaz, K., Hussain, K., Majeed, A., Khan, F., Afghan, S., & Ali, K. (2010). Fatality of salt stress to plants: Morphological, physiological and biochemical aspects. *African Journal of Biotechnology*, *9*(34).

Nejadalimoradi, H. A. V. V. A., Nasibi, F. A. T. E. M. E. H., Kalantari, K. M., & Zanganeh, R. O. Y. A. (2014). Effect of seed priming with L-arginine and sodium nitroprusside on some physiological parameters and antioxidant enzymes of sunflower plants exposed to salt stress. *Agric Commun*, *2*(1), 23-30.

Noreen, S., & Ashraf, M. (2008). Alleviation of adverse effects of salt stress on sunflower (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of salicylic acid: growth and photosynthesis. *Pak. J. Bot*, *40*(4), 1657-1663.

Noreen, S., Faiz, S., Akhter, M. S., & Shah, K. H. (2019). Influence of foliar application of osmoprotectants to ameliorate salt stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Sarhad J. Agric*, *35*, 1316-1325.

Parsons, S., Raikova, S., & Chuck, C. J. (2020). The viability and desirability of replacing palm oil. *Nature Sustainability*, *3*(6), 412-418.

Pilorgé, E. (2020). Sunflower in the global vegetable oil system: situation, specificities and perspectives. *OCL*, *27*, 34.

Pisoschi, A. M., & Pop, A. (2015). The role of antioxidants in the chemistry of oxidative stress: A review. *European Journal of Medicinal Chemistry*, *97*, 55-74.

Prakash, A. H., Vajranabhaiah, S. N., & Reddy, P. C. (1993). Effect of salt stress on callus development from hypocotyl segments of sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotypes.

Ramadan, A. A., Abd Elhamid, E. M., & Sadak, M. S. (2019). Comparative study for the effect of arginine and sodium nitroprusside on sunflower plants grown under salinity stress conditions. *Bulletin of the National Research Centre*, *43*(1), 1-12.

Rasool, S., Hameed, A., Azooz, M. M., Siddiqi, T. O., & Ahmad, P. (2013). Salt stress: causes, types

and responses of plants. *Ecophysiology and Responses of Plants Under Salt Stress*, 1-24.

Rauf, S., Shahzad, M., Teixeira da Silva, J. A., & noorka, I. R. (2012). Biomass partitioning and genetic analyses of salinity tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Crop Science and Biotechnology*, *15*, 205-217.

Rong, M., Cheng, W., Qing, M., Peichen, H. O. U., & Xiaodong, W. A. N. G. (2017). Ion response of sunflower at sprouting stage to mixed salt stress. *中国生态农业学报 (中英文)*, *25*(5), 720-729.

Saadia, M., Jamil, A., Ashraf, M., & Akram, N. A. (2013). Comparative study of SOS2 and a novel PMP3-1 gene expression in two sunflower (Helianthus annuus L.) lines differing in salt tolerance. *Applied biochemistry and biotechnology*, *170*, 980-987.

Sachdev, S., Ansari, S. A., Ansari, M. I., Fujita, M., & Hasanuzzaman, M. (2021). Abiotic stress and reactive oxygen species: Generation, signaling, and defense mechanisms. *Antioxidants*, *10*(2), 277.

Sarkar, S., Khatun, M., Era, F. M., Islam, A. K. M., Anwar, M., Danish, S., ... & Islam, A. K. M. (2021). Abiotic stresses: Alteration of composition and grain quality in food legumes. *Agronomy*, *11*(11), 2238.

Seiler, G. J. (1983). Evaluation of wild sunflower species for potential drought tolerance. In *Proc. 5th Sunflower Research Workshop, Fargo, ND, USA, January* (Vol. 26).

Seiler, G. J. (2012). Utilization of wild Helianthus species in sunflower breeding. *Sunflower genetics and breeding international monogram. Novi Sad, Serbia: Serbian Academy of Sciences and Arts*, 355-413.

Seiler, G. J., Qi, L. L., & Marek, L. F. (2017). Utilization of sunflower crop wild relatives for cultivated sunflower improvement. *Crop Science*, *57*(3), 1083-1101.

Shahbaz, M., Ashraf, M., Akram, N. A., Hanif, A., Hameed, S., Joham, S., & Rehman, R. (2011). Salt-induced modulation in growth, photosynthetic capacity, proline content and ion accumulation in sunflower (Helianthus annuus L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, *33*, 1113-1122.

Shan, F., Wu, Y., Du, R., Yang, Q., Liu, C., Wang, Y., ... & Chen, Y. (2023). Evolutionary analysis of the OSCA gene family in sunflower (Helianthus annuus L) and expression analysis under NaCl stress. PeerJ, 11, e15089

Sharifi Alishah, M., Darvishzadeh, R., Ahmadabadi, M., Piri Kashtiban, Y., & Hasanpur, K. (2022). Identification of differentially expressed genes in salt-tolerant oilseed sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotype by RNA sequencing. *Molecular Biology Reports*, *49*(5), 3583-3596.

Shtereva, L., Vassilevska-Ivanova, R., Kartzeva, T., & Kraptchev, B. (2015). Salt tolerance of two sunflower genotypes: Helianthus annuusand interspecific line *Helianthus anuus*× *Helianthus mollis*. *Genetics and Plant Physiology*, *5*(1), 61-73.

Singh, B. (2006). Plant Breeding: Principles and Methods. Kalyani. In: New Delhi Publisher, India.

Singh, B.D., 2000. Plant breeding-principles and methods. Kalyani Publishers. Ludhiana, New Delhi, noida, India, pp. 1-896.

Singh, N., & Bhatla, S. C. (2018). Nitric oxide regulates lateral root formation through modulation of ACC oxidase activity in sunflower seedlings under salt stress. *Plant Signaling & Behavior*, *13*(5), e1473683.

Singh, N., & Bhatla, S. C. (2019). Hemoglobin as a probe for estimation of nitric oxide emission from plant tissues. *Plant Methods*, *15(1)*, 1-8.

Singh, N., Bhatla, S. C., & Demidchik, V. (2019). Plants and human beings engage similar molecular crosstalk with nitric oxide under stress conditions. *Functional Plant Biology*, *46*(8), 695-701.

Singh, N., Jain, P., Kaur, H., Arora, D., Mukherjee, S., & Bhatla, S. C. (2015). Understanding the salt tolerance mechanisms in sunflower seedlings. *Advances in Plant Sciences and Biotechnology*, 164.

Škorić, D. (1992). Achievements and future directions of sunflower breeding. *Field Crops Research*, *30*(3-4), 231-270.

Škorić, D. (2009). Sunflower breeding for resistance to abiotic stresses/mejoramiento de girasol por resistencia a estreses abióticos/sélection du tournesol pour la résistance aux stress abiotiques. *Helia*, *32*(50), 1-16.

Škorić, D. (2016). Sunflower breeding for resistance to abiotic and biotic stresses. In *Abiotic and biotic stress in plants-recent advances and future perspectives*. IntechOpen.

Škorić, D., & Jocić, S. (2004). Achievements of sunflower breeding at the IFVC in novi Sad. In *Proceedings, 16th International Sunflower Conference, 29 August-2 September 2004, Fargo, North Dakota, USA* (Vol. 2, pp. 451-458). Paris: International Sunflower Association.

Škorić, D., Seiler, G. J., Liu, Z., Jan, C., Miller, J., & Laurence, C. (2012). Sunflower genetics and

breeding. *International monography. Novi Sad: Serbian academy of Sciences and Arts*.

Song, H., Fu, X., Li, J., Niu, T., Shen, J., Wang, X., ... & Liu, A. (2022). Phylogenetic analysis and expression profiles of jasmonate ZIM-domain gene family provide insight into abiotic stress resistance in sunflower. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 1010404.

Sun, R., Zhang, Y., Guo, S., Yu, H., Li, S., Nie, H., & An, Y. (2021). Cloning and expression analysis of a salt-stress-induced HD-Zip transcription factor HB-12 from sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Molecular Plant Breeding*, *12*.

Taher, M., Beyaz, R., Javani, M., Gürsoy, M., & Yıldız, M. (2018). Morphological and biochemical changes in response to salinity in sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars.

Tailor, A., Tandon, R., & Bhatla, S. C. (2019). Nitric oxide modulates polyamine homeostasis in sunflower seedling cotyledons under salt stress. *Plant Signaling & Behavior*, *14*(11), 1667730.

Tang, S., Kishore, V. K., & Knapp, S. J. (2003). PCR-multiplexes for a genome-wide framework of simple sequence repeat marker loci in cultivated sunflower. *Theoretical and Applied Genetics*, *107*, 6-19.

Tavakkoli, E., Rengasamy, P., & McDonald, G. K. (2010). High concentrations of Na+ and Cl–ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of *Faba bean* under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, *61*(15), 4449-4459.

Temme, A. A., Kerr, K. L., & Donovan, L. A. (2019). Vigour/tolerance trade-off in cultivated sunflower (*Helianthus annus* L.) response to salinity stress is linked to leaf elemental composition. *Journal of Agronomy and Crop Science*, *205*(5), 508-518.

Temme, A. A., Kerr, K. L., Masalia, R. R., Burke, J. M., & Donovan, L. A. (2020). Key traits and genes associate with salinity tolerance independent from vigor in cultivated sunflower. *Plant Physiology*, *184*(2), 865-880.

Tishchenko, O. M., Komisarenko, A. G., Mykhalska, S. I., Sergeeva, L. E., Adamenko, N. I., Morgun, B. V., & Kochetov, A. V. (2014). Agrobacterium-mediated transformation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in vitro and in planta using LBA4404 strain harboring binary vector pBi2E with dsRNA-suppressor of proline dehydrogenase gene. *Cytology and Genetics*, *48*, 218-226.

Tsai, Y. C., Chen, K. C., Cheng, T. S., Lee, C., Lin, S. H., & Tung, C. W. (2019). Chlorophyll fluorescence analysis in diverse rice varieties reveals the positive correlation between the seedlings salt tolerance and photosynthetic efficiency. *BMC Plant Biology*, *19*, 1-17.

Umar, M., & Siddiqui, Z. S. (2018). Physiological performance of sunflower genotypes under combined salt and drought stress environment. *Acta Botanica Croatica*, *77*(1), 36-44.

Umar, M., Uddin, Z., & Siddiqui, Z. S. (2019). Responses of photosynthetic apparatus in sunflower cultivars to combined drought and salt stress. *Photosynthetica*, *57*(2), 627-639.

Vilvert, E., Lana, M., Zander, P., & Sieber, S. (2018). Multi-model approach for assessing the sunflower food value chain in Tanzania. *Agricultural Systems*, *159*, 103-110.

Wahid, A., Masood, I., & Rasul, E. (1999). Phenotypic flexibility as marker of sodium chloride tolerance in sunflower genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, *42*(2), 85-94.

Welch, M. E., & Rieseberg, L. H. (2002). Habitat divergence between a homoploid hybrid sunflower species, Helianthus paradoxus (*Asteraceae*), and its progenitors. *American Journal of Botany*, *89*(3), 472-478.

Wen-Zhi, Z. E. N. G., Chi, X. U., Jing-Wei, W. U., HUANG, J. S., Qiang, Z. H. A. O., & Mou-Song, W. U. (2014). Impacts of salinity and nitrogen on the photosynthetic rate and growth of sunflowers (*Helianthus annuus* L.). *Pedosphere*, *24*(5), 635-644.

Xu, Z., Marowa, P., Liu, H., Du, H., Zhang, C., & Li, Y. (2020). Genome-wide identification and analysis of P-type plasma membrane H+-ATPase sub-gene family in sunflower and the role of HHA4 and HHA11 in the development of salt stress resistance. *Genes*, *11*(4), 361.

Yasmeen, T., Ahmad, A., Arif, M. S., Mubin, M., Rehman, K., Shahzad, S. M., & Wijaya, L. (2020). Biofilm forming rhizobacteria enhance growth and salt tolerance in sunflower plants by stimulating antioxidant enzymes activity. *Plant Physiology and Biochemistry*, *156*, 242-256.

Zhao, D., Yu, Y., Shen, Y., Liu, Q., Zhao, Z., Sharma, R., & Reiter, R. J. (2019). Melatonin synthesis and function: evolutionary history in animals and plants. *Frontiers in Endocrinology*, *10*, 249.