تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد دوازدهم، شماره دوم، تابستان ۱۳۹۸
۵۷۹-۵۸۸
http://dx.doi.org/10.22077/escs.2018.1328.1274

مقایسه مقدار کلروفیل ارقام گندم (*Triticum aestivum* L.) متفاوت ازلحاظ غلظت سدیم اندام هوایی تحت تنش شوری

وحید اطلسی پاک[1*]، امید بهمنی[2]
۱. استادیار گروه کشاورزی دانشگاه پیام نور، تهران، ایران
۲. استادیار گروه علوم و مهندسی آب، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا، همدان

تاریخ دریافت: ۹۶/۱۱/۵؛ تاریخ پذیرش: ۹۶/۱۱/۲۹

چکیده

به‌منظور بررسی اثرات دفع سدیم بر مقدار کلروفیل و تولید ماده خشک، سه رقم گندم نان (کویر، مهدوی و تجن) متفاوت ازلحاظ تحمل شوری و تجمع سدیم در دو سطح شوری صفر و ۱۵۰ میلی مولار در شرایط هیدروپونیک در گلخانه در سال ۱۳۹۵ کشت شدند. شوری سبب کاهش عملکرد دانه، وزن خشک اندام هوایی، نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی و مقدار کلروفیل و نیز افزایش مقدار سدیم اندام هوایی در مقایسه با شاهد شد. پتاسیم اندام هوایی در این آزمایش تحت تأثیر شوری قرار نگرفت. تحت تنش شوری غلظت سدیم اندام هوایی در رقم کویر بیشتر از مهدوی و تجن بوده و ارتباطی بین دفع سدیم و میزان تحمل به شوری در این ارقام مشاهده نشد. میزان سدیم اندام هوایی در رقم مهدوی پایین‌تر از دو رقم دیگر بود. مقدار کلروفیل تحت تنش شوری ۱۵۰ میلی مولار، بیشترین کاهش را در رقم تجن و به مقدار ۷۵ درصد از خود نشان داد. علی‌رغم مقدار بیشتر کلروفیل در رقم کویر، کاهش عملکرد (۴۰ درصد) و وزن خشک اندام هوایی (۳۷ درصد) در هر سه رقم به‌طور تقریباً یکسان اتفاق افتاد. نتایج نشان داد رقم کویر بیشترین توانایی را در تحمل غلظت‌های بالای سدیم در برگ‌ها از خود نشان داد. غلظت سدیم اندام هوایی در ارقام مختلف تحت تنش شوری متفاوت بوده درصورتی‌که کاهش عملکرد دانه و وزن خشک اندام هوایی به نسبت تقریباً یکسان کاهش یافت؛ بنابراین به نظر می‌رسد اثر عمده شوری بر وزن خشک اندام هوایی و عملکرد عمدتاً به دلیل اثرات اسمزی املاح باشد نه به دلیل اثرات ویژه یونی در گیاه.

واژه‌های کلیدی: **اثرات اسمزی، عملکرد، دفع سدیم، وزن خشک اندام هوایی**

مقدمه

توانایی گندم در نگهداری غلظت‌های پایین سدیم در اندام هوایی تحت شرایط شوری با بهبود رشد در گیاه مرتبط است و این شرایط منجر به تحمل شوری در این گیاه می‌گردد (Xu et al., 2017). در سطوح بالای شوری تحمل گیاه بستگی به توانایی دفع سدیم از اندام هوایی و ریشه‌ها و تحمل غلظت‌های بالای شوری در برگ‌ها دارد (Munns et al., 2016). کاهش جذب دی‌اکسید کربن به دلیل بستن روزنه‌ها در مراحل اولیه تنش شوری موجب کاهش فتوسنتز می‌گردد (Chaves et al., 2009)، اما برخی محققین معتقدند تحت تنش شوری، در اغلب گیاهان زراعی فتوسنتز متناسب با افزایش غلظت دی‌اکسید کربن افزایش نمی‌یابد و این نشان‌دهنده این است که اجزاء غیر روزنه‌ای متأثر از تنش شوری موجب کاهش فتوسنتز می‌گردد (Bose et al., 2017). در برخی از ارقام گندم میزان تحمل به شوری دارای ارتباطی منفی با تجمع سدیم در برگ‌ها است (Munns et al., 2012) اما در برخی دیگر غلظت سدیم برگ‌ها همیشه دارای ارتباط منفی با تحمل به شوری نبوده است و این نشان‌دهنده تنوع ژنتیکی در میزان تحمل سلول‌ها و بافت‌ها نسبت به سدیم است (Zhu et al., 2016).

* نگارنده پاسخگو: وحید اطلسی پاک. پست الکترونیک: v.atlassi@gmail.com

کاهش رشد گیاه در شرایط شور می‌تواند با کاهش فتوسنتز در واحد سطح برگ همراه باشد، بنابراین مقدار کلروفیل می‌تواند به‌عنوان شاخصی از پتانسیل فتوسنتز گیاه مورداستفاده قرار گیرد (Cuin et al., 2008; Flowers et al., 2015). از مقدار کلروفیل در سطوح مختلف شوری در برخی از تحقیقات به‌عنوان ملاک انتخاب به‌منظور تحمل به شوری در گندم استفاده شده است (Munns et al., 2006; Munns et al., 2016).

در گندم انتقال مقادیر پایین سدیم به اندام هوایی و نیز نسبت بالای پتاسیم به سدیم مرتبط با تحمل به شوری شناخته شده است (Byrt et al., 2014). تحمل بافت‌ها به افزایش سدیم یکی دیگر از مکانیسم‌های تحمل شوری در غلاتی مانند برنج (Faiyue et al., 2012) و گندم (Munns et al., 2006) است و گاهی ارقام متحمل گندم مقادیر بیشتری از سدیم را در بافت‌های خود نسبت به ارقام حساس تجمع می‌دهند (Zhu et al., 2016). مقادیر بالای سدیم در برگ‌ها می‌تواند موجب کاهش فعالیت فتوسنتزی گردد (Munns et al., 2006). حال با توجه به اینکه در ارقام متفاوت ازلحاظ تحمل به شوری، تحت تنش شوری اختلاف در آسیب وارده به برگ‌ها قبل از اختلاف در وزن خشک اندام هوایی آن‌ها پدیدار می‌گردد (Munns and James, 2011)، آیا تجمع کمتر سدیم در برگ‌ها و اندام هوایی که با تخریب کمتر کلروفیل همراه است (Cuin et al., 2010; Singh et al., 2014) می‌تواند به حفظ بیشتر کلروفیل منجر شده و از علائم اولیه اختلاف در عملکرد و وزن خشک اندام هوایی در ارقام متفاوت ازلحاظ تحمل به شوری محسوب گردد؟

کاهش رشد گیاه ازلحاظ تولید وزن خشک مقیاسی از فتوسنتز خالص در طول زمان است. البته کاهش رشد گیاه در شرایط شور می‌تواند به دلیل کاهش سطوح فتوسنتزی یا کاهش فتوسنتز در واحد سطح برگ باشد (James et al., 2008)؛ بنابراین مقدار کلروفیل در ارقام متفاوت ازلحاظ تحمل به شوری و تجمع سدیم اندام هوایی می‌تواند شاخصی برای فتوسنتز و تولید ماده خشک و عملکرد گیاه گندم قرار گیرد (Rivelli et al., 2002; Cuin et al., 2010).

هدف از انجام این تحقیق بررسی مقدار کلروفیل در ارقام متفاوت گندم ازلحاظ تجمع یون سدیم است تا مشخص گردد تأثیر شوری در این ارقام بر کلروفیل چگونه است ضمن اینکه مشخص گردد آیا می‌توان از آن به‌عنوان معیار اولیه اختلاف در وزن خشک اندام هوایی یا عملکرد استفاده نمود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال ۱۳۹۵ در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه پیام نور مرکز همدان به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار اجرا شد. فاکتورهای آزمایش شامل سه رقم گندم متفاوت ازلحاظ تجمع سدیم اندام هوایی شامل کویر، مهدوی و تجن و سطوح مختلف شوری (صفر و ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم) بود. پوستینی و همکاران (۲۰۰۴) گزارش کردند که این ارقام به ترتیب متحمل، متحمل و حساس می‌باشند. بذور سالم و هم‌اندازه و هم‌وزن توسط هیپوکلریت ۱% ضدعفونی شده و سپس در داخل گلدان‌ها (قطر ۱۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۲۵ سانتی‌متر) که حاوی مخلوطی از پرلایت، کوکوپیت و ورمیکولایت (به نسبت ۳:۳:۱) بودند کشت گردید. هر واحد آزمایشی شامل ۱۰ گلدان بود. تعداد نهایی بوته‌ها در هر گلدان ۴ و هر واحد آزمایشی شامل ۴۰ عدد بوته بود. گلدان‌های حاوی گیاهچه‌ها در درجه حرارت گلخانه و در محدوده دمایی بین ۲±۲۵ و ۲±۱۵ درجه سانتی‌گراد (به ترتیب روز و شب) با نور طبیعی نگهداری شدند. به‌منظور تهیه محلول‌های شوری از نمک کلرید سدیم (مرک) استفاده گردید. گلدان‌ها در ابتدا توسط آب شهری (۰/۵ دسی زیمنس بر متر) آبیاری شدند. پس از جوانه‌زنی گیاهان با غلظت کامل محلول هوگلند مورد آبیاری قرار گرفتند. برای اعمال شوری، ۲۵ میلی‌مولار کلرید سدیم به‌صورت روزانه مورداستفاده قرار گرفت تا به غلظت نهایی و موردنظر برسد. به‌منظور برآورد تغییرات هدایت الکتریکی زهکش گلدان‌ها، ظروفی جهت جمع‌آوری زهکش در زیر آن‌ها قرار داده شد و هدایت الکتریکی آن دو بار در هفته اندازه‌گیری گردید و هدایت الکتریکی محیط کشت با اضافه کردن آب خالص و یا محلول نمک به میزان مطلوب حفظ گردید. پس از توسعه کامل برگ دوم تنش شوری اعمال گردید. دوازده روز پس از اعمال تیمار شوری نمونه‌برداری شروع شد و هر ۴ روز یک‌بار به مدت ۴ هفته مقدار سدیم و کلروفیل ($a+b$) برگ سوم در ارقام مختلف موردانداز‌ه‌گیری قرار گرفت. مقدار کلروفیل ($a+b$) برگ ششم نیز از ۳۲ روز پس از اعمال شوری هر شش روز یک‌بار اندازه‌گیری شد.

به‌منظور اندازه‌گیری غلظت یون‌ها، بوته‌ها پس از تفکیک به ریشه و اندام هوایی و پس از شستشو با آب مقطر به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد در آون قرار داده شدند. اندازه‌گیری یون‌های سدیم و پتاسیم با استفاده از دستگاه نشر شعله‌ای (Jenway-PFP7) انجام گرفت

(Munns et al., 2010). کلروفیل a و b با استفاده از استون ۸۰ درصد استخراج‌شده و توسط دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت شد (Holden, 1967). وزن خشک اندام هوایی نیز پس از قرار گرفتن بوته‌ها به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه در آون توسط ترازوی دقیق موردانداز‌ه‌گیری قرار گرفت. در پایان فصل رشد نیز با استفاده از بوته‌های باقیمانده عملکرد دانه و وزن خشک اندام هوایی اندازه‌گیری شد. محاسبات آماری توسط نرم‌افزار SAS (نسخه ۹/۱) انجام گرفت و رسم نمودارها با استفاده از نرم‌افزار Excel انجام شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر شوری ۱۵۰ میلی‌مولار بر صفات وزن خشک اندام هوایی، سدیم اندام هوایی و نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی، عملکرد دانه، تعداد دانه و وزن هزار دانه در سطح یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۱ و ۲). بین ارقام نیز ازنظر صفات سدیم اندام هوایی و نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی، وزن خشک اندام هوایی ۱۱۹ روز پس از کاشت و وزن هزار دانه اختلاف معنی‌دار در سطح یک درصد وجود داشت. برهمکنش رقم و شوری ازنظر سدیم اندام هوایی و نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی معنی‌دار بود (جدول ۱ و ۲).

شوری در مقایسه با شاهد موجب کاهش وزن خشک اندام هوایی ۴۰ روز پس از کاشت به مقدار ۳۷ درصد و نیز در زمان برداشت (۱۱۹ روز پس از کاشت به مقدار ۳۴ درصد) گردید (جدول ۴). رقم کویر در شرایط شاهد بیشترین وزن خشک را نسبت به دو رقم دیگر داشت اما در شرایط شوری میزان کاهش وزن خشک اندام هوایی در هر سه رقم تقریباً مشابه بود، به‌طوری‌که رقم کویر، مهدوی و تجن به ترتیب کاهشی به میزان ۳۹، ۳۶ و ۳۸ درصد را ۴۰ روز پس از کاشت از خود نشان دادند. شوری از طریق اثرات اسمزی و اثرات ویژه یونی می‌تواند وزن خشک و عملکرد دانه در گیاه را تحت تأثیر قرار دهد (Munns et al., 2016). تنش اسمزی موجب کاهش تشکیل برگ‌ها شده اما اثرات ویژه یونی کارکرد و دوام برگ‌های بالغ را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Munns and Tester, 2008). در این آزمایش کاهش رشد به وجود آمده در ارقام مختلف به‌اندازه‌ای نیست که بتوان آن را با استفاده از تفاوت بین مقدار سدیم جذب‌شده در ارقام توجیه نمود. تفاوت بین سدیم اندام هوایی در ارقام مختلف در این آزمایش مؤید این نکته است که اثر شوری بر رشد اندام هوایی در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار عمدتاً به دلیل اثرات اسمزی املاح است. می‌توان گفت در سطوح بالای شوری (۱۵۰ میلی‌مولار)، به علت بالا بودن اثرات اسمزی حاصل از تنش نمی‌توان اثر مفید ناشی از تجمع پایین‌تر سدیم در اندام هوایی را تعیین کرد. کاهش رشد و وزن خشک اندام هوایی به دلیل اثرات اسمزی حاصل از تنش شوری در ارقام متفاوت ازلحاظ تحمل شوری در آزمایش‌های متعدد مورد تائید قرار گرفته است (Rahnama et al., 2011; Atlassi Pak and Bahmani, 2017).

جدول ۱. تجزیه واریانس مقادیر صفات اندازه‌گیری شده در ارقام مختلف گندم در شرایط شوری (۴۰ روز پس از اعمال شوری).

Table 1. Mean square analysis of variance of data for measured traits in wheat cultivars under salinity stress (40 days of salt treatment).

		Mean squares		میانگین مربعات	
Source of Variation	منابع تغییر	وزن خشک اندام هوایی Shoot dry weight	سدیم اندام هوایی Shoot Na^+	پتاسیم اندام هوایی Shoot K^+	نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی Shoot K^+/Na^+ ratio
Salinity (S)	شوری	6.05^{**}	3372204^{**}	156^{ns}	237^{**}
Cultivar (C)	رقم	0.28^{ns}	54290^{**}	1859^{ns}	2.77^{*}
S×C	شوری×رقم	0.03^{ns}	44255^{**}	1629^{ns}	2.45^{*}
Error	خطا	0.08	3761	618	0.49
CV (%)	ضریب تغییرات	*11.2*	*11.4*	*3.07*	*15.6*

^{ns}، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

ns: Non-significant, **,*:significant at 1% and 5% probability level respectively

جدول ۲. تجزیه واریانس مقادیر صفات اندازه‌گیری شده در ارقام مختلف گندم در شرایط شوری (۱۰۰ روز پس از اعمال شوری).

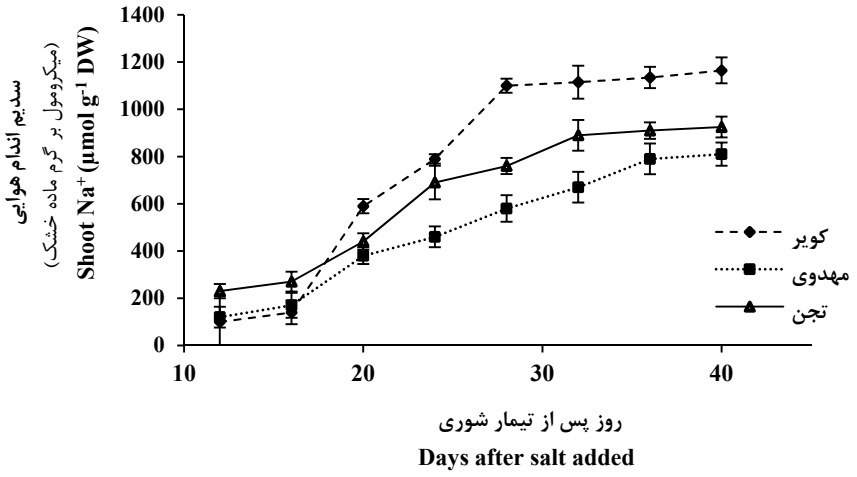
Table 2. Mean square analysis of variance of data for measured traits in wheat cultivars under salinity stress (100 days of salt treatment).

		Mean squares	میانگین مربعات		
Source of Variation	منابع تغییر	وزن خشک اندام هوایی Shoot dry weight	تعداد دانه در سنبله Grain number per ear	وزن هزار دانه 1000-Grain wt	عملکرد دانه Grain yield
Salinity (S)	شوری	13.9**	470**	440**	2.36**
Cultivar (C)	رقم	3.04**	32^{ns}	79.3**	0.04^{ns}
S×C	شوری×رقم	0.16^{ns}	4.2^{ns}	2.05^{ns}	0.008^{ns}
Error	خطا	0.21	14.1	7.05	0.05
CV%	ضریب تغییرات	*10.6*	*9.48*	*7.3*	*15.6*

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

ns: Non-significant, **,*: significant at 1% and 5% probability level respectively

روند تجمع سدیم اندام هوایی در هر سه رقم باگذشت زمان موردبررسی قرار گرفت (شکل ۱). از روز ۱۶ام افزایش تجمع سدیم مشاهده شد. در همه ارقام به وجود آمد. تفاوت بین ارقام ازلحاظ سدیم اندام هوایی بعد از روز ۲۰ مشهودتر بود (شکل ۱). چنانچه تا قبل از روز ۲۰ اختلاف زیادی بین ارقام مشاهده نشد اما با گذشت زمان مقدار سدیم اندام هوایی در رقم کویر بیش از رقم مهدوی و تجن افزایش یافت. غلظت سدیم اندام هوایی در رقم مهدوی از روز ۲۰ به بعد به مقدار قابل‌ملاحظه‌ای کمتر از دو رقم دیگر بود و رقم تجن از این نظر حد واسط ارقام کویر و مهدوی قرار داشت. چهل روز پس از کاشت مقدار سدیم اندام هوایی در تیمار شوری افزایش معنی‌داری نسبت به شاهد داشت (جدول ۳) و رقم کویر بیشترین مقدار را ازنظر سدیم اندام هوایی به خود اختصاص داد و اختلاف آن با دو رقم دیگر معنی‌دار بود (جدول ۵). رقم تجن نیز نسبت به رقم مهدوی سدیم بیشتری را (۱۴ درصد) در این مرحله در اندام هوایی خود تجمع داد و تفاوت آن‌ها معنی‌دار شد (جدول ۵). در این آزمایش از روز ۱۶ به بعد افزایشی ناگهانی در مقدار سدیم ارقام مختلف مشاهده شد و این افزایش در رقم کویر بیشتر بود. بررسی‌ها در مورد تغییرات غلظت سدیم با گذشت زمان در برگ‌های گندم نشان داده است که بعد از افزایشی ثابت در غلظت سدیم برگ‌ها، افزایشی چشمگیر و ناگهانی در غلظت این یون سمی اتفاق می‌افتد و



شکل ۱. غلظت سدیم اندام هوایی برگ سوم در ارقام مختلف گندم طی ۴۰ روز پس از اعمال تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار شوری. میله‌ها نشان‌دهنده خطای استاندارد می‌باشند.

Fig. 1. Na^+ concentration in leaf 3 of wheat cultivars for 40 days after 150 mM NaCl was added. Bars show the standard error.

دلیل آن را افزایش توانایی گیاه در کاهش انتقال سدیم به پهنک‌برگ‌های بالایی و جوان‌تر و حفظ آن در برگ‌های پیرتر عنوان نموده‌اند، به‌طوری‌که افزایش سدیم برگ‌های پایین‌تر با کاهشی در تجمع برگ‌های بالایی همراه است (Schachtman and Munns, 1992; Davenprt et al., 2005; Cuin et al., 2009). همچنین برگ‌های مسن می تواند به‌عنوان یکی از موانع مهم جهت جلوگیری از انتقال یون سدیم به برگ‌های جوان عمل نماید (Rahnama et al., 2011; Atlassi Pak and Bahmani, 2017). به نظر می‌رسد در این آزمایش رقم کویر تحمل بیشتری نسبت به غلظت‌های بالای سدیم داشت و به همین دلیل برخی محققین (Munns et al., 2016; Zhu et al., 2016) عقیده دارند که مقدار سدیم اندام هوایی در گندم همیشه با تحمل به شوری مرتبط نیست. بررسی مقدار سدیم اندام هوایی در ارقام متفاوت ازلحاظ تحمل به شوری در این آزمایش نشان داد میزان تحمل بافت‌ها به شوری می‌تواند تعیین‌کننده تحمل ارقام باشد.

جدول ۳. مقایسه میانگین صفات اندازه‌گیری شده در ارقام مختلف گندم در شرایط شوری (۴۰ روز پس از اعمال (شوری).
Table 3. Mean comparison of wheat cultivars under salinity stress (40 days of salt treatment).

Treatment	تیمار	وزن خشک اندام هوایی Shoot dry weight (g^{-1}plant)	سدیم اندام هوایی Shoot Na^+ ($\mu mol\ g^{-1}$ DW)	نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی Shoot K^+/Na^+ ratio
Salinity (mM)	**شوری (میلی‌مولار)**			
0	**0**	3.13[a]	101[a]	8.12[a]
150	**150**	1.97[b]	967[b]	0.85[b]
Cultivar	**رقم**			
Kavir	**کویر**	2.78	640[a]	3.89[b]
Mahdavi	**مهدوی**	2.53	456[b]	4.33[b]
Tajan	**تجن**	2.35	506[b]	5.23[a]

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.
Means values within a column followed by the same letter are not significantly different (p=0.05) according to the LSD test

جدول ۴. مقایسه میانگین صفات اندازه‌گیری شده در ارقام مختلف گندم در شرایط شوری (۱۰۰ روز پس از اعمال شوری).
Table 4. Mean comparison of wheat cultivars under salinity stress (100 days of salt treatment).

Treatment	تیمار	وزن خشک اندام هوایی Shoot dry weight (g^{-1}plant)	تعداد دانه در سنبله Grain number per ear	وزن هزار دانه 1000-Grain wt (g)	عملکرد دانه Grain yield (g^{-1} plant)
Salinity (mM)	**شوری (میلی‌مولار)**				
0	**0**	5.23[a]	44[a]	41[a]	1.84[a]
150	**150**	3.47[b]	34[b]	31[b]	1.12[b]
Cultivar	**رقم**				
Kavir	**کویر**	4.96[a]	38[a]	39[a]	1.56[a]
Mahdavi	**مهدوی**	4.53[a]	38[a]	37[a]	1.49[a]
Tajan	**تجن**	3.57[b]	42[a]	32[b]	1.39[a]

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.
Means values within a column followed by the same letter are not significantly different (p=0.05) according to the LSD test

پتاسیم اندام هوایی در ارقام مختلف تحت تأثیر شوری قرار نگرفت و در هر رقم اختلافی از این نظر بین شاهد و تیمار شوری ملاحظه نگردید. نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی در هر سه رقم تحت تیمار شوری دارای کاهش قابل‌ملاحظه و معنی‌داری در سطح یک درصد بود و این کاهش در رقم تجن بیش از دو رقم دیگر مشاهده شد. در این آزمایش مقدار این صفت در تیمار شوری اختلاف معنی‌داری در ارقام مختلف از خود نشان نداد (جدول ۵). تیمار شوری بر پتاسیم اندام هوایی در ارقام مختلف تأثیر معنی‌داری نداشت و مقدار آن در ارقام مختلف تفاوت قابل‌ملاحظه‌ای نشان نداد. نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی که یکی از ملاک‌های تحمل به شوری به‌حساب می‌آید در ارقام مختلف در تیمار شوری تقریباً یکسان بود؛ بنابراین برخلاف نتایج تحقیقات گذشته (Munns and James, 2003; Cuin et al., 2009; Zhu et al., 2016) از این صفت نمی‌توان به‌عنوان معیاری به‌منظور تحمل به شوری در همه ارقام بهره‌گیری نمود. به گفته محققین نسبت پتاسیم به سدیم در سیتوسول سلول‌های بافت‌های هوایی معیار مناسب‌تری جهت ارزیابی تحمل به شوری است و بررسی این صفت در اندام هوایی می‌تواند گمراه‌کننده باشد چون بخشی از سدیم تجمع یافته در بافت‌های گیاهی می‌تواند در واکوئل ذخیره گردد (Blumvald, 2000; Chen et al., 2005).

جدول ۵. مقایسه میانگین برهمکنش رقم و شوری برای صفات اندازه‌گیری شده در ارقام مختلف گندم در شرایط شوری (۴۰ روز پس از اعمال شوری).

Table 5. Mean comparison of wheat cultivars under salinity stress (40 days of salt treatment).

Cultivar	رقم	شوری (mM)	سدیم اندام هوایی Shoot Na^+ ($\mu mol\ g^{-1}$ DW)	نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی Shoot K^+/Na^+ ratio
Kavir	**کویر**	0	116^{d}	7.07^{b}
		150	1165^{a}	0.72^{c}
Mahdavi	**مهدوی**	0	102^{d}	7.68^{b}
		150	811^{c}	0.98^{c}
Tajan	**تجن**	0	87^{d}	9.59^{a}
		150	925^{b}	0.86^{c}

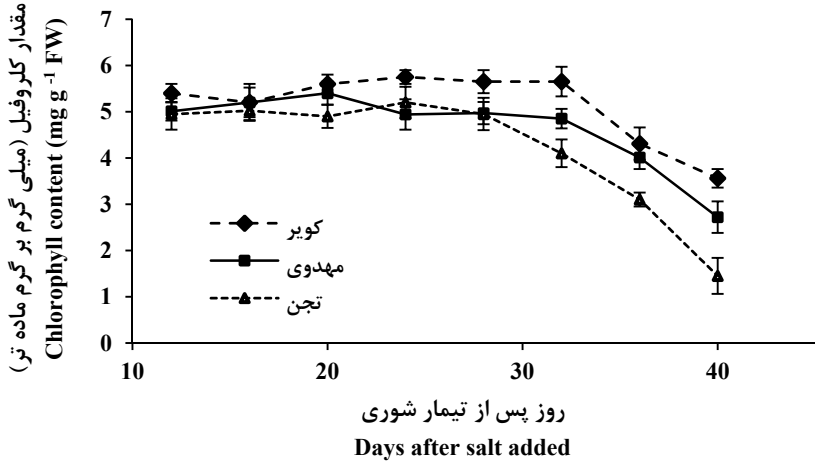
میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

Means values within a column followed by the same letter are not significantly different (p=0.05) according to the LSD test

مقدار کلروفیل در برگ سوم هم‌زمان با مقدار سدیم اندازه‌گیری گردید. در هر سه رقم تغییر چشمگیری در مقدار کلروفیل تا ۲۸ روز پس از اعمال شوری ملاحظه نگردید. از روز ۳۲ مقدار کلروفیل در رقم تجن روندی نزولی از خود نشان داد. در ارقام مهدوی و کویر این کاهش در روز ۳۶ ملاحظه گردید و در روز ۴۰ کاهش قابل‌ملاحظه‌ای در مقدار کلروفیل در هر سه رقم به وجود آمد (شکل ۲). در روز ۴۰ مقدار کلروفیل در رقم تجن کاهش بیشتری نسبت به دو رقم دیگر از خود نشان داد. بااینکه در این مرحله مقدار سدیم در رقم کویر بیشتر از دو رقم دیگر بود اما مقدار کلروفیل آن نسبت به آن‌ها برتری داشت (شکل ۲).

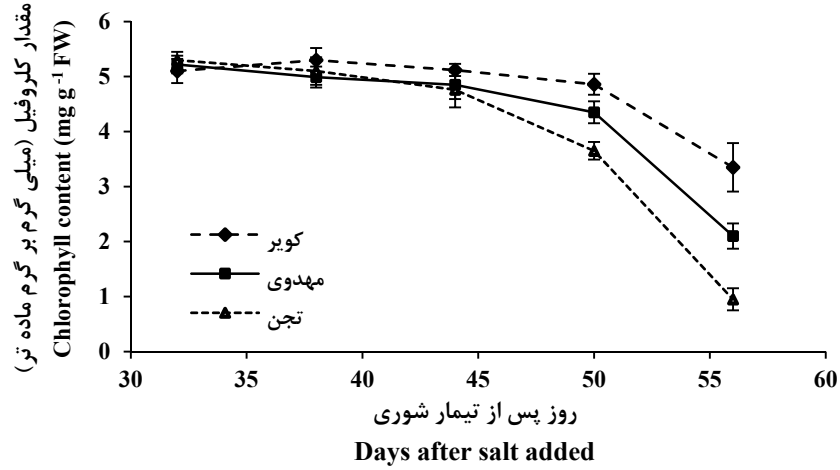
روند تغییرات مقدار کلروفیل برگ ششم تا ۵۶ روز پس از اعمال شوری موردبررسی قرار گرفت (شکل ۳). چنانچه در شکل ملاحظه می‌گردد روند تغییرات کلروفیل در برگ ششم روندی مشابه با برگ سوم از خود نشان داد. اختلاف بین مقدار کلروفیل در روز ۵۰ بین ارقام مشهودتر بود و در روز ۵۶ تفاوت‌ها به بیشترین مقدار خود رسید. در روز ۵۶ تفاوت بین ارقام کویر و مهدوی نیز از این نظر قابل‌ملاحظه بود. علی‌رغم اینکه مقدار کلروفیل در ارقام کویر و مهدوی بیشتر از رقم تجن بود و در رقم کویر نیز بر رقم مهدوی برتری داشت، اما کاهش عملکرد دانه در هر سه رقم یکسان بود. به نظر می‌رسد که در این سطح از شوری عوامل دیگری غیر از کلروفیل وجود دارد که در جذب کربن خالص از اهمیت بیشتری برخوردارند و حفظ کلروفیل نمی‌تواند تنها نشانه کارکرد دستگاه فتوسنتزی در شرایط شوری باشد. با توجه به مقادیر متفاوت سدیم اندام هوایی در ارقام مختلف به نظر می‌رسد وقوع واکنش‌هایی که منجر به کاهش جذب کربن در گیاه می‌گردد به دلیل اثرات اسمزی املاح باشد (Hussain et al., 2003; Rahnam et al., 2010; Zhang and Shi, 2013). کاهش سطح برگ، کاهش میزان فتوسنتز و کاهش تعداد پنجه‌ها در

گندم را ازجمله این واکنش‌ها عنوان نموده‌اند (Munns et al., 2006; Cuin et al., 2010). تغییرات مشابه کلروفیل در برگ ۳ و ۶ در ارقام مختلف و مقایسه ارقام از این نظر در مراحل مختلف رشد در این آزمایش تأییدی بر این موضوع است که عامل اسمزی حاصل از تنش شوری اثرات مضر بیشتری نسبت به اثر ویژه یونی بر رشد ارقام گندم داشته است. زمان برداشت (۱۷ هفته پس از کاشت) وزن خشک اندام هوایی در هر سه رقم کاهش معنی‌داری از خود نشان داد. کاهش وزن خشک هر سه رقم تقریباً مشابه و در رقم کویر، مهدوی و تجن به ترتیب برابر ۳۲، ۳۶ و ۳۳ درصد بود. عملکرد دانه در هر سه رقم تحت تیمار شوری کاهش معنی‌داری داشت. عملکرد دانه در رقم کویر، مهدوی و تجن به ترتیب ۴۰، ۴۱ و ۳۸ درصد کاهش از خود نشان داد. تعداد دانه تحت تأثیر شوری قرار گرفت به‌طوری‌که در ارقام کویر، مهدوی و تجن به ترتیب کاهشی به مقدار ۲۱، ۲۷ و ۲۲ درصد داشتند. وزن هزار دانه نیز مانند تعداد دانه تحت تأثیر تیمار شوری کاهش معنی‌داری از خود نشان داد و تیمار شوری مقدار آن را ۲۵ درصد نسبت به شاهد کاهش داد.



شکل ۲. مقدار کلروفیل برگ سوم در ارقام مختلف گندم طی ۴۰ روز پس از اعمال تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار شوری. میله‌ها نشان‌دهنده خطای استاندارد می‌باشند.

Fig. 2. Chlorophyll content in leaf 3 of wheat cultivras for 40 days after 150 mM NaCl was added. Bars show the standard error.



شکل ۳. مقدار کلروفیل برگ ششم در ارقام مختلف گندم طی ۵۶ روز پس از اعمال تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار شوری. میله‌ها نشان‌دهنده خطای استاندارد می‌باشند.

Fig. 3. Chlorophyll content in leaf 6 of wheat cultivras for 56 days after 150 mM NaCl was added. Bars show the standard error.

اثر شوری بر عملکرد در این آزمایش به دلیل اثر تقریباً مشابه بر کاهش تعداد دانه و وزن دانه در ارقام اتفاق افتاد. فراهمی مواد پرورده تعیین‌کننده تعداد گلچه‌های بارور و اندازه دانه‌ها در گندم است (Munns and Tester, 2008). با توجه به مقادیر متفاوت سدیم اندام هوایی در ارقام و کاهش مشابه عملکرد دانه و اجزای عملکرد به نظر نمی‌رسد سدیم دارای اثر مستقیمی بر رشد دانه‌ها باشد. تحقیقات در مورد گندم نشان داده است که مقدار سدیم در گلچه‌های در حال نمو سنبله تحت تنش شوری ۱۰۰، ۱۵۰ و ۱۷۵ میلی‌مولار به حدی نیست که تشکیل اندام‌های زایشی را تحت تأثیر قرار دهد (Munns and Rawson, 1999; Hussain et al., 2003; Munns et al., 2016). بنا بر نتایج تحقیقات مقدار فتوسنتز در گندم تحت تنش شوری، قبل از کاهش کلروفیل تحت تأثیر قرار می‌گیرد (James et al., 2002; James et al., 2011) و دلیل آن نیز کاهش هدایت روزنه‌ای با شروع تنش عنوان شده است (Rivelli et al., 2002). باوجوداینکه مقدار سدیم اندام هوایی در رقم کویر بیش از دو رقم دیگر در این آزمایش بود، کاهش کلروفیل در آن کمتر از دو رقم دیگر اتفاق افتاد. تحمل سلولی و بافت‌ها نسبت به افزایش سدیم یکی از مکانیسم‌های فیزیولوژیکی تحمل به شوری در گندم است (Munns et al., 2006) و ارقام متحمل مقادیر بیشتری از سدیم را در بافت‌های خود تحمل می‌نمایند (Xu et al., 2017). محققین عدم کاهش کلروفیل یا تأخیر در کاهش آن را تحت شرایط شوری، به‌عنوان یکی از مهم‌ترین معیارهای تحمل بافت‌ها معرفی نموده‌اند (Munns et al., 2016). رقم کویر با تحمل بیشتر بافت‌ها و مهدوی با تجمع پایین‌تر سدیم نسبت به رقم تجن موفق به حفظ بیشتر کلروفیل شده است. ارقام متحمل گندم با کاهش سدیم در سیتوسول از اثرات مضر آن جلوگیری کرده و تحمل بافت‌های خود را افزایش می‌دهند (James et al., 2008). به نظر می‌رسد رقم کویر در این آزمایش رسیدن سدیم به آستانه سمیت را در بافت-های خود به تأخیر می‌اندازد و از این طریق به حفظ بیشتر کلروفیل در برگ‌ها کمک می‌نماید. تأخیر در رسیدن سدیم به آستانه سمیت در ارقام متحمل گندم و درنتیجه تأخیر در کاهش مقدار کلروفیل، به‌عنوان مکانیسم فیزیولوژیکی تحمل به شوری مورد تائید محققین قرار گرفته است (Munns et al., 2016; Bose et al., 2017). در ارقام کویر و مهدوی تا ۳۲ روز و در رقم تجن تا ۲۸ روز پس از اعمال تنش، کاهشی در مقدار کلروفیل مشاهده نگردید. کاهش اندازه سلول و کاهش اندازه برگ در اثر تنش اسمزی حاصل از املاح و درنتیجه افزایش تراکم کلروپلاست در واحد سطح برگ از علل عدم کاهش کلروفیل در مراحل اولیه تنش شوری در گندم است (Rivelli et al., 2002; Cuin et al., 2010). عامل افت ناگهانی کلروفیل در ارقام گندم با گذشت زمان تحت تنش شوری، رسیدن سدیم در بافت‌ها و سلول‌ها به حد سمیت و تسریع در پیری برگ‌ها عنوان شده است (James et al., 2008).

نتیجه‌گیری

در ارقام گندم دفع سدیم نمی‌تواند همیشه به‌عنوان معیار انتخاب به‌منظور تحمل به شوری مورداستفاده قرار گیرد و تحمل بافت‌ها نسبت به عناصر سمی به‌ویژه سدیم و تحمل اسمزی از عوامل تعیین‌کننده تحمل شوری می‌باشند. تحمل اسمزی در ارقام متحمل و حساس به شوری در گندم ممکن است مشابه باشد. مقادیر پایین سدیم اندام هوایی در سطوح بالای شوری در ارقام گندم نمی‌تواند به‌تنهایی صفت مطلوبی در مقابله با شوری باشد و به‌منظور افزایش عملکرد در سطوح بالای شوری، گندم نیازمند به داشتن صفاتی است که بتواند تنش اسمزی را تحمل نماید. در سطوح بالای شوری حفظ کلروفیل نمی‌تواند منجر به افزایش رشد و تولید در گیاه گردد بنابراین از این ویژگی نمی‌توان به‌عنوان ملاک تحمل به شوری بهره‌گیری نمود.

منابع

Atlassi Pak, V., Bahmani, O., 2017. Evaluation of ion distribution in different tissues of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. Journal of Crop Production and Processing. 7(1), 1-16. [In Persian with English Summary].

Blumwald, E., 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. Current Opinion in Cell Biology. 12,431–434.

Bose, J., Munns, R., Shabala, S., Gilliham, M., Pogson, B., Tyerman, S.D., 2017. Chloroplast function and ion regulation in plants growing

on saline soils: lessons from halophytes. Journal of Experimental Botany. 68(12), 3129-3143.

Byrt, C.S., Xu, B., Krishnan, M., Lightfoot, D.J., Athman, A., Jacobs, A.K., Watson-Haigh, N.S., Plett, D., Munns, R., Tester, M., Gilliham, M., 2014. The Na^+ transporter, TaHKT1; 5-D, limits shoot Na^+ accumulation in bread wheat. The Plant Journal. 80, 516-526.

Chaves, M.M., Flexas, J., Pinheiro, C., 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany. 103, 551-560.

Chen, Z., Neman, I., Zhou, M., Mendham, M., Zhang, G., Shabala, S., 2005. Screening plants for salt tolerance by measuring K flux: a case study for barley. Plant, Cell and Environment. 28, 1230–1246.

Cuin, T.A., Tian, Y., Betts, S.A., Chalmandrier, R., Shabala, S., 2009. Ionic relation and osmotic adjustment in durum and bread wheat under saline conditions. Functional Plant Biology. 36, 1110-1119.

Cuin, T.A., Parsons, D., Shabala, S., 2010. Wheat cultivars can be screened for NaCl salinity tolerance by measuring leaf chlorophyll content and shoot sap potassium. Functional Plant Biology. 37, 656-664.

Davenport, R., James, R.A., Plogander, A.Z., Tester, M., Munns, R., 2005. Control of sodium transport in durum wheat. Plant Physiology.137, 807-818.

Faiyue, B., Al-Azzawi, M.J., Flowers, T.J., 2012. A new screening technique for salinity resistance in rice (*Oriza sativa* L.) seedlings using bypass flow. Plant, Cell and Environment. 35(6), 1099-1108.

Flowers, T.J., Munns, R., Colmer, T.D., 2015. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. Annals of Botany. 9, 1-13.

Holden, M., 1976. Chlorophylls. In: Goodwin, T.W., (ed.), Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments. Academic Press., New York.

Husain, S., Munns, R., Caemmere, S., 2003. Effect of sodium exclusion trait on chlorophyll retention and growth of durum wheat in saline soil. Australian Journal of Agricultural Research. 54, 589-597.

James, R.A., Rivelli, A.R., Munns, R., Caemmerer, S.V., 2002. Factors affecting CO_2 assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. Functional Plant Biology. 29, 1393-1403.

James, R.A., Caemmerer, S.V., Condon, A.G., Zwart, A.B., Munns, R., 2008. Genetic variation in tolerance to the osmotic stress component of salinity stress in durum wheat. Functional Plant Biology. 35, 111-123.

James, R.A., Blake, C., Byrt, C.S., Munns, R., 2011. Major genes for Na^+ exclusion, Nax1 and Nax2 (Wheat HKT1;4 and HKT1;5), decrease sodium accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions. Journal of Experimental Botany. 62(8), 2939-2947.

Munns, R., Rawson, M.H., 1999. Effect of salinity on salt accumulation and reproductive development in apical meristem of wheat and barley. Australian Journal of Plant Physiology. 26, 459-464.

Munns, R., James, R. A., 2003. Screening method for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. Plant and Soil. 253, 201-218.

Munns, R., James, R.A., Lauchli, A., 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. Journal of Experimental Botany. 57, 1025-1043.

Munns, R., Tester, M., 2008. Mechanism of Salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology. 59, 651-681.

Munns, R., Wallace, P., Teakle, N., Colmer. T., 2010. Measuring soluble ion concentrations (Na^+, K^+, Cl^-) in salt treated plants. pp. 371-382, In: R. Sunkar (Ed.), Plant Stress Tolerance, Methods in Molecular Biology. Springer Science Business Media.

Munns, R., James, R.A., Islam, M.R., Colmer, T.D., 2011. *Hordeum marinum*-wheat amphiploids maintain higher leaf K^+:Na^+ and suffer less leaf injury than wheat parents in saline conditions. Plant and Soil. 348, 365-377.

Munns, R., James, R.A., Xu, B., Athman, A., Conn, S.J., Jordans, C., Byrt, C.S., Hare, R.A., Tyerman, S.D., Tester, M., Plett, D., Gilliham, M., 2012. Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na^+ transporter gene. Nature Biotechnology. 30(4), 360-366.

Munns, R., James, R., Gilliham, M., Flowers, T.J., Colmer, T.D., 2016. Tissue tolerance: an essential but elusive trait for salt-tolerant crops. Functional Plant Biology. 43, 1103-1113.

Poustini, K., Siosemardeh, A., 2004. Ion distribution in wheat cultivars in response to

salinity stress. Field Crops Research. 85, 125-133.

Rahnama, A., Poustini, K., Tavakkol-Afshari, R., Ahmadi, A., Alizadeh, H., 2010. Evaluation of sodium exclusion from different tissue of wheat (*Triticum aesttivum* L,) cultivars differing in salt tolerance. Iranian Journal of Field Crop Science. 41, 79-92. [In Persian with English Summary].

Rahnama, A., Poustini, K., Tavakkol-Afshari, R., Alizadeh, H., 2011. Growth properties and ion distribution in different tissues of bread wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) differing in salt tolerance. Journal of Agronomy and Crop Science. 197, 21-30.

Rivelli, A. R., James, R.A., Munns, R., Condon, A. G., 2002. Effect of salinity on water relation and growth of wheat genotypes with contrasting sodium uptake. Functional Plant Biology. 29, 1065-1074.

Schachtman, D.P., Munns, R., 1992. Sodium accumulation in leaves of *Triticum* species that differ in salt tolerance. Australian Journal of Plant Physiology. 19, 331-340.

Singh, D.P., Sarkar, R.K., 2014. Distinction and characterization of salinity tolerant and sensitive rice cultivars as probed by the chlorophyll fluorescence characteristics and growth parameters. Functional Plant Biology. 41, 727-736.

Xu, B., Waters, Sh., Byrt, C., Plett, D., Tyerman, S., Tester, M., Munns, R., Hrmova, M., Gilliham, M., 2017. Structural variations in wheat HKT1;5 underpin differences in Na^+ transport capacity. Cellular and Molecular Life Science. 5(6), 1133-1144.

Zhang, J.L., Shi, H., 2013. Physiological and molecular mechanism of plant salt tolerance. Photosynthesis Research. 115, 1-22.

Zhu, M., Shabala, L., Cuin, T.A., Huang, X., Zhou, M., Munns, R., Shabala, S., 2016. *Nax* loci affect SOS1-Like Na^+/H^+ exchanger expression and activity in wheat. Journal of Experimental Botany. 67(3), 835-844.