

استفاده از پاسخ‌های کوتاه مدت هدایت روزنه‌ای در غربال‌گری تحمل تنش اسمزی ارقام حساس و متحمل گندم (*Triticum aestivum* L.) به شوری

افراسیاب راهنما^{۱*}، کاظم پوستینی^۲، رضا توکل افشاری^۳

*- نویسنده مسؤول: استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز

(a.rahnama@scu.ac.ir)

۲- استادان گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

تاریخ پذیرش: ۹۱/۱۱/۱۷

تاریخ دریافت: ۹۱/۱/۲۰

چکیده

شوری رشد گیاه را از طریق تنش اسمزی ناشی از وجود نمک در محیط اطراف ریشه و سمیت یونی ناشی از تجمع نمک در برگ‌ها تحت تأثیر قرار می‌دهد. به منظور بررسی اثرات تنش شوری بر هدایت روزنه‌ای و سرعت رشد و ارتباط بین این دو ویژگی، شش رقم گندم با تحمل متفاوت نسبت به شوری (روشن، کویر، بم، گاسپارد، شیراز و قدس) در یک آزمایش گلدانی به صورت فاکتوریل در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی در سه تکرار با سه سطح شوری (صفر، ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار کلرید سدیم) مورد ارزیابی قرار گرفتند. در فواصل زمانی ۱، ۱۰ و ۲۰ روز پس از اعمال تنش شوری، هدایت روزنه‌ای و در فواصل زمانی ۱۰ و ۲۰ روز سرعت رشد نسبی ارقام کاهش یافت، ولی این کاهش در ارقام حساس شدیدتر بود. هدایت روزنه‌ای بلافاصله پس از اعمال تنش کاهش یافت و بیشترین کاهش سرعت رشد نسبی نیز در مرحله اسمزی تنش (۱۰-۱ روز پس از آغاز شوری) رخ داد. ارقام دارای هدایت روزنه‌ای بالا در شرایط تنش دارای سرعت رشد نسبی بالاتری بودند و هدایت روزنه‌ای بالا طی دوره‌های زمانی کوتاه پس از آغاز شوری با سرعت رشد نسبی بالا طی مدت زمان‌های طولانی مرتبط بود. ارتباط مثبت و معنی‌دار بین این دو ویژگی در شرایط شوری مؤید این نکته است که هدایت روزنه‌ای می‌تواند به عنوان شاخصی مطمئن برای تعیین میزان فتوسنتز و در نهایت سرعت رشد در مرحله رشد رویشی گندم محسوب شود و از این جهت به عنوان شاخصی مطمئن جهت تعیین تحمل به تنش اسمزی و سایر تنش‌های غیر زیستی مد نظر قرار گیرد.

کلید واژه‌ها: گندم، تنش شوری، هدایت روزنه‌ای، سرعت رشد نسبی

مقدمه

شرایط شوری به دلیل عوامل مرتبط با تنش اسمزی می‌باشد (فریک، ۲۰۰۴؛ فریک و همکاران^۱، ۲۰۰۴)، در حالی که تنها پس از گذشت مدت زمان طولانی و در نتیجه افزایش غلظت یون Na^+ در برگ‌های مسن‌تر، خسارت ناشی از سمیت یونی به ویژه در برگ‌های مسن قابل مشاهده خواهد بود (مانز و تستر^۲، ۲۰۰۸). تنش شوری فتوسنتز را از طریق تأثیر بر عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای کاهش می‌دهد (جیمز و همکاران^۳، ۲۰۰۲).

شوری و خشکی از عوامل محدودکننده کشاورزی در مناطق خشک و نیمه خشک محسوب می‌شوند. شوری خاک و کمبود آب به احتمال زیاد در کشاورزی قرن حاضر افزایش خواهند یافت، لذا بهبود عملکرد گیاهان زراعی در خاک‌های شور و مناطق دارای محدودیت آبی امری ضروری است. در شرایط شوری، رشد گیاهان تحت تأثیر تنش اسمزی و سمیت یونی ناشی از تنش شوری قرار می‌گیرد. نتایج بسیاری از تحقیقات نشان داده است که کاهش اولیه رشد در

1- Frick *et al.*

2- Munns & Tester

3- James *et al.*

جیمز و همکاران، ۲۰۰۸). مهم ترین دلیل کاهش فتوستنتر در شرایط تنش کاهش هدایت روزنه ای می باشد که بلافاصله با آغاز تنش شوری رخ می دهد (جیانگ و همکاران^۱، ۲۰۰۶؛ جیمز و همکاران، ۲۰۰۸). در شرایط تنش خشکی و شوری، هدایت روزنه ای به عنوان شاخصی از وجود تفاوت رشدی در بین ژنوتیپ ها در نظر گرفته شده است (مانز و همکاران، ۲۰۱۰؛ راهنما و همکاران، ۲۰۱۰). کاهش سریع هدایت روزنه ای نشان دهنده پاسخ به تنش اسمزی ناشی از تنش شوری در محیط اطراف ریشه است (راهنما و همکاران، ۲۰۱۰).

تنش اسمزی هدایت روزنه ای و رشد گیاه را به موازات یکدیگر تحت تأثیر قرار می دهد (جیمز و همکاران، ۲۰۰۸). از آنجایی که در آزمایش های شوری، کنترل دقیق سطوح شوری مورد نظر تا آخرین مرحله رشدی گیاه دشوار می باشد، بنابراین هدف از اجرای این تحقیق بررسی ارتباط بین پاسخ های کوتاه مدت هدایت روزنه ای و پاسخ های طولانی مدت رشدی در شرایط تنش شوری جهت دستیابی به یک روش جایگزین و قابل اطمینان ارزیابی تنش و نیز غربال ارقام متحمل به تنش اسمزی با استفاده از پاسخ های سریع هدایت روزنه ای در مقایسه با پاسخ های طولانی مدت رشدی می باشد.

مواد و روش ها

نحوه کاشت و شرایط رشدی آزمایش

این تحقیق به صورت آزمایش گلدانی در گلخانه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران واقع در کرج انجام شد. آزمایش در قالب فاکتوریل و بر پایه طرح کاملاً تصادفی در سه تکرار اجرا گردید. فاکتورها شامل سه سطح شوری (صفر، ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار کلرید سدیم) و شش رقم گندم نان با تحمل متفاوت نسبت به شوری (ارقام روشن، کویر و بزم به عنوان ارقام متحمل و گاسپارد، شیراز و قدس به عنوان ارقام حساس) (پوستینی و سی و سه مرده، ۲۰۰۴) بود. بذره های سالم، هم اندازه و هم وزن پس از ضدعفونی توسط قارچ کش بنومیل با غلظت دو در هزار در گلدان های (۲۵ سانتی متر قطر) حاوی مخلوطی از پرلایت، کوکوپیت و ورمیکولایت (با نسبت ۳:۳:۱) در اوایل آذرماه کشت شدند. هر واحد آزمایشی شامل ۱۰ عدد گلدان با قطر دهانه ۲۵ و ارتفاع ۲۰ سانتی متر بود. یک هفته پس از سبز شدن بذرها، گلدان ها با نصف غلظت

شوری میزان رشد و توسعه برگ را کاهش می دهد و به دلیل کمبود آب خاک ناشی از تنش اسمزی سبب بسته شدن روزنه ها و در نتیجه کاهش فتوستنتر می گردد (راهنما و همکاران^۲، ۲۰۱۰). کاهش میزان فتوستنتر نیز یکی از دلایل اصلی کاهش سرعت رشد نسبی^۳ (RGR) در گیاهان تحت تنش می باشد (ال-هنداوی و همکاران^۴، ۲۰۰۵) و هدایت روزنه ای عامل اصلی محدود کننده فتوستنتر و رشد (جیانگ و همکاران، ۲۰۰۶) در این شرایط خواهد بود. اگرچه RGR در شرایط تنش شوری کاهش می یابد (جیمز و همکاران، ۲۰۰۸)، ولی تأثیر شوری بر RGR در فواصل زمانی مختلف پس از آغاز شوری متفاوت است و به طور معمول بیشترین کاهش RGR در روزهای اولیه پس از شوری رخ می دهد (ریولی و همکاران^۵، ۲۰۰۲). اثرات تنش شوری بر RGR طی دوره های اولیه شروع تنش به احتمال زیاد به دلیل کاهش سرعت جذب خالص ناشی از کاهش سرعت فتوستنتر برگ می باشد (ریولی و همکاران، ۲۰۰۲). تفاوت ژنتیکی بین واریته های گندم از نظر هدایت روزنه ای (ال-هنداوی و همکاران، ۲۰۰۵؛ جیمز و همکاران، ۲۰۰۸) و RGR (ال-هنداوی و همکاران،

1- Jiang *et al.*

2 - Rahnama *et al.*

3- Relative Growth Rate

4- El-Hendawy *et al.*

5- Rivelli *et al.*

Inolab) اندازه‌گیری شد و هدایت الکتریکی بستر کاشت با اضافه نمودن آب خالص یا محلول نمک به میزان مطلوب در حدود ۱۰-۸ دسی زیمنس بر متر برای سطح شوری ۱۰۰ میلی مولار و حدود ۱۸-۱۶ دسی زیمنس بر متر برای سطح شوری ۲۰۰ میلی مولار حفظ گردید.

اندازه‌گیری صفات

به منظور اندازه‌گیری RGR، نمونه‌گیری وزن خشک اندام هوایی بوته‌ها در سه مرحله شامل، همزمان با شروع اعمال تیمار شوری، ۱۰ و ۲۰ روز پس از آن انجام شد. در هر مرحله از هر واحد آزمایشی سه عدد بوته همراه با پنجه از محل طوقه قطع شد و در آن ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت نگهداری گردید و در نهایت وزن خشک نمونه‌ها (W) اندازه‌گیری شد. RGR_۱ اندام هوایی برای هر دوره RGR_۱ (۱۰-۱ روز) و RGR_۲ (۲۰-۱۰ روز) با توجه به وزن خشک کل بوته‌ها و با استفاده از رابطه زیر محاسبه شد.

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

که در این رابطه W_1 و W_2 به ترتیب میزان کل ماده خشک در هر مرحله زمانی و t زمان در روزهای بین شروع (t_1) و پایان (t_2) هر مرحله و ($t_2 - t_1$) نیز نشان دهنده فاصله زمانی بین این دو مرحله است

به منظور اندازه‌گیری غلظت یون‌ها، ۱۰ و ۲۰ روز پس از دستیابی به غلظت نهایی شوری، سه بوته از هر واحد آزمایشی برداشت و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک شدند. میزان سدیم و پتاسیم پهنک برگ پرچم با استفاده از روش اسید کلریدریک ۲ نرمال توسط دستگاه فلیم فتومتر اندازه‌گیری گردید.

اندازه‌گیری میزان هدایت روزنه‌ای با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری فتوستتر (IRGA, model: LCA4, ADC Bioscientific Ltd. Hodeston, Uk) انجام شد. اندازه‌گیری‌ها بین ساعت ۱۰ صبح الی ۲ بعد از ظهر و شدت نور ۱۲۵۰-۱۰۵۰ میکرومول فوتون بر متر مربع در

نهایی و یک هفته بعد، با غلظت کامل محلول غذایی هوگلند آبیاری شدند. تقریباً ۱۵ روز پس از جوانه‌زنی بذرها، گلدان‌ها به منظور بهاره سازی ارقام به خارج از گلخانه منتقل شدند و به مدت چهار هفته در معرض درجه حرارت‌های پایین تا حدود ۱۰- درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. پس از انتقال مجدد گلدان‌ها به گلخانه و استقرار گیاهان، تعداد بوته‌ها به پنج عدد در هر گلدان کاهش یافت. گیاهان در شرایط کنترل شده گلخانه با درجه حرارت (۲ ± ۲۵) درجه سانتی‌گراد در روز و ۱۵ ± ۲ درجه سانتی‌گراد در شب) و نور طبیعی روزانه همراه با نور تکمیلی با استفاده از نور لامپ‌های معمولی و فلورسنت (با تناوب نوری ۱۴ ساعت روشنایی و ۱۰ ساعت تاریکی) و تشعشع فعال فتوستتری حدود ۱۱۰۰-۱۰۰۰ میکرومول فوتون بر متر مربع در ثانیه رشد یافتند.

نحوه اعمال سطوح تیمار شوری

در تیمار شوری از نمک کلرید سدیم آزمایشگاهی (ساخت شرکت مرک آلمان) استفاده گردید. گیاهان شاهد با غلظت نهایی محلول هوگلند آبیاری شدند. اعمال شوری از مرحله چهار برگی آغاز و تا ابتدای مرحله خمیری دانه تداوم یافت. برای اعمال شوری، ۲۵ میلی مولار کلرید سدیم دو مرتبه در هر روز (۹ صبح و ۵ بعدازظهر) مورد استفاده قرار گرفت تا به غلظت نهایی ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار برسد. به این صورت که در هر مرحله آبیاری، ۲۵ میلی مولار کلرید سدیم به غلظت محلول قبلی اضافه گردید و در نهایت آبیاری با غلظت نهایی محلول صورت گرفت. پس از حصول غلظت نهایی سطوح شوری، به منظور جلوگیری از اثرات ناشی از کمبود کلسیم در شرایط شوری، کلرید کلسیم نیز به غلظت ۸ و ۱۲ میلی مولار به ترتیب در سطوح ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار شوری اضافه شد (جیمز و همکاران، ۲۰۰۸). به منظور تعیین تغییرات شوری، هدایت الکتریکی محلول زهکش هر گلدان دو مرتبه در هفته با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری هدایت الکتریکی (Model, Level 1, wtw, Weilheim, Germany)

راهنما و همکاران: استفاده از پاسخ های کوتاه مدت هدایت روزنه ای...

داد که در شوری ۱۰۰ میلی مولار عملکرد دانه بجز در رقم قدس در سایر ارقام تغییر معنی داری در مقایسه با شاهد نشان نداد، ولی در شوری ۲۰۰ میلی مولار عملکرد دانه همه ارقام به طور چشمگیری تحت تأثیر تنش شوری قرار گرفت، به گونه ای که میزان کاهش عملکرد دانه ارقام حساس گاسپارد، قدس و شیراز به ترتیب ۵۳٪، ۷۸٪ و ۷۸٪ مقادیر شاهد بود، اگرچه میزان کاهش ماده خشک اندام هوایی برای همه ارقام به طور متوسط در حدود ۵۰٪ شاهد بود (شکل ۱ الف و ب).

میزان تجمع Na^+ در برگ ها همبستگی منفی و معنی داری با عملکرد دانه ($r = -0.831^{**}$) و عملکرد ماده خشک اندام هوایی ($r = -0.799^{**}$) نشان داد (جدول ۲). این همبستگی منفی بین تجمع Na^+ و تحمل شوری از لحاظ عملکرد دانه و عملکرد ماده خشک، در گندم نیز مشاهده شده است (پوستینی و سی و سه مرده، ۲۰۰۴؛ راهنما و همکاران، ۱۳۸۹). غلظت بالای Na^+ از طریق تسریع پیری برگ ها و کاهش فعالیت فتوسنتزی آن ها سبب کاهش جذب کربن و در نتیجه کاهش عملکرد ماده خشک و دانه می گردد.

ثانیه صورت گرفت. اندازه گیری ها بر روی ۳ بوته در هر واحد آزمایشی و در فواصل زمانی ۱، ۱۰ و ۲۰ روز پس از دستیابی به غلظت نهایی شوری انجام شد. در پایان فصل رشد و پس از رسیدگی فیزیولوژیکی دانه ها نیز ۲۰ بوته از هر واحد آزمایشی برداشت شده و عملکرد دانه و ماده خشک اندام هوایی اندازه گیری شد.

محاسبات آماری

برای تجزیه واریانس و مقایسات میانگین داده ها به روش LSD و از نرم افزار SAS نسخه ۹/۱ (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) و MSTAT-C و نسخه ۲/۱ استفاده گردید. ضرایب همبستگی نیز با استفاده از نرم افزار SPSS نسخه ۱۵ محاسبه شدند.

نتایج و بحث

عملکرد دانه و اندام هوایی

نتایج تجزیه واریانس و مقایسه میانگین اثرات شوری نشان داد که در سطح شوری ۲۰۰ میلی مولار، عملکرد دانه و ماده خشک اندام هوایی همه ارقام به طور معنی داری کاهش یافت (جدول ۱) (شکل ۱ الف و ب). مقایسه میانگین ارقام در سطوح مختلف شوری نیز نشان

جدول ۱- تجزیه واریانس عملکرد ماده خشک، عملکرد دانه، سرعت رشد نسبی و هدایت روزنه ای رقام گندم در سطوح شوری

میانگین مربعات									
منابع تغییر	درجه آزادی	عملکرد دانه	وزن خشک اندام هوایی	RGR_1 (۱-۱۰ روز) [†]	RGR_2 (۱۰-۲۰ روز)	RGR_3 (۲۰-۱۰۰ روز)	هدایت روزنه ای (۲۴ ساعت)	هدایت روزنه ای (۱۰ روز)	هدایت روزنه ای (۲۰ روز)
رقم	۵	۰/۰۳۴ n.s	۱/۲۴**	۳۸۰×۱۰ ^{-۴} **	۶۹×۱۰ ^{-۴} **	۱۲۱×۱۰ ^{-۴} **	۸۵۴۴۴**	۴۶۵۷۴**	۴۶۳۲۷**
شوری	۲	۰/۱۵**	۱۵/۴**	۷۶۰×۱۰ ^{-۴} **	۱۷۷×۱۰ ^{-۴} **	۲۷۳×۱۰ ^{-۴} **	۷۷۳۲۸۷**	۶۲۶۶۶**	۴۵۷۵۷۹**
شوری×رقم	۱۰	۲/۶۹**	۰/۰۵۸*	۳۸۳×۱۰ ^{-۴} **	۲۰×۱۰ ^{-۴} **	۱۴×۱۰ ^{-۴} **	۸۳۲ n.s	۱۰۹۳۵**	۵۲۱۴**
خطا	۳۶	۰/۰۴	۰/۰۱۹	۵×۱۰ ^{-۴}	۴×۱۰ ^{-۴}	۰/۹×۱۰ ^{-۴}	۶۷۷	۱۳۸۴	۱۵۲۰
ضریب تغییرات (%)		۱۲/۵۶	۱۲/۱۴	۱۴/۵۲	۱۱/۷۰	۶/۹۵	۱۳/۲۵	۲۵/۱۴	۷/۶۳

* و ** به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱٪؛ n.s: معنی دار نیست. † زمان پس از آغاز شوری

جدول ۲- ضرایب همبستگی صفات مورد مطالعه در ارقام گندم

ردیف	صفات	۱	۲	۳	۴	۵	۶
۱	سدیم برگ پرچم						
۲	عملکرد دانه	۰/۸۳۱**					
۳	وزن خشک اندام هوایی	۰/۷۹۹**	۰/۸۴۳**	۱			
۴	محتوی کل کلروفیل برگ پرچم	۰/۲۷۷*	۰/۲۲۰ ^{n.s}	۰/۳۱۰*	۱		
۵	هدایت روزنه‌ای	۰/۷۳۲**	۰/۵۳۲**	۰/۶۹۰**	۰/۱۱۷ ^{n.s}	۱	
۶	سرعت رشد نسبی	۰/۵۲۰**	۰/۲۵۷*	۰/۳۶۷**	۰/۱۷۳ ^{n.s}	۰/۴۴۳**	۱

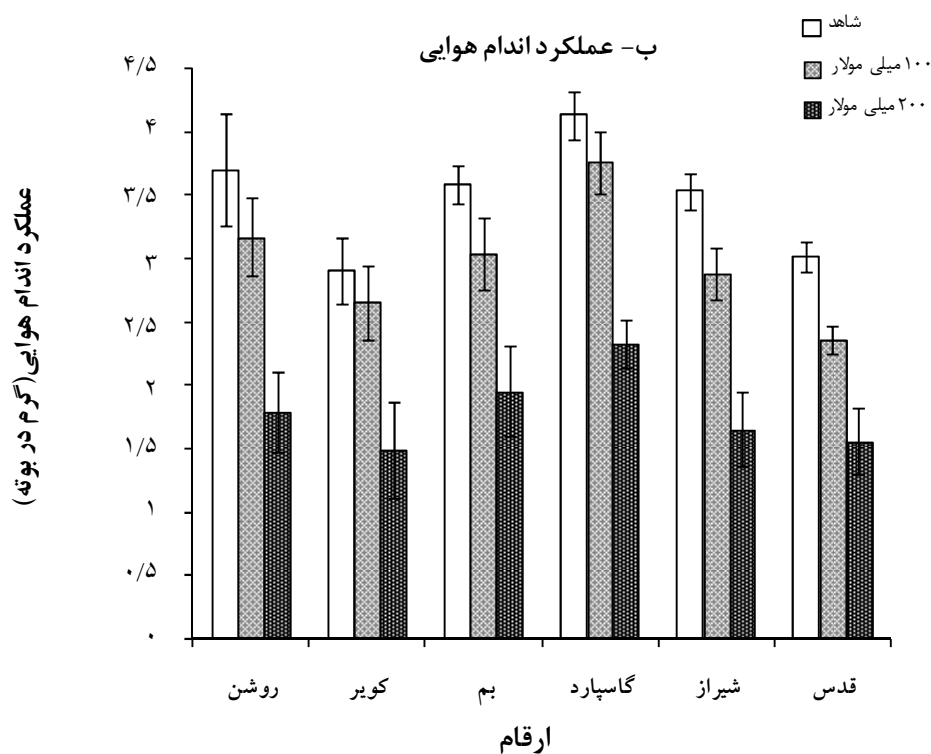
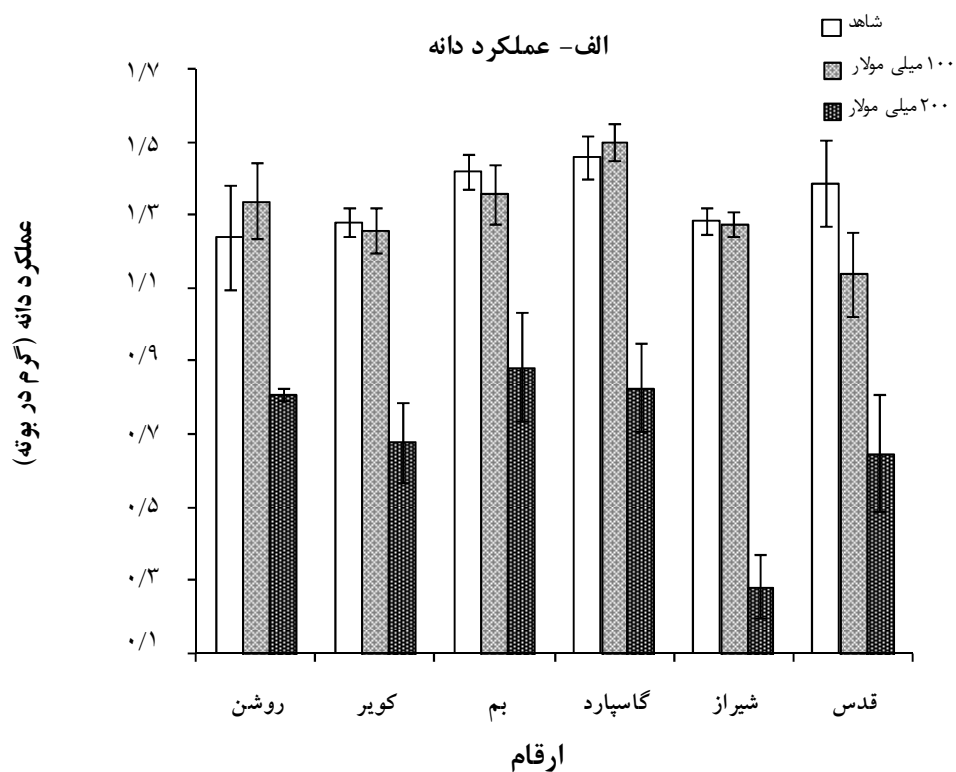
* و ** به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱٪؛ ^{n.s}: معنی دار نیست.

جدول ۳- مقایسه میانگین سرعت رشد نسبی و هدایت روزنه‌ای شش رقم گندم در سه سطح شوری

میانگین‌ها						
ارقام	RGR _۱ (۱۰-۱ روز) [†]	RGR _۲ (۲۰-۱۰ روز)	RGR (۲۰-۱ روز)	هدایت روزنه‌ای (۲۴ ساعت)	هدایت روزنه‌ای (۱۰ روز)	هدایت روزنه‌ای (۲۰ روز)
	گرم بر گرم وزن خشک	گرم بر گرم وزن خشک	گرم بر گرم وزن خشک	میلی مول بر متر مربع بر ثانیه	میلی مول بر متر مربع بر ثانیه	میلی مول بر متر مربع بر ثانیه
روشن	۰/۱۸۱ ^{bc*}	۰/۱۹۶ a	۰/۱۵۱ a	۳۱۶a	۲۷۱ a	۲۳۴ a
کویر	۰/۱۲۶ d	۰/۱۶۵ b	۰/۱۱۶ b	۲۸۲ a	۱۷۲ c	۱۳۲ d
بم	۰/۱۱۹ d	۰/۱۶۲ b	۰/۱۱۲ b	۲۹۶ a	۲۲۳ b	۱۶۳ bc
گاسپارد	۰/۱۰۱ e	۰/۱۶۱ b	۰/۱۰۴ b	۲۷۴ ab	۱۷۶ c	۱۴۲ cd
شیراز	۰/۱۹۶ a	۰/۱۸۶ a	۰/۱۵۳ a	۲۴۴ b	۲۲۲ b	۱۳۳ d
قدس	۰/۱۶۹ c	۰/۱۹۴ a	۰/۱۴۵ b	۲۵۴ b	۱۴۸ c	۱۰۵ e
تیمار شوری						
شاهد	۰/۱۹۲ a	۰/۱۹۷ a	۰/۱۵۶ a	۵۰۶ a	۳۱۸ a	۲۵۲ a
۱۰۰ میلی مولار	۰/۱۴۶ b	۰/۱۷۴ b	۰/۱۲۸ b	۱۹۳ b	۱۶۴ b	۱۱۷ b
۲۰۰ میلی مولار	۰/۱۲۴ c	۰/۱۶۵ c	۰/۱۱۵ c	۱۵۶ c	۱۳۲ c	۹۴ c

* برای هر صفت میانگین‌های دارای حرف مشترک در هر ستون و هر فاکتور آزمایشی با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵٪ دارای اختلاف معنی دار نیستند. [†] زمان پس از آغاز شوری

راهنما و همکاران: استفاده از پاسخ های کوتاه مدت هدایت روزنه ای...



شکل ۱- اثر سطوح شوری بر عملکرد دانه (الف) و عملکرد اندام هوایی (ب) در شش رقم گندم و سطوح مختلف شوری. خطوط عمودی نشان دهنده مقادیر خطای استاندارد در سطح ۵ درصد است.

پاسخ رشدی طولانی مدت

سرعت رشد نسبی

مقایسه میانگین‌ها نشان داد که RGR_1 و RGR_2 با افزایش سطوح شوری به طور معنی‌داری کاهش یافت. کاهش RGR در شرایط شوری در سایر گیاهان زراعی نیز مشاهده شده است (کرامر و همکاران^۱، ۱۹۹۴؛ ریولی و همکاران، ۲۰۰۲؛ جیمز و همکاران، ۲۰۰۸). بین ارقام نیز از نظر RGR تفاوت معنی‌داری وجود داشت (جدول ۳). روند تغییرات RGR_1 و RGR_2 در سطوح مختلف شوری و در بین ارقام متفاوت بود. به طور کلی میزان RGR در ارقام متحمل در شرایط تنش بیشتر از ارقام حساس بود (کینگزبری و همکاران^۲، ۱۹۸۴؛ جیمز و همکاران، ۲۰۰۸) (جدول ۴). این تفاوت‌ها ممکن است ناشی از تفاوت در تاریخ رسیدگی و تکمیل دوره رشد رویشی ارقام حساس و متحمل باشد (کینگزبری و همکاران، ۱۹۸۴). بنابراین، خسارت به ارقام حساس به صورت کاهش RGR نمایان می‌گردد که قسمتی از این کاهش رشد ممکن است به علت شوک اسمزی شدید، کاهش رشد و توسعه برگ و یا سایر عوامل باشد (کینگزبری و همکاران، ۱۹۸۴). شوری به طور معمول منجر به کاهش هدایت روزنه‌ای و هدایت مزوفیلی و در نهایت فتوسنتز می‌گردد که به کاهش سرعت رشد گیاهان در شرایط شوری منتهی می‌گردد.

با محاسبه RGR در کل دوره تنش به نظر می‌رسد تفاوت ژنتیکی در پاسخ به شوری در اولین دوره تنش شروع شده باشد، زیرا رشد در مرحله اولیه آغاز تنش (RGR_1) به میزان بیشتری در مقایسه با مرحله دوم (RGR_2) کاهش یافته بود و در مرحله RGR_2 تفاوت سرعت رشد نسبی بین تیمارها و ارقام کمتر از مرحله اولیه بود (جدول ۳). این امر ممکن است مرتبط با کاهش سرعت جذب خالص باشد که این امر نیز از کاهش هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز برگ و نیز افزایش

تنفس ریشه‌ها در مواجهه با شوری ناشی می‌گردد (ریولی و همکاران، ۲۰۰۲). بنابراین منطبق با نتایج سایر تحقیقات، بیشترین حساسیت و کاهش RGR در مرحله اسمزی تنش شوری رخ داده بود (کرامر و همکاران، ۱۹۹۴؛ ریولی و همکاران، ۲۰۰۲). اگرچه این نتایج همیشه صادق نمی‌باشد، به عنوان مثال نتایج حاصل از یک تحقیق در گیاه جو حکایت از ثابت بودن RGR طی یک دوره ۹ هفته‌ای پس از شوری داشت (راوسون و همکاران^۳، ۱۹۹۸). تفاوت ژنتیکی در میزان RGR در دامنه متفاوتی از تیمارهای شوری، بین واریته‌های گندم (کینگزبری و همکاران، ۱۹۸۴؛ ال-هنداوی و همکاران، ۲۰۰۵) قبلاً نیز مشخص شده است.

کاهش بیشتر RGR در مرحله اول در مقایسه با مرحله دوم علی‌رغم عدم وجود تفاوت معنی‌دار در غلظت یون Na^+ در این دو مرحله (بجز در ارقام حساس) (جدول ۴) مؤید این بود که RGR در مرحله اسمزی تنش حساسیت بیشتری به شوری داشت و سبب کاهش بیشتر رشد در شرایط شوری گردیده بود. RGR ارقام حساس تنها زمانی در مرحله دوم به شدت کاهش یافت که غلظت یون Na^+ در این ارقام به میزان ایجاد سمیت یونی تجمع یافته بود و این نتایج حاکی از حساسیت این ارقام به تنش اسمزی و سمیت یونی ناشی از تجمع یون Na^+ بود (جدول ۴). کاهش یکسان هدایت روزنه‌ای و رشد در شرایط استفاده از کلرید پتاسیم و کلرید سدیم نیز مؤید اثر تنش اسمزی در مراحل اولیه تنش بر کاهش میزان RGR بود (راهنما و همکاران، ۲۰۱۰).

RGR همبستگی مثبت و معنی‌داری با وزن خشک اندام هوایی ($r=0/367^{**}$) و عملکرد دانه ($r=0/257^*$) نشان داد و کاهش RGR سبب کاهش وزن خشک اندام هوایی و عملکرد دانه گردید (جدول ۲). نتایج سایر مطالعات نیز نشان داد که کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط تنش، عامل اصلی محدود کننده فتوسنتز و کاهش سرعت رشد است (جیانگ و همکاران، ۲۰۰۶؛ ال-

1- Cramer *et al.*2- Kingsbury *et al.*3- Rawson *et al.*

همبستگی معنی داری بین هدایت روزنه ای و میزان کلروفیل یافت نشده بود، ولی کاهش هدایت روزنه ای حتی ممکن است نشان دهنده غلظت بالاتر کلروفیل در واحد سطح برگ گیاهان تحت تنش شوری در مقایسه با شاهد باشد (جیمز و همکاران، ۲۰۰۸). با توجه به نتایج این تحقیق می توان گفت که در مدت زمان های کوتاه پس از اعمال شوری عوامل روزنه ای از جمله مهم ترین عوامل محدود کننده فتوسنتز در شرایط تنش هستند.

پاسخ های طولانی مدت

نتایج تجزیه واریانس و مقایسه میانگین اثرات طولانی مدت تنش شوری نشان داد که اگرچه با افزایش سطوح شوری مقادیر هدایت روزنه ای در همه ارقام به طور معنی داری کاهش یافته بود، ولی میزان این کاهش با اثرات کوتاه مدت تنش تفاوت چندانی نشان نداد. به عبارتی بیشترین میزان کاهش هدایت روزنه ای در مراحل اولیه تنش و به علت بسته شدن سریع روزنه ها در اثر تنش اسمزی رخ داده بود. بیشترین میزان کاهش در فاصله زمانی ۱۰ روز پس از شوری در رقم حساس شیراز مشاهده شد. همانطور که مشاهده می شود هدایت روزنه ای با گذشت زمان در مقایسه با روزهای اولیه پس از آغاز شوری تا حدودی ترمیم شده بود (جدول ۴).

میزان هدایت روزنه ای در شرایط شاهد نیز با گذشت زمان و افزایش سن برگ نیز در همه ارقام، به دلیل تغییرات آناتومیکی نمو برگ روند کاهشی از خود نشان داد (جیمز و همکاران، ۲۰۰۸).

با توجه به مقادیر هدایت روزنه ای و RGR، تفاوت ژنوتیپی زیادی از نظر تحمل به تنش اسمزی مشاهده گردید. منطبق با سایر مطالعات، میزان کاهش هدایت روزنه ای و RGR ارقام حساس بیشتر از ارقام متحمل بود (جیانگ و همکاران، ۲۰۰۶؛ راهنما و همکاران، ۲۰۱۰). در بین ارقام مورد مطالعه، دو رقم روشن و بسم حداقل انسداد روزنه ای را در پاسخ به شوری نشان دادند و در یک برنامه بهنژادی می توانند به عنوان منبعی از تحمل تنش اسمزی مورد استفاده قرار گیرند (جدول ۴).

هنداوی و همکاران، ۲۰۰۵)، اگرچه در سایر بررسی ها ارتباط معنی داری بین هدایت روزنه ای و عملکرد در شرایط شوری شدید مشاهده نشده است (ایسلا و همکاران^۱، ۱۹۹۸). در هر حال، به نظر می رسد ارزیابی تحمل شوری براساس RGR مطلوب تر از سایر شاخص های رشدی باشد.

پاسخ هدایت روزنه ای

هدایت روزنه ای یکی از پارامترهایی است که در شرایط تنش بیشترین تفاوت ها را در بین ارقام نشان داد و بهترین اطلاعات را برای ارزیابی مطلق تفاوت های ژنتیکی فراهم آورد (جدول ۴). همچنین قادر بود به عنوان شاخصی قابل اعتماد برای تعیین فتوسنتز و رشد و نیز به عنوان شاخصی حساس جهت تعیین تنش اسمزی محسوب گردد (جیمز و همکاران، ۲۰۰۸). این احتمال وجود دارد که عوامل کنترل کننده رشد در شرایط تنش اسمزی به طور مشابهی هدایت روزنه ای را کنترل نمایند و هدایت روزنه ای و رشد به طور یکسان کاهش یابند (فریک و همکاران، ۲۰۰۴؛ ال-هنداوی و همکاران، ۲۰۰۵). بر همین اساس پاسخ هدایت روزنه ای به صورت پاسخ های کوتاه مدت و طولانی مدت مورد بررسی قرار می گیرد.

پاسخ های کوتاه مدت

نتایج مقایسه میانگین اثرات کوتاه مدت تنش شوری نشان داد که ۲۴ ساعت پس از آغاز شوری، هدایت روزنه ای همه ارقام با افزایش سطوح شوری به طور معنی داری کاهش یافت. بیشترین میزان کاهش در رقم حساس شیراز به میزان ۶۸/۲٪ و ۷۶/۷٪ به ترتیب در سطوح شوری ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی مولار مشاهده شد.

کاهش هدایت روزنه ای در مدت زمان های کوتاه پس از شوری قبلاً نیز گزارش گردیده است (هرناندز و همکاران، ۲۰۰۲؛ راهنما و همکاران، ۲۰۱۰). این تغییرات ممکن است ناشی از تغییرات آناتومیکی برگ نظیر اندازه سلول و تراکم روزنه پس از اعمال شوری باشد و اگرچه

جدول ۴- مقایسه میانگین غلظت سدیم، سرعت رشد نسبی و هدایت روزنه‌ای برگ پرچم در شش رقم گندم در سه سطح شوری

رقم	شوری	غلظت سدیم (۱۰ روز) [†]	غلظت سدیم (۲۰ روز)	سرعت رشد نسبی (۱۰-۱ روز)		سرعت رشد نسبی (۲۰-۱۱ روز)		هدایت روزنه‌ای (۲۴ ساعت)		هدایت روزنه‌ای (۱۰ روز)		هدایت روزنه‌ای (۲۰ روز)	
				میلی گرم بر گرم وزن خشک	میلی گرم بر گرم وزن خشک	میلی مول بر متر مربع بر ثانیه	میلی مول بر متر مربع بر ثانیه	% شاهد	میلی مول بر متر مربع بر ثانیه	% شاهد	میلی مول بر متر مربع بر ثانیه	% شاهد	
روشن	شاهد	۰/۱۷۱	۰/۱۶۶	۰/۲۱۹	۱۰۰	۰/۲۱۴	۱۰۰	۵۱۸	۱۰۰	۴۰۱	۱۰۰	۳۳۷	۱۰۰
	۱۰۰ میلی مولار	۰/۹۷۳	۱/۲۲	۰/۱۷۳	۷۹/۱	۰/۱۸۶	۸۷	۲۵۲	۴۸/۷	۲۳۱	۵۷/۷	۲۱۰	۶۲/۵
	۲۰۰ میلی مولار	۳/۵۵	۴/۴۳	۰/۱۵۲	۶۹/۵	۰/۱۸۹	۸۸/۴	۱۷۷	۳۴/۲	۱۸۴	۴۵/۹	۱۵۶	۴۶/۳
کوبیر	شاهد	۰/۱۹۲	۰/۳۱۳	۰/۱۳۶	۱۰۰	۰/۱۶۸	۱۰۰	۴۹۴	۱۰۰	۲۴۸	۱۰۰	۱۹۷	۱۰۰
	۱۰۰ میلی مولار	۱/۳۷	۱/۸۸	۰/۱۲۵	۹۱/۴	۰/۱۶۲	۹۶/۵	۱۹۰	۳۸/۵	۱۴۶	۵۸/۸	۱۰۵	۵۳/۱
	۲۰۰ میلی مولار	۴/۸۳	۲/۶	۰/۱۱۶	۸۵/۳	۰/۱۶۴	۹۸/۱	۱۶۳	۳۳	۱۲۶	۵۱	۹۴	۴۷/۷
بم	شاهد	۰/۱۵۶	۰/۱۷۳	۰/۱۳۱	۱۰۰	۰/۱۷۴	۱۰۰	۵۰۷	۱۰۰	۳۱۸	۱۰۰	۲۴۰	۱۰۰
	۱۰۰ میلی مولار	۱/۲۸	۱/۶	۰/۱۲۰	۹۱/۴	۰/۱۶۱	۹۲/۳	۲۰۵	۴۰/۵	۱۸۳	۵۷/۶	۱۲۴	۵۱/۸
	۲۰۰ میلی مولار	۲/۳۳	۲/۹	۰/۱۰۷	۸۱/۶	۰/۱۵۲	۸۷/۱	۱۷۷	۳۵	۱۶۹	۵۳/۲	۱۲۶	۵۲/۳
گاسپارد	شاهد	۰/۲۸۲	۰/۲۱۳	۰/۱۴۹	۱۰۰	۰/۱۷۶	۱۰۰	۵۲۶	۱۰۰	۲۹۹	۱۰۰	۲۵۲	۱۰۰
	۱۰۰ میلی مولار	۱/۴۲	۱/۹	۰/۰۹۵	۶۳/۴	۰/۱۵۹	۹۰/۵	۱۷۹	۳۴	۱۲۷	۴۲/۶	۹۷	۳۸/۵
	۲۰۰ میلی مولار	۲/۸۱	۶/۵	۰/۰۶۱	۴۱/۱	۰/۱۴۶	۸۲/۹	۱۱۶	۲۲	۱۰۵	۳۵	۸۰	۳۱/۷
شیراز	شاهد	۰/۱۷۴	۰/۱۹۳	۰/۲۶۲	۱۰۰	۰/۲۳۲	۱۰۰	۴۷۳	۱۰۰	۴۱۱	۱۰۰	۲۷۵	۱۰۰
	۱۰۰ میلی مولار	۱/۳۷	۱/۸۲	۰/۱۸۴	۷۰/۳	۰/۱۸۸	۸۰/۹	۱۵۰	۳۱/۸	۱۶۱	۳۹/۲	۷۹	۲۸/۶
	۲۰۰ میلی مولار	۴/۸۵	۷/۳	۰/۱۴۵	۵۵/۴	۰/۱۳۹	۶۰	۱۱۰	۲۳/۳	۹۴	۲۲/۸	۴۷	۱۷/۲
قدس	شاهد	۰/۱۵	۰/۱۶۶	۰/۲۲۵	۱۰۰	۰/۲۱۷	۱۰۰	۴۸۰	۱۰۰	۲۹۳	۱۰۰	۱۹۳	۱۰۰
	۱۰۰ میلی مولار	۱/۳۵	۱/۶۸	۰/۱۵۳	۶۸/۲	۰/۱۸۳	۸۴/۲	۱۵۷	۳۲/۸	۱۲۵	۴۲/۵	۸۵	۴۴
	۲۰۰ میلی مولار	۴/۹	۷/۷	۰/۱۳۰	۵۷/۸	۰/۱۸۲	۸۴	۱۲۵	۲۶	۹۳	۳۱/۹	۳۹	۲۰
مقادیر LSD برای هر صفت		۰/۰۶	۲/۴	۰/۰۹		۰/۰۷		۲۳۰		۱۶۹		۷۱	

اختلاف‌های کمتر از مقادیر LSD بین میانگین‌های هر صفت در سطح احتمال ۵٪ معنی‌دار نیستند.

[†] زمان پس از آغاز شوری

که ژنوتیپ های دارای هدایت روزنه ای بالاتر در هر دو مرحله اندازه گیری، دارای RGR بالاتری بودند (جدول ۴). به عبارتی، هدایت روزنه ای بالاتر در شرایط تنش شوری مرتبط با فتوسنتز، سرعت رشد، تعداد پنجه و بیوماس اندام هوایی بالاتر است (جیمز و همکاران، ۲۰۰۸؛ راهنما و همکاران، ۲۰۱۰). این روابط نشان دهنده پتانسیل لازم برای استفاده از هدایت روزنه ای جهت انتخاب ژنوتیپ های دارای حفظ RGR بالاتر در شرایط شوری می باشند. ارقام دارای هدایت روزنه ای بالا نیز در شرایط تنش دارای RGR بالایی بودند. ارقام روشن و بم با هدایت روزنه ای و RGR بالاتر در شرایط شوری به عنوان نمونه بارزی از ژنوتیپ های دارای تحمل به شوری مطرح بودند (جدول ۴). به هر حال، در راستای این تحقیق این نکته نیاز به بررسی دقیق تری دارد که آیا در شرایط تنش شوری هدایت روزنه ای و فتوسنتز بالاتر ارقام متحمل، RGR را نیز تحت تأثیر قرار می دهد و این که آیا انتخاب براساس هدایت روزنه ای بالا می تواند به عنوان یک روش جایگزین جهت انتخاب ژنوتیپ ها با RGR بالاتر در شرایط تنش شوری باشد.

نتیجه گیری

نتایج حاصل از این تحقیق مؤید این نکته بود که هدایت روزنه ای می تواند به عنوان شاخص تحمل به تنش اسمزی مد نظر قرار گیرد و با بررسی پاسخ هدایت روزنه ای می توان در خصوص پاسخ های رشدی گیاه پیش بینی نمود. همبستگی بین هدایت روزنه ای بالا در شرایط تنش شوری با فتوسنتز و RGR بالا، نشان دهنده پتانسیل لازم برای استفاده از هدایت روزنه ای جهت انتخاب ژنوتیپ های گندم با حفظ RGR بالاتر در شرایط شوری می باشد.

سپاس گزاری

از مشاورت های ارزنده پروفسور رنا مانز (Rana Munns) و دکتر ریچارد جیمز (Richard A. James) در مؤسسه تحقیقات علمی و صنعتی کشورهای مشترک

مقادیر هدایت روزنه ای در شرایط شاهد مستقل از میزان آن در شرایط تنش بود (جدول ۴) و با وجود این که در شرایط شاهد در بین ارقام از لحاظ این ویژگی تفاوت کمی وجود داشت، ولی در شرایط تنش این تفاوت ها قابل ملاحظه بود (جیمز و همکاران، ۲۰۰۸؛ راهنما و همکاران، ۲۰۱۰). اگرچه این نتایج همیشه صادق نمی باشد (جیانگ و همکاران، ۲۰۰۶).

هدایت روزنه ای برگ پرچم با وزن خشک اندام هوایی ($r=0.690^{**}$) و عملکرد دانه ($r=0.532^{**}$) همبستگی مثبت و معنی داری نشان داد (جدول ۲). به عبارتی کاهش هدایت روزنه ای و در نتیجه کاهش فتوسنتز سبب کاهش تولید ماده خشک و عملکرد دانه می گردد. رقم های روشن و بم با هدایت روزنه ای بالاتر، میزان کاهش بیوماس اندام هوایی و عملکرد دانه کمتری در مقایسه با رقم حساس قدس و شیراز با هدایت روزنه ای پایین تر در شرایط تنش شوری داشتند (جدول ۴). در این شرایط، به احتمال زیاد اسید آبسسیک هدایت روزنه ای را کنترل می نماید و افزایش میزان آن با جلوگیری از سرعت طویل شدن برگ (مونتر و همکاران، ۱۹۹۸؛ کرامر و کوواری، ۲۰۰۲) ارتباط دارد. مشخص شده که عوامل کنترل کننده رشد گیاهان در شرایط تنش اسمزی به طور مشابهی هدایت روزنه ای را کنترل می نمایند و کاهش رشد اغلب با کاهش هدایت روزنه ای هماهنگ می باشد (فریک و همکاران، ۲۰۰۴؛ ال-هنداوی و همکاران، ۲۰۰۵).

از مهم ترین یافته های تحقیق حاضر این بود که در مدت زمان کوتاه پس از شوری تفاوت ژنتیکی در هدایت روزنه ای می تواند به عنوان شاخصی مطمئن جهت شناسایی تفاوت ژنتیکی از نظر سرعت رشد ارقام در مدت زمان طولانی باشد. به عبارتی با بررسی پاسخ های کوتاه مدت هدایت روزنه ای ارقام می توان پاسخ های طولانی مدت سرعت رشد را پیش بینی نمود. همبستگی مثبت و معنی دار بین RGR و هدایت روزنه ای ($r=0.443^{**}$) (جدول ۲) نیز نشان دهنده این واقعیت بود

منابع

۱. راهنماقهفرخی، ا.، پوستینی، ک.، توکل افشاری، ر.، احمدی، ع. و علیزاده، ه. ۱۳۸۹. بررسی فیزیولوژیک دفع سدیم در بافت‌های مختلف ارقام حساس و متحمل به شوری گندم (*Triticum aestivum* L.). مجله علوم گیاهان زراعی ایران ۴۱ (۱): ۷۹-۹۲.
2. Cramer, G.R., Alberico, G.L., and Schmidt, C. 1994. Salt tolerance is not associated with the sodium accumulation of two maize hybrids. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21: 675-692.
3. Cramer, G.R., and Quarrie, S.A. 2002. Abscisic acid is correlated with the leaf growth inhibition of four genotypes of maize differing in their response to salinity. *Functional Plant Biology*, 29: 111-115.
4. El-Hendawy, S.E., Hu, Y., and Schmidhalter, U. 2005. Growth, ion content, gas exchange, and water relations of wheat genotypes differing in salt tolerances. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56: 123-134.
5. Fricke, W. 2004. Rapid and tissue-specific accumulation of solutes in the growth zone of barley leaves in response to salinity. *Planta*, 219: 515-25.
6. Fricke, W., Akhiyarova, G., Veselov, D., and Kudoyarova, G. 2004. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate response to salinity in barley leaves. *Journal of Experimental Botany*, 55: 1115-23.
7. Hernandez, J.A., and Almansa, M.S. 2002. Short-term effects of salt stress on antioxidant systems and leaf water relations of pea leaves. *Physiology Plantarum*, 115: 251-257.
8. Isla, R., Aragues, R., and Royo, A. 1998. Validity of various physiological traits as screening criteria for salt tolerance in barley. *Field Crops Research*, 58: 97-107.
9. James, R.A., Rivelli, A.R., Munns, R., and Caemmerer, S.V. 2002. Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Functional Plant Biology*, 29: 1393-1403.
10. James, R.A., Davenport, R.J., and Munns, R. 2006. Physiological characterization of two genes for Na⁺ exclusion in durum wheat, *Nax1* and *Nax2*. *Plant Physiology*, 142: 1537-1547.
11. James, R.A., Caemmerer, S.V., Condon, A.G., Zwart, A.B., and Munns, R. 2008. Genetic variation in tolerance to the osmotic stress component of salinity stress in durum wheat. *Functional Plant Biology*, 35: 111-123.

12. Jiang, Q., Roche, D., Monaco, T.A., and Durham, S. 2006. Gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters and carbon isotope discrimination of 14 barley genetic lines in response to salinity. *Field Crops Research*, 96: 269–278.
13. Kingsbury, R.W., Epstein, E., and Percy, R.W. 1984. Physiological responses to salinity in selected lines of wheat. *Plant Physiology*, 74: 417–23.
14. Montero, E., Cabot, C., Poschenrieder, C.H., and Barcel, J. 1998. Relative importance of osmotic-stress and ion-specific effects on ABA-mediated inhibition of leaf expansion growth in *Phaseolus vulgaris*. *Plant Cell and Environment*, 21: 54–62.
15. Munns, R., and Tester, M. 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 651–81.
16. Munns, R., James, R.A., Sirault, X.R.R., Furbank, R.T., and Jones, H.G. 2010. New phenotyping methods for screening wheat and barley for beneficial responses to water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 61: 3499–3507.
17. Poustini, K. and Siosemardeh, A. 2004. Ion distribution in wheat cultivars in response to salinity stress. *Field Crops Research*, 85: 125–133.
18. Rahnema, A., James, R.A., Poustini, K., and Munns, R. 2010. Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. *Functional Plant Biology*, 37: 255–269.
19. Rawson, H.M., Richards, R.A., and Munns, R. 1988. An examination of selection criteria for salt tolerance in wheat, barley and triticale. *Australian Journal of Agricultural Research*, 39: 759–772.
20. Rivelli, A.R., James, R.A., Munns, R., and Condon, A.G. 2002. Effect of salinity on water relations and growth of wheat genotypes with contrasting sodium uptake. *Functional Plant Biology*, 29: 1065–1074.