علوم گیاهان زراعی ایران
دورهٔ ۴۶، شمارهٔ ۳، پاییز ۱۳۹۴ (ص ۵۲۷-۵۱۹)

بررسی اثرات تنش اسمزی و سمیّت یونی ناشی از شوری با استفاده از پاسخ های سریع فتوسنتزی گندم دوروم

افراسیاب راهنما[1*]، رنا مانز[2] و ریچارد جیمز[3]
۱. استادیار، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز
۲ و ۳. استادان، مؤسسهٔ تحقیقات علمی و صنعتی کشورهای مشترک‌المنافع (CSIRO)، کَنبرا، استرالیا
(تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۲/۲۸ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۴/۳/۲۵)

چکیده

شوری رشد گیاه را از طریق تنش اسمزی ناشی از وجود نمک در محیط اطراف ریشه و نیز سمیّت یونی ناشی از تجمع نمک در برگ‌ها تحت تأثیر قرار می‌دهد. ارزیابی ویژگی‌های فتوسنتزی به عنوان روشی سریع و غیرتخریبی، توان بالایی برای بهبود بهره‌وری گیاه و تحمل به تنش دارد. به‌منظور بررسی اثرات تنش اسمزی کوتاه‌مدت (۴۵ دقیقه) بر ویژگی‌های فتوسنتزی، چهار رقم گندم دوروم (به نام‌های کولتر، سکلاوی، کاندیکنز، برکولیا) با تحمل شوری متفاوت، در غلظت‌های پایین ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم و کلرید پتاسیم در آزمایشی گلدانی ارزیابی شدند. تبادلات گازی و به دنبال آن فتوسنتز بلافاصله با آغاز تنش اسمزی ناشی از هر دو تیمار (به ترتیب به میزان ۱۰-۱۵ و ۳-۵ درصد) کاهش یافتند، اگرچه با گذشت زمان میزان آنها تا حدودی ترمیم یافت. ویژگی‌های فتوسنتزی به‌طور مشابه به غلظت‌های ایزواسمزی کلرید سدیم و کلرید پتاسیم پاسخ دادند. ارتباط بین غلظت سدیم برگ و پاسخ هدایت روزنه‌ای هر چهار رقم، ۴۵ دقیقه پس از رویارویی با هر دو نوع نمک نشان داد که هیچ تأثیر ویژه‌ای از حضور سدیم در گیاه وجود ندارد. در مجموع به نظر می‌رسد مهم‌ترین عامل ایجاد پاسخ‌های فتوسنتزی در استفاده از مواد اسمزی مختلف، در واقع فشار اسمزی ناشی از تنش در فضای اطراف ریشه بوده است نه اینکه اثرات یونی ناشی از سمیّت سدیم باشد.

واژه‌های کلیدی: تنش اسمزی، فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای.

مقدمه

شوری و خشکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی محدودکنندهٔ تولید محصولات غذایی اصلی در جهان هستند. بیش از ۶ درصد اراضی سراسر جهان، یا از طریق شوری و یا از طریق شرایط مربوط به سدیمی شدن تحت تأثیر نمک قرار دارند (Munns, 2005). بهبود عملکرد گیاهان زراعی در خاک‌های شور و مناطق دارای محدودیت آبی امری ضروری به نظر می‌رسد، ازاین‌رو بررسی صفات فیزیولوژیکی و ژن‌های نامزد (کاندید) کلیدی دخیل در بهبود عملکرد محصول در زمین‌های خشک و شور بسیار مهم خواهد بود.

در شرایط شوری، رشد گیاهان تحت تأثیر تنش اسمزی ناشی از تجمع نمک در محیط اطراف ریشه و سمیّت یونی ناشی از تجمع یون‌های سدیم و کلر در برگ‌ها قرار می‌گیرد. نتایج بسیاری از تحقیقات نشان داده است که کاهش اولیهٔ رشد در شرایط شوری به

* تلفن: ۰۶۱-۳۳۳۶۴۰۵۶
E-mail: a.rahnama@scu.ac.ir

دلیل عوامل مرتبط با تنش اسمزی است (Fricke, 2004; Rahnama *et al*., 2010)، درحالی‌که تنها پس از گذشت مدت زمان طولانی و در نتیجه افزایش غلظت یون سدیم در برگ‌های پیرتر، آسیب و زیان ناشی از سمیّت یونی به ویژه در برگ‌های پیر قابل مشاهده خواهد بود (Munns & Tester, 2008). تنش شوری، فتوسنتز را با تأثیر بر عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای کاهش می‌دهد (James *et al*., 2002; Netondo *et al*., 2004; James *et al*., 2008; Rahnama *et al*., 2010)، اگرچه مشارکت محدودیت‌های این دو عامل بر فتوسنتز ممکن است در سطوح مختلف تنش شوری متفاوت باشد.

هدایت روزنه‌ای در مقایسه با اجزای غیر روزنه‌ای فتوسنتز به تنش شوری حساس‌تر است (James *et al*., 2008). بسته شدن روزنه اغلب پاسخ سریع اولیه به تنش شوری است و کاهش هدایت روزنه‌ای مهم‌ترین دلیل کاهش فتوسنتز در شرایط تنش است که بلافاصله با آغاز تنش شوری رخ می‌دهد (Jiang *et al*., 2006; James *et al*., 2008; Rahnama *et al*., 2010) و تنها با گذشت زمان پس از شوری، کاهش میزان فتوسنتز ناشی از هر دو عامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای خواهد بود، به‌عبارتی، عوامل غیرروزنه‌ای در دوره‌های زمانی درازمدت (هفته‌ها) و به دنبال تجمع نمک در برگ‌ها رخ می‌دهد (James *et al*., 2002). به‌هر حال، هدایت روزنه‌ای بلافاصله با آغاز شوری و در پاسخ به تنش اسمزی ناشی از شوری خارج از ریشه‌ها کاهش می‌یابد و این کاهش به عنوان نخستین و اصلی‌ترین دلیل کاهش سرعت جذب دی‌اکسیدکربن شناخته شده است (James *et al*., 2002). به نظر می‌رسد کاهش حساسیت روزنه‌ها به اجزای اسمزی تنش شوری بتواند کاهش سرعت جذب دی اکسیدکربن متأثر از شوری را کاهش دهد.

به هر حال، مشخص شده که هدایت روزنه‌ای به سرعت به تغییرات پتانسیل آب پاسخ می‌دهد که مهم‌ترین محدودیت برای رشد و فتوسنتز است (Munns *et al*., 2010). James *et al*. (2002) نیز نشان دادند که تأثیر تنش شوری بر کاهش هدایت روزنه‌ای (۵۰ درصد در مقایسه با شاهد) بسیار بیشتر از فتوسنتز (۱۰ درصد) بود، که دلیل آن تغییر ساختار ظاهری (مورفولوژی) سلول و برگ یعنی برگ‌های باریک‌تر، ضخیم‌تر و سبز رنگ تر و در نتیجه تراکم بیشتر کلروپلاست در واحد سطح برگ بود.

اینکه آیا وضعیت آبی، تنظیم هورمونی و یا تأمین مواد فتوسنتزی کنترل غالب را روی رشد گیاه در خاک‌های شور یا خشک اعمال می‌کنند، موضوعی است که جای بحث زیادی دارد. در مقیاس‌های زمانی کوتاه‌مدت، شواهدی مبنی بر وجود پیام‌های هورمونی کنترل‌کنندهٔ پاسخ گیاه وجود دارد، ولی در زمینهٔ وجود روبط آبی گیاه شواهدی وجود ندارد. نتایج برخی بررسی‌ها نشان می‌دهد که در شرایط پاسخ سریع به تنش، به احتمال زیاد اسید آبسیزیک هدایت روزنه‌ای را کنترل می‌کند (Cramer *et al*., 2002; Rahnama *et al*., 2010). به هر حال، دلیل قطعی مبنی بر وجود تنها پیام هورمون اسید آبسیزیک از ریشه‌ها به سمت اندام‌های هوایی وجود ندارد و ممکن است هورمون‌های دیگری نیز در این زمینه دخیل شوند (Alfocea *et al*., 2010; Ghanem *et al*., 2011). نتایج برخی تحقیقات دیگر پیشنهاد می‌کند که حالت احیای آسکوربات ممکن است نقش مهمی در کارکرد روزنه از طریق تنظیم غلظت پراکسید هیدروژن به عنوان یک مولکول پیام‌رسان دخیل در حرکت سلول روزنه داشته باشد (Chen & Gallie, 2004). به هر حال، در شرایط تنش خشکی و شوری، هدایت روزنه ای به عنوان شاخصی از وجود تفاوت رشدی در بین ژنوتیپ‌ها در نظر گرفته شده است (Munns *et al*., 2010; Rahnama *et al*., 2010) و کاهش سریع هدایت روزنه‌ای نشان‌دهندهٔ پاسخ به تنش اسمزی ناشی از تنش شوری در محیط اطراف ریشه است (James *et al*., 2008; Rahnama *et al*., 2010).

علاوه بر اثرات اسمزی تنش، سایر عوامل نیز می‌توانند در تنظیم کارکرد روزنه در شرایط شوری دخیل شوند. Dionisio-Sese & Tobita (2000)، کاهش میزان فتوسنتز خالص برگ‌های جوان برنج با افزایش شوری را ناشی از تأثیر مستقیم شوری بر مقاومت روزنه‌ای از طریق کاهش تورم یا تورژسانس سلول محافظ گزارش کردند، درحالی‌که محدودیت‌های غیرروزنه‌ای

مرتبط با تجمع سدیم نیز در شوری بالاتر از ۲۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم گزارش شده است (James *et al.*, 2002). اگرچه Rahnama *et al.* (2010) نشان دادند که بسته‌شدن روزنه‌ها در شرایط شوری به جای اثرات ویژهٔ یونی ناشی از کمبود آب و تنش اسمزی در اطراف ریشه بود، چرا که با کاربرد کلریدپتاسیم نیز پاسخی مشابه با کلرید سدیم ایجاد شده بود.

به‌هرحال، جذب دی‌اکسیدکربن برای رشد و تولید مثل گیاه امری ضروری است و درک بهتر عوامل متأثرکنندهٔ جذب کربن در شرایط شوری ممکن است راهبردی برای تحقیقات آینده در زمینهٔ بهبود کارکرد گیاه باشد. علی‌رغم انجام برخی بررسی‌ها در زمینهٔ پاسخ‌های روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای به تنش شوری، همچنان اطلاعات چندانی در زمینهٔ تغییرات فیزیولوژیکی اعمال شده در فرایند ظهور اولیهٔ تنش شوری وجود ندارد. افزون بر این، اطلاعات در زمینهٔ غلظت‌های آستانهٔ شوری مرتبط با بازدارندگی فتوسنتز و نیز اهمیت نسبی اجزای روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای دخیل در جذب کربن خالص تنها در برخی گونه‌های گیاهی در دسترس است و این شامل دامنهٔ گسترده‌ای از پاسخ‌های گیاهی نخواهد بود.

با عنایت به موارد یاد شده هدف از این تحقیق، بررسی روند تغییرات زمانی تبادلات گازی، فتوسنتز خالص و تغییرات یونی در رویارویی سریع با تنش اسمزی و نیز تفکیک اثرات اسمزی و سمیّت یونی ناشی از شوری در گندم دوروم بود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و شرایط رشدی آزمایش

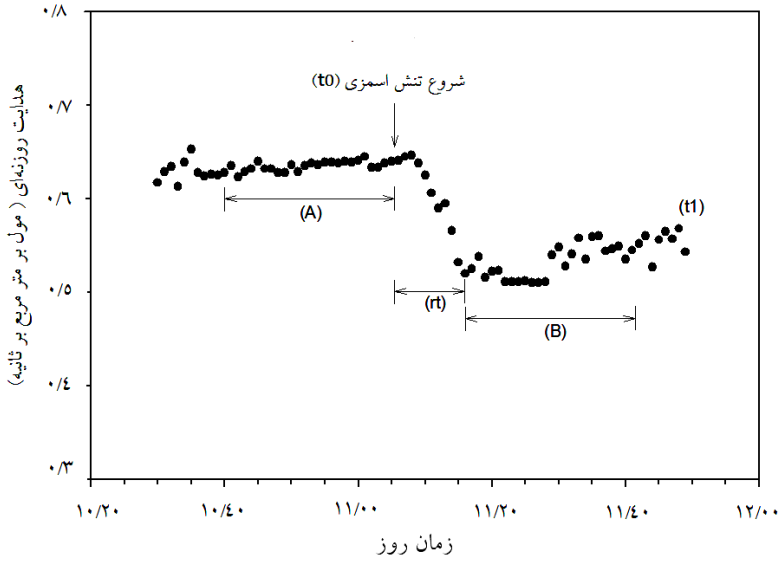
این تحقیق در مؤسسهٔ تحقیقات علمی و صنعتی کشورهای مشترک‌المنافع (CSIRO) در کشور استرالیا-کنبرا انجام شد. چهار رقم گندم دوروم با تحمل متفاوت به تنش اسمزی شامل کولتر (Coulter) و سکلاوی (Seklavi) به عنوان ارقام متحمل و کاندیکنز (Candicans) و برکولیا (Brkulja) به عنوان ارقام حساس از یک مجموعهٔ ۲۰ رقمی از گندم‌های دوروم غربال‌شده توسط James *et al.* (2002) در این تحقیق استفاده شد. بذرهای سالم، هم‌اندازه و هم‌وزن برای هر رقم گزینش شده و به مدت دو ساعت در آب مقطر خیسانده شدند، پس از آن با استفاده از محلول قارچ‌کش تیرام (۱/۴ گرم در لیتر) ضدعفونی شدند. بذرها به‌طور یکنواخت درون پتری‌دیش‌هایی با دو لایه کاغذ صافی مرطوب در کف آنها قرار داده شده بودند و سپس روی بذرها نیز یک لایه کاغذ صافی مرطوب قرار داده شد. در پتری‌دیش‌ها توسط پارافیلم به‌طور کامل پوشانده شده و در یخچال به مدت ۲ روز در دمای ۴ درجهٔ سلسیوس نگهداری شدند. پس از دو روز بذرها برای جوانه‌زنی به دستگاه ژرمیناتور منتقل شدند و دو روز بعد بذرهای جوانه‌زده آمادهٔ کشت شدند.

بذرهای جوانه‌زده در گلدان‌های مربعی به ابعاد ۶/۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۱۹ سانتی‌متر دارای ذرات شن درشت (یک گیاه در هر گلدان) کاشته شدند و گلدان‌ها در ظرف‌های ۴۰ لیتری (۴۰ گلدان در هر ظرف) با آبیاری به روش Munns & James (2003) نگهداری شدند. گیاهان در شرایط گلخانه (۲۶ درجهٔ سلسیوس در روز و ۱۸ درجهٔ سلسیوس در شب) رشد یافتند. یک روز پس از ظهور گیاهچه‌ها، گلدان‌ها با محلول غذایی یک چهارم غلظت و یک هفته بعد با نصف غلظت محلول هوگلند آبیاری شدند. به منظور برآورد تغییرات شوری، هدایت الکتریکی و اسیدیتهٔ محلول مورد استفاده هر دو روز یکبار به ترتیب با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری هدایت الکتریکی دیجیتالی (PTI-10) و pH سنج اندازه‌گیری شد و هدایت الکتریکی با اضافه کردن HNO_3 ۱ مولار در حدود ۶ تنظیم و تعدیل شد.

روش اعمال تیمار شوری

گیاهان شاهد با نصف غلظت نهایی محلول هوگلند آبیاری شدند. پیش از آغاز تیمار شوری، گلدان‌های با گیاهچه‌های ۱۲ روزه به ظرف‌های کوچک‌تر با طرح کلی همانند با روش Rahnama *et al.* (2010) منتقل شدند. این سامانه دو ظرف دو لیتری متصل به هم داشت که ظرف پایینی (به عنوان مخزن محلول موردنظر)، ظرف بالایی (با دو گلدان) را هر ۱۰ دقیقه یکبار به صورت سامانهٔ زیر آبیاری با نصف غلظت نهایی محلول غذایی هوگلند آبیاری می‌کرد. برای

تعیین پاسخ سریع ویژگی‌های فتوسنتزی (هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز خالص و نسبت غلظت دی‌اکسید کربن درون روزنه‌ای به غلظت دی‌اکسیدکربن پیرامونی آن (C_i/C_a)) از سیستم تبادل گازی LI-6400 (Li-Cor, Lincoln, NE, USA) استفاده شد. قسمت میانی برگ سوم توسعه‌یافته در اتاقک دستگاه قرار داده شده بود. دستگاه بر پایهٔ شرایط گلخانه تنظیم شد، بدین صورت که دمای برگ روی ۲۵ درجهٔ سلسیوس، شدت نور در ۱۰۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه با منبع نوری قرمز/آبی، دی‌اکسیدکربن در ۴۰۰ میکرومول بر مول و کمبود فشار بخار (VPD) بین ۱/۱ و ۱/۳ کیلوپاسکال تنظیم شده بود. ویژگی‌های فتوسنتزی مانند هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز خالص پس از حدود ۲۵ دقیقه، هر دقیقه یکبار ثبت شدند و پس از اینکه به یک حالت ثبات داده‌ها رسیدند، محلول درون مخزن با ۵۰ میلی‌مولار کلرید پتاسیم و یا کلرید سدیم جایگزین شد و آبیاری مطابق با شرایط پیش از تنش هر ۱۰ دقیقه یکبار ادامه یافت. پس از آغاز تنش نیز ثبت دقیقه‌ای اطلاعات به مدت ۴۵ دقیقه پس از آغاز تنش اسمزی ادامه یافت (شکل ۱). نکتهٔ شایان توجه اینکه داده‌های به‌دست‌آمده از دستگاه باید بر مبنای سطح برگ مورد نظر محاسبه شود.



شکل ۱. تأثیر ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم یا کلرید پتاسیم بر هدایت روزنه‌ای گندم دوروم (برگرفته از راهنما و همکاران، ۲۰۱۰)

بلافاصله پیش از (t_0) و ۴۵ دقیقه پس از آغاز تنش (t_1) پهنک برگ سوم از گیاهچه‌های جداگانه برای اندازه‌گیری محتوای سدیم و پتاسیم برداشت شد. برگ‌ها به مدت ۷۲ ساعت در دمای ۷۰ درجهٔ سلسیوس خشک و توزین شدند. سدیم در ۱۰ میلی‌لیتر اسید نیتریک ۰/۵ مولار در ۸۰ درجهٔ سلسیوس به مدت ۱/۵ ساعت استخراج شد و توسط طیف‌سنجی (اسپکترومتری) اتمی- پلاسمایی (Vista Pro, Varian, Melbourne, Vic.) اندازه‌گیری شد. در مجموع، برای هر رقم سه بوته برای شاهد و تیمار تنش در نظر گرفته شد و نتایج بر پایهٔ میانگین سه بوته تجزیه و تحلیل شدند.

محاسبات آماری

آزمایش به صورت طرح فاکتوریل بر پایهٔ طرح کاملاً تصادفی انجام شد. برای محاسبهٔ میانگین داده‌ها و LSD در سطح آماری ۵ درصد از نرم‌افزار GENSTAT (VSN International Ltd, Hertz, UK) استفاده شد.

نتایج و بحث

سرعت تبادلات گازی

سنجش تبادلات گازی نشان داد که پاسخ سریع هدایت‌روزنه‌ای به شوری می‌تواند اجزای اسمزی تنش شوری را بیان کند. در این آزمایش شوری ۵۰

میلی‌مولار کمینهٔ غلظت شوری بود که سبب ایجاد تفاوت معنی‌دار تبادلات‌گازی در مقایسه با شاهد شده بود، به گونه‌ای که تنها در مدت ۴۵ دقیقه پس از آغاز شوری میانگین هدایت روزنه‌ای ارقام در تیمار کلرید سدیم از ۵۹۳ به ۵۰۸ میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه و در تیمار کلریدپتاسیم از ۶۴۰ به ۵۵۵ میلی مول بر مترمربع بر ثانیه کاهش یافته بود (جدول۱). هدایت روزنه‌ای در پاسخ به کابرد کلرید سدیم و کلریدپتاسیم از روند مشابهی پیروی می‌کرد و تفاوت شایان ملاحظه‌ای بین دو تیمار ایزواسمزی وجود نداشت (شکل ۱). همچنین بین ارقام تفاوت شایان ملاحظه‌ای از نظر هدایت روزنه‌ای در کاربرد تیمارهای مختلف وجود نداشت و میزان کاهش هدایت روزنه‌ای پس از اعمال هر دو تیمار در حدود ۱۰ الی ۱۵ درصد بود (جدول ۱). این نتایج مؤید این است که کاهش هدایت روزنه‌ای یک پاسخ مستقیم و تحمیل‌شده توسط تنش اسمزی بود و فشار اسمزی ناشی از تیمارهای کلرید سدیم و کلرید پتاسیم سبب القای سریع تغییرات تبادلات گازی می‌شود که مستقل از اثرات ناشی از تجمع سدیم درون برگ‌ها است. به عبارتی، هدایت روزنه‌ای پس از رویارویی با تنش شوری به عنوان یک پاسخ سریع کاهش یافته بود و این پاسخ سریع اولیه، به نظر می‌رسد نتیجهٔ هیدرولیکی ناشی از شوری باشد. این نتایج هماهنگ با پاسخ رشدی دو مرحله‌ای ارائه شده توسط Munns & Tester (2008) است.

بررسی جزئیات شکل ۱ نشان می‌دهد که هدایت روزنه‌ای به مدت ۳ تا ۴ دقیقه پس از آغاز تنش اسمزی به طور بسیار جزئی افزایش و بلافاصله رو به کاهش گذاشت و تا ۱۴ دقیقه (rt) در رقم‌های حساس و متحمل به تنش به همان میزان، این روند کاهشی ادامه یافت و دوباره به یک حالت ثبات نسبی جدید رسید. این روند ثبات نسبی تا مدت زمان ۴۵ دقیقه پس از آغاز تنش ادامه یافت (شکل ۱). نتایج Fricke *et al.* (2004) نیز نشان داد که تعرق جو پس از اعمال ۱۰۰ میلی مولار کلرید سدیم پس از یک کاهش ۱۰ دقیقه‌ای دوباره به یک حالت ثبات جدید رسید. اگرچه، پاسخ توسعهٔ برگ تا حدودی متفاوت از هدایت روزنه‌ای در طی دقیقه‌ها و ساعت‌های اولیه پس از رویارویی با شوری بود (نتایج نشان داده نشده است).

جدول ۱. میانگین میزان جذب دی‌اکسیدکربن (فتوسنتز)، هدایت روزنه‌ای و نسبت Ci/Ca در برگ سوم چهار رقم گندم دوروم در مواجهه با ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم و کلرید پتاسیم

		۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم			۵۰ میلی‌مولار کلرید پتاسیم		
	رقم	۲۵ دقیقه پیش از تنش اسمزی (A)	۲۵ دقیقه پس از تنش اسمزی (B)	درصد کاهش	۲۵ دقیقه پیش از تنش اسمزی (A)	۲۵ دقیقه پس از تنش اسمزی (B)	درصد کاهش
میانگین هدایت روزنه‌ای (میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه)	کولتر	۶۲۶±۳۲	۵۲۰±۱۲	۱۶/۹±۲/۴	۶۵۸±۲۶	۵۵۶±۲۶	۱۵/۳±۴/۹
	سکلاوی	۶۵۱±۵۷	۵۴۹±۷۵	۱۶/۴±۵	۷۰۹±۳۱	۶۲۲±۴۵	۱۲/۳±۴/۵
	کاندیکنز	۵۹۶±۱۰۵	۵۲۷±۱۰۵	۱۲/۳±۲/۶	۶۴۹±۲۴	۵۷۹±۹	۱۰/۶±۲/۳
	برکولیا	۴۹۸±۸۴	۴۲۸±۷۱	۱۴/۲±۱/۹	۵۴۶±۲۳	۴۶۰±۴۲	۱۵/۸±۵/۳
میانگین فتوسنتز (میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه)	کولتر	۲۸/۳۵±۰/۳۸	۲۷/۳۹±۰/۳۷	۳/۴±۰/۳	۲۴/۸±۰/۴۷	۲۳/۹±۰/۵۶	۳/۵±۰/۷
	سکلاوی	۲۸/۵۹±۱/۹۷	۲۷/۶۵±۲/۱۶	۳/۴±۰/۹	۲۶/۹۳±۱/۰۴	۲۵/۸۶±۰/۹۶	۴±۰/۹
	کاندیکنز	۲۵/۹۷±۱/۶۸	۲۵/۱±۱/۶۳	۳/۳±۰/۲	۲۳/۹±۰/۱۲	۲۳/۲±۰/۲۶	۳/۵±۰۱/۱
	برکولیا	۲۵/۹۸±۱/۰۳	۲۴/۶±۱/۵۴	۵/۵±۲/۲	۲۳/۹±۰/۲۵	۲۲/۹±۰/۱۵	۴/۴±۱/۲
نسبت Ci/Ca	کولتر	۰/۷۴۵±۰/۰۰۹	۰/۷۲۶±۰/۰۰۹	۲/۵±۰/۲	۰/۷۷۷±۰/۰۰۸	۰/۷۶۷±۰/۰۰۵	۱/۱۹±۰/۵
	سکلاوی	۰/۷۴۳±۰/۰۰۶	۰/۷۲۶±۰/۰۰۷	۲/۳±۰/۸	۰/۷۷۳±۰/۰۰۹	۰/۷۶۶±۰/۰۰۹	۰/۹±۰/۵
	کاندیکنز	۰/۷۵۵±۰/۰۱۶	۰/۷۳۲±۰/۰۲۱	۳/۱±۰/۹	۰/۷۸۸±۰/۰۰۶	۰/۷۷۴±۰/۰۱۰	۲/۵±۱
	برکولیا	۰/۷۰۷±۰/۰۳۸	۰/۶۷۹±۰/۰۴۰	۴±۰/۵	۰/۷۴۶±۰/۰۰۹	۰/۷۳۰±۰/۰۱۳	۲/۱±۰/۶

بین ارقام در شرایط شاهد و تنش تفاوت‌های ناچیزی از نظر هدایت روزنه‌ای وجود داشت و این تفاوت‌ها در مدت زمان‌های طولانی مشهود بود و تفاوت‌ها در پاسخ هدایت روزنه‌ای هماهنگ با تفاوت‌های ژنوتیپی در دیگر ویژگی‌های رشدی در مدت زمان‌های طولانی‌تر بود (James *et al*., 2008; Rahnama *et al*., 2010).

پاسخ سریع به تنش در مقیاس‌های زمانی کوتاه‌مدت چند دقیقه‌ای می‌تواند دلیلی بر وجود پیام‌های هورمونی کنترل کنندهٔ پاسخ گیاه به تنش باشد و به احتمال زیاد اسید آبسیزیک تولیدی در ریشه در پاسخ به شوک اسمزی نقش کلیدی در کنترل هدایت روزنه‌ای در برگ‌ها داشته است، همچنان که ثابت شده افزایش میزان آن در شرایط تنش با جلوگیری از سرعت رشد و بزرگ شدن برگ‌ها ارتباط دارد (Cramer & Quarrie, 2002). Wilkinson & Davies (2008) نیز احتمال وجود اسید آبسیزیک را در پیام‌رسانی طولانی مسیر مورد تأیید قرار دادند.

رسیدن به‌حالت ثبات هدایت روزنه‌ای پس از چند دقیقه رویارویی با تنش اسمزی نشان می‌دهد که روزنه‌ها می‌توانند در برابر تغییرات سریع پتانسیل آب محلول خاک به تعادل برسند و تورژسانس و حجم خود را سریع‌تر از سلول‌های در حال رشد ترمیم کنند. سلول‌های محافظ به احتمال زیاد نیاز به تجمع مواد محلول دارند تا تورژسانس خود را به اندازهٔ بافت‌های در حال رشد حفظ کنند و می‌توانند با سرعت به غلظت‌های کافی از مواد محلول برای حفظ تورژسانس برسند. کاهش هدایت روزنه‌ای به‌رغم بازیافت تورژسانس، هماهنگ با این دیدگاه است که پیام‌های شیمیایی طولانی مسیر از ریشه، هدایت روزنه‌ای را کنترل می‌کنند و در این راستا اسیدآبسیزیک نقشی کلیدی در پیام‌رسانی سلولی از ریشه به اندام هوایی در شرایط تنش و تنظیم رشد و هدایت روزنه‌ای دارد (Davies *et al*., 2005).

به هر حال، با توجه به نتایج به نظر می‌رسد که تفاوت بین ارقام یا مربوط به پاسخ‌های متفاوت برگ‌ها و یا مربوط به جریان متفاوت پیام انتقالی از ریشه به برگ باشد. به عبارتی تفاوت‌های ژنوتیپی یا در ریشه و یا در برگ وجود دارند. در سال‌های اخیر نیز تفاوت ژنوتیپی در پاسخ رشد طولی و انشعاب‌زنی ریشهٔ ارقام مورد بررسی در شرایط تنش شوری، ارزیابی و تأیید شده است (Rahnama *et al*., 2008). به هر حال پذیرش اسیدآبسیزیک به‌عنوان یک عامل کنترل‌کننده در مسیر پیام‌رسانی هدایت روزنه‌ای امری منطقی به نظر می‌رسد، ولی سنجش میزان اسید آبسیزیک در مناطق در حال رشد برگ‌های جو و ذرت از فرضیهٔ کنترل اسید آبسیزیک در پاسخ به شوری حمایت نمی‌کند. به‌عنوان مثال، کاربرد ۱۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم سبب افزایش موقتی سه برابری اسید آبسیزیک در برگ‌های توسعه‌یافته و بخش فتوسنتزی برگ شد و در مدت ۱۰ دقیقه به بیشینه میزان خود رسید، ولی در ۲۴ ساعت بعدی میزان آن به کمینهٔ میزان خود رسید و بار دیگر با گذشت زمان میزان آن به میزان تیمار شاهد افزایش یافت، درحالی‌که رشد همچنان کاهش یافته بود (Fricke, 2004).

سرعت فتوسنتز خالص

سرعت جذب دی اکسید کربن (فتوسنتز خالص) در پاسخ به استفاده از کلرید سدیم و کلرید پتاسیم همانند هدایت روزنه‌ای از روند مشابهی پیروی می‌کرد و تفاوت شایان ملاحظه‌ای بین دو تیمار ایزواسمزی وجود نداشت. همچنین بین ارقام تفاوت شایان ملاحظه‌ای از نظر فتوسنتز خالص در هر دو تیمار ایزواسمزی وجود نداشت و میزان کاهش فتوسنتز خالص پس از اعمال هر دو تیمار در حدود ۳ تا ۵ درصد بود (جدول ۱)، اگرچه ارقام متحمل در مجموع سرعت فتوسنتز بالاتری در مقایسه با ارقام حساس داشتند. نکتهٔ جالب توجه اینکه تفاوت‌های ژنوتیپی ناچیز در سرعت جذب دی‌اکسیدکربن در تیمار شوری هماهنگ با تفاوت‌ها در میزان هدایت روزنه‌ای بود. به عنوان مثال، ارقام دارای بالاترین سرعت فتوسنتز در تیمار شوری ۵۰ میلی‌مولار، بالاترین میزان هدایت روزنه‌ای را نیز داشتند. به عبارتی هدایت روزنه‌ای بالاتر در شرایط تنش مرتبط با سرعت جذب دی اکسید کربن بالاتر بود. همبستگی بین هدایت روزنه‌ای در شرایط تنش با سرعت فتوسنتز خالص پیشتر نیز

مشخص شده است (Netondo *et al*., 2004; James *et al*., 2008). به هر حال، نتایج به‌دست‌آمده از بررسی وضعیت فتوسنتز خالص در مدت زمان‌های کوتاه پس از شوری نشان داد که این صفت یکی از پارامترهایی است که کمتر تحت تأثیر تنش اسمزی قرار می‌گیرد و کمترین تفاوت‌ها را در بین ارقام نشان می‌دهد و در واقع رفتار روزنه‌ها در شرایط تنش کوتاه‌مدت از عوامل تعیین‌کنندهٔ اصلی فتوسنتز و رشد هستند و در واقع کاهش هدایت روزنه‌ای دلیل اولیهٔ کاهش جذب دی اکسیدکربن است (James *et al*., 2002). این نتایج نشان می‌دهند که پاسخ روزنه‌ای، عامل اصلی محدودکنندهٔ فتوسنتز گندم دوروم در شرایط شوری کوتاه مدت است. نتایج مشابهی نیز برای جو (Jiang *et al*., 2006) و گندم (El-Hendawy *et al*., 2005) به دست آمده است. نکتهٔ شایان توجه اینکه محدودیت روزنه‌ای اعمال شده بر فتوسنتز در طی تداوم تنش ادامه خواهد یافت و در نهایت محدودیت‌های بعدی در قالب محدودیت‌های غیر روزنه‌ای هنگامی اعمال خواهد شد که سدیم در مقادیر سمّی آن در برگ‌ها تجمع یابد و در نهایت بیوشیمی فتوسنتز را تحت تأثیر خود قرار دهد (James *et al*., 2002). به‌طور کلی مشخص شده که تأثیر عوامل روزنه‌ای در شوری‌های متوسط معنی‌دارترند، درحالی‌که محدودیت‌های غیر روزنه‌ای در شوری‌های بالا مشهودند (Everard *et al*., 1994). همچنین محدودیت و کاهش فتوسنتز با عوامل غیرروزنه‌ای فرایندی بسیار پیچیده‌تر از عوامل روزنه‌ای است (Reddy *et al*., 2004).

به هر حال، همان‌طورکه اشاره شد سازوکاری که با آن تنش اسمزی سبب تأثیر بر تبادلات گازی می‌شود به احتمال زیاد از طریق پیام‌های ارسالی ریشه است که ماهیت آنها همچنان ناشناخته است، ولی نکتهٔ مسلم این است که در این مدت زمان کوتاه یون‌های سدیم و یا کلر مسئول ایجاد این پیام نیستند که در ادامه به آن پرداخته خواهد شد.

نسبت C_i/C_a

نسبت C_i/C_a در پاسخ به استفاده از کلرید سدیم و کلرید پتاسیم به طور جزئی کاهش یافت، ولی میزان کاهش در تیمار کلرید سدیم تاحدودی بیشتر از کلرید پتاسیم بود. در شرایط تنش میزان کاهش این نسبت در ارقام حساس به مراتب بیشتر از ارقام متحمل بود (جدول ۱). هماهنگ با کاهش هدایت روزنه‌ای و کاهش نسبت C_i/C_a چنین استنباط می‌شود که کاهش فتوسنتز خالص به طور کامل ناشی از عوامل روزنه‌ای است نه عوامل غیرروزنه‌ای (ظرفیت فتوسنتزی) و ارقام متحمل در شرایط تنش اسمزی با حفظ هدایت روزنه‌ای بالاتر نسبت C_i/C_a بالاتری داشته و پس از آن می‌توانند سرعت فتوسنتز خود را در سطح بالاتری حفظ کنند. نتایجی نیز وجود دارد مبنی بر اینکه به‌رغم کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط شوری، غلظت دی‌اکسید کربن در اتاقک زیر روزنه‌ای ثابت بوده و عوامل غیرروزنه‌ای در محدودیت فتوسنتزی نقش مؤثرتری داشتند (Rivelli *et al*., 2002).

پرسشی که مطرح می‌شود این است که آیا غلظت سدیم مسئول تغییرات هدایت روزنه‌ای ناشی از کلرید سدیم است. برای تفکیک اثرات اسمزی از اثرات سمیّت یون سدیم از داده‌های به‌دست‌آمده از تجزیهٔ سدیم استفاده شد. برای این منظور ارتباط بین غلظت سدیم برگ سوم و ویژگی‌های فتوسنتزی چهار رقم مورد بررسی در رویارویی با تیمارهای کلرید سدیم و کلرید پتاسیم به مدت ۴۵ دقیقه در جدول ۲ نشان داده شده است. نتایج تجزیهٔ یون‌ها حکایت از نبود اثر سمیّت یون سدیم در اطراف ریشه داشت (جدول ۲). پس از ۴۵ دقیقه رویارویی با کلرید سدیم، غلظت یون سدیم به میزان بسیار ناچیز ۲-۴ میلی‌مولار افزایش یافت، با این‌حال در بین ارقام به لحاظ غلظت یون سدیم تفاوت معنی‌داری مشاهده نشده بود.

در تیمار کلرید پتاسیم نیز هیچ تغییر معنی‌داری در غلظت یون سدیم برگ مشاهده نشده بود. با توجه به این نتایج، از آنجا که تیمار کلرید سدیم همانند کلرید پتاسیم اثرات فیزیولوژیکی مشابهی را بدون افزایش غلظت سدیم در برگ‌ها ایجاد کرده است، ازاین‌رو چنین استنباط می‌شود که میزان‌های پایین سدیم در برگ‌های گیاهان تحت تیمار کلرید سدیم نمی‌تواند منجر به کاهش جذب دی اکسید کربن شده باشد، زیرا این

اندازه‌گیری‌ها بلافاصله پس از اعمال شوری صورت گرفته بودند و غلظت یون‌ها در برگ پایین بود. این نتایج هماهنگ با کاهش غلظت دی‌اکسید کربن درونی نسبت به غلظت پیرامونی آن (نسبت C_i/C_a) بود. در بررسی‌های پیشین نیز مشخص شده که غلظت‌های بالاتر از ۲۰۰ میلی‌مولار سدیم در برگ‌های گندم دوروم سبب کاهش ظرفیت فتوسنتزی می‌شود (James *et al*., 2002; 2006). این نتایج تأیید می‌کند که در این بررسی تغییرات جزئی در فتوسنتز خالص ارقام ناشی از عوامل روزنه‌ای بود تا اینکه ناشی از اختلال در دستگاه فتوسنتزی که از سمیّت یون سدیم ناشی می‌شود.

جدول ۲. غلظت سدیم برگ سوم چهار رقم گندم دوروم پیش از آغاز شوری (t_0) و برگ ۴۵ دقیقه پس از شوری (t_1) (میلی‌مولار) در رویارویی با ۵۰ میلی‌مولار کلریدسدیم و کلریدپتاسیم

تنش اسمزی	رقم	سدیم برگ پیش از آغاز شوری (t_0) (میلی‌مولار)	سدیم برگ ۴۵ دقیقه پس از شوری (t_1) (میلی‌مولار)	میانگین تغییر غلظت سدیم برگ ۴۵ دقیقه پس از تنش اسمزی (میلی‌مولار)
۵۰ میلی‌مولار کلریدسدیم	کولتر	۵/۴	۸/۸	۳/۴
	سکلاوی	۴/۷	۷/۵	۲/۸
	کاندیکنز	۳/۱	۵/۳	۲/۲
	برکولیا	۴/۵	۷/۲	۲/۷
۵۰ میلی‌مولار کلریدپتاسیم	کولتر	۴/۹	۵/۰	۰/۱
	سکلاوی	۴/۶	۴/۲	-۰/۴
	کاندیکنز	۴/۹	۵/۲	۰/۳
	برکولیا	۴/۲	۴/۳	۰/۱
$LSD_{(0.05)}$		۲/۱	۳/۱	۲/۳

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

نتیجه‌گیری کلی

به طورکلی نتایج این تحقیق مؤید این نکته بود که در مدت زمان‌های کوتاه پس از اعمال شوری عوامل روزنه‌ای در مقایسه با عوامل غیرروزنه‌ای از جمله مهم‌ترین عوامل محدود کنندهٔ فتوسنتز در شرایط تنش هستند و آنچه موجب ایجاد پاسخ‌های فتوسنتزی به کاربرد کلرید سدیم و کلرید پتاسیم می‌شود در واقع فشار اسمزی حاصل از وجود تنش در فضای اطراف ریشه است و پاسخ‌ها مستقل از اثرات یونی ناشی از سمیّت یون سدیم هستند.

سپاسگزاری

این پژوهش با حمایت‌های مالی سازمان تحقیقات علمی و صنعتی کشورهای مشترک‌المنافع (CSIRO) در کشور استرالیا- کَنبرا اجرا شده که بدین‌وسیله از مسئولان مربوط سپاسگزاری می‌شود.

REFERENCES

1. Cramer, G. R. & 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.
2. Chen, Z. & Gallie, D. R. (2004). The ascorbic acid redox state controls guard cell signaling and stomata movement. *The Plant Cell*, 16, 1143-1162.
3. Davies, W. J., Kudoyarova, G. & Hartung. W. (2005). Long-distance ABA signaling and its relation to other signalling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *Journal of Plant Growth Regulation*, 24, 285-295.
4. Dionisio-Sese, M. L. & Tobita, S. (2000). Effects of salinity on sodium content and photosynthetic responses of rice seedlings differing in salt tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 157, 54-58.

5. El-Hendawy, S. E., Hu, Y. & 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.
6. Everard, J. D., R. Gucci., S. C. Kann., Flore, J. A. & Loeschner, W. H. (1994). Gas exchange and carbon partitioning in the leaves of celery (*Apium graveolens* L.) at various levels of root zone salinity. *Plant Physiology*, 106, 281-292.
7. 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.
8. Fricke, W., Akhiyarova, G., Veselov, D. & 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.
9. 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.
10. James, R. A., Munns, R., von Caemmerer, S., Trejo, C., Miller, C. & Condon, A. G. (2006). Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na^+, K^+ and Cl^- salt-affected barley and durum wheat. *Plant, Cell and Environment*, 29, 2185-2197.
11. 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.
12. Jiang, Q., Roche, D., Monaco, T. A. & 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. Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: Bringing them together. Tansley Review. *New Phytologist*, 167, 645-663.
14. Munns, R. & Tester, M. (2008). Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651-81.
15. Munns, R., James, R. A., Sirault, X. R. R., Furbank, R. T. & Jones, H. G. (2010). New phenotyping methods for screening wheat and barley for beneficial responses to water deficit. *Journal of Experemental Botany*, 61, 3499-3507.
16. Netondo, G. W., John, C. O. & Beck, E. (2004). Sorghum and Salinity: II. Gas Exchange and Chlorophyll Fluorescence of Sorghum under Salt Stress. *Crop Science*, 44, 806-811.
17. Rahnama, A., James, R. A., Poustini, K. & 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.
18. Rahnama, A., Munns, R., Poustini, K. & Watt, M. (2011). A screening method to identify genetic variation in root growth response to a salinity gradient. *Journal of Experimental Botany*, 62 (1), 69-77.
19. Reddy, A. R., Chaitanya, K.V. & Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 161, 1189-1202.
20. Rivelli, A. R., James, R. A., Munns, R. & 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.
21. Wilkinson, S. & Davies, W. J. (2008). Manipulation of the apoplastic pH of intact plants mimics stomatal and growth responses to water availability and microclimate variation. *Journal of Experimental Botany*, 59, 619-631.

Iranian Journal of Filed Crop Science, Vol. 46, No. 3, Autumn 2015

Osmotic stress and ion-toxicity effects of salt stress using immediate photosynthetic responses of durum wheat

Afrasyab Rahnama[1*], Rana Munns[2] and Richard James[3]
1. Assistant Professor, College of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Iran
2, 3. Professors, CSIRO Plant Industry, Canberra, Australia
(Received: May 18, 2014 - Accepted: Jun. 15, 2015)

ABSTRACT

Salinity affects plant growth by the osmotic stress of salt around the roots as well as by toxicity caused by excessive accumulation of salt in leaves. The study of photosynthetic traits as a rapid and non-destructive tool demonstrates the great potential for improving plant productivity and stress tolerance. A pot experiment was carried out to investigate short-term effects of osmotic stress (45 min) on photosynthetic traits of four durum wheat genotypes (namely Coulter and Seklavi, Candicans and Brkulja) differing in salt tolerance under low concentrations of 50 mM KCl and NaCl. Gas exchange and photosynthesis were reduced immediately after the onset of osmotic stress caused by both treatment (10-15% and 5-10%, respectively), but were recovered immediately over the time. Photosynthetic traits responded similarly to iso-osmotic concentrations of KCl and NaCl. The relationship between Na^+ concentration in the leaf and stomatal conductance response in all four genotypes exposed to both salt treatments for 45 min showed no effect of Na^+ toxicity within the plant. Stomatal factors limit photosynthesis of salt-stressed plants more than non-stomatal components of photosynthesis. In general, it seems that the main factor affecting of photosynthetic responses using diferrent osmotic was osmotic pressure of the salt outside the roots not the Na^+ toxicity.

Keywords: net photosynthesis, osmotic stress, stomatal conductance.

* Corresponding author E-mail: a.rahnama@scu.ac.ir Tel: +98 61 333 64056