نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۹، شماره ۲ ، سال ۱۳۹۰، ص ۲۰۱-۱۹۰

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 9, No. 2, 2011, p. 190-201

مطالعه خصوصیات فیزیولوژیک و فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز دو رقم حساس و متحمل به شوری گندم در مراحل مختلف رشد در اثر آبیاری با آب شور

اعظم برزوئی[1*]- محمد کافی[2]- حمید رضا خزاعی[3]- علی خراسانی[4] - عباس مجد آبادی[5]

تاریخ دریافت: ۸۸/۷/۲۴
تاریخ پذیرش: ۸۹/۱۱/۹

چکیده

به منظور بررسی اثر شوری در سه مرحله رشدی بر فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز و برخی از خصوصیات فیزیولوژیک دو رقم گندم، آزمایشی به صورت اسپلیت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی و با سه تکرار در گلخانه تحقیقاتی پژوهشکده کشاورزی، پزشکی و صنعتی هسته ای کرج اجراء شد. تیمار زمان نمونه برداری در سه مرحله رشدی (پنجه زنی، گرده افشانی و ۱۰ روز پس از گرده افشانی) در پلات اصلی و ترکیب دو رقم گندم به نامهای بم (مقاوم به تنش شوری) و تجن (حساس به تنش شوری) به همراه پنج تیمار شوری (۱/۳، ۶، ۸، ۱۰ و ۱۲ دسی زیمنس بر متر) به صورت فاکتوریل در پلات‌های فرعی در نظر گرفته شدند. نتایج آزمایش نشان داد تنش شوری در طول فصل رشد مقدار نسبی آب گیاه (RWC) را کاهش داد و سبب افزایش میزان کل کلروفیل، مالوندآلدئید (MDA) و میزان پروتئین‌های محلول در هر دو رقم مورد بررسی شد. فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز (SOD) نیز در شرایط آبیاری با آب شور به طور معنی داری افزایش یافت. نتایج حاکی از آن بود که رقم مقاوم بم که در شرایط تنش شوری از مالوندآلدئید پائین تر، مقدار نسبی آب کمتر، پروتئین بیشتر و میزان کلروفیل کمتری برخوردار بود، بیشترین فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز را نیز در مقایسه با رقم تجن از خود نشان داد. رقم حساس تجن در شرایط تنش در مقایسه با شاهد RWC و میزان کلروفیل بالاتری از خود نشان داد، اما افزایش در شاخصهای فیزیولوژیکی مذکور با فعالیت بیشتر آنزیم SOD همراه نبود. بنابراین به نظر می‌رسد عدم افزایش کافی در فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در رقم تجن منجر به کاهش توانائی گیاه جهت تحمل صدمات ناشی از تنش شوری می‌گردد، لذا رقم حساس به شوری تجن با استفاده از مکانیز مهای اجتناب از شوری مانند حفظ مقادیر بالاتر RWC و افزایش میزان کلروفیل به مقابله با تنش شوری پرداخته است. بنابراین به نظر می‌رسد، مطالعه برخی از صفات فیزیولوژیک مهم در حساس ترین مراحل رشدی گیاه می‌تواند در تعیین میزان تحمل به شوری ارقام گندم موثر باشد.

واژه‌های کلیدی: شوری، فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز، کلروفیل، پروتئین و مالوندآلدئید

مقدمه

گندم مهم‌ترین محصول کشاورزی جهان به شمار می‌رود و با تولید سالانه حدود ۵۴۰ میلیون تن، مقام اول را در بین محصولات زراعی به خود اختصاص داده است. تقریباً ۹۰ درصد این تولید مستقیماً توسط انسان‌ها مصرف می‌شود و در نتیجه گندم حدود ۲۰ درصد از کل ماده خشک خوراکی با منشأ گیاهی جهان را تأمین می‌نماید. به دلیل وابستگی شدید بشر به تعداد معدودی از گونه‌های گیاهی، رفاه بشر در آینده به شدت در گرو میزان دانش روزآمددربارهٔ تولید و تطابق پذیری بالقوه این گیاهان کسب می‌کند. در بسیاری از کشورهای دنیا گندم (به عنوان غذای اصلی مردم) اکثراً در مناطق خشک و نیمه خشک کشت می‌شود (۳).

شوری آب و خاک یکی از اساسی‌ترین مشکلات کشاورزی در مناطق خشک و نیمه خشک است و شور شدن تدریجی خاک از مسائل مهم در بسیاری از مناطق جهان به خصوص در کشور ما

۱- استادیار پژوهشکده کشاورزی، پزشکی و صنعتی هسته ای کرج، پژوهشگاه علوم و فنون هسته ای و دانشجوی سابق دکتری دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد
(*- نویسنده مسئول: Email: aborzouei@gmail.com)
۲و ۳ - به ترتیب استاد و دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد
۴- کارشناس پژوهشکده کشاورزی، پزشکی و صنعتی کرج، پژوهشگاه علوم و فنون هسته ای
۵- استادیار پژوهشکده کشاورزی، پزشکی و صنعتی هسته ای کرج، پژوهشگاه علوم و فنون هسته ای

می‌باشد (۲). در این مناطق شوری خاک و کمبود آب بعنوان عامل اصلی کاهش رشد و عملکرد دانه به شمار می‌رود، از اینرو استفاده از آبهای شور جهت تولید گیاهان زراعی غیر قابل اجتناب است. عموماً با افزایش شوری آب آبیاری بر شوری خاک نیز اضافه می‌گردد که آن نیز عوامل دیگری را در رابطه با آب و گیاه تحت تأثیر قرار می‌دهد (۷). گفته می‌شود که نزدیک به ۵۰ درصد سطح اراضی تحت آبیاری کشور (۸/۵ میلیون هکتار) به درجات مختلف با مشکل شوری، قلیائی بودن و غرقابی بودن روبه رو می‌باشند. پیش بینی می‌شود این میزان تا ۷۵ درصد کل اراضی فاریاب کشور پیشروی کند. لذا شوری خاک به دلیل جلوگیری از جذب آب و عناصر به درون گیاه یکی از مهم‌ترین محدودیت‌های رشد گیاهان زراعی محسوب می‌شود و به عنوان مشکل بزرگ کشاورزی و بالاخص در کشاورزی آبی در منابع گزارش شده است (۱۱). در چنین شرایطی برای دستیابی به عملکرد مطلوب، پس از شناخت ویژگیهای آب و خاک، اطلاع از رفتار گیاهان مختلف و سازوکارهای تحمل به شوری امری بنیادی است (۱۵). برای مدیریت شوری، موثرترین راه استفاده از گونه‌ها و ارقام متحمل به شوری در مناطق شور است، لذا لزوم بکارگیری معیارهای مناسب جهت گزینش ژنوتیپهای مقاوم به شوری ضروری است (۲ و ۸).

پتانسیل اسمزی پائین محلول خاک و غلظت بالای املاح موجود در آن که عامل سمیت یون‌ها (به علت افزایش یون‌های سدیم و کلر در خاک و جذب بیش از حد مورد نیاز گیاه) و بهم زدن تعادل یون ها یا کمبود تغذیه ای در گیاه هستند، به طور بالقوه برای گیاهان زیان‌آور می‌باشند (۱۷و ۲۹). این دو پدیده به دلیل اثرات بازدارندگی بر رشد اکثر گیاهان ازخصوصیت‌های اصلی محیط‌های شور به شمار می‌روند (۱۰).گیاهان سازوکارهای مختلفی دارند که از فروپاشی تعادل ترمودینامیکی یا شیمیائی بین محیط بیرون و درون سلول جلوگیری می‌کنند که از آن جمله می‌توان به سازوکارهای حفاظتی و تحمل در جهت اجتناب از تنش و توانائی پروتوپلاسم‌های گیاهی برای تحمل در برابر تنش اشاره کرد (۲). کنترل محتوی آب در شرایط شور قسمتی از فرایند تحمل به شمار می‌آید، چرا که محتوای آب و املاح با کمک هم میزان فشار آماس را مشخص می‌کنند و مهم اینکه محتوای هر دو با درجه شوری دقیقاً مطابقت نشان می‌دهند(۲). نتایج حاصل از تحقیقات نشان دهنده همبستگی معنی‌دار بین تحمل به شوری و میزان آب نسبی[1] (RWC) و پتانسیل آب گیاه می‌باشد (۲۱، ۳۰ و ۳۳). همچنین استروهر و همکاران (۳۷) کاهش بیشتر میزان RWC را در کلزا نسبت به خردل در اثر افزایش شوری گزارش کرده‌اند. بنابراین همانطور که سینکلر ولادلو (۳۶) نیز اعلام کردند، درصد رطوبت نسبی بافت‌ها از مهم‌ترین مولفه‌هائی است که نشان دهنده وضعیت آبی گیاه می‌باشد.

یکی دیگر از اثرات نفی شوری در رشد گیاهان، تخریب ساختار کلروپلاست‌ها و کاهش میزان کلروفیل است که به دلیل فعالیت بیشتر کلروفیلاز می‌باشد. همچنین کاهش مقدار کلروفیل می‌تواند به دلیل تغییر متابولیسم نیتروژن در رابطه با ساخت ترکیبهائی نظیر پرولین باشد که در تنظیم اسمزی بکار می‌رود. سایرام و همکاران (۳۳) با بررسی اثر شوری بر روی میزان کلروفیل در گندم گزارش کردند که کاهش کلروفیل a و b در ارقام متحمل به مراتب کمتر از ارقام حساس به شوری می‌باشد. همانند این گزارش در مورد تأثیر شوری بر روی میزان کلروفیل کلِ گندم توسط سایرام و ساکسنا (۳۱) نیز بیان شده است. همچنین خان و همکاران (۲۲) اعلام کردند که بین میزان کلروفیل و عملکرد یونجه همبستگی معنی‌داری در شرایط شور و شاهد وجود دارد. آنها بیان کردند که میزان کلروفیل a، b و کل با افزایش شوری در ارقام یونجه کاهش نشان می‌دهند.

علاوه بر تغییرات فیزیولوژیکی که در اثر تنش شوری در گیاه ایجاد می‌شود، صدمات اکسیداتیو نیز از عوامل مهم محدودکننده رشد و تولیدات گیاهی هستند که در اثر عدم وجود شرایط مناسب ایجاد می‌شود. بیشترین صدمه در گیاهان به وسیله در معرض تنش بودن یا صدمه اکسیداتیو در سطح سلول همراه است (۱۵).گُنزالز و همکاران (۲۸) اعلام کردند که علاوه بر سمیت اسمزی و یونی، شوری می‌تواند سبب ایجاد شرایط تنش اکسیداتیو گردد که این امر بواسطهٔ افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن[2] مانند سوپراکسید (O_2^-)، پراکسیدهیدروژن (H_2O_2) و بنیان هیدروکسیل (OH^-) می‌باشد، که به وسیله احیای متوالی اکسیژن تولید می‌شود(۱۶). برخی مدارک حاکی از این است که تحت شرایط تنش شوری، پراکسیداسیون چربی، اکسیدشدن پروتئین‌ها و بی‌رنگ شدن کلروپلاستها و رنگدانه‌ها در گیاه افزایش می‌یابد (۱۶). این نتایج حاکی از این است که شرایط تنش در سلولهای گیاه، تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن را تشدید می‌کند (۲۵ و ۲۷).

گیاهان برای مقابله با تنش اکسیداتیو ایجاد شده، دارای سیستم دفاعی با کارآیی بالا هستند که می‌تواند رادیکالهای آزاد را از بین برده یا خنثی کنند. این سیستم دفاعی شامل مکانیسم‌های آنزیمی و غیرآنزیمی است (۲۴). آنزیمهای این سیستم دفاعی شامل سوپراکسید دسموتاز (SOD)[3]، کاتالاز (CAT)[4] آسکوربات پراکسیداز (APX)[5]، دهیدرو آسکوربات ریداکتاز (DHAR)[6] و گلوتاتیون ریداکتاز (GR)[7] است. سیستم غیرآنزیمی شامل آسکوربیک اسید (ASA)، گلوتاتیون،

1- Relative Water Content (RWC)

2- Reactive oxygen Species (ROS)
3- Superoxide dismutase
4- Catalase
5- Ascorbate peroxidase (APX)
6- Dehydroascorbat reductase (DHAR)
7- Glutathione Reductase (GR)

آلفاتوکوفرول (ویتامین E) و کاروتنوئیدها می‌باشد (۱۸و ۳۴). همچنین گزارش شده که تغییر در فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در پاسخ به شوری در ارقام مقاوم و حساس متفاوت است (۲۸). تحقیقات مختلف نشان داده است یک ارتباط قوی بین تحمل تنشهای اکسیداتیو که به دلیل تنش‌های محیطی ایجاد می‌شود و افزایش در غلظت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاهان فتوسنتزکننده وجود دارد (۳۰ و۳۱ و ۳۲). یافته‌های سایرام و سیرواستاوا (۳۲) در بررسی تنش شوری بیانگر اختلاف معنی‌دار بین ژنوتیپ‌های مختلف گندم از لحاظ مقدار نسبی آب برگ، میزان کلروفیل، شاخص پایداری غشاء و همچنین میزان پراکسید هیدروژن و فعالیت سوپراکسید دسموتاز (SOD)، اسکوربات پراکسیداز و گلوتاتیون ریداکتاز می‌باشد. ایشان همچنین کاهش کمتر در مقدار نسبی آب، کلروفیل و شاخص پایداری غشاء را در ارقام مقاوم به فعالیت بالاتر، SOD، APX و GR در پاسخ به تنش شوری نسبت داده‌اند.

در این راستا هدف از این تحقیق بررسی تأثیر تنش شوری بر میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان و برخی از مکانیسم‌های فیزیولوژیکی تحمل به شوری و مطالعه نقش این سازوکار ها در تعیین تحمل یا حساسیت به شوری دو رقم گندم به نامهای بم (مقاوم به تنش شوری) و تجن (حساس به تنش شوری) بوده است.

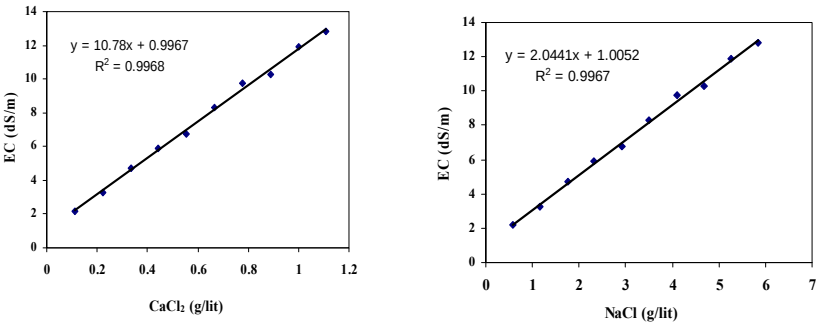
مواد و روش ها

این آزمایش در شرایط کنترل شده و در گلخانه تحقیقاتی پژوهشکده کشاورزی، پزشکی و صنعتی هسته ای کرج اجراء شد. دو رقم گندم هگزا پلوئید (*Triticum aestivum* L.) شامل رقم بم مقاوم به شوری و رقم تجن حساس به شوری در این آزمایش مورد استفاده قرار گرفتند. ارقام بر حسب ثبات عملکرد دانه شرایط تنش شوری و عدم تنش به توصیه موسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج انتخاب شدند. آزمایش به صورت اسپلیت فاکتوریل و در قالب طرح کاملاً تصادفی و با سه تکرار به مرحله اجرا در آمد. تیمار مرحله رشد (پنجه زنی، گرده افشانی و ۱۰ روز پس از گرده افشانی) در پلات اصلی و ترکیب دو رقم گندم به نامهای بم (مقاوم به تنش شوری) و تجن (حساس به تنش شوری) به همراه پنج تیمار شوری (۰، ۶، ۸، ۱۰ و ۱۲ دسی زیمنس بر متر) به صورت فاکتوریل در پلات‌های فرعی در نظر گرفته شدند. در تیمار شاهد گیاهان در کل دوره رشد با آب معمول (Ec= ۱/۳ds/m) آبیاری شدند. از آنجائیکه انجام آزمایش شوری در گلخانه نیاز به بافت خاکی سبک دارد تا امکان آبشوئی فراهم گشته و از تجمع نمک در محیط اطراف ریشه جلوگیری به عمل آید، لذا در هفته آخر شهریور ماه سال ۱۳۸۸ با گرفتن نمونه خاک از ۴ نقطه مزرعه پژوهشکده، آزمایشات اولیه جهت تعیین بافت خاک، EC، pH و اندازه گیری نیتروژن کل خاک صورت پذیرفت. از ۴ نوع بافت خاک، یکی از آنها جهت شروع کار گلخانه‌ای مناسب بوده که در جدول ۱ نتایج تجزیه این خاک، آورده شده است :

همچنین یک نمونه از خاک تهیه شده جهت انجام آنالیز NPK و همچنین تعیین میزان رطوبت در حالت طرفیت زراعی به موسسه خاک و آب فرستاده شد. کود پایه سوپر فسفات بر مبنای نتایج آزمون خاک تعیین و با توجه به میزان خاک موجود در هر گلدان، اضافه شد. کود دهی نیتروژن نیز در سه قسط (زمان کاشت، پنجه زنی و ساقه رفتن) انجام گردید. تعداد ۵ بذر در گلدانهائی با قطر دهانه ۲۳ سانتی متر و ارتفاع ۳۰ سانتی متر و گنجایش ۴ کیلوگرم خاک در تاریخ ۹/ ۸/ ۱۳۸۸ کاشته شدند. پس از آن با در نظر گرفتن نسبت مولی ۱۰ به ۱ از دو نوع نمک NaCl و $CaCl_2$ جهت تهیه محلولهای شوری با ECهای ۶، ۸، ۱۰و ۱۲ دسی زیمنس بر متر استفاده گردید. به منظور تعیین میزان نمک لازم در هر تیمار ابتدا منحنی استاندارد هر یک از نمک ها (NaCl و $CaCl_2$) به طور جداگانه رسم گردید و سپس بر اساس معادله به دست آمده میزان هر یک از نمکها محاسبه گردید. شکل ۱ نشان دهنده منحنی استاندارد دو نوع نمک مورد استفاده است. آبیاری گلدانها تا زمانی که گیاهان به مرحله سه برگی رسیدند با آب معمولی صورت گرفت. سپس اعمال تیمار شوری شروع گردید، به نحوی که درنوبت اول آبیاری کلیه گلدانها به جز سطح شاهد، بامحلول ۶ دسی زیمنس برمتر آبیاری شدند. در نوبتهای بعدی این مقادیر افزایش یافت ودرنهایت سطح شوری موردنظر بعد ازگذشت یک هفته کامل شد. در طول اجرای آزمایش مقدار آب آبیاری برای هر گلدان ۱۵ درصد بیشتر از ظرفیت زراعی گیاه در نظر گرفته شد تا با اعمال این مقدار نیاز آبشوئی، شوری عصاره اشباع خاک حتی الامکان به شوری آب آبیاری نزدیک شود.کنترل وضعیت شوری با نمونه برداری از تانسیونیک هائی که به همین منظور در برخی از گلدانها قرار گرفته بودند، انجام گردید. اعمال تیمارهای شوری تاپایان مرحله رسیدگی بانسبتهای ذکر شده ادامه داشت و گلدانها درپایان هر هفته به منظور جلوگیری از تجمع بیش از حدنمک، با آب معمولی آبشویی شدند.

جدول ۱- نتایج تجزیه بافت، محتوی فسفر ، پتاسیم و نیتروژن خاک مورد استفاده

بافت خاک	EC (dS/m)	pH	سیلت (درصد)	رس (درصد)	شن (درصد)	فسفر قابل دسترس (ppm)	پتاسیم قابل دسترس (ppm)	نیتروژن (درصد)
لوم	۱/۰۱۴	۸/۴۸	۲۸/۲	۲۲	۴۹	۴۰	۲۶۶۴	۰/۰۴۱



شکل ۱- منحنی استاندارد سدیم کلراید و پتاسیم کلراید جهت محاسبه میزان نمک لازم در تهیه محلولهای شوری

در مراحل پنجه زنی، گرده افشانی و ۱۰ روز پس از گرده افشانی نمونه هائی از آخرین برگ توسعه یافته جهت آنالیزهای بیوشیمیائی تهیه شد. نمونه ها پس از انتقال به آزمایشگاه با ازت مایع پودر شدند و سپس اندازه‌گیری میزان کلروفیل و مالوندآلدئید در نمونه‌های تهیه شده، انجام گردید. میزان کلروفیل نمونه ها به روش سایرام و همکاران (۳۳) اندازه‌گیری گردید. در این روش بعد از تهیه عصاره، میزان نور جذب شده توسط دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موجهای ۶۴۷ و ۶۶۳ نانومتر قرائت شده و توسط فرمولهای مربوطه محتوای کلروفیل a، b و کل میزان کلروفیل برگهای پرچمی محاسبه شد.

کلروفیل کل =۲۰/۲ ($OD'_{۶۴۷}$) +۸/۰۲ ($OD_{۶۶۳}$)

کلروفیلa =۱۲/۷ ($OD_{۶۶۳}$) −۲/۶۹ ($OD_{۶۴۷}$)

کلروفیلb =۲۲/۹ ($OD_{۶۴۷}$) −۴/۶۸ ($OD_{۶۶۳}$)

همچنین میزان مالوندآلدئید که به عنوان شاخصی از پراکسیداسیون چربی‌ها هستند، مطابق با روش ترکان و همکاران (۳۸) مورد بررسی قرار گرفت. فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز (SOD) نیز با استناد به روش گنزالز و همکاران (۲۸) اندازه گیری شد. جهت تعیین غلظت پروتئین‌های محلول برگی از روش برادفورد (۱۹) استفاده شد. همچنین در هر مرحله اندازه گیری محتوای آب نسبی (RWC) با انتخاب جوانترین برگ توسعه یافته زیر برگ پرچمی، از هر یک از ارقام و در هر تکرار صورت گرفت .داده‌های جمع‌آوری شده توسط نرم‌افزار MSTAT-C تجزیه شده و مقایسات میانگین با آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪ انجام شد. نمودارها توسط نرم‌افزار Excel رسم شدند.

نتایج و بحث

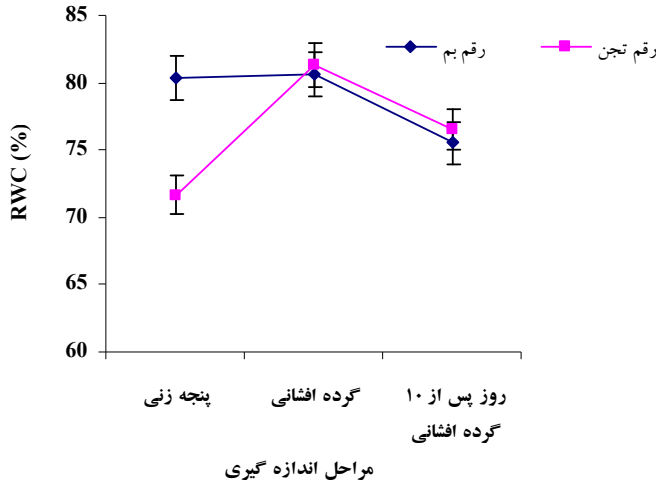
مقدار نسبی آب برگ (RWC)

ارقام از نظر مقدار نسبی آب برگ (RWC) تفاوت معنی داری با یکدیگر داشتند (جدول ۲) ($P<۰/۰۱$)، به نحوی که رقم بم با ۷۸/۷ درصد از RWC بالاتری برخوردار بود (جدول ۳). تیمار شوری نیز بر RWC تأثیر معنی داری داشت و میانگین این صفت در شوری‌های ۱۰ و ۱۲ دسی زیمنس بر متر کاهش معنی داری با شاهد نشان داد (جدول۳). سایرام و همکاران(۳۳) کاهشRWC را در اثر تنش شوری در گندم گزارش کرده و اعلام نمودند کهRWC ارقام متحمل به شوری گندم به مراتب بیشتر از ارقام حساس به شوری می‌باشد. شکل ۲ تغییرات RWC را در مراحل مختلف اندازه گیری و در دو رقم مورد بررسی نشان می‌دهد، همانطور که ملاحظه می‌گردد رقم بم در مرحله پنجه زنی از RWC بالاتری نسبت به رقم تجن برخوردار بود و با ادامه تنش در مرحله گرده افشانی محتوانی نسبی آب برگ در رقم تجن افزایش قابل توجهی یافت در حالیکه در رقم بم این افزایش مشاهده نشد. ۱۰ روز پس از گرده افشانی با نزدیک شدن به انتهای فصل رشد RWC در هر دو رقم کاهش معنی داری یافت. به نظر می‌رسد تفاوت ارقام از نظر حساسیت به زمان وقوع تنش سبب نتایج فوق گردیده است. همچنین تحقیقات محققین نشان می‌دهد که توانائی ژنوتیپها از نظر جذب بیشتر آب خاک و حفظ پتانسیل اسمزی در شرایط تنش شوری و خشکی بر میزان RWC در مراحل مختلف نمو مؤثر است (۱۳ و ۳۵). کامکار (۹) گزارش کرده است که اعمال تنش شوری در دوره بین ظهور اولین گره تا پایان گرده افشانی نقش بارزتری در کاهش هدایت روزنه ای و به دنبال آن کاهش فتوسنتز دارد، لذا به نظر می‌رسد رقم حساس به شوری تجن با حفظ مقادیر بالاتر RWC مانع از کاهش ظرفیت فتوسنتزی کلروپلاست در اثر محدودیت‌های غیر روزنه ای گردیده است. گزارش شده دلیل اصلی کاهش ظرفیت فتوسنتزی در ارقامی از گندم که RWC آنها در اثر تنش خشکی و شوری در محدوده ۷۰-۳۵ درصد قرار دارد، ممانعت نوری می‌باشد و فقط با آبگیری مجدد به کندی بهبود می‌یابد (۸). در این آزمایش نیز RWC رقم حساس تجن در مرحله پنجه زنی ۷۰ درصد اندازه گیری شد که پس ازآن با نزدیک شدن به مرحله

1- Optical density

گرده‌افشانی این مقدار به ۸۰ درصد افزایش یافت. به نظر می‌رسد زیاد شدن محتوای نسبی آب در این رقم به معنای اجتناب نمودن از اختلال در فعالیت آنزیمهای چرخه کلوین، انتقال الکترون به فتوسیستم ۲ و فسفوریلاسیون نوری است. محققین کلیه موارد ذکر شده را از اجزاء اصلی سیستم فتوسنتزی می‌دانند و کاهش یا اختلال در هر یک از آنها در شرایط تنش خشکی و شوری گزارش شده است (۱).

سایرام و ساکسنا (۳۱) نیز اظهار نموده اند که در هر دو شرایط تنش خشکی و آبیاری مطلوب در تمام ارقام گندم مورد بررسی با افزایش سن برگ یک روند کاهش در RWC وجود دارد. در واقع نمودار ۲ نشان می‌دهد که RWC در رقم بم و در طول فصل رشد تغییر قابل ملاحظه ای نداشته است و این رقم مقدار آب نسبی خود را به میزان ثابتی حفظ کرده است اما RWC در رقم تجن و در ابتدای فصل رشد با دریافت تنش کاهش محسوسی یافته و پس از آن با سازگار شدن گیاه به شرایط شوری آب آبیاری از طرق مختلف از جمله تنظیم اسمزی قادر به افزایش RWC شده است. شاید بتوان کم شدن سطح برگ و در نتیجه کاهش سطح تعرق کننده را در اثر تنش شوری، یکی دیگر از عواملی دانست که باعث افزایش محتوای نسبی آب برگ در رقم تجن شده است.



شکل۲- تغییرات محتوای نسبی آب برگ (RWC) در مراحل مختلف رشد دو رقم گندم

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس صفات مورد بررسی در دو رقم گندم پس از اعمال تنش شوری

منبع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات						
		محتوای نسبی	کلروفیلa	کلروفیل b	کلروفیل کل	مالوندآلدئید	پروتئین	SOD
مرحله رشد	۲	۲۴۸/۵۳ **	۶۱۳۳/۶۲ **	۴۹۱/۱۰ **	۴۲۰۹/۸۶ **	۹۹۷۲۰۹۹۱/۵۵ **	۲/۶۹ **	۳۰۱/۵۶ **
خطا	۶	۲۸/۹۷	۵۰/۸۷	۰/۶۷	۶۴/۰۸	۷۹۲۳۷/۰۲	۰/۰۰۱	۰/۳۰۷
رقم	۱	۱۲۱/۸۱ **	۴۵۳۱۴/۳۵ **	۴۳۵۶/۹۲ **	۱۸۲۱۵/۵۳ **	۲۰۸۸۴۹۱۲/۶۳ **	۰/۶۰۸ **	۵۸/۲۴ **
رقم× مرحله رشد	۲	۲۲۸/۱۵ **	۶۹۵۴/۵۸ **	۲۴۸۲/۴۵ **	۱۶۴۶۶/۱۶ **	۱۱۷۷۳۱۱۲/۴۳ **	۰/۱۷۱ **	۹/۳۷ **
شوری	۴	۸۲/۳۶ **	۴۰/۵۸ ns	۶۳/۹۲ **	۳۰۶/۸۵ *	۸۶۹۴۸۷/۳۶ **	۰/۰۳۵ **	۲/۴۴ **
شوری × مرحله رشد	۸	۸۲/۷۵ **	۲۷/۳۸ ns	۲۰/۵۱ **	۵۰/۳۷ ns	۶۵۵۸۱۷/۹۷ **	۰/۰۱۴ **	۱/۴۲ **
رقم × شوری	۴	۵۷/۱۵ *	۳۷۲/۳۷*	۸۷/۲۹ **	۷۱۷/۲۲ **	۳۴۵۹۳۴/۹۸ **	۰/۰۰۹ **	۲/۰۵ **
رقم × شوری× مرحله رشد	۸	۵۹/۴۰ **	۳۵/۰۹ ns	۱۹/۰۲ **	۳۱/۲۵ ns	۳۷۲۱۰۹/۱۶ **	۰/۰۰۵ **	۱/۲۶ **
خطا	۵۴	۲۰/۷۰	۳۲۰۳/۷۸	۶۸۴/۵۶	۱۱۷۷۳/۹۸	۷۹۴۴۶/۸۵	۰/۰۰۱	۰/۰۷۱
CV %		۵/۸۶	۶/۰۴	۹/۵۳	۹/۰۵	۵/۹۵	۴/۱۶	۵/۶۰

** و * و ns به ترتیب: معنی داری درسطح۱٪، ۵٪ وغیر معنی دار

محتوی کلروفیل

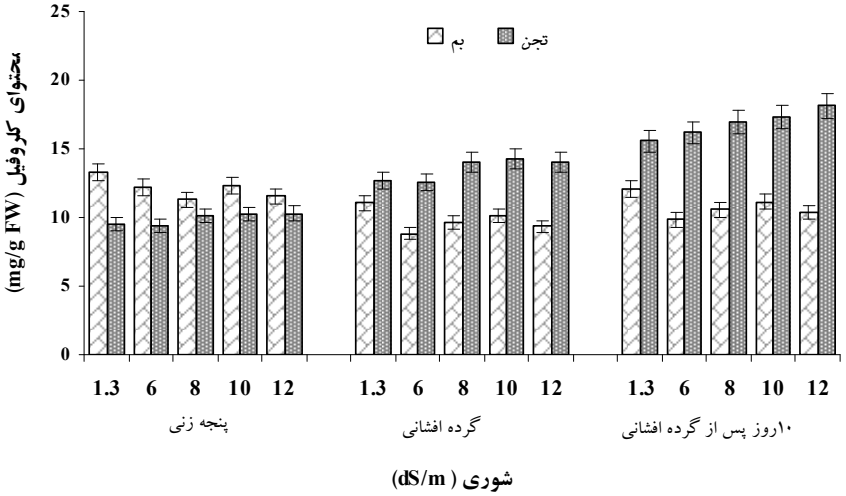
بین ارقام مورد بررسی از نظر میزان کل کلروفیل، کلروفیل a و b اختلاف معنی داری وجود داشت (جدول ۲) (P<۰/۰۱). مقدار کلروفیل a و میزان کل کلروفیل در رقم تجن بیشتر از رقم بم بود، این امر در حالی است میزان کلروفیل b در رقم مقاوم به شوری بم بیشتر از رقم تجن بود (جدول۳). شوری تأثیر معنی داری بر میزان کلروفیل a نداشت ولی باعث کاهش معنی داری میزان کلروفیل b و همچنین افزایش میزان کل کلروفیل در هر دو رقم مورد بررسی گردید(جدول۳). نتایج حاصل از اثرات متقابل رقم و شوری نشان داد که مشابه با محتوی نسبی آب، رقم بم در مرحله پنجه زنی از میزان کلروفیل بیشتری در مقایسه با رقم تجن برخوردار بود.

در مراحل گرده افشانی و پر شدن دانه (۱۰ روز پس از گرده افشانی) و در کلیه تیمارهای مختلف شوری میزان کل کلروفیل در رقم تجن بیشتر از رقم بم بود و در مرحله آخر شوری ۱۲ دسی زیمنس بر متر میانگین صفت مذکور را به طور معنی داری در رقم تجن افزایش داد (شکل ۳). به نظر می‌رسد بالاتر بودن محتوای کلروفیل برگ در رقم حساس به شوری تجن، به دلیل افزایش شدت تأثیر تنش بر روی رقم مذکور می‌باشد. موحدی و همکاران (۱۰) با اشاره به رابطه مثبت قوی بین میزان نیتروژن و محتوی کلروفیل، افزایش میزان کلروفیل را نشان از کاهش سطح برگ و تجمع کلروفیل در سطح کمتر برگها می‌دانند. ماچادو و پائولسن (۲۳) نیز تغییرات فیزیولوژیکی سریع مانند لوله ای شدن برگها، کاهش سطح برگ و افزایش تحمل روزنه ای را جزء مکانیسمهای اجتناب از تنش خشکی و شوری معرفی نموده اند. در این آزمایش نیز می‌توان اینگونه بیان کرد که رقم حساس به شوری تجن با استفاده از مکانیزم‌های اجتناب از تنش همانند کاهش سطح برگ، حفظ محتوای آب نسبی و همچنین افزایش محتوای کلروفیل به مقابله با خشکی ناشی از تنش شوری پرداخته است.

بررسی روند تغییرات کلروفیل a وb در مراحل مختلف رشد نیز حاکی از افزایش نسبت کلروفیلa/b در هر دو رقم مورد بررسی است. جدول۳ نشان می‌دهد در رقم بم کاهش کلروفیلb و ثابت ماندن کلروفیل a و در رقم تجن افزایش بیشتر کلروفیل a در مقابل کلروفیل b دلیل بر افزایش نسبت ذکر شده (a/b) می‌باشد. محققین افزایش نسبت کلروفیل a/b را موجب تیره شدن برگها می‌دانند. احمدی و بیکر (۱) گزارش نمودند که تنش آبی کوتاه مدت اثری روی کلروفیل برگ نداشته ولی نسبت کلروفیل a/b را افزایش می‌دهد. سی و سه مرده و همکاران (۵) با اندازه گیری میزان کلروفیل ارقام گندم به روش مستقیم، اظهار داشته اند که اعمال تنش خشکی غلظت کلروفیل a را به طور متوسط ۳۵ درصد وکلروفیلb را ۳۸ درصد کاهش می‌دهد. این محققین بیان نمودند که به دلیل تأثیر متفاوت تنش بر غلظت این دو کلروفیل، نسبت کلروفیل a بهb در شرایط تنش ۵ درصد افزایش یافت. استیل و همکاران (۲۰) افزایش این نسبت (کلروفیل a/b) را بواسطه تغییر در سیستمهای فتوسنتزی در جهت نسبت کمتر فتوسیستم ۲ به فتوسیستم ۱ تحت شرایط تنش خشکی گزارش کردند.

میزان مالوندآلدئید

نتایج حاصل از آزمایش نشان داد، ارقام از نظر میزان پراکسیداسیون چربی ها تفاوت معنی داری با یکدیگر داشتند (P<۰/۰۱)، به نحوی که میزان مالوندآلدئید در رقم حساس به شوری تجن ۲۲/۵ درصد بیشتر از رقم مقاوم بم بود (جدول ۳).

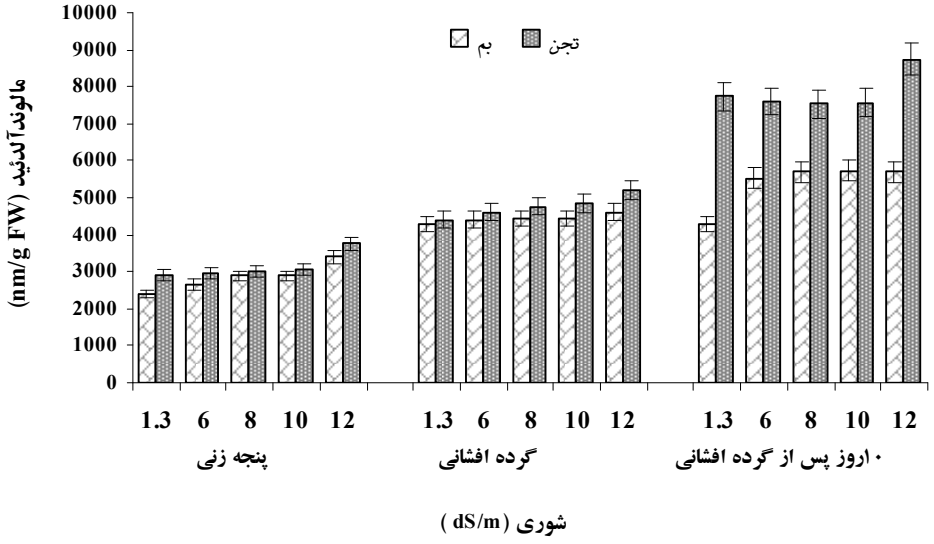


شکل۳- تأثیر شوری آب آبیاری بر میزان کل کلروفیل دو رقم گندم در مراحل مختلف رشد

اثر تیمار شوری بر میانگین صفت مذکور معنی دار بود و با افزایش شوری آب آبیاری میزان پراکسیداسیون چربیها و به دنبال آن میزان مالوندآلدئید افزایش یافت (جدول۳). نتایج حاصل از تحقیقات نشان می‌دهد که تحت شرایط تنش خشکی و وشوری، پراکسیداسیون لیپیدهای غشائی افزایش پیدا کرده و باعث تولید آلدئیدهائی مانند مالوندآلدئید (MDA) و محصولاتی همچون اتیلن می‌گردد (۳۰ و ۳۲). سایرام و سیرواستاوا (۳۲) نیزگزارش کردند که در شرایط تنش شوری غلظت MDA افزایش یافته و موجب کاهش شاخص پایداری غشاء سلول می‌گردد. بدین لحاظ نتایج مطالعه حاضر با گزارش پژوهشگران فوق مطابقت دارد. شکل۴، تأثیر تیمارهای مختلف شوری را در طول فصل رشد بر روی میزان MDA هر دو رقم مورد بررسی نشان می‌دهد. رقم تجن در کلیه تیمارهای شوری و در هر سه مرحله اندازه گیری از MDA بیشتری در مقایسه با رقم بم برخوردار بود. این امر در حالی است که با نزدیک شدن به آخر فصل رشد و تشدید تنش شوری تفاوت واکنش بین دو رقم مقاوم و حساس به تنش واضح تر گردید. میزان MDA در رقم تجن از مرحله پنجه زنی به بعد روندی صعودی نشان داد و در مرحله سوم (۱۰ روز پس از گرده افشانی) به حداکثر میزان خود رسید. در هر سه مرحله مورد بررسی، آبیاری با شوری ۱۲ دسی زیمنس بر متر اختلاف معنی داری در میزان MDA رقم تجن نسبت به شاهد ایجاد کرد، ضمن اینکه در مرحله سوم میانگین صفت مورد مطالعه در کلیه تیمارهای شوری تفاوت معنی داری را با تیمارهای مشابه در مرحله اول و دوم نشان داد (شکل۴). این امر در حالی بود که در رقم مقاوم بم پراکسیداسیون چربیها در مرحله پر شدن دانه (۱۰ روز پس از گرده افشانی) ۲۲/۴ درصد بیشتر از مرحله گرده اقشانی بودکه در مقایسه با افزایش مالوندآلدئیدِ رقم تجن از مرحله گرده افشانی به ۱۰ روز پس از گرده افشانی (۶۴/۴ درصد)،۴۰ درصد کمتر بود (جدول۳). شکل ۴ نشان می‌دهد، مالوندآلدئید رقم بم تنها در مرحله آخر با دریافت شوری ۱۲ دسی زیمنس بر متر تفاوت معنی داری را با شاهد نشان دادو در مراحل اول و دوم افزایش شوری میزان MDA را به میزان بسیار کمی افزایش داد. رضائی و همکاران (۴) نیز با اشاره به اینکه شوری سبب تولید اسیدهای چرب غیر اشباع در غشاء می‌شود، افزایش در نفوذ پذیری، کاهش تمامیت غشاء و خروج محلول ها از غشاء را از اثرات تنش شوری برشمردند. شمس الدین سعید و همکاران (۶) با بررسی تأثیر تنش شوری بر روی برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی ارقام کلزا بیان نمودند که در اثر پیری ناشی از تنش شوری، نفوذ پذیری غشاء نیز تحت تأثیر قرار می‌گیرد و میزان نشت یونی غشاء زیاد می‌شود. ایشان اظهار داشتند تسریع پیری برگ در ژنوتیپ‌های حساس تر بیشتر می‌باشد و احتمالاً به برهم خوردن تعادل هورمونی در اثر شوری مربوط می‌باشد. لذا روند صعودی در میزان مالوندآلدئید (بخصوص در رقم تجن) در مراحل مختلف اندازه گیری، بیانگر یکی از اثرات مضر تجمع یونهای سمی Na^+ و Cl^- در اثر افزیش طول دوره تنش و تشدید پیری برگها است که به دنبال آن میزان پراکسیداسیون چربیها نیز افزایش یافته است.

میزان پروتئین‌های محلول برگ

نتایج حاصل از آنالیز واریانس حاکی از آن است که بین دو رقم مورد بررسی و تیمارهای مختلف شوری اختلاف معنی داری از لحاظ پروتئین‌های محلول برگ وجود دارد($P<0/01$) (جدول۲).

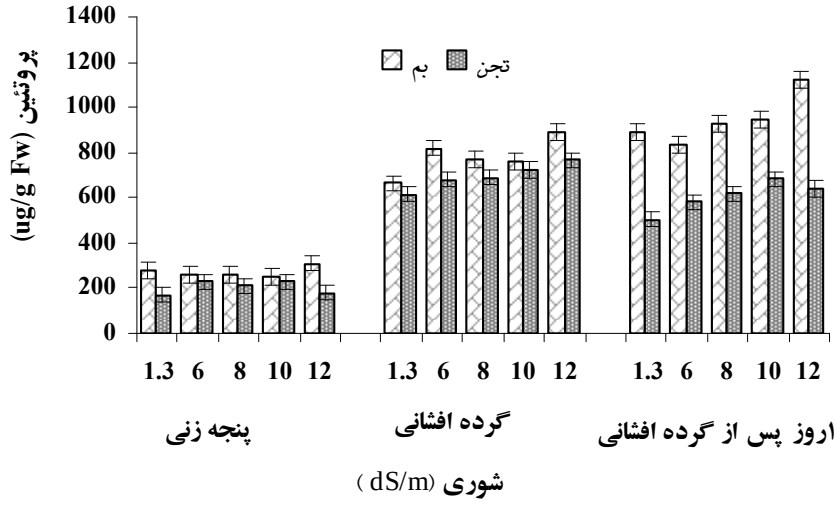


شکل٤- تأثیر شوری آب آبیاری بر میزان مالوندآلدئید دو رقم گندم در مراحل مختلف رشد

میزان پروتئین‌های محلول در رقم بم ۳۲/۷ درصد بیشتر از رقم تجن بود (جدول۳). همچنین با افزایش شوری آب آبیاری میانگین صفت مذکور به طور معنی داری افزایش یافت، بیشترین میزان پروتئین‌های محلول در شوری ۱۲ دسی زیمنس بر متر بدست آمد و بین شوری‌های ۶، ۸ و ۱۰ دسی زیمنس بر متر اختلاف معنی داری از این نظر مشاهده نشد (جدول۳). میقانی و ابراهیم زاده (۱۲) گزارش کردند سنتز پروتئین ها در پاسخ به تنش‌های محیطی نظیر شوک گرمائی، تنش سرما، تنش خشکی و شوری تغییر می‌نماید. چنین تنش هائی سبب افزایش سنتز برخی از پروتئین ها و کاهش سنتز عده ای دیگر از آنها می‌شود. این پژوهشگران معتقدند اثر اصلی شوری کاهش سنتز پروتئین است. این اثرات منفی شامل تخریب مکانیسم‌های رونویسی و ترجمه می‌باشد. لذا نتایج مطالعه حاضر در هماهنگی با گزارش محققین مبنی بر افزایش میزان پروتئین‌های محلول در پاسخ به تنش شوری می‌باشد (۱۲). داده‌های حاصل از اثر متقابل رقم و شوری در هر سه مرحله اندازه گیری حاکی از آن است که هر دو رقم مورد مطالعه در مرحله پنجه زنی از پائین ترین میزان پروتئین‌های محلول برخوردار بودند. هر چندکه در این شرایط نیز رقم مقاوم بم در شوری ۱۲ دسی زیمنس بر متر بر میزان پروتئین‌های خود افزوده در حالیکه برگ تجن، در پاسخ به تیمار مذکور (۱۲ دسی زیمنس بر متر) پروتئین‌های محلول را به طور معنی داری کاهش داد (شکل۵). میقانی و ابراهیم زاده (۱۲) نیز گزارش نمودند شوری در طی پنجه زنی سبب کمرنگ شدن ۷ باند و حذف ۲ باند پروتئینی در برگهای ارقام قدس(مقاوم به شوری) و بولانی (حساس به شوری) گردید. در این آزمایش نیز سنتز پروتئین در مرحله پنجه زنی در واکنش به تنش شوری در هر دو رقم کاهش یافت. در مرحله گرده افشانی میزان پروتئینهای محلول در برگهای بم و تجن به شدت افزایش یافت، به نحوی که آبیاری با شوری‌های ۶، ۸، ۱۰ و ۱۲ دسی زیمنس بر متر میانگین صفت مذکور را سبب در هر دو رقم به طور معنی داری افزایش داد. لازم به ذکر است رقم مقاوم به شوری بم در کلیه تیمار ها از میزان بالاتری از پروتئین‌های محلول برخوردار بود. سنتز پروتئین در برگهای رقم بم و تجن با دریافت شوری ۱۲ دسی زیمنس بر متر نسبت به شاهد به ترتیب ۳۴/۲ و ۲۵ درصد افزایش یافت (شکل ۵). بنا بر گزارش میقانی و ابراهیم زاده (۱۲) طی سازش گندم به شوری انباشتگی چند پروتئین القاء می‌شود که مهم ترین آنها پروتئین با وزن مولکولی ۲۶ کیلو دالتون به نام اسموتین است. ایشان انباشته شدن پروتئینی ۲۶ کیلو دالتونی را در طی مراحل تورم غلاف و گرده افشانی در برگهای دو رقم بولانی و قدس گزارش کرده و خاطر نشان نمودند که ممکن است افزایش تحمل به شوری با انباشتگی اسموتین در ارتباط باشد. اندازه گیری پروتئین ۱۰ روز پس از گرده افشانی نشان داد که با توجه به زود رس تر بودن رقم تجن نسبت به رقم بم میزان پروتئین برگ در طی این مرحله همراه با افزایش سن گیاه کاهش یافت. تخریب و یا خارج شدن مقدار زیادی از پروتئین ها، قبل و یا طی مرحله پیری از برگ ها و همچنین تغییر نیازهای متابولیسمی به دنبال افزایش سن گیاه در تحقیقات زیادی گزارش شده است (۱۲ و۲۶). شکل ۵ نشان می‌دهد رقم تجن در کلیه تیمارهای شوری (صفر تا ۱۲ دسی زیمنس بر متر) از پروتئین کمتری در مقایسه با مرحله قبلی برخوردار بوده است، با این وجود در همین مرحله نیز با افزایش تنش شوری سنتز پروتئین در برگهای رقم مذکور نسبت به شاهد افزایش معنی داری یافته است. رقم بم در این مرحله از بیشترین میزان پروتئین‌های برگی برخوردار بود. همچنین تأثیر تیمار شوری بر این صفت سبب شد میزان پروتئین در برگ رقم بم با بالا رفتن هدایت الکتریکی آب آبیاری از صفر به ۱۲ دسی زیمنس بر متر افزایش یافته و در تیمار آخر(۱۲ دسی زیمنس بر متر) این مقدار افزایش به ۲۵/۴ درصد نسبت به شاهد رسید. با توجه به اینکه طول فصل رشد رقم بم طولانی تر از رقم تجن می‌باشد، لذا به نظر می‌رسد این رقم دچارکاهش پروتئین ناشی از افزایش سن برگ در این مرحله نشده است. همچنین بیشتر شدن میزان پروتئین‌های برگی را می‌توان به افزایش طول دوره تنش و پاسخ رقم مذکور (رقم مقاوم بم) به شوری نسبت داد. تفاوت‌های مشاهده شده بین دو رقم مورد بررسی از لحاظ پروتئین‌های محلول برگی نیز بیانگر پدیده سازش به شوری می‌باشد.

فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز (SOD)

مقایسه میانگین داده ها نشان داد که فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز در رقم مقاوم بم بیشتر از رقم حساس تجن بود (جدول۳). تأثیر غلظت‌های مختلف نمک بر میزان فعالیت آنزیم مذکور افزایشی بود، به نحوی که حداکثر فعالیت آنزیم در شوری ۱۲ دسی زیمنس بر متر بدست آمد که این مقدار ۲۱/۰۶ درصد بیشتر از شاهد بود (جدول۳). رضائی و همکاران (۴) همبستگی مثبت بین میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان و افزایش تنش شوری را گزارش کرده اند. مطالعه روی گیاه برنج در شرایط شور نشان داده است که در واریته‌های حساس به شوری با افزایش Na^+، پراکسیداسیون لیپیدها، تراوش الکترولیت ها و فعالیت آنزیم پراکسیداز افزایش داشت (۴). تأثیر شوری و رقم در مراحل مختلف رشد بر میزان فعالیت آنزیم SOD معنی دار بود. شکل ۶ نشان می‌دهد که در هر سه مرحله رشدی فعالیت آنزیم SOD در رقم بم بالاتر از رقم تجن می‌باشد. نکته قابل توجه در این شکل افزایش زیاد و معنی دار آنزیم سوپر اکسید دسموتاز در هر دو رقم مورد مطالعه در مرحله پنجه زنی است.



شکل۵- تأثیر شوری آب آبیاری بر میزان پروتئین برگ دو رقم گندم در مراحل مختلف رشد

جدول۳- اثرات رقم، تیمارهای مختلف شوری و رقم × مرحله رشدی بر محتوای نسبی آب، کلروفیل a و b، میزان کل کلروفیل، مالوندآلدئید، پروتئین و فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز در ارقام گندم

تیمار		محتوای نسبی آب (٪)	کلروفیلa (mg/g FW)	کلروفیل b (mg/g FW)	کلروفیل کل (mg/g FW)	مالوندآلدئید (µmol/gFW)	پروتئین µg/g) (FW	SOD (unite/mg protein)
رقم بم		۷۸/۸۳ a	۷۱۲/۷۵	۳۴۴ a	۱۰۵۶/۷۵ b	۴۲۵۸/۴۹ b	۶۶۶ a	۵/۵۶ a
رقم تجن		۷۶/۵۱ b	۱۱۶۱/۵۳	۲۰۴/۸۳ b	۱۳۴۱/۲۸ a	۵۲۲۱/۹۴ a	۵۰۲ b	۳/۹۵ b
شوری آب آبیاری								
صفر		۷۹/۳۵ a	۹۵۴/۴۴ a	۳۰۴/۳۸ a	۱۱۳۱/۴۴ b	۴۵۶۴/۵۲ b	۵۲۱ c	۴/۴۱ c
۶ دسی زیمنس یر متر		۷۹/۲۵ a	۹۱۳/۱۱ a	۲۸۰/۸۴ b	۱۱۹۲/۱۴ ab	۴۵۶۹/۱۸ b	۵۷۷ b	۴/۵۲ c
۸دسی زیمنس یر متر		۷۹/۰۷ a	۹۳۸/۸۳ a	۲۶۶/۰۴ bc	۱۲۱۲/۵۱ a	۴۷۲۳/۶۶ b	۵۸۰ b	۴/۷۵ b
۱۰ دسی زیمنس یر متر		۷۵/۵۰b	۹۳۷/۴۷ a	۲۶۳/۴۲ bc	۱۲۲۰/۴۸ a	۴۷۳۹/۰۷ b	۵۹۹ b	۴/۸۰ b
۱۲ دسی زیمنس یر متر		۷۵/۱۵ b	۹۴۱/۸۵ a	۲۵۷/۴۱ c	۱۲۳۸/۵۴ a	۵۱۰۴/۶۶ a	۶۴۳ a	۵/۳۶ a
رقم × مرحله رشد								
بم	پنجه زنی	۸۰/۳۶ a	۷۲۴/۳۲ d	۴۸۷/۴۷ a	۱۲۱۱/۸ c	۲۹۱۶/۱۳ e	۲۷۲ e	۹/۷۷ a
	گرده افشانی	۸۰/۶۴ a	۷۰۶/۹۶ d	۲۷۲/۲۶ b	۹۷۹/۲۳ d	۴۴۳۲/۲۶ d	۷۸۱ b	۳/۴۹ c
	۱۰ روز پس از گرده افشانی	۷۵/۵۱ b	۷۲۰/۷۵ d	۳۵۴/۲۵ c	۱۰۷۹/۰۱ e	۵۴۲۷/۱ b	۹۴۵ a	۳/۴۵ c
تجن	پنجه زنی	۷۱/۶۵ c	۸۴۵/۹۷ c	۱۴۳/۱۵ e	۱۲۱۱/۷۹ c	۳۰۶۸/۳۹ e	۲۰۴ f	۷/۰۴ b
	گرده افشانی	۸۱/۳۴ a	۱۲۰۷/۵۹ b	۱۹۶/۵۶ d	۱۳۵۱/۹۲ b	۴۷۶۳/۸۶ c	۶۹۵ c	۳/۰۱ d
	۱۰ روز پس از گرده افشانی	۷۶/۵ b	۱۴۳۱/۰ a	۲۷۴/۷۸ b	۱۶۸۱/۹۷ a	۷۸۳۳/۵۵ a	۶۰۶ d	۱/۸۳ e

در هر ستون میانگین هائی که دارای حروف مشترک هستند، بر اساس آزمون چند دامنه ای دانکن در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی داری ندارند.

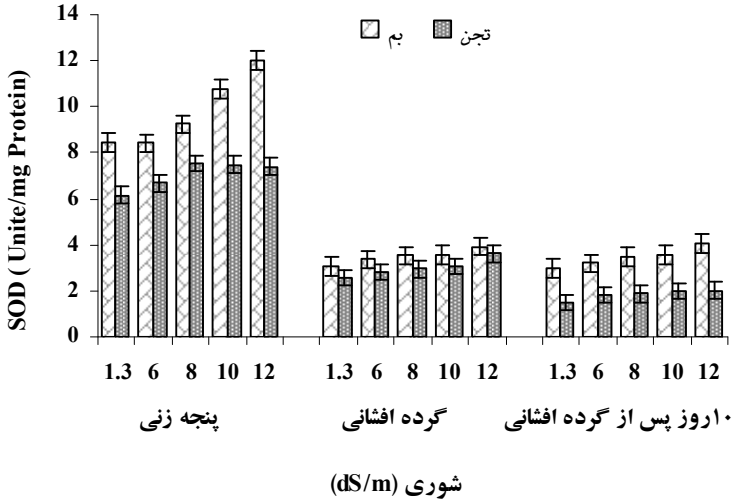
فعالیت SOD در رقم بم در کلیه تیمارهای شوری افزایش یافت، به نحوی که از شوری ۸ دسی زیمنس بر متر فعالیت این آنزیم نسبت به شاهد افزایش معنی داری را نشان داد. رقم تجن نیز در این مرحله از فعالیت بالاتر آنزیم SOD در مقایسه با مراحل دوم و سوم برخوردار بود و با افزایش شوری میزان فعالیت این آنزیم زیاد شد. فعالیت SOD در رقم تجن و در شوری‌های ۸، ۱۰ و ۱۲ دسی زیمنس بر متر با یکدیگر اختلاف معنی دار نداشت. افزایش فعالیت آنزیم SOD در مرحله اول دال بر این نظریه است که در اثر اعمال تنش

محدودیتهای غیر روزنه ای عامل اصلی کاهش فتوسنتز در هر دو رقم مورد مطالعه بررسی گردیده است و در نتیجه افزایش در فعالیت آنزیم SOD میزان رادیکال سوپر اکسید را در سطح پائین تری نگهداشته و موجب کاهش صدمات اکسیداتیو ایجاد شده ناشی از تنش شوری می‌گردد. در مراحل گرده افشانی و ۱۰ روز پس از آن از فعالیت آنزیم مذکور در هر دو رقم مورد مطالعه کاسته شد، اما این کاهش در مورد رقم تجن بیشتر از رقم بم بود. رقم تجن در مرحله سوم کمترین میزان فعالیت آنزیم را از خود نشان داد و تنها در شوری ۱۲ دسی زیمنس بر متر فعالیت SOD در مقایسه با شاهد افزایش معنی داری یافت. شاید بتوان کم شدن فعالیت آنزیم در مراحل دوم و سوم را به افزایش غلظت یونهای Cl^- و Na^+ و اثرات منفی آنها بر متابولیسم‌های فیزیولوژیکی و در نتیجه تغییر فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان نسبت داد. همچنین گزارش شده که اثر شوری بر فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان بر اساس ژنوتیپ گیاه، نوع نمک، غلظت نمک، مرحله رشد و شرایط محیطی تغییر می‌کند (۴). مقایسه نمودارهای ۶ و ۴ نشان می‌دهد که در مراحل دوم و سوم که فعالیت آنزیم SOD کاهش یافته است میزان مالوندآلدئید و به دنبال آن پراکسیداسیون چربیها نیز به میزان قابل توجهی زیاد شده است. این افزایش در رقم تجن بارزتر می‌باشد. می‌توان اینگونه استنباط نمود که در رقم مقاوم بم کاهش فعالیت SOD همراه با افزایش فعالیت سایر آنزیم‌های آنتی اکسیدان بوده که همین امر منجر به تحمل شرایط تنش و پراکسیداسیون کمتر چربیها و در نتیجه برتری این رقم نسبت به رقم تجن شده است. در چنین حالتی ممکن است رقم تجن که قادر به افزایش کافی در میزان فعالیت آنزیمهای آنتی اکسیدان جهت مقابله با صدمات ناشی از فعالیت گونه‌های فعال اکسیژن نبوده است با حفظ مقادیر بالاتر RWC، کلروفیل و پروتئین به نحوی سعی در کاهش اثرات ناشی از رادیکال‌های آزاد اکسیژن و جلوگیری از کاهش شدت فتوسنتز داشته باشد.

نتیجه گیری

نتایج حاکی از آن بود که رقم بم که تحت شرایط تنش شوری در هر سه مرحله رشدی مورد مطالعه از پائین ترین میزان MDA برخوردار بود، همچنین بیشترین فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز را در مقایسه با رقم حساس تجن از خود نشان داد. پائین تر بودن میزان MDA در ارقام مقاوم به شوری گندم در ارتباط با کارائی بالاتر فعالیت آنزیمهای آنتی اکسیدان موجود در آنها جهت مقابله با تنش اکسیداتیو است. همچنین نتایج نشان داد که میزان کلروفیل در رقم مقاوم بم کمتر از رقم حساس تجن بود. شاید بتوان کمتر بودن میزان کلروفیل را در رقم بم به کاهش شدت تأثیر تنش مربوط دانست، بالاتر بودن میزان فعالیت آنزیم SOD در رقم بم منجر به کاهش اثرات ناشی از تنش و جلوگیری از تغییر میزان کلروفیل برگ در شرایط تنش شوری می‌گردد.

عدم افزایش کافی در میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان منجر به کاهش توانائی گیاه جهت تحمل صدمات ناشی از تنش شوری می‌گردد، لذا رقم تجن با کاهش بیشتر سطح برگ و افزایش وزن ویژه برگ، از مکانیسم‌های اجتناب از تنش بهره برده تا با تجمع کلروفیل در سطح کمتر برگ و حفظ مقادیر بالاتر RWC به نحوی امکان استفاده بیشتر از انرژی نورانی را برای خود فراهم نموده و از توقف فرایند فتوسنتز در اثر تنش شوری جلوگیری به عمل آورد.



شکل٦- تأثیر شوری آب آبیاری بر میزان فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز دو رقم گندم در مراحل مختلف رشد

بررسی تغییرات عملکرد که در پژوهش دیگری انجام شده است، کاهش معنی دار عملکرد دانه را در رقم تجن در مقایسه با رقم بم در اثر آبیاری با آب شور تأیید کرده است. بنابراین به نظر می‌رسد ارزیابی واکنش برخی از صفات فیزیولوژیک در مهم ترین مراحل رشدی گیاه در تعیین میزان تحمل به شوری ارقام گندم موثر باشد.

منابع

۱- احمدی، ع. و د. آ. بیکر. ۱۳۷۹. عوامل روزنه ای و غیر روزنه ای محدود کننده فتوسنتز در گندم در شرایط تنش خشکی. مجله علوم کشاورزی ایران. جلد ۳۱، شماره ۴، ص. ۸۱۳-۸۲۵.

۲- حیدری شریف آباد، ح. ۱۳۸۰. گیاه و شوری. موسسه تحقیقات جنگلها و مراتع.

۳- حیدری، م.، ع. بخشنده، ح. ا. نادیان، ق. فتحی و خ. عالمی سعید. ۱۳۸۵. تأثیر سطوح مختلف شوری و نیتروژن بر عملکرد دانه، تنظیم کننده‌های اسمزی و جذی سدیم و پتاسیم در گندم رقم چمران. مجله علوم کشاورزی ایران، ۱-۳۷ (۳):۵۱۳-۵۰۱.

۴- رضائی، م.ع.، ر. خاوری نژاد و ح. فهیمی. ۱۳۸۵. اثر شوری خاک‌های طبیعی بر فعالیت پراکسیدازی دو رقم پنبه. مجله علوم پایه دانشگاه آزاد اسلامی. جلد ۶۲، شماره ۱، ص. ۷۹-۸۹.

۵- سی و سه مرده، ع.، ع. احمدی، ک. پوستینی و ح. ابراهیم زاده. ۱۳۸۳. عوامل روزنه ای و غیر روزنه ای کنترل کننده فتوسنتز و ارتباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم. مجله علوم کشاورزی ایران. جلد ۳۵، شماره ۱، ص. ۹۳-۱۰۶.

۶- شمس الدین سعید، م.، ح. فرح بخش و ع. مقصودی مود.۱۳۸۶. اثرات تنش شوری بر جوانه زنی، رشد رویشی و برخی خصوصیات فیزیولوژیکی ارقام کلزای پائیزه. مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی. شماره۴۱، ص. ۱۹۱-۲۰۲.

۷- عابدی، م. ج.، س. نی ریزی، ن. ابراهیمی بیرنگ، م. ماهرانی، ن. مهردادی، ه. خالدی و ع.م. چراغی. ۱۳۸۱. استفاده از آب شور در کشاورزی پایدار. کمیته ملی آبیاری و زهکشی ایران.

۸- کافی، م.، ب. کامکار و ع. مهدوی دامغانی. ۱۳۸۲. واکنش‌های گیاهان زراعی به محیط رشد.انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد.

۹- کامکار، ب.۱۳۷۹. تعیین حساسترین دورهٔ فنولوژیک و تغییرات فیزیولوژیک گندم تحت شرایط تنش شوری. پایان نامه کارشناسی ارشد زراعت، دانشگاه فردوسی مشهد، دانشکده کشاورزی.

۱۰- موحدی دهنوی، م.، ع. م. مدرس ثانوی، ع. سروش زاده و م. جلالی. ۱۳۸۳. تغییرات میزان پرولین، قندهای محلول کل، کلروفیل (SPAD) و فلورسانس کلروفیل در ارقام گلرنگ پائیزه تحت تنش شخکی و محلول پاشی روی و منگنز. مجله بیابان. جلد ۹، شماره۱، ص. ۹۳-۱۰۷.

۱۱- میر محمدی میبدی، ع.م. و ب. قره یاضی. ۱۳۸۱. جنبه‌های فیزیولوژیک و بهنژادی تنش شوری گیاهان. مرکز نشر دانشگاه صنعتی اصفهان.

۱۲- میقانی، ف.و ح. ابراهیم زاده. ۱۳۸۲.پاسخ پروتئین‌های برگ دو رقم گندم به تنش شوری. مجله رستنیها. جلد۴.

۱۳- ناظری، م.، ن. مجنون حسینی، م. ر. جلال کمالی، د. مظاهری و م. ر. قنادها. ۱۳۸۲. تأثیر کاهش دمای کانوپی و مقدار نسبی آب برگ بر عملکرد ژنوتیپهای ترتیکاله هگزاپلوئید تحت شرایط تنش محدودیت رطوبتی. مجله پژوهشهای زراعی ایران. جلد۱، شماره۲، ص. ۲۹۳-۳۰۵.

۱۴- همائی، م. ۱۳۸۱. واکنش گیاهان به شوری. کمیته ملی آبیاری و زهکشی ایران.

15- Allen, R. D. 1995. Dissection of oxidative stress tolerance using transgenic plants. Plant Physiology, 57:1049-1054.

16- Andre Dias de Azevedo, N., J. T. Prisco, J. Eneas-Filho, C. Edurado Braga de Abreu and E. Gomes-Filho. 2006. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. Environmental & Experimental Botany, 56:87-94.

17- Ashraf, M. and P. J. C. Harris. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. Plant science, 166:3-16.

18- Blokhin, O., E. Virolainen and K. Fagerstedt. 2003. Antioxidant oxidative damage and oxygen deprivation stress. Ann. Rev. Bot., 91:179-194.

19- Bradford, M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities in utilizing the principle of protein-dye binding. Analitical Biochem., 72:284-254.

20- Estill, K., R. H. Delany, W. K. Smith and R. L. Ditterline. 1991. Water relations and productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. Crop Sci., 31: 1229-1233.

21- Karimi, G., M. Ghorbanli, H.Heidari, R.A. Khavari nejad and M. H. Assareh.2005. The effects of NaCl on growth, water relations, osmolytes and ion content in *Kochia prostrate*. Biologia Plantarum, 49: 301-304.

22- Khan, M. G., M. Silberbush and S.H. Lips.1998. Response of alfalfa to potassium, calcium and nitrogen under stress induced by sodium chloride. Biol. Plant. 40: 251-259.

23- Machado, S. and G. M. Paulsen. 2001. Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. Plant and Soil, 223:179-187.
24- Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidant and stress tolerance. Annual Review Plant Science, 7:405-415.
25- Mundree, S. G., B. Baker and eds. 2002. Physiological and molecular insights in to drought tolerance. African Journal of Biotechnology, 1:28-38.
26- Noaman, M. M. and Taylor, G. A. 1990. Vegetative protein and its relation to grain protein in high and low arain protein winter wheat. Euphytica 48: 1-8.
27- Pastori, G. M., P. M. Mullineaux and C. H. Foyer. 2000. Post – transcriptional regulation prevents accumulation of glutathione reductase protein and activity in the bundle sheath cells of maize. Plant Physiology, 122: 667- 676.
28- Rios-Gonzalez K., L. Erdei and S.H. Lips. 2002. The activity of antioxidant enzymes in maize and sunflower seedlings as affected by salinity and different nitrogen sources. Plant Science, 162: 923-/930.
29- Sairam, R. K. and A.Tyagi. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. Current science, 86:407-418.
30- Sairam, R. K. & G. C. Srivastava. 2001. Water stress tolerance of wheat *Triticum aestivum* L: Variation in hydrogen peroxide accumulation and antioxidant activity in tolerant and susceptible genotype. J. Agronomy and Crop Science, 186:63-70.
31- Sairam, R. K. and D. C. Saxena .2000. Oxidative stress and antioxidant in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. **J**. Agron. Crop Sci., 184: 55-61.
32- Sairam, R. K. and G. C. Srivastava. 2002. Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress. Plant Science, 162:897-904.
33- Sairam, R. K., K. Veerabhadra Rao and G. C. Srivastava. 2002. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. Plant Science, 163: 1037-1046.
34- Schwanz, P. and A. Polle. 2001. Differential stress responses of antioxidative systems to drought in pendunculate oak (*Quercus robur*) and maritime pine (*Pinus pinaster*) grown under high CO_2 concentrations. J. Experimental Botany, 52:133-143.
35- Siddique, M. R. B., A. Hamid and M. S. Islam. 2000. Drought stress effects on water relations of wheat. Bot. Bull**.** Acad**.** Sin., 41:35-39.
36- Sinclair, T. R. and M. M. Ludlow .1985 .Who taught thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. Australian Journal Plant Physiology, 133:213-217.
37- Stroeher, V. L., J. G. Boothe & A.G. Good. 1995. Molecular cloning and expression of turgor responsive gene in *Brassica napus*. Plant Molcular Biology, 27: 541-551.
38- Turkan, I. , M. Bor , F. Ozdemir and H. Koca. 2005. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought - tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. Plant Science, 168:223-231.