مجله علوم گیاهان زراعی ایران
دوره ۴۱، شماره ۱، ۱۳۸۹ (۹۲-۷۹)

بررسی فیزیولوژیک دفع سدیم در بافت‌های مختلف ارقام حساس و متحمل به شوری گندم (*Triticum aestivum* L.)

افراسیاب راهنما قهفرخی[۱]*، کاظم پوستینی[۲]، رضا توکل افشاری[۳]، علی احمدی[۴] و هوشنگ علیزاده[۵]
۱، دانشجوی سابق دکتری پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران
۲، ۳، ۴، ۵، استاد، دانشیاران و استادیار پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران
(تاریخ دریافت: ۸۷/۱۰/۱۰- تاریخ تصویب: ۸۸/۷/۸)

چکیده

مطالعه واکنش‌های فیزیولوژیک ارقام مختلف گندم به تنش شوری می‌تواند منجر به شناسایی مکانیزم‌های موثر در تحمل شوری گردد. هفت رقم گندم نان متفاوت از نظر توان تجمع یون سدیم و نیز تحمل شوری برای ارزیابی نحوه توزیع یونی و میزان تجمع و دفع سدیم در بافت‌های مختلف گیاه در شرایط تنش شوری مورد ارزیابی قرار گرفت. جهت شناسایی الگوی توزیع یونی در بوته، غلظت یون سدیم (Na^+)، پتاسیم (K^+) و نسبت K^+/Na^+ در بافت‌های مختلف گیاه شامل ریشه، پهنک برگ سوم، غلاف و پهنک برگ پرچم در سه سطح شوری (صفر، ۱۰۰ میلی‌مولار و ۲۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم) و همچنین تأثیر تنش شوری بر عملکرد دانه و ماده خشک اندام هوایی و ریشه در آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در سه تکرار بررسی شد. تحمل شوری در گونه‌های گندم مورد مطالعه با تجمع مقادیر پایینی از یون Na^+ در برگ‌ها همراه بود. دامنه متفاوتی از تجمع و دفع یون Na^+ در ریشه و بافت‌های هوایی ارقام مورد مطالعه مشاهده شد. غلظت این یون از ریشه به سمت بافت هوایی به طور معنی‌داری کاهش یافت و مقدار آن در برگ‌های مسن بطور معنی‌داری بیشتر از جوان‌ترین برگ یعنی پهنک برگ پرچم بود. غلاف برگ پرچم به عنوان یک محل نگهداری و ممانعت از انتقال یون Na^+ به پهنک برگ پرچم مورد شناسایی قرار گرفت. ارقام متحمل به شوری میزان یون Na^+ بیشتری را در ریشه، برگ‌های مسن و غلاف برگ خود نگهداری نموده و میزان تجمع یون Na^+ کمتر و نسبت K^+/Na^+ بالاتری در پهنک برگ پرچم در مقایسه با سایر بافت‌ها داشتند. به نظر می‌رسد تفاوت در الگوی توزیع یونی، از جمله تجمع کمتر یون Na^+ و حفظ نسبت‌های بالاتر K^+/Na^+ در بافت هوایی به ویژه در پهنک برگ پرچم و بافت‌های جوان و حفظ و نگهداری یون Na^+ در غلاف برگ‌ها از مهم‌ترین مکانیزم‌های درگیر در بهبود تحمل شوری در ارقام متحمل باشند.

واژه‌های کلیدی: **گندم، تنش شوری، دفع سدیم، توزیع یونی، عملکرد دانه.**

مقدمه

شوری کیفیت و عملکرد دانه گیاهان زراعی را کاهش می‌دهد. گندم نان و سایر گندم های هگزاپلوئید به طور نسبی دارای تحمل شوری بالاتری نسبت به گندم دوروم هستند (Rawson et al., 1988; Francois et al., 1986). تحمل شوری در گندم نان و سایر گونه‌ها در ارتباط با توانایی آنها برای دفع Na^+ می‌باشد به گونه‌ای که غلظت‌های بالای یون Na^+ در برگ‌ها، بویژه در پهنک برگ اتفاق نمی‌افتد (Munns et al., 2006; Mass & Grieve, 1990). غلظت‌های بالای یون Na^+

* نویسنده مسئول: افراسیاب راهنما قهفرخی تلفن: ۰۹۱۲-۵۶۳۳۴۲۲ E-mail: afrahnama@yahoo.com

می‌تواند باعث پیری زودرس برگ و کاهش فعالیت فتوسنتزی شود که در نهایت میزان آسیمیلاسیون کربن و عملکرد دانه را کاهش می‌دهد (Jame et al., 2006; Husain et al., 2003).

دو مکانیزم اصلی تحمل شوری در گیاهان عبارتند از: یکی انتقال مقادیر پایینی از یون Na^+ به اندام‌های هوایی و دیگری تحمل غلظت‌های بالای یون Na^+ در برگ‌ها بوسیله نگهداری یون‌ها در داخل واکوئل‌های سلول (Flowers & Yeo, 1986; Greenway & Munns, 1980). جلوگیری از جذب یون‌ها توسط ریشه، کاهش حرکت یون‌ها به داخل گیاه از طریق غشاء پلاسمایی سلول ریشه، انتقال مجدد یون‌ها از برگ به ریشه و حرکت آنها به سمت خارج از ریشه از مهم‌ترین راهکارها هستند که می‌توانند منجر به محدودیت انتقال و تجمع نمک به اندام‌ها و بخصوص اندام‌های حساس فتوسنتزی گیاه شوند (Erdei & Taleisnik, 1993). جلوگیری از حرکت یون‌ها از ریشه به اندام‌های هوایی حساس گیاه در برخی از گونه‌های لگوم نیز مورد بررسی و تأیید قرار گرفته است (Mass & Grieve, 1990).

برخی گیاهان قادر هستند با نگهداری یون‌ها[1] و تجمع آنها در اندام‌های پایینی مانع از انتقال آن به اندام‌های حساس بالایی شوند و از این طریق منجر به تحمل شوری شوند. به عنوان مثال توقف یون Na^+ در ریشه، برگ‌های مسن و غلاف برگ گراس‌ها از جمله مکانیزم‌های تحمل شوری می‌باشد (Netondo et al., 2004; Wei et al., 2003). ژنوتیپ‌های دارای تحمل شوری یون Na^+ را از اندام هوایی دفع نموده و در غلاف‌های برگ نگهداری می‌نمایند (Davenport et al., 2005).

دفع سدیم[2] از اندام‌های هوایی گیاه نیز به عنوان یکی از مکانیزم‌های مهم تحمل شوری در گندم (Gorham et al., 1985; Greenway & Munns, 1980) و جو (Pakniyat et al., 1997; Forster et al., 1994) شناسایی شده است و تحمل شوری در گونه‌های گیاهی بستگی به توانایی آنها برای دفع یون Na^+ دارد به طوری که از تجمع غلظت‌های بالای یون Na^+ در برگ بویژه در پهنک برگ جلوگیری می‌نماید (Munns, 2005; Läuchli, 1984). دفع سدیم به عنوان یکی از مکانیزم‌های تحمل شوری در گونه‌های گندم هگزاپلوئید مرتبط با یک جایگاه بر روی ژنوم D می‌باشد که گندم های تتراپلوئید فاقد آن هستند (Gorham et al., 1987). در گیاهان دارای تحمل شوری یون‌های Na^+، Cl^- و K^+ دارای توزیع انتخابی بوده و دفع یون Na^+ از اندام‌های در حال رشد و افزایش یون K^+ در سلول‌های مریستمی و سلول‌های مزوفیل برگ مشهود است (Wolf et al., 1997; Boursier et al., 1987).

اگرچه بین میزان تحمل شوری و تجمع یون Na^+ در برگ‌های جو (Greenway, 1962) و گندم‌های دیپلوئید (Schachtman et al., 1991) یک همبستگی منفی یافت شده است، ولی شواهدی نشان می‌دهد غلظت یون Na^+ همیشه تحمل شوری همه توده‌های‌گندم را تعیین نمی‌کند (Schachtman et al., 1991) و بین غلظت نمک و تحمل شوری همبستگی وجود ندارد (Cramer et al., 1994). این نتایج نشان می‌دهد که اندام‌ها و سلول‌ها نسبت به یون Na^+ دارای درجه تحمل متفاوتی می‌باشند. تنوع ژنتیکی تحمل بافت به غلظت‌های بالای شوری در گندم‌های دوروم و هگزاپلوئید هنوز ناشناخته هستند.

بین ژنوتیپ‌های گندم دوروم از نظر توانایی دفع یون Na^+ و حفظ نسبت‌های بالای K^+/Na^+ در برگ‌ها تنوع ژنتیکی یافت شده است (Munns et al., 2000). همبستگی مثبت بین تنوع ژنتیکی در دفع یون Na^+ و تحمل شوری از لحاظ ماده خشک یا عملکرد دانه در بین گندم دیپلوئید (Schachtman et al., 1991)، گندم نان (Chhipa & Lal, 1995) و سایر گونه‌های گیاهی نظیر برنج(Asch et al., 2000; Yeo & Flowers, 1986) یافت شده است. همچنین همبستگی بالایی بین میزان تحمل شوری با بالا بودن نسبت‌های بالای K^+/Na^+ در برگ‌های گندم وجود دارد که نشان می‌دهد دفع یون Na^+ از برگ‌ها یکی از ویژگی‌های تحمل شوری می‌باشد (Wei et al., 2003).

علاوه بر یون Na^+، از لحاظ جذب و تجمع یون K^+ نیز تفاوت ژنتیکی در بین گونه‌های گیاهی وجود دارد.

1. Ion Sequestration
2. Sodium exclusion

این تفاوت بین ژنوتیپ‌ها به احتمال زیاد، نتیجه ثانویه تنوع ژنتیکی در جذب یون Na^+ است. به عبارتی، تنوع ژنتیکی در جذب یون Na^+ اثر مثبتی بر جذب یون K^+ خواهد داشت، زیرا جذب و انتقال یون‌های Na^+ و K^+ در گیاه از طریق کانال‌ها یا ناقل‌های مشابه صورت می‌گیرد (Munns et al., 2003). از آنجائی که جذب یون‌های Na^+ و K^+ مستقل نیستند، لذا نسبت K^+/Na^+ نیز بطور معنی‌داری کاهش می‌یابد. در هر حال تجمع کمتر یون Na^+ در برگ به خوبی با تحمل شوری همبستگی دارد و منجر به بهبود تحمل شوری می‌گردد، ولی این همبستگی برای یون K^+ یا نسبت K^+/Na^+ پایین‌تر است (Munns & James, 2003).

از آنجائی که صفات فیزیولوژیک مورد استفاده برای انتخاب ژرم پلاسم متحمل به شوری نظیر دفع یون Na^+ و تبعیض K^+/Na^+ نسبت به صفات عملکرد و ماده خشک کمتر تحت تأثیر شرایط محیطی قرار می‌گیرند (Munns & James, 2003; Zhu, 2001) و همچنین بررسی فیزیولوژیک تحمل شوری براساس این صفات ویژه نسبت به عملکرد و ماده خشک در خاک‌های شور ممکن و قابل اعتمادتر بوده و مدت زمان لازم برای دریافت پاسخ به تنش شوری برای این صفات نسبت به عملکرد و ماده خشک کمتر می‌باشد (Munns & James, 2003; Munns et al., 2000)، لذا هدف از این تحقیق بررسی فیزیولوژیک الگوی تجمع و دفع یون Na^+ و تبعیض K^+/Na^+ در بافت‌های مختلف برخی ارقام گندم حساس و متحمل به شوری و ارتباط آن با تغییرات ماده خشک کل و عملکرد دانه و در نهایت تحمل شوری این ارقام می‌باشد.

مواد و روش‌ها

نحوه کاشت و شرایط آزمایش

این تحقیق در پاییز سال ۱۳۸۶ در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران بصورت یک آزمایش گلخانه ای انجام شد. هفت رقم گندم نان با میزان تحمل شوری متفاوت شامل روشن، گاسپارد، بم، کارچیا، شیراز، کویر و قدس در این مطالعه مورد بررسی قرار گرفت. بر اساس نتایج بررسی‌های قبلی ارقام روشن، کویر، بم و کارچیا (Munns et al., 2006; Ghannadha et al., 2005; Ghavami et al., 2004; Poustini & Siosemardeh, 2004) به عنوان ارقام متحمل و ارقام گاسپارد، شیراز و قدس (Bandehhagh et al., 2004; Ghannadha et al., 2004; Poustini & Siosemardeh., 2004) به عنوان ارقام حساس به تنش شوری در نظر گرفته شدند. به منظور اجرای این تحقیق، تیمارها به صورت فاکتوریل و آزمایش در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی در سه تکرار اجرا گردید. فاکتورها شامل سطوح شوری (صفر، ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم و کلرید کلسیم تکمیلی) و هفت رقم گندم نان در نظر گرفته شد.

به منظور تهیه محلول‌های تیمار شوری از نمک کلرید سدیم آزمایشگاهی (شرکت مرک آلمان) استفاده گردید. بذور سالم، هم اندازه و هم وزن پس از ضدعفونی توسط قارچ‌کش بنومیل با غلظت ۲ در هزار در گلدان‌های (۲۵ سانتی‌متر قطر) حاوی مخلوطی از پرلایت، کوکوپیت و ورمیکولایت (با نسبت ۳:۳:۱) کشت شدند. هر واحد آزمایشی شامل ۸ عدد گلدان بود. یک هفته پس از کاشت و جوانه‌زنی بذور، گلدان‌ها با نصف غلظت نهایی محلول غذایی هوگلند آبیاری شدند و یک هفته بعد محلول با غلظت نهایی آن استفاده شد. تقریباً ۲۰ روز پس از کاشت بذور به منظور بهاره‌سازی ارقام، گلدان‌ها به خارج از گلخانه منتقل شدند و به مدت چهار هفته در معرض درجه حرارت‌های پایین در حدود ۱۰- درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. پس از انتقال مجدد گلدان‌ها به گلخانه و استقرار گیاهان تعداد بوته‌ها با عملیات تنک کردن به چهار عدد در هر گلدان کاهش یافت. تعداد نهایی بوته‌ها در هر واحد آزمایشی ۳۲ عدد بوته بود. گیاهان در درجه حرارت گلخانه (۲±۲۵ درجه سانتی‌گراد در روز و ۲± ۱۵ درجه سانتی‌گراد در شب) و نور طبیعی روز همراه نور تکمیلی با تناوب نوری (۱۲ ساعت روشنایی و ۱۲ ساعت تاریکی) نگهداری شدند.

نحوه اعمال تیمارهای شوری

دو سطح شوری ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم اعمال گردید. گیاهان شاهد با غلظت نهایی محلول هوگلند آبیاری شدند. برای اعمال شوری، ۲۵ میلی‌مولار کلرید سدیم دو مرتبه در هر روز (۹ صبح و ۵ بعدازظهر) مورد استفاده قرار گرفت تا به غلظت نهایی مورد نظر ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار برسد. پس از حصول غلظت نهایی سطوح شوری، به منظور جلوگیری از اثرات ناشی

از کمبود کلسیم در شرایط شوری، کلرید کلسیم تکمیلی نیز به غلظت ۸ و ۱۲ میلی‌مولار به ترتیب در سطوح ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار شوری اضافه شد. تیمار شوری نیز به مدت ۷۰ روز تداوم یافت.

پس از دستیابی به غلظت نهایی شوری، به منظور برآورد تغییرات هدایت الکتریکی محلول زهکش گلدان‌ها، با قرار دادن ظروف به زیر گلدان‌ها محلول زهکش هر گلدان نگهداری گردید و هدایت الکتریکی این محلول برای هر گلدان دو مرتبه در هفته با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری هدایت الکتریکی (مدل Inolab) اندازه‌گیری شده و هدایت الکتریکی بستر کاشت با اضافه نمودن آب خالص یا محلول نمک به میزان مطلوب حفظ گردید.

اندازه‌گیری صفات

به منظور اندازه‌گیری غلظت یون بافت‌های مختلف گیاه، ۲۰ روز پس از دستیابی به غلظت نهایی شوری، ۱۰ بوته از هر واحد آزمایشی برداشت شد. بوته‌ها به مدت ۴۸ ساعت در درجه حرارت ۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک شده و پس از تفکیک آنها به ریشه، پهنک برگ سوم، پهنک برگ پرچم و غلاف برگ پرچم با استفاده از روش اسید کلریدریک ۲ نرمال برای تجزیه Na^+ و K^+ مورد استفاده قرار گرفتند. اندازه‌گیری یون‌ها توسط دستگاه فلیم فتومتر انجام شد. در پایان فصل رشد نیز ۲۰ بوته از هر واحد آزمایشی برداشت شده و عملکرد دانه، ماده خشک اندام هوایی، ماده خشک ریشه و شاخص برداشت اندازه‌گیری شد. برای تجزیه واریانس و مقایسات میانگین داده‌ها به روش LSD نیز از نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۱ استفاده گردید. ضرایب همبستگی نیز با استفاده از نرم‌افزار SPSS نسخه ۱۵ محاسبه شدند.

نتایج و بحث

اثر تنش شوری بر عملکرد دانه و وزن خشک اندام هوایی و ریشه

نتایج حاصل از تجزیه واریانس صفات مربوط به عملکرد دانه، وزن خشک اندام هوایی، وزن خشک ریشه و شاخص برداشت اختلاف معنی‌داری را بین سطوح شوری و نیز در بین ارقام گندم در سطح ۵ درصد نشان داد. کلیه اثرات متقابل بین شوری و رقم نیز بجز برای صفت ماده خشک ریشه معنی‌دار شد (جدول ۱).

عملکرد دانه

مقایسه میانگین ارقام در سطوح مختلف شوری نشان داد که عملکرد دانه در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار به جز در رقم حساس قدس (۱۸٪ کاهش) در سایر ارقام کاهش معنی‌داری در مقایسه با شاهد نشان نداد ولی در شوری ۲۰۰ میلی‌مولار همه ارقام به طور چشمگیری تحت تأثیر تنش شوری واقع شدند، به طوری که در این سطح شوری میزان کاهش عملکرد دانه ارقام حساس قدس، شیراز و گاسپارد به ترتیب معادل ۵۳٪، ۷۸٪ و ۴۱٪ بود (جدول۵). همبستگی منفی و معنی‌داری بین عملکرد دانه و میزان تجمع Na^+ در برگ‌ها (r= -۰/۸۳۱) مشاهده شد (جدول۳). همبستگی منفی بین میزان تجمع Na^+ و تحمل شوری از لحاظ عملکرد دانه در این تحقیق، گزارش سایر تحقیقات را مورد تأیید قرار می‌دهد (Poustini & Siosemardeh, 2004; Zhu, 2001; Asch et al., 2000). از آنجائی که رقم قدس در تحقیقات قبلی به عنوان رقم حساس و رقم کارچیا به عنوان رقم متحمل به شوری شناخته شده‌اند (Ghannadha et al., 2004 Poustini & Siosemardeh, 2004)، با مقایسه غلظت یون Na^+ برگ این دو رقم می‌توان پیشنهاد کرد که غلظت Na^+ برگ می‌تواند به عنوان شاخص مناسبی از تحمل به شوری در نظر قرار گرفته شود (جدول۵). قبلاً نیز گزارش گردیده که تحمل بالاتر چند ژنوتیپ گندم مرتبط با تجمع پایین‌تر Na^+ در برگ‌های آنها می‌باشد و رقم متحمل به شوری روشن با تجمع پایین‌تر Na^+ حدود ۷/۵ برابر ماده خشک دانه بیشتری در مقایسه با رقم حساس قدس تولید کرده است (Poustini & Siosemardeh, 2004).

مکانیزم‌هایی که بوسیله آنها شوری، ماده خشک و عملکرد را تحت تأثیر قرار می‌دهد از طریق اثرات اسمزی ناشی از شوری در اطراف ریشه‌ها و یا اثرات ویژه یونی در اثر تجمع نمک در برگ‌ها حاصل می‌شوند (Munns., 2002). در سطح شوری ۱۰۰ میلی‌مولار غلظت یون Na^+ برگ ارقام حساس قدس و شیراز و گاسپارد مشابه مقادیر آن در برگ‌های سایر ارقام متحمل به شوری بود ولی عملکرد دانه رقم قدس بطور معنی‌دار و به میزان ۱۸٪ کاهش یافت و در سایر ارقام حساس تغییری در عملکرد دانه حاصل نشد (جدول۵). کاهش عملکرد دانه رقم قدس علیرغم یکسان بودن غلظت Na^+ برگ آن با سایر ارقام در این سطح شوری

جدول ۱- تجزیه واریانس میانگین غلظت یون‌های برگ، عملکرد دانه و ماده خشک هفت رقم گندم تحت تنش شوری

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات							
		غلظت سدیم	غلظت پتاسیم	نسبت سدیم/پتاسیم	غلظت (پتاسیم+سدیم)	عملکرد دانه	شاخص برداشت	ماده خشک اندام هوایی	ماده خشک ریشه	نسبت ماده خشک اندام هوایی به ریشه
رقم	۶	۷/۰۸**	۱۱/۱۵**	۲/۵۹۶ n.s	۹/۳۷**	۰/۱۵**	۲۳۴/۶**	۱/۲۴**	۰/۰۱۶۵**	۷/۵۴ n.s
شوری	۲	۱۳۴۷/۶**	۹۸/۴**	۱۹۳۲/۶**	۹۵۷**	۲/۶۹**	۲۴۶/۳**	۱۵/۴**	۰/۰۰۹۴**	۲۷۳/۸**
شوری × رقم	۱۲	۵/۳۹**	۲/۴۴۶ n.s	۱/۶۳۲*	۴/۹ *	۰/۰۴*	۱۰۴/۳**	۰/۰۵۸ *	۰/۰۰۱۴ n.s	۶/۱۵ n.s
خطا	۴۲	۱/۵	۲/۰۵۹	۰/۵۷۳	۲/۰۷	۰/۰۱۶	۲۳/۵	۰/۰۱۹	۰/۰۰۱	۷/۱۵۵

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ n.s: معنی‌دار نیست

جدول ۲- تجزیه واریانس غلظت و نسبت یون بافت‌های مختلف ارقام گندم تحت تنش شوری

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات غلظت یون Na^+			
		ریشه	پهنک برگ سوم	غلاف برگ پرچم	پهنک برگ پرچم
رقم	۶	۳۶/۶**	۵/۸۸**	۱/۲**	۳/۸۶**
شوری	۲	۱۸۸۹**	۷۸/۳۷**	۷۰**	۱۴۹/۵**
شوری × رقم	۱۲	۱۵/۷۸**	۱/۷۱ n.s	۰/۸۲**	۳/۱۷**
خطا	۴۰	۴/۴۲	۱/۵۶	۰/۱۵۶	۱/۱۰۶

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ n.s: معنی‌دار نیست.

جدول ۳- ضرایب همبستگی بین غلظت یون‌های برگ ارقام گندم با عملکرد دانه و ماده خشک ریشه و اندام هوایی

صفات	غلظت سدیم	غلظت پتاسیم	نسبت سدیم/پتاسیم	غلظت (پتاسیم + سدیم)	عملکرد دانه	شاخص برداشت	ماده خشک اندام هوایی	ماده خشک ریشه	نسبت ماده خشک هوایی به ریشه
غلظت سدیم	۱								
غلظت پتاسیم	** ۰/۵۴ −	۱							
نسبت سدیم/پتاسیم	**۰/۷۹۸-	۰/۱۲۳	۱						
غلظت (پتاسیم + سدیم)	**۰/۹۳۴	۰/۲-	**۰/۸۷۴-	۱					
عملکرد دانه	**۰/۸۳۱-	**۰/۵۹۲	**۰/۶۰۶	**۰/۷۱۵-	۱				
شاخص برداشت	n.s ۰/۱۹۱-	**۰/۲۷۸	n.s ۰/۰۷۳-	n.s ۰/۱۰۵-	**۰/۴۱۶	۱			
ماده خشک اندام هوایی	**۰/۷۹۹-	**۰/۴۶۳	** ۰/۷۳۱	**۰/۷۳۲-	**۰/۸۴۳	n.s ۰/۱۰۱-	۱		
ماده خشک ریشه	* ۰/۲۶۰	**۰/۴۲۶	۰/۰۸۹	۰/۱۲۱-	**۰/۴۹۵	n.s ۰/۰۵۳	**۰/۴۹۲	۱	
نسبت ماده خشک هوایی به ریشه	**۰/۶۴۷-	n.s ۰/۱۴۷	**۰/۷۱۴	**۰/۶۸۹-	**۰/۵۰۲	n.s ۰/۱۴-	**۰/۶۶۳	*۰/۳۰۴	۱

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ n.s: معنی‌دار نیست

نشان می‌دهد که مهم‌ترین اثر طولانی مدت تنش شوری بر رشد و عملکرد دانه این رقم ناشی از اثرات اسمزی تنش شوری می‌باشد نه اثرات ویژه یون Na^+. در سطوح شوری پایین تا متوسط نیز مشخص گردیده شده که اثرات تنش اسمزی بر رشد شدیدتر از اثرات تنش یونی در داخل گیاه می‌باشد (Husain et al., 2003; Munns & Tester, 2008).

در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار، غلظت یون Na^+ در برگ ارقام حساس بیشتر از مقادیر آن در ارقام متحمل به شوری بود و میزان عملکرد دانه نیز به طور قابل توجهی با افزایش غلظت Na^+ در برگ ارقام حساس کاهش یافت. این نتایج نشان می‌دهد که در سطوح شوری بالا، اثرات ویژه یون Na^+ بر کاهش رشد و عملکرد دانه بیشتر از اثرات اسمزی تنش شوری می‌باشد و می‌تواند دارای اثرات ویژه منفی بر تشکیل اندام‌های زایشی و در نهایت کاهش عملکرد دانه باشد (Husain et al., 2003; Munns & Tester, 2008).

ماده خشک اندام هوایی و ریشه

نتایج مقایسه میانگین ماده خشک اندام هوایی در سطح شوری ۱۰۰ میلی‌مولار به جز در ارقام کارچیا، شیراز و قدس، کاهش معنی‌داری را در سایر ارقام نشان نداد ولی در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار مقایسه میانگین‌ها کاهش قابل ملاحظه‌ای را در ماده خشک اندام هوایی همه ارقام در این شرایط نشان داد،

جدول ۴- مقایسه میانگین غلظت یون چهار بافت مختلف هفت رقم گندم در سه سطح شوری

رقم	شوری	ریشه			پهنک برگ سوم			غلاف برگ پرچم			پهنک برگ پرچم		
		غلظت سدیم	غلظت پتاسیم	نسبت سدیم/پتاسیم	غلظت سدیم	غلظت پتاسیم	نسبت سدیم/پتاسیم	غلظت سدیم	غلظت پتاسیم	نسبت سدیم/پتاسیم	غلظت سدیم	غلظت پتاسیم	نسبت سدیم/پتاسیم
	شاهد	۲/۳۳	۶/۵	۲/۸	۲/۱۶	۳۰/۵	۱۴/۳	۰/۲۸۳	۱۵/۳	۵۵	۰/۱۶۶	۱۷/۶	۱۱۰
روشن	۱۰۰ میلی‌مولار	۱۶/۵	۴/۵۶	۰/۲۸۶	۷	۳۴/۵	۴/۹۳	۵	۱۵/۹	۴/۱۴	۱/۲۲	۲۱/۷	۱۸/۳
	۲۰۰ میلی‌مولار	۲۰/۵	۳/۸۵	۰/۱۹۳	۲۵/۷	۲۸/۷	۱/۱۲	۸/۲۳	۱۴/۳	۱/۷۲	۴/۴۳	۱۸/۵	۴/۱۶
	شاهد	۱/۵۳	۸	۵/۱۹	۲/۱۶	۲۹/۸	۱۳/۸	۰/۲۷	۱۵/۹	۵۹	۰/۳۱۳	۱۶	۵۲/۵
کویر	۱۰۰ میلی‌مولار	۱۲/۲	۵/۶۸	۰/۴۶۳	۷/۷۳	۳۲	۴/۱۴	۲/۲۵	۱۷/۷	۷/۹۵	۱/۷۸	۱۷	۹/۵۵
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۴/۸	۳/۹۵	۰/۲۷۳	۲۴/۸	۲۹/۶	۱/۲	۴/۱۳	۱۶/۵	۴/۰۶	۲/۶	۱۲/۵	۴/۶۱
	شاهد	۲/۳۸	۹/۴	۳/۹۹	۲/۲۳	۳۱	۱۳/۹۷	۰/۲۷۳	۱۹/۲	۷۰	۰/۱۷۳	۱۷/۱	۱۰۳
بم	۱۰۰ میلی‌مولار	۱۴/۹	۴/۳۸	۰/۲۹۶	۶/۶	۳۴	۵/۱۵	۳/۵۵	۰/۶۳۸	۵/۴۷	۱/۶	۱۹	۱۱/۹
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۵/۸	۴/۸۲	۰/۳۱	۲۳/۲	۳۰/۳	۱/۳۱	۶/۸۸	۱۵/۸	۲/۳۹	۲/۹۲	۱۶/۲	۵/۵۷
	شاهد	۱/۹۸	۷/۹۵	۴/۰۱	۱/۹۶	۲۷/۳	۱۳/۹	۰/۱۹	۱۳/۲	۷۲	۰/۱۵۶	۱۴/۶	۹۷
کارچیا	۱۰۰ میلی‌مولار	۱۳/۸	۵/۹	۰/۴۳	۵/۹۶	۳۲/۳	۵/۴	۱/۳۳	۱۴/۲	۱۰/۸	۱/۳۲	۱۷/۳	۱۳/۳
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۸/۸	۴	۰/۲۱	۲۲/۳	۲۹/۲	۱/۳	۵/۳۳	۱۲/۵	۲/۳۴	۳/۱۵	۱۵/۲	۴/۹۱
	شاهد	۲/۴۳	۷/۵۸	۳/۱۳	۲/۲	۲۹/۷	۱۳/۵	۰/۲۸۶	۱۸/۸	۶۸	۰/۲۱۳	۱۷/۷	۸۵
گاسپارد	۱۰۰ میلی‌مولار	۱۶	۵/۴۸	۰/۳۴۳	۷/۱۶	۳۳/۳	۴/۶۸	۴/۳۸	۱۹/۲	۴/۴۷	۱/۹	۲۰/۸	۱۱/۴
	۲۰۰ میلی‌مولار	۲۱/۲	۳/۵۳	۰/۱۷۶	۲۹/۵	۲۸	۰/۹۵	۹/۴۵	۱۴/۸	۱/۵۷	۶/۵	۱۴/۸	۲/۱۶
	شاهد	۲/۴	۷/۹۳	۳/۳۱	۲/۳۳	۳۰	۱۳	۰/۲۵۷	۱۶/۴	۶۵	۰/۱۹۳	۱۵/۴	۸۱
شیراز	۱۰۰ میلی‌مولار	۱۵/۵	۴/۶۸	۰/۳	۷/۵	۳۳	۴/۴	۳/۹۳	۱۹/۳	۴/۹۳	۱/۷۲	۱۷/۲	۱۰
	۲۰۰ میلی‌مولار	۲۲/۹	۲/۷۵	۰/۱۲	۳۲/۱	۲۷/۷	۰/۸۶	۱۰/۳	۱۱/۱	۱/۰۶	۷/۳	۱۳/۷	۱/۹
	شاهد	۲/۴۵	۵/۱	۲/۱۲	۲/۱۶	۳۰/۲	۱۴	۰/۲۵	۱۷/۵	۷۰	۰/۱۶۶	۱۶/۶	۱۰۴
قدس	۱۰۰ میلی‌مولار	۱۷	۲/۶۵	۰/۲۱	۷/۲۶	۳۲	۴/۴۲	۳/۱۵	۱۸	۵/۵۸	۱/۶۸	۱۶/۸	۱۰/۰۴
	۲۰۰ میلی‌مولار	۲۸/۳	۲/۳۶	۰/۰۸۳	۲۹/۵	۲۸	۰/۹۵	۹/۹	۱۴/۲	۱/۴۴	۷/۷	۱۲	۱/۵۶
مقادیر LSD	برای هر صفت	۳/۴۷	۲/۰۶	۰/۶۵	۲/۰۶	۱/۶۶	۱/۲۸	۱/۹۱	۲/۸۶	۱۲/۱۷	۱/۷۴	۳/۷۳	۲۶/۶۵

* اختلاف های کمتر از مقادیر LSD بین میانگین های هر صفت در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار نیستند.

به گونه‌ای که میزان این کاهش برای همه ارقام بطور متوسط برابر با ۵۰٪ بود (جدول۵). تفاوت معنی‌دار در ماده خشک اندام هوایی ارقام حساس شیراز و قدس در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار در مقایسه با شاهد و همچنین کاهش بسیارمعنی‌دار این صفت در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار نشان می‌دهد ماده خشک اندام هوایی صفتی است که می‌تواند تفاوت‌ها را بیشتر از سایر صفات در شرایط تنش نمایان سازد. در سایر گزارشات نیز میزان کاهش ماده خشک به عنوان شاخصی از تحمل شوری مورد استفاده قرار گرفته است (Ghavami et al., 2004; Schachtman et al., 1991).

همبستگی منفی و معنی‌داری بین ماده خشک اندام هوایی و میزان تجمع Na^+ در اندام هوایی (r= -۰/۷۹۹) نشان می‌دهد که غلظت Na^+ در برگ می‌تواند به عنوان صفتی جهت ارزیابی تحمل شوری در گندم مورد استفاده قرار گیرد (جدول۳). وجود همبستگی منفی بین میزان تجمع Na^+ و تحمل شوری از لحاظ تولید ماده خشک در گیاهان گندم (Chhipa & Lal, 1995; Schachtman & Munns, 1992، برنج (Asch et al., 2000; Yeo & Flowers, 1986، و سایر گیاهان (Zhu, 2001) نیز یافت شده است.

در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار، میزان کاهش ماده خشک اندام هوایی ارقام حساس به شوری تقریباً مشابه با ارقام متحمل بود (حدود ۵۰٪)، در حالی که تفاوت‌های بسیار معنی‌داری در غلظت یون Na^+ برگ در هر دو گروه حساس و متحمل به شوری مشاهده شد و ارقام حساس دارای غلظت‌های بالاتری از یون Na^+ بودند. این نتایج نشان می‌دهد که در سطح شوری ۲۰۰

جدول ۵- مقایسه میانگین و درصد تغییرات غلظت یون اندام هوایی، عملکرد دانه، ماده خشک و سایر صفات مورفولوژیک هفت رقم گندم در سه سطح شوری

رقم	شوری	غلظت سدیم		غلظت پتاسیم		نسبت سدیم/پتاسیم		غلظت (سدیم+پتاسیم)		عملکرد دانه		ماده خشک اندام هوایی		شاخص برداشت		ماده خشک ریشه	
		میلی گرم برگرم وزن خشک	./شاهد	میلی گرم بر گرم وزن خشک	./شاهد	-	./شاهد	میلی گرم بر گرم وزن خشک	./شاهد	گرم در بوته	./شاهد	شاخص	./شاهد	درصد	./شاهد	گرم در بوته	./شاهد
	شاهد	۱/۱۷	۱۰۰	۲۴/۰۴	۱۰۰	۲۰/۹۵	۱۰۰	۲۵/۲۱	۱۰۰	۱/۲۴	۱۰۰	۳/۷	۱۰۰	۳۴/۱	۱۰۰	۰/۱۹۴	۱۰۰
روشن	۱۰۰ میلی‌مولار	۴/۱۱	۳۵۲	۲۸/۰۸	۱۱۷	۶/۸۵	۳۳	۳۲/۱۹	۱۲۸	۱/۳۴	۱۰۸	۳/۱۷	۸۶	۴۲/۲	۱۲۴	۰/۲۷۴	۱۴۱
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۵/۰۵	۱۲۹۰	۲۳/۶	۹۸	۱/۵۷	۷	۳۸/۶۴	۱۵۳	۰/۸۱	۵	۱/۸	۴۹	۳۶/۴	۱۴۰	۰/۱۸۳	۹۵
	شاهد	۱/۱۷	۱۰۰	۲۳/۰۴	۱۰۰	۱۹/۶۳	۱۰۰	۲۴/۲۲	۱۰۰	۱/۲۸	۱۰۰	۲/۹	۱۰۰	۴۴/۳	۱۰۰	۰/۱۷۲	۱۰۰
کویر	۱۰۰ میلی‌مولار	۴/۸۴	۴۱۲	۲۵/۰۸	۱۰۹	۵/۱۸	۲۶	۲۹/۹۳	۱۲۴	۱/۲۶	۱۰۰	۲/۶۶	۹۲	۴۷/۹	۱۰۸	۰/۲۰۹	۱۲۱
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۵/۵۱	۱۳۱۱	۱۹/۸۵	۸۶	۱/۳۴	۷	۳۵/۲۶	۱۴۶	۰/۶۸	۵۴	۱/۵	۵۲	۴۴	۹۹	۰/۱۸۳	۱۰۶
	شاهد	۱/۲	۱۰۰	۲۴/۰۴	۱۰۰	۲۰/۱	۱۰۰	۰/۸۸	۱۰۰	۱/۴۶	۱۰۰	۳/۵۸	۱۰۰	۳۹/۷	۱۰۰	۰/۲۰۳	۱۰۰
بم	۱۰۰ میلی‌مولار	۴/۱	۳۴۱	۲۶/۵	۱۱۰	۶/۴۶	۳۲	۰/۶۵۴	۱۲۱	۱/۳۶	۹۶	۳/۰۴	۸۵	۴۴/۸	۱۱۳	۰/۲۵۶	۱۲۶
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۳	۱۰۸۴	۲۳/۲۵	۹۷	۱/۷۸	۹	۰/۷۹۷	۱۴۴	۰/۸۸۶	۶۳	۱/۹۶	۵۵	۴۴/۸	۱۱۳	۰/۲۳۲	۱۱۴
	شاهد	۱/۰۸	۱۰۰	۲۰/۹۶	۱۰۰	۲۰/۰۳	۱۰۰	۲۲/۷۱	۱۰۰	۱/۰۶	۱۰۰	۳/۴۸	۱۰۰	۳۰/۶	۱۰۰	۰/۲۰۱	۱۰۰
کارچیا	۱۰۰ میلی‌مولار	۳/۶۴	۳۴۳	۲۴/۸۳	۱۱۲	۶/۴۹	۳۲	۲۸/۰۹	۱۲۴	۱/۱	۱۰۴	۲/۷۸	۸۰	۴۰/۲	۱۳۱	۰/۲۲۶	۱۱۳
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۴/۷۹	۱۳۶۵	۲۲/۱۶	۱۰۳	۱/۶	۸	۳۷/۰۴	۱۶۳	۰/۵۸	۵۵	۱/۷۹	۵۲	۳۲/۱	۱۰۵	۰/۱۸۰	۹۰
	شاهد	۱/۲۱	۱۰۰	۲۳/۶۶	۱۰۰	۱۹/۷۴	۱۰۰	۲۴/۸۸	۱۰۰	۱/۴۶	۱۰۰	۴/۱۳	۱۰۰	۳۶	۱۰۰	۰/۳۲۳	۱۰۰
گاسپارد	۱۰۰ میلی‌مولار	۴/۵۳	۳۷۶	۲۷/۰۸	۱۱۴	۶/۰۴	۳۱	۳۱/۶۲	۱۲۷	۱/۵	۱۰۰	۳/۷۶	۹۱	۳۹/۷۶	۱۱۰	۰/۳۰۸	۹۵
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۷/۹۸	۱۴۹۰	۲۱/۳۸	۹۰	۱/۱۹	۶	۳۹/۳۷	۱۵۸	۰/۸۳	۵۹	۲/۳۳	۵۷	۳۷/۱	۱۰۳	۰/۲۷۶	۸۶
	شاهد	۱/۲۶۶	۱۰۰	۲۲/۷۱	۱۰۰	۱۸/۰۳	۱۰۰	۲۳/۹۷	۱۰۰	۱/۲۸۶	۱۰۰	۳/۵۳	۱۰۰	۳۶/۷	۱۰۰	۰/۲۱۳	۱۰۰
شیراز	۱۰۰ میلی‌مولار	۴/۶۱	۳۶۵	۲۵/۰۸	۱۱۰	۵/۴۶	۳۰	۲۹/۶۹	۱۲۴	۱/۲۷۶	۹۹	۲/۸۸	۸۲	۴۴/۳	۱۲۱	۰/۱۹۶	۹۲
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۹/۷۶	۱۵۶۱	۲۰/۷۳	۸۸	۱/۰۲	۶	۳۹/۷۸	۱۶۶	۰/۲۵۶	۲۲	۱/۶۶	۴۷	۱۷/۷	۴۸	۰/۱۶۶	۷۸
	شاهد	۱/۱۷	۱۰۰	۲۳/۳۸	۱۰۰	۲۰/۱۱	۱۰۰	۲۴/۵۴	۱۰۰	۱/۳۸۶	۱۰۰	۳/۰۱	۱۰۰	۴۶	۱۰۰	۰/۱۹۸	۱۰۰
قدس	۱۰۰ میلی‌مولار	۴/۴۷	۳۸۴	۲۴/۴۱	۱۰۴	۵/۴۸	۲۷	۲۸/۸۹	۱۱۸	۱/۱۴	۸۲	۲/۳۶	۷۸	۴۸/۴	۱۰۵	۰/۱۸۶	۹۵
	۲۰۰ میلی‌مولار	۱۸/۶	۱۵۹۴	۲۰	۸۶	۱/۰۸	۵	۳۸/۶	۱۵۷	۰/۶۵	۴۷	۱/۵۶	۵۲	۴۱/۳	۹۰	۰/۱۳۹	۷۱
مقادیر LSD برای هر صفت		۲/۰۲		۲/۳۷		۲/۰۷		۲/۷۱		۰/۲۰۸		۰/۲۲۷		۸		۰/۰۵۳	

* اختلاف های کمتر از مقادیر LSD بین میانگین های هر صفت در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار نیستند.

میلی‌مولار اثرات اسمزی ناشی از تنش شوری جذب کربن و فتوسنتز را تحت تأثیر قرار می‌دهد و منجر به کاهش ماده خشک اندام هوایی می‌گردد نه اثرات ویژه یون Na^+ در داخل گیاه. در یک بررسی مشخص گردید که شوری سبب ایجاد تفاوت‌های ژنتیکی در پاسخ‌های رشدی بدون ایجاد سمیت یونی ناشی از تنش شوری می‌گردد. همچنین شواهدی وجود دارد که نشان می‌دهند در سطوح بالای شوری عملکرد و بیوماس بدلیل اثرات اسمزی نمک کاهش می‌یابد نه اثرات ویژه یونی (Husain et al., 2003). اگرچه شواهدی نیز نشان می‌دهد که اثرات اسمزی تنش شوری نمی‌تواند سبب تفاوت در پاسخ‌های رشدی اولیه گردد (Wei et al., 2003). وجود همبستگی مثبت و معنی‌دار بین غلظت یون Na^+ و پتانسیل آب برگ نشان می‌دهد که این یون نقش مهمی در ایجاد تنظیم اسمزی[1] در شرایط تنش شوری دارد و ممکن است تا حدودی اثرات سوء ناشی از تنش اسمزی را از طریق تنظیم اسمزی کاهش دهد (Poustini et al., 2007). اگرچه برخی شواهدی نشان می‌دهد که در سطوح شوری بالا عملکرد و ماده خشک به دلیل اثرات اسمزی نمک کاهش می‌یابد نه اثرات ویژه یونی (Neumann, 1997; Husain et al., 2003).

تغییرات ماده خشک ریشه روند متفاوتی با وزن اندام

1. Osmotic adjustment

هوایی داشت و مقدار آن در ارقام متحمل در سطح شوری ۱۰۰ میلی‌مولار افزایش یافت، در حالی که در ارقام حساس به تنش و در شوری ۲۰۰ میلی‌مولار مقادیر وزن خشک ریشه در مقایسه با شاهد کاهش معنی‌داری نشان داد. در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار وزن خشک ریشه در ارقام شیراز و قدس به ترتیب به میزان ۲۲٪ و ۲۹٪ کاهش یافت، ولی در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار وزن خشک ریشه در ارقام روشن و بم بطور معنی‌داری به ترتیب به میزان ۴۱٪ و ۲۶٪ افزایش یافت. به عبارتی ریشه‌های ارقام روشن و بم بطور مثبت به سطوح شوری متوسط پاسخ نشان دادند (جدول۵). در مرحله رشد زایشی گیاه، علاوه بر اثرات منفی شوری بر عملکرد، انتقال بخشی از مواد فتوسنتزی به ریشه جهت مقابله با شوری سبب کاهش رشد اندام هوایی می‌گردد و کاهش رشد رویشی و در نهایت رشد زایشی سبب کاهش عملکرد بیولوژیک گیاه می‌شود. مقایسه افزایش ماده خشک ریشه در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار در رقم متحمل به شوری روشن و کاهش آن در رقم حساس قدس نشان می‌دهد که افزایش ماده خشک ریشه ممکن است به عنوان یک شاخص جهت تحمل شوری در نظر گرفته شود. افزایش ماده خشک ریشه در شرایط تنش خشکی در گراس‌ها قبلاً نیز مورد تأیید قرار گرفته است (Sagi et al., 1997).

نسبت ماده خشک اندام هوایی به ماده خشک ریشه نیز در همه ارقام با افزایش شوری به طور معنی‌داری کاهش یافت و میزان کاهش آن در ارقام متحمل به شوری و در هر دو سطح تنش به مراتب بیشتر از ارقام حساس بود. کاهش این نسبت در شرایط تنش شوری مربوط به افزایش جزئی ماده خشک ریشه و کاهش ماده خشک اندام هوایی می‌باشد. مقادیر پایین‌تر این نسبت در ارقام متحمل به شوری و در شرایط تنش بدلیل وزن خشک ریشه بالاتر این ارقام نسبت به ارقام حساس می‌باشد. تأثیر شوری بر کاهش رشد اندام هوایی نسبت به ریشه و در نتیجه کاهش نسبت ماده خشک اندام هوایی به ماده خشک ریشه در این تحقیق، در سایر گزارشات نیز مورد تأیید قرار گرفته است (Ghavami et al., 2004; Munns, 2002; Munns & Termaat, 1986) (جدول۵).

شاخص برداشت

مقایسه میانگین شاخص برداشت ارقام در سطوح مختلف شوری نشان داد که در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار این صفت بطور جزئی در همه ارقام افزایش نشان داد که این ناشی از کاهش قابل توجهی در ماده خشک اندام هوایی همراه با افزایش جزئی یا عدم تغییر در میزان عملکرد دانه در این سطح شوری بود. به عنوان مثال در رقم کارچیا یک افزایش جزئی در عملکرد دانه همراه با کاهش قابل توجه در بیوماس اندام هوایی منجر به افزایش شاخص برداشت این رقم در مقایسه با سایر ارقام در سطح شوری ۱۰۰ میلی‌مولار گردید. در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار شاخص برداشت در برخی ارقام افزایش جزئی نشان داد ولی در ارقام حساس کاهش یافت، به گونه‌ای که در رقم شیراز این صفت به طور معنی‌داری به میزان ۵۲٪ کاهش یافت (جدول ۵). کاهش شدید شاخص برداشت در رقم شیراز و قدس در شوری ۲۰۰ میلی‌مولار ناشی از کاهش شدید عملکرد دانه این ارقام در این سطح شوری می‌باشد. در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار بالابودن شاخص برداشت ارقام متحمل به شوری علیرغم یکسان بودن عملکرد بیولوژیک این ارقام با ارقام حساس دلیل اصلی بالاتر بودن عملکرد دانه ارقام متحمل در مقایسه با ارقام حساس می‌باشد. افزایش شاخص برداشت با افزایش شوری برای گندم نان (Kelman & Qualset., 1991; Francois et al., 1994) و گندم دوروم (Husain et al., 2003) نیز گزارش شده است. در این مطالعه تفاوت در عملکرد ژنوتیپ‌های دارای مقادیر متفاوت Na^+ در اندام‌های گیاه مشابه با سایر نتایج گزارش شده می‌باشد (Mass & Grieve, 1990). وجود همبستگی منفی و معنی‌دار بین میزان تجمع Na^+ با ماده خشک (r=-۰/۷۹۹)، همچنین عملکرد دانه (r=-۰/۸۳۱) و عدم وجود همبستگی معنی‌دار با شاخص برداشت نشان می‌دهد که عملکرد دانه و ماده خشک کل در برخی ارقام ممکن است هر دو به یک نسبت تحت تأثیر اثرات سوء ناشی از تجمع یون Na^+ قرار گیرند.

اثر تنش شوری بر غلظت یون Na^+ و K^+

نتایج حاصل از تجزیه واریانس صفات مربوط به غلظت یون Na^+، یون K^+، نسبت K^+/Na^+ و کل غلظت

(Na^++K^+) در بافت‌های هوایی (میانگین غلظت یون برگ‌های سوم و پرچم)، اختلاف معنی‌داری را بین سطوح شوری و نیز در بین ارقام گندم در سطح ۵ درصد نشان داد. اثرات متقابل بین شوری و رقم نیز برای صفات فوق بجز برای یون K^+ معنی‌دار شد (جدول ۱).

نتایج حاصل از تجزیه واریانس صفات مربوط به غلظت یون Na^+ در بافت‌های مختلف گیاه، اختلاف معنی‌داری را در بین ارقام گندم، سطوح شوری و بافت‌های مختلف گیاه در سطح ۵ درصد نشان داد. کلیه اثرات متقابل بین شوری و رقم بجز برای پهنک برگ سوم در سطح ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲).

غلظت یون Na^+

سدیم کاتیون اصلی می‌باشد که با افزایش شوری در بافت‌ها و اندام‌های گیاهی تجمع می‌یابد. مقایسه میانگین غلظت یون Na^+ در سطوح مختلف شوری نشان داد که با افزایش شوری غلظت یون Na^+ در سطح کل بافت‌های گیاه بطور بسیار معنی‌داری افزایش یافت. میزان تجمع یون Na^+ در بافت‌ها به گونه‌ای بود که در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار میزان تجمع این یون به حد اشباع نرسید و با افزایش سطوح شوری و متناسب با افزایش غلظت نمک مقدار آن بطور مداوم افزایش قابل ملاحظه‌ای داشت (جدول۴). نتایجی مبنی بر اشباع غلظت Na^+ اندام‌های گیاهی در شوری ۱۵۰ میلی‌مولار (Netondo et al., 2004) و یا افزایش تجمع آن در ریشه و اندام‌های هوایی در شوری ۲۰۰ میلی‌مولار (Weimberg et al., 1984) نیز وجود دارد. بین ارقام از لحاظ میزان افزایش تجمع یون Na^+ تفاوت قابل ملاحظه‌ای مشاهده شد و غلظت Na^+ در سطح کل بافت‌های ارقام متحمل به شوری کارچیا، کویر، بم و روشن نسبت به سایر ارقام حساس پایین‌تر بود (جدول۴). این ارقام با جذب مقادیر کمی یون Na^+ قادر هستند تعادل یونی را به خوبی حفظ نمایند. قبلاً نیز گزارش شده که ژنوتیپ‌های دارای تحمل شوری تعادل یونی را به خوبی حفظ می‌نمایند و میزان یون Na^+ درون سلولی را در شرایط تنش پایین نگه می‌دارند که منجر به حفظ تحمل به شوری می‌شود (Schachtman & Munns, 1992).

مقایسه میانگین غلظت یون Na^+ در بافت‌های مختلف گیاه نشان داد که هر کدام از بافت‌های گیاه از لحاظ آماری در یک گروه مستقل قرار گرفت. غلظت این یون از ریشه به سمت اندام هوایی بطور معنی‌داری کاهش یافت، اگرچه در شوری ۲۰۰ میلی‌مولار غلظت یون Na^+ از ریشه به پهنک برگ سوم افزایش معنی‌داری از خود نشان داد. همچنین در بخش بافت هوایی مقدار این یون در برگ‌های مسن به طور معنی‌داری بیشتر از جوان‌ترین برگ‌ها یعنی پهنک برگ پرچم بود (جدول۴).

غلظت یون Na^+ در ریشه‌ها در بالاترین مقدار بود و به ترتیب در پهنک برگ سوم، غلاف برگ پرچم و پهنک برگ پرچم کاهش یافت به گونه‌ای که غلاف برگ پرچم نسبت به پهنک برگ پرچم به طور معنی‌دار دارای مقادیر بالاتری از این یون بود. تجمع ترجیحی یون Na^+ و نگهداری آن در ریشه‌ها در مقایسه با اندام‌های هوایی ممکن است به عنوان یک مکانیزم تحمل بصورت حفظ پتانسیل لازم جهت جذب اسمزی آب به داخل ریشه‌ها و همچنین محدود کردن انتشار یون Na^+ به اندام هوایی پیشنهاد شود (Renault et al., 2001). تسهیم یون Na^+ در پهنک برگ پرچم ارقام حساس متفاوت از ارقام متحمل به شوری بود و این اختلاف غلظت یون Na^+ در این بافت‌ها قابل ملاحظه بود. در سطح شوری ۱۰۰ میلی‌مولار افزایش قابل ملاحظه‌ای در غلظت یون Na^+ برگ پرچم مشاهده نگردید ولی در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار کنترل تجمع یون Na^+ در ارقام متحمل به شوری بهتر بود و تجمع یون Na^+ در ارقام حساس به شوری ۲ برابر بیشتر از مقدار آن در ارقام متحمل بود. تفاوت در تجمع یون Na^+ اندام هوایی یا برگ‌ها بستگی به تفاوت در بارگیری یون Na^+ در آوند چوبی ریشه و یا میزان انتقال یون Na^+ از ریشه به اندام هوایی دارد و این تفاوت‌ها در بین ارقام مورد مطالعه به وضوح قابل مشاهده بود. با توجه به جدول مقایسه میانگین و مقایسه تجمع یون Na^+ در ریشه‌ها به احتمال زیاد میزان بارگیری Na^+ در ارقام حساس قدس و شیراز در مقایسه با سایر ارقام بیشتر می‌باشد (جدول۴). این تفاوت ژنتیکی در میزان بارگیری یون Na^+ در ریشه‌ها منجر به تفاوت ژنتیکی در انتقال یون Na^+ به اندام هوایی و برگ‌ها می‌شود (Davenport et al., 2005).

نگهداری و تجمع ترجیحی یون Na^+ در غلاف برگ غلظت یون Na^+ پهنک برگ را کنترل می‌کند. میزان تجمع یون Na^+ در غلاف برگ پرچم همه ارقام در مقایسه با پهنک برگ پرچم با افزایش سطوح شوری بیشتر بود. ارقام متحمل دارای مقادیر کمتری از یون Na^+ در پهنک برگ بودند و قسمت اصلی یون Na^+ برگ پرچم را در غلاف برگ پرچم در مقایسه با پهنک برگ پرچم نگهداری کردند. به عنوان مثال رقم روشن کنترل بیشتری را برای انتقال یون Na^+ از غلاف برگ پرچم به پهنک برگ نشان داد و محتوی Na^+ در پهنک برگ پرچم به میزان ۴/۴۳ میلی گرم بر گرم وزن خشک (۵۳/۸٪ محتوی یون Na^+ در غلاف برگ) افزایش یافت در حالی که این کنترل برای رقم قدس کمتر بود و محتوی یون Na^+ در پهنک برگ پرچم به میزان ۷/۷ میلی گرم بر گرم وزن خشک (۷۷٪ محتوی یون Na^+ در غلاف برگ) افزایش یافت. به عبارتی، غلاف برگ یون Na^+ را نگهداری می‌کند تا میزان تجمع پایین‌تری از یون Na^+ را در پهنک برگ حفظ نماید. این نحوه توزیع یونی Na^+ در غلاف برگ در مقایسه با پهنک برگ در این تحقیق در گیاهانی نظیر گندم (Davenport et al., 2005)، ذرت (Netondo et al., 2004) و جو (Wei et al., 2003) نیز گزارش گردیده است. اگرچه سایر گزارشات نشان می‌دهد که سطحی از شوری وجود دارد که در آن غلظت Na^+ درغلاف برگ اشباع می‌شود (Boursier et al.,1987; Schachtman & Munns, 1992). نتایج حاصل از این تحقیق نتایج سایر مطالعات فیزیولوژیک را مورد تأیید قرار می‌دهد که نگهداری یون‌ها در غلاف برگ، غلظت یون Na^+ پهنک برگ را کنترل می‌کند و تجمع ترجیحی Na^+ در غلاف برگ در مقایسه با پهنک برگ دلیل اصلی تنوع ژنتیکی بین ژنوتیپ‌ها در میزان انتقال Na^+ به اندام هوایی می‌باشد (Epstein, 1998). James et al. (2006) در بررسی خصوصیات ژن دفع سدیم (ژن NaX_1) در گندم دوروم دریافتند که نقش اصلی این ژن در ایجاد تحمل شوری تخلیه بیشتر یون Na^+ از ریشه و آوندهای چوبی غلاف برگ و در نتیجه کاهش غلظت یون Na^+ در پهنک برگ بود. شناسایی ژن کاندیدا برای NaX_1 در ریشه و غلاف برگ گندم دوروم نیز مشخص کرد که این ژن می‌تواند تخلیه یون Na^+ را از آوند چوبی به ریشه و غلاف برگ کنترل نماید و از تجمع غلظت‌های سمی این یون در پهنک برگ جلوگیری نماید. جالب اینکه بیان این ژن تنها در ریشه و غلاف برگ ارقام متحمل به شوری گندم دوروم صورت پذیرفت، در حالی که در ارقام حساس به شوری بیان این ژن صورت نگرفت (Huang et al., 2006). در تحقیقی جهت انتخاب ارقام متحمل به شوری از بین ژنوتیپ‌های گندم دورم ژنوتیپی یافت شد که دارای تجمع پایینی از Na^+ در پهنک برگ و برابر با مقدار آن در گندم نان بود ولی غلظت این یون در کل اندام هوایی بالاتر از مقدار آن در گندم نان بود. این نتایج نیز پیشنهاد می‌کند که یون Na^+ در غلاف برگ این رقم متوقف شده و به پهنک برگ منتقل نمی‌شود (Munns et al., 2000; Husain et al., 2003).

به هر حال تجمع مقادیر بالاتری از یون Na^+ در ریشه و غلاف برگ در مقایسه با پهنک برگ یکی از مکانیزم‌های تحمل شوری در گراس‌ها می‌باشد و یکی از عوامل تعیین کننده تحمل تنش شوری در گیاهان این است تا انتقال یون Na^+ به داخل سلول‌های فتوسنتزی و بافت‌های فعال مریستمی در حال رشد محدود شود (Hasegawa et al., 2000) و نگهداری یون‌ها در بافت غلاف برگ، به علاوه دفع Na^+ از پهنک برگ‌ها، بافت‌های حساس فتوسنتزی را تا حد ممکن از اثرات ناشی از سمیت یونی محافظت می نماید. بر اساس نتایج حاصل از این آزمایش نیز یون Na^+ بطور ترجیحی در غلظت بالایی در ریشه‌ها، پهنک برگ‌های مسن و غلاف برگ‌ها تجمع می‌یابد و عدم تجمع بالای یون Na^+ در پهنک برگ‌های جوان نظیر پهنک برگ پرچم ارقام روشن، کویر، بم و کارچیا پیشنهاد می‌کند که به احتمال زیاد ریشه و غلاف برگ به ترتیب عنوان موانع مهم جهت جلوگیری از انتقال یون Na^+ به اندام هوایی و پهنک برگ‌ها عمل می‌نمایند (Netondo et al., 2004; Huang et al., 2006; Jame et al., 2006; Davenport et al., 2005).

غلظت یون K^+

مقایسه میانگین غلظت یون K^+ در سطوح مختلف شوری نشان داد که با افزایش شوری غلظت یون K^+ در

ریشه همه ارقام بطور معنی‌داری کاهش یافت، در حالی که در بافت‌های هوایی و در سطح شوری ۱۰۰ میلی‌مولار غلظت این یون ابتدا افزایش معنی‌داری نشان داد ولی با افزایش شوری و در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار این روند تقریباً ثابت و یا اینکه در برخی ارقام کاهش یافت (جدول ۴).

مقایسه میانگین بافت‌های‌گیاه نیز نشان داد که غلظت K^+ از ریشه به سمت بافت‌های هوایی بطور معنی‌داری افزایش یافت، به گونه‌ای که در بین بافت‌های گیاهی ریشه دارای پایین‌ترین میزان یون K^+ بود و در غلاف برگ پرچم، پهنک برگ پرچم و پهنک برگ سوم غلظت این یون به ترتیب افزایش یافت. پیشنهاد شده است که در ارقام متحمل به شوری گیاه جو تحمل شوری در ارتباط با توانایی گیاه جهت تسهیم یون Na^+ به داخل برگ‌های مسن و غلاف برگ‌ها و نیز تسهیم یون K^+ به داخل بافت‌های در حال رشد می‌باشد (Boursier et al., 1987; Wei et al., 2003).

کاهش غلظت یون K^+ در شرایط تنش شوری در ریشه و سایر بافت‌های هوایی گیاه در بسیاری از مطالعات نیز گزارش شده است (Wei et al., 2003). همبستگی منفی و معنی‌داری بین جذب K^+ و Na^+ (r=-۰/۵۶۳) مشاهده شد (جدول۳). وجود این همبستگی شاید تأیید نماید که غلظت بسیار بالای یون Na^+ در ریشه‌ها از جذب یون K^+ جلوگیری می‌کند. قبلاً نیز گزارش شده که جذب یون Na^+ به شدت با جذب یون K^+ رقابت می‌کند و سبب کاهش جذب یون K^+ در ریشه می‌شود (Mittal & Dubey, 1991). علاوه بر این، افزایش غلظت K^+ در برگ برخی از گیاهان تحت تنش شوری نیز مشاهده شده است (Garcia-Lindon et al., 1998).

اگرچه غلظت یون K^+ در سطح کل بافت‌های گیاه و یا برخی از بافت‌ها با افزایش سطوح شوری کاهش یافت ولی بطور کلی یون K^+ نقش‌های مهمی در تحمل تنش شوری ایفاء می‌نماید (Epstein, 1998; Schachtman & Liu, 1999). وجود غلظت‌های بالاتر یون K^+ در غلاف برگ پرچم نسبت به پهنک برگ پرچم در ارقام حساس قدس و شیراز در مقایسه با ارقام متحمل به شوری روشن و کارچیا نیز نشان‌دهنده عدم توانایی این ارقام در انتقال مقادیر بالایی از یون K^+ از اندام‌های مسن به اندام‌های جوان‌تر می‌باشد (Wei et al., 2003). با توجه به نقش یون K^+ در کنترل تورژسانس به نظر می‌رسد بازداری جذب این یون از رشد جلوگیری نماید (Renault et al., 2001).

نسبت K^+/Na^+

مقایسه میانگین سطوح شوری برای نسبت K^+/Na^+ نشان داد که با افزایش شوری در سطح کل بافت‌های گیاه این نسبت در همه ارقام بطور بسیار معنی‌داری کاهش یافت. بین ارقام از نظر نسبت K^+/Na^+ در کل بافت‌های گیاه اختلاف نسبتاً معنی‌داری مشاهده شد و رقم شیراز با کمترین مقدار این نسبت از لحاظ آماری در یک گروه و سایر ارقام در گروه دیگر قرار گرفت. مقایسه میانگین بافت‌های گیاه نیز اختلاف بسیار معنی‌داری را از نظر این نسبت نشان داد، به طوری که ریشه دارای پایین‌ترین مقدار این نسبت و به ترتیب در پهنک برگ سوم، غلاف برگ پرچم و پهنک برگ پرچم این نسبت افزایش یافت. بطور کلی افزایش این نسبت از ریشه به سمت اندام‌های هوایی کاملاً مشهود بود که دلیل اصلی افزایش، کاهش میزان تجمع یون Na^+ در بافت هوایی و بافت‌های جوان تر همراه با افزایش تجمع یون K^+ در این بافت‌ها بود. بین سطوح شوری در بافت ریشه و همچنین پهنک برگ سوم در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار هیچ اختلاف معنی‌داری از نظر این نسبت وجود نداشت. در سایر بافت‌ها تیمار شاهد از نظر نسبت K^+/Na^+ اختلاف معنی‌داری با دو سطح شوری ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار داشت ولی بین این دو سطح شوری اختلاف معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۴).

ارقام متحمل به شوری نظیر روشن، کویر، کارچیا و بم نسبت به سایر ارقام حساس در شرایط تنش بطور معنی‌داری مقادیر پایینی از تجمع یون Na^+ و مقادیر بالایی از نسبت K^+/Na^+ را بویژه در پهنک برگ‌های جوان پرچم نشان دادند ولی تغیرات چندانی در غلظت یون K^+ برگ پرچم این ارقام حاصل نشد. وجود همبستگی منفی و معنی‌دار بین نسبت K^+/Na^+ و غلظت یون Na^+ (r =-۰/۷۹۸) و عدم وجود همبستگی معنی‌دار با غلظت یون K^+ نشان می‌دهد که میزان تجمع یون Na^+ عامل اصلی بالا بودن این نسبت می‌باشد و این

نسبت از غلظت یون K^+ مستقل می‌باشد.

افزایش غلظت یون Na^+ و کاهش K^+/Na^+ در پاسخ به تنش شوری در منابع متعددی گزارش شده است (Weimberg, 1987; Schachtman & Munns, 1992). در گندم مشخص گردیده که تحمل شوری در ارتباط با انتقال مقادیر پایینی از Na^+ به بافت هوایی همراه با حفظ نسبت بالای K^+/Na^+ می‌باشد (Greenway & Munns, 1980; Wei et al., 2003). به عبارتی در ارقام دارای تحمل شوری میزان تجمع کمتر یون Na^+ و حفظ نسبت بالای K^+/Na^+ در اندام‌های جوان گیاه به عنوان شاخصی جهت بهبود تحمل شوری استفاده می‌شود (Munns et al., 2000; Wei et al., 2003).

همبستگی منفی و معنی‌دار بین میزان تجمع Na^+ با ماده خشک (r= -۰/۷۹۹) و عملکرد دانه (r= -۰/۸۳۱) نشان می‌دهد که دفع Na^+ به عنوان یکی از مهم ترین مکانیزم‌های تحمل شوری میزان Na^+ برگ را کاهش می‌دهد و باعث حفظ فعالیت فتوسنتزی بالا جهت تولید ماده خشک بیشتر و همچنین تأمین آسیمیلات لازم از برگ‌ها به اندام‌های زایشی و دانه در طی مراحل قبل از گرده افشانی و پرشدن دانه می‌گردد و در نهایت سبب افزایش عملکرد دانه می‌گردد (Munns & James, 2003). همچنین همبستگی مثبت و معنی‌داری بین نسبت K^+/Na^+ با ماده خشک (r=۰/۷۳۱) و عملکرد دانه (r=۰/۶۰۶) نشان می‌دهد مکانیزم‌هایی که باعث جذب کمتر یون Na^+ و نسبت بالای K^+/Na^+ می‌شوند در نهایت منجر به ایجاد تحمل شوری از لحاظ عملکرد و ماده خشک خواهند گردید.

نتیجه گیری کلی و پیشنهادات

بر اساس نتایج این تحقیق، دفع Na^+ از اندام‌های هوایی و تجمع پایین‌تر این یون و همچنین نسبت بالای K^+/Na^+ در ارتباط با تحمل شوری بالاتر و کاهش کمتر عملکرد و ماده خشک گیاه می‌باشد. بین بافت‌های مختلف گیاهی و همچنین بین ژنوتیپ‌ها از نظر تجمع و دفع Na^+ و تبعیض نسبت K^+/Na^+ تفاوت چشمگیری وجود دارد. در برنامه‌های بهنژادی گندم دفع Na^+ و محدودیت تجمع Na^+ و حفظ نسبت بالای K^+/Na^+ در برگ‌های جوان در حال رشد می‌تواند جهت بهبود تحمل شوری مورد استفاده قرار گیرد. از آنجائی که این تحقیق تفاوت‌های فنوتیپی در روابط یونی بین ارقام را نشان داده است، لذا پیشنهاد می‌گردد برای دستیابی به پتانسیل‌های موجود در تحمل شوری، تغییرات ژنوتیپی در سطح بیان ژن نیز مورد بررسی قرار گیرد.

سپاسگزاری

زحمات و مشاورت‌های ارزنده پروفسور رنا مانز (Rana Munns) در مؤسسه تحقیقات بین‌المللی مشترک المنافع (CSIRO) در کشور استرالیا-کانبرا شایسته تقدیر و سپاسگزاری می‌باشد.

REFERENCES

1. Asch, F., Dingkuhn, M. Dörffling, K. & Miezan, K. (2000). Leaf K/Na ratio predicts salinity induced yield loss in irrigated rice. *Euphytica*, 113(2), 109–118.
2. Bandehhagh, A., Kazemi, H., Valizadeh, M. & Javanshir, A. (2004). Salt tolerance of spring wheat (*Triticum aestivum L.*) cultivars during vegetative and reproductive growth. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 35(1), 61-71. (In Farsi).
3. Boursier, P., Lynch, J., Lauchli, A. & Epstein, E. (1987). Chloride partitioning in leaves of salt stressed sorghum, maize, wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology*, 14(4), 463–473.
4. Chhipa, B. R. & Lal, P. (1995). Na/K ratios as the basis of salt tolerance in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 46(3), 533–539.
5. Cramer, G. R., Alberico, G. L. & Schmidt, C. (1994). Salt tolerance is not associated with the sodium accumulation of two maize hybrids. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21(5), 675–692.
6. Davenport, R., James, R. A., Zakrisson-Plogander, A., Tester, M. & Munns, R. (2005). Control of sodium transport in durum wheat. *Plant Physiology*, 137(3), 807–818.
7. Epstein, E. (1998). How calcium enhances plant salt tolerance. *Science*, 280(5371), 1906–1907.
8. Erdei, L. & Taleisnik, E. (1993) Changes in water relation parameters under osmotic and salt stress in maize and sorghum. *Physiologia Plantarum*, 89(2), 381–387.
9. Flowers, T. J. & Yeo, A. R. (1986). Ion relations of plants under drought and salinity. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13(1), 75–91.

10. Forster, B. P., Pakniyat, H., Macaulay, M., Matheson, W., Phillips, M. S., Thomas, W. T. B. & Powell, W. (1994). Variation in the leaf sodium content of the *Hordeum vulgare* (barley) cultivar Maythorpe and its derived mutant cv. Golden Promise. *Heredity*, 73, 249–253.
11. Francois L. E., Grieve C. M. Maas E. V. Donovan T. J. & Lesch S. M. (1994) Time of salt stress affects growth yield components of irrigated wheat. *Agronomy Journal,* 86, 100–107.
12. Garcia-Lindon J. M., Ortiz J. M. Garcia-Lopez M. F. & Cerda A (1998) Role of root stock and scion on root and leaf ion accumulation in lemon trees grown under saline condition. *Fruits*, 53(2), 89–97.
13. Ghannadha M. R., Omidi M. Abdmishahi R. & Poustini K. (2005). A study of salt tolerance in genotypes of bread wheat using tissue culture and germination test. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 36(1), 75–85. (In Farsi).
14. Ghavami F., Malboobi M. A. Ghannadha M. R. Yazdi Samadi B. Mozaffari J. & Jafar Aghaei M. (2004) An evaluation of salt tolerance in Iranian wheat cultivars at germination and seedling stages. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 35 (2), 453–464. (In Farsi).
15. Gorham, J., McDonnell, E. & Wyn Jones, R. G. (1985). Salt tolerance in the Triticeae: Growth and solute accumulation in leaves of *Thinopyrum bessarabicum*. *Journal of Experimental Botany*, 36(7), 1021–1031.
16. Gorham, J., Hardy, C., Wyn Jones, R. G., Joppa, L. R. & Law, C. N. (1987). Chromosomal location of a K/Na discrimination character in the D genome of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 74(5), 584–588.
17. Greenway, H. (1962). Plant response to saline substrates. I. Growth and ion uptake of several varieties of Hordeum during and after sodium chloride treatment. *Australian Journal of Biological Sciences*, 15, 16–38.
18. Greenway, H. & Munns, R. (1980). Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 149–190.
19. Hasegawa, P. M., Bressan, R. A. & Zhu, J. K. (2000). Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology*, 51, 463–499.
20. Huang, S., Spielmeyer, W., Lagudah, E. S., James, R. A. & Platten, J. D. (2006). A Sodium Transporter (*HKT7*) is a Candidate for *Nax1*, a Gene for Salt Tolerance in Durum Wheat. *Plant Physiology*, 142, 1718–1727.
21. Husain, S., Munns, R. & Condon, A. G. (2003). Effect of sodium exclusion trait on chlorophyll retention and growth of durum wheat in saline soil. *Australian Journal of Agricultural Research*, 54(6), 589–597.
22. James, R. A., Davenport, R. J. & Munns, R. (2006). Physiological characterization of two genes for Na^+ exclusion in durum wheat, *Nax1* and *Nax2*. *Plant Physiology*, 142, 1537–1547.
23. Kelman, W. M. & Qualset, C. O. (1991). Breeding for salinity-stressed environment: recombinant inbred wheat lines under saline irrigation. *Crop Sciences*, 31, 1436–1442.
24. Lauchli, A. (1984). Salt exclusion: an adaptation of legumes for crops and pastures under saline conditions. In: RC Staples, ed, *Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement*. Wiley, New York, 171–187.
25. Mass, E. V. & Grieve, C. M. (1990). Spike and leaf development in salt stressed wheat. *Crop Sciences*, 30, 1309–1313.
26. Mittal, R. & Dubey, R. S. (1991). Behaviour of peroxidases in rice: Change in enzyme activity and isoforms in relation to salt tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 29(1), 31–40.
27. Munns, R. & Termaat, A. (1986). Whole plant responses to salinity. *Plant Physiology*, 13(1), 143–160.
28. Munns, R., Schachtman, D. P. & Condon, A. G. (1995). The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22(4), 561–569.
29. Munns, R., Hare, R. A., James, R. A. & Rebetzke, G. J. (2000). Genetic variation for improving the salt tolerance of durum wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 51, 69–74.
30. Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell and Environment*, 25(2), 239–250.
31. Munns, R. & James, R. A. (2003). Screening methods for salt tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant and Soil*, 253, 201–218.
32. Munns, R., Rebetzke, G. J., Husain, S., James, R. A. & Hare, R. A. (2003). Genetic control of sodium exclusion in durum wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 54, 627–635.
33. Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist*, 167, 645–663.
34. Munns, R., James, R. A. & Lauchli, A. (2006). Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*, 57(5), 1025–1043.
35. Munns, R. & Tester, M. (2008). Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651–81.

36. Netondo, G. W., Onyango, J. C. & Beck, E. (2004). Sorghum and Salinity: I. Response of Growth, Water Relations, and Ion Accumulation to NaCl Salinity. *Crop Sciences*, 44, 797–805.
37. Neumann, P. (1997). Salinity resistance and plant growth revisited. *Plant Cell Environment*, 20, 1193–1198.
38. Pakniyat, H., Thomas, W. T. B., Caligari, P. D. S. & Forster, B. P. (1997). Comparison of salt tolerance of GPert and non-GPert barleys. *Plant Breeding*, 116, 189–191.
39. Poustini, K. & Siosemardeh, A. (2004). Ion distribution in wheat cultivars in response to salinity stress. *Field Crops Research*, 85, 125–133.
40. Poustini, K., Siosemardeh, A. & Ranjbar, M. (2007). Proline accumulation as a response to salt stress in 30 wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54 (5), 925–934.
41. Rawson, H. M., Richards, R. A. & Munns, R. (1988). An examination of selection criteria for salt tolerance in wheat, barley and triticale. *Australian Journal of Agricultural Research*, 39(5), 759–772.
42. Renault, S., Croser, C., Franklin, J. A. & Zwiazek, J. J. (2001). Effect of NaCl and Na_2SO_4 on red-osier dogwood (*Cornus stolonifera Michx*). *Plant and Soil*, 233(2), 261–268.
43. 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(9), 1065–1074.
44. Sagi, M., Savidov, N. A., L'vov, N. P. & Lips, S. H. (1997). Nitrate reductase and molybdenum cofactor in annual ryegrass as affected by salinity and nitrogen source. *Physiologia Plantarum*, 99(4), 546–553.
45. Schachtman, D. P., Munns, R. & Whitecross, M. I. (1991). Variation in sodium exclusion and salt tolerance in *Triticum tauschii*. *Crop Sciences*, 31(4), 992–997.
46. Schachtman, D. P. & Munns, R. (1992). Sodium accumulation in leaves of *Triticum* species that differ in salt tolerance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 19(3), 331–340.
47. Schachtman, D. P. & Liu, W. H. (1999). Molecular pieces to the puzzle of the interaction between potassium and sodium uptake in plants. *Trends Plant Sciences*, 4(7), 281–287.
48. Wei, W., Bilsborrow, P. E., Hooley, P., Fincham, D., Lombi, A. E. & Forster, B. P. (2003). Salinity induced differences in growth, ion distribution and partitioning in barley between the cultivar Maythorpe and its derived mutant Golden Promise. *Plant and Soil*, 250(2), 183–191.
49. Weimberg, R. H., Lerner, H. R. & Poljakoff-Mayber, A. (1984). Changes in growth and water soluble solute concentrations in *Sorghum bicolor* with sodium and potassium salts. *Physiologia Plantarum*, 62(3), 472–480.
50. Weimberg, R. H. (1987). Solute adjustment in leaves of two specious of wheat at two different stages growth in response to salinity. *Physiologia Plantarum*, 70(3), 381–388.
51. Wolf, O., Munns, R., Tonnet, M. L. & Jeschke, W. D. (1991). The role of the stem in the partitioning of Na^+ and K^+ in salt-treated barley. *Journal of Experimental Botany*, 42(6), 697–704.
52. Yeo, A. R. & Flowers, T. J. (1986). Salinity resistance in rice (*Oryza sativa L.*) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13(1), 161–173.
53. Zhu, J. K. (2001). Plant salt tolerance. *Trends Plant Sciences*, 6(2), 66–71.