تأثیر سطوح مختلف شوری و کود نیتروژن بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام گندم در مرحله پنجه‌زنی

نفیسه هاشم‌پور[۱]، اعظم برزوئی[۲*] و فرزاد پاک‌نژاد[۱]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۵/۲۸ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۸/۹)

چکیده

به منظور ارزیابی پاسخ‌های فیزیولوژیک دو رقم گندم به سطوح مختلف شوری و نیتروژن در مرحله پنجه‌زنی، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی و با سه تکرار در گلخانه پژوهشکده تحقیقات کشاورزی، پزشکی و صنعتی، پژوهشگاه علوم و فنون هسته‌ای کرج اجرا شد. تیمارهای مورد بررسی شامل دو رقم گندم [(تجن (حساس به شوری) و بم (متحمل به شوری)]، پنج سطح شوری [شاهد (۱/۳)، ۶، ۸، ۱۰ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر] و دو سطح کود نیتروژن (۷۵ و ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار) بودند. نتایج نشان داد که در کلیه تیمارهای شوری، کاربرد مقدار ۱۵۰ کیلوگرم کود نیتروژن در هکتار سبب افزایش غلظت کلروفیل b، میزان پروتئین‌های محلول برگ، فعالیت آنزیم سوپراکسید دسموتاز و کاهش مقدار مالون‌دی‌آلوئید در هر دو ژنوتیپ مورد بررسی شد. شوری، محتوای نسبی آب را در هر دو رقم کاهش داد. اما کود نیتروژن تأثیر معنی‌داری بر میانگین این صفت نداشت. در این میان، تفاوت‌های ژنوتیپی بین دو رقم، به لحاظ مقاومت به تنش شوری و همچنین کودپذیری بین دو ژنوتیپ، سبب گردید که تأثیر افزایش مصرف کود بر رقم بم بیشتر از رقم حساس تجن باشد. این نتایج نشان داد که نیتروژن می‌تواند به عنوان ماده اولیه ترکیبات فیزیولوژیک، صدمات مضر شوری در مرحله حساس پنجه‌زنی در گندم را بهبود بخشد.

واژه‌های کلیدی: کلروفیل، RWC، آنزیم SOD، پروتئین‌های محلول، مالون‌دی‌آلوئید

مقدمه

یکی از مهمترین مشکلاتی که کشاورزی دنیا با آن روبروست وجود آب‌ها و خاک‌های شور طبیعی و ادامه‌ی شور شدن خاک-های زراعی موجود می‌باشد. گفته می‌شود که نزدیک به ۵۰٪ سطح اراضی تحت آبیاری کشور (۸/۵ میلیون هکتار) به درجات مختلف با مشکل شوری، قلیایی بودن و غرقابی بودن رو به رو می‌باشند. پیش‌بینی می‌شود این میزان تا ۷۵٪ کل اراضی فاریاب کشور پیشروی کند. 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 به ویژه کشاورزی فاریاب، در منابع گزارش شده است (۱۱). در چنین شرایطی، فراهم کردن امکانات لازم برای جلوگیری از گسترش خاک‌های شور و یا اصلاح و زهکشی این اراضی، به‌دلیل هزینه بسیار زیاد، کاری مشکل و گاه غیر ممکن است. لیکن برای دستیابی به عملکرد مطلوب، پس از شناخت ویژگی‌های آب و خاک، اطلاع از رفتار گیاهان مختلف و واکنش آنها به شوری، به همراه مدیریت زراعی مناسب، بهره برداری از اراضی شور را امکان‌پذیر می‌سازد (۵).

نتایج بسیاری از مطالعات نشان داده است که تنش شوری می‌تواند منجر به تجمع ترکیبات سمی چون گونه‌های فعال

۱. گروه زراعت، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد کرج

۲. پژوهشگاه علوم و فنون هسته‌ای، کرج

*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: aborzouei@gmail.com

اکسیژن (ROS) در گیاهان شود که از جمله این ترکیبات می‌توان به پراکسیدها، سوپراکسیدها و رادیکال‌های هیدروکسیل اشاره نمود (۱۶ و ۱۷). این ترکیبات خسارات زیادی را از طریق اکسیداسیون چربی‌ها، پروتئین و اسیدهای نوکلئیک به سلول وارد می‌کنند. در مقابل، گیاهان از طریق القای فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در طی بروز تنش شوری، اثر سوء تنش اکسیداتیو را کاهش می‌دهند (۱۵). در این میان، سوپراکسید دسموتاز اولین ماده تولید شده از احیای یک ظرفیتی اکسیژن است. یعنی رادیکال سوپراکسید را از بین می‌برد. بنابراین، به SOD " دفاع اولیه" در مقابل رادیکال‌های آزاد اکسیژن اطلاق می‌شود (۱۳). به‌نظر می‌رسد نقش آنزیم SOD جهت از بین بردن سوپراکسید بسیار مهم است. زیرا غشاء فسفولیپیدی نسبت به رادیکال سوپراکسید نفوذناپذیر است (۱۳). سوپراکسید دسموتاز سریع‌ترین آنزیم شناخته شده است و ساختمان سه بعدی آن بسیار مورد مطالعه قرار گرفته است. همچنین، گزارش‌های فراوانی بیان کننده این مطلب هستند که تنش شوری و خشکی می‌توانند غلظت کلروفیل را از طریق جلوگیری از سنتز کلروفیل و یا تسریع تجزیه آن توسط افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز، فتواکسیداسیون کلروفیل توسط گونه‌های فعال اکسیژن، انتقال مجدد نیتروژن از برگ‌ها به دانه و همچنین تغییر فعالیت آنزیم‌های دخیل در متابولیسم نیتروژن، مانند نیترات ریداکتاز، کاهش دهند (۶ و ۸). از این رو، محتوای کلروفیل برگ به عنوان یکی از مهمترین مکانیزم‌های فیزیولوژیک مرتبط با تحمل به شوری در گندم زمستانه بیان شده است (۲۲ و ۲۴).

علاوه بر تأثیر بیوشیمیایی تنش شوری، اثرهای منفی شوری بر جذب و تعادل عناصر غذایی در گیاه توسط پژوهشگران متعدد مورد تأکید قرار گرفته است (۴، ۳۵ و ۳۹). نیتروژن از جمله عناصر غذایی مهم در تولید ماده خشک و محتوای پروتئین گیاهی می‌باشد که در شرایط تنش شوری، جذب آن بیش از سایر عناصر غذایی محدود می‌شود و در نتیجه تغییرات این عنصر در گیاهان موجود در محیط‌های شور می‌تواند به عنوان معیاری در ارزیابی مقاومت به شوری گیاهان در نظر گرفته شود (۲۸). همچنین، این عنصر به عنوان یکی از اجزای اصلی تشکیل دهنده اسیدهای نوکلئیک، اسیدهای آمینه، پروتئین‌ها، پپتیدها، کلروفیل و آلکالوئیدها شناخته شده است (۳۵). لذا کمبود آن موضوع بسیار مهمی برای گیاه محسوب می‌شود، چون در شرایط کمبود آن، سنتز کلروپلاست و کلروفیل و بسیاری از آنزیم‌های فرایندهای مختلف متابولیک مختل می‌شود (۴). علی‌رغم اینکه جذب نیتروژن در شرایط شوری، به‌ویژه قبل از گرده افشانی، به‌طور معنی‌داری کاهش می‌یابد، ولی غلظت نیتروژن در بخش‌های مختلف گیاهی (ریشه، برگ، ساقه و دانه) لزوماً کاهش نیافته و بسته به توانایی گیاه در جذب نیتروژن و تولید ماده خشک، ارقام مقاوم و حساس به شوری عکس‌العمل‌های متفاوتی نسبت به تنش شوری نشان می‌دهند. پارسا و همکاران (۵) گزارش کردند که مصرف نیتروژن در سطوح کم تا متوسط شوری (۱۰۰ تا ۲۰۰ میلی‌مولار) سبب بهبود محتوای نیتروژن بافت‌های گیاهی، افزایش راندمان بهره‌وری نیتروژن و نهایتاً افزایش راندمان مصرف نیتروژن می‌گردد (۵). برزوئی (۲) نیز با بررسی تأثیر مقادیر مختلف کود نیتروژن و شوری، نتیجه گرفت کرد که در طی بروز تنش شوری، کاربرد مقادیر ۱۰۰ و ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار تغییرات مفید و معنی‌داری در میزان پروتئین‌های محلول برگی، فعالیت آنزیم‌های SOD، CAT، APX و عملکرد دانه دو ژنوتیپ حساس و مقاوم به شوری گندم ایجاد می‌کند. از این رو، هدف از انجام آزمایش حاضر، بررسی آثار ناشی از تنش شوری و سطوح مختلف نیتروژن بر تغییرات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی شامل محتوای نسبی آب، غلظت کلروفیل a و b، پروتئین‌های محلول، مالون‌دی‌آلوئید و آنزیم سوپراکسید دسموتاز و بررسی رابطه بین میزان کود مصرف شده و سنتز این ترکیبات در شرایط شور به منظور دستیابی به افزایش تحمل به تنش شوری در مرحله پنجه‌زنی گندم است.

مواد و روش‌ها

این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی و با سه تکرار در گلخانه تحقیقاتی پژوهشکده کشاورزی و

جدول ۱. برخی ویژگی‌های خاک مورد استفاده در این مطالعه

بافت خاک	EC (dS/m)	pH	سیلت (٪)	رس (٪)	شن (٪)	فسفر قابل دسترس (mg/kg)	پتاسیم قابل دسترس (mg/kg)	نیتروژن (٪)
لوم	۱/۰۱۴	۸/۴۸	۲۹	۲۲	۴۹	۴۰	۲۶۶۴	۰/۰۴۱

پزشکی هسته‌ای کرج (دمای ۲±۲۸ درجه سلسیوس، شدت روشنایی ۴۵۰۰ لوکس، دوره روشنایی ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی) در سال ۱۳۹۰ اجرا شد. تیمارهای مورد بررسی شامل دو رقم گندم [(تجن (حساس به شوری) و بم (متحمل به شوری)]، پنج سطح شوری [(شاهد (۱/۳)، ۶، ۸ ، ۱۰ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر)] و دو سطح کود نیتروژن (۷۵ و ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار) بودند. ارقام بر حسب ثبات عملکرد دانه در شرایط تنش شوری و عدم تنش به توصیه مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج انتخاب شدند. سطوح شوری نیز با توجه به آستانه تحمل به شوری گندم (۴ دسی‌زیمنس بر متر در آب آبیاری و ۶ دسی‌زیمنس بر متر در عصاره اشباع خاک) در نظر گرفته شد. کوددهی نیتروژن به شکل سولفات آمونیوم و طی دو مرحله ابتدای کاشت و مرحله ۵ برگی اعمال شد.

با توجه به اینکه انجام آزمایش شوری در گلخانه نیاز به بافت خاکی سبک دارد تا امکان آبشویی فراهم گردیده و از تجمع نمک در محیط اطراف ریشه جلوگیری شود، با نمونه‌برداری از خاک چهار نقطه از مزرعه پژوهشکده، آزمایش‌های اولیه به منظور تعیین بافت خاک، EC، pH و اندازه‌گیری نیتروژن کل خاک انجام شد. از چهار نوع بافت خاک به‌دست آمده، نمونه‌ای که دارای بافت سبک‌تر بود، انتخاب شد و سپس جهت تعیین سایر ویژگی‌های فیزیکوشیمیائی و میزان رطوبت در حالت ظرفیت زراعی به آزمایشگاه خاک‌شناسی مؤسسه خاک و آب منتقل گردید که در جدول ۱ نتایج تجزیه این خاک آورده شده است.

شش بذر از هر رقم در گلدان‌ها کاشته شده و در مرحله سه تا چهاربرگی به چهار بوته در گلدان تنک شدند (با توجه به قطر دهانه و میزان خاک موجود در گلدان‌ها، تا چهار بوته در گلدان نگه داشته شد تا تداخلی در رشد آنها ایجاد نگردد). برای ایجاد زهکشی مناسب و جلوگیری از تجمع نمک در گلدان‌ها، سه سوراخ در ته هر کدام از آنها تعبیه گردید و ته هر گلدان به ارتفاع سه سانتی‌متر سنگریزه ریخته شد. سپس، با توجه به نسبت مولی ۱۰ به ۱ از دو نوع نمک کلرید سدیم و کلرید کلسیم جهت تهیه محلول‌های شور با شوری‌های ۶، ۸، ۱۰ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر استفاده شده است. گلدان‌ها تا مرحله دو تا سه برگی با آب معمولی آبیاری شدند و پس از آن اعمال تیمارهای شوری آغاز گردید. بدین شکل که در نوبت اول آبیاری، کلیه گلدان‌ها، بجز سطح شاهد، با محلول ۶ دسی‌زیمنس بر متر آبیاری شدند و در نوبت‌های بعدی این مقدار افزایش یافته و در پایان، سطح شوری مورد نظر بعد از گذشت یک هفته کامل گشت. در طول اجرای آزمایش، مقدار آب آبیاری برای هر گلدان ۱۵٪ بیش از ظرفیت زراعی گیاه (ظرفیت آبشویی) در نظر گرفته شده بود تا با اعمال این مقدار آبشویی، شوری عصاره اشباع خاک تا جایی که ممکن بود به شوری آب آبیاری نزدیک شود. کنترل وضعیت شوری با نمونه‌برداری از تانسیومترهایی که بدین جهت در برخی از گلدان‌ها قرار داده شد، صورت گرفت.

چهل روز پس از کاشت، در شرایطی که ۳۰ روز از آغاز اعمال تنش شوری گذشته بود (مرحله پنجه‌زنی)، نمونه‌هایی از آخرین برگ توسعه یافته جهت آنالیزهای بیوشیمیایی تهیه شد. میزان کلروفیل نمونه‌ها به روش سایرام و همکاران (۳۴) 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 زیر، محتوای

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

منبع تغییر	درجه آزادی	محتوای آب نسبی	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	مالون‌دی‌آلوئید	پروتئین محلول برگ	آنزیم SOD
رقم	۱	۱۱۳۳/۹۵**	۲۲۲۰/۲۰**	۱۷۷۸۳/۳۷**	۷۳۸۲/۲۷**	۱۲۱۶۰۷۰/۵۲**	۰/۰۶۷**	۱۱۰/۶۰**
شوری	۴	۱۰۵/۹۵*	۴۱/۹۸^{ns}	۲۴۵/۷۳**	۴۴۰/۲۵^{ns}	۵۶۲۱۹۵/۳۰**	۰/۰۰۵**	۸/۳۴**
رقم× شوری	۴	۶۹/۶۹^{ns}	۱۷۲/۵۲*	۴۰۲/۷۵**	۱۴۸۶/۱۰*	۱۰۶۶۳۷/۰۵^{ns}	۰/۰۰۳**	۸/۶۰**
کود	۱	۱۳۳/۲۶^{ns}	۱۳۰/۳۶^{ns}	۱۰۲/۹۶**	۸/۷۲^{ns}	۱۶۱۱۲۱۹/۰۴**	۰/۰۱۸**	۲۴/۰۹**
رقم× کود	۱	۳۴/۲۶^{ns}	۰/۱۸^{ns}	۱۶۳/۴۲**	۶۶/۰۲^{ns}	۳۹۶۴۸۵/۴۳^{ns}	۰/۰۰۴**	۰/۳۳^{ns}
شوری × کود	۴	۶۱/۷۷^{ns}	۱۰۷/۲۴^{ns}	۹۶۵/۰۹**	۴۰۱/۸۱^{ns}	۹۰۰۰۴۳/۹۹**	۰/۰۰۱**	۲/۱۴**
شوری× کود× رقم	۴	۱۳/۰۳^{ns}	۸۹/۳۹^{ns}	۱۲۹۷/۶۷**	۱۲۵۵/۴۷*	۷۴۲۷۹۰/۹۵**	۰/۰۰۲**	۶/۵۲**
خطا	۴۰	۴۰/۳۹	۶۰/۳۷	۳۶۹/۱۸	۴۸۱۴/۱۳	۱۳۷۵۸۹/۷۰	۰/۰۰**	۰/۳۴
CV(٪)		۸/۳۶	۹/۹۰	۹/۶۳	۹/۹۷	۱۲/۶۸	۳/۸۴	۶/۹۵

**، * و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطوح ۱٪ و ۵٪ و بدون اختلاف معنی‌دار

کلروفیل a، b و کل میزان کلروفیل برگ‌های پرچمی محاسبه شد:

$$\text{کلروفیل کل} = ۲۰/۲\ (OD_{۶۴۷}) + ۸/۰۲\ (OD_{۶۶۳}) \quad [۱]$$

$$\text{کلروفیل a} = ۱۲/۷\ (OD_{۶۶۳}) - ۲/۶۹\ (OD_{۶۴۷}) \quad [۲]$$

$$\text{کلروفیل b} = ۲۲/۹\ (OD_{۶۴۷}) - ۴/۶۸\ (OD_{۶۶۳}) \quad [۳]$$

که OD (Optical density) شدت جذب نور است. همچنین، میزان مالون‌دی‌آلوئید که به عنوان شاخصی از پراکسیداسیون چربی‌ها است، مطابق با روش ترکان و همکاران (۳۷) مورد بررسی قرار گرفت. فعالیت آنزیم سوپراکسید دسموتاز (SOD) نیز با استناد به روش ریوس- گنزالز و همکاران (۳۱) اندازه‌گیری شد. جهت تعیین غلظت پروتئین‌های محلول برگی از روش برادفورد (۱۸) استفاده شد. همچنین، اندازه‌گیری محتوای نسبی آب (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 سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪ انجام شد. نمودارها توسط نرم‌افزار Excel رسم شدند.

نتایج و بحث

محتوی نسبی آب

ارقام گندم از نظر مقدار RWC تفاوت معنی‌داری ($P<۰/۰۱$) با یکدیگر داشتند (جدول ۲). به نحوی که محتوای نسبی آب در رقم بم ۱۰/۸۱ درصد بیشتر از رقم تجن بود (جدول ۳). جدول تجزیه واریانس نشان می‌دهد که RWC تحت تأثیر سطوح مختلف شوری قرار گرفته است، به نحوی که بیشترین میزان این صفت در سطح شاهد و کمترین آن در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر مشاهده شد. این در حالی است که اختلاف سایر سطوح شوری با شاهد به لحاظ آماری معنی‌دار نبود. ارقام بم و تجن نیز با اعمال شوری‌های مختلف همین روند را از خود نشان دادند، با این تفاوت که کاهش RWC در رقم بم و در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر در مقایسه با شاهد معنی‌دار نبود، اما در رقم تجن، RWC در تیمار ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر، در مقایسه با شاهد، دچار کاهش معنی‌داری شد (جدول ۳). کاهش RWC برگ در شرایط تنش شوری توسط محققین زیادی گزارش شده است (۳۲ و ۳۴). سایرام و شریواستاوا (۳۳) نیز کاهش RWC را در اثر تنش شوری در گندم گزارش کرده و اعلام نمودند که RWC ارقام متحمل به شوری گندم به

مراتب بیشتر از ارقام حساس به شوری می‌باشد. فاروق و اعظم (۲۰) در بررسی ژنوتیپ‌های متحمل و حساس به شوری گندم، آثار تجمعی نمک ناشی از جذب مقادیر زیاد Na^+ و کاهش بیشتر محتوای نسبی آب را در کولتیوار حساس به شوری گزارش نمودند. ایشان همچنین این امر را باعث ایجاد بیشترین صدمه به غشاء سلولی و در نتیجه کمترین میزان پایداری غشا معرفی نمودند.

اثر کود، کود× رقم و همچنین اثر متقابل سه عامل کود× شوری × رقم بر RWC معنی‌دار نبود (جدول ۲)، هر چند که افزایش مصرف کود، میزان RWC را در هر دو رقم افزایش داد، اما این افزایش به لحاظ آماری معنی‌دار نبود (جدول ۳).

محتوای کلروفیل a و b برگ

نتایج حاصل از تجزیه واریانس حاکی از آن است که بین دو رقم مورد بررسی و اثر متقابل رقم× شوری اختلاف معنی‌داری ($P<0/01$) از لحاظ محتوای کلروفیل a و b وجود دارد (جدول ۲). مقدار کلروفیل a در رقم تجن بیشتر از رقم بم بود (جدول ۳)، در حالی که در مورد کلروفیل b این نتیجه برعکس بود و میزان کلروفیل b در رقم بم بیشتر از رقم تجن بود. شوری تأثیر معنی‌داری بر کلروفیل a نداشت. اما با افزایش شوری، میانگین این صفت اندکی افزایش یافت (جدول ۳). در مقابل، کلروفیل b با افزایش شوری کاهش معنی‌داری در مقایسه با شاهد نشان داد. نتایج حاصل از اثر متقابل رقم و شوری نیز حاکی از آن بود که در رقم مقاوم بم، با افزایش شوری، غلظت کلروفیل a و b نسبت به شاهد کاهش یافت که این کاهش در مورد کلروفیل a نسبت به شاهد به لحاظ آماری معنی‌دار نبود، در حالی که در همین رقم، میزان کلروفیل b در شوری‌های ۱۰ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر در مقایسه با شاهد کاهش معنی‌داری یافت. در رابطه با رقم تجن نیز مشاهده گردید که سطوح مختلف شوری منجر به افزایش مقادیر کلروفیل a و b شده است. اما این روند در هیچ‌یک از سطوح شوری در مقایسه با شاهد معنی‌دار نبود. گزارش شده که کلروفیل a و b به طور یکسان تحت تأثیر شوری قرار نمی‌گیرند و معمولاً کلروفیل b به تنش شوری حساس‌تر است (۱۵ و ۱۶). نتایج این آزمایش نیز حاکی از کاهش معنی‌دار کلروفیل b و عدم تغییر غلظت کلروفیل a در سطوح مختلف شوری است که مؤید مطلب فوق می‌باشد.

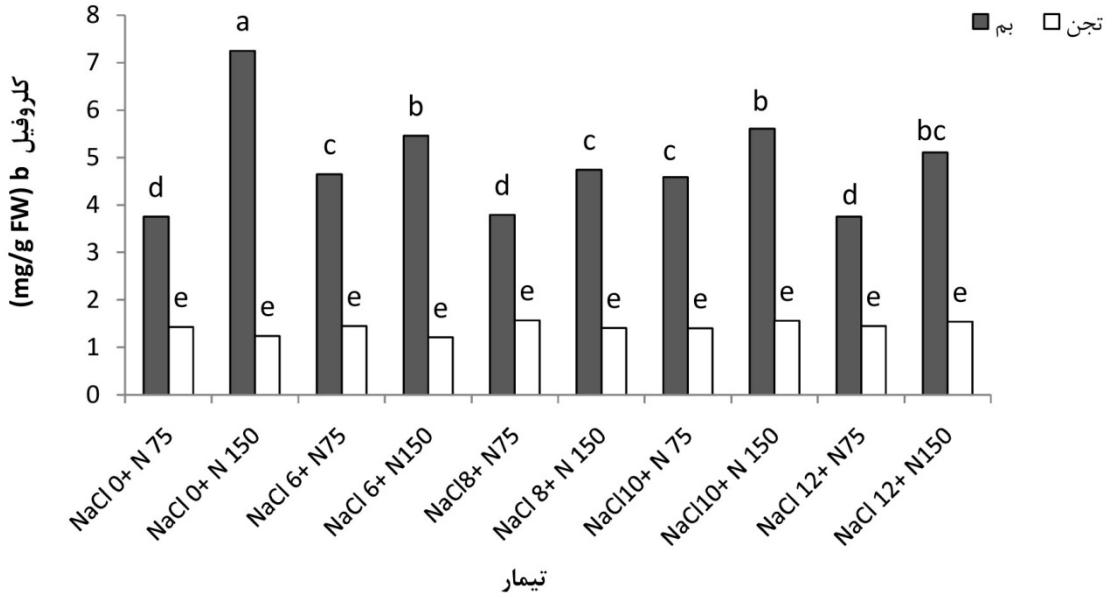
نتایج حاصل از اثرهای کود و رقم نشان داد که در رقم تجن، سطح کودی ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار بر غلظت هیچ‌یک از مقادیر کلروفیل a و b تأثیر معنی‌داری نداشت. در حالی که کاربرد بیشتر کود منجر به افزایش معنی‌دار کلروفیل b در رقم بم گردید. شمس‌الدین سعید و فرح‌بخش (۹) گزارش کردند که افزایش سطح شوری سبب افزایش فعالیت کلروفیلاز و تخریب رنگدانه‌های فتوسنتزی می‌شود که این مسئله ناکارآمدی برگ‌ها در انجام فتوسنتز و تشدید صدمات تنش را به دنبال دارد. در این آزمایش نیز رقم مقاوم به شوری بم کاهش میزان کلروفیل b را با افزایش کاربرد کود جبران نموده و از کاهش ظرفیت فتوسنتزی که به شدت تحت تأثیر غلظت کلروفیل b و a+b می‌باشد ممانعت نموده است.

نتایج تجزیه واریانس نشان می‌دهد که اثر کود× شوری و اثر متقابل سه عامل کود× شوری× رقم بر میزان کلروفیل a و b به ترتیب بی‌معنی و معنی‌دار ($P<0/01$) شده است (جدول ۲). شکل ۱ تأثیر دو فاکتور کود و شوری را بر غلظت کلروفیل b در ارقام بم و تجن نشان می‌دهد. همانطور که مشخص است، در رقم تجن هیچ‌یک از تیمارهای شوری و کود تأثیر معنی‌داری بر میزان کلروفیل b نداشته‌اند. اما در رقم بم، بیشترین میزان کلروفیل b به ترتیب در شرایط بدون تنش با تیمار کودی ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن و کمترین آن در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر و تیمار کودی ۷۵ کیلوگرم نیتروژن در هکتار مشاهده شد. در رقم بم، مصرف بیشتر کود نیتروژن در تمام سطوح شوری تأثیر معنی‌دار بر افزایش میانگین این صفت داشت. در پژوهشی که توسط برزوئی و همکاران (۳) در رابطه با تأثیر شوری بر ویژگی‌های بیوشیمیایی دو رقم بم و تجن انجام شد، مشخص گردید که در رقم بم، کاهش کلروفیل b و ثابت ماندن کلروفیل a و در رقم تجن، افزایش بیشتر کلروفیل a در مقابل کلروفیل b

جدول ۳. اثرهای رقم، تیمارهای شوری، کود و رقم × شوری و رقم × کود بر محتوای نسبی آب، کلروفیل a و b، کلروفیل کل، مالوندآلدئید، پروتئین و فعالیت آنزیم سوپراکسید دسموتاز در مرحله پنجه‌زنی ارقام گندم

رقم	تیمار	محتوای نسبی آب (٪)	کلروفیل a (mg/g Fw)	کلروفیل b (mg/g Fw)	کلروفیل کل (mg/g Fw)	مالوندآلدئید (nmol/g Fw)	پروتئین محلول برگ (mg/g Fw)	آنزیم SOD (unit/mg protein)
بم	بم	۸۰/۳۵ a	۷/۲۴ b	۴/۸۷ a	۱۲/۱۱ a	۲۷۸۳/۶۵ b	۰/۲۷ a	۹/۷۶ a
	تجن	۷۱/۶۶ b	۸/۴۵ a	۱/۴۳ b	۹/۸۹ b	۳۰۶۸/۳۸ a	۰/۲۰ b	۷/۰۵ b
	N_{75}/kg	۷۴/۵۲ a	۷/۹۹ a	۳/۰۲ b	۱۰/۹۷ a	۳۰۸۹/۸۹ a	۰/۲۲ b	۷/۷۷ b
	N_{150}/kg	۷۷/۵۰ a	۷/۷۰ a	۳/۲۸ a	۱۱/۰۴ a	۲۷۶۲/۱۵ b	۰/۲۵ a	۹/۰۴ a
	۱/۳ dS/m	۷۹/۷۴ a	۷/۸۰ a	۳/۴۲ a	۱۱/۳۹ a	۲۶۵۴/۸۳ b	۰/۲۲ d	۷/۲۸ c
	۶ dS/m	۷۷/۶۴ ab	۷/۵۵ a	۳/۲۹ ab	۱۰/۷۶ a	۲۹۱۲/۹۰ ab	۰/۲۴ b	۸/۳۹ b
	۸ dS/m	۷۵/۳۸ ab	۷/۹۴ a	۳/۱۹ abc	۱۰/۷۰ a	۲۸۵۲/۶۸ ab	۰/۲۲ cd	۷/۹۵ b
	۱۰ dS/m	۷۵/۵۱ ab	۸/۰۳ a	۲/۸۷ c	۱۱/۲۴ a	۲۹۵۵/۹۱ ab	۰/۲۳ bc	۹/۳۳ a
	۱۲ dS/m	۷۱/۷۶ b	۷/۹۱ a	۲/۹۷ bc	۱۰/۹۲ a	۳۲۵۳/۷۶ a	۰/۲۷ a	۹/۰۹ a
	۱/۳ dS/m	۸۳/۸۴ a	۷/۷۸ ab	۵/۵۰ a	۱۳/۲۹ a	۲۶۵۳/۷۶ bc	۰/۲۵ c	۸/۴۱ cd
	۶ dS/m	۷۹/۹۵ ab	۷/۱۱ b	۵/۰۶ a	۱۲/۱۷ ab	۲۹۴۱/۹۳ abc	۰/۲۵ c	۸/۴۲ cd
بم	۸ dS/m	۸۰/۱۴ ab	۷/۰۴ b	۵/۱۰ a	۱۲/۲۷ ab	۲۸۸۳/۸۷ abc	۰/۲۶ bc	۹/۲۵ c
	۱۰ dS/m	۷۹/۶۲ ab	۷/۱۷ b	۴/۲۴ b	۱۱/۵۴ abc	۲۸۸۶/۰۲ abc	۰/۲۷ b	۱۰/۷۶ b
	۱۲ dS/m	۷۸/۲۲ ab	۷/۰۹ b	۴/۴۵ b	۱۱/۲۹ bcd	۳۱۰۱/۰۷ ab	۰/۳۱ a	۱۱/۹۸ a
	۱/۳ dS/m	۷۵/۶۵ ab	۷/۸۲ ab	۱/۳۴ c	۹/۴۹ de	۲۳۹۳/۵۴ c	۰/۲۱ e	۶/۶۸ ef
	۶ dS/m	۷۵/۶۵ ab	۷/۹۸ ab	۱/۳۳ c	۹/۳۵ e	۲۹۱۶/۱۳ abc	۰/۲۳ d	۶/۱۵ f
تجن	۸ dS/m	۷۲/۷۹ abc	۸/۸۴ a	۱/۴۹ c	۱۰/۱۰ cde	۳۰۲۵/۸۰ abc	۰/۲۳ d	۷/۵۳ de
	۱۰ dS/m	۷۰/۶۳ bc	۸/ ۹۰ a	۱/۴۸ c	۱۰/۲۲ cde	۳۰۵۱/۶۱ab	۰/۱۸ g	۷/۴۹ de
	۱۲ dS/m	۶۳/۵۷ c	۸/۷۳ a	۱/۵۰ c	۱۰/۳۰ cde	۳۴۰۶/۴۵ a	۰/۱۶ f	۷/۴۱ e
بم	N_{75}/kg	۷۸/۱۱ ab	۷/۳۹ b	۴/۵۷ b	۱۱/۹۷ a	۳۰۲۸/۸۱ a	۰/۲۴ b	۹/۲۱ b
	N_{150}/kg	۸۲/۶۰ a	۷/۰۹ b	۵/۱۷ a	۱۲/۲۶ a	۲۵۳۸/۴۹ b	۰/۳۰ a	۱۰/۳۲ a
تجن	N_{75}/kg	۷۰/۹۲ c	۸/۶۰ a	۱/۴۶ c	۹/۹۶ b	۳۱۵۰/۹۶ a	۰/۱۹ d	۶/۳۴ d
	N_{150}/kg	۷۲/۳۹ bc	۸/۳۱ a	۱/۳۹ c	۹/۸۳ b	۲۹۸۵/۸۰ a	۰/۲۱ c	۷/۷۶ c

در هر ستون، میانگین‌هایی که دارای حداقل یک حرف مشترک هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۱٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.



شکل ۱. برهمکنش سطوح مختلف کود نیتروژن و شوری بر میزان کلروفیل b ارقام گندم در مرحله پنجه‌زنی

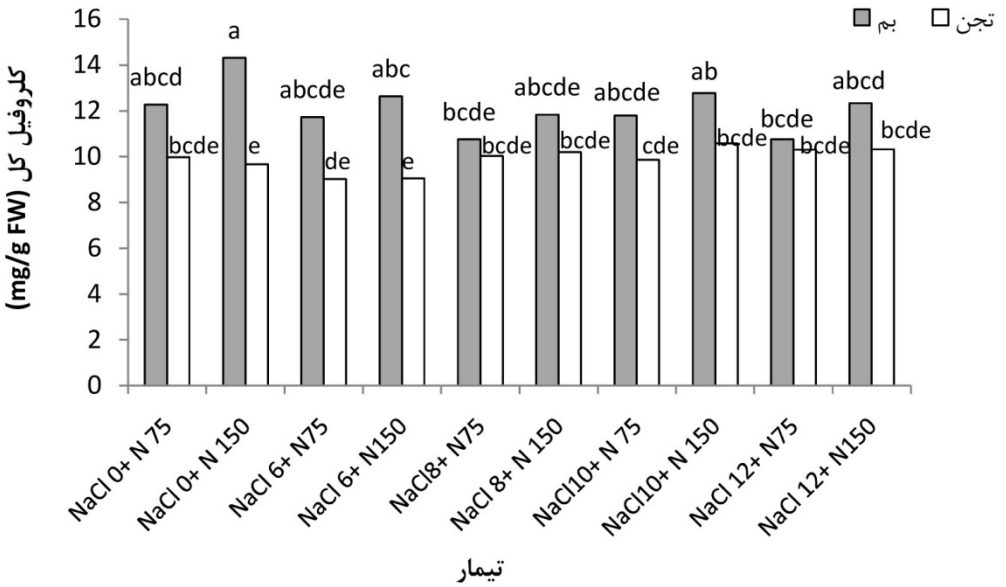
سبب افزایش نسبت کلروفیل‌ها (a/b) در شرایط شور می‌گردد. استیل و همکاران (۱۹) افزایش این نسبت (کلروفیل a/b) را به‌واسطه تغییر در سیستم‌های فتوسنتزی در جهت نسبت کمتر فتوسیستم ۲ به فتوسیستم ۱ تحت شرایط تنش شوری دانستند. نتایج این آزمایش نیز حاکی از آن است که در رقم بم در شوری‌های ۱۰ و ۱۲ و سطح کم کود نیتروژن، میزان کلروفیل b دچار کاهش گردید، اما با افزایش مصرف کود نیتروژن و به دنبال آن افزایش میزان کلروفیل b، مانع از افزایش نسبت مذکور (a/b) و به دنبال آن تغییر سیستم‌های فتوسنتزی شد.

از آنجایی که شوری فعالیت آنزیم نیتروژناز را کاهش داده و مستقیماً جذب نیتروژن را محدود می‌کند و با توجه به اینکه نیتروژن جزء اصلی سنتز ترکیبات پروتئینی اعم از آنزیم‌ها، تنظیم‌کننده‌های اسمزی، هورمون‌ها، کلروفیل و دیگر ترکیبات سلولی به حساب می‌آید، لذا افزایش رنگدانه‌های فتوسنتزی به دنبال کاربرد مقادیر بیشتر نیتروژن توجیه‌پذیر خواهد بود (۲۷). در رقم تجن، افزایش مصرف نیتروژن بر هیچ‌کدام از مقادیر کلروفیل a و b تأثیر معنی‌داری نداشته و بین دو عامل شوری و نیتروژن، محتوای کلروفیل در این رقم بیشتر تحت تأثیر اثرهای ناشی از تنش شوری قرار گرفته است.

محتوای کلروفیل کل برگ

بین ارقام مورد بررسی، از نظر میزان کلروفیل کل اختلاف معنی‌داری ($P<0/01$) وجود داشت (جدول ۲). به‌طوری که کلروفیل کل برگ در رقم بم ۲۲/۴۴ درصد بیشتر از رقم تجن بود (جدول ۳). نتایج آماری نشان می‌دهد که تأثیر تیمارهای مختلف شوری و نیز مقادیر کود نیتروژن بر میانگین صفت مذکور معنی‌دار نبوده است. در حالی که اثر متقابل رقم× شوری بر میزان کلروفیل کل معنی‌دار شد ($P<0/01$)(جدول۲). رقم بم بیشترین و کمترین میزان کلروفیل را در شرایط بدون تنش و آبیاری با شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر به خود اختصاص داد. اختلاف این صفت در سایر سطوح شوری با تیمار شاهد معنی‌دار نبود. در رقم تجن، افزایش میزان کلروفیل با افزایش شوری مشاهده شد، که به لحاظ آماری معنی‌دار نبود (جدول ۳).

گزارش‌های متفاوتی در مورد تأثیر تنش شوری و خشکی بر این صفت با توجه به نوع محصول، مرحله رشد، طول دوره تنش و شدت تنش ارائه شده است (۱۶ و ۳۲). جیانگ و هونگ (۲۶) با مطالعه تأثیر تنش خشکی بر دو گونه از غلات چمنی نشان دادند که در طول دوره اولیه تنش (۶ روز) مقدار کلروفیل افزایش جزئی یافت. ولی پس از آن، با افزایش دوره



شکل ۲. برهمکنش سطوح مختلف کود نیتروژن و شوری بر میزان کلروفیل کل برگ ارقام گندم در مرحله پنجه‌زنی

تنش (۱۸ روز) میزان کلروفیل کاهش نشان داد. برزوئی و همکاران (۳) با بررسی مقاومت دو رقم گندم نسبت به تنش شوری در مراحل رویشی و زایشی نتیجه‌گیری کردند که در مرحله پنجه‌زنی، میزان کلروفیل در رقم متحمل به تنش شوری بیشتر از رقم حساس بوده و سپس با ادامه تنش در مرحله زایشی، به‌دلیل کاهش بیشتر سطح برگ و تجمع کلروفیل در سطح کمتر برگ‌ها، میزان کلروفیل در رقم حساس افزایش یافت. ایشان گزارش کردند که رقم حساس به شوری با استفاده از مکانیزم‌های اجتناب از تنش همانند کاهش سطح برگ، حفظ محتوای نسبی آب و همچنین افزایش محتوای کلروفیل به مقابله با خشکی ناشی از تنش شوری پرداخته است. همچنین، گزارش شده که گونه‌های متحمل در مقایسه با گونه‌های حساس، میزان کلروفیل بیشتری دارند (۱). لذا، بر اساس نتایج محققین فوق، کمتر بودن میزان کلروفیل در رقم تجن نسبت به رقم بم در مرحله پنجه‌زنی را می‌توان به‌دلیل حساسیت بیشتر آن به شوری دانست. همچنین، روند افزایشی غلظت کلروفیل (هر چند به لحاظ آماری غیر معنی‌دار) در رقم تجن با کاهش بیشتر سطح برگ و افزایش تراکم کلروپلاست در واحد سطح برگ، قابل توجیه است.

علی‌رغم اینکه اثر کود نیتروژن و اثر متقابل رقم× کود و شوری× کود بر میزان این صفت معنی‌دار نبود (جدول ۲) اما واکنش دو رقم بم و تجن به تیمارهای مختلف شوری و کود متفاوت بود. لذا، همانطور که در جدول آنالیز واریانس مشاهده می‌شود، تأثیر کود× شوری× رقم بر میزان کلروفیل معنی‌دار ($P<0/05$) شد (جدول ۲). شکل ۲ نشان می‌دهد که رقم تجن با اعمال تنش شوری و نیتروژن تغییر بسیار اندکی در غلظت کلروفیل نشان داد. در حالی که در مورد رقم بم، میزان کلروفیل با زیاد شدن محتوای نیتروژن در تمام سطوح شوری افزایش داشت (هر چند به لحاظ آماری معنی‌دار نبود) و در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر به بیشترین مقدار خود (در مقایسه با شاهد) رسید. تجمع مقادیر زیاد سدیم در بافت‌های گیاه از جمله عوامل مؤثر در تخریب رنگدانه‌های فتوسنتزی، نکروز برگ و کاهش فتوسنتز گزارش شده است (۳۶). بر این اساس، شاید بتوان عدم تغییر معنی‌دار میزان کلروفیل را در مرحله پنجه‌زنی و در هر دو رقم، به تجمع کمتر سدیم و صدمات ناشی از آن مربوط دانست. همچنین، اشرف و هریس (۱۶) بیان داشتند که راندمان کاربرد عناصر نیتروژن، فسفر و پتاسیم در ارقام متحمل به شوری بیشتر از ارقام حساس است. لذا، با توجه به اهمیت

کلروفیل به عنوان یکی از عوامل دخیل در فتوسنتز گیاه و همچنین نقش کلیدی نیتروژن در سنتز آن، افزایش بیشتر میانگین این صفت در رقم متحمل به شوری بم به دنبال مصرف بیشتر نیتروژن قابل توجیه است.

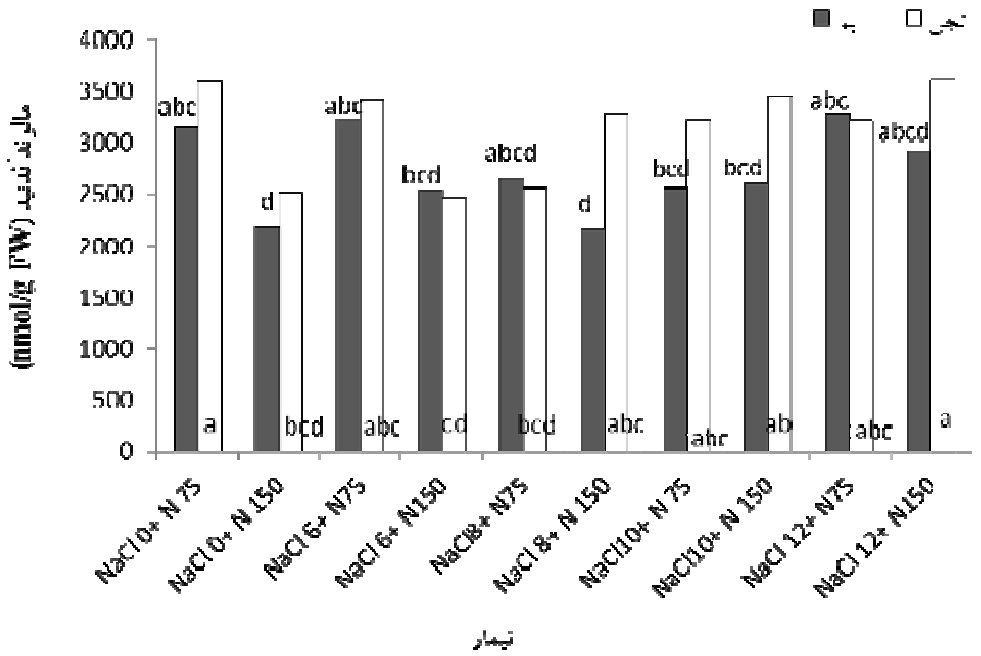
مالون‌دی‌آلوئید

رقم و شوری تأثیر معنی‌داری ($P<0/01$) بر میزان MDA داشتند (جدول ۲). جدول ۳ نشان می‌دهد که میزان MDA در رقم بم به طور معنی‌داری کمتر از تجن بوده و سطوح مختلف شوری تأثیر معنی‌داری بر میزان MDA داشته است. به طوری که با افزایش شوری، میانگین این صفت افزایش یافت (جدول ۳). بیشترین میزان مالون‌دی‌آلوئید در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر و کمترین آن در شرایط شاهد دیده شد که تنها بین این دو سطح تفاوت معنی‌داری وجود داشت (جدول ۳). گزارش شده که غلظت MDA در گیاهانی که در معرض تنش شوری قرار می گیرند، در بیشترین میزان بوده است (۱۴). میزان MDA در ارقام گندم نیز تحت تأثیر شوری‌های مورد آزمایش ($P<0/01$) قرار گرفت (جدول ۲). در هر دو رقم مورد بررسی، کمترین میزان MDA در تیمار شاهد به‌وجود آمد و پس از آن با شور شدن آب آبیاری میزان پراکسیداسیون چربی‌ها افزایش یافت و در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر به حداکثر مقدار خود رسید. لازم به ذکر است که میانگین صفت مذکور تنها در رقم تجن و در تیمارهای شاهد و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر با یکدیگر اختلاف معنی‌دار داشتند (جدول ۳).

شوری، عاملی در جهت ایجاد تنش‌های اکسیداتیو و رادیکال‌های آزاد مخرب است که تأثیر بسیار منفی بر مواد تشکیل دهنده غشا، از جمله پروتئین و اسیدهای چرب غیر اشباع، گذاشته و نهایتاً میزان مالون‌دی‌آلوئید را در ارقام حساس و مقاوم افزایش می‌دهد. اما عدم وجود مکانیسم‌های کارآمد جهت مقابله با رادیکال‌های آزاد و تأثیر منفی بیشتر بر غشا موجب افزایش بیشتر مالون‌دی‌آلوئید در ارقام حساس می‌گردد (۱۵ و ۳۴). تجمع کمتر MDA و پراکسیداسیون کمتر چربی‌ها در ژنوتیپ‌های متحمل به شوری گندم نیز گزارش شده است (۳۲).

افزایش مصرف کود سبب کاهش معنی‌دار میزان مالون‌دی‌آلوئید گردید (جدول ۳). در رقم تجن، کاهش معنی‌دار این صفت با افزایش کاربرد کود مشاهده نشد. اما در رقم بم، زیاد شدن نیتروژن تأثیر معنی‌داری بر کاهش میزان MDA داشت (جدول ۳).

بررسی واکنش دو رقم مورد بررسی به تیمارهای مختلف کود نیتروژن و شوری گویای این مطلب بود که در کلیه تیمارهای به کار رفته در آزمایش، رقم تجن از مالون‌دی‌آلوئید بیشتری در مقایسه با رقم بم برخوردار بود. همچنین، در هر سطح شوری، با افزایش مصرف نیتروژن، مقدار مالون‌دی‌آلوئید در رقم بم کاهش یافت. اما میانگین این صفت در رقم تجن تا شوری ۱۰ دسی‌ریمنس بر متر کاهش داشت و پس از آن در شوری‌های ۱۰ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر، افزایش نیتروژن، میزان مالون‌دی‌آلوئید را افزایش داد، به نحوی که بیشترین میانگین مالون‌دی‌آلوئید که در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر و رژیم کودی ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار به‌دست آمده است، به رقم تجن اختصاص داشت (شکل ۳). لازم به ذکر است که روند کاهشی میزان MDA به دنبال کاربرد بیشتر کود نیتروژن از ۷۵ به ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار در ارقام بم و تجن تنها در سطح شاهد معنی‌دار شد. واکنش متفاوت دو رقم به افزایش مصرف کود در شوری‌های مختلف به تفاوت آنها در میزان حساسیت و یا تحمل به تنش شوری بر می‌گردد. از آنجایی که آستانه حساسیت دو رقم بم و تجن به تنش شوری متفاوت است، به‌نظر می‌رسد در رقم حساس تجن از شوری ۱۰ دسی‌زیمنس بر متر، افزایش مصرف کود نه تنها تأثیر مثبتی بر مکانیزم‌های تحمل این رقم نداشته، بلکه به دلیل حلالیت زیاد کودهای نیتروژن، مصرف بیش از حد معمول این کودها سبب تشدید اثر تنش شوری شده است. از طرفی، کم شدن فعالیت آنزیم نیترات ریداکتاز، به دنبال شرایط شور، بر متابولیسم نیتروژن تأثیر گذاشته و نهایتاً اثر مثبت نیتروژن را بر مقاومت گیاه کاهش



شکل ۳. برهمکنش سطوح مختلف کود و شوری بر میزان مالون‌دی‌آلوئید برگ ارقام گندم در مرحله پنجه‌زنی

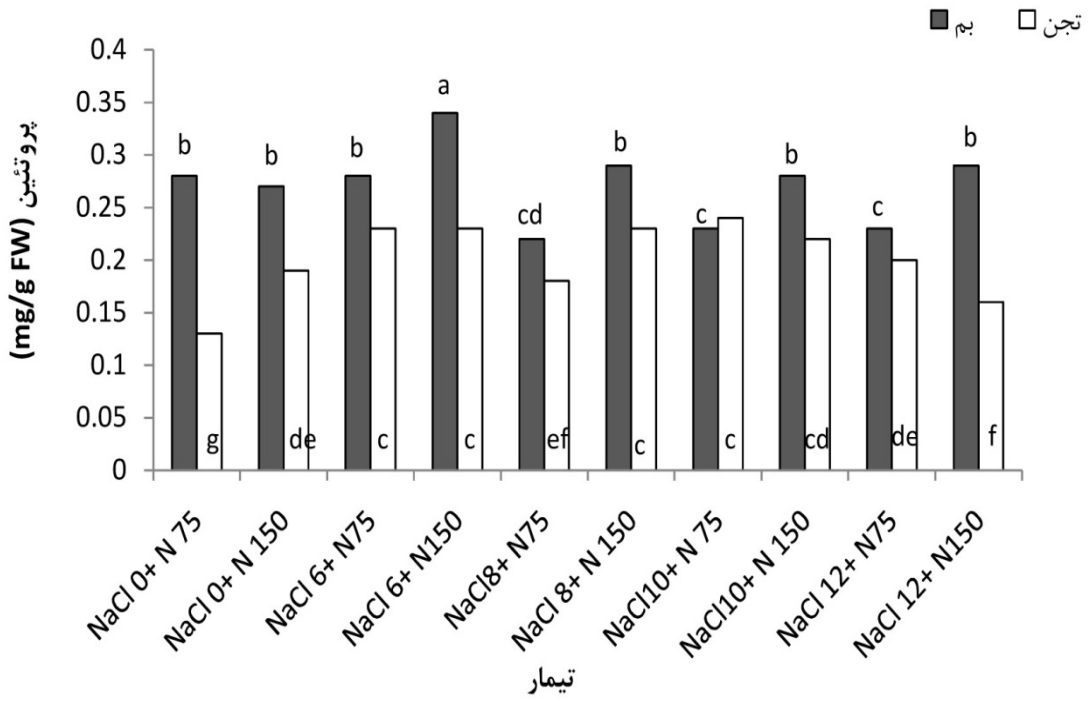
داده است. این نتایج با گزارش سایر محققین مبنی بر اینکه واکنش مثبت گیاه به مصرف کود در خاک‌های شور منحصر به شوری‌های کم تا متوسط (معمولاً تا حدود ۱۰ dS/m) است، مطابقت دارد (۱۰ و ۲۵).

پروتئین‌های محلول برگ

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که تفاوت بین ارقام گندم و نیز سطوح مختلف شوری در رابطه با میزان پروتئین دانه معنی‌دار ($P<0/01$) است (جدول ۲). بیشترین میزان پروتئین‌های محلول (۰/۲۷ میلی‌گرم در گرم وزن تر) به رقم بم اختصاص یافت (جدول ۳). در شوری‌های مختلف نیز میانگین این صفت افزایش داشت. بیشترین و کمترین مقدار پروتئین‌های محلول به ترتیب در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر و شاهد مشاهده شد (جدول ۳).

اثر متقابل دو عامل رقم و شوری نشان داد که رقم بم در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر حداکثر میزان پروتئین‌ها را دارد. در رقم تجن، شوری‌های ۶ و ۸ دسی‌زیمنس بر متر افزایش معنی‌دار میانگین این صفت را در مقایسه با شاهد سبب شد (جدول ۳). گولیک و همکاران (۲۳) معتقدند که تماس گیاه با نمک، فراوانی پروتئین‌های ویژه‌ای را افزایش یا کاهش می‌دهد. همچنین، الامجیر و علی (۱۲) نتیجه‌گیری کردند که میزان پروتئین محلول برگ‌ها در پاسخ به شوری کاهش می‌یابد. گودرزی و پاک نیت (۲۱) با مقایسه تحمل به شوری کولتیوارهای ذرت و گندم، افزایش محتوای پروتئین را در پاسخ به شوری و نیز محتوای بیشتر پروتئین در کولتیوارهای متحمل این دو گیاه را گزارش نمودند. چون سنتز پروتئین نیاز به انرژی دارد، می‌توان بیان کرد که کاهش انرژی ناشی از کمبود آب و جذب فعال و بیشتر سدیم سبب کند شدن سنتز پروتئین و کاهش آن در رقم حساس گردیده است. همچنین، کاهش در میزان پروتئین می‌تواند به دلیل تجزیه ناشی از افزایش پروتئولیزها و موادی مثل اسید آبسیزیک یا کاهش سنتز پروتئین به‌وسیله جلوگیری از تبدیل اسید آمینه به پروتئین و کاهش میزان پلی‌ریبوزوم‌ها باشد (۹).

رژیم‌های کودی ۷۵ و ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار،



شکل ۴. برهمکنش سطوح مختلف کود نیتروژن و شوری بر میزان پروتئین محلول برگ ارقام گندم در مرحله پنجه‌زنی

با اختلاف معنی‌دار به ترتیب دارای کمترین و بیشترین میزان پروتئین محلول برگی بودند (جدول ۳). افزایش پروتئین‌ها در رژیم کودی ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار در ارقام بم و تجن نیز صادق بود و در هر دو رقم، بین سطوح کودی، اختلاف معنی‌داری وجود داشت و میزان پروتئین در رقم بم و سطوح کود نیتروژن بیشتر از رقم تجن بود. نیتروژن با نقش عمده‌ای که در ساختار پروتئین‌ها و آنزیم‌ها دارد می‌تواند با وجود تنش شوری، میزان پروتئین‌ها را افزایش دهد.

شکل ۴ که اثر متقابل کود× شوری× رقم را نشان می‌دهد، گویای این مطلب است که میزان پروتئین‌های محلول برگی در رقم بم در کلیه تیمارها بیشتر از رقم تجن بود. همچنین، میزان پروتئین‌های محلول در رقم تجن با افزایش کاربرد کود از ۷۵ به ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار تا شوری ۱۰ دسی‌زیمنس بر متر افزایش داشته و سپس در شوری ۱۰ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر افزایش مصرف کود سبب کمتر شدن آنها گردیده و در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر این کاهش معنی‌دار بود. در رقم تجن، بیشترین میانگین این صفت در شوری ۱۰ دسی‌متر بر متر و تیمار کودی ۷۵ کیلوگرم نیتروژن در هکتار مشاهده شد، اما در رقم بم، مصرف بیشتر نیتروژن سبب افزایش معنی‌دار پروتئین‌های محلول در تمامی سطوح شد (بجز در تیمار شاهد که میزان صفت مذکور در هر دو سطح کودی در یک گروه آماری قرار داشت). با توجه به حساس بودن رقم تجن و همچنین اعمال تنش شوری در ابتدای مرحله رشد (مرحله پنجه‌زنی)، یعنی زمانی که سیستم ریشه‌ای در گیاه تکامل نیافته و امکان جذب آب و مواد غذایی از حجم زیادی از خاک وجود ندارد، به نظر می‌رسد تأثیر آبیاری با شوری ۱۰ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر بر رقم حساس تجن بیشتر از نقش نیتروژن باشد، به‌گونه‌ای که افزایش نیتروژن نه تنها سبب زیاد شدن پروتئین‌ها نشده، بلکه موجب سنتز و تخریب آنها نیز گشته است. در مقابل، افزایش میزان پروتئین‌های محلول برگی در پاسخ به سطوح شوری در رقم بم را می‌توان به عنوان عاملی در جهت پایداری غشای سلولی و تنظیم اسمزی دانست که مکانیسمی برای افزایش مقاومت گیاه به

شوری است. اینگونه اظهار شده که تنش می‌تواند عامل القای بیان ژن‌های خاصی جهت فعال شدن تعدادی از آنزیم‌ها همانند آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (سوپراکسید دسموتاز و آسکوربات پراکسیداز) باشد. همچنین تنظیم آنزیم‌های مسئول در فتوسنتز و متابولیسم کربن نیز در یکسری از مطالعات تنش شوری بررسی شده و مشخص گردیده که بیان این پروتئین‌ها در شرایط تنش شوری تغییر یافته است (۶ و ۳۸).

سوپراکسید دسموتاز

از لحاظ فعالیت آنزیم SOD بین ارقام، سطوح مختلف شوری و اثر متقابل این دو عامل تفاوت معنی‌داری ($P<0/01$) وجود داشت (جدول ۲). فعالیت این آنزیم در رقم بم، ۳۸/۴ درصد بیشتر از رقم تجن بود (جدول ۳). تنش شوری موجب افزایش فعالیت آنزیم SOD گردید، به‌طوری که کمترین و بیشترین میزان فعالیت آنزیم به ترتیب به تیمار شاهد و شوری ۱۰ دسی‌زیمنس بر متر اختصاص داشت. بین این دو سطح، اختلاف معنی‌داری وجود داشت، ولی میانگین این صفت در شوری‌های ۱۰ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر در یک گروه آماری قرار داشتند (جدول ۳). در بررسی اثر متقابل شوری و رقم مشخص گردید که در هر دو رقم، با افزایش شوری، فعالیت آنزیم SOD افزایش یافته، اما این افزایش در رقم بم از شوری ۱۰ دسی‌زیمنس بر متر در مقایسه با شاهد معنی‌دار بود، در حالی که در رقم تجن، افزایش فعالیت آنزیم SOD در هیچ‌یک از سطوح شوری نسبت به شاهد معنی‌دار نبود (جدول ۳). ضمن اینکه، میزان فعالیت این آنزیم در رقم بم در هر دو شرایط تنش و عدم تنش بیشتر از رقم تجن بود (جدول ۳). نیل و همکاران (۳۰) اعلام کردند که علاوه بر تغییرات یونی و تنظیم‌کننده‌های اسمزی، تغییر میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان می‌تواند به عنوان یکی از موارد تأثیرگذار تنش شوری برگیاهان در نظر گرفته شود و بسته به میزان حساسیت گونه گیاهی، مرحله رشد، شدت و مدت تنش غلظت و فعالیت این آنزیم‌ها تغییرخواهد کرد (۳۷). رضائی و همکاران (۷) نیز همبستگی مثبتی بین میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی-اکسیدان و افزایش تنش شوری در پنبه گزارش کرده‌اند.

نتایج مربوط به اثر رژیم‌های مختلف کودی بیانگر افزایش معنی‌دار فعالیت SOD به دنبال افزایش کاربرد نیتروژن از ۷۵ به ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار بود. افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم در رابطه با اثر تیمارهای مختلف کودی در هر دو رقم بم و تجن دیده شد. اثر افزایش تیمار کودی بر فعالیت آنزیم در رقم بم بیش از رقم تجن بود. همچنین، در شکل ۵، که نشان‌دهنده فعالیت آنزیم SOD در دو رقم بم و تجن و تیمارهای مختلف شوری و کود است، مشاهده می‌شود که رقم بم در تمام سطوح شوری، با افزایش کاربرد کود، فعالیت آنزیم SOD را افزایش داده و تنها در سطوح شاهد و ۱۰ دسی‌زیمنس بر متر افزایش معنی‌دار نبوده است. در رقم تجن نیز فعالیت SOD در شوری‌های ۸، ۱۰ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر افزایش معنی‌داری یافته است. در رقم بم، مقدار این صفت تحت تنش و کود نیتروژن بیشتر از رقم تجن افزایش یافته است. این موضوع به متحمل بودن این رقم در مقابل تنش شوری بر می‌گردد. لی و همکاران (۲۹) گزارش کردند که در شرایط شوری زیاد، گیاهان تعدادی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان را فعال نموده و این آنزیم‌ها گیاهان را در مقابل گونه‌های فعال اکسیژن محافظت می‌کنند. فعالیت این آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان به‌طور معنی‌داری بعد از تیمار با NaCl افزایش می‌یابد. همچنین، ایشان خاطر نشان کردند که تیمار با NO می‌تواند تا اندازه‌ای از آسیب اکسیداتیو گیاهچه جو از تنش شوری جلوگیری کند. ژنگ و همکاران (۳۹) نیز اذعان داشتند که افزایش مناسب غلظت KNO_3 در محیط رشد گیاه با تنش NaCl می‌تواند علائم تنش شوری را به‌وسیله بهبود رشد اندام هوایی و ریشه‌ها، کاهش محتوای MDA و قند محلول و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در هر دو رقم مقاوم و حساس به شوری کاهش دهد.

نتیجه‌گیری

به‌طور کلی، نتایج حاصل از این آزمایش نشان داد که کاربرد مقادیری بیشتر از حد نیاز کودی گندم در شرایط شور سبب افزایش میزان جذب نیتروژن توسط گیاه می‌گردد و با توجه به نقش نیتروژن به عنوان عنصری ضروری در فرایندهای حیاتی گیاه، افزایش جذب و کاربرد آن در سازوکارهای بیوشیمیایی و فیزیولوژیک شرایط را جهت تحمل شرایط شور بهبود می‌بخشد. نتایج به‌دست آمده نشان داد که در کلیه تیمارهای شوری، کاربرد ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار، غلظت کلروفیل b، میزان پروتئین‌های محلول برگ و فعالیت آنزیم سوپراکسید دسموتاز را افزایش داده و موجب کاهش مقدار مالون‌دی‌آلوئید می‌شود. بنابراین، با اضافه نمودن نیتروژن به محیط رشد و انتخاب ارقام مقاوم به شوری می‌توان مشکلات ناشی از تش شوری را به حداقل رساند.

منابع مورد استفاده

۱. اکبری قوژدی، ا. ۱۳۸۹. شناسایی نشانگرهای مورفوفیزیولوژیک و بیوشیمیایی جهت به‌گزینی ژنوتیپ‌های متحمل به شوری گندم. پایان‌نامه کارشناسی ارشد رشته اصلاح نباتات، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران.

۲. برزوئی، ا. ۱۳۸۹. مطالعه اثرات سطوح مختلف شوری و نیتروژن بر خصوصیات مورفوفیزیولوژیک و راندمان مصرف کود ارقام گندم با استفاده از ردیاب ایزوتوپی ^{15}N. رساله دکتری رشته فیزیولوژی گیاهان زراعی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد.

۳. برزوئی، ا.، م. کافی، ح. ر. خزاعی، ع. خراسانی و ع. مجدآبادی. ۱۳۹۰. 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. پژوهش‌های زراعی ایران ۹(۲): ۱۹۰-۲۰۱.

۴. برزوئی، ا.، م. کافی، م. ا. موسوی شلمانی و ع. خراسانی. ۱۳۹۱. تأثیر شوری و کود نیتروژن بر عملکرد و کارآیی مصرف کود در گندم با استفاده از ایزوتوپ پایدار ^{15}N. پژوهش آب در کشاورزی ۲۶(۴): ۵۰۱-۵۱۷.

۵. پارسا، س.، م. کافی و م. نصیری محلاتی. ۱۳۸۸. مطالعه اثرات سطوح شوری و نیتروژن بر محتوی نیتروژن ارقام گندم نان. پژوهش‌های زراعی ایران ۷(۲): ۳۴۷-۳۵۷.

٦. راهنما، ا. ۱۳۸۸. بررسی برخی مکانیزم‌های فیزیولوژیکی تحمل به شوری در هفت رقم گندم. رساله دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی، پردیس کرج، دانشگاه تهران.

۷. 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 ٦۲(۱): ۷۹-۸۹.

۸. ریاحی‌نیا، ش.، ح. ر. خزاعی، م. کافی و ا. نظامی. ۱۳۹۲. تأثیر تنش خشکی و سطوح مختلف نیتروژن بر برخی ویژگی‌های بیوشیمیایی ارقام سورگوم دانه‌ای در شرایط گلخانه. علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای ۴(۱۴): ٦۱-۷۰.

۹. شمس‌الدین سعید، م. و ح. فرح بخش. ۱۳۸٦. بررسی صفات کمی و کیفی عملکرد کلزا تحت شرایط تنش شوری و شناسایی بهترین شاخص مقاومت به شوری. علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی ۴۳(الف): ٦۵-۷۸.

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

۱۱. وزارت کشاورزی. ۱۳۸۵. مجموعه اطلاعات کشاورزی، جلد اول. انتشارات معاونت سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی.

12. Alamgir, A.N.M. and M.Y. Ali. 1999. Effect of salinity on leaf pigments, sugar and protein concentrations and chloroplast ATPAase activity of rice (*Oryza sativa* L.). Bangladesh J. Bot. 28: 145-149.
13. Alcher, R.G., N. Erturk and L.S. Heath. 2002. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. J. Exp. Bot. 53: 1331-1341.
14. Alia, Pardha Saradhi, P. and P. Mohanty. 1993. Proline in relation to free radical production in seedlings of *Brassica juncea* raised under sodium chloride stress. Plant Soil 156: 497-500.
15. Ashraf, M. 2009. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. Biotechnol. Adv. 27: 84-93.
16. Ashraf, M. and P.J.C. Harris. 2004. Potential biochemical indicators on salinity tolerance in plants. Plant Sci. 166: 3-16.
17. Asish Kumar, P. and A. Bandhu Das. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. Ecotox. Environ. Safe. 60: 324-349.
18. Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities in utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Biochem. 72: 248-254.
19. 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.
20. Farooq, Sh. and F. Azam. 2005. The use of cell membrane stability (CMS) technique to screen for salt tolerant wheat varieties. J. Plant Physiol. 163: 629-637.
21. Goudarzi, M. and H. Pakniat. 2008. Comparison between salt tolerance of various cultivars of wheat and maize. J. Appl. Sci. 12: 2300-2305.
22. Greenway, H. and R. Munns. 1980. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. Annu. Rev. Plant Physiol. 31: 149-190.
23. Gulick, P.J. and J. Dvorak. 1992. Coordinate gene response to salt stress in *Lophopyrum elongatum*. Plant Physiol. 100: 1384-1388.
24. Hernandez, J.A., E. Olmos, F.J. Corpas, F. Sevilla and L.A. Del Rio. 1995. Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. Plant Sci. 105: 151-167.
25. Hu, Y., J.J. Oertli and U. Schmidhalter. 1997. Interactive effects of salinity and macronutrient level on wheat. J. Plant Nutr. 9: 1169-1182.
26. Jiang, Y. and B. Hung. 2001. Drought and stress injury to two cool-season turf grasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. Crop Sci. 41: 436-442.
27. Khan, M.G., M. Silberbush and S.H. Lips. 1995. Physiological studies on salinity and nitrogen interaction in alfalfa plants: III. Nitrate reductase activity. J. Plant Nutr. 18: 2495-2500.
28. Leidi, E.O., M. Silberbush and S.H. Lips. 1991. Wheat growth as affected by nitrogen type, pH and salinity. I. Biomass production and mineral composition. J. Plant Nutr. 14: 235-246.
29. Li, Q.Y., H.B. Niu, J. Yin, M.B. Wang, H.B. Shao, D.Z. Deng, X.X. Chen, J.P. Ren and Y.C. Li. 2008. Protective role of exogenous nitric oxide against oxidative-stress induced by salt stress in barley (*Hordeum vulgare*). Colloid. Surf. B Biointerfaces 65: 220-225.
30. Neill, S., R. Desika and J. Hancock. 2002. Hydrogen peroxide signaling. Plant Biol. 5: 388-395.
31. 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 Sci. 162: 923-930.
32. Sairam, R.K. and 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. Agron. Crop Sci. 186: 63-70.
33. 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 Sci. 162: 897-904.
34. 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 Sci. 163: 1037-1046.

35. Siddiqui, M.H., F. Mohammad, M. Nasir Khan, M. Hal-Whaibi and A.H.A. Bahkali. 2010. Nitrogen in relation to photosynthetic capacity and accumulation of osmoprotectant and nutrients in Brassica genotypes grown under salt stress. Agric. Sci. China 5: 671-680.
36. Tester, M. and R. Davenport. 2003. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. Ann. Bot. 91: 503-527.
37. 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 Sci. 168: 223-231.
38. Yan, S., Z. Tang, W. Su and W. Sun 2005. Proteomic analysis of salt stress-responsive proteins in rice root. Proteomics 5: 235-244.
39. Zheng, Y., A. Jia, T. Ning, J. Xu, Z. Li and G. Jiang. 2008. Potassium nitrate application alleviates sodium chloride stress in winter wheat cultivars differing in salt tolerance. J. Plant Physiol. 165: 1455-1465.