

تنوع ژنتیکی صفات رشدی ریشه و اندام هوایی گیاهچه‌های گندم و ارتباط آن با تحمل شوری

شکوه فخری، افراسیاب راهنما* و موسی مسکرباشی

گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۱۰/۱۳، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۵/۰۶/۲۰)

چکیده:

استفاده از توان ژنتیکی گیاهان زراعی بر اساس ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی می‌تواند منجر به بهبود عملکرد و افزایش کارایی تولید در مناطق دارای شوری آب و خاک گردد. به منظور ارزیابی تفاوت ژنوتیپی در برخی صفات رشدی و فیزیولوژیکی ارقام مختلف گندم نان در مرحله رشد رویشی، آزمایشی گلخانه‌ای با استفاده از لوله‌های پی‌وی‌سی به صورت فاکتوریل در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام شد. نتایج حاکی از وجود تنوع ژنتیکی در صفات رشدی و فیزیولوژیکی ریشه و اندام هوایی به تنش شوری بود. شوری سبب کاهش رشد سیستم ریشه‌ای همه ارقام از جمله طول ریشه‌های اصلی، تعداد ریشه اصلی و فاصله اولین انشعاب تا نوک ریشه به ترتیب به میزان ۳۵، ۳۰ و ۴۰ درصد در مقایسه با شاهد شد. همچنین محتوی آب نسبی برگ، هدایت روزنه‌ای، ماده خشک اندام هوایی و سرعت رشد نسبی در شرایط شوری به ترتیب به میزان ۷، ۸۰، ۴۰ و ۲۶ درصد در مقایسه با شاهد کاهش نشان داد. ولی شاخص کلروفیل به میزان ۵ درصد افزایش یافت. میزان کاهش صفات رشدی و فیزیولوژیکی ریشه و اندام هوایی در ارقام متحمل کمتر از ارقام حساس بود. تفاوت در تحمل شوری از نظر پاسخ‌های رشدی و فیزیولوژیکی اندام هوایی منطبق با پاسخ رشدی ریشه بود. وجود تنوع ژنوتیپی بین ارقام از نظر تحمل به شوری دلالت بر وجود فرصت‌های مناسب در جهت افزایش تحمل به شوری در گندم از طریق انتخاب و به‌نژادی دارد.

کلمات کلیدی: تحمل شوری، توان ژنتیکی، گندم.

مقدمه:

ژنوتیپی در تحمل به شوری برای بسیاری از گونه‌های گیاهی همچنان نامشخص است. تنوع ژنتیکی از نظر تحمل شوری در گیاهان زراعی متعددی از جمله، گندم (James et al., 2006; Munns et al., 2003)، جو (Munns et al., 2006) و برنج (Lee et al., 2003) گزارش شده است. در بین غلات، گندم نان یک گیاه زراعی نیمه متحمل به شوری است و وقتی شوری خاک به حدود ۱۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم می‌رسد، عملکرد آن کاهش می‌یابد (Munns et al., 2006; Munns et al., 2002). به منظور شناسایی گیاهان متحمل به شوری از طریق

وسعت زمین‌های کشاورزی دارای مشکل شوری در جهان با توجه به علل طبیعی و فعالیت‌های کشاورزی در حال افزایش است. کاهش گسترش شوری و افزایش تحمل شوری گیاهان زراعی برای دستیابی به عملکرد بالاتر و تولید پایدار محصول از مسائل مهم است که می‌تواند منجر به ثبات عملکرد در خاک‌های شور شود (Munns et al., 2002; Munns et al., 2006). در طی سال‌های متمادی سازوکارهای تحمل به شوری در گیاهان توجه زیادی را به خود جلب کرده است، اما تنوع

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: a.rahnama@scu.ac.ir

اساس شاخص‌های شناخته شده‌ی تحمل شوری، به صفات فیزیولوژیک، آناتومیک و مورفولوژیک مرتبط با تحمل توجه شود. این تحقیق با هدف تعیین تنوع ژنتیکی در صفات رشدی و فیزیولوژیکی ریشه و اندام هوایی گندم در مرحله رشد رویشی و ارتباط آن با تحمل به شوری برنامه‌ریزی شد.

مواد و روش‌ها:

این تحقیق به صورت فاکتوریل در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی با سه تکرار در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز انجام شد. هشت رقم گندم نان با میزان متفاوت تحمل به شوری از نظر تولید زیست توده و عملکرد (Poustini and Siosemardeh, 2004;) به نام‌های روشن، بم، طوسی و ماهوتی (به عنوان ارقام متحمل به شوری) و قدس، اترک، شیراز و فلات (به عنوان ارقام حساس به شوری) از مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه و مطالعه شد. کشت در لوله‌های پی‌وی‌سی با اندازه‌های یکسان (قطر ۱۰/۵ سانتی‌متر و طول ۵۰ سانتی‌متر) و منافذ مشابه روی سطح آن‌ها جهت نفوذ محلول شوری صورت گرفت. برای هر تیمار در هر تکرار دو لوله آزمایشی در نظر گرفته شد. برای هر لوله پی‌وی‌سی ۵/۵ کیلوگرم خاک حاوی ترکیبی از خاک مزرعه (بافت لومی‌رسی) و ماسه الک شده (۷۰:۳۰) توزین شد، مقدار کود مورد نیاز بر اساس آزمون خاک برای هر لوله محاسبه و به خاک اضافه شد. بذور هم وزن و هم اندازه هر رقم انتخاب و به مدت 1 ± 18 ساعت خیسانده شد و سپس در پتری دیش در تاریکی و دمای اتاق (22 ± 2) کشت شدند. ۲ روز پس از جوانه‌دار شدن بذور وقتی طول کلئوپتیل به ۳-۴ میلی‌متر رسید بذور جوانه‌دار شده یکسان انتخاب و در عمق ۲ سانتی‌متری سطح خاک لوله‌های پی‌وی‌سی کشت شده و با آب تصفیه شده آبیاری شدند. ۳ روز پس از ظهور کلئوپتیل، تعداد بوته‌ها با تنک کردن کاهش یافت و در نهایت دو بوته در هر لوله نگهداری شد؛ لوله‌های پی‌وی‌سی در گلخانه با نور طبیعی و تکمیلی و محدوده دمای روزانه بین 3 ± 27 و 3 ± 16 درجه سانتی‌گراد (به ترتیب روز و شب) نگهداری شدند. با ظهور

روش‌های غربال‌گری، نیاز به درک سازوکارهای دخیل در سطح کل گیاه است که به نوعی متمایز از خشکی خاک هستند (Munns, 2002). ارزیابی صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک به عنوان معیارهای انتخاب سریع و آسان برای دستیابی به ژنوتیپ‌های متحمل به تنش بسیار مهم هستند، زیرا این صفات همبستگی بالایی با عملکرد ژنوتیپ‌ها نشان می‌دهند (Manschadi et al., 2006). پیشرفت قابل توجهی برای افزایش رشد گندم از طریق درک سازوکارهای فیزیولوژیکی رشد اولیه گیاه و استفاده از روش‌های معمول به نژادی انجام شده است و اگرچه تحقیقات زیادی در زمینه‌ی غربال‌گری در شرایط مزرعه و هیدروپونیک برای فراهم ساختن مواد آزمایشی لازم برای برنامه‌های اصلاحی ایجاد ژنوتیپ‌های متحمل به شوری صورت گرفته است، ولی مطالعات محدودی در راستای رتبه‌بندی میزان تحمل به شوری ژنوتیپ‌ها در مراحل مختلف رشدی گزارش شده است (Genc et al., 2007). تحمل شوری در مراحل مختلف رشدی متفاوت است (El-Hendawy et al., 2005) و حساسیت به شوری در گندم‌های دوروم و نان با افزایش سن گیاه کاهش می‌یابد (Watt et al., 2003). این بدان معنی است که مراحل جوانه‌زنی و اوایل رشد رویشی در تحمل به شوری تعیین کننده است. اگرچه تحقیقات در مرحله‌ی گیاهچه‌ای گیاه به لحاظ تکنیکی سریع‌تر و آسان‌تر از مراحل پایانی رشد است؛ اما انتخاب رقم‌های مقاوم به شوی در مرحله‌ی رویشی ممکن است همیشه برآوردی از میزان تحمل شوری گیاه در مرحله‌ی رسیدگی یا بلوغ نباشد؛ به هر جهت به نظر می‌رسد انتخاب در مرحله‌ی رویشی بهتر از انتخاب بر مبنای صفاتی مانند غلظت یون سدیم در سایر مراحل رشدی باشد (Genc et al., 2007). به هر روی، کارایی تولید در مناطق شور می‌تواند از طریق توان استفاده از تنوع ژنتیکی در بسیاری از صفات رشدی ریشه و اندام هوایی گیاهان زراعی افزایش یابد که این امر همچنان برای بسیاری از گیاهان زراعی نیاز به شناسایی دارد (Rahnama et al., 2011). با توجه به لزوم استفاده از ارقام متحمل به عنوان یکی از راهکارهای مقابله با تنش شوری لازم است در انتخاب ارقام بر

واریانس با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS نسخه ۹/۱ و مقایسه میانگین‌ها به روش LSD انجام شد. برای رسم نمودارها از نرم افزار Excel و برای محاسبه ضرایب همبستگی از نرم افزار SPSS نسخه ۱۵ استفاده شد.

نتایج و بحث:

نتایج تجزیه واریانس برخی پارامترهای رشدی و فیزیولوژیک ریشه و اندام هوایی نشان داد که بین ارقام بجز محتوی آب نسبی برگ از نظر سایر پارامترهای مورد مطالعه تفاوت معنی‌داری وجود داشت. بین سطوح شوری نیز از نظر همه پارامترهای مورد مطالعه در سطح یک درصد تفاوت معنی‌داری مشاهده شد. برهم‌کنش بین شوری و رقم نیز به جز برای تعداد ریشه اصلی، محتوی آب نسبی برگ، شاخص کلروفیل و ماده خشک اندام هوایی در سطح احتمال یک درصد دارای اختلاف معنی‌دار بود (جداول ۱ و ۲).

طول ریشه‌های اصلی: مقایسه میانگین‌ها نشان داد که طول ریشه‌های اصلی همه ارقام به طور متفاوت در پاسخ به تیمار شوری کاهش یافت، به گونه‌ای که مقایسه مقادیر طول ریشه همه ارقام حاکی از کاهش ۳۰-۴۰ درصدی طول ریشه در شرایط شوری بود. بین ارقام نیز از نظر پاسخ رشدی ریشه به شوری تفاوت ژنتیکی وجود داشت و ارقام حساس به شوری دارای درصد کاهش بیشتر طول ریشه اصلی در مقایسه با شاهد بودند. برای مثال، میزان کاهش طول ریشه در رقم فلات و شیراز (به ترتیب ۶۶ و ۳۴ درصد) بیشتر از ارقام متحمل روشن و طوسی (به ترتیب ۱۸ و ۲۲ درصد) بود (شکل ۱). کاهش بیشتر طول ریشه اصلی در ژنوتیپ‌های حساس به شوری در مقایسه با ژنوتیپ‌های متحمل در شرایط شوری در مطالعات پیشین گندم دوروم نیز گزارش شده است (Rahnama et al., 2011). به هر جهت به نظر نمی‌رسد که ارقام دارای رشد مطلوب ریشه در شرایط شاهد لزوماً دارای مقادیر بالای رشد ریشه در شرایط تنش باشند (شکل ۱). تنوع ژنتیکی در ویژگی‌های معماری ریشه در پاسخ به تنش‌های غیر زیستی مانند خشکی و شوری در تعدادی از گیاهان زراعی از جمله جو (Shelden et al., 2013)،

برگ دوم (۵ روز پس از ظهور کولتوپتیل) برای ایجاد یک غلظت یکنواخت شوری در طول ستون خاک، لوله‌های پی‌وی‌سی درون ظروف محتوی محلول شوری با غلظت (۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم) و شاهد به ارتفاع تقریباً ۴۵ سانتی‌متر به مدت ۱۵ دقیقه به صورت شناور قرار داده شدند تا محلول به طور کامل از طریق منافذ به درون لوله‌های پی‌وی‌سی نفوذ کند. نمونه برداری و اندازه‌گیری هدایت الکتریکی در قسمت‌های مختلف لوله در آزمایشات قبلی، دستیابی به سطح شوری تقریباً یکنواخت را در عمق‌های مختلف لوله نشان داد (Fakhri 2016). کلرید کلسیم نیز به میزان ۱:۱۵ به محلول‌های شوری اضافه شد. حفظ شوری تا پایان دوره آزمایش انجام گرفت. گیاهچه‌ها ۸ و ۱۶ روز پس از اعمال تنش شوری برداشت شدند.

در هر مرحله از آزمایش برخی صفات فیزیولوژیک مانند محتوی آب نسبی برگ (Munns, 2010) (رابطه ۱)، هدایت روزنه‌ای با استفاده از دستگاه پورومتر (Prometer, Delta-T AP4 Devices, Uk Ltd, Burwell)، شاخص کلروفیل با استفاده از دستگاه کلروفیل متر (SPAD-502) از برگ دوم اندازه‌گیری شد. در نهایت وزن ماده خشک اندام هوایی، با قرار دادن نمونه‌ها در آون با دمای ۶۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۷۲ ساعت و توزین با ترازوی دقیق به دست آمد؛ سرعت رشد نسبی نیز با برداشت گیاهچه‌ها در فواصل زمانی ۸ و ۱۶ روز پس از اعمال تنش شوری (رابطه ۲) محاسبه شدند. محتوی آب نسبی برگ (رابطه ۱):

$$\%RWC = (F_w - D_w) / (T_w - D_w) \times 100$$

سرعت رشد نسبی (رابطه ۲):

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$$

در این روابط؛ F_w وزن تر، D_w وزن خشک، T_w وزن آماس برگ بر حسب گرم، W_1 و W_2 : به ترتیب میزان کل ماده خشک در هر مرحله زمانی، t_1 و t_2 : زمان بین روزهای شروع و پایان هر مرحله می‌باشند. طول ریشه اصلی و فاصله اولین انشعاب تا نوک ریشه نیز پس از شستشوی ریشه و جداسازی آن از خاک با خط‌کش میلی‌متری اندازه‌گیری شد و تفاوت‌های ژنوتیپی بین ارقام گندم مورد ارزیابی قرار گرفت. تجزیه

جدول ۱- تجزیه واریانس برخی صفات رشدی ریشه هشت رقم گندم دو هفته پس از شوری

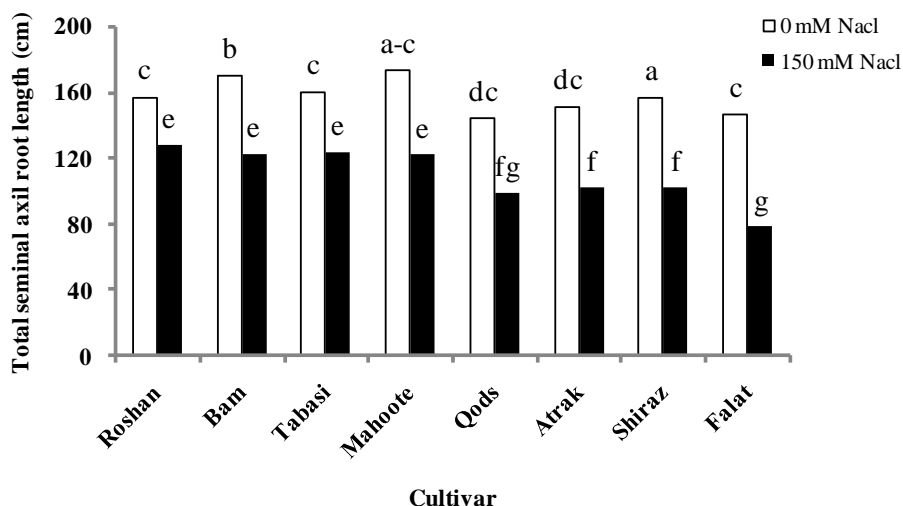
میانگین مربعات				
منابع تغییر	طول ریشه‌های اصلی	طول دو ریشه اصلی بلندتر	تعداد ریشه اصلی	فاصله اولین انشعاب تا نوک ریشه
رقم	۹۳۷ **	۱۵۹ **	۴/۶۷ **	۱۵۲ **
شوری	۴۵۶۶۳ **	۳۰۷۹ **	۱۱۰ **	۱۹۷۵۹ **
رقم × شوری	۵۲۶ *	۲۶۸ **	۰/۳۳ ns	۵۱/۵ **
خطا	۲۲۱	۴۴/۹	۲/۰۲	۸/۷
ضریب تغییرات (%)	۱۱/۱	۱۰/۳	۱۱/۳	۱۱/۳

* و ** به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ns: معنی دار نیست.

جدول ۲- تجزیه واریانس برخی صفات مورفوفیزیولوژیک هشت رقم گندم دو هفته پس از شوری

میانگین مربعات					
منابع تغییر	سرعت رشد نسبی	ماده خشک اندام هوایی	شاخص کلروفیل	محتوی آب نسبی برگ	هدایت روزنه‌ای
رقم	۰/۰۰۰۴ **	۰/۰۲ **	۴۴/۱ **	۴۰/۴ ns	۰/۰۵ **
شوری	۰/۰۲ **	۰/۰۸ **	۵۸/۸ **	۴۶۲/۷ **	۵/۵ **
رقم × شوری	۰/۰۰۰۵ **	۰/۰۰۰۲ ns	۳/۲ ns	۳۳/۳ ns	۰/۰۲ **
خطا	۰/۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۱	۴/۰۶	۳۴	۰/۰۰۴
ضریب تغییرات (%)	۵/۲	۱۱/۷	۴/۴	۴/۵	۱۲/۸

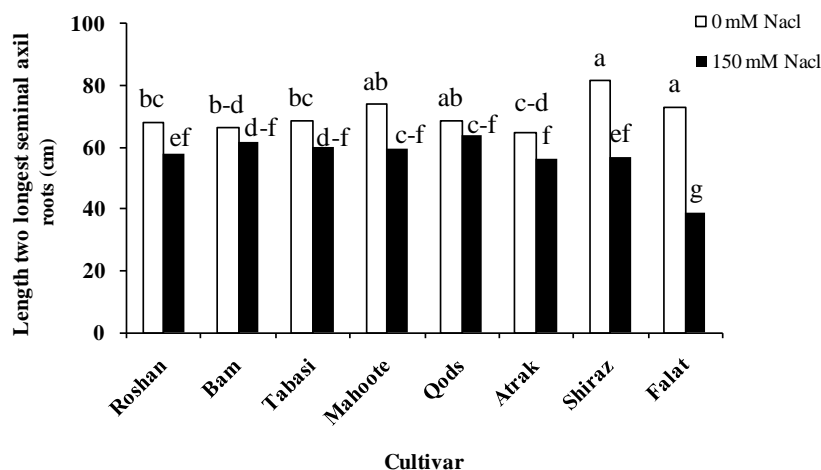
* و ** به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ns: معنی دار نیست.



شکل ۱- تغییرات طول ریشه اصلی هشت رقم گندم دو هفته پس از مواجهه با شوری. ستون‌های دارای یک حرف مشترک اختلاف معنی‌داری با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

است. به عنوان مثال، تنوع ژنتیکی بالایی برای مجموع طول ریشه گیاهچه‌های غلات گرمسیری رشد یافته در محیط‌های کنترل شده

گندم (Manschadi *et al.*, 2008; Rahnama *et al.*, 2011)، سورگوم و ذرت (Singh *et al.*, 2010) قبلاً نیز گزارش شده



شکل ۲- تغییرات طول دو ریشه اصلی بلندتر هشت رقم گندم دو هفته پس از مواجهه با شوری. ستون‌های دارای یک حرف مشترک اختلاف معنی‌داری با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

بهبود برنامه‌های ژنتیکی، به منظور جذب آب عمقی خاک استفاده شود (Wasson et al., 2012). به همین علت استفاده از ویژگی‌های رشدی ریشه در راستای حفظ طول ریشه و در نتیجه حفظ جذب آب می‌تواند به عنوان اولین هدف برنامه‌های به‌نژادی در شرایط خشکی و شوری در نظر گرفته شود. به‌نژادی صفات مورد نظر بدون شک نیاز به تنوع ژنتیکی بالا در سطوح مختلف درون گونه‌ای، بین گونه‌ای و یا بین نسلی نیاز دارد (Wasson et al., 2012). مشخص شده که گیاهان متحمل به شوری یا خشکی از نظر توسعه سیستم ریشه‌ای دارای تنوع بسیار زیادی هستند (Manschadi et al., 2006; Manschadi et al., 2008; Rahnama et al., 2011). به همین علت در مطالعات تحمل به شوری، از ویژگی‌های ریشه می‌توان به عنوان معیار گزینش در تشخیص ژنوتیپ‌های متحمل و حساس استفاده کرد (Shelden et al., 2013).

تعداد ریشه‌ی اصلی: تنش شوری سبب کاهش تعداد ریشه اصلی گردید، به گونه‌ای که شوری سبب کاهش ۳۰ درصدی تعداد ریشه اصلی همه ارقام در مقایسه با شاهد شد. بین ارقام نیز از نظر تعداد محورهای اصلی ریشه تنوع ژنتیکی قابل ملاحظه‌ای مشاهده شد و ارقام متحمل به شوری دارای تعداد ریشه اصلی بیشتری بودند (جدول ۳). به نظر می‌رسد در شرایط تنش شوری، ارقام متحمل با حفظ تولید تعداد ریشه، میزان جذب آب را بالا نگه دارند و از این طریق قادر به تحمل

و مزرعه گزارش شده است و در این رابطه دو ژن برای افزایش طول ریشه موئین، RTH_1 و RTH_3 در ذرت شناسایی شده است که ممکن است برای بهبود ژنتیکی گیاه ارزشمند باشند (Wasson et al., 2012).

طول دو ریشه اصلی بلندتر: مجموع طول دو ریشه اصلی بلندتر همه ارقام نیز در پاسخ به شوری کاهش یافت و منطبق با نتایج طول ریشه‌های اصلی میزان کاهش آن در ارقام حساس فلات و شیراز (به ترتیب ۴۶ و ۳۰ درصد) بیشتر از ارقام متحمل بم و طبسی (به ترتیب ۶ و ۱۲ درصد) بود (شکل ۲). با توجه به این که گیاهان زراعی از لحاظ ویژگی‌های رشدی ریشه در شرایط شوری تا حد زیادی متفاوت هستند (Rahnama et al., 2011; Shelden et al., 2013)، لذا وجود تفاوت در طول ریشه ارقام گندم در شرایط شاهد و شوری می‌تواند نشان‌دهنده تفاوت ژنتیکی در پاسخ‌های رشدی ارقام باشد. منطبق با نتایج این پژوهش، تفاوت ژنتیکی در کل طول محور اصلی ریشه در مقایسه با شاهد نیز در هشت رقم گندم دوروم در شرایط شوری گزارش شده است (Rahnama et al., 2011). بنابراین، غلبه بر محدودیت‌های خاک از طریق انتخاب ژنتیکی مستقیم برای تحمل محدودیت‌های فیزیکی و شیمیایی مانند تراکم و استحکام خاک، اسیدیته، شوری و سمیت این امکان را فراهم می‌آورد تا از صفات مورفولوژیکی ریشه به عنوان بخش جدایی‌ناپذیر

جدول ۳- میانگین پارامترهای فیزیولوژیک و رشدی ریشه و اندام هوایی ارقام گندم دو هفته پس از شوری

ارقام گندم	تعداد ریشه اصلی	محتوی آب نسبی برگ (درصد)	شاخص کلروفیل	ماده خشک اندام هوایی (گرم)
روشن	۷/۳ ^{ab}	۸۷/۱ ^{abc}	۴۸/۳۵ ^{ab}	۰/۱۳۹ ^a
بم	۷/۶ ^a	۸۹/۸ ^a	۴۴/۸۸ ^c	۰/۱۳۱ ^{ab}
طیسی	۶/۹ ^{cb}	۸۹/۳ ^a	۴۷/۸۱ ^{ab}	۰/۱۳۵ ^{ab}
ماهوتی	۷/۶ ^a	۸۶/۹ ^{abc}	۴۹/۳۶ ^a	۰/۱۴۲ ^a
قدس	۶/۵ ^{cd}	۸۸/۹ ^a	۴۴/۸۸ ^d	۰/۰۹۹ ^{cd}
اترک	۷/۱ ^{abc}	۸۷/۸ ^{ab}	۴۴/۸۵ ^c	۰/۱۰۱ ^{cd}
شیراز	۷/۲ ^{ab}	۸۴/۱ ^{bc}	۴۲/۵۱ ^d	۰/۱۱۷ ^{bc}
فلات	۶/۲ ^d	۸۲/۶ ^c	۴۶/۴۱ ^{bc}	۰/۰۹۲ ^d
تیمار شوری				
شاهد	۸/۳۲ ^a	۹۰/۵ ^a	۴۶/۷۱ ^a	۰/۱۵۳ ^a
۱۵۰ میلی مولار کلرید سدیم	۵/۷۷ ^b	۸۳/۵ ^b	۴۴/۷۴ ^b	۰/۰۸۵ ^b

* میانگین‌های دارای یک حرف مشترک برای هر فاکتور، اختلاف معنی‌داری با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

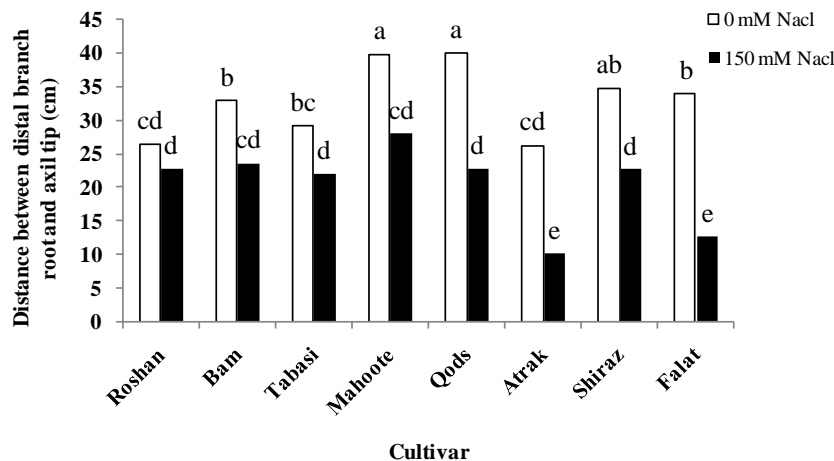
جدول ۴- ضرایب همبستگی پارامترهای رشدی و صفات فیزیولوژیک هشت رقم گندم دو هفته پس از مواجهه با شوری

ردیف	پارامتر	۱	۲	۳	۴	۵	۶	۷	۸	۹
۱	طول ریشه اصلی	۱								
۲	تعداد ریشه اصلی	۰/۴ ^{**}	۱							
۳	فاصله اولین انشعاب تا نوک ریشه	۰/۵ ^{**}	۰/۴ ^{**}	۱						
۴	محتوی آب نسبی برگ	۰/۶ ^{**}	۰/۴ ^{**}	۰/۴ ^{**}	۱					
۵	هدایت روزنه‌ای	۰/۸ ^{**}	۰/۷ ^{**}	۰/۶ ^{**}	۰/۵ ^{**}	۱				
۶	شاخص کلروفیل	۰/۱ ^{ns}	-۰/۶ ^{**}	-۰/۱ ^{ns}	۰/۲ ^{**}	-۰/۱ ^{ns}	۱			
۷	ماده خشک اندام هوایی	۰/۷ ^{**}	۰/۵ ^{**}	۰/۶ ^{**}	۰/۵ ^{**}	۰/۷ ^{**}	-۰/۲ ^{ns}	۱		
۸	سرعت رشد نسبی	۰/۷ ^{**}	۰/۵ ^{**}	۰/۶ ^{**}	۰/۵ ^{**}	۰/۸ ^{**}	-۰/۲ ^{ns}	۰/۷ ^{**}	۱	
۹	شاخص سطح برگ	۰/۸ ^{**}	۰/۶ ^{**}	۰/۶ ^{**}	۰/۶ ^{**}	۰/۸ ^{**}	۰/۲ ^{ns}	۰/۸ ^{**}	۰/۵ ^{**}	۱

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

گزارش شده است. مشخص شده که تعداد ریشه‌ی اصلی در ارقام جو ۷-۵ عدد و در ارقام جو وحشی ۵ عدد بود و ظهور ریشه در برخی ژنوتیپ‌های در معرض شوری کاهش یافت (Shelden et al., 2013). در پژوهش حاضر، تعداد ریشه اصلی با مجموع طول ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری ($r=0/4^{**}$) داشت (جدول ۴) و بر همین اساس پیشنهاد شده که انتخاب

بهرتر تنش شوری خواهند بود. در گندم از نظر رشد و تعداد ریشه اصلی تنوع ژنتیکی وجود دارد و ارقام گندم در شرایط معمول بین ۵ تا ۸ ریشه اصلی دارند (Richards, 2008). تنوع ژنوتیپی در تعداد ریشه‌ی گیاهچه‌ای گیاهان زراعی از جمله، گندم نان (Liao et al., 2006; Manschadi et al., 2008) و جو (Hargreaves et al., 2009; Bengough et al., 2004) نیز



شکل ۳- تغییرات فاصله اولین انشعاب تا نوک ریشه هشت رقم گندم دو هفته پس از مواجهه با شوری. ستون‌های دارای یک حرف مشترک اختلاف معنی‌داری با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

رشد طولی ریشه و میزان تمایز ریشه‌های مویین و انشعابات ریشه‌ای نزدیک به نوک ریشه را در گندم و ذرت تحت تأثیر قرار نداد (Watt et al., 2006).

هدایت روزنه‌ای: هدایت روزنه‌ای همه ارقام در پاسخ به شوری کاهش یافت و میزان کاهش آن در ارقام حساس به شوری بیشتر از ارقام متحمل بود، به گونه‌ای که بیشترین میزان کاهش در شرایط شوری در رقم حساس شیراز (۸۶ درصد) و کمترین آن مربوط به رقم متحمل به شوری بم (۶۹ درصد) بود. اگرچه در شرایط معمول هم بین ارقام از نظر هدایت روزنه‌ای تفاوت ژنتیکی وجود داشت و بیشترین مقدار هدایت روزنه‌ای به رقم متحمل روشن و کمترین مقدار آن به رقم حساس شیراز اختصاص داشت (شکل ۴).

در مطالعات پیشین نیز به تنوع ژنتیکی بین ژنوتیپ‌های گندم از نظر هدایت روزنه‌ای (James et al., 2008; Rahnama et al., 2010) و کاهش بیشتر مقادیر هدایت روزنه‌ای ژنوتیپ‌های حساس در مقایسه با ژنوتیپ‌های متحمل گندم پس از اعمال شوری (James et al., 2008; Rahnama et al., 2010). اشاره شده است. به هر روی، میزان کاهش هدایت روزنه‌ای بیشتر ارقام مورد مطالعه در مراحل اولیه تنش شوری مشابه یکدیگر بود (شکل ۴). وجود همبستگی مثبت و معنی‌دار بین هدایت روزنه‌ای و طول ریشه اصلی ($r=0/8^{**}$) (جدول ۴) نشان می‌دهد که گیاهان دارای ریشه‌های عمیق‌تر دسترسی

ویژگی‌های ریشه از جمله تعداد ریشه‌های اصلی ممکن است به شناسایی ژنوتیپ‌هایی با معماری سیستم ریشه سازگار با تحمل خشکی کمک کند (Manschadi et al., 2006).

فاصله اولین انشعاب تا نوک ریشه: شوری سبب کاهش فاصله اولین انشعاب تا نوک ریشه گردید و میزان کاهش برای همه ارقام به طور متوسط ۴۰ درصد بود، اگرچه این فاصله در شرایط شوری در ارقام متحمل به شوری نسبت به ارقام حساس کمتر بود، به گونه‌ای که میزان کاهش در ارقام متحمل روشن و طبسی، بم و ماهوتی (به ترتیب ۱۴، ۲۴، ۲۸ و ۲۹ درصد) و در ارقام حساس فلات، اترک، قدس و شیراز (به ترتیب ۶۲، ۶۱، ۴۳ و ۳۴ درصد) بود (شکل ۳). بین ارقام نیز از نظر فاصله اولین انشعاب تا نوک ریشه تفاوت قابل ملاحظه‌ای مشاهده شد (شکل ۳). در شرایط شوری، فاصله بین نوک ریشه و موقعیت ناحیه تمایز بافت تغییر می‌کند (Rahnama et al., 2011) و این تغییر در سایر شرایط نامطلوب خاک نیز مشاهده شده است. برای مثال، در خاک متراکم در مقایسه با خاک نرم، ریشه‌های فرعی و انشعابات ریشه نزدیک به نوک محور ظهور می‌کنند (Watt et al., 2003). به همین دلیل، در خاک متراکم، تمایز ریشه‌های مویین و انشعابات به نوک ریشه نزدیک‌تر هستند. به هر حال، همه تنش‌های موجود در خاک منجر به کوتاه‌تر شدن فاصله بین نوک و سلول‌های ناحیه توسعه و تمایز نمی‌شود، برای مثال، دمای پایین خاک میزان

علی‌رغم تفاوت ناچیز بین برخی ارقام متحمل و حساس از نظر شاخص کلروفیل، به نظر می‌رسد بالاتر بودن مقادیر شاخص کلروفیل در ارقام روشن و ماهوتی در شرایط شوری می‌تواند ظرفیت فتوسنتزی آن‌ها را تحت تأثیر قرار دهد (جدول ۳). به هر جهت، میزان کلروفیل برگ یک عامل مهم در تعیین ظرفیت فتوسنتزی برگ محسوب می‌شود و نتایج آنالیز شاخص کلروفیل بیانگر تنوع ژنتیکی بین ارقام بود، به طوری که منطبق با نتایج سایر تحقیقات محتوی کلروفیل در ژنوتیپ‌های متحمل به شوری بالاتر بود (Husain *et al.*, 2003). به نظر می‌رسد که برخلاف تغییرات سریع هدایت روزنه‌ای، سایر ویژگی‌های فتوسنتزی مانند شاخص کلروفیل تنها با گذشت مدت زمان طولانی‌تر پس از آغاز شوری دچار تغییرات اساسی خواهند شد.

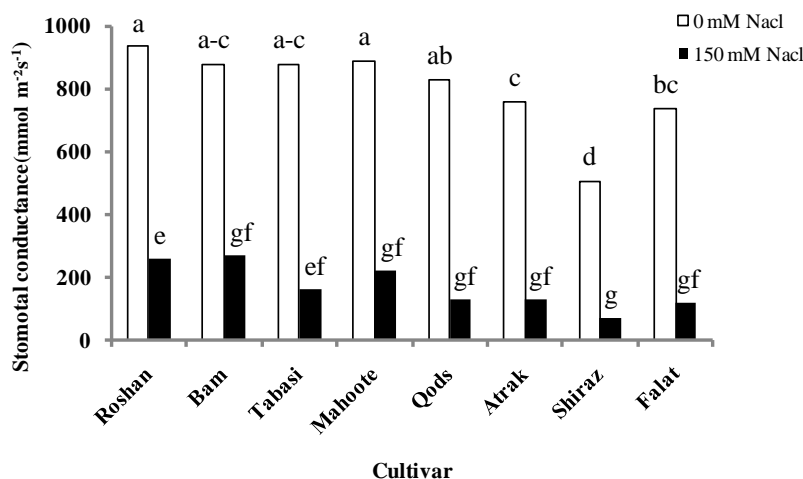
ماده خشک اندام هوایی: تنش شوری ماده خشک اندام هوایی همه ارقام را به طور معنی‌داری کاهش داد. بین ارقام نیز از نظر میزان ماده خشک اندام هوایی تفاوت قابل ملاحظه‌ای وجود داشت و مقادیر آن در ارقام متحمل (مانند روشن و ماهوتی) بیشتر از ارقام حساس (مانند قدس و فلات) بود (جدول ۳). تفاوت معنی‌دار ماده خشک اندام هوایی ارقام گندم تحت تأثیر شوری نشان می‌دهد که تأثیر تنش بر این پارامتر به مراتب بیشتر از سایر پارامترهای مربوط به اندام هوایی بوده است. اگرچه جهت مشاهده تفاوت‌های ژنتیکی ناشی از اثر شوری بر تجمع ماده خشک گیاه نیاز به آزمایشی با مدت طولانی‌تر بیش از دو هفته می‌باشد (Munns and James, 2003). به هر جهت، یکی از واکنش‌های گیاه در پاسخ به تنش شوری کاهش رشد است که به صورت کاهش فعالیت‌های متابولیکی سلول‌ها و کاهش سطح برگ گیاه تظاهر نموده و در نهایت تولید ماده خشک و عملکرد را تحت تأثیر قرار می‌دهد.

سرعت رشد نسبی: سرعت رشد نسبی ارقام در پاسخ به شوری به طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۲)، همان طور که در سایر مطالعات نیز کاهش سرعت رشد نسبی در شرایط شوری مشاهده شده بود (James *et al.*, 2008). بیش‌ترین کاهش سرعت رشد نسبی در شرایط شوری در ارقام حساس

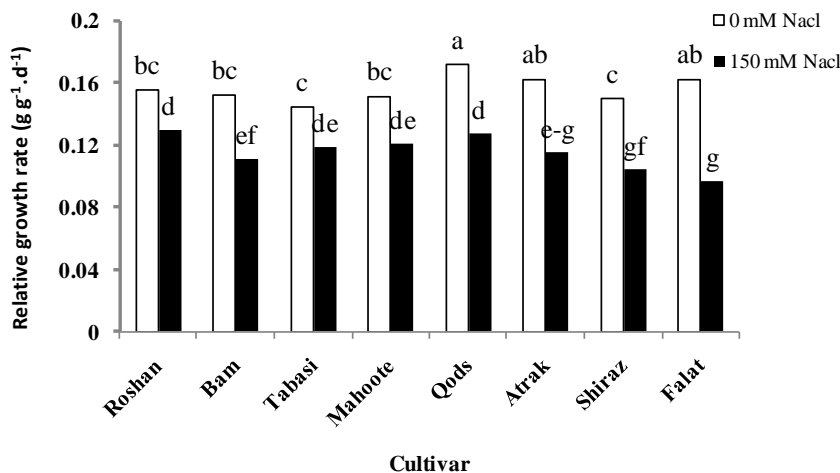
بیشتری به آب خواهند داشت، و از این طریق قادر به حفظ هدایت روزنه‌ای بالاتر و در نتیجه فتوسنتز بالایی خواهند بود (Rahnama *et al.*, 2011).

محتوی آب نسبی برگ: تنش شوری سبب کاهش معنی‌دار محتوی آب نسبی برگ گردید. بین ارقام نیز از نظر محتوی آب نسبی برگ تنوع ژنتیکی مشاهده شد (جدول ۳). کمترین میزان محتوی آب نسبی مربوط به ارقام حساس شیراز و فلات و بیشترین مقدار آن مربوط به ارقام متحمل بم و طبسی بود (جدول ۳). به هر جهت، مشخص شده که میزان کاهش محتوی آب نسبی برگ در شرایط تنش در ارقام مختلف متفاوت است و محتوی آب نسبی در ارقام متحمل به مراتب بیشتر از ارقام حساس به تنش است (Rivelli *et al.*, 2002; Marcinska *et al.*, 2013). همبستگی مثبت و معنی‌داری بین محتوی آب نسبی برگ با هدایت روزنه‌ای ($r=0.5^{**}$) و طول ریشه اصلی ($r=0.76^{**}$) وجود داشت (جدول ۴)، اگرچه در دیگر مطالعات، همبستگی بین هدایت روزنه‌ای و محتوی آب نسبی در گندم‌های تحت تنش شوری مشاهده نشده است (James *et al.*, 2008). ارقام متحمل با جذب بیشتر آب خاک قادر به حفظ محتوی آب نسبی خود در حد مطلوبی هستند. برای مثال، رقم روشن در شرایط تنش، طول ریشه بیشتر و در نتیجه محتوی آب نسبی بالاتری را در مقایسه با سایر ارقام در بافت برگ خود حفظ کرد. در واقع ژنوتیپ‌های متحمل به شوری با حفظ پتانسیل اسمزی، میزان محتوی آب نسبی برگ را در شرایط تنش بالا نگه می‌دارند که این امر در نهایت منجر به بهبود تحمل شوری می‌شود، اگرچه تفاوت ژنتیکی ارقام و توانایی آن‌ها برای جذب بیشتر آب خاک و حفظ پتانسیل اسمزی در شرایط تنش بر میزان محتوی آب نسبی برگ در مراحل مختلف رشد مؤثر است (Sairam and Srivastava, 2001).

شاخص کلروفیل: مقادیر شاخص کلروفیل همه ارقام در شرایط شوری کاهش یافت. همچنین بین ارقام از لحاظ این شاخص تنوع ژنتیکی مشاهده شد (جدول ۳). پاسخ محتوی کلروفیل ژنوتیپ‌های گندم به تنش شوری به اختلاف در تحمل شوری وابسته است (El-Hendawy *et al.*, 2005).



شکل ۴- تغییرات هدایت روزنه‌ای هشت رقم گندم دو هفته پس از مواجهه با شوری. ستون‌های دارای یک حرف مشترک اختلاف معنی‌داری با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.



شکل ۵- تغییرات سرعت رشد نسبی هشت رقم گندم دو هفته پس از مواجهه با شوری. ستون‌های دارای یک حرف مشترک اختلاف معنی‌داری با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

سرعت رشد نسبی ($r=0/8^{**}$) نیز نشان می‌دهد که ارقام دارای هدایت روزنه‌ای بالاتر دارای سرعت رشد نسبی بالاتری بودند (جدول ۴). اما کاهش سرعت رشد نسبی مشاهده شده می‌تواند منسوب به پاسخ فتوسنتزی و یا تغییرات مورفولوژیکی (شاخص سطح برگ) وابسته به ژنوتیپ باشد (El-Hendawy et al., 2005). به نظر می‌رسد هدایت روزنه‌ای بالاتر ارقام متحمل نظیر روشن در شرایط شوری منجر به سرعت رشد نسبی بالاتر و در نهایت تحمل بهتر تنش شوری گردد (شکل ۴ و ۵).

مشخص شده که تفاوت ژنتیکی در پاسخ به شوری در

فلات و شیراز (به ترتیب ۴۰ و ۳۰ درصد) و کمترین کاهش در ارقام متحمل روشن و طوسی (به ترتیب ۱۶ و ۱۷ درصد) مشاهده شد (شکل ۵). به نظر می‌رسد تفاوت بین ارقام مختلف از لحاظ میزان کاهش سرعت رشد نسبی در شرایط شوری ناشی از تفاوت در نحوه‌ی رشد ژنوتیپ‌ها باشد. وجود تنوع ژنتیکی بین ژنوتیپ‌های گندم از لحاظ سرعت رشد نسبی و کاهش متفاوت سرعت رشد نسبی ژنوتیپ‌های حساس و متحمل در شرایط شوری مشابه با نتایج سایر تحقیقات می‌باشد (James et al., 2008).

وجود همبستگی مثبت و معنی‌دار بین هدایت روزنه‌ای و

نتیجه‌گیری کلی:

در مجموع، نتایج این پژوهش نشان داد که تفاوت ژنتیکی از نظر ویژگی‌های رشدی ریشه و سایر ویژگی‌های رشدی و فیزیولوژیک اندام هوایی می‌تواند به عنوان شاخصی از تحمل به شوری مورد استفاده قرار گیرد. همچنین به منظور توسعه و دستیابی به ارقام متحمل به شوری، تعیین سازوکارهای تحمل به شوری از طریق بررسی واکنش‌های فیزیولوژیک و رشدی ریشه و اندام هوایی و توسعه‌ی روش‌های مناسب غربال‌گری ضروری به نظر می‌رسد. همچنین از آنجایی که ویژگی‌های معماری ریشه برای انتخاب گیاهان زراعی کارآمد در جذب آب و مواد غذایی از خاک، و همچنین تحمل تنش‌های محیطی مهم هستند، لذا می‌توان از ویژگی‌های رشدی ریشه به طور گسترده به عنوان معیار گزینش در تشخیص ژنوتیپ‌های متحمل و حساس استفاده کرد.

اوایل دوره تنش شروع می‌شود و به طور معمول بیش‌ترین کاهش سرعت رشد نسبی در روزهای اولیه پس از شوری رخ می‌دهد (Rivelli *et al.*, 2002)؛ که این امر ممکن است مرتبط با کاهش سرعت جذب خالص ناشی از کاهش هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز برگ در گیاهان تحت تنش (James *et al.*, 2008) و نیز افزایش تنفس ریشه‌ها در مواجهه با شوری باشد (Rivelli *et al.*, 2002).

به هر روی، در این پژوهش وجود تفاوت ژنوتیپی بین ویژگی‌های رشدی ریشه و اندام هوایی ارقام حساس و متحمل گندم از نظر برخی پارامترهای رشدی و فیزیولوژیک بیانگر توان لازم برای شناسایی تنوع ژنتیکی از نظر تعداد محورهای اصلی ریشه، میزان رشد طولی و فاصله انشعابات از نوک ریشه است. این ویژگی‌های ریشه به وسیله‌ی ژن‌های مختلف کنترل می‌شوند. بنابراین، به نظر می‌رسد بتوانند با همدیگر اندازه و وسعت سیستم ریشه را به طور پایداری افزایش دهند (Richards, 2008).

منابع:

- Bengough, A. G., Gordon, D. C., Al-Menaie, H., Ellis, R. P., Allan, D., Keith, R. A., Thom-as, W. T. B., and Forster, B. P. (2004) Gel observation chamber for rapid screening of root traits in cereal seedlings. *Plant and Soil* 262: 63-70.
- El-Hendawy, E. S., Hu, Y., and Schmidhalter, U. (2005) Growth, ion content, gas exchange, and water relations of wheat genotypes differing in salt tolerances. *Australian Journal of Agricultural Research* 56: 123-134.
- Fakhri, S., Rahnama, A., and Meskarbashi, M. (2016) Relation between Root Growth Traits and Physiological Indices of Two Bread Wheat Cultivars under Salt Stress. *Iranian Journal of Field Crop Science*. (in press)
- Genc, Y., McDonald, G. K., and Tester, M. (2007) Reassessment of tissue Na⁺ concentration as a criterion for salinity tolerance in bread wheat. *Plant Cell and Environment* 30: 1486-1498.
- Hargreaves, C. E., Gregory, P. J., and Bengough, A. G. (2009) Measuring root traits in barley (*Hordeum vulgare ssp. vulgare* and *ssp. spontaneum*) seedlings using gel chambers, soil sacs and X-ray microtomography. *Plant and Soil* 316: 285-297.
- Husain, S., Munns, R., and 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: 589-597.
- James, R. A., Munns, R., Von Caemmerer, S., Trejo, C., Miller, C., and Condon, T. (A. G.). (2006) Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in salt-affected barley and durum wheat *Plant. Cell and Environment* 29: 2185-2197.
- James, R. A., Caemmerer, S. V., Condon, A. G., Zwart, A. B., and Munns, R. (2008) Genetic variation in tolerance to the osmotic stress component of salinity stress in durum wheat. *Functional Plant Biology* 35: 111-123.
- Lee, K. S., Choi, W. Y., Ko, J. C., Kim, T. S., and Gregorio, G. B. (2003) Salinity tolerance of japonica and indica rice (*Oryza sativa* L.) at the seedling stage *Planta* 216: 1043-1046.
- Liao, M., Palta, J. A., and Fillery, I. R. P. (2006) Root characteristics of vigorous wheat improve early nitrogen uptake. *Australian Journal of Agricultural Research* 57: 1097-1107.
- Manschadi, A. M., Christopher, J., deVoil, P., and Hammer, G. L. (2006) The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Functional Plant Biology* 33:823-837.
- Manschadi, A. M., Hammer, G. L., Christopher, J. T., and deVoil, P. (2008) Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil* 303: 115-129.
- Marcin'ska, I., Czyczyło-Mysza, I., Skrzypek, E., Filek, M., Grzesiak, S., Grzesiak, M. T., Janowiak, F., Hura, T.,

- Dziurka, M., Dziurka, K., Nowakowska, A., and Quarrie, S. A. (2013) Impact of osmotic stress on physiological and biochemical characteristics in drought-susceptible and drought-resistant wheat genotypes. *Acta Physiologiae Plantarum* 35: 451-461.
- Munns, R., Husain, S., Rivelli, A. R., James, R. A., Condon, A. G., Lindsay, P. M., Lagudah, S. E., Schachtman, P. D., and Hare, A. R. (2002) Avenues for increasing salt tolerance of crops, and the role of physiologically based selection traits. *Plant and Soil* 247: 93-105.
- Munns, R., and James, R. A. (2003) Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant and Soil* 253: 201-218.
- Munns, R. James, R. A. and Lauchli, A. (2006) Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany* 57: 1025-1043.
- Munns, R. (2010) Plant water content. In: Prometheus Wiki, Version1, <http://www.publish.csiro.au/prometheuswiki>, accessed: 17.05.10.
- Poustini, K., and Siosemardeh, A. 2004. Ion distribution in wheat cultivars in response to salinity stress. *Field Crops Research* 85:125-133.
- Rahnama, A., James, A. R., Poustini, K., and Munns, R. (2010) Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. *Functional Plant Biology* 37: 255-263.
- Rahnama, A., Munns, R., Poustini, K., and Watt, M. (2011) A screening method to identify genetic variation in root growth response to a salinity gradient. *Journal of Experimental Botany* 62: 69-77.
- Richards R. A. 2008. Genetic opportunities to improve cereal root systems for dryland agriculture. *Plant Production Science* 11:12-16.
- Rivelli, A. R., James, R. A., Munns, R., and Condon, A. G. (2002) Effect of salinity on water relations and growth of wheat genotypes with contrasting sodium uptake. *Functional Plant Biology* 29: 1065-1074.
- Sairam, R. K., and Srivastava, G. C. (2001) Water Stress Tolerance of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Variations in Hydrogen Peroxide Accumulation and Antioxidant Activity in Tolerant and Susceptible Genotypes. *Agronomy and Crop Science*, 186: 63-70.
- Shelden, M. C., Roessner, U., Sharp, R. E., Tester, M., Bacic, A. (2013) Genetic variation in the root growth response of barley genotypes to salinity stress. *Functional Plant Biology* 40: 516-530.
- Singh, V., van Oosterom, E. J., Jordan, D. R., Messina, D. C., Cooper, M., and Hammer, L. G. (2010) Morphological and architectural development of root systems in sorghum and maize. *Plant and Soil* 333: 287-299.
- Wasson, A. P., Richards, R. A., Chatrath, R., Misra, S. C., Sai Prasad, S. V., Rebetzke, G. J., Kirkegaard, J. A., Christopher, J., and Watt, M. (2012) Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany* 63: 3485-3498.
- Watt, M., SILK, W. K., and Passioura, J. B. (2006) Rates of Root and Organism Growth, Soil Conditions, and Temporal and Spatial Development of the Rhizosphere. *Annals of Botany* 97: 839-855.

