

اثر کلرید سدیم بر فتوسنتز و برخی خصوصیات مورفو- فیزیولوژیکی بادام (*Prunus dulcis* Mill.)

Effect of NaCl on Photosynthesis and some Morpho-Physiological Traits of Almond (*Prunus dulcis* Mill.)

حمید رهنمون^{۱*} و نعمت علی قاسیموف^۲

۱- دانشجوی سابق دکتری، گروه فیزیولوژی گیاهی، دانشکده بیولوژی، دانشگاه دولتی باکو، جمهوری آذربایجان

۲- استاد، گروه فیزیولوژی گیاهی، دانشکده بیولوژی، دانشگاه دولتی باکو، جمهوری آذربایجان

تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۱۰/۱۵ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۲/۸

چکیده

رهنمون، ح. و قاسیموف، ن. ع. ۱۳۹۴. اثر کلرید سدیم بر فتوسنتز و برخی خصوصیات مورفو- فیزیولوژیکی بادام (*Prunus dulcis* Mill.). مجله به‌زراعی نهال و بدر ۲-۳۱: ۳۶-۲۳. 10.22092/sppj.2017.110564

به منظور ارزیابی اثر کلرید سدیم بر برخی صفات مورفو- فیزیولوژیکی و تغییرات پارامترهای فتوسنتزی در بادام (*Prunus dulcis* Mill.)، آزمایشی در قالب طرح آماری کاملاً تصادفی با پنج تیمار شامل صفر، ۲۵، ۵۰، ۷۵ و ۱۰۰ میلی‌مول بر لیتر از این نمک در سه تکرار اجرا شد. نتایج نشان داد که محتوای سدیم و کلر دانهاال‌های بادام با افزایش سطوح نمک افزایش یافته و به موازات آن از کمیت شاخص‌های محتوای آب نسبی، کلروفیل و وزن خشک برگ به طور معنی‌دار کاسته شد ($p \leq 0.05$). تغییرات دمای برگ در شرایط فوق معنی‌دار نبود ولی تعداد دانهاال‌های نشان‌دهنده علائم سوختگی حاشیه برگ با الگوی نسبتاً منظم تا ۸۹ درصد افزایش یافت. نمک در کمترین غلظت به کار رفته میانگین گاز کربنیک درون بافتی را ۳۵ میکرومول بر مول و محدودیت روزنه‌ای - متابولیکی را ۳۹/۵ درصد افزایش و میانگین تثبیت کربن را ۶ میکرومول بر مترمربع در ثانیه و هدایت روزنه‌ای را تا ۰/۱۵ مول بر مترمربع در ثانیه کاهش داد ($p \leq 0.05$). در این تحقیق کارایی بالای برخی از صفات از جمله شاخص کلروفیل، محتوای نسبی آب برگ و علائم سوختگی حاشیه برگ را در غربال‌گری سریع ژنوتیپ‌ها آشکار کرد.

واژه‌های کلیدی: بادام، صفات مورفو- فیزیولوژیکی، فتوسنتز، کلرید سدیم.

مقدمه

می‌یابد (Ashraf and Harris, 2004). افزایش غلظت سدیم همچنین باعث افزایش جذب عناصر روی، مس و منگنز و کاهش جذب نیتروژن، فسفر، کلسیم، پتاسیم و منیزیم در انواع گونه‌های درختان میوه هسته‌دار می‌شود (Massai *et al.*, 2004). بررسی‌ها نشان می‌دهد که مطالعات روی تاثیر یون کلر به اندازه سدیم نیست. در تحقیقی روی تحمل به شوری یازده گونه باغی معین شد که در گونه‌های متحمل (غیر از خرما) غلظت یون کلر در برگ‌ها کمتر از ریشه است. در مورد خرما چنین نتیجه‌گیری شد که احتمالاً این گونه باغی از هر دو نوع یون (کاتیون‌ها و آنیون‌ها) برای تنظیم اسمزی در واکوئل‌ها و حفظ تعادل آب بافت برگ‌ها استفاده می‌کند. بر اساس نتایج این پژوهش گونه‌های باغی مورد مطالعه بر حسب میزان حساسیت به شوری به ترتیب زردآلو، هلو، بادام، انبه، نارنج، سیب، گلابی، انگور، گواوا، زیتون و خرما معرفی شدند (Hassan and El-Azayem, 1990). همکاران (Massai *et al.*, 2004) با مطالعه اثر سطوح مختلف نمک کلرید سدیم روی دو نوع ترکیب پیوندی هلوی رقم آرمکینگ (Armking) روی پایه میروبالان Mr.S2/5 و دورگه هلو در بادام GF677 نشان دادند که تاثیر نمک در کاهش محتوای آب نسبی و پتانسیل اسمزی برگ ترکیب پیوندی Arm/GF677 نسبت به ترکیب پیوندی Arm/Mr.S2/5 کمتر است. آن‌ها علت این امر

تنش شوری به‌عنوان یکی از عوامل اصلی محدودکننده تولید محصول در گیاهان شناخته شده است (Ashraf and Harris, 2004). روند تاثیر این تنش روی گیاهان را می‌توان به دو مرحله متوالی تنش آبی و تنش یونی تفکیک کرد (Munns, 2002). توانایی گیاه در برقراری نسبت‌های متعادل Na^+/Ca^{2+} ، Na^+/K^+ ، Na^+/Mg^{2+} و Cl^-/NO_3^- به منظور حفظ فشار اسمزی، جریان عادی فعل و انفعالات و انسجام اجزای درون سلول از شاخص‌های اصلی تحمل به شوری در گیاهان حساس به شمار می‌آید (Grattan and Grieve, 1999). همچنین، ظهور علائم سوختگی حاشیه‌ای برگ در این گیاهان به‌طور مستقیم به تولید نسبت‌های بالای سدیم با کاتیون‌های ضروری مرتبط است، در این رابطه آستانه ظهور علائم سوختگی برگ هلو انباشت این عنصر به میزان ۶-۴ میلی‌گرم بر گرم ماده خشک تعیین شده است (Karakas *et al.*, 2000). هرچند در بادام نیز ظهور علائم مشابه در شوری ۱۲۰۰ میلی‌گرم بر لیتر نمک کلرید سدیم (Rahmani *et al.*, 2003) و در بادام تلخ تحت شوری ۵۰ میلی‌مول بر لیتر گزارش شده است (Shibli *et al.*, 2003)، در هیچ‌یک از این دو تحقیق به مقدار انباشت اجزای نمک در بافت‌های گیاه اشاره‌ای نشده است. با تجمع تدریجی سدیم توازن آبی گیاه مختل می‌شود و محتوای آب نسبی برگ به‌طور معنی‌دار کاهش

خارجی کانوبی نیز محسوس است. حفظ دمای بهینه برگ در فصل رشد عمدتاً توسط جریان تعرق انجام می‌شود و بسته شدن روزنه‌ها در اثر تنش‌های دهیدراتیو باعث بروز اختلال در جریان تعرق و در نتیجه بالا رفتن دمای برگ می‌گردد (Gasimov, 2008). این رخداد بر عملکرد فتوسنتز و تنفس و در مجموع بر کل واکنش‌هایی که به طور آنزیمی کاتالیز می‌شوند تاثیر منفی می‌گذارد (Lambers et al., 1998). اصولاً کاهش کارایی فتوسنتز در نتیجه تنش شوری می‌تواند در دو بخش روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای مورد توجه قرار گیرد (Marcelis and van Hooijdonk, 1999). بخش قابل توجهی از محدودیت ایجاد شده توسط شوری ناشی از بسته شدن روزنه‌ها و در نتیجه کاهش تامین CO₂ است (Ranjbarfardoei et al., 2006). این موضوع در برخی درختان باغی نظیر توت (Agastian et al., 2000)، انگور (Downton et al., 1990) و بادام (Massai et al., 2004) بیشتر گزارش گردیده است. با این حال به نظر می‌رسد جنبه‌های مختلف تاثیر شوری روی درختان میوه از جمله بادام هنوز ابهامات زیادی دارد، از این رو آزمایشی بر مبنای تاثیر سطوح مختلف کلرید سدیم روی شاخص‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی به ویژه عملکرد دستگاه فتوسنتز در ژنوتیپ‌های انتخابی بادام با هدف درک ارتباط بین تغییرات ایجاد شده و استفاده عملی

را افزایش تدریجی یون‌های سدیم به موازات افزایش سطح شوری (حتی تا دو برابر نسبت به شاهد در تیمار ۱۲۰ میلی‌مول در لیتر) در ترکیب پیوندی اخیر بیان کردند. یافته‌های این پژوهش با نتایج نویت ساکیس و همکاران (Noitsakis et al., 1997) در ارزیابی پاسخ به شوری ترکیب پیوندی بادام رقم ترویتو (Truuito) روی پایه دورگه GF677 مطابقت داشت. کاهش کمیت شاخص‌های مورفولوژیکی بادام از جمله رشد طولی، قطر تنه، ضخامت برگ‌ها و حوزه گسترش ریشه‌ها به ازای افزایش شوری نیز گزارش شده است (El-Azab et al., 1998)؛ (Rahmani et al., 2003). رنجبر و همکاران (Ranjbar et al., 2005) با مطالعه روی اثر شوری در دو گونه پسته (*Pistacia khinjuk* و *Pistacia mutica*) نشان دادند که افزایش نمک باعث کاهش معنی‌دار شاخص کلروفیل و نیز محتوای کلروفیل a در هر دو گونه می‌شود و به کمترین مقدار خود در شوری ۱۹ دسی‌زیمنس بر متر می‌رسد.

نکته حایز اهمیت در این گونه بررسی‌ها، الزام برداشت نمونه برگ‌ها از موقعیت‌های برابر در گیاه است زیرا محتوای یونی و دیگر ترکیبات متابولیسمی در برگ‌های بالغ و نابالغ و همچنین بین برگ‌های مستقر روی سیخک و شاخه‌های یک ساله بادام به طور معنی‌داری متفاوت است (Holevas et al., 1985). این تفاوت در دمای برگ‌های بخش‌های داخلی و

شد. در طول آزمایش رطوبت خاک گلدان‌ها با آب خالص در ۸۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای حفظ شد و شرایط رشدی یکسان برای همه دانهال‌ها فراهم شد. در پایان هفته هشتم پس از تیمارهای شوری، نمونه‌گیری از دانهال‌ها به منظور ارزیابی صفات ذیل آغاز شد.

دمای برگ

دمای برگ دانهال‌ها بین ساعات ۱۰/۰۰ تا ۱۲/۰۰ یک روز آفتابی با دمای محیطی ۲۹ درجه سانتی‌گراد، با استفاده از دماسنج لیزری (Quicktemp مدل 825-T2 ساخت شرکت Testo انگلستان) روی سه برگ از قسمت‌های انتهایی، میانی و ابتدایی هر شاخه فرعی اندازه‌گیری و میانگین حاصل به عنوان دمای برگ هر دانهال در نظر گرفته شد.

شاخص کلروفیل

سنجش این صفت طی یک روز بین ساعات ۱۱/۰۰ صبح الی ۱۴/۰۰ بعد از ظهر با استفاده از کلروفیل سنج (مدل Spad 502 ساخت شرکت Minolota ژاپن) روی شش برگ میانی انجام شد.

محتوای آب نسبی برگ

این شاخص با برداشت ۰/۵ گرم نمونه برگی (W_f) از برگ‌های میانی هر دانهال و نگهداری آن‌ها در آب مقطر به مدت ۲۴ ساعت تحت دمای ۷ درجه سانتی‌گراد برای تعیین وزن

از نتایج حاصل برای غربال‌گری سریع و کارآمد ژنوتیپ‌های امیدبخش طراحی و اجرا شد.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش ابتدا از سه منطقه بادام‌خیز آذرشهر، شبستر و مراغه در مجموع ۴۷ ژنوتیپ بادام بالغ غیر پیوندی (بذری) از باغ‌هایی گزینش شدند که هدایت الکتریکی خاک آن‌ها در عمق جذب ریشه بیش از ۴ دسی‌زیمنس بر متر بود و همه این درختان از نظر شاخص‌های رویشی و زایشی عملکرد مطلوبی داشتند. حدود ۲۰۰ بذر که با گرده‌افشانی آزاد تشکیل شده بودند، به طور تصادفی از درختان هر منطقه انتخاب (در مجموع ۶۰۰ بذر) و در آبان ۱۳۸۹ در خزانه باز ایستگاه تحقیقات باغبانی سهند کاشته شدند. دانهال‌های دارای رشد یکسان در اسفند ۱۳۹۰ انتخاب و پس از هرس از بالای جوانه دهم و آرایش یکسان ریشه‌ها داخل گلدان‌های پلاستیکی به قطر ۲۵ و عمق ۳۰ سانتی‌متر محتوی ۱۵ کیلوگرم از خاک شاخص منطقه کاشت شدند.

با آغاز فصل رشد سال ۱۳۹۱ فقط به سه جوانه انتهایی اجازه رشد داده شد و پس از ظهور ۱۰ تا ۱۵ برگ روی هر شاخه فرعی، مقدار لازم از نمک کلرید سدیم خالص بر اساس ظرفیت مزرعه‌ای خاک و سطوح تیمارها محاسبه و به طور تدریجی در طول چهار هفته به همراه آب آبیاری به خاک گلدان‌ها اضافه شد. آبیاری‌های نوبت بعد با آب خالص انجام

وضعیت روزنه ها

برای ارزیابی این صفت طی ساعات ۱۱/۰۰ تا ۱۳/۰۰ یک روز آفتابی دو برگ بالغ میانی از هر دانهال جدا و پس از طی مراحل تثبیت، رفع رطوبت سطحی، جداسازی اپیدرم پشتی و مونتاژ، تحت شمارش روزنه‌های بسته توسط میکروسکوپ نوری با بزرگ‌نمایی ۴۰۰ برابر در هشت میدان تصادفی قرار گرفتند. در این ارزیابی روزنه‌های با عرض کمتر از ۴ میکرون بسته در نظر گرفته شدند (Rahnemoun *et al.*, 2011).

پارامترهای فتوسنتزی

تعیین مقادیر تثبیت خالص کربن (P_n)، هدایت روزنه‌ای (g_s)، شدت تعرق (E) و غلظت CO_2 درون بافتی (C_i) به عنوان پارامترهای فتوسنتزی در دانهال‌های بادام طی یک روز صاف آفتابی با دمای 29 ± 1 درجه سانتی‌گراد، رطوبت نسبی ۴۸٪ و غلظت CO_2 محیطی حدود $350 \mu mol \cdot mol^{-1}$ بین ساعات ۱۱/۰۰ تا ۱۳/۰۰ با انتخاب سه برگ میانی سالم و گسترده از هر دانهال و با استفاده از فتوسنتزسنج Infrared Gas Analyzer مدل LCA4 ساخت شرکت Bioscientific انگلستان انجام شد. در این بررسی همچنین شاخص محدودیت روزنه‌ای - متابولیکی (S_L) با استفاده از رابطه فارکوهار و شارکی (Farquhar and Sharkey, 1982) محاسبه شد:

$$S_L = [1 - (P_{net} / P_{max})] \times 100$$

آماسی (W_t) و متعاقباً نگهداری نمونه‌ها در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت برای برآورد وزن خشک (W_d)، با استفاده از رابطه ذیل تعیین شد (Turner, 1981; Boussadia *et al.*, 2008):

$$RWC = [(W_f - W_d) / (W_t - W_d)] \times 100$$

تعیین گیاهان نشان‌دهنده‌ علائم سوختگی برگ

برآورد این شاخص به صورت شمارش دانهال‌های مبتلا به سوختگی حاشیه‌ای برگ و تعیین درصد آن‌ها انجام شد.

محتوای یون‌های سدیم و کلر برگ

بدین منظور ابتدا عصاره نمونه‌های برگ هر دانهال پس از طی مراحل شست و شو با آب مقطر، تحمل دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت، پودری کردن، اضافه کردن ۲/۵ میلی‌لیتر مخلوط اسید سالسیلیک با اسید سولفوریک، افزودن آب اکسیژنه و حرارت‌دهی مجدد تهیه شد و مقدار سدیم هر نمونه با استفاده از فلایم فتومتر (مدل Corning-410 ساخت شرکت Sherwood انگلستان) تعیین شد. برای سنجش کلر نیز مراحل اضافه کردن ۲۵ میلی‌لیتر آب مقطر به نمونه‌های ۰/۵ گرمی، همزنی و تصفیه انجام و محتوای کلر هر نمونه با استفاده از دستگاه کلرید متر (مدل Jenway-pclm3 ساخت شرکت Keison انگلستان) تعیین شد.

آب انباشته می‌شوند و به تدریج با گذشت زمان افزایش می‌یابند. بنابراین غلظت نمک در برگ‌های بالغ در هر زمان بسیار بیشتر از برگ‌های جوان است. این موضوع شروع علائم سوختگی حاشیه‌ای در برگ‌های بالغ دانهال‌های بادام را توجیه می‌کند. بررسی تغییرات مورفولوژیکی نیز نشان داد که با افزایش غلظت نمک کلرید سدیم به تدریج نشانه‌های سوختگی حاشیه‌ای سه هفته پس از پایان تیمارهای شوری ابتدا در برگ‌های بالغ ژنوتیپ‌های بیمار شده با ۱۰۰ میلی‌مول در لیتر و سپس ۷۵ و حتی ۲۵ میلی‌مول در لیتر با گذشت زمان ظاهر شد. این نشانه‌ها در تیمار ۱۰۰ میلی‌مول در لیتر به حدی بود که تقریباً باعث سوختگی شدید برگ‌های اغلب ژنوتیپ‌ها تا پایان هفته نهم و در نتیجه حذف این سطح نمک از ردیف تیمارها شد. تطبیق مشاهدات مورفولوژیکی (شکل ۱) و نتایج جدول ۲ مشخص کرد که میانگین آستانه بروز نشانه‌های سوختگی در ژنوتیپ‌های تحت آزمایش با انباشت حداقل ۹ تا ۱۱ میلی‌گرم سدیم در هر گرم ماده خشک برگ مرتبط بود.

این یافته با گزارش کاراکاس و همکاران (Karakas *et al.*, 2000) مبنی بر ظهور نشانه‌های سوختگی برگ هلو در غلظت ۴ تا ۶ میلی‌گرم در هر گرم ماده خشک برگ و گزارش حسن و العظیم (Hassan and El-Azayem, 1990) در معرفی حساسیت بالای گونه هلو نسبت به بادام

در این فرمول (P_{net}) میزان تثبیت خالص کربن و (P_{max}) حداکثر تثبیت خالص کربن (با فرض فقدان محدودیت روزنه‌ای در محدوده PAR بیشتر از $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) هستند.

وزن خشک برگ

این صفت به عنوان آخرین شاخص با توزین کل برگ‌های هر دانهال پس از جداسازی، شستشو، حذف رطوبت سطحی و تحمل ۴۸ ساعت دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد تعیین شد. آزمایش انجام شده در قالب طرح آماری کاملاً تصادفی (CRD) با پنج تیمار شوری شامل صفر، ۲۵، ۵۰، ۷۵ و ۱۰۰ میلی‌مول بر لیتر کلرید سدیم (به ترتیب معادل ۲/۹، ۵/۶، ۸/۴، ۱۰/۶ و ۱۲/۸ دسی‌زیمنس بر متر) در سه تکرار بود و در هر کرت ۱۵ دانهال (در هر گلدان یک دانهال) در نظر گرفته شد. تجزیه داده‌های حاصل از اندازه‌گیری صفات با نرم‌افزار SPSS و مقایسه میانگین‌ها با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ انجام شد. برای رسم نمودارها نیز از نرم‌افزار EXCEL استفاده شد.

نتایج و بحث

ویژگی‌های عمومی خاک استفاده شده در آزمایش در جدول ۱ نشان داده شده است. بنا به ضعف ذاتی گلیکوفیت‌ها در مدیریت تنش شوری، همواره بخشی از سدیم موجود در محلول خاک وارد ریشه می‌شود. املاح منتقل شده از جریان تعرق به برگ‌ها، در اثر تبخیر

جدول ۱- ویژگی‌های عمومی خاک مورد استفاده در آزمایش
Table 1. General characteristics of experimental soil

EC. (dS.m ⁻¹)	pH	مواد خنثی شونده C.C.E (%)	مواد آلی O.C. (%)	S.A.R	نیتروژن N (%)	فسفر P (ppm)	پتاسیم K (ppm)	شن Sand (%)	سیلت Silt (%)	رس Clay (%)
2.9	7.72	3.25	0.97	1.7	0.08	75	663	80	8	12

جدول ۲- مقایسه میانگین صفات فیزیولوژیکی ژنوتیپ‌های بادام در غلظت‌های مختلف کلرید سدیم
Table 2. Mean comparison of physiological traits of almond genotypes in different NaCl concentrations

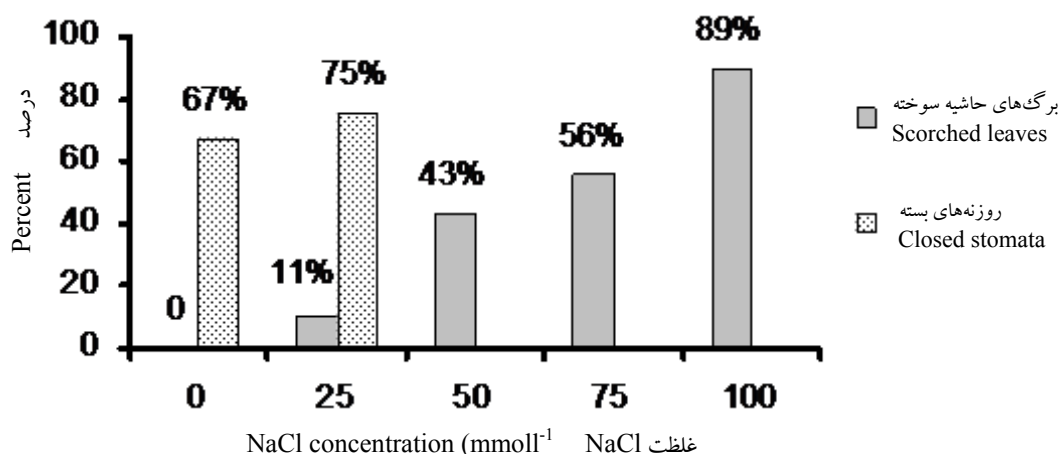
Traits	صفات	غلظت کلرید سدیم (mmol.l ⁻¹) NaCl concentration			
		0	25	50	75
Leaf temperature (°C)	دمای برگ	28.2 ± 1.7 ns	29.2 ± 1.3 ns	29.9 ± 1.8 ns	29.1 ± 1.2 ns
Chlorophyll index	شاخص کلروفیل	50.0 ± 2.8 a	41.9 ± 2.6 b	36.9 ± 3.1 c	30.3 ± 1.3 d
Leaf dry weight (g)	وزن خشک برگ	8.3 ± 0.39 a	7.7 ± 0.27 a	5.3 ± 0.77 b	5.0 ± 0.16 b
Relative water content (%)	محتوای آب نسبی	77.8 ± 1.43 a	68.2 ± 2.4 b	60.5 ± 2.1 c	58.1 ± 2.6 c
Na ⁺ content (mg.g ⁻¹ DW)	محتوای سدیم	8.6 ± 0.70 a	11.2 ± 1.55 ab	13.4 ± 2.45 bc	16.4 ± 2.29 c
Cl ⁻ content (mg.g ⁻¹ DW)	محتوای کلر	12.3 ± 2.65 a	19.2 ± 2.10 b	23.7 ± 2.17 c	28.1 ± 3.20 c

میانگین‌های نشان داده شده با حروف مشابه در هر ردیف فاقد اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ آزمون چند دامنه‌ای دانکن هستند.

Means with similar letters in each row are not significantly different at 5% probability level in Duncan's multiple ranges test.

The means have been presented with standard deviation.

میانگین‌ها با انحراف استاندارد ارایه شده‌اند.



شکل ۱- درصد روزنه‌های بسته و سوختگی حاشیه برگ ژنوتیپ‌های های بادام در غلظت‌های مختلف NaCl

Fig. 1. The percent of closed stomata and marginal scorch symptoms in leaves of almond genotypes in different NaCl concentrations

به نظر می‌رسد بیش از آن که مقدار سدیم برگ اهمیت داشته باشد، محل تجمع یون‌های سدیم حایز اهمیت است. بنابراین اگرچه محتوای سدیم برگ ژنوتیپی ممکن است بالا باشد ولی قابلیت آن ژنوتیپ در حفظ یون‌های سدیم در فضای آپوپلاستی یا مهم‌تر از آن، جایدهی آن‌ها در واکوئل‌ها می‌تواند عامل مهمی در تحمل پیامدهای تنش شوری به شمار آید.

افزایش غلظت نمک زمینه ساز بروز اختلالات متعددی در گیاهان است که از مهم‌ترین آن‌ها می‌توان به کاهش محتوای نسبی آب و شاخص کلروفیل اشاره کرد. مقایسه میانگین‌های این دو صفت روند کاهش می‌یابد (جدول ۲). این یافته‌ها با گزارش ماسای و همکاران (Massai et al., 2004) در مورد صفت محتوای نسبی آب و گزارش

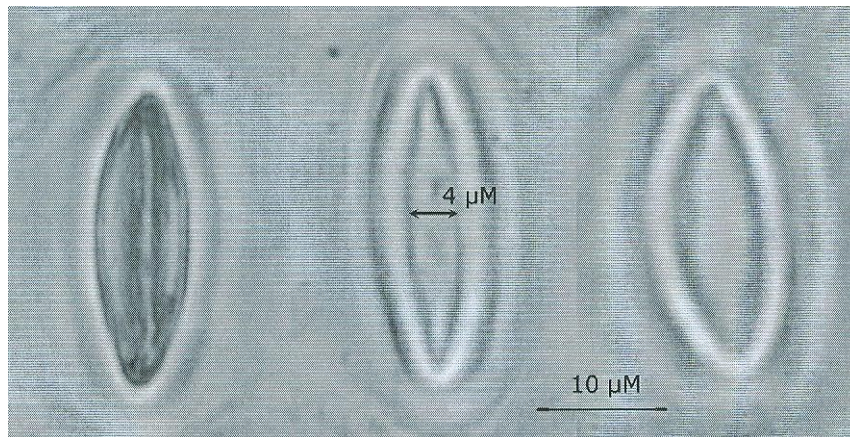
همخوانی داشت. شدت ظهور این علائم به عنوان اندیکاتوری برای شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به شوری قابل استفاده است.

هرچند اطلاعات درباره سهم تأثیر یون‌های کلر در بروز این پدیده و یا دیگر پاسخ‌های محیطی گیاهان به اندازه سدیم نیست، گزارش‌هایی مبنی بر اثر سمی این عنصر در درختان میوه در صورت تولید نسبت افراطی Cl^-/NO_3^- در دست است (Grattan and Grieve, 1999). مقایسه میانگین‌های سطوح نمک نشان داد که محتوای سدیم و کلر دانه‌های بادام به موازات افزایش مقدار نمک با الگوی مشابه و معنی‌دار افزایش می‌یابد (جدول ۲).

باید در نظر داشت که مشاهده محتوای بالای سدیم در یک ژنوتیپ دلیل کافی برای احراز حساسیت بالای آن نسبت به شوری نخواهد بود.

سدیم و معاوضه آن‌ها با کلسیم غشایی اتفاق افتاده است. در شرایط تنش‌های دهیدراتیو کاهش پتانسیل آب برگ (Ψ_w) اگر چه به عنوان اولین سیگنال برای بستن روزنه‌ها و کاهش اتلاف آب عمل می‌کند ولی کاهش هدایت روزنه‌ای (g_s) را به عنوان یک پیامد منفی به دنبال دارد. نتایج به دست آمده از این آزمایش نشان داد که شوری ۲۵ میلی‌مول بر لیتر قادر است با تنگ تر کردن منفذ سلول‌های روزنه به کمتر از ۴ میکرون (شکل ۲) موجب بسته شدن معنی‌دار آن‌ها شود (شکل ۱). همچنین این صفت شاخص مناسبی برای ارزیابی تحمل به شوری گزارش شده است (Perera *et al.*, 1994).

رنجبر و همکاران (Ranjbar *et al.*, 2005) در مورد شاخص کلروفیل همخوانی داشت. در آزمایش انجام شده که هدف آن بررسی دقیق اثر کلرید سدیم بود، با حفظ رطوبت بستر خاک در محدوده ۸۰ درصدی ظرفیت مزرعه‌ای از بروز تنش خشکی و تداخل اثر احتمالی آن با شوری ممانعت شد، به همین دلیل محتوای آب نسبی از ۷۷٪ (در شاهد) به کمتر از ۵۷٪ (در تیمار شوری ۷۵ میلی‌مول بر لیتر) کاهش نیافت. از آنجایی که این مقدار کاهش برای صدمه به غشاهای سلولی کافی نیست (Kafi *et al.*, 2010) احتمالاً تخریب غشاها و متعاقباً مرگ سلولی در برگ دانه‌های بادام (نکروزگی حاشیه‌ای) در اثر سمیت یون‌های



شکل ۲- وضعیت گشودگی روزنه‌های بادام ($\times 400$)
Fig. 2. Opening status of almond stomata ($\times 400$)

افزایش تعداد روزنه‌های بسته دمای برگ به عنوان جایگاه اصلی واکنش‌های متابولیکی بالا رود ولی نتایج نشان داد اگر چه دمای برگ

بنا به تاثیرپذیری دمای عمومی گیاه از حرکات روزنه‌ای و جریان تعرق (Kafi *et al.*, 2010)، انتظار بر این بود که با

نمی‌شود و در هر حال مقداری از اکسیژن تولید شده در فتوسنتز با بخشی از گاز کربنیک تولید شده در تنفس داخل بافت برگ معاوضه می‌شود (Gasimov, 2008) ولی به نظر می‌رسد گیاهان توانمند در بازنگهداری روزنه‌ها در شرایط شور به دلیل برقراری تبادلات گازی و به رغم هدردهی زیاد آب، بر گیاهان فاقد این توانایی ارجحیت دارند.

محاسبه شاخص محدودیت روزنه‌ای - متابولیکی (S_L) نشان داد که بیشترین مقدار کاهش تثبیت کربن در غلظت نمک ۲۵ میلی‌مول بر لیتر اتفاق می‌افتد (جدول ۳). به طور منطقی وقتی اغلب روزنه‌ها بسته‌اند، کاهش میزان فتوسنتز که در نتیجه افزایش محدودیت روزنه‌ای - متابولیکی ایجاد می‌شود، کاهش تقاضای گاز کربنیک و در نتیجه افزایش غلظت داخلی آن را در پی دارد. نتایج به دست آمده نیز نشان داد که مطابق این فرضیه و به موازات افزایش غلظت نمک، کاهش میزان فتوسنتز و افزایش محدودیت روزنه‌ای - متابولیکی بر غلظت گاز کربنیک داخلی (C_i) افزوده می‌شود (جدول ۳). با این حال این نتیجه با یافته روحی و همکاران (Rouhi *et al.*, 2007) در مورد ژنوتیپ‌های بادام تحت استرس خشکی مطابقت نداشت.

کاهش کارایی فتوسنتز در دانهال‌های بادام نهایتاً با کاهش معنی‌دار تولید ماده خشک برگ تظاهر یافت (جدول‌های ۲ و ۳). بررسی این صفت در مطالعات شوری به دلیل همبستگی

دانهال‌های بادام تحت تیمار شوری ۵۰ میلی‌مول بر لیتر نزدیک به ۲ درجه نسبت به شاهد افزایش می‌یابد (جدول ۲) ولی در تیمار ۷۵ میلی‌مول بر لیتر روند نزولی به خود می‌گیرد که احتمالاً با تخریب کلروفیل (جدول ۲) و سایر رنگدانه‌ها و در نتیجه کاهش جذب تشعشعات خورشیدی و بازتاب اغلب آن‌ها در ارتباط است.

تنش شوری اثر گسترده و پیچیده‌تری نسبت به تنش خشکی دارد. زیرا در شرایط شور گیاهان ابتدا تنش آب و سپس با گذشت زمان تنش یونی را تجربه می‌کنند. دهیدراته شدن تدریجی سلول‌ها و انباشت سدیم منجر به غیرفعال شدن آنزیم‌ها و اختلال در فرآیندهای متابولیکی و فتوسنتزی می‌شود (Sudhir and Murthy, 2004).

نتایج به دست آمده در رابطه با عملکرد فتوسنتزی دانهال‌های آزمایشی نشان داد که سطوح نمک به کار رفته تاثیر معنی‌دار در روند افزایشی پارامترهای غلظت گاز کربنیک درون بافتی (C_i) و محدودیت روزنه‌ای - متابولیکی (S_L) و روند کاهشی پارامترهای میزان تثبیت کربن (P_n)، شدت تعرق (E) و هدایت روزنه‌ای (g_s) آن‌ها دارد (جدول ۳). روند تبادلات گازی دانهال‌های بادام در سطوح بالای نمک کندتر شد که با الگوی بسته شدن روزنه‌ها (شکل ۱)، کاهش شدت تعرق و افزایش غلظت گاز کربنیک درون بافتی مطابقت دارد (جدول ۳).

اگر چه بسته شدن اغلب روزنه‌ها سبب توقف کامل فرآیندهای فتوسنتز و تنفس

جدول ۳- مقایسه میانگین پارامترهای فتوسنتزی ژنوتیپ‌های بادام در غلظت‌های مختلف NaCl

Table 3. Mean comparison of photosynthetic parameters of almond genotypes in different NaCl concentrations

Traits	صفات	غلظت کلرید سدیم (mmol.l ⁻¹) NaCl concentration			
		0	25	50	75
P_n (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	تثبیت خالص کربن	11.81 ± 0.82 a	5.76 ± 0.79 b	4.29 ± 0.47 c	3.49 ± 0.55 c
g_s (mol.m ⁻² .s ⁻¹)	هدایت روزنه‌ای	0.29 ± 0.04 a	0.14 ± 0.03 b	0.08 ± 0.01 c	0.08 ± 0.01 c
E (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	شدت تعرق	4.27 ± 0.51 a	4.18 ± 0.33 a	3.24 ± 0.62 b	3.32 ± 0.75 b
C_i (μmol.mol ⁻¹)	غلظت CO ₂ داخلی	246.00 ± 15.400 a	281.00 ± 24.60 b	299.00 ± 6.10 b	302.00 ± 12.00 b
S_L (%)	محدودیت تثبیت کربن	22.100 ± 5.300 a	61.60 ± 5.40 b	72.10 ± 3.80 c	77.20 ± 3.90 c

میانگین‌های نشان داده شده با حروف مشابه در هر ردیف فاقد اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ آزمون چند دامنه‌ای دانکن هستند.

Means with similar letters in each row are not significantly different at 5% probability level in Duncan's multiple ranges test.

The means have been presented with standard deviation.

میانگین‌ها با انحراف استاندارد ارایه شده‌اند.

۵/۶ دسی‌زیمنس بر متر) یا اندکی فراتر از آن است. همچنین معین شد صفت مورفولوژیکی سوختگی حاشیه برگ‌ها و صفات فیزیولوژیکی شاخص کلروفیل و محتوای آب نسبی برگ در صورت استفاده همزمان از مزیت ارزیابی موثر در غربالگری ژنوتیپ‌ها برخوردارند و ضمن سرعت عمل بالا و هزینه کم قادرند کمک شایانی به گزینش مقدماتی ژنوتیپ‌های متحمل بادام از داخل جمعیت وسیع موجود در مناطق کنند. از آن جایی که به طور معمول ترکیبی از انواع نمک‌ها با اثر سمی و آسیب به مراتب کمتر از کلرید سدیم مسئول شوری طبیعی خاک هستند، دستیابی به ژنوتیپ‌هایی با آستانه تحمل فراتر از این قابل انتظار است. همچنین در ارابه‌الگوی کشت بادام به زمین‌های شور با غالبیت نمک کلرید سدیم کاهش معنی‌دار شاخص تثبیت کربن و به تبع آن کاهش احتمالی عملکرد باردهی در توجیه اقتصادی باغات احداثی بایستی مورد توجه قرار گیرد.

بالای آن با عملکرد باردهی گیاه در زمان بلوغ، حایز اهمیت ویژه‌ای است (Munns, 2009). بدین ترتیب می‌توان دریافت که ژنوتیپ‌های ناتوان از تولید ماده خشک کافی در شرایط شور در مقطع بلوغ نیز با کاهش باردهی مواجه خواهند بود. مطابق نتایج جدول ۲ اغلب دانه‌های بادام تا سطح ۲۵ میلی‌مول بر لیتر نمک قدرت ماده‌سازی را حفظ کردند ولی در سطوح بالای نمک این توانایی به شدت کاهش یافت که با الگوی کاهش تثبیت کربن (جدول ۳) همخوانی قابل توجهی داشت. باید اشاره کرد که بخشی از کربن تثبیت شده به ساخت متابولیت‌های سازگار تنظیم‌کننده فشار اسمزی اختصاص می‌یابد که این نیز بر روند ساخت بافت‌ها و اعضای گیاهی تاثیر منفی می‌گذارد (Ashraf and Harris, 2004).

نتایج به دست آمده در مجموع نشان دادند که آستانه تحمل جمعیت آزمایشی بادام به شوری کلرید سدیم در طول یک فصل کامل زراعی ۲۵ میلی‌مول در لیتر (تقریباً برابر

References

- Agastian, P., Kingsley, S. J., and Vivekanandan, M. 2000. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica* 38: 287-290.
- Ashraf, M., and Harris, P. J. C. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science* 166: 3-16.

- Boussadia, O., Ben Mariem, F., Mechri, B., Boussetta, W., Braham, M., and Ben El Hadj, S. 2008.** Response to drought of two olive tree cultivars (cvs Koroneki and Meski). *Scientia Horticulturae* 116: 388-393.
- Downton, W. J. S., Loveys, B. R., and Grant, W. J. R. 1990.** Salinity effects on the stomatal behavior of grapevine. *New Phytologist* 116: 499-503.
- El-Azab, E. M., El-Kobbia, A. M., and El-Khayat, H. M. 1998.** Effects of three sodium salts on vegetative growth and mineral composition of stone fruit rootstock seedlings. *Alexandria Journal of Agricultural Research* 43 (3): 219-229.
- Farquhar, G. D., and Sharkey, T. D. 1982.** Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317-346.
- Gasimov, N. A. 2008.** Plant physiology. Baku State University Publications, Baku, Azerbaijan Republic. 483 pp. (in Turkish).
- Grattan, S. R., and Grieve, C. M. 1999.** Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. *Scientia Horticulturae* 78: 127-157.
- Hassan, M. M., and El-Azayem, A. I. A. 1990.** Differences in salt tolerance of some fruit species. *Egyptian Journal of Horticulture* 17 (1): 1-8.
- Holevas, C. D., Stylianides, D. C., and Michaelides, Z. 1985.** Nutrient element variability in the leaves of almond trees in relation to variety, rootstock and the vegetative part of tree. *Options Mediterranean* 1: 111-120.
- Kafi, M., Borzooe, A., and Salehi, M. 2010.** Physiology of Environmental Stresses in Plants. Mashhad University Publications, Mashhad, Iran. 502 pp. (in Persian).
- Karakas B., Bianco, R. L., and Rieger, M. 2000.** Association of marginal leaf scorch with sodium accumulation in salt-stressed peach. *HortScience* 35(1): 83-84.
- Lambers, H., Chapin, F. S., and Pons, T. L. 1998.** Plant Physiological Ecology. Springer, Berlin, Germany. 540 pp.
- Marcelis, L. F. M., and van Hooijdonk, J. 1999.** Effect of salinity on growth, water use and nutrient use in radish (*Raphanus sativus* L.). *Plant and Soil* 215: 57-64.
- Massai, R., Remorni D., and Tattini, M. 2004.** Gas exchange, water relations and osmotic adjustment in two scion/rootstock combinations of *Prunus* under various salinity concentrations. *Plant and Soil* 259: 153-162.
- Munns, R. 2002.** Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25: 239-250.

- Munns, R. 2009.** Strategies for crop improvement in saline soils. pp. 237. In: Ashraf, M., Ozturk, M., and Athar, H. R. (eds.) Salinity and Water Stress. Springer Science + Business Media B.V. Germany.
- Noitsakis, B., Dimassi, K., Therios, I., and Chartzoulakis, K. S. 1997.** Effects of NaCl induced salinity on growth, chemical composition and water relations of two almond (*Prunus amygdalus* B.) cultivars and the hybrid GF677 (*P. amygdalus* × *P. persica*). Acta Horticulturae 449: 641-648.
- Perera, L. K. R., Mansfield, T. A., and Malloch, A. J. C. 1994.** Stomatal response to sodium ions in *Aster tripoliz*: a new hypothesis to explain salinity regulation in above ground tissues. Plant, Cell & Environment 17: 335-340.
- Rahmani, A., Daneshvar, H. A., and Sardabi, H. 2003.** Effect of salinity on growth of two wild almond species and two genotypes of the cultivated almond species. Iranian Journal of Forest and Poplar Resaerch 11(1): 1-8 (in Persian).
- Rahnemoun, H., Gasimov, N. A., and Shekari, F. 2011.** Preliminary testing of the resistance of almond (*Prunus amygdalus*) genotypes to salinity. News of Baku University, Series of Natural Sciences 1: 100-106 (in Turkish).
- Ranjbar, A., Lemeur, R., and Damme, P. 2005.** Ecophysiological characteristics of two pistachio species (*Pistacia khinjuk* and *P. mutica*) in response to salinity. Acta Horticulturae 721: 179-187.
- Ranjbarfardoei, A., Samson, R., and Vandamme, P. 2006.** Chlorophyll fluorescence performance of sweet almond (*Prunus dulcis* Mill.) in response to salinity stress induced by NaCl. Photosynthetica 44: 513-522.
- Rouhi, V. R., Samson, R., Lemeur, R., and Van Damme, P. 2007.** Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. Environmental and Experimental Botany 59: 117-129.
- Shibli, R. A., Shatnawi, M. A., and Swaidat, I. Q. 2003.** Growth, osmotic adjustment and nutrient acquisition of bitter almond under induced sodium chloride salinity *in vitro*. Communications in Soil Science and Plant Analysis 34: 13-14.
- Sudhir, P., and Murthy, S. D. S. 2004.** Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. Photosynthetica 48: 481-486.
- Turner, N. C. 1981.** Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. Plant and Soil 58: 339-366.