

**اثر تنش شوری بر روابط آبی، تنظیم اسمزی، تسهیم و پراکنش یون‌های سدیم و پتاسیم در
[] های دو ژنوتیپ برنج**

Effect of salinity stress on water status, osmotic adjustment, and sodium and potassium compartmentations and distributions in seedlings of two rice genotypes

ایمان نعمتی، فواد مرادی، محمد علی اسماعیلی و سمیه زاده

چکیدہ

نعمتی، ا.ف. مرادی، م.ع. اسماعیلی و س. قلی زاده. اثر تنش شوری بر روابط آبی، تنظیم اسمزی، تسهیم و پراکنش یون‌های سدیم در *[[[...]]]* های دو ژنوتیپ برنج. *مجله علوم زراعی ایران*. ۵۵(۵): ۵۵۵-۵۶۵.

به منظور بررسی اثر تنش شوری بر تسهیم، توزیع یون‌های سدیم و پتاسیم و میزان تنظیم اسمزی در ارقام حساس (IR29) و غیرحساس (IR651) به شوری برنج، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در پژوهشکده بیوتکنولوژی کرج در سال ۱۳۹۹ اجرا شد. بذره‌های ارقام متحمل و حساس به شوری در محیط کشت یوشیدا رشد داده شد و پس از توسعه کامل ششمین برگ، با دو غلظت ۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار کلرور سدیم تیمار شدند. [۱] گیری از ریشه، غلاف برگ و برگ‌های ۱ و ۲ به تفکیک، در زمان‌های ۰، ۱، ۲، ۳، ۴، ۵، ۶، ۷، ۸، ۹، ۱۰، ۱۲، ۱۴، ۱۶، ۱۸، ۲۰، ۲۲، ۲۴، ۲۶، ۲۸، ۳۰، ۳۲، ۳۴، ۳۶، ۳۸، ۴۰، ۴۲، ۴۴، ۴۶، ۴۸، ۵۰، ۵۲، ۵۴، ۵۶، ۵۸، ۶۰، ۶۲، ۶۴، ۶۶، ۶۸، ۷۰، ۷۲، ۷۴، ۷۶، ۷۸، ۸۰، ۸۲، ۸۴، ۸۶، ۸۸، ۹۰، ۹۲، ۹۴، ۹۶، ۹۸، ۱۰۰ ساعت پس از اعمال تنش صورت گرفت و مولفه‌هایی نظیر ماده خشک هر جزء، میزان سدیم و پتاسیم آنها اندازه‌گیری شد. [۲] های دیگری نظیر میزان آب نسی، پتانسیل کل آب، پتانسیل اسمزی، تنظیم اسمزی، قند کل، کلسیم، کرب و منیزیم نیز تا زمان بروز علائم تنش در برگ ششم رقم حساس (۱۰۰ ساعت پس از اعمال تنش) و فقط در برگ ششم اندازه‌گیری شدند. نتایج نشان داد که تنش شوری باعث کاهش بیشتر وزن خشک کل در ژنوتیپ حساس IR29 نسبت به ژنوتیپ غیرحساس IR651 [۳] شد. تنش شوری تأثیری بر وزن خشک برگ [۴] ای پیر تو نداشت؛ ولی سبب کاهش وزن خشک برگ ششم و ریشه در هر دو ژنوتیپ گردید. ژنوتیپ متحمل توانست سدیم را در برگ‌های پیر خود تسهیم نموده و از تجمع زیاد آن در برگ‌های جوان‌تر اجتناب نماید. تنش شوری باعث کاهش میزان غلظت پتاسیم در غلاف برگ و ریشه هر دو ژنوتیپ شد؛ ولی تأثیری بر غلظت آن در برگ [۵] غیر از برگ ششم نداشت. تنش شوری باعث کاهش معنی‌دار پتانسیل اسمزی، پتانسیل کل آب و محتوای آب [۶] (RWC) در برگ ششم هر دو ژنوتیپ نیز شد. با این حال تنظیم اسمزی در ژنوتیپ متحمل بیش از ژنوتیپ حساس (۱۰۰ میلی‌مولار و ۱۰۰ MPa) بود. علاوه بر آن تنش شوری سبب افزایش معنی‌دار در غلظت، کرب و قندهای محلول کل و کاهش غلظت، کلسیم و منیزیم در برگ ششم ژنوتیپ‌های مورد مطالعه شد. این نتایج نشان داد که ژنوتیپ IR651 دارای سازوکارهای کاهش سرعت انتقال سدیم به برگ‌های جوان و تسهیم بیشتر سدیم در برگ‌های پیر گیاه می‌باشد، و بدین وسیله نه تنها از بروز خسارت در برگ‌های جوان، فرصت کافی برای بروز سایر سازوکارهای تحمل به شوری در گیاه را فراهم می‌آورد. بنابراین به نظر می‌رسد که [۷] توان از نحوه تسهیم سدیم در برگ‌ها و میزان تنظیم اسمزی، برای شناسایی لاین‌های متحمل به تنش شوری در برنامه‌های [۸] نژادی برنج استفاده نمود.

واژه های کلیدی: تنش شوری، تنظیم اسمزی، روابط آبی، [] های محلول

تاریخ در: ۰۰/۰۰/۰۰۰۰

□-ایمان نعمت، مری، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد خرمشهر

□- استاد یار پڑوہشکده سو تکنولوژی کشاورزی (مکاتہ کنندہ)

□-استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه مازندران

□- مریم، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد خرمشهر

چکیده

نمک موجود در محلول خاک یکی از مهم‌ترین عوامل کاهش دهنده عملکرد گیاهان زراعی، به خصوص در مناطق خشک و نیمه‌خشک دنیا است. در حدود ۱۰ درصد از کل زمین‌های زراعی و نیمی از زمین‌های تحت آبیاری دنیا، تحت تاثیر شوری قرار گرفته است (Husain et al., 2004). جعفری (Jafari, 2000) معتقد است که سطح اراضی تحت تاثیر شوری در ایران ۱۰/۱۰ میلیون هکتار بوده که حدود ۱۰/۱۰ درصد از کل مساحت ایران را شامل می‌شود، اما مطالعات دقیق‌تر نشان می‌دهد که این مقدار بیشتر بوده و حدود ۱۰/۱۰ میلیون هکتار از اراضی ایران به شدت‌های متفاوت تحت تاثیر خاک‌های شور و قلیایی هستند (Rezvani and Koocheki, 2001). شوری تاثیر منفی بر گیاهان زراعی داشته و باعث بروز تنش اسمزی، سمیت یونی و اختلال در تعادل یونی می‌شود (Munns, et al., 2006). به طور کلی یک رابطه منفی بین غلظت سدیم در اندام هوایی گیاه و میزان رشد گیاهان وجود دارد، اما به دلیل وجود سازوکارهای مختلف موثر بر تجمع سدیم در اندام‌های هوایی گیاهان، این رابطه در تمام گونه‌های گیاهی یکسان نیست (Tester and Davenport, 2003). در گیاه نیز همواره به عنوان یک عامل مهم جهت تعیین میزان تحمل گیاه به شوری مورد استفاده قرار می‌گیرد (Song et al., 2006). مرادی و همکاران (Moradi et al., 2003) نشان دادند که تفاوت‌های ژنتیکی معنی‌داری بین ارقام و لاین‌های برنج از نظر تجمع سدیم و پتاسیم در اندام‌های مختلف گیاه وجود دارد. مرادی و اسماعیل (Moradi and Ismail, 2007) نشان دادند که برای ایجاد تحمل به تنش شوری در برنج، سازوکارهای فیزیولوژیکی متفاوتی از جمله نمک در اندام‌های ساختاری، واکنش سریعتر

روزنه به تنش شوری و تحمل به تنش اکسیداتیو بطور همزمان در یک لاین باید وجود داشته باشد.

انباشته شدن مواد محلول در پاسخ به تنش ناشی از نمک، در حقیقت واکنشی است که در قبال تنش آب ناشی از اختلاف موجود در پتانسیل‌های آب گیاه و محلول خاک بروز می‌کند (Hekmatshoar, 1993). تنظیم اسمزی از طریق تجمع یون‌ها بسیار سریعتر از ساختن محلول‌های سازگار صورت می‌گیرد (Lew, 1996). بنابراین در طول تنظیم اسمزی، گیاهان مقادیر بالایی از انرژی متابولیکی خود را صرف جذب و انتقال یون‌ها در درون سلول و ساختن محلول‌های سازگار می‌کنند. از این رو این فرآیند برای بقای گیاه در شرایط شور و یا خشک ضروری می‌باشد (Lacerda et al., 2003).

هدف از این مطالعه یافتن رابطه بین تسهیم سدیم و پتاسیم در اندام‌های مختلف گیاهچه برنج و همچنین نحوه تجمع محلول‌های سازگار و تنظیم اسمزی در جوان‌ترین برگ گیاهچه‌های جوان برنج، در زمان بروز تنش شوری بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال ۱۳۹۳-۱۳۹۴ در گلخانه پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی (ABRII) صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با دو ژنوتیپ حساس (IR29) و متحمل (IR651) در دو سطح شوری و چهار تکرار انجام گرفت. طرح آزمایشی برای مقایسه‌های که فقط یک بار اندازه‌گیری شدند (مانند وزن خشک اندام) به صورت ساده (طرح فاکتوریل دو عاملی) و برای مؤلفه‌هایی که در چند زمان اندازه‌گیری شدند (میزان سدیم و پتاسیم)، عوامل زمان و اندام برداشت شده نیز به عنوان منبع تغییرات جدید به تجزیه واریانس وارد و به صورت

ششم اندازه گیری شد. کلیه اجزای مربوط به روابط آبی در برگ

ششم اندازه گیری شد. کلیه اجزای مربوط به روابط آبی در برگ
 کلسیم و منیزیم با اسید سولفوریک ۱۰ درصد، آب
 اکسیژنه و پودر اسید سالیسیلیک انجام شد
 (Emmami, 1996). جذب کاتیون پتاسیم و سدیم با
 استفاده از دستگاه نشر شعاعی^۱ (مدل Corning-410)
 USA خوانده شد. به منظور سنجش غلظت کاتیون های
 کلسیم و منیزیم از دستگاه جذب اتمی^۲ مدل
 (Perkin Elmer 3110, USA) استفاده شد. برای
 اندازه گیری یون کلر، نمونه ها با استفاده از آب
 هضم شد و با دستگاه اندازه گیری یون
 (Methrom, Switzerland) غلظت یون کلر برآورد شد.
 به منظور سنجش قندهای محلول کل برگ از محلول
 درصد سولفات روی، محلول هیدروکسید باریوم
 نرمال و محلول فنل ۱ درصد بر اساس روش استیوارت
 (Stewart, 1989) انجام شد.

در این بررسی میزان RWC از رابطه زیر بدست آمد
 (Irigoyen et al., 1992).

معادله شماره ۱

$$\%RWC = [(Wf - Wd) / (Wt - Wd)] \times 100$$

 در این رابطه Wf وزن تازه برگ، Wt وزن
 تورژسانس برگ و Wd وزن خشک برگ می باشد.

پتانسیل آب برگ در ابتدای صبح قبل از طلوع کامل
 افتاب با استفاده از دستگاه بمب فشار مدل Laboratory
 Plant Water Status Console, Santa Barbara, USA
 اندازه گیری شد (Shifraw and Baker, 1996). از دستگاه
 اسموتر مدل Wescor- 5520, USA برای اندازه گیری
 پتانسیل اسمزی استفاده شد. با استفاده از فرمول وانت
 هوف مقدار پتانسیل اسمزی برگ محاسبه گردید
 (Martinez et al., 2004).

معادله شماره ۲

$$\Psi_s (MPa) = -MIRT$$

طرح فاکتوریل چهار عاملی مورد تجزیه و تحلیل
 قرار گرفتند. کشت گیاهان در این آزمایش در ظروف
 ۱۰ لیتری انجام شد. بطوری که بذور ابتدا در
 دمای ۲۵ درجه سانتی گراد جوانه دار شده، سپس به مدت
 سه روز در ظروف کاشت با آب مقطر قرار داده شدند
 تا بذور استقرار یابند. پس از این مدت، آب مقطر با
 محیط کشت یوشیدا جایگزین شد. محیط کشت یوشیدا
 ۱-۲ روز یکبار تعویض و pH محیط کشت هر روز
 صبح با استفاده از هیدروکسید پتاسیم و اسید
 کلریدریک ۱ نرمال در سطح ۰/۱ تنظیم شد. در طول
 اجرای آزمایش رطوبت نسبی محیط ۶۵± درصد،
 دمای گلخانه ۲۵±/۲۰ (روز/شب) درجه سانتیگراد و
 میزان نور گلخانه نیز با شدت ۱۵۰± میکرومول بر
 مترمربع بر ثانیه بود که در زمان کمبود نور با آنزان مورد
 نیاز توسط لامپ تنگستن تامین شد. در مرحله رشد
 رویشی، زمانی که برگ ششم گیاه کامل گردید (حدوداً
 ۱ هفته بعد از کاشت) شماره گذاری از پایین بوته انجام
 گردید. بطوری که پیرترین برگ شماره ۱ و جوان ۱۰
 برگ شماره ۱۱ در نظر گرفته شد. در این زمان، ۱۰
 های مورد مطالعه با دو سطح نمک کلرور سدیم، شامل
 صفر و ۱۰۰ میلی مولار تیمار گردیدند که نمک مذکور
 به همراه محلول غذایی به محیط ریشه اضافه شد.
 گیری ها برای ماده خشک اندام های مختلف و سدیم و
 پتاسیم در پنج مرحله شامل قبل از اعمال تیمار شوری
 (۰)، و ۱، ۲، ۳، ۴ و ۵ ساعت پس از اعمال
 تنش شوری و برای مولفه های تنظیم اسمزی در چهار
 (تا پیش از مرگ جوانترین برگ در رقم حساس
 IR29 ۱، ۲، ۳ و ۴ ساعت پس از اعمال تنش) صورت
 گرفت.

در تمامی مراحل، های تر بلافاصله با ازت مایع
 منجمد شده و به فریزر ۲۰- درجه منتقل شدند و سایر
 ها در دمای ۲۵ درجه سانتی گراد به مدت ۱ روز

در این معادله M مولاریته محلول، I ضریب یونیزاسیون، R ثابت عمومی گازها برابر با $8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ (MPa mol⁻¹ K⁻¹) دما بر حسب درجه کلوین ($^{\circ}\text{C} + 273.15$) باشد که در این صورت پتانسیل اسمزی Ψ_s بر حسب مگاپاسکال محاسبه می‌شود.

از اختلاف مقدار پتانسیل اسمزی برگ تحت تنش با برگ در شرایط کنترل، مقدار تنظیم اسمزی کل براساس رابطه زیر بدست آمد (Blum, 1989; Zang, 1999).

معادله شماره ۱

$$OA_{tot} = \Psi_{sc100} - \Psi_{ss100}$$
 در این معادله OA_{tot} مقدار تنظیم اسمزی کل، Ψ_{sc100} مقدار پتانسیل اسمزی گیاه در شرایط کنترل در صد درصد آماس، Ψ_{ss100} مقدار پتانسیل اسمزی گیاه تحت تنش در صد درصد آماس بوده است. جهت انجام محاسبات آماری از نرم‌افزارهای آماری SAS (Ver. 6.1) و به منظور نمایش روند تغییرات و رسم Ψ_{ss100} ها از صفحه گسترده Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

وزن خشک

تنش شوری سبب کاهش معنی‌دار ($P < 0.01$) در وزن خشک ریشه هر دو ژنوتیپ شد (شکل A و B) ولی ساعت پس از اعمال تنش کلرور سدیم، در شاهد تفاوت معنی‌داری بین دو ژنوتیپ از این نظر دیده نشد. در حالی که در تنش شوری، وزن خشک ریشه در ژنوتیپ IR651 حدود ۱۱ درصد بیش از ژنوتیپ IR29 بود. این آزمایش نشان داد که در تنش شوری، تفاوت بین دو ژنوتیپ و بین شاهد و تنش از نظر وزن خشک کل بوته تفاوت معنی‌دار ($P < 0.01$) وجود داشت. کاهش وزن خشک بوته در اثر شوری، در IR29 بیش از IR651 بود (شکل B و جدول ۱). تغییرات وزن خشک غلاف برگ دو ژنوتیپ، در تنش شوری متفاوت بود به طوری که در ژنوتیپ متحمل کاهش، و در ژنوتیپ حساس افزایش وزن خشک غلاف برگ مشاهده شد. ولی در

روشاهد، از این نظر تفاوتی بین دو ژنوتیپ دیده نشد (جدول ۱ و شکل C).

در تیمار شاهد، ساعت پس از آغاز اعمال تیمار، وزن خشک برگ ششم در ژنوتیپ حساس به طور معنی‌داری ($P < 0.01$ جدول ۱) بیش از ژنوتیپ متحمل بود (شکل A و B) در حالی که از نظر وزن خشک کل در همین تیمار، تفاوت معنی‌داری بین دو ژنوتیپ دیده نشد (شکل B). تنش شوری باعث کاهش وزن خشک برگ ششم، بیش از سایر برگ‌ها و کاهش در ژنوتیپ متحمل ۱۱ درصد و در ژنوتیپ حساس حدود ۱۱ درصد بود (شکل A و B). که تنش شوری تاثیر معنی‌داری بر وزن خشک برگ‌های شماره ۱ و ۲ (شکل B و C) نداشت، ماده خشک این برگ‌ها در بین ژنوتیپ‌ها تفاوت معنی‌داری با هم داشت (جدول ۱). دلیل این عدم تفاوت، عمدتاً زمان اعمال تنش در این مطالعه بود که پس از شکل‌گیری کامل این برگ‌ها انجام شد. براساس اظهار مونس و همکاران (Munns et al., 2002) زیست‌توده توسط گیاه، در تنش شوری در مقایسه با شرایط شاهد، با تحمل به شوری همبستگی دارد.

کاهش تولید ماده خشک گیاه در شرایط شوری به دلیل افزایش هزینه انرژی، کاهش کربن‌گیری و کاهش میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ می‌باشد (Moradi and Ismail, 2007). (Hasegawa et al., 2000) و (Munns, 2002) و (Neumann, 1997) نیز کاهش وزن خشک کل را در اثر تنش شوری گزارش کرده‌اند و اظهار داشته‌اند که دلیل این کاهش، به‌خاطر تلفیق اثرات تنش اسمزی، اثر Na^+ و تغییر غلظت عناصر غذایی ناشی از نمک موجود در محلول خاک بوده است. شاختمن و مونس (Schatchmann and Munns, 1992) اعلام کردند که میزان رشد برگ با غلظت یون سدیم در برگ رابطه منفی داشت.

جدول تجزیه واریانس نشان می‌دهد که اثر تمام

جدول ۱. تجزیه واریانس وزن خشک کل، ریشه، غلاف برگ و برگهای مختلف دو ژنوتیپ برنج

Table 1. Analysis of variance for total, roots, leaf sheaths and different leaves dry weight in two rice genotypes.

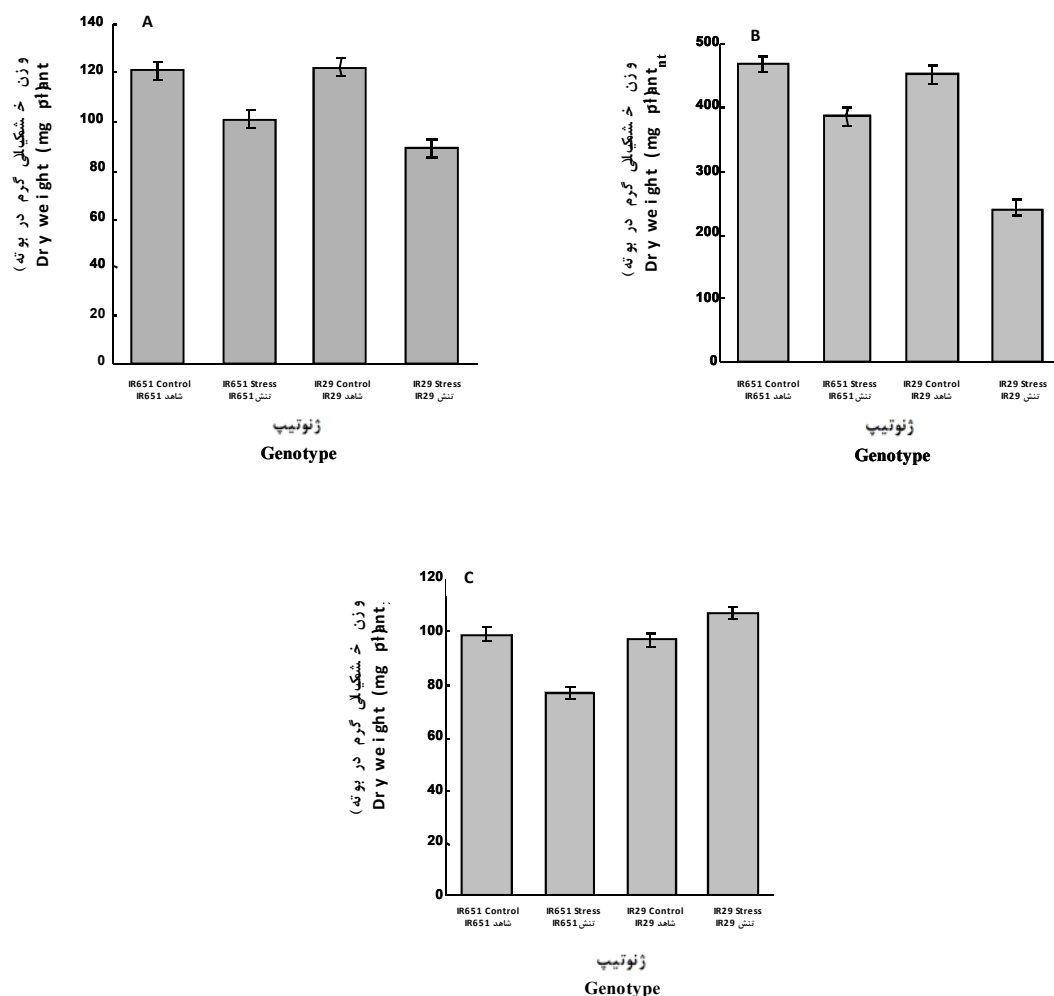
S.O.V.	منبع تغییرات	درجه آزادی (df)	میانگین مربعات Mean Squares						
			کل بوته Total dry matter	ریشه Root	غلاف برگ Leaf sheath	برگ سوم Leaf 3	برگ چهارم Leaf 4	برگ پنجم Leaf 5	برگ ششم Leaf 6
Genotype (G)	ژنوتیپ	1	25202**	625**	784**	4.2**	63.6**	4.6*	1.0 ^{ns}
Salinity (S)	شوری	1	84827**	1521**	144**	0.005 ^{ns}	0.002 ^{ns}	1.8 ^{ns}	361.0**
S × G	ژنوتیپ × شوری	1	15563**	1.0 ^{ns}	1024**	0.011 ^{ns}	0.003 ^{ns}	0.5 ^{ns}	121.0**
(Error)	خطا	12	62.7	13.1	8.3	0.1	1.8	0.6	3.2
C.V. (%)	درصد تغییرات		2	3.4	3	5.1	7.5	3.2	5.8

* و **: به ترتیب معنی دارد در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

ns: غیر معنی دار

ns: Non-Significant

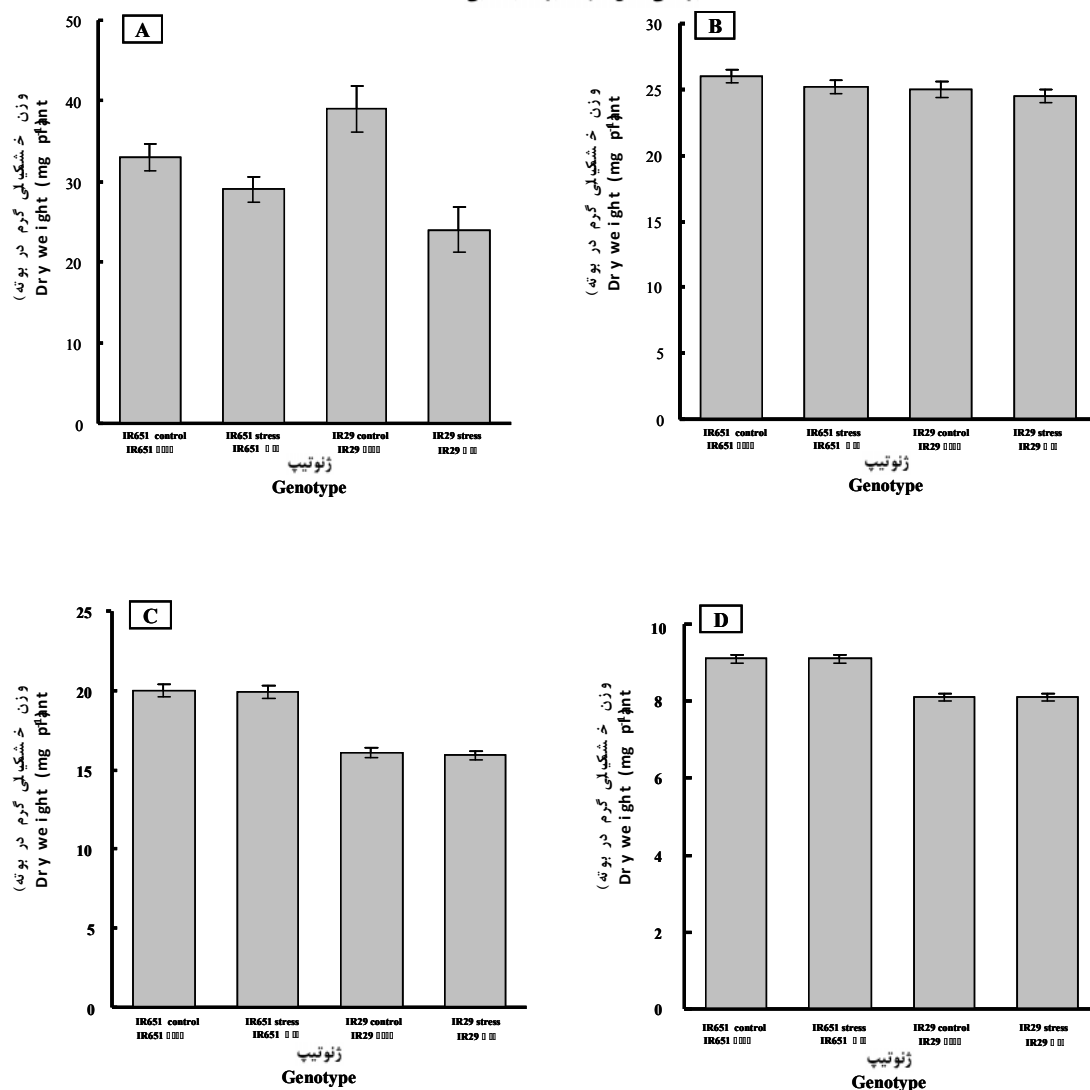


شکل ۱- اثر شوری (صفر و ۱۰۰ میلی مولار کلروئید سدیم) بر وزن خشک کل بوته (A) و وزن خشک غلاف برگ (B) و ریشه (C) دو رقم برنج (IR651 و IR29) در ۳۸۴ ساعت پس از اعمال تنش شوری. عمودی ± خطای استاندارد هستند.

Fig. 1. Effect of salinity (0 and 100 mM NaCl) on total (A), leaf sheath (B) and root (C) dry weight of two rice genotypes (IR651 and IR29) in 384 hours after salinization. Vertical bars indicate $\pm$ SE.

مول بر کیلوگرم وزن خشک بود. در حالی که در ژنوتیپ حساس IR29 میزان سدیم به ترتیب $0.000/0.000$ و $0.000/0.000$ مول بر کیلوگرم وزن خشک رسید. بنابراین ژنوتیپ متحمل توانست در روز اول تنش، میزان یون سدیم را در فعال برگ خود پایین نگه دارد و فرصت کافی برای تولید برگ بعدی و یا تظاهر سایر سازوکارهای تحمل به تنش شوری را فراهم نماید. در برگ‌های مختلف بیشترین تفاوت غلظت سدیم بین دو ژنوتیپ، در برگ

تیمارها و اثر متقابل آنها در تجمع یون سدیم معنی‌دار بوده است ($P < 0.01$ ، جدول ۱). این سطح معنی‌داری در کلیه برگ‌ها، ریشه و غلاف برگ دیده شد (شکل ۱، جدول تجزیه واریانس نشان داده نشده است). اندازه‌گیری غلظت یون سدیم نشان داد که در زمان‌های مختلف نمونه‌گیری (۰، ۱، ۲، ۳، ۴، ۵، ۶، ۷، ۸، ۹، ۱۰، ۱۱، ۱۲، ۱۳، ۱۴، ۱۵، ۱۶، ۱۷، ۱۸، ۱۹، ۲۰، ۲۱، ۲۲، ۲۳، ۲۴، ۲۵، ۲۶، ۲۷، ۲۸، ۲۹، ۳۰، ۳۱، ۳۲، ۳۳، ۳۴، ۳۵، ۳۶، ۳۷، ۳۸، ۳۹، ۴۰، ۴۱، ۴۲، ۴۳، ۴۴، ۴۵، ۴۶، ۴۷، ۴۸، ۴۹، ۵۰، ۵۱، ۵۲، ۵۳، ۵۴، ۵۵، ۵۶، ۵۷، ۵۸، ۵۹، ۶۰، ۶۱، ۶۲، ۶۳، ۶۴، ۶۵، ۶۶، ۶۷، ۶۸، ۶۹، ۷۰، ۷۱، ۷۲، ۷۳، ۷۴، ۷۵، ۷۶، ۷۷، ۷۸، ۷۹، ۸۰، ۸۱، ۸۲، ۸۳، ۸۴، ۸۵، ۸۶، ۸۷، ۸۸، ۸۹، ۹۰، ۹۱، ۹۲، ۹۳، ۹۴، ۹۵، ۹۶، ۹۷، ۹۸، ۹۹، ۱۰۰، ۱۰۱، ۱۰۲، ۱۰۳، ۱۰۴، ۱۰۵، ۱۰۶، ۱۰۷، ۱۰۸، ۱۰۹، ۱۱۰، ۱۱۱، ۱۱۲، ۱۱۳، ۱۱۴، ۱۱۵، ۱۱۶، ۱۱۷، ۱۱۸، ۱۱۹، ۱۲۰، ۱۲۱، ۱۲۲، ۱۲۳، ۱۲۴، ۱۲۵، ۱۲۶، ۱۲۷، ۱۲۸، ۱۲۹، ۱۳۰، ۱۳۱، ۱۳۲، ۱۳۳، ۱۳۴، ۱۳۵، ۱۳۶، ۱۳۷، ۱۳۸، ۱۳۹، ۱۴۰، ۱۴۱، ۱۴۲، ۱۴۳، ۱۴۴، ۱۴۵، ۱۴۶، ۱۴۷، ۱۴۸، ۱۴۹، ۱۵۰، ۱۵۱، ۱۵۲، ۱۵۳، ۱۵۴، ۱۵۵، ۱۵۶، ۱۵۷، ۱۵۸، ۱۵۹، ۱۶۰، ۱۶۱، ۱۶۲، ۱۶۳، ۱۶۴، ۱۶۵، ۱۶۶، ۱۶۷، ۱۶۸، ۱۶۹، ۱۷۰، ۱۷۱، ۱۷۲، ۱۷۳، ۱۷۴، ۱۷۵، ۱۷۶، ۱۷۷، ۱۷۸، ۱۷۹، ۱۸۰، ۱۸۱، ۱۸۲، ۱۸۳، ۱۸۴، ۱۸۵، ۱۸۶، ۱۸۷، ۱۸۸، ۱۸۹، ۱۹۰، ۱۹۱، ۱۹۲، ۱۹۳، ۱۹۴، ۱۹۵، ۱۹۶، ۱۹۷، ۱۹۸، ۱۹۹، ۲۰۰، ۲۰۱، ۲۰۲، ۲۰۳، ۲۰۴، ۲۰۵، ۲۰۶، ۲۰۷، ۲۰۸، ۲۰۹، ۲۱۰، ۲۱۱، ۲۱۲، ۲۱۳، ۲۱۴، ۲۱۵، ۲۱۶، ۲۱۷، ۲۱۸، ۲۱۹، ۲۲۰، ۲۲۱، ۲۲۲، ۲۲۳، ۲۲۴، ۲۲۵، ۲۲۶، ۲۲۷، ۲۲۸، ۲۲۹، ۲۳۰، ۲۳۱، ۲۳۲، ۲۳۳، ۲۳۴، ۲۳۵، ۲۳۶، ۲۳۷، ۲۳۸، ۲۳۹، ۲۴۰، ۲۴۱، ۲۴۲، ۲۴۳، ۲۴۴، ۲۴۵، ۲۴۶، ۲۴۷، ۲۴۸، ۲۴۹، ۲۵۰، ۲۵۱، ۲۵۲، ۲۵۳، ۲۵۴، ۲۵۵، ۲۵۶، ۲۵۷، ۲۵۸، ۲۵۹، ۲۶۰، ۲۶۱، ۲۶۲، ۲۶۳، ۲۶۴، ۲۶۵، ۲۶۶، ۲۶۷، ۲۶۸، ۲۶۹، ۲۷۰، ۲۷۱، ۲۷۲، ۲۷۳، ۲۷۴، ۲۷۵، ۲۷۶، ۲۷۷، ۲۷۸، ۲۷۹، ۲۸۰، ۲۸۱، ۲۸۲، ۲۸۳، ۲۸۴، ۲۸۵، ۲۸۶، ۲۸۷، ۲۸۸، ۲۸۹، ۲۹۰، ۲۹۱، ۲۹۲، ۲۹۳، ۲۹۴، ۲۹۵، ۲۹۶، ۲۹۷، ۲۹۸، ۲۹۹، ۳۰۰، ۳۰۱، ۳۰۲، ۳۰۳، ۳۰۴، ۳۰۵، ۳۰۶، ۳۰۷، ۳۰۸، ۳۰۹، ۳۱۰، ۳۱۱، ۳۱۲، ۳۱۳، ۳۱۴، ۳۱۵، ۳۱۶، ۳۱۷، ۳۱۸، ۳۱۹، ۳۲۰، ۳۲۱، ۳۲۲، ۳۲۳، ۳۲۴، ۳۲۵، ۳۲۶، ۳۲۷، ۳۲۸، ۳۲۹، ۳۳۰، ۳۳۱، ۳۳۲، ۳۳۳، ۳۳۴، ۳۳۵، ۳۳۶، ۳۳۷، ۳۳۸، ۳۳۹، ۳۴۰، ۳۴۱، ۳۴۲، ۳۴۳، ۳۴۴، ۳۴۵، ۳۴۶، ۳۴۷، ۳۴۸، ۳۴۹، ۳۵۰، ۳۵۱، ۳۵۲، ۳۵۳، ۳۵۴، ۳۵۵، ۳۵۶، ۳۵۷، ۳۵۸، ۳۵۹، ۳۶۰، ۳۶۱، ۳۶۲، ۳۶۳، ۳۶۴، ۳۶۵، ۳۶۶، ۳۶۷، ۳۶۸، ۳۶۹، ۳۷۰، ۳۷۱، ۳۷۲، ۳۷۳، ۳۷۴، ۳۷۵، ۳۷۶، ۳۷۷، ۳۷۸، ۳۷۹، ۳۸۰، ۳۸۱، ۳۸۲، ۳۸۳، ۳۸۴، ۳۸۵، ۳۸۶، ۳۸۷، ۳۸۸، ۳۸۹، ۳۹۰، ۳۹۱، ۳۹۲، ۳۹۳، ۳۹۴، ۳۹۵، ۳۹۶، ۳۹۷، ۳۹۸، ۳۹۹، ۴۰۰، ۴۰۱، ۴۰۲، ۴۰۳، ۴۰۴، ۴۰۵، ۴۰۶، ۴۰۷، ۴۰۸، ۴۰۹، ۴۱۰، ۴۱۱، ۴۱۲، ۴۱۳، ۴۱۴، ۴۱۵، ۴۱۶، ۴۱۷، ۴۱۸، ۴۱۹، ۴۲۰، ۴۲۱، ۴۲۲، ۴۲۳، ۴۲۴، ۴۲۵، ۴۲۶، ۴۲۷، ۴۲۸، ۴۲۹، ۴۳۰، ۴۳۱، ۴۳۲، ۴۳۳، ۴۳۴، ۴۳۵، ۴۳۶، ۴۳۷، ۴۳۸، ۴۳۹، ۴۴۰، ۴۴۱، ۴۴۲، ۴۴۳، ۴۴۴، ۴۴۵، ۴۴۶، ۴۴۷، ۴۴۸، ۴۴۹، ۴۵۰، ۴۵۱، ۴۵۲، ۴۵۳، ۴۵۴، ۴۵۵، ۴۵۶، ۴۵۷، ۴۵۸، ۴۵۹، ۴۶۰، ۴۶۱، ۴۶۲، ۴۶۳، ۴۶۴، ۴۶۵، ۴۶۶، ۴۶۷، ۴۶۸، ۴۶۹، ۴۷۰، ۴۷۱، ۴۷۲، ۴۷۳، ۴۷۴، ۴۷۵، ۴۷۶، ۴۷۷، ۴۷۸، ۴۷۹، ۴۸۰، ۴۸۱، ۴۸۲، ۴۸۳، ۴۸۴، ۴۸۵، ۴۸۶، ۴۸۷، ۴۸۸، ۴۸۹، ۴۹۰، ۴۹۱، ۴۹۲، ۴۹۳، ۴۹۴، ۴۹۵، ۴۹۶، ۴۹۷، ۴۹۸، ۴۹۹، ۵۰۰، ۵۰۱، ۵۰۲، ۵۰۳، ۵۰۴، ۵۰۵، ۵۰۶، ۵۰۷، ۵۰۸، ۵۰۹، ۵۱۰، ۵۱۱، ۵۱۲، ۵۱۳، ۵۱۴، ۵۱۵، ۵۱۶، ۵۱۷، ۵۱۸، ۵۱۹، ۵۲۰، ۵۲۱، ۵۲۲، ۵۲۳، ۵۲۴، ۵۲۵، ۵۲۶، ۵۲۷، ۵۲۸، ۵۲۹، ۵۳۰، ۵۳۱، ۵۳۲، ۵۳۳، ۵۳۴، ۵۳۵، ۵۳۶، ۵۳۷، ۵۳۸، ۵۳۹، ۵۴۰، ۵۴۱، ۵۴۲، ۵۴۳، ۵۴۴، ۵۴۵، ۵۴۶، ۵۴۷، ۵۴۸، ۵۴۹، ۵۵۰، ۵۵۱، ۵۵۲، ۵۵۳، ۵۵۴، ۵۵۵، ۵۵۶، ۵۵۷، ۵۵۸، ۵۵۹، ۵۶۰، ۵۶۱، ۵۶۲، ۵۶۳، ۵۶۴، ۵۶۵، ۵۶۶، ۵۶۷، ۵۶۸، ۵۶۹، ۵۷۰، ۵۷۱، ۵۷۲، ۵۷۳، ۵۷۴، ۵۷۵، ۵۷۶، ۵۷۷، ۵۷۸، ۵۷۹، ۵۸۰، ۵۸۱، ۵۸۲، ۵۸۳، ۵۸۴، ۵۸۵، ۵۸۶، ۵۸۷، ۵۸۸، ۵۸۹، ۵۹۰، ۵۹۱، ۵۹۲، ۵۹۳، ۵۹۴، ۵۹۵، ۵۹۶، ۵۹۷، ۵۹۸، ۵۹۹، ۶۰۰، ۶۰۱، ۶۰۲، ۶۰۳، ۶۰۴، ۶۰۵، ۶۰۶، ۶۰۷، ۶۰۸، ۶۰۹، ۶۱۰، ۶۱۱، ۶۱۲، ۶۱۳، ۶۱۴، ۶۱۵، ۶۱۶، ۶۱۷، ۶۱۸، ۶۱۹، ۶۲۰، ۶۲۱، ۶۲۲، ۶۲۳، ۶۲۴، ۶۲۵، ۶۲۶، ۶۲۷، ۶۲۸، ۶۲۹، ۶۳۰، ۶۳۱، ۶۳۲، ۶۳۳، ۶۳۴، ۶۳۵، ۶۳۶، ۶۳۷، ۶۳۸، ۶۳۹، ۶۴۰، ۶۴۱، ۶۴۲، ۶۴۳، ۶۴۴، ۶۴۵، ۶۴۶، ۶۴۷، ۶۴۸، ۶۴۹، ۶۵۰، ۶۵۱، ۶۵۲، ۶۵۳، ۶۵۴، ۶۵۵، ۶۵۶، ۶۵۷، ۶۵۸، ۶۵۹، ۶۶۰، ۶۶۱، ۶۶۲، ۶۶۳، ۶۶۴، ۶۶۵، ۶۶۶، ۶۶۷، ۶۶۸، ۶۶۹، ۶۷۰، ۶۷۱، ۶۷۲، ۶۷۳، ۶۷۴، ۶۷۵، ۶۷۶، ۶۷۷، ۶۷۸، ۶۷۹، ۶۸۰، ۶۸۱، ۶۸۲، ۶۸۳، ۶۸۴، ۶۸۵، ۶۸۶، ۶۸۷، ۶۸۸، ۶۸۹، ۶۹۰، ۶۹۱، ۶۹۲، ۶۹۳، ۶۹۴، ۶۹۵، ۶۹۶، ۶۹۷، ۶۹۸، ۶۹۹، ۷۰۰، ۷۰۱، ۷۰۲، ۷۰۳، ۷۰۴، ۷۰۵، ۷۰۶، ۷۰۷، ۷۰۸، ۷۰۹، ۷۱۰، ۷۱۱، ۷۱۲، ۷۱۳، ۷۱۴، ۷۱۵، ۷۱۶، ۷۱۷، ۷۱۸، ۷۱۹، ۷۲۰، ۷۲۱، ۷۲۲، ۷۲۳، ۷۲۴، ۷۲۵، ۷۲۶، ۷۲۷، ۷۲۸، ۷۲۹، ۷۳۰، ۷۳۱، ۷۳۲، ۷۳۳، ۷۳۴، ۷۳۵، ۷۳۶، ۷۳۷، ۷۳۸، ۷۳۹، ۷۴۰، ۷۴۱، ۷۴۲، ۷۴۳، ۷۴۴، ۷۴۵، ۷۴۶، ۷۴۷، ۷۴۸، ۷۴۹، ۷۵۰، ۷۵۱، ۷۵۲، ۷۵۳، ۷۵۴، ۷۵۵، ۷۵۶، ۷۵۷، ۷۵۸، ۷۵۹، ۷۶۰، ۷۶۱، ۷۶۲، ۷۶۳، ۷۶۴، ۷۶۵، ۷۶۶، ۷۶۷، ۷۶۸، ۷۶۹، ۷۷۰، ۷۷۱، ۷۷۲، ۷۷۳، ۷۷۴، ۷۷۵، ۷۷۶، ۷۷۷، ۷۷۸، ۷۷۹، ۷۸۰، ۷۸۱، ۷۸۲، ۷۸۳، ۷۸۴، ۷۸۵، ۷۸۶، ۷۸۷، ۷۸۸، ۷۸۹، ۷۹۰، ۷۹۱، ۷۹۲، ۷۹۳، ۷۹۴، ۷۹۵، ۷۹۶، ۷۹۷، ۷۹۸، ۷۹۹، ۸۰۰، ۸۰۱، ۸۰۲، ۸۰۳، ۸۰۴، ۸۰۵، ۸۰۶، ۸۰۷، ۸۰۸، ۸۰۹، ۸۱۰، ۸۱۱، ۸۱۲، ۸۱۳، ۸۱۴، ۸۱۵، ۸۱۶، ۸۱۷، ۸۱۸، ۸۱۹، ۸۲۰، ۸۲۱، ۸۲۲، ۸۲۳، ۸۲۴، ۸۲۵، ۸۲۶، ۸۲۷، ۸۲۸، ۸۲۹، ۸۳۰، ۸۳۱، ۸۳۲، ۸۳۳، ۸۳۴، ۸۳۵، ۸۳۶، ۸۳۷، ۸۳۸، ۸۳۹، ۸۴۰، ۸۴۱، ۸۴۲، ۸۴۳، ۸۴۴، ۸۴۵، ۸۴۶، ۸۴۷، ۸۴۸، ۸۴۹، ۸۵۰، ۸۵۱، ۸۵۲، ۸۵۳، ۸۵۴، ۸۵۵، ۸۵۶، ۸۵۷، ۸۵۸، ۸۵۹، ۸۶۰، ۸۶۱، ۸۶۲، ۸۶۳، ۸۶۴، ۸۶۵، ۸۶۶، ۸۶۷، ۸۶۸، ۸۶۹، ۸۷۰، ۸۷۱، ۸۷۲، ۸۷۳، ۸۷۴، ۸۷۵، ۸۷۶، ۸۷۷، ۸۷۸، ۸۷۹، ۸۸۰، ۸۸۱، ۸۸۲، ۸۸۳، ۸۸۴، ۸۸۵، ۸۸۶، ۸۸۷، ۸۸۸، ۸۸۹، ۸۹۰، ۸۹۱، ۸۹۲، ۸۹۳، ۸۹۴، ۸۹۵، ۸۹۶، ۸۹۷، ۸۹۸، ۸۹۹، ۹۰۰، ۹۰۱، ۹۰۲، ۹۰۳، ۹۰۴، ۹۰۵، ۹۰۶، ۹۰۷، ۹۰۸، ۹۰۹، ۹۱۰، ۹۱۱، ۹۱۲، ۹۱۳، ۹۱۴، ۹۱۵، ۹۱۶، ۹۱۷، ۹۱۸، ۹۱۹، ۹۲۰، ۹۲۱، ۹۲۲، ۹۲۳، ۹۲۴، ۹۲۵، ۹۲۶، ۹۲۷، ۹۲۸، ۹۲۹، ۹۳۰، ۹۳۱، ۹۳۲، ۹۳۳، ۹۳۴، ۹۳۵، ۹۳۶، ۹۳۷، ۹۳۸، ۹۳۹، ۹۴۰، ۹۴۱، ۹۴۲، ۹۴۳، ۹۴۴، ۹۴۵، ۹۴۶، ۹۴۷، ۹۴۸، ۹۴۹، ۹۵۰، ۹۵۱، ۹۵۲، ۹۵۳، ۹۵۴، ۹۵۵، ۹۵۶، ۹۵۷، ۹۵۸، ۹۵۹، ۹۶۰، ۹۶۱، ۹۶۲، ۹۶۳، ۹۶۴، ۹۶۵، ۹۶۶، ۹۶۷، ۹۶۸، ۹۶۹، ۹۷۰، ۹۷۱، ۹۷۲، ۹۷۳، ۹۷۴، ۹۷۵، ۹۷۶، ۹۷۷، ۹۷۸، ۹۷۹، ۹۸۰، ۹۸۱، ۹۸۲، ۹۸۳، ۹۸۴، ۹۸۵، ۹۸۶، ۹۸۷، ۹۸۸، ۹۸۹، ۹۹۰، ۹۹۱، ۹۹۲، ۹۹۳، ۹۹۴، ۹۹۵، ۹۹۶، ۹۹۷، ۹۹۸، ۹۹۹، ۱۰۰۰، ۱۰۰۱، ۱۰۰۲، ۱۰۰۳، ۱۰۰۴، ۱۰۰۵، ۱۰۰۶، ۱۰۰۷، ۱۰۰۸، ۱۰۰۹، ۱۰۱۰، ۱۰۱۱، ۱۰۱۲، ۱۰۱۳، ۱۰۱۴، ۱۰۱۵، ۱۰۱۶، ۱۰۱۷، ۱۰۱۸، ۱۰۱۹، ۱۰۲۰، ۱۰۲۱، ۱۰۲۲، ۱۰۲۳، ۱۰۲۴، ۱۰۲۵، ۱۰۲۶، ۱۰۲۷، ۱۰۲۸، ۱۰۲۹، ۱۰۳۰، ۱۰۳۱، ۱۰۳۲، ۱۰۳۳، ۱۰۳۴، ۱۰۳۵، ۱۰۳۶، ۱۰۳۷، ۱۰۳۸، ۱۰۳۹، ۱۰۴۰، ۱۰۴۱، ۱۰۴۲، ۱۰۴۳، ۱۰۴۴، ۱۰۴۵، ۱۰۴۶، ۱۰۴۷، ۱۰۴۸، ۱۰۴۹، ۱۰۵۰، ۱۰۵۱، ۱۰۵۲، ۱۰۵۳، ۱۰۵۴، ۱۰۵۵، ۱۰۵۶، ۱۰۵۷، ۱۰۵۸، ۱۰۵۹، ۱۰۶۰، ۱۰۶۱، ۱۰۶۲، ۱۰۶۳، ۱۰۶۴، ۱۰۶۵، ۱۰۶۶، ۱۰۶۷، ۱۰۶۸، ۱۰۶۹، ۱۰۷۰، ۱۰۷۱، ۱۰۷۲، ۱۰۷۳، ۱۰۷۴، ۱۰۷۵، ۱۰۷۶، ۱۰۷۷، ۱۰۷۸، ۱۰۷۹، ۱۰۸۰، ۱۰۸۱، ۱۰۸۲، ۱۰۸۳، ۱۰۸۴، ۱۰۸۵، ۱۰۸۶، ۱۰۸۷، ۱۰۸۸، ۱۰۸۹، ۱۰۹۰، ۱۰۹۱، ۱۰۹۲، ۱۰۹۳، ۱۰۹۴، ۱۰۹۵، ۱۰۹۶، ۱۰۹۷، ۱۰۹۸، ۱۰۹۹، ۱۱۰۰، ۱۱۰۱، ۱۱۰۲، ۱۱۰۳، ۱۱۰۴، ۱۱۰۵، ۱۱۰۶، ۱۱۰۷، ۱۱۰۸، ۱۱۰۹، ۱۱۱۰، ۱۱۱۱، ۱۱۱۲، ۱۱۱۳، ۱۱۱۴، ۱۱۱۵، ۱۱۱۶، ۱۱۱۷، ۱۱۱۸، ۱۱۱۹، ۱۱۲۰، ۱۱۲۱، ۱۱۲۲، ۱۱۲۳، ۱۱۲۴، ۱۱۲۵، ۱۱۲۶، ۱۱۲۷، ۱۱۲۸، ۱۱۲۹، ۱۱۳۰، ۱۱۳۱، ۱۱۳۲، ۱۱۳۳، ۱۱۳۴، ۱۱۳۵، ۱۱۳۶، ۱۱۳۷، ۱۱۳۸، ۱۱۳۹، ۱۱۴۰، ۱۱۴۱، ۱۱۴۲، ۱۱۴۳، ۱۱۴۴، ۱۱۴۵، ۱۱۴۶، ۱۱۴۷، ۱۱۴۸، ۱۱۴۹، ۱۱۵۰، ۱۱۵۱، ۱۱۵۲، ۱۱۵۳، ۱۱۵۴، ۱۱۵۵، ۱۱۵۶، ۱۱۵۷، ۱۱۵۸، ۱۱۵۹، ۱۱۶۰، ۱۱۶۱، ۱۱۶۲، ۱۱۶۳، ۱۱۶۴، ۱۱۶۵، ۱۱۶۶، ۱۱۶۷، ۱۱۶۸، ۱۱۶۹، ۱۱۷۰، ۱۱۷۱، ۱۱۷۲، ۱۱۷۳، ۱۱۷۴، ۱۱۷۵، ۱۱۷۶، ۱۱۷۷، ۱۱۷۸، ۱۱۷۹، ۱۱۸۰، ۱۱۸۱، ۱۱۸۲، ۱۱۸۳، ۱۱۸۴، ۱۱۸۵، ۱۱۸۶، ۱۱۸۷، ۱۱۸۸، ۱۱۸۹، ۱۱۹۰، ۱۱۹۱، ۱۱۹۲، ۱۱۹۳، ۱۱۹۴، ۱۱۹۵، ۱۱۹۶، ۱۱۹۷، ۱۱۹۸، ۱۱۹۹، ۱۲۰۰، ۱۲۰۱، ۱۲۰۲، ۱۲۰۳، ۱۲۰۴، ۱۲۰۵، ۱۲۰۶، ۱۲۰۷، ۱۲۰۸، ۱۲۰۹، ۱۲۱۰، ۱۲۱۱، ۱۲۱۲، ۱۲۱۳، ۱۲۱۴، ۱۲۱۵، ۱۲۱۶، ۱۲۱۷، ۱۲۱۸، ۱۲۱۹، ۱۲۲۰، ۱۲۲۱، ۱۲۲۲، ۱۲۲۳، ۱۲۲۴، ۱۲۲۵، ۱۲۲۶، ۱۲۲۷، ۱۲۲۸، ۱۲۲۹، ۱۲۳۰، ۱۲۳۱، ۱۲۳۲، ۱۲۳۳، ۱۲۳۴، ۱۲۳۵، ۱۲۳۶، ۱۲۳۷، ۱۲۳۸، ۱۲۳۹، ۱۲۴۰، ۱۲۴۱، ۱۲۴۲، ۱۲۴۳، ۱۲۴۴، ۱۲۴۵، ۱۲۴۶، ۱۲۴۷، ۱۲۴۸، ۱۲۴۹، ۱۲۵۰، ۱۲۵۱، ۱۲۵۲، ۱۲۵۳، ۱۲۵۴، ۱۲۵۵، ۱۲۵۶، ۱۲۵۷، ۱۲۵۸، ۱۲۵۹، ۱۲۶۰، ۱۲۶۱، ۱۲۶۲، ۱۲۶۳، ۱۲۶۴، ۱۲۶۵، ۱۲۶۶، ۱۲۶۷، ۱۲۶۸، ۱۲۶۹، ۱۲۷۰، ۱۲۷۱، ۱۲۷۲، ۱۲۷۳، ۱۲۷۴، ۱۲۷۵، ۱۲۷۶، ۱۲۷۷، ۱۲۷۸، ۱۲۷۹، ۱۲۸۰، ۱۲۸۱، ۱۲۸۲، ۱۲۸۳، ۱۲۸۴، ۱۲۸۵، ۱۲۸۶، ۱۲۸۷، ۱۲۸۸، ۱۲۸۹، ۱۲۹۰، ۱۲۹۱، ۱۲۹۲، ۱۲۹۳، ۱۲۹۴، ۱۲۹۵، ۱۲۹۶، ۱۲۹۷، ۱۲۹۸، ۱۲۹۹، ۱۳۰۰، ۱۳۰۱، ۱۳۰۲، ۱۳۰۳، ۱۳۰۴، ۱۳۰۵، ۱۳۰۶، ۱۳۰۷، ۱۳۰۸، ۱۳۰۹، ۱۳۱۰، ۱۳۱۱، ۱۳۱۲، ۱۳۱۳، ۱۳۱۴، ۱۳۱۵، ۱۳۱۶، ۱۳۱۷، ۱۳۱۸، ۱۳۱۹، ۱۳۲۰، ۱۳۲۱، ۱۳۲۲، ۱۳۲۳، ۱۳۲۴، ۱۳۲۵، ۱۳۲۶، ۱۳۲۷، ۱۳۲۸، ۱۳۲۹، ۱۳۳۰، ۱۳۳۱، ۱۳۳۲، ۱۳۳۳، ۱۳۳۴، ۱۳۳۵، ۱۳۳۶، ۱۳۳۷، ۱۳۳۸، ۱۳۳۹، ۱۳۴۰، ۱۳۴۱، ۱۳۴۲، ۱۳۴۳، ۱۳۴۴، ۱۳۴۵، ۱۳۴۶، ۱۳۴۷، ۱۳۴۸، ۱۳۴۹، ۱۳۵۰، ۱۳۵۱، ۱۳۵



شکل ۲- وزن خشک برگ‌های شماره ۳، ۴، ۵ و ۶ (A، B، C و D) دو ژنوتیپ برنج (IR651 و IR29) ۳۸۴ ساعت پس از اعمال تنش شوری. عمودی‌های نشان دهنده میانگین چهار تکرار $\pm$ خطای استاندارد هستند.

Fig. 2. Dry weight of leaves No. 3, 4, 5 and 6 (A, B, C and D, respectively) of two IR651 and IR29 rice genotypes, 384 hours after salinization. Vertical bars indicate means of four replications $\pm$ SE.

بیش از ۱۰۰ میلی مول بر کیلوگرم وزن خشک بود. در حالی که در ژنوتیپ متحمل، برگ سوم ۱۰۰۰۰ میلی سوم را داشت و بتدریج از غلظت آن در برگ چهارم تا ششم کاسته شد (۱۰۰۰۰ میلی سوم). در این آزمایش افزایش یون سدیم در برگ‌های سوم و چهارم ژنوتیپ متحمل و ۳۰۰ ساعت پس از اعمال تنش شوری مشاهده شد، در حالی که در برگ‌های جوان (پنجم و ششم) افزایش سدیم پس از ۳۰۰ ساعت مشاهده گردید (۱۰۰۰۰ میلی سوم) در صورتی که روند افزایشی تجمع یون سدیم

(جوان‌ترین برگ) دیده شد به طوری که غلظت سدیم این برگ در ژنوتیپ حساس ۱۰۰/۱۰۰ برابر ژنوتیپ متحمل بود (A). با این حال بیشترین افزایش غلظت یون سدیم در برگ سوم (پیرترین برگ) مشاهده شد (D).

توجه آن که در ژنوتیپ حساس ۱۰۰۰۰۰ میلی سوم پس از اعمال تنش شوری، غلظت یون سدیم تفاوت زیادی بین برگ‌های سوم، چهارم و پنجم نداشت (B و C و D) و در تمامی آنها میزان این یون

جدول ۱. تجزیه واریانس برای تجمع سدیم و پتاسیم در ژنوتیپ‌های برنج مورد مطالعه بر اساس تیمارهای زمان گیری، ژنوتیپ، سطح شوری و اندام‌های گیاهی.

Table 2. Analysis of variance for Na⁺ and K⁺ accumulation as affected by time of sampling, genotype, salinity level, and plant part treatments in two rice genotypes.

S.O.V.	منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات Mean squares	
			سدیم Sodium	پتاسیم Potassium
Sampling time (ST)	زمان نمونه‌گیری	4	20810883.7 ***	3904655.2 ***
Genotype (G)	ژنوتیپ	1	5788693.9 ***	486662.7 ***
Salinity level (SL)	سطح شور	1	85428326.8 ***	974434.9 ***
Plant part (PP)	اندام گیاه	5	4605684.9 **	58384856.7 **
ST × G	ژنوتیپ × زمان نمونه‌گیری	4	1857305.8 **	253083.1 **
ST × SL	سطح شوری × زمان نمونه‌گیری	4	20322548.4 **	164444.5 **
ST × PP	اندام گیاه × زمان نمونه‌گیری	20	806621.9 **	1601193.4 **
G × SL	سطح شوری × ژنوتیپ	1	5413684.3 **	186797.3 **
G × PP	اندام گیاه × ژنوتیپ	5	694897.2 **	43203.2 **
SL × PP	اندام گیاه × سطح شوری	5	3732002.2 **	836887.3 **
ST × G × SL	سطح شوری × ژنوتیپ × زمان نمونه‌گیری	4	2152506.2 **	32585.8 **
ST × SL × PP	اندام گیاه × سطح شوری × زمان نمونه‌گیری	20	767316.2 **	105000.9 **
ST × G × PP	اندام گیاه × ژنوتیپ × زمان نمونه‌گیری	20	298184.5 **	88099.7 **
G × SL × PP	اندام گیاه × سطح شوری × ژنوتیپ	5	800011.4 **	176654.7 **
ST × G × SL × PP	اندام گیاه × سطح شوری × ژنوتیپ × زمان نمونه‌گیری	20	282662.3 **	52930.4 **
Error	خطا	338	26796.3	8928.8
C.V.(%)	درصد ضریب تغییرات		28.3	8.2

** و *** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪ و ۰.۱٪.

** and***: significant at the 1% and 0.1% levels of probability, respectively.

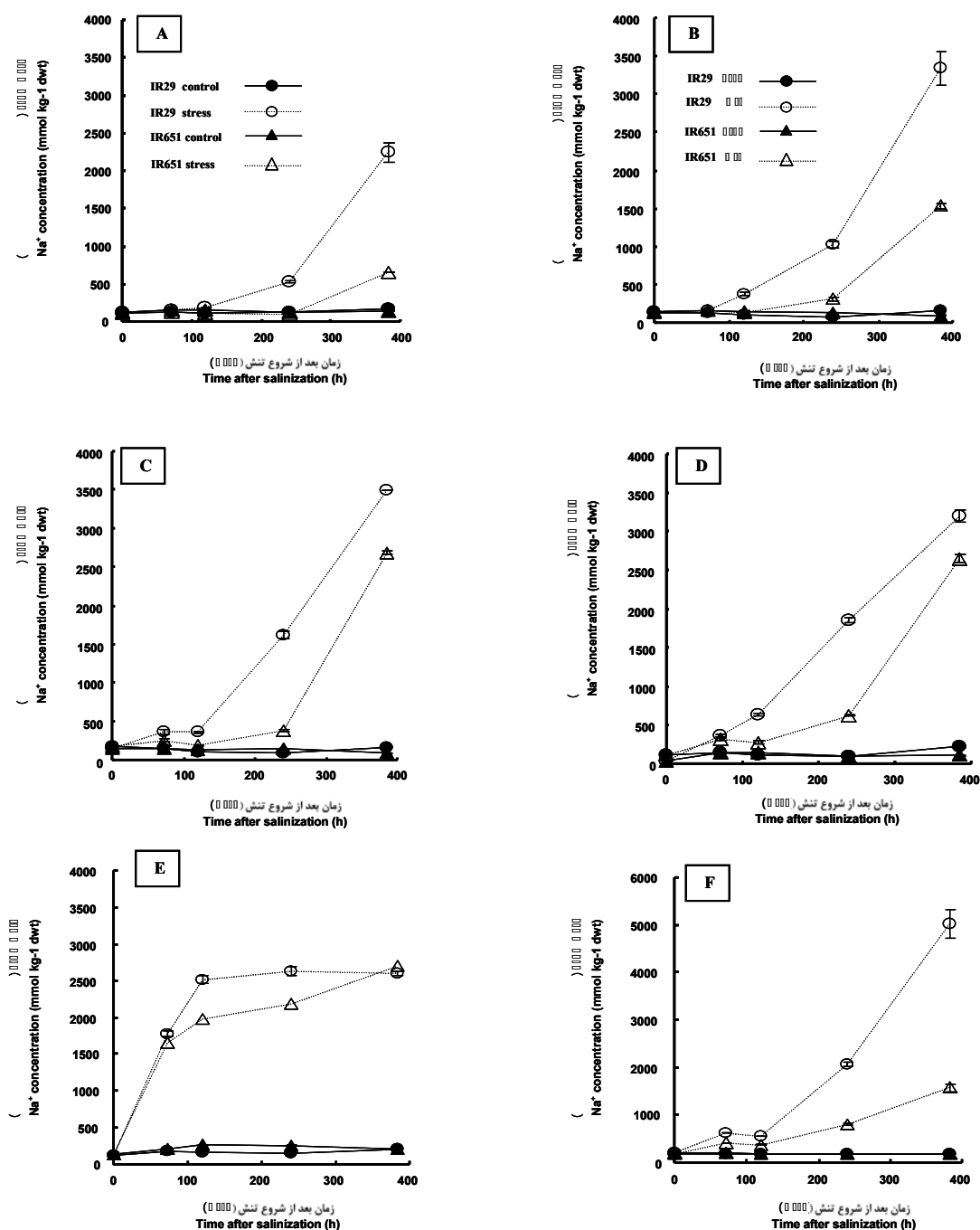
خصوصیات مهم گیاهان متحمل به شوری است (Tester and Dovenport, 2003). رسد نه ۱۰۰٪ می‌رسد. میزان جذب سدیم دو ژنوتیپ متفاوت بوده، بلکه سازوکار توزیع آن در دو ژنوتیپ نیز متفاوت بوده است. به طوری که در ژنوتیپ متحمل، سدیم در برگ‌های پیر ذخیره شد، در حالی که چنین سازوکاری در ژنوتیپ حساس دیده نشد. این نتایج با یافته‌های تستر و داوونپورت (Tester and Dovenport, 2003) مطابقت داشت.

مونس (Munns, 2002) گزارش کرد که در گیاهان، حامل خاصی برای انتقال سدیم وجود نداشته و سدیم از طریق رقابت با پتاسیم و دیگر کاتیون‌ها وارد گیاه می‌شود. ۱۰۰٪ می‌تواند از طریق حامل‌های پرمایل پتاسیم^۱ و یا از طریق کانال‌های کم تمایل که به نام کانال‌های کاتیونی غیر انتخابی^۲ نامیده می‌شوند، وارد سلول‌های گیاه شود. مونس و همکاران (Munns et al., 2006)

از همان ابتدا در کلیه برگ‌های ژنوتیپ حساس دیده شد.

۱۰۰٪ نشان می‌دهد که ژنوتیپ حساس نسبت به ژنوتیپ متحمل، مقدار بیشتری از سدیم را در اندام هوایی خود ذخیره کرده که سبب بروز خسارت اسمزی و سمیت یونی بیشتری در این ژنوتیپ گردیده است. این امر می‌تواند دلیل دیگری برای کاهش بیشتر وزن خشک IR29 و IR651، مطالعات متعددی نشان داده‌اند که تحمل به نمک در بسیاری از گونه‌های گیاهی به میزان تجمع نمک در اندام‌های گیاه، به خصوص در برگ‌های در حال توسعه بستگی دارد (Neumann, 1997; Hasegawa et al., 2000).

نتایج این تحقیق نشان داد که ژنوتیپ متحمل قادر به ذخیره مقادیر بالایی از سدیم در برگ‌های پیرتر و دور نگهداشتن این یون از برگ‌های جوان خود بود (۱۰۰٪). محافظت از برگ‌های جوان، یکی از



شش (A، جوانترین برگ توسعه یافته)، (B)، (C)، (D، پخت‌ترین برگ)، ریشه (E) و غلاف برگ (F) در دو ژنوتیپ برنج (IR29 و IR651) از زمان شروع تنش تا ۳۸۴ ساعت پس از آن.

Fig. 3. Sodium concentrations in leaf 6 (A, youngest fully expanded leaf), 5 (B), 4 (C), 3 (D, oldest leaf), roots (F) and leafsheaths (E) in two rice genotypes (IR651 and IR29) from commencement to 384 hours after salinization.

اعلام داشتند که کاهش میزان انتقال سدیم از ریشه به اندام هوایی در بسیاری از ارقام، به میزان زیادی باعث افزایش تحمل کلرور سدیم می‌گردد.

تنش شوری باعث افزایش سریع سدیم در ریشه هر

دو ژنوتیپ گردید. ولی پس از آن غلظت سدیم تقریباً 100 mg/L ، با این تفاوت که شدت تجمع در ژنوتیپ 100 mg/L تر بود. آیتا پس از 100 mg/L ساعت تفاوت معنی داری بین دو ژنوتیپ از نظر غلظت سدیم دیده نشد ($P > 0.05$). با این حال مشاهدات نشان داد که در این زمان ریشه ژنوتیپ حساس کاملاً به رنگ قهوه‌ای درآمده و تقریباً مرده بود. در حالی که ریشه ژنوتیپ متحمل رنگ قهوه‌ای روشن داشت و همچنان فعال به 100 mg/L رسید. تنش شوری موجب افزایش غلظت یون سدیم غلاف برگ هر دو ژنوتیپ شد و این افزایش در ژنوتیپ حساس بیش از ژنوتیپ متحمل بود. در زمان‌های مختلف نمونه‌گیری، غلظت سدیم غلاف برگ ژنوتیپ حساس به ترتیب $100/100$ ، $100/100$ ، $100/100$ و $100/100$ برابر ژنوتیپ متحمل بود ($P > 0.05$).

تنش شوری تاثیر معنی داری ($P < 0.05$) جدول ۱) غلظت یون پتاسیم جوان‌ترین برگ هر دو ژنوتیپ داشت و سبب کاهش آن شد، هرچند شدت کاهش در ژنوتیپ حساس به مراتب بیش از ژنوتیپ متحمل بود ($P > 0.05$). تغییرات غلظت پتاسیم سایر برگ‌ها در تنش شوری تفاوت معنی داری با شاهد نداشت ($P > 0.05$). A، B، C و D). افزودن کلرور سدیم به محلول غذایی، باعث کاهش بسیار معنی دار ($P < 0.01$) غلظت یون پتاسیم برگ ششم، ریشه و غلاف برگ هر دو ژنوتیپ گردید ($P > 0.05$).

پتاسیم یکی از عناصر غیر آلی مهم است که در تنظیم اسمزی گیاه نقش اساسی داشته و در سلول‌های گیاهان در بیش از 100 mg/L انزیم به عنوان یک کوفاکتور عمل می‌کند (Carden et al., 2003). تنش کلرور سدیم باعث کاهش در غلظت پتاسیم در ریشه و غلاف برگ هر دو ژنوتیپ شده است (شکل ۱). 100 mg/L اسپیر و کایسر (Speer and Kaiser, 1991)، فلاورز و باقری (Flowers and Hajibagheri, 2001) و

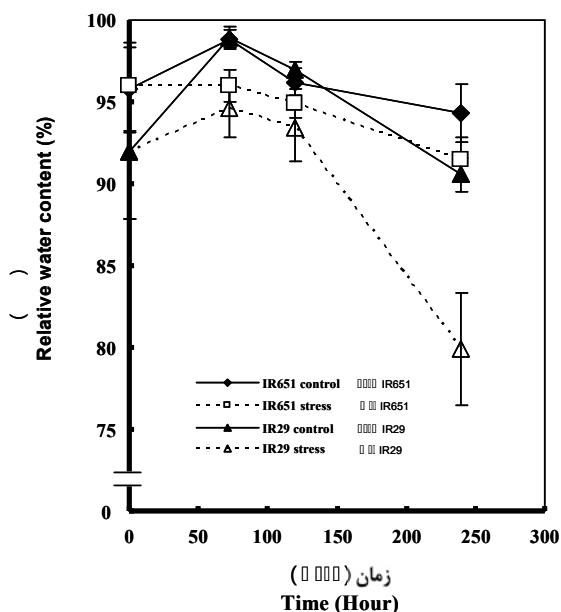
کاردن و همکاران (Carden et al., 2003) ارائه شد. زو (Zhu, 2003) نیز گزارش داد که سدیم با پتاسیم برای جذب از طریق کانال‌های سدیم-پتاسیم رقابت کرده و ممکن است سبب از کار افتادن ناقلین اختصاصی پتاسیم گردد. هر حال کاهش غلظت پتاسیم برگ ششم در تیمار شاهد می‌تواند به دلیل افزایش سن برگ و امری 100 mg/L باشد. این نتیجه مغایر با نتایج ماهاجان و توتجا (Mahajan, and Tuteja, 2005) است. جلوگیری از جذب پتاسیم توسط گیاه در اثر وجود سدیم در محیط رشد، باعث اختلال در فعالیت‌های حیاتی گیاه نظیر فعالیت آنزیم‌های وابسته به پتاسیم و حفظ فشار آسمس سلول می‌گردد، این اختلال به عنوان عدم تعادل یونی در نتیجه تنش شوری شناخته شده است. عدم تغییر معنی دار میزان پتاسیم در ژنوتیپ متحمل در زمان تنش، سبب 100 mg/L های وابسته به پتاسیم در درون ژنوتیپ متحمل گردیده و گیاه احتمالاً در زمان تنش فعال نگه داشت.

روابط آبی

نتایج حاصل از این آزمایش نشان داد که افزودن نمک کلرور سدیم سبب کاهش معنی داری ($P < 0.01$) در محتوای آب نسبی (RWC) برگ داشت. در طول دوره اجرای آزمایش، RWC روند کاهشی نشان داد که کاهش مشاهده شده در ژنوتیپ IR29 به طور معنی داری بیش از IR651 بود (شکل ۲). ده روز پس از اعمال تنش شوری، RWC در ژنوتیپ IR29 $100/100$ درصد و در ژنوتیپ IR651 $100/100$ درصد رسید.

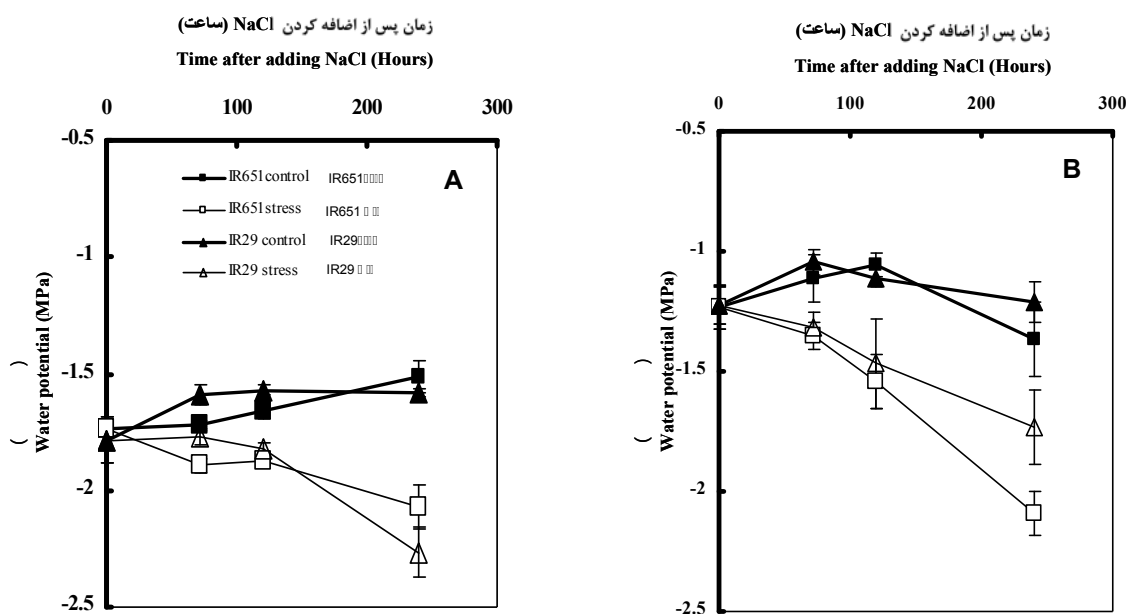
اندازه‌گیری پتانسیل کل آب برگ ششم نشان داد که تنش شوری باعث کاهش معنی دار این مؤلفه در هر دو ژنوتیپ شد (شکل ۳A). در زمان 100 mg/L ساعت پس از اعمال تیمار نمک، پتانسیل کل آب برگ هر دو ژنوتیپ 100 mg/L داری نسبت به شاهد یافت و بعد از 100 mg/L ساعت پس از اعمال تنش میزان پتانسیل آب





شکل ۵- میزان نسبی آب برگ ششم (جوانترین برگ توسعه یافته) ژنوتیپ‌ها حساس (IR29) و متحمل (IR651) در دوره اعمال تنش شوری. میانگین‌ها براساس نتایج چهار تکرار بوده و میله‌های عمودی نشان دهنده خطای استاندارد هستند.

Fig. 5. Relative water content of leaf No.6 (youngest fully expanded leaf) in sensitive genotype (IR29) and tolerant genotype (IR651) during salinity treatments. Means are based on means of four replications, and vertical bars indicate SE.



شکل ۶- (A) پتانسیل اسمزی و (B) آب برگ ششم در دو ژنوتیپ متحمل (IR651) و حساس (IR29)، شامل ژنوتیپ‌ها حساس (IR29) و متحمل (IR651) طی طول دوره اعمال تنش شوری. میانگین‌ها براساس نتایج چهار تکرار بوده و میله‌های عمودی نشان دهنده خطای استاندارد هستند.

Fig. 6. Water potential (A) and osmotic potential (B) in leaf No.6 of two rice genotypes including sensitive genotype (IR29) and tolerant genotype (IR651) during salinity treatments. Means are based on means of four replications, and vertical bars indicate SE.

(Hu and Schmidhalter, 1998) نشان داد که کاهش پتانسیل اب ناشی از تنش کلرور سدیم، بیشتر به اختلال در روابط آبی مربوط می شود. غلظت عناصر سمی سدیم و کلر هنوز به میزان سمیت برای گیاه نرسیده اند. در این بررسی، ژنوتیپ متحمل برای مقابله با تنش اسمری ناشی از نمک موجود در محیط و جذب اب از محیط، تنظیم اسمری انجام داد (شکل ۱). فرآیند تنظیم اسمری، گیاه املاح آلی را به منظور کاهش پتانسیل اسمری در سیتوپلاسم ذخیره می کند و برای حفظ تعادل اسمری، به طور همزمان یون های جذب شده را در واکوئل (Munns et al., 2006). همانطور که در شکل ۱ و جدول ۱ نیز دیده می شود، یون های معدنی و قندهای محلول کل در هر دو ژنوتیپ خصوصا ژنوتیپ متحمل افزایش یافته است. باید توجه داشت که تجمع املاح معدنی و تولید املاح آلی برای گیاه پرهزینه بوده و گیاه برای تولید و تجمع آنها باید انرژی زیادی صرف کند. این موضوع می تواند سبب کاهش رشد گیاه شود. کاهش در پتانسیل اسمری تحت تنش شوری، در مطالعات قبلی در سورگوم (Netondo et al., 2004) و گندم (El-Henawy et al., 2005) نیز نشان داده شده است. (Munns, 2002) و نیومن (Neumann, 1997) کاهش پتانسیل کل اب برک گیاه در شرایط تنش شوری را گزارش نموده اند.

تغییرات غلظت سایر املاح

نتایج به دست آمده از این تحقیق نشان داد که تنش شوری، غلظت یون کلر را در برک هر دو ژنوتیپ به طور بسیار معنی داری ($P < 0.01$) افزایش داد. تجمع یون کلر در برک ژنوتیپ حساس بسیار سریع بود و بطور پیوسته پس از اعمال تنش افزایش . در حالی که در ژنوتیپ متحمل غلظت یون کلر در ساعات اول افزایش یافت، ولی پس از آن تا انتهای دوره آزمایش تغییر چندانی نداشت (جدول ۱). در ژنوتیپ حساس

از زمان اعمال تنش تا ساعات پس از آن پتانسیل اسمری در هر دو ژنوتیپ روند کاهشی داشت و پس از این زمان، در هر دو ژنوتیپ، و با شدت کمتر در IR651 کاهش یافت (شکل ۱B).

این بررسی نشان داد که سازوکار تنظیم اسمری در ژنوتیپ متحمل (IR651) بطور بسیار معنی داری کارا از ژنوتیپ حساس (IR29) بود. بطوری که در ژنوتیپ متحمل تنظیم اسمری بلافاصله پس از اعمال تنش شوری آغاز شد و در طی دوره اعمال تنش، به طور مداوم افزایش یافت در حالی که در ژنوتیپ حساس تغییر چندانی نیافت (شکل ۱). این تحقیق نشان داد که ساعات پس از اعمال تنش، تنظیم اسمری در جوان برک ژنوتیپ متحمل تقریباً برابر (مکاپاسکال) ژنوتیپ حساس (مکاپاسکال) بود.

اولین تاثیر افزودن میلی مولار کلرور سدیم به محلول غذایی، کاهش پتانسیل اسمری محیط بوده که جذب آب توسط گیاه را مختل نمود. کاهش جذب آب توسط گیاه، باعث کاهش میزان آب نسبی برک (RWC) گردید (شکل ۱). هیچ این تحقیق نشان داد که کاهش بیشتر RWC در ژنوتیپ حساس می تواند به دلیل عدم توانایی این ژنوتیپ در حفظ تنظیم اسمری اب برک خود باشد (شکل ۱). در حالی که ژنوتیپ متحمل سازوکار قدرتمندی برای تنظیم اسمری خود داشته و به این دلیل RWC در این ژنوتیپ تحت تنش تغییر چندانی نداشت. پتانسیل اسمری کمتر برک در ژنوتیپ متحمل سبب جذب آب بیشتر توسط برک شده و همین عامل سبب گردید که RWC این برک بیشتر از ژنوتیپ حساس باشد. داشتن RWC بالا در شرایط تنش، سبب حفظ ساختار و شکل سلول های برک در ژنوتیپ متحمل شده و گیاه را قادر به ادامه فتوسنتز نمود. توان فتوسنتزی بالاتر در شرایط تنش شوری در ژنوتیپ IR651 در میلی مولار کلرور سدیم قبلا توسط مرادی و اسماعیل (Moradi and Ismail, 2007) گزارش شده است. هو و اشמידهالتر

جدول ۳. تجزیه واریانس روابط آبی و املاح موجود در برگ ششم (جوان‌ترین برگ) ژنوتیپ‌ها حساس (IR29) و متحمل (IR651) در دو سطح ۰ و ۱۰۰ مولار تنش NaCl و چهار تکرار در طی دوره اعمال تنش.

Table 3. Analysis of variance for water relations and solutes in leaf No. 6 (youngest fully expended leaf) of sensitive (IR29) and tolerant (IR651) rice genotypes under two NaCl levels (0 and 100 mmol) at four times of sampling.

S.O.V.	منابع تغییرات	میانگین مربعات MS									
		درجه آزادی	پتانسیل آب	پتانسیل اسمزی	میزان آب نسبی	قندهای محلول	کلر	Mg ²⁺	Ca ²⁺	K ⁺	Na ⁺
Salinity period (SP)	دوره اعمال شوری	3	0.03**	1.8**	178**	32770**	71911.4**	302 ^{ns}	16166**	13708*	19530**
Genotype (G)	ژنوتیپ	1	0.02**	0.1 ^{ns}	147**	26542*	2830.7 ^{ns}	2012*	55611**	463 ^{ns}	91861**
Salinity level (SL)	سطح شوری	1	0.05**	1.0**	148**	1405247**	551485**	7432**	71656**	21692*	51736**
G×SP	دوره اعمال شوری×ژنوتیپ	3	0.001*	0.1 ^{ns}	43*	5485 ^{ns}	47197.3**	832 ^{ns}	529 ^{ns}	679 ^{ns}	36199**
SP×SL	دوره اعمال شوری×سطح شوری	3	0.02**	0.2*	31 ^{ns}	215687**	65689.7**	839 ^{ns}	11268**	4551 ^{ns}	30673**
G×SL	ژنوتیپ×سطح شوری	1	0.001 ^{ns}	0.5**	33 ^{ns}	20768*	33728.9**	919 ^{ns}	1316 ^{ns}	2045 ^{ns}	34418**
SP×G×SL	دوره اعمال شوری×ژنوتیپ×سطح شوری	3	0.01**	0.1*	11 ^{ns}	3615 ^{ns}	39958.9**	270 ^{ns}	3917 ^{ns}	2351 ^{ns}	25508**
Error	خطا	44	0.0001	0.01	14.8	4792	2828.1	478	1493	4415	342
C.V. (%)	درصد ضریب تغییرات		5.71	14.6	4.1	11.4	10.1	11.9	12.3	7.2	13.5

* and **: Significant at the 5% and 1% levels of probability, respectively.

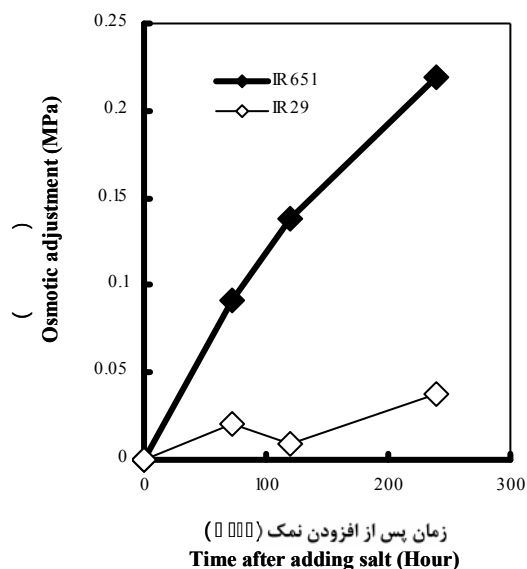
ns: Non-significant.

* و **: سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

ns: غیر معنی دار

به طور کلی نتایج این تحقیق نشان داد که، ژنوتیپ

کلرید سدیم افزوده شده به محلول غذایی [۱] های مورد مطالعه باعث کاهش معنی دار غلظت کلسیم در برگ ششم هر دو ژنوتیپ شد (جدول ۱). کاهش میزان کلسیم برگ در هر دو ژنوتیپ در طول دوره اعمال تنش ادامه داشت، ولی این کاهش در ژنوتیپ IR29 به طور معنی داری بیش از ژنوتیپ IR651 بود (جدول ۱). در آخرین نمونه گیری غلظت یون کلسیم در ژنوتیپ متحمل از [۲] میلی مول بر کیلوگرم وزن خشک به [۳] میلی مول بر کیلوگرم وزن خشک کاهش یافت، در حالی که در ژنوتیپ حساس از [۴] میلی مول بر کیلوگرم وزن خشک به [۵] میلی مول بر کیلوگرم وزن خشک کاهش اثر منفی نمک بر گیاه می شود، زیرا این یون [۶] [۷] [۸] [۹] [۱۰] [۱۱] [۱۲] [۱۳] [۱۴] [۱۵] [۱۶] [۱۷] [۱۸] [۱۹] [۲۰] [۲۱] [۲۲] [۲۳] [۲۴] [۲۵] [۲۶] [۲۷] [۲۸] [۲۹] [۳۰] [۳۱] [۳۲] [۳۳] [۳۴] [۳۵] [۳۶] [۳۷] [۳۸] [۳۹] [۴۰] [۴۱] [۴۲] [۴۳] [۴۴] [۴۵] [۴۶] [۴۷] [۴۸] [۴۹] [۵۰] [۵۱] [۵۲] [۵۳] [۵۴] [۵۵] [۵۶] [۵۷] [۵۸] [۵۹] [۶۰] [۶۱] [۶۲] [۶۳] [۶۴] [۶۵] [۶۶] [۶۷] [۶۸] [۶۹] [۷۰] [۷۱] [۷۲] [۷۳] [۷۴] [۷۵] [۷۶] [۷۷] [۷۸] [۷۹] [۸۰] [۸۱] [۸۲] [۸۳] [۸۴] [۸۵] [۸۶] [۸۷] [۸۸] [۸۹] [۹۰] [۹۱] [۹۲] [۹۳] [۹۴] [۹۵] [۹۶] [۹۷] [۹۸] [۹۹] [۱۰۰] [۱۰۱] [۱۰۲] [۱۰۳] [۱۰۴] [۱۰۵] [۱۰۶] [۱۰۷] [۱۰۸] [۱۰۹] [۱۱۰] [۱۱۱] [۱۱۲] [۱۱۳] [۱۱۴] [۱۱۵] [۱۱۶] [۱۱۷] [۱۱۸] [۱۱۹] [۱۲۰] [۱۲۱] [۱۲۲] [۱۲۳] [۱۲۴] [۱۲۵] [۱۲۶] [۱۲۷] [۱۲۸] [۱۲۹] [۱۳۰] [۱۳۱] [۱۳۲] [۱۳۳] [۱۳۴] [۱۳۵] [۱۳۶] [۱۳۷] [۱۳۸] [۱۳۹] [۱۴۰] [۱۴۱] [۱۴۲] [۱۴۳] [۱۴۴] [۱۴۵] [۱۴۶] [۱۴۷] [۱۴۸] [۱۴۹] [۱۵۰] [۱۵۱] [۱۵۲] [۱۵۳] [۱۵۴] [۱۵۵] [۱۵۶] [۱۵۷] [۱۵۸] [۱۵۹] [۱۶۰] [۱۶۱] [۱۶۲] [۱۶۳] [۱۶۴] [۱۶۵] [۱۶۶] [۱۶۷] [۱۶۸] [۱۶۹] [۱۷۰] [۱۷۱] [۱۷۲] [۱۷۳] [۱۷۴] [۱۷۵] [۱۷۶] [۱۷۷] [۱۷۸] [۱۷۹] [۱۸۰] [۱۸۱] [۱۸۲] [۱۸۳] [۱۸۴] [۱۸۵] [۱۸۶] [۱۸۷] [۱۸۸] [۱۸۹] [۱۹۰] [۱۹۱] [۱۹۲] [۱۹۳] [۱۹۴] [۱۹۵] [۱۹۶] [۱۹۷] [۱۹۸] [۱۹۹] [۲۰۰] [۲۰۱] [۲۰۲] [۲۰۳] [۲۰۴] [۲۰۵] [۲۰۶] [۲۰۷] [۲۰۸] [۲۰۹] [۲۱۰] [۲۱۱] [۲۱۲] [۲۱۳] [۲۱۴] [۲۱۵] [۲۱۶] [۲۱۷] [۲۱۸] [۲۱۹] [۲۲۰] [۲۲۱] [۲۲۲] [۲۲۳] [۲۲۴] [۲۲۵] [۲۲۶] [۲۲۷] [۲۲۸] [۲۲۹] [۲۳۰] [۲۳۱] [۲۳۲] [۲۳۳] [۲۳۴] [۲۳۵] [۲۳۶] [۲۳۷] [۲۳۸] [۲۳۹] [۲۴۰] [۲۴۱] [۲۴۲] [۲۴۳] [۲۴۴] [۲۴۵] [۲۴۶] [۲۴۷] [۲۴۸] [۲۴۹] [۲۵۰] [۲۵۱] [۲۵۲] [۲۵۳] [۲۵۴] [۲۵۵] [۲۵۶] [۲۵۷] [۲۵۸] [۲۵۹] [۲۶۰] [۲۶۱] [۲۶۲] [۲۶۳] [۲۶۴] [۲۶۵] [۲۶۶] [۲۶۷] [۲۶۸] [۲۶۹] [۲۷۰] [۲۷۱] [۲۷۲] [۲۷۳] [۲۷۴] [۲۷۵] [۲۷۶] [۲۷۷] [۲۷۸] [۲۷۹] [۲۸۰] [۲۸۱] [۲۸۲] [۲۸۳] [۲۸۴] [۲۸۵] [۲۸۶] [۲۸۷] [۲۸۸] [۲۸۹] [۲۹۰] [۲۹۱] [۲۹۲] [۲۹۳] [۲۹۴] [۲۹۵] [۲۹۶] [۲۹۷] [۲۹۸] [۲۹۹] [۳۰۰] [۳۰۱] [۳۰۲] [۳۰۳] [۳۰۴] [۳۰۵] [۳۰۶] [۳۰۷] [۳۰۸] [۳۰۹] [۳۱۰] [۳۱۱] [۳۱۲] [۳۱۳] [۳۱۴] [۳۱۵] [۳۱۶] [۳۱۷] [۳۱۸] [۳۱۹] [۳۲۰] [۳۲۱] [۳۲۲] [۳۲۳] [۳۲۴] [۳۲۵] [۳۲۶] [۳۲۷] [۳۲۸] [۳۲۹] [۳۳۰] [۳۳۱] [۳۳۲] [۳۳۳] [۳۳۴] [۳۳۵] [۳۳۶] [۳۳۷] [۳۳۸] [۳۳۹] [۳۴۰] [۳۴۱] [۳۴۲] [۳۴۳] [۳۴۴] [۳۴۵] [۳۴۶] [۳۴۷] [۳۴۸] [۳۴۹] [۳۵۰] [۳۵۱] [۳۵۲] [۳۵۳] [۳۵۴] [۳۵۵] [۳۵۶] [۳۵۷] [۳۵۸] [۳۵۹] [۳۶۰] [۳۶۱] [۳۶۲] [۳۶۳] [۳۶۴] [۳۶۵] [۳۶۶] [۳۶۷] [۳۶۸] [۳۶۹] [۳۷۰] [۳۷۱] [۳۷۲] [۳۷۳] [۳۷۴] [۳۷۵] [۳۷۶] [۳۷۷] [۳۷۸] [۳۷۹] [۳۸۰] [۳۸۱] [۳۸۲] [۳۸۳] [۳۸۴] [۳۸۵] [۳۸۶] [۳۸۷] [۳۸۸] [۳۸۹] [۳۹۰] [۳۹۱] [۳۹۲] [۳۹۳] [۳۹۴] [۳۹۵] [۳۹۶] [۳۹۷] [۳۹۸] [۳۹۹] [۴۰۰] [۴۰۱] [۴۰۲] [۴۰۳] [۴۰۴] [۴۰۵] [۴۰۶] [۴۰۷] [۴۰۸] [۴۰۹] [۴۱۰] [۴۱۱] [۴۱۲] [۴۱۳] [۴۱۴] [۴۱۵] [۴۱۶] [۴۱۷] [۴۱۸] [۴۱۹] [۴۲۰] [۴۲۱] [۴۲۲] [۴۲۳] [۴۲۴] [۴۲۵] [۴۲۶] [۴۲۷] [۴۲۸] [۴۲۹] [۴۳۰] [۴۳۱] [۴۳۲] [۴۳۳] [۴۳۴] [۴۳۵] [۴۳۶] [۴۳۷] [۴۳۸] [۴۳۹] [۴۴۰] [۴۴۱] [۴۴۲] [۴۴۳] [۴۴۴] [۴۴۵] [۴۴۶] [۴۴۷] [۴۴۸] [۴۴۹] [۴۵۰] [۴۵۱] [۴۵۲] [۴۵۳] [۴۵۴] [۴۵۵] [۴۵۶] [۴۵۷] [۴۵۸] [۴۵۹] [۴۶۰] [۴۶۱] [۴۶۲] [۴۶۳] [۴۶۴] [۴۶۵] [۴۶۶] [۴۶۷] [۴۶۸] [۴۶۹] [۴۷۰] [۴۷۱] [۴۷۲] [۴۷۳] [۴۷۴] [۴۷۵] [۴۷۶] [۴۷۷] [۴۷۸] [۴۷۹] [۴۸۰] [۴۸۱] [۴۸۲] [۴۸۳] [۴۸۴] [۴۸۵] [۴۸۶] [۴۸۷] [۴۸۸] [۴۸۹] [۴۹۰] [۴۹۱] [۴۹۲] [۴۹۳] [۴۹۴] [۴۹۵] [۴۹۶] [۴۹۷] [۴۹۸] [۴۹۹] [۵۰۰] [۵۰۱] [۵۰۲] [۵۰۳] [۵۰۴] [۵۰۵] [۵۰۶] [۵۰۷] [۵۰۸] [۵۰۹] [۵۱۰] [۵۱۱] [۵۱۲] [۵۱۳] [۵۱۴] [



شکل ۷- میزان تنظیم اسمزی در دو ژنوتپ برنج IR29 (حساس) و IR651 (تابدار) به تنش شوری در طول مدت تنش.

Fig. 7. Osmotic adjustment in IR29 (sensitive) and IR651 (tolerant) to salinity during stress period.

تحقیق نشان داد که و سرعت جذب سدیم یکی از مهم ترین سازوکارهای تحمل به تنش شوری در برنج بوده و به نظر می رسد که با توجه به سهولت اندازه گیری آن، می تواند به عنوان یک راهکار ساده برای غربال ژنوتیپ های متحمل و یا نسل های پیشرفته در حال تفکیک در برنامه های به نژادی برنج، مورد استفاده قرار گیرد و در صورت فراهم بودن امکانات لازم، از تنظیم اسمزی نیز می توان به عنوان مکمل در انتخاب های به نژادی گیاه برنج استفاده نمود.

IR651 (ژنوتپ متحمل) توانایی تنظیم اسمزی در شرایط تنش کلرور سدیم را به میزان بیش از ۱/۱ مگاپاسکال داشت و تنظیم اسمزی در این ژنوتپ به طور عمده با استفاده از قندهای محلول کل صورت می گیرد در حالی که ژنوتپ IR29 (ژنوتپ حساس) توانایی تنظیم اسمزی را به میزان کافی نداشت. علاوه بر آن بررسی الگوی توزیع سدیم در اندام های مختلف معلوم نمود که یون سدیم در برگ های پیر IR651 در مقایسه با تنظیم اسمزی، نقش به مراتب اساسی تری در تحمل به تنش شوری در این ژنوتپ داشته است. این

References

منابع مورد استفاده

- Blum, A. 1989. Osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Crop Sci.* 20: 230-233.
- Carden, D. E., D. J. Walker, T. J. Flowers and A. J. Miller. 2003. Signal cell measurements of the contributions of cytosolic Na^+ and K^+ to salt tolerance. *Plant Physiol.* 131: 676-683.
- Chaves, M. M., J. P. Maroco, and J. S. Pereira. 2003. Understanding plant response to drought: from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30: 239-264.
- El-Hendawy, S. E., Y. Hu and U. Schmidhalter. 2005. Growth, ion content, gas exchange, and water relation of wheat genotypes differing in salt tolerances. *Aust. J. Agric. Res.* 56: 123-134.

- Emmami, A. 1996.** Plant analysis methods. Technical publication. Soil and Water Research Institute of Iran. Vol. 182. 45p.
- Flowers, T. J. and M. A. Hajibagheri. 2001.** Salinity tolerance in *Hordeum vulgare*: ion concentrations in root cells cultivars differing in salt tolerance. Plant and Soil. 231: 1-9.
- Hanson, A. D. and W. D. Hitz. 1982.** Metabolic responses of plant water deficit. Annu. Rev. Plant Physiol. 33: 163–203.
- Hasegawa, P. M., R. A., Bressan, J. K., Zhu and H. J. Bohnert. 2000.** Plant cellular and molecular responses to high salinity. Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol. 51:463–499.
- Hekmatshoar, H. 1993.** Plant physiology under stress. Niknam Publisher. Tabriz, Iran. 121-130.
- Hu, Y. and U. Schmidhalter. 1998.** Spatial distributions and net deposition rates of mineral elements in the elongating wheat (*Triticum aestivum* L.) leaf under saline soil conditions. Planta. 204: 212–219.
- Husain, S., S. Von Caemmerer and R. Munns. 2004.** Control of salt transport from roots to shoots of wheat in saline soil. Func. Plant Biol. 31: 1115-1126.
- Koocheki, A. and M. Nasiri Mahalati. 1992.** Feed value of some halophytic range plants of arid region of Iran. In: R. Squires Victor and T. Ayoub Ali (Eds.). Halophytes as a resources for livestock and for rehabilitation of degraded lands. Proceedings of the International Workchop on Halophytes for Reclamation of Saline Wastelands and as a Resources for Livestock, Problems and Prospects. Nairobi. Kenya, 22-27 Nov. 1992. Kluwer Academic Publisher. pp. 249-253.
- Lacerda, C. F., J. Cambraia, M. A. Oliva and H. A. Ruiz. 2003.** Osmotic adjustment in root and leaves of two sorghum genotypes under NaCl stress. Braz. J. Plant Physiol. 15 (2): 113-118.
- Lew, R. R. 1996.** Pressure regulation of electrical properties of growing *Arabidopsis thaliana* L. root hairs. Plant Physiol. 112: 1089-1100.
- Mahajan, S. and N. Tuteja. 2005.** Cold, salinity and drought stresses: An overview. Archives of Biochemistry and Biophysics. 444: 139-158.
- Martinez, J. P, S. Lutts, A. Schank, M. Bajji and J. M. Kinet. 2004.** Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L. J. Plant Physiol. 161:1041-1051.
- Moradi F., A. B. Ismail, G. B. Gregorio and J. Egdane. 2003.** Salinity tolerance of rice during reproductive development and association with tolerance at seedling stage. Indian J. Plant Physiol. 8: 105-116.
- Moradi, F. and A. B. Ismail. 2007.** Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice. Ann. Bot. 99: 1161–1173.
- Morgan, J. M. 1992.** Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. Aust. J. Plant Physiol. 19: 67–76.
- Munns, R. 2002.** Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell Environ. 25: 239-250.
- Munns, R. and R. Weir. 1981.** Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones

- of wheat leaves during moderate water deficit at two light levels. *Aust. J. Plant Physiol* 8: 93–105.
- Munns, R., R. A. James, and A. Lauchli 2006.** Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *J. Exp. Bot.* 57: 1025-1043.
- Munns, R., S. Husain, A. R. Rivelli, A. G., Condon, M. P. Lindsay, E. S. Lagudah, D. P. Schachtman and R. A. Hare. 2002.** Avenues for increasing salt tolerance of crops, and the role of physiologically based selection traits. *Plant and Soil.* 247: 93-105.
- Netondo, G. W., J. C. Onyango and E. Beck. 2004.** Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. *Crop Sci.* 44: 806- 811.
- Neumann, P. 1997.** Salinity resistance and plant growth revisited. *Plant Cell Environ.* 20: 1193–1198.
- Plieth, C. 2005.** Calcium: Just another regulator in the machinery of life? *Ann. Bot.* 96: 1-8.
- Rezvani Moghadam, P. and A. Koocheki., 2001.** Research history on salt affected lands of Iran: Present and Future Prospects-Halophytic Ecosystem. *International Symposium on Prospects of Saline Agriculture in the GCC countries.* Dubai, UE.
- Schachtman, D. P. and R. Munns. 1992.** Sodium accumulation and leaf growth in *Triticum* species that differ in salt tolerance. *Aust. J. Plant Physiol.* 19: 331-340.
- Shifraw, B. and B. D. Baker. 1996.** An evaluation of drought screening techniques for *Eragrotis tef*. *Trop. Sci.* 36: 74-85.
- Song, J. Q., X. R. Mei and H. Fujiyama. 2006.** Adequate internal water status of NaCl salinized rice shoots enhanced selective calcium and potassium absorption. *Soil Sci. Plant Nutr.* 52: 300-304.
- Speer, M. and W. M. Kaiser. 1991.** Ion relations of symplastic and apoplastic space in leaves from *Spinacia oleracea* L. and *Pisum sativa* L. under salinity. *Plant Physiol.* 97: 990-997.
- Stewart, E. A. 1989.** Analysis of vegetation and other organic material. In: *Acad. Press, New York.* pp: 46-60.
- Tester, M. and R. Dovenport. 2003.** Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann. Bot.* 91: 503-527.
- Zang, J., H. T. Nguyen and A. Blum. 1999.** Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Exp. Bot.* 50: 291-302.
- Zhu, J. K. 2001.** Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.* 124: 941-948.

Effect of salinity stress on water status, osmotic adjustment, and sodium and potassium compartmentations and distributions in seedlings of two rice genotypes

Nemati, I.¹, F. Moradi², M. A. Esmaili³ and S. Gholizadeh⁴

ABSTRACT

Nemati, I., F. Moradi, M. A. Esmaili and S. Gholizadeh. Effect of salinity stress on water status, osmotic adjustment, and sodium and potassium compartmentations and distributions in seedlings of two rice genotypes. **Iranian Journal of Crop Sciences. 10(2): 146-164.**

In order to investigate the effect of NaCl stress on Na⁺ and K⁺ distribution and compartmentation in salt tolerant (IR651) and sensitive (IR29) rice genotypes, a factorial experiment based on completely randomized design (CRD) with four replications was conducted in Agricultural Biotechnology Institute of Iran (ABRII) during 2006. Seeds of rice genotypes were grown in Yushida nutrient solution and treated with 0 and 100 mM NaCl, after full expansion of sixth leaves. Leaves were scored basipetally and samples were collected from root, leafsheath and leaves No. 3, 4, 5 and 6 at 0, 72, 120, 240 and 384 h after starting treatments. In addition, some attributes including, RWC, water and osmotic potentials, osmotic adjustment, total soluble sugars, Ca²⁺, Cl⁻, and Mg²⁺ concentrations were measured only in leaf 6 until development of injury in this leaf (240 h after starting treatments). Results showed that salt stress declined dry weight (DW) of IR29 more than IR651 and had no significant effect on DW of older leaves while reduced DW of leaf 6 and root in both cultivars. Salt tolerant cultivar was able to compartmentize Na⁺ in lower leaves. Concentration of K⁺ reduced by salt stress in leafsheaths and roots, and had no changes in leaf 6 of both genotypes. However, osmotic adjustment was more in tolerant genotype (0.2 MPa) compare to sensitive genotype (0.03 MPa). Salinity stress increased the amount of Cl⁻ and total soluble sugars, while reduced Ca²⁺ and Mg²⁺ concentrations in leaves of both genotypes. Our findings show that the IR651 has the ability to control Na⁺ transport to upper parts of plant, and compartmentize the Na⁺ in older leaves; hence it was able to reduce damage to younger leaves. This helps plant for up-regulation of other salinity tolerance mechanisms. Therefore, it is possible to use these attributes for selection of tolerant lines in rice breeding programs.

Keywords: Rice, Compartmentation, Sodium, Potassium, Salt stress, NaCl, Water relations, Osmotic adjustment, Soluble sugars.

Received: February, 2007

1- Lecturer, Islamic Azad University, Khorramshahr Unit

2- Assistant Prof. Agric. Biotech. Inst. Iran, Karaj, Iran (Corresponding author).

3- Assistant Prof. Faculty of Agriculture, The University of Mazandaran, Sari, Iran

4- Lecturer, Islamic Azad University, Khorramshahr Unit