

تأثیر شوری کلرید سدیمی بر رشد و جذب عناصر معدنی در کاج تهران

(*Pinus eldarica* M.)^۱

THE EFFECT OF NACL SALINITY ON GROWTH AND MINERAL UPTAKE IN *PINUS ELДАРICA* M.

حمید صادقی، رمضانعلی خاوری نژاد، حمید فهیمی، فتح اله فلاحیان و وحید ایمانی پور^۲

چکیده

جنبه های مختلفی از تأثیر تنش شوری، با استفاده از نمک کلرید سدیم، بر فراسنجه های (پارامتر های) رشد مانند میزان رشد طولی گیاه و تولید زیست توده، جذب عناصر معدنی، رقابت یونی و میزان تحمل شوری در دان نهال های یکساله کاج تهران، که در گلخانه و با محلول غذایی رشد کرده بودند، مورد بررسی قرار گرفت. آزمایش ها به طور کاملاً تصادفی و در شش تیمار مختلف با افزودن نمک کلرید سدیم در غلظت های ۰، ۲۵، ۵۰، ۱۰۰، ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی مولار به محلول غذایی انجام شد قابلیت هدایت الکتریکی محلول به ترتیب ۱، ۳/۱، ۶، ۱۰/۴، ۱۴/۵ و ۱۹/۶ میلی زیمنس بر سانتی متر بود. نتایج به دست آمده از این بررسی ها، که با تجزیه رگرسیون خطی همراه شد، نشان داد که با افزایش غلظت نمک به سطوح بالاتر از ۵۰ میلی مولار در محیط ریشه میزان رشد طولی گیاهان زیست توده کاج تهران به طور معنی داری کاهش می یابد. نتایج به دست آمده از تجزیه اخیر همچنین نشان داد که از نظر کاهش زیست توده، برگ ها نسبت به ریشه و ساقه حساسیت بیشتری به افزایش شوری نشان می دهند. افزایش انباشت سدیم و کاهش پتاسیم به عنوان پیامدی از افزایش غلظت نمک تا سطح ۱۵۰ میلی مولار کلرید سدیم در هر سه اندام ریشه، ساقه و برگ دیده شد، اما با افزایش غلظت نمک از ۱۵۰ میلی مولار به ۲۰۰ میلی مولار انباشت خالص سدیم نیز کاهش یافت. افزایش غلظت نمک با تغییرهایی در انباشت سایر عناصر در اندام های گیاهی همراه بود که می توان به افزایش غلظت منیزیم در ریشه و ساقه، افزایش کلسیم و فسفر در برگ ها و افزایش نسبی نیتروژن در هر سه اندام اشاره کرد.

واژه های کلیدی: تغذیه معدنی، کاج تهران، کلرید سدیم، فراسنجه های رشد.

مقدمه

کاج تهران را شاید بتوان به عنوان گونه غالب بیشتر پوشش های جنگل مصنوعی و فضای سبز ایران نام برد. این گونه با وجود پراکندگی وسیع، بومی ایران نبوده، زادآوری طبیعی ندارد و در تمام زیستگاه های موجود در ایران در قالب طرح های احیای جنگل و فضای سبز توسط سازمان جنگل ها و مراتع کشور، اداره کل منابع طبیعی و سازمان های تابعه آن ها کاشته شده است. کشور ایران از جمله کشورهایی است که در بسیاری

۱- تاریخ دریافت: ۸۴/۱۲/۸

تاریخ پذیرش: ۸۶/۸/۲

۲- به ترتیب دانشجوی دکتری گروه زیست شناسی گیاهی، دانشگاه آزاد، واحد علوم و تحقیقات تهران، استاد گروه زیست شناسی، دانشگاه تربیت معلم تهران، استادیار گروه زیست شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه تهران، استاد گروه زیست شناسی گیاهی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد علوم و تحقیقات تهران و کارشناس گروه زیست شناسی گیاهی، دانشگاه آزاد، گروه زیست شناسی گیاهی، تهران، جمهوری اسلامی ایران.

از نقاط آن مشکل شوری و نبود زهکشی مناسب زمین دیده می شود. به همین دلیل و به دلایل متفاوت دیگر، گونه یاد شده در بسیاری از مناطق واکنش مناسبی از نظر ایجاد یا احیای پوشش های جنگلی نداشته است، و به علت برخورد با شوری زیاد خاک از ادامه رشد باز مانده است. برای مثال می توان به پوشش های اطراف بزرگراه تهران-قم اشاره کرد. پیش از هرگونه برنامه ریزی در مورد پروژه های اکولوژیکی از قبیل کویرزدایی، بیابان زدایی و یا ایجاد کمربند سبز در اطراف شهرها بایستی شناخت کاملی نسبت به مکانیزم های مقاومت و سازش گیاهان برگزیده برای کاشت در چنین مناطقی صورت گیرد. مکانیزم هایی که باعث سازش گیاهان به شرایط خشکی، شوری، دمای بالا، pH خاک و تنش هایی مانند آن می شود. تنش های یاد شده به شدت رشد گونه های درختی را تحت تأثیر قرار می دهد (۱۰) و یکی از مهم ترین این تنش ها شوری است (۱۳). پژوهش های زیادی به منظور بررسی تحمل نمک و پاسخ های فیزیولوژیکی به شوری در گونه های درختی صورت گرفته است. منظور از این بررسی های گزینش گونه های سازگار برای کاشت در مناطق متأثر از تنش شوری یا خشکی بوده است (۳-۱، ۱۰-۶). این بررسی ها با آزمایش های غربالگری در گلخانه های شیشه ای همراه بوده است و به نحو موفقیت آمیزی به شناخت گونه های درختی که برای کاشت در زمین های شور مناسب هستند منجر شده است (۴، ۷-۶، ۱۰-۹، ۱۶-۱۳، ۱۸-۱۷). افزون بر این، مکانیزم های تحمل شوری و پاسخ های فیزیولوژیکی گونه های غیرنمک دوست توسط دانشمندان مختلف نظیر گرین وی و مانس^۱ (۲)، کوزلوسکی^۲ (۳)، می یو و همکاران^۳ (۷)، مانس (۸)، رویز و همکاران^۴ (۱۳) و ژائو و همکاران^۵ (۱۹)، مورد بررسی قرار گرفته است. از نظر این پژوهشگران یکی از پیامدهای تأثیر شوری بر گیاهان جلوگیری از رشد آنها است، و گذشته از تفاوت های ژنتیکی که از نظر توانایی تحمل شوری بین گیاهان مختلف وجود دارد، با افزایش سطح شوری تولید زیست توده در بیشتر گونه های مورد بررسی کاهش می یابد (۱۶). میزان تولید زیست توده، ارتفاع کلی گیاه و تعداد برگ ها شاخص های مورفولوژیکی مهمی هستند که برای سنجش بردباری گونه های مختلف گیاهی به شوری مورد استفاده قرار گرفته است (۳، ۶، ۱۳، ۱۶-۱۵، ۱۸). افزون بر این، بسیاری از پژوهشگران معتقدند که تغذیه معدنی یک عامل مهم و کلیدی در واکنش گیاهان به نمک است و شوری جذب مواد معدنی به وسیله گیاه را مختل می کند. شوری از راه ایجاد اثر اسمزی، برهمکنش های رقابتی بین یون ها و اثر بر ویژگی های تراوایی گزینش غشای سلولی، توازن در جذب عناصر معدنی را به هم می زند (۳-۲، ۸-۷).

در این پژوهش، که با هدف بررسی میزان تحمل شوری در کاج تهران^۱ انجام شده است، اثر غلظت های متفاوت نمک کلرید سدیم بر فراسنجه های رشد نظیر میزان رشد، زیست توده کل، زیست توده برگ، ساقه و ریشه مورد ارزیابی قرار گرفته است. همچنین تأثیر غلظت های فزاینده نمک یاد شده بر میزان جذب از راه اندازه گیری انباشتگی خالص عناصر معدنی در سه اندام برگ، ساقه و ریشه مورد بررسی قرار گرفته است.

مواد و روش ها

تهیه و کاشت بذر کاج تهران

بذرهای مورد استفاده در این پژوهش، با همکاری اداره کل منابع طبیعی شهرستان چالوس و مرکز تهیه بذر گونه های جنگلی محمود آباد از توده ای که در سمنان وجود داشت، جمع آوری گردید. بذرهای دارای خلوص

۱- Greenway and Munns ۲- Kozlowski ۳- Meier et al. ۴- Ruiz et al. ۵- Zhao et al.

۶- *Pinus eldarica* M.

۱۰۰٪ و با زیوایی ۸۰٪ گزارش شده بودند. بذرها ابتدا به مدت ۲۴ ساعت در آب معمولی خیس شده و در شرایط طبیعی روی خاک پیت کشت شدند. پیت به دلیل تخلخل کافی، ظرفیت نگهداری آب و ظرفیت تبادل کاتیونی یک محیط رشد مناسب برای بذر انواع گونه های درختی است (۴، ۶، ۱۵). پس از گذشت ۴۵ روز از رویش بذرها، دان نهال های همگن و به نسبت یکسان (با توجه به ارتفاع کلی و قطر ساقه در محل یقه) برداشت شده و به گلدان های ۲ کیلوگرمی پلاستیکی حاوی شن شسته شده و در هر گلدان یک دان نهال، انتقال یافتند. دان نهال ها در گلخانه شیشه ای با نور طبیعی و دمای ۳۰-۲۵ درجه سانتی گراد نگهداری شدند (۴، ۶، ۱۵).

نحوه آبیاری و ترکیب محلول غذایی

گیاهان یاد شده روزانه با ۸۰ میلی لیتر محلول غذایی تازه و با ترکیب زیر آبیاری شدند :

$Cu(0.15 \times 10^{-3})$ ، $Fe(0.1)$ ، $MgSO_4(0.25)$ ، $CaCl_2(0.25)$ ، $KH_2PO_4(0.5)$ ، $NH_4NO_3(2)$
 $Co(0.0015 \times 10^{-3})$ و $Mo(0.0015 \times 10^{-3})$ ، $Zn(1.5 \times 10^{-3})$ ، $Mn(1.5 \times 10^{-3})$ ، $B(8 \times 10^{-3})$
پرانتر بر حسب میلی مولار بیان شده است (۶، ۱۵). تمام ترکیبات مورد استفاده از شرکت مرک تهیه شد. در هر هفته پنج روز آبیاری با محلول بالا و دو روز نیز آبیاری با آب مقطر در حد اشباع برای جلوگیری از تجمع املاح عناصر غذایی صورت گرفت. pH محلول ها روی ۴/۵ تنظیم شد و این کار برای مدت شش ماه ادامه یافت. هدایت الکتریکی محلول همواره در 1 mS cm^{-1} کنترل شد (۷-۶، ۱۵).

تیمار با نمک کلرید سدیم

پس از گذشت یک دوره شش ماهه آبیاری با محلول غذایی، شش سطح تنش با افزودن مقادیر ۰، ۲۵، ۵۰، ۱۰۰، ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی مولار کلرید سدیم به محلول پایه در نظر گرفته شد. تنش کلرید سدیم به مرور تا سطح مورد نظر افزایش یافت (هر از ۴۸ ساعت ۲۵ میلی مولار). به گونه ای که پس از پانزده روز، به بالاترین حد غلظت در تیمار ۲۰۰ میلی مولار نمک کلرید سدیم رسید. تنش ناشی از کلرید سدیم تا ۷۰ روز ادامه یافت. آزمایش به صورت یک طرح به طور کامل تصادفی و برای هر تیمار ۸ تکرار انجام شد. هدایت الکتریکی محلول ها به ترتیب ۱، ۳/۱، ۶، ۱۰/۴، ۱۴/۵ و $19/6 \text{ mS cm}^{-1}$ بود (۶، ۱۵). کلرید سدیم خالص مورد استفاده قرار گرفت.

اندازه گیری فراسنجه های رشد

ارتفاع کلی گیاهان از محل طوقه تا نوک ساقه هر دو ماه یک بار در خلال دوره رشد، پیش از تنش و پس از تنش با هشت تکرار در هر تیمار اندازه گیری شد. وزن خشک ریشه، ساقه و برگ در پایان دوره تنش با ۶ تکرار در هر یک از تیمار ها اندازه گیری شد. به این منظور پس از خارج کردن گیاهان از گلدان ابتدا ریشه ها به طور کامل با آب معمولی و سپس با آب مقطر شستشو شدند و به مدت ۹۶ ساعت در دمای ۶۸ درجه سانتی گراد در کوره گذاشته شده تا خشک شوند. سپس با جدا کردن برگ ها، ریشه ها و ساقه های مربوط به هر یک از نمونه ها وزن خشک آن ها تعیین گردید (۷-۶، ۱۵).

اندازه گیری مقدار و محتوای عناصر غذایی

از هر یک از اندام های ریشه، ساقه و برگ ۲۵۰ میلی گرم ماده خشک در لوله های آزمایش ریخته شده و ۲ میلی لیتر سولفوریک اسید غلیظ ۹۸٪ به آن افزوده شد و به مدت یک هفته در حمام آب گرم به گونه مناسبی

هضم شد. برای اطمینان از هضم کامل، در پایان این مدت یک میلی لیتر H_2O_2 به محتوای لوله های آزمایش افزوده شده و با ورتکس به طور کامل آمیخته گردید. برای هر تیمار ۶ تکرار در نظر گرفته شد. حجم پایانی هر یک از محلول های به دست آمده در این مرحله به کمک آب دو بار تقطیر و عاری از یون به ۱۰۰ میلی لیتر رسیده و پس از صاف کردن به کمک کاغذ صافی واتمن شماره یک، تا زمان اندازه گیری غلظت عناصر معدنی به وسیله دستگاه های مربوطه در یخچال نگهداری شد (۱۱، ۱۵). نیتروژن کل به روش رنگ سنجی و با استفاده از فرایند فنل- آندوفنل اندازه گیری شد (۵). اندازه گیری فسفر به روش رنگ سنجی و با استفاده از واکنش مولیبدات- وانادات صورت گرفت (۱۵). برای اندازه گیری مقدار عناصر منیزیم، کلسیم، پتاسیم و سدیم نمونه های برگ، ساقه و ریشه گیاهان کاج تهران در تیمارهای مختلف شوری از دستگاه اسپکتروفتومتر جذب اتمی واریان^۱، مدل Spectr AA - 200 استفاده شد (۱۵). برای تجزیه های آماری از نرم افزار SAS و SPSS استفاده شد و برای تعیین اثر معنی دار سطوح مختلف تنش شوری بر جذب عناصر معدنی از آزمون چند دامنه ای جدید دانکن^۲ استفاده گردید. تحلیل رشد گیاهان با استفاده از رگرسیون خطی انجام شد.

نتایج

نتایج به دست آمده از اندازه گیری فراسنجه های رشد

شکل ۱ نتایج به دست آمده از تجزیه رگرسیون خطی میزان رشد به صورت ارتفاع کلی گیاهان کاج تهران را در طول دوره رشد، پیش از شروع تیمار با کلرید سدیم و پس از شروع تیمار با نمک یاد شده در یک دوره ۷۰ روزه، نشان می دهد. با توجه به اینکه رشد طولی گیاهان در طی دوره آزمایش تا حدودی خطی بوده است، یک رگرسیون خطی از افزایش ارتفاع نسبت به زمان در مورد هریک از گیاهان در تیمارهای ششگانه به کار رفت و میزان رشد طولی هر گیاه به صورت خطی اندازه گیری شد. با توجه به اینکه ارتفاع کلی گیاهان در شروع دوره تنش با یکدیگر تفاوت های جزئی داشته و از نظر طول به طور کامل یکسان نبودند، محاسبه میزان رشد روزانه به صورت ضریب رگرسیون در مقایسه با ارتفاع کلی تحلیل دقیق تری را امکان پذیر می سازد.

نتایج به دست آمده از اندازه گیری زیست توده برگ، ساقه و ریشه

جدول ۱ نتایج به دست آمده از اندازه گیری زیست توده برگ، ساقه و ریشه دان نهال های رشد یافته در تیمارهای مختلف نمک کلرید سدیم را نشان می دهد. از آنجا که گیاهان تیمارهای مختلف در شش ردیف در کنار هم قرار داشتند با مشاهده ظاهری گیاهان نیز تشخیص این که کدام گروه رشد مناسب تری داشته اند مقدور بود. گیاهان رشد یافته در تیمار ۲۵ میلی مولار کلرید سدیم در هیچ یک از فراسنجه های اندازه گیری شده در جدول ۱، تفاوت معنی داری با شاهد در سطح احتمال ۵٪ نشان ندادند و از وضعیت به نسبت مناسبی برخوردار بودند. در مورد بعضی از فراسنجه ها مانند زیست توده کل، این گیاهان حتی از شاهد رشد مناسب تری نشان دادند، اگر چه در این مورد نیز تفاوت معنی دار نبود. در تیمارهای ۵۰ و ۱۰۰ میلی مولار نمک کلرید سدیم وزن خشک ریشه و ساقه در حدود ۸۰٪ شاهد بود. در این حال از این نظر دو تیمار یاد شده با یکدیگر و با شاهد تفاوت معنی داری نشان ندادند. افزون بر این به نظر می رسد که برگ ها حساسیت بیشتری نسبت به افزایش

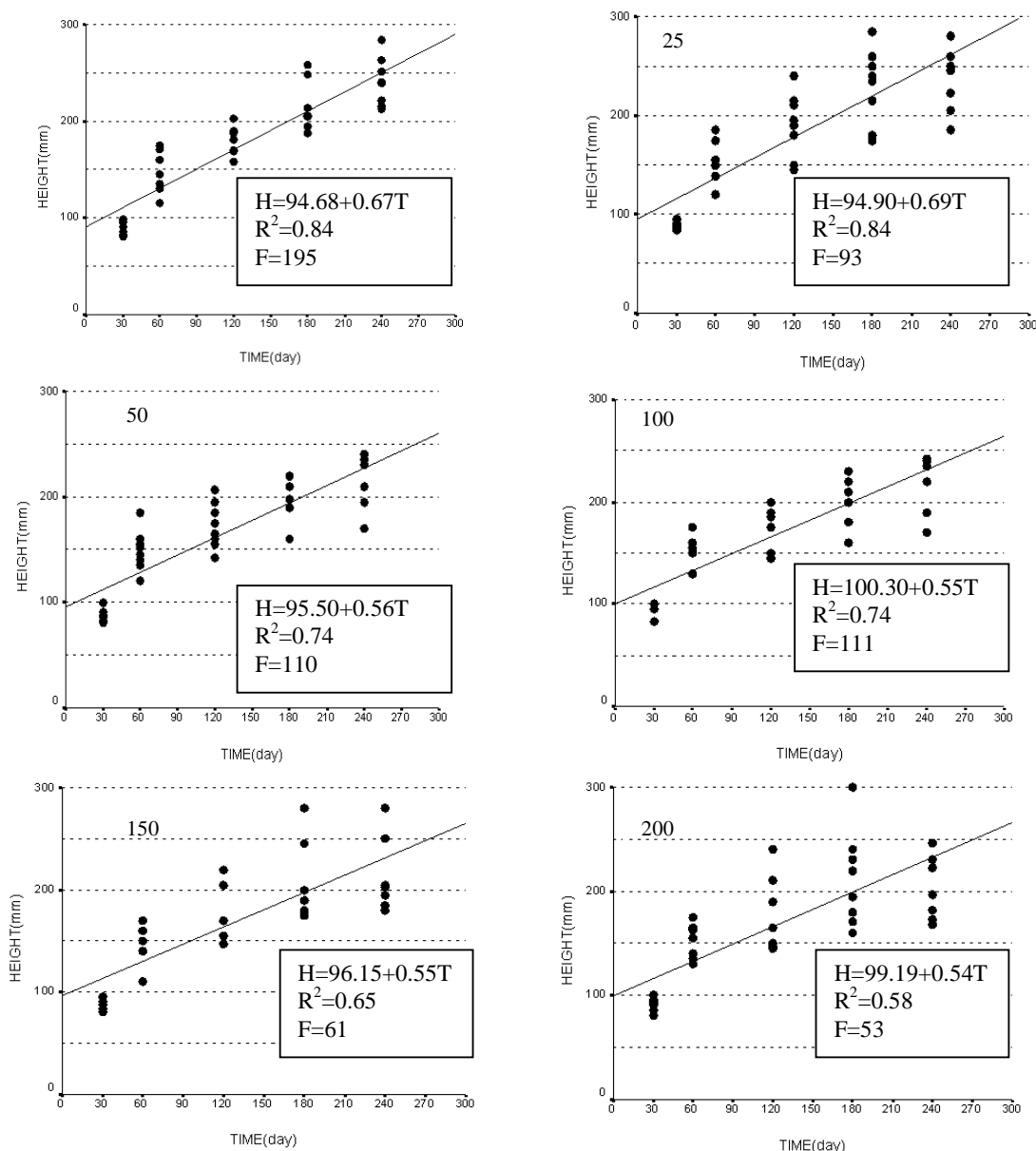


Fig. 1. The effects of NaCl (0, 25, 50, 100, 150, 200 mMol) salinity on height increase of Tehran pine. Growth curve was obtained using linear regression in SPSS. Regression coefficient (T), R^2 and F are presented. T shows that in each time unit what changes are in plant height. R^2 shows that what percentage of independent variable (time) is affecting the growth variables. F shows the significance of the whole regression.

شکل ۱: تاثیر شوری کلرید سدیمی (۰، ۲۵، ۵۰، ۱۰۰، ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی مولار) بر افزایش ارتفاع گیاهان کاج تهران. منحنی رشد با استفاده از رگرسیون خطی در برنامه SPSS به دست آمده است. در درون کادر معادله خط رگرسیون به همراه ضریب رگرسیون (T)، ضریب تعیین (R^2) و مقدار F محاسبه شده ارائه شده است. ضریب رگرسیون (T) نشان می دهد که به ازای هر واحد تغییر در زمان چه مقدار تغییر در ارتفاع ایجاد شده است. ضریب تعیین (R^2) نیز نشان می دهد که متغیر مستقل یعنی زمان چند درصد تغییرهای رشد را توجیه می کند. مقدار F محاسبه شده نیز نشان دهنده معنی دار بودن کل رگرسیون است.

غلظت نمک در مقایسه با ریشه و ساقه نشان می‌دادند. این موضوع را می‌توان از کاهش ۲۵٪ وزن خشک برگ‌ها در تیمارهای ۵۰ و ۱۰۰ میلی مولار نمک کلرید سدیم و کاهش ۴۰٪ آن در تیمارهای ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی مولار نمک یاد شده نسبت به شاهد مشاهده کرد. کاهش وزن خشک برگ‌ها در غلظت‌های ۵۰ و بالاتر از ۵۰ میلی مولار نمک کلرید سدیم نسبت به شاهد یک تفاوت معنی‌داری را با شاهد و با تیمار ۲۵ میلی مولار نمک کلرید سدیم نشان می‌دهد.

جدول ۱- وزن خشک ریشه، ساقه و برگ دان نهال‌های کاج تهران در تیمارهای مختلف نمک کلرید سدیم و

محاسبه فراسنجه نسبی در مقایسه با شاهد با استفاده از رابطه :

$$\text{فراسنجه} = \frac{\text{فراسنجه مورد نظر در هر یک از تیمارها}}{\text{فراسنجه مورد نظر در گیاهان شاهد}} \times 100$$

Table 1. Root, stem and leaf dry weights of Tehran pine seedlings in different treatments of NaCl and the calculated relative parameters in comparison to control plants.

Treatments NaCl (mMol)	Control (0)	25	50	100	150	200
وزن خشک ریشه (mg)	1081 a [†]	1115 a	928 ab	850 ab	675 b	679 b
فراسنجه نسبی (%)		103	86	79	62	63
وزن خشک ساقه (mg)	900 a	894 a	637 ab	720 ab	491 b	555 b
فراسنجه نسبی (%)		99	71	80	55	62
وزن خشک برگ (mg)	1682 a	1661 a	1259 b	1245 b	1009 b	1069 b
فراسنجه نسبی (%)		99	75	74	60	63
زیست توده کل (mg D.W.)	3663 a	3669 a	2824 b	2816 b	2174 b	2303 b
فراسنجه نسبی (%)		100	77	77	59	63
نسبت اندام‌های هوایی به ریشه Shoot / Root ratio	2.45 a	2.38 a	2.11 a	2.40 a	2.31 a	2.47 a
فراسنجه نسبی (%)		97	86	98	94	100

[†] In each row, means with the same letters are not significantly different at 5% level of probability using DNMRT.

[‡] در هر ردیف میانگین‌هایی دارای حروف مشترک هستند تفاوت معنی‌داری در سطح ۰/۰۵ آزمون جدید دانکن ندارند.

به طور کلی با افزایش غلظت نمک به سطوح بالاتر از ۲۵ میلی مولار، وزن خشک هر سه اندام برگ، ساقه و ریشه کاهش می‌یابد. در مراحل ابتدایی و جوانی گیاه، بخش زیادی از زیست توده گیاهان کاج تهران را برگ‌ها تشکیل می‌دهند و همان‌گونه که در جدول ۱ دیده می‌شود زیست توده برگ‌ها در پایان یک دوره یکساله رشد و نمو در کاج تهران در حدود دو برابر ساقه‌ها و ۱/۵ برابر ریشه‌ها است. یک نکته قابل توجه این است که کلرید سدیم در غلظت‌های پایین (حدود ۲۵ میلی مولار) نه تنها تأثیر منفی بر رشد بخش‌های مختلف دان‌نهال‌های کاج

تهران نداشته است بلکه تا حدودی به بهبود کیفی رشد در این گونه منجر شده است به افزایش زیست توده کل در تیمار ۲۵ میلی مولار کلرید سدیم در جدول ۱ توجه شود.

نتایج به دست آمده از اندازه گیری مقدار و محتوای عناصر غذایی

جدول های ۲ تا ۴ مقادیر مربوط به انباشتگی خالص عناصر غذایی در ریشه، ساقه و برگ گیاهان کامل کاج تهران را در تیمارهای مختلف نمک کلرید سدیم نشان می دهد. این مقادیر از نسبت میانگین غلظت های به دست آمده به جرم مولکولی عناصر بر حسب میلی مول بر گرم ماده خشک بیان شده است (۱۵).

جدول ۲- انباشتگی خالص عناصر غذایی در ریشه گیاهان کاج تهران در تیمارهای مختلف کلرید سدیم.

Table 2. Net accumulation of mineral nutrients in the root system of Tehran pine in different treatments of NaCl.

Treatments: NaCl (mMol L ⁻¹)	Na(mMol g ⁻¹)	K(mMol g ⁻¹)	Mg(mMol g ⁻¹)	Ca(mMol g ⁻¹)	P(mMol g ⁻¹)	N(mMol g ⁻¹)
0	1.8 c [†]	3.9 ab	0.21 a	7.4 ab	0.12 a	3.2 a
25	4.1 b	3.7 ab	0.14 b	5.4 b	0.08 a	3.7 a
50	4.9 b	4.2 a	0.19 ab	9.5 a	0.13 a	4.7 a
100	5.3 b	2.9 bc	0.17 ab	6.3 ab	0.10 a	6.6 a
150	7.1 a	2.3 c	0.22 a	8.1 ab	0.11 a	7.1 a
200	5.2 b	2.0 c	0.21 a	6.2 ab	0.12 a	2.8 a

† In each column, means with the same letters in each column are not significantly different at 5% level of probability using DNMRT.

‡ در هر ستون میانگین هایی که در یک ستون حروف مشترک هستند تفاوت معنی داری در سطح ۰/۰۵ آزمون جدید دانکن ندارند.

بحث

تأثیر شوری بر میزان رشد گیاهان کاج تهران

همان گونه که در شکل ۱ دیده می شود، وجود نمک باعث کاهش رشد گیاهان کاج تهران شده است و این گونه نیز مانند بسیاری از گونه های گیاهی دیگر با افزایش غلظت نمک در محیط اطراف ریشه، کاهش رشد نشان می دهد. تجزیه آماری داده های به دست آمده از اندازه گیری رشد هریک از این گیاهان با استفاده از رگرسیون خطی در یک دوره یکساله رشد و نمو نشان داد که با افزایش غلظت نمک در تیمارهای مختلف کلرید سدیمی، کاهش هماینگ در میزان رشد دان نهال های کاج تهران رخ می دهد، به گونه ای که متوسط افزایش طول روزانه با توجه به ضریب رگرسیون (T) از ۰/۶۷ میلی متر در تیمار شاهد به ۰/۵۴ میلی متر در تیمار ۲۰۰ میلی مولار کلرید سدیم کاهش می یابد. نتایج یاد شده با نتایج به دست آمده از بررسی های سان و دیکینسون (۱۶) روی

انواعی از گونه های اکالیپتوس و کاج رادیاتا و همچنین بررسی های لوستاتو و همکاران (۶) روی کاج پیناستر هماهنگی دارد.

جدول ۳- انباشتگی خالص عناصر غذایی در ساقه گیاهان کاج تهران در تیمارهای مختلف کلرید سدیم.

Table 3. Net accumulation of mineral nutrients in the stem of Tehran pine in different treatments of NaCl.

Treatments: NaCl (mMol L ⁻¹)	Na(mMol g ⁻¹)	K(mMol g ⁻¹)	Mg(mMol g ⁻¹)	Ca(mMol g ⁻¹)	P(mMol g ⁻¹)	N(mMol g ⁻¹)
0	1.4 b [†]	3.4 a	0.01 c	0.10 a	0.07 a	2.3 a
25	2.6 b	3.5 a	0.03 b	0.09 a	0.13 a	4.2 a
50	2.4 b	2.7 ab	0.06 a	0.08 a	0.09 a	3.4 a
100	2.5 b	2.5 bc	0.05 ab	0.07 a	0.13 a	3.5 a
150	6.3 a	2.0 bc	0.06 a	0.08 a	0.11 a	3.5 a
200	5.0 a	1.8 c	0.06 a	0.09 a	0.14 a	4.5 a

† In each column, means with the same letters in each column are not significantly different at 5% level of probability using DNMRT.

‡ میانگین هایی که در یک ستون حروف مشترک دارند تفاوت معنی داری در سطح اطمینان ۰/۰۵ ندارند.

جدول ۴- انباشتگی خالص عناصر غذایی در برگ گیاهان کاج تهران در تیمارهای مختلف کلرید سدیم.

Table 4. Net accumulation of mineral nutrients in the needles of Tehran pine in different treatments of NaCl.

Treatments: NaCl (mMol L ⁻¹)	Na(mMol g ⁻¹)	K(mMol g ⁻¹)	Mg(mMol g ⁻¹)	Ca(mMol g ⁻¹)	P(mMol g ⁻¹)	N(mMol g ⁻¹)
0	1.8 b [†]	4.4 a	0.04 a	0.17 bc	0.16 b	4.1 d
25	2.7 b	3.5 b	0.06 a	0.15 dc	0.18 b	13.9 a
50	3.1 b	3.0 bc	0.03 a	0.13 d	0.19 b	10.1 ab
100	3.3 b	3.3 b	0.06 a	0.13 d	0.4 ab	5.5 cd
150	9.4 a	2.7 bc	0.07 a	0.22 a	0.6 a	7.7 bcd
200	8.1 a	2.5 c	0.03 a	0.21 ab	0.5 a	9.2 bc

† In each column, means with the same letters in each column are not significantly different at 5% level of probability using DNMRT.

‡ میانگین هایی که در یک ستون حروف مشترک دارند تفاوت معنی داری در سطح اطمینان ۰/۰۵ ندارند.

با بررسی داده های مربوط به ضریب رگرسیون (T) در شکل ۱، افزایش میزان رشد در تیمار ۲۵ میلی مولار نمک کلرید سدیم در مقایسه با شاهد قابل توجه است. در بعضی از گونه های مورد بررسی سان و دیکینسون (۱۶) مانند کاج رادياتا افزایش غلظت نمک یاد شده تا سطح ۵۰ میلی مولار باعث افزایش میزان رشد نسبت به گیاهان شاهد شده است. اما در کاج تهران این افزایش تنها تا سطح ۲۵ میلی مولار دیده می شود. افزون بر این با توجه به کاهش قابل توجه ضریب تعیین (R^2)، که نشان دهنده رابطه خطی بین متغیر مستقل یعنی زمان و متغیر وابسته یعنی میزان رشد است، در غلظت های بالاتر از ۱۰۰ میلی مولار کلرید سدیم (هدایت الکتریکی محلول ۱۰/۴ میلی زیمنس بر سانتی متر) کاهش شدیدی در رشد خطی دان نهال های کاج تهران دیده می شود و به نظر می رسد که آستانه تحمل گونه یاد شده تا حدود ۱۰۰ میلی مولار آن است. بررسی داده های به دست آمده از تحلیل رشد با رگرسیون خطی با توجه به شکل ۱ همچنین نشان می دهد که میزان افزایش رشد طولی در مقایسه با طول کلی گیاه معیار مناسب تری برای سنجش بردباری گونه های گیاهی به نمک است.

تأثیر شوری بر زیست توده برگ، ساقه و ریشه دان نهال های کاج تهران

به طور کلی شوری باعث کاهش تعداد برگ ها و طول برگ و به دنبال آن کاهش فتوسنتز و رشد گیاه خواهد شد (۱۶). داده های به دست آمده از بررسی وزن خشک زیست توده برگ، ساقه و ریشه دان نهال های کاج تهران در جدول ۱ نشان می دهد که زیست توده به دست آمده از هر سه اندام رویشی برگ، ساقه و ریشه در تیمار ۲۵ میلی مولار نمک کلرید سدیم تفاوت معنی داری با شاهد نشان نمی دهد و حتی وجود نمک با غلظت ۲۵ میلی مولار باعث افزایش زیست توده ریشه ها در مقایسه با شاهد شده است، گرچه این افزایش معنی دار نیست. به اعتقاد مانس (۸) میزان رشد ریشه ها کمتر از ساقه تحت تأثیر شوری قرار می گیرد. افزون بر این اندازه گیری وزن خشک ریشه ها در تیمارهای ۵۰ و ۱۰۰ میلی مولار کلرید سدیم و تجزیه آماری داده ها با استفاده از آزمون دانکن نشان می دهد که گیاهان رشد یافته در تیمارهای یاد شده تفاوت معنی داری از نظر کاهش رشد با تیمار ۲۵ میلی مولار نشان نمی دهند (جدول ۱).

تصور می شود که سیستم ریشه ای کاج تهران تحمل مناسبی تا سطح ۱۰۰ میلی مولار کلرید سدیم (با هدایت الکتریکی محلول ۱۰/۴ میلی زیمنس بر سانتی متر) از خود نشان می دهد. نتایج به دست آمده از بررسی های حاضر بر روی این گونه با نتایج به دست آمده توسط توگ نتی و همکاران^۱ (۱۷) روی شش رقم متفاوت کاج حلب قابل مقایسه است و با آن هماهنگی دارد. بررسی های ایشان نشان داده است که رقم های منشأ گرفته از زیستگاه های خشک مقاومت بیشتری به تنش شوری و تنش خشکی نشان می دهند و در این رقم ها بخش عمده ای از زیست توده کل گیاه به ریشه ها اختصاص می یابد. در کاج تهران افزایش غلظت شوری تا سطوح ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی مولار نمک کلرید سدیم تأثیر به نسبت شدیدی بر سیستم ریشه داشته است به گونه ای که در تیمارهای اخیر وزن خشک ریشه ها تا حدود ۶۰٪ نسبت به شاهد کاهش یافته است.

تأثیر شوری بر وزن خشک ساقه های گیاهان مورد بررسی مانند همین تأثیر بر ریشه ها است و همان گونه که داده های جدول ۱ نشان می دهد یک کاهش هماهنگ همراه با افزایش غلظت نمک در وزن خشک ساقه ها دیده می شود و در اینجا نیز تفاوت معنی داری بین گیاهان شاهد و گیاهان رشد یافته در تیمار ۲۵ میلی

مولار نمک کلرید سدیم وجود ندارد. از سه اندام ساقه، ریشه و برگ در کاج تهران، ساقه حساسیت بیشتری به غلظت های اضافی نمک دارد و در شرایط شوری بخش عمده ای از نمک به برگ ها انتقال می یابد، اما تأثیر سطوح بالای شوری بر کاهش وزن خشک برگ به اندازه ساقه نیست.

بررسی های حاضر روی غلظت سدیم در برگ ها که در جای خود مورد بحث قرار خواهد گرفت گواه دیگری بر این ادعا است. وزن خشک برگ ها نیز با افزایش غلظت نمک کاهش می یابد. مقایسه وزن خشک برگ ها در تیمارهای مختلف شوری با گیاهان شاهد نشان می دهد که در تیمار ۲۵ میلی مولار نمک کلرید سدیم وزن خشک برگ ها تنها ۱٪ کم تر از شاهد است و تفاوت معنی داری بین گیاهان شاهد و گیاهان رشد یافته در تیمار مذکور وجود ندارد، اما با افزایش غلظت نمک به ۵۰ میلی مولار تفاوت معنی داری با شاهد و تیمار ۲۵ میلی مولار نمک در برگ ها دیده می شود و این نیز دلیل دیگری است که به احتمال با افزایش سطح شوری ورود نمک به برگ ها نیز یک افزایش تصاعدی می یابد به گونه ای که در تیمار ۵۰ میلی مولار نمک، برگ ها بیش از ساقه و ریشه آسیب می بینند و این به دلیل حساسیت بیش تر برگ ها نیست بلکه به دلیل ورود مقادیر اضافی نمکی است که در جریان تعرق برگ ها به این اندام وارد می شود. مشابه چنین وضعیتی در کاج پیناستر نیز گزارش شده است (۶). با افزایش غلظت نمک تا سطح ۱۵۰ میلی مولار نسبت اندام های هوایی به ریشه در مقایسه با شاهد کاهش می یابد (جدول ۱). این موضوع نیز نشان می دهد که سیستم ریشه ای کاج تهران پایداری بهتری در مقایسه با اندام های هوایی دارد و کاهش نسبی رشد در ریشه ها با افزایش غلظت نمک به حدی نیست که در اندام های هوایی دیده می شود. که با یافته های مانس (۸) هماهنگی دارد. در سطح ۲۰۰ میلی مولار نمک کلرید سدیم (هدایت الکتریکی محلول ۱۹/۶ میلی زیمنس بر سانتی متر) نسبت مذکور بالاتر می رود و با شاهد یکسان می شود و این موضوع نشان می دهد که در غلظت های بالای نمک آسیب پذیری ریشه ها به عنوان اندامی که به طور مستقیم در معرض تنش قرار دارند بیش از ساقه و برگ است. داده های جدول ۱ در مورد زیست توده کل نشان می دهد که با افزایش غلظت نمک زیست توده کل گیاه کاهش می یابد گرچه به نظر می رسد که این کاهش مذکور در غلظت های پایین تر نمک زیاد محسوس نیست و حتی وجود مقادیر کم نمک تا حدود ۲۵ میلی مولار کلرید سدیم (هدایت الکتریکی محلول ۳/۱ میلی زیمنس بر سانتی متر) موجب تحریک رشد گیاه نیز شده است. این نتیجه با نتایج به دست آمده از بررسی های سان و دیکینسون (۱۶) روی بعضی از گونه های اکالیپتوس قابل مقایسه است. در دو گونه از اکالیپتوس های مورد بررسی، اکالیپتوس پلینا^۱ و اکالیپتوس اروفیلا^۲ بیشترین زیست توده نسبی در تیمار ۵۰ میلی مولار کلرید سدیم تولید شده است.

تأثیر شوری بر جذب عناصر معدنی در دان نهال های کاج تهران

جدول ۲ غلظت عناصر غذایی در ریشه دان نهال های کاج تهران در تیمارهای مختلف شوری را نشان می دهد. عناصری که اندازه گیری غلظت آن ها در این پژوهش مد نظر بوده است، منهای سدیم جزء عناصر پرمصرف محسوب می شوند. همان گونه که داده های جدول ۲ نشان می دهد در ریشه ها با افزایش غلظت نمک تا حدود ۲۵ میلی مولار کلرید سدیم غلظت نیتروژن تا حدودی افزایش یافته است. غلظت سدیم نیز از ۱/۸

میلی مولار در گیاهان شاهد به $4/1$ میلی مولار در تیمار 25 میلی مولار کلرید سدیم افزایش نشان می دهد. در تیمار 50 میلی مولار کلرید سدیم غلظت نیتروژن باز هم افزایش می یابد. همراه با این که غلظت سدیم نیز از $1/8$ میلی مولار در تیمار شاهد به $4/9$ میلی مولار در تیمار 50 میلی مولار نمک افزایش یافته است.

روند افزایش نیتروژن در ریشه با افزایش غلظت نمک تا سطح 150 میلی مولار ادامه می یابد، به گونه ای که در تیمار 150 میلی مولار کلرید سدیم جذب نیتروژن به بیش از دو برابر میزان آن در شاهد می رسد. به همین ترتیب افزایش سدیم نیز تا حدود 4 برابر غلظت سدیم در ریشه گیاهان شاهد در سطح 150 میلی مولار کلرید سدیم بالا می رود. در بررسی هایی که تا کنون صورت گرفته هیچ تفسیر ویژه ای در مورد افزایش نیتروژن در ریشه در پی بالا رفتن غلظت نمک ارائه نشده است و در پژوهش های سائور و همکاران (۱۵) روی کاج پیناستر، و نیز لوستائو و همکاران^۲ (۶) روی همین گونه تنها به افزایش نیتروژن اشاره شده است. شاید یکی از دلایل بالا رفتن غلظت نیتروژن را بتوان افزایش میزان ساخت پروتئین های محلول دانست که در پاسخ به تنش شوری به عنوان مواد سازگارکننده اسمزی ساخته می شوند. افزایش غلظت سدیم به عنوان پیامدی از افزایش غلظت این یون در محیط اطراف ریشه به طور کامل طبیعی می باشد. در این شرایط روند افزایش سدیم در ریشه با کاهش پتاسیم هماهنگ است. به نظر می رسد که با افزایش غلظت نمک در اطراف ریشه و با افزایش غلظت سدیم به دلیل افزایش فعالیت های رقابتی میزان جذب پتاسیم کاهش می یابد. در مورد سایر عناصر یعنی فسفر، کلسیم و منیزیم به نظر می رسد که شوری جذب آن ها را در ریشه چندان تحت تأثیر قرار نمی دهد، هر چند در بعضی از تیمارها افزایشی هماهنگ بین کلسیم و سدیم دیده می شود و پذیرفتن این موضوع که اثرهای مضر یون های سدیم اضافی در ریشه تا حدودی به وسیله غلظت های بالایی از یون کلسیم مقابله می شود چندان غیر منطقی به نظر نمی رسد. چنین وضعیتی در تیمارهای 50 ، 100 و 150 میلی مولار کلرید سدیم در جدول ۲ به طور کامل دیده می شود.

در مجموع با توجه به رقابت بین سدیم و پتاسیم به نظر می رسد که ریشه های گیاهان کاج تهران وضعیت توازن یونی و پایداری جذب یون ها را تا غلظت 100 میلی مولار کلرید سدیم در محیط تحمل می کنند، ولی با افزایش غلظت این نمک به سطوح بالاتر از آن اختلالی در جذب پتاسیم رخ می دهد. این ممکن است پیامدی از تأثیر غلظت های اضافی نمک بر فرایندهای تأمین کننده انرژی لازم برای جذب باشد. چنین می توان تصور کرد که در شوری زیاد بخش زیادی از ATP یاخته های ریشه به جای این که در جذب یون ها مصرف گردد به ساخت ترکیبات آلی سازگار کننده اختصاص می یابد. قابل توجه است که برای ساخت یک مول گلایسین بتائین در حدود 50 مول ATP مصرف می شود (۱۲). افزون بر این کاج ها دارای یک سیستم ساخت رزین و ترکیبات ترپنوئیدی هستند که به عنوان یک پاسخ عمومی در برابر انواع تنش ها و از جمله تنش شوری فعال می شود (۴، ۵، ۱۴). بررسی های انجام شده در پژوهش حاضر بر روی گیاهان کامل کاج تهران یک همبستگی مثبت و معنی دار بین افزایش غلظت نمک در ریشه و افزایش تعداد مجاری رزینی را نشان داد. حال چنانچه پذیرفته شود که برای فراهم آمدن تعداد قابل توجهی از این مجاری در شوری زیاد، هزینه زیادی مصرف می شود، کاهش جذب یون ها در غلظت های بالای نمک به عنوان پیامدی از کاهش انرژی لازم برای جذب یون منطقی به نظر می رسد.

یک توجیه منطقی دیگر درباره این وضعیت که در غلظت های بالای نمک (غلظت های بالاتر از 100 میلی مولار) شدت جذب عناصر معدنی در ریشه کاهش می یابد، با توجه به یافته های جدول های ۳ و ۴ به دست می آید. همان گونه که جدول های ۳ و ۴ نشان می دهند انتقال نیتروژن، فسفر و کلسیم به اندام های هوایی و به

ویژه برگ ها در شوری زیاد افزایش یافته است. در جدول ۳ افزایش غلظت نیتروژن در تیمار ۲۰۰ میلی مولار کلرید سدیم در ساقه قابل توجه، و در حدود دو برابر شاهد است هر چند مقایسه میانگین ها با استفاده از آزمون F تفاوت را معنی دار نشان نداده است. ضمن این که غلظت عناصر به طور کلی در ساقه ها کمتر از ریشه است و این موضوع با توجه به اینکه ساقه ها بیشتر دارای نقش انتقال مواد هستند و در بازدانگان و به ویژه کاج ها، اشاره ای به نقش ذخیره کنندگی آن ها نشده است، طبیعی به نظر می رسد. غلظت نیتروژن و سدیم ساقه به مرور تا سطح ۲ تا ۳ برابر شاهد در تیمار ۲۰۰ میلی مولار کلرید سدیم افزایش یافته است. در ساقه یک همبستگی منفی بین افزایش غلظت نمک در تیمارهای مختلف و غلظت پتاسیم دیده می شود اما غلظت منیزیم با افزایش سطح نمک در ساقه افزایش می یابد. همین وضعیت در مورد کلسیم و فسفر برگ ها در جدول ۴ به طور کامل دیده می شود. انتقال سدیم اضافی به اندام های هوایی تا سطح ۱۰۰ میلی مولار نمک کلرید سدیم چندان به چشم نمی آید اما با افزایش غلظت نمک به میزان ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی مولار، غلظت سدیم برگ ها به نحو چشمگیری افزایش می یابد و به حدود شش برابر شاهد می رسد (جدول ۴). توجه به این نکته اهمیت دارد که در چنین غلظت هایی اثر سمی یون های سدیم و به احتمال کمر اضافی به اندام های هوایی آسیب می رساند. غلظت پتاسیم در ساقه ها و برگ ها با افزایش شوری به تدریج کاهش می یابد و به پائین ترین سطح خود در تیمار ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی مولار می رسد (جدول های ۳ و ۴).

نکته پایانی درباره تأثیر شوری بر جذب عناصر معدنی یک موضوع فراموش شده و شاید پنهان مانده از دید پژوهشگرانی است که تا کنون در این زمینه کار کرده اند و آن هم توجه به مکانیزم های تعدیل کننده بار الکتریکی یاخته در حضور نمک های مزاحم است. نسبت بین کاتیون های جذب شده در شرایط شوری یعنی مجموع غلظت پتاسیم، سدیم، کلسیم و منیزیم به مجموع غلظت آنیون های اندازه گیری شده در این پژوهش یعنی نیتروژن به صورت نیترات و فسفر به صورت فسفات با افزایش غلظت نمک تا سطح ۱۰۰ میلی مولار کلرید سدیم کاهش می یابد و از ۴ در شرایط شاهد به ۲/۵ در تیمار ۱۰۰ میلی مولار کلرید سدیم می رسد، اما با بالا رفتن سطح شوری به مقادیری فراتر از ۱۰۰ میلی مولار افزایش می یابد و به ۴/۷ (حتی بیش از این نسبت در گیاهان شاهد) در تیمار ۲۰۰ میلی مولار کلرید سدیم می رسد. درک ارتباط بین نسبت یاد شده (مجموع کاتیون های جذب شده به آنیون های جذب شده) با وجود غلظت های اضافی نمک های مزاحمی مانند کلرید سدیم، البته نیاز به بررسی های بیشتری دارد به ویژه که در این پژوهش غلظت آنیون کلر هم اندازه گیری نشده است، ولی وجود یک هماهنگی بین کاهش این نسبت و افزایش نسبت سدیم به پتاسیم، با افزایش غلظت کلرید سدیم تا سطح ۱۰۰ میلی مولار و سپس همبستگی بین افزایش نسبت مجموع کاتیون های جذب شده به آنیون های جذب شده و نسبت سدیم به پتاسیم در تیمار ۱۵۰ و ۲۰۰ میلی مولار کلرید سدیم بسیار قابل توجه است و شاید در بررسی های آینده، این موضوع از اهمیت ویژه ای برخوردار شود. احتمال می رود که با افزایش سطح شوری به مقادیری بالاتر از ۱۰۰ میلی مولار کلرید سدیم، تحمل بار مثبت اضافی به یاخته از راه جذب مقادیر سدیم اضافی به وسیله افزایش جذب آنیون هایی مانند فسفات و نیترات مقابله می شود. هزینه جذب مواد معدنی یاد شده به منظور تعدیل بار الکتریکی یاخته بدون شک پایین تر از ساخت آنیون های آلی مانند پروتئین ها، آمینو اسیدها و یا سایر ترکیبات آلی باردار با بار منفی است.

نتیجه گیری پایانی اینکه با توجه به مجموع یافته های پژوهش حاضر کاج تهران را نمی توان در ردیف گونه های بردبار به شوری قرار داد. آستانه تحمل این گونه را می توان غلظت ۱۰۰ میلی مولار نمک کلرید سدیم در شن شسته شده دانست. در این حالت هدایت الکتریکی محلول اطراف ریشه در حدود ۱۰/۴ میلی زیمنس بر

سانتی متر است. در چنین غلظتی از نمک باز هم کاهش رشد دیده می شود اما رشد خطی با آهنگی کندتر در مقایسه با شرایط شاهد ادامه می یابد.

سپاسگزاری

لازم می دانیم از جناب آقای مهندس مجید رحیمی معاون محترم پژوهشی دانشگاه آزاد واحد جهرم به دلیل حمایت مالی، سرکار خانم مهندس زمانی زاده و جناب آقای مهندس عفت پور (هر دو از کارشناسان محترم مجتمع آزمایشگاهی واحد علوم و تحقیقات تهران) به خاطر انجام تجزیه های مربوط به جذب اتمی عناصر معدنی و همکاری در اندازه گیری غلظت نیتروژن و فسفر نمونه های ریشه، ساقه و برگ تشکر و سپاسگزاری نماییم.

REFERENCES

منابع

1. Chang, S., J.D. Puryear, M.A. Dilip L. Dias, E.A. Funkhouser, R.J. Newton, and J. Cairney. 1996. Gene expression under water deficit in loblolly pine (*Pinus taeda*): Isolation and characterization of cDNA clones. *Physiol. Plant.* 97:139-148.
2. Greenway, H. and R. Munns. 1980. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 31:149-190.
3. Kozłowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Monograph.* 1:1-29.
4. Krol, M., G.R. Gray, V.M. Hurry, G. Oquist, L. Malek, and N.P.A. Huner. 1995. Low-temperature stress and photoperiod affect an increased tolerance to photoinhibition in *Pinus banksiana* seedlings. *Can. J. Bot.* 73:1119-1127.
5. Lerdau, M., M. Litvak, P. Palmer and R. Monson. 1997. Control over monoterpene emissions from boreal forest conifers. *Tree Physiol.* 17:563-569.
6. Loustau, D., S. Crepeau, M.G. Guye, M. Sartore and E. Saur. 1995. Growth and water relation of three geographically separate origins of maritime pine (*Pinus pinaster*) under saline conditions. *Tree Physiol.* 15:569-576.
7. Meier, C. E., R.J. Newton, J.D. Puryear, and S. Sen. 1992. Physiological responses of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) seedlings to drought stress: osmotic adjustment and tissue elasticity. *J. Plant Physiol.* 140:754-760.
8. Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell Environ.* 25:239-250.
9. Myers, B.J., R.G. Benyon, S. Theiveyanathan, R.S. Cridle, C.J. Smith and R.A. Falkiner. 1998. Response of effluent-irrigated *Eucalyptus grandis* and *Pinus radiata* to salinity and vapor pressure deficits. *Tree Physiol.* 18:565-573.
10. Padmanabhan, V., D. M.A.L. Dias and R.J. Newton. 1997. Expression analysis of a gene family in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) induced by water deficit stress. *Plant Molecul. Biol.* 35:801-807.
11. Parkinson, J.A. and S.E. Allen. 1975. A wet oxidation procedure suitable for the determination of nitrogen and mineral nutrients in biological material. *Commun. Soil. Sci. Plant Anal.* 6:1-11.
12. Raven, J.A. 1985. Regulation of pH and generation of osmoregularity in vascular plants: a cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. *New Phytologist.* 101:25-77.
13. Ruiz, D., V. Martinez. and A. Cerda. 1997. Citrus response to salinity: growth and nutrient uptake. *Tree physiol.* 17:141-150.

14. Runion, G.B., J.A. Entry, S.A. Prior, R.J. Mitchell, and H.H. Rogers. 1999. Tissue chemistry and carbon allocation in seedlings of *Pinus palustris* subjected to elevated atmospheric CO₂ and water stress. *Tree Physiol.* 19:329-335.
15. Saur, E., C. Lambart, D. Loustau, N. Rotival and P. Trichet. 1995. Growth and uptake of mineral elements in response to sodium chloride of three provenances of maritime pine. *J. Plant Nutr.* 18:243-256.
16. Sun, D., and G. Dickinson. 1993. Responses to salt stress of 16 *Eucalyptus* species, *Grevillea robusta*, *Lophostemon confertus* and *Pinus radiata* var. *hondurensis*. *Forest Ecol. Man.* 60:1-14.
17. Tognetti, R., M. Michelozzi and A. Giovannelli. 1997. Geographical variation in water relation, hydraulic architecture and terpene composition of Aleppo pine seedlings from Italian provenances. *Tree Physiol.* 17:241-250.
18. Zhang, J.W., Z. Feng, B.M. Cregg and C.M. Schumann. 1997. Carbon isotopic composition, gas exchange, and growth of three populations of ponderosa pine differing in drought tolerance. *Tree Physiol.* 17:461-466.
19. Zhao, S., S.J. Colombo and E. Blumwald. 1995. The induction of freezing tolerance in jack pine seedlings: The role of root plasma membrane H⁺-ATPase and redox activities. *Physiol. Plant.* 93: 55-60.