

Investigation of Salinity and Drought Stress on Plant Water Uptake Reduction under Simultaneous Stress Condition

ABOUZAR BAZRAFESHAN¹, MEHDI SHORAFI¹, MOHAMMAD HOSSEIN MOHAMMADI^{1*}, ALI ASGHAR ZOLFAGHARI²

1. Department of Soil Science, College of Agricultural and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran.

2. Desertification Department, Faculty of Desert Science, University of Semnan, Semnan, Iran.

(Received: Feb. 4, 2020- Revised: Apr. 22, 2020- Accepted: May. 10, 2020)

ABSTRACT

This study was conducted to investigate the effect of salinity and drought stress on water uptake reduction by maize. In order to exert these stresses, the pots were divided into two compartments including salinity and drought stresses. For two seasons, greenhouse experiments were conducted in a randomized design with four replicates in 2017. Water uptake by maize was measured daily in saline compartment of pots under constant matric potential of -100 cm, in different salinity levels of irrigation water (0, 1.7, 3.36, 6.33 and 8.35 dS m⁻¹). The osmotic potential in pots was kept constant after the treatment initiation. The matric and osmotic potentials were quantified based on equal water uptake by roots in salinity and drought compartments of pots. In spring, the ratio of matric to osmotic potential was 0.28, 0.5, 0.47 and 0.46 in corresponding drought treatments (D₁, D₂, D₃, D₄) and salinity treatments (S₁, S₂, S₃, S₄). For autumn, these ratios were 0.25, 0.32, 0.32 and 0.33 in corresponding drought treatments (D₁, D₂, D₃, D₄) and salinity treatments (S₁, S₂, S₃, S₄). Water uptake reduction by one unit decrease of matric potential was found to be more than the one caused by one unit decrease of osmotic potential. Osmotic potential had more effect than the matric potential on reducing root mass under the same water use conditions. These results indicated that the assumption of matric and osmotic potentials to be additive or multiplicative is not valid. The results of this study can be used to accurately manage irrigation water under salinity and drought stresses.

Key words: Osmotic Potential, Matric Potential, Water Uptake, Root System, Maize.

بررسی تنش شوری و خشکی بر کاهش جذب آب گیاه تحت شرایط تنش همزمان

ابوذر بذرافشان^۱، مهدی شرفا^۱، محمدحسین محمدی^{۱*}، علی اصغر ذوالفقاری^۲

۱. گروه علوم و مهندسی خاک، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران.

۲. گروه بیابان‌زدایی، دانشکده کویرشناسی، دانشگاه سمنان، سمنان، ایران.

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۱۱/۱۵ - تاریخ بازنگری: ۱۳۹۹/۲/۳ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۹/۲/۲۱)

چکیده

این تحقیق به منظور بررسی تاثیر تنش‌های شوری و خشکی بر میزان کاهش جذب آب توسط گیاه ذرت انجام شد. به منظور اعمال این تنش‌ها، گلدان‌ها به دو قسمت تنش شوری و خشکی تقسیم شدند. آزمایش‌های گلخانه‌ای در دو فصل بهار و پاییز در گلخانه به صورت طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار در سال ۱۳۹۶ انجام شدند. گلدان‌ها به دو قسمت شامل تنش‌های شوری و خشکی تقسیم شدند. جذب آب گیاه به صورت روزانه در قسمت شوری گلدان تحت پتانسیل ماتریک ۱۰۰ سانتی‌متر در سطوح شوری مختلف آب آبیاری (۰، ۱/۷، ۳/۳۶، ۶/۳۳، ۸/۳۵ دسی‌زیمنس بر متر) اندازه‌گیری شد. پتانسیل اسمزی در گلدان‌ها بعد از شروع اعمال تیمار ثابت نگه داشته شد. پتانسیل‌های ماتریک و اسمزی بر اساس جذب آب برابر ریشه‌ها در قسمت شوری و خشکی گلدان‌ها کمی‌سازی شدند. در بهار، نسبت پتانسیل ماتریک به اسمزی در تیمارهای خشکی D₁، D₂، D₃، D₄ و تیمارهای شوری S₁، S₂، S₃، S₄ متناظر برابر با ۰/۲۸، ۰/۵، ۰/۴۷ و ۰/۴۶ بود. در پاییز، این نسبت‌ها در تیمارهای خشکی D₁، D₂، D₃، D₄ و تیمارهای شوری S₁، S₂، S₃، S₄ متناظر به ترتیب ۰/۳۲، ۰/۳۲، ۰/۳۲ و ۰/۳۳ بودند. کاهش جذب آب با یک واحد کاهش پتانسیل ماتریک بیشتر از یک واحد کاهش پتانسیل اسمزی بود. پتانسیل اسمزی اثر بیشتری بر کاهش جرم ریشه تحت شرایط مصرف آب برابر داشت. این نتایج نشان داد فرضیه جمع‌پذیر یا ضرب‌پذیر بودن پتانسیل‌های ماتریک و اسمزی صحیح نمی‌باشد. نتایج این مطالعه جهت مدیریت دقیق آب آبیاری تحت تنش‌های شوری و خشکی می‌تواند استفاده شود.

واژه‌های کلیدی: پتانسیل اسمزی، پتانسیل ماتریک، جذب آب، سیستم ریشه، ذرت.

مقدمه

خشکی و شوری محدودکننده‌های بسیار مهمی هستند که رشد گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهند (Forieri et al., 2016). به دلیل کمبود آب شیرین، استفاده از آب شور به منظور نیاز آبی محصولات کشاورزی غیرقابل اجتناب شده است (Kiani and Abbasi, 2009). رشد گیاهان تحت تنش اغلب به وسیله میزان توانایی ریشه‌ها جهت جذب آب از خاک و انتقال آن به اندام هوایی محدود می‌شود (Navarro et al., 2008). همچنین کمیت و سرعت آبی که از ریشه به اندام هوایی حرکت می‌کند، غلظت موادی که به اندام هوایی می‌رسد را تعیین می‌نماید (Navarro et al., 2007). برای جذب آب از خاک خشک یا شور، گیاهان باید پتانسیل آب داخل گیاه را به مقدار پایین‌تر از پتانسیل آب خاک کاهش دهند که این امر با جذب نمک‌ها و افزایش حلالیت آن‌ها در درون بافت گیاهی و یا با سنتز کردن املاح آلی صورت می‌گیرد (Roy et al., 2014). معمولاً آب قابل دسترس گیاه به وسیله

پتانسیل‌های ماتریک و اسمزی خاک تخمین زده می‌شود (Sheldon et al., 2017). اثرات هم‌زمان تنش‌های خشکی و شوری بر جذب آب ریشه و تولید محصول وابسته به فاکتورهای زیادی مانند رقم گیاه، دور آبیاری، ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک، اقلیم و کیفیت آب آبیاری می‌باشد (Dudley and Shani, 2003; Babazadeh et al., 2017). نشان دادند وقتی که تنش شوری و خشکی افزایش می‌یابد، وزن خشک ریشه گندم کاهش می‌یابد و سرعت جذب آب به وسیله ریشه‌های گیاه از خاک به پتانسیل کل آب (مجموع پتانسیل ماتریک و اسمزی) بستگی دارد. (Hütsch et al., 2015). نشان دادند که اثر تنش شوری بر کاهش وزن و جذب آب ریشه ذرت بیشتر از تنش خشکی می‌باشد که علت آن اثر ویژه یون سدیم بود. شوری آب آبیاری اثرات مختلفی بر رشد ریشه دارد. به‌طور معمول، رشد ریشه به وسیله در معرض قرارگیری با شوری بالا در نتیجه اثرات اسمزی و سمیت یون کاهش می‌یابد (Banon et al., 2012)، اگرچه این پاسخ بستگی به گونه گیاه و سطح

ازای هر واحد بار می‌باشد. Cardon and Lety (1992) نشان دادند که اثر یک واحد از پتانسیل اسمزی نسبت به یک واحد از پتانسیل ماتریک بر کاهش جذب آب گیاه متفاوت می‌باشد. به‌طور کلی، مطالعات زیادی مقایسه تاثیر تنش‌های شوری و خشکی را بر کاهش جذب آب گیاه نشان داده‌اند اما هنوز سهم کاهش جذب آب توسط دو نیروی کنترل کننده جذب آب گیاه (پتانسیل‌های اسمزی و ماتریک) نامشخص است و مفاهیم جمع‌پذیری و ضرب-پذیری برای تنش‌های ترکیبی شوری و خشکی تایید نشده است و چالش اصلی، چگونگی تلفیق تنش‌های شوری و خشکی است (Kiani and Abbasi, 2009; Abbasi, 2014). بنابراین، تحقیق حاضر به‌منظور الف) بررسی تغییرات جذب آب توسط ریشه گیاه تحت تنش‌های شوری و خشکی ب) کمی‌سازی و مقایسه سهم پتانسیل‌های اسمزی و ماتریک بر کاهش جذب آب گیاه در شرایط تعرق برابر در دو فصل بهار و پاییز (شرایط تقاضای تبخیر مختلف) انجام شد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش به‌صورت کشت گلدانی در گلخانه تحقیقاتی گروه علوم و مهندسی خاک دانشگاه تهران در دو فصل بهار و پاییز سال ۱۳۹۶ انجام شد. دمای گلخانه در بهار و پاییز به‌ترتیب بین 30 ± 1 و 20 ± 1 درجه سانتی‌گراد متغیر بود. همچنین درصد رطوبت نسبی در بهار و پاییز به‌ترتیب بین 30 ± 2 و 40 ± 2 متغیر بود. در هر دو فصل بهار و پاییز، گیاه ذرت (*Zea mays*, L., var. SC704) در گلدان‌هایی با ارتفاع و قطر به‌ترتیب ۳۶ و ۲۵ سانتی‌متر کشت شدند. خاک مورد آزمایش از مزرعه کشاورزی واقع در شهرستان آبیگ استان قزوین از عمق (۳۰-۰) سانتی‌متر برداشت شد. به منظور کاشت گیاه خاک‌ها از الک ۴ میلی‌متری و به‌منظور آنالیزهای فیزیکی و شیمیایی بخشی از خاک‌ها از الک دو میلی‌متری عبور داده شدند. قابلیت هدایت الکتریکی و اسیدیته خاک به‌وسیله EC متر و pH متر، بافت خاک به روش هیدرومتری، ماده آلی خاک به روش والکلی بلک اندازه-گیری شدند. همچنین، وزن مخصوص ظاهری خاک با استفاده از روش استوانه و درصد رطوبت اشباع خاک از طریق خشک کردن گل اشباع در دمای ۱۰۵ درجه سلسیوس اندازه‌گیری شدند (Soil Survey Staff, 2014). نمونه‌های خاک دست‌نخورده با استفاده از سیلندرهای ۱۰۰ سانتی‌متر مکعب به‌مدت ۴۸ ساعت اشباع شدند و سپس رطوبت خاک در پتانسیل ماتریک ۱۰، -۵۰، -۸۰، -۱۰۰ سانتی‌متر با استفاده از جعبه شن و ۲۰۰، -۳۰۰، -۴۰۰، -۱۰۰۰، -۳۰۰۰، -۵۰۰۰، -۱۰۰۰۰ و -۱۵۰۰۰ سانتی‌متر با استفاده از دستگاه صفحات فشاری جهت تعیین

شوری دارد. Duan *et al.* (2015) نشان دادند که شوری بالا، رشد ریشه را با کاهش تقسیم و طول شدن سلول سرکوب می‌نماید و توسعه سلول در طول محور شعاعی در اپیدرم و کورتکس افزایش می‌یابد. Rahnema *et al.* (2011) نشان دادند که تنش شوری سبب کاهش طول ریشه اصلی و افزایش طول ریشه‌های جانبی گندم دوروم شد. Shabala *et al.* (2014) نشان دادند که تنش شوری سبب کاهش طول ریشه اصلی گیاه می‌گردد. همچنین Sheldon *et al.* (2013) نشان دادند که تنش شوری از تقسیم سلولی ریشه‌های اصلی گندم و جو جلوگیری می‌نماید. Katerji *et al.* (1994)، با مطالعه تاثیر تنش شوری بر ذرت و آفتابگردان نشان دادند که با افزایش تنش شوری کاهش وزن ریشه بیشتر از اندام هوایی می‌باشد. در مقابل، Franco *et al.* (2011) نشان دادند که اثر تنش خشکی معمولاً بر کاهش رشد اندام هوایی گیاه بیشتر از رشد ریشه است. Duan *et al.* (2015) و Sharp *et al.* (1988) نشان دادند که تقسیم سلولی در منطقه مریستم ریشه تحت تنش خشکی کاهش می‌یابد و به دلیل کاهش در سرعت گسترش شعاعی، نازک‌تر می‌شوند. گونه‌های فعال اکسیژن در مرگ سلولی منطقه مریستمی ریشه تحت تنش خشکی دخالت دارند که منجر به توقف رشد ریشه می‌گردد و توقف رشد ریشه اصلی متعاقباً باعث افزایش تولید ریشه‌های جانبی می‌شود (Duan *et al.*, 2010). به‌طور کلی، کار کمی روی ریشه‌های تحت تنش‌های شوری و خشکی انجام شده است. ریشه‌ها ممکن است بخشی از گیاه به نظر برسند که بسیار آسیب‌پذیر به تنش باشند زیرا آن‌ها به‌طور مستقیم در معرض شوری و یا خشکی خاک می‌باشند؛ اما به‌طور شگفت‌انگیزی آن‌ها محکم هستند و نرخ رشد ریشه‌ها به-راحتی تحت تاثیر اندام هوایی گیاه قرار نمی‌گیرد (Munns, 2002). اثر تنش‌های شوری و خشکی بر جذب آب گیاه هنوز به‌طور واضح مشخص نشده است. اگرچه پتانسیل کل به‌عنوان جمع جبری اجزای پتانسیل آب در خاک نشان داده شده است اما گیاهان به‌طور یکسان به پتانسیل اسمزی و ماتریک پاسخ نمی‌دهند (Corey and Logsdon, 2005; Babazadeh *et al.*, 2017). به‌طور کلی، واکنش گیاهان به تنش‌های شوری و خشکی بسیار پیچیده‌تر از یک اثر جمع‌پذیری ساده از این دو عامل تنش می‌باشد (Glenn *et al.*, 2012). Sun *et al.* (2015) گزارش کردند که اثر تنش‌های خشکی و شوری بر کاهش جذب آب و عملکرد گیاه به‌صورت جمع‌پذیر نمی‌باشند. Cramer *et al.* (2007) نشان دادند که در مقادیر هم‌ارز پتانسیل اسمزی و ماتریک، اثر پتانسیل ماتریک بر کاهش عملکرد بیشتر از پتانسیل اسمزی می‌باشد. Kiani and Abbasi (2009) گزارش کردند که اثر پتانسیل ماتریک بر کاهش جذب آب گیاه بیشتر از پتانسیل اسمزی به

در این رابطه، h ، مکش ماتریک خاک (m)؛ θ ، رطوبت حجمی خاک ($m^3 m^{-3}$)؛ θ_s ، رطوبت اشباع خاک ($m^3 m^{-3}$)؛ θ_r ، رطوبت باقیمانده خاک ($m^3 m^{-3}$) و α (m^{-1})، n پارامترهای منحنی رطوبتی می‌باشند.

جدول (۱)، برخی از ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد مطالعه را نشان می‌دهد. همچنین منحنی رطوبتی خاک در شکل (۱) و پارامترهای مربوط به آن در جدول (۲) نشان داده شده است.

منحنی رطوبتی خاک اندازه‌گیری شد و سپس با استفاده از نرم-افزار RETC، مدل منحنی رطوبتی van Genuchten (1980) بر داده‌های مکش ماتریک و رطوبت حجمی اندازه‌گیری شده در آزمایشگاه برازش داده شد.

رابطه (۱)، بیان ریاضی مدل منحنی رطوبتی خاک van Genuchten (1980) را نشان می‌دهد.

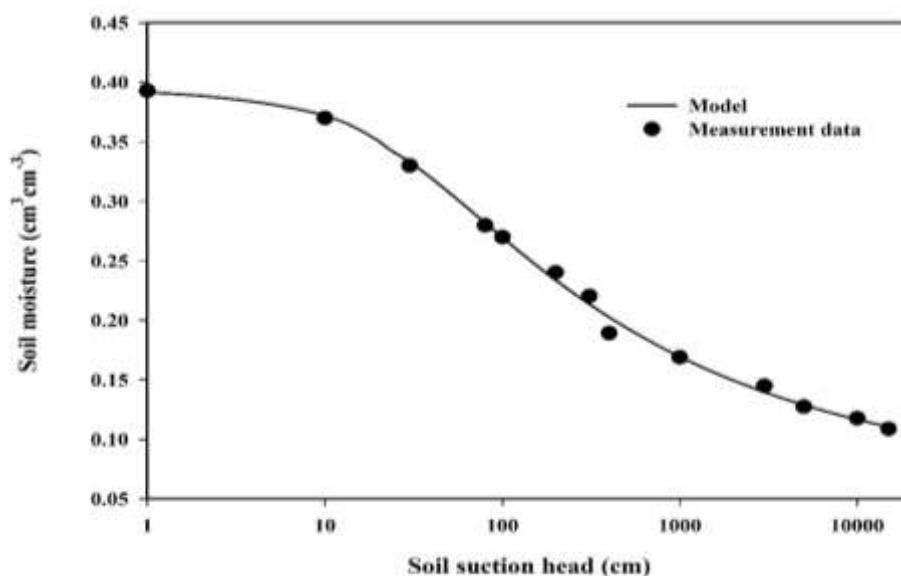
$$\theta(h) = \theta_r + \frac{\theta_s - \theta_r}{[1 + |\alpha h|^n]^{1-\frac{1}{n}}} \quad (\text{رابطه ۱})$$

جدول ۱- ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد مطالعه

رس (%)	سیلت (%)	شن (%)	بافت خاک	ظرفیت زراعی ($m^3 m^{-3}$)	pH	EC _e (dS m ⁻¹)	کربن آلی (%)
۹	۱۹/۳	۷۱/۷	Sandy loam	۰/۲۷	۷/۸	۰/۴	۰/۴

جدول ۲- پارامترهای منحنی مشخصه رطوبتی خاک

n	α (m ⁻¹)	رطوبت باقیمانده ($m^3 m^{-3}$)	رطوبت اشباع ($m^3 m^{-3}$)
۱/۳۰۵	۰/۰۴۲	۰/۰۶۵	۰/۳۹



شکل ۱- منحنی مشخصه خاک، مقادیر اندازه‌گیری شده (نقاط) و برازش مدل ونگنوختن (۱۹۸۰) بر آن (خط پیوسته)

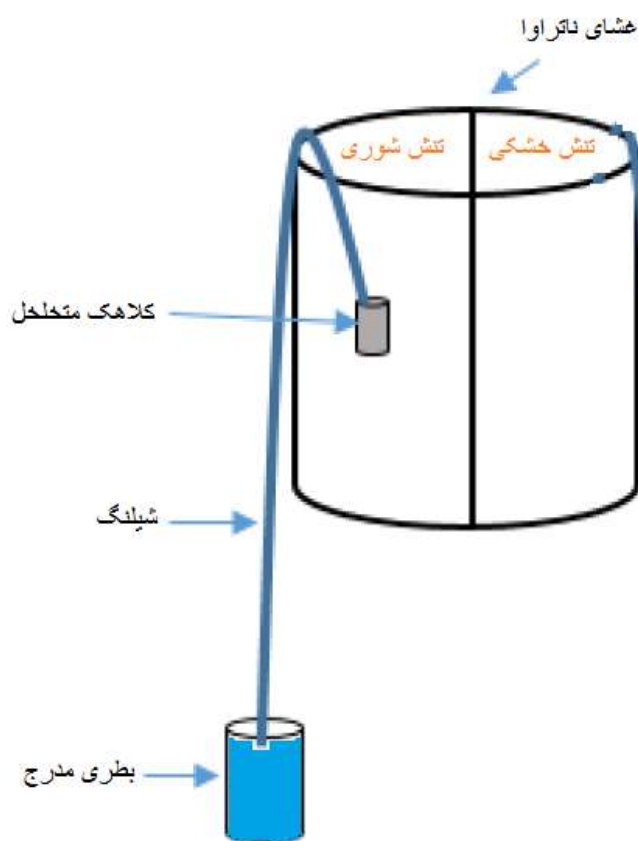
کاشت گیاه

گلدان، لایه‌ای از ذرات شن سفید با قطر ۲-۴ میلی‌متر به ضخامت دو سانتی‌متر بر سطح خاک قرار داده شد. سپس سه عدد بذر ذرت دقیقاً بر روی سطح مقطع میله جداکننده گلدان قرار گرفت تا ریشه‌های گیاه به‌طور مساوی در هر دو طرف گلدان گسترش یابند. در مرحله پنج برگی گیاه، یک بوته انتخاب و دو بوته دیگر حذف شدند. در قسمت تنش شوری هر گلدان یک عدد تانسومتر در مرکز ستون خاک تعبیه شد (شکل ۲). با استفاده از

جهت کاشت گیاه ذرت، گلدان‌های پلاستیکی با استفاده از یک میله فلزی جدا کننده و غشای ناتراوا در وسط به دو قسمت مجزا و مساوی از هم جهت اعمال تنش شوری و خشکی تقسیم شدند. در هر قسمت از گلدان ۹ کیلوگرم خاک (با وزن کل ۱۸ کیلوگرم) بر اساس جرم مخصوص ظاهری حاکم بر مزرعه (۱/۵۵) گرم بر سانتی‌مترمکعب) ریخته شد. به‌منظور کاهش تبخیر از سطح خاک

فاصله عمودی سر شیلنگ تا کلاهک، توسط خاک نگهداری می-شود را زهکشی نمایند. از سوی دیگر، اتصال سر شیلنگ به ظرف محتوی آب این امکان را فراهم می-نماید که در حالت‌هایی که مکش ماتریک خاک بیش از مکش آب درون تانسئومتر (برابر با فاصله عمودی سر شیلنگ تا کلاهک) است، آب از ظرف به طرف کلاهک و در نتیجه خاک جذب گردد. به این ترتیب، این تانسئومترها مکش خاک را در یک محدوده مشخص تثبیت خواهند کرد. به منظور تامین عناصر غذایی مورد نیاز گیاه، عناصر غذایی مورد نیاز گیاه در دو مرحله قبل از کاشت گیاه و قبل از شروع اعمال تیمارهای شوری و خشکی بر اساس نتایج آزمون خاک اضافه شدند.

تانسیومترها، سطوح پتانسیل اسمزی مختلف به وسیله حجم زهکشی بالای آب آبیاری جهت جلوگیری از تجمع نمک در خاک، ثابت نگه داشته شدند (Meskini et al., 2018). این تانسئومترها با سازوکاری مانند ستون آویزان، مکش خاک را در یک مقدار ثابت نگه داشته و با مصرف آب خاک گلدان توسط گیاه، آب مورد نیاز گیاه را با مکش مورد نظر تأمین می-نماید. ساختمان تانسئومترها از یک کلاهک متخلخل و یک شیلنگ حاوی ستون آب تشکیل شده است. بدین ترتیب مکشی معادل فاصله عمودی سر شیلنگ تا کلاهک بر خاک اعمال شد به نحوی که ستون‌های آب آویزان از گلدان‌ها قادر شدند کلیه آبی که با مکش کمتر از



شکل ۲- شماتیک تانسئومتر استفاده شده جهت تنظیم سطح شوری داخل گلدان

اعمال تیمارهای شوری و خشکی، رطوبت خاک در مکش ماتریک ۱۰۰ سانتی‌متر (ظرفیت زراعی) نگه داشته شد. پس از استقرار بوته‌ها (مرحله هفت برگی)، تیمارهای شوری به صورت روزانه به قسمت شوری تمام گلدان‌ها اعمال شدند و مقدار جذب آب روزانه گیاه با استفاده از اختلاف مقدار آب آبیاری و آب زهکشی شده توسط تانسئومترها اندازه‌گیری شد. سپس مقدار آب تعرق شده توسط گیاه (اختلاف آب آبیاری و زهکش) در نیمه شوری گلدان-ها به صورت روزانه با استفاده از آب مقطر به نیمه خشکی گلدان‌ها

اعمال تیمارها

به منظور اعمال تیمارهای شوری، سطوح شوری با استفاده از آب مقطر با نسبت مولی (۱:۱) کلرور سدیم و کلرور کلسیم تهیه شدند و سپس فشار اسمزی سطوح مختلف غلظت نمک با استفاده از معادله وانت هوف محاسبه گردید. تیمارهای شوری اعمال شده شامل پنج سطح شوری آب آبیاری (۰، ۱/۷، ۳/۳۶، ۶/۳۳ و ۸/۳۵) دسی‌زیمنس بر متر بودند. جزئیات سطوح شوری و غلظت نمک-های استفاده شده در جدول (۳) نشان داده شده است. قبل از

مرحله برداشت گیاه اعمال شد و با اندازه‌گیری رطوبت نهایی خاک (میانگین رطوبت خاک) در مرحله برداشت گیاه، مقادیر پتانسیل ماتریک متناظر با پتانسیل اسمزی در هر گلدان تعیین شد. بنابراین، در طول دوره اعمال تیمارهای شوری و خشکی، سطوح پتانسیل‌های اسمزی ثابت بود اما پتانسیل‌های ماتریک متناظر، بر اساس تغییرات روزانه جذب آب به دلیل رشد گیاه و تقاضای تبخیر اتمسفر متغیر بود.

اعمال شد. بدین‌صورت جذب آب توسط ریشه گیاه از نیمه شوری و نیمه خشکی گلدان‌ها برابر شد. جذب آب برابر در نیمه تحت تنش شوری و نیمه تحت تنش خشکی گلدان‌ها، اساس مقایسه این تنش‌ها بر کاهش جذب آب گیاه در این پژوهش بود. به‌منظور جلوگیری و اطمینان از نفوذ آب از قسمت تحت تنش شوری به قسمت تحت تنش خشکی و بالعکس، حائل بین نیمه تحت تنش شوری و خشکی گلدان قرار داده شد. سطوح تنش خشکی بر اساس مقدار جذب آب روزانه ریشه گیاه در نیمه شوری گلدان تا

جدول ۳- ویژگی‌های آب آبیاری استفاده شده در آزمایش شوری

سطوح شوری					ویژگی
S ₄	S ₃	S ₂	S ₁	S ₀	
۲۸	۲۱	۱۰/۵	۵/۱	۰	کلوروسدیم (mmol lit ⁻¹)
۲۸	۲۱	۱۰/۵	۵/۱	۰	کلوروکلسیم (mmol lit ⁻¹)
۵/۲۹	۴/۵۸	۳/۲۴	۲/۲۶	۰	SAR (mmol lit ⁻¹) ^{0.5}
۸/۳۵	۶/۳۳	۳/۳۶	۱/۷	۰	هدایت الکتریکی (dS m ⁻¹)
-۳۳۶	-۲۵۲	-۱۲۶	-۶۱	۰	پتانسیل اسمزی (kPa)

سطح شوری برای نیمه تحت تنش شوری و پنج سطح خشکی برای نیمه تحت تنش خشکی گلدان) و چهار تکرار انجام شد. تجزیه و تحلیل آماری با استفاده از نرم‌افزار SAS (9.4) صورت گرفت. برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد استفاده شد. در نهایت، جهت رسم نمودارها از نرم‌افزار (12) Sigmaplot استفاده گردید.

نتایج و بحث

جذب آب گیاه تحت تنش شوری

شکل (۳)، تغییرات زمانی جذب آب گیاه تحت تنش شوری را نشان می‌دهد. در فصل بهار، جذب آب توسط ذرت در همه تیمارها به جز سطوح شوری S₃ و S₄ با افزایش سن گیاه روند افزایشی داشت. علت کاهش جذب آب با افزایش سن گیاه در سطوح شوری S₃ و S₄ به دلیل در معرض قرار گرفتن هم‌زمان در شرایط سطح شوری بالا و تقاضای تبخیر بالا می‌باشد. این نتایج با مطالعات *Banon et al.* (2012) مطابقت دارد که نشان دادند مواجهه طولانی گیاه با تنش شوری بالا و دمای بالا سبب کاهش جذب آب به دلیل اثرات اسمزی و سمی بودن یون می‌گردد. همچنین *Byrt et al.* (2018) گزارش کردند که تنش شوری سبب

اندازه‌گیری رطوبت خاک و ویژگی‌های گیاه

در مرحله برداشت گیاه، اندام‌های هوایی گیاهان از ناحیه طوقه قطع شدند و سپس با دقت محل اتصال ریشه‌های تحت تنش شوری و خشکی برش داده شد و توده ریشه تحت تنش شوری و خشکی به‌صورت جداگانه برداشت شدند. بلافاصله، رطوبت خاک نیمه تحت تنش خشکی گلدان به‌صورت وزنی اندازه‌گیری شد و سپس توده ریشه‌های تحت تنش‌های شوری و خشکی از خاک جداسازی شدند. اندام هوایی (عملکرد گیاه) و ریشه‌های تحت تنش‌های شوری و خشکی گیاه پس از برداشت در دمای ۷۰ درجه سانتیگراد در آون به مدت ۴۸ ساعت خشک شدند و سپس با استفاده از ترازوی دقیق عملکرد و وزن ریشه گیاه تعیین شد. با استفاده از منحنی رطوبتی خاک مقادیر متناظر پتانسیل ماتریک برای نیمه خشکی هر گلدان به دست آمد. به‌منظور مقایسه سهم پتانسیل ماتریک و پتانسیل اسمزی بر کاهش جذب آب توسط گیاه، نسبت پتانسیل ماتریک (تنش خشکی) به پتانسیل اسمزی متناظر (تنش شوری) به ترتیب در نیمه خشکی و نیمه شوری هر گلدان تقسیم شد.

تجزیه‌های آماری

این پژوهش به‌صورت طرح کاملاً تصادفی با پنج تیمار (شامل پنج

نشان می‌دهد که در شرایط تنش شوری، کاهش فعالیت آکوپورین‌ها سبب کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه در دمای پایین می‌گردد. همچنین، Kawamura (2008)، دریافت که اسیدی شدن سیتوسل سلول‌های ریشه گیاه در طول دمای پایین منجر به بسته شدن منافذهای آکوپورین و کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه می‌گردد.

جدول (۴)، مقایسه جذب آب در مراحل (۱) ابتدایی رشد رویشی (از روز ۱ تا ۱۲ در فصل بهار و از روز ۱ تا ۱۵ در فصل پاییز)، (۲) انتهایی رشد رویشی (از روز ۱۳ تا ۲۴ در فصل بهار و از روز ۱۶ تا ۳۲ در فصل پاییز) و (۳) رشد زایشی (از روز ۲۵ تا ۳۸ در فصل بهار و از روز ۳۳ تا ۴۸ در فصل پاییز) را نشان می‌دهد. در شرایط تقاضای تبخیر بالا، جذب آب بین مراحل ابتدایی و انتهایی رشد به جز سطوح شوری بالا (S_3 و S_4) معنی‌دار بود و بین مرحله ابتدایی رشد رویشی و زایشی در سطح (S_3) و بین مرحله انتهایی رشد رویشی و زایشی در سطح (S_3) و (S_3) تفاوت معنی‌دار مشاهده نشد. در شرایط تقاضای تبخیر پایین، جذب آب بین مراحل ابتدایی و انتهایی رشد رویشی در تمام سطوح شوری معنی‌دار شد و بین مرحله ابتدایی و انتهایی رشد رویشی در تیمار شاهد (S_0) و (S_2) تفاوت معنی‌دار مشاهده شد و بقیه سطوح شوری تفاوت معنی‌دار نشان ندادند. با توجه به پتانسیل اسمزی ثابت در هر دو فصل بهار و پاییز، تفاوت پاسخ جذب آب گیاه به شوری در مراحل مختلف رشد تابع شرایط تقاضای تبخیر اتمسفر می‌باشد (Bazrafshan et al., 2012; Ityel et al., 2019).

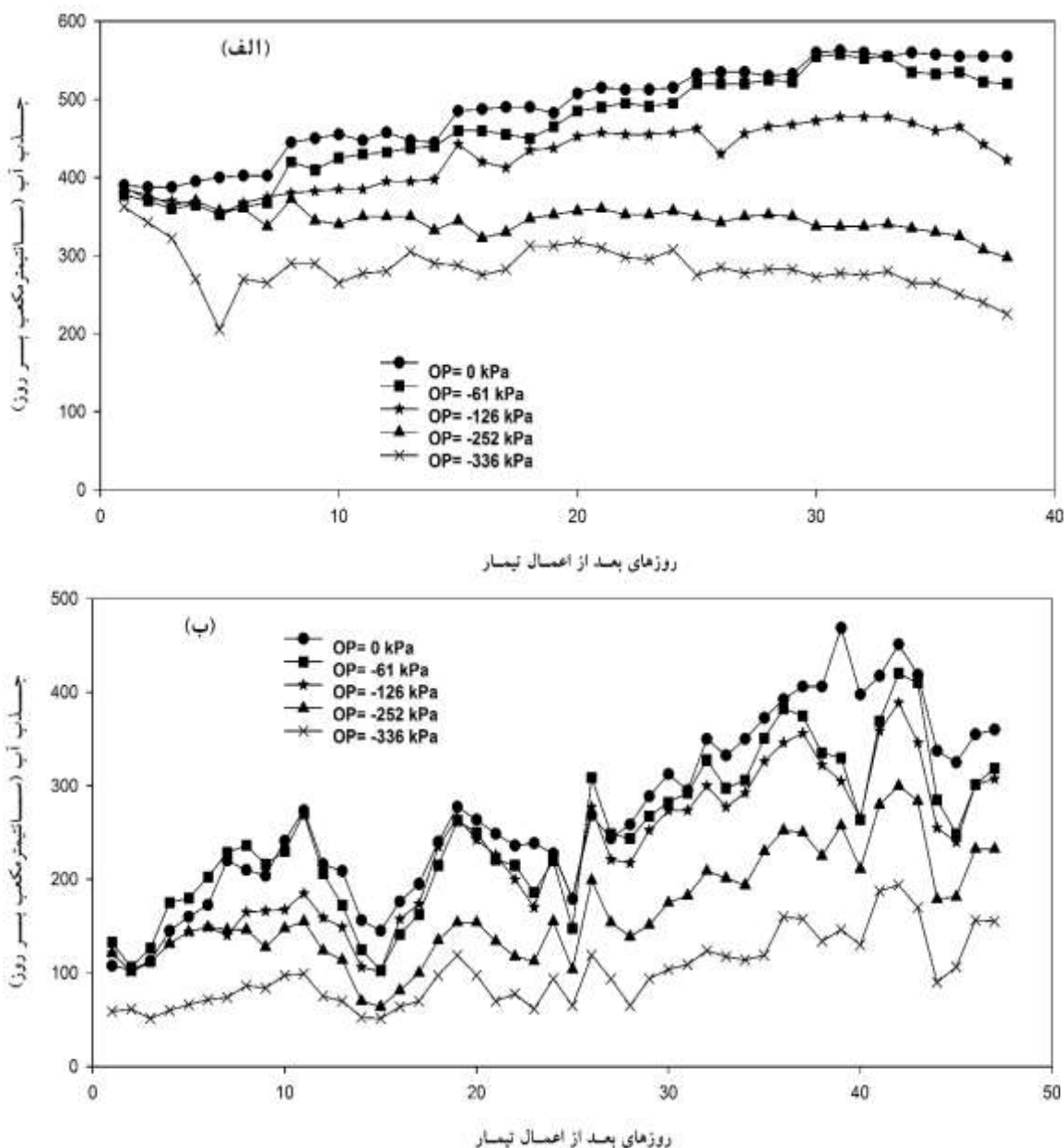
لقای رسوب سوپرین در دیواره سلولی ریشه شده و سبب کاهش جذب آب گیاه می‌گردد. در روزهای ابتدایی اعمال تیمارهای شوری در فصل بهار جذب آب توسط گیاه به دلیل شوک اسمزی کاهش یافت (شکل ۳-الف). شوک اسمزی در فصل بهار به دلیل سطح شوری بالا همراه با شرایط تقاضای تبخیر بالا می‌باشد. شوک اسمزی معمولاً در شروع اعمال تنش شوری و در شرایط تقاضای تبخیر بالا اتفاق می‌افتد (Shalhevet and Hsiao, 1986). پاسخ اولیه گیاه در زمان بسیار کوتاه (چند ساعت) به وسیله شوک اسمزی و اثرات یونی اتفاق می‌افتد و فعالیت آکوپورین‌ها کاهش می‌یابد و سبب کاهش جذب آب گیاه می‌گردد. پاسخ گیاه پس از چند روز به وسیله تنظیم اسمزی و ترخیص اثرات یونی همراه با بازیابی فعالیت آکوپورین‌ها می‌باشد و سبب افزایش جذب آب گیاه می‌گردد (Aroca et al., 2011). همچنین، Wan (2010)، دریافت که اعمال غلظت بالای کلورسدیم سبب شوک اسمزی شده و با کاهش هدایت هیدرولیکی سلول‌های کوتیکول ریشه سبب کاهش جذب آب گیاه می‌گردد. جذب آب گیاه در فصل بهار، از ۱۸/۵۹ لیتر در تیمار شاهد (S_0) تا ۱۰/۷۸ لیتر در بیش‌ترین سطح شوری (S_4) کاهش یافت. در فصل پاییز، تغییرات جذب آب در سطوح پتانسیل اسمزی مختلف با افزایش رشد گیاه روند افزایشی داشت. جذب آب گیاه در فصل پاییز از ۱۲/۷۷ لیتر در تیمار شاهد (S_0) تا ۴/۷۲ لیتر در بالاترین سطح شوری (S_4) کاهش یافت (جدول ۵ و ۶). درصد کاهش جذب آب گیاه (جذب آب نسبی) با افزایش سطح شوری در فصل پاییز بیشتر از فصل بهار می‌باشد که احتمالاً به دلیل کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه گیاه تحت تنش شوری می‌باشد. مطالعه Aroca et al. (2011)،

جدول ۴- مقایسه جذب آب تحت تنش شوری در مراحل مختلف رشد ذرت با استفاده از آزمون t

سطح شوری					مراحل رشد
S_4	S_3	S_2	S_1	S_0	
فصل بهار					
-۱/۱۹ ^{ns}	۱/۳۲ ^{ns}	-۴/۷۵ ^{**}	-۳/۱۴ [*]	-۱۳/۲ ^{**}	ابتدایی و انتهایی رویشی
۱/۱۱ ^{ns}	۲/۸۷ [*]	-۶/۵۹ ^{**}	-۵/۶۶ ^{**}	-۸/۴۱ ^{**}	ابتدایی رویشی و زایشی
۱/۹۷ ^{ns}	۱/۴۴ ^{ns}	-۳/۱۷ [*]	-۳/۲۱ [*]	-۳/۰۸ [*]	انتهایی رویشی و زایشی
فصل پاییز					
-۱/۸۱ ^{ns}	-۱/۱۶ ^{ns}	-۲/۴۵ [*]	-۲/۳۴ ^{ns}	-۲/۶۸ [*]	ابتدایی و انتهایی رویشی
-۷/۵۸ ^{**}	-۵/۸۵ ^{**}	-۶/۳۹ ^{**}	-۷/۳ ^{**}	-۸/۶۷ ^{**}	ابتدایی رویشی و زایشی
-۵/۹۵ ^{**}	-۵/۱۹ ^{**}	-۲/۴۶ [*]	-۳/۶۶ [*]	-۱۳/۰۶ ^{**}	انتهایی رویشی و زایشی

** معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد، * معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد، ns غیر معنی‌دار

اعداد داخل جدول، مقادیر t بر اساس آزمون t مستقل را نشان می‌دهند.



شکل ۳- تغییرات زمانی جذب آب توسط ریشه در سطوح پتانسیل اسمزی مختلف در فصل بهار (الف) و پاییز (ب)

تأثیر تنش توأم شوری و خشکی بر ویژگی‌های گیاه

جدول‌های (۵) و (۶)، مقدار عملکرد و ویژگی‌های گیاه تحت تنش شوری و خشکی توأم را در فصل بهار و پاییز نشان می‌دهد. با افزایش تنش توأم شوری و خشکی عملکرد و ویژگی‌های گیاه به‌طور معنی‌دار در هر دو فصل کاهش یافت. عملکرد گیاه در فصل بهار، از ۱۵۴/۳۹ گرم در تیمار شاهد $S_0(D_0)$ تا ۶۷/۱۹ گرم در بالاترین سطح تنش توأم شوری و خشکی $S_4(D_4)$ و در فصل پاییز، از ۱۰۲/۹۳ گرم در تیمار شاهد $S_0(D_0)$ تا ۵۱/۳۲ گرم در بالاترین سطح تنش توأم شوری و خشکی $S_4(D_4)$ کاهش یافت. با افزایش سطح تنش شوری و خشکی وزن ریشه گیاه به‌طور معنی‌دار کاهش یافت اما در فصل پاییز کاهش وزن ریشه تحت تنش خشکی معنی‌دار نبود. در شرایط تقاضای تبخیر بالا (فصل بهار)،

وزن ریشه تحت تنش شوری ۶۸ درصد و تحت تنش خشکی ۴۶ درصد کاهش یافت. در شرایط تقاضای تبخیر پایین (فصل پاییز)، وزن ریشه تحت تنش شوری ۵۰ درصد و تحت تنش خشکی ۳۳ درصد کاهش یافت. با توجه به ثابت بودن تیمارهای شوری اعمال شده در فصل‌های بهار و پاییز، این نتایج موید تأثیر تقاضای تبخیر اتمسفر بر کاهش وزن ریشه می‌باشند. بر خلاف تنش شوری، تنش خشکی ملایم سبب افزایش وزن ریشه گیاه نسبت به تیمار شاهد (S_0) شد اما این تغییرات معنی‌دار نبود. این نتایج با مطالعه Navarro *et al.* (2009) مطابقت دارد که نشان دادند تنش خشکی متوسط تغییر معنی‌داری بر کاهش وزن ریشه گیاه نسبت به تیمار شاهد نداشت.

جدول ۵- مقایسه میانگین تأثیر تنش توامان شوری (S) و خشکی (D) بر جذب آب و ویژگی‌های گیاه در فصل بهار

سطح تنش					ویژگی‌های گیاه
S ₄ (D ₄)	S ₃ (D ₃)	S ₂ (D ₂)	S ₁ (D ₁)	S ₀ (D ₀)	
۱۰/۷۸ ^d	۱۳/۱۶ ^c	۱۶/۱۸ ^b	۱۷/۷۷ ^a	۱۸/۵۹ ^a	جذب آب نیمه گلدان (Lit)
۶۷/۱۹ ^d	۸۳/۵۴ ^c	۱۰۸/۸۹ ^b	۱۵۴/۴۳ ^a	۱۵۴/۳۹ ^a	عملکرد (g)
۷/۴۹ ^b	۱۱/۱۷ ^b	۱۸/۹ ^a	۲۰/۵۳ ^a	۲۳/۲۱ ^a	وزن ریشه نیمه شوری (g)
۱۱/۳۳ ^d	۱۸/۳ ^{cd}	۲۸/۲۷ ^{ab}	۳۴/۳ ^a	۲۱/۰۱ ^{bc}	وزن ریشه نیمه خشکی (g)

میانگین‌های در هر ردیف، که دارای حروف مشابه می‌باشند بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌دار ندارند.

جدول ۶- مقایسه میانگین تأثیر تنش توامان شوری (S) و خشکی (D) بر جذب آب و ویژگی‌های گیاه در فصل پاییز

سطح تنش					ویژگی‌های گیاه
S ₄ (D ₄)	S ₃ (D ₃)	S ₂ (D ₂)	S ₁ (D ₁)	S ₀ (D ₀)	
۴/۷۲ ^d	۷/۸۳ ^c	۱۰/۶۸ ^b	۱۱/۷ ^{ab}	۱۲/۷۷ ^a	جذب آب نیمه گلدان (Lit)
۵۱/۳۲ ^c	۷۰/۸۲ ^b	۹۰/۴۵ ^a	۹۶/۵۱ ^a	۱۰۲/۹۳ ^a	عملکرد (g)
۲/۷۵ ^b	۴/۰۸ ^{ab}	۴/۸۸ ^{ab}	۵/۱۲ ^{ab}	۵/۴۷ ^a	وزن ریشه نیمه شوری (g)
۳/۳۶ ^a	۴/۵۶ ^a	۵/۳۳ ^a	۶/۰۷ ^a	۵/۰۵ ^a	وزن ریشه نیمه خشکی (g)

میانگین‌های در هر ردیف، که دارای حروف مشابه می‌باشند بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌دار ندارند.

واحد جذب آب توسط ریشه گیاه

با افزایش سطح تنش شوری (نیمه شوری گلدان) مقدار جذب آب به ازای واحد وزن ریشه در فصل بهار افزایش و در فصل پاییز کاهش یافت. نسبت جذب آب به وزن ریشه در سطوح شوری S₀، S₁، S₂، S₃، S₄ در فصل بهار به ترتیب برابر با ۰/۸، ۰/۸۶، ۰/۸۶، ۱/۱۸ و ۱/۴۴ و در فصل پاییز به ترتیب برابر با ۲/۳۳، ۲/۲۸، ۲/۱۹، ۱/۹۲ و ۱/۷۲ می‌باشد. همچنین، با افزایش سطح تنش خشکی (نیمه خشکی گلدان) مقدار جذب آب به ازای واحد وزن ریشه در فصل بهار ابتدا کاهش و سپس افزایش یافت اما در فصل پاییز تقریباً کاهشی بود. نسبت جذب آب به وزن ریشه در سطوح خشکی D₀، D₁، D₂، D₃، D₄ در فصل بهار به ترتیب برابر با ۰/۸۸، ۰/۵۲، ۰/۵۷، ۰/۷۲ و ۰/۹۵ می‌باشد و در فصل پاییز به ترتیب برابر با ۲/۵۳، ۱/۹۳، ۲، ۱/۷۱ و ۱/۴ می‌باشد. این تغییرات به دلیل کاهش بیش‌تر وزن ریشه گیاه تحت تنش شوری نسبت به تنش خشکی می‌باشد که نشان دهنده سازوکار متفاوت جذب آب تحت تنش شوری و خشکی می‌باشد. بر اساس مطالعه Reicosky and Ritchie (1976)، در شرایط تنش شوری جریان آب به درون گیاه توسط مقاومت هیدرولیکی سیستم ریشه گیاه اما در شرایط تنش خشکی توسط مقاومت هیدرولیکی خاک کنترل می‌گردد. بنابراین، کنترل جذب آب با نوع تنش اعمال شده بر گیاه تغییر می‌یابد. معمولاً در شرایط تنش خشکی افزایش ریشه‌زایی گیاه به منظور دسترسی به رطوبت در اعماق مختلف خاک صورت می‌گیرد (Franco et al., 2011).

بر اساس این نتایج، در شرایط تقاضای تبخیر بالا گیاهان

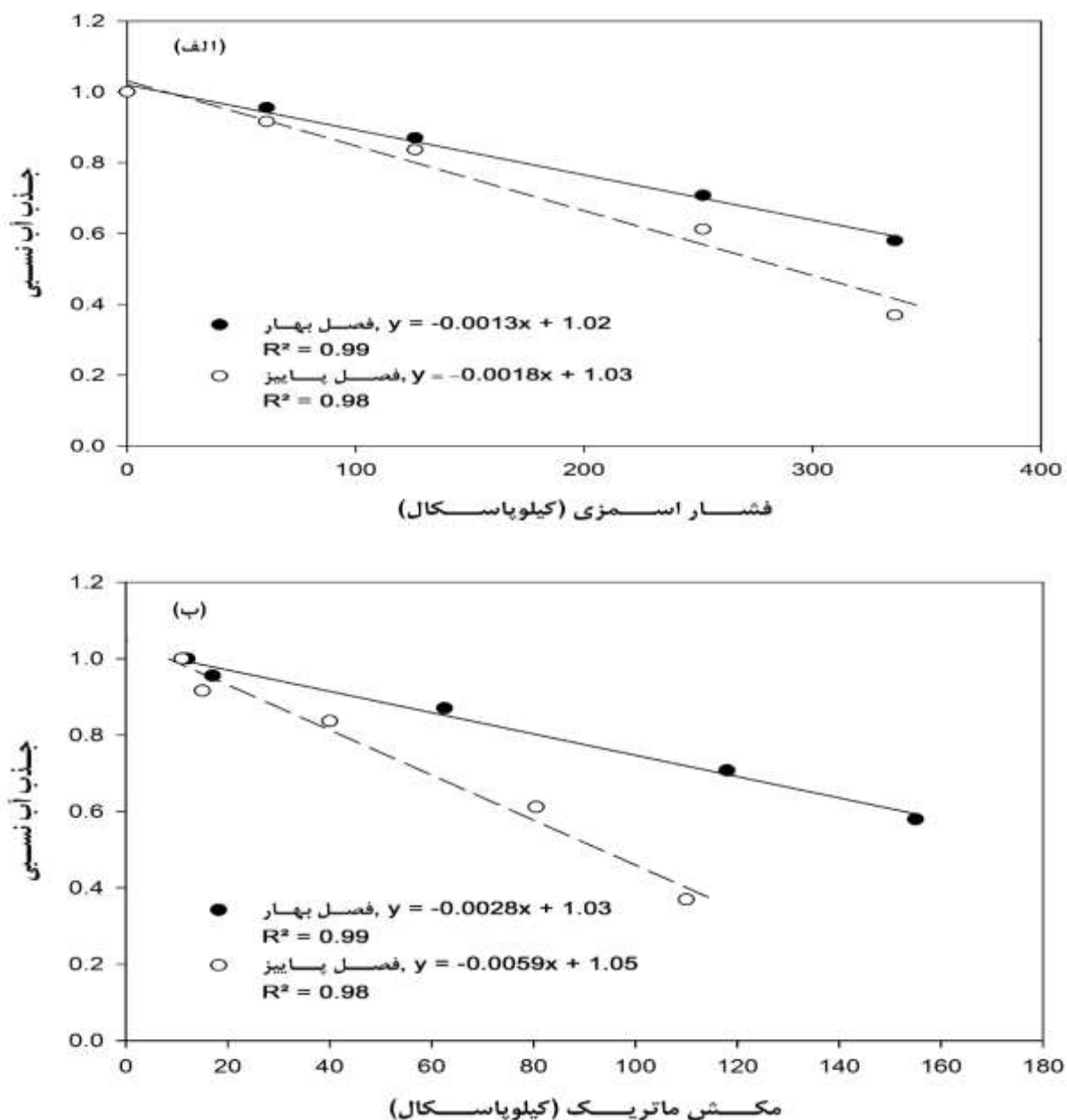
تحت سطوح بالاتر تنش‌های شوری و خشکی برخلاف کاهش رشد ریشه مقدار آب بیشتری را نسبت به گیاهان تحت سطوح پایین‌تر تنش‌های شوری و خشکی جذب می‌نمایند اما در شرایط تقاضای تبخیر پایین با افزایش سطح شوری و کاهش وزن ریشه، جذب آب به ازای واحد وزن ریشه نیز کاهش می‌یابد. همان‌طور که قبلاً ذکر شد کاهش واحد جذب آب توسط ریشه گیاه در شرایط تقاضای تبخیر پایین به دلیل کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه می‌باشد اما در شرایط تقاضای تبخیر بالا، افزایش شدت جریان تعرق عامل تأثیرگذار بر افزایش واحد جذب آب ریشه می‌باشد.

مقایسه کمی پتانسیل ماتریک و اسمزی بر کاهش جذب آب گیاه جدول (۷)، مقادیر کمی پتانسیل اسمزی و ماتریک خاک را در شرایط تنش همزمان شوری و خشکی متناظر (بر اساس جذب آب برابر) نشان می‌دهد. میانگین رطوبت تیمارهای خشکی متناظر با تیمارهای شوری در فصل بهار از ۰/۲۶ در تیمار شاهد تا ۰/۱۵۶ در بالاترین سطح تنش خشکی و در فصل پاییز از ۰/۲۶۵ در تیمار شاهد تا ۰/۱۶۶ در بالاترین سطح تنش تغییر نمود (جدول ۷). مقدار پتانسیل‌های ماتریک متناظر با پتانسیل-های اسمزی صفر، ۶۱-، ۱۲۶-، ۲۵۲-، ۳۳۶- کیلوپاسکال در فصل بهار (بر اساس میانگین ۴ تکرار) به ترتیب ۱۲-، ۱۷-، ۶۲/۵-، ۱۱۸- و ۱۵۵- کیلوپاسکال و در فصل پاییز (بر اساس میانگین ۴ تکرار) به ترتیب ۱۱-، ۱۵-، ۴۰-، ۸۰/۵- و ۱۱۰- کیلوپاسکال به دست آمد. نسبت پتانسیل ماتریک به پتانسیل اسمزی در فصل بهار ۰/۲۸، ۰/۵، ۰/۴۷ و ۰/۴۶ با متوسط ۰/۴۳ و در فصل پاییز ۰/۲۵، ۰/۳۲، ۰/۳۲ و ۰/۳۳ با متوسط ۰/۳ برای تیمارهای شوری

در شرایط تقاضای تبخیر بالا ۵۷ و در شرایط تقاضای تبخیر پایین ۷۰ درصد بیشتر از تاثیر پتانسیل اسمزی بر کاهش جذب آب گیاه بود. بنابراین، پتانسیل ماتریک تاثیر بیشتری بر کاهش جذب آب گیاه نسبت به پتانسیل اسمزی دارد که با نتایج Kiani and Abbasi (2009) و Cramer *et al.* (2007) هم خوانی دارد.

شکل (۴)، تغییرات جذب آب نسبی ریشه با فشار اسمزی (نیمه شوری گلدان) و مکش ماتریک (نیمه خشکی گلدان) در مرحله برداشت گیاه را نشان می‌دهد. این تغییرات در فصل بهار با $R^2=0.99$ و در فصل پاییز با $R^2=0.98$ شرح داده شدند.

و خشکی متناظر به دست آمد. پتانسیل ماتریک تاثیر بیشتری نسبت به پتانسیل اسمزی در سطح تنش شوری و خشکی D_1 نسبت به بقیه سطوح تنش داشت که احتمالاً به دلیل بالاتر بودن حد آستانه کاهش جذب آب گیاه تحت تنش شوری نسبت به تنش خشکی می‌باشد. تغییرات کمتر مکش ماتریک خاک (نیمه خشکی گلدان) در فصل پاییز نسبت به فصل بهار مربوط به تغییرات کمتر جذب آب به دلیل کاهش حساسیت گیاه در سطوح تنش شوری متناظر (نیمه شوری گلدان) در شرایط تقاضای تبخیر پایین می‌باشد. بر اساس این نتایج، به‌طور میانگین تاثیر پتانسیل ماتریک



نوع تنش	قابلیت هدایت الکتریکی (dSm ⁻¹)	پتانسیل اسمزی (kPa)	رطوبت خاک (m ³ m ⁻³)	پتانسیل ماتریک (kPa)
فصل بهار				
S ₀ (D ₀)	۰	۰	۰/۲۶ ^a	-۱۲ ^a
S ₁ (D ₁)	۱/۷	-۶۱	۰/۲۴۲ ^a	-۱۷ ^a
S ₂ (D ₂)	۳/۳۶	-۱۲۶	۰/۱۸۵ ^b	-۶۲/۵ ^b
S ₃ (D ₃)	۶/۳۳	-۲۵۲	۰/۱۶۴ ^c	-۱۱۸ ^c
S ₄ (D ₄)	۸/۳۵	-۳۳۶	۰/۱۵۶ ^d	-۱۵۵ ^d
فصل پاییز				
S ₀ (D ₀)	۰	۰	۰/۲۶۵ ^a	-۱۱ ^a
S ₁ (D ₁)	۱/۷	-۶۱	۰/۲۴۸ ^b	-۱۵ ^a
S ₂ (D ₂)	۳/۳۶	-۱۲۶	۰/۲۰۳ ^c	-۴۰ ^b
S ₃ (D ₃)	۶/۳۳	-۲۵۲	۰/۱۷۷ ^d	-۸۰/۵ ^c
S ₄ (D ₄)	۸/۳۵	-۳۳۶	۰/۱۶۶ ^e	-۱۱۰ ^d

میانگین های در هر ستون، که دارای حروف مشابه می باشند بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی دار ندارند.

نتیجه گیری کلی

نتایج تحقیق نشان داد که به طور متوسط کاهش جذب آب گیاه توسط پتانسیل ماتریک در فصل بهار بیش از دو برابر و در فصل پاییز بیش از سه برابر نسبت به پتانسیل اسمزی کاهش یافت. بنابراین، کاهش جذب آب گیاه به دلیل یک واحد کاهش پتانسیل ماتریک با یک واحد کاهش پتانسیل اسمزی برابر نیست و مفاهیم ضرب پذیری و جمع پذیری نمی توانند به سادگی در مدل های برآورد جذب آب توسط ریشه مورد استفاده قرار گیرند و بایستی با کمی سازی اثرات هر دو نیرو بر کاهش جذب آب، تخمین واقعی از اثر کاهش جذب آب در شرایط تنش ترکیبی شوری و خشکی به دست آید. همچنین، در شرایط تقاضای تبخیر مختلف در فصل بهار و پاییز سهم هر پتانسیل نیز بر کاهش جذب آب گیاه تغییر

می کند که بیانگر تاثیر ویژگی های هیدرولیکی مانند شدت تعرق گیاه و هدایت هیدرولیکی ریشه بر ضریب انعکاس جذب آب توسط ریشه گیاه در هر سطح شوری می باشد. بنابراین، به منظور شبیه سازی و مدیریت مصرف آب در شرایط تنش شوری و خشکی بایستی تاثیر توأم تقاضای تبخیر اتمسفر و پتانسیل های ماتریک و اسمزی مورد توجه قرار گیرد. همچنین، نوع تنش بر میزان ریشه زایی و میزان جذب آب از ریشه گیاه تاثیر می گذارد. در شرایط تقاضای تبخیر بالا، جذب آب به ازای واحد ریشه، تحت تنش شوری بیشتر از تنش خشکی بود، در صورتی که با کاهش تقاضای تبخیر اتمسفر میزان تغییرات جذب آب ریشه بین تنش شوری و خشکی به دلیل کاهش نیروی محرکه جریان تعرق و هدایت هیدرولیکی ریشه کاهش یافت.

REFERENCES

- Abbasi, F. (2014) *Advanced Soil Physics*. (2th Ed.). Tehran University: Institute of Publishing and Printing, Tehran University. 320 p. (In Farsi).
- Aroca, R., Porcel, R. and Ruiz-Lozano, J. M. (2011). Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J. Exp. Bot.* 63, 43-57.
- Babazadeh, H., Tabrizi, M. S. and Homae, M. (2017). Assessing and Modifying Macroscopic Root Water extraction basil (*Ocimum basilicum*) models under simultaneous water and salinity stresses. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 81, 10-19.
- Banon, S., Miralles, J., Ochoa, J. and Sañchez-Blanco, M. J. (2012). The effect of salinity and high boron on growth, photosynthetic activity and mineral contents of two ornamental shrubs. *Hort. Sci. (Prague)* 39, 188-194.
- Bazrafshan, A., Shorafa, M., Mohammadi, M. H. and Zolfaghari, A.A. (2019). Maize Response to Salinity Stress Using Water Uptake Models in Different Seasons. *Iranian Journal of Soil and Waters Sciences*, 50, 2171-2182. (In Farsi).
- Byrt, C. S. and Munns, R., Burton, R. A., Gilliam, M. and Wege, S. (2018). Root cell wall solutions for crop plants in saline soils. *Plant Sci.* 269, 47-55.
- Cardon, G. E. and Letey, J. (1992). Plant water uptake terms evaluated for soil water and solute movement models. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 32, 1876-1880.
- Corey, A. T. and Logsdon, S. D. (2005). Limitations of the chemical potential. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 69, 976-982.
- Cramer, G. R., Ergul, A., Grimplet, J., Tillett, R. L., Tattersall, E. A., Bohlman, M. C., Vincent, D., Sonderegger, J., Evans, J., Osborne, C., Quilici, D., Schlauch, K. A., Schooley, D. A. and Cushman, J. C. (2007). Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Functional and Integrative*

- Genomics. 7, 111-134.
- Duan, L., Sebastian, J. and Dinnyen, J. R. (2015). Salt-stress regulation of root system growth and architecture in *Arabidopsis* seedlings. In *Plant Cell Expansion* (pp. 105-122). Humana Press, New York, NY.
- Duan, Y., Zhang, W., Li, B., Wang, Y., Li, K., Han, C., Zhang, Y. and Li, X. (2010). An endoplasmic reticulum response pathway mediates programmed cell death of root tip induced by water stress in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 186, 681-695.
- Dudley, L. M. and Shani, U. (2003). Modeling plant response to drought and salt stress. *Vadose Zone J.* 2, 751-758.
- Forieri, I., Hildebrandt, U. and Rostás, M. (2016). Salinity stress effects on direct and indirect defence metabolites in maize. *Environ. Exp. Bot.* 122, 68-77.
- Franco, J. A., Cros, V., Vicente, M. J. and Martínez-Sánchez, J. J. (2011). Effects of salinity on the germination, growth, and nitrate contents of purslane (*Portulaca oleracea*) cultivated under different climatic conditions. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 86, 1-6.
- Glenn, P., Nelson, S. G., Ambrose, B., Martínez, R., Soliz, D., Pabendinskas, V. and Hultine, K. (2012). Comparison of salinity tolerance of three *Atriplex* spp. in well-watered and drying soils. *Environ. Exp. Bot.* 83, 62-72.
- Hütsch, B. W., Jung, S. and Schubert, S. (2015). Comparison of Salt and Drought-Stress Effects on Maize Growth and Yield Formation with Regard to Acid Invertase Activity in the Kernels. *Journal of agronomy and crop science.* 201, 353-367.
- Ityel, E., Lazarovitch, N., Silberbush, M. and Ben-Gal, A. (2012). An artificial capillary barrier to improve root-zone conditions for horticultural crops: Response of pepper plants to matric head and irrigation water salinity. *Agric. Water Manage.* 105, 13-20.
- Katerji, N., Van Hoorn, J. W., Hamdy, A., Karam, F. and Mastrorilli, M. (1994). Effect of salinity on emergence and on water stress and early seedling growth of sunflower and maize. *Agric. Water Manage.* 26, 81-91.
- Kawamura, Y. (2008). Chilling induces a decrease in pyrophosphate-dependent H⁺ accumulation associated with Delta pH (vac)-sat in mung bean, a chilling-sensitive plant. *Plant, Cell and Environ.* 31, 288-300.
- Kiani, A. R. and Abbasi, F. (2009). Assessment of the water-salinity crop production function of wheat using experimental data of the Golestan Province, Iran. *Irrig. and Drain: The journal of the International Commission on Irrigation and Drainage.* 58, 445-455.
- Meskini-Vishkaee, F., Mohammadi, M. H. and Neyshabouri, M. R. (2018). Revisiting the wet and dry ends of soil integral water capacity using soil and plant properties. *Soil Res.* 56, 331-345.
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.* 25, 239-250.
- Navarro, A., Álvarez, S., Castillo, M., Bano'n, S. and Sánchez-Blanco, M. J. (2009). Changes in tissue-water relations, photosynthetic activity, and growth of *Myrtus communis* plants in response to different conditions of water availability. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 84, 541-547.
- Navarro, A., Bano'n, S., Olmos, E. and Sánchez-Blanco, M. J. (2007). Effects of sodium chloride on water potential components, hydraulic conductivity, gas exchange and leaf ultrastructure of *Arbutus unedo* plants. *Plant Sci.* 172, 473-480.
- Navarro, A., Vicente, M. J., Martínez-Sánchez, J. J., Franco, J. A., Fernández, J. A. and Bano'n, S. (2008). Influence of deficit irrigation and paclobutrazol on plant growth and water status in *Lonicera implexa* seedlings. *Acta Hortic.* 782, 299-304.
- Rahnama, A., Munns, R., Poustini, K. and Watt, M. (2011). A screening method to identify genetic variation in root growth response to a salinity gradient. *J. Exp. Bot.* 62, 69-77.
- Reicosky, D., Ritchie, J. (1976). Relative Importance of Soil Resistance and Plant Resistance in Root Water Absorption. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40, 293-297.
- Roy, S. J., Negrao, S. and Tester, M. (2014). Salt resistant crop plants. *Curr. S. Murata, M. Kobayashi, T. Matoh, J. Sekiya, Sodium stimulates regeneration of phosphoenolpyruvate in mesophyll chloroplasts of *Amaranthus tricolor*, Plant Cell Physiol.* 33, 1247-1250.
- Sepaskhah, A. R. and Boersma, L. (1979). Shoot and growth of wheat seedlings exposed to several levels of matric potential and NaCl-induced osmotic potential of soil water. *Agron. J.* 71, 746-752.
- Shabala, S., Shabala, L., Barcelo, J. and Poschenrieder, C. (2014). Membrane transporters mediating root signalling and adaptive responses to oxygen deprivation and soil flooding. *Plant Cell and Environ.* 37, 2216-2233.
- Shalhevet, J. and Hsiao, Th. C. (1986). Salinity and drought. A comparison of their effect on osmotic adjustment, assimilation, transpiration and growth. *Irrig. Sci.* 7, 249-264.
- Sharp, R. E., Silk, W. K. and Hsiao, T. C. (1988). Growth of the maize primary root at low water potentials: I. Spatial distribution of expansive growth. *Plant Physiol.* 87, 50-57.
- Shelden, M. C., Roessner, U., Sharp, R. E., Tester, M. and Bacic, A. (2013). Genetic variation in the root growth response of barley genotypes to salinity stress. *Functional Plant Biol.* 40, 516-530.
- Sheldon, A. R., Dalal, R. C., Kirchhof, G., Kopittke, P. M. and Menzies, N. W. (2017). The effect of salinity on plant-available water. *Plant and Soil*, 418, 477-491.
- Soil Survey Staff. (2014). *Soil taxonomy*, 12th ed. Washington DC: USDANRCS, Washington DC, USA.

Sun, J., Hu, W., Zhou, R., Wang, L., Wang, X. and Wang, Q. (2015). The Brachypodiumdistachyon BdWRKY36 gene confers tolerance to drought stress in transgenictobacco plants. *Plant Cell Rep.* 34, 23–35.

Van Genuchten, M.T. (1980). A closed-form equation

for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 892-898.

Wan, X. (2010). Osmotic effects of NaCl on cell hydraulic conductivity of corn roots. *Acta Biochim Biophys Sin.* 42, 351-357.