تأثیر تنش خشکی بر صفات مورفولوژیک و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان دو رقم کلزا (*Brassica napus*)

فاطمه سادات سید ابراهیمی، حسن حسنی کومله*، علی اعلمی و محمد حسین رضادوست

گروه بیوتکنولوژی کشاورزی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه گیلان

(تاریخ دریافت: ٩٣/٠٤/١٤، تاریخ پذیرش نهایی: ١٣٩٣/١٠/٠٧)

چکیده:

خشکی پدیده‌ای بحرانی است که همه ساله در بخش‌هایی از دنیا در زمان‌های مختلف با دامنه و شدت متفاوت به تولید موفقیت‌آمیز محصول آسیب می‌رساند. تحقیق حاضر به منظور بررسی تأثیر تنش خشکی روی برخی صفات مربوط به برگ (مساحت برگ، وزن تر و کلروفیل)، ریشه (وزن تر)، ساقه (وزن تر و طول) و تغییرات فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان سوپراکسیددیسموتاز (SOD) و پراکسیداز (POD) روی دو رقم حساس Hyola308 و متحمل SLM046 کلزا به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ٤ تکرار برای صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک و ٢ تکرار برای سنجش آنزیمی انجام شد. بدین منظور گیاهچه‌ها در محیط MS مایع سوسپانسیون در پنج سطح خشکی شامل صفر، ٣، ٦، ١٢ و ١٥ در صد پلی‌اتیلن‌گلایکول ٦٠٠٠ به طور شناور کشت شدند. صفر، ٣، ٦، ١٢، ٢٤، ٤٨ و ٧٢ ساعت پس از اعمال تنش، از گیاهان نمونه‌های برگی تهیه شد. اندازه‌گیری‌های صفات بین دو رقم تفاوت معنی‌دای نشان داد. طبق نتایج، سطح و وزن برگ، طول ساقه و وزن ریشه با افزایش مقدار PEG و پیشرفت زمان، در هر دو رقم کاهش یافت. با افزایش میزان PEG، میزان کلروفیل در رقم حساس افزایش بیش‌تری نسبت به رقم متحمل داشت. در هر دو رقم تنش خشکی به طور معنی‌داری سبب کاهش وزن ساقه شد. بر اساس نتایج شدت واکنش و فعالیت آنزیم SOD در رقم مقاوم بیش‌تر بود. فعالیت آنزیم POD در رقم مقاوم در شرایط تنش خشکی شدید و فعالیت این آنزیم در رقم حساس در شرایط اولیه تنش خشکی افزایش داشته است.

واژه‌های کلیدی: پراکسیداز، پلی‌اتیلن‌گلایکول، سوپراکسیددیسموتاز، کلروفیل

مقدمه:

کلزا به عنوان یکی از گیاهان زراعی مقاوم به خشکی شناخته شده است و دارای صفات مطلوبی از جمله کیفیت بالای روغن دانه، درصد بالای اسیدهای چرب، صفات زراعی مطلوب دیگر مانند مقاومت به سرما، کم آبی، شوری، دارا بودن ژنوتیپ‌های بهاره و پاییزه و عملکرد بیشتر روغن در واحد سطح نسبت به دیگر دانه‌های روغنی کشت شده در کشور است. تنش خشکی و صدمات اکسیداتیو ناشی از آن روی کلیه فرایندهای رشد گیاه تأثیر می‌گذارد (Panda *et al*., 2004). گیاهان دارای مکانیسم‌های متعددی برای مقاومت به دوره‌های خشکی هستند. کمبود آب با تأثیر بر آماس سلولی و در نتیجه باز و بسته شدن روزنه‌ها، فرآیند فتوسنتز، تنفس و تعرق را تحت تأثیر قرار داده و از طرف دیگر با تأثیر بر فرایندهای آنزیمی که به طور مستقیم با پتانسیل آب کنترل می‌شوند، بر رشد گیاه اثر منفی می‌گذارد (کافی و همکاران، ١٣٨٤). در کلزا، کاهش سطح برگ اولین و متداول‌ترین پدیده

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: kumleh@guilan.ac.ir

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]

فیزیولوژیکی در واکنش به تنش خشکی است. دوره خشکی باعث محدود شدن فتوسنتز، افزایش تنفس نوری، کاهش فعالیت زنجیره انتقال الکترون در فتوسنتز و افزایش گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) می‌شود. نتایج مطالعات نشان می‌دهد در شرایط تنش و حتی تحت غلظت‌های بالای CO_2 محیطی، فتوسنتز کاهش می‌یابد. در شرایط تنش کمبود آب روزنه‌ها در گیاه بسته می‌شوند و متعاقب آن غلظت CO_2 در بافت مزوفیل کاهش می‌یابد. با ادامه‌ی این وضعیت، واکنش‌های تثبیت کربن فتوسنتزی مختل شده و محصولات حاصل از واکنش‌های چرخه کالوین که شامل ATP و NADPH است، مصرف نمی شود. در چنین شرایطی به دلیل عدم اکسید شدن مولکول NADPH، مصرف $NADP^+$ جهت دریافت الکترون کاهش می‌یابد، بنابراین مولکول اکسیژن در مسیر زنجیره انتقال الکترون به عنوان پذیرنده جانشین الکترون عمل می‌کند و منجر به تشکیل رادیکال سوپر اکسید (O_2^-)، پر اکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل (OH^-) می‌شود (Turkan *et al*., 2000: Sairam *et al*., 2005). گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) ممکن است سبب بروز صدماتی همچون اکسید شدن لیپیدها، تغییر ساختمان پروتئین‌ها و اکسید شدن گروه‌های سولفیدریل (SH-)، غیرفعال شدن آنزیم‌ها، از بین رفتن رنگدانه‌هایی مانند کلروفیل و سایر ترکیبات رنگیزه‌ای و هم‌چنین حمله مداوم به مولکول‌های آلی مثل DNA و در نتیجه تخریب در رشته‌های DNA شود (Mittler, 2002; Mohanty, 2003; Habibi *et al*., 2004). ROS ها نقش مهمی در سیگنال دهی سلول در پاسخ گیاهان به تنش‌های محیطی از جمله خشکی دارند. از این رو ضروری است که گیاهان مکانیسمی داشته باشند که میزان ROS را در قسمت‌های مختلف سلولی کنترل کنند (Moller *et al*., 2007). گیاهان برای مقابله با تنش اکسیداتیو ایجاد شده، دارای سیستم دفاعی با کارایی بالایی شامل راهکارهای آنزیمی و غیرآنزیمی هستند که رادیکال‌های آزاد را از بین برده یا خنثی می‌کنند (Loggini *et al*., 1999). سیستم دفاعی آنزیمی شامل SOD، CAT، APX، POD و گلوتاتیون ردوکتاز (GR) و سیستم غیرآنزیمی آن آسکوربیک‌اسید (ASC)، آلفاتوکوفرول (ویتامین E) و کاروتنوئیدها هستند (Schwanz, 2001; Blokhin, 2003). گیاهان گروهی از سازگاری‌های مورفولوژیکی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی را در پاسخ به تنش‌ها نشان می‌دهند که از آن جمله می‌توان به تغییرات فعالیت برخی آنزیم‌ها مانند پراکسیدازها و سوپراکسیددیسموتازها اشاره کرد. آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان نقش حفاظتی را بر عهده دارد. سوپراکسید دیسموتاز (SOD) یک آنتی‌اکسیدان قوی است که اولین ماده تولید شده از احیای یک ظرفیتی اکسیژن، یعنی رادیکال سوپر اکسید را از بین می‌برد و تبدیل به اکسیژن و پراکسیدهیدروژن می‌کند و در نتیجه باعث پایداری غشا سلول‌های گیاهی در خشکی می‌شود (Alscher, 2002)، بنابراین SOD به عنوان دفاع اولیه در مقابل رادیکال‌های آزاد اکسیژن در نظر گرفته می‌شود (Alscher, 2002). فعالیت آنزیم SOD در سلول‌ها، در پاسخ به تنش‌های مختلف محیطی و تنش‌های غیر زیستی مانند شدت نور بالا (Mittler, 2002)، شوری (Sairam, 2000) و خشکی (Badawi, 2003) افزایش پیدا می‌کند. پراکسیدازها، پراکسیدهیدروژن را با اکسیداسیون سوبستراهایی همچون ترکیبات فنلی و یا برخی ترکیبات دیگر نظیر آسکوربات تجزیه می‌کند (Reddy *et al*., 2008). پراکسیدازهای گیاهی نقش‌های مهمی از جمله دخالت در متابولیسم اکسین، از بین بردن رادیکال‌های آزاد اکسیژن و ایجاد مقاومت نسبت به تنش‌های اکسایشی، پاسخ به تنش آلودگی هوا و ترمیم زخم در گیاهان ایفا می‌کنند. با وجود اینکه هنوز مکانیسم دقیق پراکسیدازها مشخص نشده است اما به نظر می‌رسد که آن‌ها نقش مهمی در دفاع گیاهان در برابر تنش‌ها داشته باشند (Kanzok *et al*., 2001). آنزیم POD در سم‌زدایی پراکسید هیدروژن و مالون دی‌آلدهید که باعث پراکسیداسیون غشا و ناپایداری دیواره سلولی می‌شود نقش کلیدی دارد (Hojati *et al*., 2011). این پژوهش با هدف بررسی تفاوت در واکنش‌های دو رقم حساس و متحمل کلزا در شرایط تنش خشکی القا شده توسط پلی اتیلن گلایکول از منظر مورفولوژیک (سطح و وزن برگ، میانگین طول ساقه و

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]

وزن ریشه)، فیزیولوژیک (میزان کلروفیل) و بیوشیمیایی (اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز) انجام شد.

مواد و روش‌ها:

این پژوهش در آزمایشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی دانشگاه گیلان انجام شد. در این آزمایش از ۲ رقم متحمل SLM046 و حساس Hyola308 کلزا و پنج سطح تیمار خشکی شامل ۰، ۳، ٦، ۱۲و ۱۵ درصد پلی‌اتیلن‌گلایکول ٦۰۰۰ (Michel and Kaufmann, 1973) به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ٤ تکرار برای صفات مورفولویک و فیزیولوژیک و ۲ تکرار برای سنجش آنزیمی استفاده شد. بذرها با محلول ۲ درصد هیپوکلریت سدیم (به مدت ۱۵دقیقه) ضدعفونی و پس از ۳ مرتبه شستشو با آب مقطراستریل، در اتانل ۷۰ درصد (به مدت ۱دقیقه) غوطه‌ور شده و درنهایت مجدداً با آب مقطر استریل سه مرتبه شسته شدند. بذرها ضدعفونی شده روی محیط کشت MS جامد حاوی ساکارز ۳درصد (وزنی به حجمی)، pH برابر ۵/۸ به مدت ۵ روز در فتوپریود ۱٦ ساعت و دمای ۲۲ درجه سانتی‌گراد نگه‌داری شدند. پس از جوانه‌زنی، جوانه ها به محیط MS مایع سوسپانسیون حاوی ساکارز ۳ درصد (وزنی به حجمی)، pH برابر ۵/۸ به مدت دو روز به منظور سازگاری منتقل شده و سپس در محیط MS مایع سوسپانسیون حاوی ساکارز ۳درصد (وزنی به حجمی)، غلظت‌های مختلف پلی‌اتیلن‌گلایکول(۰، ۳، ٦، ۱۲ و ۱۵ درصد)، pH=8 به طور شناور کشت شده و در شرایط فتوپریود ۱٦ ساعت، دمای ۲۲ درجه سانتی‌گراد و در ۵۰rpm شیکر قرار گرفتند.

ویژگی‌های مربوط به برگ (مساحت، وزن تر و میزان کلروفیل)، ریشه (وزن تر)، ساقه (وزن تر و طول) و همچنین فعالیت آنزیم‌های سوپراکسیددیسموتاز و پراکسیداز در زمان های ۰، ۳، ٦، ۱۲، ۲٤، ٤۸ و ۷۲ ساعت پس از نمونه‌گیری، اندازه‌گیری شد. به منظور اندازه‌گیری سطح برگ از دستگاه LIGHTBOX مدل A3 و برای اندازه‌گیری میزان کلروفیل از دستگاه کلروفیل متر SPAD مدل ۵۰۲ استفاده شد.

نمونه‌گیری و استخراج آنزیم‌ها: برای استخراج آنزیم‌ها از روش اسفندیاری و همکاران (۱۳۸۸) استفاده شد.

برای تهیه بافر استخراج (بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار)، ۰/٦۸ گرم نمک پتاسیم دی هیدروژن فسفات (KH_2PO_4) به همراه ۲ گرم PVPP و Na_2-EDTA در ۵۰ میلی‌لیتر آب مقطر حل شد و سپس حجم آن به ۱۰۰ میلی‌لیتر رسانیده شد و محلول شماره یک نام گرفت. محلول شماره دو، با حل کردن ۰/۸۷ گرم نمک پتاسیم مونوهیدروژن‌فسفات (K_2HPO_4) به همراه ۲ گرم PVPP و Na_2-EDTA در ۵۰ میلی‌لیتر آب مقطر حل شده و سپس حجم آن به ۱۰۰ میلی‌لیتر رسانده شد. در مرحله بعد، ۳۹ میلی‌لیتر از محلول شماره یک با ٦۱ میلی‌لیتر از محلول شماره دو مخلوط شده وpH آن در ۷/۲-٦/۸ تنظیم گردید.

برگ‌های کلزای فریز شده در ۸۰- درجه سانتی‌گراد، در هاون چینی و با افزودن نیتروژن مایع کاملاً خرد شدند. نیم گرم از پودر برگ آسیاب شده به میکروتیوب‌های ۲ میلی‌لیتری منتقل شد و با افزودن یک میلی‌لیتر از بافر استخراج، ورتکس شده و سپس به مدت ۱۵ دقیقه با دور rpm ۱٤۰۰۰ در دمای ٤ درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ شدند. پس از اتمام سانتریفوژ عصاره رویی به میکروتیوب‌های ۱/۵ میلی‌لیتری منتقل و مجدداً به مدت ۱۰ دقیقه با دور ۱٤۰۰۰rpm در دمای ٤ درجه سانتی‌گراد، سانتریفوژ شدند. پس از اتمام سانتریفوژ عصاره رویی به میکروتیوب‌هایی با همان حجم منتقل شد. فعالیت آنزیم‌های سوپراکسیددیسموتاز و پراکسیداز به وسیله دستگاه اسپکتروفتومتر (Biochrom مدل Libra S22) اندازه‌گیری شد.

تعیین میزان فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز: فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز با اندازه‌گیری میزان تغییر فتوشیمیایی نیترو بلو تترازولیوم (NBT) تعیین می‌شود (Beauchamp and Fridovich, 1971).

برای تعیین میزان فعالیت آنزیم SOD ابتدا بافرهای شماره یک (بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار، حاوی۰/۱ میلی‌مولار EDTA ، ۱۳ میلی‌مولار متیونین و ۷۵ میکرومولار نیترو بلو تترازولیوم (NBT) و با pH برابر۷) و شماره دو (بافر ریبوفلاوین ۰/۱۲ میلی‌مولار تهیه شده با بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار) ساخته شدند. نمونه کنترل و بلانک هر یک شامل ۹۷۵ میکرولیتر بافر

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]

یک، ۱۵میکرولیتر بافر دو و ۱۰ میکرولیتر بافر فسفات (تهیه شده برای استخراج عصاره) بوده و در نمونه تیمار، به جای بافر فسفات از ۱۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی استفاده شد. نمونه بلانک به مدت ۱۵ دقیقه در تاریکی و نمونه‌های کنترل و عصاره آنزیمی، به مدت ۱۵ دقیقه در شیکر انکوباتور در۲۰ درجه سانتی‌گراد به همراه دو عدد لامپ فلورسنت(٤٠W) در دور ۱۰۰ rpm شیکر قرار داده شدند. سپس جذب در طول موج ٥٦٠ نانومتر قرائت شد.

یک واحد SOD مقدار آنزیمی است که سبب مهار تبدیل ۵۰ درصد NBT به فورمازان شود. تفاوت بین جذب هر عصاره آنزیمی (تیمار) در مدت زمان روشنایی ۱۵ دقیقه و جذب بدون عصاره آنزیمی (کنترل) و در حضور سوبسترا، در همان مدت زمان روشنایی در واقع نشان‌دهنده بازداشتن واکنش خودبخودی و تشکیل فورمازان توسط SOD (Unit/mg) است که با فرمول زیر محاسبه می‌گردد.

$$\text{فعالیت آنزیم SOD} = \frac{100 - [\frac{(\text{OD Control} - \text{OD Sampel})}{\text{OD Control}} \times 100]}{50}$$

تعیین میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز وابسته به گایاکول: برای تعیین فعالیت آنزیم پراکسیداز از روش Amalok و همکاران (۱۹۹٤) استفاده شد.

ابتدا بافرهای شماره یک (بافر آب اکسیژنه (H_2O_2) ۲۲۵ میلی مولار تهیه‌شده با استفاده از بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار) و شماره دو (بافر گایاکول ٤٥ میلی مولار تهیه شده با استفاده از بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار) ساخته شدند. بافر شماره یک و دو هر کدام به مقدار ٤٩٥ میکرولیتر در دمای پایین (ظرف حاوی یخ) باهم مخلوط شده و با افزودن ۱۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی، جذب آن در طول موج ٤٧٠ نانومتر قرائت شد. در محلول بلانک به جای عصاره آنزیمی، از۱۰ میکرولیتر بافر فسفات ۵۰ میلی مولار (pH= ۷) استفاده شد. فعالیت آنزیم با ضریب خاموشی $\mu m^{-1}cm^{-1}$ ٢٦/٦ گایاکول پراکسیداز بر حسب µmol/g FW.min محاسبه شد.

کلیه آزمایشات به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ٤ تکرار برای صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک و ۲ تکرار برای سنجش آنزیمی انجام شد. داده‌ها توسط نرم‌افزار SAS 9.1 آنالیز شده و میانگین‌ها با استفاده از آزمون دانکن در سطح احتمال یک درصد مورد مقایسه قرار گرفتند.

نتیجه و بحث:

اثر تنش خشکی بر شاخص سطح برگ: سطح برگ در نمونه های PEG صفر درصد در هر دو رقم با توجه به مراحل رشدی گیاه افزایش طبیعی نشان داد اما با افزایش مقدار PEG و پیشرفت زمان، سطح برگ کاهش معنی‌داری داشت. به طور کلی، سطح برگ در رقم متحمل کمتر از حساس بود که احتمالاً یکی از مهم‌ترین دلایل آن کاهش سطوح تبخیر برای جلوگیری از اثرات مخرب تنش خشکی است. در رقم حساس با افزایش مقدار PEG، سطح برگ کاهش نشان داد. بیش‌ترین میزان سطح برگ (۳/۱٦۷ سانتیمتر مربع) در محیط حاوی PEG ۳٪ در ٦ ساعت پس از تنش و کم‌ترین مقدار این شاخص (۰/٥٦۲ سانتیمتر مربع) در محیط حاوی PEG ۱۵٪ در ۱۲ ساعت پس از شروع تنش مشاهده شد (جدول۱ و شکل۱).

در رقم متحمل بیش‌ترین مقدار شاخص سطح برگ (۱/٤٤٦ سانتیمتر مربع) در محیط حاوی PEG ٦٪ در٢٤ ساعت پس از تنش و کم‌ترین مقدار این شاخص (۰/۳۸۷ سانتیمتر مربع) در محیط حاوی PEG ۱۲٪ و در ٢٤ ساعت پس از تنش مشاهده شد (شکل ۲). مطالعات انجام‌شده توسط Nielsen (۱۹۹٦) بر روی کلزا نشان داد با اعمال تنش در دوره رشد رویشی مقدار شاخص سطح برگ کاهش می‌یابد. با توجه به نتایج این پژوهش هم می‌توان گفت که با افزایش شدت و زمان تنش خشکی سطح برگ در هر دو رقم حساس و متحمل کاهش یافته است که البته شروع این روند کاهشی در رقم متحمل در شدت‌های پایین تر تنش خشکی رخ داده است.

اثر تنش خشکی بر وزن برگ: طبق نتایج به دست آمده، تغییرات وزن برگ دو رقم مورد مطالعه در مواجهه با تنش خشکی متفاوت بود (جدول ۱). در رقم متحمل با پیشرفت زمان در هر سطح تنش وزن برگ افزایش نشان داد ولی به تدریج با افزایش مقدار PEG، وزن برگ به طور کلی کاهش

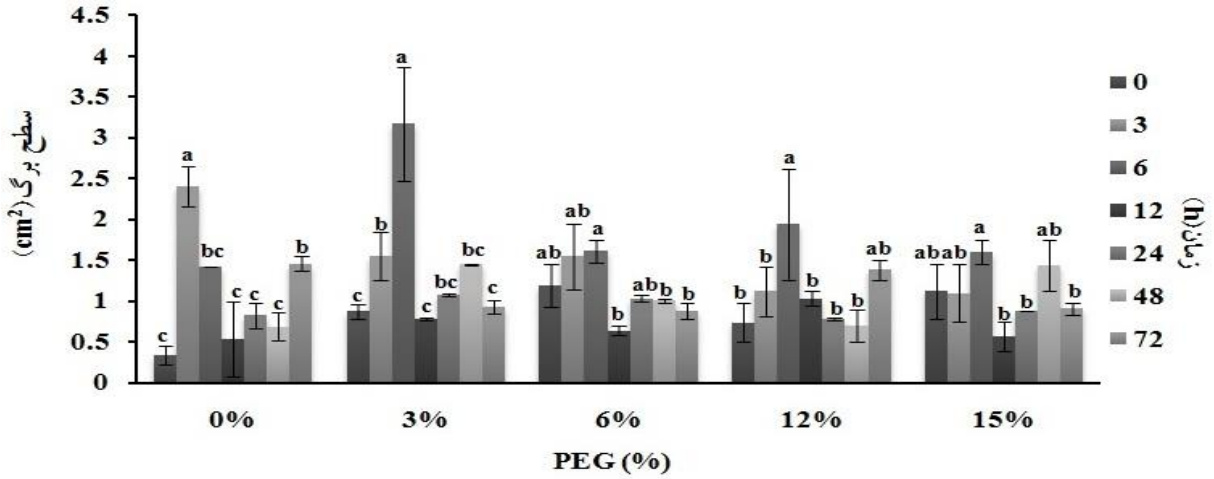
[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات برگ (سطح، وزن وکلروفیل) تحت تیمار غلظت‌های مختلف PEG

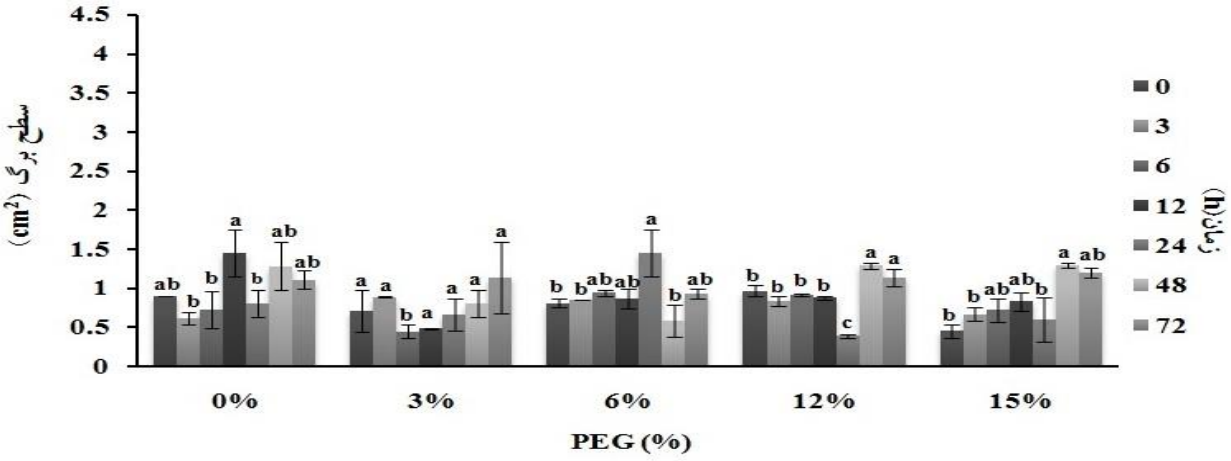
منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		سطح برگ	وزن برگ	کلروفیل برگ
ژنوتیپ	۱	۲/۹۲۴۳۰۴۴۰ **	۰/۰۱۰۵۹۹۵۷ *	۵۷۶/۴۳۱۰۵۶ **
تیمار PEG	٤	۰/۰۵۰۶۹۳۸٤ ns	۰/۰۱٤۷۰۰٤۸ **	۳۲/۰٤۸۵۱۷ ns
زمان	٦	۰/۸۵٦٦۱۰۱۵ **	۰/۱۵۰۷۱۹٦٤ **	۲۸۷/۸۷٦ **
ژنوتیپ*تیمار PEG	٤	۰/۳٤۱٦٦۹۰٤ **	۰/۰۰٦٦۸۰٦۳ **	۵۰/٦۸۸٤۸۸ ns
ژنوتیپ*زمان	٦	۱/۲٦۵۵٤۲٤٤ **	۰/۰۰۲۵۹٤۵۱ ns	۹۱/۰۰۲۳۸٦ **
تیمار PEG*زمان	۲٤	۰/۲۰۱۷۵۸۰٤ **	۰/۰۰٤۷۹۸۰۵ **	۷۱/۳۲۰۹۳۸ **
ژنوتیپ*تیمارPEG*زمان	۲٤	۰/۲۸۹٦۱۲۲۵ **	۰/۰۰۲۳۳۲٦٦ ns	٤۲/٦۱۲۱۹ *

ns، * و ** به ترتیب عدم اختلاف معنی دار واختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد



شکل۱- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی سطح برگ در رقم Hyola308

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P)



شکل۲- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی سطح برگ در رقم SLM046

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]

پیدا کرد. در رقم حساس با افزایش مقدار PEG، وزن برگ کاهش پیدا کرد. در کل در محیط‌های حاوی درصدهای مختلف PEG وزن برگ در رقم متحمل نسبت به رقم حساس بیشتر بود. در رقم حساس با اضافه شدن PEG به سوسپانسیون وزن برگ به طور معنی‌داری در مقایسه با محیط فاقد PEG کاهش یافت. بیش‌ترین میزان وزن برگ در محیط حاوی PEG در رقم حساس (۲۳۱ میلی‌گرم) در محیط حاوی PEG ۳٪ و در زمان ۷۲ ساعت پس از تنش مشاهده شد (شکل۳).

پس از اعمال تنش، وزن برگ در رقم متحمل همانند رقم حساس نسبت به محیط فاقد PEG کاهش معنی‌داری نشان داد. بیش‌ترین میزان وزن برگ در محیط حاوی PEG در رقم متحمل در محیط حاوی PEG ۱۵٪ و در زمان ۷۲ ساعت پس از تنش مشاهده شد (شکل٤). Shikh و همکاران (۲۰۰۵) با انجام آزمایش تنش خشکی در مراحل مختلف رشد روی کلزا مشاهده کردند که اعمال تنش باعث کاهش مقدار پتانسیل آب برگ و وزن خشک قسمت‌های هوایی گیاه کلزا می‌شود. مطالعات انجام‌شده توسط Rao و Mendham (۱۹۹۵) با اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی و فشار آماس در برگ کلزا نشان داد که با کاهش پتانسیل اسمزی، فشار آماس بالا رفته که خود مکانیسمی برای مقاومت گیاه در مقابل خشکی است. بیش‌ترین افزایش وزن برگ در هر دو رقم، در هر سطح تنش پس از گذشت ۷۲ ساعت از شروع تنش مشاهده شد که در این زمان ها میزان کلی وزن برگ در رقم حساس کمتر از رقم متحمل بوده است.

اثر تنش بر میزان کلروفیل برگ: تحت تنش خشکی در محتوای کلروفیل برگ در هر دو رقم حساس و متحمل تفاوت‌های معنی‌داری مشاهده شد (جدول ۱). با افزایش میزان PEG مقدار کلروفیل در رقم حساس به میزان بیشتری نسبت به رقم متحمل افزایش داشت (شکل ۵ و ٦). در رقم حساس در محیط‌های حاوی PEG ۰٪ و PEG ۳٪ میزان کلروفیل پس از ٤٨ ساعت به بیشترین مقدار خود رسید. در محیط‌های حاوی PEG ٦٪ ، ۱۲٪ و ۱۵٪ پس از گذشت ۷۲ ساعت میزان کلروفیل به بیشترین مقدار رسید. مقدار کلروفیل در محیط حاوی PEG ٦٪ و ۷۲ ساعت پس از اعمال تنش از سایرین بیش‌تر بود (شکل ۵).

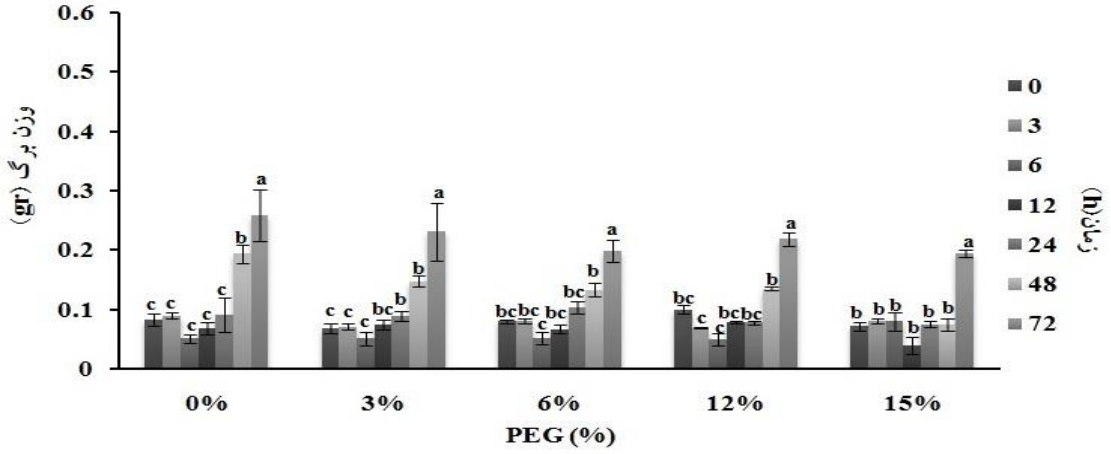
در رقم متحمل در محیط‌های حاوی PEG ۰٪، ۳٪، ٦٪ و۱۲٪ میزان کلروفیل پس از ٤٨ ساعت به بیشترین مقدار خود رسید، که از این نظر تفاوت معنی‌داری با PEG۰٪ نداشت اما گیاهان کشت شده در محیط حاوی PEG ۱۵٪ بیش‌ترین میزان کلروفیل را در ۷۲ ساعت پس از اعمال تنش نشان دادند (شکل ٦). مطالعات انجام شده توسط Anjum و همکاران (۲۰۰۳) نشان داد که تنش خشکی باعث افزایش مقدار کل کلروفیل در جو می‌شود. موحدی دهنوی و همکاران (۱۳۸۲) نیز بیان کردند که تنش خشکی موجب افزایش میزان کلروفیل در ارقام گلرنگ پائیزه شده است. بر اساس نتایج این آزمایش علاوه بر اینکه میزان کلی کلروفیل در رقم متحمل بیش از رقم حساس بود بلکه روند افزایش میزان کلروفیل متعاقب تنش خشکی در رقم متحمل نیز به طور معنی‌داری از رقم حساس بیش‌تر بود.

اثر تنش خشکی بر وزن ریشه: نتایج به دست آمده نشان داد که تفاوت معنی‌داری در وزن ریشه در شرایط مختلف تنش در دو رقم حساس و مقاوم وجود دارد (جدول ۲). در رقم حساس در محیط حاوی PEG ۳٪ در زمان ٢٤ ساعت پس از تنش وزن ریشه افزایش یافت. در محیط‌های حاوی PEG ۱۲٪ و ۱۵٪ وزن ریشه در زمان‌های ۰، ۳ و ٦ ساعت پس از تنش افزایش معنی‌دار نشان داد اما بعد از آن روند کاهشی مشاهده شد. کم‌ترین مقدار وزن ریشه در این رقم (۰/۰۰۳۱ گرم) در محیط حاوی PEG ۱۵٪ در ساعت ۱۲ پس از تنش و بیش ترین مقدار (۰/۰٦۲ گرم) در محیط حاوی PEG ۱۲٪ و ٦ ساعت پس از تنش مشاهده شد (شکل ۷).

در رقم متحمل در محیط حاوی PEG ۳٪ ابتدا با پیشرفت زمان وزن ریشه کاهش یافت و در زمان ٢٤ ساعت پس از شروع تنش افزایش ناگهانی مشاهده شد ولی در محیط‌های حاوی مقادیر بالای PEG با پیشرفت زمان، وزن ریشه تغییرات اندکی نشان داد. با پیشرفت زمان و افزایش مقدار PEG، وزن ریشه در این رقم کاهش معنی‌دار داشت. بیش‌ترین مقدار این

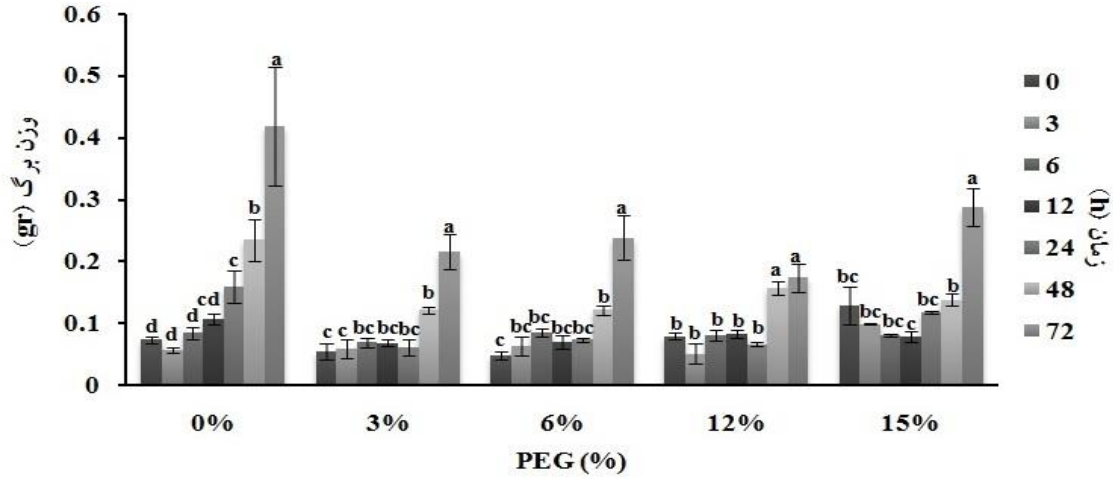
[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]



شکل۳- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی وزن برگ در رقم Hyola308

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و$P \leq ۰/۰۱$)



شکل٤- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی وزن برگ در رقم SLM046

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و$P \leq ۰/۰۱$)

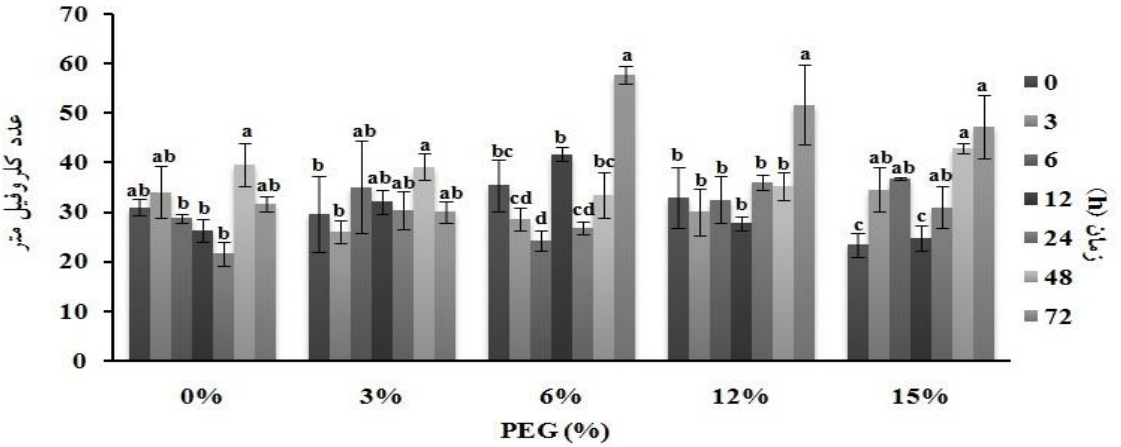
جدول ۲- تجزیه واریانس صفات وزن ریشه، ساقه (طول و وزن)، SOD و POD تحت تیمار غلظت‌های مختلف PEG

		میانگین مربعات				
منابع تغییرات	درجه آزادی	وزن ریشه	طول ساقه	وزن ساقه	SOD	POD
ژنوتیپ	۱	۰/۰۰۱۱۲ **	۰/٦۲۹۵ ns	۰/۰۱۲۰۸ *	۰/۰۷۱٦۷ ns	۰/۰۰۰۳۸ **
تیمار PEG	٤	۰/۰۰۰٤۳ **	۱۹/۷۳۸۷ **	۰/۰۱۹۷۰ **	۱۷/۷۷۷۱ **	۰/۰۰۰۳۱ **
زمان	٦	۰/۰۰۰۷٤ **	٤۰/۱۸۹٦ **	۰/۰۳۸۵۹ **	۱۲/۱٦٦۲ **	۰/۰۰۰۳۱ **
ژنوتیپ*تیمار PEG	٤	۰/۰۰۱۳۲ **	۲/ ۹۵۹۷ ns	۰/۰۰۵۲۵ ns	۱٦/۹۵۳۳ **	۰/۰۰۰۲۳ **
ژنوتیپ*زمان	٦	۰/۰۰۰٦٤ **	۳/۱٦٤۲ *	۰/۰۰۲۲۹ ns	۱٦/۷۷۸۵ **	۰/۰۰۰۲٦ **
تیمار PEG*زمان	۲٤	۰/۰۰۰٦۵ **	۳/٦۰٤۷ **	۰/۰۰۵۳۷ *	۸/۷۳۷٦ **	۰/۰۰۰۲۱ **
ژنوتیپ*تیمارPEG*زمان	۲٤	۰/۰۰۰۳۳ **	۱/ ۱۱٦۸ns	۰/۰۰٦۳٤ **	۵/۲۹۱۹ **	۰/۰۰۰۲۳ **

ns، * و ** به ترتیب عدم اختلاف معنی دار واختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد

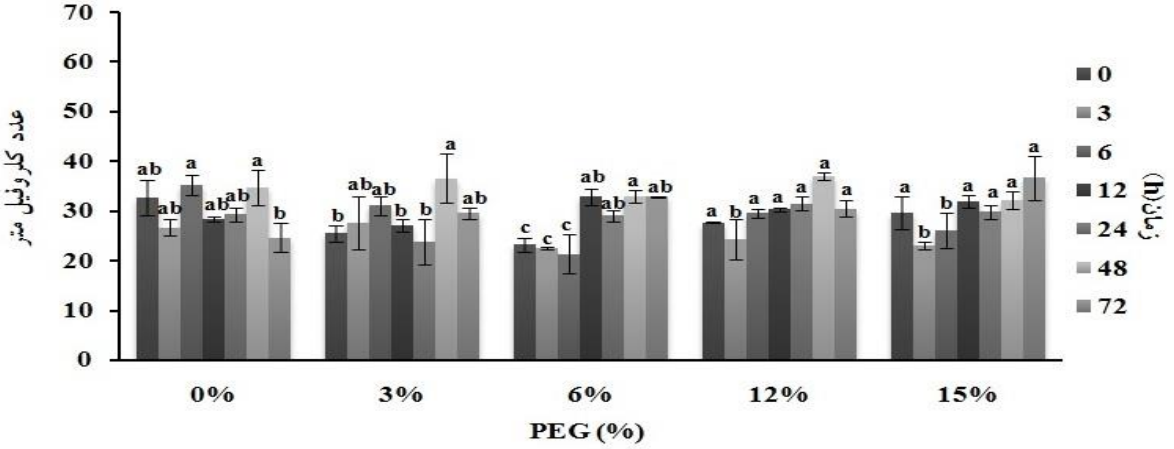
[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]



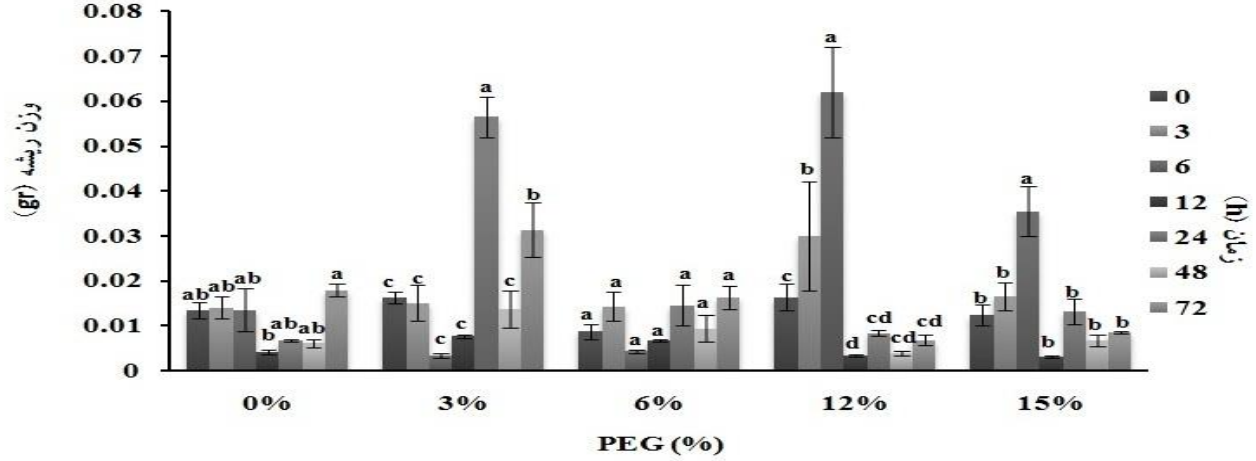
شکل۵- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی محتوای کلروفیل برگ در رقم Hyola308.

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).



شکل ٦- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی محتوای کلروفیل برگ در رقم SLM046.

حروف کوچک روی نمودار بیانگر مقایسه میانگین در سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).



شکل۷- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی وزن ریشه در رقم Hyola308.

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]

شاخص (۰/۰۶۷۱۷ گرم) در محیط حاوی PEG ۰٪ در زمان ۷۲ ساعت پس از تنش مشاهده شد (شکل ۸). کمبود ملایم آب باعث توسعه ریشه به بخش‌های عمیق‌تر و مرطوب تر خاک می‌شود و فرآیند توسعه برگ را به سرعت تحت تأثیر قرار می‌دهد، اما فعالیت فتوسنتزی به مقدار کمتری تحت تأثیر قرار می‌گیرد. جلوگیری از توسعه برگ میزان مصرف کربن و انرژی را در اندام هوایی کاهش می‌دهد و سهم بیش‌تری از مواد پرورده گیاه در ریشه توزیع شده و توانایی جذب آب و مواد معدنی در ریشه افزایش می‌یابد. در نتیجه تنش کم آبی ملایم باعث از بین رفتن ریشه‌های کم عمق و افزایش ریشه های عمیق می‌گردد (Banwarie *et al*., 1994). همچنین در آزمایشات Kriedemann (۱۹۸۰)، بر روی گیاه *Aeluropus lagopoides* با افزایش سطح تنش خشکی وزن تر ریشه و ساقه نسبت به گیاهان شاهد کاهش پیدا کرد.

اثر تنش خشکی بر طول ساقه: طول ساقه در دو رقم در سوسپانسیون‌های حاوی PEG تفاوت‌های معنی‌داری داشت (جدول ۲). در رقم حساس بیش‌ترین مقدار طول ساقه (۱۱/۱ سانتی‌متر) در PEG ۳٪، ۷۲ ساعت پس از شروع تنش و کمترین مقدار (۳ سانتی‌متر) در PEG ۱۵٪ در زمان ۲٤ ساعت پس از تنش مشاهده شد (شکل ۹).

در هر دو رقم، در هر سطح تنش پس از گذشت ۷۲ ساعت از شروع تنش طول ساقه به بیشترین مقدار رسید اما به طور کلی با افزایش سطح تنش میانگین کلی طول ساقه کاهش نشان داد. بیش‌ترین مقدار طول ساقه (۹/٦۲۵ سانتی‌متر) در PEG ۰٪ پس از ۷۲ ساعت و کمترین مقدار (۳/۸ سانتی‌متر) در PEG ۳٪ در زمان ۱۲ ساعت پس از تنش مشاهده شد (شکل ۱۰). Okca و همکاران (۲۰۰٤) با اعمال سطوح تنش خشکی بر روی سه گونه از گیاه نخود، کاهش در طول اندام هوایی را گزارش کردند. Ahmad و همکاران (۲۰۰٦) نشان دادند که در طی تنش خشکی ناشی از به کار بردن پلی‌اتیلن گلایکول ٦۰۰۰ بر روی ٦ گونه هیبرید *Hellanthus aunulus* با افزایش سطوح خشکی طول اندام هوایی در آن کاهش می یابد.

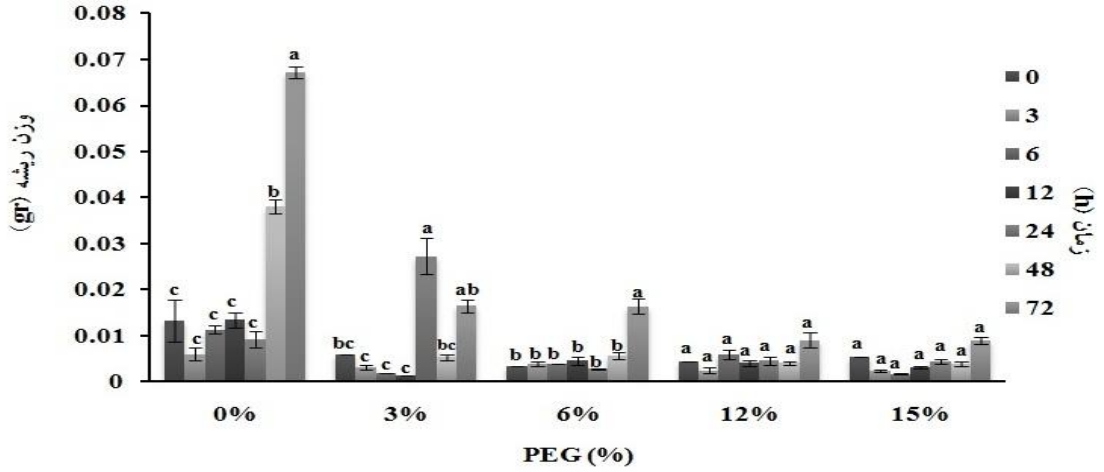
اثر تنش خشکی بر وزن ساقه: تنش خشکی به طور معنی داری سبب کاهش وزن ساقه در هر دو رقم شد. در رقم حساس در محیط‌های حاوی PEG ۰٪، ۳٪، ٦٪ و ۱۲٪ ، ٦ ساعت پس از شروع تنش، با پیشرفت زمان وزن ساقه افزایش نشان داد. بیش‌ترین مقدار وزن ساقه (۰/۲۰۵۳ گرم) در رقم حساس در PEG ۳٪ در ۷۲ ساعت پس از تنش مشاهده شد(جدول ۲ و شکل ۱۱).

در رقم متحمل در محیط‌های حاوی مقادیر مختلف PEG، بعد از زمان ۱۲ ساعت از شروع تنش افزایش در وزن ساقه مشاهده شد. در محیط‌های حاوی PEG ۰٪، ۳٪ و ٦٪ بعد از ۷۲ ساعت از شروع تنش وزن ساقه به بیشترین مقدار رسید. در رقم متحمل بیش‌ترین مقدار (۰/۲۷٤۳ گرم) در محیط حاوی PEG ۰٪ در ۷۲ ساعت پس از تنش و کم‌ترین مقدار این شاخص (۰/۰۵۵۹ گرم) در محیط حاوی PEG ٦٪ و در ۱۲ ساعت پس از تنش مشاهده شد (شکل ۱۲). به نظر می رسد کاهش وزن تر در گیاهان تیمار شده با خشکی به دلیل جلوگیری از توسعه و رشد سلولی ناشی از کاهش فشار تورگر باشد (Rane *et al*., 2001).

آنزیم سوپراکسیددیسموتاز: فعالت آنزیم SOD در دو رقم در پاسخ به تنش خشکی تفاوت معنی‌داری داشت (جدول۳). بیش ترین میزان فعالیت آنزیم SOD در رقم متحمل در PEG ۳٪ پس از گذشت ٦ ساعت از شروع تنش و کم‌ترین میزان در PEG ۱۲٪ در زمان ٤۸ ساعت پس از شروع تنش مشاهده شد. (شکل ۱۳).

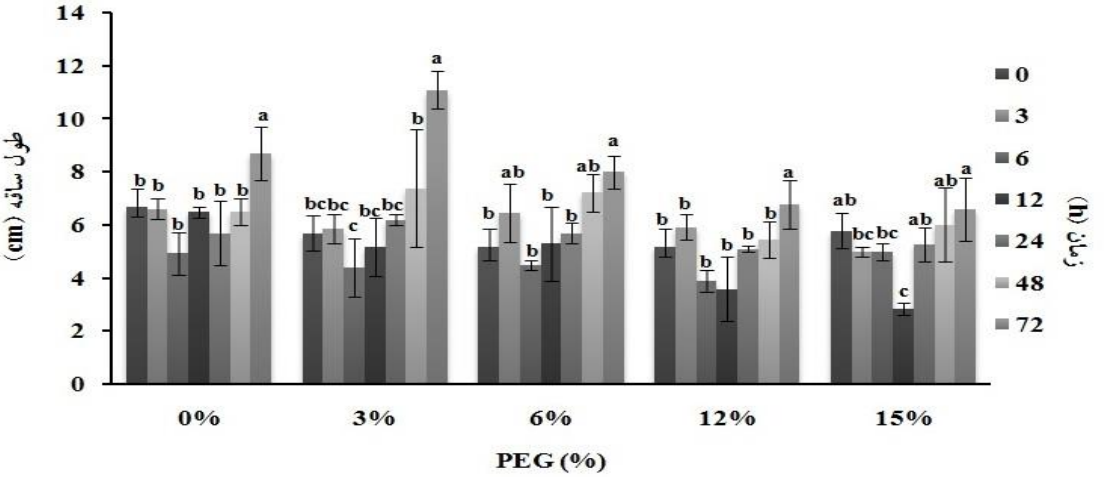
در رقم حساس بیش‌ترین میزان فعالیت آنزیم در PEG ۳٪ پس از گذشت ٦ ساعت از شروع تنش و کم‌ترین میزان آن در همان مقدار PEG پس از گذشت ٤۸ ساعت از شروع تنش بوده است (شکل ۱٤). فعالیت آنزیم SOD در رقم متحمل در PEG ۳٪ پس از گذشت ٦ ساعت از شروع تنش در مقایسه با فعالیت این آنزیم در رقم حساس در شرایط یکسان به مراتب بیش‌تر بوده است. در آزمایشی بر روی گندم Zhang و همکاران (۱۹۹٤) نشان دادند فعالیت SOD در ابتدای تنش خشکی افزایش پیدا کرد اما با طولانی شدن دوره تنش خشکی فعالیت این آنزیم کاهش یافت. به نظر می‌رسد افزایش فعالیت سوپراکسیددیسموتاز در مراحل اولیه تنش خشکی، گیاه را از

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]



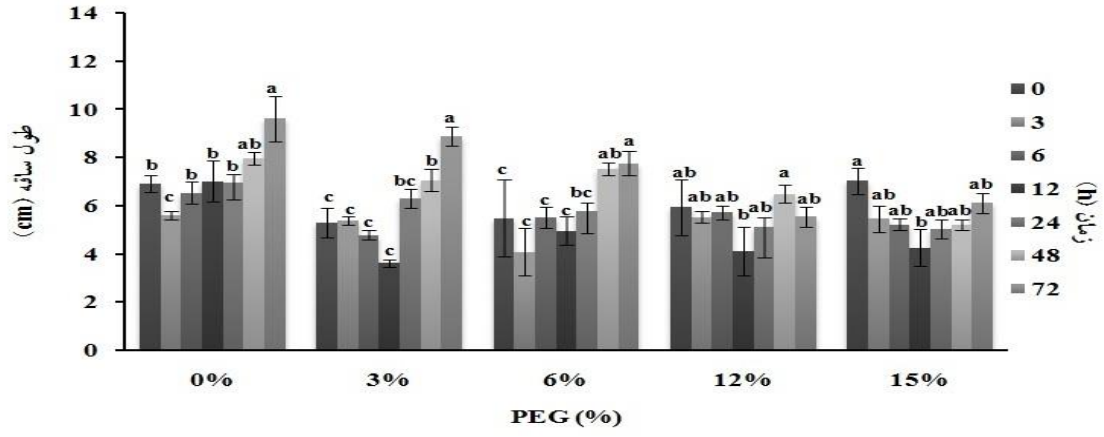
شکل۸- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی وزن ریشه در رقم SLM046.

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).



شکل۹- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی طول ساقه در رقم Hyola308.

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).

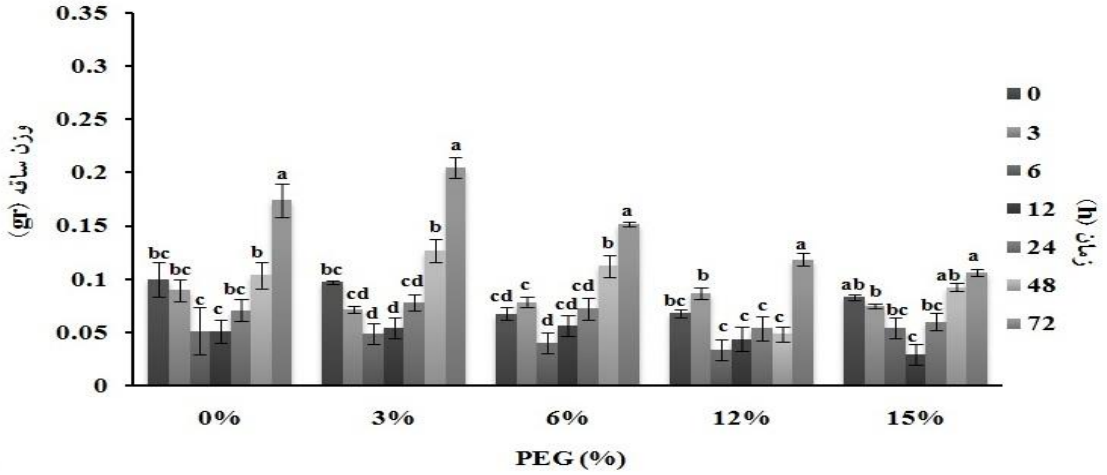


شکل۱۰- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی طول ساقه در رقم SLM046.

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).

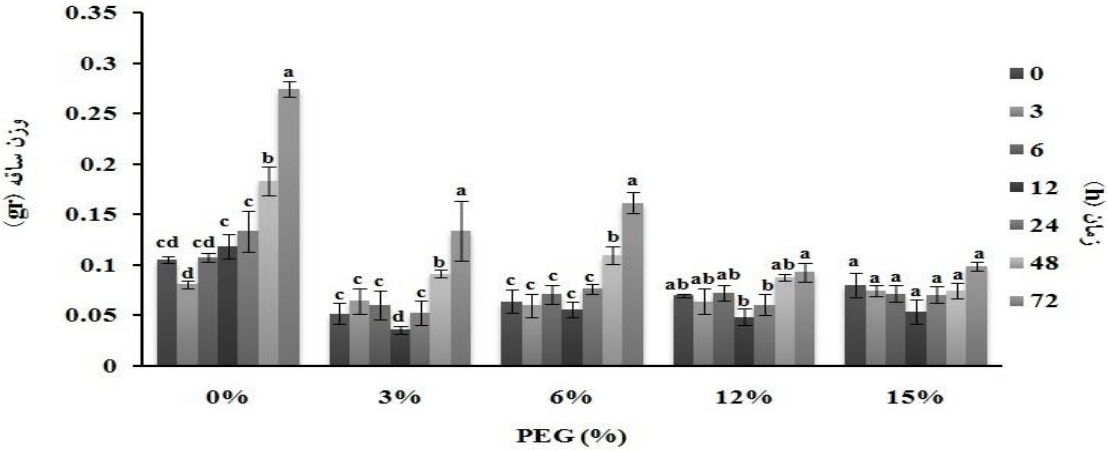
[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]



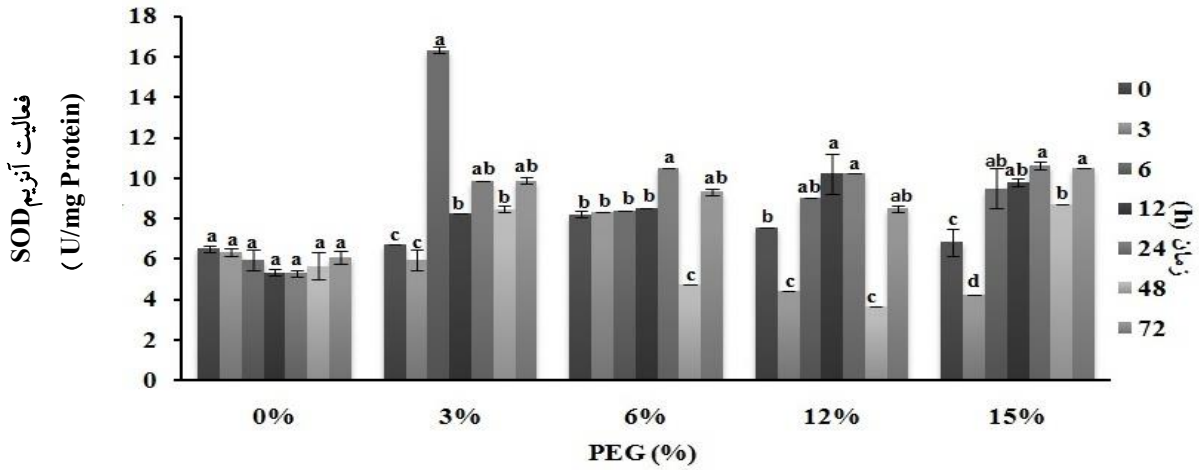
شکل۱۱- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی وزن ساقه در رقم Hyola308.

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).



شکل۱۲- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی وزن ساقه در رقم SLM046.

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).

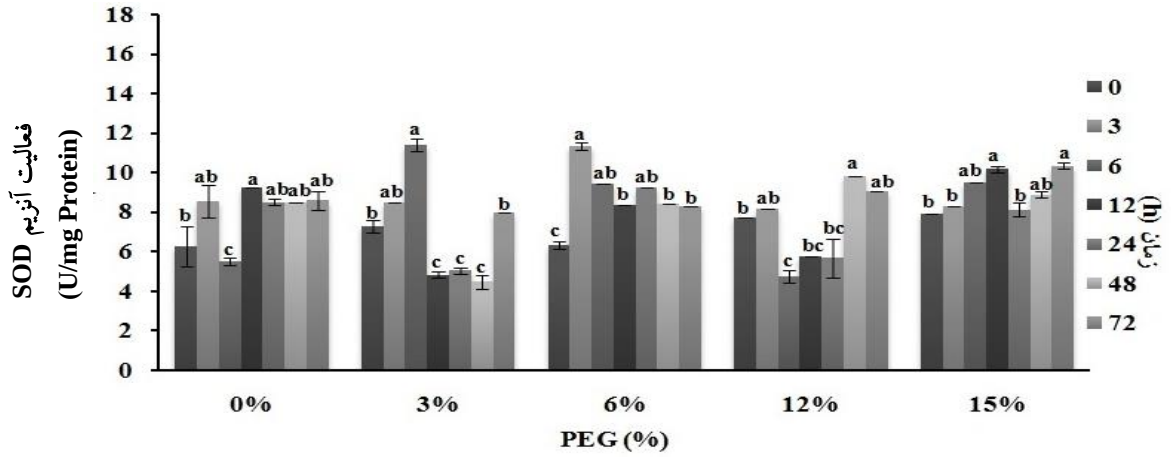


شکل ۱۳- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی میزان فعالیت آنزیم SOD در رقم SLM046.

حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و۰/۰۱≥ P).

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]



شکل١٤- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی میزان فعالیت آنزیم SOD در رقم Hyola308.
حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و$P \leq ۰/۰۱$).

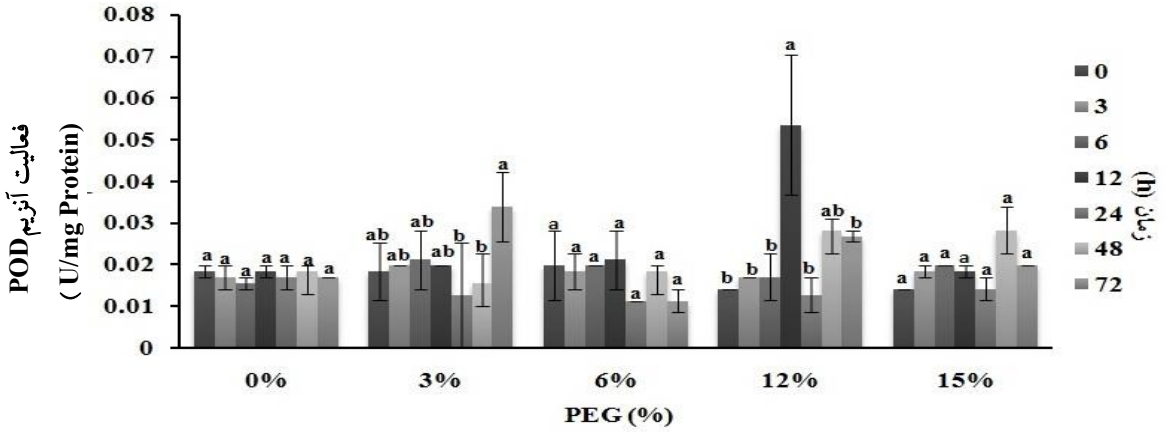
آسیب اکسایشی حفاظت می‌کند، کاهش یا عدم تغییر فعالیت SOD پس از طولانی شدن تنش خشکی نشان می‌دهد که عمل از بین بردن گونه‌های فعال اکسیژن در رقم مقاوم صرفاً به عهده سوپراکسیددیسموتاز نیست بنابراین با افزایش فعالیت این آنزیم در مراحل اولیه خشکی شدت پاک‌سازی یون سوپراکسید افزایش‌یافته و آسیب‌های به وجود آمده از آن در گیاه کاهش می‌یابد. به طور کلی محققان افزایش، کاهش و یا عدم تغییر فعالیت SOD را در گونه‌های مختلف در شرایط خشکی گزارش کرده‌اند (Gunes *et al.*, 2009; Tohidi-Moghaddam *et al.*, 2008). از این آزمایش می‌توان دریافت که فعالیت آنزیم SOD در رقم متحمل در محیط فاقد PEG کمتر از فعالیت این آنزیم در رقم حساس در شرایط یکسان بوده است. با توجه به این که آنزیم SOD اولین سد دفاعی در برابر ROSها است، این رخداد می‌تواند نشان‌دهنده‌ی تولید ROS بیشتر در رقم حساس به طور طبیعی یا در شرایط محیط کشت سوسپانسیون باشد.

آنزیم پراکسیداز وابسته به گایاکول: هر چند که الگوی پاسخگویی آنزیم پراکسیداز به تنش خشکی در دو رقم مشابه بود اما از نظر میزان و شدت فعالیت این آنزیم در دو رقم تفاوت معنی‌داری وجود داشت (جدول ٣). در رقم متحمل در محیط‌های حاوی PEG ٣٪، ١٢٪ و١٥٪ به ترتیب در زمان‌های ٧٢، ١٢و ٤٨ ساعت پس از شروع تنش، افزایش فعالیت آنزیم مشاهده شد. بیش‌ترین میزان فعالیت در شرایط تنش ١٢٪، در١٢ ساعت پس از شروع تنش و کم‌ترین میزان فعالیت آنزیم در شرایط تنش ٦٪، در ٢٤ساعت پس از شروع تنش دیده شد (شکل١٥).

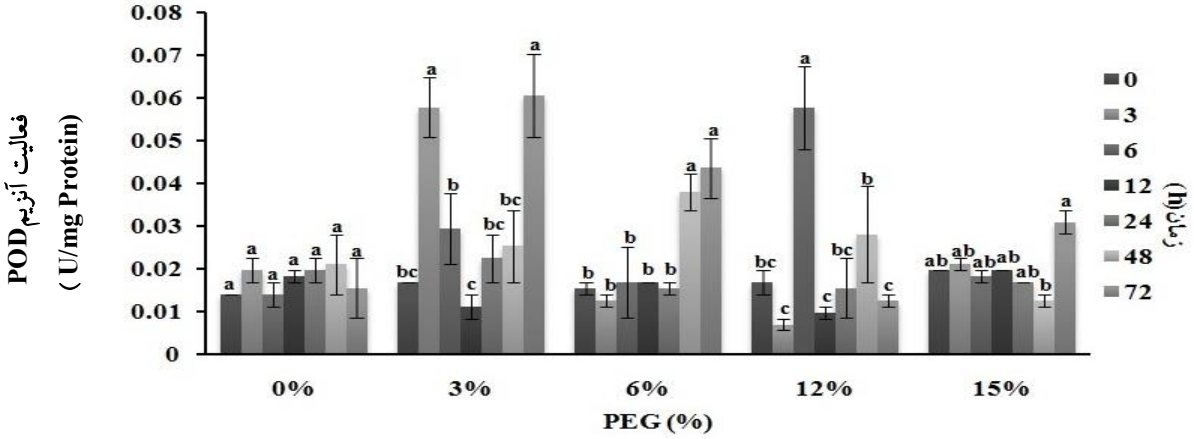
در رقم حساس در محیط حاوی PEG ٣٪ در زمان ٣ و ٧٢ ساعت پس از شروع تنش در شرایط تنش ٦٪ در زمان‌های ٤٨ و ٧٢ ساعت پس از شروع تنش و در شرایط تنش ١٢٪ در زمان ٦ ساعت پس از آغاز تنش افزایش ناگهانی در فعالیت آنزیم مشاهده شد. در شرایط PEG ١٥٪ با پیشرفت زمان، فعالیت آنزیم تغییرات اندکی داشت و در زمان ٧٢ ساعت افزایش فعالیت مشاهده شد. بیش‌ترین فعالیت آنزیم در رقم حساس در محیط کشت سوسپانسیون حاوی PEG ٣٪ در زمان ٧٢ ساعت پس از اعمال تنش مشاهده شد (شکل١٦). فعالیت آنزیم POD در رقم متحمل در شرایط تنش خشکی شدید PEG ١٢٪ افزایش یافت درحالی‌که افزایش فعالیت این آنزیم در رقم حساس در محیط حاوی PEG ٣٪ و ٦٪ نیز مشاهده شد. به نظر می‌رسد آنزیم POD در رقم متحمل در شرایط تنش شدیدتر نقش حفاظتی خود را اعمال می‌کند. Chopra و Selote (٢٠٠٧) گزارش کردند که فعالیت آنزیم POD در ارقام متحمل به خشکی گندم بیشتر از ارقام حساس است.

مطالعات انجام شده توسط Merkado و همکاران (٢٠٠٤) نشان داد که فعالیت بیش‌تر POD همراه با قابلیت نگه‌داری آب

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]



شکل ۱۵- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی میزان فعالیت آنزیم POD در رقم SLM046.
حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و$P \leq ۰/۰۱$).



شکل۱۶- تأثیر مقادیر مختلف PEG در زمان‌های مختلف روی میزان فعالیت آنزیم POD در رقم Hyola308.
حروف کوچک روی نمودار نشان‌دهنده‌ی مقایسه میانگین در هر سطح تنش است (آزمون دانکن و$P \leq ۰/۰۱$).

بیش‌تر در برگ‌ها است. همانند آنچه در مورد آنزیم SOD مشاهده شد، در اینجا نیز آنزیم POD در رقم حساس سریعتر از رقم متحمل و در مقادیر پایین ترPEG افزایش فعالیت داشته است. به طور حتم افزایش فعالیت این آنزیم پاسخی از جانب گیاه به افزایش ROSها است. البته این نکته را نیز باید مد نظر قرار داد که مکانیسم‌های آنزیمی و غیر آنزیمی متعددی در مقاومت یا حساسیت گیاهان به تنش خشکی دخالت دارند.

نتیجه‌گیری کلی:

در این پژوهش میزان سطح و وزن برگ به طور کلی در هر دو رقم حساس و متحمل کاهش یافت. در صورت عدم تأمین آب مورد نیاز به دلیل کاهش فشار تورژسانس سلول‌های در حال رشد و اثر بر طول سلول‌ها، کاهش ارتفاع رخ داد. کاهش ارتفاع گیاه دلیلی است بر این که تنش خشکی باعث کاهش تقسیمات سلولی شده و رشد گیاه را کاهش داده است. به طور کلی فعالیت آنزیم SOD رقم متحمل در محیط‌های حاوی مقادیر کمتر PEG در تمامی ساعات متناظر از رقم حساس بیش‌تر بود اما فعالیت آنزیم POD رقم حساس در محیط های حاوی مقادیر کمتر PEG در همه ساعات متناظر به طور قابل توجهی بیش‌تر از رقم مقاوم بود.

تشکر و قدردانی:

از همکاران و مسئولین دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان که نویسندگان را در انجام این تحقیق یاری نمودند، تشکر و قدردانی می‌شود.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]

منابع:

اسفندیاری، ع. س، محبوب. و ف، شکاری.(۱۳۸۸) اصول فیزیولوژی گیاهی. جلد اول، انتشارات عمیدی، تبریز. ١٥٤ صفحه.

کافی، م. و ا، برزوئی.(۱۳۸۸) فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان. چاپ اول، انتشارات جهاد دانشگاهی، دانشگاه مشهد. ۵۰۲ صفحه.

موحدی دهنوی، م. ع ، مدرس ثانوی. و ع، سروش زاده. و م، جلالی.(۱۳۸۳) تغییرات میزان پرولین، قندهای محلول کل ، کلروفیل(SPAD) و فلورسانس کلروفیل در ارقام گلرنگ پائیزه تحت تنش خشکی و محلول پاشی روی و منگنز. جلد ۹، مجله بیابان، شماره ۱: ۱۰۷-۹۳.

Ahmad, S., Ahmad, R., Ashraf, M. and Waraich, E. A. (2006) Sunflower (*Hellanthus aunulus*.) response to drought stress at germination and seedliny growth stages. Pakistan Journal of Botany 41: 647-654.

Alscher, R. G., Erturk, N. and Heath, L. S. (2002) Role of superoxide dismutases (SOD) in controlling oxidative stress in plant. Journal of Experimental Botany 153: 1331-1341.

Amalo K, Chen G. X. and Asade K. (1994) Separate assays specific for ascorbate peroxidase and guaiacal peroxidase and for the chloroplastic and cytosolic isozymes of ascorbate peroxidase implants. Plant Cell Physiology 35: 497-504.

Anjum, F., Yaseen, M., Rasool, E., Wahid, A. and Anjum, S. (2003) water stress in barley (*Hordeum vulgar* L.) II. Effect on chemical composition and chlorophyll contents. Pakistan Journal of Agricultural Science 40: 41-49.

Badawi, G. H., Yamauchi, Y., Shimada, E., Sasaki, N., Kawano, N., Tanaka, K. and Tanaka, Ki. (2003) Enhanced tolerance to salt stress and water deficit by overexpressing superoxide dismutase in tobacco (*Nicotiana tabacum*) chloroplasts. Plant Science 166: 919-928.

Banwarie, L., Kaushik, S. K. and Gautam, R. C. (1994) Effect of soil moisture regime, kaolin spray and phosphorus fertilizer on nodulation, P uptake and water use of lentil (*Lense culinaris*). Indian Journal of Agronomy 39: 241-245.

Beauchamp, C. and Fridovich, I. (1971) Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. Analytical Biochemistry 44: 276–287.

Blokhin, O., Virolainen, E. and Fagerstedt, K. (2003) Antioxidant oxidative damage and oxygen deprivation stress. Annual Review of Botany 91: 179-194.

Chopra, R. K. and Selote, D. S. (2007) Acclimation to drought stress generate oxidative stress tolerance in drought-resistant than-susceptible wheat cultivar under field conditions. Environmental and Experimental Botany 60: 276-283.

Gunes, A., Pilbeam, D. J., Inal, A. and Coban, S. (2008) Influence of silicon on sunflower cultivars under drought stress, I: Growth, antioxidant mechanisms, and lipid peroxidation. Communication in Soil Science and Plant Analysis 39: 1885-1903.

Habibi, D., Mashdi Akbar Boojar, M., Mahmoudi, A., Ardakani, M. R. and Taleghani, D. (2004) Antioxidative enzyme in sunflower subjected to drought stress. 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia, 26 September-10 ctobr pp. 1-4.

Hojati, M., Modarres-Sanavy, A. M., Karimi, M. and Ghanati, F. (2011) Responses of growth and antioxidant systems in *Carthamus tinctorius* L. under water deficit stress. Acta Physiologia Plantarum 33: 105-112.

Kanzok, S. M., Fechner, A., Bauer, H., Ulschmid, J. K., Muller, H. M., Botella- Munoz, J., Schneuwly, S., Schirmer, R. and Becker, K. (2001) Substitution of the thioredoxin system for glutation reductase in *Drosophila melanogaster*. Science 291: 643-646.

Kriedemann, P. E. (1980) Stomatal and photosynthetic limitations to leaf growth. Plant Physiology 13: 15-31.

Loggini, B., Scartazza, A. and Brugnoli, E. (1999) Antioxidative defense system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. Plant Physiology 119: 1091-1099.

Mendham, N. J. and Salisbury, P. A. (1995) Physiology, crop development, growth and yield of Brassica oilseeds.CAB International, pp 11-64.

Mercado, J. A., Matas, A. J., Heredia, A., Valpuesta, V. and Quesada, M. (2004) Changes in the water binding characteristics of the cell walls from transgenic *Nicotiana tabacum* leaves with enhanced levels of peroxidase activity. Plant Physiology 122: 504-512.

Mittler, R. (2002) Oxidative stress, antioxidant and stress tolerance. Trends in Plant Science 7: 405-415.

Michel, B. E. and Kaufmann, M. R. (1973) The Osmotic Potential of Polyethylene Glycol 6000. Plant Physiology 51: 914-916.

Mohanty, N. (2003) Photosynthetic characteristics and enzymatic antioxidant capacity of flag leaf and the grain yield in two cultivars of *Triticum aestivum* (L.) exposed to warmer growth conditions. Journal of Plant Physiology 160: 71-74.

Moller, I. M., Jensen, P. E. and Hansson, A. (2007) Oxidative modifications to cellular components in plants. Annual Review of Plant Biology 58: 459–481.

Nielsen, D. C. (1996) Potential of canola as a dry land crop in north eastern Colorado. PP 281-287. In: Janick, J. Progress in New Crops. ASHS Press,

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]

mechanism of water stress tolerance. Journal of Agronomy and Crop Science 184: 55-61.

Schwanz, P. and Polle, A. (2001) Differential stress responses of antioxidative systems to drought in concentration. Journal of Experimental Botany 52: 133-143.

Shikh, F., Toorchi, M., Valizadeh, M., Shakiba, M. R. and Islam, B. P. (2005) Drought resistance evaluation in spring rapeseed cultivars. Agricultural Science 15: 163-174.

Tohidi-Moghaddam, H. R., Shirani-Rad, A. R., Noormohammadi, G., Habibi, D. and Boojar, M. M. A. (2009) Effect of super absorbent application on antioxidant enzyme activities in canola (*Brassica napus* L.) cultivars under water stress conditions. American Journal of Agricultural and Biological Science 4: 215-223.

Turkan, I., Bor, M., Ozdemir, F. and Koca, H. (2005) Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought - tolerant P. acutifolius Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. Plant Science 168: 223-231.

Zhang, J. and Kirkham M. B. (1994) Drought-Induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. Plant Physiology 35: 785-791.

Alexandria.

Okcu, G., Kaya, M. D., Atak, M. (2004) Effects of salt and drought stresses on germination and seedling growth of Pea (*Pisum sativum L.*) Agriculture 29: 237 -242.

Panda, S. K. and Hussain Khan, M. (2004) Changes in growth and superoxide dismutase activity in *Hydrilla verticillata L.* under abiotic stress. Brazilian Journal of Plant Physiology 16: 115-118.

Rane, J., Maheshwari, M., and Nagarajan, S. (2001) Effect of pre-anthesis water stress on growth, photosynthesis and yield of six wheat cultivars differing in drought tolerance. Indian Journal of Plant Physiology 6: 53–60.

Rao, M. S. S. and Mendham, N. J. (1991) Soil-plant-water relations of oilseed rape (*Brassica napus* and *B. campestris*). Journal of Agricultural Science 117: 197-205.

Reddy, P. C. O., Sairanganayakulu, G., Thippeswamy, M., Reddy, P. S., Reddy, M. K. and Sudhakar, C. (2008) Identification of stress-induced genes from the drought tolerant Semi-arid legume crop horsegram (*Macrotyloma uniflorum* (Lam) Verdc.) though analysis of subtracted expressed sequence tags. Plant Science 175: 372-384.

Sairam, R. K. and Saxena, D. C. (2000) Oxidative stress and antioxidant in wheat genotypes: possible

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.14.11.5]