

واکنش بیوشیمیایی دو رقم گندم به تنش خشکی انتهایی و تنظیم کننده‌های اکسین و سیتوکینین

یحیی امام، هدایت الله کریم زاده سورشجانی، سعید موری و کبری مقصودی

گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز

(تاریخ دریافت مقاله: ۱۳۹۱/۰۶/۱۳؛ تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۲/۰۲/۱۴)

چکیده:

به منظور بررسی برخی ویژگی‌های بیوشیمیایی یک رقم گندم نان (شیراز) و یک رقم گندم دوروم (یاواروس) به تنش خشکی آخر فصل و سطوح مختلف تنظیم کننده‌های اکسین و سیتوکینین، آزمایشی در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ به صورت اسپلینت اسپلینت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار اجرا شد. عامل اصلی آبیاری (آبیاری معمول و قطع آبیاری از مرحله گلدهی تا آخر فصل رشد)، عامل فرعی ارقام گندم و عامل فرعی فرعی ضرب سطوح مختلف اکسین (۰، ۲۰ و ۴۰ میلی‌گرم در لیتر) و سیتوکینین (۰، ۵۰ و ۷۰ میکرومولار) بود. نتایج نشان داد که میزان پرولین و کاتالاز برگ پرچم در شرایط قطع آبیاری، با سپری شدن زمان بعد از گلدهی، به صورت خطی افزایش یافت و این در حالی بود که میزان پرولین و کاتالاز در شرایط آبیاری معمول در دوره بعد از گلدهی تغییر محسوسی نشان نداد. بعلاوه، در شرایط قطع آبیاری میزان پرولین در رقم یاواروس به صورت معنی‌داری بیشتر از رقم شیراز بود. در بین غلظت‌های سیتوکینین بیشترین میزان کاتالاز در شرایط شاهد به دست آمد. همچنین با افزایش غلظت سیتوکینین مصرفی مقدار کاتالاز، در شرایط تنش خشکی کاهش یافت. میزان پراکسیداز نیز در شرایط قطع آبیاری بیشتر بود و با گذشت زمان، بعد از اعمال تیمار آبیاری، با افزایش همراه بود. میزان کلروفیل a، b و کل و کاروتنوئید نیز در شرایط تنش خشکی، بیشتر از آبیاری معمول بود. درک عمیق پاسخ‌های بیوشیمیایی ارقام گندم به تنش خشکی آخر فصل و برهمکنش آنها با تنظیم کننده‌های رشد، نیازمند پژوهش‌های تکمیلی است.

کلمات کلیدی: گندم دوروم، کلروفیل، کاتالاز، پرولین.

مقدمه:

محصولات بیشترین سطح زیر کشت را به خود اختصاص داده است. اگرچه بیشترین سطح زیر کشت و بیشترین میزان تولید مربوط به گندم نان (*Triticum aestivum* L) می‌باشد. لیکن، گندم ماکارونی (*Triticum durum* L) نیز دارای ارزش تجاری است و از لحاظ اقتصادی دارای قیمت بالاتری نسبت به گندم نان است (امام، ۱۳۹۰). سطح کشت جهانی گندم دوروم معادل ۳۰ میلیون هکتار است.

گندم غله‌ای مهم در بسیاری از مناطق جهان است و غذای اصلی اکثر مردم جهان را تشکیل می‌دهد (Shewry, 2009). در بین غلات، گندم از نظر سطح زیر کشت و تولید سالانه در درجه اول اهمیت قرار دارد و به دلیل ویژگی‌های منحصر به فرد، مهم‌ترین گیاه زراعی روی زمین است (Reynolds *et al.*, 2000). در ایران نیز گندم نسبت به سایر

ویژگی‌های گلوتن سنگین، خمیر غیر چسبنده و سنگین این نوع گندم را ایده‌آل برای تهیه محصولات خمیری از جمله ماکارونی کرده است (Fabriani and Lintas, 1988). خشکی مهم‌ترین عامل محدود کننده رشد و عملکرد گیاهان زراعی بوده که ۴۰ تا ۶۰ درصد اراضی کشاورزی جهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Reynolds *et al.*, 2000). ایران با متوسط نزولات آسمانی ۲۴۰ میلی‌متر در سال طبق تعریف آمبرژه در زمره مناطق خشک و نیمه خشک قرار می‌گیرد (کردوانی، ۱۳۹۰). تنش خشکی یک پدیده محیطی مهم و موثر بر عملکرد غلات می‌باشد و اغلب در طول دوره پر شدن دانه در گندم اتفاق می‌افتد و باعث کاهش محصول در بیشتر مناطق مورد کشت در دنیا می‌شود (Altenbach *et al.*, 2003). در ایران بخش قابل توجهی از ۲/۴ میلیون هکتار گندم آبی در اثر تنش خشکی در مرحله گلدهی و پر شدن دانه آسیب می‌بیند (جلال کمالی و همکاران، ۱۳۸۷).

در غلات حساس‌ترین مرحله به تنش خشکی، حد فاصل سنبله رفتن تا گلدهی است و ارقامی که قبل از گلدهی بتوانند بیوماس بالایی تولید کنند و ذخیره مواد پرورده در ساقه را افزایش دهند، جزء ارقام متحمل به خشکی محسوب می‌شوند (Azevedo *et al.*, 1998). تنش خشکی در مرحله گلدهی باعث کاهش تعداد دانه به دلیل کاهش گرده‌های بارور می‌شود (Ji *et al.*, 2010). کاهش پتانسیل آب در اثر تنش خشکی باعث کاهش تقسیم سلولی، کاهش رشد اندام‌های گیاه، کاهش فتوسنتز خالص و تغییر توازن هورمونی گیاه می‌گردد (Mary *et al.*, 2001). در برخی مواقع آسیب ناشی از خشکی، تنش اکسیداتیو را تحریک می‌کند که منجر به تولید و انباشته شدن سوپراکسید، آب اکسیژنه و رادیکال‌های هیدروکسیل می‌شود (Dat *et al.*, 2000). انواع اکسیژن فعال که طی تنش تولید می‌شوند، می‌توانند به لیپیدها، پروتئین‌ها، کربوهیدرات‌ها و اسیدهای نوکلئیک آسیب برسانند. عمان و همکاران (۱۳۸۴) نشان دادند که تنش خشکی سبب افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

در گیاه آفتابگردان گردید. اکسین‌ها گروهی از تنظیم کننده های رشد هستند که در غلظت‌های مختلف باعث طویل شدن ساقه و میان‌گره، فعال سازی تقسیم سلولی، طویل شدن سلول‌ها، تروپیسزم، چیرگی رأسی و ریشه زایی می‌شوند (لاهوئی، ۱۳۷۶). سیتوکینین‌ها نیز از جمله محرک های رشد به شمار می‌روند و به‌ویژه فرآیند تقسیم سلولی را تحریک می‌کنند. این هورمون باعث تقسیم سلولی، حذف چیرگی رأسی، تمایز ساقه و تأخیر انداختن پیری می‌شوند (ختایی و کریمی، ۱۳۸۹). نقش سیتوکینین در باز نگه داشتن روزنه‌ها و انجام فرآیند فتوسنتز در غلات دانه‌ای توسط امام و نقه الاسلامی (۱۳۸۴) نیز گزارش شده است. همچنین Yang و همکاران (۲۰۰۳) نشان دادند که در برنج مصرف خارجی سیتوکینین در مرحله تقسیم سلولی بیشترین تأثیر مثبت را در شکل‌گیری عملکرد دانه داشت. سعیدی و همکاران (۱۳۸۵) گزارش کردند مصرف سیتوکینین در زمان گل‌دهی باعث افزایش عملکرد دانه در گندم می‌شود. پژوهش حاضر با هدف بررسی تأثیر غلظت‌های مختلف اکسین و سیتوکینین بر برخی فاکتورهای بیوشیمیایی دو رقم گندم (نان و ماکارونی) در شرایط آبیاری معمولی و قطع آبیاری پس از گلدهی انجام شده است.

مواد و روش‌ها:

این آزمایش مزرعه‌ای در دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز واقع در ۱۱ کیلومتری شمال شرقی شهر شیراز (با طول جغرافیایی ۵۲ درجه و ۲۵ دقیقه عرض جغرافیایی ۲۹ درجه و ۴۰ دقیقه و ارتفاع ۱۸۱۰ متر از سطح دریا) در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ به صورت اسپلیت اسپلیت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار اجرا شد. عامل اصلی آبیاری (معمول و قطع آبیاری در مرحله گلدهی)، عامل فرعی ارقام گندم (شیراز و یاواروس) و عامل فرعی فرعی ضرب سطوح مختلف اکسین (۰، ۲۰ و ۴۰ میلی‌گرم در لیتر) و سیتوکینین (۰، ۵۰ و ۷۰ میکرومولار) بود.

کلروفیل و کاروتنوئید با استفاده از روش Lichtenthaler و Wellburn (۱۹۹۳) اندازه‌گیری و با روابط زیر میزان کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و میزان کاروتنوئید محاسبه شد:

$$\text{Chl a} = (12.25 A_{663} - 2.79 A_{646})$$

$$\text{Chl b} = (21.21 A_{646} - 5.1 A_{663})$$

$$\text{Chl t} = \text{Chl a} + \text{Chl b}$$

$$\text{Car} = (1000 A_{470} - 1.8 \text{Chl a} - 85.02 \text{Chl b})/198$$

تجزیه واریانس داده‌های به دست آمده با نرم‌افزار آماری

SAS انجام و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال یک درصد صورت گرفت.

نتایج و بحث:

اثر تیمار آبیاری بر میزان پرولین در سه مرحله اندازه‌گیری (۷، ۱۴ و ۲۱ روز بعد از گلدهی) بسیار معنی‌دار و برهمکنش آبیاری در رقم بر میزان پرولین در دو اندازه‌گیری اول معنی‌دار بود (جدول ۱). در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان پرولین در شرایط قطع آبیاری نسبت به شرایط آبیاری معمولی افزایش نشان داد (شکل ۱). با سپری شدن زمان بعد از گل‌دهی (زمان اعمال تیمارها) در شرایط آبیاری معمولی میزان پرولین تغییری نشان نداد. ولی، در شرایط قطع آبیاری میزان پرولین به صورت خطی افزایش یافت (شکل ۱). همچنین در شرایط قطع آبیاری در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان پرولین به صورت معنی‌داری در رقم یاواروس بیشتر از رقم شیراز بود (شکل ۱).

از آنجا که زیاد شدن پرولین یکی از شاخص‌های مقاومت به خشکی می‌باشد (Hochman, 1982)، تنش خشکی باعث افزایش شدید در تجمع این اسید آمینه گردید. در هیچ یک از معیارهای بیوشیمیایی مقاومت به خشکی چنین افزایشی (تا چندین برابر) که در پرولین مشاهده می‌شود، گزارش نشده است (Renu and Devarshi, 2007; Sarvajeet and Narendra, 2010). به همین دلیل در بسیاری از پژوهش‌ها از آن به عنوان شاهدهی برای سایر معیارهای بیوشیمیایی استفاده می‌شود (Sarvajeet and Narendra, 2010). پرولین به عنوان آنتی‌اکسیدانی غیر آنزیمی باعث حذف

عملیات تهیه بستر شامل شخم، دیسک، تسطیح و ایجاد خطوط به وسیله فارور بود. سپس بذرها روی ۶ خط به طول دو متر به فاصله ۳۰ سانتی‌متر به صورت دستی کشت شدند. با توجه به نتایج آزمون خاک نیتروژن به مقدار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن خالص در هکتار از منبع اوره در ۲ نوبت کاشت و پنجه زنی به زمین اضافه شد. آبیاری به صورت سطحی با استفاده از سیفون انجام شد. در هر دو تیمار رطوبتی، آبیاری تا زمان گلدهی، هر ۱۰ روز یک‌بار آبیاری انجام شد و از گلدهی به بعد، آبیاری کرت‌های تنش خشکی قطع گردید. در حالی که، در تیمار آبیاری معمول تا انتهای فصل رشد آبیاری کرت‌های آزمایشی ادامه یافت. هیچ گونه بارندگی پس از گل‌دهی رخ نداد. همچنین در مرحله پنجه‌زنی از علف‌کش 2,4-D برای مبارزه با علف‌های هرز پهن برگ استفاده شد.

سطوح مختلف محلول پاشی اکسین و سیتوکینین (به طور جداگانه) در میانه گلدهی، زمانی که ۵۰ درصد پرچم‌ها از گلچه‌ها خارج شده بودند، انجام شد (هم‌زمان گیاهان شاهد نیز با آب مقطر تیمار شدند). در هر مرحله جهت اطمینان از جذب شدن تنظیم‌کننده‌های رشد توسط گیاه، عمل محلول پاشی در چهار روز متوالی تکرار شد. جهت جلوگیری از تجزیه سریع هورمون‌ها، محلول پاشی با هورمون بعد از غروب آفتاب صورت گرفت.

اندازه‌گیری ویژگی‌های بیوشیمیایی در سه مرحله ۷، ۱۴ و ۲۱ روز بعد از گلدهی، از ۲۰ عدد برگ پرچم که به صورت تصادفی از هر کرت جدا شده بودند، صورت گرفت. غلظت پرولین با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۲۰ نانومتر اندازه‌گیری و با استفاده از رابطه زیر محاسبه گردید (Bates et al., 1973):

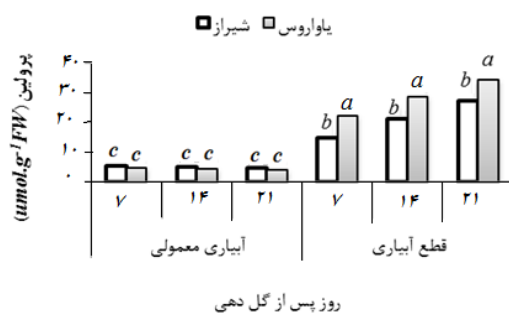
$$\text{Proline } (\mu\text{M g}^{-1} \text{ fresh wt.}) = [(M \cdot T \cdot W) / 115.5] \times 1000$$

که در آن M: عدد قرائت شده با دستگاه اسپکتروفتومتر، T: حجم تولوئن مورد استفاده، W: وزن نمونه برگی مورد استفاده بود. برای اندازه‌گیری میزان غلظت کمی آنزیم پراکسیداز و کاتالاز به ترتیب از روش Chance و Maehly (۱۹۹۵) و Dhindsa و همکاران (۱۹۹۱) استفاده شد. میزان

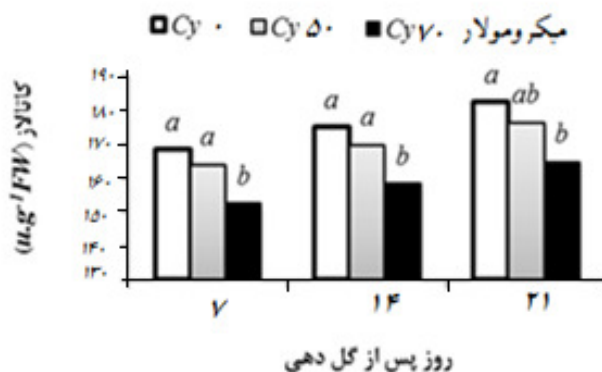
جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس برای پرولین و کاتالاز در سه مرحله اندازه‌گیری

منابع تغییرات	I پرولین	II پرولین	III پرولین	I کاتالاز	II کاتالاز	III کاتالاز	I پراکسیداز	II پراکسیداز	III پراکسیداز	I کرونیل	II کرونیل	III کرونیل	df
تکرار (R)	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۱/۵۶۸۰۵	۱/۶۷۰۰۵	۲/۸۲۷۰۵	۷/۰۰۵	۷/۰۰۵	۳/۱۰۵	۵/۱۰۵	۶/۰۰۵	۴/۱۰۵	۲
آبیاری (I)	۷/۱۱۰**	۱/۲۱۲**	۴/۳۲۱**	۳/۸۸۶۸**	۲/۳۹۵۴۲**	۱/۷۲۲۲۲**	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۳/۵۵**	۸/۲۶۸**	۸/۲۶۸**	۸/۹۴۶**	۱
R*I	۱/۰	۱/۰	۱/۰	۸/۹۰	۳/۸۰۸	۰/۲/۲۲۷	۴/۱	۸/۳	۸/۳	۹/۱	۴/۲	۵/۱	۲
رسم (C)	۵/۲۰۵	۸/۱۰۵	۷/۸۰۵	۹/۱۴۳۰۵	۱/۲۰۰۰۵	۴/۲۷۷۰۵	۱۴۰۵	۳/۲۰۵	۴/۱۴۰۰۵	۸/۱۵۸*	۱/۱۶۰*	۳/۱۴۶*	۱
I*C	۶/۶*	۶/۴*	۱/۳۰۵	۳/۵۴۱۰۵	۴/۱۶۳۰۵	۵/۱۷۷۱۰۵	۶/۱۰۵	۸/۱۰۵	۲/۳۱۰۵	۶/۳۰۵	۴/۳۱۰۵	۷/۳۰۵	۱
R*C(I)	۵/۰	۵/۰	۳/۰	۴/۸۰۴	۵/۱۱۳۵	۲/۱۲۲۲	۷/۲	۳/۳	۷/۷	۵/۱۰	۱/۱۰	۴/۷	۲
اکسین (Au)	۳/۰۰۵	۲/۰۰۵	۳/۰۰۵	۵/۵۳۰۰۵	۴/۵۹۰۰۵	۸/۶۹۰۰۵	۸/۱۰۵	۱/۳۰۵	۳/۷۰۵	۹/۱۰۵	۵/۲۰۵	۶/۳۰۵	۲
سیترکسین (Cy)	۳/۰۰۵	۵/۰۰۵	۴/۰۰۵	۷/۲۴۹*	۸/۲۲۱۶*	۵/۲۹۹۵*	۳/۰۰۵	۵/۱۰۵	۱/۱۰۵	۳/۰۰۵	۹/۲۱۰۵	۳/۱۰۵	۲
Cy*Au	۷/۰۰۵	۸/۰۰۵	۸/۰۰۵	۸/۱۰۷۰۵	۸/۱۱۴۰۵	۸/۱۲۴۰۵	۲/۱۰۵	۴/۲۰۵	۲/۲۰۵	۷/۱۰۵	۴/۱۳۰۵	۳/۱۰۵	۴
AuxI	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۲/۰۰۵	۷/۷۲۰۰۵	۹/۸۱۱۰۵	۱/۹۴۰۰۵	۳/۰۰۵	۷/۰۰۵	۸/۰۰۵	۱/۰۰۵	۲/۰۰۵	۷/۱۰۵	۲
Cy*I	۲/۰۰۵	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۱/۱۱۵۰۰۵	۱/۱۲۲۰۰۵	۷/۱۳۲۰۰۵	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۱/۲۰۰۵	۵/۱۰۵	۹/۱۰۵	۲
C*Au	۰/۷۰۵	۶/۰۰۵	۵/۰۰۵	۱/۴۸۰۰۵	۹/۵۱۰۰۵	۷/۵۵۰۰۵	۳/۱۰۵	۱/۰۰۵	۲/۰۰۵	۴/۰۰۵	۱/۱۰۵	۱/۱۰۵	۲
C*Cy	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۲/۲۶۸۰۵	۴/۲۵۰۰۵	۳/۲۴۰۰۵	۴/۰۰۵	۷/۰۰۵	۷/۱۰۵	۹/۱۰۵	۱/۱۰۵	۱/۱۰۵	۲
C*Cy*Au	۴/۳۰۵	۵/۴۰۵	۷/۲۰۵	۹/۲۱۰۰۵	۲/۲۳۰۵	۳/۲۶۸۰۵	۴/۱۰۵	۷/۱۰۵	۷/۱۰۵	۲/۴۰۵	۱/۱۰۵	۱/۱۰۵	۴
Cy*AuxI	۶/۰۰۵	۵/۰۰۵	۴/۰۰۵	۹/۵۸۹۰۵	۹/۶۴۰۰۵	۹/۷۰۰۰۵	۱/۱۰۵	۶/۱۰۵	۶/۱۰۵	۹/۱۰۵	۶/۱۰۵	۶/۱۰۵	۴
C*AuxI	۵/۰۰۵	۸/۰۰۵	۹/۰۰۵	۱/۹۷۰۰۵	۲/۱۰۰۰۵	۶/۱۲۰۰۵	۴/۰۰۵	۱/۰۰۵	۱/۰۰۵	۶/۱۰۵	۶/۱۰۵	۶/۱۰۵	۲
C*Cy*I	۱/۰۰۵	۲/۰۰۵	۳/۰۰۵	۵/۲۱۰۰۵	۴/۲۱۰۰۵	۵/۱۹۰۰۵	۱/۱۰۵	۹/۱۰۵	۷/۳۰۵	۳/۳۱۰۵	۸/۱۰۵	۴/۱۰۵	۲
C*Cy*AuxI	۵/۰۰۵	۵/۰۰۵	۴/۰۰۵	۱/۵۴۳۰۵	۶/۶۰۰۰۵	۸/۶۶۰۰۵	۱/۱۰۵	۱/۱۰۵	۴/۲۰۵	۶/۱۰۵	۱/۹۰۵	۳/۱۰۵	۱۶
خطا	۴/۰	۴/۰	۴/۰	۸۱۵۲۵	۴۱۵۸۲	۴۴۶۳۶	۱/۱	۷۶/۱	۷۳/۲	۹/۱۱۳	۹۵/۱۴	۳۶/۱۶	۶۴

* ** *** به ترتیب معنی داری در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد و عدم معنی داری.



شکل ۱- تأثیر دو رژیم آبیاری بر میزان پرولین برگ پرچم گندم رقم های شیراز و یاواروس در زمان های مختلف. حروف مشابه برای هر مرحله اندازه گیری به صورت جداگانه (۷، ۱۴، ۲۱ روز پس از گل دهی) نشان دهنده عدم تفاوت آماری معنی دار براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد می باشد.



شکل ۲- تأثیر غلظت های مختلف سیتوکینین بر میزان فعالیت کاتالاز برگ پرچم در زمان های مختلف پس از گل دهی. حروف مشابه برای هر مرحله اندازه گیری به صورت جداگانه (۷، ۱۴، ۲۱ روز پس از گل دهی) نشان دهنده عدم تفاوت آماری معنی دار بر اساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد می باشد.

اندازه گیری در شرایط شاهد (۰ میکرومولار سیتوکینین) به دست آمد و با افزایش غلظت سیتوکینین در هر سه مرحله اندازه گیری، میزان فعالیت کاتالاز به صورت خطی کاهش یافت (شکل ۲).

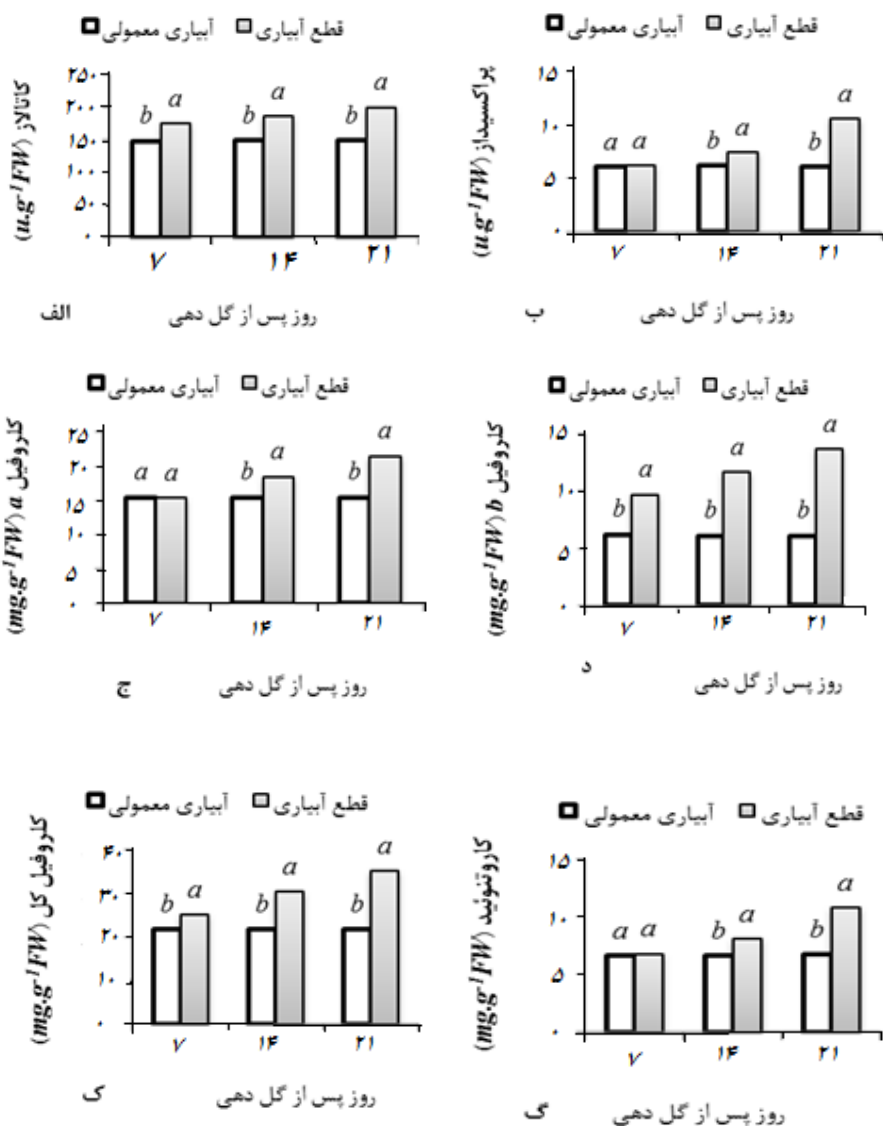
در هر سه مرحله اندازه گیری، میزان فعالیت کاتالاز در شرایط قطع آبیاری نسبت به آبیاری معمولی به صورت معنی داری بیشتر بود، همچنین با پیشروی به سمت آخر فصل رشد، میزان فعالیت کاتالاز در شرایط قطع آبیاری به صورت خطی افزایش یافت. در حالی که در شرایط آبیاری معمولی تغییر معنی داری در مقدار این آنزیم مشاهده نشد (شکل ۳ الف).

کاتالاز یکی از آنٹی اکسیدان های موثر در سیستم دفاعی

اکسیدانی غیر آنزیمی باعث حذف رادیکال های آزاد اکسیژن می شود. همچنین پرولین مانند یک آنٹی اکسیدان قوی این توانایی را دارد که از مرگ سلول ها در برابر تنش های محیطی جلوگیری کند (Chen and Dickman, 2005).

در همین رابطه پرواتلو و همکاران (۲۰۱۰) بیان کردند که تنش خشکی باعث افزایش معنی دار در تجمع میزان پرولین در ارقام مختلف گندم می شود و این افزایش با مقاومت به خشکی در این ارقام همراه بوده است.

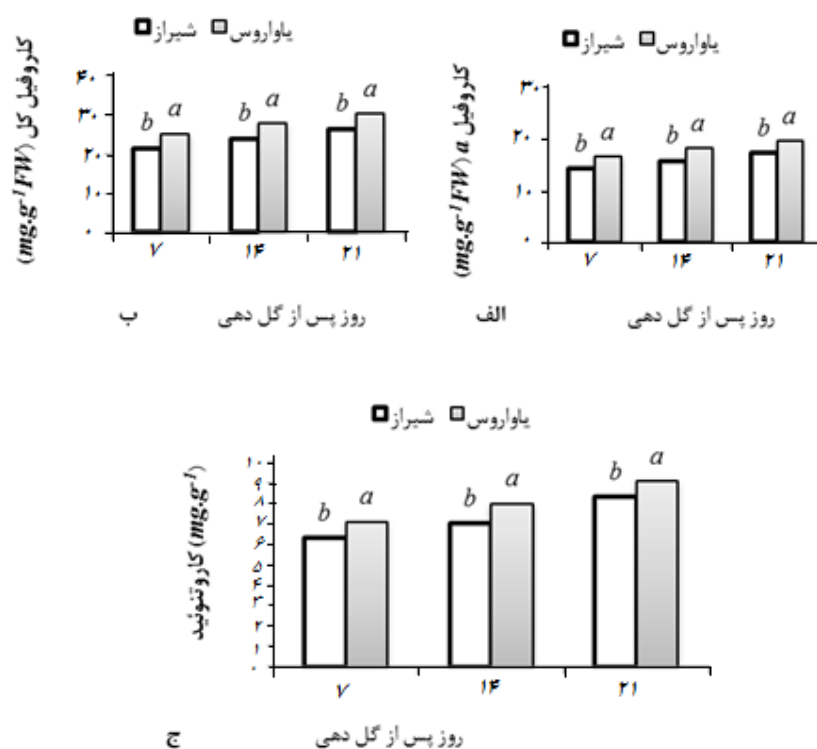
همچنین نتایج نشان داد که اثر تیمارهای آبیاری و سیتوکینین در هر سه مرحله اندازه گیری بر میزان فعالیت کاتالاز معنی دار بود (جدول ۱). در بین غلظت های سیتوکینین بیشترین میزان فعالیت کاتالاز در هر سه مرحله



شکل ۳- تأثیر دو رژیم آبیاری بر میزان کاتالاز (الف)، پراکسیداز (ب)، کلروفیل a (ج)، کلروفیل b (د)، کلروفیل کل (ه) و کاروتنوئید (و) برگ پرچم، در زمان‌های مختلف پس از گلدهی. در هر شکل حروف مشابه برای هر مرحله اندازه‌گیری به صورت جداگانه (۷، ۱۴ و ۲۱ روز پس از گل دهی) نشان دهنده عدم تفاوت آماری معنی‌دار براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد می‌باشد.

آب و اکسیژن تبدیل می‌نماید (Azevedo et al., 1998; Azpilicueta et al., 2007). کاتالاز دارای آیزوفرم‌های مختلفی می‌باشد. به طوری که در کلزا ۱۲ و در ذرت ۳ آیزوفرم مختلف از آن گزارش شده است (Nagamiya et al., 2007). وجود همین آیزوفرم‌های متنوع، سرعت بالایی به این آنتی اکسیدان در

اکثر گیاهان در مقابله با تنش‌های غیر زنده است. این آنزیم می‌تواند به طور مستقیم پراکسید هیدروژن را به آب و اکسیژن تبدیل و سمیت این رادیکال آزاد اکسیژن را حذف نماید (Garg and Manchanda 2009; Sarvajet and Narendra, 2010). به نحوی که، کاتالاز در کمتر از یک دقیقه شش میلیون رادیکال آزاد پراکسید هیدروژن را به



شکل ۴- تأثیر دو رژیم آبیاری بر میزان کلروفیل a (الف)، کلروفیل کل (ب) و کاروتنوئید (ج) برگ پرچم دو رقم شیراز و یاواروس در زمان‌های مختلف. در هر شکل حروف مشابه برای هر مرحله اندازه‌گیری به صورت جداگانه (۷، ۱۴، ۲۱ روز پس از گل دهی) نشان دهنده عدم تفاوت آماری معنی‌دار براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد می‌باشد.

شرایط قطع آبیاری بیشتر بود و با سپری شدن زمان بعد از اعمال تیمارها میزان پراکسیداز به صورت خطی افزایش یافت (شکل ۳ ب). آنتی اکسیدان پراکسیداز مسئول حذف پراکسید هیدروژن از سیستم‌های بیولوژیک می‌باشد (Hodges *et al.*, 1997). به دلیل توانایی این آنتی اکسیدان در اکسیداسیون گوایکول آن را گوایکل پراکسیداز نیز می‌نامند (Asada, 1992). پراکسیداز با تجزیه ایندول‌تری استیک‌اسید، نقش موثری در تولید لیگنین و مصرف پراکسید هیدروژن دارد و باعث مقاومت گیاهان در برابر بسیاری از تنش‌های زنده و غیر زنده می‌گردد (Radotic *et al.*, 2000). زیتنی (۱۳۸۷) نشان داد که ارقام مختلف گندم که به ویروس موزایک رگه‌ای آلوده شده بودند، دارای فعالیت پراکسیداز بیشتری نسبت به سطح شاهد بودند. همچنین میزان این آنزیم در رقم مقاوم کراس عدل نسبت به رقم حساس مرودشت از افزایش بیشتری برخوردار بود. این

حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن بخشیده است (Ali and Alqurainy, 2006). بررسی‌ها نشان می‌دهد که تنش خشکی باعث زیاد شدن فعالیت این آنزیم در ارقام مختلف گندم می‌شود (Renu and Devarshi, 2007). از آنجا که کاتالاز با حذف پراکسید هیدروژن نقش موثری در مقاومت به خشکی دارد، وجود فعالیت بیشتر این آنزیم می‌تواند نشان دهنده مقاومت بیشتر گیاه باشد (Sarvajeet and Narendra, 2010).

بر اساس نتایج مشخص گردید که اثر تیمار آبیاری بر میزان فعالیت پراکسیداز در مرحله دوم و سوم اندازه‌گیری معنی‌دار گردید (جدول ۱). نتایج حاصل از اندازه‌گیری پراکسیداز در زمان ۷ روز پس از گل‌دهی، دلالت بر عدم تفاوت آماری معنی‌دار بین تیمار آبیاری و تنش داشت. در حالی که در دو مرحله دوم (۱۴ روز پس از گل‌دهی) و سوم (۲۱ روز پس از گل‌دهی)، میزان فعالیت پراکسیداز در

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس برای کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید در سه مرحله اندازه‌گیری

منابع تغییرات	df	کلروفیل b (I)	کلروفیل b (II)	کلروفیل b (III)	کلروفیل کل (I)	کلروفیل کل (II)	کلروفیل کل (III)	کاروتنوئید (I)	کاروتنوئید (II)	کاروتنوئید (III)
تکرار (R)	۲	۵/۲ ^{ns}	۴/۳ ^{ns}	۳/۴ ^{ns}	۹/۲ ^{ns}	۴/۴ ^{ns}	۶/۳ ^{ns}	۳/۴ ^{ns}	۶/۵ ^{ns}	۱/۵ ^{ns}
آبیاری (I)	۱	۵/۳۲۴ ^{**}	۵/۸۲۱ ^{**}	۱۵۰۹/۴ ^{**}	۱/۳۳۷ [*]	۱/۱۹۷۳ ^{**}	۲/۴۸۴۱ ^{**}	۸/۰ ^{ns}	۸/۶۱ [*]	۸/۴۴۶ ^{**}
R*I	۲	۷/۰	۲/۱	۱/۲	۷/۴	۷	۹/۴	۷/۰	۱/۱	۴/۰
رقم (C)	۱	۹/۴۲ ^{ns}	۵/۵۸ ^{ns}	۶۰/۹ ^{ns}	۹/۳۶۷ [*]	۳/۴۱۲ [*]	۳۹۶/۲ [*]	۲/۱۷ ^{**}	۹/۲۲ ^{**}	۴/۱۹ [*]
I*C	۱	۱/۰ ^{ns}	۴/۰ ^{ns}	۰/۱ ^{ns}	۷/۵ ^{ns}	۷/۱ ^{ns}	۳/۳ ^{ns}	۲/۰ ^{ns}	۱/۰ ^{ns}	۱/۲ ^{ns}
R*C(I)	۴	۸/۶	۵/۹	۱۱/۱	۷/۳۱	۷/۳۴	۷/۳۲	۵/۰ ^{ns}	۸/۰ ^{ns}	۶/۱ ^{ns}
اکسین (Au)	۲	۱/۸ ^{ns}	۸/۱۰ ^{ns}	۸۸ ^{ns}	۸/۴۶ ^{ns}	۶۸ ^{ns}	۶/۷۱ ^{ns}	۵/۰ ^{ns}	۷/۰ ^{ns}	۴/۱ ^{ns}
سیتوکینین (Cy)	۲	۴/۳ ^{ns}	۴/۴ ^{ns}	۳/۶ ^{ns}	۱/۶۰ ^{ns}	۲/۴۴ ^{ns}	۹/۳۲ ^{ns}	۵/۳ ^{ns}	۹/۴ ^{ns}	۲/۶ ^{ns}
CyxAu	۴	۶/۰ ^{ns}	۷/۰ ^{ns}	۰/۷ ^{ns}	۷/۲۰ ^{ns}	۴/۱۹ ^{ns}	۲۲ ^{ns}	۵/۳ ^{ns}	۳/۳ ^{ns}	۱/۲ ^{ns}
AuXI	۲	۱/۲ ^{ns}	۶/۲ ^{ns}	۴/۱ ^{ns}	۳ ^{ns}	۴/۲ ^{ns}	۵/۶ ^{ns}	۳/۰ ^{ns}	۴/۰ ^{ns}	۱/۰ ^{ns}
CyXI	۲	۸/۱ ^{ns}	۸/۱ ^{ns}	۳/۲ ^{ns}	۶/۲۳ ^{ns}	۷/۱۸ ^{ns}	۴/۲۲ ^{ns}	۹/۱ ^{ns}	۷/۲ ^{ns}	۸/۲ ^{ns}
CxAu	۲	۷/۰ ^{ns}	۸/۰ ^{ns}	۱/۱ ^{ns}	۲/۲ ^{ns}	۳ ^{ns}	۵/۲ ^{ns}	۹/۰ ^{ns}	۱/۱ ^{ns}	۲/۰ ^{ns}
CxCy	۲	۴/۰ ^{ns}	۱/۱ ^{ns}	۰/۷ ^{ns}	۶/۱۶ ^{ns}	۲/۱۷ ^{ns}	۷/۱۴ ^{ns}	۵/۱ ^{ns}	۳/۲ ^{ns}	۲/۲ ^{ns}
CxCyxAu	۴	۶/۲ ^{ns}	۶/۳ ^{ns}	۳/۴ ^{ns}	۱/۱۶ ^{ns}	۱/۱۸ ^{ns}	۶/۲۲ ^{ns}	۴ ^{ns}	۵/۵ ^{ns}	۲/۵ ^{ns}
CyxAuXI	۴	۵/۱ ^{ns}	۹/۱ ^{ns}	۲/۹ ^{ns}	۷/۸ ^{ns}	۹/۸ ^{ns}	۷/۱۱ ^{ns}	۸/۳ ^{ns}	۲/۵ ^{ns}	۱/۴ ^{ns}
CxAuXI	۲	۱/۱ ^{ns}	۳/۱ ^{ns}	۲/۱ ^{ns}	۳/۱۵ ^{ns}	۳/۱۶ ^{ns}	۵/۲۲ ^{ns}	۶/۰ ^{ns}	۷/۰ ^{ns}	۹/۱ ^{ns}
CxCyXI	۲	۵/۶ ^{ns}	۱/۸ ^{ns}	۸/۳ ^{ns}	۲/۱۱ ^{ns}	۷/۱۶ ^{ns}	۸/۱۶ ^{ns}	۱/۱ ^{ns}	۳/۱ ^{ns}	۵/۰ ^{ns}
CxCyxAuXI	۴	۲/۲ ^{ns}	۸/۲ ^{ns}	۳/۳ ^{ns}	۲/۲۳ ^{ns}	۸/۸ ^{ns}	۱۲/۲ ^{ns}	۱/۳ ^{ns}	۳/۴ ^{ns}	۷/۳ ^{ns}
خطا	۶۴	۰۷/۳	۲۷/۴	۴/۹۵	۲۴/۷	۲۸/۷	۳۳	۸۹/۱	۶/۲	۶۶/۲

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و ^{ns} غیر معنی‌دار.

سه مرحله اندازه‌گیری در رقم یاواروس نسبت به رقم شیراز بیشتر بود (شکل ۴ الف).

در بین تیمارهای اعمال شده اثر تیمار آبیاری بر میزان کلروفیل b معنی‌دار گردید (جدول ۲)، به نحوی که در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان کلروفیل b در شرایط قطع آبیاری نسبت به آبیاری معمولی افزایش داشت، همچنین با سپری شدن زمان بعد از اعمال تیمارها، میزان کلروفیل b در شرایط قطع آبیاری روند افزایشی داشت در حالی که در شرایط آبیاری معمول تغییر نشان نداد (شکل ۳ د).

همچنین اثر تیمار آبیاری و رقم بر میزان کلروفیل کل معنی‌دار بود (جدول ۲). در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان کلروفیل کل در شرایط قطع آبیاری نسبت به شرایط آبیاری معمول بیشتر بود و در شرایط تنش خشکی، پس از

نتایج در شرایط تنش خشکی نیز توسط بسیاری از محققان در ارقام مختلف گندم گزارش شده و پراکسیداز به عنوان مارکر بیوشیمیایی موثری در شناسایی ارقام مقاوم از حساس در برابر تنش‌های محیطی شناخته شده است (Renu and Devarshi, 2007; Shao et al., 2005).

نتایج به دست آمده حاکی از آن بود که اثر تیمار آبیاری در اندازه‌گیری دوم و سوم و اثر رقم در هر سه مرحله اندازه‌گیری بر میزان کلروفیل a معنی‌دار بود (جدول ۲). در اندازه‌گیری دوم و سوم میزان کلروفیل a در شرایط قطع آبیاری نسبت به آبیاری معمولی بیشتر بود، همچنین با گذشت زمان میزان کلروفیل a در شرایط آبیاری معمولی تغییری نداشت، لیکن، در تیمار قطع آبیاری روند افزایشی نشان داد (شکل ۳ ج). در ضمن میزان کلروفیل a در هر

در مجموع نتایج نشان داد که میزان پرولین، کاتالاز، پراکسیداز، کاروتنوئید و کلروفیل a, b و کل در شرایط قطع آبیاری، بیشتر از آبیاری معمول بود و با سپری شدن زمان بعد از گل‌دهی در شرایط قطع آبیاری به صورت خطی افزایش یافت. بعلاوه، در شرایط قطع آبیاری میزان این فاکتورهای بیوشیمیایی در رقم یاوروس به صورت معنی‌داری بیشتر از رقم شیراز بود. همچنین در بین غلظت‌های سیتوکینین بیشترین میزان کاتالاز در شرایط شاهد به دست آمد و با افزایش غلظت این تنظیم کننده رشد، مقدار کاتالاز کاهش یافت. درک عمیق پاسخ‌های بیوشیمیایی ارقام گندم به تنش خشکی آخر فصل و برهمکنش آنها با تنظیم کننده‌های رشد، نیازمند پژوهش‌های تکمیلی است.

سیتوکینین در مراحل مختلف رشد دانه بر پاره‌ای از جنبه‌های فیزیولوژیک روابط منبع و مخزن در دو رقم گندم. مجله علوم زراعی ایران ۸: ۲۶۸-۲۸۲.

عمان، ع، حبیبی، د. مشهدی اکبربوچار، م. و خدابنده، ن. (۱۳۸۴) آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت به عنوان شاخصی جهت انتخاب ژنوتیپ‌های مختلف آفتابگردان برای تحمل به خشکی. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج، کرج، ایران.

کردوانی، پ. (۱۳۹۰). مناطق خشک. چاپ نهم. موسسه انتشارات دانشگاه تهران، تهران.

لاهوئی، م. (۱۳۷۶) اصول فیزیولوژی گیاهی. جلد دوم. موسسه چاپ و انتشارات آستان قدس رضوی، مشهد.

Ali, A. A. and Alqurainy, F. (2006) Activities of antioxidants in plants under environmental stress. in: *The Lutein-Prevention and Treatment for Diseases* (ed. N. Motohashi) PP. 187-256. Transworld Research Network, India.

Altenbach, S. B., DuPont, F. M., Kothari, K. M., Chan, R., Johnson, E. L. and Lieu, D. (2003) Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in US Spring wheat. *Journal of Cereal Science* 37:9-20.

Asada, K. (1992) Ascorbate peroxidase – A hydrogen peroxide scavenging enzyme in plants *Physiologia Plantarum* 85: 235-241.

اعمال تیمارها نسبت به گذر زمان روند افزایشی نشان داد (شکل ۳ ک). بعلاوه، در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان کلروفیل کل در رقم یاوروس به صورت معنی‌داری بیشتر از رقم شیراز بود (شکل ۴ ب). اثر تیمار آبیاری بر میزان کاروتنوئید در اندازه‌گیری دوم و سوم و اثر رقم در هر سه مرحله اندازه‌گیری بر میزان کاروتنوئید معنی‌دار گردید (جدول ۲). در اندازه‌گیری مرحله دوم و سوم، میزان کاروتنوئید در شرایط قطع آبیاری بیشتر بود و با سپری شدن زمان پس از اعمال تیمارها میزان کاروتنوئید در شرایط قطع آبیاری روند افزایشی نشان داد (شکل ۳ گ). در ضمن در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان کاروتنوئید در رقم یاوروس از رقم شیراز زیادتر بود (شکل ۴ ج).

منابع:

امام، ی. و ثقه الاسلامی، م. ج. (۱۳۸۴) عملکرد گیاهان زراعی فیزیولوژی و فرایندها (ترجمه). انتشارات دانشگاه شیراز، شیراز.

امام، ی. (۱۳۹۰) زراعت غلات چاپ چهارم. انتشارات دانشگاه شیراز، شیراز.

جلال کمالی، م. ر. اسدی، ه. و نجفی میرک، ت. (۱۳۸۷) برنامه راهبردی برای گندم کشور. وزارت جهاد کشاورزی، تهران.

ختایی، ا. و کریمی، ف. (۱۳۸۹) اثر اکسین و سیتوکینین بر تولید کالوس، اندام‌زایی و تغییرات محتوای آلکالوئید تام در تاتوره تماشایی (*Datura innoxia*). زیست‌شناسی گیاهان ایران ۲: ۵۵-۶۶.

زیتتی، ز. (۱۳۸۷) تأثیر دما بر تغییرات بیوشیمیایی در دوره‌های نهفتگی در دو رقم گندم مقاوم و حساس به ویروس موزائیک رگه‌ای گندم. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران.

سعیدی، م، مرادی، ف. احمدی، ع. پوستینی، ک و نجفیان، گ. (۱۳۸۵) اثر محلول پاشی اسید آبسزیک و

- Lichtenthaler, H. and Wellburn, A. R. (1983) Determination of total carotenoids and chlorophyll a and chlorophyll b leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 603: 591-592.
- Mary, J. G., Jeffrey, C. S., Katherine, O. B. and Edward, S. (2001) Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. *Crop Science* 41: 327-335.
- Nagamiya, K., Motohashi, T., Nakao, K., Prodhon, S. H., Hattori, E., Hirose, S., Ozawa, K., Ohkawa, Y., Takabe, T., Takabe, T. and Komamine, A. (2007) Enhancement of salt tolerance in transgenic rice expressing an *Escherichia coli* catalase gene, *katE*. *Plant Biotechnology Reports* 1: 49-55.
- Pireivatlou, A. S., Dehdar Masjedlou, B. and Ramiz, T. A. (2010) Evaluation of yield potential and stress adaptive trait in wheat genotypes under post anthesis drought stress conditions. *African Journal of Agricultural Research* 5:2829-2836.
- Radotic, K., Ducic, T. and Mutavdzic, D. (2000) Changes in peroxidase activity and isoenzymes in spruce needles after exposure to different concentrations of cadmium. *Journal of Environmental and Experimental Botany*. 44: 105-113
- Renu, K. C. and Devarshi, S. (2007) Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than susceptible wheat cultivar under field conditions. *Journal of Environmental and Experimental Botany*. 60: 276-283.
- Reynolds, M. P. Delgado, M. I. Gutierrez-Rodríguez, B. M. and Larque-Saavedra, A. (2000) Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment I: Genetic diversity and crop productivity. *Field Crops Research* 66:37-50.
- Sarvajeet. S. G. and Narendra, T. (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in a biotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 3: 1-22.
- Shao, H. B., Liang, Z. S., Shao, M. A. and Wang, B. C. (2005) Changes of some physiological and biochemical indices for soil water deficits among 10 wheat genotypes at seedling stage. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 42: 107-113.
- Shewry, P. R. (2009) Wheat. *Journal of Experimental Botany* 60: 1537-1553.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z. and Zhu, Q. (2003) Hormones in the grains in relation to sink strength and post anthesis development of spikelets in rice. *Plant Growth Regulators* 41:185-195.
- Azevedo, R. A., Alas, R. M., Smith, R. J. and Lea, P. A. (1998) Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in leaves and roots of wild-type and catalase-deficient mutant of barley. *Physiologia Plantarum* 104: 280-292.
- Azpilicueta, C. E. Benavides, M. P. Tomaro, M. L. and Gallego, S. M. (2007) Mechanism of CATA3 induction by cadmium in sunflower leaves. *Plant Physiology Biochemistry* 45: 589-595.
- Bates, L. S., Waldern, R. P. and Teave, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil* 39: 205-107.
- Chance, B. and Maehly, A. C. (1995) Assay of catalase and peroxidase. In: *Methods in enzymology* (eds. S. P. Colowic, and N. O. Kaplan) PP. 764-765. Academic Press, Inc., New York.
- Chen, C. and Dickman, M. B. (2005) Proline suppresses apoptosis in the fungal pathogen *Colletotrichum trifolii*. *PNAS*. 102: 3459-3464.
- Dat, J., Vandenabeele, S., Vranova, E., Van Montagu, M., Inze, D. and Van Breusegem, F. (2000) Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences* 57: 779-795.
- Dhindsa, R. S., Plumb-Dhindsa, P. and Thorpe, T. A. (1981) Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental and Botany* 32: 93-101.
- Fabriani, G. and Lintas, C. (1988) *Durum wheat: Chemistry and Technology*. American Association of Cereal Chemists Inc, Minnesota.
- Garg, N. and Manchanda, G. (2009) ROS generation in plants: boon or bane?. *Plant Biology* 143: 88-96.
- Hochman, Z. (1982) Effect of water stress with phasic development on yield of wheat growing in a semi-arid environment. *Field Crops Research* 5:55-67.
- Hodges, D. M., Andrews, C. J., Johnson, D. A. and Hamilton, R. I. (1997) Antioxidant enzyme responses to chilling stress in differentially sensitive inbred maize lines. *Journal of Experimental and Botany* 48: 1105-1113.
- Ji, X., Shiran, B., Wan, J. Lewis, D. C., Jenkins, C. L. D., Condon, A. G., Richards, R. A. and Dolferus, R. (2010) Importance of pre-anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat. *Plant Cell and Environment* 33:926-942.