پاسخ‌های فیزیولوژیک و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در ژنوتیپ‌های گندم نان تحت تنش خشکی پس از گرده‌افشانی

شیوا اردلانی[۱]، محسن سعیدی[۲]، سعید جلالی‌هنرمند[۳]، محمداقبال قبادی[۴] و مجید عبدلی*[۵]

۱) دانش‌آموخته کارشناسی ارشد دانشگاه رازی، گروه زراعت، کرمانشاه، ایران.
۲، ۳ و ۴) استادیاران دانشگاه رازی، گروه زراعت و اصلاح نباتات،کرمانشاه، ایران.
۵) دانشجوی دکتری دانشگاه مراغه، گروه زراعت و اصلاح نباتات، مراغه، ایران.

* **نویسنده مسئول:** Majid.abdoli64@yahoo.com

تاریخ دریافت: ۹۱/۱۲/۱۹ **تاریخ پذیرش: ۹۲/۰۳/۱۸**

چکیده

این آزمایش به منظور بررسی اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر صفات زراعی، ویژگی‌های بیوشیمیایی و برخی از ویژگی‌های فیزیولوژیک انجام شد. آزمایش در محیط کشت گلدان در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه به‌صورت آزمایش فاکتوریل و بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار انجام گرفت. در این آزمایش تنش خشکی در مرحله رشد زایشی (از مرحله گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد رطوبت خاک در محدوده ۳۰ درصد وزنی رطوبت مزرعه) مد نظر قرار گرفت و ژنوتیپ‌های مختلف گندم شامل پیشتاز، DN-11، سیوند و مرودشت به‌عنوان فاکتور دوم بررسی شدند. نتایج نشان داد که تنش خشکی پس از گرده‌افشانی از طریق افت وزن هزار دانه، عملکرد دانه را کاهش دادند. در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی ژنوتیپ‌های مرودشت و DN-11 کم‌ترین میزان عملکرد دانه را داشتند. وقوع تنش خشکی سبب شد که محتوای پروتئین محلول به طرز چشم‌گیری کاهش یابد. فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی افزایش یافت. فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز در ژنوتیپ‌های حساس (مرودشت و DN-11) کم‌تر از ژنوتیپ‌های متحمل (پیشتاز و سیوند) بود. می‌توان نتیجه‌گیری نمود که در ژنوتیپ‌های گندم، فعال شدن سیستم دفاع آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز نقش کلیدی در افزایش تحمل به تنش خشکی داشته است.

واژه‌های کلیدی: گندم، تنش خشکی، کلروفیل، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

مقدمه

خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های محیطی و از رایج‌ترین عوامل کاهش‌دهنده رشد گیاهان و تولید عملکرد و بهره‌وری آن‌ها می‌باشد و به‌طور معمول همراه با دیگر تنش‌های محیطی از جمله شوری و گرما بهره‌وری گیاهان را کاهش می‌دهند (Abedi and Pakniyat, 2010; Helena-Cruz de Carvalho, 2008). بنابراین بقای گیاهان در شرایط تنش به توانایی آن‌ها در دریافت محرک‌ها، تولید و انتقال سیگنال و تغییر در فعالیت‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مختلف بستگی دارد (AL-Ghamdi, 2009). پروتئین‌های محلول از اجزای مهم و کلیدی در متابولیسم برگ‌ها به حساب می‌آیند، رابیسکو آنزیم مؤثر در فتوسنتز بیش از ۵۰ درصد محتوای پروتئین‌های محلول برگ‌ها را تشکیل می‌دهد (Van-Oosten *et al*., 1995). لذا هر گونه تغییر در غلظت پروتئین‌های محلول برگ با تغییر در محتوای این آنزیم و در نتیجه تغییر در سرعت فتوسنتز برگ‌ها همراه است (Hanson and Hitz, 1982). بر اساس مطالعات انجام شده کاهش عملکرد دانه گندم، اساساً به دلیل کاهش رشد، کاهش سرعت فتوسنتز، کاهش محتوای پروتئین‌های محلول برگ‌ها و افزایش پراکسیداسیون لیپیدها می‌باشد (سعیدی و همکاران، ۱۳۸۹؛ Gunes *et al*., 2006; Gan and Amasino, 1997; Rodriguez *et al*., 2002). کاهش سرعت فتوسنتز خالص در شرایط تنش خشکی باعث آسیب رساندن به فرایندهای بیوشیمیایی و عوامل غیر روزنه‌ای می‌شود. به‌طوری‌که در شرایط تنش خشکی به دلیل عدم اکسیده شدن مولکول $NADPH/H^+$، مصرف $NADP^+$ جهت دریافت الکترون کاهش می‌یابد. بنابراین مولکول اکسیژن در مسیر زنجیره انتقال الکترون به‌عنوان گیرنده نهایی الکترون عمل می‌کند و منجر به شکل‌گیری گونه‌های اکسیژن فعال می‌گردد (Esfandiari *et al*., 2007 b; Sairam and Saxena, 2000). گونه‌های اکسیژن فعال شامل رادیکال‌های آزاد مانند (رادیکال سوپراکسید $O_2^{\bullet -}$، رادیکال هیدروکسیل $OH^{\bullet}$، رادیکال پرهیدروکسی $HO_2^{\bullet}$ و رادیکال الکوزی $RO^{\bullet}$) و عوامل غیر رادیکالی (مولکولی) مانند (پراکسیدهیدروژن و اکسیژن منفرد) می‌باشند (Singh-Gill and Tuteja, 2010). گونه‌های اکسیژن فعال به‌عنوان عوامل مخرب در گیاهان می‌باشند و موجب آسیب اکسیداتیو به مولکول‌های مختلف از جمله چربی‌ها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک درون سلول می‌شوند (Kruk *et al*., 2005). علی‌رغم این، گونه‌های اکسیژن فعال در غلظت‌های پایین می‌توانند به‌عنوان عوامل تنظیم کننده برخی واکنش‌های گیاهی و یا به‌عنوان پیام‌رسان ثانویه عمل کنند (Francois and Maas, 1994). در شرایط نامطلوب محیطی، نقش سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدان جهت حفاظت در برابر آسیب‌های اکسیداتیو به غشاء سلولی و سایر اندامک‌های گیاهی در حال رشد بسیار مهم به نظر می‌رسد (AL-Ghamdi, 2009). سازش گیاهان به شرایط تنش خشکی بستگی به افزایش سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی در برابر افزایش سطح گونه‌های اکسیژن فعال دارد. محتوای گونه‌های اکسیژن فعال در سیستم‌های بیولوژیک توسط دو نوع سیستم دفاع

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

آنتی‌اکسیدانی شامل روش‌های آنزیمی و غیر آنزیمی کنترل می‌شود. سیستم آنزیمی مانند آنزیم‌های سوپراکسیددیسموتاز، کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات‌پراکسیداز و غیره و سیستم غیر آنزیمی شامل بتاکاروتن‌آسکوربیک اسید، آلفاتوکوفرول، گلوتاتیون و غیره می‌باشد (Abedi and Pakniyat, 2010; Xu *et al*., 2008). شواهدی وجود دارد که تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی از جمله خشکی، با افزایش محتوای آنتی‌اکسیدان‌ها همبستگی مثبت و معنی‌دار دارد (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۸۸؛ دادنیا، ۱۳۹۱؛ Malik *et al*., 2010). به‌طوری‌که پوراسماعیل (۱۳۸۵) اظهار داشت که تنش خشکی سبب کاهش صفات زراعی لوبیا قرمز و افزایش میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان از جمله کاتالاز، سوپراکسیددیسموتاز و گلوتاتیون پراکسیداز شده است و هم‌چنین بیان کردند که افزایش آنزیم‌های فوق در شرایط تنش خشکی نشان‌دهنده اثر این آنزیم‌ها در کاهش خسارات تنش اکسیداتیو و نقش مهم آن‌ها در مقابله با گونه‌های اکسیژن فعال می‌باشد. این تحقیق نیز در همین راستا و با هدف ارزیابی اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر محتوای آنتی‌اکسیدانی، ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی سهیم در شکل‌گیری قدرت منبع ارقام گندم طرح‌ریزی شده است.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه به‌صورت آزمایش گلدانی انجام شد. این منطقه در عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۷ درجه و ۹ دقیقه شرقی واقع شده و ارتفاع آن از سطح دریا ۱۳۱۹ متر است. این بررسی به‌صورت آزمایش فاکتوریل و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا گردید. تیمارهای رطوبتی به‌عنوان اولین فاکتور (در دو سطح شامل بدون تنش و تنش خشکی) و ژنوتیپ‌های گندم نان رایج در استان کرمانشاه به‌عنوان دومین فاکتور (در چهار سطح شامل ژنوتیپ‌های مرودشت، پیشتاز، سیوند و DN-11) مورد بررسی قرار گرفتند. به منظور کاشت، بذور جوانه‌دار شده ارقام مورد بررسی در ۲۵ اسفندماه ۱۳۹۰ در گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۲۰ سانتی‌متر و ارتفاع ۲۵ سانتی‌متر حاوی ۳ کیلوگرم خاک که شامل ترکیبی از خاک مزرعه و کود حیوانی با نسبت ۱ به ۱ کشت و بلافاصله آبیاری شدند. در هر گلدان ۱۰ عدد بذر در عمق چهار سانتی‌متری کاشته شدند. در مرحله سه برگی و پس از اطمینان از استقرار کامل بوته‌ها، با تنک کردن بوته‌های اضافی تنها به ۵ بوته در هر گلدان اجازه رشد داده شد. در حالی که رطوبت گلدان‌ها در تیمار آبیاری کامل (بدون تنش) از طریق آبیاری منظم در محدوده ظرفیت زراعی نگهداری می‌شدند، رطوبت گلدان‌های تحت تنش خشکی پس از گرده‌افشانی در حد ۳۰ درصد ظرفیت مزرعه نگهداری گردیدند. زمان گرده‌افشانی طبق روش Ehdaei و همکاران (۲۰۰۶) تکمیل ۵۰ درصد گرده‌افشانی سنبله‌های هر ژنوتیپ به‌طور جداگانه لحاظ شد. میزان رطوبت و متوسط دمای هوا در طول فصل زراعی مورد نظر در جدول ۱ ارائه گردیده است.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

جدول ۱: وضعیت هواشناسی محل اجرای آزمایش به تفکیک ماه در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰

پارامترها	مهر	آبان	آذر	دی	بهمن	اسفند	فروردین	اردیبهشت	خرداد	تیر	مرداد	شهریور
بارندگی (میلی‌متر)	۰	۱۳۱	۰/۸	۱۰/۴	۶۸/۲	۳۴/۳	۳۵/۴	۲۵/۲	۰	۰	۰	۰
تبخیر (میلی‌متر)	۲۰۵/۳	۵۷/۵	۰/۲	-	-	-	۸۲/۲	۱۲۰/۵	۳۰۴/۶	۳۶۱/۲	۳۶۷/۸	۲۸۴/۶
متوسط دما (درجه سانتی‌گراد)	۱۸/۷	۱۰/۶	۳/۱	۴/۴	۳	۴/۴	۱۱/۹	۱۷/۸	۲۳/۹	۲۷	۲۹	۲۵/۵
حداکثر دما (درجه سانتی‌گراد)	۳۲/۴	۲۴/۶	۱۸/۸	۱۵/۸	۱۴/۹	۲۲	۱۹/۲	۲۶/۵	۲۳/۷	۳۶/۹	۳۹	۳۶
حداقل دما (درجه سانتی‌گراد)	۲/۵	-۱/۹	-۸/۷	-۹	۱۱/۲	-۱۱/۲	۴/۷	۱۹/۳	۱۴/۲	۱۷	۱۹	۱۵

به منظور بررسی روند تغییرات محتوای پروتئین محلول و میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، طی چندین مرحله (۱۱ و ۱۷ روز بعد از اعمال تنش خشکی) اقدام به نمونه‌گیری از برگ پرچم ژنوتیپ‌های گندم در سطوح تیماری مختلف شد که در فویل آلومینیومی گذاشته و در نیتروژن مایع به سرعت منجمد شدند. این نمونه‌ها به آزمایشگاه منتقل و در فریزر ۷۰- درجه سانتی‌گراد تا زمان اندازه‌گیری پارامترهای مورد نظر، نگهداری شدند.

استخراج و اندازه‌گیری آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

به منظور استخراج آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، ابتدا ۰/۵ گرم نمونه برگ تازه در ازت مایع کاملاً خرد شد، سپس دو میلی‌لیتر بافر استخراج (تریس‌اسیدکلریدریک pH=7.5) به آن اضافه گردید و در داخل هاون چینی به‌طورکامل هموژنیزه شد. نمونه‌های هموژن شده به مدت ۱۵ دقیقه در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد و با دور ۱۳۰۰۰ سانتریفیوژ شدند. از سوپر ناتانت حاصل جهت اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان استفاده شد (Ramachandra-Reddy *et al*., 2004). در این پژوهش فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، سوپراکسیددیسموتاز و کاتالاز مورد اندازه‌گیری قرار گرفت (Sinha, 1972; Chance and Maehly, 1995; Beauchamp and Fridovich, 1971). مقدار کمی سرعت فعالیت آنزیم‌های مذکور بر حسب واحد بر میلی‌گرم پروتئین بیان شد.

استخراج و اندازه‌گیری پروتئین محلول

جهت استخراج پروتئین محلول، یک گرم بافت تر برگ در حضور بافر استخراج (تریس‌اسیدکلریدریک pH=7.5) له و برای رنگ‌آمیزی از کوماسی برلیانت بلو جی ۲۵۰ استفاده شد. به منظور عصاره‌گیری، مخلوط حاصل به لوله‌های سانتریفیوژ انتقال داده شد و در ۱۳۰۰۰ دور در دقیقه و دمای ۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۰ دقیقه سانتریفیوژ گردید. در ادامه غلظت پروتئین‌های محلول کل طبق روش Bradford (۱۹۷۹) اندازه‌گیری شد. جهت رسم منحنی استاندارد از غلظت‌های مختلف پروتئین آلبومین سرم گاوی (BSA) استفاده گردید.

صفات زراعی

برای محاسبه عملکرد دانه در مرحله رسیدگی کامل (۱۵ تیر ۱۳۹۱) اقدام به برداشت بوته‌های هر گلدان در تیمارهای اعمال شده گردید. به منظور اندازه‌گیری اجزای عملکرد شامل تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه، ۱۰ سنبله ساقه اصلی

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

به‌طور تصادفی انتخاب شده و اندازه‌گیری‌های مذکور انجام شدند. محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزارهای MSTAT-C و SAS و مقایسه میانگین‌ها نیز با آزمون دانکن در سطح احتمال پنج درصد انجام شدند.

نتایج و بحث

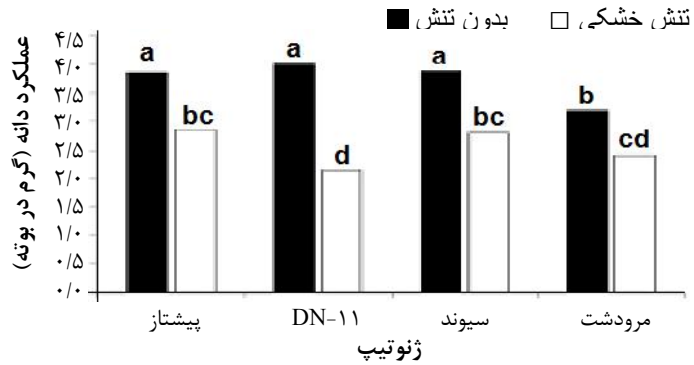
عملکرد و اجزای عملکرد دانه

نتایج حاصل از تجزیه واریانس جدول ۲ نشان داد که ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله در سطح یک درصد تفاوت معنی‌دار داشتند. تیمار تنش خشکی نیز در سطح یک درصد روی عملکرد دانه و وزن هزار دانه اثر معنی‌دار گذاشت. نتایج حاصل از برهمکنش تنش خشکی در ژنوتیپ بر عملکرد دانه نشان داد که کم‌ترین عملکرد دانه در شرایط بدون تنش مربوط به ژنوتیپ مرودشت بود و بین ژنوتیپ‌های دیگر از این نظر تفاوت معنی‌دار وجود نداشت (شکل ۱). تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های مورد بررسی شد. مقدار کاهش عملکرد دانه در این شرایط در ژنوتیپ‌های مورد بررسی یکسان نبود به‌طوری‌که بیش‌ترین کاهش عملکرد دانه مربوط به DN-11 (۴۸ درصد) بود. ژنوتیپ‌های پیشتاز و سیوند در شرایط تنش خشکی بیش‌ترین عملکرد دانه را دارا بودند. کاهش عملکرد دانه تحت تنش خشکی در مطالعات متعدد دیگر نیز گزارش شده است (آبروش و همکاران، ۱۳۸۹؛ سعیدی و همکاران، ۱۳۸۹؛ عبدلی و همکاران، ۱۳۹۲). در این ارتباط Chalab-Yani و Rashidi (۲۰۱۲) گزارش کردند که در گندم، عملکرد دانه به‌طور قابل ملاحظه‌ای تحت تأثیر تنش خشکی انتهای فصل کاهش می‌یابد. بروز تنش خشکی پس از گرده‌افشانی، احتمالاً عملکرد دانه را از طریق کاهش ذخیره‌سازی مواد پرورده در دانه‌ها و یا کاهش ظرفیت ذخیره‌سازی دانه‌ها کاهش می‌دهد (Blum and Ebercon, 1976; Wang *et al*., 1999). تنش خشکی پس از گرده‌افشانی سبب کاهش ۲۴ درصدی وزن هزار دانه شد (جدول ۳). موافق با نتایج حاضر Abdoli و Saeidi (۲۰۱۲) گزارش کردند که وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی در گندم کاهش بیش‌تر وزن هزار دانه را در مقایسه با دیگر اجزای عملکرد به دنبال داشت. پس تنش در مرحله گرده‌افشانی عملکرد را از طریق کاهش وزن هزار دانه کاهش می‌دهد، در این مرحله مواد فتوسنتزی به دانه‌ها منتقل می‌شوند. بنابراین هرگونه کاهش در میزان آب قابل دسترس گیاه موجب کوچک و لاغر شدن دانه‌ها می‌گردد (Dalvandi *et al*., 2013). در هر دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی وزن هزار دانه با عملکرد دانه همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت (جدول ۸). Ahmadizadeh و همکاران (۲۰۱۱ ب) نیز همبستگی مثبت بین این دو صفت را در مطالعات خود گزارش کردند. بر همین اساس وزن هزار دانه نیز یکی از اجزای عملکرد است که با انتخاب برای این صفت به‌طور غیر مستقیم می‌توان عملکرد دانه را بهبود بخشید. بنابراین دوره رشد دانه پس از گرده‌افشانی در ژنوتیپ‌های مورد بررسی نقش مهمی در شکل‌گیری عملکرد دانه داشته و بروز هر گونه تنشی از جمله تنش خشکی در این مرحله وزن هزار

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.20084403.1393.6.21.4.4]

دانه را با شدت بیش‌تری نسبت به دو جزء دیگر عملکرد یعنی تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در واحد سطح کاهش می‌دهد دلیل این واکنش عدم تأمین مواد فتوسنتزی مورد تقاضای دانه‌ها می‌باشد زیرا در این شرایط فتوسنتز جاری به وسیله تنش رطوبتی و تنش گرمایی دچار اختلال می‌شود (سعیدی و همکاران، ۱۳۸۹). در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی کم‌ترین وزن هزار دانه مربوط به ژنوتیپ مرودشت (۱۷/۱ گرم) بود و ژنوتیپ‌های سیوند، پیشتاز و DN-11 از وزن هزار دانه بالاتری (به ترتیب ۲۷/۸، ۲۶/۴ و ۲۴/۴ گرم) برخوردار بودند (جدول ۳). نتایج حاصل از جدول ۳ نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها از نظر تعداد دانه در سنبله تفاوت معنی‌دار وجود داشت، به‌طوری‌که ژنوتیپ مرودشت بیش‌ترین تعداد دانه در سنبله (۵۴ عدد) و ژنوتیپ‌های DN-11، پیشتاز و سیوند کم‌ترین تعداد دانه (به ترتیب ۴۱، ۳۸ و ۳۵ عدد) را به خود اختصاص دادند. قابل ذکر است که ژنوتیپ مرودشت با داشتن بالاترین تعداد دانه در سنبله از وزن هزار دانه کم‌تری نسبت به بقیه ژنوتیپ‌ها برخوردار بود و همبستگی منفی و معنی‌داری بین این دو پارامتر مشاهده گردید (جدول ۸). با توجه به این که پتانسیل تولید دانه در مراحل قبل از گل‌دهی تعیین می‌شود، وقوع تنش خشکی در مرحله پس از گرده‌افشانی اثری بر تعداد دانه در سنبله نداشت (جدول ۳). البته کاهش تعداد دانه در اثر اعمال تنش رطوبتی در مرحله گرده‌افشانی و پس از آن، ممکن است به دلیل اختلال در گرده‌افشانی، عقیم شدن دانه‌های گرده و اختلال در فتوسنتز جاری و انتقال مجدد مواد ذخیره شده از بخش‌های مختلف گیاهی از جمله ساقه‌ها باشد (Entz and Flower, 1990).



شکل ۱: مقایسه میانگین برهمکنش ژنوتیپ و رژیم رطوبتی بر عملکرد دانه

حروف مشابه در هر ستون به منزله عدم وجود اختلاف معنی‌دار بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد می‌باشد.

جدول ۲: تجزیه واریانس (میانگین مربعات) اثر رژیم رطوبتی و ژنوتیپ بر عملکرد دانه و اجزای آن

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		عملکرد دانه	وزن هزاردانه	تعداد دانه در سنبله
بلوک	۲	۴/۵۳ ns	۲۰/۴ ns	۸/۱۶ ns
ژنوتیپ	۳	۹/۶۳ ns	۱۳۵ **	۴۰۷ **
رژیم رطوبتی	۱	۲۱۹ **	۲۶۶ **	۷۳/۵ ns
رژیم رطوبتی × ژنوتیپ	۳	۱۰/۶ *	۴۱/۴ ns	۵۶/۹ ns
خطا	۱۴	۳/۰۵	۱۹/۹	۲۷/۹
ضریب تغییرات (درصد)	-	۱۱/۰	۱۸/۶	۱۲/۴

ns، * و **: به ترتیب بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار و اختلاف معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد می‌باشند.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]
[DOR: 20.1001.1.20084403.1393.6.21.4.4]

جدول ۳: مقایسه میانگین اثر ساده رژیم رطوبتی و ژنوتیپ بر عملکرد و اجزای آن

تیمارها	عملکرد دانه (گرم در بوته)	وزن هزار دانه (گرم)	تعداد دانه در سنبله
ژنوتیپ			
پیشتاز	۳/۳۶ a	۲۶/۴ a	۳۸ b
DN-11	۳/۱۴ ab	۲۴/۴ a	۴۱ b
سیوند	۳/۳۴ a	۲۷/۸ a	۳۵ b
مرودشت	۲/۸۲ b	۱۷/۱ b	۵۴ a
رژیم رطوبتی			
بدون تنش	۳/۷۶ a	۲۷/۳ a	۴۳ a
تنش خشکی	۲/۵۶ b	۲۰/۶ b	۴۱ a
درصد تغییرات	-۳۲	-۲۴	-۵

حروف مشابه در هر ستون به منزله عدم وجود اختلاف معنی‌دار بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد می‌باشد.

پروتئین‌های محلول

کاهش سرعت فتوسنتز خالص تحت شرایط تنش خشکی، موجب صدمه زدن به فرآیندهای بیوشیمیایی و عوامل غیر روزنه‌ای گیاه می‌شود. از جمله این که باعث ایجاد تغییر در ساختمان پروتئین‌ها می‌گردد. نتایج حاصل از جدول ۴ نشان داد که اختلاف معنی‌داری بین رژیم‌های رطوبتی از نظر محتوای پروتئین محلول وجود دارد ولی در بین ژنوتیپ‌ها و مراحل مختلف نمونه‌گیری از نظر این صفت اختلاف معنی‌داری وجود نداشت. وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی محتوای پروتئین محلول را به‌طور متوسط ۲۷ درصد کاهش داد (جدول ۵). در این ارتباط عبدلی و همکاران (۱۳۹۲) بیان کردند که غلظت پروتئین‌های محلول برگ در اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی در ارقام گندم به‌طور معنی‌داری کاهش یافت.

جدول ۴: تجزیه واریانس (میانگین مربعات) اثر رژیم رطوبتی، ژنوتیپ و مراحل نمونه‌گیری بر سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و غلظت پروتئین‌های محلول

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات			
		کاتالاز	پراکسیداز	سوپراکسیددیسموتاز	پروتئین محلول
بلوک	۲	۳۰۷^{ns}	۴۰۲^{ns}	۲۲/۵^{ns}	۲۰۶^{ns}
رژیم رطوبتی	۱	۱۰۲۶^{ns}	۳۹۸۴۷^{ns}	۹۱۸**	۳۳۶۶**
ژنوتیپ	۳	۳۶۹۲**	۹۰۱۳۳**	۴۳۲**	۲۳۰^{ns}
ژنوتیپ × رژیم رطوبتی	۳	۲۶۹۰**	۶۹۴۶۳**	۸۰۱**	۱۵/۳^{ns}
مراحل نمونه‌گیری	۱	۴۲۰^{ns}	۲۴۷^{ns}	۹۱۸**	۱۹۹^{ns}
مراحل نمونه‌گیری × رژیم رطوبتی	۱	۱۰۲^{ns}	۱۳۲۳۳^{ns}	۹۳۶^{ns}	۸۹^{ns}
مراحل نمونه‌گیری × ژنوتیپ	۳	۱۲۶۱*	۲۲۲۸۰^{ns}	۳۱/۳**	۵۹/۵^{ns}
مراحل نمونه‌گیری × ژنوتیپ × رژیم رطوبتی	۳	۶۴۷۱**	۸۵۸۹۵**	۴۰۲**	۷۱/۱^{ns}
خطا	۳۰	۳۰۰	۱۱۷۶۵	۳۸/۷	۲۵۸
ضریب تغییرات (درصد)	-	۱۹	۲۸/۹	۲۴/۳	۳۰

ns، * و **: به ترتیب بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار و اختلاف معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد می‌باشند.

Feller (۲۰۰۴) اعلام نمود که تنش خشکی، بیان ژن‌های کدکننده پروتئازهای درون سلولی را القا کرده و سبب تجزیه پروتئین‌ها و از جمله پروتئین‌های محلول برگ‌ها و تحرک مجدد نیتروژن و در نتیجه سنتز مواد محلول سازگار

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]
[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

جهت تنظیم اسمزی می‌شود. بر همین اساس کاهش غلظت پروتئین‌های محلول در شرایط تنش خشکی با کاهش سنتز آن‌ها و هم‌چنین افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه کننده پروتئین‌های محلول در ارتباط می‌باشد. وقوع تنش رطوبتی وضعیت پلی‌رایبوزوم‌های مؤثر در ساخته شدن پروتئین‌های بافت گیاهی را تغییر می‌دهد. در شرایط کمبود رطوبت تعداد پلی‌رایبوزوم‌ها کاهش یافته و میزان آن بستگی به گونه و نیز اندام گیاهی متفاوت می‌باشد (Scott *et al*., 1979).

جدول ۵: مقایسه میانگین اثر ساده رژیم رطوبتی، ژنوتیپ و مراحل نمونه‌گیری بر سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و محتوای پروتئین‌های محلول

تیمارها	پروتئین محلول (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	کاتالاز	پراکسیداز (واحد بر میلی‌گرم پروتئین)	سوپراکسیددیسموتاز
ژنوتیپ				
پیشتاز	۵۹/۳ a	۶۹ c	۲۸۰ c	۳۰/۲ a
DN-11	۵۹/۸ a	۹۵/۲ b	۳۹۲ b	۱۶/۸ b
سیوند	۴۹/۸ a	۱۱۱ a	۴۸۴ a	۲۸/۵ a
مرودشت	۵۱/۹ a	۸۸/۲ b	۳۴۰ bc	۲۶/۵ a
مراحل نمونه‌گیری				
۱۱ روز بعد از اعمال تنش	۵۵ a	۹۳/۹ a	۳۷۲ a	۲۸ a
۱۷ روز بعد از اعمال تنش	۵۱ a	۸۷/۹ a	۳۷۶ a	۲۲ b
رژیم رطوبتی				
بدون تنش	۶۱ a	۸۶ a	۳۴۵ a	۲۱ b
تنش خشکی	۴۵ b	۹۵ a	۴۰۳ a	۲۹ a
درصد تغییرات	-۲۷	+۱۱	+۱۷	+۴۹

حروف مشابه در هر ستون به منزله عدم وجود اختلاف معنی‌دار بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد می‌باشد.

کاتالاز

وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی سرعت فعالیت آنزیم کاتالاز را افزایش داد، ولی با شرایط بدون تنش اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۵). نتایج تحقیقات نشان داد که افزایش سرعت فعالیت آنزیم کاتالاز به دلیل کاهش اثرات پراکسیداسیون در هنگام تنش‌های مختلف گیاهان زراعی گندم، جو، سویا و نخود در مقاومت گیاه به تنش نقش مهمی ایفا می‌کند (کافی و مهدوی‌دامغانی، ۱۳۷۹؛ اسفندیاری و همکاران، ۱۳۸۸). این آنزیم با زدودن انواع گونه‌های اکسیژن فعال و جلوگیری از تخریب غشاء سلولی به بقای گیاه کمک می‌کند (Jiang and Zhang, 2001). Habibi (۲۰۱۳) اعلام نمود که در گیاه جو با اعمال تنش خشکی سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان افزایش پیدا کرد. بنابراین گیاهانی که با کمبود آب مواجه می‌شوند، در جهت بهبود آسیب‌های اکسیداتیو، غلظت آنزیم کاتالاز را افزایش داده و متعاقباً پراکسیداسیون لیپیدی کم‌تری را متحمل می‌شوند. سرعت فعالیت آنزیم کاتالاز تحت شرایط تنش خشکی در برخی ژنوتیپ‌ها افزایش (پیشتاز و سیوند) و در برخی دیگر (مرودشت و DN-11) کاهش پیدا کرد (جدول ۶). افت فعالیت آنزیم کاتالاز و پراکسیداز در ژنوتیپ‌های مرودشت و DN-11 احتمالاً به دلیل عدم تعادل بین اجرای مکانیسم‌های دفاعی، سبب

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]
[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

عملکرد ضعیف آن‌ها شده است. بدین ترتیب با تجمع فرم‌های فعال اکسیژن، نقاط کلیدی متابولیسم و مکانیسم‌های دفاعی سلول مورد حمله قرار گرفته و این عوامل سبب می‌شود تا این ژنوتیپ‌ها نسبت به ژنوتیپ‌های پیشتاز و سیوند به تنش خشکی حساس‌تر باشند. واکنش ژنوتیپ‌ها در مراحل مختلف رشد متفاوت بود، به‌طوری‌که فقط در ژنوتیپ پیشتاز با گذشت زمان و افزایش سن گیاه فعالیت این آنزیم کاهش یافت و در ژنوتیپ‌های دیگر تفاوت معنی‌داری از این نظر مشاهده نشد (جدول ۷). احتمالاً با ادامه رشد گیاه و ادامه شرایط تنش خشکی ژنوتیپ پیشتاز نتوانسته است خسارات ناشی از آن را در حد بالا تحمل کند و به خاطر ورود به مرحله مرگ سلولی و افت شدید فعالیت آنزیم‌های حیاتی، سرعت فعالیت کاتالاز کاهش یافته است (Navabpour *et al*., 2004).

جدول ۶: مقایسه میانگین برهمکنش ژنوتیپ و رژیم رطوبتی بر سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

ژنوتیپ	کاتالاز (واحد بر میلی‌گرم پروتئین)		درصد تغییرات	پراکسیداز (واحد بر میلی‌گرم پروتئین)		درصد تغییرات	سوپراکسیددیسموتاز (واحد بر میلی‌گرم پروتئین)		درصد تغییرات
	بدون تنش	تنش خشکی		بدون تنش	تنش خشکی		بدون تنش	تنش خشکی	
پیشتاز	۵۲/۸ d	۸۵/۳ bc	+۶۲	۲۰۵ c	۳۵۶ b	+۷۴	۱۷/۰ c	۴۳/۳ a	+۱۵۵
DN-11	۹۶/۶ bc	۹۳/۹ bc	-۳	۴۱۰ b	۳۷۵ b	-۸	۱۵/۱ c	۱۸/۴ c	+۲۲
سیوند	۹۴ bc	۱۲۸ a	+۳۷	۳۷۶ b	۳۹۲ a	+۵۸	۲۰/۳ c	۳۷/۱ ab	+۸۳
مرودشت	۱۰۲ b	۷۴ c	-۲۷	۳۹۲ b	۲۸۸ bc	-۲۷	۳۲/۱ b	۲۰/۹ c	-۳۵

حروف مشابه در هر ستون به منزله عدم وجود اختلاف معنی‌دار بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد می‌باشد.

جدول ۷: مقایسه میانگین برهمکنش ژنوتیپ و مراحل نمونه‌گیری بر سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

ژنوتیپ	مراحل نمونه‌گیری	کاتالاز	پراکسیداز	سوپراکسیددیسموتاز
		(واحد بر میلی‌گرم پروتئین)		
پیشتاز	۱۱ روز بعد از اعمال تنش	۸۵/۳ bc	۳۳۵ bcd	۳۱/۱ ab
	۱۷ روز بعد از اعمال تنش	۵۲/۶ d	۲۲۵ d	۲۹/۳ ab
DN-11	۱۱ روز بعد از اعمال تنش	۹۲/۶ bc	۳۹۳ abc	۲۰/۳ cd
	۱۷ روز بعد از اعمال تنش	۹۷/۸ abc	۳۹۱ abc	۱۳/۳ d
سیوند	۱۱ روز بعد از اعمال تنش	۱۱۶ a	۴۶۶ ab	۳۳/۱ a
	۱۷ روز بعد از اعمال تنش	۱۰۶ ab	۵۰۳ a	۲۴/۰ bc
مرودشت	۱۱ روز بعد از اعمال تنش	۸۱/۱ c	۲۹۳ cd	۲۸/۵ ab
	۱۷ روز بعد از اعمال تنش	۹۵/۳ abc	۳۸۶ abc	۲۴/۵ bc

حروف مشابه در هر ستون به منزله عدم وجود اختلاف معنی‌دار بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد می‌باشد.

پراکسیداز

با توجه به نتایج مقایسه میانگین، سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی ۱۷ درصد افزایش یافت ولی با شرایط بدون تنش اختلاف معنی‌داری نداشت (جدول ۵). Jung (۲۰۰۴) عنوان کرد که فعالیت پراکسیداز در برگ‌های بالغ در اثر تنش خشکی تا سه برابر نسبت به شاهد افزایش داشت ولی چنین افزایشی در برگ‌های جوان مشاهده نشد. در شرایط بدون تنش، ژنوتیپ پیشتاز کم‌ترین و در شرایط تنش خشکی ژنوتیپ سیوند بیش‌ترین

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز را به خود اختصاص داد (جدول ۶). سی‌وسه‌مرده و همکاران (۱۳۸۳) نیز اعلام نمود که سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز در ارقام مقاوم نسبت به ارقام حساس افزایش بیش‌تری داشت. آن‌ها هم‌چنین بین فعالیت آنزیم پراکسیداز و عملکرد همبستگی معنی‌داری مشاهده کردند. تنش خشکی با افزایش فعالیت این آنزیم احتمالاً از اثرات زیان‌بار انواع اکسیژن فعال بر غشاء سلولی جلوگیری به عمل می‌آورد (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۸۸؛ Jagtap and Bharagava, 1995). پاسخ ژنوتیپ‌ها در مراحل مختلف رشد متفاوت بود به‌طوری‌که با گذشت زمان سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز در ژنوتیپ پیشتاز کاهش و در ژنوتیپ‌های سیوند و مرودشت افزایش پیدا کرد (جدول ۷).

سوپراکسیددیسموتاز

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین شرایط متفاوت رطوبتی از نظر سرعت فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز اختلاف معنی‌داری وجود داشت (جدول ۴). تنش خشکی سبب افزایش میزان فعالیت این آنزیم شد (جدول ۵). Ahmadizadeh و همکاران (۲۰۱۱ ب) گزارش کردند که تنش خشکی در ارقام مختلف گندم نان سرعت فعالیت این آنزیم را افزایش داده است. این موضوع نشان می‌دهد که گیاهان برای مقابله با خشکی و از بین بردن گونه‌های اکسیژن فعال و مبارزه با تنش اکسیداتیو ایجاد شده، سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت خود را افزایش می‌دهند. Asada (۲۰۰۰) بیان نمود که با کاهش سرعت فعالیت سوپراکسیددیسموتاز گونه‌های اکسیژن فعال در سلول تجمع می‌یابند، این تجمع منجر به کاهش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز می‌گردد. در شرایط بدون تنش رطوبتی ژنوتیپ DN-11 و در شرایط تنش ژنوتیپ‌های مرودشت و DN-11 کم‌ترین میزان سرعت فعالیت سوپراکسیددیسموتاز را به خود اختصاص دادند (جدول ۶). Khayatnezhad و همکاران (۲۰۱۱) نیز در همین ارتباط گزارش نمودند که افزایش سرعت فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز در ارقام مقاوم به تنش بیش‌تر از ارقام حساس می‌باشد. در تمامی ژنوتیپ‌ها با گذشت زمان و افزایش سن گیاه سرعت فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز کاهش پیدا کرد (جدول ۷). در همین راستا Liu و Huang (۲۰۰۰) گزارش کردند که با گذشت زمان از فعالیت این آنزیم در گیاه کاسته می‌شود. به نظر می‌رسد که کاهش فعالیت ویژه این آنزیم در گیاه جو تحت تیمار تنش خشکی به دلیل افزایش شدت تنش نبوده و بلکه ناشی از افزایش سن گیاه می‌باشد (امینی و همکاران، ۱۳۸۷). اسفندیاری و وحدتی‌راد (۱۳۹۱) گزارش کردند که با افزایش سن برگ توان دفاعی سلول کاهش یافته و میزان تولید اکسیدان‌ها بیش از جمع‌آوری آن‌هاست. بنابراین در اواخر رشد توانایی محافظتی سلول در مقابل رادیکال‌های اکسیژن فعال کاهش می‌یابد و سلول دچار تنش اکسیداتیو می‌شود. در چنین شرایطی فعالیت‌های طبیعی سلول و به دنبال آن ماکرومولکول‌های سلول از جمله پروتئین‌ها از بین می‌روند (Swidzinski *et al*., 2004). با توجه به جداول ضرایب همبستگی بین فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز در شرایط بدون تنش رطوبتی با عملکرد دانه

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

همبستگی منفی و معنی‌داری مشاهده گردید (جدول ۸). با توجه به پایین‌تر بودن سطح غلظت گونه‌های اکسیژن فعال در شرایط بدون تنش رطوبتی، بنابراین نیازی به فعالیت شدید این آنزیم در این شرایط نیست و ژنوتیپی که در این شرایط فعالیت آنزیمی زیادتری دارد به دلیل صرف انرژی بیش‌تر در این مسیر، عملکرد دانه کم‌تری تولید می‌کند. اما در شرایط تنش خشکی بین سرعت فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز با عملکرد دانه همبستگی مثبت و معنی‌دار وجود داشت (جدول ۸). احتمالاً افزایش فعالیت این آنزیم از طریق کاهش اثرات زیان‌بار تنش خشکی موجب جلوگیری از افت شدید عملکرد دانه در گیاه می‌شود.

جدول ۸: همبستگی عملکرد با ویژگی‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیک در شرایط بدون تنش و تنش خشکی

پارامترها	شرایط رطوبتی	عملکرد دانه	وزن هزار دانه	تعداد دانه در سنبله	کاتالاز	پراکسیداز	سوپراکسیددیسموتاز
وزن هزار دانه	بدون تنش	۰/۶۵*					
	تنش خشکی	۰/۰۶					
تعداد دانه در سنبله	بدون تنش	-۰/۵۸	-۰/۹۹**				
	تنش خشکی	۰/۱۶	-۰/۹۶*				
کاتالاز	بدون تنش	-۰/۲۶	-۰/۴۲	۰/۴۵			
	تنش خشکی	۰/۳۳	۰/۳۹	-۰/۶۱			
پراکسیداز	بدون تنش	-۰/۱۰	-۰/۳۶	۰/۴۱	۰/۹۸*		
	تنش خشکی	۰/۴۲	۰/۳۵	-۰/۵۸	۰/۹۹**		
سوپراکسیددیسموتاز	بدون تنش	-۰/۹۷*	-۰/۶۵	۰/۶۰	۰/۴۵	۰/۳۰	
	تنش خشکی	۰/۹۹*	۰/۳۱	-۰/۳۸	۰/۳۵	۰/۴۳	
پروتئین محلول برگ	بدون تنش	۰/۶۹	-۰/۰۹	۰/۱۷	۰/۰۷	۰/۲۲	-۰/۶۵
	تنش خشکی	-۰/۸۸	۰/۳۲	۰/۱۵	-۰/۳۹	-۰/۴۸	-۰/۷۳

* و **: به ترتیب بیانگر اختلاف معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد می‌باشند.

نتیجه‌گیری

نتایج کلی حاصل از این پژوهش نشان داد که اعمال تنش خشکی به ترتیب کم‌ترین و بیش‌ترین کاهش معنی‌دار را در عملکرد دانه ژنوتیپ‌های مرودشت و DN-11 ایجاد نمود. این ژنوتیپ‌ها کم‌ترین میزان عملکرد را در شرایط تنش خشکی نیز داشتند، بنابراین کاشت این ژنوتیپ‌ها در مقایسه با سایر ژنوتیپ‌ها در مناطقی که احتمال وقوع تنش خشکی پس از گرده‌افشانی وجود داشته باشد با ریسک بالاتری همراه است و بهتر است با ژنوتیپ‌های دیگر جایگزین شود. تعداد دانه در سنبله تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت ولی وزن هزار دانه به طرز چشم‌گیری کاهش یافت. غلظت پروتئین محلول در شرایط تنش خشکی و با گذشت زمان کاهش پیدا کرد. با توجه به نتایج حاصل از این آزمایش به نظر می‌رسد که آنزیم سوپراکسیددیسموتازنقش مهم‌تری را در گیاه ایفا می‌کند، به‌طوری‌که از عوامل افت شدید عملکرد در ژنوتیپ‌های حساس (مرودشت و DN-11)، احتمالاً کاهش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز بعلت کاهش سرعت فعالیت سوپراکسید دیسموتاز است که با تجمع فرم‌های فعال اکسیژن، نقاط کلیدی متابولیسم و سازوکارهای دفاعی سلول تحت تنش اکسیداتیو قرار گرفته‌اند.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

منابع

آبروش، ع.ح.، سیادت، س.ع.ا. و برومندفر، پ. ۱۳۸۹. ارزیابی اثرات تنش خشکی بر برخی از خصوصیات مرفولوژیک، عملکرد و اجزای عملکرد لاین‌های گندم در دزفول. مجله علمی پژوهشی فیزیولوژی گیاهان زراعی. ۲ (۲): ۱۱۳-۱۳۰.

اسفندیاری، ع. و وحدتی‌راد، ا. ۱۳۹۱. کاهش تحمل به تنش اکسیداسیون نوری با افزایش سن برگ آفتابگردان. زیست‌شناسی گیاهی. ۱۴: ۱۴-۱.

اسفندیاری، ع.، شکیبا، م.ر.، محبوب، س.، آلیاری، ه. و برادران فیروزآبادی، م. ۱۳۸۸. اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و پراکسیداسیون لیپیدی گیاهچه‌های گندم. مجله دانش کشاورزی. ۱۹ (۲): ۱۳۸-۱۲۹.

امینی، ز.، حداد، ر. و مرادی، ف. ۱۳۸۷. بررسی اثر تنش کم‌آبی بر نحوه فعالیت آنزیم‌های ضد اکسنده در مراحل رشد زایشی گیاه جو (*Hordeum vulgare* L.). مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی. ۱۲ (۴۶): ۷۴-۶۵.

پوراسماعیل، پ. ۱۳۸۵. بررسی استفاده از پلیمر سوپر جاذب آب در افزایش عملکرد و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت در ارقام مختلف لوبیا قرمز تحت تنش خشکی. پایان‌نامه کارشناسی ارشد. دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج. ۱۲۰ ص.

دادنیا، م.ر. ۱۳۹۱. بررسی اثر تنش کمبود آب و محلول‌پاشی سلنیوم بر فعالیت برخی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت در ارقام آفتابگردان روغنی. مجله علمی پژوهشی فیزیولوژی گیاهان زراعی. ۴ (۱۴): ۸۱-۷۱.

سعیدی، م.، مرادی، ف.، احمدی، ع.، سپهری، ر.، نجفیان، گ. و شعبانی، ا. ۱۳۸۹. اثر تنش خشکی انتهای فصل بر خصوصیات فیزیولوژیک و روابط منبع و مخزن در دو رقم گندم نان (*Triticum aestivum* L.). مجله علوم زراعی ایران. ۱۲ (۴): ۴۰۸-۳۹۲.

سی‌وسه‌مرده، ع.، احمدی، ع.، پوستینی، ک. و ابراهیم زاده، ح. ۱۳۸۳. عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای کنترل کننده فتوسنتز و ارتباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم. مجله علوم کشاورزی ایران. ۳۵ (۱): ۱۰۶-۹۳.

عبدلی، م.، سعیدی، م.، جلالی‌هنرمند، س.، منصوری‌فر، س. و محمد اقبال، ق. ۱۳۹۲. بررسی برخی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی و ارتباط آن‌ها با عملکرد و اجزای آن در ارقام پیشرفته گندم نان در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی. مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی. ۶ (۱): ۶۳-۴۷.

کافی، م. و مهدوی‌دامغانی، ع. ۱۳۷۹. مکانیسم‌های مقاومت گیاهان به تنش‌های محیطی. انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد، ایران. ۴۶۷ ص.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

Abdoli, M. and Saeidi, M. 2012. Using different indices for selection of resistant wheat cultivars to post anthesis water deficit in the west of Iran. Annals of Biology Research 3 (3): 1322-1333.

Abedi, T. and Pakniyat, H. 2010. Antioxidant enzyme changes in response to drought stress in ten cultivars of Oilseed Rape (*Brassica napus* L.). Czech Journal Genet Plant Breed 46 (1): 27-34.

Ahmadizadeh, M., Valizadeh, M., Zaefizadeh, M. and Shahbazi, H. 2011 b. Antioxidative protection and electrolyte leakage in durum wheat under drought stress condition. Journal of Applied Sciences Research 7 (3): 236-246.

AL-Ghamdi, A.A. 2009. Evaluation of oxidative stress tolerance in two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars in response to drought. International Journal of Agriculture and Biology 11: 7-12.

Asada, K, 2000. The water cycle as alternative photon and electron sinks. Phillosophical Transactions of the Royal Society London Biological Sciences 355: 1419-1431.

Beauchamp, C. and Fridovich, I. 1971. Superoxide dismutases: improved assays and an assay predictable to acrylamide gels. Analytical Biochemistry 44: 276-287.

Blum, A. and Ebercon, A. 1976. Genotypic responses in sorghum to drought stress. III. Free proline accumulation and drought resistance. Crop Science 16: 428-431.

Bradford, M.M. 1979. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantites of protein utilizing the principles of protein dyebinding. Analytical Biochemistry 72: 248-254.

Chalab-Yani, S. and Rashidi, V. 2012. Selection indices in the improvement of wheat grain yield on drought stress conditions. African Journal of Agriculture Research 7 (7): 1177-1183.

Chance, B. and Maehly, A.C. 1995. Assay of catalase and peroxidase. *In*: Culowic, S.P. and Kaplan, N.O. (eds). Methods in enzymology Vol. 2. Academic Press. Inc. New York, 764-765.

Dalvandi, G., Ghanbari-Odivi, A., Farnia, A., Khaliltahmasebi, B. and Nabati, E. 2013. Effects of drought stress on the growth, yield and yield components of four wheat populations in different growth stages. Advances in Environmental Biology 7 (4): 619-624.

Ehdaei, B., Alloush, G.A., Madore, M.A. and Waines, J.G. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Post-anthesis changes in internodes water soluble carbohydrates. Crop Science 46: 2093-2103.

Entz, M.H. and Flower, D.B. 1990. Differential agronomic responses of winter wheat cultivars to post-anthesis environmental stress. Crop Science 30: 1119-1123.

Esfandiari, E., Shakiba, M.R., Mahboob, S.A., Alyari, H. and Toorchi, M. 2007 b. Water stress, antioxidant enzyme activity and lipid peroxidation in wheat seedling. Journal of Food, Agriculture and Environment 5: 149-153.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

Feller, U. 2004. Proteolysis. *In*: Plant Cell Death Processes. Ed. Elsevier, 107-123.

Francois, L.E. and Maas, E.V. 1994. Crop response and management on salt-affected soils, *In*: Handbook of Plant and Crop Stress, M. Pessarakli (Ed.), Marcel Dekker, New York, 149-181.

Gan, S. and Amasino, R.M. 1997. Making sense of senescence: molecular genetics regulation and manipulation of leaf senescence. Plant Physiology 113: 313-319.

Gunes, A., Soylemezoglu, G., Inal, A., Bagci, E.G., Coban, S. and Sahin, O. 2006. Antioxidant and stomatal response of grapevine (*Vitis vinifera* L.) to boron toxicity. Science Horticulture 110: 279-284.

Habibi, GH. 2013. Effect of drought stress and selenium spraying on photosynthesis and antioxidant activity of spring barley. Acta Agriculture Slovenica 101 (1): 31-39.

Hanson, A.D. and Hitz, W.D. 1982. Metabolic responses of mezophytes to plant water deficit. Annual Review of Plant Physiology 33: 163-203.

Helena-Cruz de Carvalho, M. 2008. Drought stress and reactive oxygen species. Plant Signaling and Behavior 3 (3): 156-165.

Jagtap, V. and Bharagava, S. 1995. Variation in antioxidant metabolism of drought tolerant and susceptible varieties of (*Sorghum biolcolor* L.). Agriculture and Biological Chemistry 65: 445-454.

Jiang, M. and Zhang, J. 2001. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative offence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings. Plant Cell Physiology 42: 1265-1273.

Jung, S. 2004. Variation in antioxidant metabolism of young and mature leaves of *Arabidopsis thaliana* subjected to drought. Plant Science 166: 459-466.

Khayatnezhad, M., Zaeifizadeh, M. and Gholamin, R. 2011. Effect of end-season drought stress on chlorophyll fluorescence and content of antioxidant enzyme superoxide dismutase enzyme (SOD) in susceptible and tolerant genotypes of durum wheat. African Journal of Agricultural Research 6 (30): 6397-6406.

Kruk, J., Czytko, H.H., Oettmeier, W. and Trebest, A. 2005. Tocopherol as singlet oxygen scavenger in photosystem II. Journal Plant Physiology 162: 749-757.

Liu, X. and Huang, B. 2000. Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bentgrass. Crop Science 40: 503-510.

Malik, A.A., Li, W.G., Lou, L.N., Weng, J.H. and Chen, J.F. 2010. Biochemical/ physiological characterization and evaluation of in vitro salt tolerance in cucumber. African Journal of Biotechnology 9 (22): 3284-3292.

Navabpour, S., Morris, K., Allen, R., Harrison, E., Mackerness, A.H., Buchanan, S. and Wollaston, V. 2004. Molecular and biochemical analyses of oxidative stress and leaf senescence. Imperial College of Science, Technology and Medicine at Wye University of London, 55-56.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]

Ramachandra-Reddy, A., Chaitanya, K.V., Jutur, P.P. and Sumithra, K. 2004. Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus alba* L.) cultivars. Environmental and Experimental Botany 52 (1): 33-42.

Rodriguez, D.J., Romero-García, J., Rodriguez-García, R. and Sánchez, J.A.L. 2002. Characterization of proteins from sunflower leaves and seeds: Relationship of biomass and seed yield. Trends New Crops New Use 1: 143-149.

Sairam, R.K. and Saxena, D.S. 2000. Oxidative stress and antioxidant in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. Journal Agronomy Crop Sciences 184: 55-61.

Scott, N. S., Munns, R. and Barlow, E.W.R. 1979. Polyribosome content in young and eged wheat leaves subjected to drought. Journal Experiment Botany 30: 905- 911.

Singh-Gill, S. and Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiology and Biochemistry 48 (12): 909-930.

Sinha, A.K. 1972. Colorimetric assay of catalase. Analytical Biochemistry 47 (2): 389-394.

Swidzinski, J.A., Leaver, C.J. and Sweetlove, L.J. 2004. A proteomic analysis of plant programmed cell death. Photochemistry 65: 1829-1838.

Van-Oosten, J.J., Wilkins, D. and Besford, R.T. 1995. Acclimation of tomato to different carbon dioxide concentrations. Relationships between biochemistry and gas exchange during leaf development. New Phytologist 130: 357-367.

Wang, R.Y., Yu, Z.W. and Pan, Q.M. 1999. Changes of endogenous plant hormone contents during grain development in wheat. Acta Agronomy Sinica 25: 227-231.

Xu, P.L., Guo, Y.K., Bai, J.G., Shang, L. and Wang, X.J. 2008. Effects of long-term chilling on ultrastructure and antioxidant activity in leaves of two cucumber cultivars under low light. Physiologia Plantarum 132: 467-478.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.2008403.1393.6.21.4.4]