

واکنش فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام مختلف سویا به تنش کم آبی در مراحل رشد رویشی و

زایشی

بهنام موقوفه^۱، محسن سعیدی*^۲ و سیروس منصوری^۳

(۱) دانش‌آموخته کارشناسی ارشد گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

(۲) گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

(۳) دانشیار گروه کشاورزی، دانشگاه پیام نور، کرج، ایران.

* نویسنده مسئول: msaeidi@razi.ac.ir

تاریخ پذیرش: ۹۶/۱۰/۳

تاریخ دریافت: ۹۶/۰۷/۰۴

چکیده

با توجه به اهمیت سویا و اثر کمبود آب در مناطق خشک و نیمه خشک به کاهش عملکرد آن گیاه، این تحقیق به منظور بررسی واکنش فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام مختلف سویا در مواجهه با تنش کم آبی در مراحل مختلف رشد رویشی و زایشی، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه در سال ۹۲-۱۳۹۱ اجرا شد. تیمارهای مورد بررسی شامل: رژیم آبی (۱- شاهد، ۲- تنش کم آبی از مرحله رشد رویشی و ۳- تنش کم آبی از مرحله رشد زایشی تا رسیدگی) و رقم‌های مختلف سویا (شامل: Williams، L17، M9، M7 و Zan) بودند. براساس نتایج، اعمال تنش کم آبی در هر دو مرحله رشد رویشی و زایشی در مقایسه با تیمار شاهد به غیر از رقم M7، اثر معنی‌داری بر عملکرد دانه سایر ارقام مورد بررسی داشت. بیش‌ترین کاهش عملکرد دانه در هر دو سطح تنش کم آبی مربوط به رقم Williams به ترتیب ۵۷ و ۵۱ درصد کاهش بود. اعمال تنش کم آبی در مراحل رشد رویشی و زایشی به‌طور معنی‌دار محتوی رنگدانه‌های کلروفیل a و b، حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II، پروتئین‌های محلول و محتوی نسبی آب برگ را کاهش و محتوی کارتنوئیدها، فندهای محلول و پرولین و مقدار مقاومت روزنه‌ای و سرعت فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز برگ را افزایش داد. در بین صفات مورد بررسی، مقاومت روزنه‌ای و محتوی پرولین برگ‌ها در شرایط تنش کم آبی بیش‌ترین افزایش را نسبت به شرایط کنترل داشتند. در بین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، پراکسیداز بیش‌ترین سرعت فعالیت را در هر دو شرایط رطوبتی در ارقام مورد بررسی داشت.

واژه‌های کلیدی: پراکسیداز، پرولین، فندهای محلول و کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II.

مقدمه

سویا (*Glycine max* L.) از مهم‌ترین گیاهان روغنی جهان و ایران می‌باشد (FAO, 2016). اگرچه موارد مصرف این گیاه در صنعت فراوان است، اما بیش‌ترین اهمیت این گیاه به‌دلیل تولید پروتئین و روغن می‌باشد (Grieshop and Fahey, 2001; Manavalan *et al.*, 2009). در این ارتباط، پروتئین دانه محصولات زراعی اصلی مثل گندم، برنج و ذرت، پایین و در حدود ۱۳ تا ۷/۳ درصد می‌باشد. این در حالی است که سویا در حدود ۲۰ تا ۴۰ درصد پروتئین دارد (Sussulini *et al.*, 2007). تنش خشکی حاصل از کمبود آب خاک، مهم‌ترین عاملی است که اثر منفی روی کلیه فرآیندهای رشد گیاهان زراعی از جمله عملکرد پروتئین و روغن سویا می‌گذارد (Manavalan *et al.*, 2009). مطالعه‌های مزرعه‌ای و گلخانه‌ای نشان داده است که وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف رشد سویا سالانه موجب کاهش ۲۴-۵۰ درصدی عملکرد دانه سویا در مناطق مختلف جهان می‌شود (Frederick *et al.*, 2001; Sadeghipour and Abbasi, 2012). خشکسالی و تنش خشکی ناشی از آن مهم‌ترین تنش محیطی است که عملکرد گیاهان زراعی را کاهش می‌دهد. مقدار کاهش عملکرد گیاهان زراعی مختلف در مواجهه با تنش خشکی به عوامل مختلفی مثل، مدت و شدت اعمال تنش خشکی و از سویی دیگر، مرحله رشد گیاه و زمان مواجهه با تنش خشکی بستگی دارد (Younis *et al.*, 2008; Gupta and Sheoran, 1983). بر اساس شواهد موجود تنش خشکی باعث ایجاد تغییرات معنی‌دار در بسیاری از خصوصیات مورفولوژیک و فیزیولوژیک گیاه سویا می‌شود و در ادامه این تغییرات موجب کاهش کمی و کیفی عملکرد دانه سویا می‌شود (He *et al.*, 2017). راه حل اساسی جهت کاهش اثر نامطلوب تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی بر عملکرد گیاهان زراعی از جمله سویا، دستیابی به ژنوتیپ‌هایی است که دارای صفات مطلوب در شرایط تنش‌ها محیطی با قابلیت توارث بالا باشند (Flexas *et al.*, 2004). در یک تحقیق، اعمال تیمارهای تنش رطوبتی در دو سطح شامل: ۳۰ و ۸۵ درصد ظرفیت مزرعه از مرحله چهار تا شش برگی تا زمان رسیدگی در هشت ژنوتیپ مختلف سویا موجب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه، وزن هزار دانه، طول دوران گل‌دهی، تعداد غلاف، تعداد غلاف پرشده، سرعت فتوسنتز برگ‌ها، هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق برگ‌ها در هر دو تیمار نسبت به شاهد شد. تحت تیمار تنش رطوبتی تا ۸۵ درصد ظرفیت مزرعه در اکثر ارقام عملکرد دانه تا حد ۹۰ درصد نیز کاهش یافت (He *et al.*, 2017). در آزمایش Desclaux و همکاران (۲۰۰۰) برگیه سویا، گزارش کردند که میانگین ارتفاع بوته در مراحل رشد رویشی و زایشی گیاه نسبت به اعمال تنش رطوبتی حساس‌ترین صفت به‌شمار می‌رود و تحت این شرایط به‌طور معنی‌دار کاهش می‌یابد. Zhang و همکاران (۲۰۰۸) در بررسی اثر تنش خشکی در ابتدای غلاف‌دهی بر ویژگی‌های فیزیولوژیک سویا گزارش دادند که، تنش خشکی در این مرحله از رشد غلظت کلروفیل و سرعت فتوسنتز را کاهش و غلظت قندهای محلول و پرولین و سرعت فعالیت آنزیم‌های

پراکسیداز و سوپر اکسید دیسموتاز را به طور معنی دار افزایش داد. اثر افزایش تولید پرولین بر تحمل به تنش خشکی یا شوری هنوز قابل بحث است و علاوه بر افزایش سنتز پرولین کاهش کاتابولیسم پرولین نیز می تواند به تجمع آن در پتانسیل آب پایین مربوط باشد. همچنین منصوری فر و همکاران (۱۳۸۲) در بررسی اثر تنش خشکی و نیتروژن در مرحله رشد رویشی بر دو هیبرید ذرت نشان دادند که این شرایط موجب کاهش معنی دار پتانسیل آب و محتوی کلروفیل برگ ها و حداکثر کارایی کوانتومی فتوسینتزم II نسبت به شرایط شاهد شد. با توجه به محدودیت منابع آبی در مناطق خشک و نیمه خشک از جمله اکثر مناطق کشاورزی ایران، این تحقیق در راستای بررسی اثر تنش کم آبی بر گیاه سویا و با این اهداف اجرا شد: ۱) بررسی نحوه تغییرات برخی ویژگی های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام مورد مطالعه سویا در شرایط وقوع تنش کم آبی در مراحل رشد رویشی و زایشی و ۲) تلاش در جهت شناسایی ارقام سویا مناسب برای کشت در مناطق با محدودیت منابع آبی در مراحل رشد رویشی و زایشی.

مواد و روش ها

این تحقیق به صورت آزمایش گلدانی در گلخانه رو باز تحت شرایط محیطی مزرعه در سال زراعی ۹۲-۱۳۹۱ در مزرعه تحقیقاتی و آزمایشگاه های گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه اجرا شد. هدف از اجرای گلدانی این طرح، کنترل زمانی و دقیق اثر تنش کم آبی در مرحله رشد رویشی (چهار تا پنج برگه) و گل دهی بر خصوصیات مورد بررسی ارقام مختلف سویا بود. این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح پایه ی بلوک های کامل تصادفی با دو فاکتور و چهار تکرار اجرا شد. با توجه به این که سیستم خنک کننده گلخانه، هوا را از یک سمت به سمت دیگر گلخانه به جریان می انداخت، به همین دلیل عمود بر جهت جریان هوا بلوک بندی صورت گرفت و قالب طرح بلوک های کامل تصادفی انتخاب شد. فاکتورهای مورد بررسی پنج رقم سویا شامل: Williams، L17، M9، zan ، M7 و فاکتور تنش کم آبی در سه سطح شامل: ۱) شاهد (نگهداری آب گلدان ها در حد ظرفیت مزرعه با استفاده از روش وزنی)، ۲) اعمال تنش کم آبی از مرحله چهار تا پنج برگه (رویشی) و ۳) اعمال تنش کم آبی از آغاز گل دهی (زایشی) تا رسیدگی در حد ۶۰ درصد ظرفیت مزرعه بودند. با در نظر گرفتن ۶۰ واحد آزمایشی لازم و سه گلدان در هر واحد آزمایشی، در مجموع ۱۸۰ عدد گلدان مورد کشت قرار گرفتند. آزمایش در گلدان هایی با رنگ روشن و زهکش مناسب با قطر دهانه ۳۰ سانتی متر و ارتفاع ۵۰ سانتی متر توسط ۲۰ کیلوگرم مخلوط خاک مزرعه، کود حیوانی و خاک برگ به- ترتیب به نسبت ۱۵:۱۵:۷۰ درصد انجام شد. قبل از کاشت با نمونه برداری از خاک گلدان ها، برخی ویژگی های فیزیکی و شیمیایی مطابق جدول ۱ اندازه گیری شدند. بذور قبل از کاشت با قارچ کش کاربوکسین تیرام ضد عفونی شد و سپس پنج عدد بذر که از نظر شکل و اندازه یکسان بودند انتخاب و در هر گلدان کاشته شدند. با ظهور اولین برگ حقیقی، تنک

صورت گرفت و در نهایت سه بوته در هر گلدان باقی ماند. به‌منظور کنترل علف‌های هرز بلافاصله پس از سبز شدن علف‌های هرز، عملیات وجین دستی آن‌ها در چند مرحله صورت پذیرفت. در این آزمایش عملکرد دانه با برداشت دانه‌های شش بوته (از دو گلدان اختصاص یافته برای این منظور) در هنگام رسیدگی و توزین وزن دانه‌ها با ترازوی دیجیتالی به دست آمد. در ادامه جهت بررسی تغییرات برخی از صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام سویا در مواجهه با تنش کم‌آبی، صفات زیر در مراحل رشد رویشی و زایشی در بالاترین برگ‌های به‌طور کامل توسعه یافته اندازه‌گیری شدند: در پایان هر دوره تنش و بین ساعت ۱۰ تا ۱۲ صبح توسط دستگاه پرومتر (مدل Decagon Devices INC. Version 1.06) مقاومت روزنه‌ای اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری ظرفیت فتوشیمیایی فتوسیستم II و شاخص زنده‌مانی برگ‌ها توسط دستگاه فلوری‌متر مدل Poket PEA (Plant Efficiency Analyzer V. 1.02) صورت گرفت. برای اندازه‌گیری محتوی کلروفیل a, b و کل و کاروتنوئیدها از روش Lichtenthaler و Babani (۲۰۰۰) و برای تعیین غلظت پروتئین‌های محلول، پرولین و قندهای محلول و اندازه‌گیری محتوی نسبی آب برگ‌ها به‌ترتیب از روش Bradford (۱۹۷۶)، Bates و همکاران (۱۹۷۳)، AOAC (۱۹۹۵) و Barr و Weatherley (۱۹۶۲) استفاده شد. برای اندازه‌گیری سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان شامل: پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز به‌ترتیب از روش‌های ارائه شده توسط Chance و Maehly (۱۹۹۵) Sinha (۱۹۷۲) و Beauchamp و Fridovich (۱۹۷۱) استفاده شد. در ادامه، داده‌های به‌دست آمده برای صفات مختلف پس از بررسی نرمال بودن، با استفاده از نرم افزار MSTAT-C تجزیه شدند. برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال پنج درصد استفاده شد.

جدول ۱: برخی از ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد مطالعه

املاح محلول ($EC \cdot 10^{-3}$)	اسیدیته کل اشباع (pH)	کلسیم (mgL^{-1})	فسفر قابل جذب (ppm)	پتاسیم قابل جذب (ppm)	کربن آلی (%)	درصد شن (%)	درصد سیلت (%)	درصد رس (%)
۲/۲۴	۷/۱۹	۱۱/۲	۶۲/۱	۷۷۰	۲/۶۴	۱۹/۹	۳۹/۵	۴۰/۶

نتایج و بحث

محتوی نسبی آب برگ

بر اساس نتایج مقایسه میانگین صفت محتوی نسبی آب برگ (جدول ۲)، تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی برعکس غلظت قندهای محلول و پرولین در برگ‌ها، به‌ترتیب موجب ۴۲ و ۳۷ درصدی کاهش این صفت در برگ‌ها شد. در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی به‌ترتیب ارقام Zan و Williams با ۹۱/۴ درصد و ۸۶/۴ درصد در شرایط آبیاری مطلوب بیش‌ترین و رقم L17 با ۳۰/۷ درصد و ۳۹/۴ درصد در شرایط تنش کم‌آبی، کم‌ترین محتوای نسبی آب برگ را در بین ارقام مورد مطالعه داشتند. کاهش شدیدتر محتوی نسبی آب برگ رقم L17 با افزایش شدیدتر

محتوی پرولین و قندهای محلول برگ و کاهش شدیدتر عملکرد دانه در این رقم همبستگی داشت. به احتمال زیاد در این شرایط غلظت اسید آمینه پرولین و قندهای محلول در گیاه سویا جهت حفظ تورژسانس سلولی افزایش می‌یابد (Trouverie *et al.*, 2003). طبق گزارش Schonfeld و همکاران (۱۹۸۸) با افزایش شدت تنش خشکی، محتوای نسبی آب برگ‌های گندم کاهش پیدا می‌کند. علت این امر، کاهش پتانسیل آب برگ و کاهش جذب آب از ریشه‌ها در شرایط خشکی می‌باشد. محتوای نسبی آب برگ به‌ویژه در مرحله پر شدن دانه اهمیت ویژه‌ای پیدا می‌کند، زیرا در زمان پر شدن دانه به دلیل افزایش تشعشع و درجه حرارت و کاهش رطوبت نسبی محیط، افزایش میزان محتوای نسبی آب برگ شرایط را برای پر شدن دانه فراهم می‌کند و فتوسنتز جاری که نقش قابل توجهی در پر کردن دانه دارد، افزایش پیدا می‌کند (Blum *et al.*, 1982). به‌طور کلی همان‌گونه که در جدول ۲ مشاهده می‌شود، در مجموع اثر تنش کم‌آبی در مراحل رویشی و زایشی نسبت به شرایط بدون تنش (مجموع آبیاری مطلوب در هر دو مرحله)، ارقام M7 و Williams به ترتیب با ۴۱/۲ درصد و ۵۰/۶ درصد کم‌ترین تغییر در شاخص محتوای نسبی آب برگ را داشتند. به عبارت دیگر می‌توان گفت این ارقام تحت تنش کم‌آبی کم‌ترین تلفات آب درون بافتی را داشتند و نسبت به دیگر ارقام به تنش وارد شده متحمل‌تر بودند. در مقابل ارقام M9 و L17 در مجموع هر دو تنش (زایشی و رویشی) نسبت به شاهد (مجموع آبیاری مطلوب در هر دو مرحله تنش خشکی) بیش‌ترین تغییرات را در شاخص محتوای نسبی آب برگ داشتند. هم‌چنین تحقیقات نشان می‌دهد که توانایی ژنوتیپ‌ها از نظر جذب بیش‌تر آب خاک و حفظ پتانسیل اسمزی در شرایط رطوبتی بر میزان محتوای نسبی آب برگ در مراحل مختلف نمو موثر است (Pour-Aboughadareh *et al.*, 2017).

مقاومت روزه‌ای

تنش کم‌آبی موجب افزایش معنی‌دار مقاومت روزه‌ای (جدول ۲) ارقام مورد بررسی شد (۲۸۴ و ۱۵۹ درصد به ترتیب در مرحله رشد رویشی و زایشی) (جدول ۲). در مرحله رشد رویشی بیش‌ترین و کم‌ترین مقاومت روزه‌ای به ترتیب مربوط به ارقام M7 (در شرایط تنش کم‌آبی) و Williams (در شرایط کنترل رطوبتی) بود. در مرحله رشد زایشی، در شرایط کنترل و تنش کم‌آبی ارقام M9 و Zan به ترتیب با میانگین ۴۵/۳ و ۱۵۷ متر بر ثانیه کم‌ترین و بیش‌ترین مقاومت روزه‌ای را دارا بودند. مقاومت روزه باعث کاهش خسارات و کاهش تلفات آب از طریق تعرق توسط برگ‌ها می‌شود اما در صورت طولانی شدن زمان تنش به دلیل کاهش تبدلات گازی سلول‌های برگ گیاه با محیط بیرونی باعث خسارت به قسمت‌های مختلف سلول گیاه می‌شود و در نتیجه باعث کاهش در عملکرد و اجزای آن می‌شود.

کارایی کوانتومی فتوسیستم II

با توجه به نتایج مقایسه میانگین‌ها در جدول ۲، در مرحله رشد رویشی و زایشی و در شرایط کنترل رطوبتی، بیش‌ترین

کارایی کوانتومی فتوسیستم II به ترتیب مربوط به رقم‌های L17 و M7 بود اعمال تنش کم‌آبی موجب کاهش معنی‌دار این صفت در هر دو مرحله رشدی و در سایر رقم‌های مورد بررسی شد.

جدول ۲: اثر متقابل تنش کم‌آبی (در دو مرحله رویشی و زایشی) و رقم بر برخی خصوصیات فیزیولوژیک برگ‌های ارقام مختلف سویا.

سطوح تنش کم‌آبی	رقم	پروکلین (micromole g ⁻¹ fw)		پروتئین‌های محلول (mg g ⁻¹ fw)		شاخص زنده‌مانی		حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II		مقاومت روزنه‌ای (ms ⁻¹)		محتوای نسبی آب برگ (%)	
		رویشی	زایشی	رویشی	زایشی	رویشی	زایشی	رویشی	زایشی	رویشی	زایشی	رویشی	زایشی
شاهد (بدون تنش)	Williams	۲۱/۲	۱۸/۶	۱۰۹	۷۶/۱	۰/۴۳۹	۰/۳۱۰	۰/۵۵۶	۰/۵۰۲	۶۶/۸	۱۸/۴	۸۶/۴	۷۳/۴
	L17	۲۰/۴	۱۶/۲	۱۱۱	۹۶/۶	۰/۴۷۴	۰/۹۰۰	۰/۵۵۵	۰/۵۸۸	۵۸/۱	۱۸/۶	۸۰/۵	۸۲/۹
	M9	۱۹/۱	۱۹/۹	۱۰۱	۱۰۱	۰/۷۴۴	۱/۰۵	۰/۵۶۲	۰/۵۷۶	۴۵/۲	۳۴/۲	۸۳/۵	۸۹/۱
	M7	۴۱/۱	۱۹/۵	۱۱۰	۹۳/۴	۰/۶۷۷	۰/۸۴۰	۰/۶۲۳	۰/۵۰۱	۶۷/۱	۳۸/۸	۸۹/۹	۸۹/۰
	Zan	۲۱/۹	۲۲/۶	۱۱۳	۷۹/۹	۰/۵۲۰	۰/۴۴۲	۰/۴۴۵	۰/۵۱۶	۵۹/۱	۲۶/۰	۸۵/۵	۹۱/۴
تنش کم‌آبی	Williams	۴۷/۹	۵۶/۴	۱۰۰	۷۸/۹	۰/۲۷۷	۰/۱۲۵	۰/۴۹۹	۰/۳۹۳	۱۵۶	۸۸/۲	۵۹/۳	۴۶/۸
	L17	۳۲/۴	۸۳/۱	۹۱/۶	۸۲/۱	۰/۱۵۳	۰/۳۲۲	۰/۴۰۷	۰/۳۲۶	۱۵۴	۹۲/۹	۳۹/۸	۴۶/۵
	M9	۳۸/۸	۳۲/۱	۸۲/۱	۸۲/۹	۰/۳۷۵	۰/۳۹۶	۰/۴۹۹	۰/۵۱۸	۱۵۳	۱۰۹	۵۳/۵	۳۰/۷
	M7	۷۶/۹	۲۱/۳	۱۰۳	۸۳/۶	۰/۴۱۹	۰/۱۵۵	۰/۵۵۹	۰/۴۴۴	۱۴۷	۱۲۶	۶۰/۰	۶۳/۸
	Zan	۵۱/۲	۶۸/۸	۹۲/۶	۶۰/۹	۰/۲۴۶	۰/۱۵۵	۰/۳۵۱	۰/۴۰۴	۱۵۷	۱۰۷	۵۱/۳	۵۵/۲
LSD	۶/۹۱	۲/۳۳	۳/۳۱	۱۰/۹	۰/۰۵۵	۰/۰۷۳	۰/۰۴۲	۰/۰۹۷	۱۲/۱	۶/۲۷	۱۰/۹۴	۶/۱۱	
درصد تغییر غلظت نسبت به شرایط شاهد		+۹۹	+۱۷۰	-۱۴	-۱۳	-۴۹	-۶۸	-۱۶	-۲۲	+۱۵۹	+۲۸۴	-۳۷	-۴۲*

- در هر ستون میانگین‌های دارای اختلاف بیش‌تر از مقدار عدد LSD در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌دار با هم دارند.
* علامت مثبت و منفی به ترتیب نشان‌دهنده مقدار درصد افزایش و یا کاهش صفت مذکور در شرایط تنش کم‌آبی نسبت به شرایط کنترل یا شاهد است.

کارایی کوانتومی فتوسیستم II

با توجه به نتایج مقایسه میانگین‌ها در جدول ۲، در مرحله رشد رویشی و زایشی و در شرایط کنترل رطوبتی، بیش‌ترین کارایی کوانتومی فتوسیستم II به ترتیب مربوط به رقم‌های L17 و M7 بود. اعمال تنش کم‌آبی موجب کاهش معنی‌دار این صفت در هر دو مرحله رشدی و در سایر رقم‌های مورد بررسی شد. یکی از بارزترین پاسخ‌های گیاهان به تنش‌های محیطی، کم شدن سرعت فتوسنتز ناشی از اختلال در فعالیت فتوسیستم II می‌باشد (Meng et al., 2016). در چنین شرایطی به دنبال کاهش فتوسنتز و ذخیره فرآورده‌های انتقال الکترون یعنی ATP و NADPH در واکنش‌های وابسته به نور در فتوسنتز، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II کاهش و فلورسانس کلروفیل افزایش پیدا می‌کند (Maxwell and Johnson, 2000). در مرحله شد رویشی (چهار برگی) و در شرایط تنش کم‌آبی نسبت به شرایط کنترل، بیش‌ترین درصد کاهش کارایی کوانتومی فتوسیستم II مربوط به رقم L17 با ۸۰/۴ درصد کاهش و کم‌ترین درصد کاهش این صفت مربوط به ارقام M9 و M7 به ترتیب با ۱۱/۲ درصد و ۱۲/۸ درصد بود (جدول ۲). به عبارت دیگر رقم L17 زمانی که تحت تنش کم‌آبی قرار گرفت نسبت به بقیه ارقام بیش‌ترین فلورسانس کلروفیل را داشت که نشان‌دهنده بیش‌ترین کاهش کارایی

کوانتومی فتوسیستم II و خسارت بیش تر به مراکز واکنش فتوسیستم II آن در برگ‌ها می‌باشد. هم‌چنین در مرحله رشد زایشی (مرحله گل‌دهی) ارقام M9 و Zan به ترتیب با ۳۶/۴ درصد و ۲۶/۸ درصد کاهش در کارایی کوانتومی فتوسیستم II، بیش ترین اثرپذیری نسبت به تنش کم‌آبی را داشتند و خسارت بیش تری به مراکز واکنش فتوسیستم II آن‌ها وارد شد و در مقابل در همین مرحله از تنش ارقام Williams و M7 با ۱۱/۴ درصد کاهش در کارایی کوانتومی فتوسیستم II، کم‌ترین اثرپذیری را نسبت به تنش کم‌آبی نشان دادند و کم‌ترین فلورسانس کلروفیل را در بین ارقام بررسی شده داشتند. تغییرات فلورسانس کلروفیل برگ، حاکی از آن است که تعداد مراکز فتوشیمیایی، قابلیت فتوسیستم II، ظرفیت کوئینون‌آ، میزان و فعالیت آنزیم روپیسکو در گیاهان تحت تنش تغییر کرده است. بنابراین می‌توان گفت این‌گونه تنش‌ها اثر خود را بر روی فرآیندهای نوری فتوسنتز خواهند گذاشت. از صفت کارایی کوانتومی فتوسیستم II به‌طور گسترده‌ای برای نشان دادن اختلال ایجاد شده ناشی از تنش در مراکز فتوشیمیایی استفاده می‌شود، چرا که کاهش کارایی کوانتومی فتوسیستم II می‌تواند نتیجه فرآیندهای کاهشی و خسارات نوری به مراکز واکنش فتوسیستم II باشد که هر دو باعث کاهش حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II می‌شوند (Baker and Rosenqvist, 2004).

شاخص زنده‌مانی برگ‌ها

در شرایط کنترل رطوبتی و در هر دو مرحله رشد رویشی و زایشی رقم M9 بیش‌ترین و رقم Williams کم‌ترین شاخص زنده‌مانی برگ‌ها را دارا بودند (جدول ۲). اعمال تنش کم‌آبی به ترتیب موجب کاهش ۶۸ و ۴۹ درصدی این صفت نسبت به تیمار کنترل رطوبتی شد. بنابراین به‌طور کلی با اعمال تنش کم‌آبی، شاخص زنده‌مانی در سایر ارقام مورد مطالعه کاهش یافت. در این شرایط ارقام Williams و L17 به ترتیب با ۱۱/۴۲ و ۱۱/۴۴ درصد کاهش، کم‌ترین تغییرات شاخص زنده‌مانی برگ‌ها در بین ارقام مورد آزمایش را داشتند (جدول ۴) (Souza et al., 2003). با آزمایشی که بر گیاه لوبیا چشم بلبلی انجام دادند گزارش کردند که تنش کم‌آبی میزان شاخص زنده‌مانی را به‌طور معنی‌داری کاهش نداد. برعکس کاهش شاخص زنده‌مانی در اثر اعمال تنش کم‌آبی توسط محققین دیگر در گیاهان مختلف گزارش شده است (Efeoglu et al., 2009). در تیمار کنترل رطوبتی، در مرحله رشد رویشی رقم M9 و در مرحله رشد زایشی رقم Zan بیش‌ترین مقدار پروتئین‌های محلول برگ را دارا بودند (جدول ۲). تنش کم‌آبی موجب کاهش معنی‌دار محتوی پروتئین‌های محلول برگ ارقام مورد بررسی شد. در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی ارقام Zan و M9 کم‌ترین محتوی پروتئین‌های محلول برگ را داشتند.

پروتئین‌های محلول برگ

در مقایسه شرایط تنش کم‌آبی نسبت به کنترل رطوبتی، ارقام Williams و M7 به ترتیب با ۳/۶۲ و ۹/۲۲ درصد کاهش در محتوی پروتئین‌های محلول برگ کم‌ترین اثرپذیری را در برابر تنش کم‌آبی داشتند (جدول ۲). در مقابل ارقام Zan و M9 به ترتیب با ۲۵/۹۰ درصد و ۲۲/۷۵ درصد کاهش، بیش‌ترین اثرپذیری را نسبت به تنش کم‌آبی از خود نشان دادند. بر اساس اظهار نظر Lobato و همکاران (۲۰۰۹)، به‌طور معمول کمبود آب باعث به وجود آمدن تغییراتی در فعالیت آنزیم‌ها و متابولیسم نیتروژن می‌شود، در این شرایط مقدار پروتئین‌ها از لحاظ کمی کاهش می‌یابد و در این حالت موجب تجمع بیش‌تر اسیدهای آمینه، گلیسین بتائین و پرولین می‌شود. کاهش محتوی پروتئین‌های محلول برگ در این شرایط بر اساس نظر رودریگوئز و همکاران (۲۰۰۹) می‌تواند به دو علت باشد. اولین علت می‌تواند کاهش سرعت متابولیسم نیتروژن در گیاه و در نتیجه کاهش بیوسنتز پروتئین‌های محلول باشد و دومین علت نیز افزایش سرعت فعالیت پروتئازها با افزایش شدت تنش کم‌آبی و تجزیه پروتئین‌های محلول می‌باشد. کاهش سرعت متابولیسم نیتروژن و افزایش سرعت فعالیت پروتئازها در این شرایط با حساسیت به تنش کم‌آبی همبستگی دارد. بنابراین احتمالاً ارقام Williams و M7 با کم‌ترین کاهش غلظت پروتئین‌های محلول برگ نسبت به ارقام Zan و M9 با بیش‌ترین کاهش غلظت پروتئین‌های محلول برگ در جدول ۲، ممکن است به شرایط تحمل تنش کم‌آبی متحمل‌تر باشند.

پرولین

تنش کم‌آبی موجب افزایش غلظت پرولین برگ ارقام سویا در زمان رشد رویشی و زایشی به ترتیب به میزان ۱۷۰ و ۹۹ درصد شد (جدول ۲). بیش‌ترین و کم‌ترین محتوی پرولین برگ‌ها در رقم L17 در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و تیمار شاهد در مرحله رشد رویشی دیده شد. بر اساس نتایج در جدول ۲، در شرایط تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی رقم L17 با ۸۰/۵ درصد و رقم M7 با ۸/۲۶ درصد افزایش در غلظت پرولین برگ، به ترتیب بیش‌ترین و کم‌ترین مقدار تغییر را به خود اختصاص دادند. با توجه به افت شدید عملکرد دانه رقم L17 و حداقل افت عملکرد رقم M7 در شرایط تنش کم‌آبی و از طرف دیگر افزایش چشمگیر غلظت پرولین در شرایط تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی در جدول ۲، افزایش غلظت پرولین در این تحقیق در مرحله رشد رویشی شاید با حساسیت به تنش کم‌آبی همبستگی دارد. در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله زایشی، رقم Zan با ۵۷/۳ درصد بیش‌ترین و رقم L17 با ۳۷/۰۳ درصد، کم‌ترین افزایش غلظت پرولین برگ را دارا بودند. همان‌طور که نتایج این تحقیق نیز نشان دادند، کاهش مقدار پروتئین‌های محلول برگ با افزایش غلظت پرولین برگ همراه بود که با گزارش‌های ارائه شده در گیاه سویا (Shawquat *et al.*, 2015) و بادام زمینی (Ranganayakulu *et al.*, 2015) مطابقت دارد. در همین ارتباط Sivakomar (۲۰۱۶)

گزارش دادند که، سنتز پروتئین توسط اعمال تنش خشکی جلوگیری می‌شود. ولی برعکس هیدرولیز پروتئین‌ها تسریع شد. یکی از موادی که از این هیدرولیز به‌وجود می‌آید پرولین می‌باشد (Sivakomar *et al.*, 2017). پرولین اسیدآمینهای است که افزایش غلظت آن فراوان‌ترین و عمومی‌ترین پاسخی است که به محض ایجاد تنش ایجاد می‌شود. سطوح بالای پرولین سبب می‌شود تا گیاه پتانسیل آبی خود را جهت جذب بیش‌تر آب و مواد غذایی پایین نگه دارد (Valliyodan and Nguyen, 2006).

قندهای محلول برگ

مقایسه میانگین برهمکنش تنش کم‌آبی و رقم بر غلظت قندهای محلول برگ در جدول ۳ نشان داد که اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی به‌ترتیب ۹۱ و ۶۸ درصد غلظت قندهای محلول برگ‌ها را نسبت به شرایط شاهد افزایش داد. در شرایط اعمال تنش خشکی در مرحله رشد رویشی، به‌ترتیب رقم‌های L17 و Zan بیش‌ترین و کم‌ترین غلظت قندهای محلول برگ را دارا بودند. در مرحله رشد زایشی، رقم M9 در شرایط تنش خشکی و شاهد به‌ترتیب بیش‌ترین و کم‌ترین مقدار غلظت قندهای محلول برگ را داشت. به‌طور کلی در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی غلظت قندهای محلول برگ همه ارقام افزایش معنی‌دار داشت، اما این مقدار افزایش در شرایط تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی در رقم L17 با ۶۴/۷ درصد و رقم M7 با ۱۹/۲ درصد به‌ترتیب بیش‌ترین و کم‌ترین درصد افزایش بود. با توجه به افت شدید عملکرد رقم L17 و حداقل افت عملکرد رقم M7 در شرایط تنش خشکی و از طرف دیگر افزایش ۹۱ و ۶۸ درصدی غلظت پرولین در شرایط تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی (جدول ۲). تجمع قندها در اثر تنش خشکی در برگ‌ها (Souza *et al.*, 2003) نتیجه‌ی برخی از اختلالات متابولیکی در برگ است که این عکس‌العمل نقش مهمی در ممانعت از فتوسنتز در طول دوره تنش دارد (Campus *et al.*, 1999). افزایش میزان قندهای محلول برگ‌ها را این‌گونه می‌توان تفسیر کرد که در شرایط تنش کم‌آبی رشد گیاه و فتوسنتز هر دو تحت اثر قرار می‌گیرند، ولی در این بین کاهش رشد گیاه محسوس‌تر می‌باشد. در نتیجه میزان قندهای تولیدی بیش‌تر از حالت طبیعی می‌باشد. قندهای محلول با افزایش فشار اسمزی داخل گیاه با فشار اسمزی محیط بیرون مقابله کرده و توانایی گیاه را در جذب آب افزایش می‌دهند. گیاه از این طرق قدرت تحمل تنش خشکی به‌دست می‌آورد (Trouverie *et al.*, 2003).

گیرنده‌های نوری

بر اساس نتایج جدول مقایسه میانگین‌ها در مرحله رشد رویشی و زایشی در شرایط کنترل رطوبتی، بیش‌ترین و کم‌ترین غلظت کلروفیل a و b به‌ترتیب در رقم‌های L17 و M9 دیده شد (جدول ۳). اعمال تنش کم‌آبی به جز رقم M9 در هر دو مرحله رشدی به‌طور معنی‌داری این صفات را در دیگر رقم‌ها کاهش داد. غلظت کلروفیل a و b رقم M9 بر خلاف

انتظار در شرایط تنش کم‌آبی افزایش پیدا کرد. بین سایر رقم‌های مورد بررسی، رقم M7 در شرایط وقوع تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی کم‌ترین کاهش غلظت این گیرنده‌ها را نشان داد. Ashraf و همکاران (۱۹۹۴) کاهش غلظت کلروفیل را در شرایط وقوع تنش کم‌آبی به افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز نسبت داده‌اند. همچنین بنا به گزارش Niakan و Ghorbanali (۲۰۰۵) تنش کم‌آبی در طول دوره رشد سویا سبب کاهش معنی‌دار کلروفیل a و b موافق با یافته‌های این بررسی شد. برخلاف کلروفیل a و b، اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی موجب افزایش معنی‌دار محتوای کارتنوئیدهای برگ ارقام مورد بررسی شد. بیش‌ترین غلظت کارتنوئیدها در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی مربوط به رقم M9 بود. همچنین کم‌ترین میزان آن برای رقم L17 در شرایط کنترل رطوبتی به‌دست آمد (جدول ۳). بررسی‌ها نشان داده‌اند که با بروز تنش‌های محیطی از جمله تنش کم‌آبی، سنتز کارتنوئیدها در برگ به علت نقش آن‌ها در حفاظت سیستم فتوسنتزی گیاه در مقابل رادیکال‌های آزاد افزایش می‌یابد، اما با گذشت زمان و با وقوع تطابق گیاه با شرایط تنش، میزان آن کاهش پیدا می‌کند (Groppa and Benavides, 2008).

جدول ۳: اثر متقابل تنش کم‌آبی (در دو مرحله رویشی و زایشی) و رقم بر غلظت گیرنده‌های نوری و حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II ارقام مختلف سویا

سطوح تنش کم‌آبی	رقم	قندهای محلول (mg g ⁻¹ fw)		کارتنوئیدها (mg g ⁻¹ fw)		کلروفیل b (mg g ⁻¹ fw)		کلروفیل a (mg g ⁻¹ fw)	
		رویشی	زایشی	رویشی	زایشی	رویشی	زایشی	رویشی	زایشی
شاهد (بدون تنش)	Williams	۶۹	۹۹	۰/۵۰۰	۰/۶۴۵	۳/۱۰	۴/۲۴	۵/۰۱	۵/۸۰
	L17	۶۹	۱۲۵	۰/۳۳۸	۰/۳۸۴	۳/۴۰	۵/۲۶	۵/۲۶	۶/۵۰
	M9	۷۵	۶۵	۰/۴۱۰	۰/۴۸۷	۱/۴۸	۱/۷۵	۲/۳۸	۲/۹۵
	M7	۱۴۰	۸۵	۰/۵۴۹	۰/۶۳۸	۲/۴۲	۴/۰۱	۳/۶۹	۴/۶۵
	Zan	۵۵	۸۱	۰/۶۰۸	۰/۷۰۸	۳/۲۴	۴/۴۷	۴/۴۲	۵/۸۶
تنش کم‌آبی	Williams	۱۴۳	۱۲۴	۰/۷۵۶	۰/۸۹۴	۱/۷۵	۳/۲۲	۳/۹۷	۴/۷۷
	L17	۱۹۷	۱۴۶	۰/۶۴۹	۰/۶۸۶	۱/۵۷	۲/۷۶	۴/۰۴	۴/۶۰
	M9	۱۲۳	۲۵۰	۰/۸۴۳	۰/۹۷۷	۳/۰۳	۳/۵۰	۴/۴۶	۴/۶۱
	M7	۱۷۳	۱۳۳	۰/۴۱۱	۰/۵۵۴	۲/۲۶	۳/۵۶	۳/۴۹	۴/۵۰
	Zan	۱۴۷	۱۱۲	۰/۷۰۴	۰/۷۹۴	۱/۵۶	۳/۲۳	۲/۶۸	۴/۳۱
LSD	۲/۵۲	۱۲/۸	۰/۱۰۱	۰/۰۴۴	۰/۳۷۷	۰/۳۵۶	۰/۹۱۱	۰/۴۱۷	

در هر ستون میانگین‌های دارای اختلاف بیش‌تر از مقدار عدد LSD در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌دار با هم دارند.

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

وقوع تنش کم‌آبی در هر دو مرحله رشدی به جز در مورد رقم Zan، موجب افزایش معنی‌دار سرعت فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در دیگر ارقام شد (جدول ۴). ارقام M7 و Williams به‌ترتیب با ۲۰/۲۶ درصد و ۱۷/۳۳ درصد افزایش سرعت فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی نسبت به شرایط کنترل و همچنین همین ارقام با ۳۸/۹۱ درصد و ۲۴/۶۴ درصد افزایش سرعت فعالیت در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد زایشی نسبت به شرایط کنترل، بیش‌ترین اثرپذیری را در مواجهه با تنش کم‌آبی در هر دو مرحله رشدی داشتند. کم‌ترین

اثرپذیری سرعت فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در شرایط اعمال تیمار تنش کم آبی در هر دو مرحله رشدی نسبت به شرایط کنترل مربوط به ارقام M9 و L17 بود. افزایش سرعت فعالیت این آنزیم در پاسخ به تنش خشکی در گیاهانی مانند سویا (Ghorbanali and Niakan, 2005)، چغندر قند (Porcel *et al.*, 2003) و گندم (پورابتهاج و همکاران، ۱۳۹۱) نیز گزارش شده است. اعمال تنش کم آبی در هر دو مرحله رویشی و زایشی به طور یکسان بر سرعت فعالیت آنزیم کاتالاز ارقام مورد مطالعه اثر نداشت (جدول ۴). بیشترین و کمترین میزان سرعت فعالیت آنزیم کاتالاز به ترتیب در رقم - های M7 در تیمار تنش کم آبی در مرحله زایشی و Zan در تیمار کنترل رطوبتی در مرحله رشد رویشی بود. ارقام M7 و Williams در مجموع هر دو تیمار اعمال تنش کم آبی در مراحل رشد رویشی و زایشی به ترتیب با ۱۴/۲ درصد و ۱۰/۵ درصد افزایش در فعالیت آنزیم کاتالاز (در بوته‌های تنش دیده نسبت به بوته‌های آبیاری مطلوب)، بیشترین تغییر را در سرعت فعالیت آنزیم کاتالاز داشتند. کمترین درصد تغییر در سرعت فعالیت این آنزیم بوته‌های تنش دیده در مرحله زایشی نسبت به آبیاری کامل در رقم L17 با ۰/۹۲ درصد افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز مشاهده شد. گزارش‌ها در مورد اثر تنش - های مختلف بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز متفاوت است. افزایش، کاهش و یا عدم تغییر در سرعت فعالیت آنزیم کاتالاز در شرایط وقوع تنش کم آبی در گزارش‌های مختلف ارائه شده است (Liu and Huang, 2000; Sairam and Srivastava, 2001; Habibi *et al.*, 2013; Guo *et al.*, 2005). با اعمال تنش کم آبی در هر دو مرحله رشد رویشی و زایشی، سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز در سایر ارقام مورد مطالعه به طور معنی دار افزایش پیدا نمود (جدول ۴).

جدول ۴: اثر متقابل تنش کم آبی (در دو مرحله رویشی و زایشی) و رقم بر سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی - اکسیدان برگ ارقام مختلف سویا

پراکسیداز (micromole H ₂ O ₂ decomposed min ⁻¹ proteins/mg)		کاتالاز (micromole H ₂ O ₂ decomposed min ⁻¹ mg proteins)		سوپراکسید دیسموتاز (micromole H ₂ O ₂ formation min ⁻¹ mg proteins)		رقم	سطوح تنش کم - آبی
رویشی	زایشی	رویشی	زایشی	رویشی	زایشی		
۱۸۶	۷۷/۱	۱۰۳	۱۰۲	۱/۴۳	۰/۹۵۴	Williams	
۱۳۲	۸۰/۲	۸۸/۲	۹۶/۹	۰/۹۹۸	۱/۲۳	L17	شاهد
۱۱۲	۸۳/۱	۹۶/۹	۹۷/۲	۱/۳۶	۱/۶۱	M9	(بدون تنش)
۱۴۸	۸۱/۴	۹۸/۸	۱۰۱	۱/۱۳	۰/۹۴۸	M7	
۱۲۰	۶۰/۰	۸۰/۴	۹۴/۹	۱/۵۳	۱/۲۸	Zan	
۲۰۵	۱۳۸	۱۱۲	۱۱۷	۱/۷۳	۱/۲۷	Williams	
۱۷۶	۱۰۴	۸۱/۲	۹۶/۱	۱/۰۶	۱/۵۳	L17	تنش کم - آبی
۱۹۸	۱۰۸	۹۵/۹	۹۶/۲	۱/۴۲	۱/۶۶	M9	
۱۷۶	۱۲۴	۱۱۳	۱۲۰	۱/۴۲	۱/۵۵	M7	
۴۲۲	۱۳۲	۸۱/۹	۹۶/۴	۱/۳۷	۱/۲۰	Zan	
۰/۰۴۹	۰/۰۱۳	۳/۸۲	۷/۷۳	۰/۰۳۵	۰/۰۷۵	LSD	

در هر ستون میانگین‌های دارای اختلاف بیش تر از مقدار عدد LSD در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی دار با هم دارند.

در مرحله رشد رویشی، بیش‌ترین و کم‌ترین سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز به ترتیب مربوط به رقم‌های Zan در شرایط تنش کم‌آبی و M9 در شرایط عدم تنش بود که تفاوت معنی‌داری با ارقام دیگر داشتند. در مرحله رشد زایشی نتایج متفاوتی حاصل شد و بیش‌ترین و کم‌ترین سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز مربوط به رقم Williams بود. در تیمار تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و زایشی رقم‌های Zan و Williams به ترتیب با ۲۵۱ و ۷۹ درصد افزایش در سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز بیش‌ترین اثرپذیری را نسبت به تنش کم‌آبی در بین ارقام مورد مطالعه نشان دادند. تفاوت موجود بین ارقام از نظر میزان افزایش سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز در شرایط تنش در مقایسه با شرایط شاهد (آبیاری مطلوب)، نمایانگر تفاوت ارقام مورد بررسی از لحاظ توانایی آن‌ها جهت مقابله با صدمات اکسیداتیو است. اگرچه بر اساس نتایج جدول ۴، سرعت فعالیت هر سه آنزیم آنتی‌اکسیدان افزایش یافت، اما افزایش سرعت فعالیت آنزیم کاتالاز به‌طور معنی‌داری از دو آنزیم دیگر بیش‌تر بود (۶/۶۸ و ۳/۵۸ درصد افزایش به ترتیب در مرحله رشد رویشی و زایشی). هم‌چنین سرعت فعالیت این آنزیم در مقایسه با دو آنزیم دیگر در مرحله رشد رویشی بیش‌تر از مرحله رشد زایشی بود. با توجه به اعداد ارائه شده در جدول ۵ و با توجه به نقش هر دو آنزیم کاتالاز و پراکسیداز در حذف رادیکال‌های سمی H_2O_2 و تبدیل آن به آب، در شرایط تنش کم‌آبی نقش آنزیم پراکسیداز در حذف این رادیکال سمی و خطرناک به‌طور معنی‌داری از آنزیم کاتالاز بیش‌تر بود. در همین ارتباط امینی و همکاران (۱۳۸۷) اظهار داشتند که آنزیم پراکسیداز می‌تواند به‌عنوان مهم‌ترین آنزیم جهت افزایش تحمل جو در مقابله با تنش اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی فعالیت نماید. Yoshimura و همکاران (۲۰۰۰) در آزمایش‌های خود بیش‌تر بر جنبه افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز تحت اثر تنش خشکی تاکید داشته‌اند که با نتایج حاصل از این آزمایش مطابقت دارد.

عملکرد دانه

نتایج مقایسه میانگین برهمکنش تنش خشکی در رقم نشان داد که، در شرایط کنترل رطوبتی تفاوت معنی‌داری بین ارقام از نظر عملکرد دانه نبود (جدول ۵). اعمال تیمار تنش کم‌آبی در هر دو سطح در مرحله رشد رویشی و زایشی موجب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه ارقام مورد بررسی به غیر از رقم M7 شد. در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مراحل رشد رویشی و زایشی عملکرد دانه رقم M7 از دیگر ارقام بیش‌تر بود. در شرایط تنش کم‌آبی، ارقام L17 و Williams در مرحله رشد رویشی و در مرحله رشد زایشی کم‌ترین عملکرد دانه را دارا بودند. بیش‌ترین افت عملکرد دانه ارقام مورد بررسی در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در هر دو مرحله رشد رویشی و زایشی به ترتیب با ۵۷ و ۵۱ درصد مربوط به رقم Williams و کم‌ترین افت عملکرد دانه در هر دو سطح تنش کم‌آبی (عدم کاهش) مربوط به رقم M7 بود (جدول ۵). کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در گیاه سویا در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مراحل مختلف فنولوژیک توسط ملکی و

همکاران (۱۳۹۱) نیز گزارش شده است. کاهش عملکرد دانه در این شرایط ممکن است، مرتبط با کاهش پتانسیل شکل-گیری گل‌ها و غلاف‌ها (وقوع تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی) و ریزش گل‌ها و غلاف‌ها و کاهش تولید مواد فتوسنتزی جهت پرشدن دانه (وقوع تنش کم‌آبی در مرحله رشد زایشی) باشد.

جدول ۵: مقایسه میانگین برهمکنش تیمارهای تنش کم‌آبی و رقم‌های مختلف سویا بر عملکرد دانه

رقم	درصد تغییرات در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد زایشی نسبت به شرایط کنترل (%)		درصد تغییرات در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی نسبت به شرایط کنترل (%)		عدم تنش (g plant ⁻¹)
	درصد تغییرات در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد زایشی نسبت به شرایط کنترل (%)	درصد تغییرات در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی نسبت به شرایط کنترل (%)	درصد تغییرات در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد زایشی نسبت به شرایط کنترل (%)	درصد تغییرات در شرایط اعمال تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی نسبت به شرایط کنترل (%)	
Williams	-۵۱	-۵۷*	۱/۹۵	۱/۷۱	۴/۰۳
L17	-۴۹	-۵۵	۱/۸۷	۱/۶۳	۳/۶۸
M9	-۳۸	-۳۴	۲/۶۹	۲/۸۷	۴/۳۹
M7	+۰/۲	+۰/۴	۴/۶۱	۴/۶۱	۴/۵۹
Zan	-۴۰	-۱۵	۲/۵۸	۳/۶۵	۴/۳۲
LSD	-	-	-	۱/۶۳	-

- در هر ستون میانگین‌های دارای اختلاف بیش‌تر از مقدار عدد LSD در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌دار یا هم دارند.
* علامت مثبت و منفی به ترتیب نشان‌دهنده مقدار درصد افزایش و یا کاهش صفت مذکور در شرایط تنش کم‌آبی نسبت به شرایط کنترل یا شاهد است.

نتیجه‌گیری

بر اساس نتایج به‌دست آمده نحوه واکنش ارقام سویا مورد مطالعه به وقوع تنش کم‌آبی در مراحل مختلف رشد رویشی و زایشی یکسان نبود. بر این اساس ارقام Williams و L17 بیش‌ترین حساسیت را به تنش کم‌آبی در مرحله رشد رویشی و ارقام Zan و M9 بیش‌ترین حساسیت را به تنش کم‌آبی در مرحله رشد زایشی داشتند. این ارقام بر اساس نتایج به‌دست آمده بیش‌ترین افزایش غلظت پرولین و قندهای محلول و بیش‌ترین کاهش مقدار نسبی آب برگ را دارا بودند. وقوع تنش کم‌آبی در هر دو مرحله اعمال تنش خشکی (رویشی و زایشی) اثر معنی‌داری بر عملکرد دانه رقم M7 نداشت. هم‌چنین غلظت قندهای محلول و پرولین و محتوی نسبی آب برگ این رقم کم‌تر از سایر ارقام مورد بررسی، تحت اثر وقوع تنش کم‌آبی در هر دو مرحله رشد رویشی و زایشی قرار گرفت. بنابراین رقم M7 در بین ارقام مورد بررسی با توجه به بالاتر بودن عملکرد دانه در شرایط عدم تنش کم‌آبی و هم‌چنین عدم افت عملکرد در سطوح مورد بررسی تنش کم‌آبی، احتمالاً جهت کشت در شرایط مشابه همواره از مزیت بالاتری برخوردار است. با توجه به یکسان نبودن واکنش ارقام مورد بررسی نسبت به وقوع تنش کم‌آبی در مراحل مختلف رشدی، بررسی سازوکار این نوع واکنش از اهمیت فوق‌العاده‌ای برخوردار است. هم‌چنین در بین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مورد بررسی آنزیم پراکسیداز بیش‌ترین سرعت فعالیت و بیش‌ترین افزایش سرعت فعالیت را در مواجهه با تنش کم‌آبی داشت و با توجه به نتایج، بیش‌ترین نقش را در محافظت گیاه در شرایط تنش کم‌آبی داشت.

منابع

- امینی، ز.، حداد، ر. و مرادی، ف. ۱۳۸۷. بررسی اثر تنش کم آبی بر نحوه فعالیت آنزیم‌های ضد اکسنده در مراحل رشد زایشی گیاه جو (*Hordeum vulgare* L.). جلد ۱۲، شماره ۴۶، ص. ۱۰-۱.
- ملکی، آ.، نادری، آ.، سیادت، آ.، طهماسبی، آ.، فاضل، س. ح. ۱۳۹۱. اثر تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژیکی بر عملکرد و اجزاء عملکرد سویا. مجله پژوهش در علوم کشاورزی. جلد ۱۵، شماره ۴، ص ۷۱-۸۲.
- منصوری فر، س.، مدرس ثانوی، س. آ. م. و محمدی، ک. ۱۳۸۲. اثر تنش کم آبی و نیتروژن بر فلورسانس ارقام مختلف ذرت. هشتمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات، گیلان، ایران.
- پورابتهاج، م.، حبیبی، د.، پاکنژاد، د.، فاضلی، ف. و داوودی فرد، م. ۱۳۹۱. بررسی تاثیر باکتری‌های محرک رشد و محلول پاشی اسید سالیسیلیک و اسیدهای آمینه بر فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در شرایط تنش خشکی در جو (*Hordeum vulgare* L.). مجله زراعت و اصلاح نباتات، جلد ۸، شماره ۲، ص ۱۶۰-۱۴۷.
- Adeboye, O. B., Schultz, B., Adekalu, K. O. and Prasad, K. 2016.** Impact of water stress on radiation interception and radiation use efficiency of soybeans (*Glycine max* L. Merr.) in Nigeria. *Brazilian Journal of Science and Technology* 3:15-36.
- Ashraf, M. Y., Azmi, A. R., Khan, A. H. and Ala, S. A. 1994.** Effect of water stress and total phenols, peroxiase activity and chlorophyll content in wheat. *Acta Physiologia Plantarum*, 16: 185-191.
- Baker, N. R. and Rosenqvist, E. 2004.** Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 55: 1607-1621.
- Barr, H. D. and Weatherley, P. E. 1962 .** Are-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Science*, 15:413-428.
- Bates, L. S., Waldern, R.P. and I. Teave, D. 1973.** Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil* 39: 205-107.
- Beauchamp, C. and Fridovich, I. 1971.** Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, 44(1): 276-287.
- Blum, A., Mayer, J. and Gozlan, G. 1982.** Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. *Field Crops Research*, 5:137-146.
- Bradford, M. M. 1976.** A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principles of protein dye binding. *Annals of Biochemistry*, 72: 248-254.

Campos, P. S., Ramalho, J. C., Lauriano, J., Silva, M. J. and do Céu Matos, M. 1999. Effects of drought on photosynthetic performance and water relations of four vigna genotypes. *Photosynthetica*, 36:79-87.

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

Desclaux, D., Huynh, T. T. and Roumet, P. 2000. Identification of soybean plant characteristics that indicate the timing of drought stress. *Crop Science*, 40: 716-722.

Efeoglu, B., Ekmeckci, Y. and Cicek, N. 2009. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany*, 75: 34-42.

Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G. and Sharkey, T. D. 2004. Diffusive and metabolic limitation to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biology*. 6: 269-279.

Food and Agriculture Organization. 2016. Statistics: FAOSTAT agriculture. From <http://fao.org/crop/statistics>.

Frederick, J. R., Camp, C. R. and Bauer, P. J. 2001. Drought-stress effects on branch and main stem seed yield and yield components of determinate soybean. *Crop Science*, 41(3):759-763.

Ghorbanali, M. L. and Niakan, M. 2005. The effect of drought stress on soluble sugar, total protein, proline, phenolic compound, chlorophyll content and nitrate reductase activity in soybean (*Glycine max* L. cv. Gorgan3). *Journal of Science*, 5(1):537-549.

Grieshop, C. M. and Fahey, G. C. 2001. Comparison of quality characteristics of soybeans from Brazil, China, and the United States. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 49:2669-2673.

Groppa, M. and Benavides, M. 2008. Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino Acids*, 34:35-45.

Guo, Z., Tan, H., Zhu, Z., Lu, S. and Zhou, B. 2005. Effects of intermediates on ascorbic acid and oxalate biosynthesis of rice and in relation to its stress resistance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 43:955-962.

Gupta, P. and Sheoran, I. S. 1983. Response of some enzymes of nitrogen metabolism to water stress in two species of Brassica. *Plant Physiology and Biochemistry*, 10: 5-13.

He, J., Du, Y. L., Wang, T., Turner, N. C., Yang, R. P., Jin, Y., Xi, Y., Zhang, C., Cui, T., Fang, X. W. and Li, F. M. 2017. Conserved water use improves the yield performance of soybean (*Glycine max* L. Merr.) Under drought. *Agricultural Water Management*, 179:236-245.

Lichtenthaler, H. K. and Babani, F. 2000. Detection of photosynthetic activity and water stress by imaging the red chlorophyll fluorescence. *Plant Physiology and Biochemistry* 38: 889-89.

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

Lobato, A. K. S., Meirelles, A. C. S., Santos Filho, B. G., Costa, R. C. L., Oliveria Neto, C. F., Cruz, F. J. R., Freitas, J. M. N., Guedes, E. M. S., Barreto, A. G. T., Ferreira, A. S., Monteiro, B. S., Neves, H. K. B. and Lopes, M. J. S. 2008. Consequences of the progressive water deficit and rehydration on nitrate reductase activity and nitrogen compounds in soybean (*Glycine max* cv. Sambaiba L.). *Research Journal of Agronomy*, 23:64-70.

Manavalan, L. P., Guttikonda, S. K., Tran, L. S. P. and Nguyen, H. T. 2009. Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. *Plant Cell Physiology*, 50:1260-1276.

Maxwell, K. and Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence- A practical Guide. *Journal of Experimental Botany*, 51: 659-668.

Meng L. L., Song, J. F., Wen, J., Zhang, J. and Wei, J. H. 2016. Effects of drought stress on fluorescence characteristics of photosystem II in leaves of *Plectranthus scutellarioides*. *Photosynthetica*, 54(3):414-421.

Porcel, R., Barea, J. M. and Ruiz-Lozano, J. M. 2003. Antioxidant activities in mycorrhizal soybean plants under drought stress and their possible relationship to the process of nodule senescence. *New Phytologist*, 157:135-143.

Pour-Aboughadareh A., Ahmadi J., Mehrabi A. A., Etminan A., Moghaddam M. and Siddique K. H. M. 2017. Physiological responses to drought stress in wild relatives of wheat: implications for wheat improvement, *Acta Physiologiae Plantarum*. 39:106-115.

Ranganayakulu, G. S., Sudhakar, C. and Reddy, S. P. 2015. Effect of water stress on proline metabolism and leaf relative water content in two high yielding genotypes of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) with contrasting drought tolerance. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences*, 3(1):97-103.

Sadeghipour, O. and Abbasi, S. 2012. Soybean response to drought and seed inoculation. *World Applied Sciences Journal*, 17(1): 55-60.

Sairam, R. K. and Srivastava, G. C. 2001. Water stress tolerance on wheat *Triticum aestivum* L.: Variation of hydrogen Peroxidase accumulation and antioxidant activity in tolerant a susceptible genotype. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 186:63-70.

Schonfeld, M. A., Johnson, R. C., Carver, B. F. and Mornhinweg, D. W. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science*, 28(3):526-531.

Shawquat, A. K. M., Abdul Karim, M., Abullah, A. M., Shahana, P., Mahfuz, M. B. and Altaf, M. H. 2015. Plant water relations and proline accumulations in soybean under salt and water stress environment. *Journal of Plant Sciences*, 3(5):272-278.

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

Sivakumar, R., Nandhitha, G. K. and Nithila S. 2016. Impact of Drought on Chlorophyll, Soluble Protein, Abscisic Acid, Yield and Quality Characters of Contrasting Genotypes of Tomato (*Solanum lycopersicum*). British Journal of Applied Science and Technology, 25(1):1-10.

Souza, R. P., Machado, E. C., Silva, J. A. B., Lagoa, A. M. M. A. and Silveria, J. A. G. 2003. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic change in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. Environmental and Experimental Botany, 51: 1-13.

Sussulini, A., Jerusa, S., Garcia, A., Mesko, F., Moraes, P., Erico, M., Flores, M., Carlos, B., Perez, A., Marco, A. and Ruda, Z. 2007. Evaluation of soybean seed protein extraction focusing on metalloprotein analysis. Microchimistry Acta, 158: 173-180.

Trouverie, J., Thevenot, C., Rocher, J. P., Sotta, B. and Prioul, J. L. 2003. The role of abscisic acid in the response of a specific vacuolar invertase to water stress in the adult maize leaf. Journal of Experimental Botany, 54(390):2177-2186.

Valliyodan, B. and Nguyen, H. T. 2006. Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. Current Opinion in Plant Biology, 9(2):189-95.

Yoshimura, K., Yabute, Y., Ishikawa, T. and Shigeoka, S. 2000. Expression of spinach ascorbate peroxidase isoenzymes in response to oxidative stresses. Plant Physiology, 123:223-233.

Younis, M. E., Hasaneen, M. N. A., Ahmed, A. R. and El-Bialy, D. M. A. 2008. Plant growth, metabolism and adaptation in relation to stress conditions XXI. Reversal of harmful NaCl effects in lettuce plants by foliar application with urea. Crop Science, 2: 83-95.

Zhang, M., Zhai, Z., Tian, X., Duan, L. and Li, Z. 2008. Brassinolide alleviated the adverse effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.). Plant Growth Regulation, 56:257-264.