علوم گیاهان زراعی ایران
دورهٔ ۴۶، شمارهٔ ۱، بهار ۱۳۹۴ (ص ۱۶۸-۱۵۷)

گزینش برای تحمل به تنش خشکی بر اساس سیستم ریشه‌ای و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در فسکیوی بلند

فاطمه پیرنجم‌الدین[۱]، محمدمهدی مجیدی[۲*]، مهدی قیصری[۳] و زهرا رادان[۴]
۱، ۲، ۳ و ۴. دانشجوی کارشناسی ارشد، دانشیار، استادیار و دانشجوی کارشناسی، دانشگاه صنعتی اصفهان
(تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۳/۹ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۳/۶/۶)

چکیده

این پژوهش با هدف بررسی اثر تنش خشکی متوسط و شدید بر خصوصیات ریشه و برخی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل در گیاه فسکیوی بلند انجام گرفت. ۲۴ ژنوتیپ فسکیوی بلند در سه سطح تنش خشکی (شاهد، تنش خشکی متوسط و شدید) به‌صورت آزمایش فاکتوریل در سه تکرار بررسی شدند. کلونی ژنوتیپ‌ها در گلدان‌هایی با ارتفاع ۶۰ و قطر ۱۶ سانتی‌متر کشت شدند. نتایج نشان داد که اثر تنش خشکی، ژنوتیپ و اثر متقابل آنها برای تمام صفات اندازه‌گیری‌شده، معنی‌دار بود. تحت شرایط تنش خشکی متوسط و شدید، عملکرد علوفهٔ خشک، طول تجمعی و وزن خشک ریشه در مقایسه با حالت شاهد کاهش یافت. تنش خشکی شدید، نسبت ریشه به اندام هوایی را ۲۵ درصد افزایش داد. فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات‌پراکسیداز در تنش خشکی شدید نسبت به حالت شاهد و تنش خشکی متوسط کاهش یافت، درحالی که فعالیت آنزیم پراکسیداز در این سطح تنش افزایش نشان داد. نتایج نشان داد که برخی از ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند تحت شرایط تنش از عملکرد زیاد، و سیستم ریشه‌ای و آنتی‌اکسیدانی مطلوب برخوردارند که بیانگر وجود سازوکارهای تحمل و اجتناب از خشکی در این ژنوتیپ‌ها است و می‌توانند در مطالعات اصلاحی بعدی به‌کار گرفته شوند.

واژه‌های کلیدی: پراکسیداز، طول ریشه، عملکرد علوفهٔ خشک، کاتالاز.

مقدمه

از دیدگاه کشاورزی پایدار، گراس‌های علوفه‌ای ضمن اینکه از هدر رفتن حاصلخیزی خاک توسط عمل فرسایش جلوگیری می‌کنند، در تولید علوفه برای دام و متعاقب آن غذای پروتئینی انسان نیز اهمیت ویژه‌ای دارند (Jafari *et al*., 2003). فسکیوی بلند با نام علمی (*Festuca arundinacea*)، گیاهی چندساله از خانوادهٔ پوآسه (Poaceae) است که بیشتر در نواحی شمال و جنوب آمریکا کشت می‌شود و هر دو تنش گرما و خشکی را نسبت به دیگر گراس‌های علوفه‌ای سردسیر بهتر تحمل می‌کند (Carrow & Duncan, 2003). خشکی از مهم‌ترین تنش‌های محیطی است که آثار مخرب و زیان‌آوری بر مراحل مختلف رشد، ساختار و فعالیت‌های گیاه دارد. تنش خشکی عملکرد و کیفیت محصولات زراعی را نیز به‌شدت تحت تأثیر قرار می‌دهد (Reddy *et al*., 2004).

در این زمان ترکیبی از عوامل فیزیکی و محیطی سبب تنش در داخل گیاه می‌شوند و به کاهش تولید می‌انجامند (Dacosta & Huang, 2006). با این‌حال گیاهان، ارگان‌های خاصی را برای بهره‌برداری از شرایط محیطی در اختیار دارند. ریشهٔ گیاه یکی از مهم‌ترین ارگان‌هایی است که گیاه را به‌طور مستقیم در خاک نگه می‌دارند و جذب آب و مواد را بر عهده دارند (Rylski *et al*., 1979). Troughton & Whittington (1968) تأکید

* تلفن: ۰۹۱۳۳۰۶۱۱۷۲ و ۰۳۱۱۳۹۱۳۸۵۴
E-mail: majidi@cc.iut.ac.ir

Archive of SID
www.SID.ir

کردند که اطلاع در مورد رابطهٔ بین الگوهای ریشه و عملکرد ضروری است. مقیاس تعادل بین این دو بخش گیاه، نسبت ریشه به اندام هوایی است. این نسبت، بسته به نوع گیاه و مرحلهٔ رشد آن، رقم و شرایط رشد متفاوت است. مطالعات نشان می‌دهد که ویژگی‌های مورفولوژیک ریشه و رشد ریشه‌ها می‌تواند در مقاومت به تنش خشکی تأثیر زیادی داشته باشد، زیرا افزایش رشد، طول و نفوذ ریشه، به افزایش جذب آب از اعماق خاک و حفظ فعالیت ریشه منجر می‌شود (Huang & Hongwen, 2000). برخی محققان افزایش سطح ریشه در شرایط تنش خشکی را یکی از ویژگی‌های مهم جذب آب می‌دانند. جذب ممکن است در تمام گسترهٔ ریشه صورت بگیرد، اما به‌صورت فعال‌تر و بهتر در قسمت‌های جوان‌تر و معمولاً عمیق‌تر رخ می‌دهد (Khalid, 2006; Farre & Faci, 2009). مطالعات Bonos *et al*. (2004) نشان داد که انتخاب براساس تولید ریشهٔ عمیق در گیاه فسکیوی بلند می‌تواند در بهبود تحمل به خشکی بسیار مؤثر باشد. همچنین مطالعات نشان داد که همبستگی مثبت و معنی‌داری بین رشد ریشه و تحمل بیشتر به خشکی وجود دارد (Burton *et al*., 1954). گیاه فسکیوی نقره‌ای با داشتن ریشهٔ عمیق و جذب آب از لایه‌های عمیق خاک می‌تواند کاهش فشار آب ناشی از تنش خشکی را بدون کاهش سطح برگ جبران کند، درحالی که گراس‌های چمن خزنده در شرایط تنش خشکی با کاهش سطح برگ و به‌دنبال آن کاهش تبخیر و تعرق می‌تواند مقاوم به خشکی باشد (Zhenhu *et al*., 2001).

تنش اکسیداتیو به‌عنوان نوعی تنش ثانویه در پی تنش خشکی رخ می‌دهد (Chaves & Oliveira, 2004). قرارگیری گیاهان تحت تنش خشکی به بسته شدن روزنه‌ها در گیاه در نتیجهٔ کمبود آب و متعاقب آن کاهش غلظت CO_2 در بافت مزوفیل می‌انجامد که در پی این وضعیت واکنش‌های تاریکی فتوسنتز مختل می‌شود و محصولات واکنش‌های روشنایی، که شامل ATP و NADPH است، مصرف نمی‌شود. در چنین شرایطی به‌دلیل عدم اکسید شدن مولکول NADPH، مصرف $NADP^+$ جهت دریافت الکترون کاهش می‌یابد. بنابراین مولکول اکسیژن در مسیر زنجیرهٔ انتقال الکترون به‌عنوان پذیرندهٔ جانشین الکترون عمل می‌کند و به شکل‌گیری گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) نظیر رادیکال سوپراکسید ($O_2^{\cdot-}$)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2)، رادیکال هیدروکسید ($OH^{\cdot}$)، اکسیژن منفرد ($^1O_2$) و رادیکال الکوکسی منجر می‌شود (Chaudiere, 1999). جایگاه اصلی تولید ROS در سلول‌های گیاهی در هنگام مواجه شدن با تنش‌های غیرزنده اندامک‌هایی با فعالیت متابولیسمی اکسیدکنندگی زیاد یا اندامک‌های دارای جریان قوی الکترون مانند کلروپلاست و میتوکندری است (Mittler, 2002). گیاهان برای مقابله با تنش‌های اکسیداتیو ایجادشده از نظام دفاعی با کارایی زیاد برخوردارند که رادیکال‌های آزادشده را از بین می‌برند یا خنثی می‌کنند و بدین روش به توقف فرایند اکسایش منجر می‌شوند (Srivali *et al*., 2003).

آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی شامل آسکوربات‌پراکسیداز، کاتالاز، پراکسیداز، سوپراکسید دسموتاز و گلوتاتیون ردوکتاز و دیگر مولکول‌های آنتی‌اکسیدانی مانند آلفاتوکوفرول، فلانوئید، کارتنوئید و گلوتاتیون، عاملی اساسی در خنثی کردن فعالیت گونه‌های فعال اکسیژن به‌شمار می‌روند (Polle & Rennenberg, 1993; Alscher *et al*., 2002).

کاتالاز به‌عنوان مهم‌ترین آنزیم آنتی‌اکسیدانی با تجزیهٔ H_2O_2 به آب و اکسیژن به کاهش پراکسید هیدروژن منجر می‌شود (Vejovie *et al*., 2001). آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز قادر است به‌دلیل تمایل زیاد به H_2O_2، پراکسید هیدروژنی را که نمی‌تواند به مصرف کاتالاز برسد خنثی کند (Willekens *et al*., 1995) و آنزیم پراکسیداز علاوه بر کاتالیز کردن هیدروژن پراکسید در گیاه، در سنتز دیوارهٔ سلولی و چوبی شدن آن عامل مهمی به‌شمار می‌رود (Breusegem *et al*., 2002). مقدار آنتی‌اکسیدان‌ها با میزان تحمل به تنش‌ها همبستگی دارد و هرچه فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها بیشتر باشد، خسارت به سلول ناشی از تنش کمتر خواهد بود (Sairam *et al*., 1990). Sairam *et al*. (1997) اظهار کردند که در شرایط تنش خشکی فعالیت آنزیم پراکسیداز نسبت به شاهد در گندم افزایش یافت، به‌طوری که این میزان در ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی بیشتر بود. Maria *et al*. (2002) افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان کاتالاز و پراکسیداز را در برگ‌های یونجه تحت شرایط تنش خشکی شدید گزارش کردند.

Archive of SID

www.SID.ir

مطالعات Ebrahimiyan *et al.* (2012)، نشان داد که تنوع ژنتیکی زیادی از نظر تحمل به تنش خشکی براساس خصوصیات فنوتیپی مزرعه و محاسبهٔ شاخص‌های تحمل و حساسیت به خشکی بر مبنای عملکرد علوفه در بین ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند وجود دارد. لیکن دانش ما در زمینهٔ ارتباط بین تحمل به تنش خشکی ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند و خصوصیات سیستم ریشه‌ای و آنتی‌اکسیدان محدود است. بنابراین این مطالعه با هدف بررسی سیستم ریشه‌ای و آنتی‌اکسیدانی برخی ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند در شرایط عادی و تنش خشکی انجام گرفت تا ضمن آن بتوان در صورت تنوع ژنتیکی بین ژنوتیپ‌ها از نظر سیستم ریشه و آنتی‌اکسیدان، از این صفات در به‌نژادی فسکیوی بلند برای تحمل به خشکی استفاده کرد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در سال زراعی ۱۳۹۱-۱۳۹۲ در مزرعهٔ داخلی دانشگاه صنعتی اصفهان به‌صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در سه تکرار و سه سطح شاهد، تنش خشکی متوسط و شدید انجام گرفت. مواد ژنتیکی مورد استفاده در این تحقیق شامل ۲۴ ژنوتیپ فسکیوی بلند بودند (جدول ۱) که از بین ۷۵ ژنوتیپ فسکیوی بلند براساس ارزیابی سه‌سالهٔ آنها در مزرعه از نظر شاخص‌های تحمل به تنش خشکی گزینش شدند (Ebrahimiyan *et al.*, 2012).

در اسفندماه ژنوتیپ‌ها به‌صورت کلونی تکثیر شدند، به‌طوری که هر بوته به چند قسمت مساوی تقسیم و در گلخانه نشا شد. سپس نشاها در لوله‌هایی از جنس پلی‌اتیلن به ارتفاع ۶۰ سانتی‌متر و قطر ۱۶ سانتی‌متر کشت شدند. به‌منظور زهکشی، انتهای گلدان‌ها با سنگریزه پوشش داده شد و گلدان‌ها با خاک تهیه‌شده (خاک زراعی و ماسه با نسبت ۲:۱) پر شد (جدول ۲). نحوهٔ پر کردن گلدان‌ها به‌صورتی بود که در حین ریختن خاک درون آنها، تراکم خاک در عمق برای همه یکسان باشد. به‌همین دلیل این عملیات به‌صورت مرحله‌ای انجام گرفت به‌طوری که از ایجاد شکستگی در ستون خاک و منافذ در لایه‌های پایینی خاک جلوگیری شود. گلدان‌ها طوری پر شدند که ۱۰ سانتی‌متر بالای گلدان برای نگهداری آب سطحی خالی گذاشته شد. همهٔ گلدان‌ها تا قبل از شروع اعمال تنش خشکی به‌طور یکسان آبیاری شدند و بعد از ۴۵ روز (استقرار) تحت تنش قرار گرفتند.

نحوهٔ اعمال تنش خشکی

برای اعمال تنش خشکی و تخمین مقدار نیاز آبی چمن از داده‌های هواشناسی ایستگاه نجف‌آباد اصفهان و رابطهٔ فائو-پنمن-مانتیث استفاده شد. تبخیر-تعرق گیاه فسکیوی بلند به‌صورت روزانه با استفاده از داده‌های هواشناسی و ضریب گیاهی فسکیوی‌بلند محاسبه شد (Allen *et al.*, 1998).

ET_0 تبخیر-تعرق پتانسیل یا مرجع (براساس داده‌های هواشناسی به‌صورت روزانه)؛ KC ضریب گیاهی فسکیوی بلند؛ و ET_i تبخیر-تعرق فسکیوی بلند است.

$$ET_i=K_c\times ET_0 \qquad (۱)$$

عمق آب آبیاری به‌شرح زیر محاسبه شد:

$$D_{irrg}=(\theta_{FC}-\theta_{PWP}) \times MAD \times Zr \qquad (۲)$$

در معادلهٔ بالا، Z_r عمق توسعهٔ ریشه؛ θ_{FC} درصد رطوبت حجمی خاک در حد ظرفیت زراعی مزرعه؛ θ_{PWP} درصد رطوبت حجمی خاک در حد پژمردگی دائم؛ و MAD متوسط کسری از کل آب در دسترس که می‌تواند از عمق توسعهٔ ریشه تخلیه شود بدون اینکه به گیاه تنشی وارد شود، است. سپس برای تعیین زمان آبیاری از مقدار تبخیر-تعرق گیاه فسکیوی بلند در فاصلهٔ بین دو آبیاری استفاده شد. به‌طوری که زمانی که $\sum ET_i$ برابر با عمق آب آبیاری (D_{irrg}) شد، تمام تیمارها آبیاری شدند و تیمار شاهد به‌اندازهٔ D_{irrg}، تیمار تنش ملایم به‌اندازهٔ ۰/۷۵ D_{irrg} و تیمار تنش شدید به‌اندازهٔ D_{irrg} ۰/۵ آب دریافت کردند. حجم آب آبیاری از طریق حاصل‌ضرب، D_{irrg} (عمق آب آبیاری) برای هر تیمار در سطح گلدان محاسبه شد. با کنترل مقدار آب زهکشی‌شده از ته گلدان تیمارهای شاهد، از اجرای صحیح تیمارها اطمینان حاصل شد (Gheysari *et al.*, 2009).

صفات مورد بررسی در این تحقیق شامل مجموعه‌ای از صفات ریشه‌ای از جمله عمق نفوذ ریشه، طول تجمعی ریشه، سطح ریشه، وزن خشک ریشه، نسبت ریشه به اندام هوایی و برخی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شامل کاتالاز

Archive of SID

www.SID.ir

(Change & Maehly, 1955)، آسکوربات‌پراکسیداز (Nakan & Asada, 1987) و پراکسیداز (Herzog & Fahimi, 1973) و عملکرد علوفهٔ خشک بودند. پس از دو ماه اعمال تنش، برای اندازه‌گیری آنزیم‌ها از بافت برگ به مقدار ۰/۱ گرم استفاده شد. همچنین قسمت هوایی گیاهان برای تعیین عملکرد علوفهٔ خشک برداشت شد. سپس برای اندازه‌گیری ویژگی‌های ریشه، ریشه‌ها از درون لوله‌های پلی‌اتیلن خارج شدند و ابتدا عمق نفوذ ریشهٔ هر گیاه ثبت شد. ریشه‌ها پس از شست‌وشو، به‌وسیلهٔ دستگاه اسکنر Hp Scanjet G3110 اسکن شدند. سپس تصاویر مربوط به ریشه‌های هر یک از تیمارها به نرم‌افزارهای Photoshop و Image J به‌منظور رتوش شدن تصاویر و سپس به نرم‌افزار Gia root برای دریافت صفات طول تجمعی ریشه و سطح ریشه منتقل شدند (Galkovskyi *et al.*, 2012).

پس از اسکن ریشه‌ها، ریشهٔ هر تیمار به‌مدت ۴۸ ساعت درون آون با دمای ۷۵ درجهٔ سانتی‌گراد قرار داده شد و وزن خشک آن با استفاده از ترازو (با دقت ۰/۰۱) اندازه‌گیری شد. به‌همین روش عملکرد علوفهٔ خشک نیز اندازه‌گیری شد. برای تجزیه‌وتحلیل داده‌ها، آزمون نرمال بودن آنها با استفاده از روش کولموگروف اسمیرنوف به‌کمک نرم‌افزار SPSS انجام گرفت. تجزیهٔ واریانس و مقایسهٔ میانگین‌ها به‌روش LSD در سطح احتمال ۵ درصد با استفاده از نرم‌افزار SAS انجام گرفت.

جدول ۱. ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در بررسی تأثیر تنش خشکی در فسکیوی بلند

کد ژنوتیپ	منشا	وضعیت گلدهی	کد ژنوتیپ	منشا	وضعیت گلدهی	کد ژنوتیپ	منشا	وضعیت گلدهی
1E	اصفهان-یزدآباد	زودرس	1M	اصفهان-یزد آباد	میان‌رس	2L	کهگیلویه و بویراحمد-یاسوج	دیررس
2E	کهگیلویه و بویراحمد-یاسوج	زودرس	3M	کهگیلویه و بویراحمد-یاسوج	میان‌رس	3L	کهگیلویه و بویراحمد-یاسوج	دیررس
3E	کهگیلویه و بویراحمد-یاسوج	زودرس	11M	مجارستان	میان‌رس	6L	اصفهان-داران	دیررس
4E	اصفهان-مبارکه	زودرس	17M	اصفهان-بانک ژن فزوه	میان‌رس	7L	اصفهان-داران	دیررس
9E	اصفهان-بانک ژن فزوه	زودرس	19M	سمنان-شاهرود	میان‌رس	12L	مجارستان	دیررس
10E	آمریکا	زودرس	21M	اصفهان-بانک ژن فزوه	میان‌رس	15L	اصفهان-یزدآباد	دیررس
14E	مجارستان	زودرس	23M	لهستان	میان‌رس	20L	اصفهان-بانک ژن فزوه	دیررس
16E	اصفهان-بانک ژن فزوه	زودرس	25M	سمنان-شاهرود	میان‌رس	25L	سمنان-شاهرود	دیررس

جدول ۲. برخی ویژگی‌های فیزیکی ـ شیمیایی خاک

شن (٪)	رس (٪)	بافت	$\theta_{PWP}(g/cm^3)$	$\theta_{FC}(g/cm^3)$	EC(dS/m)	pH	$\rho_b(g/cm^3)$
٪۶۴	٪۱۴	لوم شنی	۰/۲۲	۰/۱۲	۷/۴	۷/۹	۱/۴

نتایج و بحث

نتایج تجزیهٔ واریانس صفات ریشه‌ای و عملکرد علوفهٔ خشک ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند در جدول ۳ نشان داده شده است. همهٔ صفات اندازه‌گیری‌شده به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفتند. بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر کلیهٔ صفات مورد اندازه‌گیری تفاوت معنی‌داری مشاهده شد که بیانگر تنوع ژنتیکی زیاد در بین ژنوتیپ‌ها از نظر این صفات است که می‌تواند در بهبود انتخاب مؤثر باشد. اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ در همهٔ صفات معنی‌دار شد که نشان‌دهندهٔ عدم واکنش یکسان ژنوتیپ‌ها در محیط‌های رطوبتی مختلف است.

نتایج حاصل از مقایسهٔ میانگین محیط‌های رطوبتی (شاهد، تنش خشکی متوسط و شدید) برای صفات ریشه و عملکرد علوفهٔ خشک در جدول ۴ نشان داده شده است. عمق نفوذ ریشه در سطح تنش شدید نسبت به شاهد و تنش خشکی متوسط به‌طور معنی‌دار کاهش یافت. طول تجمعی ریشه از سطح شاهد به سطح تنش خشکی متوسط و شدید به‌ترتیب ۳/۹۰ و ۱۹/۷۸ درصد کاهش یافت که نشان می‌دهد وجود رطوبت کافی و مناسب، رشد ریشه‌ها را افزایش می‌دهد و با فاصله از مقدار بهینهٔ رطوبت، رشد ریشه کاهش می‌یابد. با کاهش رطوبت خاک، رشد ریشه به لایه‌های بالایی خاک محدود می‌شود و پیری زودرس در ریشه اتفاق می‌افتد

Archive of SID

www.SID.ir

که این شرایط سبب کاهش عمق نفوذ و طول تجمعی ریشه گیاه می‌شود (Asseng *et al*., 1998). مطالعات Wang *et al*. (2009)، نیز نشان داد که تنش آبی به‌طور محسوسی سبب کاهش طول ریشه می‌شود.

جدول ۳. میانگین مربعات صفات ریشه‌ای و عملکرد علوفهٔ خشک، ۲۴ ژنوتیپ فسکیوی بلند در قالب طرح کاملاً تصادفی، آزمایش فاکتوریل در سه سطح تنش خشکی

منابع تغییر	درجهٔ آزادی	عمق نفوذ ریشه	طول تجمعی ریشه	سطح ریشه	وزن خشک ریشه	نسبت ریشه به اندام هوایی	عملکرد علوفهٔ خشک
تنش	۲	۴۷۷۳/۸۳**	۱۵۰۱۸۳۲۰۳**	۱۴۱۷۶۹۹/۱۱**	۲۶/۱۶**	۰/۶۵**	۱۰۸/۳۲**
ژنوتیپ	۲۳	۳۶۹/۴۴**	۸۵۳۸۰۰۴۹**	۵۵۵۶۷۳/۵۷**	۱/۷۵**	۰/۲۲**	۰/۳۵**
تنش × ژنوتیپ	۴۶	۲۰۵/۴۳**	۱۸۷۶۱۸۵۷**	۶۵۱۰۲/۰۳**	۰/۳۳**	۰/۰۹**	۰/۵۹**
خطا	۱۴۴	۱۳/۵۱	۲۹۸۴۶۶	۵۵۱۰/۸۰	۰/۰۵	۰/۰۰۱	۰/۱۰

**: معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد.

برای صفت سطح ریشه در شرایط تنش خشکی متوسط نسبت به حالت شاهد و تنش خشکی شدید، افزایش معنی‌داری مشاهده شد. این نشان می‌دهد که مقدار مشخص تنش رطوبتی ممکن است موجب افزایش سطح ریشه شود، اما افزایش شدت تنش ممکن است سبب کاهش آن شود؛ این نیز می‌تواند مؤید مرگ ریشه‌ها در شرایط تنش شدید باشد. در شرایط تنش به‌دلیل جذب آب توسط ذرات خاک با نیروی مکش زیاد، باید سطح تماس ریشه با خاک افزایش یابد. در این صورت افزایش سطح ریشه در شرایط تنش توجیه‌شدنی است (Farre & Faci, 2009). Pirnajmedin *et al*. (2013) در بررسی دوازده ژنوتیپ فسکیوی بلند تحت شرایط تنش رطوبتی گزارش کردند که سطح ریشه در عمق ۰-۳۰ سانتی‌متر در حالت تنش متوسط نسبت به شاهد تغییر معنی‌داری نداشت، اما در عمق ۳۰-۶۰ سانتی‌متر در شرایط تنش متوسط و شدید افزایش معنی‌داری نسبت به شاهد مشاهده شد. Oliver & Barber (1966) در پژوهش‌های خود بر روی گیاه سویا گزارش کردند که تنش آبی به‌طور محسوسی سبب کاهش سطح ریشه می‌شود.

وزن خشک ریشه در شرایط تنش خشکی متوسط ۱۴/۰۴ درصد و در شرایط تنش خشکی شدید ۳۹/۷۹ درصد نسبت به حالت شاهد کاهش یافت. محققان گزارش کردند که در اثر افزایش شدت استرس آبی، وزن خشک ریشه‌ها تقلیل می‌یابد. در حالی‌که یک کم‌آبیاری ملایم و محدود تا حدودی سبب افزایش وزن خشک ریشه خواهد شد (Mehrvarz *et al*., 2013). کاهش وزن خشک ریشه توسط Pand & Sing (1981) در تعدادی از گراس‌ها در شرایط تنش شدید رطوبتی نیز گزارش شده است. با پیشرفت تنش خشکی، مقدار کلروفیل و در نتیجه فتوسنتز در گیاه کاهش می‌یابد که این امر به کاهش مواد فتوسنتزی رسیده به ریشه و در نتیجه کاهش وزن خشک آن منجر می‌شود (Khalid, 2006). وزن ریشه شاخص مناسبی برای توجیه حد فعالیت یا جذب توسط ریشه نیست، زیرا ریشه‌های مویین درحالی که ممکن است فعال‌ترین بخش جذبی ریشه باشند، از نظر وزنی بخش ناچیزی از کل وزن ریشه را تشکیل می‌دهند؛ بنابراین لایه‌ای از خاک که بیشترین وزن ریشه را دارد الزاماً بیشترین جذب آب و مواد غذایی را ندارد (Farre & Faci, 2009).

با افزایش شدت تنش خشکی نسبت ریشه به اندام هوایی افزایش معنی‌داری نسبت به حالت شاهد و تنش متوسط نشان داد. تنش ابتدا از قسمت‌های هوایی گیاه شروع می‌شود و اندام هوایی بیش از ریشه‌ها در معرض تنش قرار دارد. بنابراین با افزایش تنش، رشد قسمت‌های هوایی بیش از ریشه‌ها کاهش می‌یابد که این به‌معنای کاهش نسبت وزن اندام هوایی به ریشه است (Kmoch *et al*., 1957). Troughton & Whittington (1968) اظهار داشتند که نسبت زیاد ریشه به اندام هوایی در شرایط خشکی، موضوعی کاملاً اثبات‌شده است. آنها این موضوع را نوعی سازگاری تکاملی دانستند و اظهار داشتند با افزایش شدت تنش رطوبتی، اگرچه

Archive of SID

www.SID.ir

سرعت رشد ریشه‌ها کاهش می‌یابد، رشد ریشه نسبت به اندام هوایی گیاه کمتر تحت تأثیر قرار می‌گیرد؛ بنابراین نسبت ریشه به اندام هوایی افزایش خواهد یافت. افزایش نسبت وزن ریشه به ساقه در اثر تنش رطوبتی در پژوهش Guo *et al.* (2002) نیز گزارش شده است؛ بنابراین به‌نظر می‌رسد که فسکیوی بلند حتی در شرایط تنش شدید رطوبتی می‌تواند به رشدونمو خود به‌ویژه در منطقهٔ ریشه ادامه دهد و این نشان‌دهندهٔ به‌کارگیری سازوکار اجتناب از خشکی در این گیاه است.

میانگین عملکرد علوفهٔ خشک از ۴/۷۴ گرم در بوته در سطح شاهد به ۴/۰۷ گرم در بوته در حالت تنش متوسط و ۲/۳۶ گرم در بوته در حالت تنش شدید رسید که به‌ترتیب ۱۴/۱۳و ۵۰/۲۱ درصد کاهش نشان داد. کاهش تولید در گراس‌ها در اثر تنش خشکی به کاهش فتوسنتز، فشار آماس، رشد سلولی و کاهش سطح یا لوله‌ای شدن برگ و نیز تولید و افزایش رادیکال‌های آزاد اکسیژن نسبت داده شده است (Jiang & Huang, 2001). در اکثر گراس‌ها کاهش بخش هوایی، سازوکاری مناسب برای سازگاری با شرایط تنش شدید خشکی است (Karcher *et al.*, 2007).

جدول ۴. مقایسهٔ میانگین صفات ریشه‌ای و عملکرد علوفهٔ خشک ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند در سه سطح تنش خشکی

سطوح تنش	عمق نفوذ ریشه (cm)	طول تجمعی ریشه (cm)	سطح ریشه (cm^2)	وزن خشک ریشه (g)	نسبت ریشه به اندام هوایی	عملکرد علوفهٔ خشک (g)
شاهد	۸۹/۰۹^{a}	۱۳۷۸۱/۱۴^{a}	۱۲۰۳/۹۷^{b}	۲/۹۹^{a}	۰/۶۴^{b}	۴/۷۴^{a}
تنش متوسط	۸۹/۳۵^{a}	۱۳۲۴۳/۰۷^{b}	۱۲۴۴/۸۳^{a}	۲/۵۷^{b}	۰/۶۴^{b}	۴/۰۷^{b}
تنش شدید	۷۵/۱۲^{b}	۱۱۰۵۴/۳۷^{c}	۹۸۳/۹۴^{c}	۱/۸۰^{c}	۰/۸۰^{a}	۲/۳۶^{c}

در هر ستون تیمارهایی که میانگین‌های آنها حداقل در یک حرف مشترک‌اند، اختلاف آماری معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

نتایج مقایسهٔ میانگین محیط‌های رطوبتی برای میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در شکل ۱ نشان داده شده است. در این مطالعه تنش خشکی شدید، فعالیت آنزیم کاتالاز و آسکوربات‌پراکسیداز را نسبت به حالت شاهد و تنش خشکی متوسط به‌طور معنی‌داری کاهش داد، درحالی که فعالیت آنزیم پراکسیداز در سطح تنش خشکی شدید نسبت به دو سطح شاهد و تنش خشکی متوسط افزایش معنی‌داری داشت. برخی محققان افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در واکنش به تنش خشکی را گزارش کرده‌اند (Jagtap & Bharagava, 1995). در مطالعه‌ای بر روی ذرت گزارش شد که تحت تنش متوسط و شدید خشکی، پراکسیداسیون چربی‌ها افزایش می‌یابد و تنش شدید خشکی، به کاهش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان از جمله کاتالاز می‌انجامد (Li-Ping *et al.*, 2006). این آنزیم طی واکنش آنزیمی با زدودن انواع فعال اکسیژن و جلوگیری از تخریب دیوارهٔ سلولی به بقای گیاه کمک می‌کند (Jiang & Zhang, 2001). از آنجا که سنتز پروتئین‌ها در اثر تنش شدید خشکی کاهش می‌یابد، فعالیت آنزیم کاتالاز نیز در این شرایط کم می‌شود (Caruso *et al.*, 1999). مطالعات Dacosta & Huang (2007) در بررسی تأثیر تنش خشکی بر سه گونه بنت گراس نشان داد که فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات‌پراکسیداز با شدت یافتن خشکی در این سه گونه کاهش می‌یابد. این نتایج با نتایج آزمایش حاضر مطابقت دارد. آنها نیز دلیل کاهش فعالیت این آنزیم‌ها را کاهش سنتز پروتئین‌ها و افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها دانستند.

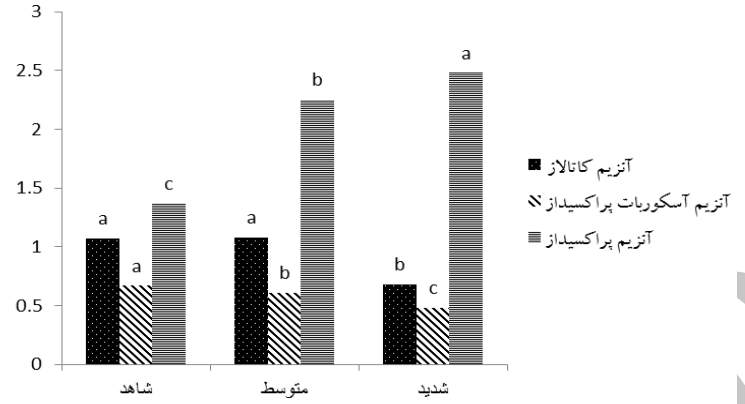
با وجود این، گزارش‌های متفاوتی در زمینهٔ تغییرات فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاهان وجود دارد، از جمله اینکه Fu & Huang (2001) گزارش کردند در فستوکای پابلند (*Festuca aurndinaceae* Schreb.) در دوره‌های طولانی‌مدت خشکی، فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز بدون تغییر می‌ماند.

افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز در اثر تنش خشکی را Tatari *et al.* (2012) در علف گندمی، Hojati *et al.* (2011) در گلرنگ و Jabari *et al.* (2006) در گندم گزارش کرده‌اند. مطالعات دیگر نشان داد که فعالیت آنزیم پراکسیداز در طی مراحل تنش خشکی، گرما و ترکیب این دو در گراس‌ها افزایش می‌یابد، اما با طولانی شدن تنش، فعالیت این آنزیم‌ها کاهش پیدا می‌کند (Jiang & Huang, 2011).

Archive of SID

www.SID.ir

شایان ذکر است که تحت شرایط تنش خشکی تولید ROS به شدت، مدت زمان تنش، گونه و ژنوتیپ گیاهی و نیز مرحلهٔ نموی گیاه در معرض تنش وابسته است؛ به‌همین دلیل در مطالعات مختلف تفاوت در نتایج به‌صورت کاهش یا افزایش فعالیت آنزیم‌ها مشاهده می‌شود (Chaitanya *et al*., 2002).



شکل ۱. مقایسهٔ میانگین سه سطح تنش رطوبتی شاهد، تنش خشکی متوسط و شدید برای آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (برحسب میکرومول بر دقیقه بر میلی‌گرم پروتئین)

نتایج مقایسهٔ میانگین ژنوتیپ‌ها در جدول‌های ۵، ۶ و ۷ نشان داده شده است. بین ژنوتیپ‌ها از نظر صفات مورد بررسی در هر سه سطح تنش رطوبتی تفاوت معنی‌داری مشاهده شد. در سطح شاهد ژنوتیپ‌های ۲۳ میان‌رس و ۲ دیررس از بیشترین و ۱۹ میان‌رس از کمترین طول تجمعی ریشه برخوردار بودند. بیشترین مقدار سطح ریشه در ژنوتیپ ۱۵ دیررس و کمترین مقدار آن در ژنوتیپ ۱۹ میان‌رس و ۲ زودرس مشاهده شد، درحالی که ژنوتیپ‌های ۲۳ میان‌رس، ۲ دیررس و ۷ دیررس از نظر این صفت با ژنوتیپ ۱۵ دیررس تفاوت معنی‌داری نداشتند. از نظر صفت وزن خشک ریشه و نسبت ریشه به اندام هوایی ژنوتیپ‌های ۲ دیررس و ۲۳ میان‌رس دارای بالاترین و ۳ میان‌رس دارای کمترین مقدار بودند. ژنوتیپ ۶ دیررس بیشترین و ۱۶ زودرس و ۱۲ دیررس کمترین مقدار عملکرد علوفهٔ خشک را نشان دادند، ژنوتیپ‌های ۲۰، ۱۵، ۷ دیررس و ۹ و ۳ زودرس از لحاظ این صفت با ژنوتیپ ۶ دیررس تفاوت معنی‌داری نداشتند. ژنوتیپ ۶ دیررس بیشترین و ۳ میان‌رس و ۲ دیررس کمترین فعالیت آنزیم کاتالاز را به خود اختصاص دادند. ژنوتیپ ۷ دیررس و ۱۴ زودرس به‌ترتیب از بیشترین و کمترین فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز برخوردار بودند. بیشترین فعالیت آنزیم پراکسیداز در ۲۱ میان‌رس و کمترین آن در ۱ زودرس مشاهده شد.

در سطح تنش خشکی متوسط ژنوتیپ ۲۳ میان‌رس و ۲ دیررس دارای بیشترین مقدار طول تجمعی ریشه و سطح ریشه بودند. همچنین ژنوتیپ ۲ دیررس از بیشترین وزن خشک ریشه و نسبت ریشه به اندام هوایی برخوردار بود. ژنوتیپ ۲ زودرس کمترین طول تجمعی ریشه، سطح ریشه، عملکرد علوفهٔ خشک و آنزیم پراکسیداز را به خود اختصاص داد. بیشترین عملکرد علوفهٔ خشک در ژنوتیپ ۲۱ میان‌رس مشاهده شد، گرچه ژنوتیپ‌های ۲۳ میان‌رس، ۷ دیررس، ۱ و ۱۶ زودرس از نظر این صفت با ژنوتیپ ۲۱ میان‌رس تفاوت معنی‌داری نداشتند. ژنوتیپ ۲۵ دیررس از بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز برخوردار بود، گرچه ژنوتیپ‌های ۲ دیررس و ۲۳ میان‌رس و برخی دیگر از ژنوتیپ‌ها با این ژنوتیپ از نظر این صفت تفاوت معنی‌داری نداشتند.

در سطح تنش خشکی شدید بیشترین طول تجمعی ریشه، سطح ریشه و وزن خشک ریشه در ژنوتیپ ۲ دیررس مشاهده شد. ژنوتیپ ۱۴ زودرس نیز دارای بیشترین وزن خشک ریشه و نسبت ریشه به اندام هوایی بود. ژنوتیپ ۲ زودرس دارای کمترین طول تجمعی ریشه، سطح ریشه، وزن خشک ریشه، نسبت ریشه به اندام هوایی و آنزیم کاتالاز بود. از نظر عملکرد علوفهٔ خشک ژنوتیپ ۱۰ زودرس و ۷ دیررس به‌ترتیب بیشترین و کمترین مقدار را داشتند. ژنوتیپ‌های ۱

Archive of SID

www.SID.ir

زودرس، ۲، ۲۵ و ۱۲ دیررس و ۱، ۲۳ و ۱۱ میان‌رس از نظر عملکرد علوفهٔ خشک با ۱۰ زودرس تفاوت معنی‌دار نداشتند. در صورت محدود بودن آب، تولید ریشه‌های عمیق برای گیاهان زراعی یک حسن بوده و سیستم ریشهٔ عمیق و فعال یکی از خصوصیات مهم ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی است که این می‌تواند ناشی از نفوذ ریشه به عمق خاک برای جذب آب و اجتناب از خشکی باشد (Torbert *et al*., 1990). Khazaie & Kafi. (2003) در بررسی ارقام گندم تحت شرایط تنش خشکی گزارش کردند که ارقام مقاوم به خشکی از سطح برگ کمتر، و طول ریشه، وزن خشک ریشه و نسبت ریشه به اندام هوایی بیشتری در مقایسه با ارقام حساس برخوردارند. همچنین مشاهدات Ervin & Koski (1998) نشان داد که مجموع طول، عمق و گستردگی ریشه‌های تولیدشده در فسکیوی بلند، به افزایش تحمل و اجتناب از خشکی در این گیاه منجر می‌شود. برخی از محققان افزایش وزن ریشه در گراس‌ها تحت شرایط تنش خشکی را یکی از مهم‌ترین سازوکارهای سازگاری به‌منظور بهبود کارایی جذب آب دانسته‌اند (Huang *et al*., 1997).

تنش خشکی ابتدا قسمت‌های هوایی گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد و اندام هوایی بیش از ریشه‌ها در معرض تنش قرار می‌گیرد، زیرا ریشه‌ها به‌علت نزدیکی به منبع آب و مواد غذایی اولین فرصت را برای استفاده از آب و مواد غذایی دارند. بنابراین در این صورت به‌نظر می‌رسد در شرایط تنش خشکی شدید ژنوتیپ‌هایی با نسبت ریشه به اندام هوایی بیشتر یا دیگر خصوصیات ریشه‌ای برتر از سازوکار اجتناب از خشکی و بقای بهتری برخوردارند که این ویژگی ممکن است به افزایش عملکرد آنها در طولانی‌مدت منجر شود (Bonos *et al*., 2004; Karcher *et al*., 2008).

جدول ۵. مقایسهٔ میانگین ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند برای برخی از صفات ریشه‌ای تحت شرایط شاهد، تنش متوسط و تنش شدید

ژنوتیپ‌ها	شاهد			تنش خشکی متوسط			تنش خشکی شدید		
	طول تجمعی ریشه (cm)	سطح ریشه (cm^2)	وزن خشک ریشه (g)	طول تجمعی ریشه (cm)	سطح ریشه (cm^2)	وزن خشک ریشه (g)	طول تجمعی ریشه (cm)	سطح ریشه (cm^2)	وزن خشک ریشه (g)
۱ میان‌رس	۱۳۲۵۷/۵^{fg}	۱۲۲۱/۷۲$^{f-h}$	۲/۷۹$^{f-h}$	۷۸۷۵/۲^{l}	۸۷۹/۲۹^{mn}	۲/۳۲^{h}	۶۳۹۹/۳^{mn}	۶۱۶/۶۹^{j}	۱/۱۹^{jk}
۳ میان‌رس	۱۱۱۷۴/۹^{hi}	۱۰۷۵/۳۰^{ij}	۱/۹۱^{k}	۱۱۷۴۰/۰^{hi}	۱۲۰۹/۶۵^{ij}	۲/۳۷$^{f-h}$	۱۰۵۳۷/۱^{ij}	۸۹۷/۶۹$^{g-i}$	۱/۷۵^{fg}
۱۱ میان‌رس	۱۰۳۸۵/۴^{i}	۱۱۶۲/۸۵$^{g-i}$	۲/۸۰$^{f-h}$	۱۶۴۴۵/۹^{cd}	۱۴۱۰/۶۱$^{e-g}$	۲/۷۷^{de}	۱۲۳۱۴/۷^{de}	۱۰۸۱/۵۳^{de}	۱/۹۷$^{c-f}$
۱۷ میان‌رس	۱۷۲۹۵/۶^{d}	۱۴۱۱/۹۷$^{c-e}$	۳/۴۳$^{b-d}$	۱۷۶۳۷/۴^{b}	۱۲۹۱/۵۳^{hi}	۲/۹۳$^{b-e}$	۱۲۷۷۴/۴^{d}	۱۱۳۳/۷۵^{cd}	۱/۹۰$^{d-g}$
۱۹ میان‌رس	۴۹۵۷/۷^{k}	۶۶۱/۴۰^{m}	۲/۴۴$^{h-j}$	۹۷۰۳/۵^{k}	۸۸۵/۳۴^{mn}	۲/۱۱^{hi}	۶۹۳۳/۱^{m}	۶۴۳/۷۱^{j}	۱/۰۷^{k}
۲۱ میان‌رس	۱۳۶۶۱/۰^{f}	۱۳۰۲/۸۵$^{d-f}$	۳/۰۷$^{d-g}$	۱۲۸۵۷/۴^{fg}	۱۵۵۸/۵۷^{cd}	۲/۷۴$^{d-f}$	۸۹۵۵/۵^{l}	۸۶۲/۴۲^{hi}	۱/۴۱^{ij}
۲۳ میان‌رس	۲۱۶۱۰/۴^{a}	۱۶۱۶/۳۴^{ab}	۳/۹۳^{ab}	۲۰۱۱۹/۳^{a}	۱۶۸۱/۶۶^{ab}	۲/۹۵$^{b-e}$	۱۰۷۱۵/۰$^{b-j}$	۸۷۱/۲۳^{hi}	۱/۷۷^{fg}
۲۵ میان‌رس	۱۱۴۷۸/۹^{h}	۱۵۰۶/۹۹^{bc}	۳/۰۰$^{d-g}$	۱۷۴۴۹/۴^{b}	۱۶۰۳/۹۸^{bc}	۲/۶۹$^{d-f}$	۹۵۸۲/۱^{kl}	۱۲۶۶/۱۲^{b}	۲/۳۷^{b}
۱ زودرس	۱۷۲۹۶/۷^{d}	۱۳۱۴/۹۱$^{d-f}$	۳/۴۳$^{b-d}$	۱۷۰۹۷/۷^{bc}	۱۳۷۴/۴۶^{gh}	۲/۶۷$^{e-g}$	۱۰۹۷۵/۵$^{g-i}$	۱۰۴۲/۶۴$^{d-f}$	۱/۴۵^{hi}
۲ زودرس	۶۸۲۹/۹^{j}	۶۳۷/۱۱^{m}	۱/۹۳^{jk}	۸۲۴۰/۴^{l}	۷۶۲/۴۰^{o}	۲/۱۶^{hi}	۵۹۳۱/۴^{n}	۴۹۲/۹۵^{k}	۱/۰۴^{k}
۳ زودرس	۱۳۶۸۰/۶^{f}	۱۱۳۴/۵۴$^{h-j}$	۳/۴۹$^{b-d}$	۱۲۱۴۷/۴^{gh}	۱۰۳۶/۲۰^{kl}	۲/۱۲^{hi}	۹۹۵۷/۳^{jk}	۸۹۷/۳۶$^{g-i}$	۱/۶۸^{gh}
۴ زودرس	۱۲۴۹۸/۹^{g}	۱۰۰۳/۲۵^{jk}	۲/۵۸$^{g-i}$	۸۶۳۶/۶^{l}	۹۷۸/۹۱^{lm}	۲/۱۵^{hi}	۸۹۷۰/۰^{l}	۸۱۵/۷۴^{i}	۱/۴۱^{ij}
۹ زودرس	۱۳۵۱۳/۰^{f}	۸۴۹/۱۱^{l}	۲/۵۴$^{g-i}$	۹۹۲۴/۸^{k}	۸۳۴/۳۷^{no}	۱/۸۲^{i}	۱۰۹۹۲/۸$^{g-i}$	۸۶۴/۷۶^{hi}	۱/۷۲^{g}
۱۰ زودرس	۱۳۳۷۲/۳^{fg}	۱۰۷۴/۹۱^{ij}	۲/۰۵$^{i-k}$	۱۰۵۴۳/۰^{jk}	۱۰۴۶/۰۵^{kl}	۲/۲۷^{h}	۱۱۷۴۲/۷$^{e-g}$	۱۰۴۱/۴۲$^{d-f}$	۱/۷۹^{fg}
۱۴ زودرس	۱۰۷۲۶/۰^{hi}	۱۰۰۷/۲۵^{jk}	۲/۸۸$^{e-h}$	۱۷۵۹۶/۴^{b}	۱۴۹۹/۱۷$^{c-f}$	۳/۱۴^{bc}	۱۱۳۴۷/۳$^{f-i}$	۱۱۳۷/۲۹^{cd}	۲/۶۸^{a}
۱۶ زودرس	۱۵۲۱۹/۳^{e}	۱۲۱۵/۵۶$^{f-h}$	۲/۶۹$^{f-h}$	۱۵۹۴۷/۱^{d}	۱۰۱۷/۵۰^{kl}	۲/۲۹^{h}	۹۵۶۳/۴^{kl}	۸۰۴/۷۰^{i}	۱/۳۷^{ij}
۲ دیررس	۲۱۷۵۳/۹^{a}	۱۶۳۲/۷۳^{ab}	۴/۴۴^{a}	۲۱۰۴۷/۳^{a}	۱۷۵۱/۲۲^{a}	۳/۸۶^{a}	۲۰۴۶۷/۴^{a}	۱۶۱۸/۹۴^{a}	۲/۸۷^{a}
۳ دیررس	۱۲۸۶۱/۰^{fg}	۱۴۲۷/۶۹^{cd}	۳/۲۰$^{c-f}$	۱۳۲۶۹/۹^{f}	۱۲۰۱/۸۴^{ij}	۲/۲۵^{h}	۱۴۴۳۳/۵^{c}	۱۱۲۷/۶۱^{cd}	۱/۸۰^{fg}
۶ دیررس	۱۵۱۵۴/۰^{e}	۱۲۸۵/۱۵$^{e-g}$	۲/۹۸$^{b-d}$	۱۰۱۱۸/۱^{jk}	۱۳۹۶/۰۰$^{f-h}$	۱/۸۳^{i}	۱۱۸۹۹/۲^{ef}	۱۲۳۴/۵۵^{bc}	۱/۷۷^{fg}
۷ دیررس	۱۸۳۱۱/۱^{c}	۱۵۳۹/۴۵$^{a-c}$	۳/۶۷^{bc}	۱۴۷۷۰/۵^{e}	۱۵۰۷/۳۸$^{c-e}$	۳/۱۷^{b}	۱۱۳۸۴/۳$^{f-h}$	۱۰۰۹/۱۲$^{e-g}$	۱/۹۹$^{c-f}$
۱۲ دیررس	۱۳۱۴۴/۸^{fg}	۱۱۲۹/۶۱$^{h-j}$	۳/۳۵$^{c-e}$	۱۲۷۱۴/۶^{fg}	۱۱۰۴/۹۸^{jk}	۲/۷۷^{de}	۱۱۲۶۲/۷$^{f-i}$	۹۰۰/۷۲$^{g-i}$	۱/۸۱$^{e-g}$
۱۵ دیررس	۱۹۳۱۹/۱^{b}	۱۶۶۱/۷۰^{a}	۳/۴۸$^{b-d}$	۱۱۰۰۱/۹^{ji}	۱۴۶۹/۶۶$^{d-g}$	۲/۷۹$^{c-e}$	۱۳۴۷/۱۸^{b}	۱۶۲۵۴/۸^{b}	۲/۲۰^{bc}
۲۰ دیررس	۱۲۸۶۳/۲^{fg}	۱۰۹۱/۱۱$^{h-j}$	۲/۸۱$^{f-h}$	۸۱۳۷/۸^{l}	۱۵۱۱/۳۰$^{c-e}$	۳/۰۴$^{b-d}$	۱۰۶۶۲/۵$^{h-j}$	۹۵۶/۵۲$^{e-h}$	۲/۰۵$^{c-e}$
۲۵ دیررس	۱۰۳۸۲/۲^{i}	۹۳۱/۷۳^{kl}	۲/۸۱$^{f-h}$	۱۲۸۱۲/۲^{fg}	۸۶۳/۷۸^{no}	۲/۴۰$^{f-h}$	۱۱۲۴۸/۶$^{f-i}$	۹۴۱/۰۰$^{f-h}$	۲/۱۴$^{b-d}$

در هر ستون و برای هر تنش تیمارهایی که میانگین‌های آنها حداقل در یک حرف مشترک‌اند اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (LSD=۰/۰۵).

Archive of SID

www.SID.ir

جدول۶. مقایسهٔ میانگین ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند برای برخی از صفات ریشه‌ای تحت شرایط شاهد، تنش متوسط و تنش شدید

ژنوتیپ‌ها	شاهد		تنش خشکی متوسط		تنش خشکی شدید	
	نسبت ریشه به اندام هوایی	عملکرد علوفهٔ خشک (g)	نسبت ریشه به اندام هوایی	عملکرد علوفهٔ خشک (g)	نسبت ریشه به اندام هوایی	عملکرد علوفهٔ خشک (g)
۱ میان‌رس	۰/۵۸^{g}	۴/۲۴^{hi}	۰/۵۴^{lm}	۳/۹۴$^{d-g}$	۰/۴۴^{kl}	۲/۵۹$^{a-c}$
۳ میان‌رس	۰/۳۴^{j}	۴/۸۴$^{b-g}$	۰/۴۸^{n}	۴/۲۱$^{b-e}$	۰/۶۴^{hi}	۲/۴۳$^{c-e}$
۱۱ میان‌رس	۰/۶۵$^{d-f}$	۴/۸۴$^{b-h}$	۰/۶۴$^{f-h}$	۴/۳۷$^{b-e}$	۰/۷۶$^{e-g}$	۲/۶۸$^{a-c}$
۱۷ میان‌رس	۰/۷۴^{bc}	۴/۶۴$^{c-i}$	۰/۷۱^{de}	۴/۱۲$^{b-f}$	۱/۱۳^{c}	۱/۸۰^{ij}
۱۹ میان‌رس	۰/۴۴^{h}	۴/۹۲$^{b-f}$	۰/۶۱$^{h-k}$	۳/۲۷^{h}	۰/۵۶^{ij}	۲/۰۵$^{f-i}$
۲۱ میان‌رس	۰/۷۱$^{c-d}$	۴/۳۱$^{f-i}$	۰/۶۹$^{d-f}$	۴/۹۵^{a}	۰/۵۱^{jk}	۲/۰۵$^{f-i}$
۲۳ میان‌رس	۰/۹۱^{a}	۴/۶۰$^{d-i}$	۰/۶۷^{efg}	۴/۵۵$^{a-c}$	۰/۶۴^{hi}	۲/۶۹$^{a-c}$
۲۵ میان‌رس	۰/۷۰^{cd}	۴/۸۶$^{b-h}$	۰/۷۴^{cd}	۴/۰۷$^{c-g}$	۰/۹۲^{d}	۲/۴۹$^{b-e}$
۱ زودرس	۰/۷۷^{b}	۴/۵۲$^{e-i}$	۰/۶۳$^{g-j}$	۴/۶۷^{ab}	۰/۵۶^{ij}	۲/۸۲^{ab}
۲ زودرس	۰/۳۷^{ij}	۴/۲۰^{hi}	۰/۵۴^{lm}	۳/۲۳^{h}	۰/۳۹^{l}	۲/۰۴^{ghi}
۳ زودرس	۰/۷۰^{cd}	۵/۱۸$^{a-d}$	۰/۵۸$^{j-l}$	۴/۰۲$^{c-g}$	۰/۷۵$^{e-g}$	۲/۴۳$^{c-e}$
۴ زودرس	۰/۶۲^{fg}	۴/۴۵$^{e-i}$	۰/۵۲^{mn}	۳/۸۶$^{e-g}$	۰/۸۹^{d}	۱/۹۶$^{f-i}$
۹ زودرس	۰/۵۸^{g}	۴/۹۸$^{a-e}$	۰/۴۹^{n}	۳/۹۴$^{d-g}$	۰/۶۳^{hi}	۲/۱۹$^{d-g}$
۱۰ زودرس	۰/۴۲^{hi}	۴/۴۴$^{e-i}$	۰/۵۱^{mn}	۴/۳۷$^{b-e}$	۰/۶۴^{hi}	۲/۸۸^{a}
۱۴ زودرس	۰/۵۸^{g}	۴/۲۶$^{g-i}$	۰/۸۴^{b}	۳/۹۶$^{d-g}$	۱/۹۳^{a}	۱/۸۲$^{h-j}$
۱۶ زودرس	۰/۶۹^{cd}	۴/۱۶^{i}	۰/۵۶$^{k-m}$	۴/۴۳$^{a-d}$	۰/۶۸^{gh}	۲/۳۹$^{c-f}$
۲ دیررس	۰/۸۸^{a}	۴/۷۶$^{b-i}$	۱/۰۲^{a}	۴/۳۳$^{b-e}$	۱/۱۰^{c}	۲/۶۹$^{a-c}$
۳ دیررس	۰/۷۴^{bc}	۴/۴۷$^{e-i}$	۰/۶۱$^{h-k}$	۴/۳۳$^{b-e}$	۰/۷۵$^{e-g}$	۲/۵۰$^{b-e}$
۶ دیررس	۰/۵۸^{g}	۵/۶۰^{a}	۰/۵۲^{mn}	۳/۵۴^{gh}	۰/۸۳^{de}	۲/۱۶$^{e-h}$
۷ دیررس	۰/۷۰^{cd}	۵/۲۴$^{a-c}$	۰/۶۸$^{d-g}$	۴/۵۷$^{a-c}$	۱/۲۸^{b}	۱/۴۸^{j}
۱۲ دیررس	۰/۶۸$^{d-f}$	۴/۱۷^{i}	۰/۷۹^{c}	۳/۱۰^{h}	۰/۷۲$^{f-h}$	۲/۸۳^{ab}
۱۵ دیررس	۰/۶۹$^{c-e}$	۵/۲۴$^{a-c}$	۰/۶۴$^{f-i}$	۳/۵۸$^{f-h}$	۰/۹۰^{d}	۲/۰۵$^{g-i}$
۲۰ دیررس	۰/۶۳$^{e-g}$	۵/۲۹^{ab}	۰/۷۲^{de}	۴/۱۹$^{b-e}$	۰/۷۹^{ef}	۲/۴۵$^{c-e}$
۲۵ دیررس	۰/۵۹^{g}	۴/۵۰$^{e-i}$	۰/۵۹$^{i-l}$	۳/۹۹$^{d-g}$	۰/۸۳^{de}	۲/۶۹$^{a-c}$

در هر ستون و برای هر تنش تیمارهایی که میانگین‌های آنها حداقل در یک حرف مشترک‌اند اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (LSD=۰/۰۵).

ژنوتیپ‌های ۲۵ دیررس و ۱۰ زودرس از بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز برخوردار بودند. ژنوتیپ ۱ زودرس دارای بیشترین فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز و ژنوتیپ ۲۱ میان‌رس دارای بیشترین فعالیت آنزیم پراکسیداز بودند. ژنوتیپ‌های ۴ زودرس و ۳ دیررس به‌ترتیب کمترین فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز و پراکسیداز را داشتند. Siosemardeh (2002)، گزارش کرد که در شرایط تنش خشکی فعالیت آنزیم پراکسیداز در ارقام مقاوم گندم افزایش می‌یابد. آنها همچنین بین فعالیت آنزیم پراکسیداز در شرایط تنش و عملکرد همبستگی مثبتی را گزارش کردند. نتایج تحقیقات مختلف حاکی از ارتباط قوی بین تحمل به تنش‌های اکسیداتیو ناشی از تنش‌های محیطی و افزایش غلظت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی در گیاهان است (Sairam *et al.*, 1990). همچنین در مطالعات مختلف گزارش شده است که سطح فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان با مقاومت به خشکی در برخی گونه‌ها رابطهٔ مستقیمی داشته است و مقاومت به تنش خشکی با حفظ یا افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گونه‌های گیاهی مختلف همراه است (Dacosta & Huang, 2007).

براساس نتایج پژوهش حاضر نیز به‌نظر می‌رسد افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز و کاتالاز در برخی از ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند تحت شرایط تنش خشکی تا حد ممکن از آثار زیانبار انواع اکسیژن فعال بر غشای سلولی جلوگیری می‌کند و به تحمل به خشکی گیاه در این شرایط منجر می‌شود.

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۷. مقایسهٔ میانگین ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند برای برخی از صفات فیزیولوژیک تحت شرایط شاهد، تنش متوسط و تنش شدید

ژنوتیپ‌ها	شاهد			تنش خشکی متوسط			تنش خشکی شدید		
	آنزیم کاتالاز	آنزیم آسکوربات پراکسیداز	آنزیم پراکسیداز	آنزیم کاتالاز	آنزیم آسکوربات پراکسیداز	آنزیم پراکسیداز	آنزیم کاتالاز	آنزیم آسکوربات پراکسیداز	آنزیم پراکسیداز
	(μ mol min^{-1} mg^{-1} protein)			(μ mol min^{-1} mg^{-1} protein)			(μ mol min^{-1} mg^{-1} protein)		
۱ میان‌رس	۰/۷۸$^{f-h}$	۰/۹۱^{ab}	۱/۱۸$^{d-h}$	۱/۰۸$^{b-f}$	۰/۸۸^{b}	۱/۸۱$^{e-i}$	۰/۵۲$^{gh-k}$	۰/۲۳^{ef}	۱/۸۳$^{d-h}$
۳ میان‌رس	۰/۱۸^{i}	۰/۴۶^{de}	۰/۸۲^{hi}	۰/۹۱$^{b-f}$	۰/۴۵$^{d-h}$	۱/۶۱$^{g-i}$	۰/۲۳^{kl}	۰/۳۹$^{d-f}$	۱/۷۶$^{e-h}$
۱۱ میان‌رس	۰/۸۰$^{f-h}$	۰/۵۸^{e}	۱/۶۲$^{b-e}$	۱/۱۰$^{b-f}$	۰/۴۸$^{d-h}$	۲/۷۲$^{b-d}$	۰/۴۸$^{g-k}$	۰/۳۲$^{d-f}$	۲/۲۸$^{c-g}$
۱۷ میان‌رس	۰/۷۰^{gh}	۰/۸۴$^{a-d}$	۰/۹۴^{gh}	۱/۰۴$^{b-f}$	۰/۷۲$^{c-f}$	۲/۳۵$^{c-g}$	۰/۶۳$^{e-j}$	۰/۳۴$^{d-f}$	۱/۸۳$^{d-h}$
۱۹ میان‌رس	۱/۹۷^{bc}	۰/۶۱^{de}	۰/۹۹^{gh}	۱/۱۶$^{a-f}$	۰/۴۰$^{f-h}$	۱/۳۵^{hi}	۰/۳۹$^{j-l}$	۰/۳۷$^{d-f}$	۲/۸۹$^{b-f}$
۲۱ میان‌رس	۰/۶۸^{gh}	۰/۶۱^{de}	۲/۴۴^{a}	۰/۶۴$^{d-f}$	۰/۷۳$^{b-e}$	۲/۴۸$^{b-f}$	۰/۴۷$^{h-k}$	۰/۵۸^{cd}	۴/۴۰^{a}
۲۳ میان‌رس	۰/۹۰$^{e-h}$	۰/۶۴$^{c-e}$	۱/۲۳$^{d-h}$	۱/۲۳$^{a-e}$	۰/۵۴$^{c-g}$	۲/۳۶$^{c-g}$	۰/۹۳$^{c-f}$	۰/۴۱$^{d-f}$	۲/۹۸$^{b-f}$
۲۵ میان‌رس	۲/۱۴^{ab}	۰/۸۸$^{a-c}$	۱/۹۶$^{a-c}$	۱/۲۶$^{a-d}$	۰/۸۸^{b}	۲/۰۸$^{d-h}$	۰/۶۰$^{f-j}$	۰/۴۵$^{d-f}$	۲/۲۶$^{c-g}$
۱ زودرس	۱/۲۳$^{e-d}$	۰/۶۶$^{b-e}$	۰/۱۹^{j}	۱/۳۰$^{a-c}$	۰/۳۱^{gh}	۱/۸۴$^{e-i}$	۰/۵۶$^{g-k}$	۱/۱۳^{a}	۳/۶۵^{ab}
۲ زودرس	۰/۵۸^{hi}	۰/۶۶$^{b-e}$	۰/۳۹^{ij}	۱/۱۶$^{a-f}$	۰/۲۸^{gh}	۱/۲۱^{i}	۰/۰۹^{l}	۰/۵۸^{cd}	۲/۶۳$^{b-f}$
۳ زودرس	۱/۳۱^{de}	۰/۶۶$^{b-e}$	۰/۷۸^{hi}	۱/۱۶$^{a-f}$	۰/۷۵$^{b-e}$	۲/۲۳$^{d-g}$	۱/۱۴^{bc}	۰/۲۹^{ef}	۱/۹۳$^{d-g}$
۴ زودرس	۱/۰۸$^{d-g}$	۰/۶۷$^{a-e}$	۱/۴۴$^{c-g}$	۰/۵۴^{f}	۱/۰۰^{ab}	۲/۱۶$^{d-h}$	۰/۹۷^{cd}	۰/۱۹^{f}	۲/۴۶$^{b-f}$
۹ زودرس	۱/۰۲$^{ef-h}$	۰/۶۸$^{a-e}$	۱/۹۸$^{a-c}$	۰/۹۰$^{b-f}$	۰/۷۲$^{e-h}$	۲/۵۳$^{b-e}$	۰/۷۶$^{d-i}$	۰/۳۸$^{d-f}$	۲/۸۴$^{b-f}$
۱۰ زودرس	۱/۰۱$^{e-h}$	۰/۶۸$^{a-e}$	۱/۵۴$^{b-f}$	۰/۶۰^{f}	۰/۸۶^{b}	۲/۴۱$^{c-g}$	۱/۳۹^{ab}	۰/۳۴$^{d-f}$	۲/۱۴$^{c-g}$
۱۴ زودرس	۱/۱۰$^{d-g}$	۰/۲۷^{f}	۲/۰۶^{ab}	۰/۵۹^{f}	۱/۲۲^{a}	۳/۵۹^{a}	۰/۰۶^{l}	۰/۳۹$^{d-f}$	۱/۶۹$^{f-h}$
۱۶ زودرس	۱/۲۸^{de}	۰/۵۶^{e}	۱/۱۷$^{e-h}$	۰/۶۳^{ef}	۰/۵۰$^{d-h}$	۲/۰۷$^{d-h}$	۰/۹۴$^{c-e}$	۰/۶۳^{ab}	۳/۰۶$^{a-e}$
۲ دیررس	۰/۱۹^{i}	۰/۴۳^{de}	۱/۷۲$^{b-e}$	۱/۱۶$^{a-f}$	۰/۴۴$^{b-e}$	۲/۵۵$^{b-e}$	۰/۴۸$^{g-k}$	۰/۴۹$^{c-e}$	۲/۹۲$^{b-f}$
۳ دیررس	۱/۰۳$^{ef-h}$	۰/۹۰$^{a-c}$	۰/۹۳^{gh}	۱/۴۴$^{a-c}$	۰/۱۹^{h}	۲/۷۶$^{b-d}$	۰/۷۴$^{d-i}$	۰/۹۶^{ab}	۰/۵۰^{h}
۶ دیررس	۲/۶۰^{a}	۰/۸۵$^{a-d}$	۰/۸۸^{hi}	۱/۲۹$^{a-c}$	۰/۴۴$^{d-h}$	۱/۷۰$^{f-i}$	۰/۷۹$^{d-h}$	۰/۳۰$^{d-f}$	۲/۲۲$^{c-g}$
۷ دیررس	۰/۶۷^{gh}	۰/۹۳^{a}	۱/۸۹^{bc}	۱/۴۳$^{a-c}$	۰/۴۷$^{d-h}$	۲/۵۷$^{b-e}$	۰/۴۸$^{g-k}$	۰/۷۷^{bc}	۱/۱۱^{gh}
۱۲ دیررس	۱/۵۱^{cd}	۰/۵۰^{de}	۱/۷۳$^{b-d}$	۱/۶۸^{ab}	۰/۵۳$^{c-g}$	۲/۰۹$^{d-h}$	۰/۴۳$^{i-k}$	۰/۳۴$^{d-f}$	۳/۱۵$^{a-d}$
۱۵ دیررس	۰/۸۸$^{e-h}$	۰/۶۶ $^{a-e}$	۱/۰۴$^{f-h}$	۰/۹۰$^{b-f}$	۰/۷۶$^{b-d}$	۳/۱۵$^{a-c}$	۰/۸۱$^{c-g}$	۰/۲۶^{ef}	۳/۴۰$^{a-c}$
۲۰ دیررس	۱/۳۳^{de}	۰/۴۷^{ef}	۱/۸۰^{bc}	۰/۹۶$^{b-f}$	۰/۳۸^{gh}	۳/۲۶^{ab}	۰/۷۹$^{d-h}$	۰/۳۷$^{d-f}$	۳/۷۱^{ab}
۲۵ دیررس	۰/۷۴^{gh}	۰/۹۲^{ab}	۲/۰۸^{ab}	۱/۷۷^{a}	۰/۸۳^{bc}	۱/۱۲^{i}	۱/۵۷^{a}	۰/۷۵^{bc}	۱/۸۸$^{d-g}$

در هر ستون و برای هر تنش تیمارهایی که میانگین‌های آنها حداقل در یک حرف مشترک‌اند اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (LSD=۰/۰۵).

نتیجه‌گیری کلی

نتایج پژوهش حاضر نشان داد که تنوع ژنتیکی زیادی از نظر ویژگی‌های سیستم ریشه‌ای و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در این ژنوتیپ‌های فسکیوی بلند وجود دارد، که بیانگر مؤثر بودن انتخاب در گزینش این صفات جهت بهبود تحمل به خشکی است. طول ریشه، سطح ریشه، وزن خشک ریشه و آنزیم کاتالاز می‌توانند معیار انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی باشند. بر این اساس در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، ژنوتیپ۲ دیررس به‌عنوان ژنوتیپ متحمل به تنش خشکی و ژنوتیپ ۲ زودرس حساس به تنش خشکی شناخته شدند که می‌توان در مطالعات اصلاحی بعدی از آنها استفاده کرد. نتایج آزمایش نیز حاکی از آن است که در شرایط تنش خشکی شدید گیاهان متحمل به تنش خشکی ابتدا بر سیستم ریشه‌ای خود تکیه می‌کنند که این ویژگی به افزایش بقا و عملکرد آنها در بلندمدت و در شرایط مزرعه منجر خواهد شد.

REFERENCES

1. Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D. & Smith, M. (1998). Crop evapotranspiration guidelines for computing crop water requirements. *FAO Irrigation and drainage*. pp 300.
2. Alscher, R. G., Erturk, N. & Heath, L. S. (2002). Role of super oxid dismotase (SOD) in controlling oxidative stress in plant. *Journal of Experimental Botany*, 153, 1331-1341.
3. Asseng, S., Ritchie, J. T., Smucker A. J. M. & Robertson, M. J. (1998). Root growth and water uptake during water deficit and recoverning in wheat. *Plant and Soil*, 201, 265-273.

Archive of SID

www.SID.ir

4. Bonos, S. A., Rush, D., Hignigh, K. & Meyer, W. A. (2004). Selection for deep root production in tall fescue and perennial ryegrass. *Crop Science*, 44, 1770-1775.
5. Breusegem, F. V., Vranova, E., Dat, F. & Dirk, I. (2002). The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Science*, 161, 405-414.
6. Burton, G. W., Devane, E. H. & Carter, R. L. (1954). Root penetration, distribution and activity in southern grasses measured by yield, drought symptoms and P32 uptake. *Agronomy Journal*, 46, 229-233.
7. Carrow, R. N. & Duncan, R. R. (2003). Improving drought resistance and persistence in turf-type tall fescue. *Crop Science*, 43, 978-984.
8. Caruso, C., Chilosi, G., Caporale, C., Leonardo, L., Bertini, L., Margo, P. & Buonocore, V. (1999). Induction of pathogenesis-related proteins in germinating wheat seeds infected with fusarius culmorum. *Plant Science*,140, 87-97.
9. Chaitanya, K. V., Sundar, D., Masilamani, S. & Reddy, A. R. C. (2002). Variation in heat stress induced antioxidant enzyme activities among three Mulberry cultivars. *Plant Growth Regulation*, 36, 175-180.
10. Change, B. & Maehly, A. C. (1955). Assay of catalases and peroxidase. *Methods Enzymol*, 2, 764-775.
11. Chaudiere, J. R. (1999). Intracellular antioxidants: From chemical to biochemical mechanisms. *Food and Chemical Toxicology*, 37, 949-962.
12. Chaves, M. M. & Oliveira, M. M. (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2365-2384.
13. DaCosta, M. & Huang, B. (2007).Changes in antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation for Bentgrass species in response to drought stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 132, 319-326.
14. Dacosta, M. & Huang, B. (2006). Osmotic adjustment associated with variation in bentgrass tolerance to drought stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 131, 338-344.
15. Ebrahimiyan, M., Majidi, M. M., Mirlohi, A. & Gheysari, M. (2012). Drought tolerance indices in a tall fescue population and its polycross progenies. *Crop and Pasture Science*, 63, 360-369.
16. Ervin, E.H. & Koski, A.J. (1998). Drought avoidance aspects and crop coefficients of Kentucky bluegrass and tall fescue turfs in semiarid west. *Crop Science*, 38, 788-795.
17. Farre, L. & Faci, J. M. (2009). Deficit irrigation in maze for reducing agricultural water use in a mediterranean enviroment. *Agricultural Water Management*, 96, 383-394.
18. Fu, J. & Huang, B. (2001). Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 45, 105-114.
19. Galkovskyi, T., Mileyko, Y., Bucksch, A., Moore, B., Symonova, O., Price, C.A., Topp, C.N., Iyer-Pascuzzi, A.S., Zurek, P.R., Fang, S., Harer, J., Benfey, P.N. & Weitz, J.S. (2012). GiA Roots: software for the high-throughput analysis of plant root system architecture. *BMC Plant Biology*, 12, 116.
20. Gheysari, M., Mirlatifi, S. M., Bannayan, M., Homaee, M. & Hoogenboom, G. (2009). Interaction of water and nitrogen on maize grown for silage. *Agricultural Water Management*, 96, 809-821.
21. Guo G., Liu SH, Q., An, S., Ren, X. & Lin, R. N. (2002). Effect of limited water supply on root growth and development of winter weat and the characters of soil moisture use before planting. *Journal of Applied Meterology*, 13, 621-626.
22. Herzog, V. & Fahimi, H. (1973). Determination of the activity of peroxidase. *Analytical Biochemistry*, 55, 554-562.
23. Hojati, M., Modarres Sanavy, S.M.A., Karimi, M. & Ghanati, F. (2011). Responses of growth and antioxidant systems in *Carthamus tinctorius* L. under water deficit stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33, 105-112.
24. Huang, B., Duncan, R. R. & Carrow, R .N. (1997). Drought resistance mechanisms of seven warm season turfgrasses under surface soil drying: I. shoot response. *Crop Science*, 37, 1857-1863.
25. Huang, B. & Hongwen, G. (2000). Root physiological characteristics association with drought resistance in tall fescue cultivars. *Crop Science*, 40, 196-203.
26. Jabari, F., Ahmadi, A., Poustini, K. & Alizadeh, H. (2006). Evaluation of some antioxidant enzyme effects on chlorophyll and cell membrane in drought susceptible and tolerant wheat varieties. *Iranian Journal of Agricultural Science*, 37, 307-316.
27. Jafari, A., Connolly, V., Frolich A. & Walsh. E. K. (2003). A note on estimation of quality in perennial ryegrass by near infraaed spectroscopy. *Irish Journal of Agricultural and Food Research*, 42, 293-299.
28. Jagtap, V. & Bharagava, S. (1995). Variation in antioxidant metabolism of drought tolerant and susceptible varieties of *Sorghum biolcolor* L. *Agricultural and Biological Chemistry*, 65, 445-454.
29. Jiang, M. & 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.
30. Jiang, Y. & Huang, B. (2001). Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrass in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. *Crop Science*, 41, 436-442.
31. Karcher, D. E., Richardson, M. D. Hignight, K. & Rush, D. (2008). Drought tolerance of tall fescue populations selected for high root/shoot ratios and summer survival. *Crop Science*, 48, 771-777.

Archive of SID

www.SID.ir

32. Karcher, D., Richardson, M. & Landreth, J. (2007). Drought tolerance of tall fescue and bluegrass cultivars. *Agricultural Experiment Station Research Series*,557, 17-20.
33. Khalid, K. H. A. (2006). Influence of water stress on growth, essential oil and chemical composition of herbs (*Ocimum* sp.). *International Agrophysics*, 20, 289-296.
34. Khazaie, H. R. & Kafi, M. (2003). Effect of drought stress on root growth and dry matter partitioning between roots and shoots of winter wheat. *Iranian Journal Filed Crops Research*, 1, 33-43.
35. Kmoch H. G., Raming, R. E., Fox, R. L. & Koelher, F. E. (1957). Root development of winter wheat as influenced by soil moisture and nitrogen fertilization. *Agronomy Journal*, 49, 20-85.
36. Li-Ping, B., Fang-Gang, S., Ti-Da, G., Zhao-Hui, S., Yin-Yan, L. & Guang-Sheng, Z. (2006). Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane premeability and enzyme antioxidant system of maize. *Pedosphere*, 16, 326-332.
37. Maria, C., Esther, R., Gonzalez, M., Minchin, F. R., Judith, K., Arrese-Igor, W. C., Ramos, J. & Becana, M. (2002). Effects of water stress on antioxidant enzymes of leaves and nodules of transgenic alfalfa over expressing superoxide dismutases. *Physiologia Plantarum*, 115, 531-540.
38. Mehrvarz, S., Chaichi, M. R., Hashemi, M. & Parsinejad, M. (2013). Yield and Growth Response of Maize (*Zea Mays* L.S.C. 704) to Surfactant under Deficit Irrigation. *Internatonal Journal of Plant and Animal Science*,1, 42-48.
39. Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7, 405-410.
40. Nakano, Y. & Asada, K. (1987). Purification of ascorbate peroxidase in Spanish chloroplast, its inactivation in ascorbate depleted medium and reactivation by monodehydro ascobate radial. *Plant and Cell Physiology*, 28, 131-140.
41. Oliver, S. & Barber, S. A. (1966). An evaluation of the mechanisms governing the supply of Ca and Na to soybean roots. *Soil Science Society of America*, 30, 82-84.
42. Pande, H. & Singh, J. S. (1981). Comparative biomass and water status of four range grasses growth under two soil water conditions. *Journal of Range Man*agement, 34, 480-484.
43. Pirnajmedin, F., Majidi, M. M. & Kiani, R. (2013). Evaluation of forage yield and root characteristics of tall fescue (*Festuca arundinacea*) genotypes under drought stress. *Journal of Plant Process and Function*, 2, 1-9. (In Farsi).
44. Polle, A. & Rennenberg, H. (1993). Significance of antioxidants in plant adaptation to environmental stress. In: T. Mansfield, L. Fowden, F. Stoddar (Eds.), Chapman and Hall, London. *Plant Adaptation to Environmental Stress.* (pp.263-273).
45. Reddy, A.R., Chaitanya, K.V. & Vivekanandan, M. (2004). Drought induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 161, 1189-1202.
46. Rylski, I., Nothman, J. & Spiegelman, M. (1979). Effect of soil temperature on the development of young eggplants. *Experemental Agriculture*, 12, 273-278.
47. Sairam, R. K., Deshmukh, P. S. & Shukla, D. S. (1997). Tolerance of drought and temperature stress in relation to increase antioxidant enzyme activity in wheat. *Journal Agronomy Crop Science*, 178, 171-178.
48. Sairam, R. K., Deshmukh, P. S., Shukla, D. S. & Ram, S. (1990). Metabolic activity and grain yield under moisture stress in wheat genotypes. *Indian Journal of Plant Physiology*, 33, 226-231.
49. Siosemardeh, A. (2002). *Yield and growth physiological aspects in relation to drought tolerance of wheat varieties*. Ph. D. thesis. Agronomy and plant breeding faculty. Tehran University.
50. Srivalli, B., Sharma, G. & Khannachopra, R. (2003). Antioxidative defense system in an upland rice cultivar subjected to increasing intensity of water stress followed by recovery. *Plant Phsiology*, 119, 503-512.
51. Tatari, M., Futouhi, R., Etemadi, N., Ahadi, A. M. & Mousavi, A. (2012). Analysis of antioxidant enzyme activity, lipid peroxidation and prolin content of *Agropyron desertorum* under drought stress. *Horticulture Biology and Environment*, 3, 9-24.
52. Torbert, H. A., Edwards, J. H. & Pedersen, J. F. (1990). Fescues with large roots are drought tolerance. *Applied Agricultural Research*, 5, 181-187.
53. Troughton, A. & Whittington, W. J. (1968). The significance of genetic variation in root systems. In: Root Growth, W.J., Whittington (Ed.). In: Proceeding *of the 15th Easter School in Agricultural Science*, University of Nottingham, England, pp. 296-301.
54. Vejovie-Jovano, S. D., Pignocchi, C., Noctar, G. & Foyer, C. H. (2001). Low ascorbic acid in the Vtcl mutant of Arabidopsis is associated with decreased growth and inter cellular redistribution of antioxidant system. *Plant Phsiology*, 127, 426-435.
55. Wang, H., Siopongco, J., Wade, L. & Yamauchi, A. (2009). Fractal analysis on root systems of rice plants in response to drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 65, 338-344.
56. Willekens, H., Inze, D., Montagu, M. V. & Camp, W. V. (1995). Catalase in plants. *Molecular Breeding*, 1, 207-228.
57. Zhenhu, L., Kui Ying, L. & Aifeng, Z. (2001). Review on study of drought resistance of turfgrass. *Crop Science*, 23, 66-68.

Archive of SID

www.SID.ir