

تأثیر تنش کم آبی روی برخی از صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی چند نژادگان سورگوم علوفه‌ای

معصومه قهرمانی^۱، علی عبادی^۲، قاسم پرمون^{۱*} و سدابه جهانبخش^۲

۱. به ترتیب دانش‌آموخته کارشناسی ارشد زراعت و دانشجوی دکتری دانشگاه محقق اردبیلی

۲. به ترتیب دانشیار و استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه محقق اردبیلی

(تاریخ دریافت: ۹۴/۰۸/۳۰ - تاریخ پذیرش: ۹۶/۰۳/۱۰)

چکیده

این پژوهش به منظور بررسی اثر تنش کم آبی بر فعالیت برخی آنزیم‌های پاداکسنده (آنتی‌اکسیدان)، شاخص‌های سازگاری و رنگدانه‌های نورساختی (فتوستنتزی) نژادگان (ژنوتیپ)‌های سورگوم علوفه‌ای به صورت فاکتوریل و بر اساس طرح کامل تصادفی با سه تکرار در شرایط گلخانه‌ای در دانشگاه محقق اردبیلی در سال ۱۳۹۳ اجرا شد. تیمارهای آزمایش شامل چهار سطح آبیاری (۸۵، ۶۵، ۴۵ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی) و سه نژادگان سورگوم علوفه‌ای (KFS2، KFS6، KFS17) بودند. فعالیت کاتالاز، پراکسیداز، پلی فنل اکسیداز و قندهای محلول، پرولین و کارتنوئیدها در تنش شدید (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) افزایش یافتند، درحالی‌که محتوای سبزینه (کلروفیل) a و سبزینه b کاهش پیدا کرد. نژادگان KFS6 بیشترین میزان سبزینه a، سبزینه b و سبزینه کل را داشت؛ اما بیشترین عملکرد زیست‌توده (بیوماس)، پرولین، قندهای محلول، فعالیت آنزیم پراکسیداز، پلی فنل اکسیداز و میزان کارتنوئیدها در نژادگان KFS2 مشاهده شد. عملکرد زیست‌توده با سبزینه‌ها همبستگی مثبت و با کارتنوئیدها، پرولین، قندهای محلول، کاتالاز، پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز همبستگی منفی داشت. در بین شاخص‌های نورساختی، سبزینه a و در بین شاخص‌های سازگاری، پراکسیداز بیشترین سهم را در پیش‌بینی میزان زیست‌توده داشتند. همچنین این شاخص‌ها در نژادگان KFS2، سهم بیشتری در پیش‌بینی میزان زیست‌توده داشتند. به‌طور کلی می‌توان نژادگان KFS2 را به‌عنوان نژادگان سازگار به تنش کم آبی در مقایسه با دو نژادگان دیگر معرفی کرد.

واژه‌های کلیدی: پرولین، پراکسیداز، تنش کم آبی، زیست‌توده، کاتالاز، نورساخت.

Effect of water deficit stress on some physiological and biochemical traits of forage sorghum genotypes

Masoumeh Ghahremani¹, Ali. Ebadi², Ghasem Parmoon^{1*} Soodabe Jahanbakhsh²

1. MSc. Graduated of Agronomy & PHD student, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, Iran.

2. Associate & assistant Professors, Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, University of Mohaghegh Ardabili.

(Received: November 21, 2015- Accepted: May 31, 2017)

ABSTRACT

This study was performed to investigate the effect of water deficit stress on activities of some antioxidant enzymes, photosynthetic pigments and forage yield of sorghum genotypes. This experiment was conducted to a factorial in a randomized complete completely design with three replicates in greenhouse of University of Mohaghegh Ardabili in 2013. Treatments consisted of irrigation at four levels (85, 65, 45 and 25% of field capacity) and three genotypes of forage sorghum (KFS2, KFS6, and KFS17). Catalase, peroxidase and polyphenol oxidase enzymes and soluble sugar content, proline and carotenoids, increased in severe stress (25% field capacity) and decreased chlorophyll a and chlorophyll b. The KFS6 genotype had the highest chlorophyll a, chlorophyll b, and total chlorophyll, however, the maximum biomass, proline, soluble sugars, peroxidase and polyphenol oxidase activity and carotenoids were observed by KFS2 genotype. Also positive correlation were observed between the biomass production and carotenoids and chlorophyll content, proline, soluble sugar, catalase, peroxidase and negative correlation between biomass and polyphenol oxidase. Among photosynthetic indices, chlorophyll a, among adjustment indices, peroxidase activity had maximum contribution to prediction biomass. Also in KFS2 genotype except carotenoid and proline all traits had highest correlation with biomass. In general it could introduced KFS2 genotypes as tolerant genotypes to water stress as compared to other genotypes.

Key words: biomass, proline, peroxidase, water deficit stress, catalase, photosynthesis.

* Corresponding author E-mail: ghasem.parmoon@gmail.com

مقدمه

سورگوم (*Sorghum bicolor* L.) یکی از گیاهان زراعی مهم در بسیاری از مناطق جهان است که برای تأمین غذا، علوفه و کاربردهای صنعتی کشت می‌شود. تنش‌های محیطی باعث بروز دامنه گسترده‌ای از واکنش‌ها در گیاهان، از تغییر بیان ژن و سوخت و ساز یاخته تا تغییر در سرعت رشد و عملکرد گیاهان می‌شود (Devnarin *et al.*, 2016). تعادل بین تولید و مهار گونه‌های فعال اکسیژن ممکن است توسط تنش‌های زیستی و غیر زیستی مانند شوری، اشعه فرابنفش، خشکی، فلزهای سنگین، دمای زیاد، کمبود مواد مغذی و آلودگی هوا، علف‌کش‌ها و شیوع بیماری‌ها (پاتوژن‌ها) از بین برود. این اختلال در تعادل بین تولید و مهار گونه‌های فعال اکسیژن منجر به افزایش ناگهانی گونه‌های فعال اکسیژن در سطح درون‌یاخته‌ای می‌شود (Bessembinder *et al.*, 2005). گونه‌های اکسیژن واکنشگر در اثر تجزیه اکسیژن مولکولی به وجود می‌آیند و شامل رادیکال سوپراکسید (O_2^-)، هیدروژن پراکسید (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل (OH^\cdot) هستند. گونه‌های اکسیژن فعال باعث آسیب به اجزاء پرشمار یاخته‌ای، از جمله پروتئین‌ها، چربی‌ها، کربوهیدرات‌ها، RNA و DNA خواهد شد (Liu *et al.*, 2015). واکنش گیاهان به تنش کم‌آبی به‌طور قابل توجهی در سطوح مختلف سازمانی بسته به شدت و طول مدت تنش و افزون بر گونه‌های گیاهی و مرحله نمودی آن‌ها متفاوت است (Turkan *et al.*, 2005). سازوکار سم‌زدایی گونه‌های فعال اکسیژن در همه گیاهان وجود دارد. گیاهان از دو سامانه آنزیمی و غیر آنزیمی پاداکسندگی (آنتی‌اکسیدانی) برای رویارویی با گونه‌های اکسیژن فعال استفاده می‌کنند. سامانه آنزیمی شامل آنزیم‌هایی سوپراکسید دیسموتاز، گلوکاتایون رداکتاز، پراکسیداز، کاتالاز و اسکوربات پراکسیداز و همکاری این اجزا با همدیگر سبب تشکیل چرخه‌های بسیار مهمی مانند اسکوربات-گلوکاتایون، مهلر و زانتوفیل می‌شود (Mittler *et al.*, 2004). آنزیم سوپراکسید دیسموتاز یک آنزیم حد واسط بوده و رادیکال‌های آزاد سوپراکسید (O_2^-) را به اکسیژن و آب تبدیل می‌کند. کاتالاز آنزیمی است که

H_2O_2 را به H_2O و O_2 تبدیل می‌کند و برای مهار گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط تنش ضروری می‌باشد (Garg & Manchanda, 2009). کاتالاز یکی از بالاترین سرعت تغییر و تبدیل در بین دیگر آنزیم‌ها را داشته و در حذف H_2O_2 تولید شده در پراکسی‌زوم‌ها به‌واسطه اکسیداسیون اسیدهای چرب، تنفس نوری و زیست‌سوزی (کاتابولیسم) پورین اهمیت بسیاری دارد (Polidoros & Scandalios, 1999). پاداکسندگی غیر آنزیمی مانند کارتنوئیدها، فلاونوئیدها، توکوفرول (محلول در چربی)، اسید آسکوربیک، گلوکاتایون (محلول در آب) و افزون بر این، امروزه پرولین را به‌عنوان یک سیستم غیر آنزیمی پاداکسندگی دیگر برای مهار اثر تخریبی گونه‌های فعال اکسیژن بیان کرده‌اند. پرولین به‌عنوان مهم‌ترین اسمولیت سهیم در تنظیم اسمزی برای غلبه بر اثرگذاری منفی تنش خشکی، نیز شناخته می‌شود (Cattivelli *et al.*, 2008). پرولین یکی از پایدارترین اسیدهای آمینه است که در برابر آب‌کافت (هیدرولیز) اسیدی اکسایشی (اکسیداتیو) مقاومت می‌کند و کمترین تأثیر بازدارندگی را در رشد یاخته‌ها در بین همه اسیدهای آمینه دارد (Abdelgawad *et al.*, 2014). پلی‌اول‌ها (Ployol) و قندهای محلول دسته دیگری از محافظت‌کننده‌های اسمزی هستند. در پاسخ به تنش خشکی، وضعیت کربوهیدرات در برگ‌ها آغاز به تغییر می‌کند و این امر ممکن است به‌عنوان یک سیگنال سوخت‌وسازی (متابولیک) انجام‌وظیفه کند (Pagter *et al.*, 2005). تجمع کربوهیدرات‌های محلول در پاسخ به تنش‌های محیطی در ارتباط با تنظیم اسمزی و یا حفاظت غشاء‌های یاخته‌ای است که شدت تجمع آن به سرعت و میزان توسعه تنش، نوع و سن اندام و نوع ژنتیکی درون و بین‌گونه‌ای بستگی دارد (Bajji *et al.*, 2001). کمبود آب بازدارنده از نورساخت (فتوسنتز) شده به‌طوری‌که باعث تغییر محتوای سبزینه (کلروفیل) و آسیب به دستگاه نورساخت می‌شود. افزون بر این، تغییر در فعالیت برخی آنزیم‌ها، تجمع قند، پروتئین و اسیدآمینه پرولین را موجب می‌شود که به کاهش عملکرد می‌انجامد (Movludi *et al.*, 2014). بررسی‌های مختلفی در مورد تنش خشکی صورت

مؤثر بر تولید زیست توده سه نژادگان سورگوم صورت گرفت.

مواد و روش‌ها

آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه محقق اردبیلی در سال ۱۳۹۳ اجرا شد. در این پژوهش عامل‌های آزمایشی شامل تنش کم‌آبی در چهار سطح (۸۵، ۶۵، ۴۵ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی) و سه نژادگان سورگوم (KFS2، KFS6 و KFS17) بود که تیمار ۸۵ درصد ظرفیت زراعی به‌عنوان شرایط بدون تنش و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی به‌عنوان تنش شدید در نظر گرفته شد. همچنین نژادگان KFS2 به‌عنوان نژادگان حساس، نژادگان KFS6 به‌عنوان نیمه مقاوم و نژادگان KFS17 به‌عنوان نیمه مقاوم معرفی شده بود. بذرها نژادگان‌های سورگوم علوفه‌ای از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر مرکز کرج تهیه شد. برای اجرای این طرح از گلدان‌هایی به وزن ۱۰ کیلوگرم استفاده شد. بذرها پس از ضدعفونی با قارچ‌کش ویتاواکس درون گلدان که با خاک مورد نظر پر شده بود (دو قسمت خاک و یک قسمت شن و کود دامی)، کشت شد. ظرفیت زراعی خاک به روش وزنی تعیین شد. تیمارهای تنش کم‌آبی در مرحله چهارالی پنج‌برگی سورگوم اعمال شد. به‌منظور آبیاری، گلدان‌ها هر بار وزن شده و با آب به حد ظرفیت زراعی مورد نظر رسانده می‌شد. نمونه‌برداری لازم برای اندازه‌گیری صفات مورد نظر در مرحله شش‌برگی انجام گرفت. برای آبیاری، گلدان‌ها روزی دو مرتبه توزین و با آب به حد ظرفیت زراعی مورد نظر رسانده شد. نتایج تجزیه خاک در جدول زیر آمده است.

گرفته است. در بررسی تأثیر تنش خشکی بر عملکرد و برخی صفات زراعی ارزن، سورگوم و ذرت گزارش شد که خشکی موجب کاهش عملکرد علوفه تر شده و در بین گیاهان اشاره شده، بالاترین عملکرد را ذرت در شرایط تنش در مقایسه با ارزن و سورگوم تولید کرد (Haj Hosseini Asl *et al.*, 2010). همچنین در نتایج بررسی تأثیر خشکی و سطوح مختلف نیتروژن خاک بر برخی ویژگی‌های بیوشیمیایی رقم‌های سورگوم دانه‌ای گزارش کردند، خشکی سبب کاهش سبزینه a و b و افزایش کاروتن در هر دو نژادگان (ژنوتیپ) سپیده و رگه (لاین) امید شد. تنش خشکی غلظت آسکوربات کل و قندهای محلول را نیز افزایش داد (Riahani *et al.*, 2012). نتایج بررسی دیگر نیز نشان داد، تنش خشکی موجب کاهش معنی‌داری در میزان زیست توده (بیوماس) سورگوم می‌شود و فعالیت بعضی آنزیم‌های پاداکسنده تحت تأثیر تنش خشکی نسبت به شاهد افزایش می‌یابد. این پژوهش تعیین سطح فعالیت آنزیم‌های پاداکسنده را به‌عنوان یک فراسنجه (پارامتر) مهم برای تعیین گونه‌های مقاوم به خشکی در سورگوم علوفه‌ای اعلام کرد (Umar, 2006). با رخداد خشکی بر غلظت پرولین افزوده شد. کاهش محتوای رادیکال‌های آزاد در یاخته و افزایش میزان کاروتن بازدارنده از آسیب اکسنده‌ها به یاخته‌های گیاهی شد که در این شرایط با بالا بردن محتوای تنظیم‌کننده‌های اسمزی پرولین و قندهای محلول و حفظ تعادل آبی یاخته از کاهش شدید محتوای آب نسبی برگ جلوگیری کرد که این امر سبب پایداری ساختارهای یاخته در برابر خشکی می‌شود. با توجه به مطالب بیان شده، این پژوهش به‌منظور بررسی تأثیر تنش کم‌آبی بر متابولیت‌های سازگاری و عامل‌های

جدول ۱. نتایج تجزیه خاک مورد استفاده در آزمایش

Table 1. Analysis of the soil used in the experiment.

*EC	pH	Organic carbon	Absorbent elements			The percentages of Soli			Soil texture
			Nitrogen	Phosphorus	Potassium	Clay	Silt	Sand	
0.625	7.88	0.620	0.06	8.5	170	2	14	84	Loamy- sand

Other attributes (%). (ppm), elements (No unit), EC(ds/m), pH*

وارد محلول استنی شود و در نهایت حجم محلول با استن ۸۰ درصد به ۲۰ میلی‌لیتر رسانده شد. محلول حاصل به مدت ۱۰ دقیقه در ۴۰۰ دور سانتریفوژ شد و

برای سنجش سبزینه (کلروفیل) از بالاترین برگ توسعه یافته استفاده شد. در این روش ۰/۱ گرم از بافت برگ را با استن ۸۰ درصد به تدریج له کرده تا سبزینه

استفاده شد. بدین‌صورت که ۱/۵ میلی‌لیتر تریس اسیدکلریدریک ۰/۲ مولار با pH=۷/۶ و ۰/۳ میلی مولار پیروگالول ۰/۲ مولار را باهم مخلوط کرده و پس از آن ۰/۱ میلی‌لیتر از عصاره پروتئینی استخراج‌شده به آن‌ها افزوده و میزان جذب در طول موج ۴۲۰ نانومتر خوانده شد. میزان پروتئین نمونه‌ها نیز به روش Bradford (1976) اندازه‌گیری شد. در این روش ۰/۲ گرم بافت گیاهی با ۰/۶ میلی-لیتر بافر استخراج له گردید و به مدت ۲۰ دقیقه در ۱۱۵۰۰ دور و دمای ۴ درجه سلسیوس سانتریفیوژ شد. آنگاه محلول رو شناور در لوله‌های جدید ریخته و به مدت ۲۰ دقیقه در ۴۰۰۰ دور سانتریفیوژ شده و در نهایت محلول رویی برداشته شد. برای اندازه‌گیری میزان پروتئین ۱۰ میکرو لیتر از عصاره به‌دست‌آمده را در ۵ میلی‌لیتر محلول برادفورد و ۲۹۰ میکرو لیتر بافر استخراج افزوده و میزان جذب در ۵۹۵ نانومتر خوانده شد. اندازه‌گیری فندهای محلول به روش *Irigoyen et al.* (1992) انجام شد، به‌این‌ترتیب که ۰/۵ گرم از بافت تر برگ (بالاترین برگ توسعه‌یافته استفاده) در ۵ میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد ساییده و به مدت ۳۰ ثانیه تکان داده شد. سپس رو شناور (مایع رویی) جدا و به لوله دیگری منتقل شد. دو بار و در هر بار ۵ میلی‌لیتر اتانول ۷۰ درصد به بخش جامد باقی‌مانده اضافه و کامل شستشو شد و بخش رویی به لوله آزمایش منتقل و در نهایت ۱۵ میلی‌لیتر از عصاره به‌دست‌آمده به مدت ۱۵ دقیقه با سرعت ۳۵۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. در ادامه ۰/۱ میلی‌لیتر از عصاره و ۳ میلی‌لیتر آنترون به آن افزوده و به مدت ۱۰ دقیقه در حمام آب جوش قرار داده شد. پس از خنک شدن نمونه‌ها میزان جذب نمونه‌ها در طول موج ۶۲۵ نانومتر خوانده شد. برای اندازه‌گیری پرولین ۰/۵ گرم بافت تازه گیاهی در ۱۰ میلی‌لیتر محلول سولفوسالیسیلیک اسید له کرده تا مخلوط همگنی به دست آید. مخلوط حاصل را با استفاده از کاغذ واتمن شماره ۲ صاف کرده و به ۲ میلی‌لیتر از آن ۲ میلی‌لیتر معرف نین هیدرین و ۲ میلی‌لیتر استیک اسید گلاسیال افزوده شد. مخلوط را به هم زده و به مدت یک ساعت در بن ماری در دمای ۱۰۰ درجه سلسیوس قرار داده و سپس ۴

سپس جذب نوری محلول رویی (رو شناور) در طول‌موج‌های ۶۴۶/۸، ۴۷۰ و ۶۶۳/۲ نانومتر توسط طیف‌سنج نوری (اسپکتروفوتومتر) خوانده شد. میزان سبزینه و کارتنوئیدها با رابطه‌های زیر محاسبه شد (Arnon, 1967).

$$\text{Chl}_a = 12.25 A_{663.2} - 2.798 A_{646.8} \quad (1)$$

$$\text{Chl}_b = 21.50 A_{646.8} - 5.10 A_{663.2} \quad (2)$$

$$\text{Chl}_{\text{Total}} = C_a + C_b \quad (3)$$

$$\text{Carotenoid}_x = (1000 a_{470} - 1.82 C_a - 85.02 C_b) / 198 \quad (4)$$

برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز برای استخراج عصاره پروتئینی، در آغاز نسبت به پودر کردن بافت گیاهی (بالاترین برگ توسعه‌یافته) مورد نظر در درون هاون چینی با استفاده از نیتروژن مایع اقدام شد. آنگاه ۰/۲ گرم از بافت گیاهی یادشده جدا گردید و ۱ میلی‌لیتر محلول تریس ۰/۵ مولار با pH=۷/۵ به آن افزوده شد و سپس به مدت ۲۰ دقیقه با ۱۳۰۰۰ دور در دقیقه در دمای ۴ درجه سلسیوس سانتریفیوژ شد و پس از آن محلول رو شناور خارج و برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز از آن استفاده شد (Sudhakar *et al.*, 2001). اندازه‌گیری میزان فعالیت کاتالاز نیز با استفاده از روش Karo & Mishra (1976) انجام گرفت. برای اندازه‌گیری فعالیت کاتالاز، ۳ میلی‌لیتر تریس ۵۰ میلی مولار با pH=۷/۵ و ۰/۴ میلی‌لیتر آب‌اکسیژنه ۵ میلی‌مولار باهم مخلوط گردید و سپس ۶۰ میکرو لیتر عصاره آنزیمی به آن‌ها افزوده و میزان جذب محلول در طول‌موج ۲۴۰ نانومتر خوانده شد. برای اندازه‌گیری میزان فعالیت پراکسیداز نیز از روش Karo & Mishra (1976) استفاده شد، به این صورت که تریس اسیدکلریدریک ۱۰۰ میلی‌مولار با پیروگالول ۱۰ میلی‌مولار و آب‌اکسیژنه ۵ میلی‌مولار مخلوط گردید و از مخلوط به‌دست‌آمده ۲/۵ میلی‌لیتر برداشته و به آن ۵۰ میکرو لیتر عصاره آنزیمی افزوده و سپس تکان داده (ورتکس) شده و خواندن در طول‌موج ۴۲۵ نانومتر صورت گرفت. برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز از روش Karo & Mishra (1976)

رنگیزه‌های نورساختی

نتایج تجزیه واریانس نشان داد، اثر اصلی کم‌آبی بر محتوای سبزینه در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود. همچنین اثر اصلی نژادگان در سطح ۱ درصد بر میزان سبزینه b، سبزینه کل و کارتنوئیدها و در سطح ۵ درصد بر میزان سبزینه a معنی‌دار شد. برهمکنش نژادگان و کم‌آبی تنها بر میزان سبزینه a در سطح ۵ درصد و بر میزان کارتنوئیدها در سطح ۱ درصد معنی‌دار شد (جدول ۲).

میلی‌لیتر تولوئن اضافه کرده و تکان داده شد تا دو حالت جداگانه تشکیل شود. میزان جذب فاز بالایی در طول موج ۵۲۰ نانومتر خوانده شد (Bates et al., 1973). میزان عملکرد علوفه (زیست‌توده) از روش توزین وزن خشک اندام‌های هوایی برحسب گرم بر بوته محاسبه شد. تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS و مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون LSD در سطح ۵ درصد صورت گرفت. تجزیه رگرسیونی با استفاده از Minitab و رسم نمودارها با استفاده از Excel انجام گرفت.

نتایج و بحث

جدول ۲. نتایج تجزیه واریانس رنگدانه‌های نورساختی نژادگان‌های سورگوم در شرایط تنش کم‌آبی.

Table 2. Analysis of variance of photosynthetic pigments of sorghum genotypes under water deficit stress.

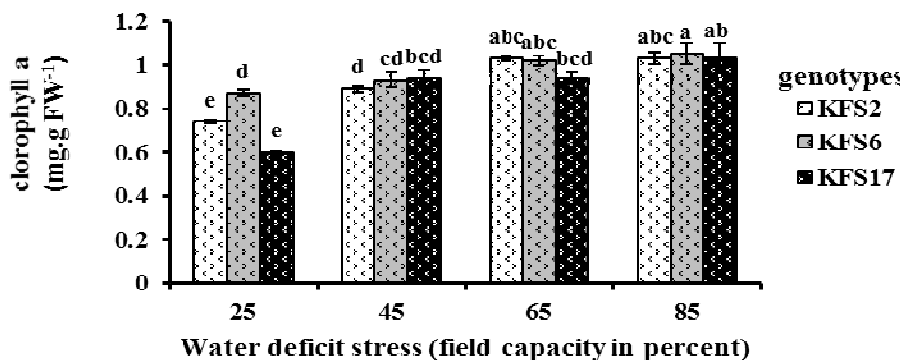
S.O.V	Df	Mean squares			
		Carotenoids	Total Chlorophyll	Chlorophyll b	Chlorophyll a
Water deficit stress (WS)	3	99.47**	0.292**	0.0345**	0.1329**
Genotype (G)	2	11.67**	0.1131**	0.0401**	0.0183*
WS × Ge	6	1.209**	0.0191 ^{ns}	0.0048 ^{ns}	0.0082*
Error	24	0.241	0.0082	0.0027	0.0034
CV (%)	-	3.16	6.41	10.63	6.32

ns, * and ** so significant, significant at 1% and 5%

ns, ** و * به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌داری در سطح ۱ درصد و ۵ درصد

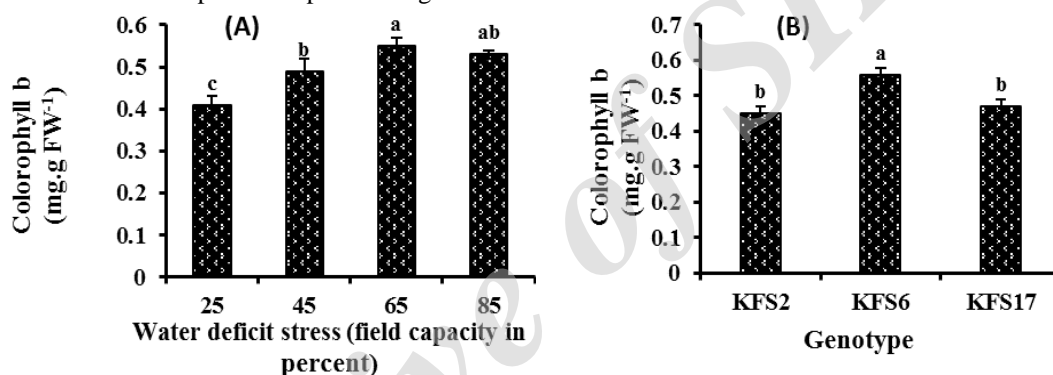
نتایج نشان داد، بیشترین میزان سبزینه b و سبزینه کل در نژادگان KFS6 مشاهده شد و کمترین آن مربوط به نژادگان KFS2 بود که در گروه مشترک با نژادگان KFS17 قرار داشت (شکل‌های ۲، ۳ و ۴). همچنین نتایج نشان داد، با افزایش شدت تنش میزان کارتنوئیدها افزایش یافت، به طوری که بیشترین میزان کارتنوئیدها (۱۹/۶۸ میلی‌گرم در گرم بافت برگ) در نژادگان KFS2 و در تنش شدید (FC ۲۵ درصد) و کمترین میزان کارتنوئیدها (۹/۱۰ میلی‌گرم در گرم بافت برگ) در سطح شاهد (FC ۸۵ درصد) و در نژادگان KFS6 به دست آمد. میزان کارتنوئیدها در تنش FC ۲۵ درصد در نژادگان‌های KFS2 و KFS17 نسبت به شاهد ۳۷ درصد افزایش داشت (شکل ۴).

مقایسه میانگین اثر متقابل در مورد سبزینه a نشان داد، در فرآیند تنش میزان سبزینه a کاهش یافت، به طوری که بیشترین میزان سبزینه a (۱/۰۷ میلی‌گرم در گرم بافت برگ) در تیمار ۸۵ درصد ظرفیت زراعی (شاهد) و در نژادگان KFS2 و کمترین (۰/۶۰ میلی‌گرم در گرم بافت برگ) میزان آن در تنش ۲۵ درصد ظرفیت زراعی و در نژادگان KFS17 مشاهده شد. نژادگان KFS6 در تنش شدید محتوای سبزینه a بالاتری نسبت به دو نژادگان دیگر داشت. تنش کم‌آبی سبب کاهش میزان سبزینه b و کل نیز شد. بیشترین میزان سبزینه b و سبزینه کل (به ترتیب ۰/۵۵ و ۱/۵۶ میلی‌گرم در گرم بافت برگ) در FC ۸۵ درصد و کمترین میزان آن‌ها (به ترتیب ۰/۴۱ و ۱/۱۷ میلی‌گرم در گرم بافت برگ) در تنش شدید (FC ۲۵ درصد) مشاهده شد (شکل ۲، الف و شکل ۳، الف). همچنین



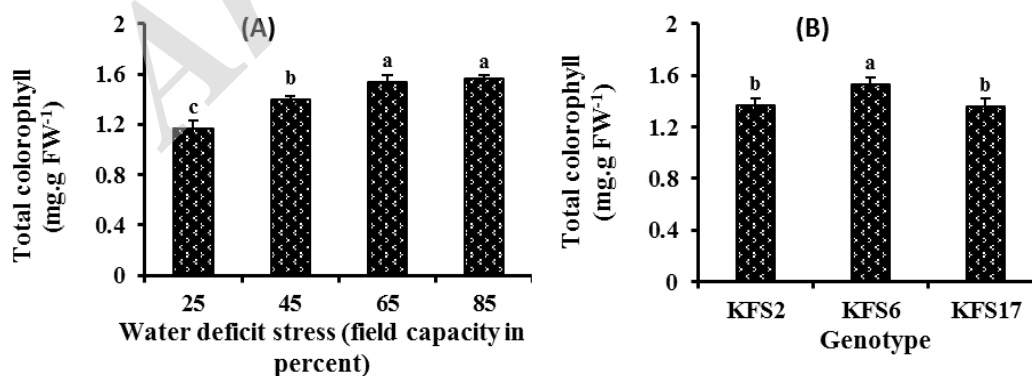
شکل ۱. تأثیر تنش کم آبی بر میزان سبزینه a نژادگان های سورگوم. حرف های ناهمسان نشان دهنده اختلاف معنی دار در سطح ۵ درصد.

Figure 1. The effect of water deficit stress on chlorophyll a of genotypes sorghum. Dissimilar alphabets represents significant differences at the level of %5



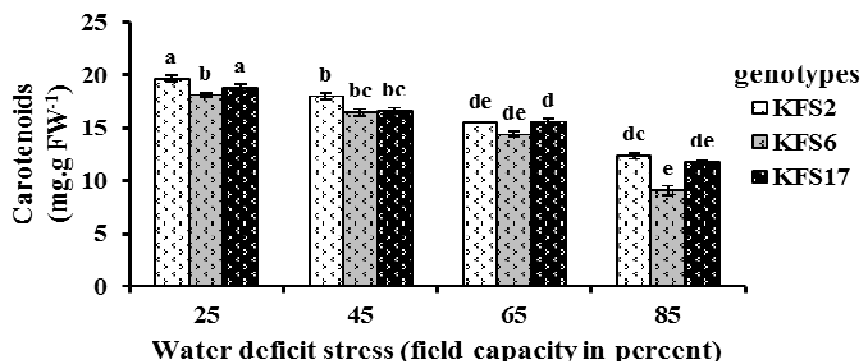
شکل ۲. تغییر میزان سبزینه b طی تنش کم آبی (A) و سه نژادگان سورگوم (B). حرف های ناهمسان نشان دهنده اختلاف معنی دار در سطح ۵ درصد.

under water deficit stress (A) and genotypes of sorghum (B). Figure 2. Change chlorophyll b
 Dissimilar alphabets represents is significant differences at the level of 5%.



شکل ۳. تغییر میزان سبزینه کل طی تنش کم آبی (A) و سه نژادگان سورگوم (B). حرف های ناهمسان نشان دهنده اختلاف معنی دار در سطح ۵ درصد.

Figure 3. Changes in the total chlorophyll under in water deficit stress (A) and three genotypes of sorghum (B). Dissimilar alphabets represents significant differences at the level of %5.



شکل ۴. تأثیر تنش کم‌آبی بر کارتنوئیدهای سه نژادگان سورگوم. حرف‌های ناهمسان نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد.

Figure 4. Effect of water deficit stress on carotenoids in three genotypes of sorghum. Dissimilar alphabets represents a significant difference at the level of 5%.

شدت تنش کم‌آبی، بر میزان فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، پلی فنل اکسیداز و کاتالاز افزوده شد. بالاترین میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز و پلی‌فنل اکسیداز (به ترتیب ۰/۹ و ۰/۸۳ تغییرات جذب در میلی‌گرم پروتئین در دقیقه) در تنش شدید (FC) ۲۵ درصد از نژادگان‌های KFS2 و KFS17 به دست آمد و این در حالی بود که بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز (۰/۷۸ تغییرات جذب در میلی‌گرم پروتئین در دقیقه) در تنش شدید (FC) ۲۵ درصد از نژادگان KFS17 مشاهده شد (شکل ۵، ۶ و ۷).

متابولیت‌های سازگاری

بنا بر نتایج این پژوهش اثر اصلی تنش کم‌آبی در سطح ۱ درصد بر فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و پلی-فنل اکسیداز معنی‌دار بود، این در حالی است که اثر اصلی نژادگان در سطح ۱ درصد بر فعالیت کاتالاز و پراکسیداز معنی‌دار شد و بر فعالیت پلی فنل اکسیداز معنی‌دار نبود. اثر متقابل نژادگان در تنش کم‌آبی در سطح ۱ درصد بر پراکسیداز و در سطح ۵ درصد بر میزان کاتالاز و پلی فنل اکسیداز معنی‌دار شد (جدول ۳). مقایسه میانگین‌های اثر متقابل نشان داد با افزایش

جدول ۳. نتایج تجزیه واریانس متابولیت سازگاری (فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز، پلی فنل اکسیداز، پرولین و قندهای محلول) و میزان زیست‌توده نژادگان‌های سورگوم تحت تنش کم‌آبی.

Table 3. Analysis of variance metabolite of compatibility (activity of enzymes catalase, peroxidase, polyphenol oxidase, proline and sugars soluble) and calculating biomass amount sorghum genotypes under water deficit stress

S.V.O	Df	Mean Squares					
		soluble sugar	Proline	Polyphenol oxidase	Peroxidase	Catalase	Biomass
Water deficit stress (WS)	3	1.836**	0.727**	0.1685**	0.2330**	0.535**	30.553**
Genotype (G)	2	0.191**	0.0180*	0.482 ^{ns}	0.0436**	0.190**	2.949**
WS × G	6	0.0943**	0.0111*	0.0946*	0.0063**	0.0675*	0.710*
Error	24	0.0181	0.0041	0.033	0.0013	0.0307	0.197
CV (%)	-	10.42	8.09	7.70	5.74	9.63	18.82

ns, * and ** so significant, significant at 1% and 5%

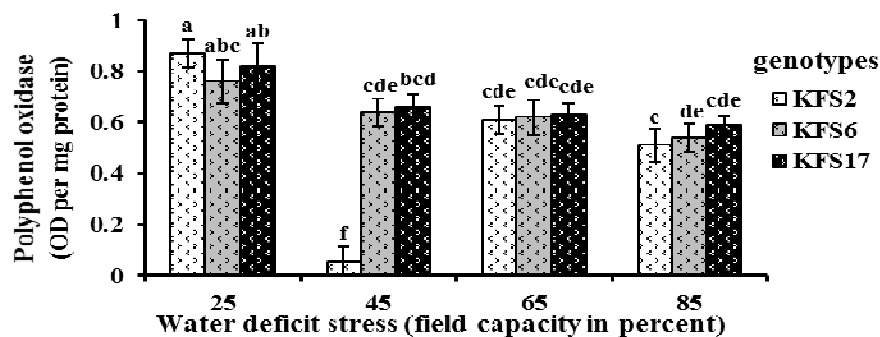
ns, ** و * به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌داری در سطح ۱ درصد و ۵ درصد

قندها در شرایط تنش به بیش از چهار برابر افزایش یافت.

تجمع قندهای محلول در تنش کم‌آبی ۲۵ درصد ظرفیت زراعی افزایش ۲۰۹ درصد و ۲۰۱ درصد را به ترتیب در نژادگان‌های KFS2 و KFS17 نشان داد، در

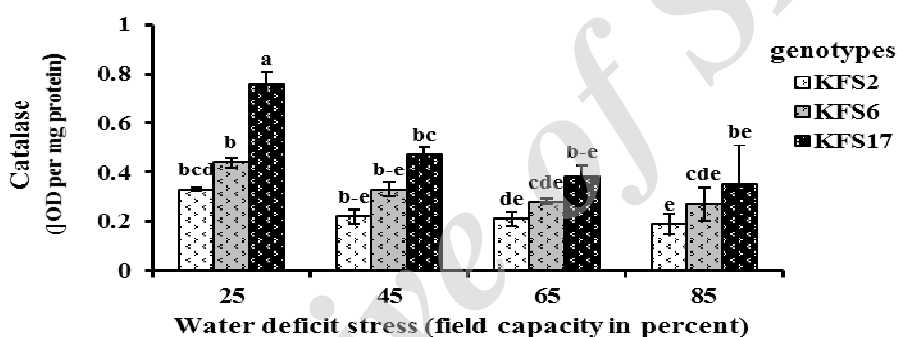
بیشترین انباشت قندهای محلول (۱/۹۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر بافت برگ) را نژادگان KFS2 در ۲۵ درصد ظرفیت زراعی و کمترین آن (۰/۴۷ میلی‌گرم بر گرم وزن تر بافت برگ) را تیمار شاهد (FC ۰/۸۵) و نژادگان KFS6 داشت، به عبارتی دیگر میزان تجمع

حالی که در نژادگان KFS6 این میزان ۱۵۳ درصد بود (شکل ۴).



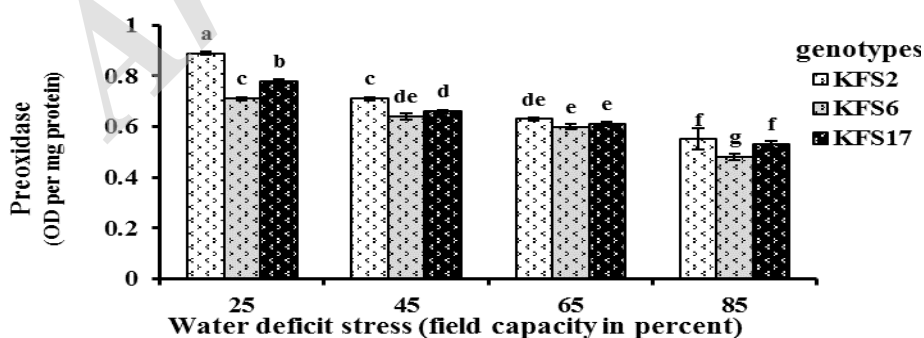
شکل ۵. تأثیر تنش کم آبی بر آنزیم پلی فنل اکسیداز سه نژادگان سورگوم. حرف های ناهمسان نشان دهنده اختلاف معنی دار در سطح ۵ درصد.

Figure 5. The effects of water deficit stress on polyphenol oxidase in three genotypes of sorghum. Dissimilar alphabets represents a significant difference in the level of %5.



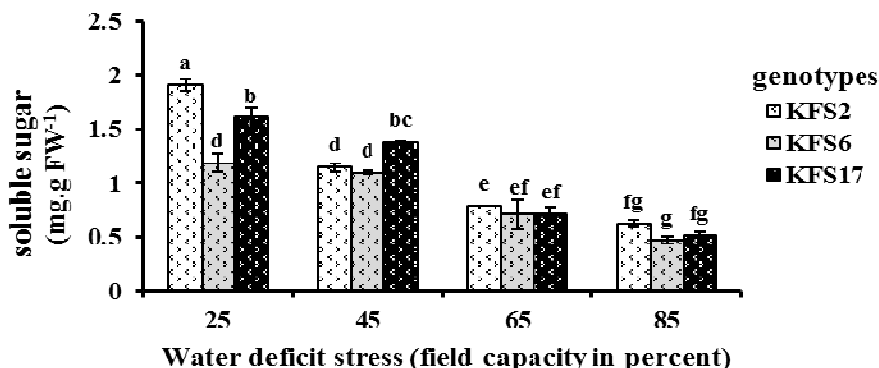
شکل ۶. تأثیر تنش کم آبی بر آنزیم کاتالاز سه نژادگان سورگوم. حرف های ناهمسان نشان دهنده اختلاف معنی دار در سطح ۵ درصد.

Figure 6. Effect of water deficit stress on catalase in three genotypes of sorghum. Dissimilar alphabets represents a significant difference in the level of %5.



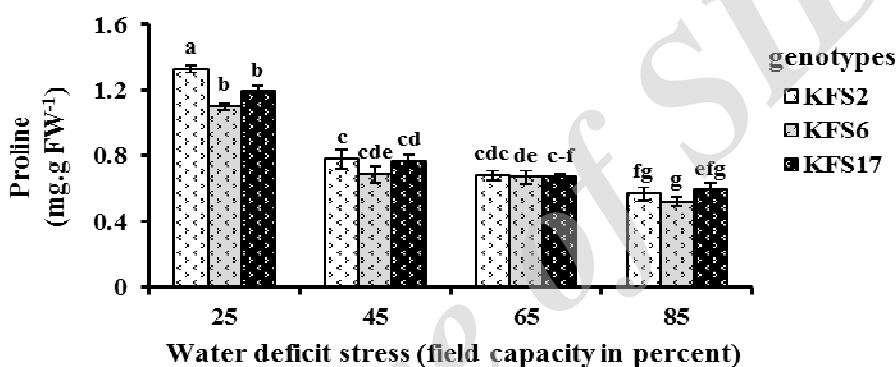
شکل ۷. تأثیر تنش کم آبی بر آنزیم پراکسیداز سه نژادگان سورگوم حرف های ناهمسان نشان دهنده اختلاف معنی دار در سطح ۵ درصد.

Figure 7. The effect of water deficit stress on Peroxidase of three genotypes of sorghum dissimilar alphabets represents a significant difference in the level of %5.



شکل ۸. تأثیر تنش کم‌آبی بر قندهای محلول سه نژادگان سورگوم. حرف‌های ناهمسان نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد.

Figure 8. The effect of water deficit stress on soluble sugar in three genotypes of sorghum. Dissimilar alphabets represents a significant difference in the level of %5.



شکل ۹. تأثیر تنش کم‌آبی بر پرولین سه نژادگان سورگوم. حرف‌های ناهمسان نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد.

Figure 9. The effect of water deficit stress on proline in three genotypes of sorghum. Dissimilar alphabets represents a significant difference in the level of %5.

با نژادگان KFS2، ۲۲ درصد کاهش نشان داد.

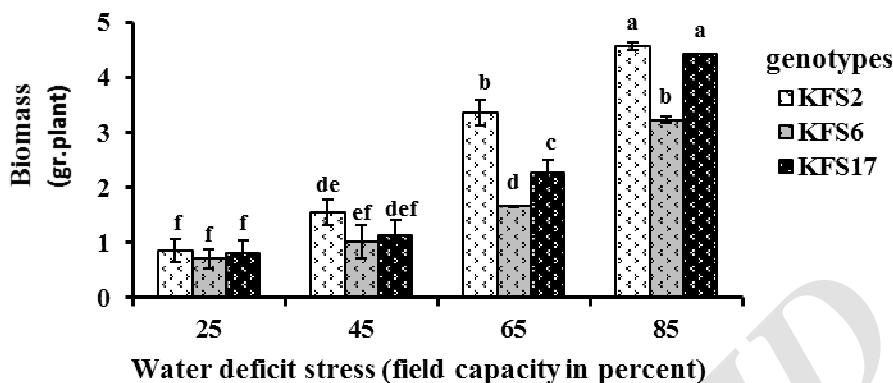
عملکرد زیست‌توده

نتایج تجزیه واریانس نشان داد، اثر اصلی نژادگان و کم‌آبی در سطح ۱ درصد و اثر متقابل آن‌ها در سطح ۵ درصد بر میزان عملکرد زیست‌توده سورگوم تفاوت معنی‌داری داشت (جدول ۳). مقایسه میانگین اثر متقابل نشان داد، تنش کم‌آبی، عملکرد زیست‌توده را در نژادگان KFS2 در سطح ۴۵ درصد ظرفیت زراعی به میزان ۶۶ درصد کاهش داد. افت عملکرد زیست‌توده در نژادگان KFS6 در تنش ۴۵ درصد حدود ۶۸ درصد بود که با تشدید تنش تا ۲۵ درصد ظرفیت زراعی، این کاهش عملکرد به میزان ۷۸ درصد رسید. بنا بر نتایج

همچنین نتایج بررسی‌ها نشان داد، تأثیر کم‌آبی و نژادگان بر میزان پرولین معنی‌دار ($\alpha=0.05$)، بود. مقایسه میانگین‌ها نشان داد، با افزایش تنش کم‌آبی میزان پرولین افزایش یافت و بیشترین افزایش پرولین (۱/۳۳ میکروگرم بر گرم) در تنش شدید در نژادگان KFS2 و کمترین تجمع پرولین (۰/۵۲ میکروگرم بر گرم) مربوط به نژادگان KFS6 و در تیمار شاهد (FC) مشاهده شد (شکل ۵). تجمع پرولین در نژادگان KFS2 در تنش شدید نسبت به شاهد بیش از دو برابر بود در حالی که در نژادگان KFS6 میزان پرولین در تنش خشکی شدید (FC ۰/۲۵) در مقایسه

بوته)، در نژادگان KFS6 در تنش ۲۵ درصد ظرفیت زراعی به دست آمد (شکل ۱۰).

به‌دست‌آمده بالاترین عملکرد زیست‌توده (۵/۳۰ گرم در بوته) در نژادگان KFS2 و KFS17 در ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و کمترین میزان عملکرد (۰/۷۰ گرم در



شکل ۱۰. تأثیر تنش کم‌آبی بر عملکرد زیست‌توده سه نژادگان سورگوم. حرف‌های ناهمسان نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد.

Figure 10. Effect of water deficit stress on three genotypes of sorghum biomass yield. Dissimilar alphabets represents a significant difference in the level of %5.

خود بالاترین همبستگی ($r = 0.858^{**}$) را با فعالیت آنزیم کاتالاز نشان داد (جدول ۴).

نتایج رگرسیون

معادله‌های رگرسیونی شاخص‌های نورساختی، بر زیست‌توده نژادگان‌های سورگوم نشان داد، میزان سبزینه a در نژادگان KFS2 بالاترین سهم را در پیش‌بینی زیست‌توده دارد. با توجه به نتایج موجود در جدول ۵ می‌توان مشاهده کرد نژادگان KFS2 در میزان سبزینه a، b، سبزینه کل و نژادگان KFS17 در میزان کارتنوئیدهای بالاترین سهم را در پیش‌بینی عملکرد زیست‌توده دارند. همچنین نتایج نشان داد، تغییرات میزان زیست‌توده با میزان سبزینه a در نژادگان KFS2 و KFS17 از رابطه درجه دوم پیروی می‌کند ولی در نژادگان KFS6 این تغییرات از رابطه خطی به‌خوبی تبیین می‌شود. همچنین نتایج نشان داد، تغییرات زیست‌توده در نتیجه میزان سبزینه b، میزان سبزینه کل و کارتنوئیدها در سه نژادگان سورگوم از نوع خطی بود (جدول ۵). نتایج پیش‌بینی میزان زیست‌توده در نتیجه متابولیت‌های سازگاری نشان داد، فعالیت آنزیم پراکسیداز بالاترین سهم را در

همبستگی

نتایج همبستگی نشان داد، عملکرد زیست‌توده با میزان سبزینه a و میزان سبزینه کل در سطح ۱ درصد همبستگی مثبت معنی‌دار و با میزان کارتنوئیدها و فعالیت آنزیم‌های پاداکسنده و شاخص‌های سازگاری (پروکلین و قندهای محلول) در سطح ۱ درصد همبستگی منفی معنی‌داری داشت. بیشترین همبستگی مثبت بین میزان سبزینه a ($r = 0.678^{**}$) و زیست‌توده و بالاترین همبستگی منفی نیز بین فعالیت آنزیم پراکسیداز ($r = -0.757^{**}$) و زیست‌توده مشاهده شد.

میزان سبزینه a نیز تنها با میزان سبزینه b و سبزینه کل در سطح ۱ درصد همبستگی مثبت داشته و با دیگر صفات همبستگی منفی معنی‌داری داشت به‌طوری‌که بیشترین همبستگی مثبت ($r = 0.932^{**}$) آن با میزان سبزینه کل و بالاترین همبستگی منفی ($r = -0.802^{**}$) آن نیز با فعالیت پراکسیداز بود. فعالیت آنزیم پراکسیداز نیز با میزان سبزینه a، b و کل همبستگی منفی و با دیگر صفات همبستگی مثبت داشت. میزان قندهای محلول بیشترین همبستگی ($r = 0.882^{**}$) را با پراکسیداز نشان داد که

زیست توده از خود نشان داد. با توجه به نتایج موجود در جدول ۶ مشاهده می شود در نژادگان KFS2 اغلب شاخص های سازگاری (به جزء میزان پرولین) در مقایسه با دو نژادگان دیگر بیشترین سهم را در پیش بینی میزان زیست توده دارد (جدول ۶).

پیش بینی زیست توده نشان داد، به طوری که تغییرات زیست توده با تغییرات فعالیت پراکسیداز در نژادگان KFS2 و KFS17 از نوع درجه دو و در نژادگان KFS6 از نوع خطی بود. فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در نژادگان KFS2 نیز سهم زیادی در پیش بینی میزان

جدول ۴. ضریب های همبستگی بین شاخص های اندازه گیری شده

Table 4. Coefficients of correlation between adjustment indices.

	Chlorophyll a	Chlorophyll b	Total Chlorophyll	Carotenoid s	Catalase e	Peroxidas e	Polyphenol oxidase	Proline	soluble Sugar	Biomass s
Chlorophyll a	1									
Chlorophyll b	0.684**	1								
Total Chlorophyll	0.932**	0.898**	1							
Carotenoids	-0.608**	-0.271	-0.487*	1						
Catalase	-0.743**	-0.537**	-0.705**	0.654**	1					
Peroxidase	-0.802**	-0.545**	-0.751**	0.688**	0.882**	1				
Polyphenol oxidase	-0.493**	-0.332*	-0.468**	0.315	0.651**	0.584**	1			
Proline	-0.763**	-0.559**	-0.728**	0.832**	0.807**	0.850**	0.481**	1		
soluble Sugar	-0.821**	-0.564**	-0.766**	0.749**	0.858**	0.888**	0.605**	0.820**	1	
Biomass	0.678**	0.259	0.539**	-0.685**	0.614**	-0.757**	-0.515**	0.685**	-0.742**	1

ns, * and ** so significant, significant at 1% and 5%

ns, ** و * به ترتیب غیر معنی دار، معنی داری در سطح ۱ درصد و ۵ درصد

جدول ۵. مدل های رگرسیونی شاخص های نورساختی با میزان زیست توده تولیدی در نژادگان های سورگوم.

Table 5. Regression models of photosynthesis and biomass production indices in sorghum genotypes

Related Traits X	Genotype	R square	The regression coefficients of equation				Model
			b ₀	b ₁	b ₂	b ₃	
Chlorophyll a	KFS2	0.912	22.31*	-58.19*	39.26*ns	Y = b ₀ +b ₁ X+b ₂ X ²
	KFS6	0.560	-6.882*	5.799**nsns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	0.738	15.61*	-44.01*	31.50*ns	Y = b ₀ +b ₁ X+b ₂ X ²
Chlorophyll b	KFS2	0.430	-4.756	16.15*nsns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS6	0.201	-1.426	5.484nsns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	0.186	-1.499	7.736nsns	Y = b ₀ +b ₁ X
Total Chlorophyll	KFS2	0.810	-8.31**	7.953**nsns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS6	0.407	-4.57	4.064*nsns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	0.389	-3.44	4.11*nsns	Y = b ₀ +b ₁ X
Carotenoids	KFS2	0.382	9.38**	-0.428*nsns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS6	0.498	8.01**	-0.381*nsns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	0.595	11.61**	-0.608**nsns	Y = b ₀ +b ₁ X

ns, * and ** so significant, significant at 1% and 5%

ns, ** و * به ترتیب غیر معنی دار، معنی داری در سطح ۱ درصد و ۵ درصد

(Zade et al 2007; Hassanzadeh et al., 2009)

همچنین با توجه به نتایج همبستگی موجود در جدول ۴ و نتایج مدل های رگرسیونی در جدول ۵، میزان سبزینه a بالاترین همبستگی و بیشترین سهم را در پیش بینی میزان زیست توده نشان داد، این در حالی است که نژادگان KFS6 با توجه به بالا بودن میزان سبزینه a بالاترین عملکرد زیست توده را موجب نشده است. نتایج بررسی ها نشان داد، توان گیاه در تداوم

بحث

نتایج این تحقیق نشان داد، کم آبی موجب تغییرات پرشماری در گیاه می شود که از جمله می توان به کاهش میزان سبزینه a، میزان سبزینه b، سبزینه کل و افزایش میزان کارتنوئیدها اشاره کرد. نژادگان KFS6 بالاترین شاخص های نورساختی (به جزء میزان کارتنوئیدها) به خود اختصاص داد. این نتایج با یافته های بررسی های دیگر همخوانی دارد (Abbas-

(Mureiel, 1984)؛ بنابراین کاهش عملکرد با وجود میزان بالای سبزینه a در نژادگان KFS6 را می توان به این علت دانست. از دلایل کاهش میزان رنگیزه ها در شرایط تنش، افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز، تولید رادیکال آزاد و اختلال در واکنش های بیوشیمیایی و آسیب به مرکز واکنش PSII است (Ranjan *et al.*, 2001; Oncel *et al.*, 2000).

جریان نورساخت، محتوای بالای آب نسبی برگ و ظرفیت نورساختی می تواند از مهم ترین عامل های مؤثر در مقاومت به خشکی باشد (Sajjadinia *et al.*, 2010). به نظر می رسد کاهش میزان نورساخت خالص گیاه افزون بر رنگیزه های نورساختی، ناشی از بسته شدن روزنه ها، افزایش مقاومت میان برگی (مزوفیلی) و تأثیر سوء تنش بر غشاء تیلاکوئیدها باشد

جدول ۶. مدل های رگرسیونی متابولیت های سازگاری با میزان زیست توده تولیدی در نژادگان های سورگوم.

Table 6. Regression models the metabolites compatibility with biomass production in sorghum genotypes.

Related Traits X	genotype	R square	The regression coefficients of equation				Model
			b ₀	b ₁	b ₂	b ₃	
Catalase	KFS2	0.885	8.093**	-20.88**	13.98**	ns	Y = b ₀ + b ₁ X + b ₂ X ²
	KFS6	0.871	9.744**	-44.96**	55.28**	ns	Y = b ₀ + b ₁ X + b ₂ X ²
	KFS17	0.592	5.515**	-10.24**	ns	ns	Y = b ₀ + b ₁ X
Peroxidase	KFS2	0.942	31.11**	-70.98**	41.48**	ns	Y = b ₀ + b ₁ X + b ₂ X ²
	KFS6	0.906	8.71**	-11.69**	ns	ns	Y = b ₀ + b ₁ X
	KFS17	0.904	44.39**	-11.78*	79.47**	ns	Y = b ₀ + b ₁ X + b ₂ X ²
Polyphenol oxidase	KFS2	0.704	7.049**	-6.497*	ns	ns	Y = b ₀ + b ₁ X
	KFS6	0.006	2.172	-0.836*	ns	ns	Y = b ₀ + b ₁ X
	KFS17	0.411	10.31**	-12.03*	ns	ns	Y = b ₀ + b ₁ X
Proline	KFS2	0.617	5.887**	-3.929**	ns	ns	Y = b ₀ + b ₁ X
	KFS6	0.885	12.11**	-23.76**	11.83**	ns	Y = b ₀ + b ₁ X + b ₂ X ²
	KFS17	0.773	19.27**	-37.50*	18.74*	ns	Y = b ₀ + b ₁ X + b ₂ X ²
Sugar soluble	KFS2	0.927	9.986**	-10.88**	3.19**	ns	Y = b ₀ + b ₁ X + b ₂ X ²
	KFS6	0.715	4.006**	-2.709**	ns	ns	Y = b ₀ + b ₁ X
	KFS17	0.716	4.881**	-2.678**	ns	ns	Y = b ₀ + b ₁ X

ns, *, ** and ** so significant, significant at 1% and 5% درصد و ۵درصد

افزایش پیدا کرد در بین نژادگان های استفاده شده بیشترین فعالیت آنزیم پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز از نژادگان KFS2 و بیشترین کاتالاز از نژادگان KFS17 مشاهده شد. این نتایج با یافته های بررسی های دیگر همخوانی دارد (Jabari *et al.*, 2006; Gunes *et al.*, 2008). با توجه به بالا بودن میزان کارتنوئیدها و کاتالاز در نژادگان KFS17 و بالا بودن پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز در نژادگان KFS2 هر نژادگان از یک راه کار خاصی در جهت رویارویی با تنش استفاده می کند. در شرایط تنش کم آبی میزان گونه های فعال اکسیژن و پراکسیداز هیدروژن در کلروپلاست، میتوکندری، پراکسیزوم، افزایش یافته که این موجب افزایش فعالیت آنزیم های پاداکسنده در جهت رویارویی با آنها می شود (Foyer and Noctor, 2003). در بین فعالیت آنزیم های پاداکسنده، سوپراکسید دیسموتاز به عنوان اولین سد عمل کرده و موجب تجزیه رادیکال های آزاد به پراکسید هیدروژن

یکی از عامل های رویارویی گیاه با شرایط ایجاد شده در شرایط خشکی میزان کارتنوئیدها است. کارتنوئیدها می توانند سامانه دریافت نور دستگاه نورساختی را از گزند مولکول های اکسیژن رادیکال حفاظت کنند. در این نتایج نیز افزایش میزان کارتنوئیدها در شرایط کم آبی مشاهده شد (شکل ۴). کارتنوئیدها می توانند به طور مستقیم اکسیژن یکتایی را خاموش و غیرفعال کنند و یا به وسیله اکسیژن یکتایی اکسید شوند، همچنین کارتنوئیدها از طریق چرخه زانتوفیل باعث مصرف NADPH و حفاظت از سبزینه در مقابل اکسایش نوری (فتواکسیداسیون) می شوند (Koyro, 2006). از دیگر سامانه های دفاعی گیاه در رویارویی با افزایش رادیکال آزاد در شرایط تنش می توان به فعالیت آنزیم های پاداکسنده اشاره کرد؛ که بسته به گیاه، نژادگان و شرایط محیطی گیاه از هر یک یا هر دو به طور همزمان استفاده می کند. فعالیت آنزیم های کاتالاز، پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز در شرایط تنش

می‌شود که در ادامه پراکسیداز هیدروژن توسط دیگر آنزیم‌های پاداکسند به آب و اکسیژن تجزیه می‌شود (Ariano *et al.*, 2005). همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز در چرخه کالوین می‌تواند با افزایش نسبت H^+ , NADP/NADPH، باعث کاهش تولید شکل‌های فعال کلروپلاست، و آسیب به بیومولکول‌ها از جمله لیپیدها کاهش می‌یابد (Mittler, 2002).

در شرایط تنش کم‌آبی میزان پرولین و قندهای محلول نیز افزایش یافت. در بین نژادگان KFS2 بالاترین میزان قندهای محلول و پرولین را از خود نشان داد (شکل ۷ و ۸) این نتایج با نتایج بررسی‌های دیگران همخوانی دارد (Dehqanzadeh *et al.*, 2008; Mohsenzade *et al.*, 2006). افزایش قندهای محلول در هنگام تنش کم‌آبی را می‌توان ناشی از توقف رشد یا ساخت (سنتز) این ترکیب‌ها از مسیرهای غیر-نورساختی و همچنین تخریب قندهای نامحلول که باعث افزایش قندهای محلول نیز می‌شود (Ghorbanli & Niakan, 2005). با افزایش تنش کم‌آبی پتانسیل آب یاخته به سرعت به پایین‌تر از حد آستانه رسیده و منجر به افزایش فعالیت آنزیم آمیلاز و تجزیه نشاسته به ساکارز و سپس به مولکول‌های کوچک‌تر مانند گلوکز و فروکتوز و دیگر قندهای محلول شده است. تجمع قندهای محلول در شرایط تنش کم‌آبی ممکن است به‌عنوان عامل اسمزی عمل نمایند (Ingram & Bartles, 1996). نتایج مدل‌های رگرسیونی نشان داد، نژادگان KFS2 از طریق قندهای محلول سهم زیادی در پیش‌بینی میزان زیست‌توده دارد که به احتمال نشان می‌دهد، این نژادگان از این سازوکار نیز در جهت رویارویی با تنش استفاده می‌کند. همچنین تجمع پرولین در شرایط تنش را می‌توان نتیجه آبکافت پروتئین‌ها و تولید آن از مسیر گلوتامیک اسید دانست (Mureiel, 1984). پرولین اسیدآمینه ذخیره‌شده در سیتوپلاسم است و احتمال دارد در حفاظت از ساختمان ماکرومولکول‌ها نقش داشته باشد همچنین نتایج نشان داد، نژادگان KFS6 تنها در میزان پرولین بیشترین سهم را در پیش‌بینی میزان زیست‌توده در مقایسه با دیگر نژادگان‌ها دارد (جدول ۵).

نتیجه‌گیری کلی

با توجه به نتایج به‌دست‌آمده می‌توان گفت که تنش کم‌آبی موجب کاهش رنگیزه‌های نورساختی و افزایش متابولیت‌های سازگاری به تنش شد. در بین رنگدانه‌های نورساختی میزان سبزینه a بیشترین سهم را در تولید زیست‌توده ایفا می‌کند. همچنین مشاهده شد بین متابولیت‌های سازگاری فعالیت آنزیم پراکسیداز و میزان قند بالاترین همبستگی و سهم را در تولید زیست‌توده در نژادگان‌های استفاده شده دارند،

بنابراین نژادگان KFS2 با تولید بالاترین میزان از این دو صفت در نهایت موجب تولید بالاترین میزان زیست‌توده شد که این نشان می‌دهد، در انتخاب نژادگان‌های متحمل شاخص‌های سازگاری اهمیت بیشتری در مقایسه با دیگر شاخص‌ها دارند.

REFERENCES

1. Abbas-Zade, B., Sharifi, A., Abadi, A., Lebaschi, M.H., Naderi, M. & Maghdami, F. (2007). Effect of drought stress on proline, soluble sugars, chlorophyll and relative water content of *Melissa officinalis* L. *Journal Research Agronomic Plants Iran*, 23, 504-513.
2. Abdelgawad, Z. A. Khalafaallah, A. A. & Abdallah M. M. (2014). Impact of Methyl Jasmonate on Antioxidant Activity and Some Biochemical Aspects of Maize Plant Grown under Water Stress Condition. *Agricultural Sciences*, 5, 1077-1088
3. Ariano, S., Bartolomeo, D., Cristos, X. & Andras, M. (2005). Antioxidant defenses in Olive trees during drought stress: changes in activity of some antioxidant enzymes. *Functional Plant Biology*, 32, 45- 53.
4. Arnon, A.N. (1967). Method of extraction of chlorophyll in the plants. *Agronomy Journal*, 23, 112-121.
5. Bajji, M., Lutts, S. & Kinet, J.M. (2001). Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Science*, 160, 669- 681.
6. Bates, I.S., Waldern, R.P. & Teare, I.D. (1973). Rapid determination of free Proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205- 207.
7. Bessembinder, J.J.E., Leffelaar, P.A., Dhindwal, A.S. & Ponsioen, T.C. (2005). Which crop and which drop, and the scope for improvement of water productivity. *Agricultural Water Management*, 73, 113- 130.
8. Bradford, M.M. (1976). A rapid and sensitive for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemist*, 72, 248-254
9. Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F.W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A.M., Francia, E., Mare, C., Tondelliand A. & Stanca M. (2008). Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*, 105, 1-14.
10. Dehqanzadeh, H., Khajehpour, M.R., Heidari Sharif Abad, H. & Soleimani, A.S. (2008). Effect of limited irrigation on the accumulation of proline, free soluble sugars and potassium in bread wheat cultivars. 10th Iran. Cong Agron. *Plant Breed Science*, 430p.
11. Devnarain, N, Crampton, BG, Chikwamba, R, Becker, JW. & O'Kennedy, MM. (2016). Physiological responses of selected African sorghum landraces to progressive water stress and re-watering. *The South African Journal of Botany*, 103, 61-69.
12. Foyer, C. & Noctor, G. (2003). Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiology Planetarium*, 119, 355- 364.
13. Garg, N. & Manchanda, G. (2009). ROS generation in plants: boon or bane. *Plant Biopsy*, 143, 8-96.
14. Ghorbanli, M. & Niakan, M. (2005). Effect of drought stress on soluble sugar, protein, proline, phenolic compounds and nitrate reductase enzyme activity in soybean varieties in Gorgan. *Journal of Science Teacher Education*, 5, 537-549. (In Farsi).
15. Gunes, A., Inal, A., Adak, M.S., Bagci, E.G., Cicek, N. & Eraslan, F. (2008). Effect of drought stress implemented at pre-or post-anthesis stage on some physiological parameters as screening criteria in chickpea cultivars. *Russian Journal Plant Physiology*, 55, 59- 67.
16. Haj Hosseini Asl, N., Moradi Aghdam, A., Shirani Rad, A.H., Hosseini, N. & Resay Far, M. (2010). Effects of drying stress on yield and agronomic traits of millet, sorghum and maize relay intercropping. *Journal of Agricultural Research*, 1, 63-74. (In Farsi)
17. Hassanzadeh, M., Ebadi, A., Panahyan-e-Kivi, M., Eshgih, A.G., Jamaati-e-Somarin, Sh., Saeidi, M. & Zabihi Mahmoodabad, R. (2009). Evaluation of drought stress on relative water content and chlorophyll content of Sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes at early flowering stage. *Research Journal of Environmental Sciences*, 3(3), 345-350.
18. Ingram, J. & Bartles, D. (1996). The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47, 377- 403.
19. Irigoyen, J.J., Emerich, D.W. & Sanchez- Diaz, M. (1992). Alfalfa leaf senescence induced by drought stress: photosynthesis, hydrogen peroxide metabolism, lipid peroxidation and ethylene evolution. *Physiology Planetarium*, 84, 67- 72.

20. 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 Agriculture Science*, 37, 307-316.
21. Karo, M. & Mishra, D. (1976). Catalase, peroxidase and polyphenol oxidase activity during rice leaf senescence. *Plant Physiology* 57: 315-319.
22. Koyro, H.W. (2006). Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of potential cash crop halophyte *Plantago coronopus* (L.). *Environmental and Experimental Botany*, 56, 136-149.
23. Liu, H., Sultan, M.A.R.F., Liu, X.L., Zhang, J., Yu, F. & Zhao, H.X., (2015). Physiological and comparative proteomic analysis reveals different drought responses in roots and leaves of drought-tolerant wild wheat (*Triticum boeoticum*). *PLoS One*, 10(10), 25-36.
24. Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7, 405-410.
25. Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M. & Breusegem, F.V. (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 9, 490- 498.
26. Mohsenzade, S., Malboobi, M.A., Razavi, K., & Farrahi Aschtiani, S. (2006). Physiological and molecular responses of *Aeluropus lagopoides* (poaceas) to water deficit. *Environmental and Experimental Botany*, 56, 374-322.
27. Movludi, A. Ebadi, A. Jahanbakhsh, S. Davari, M. & Parmoon. Gh. (2014). The effect of water deficit and nitrogen on the antioxidant enzymes' activity and quantum yield of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 42(2), 398-404.
28. Mureiel, J. (1984). Free proline and reducing sugars accumulation in water stress. *Ser- Agrincola*, 29, 39- 46.
29. Oncel, I., Keles, Y. & Ustun, A.S. (2000). Interactive of temperature and heavy metal stress on the growth and some biological compounds in wheat seedling. *Environmental Pollution*, 107, 15-320.
30. Pagter, M., Bragato, C. & Brix, H. (2005). Tolerance and physiological responses of *phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, 81, 285-299.
31. Polidoros, N.A. & Scandalios, J.G. (1999). Role of hydrogen peroxide and different classes of antioxidants in the regulation of catalase and glutathione S-transferases gene expression in maize (*Zea mays* L.). *Physiology Planetarium*, 106, 112- 120.
32. Ranjan, R., Bohra, S.P. & Jeel, A.M. (2001). Book of plant senescence. Jodhpur, Agrobios New York, PP. 18- 42.
33. Riahani Nia, SH., Khazaei H. R. Kafie, M. & Nezami, A. (2012). Effect of soil drought stress and different nitrogen levels on some biochemical characteristics of grain sorghum cultivars in greenhouse conditions. *Journal of Science and Technology of Greenhouse Culture*, 70, 14-60. (In Farsi).
34. Sajjadinia, A., Ershadi, A., Hokmabadi, H., Khayyat, M. & Gholami, M. (2010). Gas exchange activities and relative water content at different fruit growth and developmental stages of on and off cultivated pistachio trees. *American Journal of Agricultural Economics*, 1, 1- 6.
35. Sudhakar, C., Lakshmi, A. & Giridara kumar, S. (2001). Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Mours alba* L.) under NaCl salinity, *Plant Science*, 167, 613-619.
36. Turkan, I., Bor, M., Ozdemir, F. & Koca, H. (2005). Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought tolerant *P. acutifolius* Gray and drought sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. *Plant Science*, 168, 223- 231
37. Umar, SH. (2006). Alleviating adverse effects of water stress on yield of sorghum, mustard and groundnut by potassium. *Pakistan Journal of Botany*, 38, 1373-1380