Archive of SID

تغذیه متناسب گوجه‌فرنگی با پتاسیم و روی در شرایط تنش خشکی ایجاد شده با پلی‌اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ در سیستم آبکشت

فرزانه سادات صدوق[1*]، حسین شریعتمداری[1]، امیرحسین خوشگفتارمنش[1] و محمدرضا مصدقی[1]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۱/۹/۲۱ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۵/۱۸)

چکیده

در شرایط تنش خشکی، علاوه بر ممانعت جذب آب، فراهمی و جذب عناصر غذایی مختلف هم محدود می‌شود. تغذیه متناسب به‌عنوان یکی از روش‌های مدیریت تولید گیاهی در شرایط تنش‌های مختلف محیطی شناخته شده است. خشکی و کمبود عناصری مانند پتاسیم و روی در این شرایط با تأثیر بر مقدار آب و خصوصیات فیزیولوژیک گیاه، کاهش کیفیت و کمیت گیاهان را در پی دارند. این پژوهش با هدف بررسی تأثیر برهمکنش سطوح مختلف پتاسیم (۰/۶، ۳ و ۶ میلی‌مولار) از منبع نیترات پتاسیم، سطوح مختلف روی (صفر، ۱ و ۲ میکرومولار) از منبع سولفات روی، در شرایط تنش خشکی حاصل از پلی‌اتیلن گلیکول (PEG) ۶۰۰۰ (صفر، ۵۵ و ۱۱۰ گرم در لیتر) بر تعدادی از شاخص‌های وضعیت آبی و ویژگی‌های فیزیولوژیک گیاه گوجه‌فرنگی در سیستم آبکشت انجام شد. نتایج نشان داد که برهمکنش خشکی، پتاسیم و روی بر وزن خشک شاخساره و ریشه، مقدار کلروفیل و پرولین برگ و درصد نشت یونی ریشه معنی‌دار شد. افزودن پتاسیم و روی وضعیت آبی گیاه را بهبود بخشید، اما اثر روی بر پتانسیل آب برگ معنی‌دار نشد. تنش خشکی، مقدار کلروفیل را افزایش و گروه‌های سولفیدریل را کاهش داد. مصرف پتاسیم در غلظت زیاد منجر به افزایش نشت یونی ریشه شد.

واژه‌های کلیدی: مدیریت تولیدات گیاهی، تنش‌های محیطی، ویژگی‌های فیزیولوژیک

مقدمه

تغذیهٔ متناسب گیاهان در کاهش اثرهای تنش‌های زیستی، از جمله تنش خشکی، مفید است (۶۲). از طرفی، تخلیهٔ شدید عناصر غذایی و مواد آلی خاک‌ها به‌دلیل مدیریت نادرست و کشاورزی متراکم از عوامل اصلی کاهش عملکرد گیاهان محسوب می‌شوند (۴۸).

رومهلد و کرکبی (۴۸) پژوهش درباره پتاسیم در کشاورزی را ضروری دانستند. مناطق زیادی از زمین‌های کشاورزی جهان با کمبود پتاسیم مواجه هستند. بیش از نیمی از وزن خشک محصولات را شاخساره آنها تشکیل می‌دهد که به مصارف گوناگون می‌رسد. این بدین مفهوم است که مقدار زیادی از مواد غذایی از خاک برداشت می‌شود. برخی از عناصر مانند نیتروژن و فسفر در حدی که از خاک برداشت می‌شوند جایگزین می‌شوند. اما تنها ۳۵٪ از پتاسیم برداشت شده از خاک، جایگزین می‌شود. از طرفی، بیشترین غلظت پتاسیم در بافت‌های جوان توسعه‌یافته و اندام‌های زایشی وجود دارد که نشان‌دهنده فعالیت زیاد این عنصر در متابولیسم و رشد سلول‌ها می‌باشد. ایشان هم‌چنین به

۱. گروه خاک‌شناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان
*مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: fs.sadoogh@yahoo.com

www.SID.ir

Archive of SID

نقش پتاسیم به‌عنوان یکی از بزرگ‌ترین اجزای تغذیه‌ای گیاه در حاصل‌خیزی خاک اشاره کردند.

عناصر کم‌مصرف نیز از راه فعال‌سازی فرآیندهای سوخت و سازی، بیوشیمیایی و عملکردی معینی در گیاه در تعدیل تنش خشکی به عناصر پرمصرف کمک می‌کنند، اگرچه نقش عناصر کم‌مصرف در تعدیل تنش خشکی به خوبی مشخص نشده است (۶۲). کمبود روی، بین عناصر کم‌مصرف، یک کمبود گسترده و بحرانی، به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک، می‌باشد (۱۰). در مناطق خشک، به‌دلیل وجود مقدار زیاد کربنات کلسیم و pH قلیایی، فراهمی روی برای گیاه اندک می‌باشد (۳۷).

سلول‌های زنده به‌طور طبیعی و به منظور انجام عملکردهای درونی خود باید همواره اشباع از آب یا دارای آماس باشند (۵۹). کمبود آب مهم‌ترین فاکتور تأثیرگذار بر عملکرد و توسعه گیاهان است (۷). تالوس و همکاران (۵۷) اثرهای مخرب خشکی بر رشد گیاه را به افزایش فشار اسمزی در محیط ریشه نسبت دادند که منجر به کاهش سنتز متابولیت‌ها، انتقال مواد غذایی از خاک به گیاه، تقسیم و طویل‌شدن سلول‌ها و کاهش تصاعدی در نرخ فتوسنتز خالص می‌شود.

نقش کلیدی پتاسیم به‌عنوان تنظیم‌کننده اسمزی در آماس سلول و به‌ویژه در روزنه‌ها شناخته شده است (۳۹). تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها و هم‌چنین حفظ تعادل آب از فاکتورهای بسیار مهم در کنترل شدت فتوسنتز در گیاهان تحت محیط‌های دارای تنش می‌باشند (۲ و ۱۷)، که به واسطه پتاسیم به‌عنوان یک ماده اسمزی مهم در واکوئل کنترل شده و مقدار آب بافت‌ها را در محیط‌های دارای تنش در حد مطلوب نگه می‌دارد (۳۸). روی نیز یک عنصر کم‌مصرف بحرانی در تکامل غشای سلول‌های ریشه می‌باشد که نفوذپذیری این غشا را مهار می‌کند (۹ و ۶۳). حاجی‌بلند و امیرآزاد (۲۶) به نقش روی در هدایت روزنه‌ای نیز اشاره کرده‌اند.

وضعیت آب گیاه به چندین صفت فیزیولوژیک برگ مانند آماس برگ‌ها، رشد، هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز، تعرق و تنفس مربوط می‌شود (۳۶). مقدار آب و انرژی آب در سلول‌ها به‌عنوان دو شاخص اساسی برای ارزیابی کمبود آب در گیاهان شناخته می‌شوند. مقدار آب معمولاً به‌صورت نسبتی از درجه اشباع کامل و وضعیت انرژی آب معمولاً با پتانسیل آب تعریف می‌شوند (۵۹). شاخص دیگری که به منظور ارزیابی تحمل به خشکی استفاده می‌شود، مقدار آب حفظ شده در برگ‌های جدا شده از گیاه می‌باشد (۱۴). هانگ‌بو و همکاران (۲۷) با بررسی تحمل ژنوتیپ‌های مختلف گندم به تنش خشکی دریافتند که مقدار پرولین شاخص مناسبی برای ارزیابی تحمل به تنش خشکی است. گیاهان متحمل به تنش خشکی، با افزایش مقدار پرولین، از دست رفتن آب خود را کاهش می‌دهند (۶۶).

به منظور شبیه‌سازی تنش خشکی در کشت محلول می‌توان از محلول‌های اسمزی استفاده کرد. مولکول پلی‌اتیلن گلیکول (Polyethylene glycol, PEG) با وزن مولکولی ۶۰۰۰، توسط پژوهشگران زیادی به منظور ایجاد تنش خشکی به‌کار گرفته شده است (۱۲ و ۶۱). کارسو و همکاران (۱۲) به منظور ایجاد تنش خشکی در محیط ریشه از PEG 6000 استفاده کرده و بیان کردند PEG باعث ایجاد تنش اسمزی شد و نتایج مشابه با پژوهش‌هایی که گیاه را در یک دوره از آب کافی محروم کردند به‌دست آمد.

با توجه به حاصل‌خیزی کم خاک‌ها، محدودیت گسترش زمین‌های کشاورزی و وسعت زیاد مناطق خشک و نیمه‌خشک در بسیاری از مناطق دنیا (و از جمله ایران)، و هم‌چنین با توجه به کمبود هم‌زمان چندین عنصر در خاک، انجام پژوهش در زمینهٔ مدیریت تغذیه گیاهان و به‌ویژه برهمکنش این عناصر در شرایط خشکی، بسیار ضروری است. بنابراین، در این پژوهش، برهمکنش پتاسیم به‌عنوان یک عنصر پرمصرف و روی به‌عنوان یک عنصر کم‌مصرف به منظور ارزیابی تأثیر آنها بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک و آبی گیاه گوجه‌فرنگی و تحمل به تنش خشکی آن، در شرایط تنش خشکی ناشی از کاربرد PEG مورد بررسی قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش، از سیستم کشت محلول (Solution culture)

www.SID.ir

Archive of SID

استفاده شد. آزمایش در قالب فاکتوریل و بر پایه طرح کاملاً تصادفی، در سه تکرار، در مرکز پژوهشی کشت بدون خاک دانشگاه صنعتی اصفهان اجرا گردید. بذرهای گوجه‌فرنگی رقم ادن (*Lycopersicon esculentum* Var. Eden) در بستر کوکوپیت کشت شد و با ورود گیاهان به مرحله ۳-۴ برگی، نشاها به گلدان‌های اصلی انتقال داده شدند. دمای متوسط روزانه ۳±۲۴ درجه سلسیوس و دمای متوسط شبانه ۳±۲۱ درجه سلسیوس ثبت گردید. رطوبت نسبی نیز حدود ۴۵٪ تخمین زده شد. از محلول جانسون نیم به عنوان محلول پایه استفاده شد. تیمارهای پتاسیم و روی پس از انتقال نشاها به گلدان‌های اصلی، اعمال شدند.

تیمار پتاسیم از منبع نیترات پتاسیم [۰/۶ (K1)، ۳ (K2) و ۶ (K3) میلی‌مولار] و روی از منبع سولفات روی [صفر (Zn0)، ۱ (Zn1) و ۲ (Zn2) میکرومولار] مورد استفاده قرار گرفت. تفاوت غلظت نیترات حاصل از تیمارها با استفاده از محلول نیترات آمونیوم تعدیل گردید. با گذشت ده روز از انتقال نشاها به گلدان‌های اصلی و تعویض محلول غذایی و اعمال مجدد تیمارهای پتاسیم و روی، تیمارهای PEG 6000 [صفر (P0)، ۵۵ (P1) و ۱۱۰ (P2) گرم در لیتر] به‌صورت تدریجی و طی ده روز اعمال شدند. آستانه تحمل گوجه‌فرنگی رقم ادن با مقادیر مختلف PEG در یک آزمایش اولیه تعیین شد. سطوح آزمایشی طبق فرمول ارائه شده توسط میشل و کافمن (۴۱) و در دمای میانگین ۲۳ درجه سلسیوس، پتانسیل اسمزی برابر ۰/۰۶- (۵۵ گرم در لیتر) و ۰/۲- (۱۱۰ گرم در لیتر) مگاپاسکال ایجاد می‌کنند. در طول دوره آزمایش، pH محلول غذایی به‌طور مرتب پایش و در صورت لزوم با استفاده از NaOH و HCl در حدود ۰/۱±۶ تنظیم شد. افزودن آب مقطر به گلدان‌ها به‌طور روزانه برای جبران کاهش آب گلدان‌ها و رسیدن به سطح اولیه، به منظور ثبات در پتانسیل اسمزی ایجادشده، انجام شد. محلول غذایی به‌علت دی‌اکسیژنه شدن بر اثر استفاده از PEG، به‌طور مرتب هوادهی می‌شد. دوره کشت گیاه تا مرحله گل‌دهی ادامه پیدا کرد.

فاکتورهای گیاهی

وزن خشک شاخساره و ریشه

وزن خشک شاخساره و ریشه با توزین شاخساره و ریشه به‌طور مجزا پس از خشک شدن در آون به‌مدت ۴۸ ساعت و در دمای ۷۰ درجه‌سلسیوس به‌دست آمد.

گروه‌های سولفیدریل فعال سلول‌های ریشه

مقدار ۰/۳ گرم از بافت ریشه در نیتروژن مایع خشک و پودر گردید. ۳ میلی‌لیتر Na-EDTA، ۰/۰۲ مولار به آن افزوده شد. مخلوط حاصل به‌مدت ۱۵ دقیقه با شتاب ۱۰۰۰۰g و در دمای ۴ درجه سلسیوس با استفاده از دستگاه سانتریفیوژ یخچال‌دار مدل Z36HK سانتریفیوژ شد. به ۰/۵ میلی‌لیتر محلول رویی، ۱/۵ میلی‌لیتر بافر تریس ۰/۲ مولار (تنظیم pH در۸/۲ به کمک HCl) و ۰/۱ میلی‌لیتر DTNB ۰/۰۱ مولار [5,5□-Dithio-bis-(2-nitrobenzoic acid)] (ساخت مقدار لازم با متانول) افزوده شد و حجم آن با افزودن متانول به ۱۰ میلی‌لیتر رسانده شد. پس از ۱۵ دقیقه مقدار جذب محلول (به رنگ زرد بسیار ملایم) در طول موج ۴۱۲ نانومتر به‌وسیله دستگاه طیف‌سنج مدل RAY LEIGH UV 1601 نسبت به نمونه شاهد قرائت شد (۵۳).

کلروفیل برگ

کلروفیل برگ با استفاده از دستگاه کلروفیل‌سنج مدل SPAD-502 در پایان دوره کشت گیاه و در جوان‌ترین برگ توسعه‌یافته اندازه‌گیری شد.

نشت یونی ریشه

ریشه کامل گیاه پس از برداشت، با آب مقطر شستشو داده شد و در بشر قرار گرفت. حدود ۸۰ میلی‌لیتر آب مقطر به هر بشر افزوده شد و درب آن با فویل آلومینیومی پوشانده شده و به‌مدت ۳ ساعت در دمای ۳۰ درجه سلسیوس در خشک‌کن قرار داده شد. رسانایی الکتریکی محلول (EC_1) قرائت شد. سپس، بشرها روی گرم‌کن قرار داده شدند. با گذشت ۲ دقیقه

www.SID.ir

Archive of SID

ç ¹(v º f µ u ¹ Ê º MŸ º y] Ç º ê º (¯ ¿ y º € Ÿ ¿ À œ y ¾ Ÿ À « À ¯ ¾ ¿ Z ³ • Ž À ‰ Z ¶] ¯ M v f Z ¯ v ¹ • · © º ± p ¯ • ¶ M k ¶ [Y

(º ¿ a v º ¶] ª ‡ Z © º ¬ p f • º ¬ t(¯ À d v Ÿ Ÿ z ¾ À « À ¯ v º ‡ y b º ¿ y Z u y ³ f ½ z µ À { - Y Y u ³ v (Ÿ EC$_2$) ± M ¼ * ¿ z d * « Y

y Y z ‰ Ê [- M - Z º ‰ o ¡ º À € ¶ ¬ k y æ u å ¹ å Z y ¯ u b — Z • :(ë) ê v ¿ u ¶ Z ^ - • Z æ ê © º ¯ ¢ z ^ Ÿ ¶ „ ¿ ¾ y ³ Þ ¿ ³

¶ º ¡ º º ¬ ½ p ¹ ¯ Z ½ ‰ Z ¶ ª « • º , «) Y ¶ ª c y Z º s ” ¶ .] v f µ u Y u b „ ³ (EC$_1$ / EC$_2$) u 100 [æ

y Y z ¿ ¹ [M • º ¬ t y ¯ u z [M - Z °{ o ¼ v f y Z Š p ¯

¶ º ²] W º ‰ z « ‰ ¿ º À ¿ À • Ž À Z ‰ [¯ v Ê Z ¯ v { º Y - . v ³ v µ f u Y u + z] M ¾ ^ € y ³ Y v ¤ ¯

± Y | • { À Z ¹ ‰ u Ÿ Z º Z] y Ÿ µ u ± Y Z u ¹ a v f ¶] µ u ¹ © Ÿ Y ¬ p ¯ ¶ ª (Relative water content, RWC) + z º [ ] M ¾ ^ € y º Y ³ v º ¤ ¯

z d ¯ ê ³ ç Z ê º ª © º y u ¾ ¿ , ¹ ³ y ¾ c y ® ‡ ¬ { p Z [Ÿ k : v ¯ b M u ¶] ç © º ¯ { z p Ÿ u Z Z (ê • ¾ « y ¹ (u y ¹ Z ¹] y

© v ² ² d ¯ º d Ÿ ¹ µ z Z d ¹ t [‰ ª • u Z Z d ‰] • Y Z ² ª] y Y u z] RWC [(FW DW) / (TW DW)] 100 [ç

Z ª] À « ¹ b z ‰ ’ ¬ v º ¿ b ² W È N z W Y 6505 UV/VIS y Y b º £ Z é { • Y º + z] { ¹ W • µ { ¹ Z z] { ¹ W ¶)

u y Y v ¾ Z Z © ª • ¬ { p Y] v b M ¶] ¼ l ´ • ¾ ¹ p { Ý µ u Z d • (® º y) º ª ³ v º f µ Z . „ ¿ ½ Z ¯ y { µ Z M • ¤ ¯ M y u ² d Ÿ z -

. (é) v ¿ u ¶ Z ^ - • Z ª p l e s / g fresh weight) € o z ¹] ² À « ¹ z ¶ º k ì y å ¹ ½ Z ³ ¯ b u — Z é á a v ¶] („ s + z] { ¹ W

½ z ¶ À ª • ¾ ½ z µ À { Y Ž v ¿ ³ Ÿ ¾ z d f s Y b º ¿ Z y ¿ ª ” y ¶] . v ´ f ¼ Z [ ] º À € ¬ •

b ” ¬ › + z] M ª À € ‡ Z w d R RWC ² À ¼ ½ Ÿ µ z Z { À Y - µ À Z { Y µ v f Y ½ Z k z] y µ v ’ f o [M y Y v ¤ ¯

. v f - Z l š Ÿ ¹ Z ±] Y º ¼ k Z ‡ z] Y n ^ ‡ b — Z µ ª ² À « ¹ z Excised) µ Z { À Y v Y v ¹ ¼ Z ‡ z] y µ v ’ f o [M y Y v ¤ ¯

ª º À ¬ ¶ ê ¿ š ¼ s y Y - | z Ÿ ³ Y µ u Z Z µ] v ª M ¶] ¿ Z d ³ , º À ( ) º ¯ ¹ ' y È º) ¹ y ¶ (leaf water retention, ELWR

. b Ÿ z - Z L š Ÿ ± º ¯ { Z M • Y Z ² · À . ³ ¶ Z € À ¿ ¹ Z v f ¯ : v f ¶ ^ • Z ê ê © º ¯ ¢ z ^ Ÿ • (æ) é

f p] ¹ j ¿ Z d ³ ELWR {1 [(FW WW) / FW]} 100 [ê

¶ „ ¿ ¹ y µ y Z € (s „ Z s f ± { ¹ Y v º k — Z é • Y + z] { ¹ W ¹ µ { ¹ Z z] { ¹ W ¶)

{ Ÿ ‡ Z ¾ * „ s ´ c , ¿ Y Z ¶ ª Y ¿ ¹ y µ y Z € (s „ Z s f ± { ¹ . v f ³ Z] µ Z . „ ¿ ½ Z Z y { µ M Z { À ± - v f

n • º ¶ º z · y ½ ¹ ¼ y ® À • ; Z * d º · z b] Ÿ ¿ Z · Z) PEG

u Y ¿ u Y º p º Ÿ ¶ Y „ º ª ¹ ¿ µ y º Z º s º Z „ f ª º s ± { • ¾ » „ º s + z] M ª À € ³ Z d

z g z Y ¶ „ ¿ ¹ y µ y Z € (s „ Z s f ± { ¹ , · Z) ç ¹ æ ½ Z *) f © v º ½ y Z \ ª Ÿ] µ Z . d [º ¼ u Z Z d ª] z ¶ [ ] M ª À € ³ Z d

® º ¹ ( ) ç) í a y ¼ ê) å Cistus { Y ½ ¶ Y º ³ º y ¾ * „ º , s º c . (ê) ç v f ½ z µ À { - Y Ø s ¼ ³ J a p a n

± Z (d ê) í ¾ ´ À ¼ # d µ s Z y À ® À • u Z º d ² z g z Y ç) ë | ¯ z £ + z] À ¹ b ” ¬ ›

a y ¼ u Z ª y À ½ ¹ y º º ^ z ª) g] Y (è) æ ¾ . ³ ¶ z k Ÿ º ¹ (ç) è v À º z • ª Z ¼ À ¬ e À ª ¯ ¾ º . ¶ ¼ k Ÿ µ { Z z] z å é y Y v ¤ ¯

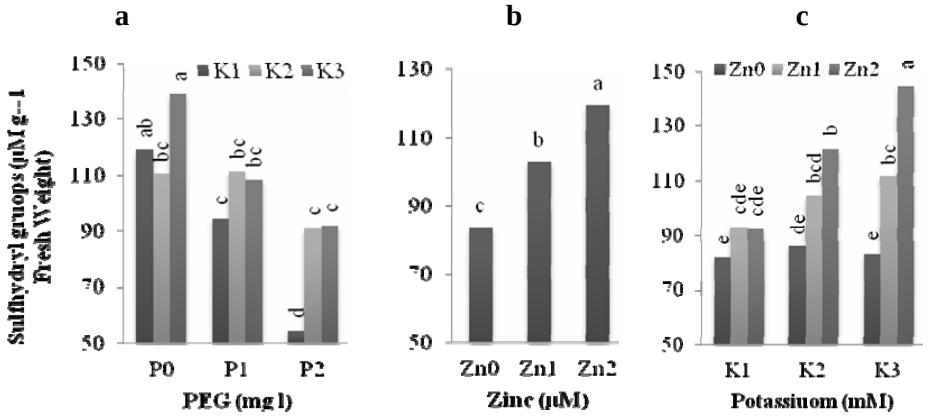
. b • Y µ v ª f y Y ‖ À (ê) ë | ¯ z £ ¹ ( ) (ê) ë a º (ç) í µ y Z ² ª c f Y ¼ ¹ Ÿ Z › Z Z] v f µ v À ª (Z À • ¬ À € À « Z • º «

y µ · Z º] Y ¾ ª ª ¯ Y µ y Z € (s „ Z s f ± { ¹ , · Z) b ¬ — © º ¬ p ª ¾ À ¬ ç Z] ‡ Z © º ¬ p ª ¾ À ¬ À µ v ¿ u · Z -] ç

Z ¶]) b € ³ µ Z ¶ À µ - v µ f y , Y ¹ c z g z Y] + z] À Ÿ ¹ y z Y ¬ v) ¤ v À º z • ª Z ¼ À ¬ è À ¯ ²] ¿ y v ª Z Z ³ æ ç) ê ² ¿ y v ² À Z ³

{ . Y (è) è b º • µ Y z µ ª Z ª À f ½ Y z { º Q µ Y | º d ¯ , • Z) Z ¶ [ ] È À Ÿ b z ª À ¬ ‹) Z Y Ÿ | ª ª Ÿ À ª À Ÿ y z ¬ Z ³) ¿ Ç u ç å ² y ª À ¿ Z ³ º ³ Z]) v f o { Y ¹ v f µ u ¹ ( ) Ÿ d Y • Y

www.SID.ir



شکل ۳. a: اثر برهمکنش تیمارهای PEG (P) و پتاسیم (K)، b: روی (Zn) و c: برهمکنش پتاسیم (K) و روی (Zn) بر غلظت گروه‌های سولفیدریل فعال سلول‌های ریشه. میانگین‌های دارای حروف یکسان در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

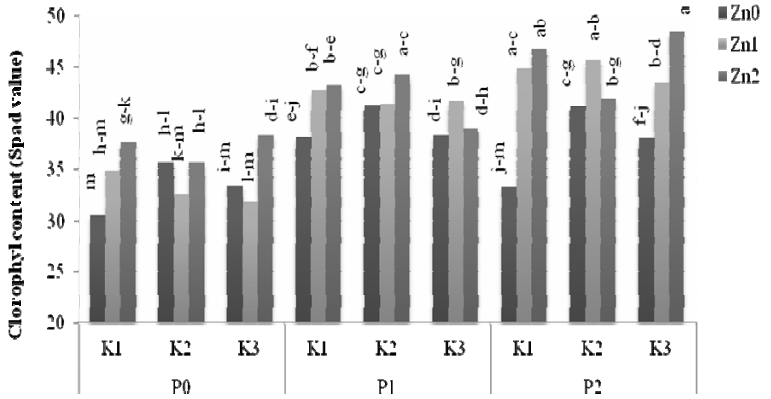
باعث کاهش هدایت روزنه‌ای و در نتیجه کاهش در غلظت CO_2 بین‌سلولی می‌شود. از طرفی، وجود روی در سلول‌ها، بافت‌ها و اندام‌ها سبب فعالیت بیشتر کربونیک‌آنهیدراز می‌شود. کربونیک‌آنهیدراز از آنزیم‌های دارای روی می‌باشد که نقش مهمی در تسهیل انتقال دی‌اکسید کربن و پروتون‌ها در فضاهای درون‌سلولی و برون‌سلولی و غشاهای بیولوژیک دارد (۵۵).

غلظت گروه‌های سولفیدریل فعال سلول‌های ریشه

برهمکنش خشکی، پتاسیم و روی بر این فاکتور معنی‌دار نشد (داده‌ها نشان داده نشده است). خشکی، غلظت گروه‌های سولفیدریل ریشه را کاهش داد و کاربرد پتاسیم منجر به افزایش آن شد (شکل ۳a). افزایش مصرف روی نیز غلظت گروه‌های سولفیدریل ریشه را افزایش داد (شکل ۳b). در برهمکنش پتاسیم و روی، بیشترین غلظت در تیمار ۶ میلی‌مولار پتاسیم و ۲ میکرومولار روی دیده شد (شکل ۳c).

افزایش گروه‌های سولفیدریل در ابتدای تنش خشکی و کاهش آن با ادامه یافتن تنش در گیاه گندم (۲۱) و کاهش آن بر اثر تنش شوری در گوجه‌فرنگی (۳۰) گزارش شده است. تنش خشکی، کمبود پتاسیم و کمبود روی از راه القای گونه‌های فعال رادیکال آزاد اکسیژن سبب تخریب اکسیداتیو سلول‌ها، به‌ویژه طی فرآیند فتوسنتز، می‌شوند (۶۲). این رادیکال‌ها باعث اکسید شدن گروه‌های سولفیدریل به دی‌سولفیدها در پروتئین‌های انتقال‌دهنده یون‌ها در غشای پلاسمایی سلول‌های ریشه می‌شوند (۴۷). از طرفی، ترتیب تعدادی از واکنش‌های بیوشیمایی برای کامل‌شدن به وجود گروه‌های سولفیدریل آزاد در آنزیم‌ها وابسته است (۲۹).

پتاسیم، با تنظیم باز و بسته‌شدن روزنه‌ها و ورود CO_2 به گیاه و روی با فعال‌سازی آنزیم کربونیک‌آنهیدراز، نقش مهمی در کاهش فعالیت گونه‌های فعال اکسیژن (Reactive oxygen species, ROS) دارند (۶۲). علاوه بر این، نقش پتاسیم و روی در فعال‌سازی آنزیم‌ها و سنتز پروتئین (۳۸) می‌تواند باعث بهبود وضعیت ساختمانی غشای سلول‌ها شده و به این ترتیب در حفظ گروه‌های سولفیدریل مؤثر واقع شوند. رنجل (۴۶) پیشنهاد کرد که عنصر روی در ریشه‌های گندم به منظور جلوگیری از اکسیداسیون گروه‌های سولفیدریل به دی‌سولفید لازم است. کاهش غلظت گروه‌های سولفیدریل ریشه گندم با کمبود روی توسط خوشگفتارمنش و همکاران (۳۴) نیز دیده شده است. در رابطه با گروه‌های سولفیدریل و جذب عناصر گزارش شده است که ظرفیت جذب بیشتر روی در ژنوتیپ‌های روی‌کارا ممکن است به مقدار بیشتر گروه‌های سولفیدریل در غشای پلاسمایی سلول‌های ریشه و به‌طور ویژه به پروتئین‌های ناقل یون‌ها مربوط شود (۴۷). کمیت گروه‌های تیول، به‌طور



شکل ۴. اثر برهمکنش تیمارهای PEG (P)، پتاسیم (K) و روی (Zn) بر مقدار کلروفیل برگ. میانگین‌های دارای حروف یکسان در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

عمده گلوتاتیون (GSH)، ممکن است تعیین‌کننده تحمل گیاهان تحت تنش باشد (۳۰).

کلروفیل

خشکی حاصل از PEG باعث افزایش مقدار کلروفیل برگ شد. اثر برهمکنش پتاسیم و روی نیز نشان داد که کاربرد سطوح بیشتر پتاسیم و روی باعث افزایش کلروفیل شده است. در هر یک از سطوح تنش خشکی ایجاد شده، تفاوت معنی‌داری بین بیشترین و کمترین مقدار کلروفیل حاصل در برهمکنش پتاسیم و روی دیده می‌شود (شکل ۴).

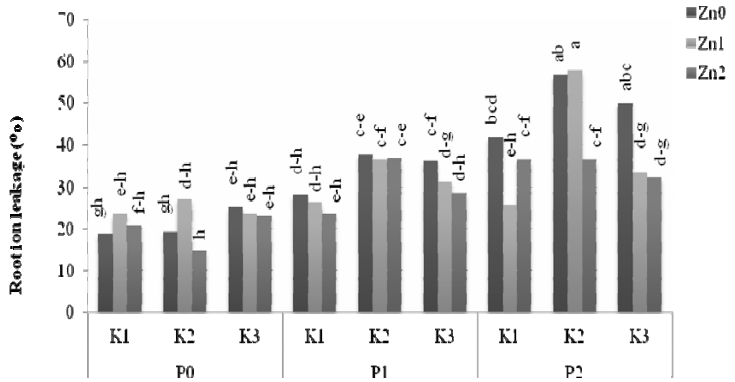
در شرایط تنش، به‌علت تخریب بیشتر کلروفیل نسبت به سنتز آن، مقدار کلروفیل کاهش می‌یابد (۵۷). اما افزایش آن با تنش، می‌تواند ناشی از کاهش سطح برگ و در نتیجه افزایش غلظت آن در واحد سطح باشد. افزایش کلروفیل (۲۲) و کاهش سطح برگ (۱۲ و ۲۵) بر اثر تنش خشکی در پژوهش‌های دیگر نیز گزارش شده است.

افزایش مقدار کلروفیل با کاربرد پتاسیم، با نتایج به دست آمده از پژوهش تالوس و همکاران (۵۷) و افزایش آن با کاربرد روی با نتایج تیری و همکاران (۵۶) و حاجی‌بلند و امیرآزاد (۲۶) موافقت دارد. پتاسیم و روی از راه فعال‌سازی آنزیم‌های مسیر بیوسنتز کلروفیل و هم‌چنین افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها در حفاظت از تخریب کلروفیل نقش مؤثری دارند. کاهش رنگدانه‌های فتوسنتز و توسعه نشانه‌های زردبرگی و بافت‌مردگی در گیاهانی که با کمبود روی مواجه هستند، ممکن است مربوط به افزایش تولید ROS باشد (۸ و ۱۱). افزایش تولید $O_2^{\bullet -}$ در گیاهان دارای کمبود روی، نتیجه‌ای از کاهش واکنش‌های احیا می‌باشد که منجر به تجمع مقدار زیادی الکترون می‌شود (۵۶).

کاربرد عناصر پرمصرف مانند N، K و Ca، سمیت ROS را از راه افزایش غلظت آنتی‌اکسیدان‌هایی مانند سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیداز کاهش می‌دهد. این آنتی‌اکسیدان‌ها گونه‌های فعال اکسیژن را بازیابی می‌کنند و واکنش‌های اکسیداسیون نوری را کاهش می‌دهند و در نتیجه موجب حفظ تکامل غشای کلروپلاست می‌شوند (۶۲).

درصد نشت یونی ریشه

نشت یونی ریشه، به‌ویژه با کاربرد ۱۱۰ گرم بر لیتر PEG، افزایش پیدا کرد (شکل ۵). هانگ و جی‌یان (۲۸) به افزایش مالون‌دی‌آلدئید و O_2^- بر اثر تنش خشکی اشاره کردند که عوامل مهمی در پراکسیداسیون لیپیدی و افزایش نفوذپذیری غشای سلول‌های ریشه هستند. علاوه بر این، از دست دادن آب گیاه از راه تعرق و ریشه در شرایط خشکی باعث چروکیده شدن غشای سلول و تخریب آن می‌شود (۶۲). جان و همکاران (۳۰) نیز با ارزیابی پاسخ ژنوتیپ‌های مختلف گوجه‌فرنگی به



شکل ۵. اثر برهمکنش تیمارهای PEG (P)، پتاسیم (K) و روی (Zn) بر درصد نشت یونی ریشه. میانگین‌های دارای حروف یکسان در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

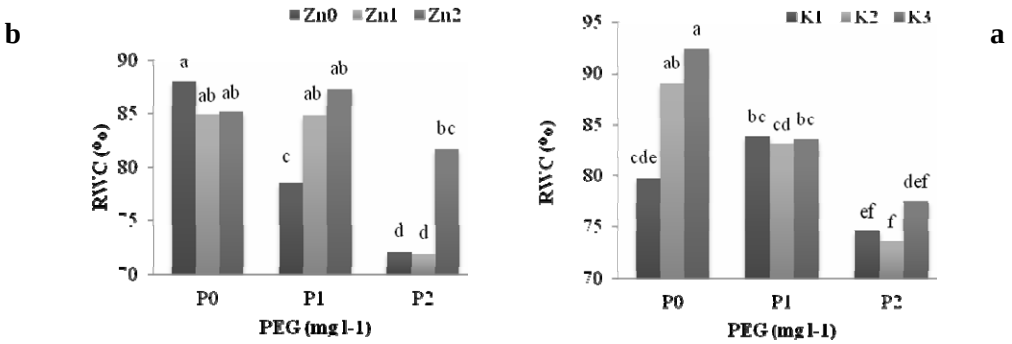
تنش شوری بیان کردند در ژنوتیپ حساس به شوری بیشترین پراکسیداسیون لیپیدی و کمترین مقدار گروه‌های سولفیدریل وجود دارد.

در هر یک از سطوح تنش خشکی دیده شد که کاربرد بیشتر روی، نشت یونی ریشه را کاهش داد، اما کاربرد سطوح بالاتر پتاسیم باعث افزایش نشت یونی ریشه شد (شکل ۵). افزایش نشت یونی با مصرف پتاسیم بیشتر، احتمالاً به‌علت افزایش فشار اسمزی ناشی از وجود این عنصر در سلول‌ها می‌باشد. پتاسیم، ماده اسمزی اصلی در گیاه محسوب می‌شود (۶۴). تجمع این عنصر در سلول‌ها منجر به جذب آب و بنابراین تولید فشار آماس لازم برای رشد می‌شود (۳۹). زنگ و همکاران (۶۸) نیز افزایش نفوذپذیری برگ گندم با کاربرد نیترات پتاسیم را گزارش کردند. افزایش نفوذپذیری بر اثر کمبود روی ناشی از تخریب غشای سلولی می‌باشد. حفاظت از غشاهای زیستی و تکامل آنها توسط روی، به اتصال روی به ترکیبات دارای SH– به‌ویژه در پروتئین‌های غشای مربوط می‌شود (۹). علاوه بر این، کمبود روی منجر به افزایش غلظت مالون‌دی‌آلدئید، H_2O_2 (۵۶) و O_2^- (۲۸) شده است. کاهش نفوذپذیری با کاربرد روی با نتایج به‌دست آمده توسط خوشگفتارمنش و همکاران (۳۴) و مایکل و کریشناسوامی (۴۰) هماهنگ بود.

مقدار نسبی آب برگ

تفاوت میانگین‌های به‌دست آمده از برهمکنش خشکی با پتاسیم و روی بر مقدار نسبی آب برگ (RWC) معنی‌دار نشد (داده‌ها نشان داده نشده است). اما نتایج برهمکنش خشکی با پتاسیم نشان داد بیشترین مقدار RWC در تیمار بدون PEG و دارای ۶ میلی‌مولار پتاسیم و کمترین مقدار در شرایطی که ۱۱۰ گرم در لیتر PEG و ۳ میلی‌مولار پتاسیم به‌کار گرفته شد، حاصل شده است (شکل 6a). کاهش RWC ناشی از تنش خشکی حاصل از PEG در گیاه لوبیا نیز گزارش شده است (۵۸). این نتایج با نتایج به‌دست آمده از اعمال تنش خشکی در ژنوتیپ‌های مختلف گوجه‌فرنگی (۵۱) و دو گونه *Cleome* (۶۰) و گونه‌های دانه روغنی (۱۹) مشابه می‌باشد. کاهش در مقدار نسبی آب برگ نشانگر کاهش آماس برگ‌ها می‌باشد که نشانه محدودیت فراهمی آب برای فرآیندهای آماس سلولی است (۳۲).

افزایش RWC با کاربرد پتاسیم در گونه‌های دانه روغنی (۱۹) و زیتون (۵) نیز دیده شده است. حفظ آب گیاه با کاربرد پتاسیم تحت شرایط تنش می‌تواند با توجه به نقش پتاسیم در هدایت روزنه‌ای، کارایی مصرف آب و نسبت تعرق کمتر توصیف شود. پتاسیم به‌عنوان یک ماده اسمزی در نگه‌داشتن فشار آماس و در نتیجه در جذب آب نقش دارد (۴۸). سعید اکرم و همکاران (۴۹) بیان کردند که کاربرد سولفات پتاسیم میزان رشد گیاه آفتابگردان را افزایش داد، که آن را نتیجهٔ



شکل ۶. a: اثر برهمکنش تیمارهای PEG (P) و پتاسیم (K) بر RWC و b: اثر برهمکنش تیمارهای PEG (P) و روی (Zn) بر RWC. میانگن‌های دارای حروف یکسان در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

افزایش ظرفیت فتوسنتز و مقدار نسبی آب برگ‌ها دانستند.

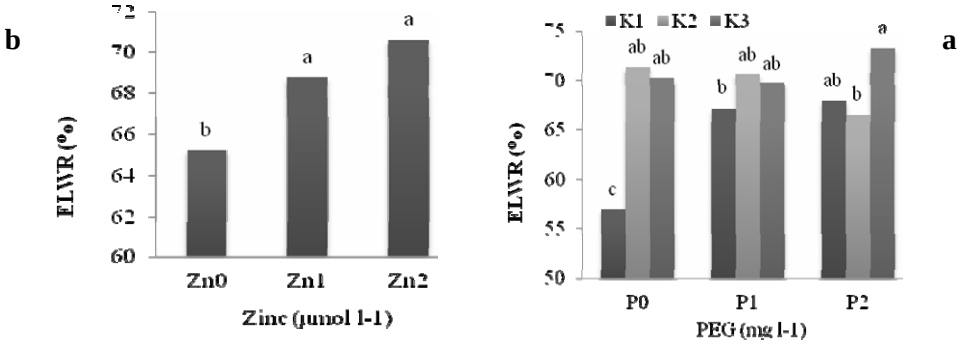
در تیمار بدون PEG و روی، بیشترین مقدار RWC دیده شد؛ ولی تفاوت آن با سطوح دیگر روی در شرایط بدون تنش معنی‌دار نگردید. کمترین مقدار تحت چنین شرایطی در تیمار دارای ۱۱۰ گرم بر لیتر PEG و ۱ میکرومولار روی دیده شد (شکل 6b). پژوهش‌های انجام شده در بارهٔ تأثیر روی بر روابط آبی گیاه و هم‌چنین تنش خشکی کم است. تأثیر روی بر روابط آبی ممکن است به‌صورت غیرمستقیم و با تأثیر بر ویژگی‌های دیگر گیاه مانند فتوسنتز و فعالیت آنزیم‌ها باشد (۵۵). از طرفی، در گیاهان در معرض کمبود روی، کاهش تکامل غشای سلولی و افزایش نفوذپذیری غشا (۹) نیز ممکن است بر میزان جذب و یا خروج آب از گیاه تأثیرگذار باشد. کوچوا و همکاران (۳۵) ثابت کردند که از دست دادن مقدار آب بیشتر با آسیب بیشتر غشای سلولی رابطه دارد. در سطح ۱۱۰ گرم بر لیتر PEG دیده می‌شود پتاسیم و روی هر دو در بیشترین مقدار مصرفی، RWC را افزایش دادند (شکل‌های 6a و 6b).

مقدار آب حفظ‌شده در برگ‌های جداشده از گیاه

افزایش تنش خشکی و کاربرد بیشتر پتاسیم هر دو منجر به افزایش ELWR شدند. به‌طوری‌که بیشترین مقدار ELWR با مصرف ۱۱۰ گرم PEG و ۶ میلی‌مولار پتاسیم حاصل شد (شکل 7a). کلارک و مک‌کیگ (۱۳) گزارش کردند که مقدار از دست دادن آب (Rate of water loss, RWL) در شرایط بدون تنش، بیشتر از شرایط تنش است، که نشان‌دهنده افزایش مقدار آب حفظ شده در برگ‌ها در شرایط تنش است. زمانی‌که خاک خشک می‌شود، تغییر در متابولیسم ریشه باعث انتقال نشانه‌های بیوشیمیایی به شاخساره می‌شود. این امر بسته شدن روزنه‌ها را به همراه دارد (۳۶). از جمله، می‌توان به افزایش اسید آبسیزیک (ABA) در گیاه اشاره کرد که منجر به خروج پتاسیم از سلول‌های روزنه و بسته شدن روزنه‌ها می‌شود (۱ و ۱۵). در این حالت، گیاه با کاهش تعرق، به حفظ آب درون خود کمک می‌کند. زگالای و همکاران (۶۷) کاهش معنی‌دار میزان تعرق، ناشی از تنش خشکی ایجاد شده با PEG را در گیاه گوجه‌فرنگی گزارش کرده‌اند.

پتاسیم در تنظیم تعرق و افزایش ماندگاری آب در گیاهان نقش دارد. تجمع و یا خروج پتاسیم در سلول‌های محافظ روزنه با تغییر فشار آماس منجر به باز و بسته شدن روزنه‌ها می‌شود (۲۰). بنلوچ گنزالز و همکاران (۵) بیان کردند که تأثیر پتاسیم بر باز و بسته شدن روزنه‌ها هنوز شناخته نشده است. زیرا عده‌ای به بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تعرق در شرایط کمبود پتاسیم اشاره کرده‌اند. در مقابل، برخی دیگر از پژوهشگران باز شدن روزنه‌ها و افزایش تعرق در چنین شرایطی را گزارش کرده‌اند (۵).

مصرف بیشتر روی نیز مقدار آب حفظ شده در برگ‌ها را افزایش داد (شکل 7b). حاجی‌بلند و امیرآزاد (۲۶) نشان دادند که تنش خشکی و کمبود روی هر دو باعث کاهش هدایت



شکل ۷. a: اثر برهم‌کنش تیمارهای PEG (P) و پتاسیم (K) بر ELWR و b: اثر تیمار روی (Zn) بر ELWR. میانگین‌های دارای حروف یکسان در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

روزنه‌ای در گیاه کلم شده‌اند. در این رابطه، می‌توان به نقش روی در تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها اشاره کرد. روی به‌علت تکامل غشای سلول‌های محافظ روزنه و کاهش نفوذپذیری آن می‌تواند در کنترل ورود و خروج پتاسیم در این سلول‌ها نقش داشته باشد (۵۴). گراوندی و همکاران (۲۴) در بررسی تحمل ژنوتیپ‌های گندم به خشکی مشاهده کردند که میزان RWC و ELWR در ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی نسبت به ژنوتیپ‌های حساس بیشتر بود.

پتانسیل آب برگ

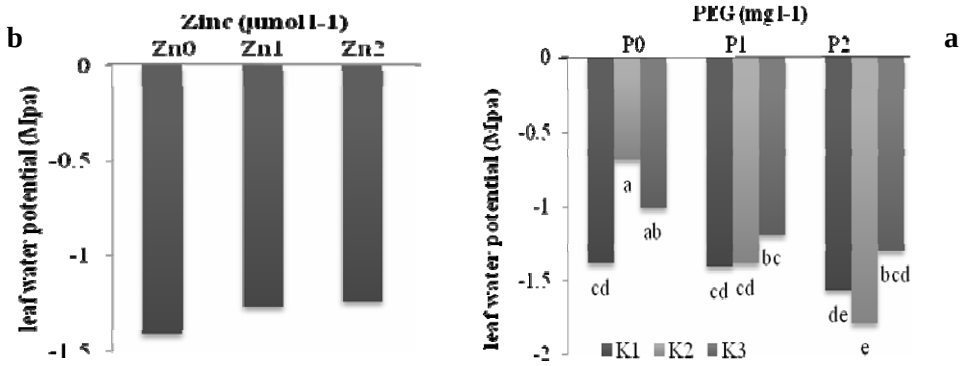
برهمکنش سه فاکتور در مورد این صفت معنی‌دار نشد (داده‌ها نشان داده نشده است). در برهمکنش خشکی با پتاسیم، پتانسیل آب برگ در تیمار بدون PEG و ۳ میلی‌مولار پتاسیم افزایش یافت (شکل ۸a). کارسو و همکاران (۱۲) نیز کاهش معنی‌دار پتانسیل آب برگ گیاه نوعی سپیدار با تنش خشکی ایجاد شده به‌وسیله PEG 6000 را گزارش کردند. کاهش پتانسیل آب برگ بر اثر محروم کردن گیاه از آب، در نارگیل (۲۵)، دو گونه *Cistus* (۵۰) و کلم (۲۶) نیز دیده شده است. انبساط سلولی به‌شدت تحت تأثیر کمبود آب قرار می‌گیرد. این امر با کاهش معنی‌دار مساحت برگ‌ها ثابت شده است (۲۵). با کاهش حجم سلول‌ها، غلظت مواد درون سلول افزایش یافته که می‌تواند بر پتانسیل آب برگ اثر گذارد و آن را کاهش دهد. ناندال و همکاران (۴۳) کاهش پتانسیل در شرایط تنش را به افزایش غلظت پرولین نسبت دادند.

مصرف بیشتر پتاسیم، پتانسیل آب برگ را افزایش داد. نتایج به‌دست آمده از پژوهش ناندال و همکاران (۴۳) در گیاه ماش با کاربرد پتاسیم نیز گویای همین مطلب است. برهمکنش خشکی با روی بر پتانسیل آب برگ معنی‌دار نشد (داده‌ها نشان داده نشده است). افزایش مصرف روی، پتانسیل آب برگ را افزایش داد؛ ولی تفاوت بین سطوح مختلف روی مصرفی معنی‌دار نگردید (شکل ۸b). محققین دیگر نیز افزایش پتانسیل آب برگ توت (۵۶) و کلم (۲۶) با کاربرد روی را گزارش کرده‌اند.

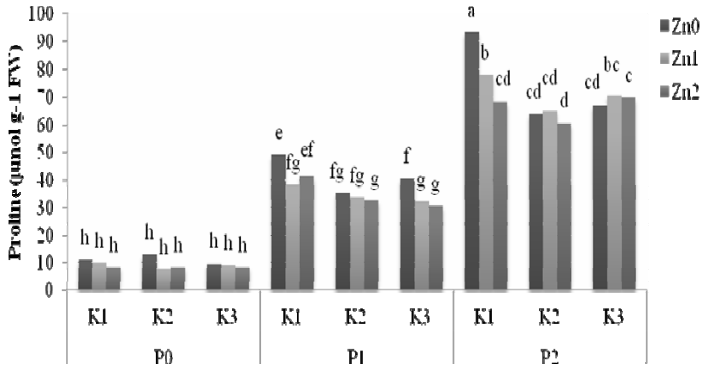
پرولین

تیمار دارای ۱۱۰ گرم PEG با کمترین پتاسیم مصرفی و بدون روی، بیشترین غلظت پرولین را در برگ ایجاد کرد. افزایش تنش خشکی حاصل از PEG غلظت پرولین را به‌شدت افزایش داد. به‌طوری‌که تفاوت غلظت پرولین در سطوح مختلف تنش خشکی معنی‌دار شده است (شکل ۹). در شرایطی که گیاه تحت شرایط کمبود آب قرار می‌گیرد غلظت پرولین ممکن است تا ۱۰۰ برابر شرایط طبیعی نیز افزایش یابد (۴). افزایش معنی‌دار غلظت پرولین در برگ گیاه نارگیل (۲۵) و ماش (۵۷) بر اثر تنش رطوبتی دیده شده است. تحت شرایط تنش شدید آبی که به‌وسیله خشکی و شوری ایجاد می‌شود، رشد گیاه به مقدار زیادی کاهش می‌یابد و مواد محلول در گیاه، به منظور حفظ آماس و حجم سلول‌ها و جلوگیری از دهیدراته شدن آنها تجمع می‌یابند. این پدیده به‌عنوان تنظیم اسمزی شناخته شده

Archive of SID



شکل ۸. a: اثر برهمکنش تیمارهای PEG (P) و پتاسیم (K) بر پتانسیل آب برگ و b: اثر روی (Zn) بر پتانسیل آب برگ. میانگین‌های دارای حروف یکسان در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.



شکل۹. اثر برهمکنش تیمارهای PEG (P)، پتاسیم (K) و روی (Zn) بر غلظت پرولین برگ. میانگین‌های دارای حروف یکسان در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

است (۴۴). از علل دیگر تجمع پرولین، حفاظت از غشاها و پروتئین‌ها هنگام کاهش RWC است (۴۵). در این پژوهش نیز همبستگی منفی و معنی‌داری ($r = -0.64^{**}$) بین مقدار RWC و غلظت پرولین به‌دست آمد.

میانگین‌های به‌دست آمده از برهمکنش پتاسیم با روی در شرایط بدون PEG تفاوت معنی‌داری نشان ندادند. اما با مصرف PEG در هر دو سطح ۵۵ و ۱۱۰ گرم بر لیتر PEG بیشترین غلظت پرولین در تیمارهای بدون روی و ۰/۶ میلی‌مولار پتاسیم دیده شد و با مصرف بیشتر پتاسیم و روی، غلظت پرولین کاهش یافت (شکل ۹). نقش پتاسیم در کاهش مقدار پرولین ممکن است به‌علت بهبود وضعیت آب باشد (۴۳). حاجی‌بلند و امیرآزاد (۲۶) نیز کاهش معنی‌دار غلظت پرولین را با کاربرد روی مشاهده کردند. از دلایل دیگر افزایش پرولین، کاهش تبدیل آن به پروتئین است (۱۶) و با توجه به این‌که پتاسیم و روی هر دو در سنتز پروتئین نقش دارند (۹ و ۳۸) کمبود این عناصر ممکن است منجر به تجمع اسیدهای آمینه، از جمله پرولین، در گیاه شوند.

نتیجه‌گیری

۱. تغذیه گوجه‌فرنگی با K و Zn در غلظت‌های زیادتر و به‌طور هم‌زمان، رشد شاخساره و ریشه را در شرایط تنش خشکی حاصل از PEG بهبود بخشید. نقش پتاسیم به‌عنوان یک عنصر متحرک و انتقال‌دهنده مواد در گیاه و روی به‌عنوان یک عنصر غیرمتحرک اما فعال‌کننده بسیاری از آنزیم‌ها، نشان‌دهنده حضور

www.SID.ir

Archive of SID

لازم و هم‌زمان این عناصر در محیط کشت گیاه می‌باشد. گسترش ریشه نیز جذب آب و املاح را افزایش می‌دهد.

۲. مقدار RWC و ELWR با مصرف بیشتر پتاسیم و روی افزایش یافت. وجود پتاسیم در سلول‌های روزنه و روی در تکامل غشای سلول‌های محافظ روزنه و ریشه، به‌طور هم‌زمان می‌تواند نقش مهمی در بهبود روابط آبی گیاه داشته باشد.

۳. با افزایش تنش خشکی، مقدار پرولین در گیاه به شدت افزایش یافت. اما کاهش غلظت پرولین با مصرف پتاسیم و روی، به ویژه در شرایطی که ۵۵ و ۱۱۰ گرم بر لیتر PEG مصرف شد، مشاهده گردید.

۴) غلظت زیادتر پتاسیم و روی غلظت گروه‌های سولفیدریل فعال سلول‌های ریشه را افزایش داد، که در حفاظت کلروفیل و غشای سلولی در برابر گونه‌های فعال اکسیژن نقش مؤثری دارد.

به نظر می‌رسد که مصرف پتاسیم و روی با بهبود ویژگی‌های گیاه، به‌ویژه وضعیت آبی آن، تحمل گیاه را به تنش خشکی افزایش دهد. بنابراین، کاربرد این عناصر به منظور کاهش اثرهای انواع تنش‌ها، به‌ویژه تنش خشکی و شوری، توصیه می‌شود.

منابع مورد استفاده

1. Assmann, S.M. and K. Shimazaki. 1999. The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. Plant Physiol. 119 (3): 809-816.
2. Athar, H. and M. Ashraf. 2005. Photosynthesis under drought stress. PP. 795-810. *In:* Pessarakli, M. (Ed.), Handbook of Photosynthesis, Second Ed., CRC Press, New York.
3. Barrs, H.D. and P.E. Weatherley. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. Aust. J. Biol. Sci. 15: 413-428.
4. Bates, L.S., R.P. Waldren and L.D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant Soil 39: 205-207.
5. Benlloch-Gonzalez, M., O. Arquero, J.M. Fournier, D. Barranco and M. Benlloch. 2008. K^+ starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure. Plant Physiol. 165: 623-630.
6. Bowler, C., M. Van Montagu and D. Inze. 1992. Superoxide dismutaze and stress tolerance. Plant Physiol. 43: 83-116.
7. Boyer, J.S. 1982. Plant productivity and environment. Sci. 218: 443-448.
8. Cakmak, I. 1994. Activity of ascorbate-dependent H_2O_2 scavenging enzymes and leaf chlorosis are enhanced in magnesium- and potassium-deficient leaves, but not in phosphorus-deficient leaves. J. Exp. Bot. 45: 1259-1266.
9. Cakmak, I. 2000. Role of zinc in protecting plant cells from reactive oxygen species. New Phytol. 146: 185-205.
10. Cakmak, I., A. Yilmaz, M. Kalayaci, H. Ekiz, B. Torun, B. Erenoglu and H. J. Braun. 1996. Zn deficiency as a critical problem in wheat production in central Anatolia. Plant Soil 180: 165-172.
11. Cakmak, I. and H. Marschner. 1992. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. Plant Physiol. 98: 1222-1227.
12. Caruso, A., F. Chefdor, S. Carpin, C. Depierreux, F.M. Delmotte, G. Kahlem and D. Morabito. 2008. Physiological characterization and identification of genes differentially expressed in response to drought induced by PEG 6000 in *Populus canadensis* leaves. Plant Physiol. 165: 932-941.
13. Clarke, J.M. and T.N. McCaig. 1982a. Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. Crop Sci. 22: 503-506.
14. Clarke, J.M. and T.N. McCaig. 1982b. Excised leaf water retention capacity as an indicator of drought resistance of Triticum genotypes. Can. J. Plant Sci. 62: 571-576.
15. Davies, W. and J. Zhang. 1991. Root signals and the regulation of growth and the development of plants in drying soil. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42: 55-76.
16. Delauney, A.J. and D.P.S. Verma. 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. Rev. Plant J. 4(2): 215-223.
17. Dubey, R.S. 2005. Photosynthesis in plants under stressful conditions. PP. 717-718. *In:* Pessarakli, M. (Ed.), Handbook of Photosynthesis, Second Ed., CRC Press, New York.
18. Egilla, J.N., F.T. Davies and M.C. Drew. 2001. Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. *Leprechaun*: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. Plant Soil 229: 213-224.
19. Fanaei, H.R., M. Galavi, M. Kafi and A. Ghanbari Bonjar. 2009. Amelioration of water stress by potassium fertilizer in two oilseed species. Intl. J. Plant Prod. 3(2): 41-54.

www.SID.ir

Archive of SID

20. Fischer, R.A. and T.C. Hsiao. 1968. Stomatal opening in isolated epidermal strips of *Vicia faba*. II. Response to KCl concentrations and the role of potassium absorption. Plant Physiol. 43: 1953-1958.
21. Fu-li, Z., Z. Ming-feng and L. Yu-feng. 1997. Generation of active oxygen free radicals and its injury to microsom membranes in wheat leaves under drought stress. Acta Botanica Sinica 39(12): 1105-1109.
22. García-Valenzuela, X., E. García-Moya, Q. Rascón-Cruz, L. Herrera-Estrella and G.A. Aguado-Santacruz. 2005. Chlorophyll accumulation is enhanced by osmotic stress in graminaceous chlorophyllic cells. Plant Physiol. 162: 650-661.
23. Gerardeaux, E., L. Jordan-Meille, J. Constantin, S. Pellerin and M. Dingkuhn. 2010. Changes in plant morphology and dry matter partitioning caused by potassium deficiency in *Gossypium hirsutum* (L.). Environ. Exp. Bot. 67: 451-459.
24. Geravandi, M., E. Farshadfar and D. Kahrizi. 2011. Evaluation of some physiological traits as indicators of drought tolerance in bread wheat genotypes. Russian J. Plant Physiol. 58(1): 69-75.
25. Gomes, F.P., M.A. Oliva, M.S. Mielke, A.F. Almeida and L.A. Aquino. 2010. Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. Sci. Hort. 126: 379-384.
26. Hajiboland, R. and H. Amirazad. 2010. Drought tolerance in Zn-deficient red cabbage (*Brassica oleracea* L. *var. capitata f. rubra*) plants. Hort. Sci. 37: 88-98.
27. HongBo, S., L. ZongSuo and S. Mingan. 2006. Osmotic regulation of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at soil water deficits. Colloids Surf. B: Biointerfaces 47: 132-139.
28. Hong, W. and J. Ji-yun. 2007. Effects of zinc deficiency and drought on plant growth and metabolism of reactive oxygen species in Maize (*Zea mays L.*). Agric. Sci. China 6(8): 988-995.
29. Ivanov, S.V. and P.I. Kerchev. 2007. Separation and quantification of the cellular thiol pool of pea plants treated with heat, salt and atrazine. Phytochem. Anal. 18: 283-290.
30. Juan, M., R.M. Rivero, L. Romero and J.M. Ruiz. 2005. Evaluation of some nutritional and biochemical indicators in selecting salt-resistant tomato cultivars. Environ. Exp. Bot. 54: 193-201.
31. Kanai, S., R.E. Moghaieb, H.A. El-Shemy, R. Panigrahi, P.K. Mohapatra, J. Ito, N.T. Nguyen, H. Saneoka and K. Fujita. 2011. Potassium deficiency affects water status and photosynthetic rate of the vegetative sink in green house tomato prior to its effects on source activity. Plant Sci. 180: 368-374.
32. Katerji, N., J.W. Van Hoorn, A. Hamdy, M. Mastrorilli and E. Mou Karzel. 1997. Osmotic adjustment of sugar beets in response to soil salinity and its influence on stomatal conductance, growth and yield. Agric. Water Manage. 34: 57-69.
33. Khalid, K.H.A. 2006. Influence of water stress on growth, essential oil and chemical composition of Herb *(Ocimum sp)*. Intl. Agrophys. 20: 289-296.
34. Khoshgoftarmanesh, A.H., S. Kabiri, H. Shariatmadari, B. Sharifnabi and R. Schulin. 2010. Zinc nutrition effect on the tolerance of wheat genotypes to *Fusarium* root-rot disease in a solution culture experiment. Soil Sci. Plant Nutr. 56: 234-243.
35. Kocheva, K., P. Lambreveb, G. Georgieva, V. Goltsevo and M. Karsbalived. 2004. Evaluation of chlorophyll fluorescence and membrane injury in the leaves of barley cultivars under osmotic stress. Bioelectrochem. 63: 121-124.
36. Kramer, P.J. and J.S. Boyer. 1995. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, San Diego.
37. Liu, Z. 1996. Microelements in Soils of China. Jiangsu Science and Technology Publishing House, Nanjing.
38. Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.
39. Mengel, K. and W.W. Arneke. 1982. Effect of potassium on the water potential, the pressure potential, the osmotic potential and cell elongation in leaves of *Phaseolus vulgaris*. Plant Physiol. 54: 402-408.
40. Michael, P.I. and M. Krishnaswamy. 2011. The effect of zinc stress combined with high irradiance stress on membrane damage and antioxidative response in bean seedlings. Environ. Exp. Bot. 74: 171-177.
41. Michel, B.E. and M.R. Kaufmann. 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. Plant Physiol. 51: 914-917.
42. Mihalovic, N., M. Lazarevic, Z. Dzeletoric, M. Vuckoric, M. V. Durde. 1997. Chlorophyllas activity in wheat leaves during drought and its dependence on the nitrogen ion from applied. Plant Sci. 129: 141-146.
43. Nandwal, A.S., A. Hooda and D. Datta. 1998. Effect of substrate moisture and potassium on water relations and C, N and K distribution in *Vigna radiata*. Biol. Plant. 41(1): 149-153.
44. Patakas, A., N. Nikolaou, E. Zioziou, K. Radoglou and B. Noitsakis. 2002. The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. Plant Sci. 163: 361-367.
45. Reddy, A.R., K.V. Chaitanya and M. Vivekanandan. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. Rev. Plant Physiol. 161: 1189-1202.
46. Rengel, Z. 1995. Sulfhydryl groups in root-cell plasma membranes of wheat genotypes differing in Zn efficiency. Physiol. Plant. 95: 604-612.

www.SID.ir

Archive of SID

47. Rengel, Z. and M.S. Wheal. 1997. Kinetic parameters of Zn uptake are affected by the herbicide chlorsulfuron. J. Exp. Bot. 48(309): 935-941.
48. Römheld, V. and E.A. Kirkby. 2010. Research on potassium in agriculture: Needs and prospects. Plant Soil 335: 155-180.
49. Saeed Akram, M., M. Ashraf and N. Aisha Akram. 2009. Effectiveness of potassium sulfate in mitigating salt-induced adverse effects on different physio-biochemical attributes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Flora 204: 471-483.
50. Sánchez-Blanco, M.J., P. Rodríguez, M.A. Morales, M.F. Ortuño and A. Torrecillas. 2002. Comparative growth and water relations of *Cistus albidus* and *Cistus monspeliensis* plants during water deficit conditions and recovery. Plant Sci. 162: 107-113.
51. Sanchez-Rodriguez, E., M. Rubio-Wilhelmi, L.M. Cervilla, B. Blasco, J.J. Rios, M.A. Rosales, L. Romero and J.M. Ruiz. 2010. Genotypic differences in some physiological parameters symptomatic for oxidative stress under moderate drought in tomato plants. Plant Sci. 178: 30-40.
52. Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.D. Bradstreet and E.A. Hemingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. Sci. 148: 339-346.
53. Sedlak, J. and R.H. Lindsay. 1968. Estimation of total, protein-bound, and non-protein sulfhydryl groups in tissue by Ellman´s reagent. Anal. Biochem. 25: 192-208.
54. Sharma, P.N., A. Tripathi and S.S. Bish. 1995. Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower. Plant Physiol. 107: 751-756.
55. Tavallali, V., M. Rahemi, M. Maftoun, B. Panahi, S. Karimi, A. Ramezanian and M. Vaezpour. 2009. Zinc influence and salt stress on photosynthesis, water relations, and carbonic anhydrase activity in pistachio. Sci. Hort. 123: 272-279.
56. Tewari, R.K., P. Kumar and P.N. Sharma. 2008. Morphology and physiology of zinc-stressed mulberry plants. J. Plant Nutr. Soil Sci. 171: 286-294.
57. Thalooth, A.T., M.M. Tawfik and H. Magda Mohamed. 2006. A comparative study on the effect of foliar application of zinc, potassium and magnesium on growth, yield and some chemical constituents of mungbean plants grown under water stress conditions. World J. Agric. Sci. 2(1): 37-46.
58. Türkan, I., M. Bor, F. Özdemir and H. Koca. 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 Sci. 168: 223-231.
59. Turner, N.C. 1983. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. Plant Soil 58: 339-366.
60. Uzilday, B., I. Turkan, A.H. Sekmen, R. Ozgur and H.C. Karakaya. 2011. Comparison of ROS formation and antioxidant enzymes in *Cleome gynandra* (C4) and *Cleome spinosa* (C3) under drought stress. Plant Sci. 182: 59-70.
61. Van den Berg, L. and Y.J. Zeng. 2006. Response of South African indigenous *grass* species to drought stress induced by polyethylene glycol (PEG) 6000. South Afr. J. Bot. 72: 284-286.
62. Waraich, E.A., R. Ahmad, M.Y. Saifullah and E. Ashraf. 2011. Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. Aust. J. Crop Sci. 5(6): 764-777.
63. Welch, R.M., M.J. Webb and J.F. Lonegaran. 1982. Zinc in membrane function and its role in phosphorus toxicity. PP. 710-715. *In:* Scaife, A. (Ed.), Proc. 9th Int. Coll. Plant Nutrition, UK.
64. Wyn Jones, R.G., C.J. Brady and J. Speirs. 1979. Ionic and osmotic relations in plant cells. *In:* Laidman, D.H. and Wyn Jones, R.G. (Eds.), Recent Advances in the Biochemistry of Cereals, Academic Press, London.
65. Yan, B., Q. Dai, X. Liu, S. Huang and Z. Wang. 1996. Flooding induced membrane damage, lipid oxidation and activated oxygen generation in corn leaves. Plant Soil 179: 261-288.
66. Yang, J., J. Zhang, Z. Wang, Q. Zhu and L. Liu. 2001. Water deficit-induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. Agron. J. 93: 196-206.
67. ZgallaÏ, H., K. Steppe and R. Lemeur. 2005. Photosynthetic, physiological and biochemical responses of *tomato* plants to polyethylene glycol-induced water deficit. J. Integr. Plant Biol. (Formerly Acta Botanica Sinica) 47(12): 1470-1478.
68. Zheng, Y., A. Jia, T. Ning, J. Xu, Z. Li and G. Jiang. 2008. Potassium nitrate application alleviates sodium chloride stress in winter wheat cultivars differing in salt tolerance. Plant Physiol. 165: 1455-1465.

www.SID.ir