واکنش بیوشیمیایی دو رقم گندم به تنش خشکی انتهایی و تنظیم کننده‌های اکسین و سیتوکینین

یحیی امام، هدایت الله کریم زاده سورشجانی، سعید موری و کبری مقصودی

گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز

(تاریخ دریافت مقاله: ۱۳۹۱/۰۶/۱۳ ؛ تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۲/۰۲/۱۴)

چکیده:

به منظور بررسی برخی ویژگی‌های بیوشیمیایی یک رقم گندم نان (شیراز) و یک رقم گندم دوروم (یاواروس) به تنش خشکی آخر فصل و سطوح مختلف تنظیم کننده‌های اکسین و سیتوکینین، آزمایشی در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ به صورت اسپلیت اسپلیت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار اجرا شد. عامل اصلی آبیاری (آبیاری معمول و قطع آبیاری از مرحله گلدهی تا آخر فصل رشد)، عامل فرعی ارقام گندم و عامل فرعی فرعی ضرب سطوح مختلف اکسین (۰، ۲۰ و۴۰ میلی‌گرم در لیتر) و سیتوکینین (۰، ۵۰ و ۷۰ میکرومولار) بود. نتایج نشان داد که میزان پرولین و کاتالاز برگ پرچم در شرایط قطع آبیاری، با سپری شدن زمان بعد از گلدهی، به صورت خطی افزایش یافت و این در حالی بود که میزان پرولین و کاتالاز در شرایط آبیاری معمول در دوره بعد از گلدهی تغییر محسوسی نشان نداد. بعلاوه، در شرایط قطع آبیاری میزان پرولین در رقم یاواروس به صورت معنی‌داری بیشتر از رقم شیراز بود. در بین غلظت‌های سیتوکینین بیشترین میزان کاتالاز در شرایط شاهد به دست آمد. همچنین با افزایش غلظت سیتوکینین مصرفی مقدار کاتالاز، در شرایط تنش خشکی کاهش یافت. میزان پراکسیداز نیز در شرایط قطع آبیاری بیشتر بود و با گذشت زمان، بعد از اعمال تیمار آبیاری، با افزایش همراه بود. میزان کلروفیل a، b و کل و کاروتنوئید نیز در شرایط تنش خشکی، بیشتر از آبیاری معمول بود. درک عمیق پاسخ های بیوشیمیایی ارقام گندم به تنش خشکی آخر فصل و برهمکنش آنها با تنظیم کننده‌های رشد، نیازمند پژوهش‌های تکمیلی است.

کلمات کلیدی: گندم دوروم، کلروفیل، کاتالاز، پرولین.

مقدمه:

گندم غله‌ای مهم در بسیاری از مناطق جهان است و غذای اصلی اکثر مردم جهان را تشکیل می‌دهد (Shewry, 2009). در بین غلات، گندم از نظر سطح زیر کشت و تولید سالانه در درجه اول اهمیت قرار دارد و به دلیل ویژگی‌های منحصر به فرد، مهم‌ترین گیاه زراعی روی زمین است (Reynolds *et al.*, 2000). در ایران نیز گندم نسبت به سایر محصولات بیشترین سطح زیر کشت را به خود اختصاص داده است. اگرچه بیشترین سطح زیر کشت و بیشترین میزان تولید مربوط به گندم نان (*Triticum aestivum* L) می‌باشد. لیکن، گندم ماکارونی (*Triticum durum* L) نیز دارای ارزش تجاری است و از لحاظ اقتصادی دارای قیمت بالاتری نسبت به گندم نان است (امام، ۱۳۹۰). سطح کشت جهانی گندم دوروم معادل ۳۰ میلیون هکتار است.

* نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: yaemam@gmail.com

Archive of SID

www.SID.ir

ویژگی‌های گلوتن سنگین، خمیر غیر چسبنده و سنگین این نوع گندم را ایده‌آل برای تهیه محصولات خمیری از جمله ماکارونی کرده است (Fabriani and Lintas, 1988).

خشکی مهم‌ترین عامل محدود کننده رشد و عملکرد گیاهان زراعی بوده که ۴۰ تا ۶۰ درصد اراضی کشاورزی جهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Reynolds *et al.*, 2000). ایران با متوسط نزولات آسمانی ۲۴۰ میلی‌متر در سال طبق تعریف آمبرژه در زمره مناطق خشک و نیمه خشک قرار می‌گیرد (کردوانی، ۱۳۹۰). تنش خشکی یک پدیده محیطی مهم و موثر بر عملکرد غلات می‌باشد و اغلب در طول دوره پر شدن دانه در گندم اتفاق می‌افتد و باعث کاهش محصول در بیشتر مناطق مورد کشت در دنیا می‌شود (Altenbach *et al.*, 2003). در ایران بخش قابل توجهی از ۲/۴ میلیون هکتار گندم آبی در اثر تنش خشکی در مرحله گلدهی و پر شدن دانه آسیب می‌بینند (جلال کمالی و همکاران، ۱۳۸۷).

در غلات حساس‌ترین مرحله به تنش خشکی، حد فاصل سنبله رفتن تا گلدهی است و ارقامی که قبل از گلدهی بتوانند بیوماس بالایی تولید کنند و ذخیره مواد پرورده در ساقه را افزایش دهند، جزء ارقام متحمل به خشکی محسوب می‌شوند (Azevedo *et al.*, 1998). تنش خشکی در مرحله گلدهی باعث کاهش تعداد دانه به دلیل کاهش گرده‌های بارور می‌شود (Ji *et al.*, 2010). کاهش پتانسیل آب در اثر تنش خشکی باعث کاهش تقسیم سلولی، کاهش رشد اندام‌های گیاه، کاهش فتوسنتز خالص و تغییر توازن هورمونی گیاه می‌گردد (Mary *et al.*, 2001).

در برخی مواقع آسیب ناشی از خشکی، تنش اکسیداتیو را تحریک می‌کند که منجر به تولید و انباشته شدن سوپراکسید، آب اکسیژنه و رادیکال‌های هیدروکسیل می‌شود (Dat *et al.*, 2000). انواع اکسیژن فعال که طی تنش تولید می‌شوند، می‌توانند به لیپیدها، پروتئین‌ها، کربوهیدرات‌ها و اسیدهای نوکلئیک آسیب برسانند. عمان و همکاران (۱۳۸۴) نشان دادند که تنش خشکی سبب افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در گیاه آفتابگردان گردید. اکسین‌ها گروهی از تنظیم کننده های رشد هستند که در غلظت‌های مختلف باعث طویل شدن ساقه و میان‌گره، فعال سازی تقسیم سلولی، طویل شدن سلول‌ها، تروپیسم، چیرگی رأسی و ریشه زایی می شوند (لاهوتی، ۱۳۷۶). سیتوکینین‌ها نیز از جمله محرک های رشد به شمار می‌روند و به‌ویژه فرآیند تقسیم سلولی را تحریک می‌کنند. این هورمون باعث تقسیم سلولی، حذف چیرگی رأسی، تمایز ساقه و تأخیر انداختن پیری می‌شوند (ختایی و کریمی، ۱۳۸۹). نقش سیتوکینین در باز نگه داشتن روزنه‌ها و انجام فرآیند فتوسنتز در غلات دانه‌ای توسط امام و ثقه الاسلامی (۱۳۸۴) نیز گزارش شده است. همچنین Yang و همکاران (۲۰۰۳) نشان دادند که در برنج مصرف خارجی سیتوکینین در مرحله تقسیم سلولی بیشترین تأثیر مثبت را در شکل‌گیری عملکرد دانه داشت. سعیدی و همکاران (۱۳۸۵) گزارش کردند مصرف سیتوکینین در زمان گل‌دهی باعث افزایش عملکرد دانه در گندم می‌شود. پژوهش حاضر با هدف بررسی تأثیر غلظت‌های مختلف اکسین و سیتوکینین بر برخی فاکتورهای بیوشیمیایی دو رقم گندم (نان و ماکارونی) در شرایط آبیاری معمولی و قطع آبیاری پس از گلدهی انجام شده است.

مواد و روش‌ها:

این آزمایش مزرعه‌ای در دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز واقع در ۱۱ کیلومتری شمال شرقی شهر شیراز (با طول جغرافیایی ۵۲ درجه و ۲۵ دقیقه عرض جغرافیایی ۲۹ درجه و ۴۰ دقیقه و ارتفاع ۱۸۱۰ متر از سطح دریا) در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ به صورت اسپلیت اسپلیت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار اجرا شد. عامل اصلی آبیاری (معمول و قطع آبیاری در مرحله گلدهی)، عامل فرعی ارقام گندم (شیراز و یاواروس) و عامل فرعی فرعی ضرب سطوح مختلف اکسین (۰، ۲۰ و۴۰ میلی‌گرم در لیتر) و سیتوکینین (۰، ۵۰ و ۷۰ میکرومولار) بود.

Archive of SID

www.SID.ir

عملیات تهیه بستر شامل شخم، دیسک، تسطیح و ایجاد خطوط به وسیله فارور بود. سپس بذرها روی ۶ خط به طول دو متر به فاصله ۳۰ سانتی‌متر به صورت دستی کشت شدند. با توجه به نتایج آزمون خاک نیتروژن به مقدار ۱۵۰ کیلوگرم نیتروژن خالص در هکتار از منبع اوره در۲ نوبت کاشت و پنجه زنی به زمین اضافه شد. آبیاری به صورت سطحی با استفاده از سیفون انجام شد. در هر دو تیمار رطوبتی، آبیاری تا زمان گلدهی، هر ۱۰ روز یک‌بار آبیاری انجام شد و از گلدهی به بعد، آبیاری کرت‌های تنش خشکی قطع گردید. در حالی که، در تیمار آبیاری معمول تا انتهای فصل رشد آبیاری کرت‌های آزمایشی ادامه یافت. هیچ گونه بارندگی پس از گل‌دهی رخ نداد. همچنین در مرحله پنجه‌زنی از علف‌کش 2,4-D برای مبارزه با علف های هرز پهن برگ استفاده شد.

سطوح مختلف محلول پاشی اکسین و سیتوکینین (به طور جداگانه) در میانه گلدهی، زمانی که ۵۰ درصد پرچم‌ها از گلچه‌ها خارج شده بودند، انجام شد (هم‌زمان گیاهان شاهد نیز با آب مقطر تیمار شدند). در هر مرحله جهت اطمینان از جذب شدن تنظیم کننده‌های رشد توسط گیاه، عمل محلول پاشی در چهار روز متوالی تکرار شد. جهت جلوگیری از تجزیه سریع هورمون‌ها، محلول پاشی با هورمون بعد از غروب آفتاب صورت گرفت.

اندازه‌گیری ویژگی‌های بیوشیمیایی در سه مرحله ۷، ۱۴ و ۲۱ روز بعد از گلدهی، از ۲۰ عدد برگ پرچم که به صورت تصادفی از هر کرت جدا شده بودند، صورت گرفت.

غلظت پرولین با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۲۰ نانومتر اندازه‌گیری و با استفاده از رابطه زیر محاسبه گردید (Bates *et al*., 1973):

$$\text{Proline } (\mu M\ g\text{-}1 \text{ fresh wt.}) = [(M \cdot T \cdot W)/115.5] \times 1000$$

که در آن M: عدد قرائت شده با دستگاه اسپکتروفتومتر، T: حجم تولوئن مورد استفاده، W: وزن نمونه برگی مورد استفاده بود. برای اندازه‌گیری میزان غلظت کمی آنزیم پراکسیداز و کاتالاز به ترتیب از روش Chance و Maehly (۱۹۹۵) و Dhindsa و همکاران (۱۹۹۱) استفاده شد. میزان کلروفیل و کاروتنوئید با استفاده از روش Lichtenthaler و Wellburn (۱۹۹۳) اندازه‌گیری و با روابط زیر میزان کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و میزان کاروتنوئید محاسبه شد:

$$\text{Chl a} = (12.25\ A_{663} - 2.79\ A_{646})$$
$$\text{Chl b} = (21.21\ A_{646} - 5.1\ A_{663})$$
$$\text{Chl t} = \text{Chl a} + \text{Chl b}$$
$$\text{Car} = (1000\ A_{470} - 1.8\ \text{Chl a} - 85.02\ \text{Chl b})/198$$

تجزیه واریانس داده‌های به دست آمده با نرم‌افزار آماری SAS انجام و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال یک درصد صورت گرفت.

نتایج و بحث:

اثر تیمار آبیاری بر میزان پرولین در سه مرحله اندازه‌گیری (۷، ۱۴ و ۲۱ روز بعد از گلدهی) بسیار معنی‌دار و برهمکنش آبیاری در رقم بر میزان پرولین در دو اندازه‌گیری اول معنی‌دار بود (جدول ۱). در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان پرولین در شرایط قطع آبیاری نسبت به شرایط آبیاری معمولی افزایش نشان داد (شکل۱). با سپری شدن زمان بعد از گل‌دهی (زمان اعمال تیمارها) در شرایط آبیاری معمولی میزان پرولین تغییری نشان نداد. ولی، در شرایط قطع آبیاری میزان پرولین به صورت خطی افزایش یافت (شکل۱). همچنین در شرایط قطع آبیاری در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان پرولین به صورت معنی‌داری در رقم یاواروس بیشتر از رقم شیراز بود (شکل ۱).

از آنجا که زیاد شدن پرولین یکی از شاخص‌های مقاومت به خشکی می‌باشد (Hochman, 1982)، تنش خشکی باعث افزایش شدید در تجمع این اسید آمینه گردید. در هیچ یک از معیارهای بیوشیمیایی مقاومت به خشکی چنین افزایشی (تا چندین برابر) که در پرولین مشاهده می‌شود، گزارش نشده است (Renu and Devarshi, 2007; Sarvajeet and Narendra, 2010). به همین دلیل در بسیاری از پژوهش‌ها از آن به عنوان شاهدی برای سایر معیارهای بیوشیمیایی استفاده می‌شود (Sarvajeet and Narendra, 2010). پرولین به عنوان آنتی اکسیدانی غیر آنزیمی باعث حذف

Archive of SID

www.SID.ir

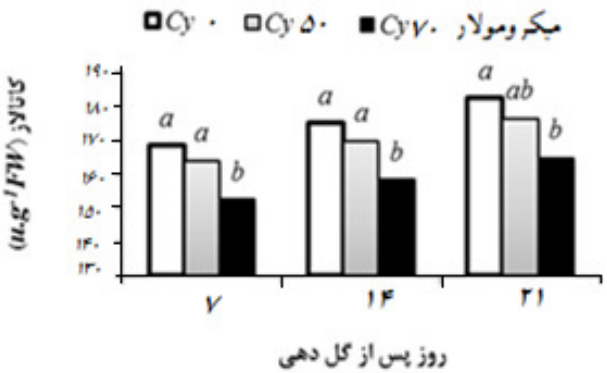
جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس برای پرولین و کاتالاز در سه مرحله اندازه‌گیری

منابع تغییرات	df	پرولین I	پرولین II	پرولینIII	کاتالاز II	کاتالاز III	پراکسیداز I	پراکسیداز II	پراکسیدازIII	کلروفیل I a	کلروفیل II a	کلروفیل III a
تکرار (R)	۲	۱/۰ns	۱/۰ns	۱/۰ns	۱/۶۷۰ns	۲/۷۲۷ns	۷/۴۵۵ns	۷/۸۵۵ns	۳/۱۴۵ns	۵/۱۵۵ns	۶/۲۵۵ns	۴/۱۵۵ns
آبیاری (I)	۱	۷/۱۱۰**	۱/۲۱۲**	۴/۳۲۱**	۲/۳۹۵۴۰**	۱/۷۳۳۲۲**	۱/۰ns	۱/۴۰۳ns	۳/۵۵۵**	۱/۰ns	۸/۲۴۸**	۸/۹۴۶**
R*I	۲	۱/۰	۱/۰	۱/۰	۳/۱۰۸	۰۲/۱۲۷	۴/۱	۶/۱	۸/۳	۹/۱	۴/۲	۵/۱
رقم (C)	۱	۵/۲۵۵ns	۸/۱۵۵ns	۶/۴۰۵ns	۱/۲۰۱۵ns	۴/۲۷۷۵۵ns	۱۹۵۵ns	۳۲۵۵۵ns	۶/۴۰۵ns	۸/۱۵۸*	۱/۱۶۰*	۳/۱۴۶*
I*C	۱	۶/۴۰	۶/۴۰	۲/۳۱۵ns	۶/۱۶۳۲۵۵ns	۵/۱۷۷۱۵۵ns	۶/۱۲۵۵ns	۸/۱۸۵۵ns	۱/۰ns	۶/۴۵۵ns	۶/۲۵۵ns	۷/۲۵۵ns
R*C(I)	۲	۵/۰	۵/۰	۸/۰ns	۴/۱۰۴۱	۲/۱۲۳۲	۷/۲	۳/۳	۷/۷	۵/۱۰	۱/۱۰	۴/۷
اکسین (Au)	۲	۳/۰ns	۲/۰ns	۳/۰ns	۵/۵۳۰ns	۸/۶۹۷۵۵ns	۸/۱۵۵ns	۱/۳۴۵ns	۸/۴۵۵ns	۹/۱۴۵۵ns	۵/۲۵۵ns	۶/۱۳۴۵ns
سیتوکینین (Cy)	۲	۳/۰ns	۵/۰ns	۲/۰ns	۷/۲۴۹۷*	۵/۲۹۹۵*	۳/۱۵۵ns	۶/۱۵۵ns	۱/۰ns	۳۵۵۵ns	۹/۲۱۵۵ns	۳/۱۷۵۵ns
Cy×Au	۴	۷/۰ns	۸/۰ns	۸/۰ns	۸/۱۰۲۸۵۵ns	۸/۱۲۹۷۵۵ns	۲/۱۵۵ns	۶/۲۵۵ns	۲/۰ns	۴/۱۳۴۵ns	۵/۱۳۴۵ns	۳/۱۵۵۵ns
Au×I	۲	۱/۰ns	۱/۰ns	۲/۰ns	۷/۷۷۲۰ns	۱/۹۴۰ns	۳/۰ns	۷/۰ns	۷/۰ns	۱/۰ns	۲/۰ns	۷/۱ns
Cy×I	۲	۲/۰ns	۱/۰ns	۱/۰ns	۱/۱۱۵۴۵۵ns	۷/۱۳۷۷۵۵ns	۱/۰ns	۱/۰ns	۱/۰ns	۱/۲۰۳۵ns	۵/۱۴۵۵ns	۹/۱۵۵۵ns
C×Au	۲	۰/۷۵۵ns	۶/۰ns	۵/۰ns	۱/۴۸۷۵۵ns	۷/۵۵۸۵۵ns	۳/۱ns	۱/۵۵۵ns	۲/۴۰۵ns	۴/۰ns	۶/۰ns	۳۰/۰ns
C×Cy	۲	۱/۰ns	۱/۰ns	۱/۰ns	۲/۲۶۸۵۵ns	۳/۲۴۶۵۵ns	۴/۰ns	۷/۰ns	۷/۱۵۵ns	۹/۱۱۵۵ns	۱/۱۰۵۵ns	۷/۸۵۵ns
C×Cy×Au	۴	۵/۴۰۵۵ns	۷/۲۸۵۵ns	۷/۲۸۵۵ns	۹/۲۱۱۴۵۵ns	۳/۲۶۸۵۵ns	۶/۱۲۵۵ns	۷/۱۵۵۵ns	۲/۱۵۵ns	۲/۰ns	۱۱۵۵ns	۶/۱۴۴۵ns
Cy×Au×I	۴	۵/۰ns	۵/۰ns	۶/۰ns	۹/۵۸۹۵۵ns	۹/۶۴۲۵۵ns	۱/۰ns	۶/۱۵۵ns	۶/۰ns	۹/۱۰۸۵۵ns	۵/۱۳۴۵ns	۵/۱۳۴۵ns
C×Au×I	۲	۸/۰ns	۸/۰ns	۹/۰ns	۱/۹۷۱۵ns	۲/۱۰۵۵ns	۱/۰ns	۱/۰ns	۴/۰ns	۶/۱۸۵۵ns	۶/۴۵۵ns	۹/۱۵۵ns
C×Cy×I	۲	۱/۰ns	۲/۰ns	۳/۰ns	۶/۲۱۶۵۵ns	۵/۱۹۸۵۵ns	۱/۰ns	۹/۱۵۵ns	۷/۲۵۵ns	۸/۱۳۳۵ns	۸/۱۵۵ns	۹/۱ns
C×Cy×Au×I	۱۶	۵/۰ns	۵/۰ns	۶/۰ns	۱/۵۴۸۵۵ns	۸/۶۶۰ns	۱/۱ns	۱/۲۵۵ns	۶/۲۵۵ns	۶/۸۵۵ns	۱/۹۵۵ns	۴/۱۱۵ns
خطا	۶۴	۴/۰	۴/۰	۴/۰	۸۱/۵۲۵	۴۷/۶۳۶	۱/۱	۷۶/۱	۷۳/۲	۹۱/۱۳	۹۵/۱۴	۳۶/۱۶

*،**،ns به ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد و عدم معنی‌داری.

www.SID.ir

شکل ۱- تأثیر دو رژیم آبیاری بر میزان پرولین برگ پرچم گندم رقم‌های شیراز و یاواروس در زمان‌های مختلف. حروف مشابه برای هر مرحله اندازه‌گیری به صورت جداگانه (۷، ۱۴ و ۲۱ روز پس از گل‌دهی) نشان دهنده عدم تفاوت آماری معنی‌دار براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد می‌باشد.



شکل۲- تاثیر غلظت‌های مختلف سیتوکینین بر میزان فعالیت کاتالاز برگ پرچم در زمان‌های مختلف پس از گلدهی. حروف مشابه برای هر مرحله اندازه‌گیری به صورت جداگانه (۷، ۱۴ و ۲۱ روز پس از گل‌دهی) نشان دهنده عدم تفاوت آماری معنی‌دار بر اساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد می‌باشد.

اکسیدانی غیر آنزیمی باعث حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن می‌شود. همچنین پرولین مانند یک آنتی اکسیدان قوی این توانایی را دارد که از مرگ سلول‌ها در برابر تنش های محیطی جلوگیری کند (Chen *and* Dickman, 2005). در همین رابطه پرواتلو و همکاران (۲۰۱۰) بیان کردند که تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار در تجمع میزان پرولین در ارقام مختلف گندم می‌شود و این افزایش با مقاومت به خشکی در این ارقام همراه بوده است.

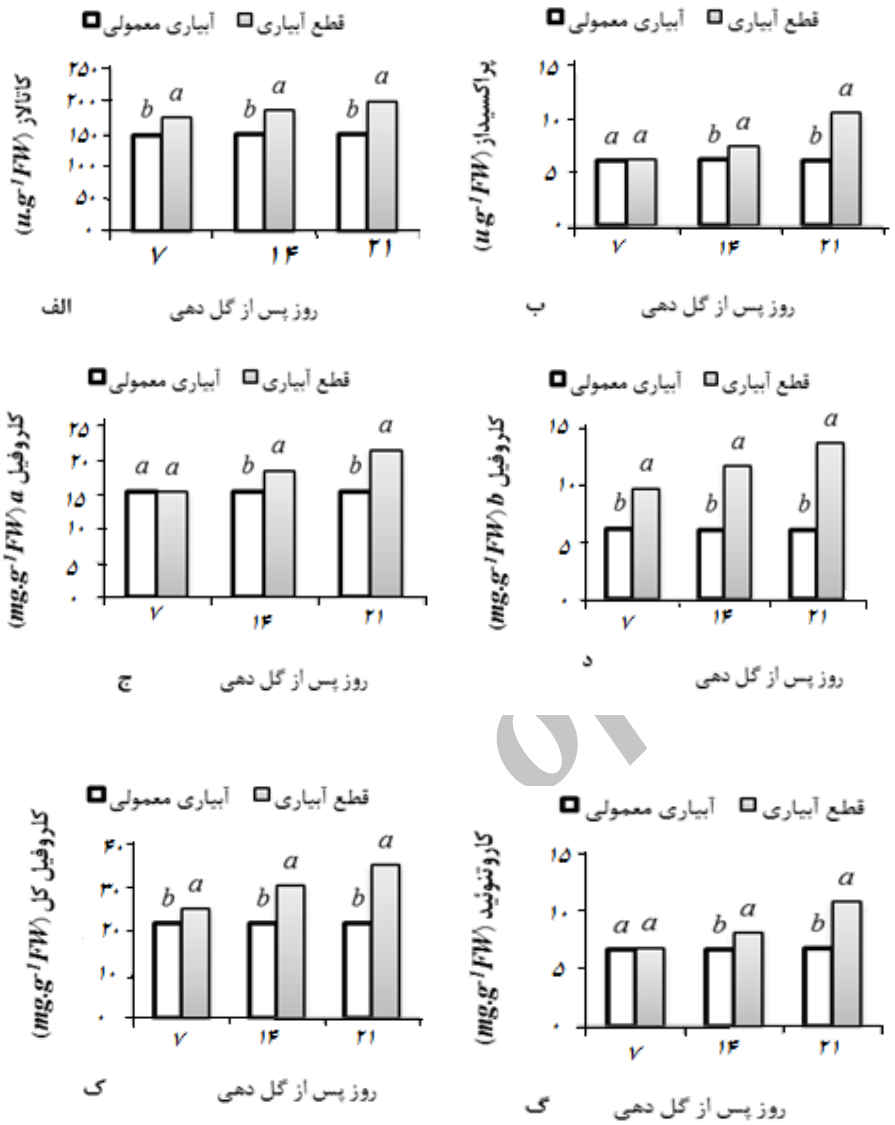
همچنین نتایج نشان داد که اثر تیمارهای آبیاری و سیتوکینین در هر سه مرحله اندازه‌گیری بر میزان فعالیت کاتالاز معنی‌دار بود (جدول ۱). در بین غلظت‌های سیتوکینین بیشترین میزان فعالیت کاتالاز در هر سه مرحله اندازه‌گیری در شرایط شاهد (۰ میکرومولار سیتوکینین) به دست آمد و با افزایش غلظت سیتوکینین در هر سه مرحله اندازه‌گیری، میزان فعالیت کاتالاز به صورت خطی کاهش یافت (شکل ۲).

در هر سه مرحله اندازه‌گیری، میزان فعالیت کاتالاز در شرایط قطع آبیاری نسبت به آبیاری معمولی به صورت معنی‌داری بیشتر بود، همچنین با پیشروی به سمت آخر فصل رشد، میزان فعالیت کاتالاز در شرایط قطع آبیاری به صورت خطی افزایش یافت. در حالی که در شرایط آبیاری معمولی تغییر معنی‌داری در مقدار این آنزیم مشاهده نشد (شکل ۳ الف).

کاتالاز یکی از آنتی‌اکسیدان های موثر در سیستم دفاعی

Archive of SID

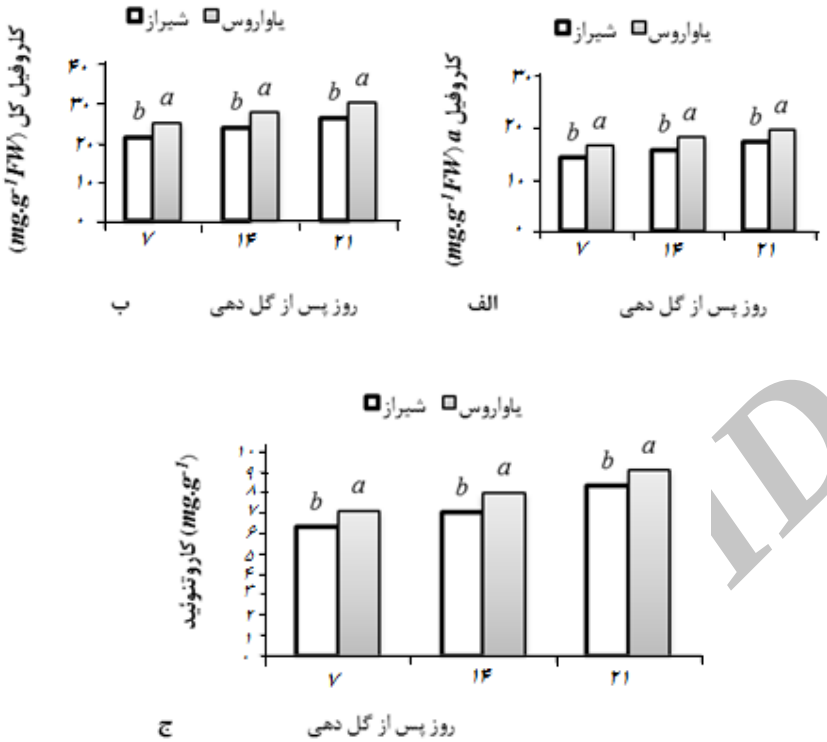
www.SID.ir



شکل۳- تأثیر دو رژیم آبیاری بر میزان کاتالاز (الف)، پراکسیداز (ب)، کلروفیل a (ج)، کلروفیل b (د)، کلروفیل کل (ک) و کاروتنوئید (گ) برگ پرچم، در زمان‌های مختلف پس از گلدهی. در هر شکل حروف مشابه برای هر مرحله اندازه‌گیری به صورت جداگانه (۷، ۱۴ و ۲۱ روز پس از گل دهی) نشان دهنده عدم تفاوت آماری معنی‌دار براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد می‌باشد.

اکثر گیاهان در مقابله با تنش‌های غیر زنده است. این آنزیم می‌تواند به طور مستقیم پراکسید هیدروژن را به آب و اکسیژن تبدیل و سمیت این رادیکال آزاد اکسیژن را حذف نماید (Garg *and* Manchanda 2009; Sarvajeet *and* Narendra, 2010). به نحوی که، کاتالاز در کمتر از یک دقیقه شش میلیون رادیکال آزاد پراکسید هیدروژن را به آب و اکسیژن تبدیل می‌نماید (Azevedo *et al*., 1998; Azpilicueta *et al*., 2007). کاتالاز دارای آیزوفرم‌های مختلفی می‌باشد. به طوری که در کلزا ۱۲و در ذرت ۳ آیزوفرم مختلف از آن گزارش شده است (Nagamiya *et al*., 2007). وجود همین آیزوفرم‌های متنوع، سرعت بالایی به این آنتی اکسیدان در

www.SID.ir



شکل۴- تأثیر دو رژیم آبیاری بر میزان کلروفیل a (الف)، کلروفیل کل (ب) و کاروتنوئید (ج) برگ پرچم دو رقم شیراز و یاواروس در زمان‌های مختلف. در هر شکل حروف مشابه برای هر مرحله اندازه‌گیری به صورت جداگانه (۷، ۱۴ و ۲۱ روز پس از گل دهی) نشان دهنده عدم تفاوت آماری معنی‌دار براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد می‌باشد.

حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن بخشیده است (Ali *and* Alqurainy, 2006). بررسی‌ها نشان می‌دهد که تنش خشکی باعث زیاد شدن فعالیت این آنزیم در ارقام مختلف گندم می‌شود (Renu and Devarshi, 2007). از آنجا که کاتالاز با حذف پراکسید هیدروژن نقش موثری در مقاومت به خشکی دارد، وجود فعالیت بیشتر این آنزیم می‌تواند نشان دهنده مقاومت بیشتر گیاه باشد (Sarvajeet and Narendra, 2010).

بر اساس نتایج مشخص گردید که اثر تیمار آبیاری بر میزان فعالیت پراکسیداز در مرحله دوم و سوم اندازه‌گیری معنی‌دار گردید (جدول ۱). نتایج حاصل از اندازه‌گیری پراکسیداز در زمان ۷ روز پس از گل‌دهی، دلالت بر عدم تفاوت آماری معنی‌دار بین تیمار آبیاری و تنش داشت. در حالی که در دو مرحله دوم (۱۴ روز پس از گل‌دهی) و سوم (۲۱ روز پس از گل‌دهی)، میزان فعالیت پراکسیداز در شرایط قطع آبیاری بیشتر بود و با سپری شدن زمان بعد از اعمال تیمارها میزان پراکسیداز به صورت خطی افزایش یافت (شکل ۳ ب). آنتی اکسیدان پراکسیداز مسئول حذف پراکسید هیدروژن از سیستم‌های بیولوژیک می‌باشد (Hodges *et al*., 1997). به دلیل توانایی این آنتی اکسیدان در اکسیداسیون گوایکول آن را گوایکل پراکسیداز نیز می نامند (Asada, 1992). پراکسیداز با تجزیه ایندول‌تری استیک‌اسید، نقش موثری در تولید لیگنین و مصرف پراکسید هیدروژن دارد و باعث مقاومت گیاهان در برابر بسیاری از تنش‌های زنده و غیر زنده می‌گردد (Radotic *et al*., 2000). زینتی (۱۳۸۷) نشان داد که ارقام مختلف گندم که به ویروس موزاییک رگه‌ای آلوده شده بودند، دارای فعالیت پراکسیداز بیشتری نسبت به سطح شاهد بودند. همچنین میزان این آنزیم در رقم مقاوم کراس عدل نسبت به رقم حساس مرودشت از افزایش بیشتری برخوردار بود. این

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس برای کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید در سه مرحله اندازه‌گیری

منابع تغییرات	df	کلروفیل b (I)	کلروفیل b (II)	کلروفیل b (III)	کلروفیل کل (I)	کلروفیل کل (II)	کلروفیل کل (III)	کاروتنوئید (I)	کاروتنوئید (II)	کاروتنوئید (III)
تکرار(R)	۲	۵/۲^{ns}	۴/۳^{ns}	۳/۴^{ns}	۹/۲^{ns}	۴/۴^{ns}	۶/۳^{ns}	۳/۴^{ns}	۶/۵^{ns}	۱/۵^{ns}
آبیاری(I)	۱	۵/۳۲۴**	۵/۸۲۱**	۱۵۰۹/۴**	۱/۳۳۷*	۱/۱۹۷۳**	۲/۴۸۴۱**	۸/۰^{ns}	۸/۶۱*	۸/۴۴۶**
R*I	۲	۷/۰	۲/۱	۱/۲	۷/۴	۷	۹/۴	۷/۰	۱/۱	۴/۰
رقم(C)	۱	۹/۴۲^{ns}	۵/۵۸^{ns}	۶۰/۹^{ns}	۹/۳۶۷*	۳/۴۱۲*	۳۹۶/۲*	۲/۱۷**	۹/۲۲**	۴/۱۹*
I*C	۱	۱/۰^{ns}	۴/۰^{ns}	۰/۱^{ns}	۷/۵^{ns}	۷/۱^{ns}	۳/۲^{ns}	۲/۰^{ns}	۱/۰^{ns}	۱/۲^{ns}
R*C(I)	۴	۸/۶	۵/۹	۱۱/۱	۷/۳۱	۷/۳۴	۷/۳۲	۵/۰^{ns}	۸/۰^{ns}	۶/۱^{ns}
اکسین(Au)	۲	۱/۸^{ns}	۸/۱۰^{ns}	۸۸^{ns}	۸/۴۶^{ns}	۶۸^{ns}	۶/۷۱^{ns}	۵/۰^{ns}	۷/۰^{ns}	۴/۱^{ns}
سیتوکینین(Cy)	۲	۴/۳^{ns}	۴/۴^{ns}	۳/۶^{ns}	۱/۶۰^{ns}	۲/۴۴^{ns}	۹/۳۲^{ns}	۵/۳^{ns}	۹/۴^{ns}	۲/۶^{ns}
Cy×Au	۴	۶/۰^{ns}	۷/۰^{ns}	۰/۷^{ns}	۷/۲۰^{ns}	۴/۱۹^{ns}	۲۲^{ns}	۵/۲^{ns}	۳/۳^{ns}	۱/۲^{ns}
Au×I	۲	۱/۲^{ns}	۶/۲^{ns}	۴/۱^{ns}	۳^{ns}	۴/۲^{ns}	۵/۶^{ns}	۳/۰^{ns}	۴/۰^{ns}	۱/۰^{ns}
Cy×I	۲	۸/۱^{ns}	۸/۱^{ns}	۳/۲^{ns}	۶/۲۳^{ns}	۷/۱۸^{ns}	۴/۲۲^{ns}	۹/۱^{ns}	۷/۲^{ns}	۸/۲^{ns}
C×Au	۲	۷/۰^{ns}	۸/۰^{ns}	۱/۱^{ns}	۲/۲^{ns}	۳^{ns}	۵/۲^{ns}	۹/۰^{ns}	۱/۱^{ns}	۲/۰^{ns}
C×Cy	۲	۴/۰^{ns}	۱/۱^{ns}	۰/۷^{ns}	۶/۱۶^{ns}	۲/۱۷^{ns}	۷/۱۴^{ns}	۵/۱^{ns}	۳/۲^{ns}	۲/۲^{ns}
C×Cy×Au	۴	۶/۲^{ns}	۶/۳^{ns}	۳/۴^{ns}	۱/۱۶^{ns}	۱/۱۸^{ns}	۶/۲۲^{ns}	۴^{ns}	۵/۵^{ns}	۲/۵^{ns}
Cy×Au×I	۴	۵/۱^{ns}	۹/۱^{ns}	۲/۹^{ns}	۷/۸^{ns}	۹/۸^{ns}	۷/۱۱^{ns}	۸/۳^{ns}	۲/۵^{ns}	۱/۴^{ns}
C×Au×I	۲	۱/۱^{ns}	۳/۱^{ns}	۲/۱^{ns}	۳/۱۵^{ns}	۳/۱۶^{ns}	۵/۲۲^{ns}	۶/۰^{ns}	۷/۰^{ns}	۹/۱^{ns}
C×Cy×I	۲	۵/۶^{ns}	۱/۸^{ns}	۸/۳^{ns}	۲/۱۱^{ns}	۷/۱۶^{ns}	۸/۱۶^{ns}	۱/۱^{ns}	۳/۱^{ns}	۵/۰^{ns}
C×Cy×Au×I	۴	۲/۲^{ns}	۸/۲^{ns}	۳/۳^{ns}	۲/۲۳^{ns}	۸/۸^{ns}	۱۲/۲^{ns}	۱/۳^{ns}	۳/۴^{ns}	۷/۳^{ns}
خطا	۶۴	۰۷/۳	۲۷/۴	۴/۹۵	۲۴/۷	۲۸/۷	۳۳	۸۹/۱	۶/۲	۶۶/۲

*** و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و ^{ns} غیر معنی‌دار.**

نتایج در شرایط تنش خشکی نیز توسط بسیاری از محققان در ارقام مختلف گندم گزارش شده و پراکسیداز به عنوان مارکر بیوشیمیایی موثری در شناسایی ارقام مقاوم از حساس در برابر تنش‌های محیطی شناخته شده است (Renu *and* Devarshi, 2007; Shao *et al*., 2005).

نتایج به دست آمده حاکی از آن بود که اثر تیمار آبیاری در اندازه‌گیری دوم و سوم و اثر رقم در هر سه مرحله اندازه‌گیری بر میزان کلروفیل a معنی‌دار بود (جدول۲). در اندازه‌گیری دوم و سوم میزان کلروفیل a در شرایط قطع آبیاری نسبت به آبیاری معمولی بیشتر بود، همچنین با گذشت زمان میزان کلروفیل a در شرایط آبیاری معمولی تغییری نداشت، لیکن، در تیمار قطع آبیاری روند افزایشی نشان داد (شکل ۳ ج). در ضمن میزان کلروفیل a در هر سه مرحله اندازه‌گیری در رقم یاواروس نسبت به رقم شیراز بیشتر بود (شکل ۴ الف).

در بین تیمارهای اعمال شده اثر تیمار آبیاری بر میزان کلروفیل b معنی‌دار گردید (جدول ۲)، به نحوی که در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان کلروفیل b در شرایط قطع آبیاری نسبت به آبیاری معمولی افزایش داشت، همچنین با سپری شدن زمان بعد از اعمال تیمارها، میزان کلروفیل b در شرایط قطع آبیاری روند افزایشی داشت در حالی که در شرایط آبیاری معمول تغییری نشان نداد (شکل ۳ د).

همچنین اثر تیمار آبیاری و رقم بر میزان کلروفیل کل معنی‌دار بود (جدول ۲). در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان کلروفیل کل در شرایط قطع آبیاری نسبت به شرایط آبیاری معمول بیشتر بود و در شرایط تنش خشکی، پس از

Archive of SID

www.SID.ir

اعمال تیمارها نسبت به گذر زمان روند افزایشی نشان داد (شکل ۳ ک). بعلاوه، در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان کلروفیل کل در رقم یاواروس به صورت معنی‌داری بیشتر از رقم شیراز بود (شکل ۴ ب). اثر تیمار آبیاری بر میزان کاروتنوئید در اندازه‌گیری دوم و سوم و اثر رقم در هر سه مرحله اندازه‌گیری بر میزان کاروتنوئید معنی‌دار گردید (جدول ۲). در اندازه‌گیری مرحله دوم و سوم، میزان کاروتنوئید در شرایط قطع آبیاری بیشتر بود و با سپری شدن زمان پس از اعمال تیمارها میزان کاروتنوئید در شرایط قطع آبیاری روند افزایشی نشان داد (شکل ۳ گ). در ضمن در هر سه مرحله اندازه‌گیری میزان کاروتنوئید در رقم یاواروس از رقم شیراز زیادتر بود (شکل ۴ ج).

در مجموع نتایج نشان داد که میزان پرولین، کاتالاز، پراکسیداز، کاروتنوئید و کلروفیل a، b و کل در شرایط قطع آبیاری، بیشتر از آبیاری معمول بود و با سپری شدن زمان بعد از گل‌دهی در شرایط قطع آبیاری به صورت خطی افزایش یافت. بعلاوه، در شرایط قطع آبیاری میزان این فاکتورهای بیوشیمیایی در رقم یاواروس به صورت معنی‌داری بیشتر از رقم شیراز بود. همچنین در بین غلظت‌های سیتوکینین بیشترین میزان کاتالاز در شرایط شاهد به دست آمد و با افزایش غلظت این تنظیم کننده رشد، مقدار کاتالاز کاهش یافت. درک عمیق پاسخ‌های بیوشیمیایی ارقام گندم به تنش خشکی آخر فصل و برهمکنش آنها با تنظیم کننده‌های رشد، نیازمند پژوهش‌های تکمیلی است.

منابع:

امام، ی. و ثقه الاسلامی، م. ج. (۱۳۸۴) عملکرد گیاهان زراعی فیزیولوژی و فرآیندها (ترجمه). انتشارات دانشگاه شیراز، شیراز.

امام، ی. (۱۳۹۰) زراعت غلات چاپ چهارم. انتشارات دانشگاه شیراز، شیراز.

جلال کمالی، م. ر. اسدی، ه. و نجفی میرک، ت. (۱۳۸۷) برنامه راهبردی برای گندم کشور. وزرات جهاد کشاورزی، تهران.

ختایی، ا. و کریمی، ف. (۱۳۸۹) اثر اکسین و سیتوکینین بر تولید کالوس، اندام‌زایی و تغییرات محتوای آلکالوئید تام در تاتوره تماشایی (*Datura innoxia*). زیست شناسی گیاهان ایران ۲: ۵۵-۶۶.

زینتی، ز. (۱۳۸۷) تأثیر دما بر تغییرات بیوشیمیایی در دورهای نهفتگی در دو رقم گندم مقاوم و حساس به ویروس موزائیک رگه‌ای گندم. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران.

سعیدی، م، مرادی، ف. احمدی، ع. پوستینی، ک و نجفیان، گ. (۱۳۸۵) اثر محلول پاشی اسید آبسیزیک و سیتوکینین در مراحل مختلف رشد دانه بر پاره‌ای از جنبه‌های فیزیولوژیک روابط منبع و مخزن در دو رقم گندم. مجله علوم زراعی ایران ۸: ۲۶۸-۲۸۲.

عمان، ع، حبیبی، د. مشهدی اکبربوجار، م. و خدابنده، ن. (۱۳۸۴) آنزیم‌های آنتی اکسیدانت به عنوان شاخصی جهت انتخاب ژئوتیپ‌های مختلف آفتابگردان برای تحمل به خشکی. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج، کرج، ایران.

کردوانی، پ. (۱۳۹۰). مناطق خشک. چاپ نهم. موسسه انتشارات دانشگاه تهران، تهران.

لاهوتی، م. (۱۳۷۶) اصول فیزیولوژی گیاهی. جلد دوم. موسسه چاپ و انتشارات آستان قدس رضوی، مشهد.

Ali, A. A. and Alqurainy, F. (2006) Activities of antioxidants in plants under environmentalstress. in: The Lutein-Prevention and Treatmentfor Diseases (ed. N. Motohashi) PP. 187-256. Transworld Research Network, India.

Altenbach, S. B., DuPont, F. M., Kothari, K. M., Chan, R., Johnson, E. L. and Lieu, D. (2003) Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in US Spring wheat. Journal of Cereal Science 37:9–20.

Asada, K. (1992) Ascorbate peroxidase – A hydrogen peroxide scavenging enzyme in plants Physiologia Plantarum 85: 235-241.

Archive of SID

www.SID.ir

Lichtenthaler, H. and Wellburn, A. R. (1983) Determination of total carotenoids and chlorophyll a and chlorophyll b leaf extracts in different solvents. Biochemical Society Transactions 603: 591-592.

Mary, J. G., Jeffrey, C. S., Katherine, O. B. and Edward, S. (2001) Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. Crop Science 41: 327-335.

Nagamiya, K., Motohashi, T., Nakao, K. Prodhan, S. H., Hattori, E., Hirose, S., Ozawa, K., Ohkawa, Y., Takabe, T., Takabe, T. and Komamine, A. (2007) Enhancement of salt tolerance in transgenic rice expressing an Escherichia coli catalase gene, katE. Plant Biotechnology Reports 1: 49-55.

Pireivatlou, A. S., Dehdar Masjedlou, B. and Ramiz, T. A. (2010) Evaluation of yield potential and stress adaptive trait in wheat genotypes under post anthesis drought stress conditions. African Journal of Agriculcheral Research 5:2829-2836.

Radotic, K., Ducic, T. and Mutavdzic, D. (2000) Changes in perxidase activity and isoenzymes in spruce needles after exposure to different concentrations of cadmium. Journal of Environmental and Experimental Botany. 44: 105-113

Renu, K. C. and Devarshi, S. (2007) Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than susceptible wheat cultivar under field conditions. Journal of Environmental and Experimental Botany. 60: 276–283.

Reynolds, M. P. Delgado, M. I. GutieÂrrez-RodrõÂguez, B. M. and LarqueÂ-Saavedra, A. (2000) Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment I: Genetic diversity and crop productivity. Field Crops Research 66:37-50.

Sarvajeet. S. G. and Narendra, T. (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in a biotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiology and Biochemestry 3: 1-22.

Shao, H. B., Liang, Z. S., Shao, M. A. and Wang, B. C. (2005) Changes of some physiological and biochemical indices for soil water deficits among 10 wheat genotypes at seedling stage. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces. 42: 107–113.

Shewry, P. R. (2009) Wheat. Journal of Experimental Botany 60: 1537-1553.

Yang, J., Zhang, J., Wang, Z. and Zhu, Q. (2003) Hormones in the grains in relation to sink strength and post anthesis development of spikelets in rice. Plant Growth Regulators 41:185-195.

Azevedo, R. A., Alas, R. M., Smith, R. J. and Lea, P. A. (1998) Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in leaves and roots of wild-type and catalase-deficient mutant of barley. Physiologia Plantrum 104: 280-292.

Azpilicueta, C. E. Benavides, M. P. Tomaro, M. L. and Gallego, S. M. (2007) Mechanism of CATA3 induction by cadmium in sunflower leaves. Plant Physiology Biochemistry 45: 589-595.

Bates, L. S., Waldern, R. P. and Teave, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil 39: 205-107.

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

Chen, C. and Dickman, M. B. (2005) Proline suppresses apoptosis in the fungal pathogen Colletotrichum trifolii. PNAS. 102: 3459-3464.

Dat, J., Vandenabeele, S., Vranova, E., Van Montagu, M., Inze, D. and Van Breusegem, F. (2000) Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. Cellular and Molecular Life Sciences 57: 779–795.

Dhindsa, R. S., Plumb-Dhindsa, P. and Thorpe, T. A. (1981) Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. Journal of Experimental and Botany 32: 93-101.

Fabriani, G. and Lintas, C. (1988) Durum wheat: Chemistry and Technology. American Association of Cereal Chemists Inc, Minnesota.

Garg, N. and Manchanda, G. (2009) ROS generation in plants: boon or bane?. Plant Biology 143: 88-96.

Hochman, Z. (1982) Effect of water stress with phasic development on yield of wheat growing in a semi-arid environment. Field Crops Research 5:55-67.

Hodges, D. M., Andrews, C. J., Johnson, D. A. and Hamilton, R. I. (1997) Antioxidant enzyme responses to chilling stress in differentially sensitive inbreed maize lines. Journal of Experimental and Botany 48: 1105–1113.

Ji, X., Shiran, B., Wan, J. Lewis, D. C., Jenkins, C. L. D., Condon, A. G., Richards, R. A. and Dolferus, R. (2010) Importance of pre-anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat. Plant Cell and Environment 33:926–942.

Archive of SID

www.SID.ir