

بررسی اثر سالیسیلیک اسید بر رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و اجزای عملکرد سه ژنوتیپ کنجد تحت شرایط مختلف رطوبتی

مریم یوسف‌زاده نجف‌آبادی و پرویز احسان‌زاده*

گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۰۴/۲۴، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۷/۰۹/۲۸)

چکیده

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی است که اثرات زیان‌باری بر تولید محصولات زراعی از جمله گیاهان دانه روغنی دارد. سالیسیلیک اسید یک تنظیم‌کننده رشد گیاهی است و نقش مهمی در مقاومت گیاهان در برابر تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی دارد. بر این اساس آزمایش‌های گلدانی به منظور بررسی اثر محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید (صفر و ۰/۶ میلی‌مولار) روی سه ژنوتیپ کنجد (یکتا، شیراز و نازتک‌شاخه) در سه سطح آبیاری (آبیاری پس از ۶۰، ۷۰ و ۸۰ درصد تخلیه رطوبت قابل استفاده خاک) در گلخانه دانشگاه صنعتی اصفهان به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی با سه تکرار اجرا گردید. نتایج نشان داد که غلظت کلروفیل‌های a، b و کل، تعداد کپسول در بوته، تعداد دانه در کپسول، وزن هزار دانه و وزن دانه در بوته در گیاهان کنجد تنش‌دیده در سطح آبیاری پس از ۸۰ درصد تخلیه رطوبت قابل استفاده خاک به ترتیب ۱۲، ۱۴، ۱۲، ۴۱، ۳۴، ۱۳ و ۳۲ درصد نسبت به شاهد آبیاری (آبیاری پس از ۶۰ درصد تخلیه رطوبت قابل استفاده خاک) کاهش یافتند، در حالیکه فعالیت ویژه آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز و غلظت کاروتنوئیدها به ترتیب ۳۷، ۷۲، ۱۵۰ و ۵۷ درصد نسبت به شاهد آبیاری افزایش پیدا کردند. محلول‌پاشی ۰/۶ میلی‌مولار سالیسیلیک اسید صفت‌های اندازه‌گیری شده در این آزمایش را در شرایط شاهد آبیاری و سطوح مختلف تنش خشکی به طور معنی‌داری بهبود بخشید به طوری که با کاربرد سالیسیلیک اسید صفت‌های تعداد کپسول در بوته، تعداد دانه در کپسول، وزن هزار دانه و وزن دانه در بوته به ترتیب ۱۷، ۳۵، ۱۰ و ۶ درصد نسبت به شاهد سالیسیلیک اسید (صفر میلی‌مولار سالیسیلیک اسید) افزایش یافتند. در مجموع با تشدید تنش خشکی (آبیاری پس از ۷۰ و ۸۰ درصد تخلیه رطوبت قابل استفاده خاک) در مقایسه با شاهد آبیاری صفت‌های اندازه‌گیری شده در ژنوتیپ‌های یکتا و شیراز نسبت به ژنوتیپ نازتک‌شاخه کاهش کمتری داشتند.

واژه‌های کلیدی: آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، تنش خشکی، رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی، سالیسیلیک اسید، کنجد

مقدمه

دانه روغنی است که معمولاً در مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان به دلیل کیفیت روغن خوراکی آن کشت می‌گردد (Eskandari et al., 2009). مجموع چربی و پروتئین دانه کنجد نزدیک به ۷۵ درصد بوده و از این رو اهمیت اقتصادی بالایی

گیاهان دانه روغنی از محصولات کشاورزی باارزش هستند که در تأمین روغن و پروتئین نقش مهمی دارند. کنجد با نام علمی *Sesamum indicum* L. یکی از قدیمی‌ترین و مهم‌ترین گیاهان

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

چه از نظر تغذیه انسان و چه مصارفی نظیر کنجاله دارد (Kahyaoglu and Kaya, 2006). براساس آمار سازمان خواروبار جهانی (FAO) در سال ۲۰۱۴ (آخرین آمار موجود) تولید جهانی دانه کنجد به میزان ۶ میلیون تن در سال تخمین زده شده که در مقایسه با میزان ۱/۴ میلیون تن در اوایل سال ۱۹۶۰ افزایش چشمگیری یافته است. براساس آخرین آمار موجود سطح زیر کشت و تولید دانه کنجد در ایران در سال ۲۰۱۴ به ترتیب ۴۸ هزار هکتار و ۲۸ هزار تن بوده است (FAO, 2014).

یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی که پراکنش، رشد و تولید محصولات زراعی را تحت تأثیر قرار می‌دهد میزان آب در دسترس گیاه است که کاهش آن موجب تنش خشکی و بروز تغییرات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی متعددی در گیاه می‌شود. گزارش‌ها نشان می‌دهند که تنش خشکی در ژنوتیپ‌های کنجد باعث کاهش غلظت کلروفیل، کاروتنوئیدها (Kadkhodaie et al., 2014; Yousefzadeh Najafabadi and Ehsanzadeh, 2017)، عملکرد و اجزا عملکرد گردیده است (مهرابی و احسان‌زاده، ۱۳۹۰؛ نوری‌پور سی‌سخت و احسان‌زاده، ۱۳۹۱). کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش ممکن است به دلیل کاهش سرعت فتوسنتز خالص و غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی و همچنین کاهش دسترسی گیاه به عناصر غذایی و انتقال کمتر فرآورده‌های فتوسنتزی از منبع به مقصد باشد (Farooq et al., 2009). در مواجهه با تنش خشکی تغییراتی در گیاه رخ می‌دهند که این تغییرات در واقع راهکارهای تطابقی گیاه در پاسخ به تنش خشکی بوده و به گیاه اجازه می‌دهند تحت شرایط کمبود آب به زندگی خود ادامه دهد (Hamrouni et al., 2001). یکی از این تغییرات افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی از جمله فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز و غلظت آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی از جمله کاروتنوئیدها برای پاکسازی گونه‌های اکسیژن فعال است که در گیاهان مختلف مانند کنجد (Yousefzadeh Najafabadi and Ehsanzadeh, 2017)، رازیانه (Askari and Ehsanzadeh, 2015) و

آفتابگردان (Ghobadi et al., 2013) گزارش شده است. یکی از راه‌های مؤثر در بهبود کمی و کیفی محصولات کشاورزی و به حداقل رساندن خسارات ناشی از عوامل نامساعد استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی است. سالیسیلیک اسید یک تنظیم‌کننده رشد گیاهی بوده که مقاومت گیاهان به تنش‌های زیستی و غیرزیستی را بهبود می‌بخشد و ممکن است پاسخ‌های دفاعی گیاهان (برای مثال سیستم دفاع آنتی‌اکسیداتیو) در برابر بسیاری از تنش‌های غیرزیستی را تحت تأثیر قرار دهد (Knorzer et al., 1999). افزایش غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی در درختچه‌های زیتون تیمار شده با سالیسیلیک اسید نشان می‌دهد که سالیسیلیک اسید در حفظ پایداری غشای سلولی نقش دارد (Ben Ahmed et al., 2011) و احتمالاً این امر به دلیل تأثیر سالیسیلیک اسید بر کاهش تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن و جلوگیری از تخریب کلروفیل است. به عبارت دیگر کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید موجب بهبود ظرفیت آنتی‌اکسیدانی گیاه و محافظت از دستگاه فتوسنتزی می‌شود (Chen et al., 2016).

باتوجه به این‌که مطالعات انجام شده در مورد پاسخ کنجد به تنش خشکی به ویژه در ایران که تنش خشکی مسئله‌ای جدی در تولید گیاهان زراعی است، بسیار کم بوده و در مورد عملکرد این گیاه نیز مطالعات کمی انجام گرفته است، از این رو این مطالعه باهدف ارزیابی تأثیر شرایط مختلف رطوبتی و کاربرد سالیسیلیک اسید بر غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و اجزای عملکرد سه ژنوتیپ کنجد صورت گرفت.

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی تأثیر محلول پاشی سالیسیلیک اسید (صفر و ۰/۶ میلی‌مولار) در سطوح مختلف آبیاری (آبیاری پس از تخلیه ۶۰، ۷۰ و ۸۰ درصد رطوبت قابل استفاده خاک) روی غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و اجزای عملکرد سه ژنوتیپ کنجد (یکتا، شیراز و نازتک شاخه) در گلخانه تحقیقاتی چاه اناری دانشگاه صنعتی اصفهان

گلدان‌ها در سطح رطوبتی موردنظر نگاه داشته شد. سه هفته پس از آغاز مرحله گلدهی و اعمال تیمار آبیاری (۶۰ روز پس از کاشت)، سالیسیلیک اسید در دو سطح صفر (شاهد سالیسیلیک اسید) و ۰/۶ میلی‌مولار روی گیاهان رشدیافته در گلدان‌ها در دو نوبت و به فاصله پنج روز از یکدیگر محلول‌پاشی گردید. در تیمار شاهد سالیسیلیک اسید، گیاهان با آب‌مقطر محلول‌پاشی شدند.

کلروفیل و کاروتنوئید: برای اندازه‌گیری غلظت کلروفیل

و کاروتنوئید بین دو مرحله آغاز گلدهی و پرشدن نیام‌ها (چهار هفته پس از محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید) از پهنک آخرین برگ توسعه‌یافته و سالم بالای بوته در هر گلدان نمونه برگ‌گی تهیه شد. ۰/۳ گرم نمونه برگ‌گی توسط نیتروژن مایع به‌خوبی پودر گردید و با استون ۸۰ درصد به حجم نهایی ۱۰ میلی‌لیتر رسانده شد. سپس نمونه‌ها سانتریفیوژ (Eppendorf model 5702, Germany) گردیدند. جذب نوری هرکدام از عصاره‌های به‌دست آمده در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۴۶ و ۶۶۳ نانومتر با دستگاه اسپکتروفوتومتر (Hitachi model U-1800, Japan) خوانده شد و بر این اساس غلظت کاروتنوئید، کلروفیل a و کلروفیل b و سپس کلروفیل کل محاسبه شدند (Lichenthaler and Wellburn, 1983).

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان: برای اندازه‌گیری فعالیت ویژه

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، از برگ‌های بالغ و سالم بالای ساقه گیاه هر گلدان بین دو مرحله آغاز گلدهی و پرشدن نیام‌ها (چهار هفته پس از محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید) نمونه تهیه شد. ۰/۱ گرم نمونه برگ‌گی با استفاده از نیتروژن مایع پودر شد و با یک میلی‌لیتر بافر استخراج (حاوی پلی‌وینیل پیرولیدین ۱ درصد و تریتون ۰/۵ درصد در ۱۰۰ میلی‌مولار بافر فسفات سدیم) مخلوط و یکنواخت گردید. عصاره حاصل را در ویال ریخته و سانتریفیوژ (Eppendorf model 5702, Germany) گردید. بخش شفاف بالای عصاره به‌دست آمده برای سنجش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و غلظت پروتئین نمونه استفاده شد (Askari and Ehsanzadeh, 2015). از تقسیم فعالیت حجمی هر آنزیم بر غلظت پروتئین نمونه، فعالیت ویژه آن

در سال ۱۳۹۵ آزمایشی به‌صورت گلدانی انجام گرفت. آزمایش به‌صورت فاکتوریل سه عاملی بر پایه طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی اجرا شد. هر واحد آزمایشی شامل دو گلدان (لوله‌های پلی‌اتیلنی به قطر ۲۰ سانتی‌متر و ارتفاع ۶۰ سانتی‌متر) و در هر گلدان هم یک بوته وجود داشت و آزمایش در سه تکرار انجام گرفت. خصوصیات خاک استفاده‌شده برای پر کردن گلدان‌ها (بافت لوم شنی؛ ۱۶ درصد رس، ۶۱ درصد شن و ۲۳ درصد سیلت) شامل ۰/۶۷ درصد کربن آلی، ۰/۱۰۹ درصد نیتروژن کل، ۵۷ میلی‌گرم بر کیلوگرم فسفر قابل استفاده و ۳۲۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم پتاسیم قابل استفاده بود. کمبود نیتروژن خاک قبل از کاشت با کود اوره حاوی ۴۶ درصد نیتروژن به میزان ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار برطرف شد. ده بذر با عمق یک سانتی‌متر در هر گلدان کاشته و پس از سبز شدن و استقرار در مرحله چهار برگ‌گی، عمل تنک‌کردن انجام و یک بوته در هر گلدان باقی گذاشته شد.

اعمال تیمارهای آزمایش: در ابتدای آزمایش و تا زمان

استقرار کامل گیاهچه‌ها (۴۰ روز پس از کاشت)، همه گلدان‌ها یکسان آبیاری شدند و تیمارهای آبیاری پس از این زمان در آغاز مرحله‌ی گلدهی اعمال گردیدند و تا اتمام آزمایش و زمان رسیدگی فیزیولوژیک گیاهان (۱۰۰ روز پس از کاشت) ادامه یافتند. سطوح مختلف آبیاری براساس درصد حداکثر تخلیه رطوبتی مجاز آب قابل استفاده خاک انتخاب گردیدند. بر این اساس ۶۰، ۷۰ و ۸۰ درصد تخلیه آب قابل استفاده خاک به‌طور قراردادی به‌ترتیب به‌عنوان سطوح شاهد آبیاری، تنش خشکی متوسط و تنش خشکی شدید در نظر گرفته شدند. با توجه به اینکه رطوبت قابل‌استفاده خاک به‌صورت مقدار آب موجود در منطقه توسعه ریشه بین ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دائم تعریف می‌شود، از طریق توزین گلدان‌ها در نقطه پژمردگی دائم و ظرفیت زراعی، رطوبت وزنی قابل استفاده خاک محاسبه و از آن برای تعیین مقدار آب تیمارهای آبیاری استفاده گردید. تیمارهای آبیاری با توزین گلدان‌ها در فواصل زمانی یکسان اعمال شدند و در هر تیمار به اندازه مشخص به گلدان‌ها آب اضافه گردید و وضعیت رطوبت

آنزیم به دست آمد.

به منظور اندازه‌گیری فعالیت حجمی آنزیم کاتالاز، ۳ میلی‌لیتر بافر سدیم فسفات را با ۰/۰۵ میلی‌لیتر عصاره آنزیم به دست آمده مخلوط کرده و به آن ۴/۵۱ میکرولیتر هیدروژن پراکسید اضافه گردید. با استفاده از روش اصلاح‌شده Aebi (۱۹۸۳) و با ردیابی اسپکتروفتومتری (Hitachi model U-1800, Japan) تجزیه هیدروژن پراکسید به مولکول‌های آب و اکسیژن در طول موج ۲۴۰ نانومتر در مدت یک دقیقه فعالیت آنزیم کاتالاز اندازه‌گیری شد که در اعداد خوانده شده اسپکتروفتومتر روند کاهشی مشاهده گردید.

فعالیت حجمی آنزیم آسکوربات پراکسیداز با استفاده از روش اصلاح‌شده Nakano و Asada (۱۹۸۱) اندازه‌گیری شد. ۳ میلی‌لیتر بافر سدیم فسفات را با ۰/۰۵ میلی‌لیتر عصاره آنزیم به دست آمده و ۰/۱ میلی‌لیتر آسکوربات پنج میلی‌مولار مخلوط کرده و به آن ۴/۵۱ میکرولیتر هیدروژن پراکسید اضافه گردید. سپس با دستگاه اسپکتروفتومتر (Hitachi model U-1800, Japan) و با اندازه‌گیری روند کاهشی جذب در طول موج ۲۹۰ نانومتر فعالیت آنزیم به دست آمد.

برای اندازه‌گیری فعالیت حجمی آنزیم پراکسیداز از روش اصلاح‌شده Herzog و Fahimi (۱۹۷۳) استفاده گردید. برای انجام این واکنش ۳ میلی‌لیتر بافر سدیم فسفات را با ۰/۰۵ میلی‌لیتر عصاره آنزیم به دست آمده و ۳/۳۵ میکرولیتر گایاکول مخلوط و به آن ۴/۵۱ میکرولیتر هیدروژن پراکسید اضافه شد. فعالیت آنزیم با اندازه‌گیری روند افزایشی جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر با اسپکتروفتومتر (Hitachi model U-1800, Japan) تعیین شد.

برای تعیین پروتئین عصاره گیاهی ۱۰۰ میکرولیتر عصاره آنزیم به دست آمده را با ۳ میلی‌لیتر معرف برادفورد (حاوی ۱۰۰ میلی‌گرم پودر کوماسی بریلانت‌بلو حل‌شده در ۵۰ میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد و ۱۰۰ میلی‌لیتر ارتوفسفریک اسید ۸۵ درصد که با اضافه‌کردن آب دو بار تقطیر به حجم ۱۰۰۰ میلی‌لیتر رسانده‌شده) مخلوط کرده و جذب آن در طول موج ۵۹۵ نانومتر خوانده شد (Bradford, 1976).

عملکرد و اجزا عملکرد: در مرحله ۷۰ درصد رسیدگی

فیزیولوژیک، با استفاده از گیاه هر گلدان در هر واحد آزمایشی تعداد کپسول در بوته و تعداد دانه در کپسول شمارش شدند. سپس اندام هوایی گیاه در آون (model DZF-6050) ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت خشک گردید و پس از بوجاری، وزن دانه در بوته و وزن هزار دانه محاسبه شدند.

تجزیه و تحلیل داده‌ها: داده‌های حاصل با استفاده از نرم‌افزار تجزیه و تحلیل آماری SAS نسخه ۹/۱ (SAS Institute Inc., Cary, NC) تجزیه واریانس گردیدند. در صورت معنی‌دار بودن اثر عوامل آزمایشی از آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال پنج درصد برای مقایسه میانگین‌ها استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر رژیم آبیاری، ژنوتیپ و سالیسیلیک اسید بر غلظت کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها، فعالیت ویژه آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز، تعداد کپسول در بوته، تعداد دانه در کپسول، وزن هزار دانه و وزن دانه در بوته در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد (جدول ۱). اثر متقابل رژیم آبیاری و ژنوتیپ برای صفت‌های غلظت کاروتنوئیدها، فعالیت ویژه آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز، تعداد کپسول در بوته و وزن دانه در بوته معنی‌دار شد (جدول ۱). اثر متقابل رژیم آبیاری و سالیسیلیک اسید برای صفت‌های غلظت کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها و فعالیت ویژه آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز معنی‌دار بود (جدول ۱). علاوه بر این، اثر متقابل ژنوتیپ و سالیسیلیک اسید برای صفت‌های فعالیت ویژه آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز، تعداد کپسول در بوته، تعداد دانه در کپسول و وزن دانه در بوته معنی‌دار شد (جدول ۱).

غلظت کلروفیل a در شرایط تنش متوسط و شدید خشکی (۷۰ و ۸۰ درصد تخلیه آب قابل استفاده خاک) به ترتیب ۵ و

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس رژیم آبیاری، ژنوتیپ، سالیسیلیک اسید و اثر متقابل آنها بر غلظت رنگ‌دانه‌های فتوستتزی، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، عملکرد و اجزای عملکرد دانه گیاه کنجد در کشت گلدان

ضریب تغییرات (درصد)	خطای آزمایشی	منابع تغییرات				سالیسیلیک اسید (SA)	ژنوتیپ (G)	رژیم آبیاری (I)	میانگین مربعات
		I×G×SA	G×SA	I×SA	I×G				
-	۳۴	۴	۲	۲	۴	۱	۲	۲	درجه آزادی
۲/۸۳	۲/۸۳	۲ ^{ns}	۰/۶۷ ^{ns}	۱۷/۱۱ ^{**}	۳/۸۹ ^{ns}	۱۱۹/۴۷ ^{**}	۸۴/۵۸ ^{**}	۲۴۴/۹۸ ^{**}	غلظت کلروفیل a (×۱۰ ^۳)
۳/۱۲	۰/۵۲	۰/۰۸ ^{ns}	۰/۰۲ ^{ns}	۲/۲۵ ^{**}	۱/۰۴ ^{ns}	۱۳/۳۷ ^{**}	۱۳/۰۷ ^{**}	۵۲/۶ ^{**}	غلظت کلروفیل b (×۱۰ ^۳)
۲/۳۵	۰/۳۷	۰/۱۴ ^{ns}	۰/۰۵ ^{ns}	۳/۱۴ ^{**}	۰/۸۷ ^{ns}	۲۱/۲ ^{**}	۱۶/۴ ^{**}	۵۲/۴ ^{**}	غلظت کلروفیل کل (×۱۰ ^۳)
۷/۵۱	۰/۲۰	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۱۲ ^{ns}	۰/۶۷ [*]	۰/۹۹ ^{**}	۹/۰۰ ^{**}	۲۵/۴ ^{**}	۳۶/۷ ^{**}	غلظت کاروتنوئیدها (×۱۰ ^۳)
۱/۹۹	۰/۱۲	۰/۲۶ ^{ns}	۳/۷۷ ^{**}	۲/۸۱ ^{**}	۱۰/۲ ^{**}	۷۶/۳ ^{**}	۲۴۵/۴۰ ^{**}	۱۲۶/۵۱ ^{**}	کاتالاز (×۱۰ ^۳)
۷/۹۵	۰/۱۲	۰/۱۲ ^{ns}	۰/۵۲ ^{**}	۰/۶۵ [*]	۳/۸۲ ^{**}	۹/۰۳ ^{**}	۸۴/۶۶ ^{**}	۲۴/۶۴ ^{**}	آسکوربات پراکسیداز
۵/۴۲	۰/۸۵	۱/۴۷ ^{ns}	۸/۸۵ ^{**}	۷/۶۰ ^{**}	۱۰/۶۲۰ ^{**}	۷۰/۴۷ ^{**}	۱۰۸۰/۳ ^{**}	۹۲۲/۳۴ ^{**}	پراکسیداز
۸/۵۳	۳/۶۵	۵/۰۱ ^{ns}	۲۳/۱۲ ^{**}	۳/۸۵ ^{ns}	۱۰/۸۸ [*]	۱۶۷/۱۲ ^{**}	۱۱۴۶۷ ^{**}	۵۸۰/۶۶ ^{**}	تعداد کپسول در بوته
۱۰/۲	۱۰/۸۵	۱۲/۷۲ ^{ns}	۹۲/۱۶ ^{**}	۲۶/۰۵ ^{ns}	۱۴/۶۸ ^{ns}	۱۲۶۱ ^{**}	۱۴۴۹ ^{**}	۹۳۶ ^{**}	تعداد دانه در کپسول
۶/۵۳	۰/۰۳۷	۰/۰۳۱ ^{ns}	۰/۰۱۳ ^{ns}	۰/۰۴۸ ^{ns}	۰/۰۲۱ ^{ns}	۱/۱۴۱ ^{**}	۱/۴۵۳ ^{**}	۰/۷۸۵ ^{**}	وزن هزار دانه
۳/۳۰	۹/۶	۸/۴۱ ^{ns}	۴۶/۱ [*]	۰/۹۸ ^{ns}	۱۳۹/۸ ^{**}	۳۸۸/۴ ^{**}	۲۹۷۲۳ ^{**}	۶۲۲۳ ^{**}	وزن دانه در بوته (×۱۰ ^۳)

* و ** به ترتیب معنی دار بودن در سطوح احتمال پنج و یک درصد و ns عدم معنی داری را نشان می‌دهند.

ناشی از اکسیداسیون نوری رنگ‌دانه (Anjum et al., 2011)، از دست‌رفتن غشای کلروپلاست (Kaiser et al., 1981) و یا آسیب به کلروپلاست توسط گونه‌های اکسیژن فعال در شرایط خشکی باشد (Smirnov, 1993). علاوه بر این کاهش غلظت کلروفیل در اثر خشکی می‌تواند ناشی از افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز و بنابراین تجزیه کلروفیل و کاهش ساخت این رنگ‌دانه فتوستتزی باشد (Singh and Dubey, 1995). نتایج بررسی حاضر نشان داد که بیشترین غلظت کلروفیل‌های a، b، کل و کاروتنوئیدها را ژنوتیپ یکتا داشت و در مقابل کمترین میزان این صفت‌ها در ژنوتیپ ناز تک‌شاخه مشاهده شد (جدول ۲) که براین اساس می‌توان گفت در ژنوتیپ یکتا با توجه به غلظت کلروفیل و کاروتنوئیدهای بیشتر و مکانیسم دفاعی کارآمدتر (فعالیت بیشتر آنتی‌اکسیدان‌ها)، افزایش تحمل نسبت به تنش و نهایتاً افزایش وزن دانه (جدول ۲) مشاهده گردید. غلظت کلروفیل بیشتر و با ثبات‌تر در گیاهان با تحمل خشکی ارتباط دارد بنابراین انتخاب ژنوتیپ‌ها براساس میزان

۱۲ درصد نسبت به شاهد آبیاری (۶۰ درصد تخلیه آب قابل استفاده خاک) کاهش و غلظت کلروفیل b نیز در شرایط تنش متوسط و شدید خشکی به ترتیب ۵ و ۱۴ درصد نسبت به شاهد آبیاری کاهش یافت (جدول ۲). همچنین غلظت کلروفیل کل در شرایط تنش متوسط و شدید خشکی به ترتیب ۴ و ۱۲ درصد نسبت به شاهد آبیاری کاهش یافت (جدول ۲). بر خلاف کلروفیل‌ها، غلظت کاروتنوئیدها در شرایط تنش متوسط و شدید خشکی به ترتیب ۳۶ و ۵۷ درصد نسبت به شاهد آبیاری افزایش یافت (جدول ۲). نتایج مطالعات دیگر نیز نشان داد که غلظت کلروفیل در گیاهان تحت تنش کاهش یافته است (Mirjahanmardi and Ehsanzadeh, 2016; Mutava et al., 2015). کلروفیل یکی از مهم‌ترین اجزای کلروپلاست است و به‌طور مستقیم در راندمان فتوستتزی گیاهان مؤثر است. کلروفیل‌های a و b هر دو به تنش خشکی حساس هستند و عملکرد گیاه را در شرایط تنش تحت تأثیر قرار می‌دهند. کاهش غلظت کلروفیل در شرایط تنش خشکی ممکن است

جدول ۲- مقایسه میانگین اثرات اصلی رژیم آبیاری، سالیسیلیک اسید و ژنوتیپ بر صفات مورد بررسی گیاه کنجد

میانگین مربعات														
وزن	وزن	تعداد	تعداد	تعداد	تعداد	کاتالاز	آسکوربات	پرآکسیداز	پرآکسیداز	غلظت	غلظت	غلظت	غلظت	تیمار
دانه در بوته	هزار دانه	کیسول در بوته	کیسول در بوته	کیسول در بوته	کیسول در بوته	(واحد آنزیم بر میلی-گرم پروتئین)	پرآکسیداز	پرآکسیداز	پرآکسیداز	کاروتنوئیدها	کلروفیل کل	کلروفیل b	کلروفیل a	
گرم						(میلی-گرم بر گرم وزن تر)								
رژیم آبیاری (درصد تخلیه رطوبت قابل استفاده خاک)														
۳/۶۱ ^a	۳/۱۵ ^a	۴۰/۷ ^a	۲۷/۸ ^a	۹/۵ ^c	۳/۲۳ ^c	۰/۴۶ ^c	۰/۱۴ ^c	۲/۷۶ ^a	۰/۷۸ ^a	۱/۹۸ ^a	۶۰			
۲/۸۶ ^b	۳/۰۱ ^b	۳۰/۹ ^b	۲۲/۸ ^b	۱۸/۰ ^b	۴/۶۴ ^b	۰/۵۷ ^b	۰/۱۹ ^b	۲/۶۴ ^b	۰/۷۴ ^b	۱/۸۹ ^b	۷۰			
۲/۴۴ ^c	۲/۷۴ ^c	۲۶/۷ ^c	۱۶/۵ ^c	۲۳/۸ ^a	۵/۵۶ ^a	۰/۶۳ ^a	۰/۲۲ ^a	۲/۴۳ ^c	۰/۶۷ ^c	۱/۷۵ ^c	۸۰			
سالیسیلیک اسید (میلی مولار)														
۲/۸۹ ^b	۲/۸۲ ^b	۲۷/۹ ^b	۲۰/۶ ^b	۱۶/۰ ^b	۴/۰۷ ^b	۰/۵۹ ^a	۰/۱۷ ^b	۲/۵۵ ^b	۰/۷۲ ^b	۱/۸۳ ^b	۰			
۳/۰۶ ^a	۳/۱۱ ^a	۳۷/۶ ^a	۲۴/۱ ^a	۱۸/۲ ^a	۴/۸۸ ^a	۰/۵۲ ^b	۰/۲۰ ^a	۲/۶۷ ^a	۰/۷۵ ^a	۱/۹۲ ^a	۰/۶			
ژنوتیپ														
۴/۲۰ ^a	۳/۱۷ ^a	۴۱/۷ ^a	۳۰/۸ ^a	۲۳/۷ ^a	۶/۱۷ ^a	۰/۶۵ ^a	۰/۲۱ ^a	۲/۷۰ ^a	۰/۷۶ ^a	۱/۹۴ ^a	یکتا			
۳/۰۸ ^b	۳/۰۹ ^a	۳۲/۹ ^b	۲۱/۵ ^b	۱۸/۹ ^b	۵/۲۲ ^b	۰/۵۹ ^b	۰/۲۰ ^b	۲/۶۲ ^b	۰/۷۳ ^b	۱/۸۸ ^b	شیراز			
۱/۶۳ ^c	۲/۶۴ ^b	۲۳/۷ ^c	۱۴/۹ ^c	۸/۶ ^c	۲/۰۳ ^c	۰/۴۲ ^c	۰/۱۴ ^c	۲/۵۱ ^c	۰/۷۰ ^c	۱/۸۰ ^c	نازک شاخه			

میانگین‌های دارای حروف مشابه براساس آزمون LSD و در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارند.

فتوستتز باشد (Idrees et al., 2011). نتایج بررسی محققین نشان داد که کاربرد سالیسیلیک اسید روی گیاه سویا موجب افزایش رنگدانه‌های فتوستتزی و میزان فتوستتز گردید (Zhao et al., 1995). این محققین بیان کردند که غلظت کلروفیل بیشتر در پاسخ به کاربرد سالیسیلیک اسید ممکن است به دلیل سنتز کربوهیدرات‌های بیشتر در گیاهان تیمار شده با این تنظیم‌کننده رشد گیاهی باشد. در بررسی دیگری روی گیاه جو نیز نتایج نشان داد که محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید موجب افزایش غلظت رنگدانه‌های فتوستتزی در مقایسه با گیاهان شاهد گردید (Fayez and Bazaid, 2014). سالیسیلیک اسید نقش محوری در تنظیم فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاه در طول دوره رشد و نمو دارد که بسته به غلظت بکار رفته، گونه گیاهی، دوره رشد و شرایط محیطی اثرهای متفاوتی دارد.

در شرایط تنش متوسط و شدید خشکی فعالیت ویژه آنزیم‌های کاتالاز به ترتیب ۲۴ و ۳۷ درصد، آسکوربات پرآکسیداز به ترتیب ۴۴ و ۷۲ درصد و پرآکسیداز به ترتیب ۹۰ و ۱۵۰ درصد نسبت به شاهد آبیاری افزایش پیدا کردند

کلروفیل بیشتر از تلفات عملکرد در شرایط تنش خشکی جلوگیری می‌کند (Kadkhodaie et al., 2014). شرایط تنش و به‌خصوص تنش شدید خشکی موجب افزایش غلظت کاروتنوئیدها در ژنوتیپ‌های کنجد گردید. بیشترین میزان افزایش غلظت کاروتنوئیدها ناشی از تنش شدید خشکی در ژنوتیپ یکتا (۷۳ درصد) مشاهده گردید (شکل ۱). کاروتنوئیدها در شرایط تنش از دستگاه فتوستتزی در برابر گونه‌های اکسیژن فعال محافظت کرده و از پرآکسیداسیون لیپیدها جلوگیری می‌کنند و موجب ثبات غشای سلولی می‌شوند (Farooq et al., 2009). نتایج بررسی حاضر نشان داد که کاربرد سالیسیلیک اسید موجب افزایش غلظت کلروفیل‌های a، b، کل و کاروتنوئیدها گردید (جدول ۲) و بیشترین میزان افزایش این صفات در شرایط تنش شدید خشکی دیده شد (جدول ۳). اثر افزایشی سالیسیلیک اسید بر غلظت رنگدانه‌های فتوستتزی می‌تواند در ارتباط با متابولیسم نیترات داخلی بافت‌ها و بیوستتز کلروفیل (Shi et al., 2006) و همچنین تأثیر آن بر تحریک فعالیت آنزیم رابیسکو و میزان

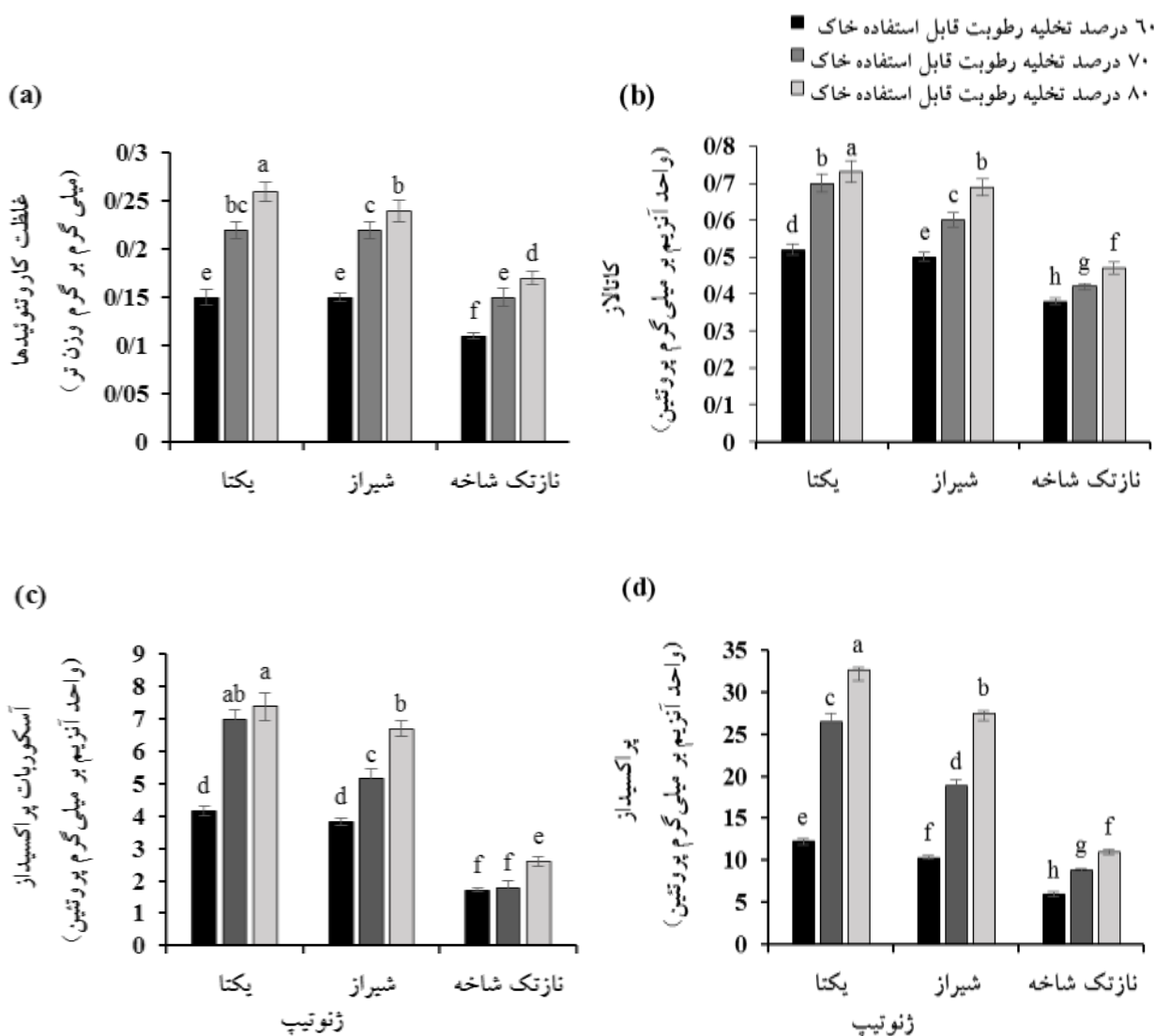
جدول ۳- برهمکنش رژیم آبیاری (آبیاری پس از تخلیه ۶۰، ۷۰ و ۸۰ درصد رطوبت قابل استفاده خاک) و محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید (صفر و ۰/۶ میلی‌مولار) بر غلظت رنگدانه‌های فتوستتزی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان سه ژنوتیپ کنجد مورد بررسی

رژیم آبیاری (درصد تخلیه رطوبت قابل استفاده خاک)		۶۰		۷۰		۸۰	
سالیسیلیک اسید (میلی‌مولار)		۰	۰/۶	۰	۰/۶	۰	۰/۶
غلظت کلروفیل a (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	۱/۹۶ ^{ab}	۲/۰۰ ^a	۱/۸۵ ^c	۱/۹۴ ^b	۱/۶۷ ^d	۱/۸۳ ^c	۰/۷۰ ^d
غلظت کلروفیل b (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	۰/۷۸ ^{ab}	۰/۷۸ ^a	۰/۷۲ ^c	۰/۷۶ ^b	۰/۶۵ ^e	۰/۷۰ ^d	۰/۷۰ ^d
غلظت کلروفیل a+b (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	۲/۷۴ ^{ab}	۲/۷۹ ^a	۲/۵۸ ^c	۲/۷۰ ^b	۲/۳۲ ^d	۲/۵۳ ^c	۲/۵۳ ^c
غلظت کاروتنوئیدها (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	۰/۱۳ ^e	۰/۱۴ ^d	۰/۱۸ ^c	۰/۲۱ ^b	۰/۲۱ ^b	۰/۲۴ ^a	۰/۲۴ ^a
کاتالاز (واحد آنزیم بر میلی‌گرم پروتئین)	۰/۴۹ ^e	۰/۴۴ ^f	۰/۶۱ ^b	۰/۵۴ ^d	۰/۶۸ ^a	۰/۵۸ ^c	۰/۵۸ ^c
آسکوربات پراکسیداز (واحد آنزیم بر میلی‌گرم پروتئین)	۳/۰۳ ^e	۳/۴۴ ^d	۴/۲۰ ^c	۵/۰۷ ^b	۴/۹۷ ^b	۶/۱۴ ^a	۶/۱۴ ^a
پراکسیداز (واحد آنزیم بر میلی‌گرم پروتئین)	۹/۰۶ ^e	۹/۹۰ ^e	۱۶/۶۶ ^d	۱۹/۳۱ ^c	۲۲/۰۳ ^b	۲۵/۳۹ ^a	۲۵/۳۹ ^a

در هر ردیف میانگین‌هایی که دارای حروف مشابه هستند براساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

جدول ۲). محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید فعالیت ویژه آنزیم کاتالاز را کاهش داد ولی فعالیت ویژه آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز را افزایش داد (جدول ۲). بالاترین میزان فعالیت ویژه آنزیم‌های مذکور در ژنوتیپ یکتا مشاهده گردید (جدول ۲). با تشدید تنش خشکی فعالیت ویژه آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز در هر سه ژنوتیپ کنجد مورد بررسی افزایش یافت که میزان افزایش هر سه آنزیم در شرایط تنش شدید خشکی بیشتر بود (شکل ۱). تولید گونه‌های اکسیژن فعال و اکسیدکردن چربی‌ها و غشاهای سلولی از آثار مشترک اغلب تنش‌های محیطی است (Mittler, 2002). پس از وقوع تنش گیاهان سیستم‌های دفاعی آنزیمی و غیرآنزیمی را در برابر گونه‌های اکسیژن فعال بکار می‌گیرند و بهبود فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی اغلب موجب تحمل بهتر گیاهان نسبت به تنش می‌گردد. از جمله سیستم‌های دفاعی آنزیمی آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز هستند که در گیاهان متحمل به خشکی افزایش فعالیت این آنتی‌اکسیدان‌ها در شرایط تنش موجب ایجاد مقاومت در برابر خسارات ناشی از تنش می‌گردد (Sairam and Saxena, 2000). نتایج به‌دست آمده از مطالعه حاضر نشان داد که تنش خشکی موجب افزایش قابل توجه فعالیت ویژه آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و

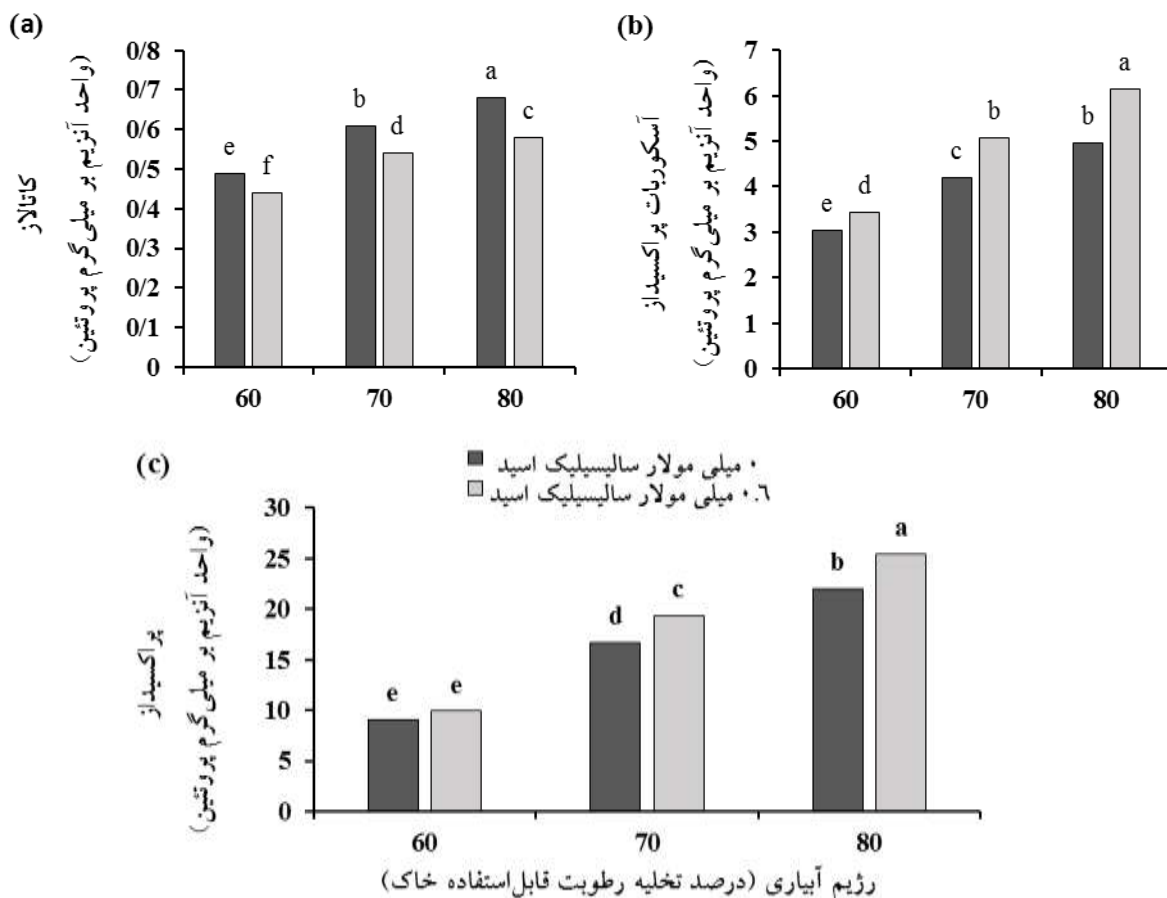
پراکسیداز گردید (جدول ۲). موافق با نتایج بررسی حاضر، در مطالعات قبلی نیز فعالیت آنتی‌اکسیدانی ژنوتیپ‌های کنجد در شرایط تنش خشکی افزایش یافته است (Fazeli et al., 2007; Kadkhodaie et al., 2013; Yousefzadeh Najafabadi and Ehsanzadeh, 2017). پاسخ مشابه سه ژنوتیپ کنجد بررسی حاضر به تنش خشکی (از نظر افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و غلظت کاروتنوئیدها) (جدول ۲)، احتمالاً نشان‌دهنده بهره‌گیری این ژنوتیپ‌ها از راهکار یکسان به‌منظور مقابله با تنش اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی است. سوپراکسید دسموتاز اولین آنزیم سیستم دفاعی آنزیمی است که رادیکال اکسیژن را به هیدروژن پراکسید تبدیل می‌کند. کاتالاز یک آنزیم پاکسازی‌کننده هیدروژن پراکسید است و با افزایش فعالیت این آنزیم در شرایط تنش، هیدروژن پراکسید به آب و اکسیژن تبدیل می‌شود. اگرچه هیدروژن پراکسید در غلظت‌های بالا سمی است و توسط آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز از بین می‌رود، اما در غلظت‌های پایین می‌تواند نقش پیام‌رسان را بازی کند و ژن‌های وابسته به مقاومت را در گیاه فعال کند (Unyayar et al., 2005). افزایش فعالیت کاتالاز در شرایط تنش باعث غلبه بر تنش اکسیداتیو از طریق سم‌زدایی هیدروژن پراکسید شده و از تولید رادیکال هیدروکسیل جلوگیری و پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک و چربی‌ها را در برابر گونه‌های اکسیژن فعال محافظت می‌کند



شکل ۱- برهمکنش رژیم آبیاری و ژنوتیپ بر غلظت کاروتنوئیدها (a) و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (b, c و d) گیاه کنجد. حروف یکسان بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد براساس آزمون LSD هستند.

حذف مقادیر اضافی هیدروژن پراکسید است. محلول‌پاشی گیاهان کنجد بررسی حاضر با ۰/۶ میلی‌مولار سالیسیلیک اسید در هر سه سطح آبیاری فعالیت ویژه آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز را افزایش داد و بیشترین میزان افزایش در شرایط تنش شدید خشکی مشاهده شد، در حالیکه فعالیت ویژه آنزیم کاتالاز را در سه سطح رژیم آبیاری کاهش داد (جدول ۳). کاربرد سالیسیلیک اسید موجب افزایش فعالیت ویژه آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز ژنوتیپ‌های کنجد گردید و بیشترین میزان افزایش فعالیت ویژه آنزیم پراکسیداز در ژنوتیپ یکتا (۱۶ درصد) مشاهده گردید.

(Rastgoo and Alemzadeh, 2011). آنزیم آسکوربات پراکسیداز از مهم‌ترین آنزیم‌های جمع‌آوری‌کننده هیدروژن پراکسید و کاهنده مالون دی‌آلدئید حاصل از پراکسیداسیون لیپیدی غشاء به‌شمار می‌رود (Zhang *et al.*, 2004). از آنجا که این آنزیم با کمک آسکوربیک اسید باعث حذف گونه‌های اکسیژن فعال می‌شود، بالاتر بودن فعالیت این آنزیم در شرایط تنش به معنای حذف بیشتر گونه‌های اکسیژن فعال و در نتیجه کاهش مرگ سلولی و افزایش مقاومت به تنش است (Akhila *et al.*, 2008). علاوه بر این آنزیم پراکسیداز نیز نقش مهمی را در پاکسازی هیدروژن پراکسید بازی می‌کند و مسئول



شکل ۲- برهمکنش سالیسیلیک اسید و ژنوتیپ بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان گیاه کنجد. حروف یکسان بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد براساس آزمون LSD هستند.

طریق کلاته‌کردن آهن گروه هم کاتالاز و همچنین افزایش واکنش پراکسیداتیوی از فعالیت کاتالاز بازدارد می‌کند (Durner and Klessig, 1996). در بررسی محققان دیگر روی گیاه رازیانه نیز نتایج مشابهی در مورد بازدارد فعالیت ویژه آنزیم کاتالاز با کاربرد سالیسیلیک اسید به‌دست آمده است (Askari and Ehsanzadeh, 2015). در مقابل برخی محققین بیان کردند که سالیسیلیک اسید در شرایط تنش، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانند کاتالاز و پراکسیداز را افزایش می‌دهد و باعث کاهش تنش می‌گردد (Hayat et al., 2005) همچنین بررسی کاربرد سالیسیلیک اسید روی هیبریدهای ذرت شیرین در شرایط تنش کمبود آب نشان داد که با افزایش غلظت سالیسیلیک اسید، آنزیم کاتالاز افزایش یافت (حیب‌پور و همکاران، ۱۳۹۴). در بررسی محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید

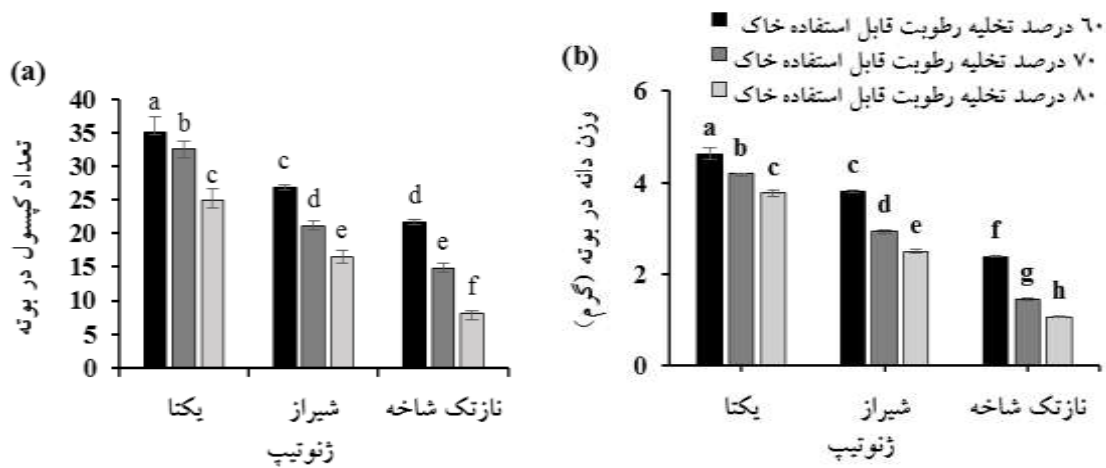
همچنین کاربرد سالیسیلیک اسید فعالیت ویژه آنزیم کاتالاز را در ژنوتیپ‌های کنجد کاهش داد (شکل ۲). بررسی‌های انجام‌شده در زمینه کاربرد سالیسیلیک اسید روی گیاهان مختلف در شرایط تنش نتایج متفاوتی داشته و افزایش یا کاهش کاتالاز را نشان داده‌اند. کاهش مشاهده‌شده در فعالیت آنزیم کاتالاز در اثر کاربرد سالیسیلیک اسید در مطالعه حاضر احتمالاً ناشی از تأثیر مهارکنندگی این ترکیب بر فعالیت آنزیم کاتالاز است که گزارش شده است سالیسیلیک اسید با اتصال به پروتئین آنزیم کاتالاز باعث کاهش فعالیت آن می‌شود (Horvath et al., 2002). از آنجا که آنزیم کاتالاز در تجزیه هیدروژن پراکسید نقش دارد، با کاهش فعالیت آن سطح هیدروژن پراکسید در گیاه افزایش پیدا می‌کند (Horvath et al., 2002). برخی محققین بیان کردند که سالیسیلیک اسید از

ترتیب در ژنوتیپ‌های یکتا و نازتک‌شاخه مشاهده شد (جدول ۲). با تشدید تنش خشکی تعداد کپسول در بوته در ژنوتیپ‌های کنجد بررسی حاضر کاهش یافت که شدت کاهش در بین ژنوتیپ‌ها متفاوت بود، به طوریکه در تنش شدید خشکی در مقایسه با شاهد آبیاری تعداد کپسول در بوته ژنوتیپ‌های نازتک‌شاخه، شیراز و یکتا به ترتیب ۶۲، ۴۱ و ۲۹ درصد کاهش یافت (شکل ۳). همچنین تعداد کپسول در بوته و دانه در کپسول ژنوتیپ‌های کنجد با کاربرد سالیسیلیک اسید افزایش یافتند که بیشترین افزایش در تعداد کپسول در بوته و تعداد دانه در کپسول در ژنوتیپ یکتا به دست آمد (شکل ۴). با تشدید تنش خشکی وزن هزار دانه کنجد کاهش یافت (جدول ۲)، اما کاربرد سالیسیلیک اسید تا حدودی موجب افزایش این صفت گردید (جدول ۲). وزن دانه در بوته کنجد در سطوح تنش متوسط و شدید خشکی به ترتیب ۲۱ و ۳۲ درصد نسبت به شاهد آبیاری کاهش یافت (جدول ۲)، گرچه محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید وزن دانه در بوته را افزایش داد (جدول ۲). ژنوتیپ یکتا بالاترین و نازتک‌شاخه پایین‌ترین وزن دانه در بوته را داشتند (جدول ۲). با تشدید تنش خشکی وزن دانه در بوته ژنوتیپ‌های کنجد به میزان متفاوتی کاهش یافت، به طوریکه در سطح تنش شدید خشکی در مقایسه با شاهد آبیاری وزن دانه در بوته ژنوتیپ‌های نازتک‌شاخه ۵۵، شیراز ۳۴ و یکتا ۱۹ درصد کاهش پیدا کردند (شکل ۳). کاربرد سالیسیلیک اسید موجب افزایش وزن دانه در بوته ژنوتیپ‌های کنجد مورد مطالعه گردید که میزان افزایش در بین ژنوتیپ‌ها تفاوت زیادی نداشت و حدوداً ۶ درصد بود (شکل ۴). با توجه به اینکه بیشترین میزان کاهش ناشی از خشکی در صفت‌های تعداد کپسول در بوته و وزن دانه در بوته در ژنوتیپ نازتک‌شاخه و کمترین کاهش ناشی از تنش خشکی در این صفت‌ها در ژنوتیپ یکتا مشاهده گردید، می‌توان گفت تحمل خشکی در ژنوتیپ‌های کنجد با توانایی آنها در حفظ صفت‌های مربوط به اجزای عملکرد در ارتباط است.

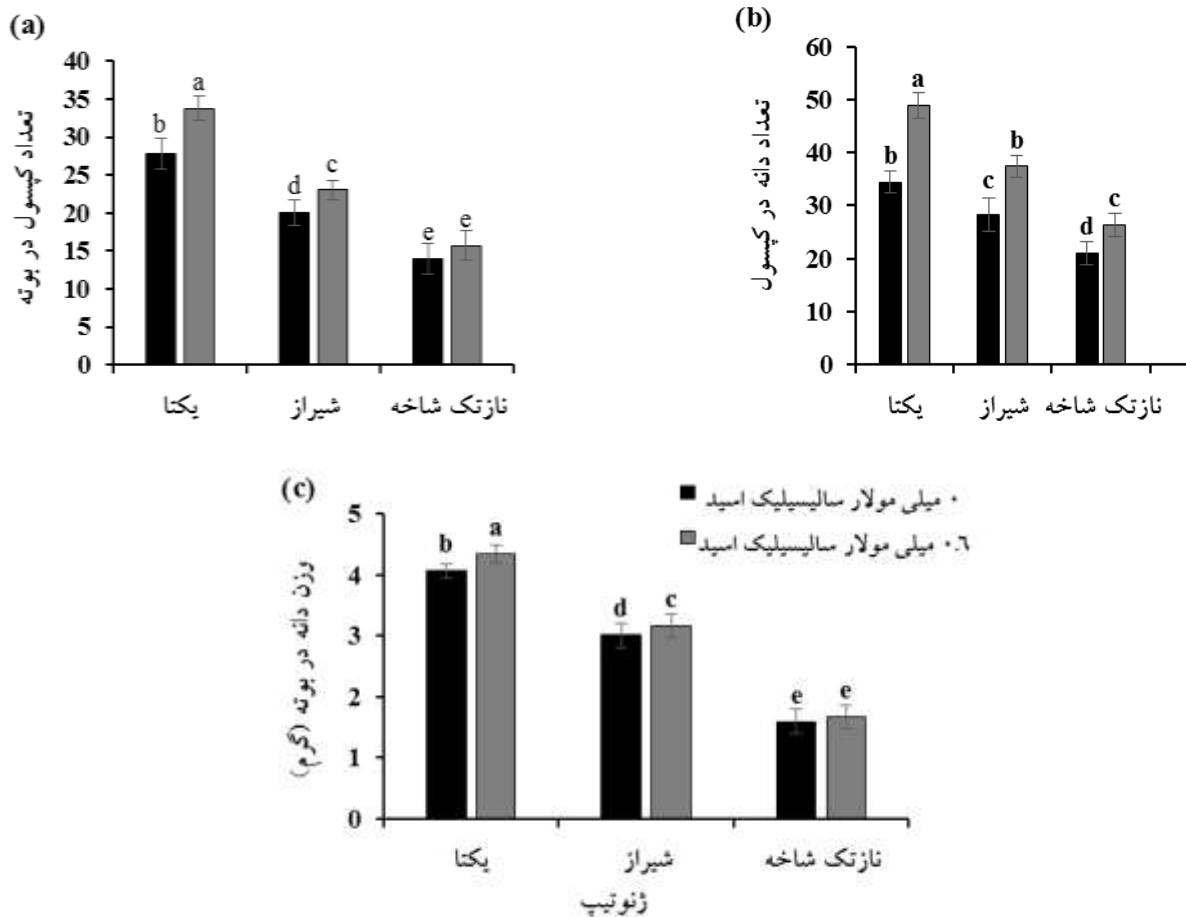
عملکرد و اجزا عملکرد گیاهان زراعی تحت تأثیر ژنوتیپ، محیط و مدیریت زراعی قرار می‌گیرند. قرارگرفتن گیاه در

روی گیاه کتان تحت تنش‌های خشکی و شوری نیز با مصرف سالیسیلیک اسید روند افزایشی در میزان کاتالاز مشاهده گردید (موحدی‌دهنوی و همکاران، ۱۳۹۶). این محققین بیان کردند افزایش فعالیت این آنزیم همراه با کاهش مقدار پراکسیداسیون لیپید، هیدروژن پراکسید و نشت یونی است. بنابراین کاربرد سالیسیلیک اسید با فعال کردن سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی آنزیمی باعث مقاومت گیاهان به تنش‌ها می‌شود. افزایش فعالیت ویژه آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز در ژنوتیپ‌های کنجد محلول‌پاشی شده با سالیسیلیک اسید نشان می‌دهد که سالیسیلیک اسید می‌تواند ظرفیت آنتی‌اکسیدانی گیاه را از طریق مهار یا افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان اصلاح کند (Ananievaa *et al.*, 2004) و موجب محافظت از دستگاه فتوسنتزی شود (Chen *et al.*, 2016). همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در اثر کاربرد سالیسیلیک اسید گیاه را در برابر تولید گونه‌های اکسیژن فعال و پراکسیداسیون لیپیدها محافظت می‌کند (Li *et al.*, 2014). سالیسیلیک اسید در سیستم دفاعی گیاهان نقش واسطه دارد، به این صورت که با ترکیب شدن و محدود کردن فعالیت آنزیم کاتالاز، موجب افزایش سطح هیدروژن پراکسید در سلول‌ها شده و این مولکول به عنوان پیام‌رسان ثانویه عمل کرده و باعث بکارافتادن مکانیسم‌های دفاعی بعدی گیاه می‌شود (Askari and Ehsanzadeh, 2015). در بررسی تأثیر سالیسیلیک اسید بر سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاهچه‌های گندم، غلظت‌های پایین سالیسیلیک اسید فعالیت ویژه آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز و سوپراکسید دسموتاز را افزایش داد. نتایج این بررسی نشان داد که تأثیر سالیسیلیک اسید بر فعالیت ویژه آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان بستگی به غلظت سالیسیلیک اسید، نحوه کاربرد و گونه گیاهی دارد (Chen *et al.*, 2016).

با تشدید تنش خشکی تعداد کپسول در بوته و تعداد دانه در کپسول کنجد کاهش یافتند (جدول ۲) و کاربرد سالیسیلیک اسید این دو صفت را به طور معنی‌داری افزایش داد (جدول ۲). بیشترین و کمترین تعداد کپسول در بوته و دانه در کپسول به



شکل ۳- برهمکنش رژیم آبیاری و ژنوتیپ بر عملکرد و اجزای عملکرد گیاه کنجد. حروف یکسان بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد براساس آزمون LSD هستند.



شکل ۴- برهمکنش سالیسیلیک اسید و ژنوتیپ بر عملکرد و اجزای عملکرد گیاه کنجد. حروف یکسان بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد براساس آزمون LSD هستند.

داده و موجب کاهش آنها می‌گردد (جدول ۲). هم‌راستا با این نتایج، مطالعات دیگر روی کنجد نیز نشان دادند که تنش

معرض تنش خشکی برای مدت طولانی (مانند شرایط مطالعه حاضر)، به‌طور منفی اجزای عملکرد دانه را تحت تأثیر قرار

نیست. البته باید توجه داشت که غلظت مناسب سالیسیلیک اسید بسته به گونه گیاهی و سن گیاه متفاوت است.

نتیجه گیری

بر اساس نتایج این پژوهش می توان بیان کرد به طور کلی تنش خشکی آثار زیان باری بر گیاه کنگد داشت و موجب کاهش غلظت رنگدانه های فتوسنتزی و عملکرد و اجزای عملکرد گردید ولی فعالیت آنتی اکسیدان های آنزیمی و غیر آنزیمی افزایش پیدا کردند. بهبود فعالیت آنتی اکسیدانی اغلب موجب تحمل بهتر گیاهان نسبت به تنش ها می گردد. سالیسیلیک اسید یک تنظیم کننده رشد گیاهی بوده که موجب افزایش مقاومت گیاهان در برابر تنش می گردد. محلول پاشی سالیسیلیک اسید روی ژنوتیپ های کنگد بررسی حاضر آثار منفی تنش را بهبود بخشید و در صفت های اندازه گیری شده افزایش مشاهده گردید. این ماده یک مولکول سیگنال مهم برای تنظیم واکنش گیاه به تنش است. بیشترین مقادیر صفت های اندازه گیری شده متعلق به ژنوتیپ یکتا بود که این ژنوتیپ با حفظ عملکرد بالاتر و سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی کارآمدتر در شرایط تنش، تحمل بیشتری نسبت به تنش خشکی در مقایسه با دو ژنوتیپ دیگر داشت.

تقدیر و تشکر

از دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان برای تأمین منابع مالی این پژوهش تشکر و قدردانی می گردد.

خشکی موجب کاهش عملکرد دانه گردید (Khodary, 2004; Kim et al., 2007). در مطالعه دیگری نیز بین کاهش عملکرد دانه و کاهش تعداد کپسول در بوته و دانه در کپسول کنگد در شرایط خشکی همبستگی معنی داری گزارش شد (کدخدایی، ۱۳۹۲). کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید تأثیر مثبت بر عملکرد و اجزا عملکرد گیاه دارد. محققان نشان دادند که کاربرد سالیسیلیک اسید در سویا موجب بهبود عملکرد و اجزا عملکرد این گیاه گردید و این بهبود را ناشی از تأثیر سالیسیلیک اسید بر فرآیندهای فیزیولوژیک گیاه دانستند (Zhao et al., 1995). در بررسی دیگری نیز اگر چه رشد و عملکرد کنگد در شرایط تنش خشکی کاهش یافت اما تیمار گیاهان با هورمون های گیاهی (سالیسیلیک اسید و کیتین) رشد و عملکرد را بهبود بخشید و موجب ایجاد مقاومت در برابر تنش گردید (Yasser et al., 2015) که موافق با این نتایج در مطالعه حاضر نیز کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید تعداد کپسول در بوته، دانه در کپسول، وزن هزار دانه و وزن دانه در بوته کنگد را افزایش داد (جدول ۲). با توجه به اینکه ترکیبات فنولی از یک سو موجب تسهیل در جذب عناصر غذایی می شوند و نقش مثبتی در فعالیت های فتوسنتزی دارند و از سوی دیگر باعث انتقال بهتر مواد پرورده از منبع به مخزن می شوند، رشد بهتر و عملکرد بیشتر ژنوتیپ های کنگد تیمار شده با سالیسیلیک اسید در آزمایش حاضر دور از انتظار

منابع

- حبیب پور، س.، نادری، ا.، لک، ش.، فرجی، ه. و مجد، م. (۱۳۹۴) اثر سالیسیلیک اسید بر عملکرد و برخی ویژگی های فیزیولوژیکی هیبریدهای ذرت شیرین در شرایط تنش کمبود آب. مجله فیزیولوژی و بیوشیمی گیاهی ایران ۱: ۱۵-۱.
- کدخدایی، ا. (۱۳۹۲) تأثیر رژیم آبیاری بر ویژگی های مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ژنوتیپ های کنگد *Sesamum indicum L.* رساله دکتری، دانشگاه صنعتی اصفهان، اصفهان، ایران.
- موحدی دهنوی، م.، نیکنام، ن.، بهزادی، ی.، محتشمی، ر. و باقری، ر. (۱۳۹۶) مقایسه پاسخ های فیزیولوژیک کتان (*Linum Usitatissimum L.*) به تنش خشکی و شوری و محلول پاشی با اسید سالیسیلیک. مجله زیست شناسی گیاهی ایران ۳۳: ۳۹-۶۲.
- مهرابی، ز. و احسان زاده، پ. (۱۳۹۰) بررسی خصوصیات فیزیولوژیک و عملکرد چهار رقم کنگد (*Sesamum indicum L.*) تحت رژیم های رطوبتی خاک. مجله به زراعی کشاورزی ۱۳: ۷۵-۸۸.

نوری‌پور سی‌سخت، ج. و احسان‌زاده، پ. (۱۳۹۱) تغییر برخی آنتی‌اکسیدانت‌ها در کنبج و ارتباط آن با صفات فیزیولوژیک و عملکرد دانه تحت رژیم‌های مختلف آبیاری. مجله علوم گیاهان زراعی ایران ۴۳: ۹۱-۸۱.

- Aebi, H. E. (1983) Catalase. In: Methods of enzymatic analysis (ed. Bergmeyer, H. U.) Pp. 273-286. Weinheim, Verlag Chemie, Germany.
- Akhila, S. N., Abraham, T. K. and Jaya, D. S. (2008) Studies on the changes in lipid peroxidation and antioxidants in drought stress induced cowpea *Vigna unguiculata* L. varieties. Journal of Environmental Biology 29: 689-691.
- Ananievaa, E. A., Christova, K. N. and Popova, L. P. (2004) Exogenous treatment with salicylic acid leads to increased antioxidant capacity in leaves of barley plants exposed to Paraquat. Journal of Plant Physiology 161: 319-328.
- Anjum, S. A., Wang, L. C., Farooq, M., Hussain, M., Xue, L. L. and Zou, C. M. (2011) Rassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. Journal of Agronomy and Crop Science 197: 177-185.
- Askari, E. and Ehsanzadeh, P. (2015) Drought stress mitigation by foliar application of salicylic acid and their interactive effects on physiological characteristics of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) genotypes. Acta Physiologiae Plantarum 37: 4-14.
- Ben Ahmed, Ch., Magdich, S., Ben Rouina, B., Sensoy, S., Boukhris, M. and Ben Abdallah, F. (2011) Exogenous proline effects on water relations and ions contents in leaves and roots of young olive. Amino Acids 40: 565-573.
- Bradford, M. M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. Analytical Biochemistry 72: 248-254.
- Chen, Y. E., Cui, J. M., Li, G. X., Yuan, M., Zhang, Z. W., Yuan, S. and Zhang, H. Y. (2016) Effect of salicylic acid on the antioxidant system and photosystem II in wheat seedlings. Biologia Plantarum 60: 139-147.
- Durner, J. and Klessig, D. F. (1996) Salicylic acid is a modulator of tobacco and mammalian catalases. Journal of Biological Chemistry 271: 28492-28501.
- Eskandari, H., Zehtab-Salmasi, S., Golezani, K. G. and Gharineh, M. H. (2009) Effects of water limitation on grain and oil yields of sesame cultivars. Journal of Food, Agriculture and Environment 7: 339-342.
- FAO. (2014) Published online at: <http://faostate.fao.org/sit/339/default.aspx>
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. and Basra, S. M. A. (2009) Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development 29: 185-212.
- Fayez, K. A. and Bazaid, S. A. (2014) Improving drought and salinity tolerance in barley by application of salicylic acid and potassium nitrate. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences 13: 45-55.
- Fazeli, F., Ghorbanli, M. and Niknam, V. (2007) Effect of drought on biomass, protein content, lipid peroxidation and antioxidant enzymes in two sesame cultivars. Biologia Plantarum 51: 98-103.
- Ghobadi, M., Taherabadi, S., Ghobadi, M. E., Mohammadi, G. R. and Jalali Honarmand, S. (2013) Antioxidant capacity, photosynthetic characteristics and water relations of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in response to drought stress. Industrial Crops and Products 50: 29-38.
- Hamrouni, I., Bensalah, H. and Morzouk, B. (2001) Effect of water deficit on lipids of safflower aerial parts. Phytochemistry 58: 277-280.
- Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M. and Ahmad, A. (2005) Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: a review. Environmental and Experimental Botany 68: 14-25.
- Herzog, V. and Fahimi, H. (1973) Determination of the activity of peroxidase. Analytical Biochemistry 55: 554-562.
- Horvath, E., Janda, T., Szalai, G. and Paldi, E. (2002) In vitro salicylic acid inhibition of catalase activity in maize: differences between the isoenzymes and a possible role in the induction of chilling tolerance. Plant Science 163: 1129-1135.
- Idrees, M., Khan, M. M. A., Naeem, M., Aftab, T., Hashmi, N. and Alam, M. (2011) Modulation of defence responses by improving photosynthetic activity, antioxidative metabolism and vincristine and vinblastine accumulation in *Catharanthus roseus* (L.) G. Don through salicylic acid under water stress. Russian Agricultural Sciences 37: 474-482.
- Kadkhodaie, A., Razmjoo, J. and Zahedi, M. (2013) Peroxidase, ascorbate peroxidase and catalase activities in drought sensitive, intermediate and resistance sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes. International Journal of Agronomy and Plant Production 4: 3012-3021.
- Kadkhodaie, A., Razmjoo, J., Zahedi, M. and Pessarakli, M. (2014) Selecting sesame genotypes for drought tolerance based on some physiochemical traits. Agronomy Journal 106: 111-118.
- Kahyaoglu, T. and Kaya, S. (2006) Modeling of moisture, color and texture changes in sesame seeds during the conventional roasting. Journal of Food Engineering 75: 167-177.
- Kaiser, W. M., Kaiser, G., Schoner, S. and Neimanis, S. (1981) Photosynthesis under osmotic stress: Differential recovery of photosynthetic activities of stroma enzymes, intact chloroplasts and leaf slices after exposure to high solute concentrations. Planta 153: 430-435.

- Khodary, S. E. A. (2004) Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt-stressed maize plants. *International Journal of Agriculture and Biology* 6: 5-8.
- Kim, K. S., Park, S. H. and Jenks, M. A. (2007) Changes in leaf cuticular waxes of sesame (*Sesamum indicum* L.) plants exposed to water deficit. *Journal of Plant Physiology* 164: 1134-1143.
- Knorz, O. C., Lederer, B., Durner, J. and Boger, P. (1999) Antioxidative defense activation in soybean cells. *Physiologia Plantarum* 107: 294-302.
- Li, T. T., Hu, Y. Y., Du, X. H., Tang, H., Shen, C. H. and Wu, J. S. (2014) Salicylic acid alleviates the adverse effects of salt stress in *Torreya grandis* cv. Merrillii seedlings by activating photosynthesis and enhancing antioxidant systems. *PLoS ONE* 9: e109492.
- Lichtenthaler, H. k. and Wellburn, A. R. (1983) Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 11: 591-592.
- Mirjahanmardi, H. and Ehsanzadeh, P. (2016) Iron supplement ameliorates drought-induced alterations in physiological attributes of fennel (*Foeniculum vulgare*). *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 106: 61-76.
- Mittler, R. (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science* 7: 405-410.
- Mutava, R. N., Prince, K. S. J., Syed, N. H., Song, L., Valliyodan, B., Chen, W. and Nguyen, H. T. (2015) Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: a comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 86: 109-120.
- Nakano, Y. and Asada, K. (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology* 22: 867-880.
- Rastgoo, L. and Alemzadeh, A. (2011) Biochemical responses of Gouan (*Aeluropus littoralis*) to heavy metals stress. *Australian Journal of Crop Science* 5: 375-383.
- Sairam, R. K. and Saxena, D. C. (2000) Oxidative stress and antioxidants in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science* 184: 55-61.
- Shi, Q., Bao, Z., Zhu, Z., Ying, Q. and Qian, Q. (2006) Effects of different treatments of salicylic acid on heat tolerance, chlorophyll fluorescence and antioxidant enzyme activity in seedlings of *Cucumis sativa* L. *Plant Growth Regulator* 39: 137-141.
- Singh, A. K. and Dubey, R. S. (1995) Changes in chlorophyll a and b contents and activities of photosystems I and II in rice seedlings induced by NaCl. *Photosynthetica* 31: 489-499.
- Smirnoff, N. (1993) The role of active oxygen in response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist* 125: 27-58.
- Unyayar, S., Kele, Y. and Cekic, F. O. (2005) The antioxidative response of two tomato species with different drought tolerances as a result of drought and cadmium stress combinations. *Plant, Soil and Environment* 51: 57-64.
- Yasser, H., Amin, G., Azab, A. and Gahin, H. (2015) Induction of drought stress resistance in sesame (*Sesamum indicum* L.) plant by salicylic acid and kinetin. *Journal of Plant Science* 10: 128-141.
- Yousefzadeh Najafabadi, M. and Ehsanzadeh, P. (2017) Photosynthetic and antioxidative upregulation in drought-stressed sesame (*Sesamum indicum* L.) subjected to foliar-applied salicylic acid. *Photosynthetica* 55: 611-622.
- Zhang, F., Guo, J. K., Yang, Y. L., He, W. L. and Zhang, L. X. (2004) Changes in the pattern of antioxidant enzymes in wheat exposed to water deficit and rewatering. *Acta Physiologiae Plantarum* 26: 345-352.
- Zhao, H. J., Lin, X. W., Shi, H. Z. and Chang, S. M. (1995) The regulating effects of phenolic compounds on the physiological characteristics and yield of soybeans. *Acta Agronomica Sinica* 21: 351-355.

Effect of salicylic acid on photosynthetic pigments content, antioxidant enzyme activity and yield components of three sesame genotypes under different irrigation regimes

Maryam Yousefzadeh Najafabadi and Parviz Ehsanzadeh*

Department of Agronomy and Plant Breeding, College of Agriculture, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran

(Received: 15/07/2018, Accepted: 19/12/2018)

Abstract

Drought stress is one of the most important abiotic stresses that exerts harmful effects on productivity of crops, including oilseed crops. Salicylic acid is one of the plant growth regulators that plays a key role in plant resistance against environmental stresses, including drought. Therefore, a factorial randomized complete block pot experiment with three replications was designed to assess the effect of salicylic acid (two levels of 0 and 0.6 mM) on three sesame genotypes (Yekta, Shiraz and Nazetakshakheh) in the presence of three levels of irrigation (irrigation after 60, 70 and 80% of available soil water depletion) in the greenhouses of Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran in 2016. Results showed that chlorophyll a, b and total concentrations, number of capsules per plant, number of seeds per capsule and seed weight per plant decreased in stressed plants, whereas carotenoids concentration and activity of antioxidants enzymes including catalase, ascorbate peroxidase, and peroxidase increased under stress conditions. Application of 0.6 mM salicylic acid improved the measured traits under both control and stress conditions. Salicylic acid improved the tolerance of sesame against drought. With increasing drought levels (irrigation after 70 and 80% of available soil water depletion), Yekta and Shiraz genotypes showed less decrease in measured traits in pot experiment.

Keywords: Antioxidants, Drought stress, Photosynthetic pigments, Salicylic acid, Sesame

*Corresponding author email: ehsanzadehp@gmail.com