

## اثر تنش خشکی و مقادیر مختلف پتاسیم بر تجمع اسمولیت‌ها و کلروفیل دو گونه کلزا و خردل هندی

حمیدرضا فنایی<sup>۱</sup>، محمد گلوی<sup>۲\*</sup>، محمد کافی<sup>۳</sup>، احمد قنبری بنجار<sup>۴</sup> و امیرحسین شیرانی راد<sup>۴</sup>

(تاریخ دریافت: ۱۳۸۹/۳/۲؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۱۱/۱۶)

### چکیده

به منظور ارزیابی تنش خشکی و مقادیر مختلف پتاسیم بر تجمع اسمولیت‌ها و کلروفیل دو گونه کلزا و خردل هندی آزمایشی به صورت فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار با استفاده از سه رژیم آبیاری (آبیاری پس از ۵۰٪ (شاهد)، ۷۰٪ و ۹۰٪ درصد تخلیه رطوبتی خاک)، سه میزان پتاسیم مصرفي (صفر، ۱۵۰ و ۲۵۰ کیلوگرم سولفات‌پتاسیم در هکتار) و دو گونه کلزا (هیرید هایولا ۴۰۱ و خردل (توده بومی) در ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی زهک، استان سیستان و بلوچستان در سال زراعی ۸۷-۸۸ اجرا شد. تنش خشکی سبب افزایش محتوای پرولین و هیدرات‌های کربن محلول در برگ در هر دو گونه کلزا و خردل هندی شد. محتوای پرولین در تیمار شاهد در مراحل مختلف رشد کمتر از گیاهان دچار تنش بود. پس از انجام هر آبیاری نیز میزان پرولین به مقدار زیادی کاهش یافت. توده بومی خردل توانایی بالاتری در تجمع مواد اسمولیتی به ویژه هیدرات‌های کربن محلول نسبت به هیرید هایولا ۴۰۱ کلزا نشان داد. تنش کم آبی موجب کاهش مقدار کلروفیل a، b و کلروفیل کل برگ شد، ولی با کاربرد پتاسیم میزان رنگیزه‌های فتوسترنی افزایش یافت. بالاترین محتوای رنگیزه‌های کلروفیلی در مرحله گل دهی مشاهده شد. مصرف پتاسیم در شرایط تنش رطوبتی منجر به کاهش در تولید پرولین و افزایش محتوای هیدرات‌های کربن محلول در برگ شد. عملکرد دانه با محتوای پرولین و هیدرات‌های کربن محلول در برگ هم‌بستگی منفی و با کلروفیل a و b هم‌بستگی مثبت داشت. از نتایج این پژوهش می‌توان نتیجه‌گیری کرد، که تنظیم اسمزی یک مکانیسم مهم در گونه‌های جنس براسیکا تحت تنش خشکی است و این که ترکیبات آلی و معدنی مانند پرولین، هیدرات‌های کربن محلول و پتاسیم برگ نقش‌های کلیدی از این جهت بازی می‌کنند.

واژه‌های کلیدی: پرولین، هیدرات‌های کربن، تنظیم اسمزی، کلزا

۱. دانشجوی سابق دوره دکتری زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل و عضو هیئت علمی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی سیستان
  ۲. دانشیاران زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل
  ۳. استاد زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد
  ۴. دانشیار پژوهشی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج
- \*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mgalavi@yahoo.com

## مقدمه

محلول را در شرایط تنفس خشکی گزارش کردند و اعلام داشت که کلیه ژنوتیپ‌ها از راهبرد تجمع قند به منظور کاهش آثار سوء ناشی از خشکی استفاده نمودند و ژنوتیپ‌های ویکترا و لیکورد کلزا به ترتیب با  $50/22$  و  $36/25$  میلی گرم بر گرم وزن تر برگ از مقاومت به خشکی بالایی نسبت به ارقام دیگر برخوردار بودند. نتایج تحقیقات شارما و کوهاد (۳۲) نشان داد که تنفس رطوبتی در مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی سبب افزایش در هیدرات‌های کربن محلول کل، اسیدهای آmine آزاد و محصولات پروتئین در هر دو گونه کلزا و خردل شد. تحت تأثیر خشکی کاهش رنگدانه‌های فتوستتری مانند کلروفیل a (۶)، ناشی از کاهش ستتر کمپلکس اصلی رنگدانه کلروفیل b (۶)، تخریب نوری کمپلکس پروتئینی رنگدانه‌های a و b که محافظت کننده دستگاه فتوستتری هستند، صدمه اکسیداتیو لیپیدهای کلروپلاست، رنگدانه‌ها و پروتئین‌ها و یا افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلаз باشد (۳۵).

پتاسیم نقش فیزیولوژیک مهمی در شرایط نامساعد محیطی در سلول ایفا کرده و زیاد بودن آن موجب افزایش تحمل گیاه می‌شود (۹ و ۳۶). پتاسیم برای ثبیت  $\text{CO}_2$  در کلروپلاست‌ها و برای فعالیت ریبولوز بی فسفات کربوکسیلاز ضروری است. این عنصر در ستتر پروتئین‌ها، فتوستتر و انتقال مواد حاصل از آن، ایفای نقش می‌کند و در صورت کمبود پتاسیم فعالیت آنزیم‌هایی مانند سیستاتازه، اکسید ردکتازه، دهیدروژنازه، ترانسفرازها و کینازها مختل و فعالیت آنزیم  $\text{ATP}_{\text{ase}}$ ، جذب و انتقال تعدادی از عناصر غذایی با کاهش مواجه می‌شود (۱۸). افزایش نیاز به پتاسیم در گیاهان تحت تأثیر تنفس خشکی وابسته به این حقیقت است که پتاسیم در حفظ ثبیت  $\text{CO}_2$  فتوستتری مؤثر است. تنفس خشکی با بستن روزنه‌ها ضمن کاهش ثبیت  $\text{CO}_2$  سبب تولید فرم‌های فعال اکسیژن شده که تحت فراهمی پایین پتاسیم تشکیل آنها تشدید می‌گردد (۹). مانیول و همکاران (۲۵) طی بررسی در کلزا اعلام نمودند گیاهانی که پتاسیم دریافت نمودند، توزیع و حرکت مواد فتوستتری تسريع و ذخیره هیدرات‌های کربن در ریشه‌ها حفظ گردید و تجمع

در میان تنفس‌های محیطی، تنفس خشکی از مهم‌ترین فاکتورهای تغییر دهنده رشد و کارایی گیاه است. گیاه به هنگام مواجهه با خشکی، مکانیسم‌های مختلفی را به خدمت می‌گیرد. یکی از مکانیسم‌های کارآمدی که گیاه در شرایط کمبود آب از آن بهره می‌برد، تنظیم اسمزی است (۲۳، ۲۴ و ۳۱). از مهم‌ترین اسمولیت‌های سهیم در تنظیم اسمزی برای غالب شدن بر آثار سوء تنفس خشکی که در بسیاری گزارش‌ها ارائه شده، تجمع اسمولیت‌های سازگار مانند پروولین (۱۰ و ۳۲)، قندهای محلول (۲۶ و ۳۲) و یون‌های غیرآلی مثل پتاسیم است (۲۳ و ۲۴). این ترکیبات دارای وزن مولکولی پایین و حلالیت بالا و غیرسمی هستند و در غلاظت‌های بالای سلولی گیاهان را در مقابل تنفس‌ها از طریق مکانیسم‌هایی چون تنظیم اسمزی، سمتیت‌زادی گونه‌های فعال اکسیژن، محافظت از تمامیت غشاء و ثبات آنزیم‌های پروتئینی محافظت می‌کنند (۸).

ما و همکاران (۲۴) اعلام داشتند که سهم ترکیبات آلی و غیرآلی در بین گونه‌های گیاهی برای تنظیم اسمزی فرق می‌کند. در سورگوم و سویا ترکیبات آلی و در آفتابگردان و کلزا یون‌های غیرآلی سهم مهمی در تنظیم فشار اسمزی داشتند، به طوری که از مواد اسموتیک، پتاسیم حدود ۷۸ درصد و اسیدهای آmine حدود ۲۲ درصد سهم را به خود اختصاص دادند (۲۷ و ۳۲). تجمع پروولین رایج‌ترین واکنش طی تنفس شوری و تنفس رطوبتی بوده و علاوه بر این که به عنوان یک منبع انرژی جهت اسمزی عمل می‌کند، هم‌چنین به عنوان یک پتانسیل ردوکس، از بین برندۀ گونه‌های رادیکالی اکسیژن، تنظیم پتانسیل ردوکس، از بین برندۀ گونه‌های بزرگ در مقابل تغییر ماهیت دادن و کاهش اسیدیته سلول عمل می‌کند (۲۰). تجمع قندهای محلول در پاسخ به تنفس خشکی نیز به صورت قوی مستند گردیده است (۲۳، ۲۴ و ۴۲). بابائیان و همکاران (۱) گزارش کردند که بروز تنفس خشکی بر مقدار دو تنظیم کننده اسمزی کربوهیدرات و پروولین در برگ آفتابگردان افزود. سینکی و همکاران (۲) نیز بیشترین میزان هیدرات‌های کربن

هر کرت شامل دوازده ردیف به طول سه و نیم متر با فواصل خطوط ۲۰ سانتی متر و مساحت کرت ها  $8/4$  متر مربع بود. تنفس آبی بر اساس آبیاری در درصد های مختلف تخلیه رطوبتی مجاز خاک اعمال شد. بر اساس آزمون خاک،  $150$  کیلوگرم فسفر در هکتار از منع سوپر فسفات تریپل هم زمان با آماده سازی زمین به خاک افزوده شد.  $180$  کیلوگرم در هکتار از خالص به نسبت های  $30, 40$  و  $30$  درصد به ترتیب قبل از کاشت، خروج بوته ها از مرحله روزت و شروع گل دهی به خاک داده شد. پس از تست طیخ نهایی و قبل از کاشت مقادیر مختلف کود پتابسیم از منبع سولفات پتابسیم در کرت های مربوطه پخش و با خاک مخلوط گردید. برای تشریح مراحل رشد و نمو از آخرین روش کدگذاری انجمان کلزای کانادا که مراحل رشد به شش مرحله اصلی جوانزمنی، گیاهچه، روزت، غنچه دهی، گل دهی و مرحله رسیدگی با کدهای صفر تا پنج تقسیم شده است، استفاده شد (۴). رژی های آبیاری پس از کاشت اعمال گردیدند. تشخیص زمان آبیاری کرت ها با توجه به منحنی رطوبتی خاک و استفاده از دستگاه رطوبت سنج (TDR) صورت گرفته است. در پایان دوره رشد پس از تغییر رنگ  $40$  درصد بذرها در خورجین های ساقه اصلی و حذف آثار حاشیه ای، برداشت از خطوط میانی هر کرت از سطح دو مترمربع انجام و عملکرد دانه در هکتار محاسبه گردید. جهت اندازه گیری ویژگی های بیوشیمیایی بین ساعت  $11-13$  ظهر در سه مرحله، یک نوبت در فاز رویشی (روزت کامل)، و دو نوبت دیگر در  $50$  درصد گل دهی و پس از خورجین دهی کامل قبل از رفع تنفس در هر یک از رژیم های آبیاری مورد بررسی نمونه گیری انجام شد. نمونه ها از جوان ترین برگ های بالغ (سومین برگ از راس بوته ها) انتخاب، تعداد  $5$  برگ از ساقه جدا و درون پاکت های آلومینیمی پیچیده و در کلمن حاوی ازت مایع جهت یخ زدن فوری قرار داده و بلا فاصله به آزمایشگاه منتقل و سپس در فریزر در دمای  $-40$  درجه سانتی گراد نگهداری شدند.

پرولین و اثر تنفس در برگ های تیمار شده با پتابسیم در حداقل بود. شارما و کوهاد (۳۲) در گونه های جنس بر اسیکا گزارش نمودند که در عکس العمل به کاربرد پتابسیم تحت شرایط تنفس رطوبتی کاهش تدریجی در پرولین و افزایش نشاسته و کربوهیدرات محلول و محتوی پروتئین محلول کل دیده شد و اثر زیانبار تنفس رطوبتی به صورت معنی داری به واسطه افزایش مصرف پتابسیم کاهش یافت. مشخص شده که متabolیت های تنفس به عنوان شاخص در تعیین وضعیت آبی گیاهان مورد استفاده هستند. این آزمایش برای مشخص نمودن پروسه های بیوشیمیایی که با کاربرد پتابسیم تحت رژیم های مختلف رطوبتی در مراحل مختلف رشد تحت تأثیر واقع می شوند، انجام گرفته است.

## مواد و روش ها

این آزمایش در سال زراعی ۸۷-۸۸ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی زهک و آزمایشگاه آب و خاک مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی سیستان و بلوچستان اجرا شد. ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی زهک در  $25$  کیلومتری جنوب شرقی شهرستان زابل در طول جغرافیایی  $61$  درجه و  $41$  دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی  $۳۱$  درجه و  $۵۴$  دقیقه شمالی و ارتفاع  $۴۸۳$  متر از سطح دریا قرار دارد. نتایج آزمایش های خاک شناسی در جدول  $1$  نشان داده شده است آزمایش به صورت فاکتوریل بر پایه طرح بلوک های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا گردید. فاکتور های آزمایش شامل: گونه (فاکتور A) در دو سطح شامل: کلزا (هیبرید هایولا (S<sub>1</sub>) و خردل (توده بومی) (S<sub>2</sub>)، آبیاری (فاکتور B) در سه سطح شامل، شاهد آبیاری در  $50$  (I<sub>1</sub>)، آبیاری در  $70$  (I<sub>2</sub>) و آبیاری در  $90$  درصد تخلیه رطوبتی از خاک (I<sub>3</sub>) و کود پتابسیم در سه سطح (فاکتور C) شامل، عدم مصرف پتابسیم (K<sub>1</sub>، مصرف  $150$  کیلوگرم پتابسیم (K<sub>2</sub>) و مصرف  $250$  کیلوگرم پتابسیم در هکتار (K<sub>3</sub>) از منبع سولفات پتابسیم بودند. کاشت بذر با دستگاه پلات کار ویتراشتاگر در تاریخ  $86/8/2$  انجام گرفت.

### جدول ۱. ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک محل اجرای آزمایش

نمونه‌برداری	pH	هدايت	عمق (cm)	گل اشیاع	آلی	درصدکرین	پتانسیم قابل جذب	فسفر قابل جذب	درصد وزنی رطوبت در	وزن مخصوص وزنی درصد وزنی	ظاهری خاک (g.cm <sup>-3</sup> )
۲/۶	۸	۰/۱۹	۵-۳۰	۱۳۰	۱۰/۴	۴/۳	۱۳/۱	۱/۳۲	۱/۳۲	۱۳/۱	۱۳/۱
۱/۹	۸/۹	۰/۱۴	۳۰-۶۰	۱۱۰	۵/۸	۲/۳	۱۱	۱/۲۹	۱/۲۹	۱۱	۱۱

قرائت شد. با استفاده از فرمول‌های زیر مقدار کلروفیل‌های a, b

و کل تعیین شد.

$$V/W \times C_{chla} : (0.0127)(oD 663) - (0.000259)(oD 645)$$

$$V/W \times C_{chl_b} : (0.0229)(oD 645) - (0.000469)(oD 663)$$

$$C_{chlT} : (0.0202)(oD 645) - (0.0080)(oD 663) \times V/W$$

که در این روابط، C میزان غلظت کلروفیل a, b, T بر حسب میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ و oD میزان جذب نور در طول موج‌های مربوطه و V حجم استن ۸۰ درصد استفاده شده به میلی‌لیتر و W وزن تر نمونه برگ است.

### تعیین محتوای هیدرات‌های کربن محلول

اندازه‌گیری هیدرات‌های کربن محلول برگ بر اساس روش فنل-اسید‌سولفوریک، دوبیس و همکاران (۱۴) انجام شد. در این روش ۰/۲ گرم از بافت سبز برگ فریز شده را به همراه ۱۰ سی سی الکل اتانول ۹۵ درصد در لوله‌های آزمایش در بسته قرار داده، به مدت یک ساعت در بن ماری و در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد حرارت داده شد. ۱ سی سی از این نمونه‌ها برداشته و به آنها ۱ سی سی فنل پنج درصد و پنج سی سی اسید‌سولفوریک ۹۸ درصد اضافه شد. پس از سرد شدن میزان نور جذبی در طول موج ۴۸۳ نانومتر با دستگاه اسپکتروفوتومتر قرائت گردید. با قرار دادن میزان جذب نمونه‌های گیاهی در معادله خط میزان هیدرات‌های کربن بر اساس میلی‌گرم بر گرم وزن تر گیاه محاسبه شد. کلیه اطلاعات خام در قالب طرح آماری آزمایش با استفاده از نرم‌افزار MSTAT-C مورد تجزیه واریانس قرار گرفتند. مقایسه میانگین‌ها در سطح احتمال ۵ درصد و با استفاده از آزمون چند

میزان پرولین برگ به روش بیتز و همکاران (۷) استخراج شد. ۰/۵ گرم از نمونه برگ وزن و ضمن سائیدن داخل هاون چینی به تدریج ۱۰ سی سی اسید سولفورسالیسیلیک ۳ درصد، به آن اضافه شد. محلول حاصل به لوله آزمایش دربدار منتقل شد و به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفیوژ گردید (۳۰۰۰ دور در دقیقه). از عصاره حاصل ۱ سی سی برداشته در لوله آزمایش ریخته و سپس ۱ سی سی معرف نین هیدرین و ۱ سی سی اسید استیک گلاسیال به آن افزوده و ۱ ساعت در بن ماری ۱۰۰ درجه قرار گرفت تا رنگ آجری تولید شد. سپس جهت توقف واکنش‌ها در آب یخ قرار داده شد و بعد از سرد شدن، در هر لوله آزمایش ۴ میلی‌لیتر از محلول تولوئن اضافه گردید، در هر لوله، ۲ فاز تشکیل شد. فاز بالایی که حاوی کمپلکس رنگی بود، برای اندازه‌گیری میزان پرولین استفاده شد و میزان جذب نور آن در طول موج ۵۲۰ نانومتر به وسیله دستگاه اسپکتروفوتومتر مدل Jenway قرائت شد.

### تعیین محتوای کلروفیل

میزان کلروفیل برگ با استفاده از روش آرنون (۶) تعیین شد. برای اندازه‌گیری، ابتدا ۰/۵ گرم از برگ سبز فیکس شده در ازت مایع را در یک هاون چینی واقع در ظرف یخ و عدم حضور نور به همراه ۰/۵ گرم کربنات منیزیم ساییده و به تدریج حدود ۱۰ میلی‌لیتر استن ۸۰ درصد به آن اضافه گردید. از عصاره تهیه شده پس از سانتریفیوژ یک میلی‌لیتر را در سل دستگاه اسپکتروفوتومتر قرار داده و در طول موج‌های ۶۴۵ و ۶۶۳ نانومتر میزان جذب نور به ترتیب برای کلروفیل‌های a, b

روطوبتی سنتز پرولین در برگ در مراحل ۵۰ درصد گل دهی و خورجین دهی کامل نسبت به مرحله رشد رویشی افزایشی ۳/۵ برابر نشان داد که با نتایج ما و همکاران (۲۳) و شارما و کوهاد (۳۲) که اعلام داشتند تحت تنفس شدید پرولین بیشتری تولید می شود، مطابقت دارد. تجمع پرولین تحت شرایط تنفس ممکن است به خاطر کاهش اکسیداسیون پرولین یا تحریک سنتز آن از گلوتامات یا افزایش فعالیت آنزیم پروتئاز باشد (۱۷ و ۳۲). ناندوال و همکاران (۲۹) اعلام داشتند که پرولین به عنوان ذخیره‌ای از انرژی قابل دسترس، سهل‌الوصول و منبعی از ازت برای حیات گیاه تحت شرایط تنفس است (۳۲) و نقش مهمی در سمیت‌زدایی آمونیوم تولیدی در گیاه دارد و به عنوان یک ماده محافظت‌کننده مولکول‌های بزرگ در مقابل دناטורه شدن و کاهش اسیدیته سلول عمل می‌کند (۲۰).

از جدول ۴ که اثر برهمکنش گونه و آبیاری را نشان می‌دهد، مشاهده می‌شود، صرف‌نظر از مراحل رشد تحت تأثیر تنفس رطوبتی در هر دو گونه افزایش در میزان پرولین برگ صورت گرفته است. گرچه محتوای پرولین در گونه خردل در تمامی سطوح تنفس از گونه کلزا بالاتر است ولی با افزایش شدت تنفس درصد افزایش پرولین در کلزا (۵۴ درصد) نسبت به خردل (۱۷ درصد) در مرحله خورجین دهی بالاتر بود. به عبارتی تحت تنفس خشکی تولید و تجمع پرولین در خردل با پایداری بیشتری همراه بوده که احتمالاً یکی از دلایلی که خردل تحت تنفس خشکی کاهش عملکرد کمتری نسبت به کلزا نشان می‌دهد، همین روند پایدار در تولید پرولین در آن باشد که برای تولید آن گیاه هزینه کمتری از جهت مصرف اسیمیلات‌های فتوستتری داشته است. نتایج تأیید می‌کند که با تولید آمین‌ها انجام تنظیم اسمزی یکی از راههای احتمالی برای غلبه کردن بر تنفس اسمزی ناشی از هدر رفتن آب بوده و به عنوان یک پاسخ مشترک گیاهان تحت تنفس خشکی است (۱۵، ۲۳، ۲۴ و ۳۲).

صرف‌نظر از مراحل نمونه‌برداری کاربرد پتانسیم سبب کاهش در تجمع پرولین در برگ شد (جدول ۳). بالاترین تجمع پرولین به سطح صفر کیلوگرم در هکتار پتانسیم

دامنه‌ای دانکن انجام گرفته است. برای رسم نمودارها و جداول از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

## نتایج و بحث

### محتوای پرولین برگ

نتایج تجزیه واریانس مربوط به تغییرات پرولین برگ در مراحل رشدی گیاه در جدول ۲ ارائه شده است. صرف‌نظر از وجود شرایط تنفس رطوبتی، از جدول مقایسه میانگین دو گونه در مراحل مختلف رشد آشکار می‌شود که میزان پرولین برگ در مرحله رویشی کم و در مرحله گل دهی به حداقل ۵۰ درصد دوره رشد کاهش یافته است. خردل در مراحل ۱۷/۹۵ و ۷/۳۲ درصد گل دهی و خورجین دهی به ترتیب با ۱۷/۹۵ و ۷/۳۲ درصد پرولین بیشتری نسبت به کلزا در برگ داشت (جدول ۳). تفاوت‌های ژنتیکی بین دو گونه عاملی در ایجاد تفاوت میزان پرولین برگ در مراحل نمونه برداری می‌تواند باشد. افت میزان پرولین برگ در مراحل انتهایی رشد گیاه تابعی از پیری برگ و اضمحلال اندامک‌های سلولی و کاهش فعالیت‌های متابولیسمی در برگ می‌باشد که در خردل به دلیل زودرسی آن در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی سریع‌تر رخ داد (نتایج این مرحله نشده است). جونسکرا و همکاران (۱۶) کاهش پتانسیل آب برگ خردل هندی را در پایان فصل نسبت به کلزا سریع‌تر دانستند و در محیط‌های با فصل رشد نسبتاً کوتاه زودرسی را مکانیسم مناسبی برای سازگاری اعلام داشتند. نتایج به دست آمده مبنی بر کاهش یافتن میزان پرولین با پیشرفت سن و بالاتر بودن میزان پرولین در برگ گونه خردل توسط محققان دیگری چون شارما و کوهاد (۳۲) و ما و همکاران (۲۳) نیز گزارش شده است.

تحت تأثیر تنفس رطوبتی افزایش معنی‌دار در محتوای پرولین دیده شد (جدول ۳). این افزایش صرف‌نظر از شدت تنفس در همه مراحل نمونه‌برداری اتفاق افتاد. ولی با توجه به شدت، مدت تنفس و مرحله رشدی گیاه میزان افزایش پرولین متفاوت بود. با افزایش شدت تنفس در تیمار ۹۰ درصد تخلیه

جدول ۲. میانگین مربuat محتوای پرولین تحت تأثیر آبیاری، پتاسیم و گونه در مراحل رشد

منبع تغییرات	درجه آزادی	مرحله رویشی	% گل دهی	میانگین مربuat
بلوک	۲	۰/۰۷۴	۵/۵۱۹	۱۲/۸۴۲ خورجین دهی کامل
گونه	۱	۰/۳۵۸ ns	۱۷/۴۲۰*	۶۸/۵۷۸**
آبیاری	۲	۲۰/۵۲۶**	۵۶۵/۵۰۸**	۴۶۳/۰۵۵**
گونه × آبیاری	۲	۱/۹۳۶**	۲/۰۸۶ ns	۲۵/۵۲۵*
پتاسیم	۲	۵/۳۹۳**	۷۹/۲۷۶**	۲۴/۴۲۰*
گونه × پتاسیم	۲	۰/۸۵۶*	۱/۲۴۳ ns	۱/۲۰۸ ns
آبیاری × پتاسیم	۴	۱/۱۹۸**	۲۲/۹۷۹**	۱۵/۴۰۹*
گونه × آبیاری × پتاسیم	۴	۰/۱۶۹ ns	۷/۲۲۸ ns	۳/۳۵۲ ns
اشتباه	۳۴	۰/۱۷۴	۳/۴۵۲	۵/۰۷۰
ضریب تغییرات	۹/۱۱	۱۱/۵۶	۱۶/۴۶	

n.s : غیر معنی دار

\*: معنی دار در سطح ۵ درصد \*\*: معنی دار در سطح ۱ درصد

جدول ۳. مقایسه میانگین محتوای پرولین تحت تأثیر آبیاری، پتاسیم و گونه در مراحل رشد

پرولین (میکرو مول در گرم وزن تر)				
گونه	مرحله رویشی	% گل دهی	خورجین دهی کامل	
کلزا	۴/۶۵ <sup>a</sup>	۱۵/۵۱ <sup>b</sup>	۱۲/۵۵ <sup>b</sup>	
خردل	۴/۴۹ <sup>a</sup>	۱۶/۶۵ <sup>a</sup>	۱۴/۸۱ <sup>a</sup>	
آبیاری				
۵۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک	۳/۳۷ <sup>a</sup>	۹/۸۵ <sup>c</sup>	۸/۴۴ <sup>c</sup>	
۷۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک	۴/۹۲ <sup>b</sup>	۱۷/۶۶ <sup>b</sup>	۱۴/۵۷ <sup>b</sup>	
۹۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک	۵/۴۲ <sup>a</sup>	۲۰/۷۲ <sup>a</sup>	۱۸/۵۵ <sup>a</sup>	
کاربرد پتاسیم				
عدم کاربرد	۵/۱۰ <sup>a</sup>	۱۸/۲۳ <sup>a</sup>	۱۴/۸۲ <sup>a</sup>	
۱۵ کیلوگرم پتاسیم در هکتار	۴/۶۱ <sup>b</sup>	۱۵/۹۸ <sup>b</sup>	۱۳/۷۱ <sup>b</sup>	
۲۵ کیلوگرم پتاسیم در هکتار	۴/۰۱ <sup>c</sup>	۱۴/۰۳ <sup>c</sup>	۱۲/۵۰ <sup>c</sup>	

\*: حروف مشابه در هر ستون نشان دهنده عدم وجود اختلاف معنی دار می باشند.

جدول ۴. مقایسه میانگین محتوای پرولین تحت تأثیر برهmeknesh گونه‌آبیاری در مراحل رشد.

برهمکنesh گونه‌آبیاری	مرحله رویشی	% گل دهی	خورجین دهی کامل	پرولین (میکرو مول در گرم وزن تر)
S <sub>1</sub> I <sub>1</sub>	۲/۸۳ <sup>c</sup>	۸/۹۵ <sup>a</sup>	۸/۲۵ <sup>e</sup>	
S <sub>1</sub> I <sub>2</sub>	۴/۷۵ <sup>b</sup>	۱۷/۰۹ <sup>a</sup>	۱۱/۶۰ <sup>c</sup>	
S <sub>1</sub> I <sub>3</sub>	۵/۳۹ <sup>a</sup>	۲۰/۵۰ <sup>a</sup>	۱۷/۸۲ <sup>ab</sup>	
S <sub>2</sub> I <sub>1</sub>	۲/۹۲ <sup>d</sup>	۱۰/۷۶ <sup>a</sup>	۸/۶۱ <sup>d</sup>	
S <sub>2</sub> I <sub>2</sub>	۵/۰۹ <sup>ab</sup>	۱۸/۲۴ <sup>a</sup>	۱۶/۵۲ <sup>b</sup>	
S <sub>2</sub> I <sub>3</sub>	۵/۴۶ <sup>a</sup>	۸/۹۵ <sup>a</sup>	۸/۲۵ <sup>e</sup>	

\*: حروف مشابه در هر ستون نشان دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار است

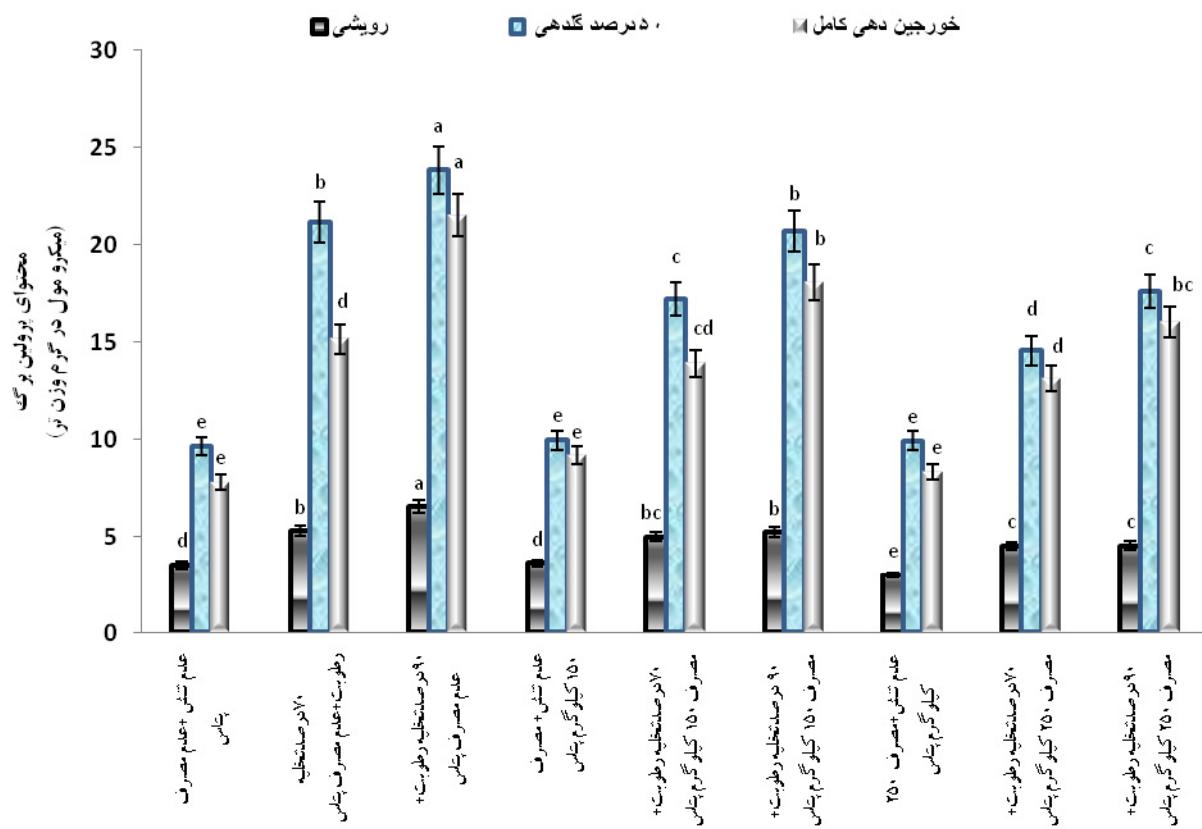
- S<sub>1</sub> و S<sub>2</sub> به ترتیب گونه کلزا و خردل - I<sub>1</sub>، I<sub>2</sub> و I<sub>3</sub> به ترتیب ۵۰، ۷۰ و ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک

مختلف آبیاری در همه سطوح کود یکسان نبوده است. از شکل ۱ استنباط می‌شود صرف نظر از مراحل رشدی با افزایش شدت تنش، تأثیر پتابسیم در کاهش سنتز و تجمع پرولین برگ نسبت به شرایط شاهد بالاتر بود. به طوری‌که در فاز زایشی (خورجین دهی) با مصرف ۲۵۰ کیلوگرم در هکتار پتابسیم میزان کاهش در تجمع پرولین در تیمار تنش شدید به بیش از دو برابر افزایش یافته و این می‌تواند نشان‌دهنده این موضوع باشد که پتابسیم در مقادیر کافی و بالا می‌تواند به عنوان یک اسمولیت معدنی در تنظیم اسمزی تحت شرایط دشوار، سهم بیشتری را نسبت به سایر اسمولیت‌های معدنی و آلی داشته باشد و از صرف انرژی برای تولید و سنتز اسمولیت‌های آلی چون پرولین در گیاه جلوگیری نماید (۱۵). افزایش نیاز به پتابسیم در گیاهان تحت تأثیر تنش خشکی وابسته به این حقیقت است که پتابسیم با حفظ تشییت CO<sub>2</sub> فتوستتری مانع از تشکیل فرم‌های فعلی اکسیژن می‌گردد (۹). در ۵۰ درصد گل دهی میزان کاهشی که در تجمع پرولین به واسطه کاربرد پتابسیم رخ داده نسبت به خورجین دهی بیشتر بود (شکل ۱)، که می‌تواند به تأثیر بیشتر پتابسیم در این مرحله از رشد مرتبط باشد.

### هیدرات‌های کربن محلول برگ

نتایج تجزیه واریانس مربوط به تغییرات هیدرات‌های کربن محلول در برگ در مراحل مختلف رشد دو گونه کلزا و خردل

تعلق داشت. در فاز رویشی میزان کاهش در تولید پرولین ناشی از مصرف پتابسیم (۱/۰۳ میکرو مول در گرم وزن تر) در مرحله گل دهی (۴/۱۹۴ میکرو مول در گرم وزن تر) و خورجین دهی (۲/۳۲۸ میکرو مول در گرم وزن تر) بود که نشان‌دهنده تأثیر بیشتر پتابسیم در مرحله گل دهی و شرایط دشوارتر ایجاد شده آخر فصل نسبت به اوایل فصل رشد است. مورگان (۲۷) و ما و همکاران (۲۳) گزارش نمودند که لاینهایی از کلزا و خردل که تنظیم اسمزی بالا نشان دادند، تجمع بالایی از پتابسیم را در بافت‌هایشان داشتند، به طوری‌که از مواد اسموتیکی مؤثر در تنظیم اسمزی، پتابسیم در آزمایش مورگان (۲۷) حدود ۷۸ درصد و در آزمایش ما و همکاران (۲۳) حدود ۲۳ درصد سهم مشارکت داشت. مانویل و همکاران (۲۵) و شارما و کوهاد (۳۲) نیز در گونه‌های جنس براسیکا در پاسخ به کاربرد پتابسیم کاهش در پرولین را گزارش کردند. همان‌طور که از جدول تجزیه واریانس استنباط می‌گردد، از لحاظ آماری تجمع پرولین تحت تأثیر اثر متقابل گونه و پتابسیم واقع نشد (جدول ۲). ولی اثر مثبت مقادیر بالاتر پتابسیم در کاهش پرولین برگ در هر دو گونه مشهود بود (میانگین‌ها ارائه نشده است). گزارش شده در گیاهان با فراهمی مناسب پتابسیم توزیع و حرکت مواد فتوستتری تسريع و تجمع پرولین در حداقل بود (۲۵). معنی‌دار شدن برهمکنesh تیمار آبیاری و کود پتابسیم نشان می‌دهد که روند تغییرات محتوی پرولین در تیمارهای



شکل ۱. تغییرات محتوای پرولین برگ تحت تأثیر برهمکش رژیم آبیاری و کود پتابیم در مراحل مختلف رشد

کربن محلول در برگ در جهت تنظیم اسمزی و مقابله با تنفس باشد. نتایج تحقیقات پیشین برخی از محققین وجود محدودیت در مقصد فیزیولوژیک خردل به عنوان یک محدودیت فیزیولوژیک جدی برای عملکرد دانه کمتر نسبت به سایر گونه‌های جنس براسیکا اعلام داشتند (۱۲، ۱۶ و ۳۸).

در هر دو گونه بالاترین میزان هیدرات‌های کربن محلول (۲۶/۹۶ و ۳۱/۴۱ میلی گرم گلوکز در گرم وزن تر) در مرحله خورجین دهی کامل و بالاترین میزان پرولین (۱۵/۵۱۱ و ۱۶/۶۵ میکرو مول در گرم وزن تر) در مرحله ۵۰ درصد گلدهی به دست آمد (جدول ۶)، که با نتایج شارما و کوهاد (۳۲) در کلزا و بابائیان و همکاران (۱) در آفتابگردان که بالاترین میزان پرولین را در مرحله ۵۰ درصد گلدهی گزارش کرده

در جدول ۵ ارائه شده است. توده بومی خردل نسبت به گونه کلزا تجمع هیدرات‌های کربن محلول زیادتری در مراحل مختلف نمونه‌برداری داشت (جدول ۶). به نظر می‌رسد اختلاف در سرعت رشد، وقوع مراحل فنولوژی به خصوص زمان شروع رشد زایشی (گرده‌افشانی، تشکیل خورجین و انتقال مواد اسیمیلاتی به مخازن اصلی) در این اختلاف مؤثر باشد. در کلزا به دلیل آغاز زودتر گلدهی و در نتیجه تشکیل زودتر بذر و غلاف نسبت به خردل مصرف هیدرات‌های کربن در مرحله زودتر آغاز شده، بنابراین میزان هیدرات‌های کربن در مرحله گلدهی آن کاهش بالاتری نشان داده و بالا بودن میزان تجمع هیدرات‌های کربن محلول در مرحله خورجین دهی گونه خردل نسبت به گونه کلزا می‌تواند ناشی از محدودیت انتقال هیدرات‌های کربن تجمع یافته به دانه و یا تجمع هیدرات‌های

جدول ۵. میانگین مربعات محتوای هیدرات‌های کربن محلول برگ تحت تأثیر آبیاری، پتابسیم و گونه در مراحل رشد.

منبع تغییرات	درجه آزادی	مرحله رویشی	میانگین مربعات	خورجین دهی کامل
بلوک	۲	۲/۸۸۴	۱۳/۴۶۰	۶/۸۵۵
گونه	۱	۵۴/۱۴۰**	۲۰/۰۸۶ ns	۲۶۸/۰۰۲**
آبیاری	۲	۴۰۶/۴۸۲**	۲۵۶/۳۵۸**	۳۲۳/۴۱۴**
گونه×آبیاری	۲	۱۲/۷۲۸**	۲۰/۰۵۶۱**	۸۵/۴۳۲**
پتابسیم	۲	۱۱۰/۴۸۵**	۷۸/۶۳۱**	۳۷/۵۲۰**
گونه×پتابسیم	۲	۰/۱۷۰ ns	۰/۱۵۰ ns	۱/۰۳۷ ns
آبیاری×پتابسیم	۴	۱/۴۱۲ ns	۰/۴۷۲*	۰/۲۲۷ ns
گونه×آبیاری×پتابسیم	۴	۱/۳۱۷ ns	۱/۴۴۱ ns	۰/۴۷۸ ns
اشتباه	۳۴	۱/۰۷۸	۲/۱۵۲	۲/۶۹۰
ضریب تغییرات		۷/۷۱	۷/۳۱	۵/۶۲

n.s غیر معنی دار

\*: معنی دار در سطح ۵ درصد \*\*: معنی دار در سطح ۱ درصد

جدول ۶. مقایسه میانگین محتوای هیدرات‌های کربن محلول برگ تحت تأثیر آبیاری، پتابسیم و گونه‌ها در مراحل رشد

گونه‌ها	مرحله رویشی	% گل دهی	خورجین دهی کامل	کربوهیدرات (میلی گرم در گرم وزن تر)
کلزا	۱۲/۴۶ <sup>b</sup>	۱۹/۸۷ <sup>a</sup>	۲۶/۹۶ <sup>b</sup>	آبیاری
خردل	۱۴/۴۷ <sup>a</sup>	۲۰/۲۶ <sup>a</sup>	۳۱/۴۲ <sup>a</sup>	
۵۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک	۸/۱۷ <sup>c</sup>	۱۶/۳۲ <sup>c</sup>	۲۴/۹۶ <sup>c</sup>	
۷۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک	۱۴/۸۳ <sup>b</sup>	۲۰/۱۲ <sup>b</sup>	۲۹/۱۷ <sup>b</sup>	
۹۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک	۱۷/۳۸ <sup>a</sup>	۲۳/۸۷ <sup>a</sup>	۳۳/۴۴ <sup>a</sup>	پتابسیم
عدم کاربرد	۱۱/۱۷ <sup>c</sup>	۱۷/۷۹ <sup>c</sup>	۲۷/۶۱ <sup>c</sup>	
۱۵۰ کیلو گرم پتابسیم در هکتار	۱۳/۱۲ <sup>b</sup>	۲۰/۴۸ <sup>b</sup>	۲۹/۵۳ <sup>b</sup>	
۲۵۰ کیلو گرم پتابسیم در هکتار	۱۶/۰۹ <sup>a</sup>	۲۱/۹۱ <sup>a</sup>	۳۰/۴۴ <sup>a</sup>	

\*: حروف مشابه در هر ستون نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی دار می‌باشند.

متفاوت باشد. ایجاد تنظیم اسمزی در برخی ژنتیک‌های جنس براسیکا می‌تواند با مرحله نموی گیاه ارتباط داشته باشد (۲۳)، که صحت این موضوع در گزارش ما و همکاران (۲۴) تأیید

بودند، مطابقت داشت. این نتایج می‌تواند بیانگر این واقعیت باشد که در گونه‌های جنس براسیکا نوع ماده اسمولیتی و مرحله رشدی که در آن تنظیم اسمزی رخ می‌دهد، ممکن است،

ارقام متحمل داشتند<sup>(۳)</sup>، ولی نیدو و همکاران<sup>(۲۸)</sup> اعلام داشتند که ظرفیت پایین در تجمع محافظت کننده‌های اسمزی مانند قندهای یکی از دلایل ضعف در شرایط تنفس عنوان شده است. تغییرات غلظت هیدرات‌های کربن در القای سازوکارهای تحمل در برابر تنفس‌های آبی بسیار مهم است، زیرا این ترکیبات به طور مستقیم با واکنش‌های فیزیولوژیکی مانند فتوستتر، انتقال مواد فتوستتری و تنفس در ارتباط هستند<sup>(۳)</sup>. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که مصرف پتاسیم بر تجمع هیدرات‌های کربن محلول در گونه‌های جنس براسیکا در مراحل مختلف رشد دارای اختلاف معنی دار بود. از جدول ۶ استنباط می‌گردد، در کاربرد سطح بالای پتاسیم (۲۵۰ کیلوگرم در هکتار) میزان افزایش تجمع هیدرات‌های کربن محلول در برگ در مرحله رویشی، گل دهی و خورجین دهی نسبت به شاهد به ترتیب ۴/۹۲، ۴/۱۲ و ۲/۸۳ میلی‌گرم گلوكز در گرم وزن تر بیشتر بود که نشان‌دهنده میزان تأثیرگذاری فراهمی این عنصر در مراحل مختلف رشد است. کمبود پتاسیم، ظهور بسیاری از آنزیمهای مهم و مؤثر در سنتز پیرووات (فسفوانول پیروات کربوکسیلاز، فسفوانول پیرووات کربوکسی کیناز، آنزیم مالیک) و متابولیسم قند (گلوكز، ۶ فسفات دی‌هیدروژناز، سنتز نشاسته) را تحت تأثیر قرار می‌دهد<sup>(۳۳)</sup>. کاهش قندها در گیاهان دارای کمبود پتاسیم گزارش شده است<sup>(۳۰)</sup>.

معنی دار شدن برهمکنش آبیاری و پتاسیم بر هیدرات‌های کربن محلول در برگ در مرحله ۵۰ درصد گل دهی نشان می‌دهد که روند تغییرات هیدرات‌های کربن محلول در تیمارهای مختلف آبیاری در همه سطوح کود یکسان نبوده است (۲). از شکل ۲ استنباط می‌گردد، که در شرایط تنفس و عدم تنفس رطوبتی با افزایش مصرف پتاسیم میزان هیدرات‌های کربن محلول تولید شده در برگ افزایش بالاتری نسبت به تیمارهای عدم مصرف پتاسیم نشان داده که می‌تواند به خاطر نقش پتاسیم در بهبودی فتوستتر از طریق بهبود فشار تورگر و هدایت روزنامه‌ای باشد (۳۱ و ۳۲). شوبرا و همکاران<sup>(۳۴)</sup> افزایش

گردیده است. مقایسه میانگین هیدرات‌های کربن محلول در سطوح مختلف آبیاری نشان داد که تنفس خشکی در رژیم‌های آبیاری پس از ۷۰ و ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی تأثیر معنی دار بر تولید و تجمع هیدرات‌های کربن محلول در برگ داشت. به طوری که با تشدید تنفس رطوبتی میزان هیدرات‌های کربن محلول برگ نسبت به شاهد به طور قابل ملاحظه‌ای افزایش یافت (جدول ۶). به نظر می‌رسد تحت تنفس خشکی افزایش فعالیت آنزیم آمیلاز موجب تجزیه نشاسته و تبدیل آن به واحدهای کوچک‌تر می‌گردد و این عمل برای تحمل تنفس از طریق تنظیم اسمزی صورت می‌گیرد. افزایش قندهای محلول در واکنش به تنفس خشکی، به انتقال آهسته‌تر آن از برگ به ساقه و مصرف کندر آن به سبب کاهش در رشد و سایر تغییرات مانند هیدرولیز نشاسته نسبت داده شده است (۱۷) و کمتر بودن میزان هیدرات‌های کربن محلول در برگ در شرایط عدم تنفس تا حد زیادی به تداوم داشتن مصرف هیدرات‌های کربن تولیدی در نقاط رشدی گیاه ربط دارد (۳۲ و ۳۸). نتایج به دست آمده از این آزمایش نتایج تحقیقات پیشین روى محصولات مختلف را مبنی بر افزایش هیدرات‌های کربن محلول در برگ تحت تنفس رطوبتی تأیید نمود (۲۶، ۲۴، ۳۲ و ۳۴).

محتوای هیدرات‌های کربن محلول برگ در مراحل مختلف رشد تحت تأثیر برهمکنش گونه و سطوح آبیاری تفاوت معنی دار نشان داد (جدول ۷). در همه مراحل نمونه‌برداری به ویژه فاز زایشی، میزان تجمع هیدرات‌های کربن محلول در برگ تحت تنفس خشکی در تیمارهای ۷۰ و ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی، در هر دو گونه کلزا و خردل افزایش یافت (جدول ۷). ولی سیر افزایشی در گونه خردل نسبت به کلزا بالاتر بود. شارما و کوهاد<sup>(۳۲)</sup> گزارش کردند که تحت تنفس رطوبتی در مراحل گل دهی و خورجین دهی، تجمع هیدرات‌های کربن محلول در گونه خردل نسبت به کلزا بیشتر بود، که با نتایج حاصل از این آزمایش مطابقت داشت. در برخی گزارش‌ها اشاره شده که ارقام حساس تجمع بیشتری از قندهای محلول در برگ نسبت به

جدول ۷. مقایسات میانگین هیدرات‌های کربن محلول در برگ تحت تأثیر برهمکنش گونه‌آبیاری در مراحل رشد

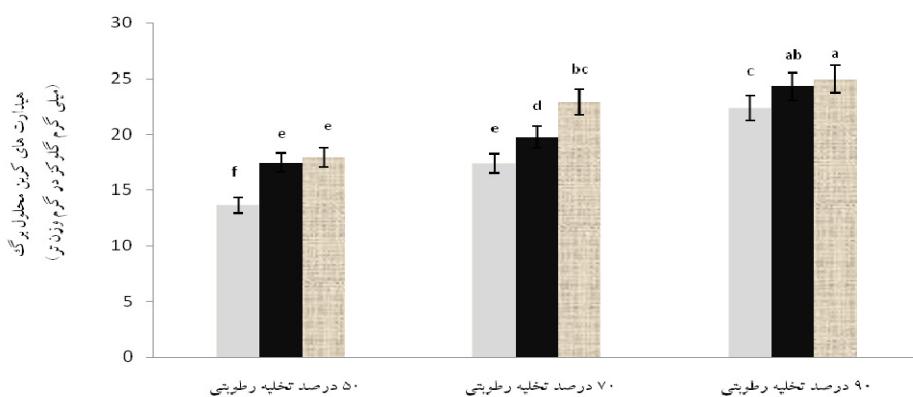
برهمکنش گونه‌آبیاری	مرحله رویشی	% گل دهی	میلی‌گرم در گرم وزن تر	کربو‌هیدرات	خورجین دهی کامل
S <sub>1</sub> I <sub>1</sub>	۸/۱۱ <sup>d</sup>	۱۷/۲۶ <sup>d</sup>	۲۴/۸۴ <sup>e</sup>		
S <sub>1</sub> I <sub>2</sub>	۱۳/۶۰ <sup>c</sup>	۱۹/۶۴ <sup>c</sup>	۲۷/۰۸ <sup>a</sup>		
S <sub>1</sub> I <sub>3</sub>	۱۵/۶۸ <sup>b</sup>	۲۲/۶۹ <sup>b</sup>	۲۸/۹۷ <sup>c</sup>		
S <sub>2</sub> I <sub>1</sub>	۸/۲۴ <sup>d</sup>	۱۵/۳۷ <sup>e</sup>	۲۵/۰۹ <sup>e</sup>		
S <sub>2</sub> I <sub>2</sub>	۱۶/۰۷ <sup>b</sup>	۲۰/۳۶ <sup>c</sup>	۳۱/۲۵ <sup>b</sup>		
S <sub>2</sub> I <sub>3</sub>	۱۹/۰۸ <sup>a</sup>	۲۵/۰۴ <sup>a</sup>	۳۷/۹۲ <sup>a</sup>		

\*: حروف مشابه در هر ستون نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار هستند.

- S<sub>1</sub> و S<sub>2</sub> به ترتیب گونه کلزا و گونه خردل.

: I<sub>1</sub>، I<sub>2</sub> و I<sub>3</sub> به ترتیب ۵۰، ۷۰ و ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک.

■ کاربرد ۲۵۰ کیلو گرم پتاسیم در هکتار ■ عدم کاربرد



شکل ۲. محتوای هیدرات‌های کربن محلول برگ تحت برهمکنش آبیاری و کود پتاسیم در مرحله ۵۰ درصد گل دهی

کلروفیل کل برگ در مرحله ۵۰ درصد گل دهی در هر دو گونه از بیشترین میزان برخوردار بود (جدول ۹). بعد از ۵۰ درصد گل دهی با گذشت زمان محتوای کلروفیل کل و کلروفیل a، b هم در شرایط شاهد و هم تنفس خشکی در هر دو گونه کاهش یافت (جدول ۹). کاهش در محتوای کلروفیل در اواخر چرخه زندگی می‌تواند به واسطه تسریع در پیری برگ ناشی از اختلال هورمونی و انتقال مجدد مواد به ویژه ازت به دانه باشد که مشترک در هر نوع تنشی است (۳۳). از جدول ۹ متوجه می‌شویم که بیشترین میزان کلروفیل a در مرحله گل دهی

قندهای محلول را در شرایط کاربرد و عدم کاربرد فسفر نیز گزارش کردند. چن و همکاران (۱۱) نتیجه‌گیری کردند که کاربرد پتاسیم غلظت مواد اسموتیکی را در بافت گیاه در شرایط تنفس رطوبتی افزایش می‌دهد.

کلروفیل a، b و کلروفیل کل در برگ نتایج تجزیه واریانس مربوط به کلروفیل a، b و کلروفیل کل تحت تأثیر سطوح آبیاری، پتاسیم و گونه در مراحل مختلف رشد در جدول ۸ ارائه شده است. مقادیر رنگیزه‌های a، b و

جدول ۸. تجزیه واریانس کلروفیل a، b و کل تحت تأثیر سطوح آبیاری، پتاسیم و گونه‌های کلزا و خردل

میانگین مربعات										منبع تغییرات
خورجین دهی کامل			% گل دهی				مرحله رویشی			
a	b	کل	a	b	کل	a	b	کل		
۰/۰۰۸	۰/۰۰۲	۰/۰۱۸	۰/۰۰۹	۰/۰۱۳	۰/۰۳۹	۰/۰۵۱	۰/۰۵۹	۰/۲۲۰	تکرار	
۰/۰۴۳**	۰/۰۱۲ ns	۰/۰۱۶ ns	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۰۶ ns	۰/۰۰۱ ns	۰/۰۰۸ ns	۰/۰۶۹ ns	۰/۰۲۷ ns	گونه	
۰/۸۹۷**	۰/۱۹۶**	۳/۱۲۰**	۰/۱۱۸**	۰/۷۴۶**	۱/۴۴۴**	۰/۹۶۵ ns	۰/۲۱۹**	۲/۰۹۹**	آبیاری	
۰/۰۱۲*	۰/۰۱۳ ns	۰/۱۴۵**	۰/۰۰۷ ns	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۲۰ ns	۰/۰۲۳ ns	۰/۰۱۷ ns	۰/۰۵۴ ns	گونه × آبیاری	
۰/۰۶۴**	۰/۱۶۳**	۰/۰۴۸**	۰/۰۱۶*	۰/۰۸۳**	۰/۱۷۳**	۰/۱۹۰**	۰/۲۰۳**	۰/۷۸۳**	پتاسیم	
۰/۰۰۷ ns	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۰۲ ns	۰/۰۰۴ ns	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۱۰ ns	۰/۰۶۹ ns	۰/۰۲۵ ns	گونه پتاسیم	
۰/۰۲۰**	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۲۰ ns	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۰۴ ns	۰/۰۰۱ ns	۰/۰۱۹ ns	۰/۰۱۶ ns	۰/۰۳۸ ns	آبیاری × پتاسیم	
۰/۰۰۲ ns	۰/۰۰۶ ns	۰/۰۱۶ ns	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۰۹ ns	۰/۰۱۲ ns	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۰۱ ns	۰/۰۰۸ ns	گونه × آبیاری × پتاسیم	
۰/۰۰۴	۰/۰۱۲	۰/۰۱۴	۰/۰۰۳	۰/۰۱۴	۰/۰۱۵	۰/۰۱۰	۰/۰۱۵	۰/۰۳۶	اشتباه	
۹/۰۸	۲۳/۲۱	۱۰/۲۷	۶/۲۱	۱۸/۹۶	۸/۰۶	۱۳/۹۵	۲۲/۶۰	۱۵/۰۸	ضریب تغییرات %	

n.s : غیر معنی دار

\*: معنی دار در سطح ۵ درصد

\*\*: معنی دار در سطح ۱ درصد

جدول ۹. مقایسه میانگین کلروفیل a، b و کل تحت تأثیر سطوح آبیاری، پتاسیم و گونه‌ها در مراحل رشد

کلروفیل (میلی گرم در گرم وزن تر)										تیمارها
خورجین دهی کامل			% گل دهی				مرحله رویشی			
a	b	کل	a	b	کل	a	b	کل		
۰/۶۲۹ <sup>b</sup>	۰/۴۴۷ <sup>a</sup>	۱/۱۵۵ <sup>a</sup>	۰/۹۰۹ <sup>a</sup>	۰/۶۰۹ <sup>a</sup>	۱/۵۱۸ <sup>a</sup>	۰/۶۹۴ <sup>a</sup>	۰/۵۸۲ <sup>a</sup>	۱/۲۷۶ <sup>a</sup>	کلزا	
۰/۶۸۵ <sup>a</sup>	۰/۴۷۷ <sup>a</sup>	۱/۱۸۹ <sup>a</sup>	۰/۸۹۴ <sup>a</sup>	۰/۶۳۰ <sup>a</sup>	۱/۵۲۵ <sup>a</sup>	۰/۷۱۹ <sup>a</sup>	۰/۵۱۱ <sup>b</sup>	۱/۲۳۱ <sup>a</sup>	خردل	
رژیم آبیاری										
۰/۹۱۳ <sup>a</sup>	۰/۵۷۷ <sup>a</sup>	۱/۶۴۸ <sup>a</sup>	۰/۹۹۴ <sup>a</sup>	۰/۸۵۴ <sup>a</sup>	۱/۸۴۹ <sup>a</sup>	۰/۹۷۴ <sup>a</sup>	۰/۶۷۳ <sup>a</sup>	۱/۶۴۸ <sup>a</sup>	۵۰ درصد تخلیه رطوبتی	
۰/۵۰۲ <sup>c</sup>	۰/۳۷۷ <sup>b</sup>	۰/۸۷۴ <sup>c</sup>	۰/۸۶۵ <sup>b</sup>	۰/۴۸۸ <sup>c</sup>	۱/۳۵۳ <sup>b</sup>	۰/۵۸۱ <sup>b</sup>	۰/۴۸۶ <sup>b</sup>	۱/۰۶۸ <sup>b</sup>	۷۶ درصد تخلیه رطوبتی	
۰/۵۵۷ <sup>b</sup>	۰/۴۳۸ <sup>b</sup>	۰/۹۹۵ <sup>b</sup>	۰/۸۴۵ <sup>b</sup>	۰/۵۱۷ <sup>b</sup>	۱/۳۶۷ <sup>b</sup>	۰/۵۶۵ <sup>c</sup>	۰/۴۷۹ <sup>b</sup>	۱/۰۴۶ <sup>b</sup>	۹۰ درصد تخلیه رطوبتی	
پتاسیم مصرفی (کیلوگرم در هکتار)										
۰/۵۹۹ <sup>c</sup>	۰/۳۶۶ <sup>c</sup>	۰/۹۸۳ <sup>c</sup>	۰/۸۷۴ <sup>b</sup>	۰/۵۶۰ <sup>b</sup>	۱/۴۳۴ <sup>b</sup>	۰/۶۰۰ <sup>c</sup>	۰/۴۳۱ <sup>a</sup>	۱/۰۳۲ <sup>c</sup>	عدم کاربرد	
۰/۶۵۴ <sup>b</sup>	۰/۴۶۴ <sup>b</sup>	۱/۲۱۰ <sup>b</sup>	۰/۸۹۷ <sup>ab</sup>	۰/۶۰۶ <sup>b</sup>	۱/۵۰۳ <sup>b</sup>	۰/۷۱۴ <sup>b</sup>	۰/۵۶۸ <sup>a</sup>	۱/۲۸۴ <sup>b</sup>	۱۵۰ کیلوگرم پناس	
۰/۷۱۸ <sup>a</sup>	۰/۵۵۶ <sup>a</sup>	۱/۳۲۵ <sup>a</sup>	۰/۹۳۴ <sup>a</sup>	۰/۶۹۳ <sup>a</sup>	۱/۶۲۸ <sup>a</sup>	۰/۸۰۵ <sup>a</sup>	۰/۶۴۰ <sup>a</sup>	۱/۴۴۶ <sup>a</sup>	۲۵۰ کیلوگرم پتاس	

\*: حروف مشابه در هر ستون نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی دار هستند.

هکتار مشاهده شد (جدول ۹). نتایج تحقیقات شوبهار و همکاران (۳۴) نشان داد که محتوی کلروفیل a و b به طور معنی داری تحت تنفس رطوبتی در همه مراحل رشدی هم در گیاهان تیمار شده با فسفر و هم تیمار نشده با فسفر کاهش یافتند. ولی کاهش در محتوی کلروفیل a و b تحت تنفس رطوبتی در گیاهانی که فسفر دریافت کرده بودند، کمتر بود.

کومار و کومار (۲۱) گزارش کردند که با افزایش مصرف سولفات پتاسیم افزایش در محتوی نسبی کلروفیل دیده شد. این محقق اعلام داشت بالا رفتن فعالیت‌های فتوستزی ناشی از افزایش محتوی نسبی کلروفیل در برگ‌ها به واسطه نقش پتاسیم در سنتز پیش ماده رنگدانه‌های کلروفیل می‌تواند باشد و افزایش محتوی نسبی کلروفیل در برگ‌ها انتقال انرژی تابشی را به داخل انرژی شیمیایی اویله در شکل ATP و NADPH در کلروپلاست‌ها بهبود می‌بخشد.

### هم‌بستگی پرولین، هیدرات‌های کربن محلول و کلروفیل برگ با عملکرد دانه

نتایج به دست آمده از جدول ضرایب هم‌بستگی میان عملکرده دانه با محتوای پرولین، هیدرات‌های کربن محلول و کلروفیل برگ در مراحل مختلف رشد نشان داد که عملکرد دانه هم‌بستگی منفی و معنی داری با میزان پرولین برگ داشت (جدول ۱۰). با افزایش مقدار پرولین برگ عملکرد دانه کاهش یافته است. عملکرد دانه با هیدرات‌های کربن محلول در برگ هم هم‌بستگی منفی ولی غیر معنی داری را نشان داد. وجود چنین هم‌بستگی منفی میان این دو اسمولیت آلی که نقش مهمی را در فرایند تنظیم اسمزی در این مطالعه داشتند، نشان‌دهنده آن است که تولید و سنتز این ترکیبات به خصوص پرولین که در شرایط تنفس نمود بیشتری دارد، برای گیاه هزینه بر بوده و بخشی از ماده خشک تولیدی به جای صرف در رشد متصدی‌های فیزیولوژیک اصلی گیاه، در مسیر ساخت این اسمولیت‌ها قرار می‌گیرد.

چنین هم‌بستگی منفی توسط شارما و کوهاد (۳۲) در کلزا و

به گونه کلزا و بیشترین میزان کلروفیل a و b در خورجین دهی به گونه خردل تعلق داشت که اختلاف ژنتیکی گونه‌ها و تفاوت ساختاری برگ‌ها می‌تواند در این تغییرات مؤثر باشد. نتایج مقایسه میانگین نشان داد (جدول ۹) که با کاهش میزان رطوبت خاک میزان کلروفیل a و کلروفیل کل کاهش یافتند. کاهش در رنگدانه‌های فتوستزی تحت تأثیر تنفس خشکی به کاهش سنتز کمپلکس اصلی رنگدانه کلروفیل (۶)، تخریب نوری کمپلکس پروتئینی رنگدانه‌ها و صدمه اکسیداتیو لیپیدهای کلروپلاست، رنگدانه‌ها و پروتئین‌ها نسبت داده شده است (۳۵). در مطالعه انجام شده توسط کاندو و پاول (۲۲) مشخص شد، میزان کلروفیل a، b تحت تنفس رطوبتی در مرحله گل دهی کاهش می‌یابد، در حالی که در مرحله پر شدن خورجین این طور نبود. گزارش‌های بسیاری در محصولات مختلف زراعی و باعی کاهش رنگیزه‌های کلروفیلی a، b و کل را تحت شرایط تنفس آبی اعلام داشتند که با نتایج به دست آمده از این آزمایش مطابقت دارند (۳، ۱۹ و ۳۴).

اثر برهمکنش گونه و آبیاری بر رنگیزه‌ها در دو گونه کلزا و خردل تفاوت معنی دار داشت (جدول ۸). به طوری که در مرحله خورجین دهی بیشترین میزان کلروفیل a و کلروفیل کل به تیمار عدم تنفس و گونه کلزا تعلق داشت، ولی با تشدید تنفس تحت شرایط ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی در این مرحله از رشد کلروفیل a در گونه خردل بالاتر بود (اطلاعات ارائه نشده)، که به نظر می‌رسد دو گونه از جهت مکانیسم محافظتی از دستگاه فتوستزی متفاوت باشند. کاسر و همکاران (۱۹) در گزارش خود اعلام داشتند که در دو رقم کلزای مورد مطالعه میزان محتوا کاروتونوئیدها به واسطه تنفس خشکی افزایش یافت ولی تحت شرایط تنفس شدید رطوبتی رقم متتحمل به خشکی از محتوا کلروفیل a بالاتری در برگ برخوردار بود و این برتری را به بالاتر بودن ظرفیت آنتی اکسیدانی این رقم در محافظت از دستگاه فتوستزی نسبت دادند. با افزایش مصرف پتاسیم، میزان کلروفیل a و کلروفیل کل افزایش یافت. بیشترین افزایش در مرحله گل دهی و در تیمار ۲۵۰ کیلوگرم مصرف پتاسیم در

**جدول ۱۰. ضرایب همبستگی میان عملکرد دانه، پرولین، هیدرات‌های کربن محلول برگ، کلروفیل a و b برگ  
دو گونه کلزا و خردل هندی در تیمارهای تنش خشکی و پتاسیم**

عملکرد دانه	پرولین برگ (کل دهی)	پرولین برگ (خورجین دهی)	کربوھیدرات برگ (کل دهی)	کربوھیدرات برگ (خورجین دهی)	کلروفیل a (کل دهی)	کلروفیل a (خورجین دهی)	کلروفیل b (کل دهی)	کلروفیل b (خورجین دهی)
۱								
	پرولین برگ (کل دهی)							
		پرولین برگ (خورجین دهی)						
			کربوھیدرات					
			برگ (کل دهی)					
				کربوھیدرات برگ				
				(خورجین دهی)				
					کلروفیل a			
					(کل دهی)			
						کلروفیل a		
						(خورجین دهی)		
							کلروفیل b	
							(کل دهی)	
								کلروفیل b
								(خورجین دهی)

ns غیر معنی دار

\* معنی دار در سطح ۵ درصد

۱

معنی داری وجود دارد و با افزایش میزان آنها در برگ عملکرد دانه افزایش یافت (جدول ۱۰).

### نتیجه‌گیری

نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد، که تنش خشکی سبب افزایش محتوای پرولین و هیدرات‌های کربن محلول در برگ هر دو گونه کلزا و خردل شد. در تیمار شاهد در همه مراحل نمونه برداری میزان پرولین پایین بود که پس از انجام آبیاری میزان پرولین به مقدار زیادی کاهش نشان می‌دهد و احتمالاً چنین کاهشی ناشی از ناپایداری پرولین تحت شرایط فراهمی رطوبت باشد. تنش کم آبی موجب کاهش مقدار کلروفیل برگ شد که می‌تواند به دلیل کاهش فاکتورهای لازم جهت سنتز کلروفیل و یا تخریب ساختمان آن باشد. توده بومی خردل توانایی بالاتری در تجمع مواد اسمولتی مانند پرولین و

بابائیان و همکاران (۱) در آفتابگردان گزارش شده است. میان پرولین و هیدرات‌های کربن محلول برگ همبستگی مثبت و معنی داری مشاهده شد. بنابرین افزایش هیدرات‌های کربن محلول برگ منجر به افزایش در مقدار پرولین برگ شده است. این روابط نشان دهنده این است که افزایش یکی از محافظت‌کننده‌های اسمزی (قندهای محلول در برگ) می‌تواند باعث باعث افزایش دیگری یعنی پرولین در برگ شود. به نظر می‌رسد که تحت تأثیر شرایط تنش خشکی و پتاسیم سنتز این ترکیبات با همدیگر رقابتی نداشته، بلکه با افزایش یافتن تجمع قندهای محلول در برگ تحت تنش خشکی امکان سنتز پرولین که منشاء تولید آن از قندهایست، بیشتر فراهم می‌شود. و بالطبع با افزایش قندهای محلول در برگ تولید پرولین نیز افزایش می‌یابد. نتایج ضرایب همبستگی نشان داد که بین عملکرد دانه و میزان کلروفیل a و b و کلروفیل کل همبستگی مثبت و

برگ شد. این موضوع نشان می‌دهد که پتاسیم در مقادیر نسبتاً زیاد می‌تواند به عنوان یک اسمولیت معدنی در تنظیم اسمزی تحت شرایط دشوار سهم بیشتری را نسبت به اسمولیت‌های آلی داشته باشد. با عنایت به نتایج و ضرایب همبستگی می‌توان این طور نتیجه گیری کرد که مکانیسم تنظیم اسمزی از طریق اسمولیت‌های آلی و معدنی (پرولین، قندهای محلول و پتاسیم در برگ) بتواند معیارهای مناسبی را برای تصمیم‌گیری در خصوص تحمل یا عدم تحمل ژنتیک‌ها به شرایط تنفس در گونه‌های جنس براسیکا ارائه دهد.

هیدرات‌های کربن نسبت به هیبرید هایولا ۴۰۱ کلزا نشان داد. به نظر می‌رسد که ثبات عملکرد دانه تحت شرایط تنفس خشکی برای گونه خردل نسبت به گونه کلزا می‌تواند با تجمع مواد اسمولیتی بالاتر این گونه ارتباط داشته باشد. بالا بودن کلروفیل a تحت تنفس خشکی در گونه خردل نیز می‌تواند نشان‌دهنده این باشد که این گونه از ظرفیت آنتی اکسیدانی بالاتری جهت محافظت از دستگاه فتوستتری خود برخوردار باشد. مصرف پتاسیم در شرایط تنفس رطوبتی منجر به کاهش در تولید پرولین و افزایش غلظت هیدرات‌های کربن محلول در

### منابع مورد استفاده

1. بابائیان، م.، م. حیدری و ا. قنبری. ۱۳۸۷. اثر محلول‌پاشی عناصر ریزمغذی بر تنظیم کننده‌های اسمزی، عملکرد و اجزای عملکرد دانه آفتابگردان رقم آلسستر در سه مرحله تنفس خشکی. مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی اصفهان ۱۲(۴۶): ۱۱۹-۱۲۸.
2. سیننکی، ج. ۱۳۸۶. بررسی جنبه‌های اکوفیزیولوژیک تحمل به تنفس‌های خشکی و سرما در ارقام پیشرفته کلزای پاییزه. پایان نامه دکتری. دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران.
3. حسیبی، پ.، ف. مرادی و م. نبی پور. ۱۳۸۷. اثر دمای پایین بر سازوکار آنتی اکسیدان‌های ژنتیک‌های حساس و متتحمل برنج در مرحله گیاهچه‌ای. مجله علوم زراعی ایران ۱۰(۳): ۲۶۲-۲۶۵.
4. شیرانی راد، ا. ح. ۱۳۸۱. راهنمای کلزا (کاشت، داشت و برداشت). معاونت آموزش تجهیز نیروی انسانی، نشر آموزش کشاورزی، تهران.
5. Allakhverdiev, S. I., A. Sakamoto, Y. Nishiyama and N. Murata. 2000. Inactivation of photosystems I and II in response to osmotic stress in *Synechococcus*. Contribution of water channels. Plant Physiol. 122:1201-1208.
6. Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidase in Beta Vulgaris. Plant Physiol. 24(1):1-15
7. Bates, L. S., R. P. Waldren and I. D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil 39: 205- 207.
8. Bohnert, H. J. and R. G. Jensen. 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. Trends Biol. Technol. 14: 89-97.
9. Cakmak, I. 2005. K. alleviates detrimental effects of abiotic stresses in plants. J. Plant Nutr. 68: 521-530.
10. Cattivelli, L., F. Rizza, F. W. Badeck, E. Mazzucotelli, A. M. Mastrangelo, E. Francia, C. Mare, A. Tondelliand and M. Stanca. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. Field Crops Res. 105: 1-14.
11. Chen, JX., JX. Xuan, CL. Du and JC. Xie. 1996. Effect of potassium and moisture on rape growth and nutrient uptake. Pedosphere. 6(1): 81-88.
12. Chnabra, M. L., B. K. Sinha, D. Singh, K. Dhawan and R. Sharma. 2007. Physiological constraints to productivity in Indian mustard (*B. juncea* L. Czern & Coss.). Proc. 12th Inter. Rapeseed Congr. Wuhan, China.
13. Doberman, A. 2004. Crop potassium nutrition implications for fertilizer recommendations. Department of Agronomy and Horticulture, University of Nebraska, Lincoln, NE. pp:1-12.
14. Dubois, M., K. A. Gilles, J. K. Hamilton, P. A. Rebers and F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal. Chem. 29:350-356
15. Good, A. and S. Zaplachinski. 1994. The effects of drought on free amino acid accumulation and protein synthesis in *Brassica napus*. Physiol. Planta 9-14.
16. Gunasekera, C. P., L. D. Martin, K. H. M. Siddique and G. H. Walton. 2006. Genotype by environment interactions

- of Indian mustard and canola a in Mediterranean-type environments: 1-Crop growth and seed yield. Eur. J. Agron. 25: 1-12.
17. Ingram, J. and D. Bartels. 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 47: 377–403.
18. Kanai, S., K. Ohkura, J. Adu-Gyamfi, P. Mohapatra, H. Saneoka and K. Fujita. 2007. Depression of sink activity precedes the inhibition of biomass production in tomato plants subjected to potassium deficiency stress. J. Exp. Bot. 58: 2917–2928.
19. Kauser, R., H. U. R. Athar and M. Ashraf. 2006. Chlorophyll fluorescence: A Potential indicator for rapid assessment of water stress tolerance in Canola. Pak. J. Bot. 38: 1501-1509.
20. Kishor, P. B. K., S. Sangama, R. N. Amrutha, P. S. Laxmi, K. R. Naidu and K. S. Rao. 2005. Regulation of proline biosynthesis degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. Crop Sci. 88: 424-438.
21. Kumar, A. R. and M. Kumar. 2008. Studies on the efficacy of sulphate of potash on physiological, yield and quality parameters of Banana cv. Robusta (Cavendish- AAA). Eur. Asia J. Biol. Sci. 2:102-109.
22. Kundu, P. B. and N. K. Paul. 1996. Comparative study of water relation in three cultivars of rapeseed (*Brassica campestris* L.) under non- irrigation and irrigated conditions. Bangla. J. Bot. 25:147-153.
23. Ma, Q. F., D. W. Turner, D. Levy and W. A. Cowling. 2004. Solute accumulation and osmotic adjustment in leaves of Brassica oilseeds in response to soil water deficit. Aust. J. Agric. Res. 55: 939-945.
24. Ma, Q. SH., R. Niknam and D. W. Turner. 2006. Response of osmotic adjustment and seed yield of *Brassica napus* and *Brassica jounce* to soil water deficit at different growth stages. Aust. J. Agric. Res. 57: 221-226.
25. Manivel, L., R. R. Kumar, S. Marimuthu and V. Venkatesalu. 1995. Foliar application of potassium for increasing drought tolerance in tea. J. Pot. Res. 11:81-87.
26. Mostajerani, A. and V. Rahimi-Eichi. 2008. Drought stress effects on root anatomical characteristics of rice cultivars (*Oryza sativa* L.). Pak. J. Biol. Sci. 11: 2173-2183.
27. Morgan, J. M. 1992. Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. Aust. J. Plant Physiol. 19(1): 67-76.
28. Naidu, B., G. Thusitha and S. Fukai. 2005. Increasing cold Tolerance in Rice by selecting for high polyamine and gibberellic acid content. Aust. J. Plant Physiol. 25: 793-800.
29. 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. Planata. 41: 149-153.
30. Pettigrew, W. T. 1999. Potassium deficiency increases specific leaf weights and leaf glucose levels in field-grown cotton. Agron. J. 91: 962–968.
31. Reddy, A. R., K. V., Chaitanya and M. Vivekanandanb. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. J. Plant Physiol. 161: 1189-1202.
32. Sharma, K. D. and M. S M. S. Kuhad. 2006. Influence of Potassium level and soil moisture regime on biochemical metabolites of *Brassica* Species. Brassica J. 8:71-74.
33. Shin, R. and D. P. Schachtman. 2004. Hydrogen peroxide mediates plant root cell response to nutrient deprivation. Proc. National. Academy of Sci. of the USA. 101: 8827–8832.
34. Shubhra, J., C. L. Dayal, M. I. Gogswa and R. Munjal. 2004. Influence of phosphorus application on water relations, biochemical parameters and gum content in cluster bean under water deficit. Biol. Plantrum 3: 445-448.
35. Tambussi, E. A., C. G. Bartoli, J. Bettran, J. J. Guiamet and J.C. Araus. 2000. Oxidative damage to thylakoids proteins in water stressed leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Physiol. 108:398-404.
36. Vyas, S. P., B. K. Garg, S. Kathju and A. N. Lahiri. 2001. Influence of potassium on water relations, photosynthesis nitrogen metabolism and yield of cluster bean under soil moisture deficit stress. Ind. J. Plant. Physiol. 6:30-37.
37. Wright, P. R., J. M. Morgan and R. S. Jessop. 1997. Comparative adaptation of canola and Indian mustard to soil water deficits: plant water relations and growth. Field Crops Res. 49:51- 64.
38. Yordanov, I., V. Velikova and T. Tsonev. 2003. Plant Responses to drought and stress tolerance. Bulg. J. Plant Physiol . 187-206.