در
منابع طبیعی شماره ۷۸، بهار ۱۳۸۷
پژوهش و سازندگی

اثر تنش خشکی بر رنگیزه‌های گیاهی، پرولین، قندهای محلول و پارامترهای رشد چهار گونه از اکالیپتوس

• آناهیتا شریعت
کارشناس ارشد موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور
• محمد حسن عصاره
عضو هیأت علمی موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور
تاریخ دریافت: مهر ماه ۱۳۸۵ تاریخ پذیرش: آذر ماه ۱۳۸۵
Email: shariat@rifr-ac.ir

چکیده

بررسی واکنش‌های فیزیولوژیک گونه‌های مختلف اکالیپتوس به تنش خشکی می‌تواند به شناسایی مکانیسم‌های موثر در مقاومت به خشکی و نیز انتخاب بهترین گونه برای کاشت در مناطق کم آب ایران کمک کند. در این راستا طی یک آزمایش گلخانه‌ای با استفاده از پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ به عنوان یک کاهش دهنده اسمزی، تیمارهای مختلف تنش خشکی در سطوح مختلف ۰، ۰/۱-، ۰/۳-، ۰/۶- و ۱/۲- مگاپاسکال بر روی نهالهای استقرار یافته در محیط کشت هیدروپونیک اعمال گردید. این آزمایش در قالب طرح فاکتوریل بر پایه کاملاً تصادفی در سه تکرار بر گونه‌های *E. melliodora*، *E. microtheca*، *Eucalyptus camaldulensis* و *E. viminalis* اعمال گردید. نمونه‌برداری از برگ‌های انتهایی تیمارهای مختلف انجام شد و غلظت رنگیزه‌های گیاهی شامل کلروفیل a،b و کاروتن، قند، پرولین و پارامترهای رشد از جمله بیوماس، سطح برگ، میزان درصد رطوبت نسبی برگ (RWC)، موجودی هر واحد سطح برگ (LWCA) و سطح ویژه برگی (SLA) اندازه‌گیری شدند. افزایش تنش خشکی منجر به افزایش میزان پرولین، قندهای محلول، کاهش رنگیزه‌های گیاهی و کاهش پارامترهای رشد در هر چهار گونه گردید. افزایش مقدار پرولین و قند به علت نقشی است که این دو ماده در تنظیم اسمزی و حفاظت اسمزی دارند در نتیجه هر چه مقدار این دو ماده بیشتر گردد تحمل گیاه در مقابل تنش‌های اسمزی افزایش می‌یابد. کاهش رنگیزه‌های گیاهی نیز به واسطه اثر آنزیم‌های تجزیه کننده کلروفیل می‌باشد. در میان گونه‌های مورد بررسی بیشترین تحمل به خشکی مربوط به *E. microtheca* بود و دارای بیشترین میزان پرولین، قندهای محلول، رنگیزه‌های گیاهی، بیوماس، آماس، LWCA و RWC بود.

کلمات کلیدی: رنگیزه گیاهی، بیوماس، سطح برگ، پرولین، قند، *Eucalyptus microtheca*

www.SID.ir

Pajouhesh & Sazandegi No:78 pp: 139-148

Effects of drought stress on pigments, prolin, soluble sugar and growth parameters on four eucalyptus species

By: A. Shariat., MSc in Plant Breeding, Research Institute of Forests a Rangelands; M. H. Assareh, Associated Professor of Research Institute of Forests and Rangelands.

Physiological reaction of different Eucalyptus species to drought stress can help to recognize effective mechanisms in drought stress and choose the best species for planting in dryland of Iran. This study was carried out with polyethylene glycol 6000 as diminutional osmosis with different drought stress treatments: 0, -0.1, -0.3, -0.6 and -1.2 MPa on established seedling in hydroponic culture in greenhouse. Factorial experiment, based on a completely randomized block design with three replications was tested on *Eucalyptus camaldulensis, E. microtheca, E. meliodora and E. viminalis*. Sampling were carried out from stamen leaves of different treatments and pigments concentrate (total chlorophyle, chlorophyle a, b and carotene), soluble sugar, prolin and growth parameters included biomass, leaf area, relative water content (RWC), water saturation different (WSD), specific leaf area (SLA), leaf water content per unit leaf area (LWCA) were calculated. Increased drought stress led to increase in prolin, soluble sugar and decrease in pigments and growth parameters at four species. Prolin and soluble sugar have important plane in osmosis regulation and osmosis protection so increase in content of these substance led toletance of plant again osmosis stress. Decrease in pigments is because of decomposition enzymes activitiy. E. microtheca was the most tolerant species to drought stress, although had the highest quantity of prolin, soluble sugar, pigments, biomass, LWCA and RWC.

Key words: Pigments, Biomass, Leaf Area, Prolin, Sugar, *Eucalyptus microtheca*

مقدمه

تنش خشکی در حقیقت کاهش پتانسیل آب خاک است. در چنین شرایطی گیاه به منظور ادامه جذب آب، از طریق تجمع ترکیبات اسمزی از جمله قندهای محلول و پرولین، پتانسیل اسمزی خود را کاهش می‌دهد و به عبارتی تنظیم اسمزی صورت می‌گیرد (۱۸). عکس‌العمل گیاهان به تنش خشکی به ماهیت کمبود آب وابسته است و می‌تواند به صورت: ۱- پاسخ‌های فیزیولوژیکی به تنش کوتاه مدت (پاسخ کوتاه مدت) ۲- تطابق غیر قابل توارث با سطح مشخصی از تنش خشکی (پاسخ میان مدت) و تطابق قابل توارث با خشکی (پاسخ بلند مدت) طبقه‌بندی شود. پاسخ کوتاه مدت به تنش آب با کاهش حداکثر جذب CO_2 همراه است. از جمله واکنش‌های میان مدت به خشکی، تنظیم اسمزی بوسیله تجمع نمک‌های آلی و پاسخ بلند مدت به خشکی شامل الگوهای ژنتیکی می‌باشد (۲۱).

عملکرد گیاهان در شرایط مزرعه اغلب توسط اثرات متقابل چندین فاکتور (به طور مثال خاک، اقلیم، بیماری‌ها و موجودات گیاهخوار) کنترل می‌شود. در عین حال تحقیقات گلخانه‌ای بر روی اثرات استرس خشکی که در اثر محدود نمودن آب اعمال می‌شود می‌تواند این بینش را فراهم کند که چگونه گونه‌های مختلف گیاهی تحت شرایط استرس آبی در مزرعه پاسخ خواهند داد(۲۰).

مطالعات زیادی بر روی اثرات خشکی و موضوعات مرتبط بر گونه‌های مختلف اکالیپتوس تحت شرایط کنترل شده و طبیعی انجام گرفته است (۳، ۲۵ ، ۲۶). تغییرات در وضعیت آبی گونه‌هایی از اکالیپتوس که در محیط‌های خشک نمو یافته‌اند تاثیر زیادی بر رشد و فیزیولوژی این گونه‌ها داشته است. پتانسیل آبی برگ‌های پایینی برای محاسبه تغییرات سطوح حداقل استرس آبی استفاده می‌شود و در اکالیپتوس می‌تواند تا ۲-۴MPa نیز کاهش یابد. این اندازه از وضعیت آبی گیاه به عنوان موازنه در پتانسیل آبی در خاک-ریشه فرض می‌شود (۲۶). Fan و Blake به مقایسه استفاده از پلی اتیلن ۳۳۵۰ که باعث استرس اسمزی می‌شود با روش خشکی خاک در سه گونه چوبی مقایسه نمودند. به طور کلی شبیه‌سازی خشکی یا از طریق خشک نمودن خاک و یا استفاده از یک محلول اسمز از جمله پلی اتیلن گلیکول با وزن مولکولی زیاد (>۳۰۰۰) مورد استفاده می‌باشد. استرس اسمزی و خشکی خاک بر روی نهال‌های پنج ماهه *Pinus banksiana* Lamb. *Picea mariana* (Mill) و *E. grandis* اعمال شد. نتایج کلی نشان داد که اثرات خشکی می‌تواند متغیر باشد و بستگی به گونه و روشهای اعمال استرس دارد (۸).

Bassiri و همکاران آزمایشاتی به منظور مقایسه مواد اسمزی مختلف بر روی اکوتیپ‌ها و واریته‌های گلرنگ انجام دادند. آن‌ها از پلی اتیلن گلیکول، مانیتول و کلرید سدیم به عنوان مواد اسمزی استفاده نمودند و اثر تیمارها را بر روی جوانه‌زنی بذرها، طول ساقه، وزن تر و خشک گیاهچه‌ها مورد بررسی قرار داده و نشان دادند که افزایش پتانسیل اسمزی به شدت باعث تاخیر و کاهش جوانه‌زنی بذرها، طول ساقه، وزن تر و خشک گیاهچه‌ها گردیده است. اکوتیپ‌های وحشی به طور آشکارتری به پتانسیلهای اسمزی بالا نسبت به واریته‌های زراعی حساس بودند (۵).

Michel و Kaufmann به بررسی اثرات غلظت پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ و دما بر پتانسیل اسمزی محلول پرداختند. پتانسیل اسمزی

Archive of SID
www.SID.ir

محلول‌های آبی پلی‌اتیلن‌گلیکول ۶۰۰۰ ارتباط منحنی الشکلی با غلظت دارند. به طوریکه در یک غلظت مشخص پتانسیل اسمزی به صورت خطی با دما تغییر می‌کند. اثرات غلظت و دما بر پتانسیل اسمزی محلول‌های PEG-۶۰۰۰ با بیشتر نمک‌ها و قندهای دیگر متفاوت است و همان‌طور که واضح است به تغییر ساختمان پلیمر PEG مرتبط می‌باشد. معمولترین معادله برای محاسبه روابط بین غلظت، دما و پتانسیل اسمزی رابطه زیر می‌باشد (۱۹):

$$\Psi s = -(۱۰۱۸*۱۰^{-۲})C - (۱/۱۸*۱۰^{-۴})C۲ + (۲/۶۷*۱۰^{-۴})CT + (۸/۳۹*۱۰^{-۷})C^{۲}T$$

C غلظت PEG-۶۰۰۰ بر حسب g/Kg $H_۲O$ و T دما بر حسب درجه سانتی‌گراد است (۱۹).

Turk و همکاران با استفاده از پلی اتیلن گلیکول ۸۰۰۰ تنش‌های اسمزی: ۱/۷۲-، ۰/۹۹-، ۰/۶۶-، ۰/۳۳-مگاپاسکال را بر سه رقم عدس اعمال نمودند. کولتیوارهایی که دارای بذرهای بزرگتری بودند درصد جوانه‌زنی و سرعت جوانه‌زنی، عملکرد دانه، وزن هزار دانه و ارتفاع بیشتری تحت شرایط استرس رطوبتی نسبت به رقم هایی با بذر کوچکتر نشان دادند. اما سرعت جوانه‌زنی بیشتری نسبت به درصد جوانه‌زنی داشت. وزن ریشه و ساقه همه رقم‌ها با کاهش پتانسیل اسمزی کاهش یافت. اما مقدار کاهش در رشد ریشه کمتر از ساقه بود (۲۴).

از اهداف تحقیق حاضر: ۱) بررسی اثرات استرس شدید آبی بر پارامترهای رشد از جمله بیوماس، وزن تر ریشه و ساقه، سطح برگ، میزان درصد رطوبت نسبی برگ (RWC)، موجودی هر واحد برگ LWCA، سطح ویژه برگی (SLA)، اندازه‌گیری کلروفیل (a، b، کل، کاروتنوئیدها)، قند و پرولین ۲) ارزیابی تحمل استرس کم آبی گونه‌های مورد بررسی بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در گلخانه تحقیقاتی گروه زیست فناوری موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور انجام شد. چهار گونه *Eucalyptus microtheca*، *E.camaldulensis. E.viminalis. E. meliodora* برای این مطالعه انتخاب گردیدند. بذرها در درون سیلیس با اندازه‌های ۱-۲ میلی متر کاشته شدند. بعد از شروع جوانه‌زنی جهت آبیاری گلدان‌ها از محلول غذایی که فاقد پتانسیل اسمزی منفی می‌باشد (جداول ۱ و ۲) استفاده شد. لازم به ذکر است که از محلول غذایی ۲/۵ میلی مولار در تمامی‌مراحل آزمایش استفاده گردید. بعد از گذشت ۴ ماه نهال‌ها به درون سطلهای پلاستیکی که سطح آن‌ها رنگ شده بود و محتوای محلول غذایی (جداول ۱ و ۲) بود، منتقل

جدول ۱- ترکیب محلول غذایی مورد استفاده (۹)

نام استوک	نام ماده شیمیایی	غلظت (گرم در لیتر)
A	$KNO_۳$	۵۰/۵۵
B	$Ca(NO_۳)_۲,۴H_۲O$	۱۱۸/۰۷
C	$MgSO_۴,۷ H_۲O$	۴۹/۲۷
D	$KH_۲PO_۴$	۲۷/۲۰
E	$Na_۲MoO_۴,۲ H_۲O$ $CuSO_۴,۲ H_۲O$ $ZnSO_۴,۷ H_۲O$ $MnCl_۲,۴ H_۲O$ $H_۳BO_۳$	۰/۱۲ ۸۰/۰ ۰/۲۲ ۱/۸۱ ۲/۸ ۶
F	EDTA $FeSO_۴,۷ H_۲O$	۵/۹۹ ۴/۹۸
G	$K_۲SO_۴$	۴۳/۵۵

شدند. همچنین جهت هوادهی محلول هیدروپونیک نیز از پمپ اکواریوم و سنگ آکواریوم استفاده شد. به منظور اعمال تیمارهای خشکی از پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ استفاده شد و سطوح مختلف اسمزی شامل: شاهد، ۰/۱-، ۰/۳-، ۰/۶- و ۱/۲- مگاپاسکال در ۳ تکرار اعمال شد. بعد از گذشت ۱۴ روز از اعمال تیمارها گیاهان به منظور اندازه‌گیری صفات بیوماس، وزن تر ریشه و ساقه، سطح برگ، میزان درصد رطوبت نسبی برگ (RWC)، موجودی هر واحد برگ (LWCA)، سطح ویژه برگی (SLA)، اندازه‌گیری کلروفیل a،b، کل، کاروتنوئیدها، قند، پرولین برداشت شدند.

برای اندازه‌گیری میزان کل قندهای محلول از روش آنترون استفاده شد(۱۲). محتوی پرولین نیز بر اساس وزن‌تر با استفاده از روش Bates و همکاران انجام شد (۶). رنگدانه‌های گیاهی نیز با استفاده از روش استن استخراج شدند (۱۴ ، ۲۷). بعد از استخراج عصاره‌ها جذب آن‌ها توسط اسپکتروفوتومتر در طول موج‌های ۴۹۰، ۶۳۸، ۶۴۵، ۶۶۳ نانومتر انجام شد.

جدول ۲- ترکیبات محلول‌های غذایی (بر حسب میلی‌لیتر استوک غذایی یا گرم در لیتر)

استوک	۰ میلی‌مولار	۱ میلی‌مولار	۵/۲ میلی‌مولار	۵ میلی‌مولار	۱۰ میلی‌مولار
استوکA(میلی‌لیتر)	-	۰/۶۷	۱/۶۶	۳/۳۲	۶/۶۵
استوکB (میلی‌لیتر)	-	۰/۶۷	۱/۶۶	۳/۳۲	۶/۶۵
استوکG (میلی‌لیتر)	۵/۰	۴/۳۵	۳/۳۳	۱/۶۷	۰/۸۳
CaSO۴,۲ H۲O	۰/۴۳	۰/۳۷	۰/۲۹	۰/۱۴	۰/۰۰

تمامی‌محلول‌های بالا (صفر، ۱، ۲/۵، ۵ و ۱۰ میلی‌مولار) محتوی ۵ میلی‌لیتر استوک C، و۱/۲۵ میلی‌لیتر استوک D، و۰/۵ میلی‌لیتر استوک E و ۴ میلی‌لیتر استوک F می‌باشند

Archive of SID
www.SID.ir

سپس برای محاسبه رنگدانه‌های گیاهی از فرمول‌های زیر استفاده شد.

gr/L کلروفیل= (OD۶۶۳)(۰/۰۰۸۰۲)+ (OD۶۴۵)(۰/۰۲۰۲)

gr/L کلروفیل a = (OD۶۴۵)(۰/۰۰۲۶۹)- (OD۶۶۳)(۰/۰۱۲۷)

gr/L کلروفیل b = (OD۶۳۸)(۰/۰۰۴۴۸)- (OD۶۴۵)(۰/۰۲۲۹)

کاروتن = (OD۶۴۵)(۰/۶۳۸) - (OD۶۶۳)(۰/۱۱۴) - (OD۴۹۰)

OD: Optical Density

سطح ویژه برگی (SLA: Specific Leaf Area) (۱): این معیار از طریق رابطه مقابل در هر زمان معین می‌تواند تعیین شود:

SLA= سطح ویژه برگی (سطح برگ در گیاه/ سطح برگ خشک و ماده وزن)

موجودی آب هر واحد سطح برگ (LWCA: Leaf Water Content per unit leaf Area) (۱): این معیار از طریق رابطه زیر در هر زمان محاسبه می‌شود.

LWCA = (وزن تر برگ – وزن خشک برگ)/ سطح برگ

تعیین میزان درصد رطوبت نسبی برگ (RWC: Relative Water Content) (۲): برای اندازه‌گیری RWC ساعت ۸ صبح (در دمای حدود ۱۷ درجه سانتیگراد) برگ‌های انتهایی گیاه که شامل برگ‌های جوانتر بود به وزن ۱۰۰ میلی‌گرم برش داده شد. بلافاصله توزین و به لوله‌های آزمایش دربدار محتوی آب مقطر وارد شدند و بعد از شش ساعت وزن آماس برگ‌ها تعیین شد سپس برگ‌ها به داخل آون با دمای ۷۰ درجه سانتیگراد منتقل شده و بعد از ۴۸ ساعت وزن خشک برگ‌ها بدست آمد.مقدار رطوبت نسبی برگ‌ها با استفاده از رابطه زیر به دست آمد:

$$RWC = \frac{WF - WD}{WT - WD} \times ۱۰۰$$

که در این رابطه:WF: وزن تر برگ‌ها، WD: وزن خشک برگ‌ها و WT: وزن آماس برگ‌ها می‌باشد.

تعیین میزان کمبود آب نسبت به حالت اشباع (WSD: Water Saturation Defficient)(۲): WSD = ۱۰۰ – RWC برای محاسبه این پارامتر از فرمول فوق استفاده شد که در اینجا میزان کمبود آب نسبت به ۱۰۰٪ رطوبت برگ در نظر گرفته می‌شود.

نتایج

اثر تنش خشکی بر رنگیزه‌های گیاهی: نتایج حاصل از تجزیه واریانس رنگیزه‌های گیاهی نشان داد که از نظر میزان کلروفیل کل، کلروفیل a و b بین چهار گونه و همچنین بین تیمارهای مختلف خشکی نیز اختلاف کاملا معنی‌داری وجود داشت. همچنین اثر متقابل گونه×تیمار نیز کاملا معنی‌دار بود و این موضوع بیانگر این است که تیمارهای مختلف پتانسیل اسمزی، تاثیرهای متفاوتی در چهار گونه اکالیپتوس داشته‌اند (جدول ۳). البته در مورد کاروتن بین گونه‌ها و تیمارهای مختلف اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد. جدول مقایسه میانگین چهار گونه از نظر کلروفیل کل و کلروفیل b در چهار گروه مجزا و از نظر کلروفیل a در سه گروه قرار داده شد (جدول ۴). از نظر میزان کلروفیل کل (۰/۹ میلی‌گرم بر گرم)، کلروفیل a (۰/۵) و کلروفیل b (۰/۵) گونه *E.microtheca* بیشترین مقادیر را به خود اختصاص داد در حالیکه

جدول ۳- میانگین مربعات حاصل از تجزیه واریانس اثر خشکی بر *E. microtheca*. *E. melliodora* و *Eucalyptus camaldulensis*. *E. viminitis* در آزمایش فاکتوریل

صفات / منابع تغییر	کلروفیل کل	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتن	پرولین	قند	سطح برگ	آماس	SLA	LWCA	RWC	WSD	بیوماس
گونه	۰/۵۶**	۰/۲۵**	۰/۱۶**	۶۵۳/۷ns	۰/۳۹**	۷۶۴۷۹**	۸۰۸۲۴۱۶۰**	۰/۶۱**	۹۹۹۱۰۳۳**	۲/۳E-۰۴**	۷۰۰**	۷۰۰**	۱۷۵۳**
تیمار	۱/۱۵**	۰/۲۶**	۰/۵۱**	۱۲۰۳ns	۱/۰۳**	۱۲۳۱۹۹۶**	۲۷۶۶۵۷۸۶**	۰/۰۲**	۲۲۳۷۸۳۶**	۴/۱E-۰۵**	۴۶۰۸**	۴۶۰۸**	۲۹۴۲**
اثر متقابل گونه و تیمار	۰/۱۸**	۰/۱۲**	۰/۰۷**	۱۱۴۵ns	۰/۲۵**	۳۵۴۹۸**	۲۱۲۹۴۲۰۴**	۰/۰۲**	۱۹۰۲۷۳۰**	۲/۹E-۰۵**	۵۰۹**	۵۰۹**	۶۰۸**
خطا	۰/۰۲	۰/۰۱	۰/۰۱	۶۷۴	۰/۰۰۸۴	۷۹۷	۶۰۱۰	۰/۰۰۵	۲۲۰۴	۱/۴E-۰۴	۲۵/۶	۶/۲۵	۲۴

**معنی‌دار در سطح ۱٪ و ns: معنی‌دار نیست

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۵- جدول مقایسه میانگین صفات در تیمارهای پتانسیل اسمزی به روش دانکن

صفات / تیمارهای پتانسیل اسمزی	کلروفیل کل	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتن	پرولین	قند	سطح برگ	آماس	SLA	LWCA	RWC	WSD	بیوماس
شاهد	۰/۹۴ a	۰/۵۲ a	۰/۵۹ a	۳۸/۹ a	۰/۷۷ a	۱۶۰۲a	۵۱۲۰a	۰/۴۰ a	۱۲۸۰a	۰/۰۰۸ a	۸۲/۷ a	۵۹/۷ a	۷۰/۶ a
۰/۱ – مگاپاسکال	۰/۹۳ a	۰/۴۲ b	۰/۵۴ b	۱۹/۳ ab	۰/۳۳ b	۱۴۷۶b	۴۵۹۲b	۰/۳۶ b	۹۱۳b	۰/۰۰۷ a	۷۸/۴ b	۵۱/۸ b	۶۵/۷ b
۰/۳ – مگاپاسکال	۰/۴۹ b	۰/۲۸ c	۰/۲۵c	۱۷/۵ ab	۰/۱۷ c	۱۲۷۰c	۴۴۹۱c	۰/۳۵ c	۸۱۲c	۰/۰۰۵ab	۷۶/۹ b	۲۳/۰۲ c	۴۷/۳ c
۰/۶ – مگاپاسکال	۰/۴۳ c	۰/۲۶ d	۰/۲۲ d	۱۵/۸ ab	۰/۰۹ d	۱۰۳۶ d	d ۲۱۵۸	۰/۳۰ d	۲۹۰ d	۰/۰۰۵ ab	۴۸/۱ c	۲۱/۵ c	۴۶/۱ d
۱/۲ – مگاپاسکال	۰/۲۶ d	۰/۱۴ e	۰/۱۳e	۱۴/۸b	۰/۰۴e	۸۱۴e	۱۸۵۰e	۰/۳۰ d	۲۷۱ d	۰/۰۰۳b	۴۰/۲ d	۱۷/۲ d	۳۲/۲ e

جدول ۴- جدول مقایسه میانگین صفات مختلف چهار گونه اکالیپتوس به روش دانکن

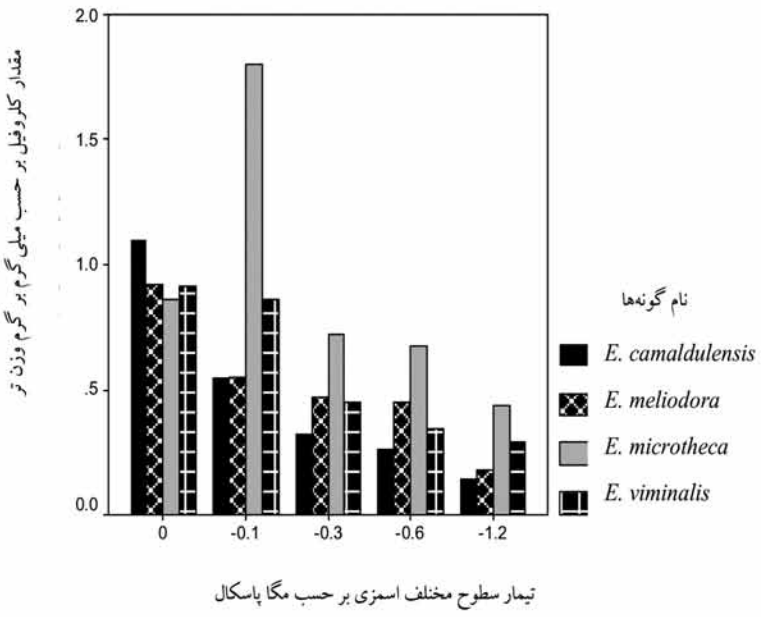
صفات / گونه‌ها	کلروفیل کل	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتن	پرولین	قند	سطح برگ	آماس	SLA	LWCA	RWC	WSD	بیوماس
E.microtheca	۰/۹۰ a	۰/۵۰ a	۰/۵۰ a	۲۵/۱ a	۰/۴۳ a	۱۱۹۰b	۳۵۴۳b	۰/۶۲ a	۲۷۷c	۰/۰۱ a	۷۴/۳۸ a	۲۵/۶۱ c	۶۴/۹ a
E.camaldulensis	۰/۴۷ d	۰/۱۸ c	۰/۳۱ c	۲۸/۲ a	۰/۲۳ c	۱۲۹۹a	۱۷۱۸d	۰/۲۱ c	۳۷۹b	۰/۰۰۳b	۶۰/۶۶ c	۳۹/۳۳ a	۴۵/۲ c
E.melliodora	۰/۵۱ c	۰/۳۱ b	۰/۲۶d	۱۳/۶ a	۰/۳۹ b	۱۳۰۳a	۲۳۷۳c	۰/۳۷ b	۲۶۲c	۰/۰۰۸a	۶۶/۷۲ b	۳۳/۲۷ b	۵۷/۷ b
E.viminalis	۰/۵۶ b	۰/۳۱ b	۰/۳۲b	۱۸/۱a	۰/۰۸ d	۱۱۶۷c	۶۹۳۵a	۰/۱۷ d	۱۹۳۵a	۰/۰۰۲b	۵۹/۴۵ c	۴۰/۵۴ a	۴۱/۷ d

منابع طبیعی در
www.SID.ir
Archive of SID

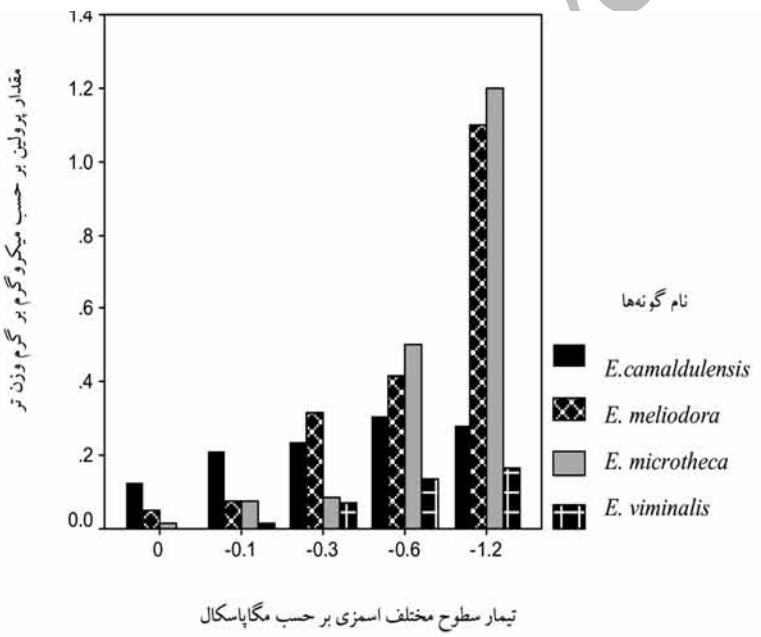
E. camaldulensis کمتریـن مقادیـر کلروفیل کل (۰/۴۷) و کلروفیل a (۰/۱۸) را نشـان داد. در جدول ۵ مقایسه میانگین صفات در تیمارهای مختلف نشـان داده شـده است. همانطور که ملاحظه می‌شود با کاهش میزان پتانسیل آبی به ترتیب از میزان کلروفیل کل، کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتن کاسـته شـده است. در شـکل ۱ روند تغییرات کلروفیل کل در مقابل تیمارهای مختلف خشـکی بررسی شده است. در تیمار شاهد هر چهـار گونه مقدار رنگیزه تقریباً یکسـان داشـتند، ولی با اعمال تیمار خشـکی در *E. microtheca* در ابتدا یک افزایش در مقدار رنگیزه‌ها رخ داده است ولی با افزایش میزان خشکی از میزان رنگیزه‌ها کاسته شده است.

اثـر تنـش بر میـزان پرولیـن و قندهای محلـول: تنش خشـکی غلظت پرولیـن برگ‌ها را در هر چهـار گونه افزایش داد (شـکل ۲ و ۳) همچنیـن تجزیه واریانس نیز نشـان داد کـه بین گونه‌هـا، تیمارها و نیـز اثرات متقابل آن‌هـا همگی تفاوت کاملا معنی‌دار از نظر آماری وجود داشـت. همچنین بر اسـاس مقایسـه دانکن نیز گونه‌ها را در مورد پرولین در چهار گروه و در مورد قندها در سـه گروه مسـتقل قرار داد. مقایسه میانگیـن صفـات در تیمارهای مختلف (جدول ۵) نیز نشـان داد که به ترتیب با کاهش پتانسـیل اسـمزی از مقدار پرولین کاسته شده است، بیشـترین مقدار پرولین مربوط به گونه *E. microtheca* (۰/۴۳ میکروگـرم بر گرم) و کمترین آن مربوط به *E. viminalis* (۰/۰۸۲ میکروگرم بر گرم) بود. همچنین *E. microtheca* بیشـترین مقدار قند (۱۱۹۰ میکروگرم بر گرم) و *E. camaldulensis*(۱۲۹۹ میکروگـرم بر گـرم) را به خود اختصاص داد.همچنین جدول همبسـتگی صفات نشـان داد که مقـدار پرولین با مقادیـر قند و آماس همبسـتگی مثبت و معنـی‌دار دارد. مقادیر قند نیز با میـزان کلروفیل، کاروتن، پرولین، RWC و WSD همبستگی نشان داد.

اثـر تنـش خشـکی بر صفـات بیومـاس، سـطح برگ، آمـاس، LWCA، SLA معنی‌دار بـود. در نتیجـه تیمارهای مختلـف خشـکی اثرات متفـاوت را در گونه‌هـای مختلف بر روی صفات اندازه‌گیری شـده داشت. جدول مقایسه میانگین (جدول ۳)، گونه‌های مختلف را از نظر صفات بیوماس، سـطح بـرگ و آماس در چهار گروه و از نظـر RWC، SLA و WSD در سـه گـروه و از نظـر LWCA در یـک گـروه طبقه‌بندی نموده اسـت. از نظـر میزان آمـاس و میزان درصـد رطوبت نسـبی بـرگ (RWC) و آمـاس بالاتریـن مقدار مربـوط به *E. microtheca* (به ترتیب ۰/۶۲ و ۷۴/۳۸ و ۶۴/۹) و کمترین مقدار مربوط بـه *E. viminalis* (به ترتیب ۰/۱۷، ۵۹/۴۵ و ۷/۴۷)بود. در جدول ۵ نیز نشـان داده شـده است که با کاهش پتانسیل اسـمزی به ترتیب از مقدار رنگیزه‌های گیاهی، قند، پرولین، سـطح برگ، آماس، RWC، WSD، LWCA، SLA و بیوماس کاسـته شده اسـت. جدول ۶ مقایسه میانگین صفات و اثر متقابل چهـار گونه *E. camaldulensis*، *E. microtheca*

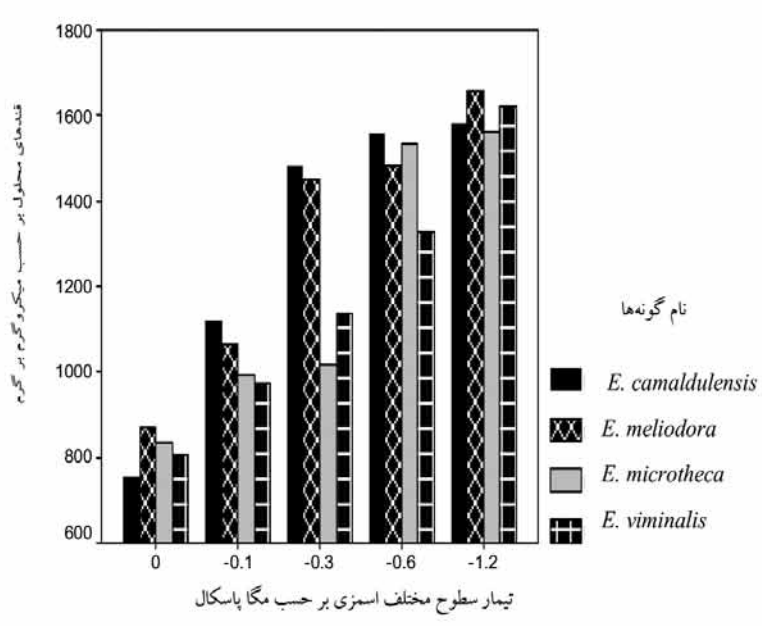


شکل ۱- اثر تیمارهای مختلف تنش خشکی بر مقدار کلروفیل کل در ۴ گونه اکالیپتوس

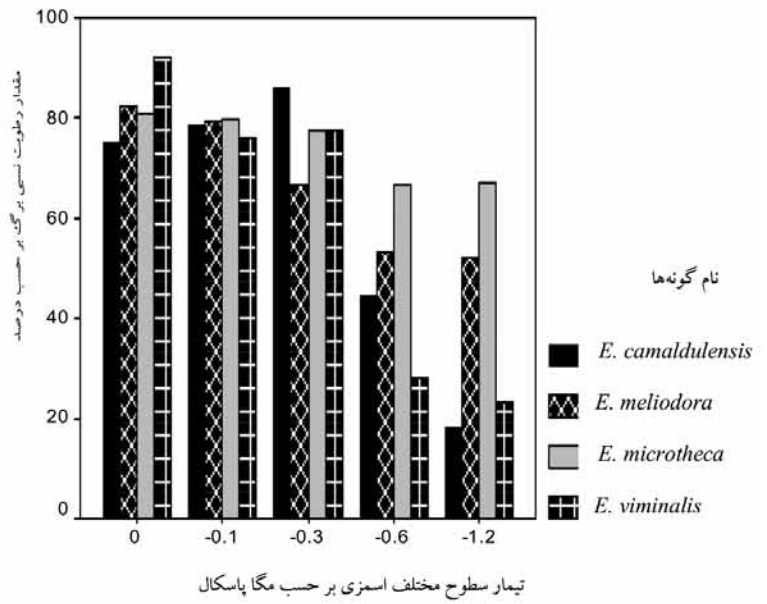


شکل ۲- اثر تیمارهای مختلف تنش خشکی بر پرولین در ۴ گونه اکالیپتوس

www.SID.ir



شکل ۳- اثر تیمارهای مختلف تنش خشکی بر قندهای محلول در ۴ گونه اکالیپتوس



شکل ۴- اثر تیمارهای مختلف تنش خشکی بر مقدار RWC در ۴ گونه اکالیپتوس

E. meliodora و *E. viminalis* در تیمارهای مختلف پتانسیل اسمزی (صفر، ۰/۱-، ۰/۳-، ۰/۶- و ۱/۲- مگاپاسکال) به روش دانکن نشان داده شده است. در حقیقت جدول ۵ و شکلهای ۱ تا ۴ مکمل یکدیگر هستند.

بحث

تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار کلروفیل در هر چهار گونه شد. البته در گونه *E. microtheca* با اعمال مقدار کم تیمار خشکی ابتدا مقدار کلروفیل افزایش یافته ولی با افزایش تیمار خشکی از مقدار کلروفیل کاسته شده است با این حال در مقایسه با گونه‌های دیگر مقدار کلروفیل کل، کلروفیل a، کلروفیل b در گونه *E. microtheca* بیشتر از سه گونه مورد مطالعه بود. بنظر می‌رسد که کاهش غلظت کلروفیل بواسطه اثر کلروفیلاز، پراکسیداز و ترکیبات فنلی و در نتیجه تجزیه کلروفیل باشد (۶). تفاوت‌های مشاهده شده در سنتز کلروفیل گیاهان مختلف به هنگام شوری نتیجه عمل مسیرهای مختلف سنتزی می‌باشد که با آنزیم‌های متفاوت همراه بوده و این آنزیم‌ها پاسخ‌های متفاوت به خشکی نشان می‌دهند (۱۳). تاثیر معنی‌دار تنش بر غلظت کلروفیل در مرحله ابتدائی رشد گیاه به معنی کاهش پتانسیل تولید و کاهش ظرفیت ذخیره‌سازی می‌باشد که در مورد گیاهی مانند اکالیپتوس که از چوب آن استفاده صنعتی و از برگ‌های آن اسانس گرفته می‌شود، می‌تواند راندمان تولید را کاهش دهد.

تحت تنش خشکی غلظت پرولین در هر چهار گونه به شدت افزایش یافت. بیشترین مقدار پرولین در تیمار خشکی ۱/۲- مگاپاسکال در گونه‌های *E. microtheca* و *E. melliodora* مشاهده شد که البته گونه *E. microtheca* دارای بیشترین مقدار پرولین بود. افزایش پرولین نشان دهنده نقش این اسید امینه در تنظیم فشار اسمزی می‌باشد. تنظیم اسمزی در گیاهان مکانیسم عمده اجتناب از تنش‌های آبی در محیط‌های خشک و شور است و به طور کلی به کاهش پتانسیل اسمزی در اثر تجمع مواد محلول در شرایط تنش‌های خشکی و شوری اطلاق می‌گردد و شدت انجام آن به سرعت و میزان توسعه تنش، نوع و سن اندام و تنوع ژنتیکی درون و بین گونه‌ای بستگی دارد (۴). علاوه بر تنظیم اسمزی، پرولین به عنوان یک محافظ در برابر تنش عمل می‌کند بدین ترتیب که به طور مستقیم با ماکرومولکول‌ها اثر متقابل داشته و از این طریق به حفظ شکل و ساختار طبیعی آن‌ها تحت شرایط تنش کمک می‌کند (۱۷). Shvaleva و همکاران به بررسی عکس العمل متابولیکی دو کلون *Eucalyptus globulus* در مقابل کمبود آب پرداختند (۲۲). آن‌ها نشان دادند که با افزایش تنش رطوبتی، قندهای محلول و پرولین در برگ‌ها و در ریشه افزایش یافت. درجه حرارت محیط نیز در مقدار پرولین موثر است، بطوری‌که درآزمایشی نشان داده شد که گونه *E. grandis* پرولین بیشتری را در دمای صفر درجه

Archive of SID
www.SID.ir

جدول ۶- جدول مقایسه میانگین صفات و اثر متقابل چهارگونه‌ها در تیمارهای مختلف پتانسیل اسمزی به روش دانکن

صفات / تیمار*گونه	کلروفیل	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتن	سطح برگ	آماس	SLA	LWCA	RWC	WSD	بیوماس
شاهد*E.mic	۰/۸۶ed	۰/۳۱ f	۰/۵۹ c	۲۸/۱ b	۴۲۷۲ c	۰/۷۳ a	۲۸۴def	۰/۰۱۱ ab	۸۱ ab	۱۸ de	۷۶ b
E.mic* (-۰/۱MP)	۱/۷۹ a	۱/۱۵ a	۰/۹۵ a	۱۷/۳ b	۴۱۰۰ d	۰/۷۴ a	۲۷۳ def	۰/۰۱۲ a	۷۹ b	۲۰ d	۴۷ i
E.mic* (-۰/۳MP)	۰/۷۲ f	۰/۳۸e	۰/۳۷ e	۳۹/۶ ab	۳۹۰۰ e	۰/۷۳ a	۲۶۰ def	۰/۰۱۲ a	۷۷ bc	۳۳ c	۹۱ a
E.mic* (-۰/۶MP)	۰/۶۷ g	۰/۴۴ d	۰/۳۴ f	۱۲/۲ b	۲۶۶۷ h	۰/۴۱ d	۳۳۶ de	۰/۰۰۸ abc	۶۶ c	۲۲ cd	۶۷d
E.mic* (-۱/۲MP)	۰/۴۴ i	۰/۲۰ i	۰/۲۴ h	۲۸/۵ b	۲۷۸۰ g	۰/۴۹ b	۲۳۲ def	۰/۰۰۹ abc	۶۶ c	۳۳ c	۴۲ j
شاهد*E.cam	۱/۰۹ b	۰/۱۸ i	۰/۸۶ b	۹۲/۹ a	۱۷۲۴ m	۰/۲۶ g	۵۷۴ c	۰/۰۱ abc	۷۵ bc	۲۴ cd	۶۷ d
E.cam* (-۰/۱MP)	۰/۵۴ h	۰/۳۱ Ff	۰/۳۱ fg	۱۰/۶ b	۱۶۲۴ n	۰/۱۶ jk	۵۴۱ c	۰/۰۰۶ abc	۷۸ bc	۲۱ cd	۶۵ e
E.cam* (-۰/۳MP)	۰/۳۳ jk	۰/۲۰ i	۰/۱۵ j	۹/۱ b	۱۸۷۱ l	۰/۱۸ ijk	۲۱۶ ef	-۰/۰۰۴ a	۸۶ ab	۱۳ de	۵۰ h
E.cam* (-۰/۶MP)	۰/۲۶ l	۰/۱۴ j	۰/۱۴ j	۱۶/۷ b	۱۹۱۲ l	۰/۲۲ h	۲۷۱ def	۰/۰۰۳ abcd	۴۴ d	۵۵ b	۳۲ l
E.cam* (-۱/۲MP)	۰/۱۳ m	۰/۰۹ k	۰/۰۷ k	۱۱/۵ b	۱۴۶۲ o	۰/۲۱ h	۲۹۲ def	۰/۰۰۲ abcd	۱۸ e	۸۱ a	۹ o
شاهد*E.mel	۰/۹۲ c	۰/۶۲ b	۰/۴۶ d	۷/۵ b	۲۵۲۲ i	۰/۴۳ c	۲۳۰ def	۰/۰۱ ab	۸۲ ab	۱۷ de	۶۲ f
E.mel* (-۰/۱MP)	۰/۵۴ h	۰/۳۱ f	۰/۳۱ g	۲۱/۸ b	۱۹۱۵ l	۰/۳۲ f	۳۱۹ def	۰/۰۱ ab	۷۹ bc	۲۰ cd	۴۱ k
E.mel* (-۰/۳MP)	۰/۴۶ i	۰/۲۸ g	۰/۲۵ h	۱۰/۷ b	۲۲۳۱ j	۰/۳۶ e	۲۴۵ def	۰/۰۰۸ abc	۶۶ c	۳۳ c	۷۰ c
E.mel* (-۰/۶MP)	۰/۴۴i	۰/۲۵ h	۰/۲۳ h	۱۸/۵ b	۳۰۶۵ f	۰/۴ d	۳۰۶ def	۰/۰۰۵ abc	۵۳ d	۴۶ b	۶۷ d
E.mel* (-۱/۲MP)	۰/۱۸ m	۰/۱۱ k	۰/۰۶k	۹/۷ b	۲۱۳۱ k	۰/۳۶ e	۲۱۳ f	۰/۰۰۶ abc	۵۱ d	۴۸ b	۴۷ i
شاهد*E.vim	۰/۹ cd	۰/۵۷ c	۰/۴۷ d	۲۷/۷ b	۱۱۹۶۲ a	۰/۱۹ i	۴۰۳۳ a	۰/۰۰۱ bcd	۹۲ a	۷ e	۵۶ g
E.vim* (-۰/۱MP)	۰/۸۵ e	۰/۳۲ f	۰/۵۹ c	۲۷/۷ b	۱۰۳۲۸ b	۰/۲۱ h	۲۵۲۰b	۰/۰۰۱ bcd	۷۵ bc	۲۴ cd	۳۰ m
E.vim* (-۰/۳MP)	۰/۴۵ i	۰/۲۸ g	۰/۲۳ h	۱۰/۵ b	۱۰۳۶۸ b	۰/۱۳ l	۲۵۲۹ b	۰/۰۰۰۷ cd	۷۷ bc	۲۲ cd	۶۹ c
E.vim* (-۰/۶MP)	۰/۳۴ j	۰/۲۰ i	۰/۱۸ i	۱۵/۷ b	۹۸۸ p	۰/۱۸ ij	۲۴۷ def	۰/۰۰۴ abcd	۲۸ e	۷۱ a	۲۲ n
E.vim* (-۱/۲MP)	۰/۲۸ lk	۰/۱۸ i	۰/۱۳ j	۹/۵ b	۱۰۲۹ p	۰/۱۶ k	۳۴۷ d	۰/۰۰۳ abcd	۲۳ e	۷۶ a	۲۹ m

منابع طبیعی در
www.SID.ir

جدول ۷- همبستگی بین صفات مختلف در ۴ گونه اکالیپتوس تحت تنش خشکی

صفات	کلروفیل کل	کاروتن	پرولین	قند	آماس	SLA	RWC	WSD	بیوماس
کلروفیل کل	۱	۰/۳۵ ns	-۰/۴۲ ns	-۰/۷۳**	۰/۵۲*	۰/۱۷ ns	۰/۴۱ ns	-۰/۴۱ ns	۰/۳۳ ns
کاروتن	۰/۳۵ ns	۱	۰/۱ ns	-۰/۴۹*	۰/۴۵*	۰/۲۳ ns	۰/۲۹ ns	-۰/۲۹ ns	۰/۲۶ ns
پرولین	۰/۴۲ ns	-۰/۱ ns	۱	۰/۶۶**	۰/۰۸*	۰/۳۲ ns	۰/۱۱ ns	-۰/۱۱ ns	۰/۲۶ ns
قند	-۰/۷۳**	-۰/۴۹*	۰/۶۶**	۱	-۰/۲۴ ns	-۰/۴۲ ns	-۰/۵۷**	۰/۵۷**	-۰/۴۲ ns
آماس	۰/۵۲*	۰/۴۵*	۰/۰۸*	-۰/۲۴ ns	۱	-۰/۳۹ ns	۰/۱۸ ns	-۰/۱۸ ns	۰/۴۶*
SLA	۰/۱۷ ns	۰/۲۳ ns	-۰/۳۲ ns	-۰/۴۲ ns	-۰/۳۹ ns	۱	۰/۴۶*	-۰/۴۶*	۰/۰۲ ns
RWC	۰/۴۱ ns	۰/۲۹ ns	-۰/۱۱ ns	-۰/۵۷**	۰/۱۸ ns	۰/۴۶*	۱	-۱**	۰/۶۵**
WSD	-۰/۴۱ ns	-۰/۲۹ ns	-۰/۲۹ ns	۰/۵۷**	-۰/۴۶*	-۰/۴۶*	-۱**	۱	-۰/۶۶**
بیوماس	۰/۳۳ ns	۰/۲۶ ns	۰/۲۶ ns	-۰/۴۲ ns	۰/۰۲ ns	۰/۰۲ ns	۰/۶۵**	-۰/۶**	۱

سانتی‌گراد نسبت به دماهای بالاتر تولید نموده است (۲۳). Woodward و Bennet نیز در تحقیقی افزایش مقدار پرولین را در کلون‌های مقاوم به شوری *E. camaldulensis* نشان دادند، در حالیکه در کلون‌های حساس هیچ افزایشی نسبت به شاهد در مقابل استرس شوری مشاهده نشد (۲۸).

قندهای محلول دسته دیگری از محافظت کننده‌های اسمزی هستند. تجمع کربوهیدراتهای محلول در پاسخ به تنش‌های محیطی در ارتباط با تنظیم اسمزی و یا حفاظت غشاهای سلولی می‌باشد. محتوای قندهای محلول ممکن است روشی مفید در انتخاب گونه‌های مقاوم به شوری و خشکی باشد(۱۶). قندهای الکلی (مانند گلیسرول، اینوزیتول و پینیتول) و قندهای ساده (اساسا فروکتوز و گلوکز) و قندهای مرکب (مانند ترهالوز و رافینوز فروکتان‌ها) به عنوان تنظیم کننده‌های سازشی تولید می‌شوند(۷). تنظیم اسمزی می‌تواند به وسیله تبدیل پلی ساکاریدها (نشاسته و فروکتان‌ها) به یکدیگر و الیگوساکاریدها (ساکارز و گلوکز) به یکدیگر کنترل شود، زیرا پتانسیل اسمزی بستگی به تعداد مولکول‌های ماده دارد (۱۰). عمل فیزیولوژیک این قندها ممانعت از اتصال بین غشاهای مجاور هم در طول دوره تنش از نگهداری لیپیدها و پایداری پروتئین‌ها از طریق ایجاد پیوندهای هیدروژنی با دنباله‌های خطی پروتئین‌ها، تنظیم ژن و تنظیم اسمزی می‌باشد (۱۱). با افزایش تنش خشکی بر مقدار قندهای محلول افزوده شد. گونه‌های *E. camaldulensis* و *E. melliodora* دارای بیشترین مقدار قند در مقایسه با دو گونه دیگر در مواجهه با تنش خشکی بودند. نتایج مشابه نیز در جنسهای دیگر وجود دارد (۱۲).

Kaiser اثرات احتمالی افزایش تنش خشکی را به سه گروه تقسیم‌بندی می‌کند: ۱- در صورتی‌که مقدار RWC بین ۷۰-۱۰۰ درصد باشد: کاهش فتوسنتز به علت بسته شدن روزنه به سرعت قابل برگشت است. ۲- در صورتی‌که مقدار RWC بین ۳۵-۷۰ درصد باشد: در شدت نور بالا، ظرفیت فتوسنتزی کاهش می‌یابد و فقط آبگیری مجدد، به کندی بهبود می‌یابد. علت اصلی می‌تواند ممانعت نوری باشد، از آنجائی‌که کربوکسیلاسیون، چرخه کالوین و تنفس نوری همگی کاهش می‌یابند، انتقال الکترون ظاهرا عامل محدودکننده‌تری است. ۳- در صورتی‌که مقدار RWC کمتر از ۳۵ درصد باشد: کاهش غیر قابل برگشت در ظرفیت به علت صدمه غشایی در کلروپلاست منجر به مرگ می‌شود (۱۵). در گونه *E. microtheca* میانگین درصد رطوبت نسبی برگ در مواجهه با تیمارهای مختلف پتانسیل اسمزی RWC= ۷۴/۳ مشاهده شد در حالیکه در سه گونه دیگراین مقدار بین ۵۹ تا ۶۶ درصد بود. می‌توان اینطور نتیجه‌گیری کرد که‌این گونه‌ها در مقایسه با گونه *E.microtheca* بعد از اعمال تنش خشکی بسیار کندتر به حالت اولیه خود برمی‌گردند.

در کل با توجه به صفات مختلف بررسی شده می‌توان اینطور نتیجه‌گیری کرد که در میان گونه‌های مورد مطالعه *E. microtheca* نسبت به تیمارهای مختلف خشکی متحمل‌تر می‌باشد.

منابع مورد استفاده

۱-عشریه، ه.، ۱۳۷۹؛ بررسی بردباری و مقاومت به شوری دو گیاه: *Agropyron cristatum* L. و *Cynodon dactylon*. پایان‌نامه کارشناسی ارشد زیست شناسی. دانشگاه آزاد اسلامی، واحد تهران شمال، ۲۸۳ صفحه.

Archive of SID
www.SID.ir

۲- مسعودسینکی، ج.، ۱۳۸۱؛ بررسی جنبه‌های فیزیولوژیک مقاومت به خشکی و شـوری در سورگوم. پایان‌نامه کارشناسی ارشد زراعت، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد علوم و تحقیقات، ۱۹۲ صفحه.

3-Abebe, T., 1994; Growth performance of some multipurpose trees and shrubs in the semi-arid areas of southern Ethiopia Agrofor. Sys. 26: 237-248.

4-Bajji, M., S. Lutts and J.M. Kinet, 2001; Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. Plant Science, 160:669-681.

5-Bassiri, A., M. Kosh-Khui and I. Rouhani, 1977; The influence of simulated moisture stress conditions and osmotic substrates on germination and growth of cultivated and wild safflowers. Journal of Agricultural Science, 88:95-100.

6-Bates, I.S., R.P. Waldern and I.D. Teare, 1973; Rapid determination of free prolin for water stress studies. Plant and Soil, 39:205-207.

7-Bohnert, H.J. and R.G. Jensen. 1996; Strategies for engineering water stress tolerance in plants, Trends in Biotechnilogy. Elsevier Sciece, 14: 89-97.

8-Fan, S.H. and T.J. Blake. 1997; Trees- structure and function, comparison of polyethylene glycol 3350 induced osmotic stress and soil drying for drought simulation in three woody species. Springer Verlag GmbH. 11(6):342-348.

9-Heidari Sharif Abad, H. 1994; Variation in the sensivity of nodulation and nitrogen fixation to nitrate in annual medicago species. A thesis for the degree of doctor of philosophy. Waite Agricultural Research Institute, Glen Osmond, South Australia, 179 p.

10-Hendry, G. 1993; Evolutionary origins and natural functions of fructans. New Phytologist, 123:3-14.

11-Ho, S., Y. Chao, W. Tong and S. Yu, 2001; Sugar coordinately and differentially regulates growth and stress-related gene expression via a complex signal transduction network and multiple control mechanisms. Plant Physiology, 46:281-285.

12-Irigoyen, J.J., D.W. Eineric, and M. Sanchez-Diaz, 1992; Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. Physiologia Plantarum. 84(1):58-60.

13-Iyengar, E.R.R.and M.P. Reddy, 1996; Photosynthesis in highly salt-tolerant plants. In: Pessarakli, M. (eds). Handbook of photosynthesis. Chapman and Hall, London, pp:897-909.

14-Jenssen, A., 1978; Chlorophyll and cartenoid: Handbook pf physiological and biochemical method. New York. Cambridge Univ. Press, PP 59-70.

15-Kaiser, W.M., 1987; Effect of water deficit on photosynthetic capacity. Physiologia Plantarum,. 71:142-144.

16-Kerepesi, I., 1998; Osmotic and salt stresses induced differential alternation in water-soluble carbohydrate content in wheat seedling. Journal Agric Food chem. 5347-5354.

17-Kuznetsov, V.V. and N.I. Shevyakova, 1999; Prolin under stress: Biological role, metabolism and regulation. Russian Journal of Plant Physiology, 46:274-287.

18-Martin, M., F. Micell, J.A. Morgan, M. Scalet and G. Zebi, 1993; Synthesis of osmotically active substances in winter wheat leaves as related to drought resistance of different genotypes. Journal of Agronomy and Crop Science, 171: 176-184.

19-Michel, B.E. and M.R. Kaufmann, 1973; The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. Plant Physiology, 51:914-916.

20-Nilsen, E. T. and D.M. Orcutt, 1996; The Physiology of plant under stress. Abiotic Factors, John Willy and Sons, USA. 680 pages.

21-Passarkli, M., 1999;. Handbook of plant and crop stress. Marcel Dekker Inc. 697 pages.

22-Shvaleva, A.L., F. Costa, E. Silva, E. Breia, J. Jouve, J.F. hausman, M.H. Almeida, J.P. Maroco, M.L. Rodrigues, J.S., Pereira and M.M. Chaves, 2005; Metabolic response to water deficit in two *Eucalyptus globulus* clones with contrasting drought sensivity. Tree Physiology, 26:239-248.

23-Souza, G.M., J.M. Cardoso, and A.N. Goncalves, 2004; Prolin Content and protein patterns in *Eucalyptus grandis* shoot submitted to high and low temperature shocks. Brazilian Archives of Biology and Technology, 47(3):355-362.

24-Turk, M.A., Tawaha, A.R.M., Dong Lee, K., 2004; Seed germination and seedling growth of three lentil cultivars under moisture stress. Asian Journal of Plant Sciences.3 (3):344-397.

25-White, D.A., C.L. Beadle and D. Worldge, 1996; leaf water relation of *Eucalyptus globulus* ssp. globulus and *E.nitens*: Seasonal, drought and species effects. Tree Physiology, 16: 469-476.

26-White, D.A., N.C. Turner, J.H. Galbraith, 2000; Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric eucalyptus species planted in Mediterranean south western Australia. Tree Physiol, 20: 1157-1165.

27-Wintermans, J.F.G.M. and A.D. Motes, 1965; Spectrophotometric characteristics of chlorophyll a and b and their pheophitin in ethanol, Biochemica et Biophysica Acta,109:440-452.

28-Woodward,A.J. and I.J. Bennett, 2005; The effect of salt stress and abscisic acid on prolin production, chlorophyll content and growth of in vitro propagated shoots of *Eucalyptus camaldulensis*. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 82(2):189-200.

Archive of SID

www.SID.ir