Archive of SID

تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد یازدهم، شماره چهارم، زمستان ۱۳۹۷
۸۰۲-۷۹۱
http://dx.doi.org/10.22077/escs.2018.1022.1202

ارزیابی تغییرات صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گونه‌های اجدادی و تکاملی گندم تحت تنش کم‌آبی

صدیقه فابریکی اورنگ[1*]، ثریا مهرآباد پوربناب[2]

۱. استادیار، هیئت‌علمی گروه ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، دانشگاه بین‌المللی امام خمینی (ره)، قزوین، ایران
۲. دانشجوی کارشناسی ارشد ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، دانشگاه بین‌المللی امام خمینی (ره)، قزوین، ایران

تاریخ دریافت: ۹۶/۰۷/۱۱؛ تاریخ پذیرش: ۹۶/۰۸/۱۷

چکیده

آگاهی از تنوع ژنتیکی موجود در ارقام اهلی و خویشاوندان وحشی یک گونه گیاهی، در به‌کارگیری آن‌ها در برنامه-های اصلاحی از اهمیت زیادی برخوردار است. با توجه به اینکه بخش قابل‌توجهی از اراضی زیر کشت گندم در ایران در مناطق خشک قرارگرفته و اینکه گونه‌های گیاهی با راهبردهای مختلفی ازجمله تغییر در آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، خود را با تنش‌های محیطی وفق می¬دهند، لذا مطالعه هرچه بیشتر در رابطه با شناسایی گونه‌های مقاوم و نیز شناخت نوع سازوکار تحملی آن‌ها امری ضروری است. ازاین‌رو و به‌منظور بررسی اثر تنش خشکی بر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی، وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی و فعالیت آنزیم‌های آنتی-اکسیدان در پنج گونه اجدادی و تکامل‌یافته گندم از جنس Aegilops و Triticum، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک¬های کامل تصادفی با سه تکرار در سه سطح آبیاری نرمال (۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی)، تنش متوسط (۵۰ درصد ظرفیت زراعی) و تنش شدید (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) اجرا گردید. با مقایسه میانگین داده‌ها بیشترین میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و گایاکول پراکسیداز طی تنش شدید به ترتیب با میزان افزایش ۸۰، ۳۴، ۸۴ و ۲۹ درصدی نسبت به عدم تنش مشاهده شد. نتایج این تحقیق نشان داد که گونه‌های *T. aestivum* و *T. urartu* ازنظر فعالیت SOD، گونه *Aegiliops tauschii* ازنظر CAT، *T. durum* ازنظر APX و *Ae. speltoides* ازنظر GPX به دلیل بیشترین افزایش فعالیت آنزیم‌های ذکرشده در هر دو تنش متوسط و شدید جزء گونه‌های کاندید برای اصلاح به تحمل خشکی با مکانیسم آنتی‌اکسیدانی مربوطه محسوب می‌شوند. مقدار کلروفیل کل در شرایط تنش متوسط و شدید به ترتیب کاهش ۱۱/۵ و ۶۶ درصدی داشت، بااین‌وجود در دو گونه *Aegiliops speltoides* و *T. durum* کمترین میزان کاهش نسبت به شرایط نرمال مشاهده شد. میزان کارتنوئید با افزایش شدت خشکی کاهش یافت، اما این کاهش در گونه *T. durum* رخ نداده بلکه با شدت تنش بر میزان کارتنوئید که یک آنتی‌اکسیدان غیرآنزیمی نیز محسوب می‌شود افزوده شد.

واژه‌های کلیدی: **آنتی‌اکسیدان، آسکوربات پراکسیداز، تنش خشکی، کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز.**

مقدمه

هر یک از عوامل تنش‌زا تأثیرات خاص خود را بروز می‌دهند ولی بیشتر این عوامل تنش‌زا، اثرات مشابهی بر گیاهان می-گذارند. تنش‌های غیرزنده مانند خشکی، شوری، دما، نور، فلزات سنگین و آلاینده‌ها از عوامل شناخته‌شده در افزایش تولید رادیکال‌های فعال اکسیژن در گیاهان می‌باشند که به سیستم‌های غشا و دیگر فرآیندهای سلولی آسیب می‌زنند. سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی نقش مهمی در ایجاد تعادل و جلوگیری از آسیب اکسیداسیونی ایفا می‌کنند. بااین‌حال، تولید و کارایی سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی به نوع گیاه و ساختار ژنتیکی گیاه بستگی دارد (Fotouhi Qazvini et al., 2011). تنش خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی محدودکننده رشد و تولید گیاهی در اکثر نقاط دنیا ازجمله

* نگارنده پاسخگو: صدیقه فابریکی اورنگ. پست الکترونیک: s.ourang910@gmail.com

www.SID.ir

Archive of SID

ایران است. تأثیر تنش خشکی روی رشد و عملکرد گیاه به ژنوتیپ گیاه بستگی دارد و گیاهان سازوکارهای متفاوتی را در برابر تنش خشکی بکار می‌گیرند. گیاهان با کاهش پارامترهای رشد، بسته نمودن روزنه‌ها، کاهش فتوسنتز، تغییر در سازوکارهای تنظیمی انتقال یون‌ها و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان با تنش خشکی مقابله می‌نمایند.

تولید انواع گونه‌های اکسیژن فعال (ROS[1]) ازجمله اثرات دیگر تنش خشکی در گیاهان است. ترکیبات ROSشامل مولکول‌های سوپراکسید، هیدروژن پراکسید، رادیکال هیدروکسیل و اکسیژن می‌باشند. این ترکیبات توسط فعالیت‌های طبیعی سلولی نظیر تنفس نوری و بتااکسیداسیون اسیدهای چرب نیز تولید می‌شوند، ولی میزان آن‌ها خیلی بالا نبوده و در پیام‌دهی نقش دارند. هنگامی‌که گیاهان در معرض تنش‌های زیستی و غیرزیستی قرار می‌گیرند، میزان ترکیبات ROS بسیار افزایش‌یافته و تجمع ترکیبات ROS به دلیل اکسیداسیون رنگیزه‌های فتوسنتزی، لیپیدهای غشایی، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک می‌توانند به گیاه آسیب وارد کرده و درنهایت باعث مرگ سلول گردند. برای کاهش اثرات رادیکال‌های آزاد، سلول‌های گیاهی دارای سیستم آنتی‌اکسیدان غیرآنزیمی با وزن مولکولی پایین و نیز آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی هستند. سیستم آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی یکی از سازوکارهای حفاظتی است که شامل عوامل آنزیمی نظیر سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و گلوتاتیون پراکسیداز است که به ترتیب رادیکال‌های سوپراکسید، هیدروژن پراکسید و پراکسیدهای آلی را در درون سلول‌ها خنثی می‌نمایند (Hassanpour and Niknam, 2014). همچنین در این سیستم عوامل غیرآنزیمی شامل ویتامین E، کاروتنوئیدها، ویتامین C، پلی‌فنل‌ها و اسیداوریک به‌عنوان آنتی‌اکسیدان در خنثی‌سازی بسیاری از رادیکال‌های آزاد و گونه‌های فعال اکسیژن دخالت دارند (Sies and Stahl, 1995).

گندم از تیره غلات، مهم‌ترین گیاه زراعی یک‌ساله است که در سطح گسترده‌ای از جهان تولید و مورداستفاده انسان است (Farahani and Arzani, 2008). اصلاحگران گندم، تمام گونه‌هایی را که در سه جنس تاکسونومیکی تریتیکوم، آژیلوپس و آمبلیوپایروم قرار می‌گیرند (به عبارتی گندم‌های زراعی و کلیه خویشاوندان نزدیک آن‌ها) گندم می‌نامند. جنس آژیلوپس و تریتیکوم از مهم‌ترین جنس‌های موجود در تیره Triticeae است و گونه‌های موجود در این جنس بخش اصلی مخزن ژنی گندم زراعی را تشکیل می‌دهند. ارزیابی گسترده‌ای از خویشاوندان وحشی گندم برای مقاومت به تنش خشکی نشان داده که *Aegilops tauschii*، *Aegilops umbellulata*، *Aegilops columnaris*، *Aegilops peregrina* و *Aegilops triuncialis* مقاوم‌ترین گونه‌ها به تنش خشکی هستند (Damania et al., 1992). در رابطه با مقاومت خویشاوندان وحشی به‌ویژه گونه‌های دیپلوئید در برابر تنش خشکی و قابلیت ویژه این گونه‌ها ازنظر صفات فیزیولوژیک مانند توانایی‌های فتوسنتزی، محتوای کلروفیل و هدایت روزنه‌ای گزارش‌های متعددی وجود دارد. مولنار و همکاران گزارش کردند که تحت شرایط تنش خشکی گونه‌های *Aegilops tauschii* و *Aegilops speltoides* نسبت به *Aegilops bicornis* کاهش کمتری در محتوای نسبی آب برگ (RWC[2]) و میزان فتوسنتز دارند و اظهار داشتند که این دو گونه می‌توانند به‌عنوان منابع مطلوبی برای برنامه‌های اصلاحی مرتبط با اصلاح صفات فیزیولوژیک برای شرایط تنش خشکی در نظر گرفته شوند (Molnar et al., 2005). آگاهی از تنوع ژنتیکی موجود در ارقام اهلی و خویشاوندان وحشی یک گونه گیاهی، در به‌کارگیری آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی از اهمیت زیادی برخوردار است (Hardon et al., 1994). در همین راستا، با توجه به اینکه بخش قابل‌توجهی از اراضی زیر کشت گندم در ایران، در مناطق خشک و نیمه‌خشک قرارگرفته و همچنین این مناطق دارای طیف گسترده‌ای از تنش‌های غیرزیستی ازجمله خشکی و شوری می‌باشند، لذا شناسایی و مطالعه هرچه بیشتر در رابطه با گونه‌های مقاوم به چنین شرایطی و نیز شناخت نوع سازوکار تحملی آن‌ها امری ضروری است.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در گلخانه تحقیقاتی و آزمایشگاه دانشگاه بین‌المللی امام خمینی(ره) در سال ۱۳۹۵ اجرا شد. به‌منظور بررسی اثر تنش خشکی بر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی، وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در پنج گونه گندم اجدادی و تکامل‌یافته از جنس Aegilops و Triticum (*Aegilops tauschii*، *Aegilops*

[1]. Reactive Oxygen Species

[2]. Relative Water Content

www.SID.ir

Archive of SID

speltoides، *Triticum aestivum*، *Triticum urartu* و *Triticum durum*) آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در سه سطح آبیاری نرمال (۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی)، تنش متوسط (۵۰ درصد ظرفیت زراعی) و تنش شدید (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) اجرا گردید. ظرفیت زراعی هر گلدان بر اساس روش پیشنهادشده توسط سوزا و همکاران (Souza et al., 2000) تعیین و میزان آب داده‌شده به هر گلدان طی اعمال تنش بر اساس اختلاف وزن تر و خشک به‌دست‌آمده از خاک گلدان و نیز درصد تعیین‌شده (۲۵، ۵۰ و ۱۰۰ درصد) صورت گرفت. تمامی بذر موردنیاز از بانک ژن غلات دانشگاه ایلام تهیه گردید. پس از آماده‌سازی گلدان‌ها تعدادی بذر داخل آن‌ها کاشته و تا رسیدن به مرحله چهار برگی به‌طور یکسان آبیاری شدند و از این مرحله به بعد دو تنش خشکی ذکرشده اعمال شد. دو هفته پس از اعمال تنش، نمونه‌های برگی برای بررسی فعالیت آنزیمی تهیه و بلافاصله به درون نیتروژن مایع انتقال یافتند. همچنین از هر سطح تنش چند بوته برای ارزیابی وزن بااحتیاط از خاک خارج‌شده و پس از شستشوی ریشه درون یخ خشک به آزمایشگاه انتقال‌یافته و وزن تر ریشه و اندام هوایی اندازه‌گیری شد. در ادامه بوته‌ها در دمای ۷۰ درجه سلسیوس به مدت ۴۸ ساعت خشک‌شده و سپس وزن خشک ریشه و اندام هوایی اندازه‌گیری گردید.

جدول ۱. مشخصات ژنومی و محل جمع‌آوری خویشاوندان وحشی و تکامل‌یافته گندم‌های موردمطالعه

Table 1. Genomic characteristics and collection sites of wild and evolutionary relatives of wheat

گونه Species	ژنوتیپ Genotype	Seed collection location	محل جمع‌آوری بذر
Triticum aestivum	AABBDD	Urmia	ارومیه
Triticum urartu	A^UA^U	Saggez road-Marivan	جاده سقز- مریوان
Aegilops tauschii	DD	Astara	آستارا
Aegilops speltoides	BB	Kermanshah-Ghasreshirin	قصرشیرین کرمانشاه
Triticum durum	AABB	Golpayegan	گلپایگان

سنجش کلروفیل و کارتنوئید: ۰/۱ گرم بافت تازه برگ تهیه، در ۳ میلی‌لیتر استن ۸۰٪ کوبیده و ماده همگن‌شده به تیوپ ۲ میلی‌لیتری انتقال و ۵ دقیقه در ۱۰۰۰۰ gسانتریفیوژ شد. فاز رویی جدا و میزان جذب نور در طیف‌های ۴۸۰، ۵۱۰، ۶۶۳، ۶۴۵ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر برای محاسبه فرمولی میزان کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کارتنوئید قرائت شد (Nogues and Baker, 2000).

تهیه عصاره پروتئینی و آنزیمی: ۰/۵ گرم بافت تازه از نمونه‌های برگی تهیه، با ازت مایع کوبیده شده و به تیوپ‌های ۲ میلی‌لیتری انتقال داده شد. سپس در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد، یک میلی‌لیتر بافر استخراج (MgCl2, 1 mM EDTA & 1.5% w/v PVPP, 0.05 M Tris-HCL buffer, pH 7.5, 3 Mm) به نمونه‌ها افزوده و برای همگن شدن ترکیب ورتکس شدند. درنهایت محلول همگن‌شده به مدت ۲۰ دقیقه با دور g ۲۵۰۰۰ سانتریفیوژ شده و فاز رویی برای آزمایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی استفاده شد (Kang and Saltveit, 2002).

فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD[3]) از طریق اندازه‌گیری توانایی آن برای کاهش مهار فتوشیمیایی NBT با استفاده از روش دهیندسا و همکاران (Dhindsa et al., 1992) سنجیده شد. مخلوط واکنش شامل ۳ میلی‌لیتر بافر فسفات ۵۰ mM (pH 7.8)، متیونین ۱۳ mM، ۷۵ mM NBT، ریبوفلاوین ۲ µM، ۰/۱ mM EDTA و صفر (شاهد) یا ۵۰ میلی‌لیتر عصاره آنزیمی بود. ریبوفلاوین در آخرین مرحله به ترکیب واکنش افزوده‌شده و لوله‌های حاوی مخلوط واکنش زیر نور دو لامپ فلورسنت ۱۵ واتی بر روی شیکر به مدت ۱۰ دقیقه قرار گرفتند. سپس جذب نور در طیف ۵۶۰ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت شد.

3. Superoxide Dismutase

www.SID.ir

Archive of SID

فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT[4]) با اندازه‌گیری میزان تجزیه پراکسید هیدروژن، با استفاده از روش مهلی و چنز (Maehly and Chance, 1959) سنجیده شد. مخلوط واکنش حاوی ۲/۵ میلی‌لیتر بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار (pH=7.4)، ۰/۱ میلی‌لیتر از هیدروژن پراکسید ۱٪ و ۵۰ میلی‌لیتر عصاره بود. تخریب هیدروژن پراکسید با کاهش جذب در طیف نوری ۲۴۰ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر سنجیده شد.

فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX[5]) با استفاده از روش چن و آسادا (Chen and Asada, 1989) محاسبه شد. مخلوط واکنش شامل ۱ میلی‌لیتر بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار (pH=7.0)، ۱ میلی‌مولار EDTA، ۰/۵ میلی‌مولار آسکوربات، ۱/۵۴ میلی‌مولار هیدروژن پراکسید و ۵۰ میلی-لیتر عصاره آنزیمی بود. تخریب آسکوربات با کاهش جذب در طیف نوری ۲۹۰ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر سنجیده شد.

فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز (GPX[6]) با استفاده از روش اوپادهایا و همکاران (Upadhyaya et al., 1985) مشخص شد. مخلوط واکنش شامل ۲/۵ میلی‌لیتر بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار (pH=6.1)، ۱ میلی‌لیتر هیدروژن پراکسید ۱٪، ۱ میلی‌لیتر گایاکول ۱٪ و ۲۰ میلی‌لیتر عصاره آنزیمی بود. افزایش جذب در طیف نوری ۴۲۰ نانومتر ثبت شد.

محتوای پروتئین کل با استفاده از روش بردفورد (Bradford, 1976)، با استفاده از آلبومین سرم گاوی (BSA) به‌عنوان یک استاندارد تعیین شد. تمام فعالیت آنزیم‌ها از هر میلی‌گرم پروتئین در هر دقیقه محاسبه شد و به‌عنوان یک‌درصدی برای کنترل بیان شد.

تجزیه‌وتحلیل آماری داده‌های حاصل به روش تجزیه واریانس فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی انجام شد. برای ارزیابی اثر تیمارها و ژنوتیپ روی صفات اندازه‌گیری شده، مقایسه میانگین تیمارها با آزمون دانکن انجام گرفت. از نرم‌افزارهای Excel و SAS برای ترسیم نمودارها و تجزیه‌های آماری استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها (جدول ۲) نشان داد که تیمار تنش خشکی تأثیر معنی‌داری ($P\leq0.05, 0.01$) بر اکثر صفات موردبررسی داشته است. تغییرات صفات مورفولوژیکی ریشه و اندام هوایی گونه‌های گندم تحت شرایط عدم تنش، تنش متوسط و تنش شدید خشکی در جدول ۳ و اثرات متقابل آن‌ها در شکل ۱ نشان داده شده است. مقایسه میانگین داده‌ها (جدول ۳) نشان داد، با شدت یافتن تنش خشکی غلظت رنگیزه‌ها و پروتئین کاهش‌یافته، به‌طوری‌که بیشترین غلظت آن‌ها در شرایط عدم تنش بود که این نتایج با یافته‌های دولت‌آبادیان و همکاران (Dolatabadian et al., 2009) مشابه است. فعالیت آنزیم‌های موردبررسی در این آزمایش اختلاف معنی‌داری را در سطح تنش، ژنوتیپ و اثر متقابل ژنوتیپ در تنش نشان دادند. طبق بیشتر گزارش‌های در گونه‌های مختلف گیاهی در شرایط تنش خشکی میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان افزایش می‌یابد (Turkan et al., 2005; Zhuang and Chen, 2006). مقایسه میانگین داده‌ها (جدول ۳) در رابطه با میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی-اکسیدانی نشان داد که میزان فعالیت این آنزیم‌ها همراه با شدت تنش خشکی افزایش یافته است، به‌طوری‌که بیشترین میزان فعالیت آنزیم‌های CAT، SOD، APX و GPX طی تنش شدید (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) به ترتیب با میزان افزایش ۸۰، ۳۴، ۸۴ و ۲۹ درصدی نسبت به عدم تنش (جدول ۳) مشاهده شد. در این راستا حسن‌پور و همکاران (Hassanpour et al., 2012) با بررسی تأثیر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گندم مشاهده کردند که در شرایط تنش خشکی، فعالیت آنزیم‌های SOD و APX نسبت به شاهد افزایش یافت.

تنش خشکی همانند سایر تنش‌های محیطی مانند شوری، فلزات سنگین و تنش دمایی می‌تواند باعث تنش اکسیداتیو شود که بسیار آسیب‌زننده است. در این شرایط آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی در گیاه فعال می-شوند. نتایج تحقیقات نشان داده است که غشاهای سلولی و اندامک‌ها، اولین محل آسیب به سلول‌ها در شرایط تنش خشکی توسط شکل‌های فعال اکسیژن هستند (Schwars et al., 2001). گیاهان برای مقابله با این ترکیبات فرآیندهایی را در خود توسعه داده‌اند که به‌طورکلی به‌عنوان فرآیند دفاع آنتی‌اکسیدانی شناخته می‌شوند. سوپراکسید دیسموتاز که در رده‌های مختلف سلولی می‌توان آن را یافت نقش جاروب کردن رادیکال سوپراکسید و تبدیل آن به آب و

4. Catalase
5. Ascorbate Peroxidase
6. Guaiacol Peroxidase

www.SID.ir

Archive of SID

اکسیژن را به عهده دارد. افزایش فعالیت این آنزیم تحت تنش خشکی باعث افزایش مقاومت گیاه در مقابل تنش خشکی شده و از کاهش رشد و عملکرد گیاه جلوگیری می‌کند (Hassanpour et al., 2012). این افزایش فعالیت زمانی رخ می‌دهد که مقدار یون سوپراکسید درون‌سلولی افزایش یابد (Smirnoff, 1998). تغییر در فعالیت SOD با توجه به شدت خشکی، طول مدت تنش و گونه گیاهی متفاوت است، در این تحقیق افزایش معنی‌داری در فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در گونه‌های تنش دیده نسبت به شرایط عدم تنش (جدول ۳) مشاهده گردید که مطابق نتایج ژانگ و کایرخام (Zhang and Kirkham, 1994) بود. در این راستا افزایش فعالیت SOD در گندم گزارش شده است (Hassanpour et al., 2012).

جدول ۲. نتایج تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر صفات فیزیولوژیک و آنتی‌اکسیدان‌های گونه‌های اجدادی و تکاملی گندم.

Table 2. ANOVA results for the effect of drought stress on physiological traits and antioxidants of ancestral and evolutional species of wheat.

S.O.V	منابع تغییرات	درجه آزادی (df)	میانگین مربعات (MS) کلروفیل a Chla	کلروفیل b Chlb	کلروفیل کل ChlT	کارتنوئید CAR	پروتئین Protein	کاتالاز CAT
Replication	تکرار	2	0.017	0.001	0.022	0.027	21.7	0.0001
Stress (S)	تنش	2	0.62**	0.48**	2.11**	0.15**	310.5*	0.002**
Species (DS)	گونه	4	0.053*	0.005^{ns}	0.082^{ns}	0.004^{ns}	121.4^{ns}	0.001**
DS × S	تنش×گونه	8	0.046*	0.042^{ns}	0.15^{ns}	0.02^{ns}	209*	0.001**
Error	اشتباه آزمایشی	28	0.016	0.03	0.077	0.011	76.8	0.00003

Table 2. Continued **جدول ۲. ادامه**

S.O.V	منابع تغییرات	درجه آزادی (df)	میانگین مربعات (MS) سوپراکسید دیسموتاز SOD	آسکوربات پراکسیداز APX	گایاکول پروکسیداز GPX	وزن تر ریشه RFW	وزن خشک ریشه RDW	وزن تر اندام هوایی SFW	وزن خشک اندام هوایی SDW
Replication	تکرار	2	204.5	0.03	0.19	0.023	0.002	0.015	0.0004
Replication	تنش	2	556.9**	4.79**	418*	0.004	0.001**	0.037^{ns}	0.003*
Stress (S)	گونه	4	430**	1.35*	413.5*	0.012*	0.002**	0.26**	0.012**
Species (DS)	تنش×گونه	8	602.5**	1.61**	1068**	0.006^{ns}	0.0001^{ns}	0.023^{ns}	0.001^{ns}
DS × S	اشتباه آزمایشی	28	34.26	0.4	111.1	0.004	0.0002	0.02	0.001

ns، *، **: به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪

ns,*,**: non-significant and significant at 5%, 1% level, respectively.

Chla: chlorophyll a, Chlb: chlorophyll b, ChlT: total chlorophyll, CAR: carotenoid, CAT: *catalase*, SOD: *Superoxide dismutase*, APX: *Ascorbate peroxidase*, GPX: *Guaiacol peroxidase*, RFW: root fresh weight, RDW: root dry weight, SFW: shoot fresh weight, SDW: shoot dry weight**.**

فعالیت کاتالاز در هر دو سطح تنش خشکی افزایش نشان داد (جدول ۳)، در تطابق با افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در این آزمایش، افزایش آن در شرایط تنش کم‌آبی گزارش شده است (Zhang and Kirkham, 1994). البته کاهش این آنزیم نیز تحت شرایط تنش خشکی در گندم (Herbinger et al., 2002) و آرابیدوپسیس (Jung, 2004) گزارش شده است. چنین به نظر می‌رسد که در شرایط تنش کم‌آبی، افزایش غلظت پراکسید هیدروژن توسط فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز (Bowler et al., 1992)، سبب افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز برای تجزیه پراکسید هیدروژن می‌گردد

www.SID.ir

Archive of SID

اما در شرایط بدون تنش به دلیل عدم تولید بیش‌ازحد رادیکال‌های آزاد اکسیژن، تولید پراکسید هیدروژن ناشی از یون سوپراکسید کاهش‌یافته و درنتیجه فعالیت آنزیم کاتالاز کاهش می‌یابد. در تطابق با نتایج این تحقیق (جدول ۳)، افزایش معنی‌دار APX در گیاهان مختلف تحت تنش دیده شده است. در گزارشی سایرام و همکاران (Sairam et al., 1998)دریافتند که کاهش پراکسیداسیون لیپید با افزایش و القای فعالیت APX در ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی در گندم با هم مرتبط است؛ بنابراین به نظر می‌رسد در این مطالعه در شرایط تنش خشکی محصول فعالیتSOD که آب‌اکسیژنه است توسط القای فعالیت APX حذف می‌شود.

جدول ۳- مقایسه میانگین بین تیمارهای تنش خشکی برای صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی موردمطالعه در آزمایش.

Table 3. Mean ccomparison amongst drought stress treatments for studied physiological and biochemical traits

Treatment	تیمار	کلروفیل a Chl a	کلروفیلb Chl b	کلروفیل کل ChlT	کارتنوئید CAR	پروتئین Protein	کاتالاز CAT	سوپراکسید دیسموتاز SOD
		---------- (µmol g FW^{-1}) ----------				(mg gFW^{-1})	---------- (U/ml) ----------	
NS	بدون تنش	0.57^{A}	0.54^{A}	1.12^{A}	0.44^{A}	45.9^{A}	0.03^{C}	34.14^{B}
MDS	تنش خشکی متوسط	0.52^{A}	0.36^{B}	0.88^{B}	0.37^{A}	38.7^{B}	0.046^{B}	36.58^{B}
SDS	تنش خشکی شدید	0.19^{B}	0.18^{C}	0.38^{C}	0.25^{B}	37.5^{B}	0.054^{A}	45.7^{A}

		آسکوربات پراکسیداز APX	گایاکول پروکسیداز GPX	وزن تر ریشه RFW	وزن خشک ریشه RDW	وزن تر اندام هوایی SFW	وزن خشک اندام هوایی SDW
		---------- (U/ml) ----------		---------- (g plant^{-1}) ----------			
NS	بدون تنش	1.35^{C}	37.3^{B}	0.14^{A}	0.055^{A}	0.45^{A}	0.098^{A}
MDS	تنش خشکی متوسط	1.83^{B}	43.2^{AB}	0.12^{A}	0.041^{B}	0.38^{A}	0.082^{AB}
SDS	تنش خشکی شدید	2.48^{A}	47.8^{A}	0.11^{A}	0.037^{B}	0.35^{A}	0.068^{B}

میانگین‌های با حروف مشترک در هر ستون، تفاوت معنی‌داری ندارند.

The means with same letters in each column is not significant.

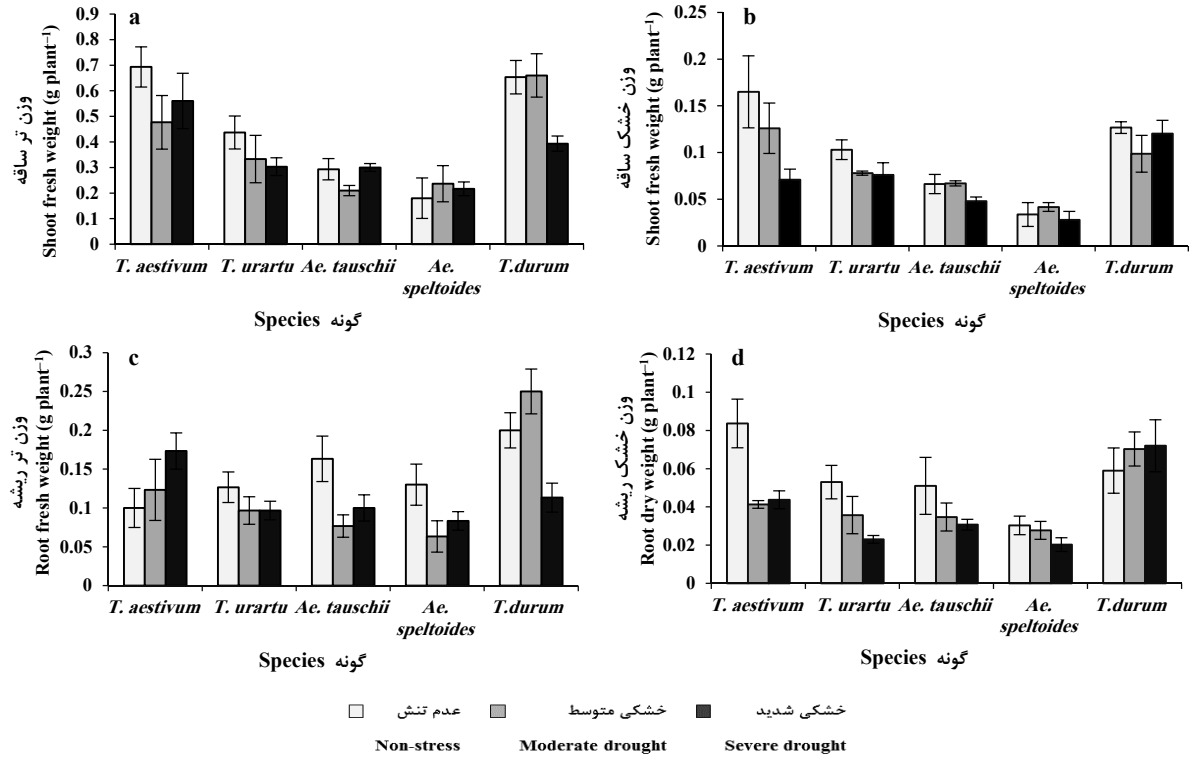
NS: non stress, MDS: moderate drought stress, SDS: severe drought stress, Chla: chlorophyll a, Chlb: chlorophyll b, ChlT: total chlorophyll, CAR: carotenoid, CAT: *catalase*, SOD: *Superoxide dismutase*, APX: *Ascorbate peroxidase*, GPX: *Guaiacol peroxidase*, RFW: root fresh weight, RDW: root dry weight, SFW: shoot fresh weight, SDW: shoot dry weight

مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ در تنش نشان داد که گونه‌های *T. aestivum* و *T. urartu* ازنظر فعالیت SOD (شکل ۲-d)، *Ae. tauschii* ازنظر CAT (شکل ۲-c)، *T. durum* ازنظر APX (شکل ۲-b) و *Ae. speltoides* ازنظر GPX (شکل ۲-a) به دلیل افزایش بیشتر فعالیت ویژه آنزیم‌های ذکرشده در تنش‌های متوسط و شدید، جزء گونه‌های کاندید برای اصلاح به تحمل خشکی با مکانیسم آنتی‌اکسیدانی مربوطه محسوب می‌شوند. در این رابطه گزارش‌ها نشان می‌دهند که رقم‌های مقاوم به تنش‌های محیطی می‌توانند از طریق القا کردن سیستم‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی با تنش‌های محیطی مقابله کنند؛ بنابراین، بین سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی و تحمل به شرایط تنش ارتباط وجود دارد (Demiral and Turkan, 2004; Hernandez et al., 2000).

رادیکال‌های آزاد اکسیژن میل ترکیبی بالایی با پروتئین‌ها داشته و سبب اکسید شدن آن‌ها می‌شوند (Bradford and Hsiao, 1982) تنش کم‌آبی با تولید رادیکال‌های مخرب اکسیژن سبب تخریب ساختار پروتئین‌ها و اسیدهای آمینه می‌شود و درنتیجه باعث کاهش غلظت پروتئین می‌گردد که با نتایج ما در این تحقیق همسو است (شکل ۳). همچنین فیلر (Feller, 2004) اعلام نمود که تنش خشکی، بیان ژن‌های کدکننده پروتئازهای درون‌سلولی را القا کرده و سبب تجزیه پروتئین‌ها و ازجمله پروتئین‌های محلول برگ‌ها و تحریک مجدد نیتروژن و درنتیجه سنتز مواد محلول سازگار

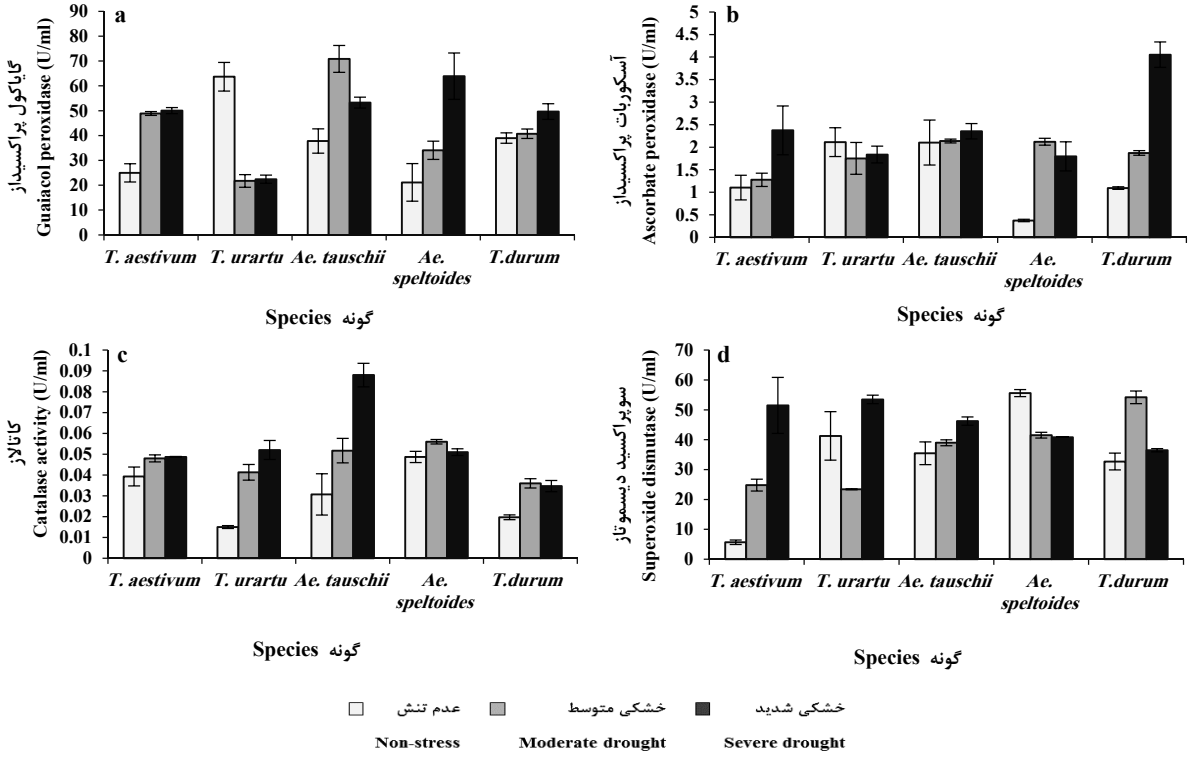
www.SID.ir

Archive of SID



شکل ۱. روند تغییرات صفات مورفولوژیکی (a) وزن تر اندام هوایی، (b) وزن خشک اندام هوایی، (c) وزن تر ریشه و (d) وزن خشک ریشه در گونه‌های اجدادی و تکاملی گندم تحت شرایط عدم تنش، تنش متوسط و تنش شدید خشکی.

Fig. 1. Variations pattern of morphological traits (a) shoot fresh weight, (b) shoot dry weight, (c) root fresh weight, and (d) root dry weight in ancestral and evolutionary species of wheat under non-stress, moderate and severe drought stress.

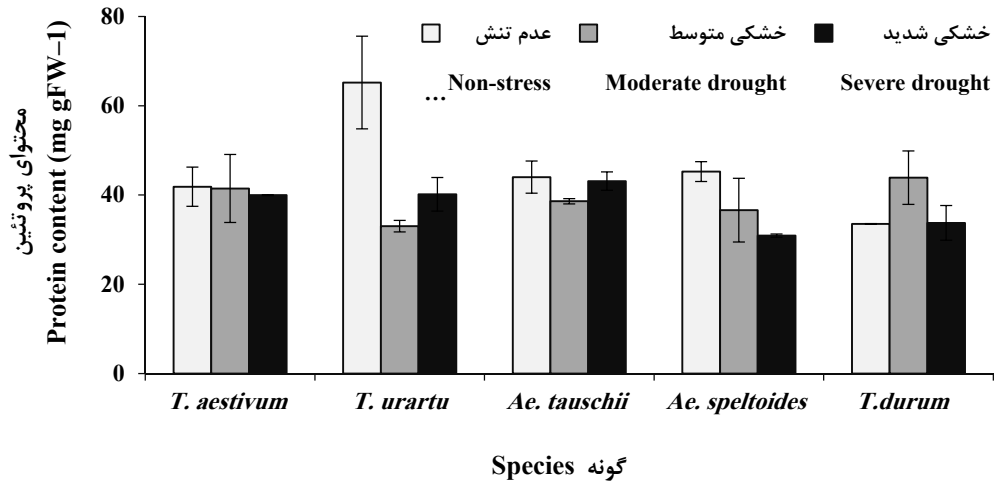


شکل ۲. روند تغییرات آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (a) گایاکول پراکسیداز، (b) آسکوربات پراکسیداز، (c) کاتالاز و (d) سوپراکسیددیسموتاز در گونه‌های اجدادی و تکاملی گندم تحت شرایط عدم تنش، تنش متوسط و تنش شدید خشکی.

Fig. 2. The variations pattern of antioxidant enzymes (a) guiacol peroxidase, (b) ascorbate peroxidase, (c) catalase and (d) superoxide dismutase in ancestral and evolutionary species of wheat under non-stress, moderate and severe drought stress.

www.SID.ir

Archive of SID



شکل ۳. تغییرات محتوای پروتئین کل در گونه‌های اجدادی و تکاملی گندم در شرایط عدم تنش و تنش متوسط و شدید خشکی.

Fig. 3. Total protein content variations in ancestral and evolutionary species of wheat under non-stress, moderate and severe drought stress.

جهت تنظیم اسمزی می‌شود. بر همین اساس کاهش غلظت پروتئین‌های محلول در شرایط تنش خشکی با کاهش سنتز آن‌ها و همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده پروتئین‌های محلول در ارتباط است. وقوع تنش رطوبتی وضعیت پلی ریبوزوم‌های مؤثر در ساخته‌شدن پروتئین‌های بافت گیاهی را تغییر می‌دهد به‌طوری‌که در شرایط کمبود رطوبت تعداد پلی‌ریبوزوم‌ها کاهش‌یافته و میزان آن بستگی به گونه و نیز اندام گیاهی متفاوت است (Scott et al., 1979).

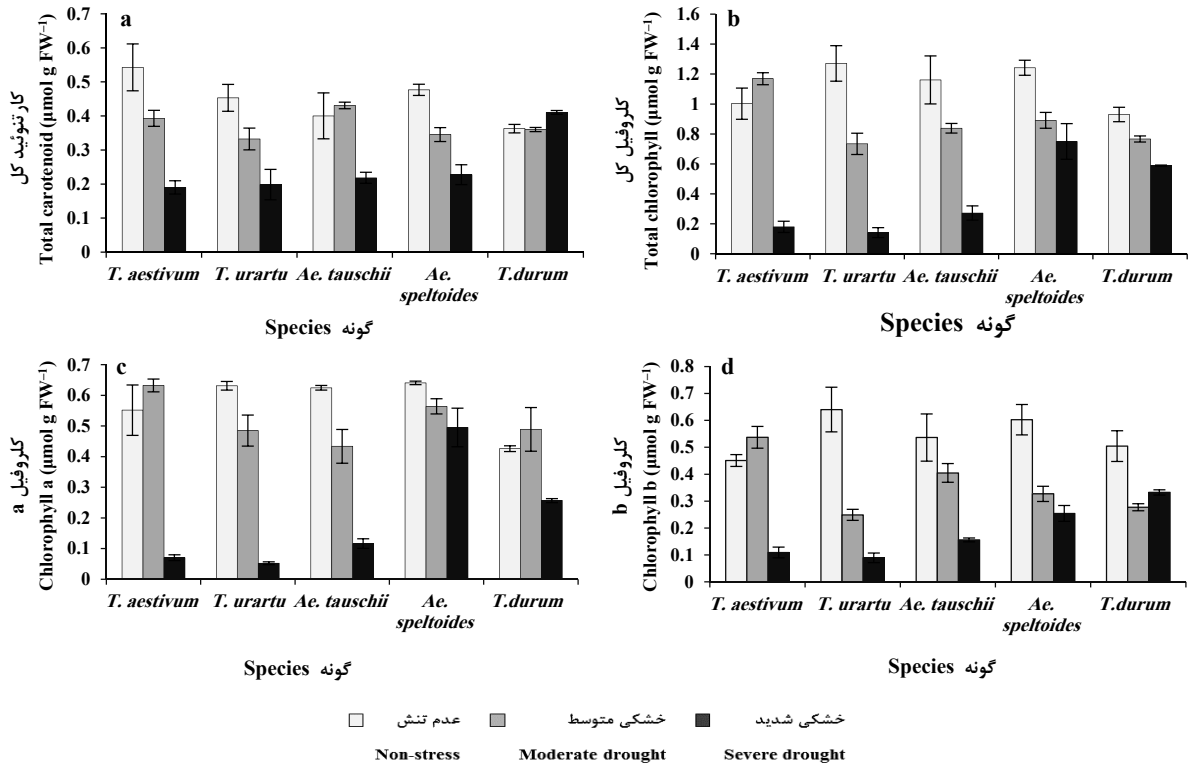
ازنظر میزان کلروفیل کل، تنش خشکی باعث کاهش مقدار کلروفیل گردید و همان‌طور که از مقایسه میانگین (جدول ۳) مشاهده می‌گردد مقدار کلروفیل کل کاهش ۱۱/۵ و ۶۶ درصدی به ترتیب در شرایط تنش متوسط و شدید داشته است. تغییرات مقدار کلروفیل a (شکل ۴-c) نشان داد که در هر پنج گونه موردمطالعه میزان کلروفیل طی تنش شدید کاهش یافت، بااین‌وجود در دو گونه *Aegiliops speltoides* و *T. durum* بیشترین میزان کلروفیل برخلاف سه گونه دیگر در تنش شدید و به عبارتی کمترین میزان کاهش نسبت به شرایط نرمال مشاهده شد. در مورد مقدار کلروفیل b (شکل ۴-b) به‌جز *T. aestivum* سایر گونه‌ها بیشترین میزان کلروفیل b را در شرایط عدم تنش دارا بودند، اما در شرایط تنش به‌طور معنی‌داری مقدار آن کاهش‌یافته و مشابه با روند کلروفیل a دو گونه *Aegiliops speltoides* و *T. durum* کمترین میزان کاهش را نسبت به شرایط نرمال نشان دادند. تامسون و همکاران (Tompson et al., 1987) بیان نمود، در گیاهان علائم بروز تنش‌های اکسیداتیو شامل کاهش محتوای کلروفیل و نفوذپذیری غشاء می‌باشند که منجر به کاهش فتوسنتز و درنتیجه رشد گیاه می‌شوند. در این تحقیق نیز تنش خشکی باعث کاهش رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل) و متعاقباً کاهش فعالیت فتوسنتز گیاه شده و درنتیجه رشد گیاه گندم کاهش می‌یابد. کاهش غلظت کلروفیل در شرایط کم‌آبی می‌تواند به‌عنوان یک عامل محدودکننده غیر روزنه‌ای به‌حساب آید. یکی از دلایل این کاهش، افزایش میزان فعالیت آنزیم کلروفیلاز است که البته تحت شرایط تنش بیان این آنزیم القاء می‌شود (Ranjan et al., 2001). کاهش میزان فتوسنتز تحت تنش خشکی در گندم و گونه‌های مختلف آژیلوپس گزارش شده است (Dulai et al., 2006; Liu et al., 2006; Shah and Paulsen, 2003). کاهش محتوای رنگیزه‌های سلول‌های گیاهی (کلروفیل‌ها و کارتنوئیدها) تحت تأثیر تنش خشکی، توسط کائوسری و همکاران (Kauseri et al., 2006) و حیدری شریف‌آباد (Heidari Sharif-Abad, 2000) نیز گزارش شده است. آن‌ها اعلام کردند که میزان کلروفیل a وb در بسیاری از گیاهان متأثر از خشکی بوده و می‌تواند به‌عنوان یکی از شاخص‌های تحمل خشکی موردتوجه قرار گیرد. در تحقیقی دیگر کاهش ۲۵ درصدی در محتوی کلروفیل در گونه *A. tauschii* تحت تأثیر تنش خشکی گزارش شده است (Gautam et al., 2011).

www.SID.ir

Archive of SID

همچنین کاهش قابل‌ملاحظه‌ای در محتوای کلروفیل و کارتنوئید برگ در گونه‌های هگزاپلوئید و دیپلوئید گندم در مواجهه با خشکی گزارش شده است (Liu et al., 2006).

بر اساس مقایسه میانگین داده‌ها (جدول ۳) میزان کارتنوئید با افزایش شدت تنش خشکی کاهش داشته است، اما این کاهش در گونه *T. durum* رخ نداده بلکه با شدت تنش بر میزان کارتنوئید که یک آنتی‌اکسیدان غیرآنزیمی نیز محسوب می‌شود افزوده شده است. کارتنوئیدها علاوه بر نقش حفاظتی در مقابل تنش اکسیداتیو در سمیت‌زدایی از کلروفیل نقش داشته و باعث کاهش اثرات سمی رادیکال‌های آزاد می‌شوند (Sanitata and Gabbriella, 1999). گونه-هایی که بتوانند محتوی کارتنوئید بیشتری داشته باشند، در مقابل گونه‌های اکسیژن فعال، دفاع موفق‌تری داشته و در شرایط تنش کمبود آب تحمل بیشتری از خود نشان می‌دهند (Noctor and Foyer, 1998).



شکل ۴. روند تغییرات رنگیزه‌های فتوسنتزی (a) کارتنوئید، (b) کلروفیل کل، (c) کلروفیل a و (d) کلروفیل b در گونه‌های اجدادی و تکاملی گندم تحت شرایط عدم تنش، تنش متوسط و تنش شدید خشکی.

Fig. 4. Variations pattern in photosynthetic pigments (a) Carotenoid, (b) Total chlorophyll, (c) Chlorophyll a and (d) Chlorophyll b in the ancestral and evolutional forms of wheat dismutase in ancestral and evolutionary species of wheat under non-stress, moderate and severe drought stress.

همبستگی ساده پیرسونی بین صفات مختلف فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در جدول ۴ ارائه شده است. ضرایب همبستگی مثبت بین اجزای کلروفیل و کارتنوئید در هر دو شرایط تنش و عدم تنش مشاهده گردید. در شرایط تنش برخلاف شرایط عدم تنش بین صفات وزن تر و خشک ساقه با آنزیم کاتالاز همبستگی منفی معنی‌داری مشاهده شد که بیانگر افزایش فعالیت کاتالاز با کاهش وزن ساقه در شرایط تنش خشکی بود. همبستگی مثبت بین مقدار کارتنوئید و فعالیت آنزیم GPX (۰/۶) در شرایط تنش برخلاف شرایط عدم تنش مشاهده شد. وزن خشک ریشه در شرایط تنش با آنزیم APX همبستگی مثبت (۰/۸۱) نشان داد، ولیکن در شرایط عدم تنش این همبستگی معنی‌دار نبود. این موضوع بیانگر این است که در شرایط تنش هم‌راستا با افزایش وزن خشک که یک نوع مکانیسم تحمل در برابر تنش خشکی است آنزیم APX نیز که یکی از آنزیم‌های افزایش تحمل در برابر خشکی است افزایش یافته است.

www.SID.ir

Archive of SID

جدول ۴. ضرایب همبستگی ساده و معنی‌دار بین صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در شرایط عدم تنش (پایین قطر اصلی) و تنش خشکی (بالای قطر اصلی) در گونه‌های اجدادی و تکامل‌یافته گندم.

Table 4. Significant correlation coefficients among physiological and biochemical traits in non-stress condition (below the main diameter) and drought stress (above the main diameter) in ancestral and evolutionary species of wheat.

	Chla	Chlb	ChlT	CAR	Protein	SOD	CAT	APX	GPX	RFW	RDW	SFW	SDW
Chla		0.74**	0.95**	–	–	–	–	–	0.86**	–	–	–	–
Chlb	0.62*		0.74**	–	–	–	–	–	-0.54*	–	–	–	–
ChlT	0.86**	0.93**		0.68**	–	-0.56*	–	–	–	–	–	–	–
CAR	–	0.64**	0.62*		–	–	–	–	0.6*	–	0.52*	–	–
Protein	–	–	–	–		–	–	–	–	–	–	–	–
SOD	–	–	–	–	–		–	-0.54*	–	–	–	–	–
CAT	–	–	–	–	–	–		–	–	–	–	-0.66**	-0.54*
APX	–	–	–	–	–	–	-0.65**		–	–	0.81**	–	–
GPX	–	–	–	–	–	–	-0.79**	0.75**		–	–	–	–
RFW	-0.66**	–	-0.59*	–	–	–	–	–	–		0.79**	0.57*	–
RDW	–	–	–	–	–	-0.62**	–	–	–	–		–	0.53*
SFW	-0.54*	–	-0.51*	–	–	-0.76**	–	–	–	–	–		–
SDW	–	–	–	–	–	-0.76**	–	–	–	–	–	0.91**	

Chla: کلروفیل a، Chlb: کلروفیل b، ChlT: کلروفیل کل، CAR: کارتنوئید، CAT: کاتالاز، SOD: سوپراکسید دیسموتاز، APX: آسکوربات پراکسیداز، GPX: گایاکول پراکسیداز، RFW: وزن تر ریشه، RDW: وزن خشک ریشه، SFW: وزن تر ساقه، SDW: وزن خشک ساقه.

Chla: chlorophyll a, Chlb: chlorophyll b, ChlT: total chlorophyll, CAR: carotenoid, CAT: *catalase*, SOD: *Superoxide* dismutase, APX: *Ascorbate peroxidase*, GPX: guaiacol peroxidase, RFW: root fresh weight, RDW: root dry weight, SFW: shoot fresh weight, SDW: shoot dry weight.

نتیجه‌گیری کلی

در جمع‌بندی، بیشترین میزان فعالیت آنزیم‌های CAT، SOD، APX و GPX طی تنش شدید به ترتیب با میزان افزایش ۸۰، ۳۴، ۸۴ و ۲۹ درصد نسبت به شرایط عدم تنش مشاهده شد. گونه‌های *T. aestivum* و *T. urartu* ازنظر فعالیت SOD، *Ae. tauschii* ازنظر CAT، *T. durum* ازنظر APX و *Ae. speltoides* ازنظر GPX به دلیل بیشترین افزایش فعالیت آنزیم‌های ذکرشده در هر دو تنش متوسط و شدید جزء گونه‌های مناسب برای برنامه‌های اصلاحی به‌منظور افزایش تحمل به خشکی با مکانیسم آنتی‌اکسیدانی مربوطه محسوب و معرفی می‌شوند. کمترین میزان کاهش مقدار کلروفیل کل در شرایط تنش نسبت به شرایط عدم تنش در دو گونه *Aegiliops speltoides* و *T. durum* مشاهده شد. در این تحقیق میزان کارتنوئید با افزایش شدت خشکی کاهش یافت، اما این کاهش در گونه *T. durum* مشاهده نشد بلکه با شدت تنش بر میزان کارتنوئید که یک آنتی‌اکسیدان غیرآنزیمی نیز محسوب می‌شود افزوده شد. در شرایط تنش برخلاف شرایط عدم تنش همبستگی‌های معنی‌داری بین صفات وزن ساقه با فعالیت آنزیم کاتالاز، مقدار کارتنوئید با فعالیت آنزیم GPX و وزن خشک ریشه با آنزیم APX مشاهده گردید.

منابع

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.

Bradford, K.J., Hsiao, T.C., 1982. Physiological response to moderate water stress. In: Laneg, O.L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Zeigler, Z. (eds.), Physiological Plant Ecology. II. Water relation and carbon assimilation Encyclopedia Plant physiques. Springer Vellage, Berlin and New York, pp. 263-324.

Bowler, C., Van Montagu, M., Inze, D., 1992. Superoxie dismutase and stress tolerance.

www.SID.ir

Archive of SID

Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 43, 83-116.

Chen G.X., Asada, K., 1989, Ascorbate peroxidase in tea leaves: occurrence of two isozymes and the differences in their enzymatic and molecular properties. Plant Cell Physiology. 30, 987-998.

Damania, A. B., Hakim, S., Moualla, M.Y., 1992. Evaluation of variation in Triticum dicoccum for wheat improvement in stress environments. Hereditas. 116, 163-166.

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

Dolatabadian, A., Modarres Sanavy, S.A.M., Sharifi, M., 2009. Effect of water deficit stress and foliar application of ascorbic acid on antioxidants enzymes activity and some biochemical changes in leaves of grain corn (*Zea maize* L.). Journal of Biology. 22(3), 407-422. [In Persian with English Summary].

Dulai, S., Molnar, I., Pronay, J., Csernak, A., Tarnai, R., Molnar-Lang, M., 2006. Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in Aegilops species originating from dry habitats. Acts Biologica Szegediensis. 50, 11-17.

Demiral, T., Turkan, I., 2004. Does exogenous glycine betaine affect antioxidative system of rice seedlings under NaCl treatment? Journal of Plant Physiology. 161, 1089-1100.

Farahani, A., Arzani, A., 2008. Study of genetic diversity of durum wheat genotypes with multivariate statistical analysis. Electronic Journal of Crop Production, 1(4), 51-64. [In Persian with English Summary].

Feller, U., 2004. Proteolysis. In: Feller, U. (eds.), Plant Cell Death Processes. Elsevier, pp. 107-123.

Fotouhi Qazvini, R., Heydari, M., Hashempour, A., 2011. Molecular Physiology and Biology of stress Tolerance in Plants. Jahad Daneshgahi of Mashhad, 360pp. [In Persian]

Gautam, P.P., Vara Prasad, P.V., Fritz, A.K., Kirkham, M.B.K., Gill, B., 2011. Response of Aegilops species to drought stress during reproductive stages of development. Functional Plant Biology. 39(1) 51-59.

Hardon, J.J., Vosman, B., Van Hintum, T.J.L., 1994. Identifying genetic resources and theirordination: The capabilities and limitations ofmodern biochemical and legal systems. Background Study Paper, No. 4. FAO, Roma, 20p.

Hassanpour, H., Niknam, V., 2014. Effect of drought stress on growth and activity of antioxidant Enzymes in Mentha pulegium L. in flowering. Process and Plant Function, 3(8), 25-34.

Hassanpour Lescokelaye, K., Ahmadi, J., Daneshyan, J., Hatami, S., 2012. Changes in chlorophyll, protein and antioxidant enzymes on durum wheat under drought stress. Journal of Crop Breeding, 7(15), 76-87. [In Persian with English Summary].

Hernandez, J.A., Jimenez, A., Mullineaux, P., Sevilla, F., 2000. Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. Plant, Cell Environment. 23, 853-862.

Herbinger, K., Tausz, M., Wonisch, A., Soja, G., Sorger, A., Grill, D., 2002. Complex interactive effects of drought and ozone stress on the antioxidant defence systems of two wheat cultivars. Plant Physiology and Biochemistry. 40, 691- 696.

Heidari Sharif-Abad, H., 2000. Plants, aridity and drought. Research Institute of Forests and Rangelans, Tehran, Iran, 200p. [In Persian]

Jung, S., 2004. Variation in antioxidant metabolism of young and mature leaves of Arabidopsis thaliana subjected to drought. Plant Science. 166, 459-466.

Kang, H. and Saltveit, M. 2002. Chilling tolerance of maize, cucumber and rice seedling leaves and roots are differentially affected by salicylic acid. Physiologia Plantarum. 115, 571-576.

Kauseri, R.H., Athar, U.R., Ashraf, M., 2006. Chlorophyll fluorescence: A Potential indicator for rapid assessment of water stress tolerance in Canola. Pakistan Journal of Botany. 38, 1501-1509.

Liu, W.J., Yuan, S., Zhang, N.H., Lei, T., Duan, H.G., Liang, H.G., Lin, H.H., 2006. Effect of waterstress on photosystem II in two wheat cultivars. Biologia Plantarum. 50, 597-602.

Maehly, A.C., Chance B., 1959.The assay of catalase and peroxidase. In: Glick, D., (ed.), Methods of Biochemical Analysis, Vol. 1 Inter-

www.SID.ir

Archive of SID

science Publishers, New York, NY, pp 357-425.

Molnar, I., Schneider, A., Molnar-Lang, M., 2005. Demonstration of Aegilops biuncialis chromosomes in a wheat background by genomic in situ hybridization (GISH) and identification of U chromosomes by FISH using GAA sequences. Cereal Research Communications. 33(4), 673-680.

Nogues, S., Baker, N.R., 2000. Effect of drought on photosynthesis in Mediterranean plant grown under enhanced uv- B radiation. Journal of Experimental Botany. 51, 1309-1317.

Noctor, G., Foyer, C.H., 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. Plant Molecular Biology. 49, 249-279.

Ranjan, R., Bohra S.P., Jeet, A.M., 2001. Plant senescence. Jodhpur Agrobios New York, 18-42.

Sairam, R.K., Shukla S.D., Saxena, D.C., 1998. Stress induced injury and antioxidant enzymes in relation to drought tolerance in wheat genotypes, Biologia Plantarum, 40(3), 357-364.

Sanitata, L., Gabbriella, R., 1999. Response to Cd in higher plants. Environment and Experimental Botany. 45, 105-130.

Schwars, K., Bertelsen, G., Nissen, L.R., Gardner, P.T., Heinonen, M.I., Hopia, A., 2001. Investigation of plant extracts for antioxidant assay based on radical scavenging, lipid oxidation and analysis of the principal antioxidant compounds. Food Research Technology. 212, 319-328.

Scott, N. S., Munns, R., Barlow, E.W.R., 1979. Polyribosome content in young and eged wheat leaves subjected to drought. Experimental Botany. 30, 905-911.

Smirnoff, N., 1998. Plant resistance to environmental stress. Current Opinion in Biotechnology. 9, 214-219.

Sies, H., Stahl, W., 1995. Vitamins E and C, β-carotene and other as antioxidants. American Journal of Clinical Nutrition, 62, 1315-1321.

Shah, N.H., Paulsen, G.M., 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. Plant and Soil. 257, 219-226.

Souza, C.C., Oliveira, F.A., Silva, I.F., AmorimNeto, M.S., 2000. Evaluation of methods of available water determination and irrigation management in ‘‘terra roxa’’ under cotton crop. Revista Brasileira de Engenharia Agricola e Ambiental. 4, 338–342.

Tompson, J.E., Ledge, R.L., Barber, R.F., 1987. The role of free radicals in senescence and wounding. New Phytologist. 105, 317-344.

Turkan, I., Bor, M., Ozdemir, F., Koca, H., 2005. Differential responses of lipidperoxidation and antioxidants in the leaves of drought tolerant P. acutifolius Gray and drought sensitive P.vulgaris L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. Plant Science. 168, 223-231.

Upadhyaya, A., Sankhla, D., Davis, T.D., Sankhla, N., Smith, B.N., 1985. Effect of paclobutrazol on the activities of some enzymes of activated oxygen metabolism and lipid peroxidation in senescing soybean leaves. Journal of Plant Physiology. 121, 453-461.

Zhang, J.X., Kirkham, M.B., 1994. Drought stress induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. Plant Cell Physiology. 35, 785-791.

Zhuang, L., Chen, Y.N., 2006. Physiological responses of three contrasting plantspecies of groundwater level changes in aria environment. Integrative Plant Biology. 48, 520-110.

www.SID.ir