تاثیر پوترسین در افزایش تحمل گندم به تنش خشکی بر برخی شاخص‌های بیوشیمیایی در گندم

میلاد خیری سیس، سدابه جهانبخش گده کهریز* و سیده یلدا رئیسی ساداتی

ایران، اردبیل، دانشگاه محقق اردبیلی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، گروه زراعت و اصلاح نباتات

تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۹/۵ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۱۱/۱۲

چکیده

سیستم‌های مقاومتی گیاهان از جمله گندم در مقابل تنش‌ها توسط روش‌های متعددی از جمله پلی‌آمین‌ها مثل پوترسین تحریک می‌گردد. پوترسین می‌تواند بر میزان کاهش انواع تنش‌های محیطی، تاثیر مثبتی داشته باشد. بمنظور بررسی مقاومت ارقام مختلف گندم تحت تنش خشکی، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در ۳ تکرار انجام گرفت. فاکتور اول تنش خشکی در سه سطح (۸۵ درصد، ۶۵ درصد ظرفیت زراعی و شاهد) و فاکتور دوم شامل ده رقم گندم (لاین ۲۷، کوهدشت، زاگرس، لاین ۲۴، گنبد، لاین ۲۸، لاین ۴۰، لاین ۳۹، لاین ۲۵ و لاین ۲۳) و فاکتور سوم شامل محلول‌پاشی پوترسین با غلظت-های (صفر، ۰/۰۸۸ گرم در لیتر و ۰/۱۷۸ گرم در لیتر) در نظر گرفته شد. محلول-پاشی پوتریسین در مرحله‌ی سه برگچه‌ای گیاهچه صورت گرفت. و یک روز پس از محلول‌پاشی پوتریسین، تنش خشکی بر اساس ظرفیت زراعی اعمال شد و یک هفته بعد از قرار گرفتن گیاه در تنش مورد نظر، نمونه‌برداری انجام گرفت. بدین منظور میزان پروتئین کل، قند محلول، میزان اسید آمینه‌های لیزین و متیونین، رنگدانه آنتوسیانین و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (کاتالاز، پراکسیداز و پلی‌فنل‌اکسیداز) و پرولین ارزیابی شد. بررسی‌ها نشان داد که تحت تیمار پوتریسین غلظت اسید آمینه پرولین و کربوهیدرات که در مکانیسم‌های دفاعی گیاه نقش اساسی دارند افزایش یافت. میزان فعالیت کاتالاز و پراکسیداز با افزایش غلظت پوتریسین کاهش و میزان فعالیت پلی‌فنل‌اکسیداز در ارقام کوهدشت، لاین ۲۳، لاین ۲۴، لاین ۲۵، لاین ۲۷، لاین ۳۹ و لاین ۴۰ افزایش و در ارقام گنبد، زاگرس و لاین ۲۸ کاهش یافت. همچنین با افزایش تنش خشکی، میزان پروتئین در ارقام گنبد، کوهدشت، لاین ۲۵، لاین ۲۷ و لاین ۲۸ افزایش و در ارقام زاگرس، لاین ۲۳، لاین ۲۴، لاین ۳۹ و لاین ۴۰ کاهش یافت. به طور کلی نتایج نشان داد که کاربرد پوتریسین در غلظت‌های ۰/۰۸۸ و ۰/۱۷۸ گرم بر لیتر به‌صورت محلول‌پاشی روی برگ، منجر به ایجاد تحمل گیاه گندم، در برابر تنش خشکی شد. از آنجا که پوترسین می‌تواند تاثیر مثبتی بر میزان کاهش انواع تنش‌های محیطی داشته باشد، می‌توان نتیجه‌گیری کرد که افزایش پروتئین کل در لاین ۲۵ حاصل از تیمار پوترسین با افزایش ایجاد مقاومت در مقابل تنش در ارتباط می‌باشد. بهبود سیستم آنتی‌اکسیدانی در لاین ۲۳ نیز در بین سایر ارقام موجب افزایش تحمل در گیاه شده و از آسیب‌های ناشی از مواد سمی تولید شده در سلول‌ها کاسته است.

واژه های کلیدی: تنش خشکی، آنزیم‌های آنتی اکسیدانت، پرولین، گندم نان، پوترسین

* نویسنده مسئول، تلفن: ۰۹۱۴۳۵۴۴۲۱۳، پست الکترونیکی: jahanbakhsh@uma.ac.ir

مقدمه

غلات به طور مستقیم و غیرمستقیم بیش‌ترین اهمیت را در تغذیه انسان دارند و در این بین گندم مهم‌ترین نقش را ایفا می کند (۲). گندم (*Triticum* aestivum L.) از نظر میزان تولید و سطح زیرکشت مهم‌ترین محصول زراعی به شمار رفته و افزایش کمی و کیفی مهم عملکرد آن در واحد سطح از مهم‌ترین اولویت‌های تحقیقاتی و اجرایی

کشور می‌باشد. بـا توجه به اهمیت گندم در تغذیه انسان لازم است همراه با افزایش عملکرد کمی، در بالا بردن کیفیت گندم نیز اقداماتی انجام شود (۴۲). در اکثر نقاط دنیا آب عامل محدودکننده تولید محصولات کشاورزی است. تنش خشکی یکی از عمده‌ترین موانع برای تولید موفق محصولات زراعی در جهان است، که به‌طور متوسط عملکرد را ۵۰ درصد یا بیشتر کاهش می‌دهد (۲۵). در آینده‌ی نزدیک گسترش فعالیت‌های کشاورزی به مناطق با حاصلخیزی کمتر برای تامین نیازهای فزاینده‌ی غذایی، موجب می‌گردد. کمبود آب اهمیت بیشتری پیدا کند (۱۲). براساس گزارش فائو حدود ۹۰ درصد از کشور ایران در نواحی خشک و نیمه خشک قرار دارد (۹). یکی از اثرات تنش‌های محیطی، ایجاد آسیب‌های اکسیداتیو توسط گونه‌های فعال اکسیژن (پراکسید هیدروژن، رادیکال هیدروکسیل و رادیکال سوپراکسید) می‌باشد. تولید گونه‌های اکسیژن فعال سبب تخریب کلروفیل به دلیل جدا شدن زنجیره فیتولی از حلقه پورفیرین، پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء (۲۵) و تخریب پروتئین‌ها می‌شود (۲۲). مطالعات فراوانی حاکی از افزایش تجمع گونه‌های فعال اکسیژن تحت تنش خشکی گزارش شده است. تجمع گونه‌های فعال اکسیژن در سلول در شرایط تنش خشکی، موجب آسیب رساندن به لیپیدهای غشا، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک می‌شود. در طی فتوسنتز تحت وضعیت کم آبی، نشت بالای الکترون به سمت O_2 اتفاق می‌افتد و انواع مختلف ROS نظیر سوپراکسید، پراکسید هیدروژن، رادیکال هیدروکسیل و رادیکال اکسیژن تولید می‌کند. گیاهان جهت مقابله با تنش اکسیداتیو ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن، ساز و کارهای آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی دارند (۲۹). سیستم آنزیمی شامل آنزیم‌های سوپراکساید دیسموتاز، گلوتاتیون ردوکتاز، پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز می‌باشد که در پاک‌سازی مولکول‌های هیدروژن پراکسیداز تولید شده در سلول، نقش ایفا می‌کنند (۴). از آنجایی که گیاهان نمی‌توانند از تنش‌های محیطی مختلف فرار کنند، به مکانیسم‌هایی نیاز دارند که تنش‌ها را شناسایی کرده و به آن‌ها پاسخ دهند (۳۹). از جمله‌ی این مکانیسم‌ها، تنظیم اسمزی است. تنظیم اسمزی، یک نوع سازگاری به تنش آبی است که از طریق تجمع مواد محلول درون سلول‌ها، می‌تواند منجر به حفظ تورژسانس سلول‌ها و فرآیندهای وابسته به آن در پتانسیل‌های پایین آب شود (۴۳). پرولین یکی از اسیدآمینه‌های فعال در پدیده تنظیم اسمزی است که در تنظیم اسمزی درون سلول نقش به سزایی دارد (۳۱). همچنین پرولین سبب محافظت از ساختارهای سلولی و پایداری آنزیم‌ها می‌گردد (۲۱). قندهای محلول یکی دیگر از محافظت کننده‌های اسمزی در جهت تنظیم اسمزی سلول می‌باشند (۳۷). محققان گزارش کردند که میزان پرولین، قندهای محلول، فعالیت آنزیم کاتالاز، پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز در گیاه گندم تحت شرایط تنش خشکی افزایش یافت (۳۴). کمبود آب موجب تغییر در محتوای کلروفیل می‌شود، به طوری که در گیاه شوید تنش خشکی اثر معنی‌داری بر میزان کلروفیل a، b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدهای بخش هوایی داشت، که با افزایش شدت تنش، محتوای کلروفیل و کاروتنوئیدها به طور معنی‌دار کاهش یافتند (۲۷). تحت تنش خشکی فعالیت گونه‌های فعال اکسیژن باعث بروز صدماتی مثل تغییر ساختار پروتئین‌ها و غیرفعال شدن آنزیم‌ها و بی رنگ شدن یا از بین رفتن رنگدانه‌هایی مثل کلروفیل می‌گردد (۱۴، ۱۹و ۳۲). دانشمندان گزارش کردند که در گیاه گندم میزان پروتئین برگ و غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی کاهش یافت (۱۰)، به نظر می‌رسد کاهش سنتز پروتئین‌ها در شرایط تنش خشکی و یا تجزیه پروتئین‌ها به علت افزایش فعالیت آنزیم‌های پروتئاز باشد (۱۵). غلظت بیشتر پروتئین با حفظ کلروفیل برگ موجب دوام فتوسنتز و افزایش مقاومت به خشکی می‌شود (۱۰). پلی‌آمین‌ها پلی-کاتیون‌های مهمی هستند که در مراحل مختلف فیزیولوژیکی و نموی گیاهان نقش دارند. پلی‌آمین‌ها در

القای تقسیم سلولی، جنین‌زایی، ریخت‌زایی، نموگل، میوه و دانه و پیری نقش ایفا می‌کنند. مهم‌ترین پلی‌آمین‌ها شامل اسپرمیدین (تری‌آمین)، اسپرمین (تتراآمین) و پیش-ساز آنها پوترسین (دی‌آمین) است. در بافت گیاهان پلی-آمین‌ها به شکل هم‌یوغ با مولکول‌های آلی دیگر و یا به شکل آزاد یافت می‌شوند (۲۸). اخیراً نقش پلی‌آمین‌ها در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های غیرزیستی، از جمله شوری و خشکی مورد توجه قرار گرفته است (۱۸). پلی-آمین‌ها بواسطه ویژگی پلی‌کاتیونی خود مانند ترکیبات آنتی‌اکسیدانی عمل کرده و سبب برداشت رادیکال‌های آزاد و در نتیجه مهار پراکسیداسیون لیپیدها می‌گردند. از میان پلی‌آمین‌ها، انواع همیوغ شده با مولکول‌های دیگر، از اهمیت بیشتری در مقاومت به تنش برخوردارند (۳). هدف از این پژوهش بررسی عوامل فیزیولوژیک دخیل در کاهش اثرات تنش کمبود آب مانند آنتی‌اکسیدان ها، اسمولیت ها و سایر مکانیزم‌های تحمل به تنش در گیاه گندم بود. لذا دراین تحقیق ده رقم از گندم انتخاب و واکنش آن‌ها در مقابل تنش خشکی بررسی و مورد مطالعه قرار گرفت اما هدف اصلی از این تحقیق تاثیر محلول‌پاشی پوترسین درمقابل تنش خشکی و همچنین اثرمتقابل آن با تنش خشکی در گندم بود.

مواد و روشها

این آزمایش در سال زراعی ۹۶-۱۳۹۵ به‌صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی در سه تکرار در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه محقق اردبیلی اجرا گردید. فاکتورهای مورد بررسی شامل فاکتور اول تنش خشکی در سه سطح (۸۵ درصد، ۶۵ درصد ظرفیت زراعی و شاهد) و فاکتور دوم شامل ده رقم گندم (لاین ۲۷، کوهدشت، زاگرس، لاین ۲۴، گنبد، لاین ۲۸، لاین ۴۰، لاین ۳۹، لاین ۲۵ و لاین ۲۳) و فاکتور سوم شامل محلول‌پاشی پوترسین با غلظت‌های (صفر، ۰/۰۸۸ و ۰/۱۷۶ گرم بر لیتر) در نظر گرفته شد. در مرحله سه‌برگچه‌ای، پوتریسین بر گیاهان محلول‌پاشی شد. و یک روز پس از محلول‌پاشی پوترسین، تنش خشکی بر اساس ظرفیت زراعی اعمال شد و یک هفته بعد از قرارگرفتن گیاه در تنش مورد نظر، نمونه-برداری انجام گرفت.

محتوای آنتوسیانین برگ با استفاده از روش Vavger (۴۴) اندازه‌گیری شد. به این صورت که ۰/۱ گرم از بافت تازه در هاون چینی با ۱۰ میلی‌لیتر متانول اسیدی به طور کامل ساییده و عصاره حاصل به مدت ۲۴ ساعت در تاریکی قرار داده شد. سپس به مدت ۱۰ دقیقه با سرعت ۴۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ و جذب محلول روشناور در طول موج ۵۵۰ نانومتر قرائت شد. برای اندازه‌گیری میزان پروتئین نیز ۰/۵ گرم از نمونه در ۳ میلی‌لیتر بافر استخراج به آن اضافه شد و مخلوط حاصل به مدت ۲۱ دقیقه با سرعت ۱۱۵۰۰ دور در دقیقه در دمای ۴ سانتی‌گراد سانتریفیوژ (مدل HAEMATOKRIT 200، کمپانی Hettich) گردید. سپس ۵ میلی‌لیتر از محلول برادفورد و ۲۹۰ میکرولیتر از بافر استخراج با همدیگر مخلوط و در ادامه ۱۰ میکرولیتر از عصاره‌های تهیه شده به آنها اضافه شد. تعیین میزان جذب در اسپکتروفتومتر با طول موج ۵۹۰ نانومتر صورت گرفت (۶).

اندازه‌گیری میزان پرولین برگ با استفاده از روش Bates و همکاران (۵) ابتدا ۵۰۰ میلی‌گـرم بافت زنده گیاهی در ۱۰ میلی‌لیتر محلول ۳ درصد اسـید سولفوسالسیلیک در هاون ساییده، سپس مخلوط را با کاغذ صافی تصفیه و ۲ میلی‌لیتر از عصاره حاصله را در لوله آزمایش ریخته و ۲ میلی‌لیتر معرف اسید نین هیدرین (حاصل از افزودن ۲۵/۱ گـرم نین هیدرین به ۳۰ میلی‌لیتر اسید استیک گلاسیال) و۲ میلی‌لیتر اسیداستیک گلاسیال به آن اضافه گردید. در مرحله بعد لوله‌ها به‌مدت یک ساعت و در دمای ۱۰۰ درجه سانتی-گراد قرار گرفت، پس از خروج، نمونه‌ها در حمام یخ به-مدت ۳۰ دقیقه نگهداری شدند، سپس ۴ میلی‌لیتر تولوئن به محتوای هر لوله اضافه و به‌مدت ۳۰ ثانیه به‌وسیله

ورتکس مخلوط گردید. لوله‌ها مدتی در دمای اتاق ثابت قرار گرفتند. در این مرحله دو لایه مجزا ایجاد و سرانجام جذب نوری لایه رنگی فوقانی در طول موج ۵۲۰ نانومتر با استفاده از تولوئن به‌وسیله دستگاه اسپکتروفتومتر (از دستگاه اسپکتروفتومتر مدل UV_160A_SHIMADZO ساخت کشور ژاپن با سل کوارتزی) قرائت شد. میزان قندهای محلول به روش Omako و همکاران (۳۵) و اندازه‌گیری فعالیت آنزیم آنتی‌اکسیدانی (پراکسیدار، پلی‌فنل اکسیداز و کاتالاز) از روش Karo و Mishra (۲۰) استفاده شد. سنجش غلظت لیزین و متیونین به روش Feri و همکاران (۱۱) انجام شد.

کلیه تجزیه و تحلیل‌های آماری داده‌های حاصل از این آزمایش، با استفاده از نرم‌افزار SAS و SPSS صورت گرفت و مقایسه میانگین‌ها به روش LSD در سطح احتمال ۵٪ انجام شد. نمودارها توسط نرم‌افزار EXCLE رسم گردید.

نتایج

تاثیر کمبود آب و محلول‌پاشی پوترسین بر تنظیم‌کننده‌های اسمزی در ارقام گیاه گندم: بعد از بررسی‌ها این نتیجه حاصل شد که اثر متقابل کم‌آبی و ارقام گندم و تیمار پوترسین بر میزان پرولین و قندهای محلول در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). با افزایش شدت تنش خشکی میزان پرولین افزایش یافت. همانطور که در جدول ۲ مشاهده می‌شود بیشترین میزان پرولین با میانگین ۲/۷۷۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ مربوط به لاین ۲۵ تحت تنش ۸۵ درصد و محلول‌پاشی ۰/۱۷۶ گرم بر لیتر پوترسین و کمترین میزان پرولین مربوط به لاین ۲۸ تحت تنش شاهد و محلول‌پاشی ۰/۱۷۶ گرم بر لیتر پوترسین به‌ترتیب با میانگین‌های ۰/۱۶۸ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ و ۰/۱۵۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ می‌باشد. همچنین بیشترین میزان قند محلول با میانگین ۲/۱۱۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ مربوط به لاین ۲۸ تحت تنش ۸۵ درصد و محلول‌پاشی ۰/۰۸۸ گرم بر لیتر پوترسین و کمترین مقدار قند محلول مربوط به لاین ۲۳ تحت تنش شاهد و محلول‌پاشی ۰/۰۸۸ گرم بر لیتر پوترسین بترتیب با میانگین‌های ۰/۶۹۴ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ و ۰/۵۰۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ می‌باشد (جدول ۳).

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس تنش خشکی و محلول‌پاشی پوترسین بر برخی صفات مورد مطالعه در ارقام مختلف گندم

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات								
		پرولین	قند محلول	پلی فنیل اکسیداز	پراکسیداز	کاتالاز	درصد پروتئین	آنتوسیانین	لیزین	میتونین
رقم	۹	۱/۴۲**	۲/۴۴**	۴۳۱/۴۸۱**	۹۵/۰۵۳**	۲۷۹/۶۶۱**	۵۰۶۹۷۲۷۶/۱**	۴۵/۰۵۶**	۳۳۲/۲۳۶**	۰/۰۱**
تنش خشکی	۲	۲۵/۵۶**	۰/۳۹۸**	۳۲/۶۷*	۹/۴۵۹**	۱۵/۴۲۷**	۶۹۰۹۰۳۵۵/۵۷**	۹۸/۲۰۴**	۰/۲۲۵**	۰/۰۰۱**
محلول‌پاشی	۲	۲/۴۹۴**	۰/۲۲۴**	۲۵/ ۵۸۵*	۴/۱۳۲^{ns}	۱/۳۷۹^{ns}	۵۲۳۰۷۶۶۱/۷۲**	۸/۶۶۲**	۰/ ۰۴۷*	۰/۰۰۰۱*
تنش خشکی × محلول‌پاشی	۴	۰/۹۹**	/۱۲۷**	۱۵/۷۹۴**	۳/۰۸۹**	۱۷/۶۷۷**	۲۰۳۷۲۳۶۱/۶۶**	۲۷/۳۰۶**	۰/۰۲۳^{ns}	۰/۰۰۰۱**
تنش خشکی ×رقم	۱۸	۰/۴۷**	۰/۰۷۹**	۲۶/۳۳۶**	۶/۰۰۶**	۷/۵۹۵**	۳۷۵۳۵۵۸۰/۱۸**	۱۹/۴۰۳**	۰/۰۶۱**	۰/۰۰۰۰۸**
محلول‌پاشی ×رقم	۱۸	۰/۱۹۴**	۰/۱۴۵**	۱۰/۸۴۵**	۲/۸۶۶**	۵/۶۷**	۲۹۳۵۰۰۷۴/۵۵**	۱۷/۸۹۹**	۰/۰۸۵**	۰/۰۰۰۱**
تنش ×رقم× محلول‌پاشی	۳۶	۰/۱۳**	۰/۱۱۴**	۱۱/۸۰۶**	۳/۰۱۱**	۴/۴۸۵**	۲۶۶۵۱۴۵۶/۴۳**	۱۵/۰۹۷**	۷/۰۶۹**	۰/۰۱**
خطا	۱۸۰	۰/۰۲۳	۰/۰۲۷	۳/۷۲۷	۰/۸۸۰	۱/۰۳۱	۷۳۲۴۰۳۴/۴۳۸	۱/۶۱۴	۰/۰۱۸	۰/۰۰۰۳۳
ضریب تغییرات	-	۲۲/۶	۲۱/۴۱	۱۷/۴۴	۲۹/۸۴	۲۰/۵۹	۱۸/۰۵	۱۷/۷	۷/۹۴	۹/۸۸

ns، * و ** بترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

جدول ۲- مقایسه میانگین اثرات سه جانبه تنش خشکی × رقم × محلول‌پاشی در اسیدآمینه پرولین (میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ)

پوتریسین ۰/۱۷۶ (گرم بر لیتر)		پوتریسین ۰/۰۸۸ (گرم بر لیتر)		بدون پوتریسین		محلول‌پاشی
میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	سطوح تنش خشکی
۰/۴۵۵	لاین۲۷	۰/۷۶۲	لاین۲۷	۰/۴۱۹	لاین۲۷	بدون تنش
۰/۷۱۹	کوهدشت	۰/۴۵۳	کوهدشت	۰/۴۵۳	کوهدشت	

۰/۵۸۶	زاگرس	۰/۵۳۲	زاگرس	۰/۳۴۲	زاگرس	
۰/۳۲۴	لاین۲۴	۰/۲۶۷	لاین۲۴	۰/۳۳۲	لاین۲۴	
۰/۱۸۲	گنبد	۰/۱۸۷	گنبد	۰/۲۳۶	گنبد	
۰/۱۵۱	لاین۲۸	۰/۲۷۵	لاین۲۸	۰/۱۶۸	لاین۲۸	
۰/۳۵۸	لاین۴۰	۰/۳۰۶	لاین۴۰	۰/۲۱۶	لاین۴۰	
۰/۳۱۲	لاین۳۹	۰/۲۱۹	لاین۳۹	۰/۳۳۸	لاین۳۹	
۰/۲۱۹	لاین۲۵	۰/۵۲۰	لاین۲۵	۰/۲۸۷	لاین۲۵	
۰/۶۸۷	لاین۲۳	۰/۷۲۶	لاین۲۳	۰/۴۱۸	لاین۲۳	
۱/۰۶۹	لاین۲۷	۰/۷۸۰	لاین۲۷	۰/۶۷۶	لاین۲۷	
۱/۰۳۰	کوهدشت	۰/۴۰۷	کوهدشت	۰/۶۹۱	کوهدشت	
۰/۵۲۶	زاگرس	۰/۶۴۷	زاگرس	۰/۴۸۰	زاگرس	
۰/۷۱۹	لاین۲۴	۰/۷۸۱	لاین۲۴	۰/۳۸۵	لاین۲۴	
۰/۲۹۷	گنبد	۰/۳۳۳	گنبد	۰/۴۱۱	گنبد	تنش آبی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی
۰/۴۷۳	لاین۲۸	۰/۵۰۰	لاین۲۸	۰/۳۶۹	لاین۲۸	
۰/۵۶۱	لاین۴۰	۰/۶۰۵	لاین۴۰	۰/۴۲۰	لاین۴۰	
۰/۷۵۷	لاین۳۹	۰/۲۹۷	لاین۳۹	۰/۴۵۲	لاین۳۹	
۰/۹۴۸	لاین۲۵	۰/۴۷۳	لاین۲۵	۰/۷۸۹	لاین۲۵	
۱/۴۱۶	لاین۲۳	/۷۹۶	لاین۲۳	۰/۹۳۰	لاین۲۳	
۱/۹۴۸	لاین۲۷	۱/۰۲۵۰	لاین۲۷	۱/۱۳۰	لاین۲۷	
۱/۸۱۶	کوهدشت	۱/۰۱۶	کوهدشت	۰/۷۲۴	کوهدشت	
۱/۵۰۰	زاگرس	۱/۴۹۵	زاگرس	۱/۷۲۶	زاگرس	
۲/۱۶۴	لاین۲۴	۱/۷۲۴	لاین۲۴	۱/۲۴۰	لاین۲۴	
۱/۳۴۶	گنبد	۰/۳۸۲	گنبد	۰/۹۷۳	گنبد	تنش آبی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی
۱/۱۵۲	لاین۲۸	۰/۵۰۸	لاین۲۸	۰/۴۷۳	لاین۲۸	
۱/۵۷۳	لاین۴۰	۰/۹۰۸	لاین۴۰	۱/۹۱۰	لاین۴۰	
۱/۵۰۰	لاین۳۹	۰/۹۸۱	لاین۳۹	۱/۰۰۳	لاین۳۹	
۲/۷۷۶	لاین۲۵	۱/۷۱۱	لاین۲۵	۲/۲۹۶	لاین۲۵	
۲/۴۶۰	لاین۲۳	۱/۵۹۵	لاین۲۳	۱/۰۰۷	لاین۲۳	

عدد LSD:۰/۰۸۷

جدول ۳- مقایسه میانگین اثرات سه جانبه تنش خشکی × رقم × محلول‌پاشی در میزان قند محلول (میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ)

پوتریسین ۰/۱۷۶ (گرم بر لیتر)		پوتریسین ۰/۰۸۸ (گرم بر لیتر)		بدون پوتریسین		محلول‌پاشی
میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	سطوح تنش خشکی
۰/۴۵۵	لاین۲۷	۱/۰۳۴	لاین۲۷	۰/۹۰۶	لاین۲۷	
۰/۷۱۹	کوهدشت	۱/۸۲۳	کوهدشت	۱/۷۹۳	کوهدشت	
۰/۵۸۶	زاگرس	۱/۳۸۰	زاگرس	۱/۰۲۴	زاگرس	
۰/۳۲۴	لاین۲۴	۱/۱۵۵	لاین۲۴	۱/۲۱۴	لاین۲۴	
۰/۱۸۲	گنبد	۰/۸۹۳	گنبد	۱/۰۰۲	گنبد	
۰/۱۵۱	لاین۲۸	۱/۳۷۵	لاین۲۸	۱/۰۲۷	لاین۲۸	بدون تنش
۰/۳۵۸	لاین۴۰	۰/۹۳۱	لاین۴۰	۰/۹۳۸	لاین۴۰	
۰/۳۱۲	لاین۳۹	۰/۹۲۹	لاین۳۹	۰/۷۱۹	لاین۳۹	
۰/۲۱۹	لاین۲۵	۰/۷۱۱	لاین۲۵	۰/۹۶۴	لاین۲۵	
۰/۶۸۷	لاین۲۳	۰/۵۰۵	لاین۲۳	۰/۶۹۴	لاین۲۳	
۱/۰۲۶	لاین۲۷	۱/۲۱۶	لاین۲۷	۰/۵۹۰	لاین۲۷	
۱/۹۰۴	کوهدشت	۱/۸۱۶	کوهدشت	۱/۸۶۰	کوهدشت	
۱/۲۶۸	زاگرس	۱/۱۴۹	زاگرس	۱/۳۷۶	زاگرس	
۱/۲۲۸	لاین۲۴	۱/۵۱۰	لاین۲۴	۱/۱۹۸	لاین۲۴	تنش آبی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی
۰/۷۲۳	گنبد	۰/۶۶۰	گنبد	۲/۸۳۰	گنبد	
۱/۴۰۰	لاین۲۸	۱/۰۸۳	لاین۲۸	۱/۰۶۷	لاین۲۸	
۱/۵۳۴	لاین۴۰	۱/۰۳۴	لاین۴۰	۱/۱۲۶	لاین۴۰	

۰/۹۱۵	لاین۳۹	۰/۶۲۷	لاین۳۹	۰/۹۶۹	لاین۳۹
۱/۰۰۵	لاین۲۵	۰/۹۶۱	لاین۲۵	۱/۰۱۶	لاین۲۵
۱/۰۷۵	لاین۲۳	۰/۸۴۶	لاین۲۳	۰/۸۷۷	لاین۲۳
۱/۱۵۱	لاین۲۷	۰/۹۸۳	لاین۲۷	۱/۱۰۲	لاین۲۷
۲/۰۷۴	کوهدشت	۱/۸۹۴	کوهدشت	۱/۸۴۶	کوهدشت
۱/۲۱۱	زاگرس	۱/۳۷۲	زاگرس	۱/۳۷۲	زاگرس
۱/۰۰۳	لاین۲۴	۱/۷۰۳	لاین۲۴	۱/۱۹۳	لاین۲۴
۰/۹۳۰	گنبد	۰/۶۳۶	گنبد	۰/۹۳۴	گنبد
۱/۱۴۹	لاین۲۸	۲/۱۱۱	لاین۲۸	۱/۰۷۲	لاین۲۸
۱/۱۹۰	لاین۴۰	۱/۰۹۶	لاین۴۰	۱/۰۲۸	لاین۴۰
۰/۹۰۳	لاین۳۹	۰/۸۲۷	لاین۳۹	۰/۶۱۰	لاین۳۹
۰/۸۴۲	لاین۲۵	۰/۹۰۵	لاین۲۵	۱/۱۹۶	لاین۲۵
۱/۰۹۷	لاین۲۳	۱/۵۳۶	لاین۲۳	۱/۲۰۵	لاین۲۳

تنش آبی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی

عدد LSD :۰/۲۶۴۷

جدول ۴- مقایسه میانگین اثرات سه جانبه تنش خشکی × رقم × محلول‌پاشی بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز (تغییرات جذب در میکروگرم پروتئین بر دقیقه)

پوتریسین ۰/۱۷۶ (گرم بر لیتر)		پوتریسین ۰/۰۸۸ (گرم بر لیتر)		بدون پوتریسین		محلول‌پاشی
میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	سطوح تنش خشکی
۴/۱۵۹	لاین۲۷	۶/۸۸۹	لاین۲۷	۷/۸۸۸	لاین۲۷	بدون تنش
۷/۰۳۲	کوهدشت	۵/۱۵۵	کوهدشت	۳/۴۶۱	کوهدشت	
۱/۳۵۳	زاگرس	۰/۸۲۳	زاگرس	۲/۰۴۸	زاگرس	
۱/۵۹۹	لاین۲۴	۲/۱۰۸	لاین۲۴	۰/۶۵۳	لاین۲۴	
۲/۷۸۲	گنبد	۲/۱۹۵	گنبد	۵/۰۷۸	گنبد	
۳/۱۲۶	لاین۲۸	۱/۸۵۴	لاین۲۸	۴/۳۲۲	لاین۲۸	
۳/۹۸۹	لاین۴۰	۲/۶۸۶	لاین۴۰	۲/۳۷۳	لاین۴۰	
۱/۶۱۸	لاین۳۹	۲/۵۶۹	لاین۳۹	۳/۳۸۴	لاین۳۹	
۲/۶۲۴	لاین۲۵	۵/۸۹۹	لاین۲۵	۲/۰۰۶	لاین۲۵	
۳/۹۸۴	لاین۲۳	۳/۹۷۱	لاین۲۳	۲/۸۹۳	لاین۲۳	
۵/۲۷۷	لاین۲۷	۴/۰۵۷	لاین۲۷	۴/۹۸۵	لاین۲۷	تنش آبی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی
۶/۸۸۵	کوهدشت	۳/۱۰۲	کوهدشت	۴/۱۰۰	کوهدشت	
۲/۳۶۲	زاگرس	۱/۲۶۶	زاگرس	۰/۸۳۰	زاگرس	
۱/۸۱۱	لاین۲۴	۱/۳۴۵	لاین۲۴	۱/۱۴۶	لاین۲۴	
۵/۰۵۵	گنبد	۲/۸۱۲	گنبد	۳/۵۸۶	گنبد	
۳/۲۳۱	لاین۲۸	۲/۵۳۸	لاین۲۸	۳/۳۵۵	لاین۲۸	
۷/۳۰۵	لاین۴۰	۳/۴۰۹	لاین۴۰	۳/۰۸۹	لاین۴۰	
۱/۲۶۱	لاین۳۹	۱/۸۷۲	لاین۳۹	۲/۸۷۱	لاین۳۹	
۳/۳۹۳	لاین۲۵	۱/۹۰۰	لاین۲۵	۱/۵۰۴	لاین۲۵	
۵/۵۸۴	لاین۲۳	۳/۱۷۴	لاین۲۳	۱/۲۷۳	لاین۲۳	
۱/۷۱۹	لاین۲۷	۲/۴۹۶	لاین۲۷	۳/۱۹۷	لاین۲۷	تنش آبی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی
۱/۷۷۴	کوهدشت	۳/۹۵۹	کوهدشت	۲/۷۲۳	کوهدشت	
۱/۷۸۳	زاگرس	۲/۵۵۷	زاگرس	۳/۴۵۵	زاگرس	
۰/۵۸۹	لاین۲۴	۳/۰۵۳	لاین۲۴	۱/۱۸۷	لاین۲۴	
۳/۵۶۰	گنبد	۳/۱۶۳	گنبد	۳/۳۱۴	گنبد	
۲/۸۱۳	لاین۲۸	۲/۰۱۳	لاین۲۸	۳/۴۴۹	لاین۲۸	
۱/۲۷۰	لاین۴۰	۲/۷۰۸	لاین۴۰	۶/۹۳۳	لاین۴۰	
۲/۲۰۶	لاین۳۹	۱/۲۸۳	لاین۳۹	۱/۷۵۰	لاین۳۹	
۲/۲۰۲	لاین۲۵	۱/۷۲۵	لاین۲۵	۰/۸۵۸	لاین۲۵	
۳/۱۹۰	لاین۲۳	۷/۷۹۳	لاین۲۳	۴/۳۹۶	لاین۲۳	

عدد LSD: ۱/۶۲۴۸

جدول ۵- مقایسه میانگین اثرات سه جانبه تنش خشکی × رقم × محلول‌پاشی بر میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز (تغییرات جذب در میکروگرم پروتئین بر دقیقه)

پوتریسین ۰/۱۷۶ (گرم بر لیتر)		پوتریسین ۰/۰۸۸ (گرم بر لیتر)		بدون پوتریسین		محلول‌پاشی
میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	سطوح تنش خشکی
۶/۱۷۱	لاین۲۷	۵/۳۴۳	لاین۲۷	۵/۴۹۸	لاین۲۷	بدون تنش
۵/۹۶۸	کوهدشت	۳/۸۴۴	کوهدشت	۲/۷۱۵	کوهدشت	
۲/۴۶۳	زاگرس	۱/۷۶۶	زاگرس	۲/۲۹۴	زاگرس	
۱/۸۷۳	لاین۲۴	۲/۲۷۰	لاین۲۴	۱/۵۳۶	لاین۲۴	
۳/۳۸۲	گنبد	۲/۴۶۵	گنبد	۳/۴۹۷	گنبد	
۲/۱۹۲	لاین۲۸	۱/۶۷۵	لاین۲۸	۳/۲۹۴	لاین۲۸	
۲/۶۹۱	لاین۴۰	۲/۶۳۹	لاین۴۰	۱/۳۸۴	لاین۴۰	
۲/۲۹۰	لاین۳۹	۴/۱۲۲	لاین۳۹	۲/۱۰۳	لاین۳۹	
۳/۴۰۰	لاین۲۵	۴/۵۶۹	لاین۲۵	۳/۷۳۴	لاین۲۵	
۳/۶۲۱	لاین۲۳	۳/۴۶۰	لاین۲۳	۱/۳۱۳	لاین۲۳	
۳/۱۷۷	لاین۲۷	۴/۳۴۸۷	لاین۲۷	۳/۴۴۵	لاین۲۷	تنش آبی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی
۴/۲۱۵	کوهدشت	۲/۹۰۰	کوهدشت	۴/۳۹۴	کوهدشت	
۴/۰۹۱	زاگرس	۲/۱۰۷	زاگرس	۱/۵۸۴	زاگرس	
۲/۷۲۸	لاین۲۴	۲/۳۸۹	لاین۲۴	۱/۵۵۵	لاین۲۴	
۲/۵۴۸	گنبد	۲/۹۵۹	گنبد	۴/۲۳۳	گنبد	
۱/۷۵۱	لاین۲۸	۱/۷۶۸	لاین۲۸	۲/۱۶۴	لاین۲۸	
۳/۸۷۶	لاین۴۰	۲/۲۹۸	لاین۴۰	۲/۲۷۶	لاین۴۰	
۱/۵۵۰	لاین۳۹	۱/۷۱۵	لاین۳۹	۲/۹۷۳	لاین۳۹	
۲/۹۰۲	لاین۲۵	۳/۱۶۲	لاین۲۵	۱/۸۹۰	لاین۲۵	
۳/۹۵۵	لاین۲۳	۲/۱۶۶	لاین۲۳	۱/۶۳۴	لاین۲۳	
۱/۶۳۹	لاین۲۷	۱/۸۲۴	لاین۲۷	۳/۱۵۸	لاین۲۷	تنش آبی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی
۲/۶۶۸	کوهدشت	۲/۹۸۴	کوهدشت	۱/۸۳۳	کوهدشت	
۱/۷۸۶	زاگرس	۲/۹۲۴	زاگرس	۳/۵۷۰	زاگرس	
۲/۱۶۳	لاین۲۴	۲/۴۶۵	لاین۲۴	۲/۲۰۹	لاین۲۴	
۳/۵۱۹	گنبد	۲/۳۹۶	گنبد	۲/۷۷۶	گنبد	
۱/۸۶۱	لاین۲۸	۱/۷۶۸	لاین۲۸	۱/۶۱۵	لاین۲۸	
۱/۴۹۲	لاین۴۰	۲/۷۶۶	لاین۴۰	۴/۲۶۱	لاین۴۰	
۱/۸۲۶	لاین۳۹	۱/۷۳۴	لاین۳۹	۲/۷۷۱	لاین۳۹	
۳/۸۳۳	لاین۲۵	۲/۷۱۲	لاین۲۵	۱/۳۷۵	لاین۲۵	
۳/۲۰۶	لاین۲۳	۸/۱۵۶	لاین۲۳	۳/۴۰۲	لاین۲۳	

عددLSD:۱/۴۶۸۸

جدول ۶- مقایسه میانگین اثرات سه جانبه تنش خشکی × رقم × محلول‌پاشی بر میزان فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز (تغییرات جذب در میکروگرم پروتئین بر دقیقه)

پوتریسین ۰/۱۷۶ (گرم بر لیتر)		پوتریسین ۰/۰۸۸ (گرم بر لیتر)		بدون پوتریسین		محلول‌پاشی
میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	سطوح تنش خشکی
۱۲/۲۰۳	لاین۲۷	۱۲/۰۴۳	لاین۲۷	۱۰/۸۳۱	لاین۲۷	بدون تنش
۹/۲۹۲	کوهدشت	۵/۹۳۷	کوهدشت	۵/۷۷۱	کوهدشت	
۵/۲۰۸	زاگرس	۳/۹۶۱	زاگرس	۵/۵۸۴	زاگرس	
۴/۸۱۰	لاین۲۴	۴/۴۶۶	لاین۲۴	۴/۳۰۹	لاین۲۴	
۷/۸۶۸	گنبد	۵/۶۶۴	گنبد	۷/۷۸۳	گنبد	
۴/۵۲۵	لاین۲۸	۳/۴۵۰	لاین۲۸	۶/۲۹۵	لاین۲۸	
۵/۵۵۶	لاین۴۰	۶/۸۳۴	لاین۴۰	۳/۸۳۷	لاین۴۰	
۶/۸۵۵	لاین۳۹	۱۰/۳۷۰	لاین۳۹	۶/۰۰۱	لاین۳۹	

۶/۶۶۰	لاین۲۵	۷/۲۱۸	لاین۲۵	۶/۶۳۵	لاین۲۵	
۸/۸۴۲	لاین۲۳	۶/۵۳۲	لاین۲۳	۳/۹۸۴	لاین۲۳	
۹/۰۴۰	لاین۲۷	۹/۶۹۳	لاین۲۷	۷/۷۰۶	لاین۲۷	
۸/۵۹۰	کوهدشت	۶/۰۵۱	کوهدشت	۸/۴۳۱	کوهدشت	
۷/۹۸۲	زاگرس	۴/۱۰۹	زاگرس	۲/۹۷۵	زاگرس	
۴/۸۲۳	لاین۲۴	۴/۷۱۹	لاین۲۴	۳/۰۴۴	لاین۲۴	
۶/۶۴۹	گنبد	۷/۲۴۶	گنبد	۹/۱۷۳	گنبد	تنش آبی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی
۴/۹۲۸	لاین۲۸	۳/۵۰۳	لاین۲۸	۵/۰۵۰	لاین۲۸	
۱۰/۲۲۷	لاین۴۰	۵/۴۱۴	لاین۴۰	۵/۵۳۰	لاین۴۰	
۳/۹۵۵	لاین۳۹	۳/۳۸۳	لاین۳۹	۶/۰۴۸	لاین۳۹	
۵/۱۸۱	لاین۲۵	۵/۸۶۶	لاین۲۵	۳/۲۵۰	لاین۲۵	
۸/۰۸۷	لاین۲۳	۶/۳۸۷	لاین۲۳	۳/۶۳۹	لاین۲۳	
۴/۲۴۰	لاین۲۷	۵/۰۸۷	لاین۲۷	۶/۴۱۵	لاین۲۷	
۵/۳۳۰	کوهدشت	۶/۴۵۱	کوهدشت	۳/۱۷۳	کوهدشت	
۴/۲۷۵	زاگرس	۵/۸۶۹	زاگرس	۷/۱۷۲	زاگرس	
۳/۸۱۱	لاین۲۴	۵/۴۸۱	لاین۲۴	۴/۵۳۷	لاین۲۴	
۶/۹۱۱	گنبد	۴/۷۴۷	گنبد	۴/۶۸۳	گنبد	تنش آبی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی
۵/۵۵۱	لاین۲۸	۵/۳۳۵	لاین۲۸	۴/۶۵۵	لاین۲۸	
۴/۲۳۷	لاین۴۰	۵/۹۴۵	لاین۴۰	۱۰/۹۰۱	لاین۴۰	
۳/۳۸۱	لاین۳۹	۴/۲۶۲	لاین۳۹	۴/۹۸۰	لاین۳۹	
۶/۶۹۰	لاین۲۵	۴/۸۸۷	لاین۲۵	۲/۵۴۱	لاین۲۵	
۷/۷۱۲	لاین۲۳	۱۸/۴۰۱	لاین۲۳	۷/۱۱۸	لاین۲۳	

عدد LSD:۳/۰۲۳۵

جدول ۷- مقایسه میانگین اثرات سه جانبه تنش خشکی × رقم × محلول‌پاشی بر میزان پروتئین کل (میکروگرم بر گرم وزن تر برگ)

پوتریسین ۰/۱۷۶ (گرم بر لیتر)		پوتریسین ۰/۰۸۸ (گرم بر لیتر)		بدون پوتریسین		محلول‌پاشی
میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	سطوح تنش خشکی
۵۱۹۸	لاین۲۷	۴۵۷۴	لاین۲۷	۵۳۰۲	لاین۲۷	
۸۲۱۳	کوهدشت	۸۱۰۹	کوهدشت	۹۴۶۱	کوهدشت	
۹۹۸۰	زاگرس	۱۳۰۹۹	زاگرس	۹۸۷۶	زاگرس	
۱۱۵۴۰	لاین۲۴	۱۱۴۳۶	لاین۲۴	۱۱۵۴۰	لاین۲۴	
۸۹۴۱	گنبد	۹۶۶۸	گنبد	۸۵۲۵	گنبد	بدون تنش
۱۱۸۵۲	لاین۲۸	۱۴۸۶۷	لاین۲۸	۹۳۵۷	لاین۲۸	
۱۰۵۰۰	لاین۴۰	۷۷۹۷	لاین۴۰	۱۵۵۹۵	لاین۴۰	
۸۴۲۱	لاین۳۹	۵۶۱۴	لاین۳۹	۱۱۲۲۸	لاین۳۹	
۱۱۲۲۸	لاین۲۵	۷۱۷۳	لاین۲۵	۹۰۴۵	لاین۲۵	
۷۳۸۱	لاین۲۳	۷۳۸۱	لاین۲۳	۱۳۲۰۳	لاین۲۳	
۷۶۹۳	لاین۲۷	۶۱۳۴	لاین۲۷	۹۹۸۰	لاین۲۷	
۶۱۳۴	کوهدشت	۹۱۴۹	کوهدشت	۸۸۸۹	کوهدشت	
۸۹۴۱	زاگرس	۱۱۹۵۶	زاگرس	۱۸۴۰۲	زاگرس	
۱۰۸۱۲	لاین۲۴	۱۱۳۳۲	لاین۲۴	۱۵۶۹۹	لاین۲۴	
۸۵۲۵	گنبد	۹۱۴۹	گنبد	۸۲۱۳	گنبد	تنش آبی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی
۱۱۴۳۶	لاین۲۸	۱۶۹۴۶	لاین۲۸	۱۰۲۹۲	لاین۲۸	
۶۱۳۴	لاین۴۰	۱۱۶۴۴	لاین۴۰	۱۱۷۴۸	لاین۴۰	
۱۴۲۴۳	لاین۳۹	۱۶۳۲۲	لاین۳۹	۹۸۷۶	لاین۳۹	
۱۰۰۸۴	لاین۲۵	۸۸۳۷	لاین۲۵	۱۶۲۱۸	لاین۲۵	
۷۷۹۷	لاین۲۳	۱۰۳۹۶	لاین۲۳	۱۴۵۵۵	لاین۲۳	
۱۴۷۶۳	لاین۲۷	۱۱۹۵۶	لاین۲۷	۱۱۱۲۴	لاین۲۷	تنش آبی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی
۱۱۴۳۶	کوهدشت	۸۲۱۳	کوهدشت	۱۵۹۰۷	کوهدشت	

۱۲۵۸۰	زاگرس	۹۱۴۹	زاگرس	۷۴۸۵	زاگرس
۱۳۷۲۳	لاین۲۴	۹۰۴۵	لاین۲۴	۱۱۳۳۲	لاین۲۴
۸۱۰۹	گنبد	۱۱۹۵۶	گنبد	۱۱۷۴۸	گنبد
۱۰۸۱۲	لاین۲۸	۱۱۸۵۲	لاین۲۸	۱۱۴۳۶	لاین۲۸
۱۴۴۵۱	لاین۴۰	۹۴۶۱	لاین۴۰	۵۹۲۶	لاین۴۰
۱۵۵۹۵	لاین۳۹	۱۴۰۳۵	لاین۳۹	۱۱۱۲۴	لاین۳۹
۷۵۸۹	لاین۲۵	۱۱۲۲۸	لاین۲۵	۲۴۰۱۶	لاین۲۵
۷۶۹۳	لاین۲۳	۳۲۲۲	لاین۲۳	۸۰۰۵	لاین۲۳

عدد LSD:۴۲۵۰/۲

جدول ۸- مقایسه میانگین اثرات سه جانبه تنش خشکی × رقم × محلول‌پاشی در میزان رنگیزه آنتوسیانین (میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ)

پوتریسین ۰/۱۷۶ (گرم بر لیتر)		پوتریسین ۰/۰۸۸ (گرم بر لیتر)		بدون پوتریسین		محلول‌پاشی
میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	سطوح تنش خشکی
۱۸/۵۷۶	لاین۲۷	۱۵/۳۹۴	لاین۲۷	۱۸/۴۳۹	لاین۲۷	بدون تنش
۱۰/۴۸۶	کوهدشت	۲۰/۶۰۶	کوهدشت	۱۵/۷۸۸	کوهدشت	
۱۵/۸۰۳	زاگرس	۱۴/۰۹۱	زاگرس	۱۳/۶۳۶	زاگرس	
۱۲/۹۰۹	لاین۲۴	۱۵/۹۷۰	لاین۲۴	۵/۶۳۵	لاین۲۴	
۱۶/۰۳۰	گنبد	۱۵/۰۳۰	گنبد	۱۶/۸۳۳	گنبد	
۱۷/۱۰۶	لاین۲۸	۱۵/۸۳۳	لاین۲۸	۱۵/۶۸۲	لاین۲۸	
۱۶/۷۷۳	لاین۴۰	۱۳/۳۴۸	لاین۴۰	۱۲/۱۳۶	لاین۴۰	
۱۱/۹۷۰	لاین۳۹	۱۲/۹۳۹	لاین۳۹	۱۴/۳۰۳	لاین۳۹	
۱۶/۴۳۹	لاین۲۵	۲۳/۲۲۷	لاین۲۵	۱۶/۲۲۷	لاین۲۵	
۱۴/۱۶۷	لاین۲۳	۱۶/۳۴۸	لاین۲۳	۱۱/۴۸۵	لاین۲۳	
۱۳/۹۵۵	لاین۲۷	۱۸/۵۰۰	لاین۲۷	۱۶/۸۹۴	لاین۲۷	تنش آبی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی
۱۶/۸۱۸	کوهدشت	۱۵/۸۹۴	کوهدشت	۱۹/۵۵۳	کوهدشت	
۱۷/۲۷۳	زاگرس	۱۶/۶۳۶	زاگرس	۱۸/۷۷۳	زاگرس	
۱۸/۸۴۸	لاین۲۴	۱۷/۴۷۰	لاین۲۴	۱۵/۵۰۰	لاین۲۴	
۱۴/۱۹۷	گنبد	۱۶/۳۹۴	گنبد	۱۸/۵۱۵	گنبد	
۱۳/۲۲۷	لاین۲۸	۱۸/۸۰۳	لاین۲۸	۱۴/۶۹۷	لاین۲۸	
۱۶/۴۵۵	لاین۴۰	۱۶/۳۰۰	لاین۴۰	۱۶/۱۰۶	لاین۴۰	
۱۴/۵۶۱	لاین۳۹	۱۶/۸۴۸	لاین۳۹	۱۸/۴۷۰	لاین۳۹	
۱۸/۹۳۹	لاین۲۵	۱۷/۶۰۶	لاین۲۵	۱۹/۷۲۷	لاین۲۵	
۱۶/۱۸۲	لاین۲۳	۱۲/۲۲۷	لاین۲۳	۱۵/۷۱۲	لاین۲۳	
۱۵/۷۷۳	لاین۲۷	۱۴/۰۶۱	لاین۲۷	۲۰/۶۶۷	لاین۲۷	تنش آبی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی
۱۸/۹۷۰	کوهدشت	۱۵/۹۳۹	کوهدشت	۱۹/۲۱۲	کوهدشت	
۱۳/۹۰۹	زاگرس	۱۶/۸۰۳	زاگرس	۱۷/۷۷۳	زاگرس	
۱۸/۷۷۳	لاین۲۴	۱۳/۶۲۱	لاین۲۴	۱۵/۷۱۲	لاین۲۴	
۱۸/۸۳۳	گنبد	۱۹/۵۷۶	گنبد	۲۲/۲۱۲	گنبد	
۱۲/۶۲۱	لاین۲۸	۱۶/۷۴۲	لاین۲۸	۱۲/۰۳۰	لاین۲۸	
۱۴/۰۶۱	لاین۴۰	۱۶/۴۷۰	لاین۴۰	۱۵/۹۰۹	لاین۴۰	
۱۸/۷۸۸	لاین۳۹	۱۶/۰۰۰	لاین۳۹	۱۸/۹۸۵	لاین۳۹	
۱۸/۹۷۰	لاین۲۵	۱۹/۸۷۹	لاین۲۵	۱۹/۵۷۶	لاین۲۵	
۱۷/۰۴۵	لاین۲۳	۱۷/۷۱۲	لاین۲۳	۱۵/۷۲۷	لاین۲۳	

عدد LSD:۲/۰۴۶۴

جدول۹- مقایسه میانگین اثرات سه جانبه تنش خشکی × رقم × محلول‌پاشی در میزان اسیدآمینه لیزین (میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ)

پوتریسین ۰/۱۷۶ (گرم بر لیتر)		پوتریسین ۰/۰۸۸ (گرم بر لیتر)		بدون پوتریسین		محلول‌پاشی
میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	سطوح تنش خشکی
۰/۴۶۹	لاین۲۷	۰/۲۳۲	لاین۲۷	۰/۲۲۶	لاین۲۷	بدون تنش
۰/۰۷۳	کوهدشت	۰/۰۵۴	کوهدشت	۰/۰۷۵	کوهدشت	

۰/۰۶۵	زاگرس	۰/۱۲۱	زاگرس	۰/۱۴۷	زاگرس
۰/۲۴۸	لاین۲۴	۰/۱۵۸	لاین۲۴	۰/۴۵۵	لاین۲۴
۰/۱۷۰	گنبد	۰/۴۲۰	گنبد	۰/۰۷۱	گنبد
۰/۳۵۶	لاین۲۸	۰/۲۵۹	لاین۲۸	۰/۲۲۸	لاین۲۸
۰/۱۶۰	لاین۴۰	۰/۰۵۴	لاین۴۰	۰/۲۵۲	لاین۴۰
۰/۲۳۴	لاین۳۹	۰/۳۰۳	لاین۳۹	۰/۳۲۹	لاین۳۹
۰/۱۱۳	لاین۲۵	۰/۶۰۶	لاین۲۵	۰/۱۲۱	لاین۲۵
۰/۱۴۷	لاین۲۳	۰/۲۷۷	لاین۲۳	۰/۱۰۹	لاین۲۳
۰/۱۳۷	لاین۲۷	۰/۰۹۷	لاین۲۷	۰/۴۷۹	لاین۲۷
۰/۰۶۳	کوهدشت	۰/۰۷۹	کوهدشت	۰/۰۴۳	کوهدشت
۰/۱۶۲	زاگرس	۰/۱۵۷	زاگرس	۰/۲۴۰	زاگرس
۰/۱۹۲	لاین۲۴	۰/۳۱۱	لاین۲۴	۰/۱۵۵	لاین۲۴
۰/۲۱۰	گنبد	۰/۵۵۴	گنبد	۰/۳۶۰	گنبد
۰/۵۵۲	لاین۲۸	۰/۶۱۶	لاین۲۸	۰/۲۸۱	لاین۲۸
۰/۴۵۱	لاین۴۰	۰/۲۸۱	لاین۴۰	۰/۷۵۸	لاین۴۰
۰/۳۵۶	لاین۳۹	۰/۷۶۶	لاین۳۹	۰/۴۴۰	لاین۳۹
۰/۳۸۰	لاین۲۵	۰/۴۳۰	لاین۲۵	۰/۳۵۴	لاین۲۵
۰/۱۷۲	لاین۲۳	۰/۲۹۹	لاین۲۳	۰/۱۱۷	لاین۲۳
۰/۲۱۴	لاین۲۷	۰/۱۲۱	لاین۲۷	۰/۶۲۰	لاین۲۷
۰/۲۱۶	کوهدشت	۰/۱۹۲	کوهدشت	۰/۰۸۳	کوهدشت
۰/۱۰۳	زاگرس	۰/۳۰۵	زاگرس	۰/۲۵۷	زاگرس
۰/۲۰۸	لاین۲۴	۰/۲۵۰	لاین۲۴	۰/۱۹۰	لاین۲۴
۰/۴۲۶	گنبد	۰/۶۴۷	گنبد	۰/۱۲۷	گنبد
۰/۴۰۲	لاین۲۸	۰/۵۵۰	لاین۲۸	۰/۲۰۲	لاین۲۸
۰/۲۰۶	لاین۴۰	۰/۳۵۱	لاین۴۰	۰/۱۴۹	لاین۴۰
۰/۳۵۱	لاین۳۹	۰/۲۷۳	لاین۳۹	۰/۱۸۰	لاین۳۹
۰/۶۰۸	لاین۲۵	۰/۱۲۳	لاین۲۵	۰/۴۷۱	لاین۲۵
۰/۲۰۰	لاین۲۳	۰/۰۳۸	لاین۲۳	۰/۳۳۹	لاین۲۳

عددLSD:۰/۲۱۵

جدول۱۰- مقایسه میانگین اثرات سه جانبه تنش خشکی × رقم × محلول‌پاشی در میزان اسیدآمینه لیزین (میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ)

پوتریسین ۰/۱۷۶ (گرم بر لیتر)		پوتریسین ۰/۰۸۸ (گرم بر لیتر)		بدون پوتریسین		محلول‌پاشی
میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	میانگین	ژنوتیپ	سطوح تنش خشکی
۰/۰۲۵	لاین۲۷	۰/۰۲۹	لاین۲۷	۰/۰۳۸	لاین۲۷	بدون تنش
۰/۰۳۳	کوهدشت	۰/۰۳۷	کوهدشت	۰/۰۲۹	کوهدشت	
۰/۰۳۲	زاگرس	۰/۰۲۴	زاگرس	۰/۰۳۵	زاگرس	
۰/۰۲۳	لاین۲۴	۰/۰۲۶	لاین۲۴	۰/۰۳۱	لاین۲۴	
۰/۰۵۴	گنبد	۰/۰۲۹	گنبد	۰/۰۲۹	گنبد	
۰/۰۲۵	لاین۲۸	۰/۰۲۵	لاین۲۸	۰/۰۳۰	لاین۲۸	
۰/۰۴۰	لاین۴۰	۰/۰۴۲	لاین۴۰	۰/۰۳۷	لاین۴۰	
۰/۰۲۲	لاین۳۹	۰/۰۱۷	لاین۳۹	۰/۰۲۴	لاین۳۹	
۰/۰۳۱	لاین۲۵	۰/۰۳۶	لاین۲۵	۰/۰۲۲	لاین۲۵	
۰/۰۳۲	لاین۲۳	۰/۰۳۵	لاین۲۳	۰/۰۳۲	لاین۲۳	
۰/۰۳۵	لاین۲۷	۰/۰۳۳	لاین۲۷	۰/۰۳۷	لاین۲۷	تنش آبی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی
۰/۰۲۰	کوهدشت	۰/۰۵۳	کوهدشت	۰/۰۲۲	کوهدشت	
۰/۰۳۴	زاگرس	۰/۰۲۱	زاگرس	۰/۰۳۴	زاگرس	
۰/۰۲۳	لاین۲۴	۰/۰۳۲	لاین۲۴	۰/۰۳۰	لاین۲۴	
۰/۰۲۴	گنبد	۰/۰۳۱	گنبد	۰/۰۳۹	گنبد	
۰/۰۲۲	لاین۲۸	۰/۰۲۶	لاین۲۸	۰/۰۲۶	لاین۲۸	

۰/۰۴۲	لاین۴۰	۰/۰۳۸	لاین۴۰	۰/۰۳۵	لاین۴۰	
۰/۰۳۳	لاین۳۹	۰/۰۲۴	لاین۳۹	۰/۰۲۳	لاین۳۹	
۰/۰۵۱	لاین۲۵	۰/۰۳۷	لاین۲۵	۰/۰۲۹	لاین۲۵	
۰/۰۳۵	لاین۲۳	۰/۰۴۱	لاین۲۳	۰/۰۵۲	لاین۲۳	
۰/۰۳۱	لاین۲۷	۰/۰۲۳	لاین۲۷	۰/۰۲۹	لاین۲۷	
۰/۰۴۲	کوهدشت	۰/۰۳۴	کوهدشت	۰/۰۲۴	کوهدشت	
۰/۰۳۵	زاگرس	۰/۰۳۰	زاگرس	۰/۰۲۳	زاگرس	
۰/۰۲۴	لاین۲۴	۰/۰۲۷	لاین۲۴	۰/۰۱۹	لاین۲۴	
۰/۰۳۷	گنبد	۰/۰۲۰	گنبد	۰/۰۲۵	گنبد	تنش آبی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی
۰/۰۲۴	لاین۲۸	۰/۰۲۲	لاین۲۸	۰/۰۳۳	لاین۲۸	
۰/۰۳۸	لاین۴۰	۰/۰۲۴	لاین۴۰	۰/۰۵۲	لاین۴۰	
۰/۰۲۶	لاین۳۹	۰/۰۲۸	لاین۳۹	۰/۰۲۲	لاین۳۹	
۰/۰۴۰	لاین۲۵	۰/۰۳۰	لاین۲۵	۰/۰۳۳	لاین۲۵	
۰/۰۳۷	لاین۲۳	۰/۰۳۱	لاین۲۳	۰/۰۲۹	لاین۲۳	

عدد LSD:۰/۰۰۹۴

اثر تنش کم‌آبی و پوترسین بر میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در ارقام گندم: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان دهنده‌ی اثر معنی‌دار تنش کم‌آبی و ارقام گندم بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز و پراکسیداز در سطح احتمال یک درصد بود. نتایج به دست آمده از تجزیه واریانس داده‌ها نشان دهنده‌ی غیرمعنی‌دار بودن اثر محلول‌پاشی پوترسین در مورد آنزیم پراکسیداز و کاتالاز می‌باشد، در حالی‌که اثرات متقابل محلول‌پاشی پوترسین و تنش خشکی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بدست آمد (α=٪۱). در جدول (۱) نشان داده شده که اثرات دو جانبه رقم × محلول‌پاشی و تنش خشکی × محلول‌پاشی و رقم× تنش خشکی و همچنین اثر سه جانبه رقم × تنش خشکی × محلول‌پاشی بر روی اکسیدازها در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار است.

فعالیت آنزیم کاتالاز: همانطور که در جدول ۴ مشاهده می‌شود بیشترین میانگین کاتالاز (۱/۷۲۵ تغییرات جذب در میکروگرم پروتئین بر دقیقه) مربوط به لاین ۲۳ تحت تنش خشکی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و محلول‌پاشی ۰/۰۸۸ گرم بر لیتر پوترسین و کمترین میزان فعالیت این آنزیم (۰/۵۸۹ تغییرات جذب در میکروگرم پروتئین بر دقیقه) مربوط به لاین ۲۴ تحت تنش خشکی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و محلول‌پاشی ۰/۱۷۶ گرم بر لیتر پوترسین می‌باشد.

فعالیت آنزیم پراکسیداز: همانطور که در جدول ۵ مشاهده می‌شود بیشترین میانگین آنزیم پراکسیداز (۳/۲۰۶ تغییرات جذب در میکروگرم پروتئین بر دقیقه) مربوط به لاین ۲۳ تحت تنش خشکی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و محلول-پاشی ۰/۱۷۶ گرم بر لیتر پوترسین و کمترین مقدار (۱/۳۱۳ تغییرات جذب در میکروگرم پروتئین بر دقیقه) مربوط به لاین ۲۳ تحت شرایط شاهد (عدم تنش) و بدون محلول-پاشی می‌باشد.

فعالیت پلی‌فنل اکسیداز: همانطور که در جدول ۶ مشاهده می‌شود بیشترین میانگین آنزیم پلی‌فنل‌اکسیداز (۱۸/۴۰۱تغییرات جذب در میکروگرم پروتئین بر دقیقه) مربوط به لاین ۲۳ تحت تنش خشکی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و محلول‌پاشی ۰/۰۸۸ گرم بر لیتر پوترسین و کمترین مقدار (۲/۵۴۱ تغییرات جذب در میکروگرم پروتئین بر دقیقه) مربوط به لاین ۲۵ تحت تنش خشکی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و بدون محلول‌پاشی می‌باشد.

تاثیر کمبود آب و محلول پوترسین بر پروتئین کل در ارقام گندم: نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها (جدول۱)، نشان داد که اثرات دوجانبه شامل رقم× تنش خشکی، رقم × محلول‌پاشی و تنش خشکی × محلول‌پاشی و همچنین اثرات سه جانبه رقم × تنش خشکی × محلول-پاشی در سطح احتمال یک درصد، معنی‌دار بود. همانطور

که در جدول ۷ مشاهده می‌شود. بیشترین میانگین پروتئین کل (۲۴۰۱۶ میکروگرم بر گرم وزن تر برگ) مربوط به لاین ۲۵ تحت تنش خشکی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و بدون محلول‌پاشی و کمترین مقدار (۳۲۲۲ میکروگرم بر گرم وزن تر برگ) مربوط به لاین ۲۳ تحت تنش خشکی ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و محلول‌پاشی ۰/۰۸۸ گرم بر لیتر پوترسین می‌باشد.

تاثیر کمبود آب و محلول پوترسین بر آنتوسیانین در ارقام گندم: همه‌ی اثرات دوجانبه شامل رقم× تنش خشکی، رقم × محلول‌پاشی و تنش خشکی × محلول‌پاشی و همچنین اثرات سه جانبه رقم × تنش خشکی × محلول-پاشی در سطح احتمال یک درصد، معنی‌دار بود (جدول ۱).

با بررسی جدول مقایسه میانگین (جدول ۸) مشاهده شد که بیشترین میانگین رنگیزه آنتوسیانین (۲۳/۲۲۷ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ) مربوط به لاین ۲۵ تحت شرایط شاهد (عدم تنش) و محلول‌پاشی ۰/۰۸۸ و کمترین مقدار آنتوسیانین (۵/۶۳۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ) مربوط به لاین ۲۴ تحت شرایط شاهد (عدم تنش) و بدون محلول‌پاشی می‌باشد.

تاثیر کمبود آب و محلول‌پاشی پوترسین بر میزان اسیدهای آمینه لیزین و متیونین در ارقام گندم: در جدول (۱) نشان داده شده که رقم × محلول‌پاشی و اثرات سه جانبه رقم × تنش خشکی × محلول‌پاشی پوترسین در سطح احتمال یک درصد، بر روی اسیدهای آمینه معنی‌دار است اما اثرات متقابل تنش خشکی × محلول‌پاشی تاثیر معنی‌داری بر روی میزان لیزین نداشته است.

همانطور که در جدول ۹ مشاهده می‌شود بیشترین میانگین اسید آمینه لیزین (۰/۷۶۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ) مربوط به لاین ۳۹ تحت تنش خشکی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی و محلول‌پاشی ۰/۰۸۸ گرم بر لیتر پوترسین و کمترین مقدار این اسید آمینه (۰/۰۴۳ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ) مربوط به رقم کوهدشت تحت تنش خشکی ۶۵ درصد ظرفیت زراعی و بدون محلول‌پاشی می‌باشد.

اسید آمینه متیونین: همانطور که در جدول ۱۰ مشاهده می‌شود بیشترین میانگین اسید آمینه متیونین (۰/۰۵۴ میلی-گرم بر گرم وزن تر برگ) مربوط به رقم گنبد تحت تنش شاهد (عدم تنش) و محلول‌پاشی ۰/۱۷۶ گرم بر لیتر پوترسین و کمترین مقدار این اسید آمینه (۰/۰۱۷ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ) مربوط به لاین ۳۹ تحت تنش شاهد (عدم تنش) و محلول‌پاشی ۰/۰۸۸ گرم بر لیتر پوترسین می‌باشد.

بحث و نتیجه گیری

در بسیاری از موارد، تنش به انباشتگی پلی‌آمین‌های آزاد و هم‌یوغ منجر می‌گردد، که نقش مهمی را در پاسخ‌های بیوشیمیایی گیاهان به تنش ایفا می‌نمایند. پوترسین پیش‌ساز مهمترین پلی‌آمین‌ها شامل اسپرمیدین و اسپرمین است. اخیراً نقش پلی‌آمین‌ها در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های غیرزیستی، از جمله شوری و خشکی مورد توجه قرار گرفته است (۱۸). هورمون پوترسین، پیش‌ساز پلی‌آمین‌هایی است که مانند ترکیبات آنتی‌اکسیدانی عمل کرده و سبب برداشت رادیکال‌های آزاد و در نتیجه مهار پراکسیداسیون لیپیدها می‌گردند. اتصال پلی‌آمین‌های آزاد به ماکرومولکول‌ها، موجب حفاظت آنها در برابر آسیب‌های اکسیداتیو می‌شود، در حالی که نقش پلی‌آمین-های آزاد، عمدتاً در تعادل اسمزی و pH سلولی است (۲۸). در تحقیق حاضر با افزایش شدت تنش خشکی، میزان پرولین در ارقام کوهدشت، گنبد، زاگرس و لاین‌های ۲۳، ۲۴، ۲۵، ۲۷، ۳۹، ۲۸ و ۴۰ افزایش یافت. افزایش پرولین در گیاه هنگام تنش، نوعی مکانیسم دفاعی است. پرولین از طریق تنظیم اسمزی، جلوگیری از تخریب آنزیم-ها و پاک کردن رادیکال‌های هیدروکسیل، بردباری و تحمل گیاه را در برابر تنش‌ها افزایش می‌دهد (۲۴). تجمع

پرولین به دلیل خشکی می‌تواند ناشی از تحریک سنتز یا جلوگیری از تجزیه آن و یا تجزیه پروتئین باشد (۱۷). مشخص شده که تجمع پرولین به موازات فعالیت آنزیم-های شرکت‌کننده در سنتز پرولین می‌باشد (۱۳و ۱۶). همچنین تنش خشکی باعث می‌شود فعالیت آنزیم تجزیه کننده پرولین در گوجه فرنگی (۱۳) و آفتابگردان (۲۶) کاهش پیدا کند. تجمع پرولین به‌عنوان یک تنظیم‌کننده اسمزی بسیار فعال به‌طور معمول در سیتوسل رخ می‌دهد و به‌طور قابل ملاحظه‌ای به تنظیم اسمزی سیتوپلاسمی، ثبات غشاء و فرآیندهای غشایی کمک می‌کند (۱). در بررسی پژوهشگران با افزایش شدت تنش خشکی،کمبود آب موجب افزایش میزان پرولین در گیاه برنج و گیاه گندم شد (۴۱ و۳۴). که با نتایج به‌دست آمده تحقیق حاضر در رابطه با افزایش میزان پرولین تحت تنش خشکی مطابقت دارد. کربوهیدرات‌ها و پرولین قادرند نقش سیگنال‌های متابولیکی را ایفا کرده، بنابراین بر روی پاسخ فیزیولوژیک و تنظیم متابولیکی نسبت به شرایط تنش تاثیر می‌گذارند (۴۱). به‌طوری‌که در بررسی محققان با افزایش تنش کمبود آب قندهای محلول کل به‌عنوان ساز و کاری برای تحمل شرایط کمبود آب و کمک به تنظیم اسمزی افزایش می‌یابد (۴۰). که با نتایج تحقیق حاضر در رابطه با افزایش میزان قند محلول با افزایش سطوح تنش خشکی در ارقام کوهدشت، زاگرس و لاین‌های ۲۳، ۲۵، ۲۷، ۲۸ و ۴۰ مطابقت دارد. در همین راستا دانشمندان گزارش نمودند که افزایش قند، موجب افزایش مقاومت سویا در برابر تنش اکسیداتیو می‌شود. آن‌ها بیان کردند که در شرایط تنش، قندها اصلی‌ترین محلول‌های آلی هستند که در تنظیم اسمزی شرکت دارند (۲۱). آنزیم کاتالاز نیز یکی از مهمترین آنزیم‌های سیستم آنتی‌اکسیدانی می‌باشد که با افزایش تنش خشکی افزایش می‌یابد (۳۳). محققان گزارش نمودند در گیاه جو تحت تنش خشکی فعالیت آنزیم کاتالاز افزایش می‌یابد (۸). که با نتایج به‌دست آمده ما در رابطه با افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز تحت تنش خشکی در رقم زاگرس و لاین‌های ۲۳، ۲۴ و ۴۰ مطابقت دارد. تنش خشکی، موجب افزایش تولید انواع اکسیژن واکنش‌گر و در نتیجه افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی می-شود. این آنزیم‌ها نقش بسیار مهمی در غیر فعال کردن رادیکال‌های آزاد اکسیژن در سلول گیاه دارند. بسته به گونه گیاهی و شدت تنش، میزان فعالیت آنزیم‌ها در گیاه تغییر می‌کند (۳۱). کاتالاز آنزیمی است که پراکسید هیدروژن تولید شده در مسیرهای تنفس نوری داخل پراکسیزوم‌ها را مهار می‌کند (۳۰). این نتایج با یافته‌های دیگر محققان در گیاه برنج مطابقت دارد (۳۹). در تحقیق حاضر با افزایش سطوح تنش خشکی میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز در رقم زاگرس و لاین‌های ۲۳، ۲۴، ۳۹ و ۴۰ افزایش یافت. یکی از دلایل افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز این است که آنزیم پراکسیداز با واکنش‌های اکسنده به وجود آورنده رادیکال‌های آزاد و پراکسیدهای آلی همبستگی دارد و پراکسیداز نقش مؤثری در پاکسازی پراکسید هیدروژن دارد (۳۹). گیاهان از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت برای افزایش تحمل در برابر تنش اکسیداتیو استفاده می‌کنند. مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها (نظیر آنزیم‌های پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز) تحت تنش افزایش می‌یابد که نمایانگر مقاومت گیاه در مقابل تنش است (۳۶). میزان فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز با افزایش سطوح تنش خشکی به غیر از رقم زاگرس و لاین‌های ۲۳، ۲۴ و ۴۰ در بقیه ارقام مورد بررسی کاهش یافت. پلی‌فنل اکسیداز که با نام‌های کاتکول اکسیداز و کاتکولاز و تریوزیناز نامیده می‌شوند در حضور اکسیژن دو نوع واکنش از خود نشان می‌دهد، که این واکنش‌ها عبارتند از هیدروکسی کردن ترکیبات مونوفنل و تبدیل آن‌ها به ترکیبات کوئینین و اکسیداسیون فنل‌ها به کوئینون‌ها (۷). محققان دریافتند که شرایط مطلوب آبیاری موجب افزایش پروتئین برگ می‌شود (۱۰). در تحقیق حاضر میزان پروتئین برگ در رقم زاگرس، لاین ۲۳، ۳۹ و ۴۰ نسبت به شرایط عدم تنش کاهش یافت. به نظر می‌رسد که کاهش

محتوای پروتئین تحت تنش خشکی در نتیجه واکنش پروتئین با رادیکال‌های آزاد، منجر به تغییر اسیدآمینه، افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه کننده پروتئین و کاهش سنتز پروتئین می‌شود (۳۷). در تحقیق حاضر با افزایش سطوح تنش خشکی به جز لاین ۲۸ در بقیه ارقام مورد بررسی محتوای رنگیزه آنتوسیانین افزایش یافت. القای سنتز آنتوسیانین در شرایط تنش می‌تواند به‌دلیل نقش حفاظتی آن در تشکیلات فتوسنتزی باشد. زیرا این رنگیزه مسئول خاموش کردن رادیکال آزاد اکسیژن و جلوگیری از پراکسیداسیون لیپیدها و نهایت تنش اکسیداتیو می‌باشند (۲۳). آنتوسیانین انرژی زیادی را از فتوسیستم (I) و (II) به‌صورت گرما یا واکنش‌های شیمیایی بی‌ضرر دفع کرده و می‌توانند غشاهای کلروپلاستی را حفظ نمایند (۲۳). با توجه به این مسئله ممکن است افزایش پروتئین کل در رقم کوهدشت و لاین ۲۷ به دلیل نقش محافظت‌کننده‌ی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و اسموپروتکتانت‌ها از جمله قندهای محلول بر پروتئین باشد. در تحقیق حاضر با افزایش سطوح تنش خشکی میزان اسیدهای آمینه لیزین و متیونین در لاین ۲۵ افزایش یافت. اسیدآمینه لیزین منبع گروه پروفیلامین بوده و از این طریق در سنتز فنیل‌آمین‌ها، اسپرمیدین و اسپرمین که در مراحل رشد گیاه از جمله تکثیر، تمایز سلول و بیان ژن نقش حیاتی بازی می‌کند، دخالت دارد (۳۸).

نتایج حاصل از بررسی اسیدآمینه مانند پرولین همچنین کربوهیدرات محلول نشان داد، گیاهان مقاوم برای ایجاد تحمل در برابر تنش کمبود آب، انرژی خود را صرف سنتز عوامل دخیل در مکانیسم دفاعی می‌کند. چنانچه تحت تنش کم‌آبی غلظت اسیدآمینه‌ای نظیر پرولین و کربوهیدرات ها که در مکانیسم‌های دفاعی گیاه نقش اساسی دارد، در ارقام کوهدشت، زاگرس و لاین‌های ۲۳، ۲۵، ۲۷، ۲۸ و ۴۰ افزایش یافته است. این اسمولیت‌ها علاوه بر حفظ پایداری غشاء و محافظت از اندامک‌های سلولی از سایر مکانیزم‌های دفاعی مانند آنزیم‌های آنتی-اکسیدان نیز محافظت می‌کنند. میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و پلی‌فنل اکسیداز در شرایط تنش خشکی در رقم زاگرس و لاین‌های ۲۳، ۲۴، ۳۹ و ۴۰ افزایش یافت. به نظر می‌رسد فعالیت بیشتر این آنزیم‌ها موجب افزایش مقاومت در گیاه شده و از آسیب های ناشی از مواد سمی تولید شده در سلول‌ها می‌کاهد. این آنزیم‌ها علیرغم مهار انواع اکسیژن فعال هیچ‌گونه خسارتی به سلول‌ها وارد نمی‌کنند. پوترسین با میزان بیان پروتئین-های دخیل در متابولیسم کربوهیدرات، پروتئین، تولید انرژی و انتقال علامت در ارتباط می‌باشد. از آنجا که پوترسین می‌تواند تاثیر مثبتی بر کاهش اثر انواع تنش‌های محیطی داشته باشد، به‌طور کلی می‌توان نتیجه‌گیری کرد که افزایش میزان پروتئین حاصل از تیمار پوترسین با افزایش ایجاد مقاومت در مقابل تنش خشکی در ارتباط می‌باشد. در بین ۱۰ لاین‌های مورد بررسی لاین‌های ۲۳ و ۲۴ با افزایش میزان پروتئین، پرولین، قند محلول و فعالیت آنزیم-های آنتی‌اکسیدانی کاتالاز، پراکسیداز و پلی‌فنل اکسیداز پاسخ بهتر و سریعی را نسبت به تنش خشکی نشان دادند.

سپاسگزاری

از مؤسسه تحقیقات کشاورزی مغان دانشگاه که بذور ژنوتیپ‌های مورد مطالعه این تحقیق را فراهم نمودند، کمال تشکر را دارم و سرکار خانم مهندس سیده یلدا رئیسی ساداتی که در این مطالعه نهایت همکاری را اعمال کردند، صمیمانه قدردانی می‌نمایم.

منابع

1- Abraham, E., Rigo, G., Szekely G., Nagy, R., Koncz, C. and Szabados, L. (2003). Lightdependent induction of proline biosynthesis by abscisic acid and salt stress is inhibited by brassinosteroid in Arabidopsis. Plant Molecular. Biology, 51: 363 372.

2- Ali Mohammadi, M., Rezai, A.M., and Mirmohammadi Maibodi, S.A.M. (2009).

Investigation some of physiological characteristics and yield in ten cultivars of bread wheat in two irrigation regimes. Agricalture Science Tecnical and Naturent Resourse Journal, 48: 107-120. (In Persian)

3- Apel, K., and Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annual Review of Plant Biology, 55: 373-399.

4- Ariano, S., Bartolomeo, D., Cristos, X. and Andras, M. (2005). Antioxidant defences in Olive tree during drought strees: changes in activity of some antioxidant enzymes. Functional plant Biology. 32:45-53.

5- Bates, L.S., Walderen, R.D. and Taere, I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant Soil. 39: 205-207.

6- Bradford, M.M. (1976). A rapid and sensitive for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry, 72: 248-254.

7- Ding, C., Chachin, K., Ueda, Y. and Wang C.Y. (2002). Inhibition of loquat enzymatic browning by sulfhydryl compounds. Food Chemistry, 76: 213- 218.

8- El-Tayeb, M.A. (2005). Response of barley grains to the interactive effect salinity and salicylic acid. Plant Growth Regulatory. 45: 215-225.

9- FAO. (2010): FAOSTAT. Available in http://faostat.fao.org/ [28 May 2010].

10- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. and Basra, S.M.A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development, 29: 185-212.

11- Ferre, R.E., Fellers, D.A., Shepherd, A.D. (1969). Determination of free lysine and methionine in aminoacid-fortified wheat. Agricultural Reserch, 47: 614-620.

12- Flexas, J., Niinemets, U., Galle, A., Barbour, M.M. and Centritto, M. (2013). Diffusional conductances to CO as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. Photosynthesis Research, 117: 1–3.

13- Fujita, T., Maggio, A., Rios, M.G., Stauffacher, C., Bressan, R.A. and L.N. Csonka. (2003). Identification of regions of the tomato - glutamyl kinase that are involved in allosteric regulation by proline. Journal of Biological Chemistry, 278.

14- Gholizadeh, A. (2009). Evaluation of SPAD Chlorophyll Meter in Two Different Rice Growth Stages and its Temporal Variability. European Journal of Scientific Research, 4: 591-598.

15- Ghorbanli, M., Nojavan, M., Heydari, R. and Frbodnia, I. (2001). Changes in soluble sugars, starch and proteins by drought stress in two varieties of chickpea (*Cicer arietinum* L.). Journal of Agricalture Science.Univercity Tarbiat Moalem. 1 (1): 38-53. (In Persianwith English abstract).

16- Giri, G.S. and Schilinger, W.F. (2003). Seed priming winter wheat for germination, emergence, and yield. Crops Science, 43:2135-2141.

17- Gomes F.P., M.A. Oliva, M.S. Mielke, A.A.F. Almeida and Aquino, L.A. (2010). Osmotic adjustment, proline accumulation and membrane stability in leaves of Cocos nuciera submitted to drought stress. Scientia Horticulturae. 126: 379384.

18- Groppa, M.D. and Benavides, M.P. (2008). Polyamines and abiotic stress: recent advances. Amino Acids, 34(1): 35

19- Habibi, D.D., Boojar, M.A., Mahmodi, A., Ardakani, M.R. and Taleghani, D. (2004). Antioxidative enzayme in sunflower subjected to drought stress .4 international Crop Science Congress. Brishbane, Australia, 26 septamber 1-Octobr pp.1-4.

20- Karo, M. and Mishra, D. (1976). Catalase, peroxidase and polyphenol oxidase activity during rice leaf senescence. Plant Physiology, 57: 315-319.

21- KaviKishor, P.B., Sangam, S., Amrutha, R.N., Sri Laxmi, P., Naidu, K.R. and Rao, K. (2005). Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. Current Science, 88: 424-438.

22- Kovacik, J., Klejdus, B., Babula, P., Jarosova, M. (2014): Variation of antioxidants and secondary metabolites in nitrogen-deficient barely plants. Journal of Plant Physiology, 171: 260-268.

23- Koyro, H.W. (2006): Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of potential cash crop halophyte (*Plantago coronopus* L.). Environ Journal of Experimental Botany, 56: 136-149.

24- Kuznetsov, W. and Shevyankova, N.L. (1997). Stress responses of tobacco cells to high temperature and salinity. Proline accumulation

and phosphorylation of polypeptides. Physiologia Plantarum, 100: 320-326.

25- Li-ping, B., Fang-Gong, S., Ti-Da, G., Zhao-Hui, S., Yin-Yan, L. and Guang-Sheng, Z. (2006): Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. Soil Science Society of China. 16(3): 326-332.

26- Manivannan, P., Jaleel, C.A., Sankar, B., Kishorekumar, A., Somasundaram, R., Lakshmanan, G.M.A. and Panneerselvam, R. (2010) Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. Colloid. Surf. B: Biointerf: 59:141-149.

27- Marcin´ska, I., Czyczyło-Mysza, I., Skrzypek, E., Filek, M., Grzesiak, S., Grzesiak, M.T., Janowiak, F., Hura, T., Dziurka, M., Dziurka, K., Nowakowska, A. and Quarrie, S.A. (2013). Impact of osmotic stress on physiological and biochemical characteristics in drought-susceptible and drought-resistant wheat genotypes. Acta Physiology Plant, 35: 451-461.

28- Martin-Tanguy, J. (2001). Metabolism and function of polyamines in plants: recent development (new approaches). Plant Growth Regulation, 34(1): 135-148.

29- Miller, G., Suzuki, N. and Ciftci□Yilmaz, S. (2010). Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. Plant Cell and Enviro 33: 453-467.

30- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science, 7, 405-410.

31- Mohammadi, A., Habibi, D., Rohami, M., Mafakheri, S. (2011). Effect of drought stress on antioxidant enzymes activity of some chickpea cultivars. American-Eurasian Journal Agricultural and Environmental Science, 11(6): 782-785.

32- Mohanty, N. (2003). Photosynthetic characteristics and enzymatic antioxidant capacity of flag leaf and the grain yield in two cultivars of *Triticum aestivum* L. exposed to warmer growth conditions. Journal of Plant Physiology, 160:71-74.

33- Moosavi, A., Tavakkol Afshari, R., Sharif-Zadeh, F., Aynehband, A. (2009). Effect of seed priming on germination characteristics, polyphenol oxidase and peroxidase activities of four amaranth cultivars. Journal of Food Agriculture & Environental, 7(3-4): 353 – 358

34- Movludi, A., Ebadi, A., Jahanbakhsh, S., Davari, M. and Parmoon, G.H. (2014). The effect of water deficit and nitrogen on the antioxidant enzymes activity and quantum yield of barley (*Hordeum vulgare* L.). Notulae Botanicae Hortical Agrobotanici Cluj-Napoca, 42:398-404.

35- Omokolo, N.D., Tsala, N.G., and Djocgoue, P.F. (1996). Changes in carbohydrate, amino acid and phenol content in cocoa pods from three clones after infection with Phytophthora megakarya Bra. and Grif. Annal Bottany-londo, 77: 153-158.

36- Parida, A.K., and Das, A.B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on Plants. Ecotoxic. Environ. Safety, 60: 324-349.

37- Patger, M., Bragato, C. and Brix, H. (2005). Tolerance and physiological responses of phragmites australis to water deficit. Aquatic Botony, 81: 285-299.

38- Pang, X.M., Zhang, Z.Y., Wen, X.P., Ban, Y., Moriguchi, T. (2007). Polyamines, all-purpose players in response to environment stresses in plants. Plant Stress, 1(2): 173-188.

39- Ranjan, R., Bohra, S.P. and Jeet, A.M. (2001). Plant Senescence. Jodhpur, agrobios. Pp: 18-4.

40- Sharma, P. and Dubey R.S., (2005). Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. Plant Growth Regulation, 46: 209-221.

41- Sadiqov, S.T., Akbulut, M. and Ehmedov, V. (2002). Role of Ca2+ in drought stress signaling in wheat seedlings. Biochemistry, 67: 491-497.

42- Silveira, J.A.G., Arau´ jo, S.A.M., Lima, J.P.M.S. and Vie´gas, R.A. (2010). Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in Atriplexnummularia. Environmental and Experimental Botany, 66: 1-8.

43- Turkan, I. (2011). Plant responses to drought and salinity stress, Development in a post-Genomic era. Advances in Botanical Research, 593p.

44- Wagner, G.J. (1979). Content and vacuole/ extravacuole distribution of neutral sugars, free amino acids, and anthocyanin in protoplasts. Plant physiology, 64(1): 88-93.

Putrescine impact in increasing the tolerance of plants to drought stress on some of Biochemical Parameters in wheat

Kheiri Sis M., Jahanbakhsh Godehkahriz S. and Raeesi sadati S.Y.

Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Mohaghegh Ardabili , Ardabil, I.R. of Iran.

Abstract

Resistance systems of plants, including wheat, against stresses are stimulated by several methods, including application of polyamines such as Putrescin. Putrescine can have a positive effect on reducing the number of environmental stresses. In order to investigate the resistance of different wheat cultivars under drought stress, a factorial experiment was conducted in a completely randomized design with three replications. The first factor was drought stress at three levels (85%, 65% Field Capacity and control) and second factor includes ten wheat cultivars (Line 27, Kuhdasht, Zagros, Line 24, Gonbad, Line 28, Line 40, Line 39, Line 25 and Line 23) and the third factor was consisted of putrescin spraying with concentrations (0, 0.088 and 0.176 g / L^{-1}). Foliar application of Putrescine was applied to the pots in a three leaf plants. One day after application of Putrescin's spray solution, drought stress was applied based on field capacity and one week after placement of the plant in the desired stress sample was taken. For this purpose, total protein, soluble sugars, lysine and methionine amino acids, anthocyanin pigments and antioxidant enzymes (catalase, peroxidase and polyphenoloxidase) and proline were evaluated. Studies have shown that, under putrescin treatment, increased the concentration of amino acids proline and carbohydrates, which plays a fundamental role in plant defense mechanisms. Catalase and peroxidase activity decreased with increasing putrescine concentration and polyphenoloxidase activity increased in Kohdasht, Line 23, Line 24, Line 25, Line 27, Line 39 and Line 40 and decreased in Gonbad, Zagros and Line 28 cultivars. Also, with increasing drought stress, protein content increased in Gonbad, Kouhdasht, Line 25, Line 27 and Line 28 and decreased in Zagros, Line 23, Line 24, Line 39 and Line 40 respectively. In general, the results showed that application of putrescine at concentrations of 0.08 and 0.178 g / l in foliar application can lead to wheat tolerance to drought stress. Since putrescine can have a positive effect on the reduction of environmental stresses, it can be concluded that the increase in total protein in line 25 from putrescine treatment is associated with increased resistance to stress. Improvement of the antioxidant system in line 23 also, among other varieties, increased plant tolerance and reduced the damage caused by toxins produced in cells.

Key words: Drought stress, Antioxidant enzymes, Proline, Bread wheat, Putrescine