

بررسی اثر کاربرد بیرونی پراکسید هیدروژن بر افزایش تحمل به خشکی گل تکمه‌ای (*Gomphrena globosa* L.)

مرتضی گلدانی^{۱*}- مریم کمالی^۲

تاریخ دریافت: ۱۳۹۰/۵/۱۷

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۰/۱۰/۱۱

چکیده

تنش خشکی از جمله عوامل محدود کننده رشد می‌باشد و تنش اکسیداتیو به عنوان یک تنش ثانویه در نتیجه تنش خشکی بوجود می‌آید. به منظور بررسی اثر پراکسید هیدروژن جهت کاهش خدمات ناشی از تنش خشکی در گل تکمه‌ای، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی با سه تکرار در سال ۱۳۸۹ در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل سه غلظت مختلف از پراکسید هیدروژن، به صورت محلول پاشی (۰، ۲/۵ و ۵ میلی مولار) و سه فاصله آبیاری (هر ۴ و ۷ و ۱۰ روز) بودند. نتایج نشان داد که محلول پاشی پراکسید هیدروژن می‌تواند وزن خشک ریشه و شاخصه را در گل تکمه‌ای را افزایش دهد و از این طریق کاهش وزن ناشی از تنش خشکی را جبران نماید. با افزایش خشکی، صفاتی نظیر هدایت روزنده ای، تعداد گل، کلروفیل کل و حجم ریشه کاهش معنی داری داشت. به طوری که کمترین میزان صفات اندازه گیری شده در فاصله آبیاری ۱۰ روز بکبار به دست آمد. بر همکنش خشکی و پراکسید هیدروژن نیز در صفت وزن خشک اندام هوایی در سطح احتمال ۵٪ و در صفاتی نظیر نشت الکتروولیت، میزان آب نسبی برگ، پروپیون و مجموع طول ریشه در سطح احتمال ۱٪ معنی دار شد. بدین ترتیب در تیمار شاهد (هر ۴ روز آبیاری)، با افزایش پراکسید هیدروژن تا ۲/۵ میلی مولار، وزن خشک اندام هوایی و مجموع طول ریشه به ترتیب برابر ۲۰ و ۹۱٪ نسبت به تیمار صفر میلی مولار افزایش یافت و با افزایش پراکسید هیدروژن تا غلظت ۵ میلی مولار در همین سطح از خشکی کلروفیل کل ۳۱٪ نسبت به شاهد پراکسید هیدروژن افزایش نشان داد. به طور کلی نتایج نشان می‌دهد که با استفاده از محلول پاشی پراکسید هیدروژن تنش اکسیداتیو حاصل از تنش خشکی در گیاه گل تکمه‌ای کاهش می‌یابد.

واژه‌های کلیدی: پروپیون، تعداد گل، سطح برگ، کلروفیل، وزن خشک اندام هوایی

می‌توانند به عنوان گیاهان مقاوم به شرایط تنش در فضای سبز شهری مورد استفاده وسیع قرار گیرند.

یکی از عوامل اقیمی که بر توزیع و پراکنش گیاهان در سرتاسر جهان موثر است و ممکن است باعث تغییرات مورفو‌لوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی متعددی در گیاه شود (۱)، کمبود آب در دسترس است. برخی مطالعات نشان داده است که تنش ناشی از کمبود آب سبب کاهش رشد قسمتهای مختلف گیاه اعم از ریشه‌ها و اندام‌های هوایی (۱۱)، کاهش سطح برگ، ارتفاع، وزن خشک (۱)، بسته شدن روزنه‌ها (۱ و ۴۶)، کاهش فتوستتر (۱)، تجمع اسیدهای آمینه و کاهش کلروفیل می‌شود (۱). یکی از راهکارهای مناسب گیاهان در پاسخ به تنش خشکی افزایش مواد محلول و فعال اسمزی گیاه است که با حفظ خاصیت آبگیری و تورژسانس سلول انجام فرآیندهای متابولیسمی را از خطرات کمبود آبی ایمن می‌سازد که از جمله این ترکیبات می‌توان به کربوهیدرات‌هایی نظیر گلوكز و ساکارز

مقدمه

گل تکمه‌ای با نام علمی *Gomphrena globosa* L. از گیاهان خانواده تاج خروس، دارای برگ‌های کشیده و کرکدار است و گل‌هایش به شکل تکمه‌ای باشد. توانایی گیاهان خانواده تاج خروس در پاسخ به شرایط نامناسب از جمله خاک‌های فقیر از مواد مغذی، محدوده وسیع حرارتی، تابش زیاد و مقاومت به خشکی، این گیاهان را به عنوان یک محصول جدید و فراموش شده در مناطق نیمه خشک مطرح کرده است. به نظر می‌رسد گیاهان زینتی خانواده تاج خروس

۱- استاد یار گروه زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد

۲- دانشجوی کارشناسی ارشد گروه علوم باگبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد

۳- نویسنده مسئول: (Email: goldani@um.ac.ir)

3- Amaranthaceae

اکسیداتیو می‌شود (۱۳).

با وجود اینکه گیاهان زیستی بخش بزرگی از محصولات باگبانی را شامل می‌شود، اما مطالعات انجام شده بر این دسته از گیاهان در ارتباط با انواع تنفس بسیار ناقچز است (۷). بنابراین به منظور بررسی تاثیر محلول پاشی پراکسید هیدروژن در افزایش مقاومت به تنفس خشکی گیاه زیستی گل تکمه ای آزمایش حاضر انجام شد.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در تابستان و پاییز سال ۱۳۸۹ در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد اجرا شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی و در سه تکرار انجام شد. تیمارهای مورد آزمایش شامل سه رژیم آبیاری به صورت فواصل آبیاری هر ۴ روز (شاهد)، ۷ روز و ۱۰ روز و سه سطح پراکسید هیدروژن در سه غلظت صفر (شاهد)، ۲/۵ و ۵ میلی مولار بودند. ابتدا بذور در تیوب‌هایی با قطر دهانه ۱۲ سانتی متر، ارتفاع یک متر و با مخلوط خاکی حاوی خاک مزرعه، ماسه و خاکبرگ به نسبت ۱۵:۱ کاشته شدند. بعد از رشد گیاهچه‌ها، در هر تیوب فقط یک بوته نگهداری شد. میزان آب مورد نیاز در هر نوبت آبیاری معادل ۳۰۰ سی سی در نظر گرفته شد. تیمارهای آبیاری بعد از استقرار کامل گیاهچه‌ها در تیوب‌ها و در مرحله ۱۰ تا ۱۲ برگ اعمال شد. محلول پاشی برگی با پراکسید هیدروژن یک هفتنه قبل از آغاز تنفس شروع شده و با فواصل هفت روز تا سه هفتنه بعد از آغاز تنفس خشکی ادامه یافت.

حداقل و حداقل دمای شباهنگ روز به ترتیب در حد ۱۶ و ۲۸ درجه سانتیگراد و رطوبت نسبی در محدوده ۴۰-۵۰٪ حفظ شد در طی مدت انجام این آزمایش طول دوره روشنایی ۱۶ ساعت و تاریکی ۸ ساعت تنظیم گردید.

اندازه‌گیری صفات

در انتهای آزمایش (بعد از اتمام رشد رویشی و گلدهی گیاه)، و با مشاهده عالیم ظاهری تنفس (کاهش جثه و ارتفاع گیاه با افزایش فواصل آبیاری)، صفات مورفو‌لوجیک نظیر تعداد برگ، تعداد و طول شاخه جانبی و تعداد گل اندازه گیری شد. سطح برگ توسط دستگاه سطح برگ سنج^۲ و هدایت روزنگ ای^۳ با استفاده از دستگاه پرومتر اندازه گیری شد. تعیین میزان کلروفیل a و b و کل با نمونه گیری تصادفی از برگ‌های بالغ مطابق روش دره و همکاران (۹) بود. بدین منظور ابتدا با استفاده از استون، عصاره گیری انجام و نهایتاً میزان جذب نور در طول موج‌های ۶۵۳ و ۶۶۶ نانومتر قرایت شد.

2- Leaf Area Meter

3- Stomatal Conductance

اشاره کرد (۲۰). کلروفیل است و رنگریزه‌های موجود در آن نیز از خشکی تاثیر می‌پذیرند. به عنوان مثال تنفس خشکی سبب هیدرولیز پروتئین‌های تیلاکوئیدی و کاهش مقدار کلروفیل a و b می‌گردد (۴۱). عنوان شده است که تجزیه پروتئین‌های کلروفیل است منبع با ارزشی جهت اشکال قابل تحرک نیتروژن به محض ورود به شرایط تنفس است. در این راستا می‌توان تجزیه کلروفیل را به عنوان یک مرحله مقدماتی در تخریب پروتئین‌ها در نظر گرفت (۲۵). همچنین کاهش رطوبت، پاسخ‌هایی نظیر تخریب پروتئین‌ها و انباست برخی از اسیدهای آمینه آزاد در جهت حفظ تنظیم فشار اسمزی سلول را به دنبال دارد (۴۹).

از محتوای نسبی آب به عنوان شاخصی مناسب از وضعیت آب برگ‌ها یاد می‌شود که در صورت پیشرفت تنفس خشکی کاهش یافته و سبب تغییر در غشای یاخته ای و در نتیجه افزایش نشت الکترولیتی از یاخته‌ها می‌گردد (۱۲). در حقیقت نشت الکترولیت نیز می‌تواند به عنوان یک شاخص مناسب دیگر از چگونگی آسیبهای وارد به یاخته‌های برگی در طی دوره تنفس خشکی مطرح باشد (۱۲). در واقع از آنجا که تنفس خشکی با شروع تنفس اکسیداتیو همراه می‌باشد، بنابراین در طی آن تولید و ذخیره گروههای سمی و مخرب اکسیژن آزاد افزایش می‌یابد (۱۸). سینکلر و لودلو (۳۸) مقدار مناسب محتوای نسبی آب برگ، برای گیاهان را معادل ۸۵ تا ۹۵٪ بیان کردند، به عقیده آنها در این حالت جذب آب توسط ریشه با میزان تلفات آب به وسیله تعرق برابر می‌کند. بنابراین گیاه می‌تواند کارایی طبیعی خود را ادامه دهد.

از جمله اثرات سوء تنفس های غیر زیستی می‌توان به افزایش غلظت‌های زیانباری از انواع اکسیژن فعال (ROS) مثل پراکسید هیدروژن، آئیون سوپراکسید و رادیکال‌های هیدروکسیل اشاره کرد (۴۹). این رادیکال‌های آزاد می‌توانند خساراتی را به لیپیدهای غشاء، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک وارد سازند (۴۹).

پراکسید هیدروژن (H_2O_2) در گیاهان، می‌تواند نقشی دوگانه داشته باشد، به طوری که این ترکیب در غلظت‌های پایین به عنوان یک پیام حد واسط جهت تولید سالسیلیک اسید و اتیلن عمل می‌نماید که سبب تطبیق بیشتر با شرایط تنفس زا می‌شود (۱۷)، اما پراکسید هیدروژن در غلظت‌های بالا تخریب بافت و نهایتاً مرگ گیاه را به دنبال دارد (۴۵). به عبارتی کاربرد پراکسید هیدروژن می‌تواند به عنوان یک عامل دفاعی در برای تنفس های غیر زیستی و اکسیداتیو محسوب شود (۲۶). دیاس و همکاران (۱۰) عنوان کردند که کاربرد برونی پراکسید هیدروژن، سازگاری با تنفس را در ذرت القاء می‌کند. اسپری پراکسید هیدروژن با غلظت ۵ میلی مولار با القای مجموعه ای از آنزیم‌های آنتی اکسیداناتی باعث محافظت گیاه تباکو از تنفس

1- Reactive oxygen species

جدول ۱- میانگین مربuat حاصل از تجزیه و اریانس برخی صفات اندازه گیری شده در گل تکمهای

شہد.

$$CHLa = 15.65A_{666} - 7.340A_{653} \quad (1)$$

$$\text{CHLb} = 27.05 \text{ A}_{653} - 11.21 \text{ A}_{666} \quad (2)$$

$$\text{CHLt} = \text{CHLa} + \text{CHLb} \quad (3)$$

در زمان برداشت، برای اندازه گیری خصوصیات ریشه از جمله مجموع طول ریشه، حجم و وزن خشک ریشه ها، ریشه های مربوط به هر کدام از تیمارهای آزمایش را از خاک خارج کرده و در آزمایشگاه پس از شستشو با استفاده از اسکنر کامپیوتربی و نرم افزار Delta-*T* *scan* مجموع طول ریشه ها اندازه گیری شد. پس از شستشو ریشه ها، حجم ریشه ها توسط استوانه مدرج و بر اساس میزان افزایش حجم آب نسبت به حالت اولیه بر حسب سانتی متر مکعب اندازه گیری شد. سپس نمونه ها جهت اندازه گیری وزن خشک ریشه و اندام هاوی به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۵ درجه سانتی گراد به آون منتقل شدند. میزان پرولین طبق روش باتز و همکاران (۵) با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر (Jenway Model 6305) و در طول موج ۵۲۰ نانومتر مورد محاسبه قرار گرفت. به منظور تعیین میزان پایداری غشای سلولی، نشت الکتروولیت مطابق با معادله ۴ محاسبه گردید:

$$El (\%) = (EC_1/EC_2) \times 100 \quad (٤)$$

EC₁ و EC₂ به ترتیب بیانگر نشت الکتروولیت، هدایت الکتریکی اولیه و هدایت الکتریکی ثانویه می‌باشد. درصد مقدار آب نسبی برگ (RWC) با استفاده از قطعات یک سانتیمتری برگ گیاهان و اندازه گیری وزن تر آنها، قراردادن در آب به مدت ۲۴ ساعت در تاریکی و دمای ۴ درجه سانتیگراد و تعیین وزن اشبعاً و سپس وزن خشک (آون ۷۰ درجه سانتیگراد به مدت ۲۴ ساعت) با استفاده از فرمول زیر محاسبه شد:

(٥) معادله

$$RWC(\%) = [وزن خشک - وزن تر]$$

[$100 \times (\text{وزن خشک} - \text{وزن تر در شرایط اشباع}) /$

تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم افزار MSTAT-C صورت گرفت و برای رسم نمودارها از نرم افزار EXCEL استفاده شد. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵٪ انجام شد.

نتائج و بحث

وزن خشک اندام هوایی و ریشه

اختلاف بین غلظت‌های مختلف پراکسید هیدروژن و سطوح مختلف خشکی از نظر وزن خشک اندام هوایی و ریشه معنی دار بود (جدول ۱). برهمکنش خشکی و پراکسید هیدروژن نیز بر مقادیر وزن خشک اندام هوایی و ریشه به ترتیب در سطح احتمال ۵ و ۱٪ اختلاف معنی دار به دست آمد. با افزایش غلظت کاربرد پراکسید هیدروژن به تدریج بر وزن خشک گیاه (ریشه و بخش هوایی) افزوده

1- Relative Water Content (RWC)

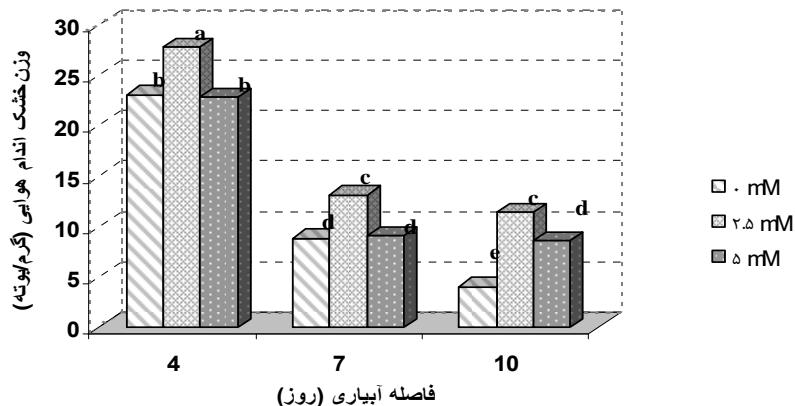
بیان داشتند همزمان با کاربرد پراکسید هیدروژن، وزن خشک ریشه‌ها افزایش می‌یابد. اصولاً رشد گیاهان تحت تنش‌های در در مورد وزن خشک ریشه نیز با توجه به شکل ۲ مشخص است که بالاترین مقادیر این صفت با میانگین $2/8$ گرم در تیمار صفر میلی مولار پراکسید هیدروژن و در شرایط مختلف محیطی در اثر غلظت‌های پایین پراکسید هیدروژن، افزایش می‌یابد (۲۶). این افزایش رشد می‌تواند در اثر کاهش سطح آبسیزیک اسید (۲۷) و یا تولید بیشتر ریشه‌های ثانویه (۳۳) باشد.

محتوى کلروفيل a، کلروفيل b و کلروفيل كل

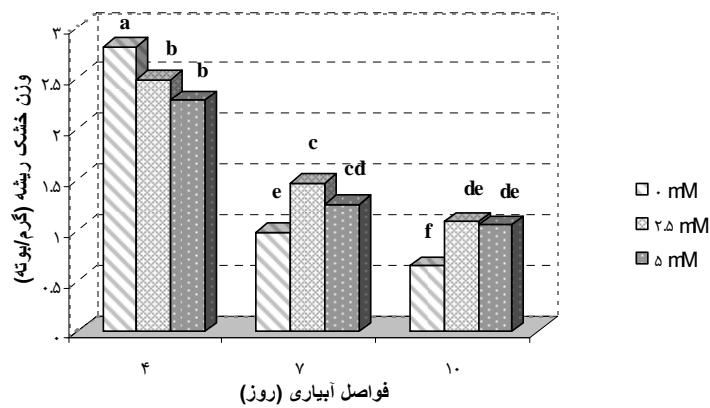
اثر محلول پاشی پراکسید هیدروژن در مورد کلروفیل a ($p<0.01$) و کلروفیل کل ($p<0.05$) دارای اختلاف معنی‌داری بود (جدول ۱). این در حالی است که اختلاف کلروفیل b در هیچ یک از تیمارهای مورد بررسی معنی دار نشد. همچنین تیمارهای خشکی مورد استفاده در این آزمایش از نظر کلروفیل a و کلروفیل کل در سطح احتمال خطای ۱٪ اختلاف معنی‌داری را نشان دادند (جدول ۱).

ولی با اعمال تنش خشکی به سرعت از مقادیر این صفات کاسته شد. بدین ترتیب شدیدترین تیمار خشکی (فواصل آبیاری ۱۰ روز)، وزن خشک اندام هوایی و ریشه را در مقایسه با شاهد به ترتیب برابر $۶۷/۴$ و ۶۳ درصد کاهش داد (جدول ۲). براین اساس وزن خشک اندام هوایی در گیاهانی که با آب مقطر محلول پاشی شدند (بدون پراکسید هیدروژن) تحت شرایط خشکی بالا (فواصل آبیاری ۱۰ روز) به سرعت و برابر ۸۳% کاهش یافت. ولی با کاربرد $۲/۵$ میلی مولار پراکسید هیدروژن در همین سطح از خشکی، وزن خشک اندام هوایی تقریباً سه برابر تیمار شاهد (بدون کاربرد پراکسید هیدروژن) افزایش یافت (شکل ۱).

فواصل آبیاری ۴ روز به دست آمد. این در حالی است که با افزایش فواصل آبیاری، محلول پاشی برگی پراکسید هیدروژن مقادیر وزن خشک ریشه را بهبود بخشدید (شکل ۲). یکی از اولین پاسخ‌های گیاه به تنش‌های غیر زیستی، کاهش رشد گیاه است. هرچه دوره خشکی طولانی تر باشد رشد اندام هوایی کاهش بیشتری پیدا می‌کند (۵۷). کاهش وزن خشک ریشه در دور آبیاری ۲ و ۴ هفته در گیاهان سرخارگل، رعنای زیبا و داوودی مشاهده شد (۶۱). حامد و همکاران (۱۷)



شکل ۱- تأثیر غلظت‌های متفاوت پراکسید هیدروژن و سطوح مختلف خشکی بر وزن خشک اندام هوایی گل تکمه‌ای

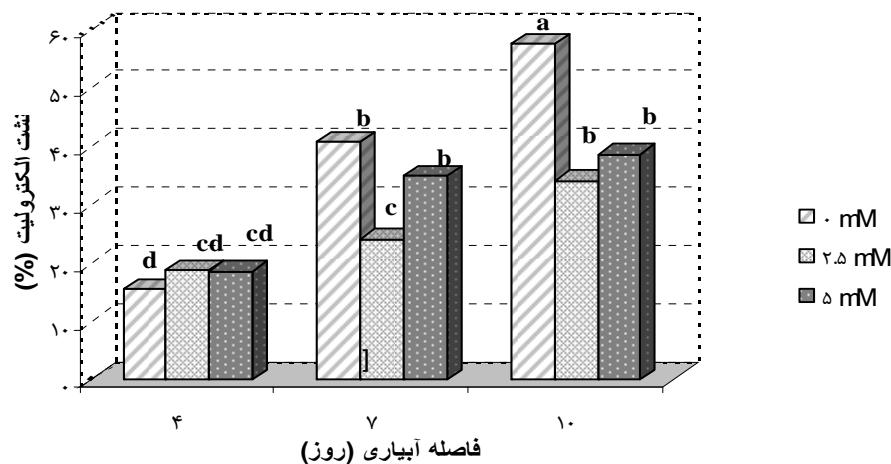


شکل ۲- تأثیر غلظت‌های متفاوت پراکسید هیدروژن و سطوح مختلف خشکی بر وزن خشک ریشه گل تکمه‌ای

مولار میزان نشت الکترولیتی سلول‌های برگی کاهش یافت و مقدار آب نسبی برگ و میزان هدایت روزنه‌ای رو به افزایش گذاشت. ولی با افزایش غلظت پراکسید هیدروژن تا سطح ۵ میلی مولار نشت الکترولیت افزایش و مقادیر آب نسبی برگ و هدایت روزنه‌ای کاهش یافت (جدول ۲). همچنین بررسی اثر متقابل خشکی و پراکسید هیدروژن نشان داد که بیشترین میزان نشت الکترولیت در تیمار شاهد پراکسید هیدروژن (صفر میلی مولار) و فاصله آبیاری ۱۰ روز برابر ۵۸٪ به دست آمد (شکل ۳). بیشترین مقدار آب نسبی برگ نیز در غلظت ۲/۵ میلی مولار پراکسید هیدروژن و تنش خشکی متوسط (۷ روز) حاصل شد (جدول ۴). یکی از مکان‌هایی که در تنظیم متabolیسم ایفای نقش می‌کند غشاها سلولی است. زیرا غشاها با کنترل ورود و خروج متابولیت‌ها از ایجاد تعادل در دو طرف غشا پیشگیری می‌کنند. به علاوه تنش خشکی سبب افزایش رونویسی ژن‌های دخیل در بیوستتر آنزیم‌های مرتبط با پراکسیداسیون لیپیدی و در پی آن، افزایش نشت الکترولیتی می‌شود (۳۲). بنا به گزارش گراناتانی و همکاران (۱۴) کاهش محتوای رطوبت نسبی در نتیجه تنش خشکی حاکی از پایین بودن ظرفیت ترمیم پذیری گیاه است. با بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تعرق، جذب آب و انتقال آن به سمت برگ کاهش می‌یابد. علت کاهش محتوای نسبی آب، کاهش پتانسیل آب برگ و کاهش جذب آب از ریشه‌ها در شرایط خشک می‌باشد (۳۶). کاهش محتوای رطوبت نسبی برگ در قلمه‌های درخت تبریزی نیز مشاهده شد (۵۰). دمیشل و همکاران (۸) گزارش کرده اند که تنش خشکی باعث تغییراتی در پتانسیل اسمزی سلولهای محافظ روزنه، پتانسیل اسمزی سلولهای اپیدرمی، ضخامت دیواره و اندازه سلولهای محافظ می‌شود. وانگ و همکاران (۴۶) بیان کرده‌اند که در شرایط کمبود آب، کاهش فشار آماس همراه با افزایش اسید آبسزیک برگ باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌شود که در پی آن ورود دی اکسید کربن، تعرق و فتوسترن کاهش می‌یابد و در نتیجه هدایت روزنه‌ای کم می‌شود. منطبق با نتایج فوق، در دو گیاه سر خار گل و گل پنستمون مشخص شده تنش خشکی با فواصل زمانی ۲ و ۴ هفته هدایت روزنه‌ای را ۷۲ تا ۸۱ درصد نسبت به شاهد (یک هفته) کاهش می‌دهد (۵۴). این در حالی است که پراکسید هیدروژن از بسته شدن روزنه‌ها در شرایط تنش جلوگیری می‌کند (۵۲). پراکسید هیدروژن باعث بهبود تعادل آبی برگ از طریق القای سیستم آنتی اکسیدانتی و حفظ آماس سلولی می‌گردد (۴۸). هی و همکاران (۱۶) گزارش کرده‌اند پیش تیمار بذری گندم با پراکسید هیدروژن منجر به کاهش آسیب غشای سلولی ناشی از تنش خشکی می‌شود.

با کاربرد برگی پراکسید هیدروژن، بر محتوای رنگدانه‌های گیاه افزوده شد، به گونه‌ای که در غلظت ۵ میلی مولار پراکسید هیدروژن محتوای کلروفیل کل برگ گیاه گل تکمیه‌ای با ۱۸ درصد افزایش نسب به شاهد به بالاترین مقدار خود رسید. همچنین با افزایش فواصل آبیاری و بروز تنش خشکی مقادیر کلروفیل a و کلروفیل کل رو به کاهش گذاشت، و در فواصل آبیاری ۱۰ روز به کمترین مقدار خود رسید (جدول ۲). کاهش کلروفیل که به عنوان عامل محدود کننده غیر روزنه‌ای فتوسنتر محسوب می‌شود در تنش خشکی شدید به دلیل افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلаз (۲۴) و پراکسیداز اتفاق می‌افتد (۳). میسرا و همکاران (۲۶) نیز نشان دادند که تنش کم آبی باعث شکسته شدن کلروپلاست‌ها و کاهش میزان کلروفیل می‌شود. در اثر تنش خشکی تشکیل پلاستیدهای جدید، کلروفیل a و کلروفیل a کاهش یافته و نسبت کلروفیل a به b نیز تغییر می‌کند. آنتولین و همکاران (۲) نیز در یافتد که با افزایش تنش خشکی میزان کلروفیل برگ کاهش می‌یابد ولی نسبت کلروفیل a به b افزایش نشان می‌دهد. کاهش کلروفیل کل در برابر تنش خشکی در بسیاری مطالعات دیگر نیز مشاهده شده است (۱۴ و ۴۲). میزان کلروفیل کل در برگ‌های گل حنا (۷) و گل پریوش (۱۹) نیز تحت تنش خشکی کاهش یافت، ولی تغییر معنی داری در برگ‌های گیاه شمعدانی از این نظر مشاهده نشد (۷). مطابق با نتایج پژوهش حاضر محققین گزارش نموده اند که پیش تیمار پراکسید هیدروژن، گیاهان را در برابر بسیاری از تنش‌ها محافظت می‌نماید (۱۳ و ۲۷). اگرچه علت دقیق نقش محافظتی غلظت‌های پایین پراکسید هیدروژن هنوز به خوبی روشن نشده است، اما مشخص گردیده است که پیش تیمار پراکسید هیدروژن سبب جلوگیری از کاهش فتوسترن و محتوای کلروفیل گیاهانی شده است که با علف کش پاراکوات تیمار شده اند (۲۷). در مقابل و مخالف با نتایج به دست آمده در این آزمایش، گزارشاتی مبنی بر کاهش محتوای کلروفیل گیاهان، در اثر تیمار با پراکسید هیدروژن ارایه شده است (۲۱ و ۴۳).

نشست الکترولیت، مقدار آب نسبی برگ و هدایت روزنه‌ای
تجزیه واریانس مربوط به نشت الکترولیت، مقدار آب نسبی برگ و هدایت روزنه‌ای نشان داد که بین غلظت‌های مختلف کاربرد پراکسید هیدروژن و همچنین سطوح مختلف خشکی اختلاف معنی دار وجود دارد (جدول ۱). از سوی دیگر برهمکنش خشکی و پراکسید هیدروژن نیز بر نشت الکترولیت و مقدار آب نسبی برگ معنی دار بود (p≤۰/۰۱). با افزایش غلظت پراکسید هیدروژن تا سطح ۲/۵ میلی



شکل ۳- تاثیر غلظت‌های مختلف پراکسید هیدروژن و سطوح مختلف خشکی بر درصد نشت الکتروولیت برگ گل تکمه‌ای

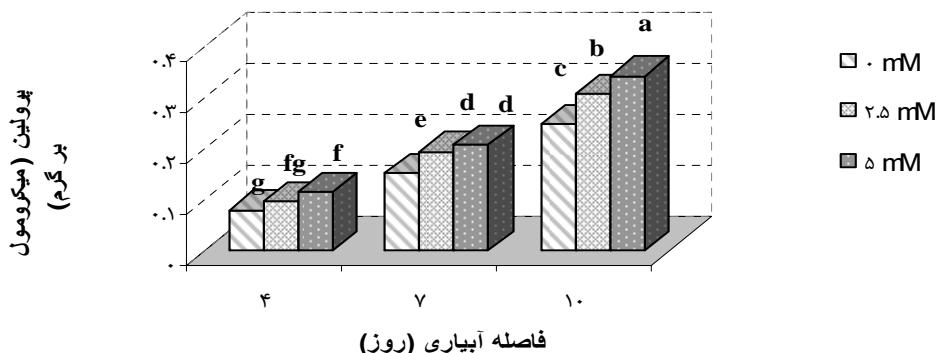
شدت نتش خشکی افزایش می‌یابد. افزایش تدریجی پرولین در قلمه‌های درخت سپیدان نیز با افزایش مدت زمان نتش خشکی مشاهده شد (۵۰). هی و همکاران (۱۶) نیز مطابق با این نتایج نشان دادند که محتوای پرولین آزاد گندم در اثر پیش تیمار بذور آن با پراکسید هیدروژن به سرعت افزایش می‌یابد. در واقع تجمع پرولین در اثر کاربرد پراکسید هیدروژن می‌تواند به علت کارایی آن در خشک کردن رادیکال‌های آزاد هیدروکسیل باشد (۴۳).

تعداد برگ، سطح برگ، تعداد گل، تعداد و طول شاخه جانبی

بر اساس نتایج حاصل از این آزمایش اختلاف بین سطوح خشکی در صفات تعداد برگ، سطح برگ، تعداد گل، تعداد و طول شاخه جانبی معنی دار بود (جدول ۱). پراکسید هیدروژن نیز بر مقادیر تعداد برگ، سطح برگ، تعداد گل و تعداد شاخه جانبی تاثیر معنی‌داری داشت (جدول ۱).

پرولین

اثرات اصلی خشکی و پراکسید هیدروژن و همچنین اثر متقابل آنها بر محتوای پرولین برگ گیاه گل تکمه‌ای در سطح احتمال ۱٪ معنی دار بود (جدول ۱). بر این اساس با افزایش فواصل آبیاری و پراکسید هیدروژن، پرولین گیاه نیز افزایش یافت (جدول ۲). بدین ترتیب بیشترین مقادیر این صفت با میانگین ۰/۳۴ میکرومول بر گرم در تیمار بالاترین سطح پراکسید هیدروژن (۵ میلی مولا) و بیشترین فاصله آبیاری (۱۰ روز) بدست آمد (شکل ۴). مکانیزم دفاعی گیاه در برابر نتش خشکی نیاز به نوعی سازش اسمزی دارد. این سازش اسمزی می‌تواند از طریق سنتز ترکیبات محلول درون سلولی تامین گردد (۳۲). پرولین می‌تواند ترکیباتی نظیر پروتئین‌های ساختاری را از طریق حفظ ثبات ساختمانی حمایت کند (۵). همچنین پرولین تجمع یافته در گیاهان، باعث افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی و خنثی سازی رادیکال‌های آزاد هیدروکسیل می‌گردد (۳۹). منطبق با نتایج فوق رن و همکاران (۳۱) نیز گزارش کردند در شرایط نتش خشکی میزان پرولین رو به افزایش می‌گذارد و با افزایش



شکل ۴- تاثیر غلظت‌های مختلف پراکسید هیدروژن و سطوح مختلف خشکی بر محتوای پرولین برگ گل تکمه‌ای

جدول ۲- اثر ساده فوائل آبیاری و پراکسید هیدروژن بر بخش صفات اندازه گیری شده در گل تکمه ای

PRO. ($\mu\text{mol/gfw}$)	Gs ($\text{mmol/m}^2.\text{s}$)	RWC (%)	EL (%)	CHL.t (mg/gfw)			CHL.a (mg/gfw)	RDW (g/plant)	SDW [†] (g/plant)	تیمار	فوائل آبیاری (جذ)
				CHL.t (mg/gfw)	CHL.b (mg/gfw)	CHL.a (mg/gfw)					
۰/۹ c	۳۷/۳۸ a	۷۹ a	۱۷/۵۸ c	۲۷/۴۰ a	۱/۲۳	۲/۱۱۷ a	۲/۱۵۲ a	۲۴/۵۷ a [*]	۱۱/۹۹ c	۴	پراکسید هیدروژن (میلی مولار)
۰/۱۸ b	۳۷/۳۸ a	۷۷ a	۲۷/۳۸ b	۱/۹۱ b	۰/۹	۱/۸۱ b	۱/۲۲ b	۱۰/۴۹ b	۱۰/۴۹ b	۴	
۰/۳۹ a	۳۷/۳۸ b	۷۵ b	۲۷/۳۸ a	۱/۴۹ c	۰/۹	۱/۳۳ c	۰/۹۳ c	۱/۹۱ c	۱/۹۱ c	۱	
۰/۱۶ c	۳۷/۳۸ a	۷۹ b	۱/۸۹ b	۲۷/۴۰ a	۰/۷۷	۱/۴۷ b	۱/۴۷ b	۱۱/۹۹ c	۱۱/۹۹ c	.	
۰/۱۹ b	۳۷/۳۸ a	۷۳ a	۱/۸۳ a	۲۶/۴۷ c	۰/۸۳ b	۰/۱۱	۱/۵۸ a	۱/۷۴ a	۱/۷۴ a	۱/۷۴ a	
۰/۲۲ a	۳۷/۳۸ b	۷۹ b	۰/۵۹ b	۲۷/۴۰ b	۰/۱۵ a	۰/۰۹	۲/۰۵ a	۱/۵۰ ab	۱/۳۸ b	۱/۳۸ b	۱/۳۸ b

به ترتیب نشانگر وزن خشک اندام هوایی، وزن خشک روش، محبوی کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، نسبت الکتروپیت، میزان نسبی آب برگ، هدایت روزنه ای و پولین گل تکمه ای است. میانگین هایی که در هر سوون [از] جزو مشترک می باشند، مطابق آزمون ($0/0<\text{LSD}_{[p]}$) اختلاف معنی داری ندارند. * و ** به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد و پیانگر عدم اختلاف معنی دار می باشند.

جدول ۳- انر ساده فواصل آبیاری و پراکسید هیدروژن بر برخی صفات اندازه گیری شده در گل تکمه ای

تیمار	تعداد برگ (مربع)	سطح برگ (سانتمتر)	تعداد گل	طول شاخه جانبی (سانتمتر) (میلیمتر)	مجموع طول ریشه (سانتمتر) (میلیمتر)	طول شاخه جانبی (سانتمتر) (میلیمتر)	حجم ریشه (سانتمتر مکعب)
۴	۹۱/۱۱ a ^۱	۳۳۶/۹۸ a	۵۰/۵۵ a	۲۰/۱۷ a	۱۳۷۸۹ b	۱۳/۷۸۹ b	۲۲/۸۸ a
۷	۶۲/۱۱ b	۲۲۱/۳۳ b	۳۲/۸۸ b	۱۳/۵۲ b	۱۴۷۷۴ b	۱۹/۸۸ b	۱۹/۸۸ b
۱۰	۶۲/۸۸ b	۲۳۳/۲۹ b	۲۱/۲۲ c	۱۴/۱۷ b	۱۶۴۵۸ a	۱۵/۰۰ c	۱۵/۰۰ c
پراکسید هیدروژن (میلی مولا)							
*	۶۹/۴۴ b	۱۷۹/۸۸ c	۳۵/۰۰ b	۱۶/۰۱	۱۷۹۳۴ a	۱۶/۷۷ b	۱۶/۷۷ b
۲/۵	۷۷/۱۱ a	۳۳۴/۵۰ a	۷/۵۰ a	۱۵/۹۸	۱۴۹۰۶ b	۲۳/۴۴ a	۲۳/۴۴ a
۵	۶۹/۵۵ b	۲۷۷/۲۳ b	۳۰/۳۳ c	۱۵/۸۸	۱۱۶۸۲ c	۱۷/۵۵ b	۱۷/۵۵ b

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حروف مشترک می‌باشند، مطابق آزمون $LSD<0.05$ (p) اختلاف معنی داری ندارند.

* و ** به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد و ns بیانگر عدم اختلاف معنی دار می‌باشد.

با گیاهان زیستی، مهم ترین صفت زیستی میزان گلدهی گیاه می‌باشد. بنابراین لازم است گلدهی گیاه در طی یک دوره طولانی اتفاق افتد. به طور معمول در برابر تنش‌های مختلف، گلدهی گیاه، به منظور حفظ آسیمیلاسیون و ذخیره ترکیبات غذایی، کاهش می‌یابد (۴). روند نزولی تعداد گل در شرایط تنش در نتایج سایر محققین نیز گزارش شده است (۳۵ و ۴۰). در گل حنا نیز کاهش تعداد گل در شرایط مشاهده شد (۷). در تایید حساس بودن برگ به کاهش رطوبت خاک پژوهش‌های مختلفی در گیاهان مختلف صورت گرفته است که همگی آن‌ها حاکی از کاهش تقسیم و تعداد برگ تحت این شرایط می‌باشد (۴۷ و ۵۳). خیا (۴۷) محدود گشتن سطح برگ در تنش خشکی را به کاهش تقسیم و توسعه سلولی نسبت داد و رکود پتانسیل آبی خاک را سبب روند نزولی در تولید برگ دانست. این در حالی است که پراکسید هیدروژن با افزایش رشد (۲۲) می‌تواند در افزایش سطح، تعداد برگ، تعداد و طول شاخه جانبی و سایر پارامترهای رشدی موثر باشد. در گندم نیز پراکسید هیدروژن باعث بهبود صفات رشدی در برابر تنش خشکی شد (۱۶). این در حالی است که افزایش بیش از حد غلظت پراکسید هیدروژن در آسیب به سلولهای گیاهی موثر بوده و از طریق کاهش سطح و تعداد برگ منجر به کاهش فتوستمز می‌شود (۶).

مجموع طول ریشه، حجم ریشه

پراکسید هیدروژن بر مقادیر هر دو صفت مجموع طول و حجم ریشه تاثیر معنی داری داشت ($p\leq 0.01$). افزایش فواصل آبیاری نیز در دو صفت مجموع طول و حجم ریشه به ترتیب در سطح خطای احتمال ۵ و ۱٪ معنی دار شد (جدول ۱). این در حالی است که اثر مقابل فواصل آبیاری و پراکسید هیدروژن برای صفت مجموع طول

از سوی دیگر برهمنکش خشکی و پراکسید هیدروژن نیز بر مقادیر تعداد برگ، تعداد گل، تعداد و طول شاخه جانبی معنی دار بود ($p\leq 0.01$). با افزایش کاربرد برگی پراکسید هیدروژن تا سطح میلی مولا مقدار سطح برگ به سرعت افزایش یافت و از ۱۷۹ سانتیمتر مربع در شاهد پراکسید هیدروژن (صغر میلی مولا) به ۳۳۴ سانتیمتر مربع در شاهد پراکسید هیدروژن (صغر میلی مولا) به کاهش گذاشت. اگرچه پراکسید هیدروژن در شاهد تنش میانگین تعداد برگ را افزایش نداد ولی غلظت ۵ میلی مولا پراکسید هیدروژن در مقایسه با غلظت صفر میلی مولا در بیشترین سطح تنش (فواصل آبیاری ۱۰ روز) میانگین تعداد برگ را $39/6\%$ افزایش داد (جدول ۴). بیشترین تعداد گل و بالاترین طول شاخه در فواصل آبیاری ۴ روز (شاهد) و عدم محلول پاشی پراکسید هیدروژن مشاهده شد. همچنین کم ترین تعداد شاخه جانبی در شرایط عدم محلول پاشی پراکسید هیدروژن و به ترتیب در فواصل آبیاری ۱۰ و ۷ روز بود. از آنجایی که شاخه‌های جانبی می‌توانند تعیین کننده تعداد برگ‌ها و در نتیجه میزان فتوستز باشند بررسی این صفت در شرایط تنش از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. در صورتی که گیاه دارای تعداد زیادی شاخه جانبی باشد ولی طول آن کوچک باشد نوعی خطا در بررسی صفت تعداد شاخه جانبی وجود می‌آید و در این زمان اهمیت تعداد شاخه جانبی بیشتر از اندازه واقعی برآورد می‌گردد. به همین دلیل شاخص طول شاخه‌های جانبی به عنوان صفت مکمل تعداد شاخه جانبی اهمیت پیدا می‌کند. همان‌طور که در پژوهش حاضر مشاهده شد تحت تنش خشکی هم طول و هم تعداد شاخه جانبی کم شد. اگرچه در فاصله آبیاری ۴ روز، پراکسید هیدروژن طول شاخه‌های جانبی را کم کرد، ولی در فواصل آبیاری ۷ و ۱۰ روز محلول پاشی برگی منجر به بهبود هر دو صفت فوق شد. در ارتباط

نشان داد، که می‌توان این طور نتیجه گرفت پراکسید هیدروژن می‌تواند در غلظت‌های پایین تقسیم سلولی را افزایش دهد ولی از طویل شدن سلولی جلوگیری کند (۱۵). پوتیخا و همکاران (۳۰) کاهش طویل شدن سلولی در نتیجه پیش تیمار پراکسید هیدروژن را به تاثیر این ماده در تشکیل دیواره سلولی ثانویه در ریشه نسبت دادند. شیرر و همکاران نیز (۳۴) گزارش کردند کاربرد بیرون زای غلظت‌های پایین پراکسید هیدروژن از توسعه ریشه در گیاه *Alpine larch* جلوگیری می‌کند. افزایش غلظت پراکسید هیدروژن در سلولهای ریشه برنج نیز به علت تحریک تشکیل آبسزیک آسید رشد ریشه را کاهش داد (۲۳). این در حالی است که ناریمانو و کورستیو (۲۸) گزارش کردند سطوح پایین پراکسید هیدروژن می‌تواند وزن و طول ریشه گیاه تحت تنفس را افزایش دهد.

نتیجه‌گیری

نتایج نشان داد استفاده از پراکسید هیدروژن می‌تواند در بهبود تنفس ناشی از افزایش فواصل آبیاری مؤثر باشد. در فاصله آبیاری ۷ و ۱۰ روز آبیاری غلظت ۲/۵ میلی مولار پراکسید هیدروژن در صفاتی نظیر وزن خشک ریشه و اندام هوایی، میزان نسبی آب و تعداد برگ بیشترین تأثیر را داشت.

ریشه در سطح احتمال ۱٪ معنی دار بود، ولی تأثیر معنی داره در صفت حجم ریشه نداشت. در ارتباط با مجموع طول ریشه مشخص شد خشکی باعث افزایش مجموع طول ریشه می‌شود (جدول ۳)، همچنین بررسی اثر ساده پیش تیمار پراکسید هیدروژن نشان داد کاربرد بیرون زای این ماده باعث کاهش مقادیر این صفت شد. بدین ترتیب بیشترین طول ریشه در تیمار آبیاری ۱۰ روز یکبار و در نتیجه محلول پاشی با آب مقطر (شاهد پراکسید هیدروژن) مشاهده شد (جدول ۴). با افزایش کاربرد برگی پراکسید هیدروژن تا سطح ۲/۵ میلی مولار بر حجم ریشه گیاه نیز افزوده شد. به طوری که از ۱۷ سانتیمتر مکعب در تیمار شاهد پراکسید هیدروژن به ۲۳ سانتیمتر مکعب در سطح ۲/۵ میلی مولار رسید (جدول ۴)، و با افزایش میزان پراکسید هیدروژن تا سطح ۵ میلی مولار رو به کاهش گذاشت. از طرفی افزایش فواصل آبیاری منجر به کاهش میانگین حجم ریشه شد. با افزایش میزان خشکی طول ریشه به منظور کسب آب از لایه‌های عمیق تر خاک، افزایش می‌یابد (۵۱). در گل‌خنا و شمعدانی نیز با افزایش سطوح تنفس، طول ریشه افزایش یافت (۷). کاهش طول ریشه می‌تواند تنها در نتیجه کاهش فرایند طویل شدن سلولی اتفاق بیافتد بدون اینکه تقسیم سلولی نیز کاهش یابد (۱۵). از آنجا که در پژوهش فوق با افزایش پراکسید هیدروژن تا ۲/۵ میلی مولار وزن خشک ریشه افزایش یافت ولی مجموع طول ریشه کاهش

جدول ۴- مقایسه میانگین اثر متقابل فواصل آبیاری و پراکسید هیدروژن بر برخی صفات اندازه گیری شده در گل تکمه ای

فواصل آبیاری (روز)	پراکسید هیدروژن (میلی مولار)	میزان نسبی آب برگ (%)	تعداد برگ (در هر بوته)	تعداد گل (در هر بوته)	تعداد شاخه (در هر بوته)	طول شاخه جانبی	مجموع طول ریشه (میلیمتر)
۴	.	.۰/۸۵ ab ^۱	۹۷/۶۶ a	۶۳ a	۶/۵ bc	۲۱/۱۶ a	۹۰.۵۵/۱۱ f
۲/۵	.	.۰/۸۳ ab	۹۴ a	۴۹/۳۳ b	۸ a	۱۸/۱۷ b	۱۷۳۲۲/۱۸ bc
۵	.	.۰/۶۹ de	۸۱/۶۶ b	۳۹/۳۳ c	۵/۵ cd	۱۶/۱۸ bc	۱۴۹۹۲/۱۱ cd
۷	.	.۰/۷۸ bcd	۵۷/۶۶ de	۳۰/۶۶ d	۴/۵ de	۱۰/۰۹ d	۲۰.۴۰/۷۸ b
۲/۵	.	.۰/۸۹ a	۶۳/۳۳ de	۴۱/۶۶ c	۷/۵ ab	۱۴/۹۴ c	۱۲۳۷۷/۸۹ de
۵	.	.۰/۶۴ e	۶۵/۳۳ cd	۲۶/۳۳ d	۷/۶ ab	۱۵/۰۴ c	۱۰.۱۳۴/۷۰ ef
.	.	.۰/۴۵ f	۵۳ cd	۱۱/۳۳ e	۴ e	۱۱/۲۸ d	۲۴۳۳۹/۳۳ a
۲/۵	.	.۰/۷۹ bc	۷۴ bc	۲۷ d	۷ ab	۱۴/۸۳ c	۱۵۱۱۸/۲۲ cd
۵	.	.۰/۷۳ cde	۶۱/۶۶ de	۲۵/۳۳ d	۶/۵ bc	۱۶/۴۱ bc	۹۹۱۹/۲۲ ef

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حروف مشترک می‌باشند، مطابق آزمون LSD ($p \leq 0.05$) اختلاف معنی داری ندارند.

منابع

- حسنی ع. و د. امید بیگی. ۱۳۸۱. اثرات تنفس آبی بر برخی خصوصیات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و متابولیکی گیاه ریحان. مجله دانش کشاورزی. ۵۹-۴۷: (۳)۱۲.
- Antolin, M.C., J. Yoller and M. Sanchez- Diaz. 1995. Effect of temporary drought on nitrate- fed and nitrogen – fixing alfalfa plants. Plant Science 107:159-165.
- Ashraf, M.Y., A.R. Azim, A.H. Khan and S.A. Ala. 1994. Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat (*Triticum aestivum* L). Acta Physiologia Plantarum 16:185-191.

- 4- Auge, R.M., A.J.W. Stodola, J.L. Moore, W.E. Klingeman and X. Duan .2003. Comparative dehydratation tolerance of foliage of several ornamental crops. *Scientia Horticulturae*, 98:511-516.
- 5- Bates, L.S., R.P. Waldran and I.D Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water studies. *Plant Soil* 39:205-208.
- 6- Bowler, C. and R. Fluhr. 2000. The role of calcium and activated oxygens as signals for controlling cross-tolerance. *Trends Plant Science*, 5:241-246.
- 7- Chylinski, W.k., A.J. Lukaszewska and K. Kutnik. 2007. Drought response of two bedding plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 29:399-406.
- 8- Demichele, D.W. and P.J.H. Sharpe. 1974. A parametric analysis of the anatomy and physiology of stomata. *Agricultural Meteorology* 14:229-241.
- 9- Dere, S.,T. Gunes and R. Sivaci. 1998. Spectrophotometric determination of chlorophyll a, b and total carotenoid contents of some algae species using different solvents. *Journal of Botany* 22:13-17.
- 10-Dias, A., A. NetoTarquinio, J. Prisco, J. Enéas-Filho, V. Rolim Medeiros and E. Gomes-Filho. 2005. Hydrogen peroxide pre-treatment induces salt-stress acclimation in maize plants. *Journal of Plant Physiology*, 162:1114-1122
- 11-Flexas, J., J. Escalona, S. Evain, J. Gulias, I. Moya, C. Osmand and H. Medrano. 2002. Steady-state chlorophyll fluorescence (Fs) measurments as a tool to follow variations of net CO₂ assimilation and stomatal conductance during water-stress in c₃ plants. *Physiologia Plantarum*, 114:231-240.
- 12-Fu, J., J. Fry and B. Huang. 2004. Minimum water requirements of four turfgrasses inthe transition zone. *Horticultural Science*, 39:1740-1744.
- 13-Gecheva, T., I. Gadjeva, F. Van Breusegem, D. Inzeb, S. Dukiandjieva, A. Tonevaa and Minkov I. 2002. Hydrogen peroxide protects tobacco from oxidative stress by inducing a set of antioxidant enzymes. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 59:708-714.
- 14-Gratani, L. and L. Varone. 2004. Leaf key traits of *Erica arborea* L., *Erica multiflora* L. and *Rosmarinus officinalis* L. co-occurring in the Mediterranean maquis. *Flora*, 199:58-69.
- 15-Hameed, A., S. Farooq, N. Iqbal and R. Arshad. 2004. Influence of exogenous application of hydrogen peroxide on root and seedling growth on wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Agriculture and Biology*, 6(2):366-369.
- 16-He, L., Z. Gao and R. Li. 2009. Pretreatment of seed with H₂ O₂ enhances drought tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *African Journal of Biotechnology*, 8 (22):6151-6157.
- 17-Hu, Y., Y. Ge, C. Zhang, T. Ju and W. Cheng. 2009. Cadmium toxicity and translocation in rice seedlings are reduced by hydrogen peroxide pretreatment. *Plant Growth Regulation*, 59:51-61.
- 18-Inze, D. and M. Van Montagu. 1995. Oxidative stress in plants. *Current Opinion in Biotechnology*, 6:153-158.
- 19-Jaleel, C.A., P. Manivannan, A. Wahid, M. Farooq, R. Somasundaram and R. Panneerselvam. 2009. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology*, 11:100-105.
- 20-Jones, M.M., C.B. Osmond and N.C. Turner. 1980. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 7:193-205.
- 21-Khan, M. H. and S. K. Panda. 2002. Induction of oxidative stress in roots of *Oryza sativa* L. in response to salt stress. *Biology Plant*, 45:525-527.
- 22-Li, J.T., Z.B. Qiu and X.W. Zhang. 2010. Exogenous hydrogen peroxide can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress. *Acta Physiology Plant* 33: 835-842.
- 23-Lin, C.C. and C.H. Kao. 2001. Abscisic acid induced changes in cell wall peroxidase activity and hydrogen peroxide level in roots of rice seedlings. *Plant Science*, 2:323-329.
- 24-Majumdar, S., S. Ghosh, B.R. Glick and E.B. Dumbroff. 1991. Activities of chlorophyllase phosphoenol pyruvate carboxylase and ribulose-1,5-bisphosphatase carboxylase in the primary leaves of soybean during senescence and drought. *Physiology Plant*, 81:473-480.
- 25-Martin, B. and N.A.R. Torres. 1992. Effects of water deficits stress on photosynthesis, it is components and component limitations and on water use efficiency in wheat. *Plant Physiology*, 100:733-739.
- 26-Misra, A., and N.K. Srivastava. 2000. Influence of water stress on Japanese mint. *Journal of Herbs, Spices and Medicinal Plants*, 7:51-58.
- 27-Moskova, I., D. Todorova, V. Alexieva, I. Sergiev. 2007. Hydrogen peroxide pretreatment alleviates paraquat injuries in pea (*Pisum sativum* L.). *Compacts Rendus Academic Bulgare Science*, 60(10):1101-1106.
- 28-Narimanov, A. A., and Y.N. Korystov. 1997. Low doses of ionizing radiation and hydrogen peroxide stimulate plant growth. *Biologia (Bratislava)*, 52:121-124.
- 29-Noctor, G. and C. Foyer. 1998. Ascorbate and GSH: keeping active oxygen under control. *Annu. Rev. Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49:249-279.
- 30-Potikh, T.S., C.C. Collins, D.I. Johnson, D.P. Delmer and A. Levine. 1999. The involvement of hydrogen peroxide

- in the differentiation of secondary walls in cotton fibers. *Plant Physiology*, 119:849-58.
- 31-Ren, J., Y. Yao, Y. Yang, H. Korpelainen, O. Junntila and C. Li. 2006. Growth and physiological responses of two contrasting poplar species to supplemental UV-B radiation. *Tree Physiology*, 26:665-672.
- 32-Saneoka, H., R.E. A. Moghaieb, G. S. Premachandra and K. Fujita. 2004. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relation in *Agrostis palustris* huds. *Environmental and Experimental Botany*, 52:131-138.
- 33-Serrano, R., F. Culianz-Macia and V. Moreno. 1999. Genetic engineering of salt and drought tolerance with yeast regulatory genes. *Journal of the American Society of Horticultural Science*, 78:261-269.
- 34-Shearer, R.C. 1961. A method for overcoming seed dormancy in subalpine larch. *J. Forest.*, 59:513-514.
- 35-Sheldrake, A.R. and N.D. Saxena. 1979. The growth and development of Chickpea under progressive moisture stress. In: Mussel H. and R. C. Staples (Eds.). *Stress physiology in crop plants*. pp. 12-74. Wiley – Intrescence, New York.
- 36-Siddiqe, M.R.B., A. Hamid and M.S. Islam. 2000. Drought stress effects on water relations of wheat. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 41:35-39.
- 37-Simon, J.E., R.D. Bubenheim, R.J. Joly and D.J. Charles. 1992. Water stress-induced alterations in essential oil content and composition of sweet basil. *Journal of Essential Oil Research*, 4:71-75.
- 38-Sinclair, T.R. and M.M. Ludlow. 1985. Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. *Australian Journal of Plant Physiology*, 12:213-217.
- 39-Smirnoff, N. and Q.J. Cumbes. 1989. Hydroxyl radical scavenging of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28:1057-1060.
- 40-Soltani, A., F.R. Khooie and K. Ghassemi-Golezani. 2001. A simulation study of chickpea crop response limited irrigation in a semiarid environment. *Agricultural Water Management*, 49:225-237.
- 41-Synerri, C.L.M., C. Pizino and F. Navarizzo. 1993. Chemical changes and O₂ production in thylakoid membrane under water stress. *Plant Physiology*, 87:211- 216.
- 42-Ueda, A., M. Kanechi, Y. Uno, N. Inagaki. 2003. Photosynthetic limitations of a halophyte sea aster (*Aster tripolium* L.) under water stress and NaCl stress. *Journal of Plant Research*, 116:63-68.
- 43-Upadhyaya, H., M.H. Khan and S.K. Panda. 2007. Hydrogen peroxide induces oxidative stress in detached leaves of *Oryza sativa* L. *General and Applied Plant Physiology*, 33 (1-2):83-95.
- 44-Van Breusegem, F., J. Bailey-Serres and R. Mittler. 2008. Unraveling the tapestry of networks involving reactive oxygen species in plants. *Plant Physiology*, 147:978-984.
- 45-Villa-Castorena, M., A.L. Ulery, E.A.C. Valencia and M.D. Remmenga. 2003. Division S-4-soil fertility and plant nutrition. *Soil Science Society of America Journal*, 67:1781-1789.
- 46-Wang, W.X., B. Vinocur, O. Shoseyov and A. Altman. 2001. Biotechnology of plantosmotic stress tolerance: physiological and molecular considerations. *Acta Horticulture*, 560:285-293.
- 47-Xia, M.Z. 1994. Effects of soil drought during the generative development phase of faba bean (*Vicia faba*) on photosynthetic characters and biomass production. *Journal of Agricultural Science*, 122:67-72.
- 48-Xing, H.L., L. Tan, L. An, Z. Zhao, S. Wang and C. Zhang. 2004. Evidence for the involvement of nitric oxide and reactive oxygen species in osmotic stress tolerance of wheat seedlings: inverse correlation between leaf abscisic acid accumulation and leaf water loss. *Plant Growth Regulation*, 42:61-68.
- 49-Yamada, Y. and Y. Fukutoku. 1986. Effect of water stress on soybean stress. Soybean in tropical and sub tropical cropping system. The Asian Vegetable Research & Development Center, Shanbue, Taiwan, China. Chapter, 48:373-382.
- 50-Yang, F. and L.F. Miao. 2010. Adaptive responses to progressive drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Silva Fennica* 44(1): 23–37Lin, C.C. and C.H. Kao, 2001. Abscisic acid induced changes in cell wallperoxidase activity and hydrogen peroxide level in roots of rice seedlings. *Plant Science*, 2:323-329.
- 51-Yin, C., Y. Peng, R. Zang, Y. Zhu and C. Li. 2005. Adaptive responses of *Populus kengdicensis* to drought stress. *Physiology Plant*, 123:445-451.
- 52-Zhang, X., L. Zhang, F. Dong, J. Gao, D. Galbraith and C. Song. 2001. Hydrogen Peroxide Is Involved in Abscisic Acid-Induced Stomatal Closure in *Vicia faba* Plant Physiology, 126:1438-1448.
- 53-Zhoikevich, V.N. and T.N. Pustovoitova. 1993. Growth of leaves of *Cucumis sativus* L. and content of phytohormones in them during soil drought. *Russian Plant Physiology*, 40:595-599.
- 54-Zollinger, N., R. Kjelgren, K. Kopp, R. Koenig and T. Cerny-Koenig. 2006. Drought responses of six ornamental herbaceous perennials. *Scientia Horticulturae*, 109:267-274.