نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۲، شماره ۲ ، تابستان ۱۳۹۳، ص. ۲۲۸-۲۱۵

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 12, No. 2, Summer. 2014, p. 215-228

واکنش سرعت فتوسنتز، پایداری غشاء و فعالیت آنزیمهای آنتی اکسیدانت به تنش خشکی و کود ازته در دو رقم جو (*Hordeum vulgare*) تحت شرایط کنترل شده

عادل سی و سه مرده[۱*]- حمید فاتح[۲]-هدیه بدخشان [۳]

تاریخ دریافت:۱۳۹۱/۲/۳۰
تاریخ پذیرش:۱۳۹۳/۱/۱۷

چکیده

به منظور بررسی تاثیر سطوح مختلف کود ازته و تنش خشکی بر سرعت فتوسنتز و برخی صفات فیزیولوژیکی دو رقم جو پاییزه آزمایشی گلدانی در سال زراعی ۸۸-۱۳۸۷ به صورت فاکتوریل در قالب طرح پایه بلوک های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا شد. فاکتورهای مورد بررسی شامل تیمار آبیاری پس از گلدهی در دو سطح شاهد (۳- بار) و تنش خشکی (۱۳- بار)، کود ازته در سه سطح شاهد (بدون مصرف کود ازته) و سطوح اول و دوم به ترتیب ۲۷ و ۵۴ میلی گرم ازت خالص به ازاء هر کیلوگرم خاک و دو رقم جو آبیدر (دیم و مقاوم به خشکی) و CB-74-2 (آبی و حساس به خشکی) بود. نتایج آزمایش نشان داد تنش خشکی، سرعت فتوسنتز، محتوای نسبی آب برگ (RWC) و پایداری غشاء در برابر تنش خشکی و گرمایی را کاهش و فعالیت آنزیمهای کاتالاز و پراکسیداز را افزایش داد. مصرف کود ازته نیز بر سرعت فتوسنتز، میزان SPAD، RWC و پایداری غشاء در برابر تنش خشکی اثر مثبت نشان داد. در شرایط آبیاری رقم CB-74-2 از لحاظ صفات مطلوب برای کشت آبی از جمله سرعت فتوسنتز، RWC و فعالیتهای آنزیمی نسبت به رقم آبیدر برتری نشان داد، در حالیکه تحت تنش خشکی رقم آبیدر کاهش آرامتر در فتوسنتز، RWC و پایداری غشاء سلولی در برابر تنش گرمایی و افزایش شدیدتر فعالیت آنزیم پراکسیداز را در مقایسه با آبیاری مطلوب نشان داد. در هر دو شرایط آبیاری و تنش خشکی رابطه مثبت و معنی داری بین وزن دانه در بوته و میزان SPAD مشاهده شد.

واژه‌های کلیدی: پراکسیداز، کاتالاز، محتوای نسبی آب برگ، مقاومت به خشکی

مقدمه

جو از جمله محصولاتی است که در محدوده وسیعی از شرایط اکولوژیکی کشت می شود و عموماً عملکرد نسبتاً پایینی دارد (۲۵ و ۲۹). یکی از دلایل عملکرد پایین این محصول، کشت آن در مناطق دیم مستعد تنش و نیز بروز تنش رطوبتی در مراحل انتهایی رشد در کشت های آبی می‌باشد. از جمله اولین اثرات تنش خشکی بر گیاه کاهش محتوای نسبی آب برگ می باشد (۱۱ و ۴۲). کاهش محتوای نسبی آب برگ باعث مختل شدن فرآیند های فیزیولوژیک گیاه و تغییر متابولیسم پروتئین ها و فعالیت آنزیم ها می گردد (۱۱، ۳۷ و ۳۸). در شرایط تنش خشکی و گرما، غشاء سلولی پایداری خود را از دست داده و مواد محلول از سلول تراوش می‌یابد (۳۹)، لذا حفظ تمامیت غشا طی شرایط تنش نشانه ای از وجود راهکارهای کنترلی در گیاه در تحمل به پسابیدگی است (۲۰) و بررسی این راهکارهای کنترلی در گیاهان زراعی حائز اهمیت است.

تنش خشکی و کمبود عناصر غذایی، تولید گونه های اکسیژن فعال را افزایش می دهد. این ترکیبات اکسید کننده بافت های گیاهی بوده و بازدارنده قوی سیکل کالوین می باشند (۲۷). به نظر می رسد که در شرایط تنش خشکی، تنش های اکسیداتیو به عنوان تنش ثانویه عمل کرده و ضمن کاهش پایداری غشاء سلولی، سرعت فتوسنتز و نهایتاً عملکرد را کاهش می دهند (۲۳). دو آنزیم پراکسیداز و کاتالاز به دو شکل متفاوت انواع گونه های اکسیژن فعال را غیرفعال می‌کنند (۱ و ۴۲) و ضمن بهبود پایداری غشاء به ادامه رشد تحت تنش کمک می نمایند (۳۴). گیاهانی که دارای سطوح بالاتری از آنتی اکسیدان ها هستند، مقاومت بیشتری نسبت به آسیب های اکسیداتیو نشان می‌دهند (۷ و ۲۷). گزارش شده است که فعالیت آنزیم های سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز در شرایط تنش خشکی

۱، ۲ و ۳- به ترتیب دانشیار، دانشجوی کارشناسی ارشد و استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه کردستان
(*- نویسنده مسئول: (Email: a33@uok.ac.ir

افزایش پیدا می‌کند در حالی که فعالیت کاتالاز کاهش می یابد (۴۲). همچنین گزارش شده است که کاربرد کود ازته فعالیت پراکسیداز را کاهش می دهد (۲۱). به‌هر حال تغییرات فعالیت این آنزیم ها تحت تنش خشکی و مصرف کود ازته مورد توجه محققین بوده است. مطالعات نشان می‌دهد که اثرات تنش خشکی بر رشد گیاهان زراعی از جمله جو به صورت غیر مستقیم از طریق تاثیر بر جذب عناصر غذایی بویژه نیتروژن نیز اعمال می گردد (۳۳)، از طرف دیگر گزارش شده است که در شرایط تنش خشکی، کاربرد کود ازته باعث افزایش میزان کلروفیل برگ (۱۱ و ۴۰) بهبود رشد و پایداری غشا می‌شود (۱۱). این احتمال وجود دارد که ارقام مختلف جو تفاوت های ذاتی از این لحاظ داشته باشند.

در مناطق مختلف کشور افزایش دما مخصوصاً در فاصله سنبله‌رفتن تا رسیدگی در غلات زمستانه از جمله جو شدید بوده و تنش گرمایی در کنار تنش خشکی در کاهش عملکرد حائز اهمیت است (۱۴)، لذا مطالعه میزان تطابق جو با شرایط تنش خشکی بعد از گلدهی ضروری به نظر می رسد (۴۳)، لازم به ذکر است که مطالعات اندکی روی ویژگی های آنتی اکسیدانی در گیاه جو انجام شده است (۲۲). بنابراین هدف مطالعه حاضر بررسی واکنش های فیزیولوژیکی دو رقم جو به تنش خشکی و نیز تاثیر ازت در کاهش اثرات تنش خشکی بر این فرآیندهای فیزیولوژیکی و شناسایی مکانیسم های موثر در مقاومت به تنش خشکی می باشد.

مواد و روش ها

این آزمایش به صورت گلدانی در دانشکده کشاورزی دانشگاه کردستان انجام گرفت. به منظور اجرای آزمایش از گلدان های پلاستیکی به عمق ۳۵ و قطر دهانه ۲۸ سانتی متر استفاده شد. هر گلدان حاوی ۱۳ کیلوگرم خاک زراعی با بافت لومی و دارای ۰/۱۷ درصد ازت کل و به ترتیب ۵۲ و ۸۰۱ میلی گرم بر کیلوگرم فسفر و پتاس قابل جذب بود. کشت در بهمن ماه ۱۳۸۷ در گلخانه انجام شد و پس از رسیدن گیاهچه ها به مرحله سه برگی جهت بهاره سازی گلدان ها به بیرون از گلخانه منتقل شده و از آن پس در فضای آزاد نگهداری شدند. تراکم اولیه ۳۵ بذر در هر گلدان بود و در مرحله ۳ برگی به ۱۵ بوته تنک گردید. این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی با سه فاکتور و در سه تکرار به اجرا گذاشته شد. فاکتورهای مورد بررسی شامل تیمار آبیاری، کود ازته و ارقام جو بودند. کلیه گلدانهای شاهد و تنش تا مرحله گرده افشانی به صورت یکسان آبیاری شدند و تیمار تنش خشکی از گلدهی به بعد اعمال گردید. پس از گلدهی در تیمار شاهد با کاهش پتانسیل آب خاک گلدان به ۳- بار و در تیمار تنش خشکی با کاهش پتانسیل آب خاک گلدان به ۱۳- بار آبیاری گلدانها تا حد ظرفیت زراعی انجام شد.

به این منظور معادل میزان کاهش وزن گلدانها در پتانسیل آب مربوطه با وزن گلدانها در ظرفیت زراعی به هر گلدان آب اضافه می‌شد. برای تعیین میزان رطوبت خاک گلدان ها به منظور اعمال تیمارهای آبیاری، میزان رطوبت خاک در پتانسیل های مختلف آب خاک توسط دستگاه صفحه فشاری[1] تعیین گردید و سپس منحنی رطوبتی خاک تهیه شده و پس از آن با توزین روزانه ۶ گلدان به طور تصادفی، پتانسیل آب خاک گلدان تعیین و زمان آبیاری تیمارهای شاهد و تنش مشخص می گردید. با توجه به تغییرات دما و رطوبت نسبی هوا، زمان رسیدن پتانسیل آب خاک گلدان ها به پتانسیل آب تعیین شده جهت آبیاری در تیمار شاهد از ۱ تا ۳ روز و در تیمار تنش از ۴ تا ۷ روز در طی دوره آزمایش متغییر بود. در این آزمایش فاکتور کود ازته در سه سطح شاهد (بدون مصرف کود ازته) و سطوح اول و دوم به ترتیب ۲۷ و ۵۴ میلی گرم ازت خالص به ازاء هر کیلوگرم خاک در نظر گرفته شد که در مرحله ساقه رفتن اعمال گردید. در این تحقیق از اوره به عنوان منبع کود ازته استفاده شد. سطوح کود ازته مصرفی به ترتیب براساس مصرف ۶۰ و ۱۲۰ کیلوگرم ازت خالص در هکتار در نظر گرفته شد و با توجه به قطر گلدان، تعداد بوته در گلدان، مقدار خاک گلدان و محتوای ازت خاک، مقادیر ازت فوق به ازاء هر کیلوگرم خاک تعیین گردید. ارقام جو مورد بررسی نیز شامل رقم دیم و مقاوم به خشکی آبیدر (۳) و رقم آبی و حساس به خشکی CB-74-2 (۶) بودند. رقم مقاوم به خشکی آبیدر به صورت نیمه آبی و در شرایط آبیاری تکمیلی نیز کشت می گردد. در هر واحد آزمایشی دو گلدان به نمونه برداری در طی اجرای آزمایش اختصاص یافت و یک گلدان به تعیین وزن نهایی زیست توده و وزن دانه در مرحله رسیدگی در اواخر خرداد ماه اختصاص داده شد.

سرعت فتوسنتز و میزان SPAD : سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ پرچم توسط دستگاه آنالیز مادون قرمز مدلLCA4 در فاصله ساعات ۱۰ تا ۱۳ در ۱۲ تا ۱۴ روز پس از گلدهی بر حسب میکرو مول CO_2 در مترمربع سطح برگ در ثانیه تعیین گردید. به این منظور در هر واحد آزمایشی قسمت میانی ۲ برگ پرچم به مدت ۳ دقیقه درون اتاقک دستگاه قرار داده شد و اعداد ثبت گردید. میزان SPAD برگ پرچم توسط دستگاه کلروفیل متر دستیSPAD مدل مینولتا از قسمت میانی ۵ برگ پرچم قرائت گردید.

محتوای نسبی آب برگ: دو هفته پس از گلدهی، قطعاتی با ابعاد تقریبی ۲ سانتیمتر مربع از برگ پرچم تهیه و وزن تر نمونه ها تعیین شد. سپس قطعات برگی به مدت چهار ساعت و در شرایط تاریکی در دمای ۱۰ درجه سانتیگراد در آب مقطر قرار داده شدند و وزن تورژسانس محاسبه گردید. در نهایت وزن خشک نمونه ها تعیین شده و محتوای نسبی آب برگ از طریق معادله ۱ محاسبه شد. در

1 - Pressure plate

این رابطه، FW وزن تر، DW وزن خشک و TW وزن تورژسانس نمونه برگی می‌باشد.

$$RWC = \left[\frac{FW - DW}{TW - DW}\right] \times 100 \quad (1)$$

تعداد روزنه: جهت محاسبه تعداد روزنه در برگ پرچم با استفاده از لاک روشن تصویری از روزنه ها از سطح برگ تهیه و از لاک مربوطه در زیر میکروسکوپ نوری دارای عدسی مدرج تصاویری تهیه و تعداد روزنه در میلی متر مربع سطح برگ شمارش شد.

پایداری غشاء سلولی: ۱۶ روز پس از گلدهی از هر واحد آزمایشی ۲۰دیسک برگی تهیه شد. ۵ نمونه از دیسکها (شاهد) در ۱۰ سی سی آب مقطر و ۵ نمونه دیگر (تیمار خشکی) در ۱۰ سی سی محلول PEG 6000 (۴۰ درصد) قرار داده شدند. پس از ۲۴ ساعت مواد محلول را دور ریخته و به هر دو دسته از نمونه ها ۱۰ سی سی آب مقطر اضافه شد و پس از ۲۴ ساعت هدایت الکتریکی آب محتوی نمونه‌ها با استفاده از ECمتر برحسب µs/cm تعیین شد. پس از آن نمونه ها بمدت ۱۵ دقیقه در 15PSI اتو کلاو شدند و هدایت الکتریکی نمونه‌ها مجدداً قرائت شد. درصد خسارت ناشی از تنش خشکی با توجه به رابطه ۲ تعیین گردید (۱۷). در این رابطه C1 و C2 بترتیب هدایت الکتریکی نمونه های شاهد در قرائتهای اول و دوم و T1 و T2 بترتیب هدایت الکتریکی نمونه های تیمار شده با PEG در قرائتهای اول و دوم برحسب µs/cm می‌باشند.

درصد خسارت به پایداری غشاء سلولی = 1-[(1-(T1/T2))/(1-(C1-C2))]*100 (۲)

نحوه تعیین پایداری غشاء سلولی در برابر تنش گرمایی همانند تنش خشکی بود، با این تفاوت که بجای قرار دادن ۵ دیسک برگی در محلول PEG، نمونه ها بمدت یک ساعت در دمای ۴۴ درجه سانتیگراد در یک لوله آزمایش که با پارافیلم بسته شده بود در حمام آب قرار داده شدند.

ارزیابی فعالیت آنزیمی: به منظور ارزیابی فعالیتهای آنزیمی ابتدا عصاره پروتئینی ۰/۵ گرم برگ پرچم به کمک ۵ میلی لیتر بافر تریس- HCl ۰/۱ نرمال با pH معادل ۷/۴ و ۱۰ درصد گلیسرول استخراج و عصاره های آنزیمی در دمای ۵۲- درجه نگهداری شدند. سنجش فعالیت آنزیم پراکسیداز به روش مک آدام و همکاران (۳۱) صورت گرفت. مخلوط واکنش شامل ۸۱۰ میکرولیتر بافر سدیم فسفات۵۰ میلی مولار با pH=۶/۶، ۲۰ میکرو لیتر عصاره آنزیمی محلول نمونه و ۹۰ میکرولیتر گوئیکول ۱٪ به عنوان الکترون دهنده مورد استفاده قرار گرفت. به هنگام اندازه گیری سرعت واکنش، ۹۰ میکرو لیتر پراکسید هیدروژن ۰/۳ درصد به عنوان پذیرنده الکترون به مخلوط واکنش اضافه شد و مقدار جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر به مدت ۱۸۰ ثانیه در ۲۵ درجه سانتیگراد با استفاده از اسپکتروفتومتر اندازه گیری شد.

برای اندازه گیری فعالیت آنزیم کاتالاز از روش چنس و ماهلی (۱۹) استفاده شد. به این منظور مخلوط واکنش شامل ۲/۵ میلی لیتر بافر فسفات سدیم ۵۰ میلی مولار با pH=۷ و ۲۰ میکرو لیتر پروتئین محلول نمونه به کوت کوارتز اضافه شد و به هنگام اندازه گیری فعالیت آنزیم ۳۰ میکرولیتر پراکسید هیدروژن ۰/۳ درصد به مخلوط واکنش اضافه گردید و تغییرات جذب در ۲۴۰ نانومتر به مدت ۶۰ ثانیه در ۲۵ درجه سانتیگراد با استفاده از اسپکتروفتومتر قرائت شد. در رابطه با دو آنزیم فوق تغییرات آنزیمی بر حسب تغییرات جذب در دقیقه به ازای هر میلی‌گرم پروتئین بیان شد.

داده ها با استفاده از برنامه آماری SAS مورد تجزیه آماری قرار گرفتند و مقایسه میانگین‌ها نیز توسط آزمون چند دامنه ای دانکن در سطح ۵٪ انجام گرفت. نمودارها نیز با استفاده از نرم افزار Excel رسم گردید.

نتایج و بحث

نتایج این آزمایش نشان دهنده تاثیر معنی دار تیمارهای آزمایشی بر وزن دانه در هر بوته بود (جدول ۱). وزن دانه تولیدی در هر بوته تحت تنش خشکی پس از گلدهی به طور متوسط در هر دو رقم در حدود ۳۴ درصد کاهش یافت (شکل ۱)، این کاهش تحت تنش خشکی در تیمار بدون مصرف کود ازته در رقم آبیدر ۲۸ درصد و در رقم CB-74-2 در حدود ۳۳ درصد بود، اما در سطح سوم کود ازته میزان کاهش وزن دانه تحت تیمار تنش خشکی در رقم آبیدر در حدود ۳۹ درصد و در رقم CB-74-2 معادل ۲۸ درصد بود. بنابراین می توان گفت که در شرایط نرمال ازت خاک رقم آبیدر مقاومت بیشتری به تنش نشان داده است، اما تحت مصرف مقادیر بیشتر ازت رقم CB-74-2 با توجه به اصلاح آن جهت کشت در شرایطی با مصرف نهاده بیشتر کاهش عملکرد کمتری را نشان داد. بیشترین وزن دانه در هر بوته در تیمار کودی ۵۴ میلی گرم ازت در کیلوگرم خاک مشاهد شد. افزایش وزن دانه تحت تاثیر این سطح از کود ازته در مقایسه با تیمار شاهد بدون کود در تیمار آبیاری مطلوب در رقم آبیدر و CB-74-2 به ترتیب ۵۳ و ۳۷ درصد بود، این افزایش در شرایط تنش خشکی برای دو رقم فوق به ترتیب ۴۳ و ۴۵ درصد بود (شکل ۱). بنابراین مشاهده می شود که تنش خشکی وزن دانه را کاهش داده و کود ازته تاحدی این کاهش را جبران نموده است، به گونه ای که وزن دانه در بیشترین میزان کود ازته مصرفی در حدود مقادیر وزن دانه بدون مصرف کود در تیمار آبیاری مطلوب است (شکل ۱). از آنجا که کود نیتروژن موجب افزایش تولید ماده خشک و دوام سطح برگ می‌شود انتظار می‌رود که عملکرد دانه غلات با افزایش مصرف نیتروژن افزایش یابد (۴۰).

براساس نتایج این آزمایش تنش خشکی سرعت فتوسنتز را به

میزان معنی داری (p<۰/۰۱) کاهش داد و این کاهش در رقم آبی CB-74-2 بیشتر از رقم دیم آبیدر بود. همچنین در شرایط تنش خشکی مصرف ۵۴ میلی گرم ازت به ازاء هر کیلوگرم خاک میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ را در ارقام آبیدر و CB-74-2 به ترتیب به میزان ۳۴ و ۳۶ درصد در مقایسه با تیمار بدون کود ازته افزایش داد (شکل ۲) که با نتایج واکنش وزن دانه این دو ژنوتیپ به کود ازته تحت تنش خشکی در تطابق است. نتایج تجزیه رگرسیونی (جدول ۲) نیز نشان داد که در شرایط تنش خشکی همبستگی مثبت و معنی داری بین سرعت فتوسنتز و وزن دانه در بوته وجود دارد (r=۰/۶۳**)، اما در شرایط آبیاری واکنش فتوسنتز به کود ازته با واکنش تولید دانه به این کود همبستگی معنی داری نداشت (جدول۲). از آنجائیکه تولید دانه نتیجه سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ، مساحت سطح برگ و روند تخصیص مواد فتوسنتزی به دانه می باشد (۵)، در رقم آبیدر مصرف کود ازته ممکن است بر دو جزء اخیر موثر بوده و بر سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ تاثیر نداشته باشد. بهبود فتوسنتز بواسطه مصرف کود ازته تحت تنش ممکن است بدلیل تاثیر این کود در حفظ کلروفیل برگ باشد.

گزارش شده است که در شرایط مصرف کود ازته، مقادیر بیشتر SPAD با سرعت فتوسنتز بالاتر مرتبط است (۲۶). شکل ۳- الف تغییرات میزان SPAD را تحت تاثیر مصرف کود ازته نشان می دهد. البته با وجود افزایش میزان SPAD در هر دو رقم تحت تاثیر مصرف کود ازته مشاهده شد که این افزایش فقط در رقم آبیدر معنی دار (p<۰/۰۵) است. همانگونه که شکل ۳-ب نشان می دهد میزان SPAD تحت تنش در رقم آبیدر کاهش یافته، اما در رقم CB-74-2 با وجود حساسیت نسبی به تنش خشکی تغییری مشاهد نشد. این روند با تغییرات میزان فتوسنتز برگ در تضاد است. عدم کاهش ظاهری میزان SPAD در رقم CB-74-2 احتمالاً به واسطه توقف بزرگ شدن سلول و افزایش تراکم سلولهای مزوفیلی در واحد سطح برگ تحت تنش بوده است که با افزایش تراکم کلروپلاستها در واحد سطح برگ همراه شده است. این موضوع نشان از حساسیت رقم CB-74-2 به تنش دارد، حتی گزارش هایی در دسترس است که SPAD در شرایط تنش به علت کاهش سطح برگ و تجمع کلروفیل در مساحت کمتری از برگ ها افزایش یافته است (۱۳). به هر حال میزان SPAD به عنوان شاخصی از ازت برگ در نظر گرفته شده است و گزارش شده است در صورتیکه قرائتهای کلروفیل متر در جو به کمتر از ۹۵ درصد مقادیر حداکثر آن برسد باید نسبت به مصرف کود ازته جهت افزایش میزان کلروفیل اقدام کرد (۴۱).

نتایج این آزمایش بیان گر این مطلب بود که میزان RWC در شرایط تنش خشکی نسبت به شاهد در هر دو رقم حساس و مقاوم جو کاهش یافته است، اما در تمامی سطوح کودی این کاهش در رقم CB-74-2 شدیدتر بود. کاهش RWC تحت تاثیر تنش خشکی در تیمار بدون مصرف کود ازته در رقم مقاوم آبیدر ۲ درصد و در رقم حساس CB-74-2 در حدود ۱۵ درصد بود، در تیمار کودی ۵۴ میلی گرم ازت در کیلوگرم خاک میزان کاهش RWC تحت تنش خشکی در رقم آبیدر ۲ درصد و در رقم CB-74-2 به ۷ درصد رسید (شکل ۴). در شرایط تنش خشکی، مصرف ۵۴ میلی گرم بر کیلوگرم ازت باعث افزایش محتوای نسبی آب برگ بویژه در رقم CB-74-2 گردید، گزارش شده است که در جو بیشترین میزان RWC همراه با اعمال کود ازته بدست آمده است (۴۱). در کل در شرایط شاهد رقم آبیCB-74-2 و در شرایط تنش، رقم دیم آبیدر دارای RWC بالاتری بودند (شکل ۴) که با وضعیت کشت این ارقام به عنوان ارقام آبی و دیم در تطابق است. بلوم و همکاران (۱۶) اظهار داشته اند که RWC بالاتر به معنی توانایی برگ در حفظ مقادیر بیشتر آب در شرایط تنش است. این صفت احتمالاً یکی از عوامل مقاومت رقم آبیدر و مطرح بودن آن به عنوان رقم دیم مقاوم به خشکی است. از طرف دیگر گزارش شده است که ارقام حساس به خشکی کاهش شدیدتر RWC را تحت تنش نشان داده اند (۴ و ۸). با توجه به شرایط یکسان محتوای آب خاک هر دو رقم در تیمار تنش خشکی می‌توان گفت که ارقام مقاوم به تنش خشکی با محتوای نسبی آب برگ بیشتر، توانایی بیشتری در جذب آب از خاک داشته و همچنین ممکن است قابلیت بیشتری در حفظ آب برگ داشته باشند (۱۰ و ۲۴). گزارش شده است که رقم مقاوم جو علاوه بر فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز بیشتر محتوای نسبی آب بیشتری را نیز در برگها دارا بود، اما فعالیت آنزیم پراکسیداز در دو رقم حساس و مقاوم تفاوت معنی داری نداشت (۱۰). همبستگی مثبت و معنی دار بین RWC و سرعت فتوسنتز در شرایط تنش (r=۰/۵۰*) در آزمایش حاضر نشان دهنده نقش محتوای آب خاک در دوام فتوسنتز تحت تنش خشکی است.

در این آزمایش اثرات متقابل تنش خشکی در رقم بر تعداد روزنه در سطح یک درصد معنی دار بود (جدول ۱). در شرایط آبیاری تراکم روزنه در رقم آبیدر و CB-74-2 به ترتیب در حدود ۲۰ و ۱۲ عدد در هر میلی متر مربع سطح برگ بود. تنش خشکی تعداد روزنه در واحد سطح برگ را در رقم آبیدر در حدود ۸ درصد افزایش یافت، در حالی که در رقم CB-74-2 تنش خشکی تعداد روزنه را به میزان ۶۴ درصد افزایش داده است (شکل ۵). افزایش تعداد روزنه در شرایط تنش خشکی قبلاً نیز گزارش شده است و به نظر می رسد که تعداد و رفتار روزنه ها می تواند اثر زیادی بر آب مصرفی داشته باشد (۲۸). در مرحله گلدهی که زمان اعمال تنش خشکی در این آزمایش بود، برگ پرچم به اندازه نهایی خود رسیده است، لذا تعداد نهایی سلولهای برگ پرچم تعیین شده و تنش خشکی در این مرحله تاثیری بر افزایش یا کاهش تعداد سلولهای اپیدرمی و یا روزنه ای ندارد.

جدول ۱- منابع تغییرات، درجه آزادی و میانگین مربعات برخی خصوصیات فیزیولوژیک متاثر از سطوح تنش خشکی، کود ازته و ارقام جو

منابع تغییرات	درجه آزادی	وزن دانه در بوته	سرعت فتوسنتز	برگ SPAD	محتوای نسبی آب برگ	تعداد روزنه	پایداری غشا در برابر خشکی	پایداری غشا در برابر گرما	فعالیت آنزیم پراکسیداز	فعالیت آنزیم کاتالاز
		گرم در بوته	میکرومول در مترمربع در ثانیه		درصد	تعداد در میلیمتر مربع	درصد	درصد	جذب در دقیقه	جذب در دقیقه
		میانگین مربعات								
تکرار	۲	۰/۰۴^{ns}	۸/۹۴^{ns}	۲۲/۰۷^{ns}	۰/۷۶^{ns}	۰/۲۱^{ns}	۱۳/۷^{ns}	۷/۲۴^{ns}	۰/۳۴۰^{ns}	۰/۰۰۱^{ns}
تنش خشکی	۱	۴/۱۱**	۱۸۶۳**	۶۳/۸^{ns}	۴۶۲**	۲۱۰/۸**	۴۲۵۲**	۴۶۱۰**	۲/۳۴۸*	۰/۰۴۵**
کود ازته	۲	۲/۳۶**	۵/۲^{ns}	۱۷۵/۲**	۱۷/۷**	۱/۲۹^{ns}	۴۳/۲^{ns}	۱۵۳/۵**	۱/۴۵۲ *	۰/۰۰۳**
تنش خشکی × کود ازته	۲	۰/۴۱*	۷/۹^{ns}	۲۰/۶۴^{ns}	۲۵/۸**	۱۱/۳^{ns}	۶۷/۷*	۵۷/۲*	۰/۲۰۷^{ns}	۰/۰۰۰۴^{ns}
رقم	۱	۰/۰۴۲^{ns}	۳۰۷/۲ **	۵۴/۲^{ns}	۱/۶^{ns}	۲۱۱/۳**	۲/۹۳^{ns}	۱۵۵۷۱**	۳/۴۵۰**	۰/۰۲۶ **
تنش خشکی× رقم	۱	۰/۲۲۶**	۳۰۵/۳**	۱۲۹/۵**	۱۸۰/۸**	۸۷/۷**	۴۳۲/۲**	۱۴۳۲**	۱/۶۸۴ *	۰/۰۰۲ *
کود ازته × رقم	۲	۰/۲۹۲**	۱۳۲/۲ **	۵۵/۷ *	۵/۳**	۴/۵^{ns}	۱۲۶/۵**	۱۶۳/۴ **	۰/۸۷۳^{ns}	۰/۰۰۲ *
تنش خشکی × کود ازته × رقم	۲	۰/۰۳۷۱^{ns}	۱۸/۴^{ns}	۳۴/۸۰^{ns}	۱۰/۴ **	۲۰/۱۹^{ns}	۳۰/۶^{ns}	۲۱/۶^{ns}	۱/۰۹۵^{ns}	۰/۰۰۰۵^{ns}
خطا	۲۲	۰/۰۶۴۰۴	۴/۷۷	۱۵/۶۵	۰/۵۹۶	۶/۸۰۳	۱۵/۵۸	۱۳/۵۱	۰/۳۴۱	۰/۰۰۰۸^{ns}
ضریب تغییرات (CV%)		۲۴/۷	۱۵/۱۹	۸/۵۳	۰/۸۷	۱۳/۸۹	۱۵/۲۸	۱۴/۱۲	۱۱/۱۲	۸/۸۱

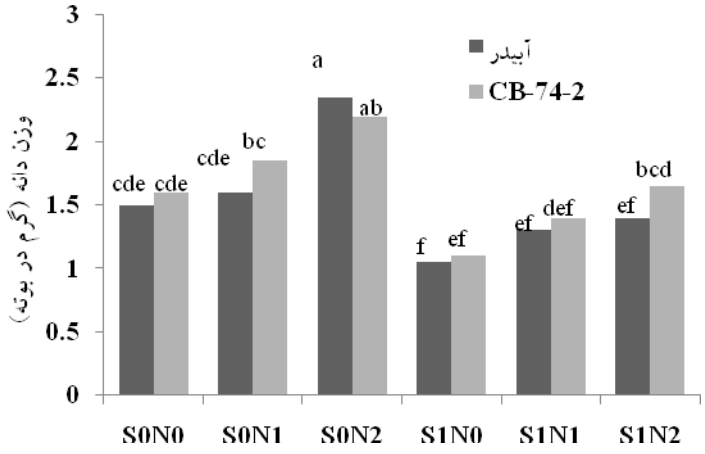
ns غیر معنی دار معنی دار، * و **- به ترتیب معنی دار در سطح پنج و یک درصد

جدول ۲- نتایج همبستگی ساده صفات فیزیولوژیکی مورد بررسی با عملکرد

	فعالیت کاتالاز	فعالیت پراکسیداز	پایداری غشاء تحت تنش گرما	پایداری غشاء تحت تنش خشکی	تعداد روزنه	SPAD	RWC	سرعت فتوسنتز	وزن دانه در بوته
وزن دانه در بوته	۰/۱۶	۰/۱۳	−۰/۱۴	۰/۳۹	−۰/۳۲	۰/۵۴*	۰/۲۶	۰/۶۳**	۱
سرعت فتوسنتز	۰/۰۴	−۰/۱۶	۰/۱۷	۰/۳۹	۰/۱۰	۰/۳۶	۰/۵۰*	۱	۰/۳۶
RWC	−۰/۱۵	−۰/۲۷	۰/۲۴	−۰/۲۲	۰/۳۹	۰/۲۰	۱	۰/۴۱	۰/۰۸
SPAD	۰/۳۶	۰/۱۴	−۰/۱۹	۰/۶۱**	−۰/۵۳*	۱	۰/۱۴	۰/۰۳	۰/۷۴**
تعداد روزنه	−۰/۲۳	۰/۰۲	۰/۵۱*	−۰/۲۴	۱	۰/۰۳	−۰/۲۹	−۰/۱۷	−۰/۱۰
پایداری غشاء تحت تنش خشکی	۰/۳۴	۰/۲۸	−۰/۶۲**	۱	۰/۳۵	۰/۴۸*	۰/۵۸*	−۰/۳۹	۰/۲۳
پایداری غشاء تحت تنش گرما	−۰/۴۲	−۰/۰۳	۱	۰/۴۸*	۰/۶۴**	−۰/۱۰	−۰/۱۵	−۰/۱۶	−۰/۲۵
فعالیت پراکسیداز	۰/۲۶	۱	−۰/۱۷	−۰/۰۹	−۰/۲۷	−۰/۲۶	۰/۶۲**	۰/۷۳**	−۰/۲۴
فعالیت کاتالاز	۱	۰/۷۵**	−۰/۲۱	−۰/۱۴	−۰/۲۱	−۰/۳۶	۰/۶۰*	۰/۵۷*	−۰/۲۲

اعداد بالای قطر جدول مربوط به شرایط تنش خشکی و اعداد زیر قطر جدول مربوط به شرایط نرمال آبیاری است.

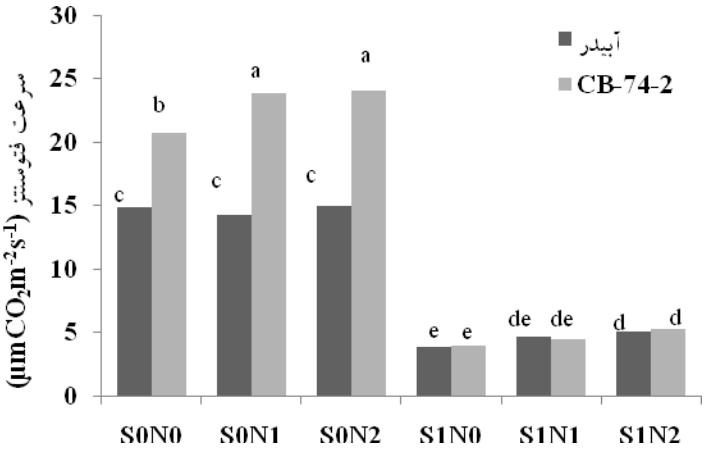
*و **- به ترتیب معنی دار در سطح ۵ و ۱ درصد.



شکل ۱- مقایسه میانگین اثر سطوح کود ازته N0 (شاهد)، N1 سطح اول (۲۷ میلی گرم ازت خالص به ازاء هر کیلوگرم خاک) وN2 سطح دوم (٥٤ میلی گرم ازت خالص به ازاء هر کیلوگرم خاک) در شرایط شاهد (S0) و تنش خشکی (S1) بر وزن دانه در هر بوته جو.

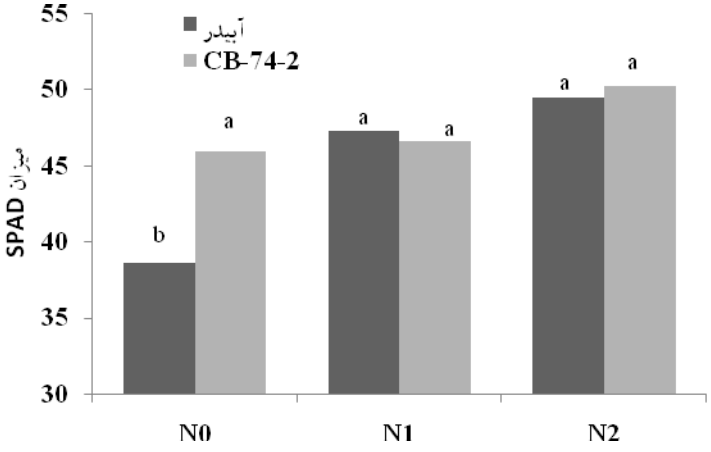
ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.

بنابراین افزایش تعداد روزنه در واحد سطح برگ در رقم CB-74-2 تحت تنش ناشی از حساسیت این رقم به تنش از لحاظ گسترش اندازه سلولهای برگ، پلاسیدگی سلولهای اپیدرمی و کاهش حجم این سلولها و در نتیجه افزایش تراکم این سلولها در واحد سطح برگ می‌باشد. گزارش شده است که تعداد روزنه ممکن است در شناسایی و انتخاب واریته های مقاوم به خشکی معیار مناسبی محسوب شوند (۴۴)، چنین روندی در رابطه با SPAD نیز مشاهده شد. در کل تراکم روزنه در واحد سطح برگ در رقم آبیدر در شرایط مطلوب ۵۱ درصد و در شرایط تنش خشکی ۸ درصد بیشتر از رقم CB-74-2 بود (شکل ۵)، لذا می توان گفت که تعداد بیشتر روزنه با حساسیت به خشکی همراه نبوده است و حتی رقم مقاوم آبیدر با تعداد روزنه بیشتر، مقادیر RWC بالاتری را دارا بود. بر اساس نتایج آزمایش حاضر گیاهان کشت شده تحت شرایط تنش در حدود ۶۰ درصد پایداری غشاء کمتری در برابر خشکی در مقایسه با گیاهان رشد یافته تحت شرایط آبیاری مطلوب داشتند و روند کاهش پایداری غشاء تحت تنش خشکی در رقم آبیدر شدیدتر بود (شکل ۶).

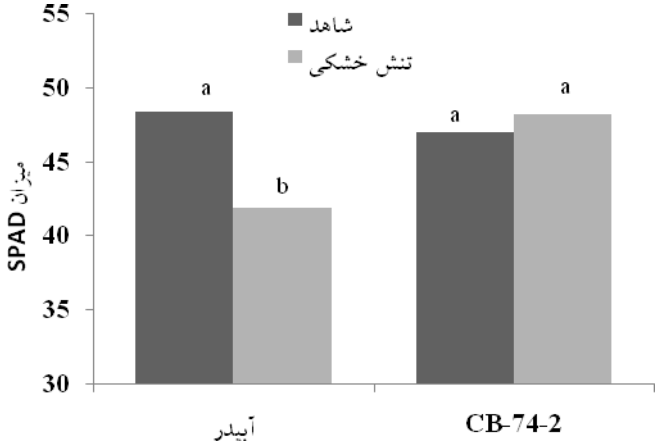


شکل ۲- مقایسه میانگین اثر سطوح کود ازته N0 (شاهد)، N1 سطح اول (۲۷ میلی گرم ازت خالص به ازاء هر کیلوگرم خاک) وN2 سطح دوم (٥٤ میلی گرم ازت خالص به ازاء هر کیلوگرم خاک) در شرایط شاهد (S0) و تنش خشکی (S1) بر سرعت فتوسنتز برگ پرچم جو.

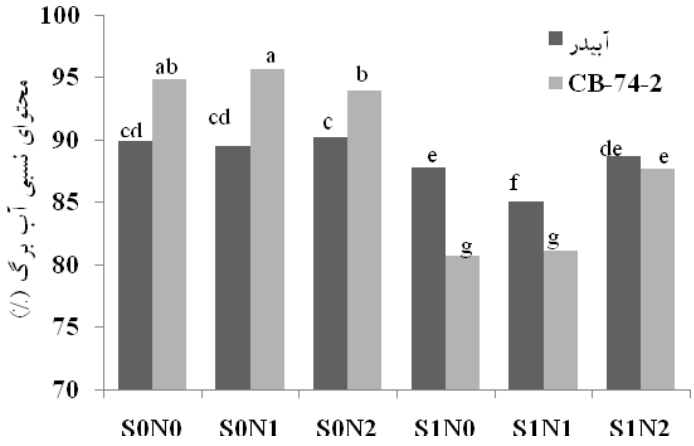
ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.



شکل ۳- الف: مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر SPAD برگ در دو رقم جو. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.



شکل ۳- ب: مقایسه میانگین اثر سطوح کود ازته بر SPAD برگ در دو رقم جو. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.

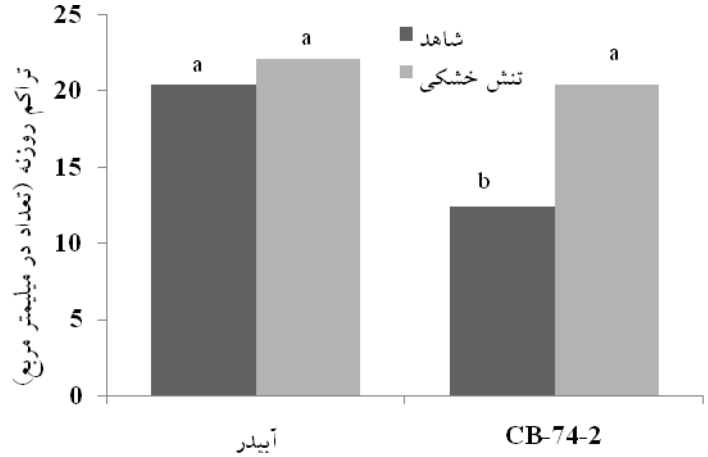


شکل ٤- مقایسه میانگین اثر سطوح کود ازته N0 (شاهد)، N1 سطح اول (۲۷ میلی گرم ازت خالص به ازاء هر کیلوگرم خاک) وN2 سطح دوم (٥٤ میلی گرم ازت خالص به ازاء هر کیلوگرم خاک) در شرایط شاهد (S0) و تنش خشکی (S1) بر محتوای نسبی آب برگ جو.

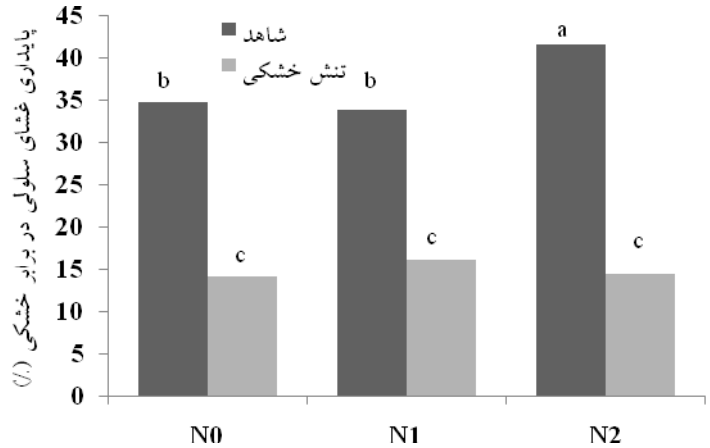
ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.

گزارش شده است که تنش خشکی تاثیر بـه سـزایی بـر کـاهش پایداری غشاء سلولی دارد (۱۱). تنش خشکی باعث ایجاد اخـتلال در سیستم های آنزیمی فرونشانندهی گونه های فعال اکسیژن می‌گـردد که این امر منجر به افزایش پراکسیداسیون چربی هـای غشـایی و در نتیجه خسارت به غشاء سلولی و همچنین تخریب رنگدانه ها می‌گردد (۳۲). نتایج نشان داد که کاربرد ۵۴ میلی گرم ازت در کیلوگرم خـاک در شرایط آبیاری مطلـوب میـزان پایـداری غشـا در برابـر خشـکی را افزایش داد، اما تحت تنش خشکی مصرف این کود افـزایش چنـدانی در پایـداری غشـاء بـه تـنش خشـکی ایجـاد نکـرد. تحـت کشـت هیدروپونیک در نخود مشاهده شده است که کمترین میـزان پایـداری مربوط به تیماری بوده که در شرایط خشکی قرار داشته و میزان کـود ازته کمی دریافت کرده است (۱۱). در کل با توجه به پایـداری کمتـر غشاء در رقم آبیدر تحت تنش خشکی در مقایسه با رقم حساس CB-74-2، این احتمال وجود دارد که اسـتفاده از پایـداری غشـاء سـلولی برگ پرچم جو در برابر تنش خشکی به عنوان معیاری از مقاومـت بـه خشکی در برنامه های اصلاحی ممکن اسـت باعـث حـذف احتمـالی ارقام و لاینهای جو مقاوم به خشکی گردد. گرچه گزارش شـده اسـت که در غلات زمستانه پایداری غشاء در برابر تنش گرمـایی و خشـکی در ارقام مقاوم بیشتر از ارقـام حسـاس اسـت (۲۴)، امـا نتـایج برخـی تحقیقات دیگر نیز نشان مـی دهـد کـه رابطـه ای بـین مقاومـت بـه خشکی در جو با پایداری غشاء سلولی به تـنش خشـکی وجـود نـدارد (۱۲). در این تحقیق پایداری غشـاء تحـت تـنش خشـکی بـا میـزان SPAD و RWC همبستگی مثبت و معنی دار داشت (جدول ۲) ولـی در نهایت نمی توان از آن به عنوان شاخصی از مقاومت به خشکی یاد کرد.

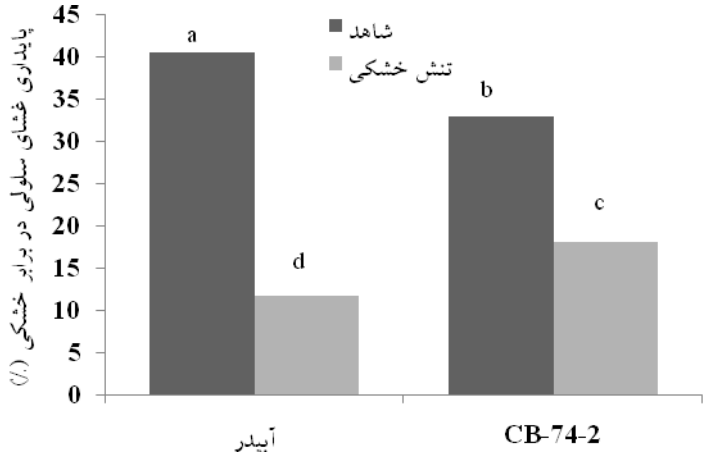
پایداری غشاء سلولی ارقام جو مـورد اسـتفاده در ایـن تحقیـق در برابر تنش گرمایی متفاوت از واکنش غشاء به تنش خشکی بود. در هر دو شرایط شاهد و تنش خشکی میزان پایداری غشاء سـلولی در برابـر تنش گرمایی در رقم آبیدر بالاتر از رقـم CB-74-2 بـود (شـکل ۷- ب)، همچنین اعمال ۲۷ میلی گرم کود ازته به ازاء هر کیلوگرم خـاک در تیمار آبیاری پایداری غشاء سلول را در برابر تنش گرمایی افـزایش داد، در حالیکه سطوح کود ازته در شرایط تنش خشکی تاثیر افزایشـی نداشتند (شکل ۷- الف). بنی‌صدر و طاهر (۱۴) در بررسـی ۴۸ رقـم و توده بومی گندم تنوع ژنتیکی قابـل ملاحظـه‌ای را از لحـاظ پایـداری غشاء سلولی به تنش گرمایی گزارش کردنـد و مشـاهده نمودنـد کـه تمامی ژنوتیپ های حساس به گرما ارقام آبی بودند. به نظر مـی‌رسـد که پایداری غشاء سلولی در دمای بالا با سنتز پـروتئین هـای شـوک گرمایی و ویژگی های سیستم فتوسنتزی، از جمله آنزیم های کلیـدی فتوسنتزی و غشاهای تیلاکوئیدی مرتبط است (۱۷ و ۳۶) و غشاهای سلولی که پایداری خود را در طی تنش حفظ کنند، نقـش مرکـزی در تحمل گرما دارند (۱۵ و ۳۵). تعداد بیشتر روزنه در واحد سـطح بـرگ باعث سهولت اتلاف گرما از طریق تعرق شده و پایداری غشـاء را بـه تنش گرمایی افزایش می دهد، در تحقیق حاضر رقم آبیدر تحت تنش خشکی با تعداد روزنه بیشتر در واحد سطح برگ پایـداری بیشـتری در برابر تنش گرمایی نشان داد، به گونـه ای کـه رابطـه مثبـت و معنـی داری بین تعداد روزنه در واحد سطح برگ و میزان پایداری غشـاء بـه تنش گرمایی مشـاهد شـد ($r=۰/۶۴^{**}$). گـزارش شـده اسـت کـه در شرایط خشکی تغییرات غشاء می‌تواند به عنوان پیام های حضور تنش باشد و گیاه برای مقابله با این شـرایط سـطوح آنتـی اکسـیدان هـای مختلف شامل کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسـیداز را بـالا مـی‌بـرد (۹). بنابراین پایداری غشاء سلولی در برابر تنش گرمایی ممکن است معیار مناسب تری برای مقاومت به خشکی در مقایسه بـا پایـداری در برابـر تنش خشکی باشد.



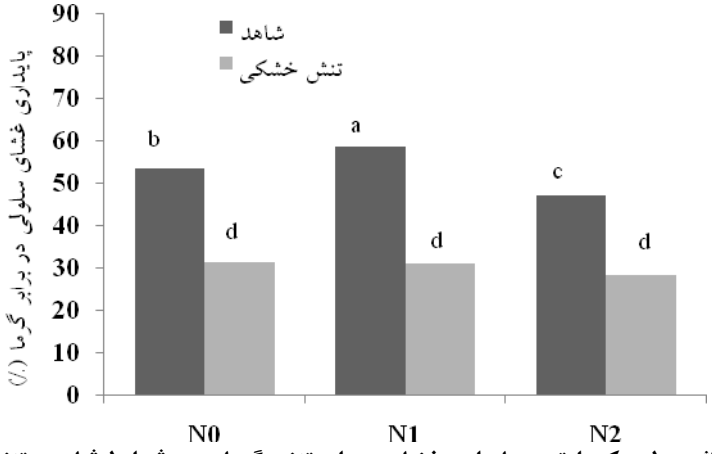
شکل ۵- مقایسه میانگین واکنش تراکم روزنه در واحد سطح برگ به تنش خشکی در دو رقم جو.
ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.



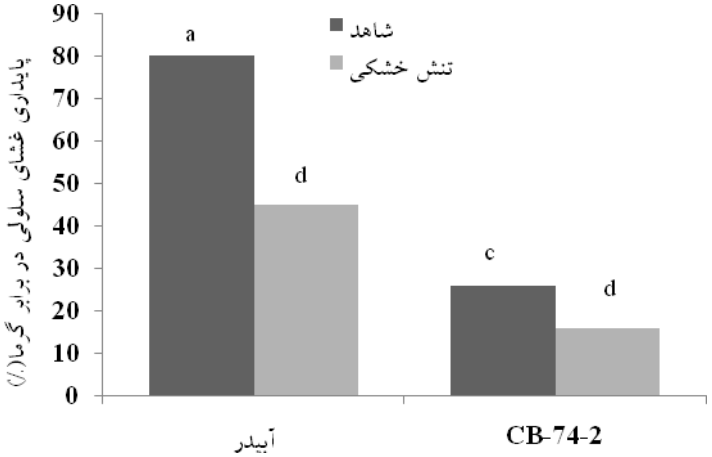
شکل ٦- الف: مقایسه میانگین اثر سطوح کود ازته بر پایداری غشاء در برابر تنش خشکی در شرایط شاهد و تنش خشکی. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.



شکل ٦- ب: مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر پایداری غشاء در برابر تنش خشکی در دو رقم جو. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.



شکل ۷- الف: مقایسه میانگین اثر سطوح کود ازته بر پایداری غشاء در برابر تنش گرمایی در شرایط شاهد و تنش خشکی. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.



شکل ۷- ب: مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر پایداری غشاء در برابر تنش گرمایی در دو رقم جو. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.

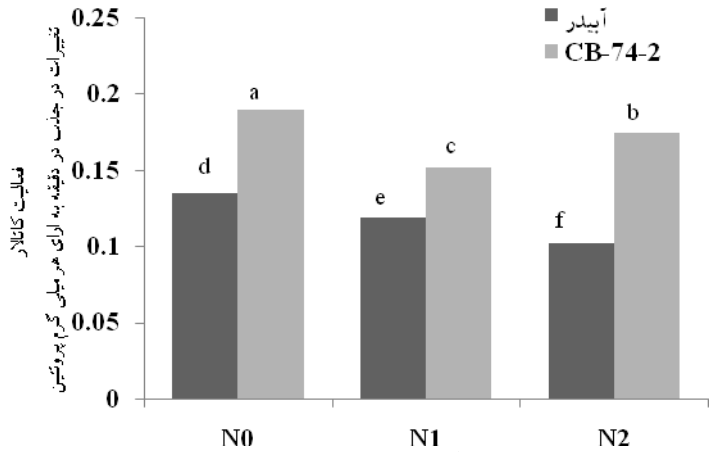
همانگونه که بیان شد آسیب به غشاء در شرایط تنش ممکن است باعث تحریک آنزیمهای آنتی اکسیدان گردد (۹). تحت شرایط تنش خشکی میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز به میزان معنی داری در رقم آبیدر افزایش پیدا کرد، در حالیکه در رقم CB-74-2 افزایش معنی دار مشاهده نشد (شکل ۸- ب). گزارش شده است که فعالیت آنزیم پراکسیداز در گیاه جو در شرایط تنش خشکی نسبت به شاهد افزایش یافته است (۲). ضمن این که مصرف ۵۴ میلی گرم ازت به ازاء هر کیلوگرم خاک فعالیت این آنزیم را نسبت به مصرف ۲۷ میلی گرم ازت به ازاء هر کیلوگرم خاک و نیز در مقایسه با تیمار شاهد به طور معنی داری کاهش داده است (شکل ۸- الف)، در این رابطه دیگو و همکاران (۲۱) و امینی و همکاران (۲) نیز گزارش کردند که اعمال کود ازته فعالیت پراکسیداز را کاهش داده است. بنابراین مصرف کود ازته ممکن است در کاهش تولید گونه های فعال اکسیژن نقش داشته و نیاز به فعالیت پراکسیداز جهت تجزیه آنها را کاهش دهد.

بررسی تغییرات فعالیت آنزیم کاتالاز تحت تیمارهای مورد استفاده در این تحقیق نشان داد که مصرف کود ازته در هر دو رقم فعالیت کاتالاز را کاهش داد (شکل ۹- الف)، همچنین مشاهده شد که فعالیت آنزیم کاتالاز در هر دو رقم تحت تنش خشکی افزایش یافت (شکل ۹- ب)، ولی در هر دو شرایط آبی و تنش فعالیت این آنزیم در رقم CB-74-2 بیشتر از رقم آبیدر بود. لیما و همکاران (۳۰) مشاهده کردند که در شرایط تنش خشکی فعالیت کاتالاز در رقم مقاوم ۱۱۰ درصد و در رقم حساس ۵۸ درصد افزایش یافت. آنها اظهار می‌دارند که فعالیت بیشتر آنزیمهای آنتی اکسیدانت در رقم مقاوم باعث حذف ترکیبات اکسیداتیوی و سطوح کمتر تراوش یونی از غشاء سلولی تحت تنش شده‌است. بنابراین ممکن است رقم آبیدر با وجود مقاوم بودن به خشکی فاقد ویژگی آنتی اکسیدانی قوی از لحاظ فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ باشد، اما لازم به ذکر است که میزان افزایش فعالیت این آنزیم در هر دو رقم تحت تنش در مقایسه با شاهد تقریباً

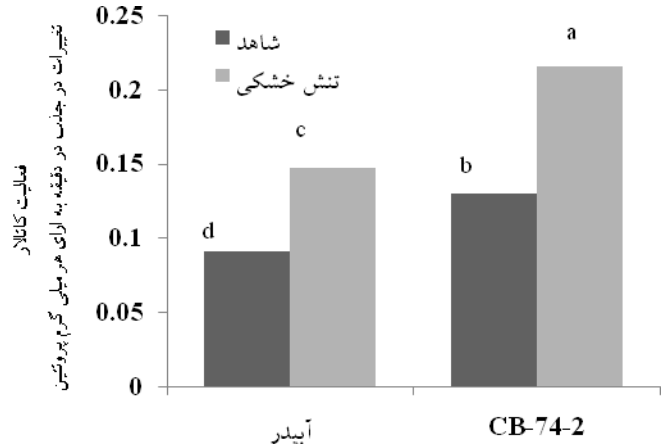
یکسان و در حدود ۶۰ درصد بوده است. همچنین متوسط فعالیت آنزیم کاتالاز در این دو رقم جو در حدود ۰/۱۴ میلی مول H_2O_2 در دقیقه به ازاء هر میلی گرم پروتئین می باشد، اما متوسط فعالیت آنزیم پراکسیداز در حدود ۳/۲ میلی مول H_2O_2 در دقیقه به ازاء هر میلی گرم پروتئین بوده است که نشان می دهد قابلیت آنتی اکسیدانی آنزیم پراکسیداز بیش از ۲۲ برابر آنزیم کاتالاز است. در این رابطه رقم آبیدر تحت تنش افزایش شدیدتر فعالیت پراکسیدازی را نشان داد (شکل ۸- ب)، از طرف دیگر به نظر می رسد که ارقام مقاوم همواره واجد تمامی صفات مرتبط با مقاومت به تنش خشکی نیستند. به نظر می‌رسد که افزایش میزان فعالیت آنزیمهای کاتالاز و پراکسیداز به کاهش تنفس نوری و کاهش نقطه جبرانی CO_2 کمک خواهد کرد (۱۸).

نتیجه گیری

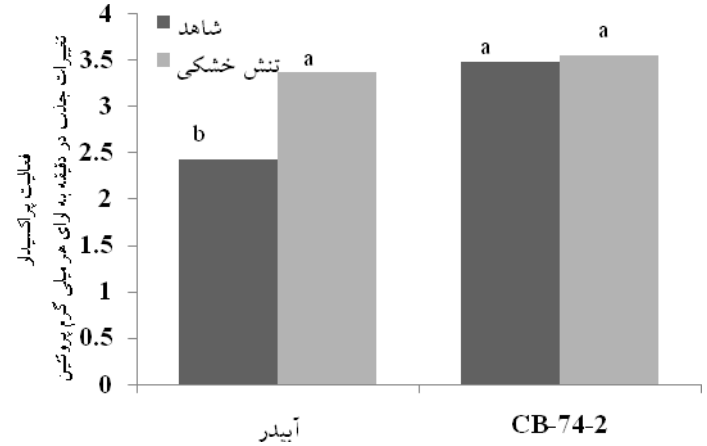
در کل می توان گفت که مصرف کود ازته بر سرعت فتوسنتز، میزان SPAD، محتوای نسبی آب برگ و پایداری غشاء در برابر تنش خشکی اثر مثبت داشت. همچنین در شرایط آبیاری رقم آبی CB-74-2 از لحاظ صفات مطلوب برای کشت آبی از جمله سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ، محتوای نسبی آب برگ و فعالیت آنزیمهای پراکسیداز و کاتالاز با نقش احتمالی کاهش تنفس نوری نسبت به رقم دیم آبیدر برتری نشان داد، در حالیکه تحت تنش خشکی رقم آبیدر کاهش آرامتر در فتوسنتز، محتوای نسبی آب برگ و پایداری غشاء سلولی در برابر تنش گرمایی و افزایش شدیدتر فعالیت آنزیم پراکسیداز را نشان داد. همچنین در هر دو شرایط آبیاری و تنش خشکی رابطه مثبت و معنی داری بین وزن دانه در بوته و میزان SPAD مشاهده شد.



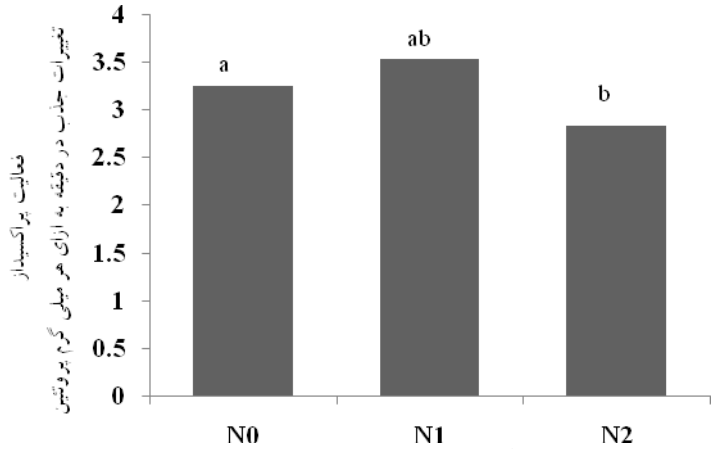
شکل ۸- الف: مقایسه میانگین اثر سطوح کود ازته بر فعالیت آنزیم پراکسیداز. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.



شکل۸- ب: مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم پراکسیداز در دو رقم جو. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.



شکل ۹- الف: مقایسه میانگین اثر سطوح کود ازته بر فعالیت آنزیم کاتالاز در دو رقم جو. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.



شکل ۹- ب: مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم کاتالاز در دو رقم جو. ستون های دارای حداقل یک حرف مشترک اختلاف معنی داری در سطح ۵ درصد با آزمون دانکن ندارند.

منابع

۱- آزادفر، د.، س. ع. ا. کروری، ر. حدادچی، م. اکبرنیا و غ. ع. جلالی. ۱۳۸۳. بررسی فعالیت آنزیمهای پراکسیداز و آلفا-آمیلاز در مراحل مختلف رویشی گونه راش. پژوهش وسازندگی. ۶۲: ۳۱- ۲۵.

۲- امینی ز.، ر. حداد و مرادی ف. ۱۳۸۷. بررسی اثر تنش کم آبی بر نحوه فعالیت آنزیم های ضد اکسنده در مراحل رشد زایشی گیاه جو (*Hordeum vulgare* L.). علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی. ۴۶: ۷۴-۶۵.

۳- انصاری ی.، ف. نورمندموید، ک. نادرمحمودی، م. عظیم زاده، ه. روحی، ع. حسامی، ک. سلیمانی، غ. عابدی اصل، ه. پاشاپور، ح. پورعلی بابا، م. دهقان، م. پات پور، ا. اسکندری و ع. سالک زمانی. ۱۳۸۸. آبیدر، رقم جدید جو دیم برای مناطق سرد معتدل ایران. مجله به نژادی نهال و بذر. ۲۵: ۲۳۰ – ۲۲۷

۴- باهرنیک ز.، م. میرزا، ب. عباس زاده و م. نادری حاجی باقرکندی. ۱۳۸۶. تاثیر تنش خشکی بر برخی فرایندهای متابولیسمی گیاه *Parthenium argentatum* Gray. فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. (۳)۲۳: ۳۲۲-۳۱۵.

۵- پوستینی ک.، ع. سی و سه مرده، م. زواره و ش. مداح حسینی. ۱۳۸۵. عملکرد گیاهان زراعی فیزیولوژی و فرآیندها. انتشارات دانشگاه تهران. ۶۱۳ صفحه.

۶- حیدری ریکان م.، ر. حیدری و ر. جامعی. ۱۳۸۶. بررسی مقاومت به شوری و خشکی چهار رقم جو در مرحله جوانه زنی. پژوهش و سازندگی در

زراعت و باغبانی. ۷۴: ۱۴۲ – ۱۳۴.

۷- جباری ف.، ع. احمدی، ک. پوستینی و ه. علیزاده. ۱۳۸۵. بررسی ارتباط فعالیت برخی آنزیم های آنتی اکسیدانت با پایداری غشای سلولی و کلروفیل در ارقام گندم نان مقاوم و حساس به تنش خشکی. مجله علوم کشاورزی ایران، (۲)۳۷: ۳۱۶-۳۰۷.

۸- سی و سه مرده ع.، ع. احمدی، ک. پوستینی و ح. ابراهیم زاده. ۱۳۸۳. عوامل روزنه ای و غیر روزنه ای کنترل کننده فتوسنتز و ار تباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم. مجله علوم کشاورزی ایران. (۱)۳۵: ۱۰۶-۹۳.

۹- میر جلیلی ع. ۱۳۸۴. گیاهان در محیط های تنش زا. انتشارات نوربخش. ۲۲۳ صفحه.

10- Acar, O., I. Turkan, and F. Ozdemir. 2001. Superoxide dismutase and peroxidase activities in drought sensitive and resistant barley varieties. Acta physiologiae plantarum. 23(3): 351-356.

11- Bahavar. N., A. Ebadi, A. Tobeh, and S. H. Jamati Somarin. 2009. Effects of nitrogen application on growth of irrigated chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress in hydroponics conditions. Research Journal of Environmental Sciences. 3(4): 448-455.

12- Bandurska, H. and H. G. Skoczek. 1995. Cell membrane stability in two barley genotypes under water stress condition. Acta societatis botanicorum poloniae. 64(1): 29-32.

13- Barraclough, P. B. and J. Kate. 2001. Effect of water stress on chlorophyll meter readings in wheat. Plant Nutrition. 92: 722-723.

14- Banisadr, N. and M. Tahir. 1991. Heat and cold tolerance in *Triticum aestivum* L. and T. turgidum var. Durum from Iran. 8th Wheat Genetic Symposium. Beijing, China.

15- Bewley, J. D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. Annu. Review of Plant Physiology. 30: 195-238.

16- Blum, A., G. Gozlan and J. Mayer. 1981. The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. Crop Sciences 21: 495-499.

17- Blum, A. and A. Ebercon. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. Crop Sciences 21: 43-47.

18- Brisson, L. F., I. Zelitch and E. A. Havir. 1998. Manipulation of catalase levels produces altered photosynthesis in transgenic tobacco plants. Plant Physiology 116: 259-269.

19- Chance, B. and A. C. Maehly. 1995. Assay of catalase and peroxidase. In: Colowick, S. P., and N.D. Kaplan (eds). Methods in enzymology. Academic Press. New York. 764-791.

20- Crowe, J. H., J. F. Carpenter, L. M. Crowe and T. J. Anchordguy. 1990. Are freezing and dehydration similar stress vectors? A comparison of modes of interaction of stabilizing solutes with biomolecules. Crybiology 27:219-231.

21- Diego, A. M., G. Vı´llora and L. Romero. 2003. Variations in fruit micronutrient contents associated with fertilization of cucumber with macronutrients. Scientia Horticulture. 97: 121–127.

22- Ehrenbergerova, J., N. Brezinova., J. Kopacek., L. Melisova., P. Hrstkova., S. Melisova., P. Hrstkova, S. Macuchova, K. Vaculova and I. Paulichkova. 2009. Antioxdant enzymes in barley green biomass. Plant Foods Human Nutrition 64: 122-128.

23- Fazeli, F., M. Ghorbanli, V. Niknam. 2007. Effect of drought on biomass, protein content, lipid peroxidation and antioxidant enzymes in tow sesame cultivars. Journal of Biologia Plantarum. 51: 98-103.

24- Gavuzzi, P., F. Rizza, M. Palumbo, R. G. Campanile, G. L. Ricciardi and B. Borghi. 1997. Evaluation of field and laboratory predictors of drought and heat tolerance in winter cereals. Canadian Journal of plant science. 77 (4): 523-531.

25- Ghazi, N., A. Karaki, A. Al-Ajam and Y. Othman. 2007. Seed germination and early root growth of three Barely cultivars as affected by temperature and water stress. American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences 2(2): 112-117.

26- Guinta, F., R. Motzo and M. Deidda. 2002. SPAD readings and associated leaf traits in durum wheat, barley and triticale cultivars. Euphytica, 125: 197 – 2-5.

27- Janda, T., E. L. Kosa, G. Szalai and E. Paldi. 2005. Investigation of antioxidant activity of maize during low temperature stress. Journal of Plant Physiology 49: 53-54.

28- Jones, H. G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. Journal of Experimental Botany 49: 387-398.

29- Kinaci, G. and E. Kinaci. 2005. Effect of zinc application on quality traits of barley in semi arid zones of Turkey. Plant Soils Environment 51(7): 328-334.

30- Lima, A. L. S., F. M. DaMatta, H. A. Pinheiro, M. R. Totola and M. E. Loureiro. 2002. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of Coffea canephora under water deficit conditions. Environmental and Experimental Botany 47: 239-247.

31- Mac Adam, J. W., C. J. Nelson and R. E. Sharp. 1992. Peroxidase Activity in the leaf elongation zone of tall fescue. Plant Physiology 99:872-878.

32- Masoumi, A., M. Kafi, H. R. Khazaei, K. Davari. 2010. Effect of drought stress on water status, electrolyte Leakage and enzymatic antioxidants of Kochia (*Kochia scoparia*) under saline conditions. Pakistan Journal of Botany 42(5): 3517-3524.
33- Ridge, I. 2002. Water and transport in plant. In: I, Ridge, (ed.), Plants. Oxford university press 105-165.
34- Sairam, R. K., G. C. Srivastava, S. Agarval, R. C. Meena. 2005. Differences in antioxidant activity in response to salinity stress in tolerant and susceptible wheat genotypes. Biologia Plantarum. 49 (1): 85-91.
35- Savin, R. and M. E. Nicolas. 1999. Effects of timing of heat stress and drought on growth and quality of barley grains. Australian Journal of Agricultural Research. 50: 357-364.
36- Shanahan, J. F., I. B. Edwards, J. S. Quick and J. R. Fenwick. 1990. Membrane thermostability and heat tolerance of spring wheat. Crop Science. 30:247-251.
37- Schossler, J. R. and M. E. Westag. 1995. Assimilation flux determinesset at low water potential in maize. Crop Sciences. 53: 1075-1080.
38- Singh, J. and A. L. Patal. 1996. Water statuses, gaseous exchange, praline accumulation and yield of wheat in response to water stress. Annual of Botany Luhiana. 12: 77-81.
39- Shiferaw, B. and D. A. Baker. 1996. An evaluation of drought screening techniques for Eragrostis tef. Tropical Science. 36: 74-85.
40- Wang, H. and J. J. Yin. 2007. Effects of zinc deficiency and drought on plant growth and metabolism of reactive oxygen species in maize (*Zea mays* L.). Agricultural Sciences in China. 6(8): 988-995.
41- Wienhold, B. J. and J. M. Krupinsky. 1999. Chlorophyll meter as nitrogen management tools in malting barley. Communication in soil science and plant analysis. 30: 17- 18.
42- Yan, P., L. J. Wu and Z. L. Yu. 2006. Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhizauralensis fisch*). Plant Growth Regulation 49:157–165.
43- Yazdchi, S. 2008. Evaluation of yield and some characteristics of ten spring barley (*Hordeum vulgare*) varieties under limited and non limited irrigation. Research Journal of Biological Sciences 3(12): 1456-1459.
44- Yousufzai, M. Kh., K. A. Siddiqui and A.Q. Aoomro. 2009. Flag leaf stomatal frequency and its interrelationship with yield and yield components in wheat (Triticum aestivum L.). Pakistan Journal of Botany. 41(2): 663-666.