دانشگاه گنبد کاووس
نشریه "تحقیقات کاربردی اکوفیزیولوژی گیاهی"
دوره سوم، شماره دوم، پاییز و زمستان ۹۵
http://arpe.gonbad.ac.ir

پاسخ‌های فیزیولوژیک و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی ژنوتیپ‌های مختلف گندم تحت شرایط تنش خشکی

پریسا شریفی[1*]، نیر محمدخانی[2]
[1,2]استادیار گروه کشاورزی، مرکز آموزش عالی شهید باکری، دانشگاه ارومیه
تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۸/۷ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۱۱/۲۸

چکیده

به‌منظور بررسی اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی بر صفات زراعی و برخی از ویژگی‌های فیزیولوژیکی برگ پرچم و سنبله ژنوتیپ‌های مختلف گندم آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا گردید. دو سطح آبیاری شامل شاهد (آبیاری در تمام مراحل رشدی براساس شرایط کشت آبی) و تنش خشکی (قطع آبیاری پس از گرده‌افشانی تا پایان دوره رشد) به‌عنوان فاکتور اول و ژنوتیپ‌های مختلف گندم (SHARK و TEVEE'S'//CROW/VEE'S: حساس، Manning/Sdv1/Dogu8 و Sabalan: نیمه‌متحمل، Sardari HR-86 و Dogu88/Ghafghaz 7: متحمل) به‌عنوان فاکتور دوم در نظر گرفته شدند. نتایج آزمایش مشخص کرد که، تنش خشکی باعث کاهش عملکرد دانه از طریق کاهش وزن هزار دانه شد. بیشترین عملکرد دانه مربوط به ژنوتیپ نیمه‌متحمل Manning/Sdv1/Dogu8 بود و کمترین عملکرد به ژنوتیپ حساس SHARK تعلق داشت. تحت شرایط تنش محتوای پروتئین محلول افزایش یافت. بیشترین و کمترین میزان آن در برگ پرچم به‌ترتیب مربوط به ژنوتیپ‌های Sardari HR-86 و SHARK بود و در سنبله به ژنوتیپ‌های Manning/Sdv1/Dogu8 و SHARK تعلق داشت. فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز تحت تنش خشکی افزایش یافت. بیشترین فعالیت این آنزیم‌ها در برگ پرچم در ژنوتیپ متحمل Sardari HR-86 و در سنبله در ژنوتیپ نیمه متحمل Manning/Sdv1/Dogu8 در آخرین مرحله نمونه‌برداری مشاهده گردید، هم‌چنین ژنوتیپ‌های حساس کمترین فعالیت آنزیمی را نشان دادند. به‌نظر می‌رسد که، در ژنوتیپ Manning/Sdv1/Dogu8 فعال

*نویسنده مسئول: pa.sharifi@urmia.ac.ir

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

شدن سیستم دفاعی آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز نقش کلیدی در افزایش تحمل به تنش خشکی را داشته است.

واژه‌های کلیدی: **تنش خشکی، پراکسیداز، عملکرد، گندم**

مقدمه

خشکسالی به‌عنوان یکی از مهم‌ترین تنش های محیطی شناخته شده، باعث کاهش رشد گیاه و تولید محصول می‌شود (Terzi and Kadioglu, 2006). بیش از ۴۵ درصد زمین‌های کشاورزی جهان به‌طور مداوم یا مکرر در معرض تنش خشکی هستند که ۳۸ درصد از جمعیت بشری در این مناطق زندگی می‌کنند (Ashraf and Foolad, 2007). تنش خشکی به‌وسیله کمبود آب در خاک و اتمسفر ایجاد می‌شود که یکی از مهم‌ترین عوامل مؤثر در رشد و تولید گیاهان در سرتاسر جهان است (Mirzaee *et al*., 2013). کشور ایران با متوسط نزولات آسمانی ۲۴۰ میلی‌متر در سال، در زمره مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان قرار گرفته است (Khodabandeh and Jalilian, 1997).

یکی از حساس‌ترین مراحل رشدی در گندم به تنش‌های محیطی به‌خصوص تنش خشکی، مرحله گلدهی و پر شدن دانه می‌باشد (Winkel, 1989). وقوع تنش خشکی در مرحله پر شدن دانه، در اکثر مناطق کشت گندم در ایران، امری اجتناب‌ناپذیر است. تنش خشکی موجب مختل شدن فرآیند فتوسنتز می‌شود. در اثر بسته شدن روزنه‌ها در شرایط تنش خشکی، در اندام کلروپلاست به‌دلیل عدم مصرف H^+ و NADPH برای تثبیت دی‌اکسیدکربن در چرخه کالوین، نسبت H^+ و $NADP^+/NADPH$ کاهش می‌یابد. افت نسبت‌های مذکور سبب توقف زنجیره انتقال الکترون کلروپلاستی شده و باعث تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)[1] خواهد شد (Candan and Tarhan, 2003; Labudda and Azam, 2014). گونه‌های فعال اکسیژن تولید شده در شرایط تنش خشکی، باعث آسیب به ساختار سلولی، پروتئین‌ها، چربی‌ها، کربوهیدرات‌ها و اسیدهای نوکلئیک شده و در نهایت منجر به مرگ سلولی می‌شوند. گونه‌های فعال اکسیژن علاوه‌بر این اثرات مخرب در شرایط پایدار، به‌عنوان پیام رسان‌های ثانویه دارای نقش فیزیولوژیکی مهمی در سیگنالینگ و تنظیمات درون سلولی هستند (Gill and Tuteja, 2010). گیاهان برای مقابله با اثرات سوء ناشی از ROSها در طی بروز تنش خشکی، از یک سیستم پیچیده دفاعی استفاده می‌کنند.

1- Reactive Oxygen Species (ROS)

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

از آنتی‌اکسیدانت‌های آنزیمی درگیر در این سیستم می‌توان به سوپراکسیددیسموتاز (SOD)[1]، کاتالاز (CAT)[2]، پراکسیداز (POX)[3]، آسکوربات‌پراکسیداز (APX)[4]، گلوتاتیون‌ردوکتاز (GR)[5] و از آنتی‌اکسیدانت‌های غیرآنزیمی می‌توان به اسیدآسکوربیک، گلوتاتیون، کاروتنوئیدها و توکوفرول‌ها اشاره نمود (Verma *et al*., 2014; Singh *et al*., 2012; Ashraf, 2009). در این میان، SOD تنها آنزیمی است که قادر به پاکسازی سوپراکسید ($O2^-$) می‌باشد؛ در حالی‌که پراکسید هیدروژن (H_2O_2) مستقیماً توسط CAT یا به کمک احیاگرهای همکار APX و GPX[6] و گروه‌های POX تجزیه می‌شود (Chaparzadeh *et al*., 2004). آنزیم‌های پراکسیداز و آسکوربات‌پراکسیداز نقش جاروب کردن پراکسیدهیدروژن را بر عهده دارند؛ اما تمایل آسکوربات‌پراکسیداز برای پراکسیدهیدروژن نسبت به پراکسیداز بالاتر بوده و می‌تواند نقش ویژه‌ای را در تنظیم میزان ROS در شرایط تنش داشته باشد (Yang *et al*., 2008). افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در گیاهان یک ویژگی سازشی است و با کاهش میزان پراکسیدهیدروژن حاصل از متابولیسم سلولی از آسیب رسیدن به بافت جلوگیری می‌کند (Gill and Tuteja., 2010). در گونه‌های مختلف گیاهی در شرایط تنش خشکی میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت افزایش می‌یابد (Turkan *et al*., 2005; Zhuang and Chen, 2006).

گزارش‌ها نشان می‌دهد که، رقم‌های مقاوم به تنش‌های محیطی می‌توانند از طریق القا کردن سیستم‌های دفاع آنتی‌اکسیدانتی با تنش‌های محیطی مقابله کنند. بنابراین، بین سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانتی و تحمل شرایط تنش ارتباط وجود داد (Demiral and Türkan, 2004). بنابراین، مطالعه حاضر به‌منظور بررسی روند تغییرات محتوای پروتئین محلول و پاسخ‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانتی در شرایط تنش خشکی در برگ پرچم و سنبله ژنوتیپ‌های مقاوم و حساس به خشکی گندم در مراحل مختلف توسعه گیاهی بعد از گرده‌افشانی (۷، ۱۷ و ۲۳ روز بعد از گرده‌افشانی) انجام گرفت.

مواد و روش‌ها

این مطالعه به‌صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا گردید. دو سطح آبیاری شامل: شاهد یا عدم تنش (آبیاری در تمام مراحل رشدی براساس شرایط کشت

1- Superoxide Dismutase (SOD)
2- Catalase (CAT)
3- peroxidase (POX)
4- Ascorbate Peroxidase (APX)
5- Glutathione Reductase (GR)
6- Glutathione Peroxidase (GP)

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

آبی) و تنش خشکی (قطع آبیاری پس از گرده‌افشانی که معادل با حذف ۳ مرحله آبیاری) به‌عنوان اولین فاکتور و ژنوتیپ‌های مختلف گندم (در شش سطح شامل ژنوتیپ‌های Shark و TEVEE'S'//CROW/VEE'S: حساس، Manning/Sdv1/Dogu8 و Sabalan: نیمه‌متحمل، Sardari HR-86 و Dogu88/Ghafghaz 7: متحمل) به‌عنوان دومین فاکتور در نظر گرفته شدند. براساس روش اهدایی و همکاران (Ehdaie *et al*., 2006) زمان گرده‌افشانی و تکمیل ۵۰ درصد گرده‌افشانی در سنبله‌های هر ژنوتیپ به‌طور جداگانه لحاظ شدند. در نیمه دوم آبان‌ماه بعد از آماده‌سازی زمین در اوایل پاییز، کشت بذرهای ژنوتیپ‌ها براساس وزن هزار دانه و قوه نامیه در تراکم ۴۰۰ بوته در مترمربع انجام گردید. براساس نتایج حاصل از آزمون خاک نیازی به مصرف کود فسفره و پتاسه مشاهده نگردید و کود نیتروژنه مورد نیاز به‌صورت اوره به‌میزان ۲۶۰ کیلوگرم در هکتار در طی سه مرحله (کاشت، پنجه‌زنی و قبل از گلدهی) استفاده گردید.

مقدار پراکسیدهیدروژن براساس واکنش پراکسید یدروژن با یدور پتاسیم اندازه‌گیری شد (Alexieva *et al*., 2001). سنجش میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء، غلظت مالون‌دی‌آلدئید و سایر آلدئیدهای تولید شده توسط واکنش با اسیدتیوباربیتوریک (TBA) که سبب تشکیل کمپلکس قرمز (MDA-TBA) در طول موج ۵۳۲ نانومتر می‌شود به‌وسیله دستگاه اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد (Stewart, 1980). میزان پروتئین محلول کل به روش بردفورد (Bradford, 1976) اندازه‌گیری شد. جهت سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز از روش ایبی (Aebi, 1984) استفاده شد. اندازه‌گیری فعالیت آنزیم پراکسیداز براساس روش چانس و مهلی (Chance and Machly, 1955) صورت گرفت. جهت سنجش فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز نیز از روش ناکونو و آسادا (Nakano and Asada, 1987) استفاده شد. فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز از طریق اندازه‌گیری توانایی آن در جلوگیری از احیای نوری نیتروبلو تترازولیوم کلراید به روش دهیندسا و تورفی (Dhindsa and Thorpe, 1981) اندازه‌گیری شد. در مرحله رسیدگی پس از حذف حاشیه‌ها از هر کرت یک مترمربع برداشت و عملکرد آن محاسبه شد. جهت برآورد اجزای عملکرد شامل: تعداد دانه در سنبله و وزن هزاردانه ۱۰ بوته به‌طور تصادفی انتخاب و اندازه‌گیری‌های مذکور انجام شد. محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزار SPSS (Version 19) و مقایسات میانگین با روش دانکن در سطح احتمال ۵ درصد انجام گردید. همبستگی بین فاکتورهای مورد مطالعه نیز در سطح احتمال ۵ درصد محاسبه شد.

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

نتایج و بحث

تغییرات عملکرد و اجزای عملکرد: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که، ژنوتیپ‌های مورد مطالعه از نظر تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و عملکرد دانه تفاوت معنی‌داری داشتند. هم‌چنین تیمار تنش خشکی نیز بر روی صفات مذکور اثر معنی دار گذاشت. اثر متقابل معنی‌دار بین تنش خشکی و ژنوتیپ‌های مختلف بر میزان عملکرد دانه حاکی از آن بود که، اعمال تنش خشکی منجر به کاهش عملکرد در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه شده است (جدول ۱).

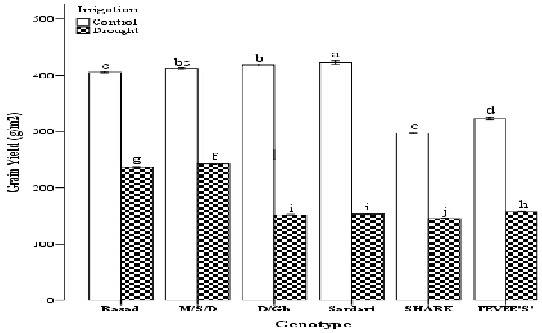
جدول ۱- تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بعد از مرحله گرده‌افشانی بر عملکرد و اجزاء عملکرد ژنوتیپ‌های مختلف گندم

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		عملکرد دانه	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه
تنش خشکی	۱	۷۰۸۵۱۴/۱۸*	۱۱۱/۲۸*	۱۲۸۹/۵۶*
ژنوتیپ	۵	۲۱۷۰۷/۴۹*	۷۴/۶۹*	۲۹۶/۲۲*
تنش خشکی × ژنوتیپ	۵	۸۸۶۲/۰۶*	۵۰/۳۸*	۱۶/۵۳*
خطا	۶۰	۳/۲۸	۰/۸۲۲	۲/۷۶

ns، * و ** به‌ترتیب عدم وجود اختلاف معنی‌دار، اختلاف معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

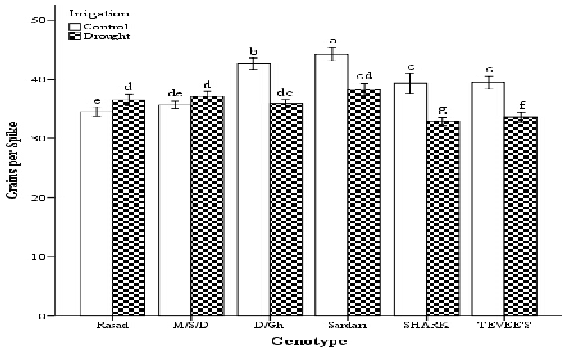
مقایسات میانگین داده‌ها نشان داد که، حداقل و حداکثر عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی به‌ترتیب مربوط به ژنوتیپ‌های SHARK (۱۴۵/۱۷۰ g/m^{-2}) و Manning/Sdv1/Dogu88 (g/m^{-2} ۲۴۲/۰۸۰) بود (شکل ۱). مقایسه میانگین‌های اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ بر تعداد دانه در سنبله نشان داد که، بیشترین تعداد دانه در سنبله مربوط به ژنوتیپ Sardari HR-86 (۳۹/۱۲) و کمترین آن تحت شرایط تنش خشکی مربوط به ژنوتیپ SHARK (۳۲/۹۵) بود (شکل ۲). نتایج حاصل از برهم‌کنش تنش خشکی و ژنوتیپ بر صفت وزن هزار دانه نیز مشخص کرد که، بیشترین وزن هزار دانه در شرایط تنش خشکی مربوط به ژنوتیپ Manning/Sdv1/Dogu88 (g ۲۸/۹۴) بود و کمترین وزن هزار دانه تحت شرایط تنش خشکی به ژنوتیپ‌های حساس به تنش خشکی SHARK (g ۲۲/۱۷) و TEVEE'S'//CROW/VEE'S (g ۲۱/۵۱) تعلق داشت (شکل ۳). هم‌چنین همبستگی مثبت معنی‌داری ($P<$۰/۰۱ ،r>۰/۸) بین عملکرد دانه و وزن هزار دانه مشاهده شد.

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]



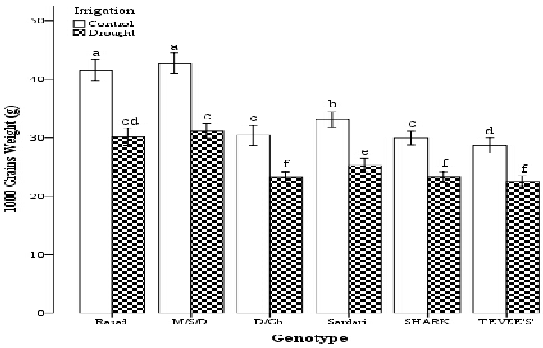
شکل ۱- اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ‌های مختلف بر عملکرد دانه

(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))



شکل ۲- اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ‌های مختلف بر تعداد دانه در سنبله

(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))



شکل ۳- اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ‌های مختلف بر وزن هزار دانه

(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

گزارش شده است که، بروز تنش خشکی پس از مرحله گرده‌افشانی باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود؛ که احتمالاً به‌دلیل کاهش ذخیره‌سازی مواد پرورده در دانه‌ها و یا کاهش ظرفیت ذخیره‌سازی دانه‌ها است (Wang *et al*., 1999). در مطالعه حاضر وقوع تنش خشکی پس از مرحله گرده‌افشانی باعث کاهش ۱۶درصدی وزن هزار دانه شد. کاهش وزن هزار دانه در شرایط تنش خشکی پس از مرحله گرده‌افشانی به‌دلیل عدم تأمین مواد فتوسنتزی مورد تقاضای دانه‌ها، نسبت به دو جزء دیگر عملکرد یعنی تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در واحد سطح با شدت بیشتری صورت گرفت و کاهش این جزء عملکردی باعث افت بیشتر عملکرد دانه گردید (Abdoli and Saeidi, 2012). ژنوتیپ نیمه‌متحمل Manning/Sdv1/Dogu88 در شرایط تنش خشکی پس از مرحله گرده‌افشانی به‌دلیل وزن هزار دانه بیشتر، عملکرد دانه بالاتری را نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها به‌خود اختصاص داد.

پروتئین‌های محلول برگ پرچم و سنبله: نتایج حاصل از جدول تجزیه واریانس نشان داد که، در برگ پرچم‌های نمونه‌برداری شده از نظر میزان پروتئین محلول اختلاف معنی‌داری بین اثرات ساده تنش خشکی، ژنوتیپ‌ها، مراحل نمونه‌برداری و اثرات متقابل بین آن‌ها وجود دارد (جدول ۲). در سنبله نیز اختلاف معنی‌داری بین اثرات ساده تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثرات متقابل بین آن‌ها به‌غیر از اثرات متقابل تنش خشکی × مرحله نمونه‌برداری و تنش خشکی × ژنوتیپ‌های مختلف × مراحل نمونه‌برداری از نظر مقدار پروتئین محلول مشاهده گردید (جدول ۳). اثر متقابل معنی‌دار بین تنش خشکی × ژنوتیپ‌های مختلف × مراحل نمونه‌برداری بر محتوای پروتئین‌های محلول برگ پرچم نشان داد که، در ژنوتیپ‌های مختلف با اعمال تنش خشکی و شدیدتر شدن تنش کمبود آب در آخرین مرحله نمونه‌برداری، محتوای پروتئینی به‌طور معنی‌داری افزایش یافت؛ به‌طوری‌که بیشترین میانگین محتوای پروتئینی (۱۱۵/۶۷ mg/g Fw) در شرایط تنش خشکی در آخرین مرحله نمونه‌برداری در ژنوتیپ Sardari HR-86 مشاهده شد (شکل ۴). هم‌چنین کمترین میزان محتوای پروتئینی برگ پرچم (۸۲/۱۶ mg/g Fw) در شرایط تنش خشکی، مربوط به آخرین مرحله نمونه‌برداری در ژنوتیپ SHARK بود (شکل ۴). اثر متقابل معنی‌دار بین ژنوتیپ × مرحله بر محتوای پروتئین‌های محلول سنبله نشان داد که، با افزایش شدت تنش خشکی در پایان مراحل نمونه‌برداری، محتوای پروتئینی ژنوتیپ‌های مختلف افزایش یافت. مقایسه میانگین‌ها نشان داد که بیشترین محتوای پروتئینی در آخرین مرحله نمونه‌برداری مربوط به ژنوتیپ Sardari HR-86 (mg/g Fw ۳۵/۲۹) و کمترین محتوای پروتئینی مربوط به ژنوتیپ SHARK (۲۶/۳۸ mg/g Fw) در آخرین مرحله نمونه‌برداری بود (شکل ۵).

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

جدول ۲- تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بعد از مرحله گرده‌افشانی روی برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی برگ پرچم ژنوتیپ‌های مختلف گندم

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات						
		پروتئین‌های محلول	پراکسید هیدروژن	مالون دی‌آلدئید	آنزیم کاتالاز	آنزیم پراکسیداز	آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز	آنزیم سوپراکسیددیسموتاز
تنش خشکی	۱	۲۳۰۶۵/۲۸*	۱۰۲/۱۴*	۳۵/۴۳*	۲۳۰۰/۴۱*	۵۳/۹۲*	۰/۷۹*	۱۸۹/۱۹*
ژنوتیپ	۵	۳۳۱۸/۲۹*	۵۱/۵۶*	۴۸/۰۹*	۵۰۳/۳۷*	۵/۸۱*	۰/۵۶*	۶۱/۱۵*
مرحله	۲	۴۳۹/۷۳*	۴۹/۷۴*	۷/۰۲*	۲۴۵/۹۷*	۱۲/۲۲*	۰/۲۳*	۳۱/۴۷*
تنش خشکی×ژنوتیپ	۵	۳۱/۳۱*	۱/۴۲*	۳/۷۸*	۳۲/۹۸ns	۱/۹۷*	۰/۰۰۵*	۰/۵۵*
تنش خشکی×مرحله	۲	۲۱۲/۳۱*	۳/۶۲*	۶/۴۴*	۳۰۹/۳۸*	۱۰/۸۷*	۰/۰۴*	۱۷/۱۵*
ژنوتیپ×مرحله	۱۰	۱۸۰/۶۱*	۳/۸۱*	۰/۶۷*	۳۷/۶۷ns	۰/۱۵*	۰/۰۰۲*	۰/۱۳*
تنش خشکی×ژنوتیپ×مرحله	۱۰	۱۰۲/۸۱*	۰/۹۰*	۰/۶۶*	۵۴/۹۲ns	۰/۱۵*	۰/۰۰۲*	۰/۱۳*
خطا	۱۸۰	۶/۲۷	۰/۰۲۸	۰/۰۰۲	۴۶/۶۳	۰/۰۰۱	۴/۶۷	۰/۰۰۱

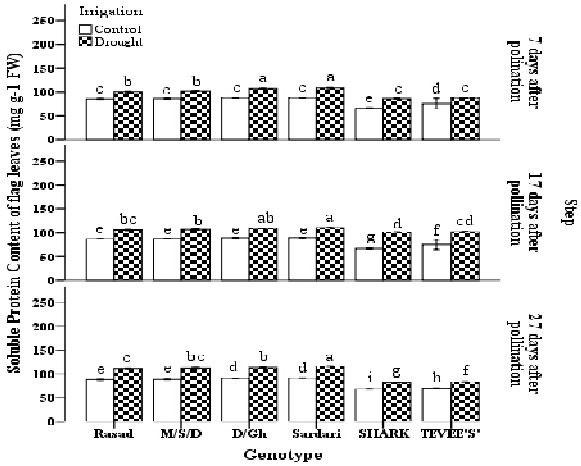
ns، * و ** به‌ترتیب عدم وجود اختلاف معنی‌دار، اختلاف معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

جدول ۳- تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بعد از مرحله گرده‌افشانی روی برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی سنبله ژنوتیپ‌های مختلف گندم

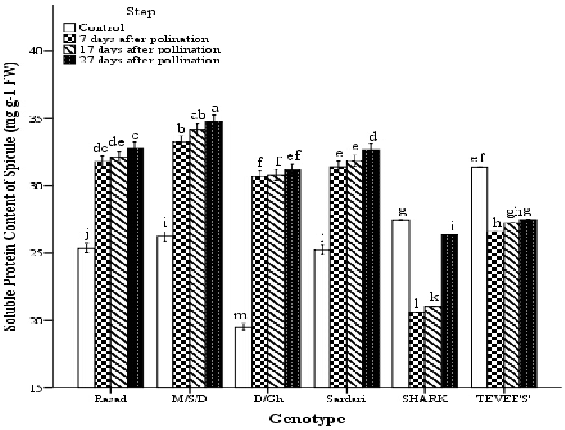
منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات						
		پروتئین‌های محلول	پراکسید هیدروژن	مالون دی‌آلدئید	آنزیم کاتالاز	آنزیم پراکسیداز	آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز	آنزیم سوپراکسیددیسموتاز
تنش خشکی	۱	۶۷۶/۹۷*	۱۱/۴۲*	۹۰/۶۰*	۱۲۱/۲۹*	۲/۹۸*	۰/۱۳*	۷/۴۳*
ژنوتیپ	۵	۱۵۲/۸۱*	۳/۴۷*	۲/۹۳*	۲۶/۰۵*	۰/۹۲*	۰/۰۹*	۵/۲۲*
مرحله	۲	۷۶/۹۳*	۰/۹۷*	۰/۲۴*	۹/۳۳*	۰/۲۹*	۰/۰۴*	۲/۳۱*
تنش خشکی×ژنوتیپ	۵	۳۵۶/۵۳*	۱/۳۰*	۱۱/۲۸*	۲۶/۱۰*	۰/۷۰*	۰/۰۲*	۱/۹۶*
تنش خشکی×مرحله	۲	۰/۶۳ns	۰/۳۸*	۰/۶۱*	۰/۱۱ns	۰/۰۵*	۹/۴۰ns	۰/۰۷*
ژنوتیپ×مرحله	۱۰	۱۰/۹۸*	۰/۲۳*	۰/۳۸*	۰/۶۷ns	۰/۰۲*	۰/۰۰۲*	۰/۰۷*
تنش خشکی×ژنوتیپ×مرحله	۱۰	۶/۳۲ns	۰/۰۹*	۰/۶۷*	۰/۱۴ns	۰/۰۲*	۳/۸۳ns	۰/۰۲۷*
خطا	۱۸۰	۰/۲۱	۰/۰۰۴	۰/۰۱۶	۱/۰۲	۵/۴۸	۵/۷۴	۰/۰۰۴

ns، * و ** به‌ترتیب عدم وجود اختلاف معنی‌دار، اختلاف معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

محتوای پروتئین کل تحت شرایط تنش خشکی و هم‌زمان با شدت گرفتن آن در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه افزایش یافت. به‌نظر می‌رسد افزایش محتوای پروتئین کل می‌تواند در ارتباط با افزایش بیوسنتز پروتئین برای سازش با شرایط جدید و تحمل تنش باشد (Ebrahimi *et al*., 2010; Levitt, 1980). بر طبق گزارش‌های قبلی افزایش محتوای پروتئین کل در ژنوتیپ‌های متحمل و نیمه متحمل بیشتر از ژنوتیپ‌های حساس بود (Behbodi *et al*., 2010)؛ که با نتایج مطالعه حاضر مطابقت دارد.



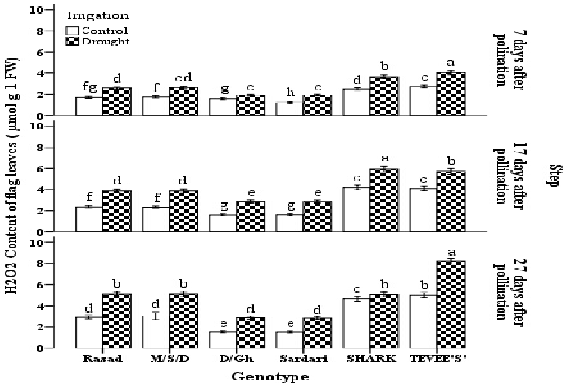
شکل ۴- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای پروتئین برگ پرچم
(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))



شکل ۵- اثر متقابل ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای پروتئین سنبله
(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

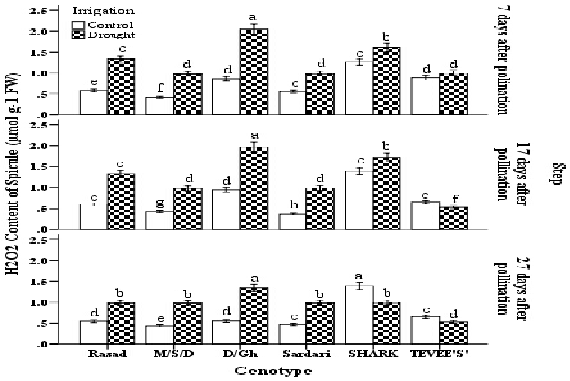
[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

پراکسیدهیدروژن برگ پرچم و سنبله: با توجه به جدول ۲، اثر تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثرات متقابل بین آن‌ها بر پراکسیدهیدروژن برگ پرچم معنی‌دار بودند. نتایج این تحقیق نشان داد که، بین تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل بین آن‌ها از نظر پراکسیدهیدروژن سنبله اختلاف معنی‌داری وجود دارد (جدول ۳). مقایسه میانگین‌های اثر متقابل تنش خشکی × ژنوتیپ‌های مختلف × مراحل نمونه‌برداری نشان داد که، اعمال تنش خشکی و شدیدتر شدن تنش کمبود آب در آخرین مرحله نمونه‌برداری باعث افزایش معنی‌دار میزان پراکسیدهیدروژن تولیدی در برگ پرچم ژنوتیپ‌های مورد مطالعه شده است؛ به‌طوری‌که حداکثر و حداقل میزان پراکسیدهیدروژن تولیدی به‌ترتیب مربوط به ژنوتیپ‌های TEVEE'S'//CROW/VEE'S (۷/۹۸ µmol/g Fw) و Sardari HR-86 و Dogu88/Ghafghaz 7در شرایط تنش خشکی در آخرین مرحله از نمونه‌برداری بود (شکل ۶). با توجه به مقایسات میانگین اثر تنش خشکی × ژنوتیپ‌های مختلف × مراحل نمونه‌برداری بر میزان پراکسیدهیدروژن تولیدی در سنبله‌های نمونه‌برداری شده، با تشدید تنش خشکی کاهش معنی‌داری در میزان پراکسیدهیدروژن تولیدی در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه مشاهده گردید؛ به‌طوری‌که بیشترین میزان پراکسیدهیدروژن تولیدی (۱/۴۲ µmol/g Fw) در شرایط تنش خشکی مربوط به ژنوتیپ Dogu88/Ghafghaz 7 در اولین مرحله از نمونه‌برداری بود و حداقل میزان پراکسیدهیدروژن تولیدی (۰/۵۰ µmol/g Fw) در شرایط تنش خشکی مربوط به ژنوتیپ TEVEE'S'//CROW/VEE'S در دومین مرحله از نمونه‌برداری بود (شکل ۷).



شکل ۵- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای پراکسیدهیدروژن برگ پرچم
(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]



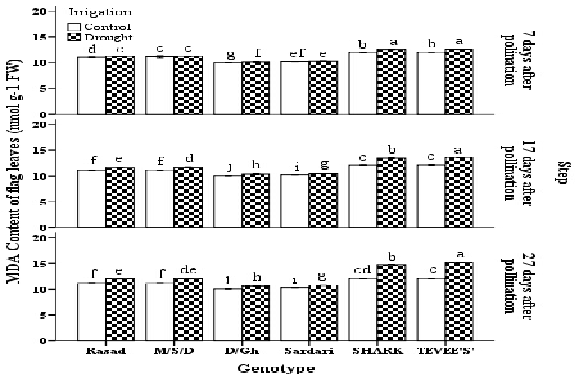
شکل ۶- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای پراکسیدهیدروژن سنبله (میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

میزان پراکسیدهیدروژن تولیدی می‌تواند به‌عنوان شاخص مناسبی جهت انتخاب ارقام مطرح باشد. یکی از تغییراتی که در زمان مواجه گیاهان با شرایط تنش‌زای محیط حادث می‌شود؛ تولید گونه‌های فعال اکسیژن است. الکترون‌هایی که در اثر فلوئورسانس کلروفیل از زنجیره انتقال الکترون نشت کرده‌اند (Hassibi *et al*., 2007)؛ با اکسیژن درون سلول واکنش داده و گونه‌های فعال اکسیژن نظیر سوپراکسید، پراکسیدهیدروژن و اکسیژن سینگلت و رادیکال هیدروکسیل را تولید می‌نمایند (Sato *et al*., 2004). این مواد بسیار واکنش‌گر و برای سلول سمی هستند و در صورت عدم کارایی برخی سازوکارهای محافظ، اختلال جدی در ساختار و سوخت و ساز گیاه ایجاد می‌کنند. در تحقیق حاضر نیز همبستگی مثبت معنی‌داری ($P<۰/۰۱$ ،$r>۰/۸$) بین محتوای مالون دی‌آلدئید و پراکسید هیدروژن در برگ پرچم وجود داشت. همبستگی مثبت پراکسید هیدروژن با مالون دی‌آلدئید نشانگر این مطلب است که این ماده عمدتاً از طریق پراکسیداسیون لیپیدهای غشا، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک اختلال ایجاد می‌کند (Deyvis, 1987). مشخص شده است که، در شرایط تنش خشکی مقادیر پراکسیدهیدروژن و مالون دی‌آلدئید در واریته‌های حساس افزایش بیشتری می‌یابد (Sato *et al*., 2004; AL-Ghamdi, 2009)؛ که با یافته‌های مطالعه حاضر مطابقت دارد.

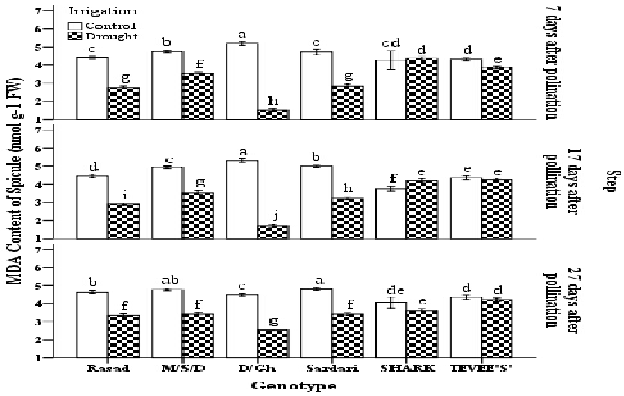
مالون‌دی‌آلدئید برگ پرچم و سنبله: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که، بین تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل بین آن‌ها از نظر میزان مالون‌دی‌آلدئید اختلاف معنی‌داری وجود دارد (جدول ۲). با توجه به جدول ۳، اثر تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل بین آن‌ها از نظر میزان مالون‌دی‌آلدئید معنی‌داری بودند (جدول ۳). اعمال تنش خشکی و افزایش شدت آن در آخرین مرحله نمونه‌برداری باعث افزایش معنی‌دار میزان مالون‌دی‌آلدئید تولیدی در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه شد. مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که،

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

بیشترین و کمترین میزان مالون‌دی‌آلدئید برگ پرچم در شرایط تنش خشکی به‌ترتیب مربوط به ژنوتیپ‌های TEVEE'S'//CROW/VEE'S (۱۵/۱۷ nmol/g) و Dogu88/Ghafghaz 7 (nmol/g ۱۰/۶۲) در آخرین مرحله از نمونه‌برداری می‌باشد (شکل ۷). نتایج حاصل از این تحقیق نشان داد که، اعمال تنش خشکی و تشدید آن باعث افزایش معنی‌داری در میزان مالون‌دی‌آلدئید تولیدی در سنبله ژنوتیپ‌های مختلف می‌شود. با توجه به شکل ۸، حداکثر میزان مالون‌دی‌آلدئید سنبله (nmol/g ۴/۲۸) در شرایط تنش خشکی مربوط ژنوتیپ TEVEE'S'//CROW/VEE'S در آخرین مرحله از نمونه‌برداری بود؛ هم‌چنین حداقل میزان مالون‌دی‌آلدئید سنبله (nmol/g ۲/۵۸) در شرایط تنش خشکی به ژنوتیپ Dogu88/Ghafghaz 7 در آخرین مرحله از نمونه‌برداری تعلق داشت.



شکل ۷- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای مالون‌دی‌آلدئید برگ پرچم (میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن)).



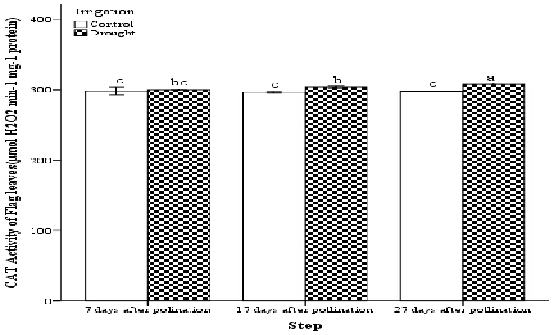
شکل ۸- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای مالون‌دی‌آلدئید سنبله (میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

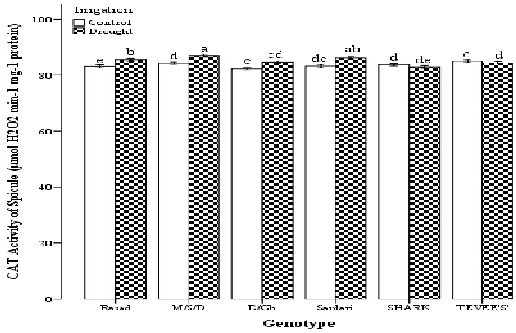
برخی از تنش‌های محیطی باعث پراکسیداسیون چربی‌ها می‌شود (Abdul Jaleel *et al*., 2008). افزایش محتوی مالون دی‌آلدئید تحت شرایط تنش‌های مختلف نشان داد که، تنش خشکی از طریق تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) باعث ایجاد پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی می‌شود (Moussa and Aziz, 2008). میزان تولید مالون‌دی‌آلدئید به‌عنوان شاخصی برای اندازه‌گیری سطح تنش اکسیداتیو به‌کار می‌رود (Del Rio *et al*., 2005). در تأیید مطالعات گذشته در مطالعه حاضر نیز پائین بودن میزان تولید مالون‌دی‌آلدئید در شرایط تنش خشکی در برگ پرچم و سنبله ژنوتیپ Dogu88/Ghafghaz 7، نشان دهنده مقاومت بهتر این ژنوتیپ در برابر گونه‌های فعال اکسیژن می‌باشد؛ در حالی‌که در ژنوتیپ حساس به خشکی TEVEE'S'//CROW/VEE'S میزان تولید مالون‌دی‌آلدئید در شرایط تنش خشکی بیشتر بود، بنابراین کارایی این ژنوتیپ در تحمل به خشکی کمتر می‌باشد.

آنزیم کاتالاز برگ پرچم و سنبله: نتایج تجزیه واریانس حاکی از وجود اختلاف معنی‌داری بین تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل تنش خشکی × ژنوتیپ از نظر میزان آنزیم کاتالاز برگ پرچم بود (جدول ۲). با توجه جدول ۳، اختلاف معنی‌داری بین تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل تنش خشکی × مراحل نمونه‌برداری از نظر میزان آنزیم کاتالاز سنبله بدست آمد. مقایسه میانگین‌های اثرات متقابل آبیاری و مرحله نشان داد که، در شرایط تنش خشکی و همراه با افزایش شدت آن در آخرین مرحله نمونه‌برداری میزان فعالیت آنزیم کاتالاز برگ پرچم به‌طور معنی‌داری افزایش می‌یابد؛ به‌طوری‌که بیشترین میزان فعالیت آنزیم کاتالاز برگ پرچم (۳۰۶/۷۸ $\mu mol\ H_2O_2\ min^{-1}mg^{-1}protein$) در شرایط تنش خشکی و در آخرین مرحله نمونه‌برداری مشاهده شد و کمترین میزان فعالیت آنزیم کاتالاز ($\mu mol\ H_2O_2\ min^{-1}mg^{-1}protein$ ۲۹۸/۸۶) در شرایط تنش خشکی در اولین مرحله نمونه‌برداری مشاهده شد (شکل ۹). مقایسه میانگین‌های اثر متقابل آبیاری و ژنوتیپ در سنبله حاکی از آن بود که میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در سنبله ژنوتیپ‌های مختلف در شرایط تنش خشکی افزایش معنی‌داری می‌یابد؛ به‌طوری‌که در شرایط تنش خشکی بیشترین ($\mu mol\ H_2O_2\ min^{-1}mg^{-1}protein$ ۸۶/۶۲) و کمترین ($\mu mol\ H_2O_2\ min^{-1}mg^{-1}protein$ ۸۲/۳۰) میزان فعالیت آنزیم کاتالاز به‌ترتیب مربوط به ژنوتیپ‌های Manning/Sdv1/Dogu88 (و SHARK بود (شکل ۱۰).

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]



شکل ۹- اثر متقابل تنش خشکی و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای آنزیم کاتالاز برگ پرچم
(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))



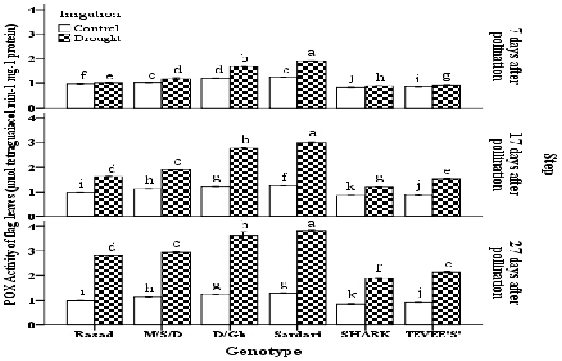
شکل ۱۰- اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ‌های مختلف بر محتوای آنزیم کاتالاز سنبله
(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

وقوع تنش خشکی بعد از مرحله گرده‌افشانی باعث افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز می‌شود. این آنزیم یکی از مهم‌ترین آنزیم‌های جمع‌آوری کننده پراکسیدهیدروژن است که افزایش فعالیت این آنزیم باعث مقاومت گیاه به شرایط تنش شده و در نهایت موجب افزایش عملکرد می‌گردد (Shao *et al*., 2006). افزایش سرعت فعالیت آنزیم کاتالاز تحت تنش خشکی به‌علت کاهش اثرات پراکسیداسیون در مقاومت گیاه به تنش نقش عمده‌ای ایفا می‌کند که در بسیاری از مطالعات گزارش شده است (Sharma and Dubey, 2005; Wang *et al*., 2009; Omidi, 2010) و نتایج مطالعه حاضر با آن‌ها مطابقت دارد. در این بررسی؛ ژنوتیپ Manning/Sdv1/Dogu88 با توجه به بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ‌های پرچم و سنبله‌های نمونه‌برداری شده در مقابل تنش خشکی عملکرد بالایی را به‌خود اختصاص داد. افت فعالیت آنزیم کاتالاز در ژنوتیپ‌های حساس TEVEE'S//CROW/VEE'S و SHARK احتمالاً به‌دلیل عدم تعادل بین اجزای مکانیسم‌های دفاعی، سبب عملکرد ضعیف آن‌ها شده

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

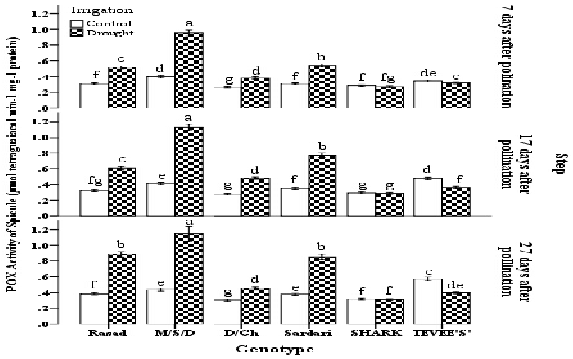
است. بنابراین، با تجمع فرم‌های فعال اکسیژن، نقاط کلیدی متابولیسم و مکانیسم‌های دفاعی سلول مورد حمله قرار گرفته و این عوامل سبب می‌شود تا این ژنوتیپ‌ها نسبت به ژنوتیپ‌های دیگر مورد بررسی به تنش خشکی حساس‌تر باشند.

آنزیم پراکسیداز برگ پرچم و سنبله: با توجه به جدول ۲، اثر تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثرات متقابل بین آن‌ها بر آنزیم پراکسیداز برگ پرچم معنی‌دار بودند. نتایج این تحقیق نشان داد که، بین تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل بین آن‌ها از نظر آنزیم پراکسیداز سنبله اختلاف معنی‌داری وجود دارد (جدول ۳). نتایج مقایسه میانگین‌های اثر تنش خشکی × ژنوتیپ‌های مختلف × مراحل نمونه‌برداری بر میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز برگ پرچم حاکی از آن بود که، در ژنوتیپ‌های مختلف با اعمال تنش خشکی و شدیدتر شدن تنش کمبود آب در آخرین مرحله نمونه‌برداری میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز به‌طور معنی‌داری افزایش می‌یابد؛ به‌طوری‌که بیشترین میانگین میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز (μmol tetraguaiacol $min^{-1}mg^{-1}$protein ۳/۸۵) در شرایط تنش خشکی در آخرین مرحله نمونه‌برداری در ژنوتیپ Sardari HR-86 مشاهده شد. هم‌چنین کمترین میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز (μmol tetraguaiacol $min^{-1}mg^{-1}$protein ۰/۸۶) نیز در شرایط تنش خشکی، مربوط به آخرین مرحله نمونه‌برداری در ژنوتیپ SHARK بدست آمد (شکل ۱۱). با توجه به شکل ۱۲، حداکثر (μmol tetraguaiacol $min^{-1}mg^{-1}$protein ۱/۲۳) و حداقل (μmol tetraguaiacol $min^{-1}mg^{-1}$protein ۰/۳۲) میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز سنبله به‌ترتیب در ژنوتیپ‌های Manning/Sdv1/Dogu88 و SHARK در شرایط تنش خشکی در آخرین مرحله نمونه‌برداری مشاهده شد.



شکل ۱۱- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای آنزیم پراکسیداز برگ پرچم
(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]



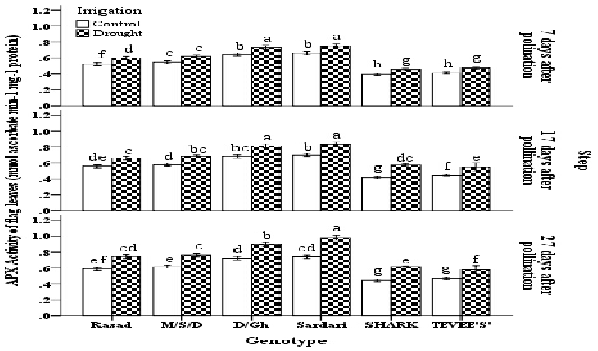
شکل ۱۲- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای آنزیم پراکسیداز سنبله (میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

آنزیم پراکسیداز یک نقش کلیدی را در سم‌زدایی H_2O_2، حذف مالون‌دی آلدئید که باعث پراکسیداسیون غشاء می‌شود و حفظ ثبات و پایداری دیواره سلولی بازی می‌کند (Hojati *et al*., 2011). در مطالعات مختلفی تحت شرایط تنش خشکی افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز در گیاهان متفاوتی همانند گندم (Shao *et al*., 2006; Hasheminasab *et al*., 2012) و ارقام کلزا (Abedi and Pakniyat, 2010) گزارش شده است، که با یافته‌های مطالعه حاضر به‌خصوص در مورد ژنوتیپ‌های متحمل و نیمه‌متحمل هم‌خوانی داشت. هم‌چنین مشخص شده است که، سرعت فعالیت آنزیم پراکسیداز در ارقام مقاوم نسبت به ارقام حساس افزایش بیشتری دارد (Siosemardeh *et al*., 2003). در مطالعه حاضر بیشترین میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز در برگ پرچم ژنوتیپ Sardari HR-86 و در سنبله ژنوتیپ Manning/Sdv1/Dogu88 مشاهده شد.

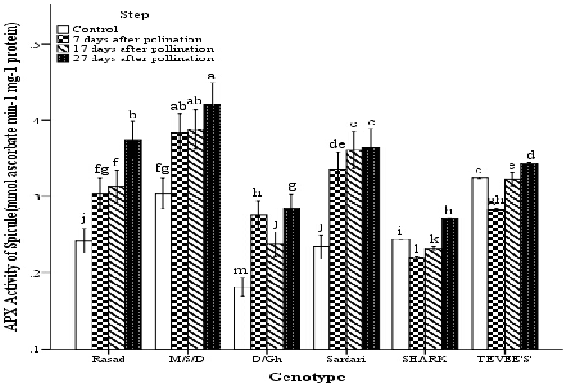
آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز برگ پرچم و سنبله: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که، بین تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل بین آن‌ها از نظر میزان آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز اختلاف معنی‌داری وجود دارد (جدول ۲). با توجه به جدول ۳، اثر تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل بین آن‌ها به‌جزء اثرات متقابل تنش خشکی × مراحل نمونه‌برداری و تنش خشکی × ژنوتیپ‌های مختلف × مراحل نمونه‌برداری از نظر میزان آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز معنی‌داری بودند (جدول ۳). اثرات متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری بر میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز برگ پرچم نشان داد که، در ژنوتیپ‌های مختلف با اعمال تنش خشکی و تشدید تنش کم آبی در آخرین مرحله نمونه‌برداری میزان فعالیت آنزیم به‌طور معنی‌داری افزایش می‌یابد؛ به‌گونه‌ای که در شرایط تنش خشکی در آخرین مرحله نمونه‌برداری بیشترین (۱/۰۰۷ mmol ascorbate $min^{-1}mg^{-1}protein$) و کمترین (mmol

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

۰/۵۸ ascorbate $min^{-1}mg^{-1}protein$) فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز به‌ترتیب در ژنوتیپ‌های Sardari HR-86 و TEVEE'S'//CROW/VEE'S مشاهده گردید (شکل ۱۳). مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ‌های مختلف × مراحل نمونه‌برداری بر میزان فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز سنبله نشان داد، بیشترین (۰/۴۵ mmol ascorbate $min^{-1}mg^{-1}protein$) میزان فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز مربوط به ژنوتیپ Manning/Sdv1/Dogu88 و کمترین (mmol ascorbate ۰/۲۳ $min^{-1}mg^{-1}protein$) میزان فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز مربوط به ژنوتیپ SHARK در آخرین مرحله نمونه‌برداری می‌باشد (شکل ۱۴).



شکل ۱۳- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای آسکوربات‌پراکسیداز برگ پرچم
(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))



شکل ۱۴- اثر متقابل ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای آسکوربات‌پراکسیداز سنبله
(میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

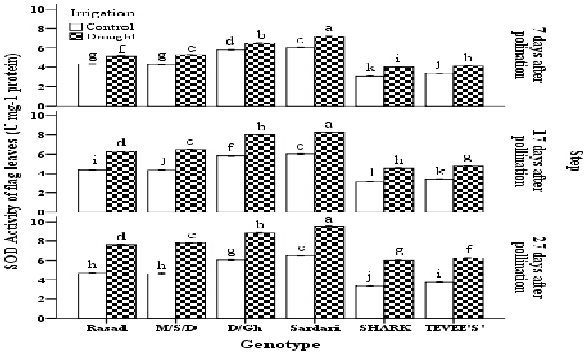
[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز با استفاده از آسکوربات به‌عنوان دهنده الکترون باعث تجزیه بیشتر پراکسیدهیدروژن می‌شود و افزایش در فعالیت این آنزیم باعث تجزیه بیشتر و مؤثرتر پراکسیدهیدروژن شده و در نتیجه مقاومت بیشتر نسبت به تنش اکسیداتیو را در پی خواهد داشت (Yoshimura *et al*., 2000; Ozkur *et al*., 2009). افزایش فعالیت آنزیم APX در شرایط تنش مانند آنزیم SOD و POX بر اثر افزایش گونه‌های فعال اکسیژن است، که با فعال کردن مسیرهای ترارسانی پیام باعث افزایش بیان ژن‌های آنزیم‌های آنتی اکسیدان و افزایش فعالیت این آنزیم‌ها می‌شوند (Bian and Jiang, 2009). در مطالعه حاضر، تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز در برگ پرچم و در سنبله ژنوتیپ‌های مختلف شد. فعالیت بالای آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز در برگ پرچم و سنبله این ژنوتیپ‌ها حاکی از آن است که، حذف H_2O_2 در این ژنوتیپ‌ها به‌صورت مؤثرتری انجام پذیرفته است. همبستگی منفی معنی‌داری بین فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز و محتوای H_2O_2 هم در برگ پرچم و هم در سنبله وجود داشت. هم‌چنین همبستگی مثبت معنی‌داری بین فعالیت آنزیم پراکسیداز و آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز مشاهده شد. مشخص شده است که، فعالیت APX در ارقام مقاوم بیشتر از ارقام حساس است (Abdullah and Bian and Jiang, 2009; Ghamdi, 2009)، که با نتایج این تحقیق مطابقت دارد. آنزیم‌های APX و POX نقش عمده‌ای را در تجزیه پراکسید هیدروژن بر عهده دارند، اما APX نسبت به POX تمایل بیشتری برای تجزیه پراکسید هیدروژن دارد و در شرایط تنشی باعث تنظیم میزان ROS می‌شود (Yang *et al*., 2008). در این بررسی فعالیت این دو آنزیم تحت شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ‌های مختلف افزایش یافت؛ ولی سطح فعالیت آنزیم POX بالاتر از آنزیم APX بود. بدین معنی که قسمت عمده تجزیه پراکسید هیدروژن توسط POX انجام گرفته است.

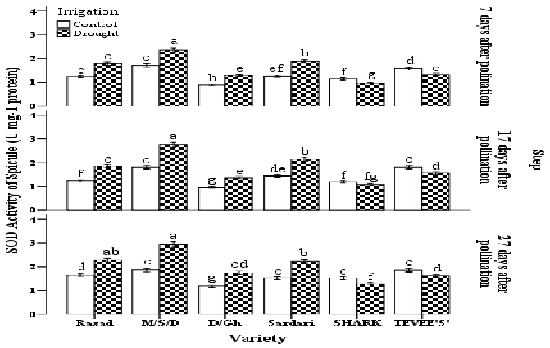
آنزیم سوپراکسیددیسموتاز برگ پرچم و سنبله: با توجه به جدول ۲، اثر تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل بین آن‌ها بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسیدازدیسموتاز معنی‌دار بودند. نتایج بدست آمده از این تحقیق نشان داد که اختلاف معنی‌داری بین تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف، مراحل نمونه‌برداری و اثر متقابل بین آن‌ها از نظر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسیدازدیسموتاز وجود دارد (جدول ۳). مقایسه میانگین اثر متقابل تنش خشکی× ژنوتیپ‌های مختلف × مراحل نمونه‌برداری بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز برگ پرچم نشان داد که، در شرایط تنش خشکی در آخرین مرحله نمونه‌برداری بیشترین (Umg^{-1} protein ۹/۴۸) فعالیت آنزیم سوپراکسیدازدیسموتاز مربوط به ژنوتیپ Sardari HR-86 کمترین (Umg^{-1} protein ۵/۹۹) فعالیت آنزیم سوپراکسیدازدیسموتاز مربوط به ژنوتیپ SHARK می‌باشد (شکل ۱۵). با توجه به نتایج بدست آمده مشخص گردید که، با اعمال تنش خشکی و تشدید تنش کم آبی در

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

آخرین مرحله نمونه‌برداری باعث افزایش فعالیت آنزیم سوپراکسیدازدیسموتاز ژنوتیپ‌های مختلف مورد بررسی می‌شود؛ به‌طوری‌که بیشترین (۳/۰۳ Umg^{-1} protein) و کمترین (۱/۲۳ Umg^{-1} protein) میزان فعالیت آنزیم سوپراکسیدازدیسموتاز در آخرین مرحله نمونه‌برداری تحت تنش خشکی به‌ترتیب مربوط به ژنوتیپ‌های Manning/Sdv1/Dogu88 و SHARK بود (شکل ۱۶).



شکل ۱۵- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای آنزیم سوپراکسیدازدیسموتاز برگ پرچم (میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))



شکل ۱۶- اثر متقابل تنش خشکی، ژنوتیپ‌های مختلف و مراحل نمونه‌برداری بر محتوای آنزیم سوپراکسیدازدیسموتاز سنبله (میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (آزمون دانکن))

آنزیم سوپراکسیددیسموتاز نیز یک آنزیم ضداکسنده است که افزایش فعالیت این آنزیم تحت تنش خشکی باعث افزایش مقاومت گیاه در مقابل تنش خشکی شده و از کاهش رشد و عملکرد گیاه جلوگیری می‌کند. هم‌چنین افزایش فعالیت این آنزیم موجب جلوگیری از تشکیل رادیکال خطرناک هیدروکسیل شده و از تخریب غشاء سلولی جلوگیری کرده؛ و بنابراین در محافظت سلول‌های گیاهی

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

نقش زیادی را ایفا می‌کند. آنزیم سوپراکسیددیسموتاز رادیکال‌های سمی O_2^- را به H_2O_2 تبدیل می‌کند که این ترکیب توسط آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی دیگر نظیر CAT، POX و APX به O_2 و آب تجزیه می‌شود (Ozkur *et al*., 2009; Ahmadizadeh *et al*., 2011). مشخص شده است که، افزایش سرعت فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز در ارقام مقاوم به تنش خشکی بیشتر از ارقام حساس می‌باشد. در مطالعه حاضر نیز افزایش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در برگ پرچم ژنوتیپ متحمل Sardari HR-86 و در سنبله ژنوتیپ نیمه‌متحمل Manning/Sdv1/Dogu88 مشاهده شد، که احتمالاً بیانگر حذف مؤثرتر O_2^- در این ژنوتیپ‌ها می‌باشد که با یافته‌های مطالعات دیگر مطابقت دارد (Khayatnezhad *et al*., 2011). هم‌چنین همبستگی مثبت معنی‌داری (r>۰/۹، P<۰/۰۱) بین فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز و فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز و آسکوربات‌پراکسیداز در برگ پرچم و سنبله وجود داشت.

نتیجه‌گیری

براساس نتایج به‌دست آمده در این مطالعه تنش خشکی بعد از مرحله گرده‌افشانی باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه شد که کمترین میزان عملکرد تولیدی مربوط به ژنوتیپ حساس SHARK بود و بیشترین آن به ژنوتیپ Manning/Sdv1/Dogu88 تعلق داشت. تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه نیز در اثر تنش کاهش یافتند. کاهش وزن هزار دانه نسبت به دیگر اجزای عملکرد چشم‌گیرتر بود. غلظت پروتئین محلول در شرایط تنش خشکی و با گذشت زمان در برگ پرچم و سنبله ژنوتیپ‌های مورد مطالعه افزایش یافت. بیشترین غلظت پروتئین در برگ پرچم ژنوتیپ متحمل Sardari HR-86و در سنبله ژنوتیپ نیمه‌متحمل Manning/Sdv1/Dogu88 و کمترین غلظت آن مربوط به برگ پرچم و سنبله ژنوتیپ SHARK در آخرین مرحله نمونه‌برداری مشاهده شد. فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت کاتالاز، پراکسیداز، آسکوربات‌پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز در اثر تنش خشکی پس از مرحله گرده‌افشانی و با گذشت زمان افزایش یافت. بیشترین میزان افزایش این آنزیم‌ها تحت تنش در برگ پرچم ژنوتیپ متحمل Sardari HR-86، و در سنبله ژنوتیپ نیمه‌متحمل Manning/Sdv1/Dogu88 مشاهده گردید و کمترین فعالیت این آنزیم‌ها مربوط به ژنوتیپ‌های حساس SHARK و TEVEE'S'//CROW/VEE'S بود. با توجه به نتایج بدست آمده، افزایش عملکرد ژنوتیپ نیمه‌متحمل Manning/Sdv1/Dogu88 احتمالاً به‌علت افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت موجود در سنبله و حذف انواع گونه‌های فعال اکسیژن بوده است. در ژنوتیپ متحمل Sardari HR-86 علی‌رغم افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت در برگ پرچم عملکرد دانه کمتر از ژنوتیپ نیمه‌متحمل Manning/Sdv1/Dogu88 بود. می‌توان دلیل این تفاوت را احتمالاً کارآمدتر

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

بودن سیستم آنتی‌اکسیدانتی موجود در سنبله ژنوتیپ نیمه‌متحمل Manning/Sdv1/Dogu88 نسبت به سیستم آنتی‌اکسیدانتی موجود در برگ پرچم ژنوتیپ متحمل Sardari HR-86 دانست. ژنوتیپ‌های حساس مورد بررسی هم به‌علت افت فعالیت آنزیم‌های مذکور در شرایط تنش خشکی از عملکرد پایین‌تری برخوردار بودند.

منابع

Abdoli M., Saeidi M. 2012. Using different indices for selection of resistant wheat cultivars to post anthesis water deficit in the west of Iran. Annals of Biology Research, 3 (3): 1322-1333.

Abdul Jaleel C., Sankar B., Murali P.V., Gomathinayagam M., Lakshmanan G.M.A., Panneerselvam R. 2008. Water deficit stress effects on reactive oxygen metabolism in *Catharanthus roseus*; impacts on ajmalicine accumulation. Colloids and Surfaces, 62: 105-111.

Abdullah A., Ghamdi A.L.A. 2009. Evaluation of oxidative stress in two wheat (*Triticum aestivum*) cultivars in response to drought. International Journal of Agricalture and Biology, 11: 7-12.

Abedi T., Pakniyat H. 2010. Antioxidant enzyme changes in response to drought stress in ten cultivars of oilseed rape (*Brassica napus L.*). Czech Journal Genet Plant Breed, 46: (1): 27-34.

Aebi H. 1984. Catalase in vitro. Methods in Enzymology, 105: 121-126. (In Persian).

Ahmadizadeh M., Valizadeh M., Zaefizadeh M., Shahbazi H. 2011b. Antioxidative protection and electrolyte leakage in durum wheat under drought stress condition. Journal of Applied Sciences Research, 7 (3): 236-246.

Alexieva V., Sergiev I., Mapelli S., Karanov E. 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. Plant, Cell and Environment, 24: 1337-1344.

AL-Ghamdi A.A. 2009. Evaluation of oxidative stress tolerance in two wheat (*Triticum aestivum L.*) cultivars in response to drought. International Journal of Agriculture and Biology, 11: 7-12.

Ashraf M. 2009. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. Biotechnology Advances, 27: 84-93.

Ashraf M., Foolad M.R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environmental and Exprimental Botany, 59: 206-216.

Behbodi S.J., Ahmadi A., Shanjat Haddad R. 2010. Study protein profiles of wheat during germination under abiotic non-stress conditions. M.Sc. Thesis, Imam Khomeini International University. (In Persian).

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

Bian S., Jiang Y. 2009. Reactive oxygen species, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves and roots of kentucky bluegrass in response to drought Stress and recovery. Scientia Horticulturae, 120: 264-270.

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

Candan N., Tarhan L. 2003. The correlation between antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation levels in Mentha pulegium organs grown in Ca^{2+}, Mg^{2+}, Cu^{2+}, Zn^{2+} and Mn^{2+} stress conditions. Plant Science, 163: 769-779.

Chance B., Machly A.C. 1955. Assay of catalases and peroxidases. Methods in Enzymology, 2: 764-775.

Chaparzadeh N., Amico M.L.D., Khavari-Nejad R.A., Izzo R., Navari-izzo F. 2004. Antioxidative responses of Calendula officinalis under salinity conditions. Plant Physiology and Biochemistry, 42: 695-701.

Del Rio D., Stewart A.J., Pellegrini N. 2005. A review of studies on malondialdehyde as toxic molecule and biological marker of oxidative stress. Nutrition, Metabolism and Cardiovascular Diseases, 15 (4): 316-328.

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

Dhindsa P., Thorpe T.A. 1981. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. Journal of Experimental Botany, 126: 93-101.

Ebrahimi A., Naqvi M.R., Sabokdast M. 2010. Comparison of different species of barely landraces in terms of chlorophyll, carotenoids, protein and enzyme. Iranian Journal of Crop Science. 41 (1): 57-65. (In Persian).

Ehdaie B., Alloush G.A., Madore M.A., Wanies J.G. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. I: post anthesis changes in internode dry matter. Crop Science, 46: 735-746.

Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiology and Biochemistry, 48: 909-930.

Hasheminasab H., Assad M.T., Aliakbari A., Sahhafi R. 2012. Influence of drought stress on oxidative damage and antioxidant defense systems in tolerant and susceptible wheat genotypes. Journal of Agricultural Science, 4 (8): 20-30.

Hassibi P., Moradi F., Nabipour M. 2007. Screening of rice genotypes for low temperature stress-using chlorophyll fluorescence. Iranian Journal of Crop Science, 9 (1): 14-31.

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

Hojati M., Modarres-Sanavy A.M. ., Karimi M., Ghanati F. 2011. Responses of growth and antioxidant systems in *Carthamus tinctorius* L. under water deficit stress. Acta Physiologia Plantarum, 33: 105-112.

Khayatnezhad M., Zaeifizadeh M., Gholamin R. 2011. Effect of end-season drought stress on chlorophyll fluorescence and content of antioxidant enzyme superoxide dismutase enzyme (SOD) in susceptible and tolerant genotypes of durum wheat. African Journal of Agricultural Research, 6 (30): 6397-6406.

KHodabandeh N.K., JalilianEffects A. 1997. Effect of drought stress in reproductive stages of soybeans on germination and seed vigour. Iranian Journal of Agricultural Sciences, 28: 11-18.

Labudda M., Azam F.M.S. 2014. Glutathione-dependent responses of plants to drought: A review. Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 83: 3-12.

Levitt J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic, New York.

Mirzaee M., Moieni A., Ghanati F. 2013. Effects of drought stress on the lipid peroxidation and antioxidant enzymes activities in two canola (*Brassica napus L.*) cultivars. Journal of Agricultural Science and Technology, 15: 593-602.

Moussa H., Abdel-Aziz S.M. 2008. Comparative response of drought tolerant and drought sensitive maize genotypes to water stress. Australian Journal of Crop Science, 1: 31-36.

Nakano Y., Asada K. 1987. Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts: its inactivation in ascorbate depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. Plant Cell Physiology, 28: 131-140.

Omidi H. 2010. Changes of proline content and activity of antioxidative enzymes in two canola genotype under drought stress. American Journal of Plant Physiology, 5 (6): 338-349.

Ozkur O., Ozdemir F., Bor M., Turkan I. 2009. Physiochemical and antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought. Environmental and Experimental Botany, 66: 487-492.

Sato F., Yoshioka H., Fujiwara T., Higashio H., Uragami A., Tokuda S. 2004. Physiological response of cabbage plug seedlings to water stress during low-temperature storage in darkness. Horticultural Science, 101: 349-357.

Shao H.B., Liang Z.S., Shao M.A. 2006. Osmotic regulation of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at soil water deficits. Colloids of Surfases, 47: 32-139.

Sharma P., 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.

Singh S., Gupta A.K., Kaur N. 2012. Differential responses of antioxidative defence system to long-term field drought in wheat (*Triticum aestivum L.*) genotypes differing in drought tolerance. Journal of Agronomy and Crop Science, 198: 185-195.

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]

Siosemardeh A., Ahmadi A., Postini K., Ebrahimzadeh H. 2003. Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis and their relationship with drought resistance in wheat cultivars. Iranian Journal of Agricultural Sciences, 34 (4).

Stewart C.R. 1980. The mechanism of abscisic acid-induced proline accumulation in barley leaves. Plant Physiology, 66 (2): 230-233.

Terzi R., Kadioglu A. 2006. Drought stress tolerance and the antioxidant enzyme system in *Ctenanthe setosa*. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 48: 89-96.

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

Verma K.K., Singh M., Gupta R.K., Verma C.L. 2014. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence, antioxidant enzymes and growth responses of *Jatropha curcas* during soil flooding. Turkish Journal of Botany, 38: 130-40.

Wang R.Y., Yu Z.W., Pan Q.M. 1999. Changes of endogenous plant hormone contents during grain development in wheat. Acta Agronomy Sinica, 25: 227-231.

Wang W.B., Kim Y.H., Lee H.S., Kim K.Y., Deng X.P., Kwak S.S. 2009. Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stress. Plant Physiology Biochemistry, 47: 570-577.

Winkel A. 1989. Breeding for drought tolerance in cereals. Vorta. Fur. Pflan. 16: 368-375.

Yang Y., Han C., Liu Q., Lin B.J., Wang J. 2008. Effect of drought and low lighton growth and enzymatic antioxidant system of *Picea asperata* seedlings. Acta Physiologiae Plantarum, 30: 433-440.

Yoshimura K., Yabute Y., Ishikawa T., Shigeoka S. 2000. Expression of spinach ascorbate peroxidase isoenzymes in response to oxidative stresses. Plant Physiology, 123: 223-233.

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

[Downloaded from arpe.gonbad.ac.ir on 2026-01-29]