نشریه فیزیولوژی محیطی گیاهی، سال دوازدهم، شماره ۴۵، بهار ۱۳۹۶ / صفحات: ۱۳-۱

ارزیابی اثر پوترسین بر برخی شاخص‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی نهال‌های استبرق (*Calotropis procera* Ait) تحت شرایط خشکی

مجتبی دولت کردستانی[1*]، منصور تقوایی[2]، سعید برخوری[1]

[1]گروه مرتع و آبخیزداری، دانشکده علوم کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه هرمزگان، بندرعباس، ایران

[2]گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

تاریخ دریافت: ۹۵/۱۱/۲۶ تاریخ پذیرش: ۹۶/۳/۸

چکیده

با توجه به اهمیت درختچه استبرق در احیای مناطق خشک و بیابانی و قرارگیری کشور ایران در مناطق کم باران و خشک تاکنون پژوهش‌های کافی برای شناخت ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیک درختچه استبرق در شرایط تنش خشکی و تعیین جایگاه پوترسین در کاهش اثرات مخرب خشکی انجام نشده است. به همین منظور پژوهشی با هدف اثر پوترسین بر برخی ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی نهال‌های استبرق در شرایط تنش خشکی، به‌صورت طرح کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه هرمزگان انجام شد. فاکتور اصلی شامل پنج سطح (۱ (شاهد)، ۳، ٦، ۹ و ۱۲ روز دور آبیاری) و تیمار پوترسین به صورت محلول‌پاشی برگی ۳ نوبت به فاصله ۲۰ روز یکبار در پنج سطح (۰، ۰/۵، ۱، ۱/۵ و ۲ میلی‌مولار) در پلات‌های فرعی قرار گرفت. نتایج نشان داد که افزایش دور آبیاری تا ۱۲ روز سبب کاهش سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی، وزن تر و خشک ریشه و محتوای کلروفیل شد. همچنین افزایش دور آبیاری تا ۱۲ روز سبب افزایش محتوای پرولین و فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز گردید. افزایش در غلظت پوترسین به طور معنی‌داری سبب افزایش سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه، محتوای کلروفیل، محتوای پرولین و فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در برگ‌ها گردید. بهترین تیمار پوترسین جهت کاهش اثرات مخرب خشکی در غلظت ۲ میلی مولار مشاهده شد. با توجه به نتایج به‌دست آمده استفاده از پوترسین جهت استقرار این گیاه در شرایط خشکی قابل توصیه می‌باشد.

واژه‌های کلیدی: آنتی‌اکسیدان، پرولین، پلی‌آمین، خشکی، کلروفیل

مقدمه

کشور ایران به دلیل قرار گرفتن در کمربند بیابانی ۲۵ تا ٤۰ درجه عرض شمالی دارای اقلیم خشک و نیمه‌خشک بوده و جزو مناطق کم باران جهان محسوب می‌شود. از آنجایی که کمبود آب یکی از مشکلات اساسی کشور ایران است، بنابراین وقوع تنش خشکی در دوره رشد گیاه اجتناب ناپذیر می‌باشد (Enjavi et al., 2015). یکی از فرآیندهای مهم بیابان‌زایی که به شکل وسیعی در سطح جهان در حال وقوع است، فرایند زوال پوشش گیاهی است. در مناطق خشک و بیابانی مهم‌ترین عامل برای سبز شدن بذر رطوبت خاک و محیط و همچنین درجه حرارت می‌باشد. مرحله استقرار گیاه یکی از حساس‌ترین مراحل رشد گیاه به تنش خشکی است. اگر گیاه قادر

*نویسنده مسئول: mojtabadolat@yahoo.com

به تحمل تنش در این مرحله باشد می‌تواند به سرعت استقرار یافته و رشد رویشی را با موفقیت پشت سر بگذارد (El-Keblawy and Hassan, 2006). استبرق (*Calotropis procera* Ait.) متعلق به تیره Asclepiadaceae، درختچه‌ای همیشه سبز و چند ساله است. این گونه بیشتر در نواحی گرم بیابانی جنوب غربی آسیا و ناحیه مدیترانه تا سواحل آفریقا همچنین در جنوب ایران پراکنش دارد. استبرق گونه‌ای منحصر به فرد بوده که در جنگل‌کاری و احیای اراضی تخریب یافته مناطق خشک و بیابانی به ویژه در جنوب کشور نقش مهمی ایفا می‌کند (Gutterman, 1995). این گیاه به طور طبیعی بذر زیادی تولید می‌کند، اما از پراکنش کمی برخوردار است بنابراین به نظر می‌رسد که استقرار این گیاه به طور طبیعی با مشکل مواجه باشد (El-Keblawy and Hassan, 2006). در سال‌های اخیر برای افزایش تحمل گیاهان به تنش‌ها، برخی از روش‌ها از قبیل کاربرد خارجی تنظیم کننده‌های رشد استفاده می‌شود. بعضی از گزارش‌ها به روابط بین پلی‌آمین‌ها و تنش‌های محیطی اشاره کرده‌اند (Bouchereau et al., 1999). مهم‌ترین پلی‌آمین‌های آزاد شامل اسپرمیدین، اسپرمین و پوترسین است که از جمله ترکیبات آلی نیتروژن‌دار با وزن مولکولی پایین هستند. این مواد تنظیم‌کننده رشد گیاهی در طیف وسیعی از فرایندهای رشد و نمو شامل تقسیم سلولی، رویان‌زایی، ریخت‌زایی، گل‌دهی، تاخیر پیری، پایداری غشا، جمع‌آوری رادیکال‌های آزاد و تحمل تنش‌های مختلف مشارکت دارند و در پاسخ گیاه به تنش خشکی به منزله تعدیل کننده اثر تنش عمل می‌کنند (Kusano et al., 2008). پژوهش‌های مختلفی در ارتباط با کاربرد پلی‌آمین‌ها و نقش آن‌ها در کاهش برخی از تنش‌ها در گیاهان فلفل، توتون، نخودفرنگی و پسته گزارش شده است (Hussein et al., 2006; Noohpishe and Kalantari; 2011; Hajiboland and Ebrahimi, 2011; Kamiab et al., 2013). Parvin و Khezri (۲۰۱۵) بیان داشتند کاربرد ۱ میلی‌مولار پوترسین در شرایط خشکی سبب افزایش طول ساقه، سطح برگ، وزن تر نهال، فعالیت آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز و پراکسیداز در نهال‌های گردو (*Juglans regia* L.) گردید. همچنین کاربرد ۱ میلی‌مولار پوترسین سبب افزایش وزن تر و خشک گیاه، طول ریشه، وزن تر و خشک، محتوای پرولین، فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیداز در نهال پسته (*Pistacia vera* L.) تحت تنش خشکی گردید (Kamiab et al., 2013). با توجه به قرارگیری کشور ایران در مناطق کم باران و خشک تاکنون پژوهش‌های کافی برای شناخت ویژگی‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک درختچه استبرق انجام نشده است. با در نظر گرفتن اهمیت این گیاه در احیای مناطق خشک و بیابانی، بررسی واکنش مورفوفیزیولوژیک این گیاه در شرایط تنش خشکی و تعیین جایگاه پوترسین در کاهش اثرات مخرب ناشی از تنش خشکی الزامی می‌باشد. به همین منظور پژوهشی جهت بررسی نقش پوترسین در شرایط تنش خشکی روی نهال استبرق انجام شد.

مواد و روش‌ها

در تحقیق حاضر، کپسول‌های تازه گونه استبرق (*Calotropis procera* Ait.)، از یکی از رویشگاه‌های طبیعی آن واقع در مراتع مرکزی استان فارس (شهرستان لامرد با ′۱۰ °۵۳ طول شرقی، ′۱۹ °۲۷ عرض شمالی و ٤٥٢ متر ارتفاع از سطح دریا) در مرداد ماه سال ۱۳۹٤ جمع آوری شد. سپس بذور همسان و یکنواخت استبرق، انتخاب و به مدت دو دقیقه در محلول قارچ‌کش کربوکسین تیرام (۲ گرم در لیتر) ضد عفونی شد. به منظور بررسی تاثیر تنش

خشکی و پوترسین، پژوهشی مزرعه‌ای به صورت طرح کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با چهار تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی بخش مناطق بیابانی دانشگاه هرمزگان (′۲۶ °۵۶ طول شرقی، ′۱۶ °۲۷ عرض شمالی و ۱۰ متر ارتفاع از سطح دریا) انجام شد. تنش خشکی در پنج سطح دورهای آبیاری (۱، ۳، ٦، ۹ و ۱۲ روز) به عنوان فاکتور اصلی و پوترسین در پنج سطح (۰، ۰/۵، ۱، ۱/۵ و ۲ میلی‌مولار) به‌عنوان فاکتور فرعی در نظر گرفته شدند. قبل از شروع آزمایش از عمق صفر تا ۳۰ سانتی‌متری خاک مزرعه نمونه‌برداری انجام شد. ویژگی‌های خاک منطقه در جدول ۱ ارائه شده است.

جدول ۱: برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک

شن (٪)	سیلت (٪)	رس (٪)	بافت	pH	EC (dS/m)	ظرفیت مزرعه (FC)	نقطه پژمردگی دائم (PWP)
۲۵	٦۳	۱۲	سیلت-لوم	۷/۸	۰/۳	٪۲۹	٪۱۹

عملیات تهیه زمین شامل شخم عمیق (۳۰ سانتی‌متر) با گاوآهن برگردان‌دار، دیسک، تسطیح زمین و مرزبندی بود. تعداد ٤۰ عدد از بذرهای استبرق در کرت‌ها (۲×۳ متر، فاصله کرت‌ها ٦ متر) به صورت ردیفی (۳ ردیف، فاصله بین ردیف‌ها ۰/۵ متر) کاشته و مراقبت‌های زراعی انجام شد. پس از جوانه‌زدن بذرها و رسیدن به مرحله ٤ برگی تیمار سطوح آبیاری انجام شد. برای تعیین میزان آب مورد نیاز در هر بار آبیاری، از میزان رطوبت وزنی خاک استفاده گردید. به این منظور، ۲٤ ساعت پیش از هر آبیاری، از ٤ عمق خاک مزرعه (۳۰-۰، ٦۰-۳۰، ۹۰-٦۰ و ۱۲۰-۹۰ سانتی‌متری) نمونه‌برداری شد و پس از خشکاندن در آون، میزان رطوبت وزنی خاک تعیین گردید. بر این اساس، میزان آب مورد نیاز برای آبیاری تا رسیدن رطوبت خاک به حد گنجایش زراعی محاسبه گردید. محاسبه میزان آب مورد نیاز در هر بار آبیاری، با استفاده از معادله زیر صورت گرفت (Micheal and Ojha, 1987):

$$d_n = \frac{(FC - \theta_m) \times \rho_b \times D}{100}$$

که d_n عمق آب مورد نیاز برای آبیاری، FC حد گنجایش زراعی خاک محل مورد آزمایش بر حسب درصد وزنی، θ_m رطوبت وزنی خاک، ρ_b چگالی ظاهری خاک و D عمق نمونه‌برداری از خاک است.

حجم آب مورد نیاز در هر بار آبیاری از ضرب عمق آب (d_n) در مساحت هر کرت (٦ مترمربع) تعیین شد. آبیاری کرت‌ها با استفاده از شیلنگ صورت گرفت و میزان آب ورودی به هر کرت با استفاده از دبی جریان آب اندازه‌گیری شد. هم‌زمان با شروع تیمار آبیاری تیمار محلول‌پاشی برگی پوترسین ۳ بار و به فاصله ۲۰ روز یک‌بار با استفاده از یک دستگاه محلول‌پاش دقیق دستی با فشار ثابت ۳ بار اعمال شد. پس از گذشت چهار ماه از کشت بذرها، برداشت گیاهان به‌منظور تعیین شاخص‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی انجام گرفت. به منظور اندازه‌گیری فاکتورهای بیوشیمیایی نمونه‌ها بی‌درنگ پس از برداشت در آلومینیوم فویل و سپس در نیتروژن مایع قرار داده شده و به آزمایشگاه منتقل شدند.

وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه: پس از پایان آزمایش، گیاهان با دقت از زمین بیرون آورده شدند و خاک اطراف ریشه شسته شد. سپس به آزمایشگاه انتقال داده شدند و پس از جداکردن اندام‌های هوایی از ریشه‌ها، وزن تر هر یک با ترازو ثبت شد. سپس اندام هوایی و ریشه در پاکت‌های جداگانه به مدت ٤۸ ساعت در آون (مدل MEMERT 845 ساخت آلمان) در دمای ٦۰ درجه خشک شدند و سپس وزن خشک ثبت گردید.

سطح برگ: برای اندازه‌گیری سطح برگ از دستگاه سطح برگ سنج (مدل DELTA-T ساخت آلمان) استفاده شد.

محتوای پرولین: سنجش پرولین با استفاده از روش Bates و همکاران (۱۹۷۳) صورت گرفت. در این روش ۰/۵ گرم برگ تازه با ۱۰ میلی‌لیتر محلول ۳ درصد اسیدسولفوسالیسیلیک سائیده شد. از مخلوط همگن حاصل پس از صاف کردن، ۲ میلی‌لیتر برداشته و پس از افزودن ۲ میلی‌لیتر معرف اسید نین هیدرین و ۲ میلی‌لیتر اسید استیک خالص در بن ماری با دمای ۱۰۰ درجه سلسیوس به‌مدت ٦۰ دقیقه قرار داده شد. سپس آن‌ها را در حمام آب یخ گذاشته و پس از افزودن ٤ میلی‌لیتر تولوئن مقدار جذب در طول موج ۵۲۰ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل Biowave II، ساخت انگلستان) خوانده شد و مقدار پرولین با استفاده از منحنی استاندارد آن به دست آمد.

محتوای کلروفیل: یک گرم برگ تازه را با ۱۵ میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد هموژن نموده و پس از سانتریفیوژ با دور ۳۰۰۰ به‌مدت ۱۵ دقیقه محلول رویی را جدا و با استون ۸۰ درصد به حجم ۲۵ میلی‌لیتر رسانده و میزان جذب آن را با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل UV-120-20، ساخت ژاپن) در دو طول موج ٦٤۵ و ٦٦۳ نانومتر خوانده شد. سپس، با فرمول زیر میزان کلروفیل کل برگ محاسبه شد(Arnon, 1994).

$$\text{Chlorophyll (mg/g F.W.)} = [20.2(A)+8.02(B663)\times V/(W\times 1000)]$$

A: میزان جذب در طول موج ٦٤۵ نانومتر، B: میزان جذب در طول موج ٦٦۳ نانومتر، V: حجم نهایی عصاره و استون، W: وزن تازه برگ

استخراج عصاره جهت اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌ها: نیم گرم برگ تازه با کمک نیتروژن مایع در هاون چینی آسیاب شد و پس از آن به بافت آسیاب شده، یک میلی‌لیتر بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار حاوی EDTA ۰/۵ مولار و پلی وینیل پلی پیرولیدون (PVPP) دو درصد اضافه و در دمای ٤ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۰ دقیقه در ۱٤۰۰۰ rpm سانتریفیوژ شد. سپس محلول رویی برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های سوپراکسیددیسموتاز، پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز مورد استفاده قرار گرفت (Gong et al., 2001).

میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز: برای اندازه‌گیری میزان فعالیت این آنزیم ابتدا ۳۳ میکرولیتر از عصاره استخراج با یک میلی‌لیتر از محلول پراکسیداز که شامل ۱۳ میلی‌مولار گوایکول، ۵ میلی‌مولار پراکسید-هیدروژن (H_2O_2) و ۵۰ میلی‌مولار بافر فسفات‌پتاسیم (pH=7) است مخلوط و به‌مدت یک دقیقه با فواصل ۱۰ ثانیه در طول موج ٤۷۰nm جذب آن خوانده شد(Chance and Maehly, 1995).

میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز: برای اندازه-گیری فعالیت این آنزیم ۵۰ میکرولیتر از عصاره استخراج با یک میلی‌لیتر محلول اندازه‌گیری آسکوربات پراکسیداز که شامل ۵۰ میلی‌مولار بافر فسفات‌پتاسیم (pH=7)، ۰/۱ میلی‌مولار EDTA (Ethylene Diamine Tetraacetic Acid)، ۰/۵ میلی-مولار اسید آسکوربیک و ۰/۱۵ میلی‌مولار پراکسید هیدروژن بود مخلوط شد. پس از گذشت یک دقیقه جذب آن در طول موج ۲۹۰nm با دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل Biowave II، ساخت انگلستان) خوانده شد (Nakano and Asada, 1981).

میزان فعالیت آنزیم کاتالاز: برای اندازه‌گیری میزان این آنزیم از روش Dhindsa و همکاران (۱۹۸۱) استفاده شد. بر اساس این روش ۵۰ میکرولیتر از عصاره استخراج با یک میلی‌لیتر محلول اندازه‌گیری کاتالاز که شامل ۵۰ میلی‌مولار بافر فسفات پتاسیم (pH=7) و ۱۵ میلی‌مولار پراکسید هیدروژن بود مخلوط شد. پس از گذشت یک دقیقه جذب آن در طول موج ۲٤۰nm با دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل Biowave II، ساخت انگلستان) خوانده شد.

میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز: برای اندازه‌گیری میزان این آنزیم از روش Beauchamp و Fridovich (۱۹۷۱) استفاده شد. براساس این روش ۵۰ میکرولیتر از عصاره استخراج با یک میلی‌لیتر محلول اندازه‌گیری سوپراکسیددیسموتاز که شامل ۵۰ میلی‌مولار بافر فسفات‌پتاسیم (pH=7.8)، ۷۵ میکرومولار NBT (Nitro Blue Tetrazolium)، ۱۳ میلی‌مولار ال- متیونین، ۰/۱ میلی‌مولار EDTA و ۲ میکرومولار ریبوفلاوین بود مخلوط شد. مخلوط عصاره استخراج و محلول اندازه‌گیری سوپراکسید دیسموتاز به‌مدت ۱۵ دقیقه در اتاقک نور برای انجام واکنش قرار گرفت. سپس مخلوط حاصل در دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل Biowave II، ساخت انگلستان) قرار داده شد و میزان جذب نوری آن در طول موج ۵۶۰ نانومتر خوانده شد.

آنالیز داده‌ها بر اساس رویه GLM نرم‌افزار SAS (Ver 9.4) انجام شد و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون LSD در سطح ۵ درصد استفاده گردید.

نتایج

نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی، وزن تر و خشک ریشه، محتوای کلروفیل و پرولین، فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز تحت تاثیر دورآبیاری، پوترسین (به جز کاتالاز) و اثر متقابل دور آبیاری و پوترسین (به جز وزن خشک ریشه، کلروفیل و کاتالاز) دارای اختلاف معنی‌دار در سطح ۱ و ۵ درصد بود (جدول ۲ و ۳).

جدول ۲: تجزیه واریانس اثر دور آبیاری، پوترسین و برهمکنش دور آبیاری و پوترسین بر صفات مورفولوژیک و محتوای کلروفیل

منابع تغییرات	درجه آزادی	وزن تر اندام هوایی	وزن خشک اندام هوایی	وزن تر ریشه	وزن خشک ریشه	سطح برگ	محتوای کلروفیل
تکرار	۳	۷/۵۱ **	٦/۸٦ **	٤/۷۲ *	٤/٦٤ **	۷/۵۱ **	۰/۳٤ **
خشکی	٤	۲۷۰۹/٦۱ **	۱۰۰٦/٤۳ **	٥٦٤/۲۳ **	۱٦٦/۹۰ **	۲۷۰۹/٦۱ **	۱/۳۸ **
پوترسین	٤	۸۹/٥۹ **	۸٦/٦۱ **	۸٤/٥۰ **	٤٥/۱۰ **	۸۹/٥۹ **	۰/۳٤ **
خشکی×پوترسین	۱٦	۲/۰۷ **	۲/۰۱ **	۱/۹۳ *	۰/۲۰ **	۲/۰۷ ns	۰/۰۰ ns
خطا اصلی	۱۲	۰/۰۱	۰/۰۲	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۱	۰/۰۰
خطا فرعی	٦۰	۰/۳۸	۰/۳۷	۰/۹۱	۰/۸٦	۰/۳۸	۰/۰۰
ضریب تغییرات	–	۱/٥۹	۳/۳۸	۰/٦٥	۹/۰۹	۲/۲۸	۰/۳٤

*، ** و ns به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۱، ۵ درصد و عدم معنی‌داری است.

جدول ۳: تجزیه واریانس اثر دور آبیاری، پوترسین و برهمکنش دور آبیاری و پوترسین بر صفات بیوشیمیایی

منابع تغییرات	درجه آزادی	پرولین	سوپراکسید دیسموتاز	کاتالاز	پراکسیداز	آسکوربات پراکسیداز
تکرار	۳	۰/۲۳ **	۲٦٤۸/۰۰ **	۲۱۰/۲۸ **	۲٥۸/۳۱ **	٤۷۳٥/۲٥ **
خشکی	٤	۱٥٥۰/٥۲ **	۱٦٦٦۲۳٤/٥٦ **	۱٦۹۱/۰۳ **	۱۹٤۳/٦۰ **	۳۳۰۷۲۲/٥۷ **
پوترسین	٤	۱۲/۳۸ **	۱٦۰٥٤/۷٦ **	۱/۷٤ ns	۸۰۸/۰۳ **	۱۲۹۱۱/۲۹ **
خشکی×پوترسین	۱٦	٤/۱۳ **	۹٤۰۸/۹٦ **	۰/۰۰ ns	۱۰/۱۷ **	٥٤٤٥/۰۷ **
خطا اصلی	۱۲	۰/۰۰	۰/۰۰	٤۳/۳٦	۰/۰۰	٦۱/۹٥
خطا فرعی	٦۰	۰/۰۰	۲٥/۲٦	۲۸/۷۱	۳/۱۸	٤۰/۱۷
ضریب تغییرات	–	۰/۳۹	۱/٤۳	۱۳/۹۲	۲/۱٦	۰/٦٥

** و ns به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد و عدم معنی‌داری است.

سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی، وزن تر و خشک ریشه: با توجه به نتایج مقایسه میانگین داده‌ها بیشترین و کمترین سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی، وزن تر و خشک ریشه به‌ترتیب در تیمار ۱ و ۱۲ روز آبیاری وجود داشت (جدول ٤ و ٥). نتایج نشان داد که سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی، وزن تر و خشک ریشه در ۱۲ روز آبیاری نسبت به شاهد ۷۵/۷۷، ۵۷/۰۱، ۷۳/۵٤، ٤٥/۹۳ و ٥۰/۲٤ درصد کاهش نشان داده‌اند. نتایج جدول ٤ و ٥ نشان داد که بیشترین و کمترین سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی، وزن تر و خشک ریشه مربوط به غلظت ۲ و ۰ میلی‌مولار پوترسین بود. به‌طوری‌که این صفات در غلظت ۲ میلی‌مولار پوترسین نسبت به شاهد به‌ترتیب ۲۰/٤۳، ۱۳/۸٥، ۳۱/۲٥، ۲٤/۱۸ و ۳۹/۲۹ درصد افزایش نشان دادند. اثر متقابل دور آبیاری و پوترسین بیشترین و کمترین سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی، وزن تر و خشک ریشه را در تیمار ۱ روز آبیاری در غلظت ۲ میلی‌مولار پوترسین و ۱۲ روز آبیاری در غلظت ۰ میلی‌مولار پوترسین مشاهده شد (جدول ٤ و ٥).

جدول ٤: میانگین اثر خشکی، پوترسین و اثر متقابل آن‌ها بر سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی

خشکی (دورآبیاری)						
سطح برگ (سانتی‌مترمربع)						
پوترسین (میلی مولار)	۱	۳	٦	۹	۱۲	میانگین پوترسین
۰	۳۳/۱۱ gh*	۳۳/۰۲ gh	۳۲/۱۳ i	۱۹/٥۳ m	٥/۸۰ q	۲٤/۷۱ E
۰/٥	۳٤/۰٦ f	۳۳/۷۲ fg	۳۲/۸۳ hi	۲۰/۲۳ m	٦/٥۰ q	۲٥/٤٦ D
۱	۳٥/٤۰ de	۳٥/۰٦ e	۳٤/۱۷ f	۲۱/٥۷ l	۷/۸٤ p	۲٦/۸۰ C
۱/٥	۳٦/۲۹ bc	۳٥/۹٥ cd	۳٥/۰٦ e	۲٥/۲۱ k	۱۰/۷۲ o	۲۸/٦٤ B
۲	۳۷/٤۱ a	۳۷/۰۷ ab	۳٦/۱۸ cd	۲٦/۳۳ j	۱۱/۸٤ n	۲۹/۷٦ A
میانگین خشکی	۳٥/۲٥ A	۳٤/۹٦ B	۳٤/۰۷ C	۲۲/٥۷ D	۸/٥٤ E	
وزن تر اندام هوایی (گرم)						
پوترسین (میلی مولار)	۱	۳	٦	۹	۱۲	میانگین پوترسین
۰	٤٤/۸٥ gh	٤٤/۷٦ gh	٤۳/۸۷ i	۳۱/۲۷ m	۱۷/٥٤ q	۳٦/٤٥ E
۰/٥	٤٥/۸۰ f	٤٥/٤٦ fg	٤٤/٥۷ hi	۳۱/۹۷ m	۱۸/۲٤ q	۳۷/۲۰ D
۱	٤۷/۱٤ de	٤٦/۸۰ e	٤٥/۹۱ f	۳۳/۳۱ l	۱۹/٥۸ p	۳۸/٥٤ C
۱/٥	٤۸/۰۳ bc	٤۷/٦۹ cd	٤٦/۸۰ e	۳٦/۹٥ k	۲۲/٤٦ o	٤۰/۳۸ B
۲	٤۹/۱٥ a	٤۸/۸۱ ab	٤۷/۹۲ cd	۳۸/۰۷ j	۲۳/٥۸ n	٤۱/٥۰ A
میانگین خشکی	٤٦/۹۹ A	٤٦/۷۰ B	٤٥/۸۱ C	۳٤/۳۱ D	۲۰/۲۰ E	
وزن خشک اندام هوایی (گرم)						
پوترسین (میلی مولار)	۱	۳	٦	۹	۱۲	میانگین پوترسین
۰	۲۰/٦۹ gh	۲۰/٦۰ ab	۱۹/۷۱ ij	۱۳/۹۱ l	۳/۸۲ p	۱٥/۷٤ E
۰/٥	۲۱/٦٤ f	۲۱/۳ fg	۲۰/٤۱ hi	۱٤/٦۱ l	۳/۸۸ p	۱٦/۳٦ D
۱	۲۲/۹۸ de	۲۲/٦٤ e	۲۱/۷٥ f	۱٥/۹٥ k	٥/۲۲ o	۱۷/۷۰ C
۱/٥	۲۳/۸۷ bc	۲۳/٥۳ cd	۲۲/٦٤ e	۱۹/٥۹ j	۸/۱۰ n	۱۹/٥٤ B
۲	۲٤/۹۹ a	۲٤/٦٥ ab	۲۳/۷٦ cd	۲۰/۷۱ gh	۹/۲۲ m	۲۰/٦٦ A
میانگین خشکی	۲۲/۸۳ A	۲۲/٥٤ B	۲۱/٦٥ C	۱٦/۹٥ D	٦/۰٤ E	

* اعدادی که در یک حرف (حروف کوچک مربوط به برهمکنش‌ها و حروف بزرگ مربوط به میانگین‌ها می‌باشد) مشترک می‌باشند از نظر آماری در سطح ٥ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌داری ندارند.

جدول ۵: میانگین اثر خشکی، پوترسین و اثر متقابل آن‌ها بر وزن تر و خشک ریشه و محتوای کلروفیل

خشکی (دورآبیاری)						
وزن تر ریشه (گرم)						
پوترسین (میلی مولار)	۱	۳	٦	۹	۱۲	میانگین پوترسین
۰	۲۲/۸۰ bc*	۲۲/۷۲ bc	۲۲/٦٥ c	۱٤/۰٥ g	۱۱/۰۳ h	۱۸/٦٥ D
۰/٥	۲۳/۷۸ bc	۲۲/۹۳ bc	۲۲/۸٦ bc	۱٤/۲٦ g	۱۱/۰۷ h	۱۸/۸۳ D
۱	۲۳/۹۳ b	۲۳/۸٥ bc	۲۳/۷۸ bc	۱٥/۱۸ fg	۱۱/۲٤ h	۱۹/٥۹ C
۱/٥	۲٥/٤۸ a	۲٥/٤۰ a	۲٥/۳۳ a	۱۸/۸٤ d	۱٦/۷٤ ef	۲۲/۱٦ B
۲	۲٦/٤۹ a	۲٦/٤۱ a	۲٦/۳٤ a	۱۹/۸٥ d	۱٦/۷٥ e	۲۳/۱٦ A
میانگین خشکی	۲٤/۳٤ A	۲٤/۲٦ B	۲٤/۱۹ C	۱٦/٤۳ D	۱۳/۱٦ E	
وزن خشک ریشه (گرم)						
پوترسین (میلی مولار)	۱	۳	٦	۹	۱۲	میانگین پوترسین
۰	۱۰/۹٤ d-g	۱۰/۸۲ efg	۱۰/٥۱ fg	٦/٦۱ k	٥/۲۷ l	۸/۸۳ D
۰/٥	۱۱/۱٥ d-g	۱۱/۰۳ d-g	۱۰/۷۲ fg	٦/۸۲ ijk	٥/۳۳ l	۹/۰۱ D
۱	۱۲/۰۷ cd	۱۱/۹٥ de	۱۱/٦٤ def	۷/۷٤ ij	٥/۷٤ kl	۹/۸۲ C
۱/٥	۱۳/٦۲ ab	۱۳/٥۰ ab	۱۳/۱۹ bc	۹/۲۹ h	٦/۸٦ ijk	۱۱/۲۹ B
۲	۱٤/٦۳ a	۱٤/٥۱ a	۱٤/۲۰ ab	۱۰/۳۰ gh	۷/۸۷ i	۱۲/۳۰ A
میانگین خشکی	۱۲/٤۸ A	۱۲/۳٦ B	۱۲/۰٥ C	۸/۱٥ D	٦/۲۱ E	
محتوای کلروفیل (میلی‌گرم در گرم وزن تر)						
پوترسین (میلی مولار)	۱	۳	٦	۹	۱۲	میانگین پوترسین
۰	۲/۰۹ k	۲/۰٦ l	۱/۹۷ m	۱/۷۷ r	۱/٤٦ v	۱/۸۷ E
۰/٥	۲/۱۷ g	۲/۱٤ i	۲/۰٥ l	۱/۸٥ p	۱/٥٤ u	۱/۹٥ D
۱	۲/۲٤ e	۲/۲۱ f	۲/۱۲ j	۱/۹۲ o	۱/٦۰ t	۲/۰۲ C
۱/٥	۲/۲۷ d	۲/۲٤ e	۲/۱٥ h	۱/۹٥ n	۱/٦٤ s	۲/۰٥ B
۲	۲/٤٤ a	۲/٤۱ b	۲/۳۲ c	۲/۱۲ j	۱/۸۱ q	۲/۲۲ A
میانگین خشکی	۲/۲٤ A	۲/۲۱ B	۲/۱۳ C	۲/۹۲ D	۱/٦۱ E	

* اعدادی که در یک حرف (حروف کوچک مربوط به برهمکنش‌ها و حروف بزرگ مربوط به میانگین‌ها می‌باشد) مشترک می‌باشند از نظر آماری در سطح ۵ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌داری ندارند.

محتوای کلروفیل: نتایج حاصل از مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین و کمترین محتوای کلروفیل در ۱ و ۱۲ روز دور آبیاری وجود داشت (جدول ۵). محتوای کلروفیل در تیمار ۱۲ روز دور آبیاری نسبت به شاهد ۲۸/۱۲ درصد کاهش نشان داد. با توجه به نتایج جدول (۵) بیشترین و کمترین محتوای کلروفیل در تیمارهای ۲ و ۰ میلی‌مولار پوترسین مشاهده شد. محتوای کلروفیل در غلظت ۲ میلی‌مولار پوترسین نسبت به شاهد ۱۸/۷۱ درصد افزایش نشان داد. اثر متقابل دور آبیاری و پوترسین اختلاف معنی‌داری نشان نداد (جدول ۵).

محتوای پرولین: نتایج آزمایش نشان داد که بیشترین و کمترین محتوای پرولین مربوط به تیمار ۱۲ و ۱ روز دور آبیاری بود (جدول ٦). محتوای پرولین در ۱۲ روز آبیاری نسبت به شاهد ٤۷٦/۸۸ درصد افزایش نشان داد. با توجه به نتایج به‌دست آمده از جدول (٦) بیشترین و کمترین محتوای پرولین در تیمارهای ۲ و ۰ میلی‌مولار پوترسین وجود داشت. در غلظت ۲ میلی‌مولار پوترسین نسبت به شاهد محتوای پرولین ۱۱/۰۱ درصد افزایش نشان داد. در بررسی برهمکنش بین دور آبیاری و پوترسین مشخص گردید که بیشترین و کمترین محتوای پرولین در ۱۲ روز آبیاری در غلظت ۲ میلی‌مولار پوترسین و ۱ روز آبیاری در غلظت ۰ میلی‌مولار پوترسین بود (جدول ٦).

جدول ٦: میانگین اثر خشکی، پوترسین و اثر متقابل آن‌ها بر سطح برگ، وزن تر و خشک گیاه

خشکی (دورآبیاری)						
پرولین (میکروگرم در گرم وزن تر)						
پوترسین (میلی مولار)	١	٣	٦	٩	١٢	میانگین پوترسین
٠	٤/١٩ k*	٤/٣١ ij	٤/٧٦ g	١٠/٣٢ e	٢٣/١٨ b	٩/٣٥ D
٠/٥	٤/٢٠ k	٤/٣٢ ij	٤/٧٧ g	١٠/٣٣ e	٢٣/١٩ b	٩/٣٦ D
١	٤/٢٢ k	٤/٣٥ i	٤/٨٠ g	١٠/٣٥ e	٢٣/٢٢ b	٩/٣٩ C
١/٥	٤/٢٨ j	٤/٤٠ h	٤/٨٥ f	١٣/٤٨ d	٢٦/٨٩ a	١٠/٧٨ B
٢	٤/٣٠ ij	٤/٤٢ h	٤/٨٧ f	١٣/٦١ c	٢٦/٩٢ a	١٠/٨٣ A
میانگین خشکی	٤/٢٤ E	٤/٣٦ D	٤/٨١ C	١١/٦٢ B	٢٤/٦٨ A	
آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (Ug^{-1} f.w.)						
پوترسین (میلی مولار)	١	٣	٦	٩	١٢	میانگین پوترسین
٠	١٤٦/٠٠ p	١٥٢/٠٠ op	١٥٦/٠٠ no	٤٤٠/٠٠ g	٧٢٦/٠٠ c	٣٢٤/٠٠ C
٠/٥	١٥٥/٥٠ no	١٦١/٥٠ lnm	١٦٥/٥٠ jkl	٤٤٩/٥٠ f	٧٣٥/٥٠ b	٣٣٣/٥٠ B
١	١٥٧/٥٠ no	١٦٣/٥٠ klm	١٦٧/٥٠ i-l	٤٥١/٥٠ ef	٧٣٧/٥٠ b	٣٣٥/٥٠ B
١/٥	١٦٣/٥٠ kl	١٦٩/٥٠ h-k	١٧٣/٥٠ hi	٤٥٧/٥٠ de	٩٤١/٥٠ a	٣٨١/١٠ A
٢	١٦٥/٥٠ jkl	١٧١/٥٠ hij	١٧٥/٥٠ h	٤٥٩/٥٠ d	٩٤٣/٥٠ a	٣٨٣/١٠ A
میانگین خشکی	١٥٧/٦٠ E	١٦٣/٦٠ D	١٦٧/٦٠ C	٤٥١/٦٠ B	٨١٦/٠٠ A	
آنزیم کاتالاز (Ug^{-1} f.w.)						
پوترسین (میلی مولار)	١	٣	٦	٩	١٢	میانگین پوترسین
٠	٣١/٦٤ c	٣١/٨٤ c	٣٢/١٥ c	٤٣/١٧ b	٥٢/١٠ a	٣٨/١٨ A
٠/٥	٣١/٧٩ c	٣٢/٠٠ c	٣٢/٣٠ c	٤٣/٣٢ b	٥٢/٢٥ a	٣٨/٣٣ A
١	٣١/٨٤ c	٣٢/٠٥ c	٣٢/٣٦ c	٤٣/٣٨ b	٥٢/٣٦ a	٣٨/٤٠ A
١/٥	٣٢/٠٥ c	٣٢/٢٥ c	٣٢/٥٦ c	٤٣/٥٨ b	٥٢/٥٠ a	٣٨/٥٩ A
٢	٣٢/٤١ c	٣٢/٦١ c	٣٢/٩٢ c	٤٣/٩٤ b	٥٢/٨٨ a	٣٨/٩٥ A
میانگین خشکی	٣١/٩٥ C	٣٢/١٥ C	٣٢/٤٦ C	٤٣/٤٨ B	٥٢/٤٢ A	

* اعدادی که در یک حرف (حروف کوچک مربوط به برهمکنش‌ها و حروف بزرگ مربوط به میانگین‌ها می‌باشد) مشترک می‌باشند از نظر آماری در سطح ٥ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌داری ندارند.

فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز: نتایج پژوهش حاضر نشان داد که بیشترین و کمترین فعالیت این آنزیم‌ها به ترتیب در ١٢ و ١ روز آبیاری وجود داشت (جدول ٦ و ٧). فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در تیمار ١٢ روز آبیاری نسبت به شاهد به ترتیب ٤١٧/٧٦، ٦٤/٠٦، ٣١/٠٢ و ٣٤/١٩ درصد افزایش نشان دادند. نتایج مقایسه میانگین جدول (٦ و ٧) نشان داد که بیشترین و کمترین فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در غلظت‌های ٢ و ٠ میلی‌مولار پوترسین است. همچنین پوترسین اثر معنی‌داری بر فعالیت آنزیم کاتالاز نشان نداد (جدول ٦). فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در غلظت ٢ میلی‌مولار پوترسین نسبت به شاهد به‌ترتیب ١٨/٢٤، ٢٠/٨٣ و ٥/٩٩ درصد افزایش فعالیت نشان دادند. با توجه به نتایج جدول (٦ و ٧) در برهمکنش دور آبیاری و پوترسین بیشترین فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در دور آبیاری ١٢ روز و غلظت ٢ میلی‌مولار پوترسین و کمترین فعالیت آن‌ها

در دور آبیاری ۱ روز و غلظت ۰ میلی‌مولار پوترسین مشاهده شد. همچنین برهمکنش دور آبیاری و پوترسین اختلاف معنی‌داری بر فعالیت کاتالاز نشان نداد (جدول ٦).

جدول ۷: میانگین اثر خشکی، پوترسین و اثر متقابل آن‌ها بر سطح برگ، وزن تر و خشک گیاه

خشکی (دور آبیاری)						
آنزیم پراکسیداز (Ug^{-1} f.w.)						
پوترسین (میلی‌مولار)	۱	۳	٦	۹	۱۲	میانگین پوترسین
۰	٦٨/٤٠ r*	٦٩/٠٧ qr	٧٠/٨٠ pq	٧٨/٦٢ jk	٨٨/٩٢ e	٧٥/١٦ E
۰/۵	٧٠/٧٥ pq	٧١/٤٢ op	٧٣/١٥ no	٨٠/٩٧ hi	٩١/٢٧ d	٧٧/٥١ D
۱	٧٥/٠٣ mn	٧٥/٧١ lm	٧٧/٤٤ kl	٨٥/٢٦ f	٩٥/٥٦ c	٨١/٨٠ C
۱/۵	٧٧/٥٩ kl	٧٨/٢٧ jk	٨٠/٠٠ ij	٩٠/١٥ de	١٠٤/٨١ b	٨٦/١٦ B
۲	٨٢/٢٥ hi	٨٢/٩٣ gh	٨٤/٦٦ fg	٩٤/٨١ c	١٠٩/٤٧ a	٩٠/٨٢ A
میانگین خشکی	٧٤/٨٠ E	٧٥/٤٨ D	٧٧/٢١ C	٨٥/٩٦ B	٩٨/٠١ A	
آنزیم آسکوربات پراکسیداز (Ug^{-1} f.w.)						
پوترسین (میلی‌مولار)	۱	۳	٦	۹	۱۲	میانگین پوترسین
۰	٨٦٩/٦٤ o	٨٧٥/٣٥mno	٨٨٠/٣٥kmn	٩٧٦/٠٧ h	١١٠٩/٦٤ d	٩٤٢/٢١ D
۰/۵	٨٧٣/٢١ no	٨٧٨/٩٢ l-o	٨٨٣/٩٢ klm	٩٧٩/٦٤ gh	١١١٣/٢١ d	٩٤٥/٧٨ D
۱	٣٧٩/١٥ a	٨٨٥/٣٥ kl	٨٩٠/٣٥ jk	٩٨٦/٠٧ fg	١١٢٣/٢١ c	٩٥٢/٩٢ C
۱/۵	٨٨٥/٣٥ kl	٨٩١/٠٧ jk	٨٩٦/٠٧ ij	٩٩١/٧٨ ef	١٢٦٢/١٤ b	٩٨٥/٢٨ B
۲	٨٩٣/٢١ jk	٨٩٨/٩٢ ij	٩٠٣/٩٢ i	٩٩٩/٦٤ e	١٢٩٧/٨٥ a	٩٩٨/٧١ A
میانگین خشکی	٨٨٠/٢١ D	٨٨٥/٩٢ C	٨٩٠/٩٢ C	٩٨٦/٦٤ B	١١٨١/٢١ A	

* اعدادی که در یک حرف (حروف کوچک مربوط به برهمکنش‌ها و حروف بزرگ مربوط به میانگین‌ها می‌باشد) مشترک می‌باشند از نظر آماری در سطح ۵٪ آزمون LSD تفاوت معنی‌داری ندارند.

بحث

یافته‌های پژوهش حاضر نشان داد که با کاهش آبیاری سطح برگ و وزن تر و خشک اندام هوایی کاهش یافت. معمولاً در گیاهان نخستین آثار کمبود آب به‌صورت بسته شدن روزنه‌ها جهت جلوگیری از تبخیر و تعرق و به دنبال آن تبادلات گازی کاهش یافته و در نتیجه CO_2 کمتری در اختیار گیاه قرار می‌گیرد که طی آن شدت فتوسنتز کاهش یافته و به‌صورت کاهش رشد در گیاه نمایان می‌گردد (Riaz et al., 2010). همچنین به علت افزایش اسید آبسیزیک در تنش خشکی تقسیم یاخته‌ای در برگ‌ها بدنبال آن سطح برگ‌ها کاهش می‌یابند که با کاهش رشد همراه می‌باشد (Banon et al., 2004). طبق نتایج به دست آمده افزایش غلظت پوترسین سبب افزایش سطح برگ و وزن تر و خشک اندام هوایی شد و توانست اثرات مخرب خشکی را کاهش دهد. کاربرد خارجی پلی‌آمین‌ها اثرات خود را بر رشد از طریق تقسیم و توسعه یاخته‌ای نشان می‌دهند و می‌توانند به‌عنوان یک منبع نیتروژن عمل کرده و از این طریق رشد و نمو را تحریک کنند (Mahros et al., 2011). در نتایج این پژوهش با کاهش آبیاری وزن تر و خشک ریشه روند کاهشی نشان داد. معمولاً در اوایل کمبود آب، گیاه رشد ریشه را جهت به دست آوردن آب بیشتر می‌کند. اما با افزایش شدت تنش، همزمان

با کاهش فتوسنتز برگ و افزایش نیاز به قندها برای تنظیم اسمزی یاخته، دسترسی به مواد فتوسنتزی کاهش یافته و در نتیجه رشد ریشه متوقف خواهد شد (Fageria et al., 2006). همچنین نتایج این پژوهش نشان داد که با کاربرد پوترسین وزن تر و خشک ریشه در تنش خشکی افزایش یافت. تاثیر مثبت پوترسین احتمالاً مربوط به نقش این هورمون در افزایش فعالیت تقسیم یاخته‌ای، افزایش هورمون‌های گیاهی از قبیل اکسین و جیبرلین و کاهش آبسیزیک اسید است که سبب بهبود رشد می‌شود (Hussein et al., 2006). طبق نتایج بدست آمده در این تحقیق کاهش آبیاری سبب کاهش محتوای کلروفیل شد. معمولاً یکی از اثرات مستقیم خشکی تخریب کلروفیل است که در تحقیقات متعددی از جمله تحقیقات Zarafshar و همکاران (۲۰۱٤) در گونه چوبی گلابی وحشی نیز مشاهده گردید. تولید گونه‌های فعال اکسیژن در زمان خشکی می‌توانند سبب تخریب سیستم فتوسنتزی و در نهایت تجزیه کلروفیل شوند. برخی از محققین علت تخریب کلروفیل را افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز می‌دانند (Jiang and Huang, 2001). برخی دیگر اختصاص یافتن گلوتامات جهت سنتز پرولین که پیش ساز مشترک پرولین و کلروفیل است جهت مقابله با تنش اسمزی می‌دانند که گلوتامات کمتر در مسیر تولید کلروفیل شرکت می‌کند (Bybordi, 2012). داده ای حاصل از تحقیق حاضر نشان داد استفاده از پوترسین در این آزمایش سبب افزایش محتوای کلروفیل در تنش خشکی شد. افزایش محتوای کلروفیل بعد از کاربرد پلی‌آمین‌ها (به ویژه پوترسین) به خاطر ویژگی آنتی‌اکسیدانی آن‌هاست که از تخریب ساختار غشا کلروپلاست جلوگیری می‌کند (Cohen et al., 2004). از سوی دیگر با کاهش آبیاری محتوای پرولین به شدت افزایش یافت. احتمالا افزایش محتوای پرولین یکی از مکانیزم‌های دفاعی این گیاه در برابر تنش خشکی می‌باشد. گزارش شده است زمانی که گیاه در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرد، تجزیه پروتئین‌ها و در نتیجه افزایش آمینواسید‌ها و آمیدها تسریع می‌شود یکی از این آمینواسیدها پرولین است (Adamipour et al., 2016; Amraee et al., 2016). تجزیه پروتئین‌ها، کاهش فعالیت آنزیم پرولین اکسیداز و تشدید بیان ژن P5CS به عنوان مهمترین عوامل موثر بر افزایش غلظت پرولین در شرایط تنش مطرح می‌باشند (Amini et al., 2015). در پژوهش حاضر، محلول‌پاشی پوترسین سبب افزایش پرولین و کاهش اثرات مخرب خشکی شد. این افزایش می‌تواند به دلیل نقش حمایت کننده پلی‌آمین‌ها از پروتئین‌ها و آنزیم‌های دخیل در سنتز پرولین، حفظ فتوسنتز و تعدیل عناصر غذایی باشد. افزایش در مقدار پرولین می‌تواند از طریق فرآیند کاتابولیکی پلی‌آمین‌ها جهت سنتز پرولین از پیرولین باشد بدست آید (Kianmehr and Mehdizadeh, 2014). نتایج به‌دست آمده از بررسی این پژوهش نشان داد که کاهش آبیاری سبب افزایش فعالیت تمام آنزیم‌های آنتی اکسیدانی اندازه‌گیری شده در این آزمایش شد. معمولاً یکی از تغییرات بیوشیمیایی که در گیاه تحت تنش ایجاد می‌شود تجمع گونه‌های فعال اکسیژن مانند سوپراکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال هیدروکسیل است که این رادیکال‌ها بسیار سمی و واکنش‌پذیرند و سبب اختلال در متابولیسم طبیعی یاخته می‌شوند. این رادیکال‌ها از طریق پراکسیداسیون لیپیدها و در نتیجه تخریب غشا، تخریب پروتئین‌ها و غیرفعال کردن آنزیم‌ها، از بین بردن رنگیزه‌ها و اختلال در عملکرد DNA، تنش ثانویه اکسیداتیو را ایجاد می‌کنند که منجر به خسارت‌های جدی به ساختارهای یاخته‌ای و گیاه می‌شود. و یکی از راه‌کارهای گیاه در مقابله با این تنش تجمع آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی است. که بسته به

گونه، نوع تنش و شدت تنش در گیاهان متفاوت است (Lotfi et al., 2010). در این پژوهش فعالیت تمامی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی افزایش یافتند که به نظر می‌رسد یکی از مکانیسم‌های گیاه استبرق در مقابله با خشکی افزایش فعالیت این آنزیم‌ها می‌باشد. طبق نتایج حاصل از این آزمایش کاربرد خارجی پوترسین سبب افزایش فعالیت آنزیم‌ها به جز کاتالاز گردید و سبب مقاومت این گیاه به خشکی گردید. پلی‌آمین‌ها معمولاً دارای نقش‌های مفیدی جهت تعدیل تنش هستند از جمله حذف رادیکال‌های آزاد، توانایی خنثی‌سازی اسید، ممانعت از تخریب رنگیزه‌ها، DNA و پروتئین‌ها می‌باشند که به علت دارا بودن خواص آنتی‌اکسیدانی مانع از پراکسیداسیون لیپیدها و سبب حفظ پایداری دیواره یاخته‌ای و غشا در شرایط تنش می‌شوند (Noohpishe and Kalantari, 2011; Liu et al., 2007).

نتیجه‌گیری نهایی

با توجه به یافته‌های این پژوهش، افزایش خشکی به‌طور معنی‌داری سبب کاهش شاخص‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک نهال استبرق شد. استفاده از پلی‌آمین پوترسین سبب بهبود شاخص‌های مورفوفیزیولوژیک این گیاه در تنش خشکی شد و تا حدی موجب تعدیل اثرات مخرب خشکی بر گیاه گردید. با توجه به قرارگیری کشور ما در کمربند خشکی و اهمیت این گیاه در احیا مناطق خشک و بیابانی استفاده از پلی‌آمین‌های مختلف جهت بهبود تحمل به تنش خشکی در این گیاه از اهمیت ویژه‌ای برخوردار بوده و جهت عملکرد بهتر این گیاه در مناطق کم آب استفاده از پوترسین با غلظت ۲ میلی‌مولار قابل توصیه می‌باشد.

References

Adamipour, N., Salehi, H. and Khosh-Khui, M. (2016). Morpho-physiological alteration in common bermudagrass [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.] subjected to limited irrigation and light condition. Advances in Horticultural Science. 3: 141-149.

Amini, S., Ghobadi, C. and Yamchi, A. (2015). Proline accumulation and osmotic stress: an overview of P5CS gene in plants. Journal of Plant Molecular Breeding. 3: 44-55.

Amraee Tabar, S., Ershdi, A. and Robati, T. (2016). The effect of putrescine and spermine on drought tolerance of almond and peach. Journal of Crops Improvement. 18: 203-218. (In Persian).

Arnon, D.L. (1994). Copper enzymes in isolated chloroplasts, polyphenol oxidase in (*Beta vulgaris*). Plant Physiology. 24: 1-15.

Banon, S., Fernandez, J.A. Franco, J.A. Torrecillas, A. Alarcon, J.J. and Sanchez-Blanco. M.J. (2004). Effects of water stress and night temperature preconditioning on water relation and anatomical change of *Lotus creticus* Plants. Scientia Horticulturae. 101: 333-342.

Barker, D.J., Sullivan, C.Y. and Moser, L.E. (1993). Water deficit effects on osmotic potential cell wall elasticity, and proline in five forage grasses. Agronomy Journal. 85: 270-275.

Bates, L.S., Waldern, R.P. and Teave, I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water stress standies. Plant Soil. 39: 205-107.

Beauchamp, C. and Fridovich, I. (1971). Superoxide dismutases: improved assays and an assay predictable to acrylamide gels. Analytical Biochemistry. 44: 276–287.

Bouchereau, A., Aziz, A. Larher, F. and Martin-Tanguy, J. (1999). Polyamines and environmental challenges: recent development. Plant Sciences. 140: 103-125.

Bybordi, A. (2012). Study effect of salinity on some physiologic and morphologic properties of two grape cultivars. Life Science Journal. 9(4): 1092-1101.

Chance, B. and Maehly, A.C. (1995). Assay of catalase and peroxidase. In: S.P. Culowic and N.O. Kaplan (eds). Methods in enzymology Vol. 2. Academic Press. Inc. New York. U.S.A. 764-765.

Cohen, A.S., Popovic, R.B. and Zalik, S. (2004). Effects of polyamines on chlorophyll and protein content, photochemical activity, and chloroplast ultrastructure of barley leaf discs during senescence. Plant Physiology. 64: 717-720.

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

El-Keblawy, A. and Hassan, N. (2006). Salinity, temperature and light affects see of *Haloxylon salicornium*: a common plant in sandy habitats Arabian Desert. International Symposium in Drylands Ecology and Human Security, Dubi, United Arab Emirates, 15-32.

Enjavi, F., Taghvaei, M. Sadeghei, H. and Hassanli, H. (2015). Effects of superabsorbent polymer on early vigor and wate use efficiency of (*Calotropis procera* L.) seedlings under drought stress. Iranian Journal of Range and Desert Research. 22(2): 216-230. (In Persian)

Fageria, N.K., Baligar, V.C. and Clark, R.B. (2006). Physiology of Crop Production. Food Products Press. Binghamton, NY. 345p.

Gong, Y., Toivonen, P.M. Lau, O.L. and Wiersma, A.P. (2001). Antioxidant system level in "Braeburn" apple is related in its browning disorder. Botanical Bulletin of Academia Sinica. 42: 259-264.

Gutterman, Y. (1995). Seed germination of desert plants, adaptations of desert organisms. Springer, Berlin, 256 p.

Hajiboland, R. and Ebrahimi, N. (2011). Growth, photosynthesis and phenolics metabolism in tobacco plants under salinity and application of polyamines. Journal of Plant Biology. 8: 13-26.

Hussein, M.M., EL-Gereadly, H.M. and EL-Desuki, M. (2006). Role of putrescine in resistance to salinity of pea plants (*Pisum sativum* L.). Applied Science Research. 2: 598-604.

Jiang, Y. and Huang, N. (2001). Drought and heat sress injury to two cool-season turfgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. Crop Science. 41: 436-442.

Kamiab, F., Talaie, A.R. Khezri, M. and Javanshah, A. (2013). Exogenous application of free polyamines enhance salt tolerance of pistachio (*Pistacia vera* L.) seedlings. Plant Growth Regulators. 72: 257-268.

Kianmehr, A.S. and Mehdizadeh, R. (2014). Phylogenic Study of Proline Dehydrogenase Producing *Pseudomonas putida* Bacterium and Bioinformatics Analysis of Isolated Enzyme. Journal of Cellular and Molecular Researches. 27: 285-295. (In Persian)

Kusano, T., Berberich, T. Tateda, C. and Takahashi, Y. (2008). Polyamines: essential factors for growth and survival. Planta. 228: 367-381.

Liu, J.H., Kitashiba, H. Wang, J. Ban, Y. and Moriguchi, T. (2007). Polyamines and their ability to provide environmental stress tolerance to plants. Plant Biotechnology. 24: 117-126.

Lotfi, N., Vahdati, K. Kholdebarin, B. and Amiri, R. (2010). Soluble sugars and proline accumulation play a role as effective indices for drought tolerance screening in Persian walnut (*Juglans regia* L.) during germination. Fruits. 65: 97-112.

Mahros, K.M., Badawy, E.M. Mahgoub, M.H. and Habib, A.M. (2011). Effect of Putrescine and Uniconazole Treatments on Flower Characters and Photosynthetic Pigments of *Chrysanthemum indicum* L. Plant Journal of American Science. 7(3): 399-408.

Micheal, A.M. and Ojha, T.P. (1987). Principles of Agricultural Engineering.

Vol. II, Jain Brothers Publisher, New Delhi, 320 p.

Nakano, Y. and Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant Cell Physiology. 22: 867–880.

Noohpishe, Z. and Kalantari, Kh.M. (2011). The interaction effects of spermidine application and salinity stress in pepper plants. Iranian Journal of Biology. 24(6): 848-857.

Parvin, P. and Khezri, M. (2015). Effect of foliar application of putrescine to enhance drought tolerance of Persian walnut (*Juglans regia* L.) seedlings. Iranian Journal of Horticultural Science. 46: 99-109. (In Persian)

Riaz, A., Younis, A. Hameed, M. and Kiran, S. (2010). Morphological and biochemical responses of turfgrasses to water deficit conditions. Pakistan Journal of Botany. 42: 3441-3448.

Saini, R.S., Sharme, K.D. Dhankhar, O.P. and Kaushik, R.A. (2001). Laboratory manual of analytical techniques in horticulture. India: Agrobios. 10: 49–50.

Smith, M.A. and Wood, E.J. (1992). Molecular and Cell Biochemistry. Biosynthesis. Chapman and Hall, Pubs. London, UK. pp. 128-134.

Zarafshar, M., Akbarinia, M. Askari, H. Hosseini, S.M. Rahaie, M. Struve, D. and Striker, G.G. (2014). Morphological, physiological and biochemical responses to soil water deficit in seedlings of three populations of wild pear tree (*Pyrus boisseriana*). Biotechnology, Agronomy, Society and Environment. 18: 353-366.