دانشگاه آزاد اسلامی واحد ارسنجان

مجله علمی پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهی
سال دوازدهم، شماره چهلم، ۱۳۹۹

اثر اشعه فرابنفش و آبسیزیک اسید بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و ویژگی‌های فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) تحت دورهای مختلف آبیاری

بهنوش رسایی[۱]، سعید جلالی هنرمند[۲]، مختار قبادی[۳]، گوئیشنگ ژو[٤]

دریافت: ۹۷/۱/۷ پذیرش: ۹۷/۱۰/۲

چکیده

این آزمایش به منظور بررسی تأثیر کاربرد اشعه فرابنفش (UV) و آبسیزیک اسید بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، خصوصیات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی گوجه فرنگی تحت شرایط تنش خشکی انجام شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار طی دو سال زراعی به مرحله اجرا در آمد. عوامل آزمایشی شامل تابش اشعه فرابنفش در سه سطح (شاهد (عدم تابش اشعه)، UV-AB و UV-C)، محلول‌پاشی آبسیزیک اسید در دو سطح (عدم کاربرد و کاربرد با غلظت ۱۰ میلی‌گرم در لیتر) و تنش خشکی در دو سطح بدون تنش خشکی (آبیاری کامل در کل دوره رشد) و تنش خشکی در مرحله رویشی (از ۲۰ روز پس از انتقال نشاء تا شروع گلدهی) بودند. نتایج نشان داد که در اثر اشعه UV-AB، محتوای نسبی آب برگ و وزن خشک شاخساره افزایش یافت در حالی که کاربرد اشعه UV-C سبب کاهش محتوای نسبی آب برگ و وزن خشک شاخساره نسبت به تیمار شاهد (بدون اشعه فرابنفش) شد. با اعمال تنش خشکی میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز و همچنین غلظت کربوهیدرات‌های محلول افزایش یافت در حالی که محتوای نسبی آب برگ و وزن خشک شاخساره به شدت کاهش یافت. در اثر محلول‌پاشی آبسیزیک اسید، میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز، محتوای نسبی آب برگ، غلظت کربوهیدرات‌های محلول و وزن خشک شاخساره افزایش یافت. بر اساس نتایج حاصل از این تحقیق می‌توان بیان کرد که تنش خشکی و فرابنفش اثرات زیانباری بر گیاه گوجه فرنگی داشتند و برهمکنش دو تنش محیطی فوق به طور هم‌افزایی عمل کرده تا مکانیسم‌های حفاظتی و سیستم دفاعی را القا کنند، به طوری که اعمال یک تنش موجب می‌شود تا آسیب‌های احتمالی وارد شده توسط تنش بعدی بر گیاه کاهش یابد.

واژه‌های کلیدی: اشعه فرابنفش، آبسیزیک اسید، تنش خشکی، گوجه فرنگی، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

رسایی، ب.، س. جلالی هنرمند، م. قبادی و گ. ژو. ۱۳۹۹. اثر اشعه فرابنفش و آبسیزیک اسید بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و ویژگی‌های فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) تحت دورهای مختلف آبیاری. مجله اکوفیزیولوژی گیاهی. ٤۰: ۷۱-۵۳.

۱- دانش آموخته دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران
۲- دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران- مسئول مکاتبات.
sjhonarmand@yahoo.com
۳- دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران
٤- دانشیار آزمایشگاه کلیدی ژنتیک و فیزیولوژی محصولات زراعی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه یانگژو، جیانگسو، چین

مقدمه

گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicon* L.) در ایران با سطح زیر کشت ۱۵۰۸۳۸ هکتار و اختصاص ۳۶/۲ درصد از کل تولید، رتبه دوم را در بین سبزیجات به خود اختصاص داده است (آمارنامه کشاورزی، ١٣٩٤). با این حال، این گیاه به تنش-های محیطی حساس است. تنش خشکی یکی از مهمترین فاکتورهای تنش‌زای محیطی است که تولید و بقای گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد. به طوری که ٤٠ تا ٦٠ درصد از زمین-های زراعی دنیا تحت تأثیر خشکی قرار دارند (بوهنر و جنسن، ١٩٩٦). واکنش گیاهان به تنش خشکی بسته به گونه گیاهی، مرحله نموی گیاه، شدت و مدت زمان تنش متفاوت است (بوهنر و جنسن، ١٩٩٦)، که رشد، عملکرد و کیفیت محصول را تحت تأثیر قرار می‌دهد (ناهار و گرتزمارچر، ۲۰۰۲). تنش خشکی مانند سایر تنش‌های محیطی باعث ایجاد تنش اکسیداتیو در سلول‌های گیاه می‌شود. این موضوع به دلیل انتقال الکترون به اکسیژن و تولید گونه‌های فعال اکسیژن[1] می‌باشد. در شرایط تنش خشکی به دلیل قطع سیستم انتقال الکترون و همچنین فعالیت‌های متابولیکی اکسیدکنندگی که در کلروپلاست و میتوکندری انجام می‌شود، تولید گونه‌های فعال اکسیژن به مراتب افزایش می‌یابد. در حالی که در شرایط مطلوب رشد، تعادل بین تشکیل و مصرف گونه‌های فعال اکسیژن از طریق سیستم‌های آنزیمی و غیر آنزیمی کنترل می‌شود. در صورتی که در شرایط تنش خشکی، تولید گونه‌های فعال اکسیژن بیش از ظرفیت سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاه می‌باشد و این موضوع زمینه-ساز آسیب به گیاه می‌شود (مرشد و همکاران، ۲۰۱۳).

تعداد زیادی از مسیرها و اجزای مسئول پاسخگویی به تنش به طور مشترک به چندین عامل استرس‌زا واکنش نشان می‌دهند (گرسبرگ و هناتوزکو-کونکا، ۲۰۱۷). در این ارتباط، تحقیقات سولیوان و ترامورا (۱۹۸۹) نشان داد که وقتی گیاهان قبل از مواجه شدن با اشعه فرابنفش (UV)، دوره تنش خشکی را طی کنند نسبت به گیاهانی که تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفته-اند، آسیب کمتری می‌بینند. آنها اینگونه استدلال کردند که وقتی گیاهان تنش UV را تجربه می‌کنند، غلظت‌های بالاتری از ترکیبات جاذب اشعه فرابنفش مثل آلکالوئیدها، کارتنوئیدها، آنتوسیانین‌ها، فلاونوئیدها و فنل‌ها را تولید می‌کنند که اینگونه ترکیبات حفاظت بیشتری از گیاه در برابر اشعه فرابنفش بوجود می‌آورند (هانس و دروت، ۲۰۰۳). تجمع رنگدانه‌های جذب کننده اشعه فرابنفش یکی از راههای تعدیل اثرات UV است که گیاهان به کار می‌گیرند (توحیدی مقدم و همکاران، ۱۳۹۵). تحقیقات باسلار و همکاران (۲۰۱۵) نشان داده است که گیاهان تیمار شده با اشعه فرابنفش دارای بالاترین میزان آنتوسیانین، فلاونوئید و کارتنوئید بودند. حتی این ترکیبات سبب می‌شوند که گیاهان در مقابل تنش‌های بعدی اعم از تنش‌های زنده مثل بیماریهای گیاهی و تنش‌های غیرزنده مانند خشکی، شوری، سرما و غیره محافظت شوند (کولب و همکاران، ۲۰۰۱).

آبسیزیک اسید (ABA)، یکی از تنظیم کننده‌های رشد گیاهی است که در ارتباط با پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی تولید می‌شود و رشد و نمو گیاه را در محیط‌های نامطلوب کنترل می-کند (تایز و زایگر، ۲۰۰٦). این تنظیم کننده رشد گیاهی می‌تواند فعالیت آنزیم‌های خنثی کننده گونه‌های فعال اکسیژن مثل سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز را افزایش داده و تشکیل مالون دی‌آلدئید را کاهش دهد (لی و همکاران، ۲۰۱۱). با وجود اینکه اطلاعات ما در مورد نقش آبسیزیک اسید در تنظیم تجمع کارتنوئیدها در طی رسیدن میوه گوجه فرنگی، محدود است ولی مشخص شده که این هورمون بیوسنتز کارتنوئیدها را از طریق تنظیم نمو پلاستیدها بر عهده دارد. به طوری که مطالعات لیو و همکاران (۲۰۱۵) نشان داده که بین سطوح آبسیزیک اسید و تعداد پلاستیدها ارتباط تنگاتنگی وجود دارد. استفاده از آبسیزیک اسید می‌تواند سازگاری گیاه را به تنش‌های محیطی مثل خشکی افزایش داده و توانایی گیاه را برای رویارویی با شرایط نامساعد محیط افزایش می‌دهد (گورتا و همکاران، ۲۰۰۷). همچنین این هورمون در نمو میوه و افزایش کیفیت محصول مؤثر می‌باشد. با توجه به موارد بیان شده، هدف از این تحقیق بررسی تأثیر کاربرد اشعه فرابنفش و آبسیزیک اسید بر فعالیت آنزیم‌های آنتی-اکسیدانی، برخی ویژگی‌های فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) تحت شرایط تنش خشکی است.

مواد و روش‌ها

زمان و مکان اجرای آزمایش

این آزمایش در دو سال‌های زراعی ۹۵-۱۳۹۳ در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه واقع در عرض جغرافیایی ٣٤ درجه و ٣٢ دقیقه شمالی و ٤٧ درجه و ١٠ دقیقه شرقی با ارتفاع ۱۳۱۹ متر از سطح دریا اجرا شد. میانگین دمای ماهیانه در سال‌های اجرای آزمایش در

1 Reactive Oxygen Species (ROS)

جدول ۱ نشان داده شده است. خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک محل اجرای آزمایش در عمق صفر تا ۳۰ سانتیمتری در جدول ۲ قابل مشاهده است. مصرف کودهای مورد نیاز بر اساس آزمون خاک در هر دو سال اجرای آزمایش صورت گرفت. کلیه عملیات‌های مدیریتی در سال اول و دوم به طور یکسان اعمال شد به طوری که کنترل علف‌های هرز در درون و بین جوی‌ها و بین بوته‌ها در چند مرحله به صورت دستی انجام شد.

جدول ۱- میانگین دمای ماهانه (درجه سلسیوس) محل اجرای آزمایش در فصول زراعی در سال اول (۹۴-۱۳۹۳) و دوم (۹۵-۱۳۹۴).

سال	ماه‌ها						میانگین دمای ماه‌های مختلف
	فروردین	اردیبهشت	خرداد	تیر	مرداد	شهریور	
سال اول (۹۴-۱۳۹۳)	۱۲/۳	۱۹/۳	۲۶/۰	۲۹/۸	۳۰/۶	۲۵/۸	۲۳/۹۷
سال دوم (۹۵-۱۳۹۴)	۱۱/۲	۱۸/۵	۲۴/۹	۲۹/۱	۲۹/۲	۲۵/۴	۲۳/۶۵

منبع: سازمان هواشناسی کشور

جدول ۲- نتایج تجزیه فیزیکی و شیمیایی خاک محل اجرای آزمایش در عمق صفر تا ۳۰ سانتیمتری.

سال	اسیدیته	نیتروژن (درصد)	فسفر قابل جذب	پتاسیم قابل جذب	شن (درصد)	سیلت (درصد)	رس (درصد)	بافت خاک
			(میلی‌گرم بر کیلوگرم)					
سال اول (۹۴-۱۳۹۳)	۷/۹	۰/۰۱۴	۷	۳۸۰	۱۶	۴۴	۴۰	رسی لومی
سال دوم (۹۵-۱۳۹۴)	۷/۸	۰/۰۱۴	۷/۱	۳۷۹	۱۵	۴۵	۴۰	رسی لومی

طرح و تیمارهای آزمایش

این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار روی گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L. *var*. H2274) اجرا شد. این واریته میان رس، پاکوتاه و مناسب کشت در فضای آزاد و مزرعه بوده و به محدوده وسیعی از خاک و شرایط آب و هوایی سازگار است. عوامل آزمایشی شامل طیف‌های خفیف اشعه فرابنفش در سه سطح (عدم تابش اشعه (شاهد)، UV-AB و UV-C)، آبسیزیک اسید در دو سطح (عدم محلول‌پاشی و محلول‌پاشی) و شرایط رطوبتی در دو سطح بدون تنش خشکی (آبیاری کامل در کل دوره رشد) و تنش خشکی در مرحله رویشی بودند.

تابش خفیف اشعه فرابنفش در مرحله گیاهچه‌ای با طیف‌های UV-AB و UV-C با شدت کم توسط لامپ‌های NARVA مدل LT 18W/009 صورت گرفت. برای این منظور گیاهچه‌ها در مرحله ۵-۴ برگی (قبل از انتقال به مزرعه) در زیر یک محفظه کاملاً پوشیده طی ۳ روز متوالی به مدت ۹ دقیقه تحت اشعه UV-AB و ۳ دقیقه در معرض UV-C قرار گرفتند. به طوری که در این شرایط گیاهچه‌ها ۲ کیلوژول بر مترمربع در روز انرژی دریافت کردند. انرژی معادل با ۹-۰/۵ کیلوژل بر مترمربع، به عنوان دزهای مفید اشعه فرابنفش شناخته می‌شود که حساسیت گیاه را به تنش‌ها کاهش می‌دهد (کاتروا و پرینسن، ۲۰۰۸).

محلول‌پاشی آبسیزیک اسید با غلظت ۱۰ میلی‌گرم در لیتر (معادل با ۳۸ میکرومولار) و طی یک مرتبه در مرحله رویشی (۴۸ روز پس از انتقال نشاء به مزرعه و مصادف با دور دوم اعمال تنش خشکی) انجام شد. جهت جذب سطحی بهتر از ۲ الی ۳ قطره تیپول به عنوان مویان استفاده شد. برای پاشیدن محلول آبسیزیک اسید از سمپاش پشتی با گنجایش ۲۰ لیتر بهره گرفته و محلول‌پاشی بر روی شاخساره بوته‌های گوجه فرنگی تا خیس شدن کامل آنها ادامه یافت.

تنش خشکی در مرحله رویشی از ۲۰ روز پس از انتقال نشاء تا شروع گلدهی و با افزایش دور آبیاری به ۱۴ روز یکبار اعمال شد. قابل ذکر است که دور آبیاری در شرایط بدون تنش (آبیاری کامل) در مرحله رویشی ۷ روز یکبار انجام شد. به طور

کلی دوره رویشی ٤٨ روز طول کشید که تا ٢٠ روز پس از انتقال نشاء تا اعمال تنش، آبیاری تیمارهای کنترل و تنش بطور یکسان اعمال شد ولی پس از آن تیمار کنترل (با دور آبیاری ٧ روزه) ٤ بار و تیمار تنش (با دور آبیاری ١٤ روزه) ٢ بار آبیاری شد.

مراحل اجرای آزمایش

قطعه زمین مورد نظر در پاییز هر دو سال شخم و در فصل بهار (چند روز قبل از کاشت) با دیسک خاک مزرعه تهیه شد. سپس با استفاده از نهرکن جوی‌های کشت نشاء تهیه گردید. طول هر جوی ٣ متر و عرض آن ٠/٥ متر و فاصله بین دو جوی نیز ١ متر بود. ابتدا، انتها، بین تکرارها و دو طرف قطعه زمین نهرهایی جهت آبیاری مناسب مزرعه تهیه گردید. در اواسط اسفند ماه یک قطعه زمین به ابعاد چهار مترمربع برای تهیه نشاء در نظر گرفته شد. مقدار ٤ گرم بذر گوجه فرنگی برای تولید ١٠٠٠ نشاء استفاده شد. بعد از جوانه‌زدن بذور، قطعه زمین مورد نظر توسط پوشش پلاستیکی با ارتفاع ٣٠ سانتی‌متر از سطح خاک جهت جلوگیری از خسارت سرما و پرندگان کاملاً پوشیده شد. مدت زمان نگهداری نشاءها در خزانه از کاشت تا انتقال به مزرعه در دو سال آزمایش بین ٧-٦ هفته به طول انجامید. در مرحله ٥-٤ برگی عمل انتقال نشاء از خزانه به مزرعه بعد از اعمال تیمارهای اشعه فرابنفش انجام گرفت. بدین منظور جهت از بین نرفتن نشاءها، ریشه‌ی آنها همراه خاک مرطوب از خزانه برداشت و در سبدهایی نگهداری شدند. در ٣ روز اعمال اشعه فرابنفش، در هر روز بعد از اعمال تیمار، روی نشاءها پارچه نمناکی جهت جلوگیری از خشک شدن آنها قرار داده شده و خاک همراه ریشه نیز با آب مرطوب گردید. از نشاهایی با ارتفاع ٢٠-١٥ سانتی‌متر، دارای برگ‌های سالم و سبز و ریشه‌های مناسب برای کاشت در محل داغ‌آب استفاده شد. فاصله بین نشاها ١٥ سانتی‌متر بود (به طوری که ٢٠ نشاء در هر ردیف پشته کشت شدند). مدیریت علف‌های هرز در درون و بین جوی‌ها و بین بوته‌ها در چند مرحله به صورت دستی و با عمل وجین کردن انجام شد. همچنین کنترل علف‌های اطراف مزرعه به صورت مکانیکی و از طریق شخم‌زدن صورت گرفت.

صفات مورد اندازه‌گیری

به منظور بررسی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، در پایان مرحله رویشی نمونه‌برداری از برگ‌های گوجه فرنگی در سطوح مختلف تیماری انجام شد. برگ‌ها در فویل آلومینیومی گذاشته و در نیتروژن مایع به سرعت منجمد شدند. این نمونه‌ها به آزمایشگاه منتقل و در فریزر ٨٠- درجه سلسیوس تا زمان اندازه-گیری پارامترهای مورد نظر، نگهداری شدند.

برای استخراج آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، ابتدا ٠/٥ گرم نمونه برگ تازه در نیتروژن مایع کاملاً خرد شد، سپس دو میلی‌لیتر بافر استخراج (تریس کلریدریک اسید[1] pH=7.5) به آن اضافه گردید و در داخل هاون چینی به‌طورکامل هموژنیزه شد. نمونه-های هموژن شده به مدت ١٥ دقیقه در دمای ٤ درجه سلسیوس و با دور ١٣٠٠٠ سانتریفیوژ شدند. از سوپر ناتانت[2] حاصل جهت اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان استفاده شد (راماچاندرا-ردی و همکاران، ٢٠٠٤). فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، سوپراکسیددیسموتاز و کاتالاز با استفاده از روش سینها (١٩٧٢)، چانس و ماهلی (١٩٩٥) و بائوچامپ و فریدوویچ (١٩٧١) مورد اندازه‌گیری قرار گرفت و مقدار کمی سرعت فعالیت آنزیم‌های مذکور بر حسب واحد بر میلی‌گرم پروتئین بیان شد.

برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ‌ها پس از اعمال تیمارها و در پایان مرحله رویشی، از هر کرت به صورت تصادفی از برگ ٥ بوته نمونه‌برداری صورت گرفت. ابتدا وزن تر برگ‌ها فوراً اندازه‌گیری شد و به منظور تعیین وزن آماس به مدت ١٦ ساعت در دمای اتاق و داخل آب مقطر قرار داده شدند و پس از خشک کردن آب روی برگ‌ها، وزن شدند، سپس برگ-ها در آون و در دمای ٧٠ درجه سلسیوس به مدت ٢٤ ساعت قرار داده شدند و پس از آن وزن خشک آنها نیز به دست آمد و در نهایت محتوای نسبی آب برگ‌ها از رابطه زیر محاسبه شد (بار و همکاران، ١٩٦٢؛ اسچونفیلد و همکاران، ١٩٨٨):

رابطه (١)

$$RWC\ (\%) = [(F_W - D_W) / (T_W - D_W)] \times 100$$

که در آن RWC: محتوای نسبی آب برگ، F_W: وزن تر، D_W: وزن خشک، T_W: وزن آماس (تورژسانس) می‌باشند.

پس از اعمال تیمارها و در پایان مرحله رویشی از هر کرت، مقداری نمونه برگی به صورت تصادفی از بوته‌ها برداشت شده و در آون با دمای ٧٠ درجه سلسیوس به مدت ٤٨ ساعت خشک شدند و پس از خرد و آسیاب کردن برای اندازه‌گیری غلظت کربوهیدرات محلول مورد استفاده قرار گرفتند. سنجش غلظت قندها با استفاده از روش فنل اسید سولفوریک صورت گرفت (هاسید و نئوفیلد، ١٩٦٤).

1- Tris-HCl
2- Supernatant

برای اندازه‌گیری وزن خشک شاخساره و سطح برگ در مرحله مورد نظر (پایان مرحله رویشی) تعداد ۱۰ بوته از هر تیمار به صورت تصادفی انتخاب و از سطح زمین برداشت شد. نمونه‌ها به آزمایشگاه منتقل و توسط دستگاه سطح برگ سنج (Leaf Area Meter System) میزان سطح برگ آنها سنجیده شد و پس از قرارگیری در آون با دمای ۷۰ درجه سلسیوس به مدت ۷۲ ساعت، مجموع وزن خشک برگ و ساقه در هر تیمار به عنوان وزن خشک شاخساره (بوته) در نظر گرفته شد. محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزار SAS (ver. 8.0) و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون دانکن در سطح ۵ درصد انجام شد.

نتایج و بحث

سرعت فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز: بر اساس نتایج تجزیه مرکب مشخص گردید که اثرات اصلی آبیاری و آبسیزیک اسید بر سرعت آنزیم-های پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز در سطح پنج درصد معنی‌دار بودند و در بین اثرات متقابل نیز فقط اثر متقابل آبیاری × آبسیزیک اسید بر سوپراکسید دیسموتاز در سطح پنج درصد معنی‌دار شد (جدول ۳).

نتایج حاصل از این تحقیق مؤید این مطلب است که گیاه گوجه فرنگی در مواجهه با تنش خشکی سرعت فعالیت آنزیم-های پراکسیداز و کاتالاز را به منظور کاهش خسارات ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن تولیدی طی تنش خشکی افزایش داده است (جدول ٤). در گیاهان سازوکارهای دفاعی جهت حفاظت در مقابل تنش‌های محیطی بوجود می‌آید. این سازوکارها شامل سازوکارهای آنزیمی و غیرآنزیمی می‌باشند. فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز، کاتالاز، گلوتاتیون ردوکتاز و غیره از جمله سازوکارهای آنزیمی و تولید آنتی‌اکسیدان‌هایی مانند آسکوربیک اسید، کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها و آلکالوئیدها از جمله سازوکارهای غیر آنزیمی محسوب می-شوند. این تغییرات می‌تواند در ایجاد مقاومت در برابر انواع تنش‌های محیطی نقش داشته باشند و گیاهان از این طریق قادرند که بر اثرات مضر انواع تنش‌ها غلبه کنند (کاترو و همکاران، ۲۰۱۲). مطابق با نتایج این تحقیق، مرشد و همکاران (۲۰۱۳) نیز اعلام کردند که واکنش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به تنش اکسیداتیو در اثر تنش خشکی افزایش یافت، که همگی آنها در پی کاهش دادن میزان تولید و افزایش جمع‌آوری گونه‌های فعال اکسیژن و در نهایت کاهش خسارات وارده از آنها به گیاه است. شواهدی وجود دارد که نشان می‌دهد بین تحمل گیاهان به تنش-های محیطی با افزایش محتوای آنتی اکسیدان‌ها همبستگی مثبت و معنی‌داری وجود دارد (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۸۸؛ مالک و همکاران، ۲۰۱۰). همچنین اردلانی و همکاران (۱۳۹۳) افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی را در اثر تنش خشکی در گندم بیان کرده‌اند.

نتایج این تحقیق نشان داد که کاربرد آبسیزیک اسید سبب افزایش سرعت فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز به عنوان بخشی از آنزیم‌های دخیل در سازوکار دفاعی گیاه گوجه فرنگی شد (جدول ۵؛ شکل ۱ الف). آبسیزیک اسید باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌گردد و کاهش ورود دی اکسیدکربن به برگ را در پی دارد. کاهش دسترسی به دی اکسیدکربن و عدم انتقال الکترون به NADPH منجر به انتقال الکترون به اکسیژن می‌شود و تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن افزایش می‌یابد و در این شرایط نیاز به آنتی اکسیدان نیز افزایش می‌یابد. مطابق با نتایج این تحقیق، بیان شده که این تنظیم کننده رشد گیاهی می‌تواند فعالیت آنزیم‌های خنثی کننده گونه‌های فعال اکسیژن مثل سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز را افزایش داده و میزان پراکسیداسیون چربی کاهش داده و در نهایت تشکیل مالون دی‌آلدئید را کاهش دهد (لی و همکاران، ۲۰۱۱). در حالی که جیانگ و ژانگ (۲۰۰۱) و ساکاموتو و همکاران (۲۰۰۸) گزارش دادند که اگرچه آبسیزیک اسید فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی مثل سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز را در گیاه بهبود می‌بخشد اما در عین حال تولید رادیکال‌های آزاد را نیز افزایش می‌دهد، همچنین این هورمون آسیب اکسیداتیو را در گیاه افزایش می‌دهد. با این حال چنین به نظر می‌رسد که آبسیزیک اسید با ایجاد تغییرات متابولیک سلولی، منجر به افزایش سطح رادیکال‌های آزاد اکسیژن شده و در پی آن فعالیت سیستم دفاعی آنزیمی بالا می‌رود (نواب پور، ۱۳۹۰؛ گوآن و همکاران، ۲۰۰۰). برلی و همکاران (۲۰۰۹) طی بررسی-های خود گزارش دادند که کاربرد توأم آبسیزیک اسید و اشعه خفیف UV-B سطح فعالیت آنتی اکسیدان‌ها و کاروتنوئیدها را افزایش می‌دهد.

جدول ۳- تجزیه مرکب اثرات تابش خفیف طیف‌های فرابنفش، فاکتور آبیاری و محلول‌پاشی آبسیزیک اسید بر فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان و ویژگی‌های فیزیولوژیکی و مرفولوژیکی گوجه فرنگی در مرحله رشد رویشی

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات						
		سرعت فعالیت پراکسیداز	سرعت فعالیت کاتالاز	سرعت فعالیت سوپراکسید دیسموتاز	محتوای نسبی آب برگ	کربوهیدرات-های محلول	وزن خشک شاخساره	سطح برگ
سال	۱	۴۳۱۴/۸^{ns}	۳۸۴/۸^{ns}	۴۷۸/۸^{ns}	۱۵۲/۲^{ns}	۵۰۹۵/۴^{ns}	۱۳۵/۱^{ns}	۲۹۱۰۳/۲^{ns}
تکرار (سال)	۶	۸۵۵۷۵/۸	۳۵۷۳/۲	۲۷۴/۲	۲۸۴۱/۴	۱۱۸۴۳/۲	۳۰۳۴/۵	۲۶۸۰۲۴/۱
فرابنفش	۲	۱۰۶۲۹/۶^{ns}	۴۴۹/۷^{ns}	۲۳۲/۷^{ns}	۵۹۰/۹**	۱۱۴۹/۹^{ns}	۹۱۷/۰**	۶۱۳۷۵/۱*
آبیاری	۱	۲۰۰۶۸/۱*	۲۵۳۹/۹*	۵۲۱۲/۶**	۱۰۱۲/۰**	۷۵۵۵۵/۴**	۱۵۲۲/۴**	۱۴۷۳۸۴/۱**
آبسیزیک اسید	۱	۲۴۲۱۸/۹*	۳۳۴۱/۷*	۱۷۲۷/۲*	۲۵۷۱/۹**	۶۸۹۰۸/۱**	۲۵۵۹/۵**	۲۰۰/۳^{ns}
سال × فرابنفش	۲	۴۴۶۷/۱^{ns}	۸۴/۷^{ns}	۲۳۴/۶^{ns}	۱۴/۶^{ns}	۴۴۷/۹^{ns}	۱۹/۲^{ns}	۱۳۴۳۱/۴^{ns}
سال × آبیاری	۲	۲۷۸/۱^{ns}	۷۰/۷^{ns}	۰/۳۵۰^{ns}	۰/۱۲۷^{ns}	۸۳۵/۴^{ns}	۰/۷۱۷^{ns}	۲۷۵/۰^{ns}
سال × آبسیزیک اسید	۱	۱۰۱۹۷/۰^{ns}	۱۵۱/۵^{ns}	۹۶/۸^{ns}	۲/۸۳^{ns}	۸۲۳/۶^{ns}	۳/۸۰^{ns}	۵۱۴۰۶/۸^{ns}
فرابنفش × آبیاری	۴	۱۱۱۰/۴^{ns}	۲۱۰/۴^{ns}	۹۹/۳^{ns}	۱۹۵/۲*	۱۵۷/۴^{ns}	۲۰۳/۵*	۸۳۹۱/۳^{ns}
فرابنفش × آبسیزیک اسید	۲	۱۰۴۶/۱^{ns}	۸۷/۸^{ns}	۲/۱۱^{ns}	۹۴/۵^{ns}	۵۱۹/۵^{ns}	۹۱/۴^{ns}	۶۷۸۲/۲^{ns}
آبیاری × آبسیزیک اسید	۲	۳۷/۲^{ns}	۳۷۳/۶^{ns}	۱۴۶۱/۷*	۲۸۳/۹*	۱۶۰۸/۸^{ns}	۲۹۲/۹*	۲۵۹۶/۸^{ns}
فرابنفش × آبیاری × آبسیزیک اسید	۴	۴۷۱/۷^{ns}	۳۰/۱^{ns}	۷۰/۱۹^{ns}	۱۶۹/۱^{ns}	۳۷۰/۷^{ns}	۱۷۵/۰*	۱۱۱۰/۷^{ns}
سال × فرابنفش × آبیاری	۴	۵۱۴۷/۱^{ns}	۵۴/۰^{ns}	۴۳۳/۷^{ns}	۶/۲۴^{ns}	۴۹۳/۵^{ns}	۵/۵۴^{ns}	۲۱۵۲۰/۲^{ns}
سال × فرابنفش × آبسیزیک اسید	۲	۲۳۴/۰^{ns}	۳۳/۵^{ns}	۹۳/۱^{ns}	۱۹/۴^{ns}	۱۵۴۸/۱^{ns}	۱۸/۵۳^{ns}	۴۰۶/۶^{ns}
سال × آبیاری × آبسیزیک اسید	۲	۴۹۸/۶^{ns}	۱۱۴/۴^{ns}	۲۲/۶^{ns}	۵۴/۱^{ns}	۳۲۲۷/۱^{ns}	۵۸/۴^{ns}	۵۴۰/۰^{ns}
سال × فرابنفش × آبیاری × آبسیزیک اسید	۴	۹۸۳۳/۸^{ns}	۳۰۷/۵^{ns}	۲۵۴/۶^{ns}	۳۳/۷^{ns}	۷۸/۲^{ns}	۳۹/۸^{ns}	۵۴۰۵۹/۴^{ns}
خطا	۶۶	۳۷۹۲/۹	۵۴۹/۵	۳۴۲/۶	۵۶/۰	۱۹۰۴/۷	۵۴/۳	۱۳۸۷۱/۵
ضریب تغییرات (درصد)	-	۱۵/۸	۱۴/۲	۲۰/۱	۹/۷۷	۱۴/۷	۸/۷۳	۱۱/۱

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

نتایج اثر متقابل آبیاری و آبسیزیک اسید نشان داد که در شرایط آبیاری کامل، کاربرد آبسیزیک اسید سبب افزایش سوپراکسید دیسموتاز شد در حالی که در شرایط تنش کم آبی، کاربرد آبسیزیک اسید تأثیری بر این آنزیم نداشت (شکل ۱ الف). بر اساس این نتایج می‌توان بیان کرد که علت افزایش فعالیت آنزیم فوق در شرایط بدون تنش و کاربرد آبسیزیک اسید احتمال بخاطر اثر تحریکی آبسیزیک اسید در افزایش گونه‌های فعال اکسیژن بوده که منجر به فعالیت سیستم دفاعی شده است. در این راستا، بیان شده که کاربرد غلظت‌های پایین آبسیزیک اسید (۵۰ میکرومولار) در جو، ضمن افزایش سطح متعادلی از رادیکال‌های اکسیژن منجر به تحریک سیستم دفاعی آنزیمی و غیر آنزیمی شده و گیاه از بروز تنش اکسیداتیو در امان می‌ماند

(رسولی و همکاران، ۱۳۹۳). از طرفی، با توجه به این که در شرایط تنش کم آبی افزایش آنزیم‌های آنتی اکسیدانی برای مقابله با گونه‌های فعال اکسیژن به طور طبیعی صورت می‌گیرد پس کاربرد آبسیزیک اسید در این شرایط بر این امر دخیل نبوده است. مطابق با نتایج این تحقیق، گیاهان مقاوم به تنش‌های محیطی نظیر خشکی و شوری معمولاً از سطح آبسیزیک اسید درونی بالایی برخوردا هستند و ممکن است به منبع خارجی آبسیزیک اسید پاسخ مناسبی نشان ندهند (یین و همکاران، ۲۰۰٤). بیان شده که هورمون‌ها نقش اساسی در تنظیم رشد گیاهان و پاسخ به تنش‌های محیطی ایفا می‌کنند. در این ارتباط، فرهودی (۱۳۹۲) بیان کرد که محلول‌پاشی آبسیزیک اسید (۱۵ میکرومول بر لیتر) روی رقم حساس به شوری کلزا سبب افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز، غلظت پتاسیم اندام هوایی و ماده خشک اندام هوایی در شرایط تنش شوری در مقایسه با گیاهان محلول‌پاشی نشده گردید. همچنین بیان شده که کاربرد خارجی آبسیزیک اسید سبب فعال شدن فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانت در گندم تحت تنش و کاهش اثرات سوء تنش بر گیاه شد (آگراوال و همکاران، ۲۰۰۵). نواب پور (۱۳۹۰) طی مطالعات خود بر روی گیاه جو نشان داد که غلظت‌های پایین آبسیزیک اسید بویژه ۵۰ میکرومول، ضمن افزایش سطح متعادلی از رادیکال‌های اکسیژن منجر به تحریک سیستم دفاعی آنزیمی و غیر آنزیمی شده و بدین وسیله گیاه از بروز تنش اکسیداتیو و خسارات مربوطه مصون می‌ماند. در راستای نتایج بدست آمده، تحقیقات سایر محققین نشان داده که محلول‌پاشی آبسیزیک اسید منجر به افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربیک پراکسیداز و گلوتاتیون ردوکتاز در بافت‌های گیاهی شده است (گونگ و همکاران، ۱۹۹۸؛ بلایر و همکاران، ۲۰۰۰).

جدول ٤- مقایسه میانگین اثرات ساده فاکتور آبیاری بر سرعت فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز، محتوای کربوهیدرات‌های محلول و سطح برگ گوجه فرنگی در مرحله رشد رویشی

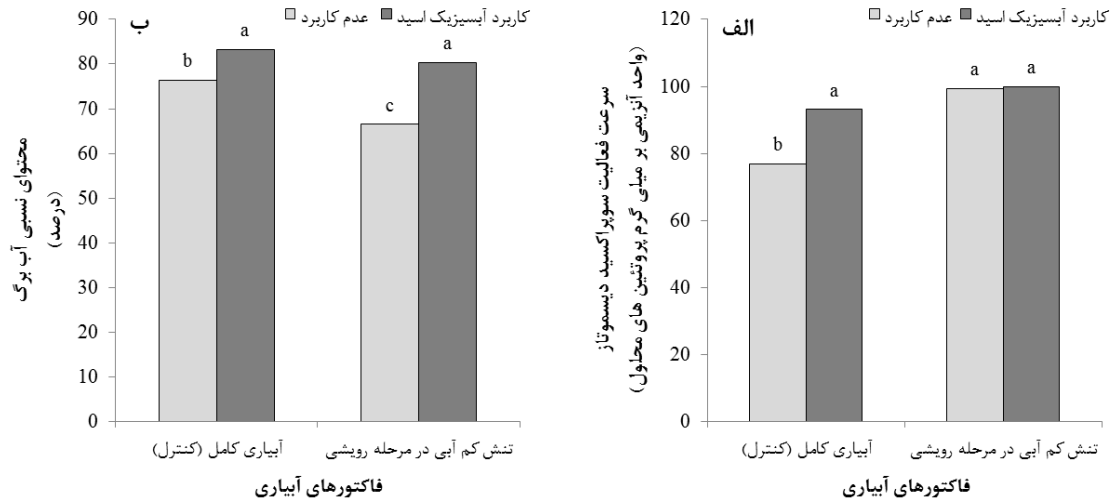
فاکتورهای آبیاری	سرعت فعالیت پراکسیداز (واحد آنزیمی بر میلی‌گرم پروتئین‌های محلول)	سرعت فعالیت کاتالاز (واحد آنزیمی بر میلی‌گرم پروتئین-های محلول)	کربوهیدرات‌های محلول (میلی‌گرم بر گرم وزن خشک)	سطح برگ (سانتیمتر مربع در گیاه)
آبیاری کامل (کنترل)	۳۷٤/۳^{b}	۱۵۸/۹^{b}	۲٦۸/۹^{b}	۱۱۰۰/۰^{a}
تنش کم آبی در مرحله رویشی	٤۰۳/۳^{a}	۱٦۹/۲^{a}	۳۲۵/۰^{a}	۱۰۲۱/۷^{b}

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون تفاوت معنی‌دار بایکدیگر بر اساس آزمون دانکن در سطح پنج درصد ندارند.

جدول ۵- مقایسه میانگین اثرات ساده آبسیزیک اسید بر سرعت فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز و محتوای کربوهیدرات‌های محلول برگ گوجه فرنگی در مرحله رشد رویشی

آبسیزیک اسید	سرعت فعالیت پراکسیداز (واحد آنزیمی بر میلی‌گرم پروتئین‌های محلول)	سرعت فعالیت کاتالاز (واحد آنزیمی بر میلی‌گرم پروتئین‌های محلول)	کربوهیدرات‌های محلول (میلی‌گرم بر گرم وزن خشک)
عدم کاربرد (کنترل)	۳۷۲/۹^{b}	۱۵۸/۱^{b}	۲۷۰/۲^{b}
کاربرد آبسیزیک اسید در مرحله رویشی	٤۰٤/۷^{a}	۱٦۹/۹^{a}	۳۲۳/۷^{a}

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون تفاوت معنی‌دار بایکدیگر بر اساس آزمون دانکن در سطح پنج درصد ندارند.



شکل ۱- مقایسه میانگین اثرات متقابل فاکتور آبیاری و آبسیزیک اسید بر سرعت فعالیت سوپراکسید دیسموتاز (الف) و محتوای نسبی آب (ب) برگ گوجه فرنگی در مرحله رشد رویشی. میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون تفاوت معنی‌دار بایکدیگر بر اساس آزمون دانکن در سطح پنج درصد ندارند

محتوای نسبی آب برگ: بر اساس نتایج تجزیه واریانس مشخص شد که اثرات اصلی اشعه خفیف فرابنفش، آبیاری و آبسیزیک اسید در سطح یک درصد بر محتوای نسبی آب برگ معنی‌دار بودند (جدول ۳). در این بین، اثر متقابل فرابنفش × آبیاری و همچنین اثر متقابل آبیاری × آبسیزیک اسید بر محتوای نسبی آب برگ در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار شدند (جدول ۳).

بر اساس نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل فرابنفش × آبیاری بر محتوای نسبی آب برگ مشخص شد که در شرایط آبیاری کامل کاربرد اشعه UV-AB سبب افزایش محتوای نسبی آب برگ گوجه فرنگی شد و اشعه UV-C تأثیر چندانی نداشت. در حالی که در شرایط تنش کم آبی نتایج دیگری حاصل شد و کاربرد اشعه UV-AB تأثیری نداشت و اشعه UV-C سبب کاهش محتوای نسبی آب برگ نسبت به شاهد شد (جدول ٦). این امر مؤید این مطلب است که در شرایط عدم محدودیت رطوبتی، اعمال پرتوی خفیف UV-AB بر محتوای نسبی آب برگ مثبت است ولی در شرایط تنش کم آبی، اعمال پرتوی UV-C اثر مضری بر صفت یاد شده داشت. اشعه UV-C به دلیل شدت خسارت باعث تخریب غشاء و خروج آب و مواد معدنی از سلول و در نتیجه کاهش محتوای نسبی آب برگ می-شود، پس در نتیجه باعث کاهش پایداری غشاء سلولی می‌شود. با توجه به اینکه در شرایط تنش کم آبی، میزان آب در دسترس گیاه تقلیل می‌یابد و از سوی دیگر اشعه UV-C نسبت به بقیه اشعه‌های فرابنفش پرانرژی تر است و ممکن صدماتی را به غشاءهای سلولی وارد کند. پس ترکیب این دو عامل منجر به آسیب‌های چشمگیری در گیاه می‌گردد و تقلیل محتوای نسبی آب برگ را در پی خواهد داشت. محتوای بالاتر آب نسبی برگ به معنی توانایی برگ در حفظ مقادیر بیشتر آب در شرایط تنش است. محتوای نسبی آب بالاتر برگ ممکن است از طریق قابلیت تنظیم اسمزی و یا توانایی ریشه در جذب آب حاصل شود. در این مورد، نتایج حاجی حسینلو و همکاران (١٣٩٤) روی گیاه کدو نشان داد که محتوای نسبی آب برگ در تنش توأم خشکی و اشعه فرابنفش در مقایسه با تنش خشکی بیشتر بود. در مقابل نتایج پولسون و همکاران (٢٠٠٦) نشان دادند که اشعه فرابنفش در محدوده UV-B اثرات خشکی را از طریق کاهش هدر روی آب گیاه تعدیل می‌کند.

نتایج اثر متقابل آبیاری × آبسیزیک اسید نشانگر این مطلب بود که بیشترین میزان محتوای نسبی آب برگ در شرایط آبیاری کامل تحت کاربرد آبسیزیک اسید با ۸۳/۳ درصد حاصل شد و کمترین آن در شرایط تنش کم آبی تحت عدم کاربرد آبسیزیک اسید با ٧٦/٤ درصد بدست آمد (شکل ۱ ب). با توجه به اینکه آبسیزیک اسید به عنوان یک هورومون غیر رشدی و اعمال پیری اطلاق می‌گردد ولی نتایج این بررسی نشان می‌دهد که کاربرد این هورمون در این تحقیق در شرایط رطوبتی کافی به عنوان یک سیگنال محرکی عمل کرده و افزایش محتوای نسبی آب برگ را در پی دارد. می‌توان بیان کرد که کاربرد آبسیزیک اسید منجر به

بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای شده است که پیامد آن کاهش مصرف آب و افزایش محتوای نسبی آب برگ است. محققین یکی از مهمترین عوامل حفظ بقاء در شرایط تنش را قدرت بالای گیاه در حفظ آب سلولی می‌دانند (عبدالا و ال-خوشیبان، ۲۰۰۷؛ سانچز-رودریگز و همکاران، ۲۰۱۰).

جدول ٦- مقایسه میانگین اثرات متقابل تابش خفیف طیف‌های فرابنفش و فاکتور آبیاری بر محتوای نسبی آب برگ و وزن خشک شاخساره گوجه فرنگی در مرحله رشد رویشی

تیمارها		محتوای نسبی آب برگ (درصد)	وزن خشک شاخساره (گرم در بوته)
تابش اشعه خفیف طیف‌های فرابنفش	فاکتورهای آبیاری		
بدون اشعه فرابنفش (شاهد) Non-UV	آبیاری کامل (کنترل)	۷۷/۹^{b}	۸٦/٤^{b}
	تنش کم آبی در مرحله رویشی	۷٦/۱^{b}	۸۳/٥^{b}
UV-AB	آبیاری کامل (کنترل)	۸۳/۷^{a}	۹۳/۳^{a}
	تنش کم آبی در مرحله رویشی	۷۷/۸^{b}	۸٥/۳^{b}
UV-C	آبیاری کامل (کنترل)	۷۸/۰^{b}	۸٥/۲^{b}
	تنش کم آبی در مرحله رویشی	٦٦/۳^{c}	۷۲/۲^{c}

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون تفاوت معنی‌دار بایکدیگر بر اساس آزمون دانکن در سطح پنج درصد ندارند.

کاهش محتوای نسبی آب برگ احتمالاً به خاطر سازوکار-های در گیر جهت حفظ و ماندگاری گیاه در شرایط تنش خشکی است. مطابق با نتایج این تحقیق، کاهش محتوای نسبی آب برگ تحت تأثیر تنش خشکی در گیاهان گوجه فرنگی (سانچز-رودریگز و همکاران، ۲۰۱۰) و کدو (حاجی حسینلو و همکاران، ۱۳۹٤) نیز گزارش شده است. کاهش در مقدار نسبی آب برگ نشانگر کاهش آماس برگ‌ها می‌باشد که نشانه محدودیت فراهمی آب برای فرآیندهای آماس سلولی است (کاترجی و همکاران، ۱۹۹۷؛ سادات صدوق و همکاران، ۱۳۹۳). مجد و همکاران (۱۳۸۵) اعلام کردند که تنش خشکی به همراه افزایش دز مصرفی آبسیزیک اسید موجب افزایش شدت چوبی شدن و ضخامت بخش چوبی دهانه آوندهای چوبی در ساقه و برگ می‌شود که علت این تغییرات می‌تواند مربوط به حفظ تعادل آب، تنظیم تبخیر و کاهش از دست دادن آب باشد. در مقابل امیریان و همکاران (۱۳۹۳) بیان کردند که اختلاف معنی-داری از نظر محتوای نسبی آب برگ در گیاهان رستاخیزی[1] و غیر رستاخیزی تحت شرایط شاهد و تحت شرایط تیمار با آبسیزیک اسید مشاهده نشد. محمودنیا میمند و همکاران (۱۳۹۱) طی بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیک چهارگونه گوجه فرنگی به تنش خشکی اشاره کردند که محتوای آب برگ گیاهان گوجه فرنگی در حین تنش خشکی به طور قابل توجهی کاهش یافت اما بعد از آبیاری مجدد، دوباره به حالت اولیه باز گشت.

محتوای کربوهیدرات‌های محلول: نتایج تجزیه مرکب نشان داد که اثر ساده آبیاری و آبسیزیک اسید بر محتوای کربوهیدرات‌های محلول در سطح یک درصد معنی‌دار بودند، ولی اثر ساده تشعشات خفیف فرابنفش و همچنین اثرات متقابل تیمارها معنی‌دار نبودند (جدول ۳).

نتایج بدست آمده از این مطالعه نشان داد که در گیاه گوجه فرنگی، محتوای کربوهیدرات‌های محلول به‌عنوان یکی از سازوکارها جهت تنظیم اسمزی، در اثر تنش خشکی افزایش یافت (جدول ٤). در حقیقت افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول از جمله واکنش‌هایی است که گیاهان در مواجهه با تنش-های محیطی از خود بروز می‌دهند. به طوری که تجمع قندهای محلول درون سلول در تنظیم اسمزی نقش مهمی ایفا کرده و کمک می‌کند تا پتانسیل آب سلول کاهش یافته و آب بیشتری برای حفظ فشار تورژسانس در شرایط تنش کم‌آبی در داخل سلول باقی بماند (ساتو و همکاران، ۲۰۰٤). از سویی بیان شده است که تجمع کربوهیدرات‌های محلول مانند گلوکز، فروکتوز،

۱- گیاهان رستاخیزی یا احیاشونده، می‌توانند برای ماه‌ها یا حتی سال‌ها بدون آب در کویرها و صحراها زنده بمانند. آن‌ها به آهستگی خشک شده و در ظاهر به صورت گیاهانی خشک در می‌آیند. این فرآیند تا زمانی ادامه دارد که کمی آب به آن‌ها برسد. به محض این که آب به ریشه‌ها یا ساقه‌هایشان می‌خورد، زنده و سبز می‌شوند.

ساکارز و اسیدهای آمینه با پایداری غشاءهای زیستی، پروتئین‌ها و مقاومت به تنش‌های محیطی منجمله خشکی و شوری در گیاهان مختلف همبستگی مثبت و معنی‌داری دارد (پسارکلی، ۱۹۹۹). سرافراز اردکانی و همکارن (۱۳۹۳) گزارش کردند که بروز تنش خشکی منجر به افزایش محتوای قندهای محلول کل، گلوکز و فرکتوز در ارقام گندم مورد مطالعه مخصوصاً رقم مقاوم گردید. در راستای نتایج این تحقیق، در سایر گیاهان علوفه‌ای و زراعی منجمله یونجه و گندم به ترتیب قربانی جاوید و همکاران (۱۳۸۵) و عبدلی و همکاران (۱۳۹۲) نیز بیان کردند که با کاهش پتانسیل آب خاک (تحت تنش رطوبتی) میزان قندهای محلول افزایش می‌یابد که این امر احتمالاً در جهت تنظیم اسمزی درون سلولی، نقش مهمی ایفاء می‌کند.

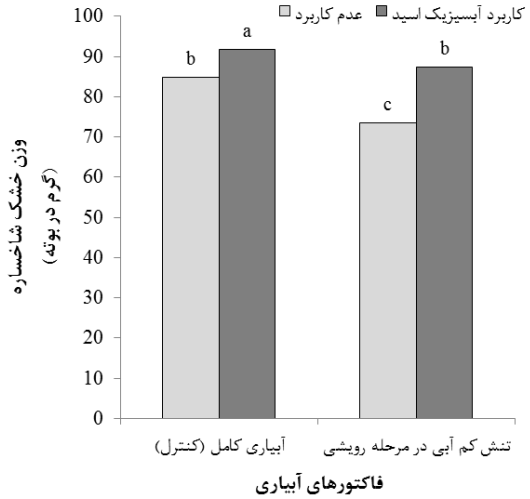
نتایج نشانگر این مطلب است که با کاربرد آبسیزیک اسید میزان کربوهیدرات‌های محلول افزایش می‌یابد به طوری که از ۲۷۰/۲ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک در شرایط عدم کاربرد به ۳۲۳/۷ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک در شرایط کاربرد این هورمون رسید (جدول ۵). آبسیزیک اسید به عنوان یک پیام رسان در پاسخ به تنش خشکی و سایر تنش‌های محیطی و نیز در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیک نقش دارد (فیلیپس و همکاران، ۱۹۹۷). آبسیزیک اسید هورمونی است که در شرایط تنش‌های محیطی به وفور تولید می‌گردد که احتمالاً در این تحقیق با کاربرد آن به طور غیرمستقیم شرایط تنش بر گیاه حکفرما و اعمال شده که افزایش کربوهیدرات‌های محلول را در پی داشته است. از طرفی ممکن است به این دلیل باشد که آبسیزیک اسید رشد را کاهش داده و قندهای مازاد بر رشد در برگ‌ها تجمع می‌یابد. در این مورد سرافراز اردکانی و همکارن (۱۳۹۳) گزارش کردند که به طور نسبی، برهمکنش آبسیزیک اسید و سیتوکنین بیشترین تأثیر را بر محتوای کربوهیدرات‌های محلول داشت و افزایش آن را موجب شد. درویشی و همکاران (۱۳۹۳) طی مطالعات خود بر روی گیاه سالیکورنیا[1] گزارش کردند که کاربرد آبسیزیک اسید باعث افزایش معنی‌دار محتوای پرولین و قندهای محلول بخش هوایی گیاه شد. آنها همچنین اعلام کردند که تحمل گیاه سالیکورنیا در برابر تنش شوری از طریق هورمون آبسیزیک اسید و تجمع قندهای محلول و پرولین می‌باشد.

وزن خشک شاخساره: بر اساس نتایج تجزیه مرکب مشخص شد که اثرات اصلی اشعه‌های خفیف فرابنفش، آبیاری و آبسیزیک اسید بر وزن خشک شاخساره در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بودند (جدول ۳). در بین اثرات متقابل نیز اثر متقابل فرابنفش × آبیاری، آبیاری × آبسیزیک اسید و فرابنفش × آبیاری × آبسیزیک اسید بر صفت فوق در سطح پنج درصد معنی‌دار شدند (جدول ۳).

نتایج اثر متقابل فرابنفش × آبیاری نشان داد که در شرایط آبیاری کامل، کاربرد اشعه UV-AB سبب افزایش وزن خشک شاخساره شد ولی اشعه UV-C تأثیری نداشت. در حالی که در شرایط تنش کم آبی، روند معکوسی مشاهده شد و کاربرد UV-AB تأثیری نداشت ولی کاربرد اشعه UV-C باعث کاهش صفات فوق شد (جدول ٦). به طور کلی نتایج نشان داد که اشعه UV-AB سبب افزایش محسوس وزن خشک شاخساره شد. با این حال، اشعه UV-C کاهش وزن خشک شاخساره گوجه فرنگی را در پی داشت. این امر نشانگر تأثیر مثبت اشعه UV-AB نسبت به اشعه UV-C بر گیاه است که علیرغم عدم تأثیر منفی تا حدودی اثرات مثبت بر گیاه گوجه فرنگی داشته است. در بررسی‌های مختلف نتایج متفاوتی در مورد اثر متقابل اشعه فرابنفش و تنش‌های محیطی منجمله تنش خشکی گزارش شده است. به طوری که اثر مثبت بر رشد و زیست توده تولیدی (بوگنریدر و کلین، ۱۹۸۲؛ هانس و دروت، ۲۰۰۳)، اثر منفی بر رشد (مورالی و ترامولا، ۱۹۸٦؛ توحیدی مقدم و همکاران، ۱۳۹۵) و عدم وجود برهمکنش متقابل بین اشعه فرابنفش و تنش (ترامورا و همکاران، ۱۹۹۰؛ حاجی حسینلو و همکاران، ۱۳۹٤) در بین نتایج محققین مشاهده می‌گردد. احتمالاً این اثرات متفاوت در ارتباط با گونه گیاهی، شرایط آزمایش و تنش اعمال شده می‌باشد (کونر و نئومیر، ۲۰۰۲). مطابق با نتایج این تحقیق، بیان شده که تابش اشعه فرابنفش با دزهای کم در برخی از گیاهان (مثل خردل و گوجه فرنگی) باعث تحریک رشد می‌شود که این امر در ارتباط با سازوکارهای محافظتی گیاه مثل تغییراتی در متابولیت‌های ثانویه مانند ترکیبات فنولیک و فلاونوئیدها (کاتروا و پرینسن، ۲۰۰۸)، افزایش تجمع آنتوسیانین‌ها (گو و وانگ، ۲۰۱۰؛ لی و همکاران، ۲۰۱٤)، افزایش سنتز مواد جاذب فرابنفش، بازتابش فرابنفش و افزایش ضخامت کوتیکول برگ است (بوچهولز و همکاران، ۱۹۹۵). از طرفی، کاتروا و پرینسن (۲۰۰۸) طی تحقیقات خود بر روی گیاه نخود بیان کردند که که تابش ۱۳/۳ و ٤/٤ کیلوژول بر متر مربع از اشعه UV-B سبب افزایش غلظت اکسین شد. بنابراین قرار گرفتن گیاهان در معرض

1 Salicornia

فرآیندهای فیزیولوژیک گیاه را بهبود ببخشد و در نهایت مقاومت گیاه را به تنش‌های مختلف افزایش دهد (پندی و همکاران، ۲۰۱۲؛ تودوروا و همکاران، ۲۰۱۲). دهقان و همکاران (۱۳۹٤) بیان کردند که ساقه و ریشه از جهات مختلف با یکدیگر در ارتباط می‌باشند و چنانچه در رشد یکی از آنها تحت تأثیر عوامل محیطی تغییری حاصل شود در دیگری نیز موجب تغییر خواهد شد. محمودنیا میمند و همکاران (۱۳۹۱) گزارش کردند که وزن خشک شاخساره و ریشه در چهار گونه گوجه فرنگی مورد مطالعه در شرایط تنش کم آبی نسبت به عدم تنش کاهش معنی-داری داشت. مهدویان و همکاران (۱۳۸۵) بیان کردند که اشعه های UV-B و UV-C موجب کاهش وزن خشک ریشه و اندام هوایی گیاه فلفل شد.



شکل ۲- مقایسه میانگین اثرات متقابل فاکتور آبیاری و آبسیزیک اسید بر وزن خشک شاخساره گوجه فرنگی در مرحله رشد رویشی. میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون تفاوت معنی‌دار بایکدیگر بر اساس آزمون دانکن در سطح پنج درصد ندارند

جدول ۷- مقایسه میانگین اثرات متقابل فاکتور آبیاری، اشعه فرابنفش و محلول‌پاشی آبسیزیک اسید بر وزن خشک شاخساره گوجه فرنگی در مرحله رشد رویشی

تیمارها		وزن خشک شاخساره (گرم در بوته)	
		آبسیزیک اسید	
تابش اشعه خفیف طیف‌های فرابنفش	فاکتورهای آبیاری	عدم کاربرد	کاربرد آبسیزیک اسید
بدون اشعه فرابنفش (شاهد) Non-UV	آبیاری کامل (کنترل)	۸٤/٦^{bcde}	۸۸/۳^{bc}
	تنش کم آبی در مرحله رویشی	۷۸/۳^{e}	۸۸/۸^{bc}
UV-AB	آبیاری کامل (کنترل)	۸۷/۷^{bcd}	۹۸/۹^{a}
	تنش کم آبی در مرحله رویشی	۸۰/۹^{de}	۸۹/۸^{b}
UV-C	آبیاری کامل (کنترل)	۸۲/٤^{cde}	۸۷/۹^{bcd}
	تنش کم آبی در مرحله رویشی	٦۱/۲^{f}	۸۳/۲^{bcde}

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون تفاوت معنی‌دار بایکدیگر بر اساس آزمون دانکن در سطح پنج درصد ندارند

سطح برگ: نتایج تجزیه مرکب نشان داد که فقط اثرات اصلی اشعه خفیف فرابنفش و آبیاری بر سطح برگ به ترتیب در

سطح احتمال پنج و یک درصد معنی‌دار بود ولی هیچ یک از اثرات متقابل دو و سه گانه بر روی این صفت معنی‌دار نشدند (جدول ۳).

نتایج این تحقیق نشان داد که بین اعمال اشعه UV-AB و شاهد اختلافی وجود نداشت ولی با اعمال اشعه UV-C میزان سطح برگ نسبت به شاهد (بدون اشعه فرابنفش) کاهش یافت (جدول ۸). این امر مؤید این مطلب است که اشعه UV-C به خاطر داشتن طول موج‌های کوتاه و به طبع پرانرژی بودن، اثر مخربی بر روی صفات فوق داشته است که این امر احتمالاً به خاطر خسارات وارده به غشاءهای سلولی و سیستم سازوکار دفاعی گیاه است که سبب افت کارایی مناسب گیاه شده است. در این ارتباط، بیان شده که اشعه فرابنفش اثرات منفی بر روی رشد و محصول تولیدی گیاهان مختلف دارد ولی بسته به دز مورد استفاده، اثرات مثبتی بر روی گیاه می‌تواند داشته باشد. مهدویان و همکاران (۱۳۸۵) طی مطالعات خود بر روی گیاه فلفل گزارش کردند که اشعه‌های فرابنفش باعث کاهش سطح برگ شد.

نتایج این تحقیق نشان داد که با اعمال تنش خشکی، سطح برگ گوجه فرنگی به میزان ۷/۱۲ درصد کاهش یافت (جدول ٤). کاهش رشد و کانوپی گیاه تحت شرایط تنش آبی در گیاهانی مانند سیب زمینی و گوجه فرنگی گزارش شده است (ایرنا و مائورومیکال، ۲۰۰٦؛ گارسیا و همکاران، ۲۰۰۷). فعالیان و همکاران (۱۳۹٤) گزارش کردند که با کاهش میزان آب آبیاری از ۱۲۵ به ۵۰ درصد نیاز آبی گیاه گوجه فرنگی، سطح برگ نیز کاهش یافت. در این ارتباط بیان شده است که در شرایط خشکی، کاهش وزن خشک گیاه و محصول تولیدی به خاطر کاهش سطح برگ، کلروفیل و افزایش تخریب رنگدانه‌های فتوسنتزی می‌باشد (سعیدی و عبدلی، ۲۰۱۵). از طرفی، آب نقش مهمی در تنظیم فعالیت آنزیم‌های فتوسنتزی (مخصوصاً آنزیم روبیسکو یا ریبولوز ۱ و ۵ بیس‌فسفات کربوکسیلاز-اکسیژاز[1]) دارد و کمبود آن از طریق کاهش کارایی فتوسنتز باعث کاهش وزن خشک تولیدی گیاه می‌شود (آلسیرا و همکاران، ۲۰۰۱؛ قادری و همکاران، ۲۰۱۱). افزایش رشد ریشه و کاهش همزمان سطح برگ‌ها به عنوان سطح تعرق کننده در شرایط تنش خشکی بواسطه آبسیزیک اسید عملی می‌گردد (ویتن مایر و مرباچ، ۲۰۰۵). تنش خشکی از طریق کاهش سطح برگ، کاهش سنتز پروتئین و کلروفیل سبب تقلیل میزان فتوسنتز می‌گردد. به طوری که تنش خشکی به طور مستقیم بر فتوسنتز اثر گذاشته و به طور غیرمستقیم ورود دی اکسیدکربن به داخل روزنه‌ها را کاهش می‌دهد (سعیدی و عبدلی، ۲۰۱۵). انتقال مواد فتوسنتزی نیز تحت تأثیر تنش خشکی کاهش یافته که این عامل باعث محدود شدن فتوسنتز، رشد و عملکرد گیاه می‌گردد. همچنین بیان شده که کاهش وزن خشک تولیدی گیاه در شرایط خشکی در ارتباط با کاهش انتقال عناصر غذایی از خاک به گیاه است (بوجی-جامس و همکاران، ۲۰۰۰).

نتیجه‌گیری

به طور کلی نتایج بدست آمده از این تحقیق نشان داد که در اثر اشعه UV-AB محتوای نسبی آب برگ و وزن خشک شاخساره افزایش یافت در حالی که کاربرد اشعه UV-C سبب کاهش محتوای نسبی آب برگ و وزن خشک شاخساره نسبت به تیمار شاهد (بدون اشعه فرابنفش) شد. از سویی نتایج نشانگر این مطلب بود که با اعمال تنش خشکی میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز و همچنین غلظت کربوهیدرات-های محلول افزایش یافت در حالی که محتوای نسبی آب برگ و وزن خشک شاخساره در اثر تنش خشکی به شدت کاهش یافت. همچنین در اثر محلول‌پاشی آبسیزیک اسید بر روی بوته‌های گوجه فرنگی میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز، محتوای نسبی آب برگ، غلظت کربوهیدرات‌های محلول و وزن خشک شاخساره افزایش یافت. بر اساس نتایج حاصل از این تحقیق می‌توان بیان کرد که در بیشتر موارد تنش خشکی و فرابنفش اثرات زیانباری بر گیاه گوجه فرنگی داشتند ولی برهمکنش دو تنش محیطی فوق به طور هم‌افزایی عمل کرده تا مکانیسم‌های حفاظتی و سیستم دفاعی را القا کنند، به طوری که اعمال یک تنش موجب می‌شود تا آسیب‌های احتمالی وارد شده توسط تنش بعدی بر گیاه کاهش یابد.

[1] Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco)

جدول ۸- مقایسه میانگین اثرات ساده تابش خفیف طیف‌های فرابنفش بر سطح برگ گوجه فرنگی در مرحله رشد رویشی

تابش اشعه خفیف طیف‌های فرابنفش	سطح برگ (سانتیمتر مربع در گیاه)
بدون اشعه فرابنفش (شاهد) Non-UV	۱۰۷۹/۰[a]
UV-AB	۱۰۹۲/٦[a]
UV-C	۱۰۱۰/۹[b]

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون تفاوت معنی‌دار بایکدیگر بر اساس آزمون دانکن در سطح پنج درصد ندارند.

سپاسگزاری

بدینوسیله از دانشگاه رازی به‌دلیل حمایت مالی و فراهم نمودن امکانات جهت اجرای این آزمایش سپاسگزاری می‌شود. همچنین از زحمات جناب آقایان دکتر علی رسایی، دکتر مجید عبدلی و مهندس رضا امیری که ما را در اجرای این تحقیق یاری نمودند کمال تقدیر و قدردانی را داریم.

منابع

اردلانی، ش.، سعیدی، م.، جلالی‌هنرمند، س.، قبادی، م.ا. و عبدلی، م. ۱۳۹۳. پاسخ‌های فیزیولوژیک و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی در ژنوتیپ‌های گندم نان تحت تنش خشکی پس از گرده‌افشانی. فصلنامه علمی پژوهشی فیزیولوژی گیاهان زراعی. ۲۱: ٤٥-٥۹.

اسفندیاری، ع.، شکیبا، م.ر.، محبوب، س.، آلیاری، ه. و برادران فیروزآبادی، م. ۱۳۸۸. اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان و پراکسیداسیون لیپیدی گیاهچه‌های گندم. مجله دانش کشاورزی. ۱۹(۲): ۱۲۹-۱۳۸.

امیریان، ه.، قاسمپور، ح.ر.، قربانلی، م.، ونایی، س. و قاسمی، ح.ر. ۱۳۹۳. بررسی اثر هورمون آبسیزیک اسید بر افزایش تحمل خشکی گیاه علفی رستاخیزی *Sporobolus stapfianus* در مقایسه با گیاه علفی غیررستاخیزی *Sporobolus pyramidalis*. نشریه پژوهش-های اکوفیزیولوژی گیاهی ایران. ۹: ۱-۱۱.

آمارنامه کشاورزی. ۱۳۹٤. جلد اول محصولات زراعی سال زراعی. تهران وزارت جهاد کشاورزی، معاونت برنامه ریزی و اقتصاد، مرکز فناوری اطلاعات و ارتباطات. ١٦٧ صفحه.

توحیدی مقدم، ح.ر.، ثانی، ب.، شیبانی، ح.ع. و مدرس ثانوی، س.ع.م. ۱۳۹۵. اثر افزایش دی اکسید کربن، تنش خشکی و اشعه فرابنفش بر برخی از صفات کمی و کیفی دو رقم کلزای پاییزه. فصلنامه علوم محیطی. ١٤(۳): ٥٧-٧٢.

حاجی حسینلو، ن.، حسینی سرقین، س. و جامعی، ر. ۱۳۹٤. اثرات متقابل اشعه UV-B و خشکی بر برخی فرآیندهای فیزیولوژیکی دو رقم کدو (*Cucurbita pepo* L.). مجله فیزیولوژی و بیوشیمی گیاهی ایران. ۱(۲): ١٦-٢٦.

حقیقی، م. ۱۳۸۹. تاثیر خشکی موضعی منطقه ریشه (PRD) بر روابط آبی، رشد، عملکرد و برخی ویژگی‌های کیفی گوجه فرنگی. مجله علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای. ۱(۲): ۹-۱۷.

درویشی، ع.، ملکی، م.، آقاله، م. و رشیدی، م. ۱۳۹۳. بررسی تاثیر محلولپاشی اسید آبسیزیک بر تحمل خشکی در گیاه سالیکورنیا (*Salicornia persica*). اولین کنگره ملی زیست شناسی و علوم طبیعی ایران، تهران، ایران.

دهقان، ه.، علیزاده، ا.، اسماعیلی، ک. و نعمتی، س.ح. ۱۳۹٤. رشد ریشه، عملکرد و اجزای عملکرد گوجه فرنگی در تنش خشکی. نشریه پژوهش آب در کشاورزی. ۲۹(۲): ١٦٩-١٧٩.

رسولی، م.، محمدی، ح.، ایمانی، ع. و مؤمن پور، ع. ۱۳۹۳. بررسی روند تغییرات هورمون‌های اسید آبسیزیک و جیبرلین، و ترکیبات بیوشیمیایی بذرهای ۸ رقم بادام اهلی و وحشی در طی مراحل جوانه‌زنی. فصلنامه گیاه، خاک و اکوسیستم پایدار. ۱(۱): ۱۲۸-۱٤۷.

سادات صدوق، ف.، شریعتمداری، ح.، خوشگفتارمنش، ا.ح. و مصدقی، م.ر. ۱۳۹۳. تغذیه متناسب گوجه فرنگی با پتاسیم و روی در شرایط تنش خشکی ایجاد شده با پلی اتیلن گلیکول ٦۰۰۰ در سیستم آبکشت. مجله علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای. ۱۸: ٦٧-۸۰.

سرافراز اردکانی، م.ر.، خاوری نژاد، ر.ع.، مرادی، ف. و نجفی، ف. ۱۳۹۳. تاثیر تنظیم کننده‌های رشد سیتوکینین و آبسیزیک اسید بر محتوای کربوهیدرات برگ پرچم دو رقم گندم نان دارای تحمل متفاوت به تنش خشکی طی مرحله پر شدن دانه. اولین کنگره ملی زیست شناسی و علوم طبیعی ایران، تهران، ایران.

سعیدی، م.، مرادی، ف.، احمدی، ع.، پوستینی، ک. و نجفیان، گ. ۱۳۸۵. اثر محلولپاشی اسید آبسیزیک و سیتوکینین در مراحل مختلف رشد دانه بر پاره ای از جنبه های فیزیولوژیک روابط منبع و مخزن در دو رقم گندم. مجله علوم زراعی ایران. ۸(۳): ۲٦۸-۲۸۲.

عبدلی، م.، سعیدی، م.، جلالی‌هنرمند، س.، منصوری‌فر، س. و قبادی، م.ا. ۱۳۹۲. بررسی برخی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی و ارتباط آنها با عملکرد و اجزای آن در ارقام پیشرفته گندم نان در شرایط تنش کم آبی پس از گرده‌افشانی. مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی. ٦(۱): ٤٧-٦۳.

فرهودی، ر. ۱۳۹۲. بررسی تاثیر محلول‌پاشی آبسزیک اسید بر تحمل تنش شوری ارقام کلزا. نشریه پژوهشهای زراعی ایران. ۱۱(۲): ۲۳٤-۲٤۰.

فعالیان، ا.، انصاری، ح.، کافی، م.، علیزاده، ا. و مقدسی، م. ۱۳۹٤. اثر تنش‌های همزمان شوری و خشکی بر عملکرد گوجه فرنگی در کشت بدون خاک. نشریه پژوهش آب در کشاورزی. ۲۹(٤): ٤٤۷-٤٦۳.

قربانی جاوید، م.، مرادی، ف.، اکبری، غ.ع. و دادی، ا.ا. ۱۳۸۵. نقش برخی متابولیت‌ها در ساز و کار تنظیم اسمزی در یونجه برگ بریده (*Medicago laciniata* (L.) Mill) در تنش خشکی. مجله علوم زراعی ایران. ۸(۲): ۹۰-۱۰۵.

مجد، ا.، جعفریه یزدی، ا.، فلاحیان، ف.ا.، خاوری نژاد، ر.ع.، برنارد، ف. و جاویدفر، ف. ۱۳۸۵. اثر تنش خشکی و آبسیزیک اسید بیرونی بر تکوین گیاه کلزا (*Brassica napus* L.). مجله علوم پایه دانشگاه آزاد اسلامی. ٦۲(۱): ۱-۱۱.

محمودنیا میمند، م.، فارسی، م.، مرعشی، س.ح. و عبادی، پ. ۱۳۹۱. بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیکی چهار گونه گوجه فرنگی به تنش خشکی. نشریه علوم باغبانی (علوم و صنایع کشاورزی). ۲٦(٤): ٤۰۹-٤۱٦.

مهدویان، ک.، قربانلی، م.، منوچهری کلانتری، خ. و محمدی، غ.ع. ۱۳۸۵. تأثیر باندهای مختلف اشعه ماوراء بنفش بر عوامل فیزیولوژیکی و ریخت شناسی فلفل (*Capsicum annuum* L.). مجله زیست شناسی ایران. ۱۹(۱): ٤۳-۵۳.

نواب پور، س. ۱۳۹۰. تاثیر محلول‌پاشی اسید آبسیزیک بر فعالیت آنزیم‌های و ترکیبات غیر آنزیمی مرتبط با سیستم دفاعی در جو زراعی. مجله تحقیقات غلات. ۱(۱): ۳۹-۵۱.

Abdalla, M.M. and El-Khoshiban, N.H. 2007. The influence of water stress on growth, relative water content, photosynthetic pigments, some metabolic and hormonal contents of two *Triticium aestivum* cultivars. Journal of Applied Sciences Research. 3(12): 2062-2074.

Agrawal, S., Sairam, R.K., Srivasta, G.C., Tyagi, A. and Meena, R.C. 2005. Role of ABA, Salicylic Acid, Calcium and Hydrogen peroxide on antioxidant enzymes induction in wheat seedling. Plant Science. 169: 559-570.

Alexiera, V., Sergier, I., Mapelli, S. and Karanove, E. 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress marker in pea and wheat. Plant, Cell and Environment. 24: 1337-1344.

Amazallga, G.N., Levner, H.R. and Mayber, P. 1990. Exogenous ABA as a Modulator of the response of sorghum to high salinity. Journal of Experimental Botany. 41(233): 1529-1534.

Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 50: 601-639.

Bacelar, E., Moutinho-Pereira, J., Ferreira, H. and Correia, C. 2015. Enhanced ultraviolet-B radiation affect growth, yield and physiological processes on triticale plants. Procedia Environmental Sciences. 29: 219-220.

Barr, H.D. and Weatherley, P.E. 1962. Are-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. Australian Journal of Biological Sciences. 15: 413-428.

Beauchamp, C. and Fridovich, I. 1971. Superoxide dismutases: Improved assays and an assay predictable to acrylamide gels. Analytical Biochemistry. 44: 276-287.

Bellaire, B.A., Carmody, J., Braud, J., Gossett, D.R., Banks, S.W., Lucas, M.C. and Fowler, T.E. 2000. Involvement of abscisic acid-dependent and- independent pathways in the upregulation of antioxidant enzyme activity during NaCl stress in cotton callus tissue. Free Radical Research. 33: 531-545.

Berli, F.J., Moreno, D., Piccoli, P, Hespanhol-Viana, L., Silva, M.F., Bressan-Smith, R., Cavagnaro, J.B. and Bottini, R. 2009. Abscisic acid is involved in the response of grape (*Vitis vinifera* L.) cv. Malbec

leaf tissues to ultraviolet-B radiation by enhancing ultraviolet-absorbing compounds, antioxidant enzymes and membrane sterols. Plant, Cell and Environment. 33(1): 1-10.

Bogenrieder, A. and Klein, R. 1982. Does solar UV influence the competitive relationship in higher plants? In: Calkins, J. (ed.), The role of solar ultraviolet radiation in marine ecosystems, pp. 641-649. Plenum Press, New York, New York, USA.

Bohnert, H.J. and Jensen, R.G. 1996. Strategies for engineering water stress tolerance in plants. Trends in Biotechnology. 14: 89-97.

Booji-James, I.S., Dubes, S.K., Jansen, M.A.K., Edelman, M. and Mattoo, A.K. 2000. Ultraviolet-B radiation impacts light-mediated turnover of the photosystem II reaction center heterodimer in Arabidopsis mutant altered in phenolic metabolisms. Plant Physiology. 124: 1275-1283.

Buchholz, G., Ehmann, B. and Wellman, E. 1995. Ultraviolet light inhibition of phytochorome induced flavonoid biosynthesis and DNA photolyase formation in mustard cotyledons (*Synapis alba* L.). Plant Physiology. 108: 227-234.

Casati, P., Zhang, X., Burlingame, A.L. and Walbot, V. 2005. Analysis of leaf proteome after UV-B Irradiation in maize lines differing in sensitivity. Molecular & Cellular Proteomics. 4: 1673-1685.

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

Conner, J.K. and Neumeier, R. 2002. The effects of ultraviolet-B radiation and intraspecific competition on growth, pollination success, and lifetime female fitness in *Phacelia campanularia* and *P. purshii* (Hydrophyllaceae). American Journal of Botany. 89(1): 103-110.

Garcia, A.L., Marcelis, L. and Garcia-Sanchez, L. 2007. Moderate water stress affects tomato leaf water relations independence on the nitrogen supply. Biologia Plantarum. 51: 707-712.

Gerszberg, A. and Hnatuszko-Konka, K. 2017. Tomato tolerance to abiotic stress: A review of most often engineered target sequences. Plant Growth Regulation. 83(2): 175-198.

Ghaderi, N., Talaie, A.R., Ebadi, A. and Lessani, H. 2011. The physiological response of three Iranian grape cultivars to progressive drought stress. Journal of Agricultural Science and Technology. 13: 601-610.

Gong, M., Li, Y.J. and Chen, S.Z. 1998. Abscisic acid-induced thermotolerance in maize seedlings is mediated by calcium and associated with antioxidant systems. Journal of Plant Physiology. 153: 488-496.

Goreta, S., Leskovar, I. and Jifon, L. 2007. Gas exchange, water status, and growth of pepper seedlings exposed to transient water deficit stress are differentially altered by antitranspirants. Journal of the American Society for Horticultural Science. 132: 603-610.

Guan, L., Zhao, J. and Scandalios, J.G. 2000. Cis-elements and trans-factors that regulate expression of the maize Catl antioxidant gene in response to ABA and osmotic stress: H_2O_2 is the likely intermediary signaling molecule for the response. Plant Journal. 22: 87-95.

Guo, J. and Wang, M.H. 2010. Ultraviolet A-specific induction of anthocyanin biosynthesis and PAL expression in tomato. Journal of Plant Growth Regulation. 62: 1-8.

Hanns, F. and Dorothee, S. 2003. Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants: Balancing damage and protection. Plant Physiology. 133: 1420-1428.

Hassid, W.Z. and Neufeld, F. 1964. Quantitative determination of starch in plant tissues. p. 33. In: Whistler, R. and Paschall, E. (eds.), Methods in Carbohydrate Chemistry. Academic Press, New York, USA.

Hussain, S., Ali, A., Ibrahim, M., Saleem, M F., Alias Haji, M.A. and Bukhsh, A. 2012. Exogenous application of Abscisic acid for drought tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.): A review. The Journal of Animal and Plant Sciences. 22(3): 806-826.

Ierna, A. and Mauromicale, G. 2006. Physiological and growth response to moderate water deficit of off-season potatoes in a Mediterranean environment. Agricultural Water Management. 82: 193-209.

Jiang, M. and Zhang, J. 2001. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defense system and oxidative damage in leaves of maize seedlings. Plant and Cell Physiology. 42(11): 1265-1273.

Katerji, N., Van Hoorn, J.W., Hamdy, A., Mastrorilli, M. and Mou Karzel, E. 1997. Osmotic adjustment of sugar beets in response to soil salinity and its influence on stomatal conductance, growth and yield. Agricultural Water Management. 34: 57-69.

Katerova, Z. and Prinsen, E. 2008. Alterations in Indole acetic acid, Abscisic acid and aminocyclopropane carboxylic acid in pea plants after prolonged influence of low levels ultraviolet-B and ultraviolet-C radiation. Plant Physiology. 34(3-4): 377-388.

Katerova, Z., Shopova, E., Geirgieva, N., Nikolova, A., Sergiev, I. and Todorova, D. 2012. Meia acts as protector against UV-C irradiation in young wheat plants. Comptes Rendus De l'Academie Bulgare Des Sciences. 65(10): 1373-1378.

Kolb, C.A., Kaser, M.A., Kopecky, J., Zota, G., Riederer, M. and Pfundel, E.E. 2001. Effects of natural intensities of visible and ultraviolet radiation on epidermal ultraviolet screening and photosynthesis in grape leaves. Plant Physiology. 127: 863-875.

Li, D., Luo, Z., Mou, W., Wang, Y., Ying, T. and Mao, L. 2014. ABA and UV-C effects on quality, antioxidant capacity and anthocyanin content of strawberry fruit (*Fragaria ananassa* Duch.). Postharvest Biology and Technology. 90: 56-62.

Li, Y., Zhaoh, H., Duan, B., Korpelainen, H. and Li, Ch. 2011. Effect of drought and ABA on growth, photosynthesis and antioxidant system of *Cotinus coggygria* seedlings under two different light conditions. Environmental and Experimental Botany. 71(1): 107-113.

Liu, F., Jensen, C.R. and Andersen, M.N. 2004. Pod set Related to photosynthetic rate and endogenous ABA in soybeans subjected to different water regimes and exogenous ABA and BA at early reproductive stage. Journal of Experimental Botany. 55: 1202-1210.

Liu, L., Shao, Z., Zhang, M. and Wang, Q. 2015. Regulation of carotenoid metabolism in tomato. Molecular Plant. 8: 28-39.

Malik, A.A., Li, W.G., Lou, L.N., Weng, J.H. and Chen, J.F. 2010. Biochemical/physiological characterization and evaluation of in vitro salt tolerance in cucumber. African Journal of Biotechnology. 9(22): 3284-3292.

Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. Plant, Cell & Environment. 25: 239-250.

Murali, N.S. and Teramura, A.H. 1986. Effectiveness of UV-B radiation on the growth and physiology of field-grown soybean modified by water stress. Photochemistry and Photobiology. 44: 215-219.

Murshed, R., Lopez-Lauri, F. and Sallanon, H. 2013. Effect of water stress on antioxidant systems and oxidative parameters in fruits of tomato (*Solanum lycopersicon* L., cv. Micro-tom). Physiology and Molecular Biology of Plants. 19(3): 363-378.

Nahar, K. and Gretzmacher, R. 2002. Effect of water stress on nutrient uptake, yield and quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under subtropical conditions. Die Bodenkultur. 53(1): 45-51.

Navarro, A., Banon, S., Olmos, E. and Sanchez-Blanco, M.J. 2007. Effects of sodium chloride on water potential components, hydraulic conductivity, gas exchange and leaf ultrastructure of *Arbutus unedo* plants. Plant Science. 172: 473-480.

Navarro, A., Vicente, M.J., Martinez-Sanchez, J.J., Franco, J.A., Fernandez, J.A. and Banon, S. 2008. Influence of deficit irrigation and paclobutrazol on plant growth and water status in *Lonicera implexa* seedlings. Acta Horticulturae. 782: 299-304.

Pandey, M., Srivastara, A.K., Suprasanna, P.D. and Souza, S.F. 2012. Thiourea mediates alleviation of UV-B stress-induced damage in the Indian mustard (*Brassica juncea* L.). Journal of Plant Interactions. 7(2): 143-150.

Pessarkli, M. 1999. Hand book of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker Inc. 697 p.

Phillips, J., Artsaenko, O., Fiedler, U., Horstman, C., Mock, H. P., Muntz, K., and Conrad, U. 1997. Seed-specific immunomodulation of abscisic acid activity induces a developmental switch. EMBO Journal. 16: 4489-4496.

Poulson, M.E., Boeger, M.R.T. and Donahue, R.A. 2006. Response of photosynthesis to high light and drought for *Arabidopsis thaliana* grown under a UV-B enhanced light regime. Photosynthesis Research. 90: 79-90.

Ramachandra-Reddy, A., Chaitanya, K.V., Jutur, P.P. and Sumithra, K. 2004. Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus alba* L.) cultivars. Environmental and Experimental Botany. 52(1): 33-42.

Saeidi, M. and Abdoli, M. 2015. Effect of drought stress during grain filling on yield and its components, gas exchange variables, and some physiological traits of wheat cultivars. Journal of Agricultural Science and Technology. 17: 885-898.

Sakamoto, H., Matsuda, O. and Iba, K. 2008. ITN1, a novel gene encoding an ankyrin-repeat protein that affects the ABA mediated production of reactive oxygen species and is involved in salt-stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. The Plant Journal. 56: 411-422.

Sanchez-Rodriguez, E., Rubio-Wilhelmi, M., Cervilla, L.M., Blasco, B., Rios, J.J., Rosales, M.A., Romero, L. and Ruiz, J.M. 2010. Genotypic differences in some physiological parameters symptomatic for oxidative stress under moderate drought in tomato plants. Plant Science. 178: 30-40.

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

Schonfeld, M.A., Johnson, R.C., Carver, B.F. and Mornhinweg, D.W. 1988. Water relations winter wheat as drought resistance indicators. Crop Science. 28: 526-531.

Sinha, A.K. 1972. Colorimetric assay of catalase. Analytical Biochemistry. 47(2): 389-394.

Spollen, W.G., LeNoble, M.E., Samuels, T.D., Bernstein, N. and Sharp, R.E. 2000. Abscisic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. Plant Physiology. 122: 967-976.

Sullivan, J.H. and Teramura, A.H. 1989. Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on photosynthesis and growth in soybean. Plant Physiology. 92: 141-146.

Suzuki, Y., Takano, E., Hayakawa, S. and Aoki, M. 1988. Promotion of acclimatization of plant seedlings by ultra-violet irradiation. Acta Horticulturae. 230: 413-418.

Taiz, L. and Zeiger, E. 2006. Plant Physiology. 4th edition, Sinauer Associates, Sunderland. 672 p.

Teramura, A.H., Sullivan, J.H. and Lydon, J. 1990. Effects of UV-B radiation on soybean yield and seed quality: A 6-year study. Physiologia Plantarum. 80: 5-11.

Todorova, D., Sergiev, I. and Alexieva, V. 2012. Application of natural and synthetic polyamines as growth regulators to improve the freezing tolerance of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). Acta Agronomica Hungarica. 60: 1-10.

Wang, Z., Cao, W., Dai, T. and Zhou, Q. 2001. Effects of exogenous hormones on development and grain set in wheat. Journal of Plant Growth Regulation. 35: 225-231.

Wittenmayer, L. and Merbach, W. 2005. Plant responses to drought and phosphorus deficiency: contribution of phytohormones in root-related processes. Journal of Plant Nutrition and Soil Science. 168: 531-540.

Yang, J.C., Zhang, J., Wang, Z., Liu, K. and Wang, P. 2006. Post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice in relation to abscisic acid and ethylene. Journal of Experimental Botany. 57: 149-160.

Yin, C., Duan, L., Wang, X. and Li, C. 2004. Morphological and physiological response of two contrasting poplar spp to drought stress and exogenous ABA application. Plant Science. 167: 1091-1097.

Zotarelli, L., Scholberg, J.M., Dukes, M.D., Munoz-Carpena, R. and Icerman, J. 2009. Tomato yield, biomass accumulation, root distribution and irrigation water use efficiency on a sandy soil, as affected by nitrogen rate and irrigation scheduling. Agricultural Water Management. 96: 23-34.

Effect of ultraviolet radiation and abscisic acid on activity of antioxidant enzymes and physiological and morphological traits of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under different irrigation intervals

B. Rasaei[1], S. Jalali-Honarmand[2], M. Ghobadi[2], G. Zhou[3]

Received: 2018-3-27 Accepted: 2018-12-23

Abstract

This experiment was conducted to evaluate the effect of ultraviolet radiation (UV) and abscisic acid (ABA) on the activity of antioxidant enzymes, physiological and morphological characteristics of the tomato under drought stress conditions. Experiment was conducted as a factorial based on randomized complete block design with four replications during two years. Experimental factors included radiation of ultraviolet radiation on three levels (control (non-radiation), UV-AB and UV-C), application of abscisic acid on two levels (non-application and application of abscisic acid with dose of 10 mg/L), and drought stress on two levels of without drought stress (complete irrigation during all growth period) and drought stress in vegetative stage (from 20 days after transplantation to flowering). The results showed that UV-AB radiation increased leaf relative water content and shoot dry weight while UV-C radiation reduced leaf relative water content and shoot dry weight compared to control (without ultraviolet radiation). By applying drought stress increased the activity of catalase and superoxide dismutase enzymes as well as soluble carbohydrate concentrations, while the relative water content of leaves and shoot dry weight decreased significantly. The amount of peroxidase enzyme activity, relative water content, soluble carbohydrates and shoot dry weight increased due to the application of abscisic acid. Based on the results of this study, it can be stated that drought and ultraviolet stresses had harmful effects on the tomato plants, and the interaction of these two above-mentioned environmental tensions was synergistic to induce protective mechanisms and defense systems. So that applying a stress on the plant caused of reduces the potential damage on the next stress.

Key words: Ultraviolet radiation, abscisic acid, drought stress, tomato, antioxidant enzymes

1- Former Ph.D. of Crop Physiology, Department of Plant Production and Genetics, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran
2- Associated Professor, Department of Plant Production and Genetics, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran
3- Associatee Professor, Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu Province, China