

تغییر در تجمع برخی اسمولیت‌ها، رنگدانه‌های فتوسنتزی و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در سیب زمینی در شرایط تنش آبی در گلخانه^۱

Changes in Some Osmolytes and Photosynthetic Pigments Accumulation and Antioxidant Enzymes Activity in Potato under Water Stress in Greenhouse Conditions

فرهاد مسعودی صدقیانی و مجید امینی دهقی^{۲*}

چکیده

به منظور بررسی تغییر در مقدار پرولین، قندهای محلول و کلروفیل و فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز در برنامه‌های آبیاری در دو مرحله رشدی، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی با سه تکرار در شرایط گلخانه‌ای انجام شد. فاکتورهای آزمایشی، چهار سطح آبیاری شامل (۱۰۰٪ ظرفیت زراعی=I₁، ۸۰٪ ظرفیت زراعی=I₂، ۶۰٪ ظرفیت زراعی=I₃ و ۴۰٪ ظرفیت زراعی=I₄) و دو مرحله رشدی شامل (GS₁=ظهور ۵۰٪ بوته‌ها تا ۵۰٪ گلدهی و GS₂=۵۰٪ گلدهی تا رسیدگی فیزیولوژیکی) بودند. نتیجه‌ها نشان داد که برنامه‌های آبیاری بر مقدار پرولین، قندهای محلول و فعالیت کاتالاز در سطح احتمال یک درصد به شدت اثر گذاشت. ویژگی‌های مورد مطالعه از مرحله‌های رشدی اثر نگرفتند. برهمکنش برنامه‌های آبیاری و مرحله‌های رشدی تأثیر معنی‌داری بر ویژگی‌های مورد مطالعه نداشت. مقایسه میانگین تیمارها نشان داد که بیشترین مقدار پرولین (۴/۹۴ میکرومول در گرم وزن خشک برگ)، قندهای محلول (۵۵/۹۹ میلی‌گرم در گرم وزن خشک برگ) و فعالیت کاتالاز (۱۲/۷۵ میکرومول پراکسید هیدروژن در دقیقه) مربوط به برنامه آبیاری ۴۰٪ ظرفیت زراعی (I₃) یا تنش شدید بود. بیشترین همبستگی بین کلروفیل کل با کلروفیل a (۰/۸۶) و فعالیت کاتالاز با قندهای محلول (۰/۸۱) مشاهده شد. به طور کلی، ویژگی‌های فیزیولوژیک مورد مطالعه در سیب زمینی به شدت از برنامه‌های مختلف آبیاری اثر گرفت و برنامه آبیاری ۴۰٪ ظرفیت زراعی بیشترین تأثیر را بر ویژگی‌های مطالعه شده داشت.

واژه‌های کلیدی: برنامه آبیاری، پرولین، فعالیت کاتالاز، قندهای محلول.

مقدمه

سیب زمینی (*Solanum tuberosum* L.) با تولید حدود ۳۲۷ میلیون تن در سال و ۱۸/۶ میلیون هکتار سطح زیر کشت، جایگاه بسیار مهمی در کشاورزی جهان دارد (۱۱). از نظر حجم تولید در بین محصولات مختلف کشاورزی در جهان بعد از گندم، برنج و ذرت در رده چهارم قرار دارد (۱۰). سیب زمینی یک محصول به نسبت حساس به خشکی می‌باشد، به همین دلیل جهت داشتن بیشترین عملکرد و کیفیت، محتوای رطوبت خاک در کل فصل رشد، باید در محدوده به نسبت باریکی حفظ شود. بنابراین عملکردهای بالا در سیب زمینی در منطقه‌های خشک به شدت وابسته به فراهم بودن آب آبیاری کافی است. مطالعه‌های زیادی در بسیاری از منطقه‌های کشت

۱- تاریخ دریافت: ۹۳/۱۰/۲۲

تاریخ پذیرش: ۹۵/۲/۲۲

۲- به ترتیب دانشجوی دکتری و دانشیار گروه زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شاهد.

* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: (amini@shahed.ac.ir)

سیب زمینی برای ارزیابی پاسخ رقم‌های سیب زمینی به کمبود آب در مرحله‌های مختلف رشدی انجام شده است. نتیجه‌های این مطالعه‌ها نشان می‌دهد که پاسخ رقم‌های مختلف سیب زمینی به خشکی تفاوت زیادی دارد (۳۰). گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) در سیستم‌های زیستی به عنوان بخشی از سوخت‌وساز طبیعی تشکیل می‌شوند. عامل‌های محیطی نامطلوب مانند تنش خشکی منجر به افزایش سطح گونه‌های فعال اکسیژن می‌شوند که برای گیاه مضر هستند. برای اجتناب از خسارت ایجاد شده توسط ROS، گیاهان سازوکارهایی برای کنترل آنها در سطح‌های پایدار توسعه داده‌اند. آنزیم‌ها نقش مهمی در کاهش سطح ROS و اجتناب از تنش اکسیداتیو ایفا می‌کنند. آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT)، آسکوربات پراکسیداز (APX) و گلوکاتیون ردوکتاز (GR) نقش مهمی در مقابله با تنش اکسیداتیو ایفا می‌کنند. اندازه‌گیری اسپکتروفوتومتری فعالیت این آنزیم‌ها، یک روش آسان و دقیق جهت مطالعه و درک بخش مهمی از فعالیت سیستم دفاعی در برابر تنش اکسیداتیو برای پژوهشگرها است (۲۷).

رنگدانه‌های فتوسنتزی برای جذب نور و فرایندهای احیا کنندگی ضروری هستند؛ به طوری که مقدار کلروفیل برگ یک ویژگی مهم در تعیین ظرفیت فتوسنتزی برگ است (۱۹). در بیشتر آزمایش‌های انجام شده بر روی گیاهان C₃ و C₄ در اثر تنش خشکی، کاهش مقدار کلروفیل برگ گزارش شده است (۲۵). کاهش مقدار کلروفیل در شرایط تنش خشکی می‌تواند به اکسیداسیون نوری کلروفیل توسط ROS (۱۹)، کاهش تولید کلروفیل، تخریب کلروفیل و تخریب کلروپلاست (۱۳، ۲۸) مربوط باشد.

پروکلین یک اسمولیت است و در پاسخ به انواع تنش‌های محیطی مانند تنش خشکی در گیاه تجمع می‌یابد و تجمع آن در سیتوپلاسم یاخته موجب کاهش پتانسیل اسمزی می‌شود و جذب آب در شرایط تنش را افزایش می‌دهد (۹)، علاوه بر پروکلین ترکیب‌های دیگر مانند مانیتول، گلیسین بتائین، قندهای محلول و برخی ماده‌های معدنی نیز در پدیده سازگاری اسمزی نقش دارند، ولی در بین این ماده‌ها به احتمال پروکلین معمول‌ترین نوع آنها است (۷). در شرایط تنش کم‌آبی و در نتیجه تجمع محلول‌های سازگار، پتانسیل اسمزی یاخته کاهش می‌یابد که آب را به داخل یاخته جذب و به حفظ آماز کمک می‌کند. سیب زمینی با تجمع پروکلین و سایر اسمولیت‌ها و آنزیم‌های دفاعی آنتی اکسیدانی که به عنوان حفاظت‌کننده‌های اسمزی و جاروب‌کننده‌های ROS عمل می‌کنند، به تنش خشکی پاسخ نشان می‌دهد. بنابراین با توجه به دخالت سازوکارهای گفته شده بالا در تنش کم‌آبی، انجام پژوهشی جهت بررسی تغییر برخی از شاخص‌های فیزیولوژیک سیب زمینی به برنامه‌های مختلف آبیاری ضروری به نظر می‌رسد. هدف از اجرای این آزمایش، بررسی اثرهای برنامه‌های مختلف آبیاری در دو مرحله رشدی بر ویژگی‌های فیزیولوژیک سیب زمینی در شرایط کنترل شده گلدانی بود.

مواد و روش‌ها

این پژوهش به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی در بهار ۱۳۹۲ در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شاهد تهران اجرا شد. فاکتورهای آزمایشی چهار سطح آبیاری شامل: تأمین ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی (I₀)، ۸۰٪ ظرفیت زراعی (I₁)، ۶۰٪ ظرفیت زراعی (I₂) و ۴۰٪ ظرفیت زراعی (I₃) و دو مرحله رشدی شامل: ظهور ۵۰٪ بوته‌ها تا ۵۰٪ گلدهی (GS₁) و ۵۰٪ گلدهی تا رسیدگی فیزیولوژیکی (GS₂) بودند. ویژگی‌های مورد مطالعه شامل مقدار قندهای محلول، مقدار کلروفیل a، b و کلروفیل کل، مقدار پروکلین و فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز بود.

آماده سازی خاک و گلدان

برای کشت، از گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۲۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۴۰ سانتی‌متر استفاده شد. مخلوط خاکی به کار رفته در گلدان شامل خاک مزرعه و کود دامی با نسبت ۶ به ۳ بود. به منظور ایجاد زهکش مناسب،

در کف گلدان‌ها به ارتفاع ۱ سانتی‌متر شن درشت ریخته شد و سپس گلدان‌ها به وسیله خاک پر و در پایان همه گلدان‌ها وزن شدند. در هر گلدان یک غده بذری در عمق ۱۰ سانتی‌متری کاشته شد. ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد آزمایش در جدول ۱ آمده است.

جدول ۱- ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد آزمایش.

Table 1. Physical and chemical characteristic of experiment soil.

ویژگی‌های خاک	مقدار موجود در خاک
Soil characteristics	Amount in soil
هدایت الکتریکی	4.96
EC (ds m ⁻¹)	
اسیدیته	7.7
pH	
ماده‌های آلی	1
OM (%)	
نیترژن کل	0.089
Total N (%)	
فسفر قابل جذب	36
P (mg kg ⁻¹)	
پتاسیم قابل جذب	620
K (mg kg ⁻¹)	
رس	16.5
Clay (%)	
سیلت	18
Silt (%)	
شن	7.8
Sand (%)	
بافت	لومی
Texture	Loam

اعمال سطح‌های مختلف برنامه آبیاری

جهت انجام سطح‌های تنش آبی از روش وزنی استفاده شد. تا ۳۰ روز بعد از کاشت (ظهور بوته‌ها) تمامی گلدان‌ها به طور مساوی آبیاری و بعد از آن تیمارهای آبیاری اعمال شدند. برای محاسبه ظرفیت زراعی، ابتدا ۶ عدد از گلدان‌ها تا حد اشباع آبیاری شدند. گلدان‌های اشباع شده در فاصله‌های زمانی دو ساعته وزن شدند و زمانی که دو عدد پی‌درپی به طور تقریبی به حد ثابتی رسید، رطوبت خاک داخل گلدان اندازه‌گیری و رطوبت در ظرفیت زراعی محسوب شد. مقدار رطوبت خاک بر اساس درصد وزنی در حد ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دایم به ترتیب ۱۷ و ۳٪ بود. مقدار ظرفیت زراعی با توجه به وجود بوته‌ها و رشد سریع آنها یک روز در میان برای گلدان‌های تیمارهای مختلف محاسبه شد تا تغییرهای وزن گیاه تأثیری بر اندازه‌گیری مقدار رطوبت خاک که به صورت وزنی انجام می‌گیرد، نداشته باشد. سطح‌های تنش ۸۰، ۶۰ و ۴۰٪ نیز بدین ترتیب محاسبه و در طول دوره آزمایش برای سطح‌های مختلف رطوبتی گلدان‌ها استفاده شد.

اندازه‌گیری پرولین و قندهای محلول

مقدار پرولین به روش پاکوئین و لچاژر (۲۶) اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری پرولین و قندهای محلول در آخرین روز اعمال تنش (در انتهای هر دو مرحله رشدی) نمونه‌هایی از برگ‌های توسعه یافته انتهایی از تمام واحدهای آزمایشی جدا شد. مقدار پرولین آزاد نمونه‌ها بر اساس میکرومول بر گرم وزن خشک برگ محاسبه

شد. مقدار قندهای محلول با استفاده از روش ایریگوئن و همکاران (۱۸) اندازه‌گیری و مقدار قندهای محلول نمونه-ها بر اساس میلی‌گرم در هر گرم وزن خشک برگ محاسبه شد.

اندازه‌گیری مقدار کلروفیل

برای اندازه‌گیری مقدار کلروفیل، از روش گراس (۱۴) استفاده و غلظت کلروفیل‌های a ، b و کل با استفاده از رابطه‌های (۱، ۲ و ۳) محاسبه شد.

$$۱) \text{ کلروفیل کل} = (0.0202 \times OD_{645}) + (0.00802 \times OD_{663})$$

$$۲) \text{ کلروفیل } a = (0.0127 \times OD_{663}) - (0.00269 \times OD_{645})$$

$$۳) \text{ کلروفیل } b = (0.0229 \times OD_{645}) - (0.00468 \times OD_{663})$$

در رابطه‌های بالا، OD_{645} و OD_{663} به ترتیب مقدار جذب در طول موج‌های ۶۴۵ و ۶۶۳ نانومتر می‌باشند.

اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز

فعالیت آنزیم CAT با اندازه‌گیری سرعت حذف پراکسید هیدروژن به روش چانس و مهلی (۶) اندازه‌گیری و نتیجه‌ها به صورت میکرومول پراکسید هیدروژن در دقیقه بیان شد. فعالیت آنزیم APX با استفاده از روش آسادا (۱) اندازه‌گیری و نتیجه‌ها بر حسب میکرومول آسکوربات در دقیقه بیان شد. تجزیه واریانس و مقایسه میانگین داده‌ها (آزمون دانکن) با استفاده از نرم افزارهای MSTATC و SPSS نسخه ۱۵ انجام شد.

نتایج

نتیجه‌های تجزیه واریانس نشان داد که اثر برنامه‌های آبیاری بر مقدار پرولین، قندهای محلول و فعالیت آنزیم کاتالاز در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار بود. تجزیه واریانس برهمکنش تنش و مرحله رشدی در ویژگی مورد مطالعه معنی‌دار نبود (جدول ۱). تأثیر مرحله رشدی بر هیچ کدام از ویژگی‌های مورد مطالعه معنی‌دار نبود (جدول ۱). مقایسه میانگین اثر برنامه‌های مختلف آبیاری بر مقدار تجمع پرولین نشان داد که کمترین تجمع پرولین برگ مربوط به تیمار شاهد (۱۰۰٪ ظرفیت زراعی) و بیشترین مقدار پرولین برگ مربوط به تیمار ۴۰٪ ظرفیت زراعی بود و برنامه‌های آبیاری ۸۰٪ ظرفیت زراعی و ۶۰٪ ظرفیت زراعی در یک گروه قرار گرفتند (جدول ۲). با کاهش مقدار آب آبیاری بر مقدار پرولین افزوده شد.

مقایسه میانگین قند محلول نشان داد که بیشترین انباشت قندهای محلول در برنامه آبیاری ۴۰٪ ظرفیت زراعی و کمترین قند محلول در برنامه آبیاری ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی حاصل شد. بین برنامه آبیاری ۸۰٪ ظرفیت زراعی با بقیه برنامه‌ها اختلاف معنی‌داری وجود داشت. مقدار قندهای محلول در برنامه آبیاری I_3 به ترتیب، ۱/۱، ۲/۵ و ۵/۱ برابر برنامه‌های آبیاری I_2 ، I_1 و I_0 بود (جدول ۲).

نتیجه‌های تجزیه واریانس نشان داد که مقدار کلروفیل a ، b و کلروفیل کل از برنامه‌های مختلف آبیاری اثر نگرفته است. مقایسه میانگین اثر برنامه‌های مختلف آبیاری بر مقدار فعالیت آنزیم CAT نشان داد که کمترین و بیشترین فعالیت آنزیم CAT به ترتیب در برنامه‌های آبیاری ۱۰۰٪ و ۴۰٪ ظرفیت زراعی مشاهده شد و بین شاهد با برنامه آبیاری ۸۰٪ ظرفیت زراعی اختلاف معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۳). فعالیت آنزیم CAT در برنامه آبیاری I_3 به ترتیب، ۱/۲ و ۲/۸ برابر برنامه‌های آبیاری I_2 ، I_1 و I_0 بود (جدول ۳). فعالیت آنزیم APX از برنامه‌های مختلف آبیاری اثر نگرفت (جدول ۲).

طبق نتیجه‌های همبستگی ویژگی‌ها (جدول ۳) بین کلروفیل کل با کلروفیل a ($r = 0.86^{**}$) و کلروفیل b ($r = 0.61^{**}$) همبستگی مثبت معنی‌داری در سطح احتمال ۱٪ وجود داشت. در این بررسی مشخص شد که بین

پرولین با قندهای محلول ($r=0.77^{**}$) و فعالیت آنزیم CAT با قندهای محلول ($r=0.81^{**}$) و پرولین ($r=0.63^{**}$) همبستگی مثبت معنی‌داری در سطح احتمال ۱٪ وجود داشت.

جدول ۲- مقایسه میانگین مقدار پرولین، قندهای محلول و فعالیت کاتالاز گیاه سیب زمینی در برنامه‌های مختلف آبیاری.
Table 2. Comparison of proline content, soluble sugars and catalase activity of potato plant at various irrigation regimes.

برنامه آبیاری Irrigation regime درصد ظرفیت زراعی (% Field capacity)	مقدار پرولین Proline content ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{D.w.}$)	قندهای محلول Soluble sugars ($\text{mg g}^{-1}\text{D.w.}$)	فعالیت کاتالاز CAT activity ($\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}$)
(I ₀) ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی 100% field capacity	0.653 c [†]	10.9 c	4.5 b
(I ₁) ۸۰٪ ظرفیت زراعی 80% field capacity	1.245 bc	21.87 b	4.417 b
(I ₂) ۶۰٪ ظرفیت زراعی 60% field capacity	2.965 b	50.65 a	10.25 a
(I ₃) ۴۰٪ ظرفیت زراعی 40% field capacity	4.94 a	55.99 a	12.75 a

[†] Means, with similar letter are not significantly different at the 5% probability level-using Duncans multiple range test.

[†] میانگین‌هایی که حرف مشترک دارند بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.

جدول ۳- ضریب‌های همبستگی بین ویژگی‌های فیزیولوژیکی سیب زمینی در برنامه‌های آبیاری.

Table 3. Relationship between physiological parameters of potato plants under irrigation regimes.

ویژگی‌ها Parameters	قندهای محلول Souble Sugers	کلروفیل a Chl a	کلروفیل b Chl b	کلروفیل کل Total chl.	پرولین Proline	کاتالاز Catalase
کلروفیل a Chl a	0.151 [†]					
کلروفیل b Chl a	-0.22	0.297				
کلروفیل کل Total chl.	-0.107	0.86 ^{**}	0.619 ^{**}			
پرولین Proline	0.773 ^{**}	-0.002	-0.129	-0.211		
کاتالاز Catalase	0.813 ^{**}	-0.115	-0.182	-0.328	0.633 ^{**}	

[†] Significant levels at $P \leq 0.01$ are represented by ^{**} using Pearson's correlation coefficients.

[†] سطح‌های معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪ با استفاده از ضریب‌های همبستگی پیرسون با ^{**} نشان داده شده است.

بحث

مقدار پرولین با کاهش مقدار آب آبیاری افزایش پیدا کرد. پرولین محلول می‌تواند بر حلالیت پروتئین‌های مختلف اثر گذارد و جلوی غیرطبیعی شدن آلبومین را بگیرد. این ویژگی پرولین بدان جهت است که برهمکنش بین پرولین و سطح پروتئین‌های آب گریز برقرار شود و به علت افزایش سطح کل مولکول‌های پروتئین آب دوست، پایداری آنها افزایش می‌یابد و از تغییر ماهیت آنها جلوگیری می‌کند. آنزیم‌ها نیز به دلیل ساختار پروتئینی خود از این سازوکار پرولین اثر می‌گیرند و محافظت می‌شوند (۱۶) که به احتمال گیاهان به دلیل‌های بالا پرولین خود را افزایش می‌دهند. در میان آمینواسیدها، تجمع پرولین، یکی از آمینواسیدهای خانواده گلوتامات، در پاسخ به تعدادی از تنش‌های غیر زنده در تعدادی از گیاهان یا بافت‌ها گزارش شده است (۱۵). برای مثال در ریشه اولیه ذرت در شرایط پتانسیل آب پایین سطح پرولین به اندازه صد برابر افزایش یافت (۳۵). به طور معمول دامنه ذخیره پرولین بستگی به سطح‌های کربوهیدرات‌ها دارد (۱۵). بر طبق گزارش‌های لارهر و همکاران (۲۳) ساکاروز عامل تأثیرگذار مثبت در ذخیره پرولین است. تجمع ترکیب‌های ایجاد کننده فشار اسمزی در یاخته‌های گیاه باعث ایجاد پتانسیل اسمزی منفی‌تر می‌شود و در نتیجه، گیاه به منظور جبران آب یاخته‌ای، فشار اسمزی سیتوپلاسم را افزایش می‌دهد و از راه تنظیم اسمزی با تنش مقابله می‌کند (۴).

قندهای محلول با کاهش شدید مقدار آب آبیاری، افزایش قابل توجهی داشتند (تیمار ۴۰٪ ظرفیت زراعی) و با افزایش مقدار آب آبیاری مقدار آنها کاهش یافت. علت افزایش برای بالا بردن مقاومت گیاه به دلیل تنظیم فشار اسمزی یاخته بود، ولی با کم شدن شدت تنش تولید قندها به شدت کاهش پیدا می‌کند. در بسیاری از گونه‌ها تجمع ماده‌های محلول در طول کاهش پتانسیل آب برگ برای حفظ وضعیت آبی برگ، اجتناب از خشکیدگی و خسارت یاخته‌ای و بهبود مقاومت به خشکی در گیاهان زراعی ضروری است (۲۷). تجمع قندهای محلول در شرایط تنش آبی در گیاه *Pigeonpea* توسط سوبارو و همکاران (۲۲) گزارش شده است. تجمع قندها در پاسخ به شرایط تنش به طور کامل تأیید شده است (۲۲). فرضیه‌های متفاوتی برای ذخیره قندها در گیاه گندم در شرایط تنش پیشنهاد شده است. در شروع رشد گندم، برگ به‌عنوان مخزن ذخیره قند عمل می‌کند که ممکن است به دلیل کاهش استفاده ماده‌های پرورده توسط تنش آبی در رابطه با جلوگیری از ساخت ساکاروز یا فعالیت اینورتاز باشد (۳۱). اگر انتقال از منبع‌ها به مخزن برگ‌ها ادامه یابد، چنین کاهشی ممکن است منجر به جلوگیری از رشد شود که شاید به افزایش بیشتر غلظت قند کمک کند. منبع بودن برگ‌های بزرگ ممکن است به دلیل جلوگیری از بارگیری آوند آبکش پس از تنش (۸) و یا به دلیل تحریک فعالیت‌های ساخت ساکاروز فسفات باشد (۱۷). این‌که برگ‌های بزرگ پیر مقدارهای کمتری از قندها را نسبت به برگ‌های بزرگ جوان ذخیره می‌کنند، ممکن است در نتیجه کاهش در فتوسنتز خالص در برگ‌های مسن باشد (۳۴). در مجموع افزایش قندهای محلول در طی تنش کم آبی (به‌ویژه تنش شدید) را می‌توان با دلیل‌هایی مانند تجزیه کربوهیدرات‌های نامحلول، ساخت این ترکیب‌ها از مسیرهای غیر فتوسنتزی و متوقف شدن رشد توجیه کرد (۱۶).

در این پژوهش مقدار کلروفیل a, b و کلروفیل کل از برنامه‌های آبیاری اثر نگرفت. نتیجه‌های باراکلف و کیت (۴) نشان داد که در تنش خشکی مقدار کلروفیل در گندم افزایش می‌یابد. افزایش کلروفیل در شرایط تنش به احتمال به دلیل کاهش سطح برگ و تجمع کلروفیل در سطح کمتر برگ‌ها (اثر غلظت کلروفیل) می‌باشد. بسیاری از مطالعه‌ها کاهش مقدار کلروفیل با افزایش شدت تنش خشکی را تأیید کرده‌اند، در تنش خشکی شدید کاهش کلروفیل که به‌عنوان عامل محدود کننده غیرروشنه‌ای فتوسنتز محسوب می‌شود به دلیل افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز (۲۴) و پراکسیداز (۲) اتفاق می‌افتد که باعث تجزیه و تخریب کلروفیل می‌شوند.

در این بررسی فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانت به‌ویژه CAT به شدت از کم آبی اثر گرفت. CAT بیشتر در پراکسیزوم‌ها قرار گرفته است و پراکسید هیدروژن را تجزیه می‌کند. گزارش‌ها برای اثر تنش‌ها روی فعالیت

CAT متفاوت است. افزایش، کاهش یا تغییر نکردن فعالیت CAT در تنش خشکی مشاهده شده است (۵، ۲۹). بر اساس گزارش‌های جانگ (۲۰) فعالیت آنزیم‌های CAT و پراکسیداز، در برگ‌های بالغ علف تال در اثر تنش آبی تا ۳ برابر نسبت به شاهد افزایش یافت، اما چنین افزایشی در برگ‌های جوان مشاهده نشد. در یک بررسی دیگر مشاهده شد که فعالیت این دو آنزیم در مرحله‌های اولیه تنش آبی یا گرما و یا ترکیب این دو تنش افزایش یافت ولی وقتی تنش طولانی شد فعالیت این دو آنزیم کاهش یافت، بنابراین چنین به نظر می‌رسد که تنش آبی از راه افزایش فعالیت CAT تا حد امکان از اثرهای زیان‌بار ROS بر غشای یاخته‌ای جلوگیری می‌کند (۲۰). APX، آنزیم جاروب‌کننده پراکسید هیدروژن هم در سیتوزول و هم در کلروپلاست‌ها قرار گرفته است و می‌تواند پراکسید هیدروژن را به‌طور مؤثری به‌ویژه در کلروپلاست‌ها جایی که CAT وجود ندارد از بین ببرد (۱۳). گزارش شد که، فعالیت SOD، CAT و GR در زمان تنش خشکی در برگ‌های بالغ گیاه علف تال افزایش یافته است (۲۱).

در این پژوهش بین کلروفیل کل با کلروفیل a و کلروفیل b همبستگی مثبت معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪ و بین پرولین با قندهای محلول و فعالیت آنزیم CAT با قندهای محلول و پرولین همبستگی مثبت معنی‌داری در سطح احتمال ۱٪ وجود داشت. سوریان و چالرمپول (۳۳) نیز در مطالعه تأثیر تنش اسمزی بر تجمع پرولین، قابلیت فتوسنتز و رشد گیاهچه‌های نیشکر، همبستگی مثبت معنی‌داری بین کلروفیل a با کلروفیل b و کلروفیل کل با کلروفیل a و b را مشاهده کردند، همچنین آنها همبستگی منفی معنی‌داری را بین پرولین با کلروفیل a، b و کلروفیل کل گزارش کردند.

نتیجه‌گیری

مهم‌ترین نتیجه‌های حاصل از این بررسی، اثر معنی‌دار برنامه‌های مختلف آبیاری بر مقدار پرولین، قندهای محلول و فعالیت آنزیم CAT و تأثیرگذاری مشترک برنامه‌های آبیاری ۶۰ و ۴۰٪ ظرفیت زراعی بر مقدار قندهای محلول و فعالیت CAT بود.

Reference

منابع

1. Ahmadi, J.S., M.M. Seifi and M.A. Dehagi. 2012. Effect of spraying micronutrients Fe, Zn and Ca on grain and oil yield of sesame (*Sesamus indicum* L.) varieties. EJCP. 5:115-130.
2. Asada, K. 2001. Ascorbate peroxidase; a hydroxide scavenging enzyme in plants. *Physiol Plantarum*. 85:35-241.
3. Ashraf, M.Y., A.R. Azim, A.H. Khan and S.A. Ala. 1994. Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat (*Triticum aestivum* L). *Acta Physiol. Plantarum*. 16:185-191.

4. Aspinall, D. and L. Paleg. 1981. Proline accumulation: Physiological aspects. pp: 215- 228. in: Paleg, L.G. and D. Aspinall. (Eds.). The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants. Academic Press, Sidney.
5. Barraclough, P.B. and J. Kate. 2001. Effect of water stress on chlorophyll meter reading in wheat. Plant Nutr. 722-723.
6. Castillo, A.G., J.G. Hampton and P. Coolbear. 1993. Influence of seed quality characters on field emergence of garden Peas (*Pisum sativum* L.) under various sowing conditions. New Zealand J.Crop Hort. Sci. 21:197-205.
7. Chance, B. and A.C. Maehly. 1959. The assay of catalase and peroxidase. Pp:357-425. In: Click, D. (Ed.) Methods of Biochemical Analysis, Interscience Publishers. New York.
8. Chandrasekar, V., R.K. Sairam and G.C. Srivastava. 2000. Physiological and biochemical responses of hexaploid and tetraploid wheat to drought stress. J. Agron. Crop Sci. 185:219-227.
9. Daie, J. 1989. Phloem loading of sucrose: uptake and opportunities in molecular biology. Plant Mol. Biol. Rep. 7:106-115.
10. Delauney, A.J. and D.P.S. Verma. 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. Plant J. 4:215-222.
11. Faberio, C., F. Martin de Santa Olalla and J.A. de Juan. 2001. Yield and size of deficit irrigated potatoes. Agric. Water Manage. 48: 255-266.
12. FAO. FAOSTAT. 2006. Available in: <http://faostat.fao.org>.
13. Farooq, M., A. Wahid, N. Kobayashi., D. Fujita and S.M.A. Basra. 2008. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agron. Sustain. Dev. 29: 185-212.
14. Groden, D. and E. Beck. 1979. H₂O₂ destruction by ascorbate-dependent system from chloroplast. Biochem. Biophys. Acta 546:426-435.
15. Gross, J. 1991. Pigment in Vegetables, Van Nostrand Reinhold. New York. 351 p.

16. Hare, P.D. and W.A. Cress. 1997. Metabolic implications of stress- induced proline accumulation in plants. *Plant Growth. Regul.* 21:79-102.
17. Hissao, T. 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 24:519-570.
18. Huber, S.C. and J.L. Huber. 1996. Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47:431-444.
19. Irigoyen, J.J., D.W. Emerich and M. Sanchez- Diaz. 1992. Water stress induced changes in concentrations of praline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) *plant Physiol. Plantarum* 84:55-60.
20. Jiang, Y. and N. Huang. 2001. Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrass in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. *Crop Sci.* 41:436-442.
21. Jung, S. 2004. Variation in antioxidant metabolism of young and mature leaves of *Arabidopsis thaliana* subjected to drought. *Plant Sci.* 166:459-466.
22. Kameli, A. and D.M. Losel. 1995. Contribution of carbohydrates and other solutes to osmotic adjustment in wheat leaves under water stress. *J. Plant Physiol.* 145:363–366.
23. Larher, F., L. Leport, M. Petrivalsky and M. Chappart. 1993. Effectors for the osmoinduced praline response in higher plants. *Plant Physiol. Biochem.* 31:911-922.
24. Majumdar, S., S. Ghosh, B.R. Glick and E.B. Dumbroff. 1991. Activities of chlorophyllase phosphoenol pyruvate carboxylase and ribulose-1, 5-bisphosphatase carboxylase in the primary leaves of soybean during senescence and drought. *Physiol. Plantarum* 81:473-480.
25. Nayyar, H. and D. Gupta. 2006. Differential sensitivity of C3 and C4 plants to water deficit stress: Association with oxidative stress and antioxidants. *Environ. Exp. Bot.* 58:106-113.
26. Paquin, R. and P. Lechasseur. 1979. Observationssur une methode de dosage de la praline libre dans les extraits de plantes. *Can. J. Bot.* 57: 1851-1854.

27. Ramanjulu, S. 2010. Plant Stress Tolerance. Methods and Protocols. Springer. New York. 382 p.
28. Ramesh, T. and P. Devasenapathy. 2006. Physiological response of cowpea in a rainfed alfisol ecosystem to the impulse of soil moisture conservation practices. Plant Physiol. 32:181-190.
29. Singh, D.K. and P.W.G. Sale. 2000. Growth and potential conductivity of white clover roots in dry soil with increasing phosphorus supply and defoliation frequency. Agron. J. 92:868-874.
30. Stark, J.C., S.L. Love, B.A. King, J.M. Marshall, W.H. Bohl and T. Salaiz. 2013. Potato Cultivar Response to Seasonal Drought Patterns. Amer. J. Potato Res. 90:207-216.
31. Sturm, A. and G.Q. Tang. 1999. The sucrose cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning. Trends Plant. Sci. 4:401-407.
32. Subbaro, G., N.H. Nam, Y.S. Chauhan and C. Johansen. 2000. Osmotic adjustment water relation and carbohydrate remobilization in pigeonpea under water deficits. J. Plant Physiol. 157:651-659.
33. Suriyan, C. and K. Chalermopol. 2008. Effect of osmotic stress on proline accumulation, photosynthetic abilities and growth of sugarcane plantlets (*Saccharum officinarum* L.). Pak. J. Bot. 40:2541-2552.
34. Veneklaas, E. and R. Van den Boogaard. 1994. Leaf-age structure effects on plant water use and photosynthesis of two wheat cultivars. New Phytol. 128:331-337.
35. Voetberg, G.S. and R.E. Sharp. 1991. Growth of maize primary root at low water potential III. Roles of increased proline deposition in osmotic adjustment. Plant Physiol. 96:1125-1230.

Changes in Some Osmolytes and Photosynthetic Pigments Accumulation and Antioxidant Enzymes Activity in Potato under Water Stress in Greenhouse Conditions

F. Masoudi Sadaghiani and M. Amini Dehaghi ^{1*}

To evaluate changes in proline, soluble sugars and chlorophyll accumulation, catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) activity under different irrigation regimes at two growth stages on potato (*Solanum tuberosum* L.), a factorial experiment was carried out based on complete randomized design (CRD) with three replications in greenhouse condition. Experimental factors were irrigation regimes at four levels of field capacity ($I_0=100\%$, $I_1=80\%$, $I_2=60\%$ and $I_3=40\%$ FC) and growth stages at two levels ($GS_1=50\%$ emergence to 50% flowering, $GS_2=50\%$ flowering to physiological maturity). The results showed that irrigation regimes highly affect proline content, soluble sugars and catalase activity at 1% level. Studied traits were not affected by growth stages. Interaction between irrigation regimes and growth stages was not significant for any studied traits. Mean comparison of treatments showed that maximum content of proline ($4.94 \mu\text{mol g}^{-1}\text{dw}$), soluble sugars ($55.99 \text{ mg g}^{-1}\text{dw}$) and catalase activity ($12.75 \mu\text{mol H}_2\text{O}_2\text{min}^{-1}\text{g}^{-1}\text{dw}$) were related to 40% FC (I_3) irrigation regime. The highest significant correlation observed between total chlorophyll with chlorophyll a (0.86) and catalase activity with soluble sugars (0.81). It was concluded that studied physiological characteristics of potato severely affected by irrigation regimes, and 40% FC treatment had the highest effect on studied traits.

Key Words: Proline, Soluble sugars, Catalase activity, Irrigation regimes.

1. PhD Student and Associate Professor of Agronomy, College of Agriculture, Shahed University. I.R.Iran, respectively.

*Corresponding author, Email: (amini@shahed.ac.ir)