

تأثیر دوره‌ی خشکی و بازیابی پس از آن بر تغییرات رشدی و بیوشیمیایی سه گونه آتریپلکس (*Atriplex spp*)

محمد دلاویز^۱، حسین صادقی^{۲*} و منصور تقوایی^۲

۱- دانشجوی کارشناسی ارشد مدیریت مناطق بیابانی، گروه مهندسی منابع طبیعی و محیط زیست، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز

۲- نویسنده مسئول، دانشیار، گروه مهندسی منابع طبیعی و محیط زیست، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، ایران،

پست الکترونیک: sadeghih@shirazu.ac.ir

۳- دانشیار، گروه مهندسی منابع طبیعی و محیط زیست، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، ایران

تاریخ دریافت: ۹۳/۹/۴ تاریخ پذیرش: ۹۴/۸/۲۵

چکیده

پژوهش حاضر به منظور بررسی تأثیر دوره خشکی و بازیابی پس از آن بر تغییرات رشدی و بیوشیمیایی سه گونه آتریپلکس با شش تکرار اجرا گردید. فاکتور اول گونه‌های آتریپلکس شامل *A. Canescense* و *A. leucoclada Atriplex lentiformis* و فاکتور دوم مقادیر مختلف آبیاری شامل آبیاری در حد ظرفیت مزرعه، آبیاری در حد ۷۵٪ ظرفیت مزرعه، ۵۰٪ ظرفیت مزرعه و بدون آبیاری بود. نتایج نشان داد که تنش خشکی ملایم و شدید موجب کاهش معنی‌داری در رشد هر سه گونه شد و تنش بدون آبیاری موجب از بین رفتن گونه‌های *leucoclada* و *canescens* شد. بازیابی توانست بخشی از این افت را در هر سه گونه به ویژه در گونه *lentiformis* جبران کند، به طوری که در این گونه تفاوت معنی‌داری بین رشد بوته‌ها در تیمار شاهد و ۷۵٪ مزرعه وجود نداشت. درصد رطوبت بافت در تیمارهای شاهد (در حد ظرفیت مزرعه)، ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه تفاوت معنی‌داری نداشت. در گونه *lentiformis* بدون آبیاری افت بسیار زیادی در درصد رطوبت ایجاد کرد، ولی بازیابی بخش بسیار زیادی از این رطوبت را جبران کرد. تیمارهای خشکی ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه موجب افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز شد، گونه *lentiformis* دارای بیشترین فعالیت از هر چهار آنزیم بود. به طور کلی؛ تنش خشکی بسته به شدت تنش موجب کاهش رشد و افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در هر سه گونه شد؛ که بازیابی، بسته به گونه و شدت تنش، توانست بخشی از این افت را جبران کند. گونه *lentiformis* احتمالاً به دلیل دارا بودن مقادیر بالاتری از فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، دارای مقاومت بیشتر و توان بازیابی بالاتری بود.

واژه‌های کلیدی: وزن تر، وزن خشک، ارتفاع، درصد رطوبت، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان.

مقدمه

است (آل‌ابراهیم و همکاران، ۱۳۸۴). گیاهان در شرایط تنش خشکی با ایجاد تغییرات مرفولوژیکی، فیزیولوژیکی و متابولیسمی در کلیه اندام‌های خود، به تنش پاسخ می‌دهند. وقتی گیاهان به آب کافی دسترسی نداشته باشند، مقدار مواد بازدارنده رشد از جمله اسید آسبزیک، در گیاه افزایش می‌یابد. همچنین کاهش مقدار هورمون‌های محرک رشد

خشکی بر جنبه‌های مختلف گیاه تأثیر گذاشته و موجب کاهش و به تاخیر انداختن جوانه‌زنی، کاهش رشد اندام هوایی و کاهش تولید ماده خشک می‌گردد. کاهش پتانسیل اسمزی و پتانسیل کل آب همراه با از بین رفتن آماس، بسته شدن روزنه‌ها و کاهش رشد از علائم مخصوص تنش آب

(خطیر نامنی، ۱۳۸۰). Kachout و همکاران (۲۰۱۱)، در بررسی رابطه آب برگ و غلظت یون هالوفیت *A. hortensis* در واکنش به تنش آب نتیجه گرفتند تنش آب موجب کاهش پتانسیل آب برگ و محتوای رطوبت نسبی شد.

با توجه به اینکه بخش وسیعی از اراضی ایران در شرایط آب و هوایی نیمه‌خشک واقع شده اند، لزوم شناسایی گونه‌های متحمل به خشکی و همچنین معیارهای مناسب گزینش برای این مناطق قطعی است. از ۱۲/۴ میلیون هکتار مساحت استان فارس، ۸/۶ میلیون هکتار آن مرتع و ۶۶۹۷۲۵ هکتار آن ماسه زار و بیابانی است (آمارنامه کشاورزی، ۱۳۸۷). اگرچه پژوهش‌های گسترده‌ای در زمینه خشکی صورت گرفته، اما مطالعات در مورد خشکی و بازیابی آن بر گیاهان مرتعی بسیار کم است. بنابراین پژوهش حاضر با هدف بررسی تاثیر تنش خشکی بر رشد و صفات بیوشیمیایی و همچنین مقایسه قدرت بازیابی سه گونه گیاه آتریپلکس اجرا گردید.

مواد و روش‌ها

منطقه مورد مطالعه

این پژوهش بصورت یک آزمایش فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با شش تکرار در سال ۱۳۹۱ در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز طراحی و اجرا شد. فاکتور اول گونه‌های آتریپلکس شامل *A. canescens*، *A. leuoclada* و *A. lentiformis*، آبیاری شامل آبیاری در حد ظرفیت مزرعه (FC) در سراسر طول آزمایش (به عنوان شاهد)، آبیاری در حد ۷۵٪ (تنش ملایم)، ۵۰٪ ظرفیت مزرعه (تنش شدید) و بدون هیچ گونه آبیاری است. رژیم‌های آبیاری دو هفته پس از کاشت بذور و به مدت چهار هفته اعمال شد. نقشه اعمال تیمارهای آبیاری در جدول ۱ نشان داده شده است.

مانند اکسین‌ها، جبریلین‌ها و سیتوکینین‌ها در گیاه را بر اثر کمبود آب گزارش کرده‌اند در گیاهان نخستین آثار کمبود آب بصورت بسته شدن روزنه‌ها بروز می‌کند (Pirasteh-Anosheh *et al.*, 2011).

مرحله جوانه‌زنی و استقرار یکی از حساس‌ترین مراحل رشد گیاه به تنش خشکی است و اگر گیاه بتواند در این مرحله تنش را تحمل کند می‌تواند مراحل بعدی رشد را پشت سر بگذارد. در صورتی که تنش آب زیاد باشد موجب کاهش شدید فتوسنتز و مختل شدن فرایندهای فیزیولوژیکی، توقف رشد و سرانجام مرگ گیاه می‌گردد (Pirasteh-Anosheh *et al.*, 2011). بازیابی یک فرایند بیولوژیک مخصوص است که بدنال الگوهای مختلفی در گیاه ایجاد می‌شود (Dobra *et al.*, 2011). سازگاری دگرگون شونده کلی که گیاه را قادر می‌سازد بر آب یا فشار اسمزی غلبه کند، شامل افزایش ترکیب اسمولیت‌های سازگار از قبیل پرولین است. توانایی گیاهان برای بازیابی بعد از تنش، تعیین خصوصیات اصلی احتمالی برای باقی ماندن گونه‌های گیاهی مفروض تحت شرایط نامساعد است (Tsonev *et al.*, 2000).

آتریپلکس از تیره اسفنجیان (*Chenopodiaceae*) به عنوان یک گیاه شور روی و متحمل به خشکی در زیستگاه‌های شور و خشک، رشد و چرخه حیاتش را تکمیل می‌کند. گونه‌های *A. Canescens* و *A. lentiformis* با مبدا خارجی در سال ۱۳۴۲ وارد ایران و برای احیا مراتع خشک و بیابانی کشور مورد استفاده قرار گرفت و از گیاهان مغذی برای دام است (موسوی اقدام و فروغیان، ۱۳۶۶). آتریپلکس علاوه بر تنوع گونه‌ای، شرایط مختلف محیطی را بخوبی تحمل می‌کند. کاربرد این جنس علاوه بر اهمیت اکولوژیک، شامل تغذیه دام‌ها، به سبب داشتن پروتئین کافی و خوشخوراکی می‌باشد. همچنین بدلیل داشتن رشد سریع و سازش با محیط‌های مختلف و تولید علوفه قابل ملاحظه، اهمیت خاصی را در مناطق خشک و کویری پیدا کرده است

جدول ۱- نقشه اعمال تیمارهای آبیاری در آزمایش حاضر

روز پس از کشت			
۴۲ تا ۵۶	۱۴ تا ۴۲	۰ تا ۱۴	رژیم آبیاری
(دوره‌ی بازیابی از تنش)	(دوره‌ی تنش خشکی)	(دوره استقرار گیاهچه)	
آبیاری مطلوب	آبیاری مطلوب	آبیاری مطلوب	شاهد
آبیاری مطلوب	آبیاری در حد ۷۵٪ FC	آبیاری مطلوب	تنش ملایم
آبیاری مطلوب	آبیاری در حد ۵۰٪ FC	آبیاری مطلوب	تنش شدید
آبیاری مطلوب	بدون آبیاری	آبیاری مطلوب	بدون آبیاری

روش تحقیق

گلدان‌ها با نسبت ۱ به ۲ شن و خاک مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز واقع در باجگاه، (۱۲) کیلومتری شیراز؛ ۲۹°، ۳۵' عرض جغرافیایی شمالی، ۵۳°، ۳۵' طول جغرافیایی شرقی و ۱۸۱۰ متر از سطح دریا) پر شد. کوددهی بر اساس نیاز گیاه و بر اساس آزمایش خاک پیش از شروع آزمایش انجام شد. تمام کودهای شیمیایی قبل از کاشت با خاک گلدان‌ها مخلوط شدند. کاشت بذرهای گونه‌های آتریپلکس به صورت ۵ بوته در گلدان‌های پلاستیکی ۵ لیتری با دست صورت گرفت که بعد از استقرار کامل بوته‌ها و پیش از شروع تیمارهای آبیاری، به ۳ بوته در هر گلدان تنک گردید.

گلدان‌ها تا دو هفته پس از کاشت بذرها در حد ۱۰۰٪ FC آبیاری شدند. از هفته دوم تا هفته ششم پس از کاشت آبیاری بر اساس تیمارهای آبیاری (شاهد، ۷۵٪ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه و شاهد خشکی) انجام شد. میزان آبیاری بر اساس روش سلول فشاری و تعیین درصد رطوبت وزنی مشخص گردید. بر این اساس، میزان FC برای خاک مورد استفاده به دست آمده و برای ایجاد درصدهای مختلف از FC و اعمال تنش خشکی از توزین مداوم گلدان‌ها در هر نوبت آبیاری و محاسبه مقدار آب مورد نیاز تا سطح تیمار مربوطه استفاده شد. این دوره چهار هفته‌ای (از هفته دوم تا هفته ششم پس از کشت) به عنوان «دوره‌ی خشکی»

شناخته می‌شود. در پایان دوره‌ی خشکی همه گلدان‌ها بمدت دو هفته با آب شهر آبیاری شدند. این دوره چهار هفته‌ای (از هفته ششم تا هفته هشتم پس از کشت) بعنوان «دوره‌ی بازیابی» شناخته می‌شود.

اندازه‌گیری‌های مورفولوژیکی در سه مرحله استقرار گیاه (دو هفته پس از کاشت بذرها و پیش از دوره‌ی خشکی)، شش هفته پس از کاشت (پس از دوره‌ی خشکی و پیش از دوره‌ی بازیابی) و هشت هفته پس از کاشت (پس از دوره‌ی بازیابی و در پایان آزمایش) انجام شد. برای اندازه‌گیری وزن خشک اندام‌های هوایی، تمامی اندام‌های هوایی بریده شده را در آن با دمای ۶۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت قرار داده و سپس وزن شدند. برای محاسبه درصد رطوبت اندام‌های هوایی از فرمول زیر استفاده شد:

$$۱۰۰ \times \frac{\text{وزن تر} - \text{وزن خشک}}{\text{وزن تر}} = \text{درصد}$$

رطوبت اندام‌های هوایی

در پایان این پژوهش نیز آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان شامل: کاتالاز، بر اساس روش Chanc و Maehly (۱۹۹۵)، سوپراکسیددیسموتاز، بر اساس روش Beauchamp و Fridovich (۱۹۷۱)، پراکسیداز، بر اساس روش Maehly و Chanc (۱۹۹۵) و آسکوربیک پراکسیداز، بر اساس روش Nakano و Asada (۱۹۸۱) با استفاده از دستگاه اسپکتروفومتر اندازه‌گیری شد. داده‌ها با استفاده از برنامه SAS، مورد تجزیه آماری قرار گرفت و میانگین‌ها با

از کاشت) ارتفاع بوته‌های به عنوان شاهد و ۷۵٪ ظرفیت مزرعه افزایش خود را ادامه داد که تیمار شاهد ظرفیت مزرعه افزایش بیشتری را داشت (شکل ۱).

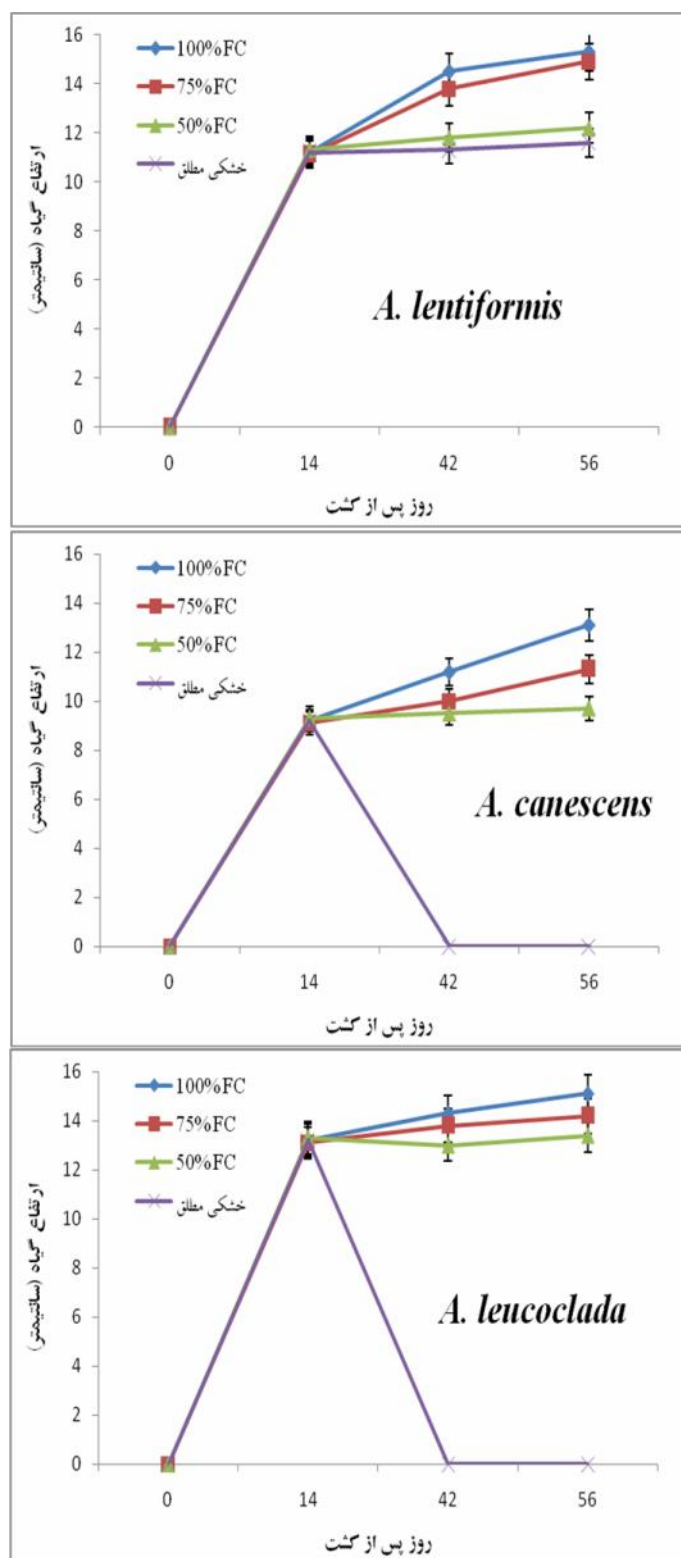
ارتفاع بوته در گونه *A. leuoclada* تا ۱۴ روز پس از کشت به صورت خطی افزایش داشت (شکل ۱). با اجرای تیمارهای متفاوت آبیاری (۴۲-۱۴ روز پس از کاشت) ارتفاع در تیمارهای ۷۵٪ و شاهد ظرفیت مزرعه افزایش یافت، که در این زمان تفاوت معنی‌داری بین این دو تیمار نبود. پس از بازیابی تیمار ۷۵٪ ظرفیت مزرعه تفاوت خود را با تیمار شاهد کاهش داد. ارتفاع در تیمار ۵۰٪ ظرفیت مزرعه در دوره خشکی تقریباً ثابت ماند، ولی پس از بازیابی توانست افزایش اندکی را تجربه کند. ارتفاع در تیمار بدون آبیاری در دوره خشکی بدلیل از بین رفتن گیاه به صفر کاهش پیدا کرد و بازیابی نتوانست موجب رشد مجدد آن گردد (شکل ۱).

آزمون LSD مقایسه شد. ضرایب همبستگی بین صفات نیز با نرم‌افزار MINITAB برآورد شدند. همچنین برای رسم نمودارها از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

نتایج

ارتفاع

ارتفاع بوته گونه *A. lentiformis* تا ۱۴ روز پس از کاشت به صورت خطی افزایش داشت (شکل ۱). در ادامه با اعمال رژیم آبیاری (۴۲-۱۴ روز پس از کاشت)، در شرایط تنش بدون آبیاری ارتفاع بوته بدون افزایش ادامه پیدا کرد و در مرحله بازیابی (۵۶-۴۲ روز پس از کاشت) نیز به همین صورت ادامه یافت. همچنین در تیمار ۵۰٪ ظرفیت مزرعه روند ارتفاع بوته افزایش کمتری را نسبت به بقیه تیمارهای اعمال شده داشت. ارتفاع بوته در تیمارهای ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه افزایش بیشتری را داشت و این افزایش در شاهد بیشتر بود. در مرحله سوم و بازیابی (۵۶-۴۲ روز پس



شکل ۱- وزن خشک سه گونه آتریپلکس تحت تاثیر رژیم‌های متفاوت آبیاری. ۱۴ تا ۴۲ روز پس از کشت اعمال رژیم‌های آبیاری، ۴۲ روز پس از کشت شروع بازیابی. میانگین‌های دارای همپوشانی بر اساس خطای استاندارد اختلاف معنی‌داری ندارند.

ارتفاع بوته در گونه *A. canescens* مشابه با گونه *A. leucoclada* بود، به این صورت که تا ۱۴ روز پس از کشت

در شاهد، ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه بسته بشدت تنش کاهش یافت. وزن خشک بوته‌های تحت تیمار تنش خشکی نیز کاهش و به صفر تنزل یافت. در مرحله بازیابی (۵۶-۴۲ روز پس از کشت) نیز، بوته‌های تحت تیمار ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه توانستند مقداری از کاهش خود را بازیابی کنند، که در تیمار ۷۵٪ بیشتر از ۵۰٪ بود (شکل ۲).

روند افزایش خطی وزن خشک در گونه *A. canescens* تا ۱۴ روز پس از کشت در همه تیمارها مشاهده شد (شکل ۲). با اعمال تیمارهای آبیاری (۴۲-۱۴ روز پس از کاشت)، وزن خشک بوته‌های تحت تیمار تنش بدون آبیاری روند کاهشی را دنبال کرد و به صفر رسید و وزن خشک این بوته‌ها تحت تیمار تنش خشکی در دوره بازیابی (۵۶-۴۲ روز پس از کاشت) بدون تغییر باقی ماند. بوته‌ها در تیمار ۵۰٪ ظرفیت مزرعه اگرچه افزایش در وزن خشک داشتند، اما به طور معنی‌داری کمتر از تیمارهای ۷۵٪ ظرفیت مزرعه و شاهد بودند که بازیابی نیز نتوانست این اختلاف را جبران کند.

درصد رطوبت اندام‌های هوایی گیاه

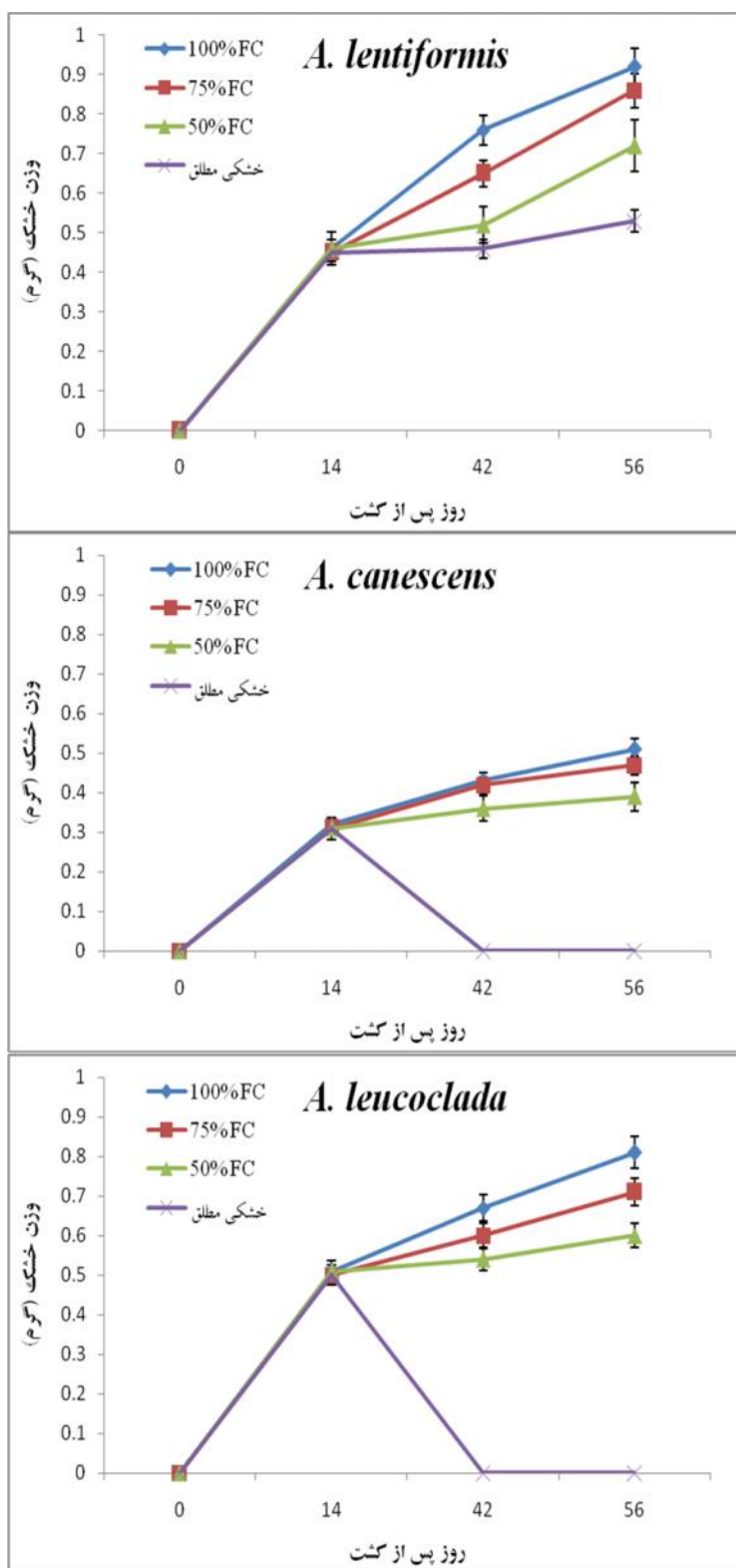
درصد رطوبت *A. lentiformis* در مرحله اول و با رژیم آبیاری معمولی (۱۴ روز پس از کاشت) افزایش خطی را نشان داد (شکل ۳). درصد رطوبت بوته‌ها تحت رژیم‌های متفاوت آبیاری (۴۲-۱۴ روز پس از کاشت) تفاوت داشت. در پایان دوره تفاوت معنی‌داری بین تیمارهای ۱۰۰ (شاهد)، ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه مشاهده نشد، در حالی‌که درصد رطوبت تیمار بدون آبیاری افت قابل توجهی داشت. با اعمال دوره بازیابی تفاوت بین تیمارهای ۱۰۰، ۷۵ و ۵۰٪

روند افزایش در همه تیمارها مشاهده شد، ولی اعمال تیمارهای متفاوت رژیم آبیاری موجب ایجاد تفاوت بین آنها شد (شکل ۱). تیمار ۷۵٪ ظرفیت مزرعه اگرچه دارای روند افزایشی بود و بازیابی توانست روند افزایشی این تیمار را تسریع کند، اما نتوانست با تیمار شاهد (۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه) برساند. ارتفاع در تیمار ۵۰٪ ظرفیت مزرعه در طی دوره خشکی ثابت ماند و با بازیابی توانست تنها مقداری از افت ناشی از تنش خشکی را جبران کند. بوته‌های تحت تیمار تنش بدون آبیاری نتوانستند این خشکی را تحمل کنند و از بین رفتند، به طوری که بازیابی نیز نتوانست موجب رشد مجدد آنها گردد (شکل ۱).

وزن خشک

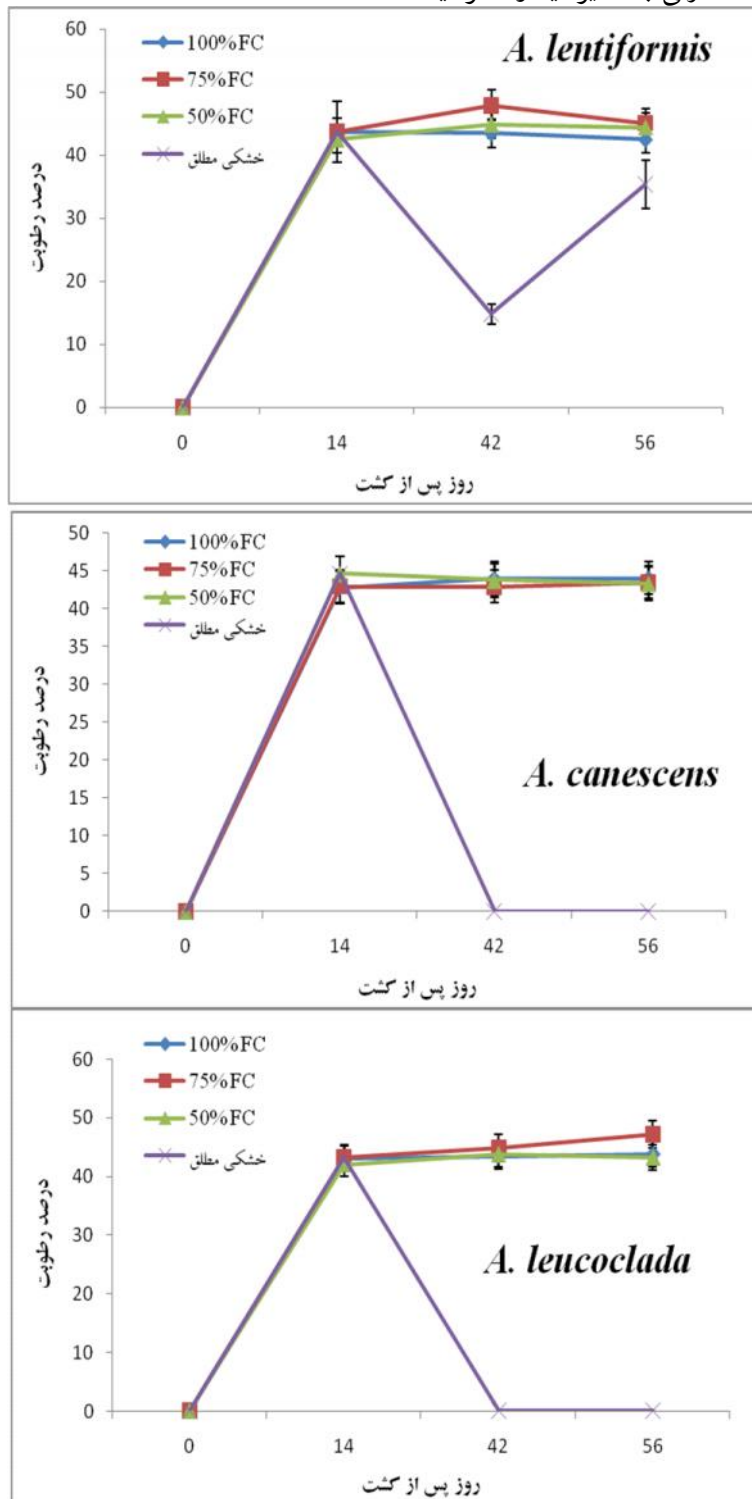
وزن خشک گونه *A. lentiformis* در دوره رژیم آبیاری معمولی روند افزایش خطی را نشان داد (شکل ۲). در دوره اعمال تنش‌های مختلف بدین صورت بود که بوته‌های شاهد وزن خشک بیشتری را نسبت به تیمار ۷۵٪ داشتند. همچنین بوته‌های تحت تیمار ۵۰٪ ظرفیت مزرعه روند افزایشی وزن خشک را داشت. در بوته تحت تیمار تنش بدون آبیاری وزن خشک روند ثابتی را دنبال کرد. در دوره بازیابی (۵۶-۴۲ روز پس از کاشت) بوته‌ها در تیمار شاهد افزایش بیشتری را در وزن خشک نسبت به سایر تیمارها داشتند. تیمار بدون آبیاری اگرچه به طور نسبی توانست بازیابی کند، ولی اختلاف قابل توجهی را با سایر تیمارها داشت.

وزن خشک بوته گونه *A. leucoclada* در دوره آبیاری معمولی روند افزایش خطی داشت (شکل ۲). در مرحله دوم که رژیم‌های آبیاری اجرا گردید، روند افزایشی وزن خشک



شکل ۲- وزن خشک سه گونه آتریپلکس تحت تاثیر رژیم‌های متفاوت آبیاری. ۱۴ تا ۴۲ روز پس از کشت اعمال رژیم‌های آبیاری، ۴۲ روز پس از کشت شروع بازیابی. میانگین‌های دارای همپوشانی بر اساس خطای استاندارد اختلاف معنی‌داری ندارند.

ظرفیت مزرعه کمتر شد و درصد رطوبت تیمار خشکی نیز افزایش قابل توجهی داشت، ولی به سایر تیمارها نرسید (شکل ۳).



شکل ۳- درصد رطوبت سه گونه آتریپلکس تحت تاثیر رژیم های متفاوت آبیاری. ۱۴ تا ۴۲ روز پس از کشت اعمال رژیم های آبیاری، ۴۲ روز پس از کشت شروع بازیابی. میانگین های دارای همپوشانی بر اساس خطای استاندارد اختلاف معنی داری ندارند.

این آنزیم در این تیمار برای گونه‌های *A. canescens* و *A. leuoclada* به صفر رسید (شکل ۴).

آنزیم آسکوربیک پراکسیداز فعالیت آنزیم آسکوربیک پراکسیداز در گونه *A. lentiformis* در همه تیمارهای آبیاری بیشتر از دو گونه دیگر بود. با افزایش شدت خشکی فعالیت این آنزیم در تیمارهای ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه تغییر معنی‌داری نداشتند. در تیمار بدون آبیاری فعالیت آنزیم آسکوربیک پراکسیداز به‌طور معنی‌داری در هر سه گونه کاهش یافت که در گونه‌های *A. canescens* و *A. leuoclada* به صفر رسید (شکل ۴).

آنزیم پراکسیداز

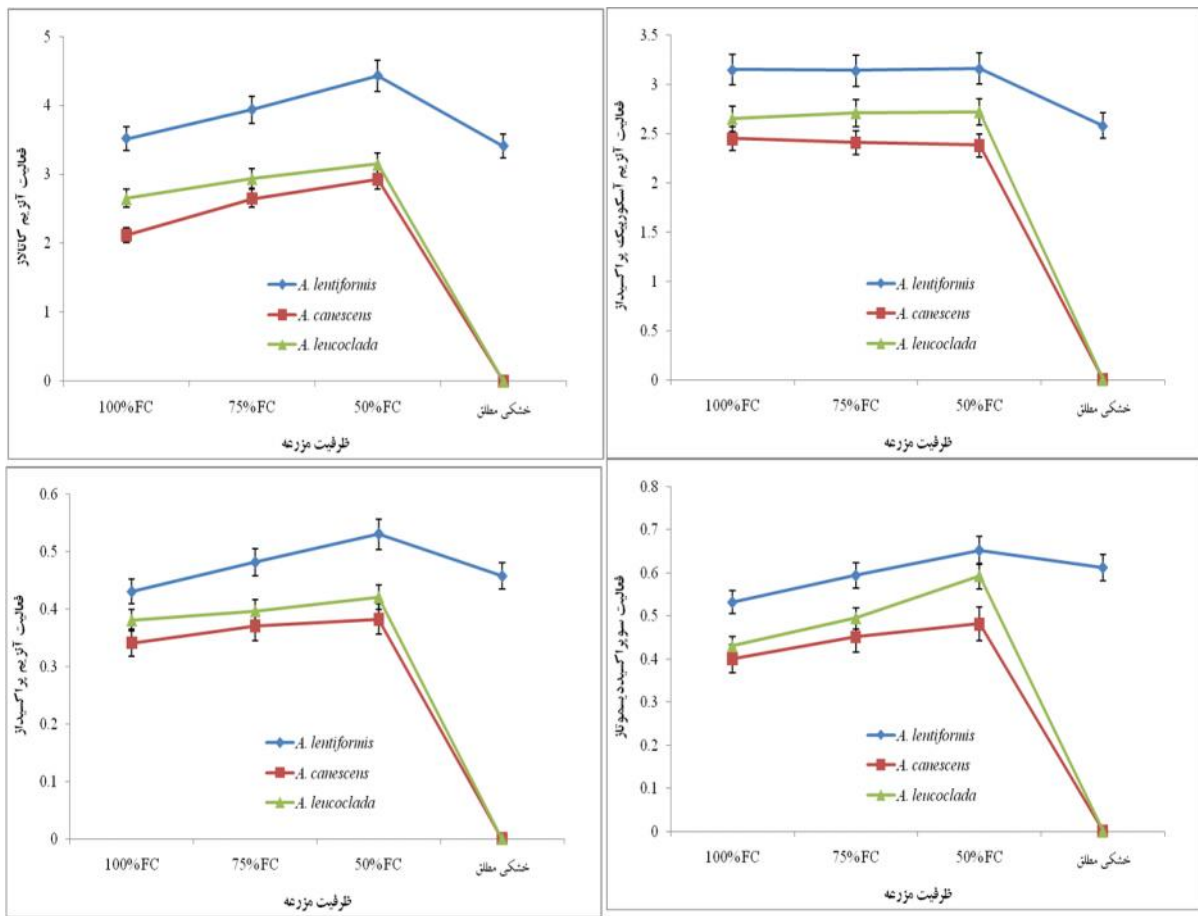
تغییرات فعالیت آنزیم پراکسیداز تحت رژیم‌های متفاوت آبیاری در سه گونه آتریپلکس تفاوت معنی‌داری داشت. فعالیت این آنزیم در *A. lentiformis* در همه تیمارهای آبیاری در گونه بیشتر از دو گونه دیگر بود. فعالیت این آنزیم تا سطح ۷۵٪ ظرفیت مزرعه در هر سه گونه افزایش یافت، که این افزایش در گونه *A. lentiformis* به‌طور معنی‌داری بیشتر از دو گونه دیگر بود. با افزایش شدت خشکی تا ۵۰٪ ظرفیت مزرعه همین روند ادامه یافت و تفاوت بین سه گونه بیشتر شد. در تیمار تنش بدون آبیاری در دوره تنش فعالیت آنزیم پراکسیداز کاهش یافت، که این کاهش در گونه *A. lentiformis* نسبت به دو گونه دیگر کمتر بود. فعالیت آنزیم پراکسیداز در دو گونه *A. canescens* و *A. leuoclada* در این تیمار به صفر رسید (شکل ۴).

تغییرات درصد رطوبت در دو گونه *A. leuoclada* و *A. Canescens* نسبتاً مشابه بود. با شروع آبیاری با آب شهر، درصد رطوبت در هر دو گونه افزایش خطی را نشان داد (شکل ۳). با اعمال رژیم‌های آبیاری (۴۲-۱۴ روز پس از کاشت)، درصد رطوبت در تیمار تنش خشکی روند کاهشی شدیدی را داشت و به صفر رسید. درصد رطوبت بوته‌ها در سه تیمار شاهد (۱۰۰)، ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه تفاوت معنی‌داری با هم نداشتند. در مرحله بازیابی (۵۶-۴۲ روز پس از کاشت) در تیمار تنش بدون آبیاری درصد رطوبت بدلیل از بین رفتن بوته‌ها صفر در نظر گرفته شد، در حالی‌که سایر تیمارها بدون تفاوت معنی‌دار روند افزایشی کمی را ادامه دادند (شکل ۳).

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

آنزیم کاتالاز

تنش خشکی تاثیر معنی‌داری بر فعالیت آنزیم کاتالاز داشت. با افزایش شدت تنش خشکی تا سطح ۵۰٪ ظرفیت مزرعه، مقدار فعالیت آنزیم کاتالاز افزایش یافت و تنش خشکی شدیدتر (بدون آبیاری در دوره تنش) موجب کاهش فعالیت این آنزیم شد. فعالیت آنزیم کاتالاز در گونه *A. lentiformis* در همه تیمارهای آبیاری به‌طور معنی‌داری بیشتر از دو گونه دیگر بود. فعالیت آنزیم‌های *A. canescens* و *A. leuoclada* در تیمار ۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه (شاهد) دارای اختلاف معنی‌داری بود، اما با افزایش شدت تنش این اختلاف کمتر شد و در تیمارهای ۵۰٪ ظرفیت مزرعه و تنش بدون آبیاری تفاوت معنی‌داری بین آنها نبود. در تیمار بدون آبیاری، گونه *A. lentiformis* دارای حداقل فعالیت آنزیم کاتالاز بود، در حالی‌که فعالیت



شکل ۴- تغییرات فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان در سه گونه آتریپلکس تحت شرایط متفاوت آبیاری. میانگین های دارای همپوشانی بر اساس خطای استاندارد اختلاف معنی داری ندارند.

روند تغییرات ارتفاع بوته در گونه *A. canescens* تقریباً مشابه با گونه *A. leucoclada* بود، به این صورت که تا ۱۴ روز پس از کشت روند افزایش در همه تیمارها مشاهده شد در حالیکه در گونه *A. lentiformis* تا ۱۴ روز پس از کاشت به صورت خطی افزایش داشت، ولی اعمال تیمارهای متفاوت رژیم آبیاری موجب ایجاد تفاوت بین آنها شد (شکل ۱). اگرچه ارتفاع بوته یک صفت وابسته به گیاه است، که در بین گونه های یک جنس دارای تغییرات زیادی است، اما تنش خشکی به طور معنی داری از طریق کاهش فتوسنتز و کاهش مواد پرورده موجب کاهش ارتفاع می شود (امام و نیک نژاد، ۱۳۹۰).

وزن خشک بوته های تحت تیمار تنش بدون آبیاری روند کاهشی را دنبال کرد و به صفر رسید و وزن خشک این بوته ها تحت تیمار تنش خشکی در دوره بازیابی (۵۶-۴۲

آنزیم سوپراکسید دیسموتاز تفاوت معنی داری بین فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در سه گونه آتریپلکس تحت شرایط متفاوت آبیاری وجود داشت. اعمال تنش خشکی و افزایش شدت آن تا سطح ۵۰٪ ظرفیت مزرعه موجب افزایش فعالیت این آنزیم در هر سه گونه آتریپلکس بود، که بین سه گونه تفاوت معنی داری مشاهده شد. این افزایش برای گونه های *A. lentiformis* و *A. Canescens* به ترتیب بیشترین و کمترین بود. در تیمار تنش بدون آبیاری فعالیت این آنزیم در دو گونه *A. leucoclada* و *canescens* به طور معنی داری کاهش یافت و نهایتاً به صفر رسید (شکل ۴).

روز پس از کاشت) بدون تغییر باقی ماند. بوته‌ها در تیمار ۵۰٪ ظرفیت مزرعه اگرچه افزایش در وزن خشک داشتند، اما به طور معنی‌داری کمتر از تیمارهای ۷۵٪ ظرفیت مزرعه و شاهد بودند که بازیابی نیز نتوانست این اختلاف را جبران کند (شکل ۲). خشکی از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای به واسطه بسته شدن روزنه‌ها و اختلال در متابولیسم باعث کاهش میزان فتوسنتز می‌شود (Lawson et al., 2003; Liang et al., 2003) که با نتایج صادقی و خانی (۱۳۹۱) و عباسی (۱۳۸۶)، مطابقت داشت. علاوه بر این در شرایط تنش خشکی سطح برگ نیز کاهش یافته و این امر نیز باعث کاهش فتوسنتز خالص می‌شود (Khavari Nejad, 1986).

محدودیت‌های روزنه‌ای بعنوان عامل اصلی کاهش فتوسنتز و در نتیجه کاهش وزن خشک در شرایط خشکی اعلام شده است (Cornic, 2000). البته عوامل غیر روزنه‌ای نیز در خشکی باعث کاهش فتوسنتز می‌شوند که از جمله می‌توان به اختلال در فسفریلاسیون نوری، احیا ریپلوز ۱ و ۵ بیس فسفات، فعالیت رایبیسکو و سنتز آدنوزین تری فسفات اشاره کرد (پیراسته انوشه و امام، ۱۳۹۱). نتایج نشان داد که روند افزایشی وزن خشک در شاهد، ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه بسته به شدت تنش کاهش یافت. وزن خشک بوته‌های تحت تیمار تنش خشکی نیز کاهش و به صفر تنزل یافت، که با نتایج گلدانی و کمالی (۱۳۸۹)، مطابقت داشت. پاسخ گیاهان به خشکی دارای مکانیسم‌های پیچیده‌ای است که شامل تغییرات مولکولی و گسترش آن به کل فعالیت‌های متابولیسمی گیاه و اثرگذاری آن بر مرفولوژی و فنولوژی گیاهان می‌باشد (Chaves et al., 2003; Molnar et al., 2004). تنش خشکی باعث تجزیه نشاسته و مصرف تدریجی آن می‌شود، کاهش میزان نشاسته نتیجه‌ی فعالیت آمیلازی است که قندهای قابل حل را افزایش می‌دهد (پیراسته انوشه و امام، ۱۳۹۱) و بنابراین کاهش رشد و وزن خشک گیاه را بدنبال دارد. از طرفی پژوهش‌های انجام شده، دستاوردهای مهمی در جهت درک پاسخ‌های فیزیولوژیک و مولکولی گیاهی به کمبود آب فراهم کرده است، با این حال، شکاف بزرگی بین عملکرد مناسب و

شرایط تنش آبی وجود دارد (Luigi et al., 2008). درصد رطوبت در تیمار تنش خشکی روند کاهشی شدیدی را داشت و به صفر رسید. درصد رطوبت بوته‌ها در سه تیمار شاهد (۱۰۰)، ۷۵ و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه تفاوت معنی‌داری با هم نداشتند. در مرحله بازیابی (۵۶-۴۲ روز پس از کاشت) در تیمار تنش بدون آبیاری درصد رطوبت به دلیل از بین رفتن بوته‌ها صفر در نظر گرفته شد، در حالی‌که سایر تیمارها بدون تفاوت معنی‌دار روند افزایشی کمی را ادامه دادند (شکل ۳). کرامر (۱۹۸۳) خشکی را بعنوان فقدان رطوبت در محیط ریشه تعریف نموده که موجب کمبود رطوبت در بافت گیاه شده و آسیب رسیدن به محصول را در پی دارد. خشکی یک فرآیند فیزیولوژیک بیوشیمیایی پیچیده است که باعث تغییر در پروتئین‌ها، کربوهیدرات‌ها، لیپیدها، هورمون‌ها، یون‌ها، رادیکال‌های آزاد و اسیدهای نوکلئیک می‌شود (Andersson et al., 2004).

آنتی اکسیدان‌ها مهمترین سیستم آنزیمی و دفاعی گیاهان در مقابله با خشکی هستند که از مهمترین آنها می‌توان به کاتالاز (CAT) اشاره کرد (Renu & Devarshi, 2007). آنزیم کاتالاز از مهمترین مکانیسم‌های آنتی اکسیدانی برای مقاومت به خشکی است که در اثر خشکی، میزان تولید آن افزایش می‌یابد (Shao et al., 2005). فعالیت آنزیم کاتالاز در گونه *A. Lentiformis* در همه تیمارهای آبیاری به طور معنی‌داری بیشتر از دو گونه دیگر بود. فعالیت آنزیم گونه‌های *A. canescens* و *A. Leucoclada* در تیمار ۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه (شاهد) دارای اختلاف معنی‌داری بود، اما با افزایش شدت تنش این اختلاف کمتر شد و در تیمارهای ۵۰٪ ظرفیت مزرعه و تنش بدون آبیاری تفاوت معنی‌داری بین آنها نبود. در تیمار بدون آبیاری، گونه *A. Lentiformis* دارای حداقل فعالیت آنزیم کاتالاز بود، در حالی که فعالیت این آنزیم در این تیمار برای گونه‌های *A. canescens* و *A. leucoclada* به صفر رسید (شکل ۴). افزایش تولید کاتالاز در اثر اعمال خشکی به صورت معنی‌داری در گیاهان و گونه‌های مقاوم به خشکی بیشتر از

داشت. یکی از موثرترین آنتی اکسیدان‌های درون سلولی سوپر اکسید دیسموتاز (SOD) است. بسیاری از پژوهشگران آن را قوی‌ترین آنتی اکسیدان شناخته شده می‌دانند که می‌تواند بسیاری از گیاهان را در مقابل حمله رادیکال‌های آزاد اکسیژن ایمن نگه دارد و سبب پایداری گیاه در برابر بسیاری از تنش‌های محیطی شود (Bowler et al., 1992, Blokhina et al., 2003, Mittler, 2002). نتایج نشان داد که تنش خشکی ملایم و شدید موجب کاهش معنی‌دار در رشد و افزایش آنزیم‌های آنتی اکسیدان در هر سه گونه گردید. از سوی دیگر تنش بدون آبیاری موجب از بین رفتن گونه‌های *A. leuocolada* و *A. canescens* شد. بازیابی توانست بخشی از این افت را در هر سه گونه بویژه در گونه *A. lentiformis* جبران کند. تیمار بدون آبیاری موجب کاهش قابل توجه در گونه *A. lentiformis* شد. وزن خشک ارتباط مستقیم و معنی‌داری با وزن تر، درصد رطوبت و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان داشت. گونه *A. lentiformis* احتمالاً بدلیل دارا بودن مقادیر بالاتری از فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، دارای مقاومت بیشتر و توان بازیابی بالاتری بود.

منابع مورد استفاده

- آل ابراهیم، م.ت.، صباغ‌نیا، ن.، عبادی، ا. و محب‌الدینی. م.، ۱۳۸۴. بررسی تنش خشکی و شوری بر جوانه زنی بذر گیاه دارویی *Thymus vulgaris*. پژوهش در بخش کشاورزی. ۱: ۳۰-۲۳.
- آمارنامه کشاورزی - دفتر آمار و فناوری اطلاعات - تهران: وزارت جهاد کشاورزی، معاونت امور برنامه ریزی و اقتصادی، دفتر آمار و فناوری اطلاعات، ۱۳۸۷.
- امام، ی. و نیک‌نژاد. م.، ۱۳۹۰. مقدمه‌ای بر فیزیولوژی عملکرد گیاهان زراعی (چاپ دوم). انتشارات دانشگاه شیراز. ۵۷۱ ص.
- پیراسته انوشه، ه. و امام. ی.، ۱۳۹۱. دستوری صفات مرفوفیزیولوژیک گندم نان و گندم ماکارونی با استفاده از تنظیم کننده‌های رشد در شرایط متفاوت آبیاری. تولید و فراوری

مقدار تولید آن در گیاهان حساس به خشکی است. این موضوع در پژوهش‌های پیشین ثابت شده است (Apel & Hirt, 2004; Pirasteh-Anosheh et al., 2011). در تیمار بدون آبیاری فعالیت آنزیم آسکوربیک پراکسیداز به‌طور معنی‌داری در هر سه گونه کاهش یافت که در گونه‌های *A. canescens* و *A. leuocolada* به صفر رسید (شکل ۴). آنزیم آنتی اکسیدانی آسکوربیک پراکسیداز (APX) از مهمترین آنتی اکسیدان‌های موثر در مقابله با خشکی است (Renu & Devarshi, 2007). از آنجا که آسکوربیک پراکسیداز با کمک اسید آسکوربیک باعث حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن می‌شود، لذا بالاتر بودن فعالیت این آنزیم به معنی حذف بیشتر رادیکال‌های اکسیژن و در نتیجه آن کاهش مرگ سلولی و افزایش مقاومت به خشکی است (Akhila et al., 2008). آسکوربیک پراکسیداز، بدلیل فعالیت زیاد این آنزیم، دارای بالاترین توانایی در حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن می‌باشد که در مطالعات انجام شده این موضوع به طور آشکار مشخص شده است (Renu & Devarshi, 2007). در تیمار تنش بدون آبیاری در دوره تنش فعالیت آنزیم پراکسیداز کاهش یافت، که این کاهش در گونه *A. lentiformis* نسبت به دو گونه دیگر کمتر بود. فعالیت آنزیم پراکسیداز در دو گونه *A. canescens* و *A. leuocolada* در این تیمار به صفر رسید (شکل ۴). آنزیم پراکسیداز گیاهی به علت نقشی که در فرآیندهای مهم فیزیولوژیک مانند کنترل رشد توسط چوبی شدن، پیوستن پکتین‌ها و پروتئین‌های ساختاری در دیواره سلولی و کاتابولیسم اکسین دارد، بعنوان نشانگری بیوشیمیایی برای انواع مختلف تنش‌های زنده و غیر زنده استفاده می‌گردد (Foyer & Halliwell, 1979). در مطالعه Chance و Maehly (۱۹۹۵) مشخص شد که آنزیم آنتی اکسیدانی پراکسیداز از آنزیم‌هایی است که بیشترین سهم برای مقاومت به خشکی در اثر حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن در گیاهان را بر عهده دارد.

تفاوت معنی‌داری بین فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در سه گونه آتریپلکس تحت شرایط متفاوت آبیاری وجود

- 330:239-264.
- Cornic., G., 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Science*, 5: 187-188.
- Dobra, J., Vankova, R. Halova, M. Burman, A. J., Libus., J. and Storchova., H., 2011. Tobacco leaves and roots differ in the expression of proline metabolism-related genes in the course of drought stress and subsequent recovery. *Journal of Plant Physiology*, 168: 1588-1597.
- Foyer, C. H. and halliwell., B., 1979. The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: A proposed role in ascorbic acid metabolism. *Planta*, 133: 21-25.
- Kachout, S., Ben Mansoura, A. Jaffel Hamza, K. Leclerc, J. C. Rejeb, M. N. and Ouerghi., Z., 2011. Leaf-water relations and ion concentrations of the halophyte *Atriplex hortensis* in response to salinity and water stress. *Acta Physiologia Plantarum*, 33: 335-342
- Kramer, P. J., 1983. *Water relations of plants*. New York: Academic Press. 570p.
- Khavari-Nejad, R. A., 1986. *Tradescantia albiflora*. *Photosyntheica*, 22 .116-122.
- Lawson, T., Oxborough, K., Morison, J. I. L. and Baker, N. R., 2003. The responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO₂, O₂, light, and water stress in a range of species are similar. *Journal of Experimental Botany*, 54: 1743-52.
- Liang, Y. C., Chen, Q. Liu, Q. Zhang, W. H. and Ding, R. X., 2003. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Physiology*, 160: 1157-1164.
- Luigi C., Rizza, F. Farnaz-w, B., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A. M., Francia, E., Mare, C., Alessandro, T. and Stanca, M. A., 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*, 105: 1- 14
- Mittler, R., 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Science*. 7: 405-410.
- Molnar, I., Gaspar, L., Sarvari, E., dulai, S., Haffman, B., Molnar, L. M. and Galiba, G., 2004. Physiological and morphological response to water stress in *Aegilops biuncialis* *Triticum aestivum* genotype with differing tolerance to drought. *Functional Plant Biology*, 31:1149-1159.
- Nakano, Y. and Asada, K., 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiology*, 22: 867-880
- Pirasteh-Anosheh, H., Sadeghi, H. and Emam, Y. 2011. Chemical primary with urea and KNO₃ enhances محصولات زراعی و باغی. ۵: ۲۹-۴۵.
- خطیرنامنی، ج.، ۱۳۸۰، بررسی تاثیر آتریپلکس بر خاک مراتع استان گلستان. تحقیقات مرتع و بیابان ایران. ۳۱۳: ۳۳۴-۳۱۲.
- صادقی، ح. و خانی. ک.، ۱۳۹۱. تاثیر سطوح مختلف تنش خشکی و شوری بر برخی ویژگی های مرفولوژیک و میزان پرولین یونجه یکساله (*Medicago polymorpha* L.). *علوم کشاورزی دیم* ایران. ۲: ۱۳-۱.
- عباسی، ف.، ۱۳۸۶. اثر متقابل خشکی و شوری بر عوامل رشد دو گونه گیاهی *Aeluropus* و *Aeluropus logopoides littoralis* علوم پایه دانشگاه آزاد اسلامی. ۶۶: ۳۰-۲۳.
- گلدانی، م. و کمالی. م.، ۱۳۸۹. تاثیر پراکسید هیدروژن بر تنش کم آبی در گیاهان گل تکمه ای (*Gomphrena globosa* L.) و تاج خروس زینتی (*Amaranthus tricolor* L.). *فن آوری تولیدات گیاهی*. ۱۰: ۸۱-۶۵.
- موسوی اقدم، س. و فروغیان. ح.، پ.، ۱۳۶۶. گیاه آتریپلکس و نقش آن در احیای مراتع ایران. نشریه شماره ۶۹، دفتر فنی مرتع سازمان جنگل‌ها و مراتع کشور.
- Akhila, S. N., Abraham, T. K. and Jaya., D. S. 2008. Studies on the changes in lipid peroxidation and antioxidants in drought stress induced cowpea *Vignaun guiculata* L. varieties. *Journal of Environmental Biology*, 29: 689-691.
- Andersson, A., Keskitalo, J. and Sjodin., A. 2004. A transcriptional timetable of autumn senescence. *Genome Biology*, 5: 24-37.
- Apel, K. and Hirt., H., 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review Plant Biology*, 55: 373-399.
- Blokina, O., Virolainen, E. and Fagerstedt., K. V. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress. *Annul Botany*, 91: 179-194.
- Bowler, C., Montagu, M. V. and Inze., D., 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43: 83-116.
- Chance, B. and Maehly., A. C., 1995. Assay of catalase and peroxidase. 764-765. In: S. P. Culowic and N. O. Kaplan (eds). *Methods in enzymology* Vol. 2. Academic Press. Inc. New York..
- Chaves M. M., Maroco, J. P. and Pereira, J. S., 2003. Understanding plant responses to drought- from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*,

- content under soil water deficits among 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at maturation stage. *Colloids and Surfaces Bio Interfaces*, 45: 7-13.
- Tsonev, T., Velikova, V., Lambreva, M. and Stefanov, D., 2000. Recovery of The photosynthetic apparatus in Bean plants after high- and low- temperature induced photoinhibition. *Bulgarian Journal Plant physiology*, 25: 45-53.
- maize hybrids (*Zea mays* L.) seed viability under abiotic stress. *Journal Crop Science Biotechnology*, 14: 289-295.
- Renu, K. C., and Devarshi, S., 2007. Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than susceptible wheat cultivar under field conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 276-283.
- Shao, H. B., Liang, Z. S. and Shao, M. A., 2005. Changes of anti-oxidative enzymes and MDA

Effects of drought period and subsequent recovery on growth and antioxidant enzymes activity of three *Atriplex* species

M. Delaviz¹, H. Sadeghi^{2*} and M. Taghvaei³

1-M.Sc. Student in Combat Desertification, Department of Natural Resources and Environmental Engineering, College of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran

2*- Corresponding author, Associate Professor, Department of Natural Resources and Environmental Engineering, College of Agriculture, Shiraz University, Iran, Email: sadeghih@shirazu.ac.ir

3- Associate Professor, Department of Natural Resources and Environmental Engineering, College of Agriculture, Shiraz University, Iran

Received:7/16/2015

Accepted:11/25/2014

Abstract

The present study was conducted to evaluate drought stress and subsequent recovery on growth and biochemical changes of three *Atriplex* species. The study was performed as factorial based on completely randomize design with six replicates. The treatments included three *Atriplex* species (*A. lentiformis*, *A. leucocalada* and *A. canescence*) and four irrigation regimes (100 as control, 75% FC as light stress, 50% FC as severe drought, and no irrigation). The results showed that light and severe drought caused a significant reduction in growth of all three *Atriplex* species, and no irrigation treatment caused the loss of *A. leucocalada* and *A. canescence*. The recovery could offset the loss partly in all three species, especially *A. lentiformis*, so that there were no significant differences between control and 75% FC treatments. Tissue moisture percentage showed no significant difference in control, 75, and 50% FC. In *A. lentiformis*, no irrigation treatment caused a significant reduction in moisture percentage; however, recovery offset a considerable part of this loss. Water deficit treatments (75 and 50% FC) increased the activity of catalase, peroxidase and superoxide dismutase. The highest activity of all four enzymes was obtained in *A. lentiformis*. Generally, drought stress, depending on stress levels, reduced the growth and increased the antioxidant enzymes in all three-study species, and recovery, depending on species and stress levels, could offset a part of this loss. *A. lentiformis* showed the highest drought resistance and higher recovery ability, which might be due to the higher activity of antioxidant enzymes.

Keywords: Antioxidant enzymes, dry weight, fresh weight, plant height.