اثر تنش خشکی و مقادیر مختلف پتاسیم بر تجمع اسمولیت‌ها و کلروفیل دو گونه کلزا و خردل هندی

حمیدرضا فنایی[۱]، محمد گلوی[۲*]، محمد کافی[۳]، احمد قنبری بنجار[۲] و امیرحسین شیرانی راد[۴]

(تاریخ دریافت: ۱۳۸۹/۳/۲ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۱۱/۱۶)

چکیده

به منظور ارزیابی تنش خشکی و مقادیر مختلف پتاسیم بر تجمع اسمولیت‌ها و کلروفیل دو گونه کلزا و خردل هندی آزمایشی به صورت فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار با استفاده از سه رژیم آبیاری (آبیاری پس از۵۰ (شاهد)، ۷۰ و ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک)، سه میزان پتاسیم مصرفی(صفر، ۱۵۰ و ۲۵۰ کیلوگرم سولفات پتاسیم در هکتار) و دو گونه کلزا (هیبرید هایولا ۴۰۱) و خردل(توده بومی) در ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی زهک، استان سیستان و بلوچستان در سال زراعی ۸۸-۸۷ اجرا شد. تنش خشکی سبب افزایش محتوای پرولین و هیدرات‌های کربن محلول در برگ در هر دو گونه کلزا و خردل هندی شد. محتوای پرولین در تیمار شاهد در مراحل مختلف رشد کمتر از گیاهان دچار تنش بود. پس از انجام هر آبیاری نیز میزان پرولین به مقدار زیادی کاهش یافت. توده بومی خردل توانایی بالاتری در تجمع مواد اسمولیتی به ویژه هیدرات‌های کربن محلول نسبت به هیبرید هایولا ۴۰۱ کلزا نشان داد. تنش کم آبی موجب کاهش مقدار کلروفیل a، b و کلروفیل کل برگ شد، ولی با کاربرد پتاسیم میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی افزایش یافت. بالاترین محتوای رنگیزه‌های کلروفیلی در مرحله گل‌دهی مشاهده شد. مصرف پتاسیم در شرایط تنش رطوبتی منجر به کاهش در تولید پرولین و افزایش محتوای هیدرات‌های کربن محلول در برگ شد. عملکرد دانه با محتوی پرولین و هیدرات‌های کربن محلول در برگ هم‌بستگی منفی و با کلروفیل a و b هم‌بستگی مثبت داشت. از نتایج این پژوهش می‌توان نتیجه‌گیری کرد، که تنظیم اسمزی یک مکانیسم مهم در گونه‌های جنس براسیکا تحت تنش خشکی است و این که ترکیبات آلی و معدنی مانند پرولین، هیدرات‌های کربن محلول و پتاسیم برگ نقش‌های کلیدی از این جهت بازی می‌کنند.

واژه‌های کلیدی: پرولین، هیدرات‌های کربن، تنظیم اسمزی، کلزا

۱. دانشجوی سابق دوره دکتری زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل و عضو هیئت علمی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی سیستان
۲. دانشیاران زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل
۳. استاد زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد
۴. دانشیار پژوهشی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج
* : مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mgalavi@yahoo.com

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

مقدمه

در میان تنش‌های محیطی، تنش خشکی از مهم‌ترین فاکتورهای تغییر دهنده رشد و کارایی گیاه است. گیاه به هنگام مواجهه با خشکی، مکانیسم‌های مختلفی را به خدمت می‌گیرد. یکی از مکانیسم‌های کارآمدی که گیاه در شرایط کمبود آب از آن بهره می‌برد، تنظیم اسمزی است (۲۳، ۲۴و ۳۱). از مهم‌ترین اسمولیت‌های سهیم در تنظیم اسمزی برای غالب شدن بر آثار سوء تنش خشکی که در بسیاری گزارش‌ها ارائه شده، تجمع اسمولیت‌های سازگار مانند پرولین(۱۰ و ۳۲)، قندهای محلول (۲۶ و ۳۲) و یون‌های غیر آلی مثل پتاسیم است (۲۳ و ۲۴). این ترکیبات دارای وزن مولکولی پایین و حلالیت بالا و غیر سمی هستند و در غلظت‌های بالای سلولی گیاهان را در مقابل تنش‌ها از طریق مکانیسم‌هایی چون تنظیم اسمزی، سمیت‌زدایی گونه‌های فعال اکسیژن، محافظت از تمامیت غشاء و ثبات آنزیم‌های پروتیئنی محافظت می‌کنند (۸).

ما و همکاران (۲۴) اعلام داشتند که سهم ترکیبات آلی وغیر آلی در بین گونه‌های گیاهی برای تنظیم اسمزی فرق می‌کند. در سورگوم و سویا ترکیبات آلی و در آفتابگردان و کلزا یون‌های غیرآلی سهم مهمی در تنظیم فشار اسمزی داشتند، به طوری‌که از مواد اسموتیک، پتاسیم حدود ۷۸ درصد و اسیدهای آمینه حدود ۲۲ درصد سهم را به خود اختصاص دادند (۲۷ و ۳۲). تجمع پرولین رایج‌ترین واکنش طی تنش شوری و تنش رطوبتی بوده و علاوه بر این‌که به عنوان یک محافظت کننده اسمزی عمل می‌کند، هم‌چنین به عنوان یک منبع انرژی جهت تنظیم پتانسیل ردوکس، از بین برنده گونه‌های رادیکالی اکسیژن، (۳۲)، ماده محافظت‌کننده مولکول‌های بزرگ در مقابل تغییر ماهیت دادن و کاهش اسیدیته سلول عمل می‌کند(۲۰). تجمع قندهای محلول در پاسخ به تنش خشکی نیز به صورت قوی مستند گردیده است(۲۳، ۲۴ و ۴۲). بابائیان و همکاران (۱) گزارش کردند که بروز تنش خشکی بر مقدار دو تنظیم کننده اسمزی کربوهیدرات و پرولین در برگ آفتابگردان افزود. سینکی و همکاران (۲) نیز بیشترین میزان هیدرات‌های کربن محلول را در شرایط تنش خشکی گزارش کردند و اعلام داشت که کلیه ژنوتیپ‌ها از راهبرد تجمع قند به منظور کاهش آثار سوء ناشی از خشکی استفاده نمودند و ژنوتیپ‌های ویکترا و لیکورد کلزا به ترتیب با ۵۰/۲۲ و ۳۶/۲۵ میلی گرم بر گرم وزن تر برگ از مقاومت به خشکی بالایی نسبت به ارقام دیگر برخوردار بودند. نتایج تحقیقات شارما و کوهاد (۳۲) نشان داد که تنش رطوبتی در مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی سبب افزایش در هیدرات‌های کربن محلول کل، اسیدهای آمینه آزاد و محتوی پرولین در هر دو گونه کلزا و خردل شد. تحت تأثیر خشکی کاهش رنگدانه های فتوسنتزی مانند کلروفیل a می‌تواند ناشی از کاهش سنتز کمپلکس اصلی رنگدانه کلروفیل (۶)، تخریب نوری کمپلکس پروتئینی رنگدانه‌های a و b که محافظت کننده دستگاه فتوسنتزی هستند، صدمه اکسیداتیو لیپیدهای کلروپلاست، رنگدانه ها و پروتیئن‌ها و یا افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز باشد (۳۵).

پتاسیم نقش فیزیولوژیک مهمی در شرایط نامساعد محیطی در سلول ایفا کرده و زیاد بودن آن موجب افزایش تحمل گیاه می‌شود (۹ و ۳۶). پتاسیم برای تثبیت CO_2 در کلروپلاست‌ها و برای فعالیت ریبولوز بی فسفات کربوکسیلاز ضروری است. این عنصر در سنتز پروتئین‌ها، فتوسنتز و انتقال مواد حاصل از آن، ایفای نقش می‌کند و در صورت کمبود پتاسیم فعالیت آنزیم‌هایی مانند سینتتازها، اکسید ردکتازها، دهیدروژنازها، ترانسفرازها و کینازها مختل و فعالیت آنزیم ATP_{ase}، جذب و انتقال تعدادی از عناصر غذایی با کاهش مواجه می‌شود(۱۸). افزایش نیاز به پتاسیم در گیاهان تحت تأثیر تنش خشکی وابسته به این حقیقت است که پتاسیم در حفظ تثبیت CO_2 فتوسنتزی مؤثر است. تنش خشکی با بستن روزنه‌ها ضمن کاهش تثبیت CO_2 سبب تولید فرم‌های فعال اکسیژن شده که تحت فراهمی پایین پتاسیم تشکیل آنها تشدید می‌گردد(۹). مانیول و همکاران (۲۵) طی بررسی در کلزا اعلام نمودند گیاهانی که پتاسیم دریافت نمودند، توزیع و حرکت مواد فتوسنتزی تسریع و ذخیره هیدرات‌های کربن در ریشه‌ها حفظ گردید و تجمع

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

پرولین و اثر تنش در برگ‌های تیمار شده با پتاسیم در حداقل بود. شارما و کوهاد (۳۲) در گونه‌های جنس براسیکا گزارش نمودند که در عکس‌العمل به کاربرد پتاسیم تحت شرایط تنش رطوبتی کاهش تدریجی در پرولین و افزایش نشاسته و کربوهیدرات محلول و محتوی پروتئین محلول کل دیده شد و اثر زیانبار تنش رطوبتی به صورت معنی‌داری به واسطه افزایش مصرف پتاسیم کاهش یافت. مشخص شده که متابولیت‌های تنش به عنوان شاخص در تعیین وضعیت آبی گیاهان مورد استفاده هستند. این آزمایش برای مشخص نمودن پروسه‌های بیوشیمیایی که با کاربرد پتاسیم تحت رژیم‌های مختلف رطوبتی در مراحل مختلف رشد تحت تأثیر واقع می‌شوند، انجام گرفته است.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال زراعی ۸۸-۸۷ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی زهک و آزمایشگاه آب و خاک مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی سیستان در استان سیستان و بلوچستان اجرا شد. ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی زهک در ۲۵ کیلومتری جنوب شرقی شهرستان زابل در طول جغرافیایی ۶۱ درجه و ۴۱ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۱ درجه و ۵۴ دقیقه شمالی و ارتفاع ۴۸۳ متر از سطح دریا قرار دارد. نتایج آزمایش‌های خاک شناسی در جدول ۱ نشان داده شده است آزمایش به صورت فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا گردید. فاکتورهای آزمایش شامل: گونه (فاکتورA) در دو سطح شامل: کلزا (هیبرید هایولا ۴۰۱) (S_1) و خردل (توده بومی) (S_2)، آبیاری (فاکتورB) در سه سطح شامل، شاهد آبیاری در ۵۰ (I_1)، آبیاری در ۷۰ (I_2) و آبیاری در ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی از خاک (I_3) و کود پتاسیم در سه سطح (فاکتورC) شامل، عدم مصرف پتاسیم (K_1)، مصرف۱۵۰ کیلوگرم پتاسیم(K_2) و مصرف ۲۵۰ کیلوگرم پتاسیم در هکتار(K_3) از منبع سولفات پتاسیم بودند. کاشت بذر با دستگاه پلات کار وینتراشتایگر درتاریخ ۸۶/۸/۲ انجام گرفت. هرکرت شامل دوازده ردیف به طول سه و نیم متر با فواصل خطوط ۲۰ سانتی‌متر و مساحت کرت‌ها ۸/۴ متر مربع بود. تنش آبی بر اساس آبیاری در درصدهای مختلف تخلیه رطوبتی مجاز خاک اعمال شد. براساس آزمون خاک، ۱۵۰کیلوگرم فسفر در هکتار از منبع سوپر فسفات تریپل هم‌زمان با آماده‌سازی زمین به خاک افزوده شد. ۱۸۰ کیلوگرم در هکتار ازت خالص به نسبت‌های ۳۰،۴۰ و۳۰ درصد به ترتیب قبل از کاشت، خروج بوته‌ها از مرحله روزت و شروع گل‌دهی به خاک داده شد. پس از تسطیح نهایی و قبل از کاشت مقادیر مختلف کود پتاسیم از منبع سولفات پتاسیم در کرت‌های مربوطه پخش و با خاک مخلوط گردید. برای تشریح مراحل رشد و نمو از آخرین روش کدگذاری انجمن کلزای کانادا که مراحل رشد به شش مرحله اصلی جوانه‌زنی، گیاهچه، روزت، غنچه‌دهی، گل‌دهی و مرحله رسیدگی با کدهای صفر تا پنج تقسیم شده است، استفاده شد (۴). رژی های آبیاری پس از کاشت اعمال گردیدند. تشخیص زمان آبیاری کرت‌ها با توجه به منحنی رطوبتی خاک و استفاده از دستگاه رطوبت سنج (TDR) صورت گرفته است. در پایان دوره رشد پس از تغییر رنگ ۴۰ درصد بذرها در خورجین‌های ساقه اصلی و حذف آثار حاشیه‌ای، برداشت از خطوط میانی هر کرت از سطح دو مترمربع انجام و عملکرد دانه در هکتار محاسبه گردید. جهت اندازه‌گیری ویژگی‌های بیوشیمیایی بین ساعت ۱۳-۱۱ ظهر در سه مرحله، یک نوبت در فاز رویشی (روزت کامل)، و دو نوبت دیگر در ۵۰ درصد گل‌دهی و پس از خورجین‌دهی کامل قبل از رفع تنش در هر یک از رژیم‌های آبیاری مورد بررسی نمونه‌گیری انجام شد. نمونه‌ها از جوان‌ترین برگ‌های بالغ (سومین برگ از راس بوته‌ها) انتخاب، تعداد ۵ برگ از ساقه جدا و درون پاکت‌های آلومینیمی پیچیده و در کلمن حاوی ازت مایع جهت یخ زدن فوری قرار داده و بلافاصله به آزمایشگاه منتقل و سپس در فریزر در دمای۴۰- درجه سانتی‌گراد نگه‌داری شدند.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

جدول۱. ویژگی های فیزیکی و شیمیایی خاک محل اجرای آزمایش

عمق نمونه‌برداری (cm)	هدایت الکتریکی (dS/m)	اسیدیته گل اشباع pH	درصدکربن آلی	پتاسیم قابل جذب ($mg.kg^{-1}$)	فسفر قابل جذب ($mg.kg^{-1}$)	درصد وزنی رطوبت در پژمردگی دائم	درصد وزنی رطوبت در ظرفیت زراعی	وزن مخصوص ظاهری خاک ($g.cm^{-3}$)
۰-۳۰	۲/۶	۸	۰/۱۹	۱۳۰	۱۰/۴	۴/۳	۱۳/۱	۱/۳۲
۳۰-۶۰	۱/۹	۸/۹	۰/۱۴	۱۱۰	۵/۸	۳/۳	۱۱	۱/۲۹

تعیین محتوای پرولین

میزان پرولین برگ به روش بیتز و همکاران (۷) استخراج شد. ۰/۵ گرم از نمونه برگ وزن و ضمن سائیدن داخل هاون چینی به تدریج ۱۰ سی سی اسید سولفوسالیسیلیک ۳ درصد، به آن اضافه شد. محلول حاصل به لوله آزمایش دربدار منتقل شد و به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفوژ گردید (۳۰۰۰ دور در دقیقه). از عصاره حاصل ۱ سی سی برداشته در لوله آزمایش ریخته و سپس ۱ سی سی معرف نین هیدرین و ۱ سی سی اسید استیک گلاسیال به آن افزوده و ۱ ساعت در بن ماری ۱۰۰ درجه قرار گرفت تا رنگ آجری تولید شد. سپس جهت توقف واکنش‌ها در آب یخ قرار داده شد و بعد از سرد شدن، در هر لوله آزمایش ۴ میلی‌لیتر از محلول تولوئن اضافه گردید، در هر لوله، ۲ فاز تشکیل شد. فاز بالایی که حاوی کمپلکس رنگی بود، برای اندازه‌گیری میزان پرولین استفاده شد و میزان جذب نور آن در طول موج ۵۲۰ نانومتر به وسیله دستگاه اسپکتروفتومتر مدل Jenway قرائت شد.

تعیین محتوای کلروفیل

میزان کلروفیل برگ با استفاده از روش آرنون(۶) تعیین شد. برای اندازه‌گیری، ابتدا ۰/۵ گرم از برگ سبز فیکس شده در ازت مایع را در یک هاون چینی واقع در ظرف یخ و عدم حضور نور به همراه ۰/۵ گرم کربنات منیزیم ساییده و به تدریج حدود ۱۰ میلی‌لیتر استن ۸۰ درصد به آن اضافه گردید. از عصاره تهیه شده پس از سانتریفوژ یک میلی‌لیتر را در سل دستگاه اسپکتروفتومتر قرار داده و در طول موج‌های ۶۴۵ و ۶۶۳ نانومتر میزان جذب نور به ترتیب برای کلروفیل‌های a, b قرائت شد. با استفاده از فرمول‌های زیر مقدار کلروفیل‌های a, b و کل تعیین شد.

$V/W \times C_{chla}$: (0.0127)(oD 663) –(0.000259) (oD 645)

$V/W \times C_{chlb}$: (0.0229)(oD 645) – (0.000469)(oD663)

CchlT: (0.0202)(oD645)-(0.0080)(oD 663)× V/W

که در این روابط، C میزان غلظت کلروفیل a, b, T برحسب میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ و oD میزان جذب نور در طول موج‌های مربوطه و V حجم استن ۸۰ درصد استفاده شده به میلی‌لیتر و W وزن تر نمونه برگ است.

تعیین محتوای هیدرات‌های کربن محلول

اندازه‌گیری هیدرات‌های کربن محلول برگ بر اساس روش فنل- اسیدسولفوریک، دوبیس و همکاران (۱۴) انجام شد. در این روش ۰/۲ گرم از بافت سبز برگ فریز شده را به همراه ۱۰ سی سی الکل اتانول ۹۵ درصد در لوله‌های آزمایش در بسته قرار داده، به مدت یک ساعت در بن ماری و در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد حرارت داده شد. ۱ سی سی از این نمونه‌ها برداشته و به آنها ۱ سی سی فنل پنج درصد و پنج سی سی اسیدسولفوریک ۹۸ درصد اضافه شد. پس از سرد شدن میزان نور جذبی در طول موج ۴۸۳ نانومتر با دستگاه اسپکتوفتومتر قرائت گردید. با قرار دادن میزان جذب نمونه‌های گیاهی در معادله خط میزان هیدرات‌های کربن بر اساس میلی‌گرم بر گرم وزن تر گیاه محاسبه شد. کلیه اطلاعات خام در قالب طرح آماری آزمایش با استفاده از نرم‌افزار MSTAT-C مورد تجزیه واریانس قرار گرفتند. مقایسه میانگین‌ها در سطح احتمال ۵ درصد و با استفاده از آزمون چند

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

دامنه‌ای دانکن انجام گرفته است. برای رسم نمودارها و جداول از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

محتوای پرولین برگ

نتایج تجزیه واریانس مربوط به تغییرات پرولین برگ در مراحل رشدی گیاه درجدول ۲ ارائه شده است. صرف‌نظر از وجود شرایط تنش رطوبتی، از جدول مقایسه میانگین دو گونه در مراحل مختلف رشد آشکار می‌شود که میزان پرولین برگ در مرحله رویشی کم و در مرحله گل‌دهی به حداکثر و در اواخر دوره رشد کاهش یافته است. خردل در مراحل ۵۰ درصد گل‌دهی و خورجین‌دهی به ترتیب با ۷/۳۲ و ۱۷/۹۵ درصد پرولین بیشتری نسبت به کلزا در برگ داشت (جدول۳). تفاوت‌های ژنتیکی بین دو گونه عاملی در ایجاد تفاوت میزان پرولین برگ در مراحل نمونه برداری می‌تواند باشد.. افت میزان پرولین برگ در مراحل انتهایی رشد گیاه تابعی از پیری برگ و اضمحلال اندامک‌های سلولی و کاهش فعالیت‌های متابولیسمی در برگ می‌باشد که در خردل به دلیل زودرسی آن در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی سریع‌تر رخ داد (نتایج این مرحله ارائه نشده است). جونسکرا و همکاران (۱۶) کاهش پتانسیل آب برگ خردل هندی را در پایان فصل نسبت به کلزا سریع‌تر دانستند و در محیط‌های با فصل رشد نسبتاً کوتاه زودرسی را مکانیسم مناسبی برای سازگاری اعلام داشتند. نتایج به دست آمده مبنی بر کاهش یافتن میزان پرولین با پیشرفت سن و بالاتر بودن میزان پرولین در برگ گونه خردل توسط محققان دیگری چون شارما و کوهاد (۳۲) و ما و همکاران (۲۳) نیز گزارش شده است.

تحت تأثیر تنش رطوبتی افزایش معنی‌دار در محتوای پرولین دیده شد (جدول ۳). این افزایش صرف‌نظر از شدت تنش در همه مراحل نمونه‌برداری اتفاق افتاد. ولی با توجه به شدت، مدت تنش و مرحله رشدی گیاه میزان افزایش پرولین متفاوت بود. با افزایش شدت تنش در تیمار ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی سنتز پرولین در برگ در مراحل ۵۰ درصد گل‌دهی و خورجین‌دهی کامل نسبت به مرحله رشد رویشی افزایشی ۳/۵ برابر نشان داد که با نتایج ما و همکاران (۲۳) و شارما و کوهاد (۳۲) که اعلام داشتند تحت تنش شدید پرولین بیشتری تولید می‌شود، مطابقت دارد. تجمع پرولین تحت شرایط تنش ممکن است به خاطر کاهش اکسیداسیون پرولین یا تحریک سنتز آن از گلوتامات یا افزایش فعالیت آنزیم پروتئاز باشد (۱۷ و ۳۲). ناندوال و همکاران (۲۹) اعلام داشتند که پرولین به عنوان ذخیره‌ای از انرژی قابل دسترس، سهل‌الوصول و منبعی از ازت برای حیات گیاه تحت شرایط تنش است(۳۲) و نقش مهمی در سمیت‌زدایی آمونیوم تولیدی در گیاه دارد و به عنوان یک ماده محافظت‌کننده مولکول‌های بزرگ در مقابل دناتوره شدن و کاهش اسیدیته سلول عمل می‌کند(۲۰).

از جدول ۴ که اثر برهمکنش گونه و آبیاری را نشان می‌دهد، مشاهده می‌شود، صرف‌نظر از مراحل رشد تحت تأثیر تنش رطوبتی در هر دو گونه افزایش در میزان پرولین برگ صورت گرفته است. گرچه محتوای پرولین در گونه خردل در تمامی سطوح تنش از گونه کلزا بالاتر است ولی با افزایش شدت تنش درصد افزایش پرولین در کلزا (۵۴ درصد) نسبت به خردل (۱۷ درصد) در مرحله خورجین‌دهی بالاتر بود. به عبارتی تحت تنش خشکی تولید و تجمع پرولین در خردل با پایداری بیشتری همراه بوده که احتمالاً یکی از دلایلی که خردل تحت تنش خشکی کاهش عملکرد کمتری نسبت به کلزا نشان می‌دهد، همین روند پایدار در تولید پرولین در آن باشد که برای تولید آن گیاه هزینه کمتری از جهت مصرف اسیمیلات‌های فتوسنتزی داشته است. نتایج تأیید می‌کند که با تولید آمین‌ها انجام تنظیم اسمزی یکی از راه‌های احتمالی برای غلبه کردن بر تنش اسمزی ناشی از هدر رفتن آب بوده و به عنوان یک پاسخ مشترک گیاهان تحت تنش خشکی است (۱۵، ۲۳، ۲۴ و ۳۲). صرف‌نظر از مراحل نمونه‌برداری کاربرد پتاسیم سبب کاهش در تجمع پرولین در برگ شد (جدول۳). بالاترین تجمع پرولین به سطح صفر کیلوگرم در هکتار پتاسیم

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

جدول۲. میانگین مربعات محتوای پرولین تحت تأثیر آبیاری، پتاسیم و گونه در مراحل رشد

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		مرحله رویشی	۵۰٪ گل‌دهی	خورجین‌دهی کامل
بلوک	۲	۰/۰۷۴	۵/۵۱۹	۱۲/۸۴۲
گونه	۱	۰/۳۵۸ ns	۱۷/۴۲۰*	۶۸/۵۷۸**
آبیاری	۲	۲۰/۵۲۶**	۵۶۵/۵۰۸**	۴۶۳/۰۵۵**
گونه× آبیاری	۲	۱/۹۳۶**	۲/۰۸۶ ns	۲۵/۵۲۵*
پتاسیم	۲	۵/۳۹۳**	۷۹/۲۷۶**	۲۴/۴۲۰*
گونه× پتاسیم	۲	۰/۸۵۶*	۱/۲۴۳ ns	۱/۲۰۸ ns
آبیاری×پتاسیم	۴	۱/۱۹۸**	۲۲/۹۷۹**	۱۵/۴۰۹*
گونه×آبیاری×پتاسیم	۴	۰/۱۶۹ ns	۷/۲۲۸ ns	۳/۳۵۲ ns
اشتباه	۳۴	۰/۱۷۴	۳/۴۵۲	۵/۰۷۰
ضریب تغییرات		۹/۱۱	۱۱/۵۶	۱۶/۴۶

n.s : غیر معنی‌دار

*: معنی‌دار در سطح ۵ درصد **: معنی‌دار در سطح ۱ درصد

جدول۳. مقایسه میانگین محتوای پرولین تحت تأثیر آبیاری، پتاسیم و گونه در مراحل رشد

گونه	پرولین (میکرو مول در گرم وزن تر)		
	مرحله رویشی	۵۰٪ گل‌دهی	خورجین‌دهی کامل
کلزا	۴/ ۶۵ a	۱۵/۵۱ b	۱۲/۵۵ b
خردل	۴/۴۹ a	۱۶/۶۵ a	۱۴/۸۱ a
آبیاری			
۵۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک	۳/۳۷ a	۹/۸۵ c	۸/۴۴ c
۷۰درصد تخلیه رطوبتی خاک	۴/۹۲ b	۱۷/۶۶ b	۱۴/۵۷ b
۹۰درصد تخلیه رطوبتی خاک	۵/۴۲ a	۲۰/۷۲ a	۱۸/۵۵ a
کاربرد پتاسیم			
عدم کاربرد	۵/۱۰ a	۱۸/۲۳ a	۱۴/۸۳ a
۱۵۰ کیلوگرم پتاسیم درهکتار	۴/۶۱ b	۱۵/۹۸ b	۱۳/۷۱ b
۲۵۰ کیلوگرم پتاسیم درهکتار	۴/۰۱ c	۱۴/۰۳ c	۱۲/۵۰ c

* : حروف مشابه در هر ستون نشان‌دهندهٔ عدم وجود اختلاف معنی‌دار می‌باشند.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

جدول۴. مقایسه میانگین محتوای پرولین تحت تأثیر برهمکنش گونه×آبیاری در مراحل رشد.

برهمکنش گونه× آبیاری	پرولین (میکرو مول در گرم وزن تر)		
	مرحله رویشی	۵۰٪ گل‌دهی	خورجین دهی کامل
$S_1 I_1$	۳/۸۳ ^{c}	۸/۹۵ ^{a}	۸/۲۵ ^{e}
$S_1 I_2$	۴/۷۵ ^{b}	۱۷/۰۹ ^{a}	۱۱/۶۰ ^{c}
$S_1 I_3$	۵/۳۹ ^{a}	۲۰/۵۰ ^{a}	۱۷/۸۲ ^{ab}
$S_2 I_1$	۲/۹۲ ^{d}	۱۰/۷۶ ^{a}	۸/۶۱ ^{d}
$S_2 I_2$	۵/۰۹ ^{ab}	۱۸/۲۴ ^{a}	۱۶/۵۲ ^{b}
$S_2 I_3$	۵/۴۶ ^{a}	۸/۹۵ ^{a}	۸/۲۵ ^{e}

*: حروف مشابه در هر ستون نشان دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار است

ـ S_1 و S_2 به ترتیب گونه کلزا و خردل – I_1، I_2 و I_3 به ترتیب ۵۰، ۷۰ و ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک

تعلق داشت. در فاز رویشی میزان کاهش در تولید پرولین ناشی از مصرف پتاسیم (۱/۰۳ میکرو مول در گرم وزن تر) در مرحله گل‌دهی(۴/۱۹۴ میکرو مول در گرم وزن تر) و خورجین‌دهی(۲/۳۲۸ میکرو مول در گرم وزن تر) بوده که نشان‌دهنده تأثیر بیشتر پتاسیم در مرحله گل‌دهی و شرایط دشوارتر ایجاد شده آخر فصل نسبت به اوایل فصل رشد است.

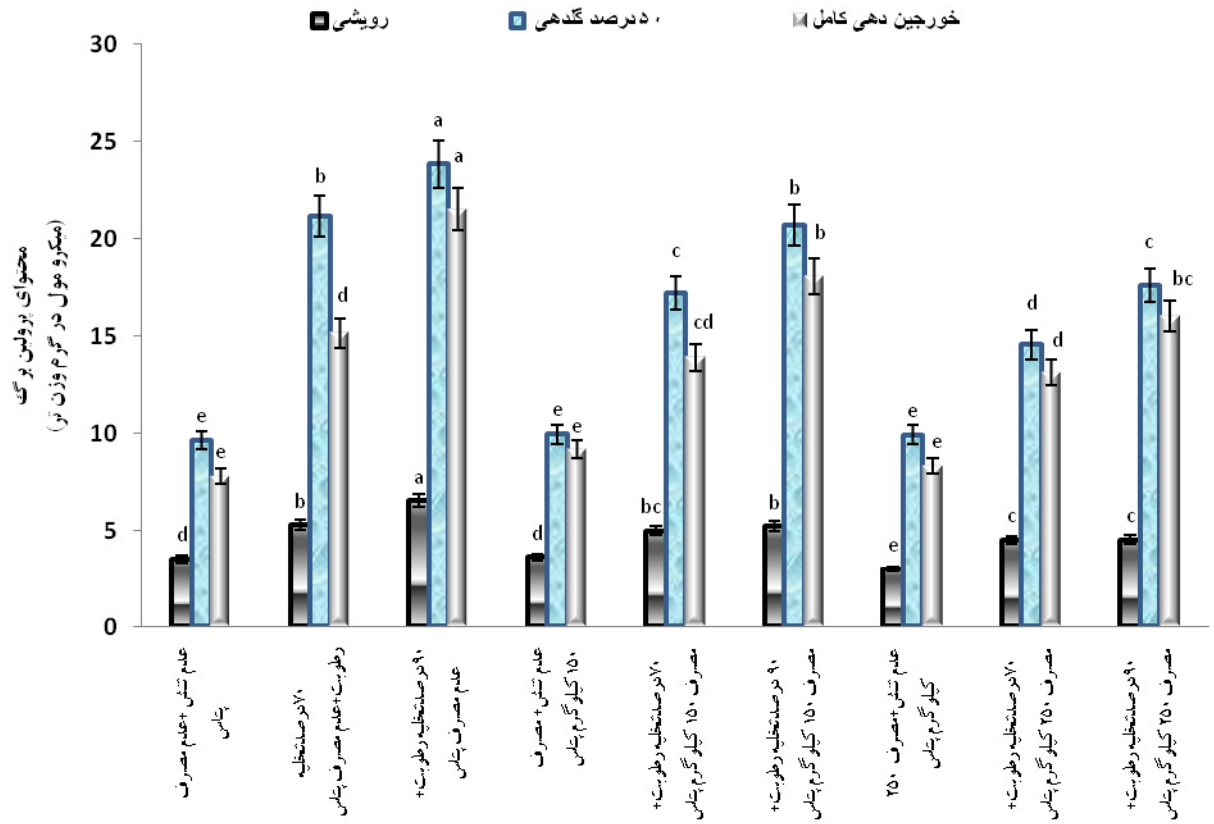
مورگان(۲۷) و ما و همکاران(۲۳) گزارش نمودند که لاین‌هایی از کلزا و خردل که تنظیم اسمزی بالا نشان دادند، تجمع بالایی از پتاسیم را در بافت‌هایشان داشتند، به طوری‌که از مواد اسموتیکی مؤثر در تنظیم اسمزی، پتاسیم در آزمایش مورگان(۲۷) حدود ۷۸ درصد و در آزمایش ما و همکاران(۲۳) حدود ۲۳ درصد سهم مشارکت داشت. مانویل و همکاران(۲۵) و شارما و کوهاد (۳۲) نیز در گونه‌های جنس براسیکا در پاسخ به کاربرد پتاسیم کاهش در پرولین را گزارش کردند. همان‌طور که از جدول تجزیه واریانس استنباط می‌گردد، از لحاظ آماری تجمع پرولین تحت تأثیر اثر متقابل گونه و پتاسیم واقع نشد (جدول۲). ولی اثر مثبت مقادیر بالاتر پتاسیم در کاهش پرولین برگ در هر دو گونه مشهود بود (میانگین‌ها ارائه نشده است). گزارش شده در گیاهان با فراهمی مناسب پتاسیم توزیع و حرکت مواد فتوسنتزی تسریع و تجمع پرولین در حداقل بود(۲۵). معنی‌دار شدن برهمکنش تیمار آبیاری و کود پتاسیم نشان می‌دهد که روند تغییرات محتوی پرولین در تیمارهای مختلف آبیاری در همه سطوح کود یکسان نبوده است. از شکل ۱ استنباط می‌شود صرف‌نظر از مراحل رشدی با افزایش شدت تنش، تأثیر پتاسیم در کاهش سنتز و تجمع پرولین برگ نسبت به شرایط شاهد بالاتر بود. به طوری‌که در فاز زایشی (خورجین‌دهی) با مصرف ۲۵۰ کیلوگرم در هکتار پتاسیم میزان کاهش در تجمع پرولین در تیمار تنش شدید به بیش از دو برابر افزایش یافته و این می‌تواند نشان‌دهنده این موضوع باشد که پتاسیم در مقادیر کافی و بالا می‌تواند به عنوان یک اسمولیت معدنی در تنظیم اسمزی تحت شرایط دشوار، سهم بیشتری را نسبت به سایر اسمولیت‌های معدنی و آلی داشته باشد و از صرف انرژی برای تولید و سنتز اسمولیت‌های آلی چون پرولین در گیاه جلوگیری نماید (۱۵). افزایش نیاز به پتاسیم در گیاهان تحت تأثیر تنش خشکی وابسته به این حقیقت است که پتاسیم با حفظ تثبیت CO_2 فتوسنتزی مانع از تشکیل فرم‌های فعال اکسیژن می گردد (۹). در ۵۰ درصد گل‌دهی میزان کاهشی که در تجمع پرولین به واسطه کاربرد پتاسیم رخ داده نسبت به خورجین‌دهی بیشتر بود (شکل ۱)، که می‌تواند به تأثیر بیشتر پتاسیم در این مرحله از رشد مرتبط باشد.

هیدرات‌های کربن محلول برگ

نتایج تجزیه واریانس مربوط به تغییرات هیدرات‌های کربن محلول در برگ در مراحل مختلف رشد دو گونه کلزا و خردل

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]



شکل ۱. تغییرات محتوای پرولین برگ تحت تأثیر برهمکنش رژیم آبیاری و کود پتاسیم در مراحل مختلف رشد

در جدول ۵ ارائه شده است. توده بومی خردل نسبت به گونه کلزا تجمع هیدرات‌های کربن محلول زیادتری در مراحل مختلف نمونه‌برداری داشت (جدول۶). به نظر می‌رسد اختلاف در سرعت رشد، وقوع مراحل فنولوژی به خصوص زمان شروع رشد زایشی (گرده‌افشانی، تشکیل خورجین و انتقال مواد اسیمیلاتی به مخازن اصلی) در این اختلاف مؤثر باشد. در کلزا به دلیل آغاز زودتر گل‌دهی و در نتیجه تشکیل زودتر بذر و غلاف نسبت به خردل مصرف هیدرات‌های کربن تولیدی زودتر آغاز شده، بنابراین میزان هیدرات‌های کربن در مرحله گل‌دهی آن کاهش بالاتری نشان داده و بالابودن میزان تجمع هیدرات‌های کربن محلول در مرحله خورجین‌دهی گونه خردل نسبت به گونه کلزا می‌تواند ناشی از محدودیت انتقال هیدرات‌های کربن تجمع یافته به دانه و یا تجمع هیدرات‌های کربن محلول در برگ در جهت تنظیم اسمزی و مقابله با تنش باشد. نتایج تحقیقات پیشین برخی از محققین وجود محدودیت در مقصد فیزیولوژیک خردل به عنوان یک محدودیت فیزیولوژیک جدی برای عملکرد دانه کمتر نسبت به سایر گونه‌های جنس براسیکا اعلام داشتند (۱۲، ۱۶ و ۳۸).

در هر دو گونه بالاترین میزان هیدرات‌های کربن محلول (۲۶/۹۶ و ۳۱/۴۱ میلی‌گرم گلوکز در گرم وزن تر) در مرحله خورجین‌دهی کامل و بالاترین میزان پرولین (۱۵/۵۱۱ و ۱۶/۶۵ میکرو مول در گرم وزن تر) در مرحله ۵۰ درصد گل‌دهی به دست آمد (جدول ۶)، که با نتایج شارما و کوهاد (۳۲) در کلزا و بابائیان و همکاران (۱) در آفتابگردان که بالاترین میزان پرولین را در مرحله ۵۰ درصد گل‌دهی گزارش کرده

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

جدول۵. میانگین مربعات محتوای هیدرات‌های کربن محلول برگ تحت تأثیر آبیاری، پتاسیم و گونه در مراحل رشد.

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		مرحله رویشی	۵۰٪ گل‌دهی	خورجین دهی کامل
بلوک	۲	۲/۸۸۴	۱۳/۴۶۰	۶/۸۵۵
گونه	۱	۵۴/۱۴۰**	۲/۰۸۶ ns	۲۶۸/۰۰۲**
آبیاری	۲	۴۰۶/۴۸۲**	۲۵۶/۳۵۸**	۳۲۳/۴۱۴**
گونه×آبیاری	۲	۱۲/۷۲۸**	۲۰/۵۶۱**	۸۵/۴۳۲**
پتاسیم	۲	۱۱۰/۴۸۵**	۷۸/۶۳۱**	۳۷/۵۲۰**
گونه×پتاسیم	۲	۰/۱۷۰ ns	۰/۱۵۰ ns	۱/۰۳۷ ns
آبیاری×پتاسیم	۴	۱/۴۱۲ ns	۵/۴۷۲*	۰/۲۳۷ ns
گونه×آبیاری×پتاسیم	۴	۱/۳۱۷ ns	۱/۴۴۱ ns	۰/۴۷۸ ns
اشتباه	۳۴	۱/۰۷۸	۲/۱۵۲	۲/۶۹۰
ضریب تغییرات		۷/۷۱	۷/۳۱	۵/۶۲

n.s غیر معنی‌دار

*: معنی‌دار در سطح ۵ درصد **: معنی‌دار در سطح ۱ درصد

جدول۶. مقایسه میانگین محتوای هیدرات‌های کربن محلول برگ تحت تأثیر آبیاری، پتاسیم و گونه‌ها در مراحل رشد

گونه‌ها	کربوهیدرات (میلی‌گرم در گرم وزن تر)		
	مرحله رویشی	۵۰٪ گل‌دهی	خورجین دهی کامل
کلزا	۱۲/۴۶ b	۱۹/۸۷ a	۲۶/۹۶ b
خردل	۱۴/۴۷ a	۲۰/۲۶ a	۳۱/۴۲ a
	آبیاری		
۵۰درصد تخلیه رطوبتی خاک	۸/۱۷ c	۱۶/۳۲ c	۲۴/۹۶ c
۷۰درصد تخلیه رطوبتی خاک	۱۴/۸۳ b	۲۰/۱۲ b	۲۹/۱۷ b
۹۰درصد تخلیه رطوبتی خاک	۱۷/۳۸ a	۲۳/۸۷ a	۳۳/۴۴ a
	پتاسیم		
عدم کاربرد	۱۱/۱۷ c	۱۷/۷۹ c	۲۷/۶۱ c
۱۵۰ کیلوگرم پتاسیم در هکتار	۱۳/۱۲ b	۲۰/۴۸ b	۲۹/۵۳ b
۲۵۰ کیلوگرم پتاسیم در هکتار	۱۶/۰۹ a	۲۱/۹۱ a	۳۰/۴۴ a

* : حروف مشابه در هر ستون نشان‌دهندهٔ عدم وجود اختلاف معنی‌دار می‌باشند.

بودند، مطابقت داشت. این نتایج می‌تواند بیانگر این واقعیت باشد که در گونه‌های جنس براسیکا نوع ماده اسمولیتی و مرحله رشدی که در آن تنظیم اسمزی رخ می‌دهد، ممکن است، متفاوت باشد. ایجاد تنظیم اسمزی در برخی ژنوتیپ‌های جنس براسیکا می‌تواند با مرحله نموی گیاه ارتباط داشته باشد (۲۳)، که صحت این موضوع در گزارش ما و همکاران(۲۴) تأیید

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

گردیده است. مقایسه میانگین هیدرات‌های کربن محلول در سطوح مختلف آبیاری نشان داد که تنش خشکی در رژیم‌های آبیاری پس از ۷۰ و ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی تأثیر معنی‌دار بر تولید و تجمع هیدرات‌های کربن محلول در برگ داشت. به طوری که با تشدید تنش رطوبتی میزان هیدرات‌های کربن محلول برگ نسبت به شاهد به طور قابل ملاحظه‌ایی افزایش یافت (جدول۶). به نظر می‌رسد تحت تنش خشکی افزایش فعالیت آنزیم آمیلاز موجب تجزیه نشاسته و تبدیل آن به واحدهای کوچک‌تر می‌گردد و این عمل برای تحمل تنش از طریق تنظیم اسمزی صورت می‌گیرد. افزایش قندهای محلول در واکنش به تنش خشکی، به انتقال آهسته‌تر آن از برگ به ساقه و مصرف کندتر آن به سبب کاهش در رشد و سایر تغییرات مانند هیدرولیز نشاسته نسبت داده شده است (۱۷) و کمتر بودن میزان هیدرات‌های کربن محلول در برگ در شرایط عدم تنش تا حد زیادی به تداوم داشتن مصرف هیدرات‌های کربن تولیدی در نقاط رشدی گیاه ربط دارد (۳۲ و ۳۸). نتایج به دست آمده از این آزمایش نتایج تحقیقات پیشین روی محصولات مختلف را مبنی بر افزایش هیدرات‌های کربن محلول در برگ تحت تنش رطوبتی تأیید نمود (۲۴، ۲۶، ۳۲ و ۳۴).

محتوای هیدرات‌های کربن محلول برگ در مراحل مختلف رشد تحت تأثیر برهمکنش گونه و سطوح آبیاری تفاوت معنی‌دار نشان داد (جدول ۷). در همه مراحل نمونه‌برداری به ویژه فاز زایشی، میزان تجمع هیدرات‌های کربن محلول در برگ تحت تنش خشکی در تیمارهای ۷۰ و ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی، در هر دو گونه کلزا و خردل افزایش یافت (جدول ۷). ولی سیر افزایشی در گونه خردل نسبت به کلزا بالاتر بود. شارما وکوهاد (۳۲) گزارش کردند که تحت تنش رطوبتی در مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی، تجمع هیدرات‌های کربن محلول در گونه خردل نسبت به کلزا بیشتر بود، که با نتایج حاصل از این آزمایش مطابقت داشت. در برخی گزارش‌ها اشاره شده که ارقام حساس تجمع بیشتری از قندهای محلول در برگ نسبت به ارقام متحمل داشتند(۳)، ولی نیدو و همکاران(۲۸) اعلام داشتند که ظرفیت پایین در تجمع محافظت کننده‌های اسمزی مانند قندها یکی از دلایل ضعف در شرایط تنش عنوان شده است. تغییرات غلظت هیدرات‌های کربن در القای سازوکارهای تحمل در برابر تنش‌های آبی بسیار مهم است، زیرا این ترکیبات به طور مستقیم با واکنش‌های فیزیولوژیکی مانند فتوسنتز، انتقال مواد فتوسنتزی و تنفس در ارتباط هستند(۳). نتایج تجزیه واریانس نشان داد که مصرف پتاسیم بر تجمع هیدرات‌های کربن محلول در گونه‌های جنس براسیکا در مراحل مختلف رشد دارای اختلاف معنی‌دار بود. از جدول۶ استنباط می‌گردد، در کاربرد سطح بالای پتاسیم (۲۵۰ کیلوگرم در هکتار) میزان افزایش تجمع هیدرات‌های کربن محلول در برگ در مرحله رویشی، گل‌دهی و خورجین‌دهی نسبت به شاهد به ترتیب ۴/۹۲، ۴/۱۲ و ۲/۸۳ میلی‌گرم گلوکز در گرم وزن تر بیشتر بود که نشان‌دهنده میزان تأثیرگذاری فراهمی این عنصر در مراحل مختلف رشد است. کمبود پتاسیم، ظهور بسیاری از آنزیم‌های مهم و مؤثر در سنتز پیروات (فسفوانول پیروات کربوکسیلاز، فسفوانول پیروات کربوکسی کیناز، آنزیم مالیک) و متابولیسم قند (گلوکز، ۶ فسفات دی هیدروژناز، سنتز نشاسته) را تحت تأثیر قرار می‌دهد(۳۳).کاهش قندها در گیاهان دارای کمبود پتاسیم گزارش شده است (۳۰).

معنی‌دار شدن برهمکنش آبیاری و پتاسیم بر هیدرات‌های کربن محلول در برگ در مرحله ۵۰ درصد گل‌دهی نشان می‌دهد که روند تغییرات هیدرات‌های کربن محلول در تیمارهای مختلف آبیاری در همه سطوح کود یکسان نبوده است (۲). از شکل ۲ استنباط می‌گردد، که در شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی با افزایش مصرف پتاسیم میزان هیدرات‌های کربن محلول تولید شده در برگ افزایش بالاتری نسبت به تیمارهای عدم مصرف پتاسیم نشان داده که می‌تواند به خاطر نقش پتاسیم در بهبودی فتوسنتز از طریق بهبود فشار تورگر و هدایت روزنه‌ای باشد (۳۱ و۳۲). شوبرا و همکاران (۳۴) افزایش

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

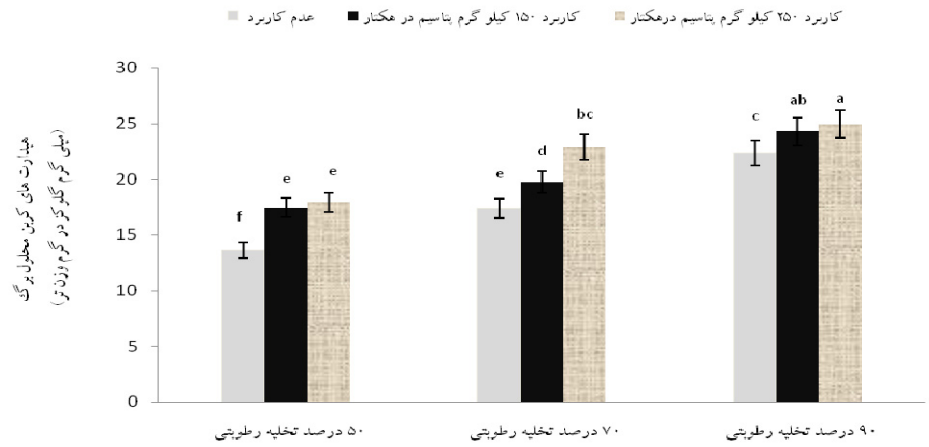
جدول۷. مقایسات میانگین هیدرات‌های کربن محلول در برگ تحت تأثیر برهمکنش گونه×آبیاری در مراحل رشد

برهمکنش گونه×آبیاری	کربوهیدرات میلی‌گرم در گرم وزن تر		
	مرحله رویشی	۵۰٪ گل‌دهی	خورجین دهی کامل
$S_1 I_1$	۸/۱۱ d	۱۷/۲۶ d	۲۴/۸۴ e
$S_1 I_2$	۱۳/۶۰ C	۱۹/۶۴ c	۲۷/۰۸ a
$S_1 I_3$	۱۵/۶۸ b	۲۲/۶۹ b	۲۸/۹۷ c
$S_2 I_1$	۸/۲۴ d	۱۵/۳۷ e	۲۵/۰۹ e
$S_2 I_2$	۱۶/۰۷ b	۲۰/۳۶ c	۳۱/۲۵ b
$S_2 I_3$	۱۹/۰۸ a	۲۵/۰۴ a	۳۷/۹۲ a

*: حروف مشابه در هر ستون نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار هستند.

ـ S_1 و S_2 به ترتیب گونه کلزا و گونه خردل.

*: I_1، I_2 و I_3 به ترتیب ۵۰، ۷۰ و ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی خاک.



شکل۲. محتوای هیدرات‌های کربن محلول برگ تحت برهمکنش آبیاری و کود پتاسیم در مرحله ۵۰ درصد گل‌دهی

قندهای محلول را در شرایط کاریرد و عدم کاربرد فسفر نیز گزارش کردند. چن و همکاران(۱۱) نتیجه‌گیری کردند که کاربرد پتاسیم غلظت مواد اسموتیکی را در بافت گیاه در شرایط تنش رطوبتی افزایش می‌دهد.

کلروفیل a ، b و کلروفیل کل در برگ

نتایج تجزیه واریانس مربوط به کلروفیل a ، b و کلروفیل کل تحت تأثیر سطوح آبیاری، پتاسیم و گونه در مراحل مختلف رشد در جدول ۸ ارائه شده است. مقادیر رنگیزه‌های a ، b و کلروفیل کل برگ در مرحله ۵۰ درصد گل‌دهی در هر دو گونه از بیشترین میزان برخوردار بود (جدول ۹). بعد از ۵۰ درصد گل‌دهی با گذشت زمان محتوای کلروفیل a ، b و کلروفیل کل هم در شرایط شاهد و هم تنش خشکی در هر دو گونه کاهش یافت (جدول۹). کاهش در محتوای کلروفیل در اواخر چرخه زندگی می‌تواند به واسطه تسریع در پیری برگ ناشی از اختلال هورمونی و انتقال مجدد مواد به ویژه ازت به دانه باشد که مشترک در هر نوع تنشی است (۳۳). از جدول ۹ متوجه می‌شویم که بیشترین میزان کلروفیل a در مرحله گل‌دهی

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

جدول۸ . تجزیه واریانس کلروفیلa،b و کل تحت تأثیر سطوح آبیاری، پتاسیم و گونه‌های کلزا و خردل

منبع تغییرات	میانگین مربعات								
	مرحله رویشی			۵۰٪ گل‌دهی			خورجین‌دهی کامل		
	کل	کلروفیل b	کلروفیل a	کل	کلروفیل b	کلروفیل a	کل	کلروفیل b	کلروفیل a
تکرار	۰/۲۲۰	۰/۰۵۹	۰/۰۵۱	۰/۰۳۹	۰/۰۱۳	۰/۰۰۹	۰/۰۱۸	۰/۰۰۲	۰/۰۰۸
گونه	۰/۰۲۷ ns	۰/۰۶۹ ns	۰/۰۰۸ ns	۰/۰۰۱ ns	۰/۰۰۶ ns	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۱۶ ns	۰/۰۱۲ ns	۰/۰۴۳**
آبیاری	۲/۰۹۹**	۰/۲۱۹**	۰/۹۶۵ ns	۱/۴۴۴**	۰/۷۴۶**	۰/۱۱۸**	۳/۱۲۰**	۰/۱۹۶**	۰/۸۹۷**
گونه× آبیاری	۰/۰۵۴ ns	۰/۰۱۷ ns	۰/۰۲۳ ns	۰/۰۲۰ ns	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۰۷ ns	۰/۱۴۵**	۰/۰۱۳ ns	۰/۰۱۲*
پتاسیم	۰/۷۸۳**	۰/۲۰۳**	۰/۱۹۰**	۰/۱۷۳**	۰/۰۸۳××	۰/۰۱۶×	۰/۵۴۸**	۰/۱۶۳**	۰/۰۶۴**
گونه پتاسیم	۰/۰۲۵ ns	۰/۰۰۹ ns	۰/۰۱۰ ns	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۰۴ ns	۰/۰۰۲ ns	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۰۷ ns
آبیاری ×پتاسیم	۰/۰۳۸ ns	۰/۰۱۶ ns	۰/۰۱۹ ns	۰/۰۰۱ ns	۰/۰۰۴ ns	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۲۰ ns	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۲۰**
گونه× آبیاری ×پتاسیم	۰/۰۰۸ ns	۰/۰۰۱ ns	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۱۲ ns	۰/۰۰۹ ns	۰/۰۰۳ ns	۰/۰۱۶ ns	۰/۰۰۶ ns	۰/۰۰۲ ns
اشتباه	۰/۰۳۶	۰/۰۱۵	۰/۰۱۰	۰/۰۱۵	۰/۰۱۴	۰/۰۰۳	۰/۰۱۴	۰/۰۱۲	۰/۰۰۴
ضریب تغییرات ٪	۱۵/۰۸	۲۲/۶۰	۱۳/۹۵	۸/۰۶	۱۸/۹۶	۶/۲۱	۱۰/۲۷	۲۳/۲۱	۹/۰۸

n.s : غیر معنی‌دار

*: معنی‌دار در سطح ۵ درصد **: معنی‌دار در سطح ۱ درصد

جدول۹. مقایسه میانگین کلروفیلa،b و کل تحت تأثیر سطوح آبیاری، پتاسیم و گونه‌ها در مراحل رشد

تیمارها	کلروفیل (میلی‌گرم در گرم وزن تر)								
	مرحله رویشی			۵۰٪ گل‌دهی			خورجین‌دهی کامل		
	کل	کلروفیل b	کلروفیل a	کل	کلروفیل b	کلروفیل a	کل	کلروفیل b	کلروفیل a
کلزا	۱/۲۷۶a	۰/۵۸۲a	۰/۶۹۴a	۱/۵۱۸a	۰/۶۰۹a	۰/۹۰۹a	۱/۱۵۵a	۰/۴۴۷a	۰/۶۲۹b
خردل	۱/۲۳۱a	۰/۵۱۱b	۰/۷۱۹a	۱/۵۲۵a	۰/۶۳۰a	۰/۸۹۴a	۱/۱۸۹a	۰/۴۷۷a	۰/۶۸۵a
رژیم آبیاری									
۵۰ درصد تخلیه رطوبتی	۱/۶۴۸a	۰/۶۷۳a	۰/۹۷۴a	۱/۸۴۹a	۰/۸۵۴a	۰/۹۹۴a	۱/۶۴۸a	۰/۵۷۷a	۰/۹۱۳a
۷۰درصد تخلیه رطوبتی	۱/۰۶۸b	۰/۴۸۶b	۰/۵۸۱b	۱/۳۵۳b	۰/۴۸۸c	۰/۸۶۵b	۰/۸۷۴c	۰/۳۷۲b	۰/۵۰۲c
۹۰درصد تخلیه رطوبتی	۱/۰۴۶b	۰/۴۷۹b	۰/۵۶۵c	۱/۳۶۳b	۰/۵۱۷b	۰/۸۴۵b	۰/۹۹۵b	۰/۴۳۸b	۰/۵۵۷b
پتاسیم مصرفی(کیلوگرم در هکتار)									
عدم کاربرد	۱/۰۳۲c	۰/۴۳۱a	۰/۶۰۰c	۱/۴۳۴b	۰/۵۶۰b	۰/۸۷۴b	۰/۹۸۳c	۰/۳۶۶c	۰/۵۹۹c
۱۵۰ کیلوگرم پتاس	۱/۲۸۴b	۰/۵۶۸a	۰/۷۱۴b	۱/۵۰۳b	۰/۶۰۶b	۰/۸۹۷ab	۱/۲۱۰b	۰/۴۶۴b	۰/۶۵۴b
۲۵۰ کیلوگرم پتاس	۱/۴۴۶a	۰/۶۴۰a	۰/۸۰۵a	۱/۶۲۸a	۰/۶۹۳a	۰/۹۳۴a	۱/۳۲۵a	۰/۵۵۶a	۰/۷۱۸a

* : حروف مشابه در هر ستون نشان‌دهندهٔ عدم وجود اختلاف معنی‌دار هستند.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

به گونه کلزا و بیشترین میزان کلروفیل a و b در خورجین‌دهی به گونه خردل تعلق داشت که اختلاف ژنتیکی گونه‌ها و تفاوت ساختاری برگ‌ها می‌تواند در این تغییرات مؤثر باشد. نتایج مقایسه میانگین نشان داد (جدول۹) که با کاهش میزان رطوبت خاک میزان کلروفیل a، b و کلروفیل کل کاهش یافتند. کاهش در رنگدانه‌های فتوسنتزی تحت تأثیر تنش خشکی به کاهش سنتز کمپلکس اصلی رنگدانه کلروفیل (۶)، تخریب نوری کمپلکس پروتئینی رنگدانه‌ها و صدمه اکسیداتیو لیپیدهای کلروپلاست، رنگدانه‌ها و پروتئین‌ها نسبت داده شده است (۳۵). در مطالعه انجام شده توسط کاندو و پاول (۲۲) مشخص شد، میزان کلروفیل a , b تحت تنش رطوبتی در مرحله گل‌دهی کاهش می‌یابد، در حالی که در مرحله پر شدن خورجین این طور نبود. گزارش‌های بسیاری در محصولات مختلف زراعی و باغی کاهش رنگیزه‌های کلروفیلی a , b و کل را تحت شرایط تنش آبی اعلام داشتند که با نتایج به دست آمده از این آزمایش مطابقت دارند (۳، ۱۹ و ۳۴).

اثر برهمکنش گونه و آبیاری بر رنگیزه‌ها در دو گونه کلزا و خردل تفاوت معنی‌دار داشت (جدول ۸). به طوری که در مرحله خورجین‌دهی بیشترین میزان کلروفیل a و کلروفیل کل به تیمار عدم تنش و گونه کلزا تعلق داشت، ولی با تشدید تنش تحت شرایط ۹۰ درصد تخلیه رطوبتی در این مرحله از رشد کلروفیل a در گونه خردل بالاتر بود (اطلاعات ارائه نشده)، که به نظر می‌رسد دو گونه از جهت مکانیسم محافظتی از دستگاه فتوسنتزی متفاوت باشند. کاسر و همکاران(۱۹) در گزارش خود اعلام داشتند که در دو رقم کلزای مورد مطالعه میزان محتوای کل کاروتنوئیدها به واسطه تنش خشکی افزایش یافت ولی تحت شرایط تنش شدید رطوبتی رقم متحمل به خشکی از محتوای کلروفیل a بالاتری در برگ برخوردار بود و این برتری را به بالاتر بودن ظرفیت آنتی اکسیدانی این رقم در محافظت از دستگاه فتوسنتزی نسبت دادند. با افزایش مصرف پتاسیم، میزان کلروفیل a، b و کلروفیل کل افزایش یافت. بیشترین افزایش در مرحله گل‌دهی و در تیمار ۲۵۰ کیلوگرم مصرف پتاسیم در هکتار مشاهده شد(جدول۹). نتایج تحقیقات شوبهار و همکاران (۳۴) نشان داد که محتوی کلروفیل a وb به طور معنی‌داری تحت تنش رطوبتی در همه مراحل رشدی هم در گیاهان تیمار شده با فسفر و هم تیمار نشده با فسفر کاهش یافتند. ولی کاهش در محتوی کلروفیل a و b تحت تنش رطوبتی در گیاهانی که فسفر دریافت کرده بودند، کمتر بود.

کومار و کومار (۲۱) گزارش کردند که با افزایش مصرف سولفات پتاسیم افزایش در محتوی نسبی کلروفیل دیده شد. این محقق اعلام داشت بالا رفتن فعالیت‌های فتوسنتزی ناشی از افزایش محتوی نسبی کلروفیل در برگ‌ها به واسطه نقش پتاسیم در سنتز پیش ماده رنگدانه‌های کلروفیل می‌تواند باشد و افزایش محتوی نسبی کلروفیل در برگ‌ها انتقال انرژی تابشی را به داخل انرژی شیمیایی اولیه در شکل ATP و NADPH در کلروپلاست‌ها بهبود می‌بخشد.

هم‌بستگی پرولین، هیدرات‌های کربن محلول وکلروفیل برگ با عملکرد دانه

نتایج به دست آمده از جدول ضرایب هم‌بستگی میان عملکرد دانه با محتوای پرولین، هیدرات‌های کربن محلول و کلروفیل برگ در مراحل مختلف رشد نشان داد که عملکرد دانه هم‌بستگی منفی و معنی‌داری با میزان پرولین برگ داشت (جدول ۱۰). با افزایش مقدار پرولین برگ عملکرد دانه کاهش یافته است. عملکرد دانه با هیدرات‌های کربن محلول در برگ هم هم‌بستگی منفی ولی غیر معنی‌داری را نشان داد. وجود چنین هم‌بستگی منفی میان این دو اسمولیت آلی که نقش مهمی را در فرایند تنظیم اسمزی در این مطالعه داشتند، نشان‌دهنده آن است که تولید و سنتز این ترکیبات به خصوص پرولین که در شرایط تنش نمود بیشتری دارد، برای گیاه هزینه بر بوده و بخشی از ماده خشک تولیدی به جای صرف در رشد مقصدهای فیزیولوژیک اصلی گیاه، در مسیر ساخت این اسمولیت‌ها قرار می‌گیرد.

چنین هم‌بستگی منفی توسط شارما وکوهاد (۳۲) در کلزا و

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

جدول۱۰. ضرایب هم‌بستگی میان عملکرد دانه، پرولین، هیدرات‌های کربن محلول برگ، کلروفیل a و b برگ دو گونه کلزا و خردل هندی در تیمارهای تنش خشکی و پتاسیم

	عملکرد دانه	پرولین برگ (گل‌دهی)	پرولین برگ (خورجین‌دهی)	کربوهیدرات برگ (گل‌دهی)	کربوهیدرات برگ (خورجین‌دهی)	کلروفیلa (گل‌دهی)	کلروفیل a (خورجین دهی)	کلروفیل b (گل‌دهی)	کلروفیل b (خورجین‌دهی)
عملکرد دانه	۱								
پرولین برگ (گل‌دهی)	-۰/۷۵۳**	۱							
پرولین برگ (خورجین دهی)	-۰/۷۶۰**	۰/۹۱۲**	۱						
کربوهیدرات برگ (گل‌دهی)	-۰/۱۲۹ ns	۰/۵۶۶*	۰/۷۰۵**	۱					
کربوهیدرات برگ (خورجین دهی)	-۰/۳۱۱ns	۰/۵۸۹*	۰/۷۴۶**	۰/۸۵۶**	۱				
کلروفیلa (گل دهی)	۰/۶۸۲**	-۰/۸۲۳**	-۰/۷۷۴**	۰/۴۴۴ns	-۰/۴۷۴*	۱			
کلروفیلa (خورجین دهی)	۰/۵۸۸*	-۰/۹۲۸**	-۰/۸۲۵**	-۰/۵۶۷*	-۰/۴۶۶*	۰/۸۶۲**	۱		
کلروفیلb (گل دهی)	۰/۵۷۲*	-۰/۸۹۷**	-۰/۷۷۲**	-۰/۴۸۶*	-۰/۴۴۴ns	۰/۸۵۹**	۰/۹۵۵**	۱	
کلروفیلb (خورجین دهی)	۰/۶۵۲**	-۰/۷۳۰**	-۰/۵۴۳*	-۰/۰۶۴ns	-۰/۰۶۶ns	۰/۷۵۸**	۰/۷۵۲**	۰/۸۲۹**	۱

ns غیر معنی‌دار

*: معنی‌دار در سطح ۵ درصد **: معنی‌دار در سطح ۱ درصد

بابائیان و همکاران(۱) در آفتابگردان گزارش شده است. میان پرولین و هیدرات‌های کربن محلول برگ هم‌بستگی مثبت و معنی‌داری مشاهده شد. بنابرین افزایش هیدرات‌های کربن محلول برگ منجر به افزایش در مقدار پرولین برگ شده است. این روابط نشان دهنده این است که افزایش یکی از محافظت‌کننده‌های اسمزی (قندهای محلول در برگ) می‌تواند باعث باعث افزایش دیگری یعنی پرولین در برگ شود. به نظر می رسد که تحت تأثیر شرایط تنش خشکی و پتاسیم سنتز این ترکیبات با همدیگر رقابتی نداشته، بلکه با افزایش یافتن تجمع قندهای محلول در برگ تحت تنش خشکی امکان سنتز پرولین که منشاء تولید آن از قندهاست، بیشتر فراهم می‌شود. و بالطبع با افزایش قندهای محلول در برگ تولید پرولین نیز افزایش می‌یابد. نتایج ضرایب هم‌بستگی نشان داد که بین عملکرد دانه و میزان کلروفیل a و b و کلروفیل کل هم‌بستگی مثبت و معنی‌داری وجود دارد و با افزایش میزان آنها در برگ عملکرد دانه افزایش یافت(جدول۱۰).

نتیجه‌گیری

نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد، که تنش خشکی سبب افزایش محتوای پرولین و هیدرات‌های کربن محلول در برگ هر دو گونه کلزا و خردل شد. در تیمار شاهد در همه مراحل نمونه برداری میزان پرولین پایین بود که پس از انجام آبیاری میزان پرولین به مقدار زیادی کاهش نشان می‌دهد و احتمالاً چنین کاهشی ناشی از ناپایداری پرولین تحت شرایط فراهمی رطوبت باشد. تنش کم آبی موجب کاهش مقدار کلروفیل برگ شد که می‌تواند به دلیل کاهش فاکتورهای لازم جهت سنتز کلروفیل و یا تخریب ساختمان آن باشد. توده بومی خردل توانایی بالاتری در تجمع مواد اسمولیتی مانند پرولین و

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

هیدرات‌های کربن نسبت به هیبرید هایولا ۴۰۱ کلزا نشان داد. به نظر می رسد کـه ثبـات عملکـرد دانـه تحـت شـرایط تـنش خشکی برای گونه خردل نسبت به گونه کلزا می‌تواند با تجمـع مواد اسمولیتی بالاتر این گونه ارتبـاط داشـته باشـد. بـالا بـودن کلروفیل a تحت تنش خشکی در گونـه خـردل نیـز مـی‌توانـد نشان‌دهنده این باشد که ایـن گونـه از ظرفیـت آنتـی اکـسیدانی بالاتری جهت محافظت از دستگاه فتوسـنتزی خـود برخـوردار باشد. مصرف پتاسیم در شرایط تنش رطوبتی منجر به کاهش در تولید پرولین و افزایش غلظت هیدرات‌هـای کـربن محلـول در برگ شد. این موضوع نشان می‌دهد که پتاسیم در مقـادیر نـسبتاً زیاد می‌تواند به عنوان یک اسمولیت معدنی در تنظـیم اسـمزی تحت شرایط دشوار سهم بیشتری را نسبت به اسمولیت‌های آلی داشته باشد. با عنایت به نتایج و ضرایب هم‌بستگی می‌توان ایـن طور نتیجه گیـری کـرد کـه مکانیـسم تنظـیم اسـمزی ازطریـق اسمولیت‌های آلی و معدنی (پرولین، قندهای محلـول و پتاسـیم در برگ) بتوانـد معیارهـای مناسـبی را بـرای تـصمیم‌گیـری در خصوص تحمل یا عدم تحمل ژنوتیپ‌هـا بـه شـرایط تـنش در گونه‌های جنس براسیکا ارائه دهد.

منابع مورد استفاده

۱. بابائیان، م.، م .حیدری و ا. قنبری.۱۳۸۷. اثر محلولپاشی عناصر ریزمغذی بر تنظیم کننده‌های اسمزی، عملکـرد و اجـزای عملکـرد دانه آفتابگردان رقم آلستر در سه مرحله تنش خشکی. مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی اصفهان۱۲(۴۶):۱۱۹-۱۲۸.

۲. سینکی، ج. ۱۳۸۶. بررسی جنبه‌های اکوفیزیولوژیک تحمل به تنش‌های خشکی و سرما در ارقام پیشرفته کلزای پاییزه. پایـان نامـه دکتری. دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران.

۳. حسیبی، پ.، ف. مرادی و م. نبی پور. ۱۳۸۷. اثر دمای پایین برسازوکار آنتی اکسیدان های ژنوتیپ‌های حساس و متحمل برنج در مرحله گیاهچه ای. مجله علوم زراعی ایران۱۰(۳):۲۶۲.

۴. شیرانی راد، ا. ح. ۱۳۸۱. *راهنمای کلزا (کاشت، داشت و برداشت)*. معاونت آموزش تجهیز نیروی انسانی، نشر آموزش کـشاورزی، تهران.

5. Allakhverdiev, S. I., A. Sakamoto, Y. Nishiyama and N. Murata. 2000. Inactivation of photosystems I and II in response to osmotic stress in Synechococcus. Contribution of water channels. Plant Physiol. 122:1201–1208.
6. Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidase in Beta Vulgaris. Plant Physiol. 24(1):1-15
7. Bates, L. S., R. P. Waldren and I. D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil 39: 205- 207.
8. Bohnert, H. J. and R. G. Jensen. 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. Trends Biol. Technol. 14: 89-97.
9. Cakmak, I. 2005. K. alleviates detrimental effects of abiotic stresses in plants. J. Plant Nutr. 68: 521-530.
10. Cattivelli, L., F. Rizza, F. W. Badeck, E. Mazzucotelli, A. M. Mastrangelo, E. Francia, C. Mare, A. Tondelliand and M. Stanca. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. Field Crops Res. 105: 1-14.
11. Chen, JX., JX. Xuan, CL. Du and JC. Xie. 1996. Effect of potassium and moisture on rape growth and nutrient uptake. Pedospher. 6(1): 81-88.
12. Chnabra, M. L., B. K. Sinha, D. Singh, K, Dhawan and R. Sharma. 2007. Physiological constraints to productivity in Indian mustard (*B. juncea* L. Czern & Coss.). Proc. 12th .Inter. Rapeseed Congr. Wuhan, China.
13. Doberman, A. 2004. Crop potassium nutrition implications for fertilizer recommendations. Department of Agronomy and Horticulture, University of Nebraska, Lincoln, NE. pp:1-12.
14. Dubois, M., K. A. Gilles, J. K. Hamilton, P. A. Rebers and F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal. Chem. 29:350–356
15. Good, A. and S. Zaplachiniski. 1994. The effects of drought on free amino acid accumulation and protein synthesis in *Brassica napus*. Physiol. Planta 9-14.
16. Gunasekera, C. P., L. D. Martin, K. H. M. Siddique and G. H. Walton. 2006. Genotype by environment interactions

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]

of Indian mustard and canola a in Mediterranean-type environments: 1-Crop growth and seed yield. Eur. J. Agron. 25: 1-12.
17. Ingram, J. and D, Bartels. 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 47: 377–403.
18. Kanai, S., K. Ohkura, J. Adu-Gyamfi, P. Mohapatra, H. Saneoka and K. Fujita. 2007. Depression of sink activity precedes the inhibition of biomass production in tomato plants subjected to potassium deficiency stress. J. Exp. Bot. 58: 2917–2928.
19. Kauser, R., H. U. R. Athar and M. Ashraf. 2006.Chlorophyll fluorence: A Potential indicator for rapid assessment of water stress tolerancein Canola. Pak. J. Bot. 38: 1501-1509.
20. Kishor, P. B. K., S. Sangama, R. N. Amrutha, P. S. Laxmi, K. R. Naidu and K. S. Rao. 2005. Regulation of proline biosynthesis degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. Crop Sci. 88: 424-438.
21. Kumar, A. R. and M. Kumar.2008. Studies on the efficacy of sulphate of potash on physiological, yield and quality parameters of Banana cv. Robusta (Cavendish- AAA). Eur. Asia J. Biol. Sci. 2:102-109.
22. Kundu, P. B. and N. K. Paul. 1996. Comparative study of water relation in three cultivars of rapeseed (*Brassica campestris* L.) under non- irrigation and irrigated conditions. Bangla. J. Bot. 25:147-153.
23. Ma, Q. F., D. W. Turner, D. Levy and W. A. Cowling. 2004. Solute accumulation and osmotic adjustment in leaves of Brassica oilseeds in response to soil water deficit. Aust. J. Agric. Res. 55: 939-945.
24. Ma, Q. SH., R. Niknam and D. W. Turner. 2006. Response of osmotic adjustment and seed yield of Brassica napus and Brassica jounce to soil water deficit at different growth stages. Aust. J. Agric. Res. 57: 221-226.
25. Manivel, L ., R. R. Kumar, S. Marimuthu and V. Venkatesalu. 1995. Foliar application of potassium for increasing drought tolerance in tea. J. Pot. Res. 11:81-87.
26. Mostajerani, A. and V. Rahimi-Eichi. 2008. Drought stress effects on root anatomical characteristics of rice cultivars (*Oryza sativa* L.). Pak. J. Biol. Sci. 11: 2173-2183.
27. Morgan, J. M. 1992.Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. Aust. J. Plant Physiol.19(1): 67-76.
28. Naidu, B., G. Thusitha and S. Fukai. 2005. Increasing cold Tolerance in Rice by selecting for high polyamine and gibberellic acid content. Aust. J. Plant Physiol. 25: 793-800.
29. Nandwal, A. S., A. Hooda and D. Datta. 1998. Effect of substrate moisture and potassium on water relations and C, N and K distribution in Vigna radiata. Biol. Planata. 41: 149-153.
30. Pettigrew, W. T. 1999. Potassium deficiency increases specific leaf weights and leaf glucose levels in field-grown cotton. Agron. J. 91: 962–968.
31. Reddya, A. R., K. V., Chaitanya and M. Vivekanandanb. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. J. Plant Physiol. 161: 1189-1202.
32. Sharma, K. D. and M. S M. S. Kuhad. 2006. Influence of Potassium level and soil moisture regime on biochemical metabolites of *Brassica* Species. Brassica J. 8:71-74.
33. Shin, R. and D. P. Schachtman. 2004. Hydrogen peroxide mediates plant root cell response to nutrient deprivation. Proc. National. Academy of Sci. of the USA. 101: 8827–8832.
34. Shubhra, J., C. L. Dayal, M. I. Gogswa and R. Munjal. 2004. Influence of phosphorus application on water relations, biochemical parameters and gum content in cluster bean under water deficit. Biol. Plantrum 3: 445-448.
35. Tambussi, E. A., C. G. Bartoli, J. Bettran, J. J. Guiamet and J.C. Araus. 2000. Oxidative damage to thylakoids proteins in water stressed leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Physiol. 108:398-404.
36. Vyas, S. P., B. K. Garg, S. Kathju and A. N. Lahiri. 2001. Influence of potassium on water relations, photosynthesis nitrogen metabolism and yield of cluster bean under soil moisture deficit stress. Ind. J. Plant. Physiol. 6:30-37.
37. Wright, P. R., J. M. Morgan and R. S. Jessop. 1997. Comparative adaptation of canola and Indian mustard to soil water deficits: plant water relations and growth. Field Crops Res. 49:51- 64.
38. Yordanov, I., V. Velikova and T. Tsonev. 2003. Plant Responses to drought and stress tolerance. Bulg. J. Plant Physiol . 187-206.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2026-11-26]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1390.15.57.20.2]